

Федеральное государственное автономное  
образовательное учреждение  
высшего образования  
«СИБИРСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»  
Институт фундаментальной биологии и биотехнологии  
Кафедра водных и наземных экосистем

УТВЕРЖДАЮ

Заведующий кафедрой

\_\_\_\_\_

« \_\_\_\_\_ » \_\_\_\_\_ 2017 г.

### **МАГИСТЕРСКАЯ ДИССЕРТАЦИЯ**

Согласованность формирования клеточной структуры годичных колец сосны  
обыкновенной у разных деревьев правобережного района г. Красноярска

06.04.01. Биология

06.04.01.02. Физиология растений

Научный руководитель \_\_\_\_\_ профессор, д.б.н. П. П. Силкин

Выпускник \_\_\_\_\_ Д. В. Пупина

Рецензент \_\_\_\_\_ профессор, д.б.н. Е. Н. Муратова

Красноярск 2017

## РЕФЕРАТ

Магистерская диссертация по теме «Согласованность формирования клеточной структуры годичных колец *Pinus sylvestris* правобережья г. Красноярск» содержит 75 страниц текстового документа, 62 иллюстрации и 50 использованных источников.

ТОЛЩИНА КЛЕТОЧНОЙ СТЕНКИ, СЕЗОННЫЙ РОСТ ГОДИЧНЫХ КОЛЕЦ, РАДИАЛЬНЫЙ РАЗМЕР КЛЕТКИ, КАМБИАЛЬНАЯ ЗОНА, ЗОНА РАСТЯЖЕНИЯ, ФОРМИРОВАНИЕ ВТОРИЧНОЙ КЛЕТОЧНОЙ СТЕНКИ, PINUS SYLVESTRIS.

Объект исследования – клеточная структура древесины *P. sylvestris*.

Цель исследования: оценка синхронности сезонного развития клеточной структуры *P. sylvestris* в течение одного вегетационного периода.

Задачи:

1) Провести сезонное изъятие образцов древесины в процессе развития в разные периоды сезона роста.

2) Получить данные по размерам трахеид и толщине клеточных стенок в годичных кольцах *P. sylvestris* за вегетационный период.

3) Провести сравнительный анализ гистометрических параметров годичных колец разных деревьев *P. sylvestris* и оценить синхронность развития клеточной структуры.

В результате проведенного эксперимента были построены трахеидограммы годичных колец *P. sylvestris*. С помощью данных графиков была оценена синхронность развития клеточной структуры как между соседними рядами клеток одного дерева, так и между разными деревьями. Так же при помощи графиков были описаны сезонные изменения в годичном кольце: 1) толщины клеточной стенки и радиального размера клеток, 2) процентного соотношения лигнифицированных клеток и клеток зоны растяжения.

## Содержание

Введение.....	4
Глава1 Обзор литературы.....	5
1.1 Физико - географическая характеристика места отбора проб.....	5
1.1.1 Географическое расположение, почвенный и растительный покров	5
1.1.2 Климатические условия.....	7
1.2 Анатомическое строение и рост годичных колец.....	12
1.3 Исследования по развитию клеточной структуры годичных колец за последнее время ..	21
Глава 2 Материалы и методы.....	30
2.1 Объект исследования.....	30
2.2 Сбор материала.....	31
2.3 Подготовка образцов для микроскопии.....	33
2.4 Измерение гистометрических параметров образцов.....	33
Глава 3 Результаты и обсуждение.....	36
Выводы.....	55
Список литературы.....	56
Приложение А .....	62

## Введение

Одной из задач современной науки является исследование динамики климатических параметров и их прогноз. Динамика изменения структуры годичных колец, с одной стороны, находится под гормональным и генетическим контролем (внутренние факторы), а с другой – зависит от прямого и косвенного влияния внешних условий [7,8,14].

В течение жизни древесных растений, реализуются различные сочетания физических факторов окружающей среды, которые отображаются в строении годичных колец. Годичные кольца сохраняют свою структуру на протяжении всей жизни дерева и после его гибели [8,37]. Извлечение информации, которую содержат годичные кольца невозможно без понимания механизмов их образования. Следовательно, актуальным является изучение закономерностей формирования годичных колец на клеточном, тканевом и организменном уровнях. Синхронность развития клеток, в годичных кольцах разных деревьев, так же является показателем отражающим физические факторы окружающей среды, которому на сегодняшний день уделяется мало внимания.

Целью данного исследования являлась оценка синхронности сезонного развития клеточной структуры *Pinus sylvestris* в течение одного вегетационного периода.

Поставленные задачи:

- 1) Провести сезонное изъятие образцов древесины в процессе развития в разные периоды сезона роста.
- 2) Получить данные по радиальным размерам трахеид и толщине клеточных стенок в годичных кольцах *P. sylvestris* за вегетационный период.
- 3) Провести сравнительный анализ гистометрических параметров годичных колец разных деревьев *P. sylvestris* и оценить синхронность развития клеточной структуры.

# 1. Обзор литературы

## 1.1 Физико - географическая характеристика места отбора проб

### 1.1.1 Географическое расположение, почвенный и растительный покров

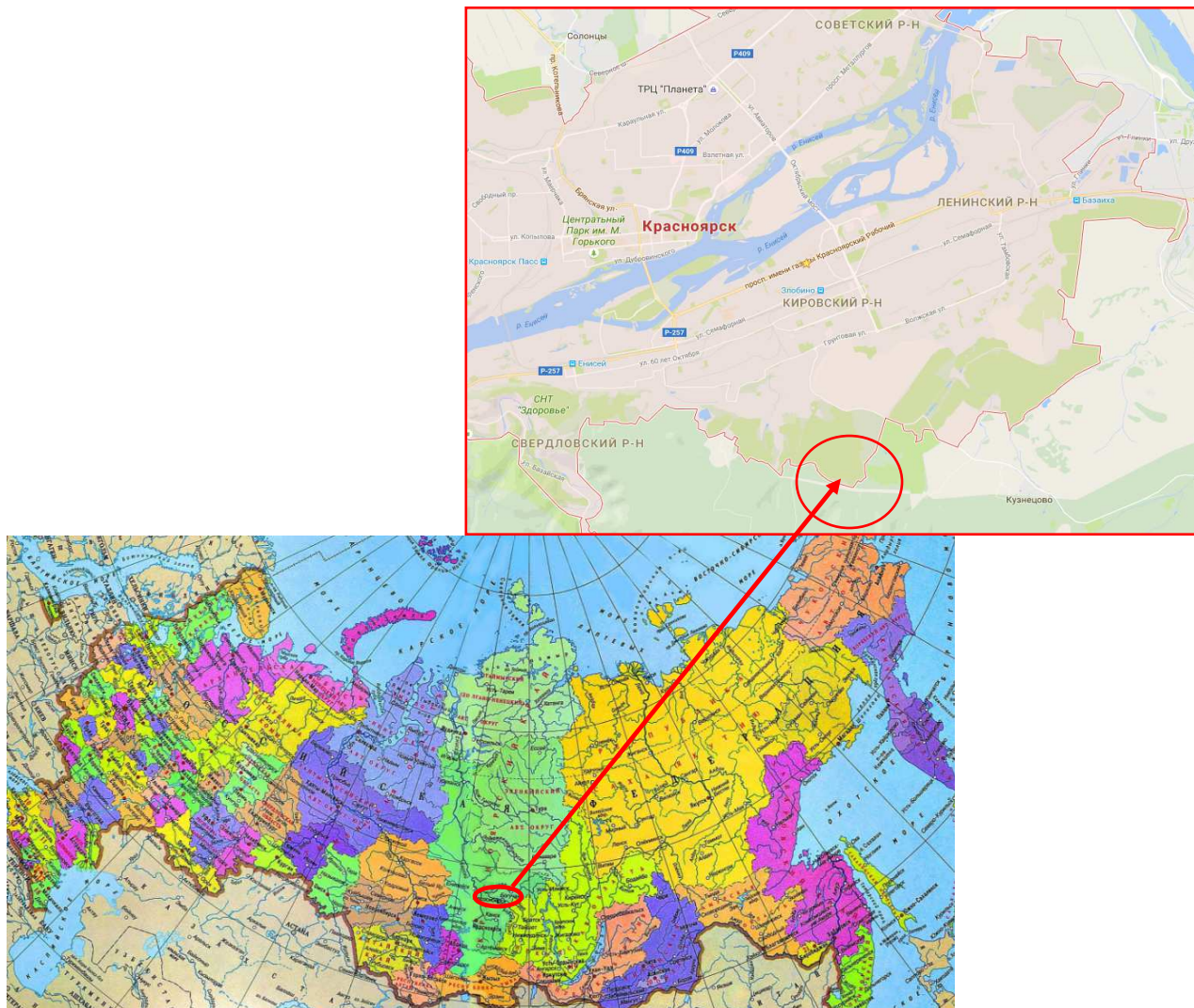


Рисунок 1 - Место исследования

Город Красноярск расположен в центре России ( $56^{\circ} 04'$  с.ш. и  $92^{\circ} 45'$  в.д.) и является административным центром Красноярского края, расположен на южной окраине Красноярской лесостепи, на стыке Западносибирской равнины, Среднесибирского плоскогорья и Саянских гор; в котловине, образованной самыми северными ответвлениями Восточного Саяна, на высоте 287 метров над уровнем моря. Река Енисей, на которой стоит Красноярск, делит город на Западную и Восточную части примерно пополам, также в черту Красноярска вошел последний Саянский Хребет [24, 25].

В геологическом строении территории принимают участие такие образования как: докембрийские, палеозойские, мезозойские и кайнозойские. Основными типами почв являются – выщелоченные и обыкновенные чернозёмы, серые лесные и дерново-подзолистые.

В соответствии с геоботаническим районированием юга Красноярского края, левобережная территория города граничит с Красноярским лесостепным районом, а правобережье - с отрогами Восточного Саяна [24].

В системе флористического районирования г. Красноярск принадлежит к Среднесибирской провинции Циркумбореальной области Голарктического флористического царства. Естественная растительность города представляет собой лесные, степные, луговые, кустарниковые, водные сообщества и болота. На территории наиболее распространены светлохвойные и мелколиственные леса. Лесообразующими видами являются березовые (*Betula pendula*, *B. pubescens*) и сосновые (*Pinus sylvestris*) формации, так же могут присутствовать пихты (*Abies sibirica*), осины (*Populus tremula*) и лиственницы (*Larix sibirica*).

По южным и юго-восточным склонам берегов р. Енисей сохранилась степная растительность. В основном, она представляет собой участки луговых и настоящих степей. Среди луговых наиболее часто встречаются формации разнотравно-злаковых (*Stipa pennata* + *Achnatherum sibiricum* + *Poa transbaicalica* + *Helictotrichon desertorum*), крупнодерновинные овсецовые (*Helictotrichon altaicum*), разнотравных (*Pulsatilla patens*, *P. turczaninowii*, *Veronica incana*, *Gypsophila patrinii*, *Artemisia commutata*, *Galatella angustissima*, *H. desertorum* и др.), ковыльные (*Stipa baicalensis*), кизильниково-таволговых (*Spiraea media* + *Cotoneaster melanocarpus*) и кизильниково-акациевых (*Caragana arborescens* + *Cotoneaster melanocarpus*) кустарниковых луговых степей.

Ограниченное распространение имеет болотная растительность. Наиболее часто встречаются травяные болота с хорошо развитым травостоем: *Carex acuta*, *C. curaica*, *C. rhynchophysa*, *C. songorica*, *Beckmannia syzigachne*, *Eriophorum angustifolium*, *Agrostis clavata*, *Caltha palustris*, *Calamagrostis*

*langsdorffii*, *Deschampsia cespitosa* и др. Моховой покров очень часто отсутствует, редко встречаются *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Brium argenteum*, виды *Mnium* [24,25].

Кустарниковые сообщества относятся как к лесным опушкам, обочинам дорог (мезофильные), а также к степным склонам (ксеромезофильные), так и к отрицательным элементам рельефа (гигромезофильные). Основными представителями ксеромезофильных кустарниковых сообществ являются *Cotoneaster melanocarpus*, *Caragana arborescens*, *Spiraea media*. Мезофильные кустарниковые сообщества образуют сообщества из *Padus avium*, *Viburnum opulus*, *Rosa acicularis*, *Rubus idaeus*, *Salix bebbiana*, *Sambucus sibirica*, *Swida alba*, *Crataegus sanguinea*, *Cerasus tomentosa* и др. Гигромезофильные кустарниковые сообщества, формируются в условиях достаточного проточного увлажнения. Ведущую роль в их сложении играют *S. pentandra*, *Salix jensseensis*, *S. rorida*, *S. taraikensis*, *S. rosmarinifolia*, *S. viminalis* наряду с *Padus avium*, *Populus nigra*, *P. deltoides*, *P. laurifolia*, *Ribes nigrum*, *R. hispidulum*, *Hippophae rhamnoides*, *Malus baccata* [24].

### **1.1.2 Климатические условия**

Климат Красноярска умеренно континентальный; смягчается большими водными массами (Красноярское водохранилище), незамерзающим зимой Енисеем и окружающими горами. Зима малоснежная, с частыми оттепелями [4,12]. Среднегодовая температура 1,6 °С, среднеиюльская 18,7 °С, январская - 15,5 °С. Зимой температура падает до -52,8 °С, а летом поднимается до 36,4 °С (Табл.1).

Таблица 1 - Температурная характеристика г.Красноярска

Температура воздуха					
Месяц	Абсолютный минимум	Средний минимум	Средняя	Средний максимум	Абсолютный максимум
Январь	-52.8 (1931)	-19.2	-15.5	-11.4	6.0 (1979)
Февраль	-41.6 (2001)	-16.9	-12.8	-8.0	8.5 (1978)
Март	-38.7 (1978)	-10.1	-5.7	-0.2	17.9 (2008)
Апрель	-25.7 (1964)	-2.6	2.0	7.8	31.4(1972)
Май	-11.2 (2001)	4.7	10.4	17.1	34.0 (2004)
Июнь	-3.6 (1992)	10.3	15.9	22.4	34.8 (1969)
Июль	3.3 (1979)	13.4	18.7	24.8	36.4 (2002)
Август	-1.1 (2014)	10.8	15.7	21.8	35.1 (1995)
Сентябрь	-9.6 (1977)	4.8	8.9	14.4	31.3 (1966)
Октябрь	-25.1 (1914)	-1.6	2.0	6.4	24.5 (1967)
Ноябрь	-42.3 (1952)	-10.6	-7.2	-3.4	13.6 (1978)
Декабрь	-47.0 (1929)	-17.1	-13.4	-9.4	8.6 (1955)
год	-52.8 (1931)	-2.8	1.6	6.9	36.4 (2002)

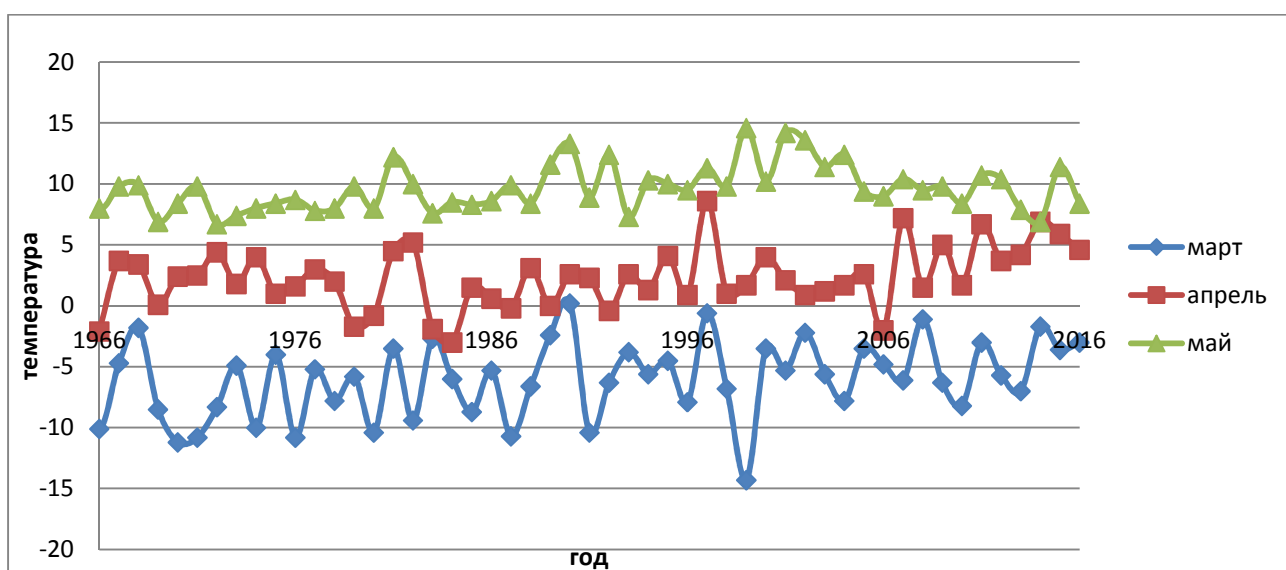


Рисунок 2 - Температура воздуха г. Красноярск март - май 1966-2016 гг.



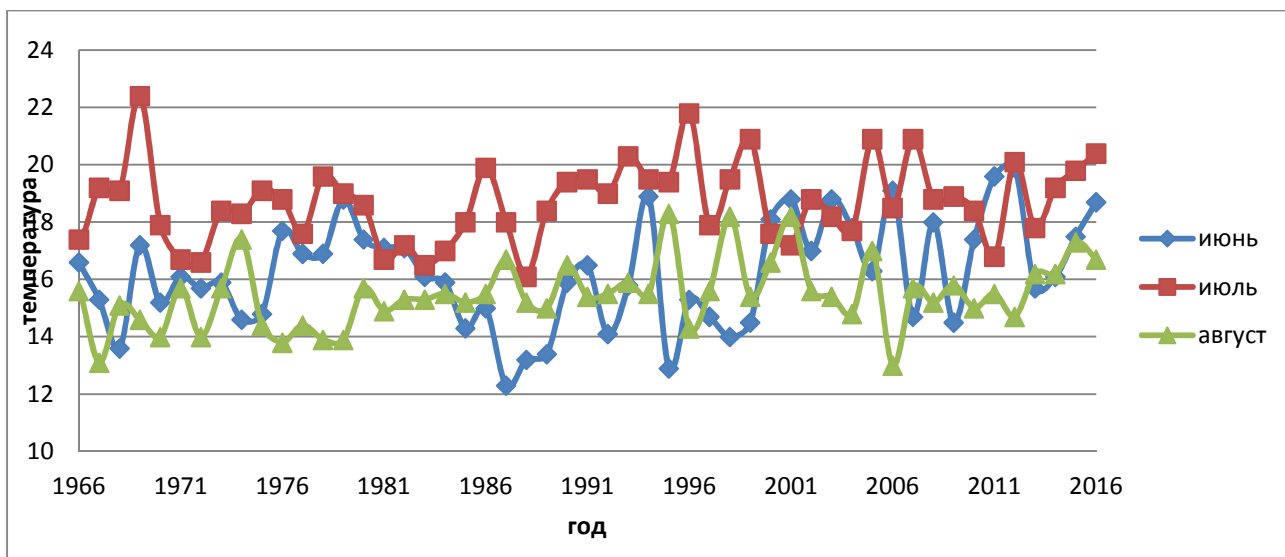


Рисунок 3 - Температура воздуха г. Красноярск июнь - август 1966-2016 гг.

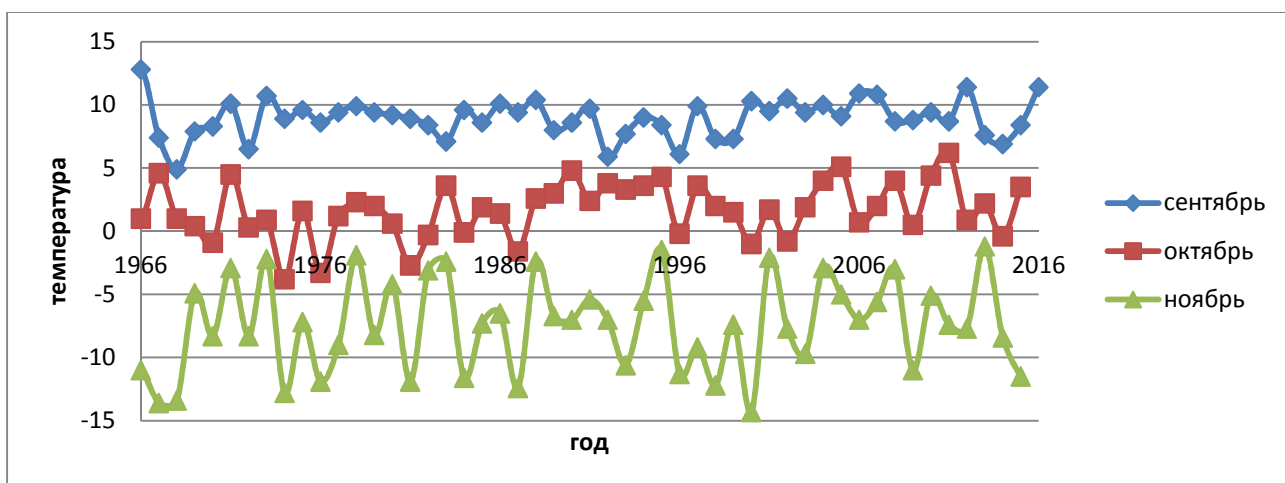


Рисунок 4 - Температура воздуха г. Красноярск сентябрь - ноябрь 1966-2016 гг.

Как видно из таблицы 2 скорость ветра в течение года относительно постоянная и составляет 2,3 м/с.

Таблица 2 - Среднемесячная скорость ветра г. Красноярска

Ветер, м/с												
январь	февраль	март	апрель	май	июнь	июль	август	сентябрь	октябрь	ноябрь	декабрь	год
2.3	2.2	2.5	2.7	2.5	2.0	1.6	1.7	2.0	2.6	2.6	2.6	2.3

Основное количество осадков приходится на летние месяцы и в норме составляет 63-76 мм. Годовое количество осадков в норме составляет 488 мм (Табл.3).

Таблица 3 - Количество осадков г. Красноярска

Месяц	Осадки			
	Норма	Месячный минимум	Месячный максимум	Суточный максимум
Январь	18	1 (1942)	48(1979)	12 (1985)
Февраль	13	0.4 (1949)	42 (1966)	14 (1977)
Март	16	0.1 (1916)	48 (2015)	17 (1971)
Апрель	32	1 (1918)	70 (1978)	27 (1995)
Май	44	4 (1960)	99 (2000)	33 (1934)
Июнь	63	15 (1958)	144 (1967)	60 (1968)
Июль	76	7 (1995)	195 (1988)	94 (1946)
Август	67	14 (1918)	157 (1923)	97 (1969)
Сентябрь	49	13 (1997)	103 (2001)	44 (1931)
Октябрь	43	3 (1947)	89 (1982)	33 (1937)
Ноябрь	37	4 (1918)	82 (1966)	54 (1927)
Декабрь	30	3 (1920)	67 (2013)	14 (2013)
год	488	255 (1945)	631 (1979)	97 (1969)

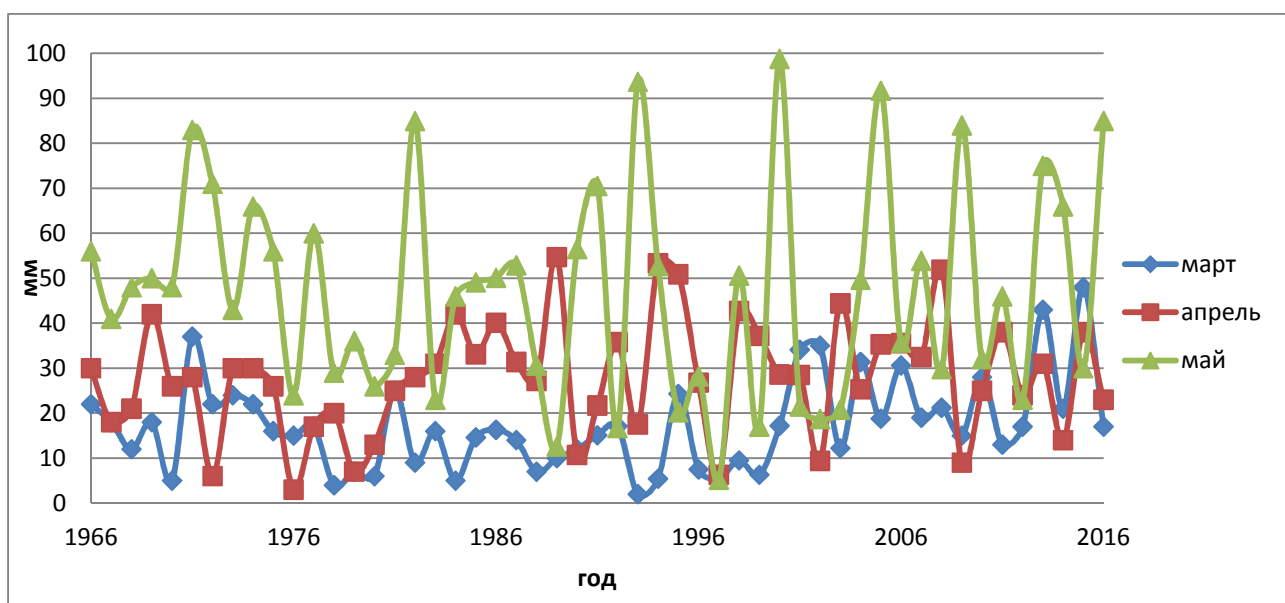


Рисунок 5 - Количество выпавших осадков г. Красноярска март - май 1966 - 2016 гг.

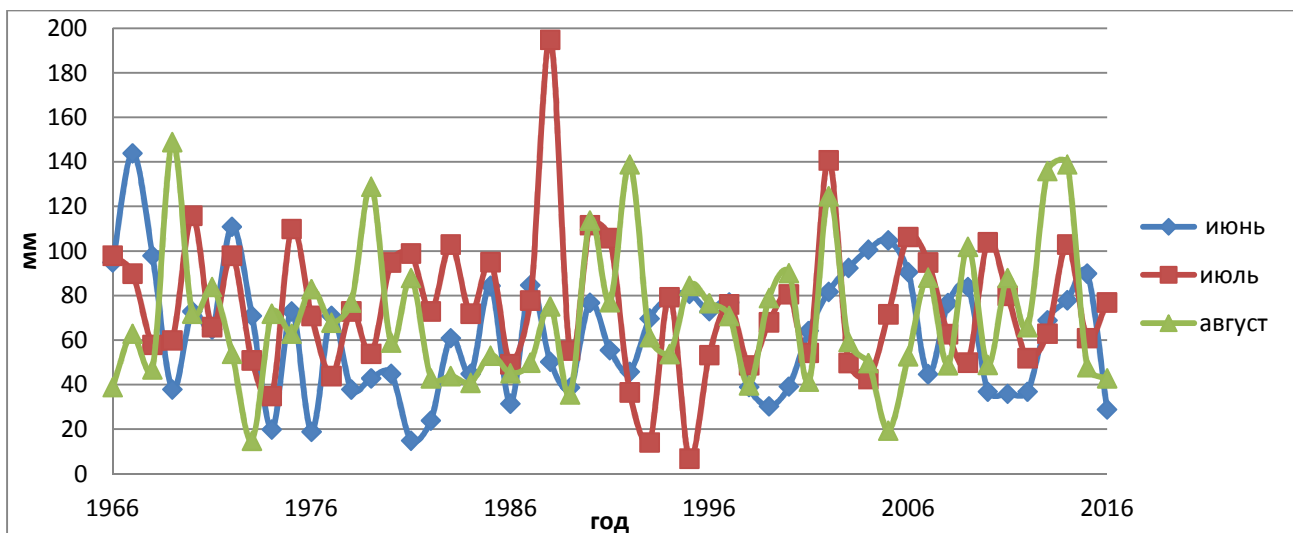


Рисунок 6 - Количество выпавших осадков г. Красноярск июнь - август 1966 - 2016 гг.

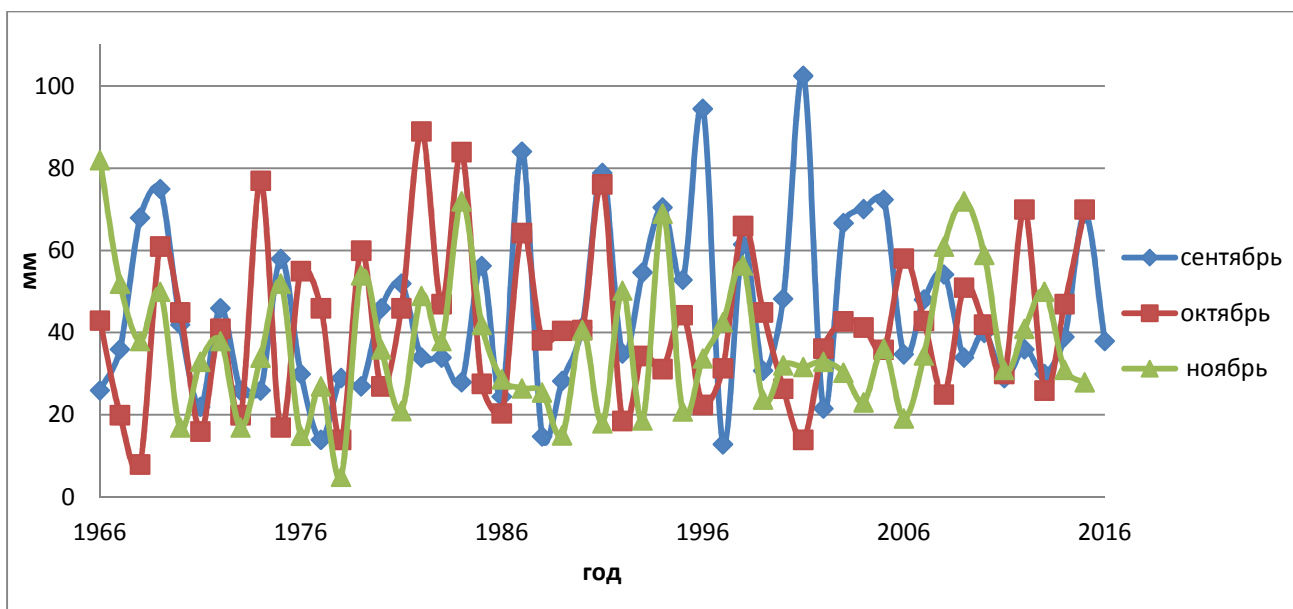


Рисунок 7 - Количество выпавших осадков г. Красноярск сентябрь - ноябрь 1966-2016 гг.

Среднегодовая влажность воздуха в городе, как видно из таблицы 4, особых колебаний не имеет и составляет 69 % [12,33].

Таблица 4 - Влажность воздуха в Красноярске

Влажность воздуха, %												
январь	февраль	март	апрель	май	июнь	июль	август	сентябрь	октябрь	ноябрь	декабрь	год
73	70	64	58	54	64	72	76	75	71	74	73	69

Данная характеристика климатических условий г. Красноярска позволяет сделать предположение о продолжительности вегетационного периода деревьев.

Камбиальный рост не наблюдается, если температура среды ниже определенного порогового значения. У сосны обыкновенной, побеги начинают расти в зависимости от предшествующей погоды при температуре +8 – 14 °С, но рост корней, по данным наблюдений Р. К. Саляева и А. А. Коротаяева, у сосны начинается с температуры +2 °С. Из данных наблюдений следует, что вегетационный период деревьев начинается с установлением стабильных положительных значений суточных температур и с увеличением количества осадков [30, 16, 8, 19, 32, 10].

В соответствии с рисунками 2 и 5, стабильные положительные суточные температуры и увеличение количества осадков в городе начинаются в апреле, что позволяет предположить о начале вегетационного периода деревьев *P. sylvestris*. В осенние месяцы количество осадков, в сравнении с летними месяцами, начинает снижаться (Рис. 6, 7). Положительные значения температуры воздуха сохраняются до октября месяца включительно (Рис. 4), что говорит о предположительном окончании вегетационного периода в этом месяце.

## 1.2 Анатомическое строение и рост годичных колец

Строение ствола дерева изучают на трех разрезах, наглядно показанных на рисунке 8: поперечном, секущем дерево поперек ствола; продольно-радиальном, секущем дерево по радиусу или диаметру; продольно - тангенциальном, секущем дерево по хорде.

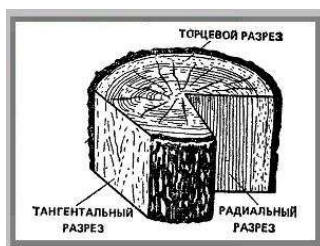


Рисунок 8 - Виды разрезов дерева

На поперечном разрезе ствола (Рис. 9) различают следующие части: сердцевину, собственно древесину (ксилему), камбий и кору, подразделяемую на внутреннюю часть – луб (флоэму) и наружную часть – корку (пробку) [21, 35, 37].

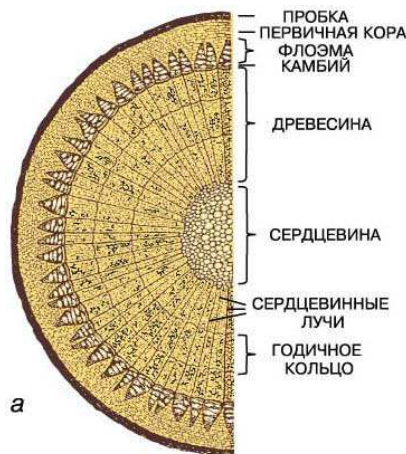


Рисунок 9 - Строение ствола дерева

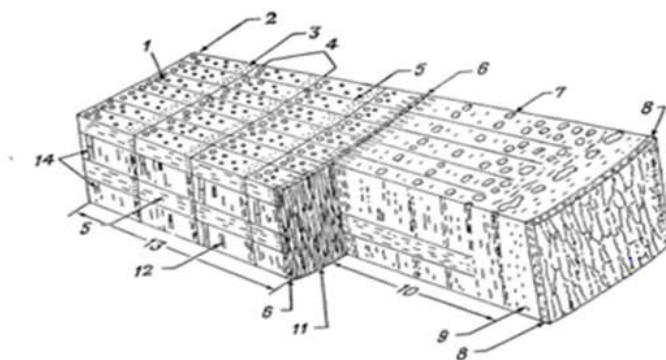
### **Ксилема.**

Ксилема - основная водопроводящая ткань сосудистых растений.

Различают первичную и вторичную ксилему. Первичная ткань дифференцируется в процессе развития первичного тела растения; прокамбий является меристемой, обеспечивающей формирование первичных проводящих тканей. Вторичная проводящая ткань образуется в течение второй стадии развития растения, когда происходит увеличение толщины осевых частей, что достигается в результате активности камбия [35, 37].

В древесине различают две различные системы клеток:

- 1) Осевая (продольная или вертикальная) содержит клетки, длинные оси которых ориентированы в стебле вертикально;
- 2) Лучевая (поперечная или горизонтальная) состоит из рядов клеток, ориентированных горизонтально по отношению к оси стебля [13].



1 – поперечный срез; 2 – ранняя древесина; 3 – поздняя древесина; 4 – слой прироста; 5 – луч; 6 – флоэма; 7 – волокна; 8 – флоэма; 9 – кора; 10 – флоэма; 11 – тангенциальный срез; 12 – радиальный срез; 13 – ксилема; 14 – осевая система.

Рисунок 10 - Структура вторичных проводящих тканей

Из-за существующих границ между слоями прироста (кольца прироста) древесина выглядит слоистой. Если слоистость отчетливая, каждый слой прироста разделен на раннюю и позднюю древесины.

Ранее отложенные слои вторичной ксилемы быстро перестают функционировать. Ядровая древесина имеет более темный цвет, чем активная древесина - заболонь [35].

Таблица 5 - Типы клеток вторичной ксилемы

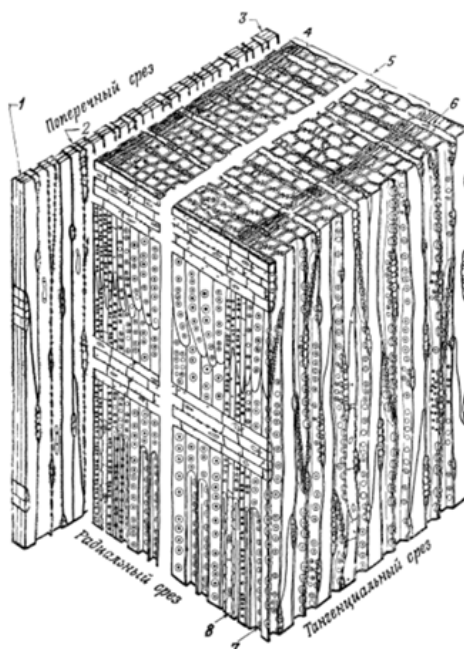
Типы клеток	Функции
<b>Осевая система</b>	
Трахеальные элементы Трахеиды Членики сосудов Волокна Волокнистые трахеиды Волокна либриформа	Проведение воды  Опорная функция
<b>Лучевая система</b>	
Паренхимные клетки Трахеиды у некоторых хвойных	Запасание и передвижение пластических веществ

Первичная ксилема содержит клетки тех же типов, что и вторичная ксилема: оба вида трахеальных элементов, волокна и паренхимные клетки, но не имеет лучей.

Первичная ксилема подразделяется на протоксилему (более ранняя часть) и метаксилему (более поздняя часть).

Вторичная ксилема хвойных устроена проще, чем у большинства двудольных:

- На поперечных срезах вторичной ксилемы видна выраженная радиальная рядность клеток.
- Одна из общих черт в ее строении - отсутствие сосудов.
- Трахеальные элементы неперфорированные и представлены главным образом трахеидами.
- Волокнистые трахеиды могут встречаться в поздней древесине, но волокна либриформа отсутствуют.
- Типичным для хвойных является однорядное расположение пор.
- Лучи состоят из одного, реже двух рядов клеток (Рис.11) [13,21, 36].



1 – веретеновидные инициали; 2 – лучевые инициали; 3 – камбий; 4 – поздняя древесина; 5 – ранняя древесина; 6– луч; 7 – трахеида; 8 – паренхима.

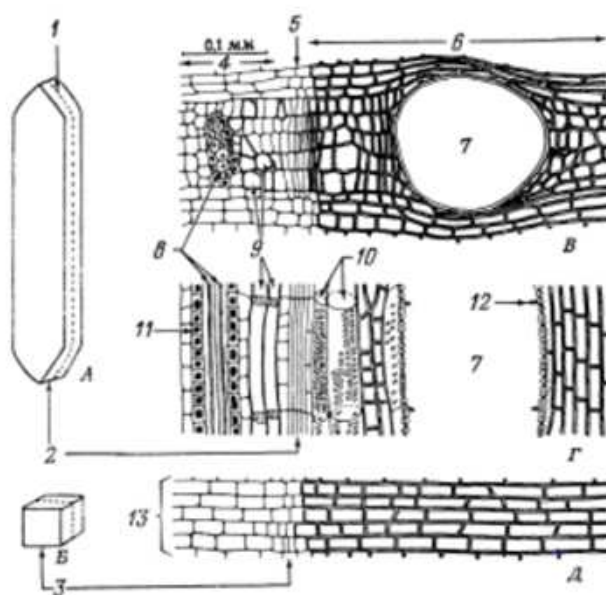
Рисунок 11 - Структура древесины хвойного растения

## Камбий.

Камбий представляет собой меристему, которая образует вторичные проводящие ткани. Он является латеральной меристемой. Пространственно камбий организован как сплошной футляр вокруг ксилемы стебля.

Различают два типа камбиальных клеток: веретеновидные инициали и лучевые инициали. В камбиальной зоне веретеновидные инициали составляют осевую систему, а лучевые инициали - радиальную.

Когда камбиальные инициали образуют клетки вторичных ксилемы и флоэмы, они делятся периклинально. Производные клетки попеременно откладываются то в сторону флоэмы, то в сторону ксилемы (аддитивное деление). В период наибольшей активности камбия образуется зона недифференцированных клеток (камбиальная зона) (Рис. 12) [7, 13, 35].



1 – периклинальное деление; 2 – веретеновидные инициали; 3 – лучевые инициали; 4 – флоэма; 5 – камбий; 6 – ксилема; 7 – сосуд; 8 – волокна; 9 – ситовидные трубки; 10 – сосуды; 11 – кристалл; 12 – кольцо перфорации; 13 – луч.

Рисунок 12 - Камбий и производные ткани



## Флоэма.

Флоэма - ткань, проводящая пластические вещества и пространственно связанная с ксилемой в общую проводящую систему. Флоэма подразделяется на первичную и вторичную ткани. Первичная флоэма возникает из прокамбия. Вторичная флоэма происходит из камбия и имеет осевую и лучевую системы клеток.

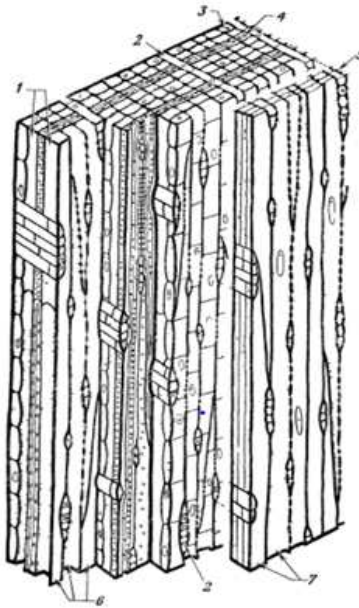
Флоэма занимает периферическое положение в стебле и претерпевает значительные изменения при увеличении окружности осевых органов и в конечном счете сминается перидермой [7, 36].

Таблица 6 - Типы клеток флоэмы

Типы клеток	Функции
Осевая система	
Ситовидные элементы Ситовидные клетки Членики ситовидных трубок Склеренхимные клетки Волокна Склерейды Паренхимные клетки	Дальний транспорт пластических веществ     Опорная функция
Лучевая система	
Паренхимные клетки	Запасание и радиальный транспорт пластических веществ

Характерными чертами флоэмы хвойных является:

- осевая система флоэмы состоит из ситовидных и паренхиматозных клеток. В осевой системе также встречаются волокна и склерейды.
- лучи однорядные и содержат паренхимные и альбуминовые клетки.
- смоляные ходы могут присутствовать в обеих системах.
- ситовидные элементы представляют собой длинные клетки, имеющие множество ситовидных полей, расположенных в основном на радиальных стенках. Паренхимные клетки собраны в тяжи или рассеяны поодиночке (Рис. 13).



1 – ситовидные поля; 2 – луч; 3 – паренхима; 4 – волокна; 5 – камбий; 6 – ситовидные клетки; 7 – веретеновидные инициали.

Рисунок 13 - Структура камбия и вторичной флоэмы хвойного растения

### **Перидерма.**

Перидерма - защитная ткань вторичного происхождения, замещающая эпидерму в стеблях, которые разрастаются в толщину путем вторичного роста.

Перидерма состоит из:

- феллогена (пробкового камбия) - меристемы образующей всю эту ткань. Состоит из клеток одного типа (на поперечном срезе - прямоугольные уплощенные по радиусу клетки, на продольных срезах - прямоугольные очертания или неправильные).
- фелеммы (пробка) - защитная ткань. Клетки призматической формы, иногда вытянуты вертикально, радиально или тангенциально. Располагаются компактно. Клетки пробки характеризуются суберинизацией их оболочек.
- феллодермы - живая паренхимная ткань [36].

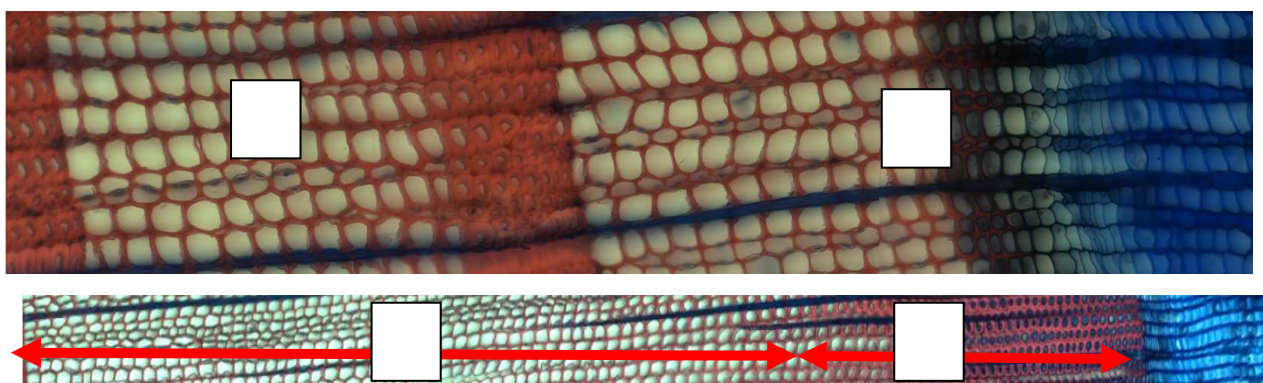
## Строение годичного кольца дерева. Ранняя и поздняя древесина.

Рост деревьев в толщину в течение года происходит неравномерно из-за периодической активности камбиального слоя, которая возобновляется весной и прекращается осенью (вегетативный период).

В пределах зон умеренного и холодного климата, где выражена смена сезонов года, у древесных растений, как правило, появляется один слой прироста за вегетационный период. На поперечных срезах эти слои хорошо заметны в виде колец [7].

У хвойных видов в начале периода роста формируются тонкостенные клетки с широкими полостями - «ранняя древесина». В конце периода роста образуются толстостенные клетки с узкими полостями. Этот слой клеток хорошо отличается от предыдущего более темным цветом и называется «поздней древесиной». Толщина клеточных стенок и радиус полостей связаны с тем, что в начале сезона интенсивность роста и водопроведение более интенсивные чем в конце сезона и поэтому ранняя древесина выполняет проводящую функцию, а поздняя древесина – механическую функцию [29].

Резкий переход между соседними кольцами и постепенный переход между ранней и поздней древесиной позволяет легко различать годичные кольца, что хорошо прослеживается на рисунке 14.



1 – сформированное годичное кольцо; 2 – формирующееся годичное кольцо.  
А – ранняя древесина; Б – поздняя древесина.

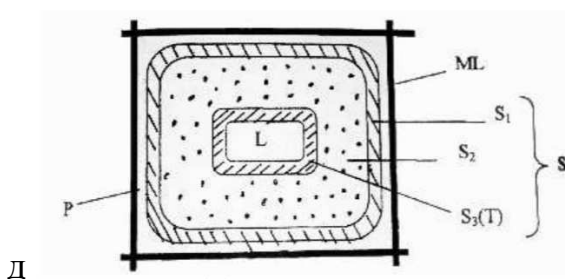
Рисунок 14 - Годичные кольца сосны обыкновенной

## Строение и химический состав клеточной стенки

Как было указано ранее, рост дерева в толщину осуществляется за счет деления клеток камбия. Каждая вновь образовавшаяся клетка проходит три стадии развития: увеличение поверхности (растяжение), формирование вторичной клеточной стенки, одревеснение (лигнификация). Все вновь образовавшиеся клетки соединяются между собой с помощью пектиновых веществ, которые образуют межклеточное вещество (ML). В новой клетке на межклеточное вещество откладывается тонкая первичная стенка (P), которая уже содержит целлюлозу [29].

В дальнейшем, происходит увеличение поверхности клетки, т.е. рост клетки до окончательных размеров путем растяжения первичной стенки (P). Далее, происходит формирование (утолщение) клеточной стенки. С внутренней стороны клетки за первичной стенкой формируется вторичная стенка (S), которая состоит из нескольких слоев, в которых содержится целлюлоза (в виде фибрилл) и гемицеллюлозы. Параллельно с процессом формирования клеточной стенки начинается процесс ее одревеснения за счет появления в клеточной стенке лигнина (лигнификация) (Рис.15).

Лигнин придает стенкам жесткость, прочность и гидрофобность. После окончания одревеснения (лигнификации) клетка отмирает. Лигнин появляется сначала в первичной стенке в углах клетки, затем в межклеточном веществе и всей первичной стенке, после чего постепенно лигнифицируется вторичная стенка [29].



S - вторичная стенка (S1 - наружный слой, S2 - средний слой, S3 - внутренний слой), P - первичная стенка, ML - межклеточное вещество.

Рисунок 15 - Строение клеточной стенки

### **1.3 Исследования по развитию клеточной структуры годичных колец за последнее время**

За последнее десятилетие можно выделить несколько направлений по исследованию сезонного развития клеточной структуры годичных колец деревьев в зависимости от: влажности почвы, температуры воздуха, возраста и положения дерева в пологе леса, высоты произрастания, нахождения в бескислородных условиях, вспышек насекомых, так же рассматриваются временные процессы развития.

Наибольший интерес сейчас вызывает зависимость формирования клеточной структуры от климатических показателей таких как: осадки, температура воздуха и влажность почвы.

В лесостепной зоне Хакасии на трех видах хвойных из различных топоэкологических условий выявили, что при разных условиях произрастания происходит значительная трансформация климатического сигнала, зависящая от вида. В основном на внешний сигнал реагирует камбиальная зона. При помощи гистометрических параметров и их сочетания у деревьев из разных условий, получили детальную информацию об условиях сезона роста и выявили «ключевые» интервалы сезона, климатические факторы которых можно оценить количественно [2].

В Прибайкалье, в течение 30-летних наблюдений, исследовали зависимость роста в высоту и по радиусу ствола сосны обыкновенной от климатических условий лесостепной зоны. Было установлено, что продолжительность периода линейного роста ствола составила в среднем 55, а радиального - около 80 суток. Ежегодные изменения прироста осевого побега и ствола по радиусу изменялись синхронно (корреляция - 0.68). Изменчивость прироста ствола по радиусу зависела в основном от изменений средней температуры за период его роста и влажности воздуха. Множественная корреляционная связь свидетельствовала о значительном влиянии на рост осевого побега сосны количества осадков в сентябре предыдущего года [15].

На примере кедра сибирского и лиственницы сибирской было показано что эти деревья различаются по реакции радиального роста ствола на температуру и осадки. Это объясняется тем, что формирование годичного слоя ксилемы у лиственницы зависит от периодов роста и работы хвои. В процессе роста молодой хвое необходима влажная и умеренно теплая погода, а ее работа более продуктивна при высокой температуре и умеренных осадках. У вечнозеленого кедра рост ксилемы на начальном этапе не ограничивается ростом молодой хвои, так как в значительной мере обеспечивается «работой» живой хвои предыдущих лет [9].

На юге Томской области при построении трехмерного графического представления прироста кедра сибирского в координатах температура - осадки было установлено что с ростом температуры индекс прироста при малых значениях осадков увеличивается [11].

Так же в Томской области рассмотрели влияние температуры и осадков на радиальный прирост деревьев сосны (*Pinus sylvestris L.*) в суходольных сосняках. Определили, что наибольшая ширина годичного кольца формируется при более низких температурах вегетационного периода и более высоких температурах зимы и весны, и большом количестве осадков летом (в основном июня) текущего гидрологического года. За столетний период (1900-2000 гг.) радиальный прирост деревьев сосны обыкновенной значимо зависел от температур апреля и сентября, и осадков июня во всех обследованных суходольных сосняках и хорошо объясняется сезонными особенностями ее физиологической и ростовой активности и сезонными изменениями почвенного климата на юге Западно-Сибирской равнины [19].

Реакция хвойных на изменение почвенной влаги изучалась на примере четырех видов деревьев в экспериментальных контролируемых условиях. Было определено, что снижение влагозапасов ниже влажности разрыва капилляров (ВРК) негативно отражается на росте и анатомическом строении молодых деревьев. Наиболее чувствительными к засухе видами являются сосна, кедр сибирский и лиственница сибирская, у которых при большом дефиците

почвенной влаги наблюдается уменьшение числа клеток, радиального диаметра и толщины клеточной стенки. Причем лиственница является самым чувствительным видом по размерам клеточной стенки, а сосна и кедр сибирский по радиальному размеру трахеид.

В условиях высокой влагообеспеченности деревья всех видов имели схожую реакцию, которая выражалась в увеличении числа клеток, толщины клеточной стенки и радиального диаметра по сравнению с годом до начала эксперимента. Отличную от всех видов реакцию проявляла лиственница сибирская: минимальное увеличение числа клеток при максимально возрастающей толщине клеточной стенки [18].

Так же на примере приморской сосны подвергшейся сезонной засухе были идентифицированы внутригодовые колебания анатомии трахеид и плотность древесины при помощи рентгеновской денситометрии стволовых ядер. При помощи этой модели была получена оценка числа клеток, объема клеток, клеточной массы и плотности древесины на еженедельном промежутке времени. Модель предсказала межгодовые вариаций числа клеток, ширины кольца и максимальной плотности древесины. Толщина клеточной стенки оставалась постоянной внутри и между годовыми кольцами, изменения в плотности древесины были в основном результатом изменений диаметра светового потока, как в модели, так и в анатомических данных. В модели, изменение количества воды для растений было определено в качестве основной движущей силы IADFs через прямое влияние на объем клеток. Этот комплексный подход моделирования показал потенциальную ценность для выявления универсальных закономерностей роста годичных колец и анатомических особенностей в широком климатическом градиенте [48].

В Архангельской области была проведена работа по выявлению особенностей формирования годичного прироста сосны в Архангельском лесничестве, произрастающей в четырех разных условиях увлажнения и определены годы с аномально большими и малыми условиями прироста.

Обнаружено 19 совпадений прироста в различных типах

лесорастительных условий за 75 лет. Исследования межгодовых различий прироста годичных колец сосны выявили согласованность в многолетнем росте и одинаковый отклик на изменения условий среды. На неблагоприятные условия сосна в разных условиях произрастания реагирует более синхронно, чем на оптимальные. Решающим фактором для развития радиального прироста является уровень солнечной активности предшествующего года. В годы заложения максимальных и минимальных радиальных приростов ее показатели отличаются незначительно. Солнечная активность оказывает большее влияние на прирост, чем прочие факторы [31,15].

Так же при исследовании деревьев, растущих в разных топоэкологических условиях были представлены результаты свидетельствующие о том, что древесные породы существенно трансформируют региональный климатический сигнал в изменчивости радиального прироста. Вместе с тем даже в сходных условиях произрастания (склон, пойма) хвойные и лиственные породы показывают видоспецифические особенности в климатическом отклике. С одной стороны, это расширяет возможность применения древесно-кольцевых хронологий для анализа зависимости роста от климатических изменений, а с другой, расширяет возможность более адекватной дендроклиматической реконструкции ведущих климатических переменных, используя сочетание разных древесно-кольцевых хронологий, где эти факторы значимы [3].

На рост годичного кольца на ряду с климатическими параметрами может оказывать влияние такой параметр как высота произрастания деревьев. В Польше и Словакии исследовали четыре вида хвойных деревьев (*Picea abies* (L.) Karst., *Larix decidua* Mill., *Abies alba* (L.) Karst., И *Pinus Mugo* (L.)) расположенных от 800 до 1550 м над уровнем моря. В работе провели оценку реакции роста на климат в зависимости от вида, высоты, показателей частоты и экологии местности. Ширина двадцати годичных колец коррелировала ( $P < 0,05$ ) с температурой июнь-июль, в то время как плотность поздней древесины коррелировала с температурами апрель - сентябрь. Высота участка и частота



колебаний роста были значимыми переменными в объяснении реакции роста на климат. Ответ на осадки увеличивался с уменьшением высоты. Корреляция темпов роста между летними температурами и годовыми была ниже для лиственницы европейской, чем для *Picea abies* [49].

В Италии установили что теплые условия привели к более раннему началу камбиальной активности и всех этапов дифференцировки деревьев *Pinus leucodermis* Ant примерно на 20 дней, в результате реакций продолжительность ксилогенеза увеличилась примерно на 23 дня. Температура воздуха при которой вероятность ксилогенеза была 0,5 была рассчитана по логистической регрессии. В обоих годах (2003 - 2004 гг.) пороги составили среднесуточные значения температуры 8.2 и 9.5 ° C соответственно. Весна 2003 была теплее, чем весна 2004 года, с температурой до 2.6 ° выше прошлых данных. Внутригодовая динамика увеличения ширины колец отличалась между годами, значительно более узкие кольца были образованы в 2004 году, чем в 2003 г. Эти различия были в основном связаны с размером клеток, потому что трахеиды ранней древесины в 2003 году были больше [39].

На примере бука европейского, дуба скального и сосны обыкновенной были определены сроки, продолжительность и скорость изменения радиального роста между видами и как они соотносятся с фенологией листа и динамикой неструктурных углеводов (NSC) в одинаковых условиях.

Рост Бука начался сразу после распускания почек, максимальный темп роста был, когда листья были зрелыми и содержание НСК было низким. Таким образом, радиальный рост бука сильно зависит от фотосинтеза листьев. У дуба, ранняя древесина быстро развивалась еще до распускания почек, что, вероятно, привело к уменьшению количества крахмала в стволе с апреля по июнь. Для сосны, рост начался до того, как иглы начали разворачиваться и еще отсутствовало снижения NSC. Для всех видов, на ширину кольца существенно влияет продолжительность роста, а не скорость роста [38].

При рассмотрении зависимости анатомического строения годичного кольца *Pinus sylvestris* L. от возраста и положения в пологе леса в таежной зоне

Карелии установили, что с увеличением возраста дерева (с 38 до 83 лет) ширина годичного кольца уменьшается на 32%, число рядов трахеид - на 23%, ширина зоны поздней древесины и число трахеидных рядов в ней - соответственно на 16 и 36%. При этом различия в доле участия поздней древесины в годичном кольце колеблются в пределах всего 3 - 7%.

Исследования показали, что с увеличением степени угнетения (от 1 к 5 классу роста) ширина годичного кольца уменьшается на 30%, число рядов трахеид - на 29%, ширина зоны поздней древесины и число трахеидных рядов в ней - соответственно на 14 и 36%. При этом доля участия поздней древесины в годичном кольце увеличивается на 19% [17].

В Колумбии ученые рассмотрели изменения в структуре годичных колец при пребывании в долгих бескислородных условиях. Было выявлено что *Prioria copaifera Griseb.* растущая на поймах реки Аtrato во время затопления изменяется пористость годичных колец и производится большее количество сосудов [45].

Были проведены ряд исследований, связанных с определением временных параметров образования годичных колец и скоростью образования клеток. Так в условиях Средней Сибири были изучены временные рамки процессов, ответственных за количество клеток, их радиальный диаметр и толщину стенки в годичном приросте древесины сосны обыкновенной в течение сезона вегетации.

На протяжении всего сезона, процессы производства камбием ранних и поздних трахеид, их радиальный рост и вторичное утолщение стенки происходят в разное время. Производство камбиальных клеток наблюдалось в июне и июле. Рост радиального диаметра трахеид ранней древесины происходил в основном в июне, трахеид поздней древесины - в июле. Развитие вторичного утолщения стенки ранней древесины клеток происходило в июне - июле, поздней древесины - в августе и в первой половине сентября. Гидротермальные условия этих месяцев существенно влияют на морфологические параметры трахеид. Каждый из процессов, реагирует на

факторы окружающей среды независимо друг от друга и имеет свои собственные оптимальные температуры [40].

Henri E. провел исследования по GFs, GLMS и Gams моделям используемым для описания сезонных изменений в количестве клеток в каждой из фаз дифференциации ксилемы и расчета сроков развития клеток у трех видов хвойных деревьев (пихта обыкновенная, сосна обыкновенная, и пихта белая). Внутригодовая динамика формирования древесины, включает в себя прохождение вновь произведенных клеток через три последовательных этапа дифференцировки (деление, расширение, и утолщение стенки), чтобы достичь окончательного функционального зрелого состояния, традиционно описывается для хвойных деревьев, как колоколообразные кривые S-образной формы.

Классический вид представленный "функцией Гомперца (GF)" был подвержен сомнению использованием двух новых подходов на основе параметрических обобщенных линейных моделей (GLMS) и обобщенных аддитивных моделей «управляемых данными» (Gams). Gams превзошла GFS и GL-модели при описании внутригодовой динамики формирования древесины, показывая два левых отклонения колоколообразной кривой для деления и расширения, а правое отклонение бимодальной кривой для утолщения. В течение сезона количество формирующихся клеток постепенно уменьшается, в то время как увеличение замедляется, а утолщение ускоряется. Эти модели соответствуют изменениям в клеточной анатомии внутри кольца дерева, которая позволяет разделить раннюю и позднюю древесины на две популяции отдельных клеток. Представленный новый статистический подход, обновляет понимание ксилогенеза, динамического биологического процесса, в котором скорость производства клеток в каждой фазе развития и время их пребывания в них создают сложные сезонные модели [43].

Во Франции, на плантации, недалеко от Нанси выделили доминантные, средние и подавленные деревья (пихта белая). Было выявлено, что социальный статус дерева может определять внутригодовую динамику роста, что приводит к дифференциальному ответу на условия окружающей среды.

Основные результаты камбиальной активности начались раньше, остановились позже и длились дольше и интенсивнее в доминантных деревьях, чем в средних и подавленных. Начало камбиальной активности, началось за 3 недели и распространилось на 90% деревьев, в то время как на прекращение потребовалось 6 недель. Было подсчитано, что около 75% изменчивости ширины годичных колец было связано со скоростью производства клеток и только 25% с ее продолжительностью. Продолжительность роста коррелировала с высотой дерева.

Эти результаты показывают, что, в закрытом хвойном лесу, к различиям в диаметре стволов привела скорость производства клеток ксилемы, а не продолжительность [42].

Так же во Франции, на трех видах хвойных пород создали модель кинетики развития клеток и определили важность продолжительности, скорости расширения клеток и утолщение клеточной стенки для структуры годичных колец.

Продолжительности увеличения клеток способствовало 75% изменений в диаметре клеток вдоль годичного кольца. Следовательно, изменение толщины клеточной стенки не связано с продолжительностью и скоростью утолщения стенки (33%), а скорее связано с изменением размера клеток (67%) [44].

Было проведено сравнение развития вторичной флоэмы и ксилемы в стеблях 200-летних деревьев сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris L.*) в течение вегетации. Деревья имели одинаковый возраст и рост, но отличались по количеству клеток ксилемы в годовом приросте. Выяснили, что с увеличением скорости роста диаметра ствола процент функционирующих ситовидных клеток и дифференцированных трахеид в общем количестве живых клеток в стволе так же увеличивается. Когда зона дифференциации ксилемы достигла максимальной ширины, доля ситовидных клеток изменилась с 26 до 29%. Число смоляных каналов и содержание радиальных лучей в ксилеме уменьшилось, а площадь поперечного сечения стенок ранних и поздних трахеид увеличилась. Величина радиальной паренхимы во внутренней коре

уменьшилась, в то время как осевой паренхимы увеличилась. Во всех деревьях объем во флоэме паренхимных клеток был минимальный в середине сезона роста. В зависимости от периода вегетации и скорости роста дерева в диаметре, количество живых клеток во флоэме было 55-69% от общего объема ствола [1].

Павлов И. Н. и др. установили, что на радиальный рост деревьев влияют вспышки насекомых, так была найдена новая закономерность в ответной реакции ксилемы *Pinus sibirica*, *Picea obovata*, *Abies sibirica*, *Pinus sylvestris* L. на их дефолиацию сибирским шелкопрядом. Она заключается в том, что увеличению радиального прироста в период активного восстановления жизнеспособности деревьев предшествует рост площади трахеид (коэффициент корреляции: 0,59 - 0,97;  $p < 0,05$ ). Отмеченная зависимость вызвана: а - улучшением условий роста (освещение) в результате гибели рядом растущих деревьев; б - увеличением количества влаги в хвое и лубе; в - первоочередным восстановлением органов, определяющих дальнейший рост и развитие. Установленная закономерность успешно использована для идентификации периодов массового размножения листогрызущих насекомых в ретроспективе [20].

Таким образом, в большинстве работ проанализирована зависимость развития годичных колец от погодных условий и внешних факторов, но нет работ по оценке синхронности развития клеточных структур у разных деревьев в течение вегетационного сезона.

## Глава 2 Материалы и методы

### 2.1 Объект исследования

*P. sylvestris* является одной из ценнейших хвойных пород и наиболее широко распространенный лесообразующий вид в России, который играет важную экономическую и средообразующую роль [5].

Достигая 35–40 м в высоту и 1 м в окружности ствола, сосна относится к деревьям первой величины. Сосна обыкновенная является быстрорастущей породой. Максимальный прирост в высоту на лучших почвах наступает в возрасте 15–20 лет, на худших — в 25 лет. В возрасте 40–50 лет прирост в высоту замедляется, а затем вообще прекращается, но прирост по диаметру дерева происходит в течение всей жизни. Сосна доживает до 300–350 лет, редко до 400 лет и более [23].

Данный вид хвойных широко распространен в Сибири и Европе. Это широко распространенное дерево Евразии. Его можно встретить от Испании и Великобритании на восток до р. Алдан и р. Амура в Сибири. На севере дерево произрастает до Лапландии, а на юге встречается в Китае и Монголии. Образует, как чистые насаждения, так и совместные с другими хвойными, дубом, березой и осинкой.

В Сибири занимает ареал площадью около 5,7 млн. км<sup>2</sup>. Наиболее крупные сосновые массивы сосредоточены в бассейне р. Ангары, в верховьях Иртыша, Оби, Подкаменной Тунгуски. В северной части ареала распространение сосны поднимается на высоту до 1000 м над уровнем моря, а на юге – до 1500 м над уровнем моря [23, 28, 34].

К климату *P. sylvestris* нетребовательна и приспособлена к различным температурным условиям. Она растет в суровом климате Заполярья и в знойных степях Казахстана. Мало требовательна к плодородию и влажности почвы (мезоксерофит, олиготроф). Способна переносить сильные засухи и высокую сухость воздуха и почвы, на которых не могут расти не только другие древесные породы, но даже травянистые растения. На сухих и бедных почвах

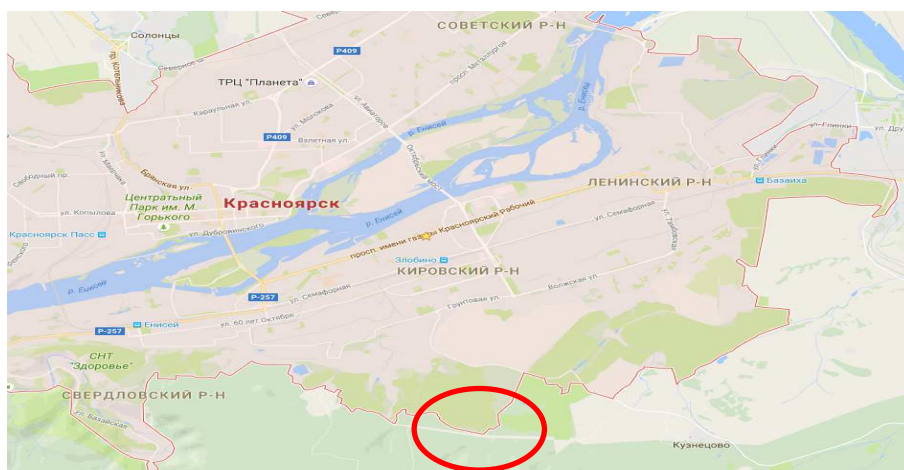
часто образует чистые насаждения – боры. Не страдает от поздних весенних заморозков и может поселяться на открытых пространствах. К почвенному плодородию также нетребовательна. Она растет на бедных и сухих песчаных почвах, на каменистых породах в горах и торфяно-болотных почвах. Лучше всего развивается на супесчаных и легкосуглинистых почвах, а также на деградированных черноземах.

Однако, сосна обыкновенная требовательна к свету, являясь светолюбом. Она хорошо возобновляется на лесосеках и пожарищах, как основной лесообразователь широко используется в лесокультурной практике (порода-пионер) [23, 28].

## 2.2 Сбор материала

Образцы деревьев *P. sylvestris* были отобраны в пригороде г. Красноярска, в районе Кузнецовского плато (3,84 км от села Кузнецово) (широта: 55.951497, долгота: 92.968176) на высоте 263.6 м над уровнем моря. Рельеф местности гористый, лес березово-сосновый, разнотравный, с сомкнутостью крон 70%. Почвы данной местности черноземные.

Рисунок 16 - Место взятия проб древесины *P. sylvestris*



За период июнь-сентябрь, даты сбора проб представлены в таблице 7, было собрано и зафиксировано 140 проб древесины с 20 деревьев.

Таблица 7 - Даты сбора проб древесины

Июнь	Июль	Август	Сентябрь
26.06.2016	3.07.2016	3.08.2016	14.09.2016
	10.07.2016		
	20.07.2016		
	27.07.2016		

Методика сбора образцов древесины методом высечек.

На местности было произвольно выбрано 2 группы деревьев (по 10 деревьев в группе). Сбор проб осуществлялся по спирали с двух противоположных сторон дерева. С одного дерева было получено по 8 образцов (1 дерево = 2 высечки за 1 день).

Убрав с выбранного участка отмершую древесину, при помощи долота, перпендикулярно поверхности дерева выдалбливаем квадрат глубиной 1,5 см. Под получившимся квадратом, делаем высечку, вбивая долото под углом 45 градусов. Далее, вставляем долото в верхнюю часть квадрата и сдвигаем его вниз в сделанную высечку. Полученные образцы фиксируем в емкостях со спиртом, водой и глицерином 1:1:1 и маркируем (Рис.17).



Рисунок 17 - Схема взятия проб древесины методом высечек



### **2.3 Подготовка образцов для микроскопии**

Для изучения клеточной структуры формирующихся годовичных колец, мы изготовили тонкие срезы образцов древесины (микротомные препараты).

Микротомный препарат – это тонкий срез древесины, заключённый между предметным и покровным стёклами в какую-либо оптически прозрачную среду.

Срезы толщиной в пределах 50-60 микрон производятся на установке микротом MICROM HM 450. Ориентируем образец так, чтобы продольная ось трахеид (волокна) была перпендикулярна плоскости среза.

Полученные срезы промывали в дистиллированной воде и окрашивали красителями astra blue и сафранин. Окрашивание проводилось по 5 минут каждым красителем. Образцы после окраски промывались в воде (для лучшего промывания оставляли на сутки в воде).

Далее срезы заключали в глицерин между предметным и покровным стёклами. Микротомные препараты маркировались согласно номерам деревьев и дням взятия проб.

После такого окрашивания структуры клеток окрашиваются в синий и красный цвета. Лигнифицированные клеточные стенки окрашиваются сафранином в красный цвет, не лигнифицированные (формирующиеся) astra blue в синий цвет.

### **2.4 Измерение гистометрических параметров образцов**

Измерение структуры годовичных колец *P. sylvestris* проводилось с использованием световой микроскопии AxioImager.D1. Были использованы: компьютерная программа AxioVision (фирма - изготовитель микроскопа и программы Карл Цейсс), специализированный пакет прикладных программ авторской разработки («SuperMoment», «Lineyka», «ProcessorKR» (П.П. Силкин)), пакет программ Microsoft Office.

Измерения радиального размера люмена (Lu), толщины клеточной стенки (W) и толщины двойной клеточной стенки (WW) проводились при 20-ти

кратном увеличении готовых срезов, на которых четко прослеживалась клеточная структура (Рис.18). В основе измерения расстояния лежал подсчет количества точек между концами измеряемого отрезка с последующим умножением их количества на размер точки изображения. Полученное произведение равно искомому расстоянию (микрометры).

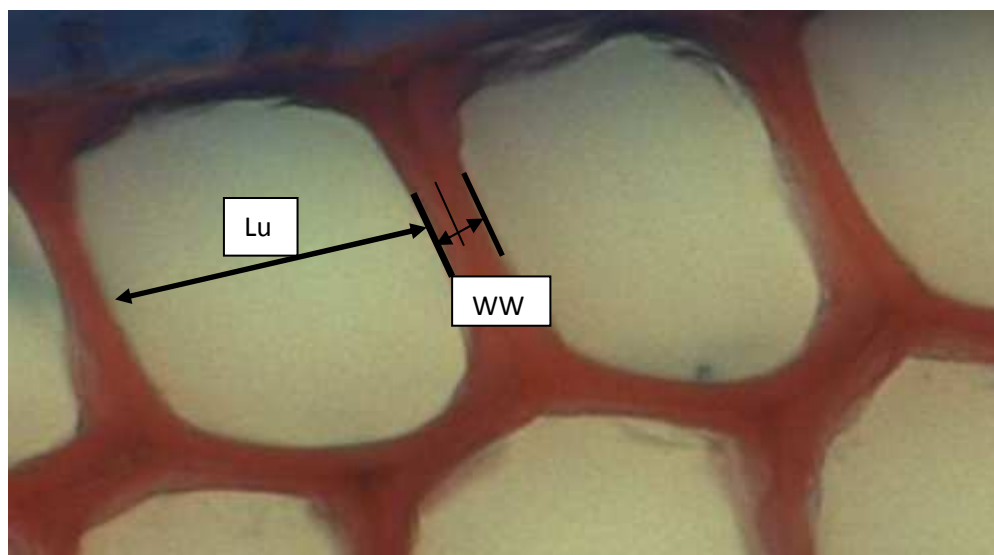


Рисунок 18 - Измеряемые клеточные параметры

Измерение клеточных структур проводилось по произвольно выбранным пяти радиальным рядам годичного кольца, начиная от ранней древесины к поздней. Полученные данные автоматически записываются программой, которые в дальнейшем преобразуются в сводную таблицу Excel.

Так как деревья содержат разное количество клеток в рядах годичного кольца, то для возможности построения средней трахеидограммы и для проведения сравнительного анализа динамики изменения клеточной структуры в группе деревьев применяется процедура стандартизации числа клеток в годичном кольце к заданному их количеству.

Нами была использована процедура нормировки путём добавления клеток в ряды и «растяжения» трахеидограммы вдоль горизонтальной оси. Исходная последовательность клеточных размеров в радиальном ряду длиной  $N$  превращается в ряд длины  $M$  повторением каждого члена исходной последовательности  $Nst$  раз.

$$M = NNst.$$

$Nst$  – количество клеток, которое должно быть в ряду после стандартизации

В получившемся ряду длиной  $M$  выделяются подпоследовательности длиной  $N$  и для каждой из них вычисляется среднее значение клеточных размеров. В итоге, получается стандартизированная трахеидограмма длиной  $Nst$ . В зависимости от задачи исследователя и определяется число  $Nst$ . Так как мы проводили сравнительный анализ годовых колец разных деревьев, значение  $Nst$  было максимальное количество клеток в ряду среди исследуемых годовых колец [27].

## Выводы

1. Было проведено сезонное изъятие образцов древесины в процессе развития в период с 26.06.2016 по 14.09.2016.

2. При помощи программ Lineyka и ProcessorKR были получены данные по клеточной структуре (по размерам трахеид и толщине клеточных стенок) 56 годичных колец *P. sylvestris*. В результате обработки этих данных были построены трахеидограммы, по которым можно определить максимальные и минимальные размеры толщины клеточной стенки и радиального размера клеток. Это позволяет проводить оценку развития клеточных структур на разных этапах формирования годичного кольца в течение вегетационного сезона с точностью до одной клетки.

3. Развитие клеточной структуры *P. sylvestris* (как D, так и W) у разных деревьев в течение вегетационного периода проходит синхронно. Это доказывает:

1) Качественный анализ трахеидограмм гистометрических параметров клеток (W и D) годичных колец *P. sylvestris* показал, что изменения размеров данных параметров в течение вегетационного периода значительно схожи.

2) Анализ процентного изменения соотношения клеток всех зон формирующегося годичного кольца по датам взятия проб показал синхронное увеличение количества лигнифицированных клеток и уменьшение числа клеток зоны растяжения и камбиальной зоны у всех деревьев *P. sylvestris*.

3) При оценке количественной связи развития клеточных структур (W и D) годичного кольца *P. sylvestris*, с помощью коэффициента корреляции, была выявлена очень сильная линейная связь в изменении как толщины клеточной стенки, так и радиального размера клеток на всех этапах развития годичного кольца ( $r = 0,8 - 0,9$ ).

## Список литературы

1. Астраханцева Н. В. Морфологические изменения в структуре ксилемы и флоэмы в стволах деревьев сосны обыкновенной разной скорости роста / Н. В. Астраханцева, Г. Ф. Антонова // Структурные и функциональные отклонения от нормального роста и развития растений под воздействием факторов среды. – 2011. – С. 16–21.
2. Бабушкина Е. А. Влияние климатических факторов на клеточную структуру годичных колец хвойных, произрастающих в различных топоэкологических условиях лесостепной зоны Хакасии / Е. А. Бабушкина, Е. А. Ваганов, П. П. Силкин // Journal of Siberian Federal University. Biology. – 2010.–№ 2. – С. 159–176.
3. Бабушкина Е. А. Трансформация климатического отклика в радиальном приросте деревьев в зависимости от топоэкологических условий их произрастания / Е. А. Бабушкина, А. А. Кнорре, Е. А. Ваганов, М. В. Брюханова // География и природные ресурсы. – 2011. – № 1. – С. 159–166.
4. Баженова И. О. Ландшафтно-климатические типы систем экзогенного рельефообразования субаридных регионов юга Сибири / И. О. Баженова // География и природные ресурсы. – 2006. – № 4. – С. 57–65.
5. Бобров. Е. Г. Лесообразующие хвойные СССР / Е. Г. Бобров. – Ленинград: Наука, 1978. – 188 с.
6. Ваганов Е. А. Экологическая биофизика / Е. А. Ваганов, А. В. Шашкин, В. И. Харук. – Москва: Логос, 2002.– Т.2. – 359 с.
7. Ваганов Е. А. Анализ роста дерева по структуре годичных колец / Е. А. Ваганов, И. А. Терсков. – Новосибирск: Наука, 1977. – 92 с.
8. Ваганов Е. А. Влияние климатических факторов на прирост и плотность древесины годичных колец ели и сосны в горах Северной Италии / Е. А. Ваганов, М. В. Скомаркова, Э.-Д. Шульце, П. Линке // Лесоведение. – 2007. – № 2. – С. 37–44.

9. Велисевич С. Н. Влияние климатических факторов на радиальный рост кедра и лиственницы в экотопах с различной влажностью почвы на юге Западной Сибири / С. Н. Велисевич, О. В. Хуторной // Journal of Siberian Federal University. Biology. – 2009. – № 1. – С. 117–132.

10. Вернодубенко В. С. Особенности формирования ранней и поздней древесины сосны на торфяных почвах / В. С. Вернодубенко // Лесной журнал. – 2014. – №1 (337). С. 54–61.

11. Волкова М. А. Влияние климата на прирост кедра сибирского на юге Томской области / М. А. Волкова, А. И. Кусков, В. Д. Несветайло // Оптика атмосферы и океана. – 2006. – №11. С. 976–979.

12. Всероссийский научно - исследовательский институт гидрометеорологической информации - мировой центр данных [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <http://meteo.ru/>

13. Гамалей Ю. В. Цитологические основы дифференциации ксилемы / Ю. В. Гамалей. – Ленинград: Наука, 1972. –144 с.

14. Ерегина С. В. Влияние геофизических факторов среды на радиальный прирост хвойных / С. В. Ерегина // Вестник научных конференций. – 2016. – № 6-2. – С. 31–35.

15. Забуга В. Ф. Влияние факторов внешней среды на рост ствола сосны обыкновенной в лесостепном Предбайкалье / В. Ф. Забуга, Г. А. Забуга // Хвойные бореальной зоны. – 2006. – С. 86–95.

16. Киселев В. Н. Хвойные леса Беларуси в современных климатических условиях / В. Н. Киселев, Е. В. Матюшевская, А. Е. Яротов. – Минск: Право и экономика, 2010. – С. 11–25.

17. Кищенко И. Т. Анатомическое строение годичного кольца деревьев PINUS SILVESTRIS L. разного возраста и положения в пологе леса в таежной зоне / И. Т. Кищенко // Хвойные бореальные зоны. – 2015. – №5. – С. 217–220.

18. Кузьмин С. Р. Реакция хвойных на изменение почвенной влаги / С. Р. Кузьмин, Н. А. Кузьмина, Т. В. Пономарева, Г. В. Кузнецова // Хвойные бореальной зоны. – 2010. – № 1. – С. 108–114.
19. Николаева С. А. Климатогенная реакция деревьев сосны на юге Томской области / С. А. Николаева, Д. А. Савчук // Journal of Siberian Federal University. Biology. – 2008. – №4. – С. 400–413.
20. Павлов И. Н. Формирование годичных колец у основных хвойных лесообразующих пород Сибири после дефолиации кроны *Dendrolimus superans sibiricus tschetv* / И. Н. Павлов, А. А. Агеев, О. А. Барабанова // Хвойные бореальной зоны. – 2009. – № 2. – С. 161–172.
21. Паутов А. А. Морфология и анатомия вегетативных органов растений: учебник / А. А. Паутов. – Санкт-Петербург: Изд-во Санкт-Петербургского университета, 2012. – 336 с.
22. Погода и климат [Электронный ресурс]. - Режим доступа: <http://www.pogodaiklimat.ru/climate/29570.htm>
23. Правдин. Л. Ф. Сосна обыкновенная / Л.Ф. Правдин – Москва: Наука.–1964.
24. Рябовол С. В. Флора г. Красноярска (анализ, синантропные изменения, охрана) / С. В. Рябовол // Флора и растительность Сибири и Дальнего Востока.– Красноярск, 2011. – Т. 1.
25. Рябовол С. В. Растительность г. Красноярска / С. В. Рябовол // Современные проблемы науки и образования. – Красноярск, 2013. – № 1.
26. Силкин П. П. Методы исследования регистрирующих структур / П. П. Силкин // Методы исследования клеточной структуры годичных колец. Приготовление микротомных препаратов. – Красноярск: Сибирский федеральный университет, 2007. – С. 13 – 23.
27. Силкин П. П. Методы многопараметрического анализа структуры годичных колец хвойных: Монография / П. П. Силкин.– Красноярск СФУ, 2010.
28. Синадский Ю. В. Сосна. Её вредители и болезни / Ю. В. Синадский. – Москва : Наука, 1983. – 344 с.

29. Терентьева Э. П. Химия древесины, целлюлозы и синтетических полимеров: учебное пособие / Э. П. Терентьева, Н. К. Удовенко, Е. А. Павлова. – Санкт-Петербург, 2015. – Том 2.– 83 с.

30. Тишин Д. В. Дендрэкология. Методика древесно-кольцевого анализа: учебно-методическое пособие. – Казань: Казанский университет, 2011. – 33 с.

31. Тюкавина О. Н. Черты единства в приросте сосны при разных условиях произрастания в Архангельском лесничестве / О. Н. Тюкавина, С. В. Лежнева // Биология. – 2014. – С. 98–110.

32. Тюкавина О. Н. Температурный режим сосны обыкновенной в условиях г. Архангельска / О. Н. Тюкавина // Arctic environmental research. – 2015. – № 2. – С. 73–79.

33. Федеральное государственное бюджетное учреждение "Среднесибирское управление по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды" [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <http://meteo.krasnoyarsk.ru/%D0%9E%D0%B1%D0%B7%D0%BE%D1%80%D1%8B/tabid/175/Default.aspx>

34. Шейкина О. В. Генетическая изменчивость и дифференциация суходольной и болотной ценопопуляций сосны обыкновенной в республике Марий [Электронный ресурс] / О. В. Шейкина, Ю. П. Демаков, Ю. Ф. Гладков // электронный научный журнал КубГАУ. – 2013. – №94(10).–Режим доступа: <http://cyberleninka.ru/article/n/geneticheskaya-izmenchivost-i-differentsiatsiya-suhodolnoy-i-bolotnoy-tsenopopulyatsiy-sosny-obyknovennoy-v-respublike-mariy-el>

35. Эзау К. Анатомия семенных растений / К. Эзау. – Москва: МИР, 1980. – Том 1. – 282 с.

36. Эзау К. Анатомия семенных растений / К. Эзау. – Москва: МИР, 1980. – Том 2. – 400 с.

37. Яценко-Хмелевский А. А. Основы и методы анатомического исследования древесины / А. А. Яценко-Хмелевский. – Москва: академия наук СССР, 1954. – 337 с.



38. Alice Michelot. Comparing the intra-annual wood formation of three European species (*Fagus sylvatica*, *Quercus petraea* and *Pinus sylvestris*) as related to leaf phenology and non-structural carbohydrate dynamics / Alice Michelot // Tree Physiology. – Canada, 2012. – № 32. – P. 1033–1043.
39. Annie Deslauriers. Cambial phenology, wood formation and temperature thresholds in two contrasting years at high altitude in southern Italy / Annie Deslauriers // Tree Physiology. – Canada, 2008. – № 28. – P. 863–871.
40. Antonova G. F. Seasonal distribuyion of processes responsible for radial diameter and wall thickness of scots pine tracheids / G. F. Antonova, V. V. Stasova // Сибирский лесной журнал. – 2015. – № 2. – P. 33–40.
41. Changfeng Sun. Climate Response of Tree Radial Growth at Different Timescales in the Qinling Mountains / Changfeng Sun, Yu Liu // Plose one. – 2016. – P. 1–14.
42. Cyrille B. K. Rathgeber. Cambial activity related to tree size in a mature silver-fir plantation / Cyrille B. K. Rathgeber // Annals of Botany. – 2011. – P. 429–438.
43. Henri E. Cuny. Generalized additive models reveal the intrinsic complexity of wood formation dynamics / Henri E. Cuny // Journal of Experimental Botany. – 2013. – № 7. – P. 1983–1994.
44. Henri E. Cuny. Kinetics of tracheid development explain conifer tree-ring structure / Henri E. Cuny // New Phytologist. – 2014. – P. 1231–1241.
45. Janeth López. Flood-promoted vessel formation in *Prioria copaifera* trees in the Darien Gap, Colombia / Janeth López // Tree Physiology. – Canada, 2014. – № 34. – P. 1079–1089.
46. Patrick Fonti. Temperature - induced responses of xylem structure of *Larix sibirica* (*Pinaceae*) from the Russian Altay/ Patrick Fonti // American Journal of Botany. – 2013. – P. 1332–1343.
47. Peter b Kitin. Anatomy of the vessel network within and between tree rings of *fraxinus lanuginosa* (*oleaceae*) / Peter b Kitin, Tomoyuki Fujii, Hisashi Abe // American Journal of Botany. – 2004. – P. 779–788.

48. Sarah Wilkinson. Biophysical modelling of intra-ring variations in tracheid features and wood density of *Pinus pinaster* trees exposed to seasonal droughts / Sarah Wilkinson // *Tree Physiology*. – Canada, 2015. – № 35. – P. 305–318.

49. Ulf Buntgen. Growth responses to climate in a multi-species tree-ring network in the Western Carpathian Tatra Mountains, Poland and Slovakia / Ulf Buntgen // *Tree Physiology*. – Canada, 2007. – № 27. – P. 689–702.

50. Wei Liang. Climate signals derived from cell anatomy of *Scots pine* in NE Germany / Wei Liang // *Tree Physiology*. – 2013. – № 33(8).

# Приложение А

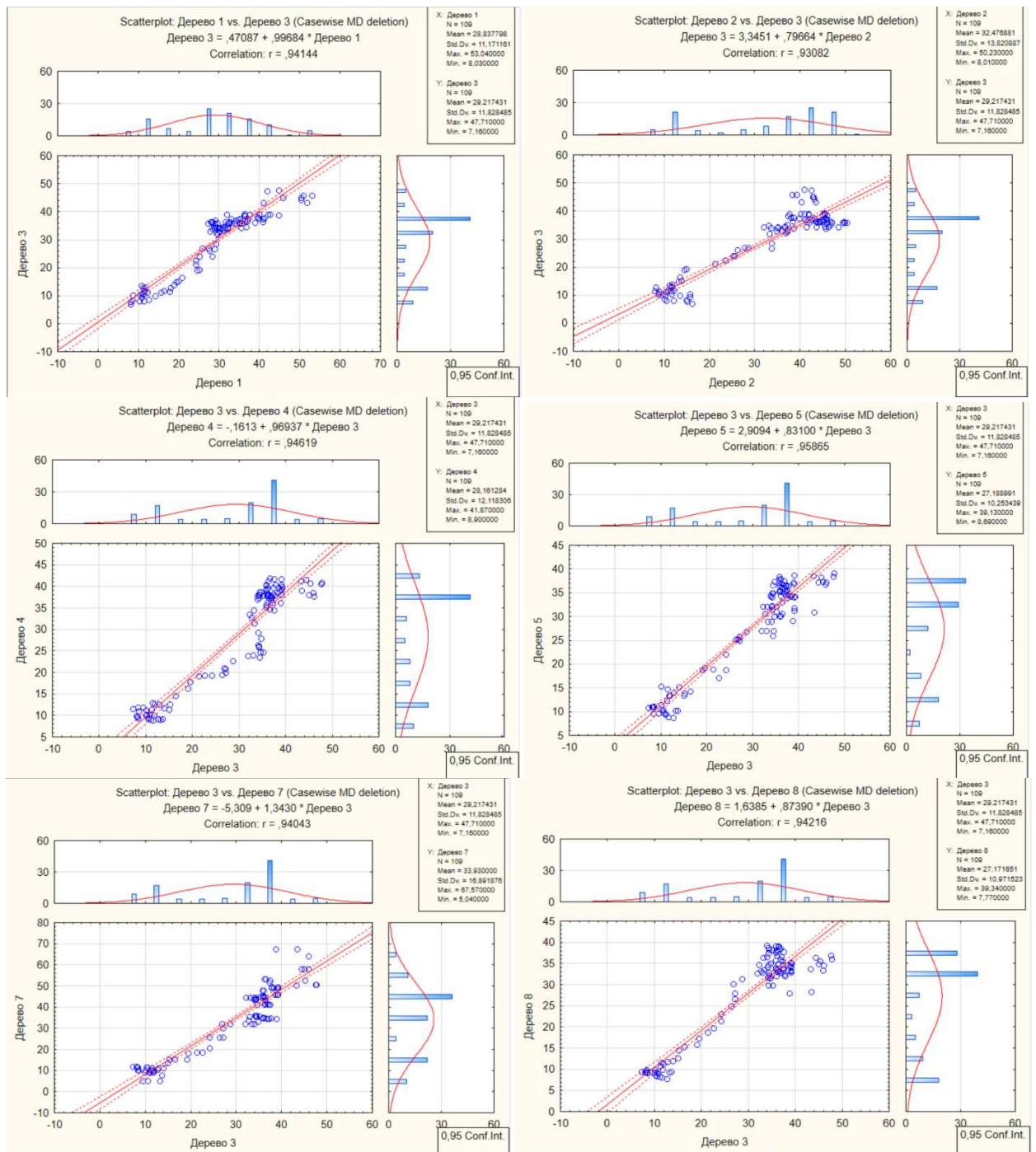


Рисунок А.1 – Корреляция D у разных деревьях *P. sylvestris* 26.06.2016

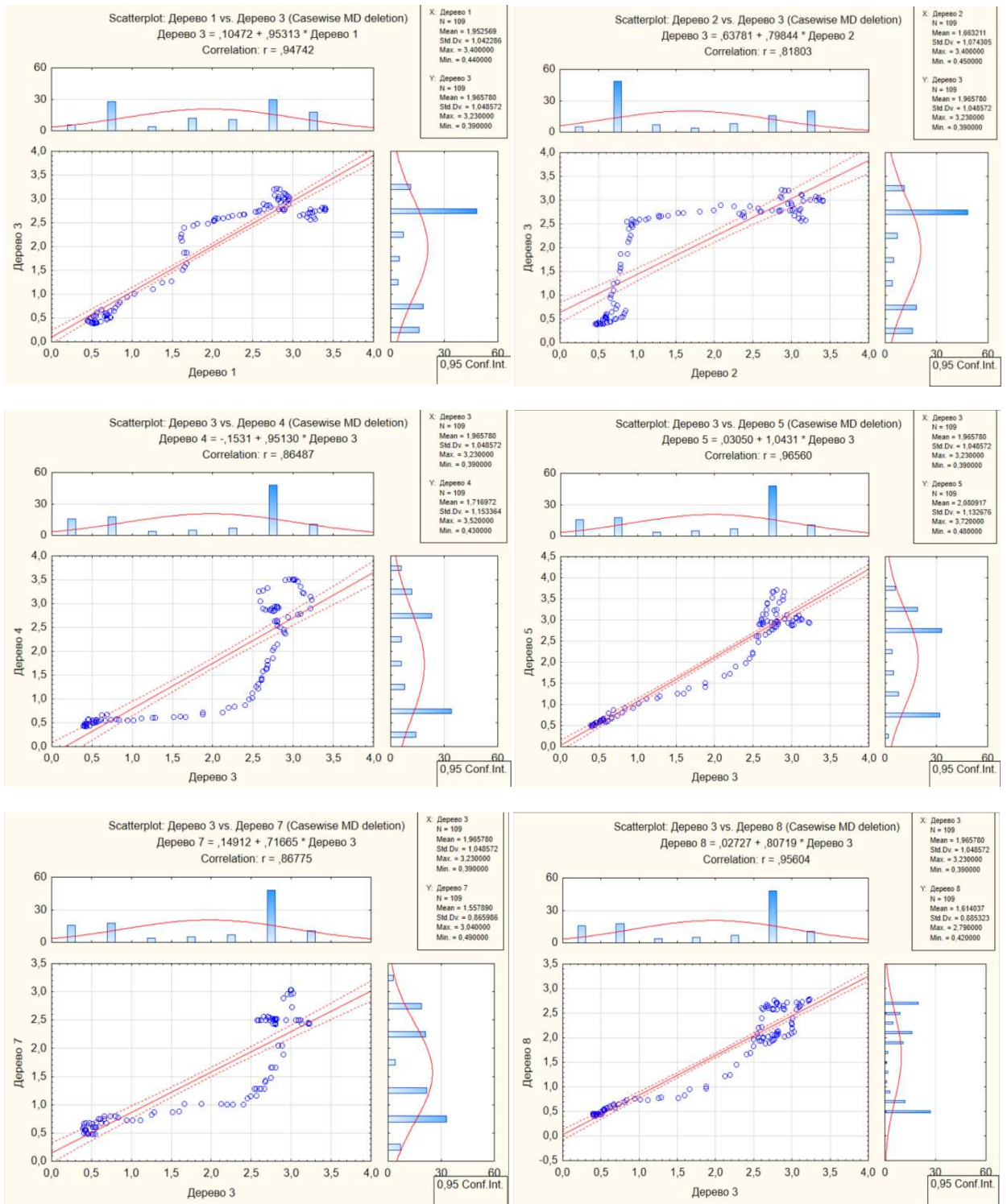


Рисунок А.2 – Корреляция W у разных деревьев *P. sylvestris* 26.06.2016

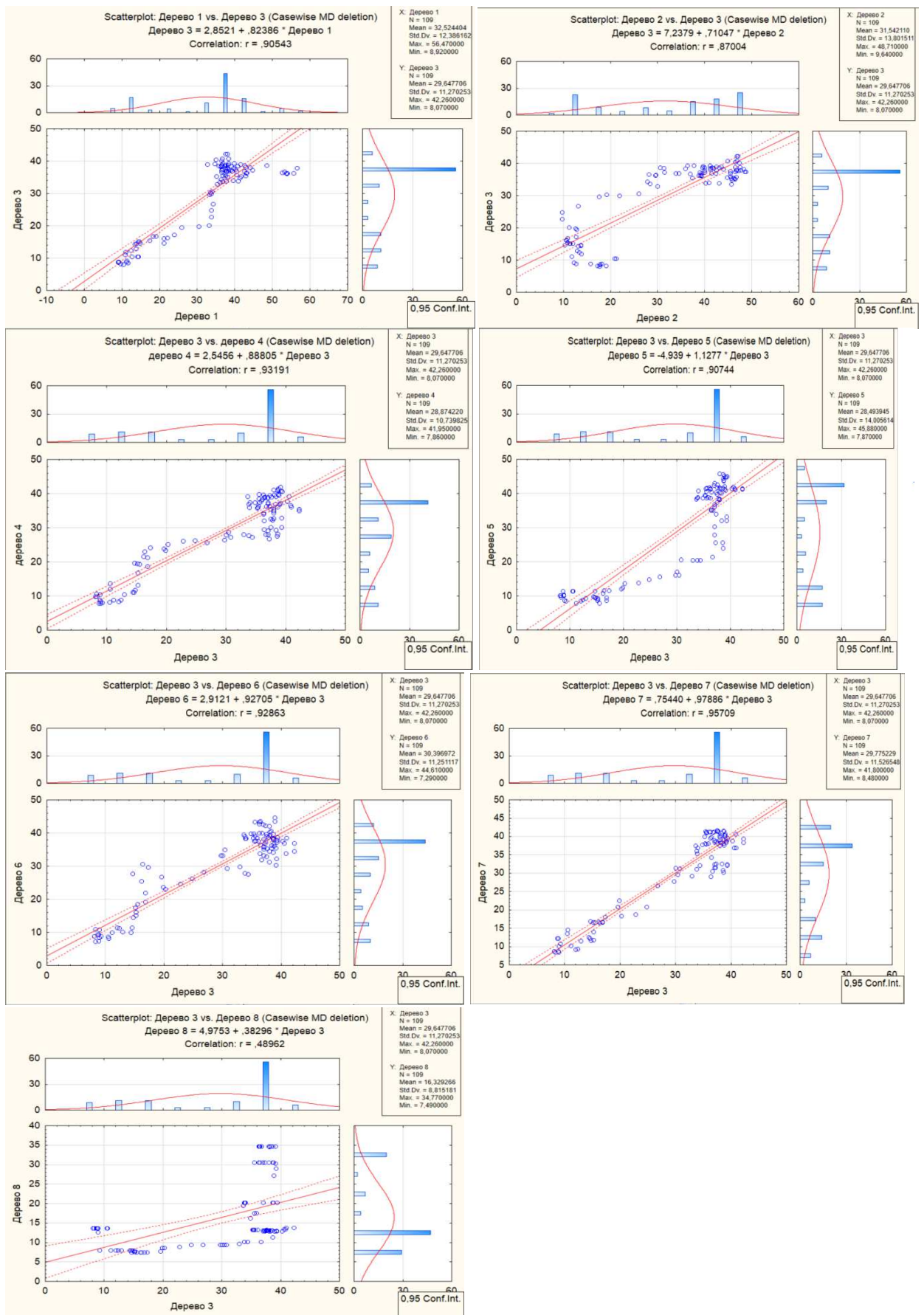


Рисунок А.3 – Корреляция D у разных деревьях *P. sylvestris* 3.07.2016

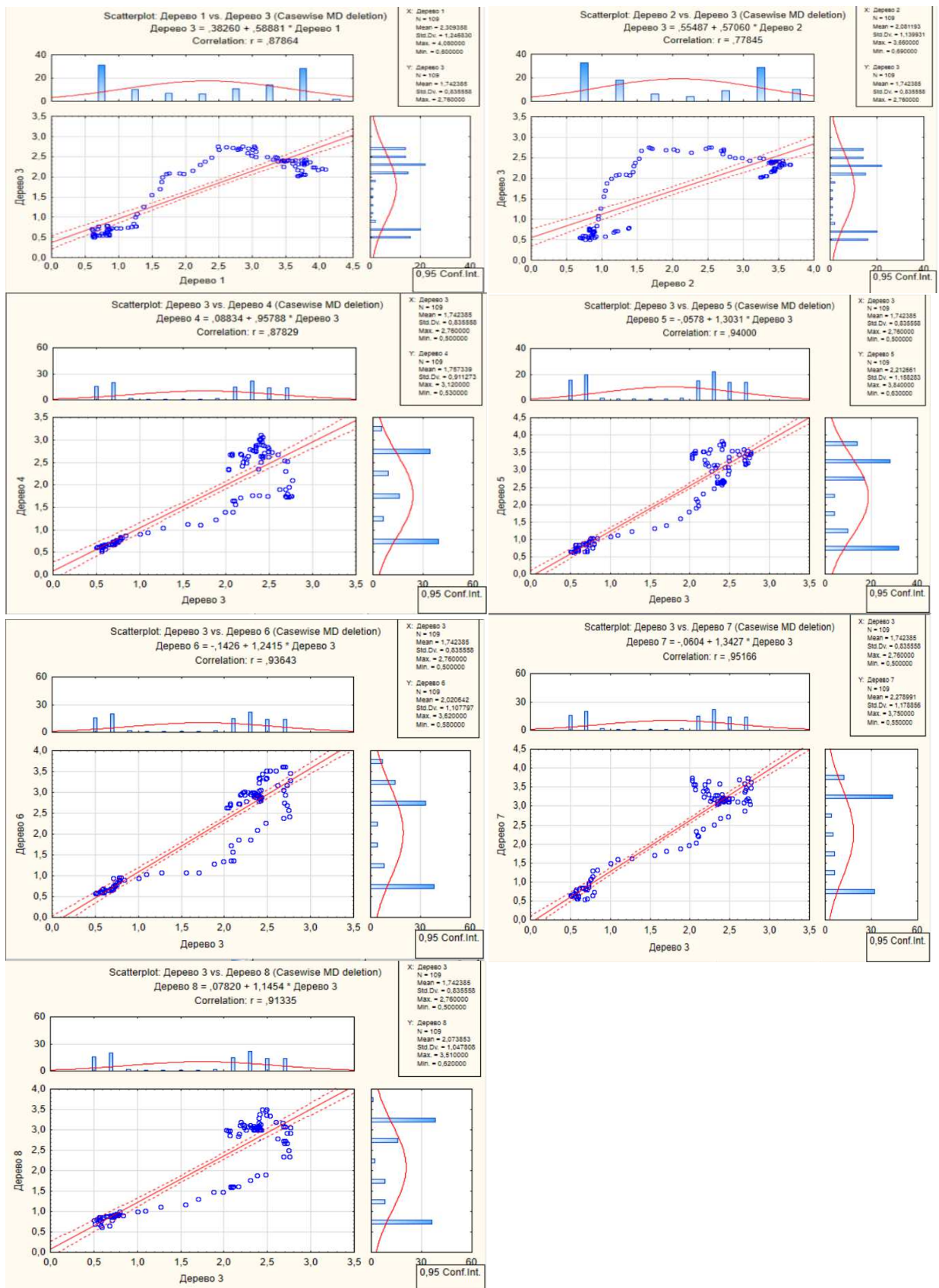


Рисунок А.4 – Корреляция W у разных деревьях *P. sylvestris* 3.07.2016

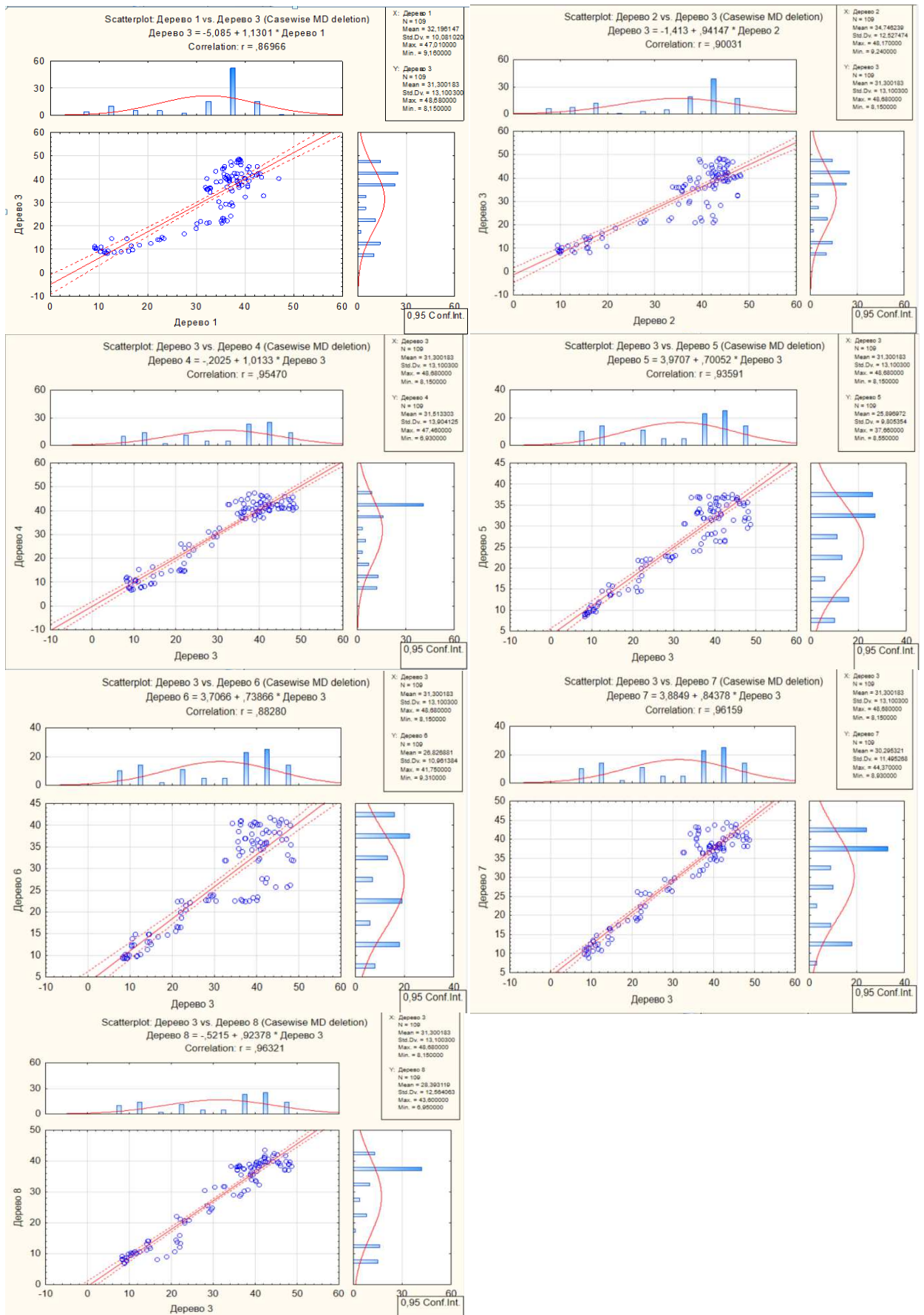


Рисунок А.5 – Корреляция D у разных деревьях *P. sylvestris* 10.07.2016

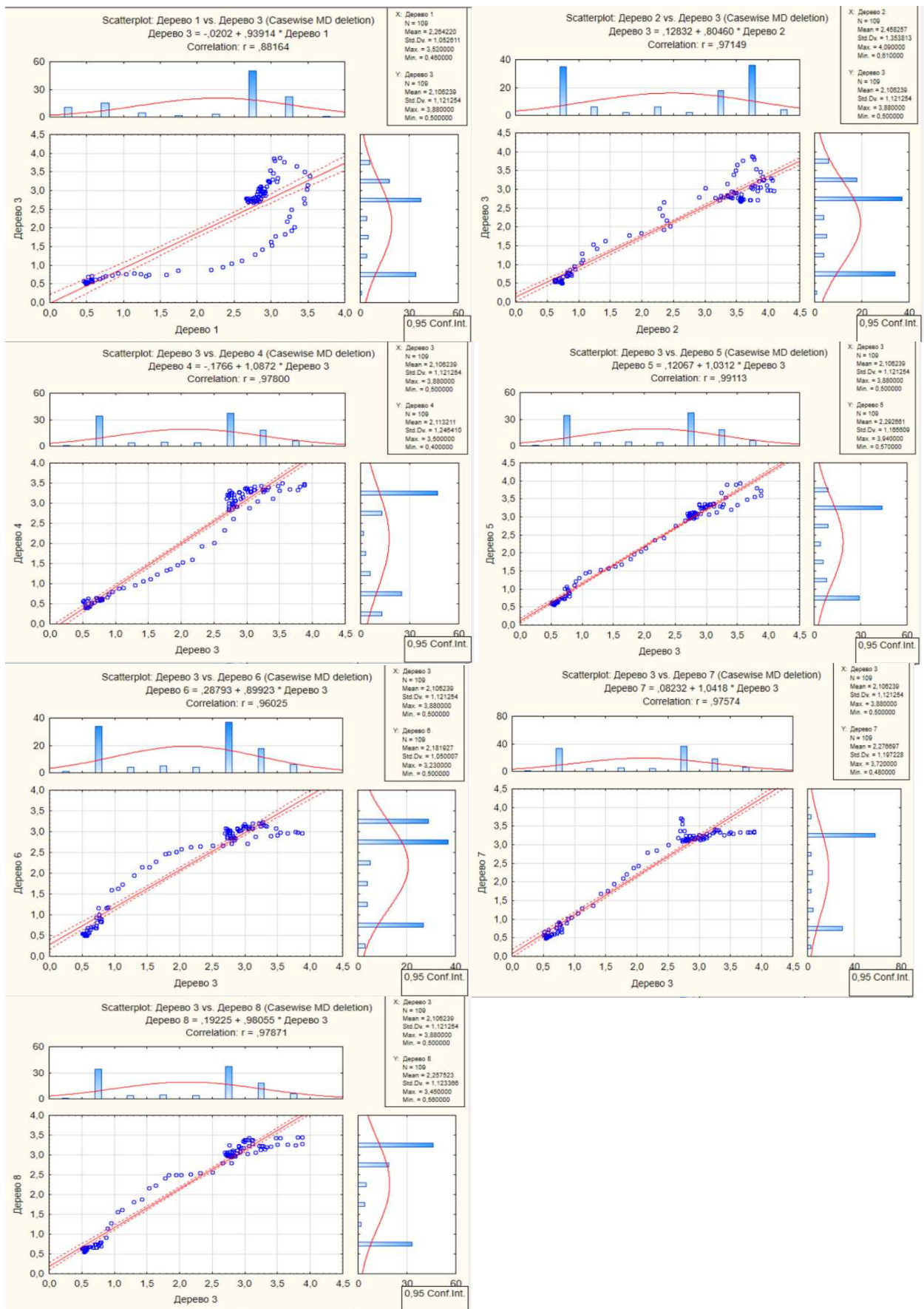


Рисунок А.6 – Корреляция W у разных деревьях *P. sylvestris* 10.07.2016



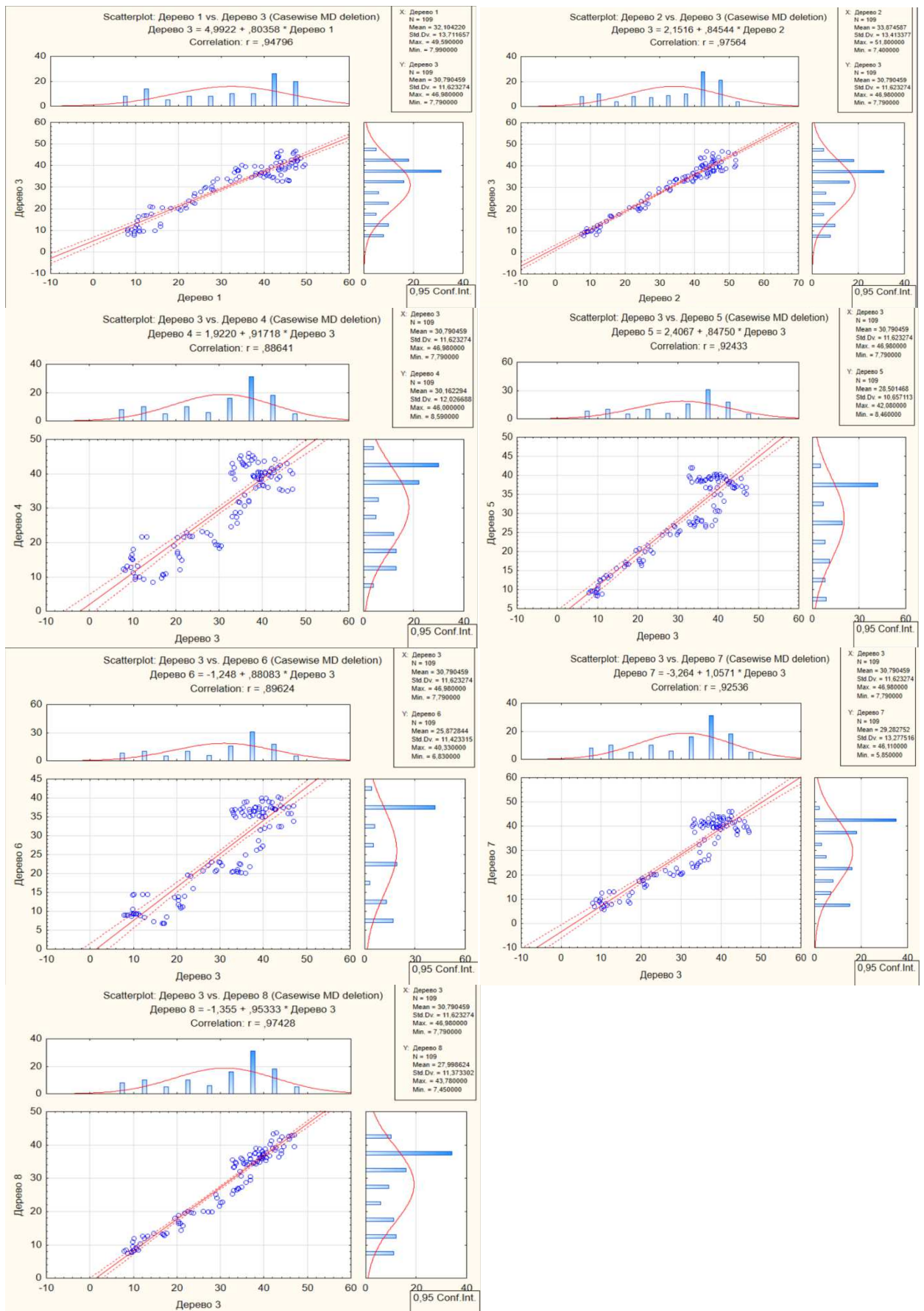


Рисунок А.7 – Корреляция D у разных деревьев *P. sylvestris* 20.07.2016

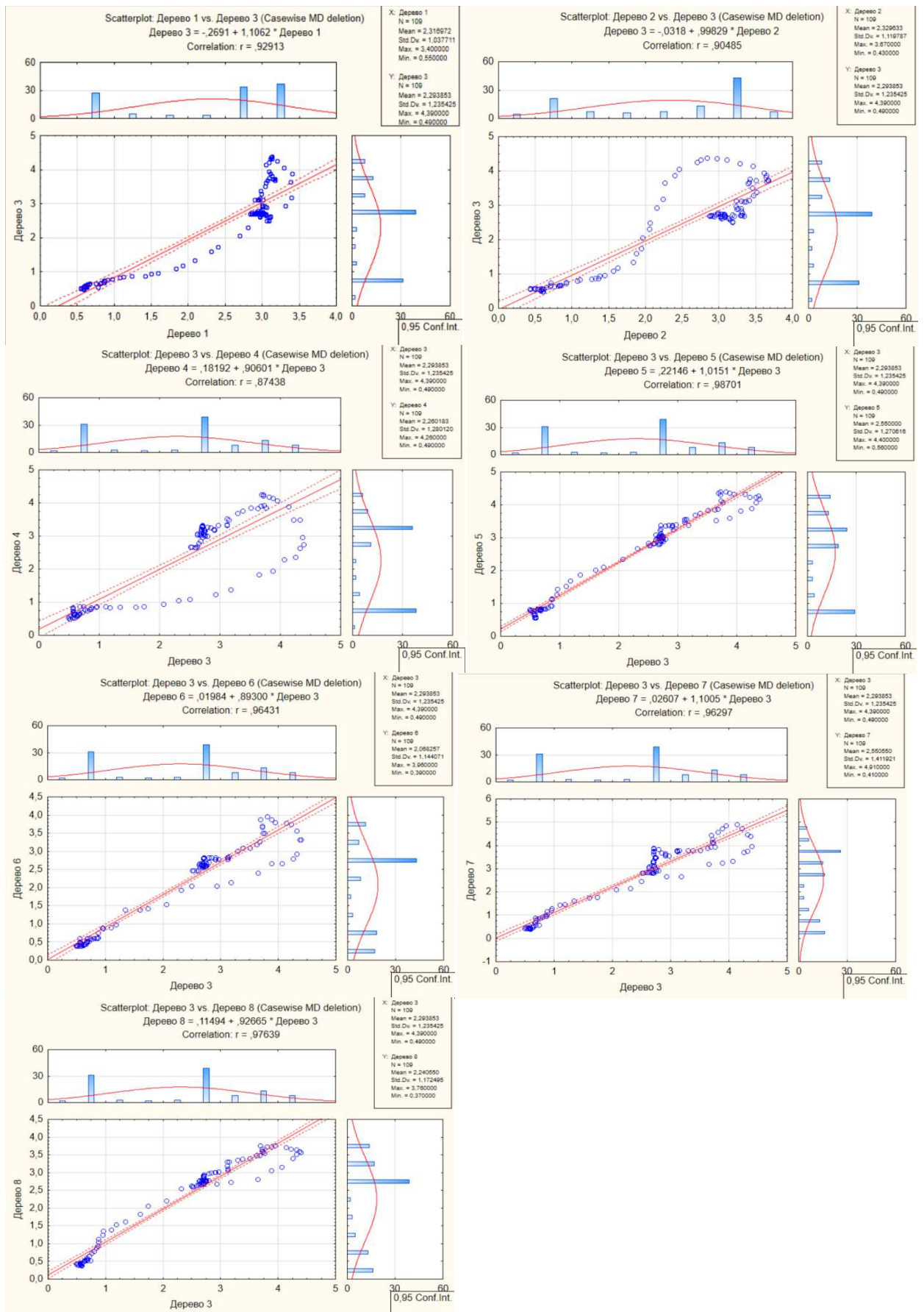


Рисунок А.8 – Корреляция W у разных деревьев *P. sylvestris* 20.07.2016

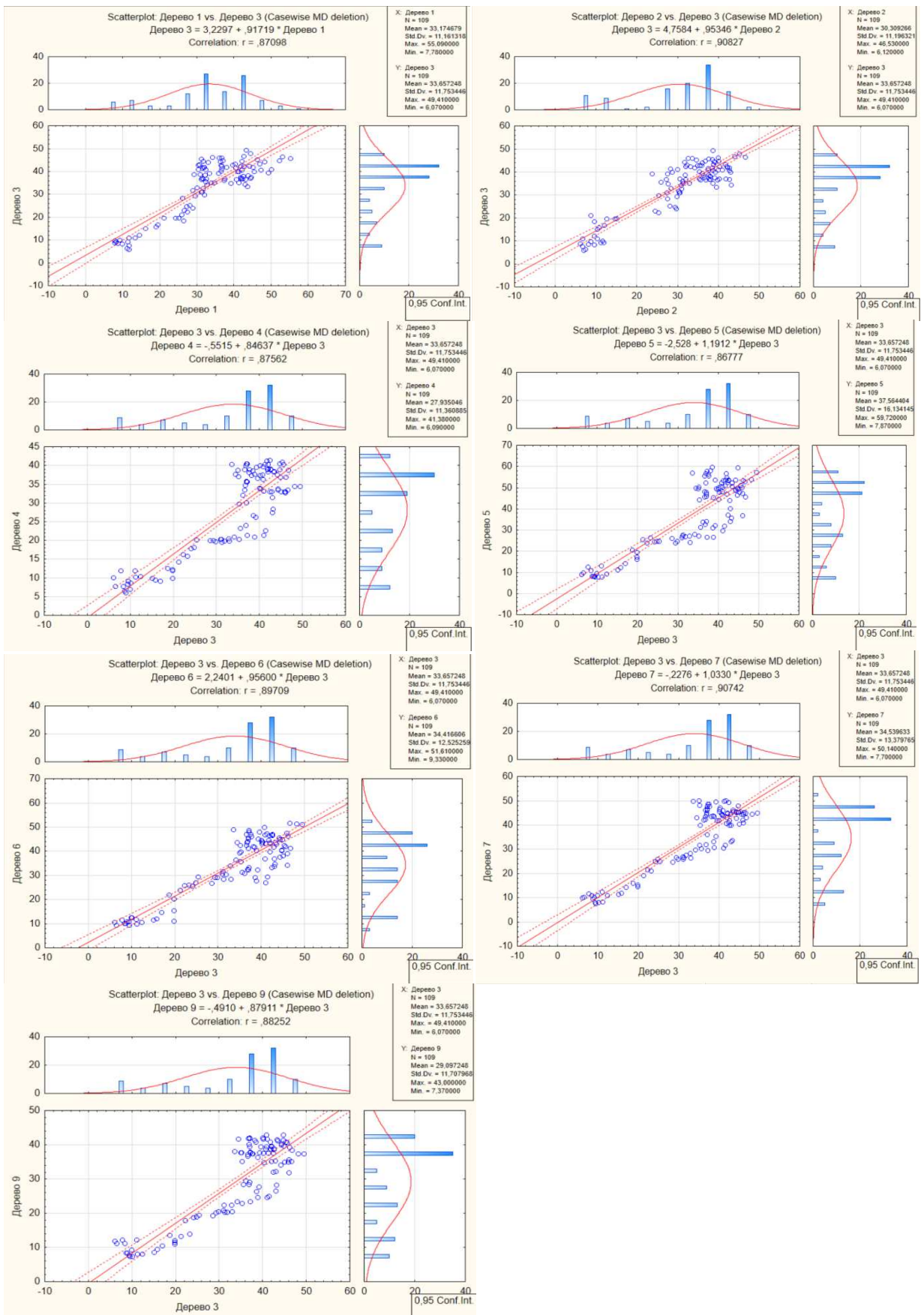


Рисунок А.9 – Корреляция D у разных деревьев *P. sylvestris* 27.07.2016

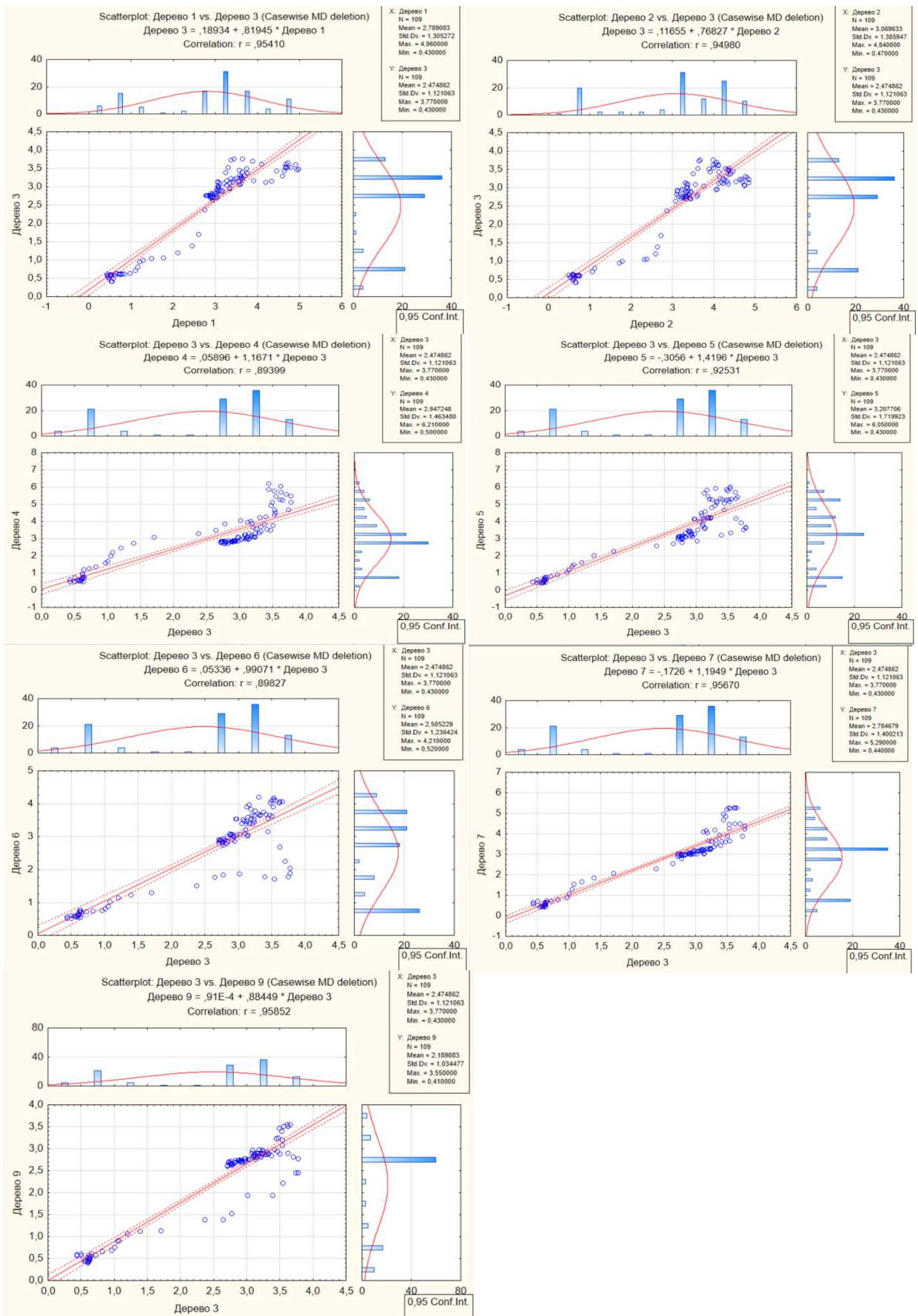


Рисунок А.10 – Корреляция W у разных деревьях *P. sylvestris* 27.07.2016

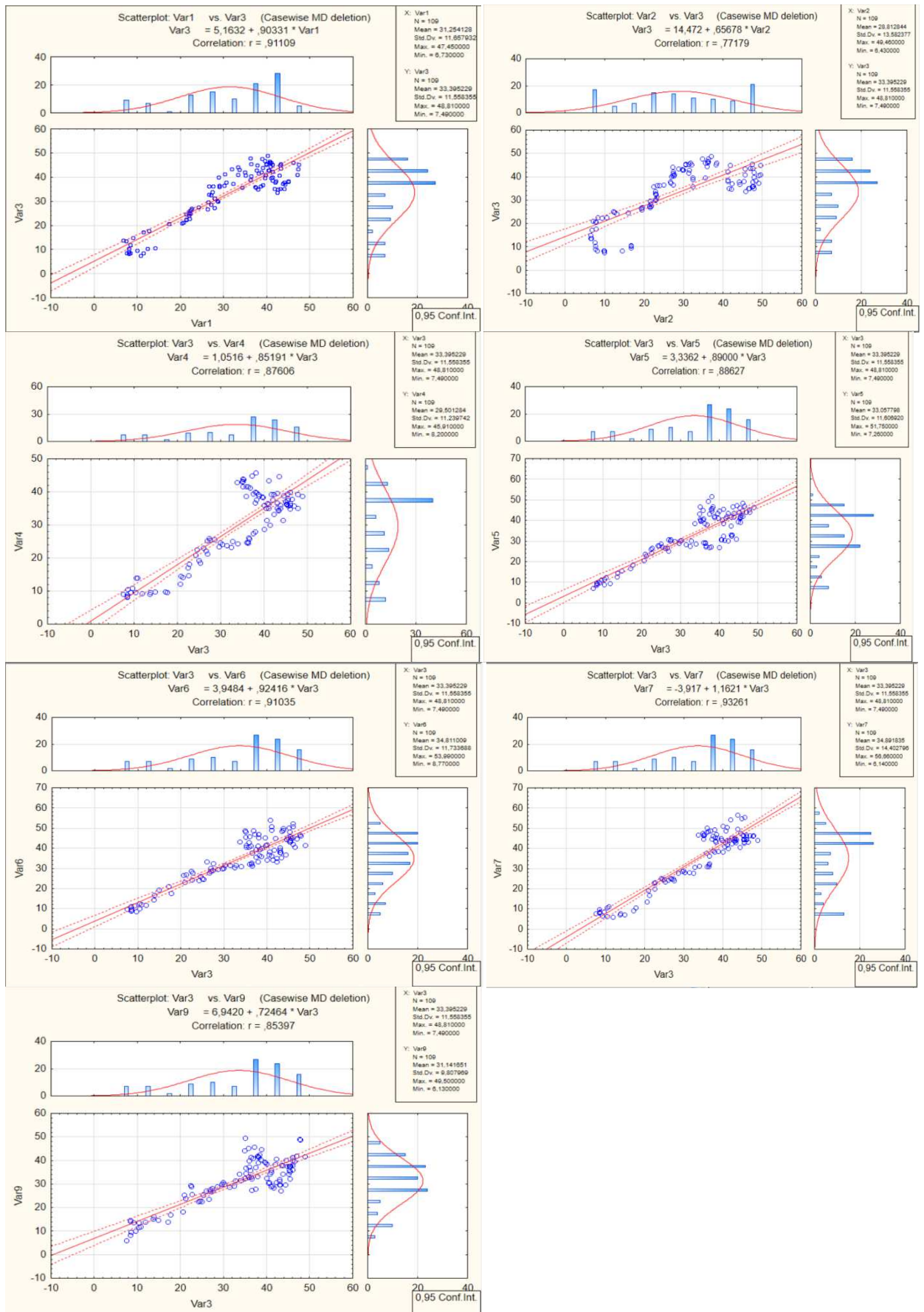


Рисунок А.11 – Корреляция D у разных деревьях *P. sylvestris* 3.08.2016

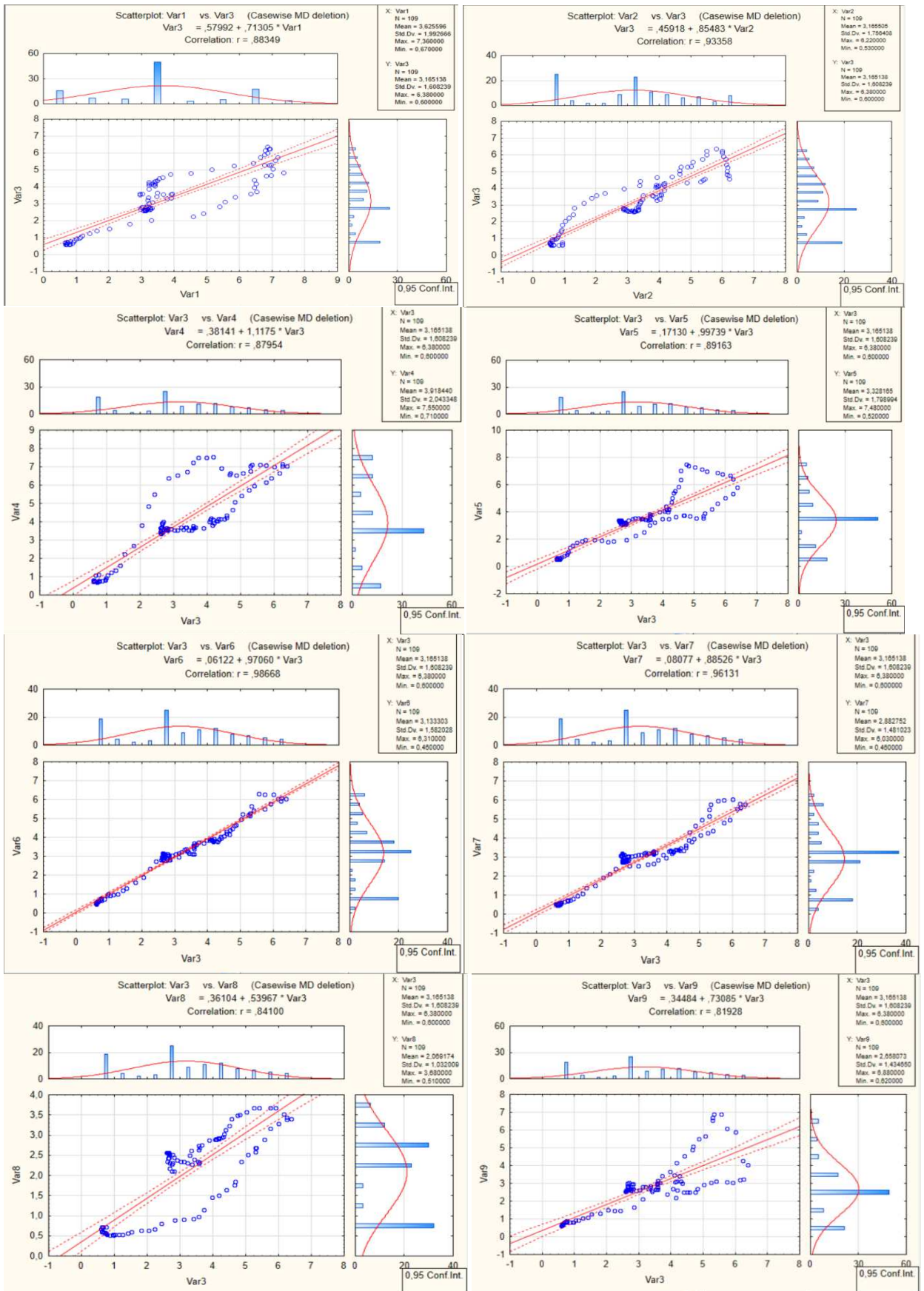


Рисунок А.12 – Корреляция W у разных деревьях *P. sylvestris* 3.08.2016

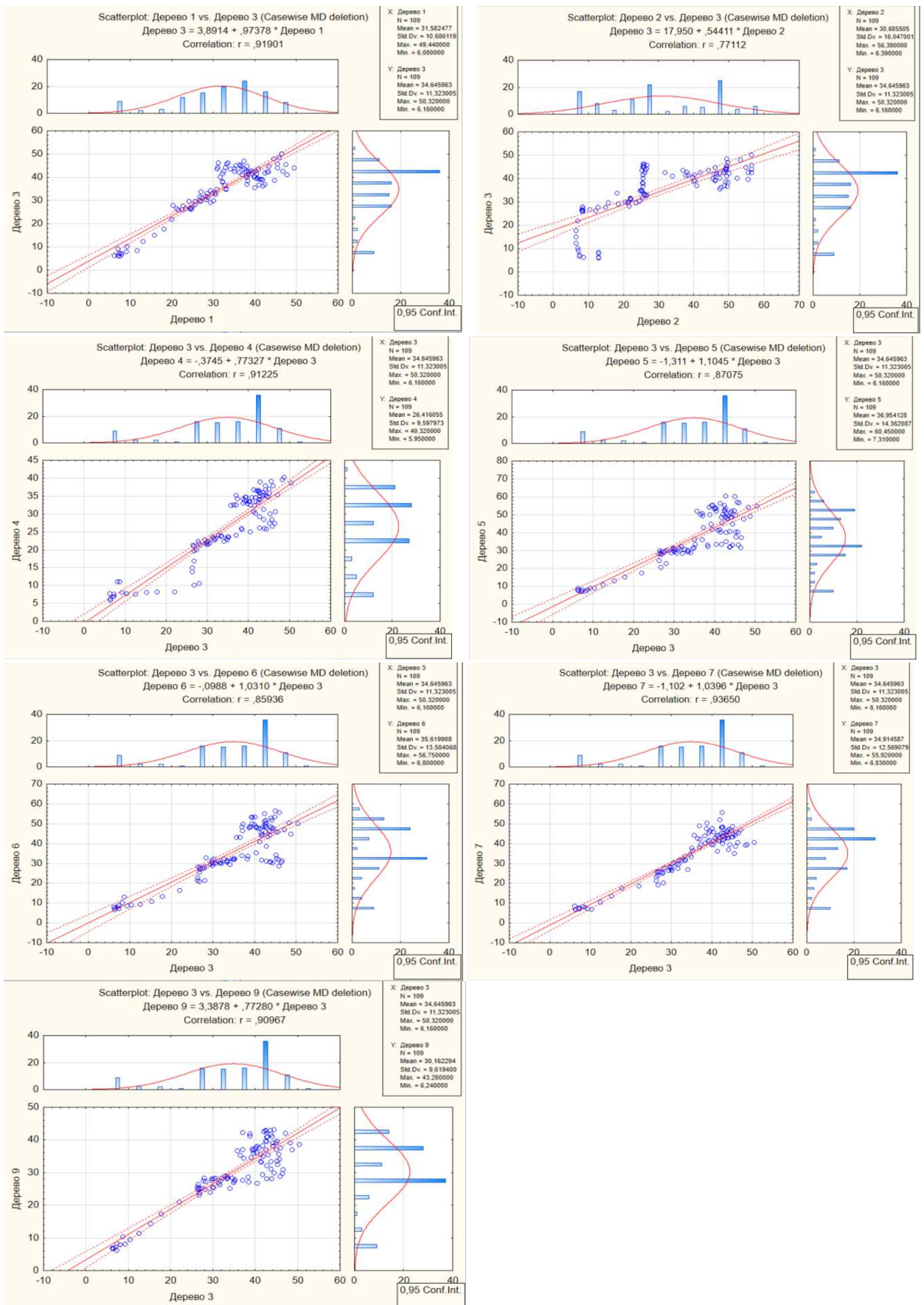


Рисунок А.13 – Корреляция D у разных деревьев *P. sylvestris* 14.09.2016

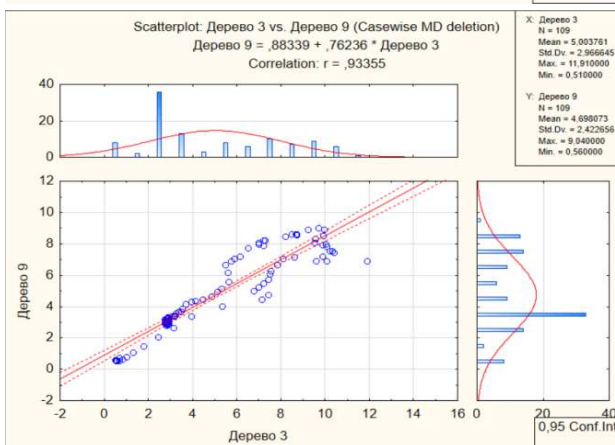
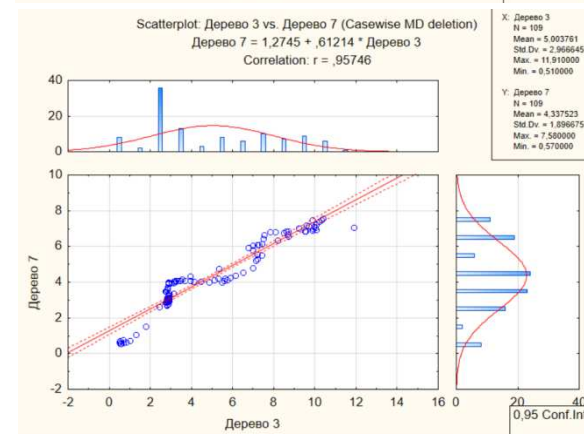
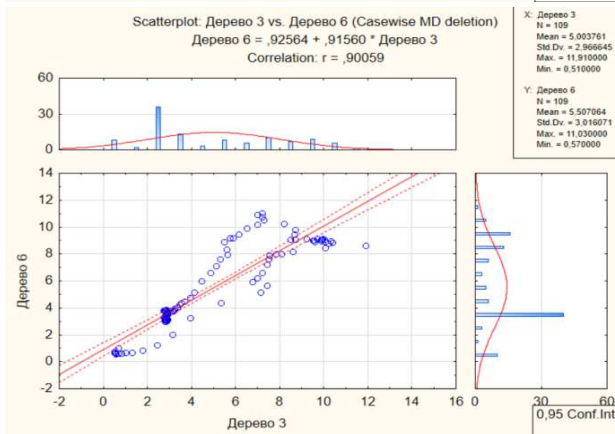
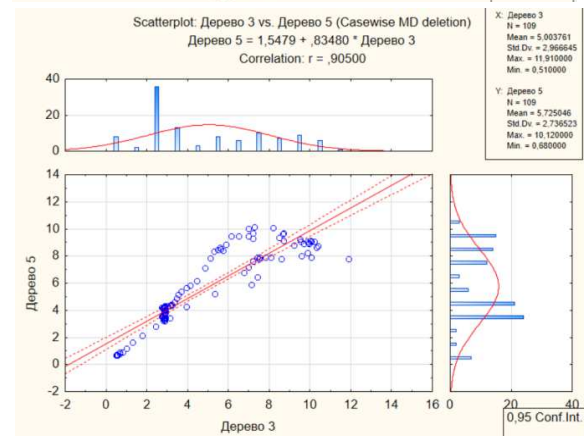
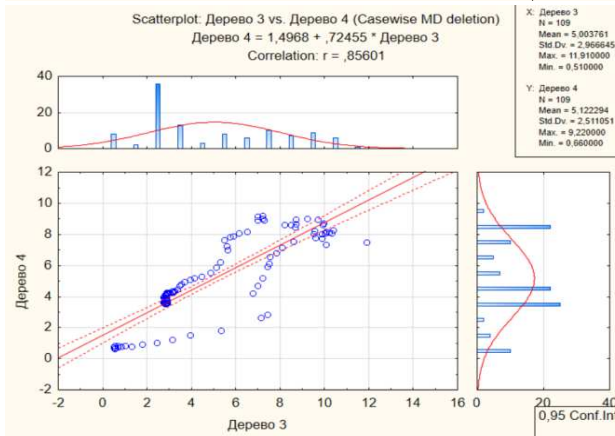
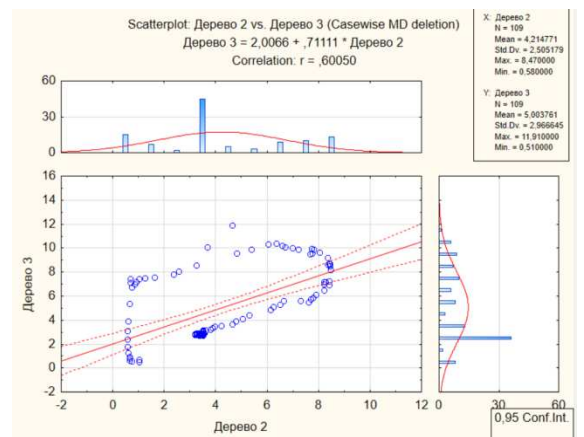
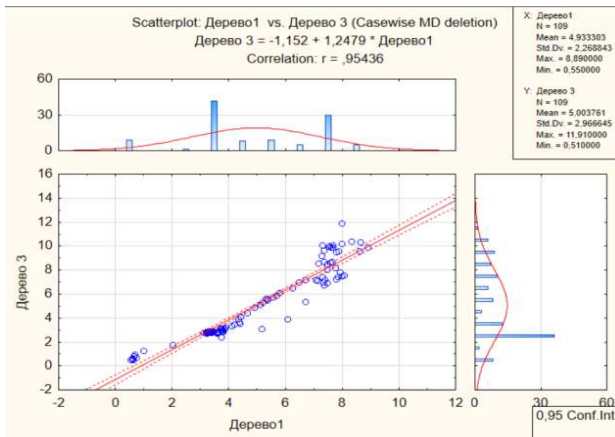


Рисунок А.14 – Корреляция W у разных деревьев *P. sylvestris* 14.09.2016