

УДК [581.824.1+581.52.5]:582.475(571.61)

ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ ПРОИЗРАСТАНИЯ НА ФОРМИРОВАНИЕ АНАТОМИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ДРЕВЕСИНЫ ЛИСТВЕННИЦЫ КАЯНДЕРА (*Larix cajanderi* Mair) В ПРИАМУРЬЕ

© 2012 г. Н. И. Блохина*, О. В. Бондаренко*, С. В. Осипов**

*Биолого-почвенный институт ДВО РАН, 690022 Владивосток, просп. 100 лет Владивостоку, 159

E-mail: blokhina@biosoil.ru; bondarenko@ibss.dvo.ru

**Тихоокеанский институт географии ДВО РАН, 690041 Владивосток, ул. Радио, 7;

Дальневосточный федеральный университет, 690950 Владивосток, ул. Суханова, 8

E-mail: sv-osipov@yandex.ru

Поступила в редакцию 07.12.2011 г.

Изучено влияние условий произрастания на особенности формирования анатомической структуры древесины в онтогенезе, процесс и темпы становления дефинитивной (зрелой) древесины у лиственницы Каяндера (*Larix cajanderi*) в Приамурье. Выявлены адаптационные изменения анатомической структуры древесины у деревьев, произрастающих в условиях переувлажнения с подстилающей многолетней мерзлотой.

Ключевые слова: *Larix cajanderi*, возрастная и экологическая анатомия древесины, адаптация, Приамурье.

Лиственница Каяндера (*Larix cajanderi* Mair) — одна из основных лесообразующих пород в бореальной зоне материковой части российского Дальнего Востока (РДВ), характеризуется широким эдафическим ареалом, произрастая как в благоприятных почвенных условиях, так и на почвах мерзлотных, переувлажненных и сухих, торфянистых и каменистых, а также бедных элементами минерального питания. Высокая экологическая пластичность и широкие адаптационные возможности *L. cajanderi* нашли отражение в строении ее древесины, поскольку вторичная ксилема выполняет важные физиологические и механические функции. Большинство работ, связанных с исследованием древесины *L. cajanderi*, посвящено изучению адаптационных изменений в строении древесины, происходящих под влиянием климата, и выполнено на основе анализа годичных колец. Изучены погодичная динамика ширины годичных колец и радиальный прирост ствола, параметры внутренней структуры и плотность годичных колец и т.д. (Бенькова, Некрасова, 2000; Бенькова, Шашкин, 2000; Takahashi et al., 2001; Бенькова, Бенькова, 2004, 2006; и др.). Однако климатические и экологические условия произрастания влияют и на процесс формирования анатомической структуры древесины в онтогенезе и на темпы становления дефинитивной (зрелой) древесины, признаки которой используются в систематике и таксономии. Изменение с возрастом анатомических признаков древесины и

корреляция с условиями произрастания дерева для лиственницы была прослежена только на примере лиственницы ольгинской — *L. olgensis* A. Henry (Блохина, Минхайдаров, 2000; Блохина и др., 2000).

Цель настоящей работы — охарактеризовать особенности формирования анатомической структуры древесины в онтогенезе, процесс и темпы становления дефинитивной древесины у *L. cajanderi* в зависимости от условий произрастания в Приамурье, выявить адаптационные изменения анатомической структуры древесины при произрастании в условиях переувлажнения с близко залегающей многолетней мерзлотой.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал для исследования собран в 2006 г. в Верхнебуреинском районе Хабаровского края (51°41' с.ш., 134°18' в.д.). В горно-таежном поясе в верховьях р. Буря, на высоте около 600 м над ур. м. был заложен эколого-топографический профиль протяженностью 300 м из трех пробных площадей. Пробные площади размером 30 × 30 м расположены на разных элементах рельефа: на надпойменной дренированной террасе (ПП 3), надпойменной заболоченной террасе (ПП 1) и шлейфе западного склона (ПП 2) (табл. 1). На пробных площадях отобрали 4 модельных дерева (М): дерево М3 приурочено к наиболее комфортным экологическим условиям ПП 3 и имеет наи-

Таблица 1. Характеристика исследованных модельных деревьев *Larix cajanderi* Мауг и условий их произрастания

№ модельного дерева	Высота дерева, м	Диаметр ствола, см	Количество годовичных колец	Условия произрастания
		на высоте 1.3 м над уровнем почвы		
М3	23.6	25	138	ПП 3. Надпойменная аллювиальная терраса высотой 1.5 м над уровнем реки (мерзлота отсутствует). Растительное сообщество: лиственничник ольховниковый бруснично-багульниковый зеленомошно-сфагновый. Древостой: образован только лиственницей, III класс бонитета, сомкнутость крон 70%, средняя высота 24 м, средний диаметр на высоте 1.3 м – 20 см. Условия произрастания наиболее благоприятные
М2	14.6	17.5	119	ПП 2. Шлейф западного склона (азимут 270°, уклон 5°). Растительное сообщество: лиственничник редкостойный бруснично-багульниковый лишайниково-зеленомошный. Древостой: образован только лиственницей, V класс бонитета, сомкнутость крон 35%, средняя высота 13 м, средний диаметр на высоте 1.3 м – 14 см
М1	8.3	11	237	ПП 1. Надпойменная аллювиальная терраса высотой 2.5 м над уровнем реки, переувлажнённая, с близко залегающей многолетней мерзлотой. Растительное сообщество: лиственничное редколесье кустарничковое сфагново-лишайниковое. Древостой: образован только лиственницей, Vб класс бонитета, сомкнутость крон 15%, средняя высота 8 м, средний диаметр на высоте 1.3 м – 10 см. Условия произрастания пессимальные
М4	6.5	8.5	260	

более высокие средние показатели роста ствола по радиусу и в высоту; дерево М2 приурочено к менее благоприятным условиям на ПП 2; деревья М1 и М4 росли в пессимальных условиях ПП 1 и имеют наиболее низкие показатели роста.

Анатомическое исследование проведено на образцах (спилах) древесины ствола, взятых у модельных деревьев на высоте 1.3 м над уровнем почвы. Из каждого спила толщиной 1.5–2.0 см были вырезаны секторы с восточной стороны ствола, включающие сердцевину и все годовичные кольца по радиусу ствола до коры. Для размягчения древесины секторы помещали в химические стаканы (800 мл) из термостойкого стекла, полностью наполненные смесью из воды, глицерина и спирта (1 : 1 : 1), и кипятили 10 ч с последующим остыванием в том же стакане. Далее из каждого сектора выкалывали кубики (блоки) через каждые 10 годовичных колец по направлению от сердцевины к коре (по радиусу ствола). Из блоков при помощи бритвы от руки изготавливали срезы в трех взаимно перпендикулярных направлениях:

поперечном, радиальном и тангентальном. Поперечный и радиальный срезы включали все годовичные кольца. Тангентальные срезы делали в каждом слое прироста с 1-го по 10-й включительно и далее — в каждом 10-м слое (в 20-м, 30-м и т.д.). Полученные срезы помещали в чашки Петри (35 × 10 мм) с 2.5–3.0 мл 96%-ного спирта и оставляли на сутки, затем для окрашивания срезы помещали в водный раствор сафранина на 10 мин, далее — в 2.5–3.0 мл 96%-ного спирта на 10–15 мин и для закрепления окраски — в 10%-ный раствор соляной кислоты на 15 мин, после этого срезы еще раз помещали в 2.5–3.0 мл 96%-ного спирта на сутки. Окрашенные срезы переносили на предметное стекло в глицерин-желатин и накрывали покровным стеклом; готовые препараты протирали спиртом. Всего было изготовлено и микроскопически исследовано 949 срезов (231 — из М1, 119 — из М2, 308 — из М3 и 291 — из М4).

Формирование анатомической структуры древесины было изучено по направлению от сердцевины к коре на каждом из четырех спилов, затем

выполнен сравнительный анализ процесса и темпов становления зрелой древесины у исследованных модельных деревьев.

Микроскопическое изучение анатомических структур выполнено с применением световых микроскопов “Микмед” и “AxioScop-40” и сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) “ZEISS EVO-40”. На “Микмед” измеряли ширину годичных колец ($\times 4$), зон ранней и поздней древесины ($\times 10$), размер полостей трахеид ($\times 40$), толщину стенок трахеид ($\times 40$), а также диаметр пор на стенках трахеид и полях перекрёста ($\times 40$), и дополнительно на СЭМ — диаметр пор на стенках трахеид и полях перекрёста. Анатомические признаки измеряли по стандартной методике (Яценко-Хмелевский, 1954). Поскольку модельные деревья имеют разное количество годичных колец, а каждое годичное кольцо — разное количество клеток, то для более достоверного сравнения у каждого дерева размер полостей трахеид и толщину стенок трахеид измеряли в последних ста годичных кольцах (у М3 — с 39-го по 138-е, у М2 — с 20-го по 119-е, у М1 — с 138-го по 237-е, у М4 — с 161-го по 260-е). В годичном кольце делали по 25 измерений каждого параметра. Средние показатели измерений и их изменчивость получали усреднением результатов по годичным кольцам каждого модельного дерева.

Площади клеточной стенки трахеид (*CWT area*) и полостей трахеид (*LUM area*) вычисляли по следующим формулам (Ваганов и др., 2007):

$$CWT\ area = 2 \times CWT \times (T + D - 2 \times CWT);$$

$$LUM\ area = D \times T - CWT\ area,$$

где *D* — радиальный размер трахеид, *T* — тангентальный размер трахеид, *CWT* — толщина стенок трахеид.

При описании анатомического строения древесины использовалась терминология, изложенная в работе А.А. Яценко-Хмелевского (1954) и адаптированная к “IAWA List of Microscopic Features for Softwood Identification” (Baas et al., 2004).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В результате проведенного исследования получена анатомическая характеристика зрелой древесины ствола *L. cajanderi* (табл. 2). Выявлено, что в зависимости от условий произрастания дерева анатомическое строение зрелой древесины *L. cajanderi* имеет некоторые особенности (табл. 3). Получены средние значения, стандартное отклонение и коэффициент вариации некоторых количественных анатомических признаков древесины ствола на высоте 1.3 м над уровнем почвы у *L. cajanderi* из разных условий произрастания (табл. 4). Выявлены признаки с высоким (более 50 %) и низким (20 % и менее) коэффици-

ентами вариации. К первым относятся ширина годичных колец, высота однорядных лучей, а у модельных деревьев М2 и М3 — еще и радиальный размер полостей трахеид поздней древесины; ко вторым — ширина зоны ранней древесины, диаметр пор на радиальных стенках трахеид ранней древесины у М4, М1 и М2, радиальный и тангентальный размер полостей трахеид ранней древесины у М4 и М1, толщина стенок трахеид ранней древесины у М1 и М4 и толщина стенок трахеид поздней древесины у М4 (см. табл. 4).

Изучение онтогенетической изменчивости структурных признаков древесины по направлению от сердцевины к коре у модельных деревьев на высоте 1.3 м над уровнем почвы позволило выявить время появления в ходе онтогенеза основных ксилотомических признаков (табл. 5). Установлено, что основные признаки анатомического строения древесины у модельного дерева М3 окончательно формируются к 31-40-му годичному кольцу, у М2 — к 51-60-му и у М1 — к 91-100-му годичному кольцу и в дальнейшем практически не изменяются; у М4 зрелая древесина со всеми типичными для *L. cajanderi* признаками не формируется. В частности, у М4 нет трехрядных лучей с горизонтальными смоляными ходами, а также двурядных овальных пор на стенках трахеид, значительно ниже однорядные лучи, меньше поры на радиальных стенках трахеид ранней древесины и единичная встречаемость 7-8 пор на полях перекрёста.

Известно, что ширина годичного кольца — один из наиболее чувствительных анатомических признаков, реагирующих на изменение условий роста дерева (Яценко-Хмелевский, 1954). Процесс увеличения ширины годичных колец в первые десятилетия жизни деревьев, а затем уменьшения наиболее отчетливо выражен у модельных деревьев М2 и М3 (рис. 1). У этих деревьев годичные кольца наиболее широкие (см. табл. 4), а высота и диаметр ствола максимальные (см. табл. 1). По-видимому, формирование наиболее узких годичных колец у М1 и М4 (см. табл. 4), отобранных с одной пробной площади, — ответная реакция камбия на произрастание в пессимальных условиях, в нашем случае — при наличии переувлажнения с подстилающей многолетней мерзлотой; с их влиянием также связаны минимальные высота деревьев и диаметр стволов по сравнению с М2 и, особенно, М3 (см. табл. 1). При этом высота и диаметр ствола у модельного дерева М4 в отличие от М1 меньше средней высоты и диаметра ствола у деревьев *L. cajanderi* на данной пробной площади.

Наибольшая ширина зоны ранней древесины в процентном отношении к ширине годичного кольца — у модельных деревьев М1 и М4, произраставших в условиях переувлажнения с подстилающей многолетней мерзлотой, а зоны поздней

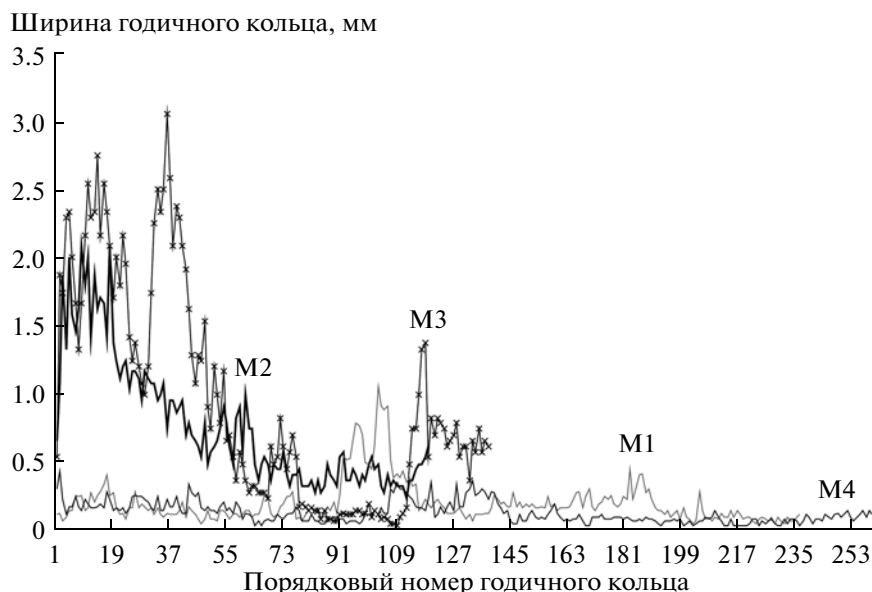


Рис. 1. Возрастная изменчивость ширины годичных колец у модельных деревьев M1–M4 *Larix cajanderi* Mayr.

древесины — у M2 и M3 из благоприятных условий произрастания (см. табл. 4). Соотношение ширины зоны ранней и зоны поздней древесины (рис. 2) свидетельствует о большей плотности и более высоких механических показателях древесины у модельных деревьев M2 и M3 по сравнению с M1 и M4, несмотря на наличие очень узких годичных колец у последних. Более толстые стенки трахеид и большая площадь клеточной стенки трахеид также являются подтверждением более плотной древесины у модельных деревьев M2 и M3.

Размер полостей трахеид определяет эффективность транспорта воды от корней к кроне. Скорость и количество транспортируемой воды прямо пропорциональны площади полостей трахеид (Бенькова, Бенькова, 2004): наибольшие радиальный и тангентальный размеры полостей трахеид как ранней, так и поздней древесины у модельных деревьев M2 и M3 из благоприятных условий произрастания (см. табл. 4). Однако площадь полостей трахеид максимальная у модельного дерева M2, произраставшего на шлейфе западного склона, и минимальная — у M1. Трахеиды с более узкими полостями лучше противостоят эмболии, часто возникающей весной в местах с многолетней мерзлотой, хотя скорость транспортируемой воды в них ниже из-за более высокой энергии взаимодействия со стенками трахеид (цит. по: Бенькова, Некрасова, 2000). Водопроводящую функцию у исследованных модельных деревьев, очевидно, частично выполняют и первые трахеиды поздней древесины. У границы годичного кольца трахеиды лишены пор и обеспечивают только механическую функцию.

Улучшению водообеспечения способствует и наличие на стенках трахеид крупных пор, посредством которых трахеиды сообщаются между собой (Бенькова, Некрасова, 2000). С возрастом дерева поры увеличиваются в размерах. В зрелой древесине самые крупные поры отмечаются на радиальных стенках ранних трахеид у модельного дерева M3 из наиболее комфортных экологических условий произрастания, несколько меньше диаметр пор у M2 из условий, близких к зональным, а самые мелкие поры — у M4 из пессимальных условий, характеризующихся наличием переувлажнения с подстилающей многолетней мерзлотой (см. табл. 3, 4). У модельных деревьев M3 и M2 по сравнению с M1 и M4 более крупные поры и на радиальных стенках трахеид поздней древесины.

Произрастание в условиях переувлажнения с близко залегающей многолетней мерзлотой вызывает необходимость усиления механической прочности стенок трахеид. Поэтому у M1 и M4 третичные спиральные утолщения, которые развиваются у всех исследованных модельных деревьев в молодой древесине на стенках поздних трахеид, сохраняются наиболее долго, со временем вместо них на этих стенках появляется спиральная штриховатость. У M1 и, особенно, у M4 спиральная штриховатость встречается довольно часто, тогда как у M2 и M3 из благоприятных условий произрастания — только изредка (см. табл. 3, 5).

Связь вертикальных трахеид с лучевыми клетками осуществляется с помощью пор на полях перекрёста и улучшается при увеличении количества пор. Максимальное для *L. cajanderi* количество пор на поле перекрёста раньше достигается у

Таблица 2. Анатомическая характеристика зрелой древесины ствола *Larix sajanderi* Mayr на высоте 1.3 м над уровнем почвы

Годичные кольца отчетливые	Ширина годичных колец 0.05–3.07 мм				
Переход от ранней древесины к поздней	Резкий				
Количество поздней древесины	От 11.6 до 71.4% ширины годичного кольца				
Размеры полостей трахеид (радиальный × тангентальный), мкм	Ранняя древесина	16.8–71.7 × 12.6–42.2			
	Поздняя древесина	4.2–21.3 × 8.4–29.4			
Толщина стенок трахеид, мкм	Ранняя древесина	1.5–4.2			
	Поздняя древесина	3.1–7.8			
Поры на радиальных стенках трахеид	Ранняя древесина	однорядные	округлые	диаметр, мкм	16–24(29)
			овальные		отверстие 8–10 мкм
	Поздняя древесина	двурядные (преобладают)	округлые		18–22 × 20–28(29)
			овальные		16–26(28)
	Поздняя древесина	однорядные	округлые		16–20 × 18–24
Крассулы					8–12
	В ранней древесине между однорядными и между двурядными (преимущественно) порами				
Поры на тангентальных стенках трахеид	Ранняя древесина	однорядные	округлые	диаметр, мкм	3–5
		двурядные			
	Поздняя древесина	однорядные			отверстие 1–2 мкм
Спиральные утолщения	Отсутствуют				
Спиральная штриховатость	В некоторых годичных кольцах в поздней древесине				
Тяжевая паренхима	скудная, терминальная вдоль границы годичного кольца)	в тяже 3–4 клетки	поперечные стенки		гладкие, слегка утолщенные
			радиальные стенки		обильные мелкие простые поры

Таблица 2. Окончание

размеры клеток луча (на тангентальном срезе), мкм			8–14 × 16–24			
Лучи	линейные	однорядные, иногда с двурядными участками 1–3(6–9) слоев клеток			высота лучей 1–30 клеток	
	веретеновидные	двурядные	однорядные окончания	равные	короткие	
		дву-, трехрядные		длинные		
		трехрядные	неравные	короткие		
		длинные				
Лучевые трахеиды	тонкостенные, низкие	внутренние стенки	гладкие	на радиальных стенках окаймленные округлые поры 4.5–6.0 мкм		
		внешние стенки	часто сильно извилистые			
	расположение в лучах		вдоль одного края луча	1–3(4–7) слоев		
			по обоим краям луча	1–3(4) слоя		
			в середине луча	1–2(3–4) слоя		
	самостоятельные лучи			1–2(3) слоя		
	Поры на полях перекрёста					
Смоляные ходы	нормальные	пицеоидные	4–6 мкм	количество пор	ранняя древесина	4–6(7–8)
		вертикальные	20–68 × 32–92 мкм	клетки эпителия толстостенные	поздняя древесина	1–2(3)
	горизонтальные	12–24 × 20–48 мкм	количество клеток эпителия		7–12	
	травматические	вертикальные	достаточно часто, цепочки из 2–3 ходов и более			7–10(12)
		горизонтальные	изредка			

Примечание. В скобках указано редко встречающееся значение признака.

Таблица 3. Сравнительная характеристика анатомического строения зрелой древесины ствола на высоте 1.3 м над уровнем почвы у модельных деревьев *Larix sibirica* Mayr из разных условий произрастания

Анатомический признак	Условия произрастания			
	благоприятные ←		пессимальные →	
	Модельное дерево			
	M3	M2	M1	M4
Ширина годичных колец, мм	0.05–3.07	0.25–2.1	0.06–1.07	0.05–0.45
Количество поздней древесины, %	12.7–71.0	11.6–71.4	11.6–62.5	15.6–55.5
Диаметр полости трахеид (радиальный × тангентальный), мкм: ранняя древесина поздняя древесина	16.8–67.2 × 16.8–40.2 4.2–21.0 × 8.4–25.2	16.8–71.4 × 21.0–42.2 4.2–21.3 × 8.4–29.4	25.2–46.2 × 16.8–33.6 4.2–10.5 × 8.4–21.1	21.3–42.2 × 12.6–30.8 4.2–9.6 × 8.4–21.1
Толщина стенок трахеид, мкм: ранняя древесина поздняя древесина	1.7–4.2 4.1–7.5	1.9–4.2 4.1–7.8	1.6–2.4 3.1–7.1	1.5–2.4 3.5–6.3
Двурядные поры на радиальных стенках трахеид ранней древесины	Преобладают		Примерно равное количеству однорядных пор	Не в каждом годичном кольце, и только 1–2(3) слоя
Диаметр пор на радиальных стенках трахеид, мкм: ранняя древесина поздняя древесина	18–24(29) 6–12(14)	16–22(24–26) 6–10(12)	16–20(22–24) 6–8(10)	12–16(20) 6–8(10)
Спиральная штриховатость	Иногда		Достаточно часто	Очень часто
Высота однорядных лучей в клетках	1–29	1–30	1–22(27)	1–19(22)
Двурядные участки в однорядных лучах (количество клеток)	1–3(6–9)	2–4	1–3	1(3–4)

Таблица 3. Окончание

Лучи с горизонтальными смоляными ходами	Количество двурядных и трехрядных лучей примерно одинаковое		Двурядные лучи преобладают	Трехрядные лучи не формируются (иногда встречаются дву-, трехрядные)
Однорядные окончания у лучей с горизонтальными смоляными ходами (количество клеток): короткое длинное	1–14 3–16	2–10 3–17(21)	1–7 2–12	1–7 1–12
Лучевые трахеиды (количество слоев): по краям луча в середине луча самостоятельные лучи	1–4 1–3(4) 2–3	1–3 3 1–2(3)	1–4(7) 1 1–2	1–2 1(3) 1–2
Максимальное количество пор на поле перекрёста (8 пор)	Обычно	Реже, чем у МЗ	Почти в каждом годичном кольце, на одном-двух полях перекрёста	Только в нескольких годичных кольцах
Количество клеток эпителия: вертикальные смоляные ходы горизонтальные смоляные ходы	7–12 6–9(10)	7–12(13) 6–9(10)	6–10 6–9	7–11 5–8
Диаметр смоляных ходов, мкм: вертикальные горизонтальные	21–69 9–30	24–57 9–27	21–36 12–24	24–45 9–18

Примечание. В скобках указано редко встречающееся значение признака.

Таблица 4. Средние значения, стандартное отклонение и коэффициент вариации (%) некоторых количественных анатомических признаков на высоте 1.3 м над уровнем почвы у модельных деревьев *Larix cajanderi* Мауг из разных условий произрастания

Анатомический признак	Условия произрастания			
	← благоприятные		пессимальные →	
	Модельное дерево			
	М3	М2	М1	М4
Ширина годичных колец, мм	0.96	0.79	0.22	0.14
стандартное отклонение	0.81	0.47	0.16	0.08
коэффициент вариации	84.4	59.5	72.7	57.1
Ширина зоны ранней древесины, %	67.2	61.1	73.4	71.0
стандартное отклонение	11.06	11.59	8.04	7.08
коэффициент вариации	16.5	18.9	10.9	9.9
Ширина зоны поздней древесины, %	32.8	38.9	26.6	29.0
стандартное отклонение	11.03	11.59	8.2	7.3
коэффициент вариации	33.6	29.8	30.8	25.2
Радиальный размер полостей трахеид ранней древесины, мкм	41.7	44.7	35.1	34.7
стандартное отклонение	12.26	12.97	5.60	5.30
коэффициент вариации	29.4	29.0	15.9	15.3
Тангентальный размер полостей трахеид ранней древесины, мкм	28.0	29.4	27.0	25.5
стандартное отклонение	5.99	6.33	4.91	4.42
коэффициент вариации	21.4	21.5	18.2	17.3
Радиальный размер полостей трахеид поздней древесины, мкм	8.8	10.4	6.9	6.9
стандартное отклонение	4.99	5.87	1.62	1.53
коэффициент вариации	56.7	56.4	23.5	22.8
Тангентальный размер полостей трахеид поздней древесины, мкм	16.4	16.6	12.9	12.5
стандартное отклонение	5.32	5.33	4.48	3.98
коэффициент вариации	32.4	32.1	34.7	31.8
Толщина стенок трахеид ранней древесины, мкм	2.5	2.6	2.1	1.9
стандартное отклонение	0.74	0.71	0.25	0.24
коэффициент вариации	29.6	27.3	11.9	12.6
Толщина стенок трахеид поздней древесины, мкм	5.6	5.6	5.4	4.9
стандартное отклонение	1.31	1.24	1.08	0.75
коэффициент вариации	23.4	22.1	20.0	15.3
Диаметр пор на радиальных стенках трахеид ранней древесины, мкм	22.0	20.3	19.6	15.6
стандартное отклонение	5.0	3.45	2.95	2.16
коэффициент вариации	22.7	17.0	15.1	13.8
Высота однорядных лучей в клетках	13.0	14.8	11.3	9.4
стандартное отклонение	8.3	10.39	6.44	6.01
коэффициент вариации	63.8	70.2	57.0	63.9
Площадь клеточной стенки трахеид (CWT area)	483.9	535.2	333.9	308.4
Площадь полостей трахеид (LUM area)	637.2	732.1	504.0	482.0

Таблица 5. Появление в ходе онтогенеза некоторых основных признаков анатомического строения древесины на высоте 1.3 м над уровнем почвы у модельных деревьев *Larix cajanderi* Мауг из разных условий произрастания

Анатомический признак	Условия произрастания			
	← благоприятные			пессимальные →
	Модельное дерево			
	М3	М2	М1	М4
Порядковый номер годичного кольца, в котором появляется признак				
Поры на радиальных стенках трахеид ранней древесины				
Однорядные округлые максимального диаметра	1	1	1	1
	35	24	26	47
	(16–29 мкм)	(16–26 мкм)	(16–24 мкм)	(12–16 мкм)
Однорядные овальные максимального диаметра	3	6	24	21
	37	32	40	43
	(18–22 × 20–29 мкм)	(16–22 × 18–24 мкм)	(16–22 × 18–24 мкм)	(14–16 × 16–20 мкм)
Двурядные округлые максимального диаметра	5	11	39	41
	52	43	74	102
	(16–28 мкм)	(16–24 мкм)	(16–22 мкм)	(12–16 мкм)
Двурядные овальные максимального диаметра	15	20	91	—
	56	58	103	—
	(16–18 × 18–22 мкм)	(16–20 × 18–22 мкм)	(16–20 × 18–22 мкм)	
Максимальное количество пор на полях перекрёста (8 пор)	16	24	102	138
Спиральные утолщения	1–4	1–8	1–9	1–17
Спиральная штриховатость	5	9	10	18
Однорядные лучи максимальной высоты	31–40	51–60	111–120	221–230
	(29 клеток)	(30 клеток)	(27 клеток)	(22 клеток)
Лучевые трахеиды				
Вдоль одного края луча	3	2	3	5
По обоим краям луча	4	3	8	8
В середине луча	13	7	8	10
Самостоятельные лучи из лучевых трахеид	5	11	8	10
Нормальные смоляные ходы				
Вертикальные	1	1	1	1
Горизонтальные	2	3	2	2
Веретеновидные лучи с горизонтальными смоляными ходами				
Двурядные	2	3	2	2
Дву-, трехрядные	11–20	21–30	21–30	71–80
Трехрядные	31–40	51–60	91–100	—
Короткие и длинные однорядные окончания максимальной длины	31–40	31–40	91–100	41–50
	(4–16 клеток)	(7–21 клеток)	(5–12 клеток)	(2–12 клеток)

Примечание. В скобках указаны максимальные значения признаков, (—) — признак отсутствует.

модельных деревьев М3 (из наиболее комфортных экологических условий произрастания) и М2 (из условий, близких к зональным) — в 16-м и 24-м годичных кольцах соответственно, тогда как у деревьев из условий переувлажнения с подстилающей многолетней мерзлотой (М1 и М4) — в 102-м и 138-м (см. табл. 5).

Образование травматических смоляных ходов у модельного дерева М3, обнаруженных во 2-м годичном кольце, у М1 — в 3-м, 19-м, 21-м и 22-м годичных кольцах, а у М4 в 17-м годичном кольце — ответная реакция камбия на поранения древесины. Формирование морозобойных колец у модельных деревьев М2 (2-е и 4-е годичные кольца) и М1 (186-е годичное кольцо), по-видимому, — результат воздействия заморозков или длительных понижений температуры в течение вегетационного периода, которые могли быть в районе исследования в 1888, 1890 и 1954 гг.

Действительно, климатические параметры для 1954 г. по метеостанции Иппата, расположенной в непосредственной близости от места сбора материала (табл. 6), показывают, что начало периода вегетации (май) характеризовалось низкой среднемесячной температурой воздуха. По данным Г.Ф. Антоновой и В.В. Стасовой (1988), в начале вегетации решающим фактором активизации камбия при достаточном запасе влаги в почве является температура, в дальнейшем она регулируется также и количеством осадков. Таким образом, в период вегетации с повышением температуры активность камбия увеличивается при достаточной влагообеспеченности, но снижается при усиливающейся засухе. Можно предположить, что появление морозобойного кольца в 1954 г. у модельного дерева М1 было спровоцировано резким понижением температуры на фоне достаточно низкой температуры в течение мая–июня. Кроме того, по данным метеорологических наблюдений за период 1951–1965 гг. (Справочник..., 1970; Метеорологические данные..., 1975) в 1954 г. выпало мало осадков.

Особенности анатомического строения древесины модельного дерева М4 (очень редкая встречаемость двурядных пор на стенках трахеид при отсутствии овальных двурядных пор, небольшие размеры пор и единичная встречаемость на полях перекрёста максимального количества пор) предполагают произрастание этого дерева в условиях большего переувлажнения по сравнению с деревом М1.

Таким образом, результаты проведенного исследования показали, что в Приамурье у лиственницы Каяндера (*L. cajanderi*) формирование зрелой древесины наиболее растянуто во времени в условиях переувлажнения с подстилающей многолетней мерзлотой (М1). В случае крайнего угнетения дерева (М4) зрелая древесина со всеми

Соотношение ширины ранней и поздней древесины, %

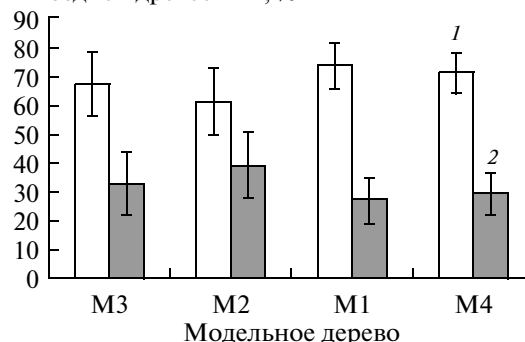


Рис. 2. Соотношение ширины ранней (1) и поздней (2) древесины ствола у модельных деревьев *Larix cajanderi* Mayr.

типичными для *L. cajanderi* диагностическими признаками не формируется. В целом самый высокий коэффициент вариации количественных признаков древесины характерен для модельного дерева М3 из наиболее благоприятных условий произрастания, самый низкий — для М4 из условий переувлажнения с подстилающей многолетней мерзлотой. Выявлены адаптационные изменения, происходящие в анатомической структуре древесины при произрастании в условиях переувлажнения с близко залегающей многолетней мерзлотой.

Таблица 6. Климатическая характеристика места сбора материала (Справочник..., 1970; Метеорологические данные..., 1975)

Климатическая характеристика	Метеостанция Иппата (51°29' с.ш., 134°17' в.д.), 1954 г.
Средняя годовая температура воздуха, °С	−4.2
Средняя месячная температура воздуха в мае (начало вегетационного периода), °С	+2.2
Абсолютный минимум температуры воздуха в мае, °С	−7.0
Абсолютный минимум температуры воздуха в июне, °С	+1.1
Дата последнего заморозка	30 мая
Атмосферные осадки, мм/год	590

Выводы, полученные на основе сравнительно-анатомического изучения древесины, согласуются с данными по ухудшению таксационных параметров исследованных модельных деревьев МЗ → М2 → М1 → М4 в зависимости от условий произрастания; адаптационные изменения, происходящие в анатомической структуре древесины, обеспечивают лиственнице Кандера произрастание в условиях вечной мерзлоты и переувлажнения.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (гранты № 11-04-01208 и 11-04-00478), Президиума РАН и Президиума ДВО РАН (проект № 09-1-П15-02 программы “Происхождение биосферы и эволюция геобиологических систем”).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Антонова Г.Ф., Стасова В.В. Образование и развитие трахеид при формировании годичного прироста древесины в стволах *Larix sibirica* (Pinaceae) // Ботан. журн. 1988. Т. 73. № 8. С. 1130–1140.
- Бенькова В.Е., Бенькова А.В. Адаптивные особенности строения ксилемы сибирских видов лиственницы из криолитозоны // Строение, свойства и качество древесины-2004: Тр. IV междунар. симп. СПб.: Изд-во СПб-ГЛТА, 2004. Т. I. С. 41–44.
- Бенькова В.Е., Бенькова А.В. Особенности строения древесины северных популяций сибирских видов лиственницы // Лесоведение. 2006. № 4. С. 28–36.
- Бенькова В.Е., Некрасова А.А. Структурные изменения в древесине сибирских видов *Larix* в связи с климатическими условиями // Строение, свойства и качество древесины-2000: Мат-лы III междунар. симп. Петрозаводск: Изд-во ИЛ КарНЦ РАН, 2000. С. 32–35.
- Бенькова А.В., Шашкин А.В. Моделирование сезонной динамики и погодичного фотосинтеза хвойных и связь с радиальным приростом (на примере сосны и лиственницы) // Строение, свойства и качество древесины-2000: Мат-лы III междунар. симп. Петрозаводск: Изд-во ИЛ КарНЦ РАН, 2000. С. 35–37.
- Блохина Н.И., Минхайдаров В.Ю. Изменчивость анатомических признаков древесины *Larix olgensis* (Pinaceae) // Ботан. журн. 2000. Т. 85. № 12. С. 40–49.
- Блохина Н.И., Минхайдаров В.Ю., Снежкова С.А. Анализ возрастной изменчивости анатомических признаков древесины лиственницы ольгинской и корреляция с условиями произрастания дерева // Строение, свойства и качество древесины-2000: Мат-лы III междунар. симп. Петрозаводск: Изд-во ИЛ КарНЦ РАН, 2000. С. 37–40.
- Ваганов Е.А., Скомаркова М.В., Шульце Э.-Д., Линке П. Влияние климатических факторов на прирост и плотность древесины годичных колец ели и сосны в горах Северной Италии // Лесоведение. 2007. № 2. С. 37–44.
- Метеорологические данные за отдельные годы. Вып. 25. Хабаровский край и Амурская область. Ч. II. Атмосферные осадки / Под ред. Морозовой Л.Б. Хабаровск: Изд-во УГМС ДВ, 1975. 573 с.
- Справочник по климату СССР. Вып. 25. Амурская область, Еврейская автономная область и Хабаровский край. Метеорологические данные за отдельные годы. Ч. I. Температура воздуха / Под ред. Морозовой Л.Б. Хабаровск: Изд-во УГМС ДВ, 1970. 492 с.
- Яценко-Хмелевский А.А. Основы и методы анатомического исследования древесины. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 337 с.
- Baas P., Blokhina N., Fujii T. et al. IAWA List of Microscopic Features for Softwood Identification // IAWA J. 2004. V. 25. № 1. P. 1–70.
- Takahashi K., Homma K., Shiraiwa T., et al. Climatic Factors Affecting the Growth of *Larix cajanderi* in the Kamchatka Peninsula, Russia // Eurasian J. of Forest Research. 2001. V. 3. P. 1–9.