

Зависимость структуры годичных колец ствола и скелетного корня сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris L.*) от факторов внешней среды в лесостепной зоне Предбайкалья

В. Ф. ЗАБУГА, Г. А. ЗАБУГА

Ангарская государственная техническая академия МО РФ
665835, Ангарск Иркутской обл., ул. Чайковского, 60
E-mail: zabuger@rambler.ru

АННОТАЦИЯ

По данным многолетних наблюдений установили, что ежегодные приросты слоя ранних трахеид ствола и скелетного корня сосны коррелировали между собой ($r = 0,72\text{--}0,73$). Размеры годичных колец исследуемых органов определялись в основном шириной слоя ранних трахеид ($r^2 = 83\text{--}92 \%$) и зависели от их радиального диаметра на 50 % у ствола и менее чем на 20 % у скелетного корня. Ширина слоя ранних и поздних трахеид ствола и скелетного корня значимо коррелировала с тепло- и влагообеспеченностью, а радиальный диаметр ранних и поздних трахеид определялся главным образом температурными условиями среды. Совместное влияние температуры воздуха и почвы, влажности воздуха и осадков на структуру годичных колец ствола и скелетного корня, за исключением ширины слоя поздних трахеид, составляло 34–58 %.

Ключевые слова: сосна обыкновенная, ствол, скелетный корень, структура годичного кольца, факторы внешней среды.

Ширина годичного кольца (ШГК) прироста является одним из интегральных показателей продуктивности древесного растения и ее хозяйствственно ценной части – древесины. В зависимости от того, на каком уровне организации исследуется формирование годичного кольца (ГК), меняются представления о характере и особенностях влияния факторов внешней среды на его структуру. Так, например, условия вегетации, оптимальные для образования широкого ГК, могут быть неблагоприятными для накопления биомассы в стенках его трахеид [1]. Показатели структуры ГК и их связь с факторами среды изучены в основном у стволов хвойных [2, 3]. Рост и структура ГК скелетных корней практичес-

ки не исследованы, хотя их биомасса в общей биомассе дерева составляет немалую долю [4]. Несмотря на организационно-функциональное сходство камбионального чехла ствола и скелетных корней древесных растений [5], можно предполагать его эколого-физиологические особенности у исследуемых органов. Это связано с тем, что ствол и скелетные корни растут в разных средах: атмосфере и педосфере и, вероятно, испытывают неодинаковую физическую нагрузку. Поэтому сравнительное исследование факторных особенностей радиального роста ствола и скелетных корней представляет большой интерес. Более того, эти органы фактически являются основным резервуаром связываемого древесным растением углерода. Поэтому цель работы – изучить структуру годичных колец ствола и скелетного корня сосны обыкновенной.

Забуга Виктор Федорович
Забуга Галина Алексеевна

новенной (*Pinus sylvestris* L.) и влияние на нее факторов внешней среды в лесостепном Предбайкалье.

ОБЪЕКТ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Экспериментальный материал получен на опытном участке, расположенным в 80 км северо-восточнее г. Иркутска. В физико-географическом отношении он является частью Предбайкальской впадины. По геоботаническому районированию территории участка относится к Ольхонско-Приангарскому сосново-лесостепному округу. Лесостепное Предбайкалье по сравнению с другими лесостепными районами характеризуется значительной облесенностью и недостаточным увлажнением, а леса представлены большим числом видов древесных растений [6]. Климат района резко континентальный с большими суточными и сезонными колебаниями метеорологических показателей. Коэффициент увлажнения, рассчитанный по формуле Н. Н. Иванова, частично измененной Н. С. Брекеном применительно к Иркутской области, равен 0,6–0,8, что свидетельствует о недостаточном увлажнении района наблюдений [7]. Факторы внешней среды (относительную влажность и температуру воздуха, осадки, температуру почвы) измеряли по общепринятым методам непрерывно с мая по октябрь в 1976–1986 гг. непосредственно на опытном участке. В годы наблюдений (1987–2004 гг.), когда измерения факторов внешней среды не проводились, использовали данные метеостанции пос. Усть-Орда, который находится менее чем в 20 км от опытного участка.

Наблюдения проводили в течение 1976–2004 гг. на опытном участке, представляющем собой высокополнотный мертвопокровный сосновник II с последующим переходом его в III класс возраста, класс бонитета I. В опытах использовали модельные деревья сосны, высота и диаметр которых в начале периода наблюдений были соответственно 12,1 м и 18 см, а в конце эти показатели составляли 22,2 м и 24 см.

Радиальный прирост ствола и скелетного корня исследовали методом микроскопического анализа образцов древесины [8]. Высечки древесины вырезали из периферической части с южной стороны ствола на высоте 1,3 м. Образцы древесины ствола брали ежедекад-

но в течение периода его радиального роста в 1977–1986 и 2002–2004 гг., а в остальные годы наблюдений – в конце вегетации.

Радиальный прирост скелетных корней также определялся методом высечек. Образцы древесины вырезали специальными стамесками из скелетного корня диаметром около 50 мм в основном на расстоянии 0,5–0,7 м от комля ствола сосны с южной или юго-восточной экспозиции со стороны скелетного корня, которая была обращена к поверхности земли. В отдельных случаях высечки древесины скелетных корней брали на расстоянии 0,8–1,0 м от комля ствола, поскольку диаметр этих корней на необходимом для взятия опытных образцов расстоянии (0,5–0,7 м) был существенно больше 50 мм. Высечки брали на тех же деревьях, что и образцы древесины ствола, причем, как правило, в конце вегетации.

Из образцов древесины на микротоме с приспособленным к нему термоохлаждающим столиком (ТОС-II) делали поперечные срезы, на которых с помощью микроскопа МБИ-3 или бинокулярной лупы измеряли ширину ГК и слоев ранних и поздних трахеид, выражая ее в миллиметрах и числом рядов клеток древесины. На срезах также измеряли радиальный диаметр клеток в слое ранних и поздних трахеид. Поздними трахеидами считали те клетки древесины, у которых общая толщина клеточных стенок между двумя лиоменами, умноженная на два, была равна или больше, чем ширина лиомена [9].

В опытах использовали 15–18 модельных деревьев сосны. В течение периода наблюдений деревья в выборке по мере необходимости замещались. Результаты измерений усредняли и обрабатывали статистически с помощью программы Statistica v5.5. Уровень значимости коэффициентов корреляции не превышал 0,05.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Поскольку ширина и структура годичных колец ствола и скелетных корней как по длине, так и на разных сторонах по периметру различны, то исследовали их изменения с целью выбора участков у ствола и корня для измерения радиального прироста, чтобы затем полученные результаты правомерно ис-

пользовать для сравнительного факторного анализа структуры годичных колец у этих органов. Минимальный прирост ствола по радиусу отмечался на высоте примерно 1,3 м. От этого участка ствола ШГК увеличивалась в направлении к его вершине почти в 3 раза, в то время как в сторону корневой шейки – только в 1,5 раза.

Минимальный прирост скелетных корней по радиусу отмечался на расстоянии примерно 0,5–1,0 м от комля ствола. По мере удаления от этого участка скелетных корней в направлении их апикальных меристем ШГК постепенно увеличивалась до отметки 5,0 м и более (средняя длина корней составляла $(6,47 \pm 0,14)$ м). Максимальная величина прироста корня по радиусу наблюдалась в непосредственной близости от комля ствола (0,1 м) и была почти в 4 раза больше, чем ШГК на расстоянии 0,5–1,0 м от комля ствола.

Годичные колца на образцах скелетных корней, взятых на расстоянии до 2,5–3,0 м от комля ствола, характеризовались своей отчетливой, полностью сформированной структурой. По мере приближения к концу скелетного корня годичные колыца в основ-

ном состояли из слоев ранних трахеид. Фактически годичный прирост скелетных корней диаметром 1,0–1,5 см и менее заканчивался формированием одного, реже двух слоев поздних трахеид. По данным литературы [10, 11], корни (coarse root) некоторых видов хвойных древесных растений также содержали незаконченные годичные кольца, а на глубине 20 м проводящие корни имели средние сосудистые диаметры в 2,1–4,2 раза больше, чем в стволе. Поскольку от размеров сосудов зависела гидравлическая проводимость скелетных органов, которая увеличивалась с расстоянием от ствола [10], то, возможно, это была обусловлена особенность структуры годичных колец у корней с диаметром 1,0–1,5 см (тонких скелетных корней), расположенных на расстоянии 3,0 м и более от комля ствола сосны обыкновенной.

Поэтому на участках ствола и скелетных корней с наименьшим приростом по радиусу определялась эксцентричность их годичных колец. Средние величины прироста ГК, рассчитанные для разного количества лет по четырем взаимно перпендикулярным направлениям спила (табл. 1), показали, что у скелетных

Таблица 1
Радиальный прирост ствола на высоте 1,3 м и скелетного корня на расстоянии 0,5–1,0 м от комля ствола сосны обыкновенной

| Количество колец, взятое для определения средней ШГК | ШГК, измеренная на разных сторонах ствола, мм | | | | Средняя на спил ШГК, мм |
|--|---|------------|------------|------------|-------------------------|
| | южной | северной | восточной | западной | |
| 5 | 4,42±0,13 | 4,16±0,11 | 4,37±0,14 | 4,32±0,08 | 4,32±0,23 |
| 15 | 18,32±0,31 | 17,42±0,27 | 17,68±0,34 | 17,86±0,39 | 17,82±0,66 |
| 28 | 38,41±0,79 | 33,94±0,61 | 36,71±0,60 | 34,17±0,81 | 35,81±1,42 |
| ШГК в четырех диаметрально противоположных направлениях роста скелетного корня, мм | | | | | |
| | 1 | 2 | 3 | 4 | |
| 5* | 1,68±0,02 | 1,74±0,03 | 1,72±0,03 | 1,71±0,02 | 1,71±0,05 |
| 15* | 5,41±0,12 | 6,10±0,14 | 6,21±0,10 | 5,58±0,08 | 5,83±0,57 |
| 30* | 11,60±0,26 | 13,00±0,26 | 12,50±0,26 | 13,20±0,25 | 12,70±0,51 |
| 49* | 19,80±0,32 | 23,80±0,57 | 21,50±0,82 | 24,00±0,52 | 22,30±1,17 |
| 20** | 9,02±0,67 | 14,21±0,88 | 11,36±0,71 | 14,98±0,42 | 12,39±1,38 |

П р и м е ч а н и е. Измерения выполнены на спилах скелетных корней в разных направлениях. 1, 2, 3, 4 – диаметрально противоположные направления роста скелетного корня: 1 – верхнее (направлено к поверхности земли); 2 – нижнее (направлено от поверхности земли); 3 – левое боковое; 4 – правое боковое. Звездочками помечена система измерения годичных колец: ** – двадцать первых ГК в направлении от сердцевины к периферии скелетного корня; * – пять, пятнадцать, тридцать и сорок девять ГК от периферии к сердцевине скелетного корня (измерения начинали от ГК последнего года прироста). Аналогичным образом, от периферии к сердцевине, измеряли ШГК у ствола. Биологическая повторность составляла 17 деревьев; ± – ошибка среднего арифметического биологической повторности.

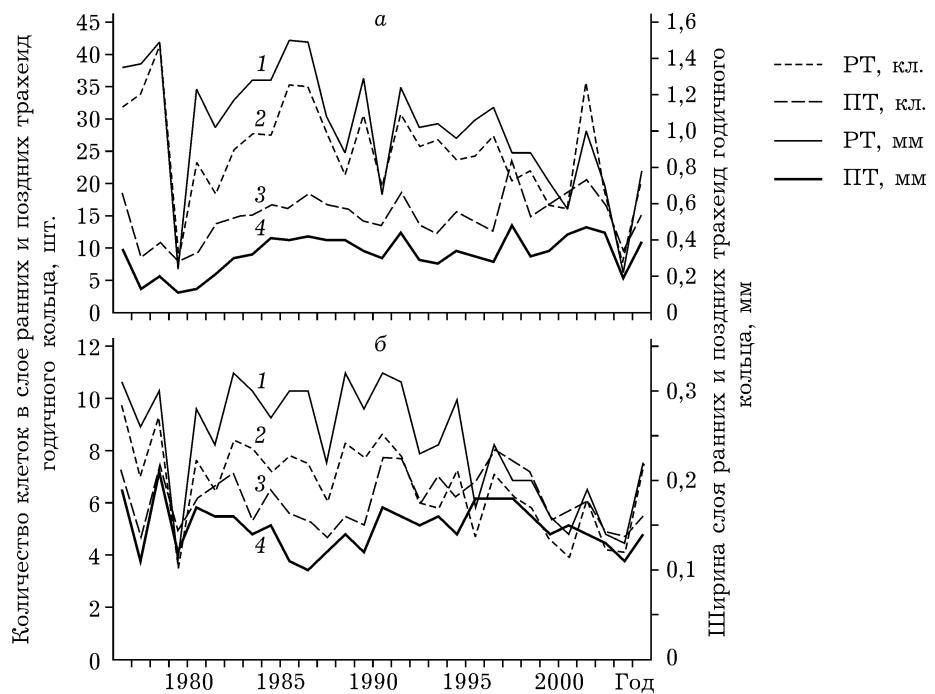


Рис. 1. Погодичная динамика ширины слоя ранних и поздних трахеид годичных колец (1, 4 – мм, 2, 3 – клеток) ствола (а) и скелетного корня (б) сосны обыкновенной

летных корней на расстоянии 0,5–1,0 м от комля ствола особенно заметна эксцентричность годичных колец, сформировавшихся в первые годы их роста. По-видимому, она вызвана различиями в скорости радиально-го прироста в разных направлениях. В свою очередь, различия в скорости роста, скорее всего, обусловлены нагрузками, которые дерево испытывало в связи с увеличением собственной массы, особенно при раскачивании ветром [12]. В последующие годы эксцентричность годичных колец прироста скелетных корней уменьшалась. Например, годичные кольца последних пяти лет жизни уже не имели достоверных различий средних величин по исследуемым направлениям их прироста и наиболее близки к концентрической форме. На этом участке диаметр скелетных корней составлял примерно 50 мм, что позволяло брать высечки с учетом возможного образования зон аномального роста. Аналогичным образом изменилась эксцентричность ГК прироста и у ствола на высоте 1,3 м (см. табл. 1). Так, если за период наблюдений средняя ШГК по сторонам света достоверно различалась, то за последние пять лет средняя ширина ГК уже не имела достоверных различий. Таким образом, опытные участки, взятые для проведе-

ния сравнительного анализа зависимости ширины и структуры ГК от факторов внешней среды, находились у ствола примерно на высоте 1,3 м, а у скелетных корней – на расстоянии 0,5–1,0 м от комля ствола.

Годичные кольца деревьев образуют в течение одного периода активности камбия раннюю и позднюю древесину [13]. На рис. 1 представлен ежегодный прирост слоев ранних (РТ) и поздних трахеид (ПТ) ГК ствола и скелетного корня сосны. Только в крайне засушливые вегетации (1979, 1990, 2003 гг.) снижение прироста слоев РТ и ПТ происходило синхронно, а в другие – нет, причем ежегодные изменения прироста РТ исследуемых органов совпадали в большей степени, чем ПТ. Поэтому между изменчивостью ширины слоя РТ ствола и скелетного корня, выраженной как числом рядов клеток, так и в миллиметрах, отмечалась довольно тесная корреляция ($r = 0,72–0,73$), а между изменчивостью прироста слоя ПТ годичных колец у этих органов не получено значимой статистической связи.

У сосны обыкновенной в лесостепной зоне Предбайкалья отмечалась тесная корреляционная связь между числом рядов клеток ГК и его шириной в миллиметрах, причем не

только у ствола, что согласуется с данными литературы [3], но и скелетного корня [14]. Между изменчивостью ширины ГК и слоя РТ в миллиметрах и рядах клеток статистическая связь была наиболее тесной, и коэффициенты корреляции составляли соответственно 0,96 и 0,91 у ствола, 0,93 и 0,91 – у скелетного корня. Менее тесной была корреляция между шириной ГК и слоя ПТ, составляя соответственно в миллиметрах и рядах клеток 0,42 и 0,52 у ствола, 0,53 и 0,76 – у скелетного корня.

Поскольку ширина годичного кольца обусловлена не только продукцией клеток, но и размерами, которые приобретают клетки в фазе растяжения, то ее выражают как сумму радиальных диаметров клеток в ряду пророста [3]. Тогда частное от деления ШГК на число рядов клеток характеризует средний радиальный диаметр трахеид ($D_{ср}$). Как ока-

залось, изменчивость между ШГК зависела от $D_{ср}$ на 52 % у ствола и только на 14 % у скелетного корня сосны. Значимая статистическая связь получена между ежегодной величиной ШГК и средним радиальным диаметром РТ: у ствола – 0,71, а у скелетного корня – 0,43. Ежегодные величины ШГК и средний радиальный диаметр ПТ значимой корреляции не имели ни у ствола, ни у скелетного корня. Доля совместного влияния изменчивости средних размеров РТ и ПТ на ШГК ствола (мм) составляла 50 % ($R = 0,71$; $\beta_{диам.ран.} = 0,677$), а в клетках – 35 % ($R = 0,59$; $\beta_{диам.ран.} = 0,478$). У скелетного корня аналогичная доля совместного влияния была статистически незначимой.

Зависимость радиальных размеров трахеид от ШГК ствола и скелетного корня сосны показана в табл. 2. Когда величину $D_{ср}$ (столбцы 1, 2 и 6, 7) экстраполировали к нулю

Таблица 2

Радиальный диаметр трахеид и ширина годичного кольца ствола и скелетного корня сосны обыкновенной

| ШГК ствола, мм | Радиальный диаметр трахеид ствола, мкм | | | Радиальный диаметр трахеид ствола, рассчитанный по эмпирическому уравнению, мкм | |
|----------------|--|----------|----------|---|--------------------------------|
| | на все кольцо | ранних | поздних | на все кольцо ($y = 9x + 18,5$) | ранних ($y = 14x + 18,5$) |
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 |
| 0 | – | – | – | 18,5 | 18,5 |
| 0,5 | 22,8±1,3 | 27,3±1,9 | 14,3±1,7 | 23,0 | 25,5 |
| 1,0 | 26,7±1,1 | 34,3±0,6 | 21,8±0,8 | 27,5 | 32,5 |
| 1,5 | 34,4±0,8 | 41,0±0,7 | 20,3±1,2 | 32,0 | 39,5 |
| 2,0 | 35,6±0,7 | 42,2±1,3 | 21,5±1,6 | 36,5 | 46,5 |

| ШГК скелетного корня, мм | Радиальный диаметр трахеид скелетного корня, мкм | | | Радиальный диаметр трахеид скелетного корня, рассчитанный по эмпирическому уравнению, мкм | |
|--------------------------|--|----------|----------|---|------------------------------|
| | на все кольцо | ранних | поздних | на все кольцо ($y = 11x + 25$) | ранних ($y = 24x + 25$) |
| | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 |
| 0 | – | – | – | 25,0 | 25,0 |
| 0,3 | 29,3±0,6 | 31,9±2,0 | 27,6±2,1 | 28,3 | 32,2 |
| 0,4 | 30,4±0,7 | 35,6±1,4 | 24,7±1,3 | 29,4 | 34,6 |
| 0,5 | 31,0±0,4 | 37,0±0,7 | 23,6±0,8 | 30,5 | 37,0 |

Приимечание. ШГК измеряли у ствола на высоте 1,3 м, у скелетного корня – на расстоянии 0,5–1,0 м от комля ствола; ± – ошибка среднего арифметического. В колонках 1–3 и 6–8 даны средние величины радиальных диаметров трахеид. Данные колонок 1–2 и 6–7 выровнены с помощью эмпирических уравнений (колонки 4–5 и 9–10) и сравнены по критерию Пирсона (χ^2). Эмпирические значения критерия Пирсона: $\chi^2_{(1 \text{ и } 4)} = 0,007$; $\chi^2_{(2 \text{ и } 5)} = 3,85$; $\chi^2_{(6 \text{ и } 9)} = 0,03$; $\chi^2_{(7 \text{ и } 10)} = 0,01$; $\chi^2_{(\text{критич.})} = 7,8$ ($p = 0,05$). Величины среднего радиального диаметра, полученные по эмпирическим уравнениям (колонки 4–5 и 9–10), экстраполированы к нулю ШГК. Это позволило определить средний размер клеток в камбимальной зоне ствола и скелетного корня.

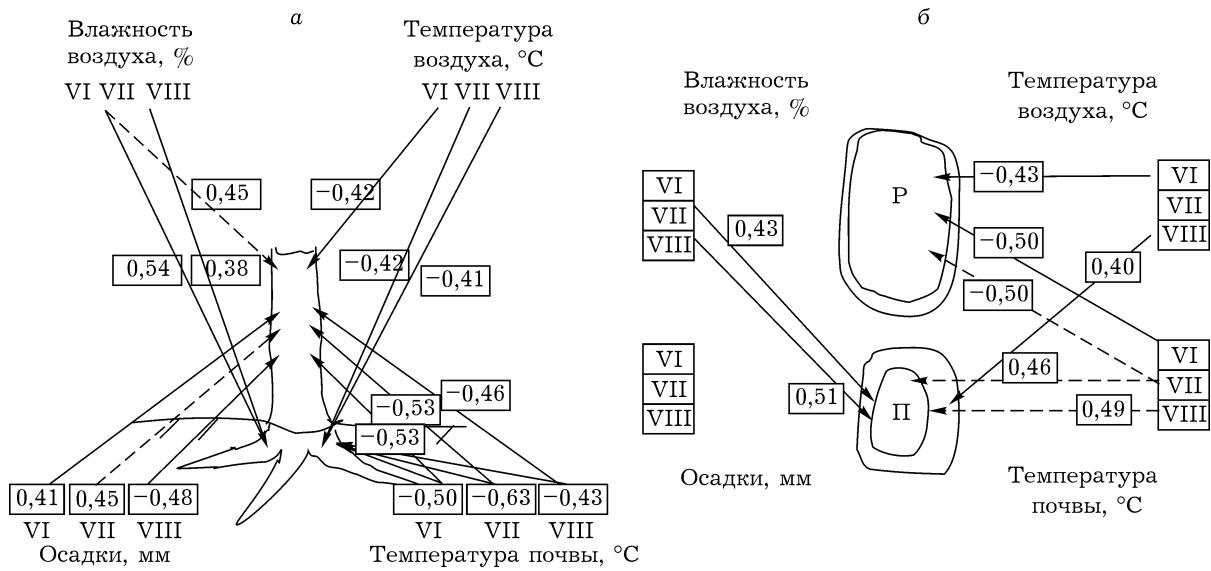


Рис. 2. Значимые статистические связи между изменчивостью морфометрических показателей структуры годичных колец ствола и скелетного корня сосны обыкновенной и факторов внешней среды в период активной вегетации (июнь – август). Морфометрические показатели структуры годичных колец на рис. 2, а представлены как ширина (мм) слоя ранних (сплошные стрелки) и поздних трахеид (пунктирные стрелки), а на рис. 2, б – как радиальный диаметр (мкм) ранних (Р) и поздних трахеид (П) ствола (сплошные стрелки) и скелетного корня (пунктирные стрелки). В прямоугольниках даны величины коэффициентов парной корреляции (r), объем выборки – 28

ШГК, то величина отрезков, полученных от пересечения оси ординат, соответствовала размерам клеток в камбимальной зоне исследуемых органов. Радиальный диаметр клеток в камбимальной зоне ствола составлял примерно 3/4 от радиального диаметра аналогичных клеток скелетного корня. Это отчасти согласуется с данными о том, что у стволов древесных растений средние диаметры сосудов были меньше, чем у глубоких корней [10].

При изменении ШГК ствола в диапазоне 0,5–1,5 мм радиальные диаметры РТ и ПТ достоверно увеличивались (см. табл. 2). С увеличением ШГК скелетного корня отмечалось также достоверное увеличение диаметра ранних трахеид, а диаметр поздних имел тенденцию к снижению. При сравнении широких ГК радиальный диаметр РТ был больше, а ПТ – достоверно меньше у ствола по сравнению со скелетным корнем. Радиальные диаметры трахеид в узких ГК ствола (0,5 мм) были достоверно меньше, чем в широких (0,5 мм) и узких (0,3 мм) ГК скелетного корня.

Значимые статистические связи между факторами внешней среды и ежегодными изменениями ширины слоев РТ и ПТ годично го кольца ствола и скелетного корня сосны

показаны стрелками на рис. 2, а. Факторы теплообеспеченности среды (температура воздуха и почвы) влияли только на ширину слоя РТ этих органов. Обратная корреляция, полученная между шириной слоя РТ ствола и скелетного корня и температурой воздуха и почвы (см. рис. 2, а), в целом согласуется с данными литературы [15–17]. Влагообеспеченность среды (осадки и влажность воздуха) влияла на ширину слоя РТ ствола и скелетного корня, а также ширину слоя ПТ ствола, и в отличие от теплообеспеченности влияние ее изменчивости в основном носило прямой характер. Значимая корреляция между изменчивостью влажности воздуха и осадков, с одной стороны, и ширины слоя ПТ ствола сосны – с другой, дополняет данные литературы [18], расширяя количество факторов, от которых зависит формирование ПТ у хвойных. Из результатов, представленных на рис. 2, а, следует, что на уровне биосистемы ткани (древесины) значимые статистические связи отсутствовали только при сопоставлении изменчивости ширины слоя ПТ скелетного корня и факторов внешней среды.

На рис. 2, б представлены значимые статистические связи между изменчивостью

среднего радиального диаметра трахеид ГК ствола и скелетного корня сосны и факторами внешней среды. Изменчивость среднего радиального диаметра ПТ скелетного корня и температуры почвы июня – августа характеризовалась прямой, а РТ ствола и скелетного корня и температуры почвы июня – июля – обратной корреляционной связью на уровне средней степени сопряженности. Полученные результаты соответствуют данным литературы [19] о влиянии тепла и увлажнения на процессы формирования и конечные размеры ГК стволовой древесины. При этом изменчивость радиальных размеров трахеид ствола коррелировала не только с изменчивостью среднесуточной [1] или среднепентадной температуры воздуха [3], но и среднемесечной ее величиной. По данным рис. 2, б можно заключить, что на уровне биосистемы клетки (трахеиды) в исследуемых условиях местообитания сосны обыкновенной количество значимых статистических связей с факторами теплообеспеченности было выше, чем с факторами влагообеспеченности среды.

По корреляционной связи радиального диаметра ПТ годичных колец ствола с влажностью воздуха необходимо отметить следующее. В лесостепной зоне Сибири переход и формирование ПТ ствола у хвойных обычно происходило при снижении запасов доступной влаги в почве на фоне еще высокой тепло-

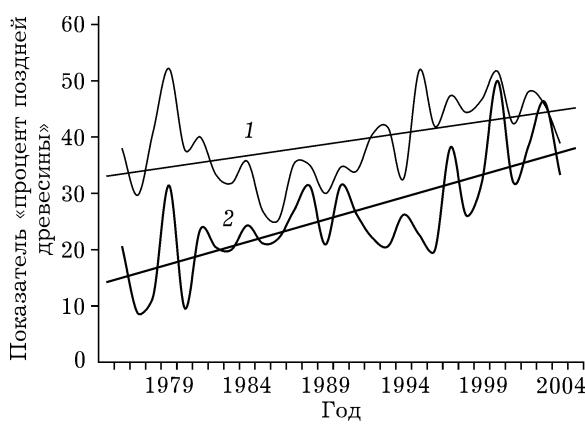


Рис. 3. Погодичная динамика показателя “процент поздней древесины годичного кольца” у скелетного корня (1) и ствола (2) сосны обыкновенной. При расчете “процента поздней древесины” ширина годичного кольца и слоя поздних трахеид выражена в миллиметрах. На рисунке представлены средние величины с ошибкой среднего арифметического до 10 %

Таблица 3
Статистические показатели связи структуры годичных колец ствола и скелетного корня сосны обыкновенной с факторами внешней среды

| Органы | Показатель | Ширина слоя ранних трахеид, мм | | | Ширина слоя поздних трахеид, мм | | | Диаметр поздних трахеид, мм | | |
|------------------|------------|--------------------------------|-------------|-------------|---------------------------------|-------------|-------------|-----------------------------|-------|--------|
| | | Июнь | Июль | Август | Июнь | Июль | Август | Июнь | Июль | Август |
| Ствол | R | 0,61 | 0,57 | 0,71 | 0,54 | 0,43 | 0,58 | 0,32 | 0,55 | 0,47 |
| | F | 3,38 | 2,79 | 5,78 | 2,34 | 1,34 | 2,84 | 0,66 | 2,53 | 1,64 |
| | R^2_{ad} | 0,26 | 0,21 | 0,41 | 0,17 | 0,05 | 0,21 | -0,05 | 0,18 | 0,09 |
| | p | 0,03 | 0,05 | 0,00 | 0,09 | 0,29 | 0,05 | 0,62 | 0,07 | 0,07 |
| Скелетный корень | R | 0,56 | 0,76 | 0,67 | 0,46 | 0,63 | 0,47 | 0,26 | 0,30 | 0,30 |
| | F | 2,62 | 7,81 | 4,63 | 1,18 | 2,85 | 1,63 | 0,42 | 0,58 | 1,08 |
| | R^2_{ad} | 0,19 | 0,50 | 0,35 | 0,03 | 0,30 | 0,09 | -0,09 | -0,07 | -0,07 |
| | p | 0,06 | 0,00 | 0,01 | 0,34 | 0,02 | 0,20 | 0,79 | 0,68 | 0,68 |

Примечание. R – коэффициент множественной корреляции; F – F-критерий (критическое значение F-критерия при уровне значимости 0,05 составляет 2,80); R^2_{ad} – корректированный коэффициент множественной детерминации; p – уровень значимости (вероятность нулевого R^2). В качестве факторных признаков для определения R были взяты среднемесячная температура и относительная влажность воздуха, температура почвы, сумма осадков за месяц.

обеспеченности среды [1]. В этих условиях прямое влияние изменчивости влажности воздуха на жизнедеятельность деревьев и радиальные размеры ПТ проявлялось в положительной корреляции. Вместе с тем в лесостепной зоне Предбайкалья в период формирования ПТ, как правило, выпадали значительные осадки и увеличивался запас доступной почвенной влаги, что исключало влажность почвы из числа факторов, обусловливающих водный дефицит тканей ствола у сосны и, как следствие, изменчивость радиального диаметра ПТ годичного кольца ствола на увеличение влажности воздуха. Изменчивость радиального диаметра ПТ ствола на влажность воздуха могла быть обусловлена самой структурой поздних трахеид: малыми размерами их люменов, а в итоге — низкой гидравлической проводимостью [20]. По-видимому, именно структурные особенности ПТ обусловливали возникновение внутритканевого водного дефицита в стволе сосны. К тому же с увеличением возраста и высоты модельных деревьев отмечалась тенденция к увеличению доли поздних трахеид в ГК, причем не только у ствола, что соответствует данным литературы [21, 22], но и скелетных корней сосны (рис. 3).

Статистически значимая доля влияния среднемесячной температуры воздуха и почвы, влажности воздуха, суммы осадков на показатели структуры годичных колец ствола и скелетного корня изменялась в пределах 34–58 % (табл. 3). При этом не было получено заметного совместного влияния факторных признаков на ширину слоя ПТ как ствола, так и скелетного корня сосны. Возможно, это связано с тем, что ширина слоя ПТ в отличие от ШГК являлась генотипически обусловленным признаком [23].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

У сосны обыкновенной в лесостепной зоне Предбайкалья ширина слоя РТ и ПТ ствола и скелетного корня существенно снижалась в засушливые годы, а изменчивость ширины слоев РТ по сравнению с ПТ исследуемых органов характеризовалась довольно тесной статистической связью ($r = 0,72\text{--}0,73$). ШГК скелетных органов в большей степени определялась изменчивостью размеров слоя ранних трахеид (83–92 %), а меньшей — поздних

трахеид (18–58 %). ШГК зависела от изменчивости среднего радиального диаметра трахеид годичного кольца: у скелетного корня ШГК зависела от среднего диаметра ранних трахеид менее чем на 20 %, а у ствола — примерно наполовину. Совместное влияние изменчивости радиальных размеров ранних и поздних трахеид на ШГК ствола, измеренную как в миллиметрах, так и клетках, характеризовали их доли в 50 и 35 % соответственно. У скелетного корня между этими же показателями не обнаружено значимой статистической связи. Хотя годичные кольца скелетного корня на расстоянии 0,5–1,0 м от комля были более узкими по сравнению с годичными кольцами ствола на высоте 1,3 м, размеры их клеток в камбимальной зоне, установленные методом экстраполяции величин радиального диаметра к нулевой ШГК, были больше по сравнению со стволов. На уровне биосистемы древесной ткани значимые статистические связи получены между показателями структуры годичных колец исследуемых органов сосны и тепло- и влагообеспеченностью среды, а на уровне биосистемы клетки — в основном с фактором теплообеспеченности, корреляция которой с радиальным диаметром ранних трахеид была обратной, а поздних — прямой. Изменчивость ширины слоя ранних трахеид, радиального диаметра ранних и поздних трахеид ствола и скелетного корня от трети до половины определялась совместным действием среднемесячной температуры и влажности воздуха, температуры почвы и суммами осадков за тот или иной месяц периода радиального роста (июнь–август) скелетных органов сосны обыкновенной.

ЛИТЕРАТУРА

1. Антонова Г. Ф., Перевозникова В. Д., Стасова В. В. Влияние условий произрастания на структуру годичного слоя древесины и продуктивность сосны обыкновенной // Лесоведение. 1999. № 6. С. 45–53.
2. Антонова Г. Ф. Рост клеток хвойных. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1999. 232 с.
3. Ваганов Е. А., Шашкин А. В. Рост и структура годичных колец хвойных. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 2000. 233 с.
4. Бузыкин А. И., Пшеничникова Л. С. Фитомасса и особенности ее продуцирования деревьями разного ценотического положения // Продуктивность сосновых лесов. М.: Наука, 1978. С. 69–89.
5. Эзау К. Анатомия семенных растений. М.: Мир, 1980. Т. 2. С. 227–600.

6. Бояркин В. М. География Иркутской области. Очерк по физической географии Иркутской области. М., 1972. 294 с.
7. Атлас Иркутской области. Москва; Иркутск, 1962. 182 с.
8. Лобжанидзе Э. Д. Камбий и формирование годичных колец древесины. Тбилиси: Изд-во АН СССР, 1961. 159 с.
9. Hiller C. H., Brown R. S. Comparison of dimensions and fibril angles of Loblolly pine tracheids formed in wet or dry growing seasons // Amer. J. Bot. 1967. Vol. 54, N 4. P. 453–460.
10. McElrone A., Pockman W. T., Martinez-Vilalta J., Jackson R. B. Variation in xylem structure and function in stems and roots of trees to 20 m depth // New Phytologist. 2004. Vol. 163, N 3. P. 507–517.
11. Richardson A. Coarse root elongation rate estimates for interior Douglas-fir // Tree Physiology. 2000. Vol. 20. P. 825–829.
12. Бабиков Б. В. Экология сосновых лесов осушенных болот. СПб.: Наука. Ленингр. отд-ние, 2004. 166 с.
13. Чавчавадзе Е. С. Древесина хвойных, Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1979. 192 с.
14. Забуга В. Ф., Забуга Г. А. Зависимость радиального прироста сосны обыкновенной от факторов внешней среды в лесостепи Предбайкалья // Лесоведение. 2003. № 5. С. 30–37.
15. Barber V., Juday G. Climate stress in white spruce // Agroborealis. 1999. Vol. 31, N 2. P. 19.
16. Rumiantsev D. E., Lipatkin V. A. Climatic impact on the annual radial increment of spruce in Kivach re-
- serve: материалы Второй Междунар. конф. молодых ученых, посвященной профессору И. К. Пачоскому. М., 2002. С. 196–198
17. Deslauriers A., Morin H., Begin J. Cellular phenology of annual ring formation of *Abies balsamea* in Quebec boreal forest (Canada) // Can. J. Forest Res. 2003. Vol. 33, N 2. P. 190–200.
18. Nobori Y. The relationship between weather and tree ring information of *Picea glehnii* Mast. by X-ray densitometry: 15 th Int. Bot. Congr., Yokogama, Aug. 28 – Sept. 3, 1993. P. 331.
19. Fritts H. C. Tree rings and climate. L., N.Y., San Francisco: Academic Press, 1976. 567 p.
20. Denne M. P. Wood structure and production within the trunk and branches of *Picea sitchensis* in relation to canopy formation // Can. J. For. Res. 1979. Vol. 9. P. 406–427.
21. Splawa-Neyman S., Pazdrowski W., Owczarzak Z. Biometryczne parametry budowy drewna Sosny zwyczajnej (*Pinus sylvestris* L.) w aspekcie wiezby sandzenia upraw // Folia forest. Pol. B. 1995. N 26. C. 73–84.
22. Киселева А. В. Изменение макроструктуры древесины сосны в связи с условиями роста и по радиусу ствола: материалы юбилейн. науч. конф. молодых уч., посвященной 70-летию образов. Воронежской гос. лесотехнич. акад. Воронеж, 2000. С. 133–137.
23. Киселева А. В. Генотипическая обусловленность ежегодного прироста древесины сосны в условиях лесостепи: материалы Всерос. науч.-техн. конф. с международным участием. Воронеж, 2001. С. 141–142.

Dependence of the Structure of Annual Rings of Trunk and Skeletal Root of *Pinus sylvestris* L. on Environmental Factors in the Forest-Steppe Zone of Pribaikalia

V. F. ZABUGA, G. A. ZABUGA

Angarsk State Technical Academy MD RF
665835, Angarsk, Irkutsk Region, Chaikovsky str., 60
E-mail: zabuger@rambler.ru

It was established on the basis of the data of perennial observations that the annual growth of the layer of early tracheids of the trunk and the skeletal root of pine correlated with each other ($r = 0,72–0,73$). The size of annual rings of the organs under investigation were determined mainly by the width of the layer of early tracheids ($r^2 = 83–92 \%$) and were dependent on their radial diameter by 50 % for trunk and by less than 20 % for the skeletal root. The width of the layer of early and late tracheids of the trunk and skeletal root was significantly correlating with warmth and water supply, while the radial diameter of early and later tracheids was determined mainly by the temperature conditions of the environment. The joint effect of temperature of air and soil, air humidity and precipitation on the structure of annual rings of trunk and skeletal root, excluding the width of the layer of late tracheids, was 34–58 %.

Key words: *Pinus sylvestris*, trunk, skeletal root, structure of annual ring, environmental factors.