

9. Седых В.Н., Игнатьев Л.А. Влияние отходов бурения и нефти на физиологическое состояние растений // Сиб. экол. журн. – 2002. – № 1. – С. 47–52.
10. Седых В.Н., Игнатьев Л.А., Семенюк М.В. Реакция растений на отходы бурения нефтяных скважин. Всхожесть семян и выживаемость сеянцев. Сообщение 1 // Сиб. экол. журн. – 1998. – № 1. – С. 105–110.
11. Порядок определения размеров ущерба от загрязнения земель химическими веществами: методическое письмо МПР, Роскомзема и Минсельхозпрода РФ. – М., 1993.
12. Предельно допустимые концентрации загрязняющих веществ в почве. Гигиенические нормативы ГН 2.1.7.2041-06. – М., 2006.
13. Практикум по физиологии растений / В.Б. Иванов [и др.]. – М., 2001.
14. Влияние нефтезагрязнения воды на медленную флуоресценцию водоросли *Chlorella vulgaris* Beijer и выживаемость рачков *Daphnia magna* Str. / Т.С. Бородулина [и др.] // Сиб. экол. журн. – 2011. – № 1. – С. 107–111.
15. Черножуков Н.И., Обрядчиков Н.И. Химия нефти и нефтяных газов. – М.; Л., 1946.
16. Полонская Д.Е., Золотухин Г.Е. Влияние выбора предшественника на гумусовое состояние чернозема в агроценозах зерновых культур Красноярской лесостепи // Сиб. вестн. с.-х. науки. – 1992. – № 4. – С. 3–7.



УДК 582.632.1:581.143.312

М.Г. Боровикова

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ШИРИНЫ ГОДИЧНЫХ СЛОЕВ СТВОЛОВОЙ ДРЕВЕСИНЫ И КОРЫ БЕРЕЗЫ ПУШИСТОЙ*

Приведены результаты исследования изменчивости годичных слоев коры и древесины березы пушистой из болотных условий произрастания. Дан анализ анатомической структуры коры в связи с разделением клеток на раннюю и позднюю генерации.

Ключевые слова: береза, болото, древесина, кора, годичные слои, клетка.

M.G. Borovikova

THE YEAR LAYER WIDTH VARIABILITY OF THE FLUFFY BIRCH STEM WOOD AND BARK

The research results of bark and wood year layer variability of fluffy birch from swamp growing conditions are stated. The bark anatomical structure analysis in connection with the cell division into early and late generations is given.

Key words: birch, swamp, wood, bark, year layer, cell.

Введение. Благоприятной средой обитания большинства видов берез являются дренированные и прогреваемые почвы, умеренное количество осадков, наличие грунтовой влаги и других жизнеобеспечивающих факторов. Длительное воздействие лимитирующих факторов, то есть отклонение от оптимальных для произрастания условий, например переувлажнение почвы, их постоянное выхолаживание и т.п., приводит к дифференциации видов по характеру выносливости, вследствие чего они становятся преобладающими в специфических экотопах. Рядом ученых проводились ботанические описания видов данного рода. Известны фенологические исследования последовательных ритмов их сезонного развития [2, 4]. Практически во всех регионах показатели динамики приростов выявлены недостаточно подробно, особенно это касается гидроморфных условий произрастания. Изменчивость радиального прироста древесины ствола служит одним из надежных показателей реактивных свойств особей по отношению к текущей флуктуации параметров внешней среды.

* Работа выполнена в рамках Программы Президиума РАН №30 «Живая природа: современное состояние и проблемы развития» (проект СО РАН №2).

Известно, что в бореальном поясе Сибири, особенно на болотах евтрофного и мезотрофного типов водно-минерального питания, береза пушистая (*Betula pubescens* Ehrh.) является активной лесообразующей породой. Она формирует чистые насаждения со специфическим экосистемным разнообразием и таксационным строением древостоев, накапливает значительные запасы органического вещества, оказывая тем самым существенное влияние на торфообразовательный процесс. Как ботанический вид береза пушистая считается одним из наиболее устойчивых к избыточному увлажнению, и это усиливает ее роль в качестве мобильного депонента атмосферного углерода [5, 10].

Годичная последовательность и периодичность накопления фитомассы у березы в разной степени диагностируются всеми вегетативными органами, но в хронологическом отношении это лучшим образом распознается по изменчивости параметров слоистых структур древесины и коры ствола. Кора березы пушистой, как и многих других видов гладкокорых древесных растений, имеет выраженную годичную слоистость [3, 6, 8]. Годичные слои коры берез состоят из нескольких рядов тонкостенных и толстостенных клеток, образующих в пределах слоя соответственно раннюю группу клеток, содержащую бетулин, и позднюю, содержащую суберин [11]. В связи с этим определенным интересом представляет изменчивость толщины коры, заключающей в себе максимальный «набор» годичных слоев.

Толщина коры березы различных видов и экотипов определяется не только количеством собственно годичных слоев, но и их анатомической структурой. В частности, по мнению ряда исследователей, морфологические признаки коры березы повислой зависят от соотношения приростов клеток ранней и поздней репродукции, толщина клеточных стенок и объем полостей которых различны и не являются «стандартными» из года в год [7, 8]. На гетерогенность клеточной структуры коры березы еще ранее указывал С.И. Ванин [3]. Такая особенность строения коры в полной мере имеет отношение и к березе пушистой, которая наряду с некоторыми другими видами древесных растений в составе покровных тканей образует пробку.

Целью настоящей работы является сопряженное изучение радиального прироста стволовой древесины и коры березы пушистой в условиях избыточного увлажнения на евтрофном (низинном) торфяном болоте.

Объекты и методы исследований. В качестве образцов в исследуемом экотопе были отобраны десять модельных деревьев. С каждого дерева березы пушистой взято по одному керну на высоте ствола 1,3 м. Древесные керны закреплялись на деревянном носителе клеем ПВА и для подсчета годичных слоев были отшлифованы. С помощью бинокулярного микроскопа МБС-10 эти образцы были подробно изучены путем измерения ширины годичных колец с подразделением на позднюю и раннюю древесину.

Кора была аккуратно срезана на высоте 1,3 м. Так как коре свойственно скручивание, она завертывалась в пергаментную бумагу с упругой прокладкой из пластика и туго связывалась. Каждый образец имел свою бирку, на которой указывались: номер модельного дерева, его высота, диаметр ствола и место сбора. Образцы коры помещались в стеклянную банку с консервирующим раствором спирта.

Для микроскопирования анатомического строения образцов срезы изготовлялись на микротоме «МЗП 01 ТЕХНОМ».

Кора, будучи мягкой тканью, требует особой фиксации при приготовлении срезов. Суть методики в следующем: образцы продольных срезов помещались в жидкий парафин марки Т-2, заключенный в заранее приготовленные формы из плотного картона, которые представляют собой высокий параллелепипед со сторонами 1×1×3 см. Формы изготавливались плотными и цельными, чтобы жидкий парафин не вытек. Для подстраховки, на время заливания парафина, формы устанавливались дном в холодную воду: в этом случае парафин, если и начинал просачиваться, то быстро застывал, тем самым препятствуя дальнейшему протеканию. Важно было следить за тем, чтобы образцы коры имели правильное положение в парафине во избежание смещения. Для того чтобы этого не происходило, формы заливали не до конца и давали немного подстыть. После этого пинцетом образец устанавливали в нужное положение и доливали парафин до краев формы. Во всех случаях при остывании парафина с образцом происходила просадка, то есть уменьшение его объема за счет высвобождения из парафина воздуха. Поэтому требовалось последовательное доливание в форму жидкого парафина.

Так как парафин растворяется в теплой воде, а в холодной застывает, при изготовлении препаратов вместо воды использовали глицерин в качестве смазки.

При резании на микротоме лезвие ножа к поверхности образца было сориентировано под углом в 10°. Оптимальная толщина срезов 15μ, так как при заданной толщине в 8–10μ ткань коры разрывается и получить цельный срез достаточно сложно.

Полученные срезы помещали в чашку Петри, наполненную спиртом. Срезы отбирались самые тонкие, о чем свидетельствовала степень их прозрачности. Некоторые тонкие срезы быстро скручивались, поэтому для «разглаживания» их переносили в отдельную чашку Петри с холодной или с теплой водой, в этой среде

срезы занимали плагиотропную форму. Отобранные срезы помещали на предметное стекло в каплю воды и под микроскопом производили их «сортировку» по качеству, отбраковывая неудачные образцы. Оставшиеся качественные срезы на предметном стекле микропипеткой заливали смесью глицерина и воды 1:3 и закрывали покровным стеклом. На свободной части предметного стекла подписывался номер образца и направление среза. Срезы в глицерине могут храниться довольно долго, не высыхая и не деформируясь.

Полученные образцы исследовались под бинокулярным микроскопом Биолам Д 13 при $\times 140$ и $\times 280$ кратном увеличении. Измерялись элементы ранней и поздней зон роста, количество рядов клеток в каждой из зон.

Результаты исследований и их обсуждение. Исходя из целей исследования, экспериментальная пробная площадь заложена в крупнотравном березняке лабазниково-вейниковом, таксационная характеристика модельных деревьев которого представлена в таблице.

Березняк произрастает на глубоководном евтрофном болоте, находящемся на территории Тимирязевского лесничества Томской области. Состав древостоя 10Б ед. К, Е, средний возраст 62 года, диаметр 33 см, высота 18 м, запас стволовой древесины 210 м³/га.

Таксационная характеристика модельных деревьев

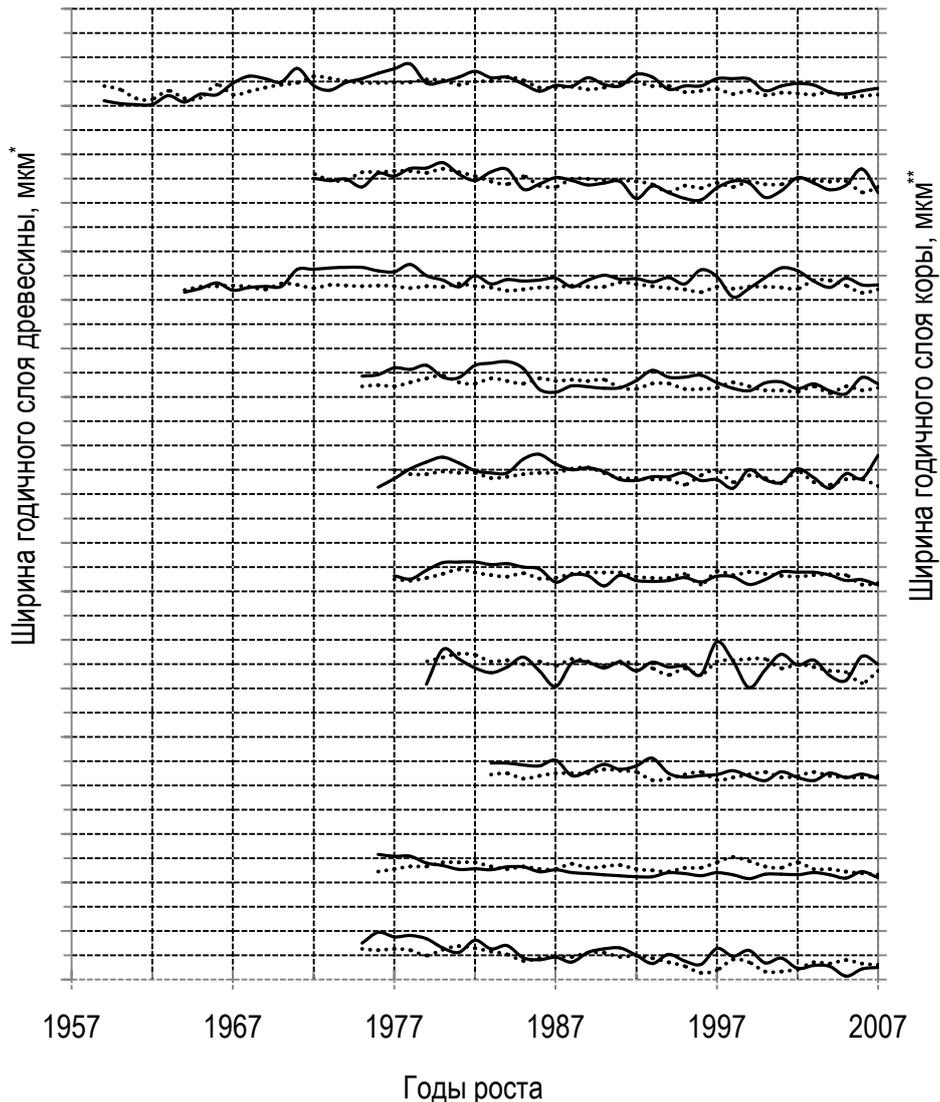
Номер модельного дерева	Высота, м	Диаметр на высоте 1,3 м, см	Возраст, лет	Количество годичных слоев коры
1	18	33,1	58	49
2	20	32,2	66	37
3	24	35,7	61	24
4	17	25,8	57	33
5	17	28,3	53	32
6	16	25,8	55	32
7	21	29,0	64	29
8	14	17,5	47	26
9	15	19,1	50	32
10	19	33,4	47	33

Кора стволов в среднем имеет 32 годичных слоя при средней толщине 74,8 мкм. Наибольшая ширина годичного слоя коры – 140,25 мкм, а наименьшая – 27,50 мкм.

При исследовании структуры коры березы пушистой существенное внимание уделено установлению зависимости ее общей толщины от количества клеток в годичных слоях, их внутренней дифференциации, взаимного расположения и размеров. Как оказалось, именно сочетанием указанных признаков определяются общая толщина коры, ее морфологические и анатомические особенности, дающие основания судить о продолжительности жизни и темпах возрастного слущивания покровных тканей стволов наружной части.

Толщина годичных слоев клеток коры определяется количеством клеток в вертикальном ряду и варьирует от 2 до 11. В среднем годичный слой содержит 2 ряда клеток поздней генерации и 3–4 ряда – ранней. В отдельные годы деревья откладывают всего 2–3 клеточных слоя, образуя узкое кольцо либо широкое, содержащие до 7–11 рядов клеток. На протяжении всего жизненного цикла дерево по-разному распределяет энергию для развития тканей. Переходы от максимальных значений ширины годичных слоев коры к средним в основном плавные. Минимальные значения, напротив, носят резкий характер перехода. Периодами активной деятельности феллогена являются годы: 1971, 1972, 1980–1982, 1989–1991. У половины модельных деревьев широкие слои образованы в 1977 году. Резким спадом в образовании клеток в слое отмечен 2006 год.

Признаки синхронной или асинхронной деятельности меристематических тканей проявляются как в течение всей жизни дерева, так и в отдельные ее периоды. В определенные годы образовательные ткани некоторых деревьев одинаково откликаются на флуктуации параметров внешней среды. Так, «дружный» спад деятельности камбия и феллогена у деревьев наблюдался в 1987, 1996, 2004 и 2006 годы. В остальное время так же замечена низкая продуктивность тканей, но она не носила массового характера. В отдельные периоды феллоген развивается достаточно динамично, в то время как ширина годичных слоев древесины плавно снижается. Тренды развития коры и древесины схожи, но имеют разную интенсивность (рис.).



Сопоставление годичных приростов коры и древесины березы пушистой из гидроморфных условий произрастания: * — цена деления оси «ширина годичного слоя древесины» равна 2500 мкм; ** — цена деления оси «ширина годичного слоя коры» — 100 мкм

Установлено, что количественные параметры коры как на протяжении всей жизни дерева, так и особенно в отдельные периоды запаздывают (образно говоря, отстают) от развития древесины на 1–3 года. Самый продолжительный период синхронного развития тканей у одного из деревьев длился с 1997 по 2005 год.

Установлено, что в пределах каждого годичного слоя коры четко различаются зоны клеток ранней и поздней генераций. Ранняя ткань коры в среднем состоит из 4 рядов крупных тонкостенных клеток, заполненных бетулином. Протяженность зоны ранней коры колеблется в широких пределах — от 27,50 до 140,25 мкм. Средний размер клетки зоны ранней ткани — 14,85×17,55×54,00 мкм. Поздняя ткань коры состоит из 1–5 слоев клеток. Протяженность зоны поздней коры изменяется в пределах от 8,25 до 33,00 мкм. На продольном срезе клетки поздней ткани коры имеют форму сильно сжатых по высоте прямоугольников, они толстостенные и сильно суберинизированные, размером 14,85×6,81×54,00 мкм.

Небольшая доля участия толстостенных клеток в составе годичного слоя коры приводит к ее большей упругости, слабому сдуванию и накоплению значительного количества слоев с возрастом [9]. Трещины же возникают в местах с наиболее крупными и тонкостенными клетками ранней ткани коры березы [7].

Кроме таксационных особенностей древостоев, деревья березы пушистой, находясь в зависимости от целой группы экологических факторов, характеризуются определенными закономерностями формирования и сохранения слоев коры. Очевидно, что в лучших условиях произрастания сдувание коры у березы про-

исходит более медленными темпами по сравнению с худшими условиями. Следовательно, количество сохраняемых поверхностных слоев коры все же находится в зависимости от экологической приуроченности несущих ее стволов березы.

Ускоренное сращивание коры и малая ее толщина являются реакциями организма на особо неблагоприятные условия среды, когда слабая камбиальная деятельность деревьев приводит к образованию тонких слоев как древесины, так и покровных тканей стволов [1], относительно небольшое количество которых сохраняется исходя из необходимости «экономного» расходования ограниченных ресурсов питания. В евтрофных условиях торфяных болот, где недостатка в минеральном питании нет или слабо проявляется, береза образует не только большую массу древесины и адекватно наращивает слои коры, но и сохраняет их в течение более продолжительного периода времени.

Выводы

1. Анатомическое строение коры березы имеет слоистую структуру и с этой точки зрения представляет несомненный интерес для хронологической диагностики периодизации развития покровных тканей деревьев.

2. В серии совмещенных сопоставлений значений ширины годичных слоев коры и древесины четко выделяются годы-маркеры. Тренды развития коры и древесины схожи, но имеют разную интенсивность. Покровная ткань запаздывает от развития древесины на 1–3 года.

3. Выявлена перспективность погодичных сопоставлений изменчивости приростов слоистых структур древесины и коры стволов для более обоснованной оценки ответной реакции деревьев березы пушистой на варьирование параметров внешней среды в пределах относительно небольших временных рядов.

Литература

1. Барыкина Р.П., Кудряшев Л.В. Анатомическое исследование гипоарктических кустарников *Betula exilis* Sukacz. и *Betula nana* L. // Ботан. журн. – 1973. – №3. – С. 421–428.
2. Буторина Т.Н. Биоклиматическое районирование Красноярского края. – Новосибирск: Наука, 1979. – 232 с.
3. Ванин С.И. Макроскопическое строение коры главнейших древесных пород // Тр. Лесотехн. акад. им. С.М. Кирова. – 1938. – Т. 51. – С. 3–25.
4. Елагин И.Н. Дистанционная фенология. – Новосибирск: Наука, 1983. – 205 с.
5. Згуровская Л.Н. Строение и рост корневых систем древесных растений на различных типах болот // Заболоченные леса и болота Сибири. – М.: Изд-во АН СССР, 1963. – С. 132–139.
6. Коровин В.В. Структурные особенности коры березы пушистой *Betula pubescens* Ehrh.) // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. – 1970. – № 1. – С. 55–60.
7. Коровин В.В., Рожко Е.Н. Внутрипопуляционная изменчивость березы бородавчатой по строению перидермы и корки // Вопросы селекции лесных и декоративных древесных растений. – М.: Изд-во МЛТИ, 1972. – Вып.43. – С. 65–70.
8. Косиченко Н.Е. К вопросу о годичной слоистости луба древесных пород // Изв. вузов. Лесн. журн. – 1969. – № 1. – С. 33–37.
9. Косиченко Н.Е., Попов В.К., Ломовских Ю.А. Особенности анатомической структуры коры различных форм березы повислой // Лесоведение. – 1980. – №6. – С. 36–45.
10. Пьявченко Н.И. О приспособляемости древесных растений таежной зоны к болотным условиям // Вопросы адаптации растений к экстремальным условиям Севера. – Петрозаводск, 1975. – С. 52–63.
11. Эсау К. Анатомия растений. – М.: Мир, 1969. – 564 с.

