

ОРИГИНАЛЬНЫЕ
СТАТЬИ

УДК 630*114.122:630*116.24

**ВЛИЯНИЕ КОНТРОЛИРУЕМЫХ ИЗМЕНЕНИЙ
ПОЧВЕННОЙ ВЛАГИ НА РОСТ
И АНАТОМИЮ ДРЕВЕСНЫХ ВИДОВ ХВОЙНЫХ¹**

© 2011 г. С. Р. Кузьмин¹, Н. А. Кузьмина¹, Е. А. Ваганов², Т. В. Пономарева¹, Г. В. Кузнецова¹

¹Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН
660036 Красноярск, Академгородок
E-mail: sergio7@akadem.ru

²Сибирский федеральный университет
660041 Красноярск, Свободный просп., 79
Поступила в редакцию 24.02.2010 г.

Показана методика эксперимента с контролируемым изменением почвенного увлажнения. Проведен анализ роста и анатомического строения ксилемы хвойных в условиях трех вариантов почвенного увлажнения и при контрольных параметрах. Выявлены особенности анатомических элементов годичного кольца древесины ели сибирской и кедра сибирского.

Хвойные, эксперимент, легкодоступная влага, труднодоступная влага, число клеток, толщина клеточной стенки.

Известно, что рост древесных растений чаще всего ослабляется водным дефицитом. Литературные данные, обобщенные R. Zahner [18], показывают наличие корреляции между ростом растений в высоту, в диаметре и количеством доступной воды. Отмечается, что 70–80% изменений ширины годичных колец во влажных районах и 90% в сухих местообитаниях можно отнести за счет различий в напряженности водного режима. Водный дефицит изменяет анатомию, морфологию, физиологию и биохимию выращиваемых растений. Неблагоприятное действие могут оказывать как дефицит, так и избыток почвенной влаги.

Сезонная периодичность, или сезонная ритмика биологических процессов у древесного растения обусловлена устойчивыми колебаниями внешних условий в годичном цикле. Формирование годичных колец у древесных растений, как и годичных слоев у других организмов, есть результат сезонной периодичности ростовых процессов [6]. Камбиальный рост чутко реагирует на неблагоприятные условия окружающей среды, часто прекращается во время засухи и возобновляется после дождей [3, 4]. Внутрисезонное уменьшение размеров трахеид хвойных при водном стрессе детально исследовал К. Wilpert [17]. Измеряя

водный потенциал почвы и динамику сезонного роста годичных колец у ели европейской, он показал, что уменьшение радиальных размеров трахеид обусловлено внутрисезонной засухой (уменьшением водного потенциала). При увеличении дефицита увлажнения возрастает доля трахеид малых размеров. Изучая влияние внешних факторов на рост и формирование древесины, необходимо учитывать, что эти факторы влияют на камбий опосредованно, через систему метаболических реакций ассимилирующих и проводящих тканей всего организма [11].

При изучении влияния почвенной влаги на растения учитывают почвенно-гидрологические константы (категории почвенной влаги), которые важны для понимания условий водоснабжения растений [2]. Согласно А.А. Роде [7, 8] почвенная влага по доступности для растений может быть разделена на следующие категории: недоступная влага (мертвый запас в почве), не превышающая максимальное содержание прочносвязанной влаги (МАВ – максимальная адсорбционная влага); весьма труднодоступная (МАВ–ВЗ, где ВЗ – влажность завядания), при которой растения проявляют признаки угнетения от недостатка влаги; труднодоступная (ВЗ–ВРК, где ВРК – влажность разрыва капилляров), при которой постепенно повышается продуктивность растений, оставаясь еще относительно невысокой; среднедоступная

¹ Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (07-04-00292, 09-04-10038), Федерального агентства по образованию (проект СФУ 1.7.09).

влага (ВРК–НВ, где НВ – наименьшая влагоемкость), характеризующаяся резким повышением продуктивности растений по мере приближения к НВ; легкодоступная влага (>НВ), отвечающая максимальной продуктивности растений при увлажнении, близком к НВ, но по мере приближения к ПВ (полная влагоемкость) из-за ухудшения аэрации почвы продуктивность снова снижается.

Цель данной работы – оценить влияние изменений контролируемого водного режима почвы на линейный рост и анатомическую структуру древесины хвойных видов Сибири.

Исследования проводились на территории дендрария Погорельского опытного экспериментального хозяйства Института леса им. В.Н. Сукачева, расположенного в лесостепной зоне Красноярского края. Эксперимент сопровождался разработкой и совершенствованием методики организации долгосрочных исследований контролируемого водного режима почв. В данной работе приводятся результаты исследования анатомии древесины у ели сибирской и сосны кедровой сибирской (кедр сибирский).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА

Методика проведения эксперимента включала подготовку опытных площадок, посадку саженцев, определение основных физических свойств почвы корнеобитаемых горизонтов, организацию системы полива, отбор образцов почвы на влажность, отбор хвои и модельных деревьев. Для из-

учения влияния водообеспеченности растений на их рост и развитие в эксперименте было создано три варианта опытных площадок и контрольный вариант, на котором сохранялся естественный для этого местообитания гидротермический режим почвы. На каждой опытной площадке осенью 2005 г. было высажено по 6–7 саженцев ели сибирской, сосны обыкновенной, кедра сибирского и лиственницы сибирской. Возраст саженцев на момент посадки составлял: сосны, ели, кедра – 5 лет, лиственницы – 7 лет. Всего в эксперименте участвовало 100 экз. деревьев. Модельные деревья исследовались на дерново-подзолистой супесчаной почве, развитой на песчаных древнеаллювиальных отложениях с разными режимами поступления воды в почву. Эксперимент по наблюдению динамики роста хвойных деревьев при различных условиях водообеспеченности проводился в течение двух вегетационных периодов 2007 и 2008 гг. В октябре первого года эксперимента в качестве образцов древесины было срезано по одному саженцу каждого вида, во второй год – по два саженца, остальные саженцы предполагалось исследовать через год после окончания эксперимента.

Необходимые условия на опытных участках достигались путем изоляции одного участка от другого. Также каждый участок был изолирован от боковой фильтрации почвенной влаги и поступления осадков. Для этой цели вокруг каждого участка была проложена полиэтиленовая пленка на глубину 1 м и сооружено полиэтиленовое укрытие с открытыми торцами для свободной

Физические свойства дерново-подзолистой почвы и почвенно-гидрологические константы на опытных участках

Номер варианта, константа	Глубина, см	Содержание влаги, % весовых долей	Объемная масса, г/см ³	Удельная масса, г/см ³	Гигроскопическая влажность, %	Запасы влаги, мм
1, ВЗ	0–5	13.5	1.09	2.64	0.70	7.3
	5–10	13.5	1.09	2.64	0.70	7.3
	10–20	11.6	1.19	2.67	0.34	13.8
	0–20	–	–	–	–	28.4
2, ВРК	0–5	22.7	1.09	2.64	0.70	12.4
	5–10	22.7	1.09	2.64	0.70	12.4
	10–20	21.4	1.19	2.67	0.34	25.5
	0–20	–	–	–	–	50.3
3, НВ	0–5	30.2	1.09	2.64	0.70	16.4
	5–10	30.2	1.09	2.64	0.70	16.4
	10–20	28.6	1.19	2.67	0.34	34.0
	0–20	–	–	–	–	66.8

Примечание. ВЗ – влажность завядания, ВРК – влажность разрыва капилляров, НВ – наименьшая влагоемкость.

циркуляции воздуха. Контрольный участок от внешнего поступления воды изолирован не был.

Такие почвенно-гидрологические константы (ПГК), как ВЗ, ВРК и НВ, являются физиологически значимыми граничными значениями влажности почвы [9, 13, 15]. На каждом из вариантов эксперимента необходимо было поддерживать влажность почвы, соответствующую определенной ПГК. Поскольку удерживать влажность на уровне констант в течение всего вегетационного периода в силу различных причин было невозможно, почвенные влагозапасы удерживались в диапазонах влажности почвы, соответствующих различным уровням водообеспеченности, границами которых являлись ПГК. Опытные участки получили следующие обозначения: вариант № 1, или ВЗ; вариант № 2, или ВРК; вариант № 3, или НВ (таблица).

Для поддержания заданной влажности по всей длине участков были проложены поливные трубы, по которым и осуществлялось поступление необходимого количества воды в почву, рассчитанное по дефициту влаги для каждого участка. Для расчета дефицита влаги осуществлялось периодическое определение влажности почвы на участках термостатно-весовым методом. Определение влажности почвы производили до полива. Образцы почвы отбирали буром, после чего каждую скважину тщательно заполняли на всю глубину. На участок “ВЗ” воду не подавали с момента схода снегового покрова. Для расчетов дефицита влаги использовали средние по экспериментальному участку значения объемной массы и почвенно-гидрологических констант, приведенные в таблице. Отбор образцов для определения влажности почвы проводился еженедельно.

На следующий год после посадки (2006 г.) проводились наблюдения за динамикой почвенных влагозапасов на участках, еще не закрытых от внешнего поступления влаги, и измерение линейного роста деревьев до начала эксперимента. Наблюдения за динамикой влажности почвы до начала эксперимента в 2006 г. показало, что на всех участках влагозапасы сопоставимы и зависят в основном от метеоусловий (количество осадков и температура воздуха), поскольку транспирационные траты саженцев по сравнению с физическим испарением воды из почвы невелики. По метеоданным 2008 г. в период с мая по октябрь был более теплым и дождливым, чем 2007 г.

Сумма осадков за вегетационный период в 2007 г. составила 211 мм, а в 2008 г. – 308 мм. Установлено, что содержание и распределение

воды в почве на контрольном участке является отражением гидротермических условий года.

Исследование анатомических признаков проводилось на системе анализа изображения (микроскоп фирмы “Карл Цейс” – “Axio Imager Alm”, видеокамера “Axioscam”) с использованием пакета программ “Карл Цейс”, в том числе специально разработанных П.П. Силкиным [10]. Оборудование позволяло проводить измерения анатомических признаков с точностью до 0.24–0.25 мкм (размеры пиксела).

У взятых образцов древесины элементы годичного кольца измерялись по четырем радиусам. Проводилось измерение радиального и тангенциального размера трахеид, толщины клеточной стенки с учетом существующих методов и подходов [1, 10, 16]. Расчет площади клеточной стенки (ПКС) и площади просвета клетки (ПП) проводился по следующим формулам:

$$\text{ПКС} = 2\text{ТКС}(\text{ТД} + \text{РД} - 2\text{ТКС}),$$

$$\text{ПП} = \text{РДТД} - \text{ПКС},$$

где РД – радиальный диаметр, ТД – тангенциальный диаметр, ТКС – толщина клеточной стенки.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Динамика запасов почвенной влаги. Наблюдения за динамикой влажности на контрольных участках позволили установить, что запасы влаги в корнеобитаемых горизонтах почвы в 2007 г. в начале вегетационного периода (май–июнь) были ниже на 30–50%, чем в этот же период 2008 г., и находились на уровне труднодоступной влаги. В июле разница между запасами влаги двух сравниваемых лет меньше и составляет 10–20%, содержание влаги как в 2007 г., так и в 2008 г. находится на уровне трудно- и средnedоступной. В конце вегетационного периода 2007 г. уровень содержания влаги остается прежним, а в 2008 г. (сентябрь–октябрь) выпадение существенных осадков обусловило увеличение запасов до легкодоступных. В начале вегетационного периода 2007 г. влагозапасы на всех участках с регулируемым увлажнением почвы находились в диапазоне ВРК – 1.5ВЗ (труднодоступная влага), к концу мая – началу июня у варианта “ВЗ” запасы влаги переместились в диапазон ВЗ – 0.5ВЗ (весьма труднодоступная для растений влага), в варианте “НВ” – в диапазон НВ – ВРК (среднедоступная влага) (рис. 1, А).

В 2008 г. необходимый уровень влагозапасов в корнеобитаемых горизонтах установился на уча-

стке “ВРК” с самого начала периода наблюдения, т.е. с мая (рис. 1, Б).

На участке “НВ” необходимый уровень был достигнут в конце мая, затем в результате резкого повышения среднесуточных температур произошло снижение влагозапасов до уровня 80% НВ, которые восполнились к концу июня. На участке “ВЗ” потеря влаги из почвы происходила медленно, и необходимый уровень влагообеспеченности растений был достигнут к концу мая.

По итогам трехлетних наблюдений установлено, что на экспериментальных участках после схода снегового покрова наблюдается резкое снижение влагозапасов (в основном за счет физического испарения с поверхности почвы) и резкое повышение температуры почвы в верхнем 20-сантиметровом слое. В течение 2–3 недель уровень увлажнения почвы падает от полной влагоемкости (ПВ) или легкодоступной влаги в середине апреля до влажности разрыва капилляров (ВРК) или средnedоступной влаги в начале мая.

На контрольном участке в течение всего вегетационного периода (с мая по октябрь) запасы влаги находились на уровне средnedоступных в диапазоне ВРК – 0.7НВ. В отдельные кратковременные периоды, связанные с высокими температурами воздуха и отсутствием осадков, запасы снижались до уровня труднодоступных (интервал ВЗ – ВРК).

В результате поддержания различного количества почвенной влаги на экспериментальных участках сложились различные микроклиматические условия. Помимо различающегося уровня влагозапасов, отмечается и разница в температурном режиме почв. На участке ВЗ, моделирующем условия засухи, наблюдаются наибольшие амплитуды колебания температуры почвы. В жаркие периоды поверхность почвы прогревается до высоких температур (до 45 °С). Отмечено, что на участках с искусственным поступлением воды (ВРК и НВ) за счет низкой температуры оросительных вод, увеличивающегося физического испарения с поверхности почвы температура в верхнем 5-сантиметровом слое в летнее время ниже на 6–8 °С.

Рост в высоту. Сравнительный анализ годовых приростов в высоту у сосны обыкновенной в четырех вариантах эксперимента показывает, что с повышением запасов почвенной влаги у саженцев отмечается увеличение прироста в высоту. Так, например, в варианте с труднодоступной влагой (ВЗ) прирост в высоту у саженцев в вегетационный период 2007 г. почти соответствовал приросту саженцев контрольного варианта, но во второй год эксперимента (2008 г.) на 24% отставал от него. В варианте со средnedоступ-

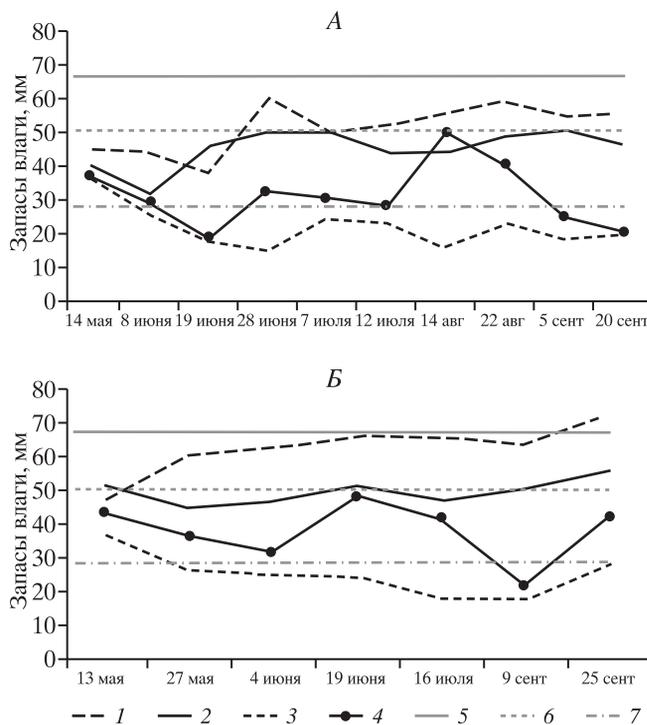


Рис. 1. Динамика почвенных влагозапасов в корнеобитаемых горизонтах мощностью 20 см на участках с контролируемым поступлением влаги и на контрольном участке в 2007 (А) и 2008 (Б) гг.: 1 – наименьшая влагоемкость, 2 – влажность разрыва капилляров, 3 – влажность завядания, 4 – контрольный участок, 5 – константа наименьшей влагоемкости, 6 – константа влажности разрыва капилляров, 7 – константа влажности завядания.

ной влагой годичный прирост 2007 г. на 10%, а в 2008 г. – на 14% меньше прироста саженцев контрольного варианта. В варианте с легкодоступной влагой (НВ) годичный прирост 2007 г. на 91% превышал прирост саженцев контрольного варианта, а в 2008 г. – на 34%. Очевидно, что во второй год эксперимента у саженцев сосны обыкновенной более четко проявилось влияние почвенной влаги на рост в высоту, чем в первый год. Регулирование почвенной влаги в течение первого экспериментального вегетационного периода сказалось на приросте саженцев последующего года.

У ели сибирской, так же как и у сосны обыкновенной, прослеживается превышение (до 78%) годового прироста саженцев варианта с легкодоступной влагой над приростом саженцев контрольного варианта. Значения годовых приростов саженцев в варианте со средnedоступной влагой (ВРК) близко к значениям приростов саженцев контрольного варианта. У кедра сибирского наибольший максимальный прирост в высоту отмечался у саженцев контрольного варианта и варианта со средnedоступной влагой (рис. 2).

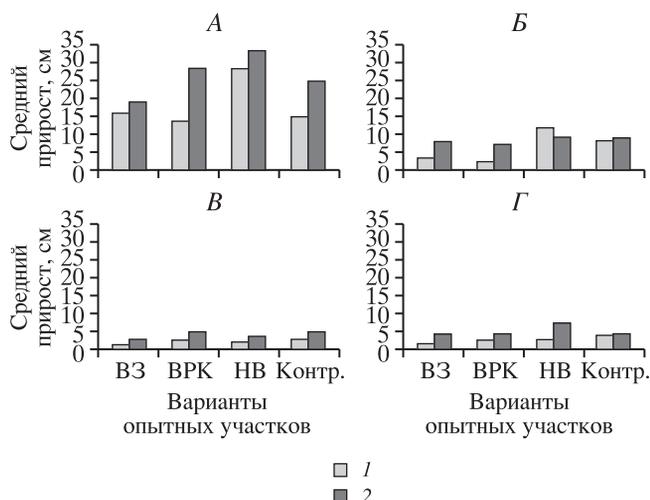


Рис. 2. Средний прирост в высоту у хвойных деревьев (А – сосна обыкновенная, Б – лиственница сибирская, В – кедр сибирский, Г – ель сибирская) при различных условиях водного режима в 2007 (1) и 2008 (2) гг.: ВЗ – влажность завядания, ВРК – влажность разрыва капилляров, НВ – наименьшая влагоемкость, Контр. – контрольный вариант.

Наименьший годичный прирост отмечен у саженцев в варианте с труднодоступной влагой. У лиственницы сибирской наибольшие приросты отмечены у саженцев в варианте с легкодоступной влагой и в контрольном варианте, меньшие – в вариантах с трудно- и среднедоступной влагой.

Таким образом, анализ годичных приростов у деревьев исследуемых видов в заявленных вариантах эксперимента показывает, что наибольшие приросты у сосны обыкновенной, ели сибирской и лиственницы сибирской отмечаются в варианте с легкодоступной влагой. При этом необходимо отметить, что у ели сибирской в 2008 г. различие в годичном приросте деревьев между вариантами с легкодоступной влагой и контролем более существенное, чем у сосны обыкновенной и лиственницы сибирской. Это подтверждает большую требовательность ели сибирской к влажности почвы. Оптимальным вариантом для роста в высоту у кедра сибирского в эксперименте является вариант со среднедоступной влагой и контрольный вариант, что отражает в сущности его экологические особенности.

Анатомические показатели древесины

Ель сибирская. Анализ структуры годичного кольца древесины ели сибирской показал, что формирование наибольшего числа клеток отмечается у деревьев в третьем варианте с легкодоступной почвенной влагой (НВ) и контрольном варианте в течение двух лет эксперимента (рис. 3, А). Максимальная ширина годичного кольца (1334 мкм) в

эти годы отмечается в варианте с легкодоступной почвенной влагой и несколько меньше – в контроле и во втором варианте со среднедоступной почвенной влагой. Уменьшение числа клеток и ширины годичного кольца под действием водного дефицита отмечается у сосны обыкновенной в работах М.Д. Мерзленко [5], Н.Е. Судачковой с соавторами [12] и др.

По площади просвета трахеид наибольшие различия проявляются во второй год эксперимента между контрастными по условиям доступности влаги вариантами. Например, в варианте с легкодоступной почвенной влагой у деревьев в середине годичного кольца отмечено увеличение площади просвета трахеид, в то время как для варианта с дефицитом влаги характерно постоянное уменьшение этого признака (рис. 4, А). Отмеченная динамика площади просвета трахеид позволяет деревьям в варианте с легкодоступной почвенной влагой иметь значительно большее значение признака во второй половине годичного кольца (поздняя древесина), чем у деревьев в варианте с дефицитом влаги. По площади просвета трахеид различия начинают проявляться в поздней древесине. В варианте с легкодоступной почвенной влагой отмечается увеличение просвета трахеид в

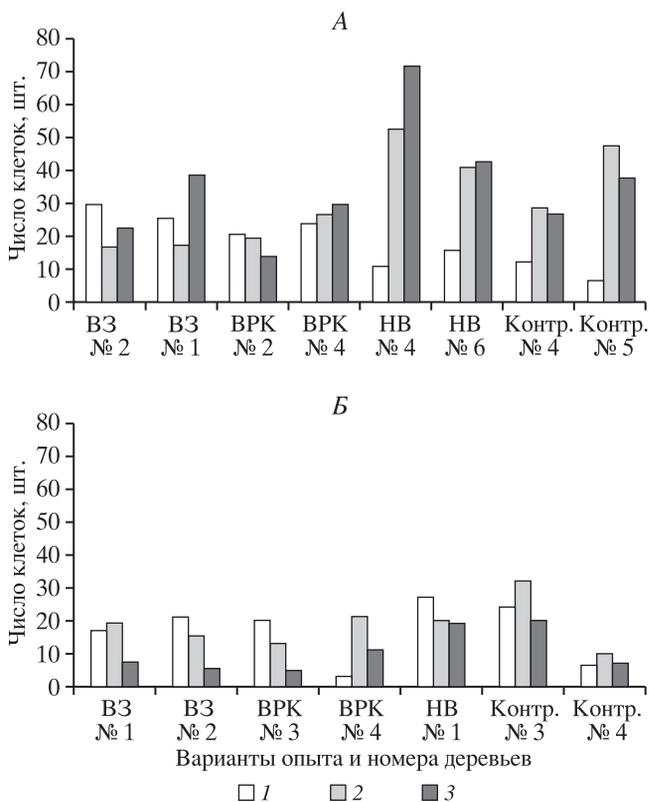


Рис. 3. Число клеток в радиальном ряду годичных колец (2006–2008 гг.) у ели сибирской (А) и кедра сибирского (Б): 1 – 2006 г., 2 – 2007 г., 3 – 2008 г. Обозначения вариантов, как на рис. 2.

годовых колец, вызванное активной водопроницаемостью деревьев ели сибирской.

В варианте со средними условиями влагообеспеченности (ВРК) у деревьев отмечается постепенное уменьшение площади просвета трахеид в 2007 и 2008 гг. (рис. 4, *Б*).

На графиках видно, что серьезных колебаний не выявлено. Относительно высокие показатели просвета трахеид отмечаются только в первой половине годового кольца. Постепенное уменьшение площади просвета трахеид является основной характеристикой динамики площади просвета. Исключением из этой тенденции, помимо деревьев третьего варианта, в 2008 г. являлось дерево контрольного варианта. По сравнению с 2007 г. площадь просвета трахеид в годовом кольце 2008 г. имеет существенные колебания, выявленные в середине годового кольца (рис. 4, *В*). Эти колебания представляют увеличение площади просвета после значительного спада в переходной зоне между ранней и поздней древесиной. Подобное поведение динамики площади просвета трахеид у дерева в контрольном варианте объясняется влиянием изменений погодных условий на сезонный рост древесных растений и в частности ели сибирской.

В первый год эксперимента различия по абсолютным значениям площади клеточной стенки ощутимы только для отдельных особей контрастных по почвенной влаге вариантов. Самое большое значение отмечается у дерева из варианта с легкодоступной влагой (вариант № 3), меньшее – у дерева варианта с труднодоступной влагой (вариант № 1).

Наиболее существенные различия по площади клеточной стенки между вариантами проявляются во второй год эксперимента (рис. 5). В варианте с легкодоступной почвенной влагой площадь клеточной стенки у деревьев значительно больше, чем у деревьев в варианте с труднодоступной влагой.

Средние показатели площади клеточной стенки у деревьев составляют: вариант № 1 161–164 мм², вариант № 3 191–206 мм². Одной из причин этого является различие в характеристиках почвенной влаги исследованных вариантов в эти годы. Так, контрастные условия водного режима почвы между вариантами № 1 и 3 были достигнуты в 2007 г. в конце июня, в 2008 г. они сформировались значительно раньше, в конце мая, при этом отмечены существенные различия между ними (рис. 1).

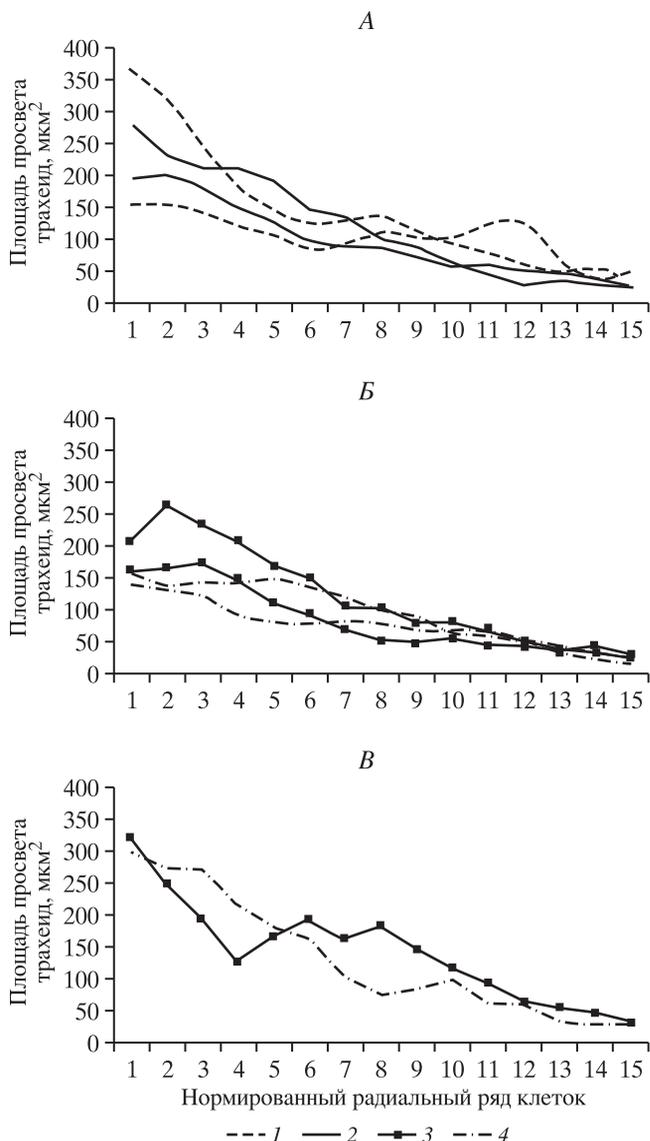


Рис. 4. Площадь просвета трахеид в нормированном ряду годового кольца у деревьев ели сибирской вариантов опыта ВЗ и НВ в 2008 г. (*А*); варианта ВРК (*Б*) и в контроле (*Б*) в 2007 и 2008 гг.: 1 – НВ; 2 – ВЗ; 3 – 2008 г., 4 – 2007 г.

Таким образом, у ели сибирской в условиях труднодоступной влаги параметры анатомических элементов древесины имеют меньшие значения, чем в варианте с легкодоступной влагой. Так, число клеток меньше на 54%, толщина клеточной стенки – на 11%, радиальный размер трахеид и доля поздней древесины – на 9%, площадь клеточной стенки в ранней и поздней древесине – на 20 и 17% соответственно, площадь просвета трахеид в поздней древесине – на 24%.

Во всех вариантах и контроле у деревьев ели сибирской средняя площадь клеточной стенки годового кольца значительно превышает среднюю площадь просвета трахеид, а доля ранней

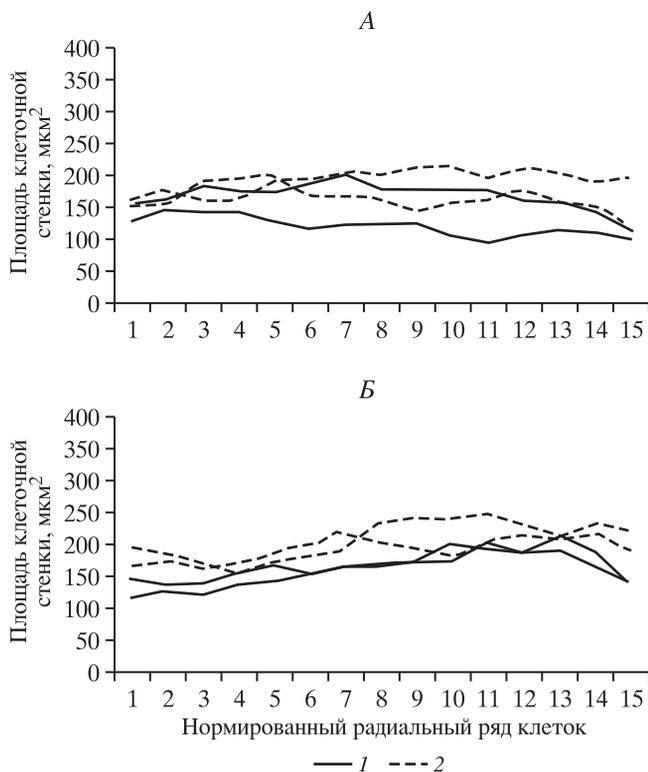


Рис. 5. Динамика площади клеточной стенки у деревьев ели сибирской вариантов № 1 (1) и № 3 (2) в 2007 (А) и 2008 (Б) гг.

древесины не превышает 40% от всего годичного кольца. Увеличение площади просвета трахеид у деревьев из варианта с легкодоступной влагой не приводит к изменению этой консервативной модели, так как вместе с увеличением площади просвета трахеид в поздней древесине отмечается увеличение площади клеточной стенки, а большее число клеток способствует большей доле поздней древесины. Этот пример демонстрирует, что адаптация деревьев приводит к изменению комплекса признаков у ели сибирской с целью сохранения единой модели развития годичного кольца. Эти факты свидетельствуют об экономных темпах проведения воды в древесине ели сибирской, у которой приоритетным направлением развития трахеид является сохранение прочностных свойств древесины. Синхронное изменение признаков происходит благодаря строгому генетическому контролю.

Кедр сибирский. У деревьев кедра сибирского в течение двух лет эксперимента во всех вариантах в основном отмечается уменьшение числа клеток и ширины годичного кольца. Исключение составляют одно дерево варианта со среднедоступной влагой и деревья контрольного варианта, у которых в первый год эксперимента отмечено

увеличение числа клеток и ширины годичного кольца, но во второй год параметры этих показателей уменьшились, так же как у деревьев других вариантов (рис. 3, Б). В варианте с засушливыми условиями число клеток уменьшается на 63–74% по отношению к варианту с легкодоступной влагой, в варианте со среднедоступной влагой – на 48–53%. Всего у них сформировано 5–7 клеток. В условиях легкодоступной влаги в 2008 г. происходит незначительное уменьшение числа клеток – на 5%, всего сформировано 19 клеток.

По радиальному размеру трахеид у кедра сибирского в 2007 г. существенных колебаний по вариантам не выявлено. В 2008 г. происходит увеличение размера трахеид у дерева в варианте с легкодоступной влагой (рис. 6), однако площадь просвета трахеид у него не увеличивается относительно деревьев в варианте с дефицитом влаги. Причиной этого является резкое увеличение толщины и площади клеточной стенки у дерева третьего варианта. Как видно из графика (рис. 7), во второй год эксперимента по площади клеточной стенки между деревьями отмечаются различия. Наибольшие значения в этот год отмечены у дерева третьего варианта с легкодоступной влагой, а наименьшие – у деревьев в первом варианте с труднодоступной влагой (засушливые условия).

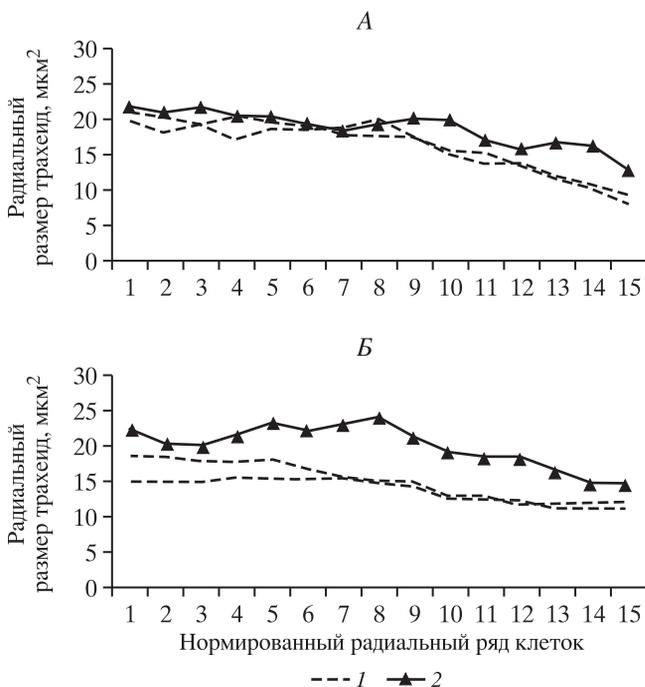


Рис. 6. Радиальный размер трахеид (мкм) у деревьев кедра сибирского вариантов № 1 (1) и № 3 (2) в 2007 (А) и 2008 (Б) гг.

Легкодоступная почвенная влага приводит к увеличению толщины и площади клеточной стенки. Так, у дерева третьего варианта на протяжении всего нормированного ряда годичного кольца 2008 г. отмечено постоянное и более интенсивное увеличение толщины клеточной стенки по сравнению с деревьями первого варианта. Деревья второго варианта со среднедоступной почвенной влагой занимают промежуточное положение на графике.

Таким образом, деревья кедра сибирского в возрасте 6 лет реагируют на изменение водного режима почвы, созданные в эксперименте. В условиях труднодоступной почвенной влаги анатомические элементы структуры годичных колец в течение двух экспериментальных лет имеют меньшие параметры числа клеток и ширины годичного кольца, радиального размера и толщины клеточной стенки в сравнении с другими вариантами. Доля поздней древесины у деревьев этого варианта достигает в 2007 г. 90%, в 2008 г. 57%. В варианте с легкодоступной почвенной влагой по отношению к первому варианту увеличиваются число клеток, их радиальный размер, толщина и площадь клеточной стенки. Доля поздней древесины составляет 87% в 2007 г. и 80% в 2008 г. В варианте со среднедоступной почвенной влагой все параметры показателей уменьшаются по отношению к варианту с легкодоступной влагой, т.е. они занимают среднее положение между первым и третьим вариантами. Деревья контрольного варианта по анатомическим характеристикам занимают положение между вариантами с легкодоступной и среднедоступной влагой.

Заключение. Анализ годичных приростов в высоту в течение двух лет эксперимента показал большую требовательность ели сибирской к влажности почвы по сравнению с другими видами хвойных. Подтверждается это существенными различиями между приростами саженцев варианта с легкодоступной влагой и контролем. Для саженцев кедра сибирского оптимальными условиями роста в высоту являются вариант со среднедоступной влагой и контроль.

По анатомической структуре древесины ели сибирская в эксперименте отличается от деревьев других видов наиболее постоянной характеристикой элементов годичного кольца, устойчивой к стрессовым условиям водного режима почвы. Это подтверждается низким варьированием доли ранней древесины, которая не превышает 40%, а также преобладанием средней площади клеточной стенки над средней площадью просвета в годичных кольцах деревьев, что способствует

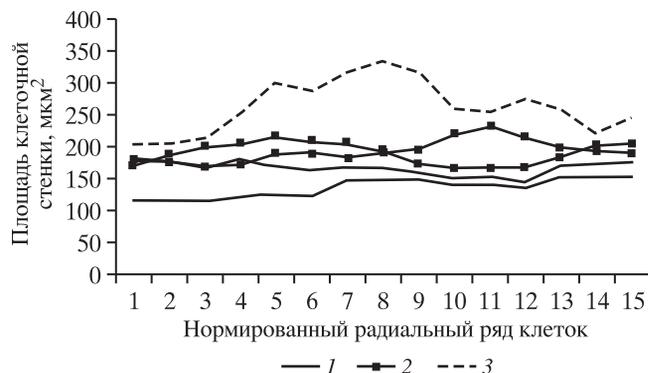


Рис. 7. Площадь клеточной стенки у деревьев кедра сибирского в 2008 г.: 1 – вариант № 1, 2 – вариант № 2, 3 – вариант № 3.

повышенной прочности древесины. Несмотря на консервативность анатомической модели годичного кольца у ели сибирской, созданные контрастные условия по доступности почвенной влаги выявили некоторые особенности в ее реакции. В варианте с легкодоступной почвенной влагой деревья ели сибирской имеют большее число клеток (как в контроле), чем в варианте с труднодоступной почвенной влагой. У них отмечается увеличение площади просвета трахеид во второй половине годичного кольца, а также большая площадь клеточной стенки.

Молодые деревья кедра сибирского имеют самые низкие радиальные приросты за последние три года в эксперименте, продукция числа клеток у них наименьшая. В варианте с легкодоступной влагой у кедра сибирского число клеток, радиальные размеры и толщина клеточной стенки трахеид имеют бóльшие значения, чем в варианте с труднодоступной влагой. Утолщение клеточной стенки приводит к увеличению ее площади в ранней и поздней древесине.

Таким образом, стратегия развития ели сибирской и кедра сибирского направлена на поддержание прочности древесины, поэтому в варианте с легкодоступной влагой при увеличении числа клеток и радиального размера трахеид происходит увеличение толщины и площади клеточных стенок, а также доли поздней древесины.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Ваганов Е.А., Шашкин А.В. Рост и структура годичных колец хвойных. Новосибирск: Наука, 2000. 232 с.
2. Воронин А.Д. Структурно-функциональная гидрофизика почв. М.: Изд-во Московского университета, 1984. 204 с.

3. Крамер П.Д., Козловский Т.Т. Физиология древесных растений. М.: Лесн. пром-сть, 1983. 463 с.
4. Лобжанидзе Э.Д. Камбий и формирование годичных колец древесины. Тбилиси: Изд-во АН Груз. ССР, 1961. 156 с.
5. Мерзленко М.Д. Влияние засухи на строение годичного кольца сосны в культурах // Лесоведение. 1977. № 4. С. 29–32.
6. Мина М.В., Клевезаль Г.А. Принципы исследования регистрирующих структур // Успехи совр. биол. 1970. Т. 70. Вып. 3. С. 341–352.
7. Роде А.А. Методы изучения водного режима почв. М.: Изд-во АН СССР, 1960. 242 с.
8. Роде А.А. Водный режим почв и его регулирование. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 115 с.
9. Роде А.А. Почвенная влага. М.: Изд-во АН СССР, 1972. 455 с.
10. Силкин П.П. Рентгенографический и гистометрический анализ структуры годичных колец древесины хвойных: Дис. ... канд. физ.-мат. наук: 03.00.02. Красноярск, 2005. 248 с.
11. Судацкова Н.Е. Метаболизм хвойных и формирование древесины. Новосибирск: Наука, 1977. 230 с.
12. Судацкова Н.Е., Милютин И.Л., Романова Л.И. Влияние стрессовых воздействий на ксилогенез сосны обыкновенной в условиях Сибири // Лесоведение. 2007. № 6. С. 101–106.
13. Шугалей Л.С. Основные водно-физические свойства темно-серых лесных почв Кемчугской возвышенности // Почвы Сибири и их рациональное использование. Красноярск: Институт леса и древесины СО АН СССР, 1975. С. 79–158.
14. Шугалей Л.С., Яшихин Г.И. О связи давления почвенной влаги с почвенно-гидрологическими константами // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. 1978. Вып. 2. № 10. С. 29–33.
15. Яшихин Г.И. Гидротермический режим серых лесных почв. Красноярск: Институт леса и древесины СО АН СССР, 1991. 163 с.
16. Vaganov E.A., Hughes M.K., Shashkin A.V. Growth Dynamics of Conifer Tree Rings: an Image of Past and Future Environments. Berlin: Heidelberg: Springer, 2005. 343 p.
17. Wilpert K. Die Jahrringstruktur von Fichten in Abhängigkeit vom Bodenwasserhaushalt auf Pseudogley und Parabraunerde. Freiburg: Freibg. Bodenkd. Abh., 1990. 243 p.
18. Zahner R. Site quality and wood quality in upland hardwoods: theoretical consideration of wood density // Proc. 3rd North American Forest Soils Conf. Raleigh, North Carolina, 1968. 43 p.

The Influence of Controlled Changes in Soil Moisture on the Growth and Anatomy of Coniferous Tree Species

S. R. Kuzmin, N. A. Kuzmina, E. A. Vaganov, T. V. Ponomareva, G. V. Kuznetsova

The methodology of an experiment with control changes in soil moisture is shown. The analysis of growth and anatomic structure of xylem in conifers was performed in three variants of soil moistening and under control parameters. Some features of anatomic elements of annual wood rings in Siberian spruce and Siberian stone pine are characterized.