

УДК 630*811:630*17:582.475.2

ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ ДРЕВЕСИНЫ СЕВЕРНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ
СИБИРСКИХ ВИДОВ ЛИСТВЕННИЦЫ*

© 2006 г. В. Е. Бенькова, А. В. Бенькова

Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН

660036 Красноярск, Академгородок

E-mail: institute@forest.akadem.ru

Поступила в редакцию 25.11.2004 г.

Влияние условий обитания на строение древесины исследовали на деревьях популяций лиственницы Гмелина (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.) и Каяндера (*L. cajanderi* Mayr.), произрастающих в циркумполярной области Сибири. На основании результатов анализа погодичной динамики ширины годичных колец показано, что влияние основного лимитирующего климатического фактора в исследуемых условиях - температурного (в частности, средних значений температуры воздуха в июне и июле), определяющего изменчивость радиального прироста, не зависит от видового статуса деревьев и особенности местообитаний. Более слабый вклад других климатических факторов обусловлен влиянием локальных условий. На примере двух популяций лиственницы Гмелина со среднего течения р. Новая, п-ов Таймыр и лиственницы Каяндера с Алазейского нагорья, Северная Якутия) путем ксилотомического исследования выявлены направленности адаптивных перестроек водопроводящей и механической тканей. Деревья популяции лиственницы Гмелина адаптируются к среде обитания с постоянной ветровой нагрузкой путем формирования древесины со сравнительно высокой механической прочностью; деревья лиственницы Каяндера приспособляются к экстреморезкоинтерконтинентальным и сухим условиям путем повышения эффективности выполнения водопроводящей функции, что отрицательно влияет на механические свойства древесины.

Лиственница, циркумполярная область, древесина, ширина годичного кольца, адаптация, водопроводящая и механическая функции древесины.

Среди множества факторов, определяющих равновесие в лесных экосистемах криолитозоны на территории Сибири, самым важным является абсолютное доминирование видов лиственницы [2, 12], главными из которых являются лиственница Гмелина (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.), Каяндера (*L. cajanderi* Mayr.) и сибирская (*L. sibirica* Ledeb.). Экологические предпочтения видов различны; ареалы их обособлены географически [11]. В циркумполярной области (62-72° с.ш.) древостой на 90% состоят из лиственницы Гмелина и 100% из лиственницы Каяндера в пределах их ареалов. Лиственница сибирская не является доминирующим видом в северных широтах, предпочитая более прогреваемые и дренированные почвы, и в смешанных древостоях составляет всего 34.8% [19]. Очевидно, что в процессе эволюции северные популяции видов *L. cajanderi* и *L. gmelinii* приобрели ряд признаков, которые обеспечили их абсолютное доминирующее положение. Это проявляется и в строении кроны, и в особенностях се-

менования, и в высокой экологической пластичности, и в широких возможностях их адаптации к экстремальным мерзлотным условиям и пожарным воздействиям [2, 18]. Существенную роль в адаптации должна играть ксилема. В ряде работ с применением методов дендрохронологии установлено [7, 9, 24, 25 и др.], что в условиях высоких широт температура является главным фактором, определяющим величину радиального прироста ствола деревьев. Анализ трахеидограмм (динамики последовательных нормированных радиальных размеров трахейд в годичном кольце) и других характеристик годичных колец (ширина ранней и поздней зон и др.) показал, что сроки начала сезона роста, зависящие от раннелетних температур воздуха и сроков схода снежного покрова, являются факторами, определяющими и сезонный рост, и структуру годичных колец [8, 26 и др.]. Изменчивость ширины годичного кольца и других его характеристик под воздействием вышеуказанных внешних факторов, очевидно, характеризует адаптивную пластичность вторичной ксилемы, свойством которой, как известно, является полифункциональность. Настоящее исследование направлено на выявление адаптивных перестроек во вторичной ксилеме лиственницы под

* Работа выполнялась при поддержке РФФИ (99-04-48678, 02-04-49423, 15-97980, 04-04-48417) и Красноярского краевого научного фонда (ККФН 14G170).

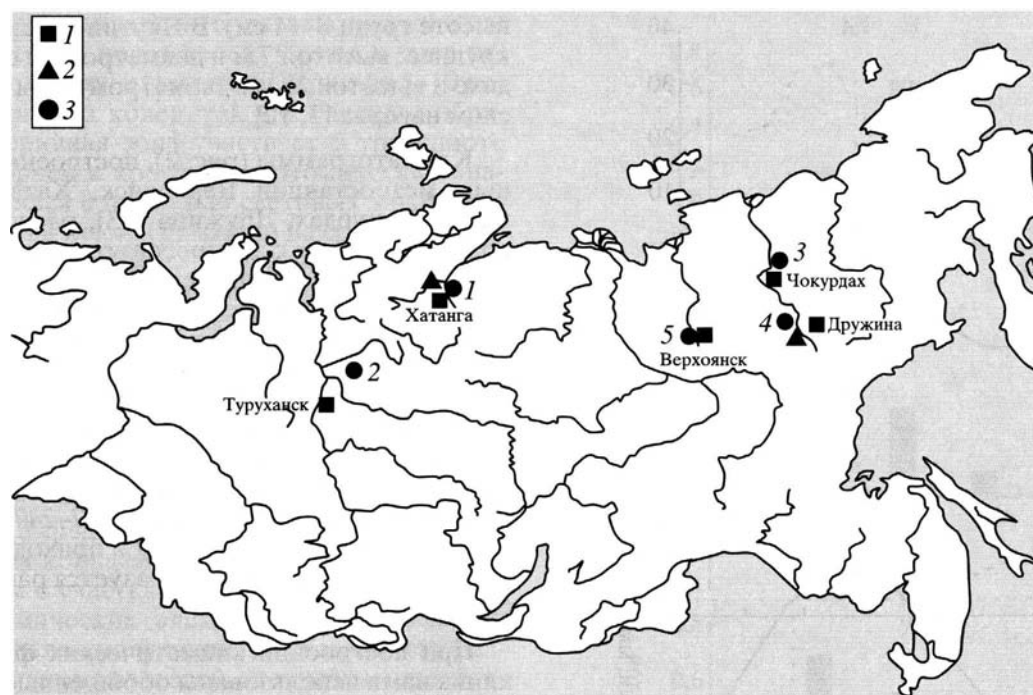


Рис. 1. Расположение участков исследования (2), метеостанции (3) и участков с измерениями ксилотомических показателей (1).

влиянием факторов среды обитания и объяснение этих перестроек с позиции выполнения транспортно-механической функций.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Выбор пяти участков для исследования осуществлялся в пределах дендроклиматической сети (рис. 1). На участках (уч.) 1 и 2 господствует лиственница Гмелина, на трех остальных - лиственница Каяндера.

Места сбора имеют ряд сходных характеристик: это субарктический термический режим, сплошное распространение вечной мерзлоты, очень низкие значения годовых осадков (табл. 1). Среди особенностей отметим следующее. С биоклиматической точки зрения п-ов Таймыр является одним из самых суровых на Евразийском континенте, так как для него характерна наибольшая среднегодовая скорость ветра 5 м с^{-1} [1]. Якутия с ее экстремально континентальным и сухим климатом является самым суровым местом в северном полушарии Земли [12]. В этих своеоб-

Таблица 1. Характеристика мест сбора образцов

№ участка	Участок (метеостанция)	Средняя температура, °С		Осадки, мм год ¹	Вид	Вегетационный период, дни
		январь	июль			
1	Среднее течение р. Новая, п-ов Таймыр (Хатанга)	-29.6	+12.5	247	Лиственница Гмелина	60
2	Низовье р. Икон, Красноярский край (Туруханск)	-32.6	+12.6	225	То же	75
3	Нижнее течение р. Индигирка, Якутия (Чокурдах)	-35.0	+9.8	200	Лиственница Каяндера	65
4	Алазейское нагорье, верховье р. Тирехтях, Якутия (Дружина)	39.1	+13.8	246	То же	84
5	Нижнее течение р. Саккыяр, Якутия (Верхоянск)	-38	+14.1	147	То же	70-75

Примечание. Климатические характеристики приведены в работах [3, 6, 12, 13].

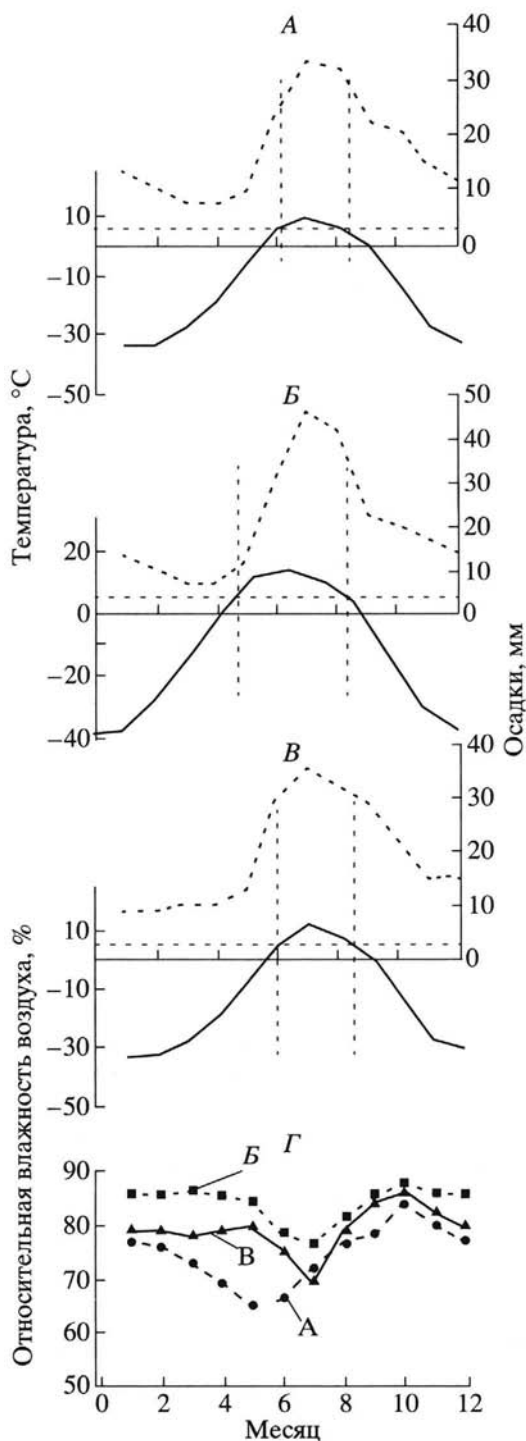


Рис. 2. Климатическая характеристика мест сбора образцов: помесечное изменение среднегодовых значений температуры и осадков (А-В) и относительной влажности воздуха (Г) в Хатанге (А), на Алазейском нагорье (Б) и в Верхоянске (В).

разных условиях деревья лиственницы по морфологическим показателям заметно различаются. На Таймыре деревья низкорослые (преобладающая высота 4-6 м) и тонкие (диаметр ствола на

высоте груди 8-14 см). В Якутии деревья заметно крупнее: высотой 7 м и диаметром 20 см в Чокурдах и высотой 28 м с диаметром 30 см на Алазейском нагорье [3, 12].

Климатограммы (рис. 2), построенные по данным метеостанций Верхоянск, Хатанга, Туруханск, Чокурдах, Дружина [13], расположенные вблизи участков, с которых взяты образцы, показывают, что условия сезонов роста несколько различаются по динамике температуры, распределению осадков и относительной влажности воздуха. Продолжительность сезона роста оценивалась интервалом между изотермой $+5^{\circ}\text{C}$ на температурной кривой климатограмм. Из климатограмм следует, что среднее количество осадков, выпадающее за сезон роста, составляет 46-50% от среднегодового, составляющего $147-247 \text{ мм год}^{-1}$ (табл. 1), причем всего 25-30% приходится на его первую половину, когда образуется ранняя древесина.

При построении климатических функций отклика нами использованы обобщенные древесно-кольцевые хронологии, которые были получены авторами работы [9]. Функции отклика служили для определения периодов в пределах сезона роста, когда погодные факторы - температура воздуха и осадки - оказывали значимое влияние на радиальный прирост деревьев. Рассчитывали коэффициенты корреляции между древесно-кольцевыми хронологиями и среднемесячными значениями температуры воздуха и осадков с мая по сентябрь. Коэффициенты корреляции выше 0.27 значимы для участка 4 и выше 0.32 для остальных участков при $p < 0.05$. Для анализа выбрали данные метеостанции Дружина за 1938-1990 гг. и данные остальных метеостанций за 1947-1989 гг. по следующим причинам. Во-первых, за эти годы имеются суточные метеоданные, которые использовались для расчета фотосинтеза и транспирации; во-вторых, в рамках этих периодов корреляция между динамикой фотосинтеза и температурой воздуха и чувствительностью радиального прироста к воздействию климатических факторов оказалась заметно выше, чем для гораздо более длительных временных интервалов [4, 5]. Этим объясняется некоторое различие между функциями отклика, полученные нами, и теми, что были построены авторами работ [9, 26 и др.] для тех же участков, но в пределах длительных интервалов в 200, 300 и более лет.

Эколого-ксилотомические исследования проведены на том же дендрохронологическом материале, по которому были получены обобщенные древесно-кольцевые хронологии авторами работы [9]. Для ксилотомического анализа мы отобрали по 4 керны с уч. 1 и 4 (табл. 1). Мы полагали, учитывая хорошо известный факт консервативности ксилемы, что значительное различие усло-

вий обитания не может не проявиться в различии ксилотомических показателей. Срезы в трех основных плоскостях захватывали серию из 8-10 последних годовичных колец, так как главным образом периферийная зона участвует в транспорте влаги от корней к кроне. Ксилотомический анализ выполнялся с помощью световых микроскопов Karl Zeiss и Leica (Германия) на срезах и мацерированном материале. Измерения анатомических признаков проводились по стандартной методике [17, 28]. На поперечном срезе определяли ширину годовичных колец, радиальный и тангенциальный размеры ранних и поздних трахеид и их просветов, а также толщину стенок. На радиальном срезе измеряли диаметр пор на стенках ранних трахеид и на поле перекреста. Длину ранних и поздних трахеид измеряли на мацерированном материале. Усреднением результатов измерений по годовичным кольцам каждого керна, а затем по всем кернам с участка получили средние показатели анатомических элементов и их изменчивость в пределах популяции. Достоверность различий средних показателей оценивалась по критерию Стьюдента с 95%-м уровнем значимости. Площадь трахеиды и ее просвета на поперечном срезе вычисляли перемножением их радиального и тангенциального размеров; площадь стенок трахеид вычисляли вычитанием площади просвета из площади клетки.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Климатические функции отклика индексов радиального прироста у северных представителей лиственницы. Результаты анализа полученных нами климатических функций отклика индексов радиального прироста (рис. 3) согласуются с данными разных авторов [9, 15, 16, 24 и др.]: изменение средней температуры двух летних месяцев, июня и июля, определяет изменчивость радиального прироста деревьев всех видов лиственницы в зоне полярной границы леса. На уч. 2 и 3 значимый вклад в изменчивость прироста вносит изменение среднемесячной температуры июня (коэффициенты корреляции $R = 0.37$ и 0.72 соответственно) и июля ($R = 0.40$ и 0.64). В то же время на уч. 5 значимо влияет на рост только изменение июньской температуры ($R = 0.60$), а на уч. 1 - только июльской ($R = 0.71$). Сезон роста на уч. 1 начинается в более поздние сроки, чем на остальных участках (из рис. 2 и по данным Т.Н. Буториной [6]), поэтому здесь влияние температуры воздуха позже регистрируется годовичным кольцом. Популяция деревьев лиственницы Каяндера на уч. 4 отличается тем, что ширина годовичного кольца чувствительна к изменению температуры июня ($R = 0.53$), несколько слабее - к изменению температуры сентября ($R = 0.41$) и мая (-0.33). Вторым климатический фактор, осадки (рис. 3), значимо

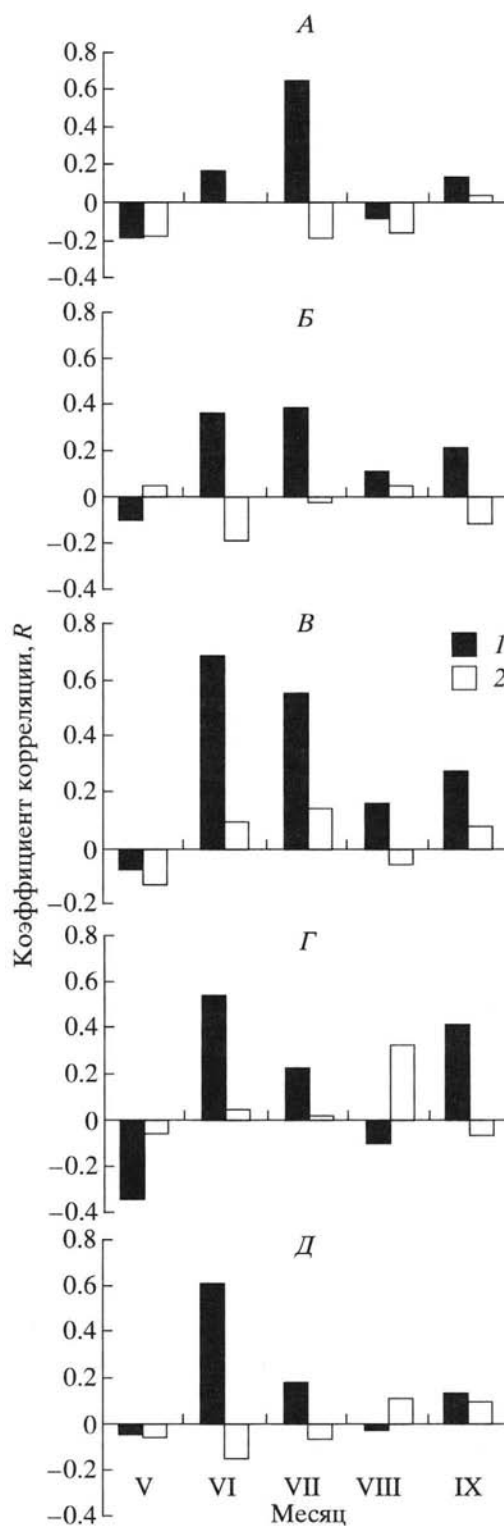


Рис. 3. Корреляция между среднемесячными значениями температуры (1) и осадков (2) и индексами радиального прироста: А - метеостанция Хатанга и хронология с р. Новая (NOV), Б - метеостанция Туруханск и хронология с р. Икон (ИКО); В - метеостанция Чокурдах и хронология с р. Индигирка (INP); Г - метеостанция Дружина и хронология с Алазейского нагорья (АЛА); Д - метеостанция Верхоянск и хронология с р. Саккырар (ВАТ).

Таблица 2. Количественные анатомические признаки древесины лиственниц Гмелина (Таймыр) и Каяндера (Центральная Якутия)

Зоны прироста	Ксилотомические показатели					
	1	2	3	4	5	6
Лиственница Гмелина (Таймыр)						
Ранняя древесина	36.1	30.5	2.05	1.00	24.8	4.4
Стандартная ошибка	1.73	1.93	0.08	0.025	0.43	0.05
<i>С.У.</i>	25.4	11.0	23.4	7.8	11.3	24.1
Поздняя древесина	13.9	21.4	5.78	1.43	Не опр.	Не опр.
Стандартная ошибка	0.85	0.77	0.27	0.047	»	»
<i>С.У.</i>	31.1	6.3	29.6	14.7	»	»
Лиственница Каяндера (Алазейское нагорье)						
Ранняя древесина	44.7	31.8	2.02	2.95	29.0	3.2
Стандартная ошибка	1.85	2.24	0.059	0.090	1.25	0.03
<i>С.У.</i>	18.1	12.9	20.3	8.3	26.6	17.1
Поздняя древесина	16.4	20.7	5.51	3.99	Не опр.	Не опр.
Стандартная ошибка	1.99	1.31	0.13	0.047	»	»
<i>С.У.</i>	45.4	12.7	20.0	14.9	»	»

Примечание. 1 - радиальный размер трахеид, мкм; 2 - тангенциальный размер люмена, мкм; 3 - толщина клеточной стенки, мкм; 4 - длина трахеид, мм; 5 - диаметр окаймленных пор на радиальных стенках трахеид, мкм; 6 - диаметр пор на поле перекреста, мкм. *С.У.* - коэффициент вариации, %.

влияет на ширину годичного кольца также только на уч. 4 (август, $R = 0.32$). Возможно, более сильная чувствительность деревьев на уч. 4 (Алазейское нагорье) к изменению погодных факторов в начале и конце сезона роста связана с микроклиматическими условиями роста. Деревья, с которых взяты образцы, произрастают на южном склоне, и поэтому здесь имеется большая вероятность того, что теплый май вызовет раннее начало фотосинтеза даже при наличии снежного покрова (такие наблюдения описаны в работах [10, 15]). Обычные в это время на Крайнем Севере заморозки могут затормозить или вовсе остановить процесс роста, что и отражает отрицательная корреляция ширины годичного кольца с температурой мая. Теплый и влажный конец сезона роста при малом в данной местности (уч. 4) сезонном количестве осадков может продлить процесс формирования годичного кольца, что выражается в положительной связи ширины кольца с температурой и осадками сентября.

С применением корреляционного анализа в пределах указанных выше исследуемых временных интервалов установили, что изменение количества законсервированной с осени влаги, которое рассчитывалось как сумма осадков с сентября по май (месяцы, предшествующие сезону роста), на ширину годичного кольца деревьев, растущих на всех участках, заметного влияния не оказывает ($R < 0.25$). Даже при обычном на Крайнем Севере дефиците осадков в начале вегетационного

периода вечная мерзлота обеспечивает благоприятные условия роста [12, 18].

Обращаем внимание еще на одну особенность функций отклика. Климатические сигналы в древесно-кольцевых хронологиях для лиственницы Гмелина с уч. 1 и 2 различны, для лиственницы Гмелина с уч. 2 и лиственницы Каяндера с уч. 3 одинаковы, для лиственницы Каяндера с уч. 4 и 5 (наиболее близких по погодным условиям) различны. Таким образом, изменчивость радиального прироста лиственницы в циркумполярной области определяется изменением погодных условий сезона роста, главным образом среднемесячной температуры июня и июля, и в меньшей степени локальными условиями мест произрастания. По сравнению с этими факторами внешней среды генотипическая составляющая в изменчивости прироста (фактор разной видовой принадлежности деревьев) оказалась очень слабой и выявлена не была.

Сравнительный ксилотомический анализ популяций деревьев лиственницы Гмелина (п-ов Таймыр) и лиственницы Каяндера (Алазейское нагорье). По результатам морфометрии (табл. 2), исследованные популяции рода *Larix* в целом характеризуются низким и средним уровнем изменчивости ксилотомических признаков: 38% признаков составляют группу с коэффициентом вариации $20\% < C.V. \leq 40\%$ и 62% признаков - группу с $C.V. \leq 20\%$. Наименьшей изменчивостью отличается тангенциальный размер люмена и

длина трахеид ($C.V. = 6.3-14.9\%$), а наибольшей - радиальный размер ранних и поздних трахеид и толщина стенок поздних трахеид ($20.0-45.4\%$). 6 из 10 приведенных в табл. 2 ксилотомических признаков якутской *L. cajanderi* с Алазейского нагорья имеют более высокий уровень изменчивости по сравнению с таймырской *L. gmelinii*; особенно этим отличаются показатели поздней древесины, выполняющей механическую функцию.

Древесина таймырской *L. gmelinii* характеризуется очень узкими годичными кольцами (0.22 ± 0.02 мм, $C.V. = 35\%$), которые в среднем почти в 2 раза уже, чем у деревьев якутской популяции *L. cajanderi* (0.42 ± 0.04 мм, $C.V. = 43\%$). Высокая вариабельность ширины годичного кольца свидетельствует о высокой чувствительности радиального роста деревьев к изменению погодных условий. Этим особенно отличается популяция *L. cajanderi* из Якутии (уч. 4). Заметим, что оцененная по средней продолжительности вегетационного периода (рис. 2) и средней ширине годичного кольца скорость радиального роста деревьев *L. cajanderi* с Алазейского нагорья (5 мкм сут⁻¹) в 14 раза выше, чем деревьев *L. gmelinii* на Таймыре (3.7 мкм сут⁻¹).

Сравнительный анализ результатов морфометрии с использованием критерия Стьюдента показал, что радиальный размер ранних трахеид у деревьев лиственницы Гмелина (Таймыр) в среднем в 1.2 раза меньше, ранние трахеиды в 2.9 раз короче, поздние в 2.8 раз короче, поры на поле перекреста в 1.4 раза крупнее, а поры на радиальных стенках ранних трахеид в 1.2 раза мельче, чем у деревьев лиственницы Каяндера (Алазея). Радиальные размеры поздних трахеид, тангенциальные размеры ранних и поздних трахеид, толщина стенки ранних и поздних трахеид у деревьев на уч. 1 и 4 достоверно не различаются.

Структурные особенности вторичной ксилемы (древесины) анализировались с позиции их функционального значения для растений, т.е. выполнения транспортной и механической функций (запасная функция в работе не рассматривается).

Функциональные аспекты адаптации вторичной ксилемы деревьев северных популяций лиственницы к локальным условиям обитания. Говоря об адаптации лиственницы к условиям циркумполярной зоны, мы в первую очередь имеем в виду адаптацию к климатическому режиму и условиям вечной мерзлоты. Последняя определяет количество доступной почвенной влаги и его вариабельность в течение сезона роста. Вечная мерзлота поддерживает довольно низкую температуру активного слоя почвы; на поверхности водоупорного многолетнемерзлого слоя образуется вязкая среда, из которой интенсивно вымываются питательные вещества [27]. Вечная мерзлота обеспечивает благоприятные условия в начале сезона роста при обычном в это время дефиците

осадков [18] и обуславливает нечувствительность радиального прироста к изменению количества накопленных к началу вегетационного периода осадков [4]. Климатический режим циркумполярной зоны в отличие от более теплых условий с умеренным климатом обуславливает в большинстве случаев образование в древесине более узких годичных колец и более мелких и тонкостенных трахеид [20, 22]. В то же время заметное воздействие на растения локальных условий роста в пределах циркумполярной зоны могут вызвать, во-первых, адаптивные структурные перестройки, направленность которых может отличаться от выше указанных, а во-вторых, разные локальные условия могут вызвать разные приспособительные структурные перестройки в силу их функциональной целесообразности.

Структурные перестройки во вторичной ксилеме северных популяций лиственницы анализировались с позиции их функционального значения для растений. Говоря о функциональной целесообразности перестроек, мы в первую очередь анализируем перестройку системы водопроведения с точки зрения эффективности выполнения ею транспортной функции и обеспечения ее сохранности при внешних воздействиях. Ранняя и поздняя древесина анализировались отдельно в связи с их разной функциональной значимостью для дерева: первая выполняет преимущественно проводящую функцию, вторая - механическую. Анатомические характеристики трахеид рассматривались на той же основе. Признаки, определяющие эффективность водопроведения, сохранность водопроводящей системы и механические свойства ствола, анализировались как независимые.

Эффективность водопроведения характеризуется скоростью и количеством транспортируемой воды от корней к кроне. Подъем воды осуществляется под действием движущей силы, которая определяется скоростью транспирации (в свою очередь прямо зависящей от температуры воздуха и обратно - от его влажности), количеством доступной почвенной влаги и высотой, на которую нужно поднять воду к кроне. Проводимость трахеиды как основного элемента водопроводящей ткани пропорциональна квадрату площади ее просвета [21, 29]. В циркумполярной области в начале вегетационного периода количество осадков, как правило, мало при низкой водоудерживающей способности еще мерзлого активного слоя почвы. В это время растения испытывают повышенную потребность во влаге в связи с тем, что резко начинается процесс фотосинтеза и высокая интенсивность процессов метаболизма [12]. Эффективное водопроведение достигается тем, что в ранней древесине образуются трахеиды со сравнительно широкими полостями.

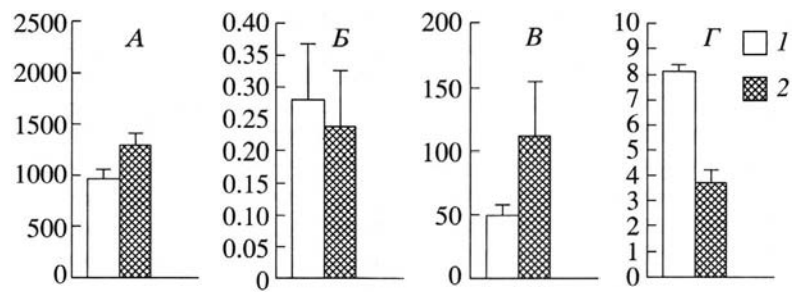


Рис. 4. Характеристики трахеид лиственниц из криолитозоны, $\mu\text{м}^2$:

A - средняя площадь просвета ранних трахеид; *B* - средняя площадь клеточной стенки ранних трахеид; *B* - средняя площадь просвета поздних трахеид; *Г* - средняя площадь клеточной стенки поздних трахеид; 1 - *L. gmelinii*, 2 - *L. cajeandera*.

По результатам измерений, площадь просветов ранних трахеид у деревьев северных популяций лиственницы Гмелина на уч. 1 заметно меньше, чем у лиственницы Каяндера на уч. 4 (рис. 4, *A*). Образование ранних трахеид с более узкими полостями в древесине лиственницы Гмелина на Таймыре - приспособительная защитная реакция водопроводящей системы. Действительно, избыток почвенной влаги на уч. 1, вызывающий уменьшение всасывающей способности корней - "физиологическую засуху" - даже при сравнительно низкой транспирации (и тем более при высокой), может привести к разрыву водной нити в полостях трахеид, т.е. к возникновению эмболии. В узких полостях трахеид по сравнению с широкими больший объем воды испытывает влияние стенок. Последняя имеет особое состояние и особые свойства и может оказывать заметное влияние на свойства общего объема воды в полости [14]. Благодаря этому обеспечивается более медленный, но непрерывный водоток от корней к кроне и тем самым снижается опасность возникновения эмболии.

В то же время, относительно широкополостные ранние трахеиды деревьев лиственницы Каяндера осуществляют более интенсивный транспорт воды в условиях с напряженным водообменом (уч. 4, Алазея). Крупные поры на радиальных стенках трахеид (табл. 2) также способствуют поддержанию эффективного водопроведения.

Поздние трахеиды в силу выполнения основной своей функции - механической — должны иметь узкие просветы. У деревьев лиственницы Каяндера на уч. 4 таковые оказались в 2.2 раза крупнее, чем у лиственницы Гмелина на уч. 1 (рис. 4, *B*). Очевидно, что широкополостные поздние трахеиды наряду с ранними частично берут на себя выполнение транспортной функции. Высокий уровень изменчивости средней площади просветов поздних трахеид связан с заметным влиянием условий конца сезона роста на ширину годичного кольца [4].

Если просветы трахеид определяют эффективность водного транспорта от корней к кроне, то клеточные стенки обеспечивают сохранность трахеид и водопроводящей системы в целом. Водопроведение и сохранность - функции-антагонисты. Если под воздействием внешних условий предпочтение отдается транспортной функции, то часто это происходит в ущерб сохранности и наоборот [23]. В связи с этим размеры просвета и стенки трахеиды не являются независимыми. Очевидно, что трахеида с большей площадью просвета должна иметь большую (или по крайней мере не меньшую) площадь стенки на поперечном сечении, а отношение площадей должно быть приблизительно одинаковым, если нет такого внешнего фактора, который бы изменил это отношение.

Понятие "индекс площади клеточной стенки". Для независимой количественной оценки степени сохранности трахеиды мы ввели характеристику s_w , равную отношению площади стенки трахеиды к площади просвета на поперечном сечении - "индекс площади клеточной стенки". Соответственно отношение площади стенки к площади просвета ранних трахеид обозначили s_{we} ("индекс площади стенки ранних трахеид"), а поздних - s_{wl} ("индекс площади стенки поздних трахеид"). По нашим результатам, индексы площади стенки ранних трахеид у лиственниц Гмелина с уч. 1 и Каяндера с уч. 4 заметно не различаются ($s_{we} = 0.28$ и 0.24 соответственно). Между тем, индексы площади стенки поздних трахеид различаются сильно: у деревьев лиственницы Каяндера с уч. 4 значение s_{wl} , равное 3.67, в 2.2 раза меньше, чем у лиственницы Гмелина с уч. 1 ($s_{wl} = 8.14$).

Оценка плотности древесины по "относительной площади клеточной стенки". По параметру s_w , можно оценить прочностные свойства древесины, которые определяются физической плотностью ρ . Предполагая, что поперечное сечение трахеиды имеет форму прямоугольника, получили, что $\rho = \rho_c s_w / (s_w + 1)$, где ρ_c - плотность

древесинного вещества [14]. Соответственно, средняя плотность ранней древесины $\rho_e = \rho_c s_{we} / (s_{we} + 1)$, а поздней - $\rho_l = \rho_c s_{wl} / (s_{wl} + 1)$. Расчеты по этим формулам показали, что у деревьев лиственницы Гмелина на уч. 1 плотность ранней древесины ρ_e на 14% выше, а поздней ρ_l - на 11% выше, чем у деревьев лиственницы Каяндера на уч. 4.

Таким образом, чтобы обеспечить непрерывный водоток от корней к кроне в напряженных условиях водообмена довольно высокие деревья лиственницы Каяндера (Алазейское нагорье) продуцируют широкополостные ранние и поздние трахеиды. Это повышает эффективность выполнения ксилемой транспортной функции. В качестве компенсации тонких стенок формируются сравнительно длинные трахеиды (табл. 2), обеспечивающие достаточную прочность ствола. Низкорослые деревья лиственницы Гмелина в условиях обилия напочвенной влаги и при сильной ветровой нагрузке, характерной для места обитания (Таймыр), формируют ранние трахеиды с малой площадью просветов и большой площадью стенок поздних трахеид, снижая тем самым эффективность водопроведения и повышая эффективность выполнения механической функции (сходные особенности строения поздней древесины под влиянием повышенной ветровой нагрузки были описаны ранее, в частности в работе [22]).

Заключение. Адаптируясь к условиям высоких широт, деревья лиственницы, независимо от видовой принадлежности, образуют узкие годовичные кольца, ширина которых высокочувствительна к изменению погодных условий. На примере двух популяций лиственницы, произрастающих в экстремальных условиях Таймыра и Якутии, выявлено, что деревья лиственницы Каяндера, растущие на Алазейском нагорье в Северной Якутии, обладают высокой адаптационной пластичностью древесины. В напряженных условиях водообмена адаптационные перестройки их водопроводящей системы ведут к повышению эффективности выполнения транспортной функции и как следствие к ухудшению прочностных свойств древесины. Деревья лиственницы Гмелина, обитающие в среднем течении р. Новая (Таймыр), в условиях сильной ветровой нагрузки, характерной для места обитания, формируют древесину с низкой эффективностью водопроведения и высокой механической прочностью.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Ары-Мас. Природные условия, флора и растительность / Под ред. Норина Б. Н. Л.: Гидрометиздат, 1978. 190 с.
2. Абаимов А.П., Бондарев А.И., Зырянова О.А., Шитова С.А. Леса Красноярского Заполярья. Новосибирск: Наука, Сибирское предприятие РАН, 1984. 121 с.
3. Абаимов А.П., Коропачинский И.Ю. Лиственница Гмелина и Каяндера. Новосибирск: Наука, Сибирское предприятие РАН, 1984. 121 с.
4. Бенькова А.В. Моделирование динамики неттопродуктивности хвойных в пределах циркумполярного кольца и Средней тайги: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.28 (биоинформатика). Красноярск: Ин-т леса СО РАН, 2003. 19 с.
5. Бенькова А.В., Шашкин А.В. Моделирование годового фотосинтеза хвойных и его связь с радиальным приростом // Лесоведение. 2003. № 5. С. 38-43.
6. Буторина Т.Н. Биоклиматическое районирование Красноярского края. Новосибирск: Наука, 1979. 231 с.
7. Ваганов Е.А., Высоцкая Л.Г., Шашкин А.В. Сезонный рост и структура годовичных колец лиственницы на северном пределе леса // Лесоведение. 1994. № 5. С. 3-15.
8. Ваганов Е.А., Кирдянов А.В., Силкин П.П. Значение раннелетней температуры и сроков схода снежного покрова для роста деревьев в субарктике Сибири // Лесоведение. 1999. № 6. С. 3-14.
9. Ваганов Е.А., Шиятов С.Г., Мазена В.С. Дендроклиматические исследования в Урало-Сибирской Субарктике. Новосибирск: Наука, 1996. 244 с.
10. Горчаковский П.Л., Шиятов С.Г. Фитоиндикация условий среды и природных процессов в высокогорьях. М.: Наука, 1985. 208 с.
11. Коропачинский И.Ю. Древесные растения Сибири. Новосибирск: Наука, 1983. 384 с.
12. Поздняков Л.К. Лес на вечной мерзлоте. Новосибирск: Наука, 1983. 96 с.
13. Средняя Сибирь / Под ред. Герасимова И.П. М.: Наука, 1964. 480 с.
14. Чудинов Б.С. Вода в древесине. Новосибирск: Наука, 1984. 270 с.
15. Шиятов С.Г. Дендрохронология верхней границы леса на Урале. М.: Наука, 1986. 136 с.
16. Шиятов С.Г., Ваганов Е.А. Методические основы организации дендроклиматического мониторинга в лесах азиатской части России // Сиб. экол. журн. 1998. № 1. С. 31-38.
17. Яценко-Хмелевский А.А. Основы и методы анатомического исследования древесины. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 337 с.
18. Abaimov A.P. Siberian larch species and their evolutionary adaptation to wildfire stress // Larix-98. World resources for breeding, resistance and utilization. Abstracts. IUFRO Interdivisional Symposium, Sept. 1-5, 1998, Krasnoyarsk, Russia. Krasnoyarsk: IF SB RAS, 1998. P. 18.
19. Abaimov A.P., Zyryanova O.A., Prokushkin S.G., Koike T., Matsuura Y. Forest ecosystems of the cryolithic zone of Siberia; regional features, mechanisms of stability and pyrogenic changes // Eurasian J. For. Res. 2000. № 1. P. 1-10.
20. Baas P. Ecological patterns in xylem anatomy // On the economy of plant form and function / Ed. Givnish T.J. Cambridge, 1986. P. 327-349.

21. *Baas P., Werker E., Fahn A.* Some ecological trends in vessel characters // IAWA Bull. (new series) 1983. № 4. P. 141-159.
22. *Bannan M.W.* The length, tangential diameter, and length/width ratio of conifer tracheids // Can. J. Bot. 1965. V. 43. № 5. P. 967-984.
23. *Carlquist S.* Ecological strategies of xylem evolution. Berkeley: Univ. of California Press, 1975. 409 p.
24. *Fritts H.C.* Tree rings and climate. London; NY; San Francisco: Acad. Press, 1976. 576 p.
25. *Jacoby G.C., D'Arrigo R.* Reconstructed Northern Hemisphere annual temperature since 1671 based on high-latitude tree-ring data from North America // Climatic Change. 1989. № 14. P. 39-59.
26. *Kirdyanov A., Huges M., Vaganov E., Schweingruber F., Silkin P.* The importance of early summer temperature and data of snow melt for tree growth in the Siberian Subarctic // Trees. 2003. № 17. P. 61-69.
27. *Prokushkin A.S., Prokushkin S.G., Koike T., Mori S., Abaimov A.P.* Fluxes of water soluble organic carbon in larch ecosystems of the Northern part of Middle Siberia // Proc. 8-th Symposium on the Joint Siberian Permafrost Studies between Japan and Russia in 1999. Jan. 19-20, Tsukuba, Japan / Eds. Inoue G. et al. Tsukuba: Isebu Press, 2000. P. 135-142.
28. *Wheeler E.A., Baas P., Gasson P.E.* IAWA list of microscopic features for hardwood identification // IAWA Bull. (new series). 1989. V. 10, № 3. P. 219-332.
29. *Zimmermann M.H.* Transport in xylem // Trees: structure and function / Eds. Zimmermann M.H. et al. Berlin: Springer Verlag, 1971. P. 169-220.

Specific Features of Wood Structure in Siberian Larch Species

V. E. Ben'kova and A. V. Ben'kova

The main climatic factors affecting the variation of radial increment in trees independently of their species are air temperatures during the July-June period. The lower contribution of other climatic factors is related to local environmental conditions. The very thick late wood tracheid walls in *Larix gmelinii* are formed due to "stunting effect of winds". In *L. cajanderi*, the late wood takes part to provide the efficient sap transport. The formation of comparatively long tracheids compensates their thin walls providing their sufficient strength. The characters mentioned could be considered as both specific evolutionary features and some adaptation of trees to certain growth conditions.