

Сравнительный анализ морфолого-анатомической структуры годовичных слоев сосны обыкновенной в мшистом и орляковом типах леса

Хох А. Н.¹, Звягинцев В. Б.²

¹ Научно-практический центр Государственного комитета судебных экспертиз Республики Беларусь
Минск, Республика Беларусь
Iann1hoh@gmail.com

² Белорусский государственный технологический университет
Минск, Республика Беларусь
mycolog@tut.by

Известно, что жизненная форма любого растения определяется его наследственными качествами. Однако в зависимости от условий места произрастания в природе наблюдается некоторая вариационность не только внешних особенностей одних и тех же растений, но и признаков их анатомического строения. В статье представлены результаты исследований клеточных структур годовичных слоев сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), произрастающей в мшистом (*Pinetum pleurozium*) и орляковом (*Pinetum pteridiosum*) типах леса. В соответствии с принятыми в области лесоведения и лесной таксации методиками заложено по 10 временных пробных площадей для каждого из исследуемых типов леса. С учетом строения годовичных слоев у хвойных в исследовании были определены количественные параметры радиального прироста и основных размерных показателей ранних и поздних трахеид. Установлено, что к наиболее изменчивым относится ширина годовичного слоя и количество трахеид в радиальном ряду, к наименее – тангенциальные размеры трахеид. В целом обобщение полученных данных показало, что из исследованных 16 размерных характеристик сосняк мшистый характеризуется большими значениями радиального диаметра ранних трахеид (6 %) и их полостей (3 %), а также большей площадью полостей (7 %), сосняк орляковый, в свою очередь, имеет большую ширину поздней древесины в годовичном слое (16 %) и количество поздних трахеид (10 %). На этом основании, с целью снижения временных затрат на проведение исследований в дальнейшем рекомендуется проводить измерения только данных параметров. Проведенный кластерный анализ подтвердил правильность выбранных показателей для установления типа леса.

Ключевые слова: тип леса, сосна обыкновенная, микроанатомическая структура, трахеиды, кластерный анализ.

ВВЕДЕНИЕ

Сосна обыкновенная в условиях умеренного климата является природно-прогрессивным эдификатором с наиболее широким диапазоном экологической пластичности по отношению к таким важнейшим средообразующим факторам как богатство и увлажненность почвы (Юркевич, 1984). Сосняки успешно произрастают на гидротопках от очень сухих до мокрых и в трофотопках от боров до субдубрав. Этим обусловлено богатство лесотипологической структуры лесов сосновой формации. Среди выделенных геоботаниками 13 типов леса в Республике Беларусь преобладают сосняки мшистые, орляковые и черничные, занимающие в совокупности более 2/3 площади сосновых лесов. Столь широкое различие почвенных условий мест произрастания сосняков обуславливает существенные различия в отклике радиального прироста на факторы экзогенного характера.

В настоящее время для Республики Беларусь выделяют 3 группы сосняков, обладающих схожими характеристиками радиального прироста: 1 – произрастающие на почвах неустойчивого и нормального увлажнения (*Pinetum cladinosum*, *Pinetum vaccinosum*, *Pinetum cladinosum*, *Pinetum pleurozium*, *Pinetum pteridiosum*, *Pinetum oxalidosum* и *Pinetum myrtillosum*); 2 – произрастающие на почвах избыточного увлажнения (сосняки *Pinetum ledosum* и *Pinetum polytrichosum*), 3 – произрастающие на верховых болотах (*Pinetum caricoso-sphagnosum* и *Pinetum sphagnosum*) (Хох, 2019). Их дифференциация основана на сравнении угнетений прироста и формы древесно-кольцевых хронологий.

Таким образом, любое растение является индикатором условий внешней среды его местообитания (Górska, 2019), а это справедливо и для каждой отдельной его клетки. Более того, информация о кратковременных изменениях внешней среды, содержащаяся в клеточных структурах, значительно многообразнее, чем информация, заключенная на макроуровне (Кищенко, 2014; Andrianantenaina, 2019), что указывает на актуальность проведения исследований в данной области.

Мы полагаем, что совокупность дендрохронологической информации и сведений о клеточных структурах должна привести к сужению групповой принадлежности и вывести на новый уровень решение вопросов, связанных с установлением условий произрастания.

С учетом доминирования в республике суходольных сосняков, их высокой продуктивности, хозяйственной ценности и лучшего качества получаемых сортиментов, в качестве объектов исследования нами были выбраны сосновые насаждения мшистого и орлякового типов леса, занимающие в совокупности более 60 % площади сосновых лесов.

Цель работы – выяснить возможность проведения дифференциации сосняков, произрастающих в мшистом и орляковом типах леса, по микроанатомической структуре годовичных слоев.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В работе использован дендрохронологический материал (буровые керны) с 20 временных пробных площадей (далее – ВПП), заложенных во время полевых работ в 2016–2017 годы на территории Брестской области Республики Беларусь; по 10 для каждого из исследуемых типов леса. Буровые керны отбирались у деревьев сосны высших классов Крафта (господствующие и согосподствующие) возрастным буром «Haglof» с противоположных сторон перпендикулярно-продольной оси ствола дерева на высоте 1,3 м от поверхности земли (Шиятов, 2000).

Определение состава и структуры сосновых насаждений на них проводилось с использованием общепринятых в геоботанике, лесоводстве и лесной таксации методов (Мелехов, 2004). При характеристике ВПП учитывались стандартные характеристики: относительное положение места, состав пород, средний диаметр, высота и возраст модельных деревьев, почвенные характеристики, густота, состав подроста, его высота и возраст.

Краткая лесоводственно-таксационная характеристика объектов исследования представлена в таблице 1.

С каждой ВПП исследовалось по 10 буровых кернов. Подготовка микропрепаратов для последующего изучения морфолого-анатомических параметров заключалась в размягчении кернов путем вываривания в кипятке в течение 15 мин., получении поперечных срезов древесины толщиной 20 мкм с помощью санного микротомы Leica SM2010R с ручным управлением и закреплении полученных препаратов в глицерине.

Препараты срезов анализировались с помощью программы MCview (ЛОМО-Microsystems, РФ) в последних 20 годовичных слоях керна для более достоверного сравнения, размерные характеристики измерялись в 5 рядах клеток в каждом слое «методом сплошного измерения» с точностью ≤ 2 мкм. Средние показатели получали усреднением результатов измерений по годовичным слоям каждого из исследованных деревьев на ВПП. Полученные данные в дальнейшем автоматически преобразовывались в сводную электронную таблицу формата .xlsx. Для разграничения ранних и поздних трахеид применяли «правило Морка», согласно которому поздние трахеиды начинаются с клетки, у которой радиальная толщина двойной клеточной стенки больше или равна полуширине люмена (Barnett, 2009).

Статистическая обработка материалов исследования проводилась с использованием статистических пакетов Microsoft Excel v.10.0, SPSS v.22.0 и Statistica v.10.0. Применялись следующие методы: одномерная описательная статистика для каждого из исследуемых параметров, сравнение двух средних с использованием t-критерия для независимых выборок (различия считали достоверными при $p < 0,05$), кластерный анализ.

Таблица 1

Общие сведения об исследованных древостоях сосны обыкновенной

Тип леса	№№ ВПП	Лесничество	Квартал, выдел	ТУМ	Состав	Возраст, лет	Класс бонитета	Полнота
Сосняк мшистый	1	Брестское	1, 26	A2	10С	85	I	0,7
	2	Брестское	8, 3	A2	9С1Б	95	II	0,6
	3	Брестское	11, 11	A2	10С+Д+Б	100	II	0,7
	4	Пелищенское	164, 12	A2	10С	85	I	0,5
	5	Пелищенское	161, 5	A2	10С+Б	85	I	0,6
	6	Пелищенское	123, 5	A2	8С2Б+ОС	95	I	0,5
	7	Пелищенское	114, 67	A2	8С2Б+ОС	95	I	0,5
	8	Высоковское	36, 4	A2	10С	95	I	0,6
	9	Высоковское	36, 11	A2	10С+Б	95	I	0,5
	10	Высоковское	36, 13	A2	10С	95	I	0,7
Сосняк орляковый	11	Брестское	6, 13	B2	10С	90	I	0,6
	12	Брестское	7, 5	B2	8С2Б	95	I	0,7
	13	Брестское	8, 14	B2	9С1Б	90	I	0,7
	14	Брестское	49, 3	B2	10С	95	I	0,7
	15	Пелищенское	4, 1	B2	10С	85	I	0,7
	16	Пелищенское	51, 7	B2	10С	85	I	0,7
	17	Пелищенское	51, 7	B2	10С+Б	85	I	0,7
	18	Пелищенское	52, 9	B2	10С+Б	85	I	0,7
	19	Каменецкое	2, 11	B2	10С	95	I	0,6
	20	Каменецкое	2, 22	B2	10С	100	I	0,6

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Прежде всего, отметим, что показатель точности опыта при определении средней арифметической величины размерных характеристик морфолого-анатомической структуры годичных слоев сосны обыкновенной не превышал 5 %, коэффициент вариации – 17 %, а показатель достоверности среднего значения не опускался ниже 18 %, то есть рассчитанные средние значения являются достоверными.

Поскольку важным условием, определяющим возможность применения параметрических методов (t-критерий), является подчинение анализируемых данных закону нормального распределения, прежде всего для каждого измеряемого параметра была проведена проверка нормальности распределения с помощью W-теста Шапиро-Уилка. В результате установлено, что для всех параметров $p > 0,05$, поэтому можно заключить, что анализируемые распределения не отличаются от нормального. Пример гистограммы распределения значений признака и ожидаемой нормальной кривой представлен на рисунке 1.

По результатам проведенного исследования установлено, что наиболее изменчивыми признаками древесины сосны являются ширина годичного слоя и число ранних и поздних трахеид в радиальном ряду. У 20 исследуемых ВПП индивидуальная изменчивость числа клеток варьирует от 11 до 18 %, ширины годичного кольца от 11 до 27 %. В свою очередь, тангенциальные размеры трахеид наименее подвержены изменению количественных характеристик (коэффициент вариации составил около 2 %), а потому в ряде исследований данные параметры вообще не учитывают (Björklund, 2020).

Сравнивая полученные значения исследуемых морфолого-анатомических характеристик, можно отметить, что различий в средней ширине годичных слоев между сосняком мшистым и сосняком орляковым не выявлено, что косвенно подтверждает тот факт, что общие тенденции древесно-кольцевых хронологий (многолетние и погодичные колебания) для данных типов леса весьма схожи. По ширине поздней древесины для исследованных типов леса были выявлены статистически значимые различия (рис. 2 и рис. 3). При этом отметим, что корреляция между шириной годичного слоя у сосняка мшистого была более сильной ($r > 0,8$; $p < 0,05$), чем у сосняка орлякового ($r < 0,8$; $p < 0,05$).

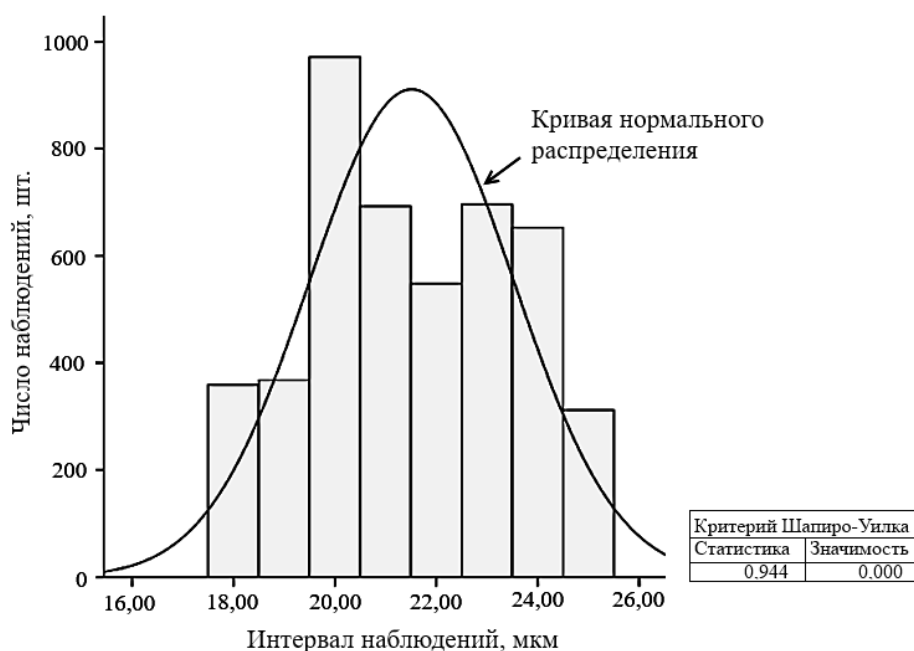


Рис. 1. Гистограмма распределения количества поздних трахеид в годичном слое
Примечание к рисунку. Проверяемое распределение является нормальным и вычислено из данных.

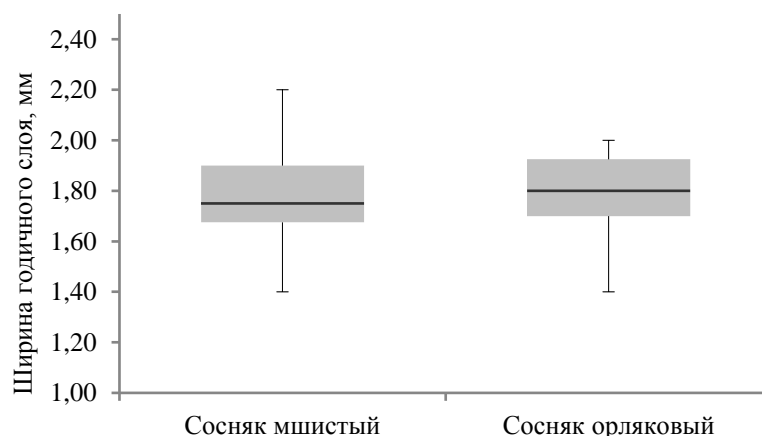


Рис. 2. Ширина годичных слоев в сосняке мшистом и сосняке орляковом

В таблице 2 представлены количественные показатели морфолого-анатомических параметров годичных слоев сосны обыкновенной отдельно для каждого из исследованных типов леса.

Что касается размерных параметров трахеид, то значительные различия наблюдались для радиальных размеров как самих ранних трахеид, так и их полостей, площади полости ранних трахеид; для поздних трахеид были выявлены различия по количеству поздних трахеид в радиальном ряду годичного слоя.

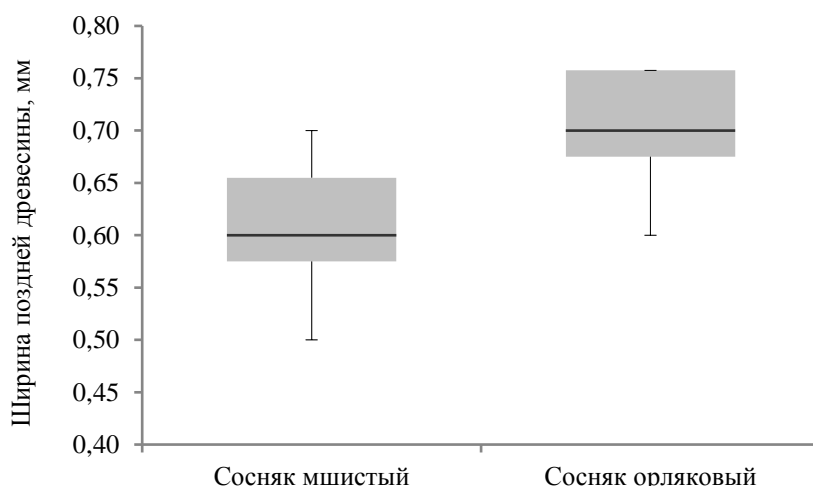


Рис. 3. Ширина поздней древесины в сосняке мшистом и сосняке орляковом

Таблица 2

Рассчитанные размерные характеристики

Признак	Измеряемый параметр	Сосняк мшистый		Сосняк орляковый		Изменения, %	p-value*
		M	SD	M	SD		
Радиальный прирост	ШГС, мм	1,82	0,31	1,84	0,28	1	0,38
	ШПД, мм	0,60	0,07	0,71	0,12	16	0,01
Ранние трахеиды	N, шт.	26,30	2,91	28,30	1,25	7	0,03
	T, мкм	35,28	1,74	34,65	1,20	-2	0,18
	R, мкм	38,47	1,28	36,36	2,16	-6	0,01
	L _T , мкм	32,86	1,25	31,70	2,00	-4	0,07
	L _R , мкм	35,86	1,05	34,78	1,32	-3	0,03
	S _{кк} , мкм ²	326,07	34,13	333,84	31,10	2	0,30
Поздние трахеиды	S _п , мкм ²	1016,13	87,55	943,03	69,78	-7	0,03
	N, шт.	21,70	1,24	24,00	1,33	10	0,01
	T, мкм	25,69	2,14	25,43	1,86	-1	0,39
	R, мкм	28,75	1,55	29,43	1,73	2	0,18
	L _T , мкм	19,94	1,11	20,38	1,65	2	0,25
	L _R , мкм	20,61	0,99	21,31	1,08	-3	0,26
	S _{кк} , мкм ²	621,24	40,74	627,19	44,85	0	0,36
S _п , мкм ²	117,34	26,56	121,22	29,24	3	0,24	

Примечание к таблице: * жирным шрифтом выделены достоверные различия; ШГС – ширина годичного слоя; ШПД – ширина зоны поздней древесины; N – количество трахеид в радиальном ряду годичного слоя; T – тангенциальный размер трахеиды; R – радиальный размер трахеиды; L_T – тангенциальный размер полости трахеиды; L_R – радиальный размер полости трахеиды; S_{кк} – площадь клеточной стенки трахеиды; S_п – площадь полости трахеиды; M – среднее значение; SD – среднеквадратичное отклонение параметра.

Таким образом, для сосняка мшистого характерны большие значения R (6 %), L_R (3 %) и S_п (7 %) ранних трахеид; в свою очередь сосняк орляковый имеет большую ШПД в годичном слое (16 %) и N поздних трахеид (10 %).

Ввиду достаточно большего количества исследованных в работе параметров, дальнейшая дифференциация исследованных ВПП проводилась с использованием кластерного анализа, основное назначение которого – разбиение множества исследуемых образцов на однородные, в некотором смысле, группы или кластеры. В анализ были включены только те параметры трахеид годичных слоев, для которых были выявлены статистически значимые различия.

Метрика для учета различий – обычное евклидово расстояние (Euclidean distance), алгоритм кластеризации – метод Уорда (Ward's method). Полученные результаты,

отражающие связь между исследованными временными пробными площадями, представлены на дендрограмме (рис. 4).

Результат кластерного анализа 20 ВПП, представленный на рисунке 4, свидетельствует о разделении исследуемых образцов на две группы, каждая из которых полностью соответствует каждому из исследованных типов леса:

- а) ВПП №1–10 – сосняк мшистый (*Pinetum pleurozium*);
- б) ВПП № 11–20 – сосняк орляковый (*Pinetum pteridiosum*).

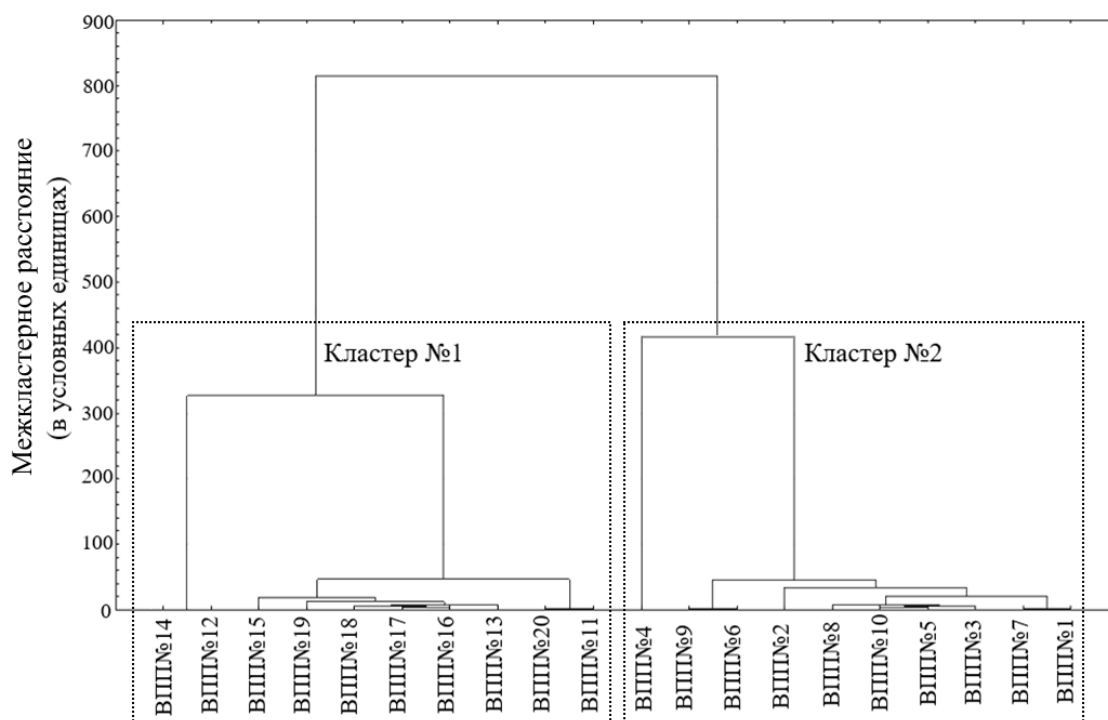


Рис. 4. Дендрограмма (метод Уорда, евклидово расстояние)

Обобщение полученных данных показало, что для дифференциации сосны обыкновенной, произрастающей в мшистом и орляковом типах леса, из 16 исследованных параметров микроанатомической структуры годичных слоев, наиболее информативны 6. На этом основании, с целью снижения временных затрат на проведение исследований, что имеет большое значение для судебно-экспертной практики, можно рекомендовать в дальнейшем анализировать только следующие параметры: ширину поздней древесины в годичном слое, радиальные размеры ранних трахеид, радиальные размеры их полостей, площадь полости ранних трахеид и количество поздних трахеид.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенных исследований получены новые экспериментальные данные и выявлена закономерная изменчивость морфолого-анатомической структуры годичных слоев сосны обыкновенной в зависимости от типа леса. Показана значимость отдельных размерных характеристик для установления типа леса. Установлено, что радиальные размеры трахеид и их полостей, площадь полости ранних трахеид, а также количество поздних трахеид могут служить маркерами для проведения дифференцирования мшистого и орлякового типов леса, даже несмотря на довольно схожие лесорастительные условия произрастания.

В целом полученные результаты говорят о том, что анатомо-экологическое исследование клеточных структур древесины для каждого из существующих типов леса, соединенное с исследованием общих параметров радиального прироста, позволит определять растения, выросшие в определенных условиях. Однако при этом требуется проведение исследований по комплексу признаков и на достаточно большом (репрезентативном) материале.

Работа была выполнена в рамках задания 3.2.01 «Разработка новых подходов к судебно-экспертному исследованию объектов растительного происхождения» по государственной программе научных исследований «Информатика, космос и безопасность», подпрограмма «Научное обеспечение безопасности человека, общества и государства» (№ госрегистрации 20160444).

Список литературы

- Кищенко И. Т. Влияние условий местопроизрастания на анатомическое строение годичного кольца *Pinus sylvestris* L. в таежной зоне // Принципы экологии. – 2014. – № 2 (10) – С. 26–32.
- Мелехов И. С. Лесоведение. – М.: МГУЛ, 2004. – 398 с.
- Хох А. Н., Ермохин М. В. Установление места происхождения лесоматериалов из древесины сосны дендрохронологическим методом // Криміналістичний вісник. – 2019. – №. 2. – С. 67–74. DOI: 10.37025/1992-4437/2019-32-2-67.
- Шиятов С. Г., Ваганов Е. А., Кирдянов А. В., Круглов В. Б., Мазепа В. С., Наурызбаев М. М., Хантемиров Р. М. М 545 Методы дендрохронологии. Часть 1. Основы дендрохронологии. Сбор и получение древесно-кольцевой информации: Учебно-методич. пособие. – Красноярск: КрасГУ, 2000. – 80 с.
- Юркевич И. Д., Ловчий Н. Ф. Сосновые леса Белоруссии. – Минск, 1984. – 175 с.
- Andrianantainaina A. N., Rathgeber C. B., Pérez-de-Lis G., Cuny H., Ruelle, J. Quantifying intra-annual dynamics of carbon sequestration in the forming wood: a novel histologic approach // Annals of Forest Science. – 2019. – Vol. 76, N 3. – P. 62.
- Barnett J., Jeronimidis G. Wood quality and its biological basis. – Oxford : Blackwell, 2009. – 226 p.
- Björklund, J., Seftigen K., Fonti P., Nievergelt D., von Arx G. Dendroclimatic potential of dendroanatomy in temperature-sensitive *Pinus sylvestris* // Dendrochronologia. – 2020. – Vol. 60. – P. 1–9.
- Górska M., Roszyk E. Wood structure of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) growing on flotation tailings // Folia Forestalia Polonica. – 2019. – Vol. 61, N 2. – P. 112–122.

Khokh A.N., Zviagintsev V. B. Comparative analysis of a morphological and anatomical structure of annual layers of the Scots pine in moss-covered and bracken forests // Ekosistemy. 2020. Iss. 24. P. 101–107.

It is a well-known fact that life form of any plant is determined by its genetic characteristics. However, depending on the conditions of natural habitat, there are certain variations of not only external specific features of the same plants, but also of their anatomic organization. The article provides the results of the cell structure examinations of the Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) growing in moss-covered (*Pinetum pleurozium*) and bracken (*Pinetum pleurozium*) forests. Ten temporary experimental sites for each type of forest were set according to methods used in forest sciences and forest taxation. Taking into account the structure of annual layers of conifers, the study determined the quantitative parameters of radial growth and the main size indicators of early and late tracheids. It is revealed that the width of an annual layer and the quantity of tracheids in a radial row belong to the most changeable parameters, while tangential dimensions of tracheids belong to the least changeable parameters. In general, the analyses of obtained data from 18 dimensional characteristics showed that moss-covered pine forest is characterized by the greater value of a radial diameter of early tracheids (6 %) and their cavities (3 %), as well as greater cavity areas (3 %); a bracken pine forest, in turn, has a greater width of latewood in an annual layer (16 %) and thickness of a cell wall of late tracheids (10 %). Therefore, it is recommended to measure only these specific parameters to reduce the time spent on conducting researches in future. The cluster analysis confirmed that the morphological and anatomical characteristics are effective indicators to define the forest type.

Key words: forest type, Scots pine, microanatomical structure, tracheids, cluster analysis.

Поступила в редакцию 04.06.20