

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ИНСТИТУТ ФИЗИКИ им. Л. В. КИРЕНСКОГО

Е. А. ВАГАНОВ, И. А. ТЕРСКОВ

АНАЛИЗ РОСТА ДЕРЕВА ПО СТРУКТУРЕ ГОДИЧНЫХ КОЛЕЦ

Ответственный редактор
чл.-кор. АН СССР А. С. Исеев

854495



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
Новосибирск • 1977

ВВЕДЕНИЕ

Весь онтогенетический цикл произрастающего в умеренной зоне древесного растения, как правило, можно разбить на последовательность периодов активности и покоя, которые в сумме определяют годовичную периодичность роста. В периоды сезонной активности происходит основное нарастание массы надземных и подземных органов растений, и эти периоды характеризуются наибольшей интенсивностью взаимодействия дерева с окружающей средой. Особенности тех или иных лет роста, обусловленные спецификой фитоценологических, метеорологических, эдафических и других условий, отражаются на приросте фотосинтезирующей массы древесного растения, на формировании ксилемных и флоэмных тканей, на росте корней и оказывают влияние на физиологическое состояние дерева.

Специфика динамики какого-либо сообщества, в том числе и сообщества деревьев, складывается из совокупности взаимосвязанных между собой онтогенетических изменений отдельных его элементов (организмов), которые растут, развиваются, размножаются, проходя определенные фазы онтогенетического цикла и находясь при этом в активном взаимодействии со средой. Огромная часть материалов о вариациях биологических параметров сообщества получена посредством «поперечных сечений», которые представляют, как правило, осредненные для близких групп организмов данные на определенный момент времени, но не дают возможности проследить за изменениями биологических или физико-химических параметров отдельных организмов сообщества на протяжении большого промежутка времени. Однако именно такого рода данные создают наиболее полную картину о динамике превращений в сообществе организмов.

В течение длительного времени ведется поиск способов, которые бы позволили, не проводя крайне трудоемких и зачастую практически нереализуемых наблюдений, следить за индивидуальным ростом отдельных особей. Большую роль в реконструкции динамики роста многолетних растений, а также животных имеют те постоянные структуры организ-

ма, которые увеличиваются в размерах параллельно росту организма и в морфологических изменениях которых отражается темп роста и состояние индивидуума. Наиболее заметные изменения в строении таких «регистрирующих» структур у многолетних организмов обусловлены появлением годовых колец, ограничивающих прирост элементов структуры за прошедший год от предшествующих и последующих. Обычно каждое кольцо — результат сезонной активности производящих клеток структуры, хотя могут быть и другие причины: изменение условий питания, созревание половых продуктов, болезни и прочее.

Многочисленные доказательства того, что кольца на чешуе рыб, в костях млекопитающих или древесине стволов деревьев обусловлены годовыми наслоениями растущих частей, и сравнительно легкий способ их количественного измерения, позволили применить эти структуры для вычисления роста особей и анализа особенностей его, исследования возрастной структуры популяций, миграций животных, повреждений насекомыми деревьев и т. п. (Чугунова, 1959; Клевезаль, Клейненберг, 1967; Мина, Клевезаль, 1970; Kozlowski, 1971). Существенно важно то, что в последовательности годовых колец конкретной структуры зафиксирован рост индивидуума за весь период его жизни.

«Регистрирующим» структурам характерна морфологическая неоднородность. Для чешуи, например, эта неоднородность проявляется в различном расположении склеритов (широкие интервалы в начале годового кольца и узкие в конце), для годовых колец костей млекопитающих — в различной степени кальцинации ткани. Ксилема древесных растений также характеризуется большой неоднородностью. Так, подразделение колец на зоны ранней и поздней древесины, отличающихся строением составляющих элементов, является попыткой дифференцировать отдельные годовые слои. Существуют предположения, что морфологическая неоднородность годовых структур отражает особенности роста индивидуума в течение определенного промежутка времени.

Большой недостаток при анализе годовых структур — отсутствие объективных методов регистрации их неоднородности, и поэтому в большинстве случаев приходится ограничиваться только качественным описанием их морфологических особенностей. Это в немалой степени сокращает извлекаемую информацию об условиях роста структур объекта и обедняет выводы. Основное преимущество исследования физических характеристик слоистых структур биологических объектов состоит в том, что качественное описание неоднородности заменяется регистрацией изменения какого-либо объективного показателя (плотность, отражение света, проводимость, влажность и т. д.). Переход к объективному ана-

лизу разнокачественности частей слоистой структуры позволяет унифицировать подход и выработать единый для исследуемых организмов метод измерения и сравнения. Кроме того, часто имеет решающее значение то, что при объективной регистрации появляется возможность ввести количественные оценки морфологической неоднородности структуры.

Годичные кольца деревьев как объект биофизического исследования имеют специфические особенности: сравнительную простоту и симметрию клеточных структур древесины, близкое сходство внутреннего строения ксилемы деревьев разных видов, достаточную величину самих годичных колец и большую протяженность их рядов у многолетних деревьев. Преимущества годичных колец как объекта для анализа определяются также фиксированным местоположением дерева и постоянством многих влияющих на рост дерева экологических факторов в течение его онтогенеза. Это значительно ограничивает число воздействующих на рост дерева факторов внешней среды, позволяет выделить основные и проследить их влияние на формирование неоднородности годичных колец. Перечисленные особенности обусловили наш выбор годичных колец деревьев в качестве объекта для микрофотометрического анализа и выявления причин неоднородности их структуры.

Создание в 1970 г. в Институте физики им. Л. В. Киренского СО АН СССР микрофотометрического анализатора древесины (Спиров, Терсков, 1973) позволило провести серию измерений фотометрических характеристик отражения света от образцов деревьев различных пород из различных мест произрастания. Целью работы было разработать методику исследования морфологической неоднородности годичных колец древесины, рассмотреть некоторые закономерности морфогенеза ксилемных колец и определить пути применения фотометрических кривых, полученных от древесных образцов растений в зависимости от их экологических, дендрохронологических и таксационных данных.

РОСТ ДЕРЕВЬЕВ И ФОРМИРОВАНИЕ ГОДИЧНЫХ КОЛЕЦ

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ШИРИНЫ ГОДИЧНЫХ КОЛЕЦ

Увеличение ствола дерева в толщину и в высоту происходит путем ежегодного нарастания конуса ксилемных и флоэмных производных камбия, поэтому на поперечном разрезе ствола видны кольца древесины ежегодного прироста. У хвойных и кольцесосудистых пород, произрастающих в умеренной зоне, годовые кольца хорошо различимы вследствие различий анатомического строения трахеид и сосудов, произведенных камбием в начале и в конце вегетационного периода. У рассеяннососудистых пород различимость годовых колец, как правило, значительно хуже.

У древесных растений умеренной зоны из-за четко выраженной сезонной периодичности роста образуется одно годовое кольцо за сезон. Заморозки, осенняя реинициация камбия, временные засухи и другие условия часто приводят к образованию множественных колец, состоящих из нескольких «ложных» колец прироста. Последние отличаются анатомически, что выражается в более постепенном переходе между клетками поздней древесины ложного кольца и последующей зоной типично ранней древесины. В суровых условиях произрастания дерева часто наблюдается выпадение годовых колец, т. е. прирост древесины отсутствует в пределах отдельной части или всей окружности ствола (Schulman, 1951; Glock *et al.*, 1960).

Толщина годовых колец — мера ростовой активности камбиальных клеток в данном участке ствола за весь сезон роста. В благоприятных местах обитания у деревьев по всей окружности ствола формируются широкие годовые кольца, причем ширина их из года в год колеблется в незначительных пределах. У таких деревьев обычно хорошо выражено закономерное изменение темпов роста с возрастом, а последовательность изменчивости ширины годовых колец получила название «благодушной» (*complacent*) (Fritts, 1966). В условиях, суровых для произрастания деревьев, годовые кольца более узкие, ширина их из года в год сильно колеблется, что соответствует так называемой «чувствительной» (*sensitive*) серии годовых колец.

Предприняты попытки автоматизировать подсчет ширины годичных слоев с помощью полуавтоматических устройств (Eklund, 1950; Vinš, 1968; Vyskoč e. a., 1971; Шпалте, 1971). На цифropечатающую приставку таких приборов, как правило, выводятся величины ширины годичных колец в последовательном измерении. Дополнительная обработка данных позволяет получать сглаженные кривые прироста (Vinš, 1968; Шпалте, 1971).

Многочисленные исследования показывают, что в каждом конкретном случае возрастные изменения ширины годичных колец только в общих чертах соответствуют большому периоду роста. Часты значительные отклонения, например, резкое усиление роста в толщину в течение длительного периода при освещении древостоя прореживанием или при осушении чрезмерно увлажненных мест обитания. В некоторых работах сделаны попытки аналитическими методами выделить периоды роста отдельных деревьев, резко различающихся темпами роста и условиями произрастания (Weck, 1953; Фильрозе, Шмелькова, 1971).

Использование годичных колец деревьев для установления изменений климатических условий в прошлом хорошо изложено в обзорных работах (Glock e. a., 1937; Glock, 1955; Stüdharter, 1955; Вихров, 1962; Вихров, Колчин, 1967; Колчин, Битвинкас, 1971; Шиятов, 1973). В основу дендрохронологических исследований положен тот факт, что деревья, произрастающие в пределах небольшого района, величиной прироста сходно реагируют на изменение внешних условий. В благоприятные по метеорологическим условиям годы формируются более широкие кольца, в неблагоприятные — узкие. В связи с этим у большей части деревьев синхронно изменяется ширина годичных колец во времени и в пространстве в пределах однородного в климатическом отношении района (Douglass, 1920, 1928, 1941). На прирост дерева оказывают влияние также его возраст, положение в древостое, локальное окружение и микроэкологические условия произрастания, т. е. комплекс фитоценологических факторов (Комин, 1973). Показано, что в пределах одного древостоя господствующие деревья в меньшей степени, чем остальные, меняют категорию своего положения в древостое в течение жизни, поэтому они наиболее пригодны для построения кривых изменения ширины годичных колец во времени (Дмитриева, 1959; Комин, 1970).

Существуют многочисленные приемы обработки измерений годичного прироста для приведения дендрохронологических данных отдельных деревьев к сопоставимым величинам. Широко используются анализ спектров угнетений и построение полулогарифмических кривых прироста (Glock, 1950; Вихров, Колчин, 1962), измерение отклонений от нормы

прироста, вычисленное на основе аналитических расчетов линейных и нелинейных зависимостей прироста от возраста дерева (Ording, 1941; Ruden, 1945). Наибольшее распространение получили индексы ширины годичных колец (Рудakov, 1958; Битвинскас, 1965; Шиятов, 1970; Spalte, 1972; Шпалте, 1972; и др.), вычисленные от сглаженной нормы прироста. Протяженные дендрошкалы применяются для датирования каких-либо событий в прошлом, например года рубки дерева, времени вспышек размножения вредителей леса, повреждения от пожаров, колебаний уровня воды и др. (Douglass, 1941; Галазий, 1955, 1967; Колчин, 1962; Giddings, 1962; McGinnies, 1963; Комин, 1970).

РОСТ В ТОЛЩИНУ — ИНДИКАТОР ИЗМЕНЕНИЯ КЛИМАТИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ ПРОШЛЫХ ЛЕТ

Анализ древесных колец — едва ли не единственный метод, позволяющий оценить климатические условия с точностью до года в достаточно широких масштабах (Шиятов, 1973). При помощи этого метода реконструируются многие важные климатические показатели, которые оказывают преобладающее влияние на интенсивность роста деревьев (Битвинскас, 1974). Предприняты попытки проанализировать изменение климата больших территорий на основе изучения прироста деревьев. Например, исследована зависимость годичного прироста на северо-западном побережье оз. Байкал и выявлена цикличность и направленность изменений климатических условий в Восточной Сибири за последнее столетие (Галазий, 1972). Шоув (Schove, 1961) сопоставил данные ширины годичных колец и изменений климата Северной Америки и Юго-Восточной Азии, в результате чего стало возможным проследить цикличность наступления засушливых и влажных периодов за последние два столетия для этой территории Земли.

Наибольшее количество исследований в области дендроклиматологии проведено в крайних пределах произрастания древесной растительности, где лимитирующие рост факторы проявляются наиболее полно (Шулман, 1958). Четко прослеживается положительная связь прироста с осадками на южной границе леса (Glock, 1950; Schulman, 1956; Fritts, 1966). В этих условиях в течение вегетационного периода рост лимитирует главным образом недостаток осадков (Лисеев, 1970; Пугачев, 1972), хотя для некоторых пород деревьев большое значение имеют осадки предыдущих месяцев (Glock, 1950; Fritts, 1966).

Не менее четкая связь между приростом и динамикой температурного фактора прослеживается в северных широтах

и на верхнем горном пределе лесов (Hustish, 1948; Wilhelmi, 1959; Молчанов, 1972). Например, ход роста лиственницы на полярном пределе леса (Ары-Мас, Таймыр) в местах произрастания, различных по степени увлажнения, меняется синхронно с изменением температуры (Кнорре и др., 1971). А. А. Молчановым (1972) в Мурманской области показано, что максимальные индексы ширины годовых колец в лесотундре приурочены к теплым, а минимальные — к холодным годам. Синхронность колебаний прироста у лиственницы и ели в Центральной Якутии обусловлена одинаковым ответом в росте этих пород на значительные изменения температуры (Ловелиус, 1972). Данные прироста деревьев широко используются для анализа термического режима в верхнем пределе леса, в зоне деградации лесной растительности (Горчаковский, Шиятов, 1973).

Менее четко выраженной оказывается связь между колебаниями прироста деревьев и климатическими условиями умеренной зоны. Доминирующее значение каждого из метеорологических элементов для роста деревьев в умеренной зоне обусловлено в основном географическими условиями, фазой вегетационного периода, породой, местом произрастания и т. д. Например, Т. Т. Битвинским (1965) установлено, что в условиях Литвы для сосны главный фактор, определяющий ширину годовых колец, — температурный режим. На прирост ели в Калининской области влияют в первую очередь осадки, а затем уже температура воздуха в июне и в июле. Скорость роста пихты сибирской в темнохвойных лесах Красноярского Приангарья зависит от количества осадков в июне — июле (Кондаков, 1965). В подзоне хвойно-широколиственных лесов Татарии на прирост ели по диаметру также влияют преимущественно осадки июня — июля (Краснобаева, 1972). Однако если осадки и температура воздуха не лимитируют рост дерева, то изменение ширины годовых колец нечетко реагирует на изменение климатических условий (Бирюков, 1968; Тарасов, 1968). В этом случае более надежные результаты можно получать, используя комплексные метеорологические показатели (Huber, 1952; Битвинский, 1965; Гортинский, 1969).

Предложен ряд приемов дифференциального подхода к изучению роста деревьев в зависимости от погодных условий. Например, в нижнем поясе гор у сосны и ели существует положительная связь с осадками, в среднем — нейтральная, а в верхнем пределе гор того же климатического региона на рост этих пород преимущественное влияние оказывает температура (Koch, 1957). Зависимость ширины годовых колец от метеорологических условий увеличивается, если учитывать два фактора — температуру первой половины вегетационного сезона и осадки второй, которые оказывают

преобладающее воздействие на рост дерева в различные периоды вегетации (Кайрюкштитс, Юодвалькис, 1972). Показано, что сосна на переувлажненных почвах более чувствительна к повышению или понижению температуры, а деревья, произрастающие на сухой песчаной почве — к изменению в количестве осадков (Вихров, Протасевич, 1965). Яцевич (Jazewitsch, 1961) использовал климатодиаграммы при анализе зависимости прироста деревьев от погоды. Для избыточно увлажненных мест ФРГ прирост и процент поздней древесины зависят от температуры вегетационного периода, в условиях достаточного увлажнения — от суммы осадков за апрель — июль, в условиях недостаточного увлажнения — от величины осадков в мае — августе.

При исследовании закономерностей сезонного роста древесных растений перспективен метод многофакторного анализа связи толщины годовичных колец и погодных условий (осадков, температуры, дефицита влажности воздуха, скорости ветра и т. п.) (Fritts, 1962, 1966). Однако прогностическая ценность такого рода исследований в восстановлении динамики метеорологических факторов невысокая. Другие элементы внешней среды: свет, минеральное питание, концентрация углекислого газа и др. — оказывают как специфическое, так и неспецифическое воздействие на рост деревьев. Например, эффект влияния интенсивности света можно учесть, сравнивая рост господствующих и угнетенных деревьев в древостое. Известно, что фотопериод значительно влияет на объемный вес древесины, определяя пропорции крупных клеток ранней древесины и толстостенных поздней в годовичном кольце. Отмечено, что при длительном освещении увеличивается продолжительность роста хвои и образуются трахеиды большого диаметра (Zelawski, 1957; Larson, 1960, 1964). Внесение минеральных удобрений, как правило, резко увеличивает общий прирост древесины и рост ствола в высоту, однако часто возрастание прироста отстает от времени внесения удобрений. Например, добавление 1 т суперфосфата на 1 акр (сосна *Pinus radiata* в Новой Зеландии) усилило рост по диаметру только через три года после внесения удобрений (Kozłowski, 1971).

Таким образом, годовичное кольцо древесины, будучи показателем годичной ростовой активности дерева, как бы суммирует в величине абсолютного прироста воздействие погодных, экологических и внутренних, организменных, факторов на рост. Влияние этих факторов происходит в совокупности и с различной интенсивностью в разные периоды года. По этой причине анализ темпа роста отдельных деревьев и влияния на него условий внешней среды только по изменчивости ширины годовичных колец в ряде случаев оказывается затруднительным, а иногда просто невозможным.

СЕЗОННЫЙ РОСТ И ФОРМИРОВАНИЕ ГОДИЧНЫХ КОЛЕЦ

Годичное кольцо древесины отражает конечный результат сезонной активности камбия. Существует несколько методов анализа динамики сезонного прироста древесины. Самый простой способ — измерение нового сформировавшегося слоя на высечках из ствола дерева, взятых через определенные промежутки времени в течение лета (Смирнов, 1964; Молчанов, Смирнов, 1967). К косвенным методам относится измерение сезонного утолщения ствола дерева при помощи дендрометров (Friesner, 1942; Fritts, 1956; Нарышкин, Смирнов, 1959; Kern, Moll, 1960) и стальных измерительных лент (Borgmann, Kozlowski, 1962).

Интенсивность и ход сезонного роста ствола в толщину определяются условиями произрастания дерева (Раскатов, 1946, 1948, 1951; Вихров, 1954). Так, деревья дуба в Воронежской области на сильно увлажненных почвах имели приблизительно равный процент прироста в июне и июле, в то время как у деревьев на умеренно увлажненной почве прирост древесины наибольшим был в июне (Раскатов, 1946). Осушение одновременно увеличивает интенсивность формирования годичного кольца и образование ранней и поздней древесины сосны (Мелехов, Мелехова, 1958), хотя непосредственно не повышает процента поздней древесины в кольце (Залитис, 1968).

Обширные исследования сезонного роста хвойных и лиственных пород в Швеции произведены К. Ладефогедом (Ladefoged, 1952). Им в течение двух вегетационных сезонов подробно изучены сроки начала, продолжительности и окончания деятельности камбия, ход сезонного роста древесины ствола и зависимость строения ксилемы от интенсивности роста. Исследованные породы по скорости, с которой закладывается годичное кольцо, разделены на три группы: группа ясеня (*Fraxinus excelsior*), характеризующаяся очень быстрым образованием кольца (более половины формируется в мае и июне, после июля прирост резко сокращается); ели и лиственницы (*Picea abies*, *Larix decidua*) — довольно быстрое образование годичного кольца (около половины формируется в мае и июне, после июля активность роста снижается); березы (*Betula pendula*) — треть древесины годичного кольца прирастает в мае и июне и около трети — в августе и в начале сентября, интенсивный рост происходил в июле.

На сезонный рост дерева кроме условий внешней среды влияют возраст его и различные фитоценоотические факторы. Например, повышение густоты древостоя уменьшает общий прирост древесины и изменяет его распределение в стволе и ветвях. Эти изменения — результат поздней инициации

камбиального роста, раннего прекращения и уменьшения продолжительности роста в нижних частях ствола в условиях жесткой конкуренции (Kozlowski, Peterson, 1962; Winget, Kozlowski, 1965). Господствующие деревья не только растут быстрее, но и имеют большую, чем угнетенные, продолжительность ростового сезона (Смирнов, 1964).

Исследования хода сезонного роста и параллельная регистрация условий внешней среды показали, что низкая влажность почвы лимитирует радиальный рост деревьев особенно в поздние сроки сезона (Glok, 1955; Reimer, 1949; Fritts, 1956). В начале вегетационного периода, когда влаги в почве достаточно, рост ствола в толщину ограничивают низкие температуры (Смирнов, 1964). Высказано предположение (Haasis, 1934), что камбиальный рост не наблюдается, если температура среды ниже определенного порогового значения. Обычно у хвойных и кольцесосудистых пород умеренной зоны максимума прирост достигает в первой половине вегетационного сезона, в условиях неуклонного повышения температуры и максимального освещения, хотя иногда прирост в толщину имеет 2—3 пика в течение сезона (Смирнов, 1964). Например, у сосны (Смирнов, 1964) ход роста в толщину в отдельные годы соответствовал ходу изменения температуры воздуха. Время прекращения роста существенно колеблется у разных деревьев в различные годы. Некоторые авторы считают, что эти колебания наиболее сильно зависят от времени истощения запасов влаги в почве (Friesner, 1942, 1943; Daubenmire, Deters, 1947). С наступлением периода засухи рост деревьев в толщину прекращается почти внезапно (MacDougal, 1936, 1938; Смирнов, 1964).

Необходимо отметить, что при измерениях радиального прироста с помощью дендрометров сезонные сжатия ствола дерева иногда имеют величину одного порядка с растяжением, обусловленным приростом камбиальных производных (Hennappel, 1969). Часто наблюдается уменьшение диаметра стволов в результате острого дефицита влаги в почве (Dils, Day, 1952; Сидельник, 1968). Борман и Козловский (Bormann, Kozlowski, 1962) трижды за сезон наблюдали сжатие стволов у 35 деревьев из 41. При этом каждому сроку наблюдения предшествовали 6—8 дней с осадками, меньшими, чем 0,1 дюйма. Следующие за засушливыми дождливые периоды сезона способствовали резкому увеличению диаметра стволов, что связано в первую очередь с регидратацией кислых элементов.

Из биотических факторов наиболее сильное влияние на рост дерева оказывают насекомые-вредители, особенно хвое- и листогрызущие, повреждающие ассимиляционный аппарат растения. Действие их различно, поскольку одни из них уничтожают хвою (или листву) текущего года, другие —

старую, иные — молодую и старую. Ответная реакция на объедание насекомыми в первую очередь проявляется в верхних частях ствола и несколько позднее в нижних (Stark, Cook, 1957). При анализе последствий дефолиации деревьев разных пород, вызываемой насекомыми, показано (Williams, 1967), что камбиальный рост одних пород подавляется в большей степени, чем других, однако общим для всех было преобладающее проявление эффекта повреждения в приросте ксилемы в кроне, чем в нижних частях ствола. Время, когда происходит объедание хвои насекомыми, значительно влияет на сезонную кривую роста по диаметру и особенно на выживаемость деревьев (Benjamin, 1955; Исаев, Тарасова, 1964). Например, осеннее объедание хвои сосны второй генерацией вредителя (сосновый красноголовый пилильщик) почти не изменило камбиальный рост в текущем году, но резко уменьшило его в следующем. Отрицательное воздействие атаки насекомых усугубляется неблагоприятным сочетанием погодных факторов, что в совокупности может привести к снижению прироста на 80—90% (Кондаков, 1965).

Таким образом, ход сезонного роста дерева в толщину отражает общие закономерности роста отдельных пород в течение сезона и тесно связан с развитием листвы и хвои. В кривой сезонного роста как бы аккумулируется воздействие метеорологических элементов (Ladefoged, 1952; Jackson, 1952; Вихров, 1954; Fritts, 1958; Leikola, 1969a, б).

ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ ГОДИЧНЫХ КОЛЕЦ И УСЛОВИЯ РОСТА ДЕРЕВЬЕВ

Скорость сезонного роста дерева отражается в строении древесных волокон, сосудов и трахейд, образованных в начале и в конце вегетации (Ladefoged, 1952; Москалева, 1958; Вихров, 1954; и др.). Существует большое число работ, в которых убедительно показана связь между шириной годичного кольца и качеством древесины (Стрекаловский, 1949; Вихров, 1954; Rendle, Phillips, 1958; Pechmann, 1958). Абсолютный прирост за сезон у кольцесосудистых пород, как правило, увеличивает плотность древесины кольца за счет возрастания относительной доли поздней древесины. У хвойных связь сложнее. Обычно при увеличении ширины кольца общая плотность вначале возрастает, затем, достигнув максимума, начинает неуклонно уменьшаться (Trendelenburg, 1939; Mozina, 1960). Различия в интенсивности прироста в отдельные промежутки вегетационного периода обуславливают неоднородность строения анатомических элементов ксилемы разных зон годичного кольца. Например, показано, что длина волокон годичных колец эвкалипта (Австралия)

увеличивается с уменьшением интенсивности прироста камбиальных элементов от начала к концу вегетации (Amos e. a., 1950). Скорость роста и условия формирования годичного кольца влияют не только на длину, но и на поперечные размеры и толщину стенок трахеид. Например, у хвойных в начале сезона, когда прирост древесины наибольший, формируются трахеиды большего диаметра, образование крупных сосудов в стволах кольцесосудистых пород также связано с большей скоростью роста в толщину весной, чем в конце сезона (Ladefoged, 1952; Вихров, 1954; Лобжанидзе, 1961).

Простейший показатель структуры отдельных годичных колец — процент поздней древесины. Плотность и объемный вес часто оказываются функционально связанными с долей поздней древесины в годичном кольце (Вихров, 1949а; Pearson, Fielding, 1961; Polge, 1968). Поздняя древесина по сравнению с ранней того же годичного кольца в единице объема содержит большую долю вещества клеточных стенок и поэтому имеет более высокую плотность. У хвойных средняя плотность поздней древесины часто в 2—3 раза выше, чем ранней (Вихров, 1949в; Стрекаловский, 1949; Paul, Smith, 1950). В среднем внутри отдельного ксилемного кольца ствола относительная ширина зоны ранней древесины уменьшается по направлению к основанию. Эта общая модель у отдельных деревьев может претерпевать изменения, которые обусловлены воздействием различных факторов, таких как возраст дерева, конкурентные отношения, величина кроны, доступность воды и т. п. (Paul, 1950; Harris, 1955; Rendle, Phillips, 1958; Smith, Wilsie, 1961).

В большом числе работ проанализирована зависимость внутреннего строения годичных колец от погодных и экологических условий. Например, показано, что на Скандинавском полуострове у ели ширина ранней зоны годичного кольца тесно коррелирует с температурой за период с 16 мая по 31 июля (Eklund, 1958). Доля поздней древесины у сосны и лиственницы из трех мест ФРГ тесно зависела от температуры вегетационного периода в условиях обильного увлажнения и от осадков за май — август в местах с недостаточным увлажнением (Jazewitsch, 1961).

По данным Микола (Mikola, 1962), у ели, произрастающей в Финляндии, ширина ранней зоны определяется средними июньскими температурами, а в этих же условиях у сосны относительная величина поздней древесины зависит от продолжительности вегетационного периода и коррелирует с температурой июля. Установлено, что в Закавказье ложные кольца древесины могут образовываться чаще всего во второй половине лета и осенью, что обусловлено благоприятным для роста сочетанием тепла и влаги и сопровождается вторичным

облиственением (Лобжанидзе, 1972). Часто на увеличение процента поздней древесины в годичном кольце преобладающее влияние оказывает обилие влаги в середине или в конце сезона роста (Paul, Marts, 1931; Zahner e. a., 1964). А. С. Самцовым (1970) показано, что пористость ранней древесины годичных колец дуба черешчатого в Белоруссии обусловлена осадками сентября — марта, а пористость поздней древесины — осадками июня — августа.

Соотношение ранней и поздней древесины в годичном кольце в большинстве случаев зависит от условий произрастания деревьев (Вихров, 1954). Например, в сосновых насаждениях Брянского лесного массива на легких сухих почвах в засушливые годы складываются неблагоприятные условия для образования ранней древесины (Сляднев, 1972). Осушение почвы выше определенного предела приводит к увеличению содержания поздней древесины у сосны (Залитис, 1967). Кроме того, существуют работы, в которых четко показано, что у лиственницы процент поздней древесины резко уменьшается в ответ на нападение листогрызущих насекомых (Alan, Harper, 1913).

Таким образом, структура годичных колец, выраженная в строении анатомических элементов и соотношении ранней и поздней древесины, отражает интенсивность роста дерева в толщину и фиксирует специфические для данных условий воздействия погодных и экологических факторов. Однако результат таких воздействий на структуру ксилемы, оцениваемый в основном по изменению относительной величины ранней и поздней зон в годичном кольце, не позволяет выделять особенности реакции дерева на тот или иной фактор.

Значительное число работ по физиологии роста камбия посвящено вопросу о механизмах, контролирующих соотношения ранней и поздней древесины в годичном кольце. Согласно Ларсону (Larson, 1962a, б, 1964), гормоны, продуцируемые в кроне, играют очень важную роль в регуляции диаметра трахеид. Он установил, что в деревьях сосны клетки ранней древесины с большим диаметром были произведены в течение роста побега и высокого синтеза ауксинов. Узкие клетки поздней древесины образовывались при последующем прекращении терминального роста и уменьшении синтеза ауксинов. Автор нашел (Larson, 1960), что на засуху деревья сосны смолистой отвечали быстрой продукцией трахеид малого диаметра. Однако существуют результаты, которые трудно объяснить механизмом, включающим только контроль ауксинами. Зелавский (Zelawski, 1957) и Водзинский (Wodzicki, 1961) не нашли прямой связи между удлинением побегов и толщиной клеточных стенок в ксилеме лиственницы (*Larix polonica*). Например, тонкостенные трахеиды могут формироваться даже при прекращении роста побегов (Wodzicki, 1961). Существуют

доказательства того, что нормальный камбиальный рост может быть представлен как результат баланса некоторых ростовых регуляторов (включая активаторы и ингибиторы) и синергического эффекта их друг с другом (Wodzicki, 1965). Показано, что у лиственницы клеточное давление в камбиальной зоне и дифференциация трахеид ранней древесины происходит при высокой концентрации ростовых активирующих веществ, а уменьшение клеточного деления и формирование клеток поздней древесины связаны с уменьшением концентрации этих веществ и увеличением концентрации ингибиторов роста (Balatinecz, Kennedy, 1968).

В ряде работ установлено, что от содержания влаги в почве зависит время начала образования поздней древесины, длина периода продукции поздних трахеид и форма перехода между ранней и поздней древесиной. Недостаток воды побуждает формирование поздней древесины, продолжительная засуха сокращает время, в течение которого продуцируются узкие и толстостенные клетки (Kraus, Spurr, 1961). Согласно Смит и Уилси (Smith, Wilsie, 1961), больший процент поздней древесины отмечался в годичных кольцах сосны (*P. taeda*) в годы со слабым увлажнением, а ширина зоны поздней древесины у другой сосны (*P. caribaera*) была тесно связана с обилием осенней влаги. Харрис (Harris, 1955) отмечает, что сильная летняя засуха отразилась в резком разделении границ ранней и поздней зон годичного кольца. Помимо косвенного воздействия посредством изменения метаболизма листьев (Larson, 1964) водный дефицит может играть и прямую роль в клеточном делении и особенно в радиальном растяжении клеток через уменьшение тургорного давления.

Таким образом, очевидно, что формирование ранней и поздней древесины и их величина контролируются соотношением ростовых активаторов и ингибиторов и сильно зависят от содержания воды в тканях. Нет сомнений, что действие регулирующего механизма отражается не только в изменении доли поздней древесины, но и в более мелких деталях структуры ксилемного кольца. В разнокачественности строения элементов древесины (трахеид, сосудов, волокон) определенным образом записано влияние метеорологических элементов, в первую очередь влаги и температуры. Различного рода биотические и абиотические воздействия (вредители, мелиорация и т. п.) также отражаются в специфических изменениях относительной величины отдельных зон годичного кольца. Так как производные камбия чутко реагируют на условия роста изменением строения, это позволяет через исследование структуры древесных колец подойти к анализу механизмов, управляющих ростом и формированием ксилемных элементов (Лобжанидзе, 1961; Синнот, 1963).

ФИЗИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ ВЫЯВЛЕНИЯ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ НЕОДНОРОДНОСТИ ГОДИЧНЫХ КОЛЕЦ

Анатомическое исследование годичных колец наиболее просто проводить с микроскопом, используя метод темного поля в отраженном свете и микрофотографию. Большинство ранних работ (Яценко-Хмелевский, 1954; Вихров, 1947, 1949б, 1954, Москалева, 1949, 1957; и др.) сделано именно таким образом. Несмотря на простоту, прямые анатомические исследования годичных колец отличаются чрезвычайно большой трудоемкостью, поэтому в настоящее время значительное внимание уделяется сканирующим методам, характеризующим различия в физических показателях отдельных частей годичного кольца и связывающих эти различия с морфологической неоднородностью древесины.

При определении плотности древесины годичных колец успешно применено измерение абсорбции древесиной параллельного пучка электронов (Cameron e. a., 1959; Phillips, 1960; Harris, 1969). Высокоэнергетические частицы теряют энергию в результате взаимодействия с веществом составляющих древесину элементов, когда проходят через древесный образец, причем ослабление потока зависит от величины древесинного вещества. Если величина образца постоянна, то абсорбция изменяется только с изменением плотности древесины. Филлипс (Phillips, 1960) определял колебания плотности древесины внутри годичных колец, измеряя проходящий параллельный пучок электронов от источника ^{90}Sr через воздушно-сухую древесину. Улучшение этого способа преобразованием (Phillips e. a., 1962) числа импульсов в непрерывную запись напряжения позволило получить кривую изменения плотности древесины внутри отдельных годичных колец.

Польже (Polge, 1963, 1964, 1966) для характеристики плотности древесины использовал метод, который включал сканирование на микроденситометре рентгеновских снимков древесных образцов. При прохождении пучка рентгеновских лучей через материал ослабление потока происходит из-за взаимодействия вещества и излучения (фотоэлектрическое поглощение, комптоновское рассеяние и образование пар). Для древесины комптоновское рассеяние — преобладающий процесс взаимодействия рентгеновских лучей с веществом, и в достаточно широком энергетическом интервале остальные два процесса пренебрежимо малы (Щетинин, Исаева, 1969).

Ослабление потока рентгеновского излучения описывается уравнением

$$I_x = I_0 e^{-\mu x}, \quad (1)$$

где I_c — интенсивность потока рентгеновского излучения, прошедшего слой толщиной x ;

I_0 — интенсивность падающего потока излучения;

μ — линейный коэффициент ослабления излучения.

Уравнение (1) можно записать в виде

$$I_x = I_0 \cdot e^{-\mu_m \rho \cdot x},$$

где μ_m — массовый коэффициент ослабления излучения;

ρ — плотность вещества.

Для древесины ρ — это плотность ограниченного объема древесного образца (часть годичного слоя), где распространяется излучение; μ_m — массовый коэффициент ослабления, зависящий от качественного и количественного состава вещества клеточных стенок. Плотность почернения рентгеновской пленки пропорциональна экспозиции в рентгеновских лучах, равной произведению интенсивности облучения на время экспонирования. В определенных границах изменения величины существует линейная связь между оптической плотностью почернения пленки и экспозицией:

$$D \cong \gamma \cdot \log I \cdot t. \quad (2)$$

Объединяя предыдущее уравнение с последним, нетрудно показать, что

$$D \cong A - \mu_m \rho \cdot x, \quad (3)$$

где A — некоторая постоянная, зависящая от качества пленки, ее характеристики и обработки. При прочих равных условиях из последнего уравнения видно, что степень почернения рентгеновской пленки обратна по знаку и пропорциональна плотности древесины.

Этот факт был положен в основу рентгенографического метода анализа распределения плотности древесины внутри отдельных годичных колец. Если работать с одним и тем же материалом и полагать, что массовый коэффициент ослабления вещества клеточных стенок ранней древесины таков же, как и поздней, то непрерывная регистрация пропускания света через снимок на микроденситометре дает непрерывную запись распределения плотности. Для облучения используют мягкое (0,020—0,040 МэВ) рентгеновское излучение, небольшое время экспозиции (секунды), стандартную толщину образцов (0,5 см) и расстояние от источника в 2—2,5 м, обеспечивающее высокую параллельность лучей для протяженных образцов.

Харрис и Польже (Harris, Polge, 1967) сравнили рентгеновский метод и метод облучения электронами применительно к древесине. Они пришли к заключению, что рентгенографическая аппаратура имеет большую разрешающую силу и может быть использована для измерения плотности древесины узких годичных колец. Кроме того, работа с рентгеновской установкой более производительна, а время, требующееся для

обработки фотографических негативов, приблизительно равно времени машинного измерения для аппаратуры, использующей облучение электронами. Однако скорость сканирования в первом случае оказывается намного выше. Анализ плотности через измерение поглощения β -лучей пригоден для исследования ксилемы быстрорастущих хвойных, но менее надежен, чем рентгенографический метод, для детального исследования распределения плотности древесины в годичных кольцах медленно растущих хвойных.

В последующем при применении рентгенографической техники для анализа годичных колец появились работы как по усовершенствованию аппаратурной части исследований, так и такие, в которых авторы предприняли попытки использовать данные распределения плотности для целей дендрохронологии, древесиноведения, экологии древесных растений и др. Например, модернизированная и более корректная техника рентгенографического исследования структуры годичных колец описана в работах Паркера с сотрудниками (Jones, Parker, 1970; Parker, Jozsa, 1973; Parker, e. a., 1973). Авторы наряду со стандартизацией древесных образцов разработали комплекс устройств, позволяющий получать параллельный (без паралакса) пучок рентгеновского излучения, а регистрирующий фотометрический блок в соединении с вычислительным дает на выходе установки как непрерывную запись кривой плотности, так и расчетные величины производных характеристик вариации плотности отдельных годичных колец. Такая единая программа обработки сопоставляет в конечном итоге следующие параметры годичных колец древесины: ширину кольца, экстремальные значения плотности, соотношение ранней и поздней древесины и др. (Parker e. a., 1973).

В работе Польже и Келлера (Polge, Keller, 1971) показано, что некоторые характеристики кривой изменения плотности (например, максимальная и минимальная плотность древесины отдельного годичного кольца) наряду с шириной характеризуют год образования данного кольца. Удалось показать, что эти и другие характеристики кривой вариации плотности пригодны для анализа динамики метеорологических элементов и позволяют более дифференцированно подойти к изучению погодных условий сезона роста по годичным кольцам древесины (Polge, 1970; Parker, Meleskie, 1970; Polge, Keller, 1971; Parker, Henoch, 1971).

Мариан и Стумбо (Marian, Stumbo, 1960) описали технику исследования внутреннего строения годичных колец, основанную на механоэлектрических преобразованиях механических колебаний пера (stylus) в электрические импульсы. Была предпринята попытка с помощью данной техники определить величину клеточных полостей и размеры клеточных стенок, соотношение ранней и поздней древесины, пористость и плот-

ность древесины отдельных зон кольца. Однако этот метод, трудноисполнимый технически и дающий неосредненные результаты при однократном сканировании, не получил широкого распространения.

Существуют работы, в которых авторы для анализа структуры годичных колец использовали фотометрические методы. Грин и Уоррел (Green, Worrell, 1964) описали метод, позволяющий с помощью сканирующего микрофотометра дать характеристику внутреннего строения отдельных годичных колец. Через автоматическую регистрацию света, проходящего сквозь тонкие поперечные срезы ксилемы, они нашли удобный способ определения ширины годичного кольца, соотношения клеточных стенок и пустот, а также ранней и поздней древесины, общего объема стенок клеток в годичном кольце, толщины клеточных стенок и диаметра просветов. Для относительно тонких окрашенных срезов, где концентрация красителя пропорциональна отношению площади стенок клеток к общей площади, освещаемой падающим пучком света, поглощение светового потока будет зависеть от пористости древесины. Если луч света сделать достаточно малым, то можно оценить толщину клеточных стенок и диаметр полостей. Кроме того, существуют еще аналогичные попытки применить фотометрические измерения в проходящем свете для анализа древесных колец (Elliot, Brook, 1967; Kawaguchi, Nakamura, 1968). Однако сложность стандартизации толщины срезов, их окраски и ограниченность в длине исследуемых образцов препятствуют широкому использованию фотометрического метода в проходящем свете для массового анализа структуры годичных колец при исследовании роста древесных растений.

Результаты фотометрических исследований биологических объектов в отраженном свете показывают, что регистрируемый отраженный свет несет информацию об особенностях строения поверхности и составе внутренних поглощающих и непоглощающих структур биологического объекта (Клешнин, Шульгин, 1959; Сидько, Терсков, 1961; Шульгин и др., 1962). Например, характеристики индикатрисс рассеяния света зависят от анатомо-морфологического строения листьев. Для большого числа листьев форма индикатрисс пропускания мало зависит от их толщины (Рвачев и др., 1965), а форма индикатрисс рассеяния света определяется главным образом структурой поверхности листа. В другой работе (Шульгин и др., 1960) показано, что толщина листовой пластинки и характер ее поверхности обуславливают большие различия в величине коэффициентов спектральной яркости и своеобразии форм индикатрисс отражения света.

Анализируя отраженный образцом древесины свет, оказалось возможным оценить как внутреннюю структуру отдельных годичных колец (Ваганов и др., 1972), так и состояние

образцов и их макрогетерогенность (Спиров, Терсков, 1973).

Таким образом, к анализу гетерогенности древесных колец существует несколько физических подходов, различающихся тем, что измеряются неодинаковые физические характеристики биологического объекта: поглощение рентгеновского излучения или параллельного пучка электронов, поглощение света в видимой области спектра, отражение света, частота и амплитуда механических колебаний пера профилометра. Все они направлены на объективное выявление и измерение морфологической неоднородности (структуры) древесины внутри отдельных годовичных колец. Поскольку структура годовичного кольца отражает ход и условия роста дерева, постольку объективный и автоматический анализ ее дает возможность массово исследовать рост отдельных экземпляров и отклонения в росте, вызванные определенными факторами внешней среды как в течение одного сезона, так и всей жизни дерева.

Количественные биофизические методы только начинают применяться в решении таких задач и перед их широким использованием стоит ряд затруднений как методического, так и принципиального характера. Сложности возникают вследствие трудностей стандартизации препаратов, а также неадекватности применяемого физического подхода специфическим особенностям структуры биологического объекта.

В дальнейшем мы рассмотрим результаты исследований внутренней структуры ксилемных колец с помощью фотометрического метода. Чтобы получить объективную биофизическую оценку морфологической неоднородности годовичных колец, особое внимание обращено на анализ связей между характером распределения и количественными закономерностями соотношений анатомических показателей строения, показателей качества древесины годовичных колец (поверхностная пористость и плотность) и регистрируемой фотометрической характеристикой объекта — коэффициентом диффузного отражения света. Поскольку формирование годовичного кольца древесины в динамике во многом определяет его окончательную структуру, интересно было исследовать связь кривых отражения света с характером и скоростью роста дерева в толщину в течение вегетационного периода. Разработка методики сравнения рефлектограмм ксилемных колец деревьев разного возраста, положения в древостое, породы была необходимой для исследования влияния различных экологических факторов на сезонный рост дерева и структуру фотометрической кривой годовичного кольца. Более подробно рассмотрены изменения в строении ксилемных колец и распределении их фотометрических характеристик, обусловленные возрастом, влиянием метеорологических элементов и нападением хвоегрызущих насекомых, что часто определяет наибольшие отклонения в росте дерева.

МИКРОФОТОМЕТРИЧЕСКИЙ МЕТОД ИССЛЕДОВАНИЯ ГОДИЧНЫХ КОЛЕЦ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Сборы материалов произведены в естественных и искусственных древостоях различных районов (юг Красноярского края — Ширинский и Минусинский районы, Московская область и Тувинская АССР) с учетом различных условий произрастания деревьев, что было обусловлено необходимостью иметь достаточное количество экологических вариантов. Исследовались в основном хвойные и частично лиственные (береза, осина, дуб) древесные растения, занимающие господствующее положение в древостое.

Из каждого отобранного растущего дерева на высоте груди вырезались с помощью возрастного бурава цилиндрики древесины (Анучин, 1972), которые для предотвращения высыхания помещались в пробирку. В лабораторных условиях каждый цилиндрок зажимался в специальный держатель, приспособленный для работы на санном микротоме. Для фотометрического исследования у образца микротомным ножом предварительно делали поперечный срез. На обработанной поверхности четкость границ годичных колец повышается, а хорошее качество среза делает образец пригодным для анатомических измерений в отраженном свете методом темного поля и фотометрирования. Помимо образцов с растущих деревьев в исследовании использовались выколы из спилов стволов, подсушенные цилиндрики и образцы сухой древесины. Все они предварительно размягчались в воде (Яценко-Хмелевский, 1954), после чего обрабатывались на микротоме. Фотометрировались образцы, высушенные до воздушно-сухого состояния (7—8% относительной влажности). Для таких образцов даже при длительном хранении (в течение месяца) фотометрические характеристики оставались постоянными.

ИССЛЕДОВАНИЕ НА МИКРОФОТОМЕТРИЧЕСКОМ АНАЛИЗАТОРЕ

После высушивания все древесные образцы исследовались на микрофотометрическом анализаторе (Спиров, Терсков, 1973). Работа прибора основана на автоматической регистра-

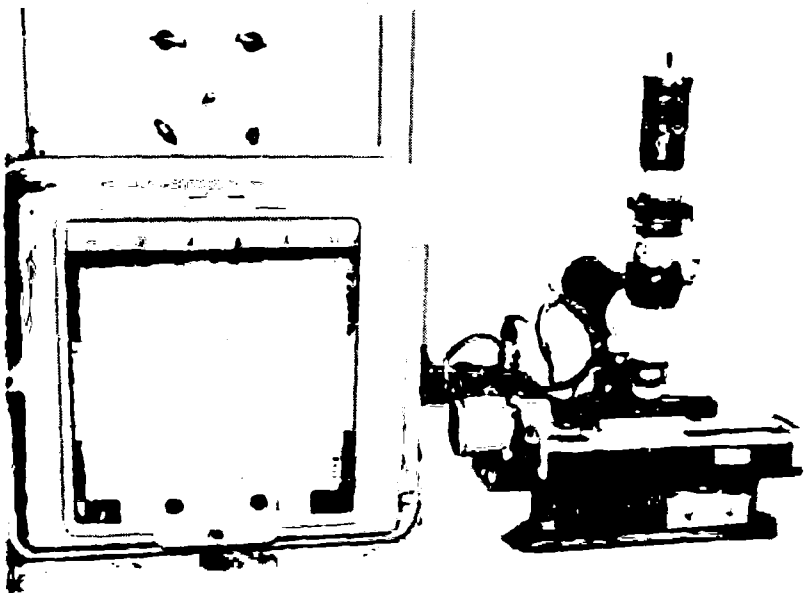


Рис. 1. Микрофотометрический анализатор древесины.

ции диффузно отраженного света от микроучастка поперечного разреза сканируемого образца (рис. 1). Фотометрический блок прибора с источником света и приемником осуществляет освещение узким щелевым пучком света обработанную поверхность образца и преобразование отраженного светового сигнала в электрический. Сканирование объекта под лучом производится автоматически при помощи синхронного электродвигателя, вала с резьбой и специально сконструированного столика, на котором крепится держатель с образцом.

Оптическая схема прибора приведена на рис. 2. Свет, пройдя через щелевую диафрагму и эпиобъектив, падает на объект, образуя в его плоскости световой зонд узкой прямоугольной формы ($0,02 \times 1,00$ мм). Диффузно отраженный свет от объекта собирается эллиптическим зеркалом эпиобъектива и поступает на катод фотоумножителя ФЭУ-38. Усиленный электрический сигнал с фотоумножителя подается на потенциометр ЭПП-09М. Шкала электронного потенциометра градуируется по эталону (баритовая бумага), отражение от которого принимается за 100%. Интерференционные светофильтры позволяют работать с монохроматическим светом. В работе использовался светофильтр 595 нм (Спиров, Терсков, 1973), преимущество применения которого состоит в том,

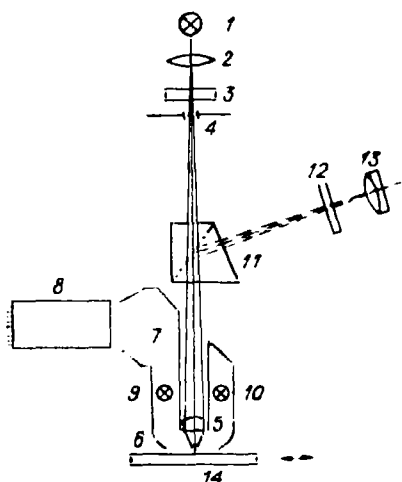


Рис. 2. Оптическая схема микрофотометрического анализатора древесины.

1 — источник света; 2 — конденсор; 3 — светофильтр; 4 — щелевая диафрагма; 5 — объектив; 6 — параболическое зеркало эпи-объектива; 7 — световод; 8 — ФЭУ; 9, 10 — подсвечивающие лампочки; 11 — призма; 12 — сетка с делениями; 13 — окуляр; 14 — объект.

радиус ствола, расстояние между двумя подъемами отражения соответствует радиальной ширине годичного кольца.

Отражение света внутри отдельных годичных колец сильно колеблется: максимум света отражается от клеток ранней

что запись фотометрической кривой изменения отражения света получается с наибольшим разнесением величин максимального и минимального отражения для ксилемного кольца. Последнее имеет особое значение, так как увеличивает относительное разрешение в определении отражательных характеристик древесины внутри отдельных годичных колец.)

При рассмотрении типичной кривой отражения (или рефлектограммы), полученной на микрофотометрическом анализаторе для образца лиственницы сибирской (рис. 3), видно, как по оси ординат изменяется относительный коэффициент диффузного отражения света R (в %), а по оси абсцисс —

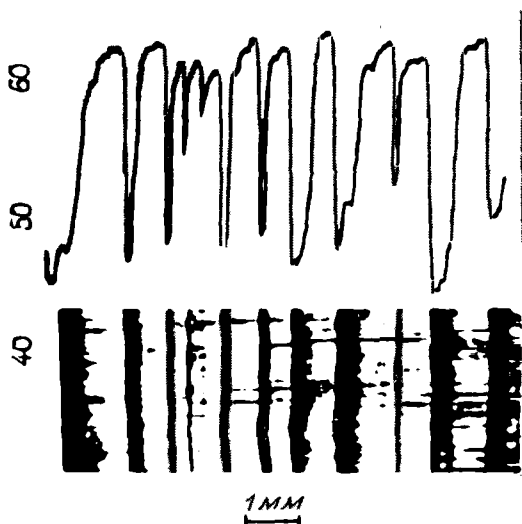


Рис. 3. Рефлектограмма и фотография годичных колец образца древесины лиственницы.

древесины, заметно меньше — от трахеид переходной зоны и минимум — от клеток поздней древесины. Прохождение сканирующего зонда через границу кольца отмечается на кривой резким (почти вертикальным) возрастанием отражения света, что происходит при переходе на раннюю древесину следующего годовичного кольца.

Участки кривой различных годовичных колец отличаются друг от друга как по форме, так и по абсолютным величинам коэффициентов отражения света от ранней и поздней древесины. Значительные различия в величине отражения по относительной шкале существуют у образцов разных пород. Например, форма минимумов на рефлектограммах годовичных колец сосны и лиственницы уплощается по сравнению с таковыми пихты. Наблюдаются отличия и в амплитудах разности максимального и минимального отражения света отдельными годовичными кольцами (наибольшая у образцов лиственницы, наименьшая у образцов пихты). Несколько иное распределение отражения света в образцах, содержащих заболонь и ядро (рис. 4, стрелками обозначена приблизительная граница ядра и заболони для двух образцов). В общем случае отражение от ядра лиственницы значительно меньше, чем от заболони, что связано, по-видимому, с дополнительным поглощением света окрашенными веществами, содержащимися в полостях и стенках клеток древесины ядра. Для ядровой древесины сосны характерно падение отражения света от переходных и поздних трахеид, отражение от зон ранних трахеид мало или совсем не отличается от величины отражения света для зоны ранних трахеид годовичных колец заболони. Значительное уменьшение отражения света происходит при смачивании образца, и между величиной отражения и количеством влаги в древесном образце существует обратная зависимость. По этой причине все образцы исследовались на приборе в состоянии постоянной (воздушно-сухой) степени влажности.

Повторные записи одного и того же образца древесины на приборе дают одинаковую результирующую фотометрическую кривую с точностью, находящейся в пределах погрешности работы прибора (1%). Записи трех образцов из одного и того же места ствола (5—6 см друг над другом и в сторону по окружности) несколько отличаются вследствие непол-

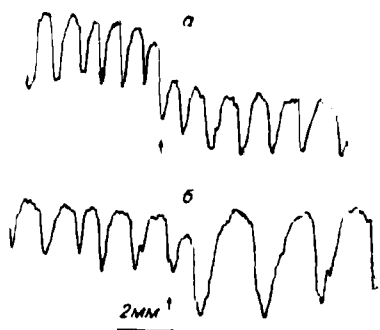


Рис. 4. Рефлектограммы образцов лиственницы (а) и сосны (б), содержащих заболонь и ядро.

ной тождественности строения сканируемых участков. Сохраняя одинаковым специфическое распределение отражения внутри данного годичного кольца на всех трех образцах и взаимное расположение максимумов и минимумов отражения, фотометрическая кривая каждого из образцов имеет свои особенности.

Часто встречающиеся в древесине хвойных смоляные ходы дают резкие отрывистые всплески отражения. На разных образцах ширина одного и того же годичного кольца может быть неодинаковой. Анализ трех образцов, а часто даже двух, позволяет исключить индивидуальные отклонения в распределении величин коэффициентов отражения света внутри отдельных годичных колец и отобрать для дальнейшего исследования кривую одного образца, объективно представляющую распределение фотометрической характеристики в данном участке ствола. Большее разрешение в деталях рефлектограммы внутри отдельного годичного кольца, как правило, имеется в образце наибольшего радиуса дерева.

Методика анализа отдельной рефлектограммы включала следующие приемы: измерение ширины годичных колец по расстоянию между соседними резкими подъемами отражения света с точностью 0,02 мм; измерение величин среднего, максимального и минимального отражения света внутри отдельного годичного кольца и разности между экстремальными величинами; измерение доли годичного кольца, имеющей наименьшее отражение; анализ общего характера и специфических особенностей (локальных минимумов и максимумов) в распределении отражения света внутри отдельных годичных колец.

СВЯЗЬ РЕФЛЕКТОГРАММ ГОДИЧНЫХ КОЛЕЦ С РАСПРЕДЕЛЕНИЕМ ПОВЕРХНОСТНОЙ ПОРИСТОСТИ И ДОЛИ ПЛОТНОЙ МАССЫ ДРЕВЕСИНЫ

Анализ микроскопического строения ксилемы хвойных выявил, что трахеиды ранней древесины имеют большие полости и тонкие стенки, трахеиды поздней древесины, наоборот, — меньший размер полостей клеток и большую толщину клеточных стенок (Ванин, 1949). Известно, что объем трахеид в стволе хвойного дерева составляет 90—96%, остальное приходится на другие элементы древесины — смоляные ходы, клетки сердцевинных лучей и древесной паренхимы (Ванин, 1949). От внутренней границы отдельного годичного кольца к внешней размеры и величина клеток закономерно изменяются: уменьшаются радиальные и тангентальные размеры полостей клеток и увеличивается толщина клеточных стенок. Зона наиболее заметных изменений микроскопического строения ксилемы

годовых колец получила название переходной и у лиственницы достигает иногда 25% их ширины (Вихров, 1947).

Поверхностная пористость древесины, определяемая отношением площади полостей участка поперечного среза к общей площади этого участка (Ванин, 1949), достаточно полно учитывает изменения в строении клеток внутри годовых колец. Однако поскольку структурную основу древесины составляет плотное вещество клеток и клеточных стенок, удобнее изучать другой анатомический показатель — долю плотной массы, обычно связанную с поверхностной пористостью, уравнением.

$$D = 1 - P, \quad (4)$$

где D — доля плотной массы;

P — поверхностная пористость древесины.

Для сосны, ели, пихты и лиственницы долю плотной массы можно с большей точностью представить через отношение площади стенок трахеид к площади участка древесины ($S_{ст}/S_{тр}$). Основываясь на предположении, что кривая отражения света внутри отдельных годовых колец определяется изменением строения трахеид в годовом слое и связана с величиной поверхностной пористости древесины и доли плотной массы, в выбранных наиболее типичных и достаточно широких годовых кольцах образцов четырех пород хвойных находили распределение $S_{ст}/S_{тр}$ по всей ширине кольца. Для этого измеряли трахеиды радиального ряда последовательно от внутренней границы кольца к внешней. Определяли радиальный диаметр полости и толщину клеточной стенки. Находили среднее значение тангентального диаметра клеток для кольца (30—60 измерений). Приняв форму трахеид на поперечном срезе приблизительно за прямоугольную, высчитывали площадь клеточной стенки, площадь каждой трахеиды и их отношение. Кроме того, для трех деревьев сосны в выбранных 2—3 точках отдельных годовых колец определяли поверхностную пористость древесины линейным методом по А. А. Яценко-Хмелевскому (1954) и В. Е. Вихрову (1949б, в).

Сравнение графиков распределения доли плотной массы, построенных в масштабе фотометрической кривой соответствующих годовых колец, с рефлектограммами (рис. 5) обнаружило, что максимальной величине отражения соответствуют низкие значения доли плотной массы, а минимальной — высокие значения этого показателя. Наблюдается хорошее обратное соответствие, которое особенно наглядно проявляется у одного из годовых колец лиственницы (сложная кривая отражения света хорошо повторяет бимодальное распределение доли плотной массы на участке ранней древесины).

Сопоставляя пары значений относительного коэффициента диффузного отражения R и доли плотной массы $S_{ст}/S_{тр}$, при-

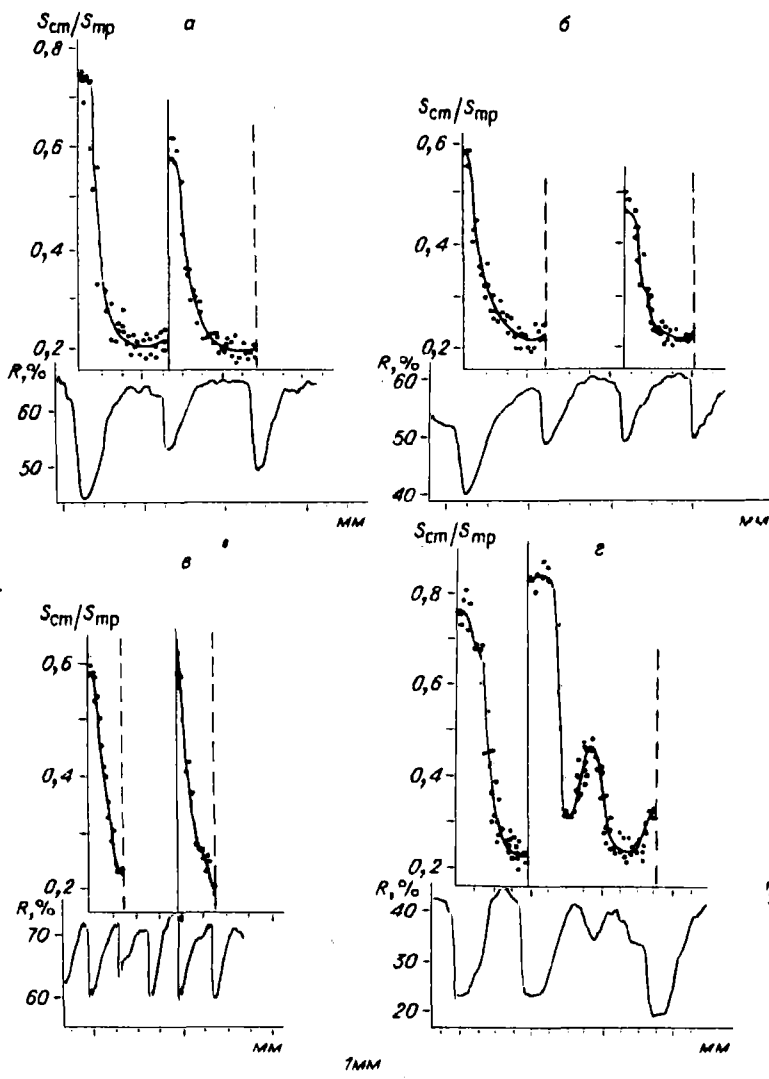


Рис. 5. Распределение S_{cm}/S_{mp} и рефлектограммы соответствующих годовичных колец образцов сосны (а), ели (б), пихты (в) и лиственницы (г).

По оси абсцисс — ширина годовичных колец.

ходящиеся на одни и те же участки годовичного кольца, рассчитывали коэффициент корреляции (как показатель тесноты связи) и уравнение регрессии. Результаты расчетов приведены в табл. 1.

Результаты анализа связи между R и $S_{ст}/S_{тр}$ для годовичных колец деревьев

Годичное кольцо	Коэффициент			Годичное кольцо	Коэффициент		
	a	b	r		a	b	r
<i>Сосна (Pinus silvestris)</i>				<i>Ель (Picea obovata)</i>			
80-2, 1962	67,6	33,2	—0,97	86-3, 1959	66,1	41,3	—0,99
80-2, 1958	71,8	40,0	—0,99	86-3, 1966	68,8	46,1	—0,90
80-2, 1949	72,9	32,7	—0,90	86-2, 1963	67,0	36,7	—0,92
84-2, 1965	68,2	30,4	—0,95	86-2, 1959	68,2	50,4	—0,98
84-2, 1964	73,2	36,0	—0,99	85-2, 1963	68,6	53,3	—0,99
84-2, 1956	73,8	37,5	—0,93	85-2, 1958	63,3	42,1	—0,97
88-1, 1931	74,4	35,8	—0,99	85-2, 1955	69,9	57,2	—0,98
88-1, 1936	69,5	21,0	—0,95				
<i>Пихта (Abies sibirica)</i>				<i>Лиственница (Larix sibirica)</i>			
46-1, 1969	76,0	39,2	—0,97	Я д р о			
46-1, 1965	78,6	43,6	—0,98	83-2, 1951	55,4	40,8	—0,98
46-1, 1962	78,5	28,5	—0,95	83-2, 1952	54,4	42,4	—0,93
46-1, 1959	76,5	26,0	—0,96	З а б о л о н ь			
47-1, 1955	69,9	21,7	—0,99	83-2, 1969	75,8	46,6	—0,98
47-1, 1954	72,1	33,7	—0,96	83-2, 1967	73,2	42,7	—0,92
47-1, 1947	66,9	41,4	—0,92				

Примечание. a и b — коэффициенты уравнения регрессии (5); r — коэффициент корреляции.

Годичные кольца обозначены следующим образом: цифры до запятой — номер образца, после запятой — календарный год соответствующего кольца.

Высокий отрицательный коэффициент корреляции выявил линейную обратную зависимость коэффициента отражения света и доли плотной массы. Характер этой зависимости хорошо виден (рис. 6).

Связь между регистрируемой прибором величиной (относительным коэффициентом диффузного отражения света) и анатомической характеристикой древесины (долей плотной массы) может быть записана в виде уравнения

$$R = a - b \cdot S_{ст}/S_{тр}, \quad (5)$$

где a и b — коэффициенты уравнения регрессии для отдельного годовичного кольца. Или для доли плотной массы:

$$S_{ст}/S_{тр} = n - kR, \quad (6)$$

здесь $n = a/b$; $k = 1/b$.

Рассматривая два крайних случая, можно сделать интересные выводы:

1) $S_{ст}/S_{тр} = 1$ (полости отсутствуют); из уравнения (3) следует, что отражение $R = (n-1)/k$ — минимально достижимое и зависит только от распределения вещества клеточных оболочек и его плотности;

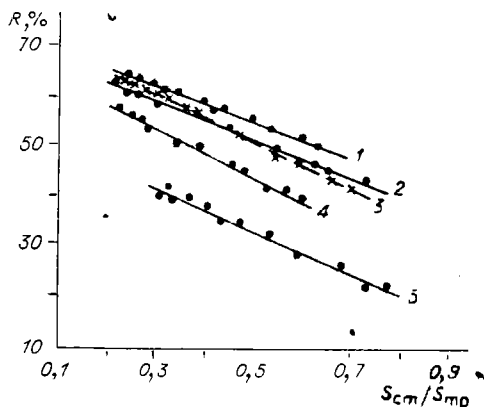


Рис. 6. Зависимость относительного коэффициента диффузного отражения света от доли плотной массы древесины.

Годичные кольца: 1 — пихты, 2 — сосны, 3 — лиственницы (заболонь), 4 — ели, 5 — лиственницы (ядро).

Из уравнения (3) следует, что коэффициент k зависит от особенностей строения трахейд, не меняющихся с поверхностной заполненностью клеточными стенками. Такими особенностями могут быть химический состав и многослойность клеточной стенки.

Для годичных колец ели, пихты и заболонных колец сосны и лиственницы $S_{ст}/S_{тр} \approx D$, поэтому возможен простой переход к поверхностной пористости. Подставив уравнение (4) в (6) и разрешив его относительно пористости, получим

$$\Pi = kR - m, \quad (7)$$

где k и m легко вычисляются из полученных в опыте a и b

$$(k = 1/b; m = (a - b)/b).$$

Рассматривая полученный график зависимости величины отражения света от найденной с помощью ли-

2) $S_{ст}/S_{тр} = 0$ (заполненность предельно мала); в этом случае древесина состоит из клеточных стенок бесконечно малой толщины и конечное максимальное значение $R = n/k$ зависит от микроструктуры образца.

Коэффициент a приблизительно одинаков для всех исследованных годовичных колец, взятых из заболонной части ствола, но сильно меняет свое значение для ядра, что связано с заполнением клеточных полостей и присутствием в клеточных стенках поглощающих свет веществ.

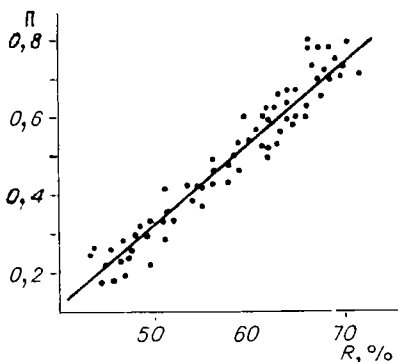


Рис. 7. Зависимость между относительным коэффициентом диффузного отражения света (R) и поверхностной пористостью древесины (Π), измеренной в годичных кольцах сосны линейным методом (коэффициент корреляции $-0,952$, уравнение регрессии: $\Pi = 0,020 R - 0,69$).

нейного метода (рис. 7) поверхностной пористости участков годичных колец, можно видеть, что использование этого методического приема измерения пористости древесины приводит к результатам, аналогичным тем, которые получены прямыми измерениями анатомических элементов древесины, а именно: к линейной форме связи пористости и относительного коэффициента отражения света. Поскольку линейный метод позволяет получить статистически более усредненную величину пористости участка древесины, то каждая результирующая точка графика представляет величину средней пористости участка с большим числом клеток тангентального ряда.

АНАЛИЗ УРАВНЕНИЯ, ВЫРАЖАЮЩЕГО ЗАВИСИМОСТЬ ФОТОМЕТРИЧЕСКОЙ И АНАТОМИЧЕСКОЙ ХАРАКТЕРИСТИК

Следует отметить, что связь между отражением света и долей плотной массы или пористостью получена как следствие особенности строения древесины и зависит от выбранной оптической схемы прибора.

Рассмотрим отражение от микроучастка древесного образца. Падающий поток света Φ_0 можно разделить на составляющие: внешняя составляющая отраженного потока, внутренняя (Иванов, Топорец, 1956; Рвачев и др., 1965) и поглощенный в образце световой поток. Для образцов древесины толщиной 5—6 мм проходящий свет ничтожно мал (Долацис и др., 1973). Тогда

$$\Phi_0 = \Phi_1 + \Phi_2 + \Phi_{\text{полг}}, \quad (8)$$

где Φ_1 — поток внешней составляющей;

Φ_2 — поток внутренней составляющей,

$\Phi_{\text{полг}}$ — поток света, поглощенный древесиной.

Для древесины, сильно рассеивающей свет и имеющей к тому же вертикальную однородность строения, Φ_1 , по-видимому, представляет собой поток диффузно отраженного света с симметричной индикатриссой.

Учитывая особенности оптической схемы прибора, можно записать

$$\Phi_1 = \Phi_{11} + \Phi_{12}, \quad (9)$$

где Φ_{11} — поток отраженного света, воспринимаемый параболическим зеркалом приемника;

Φ_{12} — поток отраженного света, уходящего в направлении источника и мимо параболического зеркала и не воспринимаемый приемником.

На поперечном срезе древесина представляет собой поверхность клеточных стенок (направленную перпендикулярно падающему потоку света) и пустот клеточных полостей. Поэто-

му Φ_2 тоже можно записать через сумму двух составляющих

$$\Phi_2 = \Phi_{21} + \Phi_{22}, \quad (10)$$

где Φ_{21} — поток света, отраженный стенками в направлении источника и не воспринимаемый приемником (зеркально отраженный);

Φ_{22} — поток света, отраженный стенками в направлении параболического зеркала приемника (диффузно отраженный).

Уравнение (8) можно представить в виде

$$\Phi_0 = \Phi_{11} + \Phi_{12} + \Phi_{21} + \Phi_{22} + \Phi_{\text{погл.}} \quad (11)$$

Приемником воспринимается и измеряется только часть этого потока, остальное уходит мимо. Измеряемый световой поток равен:

$$\Phi_{11} + \Phi_{22} = \Phi_0 - \Phi_{12} - \Phi_{21} - \Phi_{\text{погл.}}, \quad (12)$$

или по отношению к падающему

$$(\Phi_{11} + \Phi_{22})/\Phi_0 = 1 - \Phi_{12}/\Phi_0 - \Phi_{21}/\Phi_0 - \Phi_{\text{погл.}}/\Phi. \quad (13)$$

Величина Φ_{21} , очевидно, тем больше, чем больше относительная поверхность клеточных стенок на освещенном зондом участке поперечного среза древесины, т. е. $\Phi_{21}/\Phi_0 \sim S_{\text{ст}}/S_{\text{тр.}}$.

Поскольку при переходе от ранней древесины к поздней основной качественный состав клеточных стенок меняется незначительно и для заболони хвойных характерно очень малое количество селективно поглощающих веществ в стенках и полостях трахейд, то $\Phi_{\text{погл.}}$ пропорционально относительному объему клеточных стенок (основной поглотитель) в области распространения света, т. е. $\Phi_{\text{погл.}}/\Phi_0 \sim V_{\text{ст}}/V_{\text{тр.}}$. В силу особенностей строения древесины (очень узкие, вытянутые на 3—4 мм в длину вдоль оси ствола клетки) $V_{\text{ст}}/V_{\text{тр.}} \approx S_{\text{ст}}/S_{\text{тр.}}$ на поперечном срезе, т. е. уравнение (13) можно записать так:

$$(\Phi_{11} + \Phi_{22})/\Phi_0 = (1 - \Phi_{12}/\Phi_0) - a'S_{\text{ст}}/S_{\text{тр.}} - b'S_{\text{ст}}/S_{\text{тр.}}, \quad (14)$$

или

$$R = (1 - \Phi_{12}/\Phi_0) - (a' + b')S_{\text{ст}}/S_{\text{тр.}} \quad (15)$$

Если Φ_{12} приблизительно одинаков для участков ранней и поздней древесины (индикатрисса внутренней составляющей меняется незначительно), то относительный коэффициент диффузного отражения света в основном определяется изменением доли плотной массы древесины:

$$R = l - pS_{\text{ст}}/S_{\text{тр.}} \quad (16)$$

Формула (16) тождественна полученной нами зависимости доли плотной массы и отражения света (см. (5)).

Таким образом, экспериментально найденной форме зависимости можно дать удовлетворительное объяснение, основанное на рассмотрении взаимодействия светового потока и древесины — полубесконечного отражающего сильно рассеивающего объекта.

Уравнение (7) дает возможность изучать пористость древесины хвойных по кривым отражения. Внутри каждого годичного кольца пористость убывает от внутренней границы его к внешней. В зоне ранней древесины поверхностная пористость большая и почти постоянна по величине (уплощенные максимумы отражения), в следующем за ним участке пористость по направлению к периферии непрерывно уменьшается (падение отражения света в переходной зоне) и в зоне поздней древесины пористость достигает наименьших значений (минимум отражения света).

Заостренные максимумы кривых отражения у образцов пихты, сосны и лиственницы указывают на очень малую долю низкопористой древесины в годичных кольцах этих пород. У сосны и лиственницы, как правило, поздняя древесина состоит из многочисленных рядов клеток, имеющих одинаково низкую пористость. Величина средней пористости годичного кольца, как показатель его качества, определяется, очевидно, характером распределения и абсолютными величинами коэффициента отражения света на рефлектограмме.

Коэффициенты a и b разных годичных колец образцов одной породы отличаются друг от друга, однако в целом для пород получены некоторые средние уравнения связи пористости с коэффициентом отражения R . Поверхностная пористость древесины рассчитана по совокупности всех данных из анализа годичных колец (уравнение 7):

Порода	k	m
Сосна	0,022	—0,69
Пихта	0,030	—1,22
Ель	0,022	—0,45
Лиственница (заболонь)	0,023	—0,67

С помощью этих уравнений можно с достоверностью сравнивать пористость разных годичных колец деревьев одной породы и описывать изменения пористости по радиусу ствола, используя кривые отражения. На основании линейных уравнений можно полагать, что рефлектограмма отражения света для годичных колец идентична распределению поверхностной пористости древесины.

Следует отметить, что аналитическое описание поверхностной пористости в зависимости от коэффициента отражения света может быть использовано как удобный способ оценки физико-механических свойств древесины при помощи фотометрического метода.

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПОРИСТОСТИ И ПЛОТНОСТИ ДРЕВЕСИНЫ В ГОДИЧНЫХ КОЛЬЦАХ

В ряде работ (Стрекаловский, 1949; Вихров, 1954; Новрузова, 1965) установлены существенные связи поверхностной пористости с главными физико-механическими свойствами древесины: плотностью, усушкой, водопоглощением, сопротивлением сжатию и растяжению и др. Особенно тесна обратная связь между поверхностной пористостью и плотностью древесины. Поскольку плотность определяется количеством твердого (древесинного) вещества в единице объема, то ее величина находится в прямой зависимости от числа и размеров трахейд, сосудов, волокон, т. е. от микроструктуры древесины. В свою очередь, плотность во многом определяет остальные физико-механические свойства древесины.

К анализу распределения плотности в отдельных годовичных кольцах, как уже отмечалось выше, возможны различные подходы. Среди последних наиболее совершенен метод рентгенографического изучения. Учитывая, что фотометрический метод исследования структуры годовичных колец в отраженном свете позволяет анализировать распределение пористости внутри их, нами проведено сопоставление рентгенографического и фотометрического методов объективного анализа морфологической неоднородности древесины. Выяснена возможность исследования распределения плотности, фотометрически определяя поверхностную пористость. Рассмотрено, насколько характерно распределение плотности внутри отдельных годовичных колец, выявляемое рентгенографическим и фотометрическим методами.

Работа проведена на образцах деревьев сосны (возраст 70—90 лет) и лиственницы (25—40 лет), произрастающих в естественных древостоях II—III класса бонитета (Тунимское лесничество). Измерялись одни и те же образцы с большим числом годовичных колец. Фотометрический анализ распределения пористости древесины производился на микрофотометрическом анализаторе. Рентгеновский способ, согласно разработанной методике (Polge, 1966), включал два этапа. На первом этапе образцы, для которых предварительно были получены фотометрические кривые, фотографировались в рентгеновских лучах (аппарат АРД-2 с энергией тормозного излучения 0,04 МэВ). Время облучения 0,6 с. Параллельность лучей обеспечивалась большим расстоянием до источника (не менее 1,5 м) и малыми размерами образцов. Негативы рентгеновских снимков представляют собой чередование темных и светлых полос, полученных при прохождении излучения соответственно через раннюю и позднюю древесину отдельного годовичного кольца. На втором этапе полученные негативы фотометрировались на регистрирующем микрофотометре МФ-4.

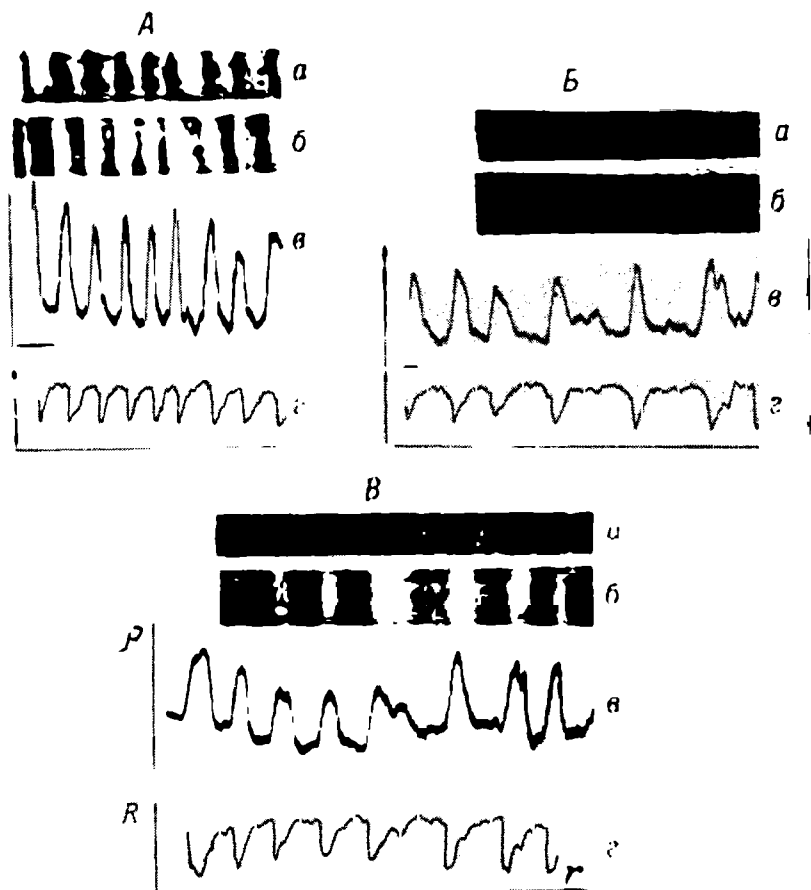


Рис. 8. Фотографические (а) и рентгеновские негативные (б) снимки, рентгенографические (в) и фотометрические (г) кривые образцов древесины лиственницы.

А, Б, В — повторности, R — относительный коэффициент диффузного отражения света, ρ — плотность рентгеновского снимка, r — радиус ствола.

Отклонение «зайчика» зеркального гальванометра, пропорциональное прозрачности снимка, записывалось на светочувствительной пленке. На результирующей кривой по оси абсцисс изменялась ширина кольца, а по оси ординат — плотность почернения рентгеновского негатива, обратно пропорциональная плотности древесины. Абсолютные величины плотности не определялись, поскольку основной интерес исследования состоял в выявлении характера распределения плотности по годовичному кольцу.

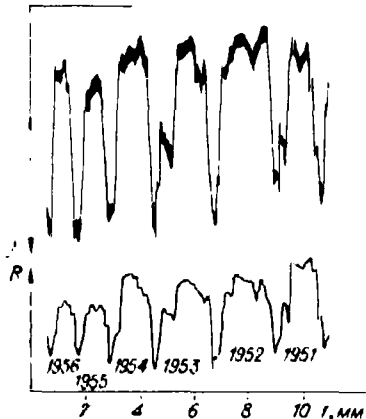


Рис. 9. Рентгенографическая кривая и рефлектограмма образца древесины лиственницы сибирской.
Усл. обозн. см. рис. 8.

Результаты отдельных этапов работы показаны на рис. 8. Хорошо видно, что фотометрическая кривая похожа на кривую, записанную рентгенографическим способом, если у последней поменять направление ординаты.

При детальном сравнении кривых, полученных с помощью двух методов анализа одних и тех же образцов древесины (например, лиственницы сибирской), видно, что кривые четко регистрируют наиболее характерные участки древесных кернов, годовичные кольца которых с заметными и легко идентифицируемыми особенностями строения (бимодальность минимальной плотности, неоднородность последней в поздней древесине, характерное распределение показателя для нескольких годовичных колец подряд и т. п.) (рис. 9). Например, в годовичном кольце 1951 г. имеется резкий всплеск плотности в районе трахеид переходной зоны. Наблюдается бимодальность распределения плотности в ранней древесине 1951 и 1952 гг. Годовичное кольцо 1953 г., как и 1951 г., характеризуется неоднородностью плотности переходных трахеид, что видно на обеих кривых. Распределение плотности в годовичных кольцах 1954 и 1955 гг., обнаруженное рентгенографической кривой, сходно с распределением отражения света, о чем свидетельствует то, что плотность ранней зоны годовичного кольца 1955 г. была гораздо выше, чем зоны ранних трахеид кольца 1954 г. При этом заметны и некоторые особенности фотометрической кривой (две «вершины» в районе ранних трахеид годовичного кольца 1955 г. и локальный минимум плотности в зоне поздних трахеид 1954 г.), отличающие ее от рентгенографической.

Экспериментально установленный факт сходства рефлектограмм с кривыми распределения плотности древесины свидетельствует о том, что распределение плотности внутри отдельных годовичных колец специфично для года образования их.

Обратный по знаку характер связи кривых отражения света и плотности проверен и более прямым способом: сопоставлением средних величин отражения света для участка годовичного кольца с его плотностью, определенной непосредственными измерениями объема и веса. Показано, что с увеличением плотности уменьшается величина диффузно отраженного света от радиального участка образца.

Анализ кривых, полученных рентгенографическим и фотометрическим методами на одних и тех же образцах древесины, позволяет сделать вывод о том, что оба метода не только одинаково хорошо отражают характер распределения плотности по образцу древесины, но и четко выявляют типичные черты строения отдельных годовичных колец. Сходство кривых видно даже на мелких деталях изменения плотности, характеризующих специфическую микроструктуру слоя (бимодальность плотности зоны ранних трахеид, «всплески» плотности в зоне поздних трахеид, локальные минимумы в зоне переходных трахеид). Следовательно, оба метода применимы для исследования технических свойств ствола дерева и структуры отдельных годовичных колец.

Необходимо отметить достоинство рентгенографического метода, которое заключается в прямой регистрации плотности. Этим методом в большей степени выявляется объемная структура древесины, тогда как результаты фотометрического метода зависят от строения поверхности образца. Однако введение лабильного к внешним условиям фотографического процесса создает определенные трудности при анализе плотности большого числа образцов рентгенографическим методом.

Очевидно, некоторые отмеченные отличия фотометрических и рентгенографических кривых есть следствие, во-первых, локальных погрешностей обработки поверхности образцов на санном микротоме, во-вторых, погрешностей фотографического процесса обработки рентгеновских негативов, в-третьих, присутствия светопоглощающих включений в древесину, вносящих отклонения в рефлектограмму.

Таким образом, изложенные выше результаты позволяют утверждать, что объективные исследования анатомических показателей древесины можно делать измерением физической характеристики объекта. Морфологическая неоднородность, характеризующаяся изменением пористости, может быть более или менее точно оценена величиной коэффициента отражения света. С помощью фотометрических рефлектограмм можно изучать особенности внутреннего строения годовичных колец и отклонения в структуре, вызванные различными факторами. Установленная обратная связь между коэффициентом диффузного отражения света и анатомическими характеристиками древесины — удобный способ оценки фотометрическим методом физико-механических свойств древесины и их изменчивости внутри ствола в связи с ростом дерева в толщину. Например, динамика осредненных для группы деревьев сосны характеристик рефлектограмм отдельных годовичных колец (средняя, максимальная и минимальная величины отражения света) выявляет определенные закономерности изменения пористости (и плотности) древесины ствола с возрастом (рис. 10). Так, средняя часть ствола сосны на высоте 1,3 м

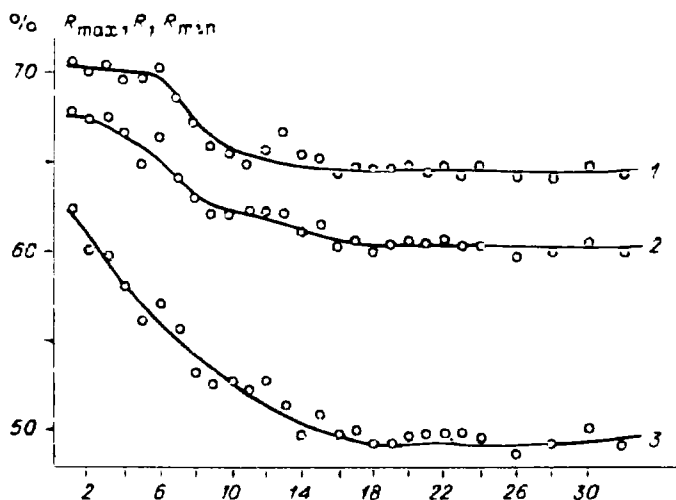


Рис. 10. Динамика величин максимального (1), среднего (2) и минимального (3) отражения света для годичных колец от сердцевины к периферии ствола (1,3 м).

Данные усреднены для 15 экз. деревьев сосны. По оси абсцисс — порядковый номер годичного кольца от сердцевины ствола.

характеризуется наименьшей плотностью древесины, причем величина фотометрических параметров годичных колец непрерывно уменьшается до 16—17-го кольца, после чего достигает некоторого постоянного значения.

Необходимо отметить, что отклонения при количественной оценке пористости по кривым отражения света, по-видимому, результат как методических погрешностей (например, плохая обработка поверхности), так и особенностей предшествующего и настоящего состояния образцов (предварительное вымачивание, характерные изменения цвета древесины вследствие микотрофных повреждений, гниль, повреждение стволовыми вредителями). Поэтому учет состояния древесного образца необходим для корректной интерпретации полученных результатов.

СВЯЗЬ РЕФЛЕКТОГРАММ С ХАРАКТЕРОМ И СКОРОСТЬЮ СЕЗОННОГО РОСТА ДЕРЕВА

Скорость роста дерева в толщину — чувствительный показатель изменения климатических и экологических условий обитания (Douglass, 1919, 1928; Glock, 1950; Рудаков, 1958, 1961; Fritts, 1966; и др.). Ход и интенсивность роста дерева в течение вегетационного периода определяют строение образовавшегося годичного кольца, а также размеры и число анатомических элементов, поэтому изменения в структуре годичных колец более полно, чем их ширина, отражают динамику основных факторов внешней среды (Вихров, 1954; Ladefoged, 1962; Eklund, 1958; Козловский, 1969).

Проведенные нами исследования, устанавливающие связь отражения света элементами структуры годичного кольца со скоростью роста дерева по радиусу в течение вегетационного периода и влияние отклонений в водном режиме древесных растений на внутреннее строение годичных колец, преследовали цель вскрыть основные причины морфологической неоднородности колец. Кроме того, рассматривая вопрос о том, определяют ли особенности кривой сезонного роста дерева в толщину специфичность структуры отдельного кольца и его рефлектограммы, предпринята попытка найти пути использования кривых структуры годичных колец в дендрохронологических исследованиях.

При выборе объектов необходимо было ограничить число факторов (в особенности фитоценологических), оказывающих существенное влияние на динамику сезонного роста. Исследования велись на двух участках чистых древостоев в подзоне елово-широколиственных лесов: 85-летний ельник и 70-летний сосняк (Московская обл., Подольский р-н). Кроме хвойных, изучены и лиственные породы (береза, осина, ольха, дуб), единично произрастающие в культурах сосны.

Проанализировано 26 модельных деревьев сосны (12) и ели (14), у которых с 1964 по 1968 гг. с помощью высечек измерялись кривые сезонного роста стволов по радиусу. Утолщения стволов (двух из каждой породы) измерялись в течение трех лет дендрометром * (Молчанов, Смирнов, 1967).

* Все данные сезонного роста стволов в толщину получены при полевых исследованиях докт. биол. наук В. В. Смирновым.

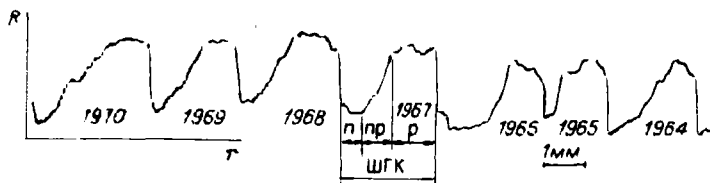


Рис. 11. Рефлектограмма образца древесины ели.

Усл. обозн. см. в тексте и рис. 8.

Анализ структуры годичных колец, сформированных в годы полевых исследований, осуществлялся с помощью микрофотометрического анализатора.

Для анатомической дифференциации кольца, по В. Е. Викрову (1947), можно применить рефлектограмму. Поскольку распределение отражения света дает полную картину поверхностной пористости древесины, то, как это показано на рис. 11, ширина годичного кольца (ШГК) опытного образца ели (ход роста измерялся дендрометром в течение 1967—1969 гг.) представлена зонами: трахеид ранней древесины (р), переходной (пр) и поздней древесины (п). Несмотря на некоторую произвольность границ выделения зон, из рис. 11 видно, что каждому годичному кольцу соответствует разная абсолютная и относительная ширина их (см. годичные кольца 1966 и 1969 гг.).

СЕЗОННЫЙ РОСТ В ТОЛЩИНУ И РЕФЛЕКТОГРАММЫ

Для сравнения скорости роста дерева в толщину с распределением пористости древесины внутри годичного кольца строились кривые сезонного роста ствола по радиусу и кривые распределения скорости роста по ширине годичного кольца. С последними кривыми сравнивалась рефлектограмма годичного кольца. Кривые распределения показывают абсолютную скорость роста, при которой формировался соответствующий тангентальный ряд клеток (рис. 12). При резком увеличении скорости роста образуются крупные трахеиды. В процессе формирования переходных трахеид прирост падает, вызывая параллельно изменение пористости древесины. Скорость роста достигает минимума при образовании участка поздних трахеид, где пористость наименьшая. У сосны часто наблюдается повышение пористости на участке самых последних клеток годичного кольца, связанное с осенним усилением роста (см. рис. 12, 1964 и 1967 гг.). Некоторые локальные минимумы в распределении скорости роста отражаются в структуре годичных слоев аналогичны-

Т а б л и ц а 2

Продолжительность роста и процент трахеид поздней древесины в годичных кольцах

Год	Рост		Продолжительность роста, сут	Трахеиды, %
	начало	окончание		

Сосна

1964	20/V	14/IX	116	33,4
1965	25/V	19/VIII	85	13,3
1966	22/V	17/IX	117	23,7
1967	25/V	21/IX	116	27,5

Ель

1964	1/VI	20/IX	112	16,9
1966	22/V	3/IX	105	14,8
1967	24/V	30/VIII	99	13,1
1968	23/V	21/IX	122	22,6

ми изменениями пористости образовавшейся в это время древесины. На рис. 12 стрелками отмечено уменьшение пористости участка ранних трахеид в годичных кольцах 1965 и 1966 гг. у сосны и уменьшение пористости зон переходных и ранних трахеид в годичных кольцах 1966 и 1967 гг. у ели.

Характер кривой распределения пористости древесины внутри годичных колец отражает специфику скорости роста. Например, большая скорость роста сосны в июле, по сравнению с июнем в 1965 г., вызвала формирование участка переходных трахеид, по пористости близкого к участку ранней древесины, что и отразила рефлектограмма. Существует

Т а б л и ц а 3

Сроки формирования трахеид переходной и поздней зон в годичных кольцах

Год	Начало формирования трахеид		Год	Начало формирования трахеид	
	переходной зоны	поздней		переходной зоны	поздней
<i>Сосна</i>			<i>Ель</i>		
1964	25/VI	29/VII	1964	30/VI	30/VII
1965	7/VII	28/VII	1966	21/VI	27/VII
1966	2/VII	5/VIII	1967	17/VI	2/VIII
1967	17/VI	25/VII	1968	30/VI	5/VIII
Среднее	28/VI	29/VII	Среднее	25/VI	31/VII— I/VIII

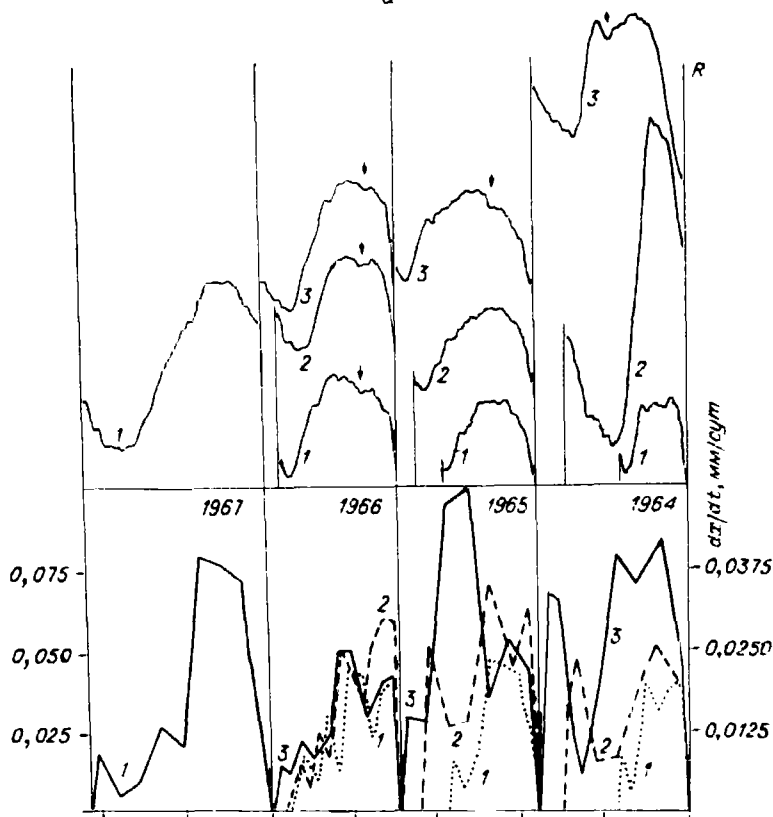
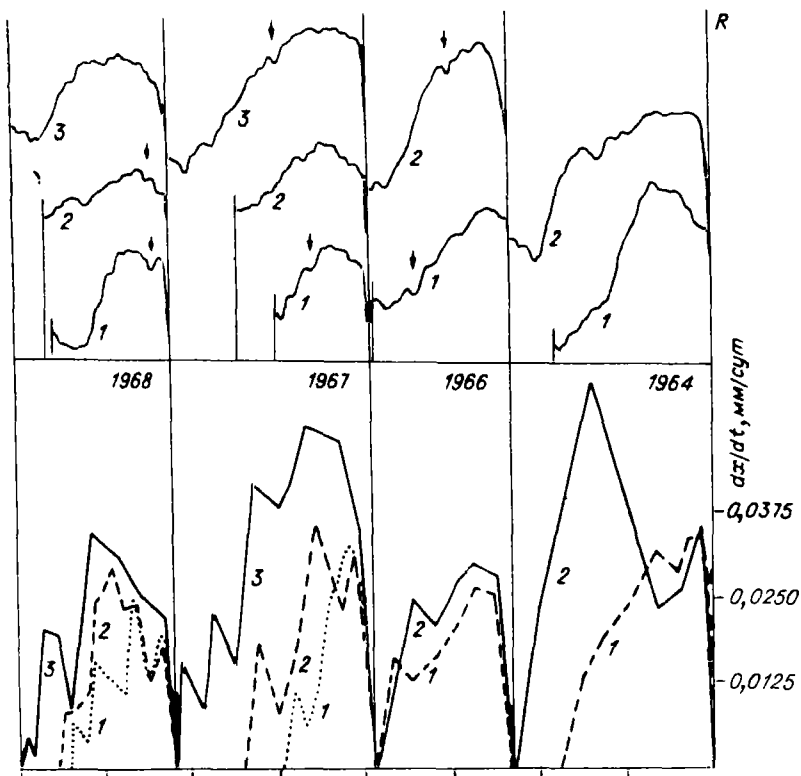


Рис. 12. Сравнение рефлектограмм годовичных колец сосны (а) и ели (б) годовичных

Левая шкала абсолютной скорости роста — только для годовичного кольца сосны
кривых для рефлектограмм и соответ

корреляция между некоторыми количественными характеристиками структуры годовичных колец и показателями роста дерева. В табл. 2 приведены усредненные данные начала, окончания и продолжительности роста в толщину и процент поздних трахеид в годовичных кольцах сосны и ели. Рост в толщину в разные годы у сосны начинается почти в одно время (последняя декада мая), но заканчивается в разное. Начало роста у ели задержалось лишь в 1964 г., обычно первые клетки ранней древесины ее формируются в одно время с сосной. Из табл. 2 видно, что процент поздних трахеид прямо зависит от продолжительности роста дерева.



с кривой распределения абсолютной скорости роста (dx/dt) по ширине колец.

1967 г. По оси абсцисс — ширина годичных колец, мм. Дана единая нумерация ствующих им кривых скорости роста.

Из анализа фотометрических данных и кривых роста нами установлено, что формирование трахеид ранней древесины в годичных кольцах сосны и ели заканчивается в среднем к концу июня, трахеиды переходной зоны образуются в течение июля, клетки поздней древесины — в августе—сентябре (см. табл. 2, 3). Меньший процентный прирост древесины в июле у сосны по сравнению с елью обусловил меньшую долю переходных трахеид и более крутой спад пористости внутри годичных колец сосны. Таким образом, пористость древесины внутри годичных колец деревьев изученных хвойных пород определяется интенсивностью прироста клеток древесины, а характер распределения пористости и плот-

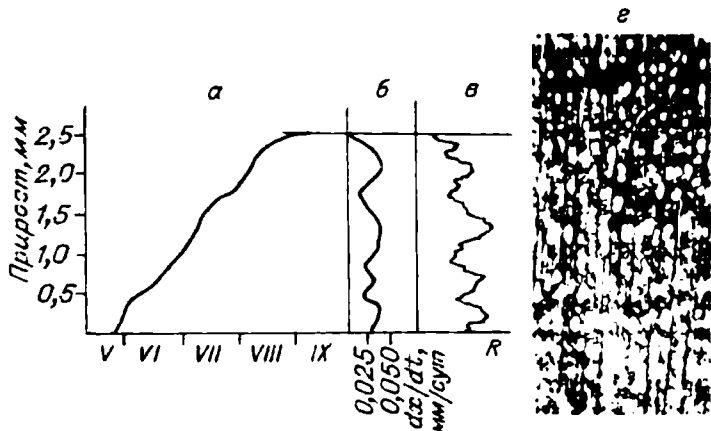


Рис. 13. Кривая сезонного роста березы в толщину (а), распределение абсолютной скорости роста по ширине годичного кольца (б), рефлектограмма (в) и фотография среза соответствующего кольца (г).

Усл. обозн. см. рис. 12.

ности зависит от скорости роста ствола по радиусу и продолжительности роста в течение вегетационного периода.

Характер зависимости структуры годичных колец от скорости роста изучен и у некоторых лиственных пород деревьев. Изменения в скорости роста ксилемных элементов у березы обусловили специфический вид фотометрической кривой (рис. 13). Распределение отражения света внутри годичного кольца пульсирующее и повторяет кривую изменения скорости роста березы в толщину. При сопоставлении с фотографией среза видно, что максимумы отражения света и скорости роста приходятся на участки более крупных сосудов, минимумы их совпадают с зонами более плотной древесины годичного кольца, т. е. для лиственных пород (береза, осина) так же, как и для хвойных, распределение пористости и плотности древесины зависит от скорости роста в течение вегетационного периода.

Приведенные данные свидетельствуют о том, что рефлектограмму можно рассматривать не только как кривую распределения пористости или плотности древесины, но и как кривую распределения скорости роста ствола в толщину.

ИССЛЕДОВАНИЕ ОТКЛОНЕНИЙ В ВОДНОМ РЕЖИМЕ ДЕРЕВА ПО РЕФЛЕКТОГРАММАМ

Часто наиболее существенные изменения в скорости прироста ксилемных элементов обусловлены колебаниями водного режима древесного растения. Дополнительные доказа-

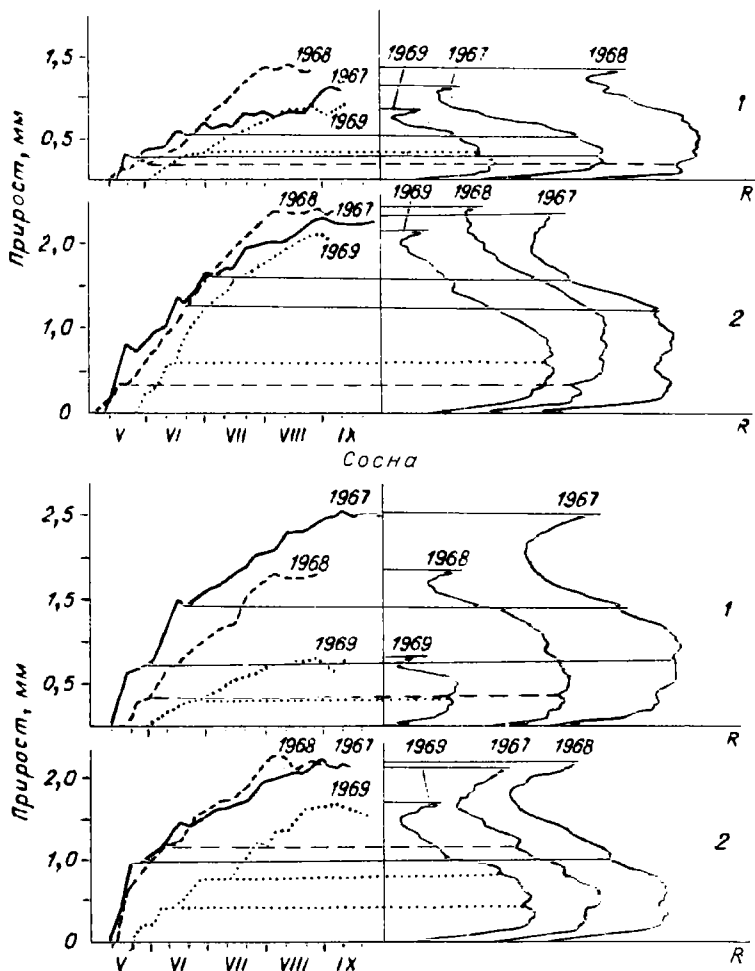


Рис. 14. Дендрометрические кривые утолщения стволов в разные годы (а) и рефлектограммы годовичных колец (б) сосны и ели.
1, 2 — модельные деревья.

тельства связи скорости роста дерева в толщину и рефлектограммы могут быть получены из анализа корреляций последней с дефицитом водного баланса. Известно, что сжатие стволов, как правило, — результат обезвоживания тканей вследствие чрезмерной транспирации или почвенной засухи (Kozlowski и др., 1962; Kozlowski, Winget, 1964; Козловский, 1969). В эти периоды в ходе сезонного роста на кривой отмечается уплощение или фиксируется локальный минимум.

Сравнивая дендрометрическую кривую со структурой годичного кольца, можно установить, как наиболее глубокая по величине усушка внешних слоев древесины ствола отражается на строении произведенных в это время клеток нарастающего кольца.

На рис. 14 дендрометрические кривые утолщения стволов ели и сосны сопоставлены с распределением пористости древесины внутри годичных колец. Внутреннюю границу кольца совмещали с точкой кривой роста, обозначающей момент, когда величина утолщения ствола данного года превысила наибольшую величину, достигнутую в предыдущем. Видно, что превышающее прирост подсыхание ствола вызывает уменьшение пористости образовавшегося в это время слоя древесины. На графиках отрезками прямых соединены точки кривых изменения пористости и соответствующие им на дендрометрических кривых точки падения гидростатического давления стволов сосны и ели. При этом наблюдаемые локальные уменьшения пористости, не связанные со сжатием стволов, по-видимому, обусловлены действием других экологических факторов. Для исследуемых хвойных можно отметить, что сжатие стволов в первой половине вегетационного периода оказывает большее влияние на пористость древесины, чем изменение в гидростатическом давлении ствола во второй половине сезона роста.

Таким образом, всякое значительное превышение транспирации над поглощением воды, вызванное атмосферной или почвенной засухой, замедляет скорость прироста ксилемных элементов и уменьшает пористость древесины, прирастающей в это время.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Анализируя распределение пористости древесины внутри годичных колец по рефлектограмме, можно судить о продолжительности сезонного роста других частей дерева. В работе В. В. Смирнова (1964) установлено, что между длительностью роста хвои и побегов и приростом древесины по радиусу существует определенная связь. Нами показано, что ранние трахеиды у сосны формируются в то время, пока растет главный побег и пока прирост свежей массы хвои, выраженный в процентах к конечной величине, превышает прирост сухой массы (рис. 15).

У ели продолжительность образования ранних трахенд в годичных кольцах совпадает с периодом прироста свежей массы хвои, формирование переходных трахенд по времени совпадает с падением прироста главного побега и окончанием его роста.

Большое сходство фотометрической кривой с таковой скорости роста дерева в толщину позволяет утверждать, что структура годичного кольца древесины отражает естественные изменения интенсивности роста дерева. Рост в течение вегетационного периода довольно четко разграничивается на три этапа: наиболее интенсивный рост (образование зоны ранних трахеид), уменьшение прироста (зона переходных трахеид) и малые приращения ствола в толщину (формирование зоны поздних трахеид).

О причинах различий между ранней (весенней) и поздней (летней) древесиной исследователями в разное время были высказаны многие предположения. Одни считали, что образование поздней древесины обусловлено уменьшением не-

обходимых для роста компонентов (Klebs, 1914). Андре (Andre, 1920) удалось экспериментально показать, что ранняя древесина формируется только в условиях обильного притока питательных веществ (в первую очередь углеводов) и достаточного количества воды. Еще раньше высказывалось мнение (Russow, 1881; Lutz, 1895), что причины образования поздней древесины необходимо искать в снижении тургора клеток из-за малого содержания воды в коре и слоях молодой древесины. Показано также, что формирование клеток ранней древесины с большими полостями сопутствует разворачиванию листьев, при котором требуется много воды и продуцируется большое количество ростовых гормонов (Larson, 1962). По последним данным (Larson, 1964; Balatipiecz, Kennedy, 1968; и др.), механизмы, управляющие морфогенезом ранней и поздней древесины, гораздо сложнее. Если формирование широкополостных с тонкими стенками клеток ранней древесины коррелирует с высоким содержанием ак-

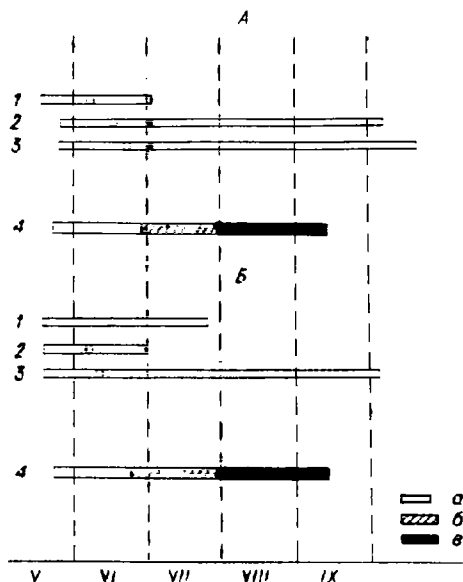


Рис. 15. Продолжительность роста хвой, побегов и древесины сосны (А) и ели (Б). 1 — рост главного побега, 2 — прирост свежей массы хвой, 3 — прирост сухой массы хвой, 4 — формирование ксилемных элементов годичных колец. Кружки обозначены максимальные приросты соответствующих элементов, крестиком — момент превышения прироста сухой массы хвой сосны над приростом свежей; периоды формирования трахеид: а — ранней древесины, б — переходной зоны, в — поздней древесины.

тиваторов роста и малым содержанием ингибиторов, то в конце сезона при формировании поздних трахеид это соотношение меняет знак. Дифференциация ксилемы обуславливается специфическим соотношением продуцируемых в кроне активаторов и ингибиторов роста. Водный дефицит, помимо косвенного воздействия через снижение продукции ауксинов, оказывает и прямое действие, уменьшая тургорное давление в клетках и лимитируя радиальное растяжение их.

Очевидно, для интенсивного роста необходимо определенное соотношение между питательными веществами, водой и гормонами апикальных меристем. Эти соотношения резко различны для выделенных трех этапов роста. В этом проявляется закономерный ритм сезонного роста. Особенности роста дерева в толщину (его интенсивность, ход, ответные реакции на воздействие внешних факторов) на каждом этапе отражаются в первую очередь в строении продуцируемых клеток древесины. Поэтому фотометрическая кривая удобна для дифференцированного подхода к изучению роста дерева в течение одного сезона, поскольку она отражает изменения в интегральном показателе — скорости прироста элементов древесины ствола. При короткой сильной летней засухе, которая вызывает падение тургора клеток и уменьшение содержания воды в молодой древесине, можно говорить, что вода лимитирует рост, и водный дефицит — причина формирования слоя древесины с локально меньшей пористостью. При этом чувствительность ответа дерева в росте в толщину на действие засухи неодинакова в течение сезона, а зависит от того, какие трахеиды в это время формируются.

При сопоставлении кривых вариации пористости древесины годовичных колец с кривыми прироста, отражающими гидротермический режим сезона, можно установить, какого характера те или иные изменения в структуре древесины годовичного кольца являются ответом дерева на изменение метеорологической обстановки (рис. 16). Оказывается, в большом числе случаев локальный минимум на фотометрической кривой годовичного кольца приходится на засушливый промежуток вегетационного периода. Изменения в структуре, выявленные рефлектограммой, в начале сезона отражают большую чувствительность хвойных к дефициту осадков, чем в конце сезона. Фотометрические кривые лиственных пород обнаруживают почти равномерную чувствительность в реакции в течение всей вегетации.

Например, особенно наглядна фотометрическая кривая годовичного кольца березы, образованного в 1967 г. Чередование максимумов и минимумов на ней, отражающее пульсирующий характер скорости роста, коррелирует с чередованием засушливых и влажных промежутков сезона.

В целом же в рефлектограмме годовичного кольца, отража-

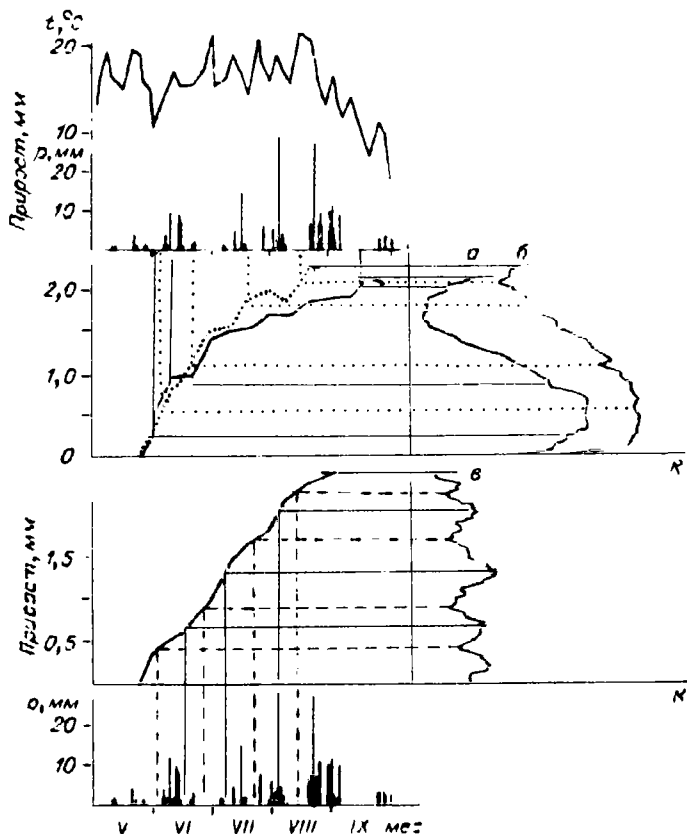


Рис. 16. Рефлектограммы годовичных колец деревьев разных пород и гидротермические условия роста 1967 г.

а — сосна, б — ель, в — береза; p — суточное количество осадков, t° — среднесуточная температура воздуха.

ющей изменения в структуре древесины, детально зафиксированы флюктуации гидротермического режима, обуславливающие изменения интенсивности прироста ксилемных элементов.

При дендрохронологических исследованиях анализ особенностей сезонного роста деревьев в толщину в зависимости от экологических условий имеет первостепенное значение, так как интенсивность роста лимитируется различными факторами внешней среды (Fritts, 1958; Кайрюкштитс, Юодвалькис, 1970, 1972). На рис. 17 помещены графики роста стволов в толщину сосны и ели (по четыре дерева) и соответствующие им фотометрические кривые. Для сравнения ширина всех годовичных колец приведена к одной величине (нормирована).

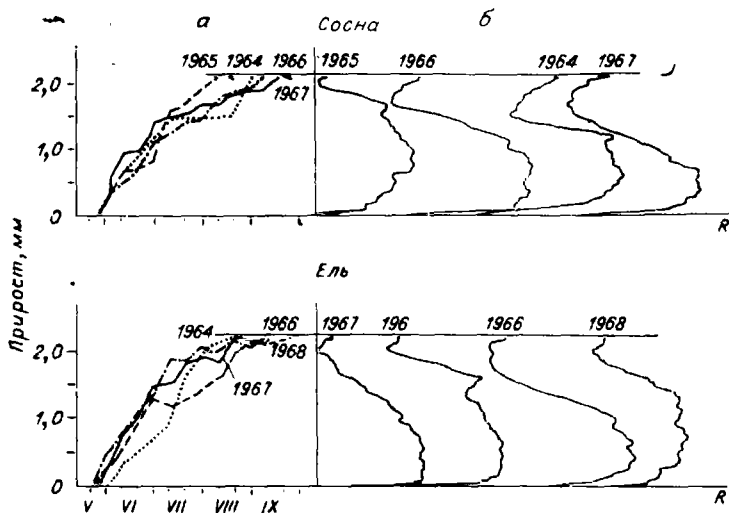


Рис. 17. Кривые роста в толщину (а) стволов сосны и ели и рефлектограммы (б) годовичных колец.

Кривые роста деревьев характерны для каждого года исследования. Так, в приросте древесины сосны в 1964 г. наблюдалось замедление в конце июля — начале августа, а в 1965 г. — ускорение в начале июля.

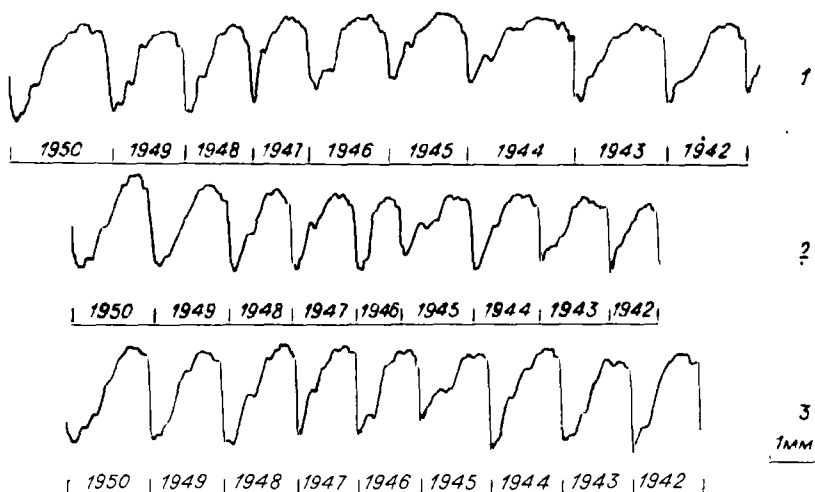


Рис. 18. Рефлектограммы образцов древесины ели из одного участка древостоя.

1, 2, 3 — модельные деревья.

Характер кривых роста обусловлен интенсивностью и различной продолжительностью роста. Различия сравниваемых кривых отражают специфику динамики метеорологических элементов в период роста. Очевидно, различие кривых роста проявляется в структуре годовичных колец разных лет, а последнее — в различии фотометрических кривых.

Нет сомнения, что у большинства деревьев одной породы одного местообитания одновременные изменения погодной обстановки должны вызывать сходные изменения в росте и строении годовичных колец данного года. На рис. 18 в качестве примера приведены фотометрические кривые трех деревьев ели (Малинское лесничество Московской обл.) из разных точек одного участка древостоя с 1942 по 1950 г. Видно, что структура годовичных колец в один и тот же календарный год у всех деревьев сходная; локальные минимумы и максимумы отражения света, расположенные в одинаковых частях годовичных колец, создают специфическую данному году структуру кольца.

Таким образом, фотометрическая кривая — удобный инструмент для дендрохронологического анализа изменчивости условий внешней среды в период роста. Между характером роста и морфогенезом ксилемы древесных растений имеется тесная связь. Интенсивность роста, зависящая от метеорологических условий, определяет анатомические особенности и плотность формирующейся в это время древесины. По мнению одного из крупных специалистов в области дендроклиматологии Т. Т. Битвинскаса (1974), «одна из причин довольно скромных достижений дендроклиматологии в настоящее время заключается в недостаточной изученности закономерностей формирования и сезонного роста годовичных колец древесины и кустарников, несмотря на то, что еще в XIX в. были известны основные факторы, стимулирующие или угнетающие процессы роста деревьев, и изучены анатомические и физиологические особенности роста годовичных колец. Этого еще явно недостаточно для дендроклиматологических исследований; для удовлетворительной расшифровки былых климатических условий на основании дендрохронологических данных необходимы тщательные многолетние наблюдения за формированием и ростом деревьев» (с. 26).

Вышеизложенные результаты позволяют предполагать, что сочетание анализа структуры ксилемных колец с помощью фотометрического метода параллельно с рассмотрением метеорологических условий, при которых формировались эти кольца, позволит получить фактический материал о конкретном влиянии того или иного фактора на рост дерева в определенный период сезона.

ИССЛЕДОВАНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ РОСТА ДЕРЕВА С ПОМОЩЬЮ РЕФЛЕКТОГРАММ

Исследуя колебания ширины годичных колец, можно анализировать влияние на рост дерева определенных экологических факторов (Douglass, 1928; Галазий, 1972; и др.). В некоторых случаях, особенно для деревьев суровых условий произрастания, можно по дендрохронологическим данным восстановить те изменения внешней среды, которые оказывали преобладающее воздействие на растение в течение его жизни (Hustich, 1948; Шулман, 1958; Молчанов, 1961; и др.). Однако ширина годичного кольца (показатель, суммирующий ростовую деятельность камбия) определяется многими факторами (температурой, влагообеспеченностью, освещенностью, минеральным питанием, возрастом и т. п.). Измерение только ширины годичных колец не позволяет изучать особенности роста дерева в отдельные промежутки вегетационного периода. Вместе с тем, как показано выше, возможен и более дифференцированный подход к анализу внутреннего строения ксилемных колец с помощью фотометрического метода. В соотношении зон ранних и поздних трахеид, изменчивости радиальных размеров клеток, в колебании относительной ширины поздней древесины внутри отдельного годичного кольца отражаются изменения сезонного роста дерева (Бюсен, 1903; Alan, Harper, 1913; Вихров, 1954; Smith, Wilsie, 1961).

При исследованиях роста деревьев по структуре годичных колец немаловажно было выяснить, специфична ли структура, обнаруживаемая рефлектограммой, для данного года на всем протяжении ствола одного дерева, а также у разных деревьев в древостое. Разработка специальных приемов сравнения фотометрических кривых годичных колец друг с другом помогла выяснить, какие из количественных показателей рефлектограммы являются характеристиками года и вследствие этого могут быть использованы в дендрохронологическом анализе климатических изменений.

Из многообразия биотических факторов, влияющих на рост дерева и формирование древесных колец, исследовано действие повреждений, наносимых сибирским шелкопрядом

(*Dendrolimus sibiricus* Tsch.). От этого хвоегрызущего насекомого значительно страдают леса Сибири, и выявление периодичности массового размножения его — насущный вопрос.

Анализировались деревья сосны, ели и лиственницы (*Pinus sylvestris*, *Picea obovata* L., *Larix sibirica* L.) из естественных древостоев Туимского лесничества Ширинского района (р. Белый Июс), Минусинского лесничества Минусинского района (окрестности г. Минусинска) Красноярского края и Чаданского лесничества Тувинской АССР (хребет Танну-Ола, р. Улуг-Хондергей). Районы исследования отличаются по климату и экологическим условиям произрастания деревьев.

В Туимском лесничестве изучались сосна (24 экз.), ель (10) и лиственница (20), произрастающие в смешанном естественного происхождения с преобладанием лиственницы и березы (6ЛЗБ1С+Е) разновозрастном древостое III—IV класса бонитета полнотой 0,5—0,6. Почвы — горные дерновые лесные темноцветные (обычные). Опытные участки древостоя располагались на различных элементах рельефа: вершина возвышенности, южный и северный склоны и подножия. Максимум осадков приходится на летние месяцы. На климатограммах Госсена-Вальтера (Walter, 1955) периодов засух не выделяется.

В Минусинском лесничестве исследовалось 31 дерево сосны на участках естественного и искусственного происхождения. Рельеф холмистый, почвы супесчаные. На климатограммах выделяются два периода, по показателям близкие сухим: конец мая — первая половина июня и первая половина августа.

В Чаданском лесничестве, в нижней части лесного пояса на склонах разных экспозиций Западного Танну-Ола в чистых лиственничниках (ирисово-злаковый тип леса) были отобраны деревья (35 экз.) III класса бонитета возраста 70—80 (средние высота 13 м, диаметр 16—18 см) и 15—25 лет.

ПРИРОСТ ДРЕВЕСИНЫ И ФОРМИРОВАНИЕ СПЕЦИФИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ГОДИЧНОГО КОЛЬЦА

В результате деятельности камбиальных клеток годичное кольцо древесины откладывается по всей боковой поверхности ствола, за исключением тех участков, где камбиальные клетки погибли или находятся в неактивном состоянии. Условия формирования годичного кольца в зоне кроны, в середине ствола и в комлевой части неодинаковы. Из рефлектограмм образцов трех деревьев сосны из одного места (Минусинское лесничество), взятых на высоте 1,3; 12 и 18 м, видно, что динамика изменений ширины годичных колец достаточно

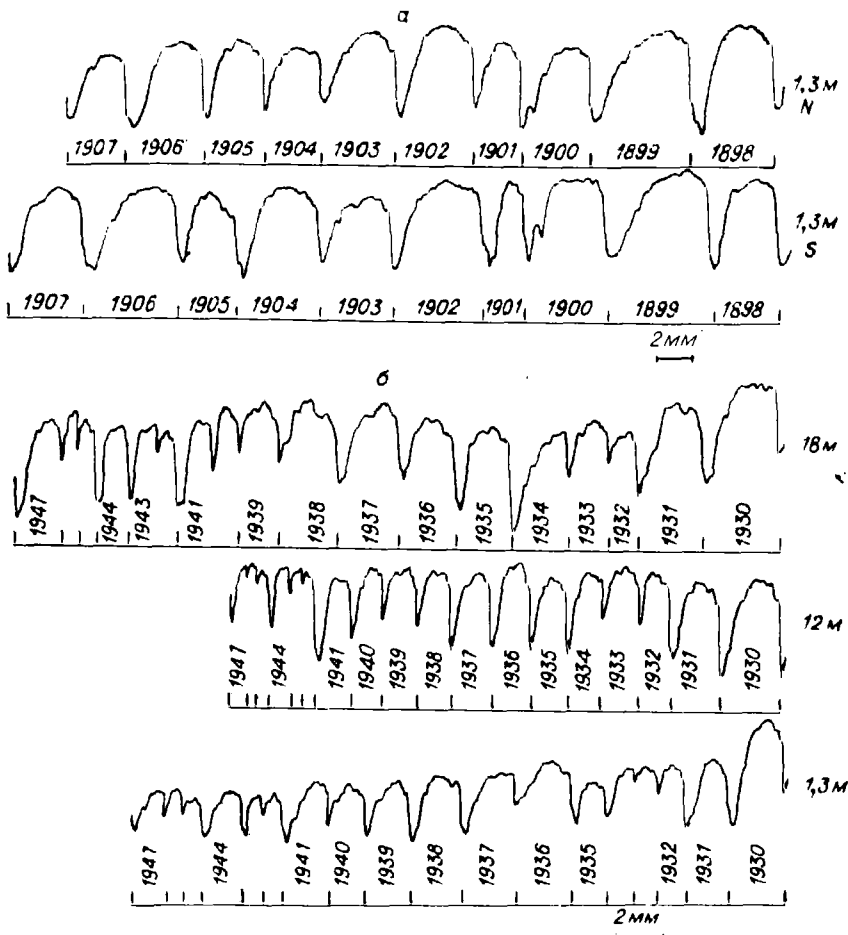


Рис. 19. Рефлектограммы образцов древесины сосны, взятых по направлению север, юг (а) и на разной высоте ствола (б).

синхронна для рассматриваемых годов (рис. 19). Это хорошо прослеживается по «разрежениям» и «сгущениям» фотометрических кривых. Подобного, но не абсолютно тождественного характера динамика изменений величины минимального и максимального отражения света, отображающая колебания плотности ранней и поздней древесины. Каждому году соответствует годичное кольцо со специфической структурой распределения пористости древесины. Хорошо заметно сходство фотометрических кривых годичных колец 1900, 1901, 1903, 1905 гг. у образцов, взятых на высоте груди.

Общий прирост за исследуемый промежуток времени оказался наименьшим в середине ствола, средним в комлевой

части и наибольшим в кроне, что хорошо заметно при сравнении длины фотометрических кривых (см. рис. 19, б). Синхронна на рефлектограммах и динамика ширины годичных колец. Можно заметить сходство изменений величин максимальной и минимальной пористости внутри годичных колец определенных лет роста. При исследовании образцов других деревьев получено, что разность между максимальным и минимальным отражением внутри годичного кольца наибольшая в комлевой части и на середине ствола и меньшая в кроне, хотя это соотношение изменяется у колец, расположенных непосредственно у сердцевины ствола. Нетрудно видеть, что кривые распределения отражения света кольца одного года формирования из разных мест ствола имеют сходный характер. Например, локальные минимумы в зонах ранних и переходных трахейд годичных колец 1930, 1934, 1936, 1938 и 1941 гг. придают фотометрическим кривым специфический вид. Заметные отличия в распределении пористости древесины для годичных колец разных лет (1933 и 1934, 1938 и 1939, 1945 и 1947 гг.) можно указать, сравнивая их рефлектограммы.

В результате этого анализа выявлено, что структура годичного кольца (по фотометрическим кривым) на разных высотах и по разным направлениям характеризует специфику года его образования. В распределении величины коэффициента отражения света внутри ксилемного кольца одного календарного года в разных частях ствола имеются отличия, обусловленные локальными внутренними параметрами роста. Проявляются они через неполную синхронность изменения величин максимумов и минимумов отражения света в кольце одного года образования. Однако эти отличия несущественны и сходство фотометрических кривых колец одного года указывает на то, что характер сезонного роста древесины как вблизи концевых зон роста, так и вдали от них имеет очень много общего и отражает условия роста данного года.

РЕФЛЕКТОГРАММЫ И МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ГОДИЧНЫХ КОЛЕЦ В СВЯЗИ С ДИНАМИКОЙ МЕТЕОРОЛОГИЧЕСКИХ ЭЛЕМЕНТОВ

Кривая распределения величины отражения света внутри отдельного годичного кольца фиксирует общий характер прироста ксилемных элементов дерева в течение вегетационного периода. Засушливые или увлажненные интервалы сезона роста, воздействуя на темп прироста ксилемных элементов, отражаются в строении годичных колец. Однако для того, чтобы выявить изменения в строении, характерные для большинства деревьев в древостое, необходимо было разрабо-

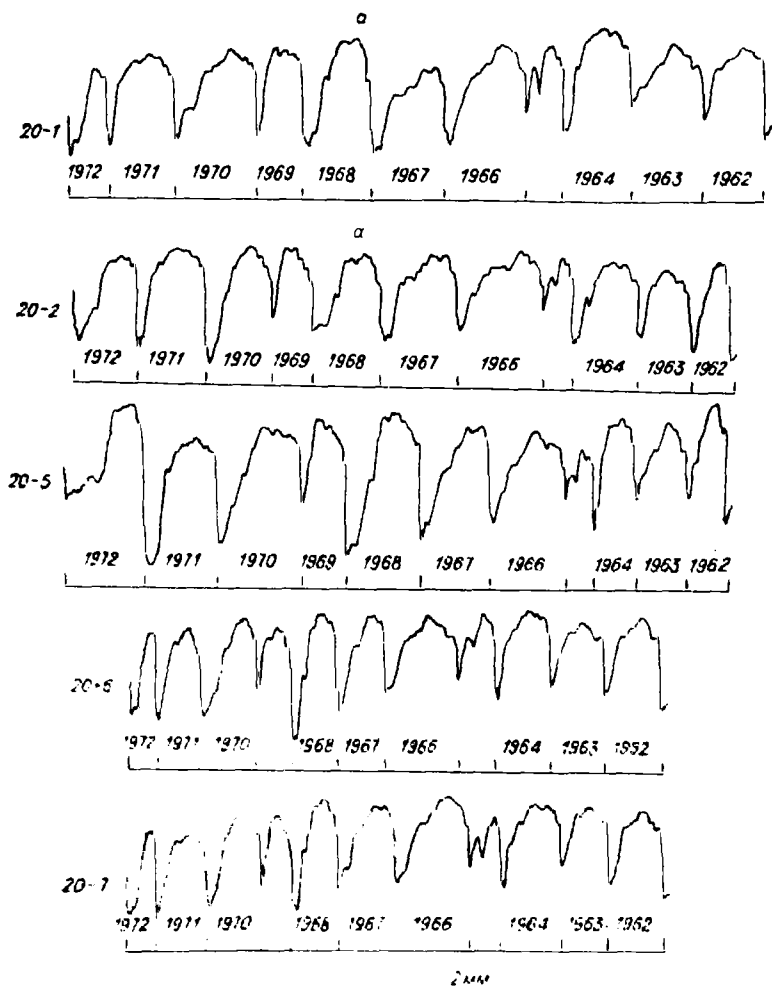
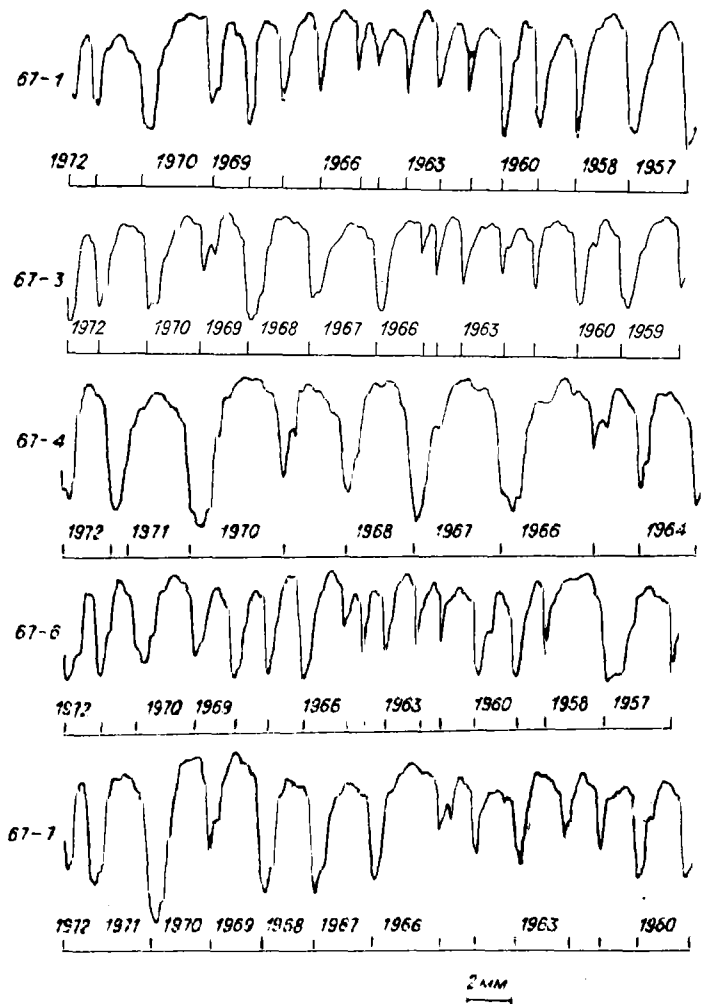


Рис. 20. Рефлектограммы
а — 18-летнего возраста из искусственного насаждения, б — 70-летнего возраста модельные

тать приемы сравнительного исследования рефлектограмм колец одного года формирования у деревьев разного возраста, находящихся в одинаковых эдафических условиях, а также деревьев из мест с различным режимом увлажнения и, наконец, деревьев разных пород одного местообитания.

Сравнивая фотометрические кривые образцов деревьев сосны из Минусинского лесничества, видно, что структура колец одного года образования имеет сходный характер



образцов древесины сосны.

ста из древостоя естественного происхождения; 20-1, 20-2, 67-1, 67-3 и т. д.—
деревья.

(рис. 20). Особенно четки замедления в росте (глубокие локальные минимумы пористости) внутри годовичных колец 1965 и 1972 гг.; специфичны рефлектограммы колец 1963, 1966 и 1969 гг. Сходство структуры годовичных колец одних и тех же лет роста менее выражено при сопоставлении рефлектограмм более старых деревьев (60—70 лет) (см. рис. 20, б). Однако и у этих деревьев нетрудно указать большое число годовичных колец со специфическим распределением пористости (см.

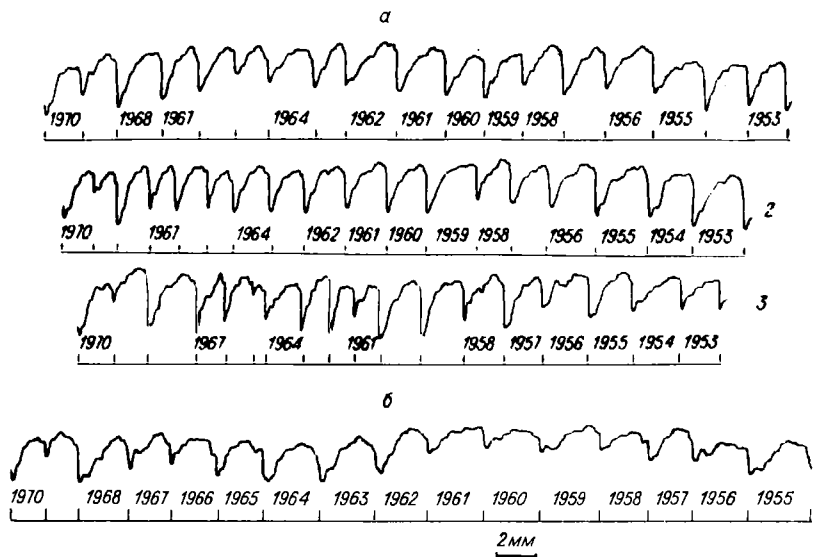


Рис. 21. Рефлектограммы образцов древесины ели (а) и кедра (б) из одного участка древостоя.
1, 2, 3 — модельные деревья.

рис. 20, 1960, 1962, 1965, 1966, 1969, 1970 гг.). Большие отклонения видны при сравнении рефлектограмм деревьев сосны 80—90-летнего возраста за те же годы прироста. При этом необходимо отметить, что с уменьшением ширины годичного кольца у более старых деревьев падает и разрешаемость специфической структуры их, так как один тангентальный ряд клеток образуется за большее количество суток. Тем не менее и для старых сосен можно указать годы, в которые структура годичных колец у всех деревьев одного участка одинакова.

Сходство у кривых отражения можно отметить, сравнивая образцы деревьев одного древостоя, но расположенных на южном и северном склонах. Специфические для одного года роста изменения в структуре древесины годичных колец наиболее сильно проявляются на южном склоне, нежели на северном, что, вероятно, обусловлено различиями в световом и гидротермическом режимах. Заметно схожи рефлектограммы колец ели и кедра одного года формирования в одинаковых условиях произрастания (рис. 21). Таким образом, однонаправленные изменения в росте деревьев одного участка в определенный год отражаются в подобии фотометрических кривых годичных колец.

Для сравнения рефлектограмм колец одного года формирования у разных деревьев был использован следующий при-

ем. На рис. 22 фотометрические кривые годовых колец сосны из одного участка, имеющие хорошо заметные минимумы отражения света в районе ранних, переходных и поздних трахейд, расположены соответственно ширине годовых колец в секторе с заданным углом. Особенность такого построения заключается в том, что рефлектограммы широких колец попадают в верхнюю часть сектора, а более узких — в нижнюю, причем перенос пропорционален ширине кольца. Любая прямая, проведенная из точки пересечения ограничивающих линий, делит годовые кольца на пропорциональные отрезки.

Такой прием позволяет сравнивать фотометрические кривые независимо от ширины колец и исследовать их специфические особенности. Нетрудно видеть общий характер распределения пористости внутри колец различных деревьев одного участка. Эта однотипность прослеживается и в специфических данному году отклонениях структуры ксилемных колец. Внутри каждого слоя отмечены точки, на которые приходится общий для всех кривых данного года образования локальный минимум или максимум пористости. Все точки группируются вблизи прямой, проведенной из нулевой координаты. Вследствие особенностей построения в нормированных годовых кольцах разных деревьев (ширина кольца принята за 100%) общий для всех кривых и характерный для одного года локальный минимум или максимум пористости приходится в среднем на один и тот же участок. Небольшие отклонения точек от проведенной внутри сектора средней линии обусловлены у одновозрастных деревьев одного участка их местоположением и индивидуальными особенностями роста отдельных экземпляров. Сравнение годовых колец деревьев ювенильной фазы роста, как и годовых колец зрелых деревьев, показывает, что у одной возрастной группы кривые роста в толщину в течение одного сезона схожи (однотипны). Тот факт, что условия года являются определяющими в формировании специфической структуры годового кольца, подтверждается сравнением рефлектограмм образцов древесины молодых и старых деревьев из сходных местообитаний (см. рис. 22, б).

Таким образом, хотя глубина ответной реакции дерева на воздействие специфической погодной обстановки в течение сезона различна, для большинства деревьев одной породы, по-видимому, в одно и то же время сезона ответ оказывается общим.

Известно, что деревья различных пород имеют неодинаковую интенсивность роста в толщину в течение вегетационного периода. Лимитирующее рост одновременное воздействие определенного метеорологического фактора отмечается в изменении строения клеток разных зон годовых колец сосны, ели и лиственницы. Кратковременные засухи в конце июня и в конце июля 1951 г. у деревьев вызвали резкое уменьше-

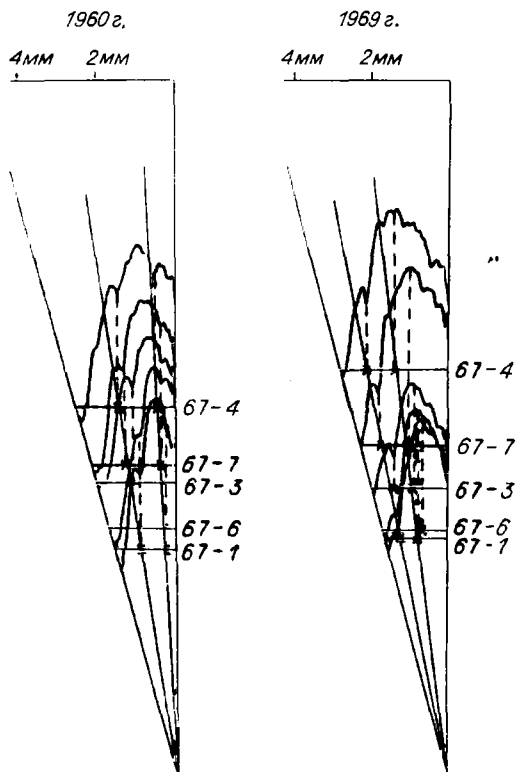


Рис. 22. Рефлектограммы годовичных колец одного
а — годовичные кольца модельных деревьев одного возраста: слева — для молодых экзеп

ние пористости в зонах ранних, переходных и поздних трахейд. Хорошо заметно, что локальные минимумы пористости в ответ на одну и ту же засуху у сосны, ели и лиственницы, растущих на южном склоне, расположены в разных участках годовичных колец (рис. 23). Сопоставление тождественных изменений в структуре годовичных колец разных пород, обусловленных отклонением действующего одновременно метеорологического элемента, позволяет оценить интенсивность прироста деревьев за малые промежутки времени. Например, ель сформировала ко времени июньской засухи наибольшую долю годовичного кольца, лиственница — меньшую, сосна наименьшую.

Поскольку в целом фотометрические кривые годовичных колец одного года имеют характерный вид, то, выбрав рефлек-



Рис. 23. Рефлектограммы годовичных колец древесины ели (1), лиственницы (2) и сосны (3) 1951 г. формирования.

бенно резкие и специфические изменения пористости древесины. Эти изменения коррелируют с динамикой метеорологических элементов, что можно проследить, используя в качестве опорных точек при сравнении локальные минимумы рефлектограмм и соответствующие им промежутки времени с засушливой погодой (рис. 24). Например, в начале лета 1954 г. количество осадков постепенно уменьшалось, дефицит влажности возрастал и к 15—19 июня кратковременная засуха достигла максимума. Соответственно этому в структуре годовичного кольца ели (Туимское лесничество) отмечается первый локальный минимум (см. рис. 24, а). Затем дожди в конце июня и в июле вызвали образование древесины с повышенной пористостью. Вновь наступившая в конце июля — начале августа засуха уменьшила пористость прирастающей в это время древесины (второй локальный минимум). В 1956 г. после 21 июня отсутствие осадков в течение 14 дней отмечено в структуре годовичного кольца глубоким минимумом. Июльские осадки (7—23 июля) увеличили пористость соответствующей зоны годовичного кольца, а период с засушливой погодой в августе завершил формирование слоя древесины с последовательно уменьшающейся пористостью. В годовичном кольце 1957 г. отмечается три локальных минимума, которые находятся в соответствии с тремя периодами малого количества осадков (17—24 июня, 5—17 июля, 1—8 августа).

Особенность рефлектограмм годовичных колец сосны (Миусинское лесничество) состоит в тесной связи распределения пористости с температурой воздуха (см. рис. 24, б). Так, в 1964 г. рост в толщину начался в начале мая, однако понижение температуры (начало второй декады), замедлило его и обусловило появление на рефлектограмме первого локального минимума. Резкое повышение температуры в последующий период содействовало формированию более высокопористой древесины; похолодание в начале июня отметилось вторым минимумом. Глубокий минимум и смежный с ним максимум пористости в зоне переходных трахеид — результат понижения температуры после теплого и влажного периода во второй половине июля и последующего повышения ее в конце июля — начале августа. В 1965 г. резкое замедление в росте вследствие сильной засухи к началу июля отмечалось в структуре годовичного кольца специфическим уменьшением пористости в зоне переходных трахеид. В 1967 г. два четко

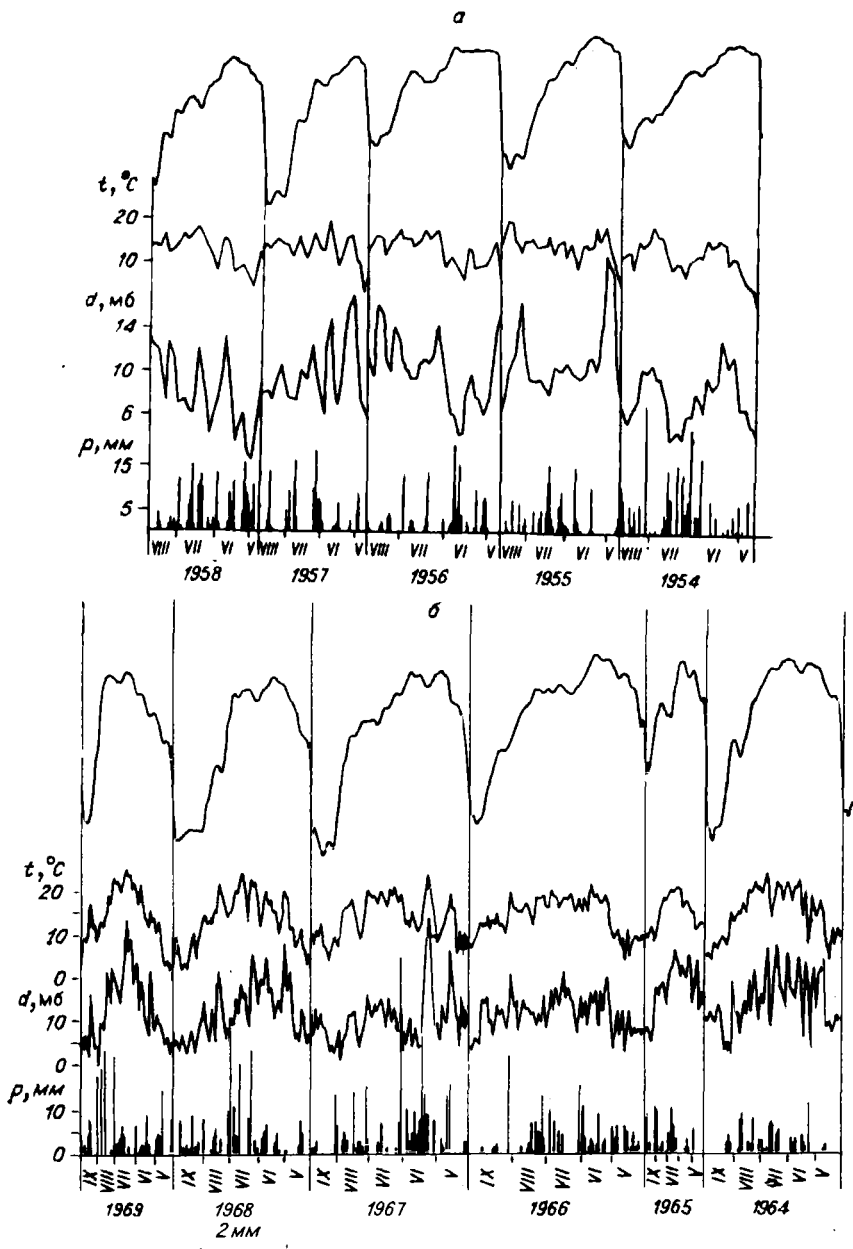


Рис. 24. Рефлектограммы годовичных колец ели (а) и сосны (б) и метеорологические условия сезонов роста.

$t, ^\circ\text{C}$ — среднесуточная температура воздуха, d — дефицит влажности воздуха в 13 ч, p — количество осадков в сутки.

выраженных интервала с высокой температурой (вторая декада мая и первая декада июня) обусловили бимодальность пористости ранних трахеид в годичном кольце этого года. Похолодание к концу июня уменьшило скорость роста в толщину и пористость последующего участка годичного кольца, а характерный «горб» в распределении пористости на участке переходных трахеид — результат усиления прироста в теплый период июля. Аналогичным образом можно провести сравнение температурных условий и роста дерева по рефлектограммам годичных колец 1966, 1968 и 1969 гг.

В результате анализа большого числа рефлектограмм подтверждается вывод о том, что в структуре годичного кольца достаточно подробно фиксируются особенности метеорологической обстановки сезона роста. При этом быстрорастущие и более молодые экземпляры деревьев в большей степени пригодны для детализации изменений погоды. Как правило, майские и июньские засухи, дождливые периоды и периоды повышенной или пониженной температуры отражаются в строении ранних трахеид, июльские — переходных, августовские и сентябрьские — переходных и поздних. Резкие изменения метеорологических элементов в течение вегетационного периода сказываются главным образом в отклонении фотометрической кривой от закономерного хода роста ствола в толщину, определяемого, по-видимому, как генетической природой древесного растения, так и географическими и климатическими условиями местообитания.

ДЕНДРОХРОНОЛОГИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ФОТОМЕТРИЧЕСКИХ КРИВЫХ

Синхронность колебаний ширины годичных колец год от года для всех деревьев одного местопроизрастания не всегда строгая (Вихров, Колчин, 1962; Битвинскас, 1972; Комин, 1973; и др.). На изменчивость годичных колец влияет возраст, микроэкологические условия, комплекс фитоценологических факторов. Структура годичного кольца определяется ходом роста дерева в толщину в течение сезона. Влияние осадков и температуры сказывается на структуре годичного кольца определенного года и проявляется в специфичности кривой роста. На рефлектограмме отдельного кольца можно установить величину некоторых показателей, изменяющихся из года в год, например, максимального и минимального отражения света, относительной доли поздней древесины в годичном кольце.

На основании качественного анализа изменений экстремальных величин фотометрических кривых 24 деревьев сосны даны характеристики структуры их годичных колец с 1940 по

Таблица 4

Число совпадающих величин изменений характеристик рефлектограмм у деревьев одного древостоя *

Год	Число деревьев с величиной показателя											
	отражение света									ширина годичного кольца, мм		
	максимальное			среднее			минимальное					
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
1940	14	10	—	7	17	—	11	13	—	18	6	—
1941	5	19	+	13	11	—	18	6	—	7	17	—
1942	16	8	—	8	16	—	12	12	—	4	20	+
1943	2	22	+	12	12	—	17	7	—	12	12	—
1944	14	10	—	15	9	—	5	19	+	23	1	+
1945	0	24	+	2	22	+	24	0	+	0	24	+
1946	23	1	+	20	4	—	4	20	+	19	5	—
1947	8	16	—	3	21	+	11	13	—	21	3	+
1948	12	12	—	17	7	—	6	18	—	11	13	—
1949	6	18	—	12	12	—	19	5	+	2	22	+
1950	23	1	+	2	22	+	7	17	—	10	14	—
1951	0	24	+	17	7	—	10	14	—	2	22	+
1952	18	6	—	12	12	—	2	22	+	20	4	+
1953	7	17	—	10	14	—	0	24	+	0	24	+
1954	13	11	—	20	4	+	23	1	+	13	11	—
1955	8	16	—	1	23	+	0	24	+	13	11	—
1956	12	12	—	18	6	—	12	12	—	10	14	—
1957	19	5	—	8	16	—	8	16	—	4	20	+
1958	23	1	+	24	0	+	22	2	+	21	3	+
1959	13	11	—	2	22	—	1	23	+	7	17	—
1960	4	20	+	3	21	+	18	6	—	5	19	+
1961	9	15	—	4	20	+	10	14	—	6	18	—
1962	23	1	+	18	6	—	1	23	+	8	16	—
1963	4	20	+	2	22	+	20	4	+	5	19	+
1964	22	2	+	24	0	+	22	2	+	12	12	—
1965	3	21	+	10	14	—	9	15	—	0	24	+
1966	24	0	+	13	11	—	11	13	—	21	3	+
1967	3	21	+	12	12	—	20	4	+	11	13	—
1968	10	14	—	6	18	—	0	24	+	19	5	—
1969	17	7	—	23	1	+	23	1	+	4	20	+
1970	10	14	—	2	22	+	0	24	+	20	4	+

* Подсчитывается число деревьев, у которых изменения каждого из показателей рефлектограммы в последующем годичном кольце сравниваются с предшествующим. 1 — увеличение и 2 — уменьшение показателя; 3 — отметка о превышении уровня в 80%.

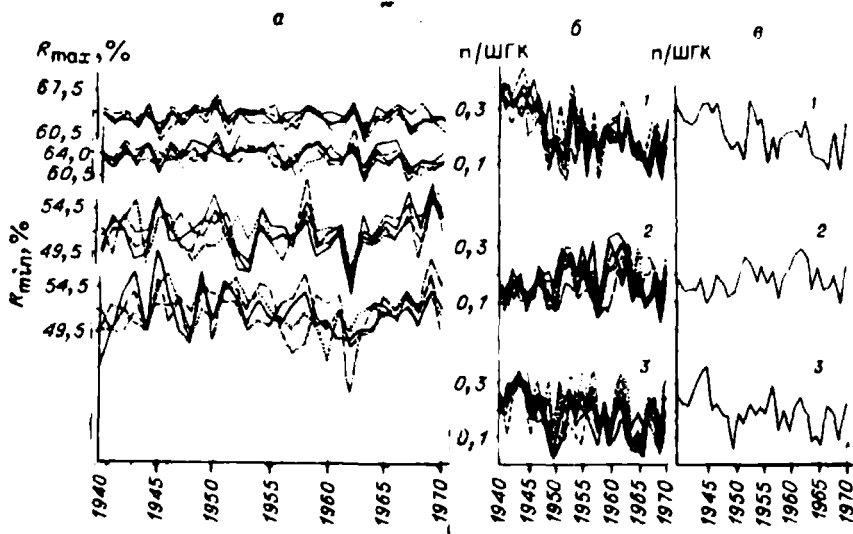


Рис. 25. Динамика фотометрических показателей структуры годичных колец древесины сосны.

а — экстремальные величины отражения света (8 экз. деревьев): относительная величина зоны поздних трахеид; *б* — деревья сосны, растущие на вершине возвышенности (1), южном склоне (2) и у подножия возвышенности (3); *в* — усредненные кривые.

1970 г. (табл. 4). Изменение искомого показателя для отдельного кольца рассматриваемого года определялось сравнением с кольцом предыдущего года, и число деревьев, имеющих одинаправленные изменения, суммировалось (показатель считался характеризующим год, если сходные изменения его были не менее, чем у 80% деревьев). Обнаружено, что в некоторые годы у большинства исследованных деревьев существуют одинаково направленные изменения показателей: ширины годичного кольца, максимальной, минимальной и средней пористости. В некоторые годы (см. табл. 4, 1945, 1946, 1958 и 1963) изменения всех четырех показателей у исследованных деревьев превышают пороговый уровень. Необходимо отметить, что число совпадений зависит от коэффициентов вариации каждого показателя: наибольший для ширины годичного кольца (12%) и минимального отражения света (8,6), наименьший — для максимального отражения (4,35%). Характер синхронного изменения максимального и минимального отражения год от года у разных деревьев (Туимское лесничество) хорошо виден из рис. 25, *а*. Различий между группами деревьев из разных положений в рельефе по этим характеристикам не было. Если рассмотреть кривые изменения доли поздней древесины (без переходной зоны) в годичных кольцах деревьев из местообитаний, различающихся рельефом, то нетрудно заметить, что синхронность этого по-

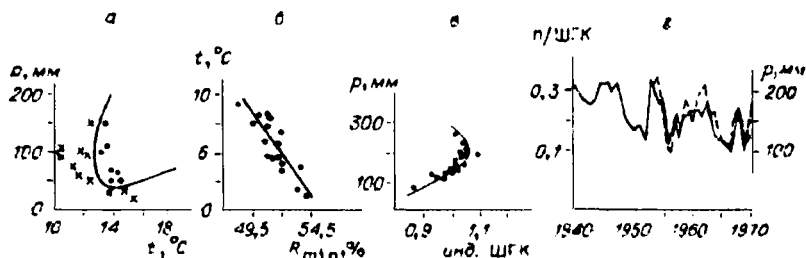


Рис. 26. Зависимость усредненных (по 24 экз. деревьев) показателей рефлектограмм отдельных годовичных колец от метеорологических условий соответствующих лет роста деревьев.

а — максимальное отражение (точки — R_{\max} выше среднего, крестики — R_{\max} ниже или близких к среднему значению за исследуемый ряд лет роста деревьев; осадки и температура — для июня); б — минимальное отражение (температура — для мая); в — индекс ширины кольца (сумма осадков за июнь — июль); г — доля низкопористой древесины в кольце (штриховая линия — сумма осадков за июль — август).

казателя из года в год внутри отдельной группы гораздо выше, чем между группами. Особенно хорошо эти отличия видны для усредненных кривых, приведенных на рис. 25, в. Очевидно, на вариабельности данного показателя структуры годовичного кольца в большей степени отражаются локальные условия местообитания деревьев.

Таким образом, все пять характеристик годовичного кольца, извлекаемые из фотометрической кривой (ШГК, R_{\max} , R_{\min} , $R_{\text{ср}}$, п/ШГК), являются дендрохронологическими показателями роста дерева. Синхронность погодичных изменений параметров фотометрических кривых годовичных колец у большинства деревьев в древостое указывает на то, что эти параметры наряду с шириной годовичного кольца могут использоваться при анализе событий прошлого. Среди пяти показателей фотометрической кривой можно применять три (ширина кольца, максимальное отражение и доля поздней древесины) как независимые, но можно использовать и все пять, хотя между некоторыми существует коррелятивная зависимость. Выбор этих показателей основывается как на простоте их вычисления по рефлектограммам, так и на том, что они характеризуют свойства структуры колец и особенности роста дерева в определенный год. Например, по величинам $R_{\text{ср}}$, R_{\max} и R_{\min} можно оценивать пористость годовичного кольца (средние и экстремальные значения). Доля поздней древесины достаточно хорошо отражает продолжительность роста дерева в течение сезона.

Нет сомнения в том, что показатели фотометрической кривой отдельного годовичного кольца, будучи дендрохронологическими характеристиками, могут использоваться при анализе погодных условий сезона роста. На рис. 26 показаны результаты изучения зависимости между индексом ширины годич-

ного кольца, максимальным и минимальным отражением, долей поздней древесины и метеорологическими элементами. Зависимость отклонений ширины годичного кольца от нормы, вычисленная графически, была пропорциональна осадкам за июнь—июль (до 200 мм), при дальнейшем увеличении влаги в этот период общий прирост за сезон лимитировался (см. рис. 26, в). Величина максимальной пористости зависела от гидротермического режима июня, когда прирастала наибольшая часть ранней древесины. Максимальная пористость годичных слоев больше в те годы, когда высокие температуры сочетаются с достаточным количеством осадков. Уменьшение осадков и понижение температуры обусловили формирование менее пористой древесины. Величина минимального отражения отрицательно коррелирует со средними значениями температуры в мае, т. е. повышение температуры в самом начале сезона определило прирост более плотной древесины в конце его. Найдено также, что доля поздней древесины у сосен вершины возвышенности прямо зависит от суммы осадков за июль—август.

Общий ход и локальные минимумы пористости внутри годичных колец сосен Минусинского лесничества обусловлены сезонным ходом температуры воздуха и летними засухами. Проведенный анализ показал, что пористость ранней древесины увеличивается в те годы, когда повышенные температуры (выше средних) в июне сочетаются с достаточным количеством осадков. Относительная величина переходной зоны определяется крутым или постепенным падением температуры в конце июля — начале августа. Доля поздних трахеид, зависящая от продолжительности роста в конце лета, возрастает в те годы, когда в августе среднесуточная температура воздуха выше нормы и долго не снижается до 8—10° в сентябре. Плотность поздней зоны, как правило, повышается, если в августе и начале сентября повышение температуры обеспечивается достаточной величиной атмосферных осадков.

Таким образом, поскольку фотометрическая кривая годичного кольца отражает ход и условия роста дерева в течение сезона, постольку количественные и качественные характеристики ее могут быть использованы для анализа особенностей роста дерева в определенном году.

РЕФЛЕКТОГРАММЫ РОСТА ДЕРЕВА И СТРУКТУРА ГОДИЧНЫХ КОЛЕЦ В ПЕРИОД НАПАДЕНИЯ ВРЕДИТЕЛЕЙ

В лиственных лесах Западного Тунну-Ола (Дзун-Хемчикский район Тувинской АССР) массовое размножение сибирского шелкопряда продолжалось с 1960 по 1968 г., при-

чем кульминация вспышки, сопровождавшаяся наиболее интенсивным повреждением деревьев, отмечена в 1963—1965 гг. (Коломиец, 1968). Наиболее существенный урон листовенничным лесам Западной Тувы сибирский шелкопряд нанес в 1965 г., когда часть популяции этого вредителя начала развиваться по одногодичному циклу.

Известно, что повреждение дерева вредителем фиксируется в специфических изменениях прироста древесины, структуры ксилемных колец и устойчивости физиологического состояния его (Alan, Harper, 1913; Mott e. a., 1957; Кондаков, 1965; Рожков, 1965). Физиологически обусловленные отклонения от нормы реализуются в специфических изменениях морфологических структур ксилемных производных камбия и могут быть проанализированы, например, по препаратам срезов древесины (Alan, Harper, 1913). Однако серьезным препятствием при этом служат трудоемкость прямых анатомических измерений и отыскание таких изменений в структуре, которые были бы специфичны для данного вредителя, в частности хвоепрызущего насекомого. Поскольку применение физических сканирующих методов исследования ксилемных колец деревьев позволило в некоторой степени автоматизировать анатомические измерения (см. гл. II), постольку представляло интерес с помощью микрофотометрического анализа годичных колец установить характерные изменения в их структуре в период атаки сибирского шелкопряда и рассмотреть возможности применения фотометрических рефлектограмм древесных образцов для ретроспективного изучения повторяемости повреждений.

Были исследованы образцы древесины 35 листовенниц из семи различных участков нижней части лесного пояса Западного Таниу-Ола, где процесс объедания и восстановления был хорошо прослежен в течение 1963—1968 гг. У 30 деревьев трех основных пробных площадей, кроме того, параллельно изучались анатомические изменения внутреннего строения годичных колец, сформированных в патологический период роста дерева.

Потеря хвои листовенницей в результате атаки гусениц шелкопряда отражается в количественных изменениях почти всех анатомических показателей ксилемы. Помимо уменьшения ширины годичных колец и доли поздней древесины изменяются и показатели более детального строения древесины; несколько уменьшается диаметр ранних трахеид на всех высотах ствола и происходит редукция толщины стенок их. Более заметные отклонения от нормы наблюдаются в зоне трахеид поздней древесины: резко сокращается толщина стенок клеток. Все перечисленные изменения анатомического строения ксилемных колец у деревьев, отмирающих после атаки вредителя и заселяющихся по комлевому типу (Исаев,

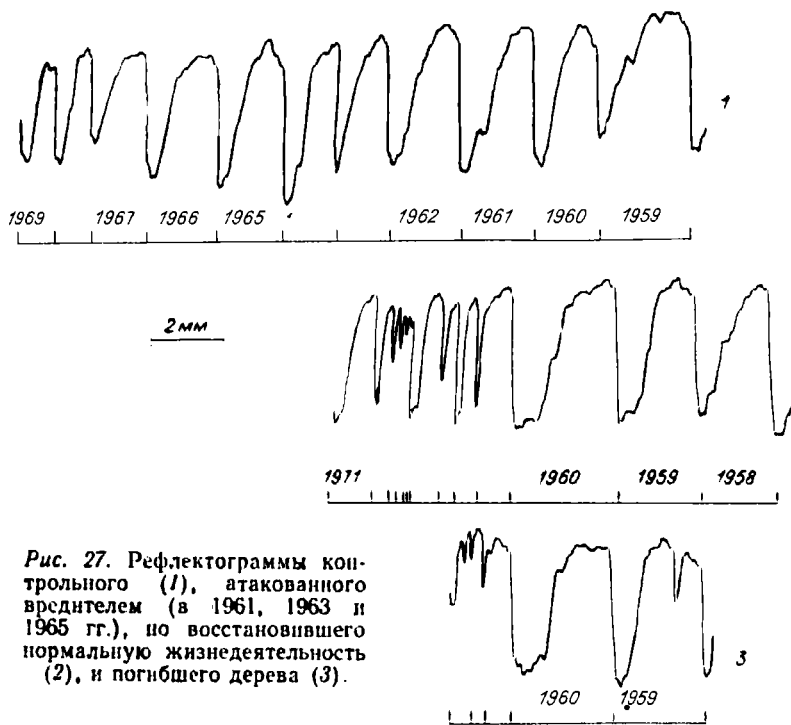


Рис. 27. Рефлектограммы контрольного (1), атакованного вредителем (в 1961, 1963 и 1965 гг.), по восстановившего нормальную жизнедеятельность (2), и погибшего дерева (3).

1971), более усугублены, что обнаруживается при сравнении годичной динамики количественных анатомических показателей деревьев, восстанавливающих нормальную жизнедеятельность, с одной стороны, и отмирающих — с другой.

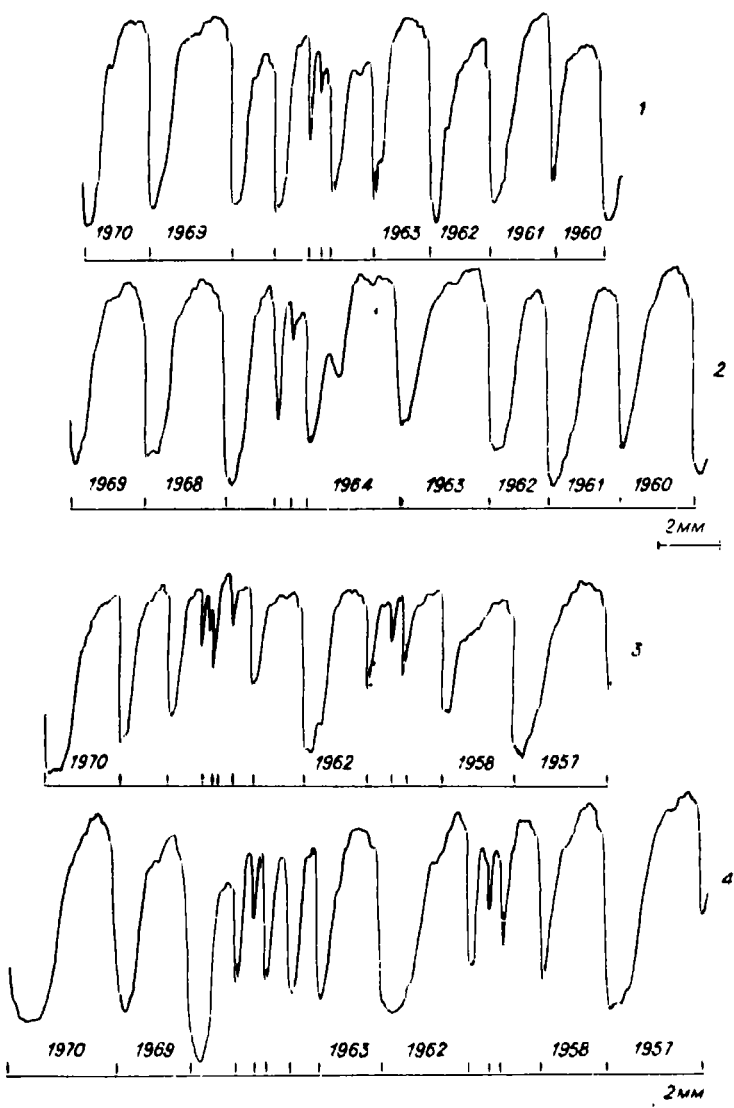
Изменения в строении ксилемных колец хорошо фиксируются рефлектограммой. Приведенный на рис. 27 пример показывает, что в ответ на повреждение текущего года в годичном кольце следующего года (дерево 2) возрастает доля поздней древесины, а в годы атаки насекомых вторая часть кольца заканчивается формированием редуцированных трахей поздней древесины и плотность этой зоны резко снижается. Дерево 3 погибло из-за общей ослабленности и малой сопротивляемости к стволовым вредителям (вторичный фактор). Эти изменения отразились в структуре колец. После повреждений 1961 г. восстановительные процессы в 1962 г. у этого дерева ослабли и сезон роста был сокращен, что отмечается в годичном кольце этого года специфической по строению поздней древесиной. Повреждения 1963 г. усилили эффект, хотя в годичном кольце 1964 г. сформировался относительно широкий слой поздней древесины; плотность его, исходя из рефлектограммы, оставалась пониженной. Повреждения 1965 г. оказались летальными для дерева, и в нижней

части ствола уже не было прироста ранней древесины этого года.

Если сравнивать фотометрические кривые образцов лиственницы из различных участков, которые подвергались атаке вредителя однократно, но в разное время вегетационного периода, и многократно, в течение ряда лет (рис. 28), то нетрудно заметить следующее. Повреждение (конец июня — начало июля 1965 г.) помешало деревьям (см. рис. 28, кривые 1 и 2) сформировать нормальную величину ранней древесины и обусловило прирост 2—3 рядов тонкостенных трахеид поздней зоны в годичном кольце 1965 г. В 1966 и 1967 гг. восстановительные процессы идут таким образом, что на фоне заметно пониженного прироста формируется меньшая доля ранних трахеид и значительно возрастает процент поздних, хотя плотность поздней зоны годичного кольца 1966 г. еще не достигает нормы.

В случае многократных повреждений с перерывами в 1—2 года или без них (см. рис. 28, кривые 3, 4 и 5), патологические изменения в структуре годичных колец усложняются вследствие отклонений, вызванных вторым, а в отдельных случаях третьим повреждением, что сдвигает процессы восстановления на более поздний срок. Например, лиственница (см. рис. 28, кривая 6) целиком была обесхвоена гусеницами в конце мая — начале июня 1964 г. Регенеративная хвоя возобновилась по всей кроне к середине июля, а хвоя из спящих почек — к концу вегетации. В 1964 г. объединение хвои отмечалось ранней остановкой в росте и формированием ложного слоя прироста в годичном кольце (отмечено стрелкой). Вторичное охвоение обусловило последовательное формирование трахеид ранней и поздней древесины второго слоя прироста. Восстановление на следующий год было прервано вторым нападением вредителя в 1965 г. и на рефлектограмме можно видеть, что восстановление до нормы длилось вплоть до 1968 г.

Анализ рефлектограмм лиственницы показывает, что восстановительные процессы в дереве на следующий год после повреждения идут таким образом, что результат физиологических сдвигов отражается в значительном возрастании в годичном кольце доли поздней древесины и увеличении (по сравнению с годом повреждения) плотности ее, хотя ширина кольца в этот год часто оказывается даже меньше, чем в год атаки вредителя. Однако по рефлектограммам деревьев, поврежденных шелкопрядом в более поздние сроки вегетационного сезона, изменения, характерные при наибольшей степени ослабления дерева (малые толщина кольца и величина зоны, поздних трахеид, резко пониженная плотность ее), отражаются в структуре годичных колец на следующий год. Повидимому, деревья, нормальная подготовка к зимнему покою которых нарушена дефолиацией, ослабляются так, что явные



нарушения их физиологической устойчивости происходят в следующий сезон роста. Очевидно, и выживание дерева после атаки вредителя связано с его способностью сформировать на следующий год годовичное кольцо с бóльшей долей поздней древесины повышенной плотности.

Некоторые характеристики фотометрических кривых могут служить чувствительными показателями повреждения дерева. На рис. 29 приведена динамика изменения ширины го-

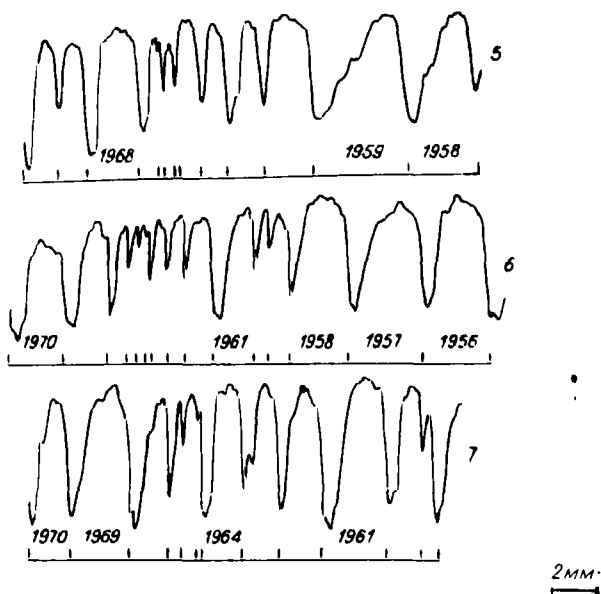


Рис. 28. Рефлектограммы образцов древесины лиственницы, поврежденной шелкопрядом в различные сроки.

1—7 — модельные деревья.

дичных колец, величины минимального отражения света внутри кольца, разности между максимальным и минимальным отражением отдельного кольца и процента поздней древесины. Данные получены непосредственно из фотометрических кривых. Изменения этих характеристик в период атаки вредителя представлены для двух участков, деревья которых повреждались однократно (см. рис. 29, а) и многократно (б) в течение трех лет. Для года атаки характерно резкое увеличение минимального отражения (уменьшение плотности поздней зоны), уменьшение разности между максимальным и минимальным отражением, уменьшение доли поздних трахеид. Значения этих показателей выходят за пределы нормальных колебаний для четырех лет в случае многократного повреждения. Можно заметить, что ширина годичных колец остается гораздо ниже нормы в течение двух последующих лет при однократной атаке вредителя, тогда как изменения трех остальных характеристик быстрее достигают нормы.

Динамика величин этих характеристик за 1959—1970 гг., осредненных для деревьев семи участков, различных по степени и времени повреждения (см. рис. 29, в), показывает, что

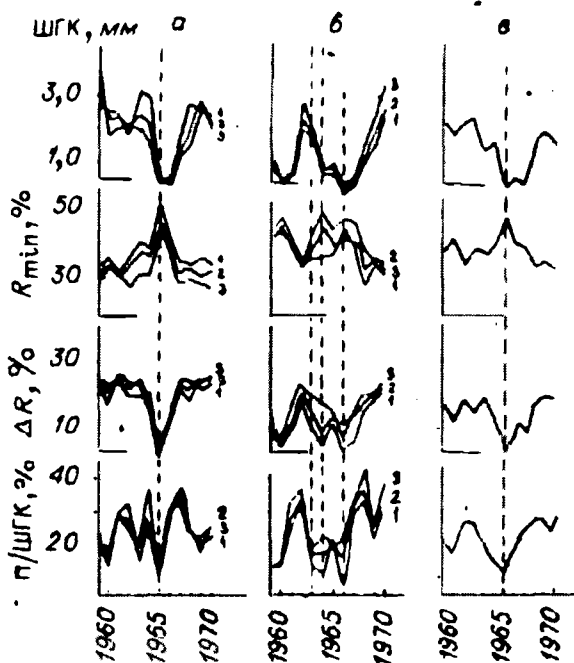


Рис. 29. Динамика некоторых показателей рефлектограмм годовых колец лиственницы в период нападения насекомых.

а — участок с однократным, б — многократным повреждением, в — средние показатели рефлектограммы для семи участков; 1, 2, 3 — модельные деревья; штриховыми линиями отмечены годы повреждений.

максимум R_{\min} , минимум разности экстремальных величин отражения света внутри кольца и доли поздней древесины достигаются в 1965 г., хотя ширина годовых колец остается в минимуме в течение 1964—1967 гг. Очевидно, привлечение фотометрических кривых позволит более надежно, чем это можно сделать только на основе изучения прироста, выделить год наибольшего повреждения дерева.

Вспышка массового размножения шелкопряда, как правило, коррелирует с засушливыми погодными условиями сезона (Кондаков, 1965; Коломиец, 1968). Летние засухи обуславливают изменения в структуре ксилемных колец и их рефлектограммах, сходные с теми, которые вызывает атака вредителя. На рис. 30 показаны в сравнении записи образцов трех деревьев лиственницы. Первое не испытывало за исследуемый период действия засухи и повреждения насекомыми. В стволе второго дерева в 1965 г. сформировался годичный

слой, изменения в структуре которого и его фотометрической кривой произошли в ответ на сильную летнюю засуху. Уменьшились ширина годичного кольца и зона поздних трахеид, произошел резкий переход от зоны ранней древесины к поздней, уменьшилась плотность поздней зоны. Для сравнения дана фотометрическая кривая (см. рис. 30, 3), на которой локальные засухи в 1964 г. в конце мая — начале июня и в июле вызвали локальные минимумы пористости древесины. Это дерево было атаковано вредителем в 1965 г. При сопоставлении двух нижних кривых нетрудно видеть, что действие засухи в 1965 г. в меньшей степени сказалось на приросте и, главное, на структуре годичного кольца следующего 1966 г.

Потеря хвои у дерева 3 в середине лета 1965 г. способствовала резкому сокращению прироста в 1966 г., что внесло заметные изменения в структуру колец (соотношение зон ранних и поздних трахеид) 1966 и 1967 гг. В эти годы уменьшается величина прироста и увеличивается относительная ширина зоны поздних трахеид — один из основных признаков последствия повреждения. Мы полагаем, что ослабления в росте можно различать, обусловлены ли они засухой или повреждены насекомыми, если рассматривать рефлектограммы нескольких последовательных колец. К сожалению, отсутствие образцов деревьев, испытывавших действие засухи в течение двух лет подряд, ограничивает прогностическую ценность полученных результатов.

Ослабление в росте и редуцированные изменения в структуре годичных колец, обусловленные нападением хвоегрызущих насекомых, хорошо фиксируются фотометрической кривой. По отдельной рефлектограмме можно проследить динамику восстановления листовенницей потерь в росте, которые специфически выражены в строении ксилемных колец в результате нападения вредителя. Некоторые из характеристик рефлек-

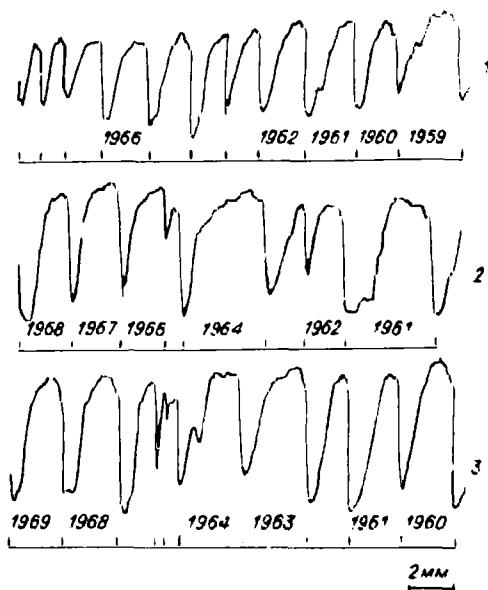


Рис. 30. Рефлектограммы контрольного дерева (1), перенесшего засуху (2) и атакованного вредителем (3) в 1965 г.

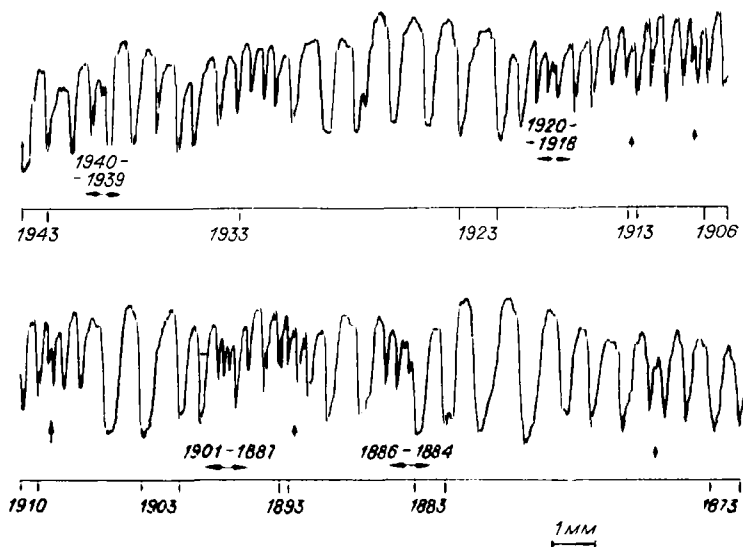


Рис. 31. Рефлектограмма долгоживущей лиственницы.

тограммы могут быть использованы для анализа роста дерева в патологический период и выявления сроков наибольшего повреждения. Повреждения от шелкопряда в отличие от засухи специфичны, что позволяет при качественном анализе в какой-то степени разделить эти два неблагоприятных периода роста дерева, сравнивая рефлектограммы трех последовательных годовичных колец.

На фотометрической кривой образца долгоживущего дерева можно выявить годовичные кольца, для которых существуют специфические изменения в структуре древесины, характерные для периода нападения насекомых. Например, на рефлектограмме лиственницы за период роста с 1873 по 1943 г. двойными стрелками отмечены годовичные кольца с отклонениями, аналогичными установленным нами при анализе последствий объедания хвои шелкопрядом (рис. 31). Заметно, что параллельно с резким уменьшением ширины годовичных колец и доли поздней древесины, увеличивается отражение света от поздней зоны годовичного кольца и уменьшается разность между экстремальными величинами его. Однократные и многократные повреждения по-разному отмечаются в структуре рефлектограмм, поэтому нетрудно выделить соответствующие неблагоприятные годы роста (1939—1941) и (1884—1887, 1897—1901, 1918—1920). Можно указать годовичные кольца с отклонениями, характерными при действии сильных летних засух или каких-либо других факторов, влияние которых сказывается в основном на годовичное кольцо данного года.

Такие годовичные кольца на рефлектограмме отмечены одиночными стрелками (см. рис. 31).

Деревья одного местообитания имеют, как правило, синхронные периоды наиболее сильных отклонений в росте, которые могут быть отнесены ко времени нападения шелкопряда. Кроме того, годы повреждений, выявленные фотометрическими кривыми этих деревьев, в основном совпадают. Анализ рефлектограмм шести старых (90—150 лет) лиственниц из трех различных участков показывает, что периоды роста, характерные при нападении вредителя, отмечены изменениями в структуре фотометрических кривых, в каждом местообитании не имеющими определенной повторяемости. Однако существуют промежутки времени, для которых на кривых приукиваются интервалы отклонений в росте, специфические при атаке насекомых. Такие общие для трех мест периоды роста могут отражать в целом вспышку массового размножения большой территории, а не дефолиацию деревьев в локальном очаге.

Характерно, что отмеченные годы следуют с последовательным чередованием в 22 и 14 лет. Очевидно, что приведенные данные не могут быть однозначным доказательством именно такой периодичности вспышек массового размножения в данном регионе. Для этого требуются дополнительные и более детальные исследования.

Таким образом, анализ фотометрических кривых долгоживущих деревьев позволяет установить временные характеристики роста и выявить, пользуясь качественными и количественными критериями, неблагоприятные периоды в прошлом, обусловленные нападением вредителей, что оказывается особенно важным при изучении периодичности вспышек массового их размножения и прогнозировании. Необходимо отметить, что при анализе роста деревьев большого возраста по фотометрическим кривым нужно учитывать следующее. Во-первых, при измерении образцов, взятых на высоте 1,3 м, некоторые годовичные кольца могут выпадать, поэтому требуется перекрестное датирование годовичных колец исследуемого дерева по кривым прироста других деревьев этого участка. Если при такой идентификации недостаточно только ширины годовичных колец, можно использовать и характеристики рефлектограмм. Во-вторых, вариации отражения света, зависящие от различной пористости и плотности, для древесины ядра лиственницы могут сильно маскироваться поглощением света различными пигментными веществами, заполняющими клеточные полости и пропитывающими стенки клеток. Как правило, чтобы учесть отклонения, обусловленные этими факторами, достаточно сравнить кривые трех образцов одного дерева. Кроме того, на нескольких рефлектограммах отражение света от поздней древесины, по сравнению с ранней,

сформированной в год повреждения, резко возрастает, что, по-видимому, является следствием изменения не только строения, но и качественного состава клеток поздней зоны. Такие случаи требуют дальнейшего исследования.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Выявляемая фотометрической кривой структура годичного кольца определяется ходом роста дерева в толщину. Сходные изменения рефлектограмм деревьев одного участка, очевидно, обусловлены отклонениями в ходе сезонного роста под влиянием одних и тех же факторов. Отклонения от специфических для данного года рефлектограмм годичных колец некоторых деревьев — результат различий в возрасте, скорости роста, положении в древостое, индивидуальных особенностей отдельных экземпляров (размеры и строение кроны, корневые связи, выборочное действие каких-либо биогенных факторов). Сходство рефлектограмм отдельных годичных колец позволяет ввести при помощи использованной нами методики сравнения кривых некоторую стандартную и специфическую для данного года одну рефлектограмму с характерным расположением наиболее заметных локальных минимумов и максимумов. Отклонения же в структуре фотометрических кривых отдельных экземпляров деревьев дают возможность исследовать особенности их роста и выявлять факторы, определяющие их. При этом чрезвычайно большое значение имеет подробное ботаническое описание и установление экологических особенностей условий роста дерева, а также измерение его основных таксационных показателей.

Выявленные при анализе большого числа образцов (сосны) связи фотометрических характеристик и метеорологических элементов позволяют использовать рефлектограмму для оценки погодных условий того или иного сезона роста. В качестве примера рассмотрим кривую древесного образца сосны из Минусинского лесничества (рис. 32). Ксилемное кольцо 1926 г. характеризуется наличием второго максимума пористости на участке первых переходных трахеид, малой долей переходной зоны и большой величиной зоны поздней древесины, на участке которой пористость немного увеличивается к внешней границе кольца. По совокупности этих показателей, а также учитывая расположение абсолютных величин максимума и минимума пористости по отношению к таковым у соседних годичных колец об условиях роста сосны в данном году можно сказать следующее. Рост в толщину имел два максимума прироста: в июне и во второй половине июля, что было обусловлено максимальными значениями температуры воздуха в это время. После второго максимума прироста

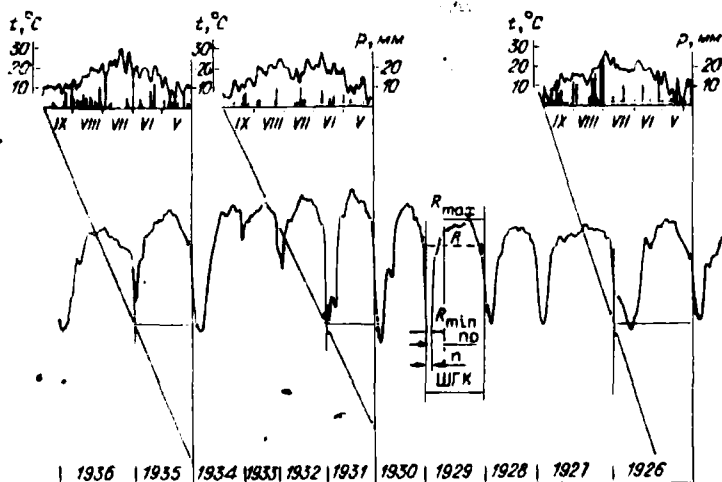


Рис. 32. Использование рефлектограммы сосны для оценки особенностей метеорологических условий.

внешние условия были неблагоприятны для формирования широкой переходной зоны (резкое снижение температуры в августе). Однако повышение среднесуточной температуры воздуха и осадки во второй половине августа и в начале сентября позволили дереву усилить темп роста, увеличить его продолжительность и образовать большое число трахеид поздней древесины с характерным возрастанием пористости к внешней границе кольца. Нетрудно показать, что специфические особенности фотометрических кривых других годовичных колец — результат различий в метеорологических условиях соответствующих сезонов роста. Например, увеличение максимума пористости в годовичном кольце 1931 г. по сравнению с 1930 г. указывает на благоприятные гидротермические условия роста во второй половине июня. В сравнении с 1934 г., когда продолжительность роста в толщину была большой (по-видимому, вследствие высокой температуры сентября и отсутствия засух), сокращение переходной зоны и полное отсутствие поздней в годовичном кольце 1933 г. указывает на раннее (июльское) прекращение роста, очевидно, по причине жесткой летней засухи во второй половине июля. На примере годовичных колец 1926, 1931 и 1935 гг. нетрудно видеть, что характер распределения (бимодальный и одномодальный) пористости на участке ранней древесины отражает сезонный ход изменения температуры воздуха. Проведенный анализ особенностей погодных условий по типичной рефлектограмме хорошо согласуется с метеорологическими данными.

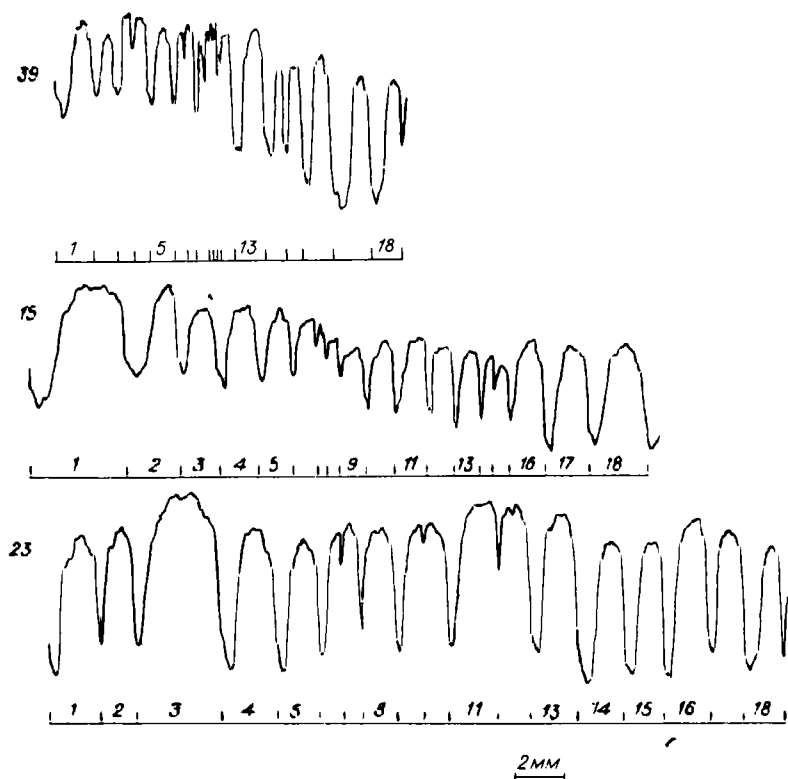


Рис. 33. Рефлектограммы трех образцов ископаемой древесины.

Помимо общих изменений пористости древесины внутри годичных колец существуют и более специфические морфологические изменения строения клеток как результат действия внешних факторов. Например, так называемые «морозобойные» кольца появляются в ксилеме хвойных при резких понижениях температуры, особенно на начальном этапе сезонного роста, и наиболее часто в стволиках молодых деревьев или в ветвях, где толщина коры невелика. Такие морозобойные кольца значительно отличаются от нормальных анатомическим строением и, по-видимому, качеством клеток ксилемы, сформированных в это время, и на фотометрической кривой часто дают резкий отвесный всплеск отражения света от этого участка годичного кольца. Выявление и отождествление таких особенностей рефлектограммы с конкретным воздействием увеличивает достоверность изучения метеорологических условий сезона роста.

Исследование особенностей структуры годичных колец,

сформированных в период нападения насекомых, в частности сибирского шелкопряда, представляет интерес для выявления сроков повреждения дерева по фотометрической кривой. Анализ характерных при нападении насекомых изменений в структуре древесных колец по фотометрическим кривым может использоваться (наряду с энтомологическими методами выявления цикличности повреждений) в целях долгосрочного прогнозирования вспышек массового размножения вредителей. Представляется, что для решения такого рода задач, требующих анализа очень длинных во времени рядов годовичных колец, необходимо использовать древесину давно отмерших или срубленных деревьев, в частности из археологических раскопок.

Нами сделаны пробные методические разработки фотометрического анализа ископаемой древесины (рис. 33). Исследовались спилы трех бревен наката из раскопок царского кургана раннескифского времени в Туве (пос. Аржаан), приблизительный период времени VIII—VII вв. до н. э. Кривые отражения света, полученные для образцов ископаемой древесины, обработанных специальным способом, мало чем отличаются по своей структуре от рефлектограмм современных деревьев. Все три дерева, кривые которых представлены на рис. 33, по-видимому, росли в одном районе и были срублены в один и тот же год, что подтверждается обычным при дендрохронологическом анализе сопоставлением кривых прироста. На рефлектограммах нетрудно выделить период в росте всех трех экземпляров, когда не только ширина годовичного кольца претерпевала специфические изменения, но и его структура, судя по особым отклонениям от нормы в строении поздней древесины (ее плотности). Этот неблагоприятный период роста (особенно четко виден на рефлектограмме спила 39) охватывает период в 7—13 лет до рубки. Данные рефлектограмм образцов ископаемой древесины подтверждены прямым анатомическим анализом изменений строения и ширины годовичных колец. Однако при проведении анализа существенные искажения вносятся неодинаковой цветностью различных участков образца, трещинами и другими дефектами, сопровождающими древесину из археологических раскопок.

Ценность изучения годовичных колец древесины как и других регистрирующих структур определяется не только какими-либо их особыми качествами, но и свойствами, общими для всех слоистых образований. Последние обусловлены сформированными в разное время частями структуры, имеющими разные морфологические характеристики (Мина, Клевезаль, 1970).

Полученные результаты служат, как нам представляется, доказательством того, что морфологическая неоднородность годовичных колец древесины обусловлена особенностями роста дерева, что позволило разработать биофизический метод объективного анализа этой неоднородности. Проведенные исследования показали, что анатомические характеристики структуры годовичных колец (поверхностная пористость и доля плотной массы), а также показатели качества древесины (плотность) достаточно полно могут характеризоваться измерением величины отражения света. Была установлена связь кривой отражения света (и, следовательно, распределения пористости древесины) отдельного годовичного кольца с ходом и скоростью роста дерева в толщину в течение вегетационного периода, т. е. показано, что интенсивность прироста какого-либо слоя ксилемы в годовичном кольце определяет величину его пористости и соответственно величину отражения света. Зависимость изменения этих показателей оказалась положительной: большая скорость роста отмечается в период формирования более крупных трахеид. Таким образом, автоматически регистрируемая физическая характеристика годовичных колец древесины получила как структурное, так и функциональное обоснование.

Исследованная зависимость скорости роста дерева в толщину от особенностей пористости позволяет сделать вывод, который, по-видимому, может быть общим для целого ряда регистрирующих структур биологических объектов. Действительно, Г. А. Клевезаль и С. Е. Клейненберг (1967), объясняя специфику морфологической неоднородности слоистых структур костных тканей млекопитающих, указывают, что

наиболее вероятной причиной различий «прозрачной» и «непрозрачной» полос в отдельном слое дентина или цемента является различие в темпе роста органической стромы зуба в начале и в конце сезона. Подобные предположения не раз высказывались и были предметом обсуждения в исследованиях роста рыб по расположению склеритов внутри годовичных колец на чешуе (Чугунова, 1959; Лапин, 1971). Таким образом, если скорость роста определяет основные свойства структуры колец и распределение отражения света, то особенности роста в каждом конкретном году обуславливают специфический (характерный) вид рефлектограммы для достаточно широкого круга биологических объектов.

На следующем этапе работы рассматривалась возможность применения рефлектограмм годовичных колец древесины к анализу условий роста деревьев в определенные годы. Поскольку зафиксированные в структуре изменения скорости роста участков годовичных колец отражаются на фотометрической кривой, по ним была исследована связь кривой отражения света с динамикой температуры, осадков и дефицита влажности воздуха. На основании полученных данных можно утверждать, что ценность рефлектограмм при дендроклиматологических исследованиях определяется тем, что они позволяют с достаточной достоверностью проанализировать резкие отклонения в ходе метеорологических элементов в течение сезона роста и дают возможность ввести количественные оценки гидротермических условий в различные промежутки вегетационного периода. Перекрестный анализ рефлектограмм годовичных колец разных пород деревьев одного района, по-видимому, позволит более дифференцированно и с большей надежностью судить о погоде отдельных месяцев и даже недель сезона роста. Следует также отметить, что в изменении фотометрических показателей структуры годовичных колец, общих для определенных лет роста, заложены основы для классификации метеорологических условий сезонов по их влиянию на рост деревьев.

Важный результат получен при анализе рефлектограмм образцов лиственницы, подвергавшейся нападению гусениц шелкопряда. Фотометрические кривые позволяют проследить специфику изменений структуры ксилемных колец и отклонений в росте в период нападения вредителя. В этой связи представляет интерес разработка детальной методики оценки степени ослабленности деревьев после нападения насекомых.

Конкретные результаты прикладного характера могут быть получены при использовании рефлектограмм для оценки физико-механических свойств древесины (прочность на разрыв, излом, акустические свойства и т. д.), так как реф-

лектограмма достаточно полно отражает микростроение образца. Высокая разрешаемость фотометрической кривой при анализе распределения плотности древесины может оказаться важным фактором в выявлении критических участков понижения физико-механических показателей в образцах древесины.

Детальный анализ специфики отклонений в росте и структуре ксилемы в период атаки насекомых по фотометрическим рефлектограммам в сочетании с энтомологическими методами может быть полезным инструментом в выявлении хронологии повреждений за отрезки времени, исчисляемые столетиями.

Анализ особенностей сезонного роста деревьев в связи с динамикой метеорологических элементов по фотометрическим кривым перспективен, по нашему мнению, при исследованиях экологии древесных растений и дендроклиматологии. Такой анализ, основанный на результатах обработки образцов деревьев разных пород, различного возраста и разнообразных местообитаний увеличит достоверность и хронологическую точность воссоздания метеорологических условий сезонов роста исследуемого района. Для Сибири продолжение дендрохронологических рядов в глубину прошлого имеет особое значение, так как метеорологические наблюдения на ее обширных пространствах страдают существенными пробелами.

Изменения в структуре древостоя (смена пород) и периоды роста отдельных экземпляров так или иначе отражаются в росте дерева в толщину и в строении годовичных колец. Поэтому при исследовании закономерностей роста деревьев в естественных и искусственных насаждениях в различных экологических условиях фотометрический метод анализа годовичных колец наиболее удобен. Такую кривую можно рассматривать как летопись жизни отдельного дерева, и правильное чтение ее дает исследователю большой фактический материал.

Помимо ширины колец рефлектограмма позволяет вычислить многие другие характеристики структуры годовичного кольца (среднюю и экстремальные величины пористости, относительные величины зон ранних, переходных и поздних трахеид). Как удалось показать, значения этих характеристик определяются условиями роста дерева за небольшой промежуток времени (декаду, месяц). Комплекс характеристик, описывающих рост дерева в данном году, может служить основой выявления специфических особенностей прироста под действием того или иного фактора среды. При этом следует учитывать, что описание отдельного года роста по многим параметрам потребует использования электронно-вычислительной техники для расчета производных показате-

телей, таких как прирост, рост по радиусу, средняя пористость годовичного кольца и участка ствола, относительные величины зон переходных и поздних трахеид в годовичном кольце и т. п. Картина роста отдельного дерева по фотометрической кривой, безусловно, окажется более полной, чем полученная посредством анализа только ширины годовичных колец. Важное преимущество примененной аппаратуры состоит в том, что регистрируемый и преобразованный сигнал может в виде электрических импульсов непосредственно вводиться в вычислительное устройство.

В некоторых случаях оказывается нецелесообразным проводить анализ распределения пористости древесины или измерения роста дерева по предлагаемой методике. Эти случаи: наличие гнилей, сильные засмоления образцов, разное окрашивание древесины ядра (лиственницы или сосны), т. е. когда закономерное изменение отражения света за счет структуры ксилемы маскируется значительными цветовыми включениями. Кроме того, отклонения могут быть вызваны погрешностями первичной обработки образцов. Выявленная нами зависимость отражения света от пористости древесины, по-видимому, сохраняется только в некотором интервале изменения последней, и хотя на примере рассеяннососудистых пород (береза, осина) знак связи аналогичен таковому для хвойных, для древесины кольцесосудистых связь отражения света и пористости не нашла простого выражения. Последнее обусловлено особенностями строения древесины кольцесосудистых: размеры крупных сосудов ранней древесины (например, дуба) соизмеримы, а в некоторых случаях даже превосходят размеры светового зонда прибора. Однако эти методические ограничения не уменьшают принципиальной значимости разрабатываемого метода анализа ксилемных колец деревьев и требуют совершенствования методики измерений.

В заключение следует отметить, что аппаратура и разработанные приемы анализа отражающих скорость роста структур по рефлектограммам, примененные нами для древесных растений, могут быть с успехом использованы для анализа ростовых процессов у представителей как растительного, так и животного мира (млекопитающие, рыбы, моллюски и др.).

- Анучин Н. П.* Лесная таксация. М., Гослесбумиздат, 1972. 512 с.
- Бирюков В. И.* Влияние осадков и температуры воздуха на рост лиственницы сибирской в толщину в условиях Орловской области.— «Изв. высш. учеб. заведений. Лесн. ж.», 1968, № 1, с. 24—27.
- Битвинская Т. Т.* К вопросу об изучении связи колебаний климата и прироста насаждений.— «Докл. ТСХА», 1965, вып. 103, с. 385—390.
- Битвинская Т. Т.* О некоторых вопросах синхронизации (верификации) в дендроклиматологических исследованиях и принципах классификации и отбора дендрохронологического материала.— В кн.: Дендроклиматохронология и радиоуглерод. Каунас, 1972, с. 148—158.
- Битвинская Т. Т.* Дендроклиматические исследования. Л., Гидрометеоздат, 1974. 172 с.
- Бюссен М.* Строение и жизнь наших лесных деревьев. Спб., 1903. 379 с.
- Ваганов Е. А., Спилов В. В., Терсков И. А.* Фотометрический анализ структуры годичных слоев древесины хвойных.— «Изв. СО АН СССР», 1972, № 5. Сер. биол. наук, вып. 1, с. 132—138.
- Ванин С. И.* Древесиноведение. М.—Л., Гослесбумиздат, 1949. 472 с.
- Вихров В. Е.* Микроскопическое строение годичного слоя сибирской лиственницы.— «Докл. АН СССР», 1947, т. 58, № 8, с. 1801—1803.
- Вихров В. Е.* Изменение крепости древесины в зависимости от процента поздней части годичного слоя и влажности.— «Труды Арханг. лесотехн. ин-та», 1949а, т. 13, с. 175—178.
- Вихров В. Е.* Значение и методы измерений элементов микроскопического строения древесины.— «Труды Ин-та леса АН СССР», 1949б, т. 4, с. 73—79.
- Вихров В. Е.* Строение и физико-механические свойства ранней и поздней древесины сибирской лиственницы.— «Труды Ин-та леса АН СССР», 1949в, т. 4, 174—194.
- Вихров В. Е.* Строение и физико-механические свойства древесины дуба в связи с условиями произрастания. М., Изд-во АН СССР, 1954. 263 с.
- Вихров В. Е.* Некоторые принципы дендроклиматологии и дендрохронологии.— «Вестн. АН БССР, сер. биол. наук», 1962, № 4.
- Вихров В. Е., Колчин Б. А.* Основы и метод дендрохронологии.— «Сов. археология», 1962, № 1, с. 95—112.
- Вихров В. Е., Колчин Б. А.* Некоторые принципы дендроклиматологии.— В кн.: Вопросы лесного хозяйства, лесной и химической промышленности. Минск, «Высшая школа», 1967, с. 22—37.
- Вихров В. Е., Протасевич Р. Т.* Прирост древесины сосны в связи с условиями обитания и изменениями погоды.— В кн.: Экология древесных растений. Минск, «Наука и техника», 1965, с. 92—100.
- Галазий Г. И.* О ботаническом методе определения дат высоких исторических горизонтов (ВИГ) воды в Байкале.— «Докл. АН СССР», 1955, т. 103, № 5.
- Галазий Г. И.* Динамика роста древесных пород на берегах Байкала в связи с циклическими изменениями уровня воды в озере.— В кн.: Геобо-

танические исследования на Байкале. М., «Наука», 1967, с. 44—301

Галазий Г. И. Зависимость годичного прироста деревьев от изменений климата, уровня воды и рельефа на северо-западном побережье Байкала.— В кн.: Геоботанические исследования и динамика берегов и склонов на Байкале. Л., «Наука», 1972, с. 71—214.

Гортинский Г. Б. Опыт анализа погодичной динамики продуктивности еловых древостоев в биогеоценозах южной тайги.— В кн.: Экспериментальное изучение биогеоценозов тайги. Л., «Наука», 1969, с. 33—49.

Горчаковский П. Л., Шиятов С. Г. Фитоиндикация климатических условий на верхнем пределе леса.— «Экология», 1973, № 1, с. 50—65.

Дмитриева Е. В. Опыты анализа влияния климата на прирост деревьев различных местообитаний на Карельском перешейке.— «Бот. ж.», 1959, т. 44, № 2, с. 162—176.

Долацис Я. А., Ильясов С. Г., Красников В. В. Воздействие ИК-излучения на древесину. Рига, «Зинатне», 1973. 275 с.

Залитис П. П. Взаимосвязь между интенсивностью осушения почвы и динамикой сезонного прироста сосны в осоково-тростниковом типе.— В кн.: Лес и среда. Рига, «Звайгзне», 1967, с. 104—118.

Залитис П. П. Динамика среднесуточного прироста сосны и ели в осушенном осоково-тростниковом типе лесорастительных условий.— В кн.: Вопросы гидролесомелиорации. Рига, «Зинатне», 1968, с. 127—167.

Иванов А. П., Топорец А. С. Исследование диффузного отражения с применением поляризованного света. I, II.— «Ж. техн. физики», 1956, т. 26, с. 623—635.

Исаев А. С. Взаимодействие дерева и насекомых-ксилофагов. Автореф. докт. дис. Красноярск, 1971. 46 с.

Исаев А. С., Тарасова Д. А. Формирование очагов стволовых вредителей в лиственничных лесах Тув. АССР.— В кн.: Лиственница. (Труды СибТИ). Красноярск, 1964, с. 243—253.

Кайрюкштитс Л. А., Юодвалькис А. И. Особенности сезонного роста деревьев в свете дендрохронологических и дендроклиматологических исследований.— «Лесоведение», 1970, № 3, с. 29—34.

Кайрюкштитс Л. А., Юодвалькис А. И. Особенности сезонного формирования годичных слоев в связи с климатическими условиями.— В кн.: Дендроклиматохронология и радиоуглерод. Каунас, 1972, с. 27—31.

Клевезаль Г. А., Клейненберг С. Е. Определение возраста млекопитающих по слонистым структурам зубов и кости. М., «Наука», 1967. 144 с.

Клешнин А. Ф., Шульгин И. А. Об оптических свойствах растений.— «Докл. АН СССР», 1959, т. 125, № 5, с. 1158—1161.

Кнорре А. В., Ловелиус Н. В., Норин Б. Н. Ритмические колебания прироста стволовой древесины лиственницы даурской на полярном пределе Ары-Мас (Таймыр).— В кн.: Ритмичность природных явлений. Л., Гидрометеиздат, 1971, с. 87—89.

Козловский Т. Водный обмен растений. М., «Колос», 1969. 247 с.

Коломиец Н. Г. Изучение цикличности массового размножения сибирского шелкопряда в лиственничных лесах Тувы.— В кн.: Лиственница. (Труды СибТИ. Вып. 3). Красноярск, 1968, с. 247—255.

Колчин Б. А. Дендрохронология Новгорода.— «Сов. археология», 1962, № 1, с. 113—139.

Колчин Б. А., Битвинскас Т. Т. О методах и современных проблемах дендрохронологии.— В кн.: Радиоуглерод. Вильнюс, 1971, с. 57—62.

Комин Г. Е. К методике дендроклиматологических исследований.— «Труды Ин-та экол. растений и животных», 1970, вып. 67, с. 234—241.

Комин Г. Е. Влияние климатических и фитоценологических факторов на прирост деревьев в древостоях.— «Экология», 1973, № 1, с. 74—83.

Кондаков Ю. П. К изучению периодичности вспышек массового размножения сибирского шелкопряда.— В кн.: Исследования по защите лесов Сибири. М., «Наука», 1965, с. 98—111.

Краснобаева К. В. Динамика прироста в толщину древостоев ельника-кисличника в зависимости от климатических факторов.— «Лесоведение», 1972, № 4, с. 51—56.

Латин Ю. И. Закономерности динамики популяций рыб в связи с длительностью их жизненного цикла. М., «Наука», 1971. 173 с.

Лисеев А. С. Влияние осадков и грунтовых вод на рост сосны в Бузулукском бору.— «Докл. ВАСХНИЛ», 1970, № 6, с. 14—15.

Лобжанидзе Э. Д. Камбий и формирование годичных колец древесины. Тбилиси, Изд-во АН ГССР, 1961. 159 с.

Лобжанидзе Э. Д. Влияние климатических факторов на образование ложных колец древесины в Закавказье.— В кн.: Дендроклиматохронология и радиоуглерод. Каунас, 1972, с. 62—65.

Ловелиус Н. В. Колебания прироста годичных колец ели и лиственницы в Центральной Якутии.— «Изв. Всесоюз. геогр. о-ва», 1972, т. 104. № 3, с. 217—220.

Мелехов И. С., Мелехова Т. А. Влияние осушения болотных сосняков на формирование древесины.— «Изв. высш. учеб. заведений. Лесн. ж.», 1958, № 4, с. 16—28.

Мина М. В., Клевезаль Г. А. Принципы исследования регистрирующих структур.— «Усп. совр. биол.», 1970, т. 70, вып. 3, с. 341—352.

Молчанов А. А. Лес и климат. М., Изд-во АН СССР, 1961. 278 с.

Молчанов А. А. Колебания ширины годичного кольца в лесотундре Мурманской области.— В кн.: Дендроклиматохронология и радиоуглерод. Каунас, 1972, с. 94—97.

Молчанов А. А., Смирнов В. В. Изучение прироста главнейших древесных пород. М., «Наука», 1967. 95 с.

Москалева В. Е. Методика исследования строения древесины в отраженном свете.— «Труды Ин-та леса АН СССР», 1949, т. 4, с. 80—84.

Москалева В. Е. Строение древесины и его изменение при физических и механических воздействиях. М., Изд-во АН СССР, 1957. 166 с.

Москалева В. Е. О формировании трахенд сосны.— «Труды Ин-та леса АН СССР», 1958, т. 37, с. 254—265.

Нарышкин М. А., Смирнов В. В. Прибор для определения прироста деревьев.— «Лесное хозяйство», 1959, № 7, с. 76.

Новрузова З. А. Строение и свойства древесины главнейших лесных пород Азербайджана в связи с условиями произрастания. Баку, Изд-во АН АзССР, 1965. 208 с.

Пугачев П. Г. Влияние климатических факторов на динамику годичного прироста лиственницы Сукачева (*Larix sukaczewii* Dylis.) в степном Зауралье.— «Изв. высш. учеб. заведений. Лесн. ж.», 1972, № 3, с. 25—29.

Раскатов П. Б. Ход прироста древесины дуба в течение вегетационного периода в различных экологических условиях.— «Науч. зап. Воронеж. лесохоз. ин-та», 1946, т. 9.

Раскатов П. Б. К вопросу о формировании годичных колец древесины дуба.— В кн.: Науч. труды Воронеж. лесохоз. ин-та. М.—Л., 1948, т. 10, с. 66—69.

Раскатов П. Б. О приросте древесины за вегетационный период.— «Природа», 1951, № 7, с. 63—65.

Рвачев В. П., Гуминецкий С. Г., Сахновский М. Ю. Оптические параметры листьев растений в спектральном интервале 235—1000 мкм.— «Биофизика», 1965, т. 4, № 10, с. 658—664.

Рожков А. С. Массовое размножение сибирского шелкопряда и меры борьбы с ним. М., «Наука», 1965. 179 с.

Рудаков В. Е. О методике изучения влияния колебаний климата на ширину годичных колец деревьев.— «Бот. ж.», 1958, т. 43, № 12, с. 1709—1712.

Рудаков В. Е. Прирост деревьев и элементы климата.— «Докл. АН СССР», 1961, т. 137, № 4, с. 984—985.

Самцов А. С. Влияние осадков и температуры воздуха на сложение годичных слоев дуба черешчатого.— В кн.: Флористические и геоботанические исследования в Белоруссии. Минск, «Наука и техника», 1970.

Сидельник Н. А. Исследование сезонного «прироста» ствола по окружности в лесах степной зоны.— В кн.: Проблемы ботаники. Т. 10. Л., «Наука», 1968, с. 120—123.

Сидько Ф. Я., Терсков И. А. Оптическое изучение концентрации красителей в биологических рассеивающих средах.— «Изв. СО АН СССР», 1961, вып. 3, с. 75—81.

Синнот Э. Морфогенез растений. М., ИЛ, 1963. 603 с.

Сладнев А. П. Влияние биологических особенностей сосновых насаждений и азотного удобрения на формирование годичных колец.— «Изв. высш. учеб. заведений. Лесн. ж.», 1972, № 6, с. 69—74.

Смирнов В. В. Сезонный рост главнейших древесных пород. М., «Наука», 1964. 167 с.

Спиров В. В., Терсков И. А. Микрофотометрический анализатор древесины.— «Лесоведение», 1973, № 5, с. 63—68.

Стрекаловский Н. И. Физико-механические свойства древесины северной ели.— «Труды Ин-та леса АН СССР», 1949, т. 4, с. 102—107.

Тарасов А. И. Об изменчивости годичного прироста ели по толщине в связи со степенью угнетения деревьев и колебаниями погодных условий.— «Лесоведение», 1968, № 2, с. 24—31.

Фильрозе Е. М., Шмелькова Т. А. Динамика роста деревьев и некоторые приемы ее математического описания.— «Экология», 1971, № 2, с. 15—26.

Чугунова Н. И. Руководство по изучению возраста и роста рыб. М., «Наука», 1959. 164 с.

Шиятов С. Г. К методике расчета индексов прироста деревьев.— «Экология», 1970, № 3.

Шиятов С. Г. Дендрохронология, ее принципы и методы.— «Записки Свердлов. отд. Всесоюз. бот. о-ва», вып. 6, 1973, с. 53—81.

Шпалте Э. П. Выравнивание рядов ширины годичных колец в дендрохронологических исследованиях.— «Latv. PSR. Zinatnu Acad. vestis» (Изв. АН ЛатвССР), 1971, № 11, с. 29—35.

Шулман Э. Годичные кольца у деревьев как свидетельство изменений климата.— В кн.: Изменения климата. М., Изд-во Иностран. лит., 1958, с. 234—244.

Шульгин И. А., Хазанов В. С., Клешин А. Ф. О характере отражения лучистой энергии в зависимости от строения листа.— «Докл. АН СССР», 1960, т. 104, № 2, с. 471—474.

Шульгин И. А., Хазанов В. С., Ржанова Т. Б. О соотношении поверхностной и глубинной компонент света, отраженного листьями растений.— «Науч. докл. высш. школы. Биол. науки», 1962, № 2, с. 133—136.

Щетинин Ю. И., Исаева Л. Н. Свойства древесины как поглотителя гамма-(рентгеновского) излучения.— В кн.: Исследование свойств древесины и древесных материалов. Красноярск, 1969, с. 7—19.

Яценко-Хмелевский А. А. Основы и методы анатомического исследования древесины. М., Изд-во АН СССР, 1954. 338 с.

Alan G., Harper B. A. Defoliation: its effect upon the growth and structure of the wood of Larix.— «Ann. Bot.», 1913, v. 27, N 58.

Amos G. L., Bisset I. J. W., Dadswell H. E. Wood structure in relation to growth in *Eucalyptus gigantea* Hook. F.— «Aust. J. Sci. Res. B. Biol. Sci.», 1950, v. 3, N 4, p. 393—413.

Andre H. Über die Ursachen des Periodischen Wachstums des Stammes.— «Z. Bot.», 1920, N 12, S. 177—218.

Balatinecz J. J., Kennedy R. W. Mechanism of earlywood—latewood differentiation in *Larix desidua*.— «TAPPI», 1968, N 51, p. 414—422.

Benjamin D. M. The biology and ecology of the red-headed pine sawfly.— «USDA Tech. Bull.», N 1118, 1955.

Bormann F. H., Kozlowski T. T. Measurement of tree ring growth with dial gage dendrometer and vernier tree ring bands.— «Ecology», 1962, v. 43, p. 289—294.

Cameron J. F., Berry P. F., Phillips E. W. J. The determination of wood density using beta rays.—“Holzforschung”, 1959, v. 13, N 3, p. 78—84.

Daubenmire R. H., Deters M. E. Comparative studies of growth in deciduous and evergreen trees.—“Bot. Gaz.”, 1947, v. 109, p. 1—12.

Dils R. E., Day M. W. The effect of precipitation and temperature upon the radial growth of red pine.—“Amer. Midl. Nat.”, 1952, v. 48, p. 730—734.

Douglass A. E. Climatic cycles and tree growth. V. I. Washington. Carneque Inst. Wash. Publ., 1919. 116 p.

Douglass A. E. Evidence of climatic effects in the annual rings of tress.—“Ecology”, 1920, v. 1, N 1, p. 24—32.

Douglass A. E. Climatic cycles and tree growth. V. II. Washington, Carneque Inst. Wash. Publ., 1928. 166 p.

Douglass A. E. Crossdating in dendrochronology.—“J. Forestry”, 1941, v. 39, N 10, p. 525—531.

Eklund B. Skogsforskningsinstitutets srrings matningsmaskiner. Derastillkomst, konstruktion och användning.—“Medd. Stat. Skogsforskningsinstitut”, 1950, v. 38, N 5. 77 p.

Eklund B. Om granens arsping svaiaia tioner inom mellestra Norraldd och deras samband med klimatet.—“Medd. Stat. Skogsforskningsinstitut”, 1958, v. 47, N 1, p. 1—63.

Elliot G. K., Brook S. E. G. Microphotometric technique for growthring analysis.—“J. Inst. Wood Sci.”, 1967, v. 18.

Friesner R. C. Dendrometer studies of five species of broad-leaf trees in Indiana.—“Butler Univ. Bot. Stud.”, 1942, v. 5, p. 160—172.

Friesner R. C. Some aspects of tree growth.—“Proc. Ind. Acad. Sci.”, 1943, v. 52, p. 36—44.

Fritts H. C. Radial growth of beech and soil moisture in a Central Ohio forest during the growing season of 1952.—“Ohio J. Sci.”, 1956, v. 56, p. 17—28.

Fritts H. C. An analysis of radial growth of beech in a Central Ohio forest during 1954—1955 years.—“Ecology”, 1958, v. 39, N 4, p. 705—720.

Fritts H. C. An approach in dendroclimatology: screening by means of multiple regression techniques.—“J. Geophys. Res.”, 1962, v. 67, N 4, p. 1413—1420.

Fritts H. C. Growth-rings of trees: their correlation with climate.—“Science”, 1966, v. 154, N 3752, p. 973—979.

Giddings J. L. Jr. Development of tree-ring dating as an archeological aid.—In: Tree Growth. N. Y., Acad. Press, 1962.

Glock W. S. Tree growth and rainfall — a study of correlation and methods.—“Wash. Smithsonian Misc. Coll.”, 1950, v. 111, N 18, 47 p.

Glock W. S. Growth rings and climate.—“Bot. rev.”, 1955, v. 21, N 1—3, p. 73—188.

Glock W. S., Douglass A. E., Pearson G. A. Principles and methods of tree-ring analysis. Washington, Carneque Inst. Wash. Publ., 1937, N 486. 100 p.

Glock W. S., Studhalter R. A., Agerter S. R. Classification and multiplicity of growth layers in the branches of trees at extreme lower forest border.—“Wash. Smithsonian Misc. Coll.”, 1960, v. 140, N 1, 294 p.

Green H. V., Worrall J. Wood quality studies. I. A scanning microphotometer for automatically measurement and recording certain wood characteristics.—“TAPPI”, 1964, v. 47, N 7, p. 419—427.

Haasis F. W. Diametral changes in tree trunks. Washington, Carneque Inst. Wash. Publ., 1934, N 450. 103 p.

Harris E. H. The effect of rainfall on the latewood of scots pine and other conifers in East Anglia.—“Forestry”, 1955, v. 28, p. 136—140.

Harris J. M. The use of beta rays in determining wood properties.—“N. Z. J. Sic.”, 1969, v. 12, N 2, p. 396—451.

Harris J., Polge H. A comparison on X-ray and beta-ray techniques for measuring wood density.—“J. Inst. Wood Sci.”, 1967, v. 18, N 4, p. 34—42.

Henhappl G. Radialzuwachs von Waldbäumen im Jahresablauf und Witterung.— "Meteorol. Rundschau", 1969, Bd 22, N 1, S. 3—7.

Huber B. Beiträge zur Methodik der Jahrringschronologie.— "Holzforschung", 1952, Bd 6, N 3, S. 33—37.

Hustich I. The Scots pine in northernmost Finland and its dependence on climate in the last decades.— "Acta Bot. Fenn.", 1948, N 42, p. 1—75.

Jackson L. W. Radial growth of forest trees in the Georgia Piedmont.— "Ecology", 1952, v. 33, N 3, p. 336—341.

Jazewitsch W. Zur Klimatologischen Auswertung von Jahrrings Kurven.— "Forstwiss. CBL", 1961, Bd 80, N 5-6, S. 175—190.

Jones F. W., Parker M. L. G. S. C. tree-ring scanning densitometer and data acquisition system.— "Tree-Ring Bull.", 1970, N 30, p. 23—31.

Kawaguchi M., Nakamura G. Study on the photo-electric analysis of annual ring structure.— "J. Japan. Wood. Res. Soc.", 1968, v. 14, N 4, p. 181—190.

Kern K. G., Moll W. Der jahreszeitliche Ablauf des Dickenwachstums von Fichten verschiedener Standorte im Trockenjahr 1959.— "Allg. Forst- und Jagdztg.", 1960, v. 131, N 5, p. 97—116.

Klebs G. Über das Treiben der Einheimischen Baume Speziell der Buche.— "Abh. Heidelberger Akad. Wiss. Math.-nat.", 1914, Bd 3, S. 1—114.

Koch H. G. Jahresringauszahlungen an Waldbäumen zur Nachweis Witterungsbedingter Zuwachsschwankungen.— "Ann. Meteorol.", 1957, Bd. 8, N 1—2, S. 21—33.

Kozłowski T. T. The growth and development of trees. Vol. II. Cambial growth, root growth and reproductive growth. N. Y.—L., Acad. press., 1971.

Kozłowski T. T., Peterson T. A. Seasonal growth of dominant, intermediate and suppressed red pine trees.— "Bot. Gaz.", 1962, v. 124, p. 146—154.

Kozłowski T. T., Winget C. H. Diurnal and seasonal change in radii of tree stems.— "Ecology", 1964, v. 45, N 1, p. 149—154.

Kozłowski T. T., Winget C. H., Torrie J. H. Daily radial growth of oak in relation to maximum and minimum temperature.— "Bot. Gaz.", 1962, v. 124, p. 9—17.

Kraus J. F., Spurr S. H. Relationship of soil moisture to the spring wood — summer wood transition in South Michigan red pine.— "J. Forestry", 1961, v. 59, p. 510—511.

Ladefoged K. The periodicity of wood formation.— "Det. Kongel. Danske Vidensk. Selsk. Biol. Skrift", 1952, v. 7, N 3, p. 1—98.

Larson P. P. A physiological consideration of springwood — summerwood transition in red pine.— "Forest. Sci.", 1960, v. 6, p. 110—122.

Larson P. P. The indirect effect of photoperiod on tracheid diameter in red pine.— "Amer. J. Bot.", 1962a, v. 49, p. 132—137.

Larson P. P. Auxin gradient and the regulation of cambial activity.— In: Tree Growth. N. Y., Ronald press, 1962b, p. 97—117.

Larson P. P. Some indirect effects of environment on wood formation.— In: Formation of Wood in Forest Trees, N. Y.—L., Acad. press, 1964, p. 345—365.

Leikola M. The effect of some climatic factors on the daily hydrostatic variations in stem thickness of scots pine.— "Ann. Bot. Fenn.", 1969a, v. 6, N 2, p. 174—181.

Leikola M. The influence of environmental factors on the diametral growth of forest trees. Auxanometric study.— "Acta For. Fenn.", 1969b, N 92, 144 p.

Lutz K. G. Beiträge zur Physiologie der Holzgewächse. Berlin, 1895.

MacDougal D. T. Studies in tree growth by the dendrographic method. Washington, Carneque Inst. Wash. Publ., 1936, N 462, 256 p.

MacDougal D. T. Tree growth. Leiden, Chronica Botanica, 1938. 240 p.

Marian J. E., Stumbo D. A. A new method of growth ring analysis and determination of density by surface texture measurements.— "Forest Sci.", 1960, v. 6, N 3, p. 276—291.

McGinnies W. G. Dendrochronology.—"J. Forestry", 1963, v. 61, N 1, p. 5—12.

Mikola P. Temperature and tree growth near the northern timber line.—In: Tree growth. V. 7. Ronald press, 1962, p. 265—274.

Mott D. G., Nairn L. D., Cook J. A. Radial growth in forest trees and effects of insect defoliation.—"Forest Sci.", 1957, v. 3, N 3, p. 286—304.

Mozina I. Über den Zusammenhang Zwischen Jahrringbreite und Raumdicke bei Roulasienholz.—"Holz. Roh. und Werkstoff.", 1960, Bd 18, N 11, S. 409—413.

Ording A. Annual-ring analysis and dendro-chronology.—"Medd. Norske Skogforsoksvesen", 1941, v. 25, p. 101—354.

Parker M. L., Henoch W. E. S. The use of Engelmann spruce latewood density for dendrochronological purposes.—"Canad. J. Forest Res.", 1971, v. 1, N 2, p. 90—98.

Parker M. L., Jozsa L. A. X-ray scanning machine for tree-ring width and density analysis.—"Wood and Fiber", 1973, v. 5, N 3, p. 192—197.

Parker M. L., Meleskie K. P. Preparation of X-ray negatives of tree-ring specimen for dendrochronological analysis.—"Tree-Ring Bull.", 1970, N 30, p. 11—22.

Parker M. L., Schoorlemmer J., Carver L. J. Computerized scanning densitometer for automatic recording of tree-ring width and density data from X-ray negatives.—"Wood and Fiber", 1973, v. 5, N 3, p. 237—248.

Paul B. N. Wood quality in relation to site quality of secondgrowth Douglass-fir.—"J. Forestry", 1950, v. 48, p. 175—179.

Paul B. N., Marts R. O. Controlling the proportion of summerwood in longleaf pine.—"J. Forestry", 1931, v. 29, p. 784—796.

Paul B. H., Smith D. M. Summary on growth in relation to quality of southern yellow pine.—"US Forest Prod. Lab. Res.", Wisconsin, Madison, 1950, D. 1751.

Pearson F. G. O., Fielding A. H. Some properties of individual growth rings in European larch and Japanese larch and their influence upon specific gravity.—"Holzforschung", 1961, v. 15, N 3, p. 82—89.

Pechmann H. Die Auswirkung der Wuchsgeschwindigkeit auf die Holzstruktur und die Holzeigenschaften Reiner Baumarten.—"Schweiz. Z. Forstwesen", 1958, Bd 109, N 11, S. 615—647.

Phillips E. W. J. The beta-ray method of determining the density of wood and the proportion of summer wood.—"J. Inst. Wood Sci.", 1960, N 5, p. 16—27.

Phillips E. W. J., Adams E. H., Hearman R. P. S. The measurement of density variation within the growth rings in thin section of wood using beta particles.—"J. Inst. Wood Sci.", 1962, N 10, p. 11—28.

Polge H. L'analyse densitometrique de cliches radiographiques.—"Ann. Ecole nat. caux et forets et Stat. rech. et experiences", 1963, v. 20, N 4, p. 531—581.

Polge H. Le bois juvenile des coniferes.—"Rev. Forest Franc.", 1964, v. 16, N 6, p. 474—505.

Polge H. Etablissement des courbes de variation de la densite du bois par exploration densitometrique de radiographies diechantillons preleves a la tariere sur des arbres vivants. Application dans les domaines technologique et physiologique.—"Ann. Sci. Forest", 1966, v. 23, N 1. 215 p.

Polge H. Tests precoces de la qualite du bois sur 25 provenances d'Abies grandis.—"Ann. Sci. Forest", 1968, v. 25, N 1, p. 3—23.

Polge H. The use of X-ray densitometric methods in dendrochronology.—"Tree-Ring Bull.", 1970, N 30, p. 1—10.

Polge H., Keller R. La xylochronologie, perfectionnement logique de la dendrochronologie.—"Ann. Sci. Forest", 1971, v. 26, N 2, p. 225—256.

Reimer R. W. Growth correlation in five species of deciduous trees.—"Butler Univ. Bot. Stud.", 1949, v. 9, p. 43—59.

Rendle B. J., Phillips E. W.-J. The effect of rate of growth (ring width) on the density of softwoods.—"Forestry", 1958, v. 31, N 2, p. 113—120.

Ruden T. A variation of the methods employed in dendrochronology and annual ring analysis.—"Medd. Norske Skogforsoksvesen", 1945, v. 9, N 2, p. 255—266.

Russow E. Über die Entwicklung des Hoftüpfels, der Membran der Holzzellen und des Jahresringes bei den Abietineen, in erster Linie von *Pinus silvestris* L.—In Sep. Abdr. aus Sitzungsber. Dorpater Naturforscher Gesellschaft, 1881, S. 109—158.

Schove D. J. Tree rings and climatic chronology.—"Ann. N. Y. Acad. Sci.", 1961, v. 95, N 1, p. 605—622.

Schulman E. Tree-ring indices of rainfall, temperature and river flow.—In: Compendium Meteorology. N. Y., Amer. Meteor. Soc., 1951, p. 1024—1029.

Schulman E. Dendroclimatic changes in semiarid America. Tucson, Arizona, Univ. Arizona Press, 1956, 142 p.

Smith D. M., Wilsie M. C. Some anatomical responses of loblolly pine to soil-water deficiencies.—"TAPPI", 1961, v. 44, p. 179—185.

Spalte E. Jauna ierice koku gadskartu platuma merisanai.—"Jana kais mezsaimn.", 1972, N 14, p. 51—53.

Stark R. W., Cook J. A. The effect of defoliation by the longepole needle miner.—"Forest Sci.", 1957, v. 3, p. 376—395.

Studhalter R. A. Tree growth. I. Some historical charters.—"Bot. Rev.", 1955, v. 21, N 1—3, p. 1—72.

Trendelenburg R. Das Holz als Rohstoff. München—Berlin, Lemann, 1939, 435 S.

Vins B. Foundation, methods and use of tree ring analysis on cores extracted by an increment borer.—In: Funct. Terrestr. Ecosyst. Primary Prod. Level., P., 1968, p. 219—227.

Vyskot M., Wolf J., Mourek D. Pstroj k mereni vrstveneho materialu. Pat. ChSSR, 1969, č.42, b 13 (G 01 b 5/08), N 141591.

Walter H. Die Klimatogramme als Mittel zur Beurteilung der Klimaverhältnisse für Ökologische Vegetationskundliche und Landwirtschaftliche Zwecke.—"Deutsch. Bot. Ges.", 1955, Bd 68, N 8.

Weck J. Anwendung von Wuchsgesetzen als Methode der Forstlichen Zuwachsforschung.—"Allg. Forstzeitschrift", 1953, N 4. S. 39—43.

Wilhelmi T. Ein Testversuch über die Abhängigkeit des Dickenwachstums der Bäume von der Globalstrahlung und Lufttemperatur.—"Allg. Forst- u. Jagtztg.", 1959, Bd 130, S. 204—209.

Williams Jr. C. B. Spruce budworm damade symptoms related to radial growth of grand fir, Douglas-fir, and Engelmann spruce.—"Forest Sci.", 1967, v. 13, p. 274—285.

Winget C. H., Kozlowski T. T. Seasonal basal area growth as an expression of competition in northern hardwood.—"Ecology", 1965, v. 46, N 4, p. 786—793.

Wodzicki T. J. Investigations on the kind of *Larix polonica* R. wood formed under various photoperiodic conditions. II. Effect of different lighth conditions on wood formed by seedlings growed in greenhouse.—"Acta Soc. Bot. Polon.", 1961, t. 30, s. 111—131.

Wodzicki T. J. Annual ring of wood formation and seasonal changes of natural growth inhibitors in larch.—"Acta Soc. Bot. Polon.", 1965, t. 34, N 1, s. 117—151.

Zahner R., Lotan J. E., Baughman W. D. Earlywood-latewood features of redpine growth under simulated drought and irrigation.—"Forest Sci.", 1964, v. 10, N 3, p. 361—370.

Zelawski W. Dalsze badania reakcji fotoperiodycznej siewek modrzewia (*Larix europea* D. C.)—"Acta Soc. Bot. Polon.", 1957, t. 26, s. 79—103.

Введение	3
Глава I. <i>Рост деревьев и формирование годичных колец</i> . . .	6
Изменчивость ширины годичных колец	—
Рост в толщину — индикатор изменения климатических условий прошлых лет	8
Сезонный рост и формирование годичных колец	11
Особенности строения годичных колец и условия роста деревьев	13
Физические методы выявления морфологической неод- нородности годичных колец	17
Глава II. <i>Микрофотометрический метод исследования годичных колец древесных растений</i>	22
Объекты и методика исследования	—
Исследование на микрофотометрическом анализаторе Связь рефлектограмм годичных колец с распределением поверхностной пористости и доли плотной массы древесины	26
Анализ уравнения, выражающего зависимость фотомет- рической и анатомической характеристик	31
Распределение пористости и плотности древесины в го- дичных кольцах	34
Глава III. <i>Связь рефлектограмм с характером и скоростью сезон- ного роста дерева</i>	39
Сезонный рост в толщину и рефлектограммы	40
Исследование отклонений в водном режиме дерева по рефлектограммам	44
Обсуждение результатов	46
Глава IV. <i>Исследование экологических условий роста дерева с по- мощью рефлектограмм</i>	52
Прирост древесины и формирование специфической структуры годичного кольца	53
Рефлектограммы и морфологические особенности годич- ных колец в связи с динамикой метеорологических элементов	55
Дендрохронологические характеристики фотометрических кривых	64
Рефлектограммы роста дерева и структура годичных колец в период нападения вредителей	68
Обсуждение результатов	78
Заключение	82
Литература	86