



Институт леса Карельского научного центра РАН

ЗАВИСИМОСТЬ ФОРМИРОВАНИЯ ЯДРОВОЙ ДРЕВЕСИНЫ У СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ ОТ ВОЗРАСТА КАМБИЯ В ДИАПАЗОНЕ ЛЕСОРАСТИТЕЛЬНЫХ УСЛОВИЙ



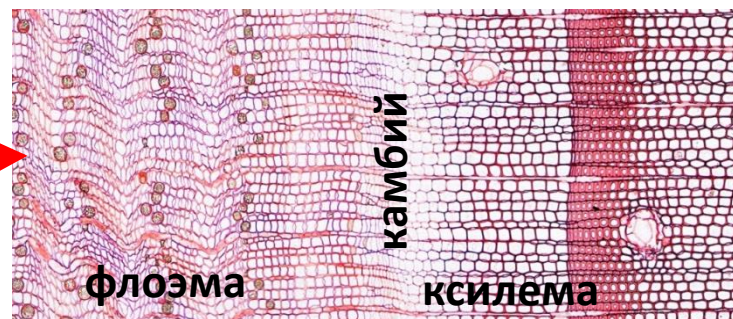
Российский
научный фонд



*Галибина Н.А., Мошников С.А., Тарелкина Т.В., Никерова К.М., Ромашкин И.В., Мощенская Ю.Л., Афошин Н.В.,
Геникова Н.В., Ершова М.А., Корженевский М.А., Мошкина Е.В., Серкова А.А., Софронова И.Н., Чирва О.В.,
Бородина М.Н., Иванова Д.С., Коржова М.А., Семенова Л.И.*



Все многообразие структурных элементов коры / древесины образуется в результате делений стволовых клеток латеральной меристемы (камбия) и последующей дифференциации их производных.



Тип клеток камбия	Флоэма	Ксилема
Веретеновидные	Ситовидные клетки	Трахеиды
	Аксиальная паренхима	Паренхима смоляных ходов
Лучевые	Паренхимные клетки радиальных лучей	

Гибель паренхимных клеток заболонной древесины (SW) и формирование ядровой древесины (HW)



Живые клетки паренхимы участвуют в дыхательных процессах, обеспечивают запасание питательных веществ и передвижение их по проводящим тканям растения. Выявление доли функционально активной SW в общей биомассе ствола необходимо для крупномасштабных оценок дыхания и транспирации древесных растений.

HW определяет устойчивость дерева к погодным воздействиям (штормовые ветра) и качество древесины (влажность, цвет, устойчивость к биodeградации).

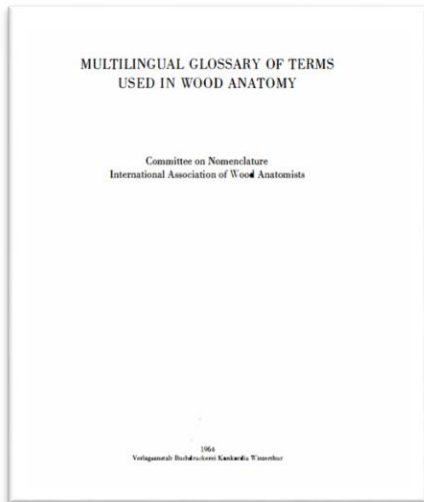


- В отечественной древесиноведческой литературе редко употребляется деление древесины в рамках одного ствола на заболонную и ядровую.
- В работах русских исследователей, специалистов по древесиноведению, таких как С.И. Ванин, Л.М. Перелыгин, Б.Н. Уголев говорится о делении пород на ядровые – породы деревьев у которых наблюдается потемнение центральной части древесины, спелодревесные – породы у которых центральная часть древесины не отличается по цвету, но имеет меньшую влажность, и заболонные породы, у которых центральная часть древесины не отличается ни по цвету, ни по влажности.
- Авторами подчеркивается возможность единого характера образования ядровой древесины, которая может быть выражена в разной степени. Отмечается, что каждое дерево проходит путь образования спелой древесины, которая у некоторых может быть четко оформлена, образуя ядро

Ванин С. И. Древесиноведение / Ленинград гослестехиздат, 1940.

Иванов Л. А. Анатомия растений / Ленинград гослестехиздат, 1939. С. 83-96.

Уголев Б. Н. Древесиноведение и товароведение коммерческих пород: учеб. пособие к проведению лабораторной работы для студентов по спец. 022900 / Б. Н. Уголев; МГУЛ. М.: Изд-во МГУЛ, 2004. 76 с.



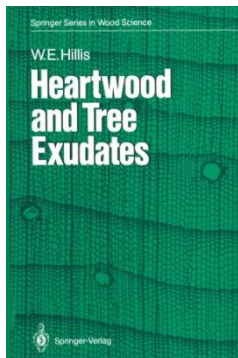
- Первые четкие определения заболонной (**sapwood, SW**) и ядровой (**heartwood, HW**) появились в 1964 году в IAWA. (IAWA Committee Multilingual glossary of terms used in wood anatomy. Committee on nomenclature)

Heartwood. (44) – The inner layers of wood which, in the growing tree, have ceased to contain living cells and in which the reserve materials (e.g. starch) have been removed or converted into heartwood substances. It is generally darker in colour than sapwood, though not always clearly differentiated (→ Wood, intermediate).

Sapwood. (163) – The portion of the wood that in the living tree contains living cells and reserve materials (e.g. starch) (→ Heartwood).

Sapwood, included. (164) – Wood included in the heartwood, having the appearance and properties of sapwood. Living cells are no longer present as in normal sapwood but reserve materials may remain. Syn. *I n t e r n a l s a p w o o d*.

Sapwood, internal. → Sapwood, included.



- В 1987 году вышла книга William E. Hillis «Heartwood and tree exudates», в которой в одной из первых была собрана информация по формированию заболонной и ядровой древесины, показаны различия в химическом составе, а также обращено внимание на свойства древесины в зависимости от соотношения SW и HW.

- В 2002 году PhD Adam M. Taylor с соавторами из университета Орегона (Department of Wood Science and Engineering, Oregon State University, USA) сделали обширный обзор о причинах формирования ядровой древесины, типах ее образования у разных пород, ферментов, которые участвуют в этих процессах [Taylor et al., 2002].



HEARTWOOD FORMATION AND NATURAL DURABILITY—
A REVIEW

Adam M. Taylor†
Ph.D. Student

Barbara L. Gartner†
Associate Professor

and

Jeffrey J. Morrell†
Professor
Department of Wood Science and Engineering
Oregon State University
Corvallis, OR 97331
(Received April 2002)

ABSTRACT

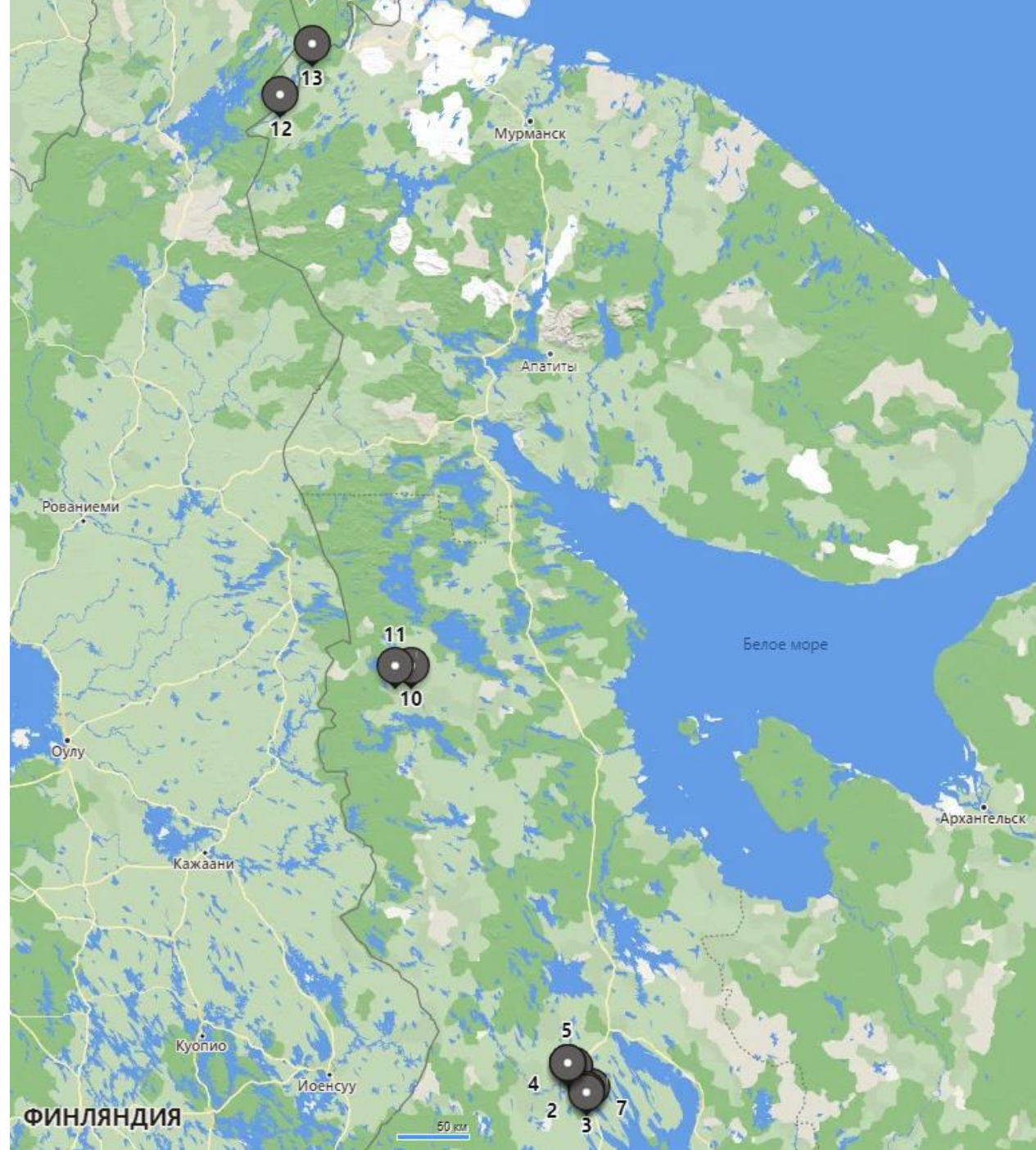




Выявление закономерностей, происходящих в ксилемных производных камбия при формировании ядровой древесины у сосны обыкновенной – одной из основных лесообразующих пород европейской тайги.

В широтном градиенте (средняя подзона тайги – северная подзона тайги – северная граница северной подзоны тайги) создана сеть постоянных пробных площадей (ПП 1-13), состоящая из насаждений разных стадий онтогенеза (15-30 лет, 70-80 лет, 180 лет), произрастающих в широком спектре лесорастительных условий (сосняк черничный (СЧ) – сосняк брусничный (СБ) – сосняк лишайниковый (СЛ)).

Схема расположения ПП 1-9 (средняя подзона тайги), ПП10, 11 (северная подзона тайги) и ПП 12, 13 (северная граница северной подзоны тайги)



Весенний/осенний отбор кернов для их дальнейших морфологических исследований



Отбор кернов с модельных деревьев проводили на разной высоте ствола

Средняя подзона тайги

-на разных этапах онтогенеза в СБ
20 лет (0.3, 1.5 м);
30 лет (0.3, 1.5, 4.5 м)
70-80 лет (0.3, 1.5, 4.5, 7.5, 10.5 м)
180 лет (0.3, 1.5, 4.5, 7.5, 10.5 м)

-в разных типах леса (70-80 лет)
СЧ (0.3, 1.5, 4.5, 7.5, 10.5 м)
СБ (0.3, 1.5, 4.5, 7.5, 10.5 м)
СЛ (0.3, 1.5, 4.5, 7.5 м)

Северная подзона тайги

в СБ
25 лет (0.3, 1.5, 4.5 м);
80 лет (0.3, 1.5, 4.5, 7.5 м)

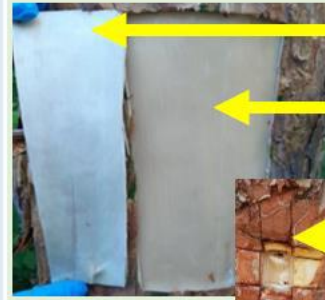
Северная граница северной подзоны тайги

в СБ
15 лет (0.3 м);
80 лет (0.3, 1.5, 3, 4.5, 6, 7 м)

Возраст камбия – количество годичных колец в данном радиальном ряду.

Отбор образцов в период активного камбиального роста

Средняя подзона тайги; СБ 30 лет, СБ 70-80 лет, СБ 180 лет; отбор на высоте 1.5 м



слои флоэмы (камбиальная зона и проводящая флоэма)

слои ксилемы (дифференцирующаяся ксилема и наружные слои прироста ксилемы текущего года)



блоки тканей размерами 1*1*0.8 см для анатомических исследований камбиальной зоны



1 керн для анатомических исследований транзитной зоны (TZ)

5 кернов: делим на заболонную (SW), ядровую (HW) древесину и TZ

Биохимические и молекулярно-генетические исследования:

-флоэма, ксилема, SW, TZ (активность СС, Инв, ФАЛ, ПОД, ПФО, экспрессия генов *BFN*, *BFN1*, *BFN2*, *BFN3*, *CEP*, *MC5*)

-флоэма, ксилема (содержание крахмала, экспрессия генов *PXY*, *WOX4*, *WOXA*, *WOXG*, *WOX13*, *WOX*)

Осенний отбор образцов в период покоя

Северная подзона тайги (СБ 80 лет) и северная граница северной подзоны тайги (СБ 80 лет). Отбор на высоте 1.5 м



1 керн для анатомических исследований транзитной зоны (TZ)

5 кернов: делим на заболонную (SW), ядровую (HW) древесину и TZ

Биохимические и молекулярно-генетические исследования:

- SW, TZ (активность СС, Инв, ФАЛ, ПОД, ПФО, экспрессия генов *BFN*, *BFN1*, *BFN2*, *BFN3*, *CEP*, *MC5*, *PAL*, *CHS*, *CHI1*, *CHI2*, *CHI3*, *F3H*, *FLS*, *DFR*, *STS*, *LAR1*, *LAR2*)

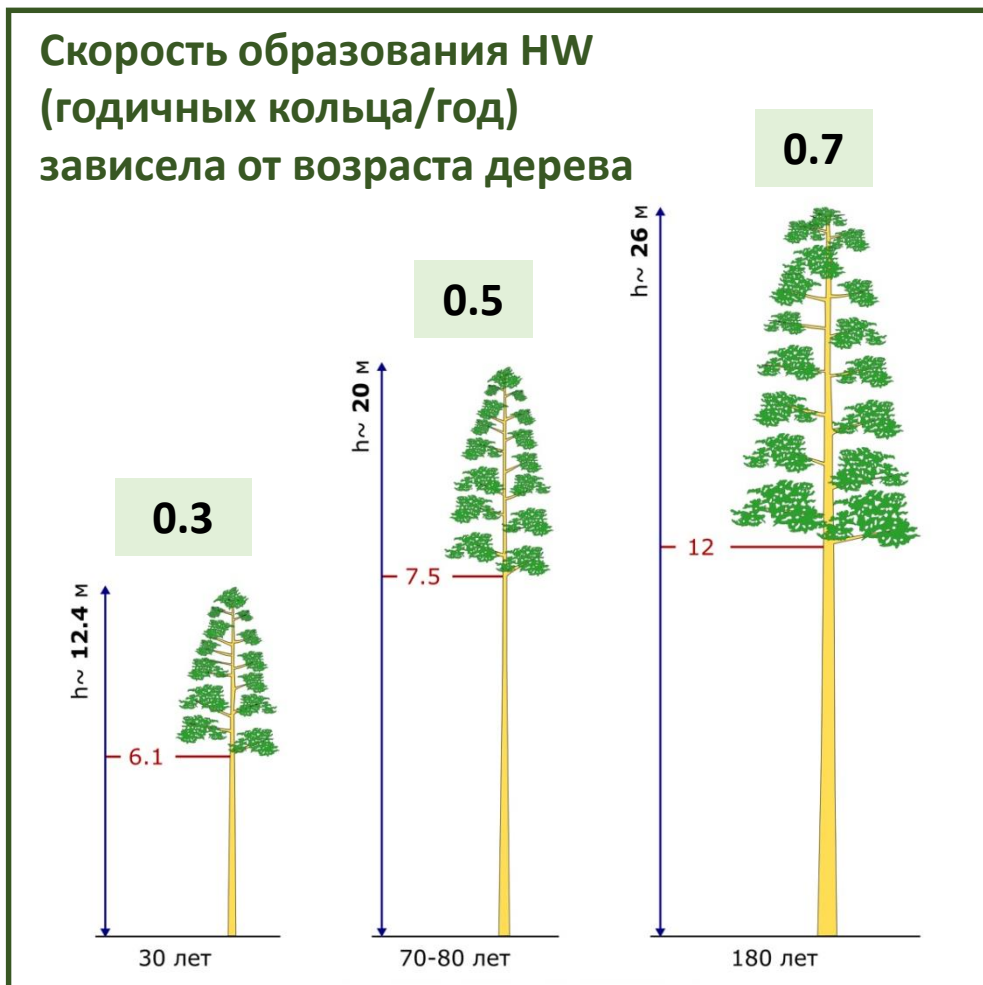
- SW, TZ, HW (содержание крахмала, лигнина, целлюлозы, экстрактивных в-в)



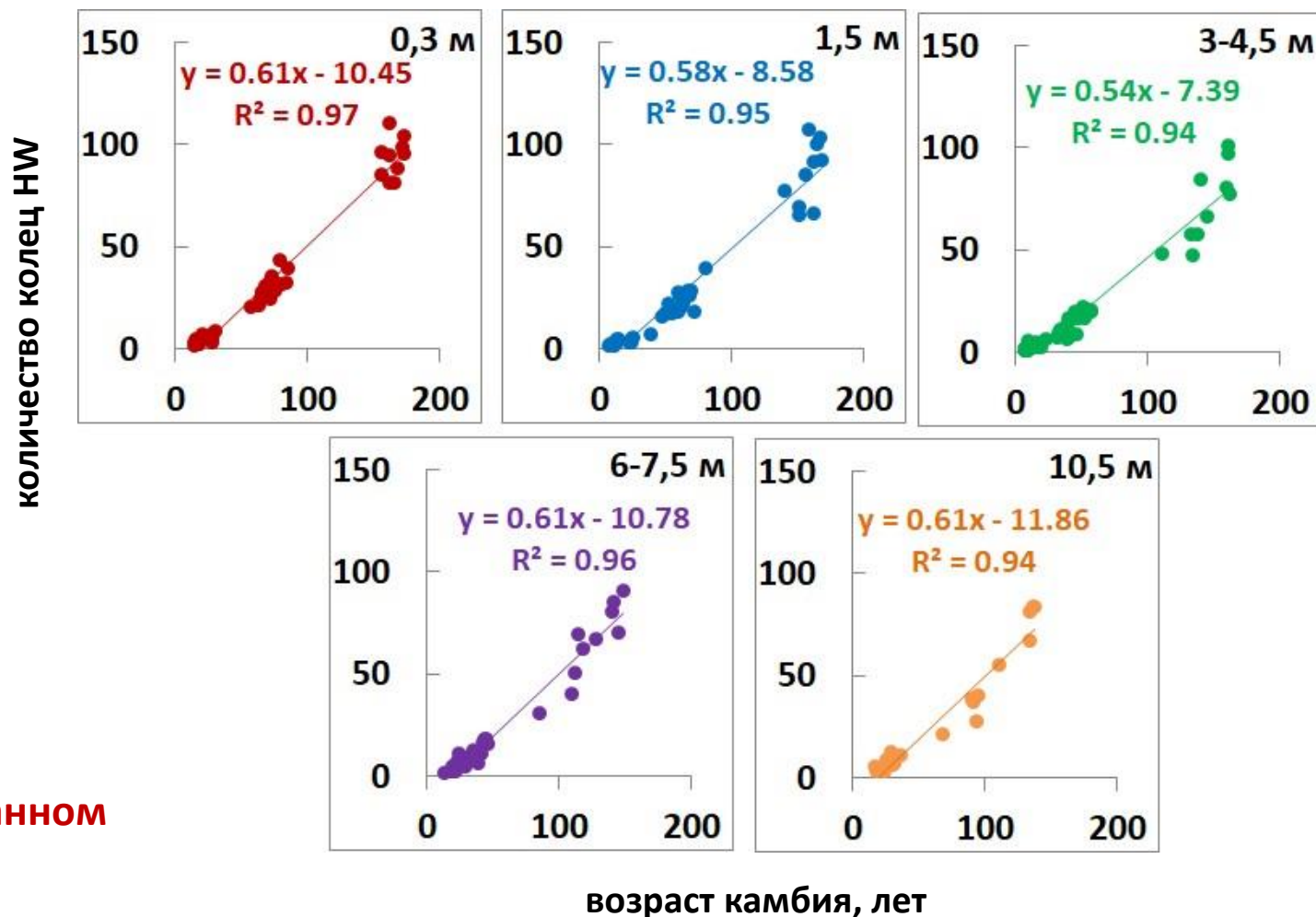
ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ЯДРОВОЙ ДРЕВЕСИНЫ

Интенсивность процесса формирования ядровой древесины в зависимости от возраста дерева и возраста камбия в пределах одного дерева (сосняк брусничный).

Скорость образования НВ
(годовых кольца/год)
зависела от возраста дерева



Зависимость количества колец ядровой древесины (НВ) от возраста камбия (cambium age, CA) по высоте ствола (20-180-летние деревья сосны)



Возраст камбия – количество годовых колец в данном радиальном ряду.



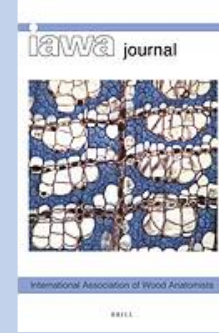
ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ЯДРОВОЙ ДРЕВЕСИНЫ

На основании всего массива данных мы построили модели зависимости количества годичных колец в HW от возраста камбия (C.A.)

$$(HW) = a * (C.A.) + b;$$

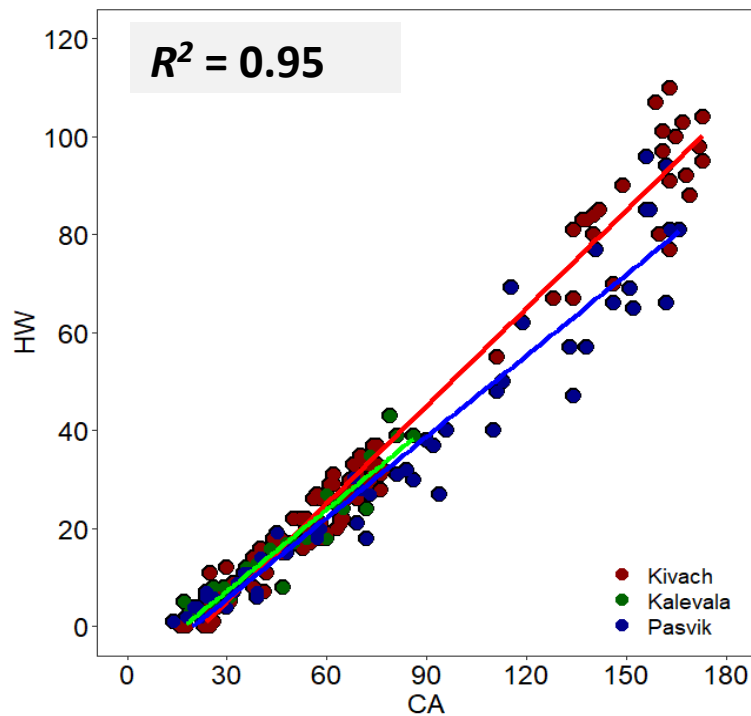
$$\sqrt{HW} = a * \sqrt{C.A.} + b; \quad \lg(HW) = a * \lg(C.A.) + b$$

Проверка разработанных моделей на случайно отобранных деревьях сосны показала их успешность для предсказания количество годичных колец в HW.

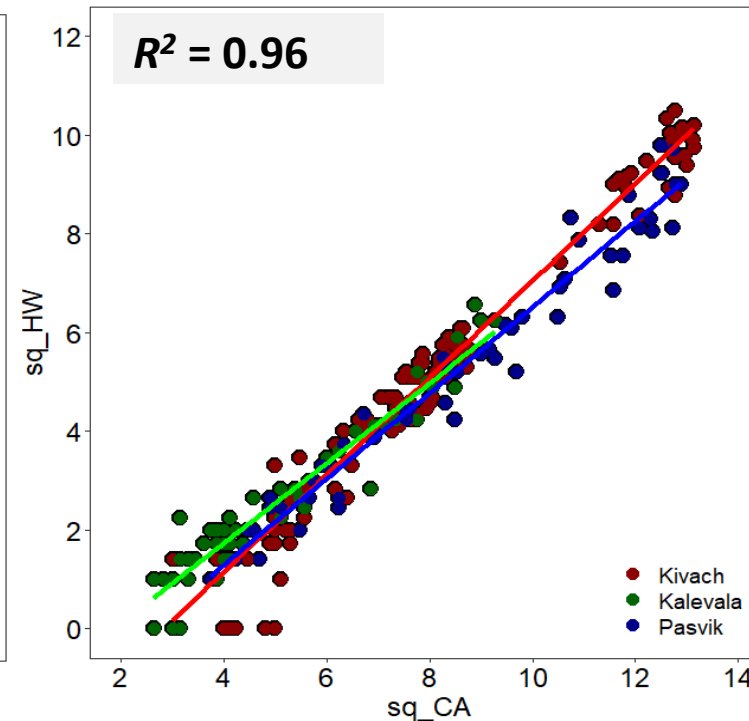


Changes in the intensity of heartwood formation in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) ontogenesis

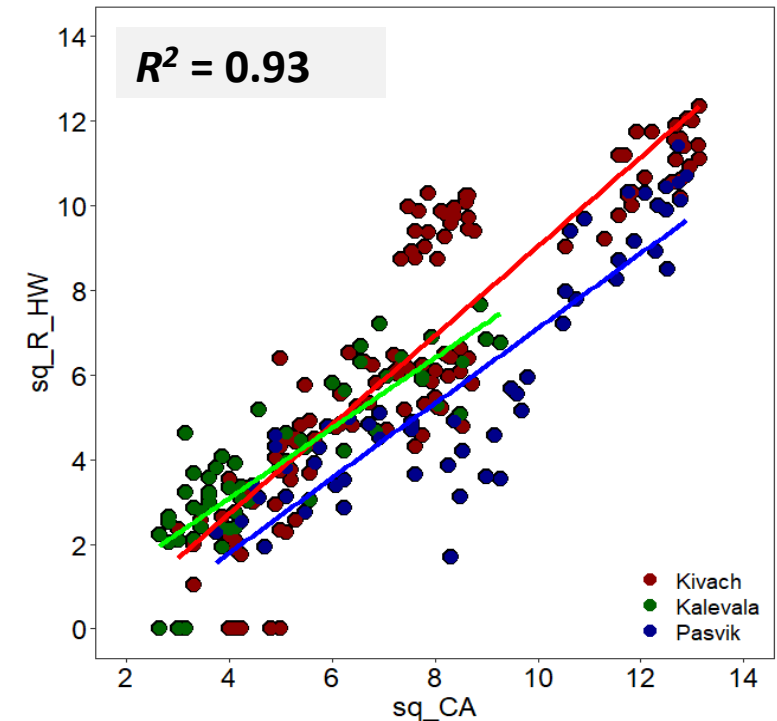
Natalia A. GALIBINA *, Sergey A. MOSHNIKOV, Kseniya M. NIKEROVA, Nikita V. AFOSHIN, Maria A. ERSHOVA, Diana S. IVANOVA, Vladimir A. KHARITONOV, Ivan V. ROMASHKIN, Ludmila I. SEMENOVA, Aleksandra A. SERKOVA and Tatiana V. TARELKINA



$$HW = 0.59 * CA + 9.60$$



$$\sqrt{HW} = 0.90 * \sqrt{CA} - 2.17$$



$$\lg(HW) = 1.55 * \lg(CA) - 1.46$$



ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ЯДРОВОЙ ДРЕВЕСИНЫ

Интенсивность формирования НВ в различных эдафических условиях (70-80-летние сосняки)

Проверка полученных для сосняка брусничного моделей показала их успешность для предсказания количества годичных колец в НВ в сосняке черничном и сосняке лишайниковом.

Камбиальный возраст и количество годичных колец в НВ связаны между собой (для разной высоты ствола в пределах одного дерева, для деревьев разного возраста, для разных лесорастительных условий).

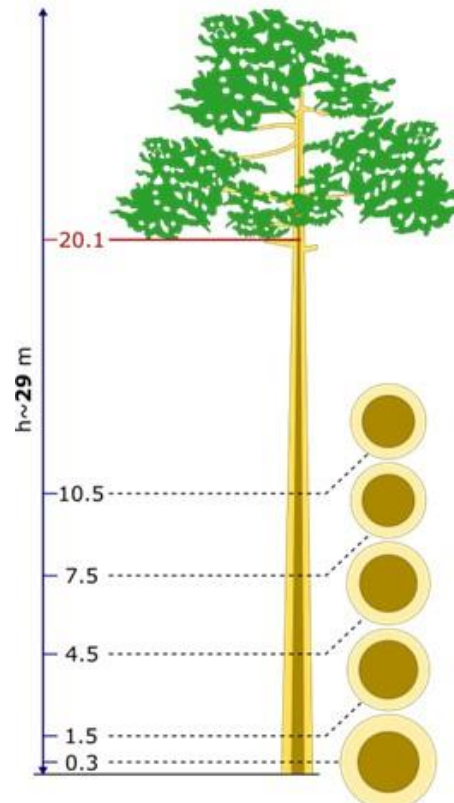
Из полученных данных следует важный биологический вывод: образование ядровой древесины, в большей степени, определяется количеством годичных колец в радиальном ряду ксилемы, то есть неразрывно связано со старением камбиальных клеток.

0.54

max (1.5-4.5 м) – 1

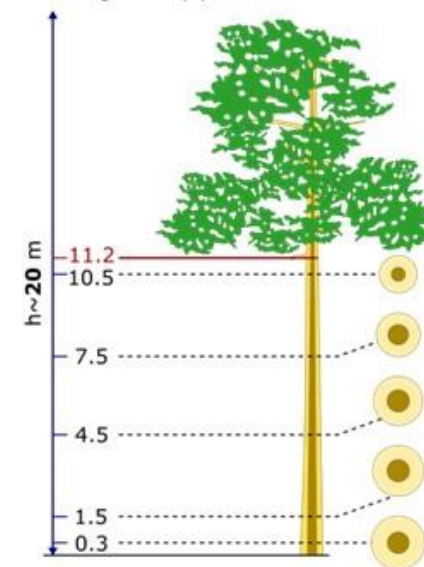
min (4.5-10.5 м) – 0.32

Blueberry pine forest



0.5

Lingonberry pine forest

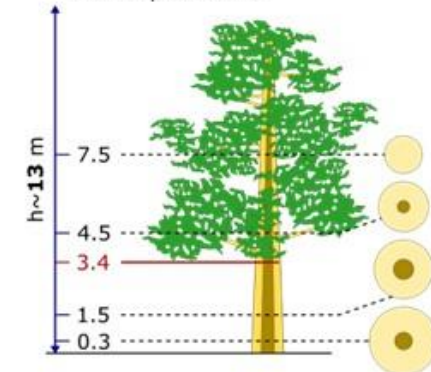


Скорость образования НВ (годичных кольца / год)

0.56

max (1.5-4.5 м) – 0.68

Lichen pine forest



forests



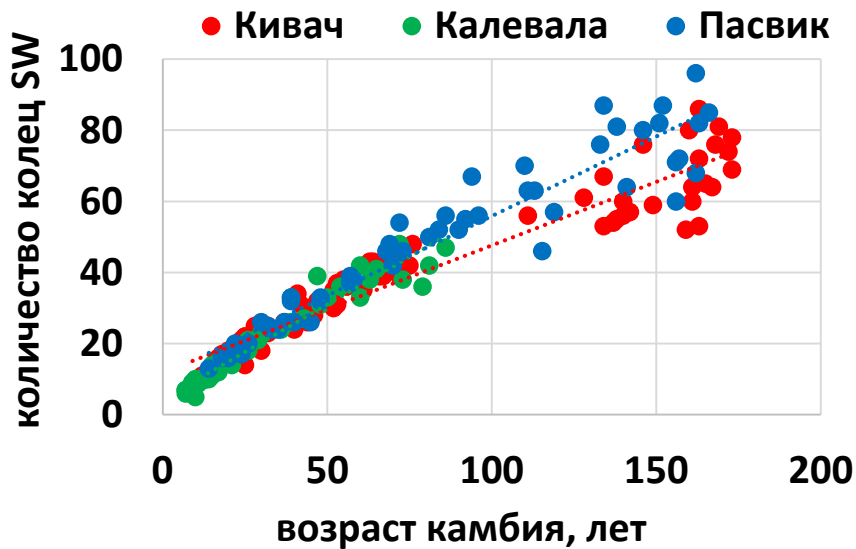
Article

ANATOMICAL AND MORPHOLOGICAL FEATURES OF SCOTS PINE HEARTWOOD FORMATION IN TWO FOREST TYPES IN THE MIDDLE TAIGA SUBZONE

Tatiana V. Tarelkina^{1*}, Natalia A. Galibina¹, Sergey A. Moshnikov¹, Kseniya M. Nikerova¹, Elena V. Moshkina¹, Nadezhda V. Genikova¹



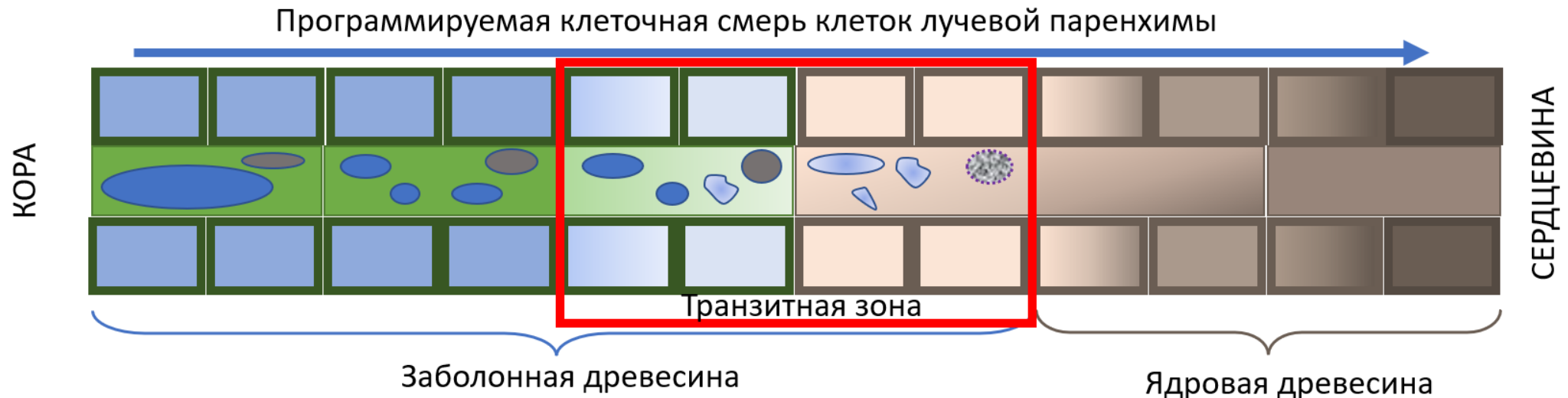
ГИБЕЛЬ ПАРЕНХИМНЫХ КЛЕТОК ПРИ ФОРМИРОВАНИИ ЯДРОВОЙ ДРЕВЕСИНЫ



Продолжительность жизни паренхимных клеток ксилемы у сосны колебалась от 8-10 лет у 20-летних растений и до 70-80 лет у 180-летних деревьев.

Поддержание функционально активной (дышащей) заболони связано с поступлением большого количества сахаров, в связи с чем, количество ее регулируется.

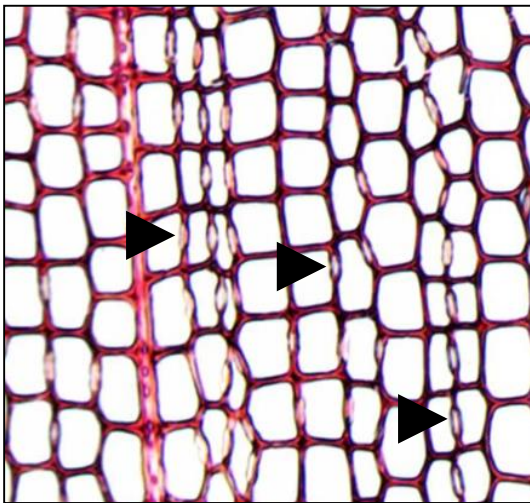
Формирование ядровой древесины - активно регулируемая стадия развития древесных растений (активная программа старения тканей).





АНАТОМИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ И ИХ ГИСТОХИМИЧЕСКИЕ МАРКЕРЫ ПРИ ФОРМИРОВАНИИ ЯДРОВОЙ ДРЕВЕСИНЫ

1. Аспирация пор (прекращение транспорта воды)



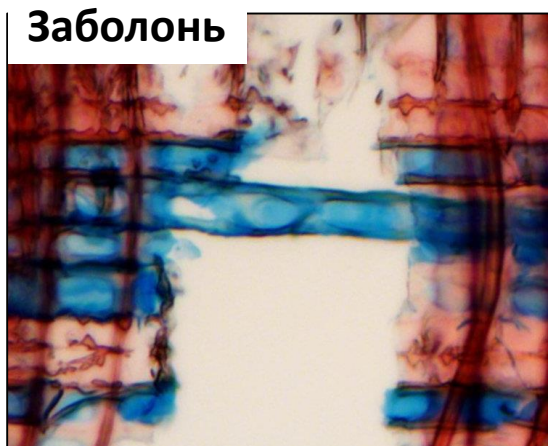
Транспорт воды в ксилеме голосеменных происходит при участии трахеид, которые соединены друг с другом посредством окаймленных пор.

Переход заболонной древесины в ядровую сопровождается **аспирацией пор** и **отложением полифенолов и компонентов лигнина** на поровой мембране, что приводит к прекращению транспорта воды.



2. Изменения в клетках лучевой и аксиальной паренхимы

➤ Лигнификация клеточных оболочек лучевой паренхимы



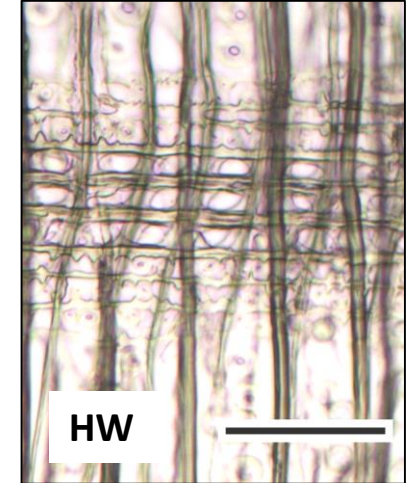
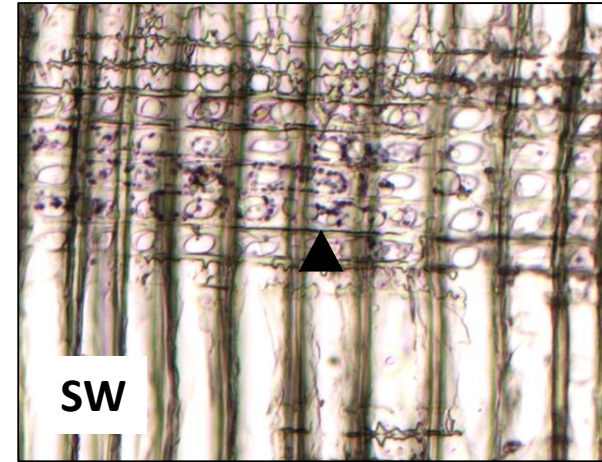
Оболочки паренхимных клеток лучей в ядровой древесине окрашиваются сафранином в красный цвет, что говорит о присутствии лигнина. В заболони летки лучей имеют целлюлозные, нелигнифицированные оболочки (голубое окрашивание).



АНАТОМИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ И ИХ ГИСТОХИМИЧЕСКИЕ МАРКЕРЫ ПРИ ФОРМИРОВАНИИ ЯДРОВОЙ ДРЕВЕСИНЫ

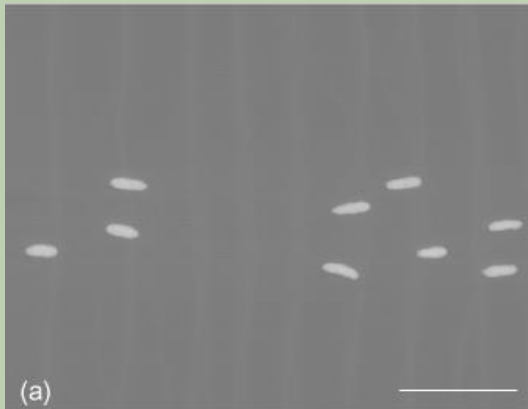
➤ Исчезновение крахмала из полости паренхимных клеток

В заболонной древесине (SW) паренхимные клетки лучей и обкладки смоляных ходов содержат многочисленные крахмальные зерна. В ядровой древесине (HW) крахмал в паренхимных клетках полностью отсутствует.

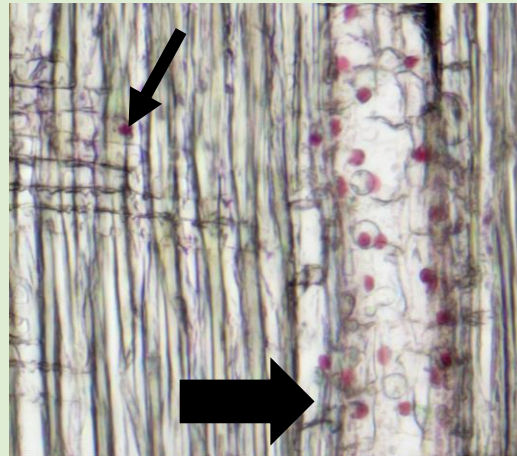


➤ Дегенерация ядер паренхимных клеток (4% раствором ацетокармина)

Во внешних слоях SW ядра в клетках лучевой паренхимы имеют продолговато-эллиптическую форму.

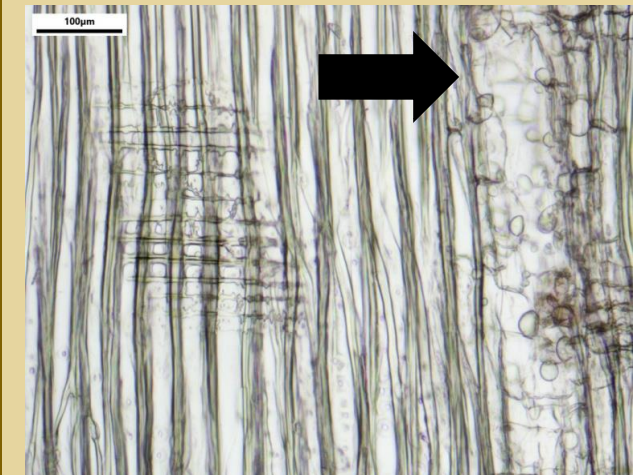


В более глубоких слоях SW ядра демонстрируют признаки пикнотической дегенерации вследствие потери воды и конденсации хроматина.



Пикнотические ядра более интенсивно окрашиваются основными красителями.

В HW ядра в клетках паренхимы не обнаруживаются.

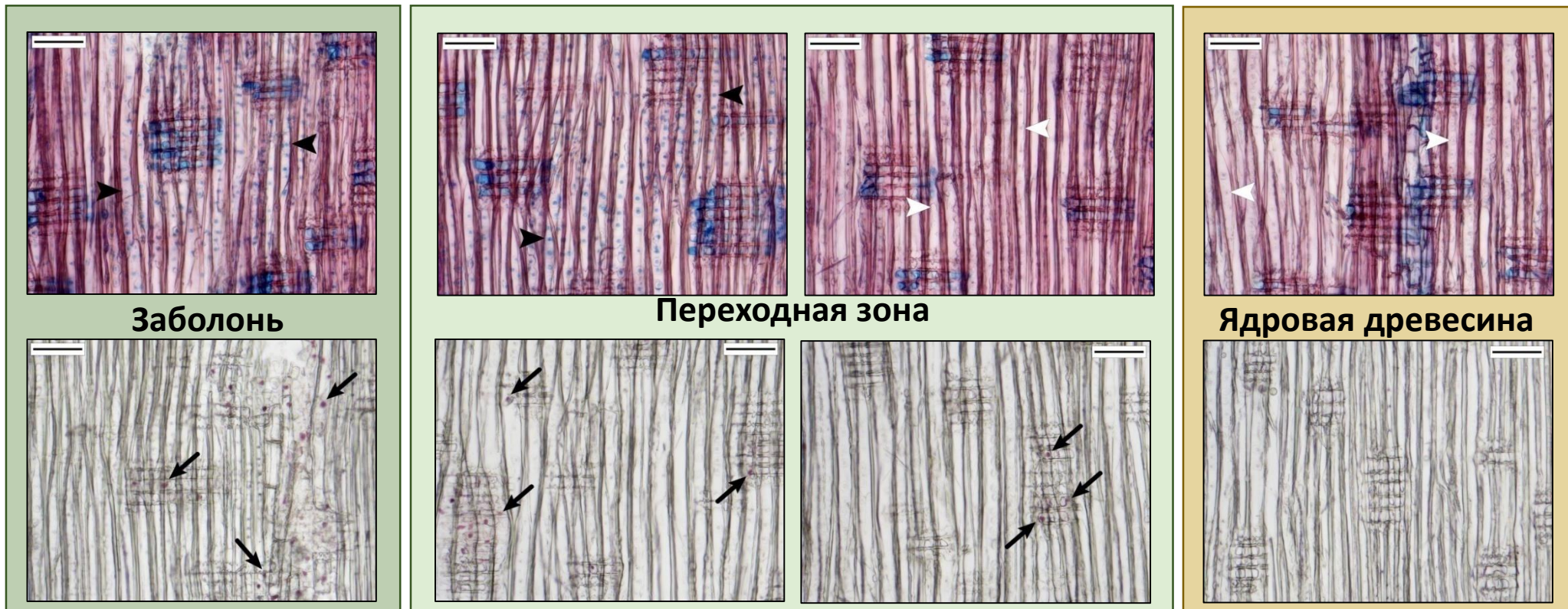




АНАТОМИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ И ИХ ГИСТОХИМИЧЕСКИЕ МАРКЕРЫ ПРИ ФОРМИРОВАНИИ ЯДРОВОЙ ДРЕВЕСИНЫ

У всех исследованных деревьев изменение окраски торусов окаймленных пор и исчезновение ядер в паренхимных клетках происходило согласованно. Химические свойства поровых мембран трахеид изменялись в кольце, расположенном ближе к периферии ствола, а исчезновение ядер - ближе к центру ствола, в слое ранней древесины того же годичного кольца, в предыдущем годичном кольце. Ширина переходной зоны у всех исследованных деревьев независимо от (1) возраста дерева, (2) типа лесорастительных условий составила от 1 до 2 годичных колец.

Постоянство в ширине переходной зоны в трех различных типах леса и у деревьев разного возраста указывает на то, что переход заболони в ядровую древесину регулируется эндогенными механизмами развития.





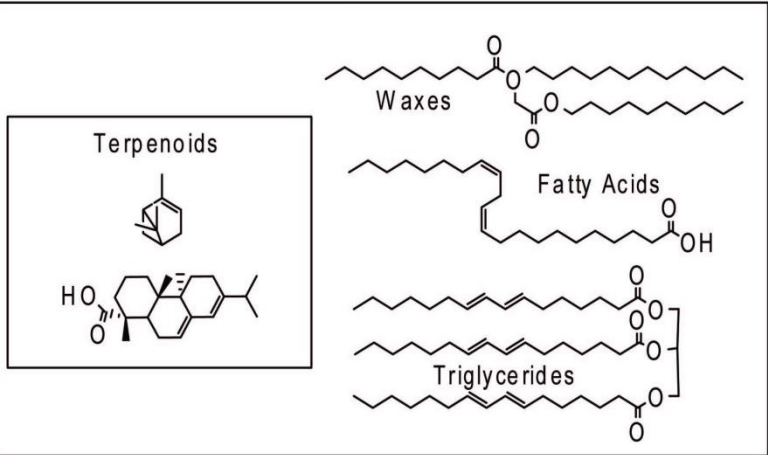
БИОХИМИЧЕСКИЕ МАРКЕРЫ ПРИ ФОРМИРОВАНИИ ЯДРОВОЙ ДРЕВЕСИНЫ

➤ Активизация метаболических путей на синтез экстрактивных веществ

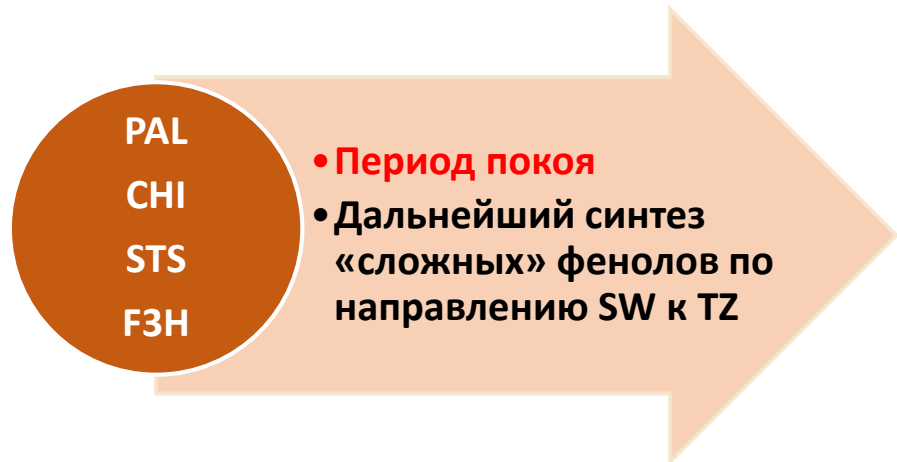
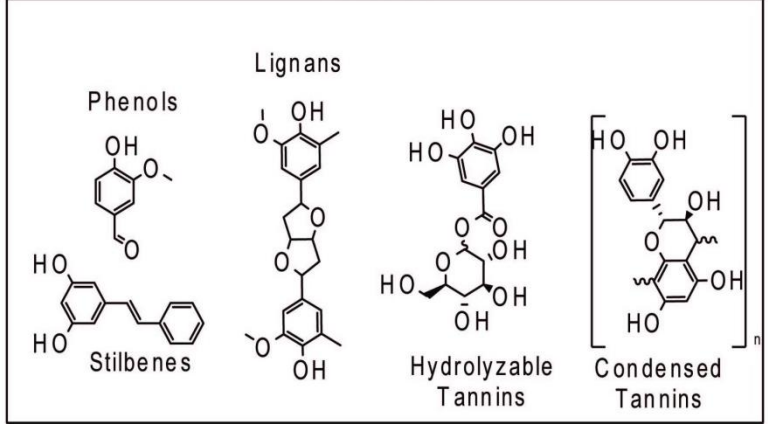


Экстрактивные компоненты

Aliphatics



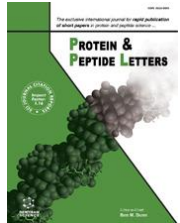
Phenolics



ПФО - полифенолоксидаза; PAL - фенилаланинаммиаклиаза, (ключ. р-ия в биосинтезе фенол.соед.); CHI – халконфлавоноизомераза (превращение халконов во флавоны); F3H - флаванон-3-гидроксилаза (окисление флаванонов во флавоны); STS - стильбенсинтаза

Мы показали снижение доли целлюлозы и увеличение доли полимеров фенольной природы (экстрактивные вещества) в радиальном ряду «заболонная древесина – переходная зона – ядровая древесина».

Наличие колец и двойных связей – склонность к окислению, темной окраске



Some minor characteristics of spectrophotometric determination of antioxidant system and phenolic metabolism enzymes' activity in wood plant tissues (on the example of *Pinus sylvestris* L.)

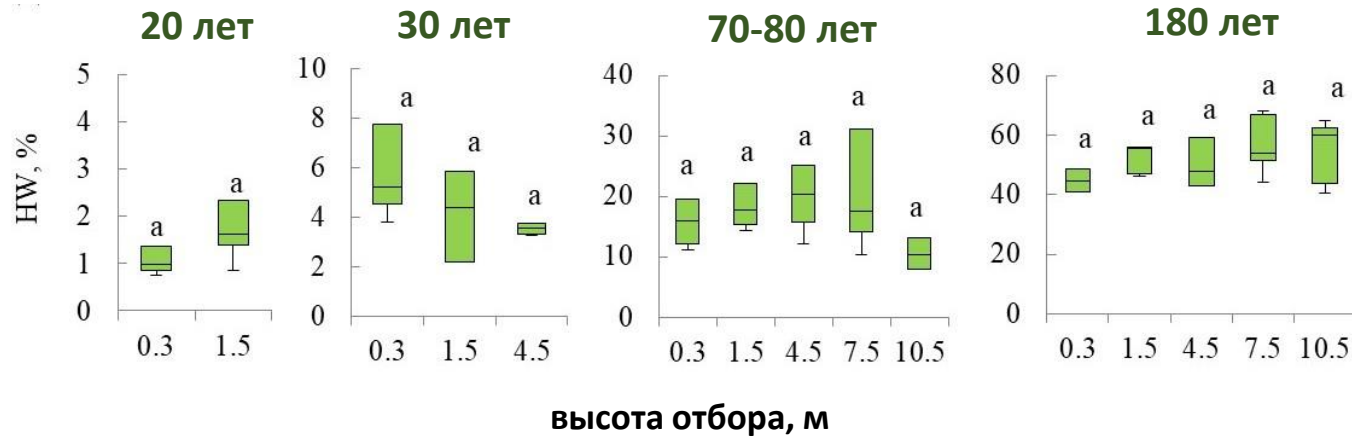
Maria A. Ershova*, Kseniya M. Nikerova, Natalia A. Galibina, Irina N. Sofronova, Marina N. Borodina



Старовозрастные леса – важнейший элемент сохранения биоразнообразия и глобального стока углерода. Поглощаемый из атмосферы углерод на долгое время депонируется в живых тканях древесных растений, в опаде и т.д. В большинстве исследований при расчете запасов углерода в лесных экосистемах **содержание углерода в древесине принято за 50%**.

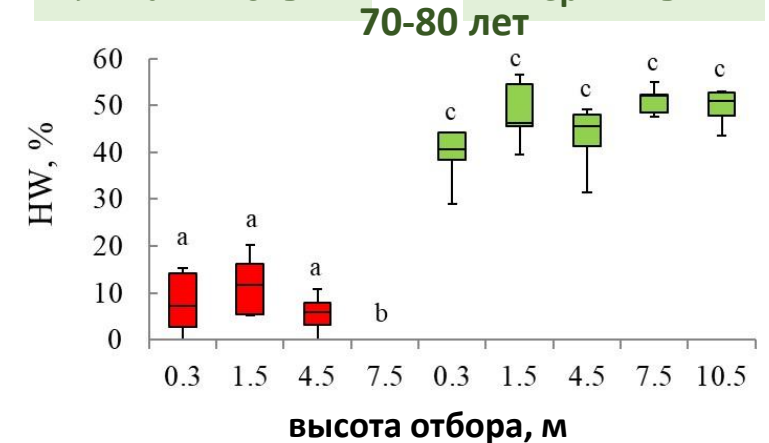
процентное содержание ядровой древесины в стволе взрослых деревьев

Сосняк брусничный



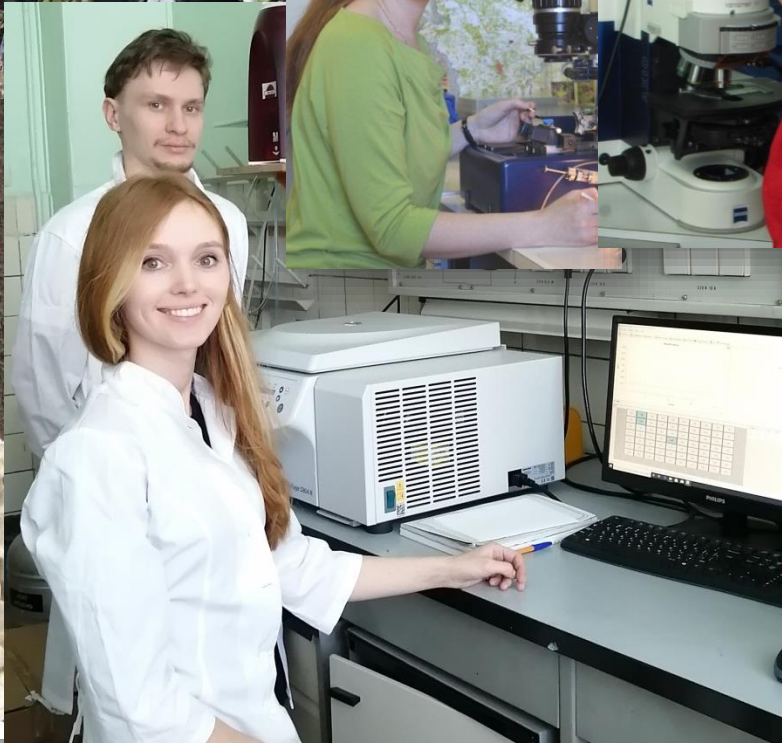
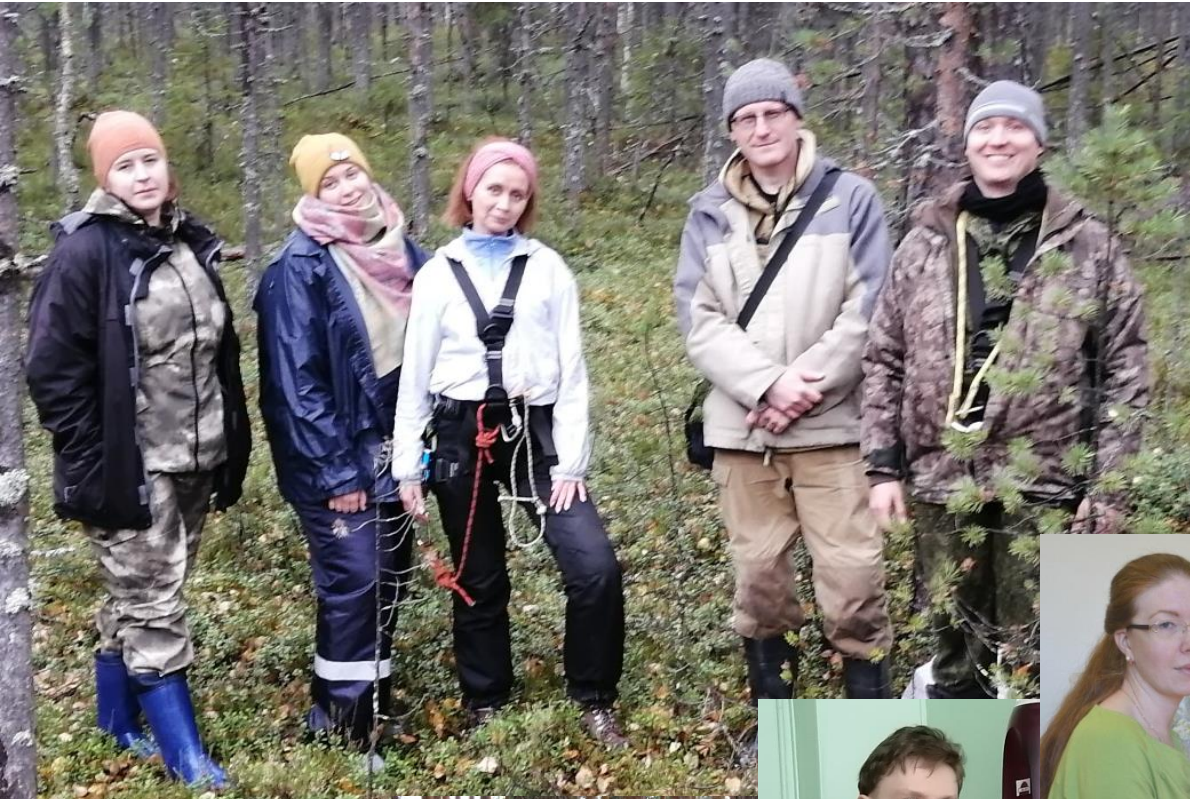
Сосняк лишайниковый

Сосняк черничный



По нашим данным для сосняка брусничного HW составляет 30% (у 70-80-летних) 50 % (у 180-летних), для сосняка черничного 45-50% уже у 80-летних. В результате накопления полимеров фенольной природы в ядровой древесине, по сравнению с заболонной древесиной, выше (1) содержание углерода (~ 59%), (2) устойчивость к биodeградации (разложение ядровой древесины при гибели дерева – это более длительный процесс).

Мы полагаем, что все вышеперечисленное предполагает особое (в отличие от заболонной древесины) участие ядровой древесины в долговременном депонировании углерода, которое на сегодняшний день до конца не оценено. Дальнейшие исследования в этой области, возможно, подтверждают роль старовозрастных бореальных лесов в глобальном углеродном балансе.



Спасибо за внимание!



Российский
научный
фонд

Финансовое обеспечение исследований
осуществляется при поддержке РНФ (21-14-00204)





Характеристика древостоев на ПП, расположенных на территории заповедника «Кивач» и в его окрестностях

№ПП (Тип леса Возраст)	Состав древостоя	Густота (тыс. шт./га)	Запас (м ³ /га)	Класс бонитета	Естест.возоб. (тыс. шт./га)	D _{1,3} (см)/ Н(м)	Модельные деревья D _{1,3} (см)/Н(м)
ППЗ (СБ180)	10С	0.35	224	III,8	16.5	29.9 / 21.5	39.1 / 26.1
ПП1 (СБ80)	10С	2.06	226	III,8	0.12	13.2 / 15.9	19.0 / 19.9
ПП9 (СБ70)	10С	1.7	250	III,0	0.1	14.6 / 17.0	18.7 / 20.7
ПП4 (СБ30)	9.5С 0.5Б	5.3	124	III,0	0.5	7.7 / 8.9	13.0 / 12.4
ПП2 (СЧ80)	9.5С0.1Е0.4Б	0.96	377	II,0	0.33	22.9 / 23.3	32.4 / 28.6
ПП8 (СЛ70)	10С	1.8	109	IV,6	43	15.0 / 11.6	22.9 / 13.1
ПП7 (СЧ25)	6.5С0.5Е 2.5Ос0.5Б	5.03	87	I,6	15.5	7.7 / 9.6	12.1 / 12.3
ПП5 (СБ20)	9.8С0.2Б	6.8	29	III,5	31	3.8 / 4.7	8.6 / 8.2
ПП6 (СЛ20)	10С	2.5	8	IV	46	3.5 / 3.9	8.1 / 6.5



Характеристика древостоев на ПП, расположенных в Калевальском районе (ПП 10, 11) и заповеднике «Пасвик» (ПП 12, 13)

№ПП (Тип леса Возраст)	Состав древостоя	Густота (тыс. шт./га)	Запас (м ³ /га)	Класс бонитета	Естест.возоб. (тыс. шт./га)	D _{1,3} (см)/ H(м)	Модельные деревья D _{1,3} (см)/H(м)
ПП10 (СБ80)	9.8С0.2Б	3.31	201	V,0	1	10.8/12.4	18.4/15.5
ПП11 (СБ25)	9.1С0.9Б	3.5	28	IV,0	4.8	5.3/5.1	7.8/6.2
ПП12 (СБ80)	4.6С ₈₀ 3.9С ₁₈₀ 1.5С ₄₀	3.15	65	Vб	1.8	9.0/8.6	12.6/10.0
ПП13 (СБ15)	9.5С0.5Б	-	-	-	3.45	-/0.88	-/1.92

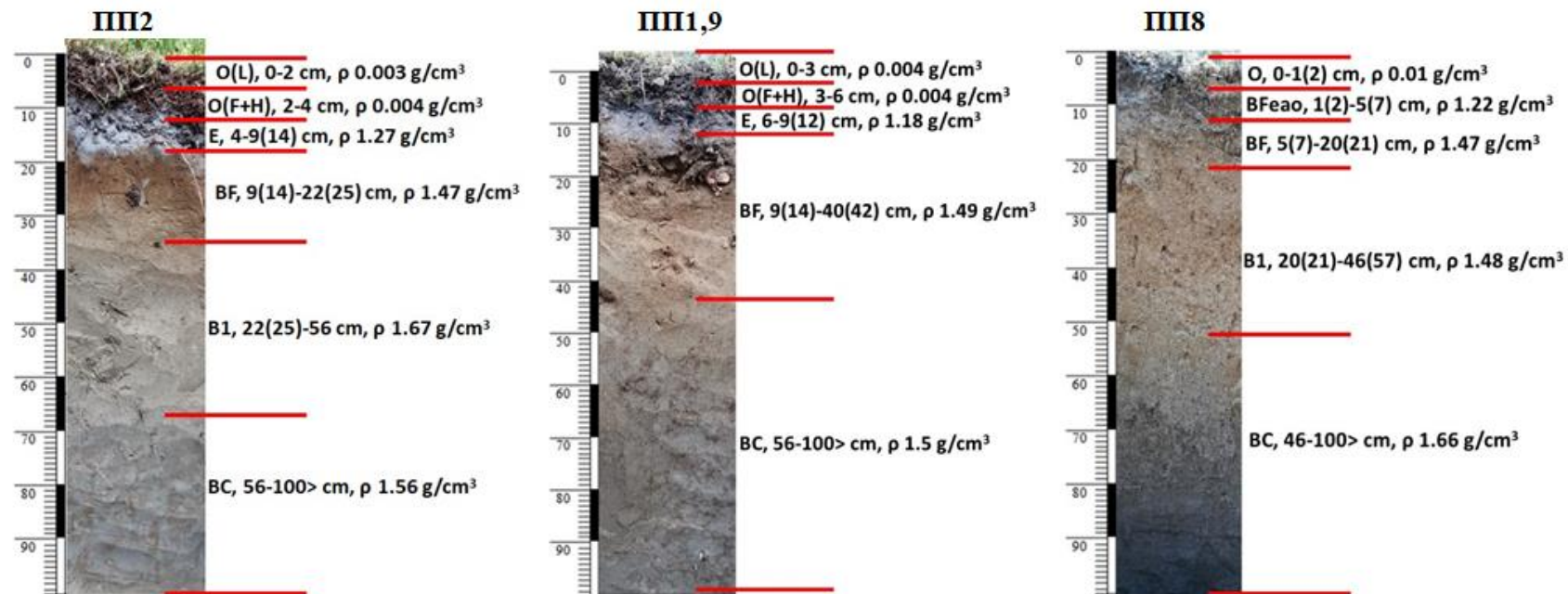


Рисунок 2. Почвенные профили в 70-80-летних сосняках черничном (ПП2), брусничном (ПП1) и лишайниковом (ПП8)

Таблица 3. Запасы углерода, гумуса, азота (общего, минерального, гидролизуемого), фосфора, калия и влаги в 50-сантиметровом слое почв изучаемых сосняков

Слой	Мощность, см	C, т/га	N, кг/га	N _{мин.} , кг/га	N _{гидр.} , т/га	Гумус, т/га	P ₂ O ₅ , кг/га	K ₂ O, кг/га	Запас воды (м ³ /га)
ПП2 Сосняк черничный									
Лесная подстилка	4	11.7	344	1.09	0.03	20.1	8.5	28.4	27.1
Минеральный слой	50	11.4	945	3.94	0.69	19.7	2357	115	358.6
Итого		23.1	1289	5.03	0.73	39.8	2366	144	385.7
ПП 1, 9 Сосняк брусничный									
Лесная подстилка	6	10.3	252	2.62	0.02	17.7	7.4	30.3	25.2
Минеральный слой	50	18.3	1694	3.44	0.54	31.5	3077	191	184.3
Итого		28.5	1945	6.06	0.57	49.2	3085	222	209.5
ПП8 Сосняк лишайниковый									
Лесная подстилка	2	3.47	83.16	0.19	0.01	6.0	1.8	5.1	8.8
Минеральный слой	50	15.64	1700	3.18	0.62	27.0	2400	201	165.5
Итого		19.10	1783	3.37	0.62	32.9	2402	206	174.3

ПП 3, Сосняк брусничный, 180 лет

Общее проективное покрытие напочвенного покрова – 95%; мохово-лишайникового яруса – 90%; травяно-кустарничкового яруса – 60%. В составе напочвенного покрова обнаружено 5 видов сосудистых растений: доминирующие *Vaccinium myrtillus* и *V. vitis-idaea*, *Calluna vulgaris*, *Melampyrum pratense* L., *Monotropa hypopitys* L. В мохово-лишайниковом ярусе преобладают зеленые мхи (*Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*), обилие кустистых лишайников (*Cladonia rangiferina*, *Cetraria islandica*) незначительно.



ПП 1, Сосняк брусничный, 80 лет

Общее проективное покрытие напочвенного покрова – 95%, мохово-лишайникового яруса – 80%, травяно-кустарничкового – 50%. Видовой состав сосудистых растений крайне беден: *Vaccinium myrtillus* L., *V. vitis-idaea* L., *Calluna vulgaris* (L.) Hull. В мохово-лишайниковом ярусе преобладают зеленые мхи (*Pleurozium schreberi* (Willd. ex Brid.) Mitt., *Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp), обилие кустистых лишайников (*Cladonia rangiferina* (L.) F. H. Wigg., *Cetraria islandica* (L.) Ach.) незначительно.



ПП 2, Сосняк черничный, 80 лет

Общее проективное покрытие напочвенного покрова составляет 80%, мохово-лишайникового яруса – 70%, травяно-кустарничкового яруса – 60%. В напочвенном покрове отмечено 11 видов, среди которых преобладают лесные кустарнички (*Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*). Кроме того отмечены: *Calluna vulgaris*, *Lycopodium annotinum* L., *Melampyrum pratense* L., *Deschampsia flexuosa* (L.) Trin. и другие виды. В мохово-лишайниковом покрове преобладают зеленые мхи (*Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum polysetum* Sw.).



ПП 9, Сосняк брусничный, 70 лет

Общее проективное покрытие напочвенного покрова – 80%, мохово-лишайникового яруса – 70%, травяно-кустарничкового – 30%. Доминантами напочвенного покрова являются *Vaccinium myrtillus* и *V. vitis-idaea*, кроме того, встречены *Empetrum nigrum*, *Calluna vulgaris*, *Deschampsia flexuosa*, *Calamagrostis arundinacea*, *Equisetum hyemale* и др. В мохово-лишайниковом ярусе преобладают зеленые мхи (*Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum polysetum*), кустистые лишайники (*Cladonia rangiferina*, *Cetraria islandica*) встречаются заметно реже.



ПП 4, Сосняк брусничный, 30 лет

Общее проективное покрытие напочвенного покрова – 60%, мохово-лишайникового яруса – 55%, травяно-кустарничкового яруса – 10%. Несмотря на слабое развитие травяно-кустарничкового яруса его видовой состав относительно богатый. Кроме *Vaccinium vitis-idaea* и *Calluna vulgaris*, отмечены *V. myrtillus*, *Galium mollugo* L., *Antennaria dioica* (L.) Gaertn., *Epilobium angustifolium* L., *Orthilia secunda* (L.) House, *Potentilla erecta* (L.) Raeusch., *Hypericum tetrapterum* Fr. и др. В мохово-лишайниковом покрове преобладают зеленые мхи (*Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*), проективное покрытие кустистых лишайников (*Cladonia* spp.) составляет 10%.

ПП 8, Сосняк лишайниковый, 70-80 лет

Общее проективное покрытие напочвенного покрова – 90%, мохово-лишайникового яруса – 90%, травяно-кустарничкового – 20%. В напочвенном покрове преобладает *Calluna vulgaris*, также встречены *Vaccinium vitis-idaea*, *Arctostaphylos uva-ursi*, *Diphasiastrum complanatum*, *Empetrum nigrum* и *Vaccinium myrtillus*. В мохово-лишайниковом покрове преобладают зеленые мхи (*Pleurozium schreberi*) и кустистые лишайники (*Cladonia rangiferina*, *Cl. arbuscula*).



ПП 7, Сосняк черничный, 25 лет

Общее проективное покрытие напочвенного покрова – 80%, мохово-лишайникового яруса – 40%, травяно-кустарничкового – 60%. Всего встречено 17 видов сосудистых растений, среди которых преобладают *Vaccinium vitis-idaea* и *V. myrtillus*. Заметным участием в напочвенном покрове обладают *Carex globularis*, *Deschampsia flexuosa*, *Epilobium angustifolium*, *Dryopteris carthusiana*, *Solidago virgaurea*, *Rubus saxatilis* и *Calamagrostis arundinacea*. В мохово-лишайниковом покрове преобладают *Pleurozium schreberi* и *Polytrichum commune*.



ПП 5, Сосняк брусничный, 20 лет

Общее проективное покрытие напочвенного покрова – 90%, мохово-лишайникового яруса – 70%, травяно-кустарничкового яруса – 80%. Доминантами напочвенного покрова являются *Calluna vulgaris* и *Vaccinium vitis-idaea*. Обилие других видов (*V. myrtillus*, *Equisetum hyemale*, *Epilobium angustifolium*, *Melampyrum sylvaticum* L.) незначительно. В мохово-лишайниковом покрове преобладают зеленые мхи (*Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum* Sw.), также отмечен *Ptilium crista-castrensis* (Hedw.) De Not., проективное покрытие кустистых лишайников (*Cladonia* spp.) не превышает 5%.



ПП 6, Сосняк лишайниковый, 20 лет

Общее проективное покрытие напочвенного покрова – 95%, мохово-лишайникового яруса – 70%, травяно-кустарничкового яруса – 70%. Видовой состав крайне беден, доминирует *Calluna vulgaris*, кроме него в напочвенном покрове встречены *Vaccinium vitis-idaea* и *Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng. Преобладание вереска указывает на пожар, случившийся после рубки древостоя, кроме того, на пнях обнаружены следы пожара. В мохово-лишайниковом ярусе зеленые мхи (*Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*) и кустистые лишайники (*Cladonia rangiferina*, *Cl. arbuscula* (Wallr.) Flot.) участвуют почти в равных пропорциях.

Методы определения зоны перехода между заболонной и ядровой древесиной

Исходно раствор имеет насыщенный синий цвет. заболонная древесина окрашивается в синий цвет, а ядровая, за счет экстрактивных веществ, – в розовый (фиолетовый).

На кернах с большим количеством годовичных колец (30 и >) граница SW/HW видна хорошо, на кернах с количеством годовичных колец < 30 граница SW/HW видна хуже. В условиях высокой влажности и/или при дожде граница практически не видна.

Растворы реактивов прозрачного цвета.

SW окрашивается в темно-красный цвет (превращение ГВ в ТГ в присутствии перекиси водорода) за счет работы ПОД в живых клетках SW. HW не окрашивается.

Граница SW/HW видна хорошо на всех кернах.

В условиях высокой влажности и/или при дожде время проявления окраски увеличивается.

Смесь реактивов светло-желтая.

SW остается светло-желтого цвета, а HW окрашивается в интенсивный рыжий цвет (реакция на фенольные вещества HW).

Окраска развивается быстро, граница SW/HW очень яркая, однако, из-за что раствор паранитроанилина готовят в соляной кислоте, керна через час полностью приобретает коричневую окраску, что затрудняет дальнейшее использование для морфологических исследований. В условиях высокой влажности и/или при дожде окраска не проявляется.

Смесь реактивов прозрачная. SW остается светло-желтого цвета, а HW окрашивается в интенсивный рыжий цвет. Реакция на пиносильвин – фенольное вещество, присутствующее в большом количестве в HW сосны. Все растворы имеют нейтральную среду, скорость развития окраски са быстрая. Окраска хорошо развивается даже на кернах, отобранных при высокой влажности и наличии атмосферных осадков.

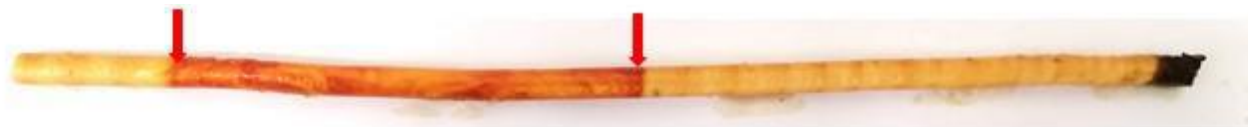
(1) 2,6-дихлорфенолиндофенол (0.3 % р-р в 70% этиловом спирте) (Oliva et al., 2012).



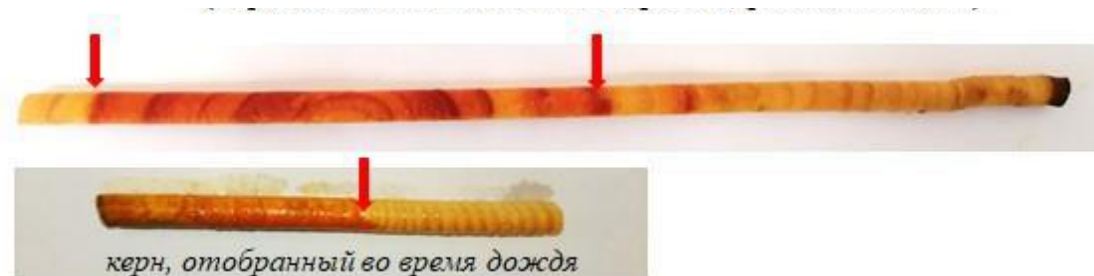
(2) Гваякол (27% р-р в 100% этиловом спирте) и 15% перекись водорода (Dehon et al., 2001).



(3) Паранитроанилин (0.5% р-р в 2N соляной кислоте) и 6% нитрит калия (водный раствор).



(4) Нитрит калия (6%-й водный раствор) и сульфаниловая кислота (1%-й водный раствор).

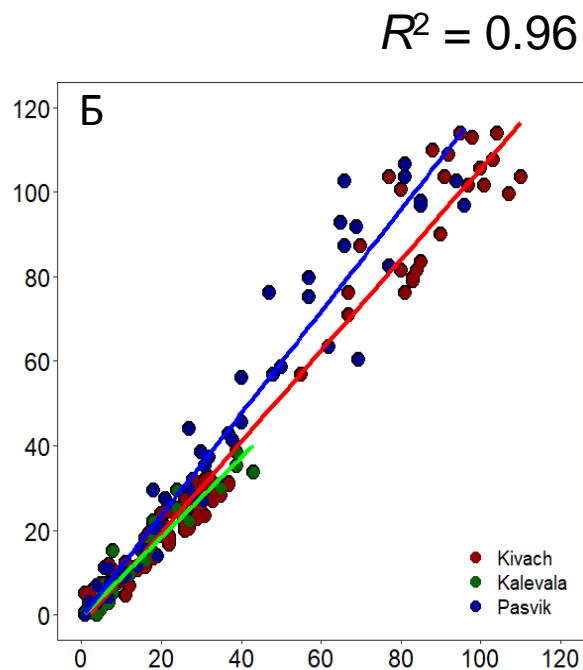
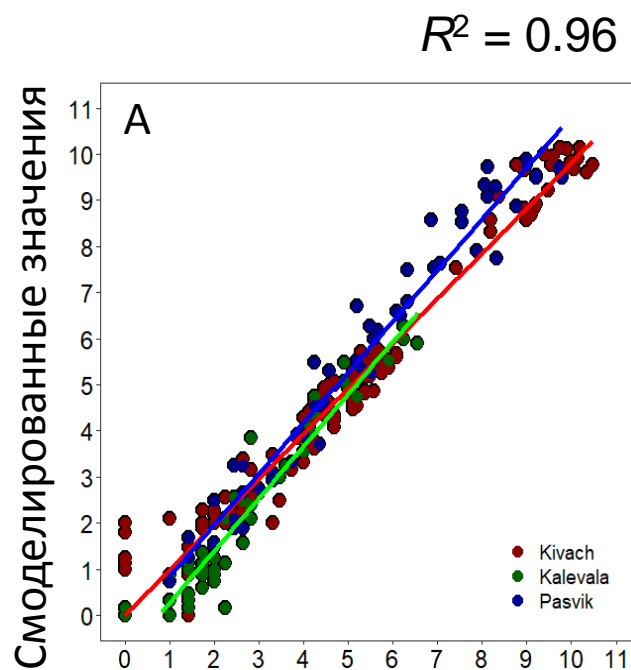


Сравнение с ранее предложенными моделями

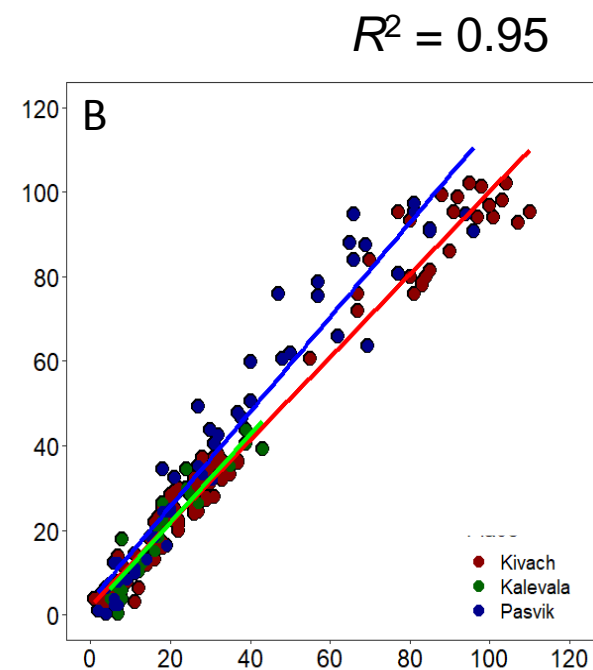
А: Модель Gjerdrum (2003): $\sqrt{HW} = \sqrt{CA} - 3$

Б: Модель Björklund (1999): $HW = 0.0021 * CA^2 + 0.3232 * CA - 4.8297$

В: Модель Uusitalo (2000): $HW = -13.650 + 0.669 * CA$



Фактические значения



Возраст начала формирования ядровой древесины в онтогенезе сосны

Данные	Модель	Возраст
Линейная, HW, по всем данным	$y = 0.59 * CA - 9.60$	16.3 - 18.0
Линейная, HW, по данным 0.3-1.5 м	$y = 0.59 * CA - 9.68$	16.4 - 18.1
Линейная, HW, по данным 70-180 лет	$y = 0.62 * CA - 12.87$	20.8 - 22.4
Линейная, HW, по данным Uusitalo (2000)	$y = 0.669 * CA - 13.650$	20.4 - 21.9
Линейная, \sqrt{HW} , по всем данным	$y = 0.90 * \sqrt{CA} - 2.17$	5.8 - 12.4
Линейная, \sqrt{HW} , по данным 0.3-1.5 м	$y = 0.89 * \sqrt{CA} - 1.98$	4.9 - 11.1
Линейная, \sqrt{HW} , по данным 70-180 лет	$y = 0.94 * \sqrt{CA} - 2.65$	8.0 - 15.1
Линейная, \sqrt{HW} , по данным Gjerdrum (2003)	$y = \sqrt{CA} - 3$	9.0 - 16.0
Линейная, $\lg(HW)$, по всем данным	$y = 1.55 * \lg(CA) - 1.46$	8.7
Линейная, $\lg(HW)$, по данным 0.3-1.5 м	$y = 1.53 * \lg(CA) - 1.41$	8.3
Линейная, $\lg(HW)$, по данным 70-180 лет	$y = 1.64 * \lg(CA) - 1.65$	10.2
Полиномиальная, HW, по всем данным	$y = -0.000003 * CA^3 + 0.002 * CA^2 + 0.314 * CA - 3.12$	9.4 - 12.2
Полиномиальная, HW, по данным 0.3-1.5 м	$y = -0.000008 * CA^3 + 0.003 * CA^2 + 0.258 * CA - 2.26$	8.0 - 11.2
Полиномиальная, HW, по данным 70-180 лет	$y = -0.000005 * CA^3 - 0.0002 * CA^2 + 0.510 * CA - 7.80$	15.4 - 17.4
Полиномиальная, HW, по данным Björklund (1999)	$y = 0.0021 * CA^2 + 0.3232 * CA - 4.8297$	13.7 - 16.3