

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ  
СИБИРСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

П.П. Силкин

**МЕТОДЫ  
МНОГОПАРАМЕТРИЧЕСКОГО АНАЛИЗА  
СТРУКТУРЫ ГОДИЧНЫХ КОЛЕЦ  
ХВОЙНЫХ**

Монография

Красноярск  
СФУ  
2010

УДК 630\*551:582.47

ББК 43.4+43.87

С 36

Рецензенты:

зав. лабораторией лесной генетики и селекции Института леса им. В.Н. Сукачёва СО РАН, г. Красноярск, д-р биол. наук, проф. Е. Н. Муратова;

зав. лабораторией «Информационные технологии» Института систем энергетики им. Л.А. Мелентьева СО РАН, г. Иркутск, д-р техн. наук, проф. Л. В. Массель

Силкин П.П.

**С 36** Методы многопараметрического анализа структуры годичных колец хвойных: монография / П.П. Силкин. – Красноярск: Сибирский федеральный университет, 2010. – 335 с.

ISBN 978-5-7638-2069-0

В монографии детально представлены разработанные автором методы и программное обеспечение для многопараметрического анализа клеточной структуры годичных колец хвойных, которые могут быть применимы и для других древесных растений. Впервые рассматриваются методы комплексного анализа клеточной структуры годичных колец с использованием гистометрических, денситометрических, рентгенографических и элементных данных, включая методы получения первичных данных, методы их обработки, методы построения на их основе новых показателей клеточной структуры и примеры использования в дендроэкологии. Многопараметрический подход к исследованию клеточной структуры годичных колец позволил выявить существование ранее неизвестных связей между параметрами клеточной структуры, инвариантных относительно вида древесного растения и места его произрастания.

Для исследователей и преподавателей вузов, работающих в областях дендрологии, дендрохронологии, дендроклиматологии, экологического мониторинга окружающей среды, а также студентов и аспирантов биологических факультетов высших учебных заведений.

УДК 630\*551:582.47

ББК 43.4+43.87

ISBN 978-5-7638-2069-0

© Сибирский  
федеральный  
университет, 2010

## Введение

В течение жизни древесного растения реализуются различные сочетания физических факторов окружающей среды, которые находят свой отпечаток в строении годичных колец. Годичные кольца сохраняют свою структуру и химический состав на протяжении всей жизни дерева, а также в течение долгого времени после его гибели. Всё это делает древесные растения уникальным объектом исследования процессов взаимодействия в системе «живой организм – окружающая среда», предоставляя исследователю богатый статистический материал проведённых самой природой тысячелетних экспериментов в масштабах всей планеты.

Извлечение полезной информации, содержащейся в структуре годичных колец, невозможно без понимания механизмов её «записи». В связи с этим основной целью исследований автора является изучение закономерностей формирования годичных колец древесных растений на клеточном, тканевом и организменном уровнях. В силу того, что годичные кольца интегрируют влияние различных факторов среды обитания, необходимо вести поиск независимых друг от друга параметров структуры годичных колец, которые отражают различные физиологические процессы, происходящие в дереве и, как следствие, отражающие влияние различных факторов внешней среды. Не менее важно проводить исследования с целью поиска универсальных связей между клеточными параметрами годичных колец, независимых от вида древесного растения и места его обитания. Результаты подобных исследований позволят определить основные генетические программы развития годичных колец, обеспечивающие функционирование организма древесного растения в разных экологических условиях. Всё это даст возможность создать физиологически обоснованный базис для разработки новых методов мониторинга окружающей среды.

Данная монография посвящена созданию и использованию методов многопараметрического анализа структуры годичных колец, т.к. невозможно решать поставленные задачи без соответствующего им инструментария. С начала прошлого века основным измеряемым параметром годичных колец деревьев является ширина годичного кольца. С развитием техники появилась возможность проводить измерение параметров структуры годичных колец. В первую очередь это относится к измерению геометрических размеров структурных элементов клеток годичных колец (гистометрические из-

мерения) и рентгенографическое измерение плотности древесины годовичных колец (денситометрические измерения). Полученная информация о влиянии физических факторов окружающей среды на структуру годовичных колец придала новый импульс развитию дендроклиматологии и дендроэкологии (Ваганов и др., 1972, 1985; Ваганов, Терсков, 1977; Polge, Keller, 1969; Polge, 1978; Schweingruber, 1988, 1996). Как правило, хронологии одних параметров структуры годовичных колец рассматривают без связи с изменениями других параметров, что, на взгляд автора, является тупиковым направлением развития дендрохронологии. Но тогда возникает вопрос: какой уровень организации древесного растения следует рассматривать как базисный для изучения связей между параметрами годовичных колец? По мнению автора, это клеточный уровень, т.к. минимальным элементом годовичного кольца, в рамках которого набор физических параметров обретает биологический смысл, является клетка. Именно для клеточного уровня разработаны все методы, описанные в настоящей работе. В качестве исходного набора физических параметров рассматриваются гистометрические, денситометрические, рентгенографические характеристики структуры годовичных колец, а также элементный состав их клеточных стенок, которые имеют разный пространственный масштаб в пределах годовичных колец. Важным моментом в работе было создание алгоритмов, методов и программного обеспечения, позволяющих измерять и обрабатывать большие массивы многопараметрических данных в приемлемые сроки, т.к., с одной стороны, необходимые методы отсутствуют или нуждаются в доработке, а с другой - применение существующего универсального программного обеспечения приводит к большим временным затратам. При изучении элементного состава клеточных стенок программное обеспечение по их обработке и построению на их основе хронологий просто отсутствует.

Все методы, алгоритмы, компьютерные программы, рассмотренные в монографии, являются оригинальной авторской разработкой. Компьютерные программы написаны на языке программирования Delphi для операционной среды Windows. В основу данной монографии положены результаты многолетних исследований, проведенных автором в Институте леса им. В.Н. Сукачёва СО РАН и ФГОУ ВПО «Сибирский федеральный университет».

Считаю своим долгом поблагодарить академика РАН, д-ра биол. наук, проф. Е.А. Ваганова и коллектив лаборатории дендрохронологии Института леса им. В.Н. Сукачёва СО РАН за поддержку исследований, результаты которых представлены в монографии. Также выражаю признательность за финансовую поддержку на разных этапах исследований Сибирскому Отделению РАН (Интеграционный проект СО РАН №95, Лаврентьевский конкурс молодых учёных 2003-2004), DAAD, РФФИ № 08-04-00296, а также внутренние гранты ФГАОУ ВПО «Сибирский федеральный университет».

По всем вопросам читатели могут обратиться непосредственно к автору монографии по электронной почте [ppsilk@rambler.ru](mailto:ppsilk@rambler.ru)

## ОГЛАВЛЕНИЕ

<b>Введение.....</b>	<b>3</b>
<b>Глава 1. Показатели структуры годовичных колец древесных растений и их использование в дендрозкологии .....</b>	<b>5</b>
1.1. Влияние физических факторов среды на формирование годовичных колец древесных растений.....	6
1.2. Гистометрические, физические и химические показатели годовичных колец как косвенные индикаторы изменения климата и внешней среды .....	9
1.3. Нерешённые вопросы взаимосвязей между параметрами структуры годовичных колец .....	14
<b>Глава 2. Основные методы и приборы для измерения структуры и элементного состава годовичных колец.....</b>	<b>19</b>
2.1. Денситометрия годовичных колец .....	20
2.1.1. Приготовление образцов для денситометрических измерений .....	21
2.1.2. Аппаратно-программное обеспечение денситометрических измерений. Денситометр DENDRO-2003.....	23
2.1.3. Построение профиля плотности годовичных колец.....	25
2.2. Измерение клеточной структуры годовичных колец .....	28
2.2.1. Приготовление образцов для гистометрических измерений .....	30
2.2.2. Методика измерения клеточных структур .....	30
2.2.3. Оценка необходимого количества измерений рядов клеток .....	35
2.3. Измерение элементного состава годовичных колец.....	37
<b>Глава 3. Методы обработки гистометрических данных. Метод косвенного измерения массы и плотности клеточных стенок трахеид хвойных .....</b>	<b>43</b>
3.1. Методы обработки данных гистометрических измерений .....	44
3.1.1. Толщина клеточной стенки и радиальный размер клетки .....	44
3.1.2. Преобразование клеточных размеров клеток для срезов древесины, находящихся в разных средах.....	53
3.1.3. Стандартизация числа клеток в годовичных кольцах .....	56
3.1.4. Вычисление площади поперечного сечения клетки и клеточной стенки.....	57
3.2. Метод косвенного измерения массы и плотности клеточных стенок трахеид хвойных.....	61
3.2.1. Расчёт средней плотности трахеиды .....	62
3.2.2. Расчёт удельной массы и плотности клеточной стенки .....	65
3.2.3. Оценка погрешности метода .....	66
3.3. Краткие выводы по главе.....	69

<b>Глава 4. Физические основы изменчивости массы и плотности клеточных стенок трахеид хвойных .....</b>	<b>71</b>
<b>4.1. Плотность клеточной стенки.....</b>	<b>72</b>
4.1.1. Средние значения плотности клеточных стенок в годовичных кольцах лиственницы и сосны .....	72
4.1.2. Анализ причин высоких плотностей клеточных стенок .....	75
4.1.3. Вывод аналитического уравнения связи плотности клеточной стенки с её толщиной .....	78
4.1.4. Взаимодействие основных компонентов клеточной стенки древесины хвойных с рентгеновским излучением .....	99
<b>4.2. Специфика работы денситометра DENDRO-2003 .....</b>	<b>110</b>
<b>4.3. Масса клеточных стенок трахеид хвойных .....</b>	<b>116</b>
4.3.1. Средние значения массы клеточных стенок в годовичных кольцах лиственницы и сосны .....	116
4.3.2. Связь рентгенографической массы клетки с гравиметрической массой .....	118
<b>4.4. Универсальный характер связи рентгенографической плотности клеточной стенки с её толщиной.....</b>	<b>121</b>
<b>4.5. Краткие выводы по главе.....</b>	<b>122</b>
 <b>Глава 5. Взаимосвязи показателей структуры годовичных колец и примеры их использования в дендрэкологии .....</b>	 <b>125</b>
<b>5.1. Связь клеточных параметров в клетке .....</b>	<b>126</b>
5.1.1. Индекс рентгенографической плотности клеточной стенки .....	126
5.1.2. Индексация параметров клеток как способ выделения связи между ними. Связь клеточных параметров с радиальным размером клетки .....	128
5.1.3. Кластерный и факторный анализ параметров клеток годовичных колец хвойных.....	133
<b>5.2. Основные свойства клеточных хронологий .....</b>	<b>135</b>
5.2.1. Методика разделения клеток по зонам годовичного кольца и построение хронологий клеточных параметров для каждой зоны годовичного кольца .....	135
5.2.2. Свойства хронологий площади поперечного сечения клеточной стенки $S_w$ .....	137
5.2.3. Свойства хронологий рентгенографической массы клеточной стенки $M$ .....	139
5.2.4. Свойства хронологий индекса рентгенографической плотности клеточной стенки $I_{pw}$ .....	141
5.2.5. Связь между хронологиями $S_w$ , $M$ , $I_{pw}$ .....	143
<b>5.3. Связь клеточных параметров <math>S_w</math>, <math>M</math> и <math>I_{pw}</math> с энергией роста дерева.....</b>	<b>147</b>
5.3.1. Связь клеточных параметров с шириной годовичного кольца .....	147

5.3.2. Различие клеточных параметров ранней и поздней древесины в зависимости от ширины годовичного кольца.....	148
<b>5.4. Практическое применение данных Sw, M и Ipw.....</b>	<b>149</b>
5.4.1. Влияние температуры и осадков на формирование клеточных стенок.....	149
5.4.2. Анатомические и денситометрические особенности годовичных колец лиственницы в районе падения Тунгусского метеорита.....	154
5.4.3. Восстановление денситометрических данных по гистометрическим измерениям.....	161
<b>5.5. Краткие выводы по главе.....</b>	<b>166</b>
 <b>Глава 6. Исследование элементного состава годовичных колец.....</b>	 <b>169</b>
<b>6.1. Методы и программное обеспечение обработки данных элементного состава годовичных колец .....</b>	<b>170</b>
6.1.1. Датировка данных элементного состава годовичных колец.....	170
6.1.2. Коррекция данных измерений элементного состава годовичных колец ....	172
6.1.3. Метод сопоставления гистометрических, рентгенографических данных и данных элементного состава годовичных колец .....	181
6.1.4. Стандартизация числа точек данных измерений элементного состава в годовичных кольцах.....	185
6.1.5. Программное обеспечение обработки данных по элементному составу годовичных колец.....	188
<b>6.2. Закономерности распределения и взаимосвязи концентраций элементов в годовичных кольцах хвойных.....</b>	<b>195</b>
6.2.1. Относительные концентрации химических элементов в годовичных кольцах разных древесных пород .....	196
6.2.2. Кластерный, корреляционный и факторный анализ связей концентраций химических элементов в годовичных кольцах.....	203
6.2.3. Особенности распределения концентраций некоторых химических элементов в годовичных кольцах хвойных пород.....	208
<b>6.3. Связь элементного состава с параметрами клеточной структуры в годовичных кольцах хвойных.....</b>	<b>217</b>
6.3.1. Объединённые гистометрические, рентгенографические и элементные данные в годовичных кольцах.....	217
6.3.2. Распределение концентраций элементов в пределах годовичного кольца .....	220
6.3.3. Связь концентрации элементов с гистометрическими параметрами годовичных колец.....	224
6.3.4. Связь концентрации элементов в клеточной стенке с рентгенографическими параметрами годовичных колец.....	226
6.3.5. Теоретическая оценка влияния элементного состава годовичных колец на результаты рентгенографической денситометрии .....	229