

ГОДИШНИ ПРЪСТЕНИ ПРИ ТРОПИЧНИТЕ ДЪРВЕСНИ ВИДОВЕ

Николай Бърдаров, Мартина Тодорова, Александър Дойчинов
Лесотехнически университет, София

Резюме

Тропичните дървета растат при условия, където камбият работи през цялата година. Тук в повечето случаи няма ясно изразена цикличност на климата и дърветата образуват зони на нарастване, които са трудно различими. Растежът на тропическите дървета е чувствителен към валежите и температурата. През сухите и горещите периоди той намалява. Все пак при някои видове се образуват дървесни (годишни) пръстени. Проучванията на тези пръстени предлагат важна информация за ефектите от глобалните промени върху тропическите екосистеми. Статията разглежда образуването и структурата на годишните пръстени при тропичните дървесни видове. Направено е сравнение между нарастването на дърветата в умерената и тропичната зони. Обърнато е внимание на видовете разграничаване на пръстените при тропичната дървесина.

Ключови думи: тропични дървета, нарастване на дърветата, тропична дървесина, трахеи.

Keywords: tropical trees, thickness increase, tropical wood, vessels.

JEL: Q23 Q57.

Увод

Тропическите гори покриват само 7% от земната площ на земята, но те приютяват приблизително половината от всички видове в света. Те играят ключова роля в глобалния въглероден цикъл, като съхраняват 25% от въглерода в сухоземните екосистеми и представляват една трета от сухоземното нетно първично производство. Понастоящем тропическите гори изпитват допълнителен тип смущения под формата на предизвикана от човека промяна на климата и атмосферата. През последните два века нивата на CO₂ в атмосферата са се увеличили с близо 40%, а температурите около тропиците се повишават [15].

В страни със сезонни различия в климата нарастването на дърветата по височина и дебелина става периодично. То продължава от пролетта до есента и е свързано с времетраенето на вегетацията. Нарастването се дължи на дейността на връхната меристемна и камбиялната тъкан, които всяка година образуват по един летораст и по един годишен пръстен [1]. Повечето тропически дървесни видове не произвеждат отчетливи растежни пръстени и причините за това явление не са получили достатъчно количествено изследване. Доказано е, че сезонността на валежите влияе върху образуването на растежни пръстени при някои широколистни видове [10]. Много дендрохронолози смятат, че тропиците, поради общата липса на сезонност, са трудни, ако не и невъзможни региони за прилагане на науката си. Много видове не образуват отделни пръстени и в много случаи, когато се образуват пръстени, те често не са едногодишни по природа [8].

Нарастване на дърветата

В различните климатични зони съдовият камбий претърпява сезонен ритъм с редуване на пасивни или по-малко активни стадии и активни стадии. Производството на нови клетки и добавянето им към страната на флоема и ксилема обикновено е ограничено до определени периоди в рамките на една година, при което продължителността и честотата на делене на клетките зависят главно от специфичните климатични условия, където растат дърветата. От година на година продължителността и интензивността на камбиялната активност варира със специфични качествени и количествени характеристики на нарастване, заложили в съответните анатомични характеристики. Границите на растежните пръстени също могат да бъдат неясни или дори да липсват, така че корелацията със сезонните периоди на активност на камбия в някои случаи е невъзможна [11]. Проучването на литературата и настоящото изследване показват, че броят на тропическите дървесни видове, образуващи годишни пръстени, е много по-голям, отколкото се предполага. Анализът на дървесните пръстени има голям потенциал да разшири познанията ни за функционирането на тропическите горски екосистеми [16].

В зависимост от сезонните камбиялни ритми в различни климатични региони земните екозони са разделени на девет различни екозони [11]:

- Полярна/субполярна зона;
- Бореална зона;
- Умерени средни ширини;
- Сухи средни ширини;
- Субтропици със зимен дъжд;
- Субтропици с целогодишен дъжд;
- Сухи тропици и субтропици;
- Тропици с летен дъжд;

– Тропици с целогодишен дъжд.

Годишният ритъм се задейства от комплекс от външни фактори като температура, валежи, интензитет на светлината и продължителност на деня, както и от присъщата генетична програма, която може да бъде генерирана от самото растение независимо или като следствие от въздействието на външни фактори. В растителното тяло фитохормоните могат също да действат като регулатори на растежа.

Въпреки че инхибирането на растежа на растенията от воден стрес е добре установено, реакциите на сезонна суша варират значително сред тези дървета и годишното им развитие не е добре синхронизирано с климатичната сезонност. При широколистните дървета, растящи на микроплощадки с ниски запаси от почвена влага, фенологията и растежът на камбия са добре корелирани помежду си и със сезонните валежи, и повечето дървета имат ясно изразени годишни пръстени [3]. Дългосрочните тенденции в използването и растежа на водата могат да бъдат получени от измервания на стабилни изотопи и широчина на дървесния пръстен [7].

Анализът на дървесните пръстени (или дендрохронологията) може значително да допринесе за изучаването на реакциите на тропическите гори към променящия се климат. Въпреки това, в тропиците той изостава от изследванията на умерените и бореалните дървета, където годишните пръстени предоставят подробна представа за растежа и функционирането на дърветата и реакциите на дърветата към миналия климат. Докато появата на ясно определени годишни пръстени при тропическите дървета е рядко срещана, отколкото при дърветата с умерен пояс, известно е, че значителен брой тропически видове образуват годишни пръстени [6]. Всички техники, включително денситометрия и изотопен анализ, както и конвенционален пръстенов анализ, трябва да се използват за постигане на максимални бъдещи резултати. Анализът на дървесните пръстени за горското стопанство и екологията е свързано с по-добрата информация за факторите, влияещи върху темповете на растеж, производството и качеството на дървесината, времето и скоростта на възобновяване [8].

Годишни пръстени в умерения пояс

Нехомогенността на дървесината в границата на един и същ годишен пръстен се дължи на условията, при които се развиват дърветата в нашия климатичен пояс. Животът на дърветата всяка година започва рано през пролетта, протича активно през лятото, отслабва през есента, а през зимата почти замира. Това се отразява и

върху строежа на дървесината в рамките на годишните пръстени [2].

Характерът на растежния слой може да бъде полезен фактор при идентифицирането на дървесината. Например, в дървесината от умерения пояс, подредбата на трахеите често могат да бъде много характерна, образувана по-късно през сезона, и когато преходът в размера между трахеите на ранната и късната дървесина е рязък, дървесината се класифицира като кръгово-пореста. Ако има малък или никакъв преход в размера на трахеите между ранната и късната дървесина, се прилага терминът пръснато-пореста. Полукръгово-пореста или полупръснато-пореста се използват за описание на дървесина, при която подредбата на трахеите не са отчетливо като при кръгово-порестата, нито при пръснато-порестата [9].

При дърветата съдовият камбий като вторичен меристем се намира между дървесината и кората. Той е отговорен за производството на нови клетки, ксилемни клетки отвътре и флоемни клетки отвън. Камбиалната активност зависи от множество ендегенни и екзогенни фактори. Образоването на дървесина в световен мащаб преминава през сезонен ритъм и информацията за околната среда и климата се „архивира“ в зоните на растеж [11].

Дърветата в умерените средни ширини и в бореалната зона показват отчетлив годишен ритъм с латентност на камбия през студения период и активност на камбий през определен времеви прозорец в рамките на вегетационния период. В тези годишни слоеве се „архивира“ информация за околната среда и климата, която е влязла в дървото през листата и корените му и се е трансформирала в нови клетки от камбия [11]. Такава информация може да бъде намерена в:

- ширината на дървесните пръстени, която е най-лесно достъпна и следователно най-често използвана;
- в широчината на ранната и късната дървесина;
- в плътността на ранната и късната дървесина;
- дървесна структура като размер на трахеята или трахеида;
- химичен състав на клетъчните стени под формата на стабилни изотопи ;
- дължина на издънките.

В районите с умерен климат ритъмът на растеж на вторичната дебелина произвежда растежни пръстени, които обикновено се наричат дървесни пръстени. Структурата на дървесината се определя от функцията на тъканите. Обяснение за структурните различия в тъканите на

дървесния пръстен се намира в разбирането на функционалните различия [4].

Дървесните пръстени са съставени от отделни клетки, които съставляват градивните елементи на организма на дървото. Трябва да се разбере клетъчното ниво на растеж на дърветата, за да идентифицира точно отделните дървесни пръстени. Основното разбиране на физиологията на дърветата също е важно за разбирането на биологичните процеси, които свързват околната среда с образуването на пръстени. Годишните пръстени са крайният резултат от сложна последователност на усвояване на природните ресурси от дървото. Каскада от химични реакции и клетъчно делене в крайна сметка произвеждат годишния пръстен [13].

Растеж на дърветата в тропиците

Тропичната гора е съставена от вечнозелени дървета, които подменят листата си постепенно и в различно време, поради което и опадването им не се забелязва. Поради непрекъснатото нарастване на дървесината не формират годишни пръстени. В полулистопадните гори има два сухи сезона през годината, през които дърветата изхвърлят листата си и преустановяват нарастването си. В тези стъбла се образуват зони на нарастване, които са неясно очертани и в някои случаи може да наподобяват годишни пръстени [2].

Тропическите дървета са важен елемент от глобалната биосфера. Тропическите гори и дървесните савани покриват 12–15% от земната повърхност и са домакини на повече от 40 000 дървесни вида. Те съхраняват около 60% от общата световна горска биомаса и играят значителна роля във водния, въглеродния и хранителния цикъл на земята [7]. Надлесните дървета, които са разпръснати поединично, достигат на височина 50–60 m, имат добре очистено от клонови стъбло и високо разположена корона. Във втория етаж (основния) дърветата имат височина от 20 до 30 m и короните на дърветата са гъсто склопени.

Важна характеристика, която лесно се наблюдава на напречното сечение, е прирастът. Границите на тези прирасти обикновено са свързани с годишния растеж при дървета, отглеждани в умерен климат. В тропическите райони обаче прирастите могат да бъдат резултат от влажни и сухи сезони и терминът „годишен пръстен“, често използван за дървесина от умерените зони, не би бил строго приложим [9].

Дървесните пръстени предоставят точна информация за възрастта на дърветата. Въпросът колко стари стават тропическите дървета занимава учените от дълго време и е обект на ожесточен научен дебат. Възрастта на дърветата

може да бъде измерена директно само чрез радиовъглеродно датироване или анализ на дървесни пръстени [15]. Последните доклади показват, че дърветата могат да оцелеят до 1000 години в амазонските дъждовни гори. Това изглежда противоречи на идеята, че тропическите дъждовни гори са силно динамични системи. За да се изследва очевидното противоречие между възрастта на дърветата и динамиката на горите, методите за стареене на дърветата трябва да се обсъдят в контекста на екологичното значение на дълголетие в тропическите гори [17]. Други автори смятат, че дълголетие на дърветата е по-кратко, отколкото често се смята, средно дълголетие около 200 години [7].

Определено е, че трябва да съществува сух период (сезон) от минимум 2–3 месеца. Тук валежите не трябва да намаляват под месечна стойност от 60 mm. Това предизвиква годишен ритъм на производство на камбиални ксилемни клетки. Според тази хипотеза тропиците са разделени на три климатични зони:

- влажни зони без сух сезон (екваториални зони в Югоизточна Азия, Централна Африка и западната зона на Амазония);
- зони с един сух сезон (среден и Източна Амазония, както и като цяло северните и южните зони на тропиците в Африка, Южна Америка и Азия);
- зони с два сухи сезона (само източноафриканската екваториална зона).

Съответно, дърветата, растящи във вечно влажната екваториална зона с постоянни температури през цялата година и без ясно изразен сух сезон, понякога изглежда нямат ясна латентност на камбия. Независимо от това, при тези дървета интензивността на производството на камбиални клетки може да бъде намалена по време на периоди с намалени валежи. Дърветата от тропическите региони с отчетливи разлики в интензивността на валежите през годината и доста сух период през няколко месеца може да имат годишен ритъм с намалена камбиална активност през сухите месеци и повишена активност през влажните периоди.

Няма много доклади за динамиката на камбия при дървета от тропиците, въпреки че растежните пръстени са добре видими при няколко вида чрез образуването на маргинални аксиални паренхимни ленти (терминални или начални) или зони от дебелостенни влакна. При някои тропически дървесни видове идентифицирането на растежните пръстени изглежда по-трудно поради по-сложната им анатомия. Въз основа на тези анатомични характеристики, които предполагат годишен камбиален ритъм с редуващи се етапи на латентност и активност, появата на

годишни растежни пръстени е дълго и противоречиво дискутирана [11].

В тропиците температурата остава относително постоянна през цялата година, което е в контраст с условията в умерените и бореалните зони с ниски температури където тя е ограничаващ фактор за камбиалната активност. Също така валежите и влажността на почвата, особено в екваториалните зони, изглеждат доста стабилни през годината. Всички тези условия на околната среда нямат годишен ритъм, което доведе до предположението, че камбиалните клетки могат да имат алтернативна периодичност на растеж или дори липса на периодичност. Има интензивно производство на камбиални клетки по време на дъждовния сезон. През сухия сезон тези видове или са претърпели прекратяване на камбиалната активност, или само отчетливо намаляване на производството на клетки [11].

Годишни пръстени в тропиците

Дали дърветата образуват ежегодно отделни пръстени зависи както от специфичната за вида физиология и анатомията на дървесината, така и от екзогенни фактори като сезонността на валежите или наводненията. Някои видове могат да образуват ясни годишни пръстени на сезонни места, но нямат пръстени на много влажни места с ниска сезонност на валежите или в много сухи места със силно неравномерни валежи [3]. *Образуването на дървесни пръстени може да бъде строго годишно, двугодишно или с неправилни фалшиви (негодишни) пръстени, които се появяват на всеки няколко години [7].*

Възможно е да се разпознаят три общи модела за образуване на растежни пръстени при зрели дървета [4]:

1. тези, които образуват само един пръстен всеки сезон при нормални условия на растеж;
2. тези, които обикновено образуват повече от един пръстен всяка година (множество пръстени);
3. ограничен брой видове, които изобщо не успяват да образуват отделни растежни пръстени.

Дърветата от първа категория очевидно се срещат най-често в умерените региони. Тези във втора група са по-разпространени в субтропиците и тропиците; докато последната група се среща най-вече в тропически региони, притежаващи еднаква среда и в тези дървета, които непрекъснато растат. В една извадка за изследване на годишните пръстени, трябва да се внимава за разпределението на бавно и бързорастящите индивиди в извадката от дървесния пръстен [14].

Границите на дървесните пръстени се образуват, когато камбиалните клетки в стъблата на дърветата са в латентно състояние. В регионите със средни и високи ширини основната причина за камбиалния покой и образуването на анатомично различни дървесни пръстени са сезонните вариации в продължителността на деня, часовете и температурата [6]. В тропиците няма (или много ограничена) сезонност в тези климатични променливи. Тропическите дървета показват относително постоянен растеж през цялата година и често не образуват годишни пръстени. Въпреки това, много тропически дървета показват ежегодно повтарящи се фенологични модели, които могат да забавят камбиалната активност или да предизвикат пълен камбиален покой и да доведат до анатомично отчетлив слой дървесина, т.е. граница на дървесния пръстен. Сезонността във фенологията на листата при тропическите дървета се смята за адаптация към вариациите във външния (абиотичен) стрес. Най-често срещаният стресов фактор за тропическите дървета е сезонността на валежите е [7]. Това причинява сезонен воден стрес, особено за плитко вкоренени видове в сухи места [3], и може да доведе до пълно опадане на листа (широколистни) или размяна на листа в рамките на много кратък период от време. Когато дърветата са безлистни, камбиалната активност спира и се образува отчетлив слой дървесина. При някои широколистни видове сезонно сухи гори е забелязано, че дърветата изпускат листата си преди да се развие воден стрес и че разпукването на пъпките често се случва преди началото на влажния сезон и се задейства от промяна в продължителността на деня [16].

Друг абиотичен стресов фактор, водещ до образуването на годишни пръстени, са сезонните наводнения. По време на наводненията безкислородните условия на корените предизвикват падане на листата, камбиален покой и образуване на годишни пръстени при много дървесни видове [3, 16]. *Годишният прираст на тропическите дървесни видове е по-чувствителен към колебанията във валежите, отколкото към температурата.* Физиологията на тези дървета се променя, най-вероятно поради нарастването на CO₂ в насажденията [7].

Съществуването на растежни пръстени е тясно свързано с анатомичната структура на дървото и следователно – поне частично – генетично обусловено. Вариациите в дървесната анатомия на тропическите дървета, които определят границите на пръстените, са отчетливо различни от горите на умереното северно полукуло, поради което изискват отделна класификация.

кация [16]. Разграничават се четири различни типа зони на растеж (фиг. 1):

1. вариации на плътността;
2. маргинални ленти на паренхима;
3. повтарящи се модели на редуващи се паренхимни и влакнести ивици;
4. вариации в разпределението на трахеите и/или размера на трахеите.

Вариациите на плътността и размерите на съдовете могат да възникнат в съответствие с предишните характеристики или да очертаят годишна зона на растеж сама по себе си. Примери за семейства с видове с вариации в плътността на дървесината включват Annonaceae, Lauraceae и Euphorbiaceae. Зоните на растеж при Fabaceae и Meliaceae често показват маргинални паренхимни ивици, докато редуващите се ленти на паренхим и влакна са често срещана характеристика при Lecythidaceae, Sapotaceae и Moraceae [16].



Източник: [7].

Забележка: Посоката на растеж в панелите a-f е отляво надясно. Запълнените бели триъгълници показват годишни граници на растеж; Отворените триъгълници в панел h показват фалшиви пръстени

Фиг. 1. Анатомични особености на тропическите дървесни пръстени

Легенда: a-f – най-често срещаните граници на пръстените; g-j – някои често срещани проблеми, срещани при изследванията на дървесните пръстени

Растежът на дебелината се причинява най-вече от активността на листата. При оценката на тази закономерност, която се определя от

ендогенни фактори, климатичните влияния (температура на въздуха и валежи) обаче не могат да бъдат пренебрегнати. Ритъмът на гъст растеж се определя решително от вида на климата. В тропическите или субтропичните региони обикновено могат да бъдат регистрирани няколко скока на растеж в рамките на една година [15]. Съответно, вторичният растеж на дебелината в напречното сечение на ствола се изразява от повече или по-малко ясно разграничени зони на растеж [4]. *Вариациите между пръстените при много индивиди са по-високи от вариациите между индивидите.* Разликите между индивидите показват как дърветата могат да се адаптират или да се приспособят към променливостта на околната среда и могат да предоставят информация за пластичността на даден вид при променящи се условия на околната среда [5].

При направени изследвания, от 60 бразилски дървесни вида от тропическите гори на Амазонка добре очертани растежни пръстени могат да бъдат определени при 35%, при 22% от изследваните дървета растежните пръстени са трудни за очертаване, а в 43% липсват. В регионите с променлив климат на централна и Южна Бразилия 60% от 177-те изследвани дървесни вида са открити със значителни растежни пръстени, 25% имат само неясни пръстени, а 11% нямат пръстеновиден растеж [4].

Съществуват нови методологии, които имат доказано приложение, но съществуват много видове и ситуации, в които проучванията може да не са успешни [8]. По-доброто разбиране на моделите на растеж на индивидуално и видово ниво в тропиците предоставя необходимата емпирична информация за опазване и управление на тропическите гори и многото екосистемни функции и услуги, които те поддържат [12].

Заклучение

Температурата, наличието на вода и входящата слънчева радиация влияят на растежа на дърветата. Реакциите на тропическите дървета на тези фактори могат да бъдат сложни и нелинейни и могат да варират в различните видове и екосистеми.

Докато изучаването на тропическите дървесни пръстени започна преди повече от век, повечето постижения в тази област са постигнати през последните десетилетия.

Прегледът на климатичната чувствителност на тропическите дървета показва, че годишният прираст на тропическите дървесни видове е по-чувствителен към колебанията във валежите, отколкото към температурата.

Най-точни заключения за възрастта на дърветата дават дървесните (годишните) пръстени.

Колко стари стават тропическите дървета в една екоценоза е белаг на динамиката на процесите в нея.

Литература

1. Блъскова, Г. *Дървесинознание*. Издателство на Лесотехнически университет. София. 2009. стр. 230–247.
2. Енчев, Е. *Дървесинознание*. Издателство на Земиздат, София. 1984.
3. Borchert, R. Climatic periodicity, phenology, and cambium activity in tropical dry forest trees. *IAWA Journal*. 20(3). 1999. 239–247.
4. Bosshard H. H. *Holzkunde Band 2. Zur Biologie, Physik und Chemie des Holzes*. Birkhäuser Verlag. Basel–Boston–Stuttgart. 1984.
5. Fichtler, E., Worbes, M. Wood anatomical variables in tropical trees and their relation to site conditions and individual tree morphology. *IAWA Journal*, Vol. 33(2). 2012. 119–140.
6. Fritts, H. *Tree Rings and Climate*. Academic press. London–New York–San Francisco. 1976.
7. Goldstein, G., Santiago, L. *Tropical Tree Physiology. Adaptations and Responses in a Changing Environment*. Springer International Publishing Switzerland. 2016.
8. Jacoby, G. Overview of tree-ring analysis in tropical regions. *IAWA Bulletin* n.s. 10(2). 1989. 99–108.
9. Kollmann, F., Cote Jr., W *Principles of Wood Science and Technology*. I Solid Wood. Springer Verlag. Berlin–Heidelberg–New York. 1968.
10. Nath, C. et al. Growth rings in tropical trees: role of functional traits, environment, and phylogeny. *Trees*. 2016. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00468-016-1442-1>.
11. Schmitt, U., Koch, G., Hietz, P., Tholen D. *Handbook of Wood Science and Technology*. Part 3 Wood Biology. Springer. 2023. DOI: <https://doi.org/10.1007/978-3-030-81315-4>.
12. Schöngart, J., Bräuning, A., Maioli A., Barbosa, C., Lisi, C., Oliveira, J. *Dendroecological Studies in the Neotropics: History, Status and Future Challenges*. Springer International Publishing AG. 2017. DOI: https://doi.org/10.1007/978-3-319-61669-8_3.
13. Speer, J. *Fundamentals of Tree-Ring Research*. Indiana State University Terre Haute, IN 47809. 2009.
14. van Der Sleen, P. et al. Trends in tropical tree growth: re-analyses confirm earlier findings. *Global Change Biology*. 23. 2017. 1761–1762. DOI: <https://doi.org/10.1111/gcb.13572>.
15. Vlam, M. *Forensic forest ecology. Unraveling the stand history of tropical forests*. PhD thesis. Wageningen University, Wageningen. NL. 2014.
16. Worbes, M. Growth rings, increment and age of trees in inundation forests, savannas and a mountain forest in the Neotropics. *IAWA Bulletin* n.s. 10(2). 1989. 109–122.
17. Martínez-Ramos, M., Alvarez-Buylla, E. How old are tropical rain forest trees?. *Trends in plant science*. 3(10). 1998. 400–405.

ANNUAL RINGS IN TROPICAL TREE SPECIES

Nikolai Bardarov, Martina Todorova, Aleksandar Doychinov
University of Forestry, Sofia, Bulgaria

Abstract

Tropical trees grow under conditions where the cambium is active throughout the entire year. In most cases, there is no clearly defined climatic seasonality, and the trees form growth zones that are difficult to distinguish. The growth of tropical trees is sensitive to rainfall and temperature. During dry and hot periods, growth slows down. Nevertheless, in some species, distinct wood (annual) rings do form. The study of these rings provides important insights into the effects of global changes on tropical ecosystems. This article examines the formation and structure of annual rings in tropical tree species. A comparison is made between tree growth in temperate and tropical zones. Special attention is given to the types of ring differentiation in tropical wood.