

Явление поворота ствола в процессе роста у древесных растений (на примере *Pinus sylvestris* L. и *Picea obovata* Ldb.)

С. А. ШАВНИН, И. С. ОВЧИННИКОВ, Д. Ю. ГОЛИКОВ, А. А. МОНТИЛЕ,
В. А. ГАЛАКО, В. Э. ВЛАСЕНКО

Ботанический сад УрО РАН
620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202а
E-mail: sash@botgard.uran.ru

Статья поступила 24.03.2017

Принята к печати 19.05.2017

АННОТАЦИЯ

В результате прямых измерений установлено и описано явление поворота стволов деревьев сосны обыкновенной и ели сибирской в ходе периода вегетации. На пяти пробных площадях, расположенных в различных лесорастительных условиях, изучены встречаемость явления в древостое, величины и направления поворотов, а также их динамика на протяжении двух лет. Средние величины угла поворота 0,2–0,5°, а максимальные – около 1,3–1,7°. Значения этих характеристик зависят от погодных условий года и лесорастительных условий. Более половины деревьев изменяют на следующий год направление вращения на противоположное, а 8–19 % деревьев сосны его сохраняют. На основании анализа литературных и полученных данных предложена качественная модель морфогенетических процессов, объясняющих механизм описанного явления.

Ключевые слова: *Pinus sylvestris*, *Picea obovata*, радиальный рост, морфогенез древесных растений, косослой, вращение ствола дерева.

Трансформация кроны и возникновение особых форм ствола (искривлений и закручиваний) в процессе роста деревьев относятся к классу хорошо и давно известных явлений. Изменения ориентации стебля растения связывают с наличием тропизмов (грави-, фото-, хемотропизм и др.). Основные механизмы, определяющие эти виды адаптационных реакций на клеточном и тканевом уровнях организации связаны с изменениями градиентов фитогормонов, ассимилятов, ионов и эндогенных электрических полей [Полевой,

1989; Медведев, 1996; Алехина и др. 2007]. Однако до настоящего времени в научной литературе отсутствуют указания на возможность изменения связанной с ростом дерева относительной пространственной ориентации ствола (вращение), хотя древесиноведам и практикам, связанным с деревообработкой, постоянно приходится сталкиваться с креновой древесиной, косослойностью и наличием в стволе дефектов [Миллер, Вакин, 1938; Вакин и др., 1969; Кофман, 1986], а также механическими напряжениями, объяснение

причин возникновения которых ограничивается характеристикой анатомических особенностей.

Известно, что деревья могут переориентировать (изгибать) стволы и ветви [Ormarsson et al., 2010]. Постоянное изменение освещенности и неравномерные нагрузки со стороны растущей кроны на ткани ствола приводят к образованию реактивной древесины по всей длине или в части ствола [Knigge, 1958; Richter, 2006]. Моделирование механических свойств тканей различных участков ствола [Coutand et al., 2007] показывает, что формирование креновой древесины является частью ответной реакции на отрицательный гравитропизм. К числу основных факторов, определяющих изменение формы ствола и ветвей, относятся возникающие в тканях и органах механические напряжения. В частности, напряжения, влияющие на формирование нового годичного прироста, обусловлены процессами дифференциации древесных волокон [Ormarsson et al., 2010; Mishina et al., 2013], сопровождающимися возникновением эластичных и вязко-упругих сил, которые в косослойной древесине могут приводить к закручиванию тканей ствола. Феномен “закручивания” связан с действием большого числа экологических факторов (ветер, освещенность, почвенные условия, экспозиция и др.), однако однозначной причинно-следственной связи не установлено [Burger, 1941; Houkal, 1982; Harris, 1989]. В отдельных случаях ответная реакция на экологические воздействия путем образования креновой древесины отсутствует и формируется тангенциальный косослой волокон [Raunecker, 1957]. Следует отметить, что наличие креновой древесины всегда связано с искривлением ствола, а косослойность – с его закручиванием, возникающим при формировании проводящими волокнами древесины спиральных структур. Количество последних в стволе варьирует от полного отсутствия до двух и более спиралей [Harris, 1989].

Тенденция спирального роста, сопровождающегося формированием лево- и правозакрученной форм, характерна для большинства видов древесных на ранней стадии онтогенеза и может сохраняться или усиливаться под воздействием внешних факторов [Хохрин, 1977; Harris, 1989; Richter, 2015]. На ши-

рокую распространенность этого явления указывают статистические исследования [Durst, 1955], согласно которым 78 % деревьев сосны в древостоях Западной Сибири и 88 % сосен и лиственниц в горных лесах Урала имеют косослой. Причем известно, что левозакрученные формы типичны для хвойных молодняков, а старшевозрастные деревья имеют противоположное направление угла поворота волокон [Harris, 1989].

Ранее [Vite, 1958, 1967] выдвигалось предположение, согласно которому деревья с косослоем обладают преимуществом при распределении транспирационного потока по периметру ствола. Кроме того, такие структуры обуславливают большую прочность на изгиб и разрыв [Richter, 2008]. По-видимому, возникновение косослоя объясняется не одной, а рядом причин, в числе которых особо подчеркивается роль антиклинальных делений камбия и направления роста клеток [Bannan, 1964b]. Кроме того, в нем могут участвовать такие процессы, как отмирание клеток и разворот камбиальных доменов, которые выступают в роли контроллера при остановке развития закручиваний. В этой работе также предполагается, что избыточная закрученность возникает в случае отказа контролирующих структур на камбиальном уровне, а также – что камбиальные домены (термин “камбиальный домен” для описания камбиальных зон, в которых антиклинальные деления проходят в одном направлении, ввел Хейновиц [Hejnowicz, 1964]) обладают способностью к периодической смене направлений. Следует отметить, что формирование антиклинальных клеток сопровождается их растяжением [Bannan, 1963a, b, 1964a, b, 1966; Hejnowicz, 1961, 1964; Krawczyn, Romberger, 1980], причем смещение доменов составляет около 0,7 мм на 1 мм прирастающей ксилемы, а угол поворота косослоя от горизонтали составляет в среднем около 35° [Richter, 2015] и у сосны обыкновенной может достигать 90° [Hartig, 1895].

Анализ факторов и механизмов, определяющих форму ствола и кроны деревьев в процессе роста, позволяет выделить ряд связанных с анатомическим строением механических принципов пространственной трансформации [Richter, 2015]: растяжение – сжатие внешней части ствола; изменение ори-

ентации направления волокон в процессе прироста по диаметру, которое может приводить к формированию спиральных структур и сегментация участков ствола, определяющая относительно независимый рост концентрически соединенных скруток древесины, при котором корректируется направление оси ствола. Первый из них объясняет появление изгибов в вертикальной плоскости и креновой древесины, а второй и третий – закручивание ствола и побегов и формирование косослоя.

Приведенные выше сведения позволяют предположить, что в процессе роста дерева формирование в зоне камбиального комплекса ствола косослоя должно приводить у хвойных к изменению пространственной ориентации (поворотам) внешних слоев древесины (ксилемы). В связи с этим, цель настоящих исследований – описание и изучение с помощью прямых измерений явления поворота ствола в течение вегетационного периода у произрастающих в различных условиях местообитания деревьев сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и ели сибирской (*Picea obovata* Ldb.), включая его встречаемость в древостое и динамику величин и направлений поворотов на протяжении двух лет.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для изучения явления поворота ствола в процессе роста у деревьев сосны обыкновенной выбраны насаждения, находящиеся на пяти участках, где заложены пробные площади (ПП): ПП 1–3 и 5 в окрестностях г. Новоуральска (Свердловская обл.), восточный макросклон Уральского хребта; ПП 4 – на территории заповедной части дендрария Ботанического сада УрО РАН (г. Екатеринбург).

Согласно физико-географическому районированию [Физико-географическое районирование..., 1968] исследования проводили в южной части Среднеуральской провинции Среднеуральской области Новоземельско-Уральской горной страны. Согласно лесорастительному районированию Б. П. Колесникова [Колесников и др., 1974] данная территория входит в состав южно-таежной подзоны Среднеуральской низкогорной провинции Уральской горно-лесной области. Почвенный

покров территории представлен примитивно-аккумулятивными, горно-лесными типами. [Погодина, Розов, 1968; Ржанникова, 1972; Фирсова, 1977, 1987].

Обследование древостоев проводили методом пробных площадей. Закладку временных ПП осуществляли в соответствии с требованиями ОСТ 56-69-83 [1984]. Средние таксационные показатели определяли в соответствии с общепринятыми методами [Анучин, 1982]. Таксационное описание сосняков в Новоуральском районе и Дендрарии БС УрО РАН следующее:

ПП 1. Тип леса С.ртр.; состав насаждения 8С2Л, ед.Е; относятся к XII классу возраста; III класс бонитета; насаждение редкостойное, полнота 0,6; средний диаметр 34,6 см; средняя высота 24,3 м; запас 180 м³/га; почва бурая горно-лесная сильноподзолистая.

ПП 2. Тип леса С-ТХ.мш.яг.; состав насаждения 10С, ед.Е; относятся к VII классу возраста; III класс бонитета, полнота 0,6; средний диаметр 28,6 см; средняя высота 22,4 м; запас 210 м³/га; почва бурая горно-лесная сильноподзолистая.

ПП 3. Тип леса С-ТХ.мш.яг.; состав насаждения 10С, ед.Е; относятся к VII классу возраста; IV класс бонитета, полнота 0,6; средний диаметр 24,5; средняя высота 20,6 м; запас 180 м³/га; почва горно-лесная сильноподзолистая.

ПП 4. Тип леса С.ртр.; состав насаждения 10С, ед.Б; относятся к VII классу возраста; III класс бонитета, полнота 0,8; средний диаметр 25,8; средняя высота 25,4 м; запас 220 м³/га; почва подзолистая.

ПП 5. Тип леса Е.тр.зм.; состав насаждения 8С2Е, ед.Б; насаждение разновозрастное III–V класса возраста; IV класс бонитета, полнота 0,6; средний диаметр 24,2; средняя высота 19,2 м; запас 190 м³/га; почва горно-лесная сильноподзолистая.

Величину поворота ствола измеряли у каждого отдельного дерева на ПП в изучаемом древостое. Для этого на высоте 2,0 м на глубину 5 см перпендикулярно образующей ствола закрепляли металлический стержень диаметром 6 мм и длиной 18 см. На выступающую над поверхностью ствола часть стержня устанавливали и фиксировали полую трубку из углепластика длиной 3,1 м, к ее концу

крепили гибкую нить с грузом. Длина нити соответствовала расстоянию до поверхности земли. В точке касания груза о землю устанавливали метку, которую закрепляли в верхнем слое почвы. Таким образом, отклонение (поворот) стержня по и против часовой стрелки измеряли по величине хорды между двумя точками окружности радиусом $3,1 \text{ м} + r$ (где r – радиус ствола) в плоскости, параллельной поверхности земли. Величину хорды измеряли с помощью штангенциркуля. Измерительная конструкция обеспечивала жесткое соединение стержня и трубки, независимое от количества повторных соединений, и позволяла определять положение точки касания с абсолютной ошибкой 0,5 см. В связи с этим, при анализе полученных данных отдельно учитывали значения, превышающие эту величину. Металлический стержень оставляли в стволе дерева в течение всего периода измерений. Углы поворота за 2015 и 2016 гг. определяли на основании положений меток, фиксированных 05.05.2015, 15.09.2015 и 05.05.2016, 15.09.2016 соответственно. Ввиду относительно малых величин измеряемых углов, при анализе поворотов ствола рассматривали значения непосредственно измеряемых длин хорд. Определение угла поворота (град.) проводили путем пересчета на основании величины длины хорды. Помимо абсолютных величин углов поворота определяли также направление вращения по и против часовой стрелки (L и R соответственно).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

При анализе результатов измерений поворотов ствола в 2015 г. (табл. 1) на ПП 1–3 и ПП 5 оценивали процентные доли количества деревьев в различных диапазонах длины хорды сектора поворота с учетом направления вращения (табл. 1) и процентные доли количества деревьев с L- и R-поворотами относительно их общего числа.

Исследования показали, что повороты наблюдаются у 72,2–84,9 % деревьев, соотношение поворотов L и R на разных ПП отличается. На ПП 1 и 2 количество R-поворотов больше, чем L в 3,5 и более раз, а на ПП 3 количество L-поворотов превышает количество R-поворотов почти в 3 раза. При этом максимальные значения углов поворота на ПП 1–3 составляют 0,78, 0,8 и 0,97° соответственно. На ПП 5 измерения проведены на 18 деревьях, у которых соотношение R- и L-вращений составляет 2 : 1. Средние величины углов поворота деревьев сосны на ПП 1–3 ($M \pm m$) равняются: $0,26 \pm 0,02^\circ$, $0,29 \pm 0,02^\circ$ и $0,32 \pm 0,02^\circ$ соответственно, а у ели (ПП 5) – $0,32 \pm 0,04^\circ$.

Для объяснения установленного в 2015 г. феномена вращения стволов в течение вегетационного периода предлагается следующая качественная модель событий, связанных с морфогенезом на уровне функционирования камбиального комплекса. В процессе радиального роста ствола периклиналиное деление камбиальных клеток сопровождается анти-

Т а б л и ц а 1

Характеристики поворотов стволов сосны обыкновенной и ели сибирской в 2015 г.

Характеристика вращения; номер ПП, порода	Количество деревьев / доли, %					Доля деревьев от количества имеющих поворот, %	
	(R + L); 0,5–1,0	(R + L); ≥ 1,0	R; ≥ 1,0	L; ≥ 1,0	Всего деревьев	R	L
1, сосна	24	55	47	8	93	85,45	14,55
	25,81	59,14	50,54	8,60			
2, сосна	14	62	49	13	107	79,03	20,97
	13,08	57,94	45,79	12,15			
3, сосна	13	57	15	42	83	26,32	73,68
	15,66	68,67	18,07	50,60			
5, ель	1	12	8	4	18	66,67	33,33
	5,56	66,67	44,44	22,22			

Т а б л и ц а 2

Характеристики поворотов стволов сосны обыкновенной и ели сибирской в 2016 г.

Характеристика вращения; номер ПП, порода	Количество деревьев / доли, %				Доля деревьев от количества имеющих поворот, %			
	Направление вращения; диапазон величин хорды, см	(R + L); 0,5–1,0	(R + L); ≥ 1,0	R; ≥ 1,0	L; ≥ 1,0	Всего деревьев	R	L
1, сосна		20	50	9	41	92	18,00	82,00
		21,74	54,35	9,78	44,57			
2, сосна		20	70	10	60	105	14,29	85,71
		19,05	66,67	9,52	57,14			
3, сосна		23	46	39	7	84	84,78	15,22
		27,38	54,76	46,43	8,33			
4, сосна		0	50	26	24	96	52,00	48,00
		0,0	52,08	27,08	25,00			
5, ель		1	18	3	15	19	16,67	83,33
		5,26	94,74	15,79	78,95			

клинальным, что обеспечивает непрерывность, достаточную плотность и механическую прочность наружных слоев древесины при увеличении внешнего периметра горизонтального сечения ствола. Образование клинальных клеток, происходит с неодинаковой частотой в зависимости от скорости роста [Bannan, 1960] на разных участках периметра [Harris, 1989] и сопровождается появлением существенных тангенциальных напряжений [Leelavanichkul, Cherkaev, 2004; Ormarsson et al., 2010]. Эти напряжения вызывают смещение внешних слоев ксилемы в тангенциальном направлении и, как следствие, отклонение металлического стержня (с помощью которого измерялись углы поворота) в горизонтальной плоскости по или против часовой стрелки в зависимости от направления вызываемой напряжением силы.

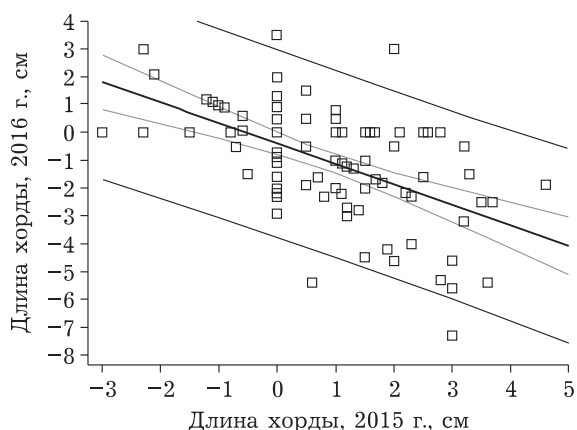
В 2016 г. проведен повторный цикл поперечных измерений на всех ПП. Анализ полученных результатов (табл. 2) показывает, что количество поворачивающихся деревьев отличается от 2015 г. незначительно. При этом, у большинства деревьев направления вращения изменились на противоположные. В частности, на ПП 5 соотношение R- и L-деревьев существенно изменилось по сравнению с 2015 г. и составило 1 : 5. Сравнительный анализ полученных за два года результатов показал, что на ПП 1–3 и 5 количество вращающихся деревьев, изменивших направление поворотов на противоположное составило 69,8, 56, 54,2 и 52,6 % соответственно (табл. 3). В таблице приведены данные о вращении, в которых учтены только деревья, совершавшие повороты как в 2015, так и в 2016 г. Количество деревьев, вращавшихся

Т а б л и ц а 3

Количество и процентные доли деревьев, изменивших и сохранивших направление поворота в 2016 г. относительно 2015 г.

Номер ПП, порода	Деревья, изменившие направление поворота		Деревья, сохранившие направление поворота	
	количество	доля от имеющих поворот, %	количество	доля от имеющих поворот, %
1, сосна	60	69,77	7	8,14
2, сосна	56	56,00	11	11,0
3, сосна	45	54,22	16	19,28
4, сосна	9	18,36	3	6,12
5, ель	10	52,63	4	21,05

только в один из двух указанных сезонов, в таблице не приводится, однако учитывается при подсчете имеющих поворот. По-видимому, возникающие в процессе роста механические напряжения в ксилеме могут активировать компенсаторные механизмы, связанные с антиклинальным делением клеток камбия, и приводящие на следующий год к вращению ствола в противоположную сторону. Таким образом, рост ствола у большинства деревьев сопровождается вращением внешних слоев древесины и флоэмы на небольшие углы по и против часовой стрелки со сменой направлений. При этом компенсация угла поворота в последующий год может оказаться как полной, так и частичной. Явление смены направления волокон косослоя (левая или правая форма) известно, и оно происходит в онтогенезе, как правило, один раз. В частности, показано, что у хвойных (сосна, ель, пихта, лиственница) в возрасте 40–80 лет происходит изменение направления волокон древесины с левого на правый [Burger, 1941]. Следует отметить, что рас-



Величины и направления поворотов деревьев сосны на ПП 1 в 2015–2016 гг. Положительные значения – R-повороты, отрицательные – L-повороты

положение косослоя зависит также от высоты [Schmelzer, 1977].

Анализ величин углов поворотов деревьев в 2015 и 2016 гг. показал, что в 2016 г. их максимальные значения увеличились на ПП 1–5 до 1,27, 1,33, 1,39, 1,70 и 1,54° соответственно. Данное явление, по всей види-

Т а б л и ц а 4

Значения критерия согласия χ^2 и соответствующих уровней значимости, а также параметров λ для показательных распределений по годам на ПП 1–5

Номер ПП, порода	Год	Направление	χ^2 критерий			λ
			<i>df</i>	Значение	<i>p</i>	
1, сосна	2015	R	5	4,546	0,474	0,712
		L	2	1,044	0,593	1,340
	2016	R	2	0,037	0,982	1,145
		L	4	2,070	0,723	0,553
2, сосна	2015	R	4	8,677	0,070	0,908
		L	1	0,446	0,504	2,046
	2016	R	3	2,240	0,524	1,119
		L	3	12,77	0,005	0,490
3, сосна	2015	R	2	6,540	0,038	1,314
		L	4	4,917	0,329	0,624
	2016	R	3	4,449	0,217	0,556
		L	1	0,934	0,339	0,897
4, сосна	2016	R	4	6,795	0,147	0,722
		L	3	3,381	0,337	0,604
5, ель	2015	R	1	0,437	0,509	0,890
		L	–	–	–	–
	2016	R	–	–	–	–
		L	2	1,045	0,593	0,233

П р и м е ч а н и е. Курсивом выделены случаи недостоверности распределения.

мости, связано с несовпадением погодно-климатических условий двух лет (в 2016 г. на Среднем Урале наблюдалось более жаркое и сухое лето). Средние величины углов поворота на ПП 1–4 за 2016 г. составляют: $0,3 \pm 0,03^\circ$, $0,33 \pm 0,02^\circ$, $0,3 \pm 0,03^\circ$ и $0,51 \pm 0,05^\circ$, а у деревьев ели (ПП 5) – $0,71 \pm 0,1^\circ$.

Данные о соотношении количества деревьев с L- и R-поворотами (см. табл. 1 и 2) в 2015–2016 гг. показывают, что на ПП 1, 2 и 5 в 2015 г. доминировали R-повороты, а на ПП 3 – L-повороты. В 2016 г. произошла смена доминирующих направлений поворота на каждой пробной площади на противоположное. Вместе с тем на ПП 4 доминирования ни одного из направлений вращения не наблюдалось и количества L- и R-поворотов примерно одинаковы. Установленные закономерности объясняются различием лесорастительных условий на исследованных ПП, а также особенностями погодно-климатических факторов. Кроме того, сравнительный анализ результатов позволяет предположить, что у большинства деревьев срабатывает механизм последовательной смены направлений поворотов и, как следствие, существенного закручивания древесины не происходит.

Следует отметить, что незначительное количество деревьев в 2016 г. сохранило наблюдавшееся в 2015 г. на ПП 1–3 и 5 (см. табл. 3) направление вращения (8,14, 11,0, 19,28, и 21,1 % соответственно). По-видимому, у этих деревьев компенсации напряжений не происходит и внешний слой нарастающей ксилемы продолжает поворачиваться в прежнем направлении, образуя косослой.

Наглядной иллюстрацией описанных выше закономерностей (на примере ПП 1) являются результаты конкретных измерений величин поворотов за 2015–2016 гг. (см. рисунок). Корреляционный анализ свидетельствует о наличии достоверной отрицательной взаимосвязи между показателями вращения (уравнение линейной регрессии $y = -0,737x - 0,39$; $r = -0,548$, $p < 0,05$). При этом количество деревьев с одинаковыми направлениями поворота в течении двух лет (I и III квадранты) относительно минимально. Аналогичные закономерности наблюдаются на всех исследованных ПП.

Изучение распределений величин углов L- и R-поворотов на ПП 1–5 показало, что они в большинстве случаев достоверно являются показательными (табл. 4) и описываются формулой: $y(x) = \lambda \exp(-\lambda(x))$. Характер распределения дает основание предположить, что величины углов поворота ствола определяются случайным процессом Пуассоновского типа, однако это не позволяет однозначно судить о стохастичности возникновения самого вращения.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Установлено явление вращения наружных слоев ствола, которое связано с процессами радиального роста и приводит к изменению пространственной ориентации поверхности ствола и ветвей. При этом более половины деревьев в течение вегетационного сезона осуществляют повороты относительно оси ствола. Величина угла поворота может составлять до 1,5 и более градусов.

Повороты деревьев происходят как по, так и против часовой стрелки (L и R), и их направление у большинства деревьев изменяется на следующий год на противоположное. Кроме того, 8–19 % деревьев сохраняли на второй год направление вращения, а у остальных – вращение происходило только в один из двух годов наблюдения, либо отсутствовало.

Характеристики вращения, по-видимому, зависят от лесорастительных условий и других факторов внешней среды, включая погодно-климатические.

Выявленные на примере сосны обыкновенной общие закономерности поворотов внешних слоев ствола наблюдаются также у деревьев ели обыкновенной.

Анализ результатов проведенных исследований и их сопоставление с известными в литературе данными о возникновении спиральных структур в ксилеме позволили предложить качественную модель механизма вращения ствола дерева вокруг оси. Разработка количественной модели требует дополнительных сведений о величинах давлений, вызванных делением клеток камбия и тургором проводящих путей.

ЛИТЕРАТУРА

- Анучин Н. П. Лесная таксация. М.: Лесная пром-сть, 1982. 552 с.
- Алехина Н. Д., Балнокин Ю. В., Гавриленко В. Ф. и др. Физиология растений: учебник для студ. вузов. М.: Академия, 2007. 640 с.
- Вакин А. Т., Полубояринов О. И., Соловьев В. А. Альбом пороков древесины. М.: Лесная пром-сть, 1969. 112 с.
- Колесников Б. П., Зубарева Р. С., Смолоногов Е. П. Лесорастительные условия и типы лесов Свердловской области: практич. руководство. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1974. 178 с.
- Кофман Г. Б. Рост и форма деревьев. Новосибирск: Наука, 1986. 210 с.
- Медведев С. С. Физиологические основы полярности растений. СПб.: Кольна, 1996. 159 с.
- Миллер В. В., Вакин А. Т. Пороки древесины: альбом. М.; Л.: Каталогиздат, 1938. 171 с.
- ОСТ 56-69-83 Пробные площади лесоустроительные. Методы закладки. М., 1989. 60 с.
- Погодина Г. С., Розов Н. П. Почвы // Урал и Приуралье. М.: Наука, 1968. С. 167–210.
- Полевой В. В. Физиология растений. М.: Высш. шк., 1989. 464 с.
- Ржаницова Г. К. Сравнительная характеристика свойств почв сосновых лесов южной тайги Зауралья // Лесные почвы южной тайги и Зауралья. Свердловск, 1972. С. 108–118.
- Физико-географическое районирование СССР / под ред. Н. А. Гвоздецкого. М.: Моск. гос. ун-т, 1968. 576 с.
- Фирсова В. П. Почвы таежной зоны Урала и Зауралья. М.: Наука, 1977. 176 с.
- Фирсова В. П. Почвы и лесная растительность Среднего Урала // Почвоведение. 1987. Вып. 11. С. 127–137.
- Хохрин А. В. Внутривидовая диссимметрическая изменчивость древесных растений в связи с их экологией: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Свердловск, 1977. 49 с.
- Bannan M. W. Ontogenetic trends in conifer cambium with respect to frequency of anticlinal division and cell length // *Canad. Journ. Botan.* 1960. Vol. 38. P. 795–802.
- Bannan M. W. Cambial behaviour with reference to cell length and ring width in *Picea* // *Ibid.* 1963a. Vol. 41. P. 811–822.
- Bannan M. W. Tracheid size and rate of anticlinal divisions in the cambium of *Cupressus* // *Ibid.* 1963b. Vol. 41. P. 1187–1197.
- Bannan M. W. Tracheid size and anticlinal divisions in the cambium of *Pseudotsuga* // *Ibid.* 1964a. Vol. 42. P. 603–631.
- Bannan M. W. Tracheid size and anticlinal divisions in the cambium of lodgepole pine // *Ibid.* 1964b. Vol. 42. P. 1105–1118.
- Bannan M. W. Cell length and rate of anticlinal division in the cambium of the Sequoias // *Ibid.* 1966. Vol. 44. P. 209–218.
- Burger H. Der Drehwuchs bei den Holzarten. Drehwuchs bei Fichte und Tanne. Bd. XX, Heft 1. Mitt Schweiz Anst Versuchsw. 1941. Vol. 22, N 1. P. 4–36.
- Coutand C., Fournier M., Moulia B. The gravitropic response of poplar trunks: key roles of prestressed regulation and the kinetics of cambial growth versus wood maturation // *Plant Physiol.* 2007. Vol. 114. P. 1166–1180.
- Durst J. Taschenbuch der Fehler und Schaden des Holzes. Leipzig: Fachbuchverl, 1955.
- Harris J. M. Spiral Grain and Wave Phenomena in Wood Formation. Springer-Verlag, 1989. 214 p.
- Hartig R. Ober den Drehwuchs der Kiefer. Forst – Naturwiss. 1895. Z. 4. P. 313–326.
- Hejnowicz Z. Anticlinal division, intrusive growth, and loss of fusiform initials in nonstoried cambium // *Acta Soc. Bot. Pol.* 1961. Vol. 30. P. 729–748.
- Hejnowicz Z. Orientation of the partition in pseudotransverse division in cambia of some conifers // *Canad. Journ. Botan.* 1964. Vol. 42. P. 1685–1691.
- Houkal D. Spiral grain *Pinus oocarpa* // *Wood and Fiber Sci.* 1982. N 4. P. 320–330.
- Knigge W. Das phanomen der reaktionsholzbildung und seine bedeutung fur die holzverwendung // *Forstarchiv.* 1958. Vol. 29. P. 4–10.
- Krawczynsyn J., Romberger J. A. Interlocked grain, cambial domains, endogenous rhythms, and time relations, with emphasis on *Nyssa sylvatica* // *Am. Journ. Botan.* 1980. Vol. 67. P. 228–236.
- Leelavanichkul A., Cherkaev A. Why the grain in tree trunks spirals: a mechanical perspective // *Structural and Multidisciplinary Optimization.* 2004. Vol. 28, N 2-3. P. 127.
- Mikshina P. V., Chernova T. E., Chemikosova S. B., Ibragimova N. N., Mokshina N. Y., Gorshkova T. A. Cellulosic fibers: Role of matrix polysaccharides in structure and function // *Cellulose.* 2013. Ch. 4. P. 91–113.
- Ormarsson S., Dahlblom O., Johansson M. Numerical study of how creep and progressive stiffening affect the growth stress formation in trees // *Trees.* 2010. Vol. 24. P. 105–115.
- Raunecker H. Beobachtungen uber Drehwuchs der Kiefer // *Holz-Zentrable.* 1957. N 83. P. 1221.
- Richter Ch. Holzmerkmale (14): Kuriositäten an Baumen. Außerlich erkennbare Holzmerkmale und ihr Einfluss auf die Sortierung // *Ibid.* 2006. N 1. P. 3–4.
- Richter Ch. Drehwuchs im Ingenieurholzbau nutzbar // *Ibid.* 2008. N 9. P. 235.
- Richter Ch. Wood Characteristics: Description, Causes, Prevention, Impact on Use and Technological Adaptation. Springer International Publishing Switzerland, 2015. 222 p.
- Schmelzer K. Zier-, Forst- und Wildgeholze // *Pflanzliche Virologie / M. Klinkowski.* 1977. Vol. 4. P. 276–405.

Vite J. P. Oller die transpirationsphysiologische Bedeutung des Drehwuchses bei Nadelholzern // Forstwiss Cbl. 1958. Vol. 77. P. 193–203.

Vite J. P. Water conduction and spiral grain: causes and effects // Proc. IUFRO 14 Congr. Miinchen IX Sect. 41. 1967. P. 338–351.

Phenomenon of Tree Stem Rotation During Growth Process of Woody Plants (Based on the Example of *Pinus sylvestris* L. and *Picea obovata* Ldb.)

S. A. SHAVNIN, I. S. OVCHINNIKOV, D. Yu. GOLIKOV, A. A. MONTILE, V. A. GALAKO, V. E. VLASENKO

*Botanical Garden, Ural Branch of RAS
620144, Yekaterinburg, 8 Marta str., 202a
E-mail: sash@botgard.uran.ru*

As a result of direct measurements, the phenomenon of tree stem rotation of *Pinus sylvestris* L. and *Picea obovata* Ldb. during the vegetation period has been established and described. On five trial plots located in different forest-growing conditions, the occurrence of the phenomenon, the magnitude and direction of turns, and their dynamics were studied over two years. Average values of rotation angle are 0.2–0.5°, the maximal ones are 1.3–1.7°. These characteristics are dependent on weather conditions of the year and forest types. On the following year more than half of trees change the direction of rotation to the opposite one, and 8–19 % of pine trees keep it. Based on the analysis of published and obtained data, a qualitative model of morphogenetic processes which explains the mechanism of the phenomenon described is proposed.

Key words: *Pinus sylvestris*, *Picea obovata*, radial growth, woody plant morphogenesis, timber spiral grain, rotation of the tree stem.