

УДК 57.054: [57.032+58.018] 674.032.16

ВЗАИМОСВЯЗИ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ХАРАКТЕРИСТИК КОРНЕЙ И КОСОСЛОЯ ЗАБОЛОНИ СТВОЛА У ДЕРЕВЬЕВ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ, ПРОИЗРАСТАЮЩИХ В УСЛОВИЯХ ВЕРХОВОГО БОЛОТА

С. А. Шавнин¹, Д. Ю. Голиков¹, А. А. Монтиле¹, А. В. Капралов², А. В. Григорьева²

¹ Ботанический сад УрО РАН
620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202а

² Уральский государственный лесотехнический университет
620100, Екатеринбург, Сибирский тракт, 37

E-mail: sash@botgard.uran.ru, mit2704@gmail.com, org17@mail.ru,
capralovav@m.usfeu.ru, grigorievaav@m.usfeu.ru

Поступила в редакцию 16.09.2021 г.

В настоящей работе определено наличие и изучен характер связей асимметрии строения корневой системы с закручиванием ствола дерева, а также между морфологическими характеристиками латеральных корней первого порядка, ствола и косося заболони на примере деревьев сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), произрастающих в естественном насаждении в экстремальных для данного вида гидротермических условиях верхового болота (Средний Урал, Россия). Для этого у двух групп деревьев VI класса возраста, не имеющих и имеющих внешние признаки косося, измеряли диаметр ствола без коры у шейки корня и на расстоянии 1.3 м от нее; высоту; угол наклона древесных волокон и длину косося части ствола, а также высоту, на которой она начинается; число латеральных корней первого порядка, их периметры и углы между ними. Для анализа строения корневой системы использовали показатели ее асимметрии по расположению в пространстве, а также по характеристикам радиального роста, которые рассчитывали как средние для данного дерева пропорции различия углов между отдельными корнями либо периметров корней и среднего значения соответственно. Установлены различия варибельности морфологических характеристик корней и характера их взаимосвязей у закрученных и незакрученных деревьев. Оценка взаимосвязей отдельных характеристик позволила выявить пять различий между двумя изучаемыми группами по наличию статистически значимых корреляций ($R = 0.34–0.52$). Косося ствола возникает в процессе роста дерева, и его образование обусловлено не строением системы корней первого порядка, а относительно малым количеством латеральных корней и низкой пространственной асимметрией корневой системы. Существуют положительные корреляции между его длиной и характеристиками роста корней, включая максимальную толщину корня и асимметрию периметров корней.

Ключевые слова: *Pinus sylvestris* L., закручивание ствола дерева, косося, асимметрия корневой системы.

DOI: 10.15372/SJFS20220103

ВВЕДЕНИЕ

Изучение закономерностей морфогенеза надземных частей и корневых систем древесных растений и влияния внешних факторов на рост и развитие деревьев в древостое – одно из актуальных направлений в лесоведении (Blaise et al., 2000). Оно связано, в том числе, с поиском новых технологических подходов к повышению каче-

ства древесины и управлению морфогенезом с целью получения деревьев с хозяйственно ценными признаками. Известно, что у ели ситхинской (*Picea sitchensis* (Bong.) Carrière) и сосны скрученной (*Pinus contorta* Douglas ex Loudon) скелетные корни закладываются в возрасте до 10 лет (Coutts, 1983). Форма и пространственное распределение корней древесных растений регулируются генетически (Nicoll et al., 1995)

и зависят от влияния факторов среды (Coutts et al., 2000; Судачкова и др., 2005), в том числе от действия водного стресса. Особенности строения корневых систем (КС) растущих на болоте деревьев являются отсутствие центрального и развитие латеральных корней (Тюкавина, Евдокимов, 2016). При этом сохраняется их механическая (опорная) функция и возрастает роль водно-транспортной. Выполнение этих функций взаимосвязано с ростом корней, на который оказывают значительное влияние ветровые нагрузки и наклон ствола (Richter et al., 2009; Danjon et al., 2013).

Существуют сведения о том, что архитектура КС определяет прямоствольность деревьев (Coutts, 1983; Balneaves, De la Mare, 1989; Stokes et al., 1996; Stokes, Mattheck, 1996). В популяциях сосны приморской (*Pinus pinaster* Aiton) у деревьев с незакрученными стволами наблюдалась более высокая вариабельность показателей биомассы и структурных характеристик КС (Garrido et al., 2015). Этот факт объясняется адаптивной реакцией на механический стресс в форме усиления неравномерности пространственного развития КС, более выраженной у прямоствольных деревьев. Косослой заболони (Кос) представляет собой спиральное расположение волокон в растущем дереве, которое возникает в результате деления камбиальных клеток косорадиальными перегородками (Боровиков, Уголев, 1989) и проявляется на морфологическом уровне в виде закрутки и изгибов ствола. Он возникает в процессе роста дерева в результате действия экологических факторов и связанных с гравитацией сил. Вместе с тем существуют сведения о генетическом контроле признака закрученности ствола (Alia et al., 1995), наличие которого объясняет, по-видимому, широкую встречаемость спиральных структур в заболони деревьев разных видов (Harris, 1989; Richter, 2015).

Образование Кос связывают с балансом пери- и антиклинальных делений клеток камбия в процессе закладки тканей ксилемы и влиянием на него дополнительных факторов, механизм действия которых не установлен (Mellerowicz et al., 2001). Следует отметить, что пространственная неоднородность увлажнения ствола приводит к возникновению в древесине продольных (Fournier et al., 1994) и тангенциальных относительно оси ствола (Zimmermann, 1983) механических напряжений в наружных слоях заболони. При этом известно о спиральном характере движения влаги в заболони деревьев сосны обыкновенной (Кайбиянен, Хари, 1985),

варьировании скоростей сокодвижения по периметру ствола, которое возрастает с его высотой (Cermak, Kucera, 1990). У хвойных пород вертикальный транспорт воды в заболони ствола пространственно неравномерен. При этом наблюдается прямая связь между отдельными участками корневой системы и кроны (Matthes et al., 2002; Nadezdina, Cermak, 2003; Nadezdina, 2010). Поверхностные корни главным образом соединены с наружными слоями заболони, тогда как глубокие корни снабжают ее равномерно и максимум водного потока в стволе у сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) наблюдается на глубине 15 мм от слоя камбия (Nadezdina, Cermak, 2000). К числу ключевых факторов, действие которых изменяет направление движения влаги в стволе, относится эмболия водопроводящих элементов, возникающая в результате засухи и замерзания-оттаивания тканей, а также дефолиации, обрыва корней и механических нарушений (Venturas et al., 2017). Описанные анатомо-физиологические особенности камбиального роста и переноса влаги в дереве непосредственно связаны, по-видимому, с явлением поворота внешних слоев ксилемы вокруг вертикальной оси в течение вегетационного периода (Шавнин и др., 2018; Shavnin et al., 2018).

Анализ сведений о взаимосвязи КС и Кос позволяет заключить, что непосредственно на ее существование указывает повышенная вариабельность строения КС у незакрученных деревьев. При этом прямых связей отдельных морфологических характеристик КС и Кос до настоящего времени не установлено. Более детальное изучение этого вопроса позволит получить дополнительные сведения о роли КС в возникновении закрутки ствола и о причинах этого явления. В связи с этим при планировании настоящего исследования было выдвинуто три рабочие гипотезы: 1) морфологические характеристики и степень асимметрии КС различаются у имеющих и не имеющих Кос заболони деревьев сосны обыкновенной; 2) существуют различия взаимосвязей характеристик КС у незакрученных и закрученных деревьев; 3) существуют взаимосвязи между отдельными характеристиками КС и Кос ствола. Основные цели работы связаны с проверкой этих гипотез и заключаются в определении наличия и изучении характера связей асимметрии строения КС с закручиванием ствола дерева, а также между морфологическими характеристиками латеральных корней первого порядка, ствола и Кос заболони на примере деревьев сосны обыкновенной, произрастающих в

естественном насаждении в экстремальных для данного вида гидротермических условиях верхового болота на Среднем Урале.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили на территории гидролесомелиоративного стационара «Северный», заложенного в 1987 и 1988 гг. на территории Северского и Паркового лесничеств (Уральский учебно-опытный лесхоз Уральского государственного лесотехнического университета, пос. Северка, Свердловская область, РФ). Стационар расположен на сфагновом болоте и имеет площадь около 120 га. Объект осушен системой открытых каналов с расстоянием между ними 64–200 м (Чиндяев, 2008). Торфяная залежь представлена сфагновым и фускум-торфом со степенью разложения в верхнем метровом слое 20–65 %. Мощность торфяника составляет 1.5–7.0 м. Торф характеризуется очень кислой реакцией почвенного раствора (рН 3.0–4.4). Среднее количество осадков за год в районе исследований (метеопост «Северка») составляет 536 мм и колеблется от 213 до 695 мм, среднегодовая температура воздуха составляет 1.2 °С, а в среднем за вегетацию 12.9 °С. Наибольшие колебания температуры наблюдаются в период начала апикального роста сосны обыкновенной в мае (коэффициент вариации $CV = 30\%$). Продолжительность безморозного периода в среднем составляет 86 дней.

Для проведения исследований в 2019 г. выбран участок прямоугольной формы длиной 50 и шириной 20 м (Парковое лесничество, квартал 1, выдел 24). В 1988 г. на участке произрастал чистый по составу сосновый древостой со следующими таксационными характеристиками: тип леса – сосняк багульниковый, средний диаметр 14.6 см, средняя высота 13.0 м, VI класс возраста, относительная полнота 1.13, бонитет – Va, густота 2015 шт./га; запас 215 м³/га. Участок сильно захламлен выпавшими (100 %) в результате подземного пожара в 2010 г. деревьями сосны обыкновенной. У всех деревьев обнажены корни, отслоилась кора и наблюдается интенсивное разложение древесины бурой гнилью. Исходя из задач исследований, для измерений отбирали выпавшие деревья, близкие к модальным по высоте и диаметру, без коры на высоте 1.3 м. Изучали две группы деревьев – без внешних признаков Кос (32 дерева) и с наличием Кос (38 деревьев). Размеры выборок соответствуют требованиям к статистической обработке данных.

Строение КС изучали с учетом центра масс всех латеральных корней (Coutts et al., 1990). При этом «центральной осью» считали линию, проходящую вдоль ствола через центр радиальных ростовых колец ствола на уровне земли (Henderson et al., 1983). Углы расхождения корней измеряли в перпендикулярной центральной оси ствола плоскости с учетом расположения точки прохождения центральной оси. Для измерений использовали транспортир, оснащенный двумя планками длиной 1 м (точность $\pm 2.5^\circ$). Первую планку располагали параллельно одному из латеральных скелетных корней первого порядка, а вторую – параллельно соседнему корню.

Угол наклона древесных волокон Кос ствола оценивали по тангенсу угла прямоугольного треугольника ($\text{tg } \alpha$), наибольший катет которого имеет длину 1 м и параллелен центральной оси ствола дерева. Длину противоположащего измеряемому углу катета определяли по отклонению волокон Кос от центральной оси на расстоянии 1 м от начала Кос. Диаметры ствола без коры у шейки корня ($D_{\text{шк}}$) и на расстоянии 1.3 м от нее ($D_{1.3}$) измеряли мерной вилкой (точность 0.5 см), а высоты (H), длины косослойной части ствола (L) и высоты, на которой она начинается (h), – с помощью рулетки (точность 1.0 см). Возраст деревьев на момент гибели определяли по спилам у шейки корня (Шиятов и др., 2000) с использованием метода перекрестной датировки (Rinn, 1996). В связи со сложной формой поперечного сечения корней и отсутствием корней второго порядка, для характеристики их радиального роста измеряли периметры основания корней первого порядка на расстоянии 5 см от периферической части корневой лапы (точность 0.5 см), число корней первого порядка, отходящих непосредственно от шейки корня (N_k). При анализе данных использовали также следующие характеристики: сумму периметров поперечных сечений всех корней (P_Σ); максимальный периметр корня из всех измеренных (P_{max}); сумму углов между корнями (φ_Σ) вычисляли по формуле разности между 360° и значениями максимального угла между корнями.

При оценке асимметрии КС использовали показатель асимметрии расположения корней (АРК), отражающий среднее различие углов между корнями данного дерева и соответствующего среднего угла, который определяли следующим образом: 1) вычисляли средний угол как частное от деления 360° на число углов между корнями; 2) определяли отношение показателей

конкретного измеренного угла и среднего угла; 3) находили модуль разности этого отношения и единицы (пропорция отличия); 4) суммирование пропорций различия всех углов между корнями одного дерева; 5) вычисляли АРК путем деления суммы пропорций различия на число углов. Таким образом, АРК является средней пропорцией различия углов между корнями и среднего значения для дерева. Для оценки АРК по аналогичной схеме вычисляли показатель асимметрии периметров корней (АПК), который является средней для данного дерева пропорцией различия периметров корней и среднего значения.

При статистическом анализе результатов рассчитывали показатели среднего и вариации морфологических признаков КС и косослоя ствола, для сравнения выборок использовали *t*-критерий Стьюдента, применяли корреляционный, регрессионный анализы, которые были проведены в стандартном статистическом пакете Statistica 8.0 (StatSoft Inc., 2007).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ приведенных результатов исследований морфометрических характеристик стволов и КС деревьев без косослоя и с косослоем (группы 1 и 2 соответственно) с помощью *t*-критерия не выявил статистически значимых (на уровне $p < 0.05$) различий групп по рассматриваемым признакам (табл. 1).

Следует отметить, что у деревьев группы 2 участок косослоя начинается на высоте 1–2 м, т. е. в возрасте более 10 лет, и не прерывается до вершины ствола. При этом с момента образования Кос угол наклона волокон древесины не изменяется и составляет у разных деревьев от 1.14 до 11.31° ($\text{tg } \alpha = 0.02$ и 0.2 соответственно).

В результате анализа взаимосвязей морфометрических характеристик, проведенного для общей выборки (группы деревьев 1 и 2), установлено наличие линейной зависимости между диаметром шейки корня и суммой периметров корней ($R^2 = 0.638$). Этот факт указывает на наличие прямой связи площадей проводящих тканей корней и системы транспорта воды в стволе, которая описывается «пайп-моделью» (Shinozaki et al., 1964a, b) (рис. 1).

Согласно пайп-модели, площадь поперечного сечения проводящих элементов дерева на конкретной высоте является постоянной величиной на всем протяжении от шейки корня до листьев (Shinozaki et al., 1964a, b). При этом у хвойных видов существует сложная связь между

Таблица 1. Морфометрические характеристики деревьев без косослоя и с косослоем (группы 1 и 2 соответственно)

Морфологические характеристики	<i>M</i>	σ	<i>m</i>
Группа 1 (32 дерева)			
<i>H</i> , м	13.74	1.20	0.21
<i>D</i> _{1.3} , см	21.56	3.38	0.60
<i>D</i> _{шк} , см	29.21	4.58	0.81
<i>N</i> _к , шт.	4.91	1.15	0.20
<i>P</i> _Σ , см	318.03	59.94	10.60
φ_{Σ} , град	235.47	31.79	5.62
<i>P</i> _{max} , см	85.53	14.16	2.50
АРК, отн. ед.	0.38	0.15	0.026
АПК, отн. ед.	0.24	0.10	0.018
Группа 2 (38 деревьев)			
<i>H</i> , м	13.76	1.55	0.25
<i>D</i> _{1.3} , см	21.28	3.75	0.61
<i>D</i> _{шк} , см	29.02	4.72	0.77
<i>N</i> _к , шт.	4.53	0.86	0.14
<i>P</i> _Σ , см	301.6	66.18	10.74
φ_{Σ} , град	238.8	20.22	3.28
<i>P</i> _{max} , см	84.34	14.87	2.41
АРК, отн. ед.	0.33	0.13	0.021
АПК, отн. ед.	0.23	0.083	0.013
$\text{tg } \alpha$	0.073	0.044	0.007
<i>L</i> , м	12.57	2.38	0.39
<i>h</i> , м	1.19	1.54	0.011

Примечание. *M* – среднее значение; σ – среднеквадратическое отклонение; *m* – стандартная ошибка.

механическими и гидравлическими свойствами древесины в области шейки корня (Lehnebach et al., 2018).

Анализ АРК у деревьев групп 1 и 2 при их расположении в порядке возрастания этого показателя выявил, что при его значении менее 0.25 явных различий между группами не наблюдается, однако если оно более 0.25, то у деревьев группы 1 значения АРК выше, чем группы 2 (рис. 2).

Статистическое сравнение данных с помощью *t*-критерия, проведенное после исключения из выборок обеих групп данных о деревьях, имеющих АРК менее 0.25, показало, что АРК и *N*_к у деревьев в группе 1 значимо выше, чем в группе 2 ($p < 0.05$). Аналогичной закономерности для значений показателя АПК не установлено, т. е. различий асимметрии радиального роста корней у незакрученных и закрученных деревьев не наблюдается. Результаты сравнительного анализа АРК и *N*_к (с учетом использованного ограничения) подтверждают правильность гипотезы 1

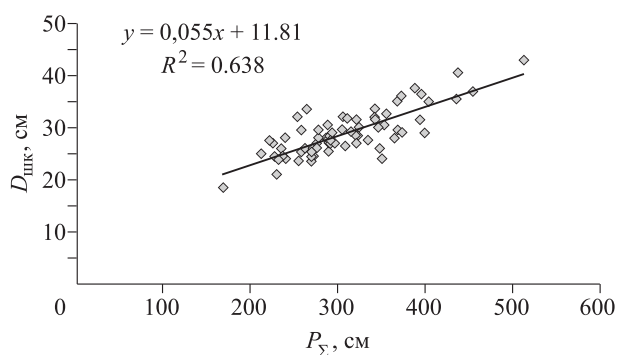


Рис. 1. Зависимость диаметра шейки корня ($D_{шк}$) от суммы периметров корней (P_{Σ}) двух групп деревьев.

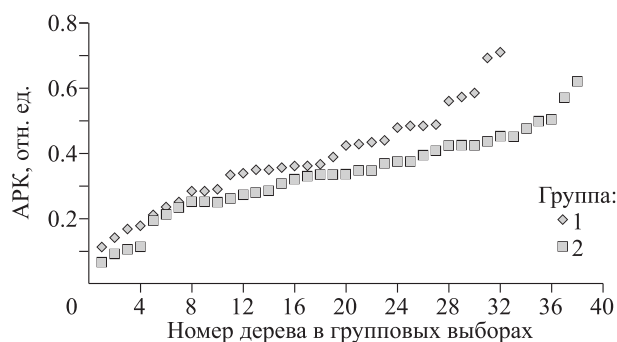


Рис. 2. АРК системы корней деревьев с незакрученным (группа 1) и закрученным (группа 2) стволом в выборках, упорядоченных по значениям АРК.

о различии КС в группах 1 и 2 и согласуются с данными о более высокой вариабельности характеристик строения КС у незакрученных деревьев (Garrido et al., 2015).

Оценка взаимосвязей отдельных характеристик строения КС и их связей с характеристиками Кос ствола у групп 1 и 2 проведена на основании результатов корреляционного анализа (табл. 2, 3). Она позволила выявить пять разли-

чий между этими группами по наличию статистически значимых корреляций отдельных характеристик (значения R составляют 0.34–0.52).

Например, у деревьев в группе 2 N_k коррелирует с $D_{шк}$ ($R = 0.45, p = 0.005$) и не коррелирует в группе 1. Аналогичные отличия выявлены также для связей $P_{max} - N_k, P_{\Sigma} - P_{max}, D_{шк} - АПК$ и $АПК - АРК$. Установленные особенности корреляций подтверждают правильность гипотезы 2

Таблица 2. Данные корреляционного анализа морфометрических характеристик корневых систем и косослоя ствола незакрученных деревьев

Показатель	P_{Σ}	P_{max}	N_k	Φ_{Σ}	Φ_{max}	$D_{шк}$	АРК	АПК
P_{Σ}	1.00	0.26	0.60*	0.45*	-0.45*	0.61*	0.17	0.24
P_{max}	0.26	1.00	-0.52*	-0.33	0.33	0.53*	-0.08	0.56*
N_k	0.60*	-0.52*	1.00	0.56*	-0.56*	0.05	0.31	-0.21
Φ_{Σ}	0.45*	-0.33	0.56*	1.00	-1.00*	0.16	-0.46*	-0.14
Φ_{max}	-0.45*	0.33	-0.56*	-1.00*	1.00	-0.16	0.46*	0.14
$D_{шк}$	0.61*	0.53*	0.05	0.16	-0.16	1.00	-0.06	0.47*
АРК	0.17	-0.08	0.31	-0.46*	0.46*	-0.06	1.00	-0.08
АПК	0.24	0.56	-0.21	-0.14	0.14	0.47	-0.08	1.00

* Отмечены корреляции, значимые на уровне 0.05.

Таблица 3. Данные корреляционного анализа морфометрических характеристик корневых систем и косослоя ствола закрученных деревьев

Показатель	P_{Σ}	P_{max}	N_k	Φ_{Σ}	Φ_{max}	L	h	$D_{шк}$	АРК	$tg \alpha$	АПК
P_{Σ}	1.00	0.45*	0.66*	0.43*	-0.43*	0.01	0.16	0.86*	0.04	-0.19	0.01
P_{max}	0.45*	1.00	-0.25	-0.14	0.14	0.32*	0.00	0.47*	0.15	-0.09	0.52*
N_k	0.66*	-0.25	1.00	0.61*	-0.61*	-0.13	0.09	0.45*	-0.05	-0.08	-0.23
Φ_{Σ}	0.43*	-0.14	0.61*	1.00	-1.00*	-0.15	0.21	0.26	-0.48*	0.13	-0.31
Φ_{max}	-0.43*	0.14	-0.61*	-1.00*	1.00	0.15	-0.21	-0.26	0.48*	-0.13	0.31
L	0.01	0.32*	-0.13	-0.15	0.15	1.00	-0.76*	0.08	0.28	-0.10	0.42*
h	0.16	0.00	0.09	0.21	-0.21	-0.76*	1.00	0.09	-0.25	-0.12	-0.26
$D_{шк}$	0.86*	0.47*	0.45*	0.26	-0.26	0.08	0.09	1.00	0.02	-0.08	0.06
АРК	0.04	0.15	-0.05	-0.48*	0.48*	0.28	-0.25	0.02	1.00	0.00	0.34*
$tg \alpha$	-0.19	-0.09	-0.08	0.13	-0.13	-0.10	-0.12	-0.08	0.00	1.00	0.02
АПК	0.01	0.52*	-0.23	-0.31	0.31	0.42*	-0.26	0.06	0.34*	0.02	1.00

о существовании различий взаимосвязей характеристик КС в группах 1 и 2. Остальные статистически значимые корреляции наблюдаются в обеих группах деревьев, что объясняется наличием очевидных взаимосвязей характеристик корней с $D_{\text{шк}}$ и взаимозависимостью отдельных анализируемых переменных, включая АРК и АПК.

Корреляционный анализ взаимосвязей характеристик строения Кос и КС показал, что $\text{tg } \alpha$ (табл. 3) не коррелирует ни с одним из изучавшихся морфологических показателей. Отсутствие корреляций объясняется постоянством угла наклона Кос после его возникновения и указывает на существование в растущей части заболони фактора, стабилизирующего закрутку ствола в ходе роста дерева. При этом L взаимосвязан с P_{max} и АПК ($R = 0.323$, $p = 0.048$ и $R = 0.42$, $p = 0.009$ соответственно). Наличие этих корреляций указывает на взаимосвязь процессов формирования Кос и роста корней, что непосредственно подтверждает правильность гипотезы 3. Отсутствие корреляции L с АРК, объясняется тем, что образование корней первого порядка происходит в первые годы жизни, после чего их число и пространственное расположение не изменяются (Coutts, 1983). Последующий рост и изменение формы латеральных корней определяются ежегодными радиальными приростами, которые зависят от ветровых нагрузок (Richter et al., 2009; Danjon et al., 2013) и влияния других факторов, включая обеспеченность деревьев водой. Существование связи пространственной анизотропии восходящих потоков воды с функционированием КС установлено в результате исследований изменений распределения водных потоков в стволе, кроне и корнях ряда видов древесных после удаления отдельных ветвей с помощью метода оценки деформации теплового поля (Nadezdina, Sermak, 2003; Nadezdina, 2010). Полученные данные позволили авторам сделать вывод о наличии направленности транспорта влаги от конкретных корней в определенные участки ствола

Совокупность изложенных выше сведений и результатов анализа полученных данных позволяет предположить, что система корней первого порядка у закрученных деревьев сосны обыкновенной, растущих в условиях болота, наряду с обеспечением механической устойчивости ствола участвует в компенсации изменений в наружных слоях ксилемы, связанных с возникновением Кос.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты анализа проведенных исследований позволяют сделать следующие выводы:

1. В экстремальных гидротермических условиях верхового болота вариабельность характеристик системы латеральных корней первого порядка и характер их статистических взаимосвязей у закрученных и незакрученных деревьев сосны обыкновенной различаются.

2. Кос ствола возникает в процессе роста дерева и его образование не зависит непосредственно от строения системы корней первого порядка, что указывает на отсутствие явной каузальной связи между ними. При этом появлению Кос способствуют (повышают вероятность образования) относительно малое количество латеральных корней и низкая пространственная асимметрия КС. Выяснение причин данных закономерностей связано с установлением механизмов возникновения Кос, которое требует дополнительных исследований.

3. Существуют положительные корреляции между длиной косослоя ствола и характеристиками роста латеральных корней первого порядка деревьев, включая максимальную толщину корня и асимметрию периметров структурных корней. Эти взаимосвязи возникают, по-видимому, в результате закручивания ствола и являются проявлением процессов морфофизиологической адаптации деревьев к действию факторов среды.

Работа выполнена в рамках государственного задания Ботанического сада УрО РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ (REFERENCES)

- Боровиков А. М., Уголев Б. Н. Справочник по древесине / под ред. Б. Н. Уголева. М.: Лесн. пром-сть, 1989. 296 с. [Borovikov A. M., Ugolev B. N. Spravochnik po drevesine (Timber handbook) / B. N. Ugolev (Ed.). Moscow: Lesn. prom-st (Timber Industr.), 1989. 296 p. (in Russian)].
- Кайбияйнен Л. К., Хару П. Сбалансированность системы водного транспорта у сосны обыкновенной. I. Пути движения влаги в ксилеме // Лесоведение. 1985. № 5. С. 23–28 [Kaybiyaynen L. K., Khari P. Sbalansirovannost' sistemy vodnogo transporta u sosny obyknovennoy. I. Puti dvizheniya vlagi v ksileme (The balance of water transport system in Scots pine. I. Moisture paths in xylem) // Lesovedenie (For. Sci.). 1985. N. 5. P. 23–28 (in Russian with English abstract)].
- Судачкова Н. Е., Милютин И. Л., Романова Л. И., Семенов Г. П. Влияние низкой температуры почвы на морфогенез вегетативных органов *Pinus sylvestris* (Pinaceae) // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 9. С. 1436–1444 [Sudachkova N. E., Milyutina I. L., Romanova L. I.,

- Semenova G. P.* Vliyaniye nizkoy temperatury pochvy na morfogenez vegetativnykh organov *Pinus sylvestris* (Pinaceae) (Influence of low soil temperature on the morphogenesis of vegetative organs *Pinus sylvestris* (Pinaceae)) // Bot. zhurn. (Bot. J.). 2005. V. 90. N. 9. P. 1436–1444 (in Russian with English abstract)].
- Тюкавина О. Н., Евдокимов В. Н.* Корневая система сосны обыкновенной в условиях северотаежной зоны // ИВУЗ. Лесн. журн. 2016. № 1. С. 55–65 [Тюкавина О. Н., Евдокимов В. Н. Kornevaaya sistema sosny obyknovennoy v usloviyakh severotaezhnoy zony (Root system of Scots pine in the north taiga zone) // IVUZ. Lesn. zhurn. (For. J.). 2016. N. 1. P. 55–65 (in Russian with English abstract)].
- Чиндяев А. С.* Гидролесомелиоративные стационары в Уральском учебно-опытном лесхозе УГЛТУ. Екатеринбург: УГЛТУ, 2008. 80 с. [Chindyayev A. S. Gidrolesomeliativnyye statsionary v Uralskom uchebno-opytном leskhozе UGLTU (Hydroforestry platforms in the Ural educational and experimental forestry department of the Ural State Forest Engineering University). Yekaterinburg: UGLTU (Ural St. For. Engineer. Univ.), 2008. 80 p. (in Russian)].
- Шавнин С. А., Овчинников И. С., Голиков Д. Ю., Монтиле А. А., Галако В. А., Власенко В. Э.* Явление поворота ствола в процессе роста у древесных растений (на примере *Pinus sylvestris* L. и *Picea obovata* Ldb.) // Сиб. экол. журн. 2018. Т. 25. № 1. С. 89–97 [Shavnin S. A., Ovchinnikov I. S., Golikov D. Yu., Montile A. A., Galako V. A., Vlasenko V. E. Yavlenie povorota stvola v protsesse rosta u drevesnykh rasteniy (na primere *Pinus sylvestris* L. i *Picea obovata* Ldb.) (Phenomenon of tree stem rotation during growth process of woody plants (based on the example of *Pinus sylvestris* L. and *Picea obovata* Ldb.)) // Sib. Ecol. J. 2018. V. 25. N. 1. P. 72–78 (in Russian with English abstract)].
- Шиятов С. Г., Ваганов Е. А., Кирдянов А. В., Круглов В. Б., Мазепа В. С., Наурызбаев М. М., Хантемиров Р. М.* Методы дендрохронологии. Часть I. Основы дендрохронологии. Сбор и получение древесно-кольцевой информации: учеб.-метод. пособие. Красноярск: КрасГУ, 2000. 80 с. [Shiyatov S. G., Vaganov E. A., Kirdyanov A. V., Kruglov V. B., Mazepa V. S., Naurzbaev M. M., Khantemirov R. M. Metody dendrokronologii. Chast' I. Osnovy dendrokronologii. Sbor i poluchenie drevesno-koltsevoy informatsii: ucheb.-metod. posobie (Dendrochronology methods. Part I. Fundamentals of dendrochronology. Collecting and obtaining tree-ring information: tutorial). Krasnoyarsk: KrasGU (Krasnoyarsk St. Univ.), 2000. 80 p. (in Russian)].
- Alia R., Gil L., Pardos J. A.* Performance of 43 *Pinus pinaster* Ait. provenances on 5 locations in Central Spain // Silvae Gen. 1995. V. 44. Iss. 2–3. P. 75–81.
- Balneaves J. M., De la Mare P. J.* Root patterns of *Pinus radiata* on five ripping treatments in a Canterbury forest // New Zealand J. For. Sci. 1989. V. 19. N. 1. P. 29–40.
- Blaise F., Fourcand T., Stokes A., Reffye P. de.* A model simulating interactions between plant shoot and root architecture in non-homogeneous environment // The supporting roots of trees and woody plants: Form, function and physiology / A. Stokes (Ed.). Netherlands: Kluwer Acad. Publ., 2000. P. 195–207.
- Cermak J., Kucera J.* Scaling up transpiration data between trees, stands and watersheds // Silva Karelica. 1990. Iss. 15. P. 101–120.
- Coutts M. P.* Root architecture and tree stability // Plant & Soil. 1983. V. 71. Iss. 1–3. P. 171–188.
- Coutts M. P., Nielsen C. C., Nicoll B. C.* The development of symmetry, rigidity and anchorage in the structural root system of conifers // The supporting roots of trees and woody plants: Form, function and physiology / A. Stokes (Ed.). Netherlands: Kluwer Acad. Publ., 2000. P. 3–17.
- Coutts M. P., Walker C., Burnand A. C.* Effects of establishment method on root form of lodgepole pine and Sitka spruce and on the production of adventitious roots // Forestry. 1990. V. 63. Iss. 2. P. 143–159.
- Danjon F., Khuder H., Stokes A.* Deep phenotyping of coarse root architecture in *R. pseudoacacia* reveals that tree root system plasticity is confined within its architectural model // PLoS One. 2013. V. 8. Iss. 12. e83548.
- Fournier M., Baillères H., Chanson B.* Tree biomechanics: growth, cumulative prestresses and reorientations // Biomimetics. 1994. V. 2. N. 3. P. 229–251.
- Garrido F., Martin R. S., Lario F. J., Sierra-de-Grado R.* Root structure and biomass partitioning in tilted plants from twisted- and straight-stemmed populations of *Pinus pinaster* Ait. // Trees. 2015. V. 29. Iss. 3. P. 759–774.
- Harris J. M.* Spiral grain and wave phenomena in wood formation. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, 1989. 215 p.
- Henderson R., Ford E. D., Renshaw E., Deans J. D.* Morphology of the structural root system of Sitka spruce. I. Analysis and quantitative description // Forestry. 1983. V. 56. Iss. 2. P. 121–135.
- Lehnebach R., Beyer R., Letort V., Heuret P.* The pipe model theory half a century on: a review // Ann. Bot. 2018. V. 121. Iss. 5. P. 773–795.
- Matthes U., Kelly P. E., Ryan C. E., Larson D. W.* The formation and possible ecological function of stem strips in *Thuja occidentalis* // Int. J. Plant Sci. 2002. V. 163. N. 6. P. 949–958.
- Mellerowicz E. J., Baucher M., Sundberg B., Boerjan W.* Unraveling cell wall formation in the woody dicot stem // Plant Mol. Biol. 2001. V. 47. Iss. 1. P. 239–274.
- Nadezdina N.* Integration of water transport pathways in a maple tree: responses of sap flow to branch severing // Ann. For. Sci. 2010. V. 67. Iss. 1. P. 107.
- Nadezdina N., Cermak J.* Responses of sap flow rate along tree stem and coarse root radii to changes of water supply // The supporting roots of trees and woody plants: Form, function and physiology. Developments in plant and soil sciences / A. Stokes (Ed.). V. 87. Springer, Dordrecht, 2000. P. 227–238.
- Nadezdina N., Cermak J.* Instrumental methods for studies of structure and function of root systems in large trees // J. Exp. Bot. 2003. V. 54. Iss. 387. P. 1511–1521.
- Nicoll B. C., Easton E. P., Milner A. D., Walker C., Coutts M. P.* Wind stability factors in tree selection: distribution of biomass within root systems of Sitka spruce clones // Wind and Trees / M. P. Coutts, J. Grace (Eds.). Cambridge, UK: Cambridge Univ. Press, 1995. P. 276–292.
- Richter Ch.* Wood characteristics: description, causes, prevention, impact on use and technological adaptation. Basel: Springer Int. Publ., 2015. 222 p.

- Richter G. L., Monshausen G. B., Krol A., Gilroy S. Mechanical stimuli modulate lateral root organogenesis // *Plant Physiol.* 2009. V. 151. N. 4. P. 1855–1866.
- Rinn F. TSAP version 3.5. Reference manual. Computer program for tree ring analysis and presentation. Heidelberg, 1996.
- Shavnin S. A., Ovchinnikov I. S., Golikov D. Yu., Montile A. A., Galako V. A., Vlasenko V. E. Phenomenon of trunk twist during the growth of woody plants (using the example of *Pinus sylvestris* L. and *Picea obovata* Ldb.) // *Contemp. Probl. Ecol.* 2018. V. 11. N. 1. P. 72–78 (Original Rus. text © S. A. Shavnin, I. S. Ovchinnikov, D. Yu. Golikov, A. A. Montile, V. A. Galako, V. E. Vlasenko, 2018, publ. in *Sib. Ekol. Zhurn.* 2018. N. 1. P. 89–97).
- Shinozaki K., Yoda K., Hozumi K., Kira T. A quantitative analysis of plant form: the pipe model theory. I. Basic analyses // *Jap. J. Ecol.* 1964a. V. 14. Iss. 3. P. 97–105.
- Shinozaki K., Yoda K., Hozumi K., Kira T. A quantitative analysis of plant form: the pipe model theory. II. Further evidence of the theory and its application in forest ecology // *Jap. J. Ecol.* 1964b. V. 14. Iss. 4. P. 133–139.
- StatSoft Inc., 2007. <https://www.statistica.com/en/>
- Stokes A., Ball J., Fitter A. H., Brain P. Coultts M. P. An experimental investigation of the resistance of model root systems to uprooting // *Ann. Bot.* 1996. V. 78. Iss. 4. P. 415–421.
- Stokes A., Mattheck C. Variation of wood strength in tree roots // *J. Exp. Bot.* 1996. V. 47. N. 5. P. 693–699.
- Venturas M. D., Sperry J. S., Hacke U. G. Plant xylem hydraulics: What we understand, current research, and future challenges // *J. Integrat. Plant Biol.* 2017. V. 59. N. 6. P. 356–389.
- Zimmermann M. H. Xylem structure and the ascent of sap. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, 1983. 146 p.

RELATIONSHIPS BETWEEN MORPHOLOGICAL CHARACTERISTICS OF ROOTS AND STEM SAPWOOD TWISTED LAYER OF SCOTS PINE TREES GROWING IN THE UPPER BOG

S. A. Shavnin¹, D. Yu. Golikov¹, A. A. Montile¹, A. V. Kapralov², A. V. Grigor'eva²

¹ *Institute Botanic Garden, Russian Academy of Sciences, Ural Branch
8 Marta str., 202a, Yekaterinburg, 620144 Russian Federation*

² *Ural State Forest Engineering University
Sibirskiy tract, 37, Yekaterinburg, 620100 Russian Federation*

E-mail: sash@botgard.uran.ru, mit2704@gmail.com, org17@mail.ru,
capralovav@m.usfeu.ru, grigorievaav@m.usfeu.ru

The main objectives of the work are: to determine the presence and to assess the nature of relationship between the asymmetry of root system structure and the twisting of tree trunk; to study the nature of relationship between the morphological characteristics of the first order lateral roots, of the trunk and of the layer of sapwood for Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) trees growing under the extreme hydrothermal conditions in the upper bog (Middle Urals, Russia). In two groups of trees (twisted and non-twisted) of the VI class of age (32 and 38 trees in each respectively), there were measured: trunk diameters without of bark at the root collar layer and at the distance of 1.3 m from it; the heights; the angles of inclination of wood fibers; the length of the twisted part of trunk and the height at which it begins; the number of lateral roots of the first order and the perimeters and the angles between them. In the analysis of the structure of root system there were used the indices of its asymmetry in terms of the location in space and of the radial growth. Values of indices were calculated for each tree as the average proportions of the difference between either the angles among individual roots or perimeters of roots from the average value. It was found that the variability of morphological characteristics of roots and the nature of their relationships differ in twisted and non-twisted trees. The evaluation of relationships between individual characteristics made it possible to identify 5 differences between two studied groups in the presence of statistically significant correlations ($R = 0.34–0.52$). The twisting of the trunk arises during the growth of tree and is not directly dependent from the structure of the root system. The appearance of the twisted layer is facilitated by a relatively small number of lateral roots and low spatial asymmetry of the root system. There are positive correlations between trunk twisted layer length and root growth characteristics, including maximum root thickness and asymmetry in root perimeters.

Keywords: *Pinus sylvestris* L., tree stem twisting, twisted layer, root system asymmetry.

How to cite: Shavnin S. A., Golikov D. Yu., Montile A. A., Kapralov A. V., Grigor'eva A. V. Relationships between morphological characteristics of roots and stem sapwood twisted layer of Scots pine trees growing in the upper bog // *Sibirskij Lesnoj Zhurnal* (Sib. J. For. Sci.). 2022. N. 1. P. 33–40 (in Russian with English abstract and references).