

УДК 582.623.2 + 57.034
doi:10.21685/2307-9150-2022-4-6

Дискретность развития побегов в клонах *Salix gmelinii* Pall. (Salicaceae Mirb.)

А. А. Афонин

Брянский государственный университет
имени академика И. Г. Петровского, Брянск, Россия
afonin.salix@gmail.com

Аннотация. *Актуальность и цели.* Ива шерстистопобеговая – *Salix gmelinii* – высокопродуктивный вид ив, который используется для создания сырьевых плантаций. Высокая продуктивность этого вида обусловлена способностью образовывать мощные однолетние побеги. *Цель* – структурный анализ сезонного прироста побегов *S. gmelinii* в культуре. *Материалы и методы.* Объект – модельная инбредно-клоновая популяция. Материал – растущие однолетние побеги. Для получения и обработки исходных данных применяли комплекс методов экспериментальной ботаники, хронобиологии, анализа рядов динамики. *Результаты.* В условиях данного эксперимента длина годичных побегов изменялась в широких пределах: от 34 до 252 см. Выявлена дискретность распределения побегов по их годичному приросту. Установленная дискретность развития побегов обусловлена разными сроками завершения роста. Дискретность сроков завершения роста связана с циклическим чередованием пиков и провалов суточного прироста побегов. Цикличность суточного прироста определяется инфрадианными ритмами с периодом 14, 18 и 27 сут, а также субаннуальными ритмами с периодом 54 сут. Выявлено шесть типов развития побегов, которые различаются по продолжительности роста. *Выводы.* Дискретность развития побегов определяется цикличностью сезонной динамики суточного прироста. Цикличность сезонной динамики суточного прироста побегов определяется взаимодействием биоритмов с разными периодами колебаний. В большинстве случаев различия в сезонной динамике нарастания побегов обусловлены внутриклоновой изменчивостью. Отдельные клоны характеризуются высоким годичным приростом побегов независимо от других факторов. Для обеспечения высоких показателей годичного прироста побегов необходимо создавать благоприятные условия для их развития в первой половине вегетационного периода. Полученные результаты рекомендуется использовать в селекции *S. gmelinii* на высокую и стабильную продуктивность, а также при планировании, создании и эксплуатации культур.

Ключевые слова: ива шерстистопобеговая, *Salix gmelinii*, однолетние побеги, суточный прирост, сезонная динамика, цикличность развития, дискретность развития, субаннуальные биоритмы, инфрадианные биоритмы

Для цитирования: Афонин А. А. Дискретность развития побегов в клонах *Salix gmelinii* Pall. (Salicaceae Mirb.) // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2022. № 4. С. 55–67. doi:10.21685/2307-9150-2022-4-6

Discreteness of shoots development in clones *Salix gmelinii* Pall. (Salicaceae Mirb.)

A.A. Afonin

Bryansk State University named after Academician I.G. Petrovsky, Bryansk, Russia
afonin.salix@gmail.com

© Афонин А. А., 2022. Контент доступен по лицензии Creative Commons Attribution 4.0 License / This work is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0 License.

Abstract. *Background.* Woolly-twigged willow – *Salix gmelinii* – a highly productive type of willow that is used to create raw material plantations. The high productivity of this species is due to the ability to form powerful annual shoots. Purpose of research: structural analysis of seasonal growth of *S. gmelinii* shoots in culture. *Materials and methods.* Object: model inbred-clone population. Material: increasing annual shoots. To obtain and process the initial data, a set of methods of experimental botany, chronobiology, and analysis of time series was used. *Results.* Under the conditions of this experiment, the length of annual shoots varied widely: from 34 to 252 cm. The discreteness of the distribution of shoots by their annual increment is revealed. The established discreteness of the development of shoots is due to different terms for the completion of growth. The discreteness of the growth completion dates is associated with the cyclic alternation of peaks and dips in the daily increment of shoots. The cyclicity of the daily increase is determined by infradian rhythms with a period of 14, 18 and 27 days, as well as subannual rhythms with a period of 54 days. Six types of shoot development were identified, which differ in the duration of growth. *Conclusions.* The discreteness of the development of shoots is determined by the cyclical seasonal dynamics of daily increment. The cyclical nature of the seasonal dynamics of the daily increment of shoots is determined by the interaction of biorhythms with different periods of fluctuations. In most cases, differences in the seasonal dynamics of shoot growth are due to intra-clonal variability. Some clones are characterized by high annual growth of shoots, regardless of other factors. To ensure high annual growth rates of shoots, it is necessary to create favorable conditions for their development in the first half of the vegetation period. The obtained results are recommended to be used in the selection of *S. gmelinii* for high and stable productivity, as well as in the planning, creation and operation of crops.

Keywords: woolly-twigged willow, *Salix gmelinii*, annual shoots, daily increment, seasonal dynamics, cyclical development, discreteness development, subannual biorhythms, infradian biorhythms

For citation: Afonin A.A. Discreteness of shoots development in clones *Salix gmelinii* Pall. (Salicaceae Mirb.). *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennye nauki* = *University proceedings. Volga region. Natural sciences*. 2022;(4):55–67. (In Russ.). doi:10.21685/2307-9150-2022-4-6

Ивы (*Salix* L.) – широко известные деревья и кустарники средней полосы России [1]. По современным представлениям, общее число видов *Salix* варьируется от 330–350 [1] до 450 [2] и более [3]. Кроме того, известно не менее 200 гибридов *Salix* [4]. Многие виды *Salix* имеют важное практическое значение благодаря высокой продуктивности, способности к аутовегетативному размножению, неприхотливости и другим ценным качествам [5]. Это позволяет выращивать их в виде сырьевых культур с коротким оборотом срезки наземной биомассы (*short rotation coppice* – *SRC*) [6, 7]. Плантации *SRC* создаются как источник биотоплива, дешевой древесины и разнообразных видов сырья [8, 9]. Кустарниковые ивы традиционно используются как источник прута для различных видов плетения [10]. Кроме того, ивы используются для широкого спектра экологических проектов: для закрепления берегов водоемов [11], для фиторемедиационного восстановления почв [12], для очистки сточных вод и осушения заболоченных земель [13], для создания лесопастбищных агроэкосистем [14] и зеленых коридоров [15].

Ива шерстистопобеговая – *Salix gmelinii* Pall. 1849 – широко известный представитель кустарниковых ив Старого Света с обширным ареалом евроазиатского бореального типа [1]. Ранее нами было высказано предположение о том [16], что таксон *S. gmelinii* включает популяции с разным уровнем пло-

идности: диплоиды ($2n = 38$), тетраплоиды ($2n = 76$), гексаплоиды ($2n = 114$), что, так или иначе, подтверждается данными других авторов [17–20]. Полиплоидия в популяциях ивы связана, главным образом, с гибридизацией [21]. Таким образом, материал для исследования *S. gmelinii* должен быть привязан к определенным частям ареала и должен быть генетически однородным.

Ива шерстистопобеговая широко используется в программах плантационного выращивания благодаря своей высокой продуктивности, обусловленной способностью образовывать мощные однолетние побеги [22]. Ранее нами была описана ритмы развития побегов ивы шерстистопобеговой на фоне дефицита осадков [23]. Известно, что ритм роста побегов древесных растений складывается из целой серии разных ритмов [24]. Однако вклад этих ритмов в динамику развития побегов изучен недостаточно.

Цель данного исследования – структурный анализ сезонного прироста побегов *S. gmelinii* в культуре.

Материал и методы

Место и условия проведения исследований. Исследования проводили вблизи южной границы естественного ареала *S. gmelinii* в почвенно-климатических условиях Брянского округа зоны широколиственных лесов (район хвойно-широколиственных (смешанных) лесов Европейской части РФ). Координаты опытного участка $53^{\circ}16'23.50''$ с.ш., $34^{\circ}21'11.50''$ в.д. Тип почв: серые лесные на лёссовидном суглинке с меловыми подстилающими породами. Тип лесорастительных условий (ТЛУ): D3 (вблизи аутоэкологического оптимума *S. gmelinii*). Исследования проводили в течение вегетационного периода 2019 г., агрометеорологические условия которого описаны нами ранее [23].

Материал для исследования – нарастающие однолетние побеги *S. gmelinii*.

Объект исследования – генетически выравненная модельная инбредно-клоновая популяция *S. gmelinii*, созданная на основе семьи, полученной в культуре путем семенной репродукции на протяжении трех поколений. Генеалогия и история создания данной семьи изложены нами ранее [25].

Для создания модельной популяции весной 2018 г. высокопродуктивные генеты исследуемой семьи были расчеренкованы. Схема посадки линейно-тригональная. Расстояние между посадочными местами – 1 м. В 2019 г. модельная популяция состояла из восьми клонов, каждый клон был представлен тремя черенковыми саженцами (раметами). Каждая рамета (куст) формировалась в два побега на одном низком штамбе. Все изучаемые клоны были пронумерованы: *da 1...da 8*. В пределах каждого клона были пронумерованы раметы (например, *da 11*, *da 12*, *da 13*). На каждой рамете (т.е. на каждом штамбе) были пронумерованы побеги (например, *da 111*, *da 112*). Такой дизайн эксперимента позволил проанализировать три уровня изменчивости: межклоновый (фактор клона), внутрикловый (фактор раметы) и межпобеговый (фактор побега).

Получение исходных данных. Все даты (9 в формате *число.месяц*), в которые проводились наблюдения, пронумеровали в соответствии с днями вегетационного периода t (1, 5, 9... t_i). Каждому наблюдению присвоили порядковый номер k (1, 2, 3... k_i). Начиная с 01.05 каждые четверо суток измеряли

длину побегов: L , см (всего выполнено 927 измерений). Наблюдения завершили после прекращения роста побегов с отмиранием точки роста и формированием верхней замещающей почки.

Анализ данных. Для выявления и анализа закономерностей сезонной динамики суточного прироста побегов использовался следующий алгоритм:

1. Вычисление текущего прироста побегов – ΔL , см/сут – для каждого дня вегетационного периода t в интервале $t_{k-1} \dots t_{k+1}$ по формуле

$$\Delta L_t = \frac{L_{k+1} - L_{k-1}}{t_{k+1} - t_{k-1}}, \quad (1)$$

где ΔL_t (см/сут) – текущий суточный прирост побега в интервале между предыдущим и последующим наблюдениями; L_{k-1} и L_{k+1} – длина побега (см) в предыдущем и последующем наблюдении; t_{k-1} и t_{k+1} – предыдущий и последующий пронумерованный день.

В итоге были получены эмпирические траектории суточного прироста побегов $\Delta L(t)$, выровненные методом скользящего интервала продолжительностью 8 сут с шагом (скольжением) 4 сут. На основании сравнительного анализа полученных рядов $\Delta L(t)$ была произведена группировка побегов по их длине и продолжительности роста.

2. Аппроксимация сезонных трендов динамики – $\Delta L(t)_{\text{trend}}$ – с помощью уравнений регрессии третьего порядка или полиномов третьей степени:

$$\Delta L(t)_{\text{trend}} = at^3 + bt^2 + ct + d, \quad (2)$$

где $\Delta L(t)_{\text{trend}}$ – нелинейный сезонный тренд динамики суточного прироста побегов; a, b, c, d – эмпирические коэффициенты; t – пронумерованный день; надежность аппроксимации оценивали с помощью коэффициента детерминации R^2 .

3. Вычисление отклонений динамики суточного прироста побегов от нелинейной регрессии – $dL(t)$ – для каждого пронумерованного дня t :

$$dL(t) = \Delta L(t) - \Delta L(t)_{\text{trend}}, \quad (3)$$

где $\Delta L(t)$ – эмпирические ряды сезонной динамики суточного прироста побегов; $\Delta L(t)_{\text{trend}}$ – нелинейные сезонные тренды суточного прироста побегов.

4. Вычисление средних рядов – $dL(t)_{\text{av}}$ – для каждой группы побегов по формуле

$$dL(t)_{\text{av}} = \sum_{i=1}^n dL(t)_i / n, \quad (4)$$

где $dL(t)_i$ – ряды отклонений фактической динамики суточного прироста побегов от нелинейной регрессии для каждого побега группы; n – число побегов в группе.

5. Аппроксимация средних рядов $dL(t)_{\text{av}}$ суммами гармонических колебаний (гармоник) с порядковым номером v :

$$dL(t)_{\text{calc}} = \sum_{v=1}^{\infty} A_v \sin\left(v2\pi \frac{t}{T} + \varphi_v\right), \quad (5)$$

где $dL(t)_{\text{calc}}$ – вычисленное отклонение текущего суточного прироста побегов от нелинейной регрессии; v – порядковый номер гармоники; A_v – амплитуда колебания; t – пронумерованные дни вегетационного периода; T – основной период колебаний; ϕ_v – смещение начальной фазы от 0 до 2π .

Смещение начальной фазы переводили в абсолютные единицы t (сут). Достоверность аппроксимации эмпирических рядов $dL(t)$ суммами гармоник определяли, используя F -критерий Фишера и коэффициент детерминации R^2 .

6. Вычисление вклада каждой гармоники v в сезонную динамику отклонений dL как отношение факториальной суммы квадратов отклонений к общей сумме квадратов отклонений:

$$H_v^2 = D_v^2 / \sum_{v=i}^{\infty} D_i^2, \quad (6)$$

где H_v^2 – вклад гармоники v ; D_v^2 – сумма квадратов отклонений фактических значений dL от значений, рассчитанных по уравнению гармоники; D_i^2 – общая сумма квадратов отклонений от нелинейной регрессии.

Для построения окончательных диаграмм (графиков) порядковые дни вегетационного периода t вновь преобразовывались в даты Θ (формат день.месяц).

Результаты

В течение периода наблюдений большинство побегов нормально закончили свое развитие с отмиранием точек роста верхушечных почек и образованием на вершине замещающих почек (верхних боковых). Часть побегов была исключена из выборки по различным причинам (очень слабый или исключительно сильный прирост, отмирание точки роста с последующим развитием замещающих побегов). Для анализа использовались ряды $\Delta L(t)$ в интервале дат Θ с 13.05 по 21.08.

Эмпирические траектории $\Delta L(t)$ характеризуются чередованием пиков и провалов ΔL . Таким образом, сезонная динамика суточного прироста побегов носит циклический характер. На основании сравнительного анализа эмпирических рядов $\Delta L(t)$ исследуемые побеги были распределены по шести группам. Эти группы отличаются по срокам завершения роста побегов и по их длине. Кроме того, каждой группе побегов присуща собственная ритмика, а именно, количество чередующихся пиков и провалов ΔL . Таким образом, каждая из выделенных групп побегов характеризуется собственным типом биологических ритмов – биоритмотипом. Номер биоритмотипа соответствует числу пиков ΔL .

Распределение исследованных побегов по биоритмотипам показано в табл. 1.

В большинстве случаев принадлежность побегов к тому или иному биоритмотипу определяется внутриклоновой изменчивостью (различиями между ракетами одной генеты). При этом ракета одного клона могут принадлежать либо смежным (клон $da1$), либо разнесенным биоритмотипам (клоны $da2$, $da3$). Как исключение, все побеги одного клона могут принадлежать одному биоритмотипу (клон $da4$). На всех ракетах клонов $da1$ и $da5$ все побеги продолжили свой рост во второй половине лета.

Таблица 1

Распределение исследованных побегов по биоритмотипам

Показатели роста побегов	Биоритмотипы					
	I	II	III	IV	V	VI
даты завершения роста (от – до)	29.05 – – 6.06	26.06 – – 22.06	10.06 – – 4.07	28.07 – – 24.08	24.07 – – 1.08	28.07 – – 21.08
длина побегов, см (от – до)	34 – – 58	63 – – 77	88 – – 116	122 – – 163	109 – – 168	151 – – 252
число побегов	9	4	6	6	9	7
Клоны	Номера побегов (клон, рамета, побег)					
<i>da 1</i>	–	–	–	–	<i>da 121</i>	<i>da 111</i>
	–	–	–	–	<i>da 122</i>	<i>da 112</i>
	–	–	–	–	<i>da 131</i>	–
	–	–	–	–	<i>da 132</i>	–
<i>da 2</i>	<i>da 221</i>	–	<i>da 231</i>	–	–	<i>da 211</i>
	<i>da 222</i>	–	<i>da 232</i>	–	–	<i>da 212</i>
<i>da 3</i>	–	<i>da 331</i>	<i>da 321</i>	–	<i>da 311</i>	–
	–	<i>da 332</i>	<i>da 322</i>	–	<i>da 312</i>	–
<i>da 4</i>	<i>da 411</i>	–	–	–	–	–
	<i>da 412</i>	–	–	–	–	–
	<i>da 421</i>	–	–	–	–	–
	<i>da 422</i>	–	–	–	–	–
	<i>da 431</i>	–	–	–	–	–
	<i>da 432</i>	–	–	–	–	–
<i>da 5</i>	–	–	–	<i>da 511</i>	<i>da 532</i>	<i>da 531</i>
	–	–	–	<i>da 512</i>	–	–
	–	–	–	<i>da 521</i>	–	–
	–	–	–	<i>da 522</i>	–	–
<i>da 6</i>	–	–	<i>da 631</i>	<i>da 621</i>	<i>da 622</i>	<i>da 612</i>
	–	–	<i>da 632</i>	–	–	–
<i>da 7</i>	–	<i>da 711</i>	–	–	–	–
	–	<i>da 712</i>	–	–	–	–
<i>da 8</i>	<i>da 832</i>	–	–	<i>da 812</i>	<i>da 811</i>	<i>da 821</i>

В то же время принадлежность к тому или иному биоритмотипу может определяться межпобеговой изменчивостью (различиями между побегами одной раметы). Кроме того, принадлежность побегов к тому или иному биоритмотипу может определяться и внутриклоновой, и межпобеговой изменчивостью (клоны *da5*, *da6*). И наконец, нельзя исключить влияние фактора клона на принадлежность к тому или иному биоритмотипу, отчетливо видимых в паре клонов *da1* и *da4*.

Для каждого биоритмотипа был вычислен средний ряд динамики суточного прироста побегов – $\Delta L(t)_{\text{mean}}$. Сезонные тренды этих рядов были аппроксимированы полиномами третьей степени с высокой надежностью: для биоритмотипов I, II, III $R^2 = 0,928...0,971$, для биоритмотипов IV, V, VI $R^2 = 0,663...0,848$. Графики вычисленных нелинейных сезонных трендов представляют собой выпуклые одновершинные асимметричные параболы с максимумами в интервале дат 17.05...29.05, после чего ΔL постепенно снижается.

Далее были вычислены ряды отклонений суточного прироста от нелинейных трендов биоритмотипов – $dL(t)$. Пронумерованные дни t были преобразованы в даты 9. Траектории $dL(9)$ показаны на рис. 1.

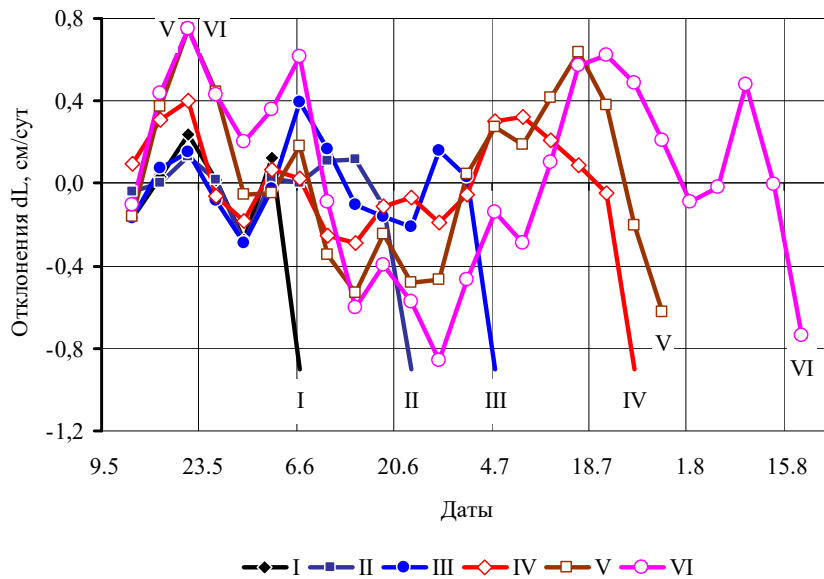


Рис. 1. Траектории отклонений средних рядов динамики суточного прироста от нелинейных трендов. В легенде указаны обозначения биоритмотипов. Особые точки траекторий подписаны

Сезонная динамика отклонений средних рядов динамики суточного прироста от нелинейных трендов носит циклический характер, обусловленный правильным чередованием на графиках восходящих и нисходящих ветвей траекторий $dL(9)$. Восходящие ветви завершаются пиками (локальными максимумами), нисходящие – провалами (локальными минимумами). Для всех биоритмотипов выявлены весенне-летние пики dL (21.05 и 6.06). При этом первые пики dL полностью синхронизированы, а значения dL у биоритмотипов V и VI полностью совпадают. Дополнительно для биоритмотипов IV, V, VI выявлены позднелетние пики dL . На побегах биоритмотипов IV, V, VI весенне-летние и позднелетние максимумы dL разделены среднелетним минимумом (14–26.06). Кроме того, для всех биоритмотипов выявлен слабо выраженный пик в самом начале вегетации (5...9.05), который на диаграмме (рис. 1) не показан и в дальнейшем анализе не учитывался. Количество выявленных пиков (без учета самого раннего) соответствует номеру биоритмотипа. На побегах биоритмотипов I, II, III интервал между пиками составил 16...20 сут, а на побегах биоритмотипов IV, V, VI – 12...16 (24) сут.

Для гармонического (амплитудно-частотного) анализа даты 9 были вновь преобразованы в пронумерованные дни t . Полученные ряды $dL(t)$ были аппроксимированы суммами гармоник с исключительно высокой надежностью: $R^2 = 0,945...0,997$, $F = 18,2...361,5$ ($P < 0,001$). Результаты гармонического анализа сезонной динамики $dL(t)$ приведены в табл. 2.

В целом цикличность сезонной динамики отклонений $dL(t)$ определяется инфрадианными (многодневными) ритмами с периодом 14, 18 и 27 сут, а

также субаннуальными (субсезонными) ритмами с периодом 54 сут. При этом периоды 18, 27 и 54 сут кратны 9, а периоды 14 и 27 сут примерно кратны 7. В составе разных биоритмотипов (I, IV, V, VI) ритмы с периодом 14 сут в высшей степени синхронизированы: разность фаз менее 1 сут. Остальные ритмы (с периодом 18, 27 и 54 сут) в составе разных биоритмотипов менее синхронизированы: разность фаз составляет примерно 4...10 сут.

Таблица 2

Гармоническая структура биоритмотипов

Биоритмотипы	Параметры гармоник	Периоды гармонических колебаний, сут					
		54	27	22	18	14	12
I	A	–	–	0,07	0,20	0,10	–
	t , сут	–	–	15	2	8	–
	H^2	–	–	0,11	0,83	0,21	–
II	A	–	0,1	–	0,08	–	0,1
	t , сут	–	19	–	0	–	6
	H^2	–	0,33	–	0,25	–	0,37
III	A	–	0,12	–	0,2	–	–
	t , сут	–	21	–	2	–	–
	H^2	–	0,23	–	0,66	–	–
IV	A	0,20	0,12	–	0,12	0,12	0,10
	t , сут	50	18	–	6	7	7
	H^2	0,34	0,14	–	0,14	0,14	0,10
V	A	0,45	0,14	–	–	0,15	–
	t , сут	46	13	–	–	7	–
	H^2	0,58	0,07	–	–	0,08	–
VI	A	0,55	0,13	0,20	–	0,20	–
	t , сут	40	14	11	–	8	–
	H^2	0,72	0,04	0,09	–	0,09	–
–	$A_{\text{ср}}$	0,40	0,12	0,14	0,15	0,14	0,10

Примечание. A – амплитуды гармоник для каждого биоритмотипа, $A_{\text{ср}}$ – средние амплитуды гармоник, t – смещения начальных фаз гармоник на ранние сроки (сут), H^2 – сила влияния гармоник на цикличность сезонной динамики отклонений суточного прироста побегов от нелинейных сезонных трендов.

Для побегов, отнесенных к биоритмотипам I, II, III и IV, цикличность сезонной динамики отклонений $dL(t)$ определяется инфрадианными ритмами с периодом 18 сут, которые дополняются либо ритмами с периодом 27 сут (для биоритмотипов II, III и IV), либо 22 сут (для биоритмотипа I). Для побегов, отнесенных к биоритмотипам IV, V и VI, цикличность сезонной динамики отклонений $dL(t)$ определяется субаннуальными ритмами с периодом 54 сут, которые дополняются инфрадианными ритмами с периодом 14 и 27 сут.

Отчетливо выраженным весенне-летним пикам dL (21.05 и 6.06), выявленным у всех биоритмотипов, соответствует высшая степень синхронизации биоритмов с периодами 14 и 18 сут. Позднелетняя динамика $dL(t)$, выявленная у биоритмотипов IV, V и VI, определяется синхронизацией биоритмов с периодом 27 и 14 сут: в синфазе возникает пик 16.07, а в противофазе выпадает ожидаемый пик 1.08. В структуре биоритмотипа VI значительную роль играет взаимодействие биоритмов с периодами 14 и 22 сут: положительной

синхронизацией этих биоритмов обусловлен самый поздний пик 9.08, а также раннелетний пик 6.06.

Обсуждение

В изученной модельной популяции *S. gmelinii* годичный прирост побегов охарактеризовался высоким размахом изменчивости: от 34...58 см до 151...252 см. Одной из причин столь высокой изменчивости длины побегов является разная продолжительность их роста, которая носит дискретный характер. Дискретность продолжительности роста побегов определяется ритмичностью отклонений суточного прироста побегов от нелинейных сезонных трендов. Структуру сезонного прироста побегов определяют два типа биоритмов: субаннуальные (субсезонные) и инфрадианные (многодневные).

Дискретность продолжительности роста побегов определяется, прежде всего, субаннуальными биоритмами с периодом 54 сут, которые отражают наличие двух периодов интенсивного роста: ранне- и позднелетнего. У наиболее слабых побегов (с годичным приростом менее 100 см) выявлен только первый период, и к середине лета эти побеги прекращают свое развитие. У более сильных побегов (с годичным приростом более 100 см) после прохождения среднелетнего минимума вновь наступает период интенсивного роста, который завершается в конце лета. Наличие или отсутствие второго субаннуального периода может определяться как межклоновыми, так и внутриклоновыми различиями.

В пределах субаннуальных периодов также выявлена дискретность продолжительности роста побегов, обусловленная инфрадианными биоритмами с периодом 14, 18 и 27 сут. При этом биоритмы с периодом 14 сут в наибольшей степени отражают дискретность развития побегов в изученной модельной популяции. 14-суточные биоритмы в высшей степени синхронизированы в разных группах побегов независимо от фактора клона.

Можно предположить, что дискретность продолжительности роста побегов определяется физиологическими процессами, регулирующими перераспределение ассимилятов на уровне целостного растения, что не исключает регуляцию на уровне отдельных побегов [24]. Восходящим ветвям траекторий прироста побегов соответствует направление ассимилятов на рост побегов в длину и создание энергетических запасов, нисходящим – расходование ассимилятов на иные ростовые процессы. При достаточных энергетических запасах побеги возобновляют свой рост, при недостаточных – прекращают. На уровне субаннуальных ритмов побеги с интенсивным приростом в первой половине лета способны перейти к позднелетнему приросту после прохождения среднелетнего минимума. Побеги с менее интенсивным раннелетним приростом не способны пройти среднелетний минимум и преждевременно прекращают свое развитие. Подобная регуляция возможна и на уровне инфрадианных ритмов, что и обуславливает дискретность продолжительности роста побегов в течение всего вегетационного периода.

Заключение

1. Изменчивость годичного прироста и продолжительности роста побегов в клонах *S. gmelinii* носит дискретный характер. Дискретность развития побегов определяется цикличностью сезонной динамики суточного прироста.

2. Цикличность сезонной динамики суточного прироста побегов определяется взаимодействием биоритмов с разными периодами колебаний: субаннуальными с периодом 54 сут и инфрадианными с периодами 14...27 сут.

3. В большинстве случаев различия в сезонной динамике нарастания побегов обусловлены внутриклоновой изменчивостью. Данный факт рекомендуется учитывать при селекции *S. gmelinii* на высокую и стабильную продуктивность, а также при планировании, создании и эксплуатации культур.

4. Для обеспечения высоких показателей годичного прироста побегов рекомендуется создавать благоприятные условия для их развития в первой половине вегетационного периода.

5. На генетически выравненном материале выявлены отдельные клоны с высоким годичным приростом побегов независимо от фактора раметы и фактора побега. Подобные клоны рекомендуется использовать в селекции *S. gmelinii* на высокую продуктивность по длине годичных побегов.

Список литературы

1. Skvortsov A. K. Willows of Russia and adjacent countries. Taxonomical and geographical revision. Joensuu : University of Joensuu, 1999. 307 p.
2. Argus G. W. Infrageneric classification of *Salix* (Salicaceae) in the New World // Systematic Botany Monographs. 1997. Vol. 52. P. 1–21.
3. Fang C.-F. On the distribution and origin of *Salix* in the world // Journal of Systematics and Evolution. 1987. Vol. 25. P. 307–313.
4. Wu J., Nyman T., Wang D.-C. [et al.]. Phylogeny of *Salix* subgenus *Salix* s.l. (Salicaceae): delimitation, biogeography, and reticulate evolution // BMC Evolutionary Biology. 2015. Vol. 15. P. 31. doi:10.1186/s12862-015-0311-7
5. Епанчинцева О. В., Тишкина Е. А., Монтиле А. А. Опыт выращивания ив в различных почвенно-гидрологических условиях // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2021. № 6. С. 118–123. doi:10.37670/2073-0853-2021-92-6-118-123
6. Dillen M., Vanhellemont M., Verdonck P. [et al.]. Productivity, stand dynamics and the selection effect in a mixed willow clone short rotation coppice plantation // Biomass and Bioenergy. 2016. Vol. 87. P. 46–54. doi:10.1016/j.biombioe.2016.02.013
7. Fabio E. S., Leary C. J., Smart L. B. Tolerance of novel inter-specific shrub willow hybrids to water stress // Trees. 2019. Vol. 33. P. 1015–1026. doi:10.1007/s00468-019-01835-4
8. Karp A. Willows as a source of renewable fuels and diverse products // Challenges and opportunities for the world's forests in the 21st century / T. Fenning (eds). 2014. Vol. 81. P. 617–641. doi:10.1007/978-94-007-7076-8_27
9. Cunliffe J., Purdy S. J., Barraclough T. J. [et al.]. High yielding biomass genotypes of willow (*Salix* spp.) show differences in below ground biomass allocation // Biomass and Bioenergy. 2015. Vol. 80. P. 114–127. doi:10.1016/j.biombioe.2015.04.020
10. Rather T. A., Qaisar K. N., Raja T. A., Khan M. A. Growth and productivity of wicker willow (*Salix triandra* L.) plantation in Kashmir // Journal of Research and Development. 2009. Vol. 96. P. 30–44.
11. Schaff S., Pezeshki S., Shields F. Effects of soil conditions on survival and growth of black willow cuttings // Environmental Management. 2003. Vol. 31. P. 748–763. doi:10.1007/s00267-002-2909-y
12. Zhao F., Yang W. Review on application of willows (*Salix* spp.) in remediation of contaminated environment // Acta Agriculturae Zhejiangensis. 2017. Vol. 29. P. 300–306.
13. Fredette C., Labrecque M., Comeau Y., Brisson J. Willows for environmental projects: A literature review of results on evapotranspiration rate and its driving factors across the

- genus *Salix* // Journal of Environmental Management. 2019. Vol. 246. P. 526–537. doi:10.1016/j.jenvman.2019.06.010
14. Bhat G. M., Islam M. A., Malik A. R. [et al.]. Productivity and economic evaluation of Willow (*Salix alba* L.) based silvopastoral agroforestry system in Kashmir valley // Journal of Applied and Natural Science. 2019. Vol. 11. P. 743–751. doi:10.31018/jans.v11i3.2104
 15. Sitzia T., Barcaccia G., Lucchin M. Genetic diversity and stand structure of neighboring white willow (*Salix alba* L.) populations along fragmented riparian corridors: A case study // Silvae Genetica. 2018. Vol. 67. P. 79–88. doi:10.2478/sg-2018-0011
 16. Афонин А. А. Изменчивость длины пыльцевых зерен аборигенных видов ив Брянского лесного массива // Известия высших учебных заведений. Лесной журнал. 2006. № 5. С. 25–34.
 17. Rönnerberg-Wästljung A. C., Tsarouhas V., Semerikov V., Lagercrantz U. A genetic linkage map of a tetraploid *Salix viminalis* × *S. dasyclados* hybrid based on AFLP markers // Forest Genetics. 2003. Vol. 10. P. 185–194.
 18. Fogelqvist J., Verkhovozina A. V., Katyshev A. I. [et al.]. Genetic and morphological evidence for introgression between three species of willows // BMC evolutionary biology. 2015. Vol. 15. P. 193. doi:10.1186/s12862-015-0461-7
 19. Петрук А. А. Морфология пыльцевых зерен 25 видов рода *Salix* (Salicaceae) Азиатской России по данным электронной микроскопии // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. 2019. № 133. С. 94–101. doi:10.36305/0513-1634-2019-133-94-101
 20. Maciejewska-Rutkowska I., Bocianowski J., Wrońska-Pilarek D. Pollen morphology and variability of Polish native species from genus *Salix* L. // PLoS One. 2021. Vol. 16. P. e0243993. doi:10.1371/journal.pone.0243993
 21. Wagner N. D., He L., Hörandl E. Phylogenomic relationships and evolution of polyploid *Salix* species revealed by RAD sequencing data // Frontiers in Plant Science. 2020. Vol. 11. P. 1077. doi:10.3389/fpls.2020.01077
 22. Berlin S., Lagercrantz U., von Arnold S. [et al.]. High-density linkage mapping and evolution of paralogs and orthologs in *Salix* and *Populus* // BMC Genomics. 2010. Vol. 11. P. 129. doi:10.1186/1471-2164-11-129
 23. Афонин А. А. Динамика развития побегов ивы шерстистопобеговой (*Salix dasyclados* Wimm.) на фоне дефицита осадков // Социально-экологические технологии. 2021. № 2. С. 171–183. doi:10.31862/2500-2961-2021-11-2-171-183
 24. Mikhalevskaya O. B. Growth rhythms at different stages of shoot morphogenesis in woody plants // Russian Journal of Developmental Biology. 2008. Vol. 39. P. 65–72.
 25. Афонин А. А. Редуцированный гаметофитный апомиксис в популяциях ивы шерстистопобеговой (*Salix dasyclados* Wimm. = *S. gmelinii* Pall.) // Бюллетень Главного ботанического сада. 2018. № 1. С. 43–51.

References

1. Skvortsov A.K. *Willows of Russia and adjacent countries. Taxonomical and geographical revision*. Joensuu: University of Joensuu, 1999:307.
2. Argus G.W. Infrageneric classification of *Salix* (Salicaceae) in the New World. *Systematic Botany Monographs*. 1997;52:1–21.
3. Fang C.-F. On the distribution and origin of *Salix* in the world. *Journal of Systematics and Evolution*. 1987;25:307–313.
4. Wu J., Nyman T., Wang D.-C. et al. Phylogeny of *Salix* subgenus *Salix* s.l. (Salicaceae): delimitation, biogeography, and reticulate evolution. *BMC Evolutionary Biology*. 2015;15:31. doi:10.1186/s12862-015-0311-7
5. Epanchintseva O.V., Tishkina E.A., Montile A.A. Experience in growing willows in various soil and hydrological conditions. *Izvestiya Orenburgskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta = Proceedings of Orenburg State Agrarian University*. 2021;(6):118–123. doi:10.37670/2073-0853-2021-92-6-118-123

6. Dillen M., Vanhellemont M., Verdonckt P. et al. Productivity, stand dynamics and the selection effect in a mixed willow clone short rotation coppice plantation. *Biomass and Bioenergy*. 2016;87:46–54. doi:10.1016/j.biombioe.2016.02.013
7. Fabio E.S., Leary C.J., Smart L.B. Tolerance of novel inter-specific shrub willow hybrids to water stress. *Trees*. 2019;33:1015–1026. doi:10.1007/s00468-019-01835-4
8. Karp A. *Willows as a source of renewable fuels and diverse products. Challenges and opportunities for the world's forests in the 21st century*. 2014;81:617–641. doi:10.1007/978-94-007-7076-8_27
9. Cunniff J., Purdy S.J., Barraclough T.J. et al. High yielding biomass genotypes of willow (*Salix* spp.) show differences in below ground biomass allocation. *Biomass and Bioenergy*. 2015;80:114–127. doi:10.1016/j.biombioe.2015.04.020
10. Rather T.A., Qaisar K.N., Raja T.A., Khan M.A. Growth and productivity of wicker willow (*Salix triandra* L.) plantation in Kashmir. *Journal of Research and Development*. 2009;96:30–44.
11. Schaff S., Pezeshki S., Shields F. Effects of soil conditions on survival and growth of black willow cuttings. *Environmental Management*. 2003;31:748–763. doi:10.1007/s00267-002-2909-y
12. Zhao F., Yang W. Review on application of willows (*Salix* spp.) in remediation of contaminated environment. *Acta Agriculturae Zhejiangensis*. 2017;29:300–306.
13. Fredette C., Labrecque M., Comeau Y., Brisson J. Willows for environmental projects: A literature review of results on evapotranspiration rate and its driving factors across the genus *Salix*. *Journal of Environmental Management*. 2019;246:526–537. doi:10.1016/j.jenvman.2019.06.010
14. Bhat G.M., Islam M.A., Malik A.R. et al. Productivity and economic evaluation of Willow (*Salix alba* L.) based silvopastoral agroforestry system in Kashmir valley. *Journal of Applied and Natural Science*. 2019;11:743–751. doi:10.31018/jans.v11i3.2104
15. Sitzia T., Barcaccia G., Lucchin M. Genetic diversity and stand structure of neighboring white willow (*Salix alba* L.) populations along fragmented riparian corridors: A case study. *Silvae Genetica*. 2018;67:79–88. doi:10.2478/sg-2018-0011
16. Afonin A.A. Variability in the length of pollen grains of native species of willows in the Bryansk forest area. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Lesnoy zhurnal = University proceedings. Journal of forest*. 2006;(5):25–34. (In Russ.)
17. Rönnberg-Wästljung A.C., Tsarouhas V., Semerikov V., Lagercrantz U. A genetic linkage map of a tetraploid *Salix viminalis* × *S. dasyclados* hybrid based on AFLP markers. *Forest Genetics*. 2003;10:185–194.
18. Fogelqvist J., Verkhovina A.V., Katyshev A.I. et al. Genetic and morphological evidence for introgression between three species of willows. *BMC evolutionary biology*. 2015;15:193. doi:10.1186/s12862-015-0461-7
19. Petruk A.A. Morphology of pollen grains 25 species of the *Salix* (Salicaceae) of Asian Russia according to electron microscopy. *Byulleten' Gosudarstvennogo Nikitskogo botanicheskogo sada = Bulletin of the State Nikitsky Botanical Garden*. 2019;(133):94–101. (In Russ.). doi:10.36305/0513-1634-2019-133-94-101
20. Maciejewska-Rutkowska I., Bocianowski J., Wrońska-Pilarek D. Pollen morphology and variability of Polish native species from genus *Salix* L. *PLoS One*. 2021;16:e0243993. doi:10.1371/journal.pone.0243993
21. Wagner N.D., He L., Hörandl E. Phylogenomic relationships and evolution of polyploid *Salix* species revealed by RAD sequencing data. *Frontiers in Plant Science*. 2020;11:1077. doi:10.3389/fpls.2020.01077
22. Berlin S., Lagercrantz U., von Arnold S. et al. High-density linkage mapping and evolution of paralogs and orthologs in *Salix* and *Populus*. *BMC Genomics*. 2010;11:129. doi:10.1186/1471-2164-11-129
23. Afonin A.A. Dynamics of development of *Salix dasyclados* Wimm. shoots in the background of a deficit of precipitation. *Sotsial'no-ekologicheskie tekhnologii = Socio-*

- environmental technologies*. 2021;(2):171–183. (In Russ.). doi:10.31862/2500-2961-2021-11-2-171-183
24. Mikhalevskaya O.B. Growth rhythms at different stages of shoot morphogenesis in woody plants. *Russian Journal of Developmental Biology*. 2008;39:65–72.
25. Afonin A.A. Reduced gametophytic apomixis in the populations of *Salix dasyclados* Wimm. = *S. gmelinii* Pall. *Byulleten' Glavnogo botanicheskogo sada* = *Bulletin of the Main Botanical Garden*. 2018;(1):43–51. (In Russ.)

Информация об авторах / Information about the authors

Алексей Алексеевич Афонин

доктор сельскохозяйственных наук,
доцент, профессор кафедры биологии,
Брянский государственный университет
имени академика И. Г. Петровского
(Россия, г. Брянск, ул. Бежицкая, 14)

E-mail: afonin.salix@gmail.com

Aleksey A. Afonin

Doctor of agricultural sciences, associate
professor, professor of the sub-department
of biology, Bryansk State University
named after Academician I.G. Petrovsky
(14 Bezhitskaya street, Bryansk, Russia)

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflicts of interests.

Поступила в редакцию / Received 22.07.2022

Поступила после рецензирования и доработки / Revised 08.11.2022

Принята к публикации / Accepted 21.11.2022