

ЦИКЛИЧНОСТЬ ДИНАМИКИ ОБРАЗОВАНИЯ МЕЖДОУЗЛИЙ НА ПОБЕГАХ *SALIX DASYCLADOS* (SALICACEAE) НА ФОНЕ КРАТКОВРЕМЕННОЙ АТМОСФЕРНОЙ ЗАСУХИ

Афонин Алексей Алексеевич

Д.с.-х.н., профессор, Брянский государственный
университет имени академика И. Г. Петровского
afonin.salix@gmail.com

THE CYCLICITY OF DYNAMICS OF FORMATION OF INTERNODES ON THE STEMS OF *SALIX DASYCLADOS* (SALICACEAE) AGAINST THE BACKGROUND OF SHORT-TERM ATMOSPHERIC DROUGHT

A. Afonin

Summary. We analyzed the seasonal dynamics of the rate of internode formation against the background of a sharp change of early summer drought by cool rainy weather. Seasonal trends in the rate of internode formation are reliably approximated by third-degree polynomials. Differences between seasonal trends may be due to inter-clone, intra-clone and inter-shoots variability. Seasonal dynamics of deviations in the rate of internode formation from nonlinear seasonal trends is cyclical. Cyclical nature of the seasonal dynamics of deviations is determined by endogenous rhythms of development that do not depend on agrometeorological conditions is substantiated.

Keywords: woolly-stemmed willow, *Salix dasyclados*, annual shoots, internodes, seasonal dynamics, short-term drought, atmospheric drought.

Аннотация. Проанализирована сезонная динамика скорости образования междоузлий на фоне резкой смены раннелетней засухи прохладной дождливой погодой. Сезонные тренды скорости образования междоузлий надежно аппроксимируются полиномами третьей степени. Различия между сезонными трендами могут быть обусловлены межклоновой, внутриклоновой и межпобеговой изменчивостью. Сезонная динамика отклонений скорости образования междоузлий от нелинейных сезонных трендов носит циклический характер. Цикличность сезонной динамики отклонений определяется эндогенными ритмами развития, не зависящими от агрометеорологических условий.

Ключевые слова: ива шерстистопобеговая, *Salix dasyclados*, однолетние побеги, междоузлия, сезонная динамика, кратковременная засуха, атмосферная засуха.

Ивы (род *Salix* L. 1753, семейство Salicaceae Mirb. 1815) — это одна из наиболее многочисленных групп деревьев и кустарников, произрастающих, преимущественно, в умеренном климатическом поясе Северного полушария [1, 2, 3]. Ива шерстистопобеговая — *S. dasyclados* Wimm. 1849 (= *S. gmelinii* Pall. 1789) — общеизвестный представитель кустарниковых ив секции *Vimen* Dum. 1825 (*Viminella* Ser. 1824) подрода *Vetrix* Dum. 1825 [1, 4].

Вследствие широкого распространения (ареал евроазиатского бореального типа, охватывающий значительную часть северной Палеарктики) *S. dasyclados* характеризуется сложной внутривидовой структурой и высоким уровнем полиморфизма [1]. Одно из проявлений такого

полиморфизма — изменчивость числа хромосом. В природных популяциях и культурах *S. dasyclados* встречаются особи с различным уровнем плоидности: $2n = 2x, 3x, 4x, 6x$ при $x = 19$ [5, 6, 7, 8]. Широкомасштабные исследования хромосомного полиморфизма *S. dasyclados* исключительно трудоемки, поскольку хромосомы ив очень мелкие, и обеспечить их точный подсчет у вышших полиплоидов сложно [9]. Для оценки уровня плоидности можно использовать классические методы палинометрического анализа, основанного на сравнении размеров пыльцевых зерен (ПЗ) с различным уровнем плоидности. Ранее [10] нами было показано, что на территории Брянского лесного массива средняя длина ПЗ *S. dasyclados* в 1,11...1,18 больше, чем у близкого диплоидного вида *S. viminalis*. Столь высокое отноше-

ние размеров ПЗ свидетельствует о полиплоидности *S. dasyclados*, что не противоречит данным других авторов [7]. В то же время, по данным А. А. Петрук [11], в азиатских популяциях средние длины ПЗ *S. dasyclados* и *S. viminalis* совпадают. Это свидетельствует о диплоидности местных популяций *S. dasyclados*, что так же не противоречит данным других авторов [8]. Ранее [10] нами было высказано предположение, что под названием «*S. dasyclados* Wimm.» в действительности скрывается множество таксонов видового ранга.

Практическое значение *S. dasyclados* определяется, прежде всего, её высокой продуктивностью в сочетании со способностью к аутовегетативному размножению черенками. За рубежом *S. dasyclados* выращивается на плантациях как источник энергетической биомассы [12, 13]. При выращивании биомассы весьма желательным признаком является не только быстрый, но и стабильный рост. Для получения стабильных результатов растительный материал должен быть устойчив к воздействию целого ряда неблагоприятных факторов [14]. Водный режим является одним из важнейших экзогенных факторов, определяющим сезонный прирост побегов кустарниковых ив [15]. В связи с неопределенными тенденциями изменения климата ожидается увеличение нестабильности температурного и водного режима [16]. Однако влияние временного дефицита воды на рост деревьев и кустарников изучено недостаточно [17]. Таким образом, возникает необходимость изучения влияния дефицита влаги на комплекс морфобиологических признаков видов *Salicaceae* [18].

Разные виды ив обнаруживают разную степень устойчивости к временной нехватке воды [19]. При этом дифференциальная толерантность разных видов *Salix* к стрессу, обусловленному засухой, основана на экологической видоспецифичности и базируется на комплексе морфо-физиологических признаков [20]. *S. dasyclados* достаточно чувствительна к гидрологическому режиму: предпочитает сырые почвы, но не переносит застойного увлажнения [21].

Высокая продуктивность *S. dasyclados* обусловлена её способностью к образованию мощных прутьевидных побегов [22, 23]. Процессы роста побегов характеризуются определенной ритмичностью. Эта ритмичность определяется изменениями гормонального фона, регулирующего распределение ассимилятов на уровне целостного растения. При этом ритмы роста побегов складываются из целой серии разных ритмов. Однако физиологические процессы, определяющие регуляцию ритмов роста, изучены недостаточно [24]. Ранее [25] нами было показано, что сезонная динамика нарастания однолетних побегов ив в значительной мере определяется скоростью образования новых метамеров, включающих узлы и междоузлия.

Цель настоящего исследования

Анализ сезонной динамики скорости образования междоузлий на однолетних побегах ивы шерстистопобеговой на фоне резкой смены кратковременной раннелетней засухи прохладной дождливой погодой.

Материал и методы

Наблюдения проводились в салицетуме Брянского государственного университета (координаты: 53°16'23.50"с.ш., 34°21'11.50"в.д.; вблизи южной границы естественного ареала *S. dasyclados* в Восточной Европе). Тип почв: серые лесные на лёссовидном суглинке с меловыми подстилающими породами. Тип лесорастительных (эдафо-гидрологических) условий (ТЛУ): Д3 (мезогигрофильная дубрава).

Объект исследования — модельная инбредно-клоновая популяция *S. dasyclados*, созданная на основе семьи, полученной в культуре путем семенной репродукции на протяжении трех поколений. Генеалогия и история создания данной семьи изложены нами ранее [26]. 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 (четырёх мужских и четырёх женских), каждый клон был представлен тремя черенковыми саженцами (раметами). Каждая ракета (куст) формировалась в два побега на одном низком штамбе. Все изучаемые клоны (генеты) 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 (между генетами), внутриклоновый (между раметами одного клона) и межпобеговый (в пределах одной особи).

Материал для исследования — однолетние побеги *S. dasyclados* на корне-комлевых системах второго года жизни. Методы получения эмпирических данных: сравнительно-морфологические, хронобиологические. Методы обработки эмпирических данных: стандартные биометрические процедуры [27], оригинальный алгоритм гармонического анализа рядов динамики, опубликованный ранее [28].

Исходные данные получены путем наблюдений в течение вегетационного периода 2019 г., который характеризовался контрастными гидротермическими условиями [29]. В начале вегетационного периода майские дожди обеспечили формирование запаса почвенной влаги. Затем на фоне отсутствия осадков и повышения

температуры воздуха сформировалась раннелетняя атмосферная засуха, которая достигла максимума 22.06. После 23.06 кратковременная засуха резко сменилась ливневыми дождями на фоне снижения температуры воздуха. Таким образом, исследуемые растения испытали водный стресс в широком смысле этого слова, а именно: стресс от раннелетней атмосферной засухи, которую сменила прохладная дождливая погода.

Получение исходных данных по нарастающим побегам проводили в период с 01.05.19 по 21.08.19. Каждые 4 сут замеряли длину побегов: L , см (в дальнейшем сантиметры переводили в миллиметры). Всего было выполнено 927 измерений L . Все даты (моменты), в которые проводились наблюдения, пронумеровали в соответствии с днями вегетационного периода (1, 5, 9... t_i). Каждой дате присвоили порядковый номер (1, 2, 3... k_i).

Осенью 2019 г. с части сеянцев срезали сформировавшиеся побеги. На каждом побеге производили измерение длины каждого междоузлия — I , мм. Всего было выполнено 1283 измерения I . Путем последовательного суммирования длин междоузлий находили соответствие номера междоузлия n_i длине побегов L_i для дат наблюдений t_i . Для каждой расчетной даты t_i в интервале $t_{k-1}...t_{k+1}$, равном 8 сут, подсчитывали число междоузлий N .

Для выявления и анализа закономерностей сезонной динамики скорости образования междоузлий использовался пошаговый алгоритм действий.

1. Вычисление текущей скорости образования междоузлий — N , ед./сут — для каждой даты (момента) с порядковым номером t в интервале $t_{k-1}...t_{k+1}$. В итоге для каждого побега получили эмпирические ряды сезонной динамики скорости образования междоузлий $N(t)$, выровненные методом скользящей рамки в интервале дат 8 сут и скользящим шагом 4 сут.
2. Аппроксимация сезонных трендов динамики $N(t)_{trend}$ с помощью уравнений регрессии третьего порядка, или полиномов третьей степени. Надежность аппроксимации оценивали с помощью коэффициента детерминации R^2 .
3. Вычисление рядов отклонений скорости образования междоузлий от нелинейной регрессии — $dN(t)$ — для каждого порядкового дня t .
4. Аппроксимация фактических рядов отклонений скорости образования междоузлий от нелинейной регрессии — $dN(t)$ — суммами гармоник (синусоидальных гармонических колебаний) с порядковым номером v . Смещение начальной фазы переводили в абсолютные единицы (сут).

Достоверность аппроксимации эмпирических рядов $dN(t)$ суммами гармоник определяли, используя

F -критерий Фишера и коэффициент детерминации R^2 . Вклад каждой гармоники v в сезонную динамику отклонений $dN(t)$ вычисляли как отношение факториальной суммы квадратов отклонений к общей сумме квадратов отклонений.

Результаты

Для данного исследования были отобраны раметы, на которых сформировалось по два хорошо развитых побега, завершивших рост после 24.07. В результате, число клонов, использованных для анализа, составило 5, число рамет — 8, число побегов — 16. Для этих побегов были вычислены скорости образования междоузлий — N , ед./сут (всего 370 значений N). Часть исследованных побегов завершила рост до 1.08, а часть — после 1.08. В первую группу вошли побеги рамет da 12, da 13, da 31, da 52, da 81, во вторую группу — побеги рамет da 11, da 21, da 82. Таким образом, раметы одного и того же клона (da 1, da 8) могут входить в группы с разной продолжительностью периода роста побегов, т.е. продолжительность роста зависит от принадлежности к раметам, но не клонам. В группе побегов, закончивших свой рост до 1.08, средние значения N варьировались в интервале от $0,61 \pm 0,057$ до $0,78 \pm 0,069$ ед./сут, а в группе побегов, закончивших свой рост после 1.08, средние значения N — в интервале от $0,63 \pm 0,058$ до $0,91 \pm 0,081$ ед./сут. Средние значения N во второй группе побегов несколько выше, чем в первой ($N_2 = 0,76 \pm 0,030$ против $N_1 = 0,69 \pm 0,018$), однако различия между N_1 и N_2 статистически недостоверны ($t_{calc} = 1,93$; $t_{0,05} = 1,96$).

Эмпирические ряды сезонной динамики скорости образования междоузлий $N(t)$, были аппроксимированы с помощью уравнений регрессии третьего порядка. Надежность такой аппроксимации оказалась достаточно высокой: для всех побегов средний коэффициент детерминации составил $R^2 = 0,747 \pm 0,137$ (от 0,488 до 0,952). В результате аппроксимации эмпирических рядов $N(t)$ были получены нелинейные сезонные тренды скорости образования междоузлий — $N(t)_{trend}$.

На рисунке 1 показаны графики сезонных трендов на фоне эмпирических рядов сезонной динамики скорости образования междоузлий.

Все сезонные тренды графически представляют собой одновершинные кривые с весенне-летними максимумами 21.05–2.06. После прохождения максимумов скорости образования междоузлий снижаются, достигая минимумов 8.07–12.07 (на побегах, раньше завершивших рост) или 24.07–5.08 (на побегах, завершивших рост позже). На побегах, раньше завершивших рост, точки перегибов сезонных трендов лежат в интервале дат 14.06–22.06, а на побегах, завершивших рост позже, в интерва-

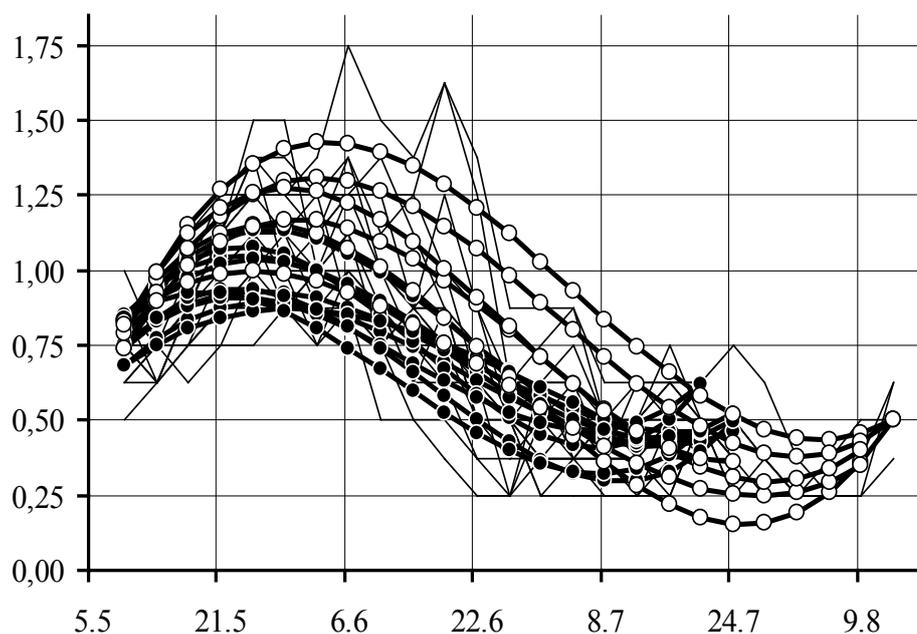


Рис. 1. Сезонная динамика скорости образования междоузлий. По оси абсцисс даты вегетационного периода 2019 г., по оси ординат скорость образования междоузлий $N(t)$, ед./сут. Эмпирические ряды показаны тонкими линиями, нелинейные сезонные тренды показаны маркерами: ● — побеги, завершившие рост до 1.08, ○ — побеги, завершившие рост после 1.08.

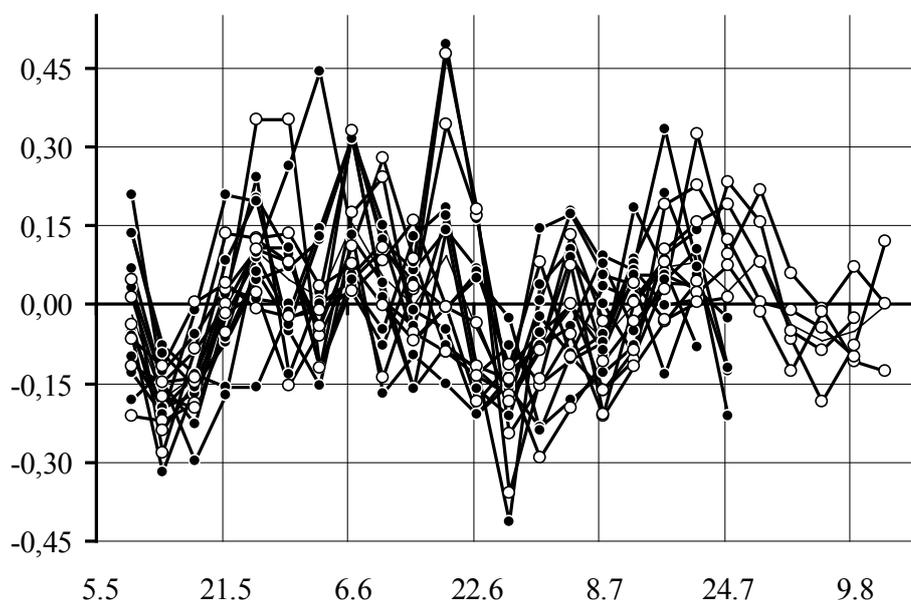


Рис. 2. Сезонная динамика отклонений скорости образования междоузлий от нелинейных сезонных трендов. По оси абсцисс даты вегетационного периода 2019 г., по оси ординат отклонения скорости образования междоузлий $dN(t)$, ед./сут. Маркерами ● показаны побеги, завершившие рост до 1.08, маркерами ○ — побеги, завершившие рост после 1.08.

Таблица 1. Результаты гармонического анализа сезонной динамики отклонений скорости образования междоузлий от нелинейных сезонных трендов

Принадлежность побегов			Параметры гармоник	Номера гармоник					
Клоны	Раметы	Номер побега		2	3	4	5	6	7
				Период колебаний, сут					
			48	32	24	19	16	14	
Побеги, завершившие рост до 1.08									
<i>da 1</i>	2	1	A	0,10	–	0,11	0,07	–	–
			ϑ	26	–	6	2	–	–
			H ²	0,28	–	0,34	0,14	–	–
		2	A	–	0,08	0,12	0,06	–	–
			ϑ	–	–4	4	1	–	–
			H ²	–	0,18	0,42	0,11	–	–
	3	1	A	0,10	0,07	0,10	–	–	0,13
			ϑ	24	5	8	–	–	9
			H ²	0,19	0,10	0,19	–	–	0,32
		2	A	–	0,06	0,11	0,07	–	0,10
			ϑ	–	13	8	5	–	7
			H ²	–	0,10	0,36	0,14	–	0,29
<i>da 3</i>	1	1	A	0,11	0,13	–	–	–	–
			ϑ	24	2	–	–	–	–
			H ²	0,32	0,45	–	–	–	–
		2	A	0,12	0,08	0,13	–	0,10	–
			ϑ	18	–11	4	–	3	–
			H ²	0,23	0,12	0,30	–	0,19	–
<i>da 5</i>	2	1	A	–	0,05	0,05	0,06	0,05	0,06
			ϑ	–	0	2	–1	–4	8
			H ²	–	0,13	0,13	0,19	0,14	0,20
		2	A	0,08	0,10	0,07	–	0,06	–
			ϑ	21	1	–2	–	–1	–
			H ²	0,18	0,31	0,15	–	0,12	–
<i>da 8</i>	1	1	A	0,06	0,11	–	–	–	0,10
			ϑ	30	4	–	–	–	7
			H ²	0,13	0,40	–	–	–	0,31
		2	A	0,11	0,19	–	–	–	–
			ϑ	29	8	–	–	–	–
			H ²	0,22	0,61	–	–	–	–

ле 26.06–4.07. Оба интервала дат привязаны к моменту смены раннелетней засухи прохладной дождливой погодой. На побегах клона *da1* максимальные расчетные значения N составили 0,90–1,17 ед./сут. Связь между положениями максимумов N и продолжительностью роста побегов клона *da1* не обнаружена. Зависимость между максимумами N и принадлежностью к определенной рамете клона *da1* не обнаружена. На раметах клона *da8* с побегами, рано завершившими рост, максимальные расчетные значения N составили 0,92–0,94 ед./сут, а на раметах этого же клона с побегами, позже завершившими рост, максимальные расчетные значения N составили 0,17–1,27 ед./сут. На единственной рамете клона *da2* с побегами, позже завершившими рост, максимальные расчетные значения N составили 0,31–1,42

ед./сут. На раметах клонов *da3* и *da5* с побегами, раньше завершившими рост, максимальные расчетные значения N составили 0,87–1,08 ед./сут. Зависимость между максимумами и принадлежностью к определенной рамете у клонов *da3* и *da5* не обнаружена.

На рисунке 2 показана сезонная динамика отклонений скорости образования междоузлий от нелинейных сезонных трендов — $dN(t)$.

На всех изученных побегах в течение вегетационного периода выявлено два минимума dN (13.05 и 26.06), причем второй минимум совпадает с моментом окончания раннелетней засухи. Максимальные значения (пики) dN выявлены 25.05, 6.06, 18.06, 16–20.07, а на побегах, позд-

Таблица 1 (продолжение). Результаты гармонического анализа сезонной динамики отклонений скорости образования междоузлий от нелинейных сезонных трендов

Принадлежность побегов			Параметры гармоник	Номера гармоник					
Клоны	Раметы	Номер побега		2	3	4	5	6	7
				Период колебаний, сут					
			48	32	24	19	16	14	
Побеги, завершившие рост после 1.08									
da 1	1	1	A	0,19	–	–	–	–	0,08
			ϑ	26	–	–	–	–	4
			H ²	0,55	–	–	–	–	0,10
		2	A	0,10	–	–	0,09	–	0,06
			ϑ	27	–	–	1	–	10
			H ²	0,33	–	–	0,27	–	0,12
da 2	1	1	A	0,15	–	–	–	–	0,10
			ϑ	18	–	–	–	–	8
			H ²	0,39	–	–	–	–	0,19
		2	A	0,08	–	0,11	0,09	0,07	0,08
			ϑ	20	–	3	-4	3	8
			H ²	0,13	–	0,25	0,18	0,11	0,14
da 8	2	1	A	0,13	–	–	0,09	–	–
			ϑ	23	–	–	0	–	–
			H ²	0,56	–	–	0,29	–	–
		2	A	0,05	–	0,07	–	–	–
			ϑ	21	–	9	–	–	–
			H ²	0,20	–	0,42	–	–	–

Примечание. A — амплитуда колебаний, ϑ — смещение по фазе, сут, H² — сила влияния гармоник на цикличность сезонной динамики отклонений скорости образования междоузлий от нелинейных сезонных трендов.

но завершивших рост, и 28.07. Максимум 18.06 предшествует окончанию раннелетней засухи.

Эмпирические ряды $dN(t)$ на всех исследованных побегах с высокой надежностью — $F_{calc} = 4,42-32,20$ ($F_{0,001} = 4,29$), $R^2 = 0,774-0,969$ — аппроксимируются суммами гармоник с периодом колебаний 14–48 сут. Суммарный вклад рассматриваемых гармоник в цикличность сезонной динамики $dN(t)$ составляет $H^2 = 0,58-0,99$.

Результаты гармонического анализа сезонной динамики dN представлены в таблице 1 (приведены параметры гармоник, вклад которых в цикличность сезонной динамики dN составляет 0,01 и более).

Значительный вклад ($H^2 = 0,13-0,56$) в цикличность сезонной динамики $dN(t)$ вносят гармоник с периодом колебаний 48 сут, выявленные практически на всех побегах. Именно эти гармоник определяют раннелетние (2–10.06) и позднелетние (16–28.07) максимумы dN , разделенные среднелетними минимумами (26.06–4.07). Среднелетние минимумы совпадают по времени с окончанием засухи. На побегах, раньше закончивших рост,

эти гармоник смещены на более ранние сроки (в среднем на 4 сут) по сравнению с побегами, закончившими рост позже. Гармоник с периодом колебаний 32 сут также вносят значительный вклад ($H^2 = 0,10-0,61$) в цикличность сезонной динамики $dN(t)$, но только на побегах, раньше закончивших рост. Большинство этих гармоник определяют раннелетние максимумы, в меньшей степени — среднелетние минимумы и позднелетние максимумы. Минимум 22.06 совпадает по времени с окончанием раннелетней засухи. На отдельных побегах наблюдается значительное смещение этих гармоник по начальной фазе. Гармоник с периодом колебаний 24 сут вносят значительный вклад ($H^2 = 0,13-0,42$) в цикличность сезонной динамики $dN(t)$, преимущественно, на раметах с побегами, раньше закончившими рост; как исключение, они выявляются на отдельных побегах, закончивших рост позже. Нисходящие ветви графиков пересекают нулевую точку 26.06, что совпадает по времени с началом дождливой погоды, сменившей раннелетнюю засуху. Смещение этих гармоник по начальной фазе выявлено на единичных побегах. Короткопериодические гармоник с периодом колебаний 19 и 16 сут вносят незначительный вклад ($H^2 = 0,11-0,29$) в цикличность

сезонной динамики $dN(t)$. Эти гармоники характеризуют, как правило, единичные побеги независимо от продолжительности их роста. Один из минимумов гармоник с периодом колебаний 19 сут совпадает по времени с окончанием раннелетней засухи. Для гармоник с периодом колебаний 16 сут выявлены сильные смещения по начальной фазе на всех побегах. Короткопериодические гармоники с периодом колебаний 14 сут вносят незначительный вклад ($H^2 = 0,10-0,32$) в цикличность сезонной динамики $dN(t)$. В большинстве случаев эти гармоники выявлены на части рамет независимо от продолжительности роста побегов на этих раметах. Один из минимумов гармоник с периодом колебаний 14 сут совпадает по времени с окончанием раннелетней засухи. Смещение этих гармоник по начальной фазе выявлено на единичных побегах.

На побегах, раньше закончивших свой рост, весенний (13.05) и среднелетний (26.06) минимумы dN обусловлены суммированием гармоник с периодом колебаний 48, 32 и 24 сут, которые в это время находятся в отрицательной синфазе. Раннелетний (6.06) максимум на этих побегах обусловлен взаимодействием гармоник с периодом колебаний 48 и 32 сут, которые в это время находятся в положительной синфазе. Дополнительные весенне-летние (25.05 и 18.06) максимумы обусловлены влиянием гармоники с периодом колебаний 24 сут. Поздние (4–16.07) максимумы обусловлены суммированием гармоник с периодом колебаний 48, 32 и 24, которые в это время находятся в положительной синфазе. Локальный минимум 8.07 обусловлен взаимодействием короткопериодических гармоник с периодами колебаний 14–19 сут. Вероятно, появление дополнительных экстремумов dN обусловлено эффектом биения, обусловленного сложением короткопериодических гармоник с близкими периодами колебаний.

На побегах, позже закончивших свой рост, весенний (13.05) минимум dN обусловлены суммированием гармоник с периодом колебаний 48, 19 и 14 сут, которые в это время находятся в отрицательной синфазе. Основной раннелетний (6.06) максимум на этих побегах также обусловлен сложением гармоник с периодами 48 и 14 сут, которые в это время находятся в положительной синфазе. Дополнительные максимумы 25.05 и 18.06 возникают в результате сложения короткопериодических гармоник с периодом 19 и 14 сут. После прохождения весенне-летних максимумов происходит десинхронизация гармоник. Гармоники с периодом колебаний 48 сут в целом определяют минимум 26.06–8.07. Однако вследствие десинхронизации рассматриваемых гармоник возникает локальный максимум 1.07, обусловленный сложением гармоник с периодом колебаний 19 и 14 сут. В конце вегетационного периода происходит некоторая синхронизация рассматриваемых гармоник. В результа-

те возникает позднелетний (20–24.07) максимум, который обусловлен сложением гармоник с периодом колебаний 48 и 19 сут.

Заключение

На имеющемся материале в описанных эдафо-гидрологических и агрометеорологических условиях выявлены следующие закономерности сезонной динамики скорости образования междоузлий (метамеров) на побегах *S. dasyclados*.

Сезонные тренды скорости образования междоузлий с достаточно высокой надежностью аппроксимируются полиномами третьей степени, графики которых есть одновершинные кривые $N(t)$ с весенне-летними максимумами 21.05–2.06 и позднелетними минимумами. Точки перегибов сезонных трендов лежат в интервале дат 14.06–4.07, что позволяет привязать их к моменту завершения раннелетней засухи (23.06). Омолаживающий эффект дождей, сменивших засуху, на сезонных трендах не обнаружен. Сезонные тренды скорости образования междоузлий на отдельно взятых побегах характеризуются некоторой спецификой, которая определяется различиями между побегами, между раметами и между клонами. Различия между конфигурациями графиков $N(t)$ могут быть обусловлены внутриклоновыми различиями между раметами ($da8$) или межпобеговыми различиями в пределах одной раметы ($da1$). Различия между значениями максимумов N и продолжительностью роста побегов могут быть обусловлены различиями между раметами одного клона ($da8$). В других случаях связь между значениями максимумов N и продолжительностью роста побегов не обнаруживается (на примере клона $da1$). Различия между значениями максимумов N могут быть обусловлены межпобеговыми различиями в пределах одной раметы (клоны $da3$, $da5$). Положительная корреляция между наивысшими значениями N и длительным ростом побегов может быть обусловлена межклоновыми различиями (на примере клона $da2$).

Сезонная динамика отклонений скорости образования междоузлий от нелинейных сезонных трендов — $dN(t)$ — носит циклический характер. Цикличность сезонных колебаний dN с высокой надежностью ($P < 0,001$) аппроксимируется суммами гармоник с периодом колебаний от 14 до 48 сут. Гармоники с периодом колебаний 48 сут характеризуют модельную популяцию в целом. Гармоники с периодом колебаний 32 сут, выявленные на раметах с побегами, раньше закончившими рост, характеризуют всю эту группу рамет. Гармоники с периодом колебаний 24 сут в большинстве случаев характеризуют раметы с побегами, раньше закончившими рост. Короткопериодические гармоники с периодом колебаний 19 и 16 сут могут характеризовать как раметы, так

и отдельные побеги независимо от продолжительности их роста. Вклад этих гармоник в цикличность сезонной динамики $dN(t)$ значительно меньше, чем гармоник с большим периодом. Короткопериодические гармоники с периодом колебаний 14 сут, как правило, характеризуют часть рамет независимо от продолжительности роста побегов на этих раметах. Таким образом, на побегах, раньше закончивших свой рост, основной вклад в цикличность сезонной динамики dN вносят гармоники с периодом колебаний 48, 32 и 24 сут. Остальные гармоники оказывают модулирующее влияние на цикличность сезонной динамики dN . На побегах, позже закончивших свой рост, основной вклад в цикличность сезонной динамики dN вносят гармоники с периодом колебаний 48, 19 и 14 сут. Остальные гармоники на этих побегах не ока-

зывают заметного влияния на цикличность сезонной динамики dN . Омолаживающее действие смены засухи прохладной дождливой погодой на сезонную динамику dN не установлено.

Существенное влияние описанных гармонических колебаний на сезонную динамику отклонений скорости образования междоузлий от нелинейных сезонных трендов свидетельствует о том, что эта динамика определяется эндогенными ритмами развития, не зависящими от агрометеорологических условий. Выявленная привязка особых точек гармоник к моменту смены гидротермических условий, вероятно, носит случайный характер, поскольку этот момент совпадает с серединой вегетационного периода.

ЛИТЕРАТУРА

- Скворцов А. К. Ивы СССР: систематический и географический обзор. — М.: Наука, 1968. — 262 с.
- Fang C.-F. On the distribution and origin of *Salix* in the world // *Journal of Systematics and Evolution*. — 1987. — Vol. 25. — Iss. 4. — P. 307–313.
- Argus G. W. Infrageneric classification of *Salix* (Salicaceae) in the New World. *Systematic Botany Monographs*. — 1997. — Vol. 52. — 1–121 p.
- Belyaeva I., Sennikov A. Tipification of Pallas names in *Salix* // *Kew Bulletin*. — 2008. — Vol. 63. — P. 277–287.
- Neumann A., Polatschek A. Cytotaxonomischer Beitrag zur Gattung *Salix* // *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien*. — 1972. — Vol. 76. — P. 619–633.
- Pohjonen V. *Salix* «*Aquatica Gigantea*» and *Salix* × *dasyclados* Wimm. in biomass willow research. *Silva Fennica*. — 1987. — Vol. 21. — Iss 2. — P. 109–122.
- A genetic linkage map of a tetraploid *Salix viminalis* × *S. dasyclados* hybrid based on AFLP markers / A. C. Rönnberg-Wästljung, V. Tsarouhas, V. Semerikov, U. Lagercrantz // *Forest Genetics*. — 2003. — Vol. 10. — Iss. 3. — P. 185–194.
- Genetic and morphological evidence for introgression between three species of willows / J. Fogelqvist, A. V. Verkhovina, A. I. Katyshev et al. // *BMC Evolutionary Biology*. — 2015. — Vol. 15. — Iss. 1. — P. 193. — DOI: <https://doi.org/10.1186/s12862-015-0461-7>
- Håkansson A. Chromosome Numbers and Meiosis in certain *Salices* // *Hereditas*. — 1955. — B. 41. — N3–4. — P. 454–482.
- Афонин А. А. Изменчивость длины пыльцевых зерен аборигенных видов ив Брянского лесного массива // *Известия высших учебных заведений. Лесной журнал*. — 2006. — № 5. — С. 25–34.
- Петрук А. А. Морфология пыльцевых зерен 25 видов рода *Salix* (Salicaceae) Азиатской России по данным электронной микроскопии // *Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада*. — 2019. — № 13). — С. 94–101. — DOI: <https://doi.org/10.36305/0513-1634-2019-133-94-101>
- High-density linkage mapping and evolution of paralogs and orthologs in *Salix* and *Populus* / S. Berlin, U. Lagercrantz, S. von Arnold et al. // *BMC Genomics*. — 2010. — Vol. 11. — Iss. 1. — Article ID129. — DOI: <https://doi.org/10.1186/1471-2164-11-129>
- Karp A. Willows as a Source of Renewable Fuels and Diverse Products. In: Fenning T. (eds) *Challenges and Opportunities for the World's Forests in the 21st Century* // *Forestry Sciences*. — 2014. — Vol. 81. — P. 617–641. — DOI: https://doi.org/10.1007/978-94-007-7076-8_27
- Association mapping in *Salix viminalis* L. (Salicaceae) — identification of candidate genes associated with growth and phenology / H. Hallingbäck, J. Fogelqvist, S. Powers et al. // *Global Change Biology Bioenergy*. — 2015. — Vol. 8. — Iss. 3. P. — 670–685. — DOI: <https://doi.org/10.1111/gcbb.12280>
- Особенности однолетнего прироста ив в различных почвенно-климатических условиях / О. В. Епанчинцева, Е. А. Тишкина, Т. А. Лушникова, Л. П. Абрамова // *Известия Оренбургского государственного аграрного университета*. — 2019. — № 6(80). — С. 127–131.
- Oberhuber W. Soil water availability and evaporative demand affect seasonal growth dynamics and use of stored water in co-occurring saplings and mature conifers under drought // *Trees*. — 2017. — Vol. 31. — Iss. 2. — P. 467–478. — DOI: <https://doi.org/10.1007/s00468-016-1468-4>
- Growth responses of 15 *Salix* genotypes to temporary water stress are different from the responses to permanent water shortage / L. Bonosi, L. Ghelardini, M. Weih // *Trees*. — 2010. — Vol. 24. — Iss. 5. — P. 843–854. — DOI: <https://doi.org/10.1007/s00468-010-0454-5>
- Abiotic stresses (Chapter 7) / N. Marron, B. Gielen, F. Brignolas et al. In: *Poplars and Willows: Trees for Society and the Environment*. Edited by J. G. Isebrands and J. Richardson. Boston, MA: Rome: CAB; FAO. 2014. — P. 337–442. — DOI: <https://doi.org/10.1079/9781780641089.0337>
- Zhivotovsky O.P., Kuzovkina Y. A. Response of two *Salix* L. species to water deficit // *Journal of Environmental Horticulture*. — 2010. — Vol. 28. — Iss. 2. — P. 63–68.
- Кулагин А. Ю. Феномен засухоустойчивости видов рода *Salix* L.: экспериментальная характеристика особенностей водного режима // *Известия Самарского научного центра Российской академии наук*. — 2003. — Т. 5. — № 2. — С. 328–333.
- Кулагин А. Ю. Сравнительная экология ивы корзиночной и ивы шерстистопобеговой // *Экология*. — 1982. — № 4. — С. 51–55.
- Above-ground production of two willow species in relation to radiation interception and light use efficiency / E. Merilo, K. Heinsoo, O. Kulla, A. Koppel // *Proceedings of the Estonian Academy of Sciences, Biology and Ecology*. — 2006. — Vol. 55. — Iss. 4. — P. 341–354.
- Недосеко О.И., Викторов В. П. Жизненные формы видов рода *Salix* L. России // *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. — 2018. — № 3(2). — С. 1–15.

24. Mikhalevskaya O. V. Growth rhythms at different stages of shoot morphogenesis in woody plants // Russian Journal of Developmental Biology. — 2008. — V. 39. — № 2. — P. 65–72.
25. Афонин А. А. Структурный анализ ритмов развития однолетних побегов ивы трехтычинковой // Бюллетень науки и практики. — 2019. — Т. 5. — № 1. — С. 22–32. — DOI: <http://doi.org/10.5281/zenodo.2539541>
26. Афонин А. А. Редуцированный гаметофитный апомиксис в популяциях ивы шерстистопобеговой (*Salix dasyclados* Wimm. = *S. gmelinii* Pall.) // Бюллетень Главного ботанического сада. — 2018. — № 1 (204). — С. 43–51.
27. Лакин Г. Ф. Биометрия. Учебное пособие для биол. спец. вузов, 4-е изд., перераб. и доп. — М.: Высшая школа, 1990. — 352 с.
28. Афонин А. А., Зайцев С. А. Цикличность среднесуточного радиального прироста несущих побегов ивы белой (*Salix alba* L.) в условиях Брянского лесного массива // Известия высших учебных заведений. Лесной журнал. — 2016. — № 3(351). — С. 66–76. — DOI: <http://doi.org/10.17238/issn0536-1036.2016.3.66>
29. Афонин А. А. Эндогенные ритмы суточного прироста однолетних побегов ивы трехтычинковой (*Salix triandra* L.) на фоне раннелетней засухи // Современная наука: актуальные проблемы теории и практики. Серия «Естественные и технические науки». — 2019. — № 10. — С. 12–17.

© Афонин Алексей Алексеевич (afonin.salix@gmail.com).

Журнал «Современная наука: актуальные проблемы теории и практики»

