

УДК 582.623.2:57.034
AGRIS F62

<http://doi.org/10.5281/zenodo.2539541>

СТРУКТУРНЫЙ АНАЛИЗ РИТМОВ РАЗВИТИЯ ОДНОЛЕТНИХ ПОБЕГОВ ИВЫ ТРЕХТЫЧИНКОВОЙ

©Афонин А. А., SPIN-код: 6176-0399, ORCID: 0000-0002-9392-2527, д-р с.-х. наук,
Брянский государственный университет им. акад. И. Г. Петровского,
г. Брянск, Россия, afonin.salix@gmail.com

STRUCTURAL ANALYSIS OF THE RHYTHMS OF DEVELOPMENT OF ANNUAL SHOOTS OF ALMOND WILLOW

©Afonin A., SPIN-code: 6176-0399, ORCID: 0000-0002-9392-2527, Dr. habil.,
Ivan Petrovsky Bryansk State University, Bryansk, Russia, afonin.salix@gmail.com

Аннотация. Дана комплексная характеристика ивы трехтычинковой. Изложены проблемы цитогенетики данного вида. Доказана возможность апомиктической репродукции. Обоснована необходимость выявления эндогенных ритмов, определяющих цикличность сезонной динамики нарастания однолетних побегов. Эмпирические данные получены с использованием выровненного генетического материала, культивируемого в однородных условиях. Предложен оригинальный алгоритм обработки материала с использованием гармонического анализа. Проанализирована сезонная динамика основных параметров нарастания побегов: длины междоузлий и среднесуточного числа междоузлий. Установлен квазипериодический характер цикличности сезонной динамики параметров нарастания побегов. На имеющемся материале выделены базовые ряды динамики параметров, объединяющие побеги с визуально сходными ритмами развития. Доказана возможность использования амплитудно–частотного анализа для выявления основных групп биоритмов, определяющих динамику нарастания побегов. Установлено основное и модулирующее влияние эндогенных ритмов с различными периодами колебаний на сезонную динамику параметров побегов. Сезонные тренды динамики параметров нарастания побегов определяются низшими гармониками с дробными периодами колебаний. Основной вклад в цикличность развития побегов вносят гармоники с периодом колебаний порядка одного месяца: 24 и 36 суток. Гармоники с периодом колебаний 11 ... 22 суток формируют квазициклические компоненты сезонной динамики. Полученные результаты рекомендуется использовать при разработке научных основ создания насаждений ивы трехтычинковой интенсивного типа.

Abstract. Given the complex characteristics of almond willow. The problems of cytogenetics of this species are described. The possibility of apomictic reproduction is proved. The need to identify endogenous rhythms that determine the cyclical dynamics of the seasonal growth of annual shoots is substantiated. Empirical data were obtained using aligned genetic material cultivated under homogeneous conditions. An original algorithm of material processing using harmonic analysis is proposed. The seasonal dynamics of the main parameters of the growth of shoots: the length of internodes and the average daily number of internodes — is analyzed. Installed quasi–

periodic nature of the cycle of the seasonal dynamics of parameters of growth of shoots. On the basis of the available material, the basic series of parameters dynamics combining shoots with visually similar rhythms of development are identified. The possibility of using amplitude–frequency analysis to identify the main groups of biorhythms that determine the dynamics of shoot growth is proved. The main and modulating influence of endogenous rhythms with different periods of oscillations on the seasonal dynamics of shoot parameters is established. Seasonal trends of changes of parameters of growth of the shoots are determined by the low harmonics of the fractional periods of the oscillations. The main contribution to the cyclical development of shoots makes harmonics with a period of oscillation of the order of one month: 24 and 36 days. Harmonic with the oscillation period of 11 ... 22 days to form quasi–cyclic components of the seasonal dynamics. The obtained results are recommended to be used in the development of scientific bases for the creation of willow plantations of three–stamen intensive type.

Ключевые слова: ива трехтычинковая, *Salix triandra*, сезонная динамика, биологический осциллятор, амплитудно-частотный анализ.

Keywords: almond willow, *Salix triandra*, seasonal dynamics, biological oscillator, amplitude–frequency analysis.

Ива трехтычинковая — *Salix triandra* L. 1753 (*S. amygdalina* L. 1753) — широко известный представитель европейских кустарниковых ив [1–2]. Ива трехтычинковая на протяжении многих десятилетий является объектом селекционной работы [3]. Высокопродуктивные культивары ивы трехтычинковой и ее гибридов рассматриваются как перспективный материал для создания энергетических плантаций [4]. Однако в первую очередь, ива трехтычинковая ценится как источник высококачественного прута, который используется для различных видов плетения [5–6].

Популяционно–клоновая селекция ив основана на гибридизации с последующим отбором перспективных культиваров [7]. При гибридизации возникает проблема апомиксиса, которая до сих пор остается недостаточно разработанной. Существует точка зрения, согласно которой апомиксис наиболее вероятен среди полиплоидов [8], что в отношении полиплоидных ив подтверждается экспериментальными данными [3]. Ива трехтычинковая традиционно считается диплоидом ($2n = 38,44$) [9], и тогда апомиксис у этого вида маловероятен. Однако существование апомиксиса в популяциях ивы трехтычинковой доказано экспериментально [10]. Ранее [11] нами была обоснована гипотеза о полиплоидном происхождении ивы трехтычинковой, что согласуется с классическими представлениями о вторичности высоких значений хромосомных чисел у современных видов ив [12–13]. Тогда апомиксис у ивы трехтычинковой может представлять собой обычное явление.

Ранее нами была получена и описана инбредная семья ивы трехтычинковой, для которой не исключено апомиктическое происхождение [14]. Использование генетически выровненного материала, культивируемого в однородных условиях, позволяет уменьшить влияние флуктуирующих факторов и выявить общие закономерности изменчивости морфофизиологических признаков древесных растений [15–16].

Для создания плантаций интенсивного типа необходимо иметь коллекции культиваров с разными ритмами нарастания побегов, поскольку «воздействия на растения (удобрение, полив и т. д.) дают наибольшую эффективность, если они приурочиваются именно к переломным этапам развития организма» [17, с. 42]. В рамках биоритмологии изучаются самые разнообразные ритмы, определяющие хронологическую изменчивость признаков,

включая изменчивость признаков в онтогенезе [18–20].

А priori можно предположить, что сезонная динамика нарастания длины побегов зависит от средней длины междоузлий и среднего числа междоузлий, образующихся за сутки, в определенные периоды развития побегов. Цель настоящего исследования: выявление закономерностей сезонной динамики длины междоузлий и среднесуточного числа междоузлий на однолетних побегах ивы трехтычинковой.

Материал и методы

Объект данного исследования — двухлетние сеянцы инбредной семьи ивы трехтычинковой, созданной методом регулярного инцухта на протяжении трех поколений.

Первичным источником генетического материала послужила пестичная («женская») особь ивы трехтычинковой, произраставшая на территории Брянского лесного массива (асс. *Salicetum cinereae* (Kobenza 1950) Pass. 1956, координаты N53.201025, E34.507728). Из семян, собранных с данной особи 13.06.2000, была выращена исходная семья (F_1). Заметное расщепление по морфологическим признакам в исходной семье отсутствовало. Наиболее продуктивные сеянцы F_1 были расчеренкованы. В 2010 г. рамета одной из пестичных особей в результате свободного внутрисемейного опыления дала семенное поколение F_2 , в котором среди сеянцев с типичными видовыми признаками была обнаружена коротколистная пестичная особь (*S. triandra* f. *brevifolia*). В 2017 г. в условиях беспыльцевого режима на данной особи (несмотря на обильное цветение) образовалось небольшое количество семян, что указывает на возможность апомиксиса. Из этих семян были выращены сеянцы третьего поколения F_3 . На первом году жизни среди этих сеянцев были выявлены узколистный и коротколистный особи, что указывает на возможность редуцированного партеногенеза с последующей соматической диплоидизацией [14]. Для дальнейшего изучения весной 2018 г. наиболее сильные сеянцы F_3 — всего 32 шт. (*tr* 01 ... *tr* 32) — были высажены в салицетуме Брянского государственного университета по тригональной схеме с шагом 1 м. Все растения формировались в один стебель — прутовидный побег. Таким образом, материал для получения исходных данных формировался по принципу «один сеянец — один побег».

Для получения и обработки материала использовалась многократно апробированная методология изучения прироста древесных растений [21], на основе которой применительно к объекту данного исследования нами были разработаны конкретные методики.

Начиная с 7 мая 2018 г., (начало активной вегетации) каждые четверо суток производили замеры длины побегов L с точностью ± 1 см; в дальнейшем сантиметры были переведены в миллиметры. Каждому очередному наблюдению i был присвоен порядковый номер k (1, 2, 3 ... k_i). Все даты, в которые проводились наблюдения (t), были пронумерованы по порядку (0, 4, 8 ... t_i).

Для дальнейшего анализа были отобраны сеянцы *tr* 04, *tr* 05, *tr* 09, *tr* 13, *tr* 15, *tr* 17, *tr* 19, *tr* 21, *tr* 23 (всего 9 шт.), у которых сохранялся непрерывный рост побегов без заметных повреждений на протяжении всего вегетационного периода, а длина однолетних побегов к моменту завершения роста составила 170 ... 230 см.

В конце октября 2018 г. (после завершения листопада) с перечисленных сеянцев были срезаны побеги, которые использовались для получения исходных данных. На каждом побеге были отмечены точки, соответствующие длине побегов (L , мм) для каждой даты наблюдений t_k , начиная с 07.05.2018. Затем на каждом побеге для каждого междоузлия с порядковым номером n производили измерение его длины l с точностью ± 1 мм.

На каждом побеге для каждой расчетной даты наблюдений t_k были вычислены средние значения длины междоузлий $I(t_k)_{\text{cp}}$, сформировавшихся в интервале $t_{k-1} \dots t_{k+1}$, по формуле:

$$I(t_k)_{\text{cp}} = \sum_{k-1}^{k+1} I_n / N$$

где $I(t_k)_{\text{cp}}$ — средняя длина междоузлия (мм) в интервале $t_{k-1} \dots t_{k+1}$ (t_{k-1} и t_{k+1} — предыдущая и последующая пронумерованные даты наблюдений); I_n и N — соответственно, длина междоузлий с порядковым номером n и число междоузлий в интервале $t_{k-1} \dots t_{k+1}$ (интервал $t_{k-1} \dots t_{k+1}$, за который вычислялся текущий суточный прирост, равен 9 сут, включая предыдущую и последующую даты наблюдений).

Аналогичным образом для каждой расчетной даты наблюдений t_k были вычислены средние значения числа междоузлий $N(t_k)_{\text{cp}}$, формирующихся за сутки, по формуле:

$$N(t_k)_{\text{cp}} = \sum_{k-1}^{k+1} N_k / (t_{k+1} - t_{k-1})$$

где $N(t_k)_{\text{cp}}$ и N_k — число междоузлий (абс. ед.), формирующихся за сутки, соответственно, для всего периода наблюдений и для интервалов $t_{k-1} \dots t_{k+1}$.

В итоге для каждого сеянца были вычислены выровненные эмпирические ряды динамики среднесуточной длины междоузлий $I(t)$ и среднесуточного числа междоузлий $N(t)$. Такое выравнивание позволяет уменьшить влияние случайных факторов на онтогенетическую изменчивость рассматриваемых параметров. На основании полученных рядов $I(t)$ и $N(t)$ были построены соответствующие графики. Для каждого побега были рассчитаны средние значения длины междоузлий I_{cp} (мм) и числа междоузлий, формирующихся за сутки N_{cp} (абс. ед./сут) в интервалах, равных 9 сут.

На основании визуального анализа рядов $I(t)$ и $N(t)$ из общего массива данных были исключены отклоняющиеся сеянцы, а для оставшихся сеянцев, образующих базовые группы, были вычислены средние ряды динамики как последовательности средних арифметических значений $I(t)$ и $N(t)$.

Развивающиеся побеги рассматривались как биологические осцилляторы [22], т. е. нестационарные системы, в которых значения некоторых параметров (I и N) зависят от времени (t). Математические ожидания рядов $I(t)$ и $N(t)$ могут быть представлены как суммы гармоник h с порядковым номером ν , различающихся по амплитудам A , периодам τ и начальным фазам φ_0 . На этом основании для каждой группы сеянцев математические ожидания средних рядов динамики $I(t)$ и $N(t)$ были аппроксимированы путем сложения гармоник.

Среднесуточная динамика длины междоузлий $I(t)$ аппроксимировалась уравнениями гармоник h с порядковым номером ν :

$$I(t)_{\nu} = a_{\nu} \sin\left(\nu\pi \frac{t}{T_1} + b_{\nu}\right) + I_{\text{cp}}$$

где $I(t)_{\nu}$

Вычисленные гармоники были использованы для выявления групп основных ритмов, определяющих цикличность сезонной динамики длины междоузлия и среднесуточного числа междоузлий.

Результаты и обсуждение

Визуализированные ряды сезонной динамики длины междоузлия $I(t)$ (мм) показаны на Рисунке 1.

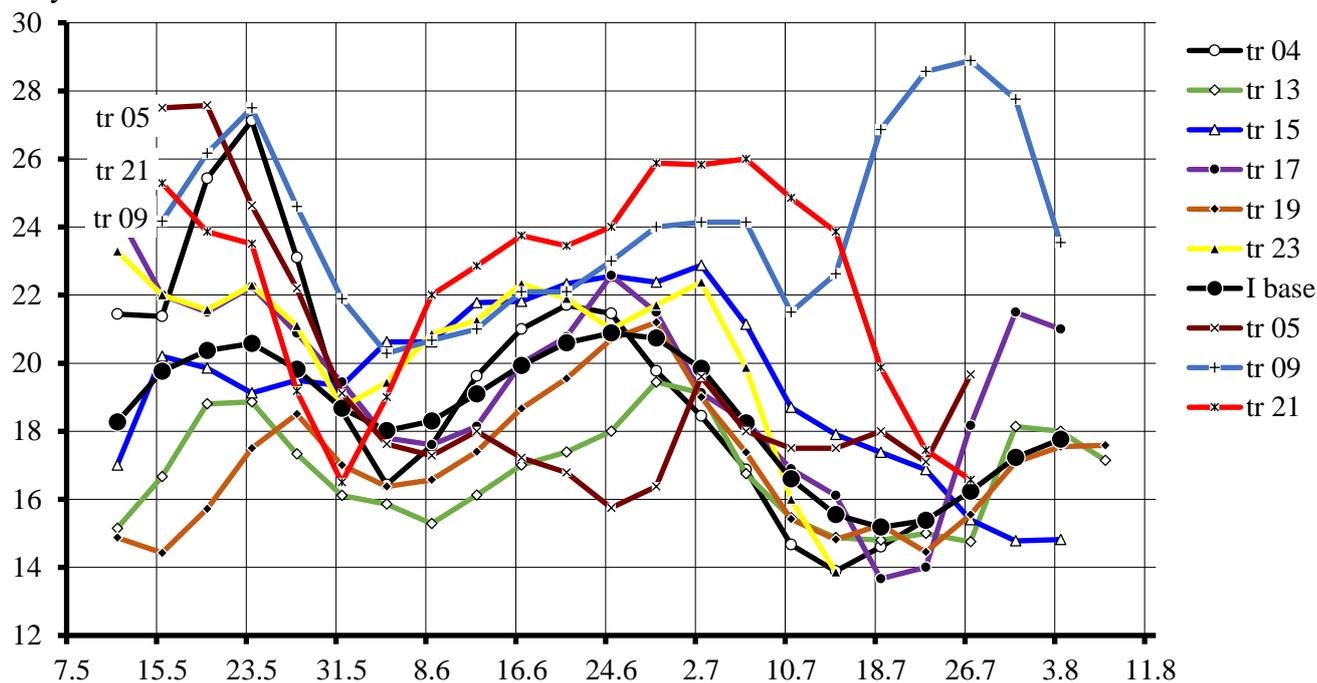


Рисунок 1. Сезонная динамика длины междоузлия. По оси абсцисс — даты (число, месяц), по оси ординат длина междоузлия (I , мм). В легенде указаны номера сеянцев. Базовый ряд обозначен маркером ●.

На всех изученных побегах эмпирические ряды динамики длины междоузлия характеризуются выраженной цикличностью. Ряды $I(t)$ большинства сеянцев — $tr\ 04$, $tr\ 17$, $tr\ 23$, $tr\ 13$, $tr\ 15$, $tr\ 19$ — образуют одно базовое множество (группу), в котором длина междоузлия в течение сезона изменялась сходным образом, а средняя длина междоузлия за весь период наблюдений составила $18,5 \pm 0,26$ мм. Ряды $I(t)$ трех сеянцев ($tr\ 05$, $tr\ 09$, $tr\ 21$), выходящие за пределы базового множества и не образующие собственного целостного множества, были исключены из анализа.

Для сеянцев базовой группы $I(t)_{base}$ был рассчитан средний ряд динамики. В этом ряду визуально выявляется тенденция к уменьшению длины междоузлий по мере развития побегов. Однако эта закономерность носит нелинейный характер. Отчетливо выделяется два максимума (23 мая и 24 июня) и два минимума (4 июня и 18 июля). Временной интервал между максимумами составляет 28 сут, а временной интервал между минимумами — 44 сут. Это означает, что цикличность сезонной динамики длины междоузлия носит квазипериодический характер.

Визуализированные ряды динамики среднесуточного числа междоузлий $N(t)$ (ед./сут) показаны на Рисунке 2.

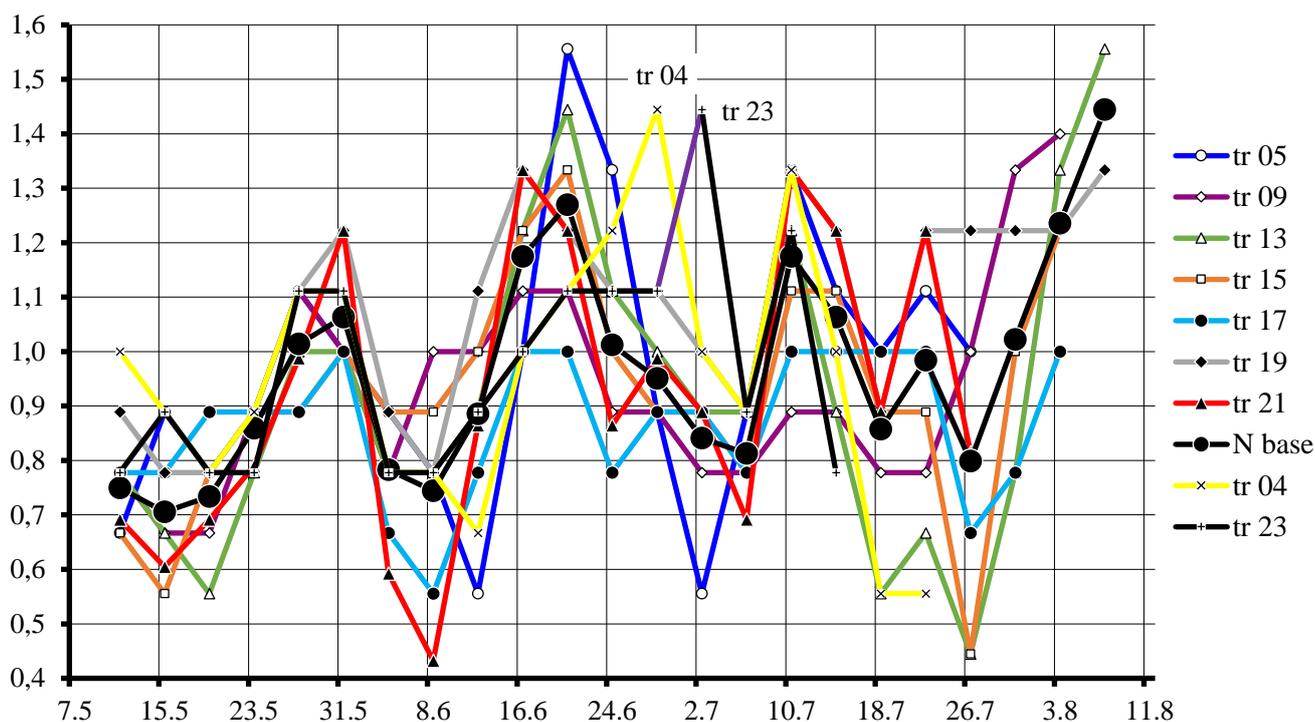


Рисунок 2. Сезонная динамика числа междоузлий, образующихся за сутки. По оси абсцисс — даты (число, месяц); по оси ординат — среднесуточное число междоузлий (N , абс. ед.). В легенде указаны номера сеянцев. Базовый ряд обозначен маркером ●.

Как и в предыдущем случае, на всех изученных побегах эмпирические ряды динамики среднесуточного числа междоузлий характеризуются выраженной цикличностью. Ряды $N(t)$ большинства сеянцев — $tr\ 05$, $tr\ 09$, $tr\ 13$, $tr\ 15$, $tr\ 17$, $tr\ 19$, $tr\ 21$ — образуют одно базовое множество (группу), в котором среднесуточное число междоузлий в течение сезона изменялось сходным образом, а среднее число междоузлий, образующихся за сутки, за весь период наблюдений составило $0,9 \pm 2,05$ абс. ед. Ряды $N(t)$ двух сеянцев ($tr\ 04$, $tr\ 23$), выходящие за пределы базового множества, были исключены из анализа.

Для сеянцев базовой группы $N(t)_{base}$ был рассчитан средний ряд динамики. В этом ряду визуально выявляется тенденция к увеличению среднесуточного числа междоузлий по мере развития побегов. Однако, как и для $I(t)$, эта закономерность носит нелинейный характер. Отчетливо выявляется три максимума (31 мая, 20 июня, 10 июля) и четыре минимума (15 мая, 8 июня, 6 июля, 26 июля). Временные интервалы между максимумами составляет 20 сут, а временные интервалы между минимумами — 24, 28 и 20 сут. Это означает, что цикличность сезонной динамики среднесуточного числа междоузлий носит квазипериодический характер.

В период с 18 по 26 июля, когда среднесуточное число междоузлий стремится к очередному минимуму, наблюдается некоторый всплеск этого показателя, что указывает на существование каких-то скрытых ритмов развития.

Для выявления основных ритмов, определяющих цикличность сезонной динамики длины междоузлия и среднесуточного числа междоузлий, каждый базовый ряд — $I(t)_{base}$ и $N(t)_{base}$ — был представлен как результат суммации гармонических колебаний.

Результаты вычисления коэффициентов гармоник приведены в Таблицах 1 и 2. В обеих таблицах приведены промежуточные значения F -критерия и значения периода колебаний в данной гармонике τ , сут; в примечаниях к таблицам указаны значения основного периода

колебаний T , сут, общие значения F -критерия и значения коэффициента детерминации R^2 .

Таблица 1.
 ПАРАМЕТРЫ ГАРМОНИК, ОПРЕДЕЛЯЮЩИХ РИТМИЧНОСТЬ СЕЗОННОЙ ДИНАМИКИ
 ДЛИНЫ МЕЖДУУЗЛИЙ В БАЗОВОЙ ГРУППЕ СЕЯНЦЕВ

Параметры	Номера гармоник, ν								
	0,5	3	2	1,5	4	2,5	7	8	5
a	1,2	2,1	1,0	0,5	0,6	0,4	0,3	0,4	0,3
b	1,6	-1,0	2,8	-2,0	-1,0	-1,6	-0,5	0,0	-2,0
F	1,15	2,80	1,73	1,31	1,46	1,29	1,17	1,64	1,29
τ	216	36	54	72	27	43	15	14	22

Примечание. $T = 108$ сут, $F_{\text{общ}} = 48,87$ ($P < 0,001$), $R^2 = 0,980$.

Таблица 2.
 ПАРАМЕТРЫ ГАРМОНИК, ОПРЕДЕЛЯЮЩИХ РИТМИЧНОСТЬ СЕЗОННОЙ ДИНАМИКИ
 СРЕДНЕСУТОЧНОГО ЧИСЛА МЕЖДУУЗЛИЙ В БАЗОВОЙ ГРУППЕ СЕЯНЦЕВ

Параметры	Номера гармоник, ν								
	0,5	1,5	0,75	4	2	9	7	1,25	5
a	0,19	0,16	0,10	0,15	0,05	0,05	0,03	0,03	0,04
b	-2,0	-2,2	2,2	2,5	0,6	1,0	3,2	-2,4	0,2
F	1,46	1,51	1,13	3,15	1,27	1,42	1,13	1,15	1,79
τ	192	64	128	24	48	11	14	77	19

Примечание. $T = 96$ сут, $F_{\text{общ}} = 47,59$ ($P < 0,001$), $R^2 = 0,980$.

Амплитудно-частотный анализ сезонной динамики длины междуузлия и среднесуточного числа междуузлий показал следующее.

Основной тренд сезонной динамики длины междуузлия — тенденция к его уменьшению по мере развития побегов — определяется дробной высокоамплитудной низшей гармоникой $h_{0,5}$ с периодом колебаний $\tau = 2T$ и модулируется дробными низкоамплитудными низшими гармониками $h_{1,5}$ ($\tau = 2/3 T$) и $h_{2,5}$ ($\tau = 2/5 T$). Цикличность сезонной динамики длины междуузлия детерминирована третьей гармоникой h_3 с периодом колебаний $\tau = 36$ сут и высокой амплитудой (размахом колебаний около 4 мм). Максимумы третьей гармоники совпадают с максимумами эмпирического ряда $I(t)_{\text{base}}$ с точностью до 4 сут (что равно периодичности наблюдений). Высшие низкоамплитудные гармоники — h_5 , h_7 , h_8 — формируют квазициклическую компоненту сезонной динамики длины междуузлия с периодом колебаний 12 ... 16 сут и размахом колебаний менее 1 мм; эта квазициклическая компонента не оказывает заметного влияния на сезонную динамику длины междуузлия. Среди низкоамплитудных гармоник особо выделяется четвертая — h_4 , которая оказывает модулирующее влияние на сезонную динамику длины междуузлия, несколько уменьшая общий размах колебаний.

Основной тренд сезонной динамики среднесуточного числа междуузлий — тенденция к его увеличению по мере развития побегов — определяется суммой дробных высокоамплитудных низших гармоник $h_{0,5}$ и $h_{1,5}$ с периодом колебаний $\tau = 2T$ и $\tau = 2/3 T$ и модулируется дробной низшей гармоникой $h_{0,75}$ ($\tau = 4/3 T$) с меньшей амплитудой. Цикличность сезонной динамики среднесуточного числа междуузлий детерминирована высокоамплитудной четвертой гармоникой h_4 с периодом колебаний $\tau = 24$ сут. Максимумы четвертой гармоники совпадают с максимумами эмпирического ряда $N(t)_{\text{base}}$ с точностью до

4 сут (что равно периодичности наблюдений). Высшие низкоамплитудные гармоники — h_7 и h_9 — формируют квазициклическую компоненту сезонной динамики среднесуточного числа междоузлий с периодом колебаний 8 ... 20 сут. Эта квазициклическая компонента оказывает некоторое модулирующее влияние на общую динамику среднесуточного числа междоузлий: смещает расчетный максимум 27 мая на 31 мая, а расчетный максимум 14 июля на 10 июля, а также формирует малозаметный максимум 22 июля. Среди низкоамплитудных гармоник особо выделяется вторая — h_2 ($\tau = 48$ сут), которая оказывает модулирующее влияние на сезонную динамику среднесуточного числа междоузлий, несколько уменьшая общий размах колебаний.

Таким образом, цикличность сезонной динамики длины междоузлия и среднесуточного числа междоузлий определяется сходными группами эндогенных ритмов развития постоянными параметрами, которые не изменяются в течение вегетационного периода. В результате для двух разных показателей динамики нарастания побегов — $I(t)$ и $N(t)$ — возникает один общий глобальный максимум — примерно 20–24 июня. Средняя периодичность колебаний квазициклической компоненты рядов $I(t)$ и $N(t)$ в базовых группах составляет около 14 суток. В то же время, между выявленными группами ритмов существуют и определенные различия, которые определяются различной продолжительностью основного периода колебаний ($T_I = 108$ сут; $T_N = 108$ сут) и частотой детерминирующих гармоник.

Выводы

Структурный анализ ритмов развития однолетних побегов ивы трехтычинковой, выявленных с использованием выровненного генетического материала, культивируемого в однородных условиях, позволил установить основные закономерности сезонной динамики параметров побегов: длины междоузлий I (мм) и среднесуточного числа междоузлий N (абс. ед./сут).

1. Эмпирические ряды динамики длины междоузлий $I(t)$ и среднесуточного числа междоузлий $N(t)$ отличаются выраженной цикличностью, которая носит квазипериодический характер. На имеющемся материале выделены базовые ряды $I(t)$ и $N(t)$, объединяющие побег с визуально сходными ритмами развития.

2. По мере нарастания побегов длина междоузлия и среднесуточное число междоузлий изменяются относительно независимо друг от друга. На протяжении вегетационного периода в базовой динамике длины междоузлий выявлено два максимума и два минимума, а в базовой динамике среднесуточного числа междоузлий — три максимума и четыре минимума. Выявлено почти полное совпадение дат глобальных максимумов базовых рядов $I(t)$ и $N(t)$ (примерно 20–24 июня).

3. Развивающиеся однолетние побеги проявляют свойства биологических осцилляторов — автоколебательных систем, поддерживающих постоянство эндогенных ритмов с помощью систем обратной связи. Математические ожидания рядов $I(t)$ и $N(t)$ могут быть представлены как суммы гармоник h_n , различающихся по амплитудам A , периодам τ и начальным фазам φ_0 .

4. Основные тренды сезонной динамики $I(t)$ и $N(t)$ определяются низшими дробными гармониками с периодом колебания $\tau = 2T$ ($T_I = 108$ сут; $T_N = 96$ сут) и модулируются дробными гармониками с периодами колебания, соизмеримыми с основными периодами ($0,75 T < \tau < 2,5 T$). Цикличность сезонной динамики $I(t)$ и $N(t)$ определяется высокоамплитудными гармониками (h_3 для I ; h_4 для N) с периодами колебаний порядка одного месяца ($\tau_I \approx 24$ сут; $\tau_N \approx 36$ сут). Высшие низкоамплитудные гармоники формируют квазициклические компоненты сезонной динамики $I(t)$ и $N(t)$ с переменным периодом колебаний в пределах 8 ... 20 сут.

Таким образом, квазипериодический характер сезонной динамики развития однолетних побегов ивы трехтычинковой обусловлен взаимодействием, как минимум, трех групп эндогенных ритмов. Закономерности сезонной динамики длины междоузлий и среднесуточного числа междоузлий, установленные в данном исследовании, согласуются с теоретическими положениями современной биоритмологии и могут быть использованы при разработке научных основ создания насаждений ивы трехтычинковой интенсивного типа.

Список литературы:

1. Chmelar J., Meusel W. Die Weiden Europas. Wittenberg-Lutherstadt, 1976. 143 s.
2. Skvortsov A. K. Willows of Russia and Adjacent Countries. Taxonomical and Geographical Revision. Joensuu: University of Joensuu, 1999. 307 p.
3. Сукачев В. Н. Из работ по селекции ивы // Селекция и интродукция быстрорастущих древесных пород. Л.: Гослестехиздат, 1934. С. 51-85.
4. Фучило Я. Д., Сбитна М. В., Фучило О. Я., Літвін В. М. Створення та вирощування енергетичних плантацій верб і тополь: Науково-методичні рекомендації. Киев: Логос, 2009. 80 с.
5. Гомилевский В. И. Культура ивы и корзиночное производство. СПб.: Книгоизд-во П. П. Сойкина, 1907. 41 с.
6. Kuzovkina Y. A. Compilation of the checklist for cultivars of *Salix* L. (Willow) // HortScience. 2015. V. 50. №11. P. 1608-1609.
7. Fuchylo Ya. D., Afonin A. A., Sbytina M. V. Selection bases of Developing new varieties of willow family (Salicaceae Mirb.) to create energy plantations // Plant Varieties Studying and Protection. 2016. №4 (33). P. 18-25.
8. Соколов В. А., Панихин П. А., Тараканова Т. К. Существует ли гаметофитный апомиксис у диплоидных цветковых растений? // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2011. Т. 15. №1. С. 80-101.
9. Blackburn K. B., Harrison J. W. H. A preliminary account of the chromosomes and chromosome behaviour in the Salicaceae // Annals of Botany. 1924. V. 38. №150. P. 361-378.
10. Угольникова Е. В., Кашин А. С. Особенности репродуктивной биологии ив (*Salix* L.) в Саратовской области // Ботанический журнал. 2013. Т. 98. №6. С. 723-732.
11. Афонин А. А., Самошкин Е. Н. Зависимость размеров пыльцевых зерен ив трехтычинковой и пепельной от числа хромосом в клетках // Известия высших учебных заведений. Лесной журнал. 1999. №4. С. 35-40.
12. Wilkinsson J. The cytology of *Salix* in relation to its taxonomy // Annals of Botany. 1944. V. 8. №30/31. P. 269-284.
13. Nakansson A. Chromosome Numbers and Meiosis in certain *Salices* // Hereditas. 1955. V. 41. №3-4. P. 454-482.
14. Афонин А. А. Изменчивость морфологии листовых пластинок при семенной репродукции ивы трехтычинковой // Международный научно-исследовательский журнал. 2018. №9-2. С. 7-13. DOI: 10.23670/IRJ.2018.75.9.025
15. Романовский М. Г., Щекалев Р. В. Система вида у древесных растений. М.: КМК, 2014. 211 с.
16. Тиходеев О. Н. Изменчивость и ее формы: дифференциальный подход // Труды зоологического института РАН. 2018. Т. 322. №2. С. 185-201.
17. Кренке Н. П. Теория циклического старения и омоложения растений и практическое ее применение. М.: Сельхозгиз, 1940. 135 с.

18. Ежов С. Н. Основные концепции биоритмологии // Вестник Дальневосточной государственной академии экономики и управления. 2008. №2. С. 104-121.
19. Агулова Л. П. Хронобиология. Томск: Томский гос. ун-т, 2013. 260 с.
20. Малоземов О. Ю. Биоритмология: учеб. пособие. Екатеринбург: УГЛТУ, 2016. 144 с.
21. Молчанов А. А., Смирнов В. В. Методика изучения прироста древесных растений. М.: Наука, 1967. 100 с.
22. Алпатов А. М. Циркадианный осциллятор // Хронобиология и хрономедицина. М.: Триада-Х, 2000. С. 65-82.

References:

1. Chmelar, J., & Meusel, W. (1976). Die Weiden Europas. Wittenberg-Lutherstadt, 143.
2. Skvortsov, A. K. (1999). Willows of Russia and Adjacent Countries: Taxonomical and Geographical Revision (English translation of 1968 Russian edition), 307.
3. Sukachev, V. N. (1934). Iz rabot po selektsii ivy. *Selektsiya i introduktsiya bystrorastushchikh drevesnykh porod*. Leningrad, Goslestekhizdat, 51-85. (in Russian)
4. Fuchilo, Ya. D., Sbitna, M. V., Fuchilo, O. Ya., & Litvin, V. M. (2009). Stvorenniya ta viroshchuvannya energetichnikh plantatsii verb i topol': Naukovo-metodichni rekomendatsii. Kiev, Logos. (in Ukrainian)
5. Gomilevskii, V. I. (1907). Kul'tura ivy i korzinochnoe proizvodstvo. St. Petersburg, Knigoizd-vo P. P. Soikina, 41. (in Russian)
6. Kuzovkina, Y. A. (2015). Compilation of the Checklist for Cultivars of *Salix* L. (Willow). *HortScience*, 50, 1608-1609.
7. Fuchylo, Ya. D., Afonin, A. A., & Sbytna, M. V. (2016). Selection bases of Developing new varieties of willow family (Salicaceae Mirb.) to create energy plantations. *Plant Varieties Studying and Protection*, (4), 18-25. (in Ukrainian)
8. Sokolov, V. A., Panikhin, P. A., & Tarakanova, T. K. (2011). Is gametophytic apomixis present in diploid flowering plants? *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*, 15(1). 80-101. (in Russian)
9. Blackburn, K. B., & Harrison, J. H. (1924). A preliminary account of the chromosomes and chromosome behaviour in the Salicaceae. *Annals of Botany*, 38(150), 361-378.
10. Ugolnikova, E. V., & Kashin, A. S. (2013). Peculiarities of reproductive biology of *Salix* (Salicaceae) species in Saratov region. *Botanicheskii Zhurnal*, 98(6), 723-732. (in Russian).
11. Afonin, A. A., & Samoshkin, E. N. (1999). Zavisimost' razmerov pyl'tsevykh zeren iv trekhtychnkovo i pepel'noi ot chisla hromosom v kletkakh. *Bulletin of Higher Educational Institutions. Forestry Journal*, (4), 35-40. (in Russian)
12. Wilkinsson, J. (1944). The cytology of *Salix* in relation to its taxonomy. *Annals of Botany*, 8(30/31), 269-284.
13. Hakansson, A. (1955). Chromosome Numbers and Meiosis in certain Salices. *Hereditas*, 41(3-4), 454-482.
14. Afonin, A. A. (2018). Variability of lamina morphology in seeds reproduction of almond-leaved willow. *Mezhdunarodnyi nauchno-issledovatel'skii zhurnal*, (9-2), 7-13. doi:10.23670/IRJ.2018.75.9.025. (in Russian).
15. Romanovskii, M. G., & Shchekalev, R. V. (2014). Sistema vida u drevesnykh rastenii. Moscow, KMK, 211. (in Russian).
16. Tikhodeev, O. N. (2018). Variability and its types: the differential approach. *Proceedings of the Zoological Institute RAS*, 322(2), 185-201. (in Russian).

17. Krenke, N. P. (1940). Teoriya tsiklicheskogo stareniya i omolozheniya rastenii i prakticheskoe eyo primeneniye. Moscow, Sel'hozgiz, 135. (in Russian).
18. Ezhov, S. N. (2008). Osnovnye kontseptsii bioritmologii. *Vestnik Dal'nevostochnoi gosudarstvennoi akademii ekonomiki i upravleniya*, (2). 104-121. (in Russian)
19. Agulova, L. P. (2013). Hronobiologiya: ucheb. posobie. Tomsk, Tomskii gos. un-t. 260. (in Russian).
20. Malozyomov, O. Yu. (2016). Bioritmologiya: ucheb. posobie. Ekaterinburg, UGLTU, 144. (in Russian).
21. Molchanov, A. A., & Smirnov, V. V. (1967). Metodika izucheniya prirosta drevesnykh rastenii. Moscow, Nauka, 100. (in Russian).
22. Alpatov, A. M. (2000). Tsirkadianni oscillyator. *Hronobiologiya i hronomedicina*. Moscow, Triada-H, 65-82. (in Russian).

*Работа поступила
в редакцию 12.12.2018 г.*

*Принята к публикации
15.12.2018 г.*

Ссылка для цитирования:

Афонин А. А. Структурный анализ ритмов развития однолетних побегов ивы трехтычинковой // Бюллетень науки и практики. 2019. Т. 5. №1. С. 22-32. Режим доступа: <http://www.bulletennauki.com/38-01> (дата обращения 15.01.2019).

Cite as (APA):

Afonin, A. (2019). Structural analysis of the rhythms of development of annual shoots of almond willow. *Bulletin of Science and Practice*, 5(1), 22-32. (in Russian).