

УДК 582.623.2:57.034  
AGRIS F40

<https://doi.org/10.33619/2414-2948/58/02>

## СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ДЛИНЫ МЕЖДОУЗЛИЙ ПОБЕГОВ *SALIX DASYCLADOS* WIMM. (SALICACEAE MIRB.) НА ФОНЕ СТРЕССА ОТ РАННЕЛЕТНЕЙ ЗАСУХИ

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

## SEASONAL DYNAMICS OF INTERNODES LENGTH OF THE SHOOTS OF *SALIX DASYCLADOS* WIMM. (SALICACEAE MIRB.) AGAINST THE BACKGROUND OF EARLY SUMMER DROUGHT STRESS

©Афонин А., ORCID: 0000-0002-9392-2527, SPIN-code: 6176-0399, Dr. habil.,  
Bryansk State Academician I.G. Petrovski University, Bryansk, Russia, [afonin.salix@gmail.com](mailto:afonin.salix@gmail.com)

*Аннотация.* В статье обоснована необходимость изучения влияния гидротермических условий на линейный прирост побегов ивы шерстистопобеговой (*Salix dasyclados*). *Цель:* выявление и анализ структуры сезонной динамики длины междоузлий побегов *S. dasyclados* на фоне кратковременной атмосферной засухи. *Объект:* модельная инбредно-клоновая популяция *S. dasyclados*. *Материал:* растущие и вызревшие однолетние побеги на корнях второго года жизни. *Методы исследования:* эмпирические методы экспериментальной ботаники, компьютерные технологии анализа данных. *Результаты.* На фоне смены раннелетней засухи прохладной дождливой погодой годичный прирост наиболее сильных побегов составил 1,3 ... 2,5 м. Средняя длина междоузлий на побеге варьировалась в пределах от 23 до 31 мм. Сезонная динамика длины междоузлий в первом приближении может быть аппроксимирована линейными трендами. Отклонения длины междоузлий от линейных трендов носят нелинейный характер и аппроксимируются уравнениями гармонических колебаний с периодом 96 ... 192 сут. Сила влияния указанных гармоник на сезонную динамику отклонений длины междоузлий от линейных трендов составляет 2 ... 54%. Установлена цикличность сезонной динамики отклонений длины междоузлий от линейных трендов. Выявленная цикличность определяется взаимодействием эндогенных субаннуальных и инфрадианных биоритмов. Субаннуальные биоритмы аппроксимируются гармоническими колебаниями с периодом 48 (64) сут. Вклад указанных биоритмов в общую цикличность составляет 23 ... 76%. Многодневные, или инфрадианные биоритмы аппроксимируются гармоническими колебаниями с периодом 19 ... 24 (32) сут. Вклад указанных биоритмов в общую цикличность составляет 3 ... 35%. Высокочастотные колебания с периодом 12 ... 16 сут. носят неупорядоченный характер. Различия между рядами сезонной динамики длины междоузлий определяется различиями между побегами одной раметы, между разными раметами и между разными клонами. Влияние стресса от раннелетней засухи на сезонную динамику длины междоузлий не установлено.

*Abstract.* The article substantiates the need to study the influence of hydrothermic conditions on the linear growth of shoots of woolly-stemmed willow. *Purpose of research:* identification and

analysis structure of seasonal dynamics of internodes length of the shoots of *S. dasyclados* against the background of short atmospheric drought. Object of research: model inbred-clone population of *S. dasyclados*. *Material*: growing and matured annual shoots on two-year-old roots. Research methods: empirical methods of experimental botany, computer technologies of data analysis. *Results*. Against the background of the change of the early summer drought by cool rainy weather, the annual growth of the strongest shoots was 1.3 ... 2.5 m. The average length of internodes on the shoot varied from 23 to 31 mm. Seasonal dynamics of internode length can be approximated by linear trends in the first approximation. The deviations of the internode length from linear trends are nonlinear and are approximated by the equations of harmonic oscillations with a period of 96 ... 192 days. The strength of the influence of these harmonics on the seasonal dynamics of deviations of the internode length from linear trends is 2 ... 54%. The cyclicity of seasonal dynamics of deviations of internode length from linear trends is established. The revealed cyclicity is determined by the interaction of endogenous subannual and infradian biorhythms. Subannual biorhythms are approximated by harmonic oscillations with a period of 48 (64) days. The contribution of these biorhythms to the overall cyclicity is 23 ... 76%. Multi-day, or infradian biorhythms are approximated by harmonic oscillations with a period of 19 ... 24 (32) days. The contribution of these biorhythms to the overall cyclicity is 3 ... 35%. High-frequency oscillations with a period of 12 ... 16 days are disordered. Differences between series of seasonal dynamics of internode length are determined by differences between shoots of a single ramet, between different ramets, and between different clones. The influence of from early summer drought stress on the seasonal dynamics of internode length has not been established.

*Ключевые слова*: ива шерстистопобеговая, *Salix dasyclados*, однолетние побеги, сезонная динамика развития, гидротермические условия, кратковременная атмосферная засуха, водный стресс, субаннуальные ритмы, инфрадианные ритмы, поливариантность развития.

*Keyword*: woolly-stemmed willow, *Salix dasyclados*, annual shoots, seasonal dynamics of development, hydrothermic conditions, short-term atmospheric drought, water stress, subannual rhythms, infradian rhythms, polyvariance of development.

Ива шерстистопобеговая — *Salix dasyclados* Wimm. 1849 — широко известный представитель кустарниковых ив Старого Света. С точки зрения классической таксономии, относится к секции *Vimen* Dum. 1825 (*Viminella* Ser. 1824) подрода *Vetrix* Dum. 1825 рода *Salix* L. 1753 семейства *Salicaceae* Mirb. 1815) [1].

Виды ив секции *Vimen*: *S. dasyclados*, *S. viminalis*, *S. schwerinii*, а также их гибриды широко используются в программах плантационного выращивания энергетического сырья [2–3]. Вследствие высокой эктомикоризной активности *S. dasyclados* используется для фитоэкстракции из почв тяжелых металлов [4–5]. Благодаря высокой продуктивности [6] и высокому содержанию целлюлозы *S. dasyclados* рассматривается как перспективный источник сырья для целлюлозно-бумажной промышленности [7].

Однако широкому внедрению *S. dasyclados* в культуру препятствует ряд обстоятельств.

Прежде всего, остается проблемным статус рассматриваемого таксона. Традиционно ива шерстистопобеговая рассматривается как «истинный» вид с широким ареалом евроазиатского бореального типа: *S. dasyclados* Wimm. 1849 (типовой женский экземпляр из Северной Европы, в культуре) [1]. Это положение вызывает ряд возражений: например,

I. Belyaeva & A. Sennikov [8] считают, что рассматриваемый таксон следует именовать ивой Гмелина (*S. gmelinii* Pall. 1789). Однако полностью этот вопрос нельзя считать решенным, поскольку вследствие широкого распространения видов секции *Vimen* в Палеарктике и, соответственно, высокого уровня географической изменчивости [1] провести границу между видами секции *Vimen*, способными к интрогрессивной гибридизации, не всегда удается [9]. По мнению ряда авторов [6, 10], первоначально описанный К. Виммером («настоящий») экземпляр *S. dasyclados* Wimm. 1849 представляет собой женский гибрид *S. viminalis* × *S. cinerea*. Ситуация осложняется тем фактом, что *S. viminalis* — политипический вид (не исключено, что этот вид является сборным, включающим *S. gmelinii* Pall. в первоначальном понимании этого таксона). В дальнейшем были исследованы азиатские географические популяции, которым М. И. Назаров [11] присвоил ранг самостоятельных видов: *S. burjatica* Nas. 1936, *S. jacutica* Nas. 1936. По мнению А. К. Скворцова [1], *S. dasyclados* обладает всеми признаками «истинного» вида, а различия между географическими популяциями не выходят за пределы внутривидовой изменчивости.

На цитогенетическом уровне *S. dasyclados* представлена целой серией хромосомных рас (цитотипов):  $2n = 38, 57, 76, 114$  [6, 9–10, 12]. Сам по себе хромосомный полиморфизм видов *Salix* не является редкостью [13]. Однако механизмы возникновения и репродукции полиплоидов могут быть различными. Если изменчивость хромосомных чисел наблюдается в пределах популяции, то эту изменчивость можно объяснить автополиплоидизацией. Тогда различия между цитотипами (уровнями пloidности) не могут служить основанием для дробления таксонов [14]. По мнению ряда авторов [15–16], полиплоидизация у ив связана, главным образом, с гибридизацией. На основании сравнительного анализа геномов ив с различным уровнем пloidности можно предположить, что гекса- и октоплоидные виды *Salix* возникли в процессе древних событий аллополиплоидизации, а тетраплоидные образуются на более поздних этапах эволюции в разных субкладах в результате независимых актов гибридизации [16]. В современной литературе соответствующей информации по *S. dasyclados* мы не обнаружили. Последствия аллополиплоидизации должны наблюдаться на межпопуляционном уровне, что подтверждается экспериментальными данными [9]. Однако широкомасштабные исследования такого рода исключительно трудоемки, поскольку хромосомы ив очень мелкие, и обеспечить их точный подсчет и идентификацию у высших полиплоидов методами классической цитогенетики затруднительно [14]. В настоящее время для определения уровня пloidности организмов широко применяется проточная цитометрия (FCM), однако для массовых исследований растительных клеток методы FCM также не подходят из-за высокой трудоемкости [13].

Для оценки уровня пloidности можно использовать методы палинометрического анализа, основанного на сравнении размеров пыльцевых зерен (ПЗ) с различным уровнем пloidности. Ранее [17] нами было показано, что на территории Брянского лесного массива средняя длина ПЗ *S. dasyclados* в 1,11...1,18 больше, чем у близкого вида *S. viminalis* (чья диплоидность в природе не вызывает сомнений). Достаточно высокое отношение размеров ПЗ свидетельствует о полиплоидности *S. dasyclados*, что не противоречит данным других авторов [12]. В то же время, по данным А. А. Петрук [18], в азиатских популяциях (ареал *S. burjatica*) средние длины ПЗ *S. dasyclados* и *S. viminalis* совпадают. Это свидетельствует о диплоидности местных популяций *S. dasyclados*, что также не противоречит данным других авторов [9]. Таким образом, не исключено, что под названием *S. dasyclados* Wimm. (= *S. gmelinii* Pall.) в действительности скрывается множество таксонов видового ранга [17], и данные по биологии *S. dasyclados* должны быть привязаны к источникам материала.

На многолетних плантациях древесные растения регулярно подвергаются воздействию неблагоприятных факторов-стрессоров, важнейшим из которых является засуха [19–20]. Ивы, начиная с двух-трехлетнего возраста, способны выносить большую сухость почвы, что может быть связано с развитием мощной, глубоко идущей корневой системы [21]. Засухоустойчивость ив базируется на морфофизиологическом комплексе структур и свойств, при этом разные виды проявляют разную степень засухоустойчивости [22]. В то же время существует и внутривидовая, генетически обусловленная изменчивость степени толерантности к засухе [23]. Анализ современных тенденций в изменении климата позволяет предположить, что в умеренных широтах Северного полушария (именно там, где преимущественно произрастают и культивируются ивы) следует ожидать повышения температур и непредсказуемости осадков в вегетационный период. Такие климатические изменения будут сопровождаться увеличением частоты и силы интенсивности сильных засух, особенно в весенне-летний период [20, 24]. Современные исследования роста деревьев в условиях засухи обычно направлены на изучение ростовых реакций в ответ на постоянную нехватку воды; влияние временного дефицита воды на рост деревьев изучено недостаточно [25].

Многолетние фанерофиты (деревья и кустарники) демонстрируют богатое разнообразие ритмических явлений. Это происходит либо из-за влияния окружающей среды, либо из-за функционирования эндогенных осцилляторов, независимых от окружающей среды [26–27]. Эндогенные ритмы развития древесных растений изучены совершенно недостаточно, синхронизация осцилляторов даже самого простого физического вида до сих пор не совсем понятна [26]. Ранее [28] нами было показано, что сезонная динамика развития однолетних побегов ив в значительной мере определяется динамикой длины междоузлий.

Цель данного исследования: выявление и анализ структуры сезонной динамики длины междоузлий побегов *S. dasyclados* на фоне кратковременной атмосферной засухи.

#### Материал и методы

Наблюдения проводились в салицетуме Брянского государственного университета (53°16'23,50" с. ш., 34°21'11,50" в. д.; вблизи южной границы естественного ареала *S. dasyclados* в Брянском лесном массиве). Тип лесорастительных условий (ТЛУ): Д3. Исходный тип растительности: юго-западная экспозиция дубравы лещино-снытевой (*Quercetum coryloso-aegopodiosum*). Тип почв: серые лесные на лессовидном суглинке с меловыми подстилающими породами.

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 [29].

Материал для исследования — однолетние побеги *S. dasyclados* на штамбах (корнях) второго года жизни.

Методы получения исходных данных: эмпирические сравнительно-морфологические и хронобиологические. Методы обработки исходных данных: стандартные методы биометрии [30], оригинальный алгоритм гармонического анализа, опубликованный нами ранее [31].

Для создания модельной популяции весной 2018 г. высокопродуктивные генеты исследуемой семьи были расчеренкованы. Расстояние между посадочными местами — 1 м. В 2019 г. модельная популяция состояла из восьми генет (клонов), каждый клон был представлен тремя ракетами (черенковыми саженцами). Каждая ракета формировалась в

два побега на 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 были пронумерованы побеги (например, *da 111, da 112*).

Исходные данные получены путем наблюдений в течение вегетационного периода 2019 г., который характеризовался контрастными гидротермическими условиями. 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 прохладной дождливой погодой. Таким образом, развитие изучаемых побегов происходило на фоне водного стресса в широком смысле этого слова.

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 ...  $t_i$ ). Каждому наблюдению 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 1285 измерений  $I$ . Путем последовательного суммирования длин междоузлий находили соответствие номера междоузлия  $n_i$  длине побегов  $L_i$  для дат наблюдений  $t_i$ .

Для выявления и анализа закономерностей сезонной динамики длины междоузлий использовался следующий алгоритм.

1) Для каждой расчетной даты с порядковым номером  $t$  в интервале  $t_{k-1} ... t_{k+1}$ , равном 8 сут, вычисляли среднюю текущую длину междоузлий —  $I$ , мм — по формуле (1):

$$I_t = \sum_{k-1}^{k+1} I_n / N \quad (1)$$

где  $I_t$  — средняя текущая длина междоузлий (мм) для каждой расчетной даты  $t$ ,  $I_n$  — длина междоузлий с порядковыми номерами  $n$  в интервале наблюдений  $t_{k-1} ... t_{k+1}$ ,  $N$  — число междоузлий в интервале  $t_{k-1} ... t_{k+1}$ .

В итоге для каждого побега получили эмпирические ряды сезонной динамики среднесуточной длины междоузлий  $I(t)$ , выровненные методом скользящей рамки продолжительностью 8 сут с шагом (скольжением) 4 сут.

2) Сезонные тренды динамики длины междоузлий —  $I(t)_{\text{trend}}$  — аппроксимировали с помощью уравнений линейной регрессии (2):

$$I(t)_{\text{trend}} = at + b \quad (2)$$

где  $I(t)_{\text{trend}}$  — линейный сезонный тренд динамики длины междоузлий,  $a$ ,  $b$  — эмпирические коэффициенты уравнений регрессии,  $t$  — порядковый день вегетационного периода; надежность линейной аппроксимации оценивали с помощью коэффициента детерминации  $R^2$ .

3) Ряды отклонений фактической средней длины междоузлий от линейного сезонного тренда вычисляли по формуле (3):

$$dI(t) = I(t) - I(t)_{\text{trend}} \quad (3)$$



где  $dI(t)$  — ряд отклонений фактической средней длины междоузлий от линейного сезонного тренда,  $I(t)$  — ряд фактических значений средней длины междоузлий,  $I(t)_{\text{trend}}$  — линейный сезонный тренд динамики длины междоузлий.

4) Ряды отклонений длины междоузлий от линейной регрессии —  $dI(t)$  — аппроксимировали суммами гармоник с порядковым номером  $\nu$  (4):

$$dI(t)_{\text{calc}} = \sum_{\nu=1}^{\infty} \left[ A_{\nu} \sin\left(\nu 2\pi \frac{t}{T} + \varphi_{\nu}\right) + \varepsilon_{\nu} \right] \quad (4)$$

где  $dI(t)_{\text{calc}}$  — вычисленный ряд отклонений текущей длины междоузлий от линейной регрессии, полученный путем суммирования гармоник с порядковым номером  $\nu$ ,  $A_{\nu}$  — амплитуда колебания,  $t$  — пронумерованные даты,  $T$  — основной период колебаний,  $\varphi_{\nu}$  — начальная фаза,  $\varepsilon_{\nu}$  — остаточный член.

Достоверность аппроксимации эмпирических рядов каждой гармоникой определяли, используя  $F$ -критерий Фишера и коэффициент детерминации  $R^2$ .

5) Вклад каждой гармоники —  $H_{\nu}^2$  — в сезонную динамику отклонений  $dI(t)$  вычисляли как отношение факториальной суммы квадратов отклонений  $D_{\nu}^2$  к общей сумме квадратов отклонений  $D_{\text{total}}^2$  по формуле (5):

$$H_{\nu}^2 = D_{\nu}^2 / \sum_{\nu=1}^{\infty} D_{\text{total}}^2 \quad (5)$$

где  $H_{\nu}^2$  — вклад каждой гармоники с порядковым номером  $\nu$  в общую сезонную динамику отклонений  $dI(t)$ ,  $D_{\nu}^2$  — факториальная сумма квадратов отклонений  $dI(t)$ , обусловленных влиянием каждой гармоники с порядковым номером  $\nu$ ,  $D_{\text{total}}^2$  — общая сумма квадратов отклонений  $dI(t)$ .

### Результаты

В контрастных гидротермических условиях вегетационного периода 2019 г. — кратковременной раннелетней засухи, на смену которой пришла прохладная дождливая погода — сохранились все исследованные рамы модельной популяции *S. dasyclados*. На большинстве рамы сформировалось по два хорошо развитых побега, и только на некоторых — один побег. Исследованные рамы разделились на четыре дискретные группы по срокам завершения роста побегов: завершившие рост до 10.06, до 4.07, до 1.08 и продолжившие рост до 5–17.08. Из этих рамы были отобраны те, на которых сформировалось по два хорошо развитых побега, завершивших рост в период с 05.08 по 17.08. Часть этих рамы была оставлена для дальнейшего изучения, с этих рамы побеги не срезались. В итоге для анализа были использованы побеги восьми рамы *da11*, *da12*, *da13*, *da21*, *da31*, *da52*, *da81*, *da82*, принадлежащие пяти клонам (генетам). Таким образом, для анализа сезонной динамики длины междоузлий  $I$  было использовано 16 побегов. На этих побегах число измерений их длины в течение вегетационного периода составило 401, число измерений длины междоузлий на срезанных побегах — 1100.

Длина вызревших побегов составила 132 ... 252 см. Число междоузлий на большинстве побегов составило 55 ... 77 ед. и только на побегах рамы *da21* — 90 ... 101 ед. Межпобеговая вариабельность числа междоузлий низкая, коэффициент вариации составил  $CV=9,1\%$ . Средняя длина междоузлий на побеге варьировалась в пределах от  $22,9 \pm 0,91$  мм до

31,2±0,99 мм. Межпобеговая вариабельность средней длины междоузлий низкая:  $CV=10,3\%$ . Между числом междоузлий на побеге и их средней длиной (при исключении побегов раметы  $da_{21}$  с большим числом междоузлий) выявлена слабая положительная корреляция:  $r=0,484$  ( $P>0,05$ , т. е. эту корреляцию можно считать статистически недостоверной).

Сезонные тренды динамики длины междоузлий  $I(t)$  были вычислены с использованием уравнений линейных функций (1). Надежность такой аппроксимации оказалась очень низкой:  $R^2=0,001 \dots 0,373$ .

Все сезонные тренды образуют три основные группы: с хорошо выраженной положительной динамикой длины междоузлий (тангенс угла наклона графиков линейной регрессии  $a=0,048 \dots 0,114$ ), хорошо выраженной отрицательной динамикой ( $a=-0,133 \dots -0,135$ ) и слабо выраженной отрицательной динамикой ( $a=-0,005 \dots -0,064$ ). В первой группе (7 побегов) надежность линейной аппроксимации варьируется в пределах  $R^2=0,082 \dots 0,373$ , во второй группе (2 побега) — в пределах  $R^2=0,001 \dots 0,373$ , в третьей группе (7 побегов) — в пределах  $R^2=0,001 \dots 0,095$ . Корреляция между средней длиной междоузлий на побеге и принадлежностью к той или иной группе — не обнаружена.

Графики линейных сезонных трендов динамики длины междоузлий  $I(t)$  на всех 16 побегах показаны на Рисунке 1.

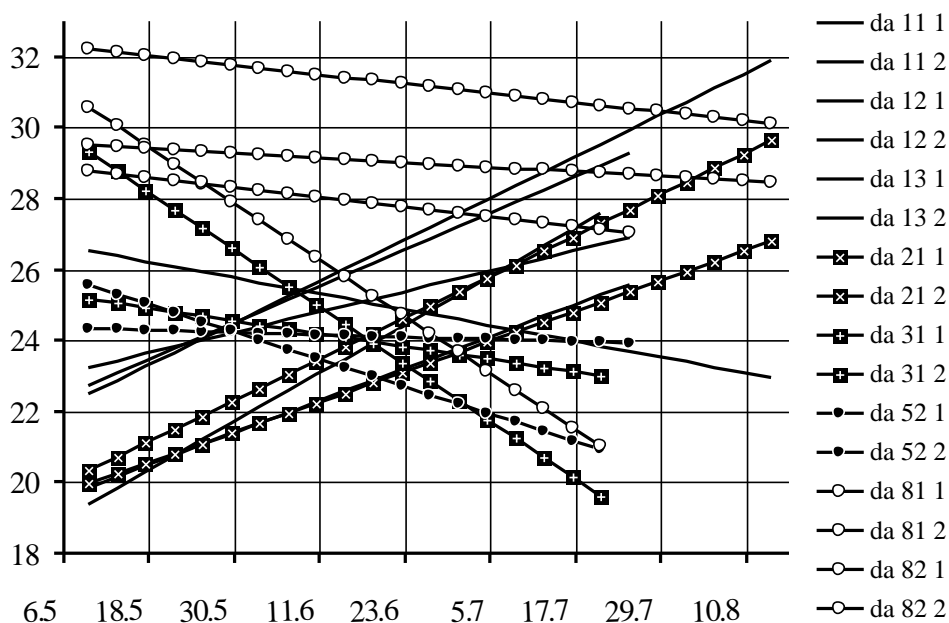


Рисунок 1. Линейные сезонные тренды динамики длины междоузлий. По оси абсцисс даты, по оси ординат длина междоузлий, мм. Тренды побегов разных клонов показаны маркерами.

Все побеги единственных рамет клонов  $da_3$ ,  $da_5$ ,  $da_8$  и почти все побеги клона  $da_1$  характеризуются отрицательной динамикой  $I$ , а все побеги единственной раметы клона  $da_2$  и почти все побеги клона  $da_1$  — положительной динамикой  $I$ . Единственное исключение составляет один побег раметы  $da_{11}$ : на этом побеге динамика  $I$  отрицательная, тогда как на всех остальных побегах клона  $da_1$  динамика  $I$  положительная. Выявленное исключение указывает на возможность поливариантности развития побегов.

В конце весны (29.05) сезонные тренды некоторых побегов (включая побеги, принадлежащие разным клонам или разным раметам одного клона) пересекаются в одной области (при  $I \approx 24$  мм). Менее выражена область пересечения большинства побегов 22.06: в этот момент  $I \approx 23 \dots 25$  мм. Линии сезонных трендов некоторых побегов практически

совпадают, в частности, побегов рамет *da13* и *da21*. Практически совпадают также линии сезонных трендов побегов, принадлежащих разным раметам, в частности, побеги *da312* и *da812*, а также побег *da311* и побеги клона *da5*. Кроме того, отрицательная сезонная динамика *dl* слабо выражена на большинстве побегов клона *da8* и побеге *da111*.

Графики рядов отклонений длины междоузлий от линейных сезонных трендов —  $dl(t)$  — на всех 16 побегках показаны на Рисунке 2.

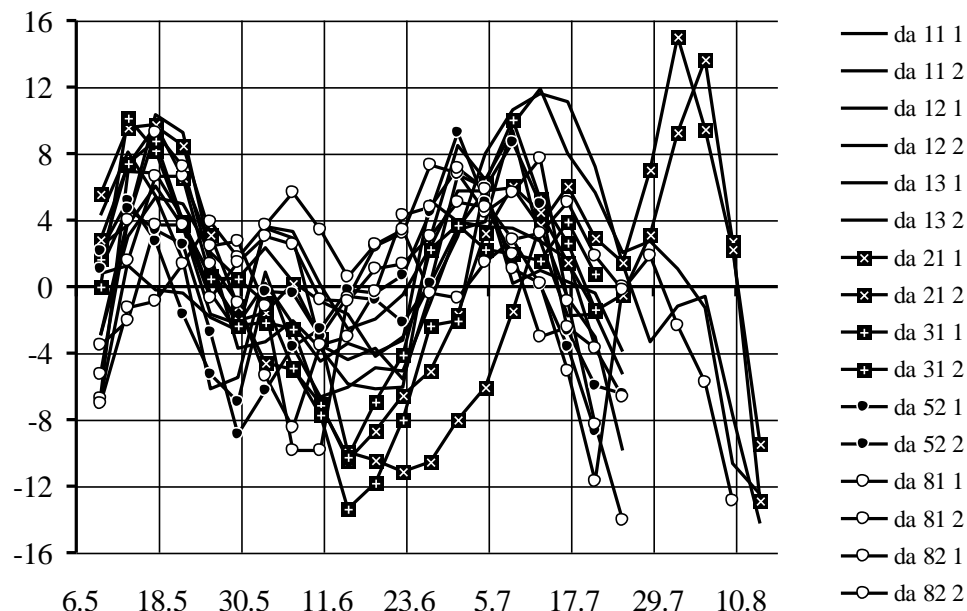


Рисунок 2. Динамика отклонений длины междоузлий от линейных сезонных трендов. По оси абсцисс даты, по оси ординат длина междоузлий, мм. Тренды побегов показаны маркерами.

В начале вегетационного периода  $dl$  стремительно возрастает, достигая весеннего максимума ( $dl = -0,8 \dots 9,8$  мм) 17.05. Далее  $dl$  нелинейно снижается до  $dl = -13,4 \dots 0,6$  мм в середине июня. Затем  $dl$  вновь возрастает, достигая среднелетнего максимума 26.06  $\dots$  8.07 на побегах, раньше закончивших рост, и 8.07  $\dots$  16.07 на побегах, закончивших рост позже. На побегах единственной раметы клона *da2* выявлен еще один (позднелетний, абсолютный) максимум  $dl$  — 1.08  $\dots$  5.08.

Динамика отклонений длины междоузлий от линейных сезонных трендов —  $dl(t)$  — с высокой надежностью —  $R^2 = 0,832 \dots 0,989$ ,  $F = 5,94 \dots 87,29$ ,  $P < 0,001$  — аппроксимируется суммами гармоник с периодами 12  $\dots$  192 сут.

Гармоники с периодом 64...192 сут определяют ациклическую нелинейную компоненту сезонной динамики  $dl$  на побегах. Из них главная гармоника с периодом колебаний 96 сут выявлена почти на всех побегах, а гармоники с периодом 64 и 192 сут — только на некоторых. В частности, на побегах клона *da5* гармоники с периодом 192 сут характеризуют нелинейную положительную динамику  $dl$  на протяжении всего вегетационного периода. Однако их амплитуда сравнительно невелика ( $A = 1,5 \dots 2,0$ ), и их влиянием на сезонную динамику  $dl$  можно пренебречь. На побегах клона *da2* гармоники с периодом 64 сут отражают увеличение  $dl$  в начале и в конце вегетационного периода, а также снижение  $dl$  в начале июля; их амплитуда очень высокая ( $A = 6,5 \dots 8,5$ ), т.е. эти гармоники существенно ( $H^2 = 0,48 \dots 0,61$ ) влияют на сезонные тренды  $dl(t)$ , определяя их нелинейность.



Цикличность динамики отклонений длины междоузлий от линейных сезонных трендов —  $dI(t)$  — определяется гармониками с периодом 12 ... 48 (64) сут. Из них гармоники с периодом 19, 24 и 48 сут выявлены на всех побегах, остальные — на большинстве побегов. Результаты гармонического анализа представлены в Таблице 1 (гармоники с периодом колебаний 64 и 192 сут не указаны).

Таблица 1.

РЕЗУЛЬТАТЫ ГАРМОНИЧЕСКОГО АНАЛИЗА ЦИКЛИЧНОСТИ СЕЗОННОЙ ДИНАМИКИ ОТКЛОНЕНИЙ ДЛИНЫ МЕЖДОУЗЛИЙ ОТ ЛИНЕЙНЫХ ТРЕНДОВ

Принадлежность побегов			Параметры гармоник	Номера гармоник							
Клоны (генеты)	Раметы	Номер побега		1	2	3	4	5	6	7	8
				Период колебаний, сут							
			96	48	32	24	19	16	14	12	
da1	1	1	A	5	5,5	1,5	2,5	3,5	1,5	—	—
			$\varphi$	2,8	4,8	5,4	3,6	2,8	2	—	—
			$H^2$	0,29	0,36	0,03	0,08	0,15	0,03	—	—
		2	A	4	7	1,5	2	3	2,5	—	1,5
			$\varphi$	3,4	4,6	5,6	3,2	2,2	1,4	—	1,4
			$H^2$	0,17	0,54	0,02	0,04	0,10	0,07	—	0,02
	2	1	A	1,5	3,5	—	2	1	1	0,5	—
			$\varphi$	5,2	5	—	3,6	1,8	2,2	3,2	—
			$H^2$	0,08	0,46	—	0,17	0,04	0,04	0,01	—
		2	A	1	7	0,5	3,5	1,5	—	—	1
			$\varphi$	4,2	5,4	3,2	3,4	1,6	—	—	2,6
			$H^2$	0,02	0,70	0,00	0,19	0,04	—	—	0,02
	3	1	A	—	4,5	—	1,5	1	0,5	1	1
			$\varphi$	—	5,6	—	4,4	2,4	3,6	5,4	3,4
			$H^2$	—	0,76	—	0,09	0,04	0,01	0,04	0,04
		2	A	2	2,5	3	0,5	2	—	1	1
			$\varphi$	4,4	5,8	1	3,4	2,4	—	3,4	2,6
			$H^2$	0,13	0,23	0,35	0,01	0,15	—	0,04	0,04
da2	1	A	1	2,5	3,5	3,5	2,5	1,5	—	—	
		$\varphi$	1,6	0,4	1,8	2,2	2	1,2	—	—	
		$H^2$	0,01	0,08	0,14	0,14	0,07	0,03	—	—	
	2	A	2	2,5	1,5	2	3,5	1	—	—	
		$\varphi$	1,8	1,2	0,4	2,6	2,2	2,2	—	—	
		$H^2$	0,04	0,06	0,02	0,04	0,12	0,01	—	—	
da3	1	A	1,5	6	—	2	2,5	1,5	1	1	
		$\varphi$	1,4	5,4	—	4,6	2	2,4	2,4	1,6	
		$H^2$	0,04	0,61	—	0,08	0,12	0,04	0,02	0,02	
	2	A	1,5	8	2	—	1,5	1	1,5	1	
		$\varphi$	1,6	5,2	0	—	3	1,4	1,8	3,8	
		$H^2$	0,02	0,67	0,05	—	0,03	0,01	0,03	0,01	
da5	2	1	A	—	4	3	1,5	1,5	—	1	—
			$\varphi$	—	0	0	3,4	3,4	—	5	—
			$H^2$	—	0,45	0,24	0,06	0,06	—	0,03	—

Принадлежность побегов			Параметры гармоник	Номера гармоник							
				1	2	3	4	5	6	7	8
Клоны (генеты)	Раметы	Номер побега		Период колебаний, сут							
			96	48	32	24	19	16	14	12	
da8	1	1	A	1	5,5	—	2,5	1	1	1	—
			$\varphi$	4,8	0	—	3,4	1,8	3,6	4,6	—
			$H^2$	0,02	0,72	—	0,15	0,02	0,02	0,02	—
		2	A	5	7	1	2,5	1,5	2	1,5	—
			$\varphi$	4,6	5,6	3,6	1,4	2,6	2,2	0	—
			$H^2$	0,25	0,53	0,01	0,07	0,03	0,05	0,03	—
	2	1	A	2,5	5,5	3,5	3,5	2	1	—	1
			$\varphi$	4,8	5,8	3,4	3	3,2	3,6	—	0
			$H^2$	0,07	0,42	0,18	0,17	0,06	0,01	—	0,01
		2	A	4,5	4	1,5	1	2	—	1,5	—
			$\varphi$	4,4	4	4	3	3	—	3	—
			$H^2$	0,45	0,36	0,05	0,02	0,09	—	0,05	—
	2	1	A	3,5	3	0,5	1,5	1	1	—	—
			$\varphi$	5	5,4	2,6	4	2,2	1,2	—	—
			$H^2$	0,39	0,30	0,01	0,08	0,04	0,04	—	—

Примечание:  $A$  — амплитуда колебаний,  $\varphi$  — смещение по фазе,  $H^2$  — сила влияния гармоник на цикличность сезонной динамики отклонений длины междоузлий от линейных сезонных трендов.

Максимумы гармоник с периодом 96 сут лежат в интервале дат 20.06 ... 4.08, т. е. эти гармоник отражают увеличение  $dl$  в середине вегетационного периода. Их влияние на сезонную динамику  $dl$  наиболее ярко проявляется на побегах раметы  $da11$  и клона  $da8$  ( $A=2,5$  ... 5,0,  $H^2=0,07$  ... 0,45). Однако эти же гармоник оказывают заметное влияние на сезонную динамику  $dl$  на побеге  $da132$ . Влияние гармоник с периодом 96 сут на сезонную динамику  $dl$  может быть обусловлено различиями между клонами, между раметами и даже между побегами одной раметы, что указывает на возможность поливариантности развития побегов.

Гармоник с периодом колебаний 48 сут отражают увеличение  $dl$  в начале и в конце вегетационного периода, а также снижение  $dl$  в середине лета. В большинстве случаев максимумы этих гармоник лежат в интервале дат 13 ... 25.05 и 30.06 ... 8.07, а минимумы — в интервале 6 ... 14.06. На побегах единственных рамет клонов  $da2$  и  $da5$  даты указанных экстремумов смещены на более ранние сроки, но не более, чем на 16 сут. Сила влияния гармоник с периодом 48 сут на цикличность сезонной динамики  $dl$  варьируется в широких пределах:  $A=2,5$  ... 8,0,  $H^2=0,23$  ... 0,76 (за исключением клона  $da2$ , у которого рассматриваемые гармоник замещены гармоникой с периодом 64 сут).

Гармоник с периодом 19 и 24 сут, выявленные на всех побегах, непосредственно отражают цикличность сезонной динамики  $dl$ . На большинстве побегов амплитуда колебаний  $A$  достигает 3,5, а сила влияния  $H^2$  — 0,15. Лишь на отдельных побегах выявлены низкие показатели  $A$  и  $H^2$ . Гармоник с периодом 19 сут образуют компактное множество, не различаясь заметно по амплитуде и начальной фазе. Гармоник с периодом 24 сут также образуют компактное множество, не различаясь заметно по начальной фазе, однако амплитуды этих гармоник варьируются в широких пределах. По силе влияния на

цикличность сезонной динамики  $dI$  гармоника с периодом 19 и 24 сут взаимно исключают друг друга. В частности, цикличность сезонной динамики  $dI$  на побегах раметы  $da11$  в большей степени определяется гармониками с периодом 19 сут ( $A=3,0 \dots 3,5$ ,  $H^2=0,10 \dots 0,15$ ), а на побегах раметы  $da12$  — гармониками с периодом 24 сут ( $A=2,0 \dots 3,5$ ,  $H^2=0,17 \dots 0,19$ ). В большинстве случаев взаимное исключение рассматриваемых гармоник обусловлено межпобеговыми различиями, что указывает на возможность поливариантности развития побегов.

Для высших гармоник с периодом колебаний 12 ... 14 сут какие-либо закономерности не выявлены. Амплитуда колебаний и сила влияния этих гармоник на цикличность сезонной динамики  $dI$  незначительны ( $A=1,0 \dots 1,5$ ,  $H^2=0,01 \dots 0,05$ ), и их влиянием на сезонную динамику  $dI$  можно пренебречь. Гармоники с периодом колебаний 32 сут оказывают заметное влияние ( $A=3,0 \dots 3,5$ ,  $H^2=0,14 \dots 0,35$ ) на цикличность сезонной динамики  $dI$  лишь на отдельных побегах. Эти гармоники сильно смещены относительно друг друга и по амплитуде, и по фазе.

Из всех изученных побегов привлекают внимание те, у которых наиболее отчетливо выражены выявленные закономерности сезонной динамики  $dI$ .

На побегах рамет  $da12$ ,  $da13$ ,  $da31$ , рано закончивших рост (Рисунок 3), выявлены глобальные максимумы  $dI$  (весенний 17.05 и среднелетний 4 ... 8.07). Эти максимумы разделены глобальным минимумом (14 ... 18.06, что соответствует максимуму раннелетней засухи). Кроме того, на рассматриваемых побегах выявлен дополнительный раннелетний пик (2.06).

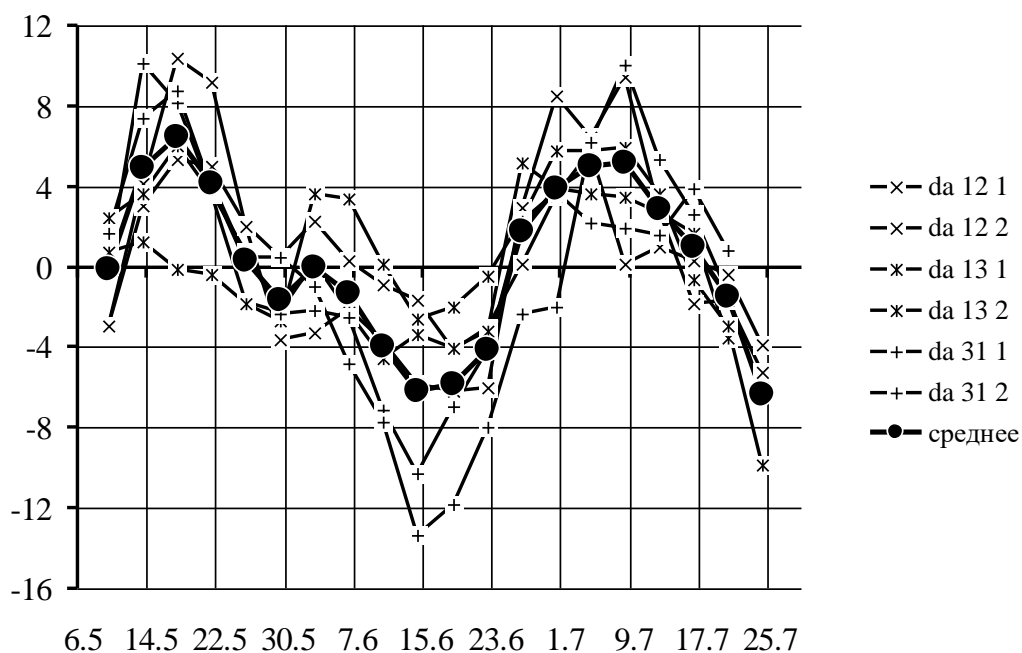


Рисунок 3. Динамика отклонений длины междоузлий от линейных сезонных трендов с дополнительным весенне-летним максимумом  $dI$  (побеги, рано закончившие рост). По оси абсцисс даты, по оси ординат длина междоузлий, мм. Ряды динамики  $dI$  побегов и средний ряд показаны маркерами.

Глобальные экстремумы  $dI$  определяются высокоамплитудной низкочастотной гармоникой с периодом 48 сут. На некоторых побегах (оба побега раметы  $da12$  и один побег раметы  $da13$ ) глобальные максимумы в значительной мере определяются промежуточной

гармоникой с периодом 24 сут. Дополнительный пик 2.06 определяется взаимодействием низкоамплитудных высокочастотных гармоник с периодом 16...19 сут. В середине мая гармоника с периодами 48, 24, 19 и 16 сут полностью синхронизированы (находятся в положительной синфазе), что усиливает весенний максимум  $dI$ . Далее происходит десинхронизация всех гармоник и только через 48 ... 52 сут (к началу июля) они частично синхронизируются, что усиливает среднелетний максимум  $dI$ . В начале июня низко- и высокочастотные гармоника десинхронизированы, поэтому раннелетний пик  $dI$  выражен слабо.

На всех побегах рамет  $da11$ ,  $da21$ , продолживших свой рост после 1.08 (Рисунок 4), выявлен общий глобальный весенний максимум  $dI$  (13 ... 17.05), а также позднелетние максимумы (12.07 для  $da11$  и 1 ... 5.08 для  $da21$ ). Указанные максимумы разделены глобальным минимумом (14 ... 26.06, что соответствует смене засухи прохладной дождливой погодой). На всех побегах рассматриваемых рамет выявлен дополнительный пик (2.06 и 6.06), на побегах раметы  $da11$  — уступ (28.07 ... 1.08), а на побегах раметы  $da21$  — дополнительный пик (12.07), который соответствует глобальному максимуму на побегах раметы  $da11$ .

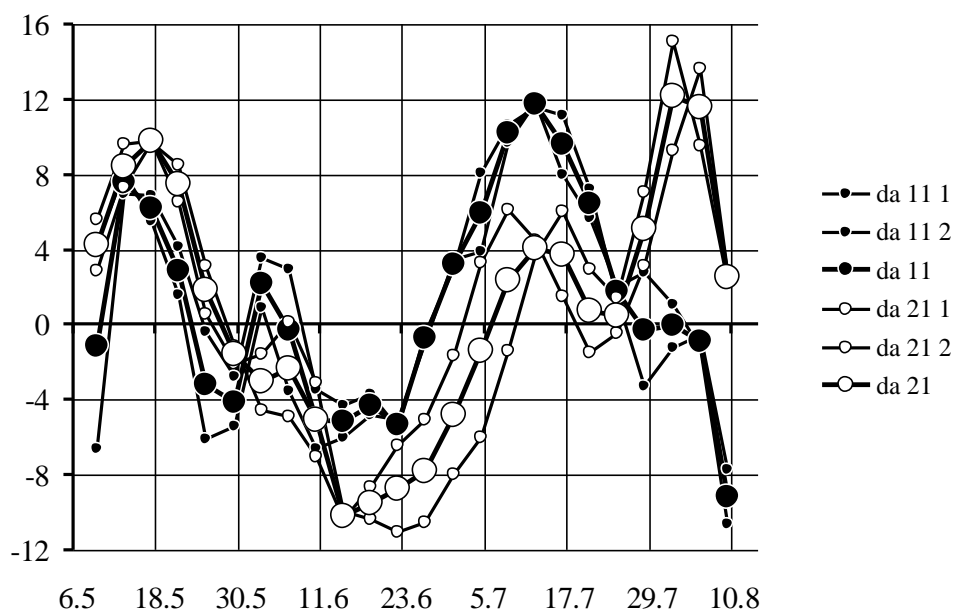


Рисунок 4. Динамика отклонений длины междоузлий от линейных сезонных трендов с дополнительным весенне-летним максимумом  $dI$  (побеги, поздно закончившие рост). По оси абсцисс даты, по оси ординат длина междоузлий, мм. Ряды динамики  $dI(t)$  побегов и средние ряды рамет показаны маркерами.

На побегах раметы  $da11$  экстремумы  $dI$  определяются низкочастотной высокоамплитудной гармоникой с периодом 48 сут, а на побегах раметы  $da21$  низкочастотной высокоамплитудной гармоникой с периодом 64 сут. На побегах раметы  $da11$  дополнительный пик 6.06 и уступ 28.07 ... 1.08 определяются взаимодействием низкоамплитудных высокочастотных гармоник с периодом 16 ... 19 сут. На побегах раметы  $da21$  дополнительный пик 6.06 определяется гармониками с периодом 19 либо 24 сут, а позднелетние максимумы 12.07 и 1 ... 5.08 — взаимодействием гармоник с периодом 16 ... 19 сут. Кроме того, на побеге  $da211$  существенный вклад в формирование максимумов 12.07 и 1.08 вносят промежуточные гармоника с периодом 24 и 32 сут.

Во второй половине мая все рассматриваемые гармоники более или менее синхронизированы (находятся в положительной синфазе). Далее происходит десинхронизация всех гармоник. На всех побегах к 12.07 высокочастотные гармоники с периодом 16 ... 24 сут частично синхронизируются, что усиливает позднелетний максимум  $dI$  на побегах раметы  $da11$  и частично — локальный максимум  $dI$  на побегах раметы  $da21$  (12.07). На побегах раметы  $da21$  к 1.08 высокочастотные гармоники с периодом 16 ... 24 сут частично синхронизируются, что усиливает соответствующий максимум 12.07.

#### Обсуждение

На исследованных побегах *S. dasyclados* в контрастных гидротермических условиях вегетационного периода 2019 г. — водного стресса, а именно, стресса от кратковременной атмосферной засухи, которую сменила прохладная дождливая погода — были выявлены следующие закономерности сезонной динамики длины междоузлий.

Годичный прирост наиболее сильных побегов охарактеризовался высоким размахом изменчивости: примерно от 1,3 до 2,5 м. Размах изменчивости числа междоузлий на большинстве побегов значительно меньше: от 55 до 77 ед. Примерно такой же низкий уровень межпобеговой вариабельности установлен для средней длины междоузлий на побеге: приблизительно от 23 до 31 мм. Между числом междоузлий на побеге и их средней длиной выявлена слабая положительная корреляция, однако статистически эта корреляция недостоверна.

Эмпирические ряды сезонной динамики длины междоузлий —  $I(t)$  — в первом приближении аппроксимируются линейными уравнениями. На исследованных побегах выявлены три группы линейных трендов сезонной изменчивости длины междоузлий: с положительной динамикой, отрицательной и слабо выраженной. Не обнаружены какие-либо связи между средней длиной междоузлий на побеге и принадлежностью к той, или иной группе. Принадлежность побегов к той, или иной группе линейных трендов в большинстве случаев обусловлена межклоновой изменчивостью, как исключение — различиями между побегами одной раметы. Отрицательная динамика длины междоузлий может быть связана с негативным воздействием раннелетней засухи, а положительная динамика — с омолаживающим действием прохладной дождливой погоды, сменившей засуху. Слабо выраженная отрицательная динамика длины междоузлий указывает на отсутствие влияния гидротермических условий на длину междоузлий. Топология сезонных трендов носит неслучайный характер. Выявлены области пересечения линейных трендов в конце весны и в момент смены засухи прохладной дождливой погодой. Обнаружено почти полное совпадение линейных трендов побегов, принадлежащих разным клонам и разным раметам. Таким образом, топология сезонных трендов может определяться как межклоновой, так и межпобеговой изменчивостью.

Сезонная динамика длины междоузлий аппроксимируется линейными уравнениями с низкой надежностью. Иначе, линейная аппроксимация эмпирических рядов  $I(t)$  позволяет выявить лишь самые общие тенденции изменения длины междоузлий на протяжении вегетационного периода. На этом основании можно предположить, что сезонная динамика длины междоузлий в значительной мере носит нелинейный характер.

Установлено, что эмпирические ряды динамики отклонений длины междоузлий от линейных сезонных трендов —  $dI(t)$  — характеризуется отчетливо выраженной цикличностью. Выделены основные максимумы  $dI$ : весенний (в середине мая) и среднелетний (конец июня — начало июля). Эти максимумы  $dI$  разделены минимумом, который совпадает по датам с максимумом атмосферной засухи в середине июня. В то же



время, на графиках  $dI(t)$  обнаружены и локальные экстремумы, которые трудно связать со сменой гидротермических условий.

Чередование экстремумов на графиках обусловлено взаимодействием гармоник с различными периодами: от 12 до 192 сут. Ациклические низкочастотные колебания с периодами 96 ... 192 сут отражают общую сезонную нелинейность динамики длины междоузлий. В среднем сила влияния указанных колебаний на сезонную динамику  $dI$  составляет 18%. Фактическая сила влияния указанных колебаний на сезонную динамику  $dI$  — от 2% до 54% — может быть обусловлена различиями между клонами, между раметами и даже между побегами одной раметы, что указывает на возможность поливариантности развития побегов.

Цикличность динамики отклонений длины междоузлий от линейных сезонных трендов —  $dI(t)$  — с высокой надежностью аппроксимируется суммами гармоник с периодами 64 сут и менее. В результате суммирования гармоник возникают сложные незатухающие колебания  $dI$ . Анализ структуры этих колебаний позволил выявить два типа биоритмов нарастания побегов.

Первый тип биоритмов — субсезонные, или субаннуальные биоритмы — аппроксимируется низкочастотными гармониками с периодом 48 сут (как исключение 64 сут). Вклад этих гармоник в общую цикличность  $dI$  составляет в среднем 45% (на разных побегах от 23% до 76%). Субаннуальные ритмы определяют общую цикличность динамики отклонений длины междоузлий от линейных сезонных трендов, а именно, существование двух максимумов  $dI$  (весеннего 13–21.05 и среднелетнего 30.06–8.07), разделенных раннелетним минимумом (6–14.06).

Второй тип биоритмов — многодневные, или инфрадианные биоритмы — аппроксимируется гармониками с периодом 19 ... 24 сут. Вклад этих гармоник в общую цикличность  $dI$  составляет в среднем 16% (на разных побегах от 3% до 35%). На разных раметах или даже на побегах одной и той же раметы гармоники с периодами 19 и 24 сут, варьируясь по амплитуде, дополняют друг друга. В результате возникает эффект отрицательной комплементарности на фоне поливариантности развития побегов.

Весенний максимум  $dI$  обусловлен синхронизацией выявленных биоритмов, аппроксимируемых гармониками с периодом 48 и 19 ... 24 сут, которые в это время находятся в положительной синфазе. В дальнейшем (вследствие десинхронизации указанных биоритмов) возникают дополнительные локальные максимумы и минимумы  $dI$ .

Вклад высокочастотных гармоник с периодом 12 ... 16 сут в цикличность сезонной динамики  $dI$  носит неупорядоченный характер. Влияние гармоник с периодом 32 сут на цикличность сезонной динамики  $dI$  выявлено лишь на отдельных побегах.

Таким образом, можно утверждать, что выявленная цикличность сезонной динамики длины междоузлий на исследованных побегах определяется взаимодействием эндогенных субаннуальных и инфрадианных биоритмов. Иначе, существует, как минимум, две группы относительно независимых осцилляторных механизмов, определяющих ритмику нарастания побегов. Негативное влияние водного стресса, обусловленного кратковременной атмосферной засухой, на сезонную динамику длины междоузлий в исследованных клонах *S. dasyclados* не установлено.

Список литературы:

1. Skvortsov A. K. Willows of Russia and adjacent countries. Taxonomical and geographical revision. Joensuu: University of Joensuu, 1999. 307 p.
2. Heinsoo K., Merilo E., Petrovits M., Koppel A. Fine root biomass and production in a *Salix viminalis* and *Salix dasyclados* plantation // Estonian Journal of Ecology. 2009. V. 58. №1. P. 27-37. <https://doi.org/10.3176/eco.2009.1.03>
3. Berlin S., Lagercrantz U., von Arnold S., Öst T., Rönnerberg-Wästljung A. C. High-density linkage mapping and evolution of paralogs and orthologs in *Salix* and *Populus* // BMC genomics. 2010. V. 11. №1. P. 129. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-11-129>
4. Hrynkiewicz K., Baum C. Selection of ectomycorrhizal willow genotype in phytoextraction of heavy metals // Environmental technology. 2013. V. 34. №2. P. 225-230. <https://doi.org/10.1080/09593330.2012.689369>
5. Złoch M., Kowalkowski T., Tyburski J., Hrynkiewicz K. Modeling of phytoextraction efficiency of microbially stimulated *Salix dasyclados* L. in the soils with different speciation of heavy metals // International journal of phytoremediation. 2017. V. 19. №12. P. 1150-1164. <https://doi.org/10.1080/15226514.2017.1328396>
6. Pohjonen V. *Salix* “*Aquatica Gigantea*” and *Salix x dasyclados* Wimm. in biomass willow research. 1987. <https://doi.org/10.14214/sf.a15466>
7. Dölle K. Papermaking Using Willow (*Salix dasyclados*) as a Hardwood Source—A Handsheet and Pilot Paper Machine Study // Asian Journal of Chemical Sciences. 2018. P. 1-16. <https://doi.org/10.9734/ajocs/2018/v5i218980>
8. Belyaeva I., Sennikov A. Typification of Pallas’ names in *Salix* // Kew Bulletin. 2008. V. 63. №2. P. 277-287. <https://doi.org/10.1007/s12225-008-9015-0>
9. Fogelqvist J., Verkhozina A. V., Katyshev A. I., Pucholt P., Dixelius C., Rönnerberg-Wästljung A. C., ... Berlin S. Genetic and morphological evidence for introgression between three species of willows // BMC evolutionary biology. 2015. V. 15. №1. P. 193. <https://doi.org/10.1186/s12862-015-0461-7>
10. Neumann A., Polatschek A. Cytotaxonomischer Beitrag zur Gattung *Salix* // Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien. 1972. V. 76. P. 619-633.
11. Назаров М. И. *Salix* / Флора СССР. Т. 5. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1936. С. 24-216, 707-713.
12. Rönnerberg-Wästljung A. C., Tsarouhas V., Semirikov V., Lagercrantz U. A genetic linkage map of a tetraploid *Salix viminalis* x *S. dasyclados* hybrid based on AFLP markers // Forest Genetics. 2003. V. 10. №3. P. 185-194.
13. Guo W., Hou J., Yin T., Chen Y. An analytical toolkit for polyploid willow discrimination // Scientific reports. 2016. V. 6. P. 37702. <https://doi.org/10.1038/srep37702>
14. Håkansson A. Chromosome numbers and meiosis in certain *Salices* // Hereditas. 1955. V. 41. №3-4. P. 454-482. <https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.1955.tb03004.x>
15. Håkansson A. Zytologische Studien an *Salix*-Bastarden // Hereditas. 1938. V. 24. №1-2. P. 1-32. <https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.1938.tb03207.x>
16. 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. V. 11. P. 1077. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.01077>

17. Афонин А. А. Изменчивость длины пыльцевых зерен аборигенных видов ив Брянского лесного массива // Известия высших учебных заведений. Лесной журнал. 2006. №5. С. 25-34.
18. 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. <https://doi.org/10.33619/2414-2948/58>
19. Pucholt P., Sjödin P., Weih M., Rönnerberg-Wästljung A. C., Berlin S. Genome-wide transcriptional and physiological responses to drought stress in leaves and roots of two willow genotypes // BMC plant biology. 2015. V. 15. №1. P. 244. <https://doi.org/10.1186/s12870-015-0665-4>.
20. Jia H., Zhang J., Li J., Sun P., Zhang Y., Xin X., ... Hu J. Genome-wide transcriptomic analysis of a desert willow, *Salix psammophila*, reveals the function of hub genes SpMDP1 and SpWRKY33 in drought tolerance // BMC plant biology. 2019. V. 19. №1. P. 356. <https://doi.org/10.1186/s12870-019-1900-1>
21. Сукачев В. Н. О некоторых новых засухоустойчивых ивах // Доклады АН СССР. 1952. Т. 84. №2. С. 67-69.
22. 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.
23. Berlin S., Ghelardini L., Bonosi L., Weih M., Rönnerberg-Wästljung A. C. QTL mapping of biomass and nitrogen economy traits in willows (*Salix* spp.) grown under contrasting water and nutrient conditions // Molecular breeding. 2014. V. 34. №4. P. 1987-2003. <https://doi.org/10.1007/s11032-014-0157-5>
24. Fabio E. S., Leary C. J., Smart L. B. Tolerance of novel inter-specific shrub willow hybrids to water stress // Trees. 2019. V. 33. №4. P. 1015-1026. <https://doi.org/10.1007/s00468-019-01835-4>
25. Bonosi L., Ghelardini L., Weih M. Growth responses of 15 *Salix* genotypes to temporary water stress are different from the responses to permanent water shortage // Trees. 2010. V. 24. №5. P. 843-854. <https://doi.org/10.1007/s00468-010-0454-5>
26. Lloyd D. Oscillations, synchrony and deterministic chaos // Progress in botany. Springer, Berlin, Heidelberg, 2009. P. 69-91. [https://doi.org/10.1007/978-3-540-68421-3\\_4](https://doi.org/10.1007/978-3-540-68421-3_4)
27. Lüttge U., Hertel B. Diurnal and annual rhythms in trees // Trees. 2009. V. 23. №4. P. 683. <https://doi.org/10.1007/s00468-009-0324-1>
28. Афонин А. А. Структурный анализ ритмов развития однолетних побегов ивы трехтычинковой // Бюллетень науки и практики. 2019. Т. 5. №1. С. 22-32.
29. Афонин А. А., Вихрова И. В. Структурный анализ сезонной динамики суточного прироста однолетних побегов ивы шерстистопобеговой // Бюллетень науки и практики. 2019. Т. 5. №3. С. 11-21. <https://doi.org/10.33619/2414-2948/40/01>
30. Лакин Г. Ф. Биометрия. Учебное пособие для биол. спец. вузов, 4-е изд., перераб. и доп. М.: Высшая школа, 1990. 352 с.
31. 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. <http://doi.org/10.17238/issn0536-1036.2016.3.66>

References:

1. Skvortsov, A. K. (1999). Willows of Russia and adjacent countries - taxonomical and geographical revision, University of Joensuu, Faculty of mathematics and natural sciences report series. English translation.
2. Heinsoo, K., Merilo, E., Petrovits, M., & Koppel, A. (2009). Fine root biomass and production in a *Salix viminalis* and *Salix dasyclados* plantation. *Estonian Journal of Ecology*, 58(1), 27-37. <https://doi.org/10.3176/eco.2009.1.03>
3. Berlin, S., Lagercrantz, U., von Arnold, S., Öst, T., & Rönnerberg-Wästljung, A. C. (2010). High-density linkage mapping and evolution of paralogs and orthologs in *Salix* and *Populus*. *BMC genomics*, 11(1), 129. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-11-129>
4. Hryniewicz, K., & Baum, C. (2013). Selection of ectomycorrhizal willow genotype in phytoextraction of heavy metals. *Environmental technology*, 34(2), 225-230. <https://doi.org/10.1080/09593330.2012.689369>
5. Złoch, M., Kowalkowski, T., Tyburski, J., & Hryniewicz, K. (2017). Modeling of phytoextraction efficiency of microbially stimulated *Salix dasyclados* L. in the soils with different speciation of heavy metals. *International journal of phytoremediation*, 19(12), 1150-1164. <https://doi.org/10.1080/15226514.2017.1328396>
6. Pohjonen, V. (1987). *Salix* “*Aquatica Gigantea*” and *Salix x dasyclados* Wimm. in biomass willow research. <https://doi.org/10.14214/sf.a15466>
7. Dölle, K. (2019). Papermaking Using Willow (*Salix dasyclados*) as a Hardwood Source - A Handsheet and Pilot Paper Machine Study. *Asian Journal of Chemical Sciences (AJCS)*, 5(2), 1-16. <https://doi.org/10.9734/ajocs/2018/v5i218980>
8. Belyaeva, I., & Sennikov, A. (2008). Typification of Pallas' names in *Salix*. *Kew Bulletin*, 63(2), 277-287. <https://doi.org/10.1007/s12225-008-9015-0>
9. Fogelqvist, J., Verkhozina, A. V., Katyshev, A. I., Pucholt, P., Dixelius, C., Rönnerberg-Wästljung, A. C., ... & Berlin, S. (2015). Genetic and morphological evidence for introgression between three species of willows. *BMC evolutionary biology*, 15(1), 193. <https://doi.org/10.1186/s12862-015-0461-7>
10. Neumann, A., & Polatschek, A. (1972). Cytotaxonomischer Beitrag zur Gattung *Salix*. *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien*, 76, 619-633.
11. Nazarov, M. I. (1936). *Salix*. In *Flora SSSR [Flora of the USSR]*. Moscow & Leningrad: Publishers of Academy of Sciences of USSR. 5, 24-216, 707-713. (in Russian)
12. Rönnerberg-Wästljung, A. C., Tsarouhas, V., Semirikov, V., & Lagercrantz, U. (2003). A genetic linkage map of a tetraploid *Salix viminalis* x *S. dasyclados* hybrid based on AFLP markers. *Forest Genetics*, 10(3), 185-194.
13. Guo, W., Hou, J., Yin, T., & Chen, Y. (2016). An analytical toolkit for polyploid willow discrimination. *Scientific reports*, 6, 37702. <https://doi.org/10.1038/srep37702>
14. Håkansson, A. (1955). Chromosome numbers and meiosis in certain *Salices*. *Hereditas*, 41(3-4), 454-482. <https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.1955.tb03004.x>
15. Håkansson, A. (1938). Zytologische Studien an *Salix*-Bastarden. *Hereditas*, 24(1-2), 1-32. <https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.1938.tb03207.x>
16. Wagner, N. D., He, L., & Hörandl, E. (2020). Phylogenomic Relationships and Evolution of Polyploid *Salix* Species Revealed by RAD Sequencing Data. *Frontiers in Plant Science*, 11, 1077. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.01077>

17. Afonin, A. A. (2006). Variability of pollen-grains length for native species of willows in Bryansk woodland. *Bulletin of Higher Educational Institutions. Russian Forestry Journal*, (5), 25-34. (in Russian).
18. Petruk, A. A. (2019). Morphology of pollen grains of 25 species of *Salix* (Salicaceae) of the Asian part of Russia according to electron microscopy. *Bulletin of the State Nikitsky Botanical Gardens*, (133), 94-101. <https://doi.org/10.36305/0513-1634-2019-133-94-101>
19. Pucholt, P., Sjödin, P., Weih, M., Rönnerberg-Wästljung, A. C., & Berlin, S. (2015). Genome-wide transcriptional and physiological responses to drought stress in leaves and roots of two willow genotypes. *BMC plant biology*, 15(1), 244. <https://doi.org/10.1186/s12870-015-0665-4>.
20. Jia, H., Zhang, J., Li, J., Sun, P., Zhang, Y., Xin, X., ... & Hu, J. (2019). Genome-wide transcriptomic analysis of a desert willow, *Salix psammophila*, reveals the function of hub genes SpMDP1 and SpWRKY33 in drought tolerance. *BMC plant biology*, 19(1), 356. <https://doi.org/10.1186/s12870-019-1900-1>
21. Sukachev, V. N. (1952). O nekotoryh novyh zasuhoustojchivyh ivah. *Doklady AN SSSR*, 84(2), 67-69. (in Russian).
22. Kulagin, A. Yu. (2003). Fenomen zasuhoustojchivosti vidov roda *Salix* L.: eksperimental'naya harakteristika osobennostej vodnogo rezhima [The phenomenon of drought resistance of *Salix* L. species: experimental characteristics of water regime features]. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo centra Rossijskoj akademii nauk*, 5(2), 238-333. (in Russian).
23. Berlin, S., Ghelardini, L., Bonosi, L., Weih, M., & Rönnerberg-Wästljung, A. C. (2014). QTL mapping of biomass and nitrogen economy traits in willows (*Salix* spp.) grown under contrasting water and nutrient conditions. *Molecular breeding*, 34(4), 1987-2003. <https://doi.org/10.1007/s11032-014-0157-5>
24. Fabio, E. S., Leary, C. J., & Smart, L. B. (2019). Tolerance of novel inter-specific shrub willow hybrids to water stress. *Trees*, 33(4), 1015-1026. <https://doi.org/10.1007/s00468-019-01835-4>
25. Bonosi, L., Ghelardini, L., & Weih, M. (2010). Growth responses of 15 *Salix* genotypes to temporary water stress are different from the responses to permanent water shortage. *Trees*, 24(5), 843-854. <https://doi.org/10.1007/s00468-010-0454-5>
26. Lloyd, D. (2009). Oscillations, synchrony and deterministic chaos. *In Progress in botany. Berlin, Heidelberg, Springer*, 69-91. [https://doi.org/10.1007/978-3-540-68421-3\\_4](https://doi.org/10.1007/978-3-540-68421-3_4)
27. Lüttge, U., & Hertel, B. (2009). Diurnal and annual rhythms in trees. *Trees*, 23(4), 683. <https://doi.org/10.1007/s00468-009-0324-1>
28. 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).
29. Afonin, A., & Vikhrova, I. (2019). Structural analysis of seasonal dynamics of daily growth of annual shoots of woolly-stemmed willow. *Bulletin of Science and Practice*, 5(3), 11-21. (in Russian). <https://doi.org/10.33619/2414-2948/40/01>
30. Lakin, G. F. (1990). Biometriya [Biometry]. Uchebnoe posobie dlya biol. spec. vuzov, 4-e izd., pererab. i dop. Moscow, Vysshaya shkola, 1-352. (in Russian).



31. Afonin, A. A., & Zaytsev S. A. (2016). Cyclicality of the average daily radial growth of bearing shoots of European willow (*Salix alba* L.) in the Bryansk forestland. *Bulletin of Higher Educational Institutions. Russian Forestry Journal*, (3), 66-76. (in Russian) <http://doi.org/10.17238/issn0536-1036.2016.3.66>

Работа поступила  
в редакцию 12.08.2020 г.

Принята к публикации  
17.08.2020 г.

---

Ссылка для цитирования:

Афонин А. А. Сезонная динамика длины междоузлий побегов *Salix dasyclados* Wimm. (Salicaceae Mirb.) на фоне стресса от раннелетней засухи // Бюллетень науки и практики. 2020. Т. 6. №9. С. 18-36. <https://doi.org/10.33619/2414-2948/58/02>

Cite as (APA):

Afonin, A. (2020). Seasonal Dynamics of Internodes Length of the Shoots of *Salix dasyclados* Wimm. (Salicaceae Mirb.) Against the Background of Early Summer Drought Stress. *Bulletin of Science and Practice*, 6(9), 18-36. (in Russian). <https://doi.org/10.33619/2414-2948/58/02>