

УДК 582.623.2:581.14:57.034

https://doi.org/10.36906/2311-4444/21-2/02

Афонин А.А.

ИНФРАДИАННЫЕ РИТМЫ СУТОЧНОГО ПРИРОСТА ПОБЕГОВ В КЛОНАХ *SALIX VIMINALIS* (SALICACEAE)

Afonin A.A.

INFRADIAN RHYTHMS OF DAILY SHOOT INCREMENT IN *SALIX VIMINALIS* (SALICACEAE) CLONES

Аннотация. Описана и проанализирована структура сезонной динамики суточного прироста побегов ивы корзиночной (*Salix viminalis*). Объект – модельная инбредно-клоновая популяция *S. viminalis*. Материал – нарастающие побеги на однолетних черенковых саженцах. Методы – сравнительно-морфологические, хронобиологические, численный анализ временных рядов. Описано формирование диморфных корневых систем однолетних черенковых саженцев. Установлено, что сезонная динамика суточного прироста побегов определяется взаимодействием линейных и нелинейных компонент. Линейные компоненты аппроксимируются соответствующими уравнениями регрессии, нелинейные компоненты – уравнениями гармонических колебаний. Описана ритмичность сезонной динамики нарастания побегов. Выявлены четыре группы биоритмов: аннуальные с периодом порядка 96 сут, субаннуальные с периодом 40–64 сут, инфрадианные с периодом 19–24 сут и инфрадианные с периодом 10–16 сут. Чередование пиков и провалов в сезонной динамике нарастания побегов определяется инфрадианными биоритмами с периодом 19–24 сут. Инфрадианные биоритмы с разными периодами синхронизированы между собой. Вероятная причина – существование импульсного синхронизатора биоритмов. Межклоновые различия в сезонной динамике суточного прироста побегов не выявлены. Вероятная причина внутриклоновых различий – онтогенетическая гетерогенность вегетативных почек, из которых развились однолетние побеги. Для верификации данной гипотезы планируются наблюдения за развитием саженцев, выращенных из черенков, заготовленных из разных частей маточных побегов. Полученные результаты рекомендуется учитывать при планировании агролесотехнических мероприятий по уходу за культурами *S. viminalis*.

Ключевые слова: ива корзиночная, *Salix viminalis*, однолетние саженцы, черенковые саженцы, однолетние побеги, суточный прирост, траектории роста, аннуальные биоритмы, субаннуальные биоритмы, инфрадианные биоритмы.

Сведения об авторах: Афонин Алексей Алексеевич, ORCID: 0000-0002-9392-2527, д-р с.-х. наук, Брянский государственный университет имени академика И.Г. Петровского, г. Брянск, Россия, afonin.salix@gmail.com

Abstract. The structure of seasonal dynamics of daily growth of shoots of basket willow (*Salix viminalis*) is described and analyzed. Object: model inbred-clone population of *S. viminalis*. Material: developing shoots on annual saplings from cuttings. Methods: comparative morphological, chronobiological, numerical analysis of time series. The formation of dimorphic root systems of one-year saplings from cuttings is described. It is established that the seasonal dynamics of daily increment of shoots is determined by the interaction of linear and nonlinear components. Linear components are approximated by regression equations, and nonlinear components are approximated by harmonic oscillation equations. The rhythmicity of seasonal dynamics of shoot growth is described. Four groups of biorhythms were identified: annual with a period of about 96 days, subannual with a period of 40...64 days, and infradian with a period of 19...24 days and infradian with a period of 10...16 days. The alternation of peaks and dips in the seasonal dynamics of shoot increment is determined by infradian biorhythms with a period of 19...24 days. Infradian biorhythms with different periods are synchronized with each other. The probable reason is the existence of a pulse synchronizer of biorhythms. Interclonal differences in the seasonal dynamics of the daily growth of shoots were not revealed. The probable cause of intracloonal differences is the ontogenetic heterogeneity of vegetative buds, from which annual shoots have developed. To verify this hypothesis, we plan to observe the development of seedlings grown from cuttings harvested from different parts of the uterine shoots. The results obtained are recommended to be taken into account when planning agroforestry measures for crop of *S. viminalis*.

Keywords: basket willow, *Salix viminalis*, one-year saplings, saplings from cuttings, one-year shoots, daily increment, growth trajectories, annual biorhythms, subannual biorhythms, infradian biorhythms.

About the author: Afonin Alexey Alekseevich, ORCID: 0000-0002-9392-2527, Dr. habil., Bryansk State Academician I.G. Petrovski University, Bryansk, Russia, afonin.salix@gmail.com

Salix viminalis (ива корзиночная, или прутьевидная) – общеизвестный представитель кустарниковых ив секции *Vimen* (*Vetrix*, *Salix*, Salicoids, Salicaceae, Malpighiales) [30; 33]. В природе этот вид распространен от Атлантической Европы на западе до Центральной Сибири на востоке и от Скандинавии на севере до Средиземного моря на юге [11]. В культуре благодаря высокой продуктивности и способности как к семенной репродукции, так и к аутовегетативному размножению черенками, используется для создания сырьевых плантаций, включая энергетические плантации с коротким оборотом срезки (SRC) [27; 11; 15]. Традиционно служит источником высококачественного

прута для плетения [1; 6; 8]. Используется как биофильтр при очистке сточных вод и как фиторемедиатор при восстановлении загрязненных почв [17; 20; 26]. Кора содержит био-масла – антиоксиданты, которые обладают защитной активностью против окислительного стресса [19]. Плантации ивы – хорошие модели для изучения теории биоразнообразия и функций экосистем [35]. Знания о биологии видов ивы, полученные в результате многолетних исследований сырьевых культур, используются для решения целого ряда экологических проблем [21].

Как и многие другие виды ив, *S. viminalis* характеризуется высоким уровнем внутривидового полиморфизма [11]. Значительная внутривидовая изменчивость продуктивности создает новые возможности для улучшения параметров урожайности [31; 32]. Для создания культур *S. viminalis* используется размножение высокопродуктивных клонов этого вида стеблевыми черенками, причем способ черенкования и технология посадки существенно влияют на приживаемость и дальнейшую продуктивность плантаций [12; 13]. Особое значение имеет быстрый рост черенковых саженцев ив в первый год жизни, что обусловлено формированием корневой системы и конкуренцией с сорной растительностью [6; 36]. На приживаемость и рост черенковых саженцев существенно влияют эдафо-гидрологические условия [15; 24; 29].

Известно [16], что у древесных растений умеренных широт адаптация к местному климату приводит к ежегодным циклам роста и покоя, и оптимальное регулирование этих циклов имеет решающее значение для роста, долгосрочного выживания и конкурентного успеха. 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 [23]. Параметры эндогенных биоритмов определяются структурой самого организма. С позиций нелинейной динамики многодневные (инфраничные) биоритмы могут возникать без участия генетических осцилляторов и внешних синхронизаторов, если каждая последующая биологическая реакция зависит от предыдущей [7]. Физиологические процессы, определяющие регуляцию ритмов роста, изучены недостаточно [25]. Синхронизация осцилляторов даже самого простого физического вида до сих пор не совсем понятна [22].

Цель данного исследования – выявить структуру сезонных ритмов нарастания побегов *S. viminalis* на генетически выровненном материале, культивируемом в однородных условиях.

Материал и методы. Исследования проводились в салицетуме Брянского государственного университета (53°16'23.50" с. ш., 34°21'11.50" в. д.). Тип почв – серые лесные на лессовидном покровном суглинке с меловыми подстилающими породами. Тип лесорастительных условий (ТЛУ) – D3 (мезогигрофильная дубрава). Объект исследования – модельная инбредно-клоновая популяция *S. viminalis*. Материал – нарастающие однолетние побеги на черенковых саженцах первого года жизни. Для получения материала в данном исследовании использованы клоны двух сеянцев (*vi* 40♀ и *vi* 43♂), которые были получены в культуре методом регулярного инбридинга. Подробная родословная указанных сеянцев описана нами ранее [2; 3].

При разработке дизайна эксперимента использовались общепринятые подходы [18]. Модельная популяция была создана весной 2020 г. путем посадки неукорененных черенков. Первоначальное число черенковых саженцев каждого клона – *vi* 40 и *vi* 43 – по 18 ед. Подробное описание технологии создания модельной популяции опубликовано нами ранее [4].

Все саженцы формировали в один побег. Наблюдения за развитием побегов проводили в течение вегетационного периода 2020 г. (календарные даты наблюдений \mathcal{D} записывали в формате DD.MM). Каждые 4 сут (с 09.05 по 06.09) измеряли длину побегов – L , см. На протяжении вегетационного периода часть саженцев выкапывали для контроля развития корневых систем. Для окончательного анализа использовали 13 побегов клона *vi* 40 (382 измерения длины) и 11 побегов клона *vi* 43 (317 измерений длины).

Суточный прирост побегов – ΔL , см/сут – для каждой даты вычисляли методом скользящей рамки (интервал – 8 сут, шаг – 4 сут). Полученные результаты были обработаны с использованием стандартных процедур вариационной статистики [10]. Для анализа временных рядов календарные даты пронумеровали: 1, 5, 9... t_i . За $t = 1$ была принята дата 06.06.

Для описания сезонной изменчивости развития побегов использовали следующие типы временных рядов:

– $L(\mathcal{D})$, см – траектории роста – эмпирические графики, отражающие зависимость длины побегов L , см от календарной даты \mathcal{D} ;

– $\Delta L(\mathcal{D})$, см/сут и $\Delta L(t)$, см/сут – траектории суточного прироста – эмпирические графики, отражающие зависимость суточного прироста побегов ΔL , см/сут от календарной даты \mathcal{D} либо принятого порядкового номера дня t ;

– $\Delta L(t)_{lin}$, см/сут – траектории линейных сезонных трендов суточного прироста побегов – временные ряды, отражающие линейную зависимость суточного прироста ΔL , см/сут от принятого порядкового номера дня t ;

– $dL(\vartheta)$, см/сут и $dL(t)$, см/сут – траектории отклонений суточного прироста побегов от линейных сезонных трендов – графики, отражающие нелинейную зависимость отклонений dL , см/сут от календарной даты ϑ либо от принятого порядкового номера дня t .

На основании эмпирических временных рядов вычислялись средние ряды – *av* (*average*). При описании временных рядов использовалась общепринятая терминология [5].

Траектории $dL(t)$ аппроксимировали суммами гармонических колебаний (гармоник). Параметры гармоник – периоды колебаний τ (сут), амплитуды A , начальные фазы φ – вычисляли итерационным методом, используя ресурсы MSO Excel. В тексте при изложении и обсуждении полученных результатов периоды колебаний были округлены до целых значений. Надежность аппроксимации оценивали, используя коэффициент детерминации R^2 и F -критерий Фишера. По мере необходимости вычислялись средние ряды гармоник (*av*) и результирующие суммы гармоник. Вклад гармоник, средних рядов и результирующих колебаний в общую ритмичность dL оценивали, используя значения их амплитуд A .

Результаты. Укореняемость высаженных черенков *S. viminalis* составила 100%. На всех черенках образовалось два типа корней: тонкие и скелетные. Многочисленные тонкие (эфемерные) горизонтально ориентированные корни, равномерно распределенные по всей подземной части черенков, сформировались в первой половине мая. Немногочисленные скелетные корни (глубокие, направленные вниз и вбок) начали образовываться на нижних срезах черенков в первой декаде июня.

Активный рост побегов начался 09.05. Для анализа были использованы хорошо развитые побеги (13 клон *vi* 40 и 11 клон *vi* 43), завершившие рост 29.08–02.09. Годичный прирост этих побегов составил $L = 138-205$ см на саженцах клон *vi* 40 и $L = 132-192$ см на саженцах клон *vi* 43. Среднегодовой суточный прирост побегов: $\Delta L_{av} = 1,54 \pm 0,034$ см/сут на саженцах клон *vi* 40 и $\Delta L_{av} = 1,40 \pm 0,035$ см/сут на саженцах клон *vi* 43. В течение мая суточный прирост составлял $\Delta L = 0,6-2,1$ см/сут. В начале лета суточный прирост резко возрос и достиг максимума в конце первой половины июня (06.06–14.06): $\Delta L = 2,4-3,3$ см/сут на саженцах клон *vi* 40 и $\Delta L = 2,0-3,1$ см/сут на саженцах клон *vi* 43. В последней декаде августа суточный прирост снизился до минимальных значений.

Линейные сезонные тренды суточного прироста побегов – $\Delta L(\vartheta)_{lin}$, см/сут – были рассчитаны в интервале дат от 06.06 (день, предшествующий максимуму 10.06; $t = 1$) до 29.08 ($t = 85$). Надежность линейной аппроксимации рядов $\Delta L(\vartheta)$ варьировалась в широких пределах: $R^2 = 0,181-0,912$. Соответственно, вклад нелинейных компонент в сезонную изменчивость ΔL составил 0,088–0,819. Все линейные тренды суточного прироста охарактеризовались отрицательной динамикой. Средняя скорость уменьшения суточного прироста на большинстве побегов составила $0,023 \pm 0,0011$ см/сут² (исключение составили два побега разных клонов с уменьшением суточного прироста на $0,005-0,007$ см/сут²). Вычисленные средние значения суточного прироста – $1,2-1,9$ см/сут – распределены непрерывно. Скорости уменьшения суточного прироста большинства побегов (за исключением двух вышеуказанных) – $0,014-0,033$ см/сут² – также распределены непрерывно.

Траектории отклонений суточного прироста от линейных сезонных трендов – $dL(\vartheta)$, см/сут – показаны на рисунке 1 (траектории клон *vi* 40 даны синим цветом, клон *vi* 43 – красным; средняя фактическая траектория $dL(\vartheta)_{av}$ показана маркером \circ).

На траекториях $dL(\vartheta)$ всех исследованных побегов и средней траектории $dL(\vartheta)_{av}$ выявлены пики dL (10.06, 30.06, 20.07 и 09.08) и среднелетний провал (12.07). На траекториях $dL(\vartheta)$ отдельных побегов каждого клон обнаружены дополнительные пики – 22.06 и 08.07.

Эмпирические ряды $dL(\vartheta)$ были аппроксимированы суммами гармоник с периодом колебаний от 10 до 96 сут. Надежность такой аппроксимации очень высокая: при девяти итерациях $R^2=0,957-0,992$, $F=23,3-126,7$ ($P<0,001$). На каждом побеге была реализована только часть полной матрицы гармоник. Гармоники, которые были выявлены на большинстве побегов, использовались для дальнейшего анализа.

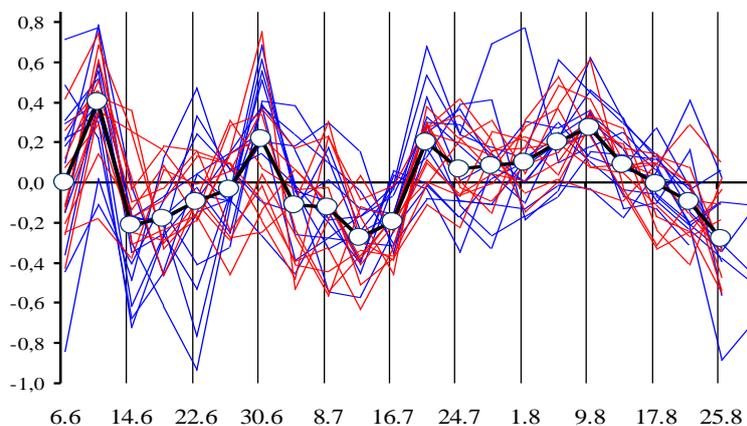


Рис. 1. Динамика отклонений суточного прироста от линейных трендов. По оси абсцисс – даты, по оси ординат – отклонения суточного прироста побегов от сезонных трендов, см/сут

Периодичности вычисленных гармонических колебаний были поставлены в соответствие эмпирические биоритмы нарастания побегов.

1) Сезонные (аннуальные) биоритмы с периодом 96 сут выявлены на 15 побегах. Представляют собой нелинейные (точнее криволинейные) компоненты сезонности суточного прироста побегов. На побегах клона $\nu_i 40$ в середине лета (04.07–09.08) выявлены положительные отклонения суточного прироста от линейных трендов, а на побегах клона $\nu_i 43$ – соответствующие отрицательные отклонения.

2) Субсезонные (субаннуальные) биоритмы с периодом 64–40 сут не выявлены только на одном побеге. Графики гармоник с периодом колебаний 64–40 сут показаны на рисунке 2 (графики клона $\nu_i 40$ даны синим цветом, клона $\nu_i 43$ – красным; нетипичные графики показаны маркером +; среднее колебание показано маркером •; средняя фактическая траектория $dL(\vartheta)_{av}$ – маркером \circ).

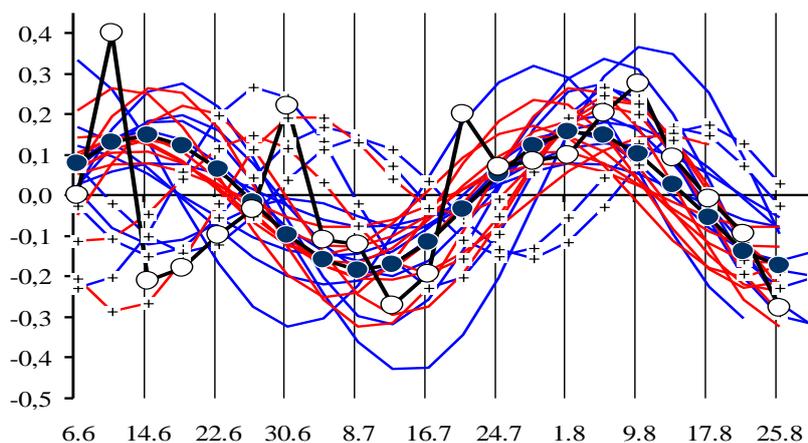


Рис. 2. Гармонические компоненты сезонной динамики отклонений суточного прироста побегов от линейных сезонных трендов с периодом 64–40 сут. По оси абсцисс – даты, по оси ординат – отклонения суточного прироста побегов от сезонных трендов, см/сут

Большинство графиков указанных гармоник (18 побегов из 23) образует единый массив, для которого было вычислено среднее колебание. Для графиков с нетипичной топологией (сильным смещением по фазе относительно среднего гармонического колебания) фактор клона не выявлен. Типичные субсезонные (субаннуальные) биоритмы определяют существование двух максимумов dL (раннелетнего и позднелетнего), разделенных среднелетним минимумом.

3) Многодневные (инфрадианные) биоритмы с периодом колебаний 24–19 сут выявлены на 18 побегах из 24. Графики гармоник с периодом колебаний 24 сут показаны на рисунке 3 (типичные графики даны одним цветом, нетипичные графики клона $\nu_i 43$ даны красным цветом и маркером +; среднее гармоническое колебание показано маркером •, средняя фактическая траектория $dL(\vartheta)_{av}$ – маркером \circ). Графики гармоник с периодом колебаний 19 сут показаны на рисунке 4 (типичные графики даны одним цветом, нетипичные графики клона $\nu_i 40$ даны синим цветом, клона $\nu_i 43$ – красным, все нетипичные графики выделены маркером +, среднее гармоническое колебание показано

маркером ●, средняя фактическая траектория $dL(\vartheta)_{av}$ – маркером ○). Графики результирующих колебаний (сумм указанных гармоник) показаны на рисунке 5 (пояснения в легенде).

Гармоники с периодом 24 сут синхронизированы между собой на 11 побегах клона *vi* 40 и 3 побегах клона *vi* 43. Указанными гармониками аппроксимируется пик dL 30.06 и провал dL 12.07. Гармоники с периодом 19 сут синхронизированы между собой на 12 побегах клона *vi* 40 и на 5 побегах клона *vi* 43. Указанными гармониками аппроксимируется все пики dL 30.06 и провал 12.07. Суммы гармоник с периодами 24 и 19 сут образуют результирующий почти гармонический ряд с почти постоянным периодом ≈ 20 сут. Полученным результирующим рядом с высокой точностью аппроксимируются даты всех фактических пиков и провалов dL . В интервале с 18.06 по 24.07 результирующими рядами аппроксимируются также абсолютные значения dL .

4) Многодневные (инфраниантные) биоритмы с периодом колебаний 10–16 сут выявлены на всех 24 побегах. На рисунке 6 показаны результирующие колебания, полученные для каждого побега путем сложения гармоник с периодом 10–16 сут, а также среднее колебание, полученное для всех побегов (графики клона *vi* 40 даны синим цветом, клона *vi* 43 – красным; среднее гармоническое колебание показано маркером ●, средняя фактическая траектория $dL(\vartheta)_{av}$ – маркером ○).

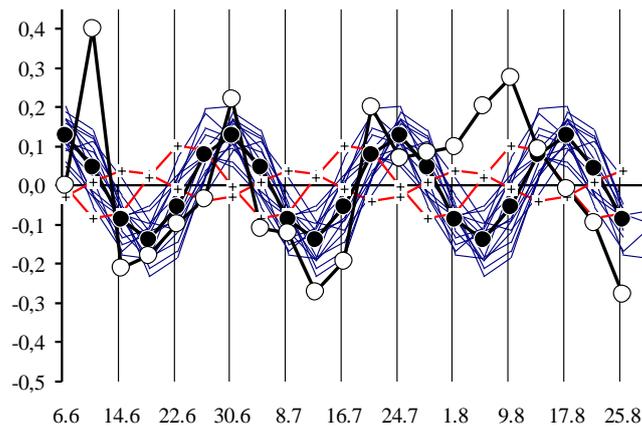


Рис. 3. Гармонические компоненты сезонной динамики отклонений суточного прироста побегов от линейных сезонных трендов с периодом 24 сут. По оси абсцисс – даты, по оси ординат – отклонения суточного прироста побегов от сезонных трендов, см/сут

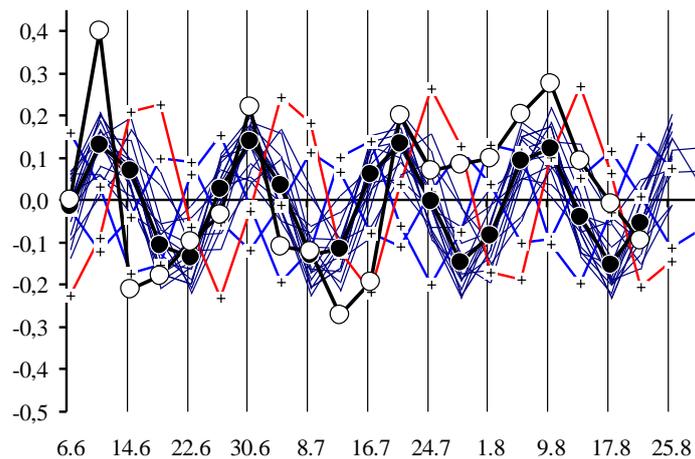


Рис. 4. Гармонические компоненты сезонной динамики отклонений суточного прироста побегов от линейных сезонных трендов с периодом 19 сут. По оси абсцисс – даты, по оси ординат – отклонения суточного прироста побегов от сезонных трендов, см/сут

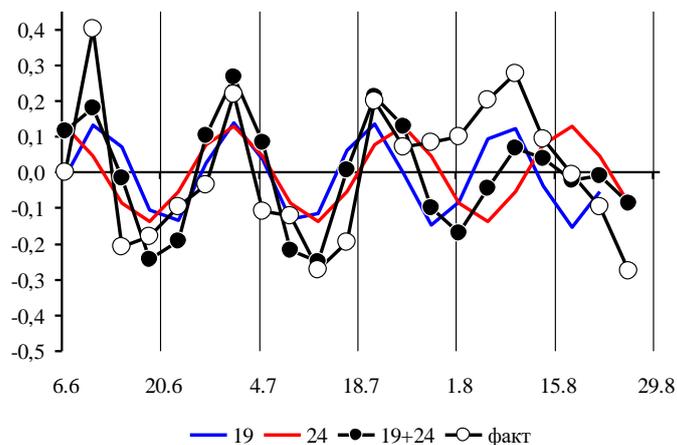


Рис. 5. Ангармонические компоненты сезонной динамики отклонений суточного прироста побегов от линейных сезонных трендов с результирующим периодом 20 сут. По оси абсцисс – даты, по оси ординат – отклонения суточного прироста побегов от сезонных трендов, см/сут

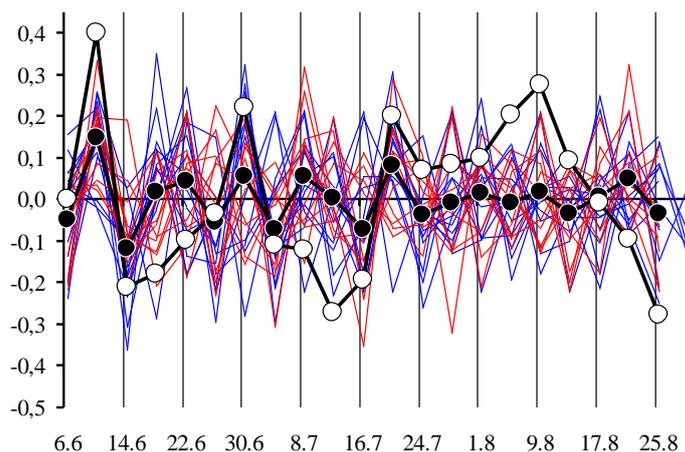


Рис. 6. Ангармонические компоненты сезонной динамики отклонений суточного прироста побегов от линейных сезонных трендов с переменным периодом 8–12 сут. По оси абсцисс – даты, по оси ординат – отклонения суточного прироста побегов от сезонных трендов, см/сут

Результирующие колебания, полученные путем сложения рассматриваемых короткопериодических гармоник, а также среднее результирующее колебание представляют собой ангармонические ряды с переменными периодами и переменными амплитудами. Для среднего колебания, обусловленного взаимодействием гармоник с периодом 10–16 сут, продолжительность периода составляет 8–12 сут. На момент 10.06 рассматриваемые гармоники синхронизированы между собой на всех побегах (положительно синфазированы). Это объясняет усиление пика dL 10.06. На значительных промежутках вегетационного периода (18.06–22.06, 08.07–12.07 и после 24.07), среднее результирующее колебание близко к нулю: это означает, что на разных побегах короткопериодические гармоники могут как усиливать, так и ослаблять действие длиннопериодических гармоник.

Вклад описанных биоритмов в сезонную динамику отклонений суточного прироста побегов от линейных сезонных трендов показан на рисунке 7. В легенде показаны средний ряд колебаний с периодом 96 сут, средний ряд колебаний с периодом 40–64 сут, результирующая сумма гармоник с периодом 24 и 19 сут, средний ряд результирующих колебаний с периодом 10–16 сут. Сумма перечисленных рядов показана маркером ●, средняя фактическая траектория $dL(9)_{av}$ – маркером ○.

В условиях данного эксперимента – генетически выровненный одновозрастный материал, единая технология создания модельной популяции черенковыми саженцами, однородные эдафо-гидрологические условия. Установлены следующие закономерности сезонной динамики развития побегов в двух клонах *S. viminalis*.

Однолетние черенковые саженцы сформировали диморфные двухярусные корневые системы. Верхний ярус образован ранними тонкими (эфмерными) корнями, которые, вероятно, образуются из преформированных корневых зачатков. Очевидно, корни верхнего яруса обеспечивают водоснабжение черенковых саженцев в весенне-летний период, когда верхние хорошо аэрируемые слои почвы

достаточно увлажнены за счет талых вод и весенних осадков на фоне невысоких температур воздуха. Нижний ярус образован поздними толстыми корнями, которые служат основой скелетных корней, формирующих многолетние корневые системы. Вероятно, эти корни образуются *de novo* через каллус на нижних срезах черенков. Очевидно, корни нижнего яруса обеспечивают водоснабжение черенковых саженцев в летние месяцы при иссушении верхних слоев почв, но сохранении воды в глубоких слоях. Однако нехватка кислорода вследствие избыточного влагосодержания может создавать субанаэробные условия для развития глубоких корней и тем самым ограничивать их рост. Можно предположить, что такой механизм формирования диморфных корневых систем обеспечивает устойчивость однолетних черенковых саженцев *S. viminalis* к сезонным изменениям водно-воздушного режима почвы на разной глубине. Данная гипотеза не противоречит результатам, полученным другими авторами [28; 37].

Средняя фактическая траектория $dL(\vartheta)_{av}$ с высокой точностью аппроксимируется суммой всех вышерассмотренных рядов гармонических колебаний и производных от них рядов.

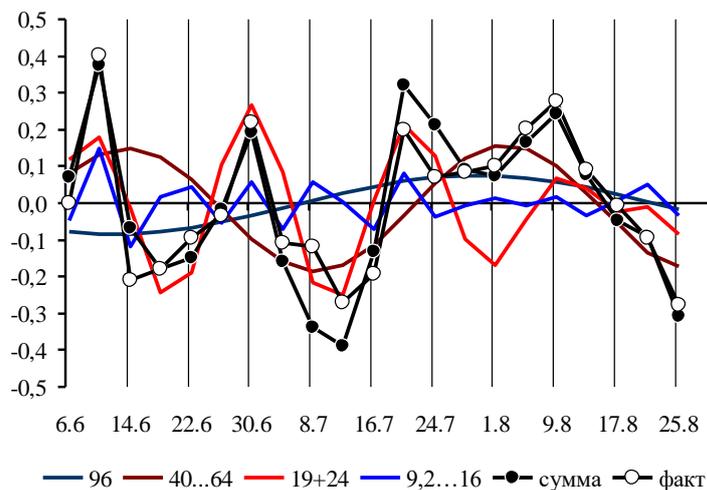


Рис. 7. Гармоническая структура сезонной динамики отклонений суточного прироста побегов от линейных сезонных трендов. По оси абсцисс – даты, по оси ординат – отклонения суточного прироста побегов от сезонных трендов, см/сут

Обсуждение. Сезонная динамика суточного прироста побегов (см/сут) описывается двумя типами временных рядов: $\Delta L(\vartheta)$ и $\Delta dL(t)$. Аргумент ϑ привязывает значения к фактическим календарным датам, аргумент t – к субъективно выбранным порядковым дням вегетационного периода. Для проведения расчетов удобно использовать не саму дату ϑ , а ее порядковый номер t .

В условиях данного эксперимента максимальный суточный прирост побегов выявлен в первой половине июня (абсолютный максимум – 10.06). С этого момента сезонная изменчивость суточного прироста характеризуется отрицательной динамикой, которая аппроксимируется линейными трендами. Топология графиков линейных трендов (смещение по оси ординат) определяется средними значениями суточного прироста; углы наклона графиков определяются скоростями уменьшения суточного прироста. Надежность линейной аппроксимации – от очень низкой до очень высокой – определяется углами наклона графиков линейных трендов и размахом изменчивости dL – отклонений фактических значений суточного прироста от этих трендов.

Сезонная динамика отклонений фактических значений суточного прироста от линейных трендов характеризуется отчетливо выраженной ритмичностью. Ритмичность динамики указанных отклонений с высокой надежностью аппроксимируется суммами гармоник, рассчитанных для порядковых дней вегетационного периода t . Вычисленные ряды $dL(t)$ автоматически преобразуются в ряды $dL(\vartheta)$, позволяющие сравнить фактическую динамику с ее вычисленными компонентами.

Вычисленные гармонические колебания dL отражают существование четырех уровней биоритмов, определяющих ритмичность суточного прироста побегов. Аннуальные (сезонные) и субаннуальные (субсезонные) биоритмы с периодом колебаний свыше 40 сут определяют общую картину сезонной динамики dL . Наибольший вклад в ритмичность dL вносят инфрадианные (многодневные) биоритмы с периодом колебаний 19–24 сут (результатирующий период составляет ≈ 20 сут). Инфрадианные биоритмы с периодом колебаний 10–16 сут оказывают влияние на отдельные участки траекторий сезонной динамики dL .

Выявленная ритмичность сезонной динамики суточного прироста побегов характеризуется высокой степенью синхронизации инфрадианных биоритмов (особенно синфазным усилением суточного прироста 10.06, 30.06 и 20.06) на всех исследованных побегах. Вероятно, на все побеги действует мощный импульсный синхронизатор биоритмов неизвестной природы. Не исключено, что в качестве внешнего синхронизатора выступает сумма накопленных температур.

Влияние фактора клона на структуру сезонной динамики суточного прироста побегов не установлено, т. е. выявленная изменчивость этой динамики обусловлена внутриклоновыми различиями. Можно предположить, что эти различия обусловлены онтогенетической гетерогенностью вегетативных почек, которая определяется множеством факторов [9]. Для верификации этой гипотезы нами разработана схема популяционно-клонового эксперимента по сравнению морфогенеза побегов *S. viminalis* на одновозрастных саженцах, выращенных из черенков, заготовленных из разных частей маточных побегов.

Выводы: 1. Максимальный суточный прирост побегов *S. viminalis* выявлен в начале лета, приблизительно через месяц после начала их активного роста на однолетних черенковых саженцах. В течение последующих летних месяцев наблюдалась отрицательная динамика суточного прироста, которая более или менее надежно аппроксимируется линейными трендами.

2. Динамика отклонений суточного прироста побегов от линейных сезонных трендов носит нелинейно-осциллирующий характер, который определяется биоритмами нескольких уровней. Выявленные уровни биоритмов с высокой надежностью аппроксимируются суммами гармонических колебаний с периодами от 10 до 96 сут.

3. Аннуальные (сезонные) биоритмы суточного прироста представляют собой долговременные колебания с периодом порядка 96 сут, что сравнимо с продолжительностью активного роста. Субаннуальные (субсезонные) биоритмы суточного прироста представляют собой долговременные колебания с периодами примерно в 1,5–2 раза меньше (40–64 сут). Субаннуальные биоритмы характеризуются двумя максимумами (ранне- и позднелетним), разделенными среднелетним минимумом.

4. Инфрадианные (многодневные) биоритмы включают две группы колебаний. Первая группа представлена незатухающими гармоническими колебаниями с периодом 19–24 сут. Результирующий ряд представляет собой почти гармоническое колебание с периодом ≈ 20 сут, что соответствует фактической периодичности динамики суточного прироста. Вторая группа представлена суммами гармонических колебаний с периодом 10–16 сут. Результирующий ряд представляет собой ангармоническое колебание с переменным периодом 8–12 сут. Инфрадианные биоритмы синхронизированы между собой (как в пределах каждой группы, так и между группами), начиная от даты максимального прироста побегов (10.06).

5. Межклоновые различия (фактор клона) в структуре сезонной динамики суточного прироста побегов не установлены. Выявленная изменчивость этой динамики обусловлена внутриклоновыми различиями. Возможной причиной этих различий является онтогенетическая гетерогенность вегетативных почек, из которых развивались исследуемые побеги.

6. Выявленные закономерности сезонной динамики суточного прироста побегов рекомендуется учитывать при планировании агролесотехнических мероприятий по уходу за культурами *S. viminalis*.

Литература

1. Анциферов Г.И. Ива. М.: Лесная промышленность, 1984. 101 с.
2. Афонин А.А. Хронобиологические аспекты оптимизации пестицидной нагрузки в насаждениях ивы корзиночной (*Salix viminalis* L.) интенсивного типа // Вестник Нижневартковского государственного университета. 2019. №2. С. 43–50. <https://doi.org/10.36906/2311-4444/19-2/06>
3. Афонин А.А. Сезонная динамика нарастания побегов ивы корзиночной (*Salix viminalis*) // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2019. №4 (28). С. 26–34. <https://doi.org/10.21685/2307-9150-2019-4-3>
4. Афонин А.А. Поливариантность развития побегов *Salix viminalis* на фоне избыточного атмосферного увлажнения // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2020. №4 (32). С.44–53. <https://doi.org/10.21685/2307-9150-2020-4-5>
5. Васильев С.Н. Шевалдин В.Т. Гармонический анализ: учебное пособие. Екатеринбург: Издательство Уральского университета, 2014. 80 с.
6. Гомилевский В.И. Культура ивы и корзиночное производство. СПб.: Книгоизд-во П.П. Сойкина, 1907. 41 с.
7. Ежов С.Н. Основные концепции биоритмологии // Вестник ТГЭУ. 2008. №2. С.104–121.
8. Керн Э. Э. Ива, ее значение, разведение и употребление. 4-е изд., вновь перераб. Петроград: Тип. Минва Путей Сообщения, 1915. 134 с.

9. Клименко З.К., Зыкова В.К. Биологические особенности культивирования садовых роз для вертикального озеленения на Южном берегу Крыма // Бюллетень Никитского ботанического сада. 2018. Вып. 126. С. 31–36. <https://doi.org/10.25684/NBG.boolt.126.2018.04>
10. Лакин Г.Ф. Биометрия. Учебное пособие для биол. спец. вузов, 4-е изд., перераб. и доп. М.: Высшая школа, 1990. 352 с.
11. Berlin S., Trybush S.O., Fogelqvist J., ... Hanley S.J. Genetic diversity, population structure and phenotypic variation in European *Salix viminalis* L. (Salicaceae) // Tree Genetics & Genomes. 2014. Vol. 10. №6. P. 1595-1610. <https://doi.org/10.1007/s11295-014-0782-5>
12. Dieterich B., Martin P. Influence of planting depth and orientation on sprouting of willow cuttings // Aspects of Applied Biology. 2008. Vol. 90. P. 233-238.
13. Edelfeldt S., Lundkvist A., Forkman J., Verwijst T. Effects of cutting length, orientation and planting depth on early willow shoot establishment // BioEnergy Research. 2015. Vol. 8. P. 796–806. <https://doi.org/10.1007/s12155-014-9560-3>
14. Fogelqvist J., Verkhozina A.V., Katyshev A.I. ... Berlin S. Genetic and morphological evidence for introgression between three species of willows // BMC Evolutionary Biology. 2015. Vol. 15. №1. A.n. 193. <https://doi.org/10.1186/s12862-015-0461-7>
15. Fuchylo Ya.D., Zelinskyi B.V. Features of the growth of domestic varieties of *Salix viminalis* in the energy plantations on peat bog soils of Kyiv Polissia // Plant varieties studying and protection. 2019. Vol. 15. №4. P. 410-416. (in Ukrainian). <https://doi.org/10.21498/2518-1017.15.4.2019.188661>
16. Ghelardini L., Berlin S., Weih M., ... Rönnberg-Wästljung A.C. Genetic architecture of spring and autumn phenology in *Salix* // BMC Plant Biology. 2014. Vol.14. №1. A.n.31. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-14-31>
17. Hammer D., Kayser A., Keller C. Phytoextraction of Cd and Zn with *Salix viminalis* in field trials // Soil Use & Management. 2003. Vol.19. №3. P. 187–192.
18. Hoeber S., Arranz C., Nordh N.E., ... Weih M. Genotype identity has a more important influence than genotype diversity on shoot biomass productivity in willow short rotation coppices // GCB Bioenergy. 2018. V.10. P. 534-547. <https://doi.org/10.1111/gcbb.12521>
19. Ilnicka A., Roszek K., Olejniczak A., Komoszynski M., Lukaszewicz J.P. Biologically active constituents from *Salix viminalis* bio-oil and their protective activity against hydrogen peroxide-induced oxidative stress in chinese hamster ovary cells // Applied Biochemistry and Biotechnology. 2014. Vol. 174. №6. P. 2153–2161. <https://doi.org/10.1007/s12010-014-1171-0>
20. Jama A., Nowak W. Willow (*Salix viminalis* L.) in purifying sewage sludge treated soils // Polish Journal of Agronomy. 2012. Vol. 9. P. 3–6.
21. Kuzovkina Y., Volk T. The characterization of willow (*Salix* L.) varieties for use in ecological engineering applications: Co-ordination of structure, function and autecology // Ecological Engineering. 2009. Vol. 35. №8. P. 1178–1189. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2009.03.010>
22. Lloyd D. Oscillations, Synchrony and Deterministic Chaos. In: Progress in Botany, Lüttge U. et al. (eds). 2009. Vol. 70, P. 69–92. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-540-68421-3_4
23. Lüttge U., Hertel B. Diurnal and annual rhythms in trees // Trees. 2009. Vol. 23. A.n.683. <https://doi.org/10.1007/s00468-009-0324-1>
24. McIvor I., Desrochers V. Tree willow root growth in sediments varying in texture // Forests. 2019. Vol. 10. A.n.517. <https://doi.org/10.3390/f10060517>
25. Mikhalevskaya O.B. Growth rhythms at different stages of shoot morphogenesis in woody plants // Russian Journal of Developmental Biology. 2008. Vol. 39. №2. P. 65-72.
26. Mleczek M., Rutkowski P., Rissmann I., ... Stachowiak A. Biomass productivity and phytoremediation potential of *Salix alba* and *Salix viminalis* // Biomass Bioenergy. 2010. Vol. 34. №9. P. 1410–1418. <https://doi.org/10.1016/j.biombioe.2010.04.012>
27. Németh A.V., Dudits D., Molnár-Láng M., Linc G. Molecular cytogenetic characterisation of *Salix viminalis* L. using repetitive DNA sequences // Journal of Applied Genetics. 2013. Vol. 54. P. 265-269. <https://doi.org/10.1007/s13353-013-0153-1>
28. Pezeshki S.R., Anderson P.H., Shields F.D. Effects of soil moisture regimes on growth and survival of black willow (*Salix nigra*) posts (cuttings) // Wetlands. 1998. Vol. 8. P. 460–470. <https://doi.org/10.1007/BF03161538>
29. Schaff S., Pezeshki S., Shields F. Effects of soil conditions on survival and growth of black willow cuttings // Environmental Management. 2003. Vol. 31. P. 748–763. <https://doi.org/10.1007/s00267-002-2909-y>
30. Skvortsov A. K. Willows of Russia and adjacent countries (Translated by N. Kadis, 1999) // Joensuu University, Finland. 1999.
31. Stolarski M.J., Niksa D., Krzyżaniak M., Tworowski J., Szczukowski S. Willow productivity from small- and large-scale experimental plantations in Poland from 2000 to 2017 // Renewable and Sustainable Energy Reviews. 2019. Vol. 101. P. 461-475. <https://doi.org/10.1016/j.rser.2018.11.034>
33. Sulima P., Przyborowski J.A., Kuszewska A., ... Irzykowski W. Identification of Quantitative Trait Loci Conditioning the Main Biomass Yield Components and Resistance to *Melampsora* spp. in *Salix viminalis* × *Salix schwerinii* Hybrids // International Journal of Molecular Sciences. 2017. Vol. 18. №3. A.n.677. <https://doi.org/10.3390/ijms18030677>

33. The Angiosperm Phylogeny Group. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV // *Botanical Journal of the Linnean Society*. 2016. Vol. 181. №1. P. 1–20. <https://doi.org/10.1111/boj.12385>
34. Vigl F., Rewald B. Size matters? – The diverging influence of cutting length on growth and allometry of two Salicaceae clones // *Biomass and Bioenergy*. 2014. Vol. 60. P. 130–136. <https://doi.org/10.1016/j.biombioe.2013.11.020>
35. Weih M., Glynn C., Baum C. Willow short-rotation coppice as model system for exploring ecological theory on biodiversity–ecosystem function // *Diversity*. 2019. Vol. 11. A.n.125. <https://doi.org/10.3390/d11080125>
36. Welc M., Lundkvist A., Verwijst T. Effects of cutting phenology (non-dormant versus dormant) on early growth performance of three willow clones grown under different weed treatments and planting dates // *BioEnergy Research*. 2017. Vol. 10. P. 1094–1104. <https://doi.org/10.1007/s12155-017-9871-2>
37. Zhu Y., Wang G., Li R. Seasonal Dynamics of Water Use Strategy of Two *Salix* Shrubs in Alpine Sandy Land, Tibetan Plateau // *PLoS ONE*. 2016. Vol. 11. №5. e0156586. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0156586>

References

- Anciferov, G.I. (1984). Willow. Moscow, Lesnaya promyshlennost'. 101. (in Russ.).
- Afonin, A.A. (2019). Chronobiological aspects of pesticide load optimization in *Salix viminalis* L. plantings of intensive type. *Bulletin of Nizhnevartovsk State University*, 2, 43-50. (in Russ.). <https://doi.org/10.36906/2311-4444/19-2/06>
- Afonin, A.A. (2019). Seasonal dynamics of basket willow shoots growth (*Salix viminalis*). *University proceedings. Volga region. Natural sciences*, 4, 28, 26-34. (in Russ.). <https://doi.org/10.21685/2307-9150-2019-4-3>
- Afonin, A.A. (2020). Polyvariance of *Salix viminalis* shoots development against the background of excessive atmospheric moisture. *University proceedings. Volga region. Natural sciences*, 4, 28, 44-53 (in Russ.). <https://doi.org/10.21685/2307-9150-2020-4-5>
- Vasil'ev, S.N. & Shevaldin, V.T. (2014). Harmonic analysis: textbook. Ekaterinburg, Izdatel'stvo Ural'skogo universiteta. 80. (in Russ.).
- Gomilevskij, V.I. (1907). The culture of willow and basket manufacturing. St. Petersburg, Knigoizd-vo P.P. Sojkina. 41. (in Russ.).
- Ezhov, S.N. (2008). Basic concepts of biorhythmology. *Vestnik TGEU*, 2, 104–121. (in Russ.).
- Kern, E.E. (1915). Willow, its meaning, breeding and consumption. Petrograd. (in Russ.).
- Klimenko, Z.K., & Zykova, V.K. (2018). Biological peculiarities of garden rose's cultivation for vertical gardening on the South coast of the Crimea. *Bulletin of the State Nikitsky Botanical Gardens*, 126, 31–36. (in Russ.). <https://doi.org/10.25684/NBG.boolt.126.2018.04>
- Lakin, G.F. (1990). Biometry. Uchebnoe posobie dlya 21ret. spec. vuzov. Moscow. (in Russ.).
- Berlin, S., Trybush, S.O., Fogelqvist, J., ...& Hanley, S.J. (2014). Genetic diversity, population structure and phenotypic variation in European *Salix viminalis* L. (Salicaceae). *Tree Genetics & Genomes*, 10, 6, 1595-1610. <https://doi.org/10.1007/s11295-014-0782-5>
- Dieterich, B., & Martin, P. (2008). Influence of planting depth and orientation on sprouting of willow cuttings. *Aspects of Applied Biology*, 90, 233-238.
- Edelfeldt, S., Lundkvist, A., Forkman, J., & Verwijst, T. (2015). Effects of cutting length, orientation and planting depth on early willow shoot establishment. *BioEnergy Research*, 8, 796–806. <https://doi.org/10.1007/s12155-014-9560-3>
- Fogelqvist, J., Verkhozina, A.V., Katyshev, A.I. ... & 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>
- Fuchylo, Ya.D., & Zelinskyi, B.V. (2019). Features of the growth of domestic varieties of *Salix viminalis* in the energy plantations on peat bog soils of Kyiv Polissia. *Plant varieties studying and protection*, 15, 4, 410-416. (in Ukrainian). <https://doi.org/10.21498/2518-1017.15.4.2019.188661>
- Ghelardini, L., Berlin, S., Weih, M., ... & Rönnberg-Wästljung, A.C. (2014). Genetic architecture of spring and autumn phenology in *Salix*. *BMC Plant Biology*, 14, 1, 31. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-14-31>
- Hammer, D., Kayser, A., & Keller, C. (2003). Phytoextraction of Cd and Zn with *Salix viminalis* in field trials. *Soil Use & Management*, 19, 3, P. 187–192.
- Hoeber, S., Arranz, C., Nordh, N.E., ... & Weih M. (2018). Genotype identity has a more important influence than genotype diversity on shoot biomass productivity in willow short rotation coppices. *GCB Bioenergy*, 10, 534-547. <https://doi.org/10.1111/gcbb.12521>
- Ilnicka, A., Roszek, K., Olejniczak, A., Komoszynski, M., & Lukaszewicz, J.P. (2014). Biologically active constituents from *Salix viminalis* bio-oil and their protective activity against hydrogen peroxide-induced oxidative stress in Chinese hamster ovary cells. *Applied Biochemistry and Biotechnology*, 174, 6, 2153–2161. <https://doi.org/10.1007/s12010-014-1171-0>
- Jama, A., & Nowak, W. (2012). Willow (*Salix viminalis* L.) in purifying sewage sludge treated soils. *Polish Journal of Agronomy*, 9, 3–6.

21. Kuzovkina, Y., Volk, T. (2009). The characterization of willow (*Salix* L.) varieties for use in ecological engineering applications: Co-ordination of structure, function and autecology. *Ecological Engineering*, 35, 8, 1178–1189. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2009.03.010>
22. Lloyd, D. (2009). Oscillations, Synchrony and Deterministic Chaos. In: *Progress in Botany*, Lüttge U. et al. (eds). 70, 69–92. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-540-68421-3_4
23. Lüttge, U., & Hertel, B. (2009). Diurnal and annual rhythms in trees. *Trees*, 23, 683. <https://doi.org/10.1007/s00468-009-0324-1>
24. McIvor, I. & Desrochers, V. (2019). Tree willow root growth in sediments varying in texture. *Forests*, 10, 517. <https://doi.org/10.3390/f10060517>
25. Mikhalevskaya, O.B. (2008). Growth rhythms at different stages of shoot morphogenesis in woody plants. *Russian Journal of Developmental Biology*, 39, 2, 65-72.
26. Mleczek, M., Rutkowski, P., Rissmann, I., ... & Stachowiak, A. (2010). Biomass productivity and phytoremediation potential of *Salix alba* and *Salix viminalis*. *Biomass Bioenergy*, 34, 9, 1410–1418. <https://doi.org/10.1016/j.biombioe.2010.04.012>
27. Németh, A.V., Dudits, D., Molnár-Láng, M., & Linc, G. (2013). Molecular cytogenetic characterisation of *Salix viminalis* L. using repetitive DNA sequences. *Journal of Applied Genetics*, 54, 265-269. <https://doi.org/10.1007/s13353-013-0153-1>
28. Pezeshki, S.R., Anderson, P.H., & Shields, F.D. (1998). Effects of soil moisture regimes on growth and survival of black willow (*Salix nigra*) posts (cuttings). *Wetlands*, 18, 460–470. <https://doi.org/10.1007/BF03161538>
29. Schaff, S., Pezeshki, S., & Shields, F. (2003). Effects of soil conditions on survival and growth of black willow cuttings. *Environmental Management*, 31, 748–763. <https://doi.org/10.1007/s00267-002-2909-y>
30. Skvortsov, A. K. (1999). Willows of Russia and adjacent countries (Translated by N. Kadis, 1999). *Joensuu University, Finland*.
31. Stolarski, M.J., Niksa, D., Krzyżaniak, M., Tworkowski, J., & Szczukowski, S. (2019). Willow productivity from small- and large-scale experimental plantations in Poland from 2000 to 2017. *Renewable and Sustainable Energy Reviews*, 101, 461-475. <https://doi.org/10.1016/j.rser.2018.11.034>
32. Sulima, P., Przyborowski, J.A., Kuszewska, A., ... & Irzykowski, W. (2017). Identification of Quantitative Trait Loci Conditioning the Main Biomass Yield Components and Resistance to *Melampsora* spp. in *Salix viminalis* × *Salix schwerinii* Hybrids. *International Journal of Molecular Sciences*, 18, 3, 677. <https://doi.org/10.3390/ijms18030677>
33. The Angiosperm Phylogeny Group. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV (2016). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 181, 1, 1–20. <https://doi.org/10.1111/boj.12385>
34. Vigl, F., & Rewald, B. (2014). Size matters? – The diverging influence of cutting length on growth and allometry of two Salicaceae clones. *Biomass and Bioenergy*, 60, 130–136. <https://doi.org/10.1016/j.biombioe.2013.11.020>
35. Weih, M., Glynn, C., & Baum, C. (2019). Willow short-rotation coppice as model system for exploring ecological theory on biodiversity–ecosystem function. *Diversity*, 11, 125. <https://doi.org/10.3390/d11080125>
36. Welc, M., Lundkvist, A., & Verwijst, T. (2017). Effects of cutting phenology (non-dormant versus dormant) on early growth performance of three willow clones grown under different weed treatments and planting dates. *BioEnergy Research*, 10, 1094–1104. <https://doi.org/10.1007/s12155-017-9871-2>
37. Zhu, Y., Wang, G., & Li, R. (2016). Seasonal Dynamics of Water Use Strategy of Two *Salix* Shrubs in Alpine Sandy Land, Tibetan Plateau. *PLoS ONE*, 11, 5, e0156586. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0156586>

Афонин А.А. Инфрадианные ритмы суточного прироста побегов в клонах *Salix viminalis* (Salicaceae) // Вестник Нижневартковского государственного университета. 2021. № 2(54). С. 12–22. <https://doi.org/10.36906/2311-4444/21-2/02>

Afonin, A.A. (2021). Infradian Rhythms of Daily Shoot Increment in *Salix viminalis* (Salicaceae) Clones. *Bulletin of Nizhnevartovsk State University*. (2(54)). 12–22. (in Russ.). <https://doi.org/10.36906/2311-4444/21-2/02>

дата поступления: 25.01.2021

дата принятия: 03.03.2021