

**ДИНАМИКА НАРАСТАНИЯ ЛИДЕРНЫХ ПОБЕГОВ СЕЯНЦЕВ
ИВЫ ШЕРСТИСТОПОБЕГОВОЙ (*SALIX DASYCLADOS* WIMM.)**

А.А. Афонин, доктор сельскохозяйственных наук

Брянский государственный университет им. академика И.Г. Петровского

*Сформулированы проблемы таксономии ивы шерстистопобеговой (*Salix dasyclados* Wimm.). Предложены математические методы анализа динамики нарастания побегов (Δh). Описаны морфодинамические аттракторы на фазовой плоскости $[\Delta h, \Delta h']$. Установлено, что различия между побегами определяются ритмами их развития.*

Ключевые слова: *ива шерстистопобеговая, энергетические плантации, продуктивность, гибридизация, динамика развития.*

Ивы (*Salix* L.) – это широко известные листопадные энтомофильные фанерофиты с симподиальным типом нарастания побегов, очередным листорасположением, соцветиями сережчатого типа, сильно редуцированным околоцветником и мелкими семенами, снабженными пучком волосков [4, 6, 17, 27, 29, 35]. Знамениты высоким видовым разнообразием (к роду *Salix* относится 300–500 видов и таксонов видового ранга) и высоким уровнем внутривидовой изменчивости [27, 33].

Для рода *Salix* характерна полиплоидия: среди ив встречаются диплоиды ($2n=2x=38$), тетраплоиды ($2n=4x=76$), гексаплоиды ($2n=6x=114$), октоплоиды ($2n=8x=152$), декаплоиды ($2n=10x=190$) и даже додекаплоиды ($2n=12x=228$); реже обнаруживаются триплоиды ($2n=3x=57$); при этом основное число хромосом составляет $x=19$ [33]. Геном ив до сих пор не секвенирован, хотя исследования по геномике *Salix* становятся все более популярными. Известно, что содержание ДНК в клетках (1с) составляет 0,38–0,45 pg [42], что в 1,2–1,5 раза меньше, чем у тополей [43].

Ивы способны к спонтанной и искусственной гибридизации, причем успех гибридизации не всегда коррелирует с уровнем пloidности и положением в системе рода [3]. Во многих случаях у гибридов отмечается гетерозис: их продуктивность на 20–50% превосходит продуктивность родительских видов (подвидов) [40].

Особенности репродукции ив (двудомность, скороплодность, колоссальная семенная продуктивность и высокий радиус диссеминации, способность к межвидовой гибридизации) дают возможность использовать их в качестве модельного популяционно-генетического объекта. В частности, искусственные ивняки с запрограммированной динамикой их структуры могут использоваться для моделирования устойчивости лесных сообществ в условиях конкуренции между близкими видами, исследования протокооперативных отношений в ценозах, для изучения эволюционной устойчивости родственных видов и закономерностей формирования метагенофондов [7, 9, 14].

Практическое значение многих видов рода *Salix* определяется их высокой продуктивностью (по общей биомассе), свойством формировать прут, пригодный для различных видов плетения, а также некоторыми биологическими особенностями, в частности, способностью к аутовегетативному размножению черенками, что позволяет сохранять клоны (генотипы, биотипы) с хозяйственно ценными признаками. Ивы широко используются при создании противозерозионных, водорегулирующих, биоремедиационных, медоносных, кормовых, рекреационно-декоративных насаждений и культур плантационного типа для получения прута, строевой и мелкоподелочной древесины, коры и древесного сырья [1, 25, 28, 31, 37]. В последние десятилетия ивы рассматриваются как энергетическая культура второго поколения – источник биомассы для нужд биоэнергетики [30, 38, 39, 40, 44].

Однако для культивирования используется только незначительное число видов ив; как правило, это неприхотливые, легко черенкующиеся, быстрорастущие кустарники (реже – деревья). В странах Восточной Европы

наиболее популярны *S. alba* L., *S. caprea* L., *S. dasyclados* Wimm., *S. triandra* L., *S. viminalis* L. [38, 44]. Все эти виды используются в защитном лесоразведении, часть (*S. dasyclados*, *S. triandra*, *S. viminalis*) – для создания прутьяных и энергетических плантаций, часть (*S. alba*, в меньшей степени – *S. dasyclados*, *S. viminalis* и *S. caprea*) – как декоративные; относительно высокой медоносной ценностью обладает лишь *S. alba*.

Таким образом, видовой потенциал ив, применимых в плантационном выращивании, не так уж и велик. Поэтому для получения новых форм с определенными хозяйственно-ценными признаками широко используется высокий уровень внутривидового разнообразия ив и их способность к межвидовой гибридизации [28, 40, 42, 45].

Высокая продуктивность – это один из важнейших хозяйственно-ценных показателей видов ив. К наиболее продуктивным ивам Восточной Европы относится ива шерстистопобеговая [22, 40].

Ива шерстистопобеговая (*S. dasyclados*) – это крупный быстрорастущий кустарник, реже дерево. Легко черенкуется. Порослевые побеги прутьевидные, очень мощные. Цветет очень рано, сразу после установления положительных ночных температур. Сережки на очень короткой ножке. Прицветные чешуи двухцветные – у основания зеленоватые, на вершине темно-бурые (почти черные); острые; опушены длинными волосками. Диссеминация наблюдается в конце весны. Семена крупные (длина > 1 мм). Годичные побеги сероватые или буроватые, часто двухцветные. Стебель и почки сильно опушены очень короткими волосками с примесью длинных спутанных волосков. Многолетние ветви (стволики) темно-буро-серые. Валики на обнаженной древесине обычно редкие, длиной в несколько миллиметров, иногда длинные – 20–30 мм и более. Листовые пластинки крупные, широколанцетовидные, длиной 70–105 (40–140) мм при ширине 20–30 (15–35) мм. Край листа цельный, слегка волнистый, редко железисто-зубчатый (мелко-железисто-зубчатый), слегка подвернут на нижнюю сторону. Листовые пластинки опушены отстоящими короткими волосками: сверху очень редко, снизу – более густо; иногда снизу серебристо-

белые или тускло-войлочные. Прилистники очень крупные (до 10 мм и более), серповидные, по краю пильчатые, часто лопастные; долго сохраняющиеся. Генеративные почки яйцевидно-конические, вальковатые. Зимой почечные чешуи мертвые. Вегетативные почки длиной до 4–5 (7) мм при ширине 2–3 мм и высоте 1–2 мм. Кора содержит 7–13 % таннидов, используется как источник дубильного сырья. Прутья идут на обручи и на грубое плетение. Растет быстро, используется для закрепления берегов. Листья поедаются дикими животными, идут на корм скоту. Некоторые формы декоративны и рекомендуются для озеленения [4, 6, 16, 17, 21, 27, 28, 37].

За рубежом ива шерстистопобеговая используется для получения биомассы на плантациях [36, 38, 40, 41, 45]. В южных регионах России на богатых почвах в плантационных культурах она обеспечивает свыше 10 т/га×год абсолютно сухого прута (энергоёмкость более 150 ГДж/га×год), что на 30–40 % больше продуктивности ив корзиночной (*S. viminalis*) и трехтычинковой (*S. triandra*) – популярных прутьяных видов [22]. Однако широкое использование ивы шерстистопобеговой лимитируется целым рядом факторов.

Прежде всего, остается неясным ее таксономический статус. Обычно ива шерстистопобеговая рассматривается как самостоятельный вид *S. dasyclados* Wimm. 1849 секции *Vimen* Dum. 1825 (*Viminella* Ser. 1824) с широким ареалом евроазиатского бореального типа [27]. Однако М.И. Назаров [24] описал азиатские (сибирские) виды ив (*S. burjatica* Nas., *S. jacutica* Nas.), близкие к европейской *S. dasyclados*. В дальнейшем эти таксоны стали рассматриваться как подвиды *S. dasyclados*. В настоящее время существует точка зрения [34], согласно которой иву шерстистопобеговую следует называть *S. gmelinii* Pall. 1789 – ивой Гмелина (хотя в классической саликологии принято считать, что *S. gmelinii* – это синоним ивы корзиночной, или прутьяной – *S. viminalis*). В этом случае названия *S. dasyclados* Wimm., *S. burjatica* Nas., *S. jacutica* Nas. становятся избыточными.

В то же время многие исследователи [19, 32, 41] считают, что «ива шерстистопобеговая» – это сборное название для обозначения гибридов на основе ивы корзиночной, или прутовидной (в частности, гибридов *S. viminalis* × *S. cinerea*), и тогда рассматриваемый таксон следует обозначать как *S.* × *dasyclados*.

Против представления о том, что все ныне известные особи *S. dasyclados* являются гибридами, на наш взгляд, свидетельствуют данные геномики. Обычно *S. dasyclados* рассматривается как гексаплоид ($2n=6x=114$). В качестве объекта сравнения используется ива корзиночная, или прутовидная (*S. viminalis*), которая считается диплоидом ($2n=2x=38$). Однако содержание ДНК в клетках *S. dasyclados* не в 3 раза выше, чем у *S. viminalis*, а всего в 2,7 [42]. Тогда, если *S. dasyclados* и является гибридом, то гибридизация предковых таксонов произошла в эволюционно отдаленные времена. Поэтому, сравнивая современные виды – *S. viminalis*, *S. cinerea* и *S. dasyclados*, можно лишь предположить, что они имели последних общих предков. Филогенетическое родство *S. dasyclados* и *S. viminalis* подтверждается тем фактом, что, несмотря на различный уровень пloidности, они скрещиваются между собой с образованием тетраплоидных гибридов, например, *S.* × *stipularis* [27, 35, 42, 45].

Ранее [5] нами было выдвинута гипотеза, согласно которой под названием «*S. dasyclados*» скрываются разные таксоны видового ранга: например, ряд (series) из викарирующих видов-близнецов или комбинации из «чистых видов» и фенотипически сходных гибридов (криптогибридов). Данное предположение было основано на результатах палинометрического анализа, основанного на измерении длины пыльцевых зерен (L_{PG}), отражающей изменчивость числа хромосом. В пойменной ценопопуляции *S. dasyclados* L_{PG} составила $34,13 \pm 0,103$ мкм (число изученных особей $N=8$, число измеренных пыльцевых зерен $n=350$), а в водораздельной – $L_{PG}=32,06 \pm 0,101$ мкм ($N=7$, $n=353$) ($t=9,97$, $P<0,001$), что ближе к длине пыльцевых зерен *S. cinerea* ($L_{PG}=31,29 \pm 0,058$ мкм; $N=24$, $n=1140$).

Поскольку обсуждаемые взгляды на таксономическое положение ивы шерстистопобеговой остаются дискуссионными, в дальнейшем рассматриваемый таксон мы будем именовать *Salix dasyclados* (ива шерстистопобеговая).

Другим фактором, препятствующим широкому использованию ивы шерстистопобеговой, является ее повышенная требовательность к плодородию почв и достаточному увлажнению [21, 36, 38]. Она произрастает на сырых почвах, в понижениях центральной и прирусловой поймы; вне поймы обычна на сырых водораздельных лугах, но отсутствует на болотах с избыточно застойным увлажнением. В Восточной Европе на севере доходит до Белого моря, южная граница проходит в Верхне-Днепровском районе [6, 27]. Популяции *S. dasyclados* на территории Брянского лесного массива (БЛМ) следует отнести к краевым, или периферическим. В таких малочисленных популяциях уровень аллельного разнообразия может быть снижен за счет дрейфа генов, но в них повышаются шансы на выщепление редких рецессивных признаков.

В последние 10 лет интерес к ивам как источникам сырья для нужд биоэнергетики заметно снизился по целому ряду причин [15, 36]. На наш взгляд, одной из главных причин нежелания создавать энергетические ивовые плантации является нестабильность их урожайности, причем фактическая средняя урожайность значительно ниже максимальной биологической продуктивности. В то же время известно [39], что стабильный урожай биомассы может быть обеспечен путем создания поликлональных насаждений. По нашему мнению [2, 9, 13], наиболее полное использование климатических ресурсов может быть достигнуто путем создания композиций из клонов с разными ритмами развития. Перспективность данного подхода была обоснована в работах Н.П. Кренке [20] и других исследователей [23].

Ранее [10, 11, 12] нами было показано, что в природных популяциях *S. dasyclados* существуют межпобеговые различия по ритмам изменения ширины листовой пластинки. При этом каждая особь характеризуется

определенными комбинациями побегов с разными ритмами развития. Однако в этих исследованиях не удалось исключить влияния возраста исследованных особей, а также неоднородности эдафо-фитоценологических условий.

Цель исследования. Выявить разнообразие типов динамики нарастания лидерных побегов ивы шерстистопобеговой (*S. dasyclados*) на относительно выровненном одновозрастном материале, выращенном в однородных эдафо-фитоценологических условиях.

Материалы и методы исследования. Исходный материал для данного исследования собирался в зеленой зоне г. Брянска в центральной пойме р. Десны (на территории Снежетьско-Деснянского низменного (долинно-речного) ландшафта БЛМ), в пределах ассоциации *Salicetum triandro-viminalis*, с центром в точке с координатами 34,371874° в.д., 53, 220569° с.ш.

Указанный район характеризуется умеренно континентальным климатом. Среднегодовая температура +5,5°C, средняя многолетняя температура января -8...-9°C, средняя многолетняя температура июля +18...+19°C. Средняя продолжительность периода активной вегетации (со среднесуточными температурами свыше +10°C) – 140–150 дней (приблизительно с 1 мая по 20 сентября). На широте г. Брянска поступление суммарной солнечной радиации (на горизонтальную поверхность при безоблачном небе) за этот период составляет примерно 3300 МДж/м² (33 тыс. ГДж/га), сумма активных температур – 2200–2400 град×сут. Среднее многолетнее количество осадков – 580 (550–600) мм/год, за период активной вегетации – 380 мм. Гидротермический коэффициент за этот период ~15–17 мм/град×100.

Семена с трех типичных особей ивы шерстистопобеговой собирались 20.05.2001. Все выращенные сеянцы обладали типичными видовыми признаками *S. dasyclados*. Из трех семей была сохранена одна – *da01*. Сеянцы были высажены в открытый грунт в салицетуме Брянского государственного университета (серые лесные почвы на лессовидном суглинке с меловыми подстилающими породами; ТЛУ – D₃). Ряд сеянцев был расчеренкован. Первоначальные попытки получения семян полноценных сеянцев от пестичных

особей (ортет и рамет) данной семьи оказались безуспешными. Однако весной 2009 г. от одной из рамет высокопродуктивного пестичного клона *da01-7* после свободного опыления было получено небольшое количество семян. Не исключено, что полученные сеянцы имеют гибридное происхождение. Все выращенные сеянцы обладали типичными чертами *S. dasyclados*, хотя известно [28], что при межвидовой гибридизации у ив в первом же поколении наблюдается расщепление по множеству морфологических признаков. Возможно, что полученные семена образовались в результате апомиксиса. Поэтому до проведения палинометрического анализа и анализа по потомству полученный материал мы будем именовать «сеянцы *S. dasyclados*».

Весной 2010 г. сохранившиеся сеянцы были высажены в салицетум по треугольной схеме с расстоянием между смежными особями в 2 м.

Окончательный материал для данного исследования был собран в 2011 г. Вегетационный период 2011 г. в целом был благоприятен для роста ив. Сумма активных температур (выше $+10^{\circ}\text{C}$) в мае-августе составила 2230 град \times сут, количество выпавших осадков – 440 мм, средний гидротермический коэффициент – 20,8 мм/град \times 100. В то же время, упомянутый сезон характеризовался определенными аномалиями в динамике температур и осадков. Начало вегетационного сезона отличалось относительно теплым (с некоторым похолоданием в отдельные дни) и дождливым маем и теплым сухим июнем. В мае средняя температура составила $14,7^{\circ}\text{C}$ (против средней многолетней нормы $13,7^{\circ}\text{C}$), а осадков выпало 69 мм (в 1,5 раза больше средней многолетней нормы 45 мм). В результате был создан запас влаги в почве. Средняя температура июня составила $19,0^{\circ}\text{C}$ (против средней многолетней $16,7^{\circ}\text{C}$). Большая часть июня была относительно сухой (до 25 июня выпало 24,5 мм осадков при средней многолетней норме 80 мм), однако конец июня и первая декада июля сопровождались ливневыми дождями: за период с 25 июня по 9 июля выпало 187 мм осадков – больше двух среднемесячных норм июня–июля. Начало августа также было дождливым: за 4 дня выпало 68 мм осадков (среднемесячная норма). При этом дожди сопровождались снижением

температуры: среднесуточная температура за этот период составила 16,2°C (при среднемесечной 16,8°C). Столь необычное распределение осадков и, частично, температур позволило выявить индивидуальные реакции различных биотипов ив на сезонную динамику метеофакторов.

Для описания ритмов развития побегов на третьем году жизни сеянцев *S. dasyclados* в течение вегетационного периода 2011 г. каждые 5–6 дней (с 15.05 по 31.08) на каждом сеянце измеряли длину лидерного побега (h , см). Для выявления индивидуальных различий в динамике среднесуточного нарастания побегов по длине (Δh , см/сут) использовали ряды динамики:

$$\Delta h(t) = (h_{k+1} - h_{k-1}) / (t_{k+1} - t_{k-1}), \quad (1)$$

где Δh – вычисленный среднесуточный прирост по длине лидерного побега, k – порядковый номер наблюдения, t – порядковый день вегетационного периода (от среднемноголетней даты устойчивого перехода среднесуточных температур через +10°C – 1 мая).

В дальнейшем из анализа были исключены сеянцы, у которых в течение периода вегетации (30.05–10.06) наблюдалось отмирание верхушечной почки, а также сеянцы, явно отстающие в развитии. Результаты, полученные для сеянцев без видимых нарушений морфогенеза ($da1$, $da2$, $da3$, $da4$, $da7$), использовались для дальнейшей математической обработки.

Для первичного выявления различий в ритмах нарастания побегов использовался визуальный анализ рядов динамики $\Delta h = f(t)$, которые рассматривались как реализации случайных разрывных функций:

$$\Delta h(t) = \varphi(t) + U(t), \quad (2)$$

где $\varphi(t)$ – математические ожидания Δh при заданных значениях расчетного номера дня наблюдений (t), а $U(t)$ – случайные величины [18].

Математические ожидания случайных функций аппроксимировали с помощью полиномов 3–6-й степени:

$$\Delta h = a_6 \cdot t^6 + a_5 \cdot t^5 + a_4 \cdot t^4 + a_3 \cdot t^3 + a_2 \cdot t^2 + a_1 \cdot t + a_0, \quad (3)$$

где t – расчетный номер дня наблюдений, a – эмпирические коэффициенты.

Качественную адекватность полученных уравнений определяли с помощью коэффициентов аппроксимации R^2 ; степень полинома повышали до тех пор, пока R^2 не становилось больше 0,9.

Детализация различий в ритмах нарастания побегов осуществлялась с помощью фазовых портретов [26] на плоскости $[\Delta h, \Delta h']$, где $\Delta h'$ – первая производная полинома:

$$\Delta h' = 6 \cdot a_6 \cdot t^5 + 5 \cdot a_5 \cdot t^4 + 4 \cdot a_4 \cdot t^3 + 3 \cdot a_3 \cdot t^2 + 2 \cdot a_2 \cdot t + a_1. \quad (4)$$

Подробнее алгоритмы построения морфодинамических кривых и фазовых портретов однолетних побегов описаны нами ранее [2, 8, 10].

Результаты исследования. Фактическая динамика скорости нарастания лидерных побегов трехлетних сеянцев *S. dasyclados* показана на рис. 1. Средняя кривая нарастания (СР) двухвершинная: отчетливо выделяются раннелетний и позднелетний пики прироста, разделенные периодом относительного покоя. На этом основании мы разделили каждый побег на две части: проксимальную и дистальную. Дата среднего минимума прироста – 30.06.11 – совпадает с периодом ливневых дождей в конце июня – начале июля.

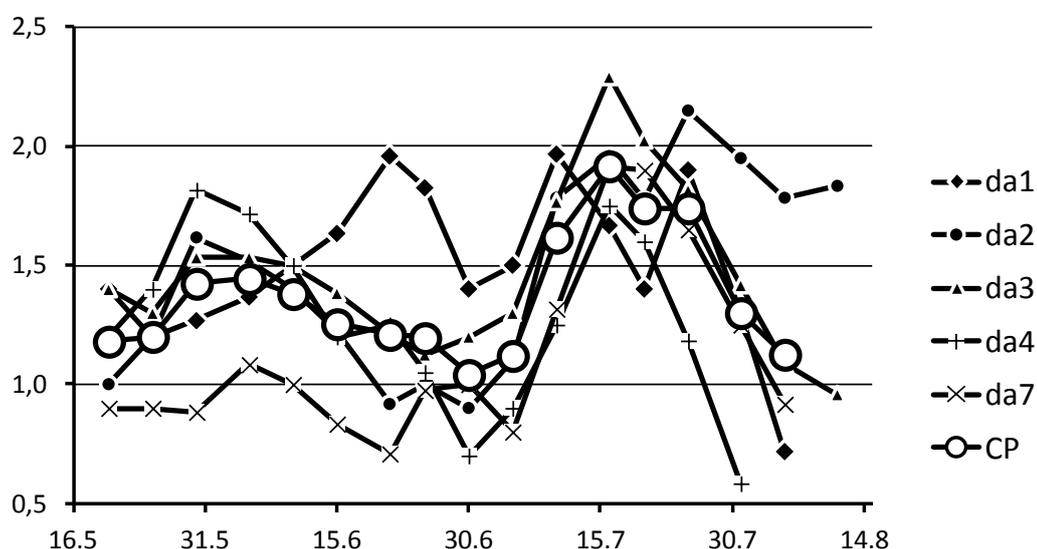


Рис. 1. Фактическая динамика скорости нарастания лидерных побегов трехлетних сеянцев *S. dasyclados*:

По оси абсцисс – дата, для которой вычислена средняя скорость нарастания побега; по оси ординат – средняя скорость нарастания побега Δh , см/сут; СР – среднее значение Δh .

Общий (сезонный), ранне- и позднелетний приросты у разных сеянцев различны (табл.).

**Общий, раннелетний и позднелетний прирост лидерных побегов
сеянцев *S. dasyclados***

Обозначения сеянцев	Общий прирост, см	Раннелетний прирост (проксимальная часть побега)		Позднелетний прирост (дистальная часть побега)	
		абс., см	отн., %	абс., см	отн., %
da 1	154	85	55,2	69	44,8
da 2	161	75	46,6	86	53,4
da 3	149	73	49,0	76	51,0
da 4	125	86	68,8	39	31,2
da 7	111	47	42,3	64	57,7
Среднее	140	73,2	52,4	66,8	47,6

Средние ранне- и позднелетний приросты приблизительно одинаковы, но раннелетний прирост определяется большей длительностью периода роста при меньшей среднесуточной скорости нарастания побегов (в среднем до 1,44 см/сут), а позднелетний – меньшей продолжительностью периода роста при большей скорости (в среднем до 1,92 см/сут).

В период раннелетнего прироста из общей массы выделяется два сеянца. Сеянец *da1* характеризуется смещением первого периода максимального прироста на более поздние сроки (когда у большинства сеянцев начинается затухание роста). Сеянец *da7* отличается низким раннелетним приростом и нестабильностью прироста в период относительного покоя.

Картина существенно меняется в период позднелетнего прироста. Большинство сеянцев прекращает активный рост к 10 августа (верхушечные почки переходят в состояние покоя). При этом сеянец *da4* перестал активно расти уже к началу августа. Однако сеянец *da2* сохранил высокую скорость нарастания лидерного побега до конца периода измерений.

Таким образом, визуальный анализ полученных рядов динамики дает возможность выявить особи, резко выделяющиеся из общей массы, но не позволяет сгруппировать оставшиеся особи по ритмам развития побегов. Для повышения разрешающей способности анализа был использован метод фазовых портретов. В этом случае динамика развития каждого побега описывается Δh – $\Delta h'$ -кривыми, параметрически заданными с помощью функции $\Delta h=f(t)$ и ее первой производной $\Delta h'$.

Полученные фазовые портреты изображены на рисунках 2–5 (по оси абсцисс – расчетная средняя скорость нарастания побега, см/сут (Δh); по оси ординат – первая производная расчетной скорости нарастания побега см/сут² ($\Delta h'$); увеличенными маркерами показаны начальные точки параметрически заданных кривых).

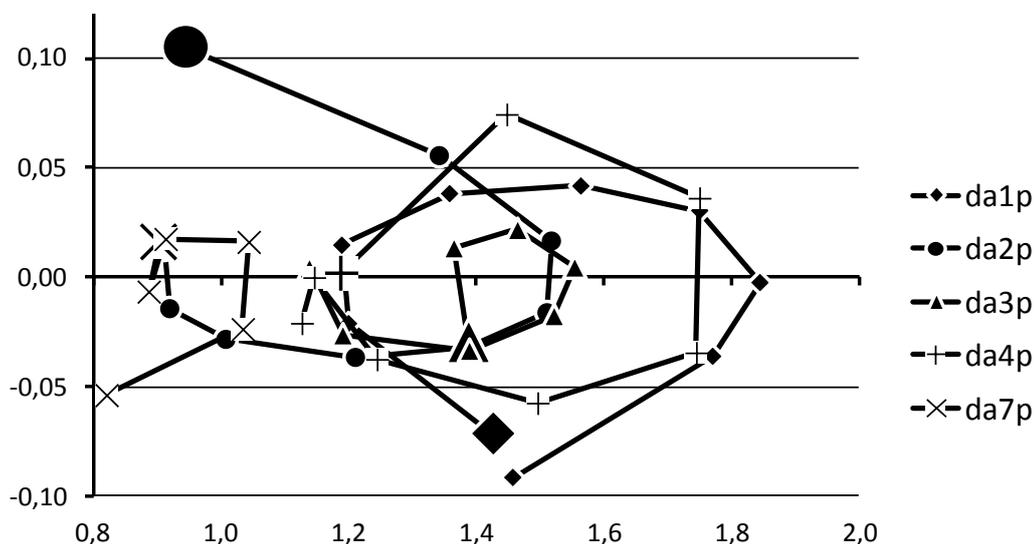


Рис. 2. Фазовые портреты проксимальной (р) части лидерных побегов трехлетних сеянцев *S. dasyclados* на фазовой плоскости [Δh , $\Delta h'$]

На рисунке 2 показаны фазовые портреты проксимальной части лидерных побегов сеянцев *S. dasyclados* на фазовой плоскости [Δh , $\Delta h'$]. Интересно, что Δh – $\Delta h'$ -кривые сеянцев *da2* и *da7*, морфодинамика которых, судя по рисунку 1, совершенно различна, образуют морфодинамические аттракторы с центром $\Delta h \sim 1,0$ см/сут при $\Delta h' = 0$. У остальных сеянцев Δh – $\Delta h'$ -кривые образуют аттракторы с центром $\Delta h \sim 1,45$ см/сут при $\Delta h' = 0$. Однако аттракторы сеянцев *da1* и *da4* представляют собой замкнутые циклы, а аттрактор сеянца *da3* – петлю с выходом в сторону уменьшения Δh . Таким образом, сеянец *da3* отличается меньшей амплитудой Δh и своеобразным выходом из замкнутого цикла.

Более сложная картина наблюдается при анализе Δh – $\Delta h'$ -кривых, характеризующих дистальную часть побегов (рис. 3). На первый взгляд, здесь выявляется только один аттрактор с центром $\Delta h \sim 1,3$ см/сут при $\Delta h' = 0$. Однако,

как показал детальный анализ, настоящие аттракторы в виде замкнутого цикла с центром $\Delta h \sim 1,5$ см/сут; $\Delta h' = 0$ образуют только сеянцы $da3$ и $da7$; эти аттракторы практически совпадают (рис. 4).

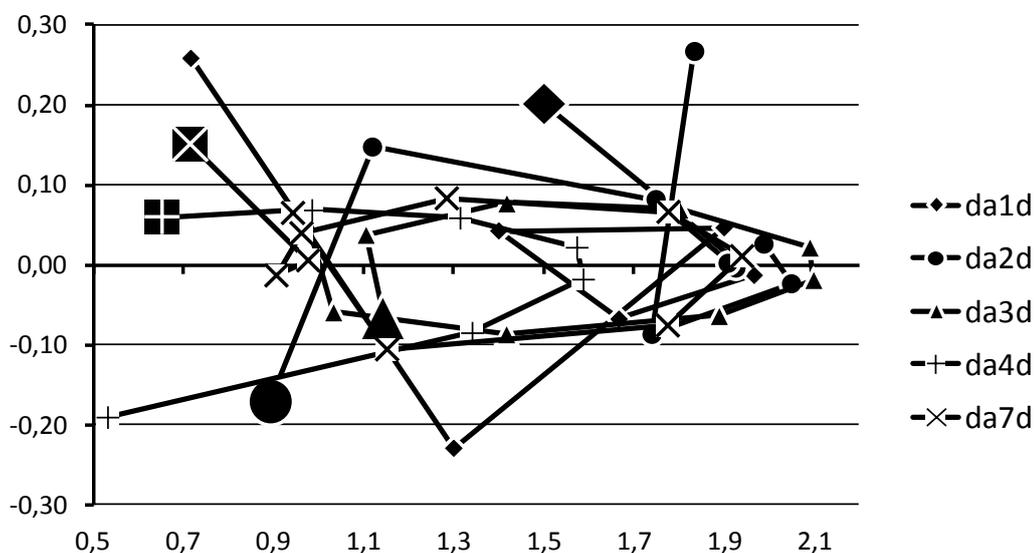


Рис. 3. Фазовые портреты дистальной (d) части лидерных побегов трехлетних сеянцев *S. dasyclados* на фазовой плоскости $[\Delta h, \Delta h']$

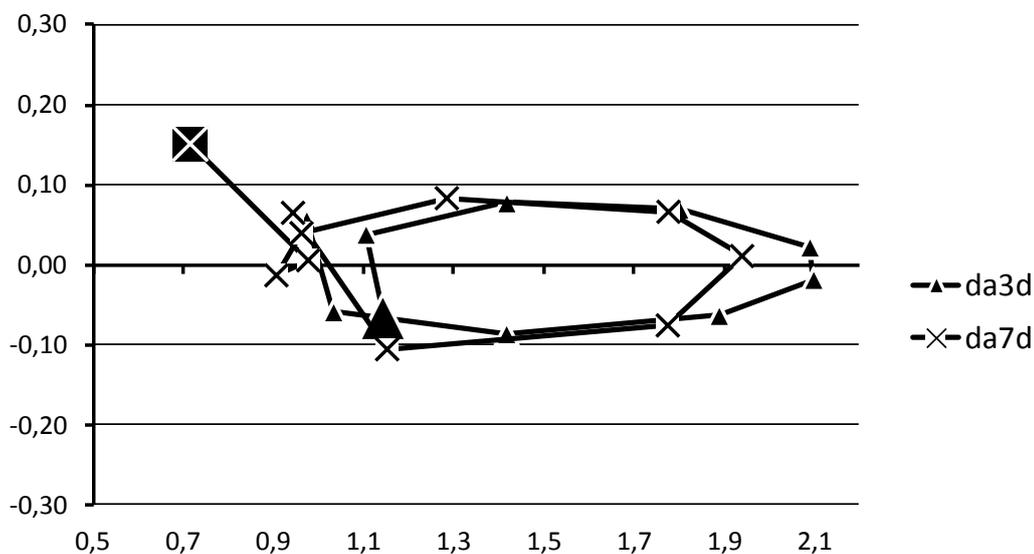


Рис. 4. Фазовые портреты дистальной (d) части лидерных побегов трехлетних сеянцев $da3$ и $da7$ на фазовой плоскости $[\Delta h, \Delta h']$

У сеянцев $da1$ и $da2$ $\Delta h - \Delta h'$ кривые резко изломаны в области $\Delta h \sim 1,4 - 2,0$ см/сут при $\Delta h' = 0$ (рис. 5). Это указывает на нестабильность развития во второй половине лета.

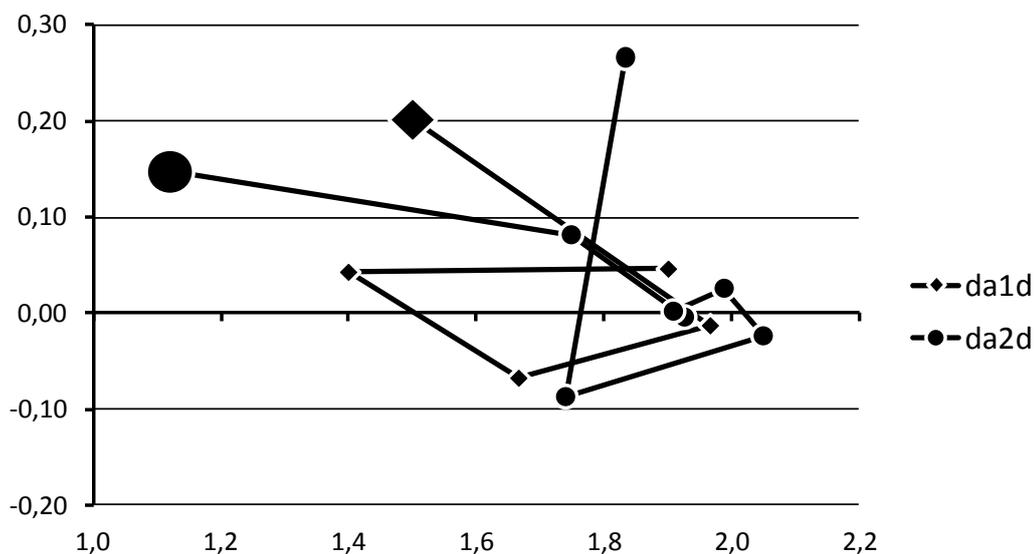


Рис. 5. Фазовые портреты дистальной (d) части лидерных побегов трехлетних сеянцев *da1* и *da2* на фазовой плоскости $[\Delta h, \Delta h']$

Сравнивая рис. 5 и рис. 1, можно заметить, что некоторое снижение скорости прироста побегов, а затем ее увеличение приходится на последнюю декаду июля, когда все остальные сеянцы постепенно снижают скорость среднесуточного прироста. У сеянца *da4* Δh – $\Delta h'$ -кривая дистальной части побега не образует аттрактор, что указывает на простой параболический характер изменения скорости прироста во второй половине лета. Не исключено, преждевременное прекращение развития лидерного побега связано с какими-либо скрытыми повреждениями всего растения.

Выводы. Результаты сравнительного анализа динамики нарастания лидерных побегов сеянцев ивы шерстистопобеговой (*S. dasyclados*) в описанных условиях и на описанном материале позволяет утверждать, что:

1. Однолетний цикл развития лидерных побегов сеянцев *S. dasyclados* включает два периода с максимальной скоростью среднесуточного прироста, разделенные периодом относительного летнего покоя.
2. Существуют индивидуальные реакции разных особей на изменение погодных условий (количества осадков и температуры).
3. На фазовой плоскости (расчетная средняя скорость нарастания побега – первая производная расчетной средней скорости нарастания побега) выявляются аттракторы в виде замкнутых циклов и петель.

4. Использование теории аттракторов позволяет повысить разрешающую способность морфогенетических методов и сгруппировать разные особи по типам развития побегов.

Выявленные различия в динамике нарастания побегов рекомендуется учитывать при проектировании устойчивых гетерогенных насаждений различного назначения.

Список литературы

1. Анциферов Г.И. Ива / Анциферов Г.И. – М. : Лесн. пром-сть, 1984. – 101 с.
2. Афонин А.А. Алгоритмы построения фазовых портретов однолетних побегов кустарниковых ив секции *Vimen* / А.А. Афонин, И.В. Кротикова // Рациональное использование ресурсного потенциала регионов России и сопредельных государств. – Брянск : Изд-во «Курсив», 2011. – С. 11–22. – http://afonin-59-bio.narod.ru/mvl/02_Afonin.pdf
3. Афонин А.А. Дифференциальная гибридизация ив Брянского лесного массива / А.А. Афонин // Лесоведение, экология и биоресурсы : материалы междунар. научно-производств. конф. [«Брянщина – родина отечественного и мирового высшего лесного образования»]. – Брянск : БГИТА, 2005. – С. 141–143.
4. Афонин А.А. Ивы Брянского лесного массива / Афонин А.А. – Брянск : Изд-во БГУ, 2003. – 237 с.
5. Афонин А.А. Изменчивость длины пыльцевых зерен аборигенных видов ив Брянского лесного массива / А.А. Афонин // ИВУЗ. Лесн. журн. – 2006. – № 5. – С. 25–34.
6. Афонин А.А. Изменчивость массовых видов ив Юго-Запада России: Теоретическая и прикладная саликология / Афонин А.А. – Saarbrücken : LAMBERT Academic Publishing, 2011. – 182 с.
7. Афонин А.А. Метагенофонд симпатрических популяций с различным уровнем репродуктивной изоляции: на примере ив (*Salix L.*) / А.А. Афонин,

Л.Н. Анищенко, Е.В. Борздыко, Н.В. Маркелова // Ежегодник НИИ фундаментальных и прикладных исследований за 2010 г. – Брянск : РИО Брянского государственного университета, 2010. – С. 77–86.

8. Афонин А.А. Метамерная изменчивость листьев ивы трехтычинковой / А.А. Афонин, Е.Н. Самошкин // Лесоведение. – 2006. – № 2. – С. 5–10.

9. Афонин А.А. Методологические принципы создания устойчивых высокопродуктивных насаждений ив (на примере автохтонных видов *Salix* Брянского лесного массива) / Афонин А.А. – Брянск : РИО Брянского гос. ун-та, 2005. – 146 с.

10. Афонин А.А. Морфодинамика однолетних побегов ивы шерстисто-побеговой и перспективы использования концепции морфодинамических аттракторов для оценки генетического потенциала природных популяций / А.А. Афонин, Л.Н. Анищенко // Стратегия устойчивого развития регионов России: Сб. материалов III Всеросс. научно-практ. конф. – Новосибирск : Изд-во НГТУ, 2010. – С. 125–132. – http://afonin-59-salix.narod.ru/das_attr.htm

11. Афонин А.А. Поливариантность морфогенеза побегов ивы шерстистопобеговой (*Salix dasyclados* Wimm.) : материалы Междунар. научн. конф. [«Современная биология растений», посвящ. 65-летию ЮНЕСКО, 340-летию становления анатомии растений и 145-летию выхода работы основоположника генетики Г. Менделя «Опыты над растительными гибридами», 100-летию основания гербария Луганского НАУ] (Украина, Луганск, 20–24 июня 2011 г.) / А.А. Афонин, Л.Н. Анищенко; Ред. И.Д. Соколов. – Луганск : Элтон-2, 2011. – С. 68–70.

12. Афонин А.А. Разнообразие генетических программ морфогенеза в популяциях *Salix dasyclados* Wimm. (*Salix gmelinii* Pall.) / А.А. Афонин, Л.Н. Анищенко // Ученые записки ин-та сельского хозяйства и природных ресурсов НовГУ. – Великий Новгород : НовГУ, 2010. – Т. 18; Вып. 2. – С. 63–67.

13. Афонин А.А. Селекция ив на разнообразие ритмов развития / А.А. Афонин // Фактори експериментальної еволюції організмів : матеріали V

междунар. научн. конф. [«Факторы экспериментальной эволюции организмов»]. – К. : Логос, 2009. – Т. 6. – С. 259–263. – <http://afonin-59-salix.narod.ru/attraction.htm>

14. Афонин А.А. Сохранение и приумножение уровня биологического разнообразия в квазинативных экосистемах / А.А. Афонин, Л.И. Булавинцева // Биологические эффекты малых доз ионизирующей радиации и радиоактивное загрязнение среды : материалы Междунар. конф. – Сыктывкар : Коми НЦ УрО РАН, 2009. – С. 391–393.

15. Афонин А.А. Эколого-генетические проблемы «зеленой» энергетики / А.А. Афонин, Л.И. Булавинцева // Биология в школе. – 2011. – №6. – С. 16–24.

16. Афонин А.А. Эколого-генетический потенциал природных популяций ивы шерстистопобеговой / А.А. Афонин, Е.В. Борздыко, Л.Н. Анищенко // Фундаментальные науки и практика: Сб. научн. тр. 3-й Междунар. телеконфер. (Томск, 25 октября – 6 ноября, 2010). – Томск : СибГМУ, 2010. – С. 159–160. – <http://tele-conf.ru/aktualnyie-problemyi-fiziologii-morfologii-zhizned/ekologo-geneticheskiy-potentsial-prirodnih-populyatsiy-ivyi-sherstistopobegovoy.html>

17. Валягина-Малютина Е.Т. Ивы европейской части России / Валягина-Малютина Е.Т. – М. : КМК, 2004. – 217 с.

18. Гмурман В.Е. Теория вероятностей и математическая статистика / Гмурман В.Е. – М. : Высш. шк., 1999. – 479 с.

19. Коропачинский И.Ю. Древесные растения Азиатской России в природе и культуре / И.Ю. Коропачинский, Т.Н. Встовская. – Новосибирск : Изд-во СО РАН, филиал «Гео», 2002. – 707 с.

20. Кренке Н.П. Основные положения теории циклического старения и омоложения растений в онтогенезе (Теория возрастной цикличности) / Н.П. Кренке // Теория циклического старения и омоложения растений. – М. : Огиз-Сельхозгиз, 1940. – С. 5–31.

21. Кулагин А.Ю. Сравнительная экология ивы корзиночной и ивы шерстистопобеговой / А.Ю. Кулагин // Экология. – 1982. – №4. – С. 51–55.

22. Логинова Л.А. Продуктивность и энергетический потенциал ивовых ценозов на примере Воронежской области : автореф. дис. на соискание ученой степени канд. биол. наук. / Л.А. Логинова – Воронеж, 2010. – 19 с. – Режим доступа: <http://www.aspirant.vsu.ru/ref.php?cand=1672>

23. Магомедмирзаев М.М. Введение в количественную морфогенетику / Магомедмирзаев М.М. – М. : Наука, 1990. – 229 с.

24. Назаров М.И. *Salix* / М.И. Назаров // Флора СССР. – М.-Л. : Изд-во АН СССР, 1936. – Т. 5.– С. 24–216, 707–713.

25. Правдин Л.Ф. Ива, её культура и использование / Правдин Л.Ф. – М. : Изд-во АН СССР, 1952. – 168 с.

26. Свирижев Ю.М. Основы математической генетики / Ю.М. Свирижев, В.П. Пасеков. – М. : Наука, 1982. – 512 с.

27. Скворцов А.К. Ивы СССР / Скворцов А.К. – М. : Наука, 1968. – 262 с.

28. Старова Н.В. Селекция ивовых / Старова Н.В. – М. : Лесн. пром-сть, 1980. – 206 с.

29. Фучило Я.Д. Вербі України: біологія, екологія, використання : монографія / Я.Д. Фучило, М.В. Сбитна. – К. : Логос, 2009. – 200 с.

30. Фучило Я.Д. Створення та вирощування енергетичних плантацій верб і тополь: науково-методичні рекомендації / Я.Д. Фучило, М.В. Сбитна, О.Я. Фучило, В.М. Літвін. – К. : Логос, 2009. – 80 с.

31. Фучило Я.Д. Ивы естественной дендрофлоры Украины / Я.Д. Фучило, М.В. Сбитная // Рациональное использование ресурсного потенциала регионов России и сопредельных государств. – Брянск : Изд-во «Курсив», 2011. – С. 175–180. – http://afonin-59-bio.narod.ru/mvl/25_Fuchylo.pdf

32. Цвелев Н.Н. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области) / Цвелев Н.Н. – СПб. : Изд-во СПХФА, 2000. – 781 с.

33. Argus G.W. Infrageneric Classification of *Salix* (Salicaceae) in the New World. – Systematic Botany Monographs. – 1997. – Vol. 52. – 121 p.

34. Belyaeva I. Tipification of Pallas' names in *Salix* / I. Belyaeva, A. Sennikov // *Kew Bulletin*. – 2008. – Vol. 63. – P. 277–287.
35. Čhmelar J. Die Weiden Europas / J. Čhmelar, W. Meusel. – Wittenberg–Lutherstadt: 1976. – 143 s.
36. Fredga K. Bioenergy: Opportunities and constraints / K. Fredga, K. Danell, K.H Frank, D. Hedberg, S. Kullander // *Energy Committee Report*. – 2008. – June. – 30 p.
37. Fuksová Z. Effects of co-cropping on bioaccumulation of trace elements in *Thlaspi caerulescens* and *Salix dasyclados* / Z. Fuksová, J. Száková, P. Tlustoš // *Plant soil environ*. – 2009. – 55(11). – P. 461–467.
38. Heinsoo K. Fine root biomass and production in a *Salix viminalis* and *Salix dasyclados* plantation / K. Heinsoo, E. Merilo, M. Petrovits, A. Koppel // *Estonian Journal of Ecology*. – 2009. – 58 (1). – P. 27–37.
39. McCracken A.R. Interaction of willow (*Salix*) clones growing in mixtures // *Ann. Appl. Biol*. – 1998. – 132, Suppl. – P. 54–55.
40. Möller R. Crop platforms for cell wall biorefining: lignocellulose feedstocks / R. Möller, M. Toonen, J. van Beilen, E. Salentijn, D. Clayton. – CNAP, University of York, 2007. – 162 p.
41. Pohjonen V. *Salix* «*Aquatica Gigantea*» and *Salix* × *dasyclados* Wimm. in biomass willow research. – Seloste: Vesipaju (*Salix* «*Aquatica Gigantea*») ja vannepaju (*Salix* × *dasyclados*) energiapajututkimuksissa. – *Silva Fennica* – 1987. – 21(2) – S. 109–122.
42. Rönnerberg-Wästljung A.C. A genetic linkage map of a tetraploid *Salix viminalis* × *S. dasyclados* hybrid based on AFLP markers / A.C. Rönnerberg-Wästljung, V. Tsarouhas, V. Semerikov, U. Lagercrantz // *Forest Genetics*. – 2003. – 10(3). – P. 185–194.
43. Smart L.B. Genetic Improvement of Willow (*Salix* spp.) as a Dedicated Bioenergy Crop / L.B. Smart, K.D. Cameron // *Genetic Improvement of Bioenergy Crops* / W. Vermerris (ed.). – University of Florida – New York: Springer Science + Business Media, LLC, 2008. – P. 347–376.

44. Szczukowski S. Productivity of willow coppice plants grown in short rotations / S. Szczukowski, M. Stolarski, J. Tworkowski, J. Przyborowski, A. Klasa // Plant Soil Environ. – 2005. – 51 (9). – P. 423–430.

45. Weih M. Genetic basis of phenotypic correlations among growth traits in hybrid willow (*Salix dasyclados* × *S. viminalis*) grown under two water regimes / M. Weih, A.C. Rönnberg-Wästljung, C. Glynn // New Phytol. – 2006. – 170. – P. 467–477.

*Сформульовано проблеми таксономії верби шерстистопагонової (*Salix dasyclados* Wimm.). Запропоновано математичні методи аналізу динаміки наростання пагонів (Δh). Описано морфодинамічні атрактори на фазовій площині $[\Delta h, \Delta h']$. Встановлено, що відмінності між пагонами визначаються ритмами їх розвитку.*

Ключові слова: *верба шерстистопагонова, енергетичні плантації, продуктивність, гібридизація, динаміка розвитку.*

*We formulate the problem of taxonomy of thick-branched willow (*Salix dasyclados* Wimm.). We proposed the mathematical methods for analyzing the dynamics of growth of shoots (Δh). We describe the morphodynamic attractors in the phase plane $[\Delta h, \Delta h']$. It is established that the difference between stems determines the rhythm of their development.*

Keywords: *thick-branched willow, energy plantations, productivity, hybridization, the dynamics of development.*