

УДК 57.034 + 630\*561.21 + 633.878.31

DOI: 10.17238/issn0536-1036.2016.3.66

## ЦИКЛИЧНОСТЬ СРЕДНЕСУТОЧНОГО РАДИАЛЬНОГО ПРИРОСТА НЕСУЩИХ ПОБЕГОВ ИВЫ БЕЛОЙ (*SALIX ALBA* L.) В УСЛОВИЯХ БРЯНСКОГО ЛЕСНОГО МАССИВА

*А.А. Афонин, д-р с.-х. наук, доц.*

*С.А. Зайцев, асп.*

Брянский государственный университет имени академика И.Г. Петровского, ул. Бежицкая, д. 14, г. Брянск, Россия, 241036; e-mail: afonin.salix@gmail.com

Обоснована актуальность и дана краткая характеристика современного состояния проблемы изучения цикличности среднесуточного радиального прироста несущих побегов ивы белой (*Salix alba* L.). На примере одновозрастного генетически выровненного материала, выращенного в однородных условиях, показано, что в цикличности среднесуточного радиального прироста несущих побегов ивы белой существуют определенные закономерности. Описан процесс синтеза объекта исследования – аутбредной семьи ивы белой. Предложена методика изучения исходных данных и построения выровненных эмпирических рядов динамики среднесуточного радиального прироста. Каждый эмпирический ряд рассматривается как реализация случайной функции. Предложен алгоритм расчета математических ожиданий случайных функций, основанный на суммировании трендовых и циклических компонент. Изложены результаты собственных исследований ритмичности среднесуточного радиального прироста разновозрастных несущих побегов. Описано два основных типа эмпирических рядов динамики среднесуточного радиального прироста: I тип характеризуется отчетливо выраженным периодом среднелетнего относительного покоя без предшествующего локального максимума; II тип отличается наличием локального максимума среднесуточного радиального прироста перед среднелетним минимумом. Проанализирована структура математических ожиданий случайных функций. Установлено, что последовательное введение циклических компонент повышает надежность аппроксимации эмпирических рядов. Циклические компоненты различаются по ряду параметров, в первую очередь, по продолжительности периода, в меньшей степени – по амплитуде. Выявлены длинно- и короткопериодические циклические компоненты математических ожиданий случайных функций. Показано, что основной вклад в динамику среднесуточного радиального прироста вносят длиннопериодические циклические компоненты (в большинстве случаев продолжительность периодов составляет 48...54 сут). Длиннопериодические циклические компоненты характеризуют побеговую систему особи в целом, короткопериодические – разновозрастные побеги в пределах побеговых систем. Вклад короткопериодических циклических компонент (продолжительность периодов 13...36 сут) в общую динамику среднесуточного радиального прироста определяется их интерференцией. Локальные экстремумы эмпирических рядов динамики определяются сочетаниями дополнительных эндогенных ритмов с различными периодичностью и амплитудой. Циклические компоненты случайных функций рассматриваются как генетические программы морфогенеза. Выявлено влияние индивидуальных особенностей растений на общую динамику среднесуточного радиального прироста несущих побегов.

*Ключевые слова:* ива белая, несущие побеги, радиальный прирост, суточный прирост, эндогенные биоритмы, циклические компоненты.

Ива белая (*Salix alba* L.) – широко распространенный представитель древовидных ив средней полосы России. Природные популяции ивы белой на территории Брянского лесного массива характеризуются высоким уровнем гетерогенности по морфологическим признакам, что дает возможность использовать их в качестве источника материала для селекции на устойчивость и продуктивность [1]. Продуктивность ивы белой определяется в основном радиальным приростом многолетних побегов. В классических [9] исследованиях морфогенеза побегов древесных растений выявлено два пика максимального прироста: ранне- и позднелетний, что подтверждается нашими исследованиями [2]. Однако в ряде случаев сезонная динамика нарастания побегов носит полициклический характер [11, 12]. На примере ивы шерстистопобеговой (*Salix dasyclados* Wimm. = *Salix gmelinii* Pall.) нами [3] было показано, что динамика линейного прироста однолетних побегов определяется в первую очередь эндогенными факторами. Это положение не противоречит данным, полученным другими исследователями хронобиологии древесных растений [6, 7, 13–15]. Нами проведен сравнительный анализ сезонной динамики радиального прироста нарастания побегов в целях выявления эндогенных ритмов в онтогенезе ивы белой.

#### Материал и методика исследования

В качестве исходного генетического материала ( $F_0$ ) использовали высокопродуктивных представителей двух семей *S. alba*, которые были заложены в 2003 г. путем посева семян, собранных с маточных деревьев, имеющих типичные видовые признаки *S. Alba* и произрастающих в однотипных ивняках (*Salicetum albae* Issl. (1924) 1926) поймы р. Десны на территории Брянского лесного массива. Путем гибридизации наиболее продуктивных представителей исходных семей в 2008 г. была получена аутбредная семья *S. alba* ( $F_1$ ). Наиболее продуктивные сеянцы из этой семьи (*al* 01... *al* 10) выращивали в салицетуме Брянского государственного университета в 2009–2012 гг. Расположение – по гексагональной схеме с расстоянием между посадочными местами 2 м. Ранее [4, 5] нами была дана подробная характеристика данной семьи. Для окончательного анализа использовались наиболее продуктивные сеянцы: *al* 03, *al* 04, *al* 06, *al* 07, *al* 08.

В качестве материала использовали несущие побеги, сформировавшиеся в 2010 г. и 2011 г. Исходные данные были получены в течение сезона 2012 г. За дату начала вегетации было принята 01.05.12, за дату окончания – 01.09.12 (продолжительность сезона  $t_{\max} = 124$  дн.). Каждые 5...6 сут с точностью  $\pm 0,1$  мм замеряли диаметры несущих побегов ( $d_{\text{факт}}$ , мм) на расстоянии 20 см от их оснований. Радиус побегов ( $r_{\text{факт}}$ , мм) вычисляли путем деления диаметра на 2.

Фактический текущий среднесуточный радиальный прирост ( $\Delta r_{\text{факт}}$ , мм/сут) для расчетного дня  $t$  рассчитывали по следующей формуле:

$$\Delta r_{\text{факт}}(t) = (r_{k+1} - r_{k-1})(t_{k+1} - t_{k-1}),$$

где  $r_{\text{факт}}$  – фактический текущий радиус несущего побега в фактические дни наблюдений  $(t_{k+1})$  и  $(t_{k-1})$ , соответствующие порядковым номерам наблюдений  $(k-1)$  и  $(k+1)$ , мм;

$t$  – порядковый день вегетационного периода.

Данная методика обеспечивает выравнивание эмпирических рядов методом скользящей средней по трем точкам.

Эмпирические ряды динамики  $\Delta r_{\text{факт}}(t)$  рассматривали как реализации случайных функций, описывающих динамику среднесуточного радиального прироста [8]:

$$\Delta R(t) = \varphi(t) + \varepsilon,$$

где  $\varphi(t)$  – математические ожидания  $\Delta r$  при заданных значениях расчетного дня наблюдений  $t$ ;

$\varepsilon$  – случайное отклонение  $\Delta r_{\text{факт}}$  от математического ожидания.

Математические ожидания  $\varphi(t)$  случайных функций рассматривали как суммы:

$$\varphi(t) = \Delta r_{\text{ср}} + f(t) + \omega_1(t) + \dots + \omega_n(t),$$

где  $\Delta r_{\text{ср}}$  – средний среднесуточный прирост на протяжении сезона, мм;

$f(t)$  – трендовая компонента отклонений  $\Delta r_{\text{факт}}$  от  $\Delta r_{\text{ср}}$ ;

$\omega_1(t) + \dots + \omega_n(t)$  – циклические компоненты отклонений  $\Delta r_{\text{факт}}$  от  $\Delta r_{\text{ср}}$ .

Для аппроксимации динамики долговременного отклонения  $\Delta r_{\text{факт}}$  от  $\Delta r_{\text{ср}}$  использовали полином 3-й степени:

$$f(t) = a_3 t^2 + a_2 t + a_0,$$

где  $a_3, a_2, a_1, a_0$  – эмпирические коэффициенты.

Циклические компоненты (ЦК) рассматривали как синусоиды  $\omega_1(t) + \dots + \omega_n(t)$ :

$$\omega(t) = b_1 \cdot \sin(tb_2 + b_3),$$

где  $b_1, b_2, b_3$  – эмпирические коэффициенты, характеризующие соответственно амплитуду синусоиды, длину волны и смещение по фазе.

Эмпирические коэффициенты вычисляли итерационным методом до тех пор, пока сумма квадратов отклонений  $SS$  не достигала минимума.

Достоверность аппроксимации эмпирических рядов определяли, используя  $F$ -критерий Фишера:

$$F = [SS_{\text{общ}} \div v_1] \div [SS_{\text{ост}} \div v_2],$$

где  $SS$  – сумма квадратов отклонений;

$v_1$  и  $v_2$  – число степеней свободы для  $n$  числа наблюдений,  $v_1 = n - 1$ ;

$$v_2 = n - 2.$$

Период колебаний  $(T_1 \dots T_n, \text{сут})$  для каждой синусоиды вычисляли как разность между значениями  $t$ , соответствующими смежным максимумам синусоид. Путем деления  $t_{\text{max}} = 124$  на  $T$  вычисляли число периодов  $NF$ .

Математические ожидания для каждого ряда динамики радиального прироста побегов рассчитывали по алгоритму, разработанному нами для данного исследования. При разработке алгоритма применяли процедуры, принятые для обработки эмпирических статистических рядов [10]; вычисления производили с использованием MS Excel:

1. Вычисление  $\Delta r_{\text{факт}}$  – фактического текущего среднесуточного радиального прироста.

2. Вычисление  $\Delta r_{\text{ср}}$  – среднегодового среднесуточного радиального прироста.

3. Расчет  $d_1$  – отклонений текущего среднесуточного прироста от среднегодового среднесуточного радиального прироста, соответствующих сумм квадратов отклонений  $SS$  и  $F$ -критерия.

4. Расчет коэффициентов и табулирование полинома 3-й степени  $f(t)$  – долговременного тренда для отклонений  $d_1$ .

5. Расчет  $d_2$  – отклонений вычисленных отклонений  $d_1$  от ожидаемых значений этих отклонений, рассчитанных по уравнению  $f(t)$ , соответствующих сумм квадратов отклонений  $SS$  и  $F$ -критерия.

6. Расчет коэффициентов и табулирование первой ЦК –  $\omega_1(t)$ .

7. Расчет  $d_3$  – отклонений вычисленных отклонений  $d_2$  от ожидаемых значений этих отклонений, рассчитанных по уравнению  $\omega_1(t)$ , соответствующих сумм квадратов отклонений  $SS$  и  $F$ -критерия.

8. Расчет коэффициентов и табулирование второй ЦК –  $\omega_2(t)$ .

9. Расчет  $d_4$  – отклонений вычисленных отклонений  $d_3$  от ожидаемых значений этих отклонений, рассчитанных по уравнению  $\omega_2(t)$ , соответствующих сумм квадратов отклонений  $SS$  и  $F$ -критерия.

10. Расчет коэффициентов и табулирование третьей ЦК –  $\omega_3(t)$ .

11. Расчет  $d_5$  – отклонений вычисленных отклонений  $d_4$  от ожидаемых значений этих отклонений, рассчитанных по уравнению  $\omega_3(t)$ , соответствующих сумм квадратов отклонений  $SS$  и  $F$ -критерия.

12. Расчет коэффициентов и табулирование четвертой ЦК –  $\omega_4(t)$ .

13. Расчет  $\varepsilon(t)$  – остаточных отклонений от ожидаемых значений этих отклонений, рассчитанных по уравнению  $\omega_4(t)$ , соответствующих сумм квадратов отклонений  $SS$  и  $F$ -критерия.

14. Расчет математического ожидания случайной функции путем суммирования всех компонент:

$$\varphi(t) = \Delta r_{\text{ср}} + f(t) + \omega_1(t) + \omega_2(t) + \omega_3(t) + \omega_4(t).$$

#### *Результаты и обсуждение*

Сравнение эмпирических рядов динамики среднесуточного радиального прироста  $\Delta r$  позволило разделить их на два основных типа: I тип характеризуется отчетливо выраженным периодом среднелетнего относительного покоя; данный тип характерен для обоих побегов сеянца *al 3* (с 21...26 июня до середины июля происходит монотонное снижение  $\Delta r$ ); II тип отличается наличием локального максимума  $\Delta r$  в начале июля, после чего опять наблюдается минимум  $\Delta r$  в середине июля. Данный тип выявлен для обоих побегов сеянцев *al 4* и *al 8*. У остальных сеянцев (*al 6* и *al 7*) побеги 2010 г. характеризуются I типом ритмов развития, побеги 2011 г. – II типом.

Вычисленные значения  $F$ -критерия, отражающие адекватность различных уровней аппроксимации эмпирических рядов динамики  $\Delta r$ , приведены в табл. 1 (дополнительно приведены значения общей и остаточной сумм квадратов отклонений от среднегодового значения  $\Delta r$ ). За исключением одного случая (побег 2011 г. *al 08*) динамика отклонений  $d_1$  достоверно описывается полиномом 3-й степени (одновершинной кривой). Последовательное введение ЦК повышает достоверность аппроксимации. Начиная с третьей ЦК, аппроксимация всех эмпирических рядов становится достоверной на высшем уровне значимости ( $P < 0,001$ ). Таким образом, введение циклических компонент позволяет выявить ритмичность радиального прироста побегов с высокой надежностью.

Таблица 1

**Адекватность уровней аппроксимации эмпирических рядов динамики среднесуточного радиального прироста несущих побегов ивы белой**

| Суммы квадратов отклонений и компоненты математического ожидания | Сеянцы       |              |              |              |              |
|--|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
|  | <i>al 03</i> | <i>al 04</i> | <i>al 06</i> | <i>al 07</i> | <i>al 08</i> |
| <i>Побеги 2010 г.</i>  |              |              |              |              |              |
| Суммы квадратов отклонений:                                      |              |              |              |              |              |
| $SS d_1$   | 0,0170       | 0,0243       | 0,0114       | 0,0142       | 0,0068       |
| $SS \varepsilon(t)$  | 0,0006       | 0,0016       | 0,0002       | 0,0009       | 0,0001       |
| Расчетный $F$ -критерий:   |              |              |              |              |              |
| $f(t)$   | 4,23         | 2,71         | 2,47         | 3,42         | 2,49         |
| $f(t) + \omega_1(t)$   | 6,64         | 3,69         | 4,08         | 3,76         | 3,45         |
| $f(t) + \omega_1(t) + \omega_2(t)$                               | 11,38        | 4,51         | 4,98         | 5,87         | 12,65        |
| $f(t) + \omega_1(t) + \omega_2(t) + \omega_3(t)$                 | 20,42        | 7,58         | 18,97        | 9,57         | 33,13        |
| $f(t) + \omega_1(t) + \omega_2(t) + \omega_3(t) + \omega_4(t)$   | 26,59        | 14,52        | 57,27        | 14,89        | 44,13        |
| <i>Побеги 2011 г.</i>  |              |              |              |              |              |
| Суммы квадратов отклонений:                                      |              |              |              |              |              |
| $SS d_1$   | 0,0082       | 0,0187       | 0,0101       | 0,0177       | 0,0038       |
| $SS \varepsilon(t)$  | 0,0003       | 0,0009       | 0,0008       | 0,0008       | 0,0003       |
| Расчетный $F$ -критерий:   |              |              |              |              |              |
| $f(t)$   | 4,10         | 4,05         | 2,25         | 6,38         | 1,26         |
| $f(t) + \omega_1(t)$   | 9,63         | 4,61         | 2,83         | 6,85         | 1,35         |
| $f(t) + \omega_1(t) + \omega_2(t)$                               | 13,65        | 8,62         | 5,06         | 7,84         | 1,96         |
| $f(t) + \omega_1(t) + \omega_2(t) + \omega_3(t)$                 | 21,50        | 10,52        | 8,41         | 10,47        | 6,25         |
| $f(t) + \omega_1(t) + \omega_2(t) + \omega_3(t) + \omega_4(t)$   | 29,62        | 20,13        | 12,30        | 21,80        | 10,44        |

Примечание.  $SS d_1$  – общая сумма квадратов отклонений;  $SS \varepsilon(t)$  – остаточная сумма квадратов отклонений;  $f(t)$  – полином 3-й степени;  $\omega_1(t) \dots \omega_4(t)$  – циклические компоненты;  $F_{0,100} = 1,8$ ;  $F_{0,010} = 2,9$ ;  $F_{0,001} = 4,4$ .

В табл. 2 приведены параметры ЦК математических ожиданий  $\Delta r$ .

Таблица 2

**Параметры циклических компонент математических ожиданий  
среднесуточного радиального прироста несущих побегов ивы белой**

| Сеянец | Параметр | Год формирования побегов |               |               |               |               |               |               |               |
|--------|----------|--------------------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|
|        |          | 2010 г.                  |               |               |               | 2011 г.       |               |               |               |
|        |          | $\omega_1(t)$            | $\omega_2(t)$ | $\omega_3(t)$ | $\omega_4(t)$ | $\omega_1(t)$ | $\omega_2(t)$ | $\omega_3(t)$ | $\omega_4(t)$ |
| al 3   | $b_1$    | 0,012                    | 0,010         | 0,006         | 0,004         | 0,010         | 0,005         | 0,004         | 0,003         |
|        | $b_2$    | 8,0                      | 4,8           | 2,9           | 2,1           | 7,9           | 5,0           | 4,1           | 2,0           |
|        | $b_3$    | 2,0                      | 1,6           | 2,8           | 0,6           | 2,0           | 3,0           | 4,8           | 3,4           |
|        | $T$      | 49                       | 31            | 18            | 13            | 49            | 32            | 26            | 13            |
|        | $NF$     | 2,5                      | 4,0           | 6,9           | 9,5           | 2,5           | 3,9           | 4,8           | 9,5           |
| al 4   | $b_1$    | 0,010                    | 0,010         | 0,014         | 0,012         | 0,009         | 0,013         | 0,006         | 0,009         |
|        | $b_2$    | 8,7                      | 5,1           | 3,4           | 2,7           | 8,4           | 5,5           | 3,9           | 3,0           |
|        | $b_3$    | 3,5                      | 2,6           | 0,2           | 0,7           | 3,5           | 4,0           | 2,6           | 4,2           |
|        | $T$      | 54                       | 33            | 21            | 17            | 53            | 35            | 25            | 18            |
|        | $NF$     | 2,3                      | 3,8           | 5,9           | 7,3           | 2,3           | 3,5           | 5,0           | 6,9           |
| al 6   | $b_1$    | 0,013                    | 0,007         | 0,012         | 0,006         | 0,010         | 0,012         | 0,004         | 0,006         |
|        | $b_2$    | 7,6                      | 5,5           | 4,2           | 2,9           | 8,0           | 3,6           | 2,8           | 2,4           |
|        | $b_3$    | 2,4                      | 4,8           | 6,0           | 4,2           | 3,0           | 1,0           | 1,4           | 5,7           |
|        | $T$      | 48                       | 35            | 26            | 18            | 50            | 23            | 18            | 14            |
|        | $NF$     | 2,6                      | 3,5           | 4,8           | 6,9           | 2,5           | 5,4           | 6,9           | 8,9           |
| al 7   | $b_1$    | 0,009                    | 0,010         | 0,008         | 0,007         | 0,004         | 0,005         | 0,007         | 0,010         |
|        | $b_2$    | 10,0                     | 5,4           | 4,5           | 2,5           | 10,2          | 5,7           | 2,7           | 2,3           |
|        | $b_3$    | 1,8                      | 4,2           | 1,0           | 6,7           | 1,8           | 5,0           | 0,9           | 3,7           |
|        | $T$      | 63                       | 31            | 28            | 16            | 61            | 36            | 17            | 14            |
|        | $NF$     | 2,0                      | 4,0           | 4,4           | 7,8           | 2,0           | 3,4           | 7,3           | 8,9           |
| al 8   | $b_1$    | 0,010                    | 0,011         | 0,004         | 0,002         | 0,006         | 0,011         | 0,010         | 0,005         |
|        | $b_2$    | 7,6                      | 3,1           | 2,5           | 2,1           | 8,5           | 5,2           | 3,3           | 2,4           |
|        | $b_3$    | 2,0                      | 4,4           | 5,4           | 6,4           | 3,0           | 2,1           | 0,0           | 4,9           |
|        | $T$      | 48                       | 20            | 16            | 13            | 54            | 32            | 21            | 15            |
|        | $NF$     | 2,6                      | 6,2           | 7,8           | 9,5           | 2,3           | 3,9           | 5,9           | 8,3           |

Сравнение параметров ЦК позволяет выявить длиннопериодические (у большинства сеянцев  $T = 48 \dots 54$  сут, у сеянца *al 07* –  $61 \dots 63$  сут) и короткопериодические ( $T = 13 \dots 36$  сут) ритмы. Длительным периодом колебаний характеризуется первая ЦК, для этой же компоненты характерна высокая амплитуда:

$b_{1cp} = 0,010$  (от 0,004 до 0,013). Последующие ЦК – короткопериодические, их амплитуда варьирует в широких пределах: от 0,003 до 0,014 ( $b_{1cp} = 0,008$ ). Сравнение средних значений амплитуд  $b_1$  длинно- и короткопериодических ритмов показывает, что именно первая ЦК вносит основной вклад в динамику  $\Delta r$ . Вклад последующих ЦК определяется их суммированием (интерференцией).

Первая ЦК позволяет выявить у большинства сеянцев два периода интенсивного радиального прироста: весенне-летний (25.05–30.06) и позднелетний (15.07–15.08), разделенные периодом относительного покоя (20.06–25.07). Для побегов *al 07* первая ЦК позволила выявить три периода интенсивного радиального прироста: весенний (до 15.05), средне- (15.06–15.07) и позднелетний (после 15.08).

Последующие ЦК были сгруппированы по параметрам  $T$  и  $NF$ .

Вторые ЦК образуют два кластера с периодами  $T_{cp} = 33$  (31...36) сут и  $T_{cp} = 21$  (20...23) сут. К первому кластеру относится большинство вторых ЦК, ко второму – побеги *al 6* (2011 г.) и *al 8* (2010 г.). Вторые ЦК первого кластера детерминируют четыре максимума  $\Delta r$  со средними датами 25.05, 27.06, 29.07 и 1.09. Вторые ЦК второго кластера детерминируют шесть локальных максимумов  $\Delta r$ , включая три среднелетних (18.06, 09.07 и 30.07); максимумы 09.07 соответствуют периодам среднелетнего прироста.

Третьи ЦК образуют три кластера с периодами  $T_{cp} = 17$  сут;  $T_{cp} = 22$  сут и  $T_{cp} = 27$  сут. Из них два кластера (с периодами  $T_{cp} = 17$  сут и  $T_{cp} = 27$  сут) детерминируют локальные максимумы 08.07...09.07.

Четвертые ЦК характеризуются сильно варьирующимися параметрами. Из всего массива четвертых ЦК выделяется, прежде всего, кластер исключительно короткопериодических циклов ( $T_{cp} = 15$  сут); у двух побегов – кластер циклов со средним периодом  $T_{cp} = 18$  сут. Последний кластер (подобно короткопериодическому кластеру третьих ЦК) детерминирует локальный максимум 05.07.

Сравнительный анализ влияния дополнительных ЦК на общую динамику  $\Delta r$  показал, что локальные экстремумы эмпирических рядов динамики могут определяться сочетаниями дополнительных эндогенных ритмов с различными периодичностью и амплитудой. В частности, в начале июля локальный экстремум динамики  $\Delta r$  обоих побегов *al 4* возникает за счет суммирования третьей и четвертой ЦК, а тот же локальный экстремум динамики  $\Delta r$  обоих побегов *al 8* – за счет суммирования всех трех дополнительных ЦК.

### Выводы

На примере одновозрастного генетически выровненного материала, выращенного в однородных условиях, удалось показать, что в цикличности суточного радиального прироста несущих побегов ивы белой существуют определенные закономерности.

1. Полицикличность динамики среднесуточного радиального прироста несущих побегов ивы белой с высокой степенью надежности аппроксимируется путем суммирования циклических компонент. На имеющемся материале выявлено существование четырех циклических компонент.

2. Первая (длиннопериодическая) циклическая компонента отражает существование главных генетических программ морфогенеза, реализация которых приводит к появлению ранне- и позднелетнего максимумов среднесуточного радиального прироста, разделенных периодом относительного покоя.

3. Вторая, третья и четвертая (короткопериодические) циклические компоненты отражают существование дополнительных программ морфогенеза, которые оказывают модулирующее (или модифицирующее) воздействие на общую ритмику среднесуточного радиального прироста.

4. Динамика среднесуточного радиального прироста несущих побегов ивы белой определяется не только общими принципами регуляции морфогенеза (длиннопериодическая циклическая компонента), но и индивидуальными особенностями растений (короткопериодические циклические компоненты).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Афонин А.А. Изменчивость побегов ивы белой // Лесн. журн. 2003. № 2–3. С. 15–18. (Изв. высш. учеб. заведений).
2. Афонин А.А. Сравнительная морфодинамика однолетних побегов ив Брянского лесного массива: моногр. Брянск: Изд-во «Курсив», 2011. 145 с.
3. Афонин А.А. Динамика нарастания лидерных побегов сеянцев ивы шерстистопобеговой (*Salix dasyclados* Wimm.) // Лісове і садово-паркове господарство. К.: ЦП «Компринт», 2012. № 2. С. 5–24.
4. Афонин А.А., Анищенко Л.Н., Борздыко Е.В., Кротикова И.В. Динамика нарастания лидерных побегов аутбредных сеянцев ивы белой (*Salix alba* L.) // Вестн. Брянского гос. ун-та. Серия «Естественные и точные науки». 2011. №4. С. 81–86.
5. Афонин А.А., Анищенко Л.Н., Борздыко Е.В., Кротикова И.В. Сравнительная морфодинамика нарастания лидерных побегов сеянцев ивы белой (*Salix alba* L.) // Ежегодник НИИ фундамент. и приклад. исслед. за 2011 г. Брянск: РИО Брянского гос. ун-та, 2012. С. 65–74.
6. Гашева Н.А. К методике структурного изучения побеговых модулей *Salix* // Вестн. экологии, лесоведения и ландшафтоведения. 2011. №12. С. 99–110.
7. Гетманец И.А. Модульная организации побегового тела ив // Вестн. ТвГУ. Сер. «Биология и экология». Вып. 9. 2008. С. 47–50.
8. Гмурман В.Е. Теория вероятностей и математическая статистика. М.: Высш. шк., 2009. 478 с.
9. Кренке Н.П. Основные положения теории циклического старения и омоложения растений в онтогенезе (Теория возрастной цикличности) // Теория циклического старения и омоложения растений. М.: Огиз-Сельхозгиз, 1940. С. 5–31.
10. Львовский Е.Н. Статистические методы построения эмпирических формул. М.: Высш. шк., 1988. 239 с.
11. Михалевская О.Б. Ритмы роста на разных этапах морфогенеза побега у древесных растений // Онтогенез. 2008. Т. 39, №2. С. 85–93.
12. Михалин М.В., Попков Б.В., Прилуцкий А.Н. Сезонный ритм растений и перспективы его трансформации // Бюл. БСИ ДВО РАН, 2010. Вып. 5. С. 117–132.
13. Недосеко О.И. Жизненные формы ивы розмаринолистной *Salix rosmarinifolia* L. в пределах Нижегородской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2012. Т. 117, вып. 2. С. 72–81.



14. *Серебряков И.Г.* Соотношение внутренних и внешних факторов в годичном ритме развития растений: (К истории вопроса) // Ботан. журн. 1966. Т. 51, № 1. С. 923–926.

15. *Толкач О.В., Соколов С.Л., Шнайдер А.* Реакция годичного радиального прироста на внешние условия в зависимости от степени толерантности березовых древостоев // Лесн. журн. 2007. № 3. С. 14–20. (Изв. высш. учеб. заведений).

Поступила 29.10.14

UDC 57.034 + 630\*561.21 + 633.878.31

DOI: 10.17238/issn0536-1036.2016.3.66

### **Cyclicity of the Average Daily Radial Growth of Bearing Shoots of European Willow (*Salix Alba* L.) in the Bryansk Forestland**

*A.A. Afonin, Doctor of Agricultural Sciences, Associate Professor*

*S.A. Zaytsev, Postgraduate Student*

Bryansk State University named after Academician I.G. Petrovsky, Bezhitskaya str., 14, Bryansk, 241036, Russian Federation; e-mail: afonin.salix@gmail.com

The paper proves the urgency and summarizes the current state of studying the cyclicity of the average daily radial growth of bearing shoots of European willow (*Salix Alba* L.). The research demonstrates the certain laws in the cyclicity of the average daily radial growth of bearing shoots of European willow as exemplified by the even-aged genetically aligned material grown in the homogeneous environment. The synthetic process of the study subject, i.e. the outbred families of European willow, is described. The paper presents the method of studying the source data and construction of aligned empirical series of dynamics of the average daily radial growth. Each empirical series is treated as a realization of random function. We propose an algorithm for calculating the mathematical expectations of random functions, which is based on the summation of the trend and cyclical components. The results of the research of rhythmicity of the average daily radial growth of uneven-aged bearing shoots are presented. Two basic types of empirical series of dynamics of the average daily radial growth are described. The 1st type is characterized by a clearly expressed period of the mid-summer relative rest without the preceding local maximum. The 2nd type is characterized by a local maximum of the average daily radial growth before the mid-summer minimum. The paper analyzes the structure of mathematical expectations of random functions. The sequential introduction of the cyclical components increases the reliability of the approximation of the empirical series. Cyclical components vary in several parameters: a period and amplitude. We identify the long and short periodic cyclical components of the mathematical expectations of random functions. Long-periodic cyclical components make the main contribution to the dynamics of the average daily radial growth (in most cases, the period is of 48...54 days). Long-periodic cyclical components characterize the shoot system of an individual as a whole. Short-periodic cyclical components characterize the uneven-aged shoots within the shoot systems. The contribution of short-periodic cyclical components (the periods are of 13...36 days) in the overall dynamics of the average daily radial growth is determined by their interference. The local extreme points of the empirical series of dynamics are determined by a combination of additional endogenous rhythms with different frequencies and amplitude. Cyclical components of random functions

are considered as the genetic morphogenesis programs. We have determined the influence of the individual characteristics of the plants on the general dynamics of the average daily radial growth of bearing shoots.

*Keywords:* European willow, bearing shoots, radial growth, daily gain, endogenous biological rhythms, cyclic components.

#### REFERENCES

1. Afonin A.A. Izmenchivost' pobegov ivy beloy [Variability of White Willow Shoots]. *Lesnoy zhurnal*, 2003, no. 2–3, pp. 15–18.
2. Afonin A.A. *Sravnitel'naya morfodinamika odnoletnikh pobegov iv Bryanskogo lesnogo massiva: monogr.* [Comparative Morphodynamics of Willow Annual Shoots of a Bryansk Forestland]. Bryansk, 2011. 145 p.
3. Afonin A.A. Dinamika narastaniya lidernykh pobegov seyantsev ivy sherstistopobegovoy (*Salix dasyclados* Wimm.) [The Growth Dynamics of the Leader Shoots of Dasycladous Seedlings of Willow (*Salix dasyclados* Wimm.). *Lisove i sadovo-parkove gospodarstvo*, 2012, no. 2, pp. 5–24.
4. Afonin A.A., Anishchenko L.N., Borzdyko E.V., Krotikova I.V. Dinamika narastaniya lidernykh pobegov autbrednykh seyantsev ivy beloy (*Salix alba* L.) [The Growth Dynamics of the Leader Shoots of Outbreeding Seedlings of White Willow (*Salix alba* L.). *Vestnik Bryanskogo gosudarstvennogo universiteta. Ser.: Estestvennye i tochnye nauki* [The Bryansk State University Herald], 2011, no. 4, pp. 81–86.
5. Afonin A.A., Anishchenko L.N., Borzdyko E.V., Krotikova I.V. Sravnitel'naya morfodinamika narastaniya lidernykh pobegov seyantsev ivy beloy (*Salix alba* L.) [Comparative Morphodynamics of Growth of the Leader Shoots of Seedlings of White Willow (*Salix alba* L.)]. *Ezhegodnik NII fundamental'nykh i prikladnykh issledovaniy za 2011 g.* [Yearbook of the Research Institute for Fundamental and Applied Research in 2011]. Bryansk, 2012, pp. 65–74.
6. Gasheva N.A. K metodike strukturnogo izucheniya pobegovykh moduley *Salix* [On the Methods of the Structural Investigation of *Salix* Sprout Modules]. *Vestnik ekologii, lesovedeniya i landshaftovedeniya*, 2011, no. 12, pp. 99–110.
7. Getmanets I.A. Modul'naya organizatsiya pobegovogo tela iv [Module Arrangement of the Willow Shoot Bodies]. *Vestnik Tverskogo gosudarstvennogo universiteta. Ser.: Biologiya i ekologiya* [Herald of Tver State University. Ser.: Biology and Ecology], 2008, vol. 9, pp. 47–50.
8. Gmurman V.E. *Teoriya veroyatnostey i matematicheskaya statistika* [Theory of Probability and Mathematical Statistics]. Moscow, 2009. 478 p.
9. Krenke N.P. Osnovnye polozheniya teorii tsiklicheskogo stareniya i omolozheniya rasteniy v ontogeneze (Teoriya vozrastnoy tsiklichnosti) [The Main Provisions of the Theory of Cyclic Aging and Rejuvenation of Plants in Ontogenesis (the Theory of the Age Cycles)]. *Teoriya tsiklicheskogo stareniya i omolozheniya rasteniy* [The Theory of Cyclic Aging and Rejuvenation of Plants]. Moscow, 1940, pp. 5–31.
10. L'vovskiy E.N. *Statisticheskie metody postroeniya empiricheskikh formul* [Statistical Methods for the Empirical Formulas Constructing]. Moscow, 1988. 239 p.

11. Mikhalevskaya O.B. Ritmy rosta na raznykh etapakh morfogeneza pobega u drevesnykh rasteniy [Growth Rhythms at Different Stages of Shoot Morphogenesis in Woody Plants]. *Ontogenez* [Russian Journal of Developmental Biology], 2008, vol. 39, no. 2, pp. 85–93.

12. Mikhailin M.V., Popkov B.V., Prilutskiy A.N. Sezonnyy ritm rasteniy i perspektivy ego transformatsii [The Seasonal Rhythms of Plants and Prospects of Its Transformation]. *Byulleten' Botanicheskogo sada-instituta Dal'nevostochnogo otdeleniya Rossiyskoy Akademii nauk* [Bulletin of the Botanical Garden-Institute of the Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences], 2010, vol. 5, pp. 117–132.

13. Nedoseko O.I. Zhiznennye formy ivy rozmarinolistnoy *Salix rosmarinifolia* L. v predelakh Nizhegorodskoy oblasti [Vital Forms of *Salix rosmarinifolia* L. within the Nizhny Novgorod Region]. *Byullyuten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel biologii* [Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological Series], 2012, vol. 117, no. 2, pp. 72–81.

14. Serebryakov I.G. Sootnoshenie vnutrennikh i vneshnikh faktorov v godichnom ritme razvitiya rasteniy: (K istorii voprosa) [The ratio of Internal and External Factors in the Annual Rhythm of Plant Development: (On the History Issue)]. *Botanicheskii zhurnal*, 1966, vol. 51, no. 1, pp. 923–926.

15. Tolkach O.V., Sokolov S.L., Shnyder A. Reaktsiya godichnogo radial'nogo prirosta na vneshnie usloviya v zavisimosti ot stepeni tolerantnosti berezovykh drevostoev [The Annual Radial Growth Reaction to the External Conditions Depending on the Degree of Tolerance of Birch Stands]. *Lesnoy zhurnal*, 2007, no. 3, pp. 14–20.

Received on October 29, 2014

---