

А. А. Афонин

Эпигенетическая изменчивость структуры сезонной динамики развития побегов ивы трехтычинковой (*Salix triandra*, *Salicaceae*)

В статье рассматривается влияние негенетических факторов на сезонную динамику развития однолетних побегов ивы трехтычинковой (*Salix triandra* L.). Наблюдения проводились на саженцах модельной популяции *S. triandra* на протяжении двух сезонов (2019 и 2020 гг.). Происхождение саженцев 2019 г. — трехлетние из семян. Происхождение саженцев 2020 г. — однолетние из черенков. Выявлены общие закономерности развития побегов. Сезонная динамика роста побегов описывается логистическими кривыми. Сезонная динамика суточного прироста определяется взаимодействием линейных трендов и нелинейных компонент. Линейные тренды характеризуются отрицательной динамикой. Нелинейная динамика суточного прироста определяется взаимодействием субаннуальных и инфрадианных биоритмов. Индивидуальные, внутрикронные и межкლოновые различия между побегами не оказывают существенного влияния на сезонную динамику суточного прироста. Вероятно, общие закономерности сезонной динамики суточного прироста определяются генофондом модельной популяции. Выявлены межгодовые различия в динамике развития побегов. Рост побегов в 2019 г. начался на 8 сут раньше, чем в 2020 г. Периодичность субаннуальных биоритмов в 2019 г. — 64, в 2020 г. — 36 сут. Периодичность инфрадианных биоритмов в 2019 г. — 32 и 18 сут, в 2020 г. — 24 и 9—12 сут. Общность генофондов, используемых для наблюдений в разные годы, позволяет предположить, что межгодовые различия в ритмах суточного прироста обусловлены эпигенетической изменчивостью. Наиболее вероятный фактор, определяющий межгодовые различия в сезонной динамике развития побегов, — возраст корневых систем.

Ключевые слова: ива трехтычинковая, *Salix triandra*, однолетние побеги, суточный прирост, сезонная динамика, траектории развития, субаннуальные биоритмы, инфрадианные биоритмы, межгодовая изменчивость, эпигенетическая изменчивость.

Введение. Ива трехтычинковая — *Salix triandra* L. — типовой вид секции *Amygdalinae* (*Triandrae*), подрода *Salix*, рода *Salix*, субклады *Salix—Populus*, клады *Salicoids*, семейства *Salicaceae*, порядка *Malpighiales*, клад *Fabids—Rosids—Eudicots*, отдела *Magnoliophyta* (*Angiospermae*) [13]. Морфофизиологические и молекулярно-генетические особенности *S. triandra* дают основания для повышения ранга таксона *Triandrae* до уровня самостоятельного подрода [10].

С практической точки зрения *S. triandra* ценится прежде всего как источник прута для различных видов плетения [21; 26]. Кора побегов содержит большое количество биологически активных веществ, которые перспективны как источник лекарственного сырья [6; 26]. Большинство ив, включая *S. triandra*, устойчивы к воздействию ряда стрессоров, что в сочетании с высокой продуктивностью дает возможность использовать их в различных экологических проектах [15; 31]. И в природе, и в культуре ивы выполняют самые разнообразные экосистемные функции [28; 30]. Такие идеальные биологические характеристики, как быстрый рост побегов и корней, легкость вегетативного размножения, высокая способность к транспирации, позволяют использовать ивы, включая *S. triandra*, для защиты берегов водоемов от эрозии, для очистки сточных вод и фиторемедиационного восстановления почв, осушения заболоченных земель и других лесомелиорационных проектов [15; 24; 27; 34]. *S. triandra* — отличный медонос, снабжающий нектаром и пыльцой медоносных пчел в весенний период; при этом повышается биоразнообразие среди диких опылителей [9; 33].

Кустарниковые ивы, включая *S. triandra*, традиционно являются объектами селекции, направленной прежде всего на создание культиваров с длинными гибкими прутьями

© Афонин А. А., 2021

[21]. В селекционном процессе для получения новых генотипов (включая межвидовую гибридизацию) используется семенное размножение [8]. Как и все ивы, *S. triandra* характеризуется двудомностью, при этом гетерогаметность ZW установлена для женского пола [22]. Двудомность исключает самоопыление и получение инбредных линий. Высокий уровень гетерозиготности затрудняет выявление ключевых генов и практику отбора при селекции [19]. Частичная гомозиготизация популяций может быть следствием нерегулярного гаметофитного апомиксиса в форме редуцированного партеногенеза с последующим восстановлением диплоидности за счет пропуска второго мейотического деления или путем постзиготической дигаплоидизации [5]. Однако многие виды ив (в том числе *S. triandra*) легко размножаются вегетативным путем — черенкованием (не исключено, что вегетативное размножение играет заметную роль в формировании генетической структуры природных популяций [11]). Поэтому на практике культуры *S. triandra* создаются с использованием неукорененных черенков [3; 9]. Технологии создания культур ивы неукорененными черенками подробно изложены в современной литературе [32].

При эксплуатации культур ивы возникает проблема недобора урожая [29]. В ряде случаев снижение продуктивности культур связано с тем, что окружающая среда имеет тенденцию оказывать более сильное влияние на количественные признаки, чем генотип [14]. Большинство признаков, связанных как с выходом биомассы, так и с ее составом, а также со способностью растений противостоять стрессу, являются сложными признаками, для которых многие гены часто могут оказывать незначительное воздействие и для которых среда может играть ключевую роль [19]. Стабильно высокая продуктивность обеспечивается использованием материала, генетически адаптированного к окружающей среде на месте его выращивания [18]. 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 [17]. Известно, что «стойкими и генотипически обусловленными у ив являются не только морфологические, но и физиологические особенности. Наблюдения в питомнике наиболее отчетливо выявляют это в отношении ритмов развития» [7, с. 54]. При этом «генотипически обусловленные различия в ритме развития могут иметь, подобно морфологическим признакам, также и чисто индивидуальный характер» [7, с. 55]. В то же время не меньшее значение в регуляции морфогенеза имеют негенетические факторы, однако эпигенетические механизмы контроля формообразовательных процессов остаются недостаточно исследованными в силу сложности этой проблемы [4].

Цель данного исследования: выявить влияние негенетических факторов на сезонную динамику суточного прироста однолетних побегов в модельной популяции ивы трехчечковой (*S. triandra*).

Материал и методы. Материал для исследования — растущие однолетние прутьевидные побеги *S. triandra* — был получен в течение 2019—2020 гг. в салицетуме Брянского государственного университета (53.2732 N, 34.3532 E). Тип лесорастительных условий (ТЛУ) — D3. Тип почв: серые лесные, на лёссовидном карбонатном суглинке. Схема посадки — линейно-тригональная с расстоянием между посадочными местами 1 м. Уход стандартный: прополка, рыхление, по мере необходимости полив и профилактическая обработка инсектоакарицидами для сохранения точек роста. Растения, полученные из семян, выращивались до возраста от 1 до 4 лет; после этого отобранные сеянцы архивировались путем черенкования. При создании насаждений использовались стандартные технологии выращивания сеянцев и черенковых саженцев [8; 9; 32].

Объект исследования: модельная популяция *S. triandra*, созданная путем популяционно-клоновой селекции [16]. В качестве основателя модельной популяции использова-

лась женская особь *S. triandra*, произрастающая в зеленой зоне г. Брянска (левобережье р. Десны, 53.2010 N, 34.5077 E, ассоциация *Alno-Salicetum cinerae* (Kobenza 1950) Pass. 1956). Из семян, собранных с маточной особи 13.06.2000, вырастили первую семенную генерацию — *F0*. Весной 2010 г. с одной из женских особей *F0* собрали семена, полученные в результате свободного внутрисемейного опыления. Из этих семян вырастили вторую семенную генерацию — *F1*. Весной 2017 г. с одной из женских особей *F1* собрали семена, завязавшиеся в условиях беспыльцевого режима; не исключено, что эти семена имели апомиктическое происхождение. Из этих семян вырастили третью семенную генерацию — *F2*. Весной 2018 г. наиболее сильные сеянцы (точнее, саженцы семенного происхождения) были высажены в открытый грунт на постоянное место. Из них 24 сеянца весной 2019 г. подготовили для получения материала: кусты формировали в два побега на низком штамбе (20—25 см).

Весной 2020 г. была создана модельная инбредно-клоновая популяция. В качестве родоначальников клонов использовали семь сеянцев из числа исследованных в 2019 г. Для получения саженцев использовали свежесрезанные черенки из нижней части прошлогодних побегов; длина черенков 25...30 см при диаметре 0,8...1,0 см. Посадка вертикальная с заглублением до одной верхней почки. Черенковые саженцы формировались в один побег. Повторность — 6-кратная.

Таким образом, генетический источник материала и в 2019, и в 2020 г. — частично гомозиготизированный генофонд одной и той же модельной популяции *S. triandra*. Межгодовые различия в дизайне исследований обусловлены числом генотипов и типом повторностей: исходно 24 генотипа в 2019 г. (2-кратная повторность за счет двух побегов на штамбе) и 7 генотипов в 2020 г. (6-кратная повторность за счет клонирования). Таким образом, в 2020 г. использовалась лишь часть генофонда 2019 г., но с трехкратно большей повторностью.

Эмпирические данные для исследования получили методом прямой темпоральной морфометрии, наблюдая за развитием побегов в течение двух вегетационных периодов: 2019 г. (с 01.05 по 21.08) и 2020 г. (с 09.05 по 21.08). Каждые 4 сут производили измерение длины побегов (L , см). Подробно методика получения исходных данных по нарастанию побегов описана нами ранее [1]. Календарным датам наблюдений ϑ (в формате DD.MM) поставили в соответствие порядковые даты t (1, 5, 9, ..., t_i). Каждому наблюдению присвоили порядковый номер k (1, 2, 3, ..., k_i).

Для хранения исходных данных и дальнейшей их обработки использовали ресурсы MS Excel. При описании сезонной изменчивости развития побегов применяли следующие типы временных рядов:

- $L(\vartheta)$, см — траектории роста — эмпирические временные ряды и соответствующие графики, отражающие зависимость длины побегов L , см от календарной даты ϑ ;
- $\Delta L(\vartheta)$, см/сут и $\Delta L(t)$, см/сут — траектории суточного прироста — вычисленные временные ряды и соответствующие графики, отражающие зависимость суточного прироста побегов ΔL , см/сут от календарной даты ϑ или от пронумерованной даты t ;
- $\Delta L(t)_{lin}$, см/сут — траектории сезонных трендов суточного прироста побегов — линейно аппроксимированные временные ряды и соответствующие графики, отражающие линейную зависимость суточного прироста ΔL , см/сут от пронумерованной даты t ; при построении графиков пронумерованные даты t заменяли на календарные даты ϑ ;
- $dL(\vartheta)$, см/сут и $dL(t)$, см/сут — траектории отклонений суточного прироста побегов от линейных сезонных трендов — вычисленные временные ряды и соответствующие графики, отражающие зависимость отклонений dL , см/сут от календарной даты ϑ или от пронумерованной даты t .

Вычисления ΔL , $\Delta L(t)_{lin}$, dL производили следующим образом:

1. Суточный прирост побегов — ΔL , см/сут — для каждой пронумерованной даты t вычисляли методом скользящей рамки в восьмисуточном интервале от t_{k-1} до t_{k+1} с шагом 4 сут (1):

$$\Delta L = \frac{L_{k+1} - L_{k-1}}{t_{k+1} - t_{k-1}}, \quad (1)$$

где ΔL , см/сут — текущий суточный прирост в интервале между предыдущим и последующим наблюдениями; L_{k-1} и L_{k+1} — длина побега (см) в предыдущем и последующем наблюдении; t_{k-1} и t_{k+1} — предыдущая и последующая пронумерованные даты наблюдений; в итоге получили ряды $dL(\vartheta)$ и $\Delta L(t)$, см/сут.

2. Вычисленные ряды $\Delta L(t)$ аппроксимировали с помощью уравнений линейной регрессии (2):

$$\Delta L(t)_{lin} = a + bt, \quad (2)$$

где $\Delta L(t)_{lin}$, см/сут — линейный тренд сезонной динамики суточного прироста; a , b — эмпирические коэффициенты; t — пронумерованные даты наблюдений; надежность линейной аппроксимации оценивали с помощью коэффициента детерминации R^2 ; при построении графиков пронумерованные даты t заменяли на календарные даты ϑ .

3. Вычисляли ряды отклонений фактического прироста побегов от линейных трендов — $dL(t)$, см/сут (3):

$$dL(t) = \Delta L(t) - \Delta L(t)_{lin}, \quad (3)$$

где $dL(t)$, см/сут — ряд отклонений фактического прироста от линейного тренда; $\Delta L(t)$, см/сут — ряд суточного прироста; $\Delta L(t)_{lin}$, см/сут — линейный тренд динамики суточного прироста; при построении графиков пронумерованные даты t заменяли на календарные даты ϑ .

Далее средние ряды отклонений суточного прироста побегов от линейной регрессии — $dL(t)$, см/сут — аппроксимировали суммами гармонических колебаний (гармоник) (4):

$$dL(t)_{calc} = \sum_{v=1}^{\infty} \left[A_v \sin\left(2\pi v \frac{t}{T} + \varphi_v\right) + \varepsilon_v \right], \quad (4)$$

где $dL(t)_{calc}$, см/сут — вычисленный ряд отклонений суточного прироста от линейного тренда, полученный путем суммирования гармоник с порядковым номером v ; A_v — амплитуда колебания; t — пронумерованные даты; T — основной период колебаний; φ_v — начальная фаза; ε_v — остаточный член; достоверность аппроксимации эмпирических рядов определяли, используя F -критерий Фишера и коэффициент детерминации R^2 .

Для выявленных гармоник с периодом колебаний τ вычисляли средние и результирующие колебания. При построении графиков пронумерованные даты t заменяли на календарные даты ϑ .

Вклад гармоник H_v^2 в сезонную динамику отклонений $dL(t)$, см/сут вычисляли как отношение факториальной суммы квадратов отклонений D_v^2 к общей сумме квадратов отклонений D_{total}^2 (5):

$$H_v^2 = \frac{D_v^2}{\sum_{v=i}^{\infty} D_{total}^2}, \quad (5)$$

где H_v^2 — вклад гармоник с порядковым номером v в общую сезонную динамику отклонений $dL(t)$; D_v^2 — факториальная сумма квадратов отклонений $dL(t)$, обусловленных влиянием каждой гармоники с порядковым номером v ; D_{total}^2 — общая сумма квадратов отклонений $dL(t)$.

Результаты и обсуждение. Сезонная динамика роста побегов ($L(\vartheta)$, см) на саженцах разного типа и в разные годы показана на рисунке 1.

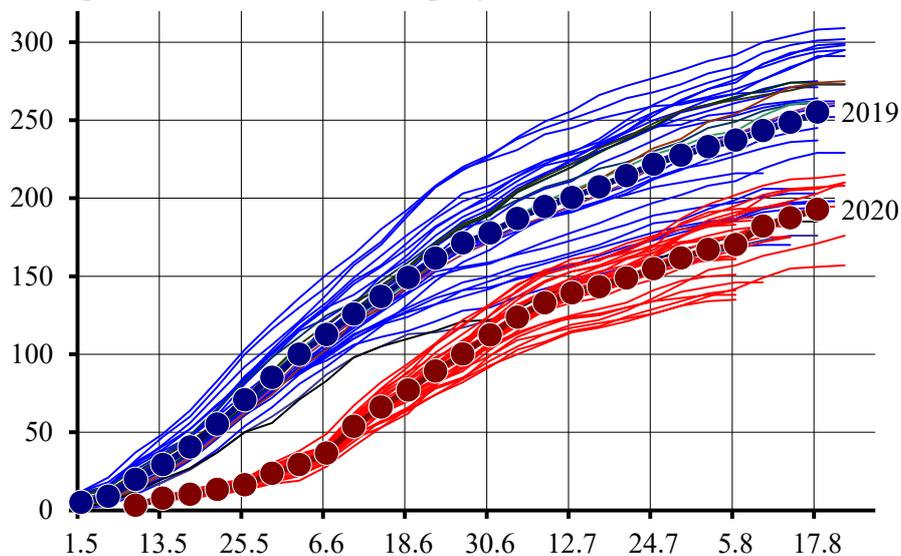


Рис. 1. Траектории роста побегов. По оси x — календарные даты ϑ ; по оси y — длина побегов L , см. Цветовая легенда: побеги 2019 г. даны синим цветом, побеги 2020 г. красным цветом; средние траектории каждого года показаны маркерами \bullet и подписаны

В 2019 г. на трехлетних саженцах семенного происхождения (в дальнейшем на побегах 2019 г.) активный рост побегов начался 01.05; в 2020 г. на однолетних черенковых саженцах (в дальнейшем на побегах 2020 г.) — 09.05. Нормально развивающиеся побеги — 32 побега 2019 г. (на 18 штамбах) и 27 побегов 2020 г. — завершили рост в период с 05.08 по 21.08 (независимо от года наблюдений). Окончательная длина вызревших побегов в 2019 г. — 170—309 см, в 2020 г. — 135—215 см. В мае — начале июня траектории $L(\vartheta)$ различаются по конфигурации: в 2019 г. рост происходил почти линейно, а в 2020 г. побеги в течение мая росли медленно, и только с начала июня рост ускорился. После 06.06 траектории $L(\vartheta)$ идут практически параллельно друг другу с постепенным замедлением роста.

Сезонная динамика суточного прироста побегов ($\Delta L(\vartheta)$, см/сут) показана на рисунке 2.

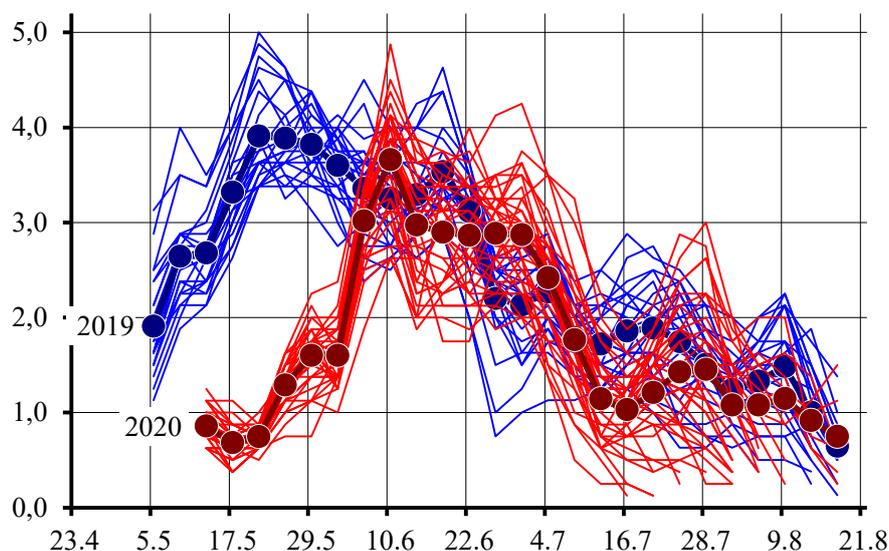


Рис. 2. Траектории суточного прироста побегов. По оси x — календарные даты ϑ ; по оси y — суточный прирост побегов ΔL , см/сут. Цветовая легенда та же, что на рисунке 1

В начале каждого периода вегетации суточный прирост стремительно возрастал (более дружно на побегах 2020 г.) и достиг абсолютного максимума. На побегах 2020 г. весенне-летний максимум ΔL смещен на более поздние сроки по сравнению с побегами 2019 г. В середине весенних интервалов возрастания суточного прироста выявлены моменты их приостановки. На побегах 2020 г. этот момент смещен на более поздние сроки по сравнению с побегами 2019 г. После прохождения весенне-летних максимумов суточный прирост и в 2019 г., и в 2020 г. неравномерно снижался до минимальных значений в конце вегетационных периодов. Начиная с 10.06 существенных различий в траекториях суточного прироста не обнаружено.

Линейные тренды сезонной динамики суточного прироста рассчитывались начиная с дат, предшествующих весенне-летним максимумам: 17.05 для побегов 2019 г. и 06.06 для побегов 2020 г. Надежность линейной аппроксимации R^2 варьировала от 0,425 до 0,927. Графики сезонных трендов показаны на рисунке 3.

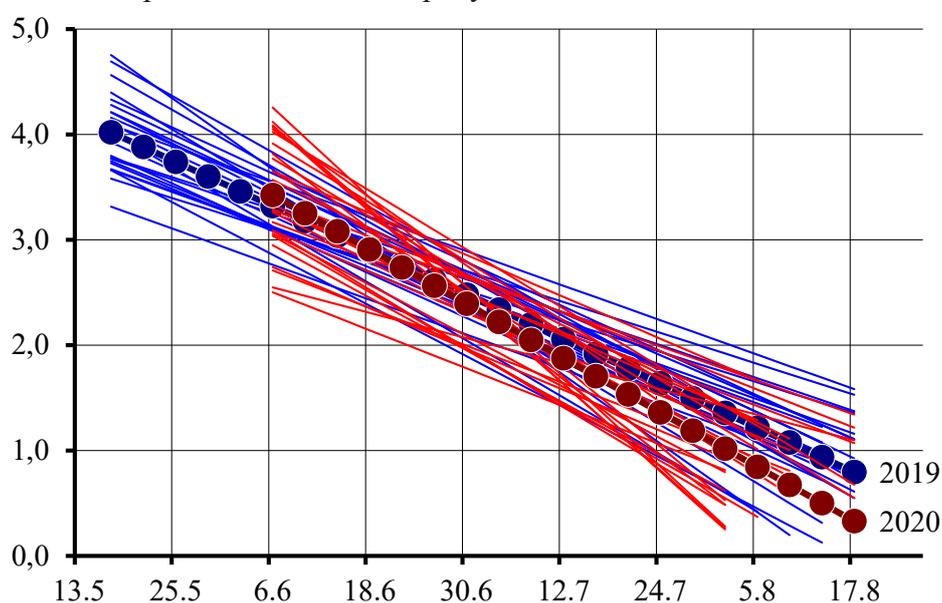


Рис. 3. Линейные тренды сезонной динамики суточного прироста. По оси x — календарные даты ϑ ; по оси y — суточный прирост побегов ΔL , см/сут. Цветовая легенда та же, что на рисунках 1, 2

Как и следовало ожидать (см. рис. 2), сезонность суточного прироста побегов в целом характеризуется отрицательной динамикой. При этом средние линейные тренды практически совпадают.

Сезонная динамика отклонений суточного прироста побегов от линейных сезонных трендов показана на рисунке 4.

Сезонная динамика отклонений суточного прироста побегов от линейных сезонных трендов носит ритмический характер, обусловленный колебаниями dL — чередованием пиков и провалов.

Траектории $dL(\vartheta)$ на побегах 2019 г. и 2020 г. в первой половине вегетационных периодов заметно различаются по параметрам колебаний (период, фаза), т.е. ритмы развития побегов десинхронизированы. На траекториях 2019 г. выявлено 3 пика dL , на траекториях 2020 г. — 2 пика. После 04.07 межгодовые различия исчезают. Полная межгодовая синхронизация траекторий $dL(\vartheta)$ происходит в момент достижения dL минимальных значений (12.07). После прохождения этого минимума на траекториях и 2019 г., и 2020 г. выявлено по два пика dL . Кроме того, во второй половине лета происходит некоторое затухание колебаний (уменьшение размаха).

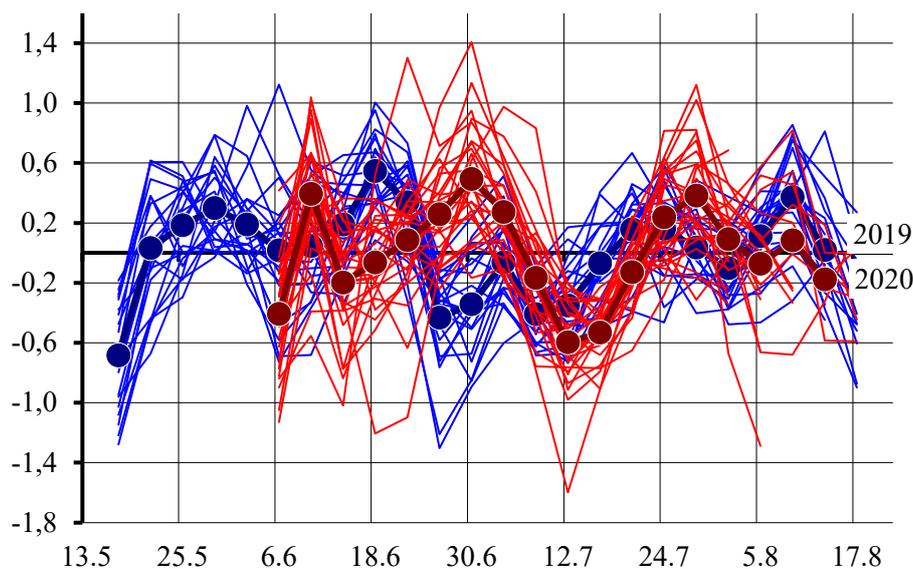


Рис. 4. Траектории отклонений суточного прироста побегов от линейных сезонных трендов. По оси x — календарные даты ϑ ; по оси y — отклонения суточного прироста побегов dL , см/сут. Цветовая легенда та же, что на рисунках 1—3

Ритмичность отклонений суточного прироста побегов от линейных сезонных трендов (средних $dL(t)$ для каждого года) была аппроксимирована суммами гармонических колебаний (гармоник) с периодом от 9 до 64 сут с очень высокой надежностью: $F = 25,9—27,6$ ($P < 0,001$), $R^2 = 0,961—0,964$. Привязанные к датам результаты гармонического анализа сезонной ритмичности $dL(\vartheta)$ показаны на рисунке 5 (в легенде приведены обозначения гармоник и результирующих колебаний; фактические ряды 2019 и 2020 гг. выделены маркерами ●).

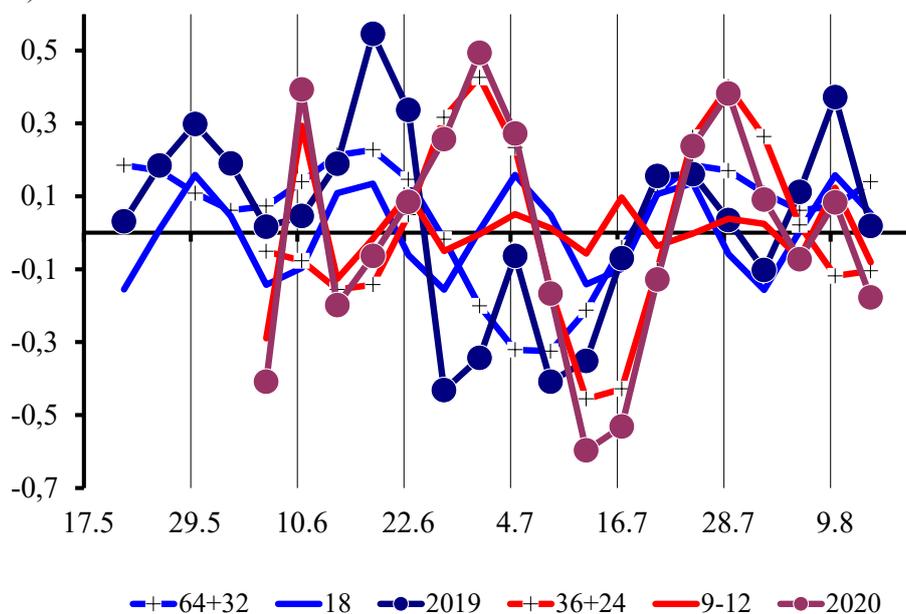


Рис. 5. Гармоническая структура сезонной динамики отклонений суточного прироста побегов от линейных сезонных трендов. По оси x — календарные даты ϑ ; по оси y — отклонения суточного прироста побегов dL , см/сут. Пояснения к легенде в тексте

На побегах 2019 г. сезонная ритмичность $dL(\vartheta)$ определяется взаимодействием гармоник с периодом 64, 32 и 18 сут (вклад этих гармоник H^2 в сезонную ритмичность $dL(\vartheta)$

составил 0,32, 0,18 и 0,18). Указанные гармоники синхронизированы между собой в период с 06.06 по 01.08, поэтому результирующий ряд, полученный при их сложении, отражает высокую степень симметричности средней траектории $dL(\vartheta)$ относительно даты 04.07. Гармоника с периодом 64 сут аппроксимирует субаннуальные (субсезонные) биоритмы развития побегов (глобальные раннелетний и позднелетний максимумы dL , разделенные среднелетним минимумом). Гармоника с периодом 32 аппроксимирует инфрадианные (многодневные) биоритмы и объясняет разделение раннелетнего и позднелетнего максимумов dL на частные максимумы. Гармоника с периодом 18 сут усиливает частные максимумы dL в первой и второй половинах вегетационного периода и объясняет относительный пик 04.07.

На побегах 2020 г. сезонная ритмичность $dL(\vartheta)$ определяется взаимодействием гармоник с периодом 36 и 24 сут, а также суммой гармоник с периодом 9—12 сут (вклад этих гармоник H^2 в сезонную ритмичность $dL(\vartheta)$ составил 0,42, 0,26 и 0,17). Гармоники с периодом 36 и 24 сут синхронизированы между собой в период с 12.07 по 16.07, поэтому результирующий ряд, полученный при их сложении, отражает симметричность средней траектории $dL(\vartheta)$ относительно середины июля. Результирующий ряд гармоник аппроксимирует субаннуальные биоритмы и хорошо объясняет экстремумы 30.06, 12.07—16.07 и 28.07. Среднее результирующее колебание, полученное при сложении гармоник с периодом 9—12 сут, объясняет пики dL в начале и в конце вегетационного периода (10.06 и 09.08).

В данном исследовании наблюдения за развитием однолетних прутьевидных побегов *S. triandra* проводились в одних и тех же лесорастительных (эдафо-гидрологических) условиях с использованием генофонда одной и той же модельной популяции на протяжении двух вегетационных периодов (2019 и 2020 гг.). Различия в источниках материала в разные годы обусловлены негенетическими факторами: типом саженцев (семенного или черенкового насаждения), возрастом корневых систем (трехлетние и однолетние), погодными условиями разных лет.

Траектории роста побегов в разные годы наблюдений сходны по конфигурации. Однако между траекториями 2019 и 2020 гг. выявлены и некоторые различия. Активный рост побегов в 2020 г. начался на 8 сут позже, причем в течение мая этот рост происходил сравнительно медленно. В результате такого отставания длина вызревших побегов 2019 г. (на саженцах семенного происхождения, на трехлетних корнях) в среднем в 1,3 раза больше, чем длина вызревших побегов 2020 г. (на однолетних саженцах, выращенных из неукорененных черенков).

Траектории суточного прироста побегов в разные годы наблюдений также сходны по конфигурации. Особый интерес представляют абсолютные максимумы суточного прироста в конце мая (2019 г.) и в начале июня (2020 г.). Не менее интересен факт приостановки возрастания суточного прироста во второй половине мая. Можно предположить, что до этого момента прирост побегов происходил за счет растяжения преформированных метамеров (т.е. метамеров с уже сформированными зачаточными узлами), а затем прирост побегов шел уже за счет роста и дифференцировки примордиальных зачатков. Это предположение не противоречит общеизвестным литературным данным [12].

Запаздывание дат особых точек на рассмотренных траекториях — начала активного роста (на 8 сут), момента приостановки возрастания суточного прироста (на 20 сут) и весенне-летнего максимума суточного прироста (на 16 сут) — привело к тому, что траектории 2020 г. более сжаты по временной оси по сравнению с траекториями 2019 г. Вероятно, смещения указанных событий обусловлены тем очевидным фактом, что для

активного роста побегов необходимо формирование корневых систем на неукорененных черенках. Это предположение также не противоречит литературным данным [32].

Совпадение линейных трендов сезонной динамики суточного прироста позволяет исключить влияние долговременных погодных (агрометеорологических) факторов на развитие побегов в разные годы. Совпадение дат среднелетних минимумов суточного прироста и дат завершения роста побегов в разные годы можно объяснить генетически контролируемые фотопериодическими реакциями (что не исключает и влияния температурного фактора). Это предположение тоже не противоречит литературным данным [20].

Ритмичность сезонной динамики отклонений суточного прироста от линейных трендов определяет сезонную ритмичность самого суточного прироста. Ритмичность суточного прироста побегов проявляется прежде всего в виде двух максимумов, разделенных минимумом. Этим долговременным изменениям суточного прироста соответствуют субсезонные (субаннуальные) биоритмы развития побегов. В то же время на сезонную динамику суточного прироста оказывают влияние и многодневные (инфраниантные) биоритмы. Таким образом, установлено, что общий ритм развития побегов складывается из серии ритмов разного уровня, что не противоречит литературным данным [25].

Выявленная ритмичность сезонной динамики отклонений суточного прироста от линейных трендов с высокой надежностью аппроксимируется суммами гармоник с периодами от 9 до 64 сут. Можно предположить, что само существование биоритмов разного уровня — субаннуальных и инфраниантных — обусловлено генетическими факторами, общими для всех генотипов в генофонде исследованной популяции (не исключено, что эти факторы являются общими для всего вида *S. triandra*, рода *Salix*, а может быть, и для всех многолетних высших растений [23]).

В разные годы наблюдений вклад гармоник с разными периодами в общую ритмичность различен. Вероятно, продолжительность периодов и начальные фазы так или иначе синхронизированных биоритмов определяются какими-то триггерными механизмами. Если саженцы с растущими побегами рассматривать как биологические осцилляторы, в которых последовательность морфофизиологических процессов контролируется системой положительных и отрицательных обратных связей между ними, то можно предположить, что сезонная ритмичность развития задается некоторыми весенними синхронизаторами. Тогда на побегах 2019 г. (саженцев семенного происхождения с трехлетней корневой системой) весенними синхронизаторами биоритмов являются внешние факторы, например сумма накопленных температур. На побегах 2020 г. (саженцев, выращенных из неукорененных черенков) весенние синхронизаторы — это эндогенные факторы развития, связанные с ризогенезом. Высказанные предположения не противоречат современным концепциям биоритмологии [2].

Из-за недостатка информации данная гипотеза не учитывает генетически обусловленные фотопериодические реакции, определяющие синхронизацию среднелетних минимумов суточного прироста в разные годы. Воспроизвести проведенные наблюдения в полной мере затруднительно из-за отсутствия у *S. triandra* чистых (в высшей степени гомозиготизированных) самоопыляющихся линий. Поэтому для получения новых эмпирических данных нами запланирован трехлетний эксперимент, позволяющий сравнить ростовые реакции разновозрастных черенковых саженцев одних и тех же клонов в разные годы.

Выводы

1. В сезонной динамике развития однолетних побегов на саженцах модельной популяции *S. triandra* в первой половине вегетационных периодов 2019 и 2020 гг. установле-

ны межгодовые различия. Наиболее вероятно, что выявленные различия связаны прежде всего с возрастом корневых систем (трехлетние сформировавшиеся или однолетние формирующиеся).

2. Сезонная динамика суточного прироста побегов определяется взаимодействием линейных трендов и нелинейных компонент. В исследованной популяции линейные тренды отражают отрицательную динамику суточного прироста. Межгодовые различия между линейными трендами не обнаружены.

3. Независимо от года наблюдений нелинейность сезонной динамики суточного прироста определяется взаимодействием субаннуальных и инфрадианных биоритмов. Выявленные биоритмы с высокой надежностью аппроксимируются суммами гармонических колебаний (гармоник).

4. Установлены межгодовые различия в гармонической структуре биоритмов: в разные годы субаннуальные и инфрадианные биоритмы аппроксимируются гармониками с различающимися периодами и начальными фазами. В то же время выявленные биоритмы более или менее синхронизированы между собой — и в пределах каждого года, и в разные годы.

5. Влияние внутригодовых — индивидуальных, внутрикронных и межклоновых — различий между побегами на сезонную динамику их развития, включая ритмичность динамики суточного прироста, не установлено.

6. Межгодовые различия в ритмах развития однолетних побегов определяются эпигенетическими факторами. Наиболее вероятный фактор — наличие у саженцев многолетних корневых систем и необходимость формирования корневых систем на неукорененных черенках.

7. Полученные результаты рекомендуется учитывать при планировании, создании и эксплуатации культур *S. triandra* различного назначения.

Список использованной литературы

1. Афонин А. А. Сезонная динамика развития побегов высокопродуктивных видов ив в контрастных гидротермических условиях. Брянск : РИСО БГУ, 2020. 168 с.
2. Ежов С. Н. Основные концепции биоритмологии // Вестник Тихоокеанского государственного экономического университета. 2008. № 2 (46). С. 104—121.
3. Епанчинцева О. В., Тишкина Е. А., Мишихина Ю. Д. Динамика прироста ив при использовании различных агротехнических приемов // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2020. № 4 (84). С. 97—103. DOI: 10.37670/2073-0853-2020-84-4-97-103.
4. Озернюк Н. Д. Разнообразие онтогенезов: иерархия механизмов // Онтогенез. 2010. Т. 41, № 5. С. 323—324.
5. Петров Д. Ф. Генетически регулируемый апомиксис. Новосибирск : Наука, 1964. 189 с.
6. Санникова Е. Г., Попова О. И., Компанцева Е. В. Ива трехтычинковая (*Salix triandra* L.) — перспективы и возможности использования в медицине и фармации // Фармация и фармакология. 2018. № 6 (4). С. 318—339. DOI: 10.19163/2307-9266-2018-6-4-318-339.
7. Скворцов А. К. Ивы СССР: систематический и географический обзор. М. : Наука, 1968. 262 с.
8. Старова Н. В. Селекция ивовых. М. : Лесная промышленность, 1980. 208 с.
9. Суханова Л. В. Размножение нектаропродуктивной ивы трехтычинковой черенками // Известия высших учебных заведений. Лесной журнал. 2004. № 4. С. 16—22.
10. Barkalov V. Yu., Kozyrenko M. M. Phylogenetic relationships of *Salix* L. subg. *Salix* species (Salicaceae) according to sequencing data of intergenic spacers of the chloroplast genome and ITS rDNA // Russian Journal of Genetics. 2014. Vol. 50, N 8. P. 828—837. DOI: 10.1134/S1022795414070035.
11. Berlin S., Trybush S.O., Fogelqvist J., Gyllenstrand N., Hallingbäck H. R., Åhman I., Nordh N-E., Shield I., Powers S. J., Weih M., Lagercrantz U., Rönnberg-Wästljung A.-C., Karp A., Hanley S. J. Genetic diver-

sity, population structure and phenotypic variation in European *Salix viminalis* L. (Salicaceae) // *Tree Genetics & Genomes*. 2014. Vol. 10, N 6. P. 1595—1610. DOI: 10.1007/s11295-014-0782-5.

12. Critchfield W. B. Leaf dimorphism in *Populus trichocarpa* // *American Journal of Botany*. 1960. Vol. 47. P. 699—711. DOI: 10.1002/j.1537-2197.1960.tb07154.x.

13. Cronk Q. C., Needham I., Rudall P. J. Evolution of Catkins: Inflorescence Morphology of Selected Salicaceae in an Evolutionary and Developmental Context // *Frontiers in Plant Science*. 2015. Vol. 6. Art. 1030. DOI: 10.3389/fpls.2015.01030.

14. Fabio E. S., Volk T. A., Miller R. O., Serapiglia M. J., Kemanian A. R., Montes F., Kuzovkina Yu. A., Kling G. J., Smart L. B. Contributions of environment and genotype to variation in shrub willow biomass composition // *Industrial Crops and Products*. 2017. Vol. 108. P. 149—161. DOI: 10.1016/j.indcrop.2017.06.030.

15. Fredette C., Labrecque M., Comeau Y., Brisson J. Willows for environmental projects: A literature review of results on evapotranspiration rate and its driving factors across the genus *Salix* // *Journal of Environmental Management*. 2019. Vol. 246. P. 526—537. DOI: 10.1016/j.jenvman.2019.06.010.

16. Fuchylo Ya. D., Afonin A. A., Sbytna M. V. Selection bases of developing new varieties of willow family (Salicaceae Mirb.) to create energy plantations // *Plant Varieties Studying and Protection*. 2016. N 4 (33). P. 18—25. DOI: 10.21498/2518-1017.4(33).2016.88607 [In Ukrainian]

17. Ghelardini L., Berlin S., Weih M., Lagercrantz U., Gyllenstrand N., Rönnberg-Wästljung A. C. Genetic architecture of spring and autumn phenology in *Salix* // *BMC Plant Biology*. 2014. Vol. 14 (1). A.n. 31. DOI: 10.1186/1471-2229-14-31.

18. Hallingbäck H., Fogelqvist J., Powers S., Turrion-Gomez J., Rossiter R., Amey J., Martin T., Weih M., Gyllenstrand N., Karp A., Lagercrantz U., Hanley S. J., Berlin S., Rönnberg-Wästljung A. C. Association mapping in *Salix viminalis* L. (Salicaceae) — identification of candidate genes associated with growth and phenology // *Global Change Biology Bioenergy*. 2015. Vol. 8 (3). P. 670—685. DOI: 10.1111/gcbb.12280.

19. Hanley S. J., Karp A. Genetic strategies for dissecting complex traits in biomass willows (*Salix* spp.) // *Tree Physiology*. 2014. Vol. 34 (11). P. 1167—1180. DOI: 10.1093/treephys/tpt089.

20. Junttila O. Apical Growth Cessation and Shoot Tip Abscission in *Salix* // *Physiologia Plantarum*. 1976. Vol. 38 (4). P. 278—286. DOI: 10.1111/j.1399-3054.1976.tb04004.x.

21. Kuzovkina Yu. A. Compilation of the checklist for cultivars of *Salix* L. (Willow) // *HortScience*. 2015. Vol. 50 (11). P. 1608—1609. DOI: 10.21273/HORTSCI.50.11.1608.

22. Li W., Wu H., Li X., Chen Y. Fine mapping of the sex locus in *Salix triandra* confirms a consistent sex determination mechanism in genus *Salix* // *Horticulture Research*. 2020. Vol. 7. Art. 64. DOI: 10.1038/s41438-020-0289-1.

23. Lüttge U., Hertel B. Diurnal and annual rhythms in trees // *Trees*. 2009. Vol. 23. Art. 683. DOI: 10.1007/s00468-009-0324-1.

24. McIvor I., Desrochers V. Tree willow root growth in sediments varying in texture // *Forests*. 2019. Vol. 10. Art. 517. DOI: 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, N 2. P. 65—72. DOI: 10.1134/S106236040802001X.

26. Noleto-Dias C., Wu Y., Bellisai A., Macalpine W., Beale M. H., Ward J. L. Phenylalkanoid Glycosides (Non-Salicinoids) from Wood Chips of *Salix triandra* × *dasyclados* Hybrid Willow // *Molecules*. 2019. Vol. 24, N 6. Art. 1152. DOI: 10.3390/molecules24061152.

27. Rogers E. R., Zalesny R. S., Hallett R. A., Headlee W. L., Wiese A. H. Relationships among root-shoot ratio, early growth, and health of hybrid poplar and willow clones grown in different landfill soils // *Forests*. 2019. Vol. 10, N 1. Art. 49. DOI: 10.3390/f10010049.

28. Sitzia T., Barcaccia G., Lucchin M. Genetic diversity and stand structure of neighboring white willow (*Salix alba* L.) populations along fragmented riparian corridors: A case study // *Silvae Genetica*. 2018. Vol. 67, N 1. P. 79—88. DOI: 10.2478/sg-2018-0011.

29. Stolarski M. J., Niksa D., Krzyżaniak M., Tworkowski 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. DOI: 10.1016/j.rser.2018.11.034.

30. Tumminello G., Volk T. A., McArt S. H., Fierke M. K. Maximizing pollinator diversity in willow biomass plantings: A comparison between willow sexes and among pedigrees // *Biomass and Bioenergy*. 2018. Vol. 117. P. 124—130. DOI: 10.1016/j.biombioe.2018.07.013.

31. Weih M., Nordh N.-E., Manzoni S., Hoeber S. Functional traits of individual varieties as determinants of growth and nitrogen use patterns in mixed stands of willow (*Salix* spp.) // *Forest Ecology and Management*. 2021. Vol. 479. Art. 118605. DOI: 10.1016/j.foreco.2020.118605.

32. 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. DOI: 10.1007/s12155-017-9871-2.

33. Wu D., Wang Y., Zhang L., Dou L., Gao L. The complete chloroplast genome and phylogenetic analysis of *Salix triandra* from China // *Mitochondrial DNA Part B*. 2019. Vol. 4, N 2. P. 3571—3572. DOI: 10.1080/23802359.2019.1674743.

34. Zhao F., Yang W. Review on application of willows (*Salix* spp.) in remediation of contaminated environment // *Acta Agriculturae Zhejiangensis*. 2017. Vol. 29, N 2. P. 300—306. DOI: 10.3969/j.issn.1004-1524.2017.02.17.

Поступила в редакцию 28.12.2020

Афонин Алексей Алексеевич, доктор сельскохозяйственных наук
Брянский государственный университет имени академика И. Г. Петровского
Российская Федерация, 241023, г. Брянск, ул. Бежицкая, 14
E-mail: afonin.salix@gmail.com
ORCID: 0000-0002-9392-2527

UDC 582.623.2:581.14:57.034

A. A. Afonin

Epigenetic variability of the structure of seasonal dynamics of shoot development of almond willow (*Salix triandra*, *Salicaceae*)

The article examines the influence of non-genetic factors on the seasonal dynamics of the development of annual shoots of almond willow (*Salix triandra* L.). The observations were carried out on saplings of the model population of *S. triandra* for two seasons (2019 and 2020). The origin of 2019 saplings is three-year-old from seed. The origin of 2020 saplings is one-year-old from cuttings. The general patterns of shoot development are revealed. The seasonal dynamics of shoot growth is described by logistic curves. The seasonal dynamics of daily increment is determined by the interaction of linear trends and nonlinear components. The linear trends are characterized by negative dynamics. The nonlinear dynamics of daily increment is determined by the interaction of subannual and infradian biorhythms. Individual, intra-crown and inter-clonal differences between shoots do not significantly affect the seasonal dynamics of daily growth. Probably, the general patterns of seasonal dynamics of daily growth are determined by the gene pool of the model population. Interannual differences in the dynamics of shoot development were revealed. The growth of shoots in 2019 began 8 days earlier than in 2020. The frequency of subannual biorhythms in 2019 comprised 64 days, in 2020 — 36 days. The frequency of infradian biorhythms in 2019 were 32 and 18 days, in 2020 — 24 and 9—12 days. The commonality of the gene pools used for observations in different years suggests that interannual differences in the rhythms of daily increment are due to epigenetic variability. The most likely factor determining interannual differences in the seasonal dynamics of shoot development is the age of root systems.

Key words: almond willow, *Salix triandra*, annual shoots, daily increment, seasonal dynamics, developmental trajectories, subannual biorhythms, infradian biorhythms, interannual variability, epigenetic variability.

Afonin Aleksey Alekseyevich, Doctor of Agricultural Sciences
Bryansk State Academician I. G. Petrovski University
Russian Federation, 241023, Bryansk, ul. Bezhickaya, 14
E-mail: afonin.salix@gmail.com
ORCID: 0000-0002-9392-2527

References

1. Afonin A. A. *Sezonnaya dinamika razvitiya pobegov vysokoproduktivnykh vidov iv v kontrastnykh gidrotermicheskikh usloviyakh* [Seasonal dynamics of the development of shoots of highly productive willow species in contrasting hydrothermal condition]. Bryansk, RISO BGU Publ., 2020. 168 p. (In Russian)
2. Ezhov S. N. *Osnovnye kontseptsii bioritmologii* [Basic concepts of biorhythmology]. *Vestnik Tikhookeanskogo gosudarstvennogo ekonomicheskogo universiteta*, 2008, no. 2 (46), pp. 104—121. (In Russian)
3. Epanchintseva O. V., Tishkina E. A., Mishchikhina Yu. D. *Dinamika prirosta iv pri ispol'zovanii razlichnykh agrotekhnicheskikh priemov* [The growth dynamics of willows due to the use of various agricultural techniques]. *Izvestiya Orenburgskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta — Izvestia Orenburg State Agrarian University*, 2020, no. 4 (84), pp. 97—103. DOI: 10.37670/2073-0853-2020-84-4-97-103. (In Russian)
4. Ozernyuk N. D. *Raznoobrazie ontogenezov: ierarkhiya mekhanizmov* [Diversity of ontogenesis: Hierarchy of mechanisms]. *Ontogenez — Russian Journal of Developmental Biology “Ontogenez”*, 2010, vol. 41, no. 5, pp. 323—324. (In Russian)
5. Petrov D. F. *Geneticheski reguliruemiy apomiksiz* [Genetically regulated apomixis]. Novosibirsk, Nauka Publ., 1964. 189 p. (In Russian)
6. Sannikova E. G., Popova O. I., Kompantseva E. V. *Iva trekhtychinkovaya (Salix triandra L.) — perspektivy i vozmozhnosti ispol'zovaniya v meditsine i farmatsii* [Willow triandra (Salix triandra L.): prospects and opportunities for use in medicine and pharmacy]. *Farmatsiya i farmakologiya — Pharmacy & Pharmacology*, 2018, no. 6 (4), pp. 318—339. DOI: 10.19163/2307-9266-2018-6-4-318-339. (In Russian)
7. Skvortsov A. K. *Ivy SSSR: sistematicheskii i geograficheskii obzor* [Willows of the Soviet Union: Taxonomic and Geographic Review]. Moscow, Nauka Publ., 1968. 262 p. (In Russian)
8. Starova N. V. *Selektsiya ivovykh* [Selection of willow family]. Moscow, Lesnaya promyshlennost' Publ., 1980. 208 p. (In Russian)
9. Sukhanova L. V. *Razmnozhenie nektaroproduktivnoi ivy trekhtychinkovoi cherenkami* [Reproduction of nectar-producing almond willow by cuttings]. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedenii. Lesnoi zhurnal — Russian Forestry Journal. Bulletin of Higher Educational Institutions*, 2004, no. 4, pp. 16—22. (In Russian)
10. Barkalov V. Yu., Kozyrenko M. M. *Phylogenetic relationships of Salix L. subg. Salix species (Salicaceae) according to sequencing data of intergenic spacers of the chloroplast genome and ITS rDNA*. *Russian Journal of Genetics*, 2014, vol. 50, no. 8, pp. 828—837. DOI: 10.1134/S1022795414070035.
11. Berlin S., Trybush S.O., Fogelqvist J., Gyllenstrand N., Hallingbäck H. R., Åhman I., Nordh N-E., Shield I., Powers S. J., Weih M., Lagercrantz U., Rönnerberg-Wästljung A.-C., Karp A., Hanley S. J. *Genetic diversity, population structure and phenotypic variation in European Salix viminalis L. (Salicaceae)*. *Tree Genetics & Genomes*, 2014, vol. 10, no. 6, pp. 1595—1610. DOI: 10.1007/s11295-014-0782-5.
12. Critchfield W. B. *Leaf dimorphism in Populus trichocarpa*. *American Journal of Botany*, 1960, vol. 47, pp. 699—711. DOI: 10.1002/j.1537-2197.1960.tb07154.x.
13. Cronk Q. C., Needham I., Rudall P. J. *Evolution of Catkins: Inflorescence Morphology of Selected Salicaceae in an Evolutionary and Developmental Context*. *Frontiers in Plant Science*, 2015, vol. 6, art. 1030. DOI: 10.3389/fpls.2015.01030.
14. Fabio E. S., Volk T. A., Miller R. O., Serapiglia M. J., Kemanian A. R., Montes F., Kuzovkina Yu. A., Kling G. J., Smart L. B. *Contributions of environment and genotype to variation in shrub willow biomass composition*. *Industrial Crops and Products*, 2017, vol. 108, pp. 149—161. DOI: 10.1016/j.indcrop.2017.06.030.
15. Fredette C., Labrecque M., Comeau Y., Brisson J. *Willows for environmental projects: A literature review of results on evapotranspiration rate and its driving factors across the genus Salix*. *Journal of Environmental Management*, 2019, vol. 246, pp. 526—537. DOI: 10.1016/j.jenvman.2019.06.010.
16. Fuchylo Ya. D., Afonin A. A., Sbytna M. V. *Selection bases of developing new varieties of willow family (Salicaceae Mirb.) to create energy plantations*. *Plant Varieties Studying and Protection*, 2016, no. 4 (33), pp. 18—25. DOI: 10.21498/2518-1017.4(33).2016.88607 [In Ukrainian]
17. Ghelardini L., Berlin S., Weih M., Lagercrantz U., Gyllenstrand N., Rönnerberg-Wästljung A. C. *Genetic architecture of spring and autumn phenology in Salix*. *BMC Plant Biology*, 2014, vol. 14 (1). A.n. 31. DOI: 10.1186/1471-2229-14-31.
18. Hallingbäck H., Fogelqvist J., Powers S., Turrion-Gomez J., Rossiter R., Amey J., Martin T., Weih M., Gyllenstrand N., Karp A., Lagercrantz U., Hanley S. J., Berlin S., Rönnerberg-Wästljung A. C. *Association mapping in Salix viminalis L. (Salicaceae) — identification of candidate genes associated with growth and phenology*. *Global Change Biology Bioenergy*, 2015, vol. 8 (3), pp. 670—685. DOI: 10.1111/gcbb.12280.
19. Hanley S. J., Karp A. *Genetic strategies for dissecting complex traits in biomass willows (Salix spp.)*. *Tree Physiology*, 2014, vol. 34 (11), pp. 1167—1180. DOI: 10.1093/treephys/tpt089.

20. Junttila O. Apical Growth Cessation and Shoot Tip Abscission in Salix. *Physiologia Plantarum*, 1976, vol. 38 (4), pp. 278—286. DOI: 10.1111/j.1399-3054.1976.tb04004.x.
21. Kuzovkina Yu. A. Compilation of the checklist for cultivars of Salix L. (Willow). *HortScience*, 2015, vol. 50 (11), pp. 1608—1609. DOI: 10.21273/HORTSCI.50.11.1608.
22. Li W., Wu H., Li X., Chen Y. Fine mapping of the sex locus in Salix triandra confirms a consistent sex determination mechanism in genus Salix. *Horticulture Research*, 2020, vol. 7, art. 64. DOI: 10.1038/s41438-020-0289-1.
23. Lüttge U., Hertel B. Diurnal and annual rhythms in trees. *Trees*, 2009, vol. 23, art. 683. DOI: 10.1007/s00468-009-0324-1.
24. McIvor I., Desrochers V. Tree willow root growth in sediments varying in texture. *Forests*, 2019, vol. 10, art. 517. DOI: 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, no. 2, pp. 65—72. DOI: 10.1134/S106236040802001X.
26. Noleto-Dias C., Wu Y., Bellisai A., Macalpine W., Beale M. H., Ward J. L. Phenylalkanoid Glycosides (Non-Salicinoids) from Wood Chips of Salix triandra × dasyclados Hybrid Willow. *Molecules*, 2019, vol. 24, no. 6, art. 1152. DOI: 10.3390/molecules24061152.
27. Rogers E. R., Zalesny R. S., Hallett R. A., Headlee W. L., Wiese A. H. Relationships among root-shoot ratio, early growth, and health of hybrid poplar and willow clones grown in different landfill soils. *Forests*, 2019, vol. 10, no. 1, art. 49. DOI: 10.3390/f10010049.
28. Sitzia T., Barcaccia G., Lucchin M. Genetic diversity and stand structure of neighboring white willow (*Salix alba* L.) populations along fragmented riparian corridors: A case study. *Silvae Genetica*, 2018, vol. 67, no. 1, pp. 79—88. DOI: 10.2478/sg-2018-0011.
29. 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, pp. 461—475. DOI: 10.1016/j.rser.2018.11.034.
30. Tumminello G., Volk T. A., McArt S. H., Fierke M. K. Maximizing pollinator diversity in willow biomass plantings: A comparison between willow sexes and among pedigrees. *Biomass and Bioenergy*, 2018, vol. 117, pp. 124—130. DOI: 10.1016/j.biombioe.2018.07.013.
31. Weih M., Nordh N.-E., Manzoni S., Hoerber S. Functional traits of individual varieties as determinants of growth and nitrogen use patterns in mixed stands of willow (*Salix* spp.). *Forest Ecology and Management*, 2021, vol. 479, art. 118605. DOI: 10.1016/j.foreco.2020.118605.
32. 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, pp. 1094—1104. DOI: 10.1007/s12155-017-9871-2.
33. Wu D., Wang Y., Zhang L., Dou L., Gao L. The complete chloroplast genome and phylogenetic analysis of Salix triandra from China. *Mitochondrial DNA Part B*, 2019, vol. 4, no. 2, pp. 3571—3572. DOI: 10.1080/23802359.2019.1674743.
34. Zhao F., Yang W. Review on application of willows (*Salix* spp.) in remediation of contaminated environment. *Acta Agriculturae Zhejiangensis*, 2017, vol. 29, no. 2, pp. 300—306. DOI: 10.3969/j.issn.1004-1524.2017.02.17.