

## Сезонная динамика и ритмичность роста побегов растений *Salix 'Bullata'*

С. А. Шавнин✉, А. А. Монтиле, Е. А. Тишкина, О. В. Епанчинцева

Ботанический сад Уральского отделения Российской академии наук, Екатеринбург, Россия

✉E-mail: sash@botgard.uran.ru

**Аннотация.** Цель – выявить инфрадианные ритмы в сезонных динамиках апикального роста побегов растений ивы пузырчатой (*Salix 'Bullata'*) и установить особенности морфогенеза, связанные с существованием эндогенных (генетических и гормональных) механизмов возникновения нелинейных изменений, включая колебания, ростовых характеристик побегов. **Методы.** Использовали количественный подход к изучению динамики процессов морфогенеза. Проведено сравнительное изучение сезонных динамик скоростей и ускорений апикального и радиального роста побегов, отличающихся по происхождению и расположению в растении. **Результаты.** В сезонной динамике характеристик апикального роста побегов ветвления и формирования растений ивы пузырчатой существуют инфрадианные ритмы, аналогичные наблюдавшимся у других видов ив. Они наиболее явно выражены у ускорений роста (до 5 колебаний за 3,5 месяца). Сезонные динамики ускорений апикального роста двух типов побегов коррелируют и почти синхронны. Сезонные динамики скоростей и ускорений радиального роста у изученных типов побегов аналогичны и отличаются от сезонных динамик апикального роста. Слабая зависимость ростовых характеристик от погодных условий подтверждает представления об эндогенной природе периодичности роста побегов растений. **Научная новизна.** Результаты дополняют существующие сведения о биологических ритмах и процессах морфогенеза древесных растений. Рост побегов ив и, возможно, других видов древесных растений имеет колебательный характер. Сезонные динамики апикального и радиального роста различны. Возникновение колебаний апикального роста побега обусловлено преимущественно процессами развития непосредственно апикальной меристемы. По-видимому, колебательный характер роста побегов является результатом наложения в тканях меристем процессов разной природы, включая деление, растяжение и дифференцировку клеток, а также выработку и распространение выполняющих регуляторную функцию фитогормонов. Результаты могут быть использованы при разработке и применении технологических приемов ухода за древесными растениями, включая прививки, обрезку и омоложение кустов и деревьев, а также методов вегетативного размножения.

**Ключевые слова:** морфогенез растений, рост побегов, сезонная динамика, биологические ритмы, колебательные процессы, *Salix 'Bullata'*.

**Для цитирования:** Шавнин С. А., Монтиле А. А., Тишкина Е. А., Епанчинцева О. В. Сезонная динамика и ритмичность роста побегов растений *Salix 'Bullata'* // Аграрный вестник Урала. 2023. Т. 23, № 12. С. 94–110. DOI: 10.32417/1997-4868-2023-23-12-94-110.

**Дата поступления статьи:** 26.05.2023, **дата рецензирования:** 08.06.2023, **дата принятия:** 23.10.2023.

## Seasonal dynamics and growth rhythm of shoots of *Salix 'Bullata'* plants

S. A. Shavnin✉, A. A. Montile, E. A. Tishkina, O. V. Epanchintseva

Institute Botanic Garden of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Ekaterinburg, Russia

✉E-mail: sash@botgard.uran.ru

**Abstract.** The purpose is to identify infradian rhythms in the seasonal dynamics of apical growth of shoots of *Salix 'Bullata'* plants and to establish the features of morphogenesis associated with the existence of endogenous

(genetic and hormonal) mechanisms for the occurrence of nonlinear changes, including fluctuations in the growth characteristics of shoots. **Methods.** A quantitative approach was used to study the dynamics of morphogenesis processes. There was carried out a comparative research of seasonal dynamics of velocities and accelerations of apical and radial growth of *Salix* 'Bullata' plants shoots, which differ in origin and location on the plant. **Results.** In the seasonal dynamics of the characteristics of apical growth of branching and plant formation shoots of *Salix* 'Bullata' plants there are observed infradian rhythms, similar to those identified for other willow species. These rhythms are most pronounced for the growth accelerations (about 5 maximums within 3.5 months). Seasonal dynamics of apical growth accelerations of two types of shoots are correlated and almost synchronous. Seasonal dynamics of speeds and accelerations of radial growth of the studied types of shoots are similar and differ from the seasonal dynamics of apical growth. The weak dependence of growth characteristics on weather conditions confirms the concept of the endogenous nature of the growth of plant shoots periodicity. **Scientific novelty.** The results complement the existing information on biological rhythms and processes of morphogenesis in woody plants. The growth of shoots of willows and, possibly, other species of woody plants has an oscillatory character. Seasonal dynamics of apical and radial growth are different. The occurrence of oscillations in the rate of shoot apical growth is mainly due to the processes of apical meristem development itself. Apparently, the oscillatory nature of shoot growth is the result of the superposition of several processes of different nature in the meristem tissues, including division, extension and differentiation of cells, and also the production and distribution of phytohormones. The results can be applied to the use and modification of methods of woody plants nursing – the grafting, the pruning, the rejuvenation and the vegetative propagation.

**Keywords:** plant morphogenesis, shoot growth, seasonal dynamics, biological rhythms, oscillatory processes, willows, *Salix* 'Bullata'.

**For citation:** Shavnin S. A., Montile A. A., Tishkina E. A., Epanchintseva O. V. Sezonnaya dinamika i ritmichnost' rosta pobegov rasteniy *Salix* 'Bullata' [Seasonal dynamics and growth rhythm of shoots of *Salix* 'Bullata' plants] // Agrarian Bulletin of the Urals. 2023. Vol. 23, No. 12. Pp. 94–110. DOI: 10.32417/1997-4868-2023-23-12-94-110. (In Russian.)

**Date of paper submission:** 26.05.2023, **date of review:** 08.06.2023, **date of acceptance:** 23.10.2023.

### Постановка проблемы (Introduction)

Семейство Salicaceae насчитывает 350–520 видов [1–3], которые легко гибридизируют между собой, увеличивая число таксонов в этом семействе [4]. Кроме того, существуют многочисленные культивары ив, объединенные в чек-лист [5]. Растения семейства обладают высокой приспособляемостью к условиям среды и имеют ряд хозяйственно ценных признаков (высокая продуктивность, быстрый рост, устойчивость к действию негативных факторов и декоративность), обуславливающих их широкое применение в современной сельскохозяйственной практике. Высокая генетическая пластичность ив делает их удобными и перспективными для селекционной работы и использования в качестве модельных объектов при изучении морфогенеза древесных растений. В решении проблемы выяснения природы генетического контроля и механизмов морфогенеза одним из актуальных аспектов является изучение скоростей роста и их изменений во времени, в том числе ритмичности. Механизмы и закономерности протекания этих процессов являются важной частью теоретических основ, используемых при разработке и совершенствовании современных технологий выращивания и ухода за растениями.

Исследования цикличности роста и морфогенеза древесных растений имеют значительную исто-

рию и проводятся преимущественно с помощью фенологических и анатомо-морфологических методов [6–10]. В годичном ритме роста может наблюдаться несколько циклов, приводящих к формированию более одного элементарного побега. Выделяется три этапа роста и морфогенеза побега, первые два из которых протекают в почке, а третий – непосредственно наблюдаемый этап видимого роста [11]. На этом этапе у побегов сеянца *Quercus robur* L. скорость увеличения длины междоузлий изменяется нелинейно и, как правило, имеет один максимум, достигаемый в течение первых дней роста [10]. При этом длительность третьего этапа и скорость роста определяются процессами, происходящими как в самом побеге, так и в целом растении, включая корневую систему.

Ритмы древесных растений, включая ростовые, разделяются по продолжительности циклов на ультрадианные, в том числе циркадные, и инфрадианные – имеющие периоды колебаний менее и более 24 часов соответственно [12]. В настоящее время известно, что наличие ритмов роста побегов связано не столько с периодичностью изменений условий среды, сколько с эндогенными процессами [6–8, 12–20]. При этом, однако, участие факторов среды в формировании ритмов роста и их регуляции изучено недостаточно. Годичные циклы у древесных растений сформировались в процессе эволюции и про-

являются в связи с сезонными изменениями погодно-климатических условий. При рассмотрении влияния сезонных факторов наиболее часто исследуют годичные кольца ствола, осеннее старение листьев и процессы перехода к зимнему покою и выхода из него, а циклы цветения и плодоношения связывают с их зависимостью от длины фотопериода [14–16]. Следует отметить, что периодичность роста побегов сопряжена с ритмичностью роста корней [16, 21–23]. Наличие этой взаимосвязи объясняется, например, существованием колебаний скоростей транспорта углеводов и изменениями скоростей метаболизма азота [24]. По-видимому, важными для объяснения природы ритмов роста побегов и их взаимосвязи с ростом корней являются представления об участии в работе апикальной меристемы цитокининов, стимулирующих пролиферацию клеток в апикальном участке побега и образующихся в зоне апекса ауксинов, определяющих растяжение клеток побега и корня после деления. Эти процессы находятся, в свою очередь, под контролем системы генов клеток меристемы [13; 17; 20; 25–32].

Необходимо отметить, что до настоящего времени достаточного внимания изучению внешних проявлений инфрадианных ритмов на уровне скоростей апикального роста побегов древесных растений в естественных условиях произрастания не уделялось, а само существование этих ритмов описано преимущественно на морфологическом уровне. Накопленные в результате цитологических, физиологических и молекулярно-генетических исследований роста апикальных меристем побегов и корней сведения пока не позволяют объяснить природу инфрадианных ритмов роста и морфогенеза органов и частей растения. В связи с этим необходимо отметить цикл работ, в котором у апикального роста побегов наблюдались квазипериодические последовательности колебаний характеристик приростов у ивы белой *Salix alba* L. [33], а также (с периодом колебаний 18–20 суток) у ивы корзиночной *S. viminalis* L. [34]. У ивы трехтычинковой *S. triandra* L. также наблюдается периодичность роста, которая отличается в разные годы [35, 36]. У растений этой ивы нелинейные компоненты, связанные с цикличностью сезонной динамики приростов, аппроксимируются суммами гармоник, на основании чего делается вывод о том, что цикличность обусловлена взаимодействием инфрадианных биоритмов трех уровней с периодами колебаний 29–36, 21–24 и 9–18 суток соответственно [37]. Наблюдаемые в этих работах колебания зафиксированы для эмпирических кривых траекторий роста, получаемых с помощью специального алгоритма анализа [37]. Полученные А. А. Афониним результаты позволяют предположить, что колебания апикального роста побегов свойственны и другим растениям се-

мейства Salicaceae и могут выявляться при прямой регистрации величин приростов (в случае целенаправленного планирования наблюдений) без использования дополнительных приемов обработки данных, усложняющих интерпретацию получаемых результатов. Представляется также необходимым дополнить сведения о сезонной динамике апикального роста побегов данными о радиальном росте и о зависимости ростовых процессов от изменений погодных условий в течение вегетационного периода. Кроме того, для расширения общего описания явления колебаний роста побегов перспективно также провести сравнение сезонных динамик роста побегов ветвления (ПВ) и отличающихся высокой скоростью роста побегов формирования (ПФ) [38]. Эти типы побегов имеют также существенные морфологические отличия, которые связывают с изменением баланса фитогормонов [39]. Изучение закономерностей роста ПФ представляет интерес также для специалистов, занимающихся совершенствованием широко используемых в практике садоводства технологий вегетативного размножения и ухода за древесными растениями (в том числе обрезка с целью формирования кроны или омоложения). Одним из перспективных для дальнейшего изучения природы ритмов и процессов роста является широко распространенный культивар ивы пузырчатой *Salix 'Bullata'*, обладающий декоративной шаровидной кроной и набором важных хозяйственно ценных качеств.

Анализ сведений о ритмике роста древесных растений и о наличии колебаний скорости апикального роста побегов позволяет сформулировать четыре рабочие гипотезы: 1) сезонные динамики показателей апикального и радиального роста имеют нелинейный характер и аналогичны у побегов одного типа; 2) у ПФ и ПВ растений *Salix 'Bullata'* существуют инфрадианные ритмы апикального роста; 3) сезонные динамики апикального и радиального роста побегов различны у ПВ и ПФ; 4) на сезонные динамики апикального и радиального роста побегов оказывают влияние факторы среды (температура воздуха и количество осадков).

В связи с проверкой выдвинутых гипотез целью исследований являлось установить характер и вид зависимостей от времени морфометрических показателей скоростей и их изменений (ускорений) у апикального и радиального роста ПВ и ПФ растений ивы пузырчатой *Salix 'Bullata'*. В задачи работы наряду с выполнением непосредственно необходимых для достижения цели измерений и анализа данных входило выявление наличия инфрадианных ритмов роста у разных типов побегов, а также проведение их сравнительного анализа и оценок влияния на ростовые процессы температуры воздуха и количества осадков в течение периода вегетации.

**Методология и методы исследования (Methods)**

Объектом исследований являлась ива пузырчатая *Salix 'Bullata'*. Эта ива представлена мужским клоном и встречается только в культуре. Благодаря своей декоративности, устойчивости к листогрызущим насекомым и почти стопроцентной укореняемости одревесневших черенков этот культивар является одним из перспективных для хозяйственного использования и издавна применяется в декоративном садоводстве. *Salix 'Bullata'* – дерево до 12 м высотой с мощным стволом и плотной шаровидной кроной, особенности культивирования этой ивы описаны В. И. Шабуровым (1977) [40]. Растения ивы пузырчатой из коллекции Ботанического сада УрО РАН (Екатеринбург, Россия) были высажены в 2019 г. на территории экспериментального участка сада в бывшей пойме р. Черемшанки (56°51'06" N 60°36'43" E). Исследуемый участок представлен аллювиальными (пойменными) болотными иловато-торфяными почвами. Уровень залегания грунтовых вод в середине мая в 2019 г. составлял 0,7 м, а в сентябре – 1,5 м. Почвенный разрез состоит из торфя-

ных слоев разной степени разложения, достигающих глубины 170–180 см. В слоях ниже 60 см почва имеет низкую обеспеченность фосфором и низкое содержание калия (4,6–5,7 мг  $K_2O$  / 100 г почвы). Характеристики кислотности почвы (рН водный): до глубины 60 см реакция почвы сильнокислая, нижние горизонты (глубже 60 см) имеют слабокислую реакцию. Скелета почв не обнаружено. В 2019 г. одревесневшие черенки заготавливали в середине апреля и в начале мая, после чего они были высажены на экспериментальный участок. Черенки, имевшие длину 15–16 см и средний диаметр не менее 7 мм, высаживали в почву, застеленную нетканым черным материалом спанбондом (синонимы – лутрасил, агротекс, плотность – 60 г/м<sup>2</sup>) с целью сохранения влаги и затруднения роста сорняков. Черенки заглубляли до верхней почки. В течение первого сезона осуществляли полив с периодичностью 1–2 раза в месяц в зависимости от погодных условий. Весной 2021 г., до распускания почек, у 8 саженцев были низко обрезаны скелетные ветви (на уровень 4–5 см от земли) для полу-

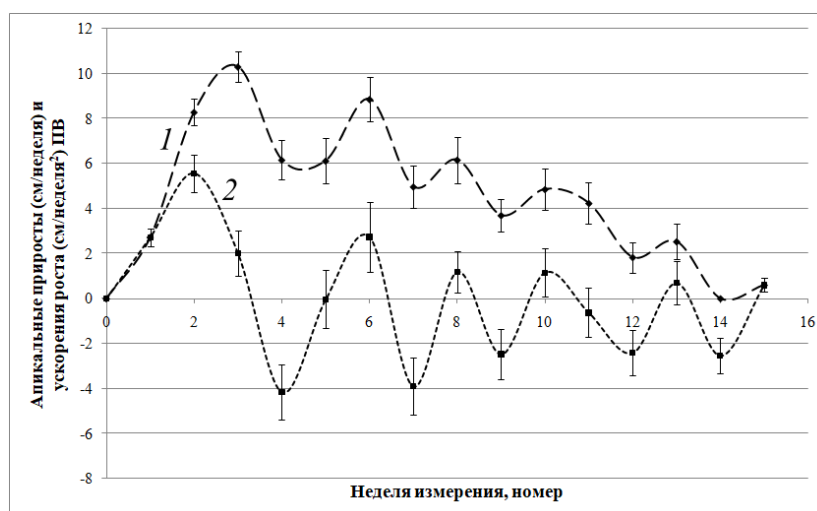


Рис. 1. Сезонная динамика апикального роста ПВ растений *Salix 'Bullata'*.  
1, 2 – приросты и ускорения соответственно

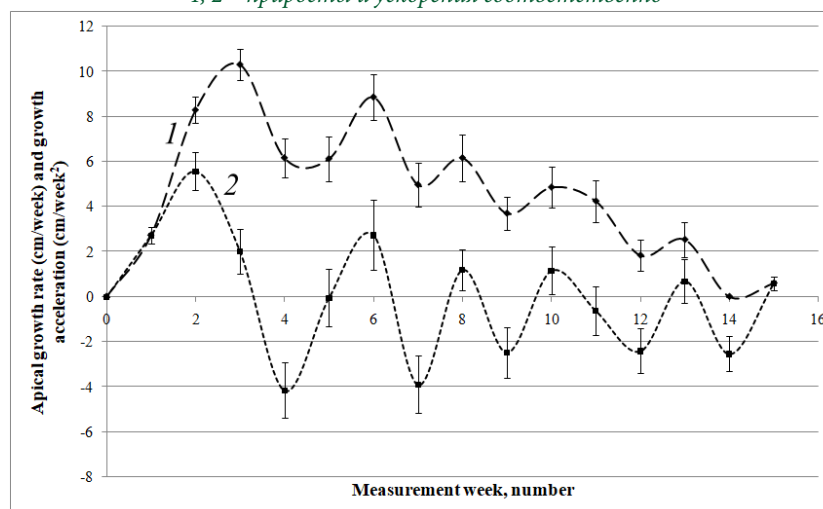


Fig. 1. Seasonal dynamics of branching shoots of *Salix 'Bullata'* apical growth.  
1, 2 – growth rates and accelerations, respectively

чения побегов формирования (ПФ) [38], вырастающих из спящих почек. С каждого из посаженных в 2019 г. и оставшихся интактными 15 саженцев для дальнейших наблюдений было отобрано по одному вегетативному побегу ветвления первого порядка (ПВ), растущему из верхушечной почки скелетной ветви (общее количество – 15 ПВ). У прошедших обрезку восьми растений также были отобраны 15 ПФ (по 1–2 побега на каждом). Общее количество изучаемых побегов составило 30 шт. В течение вегетационного периода (с середины мая до начала октября) производили измерения характеристик роста с интервалом 7 дней. Для определения скорости апикального роста у побегов измеряли длину от основания побега до его верхней точки ( $H$ ), а скорости радиального роста – диаметр у основания побега ( $D$ ) с точностью 1,0 мм и 0,05 мм соответственно.

Полученные данные анализировались с использованием пакетов Excel (Microsoft, 2007) и Statistica 8.0 (StatSoft Inc., 2007). На графиках сезонных динамик апикальных и радиальных приростов побегов ивы приведены средние по выборкам для ПВ

и ПФ значения приростов и стандартные ошибки. Ускорения изменений приростов рассчитывали по формуле

$$\Delta V/\Delta t,$$

где  $V$  – величина прироста,

$$\Delta V = V_{t+1} - V_t,$$

$\Delta t$  – время между измерениями, которое постоянно и равно одной неделе.

На рисунках представлены стандартные сглаживающие кривые для графиков пакета Excel. Ввиду того, что интервал между днями проведенных измерений составлял одну неделю, на рисунках по оси абсцисс и в тексте приведены номера недель от начала измерений. Для установления влияния погодных условий вегетационного периода на приросты был применен факторный анализ ANOVA, в котором фактором выступали либо средние за предшествующие дате измерения 7 дней температуры, либо суммы осадков по отдельности. Факторы в обоих случаях были разбиты на уровни с интервалом изменения 2,5 °С для температуры и 10,0 мм –

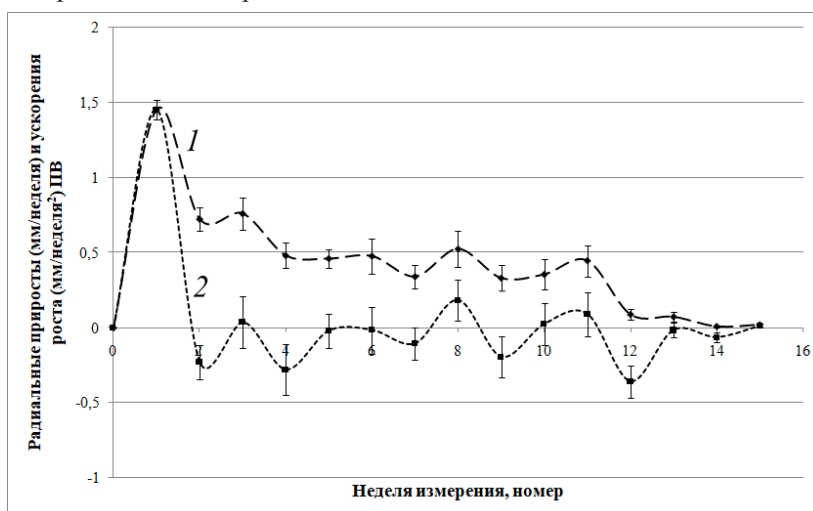


Рис. 2. Сезонная динамика радиального роста ПВ растений *Salix 'Bullata'*. 1, 2 – приросты и ускорения соответственно

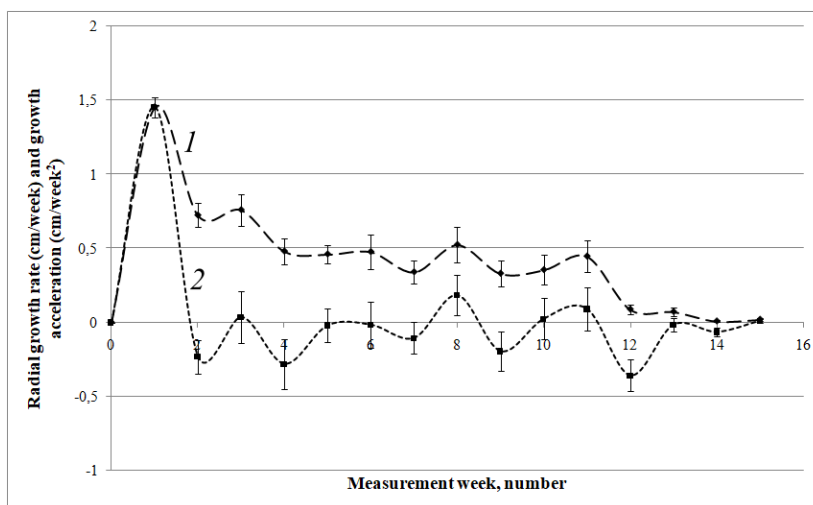


Fig. 2. Seasonal dynamics of branching shoots of *Salix 'Bullata'* radial growth. 1, 2 – growth rates and accelerations, respectively

для суммы осадков. Эффект фактора считали достоверным при уровне значимости  $p < 0,05$ .

### Результаты (Results)

Апикальный рост ПВ начался в первой неделе мая (рис. 1). В течение трех недель величины еженедельных приростов увеличиваются, после чего уменьшаются на 4–5-й неделе и вновь увеличиваются на 6-й неделе. Далее наблюдалось трехступенчатое снижение скоростей роста до его полного прекращения на 13–14-й неделе. Продолжительность каждой ступени составляла 2–3 недели. В целом сезонная динамика апикального роста ПВ имеет вид кривой с двумя максимумами в начале вегетационного сезона и последовательным ступенчатым уменьшением значений скоростей роста побегов к его концу. Ускорения апикального роста ПВ (рис. 1) возрастают в течение первых двух недель, после чего на протяжении всего периода роста их величины снижаются и совершают колебания. При этом амплитуды колебаний постепенно уменьшаются.

Всего наблюдалось 5 полных колебаний с продолжительностью отдельных фаз подъема и спада 1–2 недели.

Радиальный рост ПВ начинается одновременно с апикальным (рис. 2). В отличие от апикального роста его максимальные значения достигаются уже в первую неделю, после чего происходит последовательное трехступенчатое уменьшение этой характеристики до нуля в конце вегетационного периода на 12–13-й неделе. Продолжительность первой и второй ступени составляет около 1 и 7 недель соответственно. На графике ускорений радиального роста ПВ наблюдается 3 максимума на 1-й, 8-й и 11-й неделях наблюдений (рис. 2). Из них наиболее высоким является первый, после чего величины ускорений резко снижаются. Следует отметить, что в сезонной динамике обеих характеристик радиального роста ПВ серий достоверных повторных колебаний, установленных для апикального роста, не наблюдается.

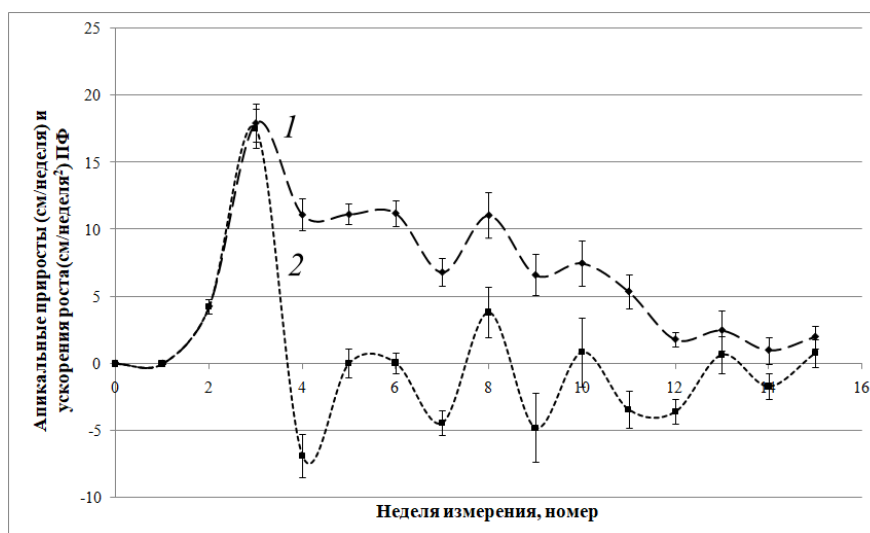


Рис. 3. Сезонная динамика апикального роста ПФ растений *Salix 'Bullata'*. 1, 2 – приросты и ускорения соответственно

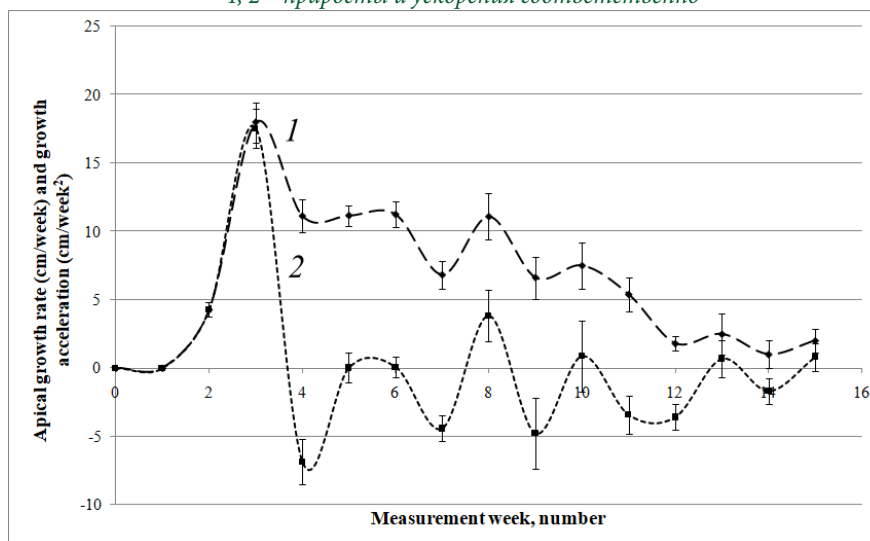


Fig. 3. Seasonal dynamics of plant formation shoots of *Salix 'Bullata'* apical growth. 1, 2 – growth rates and accelerations, respectively

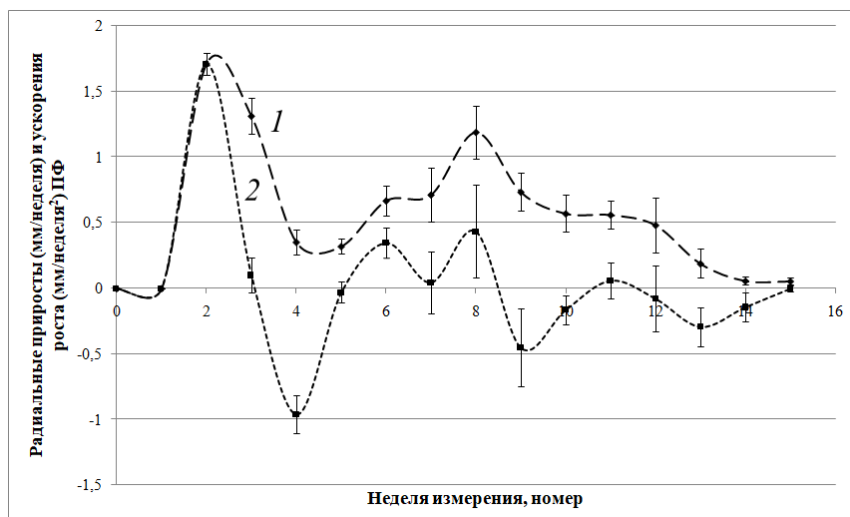


Рис. 4. Сезонная динамика радиального роста ПФ растений *Salix 'Bullata'*. 1, 2 – приросты и ускорения соответственно

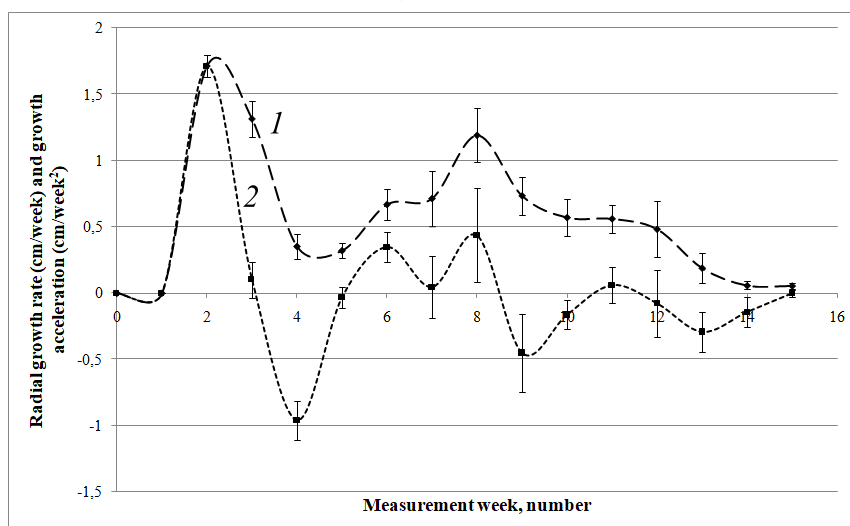


Fig. 4. Seasonal dynamics of plant formation shoots of *Salix 'Bullata'* radial growth. 1, 2 – growth rates and accelerations, respectively

Апикальный рост ПФ (рис. 3) начался на 1 неделю позже, чем у ПВ (на второй неделе наблюдений). Наибольшая величина его скорости, превышающая скорость апикального роста ПВ примерно в два раза, наблюдалась на 3-й неделе, после чего эта характеристика уменьшалась в течение остального периода вегетации до полного прекращения роста на 13–14-й неделе. На графике сезонных изменений приростов существует 1 дополнительный максимум (неделя 8) и 3 участка относительно стабильных значений на 4–6-й, 9–11-й и 12–14-й неделях. Величины ускорений апикального роста ПФ имеют первый главный максимум на 3-й неделе, после чего значительно снижаются и совершают достоверные колебания по амплитуде, синхронные (за исключением наблюдаемого на одну неделю позже первого максимума) колебаниям ускорений апикального роста ПВ.

Радиальный рост ПФ, как и апикальный, начинается на 1 неделю позже, чем у ПВ (рис. 4). Его

скорость достигает первого главного максимума в течение 2-й недели наблюдений и примерно равна скорости радиального роста ПВ на этом участке сезонной динамики. В течение 3–4 недель наблюдений величина этой характеристики уменьшается, вновь увеличивается на 6–7-й неделе, далее демонстрирует второй максимум на неделе 8, снижается до примерно одинаковых значений в период 9–12-й недели и окончательно уменьшается до нуля в конце периода роста (14-я неделя). На графике ускорений радиального роста ПФ наблюдаются 3 максимума (2-я, 6–8-я и 11–12-я недели соответственно). Следует отметить, что экстремумы на кривой сезонной динамики этой характеристики частично совпадают у ПФ и ПВ, однако величины изменений в период после достижения первого максимума выше у ПФ. Особенностью радиального роста ПФ по сравнению с ПВ является увеличение его скорости на 6–12-й неделях.

Таблица 1  
Средние температуры и суммарное количество осадков за неделю, предшествующую каждому измерению в 2021 г.

Недели, номер, (дата)	Температура, °C	Фактор температуры	Сумма осадков, мм	Фактор суммы осадков
1 (14.05.21)	19,36	C	0	A
2 (20.05.21)	22,29	D	0	A
3 (27.05.21)	20,77	C	5,4	A
4 (3.06.21)	16,50	A	4,4	A
5 (11.06.21)	16,90	A	1,4	A
6 (17.06.21)	21,81	C	2,5	A
7 (24.06.21)	17,34	B	28,4	C
8 (1.07.21)	25,06	D	17,6	B
9 (8.07.21)	19,74	C	36,1	C
10 (16.07.21)	17,59	B	6,9	A
11 (23.07.21)	21,31	C	34,4	C
12 (29.07.21)	16,46	A	7,9	A
13 (09.08.21)	19,83	B	73,4	D
14 (19.08.21)	21,94	B	0	A

Примечание. A–D – градации факторов среды, использовавшиеся при дисперсионном анализе. Данные взяты из массива ФГБУ «Всероссийский научно-исследовательский институт гидрометеорологической информации – Мировой центр данных» [41].

Table 1  
Average temperatures and total precipitation for the week preceding each one measurement in 2021

Week, number, (date)	Temperature, °C	Temperature factor	Total precipitation, mm	Total precipitation factor
1 (14.05.21)	19.36	C	0	A
2 (20.05.21)	22.29	D	0	A
3 (27.05.21)	20.77	C	5.4	A
4 (3.06.21)	16.50	A	4.4	A
5 (11.06.21)	16.90	A	1.4	A
6 (17.06.21)	21.81	C	2.5	A
7 (24.06.21)	17.34	B	28.4	C
8 (1.07.21)	25.06	D	17.6	B
9 (8.07.21)	19.74	C	36.1	C
10 (16.07.21)	17.59	B	6.9	A
11 (23.07.21)	21.31	C	34.4	C
12 (29.07.21)	16.46	A	7.9	A
13 (09.08.21)	19.83	B	73.4	D
14 (19.08.21)	21.94	B	0	A

Note. A–D are the gradations of environmental factors used in the analysis of variance. Data taken from array of All-Russian Research Institute of Hydrometeorological Information – World Data Center (ARRIHMI-WDC) [41].

С целью проверки степени влияния внешних факторов на сезонные динамики роста побегов были проведены корреляционный и дисперсионный анализы связи ростовых характеристик с погодными-климатическими условиями среды, сведения о которых приведены в таблице 1.

Корреляционный анализ связей изучаемых морфометрических характеристик роста ПВ и ПФ с температурой воздуха и количеством осадков (таблица 2) показал, что с температурой статистически значимо коррелируют ( $p < 0,05$ ) только радиальные приросты ПФ (связь положительная). Более слабая и менее значимая корреляция наблюдается у апикальных и радиальных приростов ПВ ( $p < 0,1$ ). При этом все остальные характеристики, за исключением радиальных приростов ПФ, коррелируют ( $p < 0,05$ ) с количеством осадков (связь отрицатель-

ная). Этот факт объясняется тем, что существенные осадки начали выпадать в период 17.06.21–24.06.21 г. (таблица 1), то есть в период замедления роста побегов, в результате чего линейные тренды изменений ростовых характеристик и осадков направлены противоположно.

Последующий дисперсионный анализ ANOVA наличия влияния температуры воздуха и количества осадков на изучаемые морфометрические характеристики роста ПВ и ПФ показал, что действие этих факторов среды достоверное слабое (таблица 3). Доли влияния фактора температуры на апикальный рост (AP) ПВ и ПФ составляют 8,5 % и 6,1 % соответственно, а на радиальный рост (RP) – 11,3 % и 14,7 %. Влияние фактора осадков на апикальный рост ПВ и ПФ составляет 8,1 % и 12,4 % соответственно, а на радиальный рост ПВ и ПФ – 5,7 % и 8,2 %.



Результаты корреляционного анализа связей изучаемых морфометрических характеристик роста ПВ и ПФ с температурой воздуха и количеством осадков

Переменная	ПВ, апикальные приросты	ПФ, апикальные приросты	ПВ, радиальные приросты	ПФ, радиальные приросты
Температура	0,164	0,084	0,149	<b>0,405*</b>
	$p = 0,074$	$p = 0,367$	$p = 0,107$	$p = 0,000$
Сумма осадков	<b>-0,366*</b>	<b>-0,319*</b>	<b>-0,190*</b>	0,027
	$p = 0,000$	$p = 0,000$	$p = 0,038$	$p = 0,775$
ПВ, апикальные приросты		<b>0,350*</b>	<b>0,369*</b>	<b>0,199*</b>
		$p = 0,000$	$p = 0,000$	$p = 0,030$
ПФ, апикальные приросты			0,114	<b>0,360*</b>
			$p = 0,216$	$p = 0,000$
ПВ, радиальные приросты				0,021
				$p = 0,822$

Примечание. \* Отмечает статистически значимые коэффициенты корреляции на уровне 0,05.

Results of the correlation analysis of relationships between studied morphometric characteristics of the growth of branching and plant formation shoots with air temperature and precipitation

Variable	BSh, apical growth rate	PFSH, apical growth rate	BSh, radial growth rate	PFSH, radial growth rate
Temperature	0.164	0.084	0.149	<b>0.405*</b>
	$p = 0.074$	$p = 0.367$	$p = 0.107$	$p = 0.000$
Total precipitation	<b>-0.366*</b>	<b>-0.319*</b>	<b>-0.190*</b>	0.027
	$p = 0.000$	$p = 0.000$	$p = 0.038$	$p = 0.775$
BSh, apical growth rate		<b>0.350*</b>	<b>0.369*</b>	<b>0.199*</b>
		$p = 0.000$	$p = 0.000$	$p = 0.030$
PFSH, apical growth rate			0.114	<b>0.360*</b>
			$p = 0.216$	$p = 0.000$
BSh, radial growth rate				0.021
				$p = 0.822$

Note. \* Marks statistically significant correlation coefficients on 0.05 level of significance.

Результаты дисперсионного анализа ANOVA наличия влияния температуры воздуха и количества осадков на изучаемые морфометрические характеристики роста ПВ и ПФ

Фактор, характеристика	Эффект фактора / ошибки	Степени свободы	SS	Средняя дисперсия	F-критерий	p-уровень
Температура, апикальный рост	<b>Побеги ветвления</b>					
	Влияние фактора	3	183,46	61,15	4,802	0,0032
	Случайная ошибка	155	1973,96	12,74		
	<b>Побеги формирования</b>					
	Влияние фактора	3	293,56	97,85	2,839	0,0405
	Случайная ошибка	132	4550,06	34,47		
Температура, радиальный рост	<b>Побеги ветвления</b>					
	Влияние фактора	3	2,6	0,866	6,644	0,0003
	Случайная ошибка	157	20,46	0,13		
	<b>Побеги формирования</b>					
	Влияние фактора	3	8,07	2,69	8,644	0,000025
	Случайная ошибка	151	47,012	0,31		
Уровень осадков, апикальный рост	<b>Побеги ветвления</b>					
	Влияние фактора	3	174,95	58,32	4,56	0,0043
	Случайная ошибка	155	1982,48	12,79		
	<b>Побеги формирования</b>					
	Влияние фактора	3	601,58	200,53	6,24	0,00054
	Случайная ошибка	132	4242,04	32,14		
Уровень осадков, радиальный рост	<b>Побеги ветвления</b>					
	Влияние фактора	3	1,306	0,435	3,141	0,027
	Случайная ошибка	157	21,75	0,139		
	<b>Побеги формирования</b>					
	Влияние фактора	3	4,535	1,51	4,515	0,0046
	Случайная ошибка	151	50,55	0,335		

Примечание. SS – дисперсия межгрупповая и внутригрупповая, приведена для оценок влияния фактора и для случайной ошибки соответственно. Полужирным шрифтом выделены статистически значимые эффекты фактора.

Results of the ANOVA of the presence of air temperature and precipitation effect on the studied morphometric characteristics of branching and plant formation shoots growth

Factor, characteristic	Effect of factor / random error	Degrees of freedom	SS	MS	F-criterion	p-value
Temperature, apical growth rate	<b>Branching shoots</b>					
	Factor	3	<b>183.46</b>	<b>61.15</b>	<b>4.802</b>	<b>0.0032</b>
	Random error	155	1973.96	12.74		
	<b>Plant formation shoots</b>					
Temperature, radial growth rate	Factor	3	<b>293.56</b>	<b>97.85</b>	<b>2.839</b>	<b>0.0405</b>
	Random error	132	4550.06	34.47		
	<b>Branching shoots</b>					
	Factor	3	<b>2.6</b>	<b>0.866</b>	<b>6.644</b>	<b>0.0003</b>
Total precipitation, apical growth rate	Random error	157	20.46	0.13		
	<b>Plant formation shoots</b>					
	Factor	3	<b>8.07</b>	<b>2.69</b>	<b>8.644</b>	<b>0.00025</b>
	Random error	151	47.012	0.31		
Total precipitation, radial growth rate	<b>Branching shoots</b>					
	Factor	3	<b>174.95</b>	<b>58.32</b>	<b>4.56</b>	<b>0.0043</b>
	Random error	155	1982.48	12.79		
	<b>Plant formation shoots</b>					
Total precipitation, radial growth rate	Factor	3	<b>601.58</b>	<b>200.53</b>	<b>6.24</b>	<b>0.00054</b>
	Random error	132	4242.04	32.14		
	<b>Branching shoots</b>					
	Factor	3	<b>1.306</b>	<b>0.435</b>	<b>3.141</b>	<b>0.027</b>
Total precipitation, radial growth rate	Random error	157	21.75	0.139		
	<b>Plant formation shoots</b>					
	Factor	3	<b>4.535</b>	<b>1.51</b>	<b>4.515</b>	<b>0.0046</b>
	Random error	151	50.55	0.335		

Note. SS – between-group and within-group variance, given for estimates of factor effect and random error, respectively. Statistically significant effects of the factor are highlighted in bold.

### Обсуждение и выводы (Discussion and Conclusion)

Таким образом, анализ полученных результатов свидетельствует о нелинейном характере изменений скоростей роста ПВ и ПФ растений *Salix 'Bullata'* в течение всего вегетационного периода, что подтверждает только первую часть гипотезы 1. Сезонные динамики апикального и радиального роста у побегов одного типа не аналогичны (вторая часть гипотезы 1), а значительно отличаются. Общей закономерностью сезонных динамик апикального и радиального роста является наличие в них двух этапов. Первый этап – ускорение роста – имеет продолжительность 2–3 недели у апикального роста и 1–2 недели – у радиального. Второй этап – замедление роста – длится до полного прекращения ростовых процессов (10–12 недель). При этом у апикального роста ПВ и ПФ наблюдаются повторяющиеся колебания изменений величин еженедельных приростов (ускорений). Их периодичность аналогична наблюдавшимся ранее колебаниям характеристик приростов у ив белой, корзиночной и трехтычинковой [33–36]. Сопоставление сезонных динамик скоростей и ускорений роста побегов показало, что анализ ускорений позволяет более точно выявить колебательный характер хода процессов роста побегов по сравнению с непосредственным анализом их скоростей (величин еженедельных приростов).

Наиболее явно колебания наблюдаются в сезонных динамиках ускорений апикального роста обоих типов побегов. Период колебаний составляет 2–3 недели, что позволяет их отнести к инфрадианным ритмам роста [12]. Этот вывод совпадает с заключением об инфрадианной ритмике суточных приростов побегов ивы трехтычинковой [36, 37]. Приведенные сведения подтверждают полностью гипотезу 2 о существовании инфрадианных ритмов апикального роста ПВ и ПФ растений *Salix 'Bullata'*. У радиального роста ПВ и ПФ (в отличие от апикального) формы кривых зависимостей ростовых характеристик от времени имеют только один явно выраженный максимум, типичный для закономерностей роста биологических объектов, и не содержат повторяющихся колебаний.

Колебания ускорений апикального роста у ПВ и ПФ у *Salix 'Bullata'* почти синхронны, несмотря на то что у ПФ оба вида роста (апикальный и радиальный) начинаются на одну неделю позже, чем у ПВ. Эта задержка, по-видимому, связана со временем, необходимым для активации роста побега из спящей почки. Одновременность первых максимумов на кривых сезонных динамик апикального роста ПВ и ПФ связана с более длительным (на 1 неделю) первым этапом роста у ПВ, что свидетельствует о наличии особенностей в активации апикальной

меристемы ПВ. Следует отметить, что в течение этапа замедления роста радиальные приросты у ПВ ступенчато снижаются, а у ПФ наблюдается их увеличение в июне (6–8-я неделя). Сезонная динамика ускорений радиального роста ПФ имеет экстремумы (выраженный первый максимум и два значительно меньших по амплитуде дополнительных максимума). У ПВ дополнительные максимумы ускорений радиального роста почти не наблюдаются. У ПФ в июне, по-видимому, произошло усиление камбиальной активности, которое объясняется очевидным более сильным влиянием корневой системы на апикальный и радиальный рост побегов у растений с удаленным весной стеблем по сравнению с интактными. Главные закономерности сезонных динамик апикального и радиального роста не различны у ПВ и ПФ (как предполагалось в гипотезе 3), а совпадают, что указывает на сходство у них процессов роста, а также на несостоятельность основной части этой гипотезы. Однако следует отметить, что существуют специфические отличия между сезонными динамиками обоих видов роста у побегов разных типов (задержка начала роста ПФ, амплитуды колебаний скоростей и ускорений апикального роста меньше у ПВ, различие динамик радиального роста ПВ и ПФ на втором этапе), что позволяет окончательно заключить о частичной справедливости гипотезы 3.

Установленные отличия сезонных динамик характеристик апикального и радиального роста побегов у ПВ и ПФ объясняются тем, что эти виды роста преимущественно связаны с активностью разных меристем – апикальной и камбиальной соответственно. В первый период роста побега, когда дифференцировка тканей в домене апикальной меристемы во время активации роста почки еще не произошла, скорости обоих видов роста наиболее согласованы. В следующие 3–4 недели на базальном участке побега начинает формироваться камбиальная зона, в результате чего скорость радиального роста побега в дальнейшем зависят от камбиальной активности. Одновременно с этими процессами продолжается апикальный рост побега за счет происходящих в апикальной меристеме пролиферации и увеличения размеров клеток ее центральной и периферической зон. При этом апекс побега постепенно удаляется от базального участка и происходящие в нем процессы идут со своей относительно независимой скоростью. Особенности механизмов апикального и радиального роста проявляются в виде результатов наблюдений, в том числе – в виде отличий и сходства сезонных динамик двух видов роста. Следует отметить, что корреляционный анализ выявил наибольшие значения коэффициентов корреляции между апикальными приростами ПВ и ПФ, а также приростами обоих видов у однотипных побегов, а наименьшие – между апикальными

и радиальными приростами побегов разных типов. Эти данные дополнительно указывают на разную природу наблюдаемых АР и РР у побегов обоих изучавшихся типов, на сходство механизмов АР и механизмов РР у побегов разных типов, а также на относительную согласованность (корреляцию) процессов АР и РР у побегов одного типа.

Наличие колебаний скоростей роста побега позволяет предполагать, что данное явление связано с наложением двух или более процессов, протекающих в меристемных тканях побега, в том числе процесса роста клеток, последовательно проходящих стадии деления, растяжения и дифференцировки, а также выполняющих регуляторную функцию процессов выработки и распространения фитогормонов – цитокинина (деление клеток) и ауксина (их растяжение) [46]. В настоящее время накоплено значительное количество сведений о росте апикальной меристемы побегов, полученных в результате прямых анатомо-цитологических и молекулярно-генетических исследований [19; 43–45] а также их моделирования [46–49]. Современные представления о развитии апикальной меристемы основаны на данных о наличии в меристеме клеток центральной зоны и возникающих в результате их деления клеток периферической зоны. Согласно приведенным в 1976 г. Р. Ф. Линдоном данным [25], продолжительности клеточных циклов в центральной зоне составляют у *Pisum*, *Chrysanthemum* и *Sinapis* 70, 140 и 288 часов соответственно, а у этих же видов в периферической зоне они значительно меньше – 28, 70 и 157 часов. Следует отметить, что наблюдавшиеся в этой работе времена относятся примерно к тем же диапазонам, что и продолжительности отдельных фаз наблюдаемых колебаний характеристик роста побегов ив. В более поздних исследованиях факт увеличения частоты делений клеток при удалении от организационного центра неоднократно подтвержден. Например, у растений наиболее изученного в настоящее время генетиками *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. скорости деления клеток в периферической зоне апикальной меристемы побега выше, чем у клеток центральной зоны, и зависят от условий выращивания [47]. Таким образом, периодичности пролиферации и роста у этих групп клеток отличаются в два и более раз, различны у разных видов растений и могут изменяться при длительном действии внешних факторов. В ходе роста побега клетки проходят стадии деления, растяжения и дифференцировки. То, что эти процессы, несмотря на различия в частоте клеточных делений, протекают согласованно, а наблюдаемые у ив инфрадианные ритмы имеют продолжительности отдельных фаз колебаний 1–3 недели, позволяет предположить, что сезонные колебания характеристик апикального роста побегов отражают внешние проявления развития их апикальной меристемы.

Сравнительный анализ результатов исследований радиального роста ПВ и ПФ указывает на наличие действия дополнительного фактора, вызывающего у ПФ достоверное увеличение радиальных приростов в середине вегетационного периода (на 7–9-й неделе наблюдений). Возможной причиной этого эффекта является дополнительная стимуляция камбиального роста, которая усилила ростовые процессы ПФ в большей степени, чем ПВ, за счет дополнительного потока ростовых гормонов и запасных веществ от растущих корней, влияние которого на рост ПВ ослаблено удаленностью от корней и наличием в ПВ большого числа не отсеченных при срезке побега акцепторов.

Отрицательная корреляция морфометрических характеристик роста ПВ и ПФ растений *Salix 'Bullata'* с количеством осадков и почти полное ее отсутствие с температурой объясняется относительно слабым влиянием этих основных для роста и онтогенеза растений условий среды на колебательный режим роста побегов обоих типов. Следует отметить, что в течение всего сезона роста побегов температура воздуха была относительно стабильной, тогда как количество осадков изменялось неравномерно. Начальный засушливый период закончился в 20-х числах июня, а максимум осадков наблюдался в августе. При этом скорости роста изучавшихся характеристик побегов имеют нисходящие тренды, что и определило появление их отрицательной корреляции с осадками. Сопоставление результатов корреляционного и дисперсионного анализов в целом подтверждает гипотезу 4 о влиянии на ритмы роста побегов факторов среды, но степень этого влияния на оба вида роста ПВ и ПФ слабая. Данный факт позволяет сделать вывод об эндогенной природе наблюдаемого колебательного характера роста ПВ и ПФ растений *Salix 'Bullata'*, содержание которого полностью соответствует существующим представлениям о преимущественной связи ритмов роста древесных растений с действием внутренних факторов, в том числе с участием фитогормональной регуляции, осуществляемой во взаимосвязи с генетическим контролем роста.

Таким образом, основные результаты исследований заключаются в следующем:

1. В сезонной динамике характеристик апикального роста ПВ *Salix 'Bullata'* наблюдаются изменения, аналогичные известным колебаниям величин характеристик суточных приростов побегов у ив белой, корзиночной и трехгичинковой. Эти осцилляции наиболее явно выражены у ускорений роста (в течение периода вегетации наблюдается 4–5 полных колебаний) и относятся к проявлениям инфрадианных ритмов роста и развития растений. По-видимому, данное явление может наблюдаться также и у других видов древесных растений.

2. Установлено, что у побегов формирования, как и у побегов ветвления, сезонные изменения величин ускорений апикального роста имеют колебательный характер. Рост побегов формирования начинается на одну неделю позже, чем побегов ветвления, однако сезонные динамики ускорений апикального роста этих типов побегов коррелируют и почти синхронны (положения экстремумов совпадают по времени). Возникновение колебаний непосредственно не связано с существованием ствола и ветвей, а обусловлено процессами роста апикальной меристемы побега.

3. Сезонные динамики скоростей и ускорений радиального роста изученных типов побегов аналогичны и отличаются от сезонных динамик апикального роста (меньше число экстремумов, наиболее выражен только первый максимум). При этом скорости обоих видов роста у каждого типа побегов слабо коррелируют. Несовпадение форм, описывающих сезонные динамики апикального и радиального роста кривых, указывает на различие механизмов их возникновения.

4. Несмотря на более быстрый рост и другие его особенности у побегов формирования, одинаковые виды роста у побегов ветвления и формирования имеют близкие по форме кривые сезонных динамик, что указывает на сходство их механизмов у разных типов побегов. По-видимому, колебательный характер роста побегов связан с наложением в тканях их апикальной и формирующейся камбиальной меристемы нескольких процессов разной природы, включая рост клеток, последовательно проходящих стадии деления, растяжения и дифференцировки и выполняющих регуляторную функцию (выработка и распространение фитогормонов).

5. Характеристики апикального и радиального роста ПВ и ПФ слабо зависят от температуры среды и уровня осадков в течение сезона вегетации. Это свидетельствует об эндогенной природе возникновения их инфрадианных ритмов и соответствует существующим, основанным на морфологических исследованиях представлениям о не доминирующем влиянии факторов среды на периодичность роста побегов растений.

6. Полученные на примере растений ивы пузырчатой (*Salix 'Bullata'*) результаты дополняют существующие представления о биологических ритмах и процессах морфогенеза древесных растений. Эти сведения представляют также интерес для специалистов, разрабатывающих и применяющих новые технологические приемы ухода за древесными растениями, включая прививки, обрезку и омоложение кустов и деревьев, а также методы вегетативного размножения.

#### Благодарности (Acknowledgements)

Авторы выражают глубокую благодарность кандидату биологических наук И. В. Беляевой за

консультации по систематике ив и кандидату технических наук А. И. Монтиле за важные замечания, высказанные при обсуждении содержания и текста статьи.

Работа выполнена в рамках госзадания Ботанического сада Уральского отделения Российской академии наук на объектах Уникальной научной установки № USU\_673947 «Коллекции растений открытого и закрытого грунта Ботанического сада УрО РАН».

#### Библиографический список

1. Heywood V. H., Brummitt R. K., Culham A., Seberg O. Flowering plant families of the World. London: Kew Publications, 2007. 424 p.
2. Argus G. W., Eckenwalder J. E., Kiger R. W. Salicaceae // In: Flora of North America / Edited by Editorial Committee. New York: Oxford University Press, 2010. Pp. 3–164.
3. Belyaeva I. V., Govaerts R. H. A. Genera *Populus* L. and *Salix* L. [e-resource] // In: The World Checklist of Vascular Plants (WCVP) / R. H. A. Govaerts (Ed.). 2022. URL: <https://wcvp.science.kew.org> (date of reference: 10.05.2023)
4. Belyaeva I. V. Challenges in identification and naming: Salicaceae sensu strict // Skvortsovia. 2020. Vol. 5 (3). Pp. 83–104.
5. Kuzovkina Y. A. Checklist for Cultivars of *Salix* L. (willow) [e-resource] // International *Salix*. Cultivar Registration Authority. FAO – International Poplar Commission. 2015. URL: <http://www.fao.org/forestry/44058-0370ab-0c9786d954da03a15a8dd4721ed.pdf> (date of reference: 10.05.2023).
6. Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. Москва: Высшая школа, 1962. 378 с.
7. Серебряков И. Г. Соотношение внутренних и внешних факторов в годичном ритме развития растений // Ботанический журнал. 1966. Т. 41. № 7. С. 923–928.
8. Сабинин Д. А. Физиология развития растений. Москва: Изд-во АН СССР, 1963. 196 с.
9. Barthelemy D., Caraglio Y. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny // Annals of Botany. 2007. Vol. 99 (3). Pp. 375–407. DOI: 10.1093/aob/mcl260.
10. Михалевская О. Б. Ритмы роста на разных этапах морфогенеза побега у древесных растений // Онтогенез. 2008. Т. 39. № 2. С. 85–93.
11. Михалевская О. Б. Морфогенез побегов древесных растений. Этапы морфогенеза и их регуляция. Москва: Изд-во МПГУ, 2002. 66 с.
12. Luttge U., Hertel B. Diurnal and annual rhythms in trees // Trees. 2009. Vol. 23 (4). Pp. 683–700. DOI: 10.1007/s00468-009-0324-1.
13. Murray J. A. H., Jones A., Godin Ch., Traasc J. Systems analysis of shoot apical meristem growth and development: integrating hormonal and mechanical signaling // The Plant Cell. 2012. Vol. 24 (10). Pp. 3907–3919. DOI: 10.1105/tpc.112.102194.
14. Herrmann S., Recht S., Boenn M., Feldhahn L., Angay O., Fleischmann F., Tarkka M. T., Grams T. E. E., Buscot F. Endogenous rhythmic growth in oak trees is regulated by internal clocks rather than resource availability // Journal of Experimental Botany. 2015. Vol. 66. No. 22. Pp. 7113–7127. DOI: 10.1093/jxb/erv408.
15. Singh R. K., Svystun T., Dahmash B., Jonsson A. M., Bhalerao R. P. Photoperiod- and temperature-mediated control of phenology in trees – a molecular perspective // New Phytologist. 2017. Vol. 213 (2). Pp. 511–524. DOI: 10.1111/nph.14346.
16. Mahmud K. P., Holzapfel B. P., Guisard Y., Smith J. P., Nielsen Sh., Rogiers S. Y. Circadian regulation of grapevine root and shoot growth and their modulation by photoperiod and temperature // Journal of Plant Physiology. 2018. Vol. 222. Pp. 86–93. DOI: 10.1016/j.jplph.2018.01.006.
17. Miskolczi P., Singh R. K., Tylewicz S., Azeez A., Maurya J. P., Tarkowska D., Novak O., Jonsson K., Bhalerao R. P. Long-range mobile signals mediate seasonal control of shoot growth // PNAS. 2019. Vol. 116 (22). Pp. 10852–10857. DOI: 10.1073/pnas.1902199116.
18. Singh R. K., Bhalerao R. P., Eriksson M. E. Growing in time: exploring the molecular mechanisms of tree growth // Tree Physiology. 2020. Vol. 41 (4). Pp. 657–678. DOI: 10.1093/treephys/tpaa065.
19. Xue Z., Liu L., Zhang C. Regulation of shoot apical meristem and axillary meristem development in plants // International Journal of Molecular Sciences. 2020. Vol. 21 (8). Article number 2917. DOI: 10.3390/ijms21082917.
20. Shi B., Vernoux T. Hormonal control of cell identity and growth in the shoot apical meristem // Current Opinion in Plant Biology. 2022. Vol. 65. Article number 102111. DOI: 10.1016/j.pbi.2021.102111.
21. Willaume M., Pages L. Correlated responses of root growth and sugar concentrations to various defoliation treatments and rhythmic shoot growth in oak tree seedlings (*Quercus pubescens*) // Annals of Botany. 2011. Vol. 107 (4). Pp. 653–662. DOI: 10.1093/aob/mcq270.
22. Liu Y., von Wirén N. Integration of nutrient and water availabilities via auxin into the root developmental program // Current Opinion in Plant Biology. 2022. Vol. 65. Article number 102117. DOI: 10.1016/j.pbi.2021.102117.

23. Torres-Martínez H. H., Napsucially-Mendivil S., Dubrovsky J. G. Cellular and molecular bases of lateral root initiation and morphogenesis // *Current Opinion in Plant Biology*. 2022. Vol. 65. Article number 102115. DOI: 10.1016/j.pbi.2021.102115.
24. Costes E., Garcia-Villanueva E., Jourdan C., Regnard J. L., Guedon Y. Co-ordinated growth between aerial and root systems in young apple plants issued from in vitro culture // *Annals of Botany*. 2006. Vol. 97 (1). Pp. 85–96. DOI: 10.1093/aob/mcj003.
25. Steeves T. A., Sussex I. M. *Patterns in plant development*. Cambridge: Cambridge University Press, 1989. 375 p.
26. Лутова Л. А., Ежова Т. А., Додуева И. Е., Осипова М. А. Генетика развития растений: для биологических специальностей университетов. Изд. 2-е, перераб. и доп. Санкт-Петербург: Изд-во Н-Л, 2010. 432 с.
27. Творогова В. Е., Осипова М. А., Додуева И. Е., Лутова Л. А. Взаимодействие транскрипционных факторов и фитогормонов в регуляции активности меристем у растений // *Экологическая генетика*. 2012. Т. 10. № 3. С. 28–40.
28. Puig J., Pauluzzi G., Guiderdoni E., Gantet P. Regulation of shoot and root development through mutual signaling // *Molecular Plant*. 2012. Vol. 5 (5). Pp. 974–983. DOI: 10.1093/mp/sss047.
29. Sassi M., Vernoux T. Auxin and self-organization at the shoot apical meristem // *Journal of Experimental Botany*. 2013. Vol. 64 (9). Pp. 2579–2592. DOI: 10.1093/jxb/ert101.
30. Кулуев Б. Р., Сафиуллина М. Г. Регуляция роста клеток растяжением в растениях // *Успехи современной биологии*. 2015. Т. 135. № 2. С. 148–163.
31. Кулуев Б. Р. Регуляторы деления и пролиферации клеток в растениях // *Биомика*. 2017. Т. 9. № 2. С. 119–135.
32. Liu J., Ni B., Zeng Y., He C., Zhang J. Transcriptomic analysis reveals hormonal control of shoot branching in *Salix matsudana* // *Forests*. 2020. Vol. 11 (3). Article number 287. DOI: 10.3390/f11030287.
33. Афонин А. А., Зайцев С. А. Цикличность среднесуточного радиального прироста несущих побегов ивы белой (*Salix alba* L.) в условиях Брянского лесного массива // *Известия высших учебных заведений. Лесной журнал*. 2016. № 3. С. 66–76. DOI: 10.17238/issn0536-1036.2016.3.66.
34. Афонин А. А. Сезонная динамика нарастания побегов ивы корзиночной (*Salix viminalis*) // *Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки*. 2019. № 4 (28). С. 26–34. DOI: 10.21685/2307-9150-2019-4-3.
35. Афонин А. А. Ритмичность линейного прироста однолетних побегов ивы трехтычинковой // *Современная наука: актуальные проблемы теории и практики. Серия: Естественные и технические науки*. 2019. № 1. С. 10–16.
36. Афонин А. А. Эпигенетическая изменчивость структуры сезонной динамики развития побегов ивы трехтычинковой (*Salix triandra*, Salicaceae) // *Вестник Оренбургского государственного педагогического университета*. 2021. № 2 (38). DOI: 10.32516/2303-9922.2021.38.1.
37. Афонин А. А. Инфраниантные ритмы динамики нарастания побегов в клонах ивы трехтычинковой (*Salix triandra*) // *Аграрный вестник Урала*. 2021. № 02 (205). С. 2–11. DOI: 10.32417/1997-4868-2021-205-02-2-11.
38. Мазуренко М. Т., Хохряков А. П. *Структура и морфогенез кустарников*. Москва: Наука, 1977. 160 с.
39. Медведев С. С., Шарова Е. И. *Биология развития растений: учебник. Т. 2. Рост и морфогенез*. Нижневартовск: Изд-во Нижневарт. гос. ун-та, 2014. 235 с.
40. Шабуров В. И. Шаровидная разновидность ивы ломкой – перспективный интродуцент в условиях Среднего Урала // *Успехи интродукции растений на Урале и в Поволжье: сборник научных трудов Уральского научного центра АН СССР. Свердловск, 1977. С. 61–66.*
41. Булыгина О. Н., Разуваев В. Н., Александрова Т. М. «Описание массива данных суточной температуры воздуха и количества осадков на метеорологических станциях России и бывшего СССР (TTTR)» [Электронный ресурс]. 2020. URL: <http://meteo.ru/data/162-temperature-precipitation#описание-массива-данных> (дата обращения: 10.05.2023).
42. *Ботаника: учебник для вузов: в 4 т. / П. Зитте, Э. В. Вайлер, Й. В. Кадерайт, А. Брезински, К. Кернер; на основе учебника Э. Страсбургера [и др.] ; пер. с нем. О. В. Артемьевой, Т. А. Власовой, И. Г. Карнаухова, Н. Б. Колесовой, М. Ю. Чередниченко. Т. 2. Физиология растений / Под ред. В. В. Чуба. Москва: Издательский центр «Академия», 2008. 496 с.*
43. Yvonne St., Rüdiger S. Plant stem cell niches // *International Journal of Developmental Biology*. 2005. Vol. 49 (5-6). Pp. 479–489. DOI: 10.1387/ijdb.041929ys.
44. Liu C. M., Hu Y. Plant stem cells and their regulations in shoot apical meristems // *Frontiers of Biology*. 2010. Vol. 5 (5). Pp. 417–423. <https://doi.org/DOI: 10.1007/s11515-010-0880-1>.
45. Burian A., de Reuille P. B., Kuhlemeier C. Patterns of stem cell divisions contribute to plant longevity // *Current Biology*. 2016. Vol. 26 (11). Pp. 1385–1394. DOI: 10.1016/j.cub.2016.03.067.

46. Fiorani F., Beemster G. T. Quantitative analyses of cell division in plants // *Plant Molecular Biology*. 2006. Vol. 60 (6). Pp. 963–979. DOI: 10.1007/s11103-005-4065-2.
47. Geier F., Lohmann J. U., Gerstung M., Maier A. T., Timmer J., Fleck Ch. A quantitative and dynamic model for plant stem cell regulation // *PLOS ONE*. 2008. Vol. 3 (10). Article number e3553. DOI: 10.1371/journal.pone.0003553
48. Adibi M., Yoshida S., Weijers D., Fleck C. Centering the organizing center in the *Arabidopsis thaliana* shoot apical meristem by a combination of cytokinin signaling and self-organization // *PLOS ONE*. 2016. Vol. 11 (2). Article number e0147830. DOI: 10.1371/journal.pone.0147830.
49. Prusicki M. A., Keizer E. M., van Rosmalen R. P., Komaki Sh., Seifert F., Müller K., Wijnker E., Fleck Ch., Schnittger A. Live cell imaging of meiosis in *Arabidopsis thaliana* // *eLife*. 2019. Vol. 8. Article number e42834. DOI: 10.7554/eLife.42834.

#### Об авторах:

Сергей Александрович Шавнин, доктор биологических наук, профессор, ведущий научный сотрудник, заведующий лабораторией экологии древесных растений, ORCID 0000-0001-6908-3324, AuthorID 117774; +7 (343) 210-38-59, [sash@botgard.uran.ru](mailto:sash@botgard.uran.ru)

Андрей Андреевич Монтиле, младший научный сотрудник лаборатории экологии древесных растений, ORCID 0000-0003-3983-8030, AuthorID 509748; +7 912 285-24-75, [org17@mail.ru](mailto:org17@mail.ru)

Елена Александровна Тишкина<sup>1</sup>, кандидат сельскохозяйственных наук, доцент, старший научный сотрудник лаборатории экологии древесных растений, ORCID 0000-0001-6315-2878, AuthorID 546519; +7 902 265-44-70, [elena.mlob1@yandex.ru](mailto:elena.mlob1@yandex.ru)

Ольга Владимировна Епанчинцева<sup>1</sup>, научный сотрудник лаборатории экологии древесных растений, ORCID 0000-0001-5945-7310, AuthorID 643370; +7 912 609-56-87, [olgae06@mail.ru](mailto:olgae06@mail.ru)  
Ботанический сад УрО РАН, Екатеринбург, Россия

#### References

- Heywood V. H., Brummitt R. K., Culham A., Seberg O. Flowering plant families of the World. London: Kew Publications, 2007. 424 p.
- Argus G. W., Eckenwalder J. E., Kiger R. W. Salicaceae // In: Flora of North America / Edited by Editorial Committee. New York: Oxford University Press, 2010. Pp. 3–164.
- Belyaeva I. V., Govaerts R. H. A. Genera *Populus* L. and *Salix* L. [e-resource] // In: The World Checklist of Vascular Plants (WCVP) / R. H. A. Govaerts (Ed.). 2022. URL: <https://wcvp.science.kew.org> (date of reference: 10.05.2023)
- Belyaeva I. V. Challenges in identification and naming: Salicaceae sensu strict // *Skvortsovia*. 2020. Vol. 5 (3). Pp. 83–104.
- Kuzovkina Y. A. Checklist for Cultivars of *Salix* L. (willow) [e-resource] // International *Salix*. Cultivar Registration Authority. FAO – International Poplar Commission. 2015. URL: <http://www.fao.org/forestry/44058-0370ab-0c9786d954da03a15a8dd4721ed.pdf> (date of reference: 10.05.2023).
- Serebryakov I. G. *Ekologicheskaya morfologiya rasteny* [Ecological morphology of plants]. Moscow: Vysshaya shkola, 1962. 378 p. (In Russian.)
- Serebryakov I. G. Sootnosheniye vnutrennikh i vneshnikh faktorov v godichnom ritme razvitiya rasteny [The ratio of internal and external factors in the annual rhythm of plant development] // *Botanicheskii Zhurnal*. 1966. Vol. 41. No. 7. Pp. 923–928. (In Russian.)
- Sabinin D. A. *Fiziologiya razvitiya rasteny* [Physiology of plant development]. Moscow: Izd-vo AN SSSR, 1963. 196 p. (In Russian.)
- Barthelemy D., Caraglio Y. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny // *Annals of Botany*. 2007. Vol. 99 (3). Pp. 375–407. DOI: 10.1093/aob/mcl260.
- Mikhalevskaya O. B. Ritmy rosta na raznykh etapakh morfogeneza pobega u drevesnykh rasteny [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.
- Mikhalevskaya O. B. Morfogenez pobegov drevesnykh rasteny. Etapy morfogeneza i ikh regulyatsiya [Morphogenesis of shoots of woody plants. Stages of morphogenesis and their regulation]. Moscow: Izd-vo MPGU, 2002. 66 p. (In Russian.)
- Luttge U., Hertel B. Diurnal and annual rhythms in trees // *Trees*. 2009. Vol. 23 (4). Pp. 683–700. DOI: 10.1007/s00468-009-0324-1.
- Murray J. A. H., Jones A., Godin Ch., Traasc J. Systems analysis of shoot apical meristem growth and development: integrating hormonal and mechanical signaling // *The Plant Cell*. 2012. Vol. 24 (10). Pp. 3907–3919. DOI: 10.1105/tpc.112.102194.

14. Herrmann S., Recht S., Boenn M., Feldhahn L., Angay O., Fleischmann F., Tarkka M. T., Grams T. E. E., Buscot F. Endogenous rhythmic growth in oak trees is regulated by internal clocks rather than resource availability // *Journal of Experimental Botany*. 2015. Vol. 66. No. 22. Pp. 7113–7127. DOI: 10.1093/jxb/erv408.
15. Singh R. K., Svystun T., Dahmash B., Jonsson A. M., Bhalerao R. P. Photoperiod- and temperature-mediated control of phenology in trees – a molecular perspective // *New Phytologist*. 2017. Vol. 213 (2). Pp. 511–524. DOI: 10.1111/nph.14346.
16. Mahmud K. P., Holzapfel B. P., Guisard Y., Smith J. P., Nielsen Sh., Rogiers S. Y. Circadian regulation of grapevine root and shoot growth and their modulation by photoperiod and temperature // *Journal of Plant Physiology*. 2018. Vol. 222. Pp. 86–93. DOI: 10.1016/j.jplph.2018.01.006.
17. Miskolczi P., Singh R. K., Tylewicz S., Azeez A., Maurya J. P., Tarkowska D., Novak O., Jonsson K., Bhalerao R. P. Long-range mobile signals mediate seasonal control of shoot growth // *PNAS*. 2019. Vol. 116 (22). Pp. 10852–10857. DOI: 10.1073/pnas.1902199116.
18. Singh R. K., Bhalerao R. P., Eriksson M. E. Growing in time: exploring the molecular mechanisms of tree growth // *Tree Physiology*. 2020. Vol. 41 (4). Pp. 657–678. DOI: 10.1093/treephys/tpaa065.
19. Xue Z., Liu L., Zhang C. Regulation of shoot apical meristem and axillary meristem development in plants // *International Journal of Molecular Sciences*. 2020. Vol. 21 (8). Article number 2917. DOI: 10.3390/ijms21082917.
20. Shi B., Vernoux T. Hormonal control of cell identity and growth in the shoot apical meristem // *Current Opinion in Plant Biology*. 2022. Vol. 65. Article number 102111. DOI: 10.1016/j.pbi.2021.102111.
21. Willaume M., Pages L. Correlated responses of root growth and sugar concentrations to various defoliation treatments and rhythmic shoot growth in oak tree seedlings (*Quercus pubescens*) // *Annals of Botany*. 2011. Vol. 107 (4). Pp. 653–662. DOI: 10.1093/aob/mcq270.
22. Liu Y., von Wirén N. Integration of nutrient and water availabilities via auxin into the root developmental program // *Current Opinion in Plant Biology*. 2022. Vol. 65. Article number 102117. DOI: 10.1016/j.pbi.2021.102117.
23. Torres-Martínez H. H., Napsucialy-Mendivil S., Dubrovsky J. G. Cellular and molecular bases of lateral root initiation and morphogenesis // *Current Opinion in Plant Biology*. 2022. Vol. 65. Article number 102115. DOI: 10.1016/j.pbi.2021.102115.
24. Costes E., Garcia-Villanueva E., Jourdan C., Regnard J. L., Guedon Y. Co-ordinated growth between aerial and root systems in young apple plants issued from in vitro culture // *Annals of Botany*. 2006. Vol. 97 (1). Pp. 85–96. DOI: 10.1093/aob/mcj003.
25. Steeves T. A., Sussex I. M. Patterns in plant development. Cambridge: Cambridge University Press, 1989. 375 p.
26. Lutova L. A., Ezhova T. A., Dodueva I. E., Osipova M. A. Genetika razvitiya rasteny: dlya biologicheskikh spetsialnostey universitetov [Plant developmental genetics: for university biology specialties]. 2<sup>nd</sup> ed., revised and expanded. Saint-Petersburg: Izd-vo N-L, 2010. 432 p. (In Russian.)
27. Tvorogova V. E., Osipova M. A., Doduyeva I. E., Lutova L. A. Vzaimodeystviye transkriptsionnykh faktorov i fitogormonov v regulyatsii aktivnosti meristem u rasteny [Interactions between transcription factors and phytohormones in the regulation of plant meristem activity] // *Russian Journal of Genetics: Applied Research*. 2013. Vol. 3. Pp. 325–337. DOI: 10.1134/S2079059713050110.
28. Puig J., Pauluzzi G., Guiderdoni E., Gantet P. Regulation of shoot and root development through mutual signaling // *Molecular Plant*. 2012. Vol. 5 (5). Pp. 974–983. DOI: 10.1093/mp/sss047.
29. Sassi M., Vernoux T. Auxin and self-organization at the shoot apical meristem // *Journal of Experimental Botany*. 2013. Vol. 64 (9). Pp. 2579–2592. DOI: 10.1093/jxb/ert101.
30. Kuluev B. R., Safiullina M. G. Regulyatsiya rosta kletok rastyazheniyem v rasteniyakh [Regulation of cell growth by elongation in plants] // *Uspekhi sovremennoy biologii*. 2015. Vol. 135. No. 2. Pp. 148–163. (In Russian.)
31. Kuluev B. R. Regulyatory deleniya i proliferatsii kletok v rasteniyakh [Cell division and proliferation regulators in plants] // *Biomics*. 2017. Vol. 9. No 2. Pp. 119–135. (In Russian.)
32. Liu J., Ni B., Zeng Y., He C., Zhang J. Transcriptomic analysis reveals hormonal control of shoot branching in *Salix matsudana* // *Forests*. 2020. Vol. 11 (3). Article number 287. DOI: 10.3390/f11030287.
33. Afonin A. A., Zaytsev S. A. Tsiklichnost srednesutochnogo radialnogo prirosta nesushchikh pobegov ivy bey ( *Salix alba* L.) v usloviyakh Bryanskogo lesnogo massiva [Cyclicity of the average daily radial growth of bearing shoots of European willow (*Salix alba* L.) in the Bryansk forestland] // *Russian Forestry Journal*. 2016. No. 3. Pp. 66–76. DOI: 10.17238/issn0536-1036.2016.3.66. (In Russian.)
34. Afonin A. A. Sezonnaya dinamika narastaniya pobegov ivy korzinochnoy (*Salix viminalis*) [Seasonal dynamics of basket willow shoots growth (*Salix viminalis*)] // *University proceedings. Volga region. Natural sciences*. 2019. No. 4 (28). Pp. 26–34. DOI: 10.21685/2307-9150-2019-4-3. (In Russian.)
35. Afonin A. A. Ritmichnost lineynogo prirosta odnoletnikh pobegov ivy trekhtychinkovoy [Rhythm of linear growth of annual shoots of threestamen willow] // *Sovremennaya nauka: aktual'nye problemy teorii i praktiki. Seriya: Estestvennye i tekhnicheskiye nauki*. 2019. No. 1. Pp. 10–16. (In Russian.)



36. Afonin A. A. Epigeneticheskaya izmenchivost struktury sezonnoy dinamiki razvitiya pobegov ivy trekhtychinkovoy (*Salix triandra*, Salicaceae) [Epigenetic variability of the structure of seasonal dynamics of shoot development of Almond willow (*Salix triandra*, Salicaceae)] // Vestnik of Orenburg State Pedagogical University. Electronic Scientific Journal. 2021. No. 2 (38). DOI: 10.32516/2303-9922.2021.38.1. (In Russian.)
37. Afonin A. A. Infradiannye ritmy dinamiki narastaniya pobegov v klonakh ivy trekhtychinkovoy (*Salix triandra*) [Infradian rhythms of increment dynamics of shoots in clones of Almond willow (*Salix triandra*, Salicaceae)] // Agrarian Bulletin of the Urals. 2021. No. 02 (205). Pp. 2–11. DOI: 10.32417/1997-4868-2021-205-02-2-11. (In Russian.)
38. Mazurenko M. T., Khokhryakov A. P. Struktura i morfogenez kustarnikov [Structure and morphogenesis of shrubs]. Moscow: Nauka, 1977. 160 p. (In Russian.)
39. Medvedev S. S., Sharova E. I. Biologiya razvitiya rasteniy. Tom 2. Rost i morfogenez. Uchebnik [Biology of plant development. Vol. 2. Growth and morphogenesis. Textbook]. Nizhnevartovsk: Izd-vo Nizhnevart. Gos. un-ta, 2014. 235 p. (In Russian.)
40. Shaburov V. I. Sharovidnaya raznovidnost ivy lomkoy – perspektivnyy introdutsent v usloviyakh Srednego Urala [Spherical variety of brittle willow – a promising introducer in the conditions of the Middle Urals] // Uspekhi introduktsii rasteniy na Urale i v Povolzh'ye: sbornik nauchnykh trudov Uralskogo Nauchnogo Tsentra AN SSSR. Sverdlovsk, 1977. Pp. 61–66. (In Russian.)
41. Bulygina O. N., Razuvaev V. N., Aleksandrova T. M. Opisaniye massiva dannykh sutochnoy temperatury vozdukh i kolichestva osadkov na meteorologicheskikh stantsiyakh Rossii i byvshego SSSR (TTTR) [Description of the data array of daily air temperature and precipitation at meteorological stations in Russia and the former USSR (TTTR)] [e-resource]. 2020. URL: <http://meteo.ru/data/162-temperature-precipitation#описание-массива-данных> (date of reference: 10.05.2023). (In Russian.)
42. Botanika. Uchebnik dlya vuzov: v 4 t. / P. Zitte, E. V. Vayler, Y. V. Kaderayt, A. Brezinski, K. Kerner ; na osnove uchebnika E. Strasburgera et al. ; translate from German by O. V. Artemyeva, T. A. Vlasova, I. G. Karnaukhov, N. B. Kolesova, M. Yu. Cherednichenko. T. 2. Fiziologiya rasteniy [Botany. Textbook for universities: in 4 volumes, based on the textbook by E. Strasburger et al.. T. 2. Physiology of plants] / Under the editorship of V. V. Chuba. Moscow: Izdatelskiy tsentr “Akademiya”, 2008. 496 p. (In Russian.)
43. Yvonne St., Rüdiger S. Plant stem cell niches // International Journal of Developmental Biology. 2005. Vol. 49 (5-6). Pp. 479–489. DOI: 10.1387/ijdb.041929ys.
44. Liu C. M., Hu Y. Plant stem cells and their regulations in shoot apical meristems // Frontiers of Biology. 2010. Vol. 5 (5). Pp. 417–423. DOI: 10.1007/s11515-010-0880-1.
45. Burian A., de Reuille P. B., Kuhlemeier C. Patterns of stem cell divisions contribute to plant longevity // Current Biology. 2016. Vol. 26 (11). Pp. 1385–1394. DOI: 10.1016/j.cub.2016.03.067.
46. Fiorani F., Beemster G. T. Quantitative analyses of cell division in plants // Plant Molecular Biology. 2006. Vol. 60 (6). Pp. 963–979. DOI: 10.1007/s11103-005-4065-2.
47. Geier F., Lohmann J. U., Gerstung M., Maier A. T., Timmer J., Fleck Ch. A quantitative and dynamic model for plant stem cell regulation // PLOS ONE. 2008. Vol. 3 (10). Article number e3553. DOI: 10.1371/journal.pone.0003553
48. Adibi M., Yoshida S., Weijers D., Fleck C. Centering the organizing center in the *Arabidopsis thaliana* shoot apical meristem by a combination of cytokinin signaling and self-organization // PLOS ONE. 2016. Vol. 11 (2). Article number e0147830. DOI: 10.1371/journal.pone.0147830.
49. Prusicki M. A., Keizer E. M., van Rosmalen R. P., Komaki Sh., Seifert F., Müller K., Wijnker E., Fleck Ch., Schnittger A. Live cell imaging of meiosis in *Arabidopsis thaliana* // eLife. 2019. Vol. 8. Article number e42834. DOI: 10.7554/eLife.42834.

#### Authors' information:

Sergey A. Shavnin, doctor of biological sciences, professor, leading researcher, head of laboratory of woody plants ecology, ORCID 0000-0001-6908-3324, AuthorID 117774; +7 343 210-38-59, [sash@botgard.uran.ru](mailto:sash@botgard.uran.ru)

Andrey A. Montile<sup>1</sup>, junior researcher of the laboratory of woody plants ecology, ORCID 0000-0003-3983-8030, AuthorID 509748; +7 912 285-24-75, [org17@mail.ru](mailto:org17@mail.ru)

Elena A. Tishkina<sup>1</sup>, candidate of agricultural sciences, associate professor, senior researcher of the laboratory of woody plants ecology, ORCID 0000-0001-6315-2878, AuthorID 546519; +7 902 265-44-70, [elena.mlob1@yandex.ru](mailto:elena.mlob1@yandex.ru)

Olga V. Epanchintseva<sup>1</sup>, researcher, laboratory of woody plants ecology, ORCID 0000-0001-5945-7310, AuthorID 643370; +7 912 609-56-87, [olgae06@mail.ru](mailto:olgae06@mail.ru)

Institute Botanic Garden of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Ekaterinburg, Russia