На правах рукописи

Ямбуров Михаил Сергеевич

«ВЕДЬМИНЫ МЁТЛЫ» МУТАЦИОННОГО ТИПА У НЕКОТОРЫХ ВИДОВ СЕМЕЙСТВА *PINACEAE*

03. 02. 01 – ботаника

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Томск – 2010

Работа выполнена в Институте мониторинга климатических и экологических систем Сибирского отделения РАН и Сибирском ботаническом саду ГОУ ВПО «Томский государственный университет».

Научный руководитель: кандидат биологических наук, доцент
Горошкевич Сергей Николаевич

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор
Данченко Анатолий Матвеевич

кандидат биологических наук
Потёмкин Олег Николаевич

Ведущая организация: **Институту леса имени В.Н. Сукачёва СО РАН (г. Красноярск)**

Защита состоится « 28 » января 2010 года в 16.00 часов на заседании диссертационного совета Д 212.267.09 при ГОУ ВПО «Томский государственный университет» по адресу: 634050, г. Томск, пр. Ленина, 36. Факс: (3822) 529853, 529601.

С диссертацией можно ознакомиться в Научной библиотеке ГОУ ВПО «Томский государственный университет» по адресу: г. Томск, пр. Ленина, 34 а.

Автореферат разослан «____» декабря 2009 года.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
доктор биологических наук В.П. Середина

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. «Ведьмины мётлы» мутационного типа представляют собой фрагмент кроны дерева (локальную систему ветвления) с аномальным морфогенезом (рис. 1). Они являются разновидностью соматических мутаций, называемых также почковыми вариациями или спòртами. Причина их возникновения – мутации генетического материала в меристемах растений. Благодаря способности передавать свои признаки при вегетативном и семенном размножении многие виды почковых вариаций используются для выведения новых форм растений (Waxman, 1969, 1975, 1987; Brown, et al., 1994; Зыков, 2002; и др.). На их основе получены сотни сортов плодово-ягодных и декоративных растений.

Рис. 1 – «Ведьмина метла» на *Pinus sibirica*

В данной диссертационной работе изучаются «ведьмины мётлы» 7 видов хвойных, относящихся к родам *Abies* Mill., *Larix* Mill., *Picea* Diet. и *Pinus* L. Основной акцент в исследованиях сделан на *Pinus sibirica* Du Tour в связи с высокой хозяйственной значимостью вида.

Семенное и вегетативное потомство «ведьминых мётел» хвойных растений обладает рядом декоративных качеств – обильным ветвлением, ранним «плодоношением», замедленным ростом, короткохвойностью и другими. Это позволяет исследовать и испытывать их как исходный материал для селекционных программ, направленных на увеличение «плодоношения», улучшение качества семян «орехоносных» пород, а также для получения декоративных сортов для озеленительных работ.

Цель и задачи исследования. Цель данной работы – исследовать особенности роста и развития «ведьминых мётел» мутационного типа и оценить возможности их использования в селекции.

Основные задачи работы состоят в следующем:

1. Всесторонне исследовать различия между «ведьминой метлой» и нормальной кроной дерева, а также взаимоотношения между ними;
2. Изучить сохранение признаков «ведьминых мётел» при их вегетативном размножении;
3. Исследовать характер наследования признаков в семенном потомстве «ведьминых мётел»;
4. Оценить «ведьмины мётлы» на предмет перспективности их использования в селекции.

Защищаемые положения:

1. Соматическая мутация, приводящая к возникновению «ведьминой метлы» в кроне дерева, вызывает нарушение апикального контроля роста

побегов, что приводит к повышенному заложению боковых почек регулярного ветвления.

2. Вегетативный и семенной материал «ведьминых мётел» обладает рядом признаков перспективных для селекции. Вегетативное и семенное потомство от разных «ведьминых мётел» имеет больше отличий по признакам, характеризующим рост и развитие, чем вегетативное и семенное потомство, полученное от нормальной кроны тех же деревьев.

Научная новизна. На примере нескольких видов семейства *Pinaceae* Lindl. изучены особенности возникновения, роста и развития «ведьминых мётел» в кроне материнских деревьев. Впервые исследована система ветвления и структура побегов семенного и вегетативного потомства «ведьминых мётел» *Pinus sibirica*.

Теоретическая и практическая значимость. Проведенные исследования выявили ранее не описанные в литературе особенности возникновения, развития и роста, а также мужского «цветения» «ведьминых мётел» *in situ*. Получены новые данные об особенностях и характере роста семенного и вегетативного потомства, о «плодоношении», семенной продуктивности и качестве семян. Эти данные могут служить основой для использования «ведьминых мётел» в селекционных программах.

Апробация работы и публикации. Основные результаты проведенных исследований доложены и обсуждены на 5 международных (Томск, 2005, 2006; Румыния, Валюг, 2006; Санкт-Петербург, 2006, 2007), 2 всероссийских (Сыктывкар, 2005; Томск, 2006), 2 региональных (Новосибирск, 2004; Томск, 2009) конференциях. По теме диссертации опубликовано 12 работ, 2 из которых в ведущих научных журналах, рекомендованных ВАК РФ.

Объем и структура работы. Диссертация состоит из введения, четырёх глав, выводов и списка литературы (84 российских и 45 иностранных источников). Работа изложена на 133 страницах машинописного текста, включает 57 рисунков и 28 таблиц.

Благодарности. Автор выражает глубокую благодарность своему научному руководителю, заведующему лабораторией дэндроэкологии Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, к.б.н., доценту Сергею Николаевичу Горошкевичу за постоянную поддержку и неоценимую помощь в осмыслении исследуемого материла, а также за создание уникальной для России коллекции семенного и вегетативного потомства «ведьминых мётел» *Pinus sibirica* и многих других видов хвойных. Кроме того, автор выражает благодарность всем сотрудникам лаборатории дендроэкологии, а в особенности к.б.н., доценту Альбине Петровне Зотиковой за определение содержания фотосинтетических пигментов в хвое и к.б.н. Ольге Григорьевне Бендер за помощь в приготовлении микротомных срезов хвои. Отдельную благодарность автор выражает директору Сибирского ботанического сада Томского государственного университета – д.б.н., профессору Татьяне Петровне Астафуровой за моральную поддержку и предоставление условий для завершения диссертационной работы.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

1 Объекты и методики исследования

1.1 Объекты исследования, происхождение образцов. Краткие характеристики исследуемых «ведьминых мётел» (далее ВМ) и деревьев, на которых они были обнаружены приведены в таблице 1.

Таблица 1 – Некоторые характеристики «ведьминых мётел» и материнских деревьев, на которых они были обнаружены

Вариант	«Ведьмина метла»					Материнское дерево				
	Возраст, лет	Высота, м	Диаметр, м	Плотность	«Плодоно-шение»	Вид дерева	Возраст, лет	Высота, м	Диаметр ствола, м	Происхож-дение
ВМ-П	15	0,7	0,5	Высокая	Нет	*Abies sibirica*	90	15	0,3	1
ВМ-М	12	0,6	1	Средняя	Нет	*Abies sibirica*	100	17	0,4	1
ВМ-3	31	0,8	0,7	Средняя	–	*Picea glehnii*	–	–	–	2
ВМ-4	30	–	–	–	–	*Picea obovata*	–	–	–	3
ВМ-5	73	–	–	–	–	*Picea obovata*	–	–	–	4
ВМ-6	9	0,2	0,3	Высокая	Нет	*Pinus sibirica*	170	21	0,5	3
ВМ-7	125	–	–	–	–	*Pinus sibirica*	–	–	–	3
ВМ-8	22	–	–	–	–	*Pinus sibirica*	–	–	–	3
ВМ-9	20	–	–	–	–	*Pinus sibirica*	–	–	–	3
ВМ-10	17	–	–	–	–	*Larix kurilensis*	–	–	–	2
ВМ-11	70	–	–	–	–	*Larix sibirica*	–	–	–	4
ВМ-12	108	–	–	–	–	*Larix sibirica*	–	–	–	4
ВМ-13	24	–	–	–	–	*Abies sibirica*	–	–	–	4
ВМ-14	49	2,1	2,0	Высокая	Нет	*Pinus sylvestris*	100	17	0,5	1
ВМ-15	8	–	–	–	–	*Pinus sylvestris*	–	–	–	1
ВМ-16	18	0,8	0,9	Средняя	Слабое	*Pinus sylvestris*	80	19	0,6	1
ВМ-17	10	0,6	0,8	Средняя	Слабое	*Pinus sylvestris*	90	15	0,4	1
ВМ-18	30	0,8	0,5	Низкая	Обильное	*Picea obovata*	120	19	0,5	1
ВМ-19	50	1,8	2,1	Высокая	Слабое	*Pinus sibirica*	200	15	0,5	5
ВМ-20	30	0,8	1,2	Высокая	Среднее	*Pinus sylvestris*	90	19	0,3	1
ВМ-21	30	2,5	1,5	Низкая	Нет	*Pinus sylvestris*	100	15	0,6	1
ВМ-22	80	1,8	1,5	Высокая	Обильное	*Pinus sibirica*	170	21	0,5	3
ВМ-23	120	2	3,3	Средняя	Слабое	*Pinus sibirica*	280	17	0,3	5 В
ВМ-24	75	1,8	1,8	Средняя	Обычное	*Pinus sibirica*	350	24	0,5	6
ВМ-25	110	3	4,5	Средняя	Обильное	*Pinus sibirica*	170	21	0,5	3
ВМ-26	20	0,7	0,7	Средняя	Нет	*Pinus sibirica*	180	20	0,8	3
ВМ-27	25	1,2	1	Высокая	Обычное	*Pinus sibirica*	170	21	0,5	3
ВМ-28	60	3	1,5	Низкая	Слабое	*Pinus sibirica*	200	25	0,4	5 А
ВМ-29	150	5	7,5	Средняя	Обильное	*Pinus sibirica*	300	21	0,4	5 Б
ВМ-30	90	3,8	5	Низкая	Слабое	*Pinus sibirica*	180	21	0,5	3

Примечание 1 – Отсутствие данных обозначено знаком «–»

Примечание 2 – Происхождение образцов: 1 – Томский район, лесной массив около п. Курлек (30 км к югу от г. Томска); 2 – О. Сахалин, лесной массив около г. Южно-Сахалинск; 3 – Обь-Томское междуречье, Нижне-Сеченовский припоселковый кедровник; 4 – Северо-Муйский хребет; 5 – Западный Саян, автодорога Абаза-Ак-Довурак, участок от р. Б.Он до Западно-Саянского перевала, А –1100 м над ур. моря, Б – 1550 м. над ур. моря, В – 1750 м. над ур. моря, 6 – Кеть-Чулымское междуречье, урочище «Виссарионов бор»

Основная часть работы построена на исследовании роста и развития разных ВМ – кедра сибирского *Pinus sibirica*, сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) и ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.). Помимо вышеперечисленных видов в работе используется материал и с других видов хвойных – это лиственница курильская (*Larix kurilensis* Mayr), лиственница сибирская (*Larix sibirica* Ledeb.), ель Глена (*Picea glehnii* Mast.). С ВМ этих видов, обнаруженных в разное время в экспедиционных поездках, были взяты серии спилов древесины, которые использовались в исследовании.

Главный акцент в работе сделан на изучение семенного и вегетативного потомства ВМ кедра сибирского (*Pinus sibirica*), что связано с высокой селекционной ценностью данного вида.

Исследования *ex situ* проводились на объектах (семенное и вегетативное потомство ВМ), расположенных на территории Научного стационара «Кедр» Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН. Стационар расположен на окраине п. Курлек в 30 км к югу от г. Томска.

1.2 Методики исследования. В данной работе используются разные группы методик: 1) макроморфологические – исследование спилов древесины, роста и структуры побегов и шишек и др.; 2) микроморфологические – исследование мужских гаметофитов и анатомии хвои; 3) фенологические – наблюдение за фенологией и динамикой роста побегов и хвои; 4) физиологические – исследование пигментного фона хвои; 5) популяционные – исследование встречаемости ВМ *in situ*; 6) статистические – обработка полученных данных.

Значительная часть работы представляет собой изучение системы ветвления и структуры побегов хвойных деревьев. Исследование системы ветвления *in situ* проводились на ветвях собранных с ВМ. В качестве контроля к ВМ брались ветви из нормальной части кроны (далее НК). В каждом случае, для каждого варианта ВМ и НК собирались ветви одного возраста, одного порядка ветвления с одной и той же части кроны. Все виды деревьев, ВМ которых исследуются в данной работе, имеют моноподиальное ветвление, ствол дерева считается осью первого порядка ветвления (I), а боковые второго (II) и так далее (порядок ветвления в работе указывается латинской цифрой от I до VII). На годичных побегах подсчитывалось число органов, измерялась длина побега, его диаметр и длина хвои.

Исследование женских шишек и семян ВМ проводилось по стандартным методикам, у шишек измерялись длина и диаметр, подсчитывалось число стерильных и фертильных семенных чешуй, высчитывалась потенциальная и реальная семенная продуктивность, а также коэффициент семенификации. Подсчитывалось число нормально развитых и недоразвитых семян. У нормально развитых семян измерялась длина и вес, а также заполненность эндоспермом.

Наблюдения фенологии роста побегов и хвои проводились на протяжении трех лет (с 2005 по 2007 гг.) в течение вегетационного сезона до полного

окончания роста годичных побегов и хвои. Определение фенологических фаз проводились по стандартной методике (Забелин, 1934; Матвеева, 1982).

Для исследования мужских гаметофитов проводился сбор пыльцы во время пыления, измерялась длина и высота тела пыльцевого зерна и воздушного мешка. Высчитывалась доля нормально развитой пыльцы и аномальной. Фертильность определялась по гистохимической реакции запасенного в пыльце крахмала с раствором Люголя (Третьякова, 1990).

Содержание фотосинтетических пигментов в хвое определялось спектрофотометрически по поглощению заданных спектров пигментами в спиртовом растворе (Гавриленко, Жигалова, 2003; Туманов, Чирук, 2007).

Популяционные методы использовались в работе для изучения встречаемости ВМ *in situ* у *Pinus sibirica* в Нижне-Сеченовском кедровнике, где проводятся многолетние исследования урожайности и все деревья были «изнутри» или из кроны соседних деревьев осмотрены на предмет наличия ВМ. Отдельное исследование было посвящено встречаемости ВМ у *Pinus sylvestris* вблизи дороги с интенсивным движением автотранспорта. Исследования проводились в сосновом бору, в окрестностях г. Улан-Удэ (республика Бурятия).

Статистическая обработка данных проводилась с использованием программ Microsoft Office Exel 2003 и Statistica 6.0. Высчитывались следующие основные показатели: среднее значение признака (x), ошибка среднего значения признака (s_x), коэффициент вариации (Cv), коэффициент корреляции (r). Вариабельность признака считалась слабой при Cv<11%, средней при Cv=11-25% и сильной при Cv>25% (Лакин, 1990). Достоверность отличий вариационных рядов, имеющих нормальное распределение, определялась t–тестом Стьюдента (при $p \leq 0{,}05$). Нормальность распределения оценивалось χ^2–критерием Пирсона. Для сравнения малых выборок и выборок, не отвечающих требованиям нормальности, использовался U–критерий Манна-Уитни.

2 Особенности возникновения, роста и развития «ведьминых мётел» *in situ*

2.1 Система ветвления и структура побегов «ведьминых мётел» разного происхождения у *Abies sibirica*. В зависимости от причины возникновения можно выделить два типа ВМ: паразитарные и мутационные. Паразитарные ВМ – результат инвазии растения патогенными организмами. В роли патогенов могут выступать грибы, микоплазмы и вирусы (Bos, 1960; Kaminska, et al., 2001; Kuz'michev et al., 2001). Паразитарные ВМ характеризуются очаговым распространением, болезненным видом, преждевременной гибелью хвои, угнетением репродуктивной функции и общей тенденцией к отмиранию. Яркий пример – поражение *Abies sibirica* ржавчинным грибом *Melampsorella caryophyllacerum* G. Schrot (Алексеев, 1999).

Причина возникновения ВМ второго типа – мутационные изменения в меристеме побегов, приводящие к формированию обильно ветвящегося фрагмента кроны дерева. ВМ мутационного типа отличаются от паразитарных спорадическим распространением, нормальной жизнеспособностью и наличием

«плодоношения». В них не удаётся обнаружить каких-либо патогенов или следов их жизнедеятельности (Buckland, 1957).

В более ранних работах, посвящённых изучению паразитарных ВМ разных видов рода *Abies,* описывается характер распространения поражённых ржавчинным раком деревьев, морфоструктура их кроны, особенности «плодоношения», качество пыльцы и другие признаки (Бажина, 2005; Бажина и др., 2002; Гурьянова, 1966; Третьякова, Косинов, 2003; Oliva, Colinas, 2007). Детальные исследования морфоструктуры побегов самой паразитарной ВМ – отсутствуют. Для мутационных ВМ *Abies sibirica* в литературе имеются только краткие морфологические характеристики семенного или вегетативного потомства.

В данном разделе изложены результаты исследования структуры побегов и особенностей систем ветвления двух принципиально разных по происхождению ВМ у *Abies sibirica* – паразитарной и мутационной. Исследовались 5-летние ветви III порядка ветвления (рис. 2) паразитарной ВМ (далее ВМ-П) и мутационной ВМ (далее ВМ-М). Для сравнения брались ветви того же порядка ветвления, с той же части кроны – нормальный контроль к паразитарной (далее НК-П) и к мутационной (НК-М).

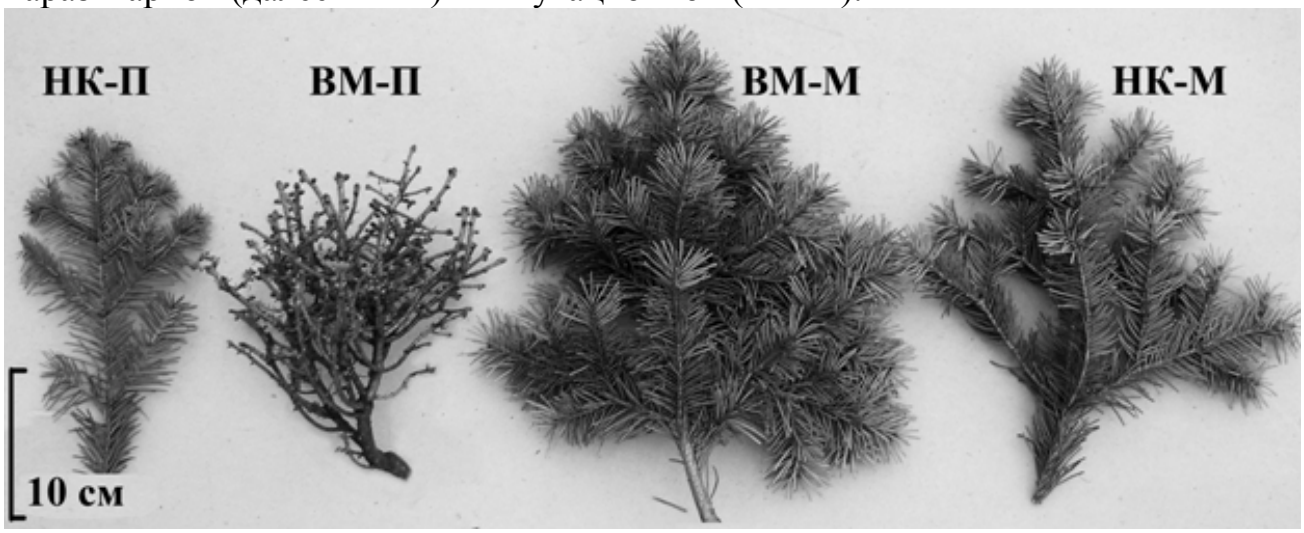

Рис. 2 – 5-летние ветви *Abies sibirica.* НК-П – нормальный контроль к паразитарной «ведьминой метле», ВМ-П – «ведьмина метла» паразитарная, ВМ-М – «ведьмина метла» мутационная, НК-М – нормальный контроль к мутационной «ведьминой метле».

Паразитарная «ведьмина мётла». Установлено, что за 5 лет из боковой почки на побеге II порядка ветвления ВМ-П формируется система ветвей, состоящая из пяти порядков, НК-П формирует только три порядка. На побегах всех порядков ветвления ВМ-П закладывается больше почек регулярного ветвления, а также пазушных почек, значительная часть которых в следующем году прорастает. Побеги НК-П и ВМ-П имеют разную ориентацию в пространстве – для НК-П характерен плагиотропный рост, а для побегов почти всех порядков ВМ-П – ортотропный. В общей сложности 5-летние ветви ВМ-П содержат 4212±251,5 осей (побеги + почки), при этом 62,1% всей системы ветвления образовано вторичными побегами, развивающимися из пазушных

почек. Система ветвления НК-П почти полностью является первичной, т.е. образована почками регулярного ветвления и содержит гораздо меньшее число осей – 84±6. Хвоя ВМ-П бледная и вздутая, живёт только один вегетационный сезон и осенью опадает. На поперечных срезах хвои наблюдаются нарушения мезоструктуры – увеличена доля мезофилла, уменьшены и деформированы смоляные каналы. Содержание фотосинтетических пигментов (хлорофиллов А, Б, и каротиноидов) в хвое ВМ-П составляет 11-13% от нормы.

Мутационная «ведьмина мётла». 5-летние ветви ВМ-М имеют 5 порядков ветвления, а у НК-М только 3. Побеги ВМ-М не отличаются от НК-М по длине, но закладывают больше в 1,5-2 раза почек регулярного ветвления. Для побегов НК-М характерен плагиотропный характер роста. Побеги III и частично IV порядков ветвления ВМ-М растут почти ортотропно, а побеги младших порядков (V,VI,VII) – плагиотропно. В общей сложности 5-летние ветви ВМ-М содержат 418±27,2 осей. Бо̀льшая часть побегов (93%) образуется за счёт повышенного заложения боковых почек регулярного ветвления. НК-М формирует систему из 78±4,3 осей, также образованную за счёт регулярного ветвления. Вторичные побеги, образованные из пазушных почек, у ВМ-М и НК-М почти не вносят вклада в общую систему ветвления, т.к. для них характерен слабый рост и почти полное отсутствие собственного ветвления. Анатомическое исследование хвои ВМ-М не выявило нарушений мезоструктуры, также не обнаружено достоверных отличий между ВМ-М и НК-М по диаметру клеток мезофилла и диаметру смоляных каналов. Однако в хвое разного возраста ВМ-М обнаружено повышенное содержание хлорофиллов А и Б на 16-40%, по сравнению с НК-М.

Изучение структуры побегов двух принципиально разных по происхождению ВМ у *Abies sibirica* – паразитарной (ВМ-П) и мутационной (ВМ-М), выявили ряд морфологических признаков, характерных для каждого типа ВМ. Знание морфологических особенностей ВМ-П и ВМ-М необходимо для их точной идентификации при обнаружении, поскольку эти два типа ВМ имеют разное хозяйственное значение.

Паразитарные ВМ являются результатом инвазии *Abies sibirica* грибом *Melampsorella caryophyllacerum.* Этот гриб приводит к снижению механической устойчивости заражённых деревьев, а также, ослаблению роста, «плодоношения» и качества продуцируемой деревом пыльцы и в конечном итоге может служить причиной выпада дерева (Бажина, 2005; Бажина, Третьякова 2001; Бажина и др., 2002; Лебкова, 1970; Третьякова, Косшюв, 2003; и др.). При обнаружении паразитарных ВМ на плантациях любых видов рода *Abies* рекомендуется удалять их из кроны деревьев.

Мутационные ВМ у *Abies sibirica*, как и у других хвойных, наоборот, имеют высокую ценность. Они могут являться исходным материалом в селекционных работах по выведению карликовых и обильно ветвящихся декоративных сортов. Поэтому специальный поиск таких мутаций для *Abies sibirica* остаётся актуальным.

2.2 Возникновение и общие закономерности роста «ведьминых мётел» в кроне дерева. Изучение спилов древесины 15-ти ВМ разных видов

хвойных, выявило существенные различия в возрасте между участком материнского дерева, где ВМ образовалась и основанием самой ВМ (табл. 2). Исследованные ВМ были разного возраста – от 8 до 125 лет. Установлено, что все ВМ сформировались из меристем, которые долгое время находились в состоянии покоя. Меристемы, обладающие пролиферативной способностью, но находящиеся в состоянии длительного покоя, имеются в латентных почках. Покой почек, продолжавшийся до момента, когда возникала ВМ, мог длиться от 3 лет (ВМ-6) до нескольких десятков лет (ВМ-12).

Исследование динамики роста годичных колец на спилах материнской ветви до места, где образовалась ВМ и после этого места, а также в основании самой ВМ, показало, что все ВМ имели высокий уровень роста. В том случае, если она зарождалась в хорошо освещенной части кроны, то уже через 3-5 лет после ее появления, площадь годичных колец в основании ВМ становилась больше, чем в участке материнской ветви непосредственно сразу после ВМ.

Вопрос об особенностях возникновения мутационных ВМ в кроне дерева практически не освящён в литературе – известно лишь, что вся система ветвления «ведьминой метлы» образуется из одной единственной почки (Fordham, 1967). Исследование спилов 15 ВМ разных видов хвойных показало, что ВМ образуются не просто из боковой почки регулярного ветвления, а из почки, меристема которой имела длительный период покоя. Покой почек мог составлять от нескольких лет до десятков лет.

Таблица 2 – Возраст «ведьминых мётел» некоторых видов *Pinaceae*

Признак	Вариант														
	ВМ-3	ВМ-4	ВМ-5	ВМ-6	ВМ-7	ВМ-8	ВМ-9	ВМ-10	ВМ-11	ВМ-12	ВМ-13	ВМ-14	ВМ-15	ВМ-16	ВМ-17
Возраст ветви до ВМ, лет	65	49	91	12	196	44	38	33	103	242	36	55	17	34	22
Возраст ВМ, лет	31	30	73	9	125	22	20	17	70	108	24	49	8	18	10
Покой меристемы, лет	34	19	18	3	71	22	18	16	33	134	12	6	9	16	12

Специализированными органами, имеющими покоящуюся меристему у исследованных в работе видов хвойных, являются латентные почки. У *Pinus sibirica* и *P. sylvestris* латентные почки закладываются почти на каждом годичном побеге, в верхней части между зоной брахибластов и боковыми почками. Заложение латентных почек у родов *Abies* и *Picea* происходит в основании хвои. Биологической функцией покоящихся меристем является восстановление способности ветви нарастать в длину при повреждении апекса. Образование ВМ из меристем находящихся в состоянии покоя говорит о том, что такие участки меристем обладают повышенной мутабельностью, по сравнению с обычными меристемами апексов. Возможно, повышенная мутабельность связана с физиологическим состоянием покоящейся меристемы.

Известно, что такие меристемы менее обводнённые (Перк, 1953) и имеют повышенную концентрацию различных ингибиторов роста (Чельцова, 1980).

2.3 Встречаемость мутационных «ведьминых мётел» *in situ* у *Pinus sibirica* и *Pinus sylvestris.* Мутационные ВМ возникают почти у всех древесных растений, но в природных условиях они встречаются крайне редко. Наиболее исследованными на предмет встречаемости ВМ являются ленточные боры Казахстана, по некоторым данным там до 5% деревьев *Pinus sylvestris* имеют ВМ (Шульга, 1972). Возрастающее загрязнение атмосферного воздуха промышленными и автомобильными газами, увеличивает встречаемость ВМ у некоторых лиственных деревьев (Щербинина, 2002).

ВМ у *Pinus sibirica* встречаются настолько редко, что их специальный поиск практически не имеет смысла. Они обнаруживаются исключительно случайно при маршрутном обследовании насаждений или каких-либо работах, связанных с подъемом в крону. Изучение встречаемости ВМ в Нижне-Сеченовском кедровнике выявило встречаемость ВМ, в среднем, 1 шт. на 20 га или на 5 тыс. деревьев.

Исследование встречаемости ВМ у *Pinus sylvestris* в лесном массиве вблизи автодороги с интенсивным движением автотранспорта выявило, что на 25 га встречается 16 ВМ (или 1 ВМ на 900 деревьев), что в 8 раз выше фоновой встречаемости – 2 ВМ на 25 га (или 1 ВМ на 7 200 деревьев). Распределение ВМ на пробных площадях было не равномерным – 70% ВМ было обнаружено в пределах 200 м зоны от автодороги.

Увеличение встречаемости ВМ в 8 раз вблизи автодороги указывает на способность выхлопных газов вызывать мутации у *Pinus sylvestris*. Выхлопные газы автотранспорта обладают фитотоксичностью – они содержат большое количество веществ: оксиды N и C, соединения Pb, бенз(а)пирен, дибенз(a,h)атрацен, индено(1,2,3,c,d)пирен и др. (Красногорская, 2000), некоторые из которых, являясь радиомиметиками, обладают генетической активностью (Инге-Вечтомов, 1998).

2.4 Структура женских шишек и семенная продуктивность «ведьминых мётел» *Picea obovata, Pinus sylvestris* и *Pinus sibirica.* Способность мутационных ВМ к «плодоношению» в природных условиях является ценным для селекции свойством, и одним из характерных признаков, отличающих их от паразитарных ВМ. В данном разделе изложены результаты исследований женских шишек ВМ, собранных *in situ* у трёх видов хвойных: *Picea obovata* (ВМ-18), *Pinus sylvestris* (ВМ-19) и *Pinus sibirica* (ВМ-20). Шишки ВМ сравнивались с шишками с нормальной части кроны тех же деревьев (соответственно, НК-18, НК-19 и НК-20).

Picea obovata. Шишки ВМ-18 и НК-18 достоверно не отличаются по длине, диаметру и количеству чешуй в стерильных зонах. В фертильной зоне шишек ВМ-18 количество чешуй меньше на 13,3%, чем у НК-18. ПСП (потенциальная семенная продуктивность) и РСП (реальная семенная продуктивность) шишек ВМ-18 меньше НК-18 на 13,3 и 20,8% соответственно. КС (коэффициент семенификации) ВМ-18 равен 84,4%, а НК-18 – 93,1%. Вес 1000 семян ВМ-18 меньше НК-18 (на 18,2%).

Pinus sibirica. Шишки ВМ-19 меньше НК-19 по длине и диаметру на 17,5 и 16,3%. По количеству чешуй в стерильных зонах шишки ВМ-19 и НК-19 не отличаются. Количество чешуй фертильной зоны ВМ-19 меньше НК-19 на 32%. ПСП шишек ВМ-19 меньше НК-19 на 32,1%, а РСП почти в 2 раза. Нормально развитые семена у НК-19 составляют 32% от ПСП, а ВМ-19 ещё меньше – всего 25,9%. В шишках НК-19 полные семена составляют 42,3% от всех нормально развитых семян, неполные – 33,5%, а пустые – 24,2%. В шишках ВМ-19, среди нормально развитых семян, значительно меньше полных – 15,6%, но больше неполных и пустых – 46,9 и 37,5%, соответственно.

Pinus sylvestris. Все шишки НК-20 были раскрытыми, у ВМ-20 только 47,2% были раскрытыми, остальные были слабо раскрытыми и деформированными. Нормально раскрытые шишки ВМ-20 были меньше НК-20 по длине и диаметру на 24,6 и 26,8%, соответственно. Количество кроющих чешуй шишек ВМ-20 на 32,6% меньше НК-20. Масса 1000 семян шишек ВМ-20 на 15% меньше НК-20.

Исследование особенностей «плодоношения» ВМ *Picea obovata, Pinus sibirica* и *P. sylvestris* в природных условиях показало, что шишки ВМ могут, как отличаться размерами от шишек нормальной части кроны, так и не иметь достоверных отличий, что согласуется с литературными данными (Носков, Негруцкий, 1956, Fordham, 1967, Хиров, 1973). Можно отметить, что общим для ВМ является сниженная потенциальная и реальная семенная продуктивность, меньший размер семян и их качество.

2.5 Мужское «цветение» и качество пыльцы «ведьминой метлы» у *Pinus sylvestris.* Мутационные ВМ с женским «цветением» встречаются чаще, чем с мужским. В связи с этим мужская репродуктивная сфера ВМ остаётся совершенно не изученной. Исследование структуры побегов мужской сексуализации ВМ-21 у *Pinus sylvestris* выявило, что побеги имеют другое соотношение генеративной и вегетативной зон, по сравнению с побегами из нормальной части кроны (НК-21) – у ВМ-21 генеративная зона составляет половину, а у НК-21 две трети побега. Продуктивность побегов (отношение количества микростробилов к длине генеративной части побега) уменьшается от III порядка к V на 20% у НК-21 и на 36% у ВМ-21. Благодаря усиленному заложению почек регулярного ветвления 8-летняя ветвь ВМ-21 успевает образовать почти в 3 раза больше микростробилов, чем НК-21 (1939±52 и 671±17,7 шт. соответственно). Микростробилы ВМ-21 короче НК-21 на 10-23% по длине и на 6% меньше по ширине.

По показателям длины и высоты тела зерна и воздушного мешка пыльцы достоверных отличий между вариантами не обнаружено. Однако в пыльце ВМ-21 23,2% пыльцевых зёрен имеют морфологические отклонения (деградированная пыльца и пыльца с 1 или без воздушных мешков). По содержанию крахмала в нормально развитых зёрнах, ВМ-21 и НК-21 отличаются не значительно.

Исследование мужского «цветения» ВМ-21 у *Pinus sylvestris* показало, что ВМ способны образовывать фертильную пыльцу. Эту пыльцу, в перспективе, можно использовать в селекционных.

3 Рост и «плодоношение» вегетативного потомства «ведьминых мётел» *Pinus sibirica ex situ*

Вегетативное размножение позволяет полностью сохранить морфологические признаки, характерные для материнских ВМ (Fordham, 1967; Хиров, 1973; Шульга, 1979; Ito, Hamma, 1964; Waxman, 1969, 1975, 1987; Brown et al, 1994). Многолетние наблюдения за ростом и «плодоношением» вегетативного потомства ВМ являются необходимым этапом для оценки перспективности их дальнейшего использования в селекционных программах.

3.1 Фенология роста побегов и хвои привоев. Фенологические наблюдения показали, что для всех привоев характерно отсутствие различий между ВМ и НК в сроках наступления и окончания основных фенологических фаз.

3.2 Особенности роста привойного материала с «ведьминой метлы» и нормальной части кроны, выращенных на едином подвое. Для сравнения роста ВМ и НК был проведён эксперимент – на 25 подвоев было привито по паре ВМ-22 и НК-22. Исследование привоев в 12 летнем возрасте показало наличие более сложной структуры ветвления у привоев ВМ-22, по сравнению с НК-22. Высота 12 летних привоев ВМ-22 – около 1,2 м, а НК-22 – около 1,5 м. Несмотря на то, что привои ВМ-22 имеют на 25% меньшую высоту, они существенно (в 4 раза) превосходят НК-22 по диаметру кроны (диаметр кроны привоев ВМ-22 около 1,5 м, а НК-22 – всего 0,4 м). Общее число осей (побеги + почки) привоев ВМ-22 в 7,6 раза больше, чем у НК-22. В среднем за 12 лет привои ВМ-22 образует систему из 3774±226,4 осей, имеющую 5 порядка ветвления, а у привоев НК-22, за такой же период времени, при росте на том же подвое, образуется система, имеющая только 3 порядка ветвления и содержащая 497±18,1 осей. Привои ВМ-22 в среднем, за 12 лет, закладывают 55±2,4 женских шишек, из них нормально опыляется и созревает 84%, а у НК-22, за аналогичный период, образовывалось не более 3 шишек.

3.3 Апикальное доминирование, рост и ветвление привойного материала с «ведьминой метлы» и нормальной части кроны. Сравнение морфологических признаков главного и бокового побега, образовавшихся из одной мутовки у двух клонов (ВМ-22 и НК-22) показало, что у НК-22 сильнее угнетается рост боковых побегов в длину. Так, побеги II порядка ветвления имеют только 13,5% от длины побегов I порядка ветвления, а побеги III порядка около 30% от длины II порядка. Радиальный рост побегов и общее число закладываемых органов на побегах угнетается в меньшей степени – на 40 и 20% (радиальный рост), и на 35 и 50% (число органов).

Угнетение роста боковых побегов у ВМ-22 меньше, чем у НК-22. При переходе от старшего порядка ветвления к младшему рост побегов ВМ-22 в длину уменьшается примерно в два раза, а диаметр и общее число закладываемых на побеге органов в 1,5-2 раза.

3.4 Рост и ветвление привоев «ведьминых мётел»: различия между клонами. Каждая ВМ имеет уникальный габитус, который формируется в зависимости от числа закладываемых боковых почек на побегах и роста самих побегов. Эти признаки наследуются от материнской ВМ и определяют форму и «плотность» вегетативного потомства, а это в свою очередь влияет на декоративность клонов. Не менее важными декоративными признаками являются охвоённость побегов, а также раннее и обильное «плодоношение» привоев.

Исследование 5-летних привоев 7 клонов ВМ выявило, что побеги всех клонов преимущественно полицикличные, то есть имеют два прироста – весенний и летний. Весенние побеги обеспечивают рост привоев в высоту, они слабо ветвятся (в среднем на них образуется только 30-40% от всех боковых почек), но обеспечивают питание и «плодоношение» – на них располагается 93-95% всех брахибластов с хвоёй и все шишки. Летние побеги обеспечивают усиленное ветвление ВМ – на них образуется 60-70% всех боковых почек.

Доля полицикличных побегов несколько различается у разных клонов на осях разного порядка ветвления. На осях I порядка летний прирост есть у 65-85% побегов, это характерно для всех клонов. На осях II порядка летний прирост есть у 50-70% побегов, у всех клонов кроме ВМ-23 и ВМ-28 – у них он встречается существенно реже, только у 20-25% побегов. На осях III порядка летний прирост встречается только у двух клонов ВМ-24 и ВМ-26.

Длина побегов I и II порядков ветвления существенно влияет на рост привоев, на то, какой объём пространства заполняет своими осями каждый клон за определённый период времени, а длина и количество осей III порядка больше влияют на «плотность» привоя. Анализ длины побегов I и II порядков помог выделить быстрорастущие клоны, у которых максимальная длина побегов (ВМ-28 и ВМ-29) и медленно растущие, с минимальной длиной побегов (ВМ-23 и ВМ-26). Разница по длине побегов между медленно и быстро растущими клонами значительная, так длина побегов I и II порядков у ВМ-28 в 2 раза больше, чем у ВМ-23.

Число закладываемых на побегах почек, у всех клонов уменьшается с увеличением порядка ветвления, кроме того, как и длина побегов, сильно отличается у разных клонов, но в отличие от длины побегов, разные клоны могут превосходить один другого на одном порядке ветвления и уступать на другом. Так**,** наибольшее число почек на осях I порядка закладывается у клонов ВМ-27 и ВМ-28 (по 7-9 шт.), а наименьшее у клонов ВМ-24 и ВМ-30 (4-5 шт.). В то же время ВМ-27 является одним из клонов, закладывающих наименьшее число боковых почек на II и III порядках.

3.5 Структура шишек и качество семян вегетативного потомства «ведьминой метлы» и нормальной части кроны. На примере двух пар ВМ-25/НК-25 и ВМ-26/НК-26 показаны различия в структуре шишек и качестве семян вегетативного потомства выращенного *ex situ*. В обоих парах шишки ВМ

достоверно меньше НК. Высота шишек ВМ-25 меньше на 26%, а ВМ-26 на 44%, диаметр также меньше на 25 и 34% соответственно.

По числу чешуй в стерильных зонах, шишки обоих вариантов ВМ достоверно не отличаются от НК, однако фертильных чешуй у них достоверно меньше – на 31,4% (ВМ-25) и 36,3% (ВМ-26). Реальная семенная продуктивность шишек ВМ в обоих парах на треть ниже, чем у шишек НК. Число нормально развитых семян в шишках обеих ВМ на 30-40% меньше НК. Семена ВМ меньше по размерам и по весу, чем семена НК. Вскрытие семян показало, что у НК больше семян, полностью заполненных эндоспермом – в первой паре в 2 раза, а во второй почти в 3 раза.

3.6 «Плодоношение» вегетативного потомства «ведьминых метел». Для многих привоев ВМ характерно ранее плодоношение. Исследование «плодоношения» привоев ВМ показало, что общая (за 5 лет) урожайность и продуктивность изучаемых клонов сильно различается. Самый лучший по урожайности клон (ВМ-24) превосходит самые худшие (ВМ-26 и ВМ-28) в 11-12 раз. Максимальное число шишек закладывается на клоне ВМ-24. За 5 лет на каждом привое данного клона закладывается около 90 шишек, что в 7 раз больше, чем у клона с минимальными показателями – ВМ-28 (12 шишек).

В количественном выражении таких показателей как число шишек, прошедших стадию опыления и число полностью развившихся шишек, для изученных клонов характерна та же тенденция, что и в случае с числом закладывающихся шишек. Помимо прямого количественного выражения опылившихся и созревших шишек у разных клонов, большое значение имеет продуктивность – то, какую долю опылившиеся и созревшие шишек составляют от общего числа закладывающихся шишек. Наименьшие показатели у клонов ВМ-26 и ВМ-28 – у них опыляется 37 и 46%, а созревает 19 и 26% шишек. Клон ВМ-24, отличающийся высокой урожайностью, имеет лишь среднюю продуктивность – у него опыляется и созревает 61 и 41% от закладывающихся шишек. Более высокая продуктивность отмечена для средних по урожайности клонов ВМ-23 и ВМ-29 – у них опыляется 75 и 87%, а созревает 60 и 79%, соответственно.

3.7 Структура шишек и качество семян вегетативного потомства «ведьминых метел». Исследование шишек и семян семи клонов (ВМ-22, ВМ-23, ВМ-24, ВМ-27, ВМ-28, ВМ-29, ВМ-30) (табл. 3) позволило оценить перспективность их использования в селекционных программах по улучшению продуктивности «плодоношения» и качества семян.

Самые крупные шишки у клона ВМ-27, они почти на 30% больше, чем у клона с самыми маленькими шишками (ВМ-22). У изученных клонов нижние стерильные чешуи составляют 27-36%, а верхние –13-22%, а фертильные чешуи занимают менее половины оси шишки – около 35-48%. Шишки с наименьшей фертильной зоной (менее 40%) у клонов ВМ-22 и ВМ-28. Наибольшая фертильная зона (более 60%), у клонов ВМ-24, ВМ-27, ВМ-29 и

ВМ-30. Из них, наибольшая реальная семенная продуктивность (более 45%) у клонов ВМ-27 и ВМ-24.

ВМ-27 и ВМ-24 образуют наибольшее число (40-50%) нормально развитых семян в шишках. Наименьшее число нормально развитых семян образуется у ВМ-22 и ВМ-30 (25-30%). КС исследованных клонов ВМ выше 50%. Минимальное значение КС (52%) у ВМ-30, а максимальное (73%) у ВМ-24.

Таблица 3 – Структура шишек вегетативного потомства «ведьминых метел»

Признак	ВМ-22	ВМ-23	ВМ-24	ВМ-27	ВМ-28	ВМ-29	ВМ-30
Длина шишки, мм	32,4±1,2	34,9±1,0	41,3±0,9	44,4±1,1	35,8±1,1	36,8±1,6	39,4±1,0
Диаметр шишки, мм	32,1±0,7	33,6±0,5	35,3±0,4	38,5±0,6	34,3±0,6	35,6±0,8	39,0±0,7
Нижние стерильные чешуи, шт.	23,4±1,0	16,3±0,4	16,4±0,6	24,9±0,6	25,1±0,7	21,2±0,6	25,0±0,8
Верхние стерильные чешуи, шт.	12,9±0,4	8,0±0,2	8,96±0,4	11,1±0,3	14,7±0,4	10,6±0,5	9,0±0,3
Фертильные чешуи, шт.	25,9±1,5	27,7±1,3	34,7±1,5	40,6±1,4	28,5±1,2	35,6±2,0	33,8±1,9
Потенциальная семенная продуктивность, шт.	51,8±2,6	55,4±2,4	69,4±2,5	81,2±2,4	57±2,4	71,2±3,5	67,6±3,0
Реальная семенная продуктивность, шт.	27,3±2,6	37,8±2,3	50,6±3,8	51,5±2,5	37,6±2,3	41,4±3,6	35,5±3,1
Коэффициент семенификации, %	52,7±3,5	68,0±2,0	72,9±3,4	63,4±2,2	65,9±3	58,6±3,9	52,3±3,3
Нормальные семена, шт.	26,0±2,6	36,5±2,3	39,8±3,7	47,2±2,2	35,1±2,3	38,8±3,6	31,5±3,0
Недоразвитые семена, шт.	1,3±0,3	1,3±0,2	10,8±2,5	4,3±0,7	2,5±0,8	2,6±0,4	4,0±0,6

Наибольшая масса у семян у ВМ-27. Семена этого клона на 20% тяжелее, чем семена клона с самыми лёгкими семенами (ВМ-22). Масса ядра семени у самых «крупноядерных» клонов (ВМ-27, ВМ-23, ВМ-29 и ВМ-30) составляет 70-80 мг, у клонов ВМ-22 и ВМ-24 ядра мельче – 60-65 мг. Семена сильно отличаются по степени заполненности эндоспермом. Наибольший процент полных семян у клонов ВМ-27 и ВМ-29, первый из них имеет 70% полных семян, второй – 52%. ВМ-30 имеет средние показатели по проценту полных семян – около 40%. У остальных клонов полных семян от 21 до 33%. Наибольшее количество пустых семян у ВМ-22 – почти 54%, несколько меньший процент пустых у ВМ-29 и ВМ-30 – около 40%. У остальных трёх клонов (ВМ-23, ВМ-24 и ВМ-27) пустых семян значительно меньше – 20-30%.

Изучение «плодоношения» привоев ВМ *ex situ* показало, что вегетативное потомство разных клонов ВМ *Pinus sibirica* существенно отличается по морфологии шишек и по качеству семян. Уже сейчас можно выделить клоны, перспективные для дальнейшей селекции, направленной на увеличение и улучшение «плодоношения», при чём выбирать ценные для селекции клоны можно как по 1-2 важным признакам, так и по совокупности многих.

4 Семенное потомство «ведьминых мётел» *Pinus sibirica ex situ*. Изучение характера наследования признаков материнской ВМ в семенном потомстве важно для понимания мутационной природы явления, кроме того, семенное потомство ВМ представляет интерес для использования в селекционных программах по получению высоко декоративных карликовых форм хвойных, которые широко используются в озеленительных целях.

Ранее семенное потомство ВМ изучалось рядом авторов у разных видов хвойных: *Larix laricina, L. decidua, Picea abies, P. obovata, Pinus banksiana, P. densiflora, P. mugo, P. resinosa, P. rigida, P. strobus, P. sylvestris, P. verginian,*и др. (Fordham, 1967; Johnson et al., 1968; Liese 1933; Tubeuf 1905a, 1905b, 1933; Waxman 1969, 1975, 1987 и др.).

В данном разделе изложены результаты исследования особенностей роста, и детальной структуры побегов семенного потомства ВМ *Pinus sibirica*. Исследование проводилось на 5 парах семей полусибсов от свободного опыления. Каждая пара включала в себя: 1) потомство «ведьминой метлы» (далее ПВМ); 2) потомство нормальной кроны (далее ПНК). Отдельно, на примере одной семьи сеянцев, проводится анализ роста сеянцев в 4-летнем возрасте.

4.1 Семенное потомство нормальной кроны: различия между семьями. При сравнении 5 семей ПНК между собой по большинству значимых признаков обнаружена тесная прямая достоверная зависимость от теплообеспеченности вегетационного периода в месте произрастания маточников. Различия между семьями по интенсивности ветвления выражены слабо.

4.2 Различия между потомством нормальной кроны и потомством «ведьминой метлы». Двухлетние сеянцы. По общему числу почек на побеге второго года жизни ПВМ в 4 парах из 5 превосходило ПНК. Почки были разделены по размеру на 2 типа: более крупные почки возобновления и относительно мелкие латентные почки. Оказалось, что превосходство ПВМ над ПНК складывалось исключительно за счет крупных, полноценных почек.

Четырёхлетние сеянцы. В 4-летнем возрасте было проведено повторное обследование одной из пар. По всем основным показателям роста ПВМ достоверно уступает ПНК, но по интенсивности ветвления значительно превосходит ПНК, например, по общему числу осей I и II порядка (побеги + почки) – в 1,7 раза. Системы ветвления в ПВМ значительно сложнее: в ПНК оси II порядка практически отсутствуют, а в ПВМ составляют более 5% от общего числа. В ПНК почти четверть сеянцев вообще не ветвятся, половина – имеют от 1 до 3 дополнительных осей. В ПВМ доля сеянцев без ветвления составляет 13%, с 1-3 осями – 40%, а с 7 и более – 21%. Перечисленные отличия показывают, что ПВМ не просто более изменчиво, чем ПНК, но и состоит из двух качественно разных групп сеянцев: первая группа похожа на ПНК (рис. 3), а вторая характеризуется замедленным ростом и интенсивным ветвлением (рис. 4).

Рис. 3 – Нормальный 4-летний сеянец в потомстве ВМ.

Рис. 4 – Мутантный 4-летний сеянец в потомстве ВМ.

4.3 Семенное потомство «ведьминой метлы»: различия между семьями. По росту во втором году семьи ПВМ различались несколько меньше, чем семьи ПНК. Семьи ПВМ местного происхождения по росту превосходили остальные семьи. Самое интенсивное ветвление было отмечено в паре № 1, а самое слабое – в парах № 3 и № 4.

4.4 Семенное потомство «ведьминой метлы»: выпад сеянцев. Начиная с первого года жизни, в потомстве ВМ наблюдался частичный выпад сеянцев. Трёхлетние наблюдения показали, что выпад сеянцев с нормальным габитусом был единичным и не был больше 2-3% в год. Мутантные сеянцы погибали в бо̀льшем количестве – от 10 до 18% в год. Причиной выпада примерно третьей части погибших сеянцев было снежное шютте (возбудитель – *Phacidium infestans* Karst.). После схода снега на поражённых растениях были видны сероватые «паутинки» мицелия гриба, хвоя отмирала и становилась красновато-рыжей. Гибель остальных сеянцев происходила во время вегетационного сезона. Сеянец некоторое время чах и погибал, при удалении таких сеянцев из грядки было обнаружено, что у них имеется загнивание корней, а сама корневая система слабо развитая. Чем являлось загнивание корней – причиной или же следствием гибели, установить не удалось.

Исследование сеянцев ВМ *ex situ* у *Pinus sibirica* показало, что семенное потомство состоит из двух групп: 1) – обычные растения и 2) – короткохвойные, с замедленным ростом и интенсивным ветвлением. Соотношение тех и других близко к 1:1, что совпадает с литературными данными по другим видам хвойных (Fordham, 1967; Johnson et al., 1968; Waxman 1975; Brown et al., 1994 и др.). Это ещё раз подтверждает гипотезу о мутационном происхождении ВМ и позволяет предположить, что ВМ

производит женские гаметы двух типов: нормальные и с доминантной мутацией одного из генов.

На практике добиться 50% выхода мутантных сеянцев не удается. Связано это с повышенной гибелью унаследовавших мутацию сеянцев. Они сильнее повреждаются снежным шютте и имеют хуже развитую корневую систему. Поражению карликов могут способствовать два фактора: 1) повышенная густота кроны сеянцев может облегчать поражение новой хвои; 2) из-за замедленного роста крона сеянца на несколько лет оказывается расположенной в самом нижнем 10 сантиметровом слое снега, где условия для развития гриба наиболее благоприятны.

Слабо развитая корневая система, по-видимому, является характерной чертой мутантных сеянцев, так как была отмечена и другими исследователями (Buckland, Kuijt, 1957; Liese, 1933). Это может быть причиной дополнительно ухудшающей рост. Мутантные сеянцы обладают рядом признаков очень ценных для выведения декоративных сортов *Pinus sibirica*: медленный рост, карликовость, обильное ветвление и короткохвойность. Поскольку смертность мутантных сеянцев выше, то селекционный процесс в первую очередь нужно направить на отбор наиболее жизнеспособных сеянцев с максимально декоративными качествами.

ВЫВОДЫ

1. «Ведьмины мётлы» разного происхождения (мутационная и паразитарная) у *Abies sibirica* отличаются по жизнеспособности и характеру роста. Система ветвления мутационной «ведьминой метлы» формируется увеличенным заложением почек регулярного ветвления, а паразитарной – большим числом закладывающихся латентных почек, значительная часть которых в дальнейшем пролиферируют.
2. Мутационные «ведьмины мётлы» обладают нормальной жизнеспособностью и высокой продолжительностью жизни в кроне дерева, многие регулярно «плодоносят», а некоторые способны образовывать микростробилы и фертильную пыльцу.
3. Исследование спилов 15 «ведьминых мётел» разных видов семейства *Pinaceae* показало, что все «ведьмины мётлы» образовались из латентных почек, которые некоторое время (иногда несколько десятков лет) находились в состоянии покоя.
4. «Ведьмина метла» в кроне дерева представляет собой локальную систему ветвления с нарушенным апикальным контролем роста побегов, что позволяет ей образовывать большое число апексов и активно оттягивать значительную часть питательных веществ от материнского растения.
5. В сосняке, прилегающем к автодороге с интенсивным движением транспорта, «ведьмины мётлы» встречаются значительно чаще, чем в фоновых насаждениях того же типа леса.
6. В вегетативном потомстве «ведьминых мётел» сохраняются все признаки материнской «ведьминой метлы». Клоны разных «ведьминых мётел» отличаются по количеству закладываемых на весенних и летних побегах

боковых почек и по степени апикального контроля роста боковых побегов, что образует у каждого клона уникальный габитус.

7. При свободном опылении шишек «ведьминой метлы» пыльцой нормальных деревьев половина сеянцев в семенном потомстве имеет признаки материнской «ведьминой метлы». Сеянцы, унаследовавшие мутацию, не только обильно ветвятся, но и имеют более выраженные признаки, чем у материнской «ведьминой метлы» – замедленный рост и более короткую хвою.

8. Все исследованные «ведьмины мётлы» *Pinus sibirica* имеют сниженную (по сравнению с нормальной кроной) потенциальную и реальную семенную продуктивность, меньший размер семян и их качество. Однако разные клоны существенно отличаются по этим показателям, что позволяет продолжать поиск наиболее и обильно «плодоносящих» клонов для селекционной работы.

Список работ, опубликованных по теме диссертации:

1. **Ямбуров М.С.**, Горошкевич С.Н. «Ведьмины метлы» кедра сибирского как спонтанные соматические мутации: встречаемость, свойства и возможности использования в селекционных программах // **Хвойные бореальной зоны**. – 2007. – Т. XXIV, № 2–3. – С. 317–324.

2. **Ямбуров М.С.** Морфологические особенности мутационной и паразитарной «ведьминых мётел» пихты сибирской // **Вестник Томского государственного университета.** – 2009. – № 329. – С. 246–250.

3. **Ямбуров М.С.** Морфогенез вегетативного потомства «ведьминых мётел» *Pinus sibirica* Du Tour // Исследования молодых ботаников Сибири : тезисы докладов II молодёжной конференции. – Новосибирск : ЗАО РИЦ «Прайс-курьер», 2004. – С. 86–87.

4. **Ямбуров М.С.** Морфогенез семенного потомства «ведьминых метел» кедра сибирского // Актуальные проблемы биологии и экологии : материалы докладов XII молодежной конференции. – Сыктывкар : Изд-во Коми научного центра УрО РАН, 2005. – С. 184–187.

5. **Ямбуров М.С.** «Ведьмины метлы» мутационного типа как возможный тест-критерий при фитоиндикационной оценке мутагенного загрязнения среды // Лесопользование, экология и охрана лесов: фундаментальные и прикладные аспекты : материалы Международной научно-практической конференции, Томск, 21-22 марта 2005 г. – Томск : STT, 2005. – С. 213–214.

6. **Ямбуров М.С.** Влияние эмиссии выхлопных газов автотранспорта на образование «ведьминых мётел» мутационного типа у сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) // Контроль и реабилитация окружающей среды» : V Международный симпозиум : материалы симпозиума / под общ. ред. М.В. Кабанова, А.А. Тихомирова. – Томск, 2006. – С. 86–88.

7. **Ямбуров М.С.** Использование в селекции естественных мутаций кедра (*Pinus sibirica* Du Tour) // Фундаментальные проблемы новых технологий в 3-м тысячелетии : материалы 3-й Всероссийской конференции молодых учёных. – Томск: Изд-во ИОА СО РАН, 2006. – С. 443–446.

8. **Ямбуров М.С.** Структура ветвления «ведьминой метлы» мутационного типа у пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb) // Материалы I (IX) Международной конференции молодых ботаников в Санкт-Петербурге (21-26 мая 2006). – СПб. : Изд-во ГЭТУ, 2006. – С. 222.

9. **Yamburov M.S.**, Goroshkevich S.N. Witches`-brooms in Siberian stone pine as somatic mutations and initial genetic material for breeding of nut-bearing and ornamental cultivars // The breeding and genetic resources of five-needle pines : conference in Southern Carpathians. – Valiug, 2006. – P. 26–27.

10. **Ямбуров М.С.** Морфометрия и фотосинтетические пигменты хвои потомства кедровой и сосновой «ведьминых мётел» // VI Съезд общества физиологов растений России : материалы докладов международной конференции «Современная физиология растений от молекул до экосистем». – Сыктывкар, 2007. – Ч. 2. – С. 456–457.

11. **Ямбуров М.**С. Качество семян вегетативного потомства «ведьминых мётел» кедра (*Pinus sibirica* Du tour) // Биологическое разнообразие. Интродукция растений : материалы Четвёртой международной научной конференции, 5-8 июня 2007 г., г. Санкт-Петербург. – СПб. : Изд-во ГЭТУ, 2007. – С. 643–645.

12. **Ямбуров М.С.** Структура мужских побегов и качество пыльцы «ведьминой метлы» сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) // Вестник Томского государственного университета. Биология. – 2008. – № 3 (4). – С. 42–47.