

УДК 630\*165.43:581.471

DOI: 10.18698/2542-1468-2020-3-74-80

## ПРИЧИНЫ НИЗКОГО КАЧЕСТВА СЕМЯН У МУТАЦИОННЫХ «ВЕДЬМИНЫХ МЕТЕЛ» КЕДРА СИБИРСКОГО

О.И. Полякова, Е.А. Жук, С.Н. Горошкевич

Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, 634055, г. Томск, пр. Академический, д. 10/3

polyakova\_olga93@mail.ru

Рассмотрены мутационные «ведьмины метлы» — фрагменты кроны дерева с замедленным ростом, обильным ветвлением, сниженным апикальным доминированием и часто с обильным плодоношением. Мутация в целом негативно влияет на качество шишек и семян. На примере клонов из мутантной и нормальной частей кроны одних и тех же материнских деревьев показано, на каких стадиях развития семян повышаются потери у мутантов, а также сделаны заключения относительно их причин. Показано, что число семяпочек в шишках мутантных клонов в среднем в 1,4 раза меньше, чем у нормальных, семена у клонов «ведьминых метел» мельче, а их качество в целом хуже, чем у клонов из нормальной части кроны тех же деревьев. Установлены сниженное качество семян и низкая семенная продуктивность по сравнению с нормальными клонами у двух третьих частей мутантов, хотя отдельные клоны «ведьминых метел» были почти равны нормальным клонам по семенной продуктивности. Определено, что потери семян происходили по разным причинам и на разных стадиях развития, но у мутантов было значительно больше потерь до опыления и при развитии зародыша, поскольку у них наблюдалась аномальная густота кроны, создающая помехи для опыления, а также нестандартный размер шишек и семян, негативно влияющий на развитие зародыша.

**Ключевые слова:** «ведьмина метла», соматическая мутация, *Pinus sibirica* Du Tour, развитие семян, семенная продуктивность

**Ссылка для цитирования:** Полякова О.И., Жук Е.А., Горошкевич С.Н. Причины низкого качества семян у мутационных «ведьминых метел» кедр сибирского // Лесной вестник / Forestry Bulletin, 2020. Т. 24. № 3. С. 74–80. DOI: 10.18698/2542-1468-2020-3-74-80

Фрагмент кроны дерева с аномальным морфогенезом — «ведьмина метла» (ВМ) — включает в себя замедленный рост, обильное ветвление и сниженное апикальное доминирование. Наряду с патологическими ВМ, причиной которых является заражение различными видами микроорганизмов [1–4], в природе встречаются ВМ мутационной природы, имеющие нормальную жизнеспособность и не имеющие признаков поражения патогенами [5, 6]. В отличие от патологических ВМ репродуктивная функция у мутационных ВМ не угнетена, шишки и семена могут быть меньше по размеру, чем у нормальной части кроны (НК) [7–9], но иногда они не отличаются от нормальных [10], при этом семена в любом случае имеют неплохую жизнеспособность [11, 12].

Кедр сибирский (*Pinus sibirica* Du Tour) также способен к образованию мутационных ВМ. У него, как и у иных хвойных, встречаются ВМ с разным сочетанием признаков [13–15]: шишки по длине меньше нормальных шишек вида (приблизительно 3–4 см), качество семян в целом довольно низкое [16]. Известно, что доля полных семян у ВМ обычно снижена по сравнению с нормой [7, 12], однако динамика репродуктивных потерь в ходе развития шишек ВМ исследована недостаточно.

### Цель работы

Цель работы — исследование качества семян у клонов ВМ и НК от одних и тех же деревьев

кедра сибирского, определение критических стадий развития семян, во время которых происходят повышенные потери у клонов ВМ по сравнению с НК, и выявление причин низкого качества семян у клонов ВМ.

### Материалы и методы

Исследование проведено на клонах ВМ и НК кедр сибирского на стационаре «Кедр» Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН. Стационар расположен в 30 км к юго-востоку от Томска (56°13' с. ш., 84°51' в. д., 78 м над у. м., юго-восток Западно-Сибирской равнины, южная тайга).

Источниками материала для прививок были шесть деревьев с мутационными ВМ (табл. 1), имевшими разные плотность кроны и семеношение, которые оценивались визуально [14]. Плотность ВМ считалась низкой, если она превышала плотность НК менее чем в 2 раза, средней — в 2–3 раза, высокой — более чем в 3 раза. Семеношение ВМ считалось слабым, если на 100 см<sup>2</sup> поверхности ВМ приходилось меньше одной шишки, средним — 1–2 шишки, обильным — 2 шишки и более.

В 2007 и 2008 гг. черенки от каждой ВМ и НК были привиты на местный пятилетний подвой кедр сибирского. Привитые растения выращивали с шагом 1×0,5 м в рядах, каждый клон был представлен 10...20 раметами.

Т а б л и ц а 1

**Происхождение и характеристика материнских деревьев с «ведьмиными метлами»,  
давших начало исследованным клонам**


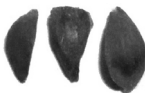

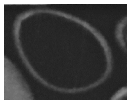
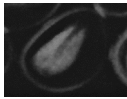
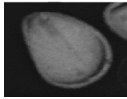
**Origins and characteristics of maternal trees with witches' broom from which the clones originated**

| Характеристики        | Клоны (ВМ/НК) |          |         |         |         |         |
|-----------------------|---------------|----------|---------|---------|---------|---------|
|                       | 03/04         | 08/09    | 010/011 | 032/033 | 038/039 | 040/041 |
| Широта района, с. ш.  | 56°10'        | 56°10'   | 56°10'  | 58°13'  | 52°00'  | 52°00'  |
| Долгота района, в. д. | 84°00'        | 84°00'   | 84°00'  | 84°32'  | 90°20'  | 90°20'  |
| Возраст дерева, лет   | 170           | 170      | 180     | 350     | 200     | 190     |
| Возраст ВМ, лет       | 110           | 80       | 20      | 75      | 60      | 60      |
| Плодоношение ВМ       | Обильное      | Обильное | Нет     | Среднее | Слабое  | Среднее |
| Плотность ВМ          | Средняя       | Высокая  | Средняя | Средняя | Низкая  | Низкая  |

Т а б л и ц а 2

**Типы семян и интерпретация потерь семян, по Оуэнсу [17]**

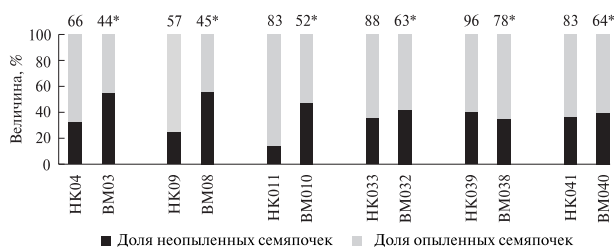
**Categories of seeds and seed losses interpretation according to Owens [17]**

| Признак  | Описание  | Фото семяпочек и семян  |
|--|---|---|
| Число семяпочек  | Удвоенное число чешуй в медиальной фертильной зоне шишки  | —   |
| Неопыленные семяпочки (потери до опыления)                           | Плоская семяпочка, которая погибла не будучи опыленной и которая не содержит мегагаметофит. Возможно, эти семяпочки недостаточно развиваются для опыления к концу срока пыления |   |
| Недоразвитые семена (потери до оплодотворения)                       | Маленькие округлые семяпочки, которые погибли вскоре после опыления   |  |
| Развитые семена  | Семена нормального размера  |  |
| Пустые семена (потери при оплодотворении)                            | Семена, у которых мегагаметофит и зародыш были абортированы и засохли приблизительно во время оплодотворения  |  |
| Семена с недоразвитым мегагаметофитом (потери при развитии зародыша) | Семена, содержащие частично разрушенный мегагаметофит и погибший зародыш. Гибель зародыша произошла в начале или в середине его развития  |  |
| Полные семена  | Семена с нормально развитым мегагаметофитом, который заполнял семя и содержал развитый зародыш  |  |

В августе 2016 г. были собраны шишки со всех плодоносящих рамет каждого клона. Плодоношение у клонов ВМ было обильным, поэтому для анализа из общего урожая было случайным образом выбрано по 8...15 шишек. Из этих шишек были собраны семена и проведен их количественный и качественный анализ.

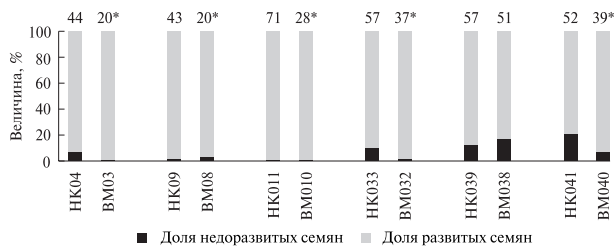
У всех шишек подсчитывали следующие признаки: число семяпочек в медиальной фертильной зоне шишки, число недоразвитых семян, число развитых семян и семенную продуктивность. С помощью рентгенографии среди развитых семян определяли число пустых и полных семян, а также число семян с недоразвитым мегагаметофи-

том. После этого измеряли длину полных семян. Стадии потерь семяпочек и семян были определены согласно Owens [17] (табл. 2). Из общего числа семяпочек определили долю неопыленных семяпочек, т. е. потери до опыления, из общего числа семян — долю недоразвитых семян, т. е. потерь семян после опыления, но до оплодотворения, из числа развитых семян — долю пустых семян, т. е. потерь семян при оплодотворении, из числа семян с мегагаметофитом — долю семян с недоразвитым мегагаметофитом, т. е. потерь семян при развитии зародыша. Число полных семян использовали для расчета семенной продуктивности как доли полных семян от общего числа семяпочек.



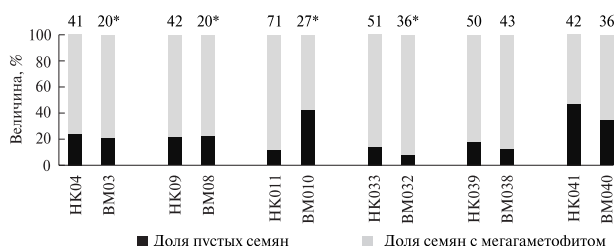
**Рис. 1.** Доля неопыленных и опыленных семяпочек от общего числа семяпочек в шишках у клонов «ведьминой метлы» и нормальной части кроны от одних и тех же материнских деревьев (числа над столбцами показывают общее количество семяпочек в медиальной фертильной зоне шишки; звездочками отмечены значимые различия между клонами ВМ и НК при  $p < 0,05$ )

**Fig. 1.** Proportions of unpollinated and pollinated ovules in total number of ovules in cones of WB and NC clones from the same maternal trees (the numbers above the columns indicate the total numbers of ovules in medial fertile zone of cones; asterisks indicate significant differences between WB and NC clones,  $p \leq 0,05$ )



**Рис. 2.** Доля развитых и недоразвитых семян от общего числа семян в шишках у клонов «ведьминой метлы» и нормальной части кроны от одних и тех же материнских деревьев (числа над столбцами показывают общее число семян в шишке)

**Fig. 2.** Proportions of full-grown and rudimentary seeds in total number of seeds in cones of WB and NC clones from the same maternal trees (the numbers above the columns indicate the total numbers of seeds in cones)



**Рис. 3.** Доля пустых семян и семян с мегагаметофитом от числа развитых семян в шишках у клонов «ведьминой метлы» и нормальной части кроны от одних и тех же материнских деревьев (числа над столбцами показывают число развитых семян в шишке)

**Fig. 3.** Proportions of empty seeds and seeds with megagametophyte in total number of full-grown seeds in cones of WB and NC clones from the same maternal trees (the numbers above the columns indicate the total numbers of full-grown seeds in cones)

Признаки сравнивали попарно между клонами ВМ и НК от одного дерева. Нормальность распределения признаков проверяли с помощью

теста Колмогорова — Смирнова. Поскольку распределение всех признаков было нормальным, попарные сравнения ВМ и НК от одного дерева выполнили с помощью  $t$ -теста. Семенную продуктивность и потери семян на разных стадиях сравнивали с помощью критерия  $\chi^2$ .

## Результаты и обсуждение

Потеря семян происходила по различным причинам и на разных стадиях развития. Число семяпочек у шишек ВМ в среднем в 1,4 раза меньше, чем у НК, различия были значимыми во всех парах клонов (рис. 1). Наблюдалась определенная связь размера числа семяпочек с густотой кроны материнской ВМ, хотя подтвердить ее достоверность не удалось по причине малой выборки. У двух клонов наименее плотных ВМ было в 1,6 раз больше семяпочек в шишке, чем у клона самой плотной ВМ, и в 1,3 раз больше, чем у клонов ВМ средней плотности. По всем показателям качества семян клоны этих двух ВМ также превосходили остальные. Потери семяпочек до опыления, представленные в виде неопыленных семяпочек, в первых трех парах клонов были в 2–3 раза выше у клонов ВМ по сравнению с НК, в остальных парах почти не различались.

Общее число семян у шишек ВМ в среднем в 1,4–2,6 раза меньше, чем у НК, различия были значимыми во всех парах клонов, кроме одной (рис. 2). Потери семян после опыления и до оплодотворения, представленные в виде недоразвитых семян, невысокие у шишек в обеих группах. Только у одного клона ВМ041 наблюдалась повышенная по сравнению с другими доля недоразвитых семян.

Количество развитых семян у шишек ВМ в среднем в 1,4–2,6 раза меньше, чем у НК, различия были значимыми во всех парах клонов, кроме одной (рис. 3). Потери семян при оплодотворении, представленные в виде пустых семян, в среднем составляли 23 % у шишек в обеих группах. Клоны только из одной пары 010/011 имели значимые различия, так как у клона ВМ010 наблюдалась повышенная доля пустых семян почти половину от числа развитых семян.

Число семян с мегагаметофитом у шишек ВМ в среднем в 1,3–4 раза меньше, чем у НК, различия были значимыми в четырех парах клонов из шести (рис. 4). Потери семян при развитии зародыша, представленные в виде семян с недоразвитым мегагаметофитом, у ВМ из этих пар многократно (до 40 раз) выше по сравнению с НК. Только на этой стадии развития потери ВМ драматически превышают потери НК.

Семенная продуктивность всех НК была довольно низкой для вида — от 24 до 49 %, только у клона НК011 семенная продуктивность была

нормальной и составляла 72 %. Две третьих части ВМ имели очень низкую семенную продуктивность по сравнению с НК — от 10 до 26 %, а одна третья часть не отличалась по семенной продуктивности от клонов НК. При этом длина семян у всех ВМ была меньше, чем у НК, во всех парах наблюдались значимые различия между клонами ВМ и НК (рис. 5).

Таким образом, клоны ВМ и НК больше всего различались по потерям семяпочек и семян на двух стадиях их развития. У клонов ВМ было больше потерь до опыления и при развитии зародыша. Большие потери до опыления, скорее всего, были связаны с тем, что на шишки ВМ попадает меньше пыльцы и существенная часть семяпочек остается неопыленной. Строение шишки и конфигурация всей ее внешней формы приспособлены под аэродинамические свойства пыльцы данного вида [18]. Размер готовой к опылению шишки, в том числе размер чешуй, имеет огромное значение для опыления. Размер шишек в период опыления у ВМ, учитывая небольшое по сравнению с нормой количество чешуй в шишке [19], был существенно меньше, чем у НК. Возможно, в аномально мелкую шишку пыльца проникает хуже. Форма ветви и положение шишки на ней тоже могут влиять на это. Крона клонов ВМ обладает аномальной густотой [14], поэтому шишки на ее ветвях менее доступны для опыления, чем в нормальной кроне.

Высокие потери при развитии зародыша могут быть связаны с нестандартным размером репродуктивных структур ВМ. Аномально маленький размер шишек имеет значение не только для опыления, но и для последующего развития шишек, так как лишь более или менее стандартные по размеру репродуктивные структуры способны к нормальному развитию [20]. Шишки и семяпочки плотных ВМ находятся за пределами этого видового стандарта [16]. Возможно, резкое повышение доли аномалий в их половой репродукции вызвано их морфофизиологическими и эмбриологическими диспропорциями. У не очень плотных ВМ с умеренно пониженной скоростью роста этих проблем нет, по-видимому, ввиду близости их репродуктивных структур к видовой норме по размеру и другим свойствам.

Как следствие, семенная продуктивность ВМ обычно значительно ниже, чем у НК. Так, у *P. sylvestris* L семенная продуктивность ВМ всегда уступала НК в 1,2–4 раза [7, 10], а у разных ВМ *P. banksiana* Lamb. доля полных семян составляла от 5 до 82 % [12]. Семенная продуктивность ВМ кедр сибирского имела большой разброс, в зависимости от клона, хотя в среднем она оказалась в 1,5 раза ниже, чем у НК. Два клона ВМ из шести не уступали НК, а остальные уступали в 2–5 раз.

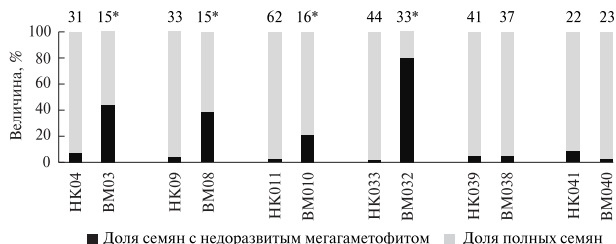


Рис. 4. Доля семян с недоразвитым мегагаметофитом и полных семян от числа семян с мегагаметофитом в шишках у клонов «ведьминой метлы» и нормальной части кроны от одних и тех же материнских деревьев (числа над столбцами показывают количество семян с мегагаметофитом)

Fig. 4. Proportions of seeds with partially collapsed megagametophyte and filled seeds in total number of seeds with megagametophyte in cones of WB and NC clones from the same maternal trees (the numbers above the columns indicate the total numbers of seeds with megagametophyte in cones)

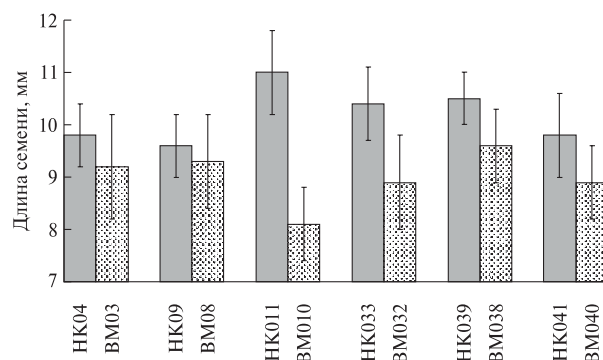


Рис. 5. Длина семян у клонов «ведьминой метлы» и нормальной части кроны от одних и тех же материнских деревьев (столбцы показывают средние значения, отрезки — стандартные отклонения)

Fig. 5. Seed length in WB and NC cones from the same maternal trees (columns are means, whiskers are standard deviation)

Это свидетельствует о том, что отбор клонов для выращивания на семенной плантации должен быть индивидуальным.

У всех до единого клонов ВМ семена мельче по сравнению с семенами НК, хотя в некоторых случаях различия не так уж и велики. Такая же закономерность установлена у взрослых деревьев с ВМ на примере *P. banksiana* [11], *P. halepensis* Mill. [8], и у молодых привоев ВМ и НК на примере *P. sylvestris* [7]. Поэтому, несмотря на то, что маленький размер семян несколько снижает вероятную ценность ВМ в качестве основы для создания плодоносящих сортов, отдельные клоны можно было бы использовать в этом качестве.

### Выводы

Семена у клонов ВМ мельче, их качество хуже, чем у клонов НК. У клонов ВМ намного больше потерь семян до опыления и при развитии заро-



дыша, чем у НК. Наиболее вероятными причинами этого является аномальная густота кроны, создающая помехи для опыления, а также нестандартный размер шишек и семян, способствующий преждевременной гибели зародыша.

Клоны ВМ имели преимущественно низкую семенную продуктивность нежели НК, при этом у некоторых клонов ВМ все же наблюдалась нормальная семенная продуктивность. Поскольку некоторые клоны ВМ обладают многократно повышенной способностью к формированию шишек, при нормальной семенной продуктивности продукция семян на единицу объема или площади горизонтальной проекции кроны у них может быть значительно больше, чем у клонов НК. Такие клоны перспективны в качестве плодоносящих культиваров для получения товарного «ореха».

*Исследование выполнено при финансовой поддержке РНФ в рамках научного проекта № 18-16-00058.*

## Список литературы

- [1] Sugio A., MacLean A.M., Kingdom H.N., Grieve V.M., Manimekalai R., Hogenhout S.A. Diverse targets of phytoplasma effectors: from plant development to defense against insects // Annual Review of Phytopathology, 2011, v. 49, pp. 175–195. DOI:10.1146/annurev-phyto-072910-095323
- [2] Money N.P. Mushrooms: A Natural and Cultural History. London: Reaktion Books, 2017, 224 p.
- [3] Hoshi A., Oshima K., Kakizawa S., Ishii Y., Ozeki J., Hashimoto M., Komatsua K., Kagiwadab S., Yamajia Y., Namba S. A unique virulence factor for proliferation and dwarfism in plants identified from a phytopathogenic bacterium // Proceedings of the National Academy of Sciences, 2009, v. 106, iss. 15, pp. 6416–6421. DOI: 10.1073/pnas.0813038106
- [4] Seo J.K., Kim M.K., Kwak H.R., Kim J.S., Choi H.S. Complete Genome Sequence of Longan Witches' Broom-associated Virus, a Novel Member of the Family Potyviridae // Archives of Virology, 2017, v. 162, iss. 9, pp. 2885–2889. DOI: 10.1007/s00705-017-3405-2
- [5] Buckland D.C., Kuijt J. Unexplained brooming of Douglas-fir and other conifers in British Columbia and Alberta // Forest Science, 1957, v. 3, iss. 3, pp. 236–242.
- [6] Fordham A.J. Dwarf conifers from witches'-brooms // Arnoldia, 1967, v. 24, pp. 29–50.
- [7] Хиров А.А. О ведьминой метле на сосне // Ботанический журнал, 1973. Т. 58. Вып. 3. С. 433–436.
- [8] Vrgoc P. Witches' broom of Aleppo pine (*Pinus halepensis* Mill.) and its use for new ornamentals // Acta horticulturae, 2002, v. 29, pp. 199–205. DOI: 10.17660/ActaHortic.2002.572.23
- [9] Ямбуров М.С. «Ведьмины метлы» мутационного типа у некоторых видов семейства Pinaceae: дис. ... канд. биол. наук. Томск, 2010. 133 с.
- [10] Носков В.И., Негруцкий С.Ф. К вопросу о происхождении «ведьминых метел» на сосне // Науч. зап. Воронежского лесотехн. ин-та, 1956. Т. 15. С. 207–210.
- [11] Johnson A.G., Pauley S.S., Cromell W.H. Dwarf seedlings from witches' brooms in jack pine II // Minnesota Forestry Notes, 1965, no. 163, p. 2.
- [12] Rudolph T.D., O'Malley D.M., Reed E.A. Potential for indirect selection of rescued jack pine embryos based upon linkage between seedling dwarfism and megagametophyte allozymes // Conference proceedings: 3rd North Central tree improvement conference, August 17–19, 1983, Wooster, OH, pp.162–174.
- [13] Ямбуров М.С., Горошкевич С.Н. «Ведьмины метлы» кедров сибирского как спонтанные соматические мутации: встречаемость, свойства и возможности использования в селекционных программах // Хвойные бореальной зоны. 2007. Т. XXIV. № 2–3. С. 317–324.
- [14] Zhuk E., Vasilyeva G., Goroshkevich S. Witches' broom and normal crown clones from the same trees of *Pinus sibirica*: a comparative morphological study // Trees, 2015, v. 29, pp. 1079–1090. DOI:10.1007/s00468-015-1187-2
- [15] Vasilyeva G.V., Zhuk E.A. Needle structure of mutational witches' brooms in *Pinus sibirica* // Dendrobiology, 2016, v. 75, pp. 79–85. DOI:10.12657/denbio.075.008
- [16] Polyakova O., Zhuk E., Goroshkevich S. Cone quality and seed efficiency in the clones from mutational witches' brooms of *Pinus sibirica* // BIO Web of Conferences, 2018, v. 11, pp. 144–148.
- [17] Owens J.N., Kittirat T., Mahalovich M.F. Whitebark pine (*Pinus albicaulis* Engelm.) seed production in natural stands // Forest Ecology and Management, 2008, v. 255, iss. 3–4, pp. 803–809. DOI:10.1016/j.foreco.2007.09.067
- [18] Niklas K. The aerodynamics of wind pollination // The Botanical Review, 1985, v. 51, pp. 328–386.
- [19] Polyakova O., Goroshkevich S., Zhuk E. Cone structure and seed development in grafted witches' broom and normal crown clones from the same trees of *Pinus sibirica* // New Forests, 2019, v. 50, iss. 5, pp 805–819. DOI https://doi.org/10.1007/s11056-018-09700-x
- [20] Niklas K. Plant Allometry: The Scaling of Form and Process. Chicago, IL, US: University of Chicago Press, 1994, 412 p.

## Сведения об авторах

**Полякова Ольга Игоревна** — аспирант НИ ТГУ, инженер I кат., ИМКЭС СО РАН, polyakova\_olga93@mail.ru

**Жук Евгения Анатольевна** — канд. биол. наук, науч. сотр. ИМКЭС СО РАН, eazhuk@yandex.ru

**Горошкевич Сергей Николаевич** — д-р биол. наук, доцент, главный науч. сотр. ИМКЭС СО РАН, gorosh@imces.ru

Поступила в редакцию 27.10.2019.

Принята к публикации 23.12.2019.

## CAUSES OF LOW SEED QUALITY IN MUTATIONAL «WITCHES' BROOMS» OF SIBERIAN STONE PINE

O.I. Polyakova, E.A. Zhuk, S.N. Goroshkevich

Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 10/3, Academicheskoy av., 634055, Tomsk, Russia

polyakova\_olga93@mail.ru

Mutational «witches' brooms» are fragments of a tree crown with slow growth, abundant branching, reduced apical dominance, and often with intensified reproduction. In generally, mutation negatively affects the quality of cones and seeds. Using clones from the mutant and normal crown parts of the same maternal trees, stages of increased seed losses during the seed development in the mutants were shown, and conclusions are made regarding their causes. It was shown, that the number of ovules in the cones of the mutant clones was on average 1,4 times less than in normal ones. The seeds of the witches' broom clones were smaller, and their quality in generally was inferior to the clones from the normal part of the crown of the same trees. Two-thirds of the mutants had low seed quality and low seed efficiency compared to normal clones, although the individual «witches' broom» clones were almost equal to normal clones in seed productivity. Seed losses occurred for various reasons and at different stages of their development, but mutants had significantly more losses before pollination and during embryo development. The most probable reasons for this are the abnormal density of the crown, which interferes with pollination, as well as the non-standard size of cones and seeds, which negatively affects the development of the embryo.

**Keywords:** witches' broom, somatic mutation, *Pinus sibirica*, seed development, seed efficiency

**Suggested citation:** Polyakova O.I., Zhuk E.A., Goroshkevich S.N. *Prichiny nizkogo kachestva semyan u mutatsionnykh «ved'minykh metel» kedra sibirskogo* [Causes of low seed quality in mutational «witches' brooms» of Siberian stone pine]. *Lesnoy vestnik / Forestry Bulletin*, 2020, vol. 24, no. 3, pp. 74–80.  
DOI: 10.18698/2542-1468-2020-3-74-80

### References

- [1] Sugio A., MacLean A.M., Kingdom H.N., Grieve V.M., Manimekalai R., Hogenhout S.A. Diverse targets of phytoplasma effectors: from plant development to defense against insects. *Annual Review of Phytopathology*, 2011, v. 49, pp. 175–195. DOI:10.1146/annurev-phyto-072910-095323
- [2] Money N.P. *Mushrooms: A Natural and Cultural History*. London: Reaktion Books, 2017, 224 p.
- [3] Hoshi A., Oshima K., Kakizawa S., Ishii Y., Ozeki J., Hashimoto M., Komatsua K., Kagiwadab S., Yamajia Y., Namba S. A unique virulence factor for proliferation and dwarfism in plants identified from a phytopathogenic bacterium. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2009, v. 106, iss. 15, pp. 6416–6421. DOI: 10.1073/pnas.0813038106
- [4] Seo J.K., Kim M.K., Kwak H.R., Kim J.S., Choi H.S. Complete Genome Sequence of Longan Witches' Broom-associated Virus, a Novel Member of the Family Potyviridae. *Archives of Virology*, 2017, v. 162, iss. 9, pp. 2885–2889. DOI: 10.1007/s00705-017-3405-2
- [5] Buckland D.C., Kuijt J. Unexplained brooming of Douglas-fir and other conifers in British Columbia and Alberta. *Forest Science*, 1957, v. 3, iss. 3, pp. 236–242.
- [6] Fordham A.J. Dwarf conifers from witches' brooms. *Arnoldia*, 1967, v. 24, pp. 29–50.
- [7] Khirov A.A. *O ved'minoy metle na sosne* [Witches' broom on *Pinus sylvestris*]. *Botanicheskii Zhurnal* [Botanical Journal], 1973, v. 58, no. 3, pp. 433–436.
- [8] Vrgoc P. Witches' broom of Aleppo pine (*Pinus halepensis* Mill.) and its use for new ornamentals. *Acta horticulturae*, 2002, v. 29, pp. 199–205. DOI: 10.17660/ActaHortic.2002.572.23
- [9] Yamburov M.S. *«Ved'miny metly» mutacionnogo tipa u nekotorykh vidov semejstva Pinaceae. Dis. ... kand. biol. nauk* [Mutational witches' brooms in some *Pinaceae* species. Diss. ... Cand. Sci. (Biol.)]. Tomsk, 2010, 133 p.
- [10] Noskov V.I., Negrutskiy S.F. *K voprosu o proiskhozhdenii «ved'minykh metel» na sosne* [About origin of witches' brooms in Scotch pine]. *Nauchnye zapiski Voronezhskogo lesotekhn. in-ta* [Scientific notes of the Voronezh Forestry Institute], 1956, v. 15, pp. 207–210.
- [11] Johnson A.G., Pauley S.S., Cromell W.H. Dwarf seedlings from witches' brooms in jack pine II. *Minnesota Forestry Notes*, 1965, no. 163, p. 2.
- [12] Rudolph T.D., O'-Malley D.M., Reed E.A. Potential for indirect selection of rescued jack pine embryos based upon linkage between seedling dwarfism and megagametophyte allozymes. *Conference proceedings: 3rd North Central tree improvement conference*, August 17–19, 1983, Wooster, OH, pp.162–174.
- [13] Yamburov M.S., Goroshkevich S.N. *«Ved'miny metly» kedra sibirskogo kak spontannye somaticheskie mutatsii: vstrechaemost', svoystva i vozmozhnosti ispol'zovaniya v selektsionnykh programmakh* [Witches'-brooms in Siberian stone pine as somatic mutations: occurrence, features and possibility of using in breeding programs]. *Khvoynnye boreal'noy zony* [Conifers of the Boreal Area], 2007, v. 24, no. 2–3, pp. 317–324.
- [14] Zhuk E., Vasilyeva G., Goroshkevich S. Witches' broom and normal crown clones from the same trees of *Pinus sibirica*: a comparative morphological study. *Trees*, 2015, v. 29, pp. 1079–1090. DOI:10.1007/s00468-015-1187-2
- [15] Vasilyeva G.V., Zhuk E.A. Needle structure of mutational witches' brooms in *Pinus sibirica*. *Dendrobiology*, 2016, v. 75, pp. 79–85. DOI:10.12657/denbio.075.008
- [16] Polyakova O., Zhuk E., Goroshkevich S. Cone quality and seed efficiency in the clones from mutational witches brooms of *Pinus sibirica*. *BIO Web of Conferences*, 2018, v. 11, pp. 144–148.

- [17] Owens J.N., Kittirat T., Mahalovich M.F. Whitebark pine (*Pinus albicaulis* Engelm.) seed production in natural stands. *Forest Ecology and Management*, 2008, v. 255, iss. 3–4, pp. 803–809. DOI:10.1016/j.foreco.2007.09.067
- [18] Niklas K. The aerodynamics of wind pollination. *The Botanical Review*, 1985, v. 51, pp. 328–386.
- [19] Polyakova O., Goroshkevich S., Zhuk E. Cone structure and seed development in grafted witches' broom and normal crown clones from the same trees of *Pinus sibirica*. *New Forests*, 2019, v. 50, iss. 5, pp 805–819.  
DOI <https://doi.org/10.1007/s11056-018-09700-x>
- [20] Niklas K. *Plant Allometry: The Scaling of Form and Process*. Chicago, IL, US: University of Chicago Press, 1994, 412 p.

## Authors' information

**Polyakova Ol'ga Igorevna** — Pg. NR TSU, Engineer I category in the IMCES SB RAS,  
[polyakova\\_olga93@mail.ru](mailto:polyakova_olga93@mail.ru)

**Zhuk Evgeniya Anatol'evna** — Cand. Sci. (Biology), Researcher in the IMCES SB RAS,  
[eazhuk@yandex.ru](mailto:eazhuk@yandex.ru)

**Goroshkevich Sergey Nikolaevich** — Dr. Sci. (Biology), Head Scientist in the IMCES SB RAS,  
[gorosh@imces.ru](mailto:gorosh@imces.ru)

Received 27.10.2019.

Accepted for publication 23.12.2019.