

МОРФОЛОГО-АНАТОМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ХВОИ У СЕМЕННОГО И РАЗНОВОЗРАСТНОГО ВЕГЕТАТИВНОГО ПОТОМСТВА МУТАЦИОННЫХ «ВЕДЬМИНЫХ МЕТЕЛ» *PINUS SIBIRICA* DU TOUR

О.И. Полякова^{1,2}

¹Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, 634055, г. Томск, пр. Академический, д. 10/3

²Национальный исследовательский Томский государственный университет, 634050, г. Томск, пр. Ленина, д. 36

polyakova_olga93@mail.ru

Исследованы три объекта: 1) клоны мутационных «ведьминых метел» и нормальной кроны, привитые попарно на одном подвое; 2) мутантное семенное потомство «ведьминых метел»; 3) клоны мутантного семенного потомства «ведьминых метел». Показано, что на морфолого-анатомические характеристики хвои оказывают влияние как наличие и степень выраженности мутации, так и возраст материнского дерева и наличие подвоя. Каждый фактор, а также взаимодействие некоторых факторов вносит значительный вклад в различия между группами по основным характеристикам хвои. Установлено формирование самой короткой хвои у мутантного семенного потомства и его клонов, которые имеют меньшие площади центрального цилиндра, смоляных каналов, мезофилла и сосудисто-волокнистого пучка. Определены различия морфолого-анатомических признаков хвои между семьями: в группах мутантного семенного потомства и клонов мутантного семенного потомства у семьи 054 хвоя была длиннее и толще по сравнению с семьей 08. Установлено, что длина хвои является довольно консервативным признаком семьи. Приведено объяснение некоторых различий между группами из разных семей «ведьминых метел», заключающихся в естественном разнообразии материнских «ведьминых метел».

Ключевые слова: «ведьмина метла», хвоя, семенное потомство, клоны, морфологические и анатомические признаки

Ссылка для цитирования: Полякова О.И. Морфолого-анатомические особенности хвои у семенного и разновозрастного вегетативного потомства мутационных «ведьминых метел» *Pinus sibirica* Du Tour // Лесной вестник / Forestry Bulletin, 2020. Т. 24. № 6. С. 51–57. DOI: 10.18698/2542-1468-2020-6-51-57

Мутационная «ведьмина метла» (ВМ) — фрагмент кроны дерева с аномальным морфогенезом, который проявляется в медленном росте побегов, усиленном ветвлении и сниженном апикальном доминировании [1, 2]. Мутационные ВМ, в отличие от НК, вызванных заражением грибами или микроорганизмами, имеют здоровый вид, нормальную жизнеспособность и высокую долговечность [3, 4]. Причиной появления таких ВМ считают соматические мутации, происходящие в апикальной меристеме [5, 6]. Признаки, характеризующие форму, размер и плотность кроны придают уникальный внешний вид каждой ВМ [1, 2].

Многие аспекты морфогенеза ВМ отличаются от морфогенеза нормальной кроны (НК). Побеги ВМ обычно намного короче и толще по сравнению с побегами НК [1, 2, 7]. У ВМ диаметр ствола больше, чем у НК [1, 2, 8] и намного больше боковых ветвей [9, 10], а их апикальное доминирование существенно снижено, а иногда и вовсе отсутствует [1, 11].

Одним из важнейших признаков, четко отличающих ВМ от НК, является длина хвои [2, 12].

Проведены работы по изучению анатомических признаков хвои ВМ. Детальный сравнительный анализ анатомо-морфологических признаков хвои ВМ и НК проведен для пихты сибирской

(*Abies sibirica* Ledeb.) [13], сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) [14], ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) [10] и сосны кедровой сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) [12]. Показано, что длина хвои у ВМ обычно в 1,1–3,0 раза меньше по сравнению с НК. По толщине хвои результаты различались между видами. Хвоя ВМ была толще по сравнению с НК у ели сибирской [10] и пихты сибирской [13], и тоньше у сосны обыкновенной [14] и сосны кедровой сибирской [12]. Как правило, чем интенсивнее ветвление ВМ и выше плотность ее кроны по сравнению с НК, тем сильнее отличия по анатомо-морфологическим признакам хвои между ВМ и НК [10, 12].

Важнейшим фактором, влияющим на характеристики хвои, является также возраст дерева. Как правило, у сеянцев и молодых деревьев хвоя толще и имеет большие площади мезофилла и центрального цилиндра [15, 16]. Все указанные работы проведены на вегетативном потомстве ВМ и НК и оценено только влияние мутации на структуру хвои. Влияние возраста маточника и подвоя на структуру хвои ВМ пока не изучено. Для определения влияния обоих факторов (семьи и возраста) на морфо-анатомические особенности хвои актуально исследование корнесобственного и вегетативного потомства ВМ разного возраста.

Цель работы

Цель работы — исследование влияния семьи, возраста дерева и наличия подвой на морфолого-анатомические характеристики хвои сосны кедровой сибирской на примере корнесобственного мутантного семенного потомства, клонов мутантного семенного и вегетативного потомства ВМ и НК.

Материалы и методы

Исследование проведено по трем объектам: 1) клонам мутационных ВМ и НК, привитым попарно на одном дереве; 2) мутантному семенному потомству ВМ; 3) клонам мутантного семенного потомства ВМ. Объекты происходили из двух семей ВМ под номерами 08 и 054 и соответствующих им НК под номерами 09 и 055 (табл. 1). Эксперимент проводился на стационаре «Кедр» Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, г. Томск (56°13' с. ш., 84°51' в. д.). Семена ВМ и черенки для прививок ВМ и НК собраны с двух деревьев, произраставших в Обь-Томском междуречье в равнинном припоселковом кедровнике в 30 км от г. Томска (56°10' с. ш., 84°00' в. д.). Сбор семян с ВМ проведен в конце августа 1997 г., нарезка черенков в апреле 2000 г.

Посев семян в открытый грунт проводили в мае 1998 г. после периода стратификации (6 мес при температуре от 0 до +5 °С). Сеянцы рассаживали в августе 2003 г. с размещением 0,5 × 0,5 м.

В 2000 г. черенки с ВМ и НК были привиты на пятилетний подвой сосны кедровой сибирской местного экотипа таким образом, что один подвой имел два привоя разного типа. Привитые растения были размещены в клоновом архиве стационара с размещением 3 × 3 м.

В 2007–2008 гг. черенки, взятые от выращенного мутантного семенного потомства, были привиты на пятилетний подвой сосны кедровой сибирской местного экотипа. Привитые растения выращивали на расстоянии 1,0 × 0,5 м в рядах.

Для исследования структуры хвои сбор однолетней хвои проводили в конце вегетационного периода 2016 г. У каждого клона было отобрано по одной хвоинке из 10 брахибластов главного побега. Хвою фиксировали в 70%-м растворе этанола. Поперечные срезы из средней части хвои делали толщиной 30 мкм с помощью ротационного микротомы НМ 325 (Thermo Fischer Scientific, США) с примораживающим столом KS 34 (Thermo Fischer Scientific, США). Измерения проводили с помощью программно-аппаратного комплекса, включающего в себя световой микроскоп Axio Lab.A1 (Karl Zeiss, Германия), видеокамеру AxioCam ERc 5s (Karl Zeiss, Германия) и программное обеспечение ZEN 2011 Lite (Karl Zeiss, Германия). Измеряли следующие признаки:

- длину хвои, см (L);
- ширину хвои, мкм (W_{XB});
- толщину хвои, мкм (Th_{XB});
- отношение ширины хвои к ее толщине (W_{XB}/Th_{XB});
- площадь поперечного сечения хвои, мкм² ($S_{п.с}$);
- площадь центрального цилиндра, мкм² ($S_{ц.ц}$);
- суммарная площадь смоляных каналов, мкм² ($S_{с.к}$);
- площадь мезофилла, мкм² (S_M);
- отношение площади мезофилла к площади остальных тканей (S_M/S_{TK});
- площадь сосудисто-волокнистого пучка, мкм² ($S_{с.в.п.}$).

Нормальность распределения выборок проверяли с использованием теста Колмогорова —

Т а б л и ц а 1

Характеристика ВМ и объектов исследования

Characterization of studied objects and WB

Номер ВМ	Номер НК	Характеристика ВМ			Объекты исследования	Возраст материнского дерева, лет	Возраст ВМ, лет	Возраст клона или сеянца, лет
		Высота, м	Диаметр, м	Плотность кроны				
08	09	1,75	1,5	высокая	1. Клоны материнского дерева от НК и ВМ	170	80	17
					2. Мутантное семенное потомство ВМ	–	–	19
					3. Клоны мутантного семенного потомства ВМ	9	–	10
054	055	3,8	5,0	низкая	1. Клоны материнского дерева от НК и ВМ	180	90	17
					2. Мутантное семенное потомство ВМ	–	–	19
					3. Клоны мутантного семенного потомства ВМ	10	–	9

Смирнова. Поскольку все признаки показали нормальное распределение, для сравнения групп использовали однофакторный дисперсионный анализ и тест Ньюмена — Кейлса.

Результаты и обсуждение

Каждый фактор (влияние семьи, возраст маточника и наличие подвоя), а также взаимодействие факторов вносит значительный вклад в различия между группами по основным характеристикам хвои, доля вклада каждого фактора различалась (табл. 2). Влияние наличия подвоя было значительным по всем признакам хвои, тогда как влияние семьи, а также взаимодействия обоих факторов отмечено только по одному признаку — длине хвои. Это говорит о том, что длина хвои является достаточно консервативным признаком семьи, который остается более или менее стабильным даже под влиянием других факторов.

Сравнительный анализ морфолого-анатомических признаков показал значительные различия по многим признакам между хвоей клонов ВМ и НК (табл. 3). По большинству признаков значения выше у хвои НК в семье 054 и у хвои ВМ в семье 08. Однако по некоторым признакам различия не наблюдались.

Самая короткая хвоя формировалась у мутантного семенного потомства и клонов мутантного семенного потомства, самая длинная — у клонов ВМ и НК. Наименьшую ширину и толщину хвои имело мутантное семенное потомство обеих семей и клоны мутантного семенного потомства семьи 08. Наибольшая ширина и толщина хвои отмечена у ВМ в семье 08, а в семье 054 — у клонов мутантного семенного потомства. За счет больших ширины и толщины хвои клоны мутантного семенного потомства имели наибольшую площадь поперечного сечения хвои в семье 054. Но преимущественно привои НК и ВМ характеризовались большей площадью поперечного сечения хвои. Мутантное семенное потомство и клоны мутантного семенного потомства также имели меньшие площади центрального цилиндра, смоляных каналов, мезофилла и сосудисто-волокнистого пучка.

Длина, ширина и толщина хвои у корнесобственных растений были меньше по сравнению с таковыми у клонов. Большинство анатомических признаков хвои (площади поперечного сечения, центрального цилиндра, мезофилла и сосудисто-волокнистого пучка) также были меньше в группе корнесобственных растений. Число срезов, имевших всего два смоляных канала вместо обычных трех, было выше в группе корнесобственных растений.

Таким образом, в отличие от ранее проведенных работ, в которых длина и большинство ана-

Т а б л и ц а 2

Анализ дисперсии (степеней свободы (*df*), сумма квадратов отклонений (*SS*), значения *F* критерия (отношение средних квадратов эффекта к средним квадратам ошибки) и значимости различий (*p*)) морфологических характеристик хвои клонов ВМ, мутантного семенного потомства и мутантных клонов семенного потомства ВМ

Analysis of Variance (degrees of freedom (*df*), sum of squares (*SS*), *F*-value and significance of differences (*p*)) for morphological traits of needles in clones WB, mutant seedlings and clones of mutant seedlings

Фактор	<i>df</i>	<i>SS</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	Вклад фактора, %
<i>L</i>					
Семья	1	17,7	13,9	<0,001	7,9
Наличие подвоя	1	55,7	43,6	<0,001	24,7
Семья × наличие подвоя	1	25,3	19,8	<0,001	11,2
Ошибка	105	134,3	–	–	–
Всего	108	225,3	–	–	–
<i>W_{xb}</i>					
Семья	1	15375	1,4	0,242	1,0
Наличие подвоя	1	252564	22,7	<0,001	17,5
Семья × наличие подвоя	1	1111	0,1	0,753	0,1
Ошибка	105	1167555	–	–	–
Всего	108	1446161	–	–	–
<i>Th_{xb}</i>					
Семья	1	14866	1,8	0,186	1,2
Наличие подвоя	1	331221	39,4	<0,001	26,7
Семья × наличие подвоя	1	3354	0,4	0,529	0,3
Ошибка	105	881913	–	–	–
Всего	108	1239277	–	–	–

томических признаков хвои ВМ были меньше по сравнению с таковыми у хвои НК [12, 13], нами обнаружено существенно меньше различий, а в одной из семей длина, ширина и толщина хвои, а также площади поперечного сечения, центрального цилиндра и мезофилла у хвои ВМ были больше. Это могло быть вызвано тем, что ВМ и НК привиты на одном дереве, тогда как в предыдущих работах использовались отдельные подвои, и ВМ оказывала угнетающее действие на НК. В природе мутационная ВМ оказывает именно такое влияние на ветвь, на которой она формируется [1, 17].

Т а б л и ц а 3

Морфолого-анатомические признаки хвои ВМ, НК, мутантного семенного потомства (СП) и клонов мутантного семенного потомства (среднее \pm стандартное отклонение)

Morphological and anatomical features of needles in WB, NC, mutant seedlings (SP) and clones of mutant seedlings (mean \pm standard deviation)

Признак	09НК	08ВМ	08СП	08 клоны СП	055НК	054ВМ	054СП	054 клоны СП
L , см	8,4 \pm 0,6 a	8,8 \pm 0,7 a	4,8 \pm 0,6 c	6,6 \pm 1,3 b	8,4 \pm 0,8 a	7,3 \pm 0,3 b	6,7 \pm 1,2 b	7,1 \pm 1,0 b
W_{XB} , МКМ	1015,7 \pm 51,5 b	1042,7 \pm 144,6 b	781,6 \pm 77,2 c	812,3 \pm 54,8 ac	876,0 \pm 60,5 a	817,4 \pm 112,9 ac	813,1 \pm 55,8 ac	937,2 \pm 78,1 d
Th_{XB} , МКМ	967,3 \pm 48,1 d	1016,7 \pm 138,1 d	738,5 \pm 66,7 e	790,0 \pm 46,0 be	854,8 \pm 48,9ac	826,2 \pm 55,5ab	774,5 \pm 48,3 be	895,8 \pm 68,6 c
W_{XB}/Th_{XB}	1,1 \pm 0,1 ac	1,0 \pm 0,0 ab	1,1 \pm 0,0 c	1,0 \pm 0,0 ab	1,0 \pm 0,0 ab	1,0 \pm 0,1 b	1,0 \pm 0,1 ac	1,0 \pm 0,1 ac
$S_{п.с.} \times 10^3$ МКМ ²	664,7 \pm 62,5 c	741,5 \pm 185,4 d	386,5 \pm 69,6 b	450,1 \pm 54,4 b	523,5 \pm 62,3 a	513,9 \pm 48,2 a	427,2 \pm 54,3 b	569,4 \pm 84,4 a
$S_{п.ц.} \times 10^3$ МКМ ²	138,2 \pm 17,1 c	163,8 \pm 44,3 d	77,1 \pm 19,3 e	98,9 \pm 16,8 b	111,3 \pm 16,0 ab	109,3 \pm 10,0 ab	92,1 \pm 12,5 be	123,6 \pm 26,5 ac
$S_{с.к.} \times 10^3$ МКМ ²	46,8 \pm 4,8 b	48,7 \pm 12,5 b	36,3 \pm 5,5 ac	30,5 \pm 4,3 d	35,2 \pm 5,8 acd	40,3 \pm 6,6 ab	32,6 \pm 6,0 cd	44,6 \pm 9,2 b
$S_M \times 10^3$ МКМ ²	374,6 \pm 39,7 c	415,6 \pm 104,4 d	209,4 \pm 41,9 b	244,9 \pm 31,2 b	288,7 \pm 38,1 a	282,0 \pm 31,2 a	232,8 \pm 35,0 b	316,4 \pm 51,7 a
S_M/S_{TK}	1,3 \pm 0,1 a	1,3 \pm 0,1 a	1,2 \pm 0,1 a	1,2 \pm 0,1 a	1,2 \pm 0,1 a	1,2 \pm 0,1 a	1,2 \pm 0,1 a	1,3 \pm 0,2 a
$S_{с.в.п.} \times 10^3$ МКМ ²	20,5 \pm 2,1 ad	23,6 \pm 8,6 d	11,3 \pm 2,3 b	13,2 \pm 2,8 b	20,6 \pm 3,9 a	18,3 \pm 3,2 ac	13,4 \pm 2,3 b	16,6 \pm 3,6 c

Примечание. Буквы (a, b, c, d, e) показывают наличие статистически значимых отличий между клонами ВМ, клонами НК, семенного потомства ВМ и клонов семенного потомства ВМ по результатам однофакторного дисперсионного анализа, тест Ньюмана — Кейлса ($p < 0,05$); совпадающие буквы указывают на отсутствие статистически значимых отличий между объектами.

В отличие от других исследований, где было показано, что взрослые деревья уступают молодым по многим морфолого-анатомическим признакам хвои [16, 18, 19], у взрослых клонов ВМ эти признаки были больше по сравнению с молодыми. В предыдущих работах авторы предполагали, что превосходство молодых деревьев может быть связано с недостатком водообеспеченности в верхней части кроны взрослых крупных деревьев [15, 20]. По нашему мнению, у ВМ недостаток влаги в верхней части кроны крайне маловероятен, что связано с небольшим размером взрослых растений. Помимо хорошей водообеспеченности другой причиной больших размеров хвои у взрослых клонов было, очевидно, наличие подвоя. Известно, что прививка является одним из наиболее часто используемых методов стимулирования омоложения зрелых деревьев, влияющим на весь комплекс морфологических признаков дерева, включая длину и толщину хвои [21–24]. В нескольких работах описано, что ВМ, привитые на подвой с нормальным ветвлением, в первый год после прививки росли лучше материнских ВМ и в некоторой степени восстанавливали обычный габитус, однако через некоторое время характерный внешний вид ВМ возвращался [5, 25].

Подвой оказывает влияние на рост привоя, а также продуктивность, может ускорять наступление плодоношения, повышать устойчивость к стрессовым факторам и патогенам [26–28]. В работе по изучению влияния корневой системы на скорость роста было установлено, что привои, привитые на подвой быстрорастущих видов имели в среднем более высокий рост, чем на собственных корнях, и меньший темп роста на подвоях медленно растущих видов [29]. Морфолого-анатомические признаки хвои у корнесобственных растений были меньше по сравнению с привитыми растениями. Семенное происхождение растений оказывало значительное влияние на все признаки хвои.

Семенное потомство, в отличие от клонов ВМ, не имеет идентичного с материнской ВМ генома, а наследует половину генома от отцовского растения. Однако маловероятно, что имеет место отцовский вклад в разнообразие по длине хвои, поскольку ВМ сосны кедровой сибирской не формируют микростробилы и опыление происходит полностью от нормальных деревьев [1, 30].

Различия между группами из разных семей ВМ можно объяснить естественным разнообразием материнских ВМ, которые могут иметь крону разной плотности, различные длину побегов

и уровень апикального доминирования [2, 31]. У ВМ отмечены сильные корреляции между длиной хвои, высотой и шириной кроны, длиной терминального побега и уровнем апикального доминирования, в частности, у ВМ с небольшой длиной терминального побега и низким апикальным доминированием формировалась более короткая хвоя [2]. В работах по сравнению анатомо-морфологических характеристик хвои ВМ и НК у пихты сибирской [13], сосны обыкновенной [14], ели сибирской [10] и сосны кедровой сибирской [12] было показано, что не только сама мутация влияет на изменение размеров структуры хвои, но и степень выраженности мутации. ВМ могут быть довольно близкими по ростовым признакам к видовой норме и существенно от нее отличаться.

Выводы

Исходный возраст маточника оказал влияние на морфолого-анатомические характеристики хвои. Мутантное семенное потомство и клоны мутантного семенного потомства имели меньшие длину, ширину и толщину хвои, а также меньшие площади ее поперечного сечения, центрального цилиндра, смоляных каналов, мезофилла и сосудисто-волокнистого пучка. Наличие подвоя также оказало влияние на размер и структуру хвои. Хвоя мутантного семенного потомства по всем морфолого-анатомическим признакам была меньше по сравнению с хвоей клонов НК, ВМ и мутантного семенного потомства, привитого на нормальный подвой.

Список литературы

- [1] Ямбуров М.С., Горошкевич С.Н. «Ведьмины метлы» кедр сибирского как спонтанные соматические мутации: встречаемость, свойства и возможности использования в селекционных программах // Хвойные борельной зоны, 2007. Т. XXIV. № 2–3. С. 317–324.
- [2] 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
- [3] 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.
- [4] Fordham A.J. Dwarf conifers from witches'-brooms // *Arnoldia*, 1967, v. 24, pp. 29–50.
- [5] Duffield J., Wheat J. Dwarf seedlings from broomed Douglas-fir // *Silvae Genet*, 1963, v. 12, pp. 129–133.
- [6] Waxman S. Witches' brooms sources of new and dwarf forms of *Picea*, *Pinus* and *Tsuga* species // *Acta Horticulturae Symposium on propagation in Arboriculture*, 1975, v. 54, pp. 25–32.
- [7] Кондратов Е.В., Торчик В.И. Морфологические особенности спонтанных соматических мутаций некоторых представителей рода *Abies* Hill. // *Вестні Нацыянальнай акадэміі навук Беларусі. Серыя біялагічных навук*, 2016. № 1. С. 28–31.
- [8] Ямбуров М.С. Структура мужских побегов и качество пыльцы «ведьминой метлы» сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) // *Вестник Томского государственного университета. Биология*, 2008. № 3. С. 42–47.
- [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 // *Annals of Forest Research*, 2008, v. 51, pp. 165–166.
- [10] Понкратьева С.В. Некоторые аспекты изучения «ведьминых метел» мутационного типа в Сибири // *Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии* : сб. науч. ст. по материалам Пятнадцатой междунар. науч.-практ. конф. Барнаул, АлтГУ, 23-26 мая 2016 г. Барнаул: Концепт, 2016. С. 199–202.
- [11] Петренко Е.С. «Ведьмины метлы» в ленточных борах Казахстана // *Ботанический журнал*, 1960. Т. 45. № 10. С. 1540–1542.
- [12] 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
- [13] Yamburov M.S., Titova K.G. Needle Anatomy of Mutational Witches' Brooms of Siberian Fir // *World Applied Sciences Journal*, 2013, v. 28, no 7, pp. 909–913.
- [14] Коняхина Е.М., Ямбуров М.С., Груздева С.В. Анатомия хвои «ведьминых метел» мутационного типа у сосны обыкновенной // *Материалы V Междунар. науч. конф., посвященной 130-летию Гербария им. П.Н. Крылова и 135-летию Сибирского ботанического сада Томского государственного университета, Томск, 20–22 октября 2015 г. Томск: Издательский дом Томского государственного университета, 2015. С. 245–248.*
- [15] Richardson A.D., Berlyn G.P., Ashton P.M.S., Thadani R., Cameron I.R. Foliar plasticity of hybrid spruce in relation to crown position and stand age // *Canadian J. Botany*, 2000, v. 78, pp. 305–317. DOI:10.1139/cjb-78-3-305
- [16] Apple M., Tiekotter K., Snow M., Young J., Soeldner A., Phillipis D., Tingey D., Bond B.J. Needle anatomy changes with increasing tree age in Douglas-fir // *Tree Physiology*, 2002, v. 22, pp. 129–136. DOI:10.1093/treephys/22.2-3.129
- [17] Ямбуров М.С. «Ведьмины метлы» мутационного типа у некоторых видов семейства *Pinaceae*: дис. ... канд. биол. наук. Томск, 2010. 133 с.
- [18] England J.R., Attiwill P.M. Changes in leaf morphology and anatomy with tree age and height in the broad-leaved evergreen species, *Eucalyptus regnans* F. Muell // *Trees*, 2006, v. 20, pp. 79–90. DOI:10.1007/s00468-005-0015-5
- [19] Boratyńska K., Jasińska A.K., Ciepluch E. Effect of tree age on needle morphology and anatomy of *Pinus uliginosa* and *Pinus sylvestris* — species-specific character separation during ontogenesis // *Flora — Morphology Distribution Functional Ecology of Plants*, 2008, v. 203, pp. 617–626. DOI:10.1016/j.flora.2007.10.004
- [20] Бендер О.Г. Морфо-анатомические и ультраструктурные характеристики хвои сосны сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) в Горном Алтае: дис. ... канд. биол. наук. Томск, 2003. 122 с.
- [21] Monteuiis O. La multiplication végétative du séquoia géant en vue du clonage // *Annales AFOCEL*, 1984, pp. 139–171.
- [22] Misson J.P. Multiplication du *Thuja plicata* par culture in vitro de tissus juvéniles et âgé // *Canadian Journal of Forest Research*, 1988, v. 18, pp. 473–477. DOI:10.1139/x88-069
- [23] Huang L.C., Lius S., Huang B.L., Murashige T., Mahdi el F.M., Van Gundy R. Rejuvenation of *Sequoia sempervirens* by repeated grafting of shoot tips onto juvenile rootstocks in vitro // *Plant physiology*, 1992, v. 98, pp. 166–173. DOI:10.1104/pp.98.1.166

- [24] Giovannelli A., Giannini R. Reinvigoration of mature chestnut (*Castanea sativa*) by repeated graftings and micro-propagation // *Tree Physiology*, 2000, v. 20, pp. 1243–1248. DOI:10.1093/treephys/20.18.1243
- [25] Хиров А.А. О ведьминой метле на сосне // *Ботанический журнал*, 1973. Т. 58. Вып. 3. С. 433–436.
- [26] Авров Ф.Д. Вступление в репродуктивную фазу привоев лиственниц в условиях Средней Сибири // «Половая репродукция хвойных»: матер. I Всесоюз. симп., Новосибирск, 16–20 апреля 1973 г. Новосибирск: Наука. Сибирское отделение, 1973. С. 151–153.
- [27] Jayawickrama K.J.S., Jett J.B., Mckeandz S.E. Rootstock effects in grafted conifers: A review // *New Forests*, 1991, v. 5, pp. 157–173.
- [28] Hosomi A., Dan M., Kato A. Screening of fig varieties for rootstocks resistant to soil sickness // *J. of the Japanese Society for Horticultural Science*, 2002, v. 71, iss. 2, pp. 171–176. DOI:10.2503/jshs.71.171
- [29] Allen R.M. Influence of the Root System on Height Growth of Three Southern Pines // *Forest Science*, 1967, v. 13, iss. 3, pp. 253–257. DOI:10.1093/forests/13.3.253
- [30] 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:10.1007/s11056-018-09700-x
- [31] 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

Сведения об авторе

Полякова Ольга Игоревна — аспирант НИ ТГУ, старший преподаватель кафедры лесного хозяйства и ландшафтного строительства НИ ТГУ, инженер I кат., ИМКЭС СО РАН, polyakova_olga93@mail.ru

Поступила в редакцию 02.05.2020.

Принята к публикации 22.06.2020.

MORPHOLOGICAL AND ANATOMICAL CHARACTERISTICS OF NEEDLES IN SEEDLINGS AND VEGETATIVE PROGENY OF DIFFERENT AGES FROM MUTATIONAL WITCHES' BROOMS OF *PINUS SIBIRICA* DU TOUR

O.I. Polyakova^{1,2}

¹Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 10/3, Academicheskoy av., 634055, Tomsk, Russia

²Tomsk State University, 36, Lenina av., 634050, Tomsk, Russia

polyakova_olga93@mail.ru

The study was carried out using three objects: 1) clones of the mutational witches' brooms and the normal crown grafted together on the same rootstock; 2) mutant seedlings of the witches' brooms; 3) clones of the witches' brooms mutant seedlings. It was shown that the morphological and anatomical needle characteristics are affected as by the presence and the expression of the mutation, as well as the age of the maternal tree and the presence of a rootstock. Each factor and the interaction of some factors makes a significant contribution to the differences between the groups in the main needle characteristics. The mutant seedlings and their clones formed the shortest needles; they also had smaller areas of the central cylinder, resin ducts, mesophyll and vascular cylinder. Morphological and anatomical needle traits varied between the families, the needle length was a rather conservative trait in the families. Some differences between the groups from different families of witches' brooms were due to the natural diversity of the maternal witches' brooms.

Keywords: witches' broom, needles, seedlings, clones, morphological and anatomical features

Suggested citation: Polyakova O.I. *Morfologo-anatomicheskie osobennosti khvoi u semennogo i raznovozrastnogo vegetativnogo potomstva mutatsionnykh «ved'minykh metel» Pinus sibirica Du Tour* [Morphological and anatomical characteristics of needles in seedlings and vegetative progeny of different ages from mutational witches' brooms of *Pinus sibirica* Du Tour]. *Lesnoy vestnik / Forestry Bulletin*, 2020, vol. 24, no. 6, pp. 51–57. DOI: 10.18698/2542-1468-2020-6-51-57

References

- [1] 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]. *Khvoynyye boreal'noy zony* [Conifers of the Boreal Area], 2007, v. 24, no. 2–3, pp. 317–324.
- [2] 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
- [3] 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.
- [4] Fordham A.J. Dwarf conifers from witches' brooms. *Arnoldia*, 1967, v. 24, pp. 29–50.
- [5] Duffield J., Wheat J. Dwarf seedlings from broomed douglas-fir. *Silvae Genet*, 1963, v. 12, pp. 129–133.

- [6] Waxman S. Witches' brooms sources of new and dwarf forms of *Picea*, *Pinus* and *Tsuga* species. Acta Horticulturae Symposium on propagation in Arboriculture, 1975, v. 54, pp. 25–32.
- [7] Kondratov E.V., Torchik V.I. *Morfologicheskie osobennosti spontannykh somaticheskikh mutatsiy nekotorykh predstaviteley roda Abies Hill.* [Morphological features of spontaneous somatic mutations of some representatives of the genus *Abies* Hill.] Izvestiya Natsional'noy akademii nauk Belarusi. Seriya biologicheskikh nauk [News of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological Science Series], 2016. no 1, pp. 28–31.
- [8] Yamburov M.S. *Struktura muzhskikh pobegov i kachestvo pyl'tsy «ved'minoy metly» sosny obyknovennoy (Pinus sylvestris L.)* [The structure of male shoots and the pollen quality the «witches' broom» of scotch pine (*Pinus sylvestris* L.)]. Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya [Tomsk State University Journal of Biology], 2008, no. 3, pp. 42–47.
- [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. Annals of Forest Research, 2008, v. 51, pp. 165–166.
- [10] Ponkratieva S.V. *Nekotorye aspekty izucheniya «ved'minykh metel» mutatsionnogo tipa v Sibiri* [Some aspects of the study mutational type of «witches' brooms» in Siberia]. Problemy botaniki Yuzhnoy Sibiri i Mongolii: sb. nauch. st. po materialam Pyatnadsatoy mezhdunar. nauch.-prakt. konf., Barnaul, AltGU, 23–26 maya 2016 g. [Problems of Botany of South Siberia and Mongolia: Proceedings of the 15th International Scientific and Practical Conference, Barnaul, 23 to 26 May 2016]. Barnaul: Concept, 2016, pp. 199–202.
- [11] Petrenko E.S. «Ved'miny metly» v lentochnykh borakh Kazakhstana [«Witches' brooms» in tape pine forests of Kazakhstan]. Botanicheskii Zhurnal [Botanical Journal], 1960, v. 45, no 10, pp. 1540–1542.
- [12] 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
- [13] Yamburov M.S., Titova K.G. Needle Anatomy of Mutational Witches' Brooms of Siberian Fir. World Applied Sciences J., 2013, v. 28, no 7, pp. 909–913.
- [14] Konyakhina E.M., Yamburov M.S., Gruzdeva S.V. *Anatomiya khvoi «ved'minykh metel» mutatsionnogo tipa u sosny obyknovennoy* [The anatomy needles of the «witches' brooms» of the mutational type in Scotch Pine]. Materialy V Mezhdunarodnoy nauchnoy konferentsii, posvyashchennoy 130-letiyu Gerbariya im. P.N. Krylova i 135-letiyu Sibirskogo botanicheskogo sada Tomskogo gosudarstvennogo universiteta, Tomsk, 20–22 oktyabrya 2015 g. [Proceedings of the 5th International Scientific Conference dedicated to 130th anniversary P.N. Krylov Herbarium and the 135th anniversary of the Siberian Botanical Garden of Tomsk State University, Tomsk, 20 to 22 October, 2015] Tomsk: Tomsk State University Publishing House, 2015, pp. 245–248.
- [15] Richardson A.D., Berlyn G.P., Ashton P.M.S., Thadani R., Cameron I.R. Foliar plasticity of hybrid spruce in relation to crown position and stand age. Canadian J. of Botany, 2000, v. 78, pp. 305–317. DOI:10.1139/cjb-78-3-305
- [16] Apple M., Tiekotter K., Snow M., Young J., Soeldner A., Phillipis D., Tingey D., Bond B.J. Needle anatomy changes with increasing tree age in Douglas-fir. Tree Physiology, 2002, v. 22, pp. 129–136. DOI:10.1093/treephys/22.2-3.129
- [17] Yamburov M.S. «Ved'miny metly» mutacionnogo tipa u nekotorykh vidov semeystva Pinaceae [Mutational witches' brooms in some Pinaceae species]. Dis. ... Cand. Sci. (Biol.). Tomsk, 2010, 133 p.
- [18] England J.R., Attiwill P.M. Changes in leaf morphology and anatomy with tree age and height in the broad-leaved evergreen species, *Eucalyptus regnans* F. Muell. Trees, 2006, v. 20, pp. 79–90. DOI:10.1007/s00468-005-0015-5
- [19] Boratyńska K., Jasińska A.K., Ciepluch E. Effect of tree age on needle morphology and anatomy of *Pinus uliginosa* and *Pinus sylvestris* — species-specific character separation during ontogenesis. Flora — Morphology Distribution Functional Ecology of Plants, 2008, v. 203, pp. 617–626. DOI:10.1016/j.flora.2007.10.004
- [20] Bender O.G. *Morfo-anatomicheskie i ul'trastrukturnye kharakteristiki khvoi sosny sibirskoy (Pinus sibirica Du Tour) v Gornom Altae* [Morpho-anatomical and ultrastructural characteristics needles of Siberian stone pine (*Pinus sibirica* Du Tour) in Altai Mountains]. Dis. ... Cand. Sci. (Biol.). Tomsk, 2003. 122 p.
- [21] Monteuiis O. La multiplication végétative du séquoia géant en vue du clonage. Annales AFOCEL, 1984, pp. 139–171.
- [22] Misson J.P. Multiplication du Thuja plicata par culture in vitro de tissus juvéniles et âgé. Canadian J. of Forest Research, 1988, v. 18, pp. 473–477. DOI:10.1139/x88-069
- [23] Huang L.C., Lius S., Huang B.L., Murashige T., Mahdi el F.M., Van Gundy R. Rejuvenation of Sequoia sempervirens by repeated grafting of shoot tips onto juvenile rootstocks in vitro. Plant physiology, 1992, v. 98, pp. 166–173. DOI:10.1104/pp.98.1.166
- [24] Giovannelli A., Giannini R. Reinvigoration of mature chestnut (*Castanea sativa*) by repeated graftings and micropropagation. Tree Physiology, 2000, v. 20, pp. 1243–1248. DOI:10.1093/treephys/20.18.1243
- [25] Khairov 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.
- [26] Avrov F.D. *Vstuplenie v reproduktivnyuyu fazu privoev listvennits v usloviyakh Sredney Sibiri* [Entering the reproductive phase of larch scions in Central Siberia]. Polovaya reproduktivnaya khvoynykh: mat-ly I Vsesoyuz. simp. [Sexual reproduction of conifers: Proceedings I All-Union. Symposium]. Novosibirsk, April 16 to 20, 1973 Novosibirsk: Science. Siberian branch, 1973, pp. 151–153.
- [27] Jayawickrama K.J.S., Jett J.B., Mckeandz S.E. Rootstock effects in grafted conifers: A review. New Forests, 1991, v. 5, pp. 157–173.
- [28] Hosomi A., Dan M., Kato A. Screening of fig varieties for rootstocks resistant to soil sickness. J. of the Japanese Society for Horticultural Science, 2002, v. 71, iss. 2, pp. 171–176. DOI:10.2503/jjshs.71.171
- [29] Allen R.M. Influence of the Root System on Height Growth of Three Southern Pines. Forest Science, 1967, v. 13, iss. 3, pp. 253–257. DOI:10.1093/forestscience/13.3.253
- [30] 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 DOI:10.1007/s11056-018-09700-x
- [31] 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

Author's information

Polyakova Ol'ga Igorevna — Pg. NR TSU, Senior lecturer at the Department of Forestry and Landscape architecture, Engineer I category in the IMCES SB RAS, polyakova_olga93@mail.ru

Received 02.05.2020.

Accepted for publication 22.06.2020.