

**ПРОДУКТИВНОСТЬ МУЖСКИХ ПОБЕГОВ И КАЧЕСТВО ПЫЛЬЦЫ МУТАЦИОННОЙ
«ВЕДЬМИНОЙ МЕТЛЫ» ПИХТЫ КОРЕЙСКОЙ (ABIES KOREANA)***

М. С. Ямбуров¹, Е. В. Кондратов², С. Б. Романова¹, В. И. Торчик²

¹Сибирский ботанический сад Томского государственного университета
Российская Федерация, 634050, г. Томск, просп. Ленина, 36

²Центральный ботанический сад НАН Беларуси
Республика Беларусь, 220012, г. Минск, ул. Сурганова, 2в

Представлены результаты сравнительного исследования продуктивности мужских побегов и качества пыльцы мутационной «ведьминой метлы» и нормальной части кроны пихты корейской (Abies koreana). Установлено, что у «ведьминой метлы», по сравнению с нормой, ниже значения качественных и количественных признаков (длина мужских побегов, количество и размеры микростробилов, количество микроспорofilлов в микростробилах и пыльцевая продуктивность). Исследование морфологии пыльцы методами оптической и сканирующей электронной микроскопии показало, что у «ведьминой метлы» выше процент пыльцы с аномалиями развития (10 типов аномалий), менее развита сетчатая скульптура эктэксина и более сглажен её рельеф. Жизнеспособность пыльцы «ведьминой метлы» меньше нормы и наблюдается больше аномалий развития пыльцевых трубок. Тем не менее, наличие достаточного процента жизнеспособной пыльцы (около 60 %) позволяет рассматривать исследованную «ведьмину метлу», как ценный генетический материал для селекционных целей.

Ключевые слова: *Abies koreana, Pinaceae, мутационные «ведьмины метлы», пыльцевая продуктивность, морфология пыльцы, жизнеспособность пыльцы, аномалии развития пыльцы.*

Conifers of the boreal area. Vol. XXXV, No. 1–2, P. 75–83

**THE PRODUCTIVITY OF MALE SHOOTS AND THE QUALITY OF POLLEN MUTATION
“WITCH’S BROOM” KOREAN FIR (ABIES KOREANA)**

M. S. Jamborov¹, E. V. Kondratov², S. B. Romanova¹, V. I. Torchik²

¹Siberian Botanical Garden of Tomsk State University
36, Lenin Av., Tomsk, 634050, Russian Federation

²Central Botanical Garden of NAS of Belarus
2v, Surganova Str., Minsk, 220012, Republic of Belarus

The paper presents comparative study results of male shoots productivity and pollen quality of mutation witch’s broom and a normal part of the tree crown in Korean fir (Abies koreana). The witch’s broom, compared with the norm, has below value of qualitative and quantitative traits (male shoots length, the number and size of microstrobiles, number microsporophylls in microstrobiles and pollen productivity). The study of pollen morphology by optical and scanning electron microscopy revealed that witch’s broom have a higher percentage of pollen abnormality (10 types of abnormality), less developed reticular sculpture of ectexine and more smoothed relief. The pollen viability of witch’s broom less than normal, and there is more abnormalities of pollen tubes development. Nevertheless, the availability of viable pollen sufficient percentage (about 60 %) can be considered this witch’s broom as a valuable genetic material for breeding purposes.

Keywords: *Abies koreana, Pinaceae, mutational witches’ brooms, pollen productivity, pollen morphology, pollen viability, pollen abnormality.*

ВВЕДЕНИЕ

«Ведьминой метлой» называют локальный фрагмент кроны дерева с интенсивным ветвлением, отличающийся от нормальной части кроны (рис. 1).

Развитие «ведьминых метел» может быть обусловлено разными причинами:

1) инвазией растения паразитарными агентами: грибами, фитоплазмами, вирусами [21; 30; 32; 45];

* Работа выполнена при поддержке Министерства образования и науки Российской Федерации.

2) соматической мутацией [3; 15; 27; 29; 33; 46].

Мутационные «ведьмины мётлы» формируются при возникновении мутации в клетках меристем почек. Поскольку растения являются модульными организмами, то вся система ветвления, развивающаяся из таких почек, имеет мутантные признаки. Мутация, приводящая к образованию «ведьминой метлы», происходит крайне редко в природных популяциях, например, у *Pinus sibirica* Du Tour встречаемость мутационных «ведьминых мётел» составляет в среднем 1 на 5 000 деревьев [18]. Известно, что некоторые факторы повышают их встречаемость – у *Pinus sylvestris* L. наблюдается увеличение встречаемости «ведьминых мётел» при повышении сухости условий обитания [12], а также при загрязнении выхлопами автотранспорта [41]. Помимо увеличения интенсивности ветвления, мутация также приводит к изменениям в анатомии хвои [4; 19; 37; 43].



Рис. 1. Мутационная «ведьмина метла» на *Abies koreana*

«Ведьмины мётлы» имеют высокую ценность для селекции. Многие карликовые и обильно ветвящиеся сорта хвойных были получены от вегетативного и семенного потомства «ведьминых мётел» мутационного типа [18; 23; 24; 27; 29; 38; 39; 40]. Несмотря на широкое использование «ведьминых мётел» в селекции, до сих пор мало известно о природе мутации. Предполагается, что данная мутация имеет сложную генетическую природу, для неё характерно как качественное, так и количественное выражение разных признаков – она может быть слабая, средняя или сильная, что будет отражаться на интенсивности ветвления и ряде других морфологических признаков [46]. На примере *Pinus sylvestris* было показано, что у деревьев с «ведьмиными мётлами» имеются кариологические особенности и цитологические нарушения [9].

Влияние мутации на мужскую генеративную сферу остаётся мало исследованным, это связано с тем, что «ведьмины мётлы» с мужской сексуализацией побегов встречаются крайне редко и имеется только 2 работы, посвящённые данному феномену [11; 16].

Целью данной работы было исследование продуктивности мужских побегов и качества пыльцы «ведьминой метлы» пихты корейской (*Abies koreana* Wils.).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Материал для сравнительного исследования мужской генеративной сферы был собран с «ведьминой метлы» и нормальной части кроны *Abies koreana*. Дерево с «ведьминой метлой» мутационного типа произрастает в дендрарии Центрального ботанического сада НАН Беларуси (Республика Беларусь, Минск). Его возраст составляет 60 лет, диаметр ствола на уровне груди 36,3 см, высота 20 метров. Образец получен саженцем из г. Познань (Польша) и произрастает в дендрарии с 1960 года. «Ведьмина метла» расположена на боковой ветви в верхней части кроны дерева на расстоянии 0,9 м от ствола и имеет диаметр 0,9 м, высоту 0,4 м.

С «ведьминой метлы» (рис. 2) и нормальной части кроны (далее норма) с мужской сексуализацией побегов срезали ветви, на которых измеряли длину мужских однолетних побегов, количество и размеры микростробилов и количество микроспорофиллов в них.

Длина побегов и количество микростробилов измерялись на 30 побегах «ведьминой метлы» и 50 побегах нормы. Измерение размеров и подсчёт количества микроспорофиллов проводились на 30 микростробилах в каждом варианте. Подсчёт количества пыльцевых зёрен осуществлялся в 25 микростробилах с помощью гемоцитометра – камеры Горяева (Мини-Мед, Россия) по методике определения количества пыльцы в известном объёме жидкости А. Години [28] с нашей модификацией [44].



Рис. 2. Микростробилы и женская шишка на побегах мутационной «ведьминой метлы» *Abies koreana*

Детальное исследование пыльцы проводилось в Сибирском ботаническом саду Томского государственного университета (Россия, Томск). Образцы пыльцы в Беларуси собирали за несколько дней до массового пыления и фасовались в бумажные пакеты. Для сохранения жизнеспособности пыльцы её дегид-

ратировали, запечатывая пакеты в герметичные пробырки с силикагелем, и транспортировали в течение 5 дней авиапочтой. Определение жизнеспособности пыльцы проводили в 3 повторностях по методике Д. А. Транковского во влажной камере [1]. Пыльцу проращивали в темноте при 25 °С на питательной среде с добавлением сахарозы – 10 %, агара – 1 % и минеральных солей по протоколу Д. Л. Брюбакера и Б. Х. Квака: H_3BO_3 – 0,01 %, $Ca(NO_3)_2 \cdot 4H_2O$ – 0,03 %, $MgSO_4 \cdot 7H_2O$ – 0,02 %, KNO_3 – 0,01 % [22]. После 5 дней культивирования рассчитывали процент проросшей пыльцы и аномалий развития пыльцевых трубок. Длину пыльцевых трубок измеряли у 50 пыльцевых зёрен, не имеющих аномалий развития.

Исследование аномалий пыльцы и размеров пыльцевых зёрен проводилось на ацетоллизированных образцах по методике Г. Эрдтмана [25] на световом микроскопе Axio Lab A1 (Carl Zeiss, Германия), с использованием программного обеспечения для приема, обработки и анализа изображений AxioVision. Для учёта количества аномалий просматривали 1 100–1 200 пыльцевых зёрен. Высоту, ширину, толщину тела и воздушного мешка, а также толщину щита измеряли на 30 пыльцевых зёрнах, не имеющих морфологических аномалий. В связи с тем, что в отечественной литературе имеются некоторые разночтения в терминологии измеряемых параметров при описании пыльцы хвойных, мы проводили измерения согласно работе Т. Сайто и К. Тсучида [35] (рис. 3). Объём воздушных мешков рассчитывали по формуле эллипсоида: $V = 4/3 \times a \times b \times c$, где a , b и c – радиусы эллипсоида.

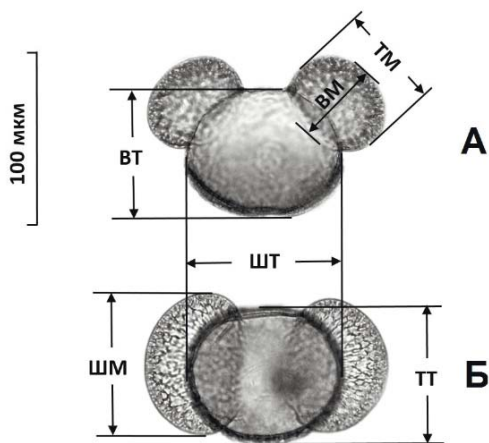


Рис. 3. Измерение размеров пыльцевого зерна: А – экваториальный вид; Б – полярный проксимальный вид; ВТ – высота тела; ШТ – ширина тела; ТТ – толщина тела; ВМ – высота мешка; ШМ – ширина мешка; ТМ – толщина мешка

Скульптура поверхности пыльцы описывалась по фотографиям, полученным с помощью системы со сфокусированными электронным и ионным зондами QUANTA 200 3D (FIA, Нидерланды). Пробоподготовка нативных препаратов пыльцы включала золотое напыление на вакуумной системе напыления (SPI Supplies, США).

Статистическая обработка данных проводилась с использованием программ Microsoft Office Excel 2013 и Statistica 8.0. Вычислялись следующие основные показатели: среднее значение признака (M), стандартное отклонение (SD), коэффициент вариации (V). Вариабельность признака считалась слабой при $V < 11$ %, средней при $V = 11–25$ % и сильной при $V > 25$ % [5]. Значимость различий признаков между «ведьминой метлой» и нормой определялась t -тестом Стьюдента. Для сравнения малых выборок (определение жизнеспособности) использовался u -тест Манна-Уитни.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

«Ведьминая метла» по сравнению с нормой имеет более сложную архитектуру ветвления вследствие большего образования боковых почек регулярного ветвления на побегах. Однако более интенсивное ветвление приводит к снижению показателей морфологических признаков мужских побегов (табл. 1). Так, длина мужских побегов «ведьминой метлы» на 26 % меньше нормы, на них образуется в 2 раза меньше микростробилов, и их размеры также меньше. Продуктивность микростробилов «ведьминой метлы» снижена – количество микроспорофиллов меньше на 21 %, а количество пыльцевых зёрен в микростробилах меньше нормы на 27 %. Суммирующий эффект уменьшения количества микростробилов и пыльцы в них приводит к тому, что мужские побеги «ведьминой метлы» продуцируют меньше пыльцы почти в 3 раза – 856×10^3 и $2 419 \times 10^3$ пыльцевых зёрен на побег у «ведьминой метлы» и нормы, соответственно.

Следует отметить, что у «ведьминой метлы» помимо уменьшения значений морфологических признаков, также выше их изменчивость – коэффициент вариации (V) большинства признаков «ведьминой метлы» выше нормы в 1,4–1,5 раз.

Большинство морфологических признаков пыльцевых зёрен обоих вариантов имеют низкий уровень изменчивости ($V \leq 11$ %) и изменчивость всех признаков пыльцы «ведьминой метлы» несколько выше нормы (табл. 2). Измерение нормально развитой пыльцы показало, что «ведьминая метла» и норма не имеют значимых различий по размерам тела пыльцевого зерна, но высота, ширина и толщина воздушных мешков у «ведьминой метлы» меньше на 4–6 %. Кроме того, у «ведьминой метлы» меньше толщина щита тела пыльцевого зерна. Небольшое уменьшение размеров приводит к снижению суммарного объёма воздушных мешков «ведьминой метлы» на 15 %, что, в свою очередь, должно приводить к снижению летучести пыльцы. Воздушные мешки некоторых современных и ископаемых хвойных снижают скорость оседания пыльцы в полёте, поскольку при небольшом добавлении массы значительно увеличивают площадь пыльцы и лобовое сопротивление [36].

Анализ фотографий, полученных с помощью сканирующего электронного микроскопа, показал наличие некоторых отличий скульптуры спородермы пыльцы «ведьминой метлы» и нормы. Рельеф эктэкизины щита тела пыльцевого зерна у «ведьминой мет-

лы» более сглаженный – слабее выражена гребенчатость и меньше размеры бугорков (рис. 4). Также меньше выражена сетчатая скульптура эктэкины воздушных мешков.

Количество пыльцевых зёрен с аномалиями развития у нормы не превышает 3 %, а у «ведьминой метлы» достигает 14 % (табл. 3). Всего было выявлено 10 типов аномалий пыльцевых зёрен (рис. 5) которые встречались как у нормы, так и у «ведьминой метлы», но у последней процент аномалий каждого типа был

выше. Большинство типов аномалий связано с ненормальным развитием воздушных мешков.

По сравнению с нормой у «ведьминой метлы» в 6–7 раз больше карликовой пыльцы, с разноразмерными воздушными мешками, без 1 мешка и пыльцы с деформированным телом; в 2–4 раза больше пыльцы со сжатыми воздушными мешками, пыльцы без мешков, со сросшимися мешками и редуцированным телом.

Гипертрофированной пыльцы и пыльцы с редуцированными мешками также у «ведьминой метлы» больше, но незначительно.

Таблица 1

Морфологические признаки мужских побегов «ведьминой метлы» и нормы *Abies koreana*

Признак	«Ведьмина метла»		Норма	
	$M \pm SD$	V	$M \pm SD$	V
Длина побега, мм	29,4±6,6**	22,5	39,5±6,2	15,7
Количество микростробиллов на побеге, шт.	10,8±6,0**	55,5	22,4±8,1	36,2
Длина микростробила, мм	6,9±0,7*	9,6	7,3±1,0	13,7
Ширина микростробила, мм	3,4±0,2**	6,2	3,9±0,4	9,6
Количество микроспорофиллов в микростробиле, шт.	35,6±5,7**	16,0	45,3±5,1	11,2
Количество пыльцы в микростробиле ×10 ³ , шт.	79,2±22,1**	27,9	107,9±22,3	20,6

Примечания: * – различия значимы при $p \leq 0,05$; ** – различия значимы при $p \leq 0,01$.

Таблица 2

Морфологические признаки пыльцевых зёрен «ведьминой метлы» и нормы *Abies koreana*

Признак	«Ведьмина метла»		Норма	
	$M \pm SD$	V	$M \pm SD$	V
Высота тела пыльцевого зерна, мкм	70,4±5,5	7,8	71,6±5,4	7,6
Ширина тела пыльцевого зерна, мкм	94,8±6,1	6,5	96,7±6,2	6,4
Толщина тела пыльцевого зерна, мкм	84,2±8,0	9,4	81,9±6,5	8,0
Толщина щита, мкм	5,14±0,73*	14,3	5,58±0,71	12,7
Высота воздушного мешка, мкм	46,7±4,6*	9,8	49,3±4,6	9,3
Ширина воздушного мешка, мкм	77,3±7,9*	10,2	82,6±7,9	9,5
Толщина воздушного мешка, мкм	62,2±4,9*	7,9	65,1±4,9	7,6
Суммарный объём воздушных мешков ×10 ³ , мкм ³	236,5±46,5**	19,6	279,3±44,2	18,1

Примечания: * – различия значимы при $p \leq 0,05$; ** – различия значимы при $p \leq 0,01$.

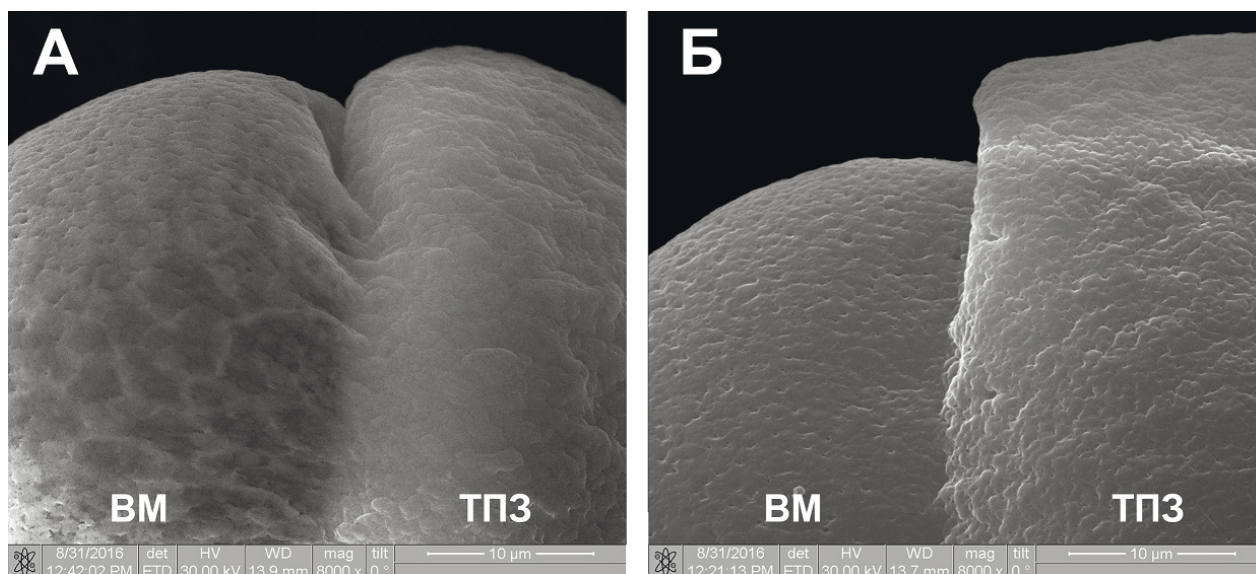


Рис. 4. Скульптура поверхности пыльцы нормы (А) и «ведьминой метлы» (Б): ВМ – воздушный мешок; ТПЗ – тело пыльцевого зерна. Увеличение ×8000

Наличие большого разнообразия типов аномалий пыльцевых зёрен как нормы, так и «ведьминой метлы» по-видимому связано с тем, что *Abies koreana* является интродуцентом в Беларуси и климатические факторы оказывают некоторое негативное влияние на микроспорогенез. Известно, что низкие температуры во время мейоза приводят к нарушениям микроспорогенеза у многих видов хвойных в условиях интродукции [2; 20; 34], а у *Abies koreana* понижение температуры до $-2,1^{\circ}\text{C}$ в течение метафазы I – телофазы I может приводить даже к полной стерильности пыльцы [20; 31].

Высокий процент аномалий развития воздушных мешков пыльцы «ведьминой метлы» вероятно, связан с менее развитой сетчатой скульптурой эктэкизины которая с внутренней стороны армирует и поддерживает изнутри надувную часть мешков.

Ранее нами высказывалась гипотеза о том, что мутационные «ведьмины мётлы» являются атавизмом, в виду их встречаемости у разных видов хвойных и во многом морфологической схожести [42]. Полученные новые данные об уменьшении размеров воздушных мешков и менее развитой сетчатой скульптуры эктэкизины (которая является консервативным признаком) также могут быть косвенным свидетельством в пользу атавистичной природы мутационных «ведьминых мётел».

Таблица 3
Аномалии развития пыльцевых зёрен «ведьминой метлы» и нормы *Abies koreana*

Признак	«Ведьмина метла»	Норма
Без аномалий, %	86,34	96,78
Разноразмерные мешки, %	3,76	0,51
Сжатые мешки, %	3,42	0,85
Отсутствие 1 мешка, %	2,48	0,42
Отсутствие 2 мешков, %	1,11	0,34
Деформированное тело, %	1,02	0,17
Карликовость (нанизм), %	0,60	0,08
Редукция мешков, %	0,43	0,34
Редукция тела, %	0,34	0,17
Сросшиеся мешки, %	0,26	0,08
Гипертрофированность, %	0,26	0,25

Проращивание пыльцы *in vitro* показало, что у «ведьминой метлы» в 2 раза больше стерильных пыльцевых зёрен (табл. 4). Количество жизнеспособной пыльцы у «ведьминой метлы» меньше нормы на 24 %, также меньше длина пыльцевых трубок на 14 % (рис. 6). В обоих вариантах наблюдались аномалии развития пыльцевых трубок (вздутие, искривление, ветвление), но у «ведьминой метлы» процент всех типов аномалий значительно выше.

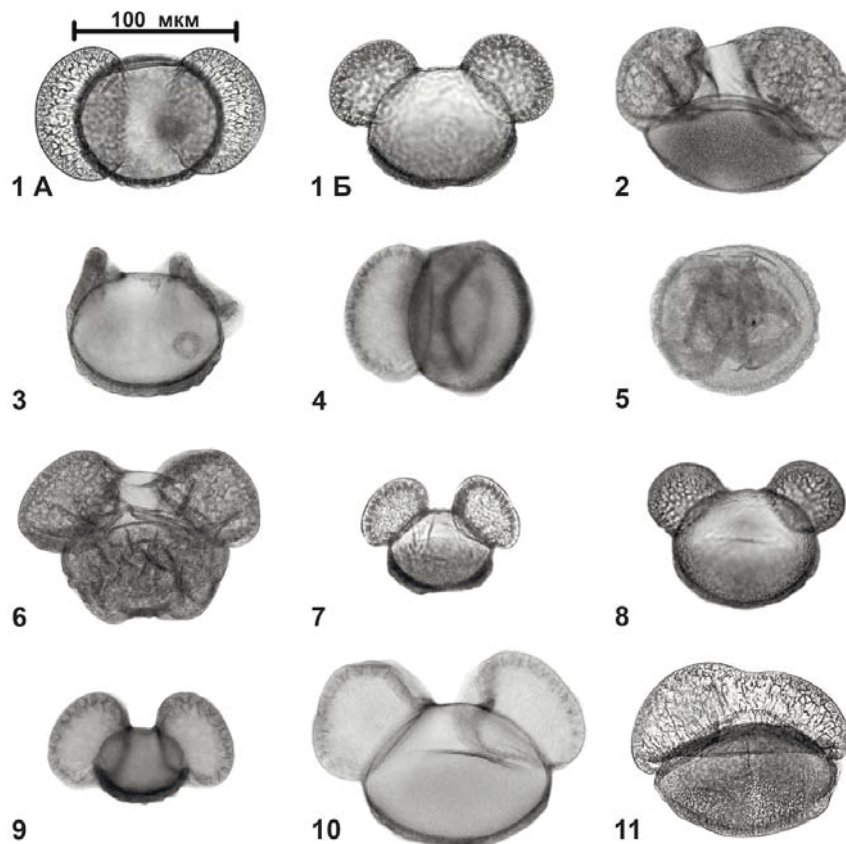


Рис. 5. Аномалии развития пыльцы *Abies koreana*:

1 А – нормальная пыльца, латеральный вид; 1 Б – нормальная пыльца, полярный вид; 2 – разноразмерные мешки; 3 – сжатые мешки; 4 – отсутствие одного мешка; 5 – отсутствие обоих мешков; 6 – деформированное тело пыльцевого зерна; 7 – карликовость (нанизм); 8 – редуцированные мешки; 9 – редуцированное тело пыльцевого зерна; 10 – гипертрофированная пыльца; 11 – воротниковая форма (сращивание) мешков. Увеличение $\times 200$

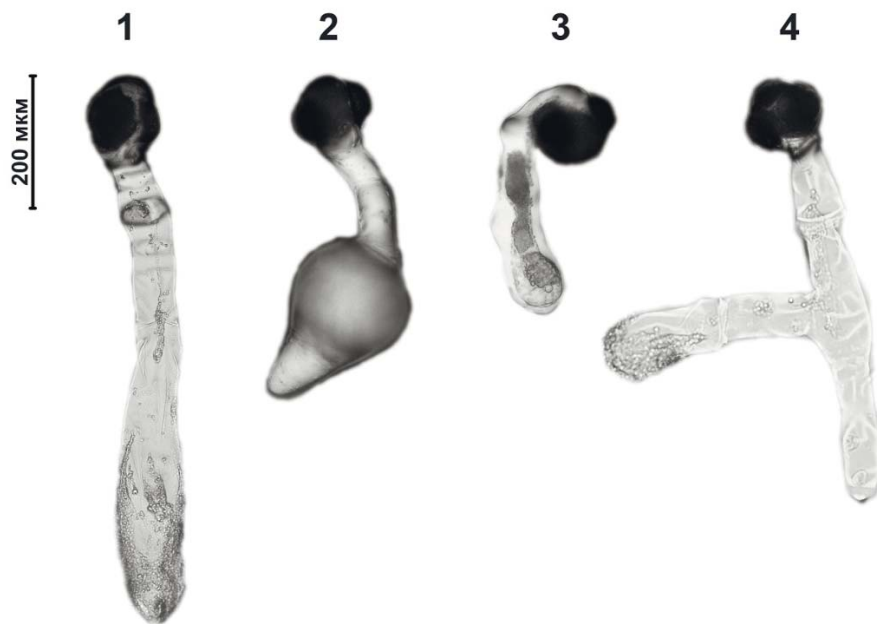


Рис. 6. Аномалии развития пыльцевых трубок:

1 – нормальная пыльцевая трубка; 2 – вздутие пыльцевой трубки; 3 – искривление пыльцевой трубки; 4 – ветвление пыльцевой трубки. Увеличение $\times 50$

Проведённое ранее исследование качества пыльцы «ведьминой метлы» *Abies koreana* показало более низкие показатели жизнеспособности пыльцы и более высокие показатели аномалий развития пыльцевых трубок [11]. Возможно, это связано с менее благоприятными погодными условиями при микроспорогенезе в 2015 году, а также с тем, что проращивание пыльцы проводилось на среде без добавления минеральных солей, компоненты которых, как например кальций, играют важную роль при прорастании пыльцы и формировании пыльцевой трубки у хвойных [26].

Таблица 4
Жизнеспособность пыльцы и аномалии развития пыльцевых трубок «ведьминой метлы» и нормы *Abies koreana*

Признак	«Ведьмина метла»	Норма
Стерильная пыльца, %	26,4 \pm 4,5**	13,4 \pm 2,4
Жизнеспособная пыльца, %	58,8 \pm 6,0**	77,7 \pm 2,5
Вздутия пыльцевой трубки, %	8,5 \pm 1,2**	6,5 \pm 0,4
Искривления пыльцевой трубки, %	3,6 \pm 1,1**	1,0 \pm 0,4
Ветвление пыльцевой трубки, %	2,7 \pm 0,9	1,5 \pm 0,7
Длина пыльцевой трубки, мкм	431,8 \pm 81,2**	503,8 \pm 78,6

Примечание: ** – различия значимы при $p \leq 0,01$.

Причины аномалий развития пыльцевых трубок (вздутия, ветвление, изгибы) у хвойных остаются мало изученными. Высказываются разные взгляды: ветвление трубок связывают с реакцией на неблагоприятные факторы среды, такие как техногенный стресс [6] или повышенная влажность среды при проращивании *in vitro* [10], либо, наоборот, рассматривают как приспособительный признак у голосеменных,

увеличивающий поверхность трубок и компенсирующий низкую ферментную активность цитоплазмы [13]. В нашем исследовании пыльца «ведьминой метлы» и нормы формировалась на одном дереве и в одинаковой мере подвергалась воздействию факторов внешней среды, следовательно, более высокий процент аномалий развития пыльцевых трубок связан исключительно с внутренними факторами. Вероятно, мутация оказывает влияние как на этапах формирования микроспор (аномалии развития пыльцевых зёрен), так и на процессы роста пыльцевых трубок.

Имеется много работ посвящённых характеру наследования мутантных признаков в семенном потомстве «ведьминых мётел» у разных видов хвойных. Установлено, что только часть сеянцев от свободного опыления наследует признаки, характерные для материнской «ведьминой метлы» (низкорослость, интенсивное ветвление и др.), остальные же имеют обычные ростовые характеристики [7; 14; 17; 41]. Расщепление сенцев F1 в соотношении близком 1:1, однозначно говорит о доминантном характере мутации, вызывающей формирование «ведьминых мётел». Однако женские шишки, образующиеся на «ведьминых мётлах», часто бывают мелкими, деформированными, не полностью раскрывающимися, с низкой семенной продуктивностью и недоразвитыми семенами, что затрудняет получение достаточного количества семян для селекционных целей [8; 12; 15; 27]. На исследованной нами «ведьминой метле» *Abies koreana* женские шишки образуются регулярно (рис. 2) и созревают, но не имеют выполненных семян (формируется только крыло).

Наличие 60 % жизнеспособной пыльцы у «ведьминой метлы» *Abies koreana* позволяет рассматривать её как ценный генетический материал, поскольку, опыляя пыльцой «ведьминых мётел» женские шишки нормальных деревьев можно получить большую семенную продуктивность и соответственно больше

материала (мутантных сеянцев) для селекции. Кроме того, пыльцу можно будет использовать при опылении женских шишек других «ведьминых метел» *Abies koreana* для получения гомозиготных мутантных сеянцев, а также для опыления других видов рода *Abies* Mill., с целью получения межвидовых гибридов, имеющих мутантные признаки.

ВЫВОДЫ

1. Все признаки, характеризующие мужскую генеративную сферу «ведьминой метлы» *Abies koreana*, снижены по сравнению с нормой.

2. Качество пыльцы «ведьминой метлы» ниже нормы в связи с повышенным процентом аномалий морфологии пыльцевых зёрен и развития пыльцевых трубок.

3. Менее развитая сетчатая скульптура эктэскины и меньшие размеры воздушных мешков пыльцевых зёрен, могут быть дополнительным косвенным свидетельством в пользу атавистичной природы мутационных «ведьминых метел».

4. Наличие достаточного процента жизнеспособной пыльцы (около 60 %) позволяет рассматривать исследованную «ведьмину метлу» *Abies koreana* как ценный генетический материал для селекционных целей.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЕ ССЫЛКИ

1. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы / Р. П. Барыкина [и др.]. М. : Изд-во МГУ, 2004. 312 с.

2. Гаврилов И. А., Буторина А. К. Цитогенетика тсуги канадской в условиях интродукции в Воронежской области // Лесоведение. 2005. № 3. С. 60–65.

3. Кондратов Е. В., Торчик В. И. Морфологические особенности спонтанных соматических мутаций некоторых представителей рода *Abies* Hill. // Весці Нацыянальнай акадэміі навук Беларусі. 2016. № 1. С. 28–31.

4. Коняхина Е. М., Ямбуров М. С., Груздева С. В. Анатомия хвои «ведьминых метел» мутационного типа у сосны обыкновенной // Проблемы изучения растительного покрова Сибири : материалы V Междунар. науч. конф., посвящ. 130-летию Гербария им. П. Н. Крылова и 135-летию Сиб. ботанич. сада Том. гос. ун-та (Томск, 20–22 октября 2015 г.). Томск : Изд. дом Том. гос. ун-та, 2015. С. 245–248.

5. Лакин Г. Ф. Биометрия. М. : Высш. шк., 1990. 352 с.

6. Некрасова Т. П. Влияние температуры воздуха на формирование пыльцы хвойных древесных пород // Лесоведение. 1976. № 6. С. 23–31.

7. Носков В. И., Негруцкий С. Ф. К вопросу о происхождении ведьминых метел на сосне // Науч. записки Воронеж. ЛТИ. 1956. Т. 15. С. 207–210.

8. Самофал С. И. Мутация почек сосны обыкновенной // Науч. записки Воронеж. ЛТИ. 1940. Т. 6. С. 73–76.

9. Седельникова Т. С., Муратова Е. Н. Кариологическое изучение *Pinus silvestris* (*Pinaceae*) с «ведьминой метлой», растущей на болоте // Ботанический журнал. 2001. Т. 86. № 12. С. 50–60.

10. Смирнов И. А. Жизнеспособность пыльцы некоторых видов хвойных интродуцентов // Бюл. ГБС АН СССР. 1977. Вып. 106. С. 32–37.

11. Торчик В. И., Кондратов Е. В. Жизнеспособность пыльцы спонтанных соматических мутаций *Abies koreana* Wils. и *Pinus banksiana* Lamb. // Весці Нацыянальнай акадэміі навук Беларусі. 2016. № 2. С. 22–26.

12. Хиров А. А. О ведьминой метле на сосне // Бот. журн. 1973. Т. 58, вып. 3. С. 433–436.

13. Цингер Н. В., Размологов В. П. Эволюция мужского гаметофита голосеменных // Биохимия и филогения растений. 1972. С. 163–198.

14. Шульга В. В. О карликовой форме сосны и ведьминой метле // Лесоведение. 1979. № 3. С. 82–86.

15. Ямбуров М. С. «Ведьмины метлы» мутационного типа у некоторых видов семейства *Pinaceae*: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск : Позитив-НБ, 2010. С. 1–22.

16. Ямбуров М. С. Структура мужских побегов и качество пыльцы «ведьминой метлы» сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) // Вестник Том. гос. ун-та. Биология. 2008. № 3 (4). С. 42–47.

17. Ямбуров М. С. Морфогенез семенного потомства «ведьминых метел» кедра сибирского // Актуальные проблемы биологии и экологии : материалы докл. XII Молодеж. конф. Сыктывкар : Изд-во Коми науч. центра УрО РАН, 2005. С. 184–187.

18. 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.

19. Ямбуров М. С., Груздева С. В., Меркушева И. И. Морфоанатомические особенности хвои «ведьминых метел» мутационного типа ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) // Интродукция, сохранение биоразнообразия и зеленое строительство в горных территориях : материалы Межрегион. науч.-практ. конф. с междунар. участием (с. Камлак). 2014. С. 141–146.

20. Andersson E., Ekberg I., Eriksson G. A summary of meiotic investigations in conifers // Stud. For. Suec. 1969. No 70. P. 1–20.

21. Bos L. A witches' broom virus disease of *Vaccinium myrtillus* in the Netherlands // T. Pl. Ziekten. 1960. Vol. 66. P. 259–263.

22. Brewbaker J. L., Kwack B. H. The essential role of calcium ion in pollen germination and pollen tube growth // American Journal of Botany. 1963. Vol. 50, No. 9. P. 859–865.

23. Brown C. L., Sommer H. E., Wetzstein H. Morphological and histological differences in development of dwarf mutants of sexual and somatic origin in diverse woody taxa // Trees: structure and function. 1994. No. 9. P. 61–66.

24. Duffield J. W., Wheat J. G. Dwarf seedlings from broomed Douglas-Fir // Silvae Genetica. 1963. Vol. 12. P. 129–133.

25. Erdtman G. Handbook of Palynology – An Introduction to the Study of Pollen Grains and Spores. Munksgaard, Copenhagen. 1969. 486 p.

26. Fernando D. D., Lazzaro M. D., Owens J. N. Growth and development of conifer pollen tubes // Sex Plant Reprod. 2005. Vol. 18. P. 149–162.

27. Fordham A. J. Dwarf conifers from witches-brooms // Arnoldia. 1967. Vol. 27, No. 4–5. P. 29–50.

28. Godini A. Counting pollen grains of some almond cultivars by means of a haemocytometer //

GREMPA, colloque. Paris : CIHEAM, Options Mediterraneennes : Serie Etudes, 1981. P. 83–86.

29. Johnson A. G., Pauley S. S., Cromell W. H. Pine Dwarf segregates from Witches' – brooms // Proc. Int. Plant prop. soc. 1968. Vol. 18. P. 265–270.

30. Kaminska M., Sliwa H., Rudzinska-Langwald A. Association of Phytoplasma with Stunting, Leaf Necrosis and Witches' Broom Symptoms in Magnolia Plants // J. Phytopathology. 2001. No. 149. P. 719–724.

31. Kantor J., Chira E. Mikrosporogeneza u niektorych druhov Abies. (Microsporogenesis at some species of Abies.) // Sbornik Vysoke Skoly Zemedelske v Brne. 1965. Vol. 3. P. 179–185.

32. Kuz'michev E. P., Sokolova E. S., Kulikova E. G. Common Fungal Diseases of Russian Forests // Gen. Tech. Rep. NE-279. Newtown Square, Pa : U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Northeastern Research Station. 2001. 137 p.

33. Liese I. Vererbung der Hexenbesenbildung. bei der Kiefer // Zeitschrift. fur. Forst- und. Jagdzesen. Berlin. 1933. 17 p.

34. Luomajoki A. Adaptation of microsporogenesis of exotic conifers in Finland // Forest Genetics. 1996. Vol. 3, No. 3. P. 153–160.

35. Saito T., Tsuchida K. Pollen Morphology of genus *Abies* in Japan // Japanese journal of palynology. 1992. Vol. 38, No. 2. P. 158–171.

36. Aerodynamics of saccate pollen and its implications for wind pollination / A. B. Schwendemann et al. // American Journal of Botany. 2007. Vol. 94, No. 8. P. 1371–1381.

37. Vasilyeva G., Zhuk E. Needle structure of mutational witches' brooms in *Pinus sibirica* // Dendrobiology. 2016. Vol. 75. P. 79–85.

38. Vrgoc P. Witches' broom of Aleppo pine (*Pinus halepensis* Mill.) and its use for new ornamentals // Acta Horticulturae : Proc. of the XX International Eucarpia Symposium. Part II. 2002. Vol. 572. P. 199–205.

39. Waxman S. Dwarf conifers from witches' brooms // Comb. Proc. Intem. Plant Propagators Soc. 1987. Vol. 36. P. 131–136.

40. Waxman, S. Witches' brooms sources of new and dwarf forms of *Picea*, *Pinus* and *Tsuga* species // Acta Hort. Symposium on propagation in Arboriculture. 1975. No. 54. P. 25–32.

41. 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. Romania. Valiug. 2006. P. 26–27.

42. The Development of Mutational Witches' Brooms In Scotch Pine (*Pinus sylvestris*) / M. S. Yamburov et al. // Asian Journal of Microbiology, Biotechnology and Environmental Science. 2016. Vol. 18, No. 4. P. 911–917.

43. Yamburov M. S., Titova K. G. Needle Anatomy of Mutational Witches' Brooms of Siberian Fir // World Applied Sciences Journal. 2013. Vol. 28. No 7. P. 909–913.

44. The effects of drought and flood stress on pollen quality and quantity in *Clivia miniata* (Lindl.) Bosse (*Amaryllidaceae*) / M. S. Yamburov et al. // Biomedical & Pharmacology Journal. 2014. Vol. 7, No. 2. P. 575–580.

45. Zach B. Die Natur des Hexenbesens anf *Pinus sylvestris* L. // Natura. Zeitsch. F. Foresten. Zaudw. 1911. H. 8.

46. Zhuk E., Vasilyeva G., Goroshkevich S. Witches' broom and normal crown clones from the same trees of *Pinus sibirica*: a comparative morphological study // Trees: Structure and Function. 2015. Vol. 29, No. 4. P. 1079–1090.

REFERENCES

1. Spravochnik po botanicheskoy mikrotekhnike. Osnovy i metody / R. P. Barykina [i dr.]. M. : Izd-vo MGU, 2004. 312 s.

2. Gavrilov I. A., Butorina A. K. TSitogenetika tsugi kanadskoy v usloviyakh introduktsii v Voronezhskoy oblasti // Lesovedeniye. 2005. № 3. S. 60–65.

3. Kondratov E. V., Torchik V. I. Morfologicheskiye osobennosti spontannykh somaticheskikh mutatsiy nekotorykh predstaviteley roda *Abies* Hill. // Vestsi Natsyanal'nay akad-emii navuk Belarusi. 2016. № 1. S. 28–31.

4. Konyakhina E. M., Yamburov M. S., Gruzdeva S. V. Anatomiya khvoi "ved'minykh metel" mutatsionnogo tipa u sosny obyknovnoy // Problemy izucheniya rastitel'nogo pokrova Sibiri : materialy V Mezhdunar. nauch. konf., posvyashch. 130-letiyu Gerbariya im. P. N. Krylova i 135-letiyu Sib. botanich. sada Tom. gos. un-ta (Tomsk, 20–22 oktyabrya 2015 g.). Tomsk : Izd. dom Tom. gos. un-ta, 2015. S. 245–248.

5. Lakin G. F. Biometriya. M. : Vyssh. shk., 1990. 352 s.

6. Nekrasova T. P. Vliyaniye temperatury vozdukha na formirovaniye pyl'tsy khvoynykh drevesnykh poroda // Lesovedeniye. 1976. № 6. S. 23–31.

7. Noskov V. I., Negrutskiy S. F. K voprosu o proiskhozhdenii ved'minykh metel na sosne // Nauch. zapiski Voronezh. LTI. 1956. T. 15. S. 207–210.

8. Samofal S. I. Mutatsiya pochek sosny obyknovnoy // Nauch. zapiski Voronezh. LTI. 1940. T. 6. S. 73–76.

9. Sedel'nikova T. S., Muratova E. N. Kariologicheskoye izucheniye *Pinus silvestris* (Pinaceae) s "ved'minoy metloy", rastushchey na bolote // Botanicheskij zhurnal. 2001. T. 86. № 12. S. 50–60.

10. Smirnov I. A. Zhiznesposobnost' pyl'tsy nekotorykh vidov khvoynykh introdutsentov // Byul. GBS AN SSSR. 1977. Vyp. 106. S. 32–37.

11. Torchik V. I., Kondratov E. V. Zhiznesposobnost' pyl'tsy spontannykh somaticheskikh mutatsiy *Abies koreana* Wils. i *Pinus banksiana* Lamb. // Vestsi Natsyanal'nay akad-emii navuk Belarusi. 2016. № 2. S. 22–26.

12. Khirov A. A. O ved'minoy metle na sosne // Bot. zhurn. 1973. T. 58, vyp. 3. S. 433–436.

13. Tsinger N. V., Razmologov V. P. Evolyutsiya muzhskogo gametofita golosemennykh // Biokhimiya i filo-geniya rasteniy. 1972. S. 163–198.

14. Shul'ga V. V. O karlikovoy forme sosny i ved'minoy metle // Lesovedeniye. 1979. № 3. S. 82–86.

15. Yamburov M. S. "Ved'miny metly" mutatsionnogo tipa u nekotorykh vidov semeystva Pinaceae: avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. Tomsk : Pozitiv-NB, 2010. S. 1–22.

16. Yamburov M. S. Ctruktura muzhskikh pobegov i kachestvo pyl'tsy "ved'minoy metly" sosny obyknovnoy (*Pinus sylvestris* L.) // Vestnik Tom. gos. un-ta. Biologiya. 2008. № 3 (4). S. 42–47.

17. Yamburov M. S. Morfogenez semennogo potomstva "ved'minykh metel" kedra sibirskogo // Aktual'nyye problemy biologii i ekologii : materialy dokl.

- XII Molodezh. konf. Syktyvkar : Izd-vo Komi nauch. tsentra UrO RAN, 2005. S. 184–187.
18. Yamburov M. S., Goroshkevich S. N. “Ved'miny metly” kedra sibirskogo kak spontannyye somaticheskiye mutatsii: vstrechayemost', svoystva i vozmozhnosti ispol'zovaniya v selektsionnykh programmakh // Khvoynye boreal'noy zony. 2007. T. XXIV, № 2–3. S. 317–324.
19. Yamburov M. S., Gruzdeva S. V., Merkusheva I. I. Morfoanatomicheskiye osobennosti khvoi “ved'minykh metel” mutatsionnogo tipa eli sibirskoy (*Picea obovata* Ledeb.) // Introduktsiya, sokhraneniye bioraznoobraziya i zelenoye stroitel'stvo v gornykh territoriyakh : materialy Mezhrregion. nauch.-prakt. konf. s mezhdunar. uchastiyem (s. Kamlak). 2014. S. 141–146.
20. Andersson E., Ekberg I., Eriksson G. A summary of meiotic investigations in conifers // Stud. For. Suec. 1969. No 70, p. 1–20.
21. Bos L. A witches' broom virus disease of *Vaccinium myrtillus* in the Netherlands // T. Pl. Ziekten. 1960. Vol. 66, p. 259–263.
22. Brewbaker J. L., Kwack B. H. The essential role of calcium ion in pollen germination and pollen tube growth // American Journal of Botany. 1963. Vol. 50, No. 9, p. 859–865.
23. Brown C. L., Sommer H. E., Wetzstein H. Morphological and histological differences in development of dwarf mutants of sexual and somatic origin in diverse woody taxa // Trees: structure and function. 1994. No. 9, p. 61–66.
24. Duffield J. W., Wheat J. G. Dwarf seedlings from broomed Douglas-Fir // *Silvae Genetica*. 1963. Vol. 12, p. 129–133.
25. Erdtman G. Handbook of Palynology – An Introduction to the Study of Pollen Grains and Spores. Munksgaard, Copenhagen. 1969. 486 p.
26. Fernando D. D., Lazzaro M. D., Owens J. N. Growth and development of conifer pollen tubes // Sex Plant Reprod. 2005. Vol. 18, p. 149–162.
27. Fordham A. J. Dwarf conifers from witches' brooms // *Arnoldia*. 1967. Vol. 27, No. 4–5, p. 29–50.
28. Godini A. Counting pollen grains of some almond cultivars by means of a haemocytometer // GREMPA, colloque. Paris : CIHEAM, Options Mediterraneeennes : Serie Etudes, 1981. P. 83–86.
29. Johnson A. G., Pauley S. S., Cromell W. H. Pine Dwarf segregates from Witches' – brooms // Proc. Int. Plant prop. soc. 1968. Vol. 18, p. 265–270.
30. Kaminska M., Sliwa H., Rudzinska-Langwald A. Association of Phytoplasma with Stunting, Leaf Necrosis and Witches' Broom Symptoms in Magnolia Plants // J. Phytopathology. 2001. No. 149, p. 719–724.
31. Kantor J., Chira E. Mikrosporogeneza u niektorych druhov Abies. (Microsporogenesis at some species of Abies.) // Sbornik Vysoke Skoly Zemedelske v Brne. 1965. Vol. 3, p. 179–185.
32. Kuz'michev E. P., Sokolova E. S., Kulikova E. G. Common Fungal Diseases of Russian Forests // Gen. Tech. Rep. NE-279. Newtown Square, Pa : U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Northeastern Research Station. 2001. 137 p.
33. Liese I. Vererbung der Hexenbesenbildung. bei der Kiefer // Zeitschrift. fur. Forst- und. Jagdzesen. Berlin. 1933. 17 p.
34. Luomajoki A. Adaptation of microsporogenesis of exotic conifers in Finland // Forest Genetics. 1996. Vol. 3, No. 3, p. 153–160.
35. Saito T., Tsuchida K. Pollen Morphology of genus *Abies* in Japan // Japanese journal of palynology. 1992. Vol. 38, No. 2, p. 158–171.
36. Aerodynamics of saccate pollen and its implications for wind pollination / A. B. Schwendemann et al. // American Journal of Botany. 2007. Vol. 94, No. 8, p. 1371–1381.
37. Vasilyeva G., Zhuk E. Needle structure of mutational witches' brooms in *Pinus sibirica* // Dendrobiology. 2016. Vol. 75, p. 79–85.
38. Vrgoc P. Witches' broom of Aleppo pine (*Pinus halepensis* Mill.) and its use for new ornamentals // Acta Horticulturae : Proc. of the XX International Eucarpia Symposium. Part II. 2002. Vol. 572, p. 199–205.
39. Waxman S. Dwarf conifers from witches' brooms // Comb. Proc. Intem. Plant Propagators Soc. 1987. Vol. 36, p. 131–136.
40. Waxman, S. Witches' brooms sources of new and dwarf forms of *Picea*, *Pinus* and *Tsuga* species // Acta Hort. Symposium on propagation in Arboriculture. 1975. No. 54, p. 25–32.
41. 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. Romania. Valiug. 2006. P. 26–27.
42. The Development of Mutational Witches' Brooms In Scotch Pine (*Pinus sylvestris*) / M. S. Yamburov et al. // Asian Journal of Microbiology, Biotechnology and Environmental Science. 2016. Vol. 18, No. 4, p. 911–917.
43. Yamburov M. S., Titova K. G. Needle Anatomy of Mutational Witches' Brooms of Siberian Fir // World Applied Sciences Journal. 2013. Vol. 28. No 7, p. 909–913.
44. The effects of drought and flood stress on pollen quality and quantity in *Clivia miniata* (Lindl.) Bosse (*Amaryllidaceae*) / M. S. Yamburov et al. // Biomedical & Pharmacology Journal. 2014. Vol. 7, No. 2, p. 575–580.
45. Zach B. Die Natur des Hexenbesens anf *Pinus sylvestris* L. // Natura. Zeitsch. F. Foresten. Zaudw. 1911. H. 8.
46. Zhuk E., Vasilyeva G., Goroshkevich S. Witches' broom and normal crown clones from the same trees of *Pinus sibirica*: a comparative morphological study // Trees: Structure and Function. 2015. Vol. 29, No. 4, p. 1079–1090.

© Ямбуров М. С., Кондратов Е. В., Романова С. Б., Торчик В. И., 2017