

М. С. Ямбуров¹, С. Лю¹, Е. В. Кондратов², Х. Н. Цегалко²

¹Сибирский ботанический сад Томского государственного университета,
Томск, Россия, e-mail: yamburov@mail.ru

²Центральный ботанический сад Национальной академии наук Беларуси,
Минск, Беларусь, e-mail: kondratov.20144@mail.ru

АНАТОМО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ХВОИ «ВЕДЬМИНОЙ МЕТЛЫ» СОСНЫ ВЕЙМУТОВОЙ (*PINUS STROBUS* L.) МУТАЦИОННОГО ТИПА И ЕЕ ВЕГЕТАТИВНОГО ПОТОМСТВА

Аннотация. Приводятся результаты сравнительного исследования анатомо-морфологических показателей хвои «ведьминой метлы» сосны веймутовой (*Pinus strobus* L.) и ее вегетативного потомства. В качестве контроля использовалась хвоя нормальной части кроны. Показано, что длина, площадь поверхности, объем, сухая масса, площадь флоэмы и площадь смоляного канала у «ведьминой метлы» ниже нормы. При этом ширина, толщина эпидермы, число клеток эндодермы, число смоляных каналов и площадь смоляной ткани выше нормы. У вегетативного потомства происходит еще большее снижение показателей большинства признаков, при этом установлены стабильные (соотношение ширины и толщины) и увеличивающиеся (толщина покровных тканей) характеристики по отношению к норме.

Ключевые слова: анатомия хвои, *Pinus strobus*, «ведьмины метлы», спонтанные соматические мутации

M. S. Yamburov¹, S. Liu¹, Y. V. Kondratov², K. N. Tsehalka²

¹Siberian Botanical Garden of Tomsk State University,
Tomsk, Russian Federation, e-mail: yamburov@mail.ru

²The Central Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Belarus,
Minsk, Belarus, e-mail: kondratov.20144@mail.ru

ANATOMICAL AND MORPHOLOGICAL FEATURES OF NEEDLES OF MUTATIONAL WITCH'S BROOM IN WEYMOUTH PINE (*PINUS STROBUS* L.) AND ITS VEGETATIVE PROGENY

Abstract. This study presents the results of a comparative analysis of the anatomical and morphological characteristics of the needles of the "witch's broom" on Weymouth pine (*Pinus strobus* L.) and its vegetative progeny. Needles from the normal part of the crown were used as a control. It is shown that the length, surface area, volume, dry mass, phloem area, and resin canal area in witches' brooms are below normal. At this width, the epidermal strength, endoderm cell count, resin canal count, and resin-bearing tissue area are above normal. In the vegetative progeny, there is an even greater reduction in the key characteristics, with stable (width-to-thickness ratio) and increasing (integumentary tissue thickness) values established in relation to normal.

Keywords: needle anatomy, *Pinus strobus*, witches' brooms, spontaneous somatic mutations

М. С. Ямбураў¹, С. Лю¹, Я. В. Кондратаў², Х. М. Цэгалка²

¹Сібірскі батанічны сад Томскага дзяржаўнага ўніверсітэта,
Томск, Расія, e-mail: yamburov@mail.ru

²Цэнтральны батанічны сад Нацыянальнай акадэміі навук Беларусі,
Мінск, Беларусь, e-mail: kondratov.20144@mail.ru

АНАТАМА-МАРФАЛАГІЧНЫЯ АСАБЛІВАСЦІ ІГЛІЦЫ «ВЕДЗЬМІНАЙ МЯТЛЫ» САСНЫ ВЕЙМУТАВАЙ (*PINUS STROBUS* L.) МУТАЦЫЙНАГА ТЫПУ І ЯЕ ВЕГЕТАТЫЎНАГА ПАТОМСТВА

Анатацыя. Прыводзяцца вынікі параўнальнага даследавання анатама-марфалагічных паказчыкаў ігліцы «ведзьмінай мятлы» сасны веймутавай (*Pinus strobus* L.) і яе вегетатыўнага патомства. У якасці кантролю выкарыстоўвалася ігліца звычайнай часткі кроны. Паказана, што даўжыня, плошча паверхні, аб'ём, сухая маса, плошча флаэмы і плошча смаланага канала ў «ведзьмінай мятлы» ніжэй за норму. Пры гэтым шырыня, таўшчыня эпідэрмы, колькасць клетак эндодэрмы, колькасць смаляных каналаў і плошча смаланоснай тканкі вышэй за норму. У вегетатыўнага патомства адбываецца яшчэ большае зніжэнне паказчыкаў большасці прыкмет, пры гэтым устаноўлены не толькі стабільныя (суадносіны шырыні і таўшчыні) параметры, але і якія павялічваюцца (таўшчыня пакрыўных тканін) у адносінах да нормы.

Ключавыя словы: анатомія ігліцы, *Pinus strobus*, «ведзьміны мятлы», спонтанныя саматычныя мутацыі

Введение. Мутантные «ведьмины метлы» формируются при возникновении мутаций в клетках меристем почек. Данный тип встречается редко в природных популяциях и является разновидностью почковых вариаций [1, 2]. Благодаря способности передавать свои признаки при вегетативном и частично при семенном размножении почковые вариации имеют высокую селекционную ценность и могут использо-

ваться для выведения новых форм растений [3–6]. На их основе получены сотни сортов, отличающихся интенсивным ветвлением и рядом других специфических признаков [6].

Несмотря на такое широкое применение «ведьминых мётел», до сих пор мало что известно о природе мутаций, их влиянии на морфогенез побегов. Известно, что мутации возникают в одной почке и далее их имеет вся система ветвления, развившаяся из этой почки [7]. Очень редко происходит реверсия мутантных побегов к дикому фенотипу [8]. Предполагается, что данные мутации имеют сложную генетическую природу, для них характерно как качественное, так и количественное проявление в морфологических признаках, которые могут быть выражены в различной степени [9]. Имеющиеся в настоящее время исследования анатомии хвои мутантных побегов недостаточны и охватывают только несколько видов хвойных пород, распространенных на территории Сибири [10–13].

На примере *Pinus sibirica* Du Tour уже было показано, что наличие подвоя является значительным фактором, оказывающим влияние на длину хвои [14]. У корнесобственного семенного потомства «ведьминых мётел» хвоя имела меньшие длину, ширину, толщину и число смоляных каналов по сравнению с привойным потомством [14]. В процессе изучения 11 привойных клонов «ведьминых мётел» *P. sibirica* с разной плотностью кроны было выявлено, что длина хвои уменьшалась с увеличением плотности кроны [15].

У «ведьминых мётел» не всегда имеется четкая зависимость характера изменений анатомо-морфологических признаков хвои от плотности кроны. Так, у *Picea obovata* Ledeb. наблюдается следующая тенденция: чем интенсивнее ветвление «ведьминой метлы», тем большим числом признаков ее хвоя отличается от нормы и тем сильнее выражены изменения этих признаков (длина хвои уменьшается, а ширина, толщина и площадь поперечного сечения, наоборот, увеличиваются) [11]. Такая же закономерность приводится для *Pinus sylvestris* L., но характер изменений иной: чем выше интенсивность ветвления «ведьминой метлы», тем короче и тоньше хвоя, а также меньше значения большинства анатомических признаков [12]. В приведенных работах по *P. obovata* и *P. sylvestris* анатомо-морфологические показатели хвои сравнивались у «ведьминых мётел» с нормальной хвоей материнского дерева. При исследовании анатомо-морфологических признаков хвои привойного вегетативного потомства «ведьминых мётел» и привоев нормальной кроны у *P. sibirica* установлено, что хвоя «ведьминых мётел» имела меньшие значения большинства анатомических признаков по сравнению с привоями нормы [13]. Наименьшие значения большинства анализируемых признаков также наблюдались у «ведьминой метлы» с самой густой кроной, однако наибольшее уменьшение длины и толщины хвои у данной мутации было со средней плотностью кроны [13].

Цель – сравнительное исследование морфологии и анатомии нормальной хвои веймутовой сосны (*P. strobus* L.), ортета «ведьминой метлы» мутационного типа и ее рамет. Следует отметить, что данная работа является продолжением ранее проведенных исследований [16] и позволяет глубже изучить упомянутое явление.

Методика и объекты исследования. «Ведьмина метла» сосны веймутовой была обнаружена на территории дендрария ботанического сада Белорусской государственной сельскохозяйственной академии (Горки) в 2015 г. Она располагалась в средней части кроны на боковой ветви 2-го порядка (рис. 1) [16]. «Ведьмина метла» была исследована в возрасте 15 лет и имела среднюю плотность кроны, диаметр которой достигал 71 см. В 2016 г. черенки были привиты на пятилетние подвои сосны кедровой корейской (*Pinus koraiensis* Siebold et Zucc.).



Рис. 1. «Ведьмина метла» *P. strobus* в кроне материнского дерева

Был проведен сбор 1-летней хвои с «ведьмой метлы», ее 5-летнего вегетативного потомства и нормальной части кроны с побегов той же экспозиции, где располагалась «ведьминая метла». Свежесобранную хвою в количестве 30 шт. фиксировали и хранили в 70%-м этаноле [16].

Радиальные срезы хвои толщиной 30 мкм получали на ротаторном замораживающем микротоме МЗ-2 («Точмедприбор», Украина). Анатомическое исследование срезов проводилось на микроскопе Axio Lab. A1 (Carl Zeiss, Германия) с использованием программы AxioVision для получения, обработки и анализа изображений. Исследование анатомии хвои проводилось при увеличении $\times 50$. Измерялись следующие признаки хвои: ширина, толщина, площадь поперечного сечения, диаметр жилки, площади ксилемы и флоэмы, число и диаметр смоляных каналов, толщина эпидермы, число клеток эндодермы. Поперечный срез хвои *P. strobus* представлен на рис. 2.



Рис. 2. Поперечный срез хвои *P. strobus*: Ж – жилка (сосудисто-волокнистый пучок), М – мезофилл, СК – смоляной канал, Кс – ксилема, Фл – флоэма, Э – эпидерма

По полученным данным дополнительно рассчитывались следующие признаки: соотношение ширины и толщины, объем и площадь поверхности хвои, отношение сухой массы и площади поверхности хвои, площади мезофилла, жилки и смоляного канала, доля фотоассимилирующей, проводящей и смолоносной тканей.

Анализ данных проводился с использованием программы Microsoft Excel (Version 2508, Build 16.0.19127.20302, США). Рассчитывались среднее значение признака (M), ошибка среднего значения (m) и коэффициент корреляции Спирмена (R_s) [16].

Статистическую значимость различий признаков хвои между нормой, материнской «ведьминой метлой» и вегетативным потомством определяли однофакторным дисперсионным анализом ANOVA в программе Statistica 8.0 (StatSoft Inc., США) при уровне значимости $p < 0,05$.

Результаты и их обсуждение. Хвоя «ведьминой метлы» сосны веймутовой имела длину в 2,4 раза меньше нормы, но несколько больше толщину и ширину (на 4 и 5 % соответственно) (таблица). Отношение ширины к толщине у «ведьминой метлы» и нормы не отличалась, следовательно, они имели одинаковую форму хвои в поперечном сечении [16]. Сухая масса хвои «ведьминой метлы» была в 2,1 раза меньше нормы, а площадь поверхности хвои – меньше в 2,2 раза, в связи с этим показатель отношения сухой массы хвои к площади ее поверхности, который отражает продукционные процессы в виде накопления сухого вещества на единицу площади фотоассимилирующих органов, у данных вариантов не отличался. Покровная ткань (эпидерма) у «ведьминой метлы» была толще нормы на 13 %.

За счет небольшого увеличения ширины и толщины хвои «ведьминой метлы» имела площадь поперечного сечения несколько больше нормы, однако в связи со значительно меньшей длиной объем был меньше нормы в 2 раза. Площадь мезофилла на поперечных срезах у вариантов не отличалась [16].

Анатомо-морфологические признаки хвои нормальной части кроны *P. strobus*, ортета «ведьминой метлы» и ее рамет

Признак	Норма	«Ведьминая метла»	Вегетативное потомство «ведьминой метлы»
Длина хвои, мм	92,4 ± 1,6 ^a	39,1 ± 1,1 ^b	21,0 ± 0,6 ^c
Ширина хвои, мкм	699,8 ± 11,5 ^a	738,3 ± 10,5 ^b	558,5 ± 9,1 ^c
Толщина хвои, мкм	568,3 ± 7,2 ^a	593,4 ± 7,8 ^a	464,7 ± 5,0 ^b

Окончание таблицы

Признак	Норма	«Ведьмина метла»	Вегетативное потомство «ведьминой метлы»
Соотношение ширина/толщина	1,24 ± 0,04 ^a	1,25 ± 0,03 ^a	1,21 ± 0,2 ^a
Сухая масса 1 хвоинки, мг	7,48 ± 0,2 ^a	3,54 ± 0,2 ^b	0,80 ± 0,01 ^c
Площадь поверхности хвои, мм ²	165,3 ± 2,6 ^a	74,1 ± 2,7 ^b	30,5 ± 1,0 ^c
Сухая масса / площадь хвои, мг/см ²	4,6 ± 0,1 ^a	5,0 ± 0,2 ^a	2,7 ± 0,1 ^b
Толщина эпидермы, мкм	21,6 ± 0,5 ^a	24,5 ± 0,5 ^{b, c}	24,1 ± 0,4 ^b
Объём хвои, мм ³	23,6 ± 0,4 ^a	11,2 ± 0,5 ^b	3,5 ± 0,1 ^c
Площадь поперечного сечения хвои, ×10 ³ мкм ²	256,0 ± 4,3 ^a	282,8 ± 6,0 ^a	167,1 ± 2,8 ^b
Площадь мезофилла, ×10 ³ мкм ²	159,8 ± 2,9 ^a	168,0 ± 4,3 ^a	95,0 ± 2,0 ^b
Число клеток эндодермы, шт.	15,5 ± 0,2 ^a	18,0 ± 0,3 ^b	14,4 ± 0,1 ^{a, c}
Диаметр жилки, мкм	257,8 ± 3,3 ^a	273,2 ± 3,5 ^a	212,0 ± 2,2 ^b
Площадь жилки, ×10 ³ мкм ²	52,7 ± 1,2 ^a	58,3 ± 1,4 ^a	35,1 ± 0,7 ^b
Площадь флоэмы, ×10 ³ мкм ²	6,3 ± 0,2 ^a	5,6 ± 0,2 ^b	3,0 ± 0,1 ^c
Площадь ксилемы, ×10 ³ мкм ²	6,0 ± 0,2 ^a	5,7 ± 0,2 ^a	2,7 ± 0,1 ^b
Число смоляных каналов, шт.	1,5 ± 0,1 ^a	2,7 ± 0,1 ^b	1,3 ± 0,1 ^a
Диаметр смоляного канала, мкм	75,6 ± 1,5 ^a	75,3 ± 1,1 ^a	61,1 ± 1,5 ^b
Площадь смоляного канала, ×10 ³ мкм ²	4,6 ± 0,3 ^a	4,5 ± 0,3 ^b	2,9 ± 1,1 ^c
Площадь смолоносной ткани, ×10 ³ мкм ²	6,9 ± 0,6 ^a	12,3 ± 0,5 ^b	3,9 ± 0,3 ^c
Фотоассимилирующая ткань, %	62,5 ± 0,5 ^a	59,3 ± 0,4 ^b	56,8 ± 0,4 ^c
Проводящая ткань, %	4,8 ± 0,1 ^a	4,0 ± 0,1 ^b	3,3 ± 0,1 ^c
Смолоносная ткань, %	2,4 ± 0,2 ^a	4,3 ± 0,1 ^b	2,3 ± 0,2 ^a

Примечание. Данные представлены в виде $M \pm m$, где M – средняя арифметическая, m – ошибка средней арифметической; индекс ^{a, b, c} показывает наличие статистически значимых отличий между нормальной частью кроны, «ведьминой метлой» и вегетативным потомством «ведьминой метлы» по результатам однофакторного дисперсионного анализа; совпадающие буквы указывают на отсутствие статистически значимых отличий между вариантами при $p < 0,05$ [16].

Число клеток эндодермы жилки (сосудисто-волокнистого пучка) у «ведьминой метлы» было больше нормы на 16 %, однако сами клетки менее широкие. Диаметр и площадь жилки незначительно больше нормы, но площадь проводящих тканей снижалась, особенно флоэмы, на 10 %.

Диаметр и площадь смоляных каналов у сравниваемых вариантов не отличались, но у «ведьминой метлы» среднее число смоляных каналов и, следовательно, суммарная площадь смолоносной ткани на поперечных срезах хвои была почти в 2 раза больше нормы [16]. Это связано с тем, что в нормальной хвое число смоляных каналов варьировало от 0 до 3 шт. – 1 канал встречался у 47 % поперечных срезов, 2 канала – у 37 %, 3 канала – у 7 % и не имело каналов 9 %. У «ведьминой метлы» число смоляных каналов варьировало от 2 до 4 шт. – 2 канала встречалось у 36 % срезов, 3 канала – у 60 % и 4 канала – у 3 %. Дополнительные каналы образовывались на адаксиальной стороне хвои (рис. 3).

Таким образом, на поперечных срезах хвои «ведьминой метлы» на 5 % меньше была доля фотоассимилирующей ткани (мезофилла) и на 16 % меньше проводящих тканей (флоэма и ксилема), но в 1,8 раза больше доля смолоносной ткани. На долю остальных тканей на поперечных срезах в обоих вариантах приходилось около 30 % площади, которая включала клетки эпидермы, эндодермы, а также механические и запасающие ткани жилки.

Раметы (привойное вегетативное потомство, рис. 4) отличались от ортета (материнской «ведьминой метлы») значительным уменьшением размеров хвои: длина хвои меньше почти в 2 раза, ширина и толщина – на 22 и 24 % соответственно. Отношение ширины и толщины составляло 1 : 2, не менялось во всех вариантах и, по-видимому, является очень консервативным признаком для *P. strobus*. Уменьшение длины, ширины и толщины хвои у рамет приводило к уменьшению объема хвои в 3,2 раза. Сухая масса хвои рамет была меньше ортета почти в 4,5 раза, но площадь поверхности хвои – меньше в 2,4 раза, что приводило к значительному (на 45 %) снижению отношения сухой массы хвои к площади ее поверхности.

Несмотря на уменьшение размеров хвои у рамет, толщина покровных тканей не отличалась от ортета и оставалась выше нормы на 12 %, что свидетельствует о том, что возникающие мутации приводят к увеличению толщины покровных тканей и данный признак не зависит от условий роста.

Уменьшение ширины и толщины приводило к уменьшению площади поперечного сечения хвои на 41 %, площади мезофилла – на 43 %, диаметра и площади жилки – на 22 и 40 % соответственно. Зна-



Рис. 3. Поперечный срез хвои «ведьминой метлы» *P. strobus* с 4 смоляными каналами (СК)



Рис. 4. Вегетативное потомство «ведьминой метлы» *P. strobus*

чительно снижалась площадь проводящих тканей жилки: ксилемы – на 52 % и флоэмы – на 48 %, также число клеток эндодермы в хвое рамет уменьшалось на 20 % по сравнению с ортетом и не отличалось от нормальной хвои.

Число смоляных каналов у рамет уменьшалось в 2 раза и становилось близким к значениям нормальной хвои, но варьировало от 1 до 2 шт. – 1 канал встречался у 71 % хвоинок и 2 канала – у 29 %. Уменьшался и диаметр смоляных каналов на 19 %, что вместе с уменьшением их числа приводило к уменьшению площади смолоносной ткани в 3,2 раза.

Таким образом, на поперечных срезах хвои рамет по сравнению с ортетом уменьшалась доля фотосинтезирующей ткани на 5 %, проводящих тканей – на 18 % и смолоносной ткани – на 47 %. Доля остальных тканей увеличивалась (покровные, механические и др.) и составляла около 40 % площади поперечного среза.

По некоторым анатомо-морфологическим признакам хвои нормальной части кроны, ортета «ведьминой метлы» и ее рамет были рассчитаны корреляции. Для нормальной хвои сосны веймутовой были характерны очень слабые отрицательные корреляции ($R_s < -0,2$) показателя отношения сухой массы хвои к площади поверхности с другими признаками (диаметр центрального цилиндра, площадь жилки, площадь ксилемы и флоэмы, площадь мезофилла). В то время как у ортета «ведьминой метлы» показатель отношения сухой массы хвои к площади поверхности относительно других признаков сохранял характер связи (отрицательная корреляция), значительно увеличивалась сила связи данного признака с диаметром жилки ($R_s = -0,75$), площадью жилки ($R_s = -0,84$), площадью ксилемы ($R_s = -0,40$), площадью флоэмы ($R_s = -0,45$) и площадью мезофилла ($R_s = -0,88$). Для хвои рамет «ведьминой метлы» данный признак также имел заметную и высокую отрицательную корреляцию с диаметром жилки ($R_s = -0,51$), площадью жилки ($R_s = -0,66$) и площадью мезофилла ($R_s = -0,68$), но меньше с площадью ксилемы ($R_s = -0,14$) и площадью флоэмы ($R_s = -0,35$).

Первоначально предполагалось, что особенности анатомо-морфологических признаков хвои «ведьминой метлы» будут устойчивыми и также выраженными у рамет при вегетативном размножении. Наследуемость всех признаков хвои ортета при вегетативном размножении может быть использована при первичном отборе мутантных форм для получения тонко-, толсто-, короткохвойных и других декоративных сортов.

Однако в отличие от характера и интенсивности ветвления, которые проявлялись у рамет, как и у ортета «ведьминой метлы», анатомо-морфологические признаки хвои, по-видимому, в значительной мере зависели от условий роста и качества подвоя. Материнская «ведьминая метла» в кроне дерева, возможно, в большей мере обеспечивалась необходимыми ей элементами минерального питания и различными веществами гормональной природы, которые перераспределялись из нормальной части кроны.

Привойное вегетативное потомство «ведьминой метлы», вероятно, испытывало дефицит или элементов минерального питания, или веществ гормональной природы (возможно, также имелся дисбаланс их соотношения) по причине недостаточной совместимости в результате межвидовой прививки либо из-за особенностей сосудистой системы, образованной между привоем и подвоем после прививочной операции, что в итоге приводило к значительным изменениям анатомо-морфологических признаков хвои.

Некоторые признаки, значительно отличающие «ведьмину метлу» от нормы, такие как короткохвойность (а также зависящие от этого другие признаки, например объем хвои и ее сухой массы) или более толстая эпидерма, сохранялись у привитых рамет (у некоторых признаков даже усиливалась выраженность). Другие признаки, которые были очень выражены у материнской «ведьминой метлы», например увеличение числа смоляных каналов, наоборот, исчезали у рамет.

Влияние мутации на изменение тех или иных признаков хвои может быть видоспецифичным – в нашем исследовании у *P. strobus* признак отношения ширины хвои к толщине был консервативным и имел одинаковое значение у нормы, ортета («ведьминой метлы») и ее рамет; дополнительные смоляные каналы у «ведьминой метлы» образовывались на адаксиальной стороне хвои, а в исследованиях *P. sibirica* у привитых «ведьминых метел» хвоя имела некоторую уплощенность по сравнению с привоями нормы; дополнительные смоляные каналы встречались у «ведьминой метлы» и нормы, но располагались на абаксиальной стороне [13].

Показатель отношения сухой массы листа к площади его поверхности (УППЛ, удельная поверхностная плотность листа) широко используется для листовых пород в качестве интегральной характеристики, отражающей продукционные процессы накопления сухого вещества на единицу площади фотоассимилирующих органов, и в значительной мере адаптивен, поскольку зависит от целого ряда факторов (освещенность, обеспеченность элементами минерального питания и др.). В нашем исследовании «ведьминой метлы» и нормальной части кроны этот признак не различался, но значительно (почти в 2 раза) был ниже у рамет, что может свидетельствовать о проблемах в синтезе сухого вещества при росте рамет на подвое другого вида (*P. koraiensis*).

Вопросы синтеза фотоассимилятов, их транспорта и накопления сухого вещества в хвое «ведьминых метел» в настоящее время не изучены, в связи с чем не понятно, как интерпретировать некоторые анатомические особенности. Например, в хвое «ведьминой метлы», по сравнению с нормой, отмечено несоответственно небольшое (на 5–10 %) уменьшение площади флоэмы и ксилемы при значительном (в 2 раза) уменьшении объема хвои, но у привитых рамет, по сравнению с ортетом, площадь флоэмы и ксилемы уменьшались почти в 2 раза, а объем хвои – в 3 раза.

Это может свидетельствовать о том, что при развитии вегетативного потомства «ведьминых метел» на подвоях они не были в полной мере обеспечены элементами минерального питания и различными веществами гормональной природы, однако на примере *P. sibirica* показано, что имеются данные по характеру роста привоев «ведьминых метел» и нормы на едином подвое, свидетельствующие о высокой «аттрактивной» способности и более высокой продуктивности привоев «ведьминых метел» [17].

Выводы. Изменения анатомо-морфометрического строения хвои «ведьминых метел» и их наследование при вегетативном размножении являются видоспецифичными. Хвоя «ведьминой метлы» *P. strobus* отличалась от нормы по большинству анатомо-морфологических признаков: одни были ниже нормы (длина, площадь поверхности, объем, сухая масса, площадь флоэмы и площадь смоляного канала), другие – выше (ширина, толщина эпидермы, число клеток эндодермы, число смоляных каналов и площадь смоляной ткани).

При выращивании рамет «ведьминой метлы» *P. strobus* на подвое *P. koraiensis* происходило значительное снижение значений большинства анатомо-морфологических признаков. Установлено, что соотношение ширины и толщины является стабильным признаком, а толщина покровных тканей увеличивается по сравнению с нормой. Таким образом, полученные результаты могут быть учтены при селекции садовых форм веймутовой сосны.

Список цитированных источников

1. Хиров, А. А. О «ведьминой метле» на сосне *Pinus silvestris* L. / А. А. Хиров // Ботанический журнал. – 1973. – Т. 58, № 3. – С. 433–436.
2. Шульга, В. В. О карликовой форме сосны и «ведьминой метле» / В. В. Шульга // Лесоведение. – 1979. – № 3. – С. 82–86.
3. Waxman, S. Witches' brooms sources of new and dwarf forms of *Picea*, *Pinus* and *Tsuga* species / S. Waxman // Acta Hort. Symposium on propagation in Arboriculture. – 1975. – № 54. – P. 25–32.
4. Waxman, S. Dwarf conifers from witches' brooms / S. Waxman // Combined Proceedings of the International Plant Propagators' Society. – 1987. – Vol. 36. – P. 131–136.
5. Yamburov, M. S. Witches' brooms in Siberian stone pine as somatic mutations and initial genetic material for breeding of nut-bearing and ornamental cultivars / M. S. Yamburov, S. N. Goroshkevich // The breeding and genetic resources of five-needle pines : Conference in Southern Carpathians. – Romania : Valiug, 2006. – P. 26–27.
6. «Ведьмины метлы» мутационного типа как перспективный источник для получения новых декоративных форм хвойных растений / М. С. Ямбуров, С. Н. Горошкевич, И. Н. Третьякова [и др.] // Вестник ИрГСХА. – 2011. – Вып. 44, ч. 4. – С. 153–160.
7. The development of mutational witches' brooms in scotch pine (*Pinus sylvestris*) / M. S. Yamburov, A. S. Prokopyev, T. P. Astafurova [et al.] // Asian Journal of Microbiology Biotechnology and Environmental Sciences. – 2016. – Vol. 18, № 4. – P. 913–919.
8. Анатомо-морфологический анализ хвои ревертантов *Picea × albertiana* 'Conica' / А. В. Карманова, М. С. Ямбуров, Е. В. Кондратов, В. И. Торчик // Хвойные бореальной зоны. – 2022. – Т. 40, № 6. – С. 480–486.

9. Zhuk, E. Witches' broom and normal crown clones from the same trees of *Pinus sibirica*: a comparative morphological study / E. Zhuk, G. Vasilyeva, S. Goroshkevich // *Trees*. – 2015. – Vol. 29, № 4. – С. 1079–1090.
10. Yamburov, M. S. Needle anatomy of mutational witches' brooms of siberian fir / M. S. Yamburov, K. G. Titova // *World Applied Sciences Journal*. – 2013. – Vol. 28, № 7. – P. 909–913.
11. Ямбуров, М. С. Морфоанатомические особенности хвои «ведьминых метел» мутационного типа ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) / М. С. Ямбуров, С. В. Груздева, И. И. Меркушева // Интродукция, сохранение биоразнообразия и зеленое строительство в горных территориях : межрегион. науч.-практ. конф. с междунар. участием, Камлак, 20–23 авг. 2014 г. / Алтай. фил.-стационар Центр. Сиб. ботан. сада «Горно-Алтай. ботан. сад». – Камлак, 2014. – С. 141–146.
12. Коняхина, Е. М. Анатомия хвои «ведьминых метел» мутационного типа у сосны обыкновенной / Е. М. Коняхина, М. С. Ямбуров, С. В. Груздева // Проблемы изучения растительного покрова Сибири : материалы V Междунар. науч. конф., посвящ. 130-летию Гербария им. П. Н. Крылова и 135-летию Сиб. ботан. сада Том. гос. ун-та (Томск, 20–22 окт. 2015 г.) / Нац. исслед. Том. гос. ун-т, Том. отд-ние Рус. ботан. о-ва. – Томск, 2015. – С. 245–247.
13. Vasilyeva, G. Needle structure of mutational witches' brooms in *Pinus sibirica* / G. Vasilyeva, E. Zhuk // *Dendrobiology*. – 2016. – Vol. 75. – P. 79–85.
14. Полякова, О. И. Морфолого-анатомические особенности хвои у семенного и разновозрастного вегетативного потомства мутационных «ведьминых метел» *Pinus sibirica* Du Tour. / О. И. Полякова // *Лесной вестник*. – 2020. – Т. 24, № 6. – С. 51–57.
15. Полякова, О. И. Разнообразие в морфологии клонов «ведьминых метел» сосны кедровой сибирской / О. И. Полякова, Е. А. Жук // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии : материалы XXII Междунар. науч.-практ. конф., Барнаул, 15–18 мая 2023 г. / Алтай. гос. ун-т ; редкол.: А. И. Шмаков [и др.]. – Барнаул, 2023. – С. 266–269.
16. Анатомия хвои «ведьминой метлы» мутационного типа у сосны веймутовой (*Pinus strobus* L.) / М. С. Ямбуров, С. Лю, Е. В. Кондратов, В. И. Торчик // *Лесное хозяйство* : материалы 87-й науч.-техн. конф. проф.-препод. состава, науч. сотр. и аспирантов (с междунар. участием), Минск, 31 янв. – 17 февр. 2023 г. / М-во образования Респ. Беларусь, Белорус. гос. технол. ун-т. – Минск, 2023. – URL: <https://conf.belstu.by/wp-content/uploads/2023/05/секция1-Материалы-ППС-2023.pdf> (дата обращения: 24.11.2025).
17. Clones of non-pathological witches' broom and normal crown from the same trees in *Pinus sibirica* on common and separate rootstocks: how and why David wins over Goliath / S. Goroshkevich, G. Vasilyeva, E. Zhuk // *New Forests*. – 2023. – Vol. 54. – P. 217–232.

Поступила 30.01.2026