

## Разнообразие в морфологии клонов ведьминых метел сосны кедровой сибирской

### Diversity in the morphology of clones of witches' broom in Siberian stone pine

Полякова О. И.<sup>1,2</sup>, Жук Е. А.<sup>1</sup>

Polyakova O. I.<sup>1,2</sup>, Zhuk E. A.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, г. Томск, Россия  
E-mail: polyakova\_olga93@mail.ru, eazhuk@yandex.ru

<sup>1</sup> Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems SB RAS, Tomsk, Russia

<sup>2</sup> Томский государственный университет, г. Томск, Россия

<sup>2</sup> Tomsk State University, Tomsk, Russia

**Реферат.** Мутационная ведьмина метла (ВМ) представляет собой фрагмент кроны дерева с аномально густым ветвлением и более медленным ростом побегов по сравнению с нормальной кроной. Все ВМ имеют более плотную и густую крону по сравнению с нормальной частью кроны материнского дерева, однако между собой ВМ значительно различаются в густоте кроны. Встречаются как довольно рыхлые экземпляры, плотность кроны которых не значительно отличается от плотности материнского дерева, так и экземпляры с очень густой кроной. Целью данного исследования было провести сравнительный анализ морфологических признаков у клонов ВМ *Pinus sibirica* с различной плотностью кроны и определить, какие признаки вносят наибольший вклад в их различия. Объектом исследования послужили клоны от 11 мутационных ВМ с разной плотностью кроны. Плотность ВМ считалась низкой, если она превышала плотность нормальной кроны менее чем в 2 раза, средней – в 2–3 раза, высокой – более чем в 3 раза. У 12-летних клонов измеряли морфологические признаки кроны и побегов. Было установлено, что, чем выше была плотность кроны у клона ВМ, тем его крона имела меньший размер и менее вытянутую форму, а также меньшую ажурность. Причиной формирования такого фенотипа прежде всего были меньшая длина годичных побегов, сниженный по сравнению с другими группами клонов уровень апикального доминирования и усиленное ветвление. Дополнительным фактором, увеличивающим плотность кроны, были значительно более короткие по сравнению с другими группами клонов междоузлия. Длина хвои не вносила вклада в различия клонов по плотности кроны.

**Ключевые слова.** Ведьмина метла, клоны, плотность кроны, соматическая мутация, сосна кедровая сибирская, сравнительная морфология.

**Summary.** Mutational witches' broom (WB) is a fragment of a tree crown with abnormally dense branching and slow shoot growth compared with those of a normal crown. All WBs have thicker and denser crown compared to the normal crown part of their parental tree, but the crown density differs significantly among WBs. There are both relatively loose WBs, whose crown density differ from normal crown part not very strong, and WBs with a very dense crown. The aim of this study was to conduct a comparative analysis of morphological traits in *Pinus sibirica* WB clones with different crown densities and to determine which traits contribute most to their differences. The object of the study was clones from 11 mutational WB with different crown density. The density of WB was considered low if it exceeded the density of a normal crown by less than 2 times, medium – by 2–3 times, high - by more than 3 times. Morphological characteristics of crown and shoots were measured in 12-year-old clones. It was found that the higher the WB clone crown density the smaller and less elongated its crown shape, as well as less crown continuity. The basis of this phenotype formation was primarily the shorter length of annual shoots, the reduced level of apical dominance compared to other clone groups, and advanced branching. An additional factor that increased crown density was the significantly shorter internodes compared to the other clone groups. The needle length did not contribute to the differences in crown density of the clones.

**Key words.** Clones, comparative morphology, crown density, Siberian stone pine, somatic mutation, witches' broom.

**Введение.** Ведьмина метла (ВМ) – фрагмент кроны дерева с аномальным морфогенезом. Большинство ВМ имеют патологическую природу (Scarpari et al., 2005; Hoshi et al., 2009; Sugio et al., 2011; Seo et al., 2017), но встречаются и мутационные ВМ (Duffield, Wheat, 1963; Fordham, 1967; Ямбуров, Горошкевич, 2007). Мутационные ВМ характеризуются здоровым внешним видом, имеют высокую жиз-

неспособность, в их кроне не обнаруживаются какие-либо патогены или следы их жизнедеятельности (Носков, Негруцкий, 1956; Buckland, Kuijt, 1957; Fordham, 1967; Vrgoc, 2002). Все ВМ имеют более плотную и густую крону по сравнению с нормальной частью кроны материнского дерева, однако между собой ВМ значительно различаются в густоте кроны. Встречаются как довольно рыхлые экземпляры, плотность кроны которых не очень значительно отличается от плотности материнского дерева, так и экземпляры с очень густой кроной, участки которой вследствие чрезмерного уплотнения заселяются насекомыми-фитофагами и постепенно отмирают (Zhuk et al., 2020). За счет разного сочетания признаков побега и кроны ВМ между собой формируется фенотипическое разнообразие ВМ (Ямбуров и др., 2011), благодаря которому выведено множество карликовых сортов хвойных видов, обладающих уникальным внешним обликом (Farjon, 2010). Целью данного исследования было провести сравнительный анализ морфологических признаков у клонов ВМ *Pinus sibirica* Du Tour с различной плотностью кроны и определить, какие признаки вносят наибольший вклад в их различия.

**Объекты и методы.** Исследование проводилось на научном стационаре «Кедр» Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (56°13' с. ш. 84°51' в. д., 78 м над ур. м., южная тайга). Объектом исследования послужили клоны ВМ *Pinus sibirica*. Исходным материалом для создания клонов послужили 11 деревьев с мутационными ВМ, обладающими разной плотностью кроны. Плотность ВМ считалась низкой, если она превышала плотность нормальной кроны менее чем в 2 раза, средней – в 2–3 раза, высокой – более чем в 3 раза (Zhuk et al., 2015). В 2007 г. черенки от каждой ВМ были привиты на местные пятилетние саженцы того же вида. Привитые растения выращивали с шагом 1 × 0,5 м в рядах, каждый клон содержал 10–20 рамет.

У каждого дерева измеряли диаметр ствола подвоя и привоя в месте прививки, высоту прививки и ширину кроны. На стволе анализировали длину и элементарную структуру побегов за 5 последних лет: измеряли длину весеннего и летнего лидирующего побега, длину латерального годичного побега, подсчитывали число ауксибластов и спящих почек на весеннем и летнем побегах, а на побеге последнего года считали также число брахибластов на весеннем и летнем побеге и число стерильных катафиллов на весеннем побеге. Апикальное доминирование рассчитывали как отношение длины терминального побега к длине латерального побега во всех мутовках. За два последних года была измерена длина хвои на весеннем побеге.

Измерение доли просветов на вертикальной проекции кроны проводили при помощи программного обеспечения AutoCAD 2014 путем обрисовки общего контура кроны дерева на фотографии и последующей обрисовки просветов замкнутыми контурами. Далее производили заливку внутреннего контура кроны дерева и при помощи встроенной функции подсчета площадей вычисляли площадь просветов относительно общей площади вертикальной проекции кроны.

Нормальность распределения выборок проверяли с помощью теста Колмогорова-Смирнова. Для признаков с нормальным распределением использовался дисперсионный анализ и тест Дункана. Для признаков с ненормальным распределением использовался критерий Крускала-Уоллиса и тест Данна.

**Результаты и обсуждение.** Визуально форма и ажурность кроны различались между группами клонов с разной плотностью кроны (рис. 1). Клоны ВМ с низкой плотностью кроны имели более ажурную крону, доля просветов от общего объема кроны у них составляла в среднем 36,2 %, тогда как доля просветов в кроне у клонов ВМ со средней плотностью кроны составляла 22,5 %, а у ВМ с высокой плотностью кроны – 13 %.

Значимых различий по диаметрам подвоя и привоя между группами выявлено не было (табл. 1). Клоны ВМ с низкой плотностью кроны были в среднем в 1,4 раз выше, чем клоны ВМ с высокой плотностью кроны, и в 1,1 раз выше, чем клоны ВМ со средней плотностью кроны. В свою очередь, последние были в 1,2 раза выше по сравнению с клонами ВМ с высокой плотностью кроны. По ширине кроны достоверные различия наблюдались только между клонами ВМ с низкой и высокой плотностью кроны. Крона первых была в 1,3 раза шире, чем последних.

Клоны с высокой плотностью кроны имели наименьшую длину терминального и латерального побегов. Все три группы значительно различались по уровню апикального доминирования. В среднем уровень апикального доминирования в группе клонов ВМ высокой плотности составил 1,8, а в группе клонов от ВМ средней и низкой плотности 1,6.

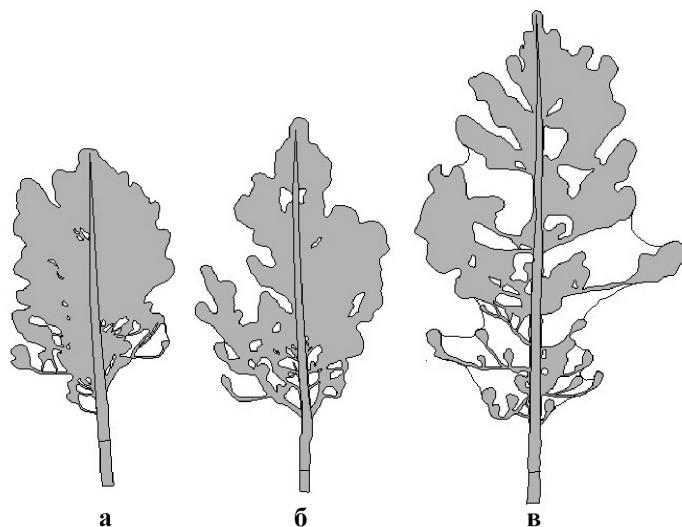


Рис. 1. Форма и ажурность кроны разных по плотности ВМ: а – клон ВМ с высокой плотностью кроны, б – клон ВМ со средней плотностью кроны, в – клон ВМ с низкой плотностью кроны.

шим, тогда как клоны с высокой плотностью кроны и некоторые клоны со средней плотностью имели намного больше почек на единицу длины побега.

Клоны с высокой плотностью кроны имели в 1,4 раз меньше брахибластов на весеннем побеге и существенно более короткие междуузлия, чем другие. Длина хвои весеннего побега уменьшалась с увеличением плотности кроны. У клонов с высокой плотностью кроны хвоя весеннего побега была в 1,2 и 1,3 раз короче, у клонов со средней и низкой плотностью кроны, соответственно.

По числу всех почек на побеге наблюдалось большое разнообразие между клонами. В каждой группе были клоны как с числом почек около 4 шт., так и клоны с 7 шт. и более. Например, по числу почек на терминальном побеге у клонов ВМ с одинаково низкой плотностью кроны наблюдалось как самое минимальное значение, так и самое максимальное. Но в пересчете на 1 см длины побега число почек у клонов с низкой плотностью кроны было неболь-

Таблица 1

Характеристики кроны и побегов последнего года у клонов ВМ с различной плотностью кроны

Признак	ВМ с низкой плотностью кроны	ВМ со средней плотностью кроны	ВМ с высокой плотностью кроны
Диаметр подвоя, см	3,6 а	3,4 а	3,5 а
Диаметр привоя, см	3,5 а	3,5 а	3,7 а
Высота привоя, см	129,8 а	115,3 а	92,8 б
Ширина кроны, см	71,4 а	66,1 аб	54,4 б
Длина главного побега, см	14,5 а	11,9 б	8,7 в
Длина латерального побега, см	8,6 а	8,0 а	5,3 б
Коэффициент апикального доминирования	1,6 а	1,6 а	1,8 а
Число почек на побеге	6,8 а	7,4 а	5,6 а
Число брахибластов	53,7 а	53,3 а	37,4 б
Число стерильных катафиллов	12,8 а	9,3 б	11,0 аб
Длина междуузлий, мм	2,0 а	1,7 б	1,6 б
Длина хвои, см	8,7 а	8,0 б	6,8 в

Примеч.: одинаковые буквы – различий нет, разные буквы – различия есть.

Таким образом, чем выше была плотность кроны у клона ВМ, тем его крона имела меньший размер и менее вытянутую форму, а также меньшую ажурность. Причиной формирования такого фенотипа прежде всего были меньшая длина годовичных побегов, сниженный по сравнению с другими группами клонов уровень апикального доминирования и усиленное ветвление. Дополнительным фактором, увеличивающим плотность кроны, были значительно более короткие по сравнению с другими группами клонов междуузлия. В отличие от других исследований, где плотность кроны ВМ зависела от

особенностей ветвления, регулярности образования летних побегов, числа закладываемых субтерминальных почек на весеннем и летнем побегах, а также от охвоенности побегов, длины и толщины хвои (Ямбуров и др., 2011), в данном случае длина хвои не вносила вклада в различия клонов по плотности кроны. Разнообразие ВМ по плотности кроны, существенное даже в пределах одного и того же вида (Vrgoc, 2002; Ямбуров, Горошкевич, 2007; Понкратьева, Ямбуров, 2015; Zhuk et al., 2020), может стать практически неисчерпаемым источником для выведения новых карликовых сортов.

**Благодарности.** Исследование было поддержано Министерством науки и высшего образования Российской Федерации (госзадание ИМКЭС СО РАН, регистрационный номер проекта 1022042600048-9-1.5.1).

#### ЛИТЕРАТУРА

- Носков В. И., Негруцкий С. Ф.** К вопросу о происхождении «ведьминых метел» на сосне // Научные записки Воронежского лесотехн. ин-та, 1956. – Т. 15. – С. 207–210.
- Понкратьева С. В., Ямбуров М. С.** «Ведьмины метла» мутационного типа на примере ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) как потенциал для развития декоративных древесных в Сибири // Сельскохозяйственные науки и агропромышленный комплекс на рубеже веков, 2015. – Т. 9. – С. 142–146.
- Ямбуров М. С., Горошкевич С. Н.** «Ведьмины метлы» кедрового сибирского как спонтанные соматические мутации: встречаемость, свойства и возможности использования в селекционных программах // Хвойные бореальной зоны, 2007. – Т. XXIV, № 2-3. – С. 317–324.
- Ямбуров М. С., Горошкевич С. Н., Третьякова И. Н., Хихлова О. В., Лукина А. В.** «Ведьмины метлы» мутационного типа как перспективный источник для получения новых декоративных форм хвойных растений // Научно-практический журнал «Вестник ИРГСХА», 2011. – Т. 44. – С. 153–160.
- Buckland D. C., Kuijt J.** Unexplained brooming of Douglas-fir and other conifers in British Columbia and Alberta // For Sci, 1957. – Vol. 3. – P. 236–242.
- Duffield J., Wheat J.** Dwarf seedlings from broomed douglas-fir // Silvae Genet, 1963. – Vol. 12. – P. 129–133.
- Farjon A.** Handbook of the World's Conifers. – Leiden: Brill Academic Publishers, Leiden, 2010. – 1150 p. Fordham A. J. Dwarf conifers from witches'-brooms // Arnoldia, 1967. – Vol. 24. – P. 29–50.
- Hoshi A., Oshima K., Kakizawa S., Ishii Y., Ozeki J., Hashimoto M., Komatsua K., Kagiwadab S., Yamajia Y., Namba S.** A unique virulence factor for proliferation and dwarfism in plants identified from a phytopathogenic bacterium // Proc Natl Acad Sci USA, 2009. – Vol. 106. – P. 6416–6421. DOI: 10.1073/pnas.0813038106.
- Scarpari L. M., Meinhardt L. W., Mazzafera P., Pomella A. W., Schiavinato M. A., Cascardo J. C., Pereira G. A.** Biochemical changes during the development of witches' broom: the most important disease of cocoa in Brazil caused by *Crinipellis pernicioso* // J Exp Bot, 2005. – Vol. 56, № 413. – P. 865–877. DOI: 10.1093/jxb/eri079.
- Seo J. K., Kim M. K., Kwak H. R., Kim J. S., Choi H. S.** Complete genome sequence of longan witches' broom-associated virus, a novel member of the family Potyviridae // Arch Virol, 2017. – Vol. 162. – P. 2885–2889. DOI: 10.1007/s00705-017-3405-2.
- Sugio A., MacLean A. M., Kingdom H. N., Grieve V. M., Manimekalai R., Hogenhout S. A.** Diverse targets of phytoplasma effectors: from plant development to defense against insects // Annu Rev Phytopathol, 2011. – Vol. 49. – P. 175–195. DOI: 10.1146/annurev-phyto-072910-095323.
- Vrgoc P.** Witches' broom of Aleppo pine (*Pinus halepensis* Mill.) and its use for new ornamentals // XX International Eucarpia Symposium, Section Ornamentals, Strategies for New Ornamentals – Part II (3 July, 2001., Melle, Ghent (Belgium)). – Acta Horticulturae, 2002. – P. 199–205.
- 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. – Vol. 29. – P. 1079–1090. DOI: 10.1007/s00468-015-1187-2.
- Zhuk E., Vasilyeva G., Goroshkevich S.** Mutational witches' broom impact on the growth of the parent branch in several Pinaceae species // Dendrobiology, 2020. – Vol. 83. – P. 52–59. DOI: 10.12657/denbio.083.005.