

# Лекция 6

«Ведьмины мётлы»

По предлагаемой Р. Блохом (Bloch, 1965) терминологии "ведьмины метлы" (ВМ) представляют собой тип органоидного галла с аномальным ветвлением или с образованием скопления ветвей вследствие развития быстро созревающих многочисленных почек. По этой же терминологии "ведьмины метлы" должны быть отнесены к тератомам (монстроидам) типа прозоплазматических галлов, определяемым как аномальные по форме, числу и положению органы. Д.С. Бойс (Boyce, 1961) считает "ведьмины метлы" общим для древесных растений заболеванием. В ряде работ (Ванин, 1955; Носков, Негруцкий, 1956; Buckland, Kuijt, 1957; Boyce, 1961; Waxman, 1975) представлены большие списки видов, у представителей которых были встречены эти тератомы. Данные литературы и наши наблюдения позволяют предполагать, что "ведьмины метлы" при определенных обстоятельствах могут возникать у любого древесного растения. Известны эти образования у однолетних и многолетних трав (Зотова, Ковалевский, 1970; Гените, Станюлис, 1975). Подобные ВМ тератомы образуются в корневой системе и называются "волосистостью корней" (Boyce, 1961; Grant et al, 1942).

В литературе, посвященной ВМ, широко обсуждается вопрос о причинах их возникновения. Анализируя многочисленные сведения, легко прийти к выводу, что "ведьмины метлы" представляют собой одну из распространенных неспецифических реакций на разнообразные денормализующие внешние и внутренние воздействия. Известно, например, что эти тератомы возникают при заражении древесных растений карликовой омелью, паразитическими или эпифитными грибами, при воздействии разных вирусов, микоплазменных организмов, насекомых, клещей, при механических повреждениях.



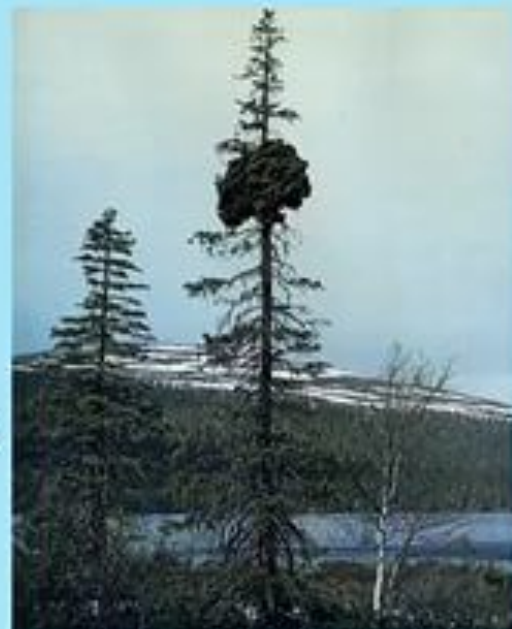








«Ведьмины  
мётль»  
бывают  
разнообразной  
формы,  
и почти на всех  
породах деревьев.

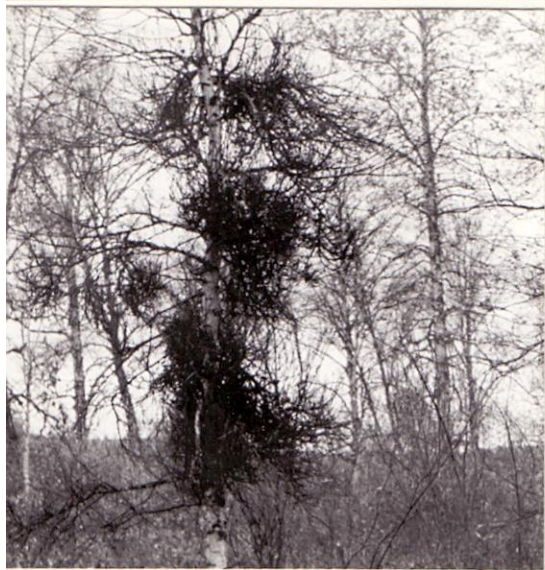
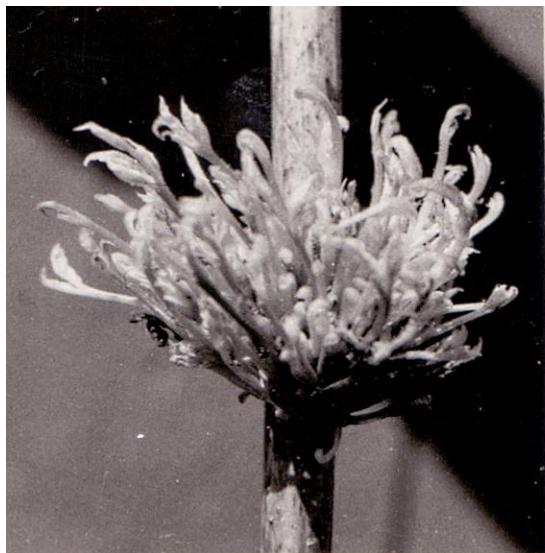


"Ведьмины метлы" – одно из часто возникающих аномальных изменений стебля при воздействии химических мутагенов и рентгеновского облучения (Туровцев, 1975), при избытке или недостатке микроэлементов в почве (Зотова, Ковалевский, 1970). Мы наблюдали массовое образование "ведьминых метел" на малине обыкновенной (*Rubus idaeus*) при химическом уходе за лесом с применением гербицида нитосорг.

В некоторых случаях причины образования "ведьминых метел" неизвестны. Полевые и лабораторные исследования образцов "ведьминых метел" псевдотсуги (*Pseudotsuga menziesii*), предпринятые для выявления возбудителей, не привели к положительным результатам (Buckland, Kuijt, 1957), но дали основание для предположений, что причиной возникновения тератом является соматическая мутация в клетках апикальных меристем побегов. Анализ семенного потомства "ведьминых метел" привел исследователей к убеждению о генетической природе некоторых типов "ведьминых метел" (Liese, 1933; Hintikka, 1933; Tubeuf, 1933; Носков, Негруцкий, 1956).

Убедительные доказательства наследуемости признаков "ведьминой метлы" приведены в работах С. Вэксман (Waxman, 1969, 1975). Она установила, что на "метлах" хвойных растений могут закладываться только женские стробилы, что исключает самоопыление в пределах "ведьминой метлы". Всхожесть гибридных семян оказалась высокой. Анализ первого гибридного потомства (свободное опыление) показал, что признаки "метлы" контролируются одним доминантным геном.





Весьма интересны сравнительно недавние сведения о ВМ, представленные в диссертации М.С. Ямбурова (2010), посвященной селекции ВМ нескольких видов из семейства Pinaceae (пихта сибирская, ель Глена, ель сибирская, лиственница курильская, лиственница сибирская, сосна обыкновенная, сосна кедровая сибирская).

Главный акцент в работе сделан на изучении семенного и вегетативного потомства ВМ кедра сибирского (*Pinus sibirica*), что связано с высокой селекционной ценностью данного вида, и о чём мы поговорим позже.

В своей работе автор приводит сравнение паразитарных и мутантных мётел. Установлено, что паразитарные ВМ – результат инвазии растения патогенными организмами. В роли патогенов могут выступать грибы, микоплазмы и вирусы. Паразитарные ВМ характеризуются очаговым распространением, болезненным видом, преждевременной гибелью хвои, угнетением репродуктивной функции и общей тенденцией к отмиранию. Яркий пример – поражение *Abies sibirica* ржавчинным грибом *Melampsorella caryophyllacerum* G. Schrot (Алексеев, 1999).

Причина возникновения ВМ второго типа – мутационные изменения в верхушечной меристеме побегов, приводящие к формированию обильно ветвящегося фрагмента кроны дерева. ВМ мутационного типа отличаются от паразитарных спорадическим распространением, нормальной жизнеспособностью и фертильностью. В них не удаётся обнаружить каких-либо патогенов или следов их жизнедеятельности.

Установлено, что у **паразитарных ВМ** за 5 лет из боковой почки на побеге II порядка ветвления формируется система ветвей, состоящая из пяти порядков, в нормальной кроне формируется только три порядка. На побегах всех порядков ветвления ВМ-П («ведьмина метла» паразитарная) закладывается больше почек регулярного ветвления, а также пазушных почек, значительная часть которых в следующем году прорастает. Боковые побеги паразитарной метлы растут вертикально (ортотропно), в нормальной кроне – горизонтально (плагиотропно). В общей сложности 5-летние ветви ВМ-П содержат  $4212 \pm 251,5$  осей (побеги + почки), при этом 62,1% всей системы ветвления образовано вторичными побегами, развивающимися из пазушных почек. Система ветвления НК-П почти полностью является первичной, т.е. образована почками регулярного ветвления и содержит гораздо меньшее число осей –  $84 \pm 6$ . Хвоя ВМ-П бледная и вздутая, живёт только один вегетационный сезон и осенью опадает. На поперечных срезах хвои наблюдаются нарушения мезоструктуры – увеличена доля мезофилла, уменьшены и деформированы смоляные каналы. Содержание фотосинтетических пигментов (хлорофиллов А, Б, и каротиноидов) в хвое ВМ-П составляет 11-13% от нормы.

**Мутационная «ведьмина метла».** 5-летние ветви ВМ-М («ведьмина метла» мутантная) имеют 5 порядков ветвления, а у НК-М только 3. Побеги ВМ-М не отличаются от побегов нормальной кроны по длине, но закладывают больше в 1,5-2 раза почек регулярного ветвления. Для побегов НК-М характерен плагиотропный характер роста. Побеги III и частично IV порядков ветвления ВМ-М растут почти ортотропно, а побеги младших порядков (V,VI,VII)

В общей сложности 5-летние ветви ВМ-М содержат  $418 \pm 27,2$  осей. Большая часть побегов (93%) образуется за счёт повышенного заложения боковых почек регулярного ветвления. НК-М формирует систему из  $78 \pm 4,3$  осей, также образованную за счёт регулярного ветвления. Вторичные побеги, образованные из пазушных почек, у ВМ-М и НК-М почти не вносят вклада в общую систему ветвления, т.к. для них характерен слабый рост и почти полное отсутствие собственного ветвления. Анатомическое исследование хвои ВМ-М не выявило нарушений мезоструктуры, также не обнаружено достоверных отличий между ВМ-М и НК-М по диаметру клеток мезофилла и диаметру смоляных каналов. Однако в хвое разного возраста ВМ-М обнаружено повышенное содержание хлорофиллов А и Б на 16-40%, по сравнению с НК-М.

**Возникновение и общие закономерности роста «ведьминых мётел» в кроне дерева.** Изучение спилов древесины 15-ти ВМ разных видов хвойных, выявило существенные различия в возрасте между участком материнского дерева, где ВМ образовалась и основанием самой ВМ. Исследованные ВМ были разного возраста – от 8 до 125 лет. Установлено, что все ВМ сформировались из меристем, которые долгое время находились в состоянии покоя. Меристемы, обладающие пролиферативной способностью, но находящиеся в состоянии длительного покоя, имеются в латентных почках. Покой почек, продолжавшийся до момента, когда возникала ВМ, мог длиться от 3 лет до нескольких десятков лет.

Специализированными органами, имеющими покоящуюся меристему у исследованных в работе видов хвойных, являются латентные почки. У *Pinus sibirica* и *P. sylvestris* латентные почки закладываются почти на каждом годичном побеге, в верхней части между зоной брахибластов и боковыми почками. Заложение латентных почек у родов *Abies* и *Picea* происходит в основании хвои. Биологической функцией покоящихся меристем является восстановление способности ветви нарастать в длину при повреждении апекса. Образование ВМ из меристем находящихся в состоянии покоя говорит о том, что такие участки меристем обладают повышенной мутабельностью, по сравнению с обычными меристемами апексов. Возможно, повышенная мутабельность связана с физиологическим состоянием покоящейся меристемы. Известно, что такие меристемы менее обводнённые и имеют повышенную концентрацию различных ингибиторов роста.

**Встречаемость мутационных «ведьминых мётел» in situ у *Pinus sibirica* и *Pinus sylvestris*.** Мутационные ВМ возникают почти у всех древесных растений, но в природных условиях они встречаются крайне редко. Наиболее исследованными на предмет встречаемости ВМ являются ленточные боры Казахстана, по некоторым данным там до 5% деревьев *Pinus sylvestris* имеют ВМ (Шульга, 1972). Возрастающее загрязнение атмосферного воздуха промышленными и автомобильными газами, увеличивает встречаемость ВМ у некоторых лиственных деревьев (Щербинина, 2002).

ВМ у *Pinus sibirica* встречаются настолько редко, что их специальный поиск практически не имеет смысла. Они обнаруживаются исключительно случайно при маршрутном обследовании насаждений или каких-либо работах,

Изучение встречаемости ВМ в Нижне-Сеченовском кедровнике выявило встречаемость ВМ, в среднем, 1 шт. на 20 га или на 5 тыс. деревьев.

Исследование встречаемости ВМ у *Pinus sylvestris* в лесном массиве вблизи автодороги с интенсивным движением автотранспорта выявило, что на 25 га встречается 16 ВМ (или 1 ВМ на 900 деревьев), что в 8 раз выше фоновой встречаемости – 2 ВМ на 25 га (или 1 ВМ на 7 200 деревьев). Распределение ВМ на пробных площадях было не равномерным – 70% ВМ было обнаружено в пределах 200 м зоны от автодороги.

Увеличение встречаемости ВМ в 8 раз вблизи автодороги указывает на способность выхлопных газов вызывать мутации у *Pinus sylvestris*. Выхлопные газы автотранспорта обладают фитотоксичностью и обладают генетической активностью (Инге-Вечтомов, 1998).

**Структура женских шишек и семенная продуктивность «ведьминых мётел» *Picea obovata*, *Pinus sylvestris* и *Pinus sibirica*.** Способность мутационных ВМ к «плодоношению» в природных условиях является ценным для селекции свойством, и одним из характерных признаков, отличающих их от паразитарных ВМ. С.Н. Ямбуров сравнивал женские шишки ВМ, собранных *in situ* у трёх видов хвойных: *Picea obovata*, *Pinus sylvestris* и *Pinus sibirica*. Шишки ВМ сравнивались с шишками с нормальной части кроны тех же деревьев. *Picea obovata*. Шишки достоверно не отличаются по длине, диаметру и количеству чешуй в стерильных зонах. В фертильной зоне шишек ВМ-18 количество чешуй меньше на 13,3%, чем у НК-18. Потенциальная семенная продуктивность как и реальная нормальных шишек несколько меньше, чем на ВМ. Вес 1000 семян меньше чем в Нормальной кроне.

**Pinus sibirica.** Шишки ВМ оказались несколько мельче, чем в нормальной кроне тех же деревьев. Число чешуй фертильной зоны ВМ меньше НК на 32%. Семенная продуктивность шишек ВМ меньше, чем в нормальной части кроны почти в 2 раза.

Можно отметить, что общим для ВМ является сниженная потенциальная и реальная семенная продуктивность, меньший размер семян и их качество по сравнению с нормальной частью кроны во всех вариантах и для всех изучавшихся видов.

**Мужское «цветение» и качество пыльцы «ведьминой метлы» у *Pinus sylvestris*.** Мутационные ВМ с женским «цветением» встречаются чаще, чем с мужским. В связи с этим мужская репродуктивная сфера ВМ остаётся совершенно не изученной. Исследование структуры побегов мужской сексуализации у *Pinus sylvestris* выявило, что побеги имеют другое соотношение генеративной и вегетативной зон, по сравнению с побегами из нормальной части кроны. ВМ генеративная зона составляет половину, а иногда две трети побега. Однако, благодаря усиленному заложению почек регулярного ветвления 8-летняя ветвь ВМ успевает образовать почти в 3 раза больше микростробилов, чем в нормальной части кроны.

По показателям длины и высоты тела зерна и воздушного мешка пыльцы достоверных отличий между вариантами не обнаружено. Однако в пыльце ВМ пыльцевые зёрна имеют больше морфологических отклонений (деградированная пыльца и пыльца с 1 или без воздушных мешков). По содержанию крахмала различия незначительны

Исследование пыления у *Pinus sylvestris* показало, что ВМ способны

**Рост и «плодоношение» вегетативного потомства «ведьминых метел» *Pinus sibirica ex situ*.** Вегетативное размножение позволяет полностью сохранить морфологические признаки, характерные для материнских ВМ.

**Фенология роста побегов и хвои привоев.** Фенологические наблюдения показали, что для всех привоев характерно отсутствие различий между ВМ и НК в сроках наступления и окончания основных фенологических фаз.

**Особенности роста привойного материала с «ведьминой метлы» и нормальной части кроны, выращенных на едином подвое.** Для сравнения роста ВМ и НК был проведён эксперимент – на 25 подвоях было привито по паре ВМ и НК. Исследование привоев в 12 летнем возрасте показало наличие более сложной структуры ветвления у привоев ВМ, по сравнению с НК. Высота 12 летних привоев ВМ значительно меньше, у подвоев из НК. Несмотря на то, что привои ВМ имеют на 25% меньшую высоту, они существенно (в 4 раза) превосходят НК по диаметру кроны (диаметр кроны привоев ВМ около 1,5 м, а НК-22 – всего 0,4. Общее число осей (побеги + почки) привоев В в 7,6 раза больше, чем у НК. В среднем за 12 лет привои ВМ образует систему из  $3774 \pm 226,4$  осей, имеющую 5 порядка ветвления, а у привоев НК, за такой же период времени, при росте на том же подвое, образуется система, имеющая только 3 порядка ветвления и содержащая  $497 \pm 18,1$  осей. Привои ВМ в среднем, за 12 лет, закладывают  $55 \pm 2,4$  женских шишек, из них нормально опыляется и созревает 84%, а у НК, за аналогичный период, образовывалось не более 3 шишек.



**Апикальное доминирование, рост и ветвление привойного материала с «ведьминой метлы» и нормальной части кроны.** Сравнение морфологических признаков главного и бокового побегов, образовавшихся из одной мутовки у двух клонов (ВМ и НК одного дерева) показало, что у НК сильнее угнетается рост боковых побегов в длину. Так, побеги II порядка ветвления имеют только 13,5% от длины побегов I порядка ветвления, а побеги III порядка около 30% от длины II порядка. Радиальный рост побегов и общее число закладываемых органов на побегах ВМ угнетается в меньшей степени – на 40 и 20% (радиальный рост), и на 35 и 50% (число органов).

Угнетение роста боковых побегов у ВМ меньше, чем у НК. При переходе от старшего порядка ветвления к младшему рост побегов ВМ в длину уменьшается примерно в два раза, а диаметр и общее число закладываемых на побеге органов в 1,5-2 раза.

**Рост и ветвление привоев «ведьминых мётел»: различия между клонами.** Каждая ВМ имеет уникальный габитус, который формируется в зависимости от числа закладываемых боковых почек на побегах и роста самих побегов. Эти признаки наследуются от материнской ВМ и определяют форму и «плотность» вегетативного потомства, а это в свою очередь влияет на декоративность клонов. Не менее важными декоративными признаками являются охвоённость побегов, а также раннее и обильное семеношение привоев.

Исследование 5-летних привоев 7 клонов ВМ выявило, что побеги всех клонов имеют два прироста – весенний и летний. Весенние побеги обеспечивают рост привоев в высоту, они слабо ветвятся (в среднем на них образуется только 30-40% от всех боковых почек), но обеспечивают питание и семеношение – на них располагается 93-95% всех брахибластов с хвоей и все шишки. Летние побеги обеспечивают усиленное ветвление ВМ – на них образуется 60-70% всех боковых почек.

Число закладываемых на побегах почек, у всех клонов уменьшается с увеличением порядка ветвления, кроме того, как и длина побегов, сильно отличается у разных клонов, но в отличие от длины побегов, разные клоны могут превосходить один другого на одном порядке ветвления и уступать на другом.

Реальная семенная продуктивность шишек ВМ в обоих парах на треть ниже, чем у шишек НК.

Вскрытие семян показало, что у НК больше семян, полностью заполненных эндоспермом – в первой из сравниваемых пар в 2 раза, а во второй почти в 3 раза.

**Семеношение вегетативного потомства «ведьминых метел».** Для многих привоев ВМ характерна ранняя репродуктивная активность. Исследование семеношения привоев ВМ показало, что общая (за 5 лет) урожайность и продуктивность изучаемых клонов сильно различается. Самый лучший по урожайности клон превосходит самые худшие в 11-12 раз. Очевидно, что это обстоятельство оставляет широкое поле деятельности для селекционеров – есть основание надеяться на резкое повышение урожайности.

Таким образом, изучение «плодоношения» привоев ВМ *ex situ* показало, что вегетативное потомство разных клонов ВМ *Pinus sibirica* существенно отличается по морфологии шишек и по качеству семян. Уже сейчас можно выделить клоны, перспективные для дальнейшей селекции, направленной на увеличение и улучшение «плодоношения», при чём выбирать ценные для селекции клоны можно как по 1-2 важным признакам, так и по совокупности многих.

Особый интерес и перспективность представляет собой анализ семенного потомства «ведьминых мётел». М.С. Ямбуров провел такие исследования на ВМ сосны сибирской.

**Семенное потомство «ведьминых мётел» *Pinus sibirica ex situ*.** Изучение характера наследования признаков материнской ВМ в семенном потомстве важно для понимания мутационной природы явления, кроме того, семенное потомство ВМ представляет интерес для использования в селекционных программах по получению высоко декоративных карликовых форм хвойных, которые широко используются в озеленительных целях.

Ранее семенное потомство ВМ изучалось рядом авторов у разных видов хвойных: *Larix laricina*, *L. decidua*, *Picea abies*, *P. obovata*, *Pinus banksiana*, *P. densiflora*, *P. mugo*, *P. resinosa*, *P. rigida*, *P. strobus*, *P. sylvestris*, *P. virginiana*, и др. (Fordham, 1967; Johnson et al., 1968; Liese 1933; Tubeuf 1905a, 1905b, 1933; Waxman 1969, 1975, 1987 и др.).

Далее излагаются результаты исследования особенностей роста, и структуры побегов семенного потомства ВМ *Pinus sibirica*. Исследование проводилось на 5 парах семей полусибсов от свободного опыления. Каждая пара включала в себя: 1) потомство «ведьминой метлы» (далее ПВМ); 2) потомство нормальной кроны (далее ПНК). Отдельно, на примере одной семьи сеянцев, проводится анализ роста сеянцев в 4-летнем возрасте.

### **Семенное потомство нормальной кроны: различия между семьями.**

При сравнении 5 семей ПНК между собой по большинству значимых признаков обнаружена тесная прямая достоверная зависимость от теплообеспеченности вегетационного периода в месте произрастания маточников. Различия между семьями по интенсивности ветвления выражены слабо.

**Различия между потомством нормальной кроны и потомством «ведьминой метлы». Двухлетние сеянцы.** По общему числу почек на побеге второго года жизни ПВМ в 4 парах из 5 превосходило ПНК. Почки были разделены по размеру на 2 типа: более крупные почки возобновления и относительно мелкие латентные почки. Оказалось, что превосходство ПВМ над ПНК складывалось исключительно за счет крупных, полноценных почек.

**Четырёхлетние сеянцы.** В 4-летнем возрасте было проведено повторное обследование одной из пар. По всем основным показателям роста ПВМ достоверно уступает ПНК, но по интенсивности ветвления значительно превосходит ПНК, например, по общему числу осей I и II порядка (побеги + почки) – в 1,7 раза. Системы ветвления в ПВМ значительно сложнее: в ПНК оси II порядка практически отсутствуют, а в ПВМ составляют более 5% от

В ПНК почти четверть сеянцев вообще не ветвятся, половина – имеют от 1 до 3 дополнительных осей. В ПВМ доля сеянцев без ветвления составляет 13%, с 1-3 осями – 40%, а с 7 и более – 21%. Перечисленные отличия показывают, что ПВМ не просто более изменчиво, чем ПНК, но и состоит из двух качественно разных групп сеянцев: первая группа похожа на ПНК (рис. слева), а вторая характеризуется замедленным ростом и интенсивным ветвлением (рис. справа).



**Семенное потомство «ведьминой метлы»: выпад сеянцев.** Начиная с первого года жизни, в потомстве ВМ наблюдался частичный выпад сеянцев. Трёхлетние наблюдения показали, что выпад сеянцев с нормальным габитусом был единичным и не был больше 2-3% в год. Мутантные сеянцы погибали в бóльшем количестве – от 10 до 18 % в год. Причиной выпادا примерно третьей части погибших сеянцев было снежное шютте (возбудитель – *Phacidium infestans* Karst.) и загнивание корней непонятной этиологии. Исследование сеянцев ВМ *ex situ* у *Pinus sibirica* показало, что семенное потомство состоит из двух групп: 1) – обычные растения и 2) – короткохвойные, с замедленным ростом и интенсивным ветвлением. Соотношение тех и других близко к 1:1, что совпадает с литературными данными по другим видам хвойных (Fordham, 1967; Johnson et al., 1968; Waxman 1975; Brown et al., 1994 и др.). Это ещё раз подтверждает гипотезу о мутационном происхождении ВМ и позволяет предположить, что ВМ производит женские гаметы двух типов: нормальные и с доминантной мутацией одного из генов.

На практике добиться 50% выхода мутантных сеянцев не удастся. Связано это с повышенной гибелью унаследовавших мутацию сеянцев. Они сильнее повреждаются снежным шютте и имеют хуже развитую корневую систему. Поражению карликов могут способствовать два фактора: 1) повышенная густота кроны сеянцев может облегчать поражение новой хвои; 2) из-за замедленного роста крона сеянца на несколько лет оказывается расположенной в самом нижнем 10 сантиметровом слое снега, где условия для развития гриба наиболее благоприятны.

Слабо развитая корневая система, по-видимому, является характерной чертой мутантных сеянцев, так как была отмечена и другими исследователями (Buckland, Kuijt, 1957; Liese, 1933). Это может быть причиной дополнительно ухудшающей рост. Мутантные сеянцы обладают рядом признаков очень ценных для выведения декоративных сортов *Pinus sibirica*: медленный рост, карликовость, обильное ветвление и короткохвойность. Поскольку смертность мутантных сеянцев выше, то селекционный процесс в первую очередь нужно направить на отбор наиболее жизнеспособных сеянцев с максимально декоративными качествами.

### **Выводы из автореферата кандидатской диссертации М.С. Ямбурова.**

1. «Ведьмины мётлы» разного происхождения (мутационная и паразитарная) у *Abies sibirica* отличаются по жизнеспособности и характеру роста. Система ветвления мутационной «ведьминой метлы» формируется увеличенным заложением почек регулярного ветвления, а паразитарной – большим числом закладывающихся латентных почек, значительная часть которых в дальнейшем пролиферируют.

2. Мутационные «ведьмины мётлы» обладают нормальной жизнеспособностью и высокой продолжительностью жизни в кроне дерева, многие регулярно «плодоносят», а некоторые способны образовывать микростробилы и фертильную пыльцу.

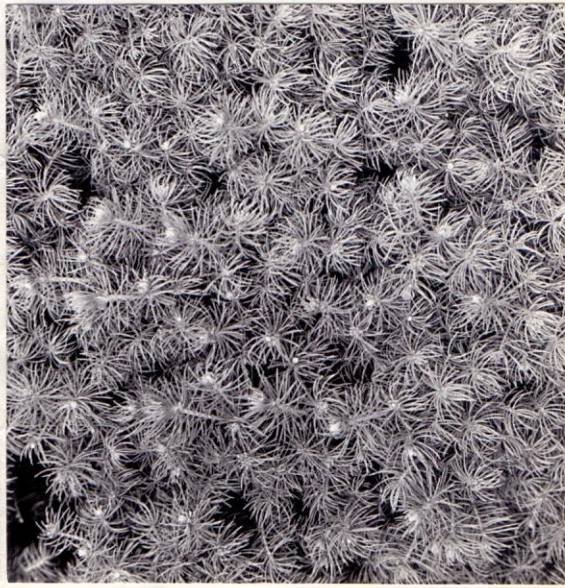
3. Исследование спилов 15 «ведьминых мётел» разных видов семейства *Pinaceae* показало, что все «ведьмины мётлы» образовались из латентных почек, которые некоторое время (иногда несколько десятков лет) находились в состоянии покоя.

4. «Ведьмина метла» в кроне дерева представляет собой локальную систему ветвления с нарушенным апикальным контролем роста побегов, что позволяет ей образовывать большое число апексов и активно оттягивать значительную часть питательных веществ от материнского растения.
5. В сосняке, прилегающем к автодороге с интенсивным движением транспорта, «ведьмины мётлы» встречаются значительно чаще, чем в фоновых насаждениях того же типа леса.
6. В вегетативном потомстве «ведьминых мётел» сохраняются все признаки материнской «ведьминой метлы». Клоны разных «ведьминых мётел» отличаются по количеству закладываемых на весенних и летних побегах боковых почек и по степени апикального контроля роста боковых побегов, что образует у каждого клона уникальный габитус.
7. При свободном опылении шишек «ведьминой метлы» пыльцой нормальных деревьев половина сеянцев в семенном потомстве имеет признаки материнской «ведьминой метлы». Сеянцы, унаследовавшие мутацию, не только обильно ветвятся, но и имеют более выраженные признаки, чем у материнской «ведьминой метлы» – замедленный рост и более короткую хвою.
8. Все исследованные «ведьмины мётлы» *Pinus sibirica* имеют сниженную (по сравнению с нормальной кроной) потенциальную и реальную семенную продуктивность, меньший размер семян и их качество. Однако разные клоны существенно отличаются по этим показателям, что позволяет продолжать поиск наиболее и обильно «плодоносящих» клонов для селекционной работы.



По внешним морфологическим признакам "ведьмины метлы" паразитарного происхождения и непаразитарные существенно различаются (Grant et al., 1942; Rhoads, 1945; Носков, Негруцкий, 1956; Bucland, Kuijt, 1957; Waxman, 1975). "Метлы" паразитарного происхождения по сравнению с мутантными более рыхлые, они состоят обычно из вертикально ориентированных недолговечных побегов с короткими хлорозными листьями, репродуктивные органы не образуются. Непаразитарные или мутантные "метлы" выделяются в кронах деревьев компактным расположением коротких побегов и темно-зеленым цветом листьев. Они обычно долговечны и иногда образуют семена. Мутантные метлы размножаются прививками, привои сохраняют характерную для "метел" шарообразную компактную крону. Исследованиями С. Вэксман (Waxman, 1975) установлено, что прививки "ведьминых метел" известны с 1894 года и что с помощью этого приема выведены многие карликовые декоративные древесные растения.

Укороченные побеги и характер ветвления карликовых декоративных форм ели европейской (*Picea abies*) и ели канадской (*P. glauca*) в Главном ботаническом саду АН СССР дают основание предполагать, что и эти, и подобные им формы других видов древесных растений были получены размножением и окультуриванием "ведьминых метел".



В большинстве публикаций, касающихся строения "ведьминых метел", отмечено, что они развиваются вследствие интенсивного ветвления или как результат пролиферации многочисленных придаточных почек (Stewart, 1917; Ванин, 1955; Boyce, 1961; Bloch, 1965; Полякова, 1977; Tinnin, Knutson, 1985), например у малины. Однако, формирование этих тератом не всегда связано с увеличением числа почек, а следовательно и побегов. Так, установлено, что у лжетсуги укорочение междоузлий и хвои в большей степени определяет форму "метел", чем интенсивное ветвление (Buckland, Kuijt, 1957).

Анализ растений, выращенных из семян, сформировавшихся на побегах "ведьминой метлы" сосны обыкновенной (Носков, Негруцкий, 1956), показал, что по числу побегов мутовки "метел" и мутовки одновозрастных нормальных растений достоверно не различаются, но прирост в высоту и длина боковых побегов у "метел" в три раза меньше, чем у контрольных растений. Очевидно, интенсивность ветвления при образовании "ведьминых метел" или видоспецифична, или зависит от фактора, стимулирующего их образование.

Упомянутые в данном разделе авторы статей едины во мнении, что одна из наиболее существенных черт строения "ведьминых метел" состоит в отсутствии лидирующих побегов. По данным Д.К. Букланда и Д.Кьюйта (1957) на лжетсуге у "метел" хорошо развиты терминальные почки. По нашим наблюдениям у "ведьминых метел" на ели европейской, сосне обыкновенной, березе пушистой, пихте сибирской, сосне пицундской (*Pinus pityusa*) терминальные почки закладываются, но обычно не дают прироста побегов.

Не образует побегов и большая часть боковых почек. При реактивации верхушечного роста вместо лидирующего побега с мутовкой боковых, возникают два-три, редко – четыре одинаковых по скорости роста коротких побега. У паразитарных "метел", например, на пихте сибирской, побеги могут быть лишь незначительно укороченными или по длине почти равными среднему приросту боковых ветвей. До вольно длинные побеги возникают у некоторых типов "метел" на березе пушистой. Вместе с тем, у паразитарных метел бывают и очень короткие побеги, формирующие компактную крону.

Таким образом, укорочение побегов при формировании "ведьминых метел" – явление частое, но не обязательное. Обязательным признаком всех типов "метел" является только отсутствие лидирующих побегов.

Наблюдения в природе и анализ данных литературы привели нас к убеждению, что понятие "ведьмина метла", также как и понятие "ямчатость стебля", отражают лишь направление структурных изменений, но не характер заболевания или генотипического изменения. Объединяемые общими или часто встречающимися морфологическими признаками "ведьмины метлы" по существу могут быть совершенно разными в этиологическом и симптоматическом отношении.

Помимо рассмотренных паразитарных (кстати, весьма видоспецифичных) и непаразитарных "метел", встречаются тератомы, развивающиеся по типу "ведьминой метлы", но в значительной мере утратившие признаки стебля.

Примером могут служить своеобразные аномальные образования туевика долотовидного (*Thujaopsis dolabrata*), вызываемые грибом *Saeoma deformans* (Berk. et Br.), описанные Т. Гама (Hama, 1982). Развитие гриба стимулирует образование на побегах ниже места прикрепления хвои мелких придаточных почек, пролиферация которых приводит к возникновению выростов стебля, напоминающих гвоздь со шляпкой. В "шляпке" созревают споры. После спороношения на первоначально возникшем выросте из таких же придаточных почек вырастают новые аномальные побеги в виде "гвоздей" со "шляпками". Таким же путем формируются выросты третьего и последующих порядков – т.е. развивается образование подобное "ведьминой метле".

В рассмотренных примерах наибольший интерес, с нашей точки зрения, представляет не различие разных по происхождению "ведьминых метел", так как здесь мы встречаемся с внешними проявлениями разнообразных заболеваний, а постоянно встречаемое удивительное сходство. Все "ведьмины метлы", независимо от вида растения-хозяина и характера денормализующего начала, проявляют общую тенденцию к бесконтрольному атипичному ветвлению и подавлению роста главной оси.

Единая направленность структурных изменений в ответ на разные воздействия, по-видимому, объясняется тем, что денормализующие агенты так или иначе нарушают систему, контролирующую построение видоспецифичной дифференцированной структуры стебля.

Токсины патогенных организмов, прочие токсические вещества, поступающие из внешней среды, метаболиты мутантных клеток по разным каналам воздействуют на регуляцию ростовых процессов, в первую очередь нарушая апикальное доминирование. В результате этого нарушения главная ось теряется, подавляется рост растяжением, репрессируется часть боковых почек. При нормальном росте на ветвях из боковых почек возникает меньше побегов, чем на главном стебле. В «ведьминой метле» все ветви в этом отношении равноценны.

Несколько замечаний по терминологии. Очевидно, не всякую "метлу" можно назвать органоидным галлом, как это предлагается Р. Блохом (Bloch, 1965). Галлами, по часто встречаемым определениям (Bloch, 1965; Лесная энциклопедия, 1985), называют патологические новообразования на органах растений, формирующиеся в результате выделения токсинов разными видами возбудителей или механическими повреждениями. Такому пониманию галлов в значительной степени соответствуют "метлы" паразитарного происхождения. Например, образование "ведьминых метел" у пихты сибирской стимулирует *Melampsorella cerastii* (Mart.) Winter. Ткани метлы служат субстратом для гриба, на хвое образуются эцидии и созревают споры. Что же касается метел, возникающих в результате соматических мутаций, то понятие "галлы" к ним не применимо. Растения с такого рода "метлами", видимо, можно считать химерами, а "корнесобственные" метлы – карликовыми формами. В результате мы хотим еще раз подчеркнуть, что "ведьмины метлы" – не симптом конкретного заболевания, а широко распространенная структурная неспецифическая реакция.

С необыкновенно высокой частотой встречаемости “ведьминых метел” мы встретились в ленточных борах Алтая, о чем уже упоминали в главе, посвященной своеобразным наплывам на стволах и ветвях сосны обыкновенной. Частота возникновения “ведьминых метел” на обследованной нами территории была несколько ниже, чем наплывов, однако тоже необыкновенно велика и несопоставима со встречаемостью этих новообразований в других пройденных нами в течение многих лет сосновых древостоях. Существенно, с нашей точки зрения, и то, что в сосняках Европейской части России “ведьмины метлы” довольно часты в спелых и перестойных, особенно подверженных антропогенным воздействиям насаждениях, но практически не встречаются в молодых и средневозрастных. В ленточных борах мы встречали эти аномалии у сосны всех возрастных групп, включая подрост.

Сопоставляя наши наблюдения с многочисленными данными литературы, мы пришли к убеждению, что по внешним морфологическим признакам “ведьмины метлы” сосны обыкновенной в ленточных борах Алтая больше соответствуют мутантным новообразованиям, нежели паразитарным. Они характеризуются густой темно-зеленой хвоей, компактным сложением, долговечностью. Большинство “метел” имеют короткие междоузлия, лидирующие побеги отсутствуют. Растения, несущие такие новообразования представляют собой химеры, состоящие из дикого и мутантного фенотипов, при этом “метла” может быть представлена отдельной ветвью или составлять значительную часть кроны. Кроме того, в Патришском и Шадринском лесничествах Татарского лесного ин-

Кроме того, в Пограничном и Шадринском лесничествах Тополинского лесхоза мы встречали не химерные, а целиком мутантные деревья – так называемые "корнесобственные" "ведьмины метлы", выросшие, надо полагать, из семян "ведьминых метел", что также говорит о мутантной природе этих структурных аномалий.

Одновременно мы обратили внимание на то, что некоторые растения с "метлами" проявляют тенденцию к расхимериванию. "Метлы" в этих случаях теряют равноценность побегов, один из них становится лидирующим и "метла" теряет компактность, морфологически удлиняется, сохраняя при этом некоторые типичные для этой структурной аномалии признаки – густое охвоение и очень темный цвет хвои. Этими признаками характеризуются и некоторые "метлы" в кроне, и так называемые корнесобственные "ведьмины метлы". Однако, большинство "метел" устойчиво сохраняют свои признаки в течение десятилетий, столетия и более.

Допущение мутантного происхождения "метел" в ленточных борах Алтая не снимает вопроса об агенте, стимулирующем возникновение этого новообразования, ибо какой-то фактор должен служить причиной столь частого возникновения одинаковых соматических мутаций.

Одновременно мы обратили внимание на то, что некоторые растения с "метлами" проявляют тенденцию к расхимериванию. "Метлы" в этих случаях теряют равноценность побегов, один из них становится лидирующим и "метла" теряет компактность, морфологически удлиняется, сохраняя при этом некоторые типичные для этой структурной аномалии признаки – густое охвоение и очень темный цвет хвои.



Этими признаками характеризуются и некоторые "метлы" в кроне, и так называемые корнесобственные "ведьмины метлы". Однако, большинство "метел" устойчиво сохраняют свои признаки в течение десятилетий, столетия и более.

Допущение мутантного происхождения "метел" в ленточных борах Алтая не снимает вопроса об агенте, стимулирующем возникновение этого новообразования, ибо какой-то фактор должен служить причиной столь частого возникновения одинаковых соматических мутаций.

В конечном счёте мы приходим к выводу, что аномальный рост по типу "ведьминой метлы" наблюдается в тех случаях, когда денормализующие агенты неспецифически нарушают апикальное доминирование. Если это нарушение затрагивает апекс главной или боковых осей взрослого растения – возникает локальная "ведьмина метла", если оно происходит в апикальной меристеме зародыша – формируется карликовое растение или "корнесобственная" "ведьмина метла".

Наиболее характерной морфологической особенностью всех типов "ведьминых метел" является подавление роста главной оси, которая заменяется системой побегов, имеющих "лучистую" (по В.Н. Любименко, 1923), радиальную симметрию.

В заключение данной темы следует ещё раз обратить внимание на хозяйственную значимость этих структурных аномалий. Карликовые растения, полученные прививками «ведьминых мётел» на подвои тех же видов позволяют сформировать оригинальные культурные формы. Такие декоративные растения пользуются очень высоким спросом и очень дороги.

Некто Константин Коржавин поместил в интернете статью о ВМ. Привожу из неё выдержку. «Метлы, образовавшиеся из нарушенной почки, способны продолжить свою жизнь на чужих корнях. Для этого черенки метлы прививают на подготовленный подвой соответствующей породы. Черенки некоторых мётел привить крайне сложно, из-за этого стоимость экзота бывает довольно высока. Но есть и популярные имена, к примеру, "Мопс" - сорт сосны горной, полученный в Голландии из ведьминой метлы, известный уже 90 лет. Более того, за этот немалый период на "Мопсах" умудрились появиться крохотные дочерние метёлки, с годичным приростом побегов 2(!) см, распространяемые под именем "Мини-Мопс". С уверенностью можно признать, что "Мини-мопсы" - самые миниатюрные из существующих на планете сосен. Плюс бесчисленное количество сортов, полученных из черенков ведьминых мётел, лучшие из которых - вершина фантазии природы. Многие из экзотических сортов получены с сосны обыкновенной и ели обыкновенной - наших распространённых лесных пород».





















