"ВЕДЬМИНЫ МЕТЛЫ" КЕДРА СИБИРСКОГО КАК СПОНТАННЫЕ СОМАТИЧЕСКИЕ МУТАЦИИ: ВСТРЕЧАЕМОСТЬ, СВОЙСТВА И ВОЗМОЖНОСТИ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ В СЕЛЕКЦИОННЫХ ПРОГРАММАХ

М.С. Ямбуров, С.Н. Горошкевич

Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН
634021, Томск, пр. Академический, 10/3, т/ф (3822)492265
т/ф 491950 gorosh@imces.ru

Из соматических мутаций у хвойных наибольший интерес представляют так называемые ”ведьмины метлы“ (ВМ) – фрагменты кроны (локальные системы ветвления) с аномальным морфогенезом. Нами проведен всесторонний анализ роста и генеративного развития нескольких десятков «ВМ» кедра сибирского, а также их вегетативного и семенного потомства в сравнении с потомством нормальной части кроны тех же деревьев. При размножении прививкой характерные для «ВМ» свойства (специфические рост, морфогенез и плодоношение) полностью сохраняются. В семенном потомстве «ВМ» наблюдается расщепление сеянцев на 2 дискретных класса: (1) нормальные растения, (2) растения с замедленным ростом и интенсивным ветвлением. Соотношение тех и других - 1:1. При этом нормальная половина потомства «ВМ» ничем не отличается от потомства нормальной кроны того же дерева. Это неопровержимо доказывает, что «ВМ» представляют собой доминантную соматическую мутацию. Отдельные «ВМ» очень разнообразны во всех отношениях, что открывает широкие возможности для селекции. Некоторые клоны «ВМ» кедра сибирского отличаются ценными свойствами: высокой жизнеспособностью, замедленным ростом, скороплодностью, обильным плодоношением и нормальным качеством шишек. Для дальнейших наблюдений заложены клоновый архив и испытательные культуры, в которых сейчас испытываются десятки «ВМ». Разработана схема селекции привойных и подвойных сортов кедра сибирского с замедленным ростом, ранним и обильным плодоношением.

One of the most interesting somatic mutations in coniferous species are so-called "witches'-brooms" (WB) – the crown fragments (local branch systems) with abnormal morphogenesis. We analyzed the growth and the generative development of several tens of WB in Siberian stone pine, and also its vegetative and seed progeny in comparison with that of the normal crowns of the same trees. Characteristics of WB (special growth, morphogenesis and cone production) are remained completely at the grafts. The WB seed progenies were segregated on two discrete classes: (1) the normal plants, (2) the plants with slow growth and intensive branching, ratio of the classes numbers is 1:1. In this case, the normal progenies of WB (the class 1) were not differed from the progenies of the normal crowns of the same trees. This gives evidence that WB is the predominant somatic mutation. WBs has a variety of forms, this give the extensive possibilities for selection and breeding. Some WB clones of *Pinus sibirica* have the valuable characteristics: high viability, slow growth, early cone production, abundant cone production and normal quality of the cones. The clone archive and the test plantings were established for the further observations and tests of WBs. The breeding device was developed for the *Pinus sibirica* grafts and stocks growing slowly, early or produced abundant cone crop. The results open the way for use of WB in breeding programs for genetic improving of *Pinus sibirica* as a nut-bearing species.

В абсолютном большинстве случаев все признаки, характеризующие морфогенез и рост, подвержены постепенной (клинальной) изменчивости в пределах кроны. Это отражает количественный характер реакции генотипически идентичных элементов организма на неоднородность внутренней среды. Иногда, крайне редко, встречаются резкие, скачкообразные изменения признаков в пределах кроны, которые квалифицируются как соматические мутации. Со времен Ч.Дарвина (1941) это явление служит объектом пристального внимания исследователей. У хвойных наибольший интерес в этой связи представляют так называемые ”ведьмины метлы“ (далее «ВМ») – фрагменты кроны (локальные системы ветвления) с аномальным морфогенезом. Это явление встречается практически у всех лесных древесных растений, однако, вопрос о его природе до сих пор окончательно не решен. Классическая точка зрения, отраженная в учебниках по лесной фитопатологии (Ванин, 1955 и др.), состоит в том, что «ВМ» имеет патологическое происхождение и вызывается различными видами ржавчинных грибов. Заражение деревьев осуществляется базидиоспорами, внедряющимися в молодые побеги. Мицелий распространяется в камбиальной зоне и молодой древесине. Результатом жизнедеятельности гриба является аномальное разрастание тканей побега и изменение характера морфогенеза. Диагностика таких «ВМ» обычно не вызывает трудностей, особенно в осенний период, когда на листьях появляются ярко окрашенные эцидии гриба. Патогеном, вызывающим образование «ведьминой метлы», могут быть также и различные микроорганизмы. Например, в последнее время появилось несколько работ, которые связывают образование «ВМ» с очень трудно обнаруживаемой микоплазмой (Kim et al, 1990; Bos et al., 1990; Cha, Tattar, 1991 и др.). Общими чертами таких «ВМ» являются их явно болезненный вид, полное или почти полное угнетение репродуктивной функции (стерильность), недолговечность и очаговый характер распространения. На пораженном дереве, как правило, имеется не одна, а, по крайней мере, несколько (иногда десятки) «ВМ». При этом пораженные деревья располагаются в насаждении группами, как и при других эпифитотиях. Вместе с тем, исследователями давно замечено, что, кроме явно патологических встречаются и принципиально иные «ВМ» (Buckland, Kuijt,

1957 и др.). Они отличаются нормальной жизнеспособностью, высокой долговечностью, спорадическим распространением, и полным отсутствием каких-либо патогенов или следов их жизнедеятельности; поэтому, возможно, являются соматическими мутациями.

Мутации представляют собой структурные изменения генотипа и являются основой наследственной изменчивости. Поэтому они играют решающую роль в видообразовании и выведении сортов. Мутационным изменениям подвержены все гены, а фенотипические проявления мутаций чрезвычайно разнообразны (от полного отсутствия до летальности). Кедр сибирский как лесное дерево первой величины обычно переходит к плодоношению после очень длительного виргинильного периода, достигнув значительной (до 20 м) высоты. Поэтому наиболее актуальным является поиск и исследование наследственных уклонений, вызывающих резкое сокращение возраста и размера, при котором происходит переход к плодоношению. Главное затруднение при использовании спонтанного мутагенеза для выведения низкорослых или скороплодных сортов кедра сибирского – это почти полное отсутствие в естественных насаждениях генеративных (семенного происхождения) мутантов этого типа. Из-за слабого роста и низкой конкурентоспособности они элиминируются естественным отбором на ранних стадиях развития. Остается надеяться поэтому только на обнаружение соответствующих соматических мутаций, т.е. отдельных фрагментов кроны с устойчивыми изменениями генома в нужном направлении.

Очевидно, что наибольший интерес в этом плане представляют непатологические «ВМ». Будучи вегетативно размноженными, например, методом прививки на обычный подвой, они сохраняют свойственный им характер морфогенеза и роста (Хиров, 1973; Шульга, 1979). Как интактные непатологические «ВМ», так и их вегетативное потомство, иногда сохраняют способность к плодоношению, что возможно исследование их семенного потомства. Оно представляет наибольший интерес, т.к. позволят приблизиться к пониманию природы явления. Имеющиеся работы выполнены на примере сосны обыкновенной, у которой «ВМ» встречаются очень часто (по данным В.В.Шульги (1972), в Казахстане их имеют до 5% деревьев). Во всех работах отмечено явное расщепление потомства на нормальные и аномальные (низкорослые, обильно ветвящиеся) растения, что доказывает не патологическое, а мутационное происхождение феномена. Однако доля аномальных сеянцев, по данным разных исследователей, варьировала в довольно широких пределах: 100% (Самофал, 1940); 45% (Носков, Негруцкий, 1956); 30% (Хиров, 1973); 39% (Шульга, 1979). Это не позволяет дать однозначную генетическую интерпретацию обнаруженного явления. В научной литературе нет каких-либо результатов исследования непатологических «ВМ» у кедра сибирского. Более того, нет даже простого упоминания об их наличии в природе. По-видимому, это объясняется крайней редкостью образования «ВМ» у этого вида.

Нашей задачей было: 1) найти такие объекты; 2) исследовать их *in situ;* 3) получить их семенное и вегетативное потомство; 4) исследовать его в сравнении с потомством нормальной кроны тех же деревьев; 5) интерпретировать результаты и установить природу феномена; 6) разработать программу его использования при введении кедра сибирского в культуру.

"ВЕДЬМИНЫ МЕТЛЫ" В ПРИРОДЕ

«ВМ» у кедра сибирского встречаются настолько редко, что их специальный поиск практически не имеет смысла. Они обнаруживаются исключительно случайно при маршрутном обследовании насаждений или каких-либо работах, связанных с подъемом в крону. Прямые достоверные данные о встречаемости «ВМ» получены нами только для Нижне-Сеченовского припоселкового кедровника, расположенного в юго-восточной части Томской области. Число деревьев в нем составляет примерно 25 тыс. шт. (общая площадь 100 га, среднее число деревьев на 1 га – 250 шт.). За 12 лет работы нами и участниками шишкобойных бригад почти все эти деревья были "изнутри" или из кроны соседних деревьев осмотрены на наличие «ВМ». Найдено 5 «ВМ». Следовательно, их встречаемость составляет - 1 шт. на 20 га, или на 5 тыс. деревьев. Для других районов и насаждений абсолютных данных нет. Но, «ВМ» были встречены во всех без исключения районах, где нами проводились сколько-нибудь продолжительные маршрутные обследования (все подзоны тайги на Западно-Сибирской равнине, Алтай, Западный Саян, Хамар-Дабан, различные районы Хентей-Чикойского и Станового нагорий). Приблизительные оценки показывают, что на большей части ареала встречаемость «ВМ», примерно, такая же, как в Нижне-Сеченовском кедровнике.

Относительный учет встречаемости «ВМ» был проведен нами на высотном профиле в горах Западного Саяна вдоль 100-километрового участка автодороги Абаза – Ак-Довурак от п. Кубайка (800 м над уровнем моря) до Западно-Саянского перевала (2000 м над уровнем моря). Автомобиль двигался на невысокой скорости, а два учетчика внимательно осматривали все видимые с дороги деревья по обе стороны. Эта процедура была проделана дважды: на пути к перевалу и обратно. Всего было встречено 6 «ВМ»: одна в нижней, две – в средней и три – в верхней трети пути (в субальпийских кедровниках). Это район сплошного распространения кедровых лесов. Доля кедра в составе насаждений с высотой увеличивалась примерно в два раза, однако число деревьев на единицу площади, примерно, на столько же снижалось. Поэтому вполне можно допустить, что в разных частях профиля было осмотрено примерно равное число деревьев. Таким образом, эти данные показывают некоторое увеличение встречаемости «ВМ» с высотой, от середины горно-таежного до верхней части субальпийского

подпояса. Фрагментарные наблюдения, проведенные в других горных системах, например, на Хамар-Дабане, в основном подтверждают этот вывод. Во всех без исключения случаях (всего их было около 40) на дереве была только одна «ВМ». Распределение таких деревьев в насаждении было абсолютно случайным. Два дерева с ВМ ни разу не были встречены на расстоянии ближе 300 м друг от друга.

Более или менее детально были изучены 18 деревьев (7 в Томской области, 7 в Хакасии, 4 в Иркутской области). Размер и возраст «ВМ» очень разнообразны. Размер (объем) варьировал от 0,03 до 30 $м^3$, возраст – от 12 до 300 лет. Расположение «ВМ» в кроне может быть любым. Иногда (крайне редко, 2 случая из 40) она замещает вершину дерева, чаще - прикреплена к одной из ветвей в средней или нижней части кроны. Форма природных «ВМ» чаще приближается к шаровидной, однако, возможны и уклонения от этого стандарта: некоторые растянутость или сжатость относительно вектора гравитации. Плотность различных «ВМ» также далеко не одинакова. Имеются очень плотные экземпляры, все внутреннее пространство которых заполнено не только живыми осями ветвей, но и мертвыми гниющими остатками погибших, в том числе от затенения, побегов. Живые побеги таких «ВМ» сильно поражаются гусеницами шишковой огневки (*Dioryictria abietello*), что еще более усиливает процессы отмирания и усыхания, которые, впрочем, крайне редко приводят к полной гибели «ВМ». В то же время, имеются и достаточно рыхлые экземпляры, совершенно не подверженные этим негативным процессам.

«ВМ» зарождается внутри обычной системы ветвления и, по-видимому, развивается из одной единственной почки, которая может располагаться в любой части кроны на оси любого порядка ветвления. До инициации «ВМ» эта почка, скорее всего, ничем не отличалась от множества других почек, расположенных в этой же части кроны на осях такого же порядка ветвления. Новая, аномальная система ветвления формируется на основе старой, нормальной, в частности, использует старые каналы связи с корнями (проводящие ткани ветвей и ствола). При этом вся старая система осей по отношению к «ВМ» как бы делится на три части: (1) "обслуживающие", куда относятся отрезки ветвей и ствола, непосредственно соединяющие «ВМ» с корневой системой; (2) "отчуждаемые", расположенные выше "обслуживающих"; (3) "независимые", т.е. боковые по отношению к "обслуживающим". Обозначая соответствующие отрезки ветвей и ствола как "обслуживающие" по отношению к «ВМ», мы имеем в виду не столько их собственные проводящие ткани, которые уже были сформированы к моменту появления «ВМ», сколько камбий, который может и должен реагировать изменением активности на появление «ВМ». Сопоставление динамики камбиального прироста в "обслуживающих" и "отчуждаемых" осях позволяет выявить ростовой потенциал «ВМ» в сравнении с нормальной кроной.

Динамика радиального прироста изучена нами на примере 12 «ВМ» разного возраста и размера. Во всех случаях без исключения «ВМ» характеризовалась чрезвычайно высоким уровнем роста. В том случае, если она зарождалась в хорошо освещенной части кроны, то уже через 3-5 лет после ее появления площадь годичного кольца ксилемы в "обслуживающей" части материнской ветви становилась достоверно больше, чем в "отчуждаемой" части. Если «ВМ» формировалась в глубине кроны, то это происходило через 15-20 лет. В дальнейшем различия в скорости роста между "обслуживающей" и "отчуждаемой" частями ветви продолжали увеличиваться. При этом изменчивость прироста в «обслуживающей части», как правило, была многократно выше, чем в «отчуждаемой»: 10-15-летние циклы бурного роста чередовались с его резким, в течение 1-3 лет снижением. Это явно было связано с отмиранием крупных фрагментов «ВМ» вследствие повреждения гусеницами шишковой огневки.

Очень характерной особенностью всех без исключения «ВМ» было полное отсутствие мужского "цветения". Напротив, заложение женских шишек на побегах «ВМ», если они расположены в верхней части кроны и хорошо освещены, происходило достаточно регулярно и обильно. Эти шишки нормально развивались и давали вполне жизнеспособные семена. Нами проводилось сравнительное исследование структуры урожая у «ВМ» и нормальной кроны (НК) того же дерева. Всего в разные годы было проанализировано 8 таких пар. У 4 случаях размер шишек, число и масса семян на «ВМ» были существенно ниже, чем в НК, а у 4 других пар различия оказались недостоверными. Это явно было связано с плотностью «ВМ»: у относительно плотных различия были, а у относительно рыхлых – не было. Скорее всего, достоверное снижение качества шишек у плотных «ВМ» объясняется неблагоприятными условиями опыления.

Исследование «ВМ» в природе позволило сделать вывод, что при некоторых общих свойствах они довольно разнообразны во всех отношениях, причем многие из них характеризуются достаточно обильным и полноценным плодоношением, следовательно, представляют интерес для дальнейшего исследования и использования в селекционных программах.

ВЕГЕТАТИВНОЕ ПОТОМСТВО «ВМ»

Следующим этапом работы было изучение вегетативного потомства (прививок) различных ВМ в однородных условиях и на однородном подвое. Для этого было использовано 10 пар клонов. Каждая пара – это вегетативное потомство ВМ (ВПВМ) и нормальной кроны (ВПНК) того же дерева. Прививка производилась на специально выращенные 2-ствольные 10-летние деревья местного экотипа. Сравнение ВПВМ и ВПНК показало, что характер их роста резко различен. В 5-6-летнем возрасте высота ВПВМ была в среднем в 1,5 раза ниже, а диаметр ствола – в 2 раза выше, чем у ВПНК тех же де-

ревьев. Это достигалось за счет принципиальных различий в морфогенезе. Из них следует упомянуть три основных в порядке убывания их важности.

1). ВПВМ отличались полным или почти полным отсутствием апикального доминирования, характерного для жизненной формы дерева. У ВПНК в 7-летнем возрасте было не более 3 порядков ветвления, причем, длина побегов на осях первого порядка была в среднем в 5 раз больше, чем на осях третьего порядка. У ВПВМ было 6-7 порядков ветвления, а длина побегов самых старших порядков составляла в среднем 80-90% от длины побегов первого порядка.

2). При одинаковой длине побега число боковых почек на ВПВМ было в 3-4 раза больше. Это превосходство достигалось несколькими путями: большим количеством побегов в мутовке, образованием на многих побегах одной или даже двух дополнительных мутовок (летних побегов), образованием удлиненных побегов вне мутовок (вместо брахибластов).

3). На ВПВМ были меньше число метамеров и длина междоузлий, что приводило 1,5-2-кратному сокращению длины побегов по сравнению с привоями нормальной кроны.

Репродуктивное развитие сравниваемых вариантов различалось не менее существенно. Первые женские шишки заложились в обоих случаях уже в год прививки, однако к концу 5-7-летнего периода наблюдений ВПВМ превосходило по числу шишек ВПНК в 5-10 раз, а лучшие по скороплодности местные клоны – в 2-3 раза. При этом площадь горизонтальной проекции кроны ВПВМ была в 2-3 раза меньше, что обеспечивало им еще более ощутимое превосходство в урожайности.

Различия между отдельными клонами «ВМ» и по росту, и по структуре кроны, и по репродуктивному развитию были в среднем, в 2-3 раза больше, чем между клонами НК тех же деревьев. Например, один из клонов «ВМ» из-за чрезмерной плотности кроны оказался совершенно нежизнеспособен без специального ежегодного ухода (обрезки обращенных внутрь кроны побегов). Привои полностью поражались шишковой огневкой и погибали. При своевременном уходе этот же клон был вполне жизнеспособен. По числу шишек различия между отдельными клонами были вообще довольно велики. Лишь один из них (местного происхождения) был почти полностью стерилен (он давал единичные шишки только на очень мощном подвое). В то же время два других клона плодоносили чрезвычайно обильно. К концу 5-6-летнего периода наблюдений их лучшие привои давали по 40-50 некрупных, но полноценных шишек.

Таким образом, анализ роста и развития ВПВМ показал следующее:

- при размножении прививкой они полностью сохраняют все характерные для них свойства (специфические рост, морфогенез и плодоношение);
- отдельные клоны «ВМ» очень разнообразны во всех отношениях, что открывает широкие возможности для клоновой селекции;
- некоторые клоны «ВМ» отличаются высокой жизнеспособностью, замедленным ростом, скороплодностью и нормальным качеством шишек, что после соответствующей проверки даст возможность рассматривать их как привойные сорта-клоны.

Для дальнейших наблюдений заложен клоновый архив, в котором сейчас испытываются 25 клонов «ВМ». Его предполагается пополнять и расширять по мере обнаружения в естественных насаждениях новых ценных генотипов.

СЕМЕННОЕ ПОТОМСТВО «ВМ»

В клоновом архиве нами было получено 5 пар семей полусибсов от свободного опыления: семенное потомство «ВМ» (СПВМ) и семенное потомство НК (СПНК). В каждой семье было не менее 100 сеянцев. Проведен полный анализ их органогенеза и роста.

Развитие сеянцев в первом году жизни начинается с растяжения гипокотиля и семядолей. Различия между вариантами по длине гипокотиля и семядолей в большинстве случаев отсутствовали. К концу первого года жизни сеянцев у сеянцев формируется терминальная почка возобновления, из которой во втором году жизни развивается первый побег «зрелого» типа. На нем имеются брахибласты, а иногда и латеральные вегетативные почки (зачатки латеральных ауксибластов). Различия между вариантами по длине этого побега были недостоверны. Различия по длине хвои были более четкими. В трех парах СПВМ достоверно уступало СПНК. Изменчивость обоих показателей роста в СПВМ была значительно выше, чем в СПНК. Если по длине побега это проявилось только в 3 парах из 5, то по длине хвои – во всех 5 парах, причем в 3 парах коэффициент вариации был в 1,5 и более раза выше. В обеих парах распределение сеянцев в СПВМ не только более растянуто, чем в СПНК, но и характеризуется значительным отрицательным эксцессом (А = -0,55-0,63). В СПНК распределение сеянцев, наоборот, имеет положительный эксцесс (А = 0,65 – 1,00).

По числу почек на побеге второго года жизни СПВМ в 4 парах из 5 превосходило СПНК. В вариантах сравнения была примерно одинаковая доля сеянцев с почками. Однако сеянцев с числом почек 3 и более в СПВМ было почти в 3 раза больше, чем в СПНК). Сеянцев с числом почек 5 и более в СПНК не было вовсе, а в СПВМ было 8,5%.

Связь числа почек с длиной оси побега была одинаково слабой в ПВМ и ПНК. Связь числа почек с длиной хвои проявлялась в разных парах поразному. Проведем анализ этой связи на примере двух наиболее обеспеченных материалом пар местного экотипа. В паре № 1 с увеличением длины

хвои число почек в СПВМ явно снижалось (r = -0,49, достоверно при P = 0,99), а в СПНК – оставалось неизменным (r = 0,09). В паре № 2 СПВМ и СПНК также различались в этом отношении. В СПВМ между рассматриваемыми признаками связь совершенно отсутствовала (r = 0,01), а СПНК была прямой и достоверной при P = 0,95 (r = 0,32). Таким образом, с усилением роста в СПНК ветвление усиливается или не изменяется, а в СПНК – не изменяется или сокращается.

Между гипокотилем и первым побегом с брахибластами всегда имеется очень короткий (до 4 мм) побег с одиночной (ювенильной) хвоей. Он формируется на первом году жизни сеянца. В пазухе практически каждой из ювенильных хвоинок имеется меристема, которая к концу второго года жизни сеянцев может развиваться в латеральные почки. Именно по их числу различия между СПВМ и СПНК наиболее существенны. Во всех 5 парах СПВМ превосходило СПНК, а, в одной из них – почти в 4 раза

Разнообразие сеянцев по этому признаку в СПВМ было значительно выше, чем в СПНК. Почки в пазухах ювенильной хвои были в среднем у 25% сеянцев в СПНК и у 38% сеянцев СПВМ. Доля сеянцев с числом почек 3 и более в СПНК составила чуть более 1%, а в СПВМ – почти 11%. Сеянцы с числом структур более 4 в СПНК вообще не было, а в СПВМ были сеянцы с 8 и даже 10 структурами.

Следует отметить, что СПВМ гораздо больше различались между собой, чем СПНК, эти различия были меньше связаны с географическим происхождением и больше с собственными особенностями ВМ. Каждая из СПВМ имела свое "лицо", а комбинация двух основных групп признаков, характеризующих рост и ветвление, могла быть практически любой: слабый рост + слабое ветвление (№ 4), слабый рост + обычное ветвление (№ 5), сильный рост + слабое ветвление (№ 3), сильный рост + обильное ветвление (№ 1 и № 2).

В 4-летнем возрасте было проведено повторное обследование одной из пар семей: по всем использованным показателям роста СПВМ достоверно уступает СПНК. По разным признакам СПНК в разной степени превосходит СПВМ, например, по высоте сеянца больше, чем по диаметру его ствола.

По всем признакам, характеризующим рост, изменчивость СПВМ выше, чем СПНК. Особенно велики различия в изменчивости длины хвои. Рассмотрим характер распределения сеянцев по этому признаку на примере хвои, сформировавшейся на третьем году жизни. В СПНК распределение близко к нормальному. В СПВМ распределение не просто депрессивное, но еще и 2-модальное, причем, 2-й пик целиком совпадает с пиком распределения СПНК, а 1-й – примерно такой же по числу сеянцев - находится в области очень низких значений.

По интенсивности ветвления СПВМ значительно превосходит СПНК, например, по общему числу осей 1-го и 2-го порядка (побеги + почки) – в 1,7 раза. Системы ветвления в СПВМ значительно сложнее: в СПНК оси 2-го порядка практически отсутствуют, а в СПВМ составляют более 5% от общего числа. Распределение сеянцев по интенсивности ветвления существенно различается в двух вариантах. В СПНК почти четверть сеянцев вообще не ветвятся, половина – имеют от 1 до 3 дополнительных осей, и лишь один-единственный сеянец имеет их более 7. В СПНК доля сеянцев без ветвления составляет 13%, с 1-3 осями – 40%, а с 7 и более – 21%!

Признаки, характеризующие рост, тесно связаны между собой как в ПВМ, так и в ПНК. Диаметр 4-летниих сеянцев увеличивается с увеличением их высоты, а длина хвои – с увеличением длины побега того же года. Связь между ростом и ветвлением в двух семьях принципиально разная. В СПНК она прямая и довольно тесная, например, общее число осей (побеги + почки) существенно увеличивается с увеличением высоты 4-летнего сеянца (r = 0,70*). В СПВМ эта же связь обратная и совсем слабая (r = -0,19*), т.е. любая интенсивность ветвления возможна при любом уровне роста.

Таким образом, СПНК имеет обычные уровень и характер изменчивости всех признаков, обычные корреляции между ними. В СПВМ уровень изменчивости большинства признаков несколько выше, некоторых (длина хвои) – значительно выше; распределение многих признаков – депрессивное, некоторых (длина хвои) – двухмодальное с примерно равным числом сеянцев в правой и левой половине; а корреляции между ростом и ветвлением – совершенно необычная (в почти равном количестве встречаются любые варианты их соотношения). Перечисленные отличия позволяют утверждать, что СПВМ не просто более изменчиво, чем СПНК, но и состоит из двух качественно разных групп (классов) сеянцев: первая группа похожа на СПНК, а вторая характеризуется замедленным ростом и интенсивным ветвлением. Остается только разделить СПВМ на эти два класса, а затем сравнить их между собой и с СПНК.

Разделение потомства на классы легко осуществляется только в тех случаях, когда производится по альтернативным, дискретным, качественным признакам. В данном случае мы располагаем только количественными признаками с непрерывной изменчивостью. Вполне естественно, что в СПВМ есть немало саженцев с промежуточными значениями признаков, которые сложно отнести к одному из двух классов. Вторая проблема – выбор признаков. Их должно быть, по крайней мере, два: для характеристики роста и для характеристики ветвления. Из ростовых признаков идеальным для этой цели является длина хвои с ее отчетливо двухмодальным распределением. Ситуация с ветвлением значительно сложнее, ибо никакой двухмодальности распределения по этому признаку в СПВМ нет. Причина понятна. У сеянцев из СПВМ ветвление может быть обильным по двум причинам: 1) из-за хорошего роста; 2) из-за принадлежности ко второму классу с его способностью сочетать обильное ветвление и слабый рост в высоту. Следовательно, второй дифференцирующий признак должен харак-

теризовать ветвление не в абсолютных единицах, а в отношении к росту. Наконец, последняя проблема: очевидно, что в силу свойственной любым живым объектам изменчивости оценки по двум признакам будут совпадать не всегда, т.е. в ПВМ обязательно будут сеянцы, по одному из дифференцирующих признаков имеющих значение выше, а по другому – ниже среднего.

Все эти проблемы мы попытались решить следующим образом. Были использованы два дифференцирующих признака: 1) средняя за 3 года длина хвои; 2) отношение общего числа осей к высоте 4-летнего сеянца. Оба вариационных ряда были разбиты на 2 половины: со значениями признака выше и ниже среднего. В результате получилось 3 группы сеянцев:

1) аномальные (первый признак ниже, второй выше среднего) – 63 шт.;

2) нормальные (первый признак выше, второй ниже среднего) – 64 шт.;

3) промежуточные (оба признака выше или оба признака ниже среднего) – 45 шт.

Само распределение сеянцев между тремя группами однозначно свидетельствует в пользу правильности избранного способа, ибо демонстрирует достаточно четкую дифференциацию сеянцев на два класса (промежуточные по комплексу признаков составляют всего 26% от общего числа). В дальнейшем 3-ю группу мы не будем рассматривать вообще, а 1-ю и 2-ю для краткости обозначим как СПВМ-А и СПВМ-Н, соответственно.

По основным показателям морфогенеза и роста СПВМ-Н не отличается от СПНК. СПВМ-А достоверно уступает им по высоте и диаметру, а также по их соотношению, т.е. характеризуется замедленным ростом и явным преобладанием радиального роста над линейным. Уровень изменчивости ростовых признаков совершенно одинаковый во всех трех вариантах, что указывает на их внутреннюю однородность. По интенсивности ветвления СПВМ-А в 3-4 раза превосходит два других варианта, а по уровню изменчивости этого признака, напротив, значительно уступает им. Последнее демонстрирует удивительную однородность СПВМ-А и по интенсивности ветвления.

Огромные качественные различия между СПВМ-А и двумя другими группами сеянцев обнаруживаются при анализе взаимоотношений между осевыми и боковыми побегами. В СПНК и СПВМ-Н длина самого крупного из боковых побегов составляет в среднем 35-37% от длины осевого побега, а в СПВМ-А – 77%! Следовательно, у аномальный растений уровень апикального доминирования почти наполовину ниже, чем у нормальных. Особи с высоким уровнем доминирования вообще не встречаются среди аномальных, а особи с низким уровнем доминирования – среди нормальных сеянцев.

О больших различиях между двумя классами СПВМ по интенсивности ветвления уже было сказано выше. В СПВМ-Н система ветвления состоит, из осей 1-го порядка, доля осей 2-го порядка не превышает 1%. В СПВМ-А доля последних в 10 раз выше. Значительные различия между классами есть также по соотношению обычных и латентных почек, а также по способности последних к пролиферации. В СПВМ-А латентные почки составляют всего 20,4% от общего числа заложившихся почек, причем, четверть их уже "проснулись" и дали побег. В СПВМ-Н доля латентных почек составляет 62,7%, но ни одна из них (!) к 4-летнему возрасту не проросла.

Корреляционные связи между признаками, характеризующими рост, очень похожи в СПВМ-Н и СПВМ-А: диаметр ствола тесно связан с высотой сеянца, длина побегов – с длиной хвои. Корреляции между ростом и ветвлением – принципиально разные в двух классах: в СПВМ-Н ветвление усиливается с усилением роста ($r = 0,68$), в СПВМ-А эти два признака варьируют независимо ($r = 0,09$).

Анализ результатов исследования семенного потомства однозначно подтверждает гипотезу о мутационном происхождении «ВМ». Само их появление в кроне нормального дерева однозначно говорит о доминантном характере этой мутации. Это позволяет предположить, что «ВМ» производит женские гаметы двух типов: нормальные и с доминантной мутацией одного из генов. Специфической особенностью «ВМ» кедра сибирского является полное отсутствие мужского "цветения". Поэтому при свободном опылении шишек самооплодотворение полностью исключено: вся пыльца является носителем "нормального" гена. Это объясняет расщепление семенного потомства "ведьминых метел" на нормальные растения и обильно ветвящиеся карлики в соотношении 1:1.

СХЕМА СЕЛЕКЦИИ СКОРОПЛОДНЫХ НИЗКОРОСЛЫХ СОРТОВ НА ОСНОВЕ ВЕГЕТАТИВНОГО И И СЕМЕННОГО ПОТОМСТВА "ВЕДЬМИНЫХ МЕТЕЛ"

Полученные результаты открывают довольно широкие перспективы для использования ВМ в селекционных программах генетического улучшения кедра сибирского как орехоплодной породы. Предлагаемая схема селекционного процесса сильно отличается от обычно используемых в лесной селекции. Главная причина – специфичность направления селекции на семенную продуктивность. Главное отличие – ориентация почти исключительно на выведение сортов-клонов. Такая ориентация логически вытекает из поставленной цели, которая состоит в селекционном обеспечении программы создания промышленных орехоплодных плантаций. Мягкий естественный отбор через внутривидовую конкуренцию в природных популяциях элиминирует лучшие по семенной продуктивности генотипы. Поэтому использование полиморфных в генотипическом отношении сортов (сортов-популяций, сортов-гибридов и сортов-линий), а также выращивание орехоплодных насаждений с использованием самоизреживания или рубок ухода нецелесообразно. Именно сорта-клоны как абсолютно однород-

ные в генетическом отношении позволят уже в самом ближайшем будущем создать прививочные плантации, семенная продуктивность которых будет существенно выше, чем у лучших естественных и полуестественных насаждений.

В основе программ селекционного улучшения лесных древесных растений обычно лежит полиморфизм естественных популяций. Это вполне оправдано, когда речь идет о селекции на скорость роста, т.к. направленность естественного и искусственного отбора в данном случае, главным образом, совпадают. Поэтому селекционеру есть из чего выбирать. При селекции на семенную продуктивность возможности искусственного отбора ценных генотипов в естественных насаждениях сильно ограничены. Наиболее перспективный путь – поиск ценных соматических мутаций. Поэтому в основе предлагаемой схемы находятся обнаруженные в естественных насаждениях «ВМ», мутационное происхождение которых можно считать, доказанным. Первое поколение сортов-клонов может быть аттестовано уже через несколько лет на основе 10-15-летних наблюдений за имеющимися в настоящее время прививками 25 клонов.

Дальнейшую работу с ними следует строить по принципу максимально возможного расширения генотипического полиморфизма за счет контролируемых скрещиваний и последующего отбора выдающихся генотипов как кандидатов в сорта-клоны. Для этой цели, в частности, предлагается широко использовать контролируемые скрещивания ВПВМ с нормальными клонами, отличающимися разнообразными полезными признаками: обильное мужское "цветение", скороплодность, обильное плодоношение, высокое качество шишек и семян. Испытание семенного потомства от таких скрещиваний позволит значительно расширить генетический полиморфизм селекционного материала и обеспечит значительное улучшение сортов-клонов в будущем.

Еще одна важнейшая особенность предлагаемой схемы – это организация выращивания ее основного звена – испытательных культур последовательных генераций. При селекции на скорость роста возможна ранняя диагностика и отбор в питомнике, а естественное изреживание культур скорее помогает, чем мешает селекционеру. При селекции на семенную продуктивность важнейшим условием успеха является тщательный уход на всех этапах выращивания посадочного материала и испытательных культур с целью исключить элиминацию отстающих в росте растений, т.к. именно среди них наиболее вероятно появление выдающихся по семенной продуктивности генотипов.

Суть предлагаемой схемы – последовательное чередование скрещивания и отбора в семьях. Каждый из стандартных этапов занимает 15-20 лет и заканчивается выведением сортов-клонов качественно нового уровня. Этот расчет основан на классическом варианте опытных объектов (скрещивания в корнесобственных испытательных культурах + проверка кандидатов в сорта-клоны в обычном клоновом архиве). Значительное сокращение селекционного цикла возможно при использовании массовой прививки 2-3-летних сеянцев от контролируемых скрещиваний на плодоносящие побеги взрослых деревьев, а также создание проверочных клоновых архивов по этому же принципу. Это позволит резко сократить время выведения новых сортов за счет более раннего проявления селектируемых признаков и появления возможности скрещивания.

Ориентация на прививочные орехоплодные плантации как главный способ культуры кедра сибирского требует серьезного внимания к подбору подвоев, в том числе выведения специальных подвойных сортов, ограничивающих рост привоев и способствующих их более раннему и обильному плодоношению. Очевидно, что и в данном случае наиболее эффективными были бы сорта-клоны. Однако для этого необходима разработка эффективных и недорогих методов получения корнесобственного вегетативного потомства. В настоящее время таких методов пока нет. Поэтому в предлагаемой схеме селекции подвойных сортов предусмотрено выведение и сортов-популяций, и сортов-гибридов. Они будут применяться до разработки упомянутых выше методов вегетативного размножения, а после их появления будут использованы при выведении сортов-клонов.

Наиболее перспективным направлением является использование СПВМ. Его следует проверить как перспективные карликовые подвои с возможным последующим использованием как сорта-популяции. Есть основания предполагать, что обнаруженная мутация влияет на рост и морфогенез не только кроны, но и корневой системы растений. Поэтому большой интерес представляет испытание лучших по семенной продуктивности обычных клонов в прививке на СПВМ. Подвойные культуры уже подготовлены. Прививка планируется на весну 2008 г. Дальнейшие методы улучшения и совершенствования подвойных сортов такие же, как и для привойных: контролируемые скрещивания для расширения генетического полиморфизма + выращивание испытательных культур с максимальным сохранением этого полиморфизма для эффективного индивидуального отбора.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проекты № 07-04-00593 и 07-04-10134-к), Программы фундаментальных исследований СО РАН, проект № 6.3.1.16 “Разнообразие в экосистемах бореальных лесов: динамические и функциональные аспекты”; проект № 7.10.1.3 “Исследование современных экосистемных изменений в Сибири и связанных с ним рисков природопользования”.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

Ванин, С.И. Лесная фитопатология [Текст] / С.И. Ванин. - М.-Л.: Гослесбумиздат, 1955. – 561 с.

Видякин, А.И. Изменчивость количества семядолей у сосны обыкновенной на востоке Европейской час-

ти России / А.И. Видякин, Н.В. Глотов // Экология.-1999. - №3. - С. 170-176.

Видякин, А.И. Миграция в голоцене и популяционная структура *Pinus sylvestris* L. на востоке европейской части России / А.И. Видякин // Жизнь популяций в гетерогенной среде. Ч.2. - Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 1998. – С. 4-12.

Дарвин, Ч. Изменение животных и растений в домашнем состоянии [Текст] / Ч. Дарвин. – М.-Л.: ОГИЗ-Сельхозгиз, 1941. – 619 с.

Носков, В.И. К вопросу о происхождении "ведьминых метел" на сосне / В.Н. Носков, С.Ф. Негруцкий // Научные записки Воронежского лесотехн. ин-та. – 1956. – Т. 15.- С. 207–210.

Самофал, С.А. Мутация почек сосны обыкновенной / С.А. Самофал // Записки Воронежского лесотехн. ин-та. – 1940. – Т. 6. – С. 28 –34.

Хиров, А.А. О "ведьминой метле" на сосне / А.А.Хиров // Ботан. журн. – 1973. – Т. 58. - № 3. – С. 433 – 436.

Шульга, В.В. Внутривидовая изменчивочть сосны обыкновенной в Казахстане и ее значение в семеноводстве: автореф. дис. … канд. с.-х. н. / В.В. Шульга. - Свердловск: Уральский лесотехнический ин-т, 1972. – 25 с.

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

Bos, L. Witches' broom and decline of *Eucaliptus*, a serious disease in Syria, likely caused by mycoplasma / L. Bos, K.M. Makkouk, B. Bayaa B. // Arab J. Plant Protection. – 1990. – V. 8. - N 2. – P. 133 – 135.

Buckland, D.C. Unexplained brooming of Douglas-fir and other conifers in British Columbia and Alberta / D.C. Buckland, J. Kuijt // Forest Sci. – 1957. – V. 3. - N 3. – P. 236 – 242.

Cha, B. Symptom development of ash yellows and fluctuation of mycoplasma-like organism population in white ash (*Fraxinus americana* L.) / B. Cha, N.A. Tattar // Arboricultural Journal. – 1991. – V. 15. - N. 4. – P. 323 – 343.

Kim, Y.H. Studies on mycoplasma-like organism associated with witches' broom of *Rhus javanica*. II. Transmission by insect vector and dodder / Y.H. Kim, I.Y. So, J.K. Chai, S.S. Cheong // Kor. J. Plant Pathol. – 1990. – V. 6. - N. 1. – P. 119 – 124.

Поступила в редакцию 1 августа 2007 г.
Принята к печати 15 сентября 2007 г.