

## МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ МУТАЦИОННОЙ И ПАЗИТАРНОЙ «ВЕДЬМИНЫХ МЁТЕЛ» ПИХТЫ СИБИРСКОЙ

Исследована морфоструктура побегов и система ветвления двух различных по происхождению «ведьминых мётел» – паразитарной и мутационной. Установлено, что при формировании системы ветвления у паразитарной «ведьминой метлы» большую роль играют латентные почки, а у мутационной – почки регулярного ветвления.

**Ключевые слова:** «ведьмина метла»; мутация; ржавчинный рак; структура побегов; пихта сибирская; *Abies sibirica*; *Melampsorella caryophyllacerum*.

«Ведьмина метла» представляет собой фрагмент кроны дерева (локальную систему ветвления) с аномальным морфогенезом. В зависимости от причины возникновения можно выделить два типа «ведьминых мётел» – паразитарные и мутационные. Паразитарные «ведьмины мётлы» – результат инвазии растения патогенными организмами. В роли патогенов могут выступать грибы, микоплазмы и вирусы [1–3]. Паразитарные «ведьмины мётлы» характеризуются очаговым распространением, болезненным видом, преждевременной гибелью хвои, угнетением репродуктивной функции и общей тенденцией к отмиранию. Яркий пример – поражение пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) ржавчинным грибом *Melampsorella caryophyllacerum* G. Schrot. (= *M. Cerastii* Wint.).

Причина возникновения «ведьминых мётел» второго типа – мутационные изменения в меристеме побегов, приводящие к формированию обильно ветвящейся локальной системы ветвления в кроне дерева. «Ведьмины мётлы» мутационного типа отличаются от паразитарных спорадическим распространением, нормальной жизнеспособностью и наличием «плодоношения». В них не удаётся обнаружить каких-либо патогенов или следов их жизнедеятельности [4]. Такие мутации относятся к естественным, но у деревьев в природных условиях встречаются крайне редко.

В работах, посвящённых изучению паразитарных «ведьминых мётел» разных видов рода *Abies* Mill., описывается характер распространения поражённых ржавчинным раком деревьев, морфоструктура их кроны, особенности «плодоношения», качество пыльцы и другие признаки

[5–10]. Детальных же исследований морфоструктуры самих паразитарных «ведьминых мётел» нет. Для мутационных «ведьминых мётел» у *Abies sibirica* в литературе имеются только краткие морфологические характеристики семенного или вегетативного потомства, а детальные исследования морфоструктуры и системы ветвления, как и в случае с паразитарными, отсутствуют. В данной работе изложены результаты исследования детальной структуры побегов и особенностей систем ветвления двух принципиально разных по происхождению «ведьминых мётел» у *Abies sibirica* – паразитарной и мутационной.

### Объекты и методика исследований

Объектами исследования послужили две «ведьмины мётлы» – паразитарная (далее ВМ-П) и мутационная (далее ВМ-М). Они были обнаружены на ветвях II порядка ветвления у пихт возрастом около 90–100 лет. Оба дерева произрастают в 30 км южнее г. Томска (Томский район, лесной массив около п. Курлек). Исследовались 5-летние ветви III порядка ветвления ВМ-П и ВМ-М (рис. 1). Здесь и далее порядок ветвления обозначен римской цифрой. Для сравнения брались ветви того же порядка ветвления и с той же части кроны – нормальный контроль к паразитарной (далее НК-П) и мутационной (НК-М) «ведьминым мётлам». У всех 4 групп образцов изучалась система ветвления и структура побегов III и более младших порядков ветвления. Измерялась длина побегов и хвои, подсчитывалось количество хвои, боковых почек регулярного ветвления и боковых пазушных почек (рис. 2).

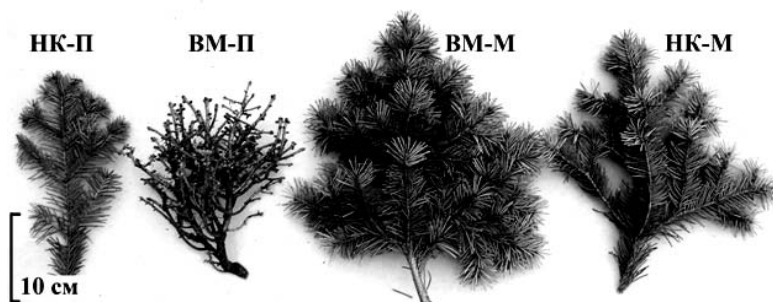


Рис. 1. 5-летние ветви *Abies sibirica*:

НК-П – нормальный контроль к паразитарной «ведьминой метле»; ВМ-П – «ведьмина метла» паразитарная, ВМ-М – «ведьмина метла» мутационная; НК-М – нормальный контроль к мутационной «ведьминой метле»

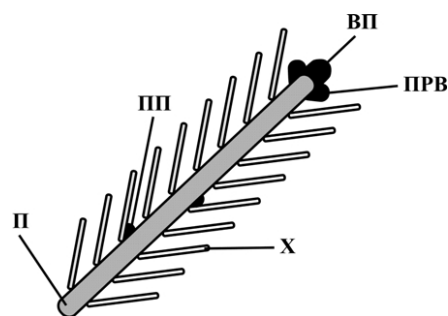


Рис. 2. Схема типичного 1-летнего побега *Abies sibirica*: П – побег; Х – хвоя; ВП – верхушечная почка; ПРВ – почка регулярного ветвления; ПП – пазушная почка

Учитывалась доля первичных побегов, образующихся из почек регулярного ветвления и доля вторичных побегов, образующихся за счёт прорастания пазушных почек. Часть хвои фиксировалось для анато-

мического исследования. На спектрофотометре определялось содержание фотосинтетических пигментов в хвое – хлорофиллов А и Б, а также сумма каротиноидов. Полученные данные обрабатывались статистиче-

ски – высчитывалось среднее значение признака ( $x$ ), ошибка среднего значения признака ( $s_x$ ), коэффициент вариации признака ( $C_v$ ). Вариабельность признака считалась слабой при  $C_v < 11\%$ , средней – при  $C_v = 11–25\%$  и сильной – при  $C_v > 25\%$  [11]. Достоверность отличий определялась  $U$ -тестом Манна-Уитни.

**Паразитарная «ведьмина метла».** За 5 лет из боковой почки на оси II порядка ветвления ВМ-П формируется система ветвей, состоящая из пяти порядков, НК-П формирует только три порядка. Характеристики годовичных побегов разных порядков ветвления представлены в табл. 1. По длине побеги ВМ-П III порядка меньше НК-П на 13,3%, но закладывают на треть больше почек регулярного ветвления и почти в 6 раз больше пазушных почек, 46% которых в следующем году образуют вторичные побеги. Побеги IV порядка ВМ-П длиннее НК-П на 13,6%, закладывают в 3,4 раза больше почек регулярного ветвления и в 7 раз больше

пазушных, 36,6% которых прорастают в следующем году. Побеги IV порядка ветвления ВМ-П, образованные из пазушных почек на 20–25% короче побегов регулярного ветвления, их ростовые характеристики зависят от расположения на побеге: более длинные образуются из пазушных почек заложенных в верхней половине побега, а короткие – в нижней части. На побегах IV порядка НК-П закладываются только 1–2 пазушных почки, и они остаются покоящимися. Побеги V порядка ветвления ВМ-П длиннее на 87% и закладывают в 17 раз больше боковых почек, чем НК-П, 90% побегов которой вообще не закладывают почек регулярного ветвления. Пазушные почки на побегах V порядка ветвления НК-П не закладываются, у ВМ-П продолжают закладываться в большом количестве – 80% побегов имеют 3–6 шт. Побеги VI и VII порядков ветвления не образуются на НК-П, а у ВМ-П на этих порядках образуется 59,4% всех осей.

Т а б л и ц а 1

**Морфологические характеристики побегов «ведьминой метлы» паразитарной (ВМ-П) и нормального контроля к ней (НК-П) у *Abies sibirica***

Признак		Вариант							
		ВМ-П					НК-П		
		III	IV	V	VI	VII	III	IV	V
Длина побега, мм	$x \pm s_x$	44,4±2,1 (+)	32,6±1,3 (+)	32,2±1,0 (+)	22,8±0,4	14,0±0,4	51,2±3,8	28,7±2,4	17,2±1,4
	$C_v$	10,4	24,7	29,7	18,9	14,5	16,4	40,7	36,9
Почки регулярного ветвления, шт.	$x \pm s_x$	3,2±0,2 (+)	2,4±0,1 (+)	1,7±0,1 (+)	1,0±0,1	0	2,4±0,2	0,7±0,1	0,1±0,03
	$C_v$	14,0	30,6	47,0	54,4	–	22,8	30,5	34,2
Охвоённость побега, шт./10 мм побега	$x \pm s_x$	16,1±0,5	15,3±0,2 (+)	14,6±0,2 (+)	14,4±0,1	9,7±0,1	15,5±1,6	17,2±1,5	17,3±0,9
	$C_v$	7,2	8,6	11,3	9,0	3,3	23,2	35,2	25,3
Пазушные почки, шт.	$x \pm s_x$	9,3±0,9 (+)	7,0±0,2 (+)	6,6±0,1 (+)	2,3±0,1	1,0±0,1	1,6±0,4	1,0±0,1	0,05
	$C_v$	42,5	36,6	31,1	28,2	20,1	45,9	51,2	55,3

*Примечания.* Латинскими цифрами (III–VII) обозначен порядок ветвления. Знак (+) обозначает, что данный признак у побегов одного порядка ветвления «ведьминой метлы» (ВМ-П) и нормального контроля (НК-П) имеет статистически значимые различия (при  $p \leq 0,05$ ).

Среднее число метамеров на 10 мм побега у НК-П 15–16 шт. на всех порядках ветвления, у ВМ-П также 15–16 шт. на побегах III–VI порядков ветвления и 10 шт. на VII. Побеги НК-П и ВМ-П имеют разную ориентацию в пространстве: для НК-П характерно плагиотропное (перпендикулярное по отношению к оси ствола дерева и параллельное по отношению к плоскости земли расположение побегов), побеги ВМ-П растут ортотропно (параллельно оси ствола либо под острым углом к ней).

Вариабельность ( $C_v$ ) длины побега всех порядков ветвления ВМ-П средняя (14–25%), а количества почек регулярного ветвления и пазушных почек – высокая (30–60%). У НК-П вариабельность длины побегов III и IV порядков высокая (25–55%), а V – средняя (12–25%). Вариабельность числа закладывающихся на побегах почек регулярного ветвления и пазушных почек низкая (5–10%) на ветвях III и высокая на ветвях IV и V порядков ветвления.

С увеличением порядка ветвления охвоённость побегов (число хвои на 10 мм побега) постепенно уменьшается для ВМ-П, а для НК-П – увеличивается. 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 (рис. 3). В хвое ВМ-П диаметр клеток мезофилла в 2,3 раза больше, чем у НК-П, а диаметр смоляных каналов в 1,6 раза меньше. По массе хвои ВМ-П не отличается от НК-П, но короче в 2,5 раза и толще в 2,2 раза. Содержание фотосинтетических пигментов (сумма хлорофиллов А и Б, а также сумма каротиноидов) в хвое ВМ-П составляет 11–13% от нормы.

В общей сложности 5-летняя ветвь ВМ-П состоит из 4212±251,5 осей (побеги + все типы почек). Вторичные побеги составляют 62,1% всей системы ветвления, они образуются за счёт регулярного прорастания пазушных почек. Система ветвления НК-П образована гораздо меньшим (по сравнению в ВМ-П) числом осей – 84±6,3. Она почти полностью является первичной, т.е. образуется за счёт почек регулярного ветвления.

**Мутационная «ведьмина метла».** Побеги III, IV, V порядков ВМ-М мутационной не имеют достоверных отличий от НК-М ни по длине, ни по охвоённости (табл. 2). Однако закладывают больше в 1,5–2 раза почек регулярного ветвления и в 1,5–2,5 раза пазушных почек, 25–35% которых прорастает на следующий год. Вторичные побеги ВМ-М, образованные из пазушных почек, в 3 раза меньше по длине, по сравнению с побегами из почек регулярного ветвления, и закладывают в

2,5 раза меньше собственных боковых почек. Вклад этих побегов в общую систему ветвления невелик –

5–7%. Прорастание пазушных почек у НК-М отмечено в единичных случаях.

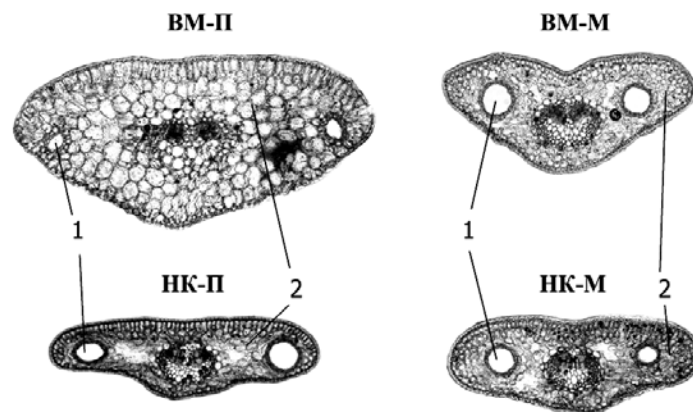


Рис. 3. Поперечные срезы хвои *Abies sibirica*: НК-П – нормальный контроль к паразитарной «ведьминой метле»; VM-П – «ведьмина метла» паразитарная; VM-M – «ведьмина метла» мутационная; НК-M – нормальный контроль к мутационной «ведьминой метле» (1 – смоляные каналы, 2 – клетки мезофилла)

Таблица 2

Морфологические характеристики побегов «ведьминой метлы» мутационной (VM-M) и нормального контроля к ней (НК-M) у *Abies sibirica*

Признак		Вариант								
		VM-M					НК-M			
		III	IV	V	VI	VII	III	IV	V	
Длина побега, мм	$x \pm s_x$	69,4±5,7	43,8±1,9	27,4±1,2	20,3±1,8	14,8±0,6	71,5±4,2	47,2±1,8	37,7±1,5	
	$C_v$	18,5	23,7	36,8	42,1	16,2	26,1	24,9	21,5	
Почки регулярного ветвления, шт.	$x \pm s_x$	3,2±0,2 (+)	2,5±0,1 (+)	1,9±0,3 (+)	1,8±0,4	1,0±0,1	2,3±0,2	1,6±0,1	1,0±0,1	
	$C_v$	14,0	22,9	28,1	35,3	40,1	29,4	24,9	21,5	
Охвоённость побега, шт./10 мм побега	$x \pm s_x$	18,4±1,8	22,1±0,7	21,1±0,8	19,2±1,3	10,1±0,2	19,7±1,6	22,6±0,7	23,0±1,5	
	$C_v$	21,3	17,2	30,4	35,7	8,4	27,4	18,7	26,1	
Пазушные почки, шт.	$x \pm s_x$	6,5±0,9 (+)	5,2±0,3 (+)	2,6±0,3	2,4±0,2	0	3,8±0,3	2,3±0,3	0	
	$C_v$	48,3	44,5	49,2	47,4	–	31,0	42,6	–	

Примечания. Латинскими цифрами (III–VII) обозначен порядок ветвления. Знак (+) обозначает, что данный признак у побегов одного порядка ветвления «ведьминой метлы» (VM-M) и нормального контроля (НК-M) имеет статистически значимые различия (при  $p \leq 0,05$ ).

Побеги VI–VII порядков ветвления не образуются у НК-M, а у VM-M на этих порядках образуется 24% всех осей. Среднее число метамеров на 10 мм побега НК-M 21–23 шт. на всех порядках ветвления, а у VM-P – 21–24 шт. на побегах III–VI порядках ветвления и 11 шт. на VII.

Вариабельность таких признаков у VM-M, как длина побега, количество почек регулярного ветвления и пазушных почек – средняя (11–20%) на всех порядках ветвления. У НК-M значения вариабельности длины побега и количества закладывающихся почек регулярного ветвления и пазушных почек такие же, как у НК-P.

Для побегов НК-M характерен плагитропный характер роста. Побеги III и частично IV порядков ветвления VM-M растут почти ортотропно, а побеги младших порядков (V, VI, VII) растут плагитропно.

Как уже было отмечено выше, побеги VM-M и НК-M не отличаются по охвоённости побегов. Охвоённость побегов у НК-M постепенно увеличивается от III порядка ветвления к V на 15%, на побегах VM-M таких же порядков ветвления тоже происходит увеличение охвоённости на 20%, но на побегах младших порядков ветвления (VI и VII) снижается.

Морфометрические характеристики хвои разного возраста VM-M имеют более высокие значения, чем у НК-M; так, 1-летняя хвоя VM-M длиннее и больше по массе на 5 и 18%, 2-летняя – на 6 и 23%, а 3-летняя – на 12 и 30% соответственно. На поперечных срезах хвои VM-M не обнаружено нарушений мезоструктуры (рис. 3). Достоверных отличий между VM-M и НК-M по диаметрам клеток мезофилла и смоляных каналов не выявлено. Визуально хвоя VM-M темнее НК-M, и в ней обнаружено повышенное содержание хлорофиллов А и Б – в 1-летней хвое на 41%, 2-летней на 16% и 3-летней на 28%. Содержание каротиноидов в 1- и 2-летней хвое VM-M и НК-M достоверно не отличается, но в 3-летней хвое VM-M их содержание снижено на 17%.

В общей сложности 5-летняя ветвь VM-M состоит из 418±27,2 осей. Большая часть побегов (93%) образуется за счёт повышенного заложения почек регулярного ветвления. НК-M формирует систему из 78±4,3 осей, также образованную за счёт регулярного ветвления.

Из приведенных выше результатов видно, что побеги обоих типов VM отличаются от побегов из нормальной части кроны. Между VM-P и VM-M есть сходство – обильное ветвление, благодаря которому форми-

руется более плотный фрагмент кроны, визуально легко обнаруживаемый. При этом сам характер ветвления и особенности структуры и роста побегов у двух типов «ведьминых мётел» отличаются.

### Обсуждение

Изучение детальной структуры побегов двух принципиально разных по происхождению типов «ведьминых мётел» у *Abies sibirica* (паразитарной и мутационной) выявили ряд морфологических признаков, характерных для каждого типа. Эти признаки помогают понять различия и сходства формирования систем ветвления обоих типов «ведьминых мётел». Знание морфологических особенностей паразитарной и мутационной «ведьминых мётел» необходимо для их точной идентификации при обнаружении, поскольку они имеют разное хозяйственное значение.

Паразитарные «ведьмины мётлы», заражая деревья, приводят к снижению их механической устойчивости, ослаблению роста, «плодоношения» и качества продуцируемой деревом пыльцы, что в конечном итоге может служить причиной выпадения дерева [6, 7, 12–14]. Гриб способен вызывать заражение лесов на очень больших территориях и посадок *Abies sibirica* на плантациях, поэтому основной профилактической мерой борьбы с заболеванием на плантациях является своевременное удаление паразитарных «ведьминых мётел» [5, 15].

Мутационные «ведьмины мётлы» у *Abies sibirica*, как и у других хвойных, имеют высокую ценность. Они могут служить исходным материалом в селекционных работах по выведению карликовых и обильноветвящихся декоративных сортов. Поэтому специальный поиск таких мутаций для *Abies sibirica* остаётся актуальным.

Исследование двух типов «ведьминых мётел» выявило, что система ветвления у них различна и связана с особенностями морфоструктуры и роста побегов. Рост побегов ВМ-П можно охарактеризовать как стабильный, заложение почек регулярного ветвления также стабильно. Вариабельность этих признаков у ВМ-П средняя. Заложение пазушных почек, наоборот, сильно варьирует. Развитие пазушных почек у ВМ-П находится под влиянием продуктов метаболизма гриба *M. caryophyllacerum*, при этом процесс их образования оказывается разбалансированным. Интересной особенностью ВМ-П является то, что общее число метамеров на 10 мм длины побега на всех порядках ветвления не отличается от НК-П. По-видимому, метаболиты гриба воздействуют в основном на усиление роста междоузлий, при этом слабо затрагивая количественные изменения в органогенезе. Усиленное образование пазушных почек этому не противоречит т.к. это вторичное явление. Обычно на побегах *Abies sibirica* сохраняются остатки меристемы в состоянии покоя в пазухах хвои. Эти остатки меристемы при повреждении апекса побега способны вновь образовывать пазушные почки. Образование и развитие пазушных почек из остатков меристемы, так же как и рост побегов у деревьев, контролируется ауксином [16, 17]. Результаты исследования показали, что метаболиты гриба снимают покой с таких остатков меристемы, способствуя их развитию в

пазушные почки. Далее из пазушных почек формируются вторичные побеги.

Почки регулярного ветвления на побегах видов рода *Abies* закладываются на вершине побега, чуть ниже терминальной почки (см. рис. 2). Их количество зависит от степени апикального контроля со стороны побегов старшего порядка ветвления. Апикальным контролем также определяется пространственная ориентация побега – в отсутствии апикального контроля побег растёт вертикально. На побегах ВМ-П наблюдается нарушение апикального контроля, что приводит к вертикальному росту побегов и повышенному заложению обоих типов боковых почек (и регулярного ветвления и пазушных). Такие изменения в структуре побегов и системе ветвления ВМ-П вызваны особенностями биологии гриба *M. caryophyllacerum*. Наполненные спорами эцидии гриба образуются только на хвое. При этом происходит нарушение мезоструктуры хвои, расходуются её ресурсы, что в конечном итоге вызывает гибель хвои. Для дальнейшего продуцирования спор гриб не может использовать хвою прошлого года, и метаболиты гриба так воздействуют на органогенез побега, чтобы ежегодно происходило максимальное заложение новых побегов со свежей хвоей. Образование большого числа новых побегов приводит к увеличению количества продуцируемой их хвоей спор, что обеспечивает дальнейшее расселение гриба.

Обильное ветвление ВМ-М, в отличие от ВМ-П, полностью обусловлено повышенным заложением почек регулярного ветвления. Побеги ВМ-М закладывают в 2,5 раза больше пазушных почек по сравнению с НК-М. Однако вторичные побеги, развившиеся из пазушных почек, не вносят существенный вклад в общую систему ветвления, т.к. для таких побегов характерен слабый рост и почти полное отсутствие собственного ветвления. Для ВМ-М характерно среднее значение  $C_v$  длины побегов, количества закладываемых боковых и пазушных почек. Это является показателем того, что для побегов ВМ-М на всех порядках ветвления характерен стабильный рост и регулярно происходит заложение почек регулярного ветвления. По-видимому, такая особенность роста и ветвления побегов связана с возникновением мутации, вызывающей ослабление апикального контроля, но это ослабление является упорядоченным, а не разбалансированным, как в случае с ВМ-П. Апикальный контроль роста побегов ВМ-М снижен, но не отсутствует, т.к. побеги младших порядков ветвления всё равно меньше по размерам побегов старших порядков и выражено угнетение роста побегов, образованных из пазушных почек.

Ослабление апикального контроля может быть вызвано либо нарушением в синтезе ауксина (что мало вероятно, т.к. привело бы к более существенным нарушениям органогенеза и роста), либо нарушением транспорта ауксина в побеге.

Описанная рядом авторов [4, 18–20] визуально различимая для ВМ-М некоторых видов хвойных более тёмная окраска хвои характерна и для исследованной ВМ-М *Abies sibirica*. Тёмная окраска хвои, по-видимому, обусловлена повышенным содержанием хлорофиллов А и В и, возможно, большим количеством хлоропластов.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Bos L. A witches' broom virus disease of *Vaccinium myrtillus* in the Netherlands // T. Pl. Ziekten. 1960. Vol. 66. P. 259–263.
2. Kaminska M., Sliwa H., Rudzinska-Langwald A. Association of Phytoplasma with Stunting, Leaf Necrosis and Witches' Broom Symptoms in Magnolia Plants // J. Phytopathology. 2001. № 149. P. 719–724.
3. Kuz'michev E.P., Sokolova E.S., Kulikova E.G. Common Fungal Diseases of Russian Forests // Gen. Tech. Rep. NE-279. Newtown Square, Pa: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Northeastern Research Station. 2001. 137 p.
4. Buckland D.C., Kuijt J. Unexplained brooming of Douglas-fir and other conifers in British Columbia and Alberta // Forest Sci. 1957. Vol. 3, № 3. P. 236–242.
5. Алексеев В.А. Ржавчинный рак пихты сибирской. Описание заболевания и методические рекомендации по его полевой диагностике и учету. СПб.: Колос, 1999. 31 с.
6. Бажина Е.В. Жизнеспособность пыльцы и изменчивость признаков побегов *Abies sibirica*, пораженной ржавчинным раком (*Melampsorella cerastii*) // Ботанический журнал. 2005. Т. 90, № 5. С. 696–702.
7. Бажина Е.В., Аминев П.И., Дугарова И.Ю. Особенности семеношения деревьев пихты сибирской, пораженных ржавчинным раком // Химико-лесной комплекс – проблемы и решения. Красноярск, 2002. Т. 1. С. 279–282.
8. Гурьянова Т.М. Ржавчинный рак пихты кавказской в Тебердинском заповеднике // Труды Тебердинского государственного заповедника. 1966. Вып. V. С. 204–215.
9. Третьякова И.Н., Косинов Д.А. Морфоструктура кроны и урожайность пихты сибирской, поврежденной трутовиком гартига и «ведьминой метлой» // Лесоведение. 2003. № 5. С. 65–68.
10. Oliva J. Colinas C. Canopy openings may prevent fir broom rust (*Melampsorella caryophyllacearum*) infections // European Journal Forest Research. 2007. Vol. 126. P. 507–511.
11. Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высш. шк., 1990. 352 с.
12. Бажина Е.В., Третьякова И.Н. К проблеме усыхания пихтовых лесов // Успехи современной биологии. 2001. Т. 12, № 6. С. 626–631.
13. Лебкова Г.Н. *Melampsorella cerastii* Winter на пихте сибирской в Западном Саяне // Водоросли и грибы Сибири и Дальнего Востока. 1970. Ч. 1. С. 175–178.
14. Третьякова И.Н., Косинов Д.А. Морфоструктура кроны и урожайность пихты сибирской, поврежденной трутовиком Гартига и «ведьминой метлой» // Лесоведение. 2003. № 5. С. 65–68.
15. Phillips D.H., Burdekin D.A. Diseases of Forest and Ornamental Trees. Hong Kong: The Macmillan Press, 1992. 435 p.
16. Cline M., Yoders M., Disai D., Harrington C., Carlson W. Hormonal control of second flushing in Douglas-fir shoots // Tree physiology. 2006. Vol. 26. P. 1369–1375.
17. Shimizu-Sato S., Mori H. Control of dormancy in axillary buds // Plant Physiology. 2001. Vol. 127. P. 1405–1413.
18. Носков В.И., Негруцкий С.Ф. К вопросу о происхождении «ведьминых метел» на сосне // Научные записки Воронежского ЛТИ. 1956. Т. 15. С. 207–210.
19. Полякова А.И. «Ведьмины метлы» и фасциации у сосны Сосновского в высокогорных условиях Тебердинского заповедника // Труды Тебердинского государственного заповедника. 1977. Вып. IX. С. 254–262.
20. Brown C.L., Sommer H.E., Wetzstein H. Morphological and histological differences in development of dwarf mutants of sexual and somatic origin in diverse woody taxa // Trees: structure and function. 1994. № 9. P. 61–66.

Статья представлена научной редакцией «Биология» 22 ноября 2009 г.