

АНАТОМО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ХВОИ РЕВЕРТАНТОВ PICEA × ALBERTIANA ‘CONICA’

А. В. Карманова^{1*}, М. С. Ямбуров¹, Е. В. Кондратов², В. И. Торчик²

¹Сибирский ботанический сад Томского государственного университета
Российская Федерация, 634050, г. Томск, пр. Ленина, 36

²Центральный ботанический сад НАН Беларуси
Республика Беларусь, 220012, г. Минск, ул. Сурганова, 2в

Picea × albertiana ‘Conica’ – культивар ели Альберта, одна из самых популярных карликовых форм в декоративном садоводстве. Он выведен на основе «ведьминой метлы», появившейся благодаря соматической мутации и имеющей иную анатомию и морфологию, чем родительский вид. На особях этого культивара иногда наблюдается достаточно редкое явление – реверсии к дикому типу, частично либо полностью возвращающие фенотип родительских видов. Особый интерес данные реверсии представляют еще и потому, что родительский для культивара ‘Conica’ вид – *Picea × albertiana* S.Br. сам является гибридным, возникшим в результате естественного скрещивания *Picea glauca* (Moench) Voss и *Picea engelmannii* Parry ex Engelm. Объектами исследования являлась хвоя трех североамериканских видов ели (*P. × albertiana*, *P. glauca* и *P. engelmannii*), интродуцированных в Сибирском ботаническом саду Томского государственного университета и Центральном ботаническом саду Национальной академии наук Беларуси, культивара *P. × albertiana ‘Conica’* и обнаруженных на нем ревертантных побегов. Анатомическое исследование хвои показало частичное соответствие фенотипа ревертантных побегов фенотипам родительских видов и материнских особей культивара. Вероятно обнаруженные на культиварах ‘Conica’ ревертантные побеги образовались в результате супрессорных почковых мутаций, либо было сделано несколько таксономических ошибок в идентификации родительских видов.

Ключевые слова. Мутационные «ведьмины метлы», реверсия к дикому типу, *Picea glauca*, *Picea × albertiana*, *Picea engelmannii*.

Conifers of the boreal area. 2022, Vol. XL, No. 6, P. 480–486

ANATOMICAL AND MORPHOLOGICAL ANALYSIS OF REVERTANTS NEEDLES OF PICEA × ALBERTIANA ‘CONICA’

A. V. Karmanova^{1*}, M. S. Yamburov¹, Y. V. Kondratov², U. I. Torchik²

¹Siberian Botanical Garden of Tomsk State University
36, Lenina prospect, Tomsk, 634050, Russian Federation

²Central Botanical Garden of NAS of Belarus
2v, Surganova str., Minsk, Republic of Belarus
E-mail: kondratov.20144@mail.ru

Picea × albertiana ‘Conica’ is a cultivar of Alberta spruce, one of the most popular among dwarf evergreen conifers using in gardening, landscape architecture, and as Christmas trees. This cultivar was selected on the basis of mutational witch’s-brooms. The latter are shoots that appear on woody plants due to somatic mutations in buds and have anatomy and morphology differ from parent species. Sometimes a rather rare occurrence is observed on this cultivar—reversion to wild type which returns parent species phenotype partially or completely. These reversions are of particular interest because *Picea × albertiana* S.Br.—the parent species for cultivar ‘Conica’—has a hybrid origin. It appeared as a result of natural hybridization of *Picea glauca* (Moench) Voss and *Picea engelmannii* Parry ex Engelm. Needles anatomy from three North American species of spruce (*P. × albertiana*, *P. glauca* and *P. engelmannii*), cultivar *P. × albertiana ‘Conica’*, and revertant shoots found on it were studied. The result of research was conclusion that revertant shoots phenotype have partial match to parents species’ phenotype and to cultivars phenotype. Conclusion was made consequently was either the revertant shoots appeared as a result of suppressor mutation in buds or that there were made some taxonomic mistakes in parent species and cultivar identification.

Keywords: mutational witch’s-broom, reversion to wild type, *Picea glauca*, *Picea × albertiana*, *Picea engelmannii*.

ВВЕДЕНИЕ

Picea × albertiana S.Br. – это североамериканский вид, появившийся в результате естественной гибридизации *Picea glauca* (Moench) Voss и *Picea engelmannii* Parry ex Engelm.

Ареалы *P. glauca* и *P. engelmannii* пересекаются в северных Скалистых горах, при этом экологически они отличаются. Ель сизая предпочитает долины вдоль рек и ручьев, либо поднимется в горы до 1500 м, а ель Энгельмана произрастает на высоте от 1500 до

3500 м над уровнем моря. Таксономически они входят в секцию *Eurisea* Willkm., которая характеризуется четырехгранной хвоей с рядами устьиц на всех гранях [1]. Морфологически у ели сизой более острый кончик хвои, чем у ели Энгельмана, она короче и тоньше [2]. Анатомически хвоя этих двух видов ели очень похожа. У *P. glauca* и *P. engelmannii* прерывистые короткие и широкие смоляные каналы, максимальный диаметр которых помогает однозначно идентифицировать вид ели [2], однако из-за особенностей расположения и количества, которое варьирует от одной листовой пластинке к другой, обнаружить их при нарезке хвои удается не всегда.

Полагают, что гибридизация между *P. glauca* и *P. engelmannii*, давшая начало новому виду *P. × albertiana*, произошла во время последнего ледникового периода, предположительно в регионе юг Монтаны – Вайоминг – Южная Дакота с последующим распространением получившихся гибридов на север и северо-восток вглубь Канады вслед за отступающим Лаврентийским ледниковым щитом [3; 4]. В настоящее время *P. glauca* и *P. engelmannii* скрещиваются между собой естественным образом в штатах Вайоминг, Монтана и на западе Канады [2]. В местах совместного произрастания *P. glauca* и *P. × albertiana* между ними до сих пор происходят возвратные скрещивания – беккроссы, а между *P. engelmannii* и *P. × albertiana* этого не наблюдается [3].

На отдельных особях *P. × albertiana* в результате мутаций в апикальных меристемах почек иногда появляются побеги, имеющие иную анатомию и морфологию – так называемые «ведьмины метлы». Этот тип соматических мутаций присущ всем растениям из порядка Хвойные (Pinales). На основе взятых из природы «ведьминых метел» селекционерами было выведено множество декоративных сортов ели Альберта, включая сорт ‘Conica’ (*P. × albertiana* ‘Conica’) [5]. На побегах культивара ‘Conica’ время от времени наблюдается достаточно редкое явление среди садовых форм, полученных на основе «ведьминых метел», – реверсия к дикому типу (см. рисунок). Реверсии разделяются на истинные обратные мутации, которые восстанавливают нормальную структуру мутантного гена, и на супрессорные мутации, когда в организме сохраняется исходная мутация, а полное или частичное восстановление дикого типа происходит за счет дополнительной мутации, нейтрализующей действие первой. Истинные обратные мутации восстанавливают дикий фенотип полностью, а супрессорные – полностью либо частично [6; 7]. Мутанты, появившиеся в результате реверсии, называются ревертантами, а отдельные побеги, появившиеся на древесных растениях в результате реверсий – ревертантными побегами (далее – РП) [8].

Цель данной работы – изучение природы реверсий у культивара ‘Conica’ через исследование анатомии и морфологии хвои РП и определение, к какому из трех родительских фенотипов происходят эти мутации. Актуальность этого способа исследования реверсий состоит в том, что геномы многих видов растений, особенно Pinophyta, все еще не секвенированы либо не аннотированы, как в случае с представленными в данной работе видами.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объект исследования – три североамериканских вида ели (*P. × albertiana*, *P. glauca*, *P. engelmannii*), культивар *P. × albertiana* ‘Conica’ и обнаруженные на нем РП. Хвоя пяти особей *P. × albertiana*, а также хвоя восьми особей культивара *P. × albertiana* ‘Conica’ и его РП была собрана в Центральном ботаническом саду НАН Беларуси (ЦБС НАН Беларуси) в 2016–2017 гг. Хвоя четырех особей *P. glauca* и трех особей *P. engelmannii* собрана в Сибирском ботаническом саду Томского государственного университета (СибБС ТГУ) в 2020 г. Собранная хвоя фиксировалась в 70 % растворе этанола.



Ревертантный побег на *Picea × albertiana* ‘Conica’

Для исследования случайным образом отбиралось по 30 шт. хвои от каждой особи из трех родительских видов ели, от восьми РП (далее – РП 1–8) и от соответствующих материнских особей культивара в качестве контроля (далее – ‘Conica’ 1–8).

Длина хвои измерялась с помощью бинокулярной лупы МСП-1. Поперечные срезы толщиной 20–40 мкм из центральной части хвои делались на замораживающем микротоме МЗ-2, а затем переносились на предметное стекло в каплю смешанного с дистиллированной водой глицерина в пропорции 1 : 1. Фото съемка поперечных срезов хвои, а также дальнейшая обработка полученных изображений производилась на микроскопе Carl Zeiss с помощью программного обеспечения для захвата и анализа изображений AxioVision v.4.8.2.

Для исследования анатомии и морфологии хвои было отобрано восемь признаков: длина, толщина и ширина хвои, площадь поперечного сечения хвои, толщина эпидермы и гиподермы, диаметр сосудисто-волокнистого пучка (СВП) и количество клеток обкладки (эндодерма). Толщина эпидермы и гиподермы измерялась в четырех углах хвои (на абаксиальной,

адаксиальной и латеральных сторонах), затем находились средние значения отдельно для эпидермы и гиподермы.

Все расчеты осуществлялись в программе Statistica v.8.0. Методом дискриминантного анализа выявлялась степень сходства хвои каждого РП с тремя родительскими видами и материнским культиваром. Равенство средних значений отдельных признаков РП, культиваров и родительских видов определялось двухвыборочным t-критерием Стьюдента. Принятый уровень значимости $p = 0,05$. Степень сходства РП с контролем и родительскими видами в дискриминантном анализе оценивалась по расстоянию Махаланобиса [9]: чем оно меньше, тем больше сходства между изучаемыми объектами.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Результаты исследования представлены в табл. 1–9. РП 1 по результатам дискриминантного анализа и

по отдельным признакам (диаметр СВП) имеет наибольшее сходство с *P. glauca* (табл. 1, табл. 2).

У РП 2 точность дискриминации 96,7 % из-за попадания одной листовой пластинки в облако распределения *P. × albertiana*. По расстоянию Махаланобиса он имеет наибольшее сходство с *P. glauca*, чуть меньше – с *P. × albertiana* (см. табл. 1). Однако по отдельным признакам статистически значимых различий не наблюдается по длине хвои с ‘Conica’ 2, по толщине хвои и диаметру СВП – с *P. × albertiana*, по количеству клеток обкладки – с *P. glauca*, по толщине эпидермы и гиподермы – с *P. engelmannii* (табл. 3).

Согласно расстоянию Махаланобиса РП 3 имеет наибольшее сходство с ‘Conica’ 3 и чуть меньше с *P. glauca* (см. табл. 1), а по отдельным признакам – толщина хвои и эпидермы – он ближе всего к *P. glauca* (табл. 4).

Таблица 1

Расстояние Махаланобиса и точность дискриминации ревертантных побегов 1–8

Вид	Расстояние Махаланобиса				Точность дискриминации
	<i>P. × albertiana</i>	<i>P. engelmannii</i>	<i>P. glauca</i>	‘Conica’ (контроль)	
Ревертантный побег 1	64,06	115,94	15,20	52,86	100,00
Ревертантный побег 2	35,29	71,38	26,00	68,00	96,67
Ревертантный побег 3	116,01	166,88	20,26	18,82	100,00
Ревертантный побег 4	104,40	127,31	13,82	37,21	96,67
Ревертантный побег 5	61,37	133,52	23,06	59,24	93,33
Ревертантный побег 6	75,80	106,16	13,58	69,96	100,00
Ревертантный побег 7	33,37	81,09	32,52	64,72	96,67
Ревертантный побег 8	72,68	151,51	24,61	38,82	100,00

Таблица 2

Средние значения морфологических и анатомических признаков ревертантного побега 1

Вид	Признак							
	Длина хвои, мм	Площадь поперечного сечения, мм ²	Толщина хвои, мкм	Ширина хвои, мкм	Толщина эпидермы, мкм	Толщина гиподермы, мкм	Диаметр сосудисто-волокнистого пучка, мкм	Количество клеток обкладки, шт.
<i>P. × albertiana</i>	116,20*	870958,77*	1176,77*	1194,83*	18,40*	34,96*	288,12*	18,20*
<i>P. glauca</i>	154,80*	464651,72*	994,23*	720,60*	12,91*	18,38*	240,93	17,17*
<i>P. engelmannii</i>	212,70*	790284,74*	1128,24*	1084,03*	17,49*	24,97*	333,60*	21,33*
‘Conica’ 1	137,33*	291851,19*	718,88*	621,99*	12,65*	19,25*	204,25*	14,00*
Ревертантный побег 1	124,40*	515474,78*	1041,89*	790,60*	14,63*	23,69*	244,70	15,57*

Примечание: * – различия значимы при $p \leq 0,05$.

Точность дискриминации РП 4 – 96,7 %, так как одна его листовая пластинка попала в облако распределения *P. glauca*. Наибольшее сходство РП 4 также имеет с *P. glauca* как по расстоянию Махаланобиса, так и по отдельным признакам (площадь поперечного сечения хвои, ширина хвои и диаметр СВП) (см. табл. 1, табл. 5).

Точность дискриминации РП 5 – 93,3 % из-за того, что одна листовая пластинка попала в облако распре-

деления *P. glauca* и одна – к *P. × albertiana*. По расстоянию Махаланобиса РП 5 имеет наибольшее сходство с *P. glauca* (см. табл. 1). Однако по отдельным признакам (длина хвои) он ближе всего к *P. × albertiana* (табл. 6).

РП 6 по расстоянию Махаланобиса ближе всего к *P. glauca* (см. табл. 1). Однако сходства по отдельным признакам ни с ‘Conica’ 6, ни с одним из родительских видов выявлено не было (табл. 7).

Таблица 3

Средние значения морфологических и анатомических признаков ревертантного побега 2

Вид	Признак							
	Длина хвои, мм	Площадь поперечного сечения, мкм ²	Толщина хвои, мкм	Ширина хвои, мкм	Толщина эпидермы, мкм	Толщина гиподермы, мкм	Диаметр сосудисто-волокнистого пучка, мкм	Количество клеток обкладки, шт.
<i>P. × albertiana</i>	116,20*	870958,77*	1176,77	1194,83*	18,40*	34,96*	288,12	18,20*
<i>P. glauca</i>	154,80*	464651,72*	994,23*	720,60*	12,91*	18,38*	240,93*	17,17
<i>P. engelmannii</i>	212,70*	790284,74*	1128,24*	1084,03*	17,49	24,97	333,60*	21,33*
‘Conica’ 2	139,83	320838,24*	760,37*	656,43*	12,59*	21,08*	208,01*	13,93*
Ревертантный побег 2	145,50	731992,19*	1208,76	995,42*	16,65	25,94	298,40	17,57

Примечание: * – различия значимы при $p \leq 0,05$.

Таблица 4

Средние значения морфологических и анатомических признаков ревертантного побега 3

Вид	Признак							
	Длина хвои, мм	Площадь поперечного сечения, мкм ²	Толщина хвои, мкм	Ширина хвои, мкм	Толщина эпидермы, мкм	Толщина гиподермы, мкм	Диаметр сосудисто-волокнистого пучка, мкм	Количество клеток обкладки, шт.
<i>P. × albertiana</i>	116,20*	870958,77*	1176,77*	1194,83*	18,40*	34,96*	288,12*	18,20*
<i>P. glauca</i>	154,80*	464651,72*	994,23	720,60*	12,91	18,38*	240,93*	17,17*
<i>P. engelmannii</i>	212,70*	790284,74*	1128,24*	1084,03*	17,49*	24,97*	333,60*	21,33*
‘Conica’ 3	140,03*	293014,95*	798,55*	579,92*	12,31*	20,30*	199,23*	14,03*
Ревертантный побег 3	127,60*	387620,55*	977,88	611,84*	13,33	22,05*	215,75*	13,47*

Примечание: * – различия значимы при $p \leq 0,05$.

Таблица 5

Средние значения морфологических и анатомических признаков ревертантного побега 4

Вид	Признак							
	Длина хвои, мм	Площадь поперечного сечения, мкм ²	Толщина хвои, мкм	Ширина хвои, мкм	Толщина эпидермы, мкм	Толщина гиподермы, мкм	Диаметр сосудисто-волокнистого пучка, мкм	Количество клеток обкладки, шт.
<i>P. × albertiana</i>	116,20*	870958,77*	1176,77*	1194,83*	18,40*	34,96*	288,12*	18,20*
<i>P. glauca</i>	154,80*	464651,72	994,23*	720,60	12,91*	18,38*	240,93	17,17*
<i>P. engelmannii</i>	212,70*	790284,74*	1128,24*	1084,03*	17,49*	24,97*	333,60*	21,33*
‘Conica’ 4	155,90*	305978,76*	817,07*	580,67*	10,58*	23,13*	200,65*	13,90*
Ревертантный побег 4	140,60*	466135,57	1081,34*	694,78	13,98*	21,84*	244,22	15,80*

Примечание: * – различия значимы при $p \leq 0,05$.

Таблица 6

Средние значения морфологических и анатомических признаков ревертантного побега 5

Вид	Признак							
	Длина хвои, мм	Площадь поперечного сечения, мм ²	Толщина хвои, мкм	Ширина хвои, мкм	Толщина эпидермы, мкм	Толщина гиподермы, мкм	Диаметр сосудисто-волокнистого пучка, мкм	Количество клеток обкладки, шт.
<i>P. × albertiana</i>	116,20	870958,77*	1176,77*	1194,83*	18,40*	34,96*	288,12*	18,20*
<i>P. glauca</i>	154,80*	464651,72*	994,23*	720,60*	12,91*	18,38*	240,93*	17,17*
<i>P. engelmannii</i>	212,70*	790284,74*	1128,24*	1084,03*	17,49*	24,97*	333,60*	21,33*
‘Conica’ 5	152,43*	288889,89*	764,40*	577,67*	13,03*	20,00*	200,06*	13,63*
Ревертантный побег 5	116,47	528296,14*	1071,73*	822,05*	14,56*	23,29*	259,80*	16,17*

Примечание: * – различия значимы при $p \leq 0,05$.

Таблица 7

Средние значения морфологических и анатомических признаков ревертантного побега 6

Вид	Признак							
	Длина хвои, мм	Площадь поперечного сечения, мм ²	Толщина хвои, мкм	Ширина хвои, мкм	Толщина эпидермы, мкм	Толщина гиподермы, мкм	Диаметр сосудисто-волокнистого пучка, мкм	Количество клеток обкладки, шт.
<i>P. × albertiana</i>	116,20*	870958,77*	1176,77*	1194,83*	18,40*	34,96*	288,12*	18,20*
<i>P. glauca</i>	154,80*	464651,72*	994,23*	720,60*	12,91*	18,38*	240,93*	17,17*
<i>P. engelmannii</i>	212,70*	790284,74*	1128,24*	1084,03*	17,49*	24,97*	333,60*	21,33*
‘Conica’ 6	153,80*	255765,32*	705,37*	546,30*	12,80*	18,98*	173,28*	13,11*
Ревертантный побег 6	132,30*	545786,87*	1071,49*	829,16*	13,97*	22,43*	256,80*	15,73*

Примечание: * – различия значимы при $p \leq 0,05$.

Точность дискриминации РП 7 – 96,7 % из-за попадания одной листовой пластинки к *P. glauca*. По расстоянию Махаланобиса РП 7 имеет наибольшее сходство с *P. glauca*, чуть меньше – с *P. × albertiana* (см. табл. 1). Что касается отдельных признаков, то статистически значимых различий не было обнаружено с ‘Conica’ 7 по длине хвои, с *P. × albertiana* – по толщине эпидермы и по диаметру СВП, с *P. glauca* – по количеству клеток обкладки, с *P. engelmannii* по толщине эпидермы и по толщине гиподермы (табл. 8).

РП 8 по расстоянию Махаланобиса ближе всего к *P. glauca* (см. табл. 1). По отдельным признакам он имеет сходство с ‘Conica’ 8 по длине хвои и по толщине эпидермы, с *P. × albertiana* – по длине хвои и с *P. glauca* – по диаметру СВП (табл. 9).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ ИССЛЕДОВАНИЯ

Как видно из представленных выше результатов исследования, реверсии к дикому типу у всех особей

происходят частично, то есть фенотип *P. × albertiana* после обратных мутаций полностью не восстанавливается. Кроме того, в подавляющем большинстве случаев по данным дискриминантного анализа фенотип РП ближе всего к *P. glauca*, а не к *P. × albertiana*, которую традиционно считают родительским видом культивара ‘Conica’.

Если говорить об отдельных признаках, то и здесь *P. glauca* преобладает как по числу РП, у которых фенотипическое проявление реверсий оказалось ближе всего к этому виду, так и по количеству признаков, которые имеют статистически значимое сходство с одним из родительских видов. Фенотип *P. glauca* по отдельным признакам появился у шести РП, *P. × albertiana* – у четырех, *P. engelmannii* – у двух. У трех РП остались черты материнских культиваров. При этом у разных РП могут одновременно проявляться черты как родительских видов (одного, двух или всех трех), так и материнского культивара, либо ни одного из них.

Таблица 8
Средние значения морфологических и анатомических признаков ревертантного побега 7

Вид Species	Признак Trait							
	Длина хвой, мм Needle length, mm	Площадь поперечного сечения, мкм ² Cross-section area, μm ²	Толщина хвой, мкм Needle thickness, μm	Ширина хвой, мкм Needle width, μm	Толщина эпидермы, мкм Epidermis thickness, μm	Толщина гиподермы, мкм Hypodermis thickness, μm	Диаметр сосулисто-волокнутого пучка, мкм Vascular bundle diameter, μm	Количество клеток оболочки, шт. Bundle sheath cells, No
<i>P. × albertiana</i>	116,20*	870958,77*	1176,77*	1194,83*	18,40	34,96*	288,12	18,20*
<i>P. glauca</i>	154,80*	464651,72*	994,23*	720,60*	12,91*	18,38*	240,93*	17,17
<i>P. engelmannii</i>	212,70*	790284,74*	1128,24*	1084,03*	17,49	24,97	333,60*	21,33*
‘Conica’ 7	132,43	262181,48*	722,18*	537,78*	13,61*	19,47*	182,05*	13,37*
Ревертантный побег 7	125,80	671795,84*	1086,12*	991,42*	17,49	25,85	279,32	17,37

Примечание: * – различия значимы при $p \leq 0,05$.

Таблица 9
Средние значения морфологических и анатомических признаков ревертантного побега 8

Вид Species	Признак Trait							
	Длина хвой, мм Needle length, mm	Площадь поперечного сечения, мкм ² Cross-section area, μm ²	Толщина хвой, мкм Needle thickness, μm	Ширина хвой, мкм Needle width, μm	Толщина эпидермы, мкм Epidermis thickness, μm	Толщина гиподермы, мкм Hypodermis thickness, μm	Диаметр сосулисто-волокнутого пучка, мкм Vascular bundle diameter, μm	Количество клеток оболочки, шт. Bundle sheath cells, No
<i>P. × albertiana</i>	116,20	870958,77*	1176,77*	1194,83*	18,40*	34,96*	288,12*	18,20*
<i>P. glauca</i>	154,80*	464651,72*	994,23*	720,60*	12,91*	18,38*	240,93	17,17*
<i>P. engelmannii</i>	212,70*	790284,74*	1128,24*	1084,03*	17,49*	24,97*	333,60*	21,33*
‘Conica’ 8	115,40	331283,54*	771,75*	644,91*	13,59	19,55*	201,14*	14,20*
Ревертантный побег 8	115,27	519338,33*	1022,94*	829,02*	14,27	20,93*	245,52	15,40*

Примечание: * – различия значимы при $p \leq 0,05$.

Получившиеся результаты неоднозначны. Во-первых, нельзя исключить ошибки в определении видовой принадлежности объектов исследования. Материал был взят из ботанических садов, а не из естественных мест произрастания, что не отменяет вероятности получения гибридных семян по каналам международного обмена или возможности таксономических ошибок при идентификации интродуцированных видов и сортов. В тех случаях, когда вид был определен верно, следует учитывать влияние абиотических экологических факторов на анатомию и морфологию широко распространенных видов [10]. Этим можно объяснить отличия в значениях нескольких признаков у особей *P. glauca*, интродуцированной в СибБС, с результатами, полученными другими исследователями, например в Китае [11].

Во-вторых, по результатам исследования можно сделать предположение о природе реверсий. Вероят-

ней всего, они проходят не по типу истинной обратной мутации с восстановлением нормальной структуры мутантного гена, а по типу супрессорных или компенсаторных мутаций.

ВЫВОДЫ

У ревертантных побегов, обнаруженных на восьми особях *P. × albertiana* ‘Conica’, фенотип *P. × albertiana* не восстановился. Вероятными причинами могут быть либо таксономические ошибки при идентификации родительских видов культивара и самого сорта, либо реверсия по типу супрессорных мутаций.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЕ ССЫЛКИ

- Белосельская З. Г., Васильев Я. Я., Ванин С. И., Воинов Г. В., Забелин И. А., Лапин П. И., Малеев В. П., Правдин Л. Ф., Полетико О. М., Сааков С. Г., Соколов С. Я., Уханов В. В., Цырина Т. С., Шипчинский Н. В.

Деревья и кустарники СССР. Т. 1. Голосеменные / под ред. С. Я. Соколова, Б. К. Шишкина. Москва, Ленинград : Изд-во АН СССР. 1949. 463 с.

2. Weng C., Jackson S. T. Species differentiation of North American spruce (*Picea*) based on morphological and anatomical characteristics of needles // Canadian Journal of Botany. 2000. No 78. P. 1367–1383.

3. Strong W. L., Hills L. V. Taxonomy and origin of present-day morphometric variation in *Picea glauca* (×*engelmannii*) seed-cone scales in North America // Canadian Journal of Botany. 2006. No 84(7). P. 1129–1141. DOI:10.1139/B06-071.

4. Strong W. L. Potential palaeoflora of Last Glacial Maximum Eastern Beringia, northwest North America // Vegetation History and Archaeobotany. 2021. No 30. P. 675–684. DOI:10.1007/s00334-021-00823-4.

5. Крюссман Г. Хвойные породы / под ред. Н. Б. Гроздовой. М. : Лесная промышленность, 1986. 256 с.

6. Инге-Вечтомов С. Г., Симаров Б. В. Связь супрессии и межallelной комплементации в локусе AD у *Saccharomyces cerevisiae* // Исследования по генетике. 1967 № 3. С. 127–148.

7. Инге-Вечтомов С. Г. Трансляция как способ существования живых систем, или в чем смысл «бессмысленных» кодонов. // Соросовский образовательный журнал. 1996. № 12. С. 2–10.

8. Fladung M., Ziegenhagen B. M13 DNA fingerprinting can be used in studies on phenotypic reversions of forest tree mutants // Trees. 1998. No 12. P. 310–314.

9. Mahalanobis P. C. On the generalized distance in statistics // Proceedings of the National Institute of Sciences of India. 1936. V. 2(1). P. 49–55.

10. Галдина Т. Е., Хазова Е. П. Влияние генетических и экологических факторов на анатомо-морфологические показатели хвои // Успехи современного естествознания. 2019. № 4. С. 7–13.

11. Wang J., Ma J., OuYang F., Wang J., Song L., Kong L., Zhang H. Intrinsic relationship among needle morphology, anatomy, gas exchanges and tree growth across 17 *Picea* species // New Forests. 2020. No 52. P. 509–535. DOI:10.1007/s11056-020-09808z.

REFERENCES

1. Beloselskaya Z. G., Vasilyev Ya. Ya., Vanin S. I., Voinov G. V., Zabelin I. A., Lapin P. I., Maleyev V. P., Pravdin L. F., Poletiko O. M., Saakov S. G., Sokolov S. Ya.,

Ukhanov V. V., Tsyryna T. S., Shipchinsky N. V. Derevyia i kustarniki SSSR. T. 1. Golosemennye / Trees and shrubs of the USSR. Vol. 1. Gymnosperms. S.Ya. Sokolov, B. K. Shishkin (ed.) 463 p.

2. Weng C., Jackson S. T. Species differentiation of North American spruce (*Picea*) based on morphological and anatomical characteristics of needles // Canadian Journal of Botany. 2000. No 78. P. 1367–1383.

3. Strong W. L., Hills L. V. Taxonomy and origin of present-day morphometric variation in *Picea glauca* (×*engelmannii*) seed-cone scales in North America // Canadian Journal of Botany. 2006. No 84(7). P. 1129–1141. DOI:10.1139/B06-071.

4. Strong W. L. Potential palaeoflora of Last Glacial Maximum Eastern Beringia, northwest North America // Vegetation History and Archaeobotany. 2021. No 30. P. 675–684. DOI:10.1007/s00334-021-00823-4.

5. Krussmann Gerd. Conifers. N. B. Grozdova (ed.). 1986. 256 p.

6. Inge-Vechtormov S.G., Simarov B.V. Relationship between supersuppression and inter-allelic complementation at the Ad locus in *Saccharomyces cerevisiae* (Svyaz supersupressii i mezhallesnoy komplementatsii v lokuse AD u *Saccharomyces cerevisiae*). Issledovania po genetike // Research on genetics. 1967. No 3. P. 127–148.

7. Inge-Vechtormov S.G. Translation as the way of existence of living matter or what the sense of nonsense codons // Soros educational journal. 1996. No 12. P. 2–10.

8. Fladung M., Ziegenhagen B. M13 DNA fingerprinting can be used in studies on phenotypic reversions of forest tree mutants // Trees. 1998. No 12. P. 310–314.

9. Mahalanobis P. C. On the generalized distance in statistics // Proceedings of the National Institute of Sciences of India. 1936. V. 2(1). P. 49–55.

10. Galdina T. E., Khazova E. P. Influence of genetic and environmental factors on anatomic and morphological parameters of needle. // Advances in current natural sciences. 2019. № 4. P. 7–13.

11. Wang J., Ma J., OuYang F., Wang J., Song L., Kong L., Zhang H. Intrinsic relationship among needle morphology, anatomy, gas exchanges and tree growth across 17 *Picea* species // New Forests. 2020. No 52. P. 509–535. DOI:10.1007/s11056-020-09808z.

© Карманова А. В., Ямбуров М. С.,
Кондратов Е. В., Торчик В. И., 2022

Поступила в редакцию 04.05.2022
Принята к печати 10.11.2022