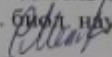


Министерства науки и высшего образования Российской Федерации
НАЦИОНАЛЬНЫЙ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ
ТОМСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ (НИ ТГУ)
Биологический институт
Кафедра лесного хозяйства и ландшафтного строительства

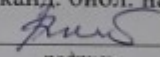
ДОПУСТИТЬ К ЗАЩИТЕ В ГЭК
Руководитель ООП
канд. биол. наук

С.А. Мельник
« 15 » 06 2020 г.

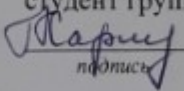
ВЫПУСКНАЯ КВАЛИФИКАЦИОННАЯ РАБОТА БАКАЛАВРА

СРАВНИТЕЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ АНАТОМИИ ХВОИ *PICEA ENGELMANNII*, *PICEA GLAUCA*, *PICEA* × *ALBERTIANA* CV. CONICA И СЛУЧАЕВ РЕВЕРСИИ ПОСЛЕДНЕЙ К ДИКОМУ ФЕНОТИПУ

по основной образовательной программе подготовки бакалавров
направление подготовки 35.03.01 – Лесное дело

Карманова Анастасия Викторовна

Руководитель ВКР
канд. биол. наук

подпись М. С. Ямбуров
« 15 » 06 2020 г.

Автор работы
студент группы № 01580

подпись А. В. Карманова

Томск-2020

Оглавление

Введение.....	3
1 Литературный обзор	4
1.1 Видообразование у растений и соматические мутации.....	4
1.2 Биологическая характеристика ели Энгельмана (<i>Picea engelmannii</i>), ели сизой (<i>Picea glauca</i>) и ели канадской Альберта (<i>Picea x albertiana</i>).....	14
1.3 Диагностические признаки видов рода <i>Picea</i>	19
2 Объекты и методы.....	23
2.1 Объекты	23
2.2 Методы.....	24
3 Результаты.....	27
Выводы	48
Список использованных источников	50

Введение

«Ведьмины метлы» – уникальный природный материал у древесных растений, образованный в результате соматических (почковых) мутаций, частично передающихся по наследству.

На основе «ведьминых метел» было выведено множество сортов, использующихся в озеленении населенных пунктов. Самый старый из культиваров, полученный из материала, найденного в природе в начале XX века – *Picea* × *albertiana* cv. Conica. Он интересен не только тем, что лег в основу селекции множества других сортов, но и своим происхождением: почковая мутация появилась на особи вида *Picea* × *albertiana*, являющегося естественным гибридом двух североамериканских видов ели – *P. glauca* и *P. engelmannii*. Появляющиеся на побегах этого культивара реверсии, то есть обратные мутации, возвращающие мутировавшие гены к исходному состоянию, могут послужить хорошим материалом для исследования процессов видообразования.

Цель: изучение анатомических и морфологических особенностей хвои *Picea* × *albertiana*, *P. glauca*, *P. engelmannii*, *P. × albertiana* cv. Conica и реверсий последней к дикому фенотипу.

Задачи:

- исследовать анатомо-морфологические признаки зрелой хвои *P. × albertiana*, *P. glauca* и *P. engelmannii*;
- исследовать анатомо-морфологические признаки хвои *P. × albertiana* cv. Conica;
- исследовать анатомо-морфологические признаки хвои реверсий *P. × albertiana* cv. Conica к дикому фенотипу;
- провести сравнительный анализ и выявить, как какому из трех родительских видов и по каким анатомо-морфологическим признакам происходит реверсия.

1 Литературный обзор

1.1 Видообразование у растений и соматические мутации

В биологии существует несколько концепций вида, каждой из которых соответствует свой тип вида: таксономический (морфологический, фенетический), биологический вид (генетический), микровид (агамный), последовательные виды (палеонтологические) и биосистематический (эковид, ценовид) (Грант, 1984). Каждая из вышеперечисленных концепций вида должна использоваться по своему назначению в той среде, для которой она была создана, во избежание недоразумений.

Таксономический вид – во многом искусственно созданная единица формальной классификации, необходимая для удобства в практике по классификации живых организмов. Эта категория основана на морфологических признаках, которые могут не совпадать с естественными единицами. В номенклатурных кодексах, в частности, в ботаническом, вид занимает четко определенную позицию в следующей иерархии: форма, разновидность, подвид, вид, ряд, секция, подрод, род. Однако, не всегда понятно, где в популяционных системах можно выделить подвид, вид или подрод. С этим связано то, что разные систематики относят один и тот же таксон либо к разновидности, либо к подвиду, либо к виду.

Биологический вид – это уже естественная единица, так как она существует в природе, а не является только созданной человеком категорией, как в случае с таксономическим видом. Биологический вид можно рассматривать как одну из стадий в непрерывном ряду дивергенции в процессе изоляции. Иерархия здесь будет немного другой: локальные расы, географические расы, аллопатрический полувид, симпатрический полувид, аллопатрический биологический вид, симпатрический биологический вид, группа видов, сингамеон. Можно выявить соответствия в популяционных системах и таксономических единицах: локальной расе обычно соответствует

разновидность, географической расе – разновидность или подвид, таксономическому виду соответствуют аллопатрический и симпатрический полувиды, а также аллопатрический и симпатрический биологические виды, группа биологических видов соответствует таксономическому ряду, а сингамеон – таксономическому ряду или секции.

Последовательные виды – это виды в геологическом смысле, о них имеет смысл говорить тогда, когда требуется проследить образование одного вида из другого через ряд интерградирующих форм.

Биосистематический вид применим к искусственно созданным человеком группам растений с помощью гибридизации.

Согласно В. Гранту, биологический вид – это «основная единица организации бипарентальных живых существ, представляющая собой систему скрещивающихся популяций, репродуктивно изолированную от других систем» (Грант, 1984). Иными словами, между особями разных видов существуют определенные репродуктивные изолирующие механизмы, мешающие им гибридизироваться.

Самое распространенное последствие межвидовой гибридизации среди бипарентальных организмов (то есть организмов, которые размножаются половым путем, и им для этого требуется две разнополые родительские особи) – стерильность потомства. Среди биологических барьеров, мешающих межвидовой гибридизации, существуют такие, которые делают скрещивание невозможным, например, механические преграды или отвергание особей другого вида. У растений межвидовое скрещивание часто ведет к невозможности получения гибридного потомства еще на этапе оплодотворения: при попытке скрестить два вида, даже считающихся близкородственными, довольно распространенным изолирующим механизмом является недоразвитость семян.

Репродуктивная изоляция может произойти и на генетическом уровне, причем у практически идентичных в морфологическом плане видов. Такие

виды, схожие между собой морфологически, но не дающие потомства при межвидовом скрещивании, называют «видами-двойниками» (Грант, 1984). Различия у видов-двойников существуют, но в основном на поведенческом, физиологическом и цитологическом уровне, что сложно выявляется обычными методами таксономии. В морфологическом плане отличия у видов-двойников тоже имеются, но незначительные и также трудноопределимые. Виды-двойники существуют как среди животных, так и среди высших растений, причем у последних это обычно сопровождается полиплоидией. Например, тетраплоидные особи могут внешне быть похожими на своих диплоидных родителей, но при возвратном скрещивании давать стерильное триплоидное потомство. Часто виды-двойники у высших растений, имеющие незначительные морфологические различия, систематики считают различными формами одного и того же вида.

К унипарентальным организмам, к которым относятся как различные виды растений, так и многие виды из других царств, также можно приложить биологическую концепцию вида. При этом такие виды у растений могут быть частично унипарентальные, преимущественно унипарентальные и исключительно унипарентальные. Особенности иерархии заключаются в том, что в то время, как бипарентальные организмы разделены на популяции, локальные и географические расы, то унипарентальные организмы образуют вместо этого микровиды.

Микровиды по Гранту В. – это «популяции, принадлежащие к преимущественно унипарентальным группам растений, в общем довольно однородным и лишь незначительно отличающимся одна от другой морфологически» (Грант, 1984). Обычно они существуют на небольшой географической области, часто имеют гибридное происхождение от двух или нескольких видов и сохраняют гибридную конституцию. Размножаются они как бесполым путем (вегетативно или при помощи агамоспермии), так и половым (гетерогамно и автогамно). Так как автогамные организмы,

образующие микровиды, чаще всего размножаются также и с помощью перекрестного оплодотворения, то к ним также применима изначальная концепция биологического вида. Агамоспермные и гетерогамные микровиды – это чаще всего высоко гетерозиготные гибриды. Клональные микровиды – межвидовые гибриды. Автогамные микровиды также часто возникают как продукты гибридизации, но они могут быть полностью или почти полностью гомозиготными.

В местах сосуществования микровидов с родительскими видами они нередко образуют группы с непрерывной изменчивостью, охватывающей как морфологические признаки родительских видов, так и произошедших от них многочисленных микровидов, что сильно затрудняет их систематизацию.

Помимо вида, в систематике выделяются еще такие таксономические единицы, как секция и подрод. У ряда растений существуют такие популяционные системы, которые по таксономическим признакам выходят за рамки вида и занимают промежуточное положение между секцией и подродом, при этом с морфологической точки зрения в них сложно выделить четко обособленные виды. В отличие от микровидов, которые вместе с родительскими видами могут образовывать непрерывный морфологический ряд, являясь при этом унипарентальными частично или полностью, бипарентальные «виды» объемом в секцию или подрод могут образовываться по нескольким причинам, одна из которых – частичная репродуктивная изоляция, занимающая промежуточное положение между изоляцией биологических видов и рас.

Таким образом, помимо традиционной концепции биологического вида, можно выделить еще «микровиды» и «полувиды» (Грант, 1984). Микровиды и полувиды существуют во многих флорах, являются довольно обычным явлением и напрямую связаны с процессами видообразования.

Обычно видообразование у животных и растений связано с дивергенцией – постепенным накоплением отличий на генетическом уровне

между различными популяциями, которые таким образом сначала становятся географическими или экологическими расами. Сначала эти популяции занимают соседние территории, либо одну и ту же, и свободно скрещиваются между собой, интегрируясь в зонах пересечения ареалов, то есть образуя непрерывные морфологические ряды. Потом отличия между популяциями становятся критическими, появляется репродуктивный барьер и бывшие популяции, пройдя через стадию разделения на различные расы, становятся симпатрическими видами – то есть видами, обитающими на одной и той же территории (либо на двух соседних), но не скрещивающихся между собой.

Однако на промежуточном этапе изоляции популяции не представляют собой еще ни хороших рас, ни хороших видов, и связаны между собой только незначительным скрещиванием и слабым обменом генами. По отношению к ним и применим термин «полувид». Такие полувиды – это неизбежная промежуточная стадия видообразования в системе постепенной дивергенции от географической расы до биологического вида. Несколько популяционных систем, занимающих такое промежуточное положение, можно обнаружить к любой данный момент времени. Например, на разных территориях, сходных по экологическим условиям, можно обнаружить несколько популяций, морфологически настолько сильно отличающихся друг от друга, что с таксономической точки зрения их можно выделить в разные виды. Тем не менее, в лабораторных условиях эти «виды» хорошо скрещиваются между собой и дают плодовитое потомство. Их уже сложно назвать географическими расами по ряду причин, однако по репродуктивному признаку еще нельзя выделить в отдельные биологические виды.

Интересное промежуточное явление в системе видообразования по схеме «популяция – географическая раса – вид» – это «перекрывающиеся кольца рас» (Грант, 1984). Они образуются в тех случаях, когда существует ряд непрерывно изменяющихся географических рас, в котором особи из рас со смежными или перекрывающимися местообитаниями свободно

скрещиваются между собой, а между расами из отдаленно расположенных местообитаний уже появляется репродуктивный барьер. Таким образом, в одной и той же популяционной системе в различных частях ее ареала можно обнаружить либо черты, свойственные расе, либо черты, свойственные виду.

Тем не менее процесс эволюции не линейен, и различные полувиды могут возникать не только в процессе превращения рас в виды, но и как результат гибридизации между видами, которые раньше были изолированы друг от друга. Обязательным условием, по которому любой можно считать именно биологическим, является репродуктивный барьер между особями его и близкородственных видов. Однако этот барьер может быть не абсолютно непроницаемым, и особи из близкородственных видов, особенно, если эти виды из одной и той же секции, иногда могут скрещиваться и производить плодовитое потомство.

Так, Горошкевич С. Н. и др. (Горошкевич и др., 2010) занимались изучением естественной гибридизации сосен из подсекции *Cembrae* (*Pinus Sibirica*, *P. koraiensis* и *P. pumila*) подсекцией *Strobi* (*P. parvifolia* и *P. armandii*) и пришли к выводу, что эти две группы образуют единую филогенетическую систему, появившуюся в результате чередования географического и климатического обособления видов и в то же время – их естественной гибридизации. В настоящее время в Забайкалье существуют районы, где встречаются жизнеспособные и фертильные гибриды *P. sibirica* и *P. pumila*.

Подобная межвидовая гибридизация, по утверждению В. Гранта (Грант, 1984) может иметь разные последствия для родительских видов. Она может никак не влиять на целостность родительских видов, либо являться для них потенциальной угрозой. В последнем случае эволюционный процесс поворачивается вспять и превращает ранее обособленные виды в полувиды путем появления связующих их гибридных популяций. Эти гибридные популяции делятся на скопления гибридов и интрогрессивные популяции.

Скопления гибридов – это произрастание на одной и той же территории всех родительских видов, их гибридов первого поколения, а также их потомства, появившегося в результате расщепления и возвратных скрещиваний. Индивидуальная изменчивость в таких местах очень высокая.

Интрогрессивные популяции появляются при многократных возвратных скрещиваниях гибридов с одним из родительских видов, при этом она сходна с одним из родительских видов, но проявляет изменчивость в сторону другого родительского вида. Самим родительским видам это грозит тем, что со временем между ними могут быть нивелированы различия в морфологии и экологии, а сами они низведены до полувинов.

Хорошим примером появления полувинов (с биологической точки зрения) может быть гибридизация между двумя северо-американскими видами ели *Picea glauca* и *P. engelmannii*, в результате чего в местах пересечения их ареалов появился новый гибридный вид – *P. × albertiana*, который долгое время считался лишь разновидностью ели сизой – *P. glauca* var. *albertiana*, и в настоящее время принят не всеми ботаниками как самостоятельный вид гибридного происхождения. Основная сложность в выделении *P. × albertiana* в качестве самостоятельного вида, хоть и гибридного происхождения, заключается в том, что не только у него нет репродуктивных барьеров с родительскими видами, но и сами родительские виды до сих пор продолжают успешно скрещиваться между собой. В результате в местах, где эти виды встречаются на одной и той же территории, существует множество переходных форм между *P. glauca* к *P. engelmannii* (Taylor). У этих трех видов одинаковое количество хромосом $2n = 24$, за исключением добавочных В-хромосом, которых у *P. glauca* и *P. × albertiana* может быть от одной до шести, а у *P. engelmannii* – одна или две (Муратова, 2000).

Итак, видообразование может проходить несколькими основными путями: дивергентным путем, когда новые виды появляются в результате

изоляции между популяциями (географической или экологической); филетическим, когда один вид со временем превращается в другой; гибридизацией, когда скрещиваются разные популяции, расы или виды, обитающие на одной и той же территории.

Одним из механизмов видообразования являются мутации. Они могут быть как генеративными, то есть возникающими в половых клетках и проявляющиеся только в следующем поколении, так и соматическими, которые возникают в соматических клетках и проявляющиеся в фенотипе у того организма, у которого произошла данная мутация. Считается, что соматические мутации по наследству не передаются, однако есть исключения: у растений из подвергшейся мутации соматической ткани развиваются половые клетки, в результате чего новый признак могут получить их семенные потомки. Хорошим примером соматических мутаций, которые могут передаваться по наследству, являются так называемые «ведьмины метлы» у растений.

Интерес к явлению под названием «ведьмины метлы» возник довольно давно. По словам А. J. Fordham (Fordham, 1967), образования на деревьях с интенсивным ветвлением и с уменьшенными листовыми пластинками были так названы еще в средневековой Европе из-за внешнего сходства с метлой. Их также называли «ведьмиными гнездами» («witches'-nests»), громовыми гнездами («thunderbrooms») и другими подобными названиями. Считалось, что ведьмы создавали их для того, чтобы использовать в качестве места для отдыха во время своих путешествий. Также существовало поверье, что «ведьмины метлы» использовали для своих целей эльфы, гоблины и другие злые духи.

Современная биология выделяет две причины происхождения «ведьминых метел»: паразитарная и мутационная. Согласно первой причине, «ведьмины метлы» образуются в результате повреждения растения грибами (ржавчинными грибами и грибами рода *Taphrina*), бактериями

(фитоплазмами), переносчиками которых являются насекомые, вирусами и даже высшими растениями, такими как *Arceuthobium pusilum*. Кроме того, «ведьмины метлы» были обнаружены не только на древесных, но также и на травянистых растениях (Fordham, 1967).

Мутационная, или генетическая причина появления «ведьминых метел» связана с появлением соматических мутаций. Соматические мутации, в результате которых на деревьях появляются «ведьмины метлы», являются почковыми мутациями, или «спортами». Это достаточно стойкие соматические мутации, которые происходят в клетках точек роста растений. Они приводят к клоновой изменчивости и сохраняются при вегетативном размножении (Самигуллина, 2006).

Соматические мутации происходят в соматических клетках организма и обычно не передаются по наследству, однако среди семенного потомства особей, полученных в результате клонирования с «ведьминых метел», наблюдается наследование признаков «ведьминой метлы» – обильное ветвление с недоразвитыми листьями, а также их расщепление в потомстве на нормальную и мутантную формы (Шамаль, 2017). При свободном опылении в природных условиях у сеянцев из семян с «ведьминых метел» проявляется сегрегация 1 : 1, то есть одна половина потомства наследует карликовость материнской особи, а у другой половины проявляется обычный фенотип. Это свидетельствует о доминантной природе мутации (Fordham, 1967; Brown, 1994). Однако, как выявили американские исследователи Brown C. L., Sommer H. и E Wetzstein H. (Brown, 1994), семенное потомство особей с карликовыми мутациями из тех, кто наследует карликовость, отличается от своих родителей физиологически и анатомически.

Ведьмины метлы мутационного типа также изучали: Васильева Г. В., Жук Е. А., Васильева Г. В., Горошкевич С. Н. (Жук, 2016; Vasilyeva, 2016; Goroshkevich, 2015), Полякова О. И. (Polyakova, 2018), Понкратьева С. В. (Понкратьева, 2016), Ямбуров М. С. (Ямбуров, 2007; 2017).

С явлением мутации тесно связано явление реверсии – повторной мутации гена, которая возвращает его к исходному состоянию. Это происходит либо за счет обратной мутации гена, когда полностью восстанавливается его прежняя структура, либо за счет подавления мутантного аллеля другой – супрессорной – мутацией, возникшей в том же геноме. Обычно результатом реверсии является возвращение к дикому фенотипу.

Явление реверсии очень интересно в том плане, что у гибридных организмов из царства растений, которые подверглись мутации, реверсия может вернуть исходный фенотип не только гибрида, но и его родительских видов. Например, реверсия, появившаяся на особи культивара *Picea* × *albertiana* cv. Conica, может иметь признаки не только *P.* × *albertiana*, но и *P. glauca* и *P. engelmannii*.

1.2 Биологическая характеристика ели Энгельмана (*Picea engelmannii*), ели сизой (*Picea glauca*) и ели канадской Альберта (*Picea x albertiana*)

Picea engelmannii Parry ex Engelm., согласно Флоре Северной Америки (Taylor), характеризуется следующими признаками в пределах своего ареала. Это дерево до 60 м высотой с толщиной ствола до 2 м и с узко конической кроной. Цвет коры варьирует от серой до красновато-коричневой. Ветви горизонтальные, отчасти поникающие. Молодые побеги довольно толстые, не свисающие, желтовато-коричневые, тонко опушенные, иногда голые. Почки оранжево-коричневые длиной 3–6 мм, закругленные на конце. Хвоя длиной 1,6–3,0 (до 3,5) см, четырехугольная в поперечном сечении, жесткая, сине-зеленая, устьичные линии расположены по всем четырем граням, апекс заостренный. Женские шишки длиной 3–7 (до 8) см, семенные чешуи размером 13–20 × 9–16 мм, формой от ромбовидной до эллиптической, шире всего над серединой, извилистые, с неровно зазубренным верхним краем, который выходит за крыло семени на 3–8 мм (см. рис. 1). Количество хромосом $2n = 24$ (Муратова, 2000).

Picea engelmannii var. *engelmannii* произрастает в горных и субальпийских лесах на высоте 1000–3000 м. Ее ареал проходит через Британскую Колумбию и Альберту в Канаде, а также через Вашингтон, Айдахо, Монтану, Орегон, Вайоминг, Калифорнию, Неваду, Юту, Колорадо, Аризону и Нью Мексико в США. В Мексике произрастает другая разновидность этого вида – *Picea engelmannii* var. *mexicana*, которая раньше выделялась в отдельный вид – *Picea mexicana*.

Picea glauca (Moench) Voss, согласно Флоре Северной Америки (Taylor), – это дерево, вырастающее до 30 м с диаметром ствола до 1 м. Крона ширококоническая или пирамидальная. Кора – серо-коричневая. Ветви слегка поникающие, молодые побеги не свисающие, довольно тонкие,

розовато-коричневые, гладкие. Почки оранжево-коричневые, 3–6 мм в длину, на конце закругленные. Хвоя длиной от 0,8 до 2,5 см, в среднем – 1,5–2,0 см. В поперечном сечении хвоя четырехугольная, жесткая, сине-зеленая, остроконечная, с устьичными линиями по всем четырем граням. Женские шишки длиной 2,5–6 см, максимум – 8 см. Семенные чешуи размером 10–16 × 9–13 мм, веерообразные, извилистые, шире всего – около закругленного апекса, край апекса более-менее цельный, выходящий за крыло семени на 0,5–3 мм (см. рис. 2). Количество хромосом $2n = 24$ (Муратова, 2000).



Рисунок 1 – *Picea engelmannii*

Примечание – Фотограф – O'Brien J., источник – Forestry Images.

Picea glauca произрастает на сфагновых болотах и топях, берегам рек, заходит на горные склоны до высоты 1000 м. Это широко распространенный в Северной Америке вид, произрастающий почти во всех провинциях Канады и в нескольких штатах США, а также в Сен-Пьер и Микелон. В Канаде ель сизая встречается в провинциях Альберта, Британская Колумбия, Манитоба, Нью-Брунсвик, Ньюфаундленд и Лабрадор, Новая Шотландия, Онтарио, остров Принца Эдуарда, Квебек, Саскачеван, а также на территории Юкон. В США ее ареал заходит в штаты Аляска, Мэн, Мичиган, Миннесота, Монтана, Нью-Хэмпшир, Нью-Йорк, Южная Дакота, Вермонт, Висконсин и Вайоминг. В Канаде и на Аляске ель сизая является доминантным и основным лесообразующим видом.



Рисунок 2 – *Picea glauca*

Примечание – Фотограф – O'Brien J., источник – Forestry Images.

Ареалы ели сизой и ели Энгельмана частично пересекаются, в результате эти два вида регулярно скрещиваются между собой и имеют множество переходных форм. Таким образом, в местах перекрывания

ареалов этих двух видов происходит симпатрическое видообразование. В местах симпатрии исследователи выделяли три разновидности ели сизой – *P. glauca* var. *glauca*, *P. glauca* var. *albertiana* и *P. glauca* var. *porsildii* (Taylor). Две последние сейчас признаны самостоятельным видом, имеющим гибридное происхождение – *Picea* × *albertiana* (Strong, 2006).

Picea × *albertiana*, или ель канадская, согласно «Флоре Северной Америки» (Taylor), где она была описана как *P. glauca* var. *albertiana*, имеет необычно узкую крону. У нее также очень выступающее основание хвои, ее шишки в ширину почти такие же, как и в длину, семенные чешуи на концах тупые с зубчатой бахромой и в ширину больше, чем в длину. Крюссман Г. (Крюссман, 1986) отмечает также, что у этой разновидности, в отличие от *P. glauca*, слегка смолистые почки, крупная хвоя длиной 12–24 см, заостренная на конце. Другая разновидность – *P. glauca* var. *porsildii*, согласно «Флоре...», имеет гладкую кору с пузырьками, содержащими смолу, короткие угловатые семенные чешуи, необычно широкую крону и опушенные молодые побеги. Автор статьи – Taylor R. J. – отмечает, что вышеперечисленные признаки у обеих разновидностей – общие для гибридов *P. glauca* var. *glauca* и *Picea engelmannii*, произрастающих в местах пересечения ареалов двух родительских видов, а разница в форме кроны у двух разновидностей может быть объяснена конкурентным давлением. Однако растения с вышеперечисленными признаками встречаются далеко за границами области симпатрии. Последнее было объяснено канадскими исследователями Strong W. L. и Hills L. V. (Strong, 2006), которые выдвинули гипотезу, что гибридизация могла произойти еще во время последнего ледникового периода в местности, где сейчас расположены штаты Монтана, Вайоминг и Южная Дакота с последующем распространением гибридов на север и северо-восток от Скалистых гор на территорию современной Канады вплоть до провинции Манитоба вслед за отступающим Лаврентийским ледниковым щитом.

Современный ареал *Picea* × *albertiana* простирается от Юкона до северо-западной Южной Дакоты, включая в себя Северо-Западные территории, Альберту, Британскую Колумбию, Манитобу, Саскачеван в Канаде, Монтану и Южную Дакоту в США (WCSP). Количество хромосом у этого вида такое же, как и у его родительских видов: $2n = 24$ (Муратова, 2000).

На основе естественных мутаций *Picea* × *albertiana* селекционерами были выведены такие культивары, как «Conica» – самый старый из всех, а на основе его дальнейших мутаций – «Alberta Globe», «Gnom» и «Laurin» (Крюссман, 1986).

1.3 Диагностические признаки видов рода *Picea*

В качестве диагностических для идентификации видов рода *Picea* традиционно используются такие морфологические признаки, как высота деревьев, опушение и цвет молодых и старых побегов; размер и форма шишек; форма, толщина и размер семенных и кроющих чешуй; смолистость и размер почек, форма, размер, расположение и степень прилегания почечных чешуй; форма, длина, толщина, ширина и плотность хвои; форма апекса хвои; расположение хвои на ветвях и степень прилегания к ветвям; расположение и количество устьичных линий на хвое; цвет и матовость хвои, а также запах хвои при растирании (Белозельская и др., 1949; Ghimire et. al, 2015; Weng, 2000).

Однако ввиду географической вариативности признаков и гибридизации многих видов ели друг с другом для точной идентификации вида одних морфологических признаков бывает недостаточно. В отдельных случаях часть морфологических признаков может быть недоступна: например, цвет и запах хвои или побегов при определении видов в палеоботанике.

Поэтому разные исследователи для целей систематики предлагают также анатомические признаки хвои: количество смоляных каналов, позиция смоляных каналов, которая постоянна у различных видов, диаметр каналов (включая клетки эпителия) (Ghimire et. al, 2015; Weng, 2000), граница смоляных каналов с эпидермой или с гиподермой, количество склеренхимных клеток над флоэмой (Marco, 1939).

Marco H. F. (Marco, 1939) в качестве одного из диагностических признаков предлагает использовать количество склеренхимных клеток в сосудисто-волокнистом пучке, которые есть почти у всех видов ели, располагаются над флоэмой и примыкают к ней. У двух видов – *P. breweriana* и *P. brachytyla* – они располагаются также и под ксилемой. Однако количество склеренхимных клеток в пучке может сильно различаться

даже в пределах одного вида. Например, у *P. smithiana* их может быть 10–30, а у *P. spinulosa* они обычно отсутствуют.

Он же отмечает, что смоляные каналы у большинства видов ели плотно прилегают к эпидерме, и лишь у двух видов – *P. sitchensis* и *P. torano* они граничат с гиподермой (Marco, 1939).

Weng C. и Jackson S. T. (Weng, 2000) использовали отношение диаметра смоляного канала к диаметру проводящего пучка как стандартизированный индикатор размера смоляных каналов для идентификации видов ели. Чтобы определить позицию каждого смоляного канала на поперечном срезе хвои, исследователи измерили расстояние от вершины латерального угла к вертикальной проекции центра смоляного канала на краю нижней стороны хвои, а также расстояние от вершины этого же латерального угла до апекса абаксиального (нижнего) угла, то есть длину той нижней стороны, у которой расположен смоляной канал (см. рис. 3). Собственно позицию смоляного канала определяет отношение этих двух расстояний – позиционный индекс («resin-duct position index» у Weng C. и Jackson S. T.). Чем это отношение меньше, тем ближе к латеральному углу располагаются смоляные каналы.

Смоляные каналы у разных видов ели могут быть двух типов: непрерывные, тянущиеся от апикального до базального края хвоинки, и прерывистые, располагающиеся в одну линию в виде нескольких отдельных коротких смоляных каналов, длиной от одного до нескольких миллиметров, в среднем – 2 мм (Marco, 1939; Weng, 2000). К видам, имеющим первый тип смоляных каналов, относятся *P. breweriana*, *P. chihuahuana*, *P. mariana*, *P. rubens*, *P. jezoensis* и др. Второй тип смоляных каналов у таких видов, как *P. sitchensis*, *P. pungens*, *P. engelmannii*, *P. glauca* и *P. × albertiana*, *P. abies*, *P. koraiensis* и др. (Ghimire et. al, 2015; Weng, 2000). Так как диагностическим признаком является максимальный диаметр смоляного канала в поперечном сечении, то легче всего он определяется у видов с непрерывными смоляными

каналами, имеющими относительно постоянный диаметр практически на всем его протяжении. У видов с прерывистыми смоляными каналами, к которым относятся и выбранные для данного исследования *P. engelmannii*, *P. glauca* и *P. × albertiana*, при приготовлении препаратов поперечных срезов хвои с использованием замораживающего микротомов сложно обнаружить не только позицию максимального диаметра смоляных каналов, но и сами каналы. Поэтому в данном исследовании максимальный диаметр смоляных каналов будет рассматриваться как вспомогательный диагностический признак.

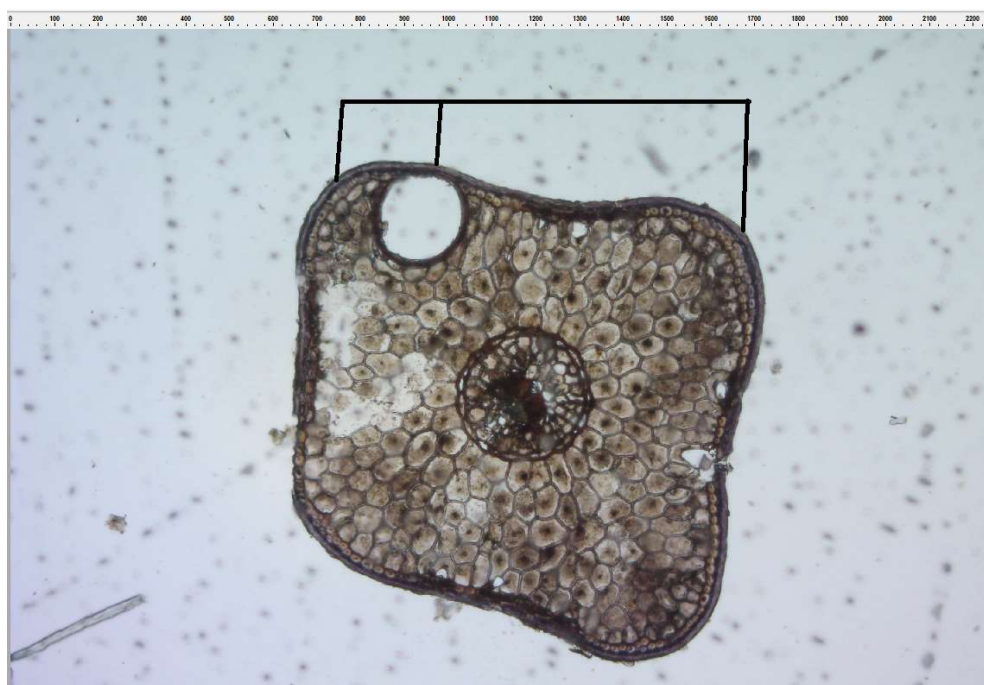


Рисунок 3 – Измерение позиционного индекса смоляного канала на поперечном срезе *Picea × albertiana*

Обычно у различных видов ели на одну хвоинку приходится по два непрерывных смоляных канала либо по два ряда прерывистых, редко встречаются три или четыре канала на одной хвоинке. У видов с прерывистыми линиями смоляных каналов количество коротких каналов на хвоинке может варьировать от нуля (*P. engelmannii*, *Picea sitchensis*) до семи (*P. pungens*, *P. glauca*). Поэтому на поперечный срез могут попасть оба

канала (обычно разных диаметров), только один или ни одного, так как отдельные каналы в линиях не всегда располагаются строго друг напротив друга. Поэтому при расчете площади мезофилла в данном исследовании мы исходим из предположения, что на срезе два канала одинакового диаметра.

P. engelmannii и *P. glauca* очень близкие виды, легко скрещивающиеся друг с другом из-за пересекающихся ареалов. Анатомически они также очень схожи. Так, согласно Weng C. и Jackson S. T. (Weng, 2000), у обоих видов короткие и широкие смоляные каналы, а различия можно обнаружить статистически: у этих видов в среднем различаются количество каналов на одну хвоинку, их длина, диаметр и позиция. У *P. glauca* смоляные каналы меньше, и они располагаются ближе к латеральным углам, чем у *P. engelmannii*. Исследователи утверждают, что для точной идентификации этих двух видов надо использовать три диагностических признака: длину и диаметр смоляных каналов, а также их позиционный индекс. Если не брать в расчет длину каналов, то точность идентификации будет немного ниже.

2 Объекты и методы

2.1 Объекты

В качестве объектов исследования использовалась хвоя трех видов рода *Picea*, собранная в г. Минске (Республика Беларусь) в 2016–2017 гг.

При этом зрелая хвоя *P. × albertiana* и *P. glauca*, а также имматурная хвоя *P. engelmannii* были собраны в Центральном ботаническом саду Национальной академии наук Беларуси в декабре 2016 г. Там же в то же время была собрана хвоя с одного из экземпляров культивара *P. × albertiana* cv. *Conica* и ее реверсия (далее – «контроль 1» и «реверсия 1»).

Образцы хвои с остальных трех экземпляров культивара *P. × albertiana* cv. *Conica* и их реверсии (далее – «контроль 2–4» и «реверсии 2–4») были собраны в г. Минске на улице возле Президиума в январе 2017 г.



Рисунок 4 – Пример реверсии на культиваре *P. × albertiana* cv. *Conica*

Примечание – Фотограф – Sage R., источник – Wikipedia.

2.2 Методы

Собранную хвою фиксировали и хранили в 70 % растворе этанола.

Для морфологических и анатомических исследований случайным образом отбирались по 30 шт. хвоинок от каждого вида (*P. × albertiana*, *P. glauca* и *P. engelmannii*), а также от каждого из четырех культиваров (*P. × albertiana* cv. *Conica*) и соответственно их реверсий.

Каждая хвоинка сначала извлекалась из раствора этанола и разрезалась скальпелем на две неравные части. Затем у каждой из двух частей измерялась длина с помощью бинокулярной лупы МСП-1 при увеличении 1х.

Далее у более длинной половины отрезалась та часть, которая у целой хвоинки должна быть центральной, и вмораживалась в каплю воды на столике замораживающего микротомы МЗ-2 для получения поперечных срезов хвои толщиной 20–40 мкм. Полученные срезы из центральной части хвои фиксировались для дальнейшего хранения и изучения на предметном стекле в капле смешанного с дистиллированной водой глицерина в пропорции 1 : 1. Качество работы проверялось с помощью микроскопа Carl Zeiss.

С помощью камеры, установленной микроскопе Carl Zeiss, и программного обеспечения для анализа изображений AxioVision v. 4.8.2 проводилась фотосъемка поперечных срезов хвои и дальнейшая обработка полученных изображений при увеличении 5х. С помощью AxioVision измерялись толщина и ширина среза, площадь сечения хвои, диаметр сосудисто-волокнистого пучка, количество клеток обкладки у сосудисто-волокнистого пучка, диаметр смоляных каналов, толщина эпидермы и гиподермы.

Диаметр смоляных каналов измерялся вместе с выстилающими их эпителиальными клетками. При наличии на срезе двух смоляных каналов, измерялся только тот, у которого диаметр больше. При расчете площади мезофилла предполагалось, что смоляных каналов на срезе два.

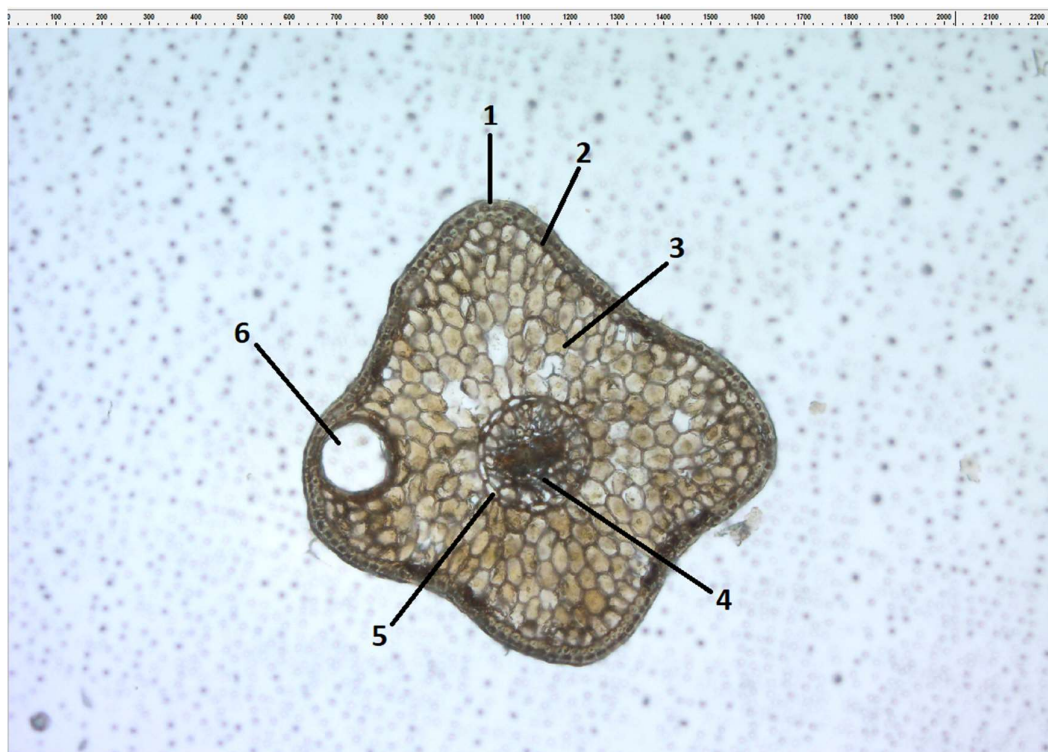


Рисунок 5 – Поперечный срез хвои *Picea engelmannii*

Примечание – 1 – эпидерма, 2 – гиподерма, 3 – мезофилл, 4 – сосудисто-волокнистый пучок, 5 – эндодермис (клетки обкладки), 6 – смоляной канал.

Толщина эпидермы и гиподермы измерялась в соответствии с методикой Radovanović B. и др. (Radovanović et.al.; 2014): измерения проводились на абаксиальной, адаксиальной и латеральной стороне хвои в углах, затем находились средние отдельно для эпидермы и гиподермы, которые и использовались в дальнейших расчетах.

Все расчеты проводились в программе Excel из пакета Microsoft Office 2019. В программе Excel на основе имеющихся измерений рассчитывались площадь мезофилла, площадь поверхности хвои, отношение диаметра смоляного канала к диаметру сосудисто-волокнистого пучка и позиционный индекс смоляных каналов.

Итого, для дальнейшего анализа морфолого-анатомических особенностей хвои трех отобранных видов, четырех экземпляров культивара и соответствующих реверсий были взяты нижеперечисленные тринадцать признаков.

Морфологические признаки: длина хвои, толщина и ширина хвои, площадь сечения хвои и площадь поверхности хвои.

Анатомические признаки: толщина эпидермы и гиподермы, диаметр сосудисто-волокнистого пучка и количество его клеток обкладки, диаметр смоляных каналов, отношение диаметра смоляного канала к диаметру сосудисто-волокнистого пучка, позиционный индекс смоляных каналов, площадь мезофилла.

Для каждого из признаков рассчитывалось среднее значение, стандартное отклонение и тесно связанный с ним коэффициент вариации, а для смоляных каналов – процент встречаемости признака.

Все статистические расчеты также проводились в программе Excel 2019. С помощью пакета инструментов Data Analysis каждая из четырех реверсий сравнивалась со своим контролем и с каждым из трех родительских видов по каждому из вышеперечисленных признаков с помощью теста Стьюдента. Уровень значимости $P = 0,05$.

3 Результаты

Результаты расчётов в формате «среднее значение $\pm$ стандартное отклонение» приведены в таблицах 1–4. Статистически значимые различия между реверсиями 1–4 и соответствующим им контролем (*P. $\times$ albetiana* cv. Conica), а также *P. $\times$ albertiana*, *P. glauca* и *P. engelmannii* для уровня значимости $P = 0,05$ выделены с помощью астериска (*). Данные, для которых статистические расчеты не проводились выделены с помощью двойного астериска (**).

Таблица 1 – Морфолого-анатомическое сравнение хвои реверсии 1 и *Picea $\times$ albetiana* cv. Conica 1, *P. $\times$ albertiana*, *P. glauca* и *P. engelmannii*.

Признак	Вид				
	<i>Picea $\times$ albetiana</i> cv. Conica Реверсия 1	<i>P. $\times$ albetiana</i> cv. Conica 1	<i>P. $\times$ albertiana</i>	<i>P. glauca</i>	<i>P. engelmannii</i>
Длина хвои, мм	124,4 $\pm$ 8,5	137,3 $\pm$ 14,4 *	116,2 $\pm$ 6,1 *	172,5 $\pm$ 10,2 *	156,6 $\pm$ 6,8 *
Площадь сечения хвои, мкм ²	515474,8 $\pm$ 69010,0	291851,2 $\pm$ 27251,9 *	870958,8 $\pm$ 122497,8 *	484179,7 $\pm$ 57986,8	528199,5 $\pm$ 35157,2
Диаметр СВП, мкм	244,7 $\pm$ 18,6	204,3 $\pm$ 14,4 *	288,1 $\pm$ 24,6 *	229,4 $\pm$ 20,3 *	236,4 $\pm$ 15,0
Толщина хвои, мкм	1041,9 $\pm$ 50,8	718,9 $\pm$ 40,0 *	1176,8 $\pm$ 61,6 *	892,6 $\pm$ 55,0 *	967,2 $\pm$ 29,3 *
Ширина хвои, мкм	790,6 $\pm$ 129,1	622,0 $\pm$ 52,5 *	1194,8 $\pm$ 121,7 *	849,5 $\pm$ 47,9 *	907,4 $\pm$ 55,6 *

Признак	Вид				
	<i>Picea</i> × <i>albetiana</i> cv. Conica Реверсия 1	<i>P.</i> × <i>albetiana</i> cv. Conica 1	<i>P.</i> × <i>albertiana</i>	<i>P. glauca</i>	<i>P.</i> <i>engelmannii</i>
Толщина эпидермы, мкм	14,6 ± 1,6	12,6 ± 1,7 *	18,4 ± 2,4 *	16,1 ± 1,6 *	17,7 ± 2,2 *
Толщина гиподермы, мкм	23,7 ± 2,3	19,3 ± 1,8 *	35,0 ± 5,4 *	19,8 ± 1,8 *	27,2 ± 2,9 *
Площадь мезофилла, мкм ²	371510,6 ± 45263,4	192500,8 ± 19351,2 *	631775,8 ± 108350,7 *	354804,7 ± 46088,3	348949,2 ± 31470,3 *
Площадь поверхности хвои, мм ²	31,6 ± 2,7	26,3 ± 2,9 *	38,3 ± 2,4 *	42,5 ± 4,2 *	40,3 ± 2,2 *
Количество клеток обкладки, шт	15,6 ± 1,4	14,0 ± 1,2 *	18,2 ± 1,1 *	18,3 ± 1,3 *	17,0 ± 1,2 *
Диаметр СК, мкм	270,8 ± 10,3	145,8 ± 23,3 *	168,4 ± 23,5 *	78,9 ± 25,8 *	206,6 ± 19,7 *
Отношение диаметра СК к диаметру СВП	0,98 ± 0,08	0,72 ± 0,13 *	0,6 ± 0,08 *	0,34 ± 0,11 *	0,88 ± 0,10

Признак	Вид				
	<i>Picea</i> × <i>albetiana</i> cv. Conica Реверсия 1	<i>P.</i> × <i>albetiana</i> cv. Conica 1	<i>P.</i> × <i>albertiana</i>	<i>P. glauca</i>	<i>P.</i> <i>engelmannii</i>
Позиционный индекс СК	0,34 ± 0,01	0,23 ± 0,06 *	0,21 ± 0,03 *	0,21 ± 0,05 *	0,23 ± 0,04 *

Как видно из таблицы 1 первая реверсия полностью отличается от своего контрольного образца, иными словами, возврат к дикому фенотипу произошел по всем рассматриваемым в данном исследовании признакам. По длине хвои первая реверсия меньше контроля на 10 %, а по остальным показателям – больше. По площади сечения хвои она больше контроля на 43 %, по диаметру сосудисто-волокнистого пучка – на 17 %, по толщине хвои – на 31 %, по ширине хвои – на 21 %, по толщине эпидермы – на 14 %, по толщине гиподермы – на 19 %, по площади поверхности хвои – на 17 %, по количеству клеток обкладки – на 10 %, по диаметру смоляных каналов – на 46 %, по отношению диаметра смоляного канала к диаметру сосудисто-волокнистого пучка – на 26 %, по позиционному индексу смоляных каналов – на 32 %.

Первая реверсия также полностью отличается от *P. × albertiana*. В данном случае показатели реверсии больше *P. × albertiana* по четырем признакам и меньше – по девяти признакам. Реверсия больше ели канадской по длине хвои на 7 %, по диаметру смоляных каналов – на 38 %, по отношению диаметра смоляного канала к диаметру сосудисто-волокнистого пучка – на 39 %, по позиционному индексу смоляных каналов – на 38 %. Реверсия меньше ели канадской по площади сечения хвои на 69 %, по диаметру сосудисто-волокнистого пучка – на 17 %, по толщине хвои – на 13

%, по ширине хвои – на 51 %, по толщине эпидермы – на 26 %, по толщине гиподермы – на 48 %, по площади мезофилла – на 70 %, по площади поверхности хвои – на 21 %, по количеству клеток обкладки – на 17 %.

С елью сизой у первой реверсии уже есть совпадения по двум изучаемым признакам: по площади сечения хвои и площади мезофилла у них нет статистически значимых различий. В остальных случаях первая реверсия больше *P. glauca* по шести признакам и меньше – по пяти признакам. Реверсия больше *P. glauca* по диаметру сосудисто-волокнистого пучка на 6 %, по толщине хвои – на 14 %, по толщине гиподермы – на 17 %, по диаметру смоляных каналов – на 71 %, по отношению диаметра смоляного канала к диаметру сосудисто-волокнистого пучка – на 65 % и по позиционному индексу – на 38 %. Реверсия меньше *P. glauca* по длине хвои на 39 %, по ширине хвои – на 8 %, по толщине эпидермы – на 10 %, по площади поверхности хвои – на 35 % и по количеству клеток обкладки – на 17 %.

С елью Энгельмана у первой реверсии также есть совпадения, но уже по трем изучаемым признакам: по площади сечения хвои, по диаметру сосудисто-волокнистого пучка и по отношению диаметра смоляного канала к диаметру сосудисто-волокнистого пучка нет статистически значимых различий. В остальных случаях первая реверсия больше *P. engelmannii* по четырем признакам и меньше – по шести признакам. Реверсия больше *P. engelmannii* по толщине хвои на 7 %, по площади мезофилла – на 6 %, по диаметру смоляных каналов – на 24 % и по позиционному индексу – на 32 %. Реверсия меньше *P. engelmannii* по длине хвои на 26 %, по ширине хвои – на 15 %, по толщине эпидермы – на 21 %, по толщине гиподермы – на 15 %, по площади поверхности хвои – на 28 % и по количеству клеток обкладки – на 9 %.

Итак, первая реверсия по всем признакам отличается как от контроля, так и от *P. × albertiana*, однако по четырем признакам близка к двум другим

родительским видам. По площади сечения хвои она близка как к *P. glauca*, так и к *P. engelmannii*, по диаметру сосудисто-волокнистого пучка – к *P. engelmannii*, по площади мезофилла – к *P. glauca* и по отношению диаметра смоляного канала к диаметру сосудисто-волокнистого пучка – к *P. engelmannii*.

Таблица 2 – Морфолого-анатомическое сравнение хвои реверсии 2 и *P. × albetiana* cv. Conica 2, *P. × albertiana*, *P. glauca* и *P. engelmannii*.

Признак	Вид				
	<i>Picea × albetiana</i> cv. Conica Реверсия 2	<i>Picea × albetiana</i> cv. Conica 2	<i>Picea × albertiana</i>	<i>Picea glauca</i>	<i>Picea engelmannii</i>
Длина хвои, мм	145,5 ± 11,9	139,8 ± 14,3	116,2 ± 6,1 *	172,5 ± 10,2 *	156,6 ± 6,8 *
Площадь сечения хвои, мкм ²	731992,2 ± 101673,7	320838,2 ± 35056,7 *	870958,8 ± 122497,8 *	484179,7 ± 57986,8 *	528199,5 ± 35157,2 *
Диаметр СВП, мкм	298,4 ± 19,8	208,0 ± 16,9 *	288,1 ± 24,6	229,4 ± 20,3 *	236,4 ± 15,0 *
Толщина хвои, мкм	1208,8 ± 69,0	760,4 ± 38,7 *	1176,8 ± 61,6	892,6 ± 55,0 *	967,2 ± 29,3 *
Ширина хвои, мкм	995,4 ± 126,2	656,4 ± 82,6 *	1194,8 ± 121,7 *	849,5 ± 47,9 *	907,4 ± 55,6 *
Толщина эпидермы, мкм	16,7 ± 2,0	12,6 ± 1,5 *	18,4 ± 2,4 *	16,1 ± 1,6	17,7 ± 2,2

Признак	Вид				
	<i>Picea</i> × <i>albetiana</i> cv. Conica Реверсия 2	<i>Picea</i> × <i>albetiana</i> cv. Conica 2	<i>Picea</i> × <i>albertiana</i>	<i>Picea</i> <i>glauca</i>	<i>Picea</i> <i>engelmannii</i>
Толщина гиподермы, мкм	25,9 ± 2,3	21,1 ± 2,4 *	35,0 ± 5,4 *	19,8 ± 1,8 *	27,2 ± 2,9
Площадь мезофилла, мкм ²	536709,5 ± 81223,1	214726,8 ± 28016,9 *	631775,8 ± 108350,7 *	354804,7 ± 46088,3 *	348949,2 ± 31470,3 *
Площадь поверхности хвои, мм ²	44,0 ± 4,5	27,9 ± 2,1 *	38,3 ± 2,4 *	42,5 ± 4,2	40,3 ± 2,2 *
Количество клеток обкладки, шт.	17,6 ± 1,3	13,9 ± 1,4 *	18,2 ± 1,1 *	18,3 ± 1,3 *	17,0 ± 1,2
Диаметр СК, мкм	246,0 ± 0 **	164,1 ± 22,9	168,4 ± 23,5	78,9 ± 25,8	206,6 ± 19,7
Отношение диаметра СК к диаметру СВП	0,89 ± 0 **	0,82 ± 0,13	0,6 ± 0,08	0,34 ± 0,11	0,88 ± 0,10
Позиционный индекс СК	0,30 ± 0 **	0,22 ± 0,05	0,21 ± 0,03	0,21 ± 0,05	0,23 ± 0,04

Прежде чем анализировать Таблицу 2 следует заметить, что у второй реверсии смоляные каналы были обнаружены только на одном из 30 поперечных срезов хвои, что сделало невозможным проводить какие-либо статистические расчеты с участием смоляных каналов для данной реверсии. Следовательно, в рамках данного исследования сложно выявить, имеются или нет статистически значимые различия у второй реверсии с контролем и тремя родительскими видами по таким признакам, как диаметр смоляных каналов, отношение диаметра смоляного канала к диаметру сосудисто-проводящего пучка и позиционный индекс смоляных каналов. Однако это не мешает определить отличия реверсии от контроля и родительских видов по этим трем признакам в процентах.

Из таблицы 2 следует, что вторая реверсия от своего контрольного образца отличается не полностью: по длине хвои у второй реверсии и ее контроля нет статистически значимых различий, следовательно, реверсия по этому признаку не произошла. По всем остальным признакам вторая реверсия больше своего контроля: по площади сечения хвои – на 56 %, по диаметру сосудисто-волокнистого пучка – на 30 %, по толщине хвои – на 37 %, по ширине хвои – на 34 %, по толщине эпидермы – на 25 %, по толщине гиподермы – на 19 %, по площади мезофилла – на 60 %, по площади поверхности хвои – на 37 %, по количеству клеток обкладки – на 21 %, по диаметру смоляных каналов – на 33 %, по отношению диаметра смоляного канала к диаметру сосудисто-волокнистого пучка – на 8 % и по позиционному индексу – на 27 %.

У второй реверсии также есть совпадения с *P. × albertiana*: по диаметру сосудисто-волокнистого пучка и по толщине хвои у них нет статистически значимых различий. В остальных случаях вторая реверсия больше *P. × albertiana* по пяти признакам и меньше – по шести признакам. Вторая реверсия больше *P. × albertiana* по длине хвои на 20 %, по площади поверхности хвои – на 13 %, по диаметру смоляных каналов – на 32 %, по

отношению диаметра смоляного канала к диаметру сосудисто-волокнистого пучка – на 33 % и по позиционному индексу – на 30 %. Реверсия меньше *P. × albertiana* по площади сечения хвои на 19 %, по ширине хвои – на 20 %, по толщине эпидермы – на 10 %, по толщине гиподермы – на 35 %, по площади мезофилла – на 18 % и по количеству клеток обкладки – на 3 %.

С *P. glauca* у второй реверсии также два совпадения: по толщине эпидермы и по площади поверхности хвои статистически значимых различий не выявлено. В остальных случаях вторая реверсия больше *P. glauca* по девяти признакам и меньше – по двум признакам. Реверсия больше *P. glauca* по площади сечения хвои на 34 %, по диаметру сосудисто-волокнистого пучка – на 23 %, по толщине хвои – на 26 %, по ширине хвои – на 15 %, по толщине гиподермы – на 24 %, по площади мезофилла – на 34 %, по диаметру смоляных каналов – на 67 %, по отношению диаметра смоляного канала к диаметру сосудисто-волокнистого пучка – на 62 % и по позиционному индексу – на 30 %. Вторая реверсия меньше *P. glauca* по длине хвои на 19 % и по количеству клеток обкладки – на 4 %.

С *P. engelmannii* у второй реверсии уже три совпадения: статистически значимых различий не выявлено по таким признакам, как толщина эпидермы, толщина гиподермы и количество клеток обкладки. Вторая реверсия меньше *P. engelmannii* по длине хвои на 8 %, а во всех остальных случаях – больше. Реверсия больше ели Энгельмана по площади сечения хвои на 28 %, по диаметру сосудисто-волокнистого пучка – на 21 %, по толщине хвои – на 20 %, по ширине хвои – на 9 %, по площади мезофилла – на 35 %, по площади поверхности хвои – на 8 %, по диаметру смоляных каналов – на 16 %, по отношению диаметра смоляного канала к диаметру сосудисто-волокнистого пучка – на 1 % и по позиционному индексу – на 23 %.

Итак, вторая реверсия близка по семи признакам как к своему контролю, так и ко всем трем родительским видам. По длине хвои – к *P. ×*

albetiana cv. Conica, по диаметру сосудисто-волокнистого пучка и по толщине хвои – к *P. × albertiana*, по толщине эпидермы – к *P. glauca* и к *P. engelmannii*, по толщине гиподермы – к *P. engelmannii*, по площади поверхности хвои – к *P. glauca* и по количеству клеток обкладки – к *P. engelmannii*.

Таблица 3 – Морфолого-анатомическое сравнение хвои реверсии 3 и *P. × albetiana* cv. Conica 3, *P. × albertiana*, *P. glauca* и *P. engelmannii*..

Признак	Вид				
	<i>Picea × albetiana</i> cv. Conica Реверсия 3	<i>Picea × albetiana</i> cv. Conica 3	<i>Picea × albertiana</i>	<i>Picea glauca</i>	<i>Picea engelmannii</i>
Длина хвои, мм	127,6 ± 7,2	140,0 ± 10,0 *	116,2 ± 6,1 *	172,5 ± 10,2 *	156,6 ± 6,8 *
Площадь сечения хвои, мкм ²	387620,5 ± 28075,2	293015,0 ± 31076,1 *	870958,8 ± 122497,8 *	484179,7 ± 57986,8 *	528199,5 ± 35157,2 *
Диаметр СВП, мкм	215,8 ± 11,9	199,28 ± 11,5 *	288,1 ± 24,6 *	229,4 ± 20,3 *	236,4 ± 15,0 *
Толщина хвои, мкм	977,9 ± 51,5	798,6 ± 40,4 *	1176,8 ± 61,6 *	892,6 ± 55,0 *	967,2 ± 29,3
Ширина хвои, мкм	611,8 ± 49,1	579,9 ± 61,2 *	1194,8 ± 121,7 *	849,5 ± 47,9 *	907,4 ± 55,6 *
Толщина эпидермы, мкм	13,3 ± 1,4	12,3 ± 1,3 *	18,4 ± 2,4 *	16,1 ± 1,6 *	17,7 ± 2,2 *

Признак	Вид				
	<i>Picea</i> × <i>albetiana</i> cv. Conica Реверсия 3	<i>Picea</i> × <i>albetiana</i> cv. Conica 3	<i>Picea</i> × <i>albertiana</i>	<i>Picea</i> <i>glauca</i>	<i>Picea</i> <i>engelmannii</i>
Толщина гиподермы, мкм	22,1 ± 2,2	20,3 ± 2,1 *	35,0 ± 5,4 *	19,8 ± 1,8 *	27,2 ± 2,9 *
Площадь мезофилла, мкм ²	276181,3 ± 21762,8	194208,9 ± 25631,8 *	631775,8 ± 108350,7 *	354804,7 ± 46088,3 *	348949,2 ± 31470,3 *
Площадь поверхности хвои, мм ²	28,2 ± 2,0	26,8 ± 2,0 *	38,3 ± 2,4 *	42,5 ± 4,2 *	40,3 ± 2,2 *
Количество клеток обкладки	13,5 ± 0,9	14,0 ± 1,2 *	18,2 ± 1,1 *	18,3 ± 1,3 *	17,0 ± 1,2 *
Диаметр СК, мкм	161,5 ± 0 **	149,8 ± 19,6	168,4 ± 23,5	78,9 ± 25,8	206,6 ± 19,7
Отношение диаметра СК к диаметру СВП	0,76 ± 0 **	0,75 ± 0,11	0,6 ± 0,08	0,34 ± 0,11	0,88 ± 0,10
Позиционный индекс СК	0,17 ± 0 **	0,21 ± 0,03	0,21 ± 0,03	0,21 ± 0,05	0,23 ± 0,04

У третьей реверсии (см. Таблицу 3), также как и у второй, смоляные каналы были обнаружены только на одном из 30 поперечных срезов хвои, что сделало невозможным проводить какие-либо статистические расчеты для данной реверсии по диаметру смоляных каналов, отношению диаметра смоляного канала к диаметру сосудисто-волокнистого пучка и по позиционному индексу. Однако это не мешает определить отличия реверсии от контроля и родительских видов по этим трем признакам в процентах.

Третья реверсия отличается по всем признакам от своего контроля, *P. × albetiana* и *P. glauca*. Статистически значимые различия не были обнаружены только по одному признаку между третьей реверсией и *P. engelmannii* по толщине хвои. По остальным признакам третья реверсия также отличается и от ели Энгельмана.

Третья реверсия больше своего контроля по десяти признакам и меньше – по трем. Реверсия больше *P. × albetiana* св. *Conica* по площади сечения хвои на 24 %, по диаметру сосудисто-волокнистого пучка – на 8 %, по толщине хвои – на 18 %, по ширине хвои – на 5 %, по толщине эпидермы – на 8 %, по толщине гиподермы – на 8 %, по площади мезофилла – на 30 %, по площади поверхности хвои – на 5 %, по диаметру смоляных каналов – на 7 % и по отношению диаметра смоляных каналов к диаметру сосудисто-волокнистого пучка – на 1 %. Реверсия меньше контроля по длине хвои на 10 %, по количеству клеток обкладки – на 4 % и по позиционному индексу – на 24 %.

Третья реверсия больше *P. × albetiana* по двум признаками и меньше – по одиннадцати. Больше по длине хвои на 9 % и по отношению диаметра смоляного канала к диаметру сосудисто-волокнистого пучка – на 21 %. Меньше по площади сечения хвои на 125 %, по диаметру сосудисто-волокнистого пучка – на 34 %, по толщине хвои – на 20 %, по ширине хвои – на 95 %, по толщине эпидермы – на 38 %, по толщине гиподермы – на 58 %, по площади мезофилла – на 129 %, по площади поверхности хвои – на 36 %, по диаметру смоляных каналов – на 7 %, по отношению диаметра смоляных каналов к диаметру сосудисто-волокнистого пучка – на 1 %.

по количеству клеток обкладки – на 35 %, по диаметру смоляных каналов – на 4 % и по позиционному индексу – на 24 %.

Третья реверсия больше *P. glauca* по четырем признакам и меньше – по девяти. Реверсия больше ели сизой по толщине хвои на 9 %, по толщине гиподермы – на 10 %, по диаметру смоляных каналов – на 51 % и по отношению диаметра смоляного канала к диаметру сосудисто-волокнистого пучка – на 55 %. Реверсия меньше ели сизой по длине хвои на 35 %, по площади сечения хвои – на 25 %, по диаметру сосудисто-волокнистого пучка – на 6 %, по ширине хвои – на 39 %, по толщине эпидермы – на 21 %, по площади мезофилла – на 29 %, по площади поверхности хвои – на 51 %, по количеству клеток обкладки – на 36 % и по позиционному индексу – на 24 %.

Третья реверсия меньше *P. engelmannii* по всем признакам, кроме толщины хвои, по которому не было выявлено статистически значимых различий. Реверсия меньше ели Энгельмана по длине хвои на 23 %, по площади сечения хвои – на 36 %, по диаметру сосудисто-волокнистого пучка – на 10 %, по ширине хвои – на 48 %, по толщине эпидермы – на 33 %, по толщине гиподермы – на 23 %, по площади мезофилла – на 26 %, по площади поверхности хвои – на 43 %, по количеству клеток обкладки – на 26 %, по отношению диаметра смоляного канала к диаметру сосудисто-волокнистого пучка – на 16 % и по позиционному индексу – на 35 %.

Четвертая реверсия (см. Таблицу 4) отличается от своего контроля по одиннадцати признакам из тринадцати: по диаметру смоляных каналов и по позиционному индексу у них с контролем не выявлено статистически значимых различий. В остальных случаях по восьми признакам реверсия больше контроля, а по трем – меньше. Реверсия больше контроля по площади сечения хвои на 34 %, по диаметру сосудисто-волокнистого пучка – на 18 %, по толщине хвои – на 24 %, по ширине хвои – на 17 %, по толщине эпидермы – на 24 %, по площади мезофилла – на 38 %, по площади поверхности хвои – на 10 % и по количеству клеток обкладки – на 12 %. Реверсия меньше

контроля по длине хвои на 11 %, по толщине гиподермы – на 6 % и по отношению диаметра смоляного канала к диаметру сосудисто-волокнистого пучка – на 49 %.

Таблица 4 – Морфолого-анатомическое сравнение хвои реверсии 4 и *P. × albetiana* cv. Conica 4, *P. × albertiana*, *P. glauca* и *P. engelmannii*.

Признак	Вид				
	<i>Picea × albetiana</i> cv. Conica Реверсия 4	<i>Picea × albetiana</i> cv. Conica 4	<i>Picea × albertiana</i>	<i>Picea glauca</i>	<i>Picea engelmannii</i>
Длина хвои, мм	140,6 ± 11,5	155,9 ± 11,6 *	116,2 ± 6,1 *	172,5 ± 10,2 *	156,6 ± 6,8 *
Площадь сечения хвои, мкм ²	466135,6 ± 52602,0	305978,8 ± 23487,9 *	870958,8 ± 122497,8 *	484179,7 ± 57986,8	528199,5 ± 35157,2 *
Диаметр СВП, мкм	244,2 ± 17,0	200,7 ± 11,7 *	288,1 ± 24,6 *	229,4 ± 20,3 *	236,4 ± 15,0
Толщина хвои, мкм	1081,3 ± 61,2	817,1 ± 34,0 *	1176,8 ± 61,6 *	892,6 ± 55,0 *	967,2 ± 29,3 *
Ширина хвои, мкм	694,8 ± 91,0	580,7 ± 37,4 *	1194,8 ± 121,7 *	849,5 ± 47,9 *	907,4 ± 55,6 *
Толщина эпидермы, мкм	14,0 ± 1,4	10,6 ± 1,3 *	18,4 ± 2,4 *	16,1 ± 1,6 *	17,7 ± 2,2 *
Толщина	21,8 ± 1,6	23,1 ± 2,3 *	35,0 ± 5,4 *	19,8 ± 1,8 *	27,2 ± 2,9 *

Признак	Вид				
	<i>Picea</i> × <i>albetiana</i> cv. Conica Реверсия 4	<i>Picea</i> × <i>albetiana</i> cv. Conica 4	<i>Picea</i> × <i>albertiana</i>	<i>Picea</i> <i>glauca</i>	<i>Picea</i> <i>engelmannii</i>
гиподермы, мкм					
Площадь мезофилла, мкм ²	328789,1 ± 41313,1	205019,3 ± 19683,2 *	631775,8 ± 108350,7 *	354804,7 ± 46088,3 *	348949,2 ± 31470,3
Площадь поверхности хвои, мм ²	33,9 ± 2,8	30,5 ± 2,3 *	38,3 ± 2,4 *	42,5 ± 4,2 *	40,3 ± 2,2 *
Количество клеток обкладки, шт.	15,8 ± 1,2	13,9 ± 1,1 *	18,2 ± 1,1 *	18,3 ± 1,3 *	17,0 ± 1,2 *
Диаметр СК, мкм	131,4 ± 25,1	159,3 ± 26,8	168,4 ± 23,5	78,9 ± 25,8 *	206,6 ± 19,7 *
Отношение диаметра СК к диаметру СВП	0,53 ± 0,12	0,79 ± 0,14 *	0,6 ± 0,08	0,34 ± 0,11 *	0,88 ± 0,10 *
Позиционный индекс СК	0,19 ± 0,10	0,20 ± 0,02	0,21 ± 0,03	0,21 ± 0,05	0,23 ± 0,04

Четвертая реверсия отличается от своего контроля по одиннадцати признакам из тринадцати: по диаметру смоляных каналов и по позиционному

индексу у них с контролем не выявлено статистически значимых различий. В остальных случаях по восьми признакам реверсия больше контроля, а по трем – меньше. Реверсия больше контроля по площади сечения хвои на 34 %, по диаметру сосудисто-волокнистого пучка – на 18 %, по толщине хвои – на 24 %, по ширине хвои – на 17 %, по толщине эпидермы – на 24 %, по площади мезофилла – на 38 %, по площади поверхности хвои – на 10 % и по количеству клеток обкладки – на 12 %. Реверсия меньше контроля по длине хвои на 11 %, по толщине гиподермы – на 6 % и по отношению диаметра смоляного канала к диаметру сосудисто-волокнистого пучка – на 49 %.

От *P. × albetiana* четвертая реверсия отличается по десяти изучаемым признакам из тринадцати. По диаметру смоляных каналов, по отношению диаметра смоляного канала к диаметру сосудисто-волокнистого пучка и по позиционному индексу не было выявлено статистически значимых различий между четвертой реверсией и елью канадской. Четвертая реверсия больше *P. × albetiana* по длине хвои на 18 %, а по всем остальным признакам – меньше. По площади сечения хвои реверсия меньше на 87 %, по диаметру сосудисто-волокнистого пучка – на 18 %, по толщине хвои – на 9 %, по ширине хвои – на 72 %, по толщине эпидермы – на 31 %, по толщине гиподермы – на 60 %, по площади мезофилла – на 92 %, по площади поверхности хвои – на 13 % и по количеству клеток обкладки – на 15 %.

От *P. glauca* четвертая реверсия отличается по одиннадцати признакам из тринадцати: не было выявлено статистически значимых отличий между этой реверсией и елью сизой по площади сечения хвои и по позиционному индексу. Четвертая реверсия больше *P. glauca* по пяти признакам и меньше по шести признакам. Реверсия больше по диаметру сосудисто-волокнистого пучка на 6 %, по толщине хвои – на 18 %, по толщине гиподермы – на 9 %, по диаметру смоляных каналов – на 40 % и по отношению диаметра смоляного канала к диаметру сосудисто-волокнистого пучка – на 36 %. Реверсия меньше ели сизой по длине хвои на 23 %, по ширине хвои – на 22

%, по толщине эпидермы – на 15 %, по площади мезофилла – на 8 %, по площади поверхности хвои – на 25 % и по количеству клеток обкладки – на 16 %.

От *P. engelmannii* четвертая реверсия отличается по десяти признакам из тринадцати изучаемых. По трем признакам – диаметру сосудисто-волокнутого пучка, площади мезофилла и позиционному индексу – не было выявлено статистически значимых различий между этой реверсией и елью Энгельмана. Четвертая реверсия больше *P. engelmannii* только по толщине хвои – на 11 %. По остальным признакам эта реверсия меньше ели Энгельмана: по длине хвои – на 11 %, по площади сечения хвои – на 13 %, по ширине хвои – на 30 %, по толщине эпидермы – на 26 %, по толщине гиподермы – на 24 %, по площади поверхности хвои – на 19 %, по количеству клеток обкладки – на 8 %, по диаметру смоляных каналов – на 57 % и по отношению диаметра смоляного канала к диаметру сосудисто-волокнутого пучка – на 66 %.

Итак, по шести признакам из тринадцати изучаемых четвертая реверсия близка как к ее контролю (*P. × albetiana* cv. Conica), так и к трем родительским видам. По площади хвои она близка к *P. glauca*, по диаметру сосудисто-волокнутого пучка и по площади мезофилла – к *P. engelmannii*, по диаметру смоляных каналов – к *P. × albetiana* cv. Conica и к *P. × albetiana*, по отношению диаметра смоляного канала к диаметру сосудисто-волокнутого пучка – к *P. × albetiana*, по позиционному индексу – к контролю и ко всем трем родительским видам.

Следует отметить, что во всех статистических расчетах, касающихся смоляных каналов, тест Стьюдента мог дать ложноположительный либо ложноотрицательный результат из-за неравномерности выборки. Встречаемость смоляных каналов на поперечных срезах у *P. × albertiana* в данном исследовании составляет 30 %, у *P. glauca* – 67 %, у *P. engelmannii* – 77 %. У первой и четвертой реверсий смоляные каналы встречаются в 7 %

случаев, у второй и третьей в 3 %. У первого экземпляра *P. × albertiana* св. Сописа встречаемость смоляных каналов составляет 50 %, у второго экземпляра – 37 %, у третьего – 47 % и у четвертого – 33 %.

Кроме того, следует учитывать и вариативность анализируемых признаков. Вариативность признака считается низкой, если коэффициент вариации меньше 11, средней – если он больше 11, но меньше 25, и высокой – если коэффициент вариации больше 25. Так, у трех родительских видов (*P. × albertiana*, *P. glauca* и *P. engelmannii*) низкая вариативность по длине хвои (коэффициент вариации – 5,2, 5,9 и 4,3 соответственно), толщине хвои (5,2, 6,2 и 3,0), ширине хвои (10,2, 5,6 и 6,1), диаметру сосудисто-волокнистого пучка (8,5, 8,9 и 6,3), количеству клеток обкладки (6,2, 7,1 и 7,0) и площади поверхности хвои (6,1, 9,8 и 5,4). Низкая вариативность наблюдается также у *P. glauca* по толщине эпидермы (9,9) и гиподермы (9,1), а у *P. engelmannii* – по толщине гиподермы (10,8), площади сечения хвои (6,7), площади мезофилла (9,0) и диаметру смоляных каналов (9,5).

У *P. × albertiana* и *P. glauca* средняя вариативность по площади сечения хвои (14,1 и 12,0 соответственно) и площади мезофилла (17,2 и 13,0). У *P. × albertiana* средний уровень изменчивости наблюдается по толщине эпидермы (13,3) и гиподермы (15,4), а также по диаметру смоляных каналов (14,0). У *P. engelmannii* средняя вариативность выявлена по толщине эпидермы (12,5).

Средняя вариативность у всех трех родительских видов наблюдается по позиционному индексу – месту расположения смоляных каналов на стороне хвоинки (15,8, 23,2 и 15,1 соответственно), а у *P. × albertiana* и *P. engelmannii* – еще и по отношению диаметра смоляного канала к диаметру сосудисто-волокнистого пучка (13,8 и 11,0).

У *P. glauca* сильно варьируют диаметр смоляных каналов (32,7) и, соответственно, отношение диаметра смоляного канала к диаметру сосудисто-волокнистого пучка (31,0).

Итак, у родительских видов низкая степень изменчивости наблюдается у большинства из изучаемых в данной работе морфологических признаков, а средняя степень изменчивости в основном присуща анатомическим признакам. Высокая степень изменчивости связана с диаметром смоляных каналов и наблюдается только у одного вида.

Похожая картина наблюдается и у всех четырех экземпляров *P. × albetiana* cv. *Conica*. Низкая степень изменчивости – у большинства морфологических признаков, средняя степень изменчивости присуща, в основном, анатомическим признакам. Признаки, связанные со смоляными каналами, имеют среднюю вариативность.

Так, низкая вариативность признака наблюдается у всех четырех экземпляров культивара по длине хвои (10,5, 10,2, 7,1 и 7,4 соответственно), площади сечения хвои (9,3, 10,9, 10,6 и 7,7), толщине хвои (5,6, 5,1, 5,1 и 4,2), площади поверхности хвои (11,0, 7,6, 7,5 и 7,6), диаметру сосудисто-волокнуистого пучка (7,1, 8,1, 5,8 и 5,8) и количеству клеток обкладки (8,4, 9,8, 8,7 и 7,6). Низкая вариативность у первого, третьего и четвертого экземпляров по ширине хвои (8,4, 10,6 и 6,4 соответственно) и толщине гиподермы (9,3, 10,5 и 10,0), по толщине эпидермы – у третьего экземпляра (10,5), по площади мезофилла – у первого (10,1) и четвертого (9,6), по позиционному индексу – только у четвертого (9,6).

Средняя вариативность признаков у всех четырех экземпляров культивара наблюдается по диаметру смоляных каналов (16,0, 13,9, 13,1 и 16,8) и отношению диаметра смоляного канала к диаметру сосудисто-волокнуистого пучка (18,3, 15,7, 14,8 и 18,0). По ширине хвои средняя степень изменчивости наблюдается у второго экземпляра (12,6), по толщине эпидермы – у первого (13,6), второго (12,1) и третьего (12,2) экземпляров, по толщине гиподермы – у второго (11,4), по площади мезофилла – у второго (13,0) и третьего (13,2).

Высокая изменчивость положения смоляных каналов (25,8) наблюдается у первого экземпляра.

У реверсий отмечается уже большая изменчивость среди морфологических признаков и меньшая среди анатомических, чем у соответствующих им культиваров.

Признаки с малой изменчивостью у всех четырех реверсий – это длина хвои (6,8, 8,2, 5,6 и 8,2), толщина хвои (4,9, 5,7, 5,3 и 5,7), площадь поверхности хвои (8,6, 10,3, 7,3 и 8,3), толщина гиподермы (9,9, 9,0, 10,0 и 7,5), диаметр сосудисто-волокнистого пучка (7,6, 6,6, 5,5 и 7,0) и количество клеток обкладки (8,7, 7,4, 7,0 и 7,7). Низкая вариативность признака наблюдается также по площади сечения хвои (7,2) и по ширине хвои (8,0) у третьей реверсии; по толщине эпидермы у первой (11,0), третьей (10,6) и четвертой реверсии (10,3); по площади мезофилла у третьей реверсии (7,9); по диаметру смоляных каналов (3,8), отношению диаметра смоляного канала к диаметру сосудисто-волокнистого пучка (8,62) и позиционному индексу (2,95) – у первой.

Средняя изменчивость признака выявлена у первой, второй и третьей реверсий по трем признакам: площади сечения хвои (13,4, 13,9 и 11,3 соответственно), ширине хвои (16,3, 12,7 и 13,1) и площади мезофилла (12,2, 15,1 и 12,3). Кроме того, у второй реверсии средняя вариативность наблюдается по толщине эпидермы (12,1), а у четвертой реверсии – по диаметру смоляных каналов (19,1) и по отношению диаметра смоляных каналов к диаметру сосудисто-волокнистого пучка (22,8).

У четвертой реверсии также выявлена высокая вариативность позиционного индекса (53,9).

Итак, из всего вышеперечисленного можно сделать следующие выводы.

Из трех родительских видов больше всего признаков с низкой вариативностью у *P. engelmannii* (десять из тринадцати), за ней следует *P. glauca* (восемь), а меньше всего – у *P. × albertiana* (шесть).

Из четырех экземпляров *P. × albetiana* cv. Conica больше всего признаков с низкой вариативностью у четвертого экземпляра (десять из тринадцати), у первого и второго экземпляров по девять мало вариативных признаков, а у второго их всего шесть.

Реверсии придется анализировать без учета коэффициента вариации по всем признакам, связанным со смоляными каналами, так как у двух из четырех реверсий на всю выборку было обнаружено только по одному смолянному каналу. Если рассматривать реверсии по оставшимся десяти признакам, то самая низкая вариативность – у третьей реверсии (все признаки с низкой изменчивостью), затем идут первая и четвертая реверсии – по семь мало вариативных признаков, у второй реверсии мало вариативных признаков шесть.

Именно по низко вариативным признакам и стоит судить о достоверном возврате к дикому фенотипу, исключив среднюю и высокую вариативность. Таким образом, учитывая отсутствие статистически значимых различий и низкую вариативность признаков, можно сделать вывод, что с наибольшей вероятностью у первой реверсии произошло возвращение к *P. engelmannii* по диаметру сосудисто-волокнистого пучка. У второй реверсии возврат произошел по таким признакам, как диаметр сосудисто-волокнистого пучка и толщина хвои к *P. × albertiana*, площадь поверхности хвои – к *P. glauca*, толщина гиподермы и количество клеток обкладки – к *P. engelmannii*. У третьей реверсии – к *P. engelmannii* по толщине хвои. У четвертой реверсии – также к *P. engelmannii* по диаметру сосудисто-волокнистого пучка.

Если сравнить по вариативности признаков *P. × albertiana*, *P. glauca*, *P. engelmannii*, четыре экземпляра *P. × albetiana* cv. Conica и их реверсии, то

можно выделить признаки с низким коэффициентом вариации, общие для всех: длина, толщина и площадь поверхности хвои (морфологические признаки), диаметр сосудисто-волокнистого пучка и количество клеток обкладки (анатомические признаки).

Выводы

Завершив исследование ряда морфологических и анатомических признаков хвой *P. × albertiana*, *P. glauca*, *P. engelmannii*, четырех экземпляров *P. × albetiana* cv. Conica и их реверсий, можно сделать следующие выводы.

Во-первых, обратные мутации на отдельных побегах *P. × albetiana* cv. Conica, действительно имеют место быть, так как хвоя реверсий по показателям всех, либо большинства признаков статистически значимо отличается от хвой тех культиваров, на которых она появилась.

Во-вторых, возвращение к дикому фенотипу происходит не по всем признакам сразу, а лишь частично, при этом наблюдается следующее:

- в одной и той же хвоинке показатели разных морфологических и анатомических признаков могут статистически приближаться к показателям соответствующих признаков не какого-нибудь одного родительского вида, а сразу трех видов (*P. × albertiana*, *P. glauca* и *P. engelmannii*);

- у всех четырех реверсий совокупность признаков, по которым они вернулись к диким фенотипам, не совпадают друг с другом.

В-третьих, в рамках данного исследования были выявлены общие для всех трех родительских видов, четырех культиваров и их реверсий, а также выделены отдельно для каждого из них признаки с низким коэффициентом вариации, по которым наиболее достоверно можно судить о возврате реверсии к дикому фенотипу.

Общие для всех исследуемых объектов мало вариативные признаки длина, толщина и площадь поверхности хвой (морфологические признаки), диаметр сосудисто-волокнистого пучка и количество клеток обкладки (анатомические признаки).

Выявленные морфологические и анатомические признаки (с учетом отсутствия статистически значимых различий между ними и низкой

вариативности признаков), по которым с наибольшей вероятностью произошел возврат к дикому фенотипу у каждой из реверсий:

- у первой реверсии произошло возвращение к *P. engelmannii* по диаметру сосудисто-волокнистого пучка;

- второй реверсии возврат произошел по таким признакам, как диаметр сосудисто-волокнистого пучка и толщина хвои к *P. × albertiana*, площадь поверхности хвои – к *P. glauca*, толщина гиподермы и количество клеток обкладки – к *P. engelmannii*;

- у третьей реверсии – к *P. engelmannii* по толщине хвои;

- у четвертой реверсии – также к *P. engelmannii* по диаметру сосудисто-волокнистого пучка.

Список использованных источников

- 1 Грант В. Видообразование у растений / В. Грант; пер. с англ. Н. О. Фоминой; под. ред. А. Л. Тахтаджяна. – М. : Мир, 1984. – 528 с.
- 2 Деревья и кустарники СССР: дикорастущие, культивируемые и перспективные для интродукции : в 6 т. / сост. З. Г. Белозельская [и др.]; ред. С. Я. Соколов и Б. К. Шишкин. – М. : Изд-во Академии наук СССР, 1949. – Т. 1: Голосеменные. – 463 с.
- 3 Жук Е. А. Мутационные «ведьмины метлы» у сосны обыкновенной в лесных культурах Алтайского края / Е. А. Жук, Г. В. Васильева // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. – 2016. – № 7 (141). – С. 61–65.
- 4 Крюссман Г. Хвойные породы / Герг Крюссман; пер. с нем. Н. Н. Непомнящего; под ред. Н. Б. Гроздовой. – М. : Лесная промышленность, 1986. – 255 с.
- 5 Межвидовая гибридизация как фактор сетчатой эволюции 5-хвойных сосен Северной и Восточной Азии / С. Н. Горошкевич [и др.] // Хвойные бореальной зоны. – 2010. – XXVII, № 1–2. – С. 50–57.
- 6 Муратова Е. Н. В-хромосомы голосеменных // Успехи современной биологии. – 2000. – Т. 120, М 5. – С. 452–465.
- 7 Понкратьева С. В. Некоторые аспекты изучения «ведьминых метел» мутационного типа в Сибири // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии : XV Международная научно-практическая конференция. – 2016. – С. 199–202.
- 8 Продуктивность мужских побегов и качество пыльцы мутационной «ведьминой метлы» пихты корейской (*Abies koreana*) / Ямбуров М. С. [и др.] // Хвойные бореальной зоны. – 2017. – Том 35, № 1–2. – С. 75–83.

9 Самигуллина Н. С. Практикум по селекции и сортоведению плодовых и ягодных культур : учебное пособие / Н. С. Самигуллина. – Мичуринск : Изд-во Мичуринского гос. аграр. ун-та, 2006. – 195 с.

10 Шамаль Н. В. Соматические мутации в природе / Шамаль Наталья Владимировна [Электронный ресурс] // Институт радиобиологии НАН Беларуси. – Электрон. дан. – 2017. – URL: <http://www.irb.basnet.by/ru/somaticheskie-mutacii-v-prirode/> (дата обращения: 25.04.2020).

11 Ямбулов М. С. «Ведьмины метлы» кедра сибирского как спонтанные соматические мутации: встречаемость, свойства и возможности использования в селекционных программах / М. С. Ямбулов, С. Н. Горошкевич // Хвойные бореальной зоны. – 2007. – Т. 24, № 2–3. – С. 317–324.

12 Ямбулов М. С. Морфологические особенности пыльцы «ведьминых метел» мутационного типа у сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) / М. С. Ямбулов, С. Б. Романова, А. С. Прокопьев // Ukrainian Journal of Ecology. – 2017. – № 7(4). – С. 234–239.

13 Brown C. L. Morphological and histological differences in the development of dwarf mutants of sexual and somatic origin in diverse woody taxa / Claud L. Brown, Harry E. Sommer, Hazel Wetzstein // Trees. – 1994. – № 9. – P. 61–66.

14 Comparative leaf anatomy of some species of *Abies* and *Picea* (*Pinaceae*) / Balkrishna Ghimire [et.al] // Acta Botanica Brasilica. – 2015. – 29 (3). – P. 346–353.

15 Forestry Images: Forest Health, Natural Resources, Fire, Trees, Wildlife, Silviculture Photos [Electronic resource]. – Electronic data. – URL: <https://www.forestryimages.org/index.cfm> (access date: 15.06.2020).

16 Fordham A. J. Dwarf conifers from whitche's-brooms // Arnoldia. – 1967. – Vol. 27. № 4–5. – P. 29–50.

- 17 Marco H. F. The anatomy of spruce needles // Journal of Agricultural Research, Washington D. C. – 1939. – Vol. 58, № 5. – P. 359–368.
- 18 *Picea × albertiana* S. Br., Torrey 7: 126 (1907) [Electronic resource] // World Checklist of Selected Plant Families (WCSP). – Electronic data. – URL: https://wcsp.science.kew.org/namedetail.do?name_id=380393 (access date: 15.06.2020).
- 19 *Picea glauca* [Electronic resource] // Wikipedia. – Electronic data. – URL: https://en.wikipedia.org/wiki/Picea_glauca (access date: 26.04.2020).
- 20 Polyakova O. Cone quality and seed efficiency in the clones from mutational witches brooms of *Pinus sibirica* [Electronic resource] / Olga Polyakova, Evgeniya Zhuk and Sergei Goroshkevich // Prospects of Development and Challenges of Modern Botany. – Electronic data. – 2018. – URL: <https://doi.org/10.1051/bioconf/20181100034> (access date: 26.04.2020).
- 21 Strong W. L. Taxonomy and origin of present-day morphometric variation in *Picea glauca* ($\times$ *engelmannii*) seed-cone in North America / W. L. Strong, L. V. Hills // Canadian Journal of Botany. – 2006. – 84 (7). – P. 1129–1141.
- 22 Systematic survey of resin canals in Pinaceae / Jinxing Lin [et.al] // Belgian Journal of Botany. – 2002. – Vol. 135 (1–2). – P. 3–14.
- 23 Taylor R. J. *Picea engelmannii* var. *engelmannii* [Electronic resource] // Flora of North America. – Electronic data. – Vol. 2. – URL: http://beta.floranorthamerica.org/Picea_engelmannii_var._engelmannii (access date: 26.04.2020).
- 24 Taylor R. J. *Picea glauca* [Electronic resource] // Flora of North America. – Electronic data. – Vol. 2. – URL: http://beta.floranorthamerica.org/Picea_glauca (access date: 26.04.2020).
- 25 The Plant List : a working list of all plant species [Electronic resource]. – Electronic data. – URL: <http://www.theplantlist.org/> (access date: 26.04.2020).

26 Variation of needle anatomy of *Picea omorica* (*Pinaceae*) plants belonging to different gene pools in natural populations on Tara Mt. in Serbia / Radovanović B. [et.al] // *Botanica Serbica*. – 2014. – 38 (2). – P. 237–246.

27 Vasilyeva G. Needle structure of mutational witches' brooms in *Pinus sibirica* / Galina Vasilyeva, Evgeniya Zhuk // *Dendrobiology*. – 2016. – Vol. 75. – P. 79–85.

28 Weng Ch. Species differentiation of North American spruce (*Picea*) based on morphological and anatomical characteristics of needles / Chengyu Weng, Stephen T. Jackson // *Canadian Journal of Botany*. – 2000. – 78. – P. 1367–1383.

29 Zhuk E. Witches' broom and normal crown clones from the same trees of *Pinus sibirica*: a comparative morphological study [Electronic resource] / Evgeniya Zhuk, Galina Vasilyeva, Sergei Goroshkevich // *Trees*. – Electronic data. – 2015. – URL: <http://link.springer.com/article/10.1007/s00468-015-1187-2> (access date: 26.04.2020).

Отчет о проверке на заимствования №1



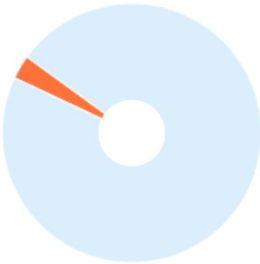
Автор: canvi@yandex.ru / ID: 4189232
Проверяющий: (canvi@yandex.ru / ID: 4189232)
Отчет предоставлен сервисом «Антиплагиат»- <http://users.antiplagiat.ru>

ИНФОРМАЦИЯ О ДОКУМЕНТЕ

№ документа: 12
Начало загрузки: 22.06.2020 03:28:10
Длительность загрузки: 00:00:01
Имя исходного файла: Диплом для печати.pdf
Название документа: Диплом для печати
Размер текста: 1 кБ
Символов в тексте: 76078
Слов в тексте: 9303
Число предложений: 766

ИНФОРМАЦИЯ ОБ ОТЧЕТЕ

Последний готовый отчет (ред.)
Начало проверки: 22.06.2020 03:28:12
Длительность проверки: 00:00:09
Комментарии: не указано
Модули поиска: Модуль поиска Интернет



ЗАИМСТВОВАНИЯ	САМОЦИТИРОВАНИЯ	ЦИТИРОВАНИЯ	ОРИГИНАЛЬНОСТЬ
2,69%	0%	0%	97,31%

Заимствования — доля всех найденных текстовых пересечений, за исключением тех, которые система отнесла к цитированиям, по отношению к общему объему документа.

Самоцитирования — доля фрагментов текста проверяемого документа, совпадающий или почти совпадающий с фрагментом текста источника, автором или соавтором которого является автор проверяемого документа, по отношению к общему объему документа.

Цитирования — доля текстовых пересечений, которые не являются авторскими, но система посчитала их использование корректным, по отношению к общему объему документа. Сюда относятся оформленные по ГОСТу цитаты; общеупотребительные выражения; фрагменты текста, найденные в источниках из коллекций нормативно-правовой документации.

Текстовое пересечение — фрагмент текста проверяемого документа, совпадающий или почти совпадающий с фрагментом текста источника.

Источник — документ, проиндексированный в системе и содержащийся в модуле поиска, по которому проводится проверка.

Оригинальность — доля фрагментов текста проверяемого документа, не обнаруженных ни в одном источнике, по которым шла проверка, по отношению к общему объему документа.

Заимствования, самоцитирования, цитирования и оригинальность являются отдельными показателями и в сумме дают 100%, что соответствует всему тексту проверяемого документа.

Обращаем Ваше внимание, что система находит текстовые пересечения проверяемого документа с проиндексированными в системе текстовыми источниками. При этом система является вспомогательным инструментом, определение корректности и правомерности заимствований или цитирований, а также авторства текстовых фрагментов проверяемого документа остается в компетенции проверяющего.

№	Доля в отчете	Доля в тексте	Источник	Ссылка	Актуален на	Модуль поиска	Блоков в отчете	Блоков в тексте
[01]	0,49%	0,79%	Продуктивность мужских по...	https://yandex.ru	25 Июл 2018	Модуль поиска Интернет	4	7
[02]	0,07%	0,7%	Проблемы изучения растит...	https://docplayer.ru	23 Мая 2019	Модуль поиска Интернет	1	7
[03]	0%	0,7%	Проблемы изучения растит...	https://docplayer.ru	27 Янв 2020	Модуль поиска Интернет	0	7

Еще источников: 17
Еще заимствований: 2,14%