

Pollen morphological features of mutational witches' broom in Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.)

M.S. Yamburov, S.B. Romanova, A.S. Prokopyev

*Siberian Botanical Garden of Tomsk State University
Lenina St., 36, Tomsk, 634050, Russia. E-mail: yamburov@mail.ru*

Submitted: 26.09.2017. Accepted: 13.11.2017

The comparative study results of pollen morphology of the mutational witches' brooms and the normal part of the tree crown in Scots pine are presented. There is a decrease of pollen grains size, especially the sacci, in witches' brooms. The witches' brooms with more intensive branching have more expressive changes. Also, the witches' brooms have more abnormal pollen grains. The data on the occurrence about 10 anomalous morphotypes of pollen grains are reported, most of that are related to the abnormal development of succi: different size of sacci, deformed sacci, reduced sacci, fused sacci, additional sacci, compress sacci, lack of one or both sacci. A high percentage of anomalies in the sacci development may be associated with less developed reticular sculpture of ectexine in witches' brooms pollen.

Key words: *Pinus sylvestris*; *Pinaceae*; mutational witches' broom; pollen morphology; morphotype; teratomorphic pollen

Морфологические особенности пыльцы «ведьминых мётел» мутационного типа у сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.)

М.С. Ямбуров, С.Б. Романова, А.С. Прокопьев

*Сибирский ботанический сад Томского государственного университета
пр. Ленина, 36, Томск, 634050, Россия. E-mail: yamburov@mail.ru*

Представлены результаты сравнительного исследования морфологии пыльцы мутационных «ведьминых мётел» и нормальной части кроны сосны обыкновенной. У «ведьминых мётел» происходит уменьшение размеров пыльцевых зёрен и особенно воздушных мешков. Изменения сильнее выражены у «ведьминых мётел» с более интенсивным ветвлением. Также у «ведьминых мётел» большее количество аномальных пыльцевых зёрен. Приведены данные о встречаемости 10 аномальных морфотипов пыльцевых зёрен, большая часть которых связана с ненормальным развитием воздушных мешков: разноразмерные мешки, деформированные мешки, редуцированные мешки, сросшиеся мешки, дополнительные мешки, сжатые (смятые) мешки, отсутствие одного или нескольких мешков. Высокий процент аномалий развития воздушных мешков пыльцы «ведьминой метлы» может быть связан с менее развитой сетчатой скульптурой эктэксины.

Ключевые слова: *Pinus sylvestris*; *Pinaceae*; мутационные «ведьмины мётлы»; морфология пыльцы; морфотипы; тератоморфная пыльца

Введение

«Ведьминой метлой» называют локальный фрагмент кроны дерева с интенсивным ветвлением, отличающийся от нормальной части кроны (рис. 1). Развитие «ведьминых мётел» может быть обусловлено разными причинами: 1) инвазией растения паразитарными агентами: грибами, фитоплазмами, вирусами (Zach, 1911; Bos, 1960; Kaminska et al., 2001; Kuz'michev et al., 2001), 2) соматической мутацией (Liese, 1933; Fordham, 1967; Johnson et al., 1968; Yamburov, 2010; Zhuk et al., 2015; Kandratau, Torchik, 2016). Мутационные «ведьмины мётлы» формируются при возникновении мутации

в клетках меристем почек. Поскольку растения являются модульными организмами, то вся система ветвления, развивающаяся из таких почек, имеет мутантные признаки. Мутация, приводящая к образованию «ведьминой метлы», происходит крайне редко в природных популяциях, например, у *Pinus sibirica* Du Tour встречаемость мутационных «ведьминых метел» составляет в среднем 1 на 5000 деревьев (Yamburov, Goroshkevich, 2007). Некоторые факторы повышают их встречаемость – у *Pinus sylvestris* L. наблюдается увеличение встречаемости «ведьминых метел» при повышении сухости условий обитания (Hirov, 1973), а также при загрязнении выхлопами автотранспорта (Yamburov, 2006). Помимо увеличения интенсивности ветвления, мутация также приводит к изменениям в анатомии хвои (Yamburov, Titova, 2013; Yamburov et al. 2014; Konyakhina et al. 2015; Vasilyeva, Zhuk, 2016).



Рисунок 1. Мутационная «ведьмина метла» в кроне сосны обыкновенной.

«Ведьмины метлы» имеют высокую ценность для селекции. Многие карликовые и обильно ветвящиеся сорта хвойных были получены от вегетативного и семенного потомства «ведьминых метел» мутационного типа (Duffield, Wheat, 1963; Fordham, 1967; Johnson et al., 1968; Waxman, 1975, 1987; Brown et al., 1994; Vrgoc, 2002; Yamburov, Goroshkevich, 2006; Yamburov, 2005; Yamburov, Goroshkevich, 2007). Несмотря на широкое использование «ведьминых метел» в селекции, до сих пор мало известно о природе их мутации. Предполагается, что данная мутация имеет сложную генетическую природу, для неё характерно как качественное, так и количественное выражение разных признаков – она может быть слабая, средняя или сильная, что будет отражаться на интенсивности ветвления и ряде других морфологических признаков (Zhuk et al., 2015). Деревья *Pinus sylvestris* с «ведьмиными метлами» имеют кариологические особенности и цитологические нарушения (Sedel'nikova, Muratova, 2001).

Влияние мутации на мужскую генеративную сферу остаётся мало исследованным, это связано с тем, что «ведьмины метлы» с мужской сексуализацией побегов встречаются крайне редко и имеется только 3 работы, посвящённые данному феномену (Yamburov, 2008; Torchuk, Kandratou, 2016; Yamburov et al. 2017).

Целью данной работы было исследование морфологии пыльцевых зёрен «ведьминых метел» в сравнении с нормальной частью кроны у сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L., *Pinaceae*).

Материалы и методы

Источником материала для сравнительного изучения морфологии пыльцы послужили 4 дерева *Pinus sylvestris* с «ведьмиными метлами», произрастающие в сосновых борах в окрестностях г. Томска (Россия, Томская область). У исследуемых деревьев с «ведьминой метлы» и нормальной части кроны (далее норма) срезали ветви со зрелыми, но не вскрывшимися микростробилами. После вскрытия микростробиллов готовили ацетоллизированные препараты пыльцы по методике Г. Эрдтмана (Erdtman, 1969). Исследование проводили на световом микроскопе Axio Lab A1 (Carl Zeiss, Германия), с использованием программного обеспечения для приема, обработки и анализа изображений AxioVision SE64 Rel. 4.8. Измерение размеров пыльцевых зёрен и их элементов проводилось на 35 нормально развитых пыльцевых зёрнах в полярном и экваториальном положении. Измерялись следующие признаки: ширина пыльцевого зерна в экваториальном положении, размеры тела пыльцевого зерна (высота, ширина, толщина), высота щита, толщина экзины щита, размеры воздушных мешков (высота, ширина, толщина). По полученным данным рассчитывали объём тела пыльцевого зерна, объём воздушного мешка и отношение суммарного объёма воздушных мешков к объёму тела пыльцевого зерна. Для определения процента нормальной и тератоморфной пыльцы просматривали 1000–1500 пыльцевых зёрен в каждом образце.

Статистическая обработка данных проводилась с использованием программы Microsoft Office Excel 2013. Рассчитывались следующие показатели: среднее значение признака (M), стандартное отклонение (SD), коэффициент вариации (V). Варьирование признака считалось слабым при $V < 11\%$, средним при $V = 11–25\%$ и сильным при $V > 25\%$ (Lakin, 1990). Значимость различий морфологических признаков пыльцевых зёрен определялась t-тестом Стьюдента в каждой сравниваемой паре «ведьминой метлы» и нормы.

Результаты и их обсуждение

За время многолетних экспедиционных исследований нами было обнаружено более 50 «ведьминых метел» мутационного типа в кронах *Pinus sylvestris*. «Ведьмины метлы» имели разный возраст, отличались по размеру собственной кроны и интенсивности ветвления. Ранее нами было установлено, что изменение многих анатомо-морфологических признаков «ведьминых метел» *Pinus sylvestris* коррелирует с интенсивностью их ветвления (Konyakhina et al, 2015; Yamburov et al., 2016). Обнаруженные «ведьмины метлы» можно разделить на 3 группы по интенсивности ветвления: плотные, среднеплотные и рыхлые. Плотные «ведьмины метлы» имели в 3–4 раза более интенсивное ветвление по сравнению с нормальными ветвями того же дерева из той же части кроны, средние «ведьмины метлы» ветвились в 1,5–2 раза больше, а рыхлые – больше на 30–50 %. Образование микростробиллов наблюдалось только у 6 «ведьминых метел» и все они были рыхлыми или среднеплотными. На плотных «ведьминых метлах» никогда не обнаруживались микростробиллы или их следы на ветвях, даже если «ведьмина метла» находилась в части кроны с мужской сексуализацией побегов.

Морфологические признаки пыльцевых зёрен и их элементов у исследуемых вариантов характеризуются низким и средним уровнем изменчивости (табл. 1). Пыльца рыхлых «ведьминых метел» (ВМ-1 и ВМ-2) по сравнению с пыльцой из нормальной части кроны (НК-1 и НК-2) не имеет статистически значимых различий по большинству морфологических признаков, но у обоих вариантов «ведьминых метел» высота воздушных мешков меньше на 5–8 %, что приводит к суммарному уменьшению объёма воздушных мешков на 8–10 %.

У среднеплотных «ведьминых метел» (ВМ-3 и ВМ-4) практически по всем показателям значимо меньшие размеры пыльцевых зёрен и их элементов, по сравнению с нормами (НК-3 и НК-4). Изменение размеров больше характерно для воздушных мешков, чем для тела пыльцевого зерна – высота, ширина и толщина тела уменьшается у среднеплотных «ведьминых метел» на 3–9 %, а высота, ширина и толщина воздушных мешков на 5–30 %. В одном варианте (ВМ-3) воздушные мешки имеют изменение формы за счёт того, что высота мешка больше на 20 %, а ширина мешка меньше на 30 %. Уменьшение размеров пыльцы среднеплотных «ведьминых метел» приводит к уменьшению объёма тела пыльцевого зерна ВМ-3 и ВМ-4 на 9 % и 19 %, соответственно, а объёма воздушного мешка на 24 % в обоих вариантах. Пыльца всех 4 вариантов «ведьминых метел» имеет меньший показатель отношения объёма тела пыльцевого зерна к суммарному объёму воздушных мешков. Кроме того, у них меньше ширина пыльцевых зёрен в экваториальном положении, но более высокое значение высоты щита, что свидетельствует о некотором смещении воздушных мешков к дистальному полюсу (в сторону апертуры).

Толщина экзины щита пыльцевого зерна у 3 вариантов «ведьминых метел» меньше нормы. Сетчатая скульптура эктэзины воздушных мешков у многих пыльцевых зёрен среднеплотных «ведьминых метел» менее выражена (особенно у пыльцевых зёрен с деформациями воздушных мешков), что наблюдается при оптической и электронной микроскопии (рис. 2).

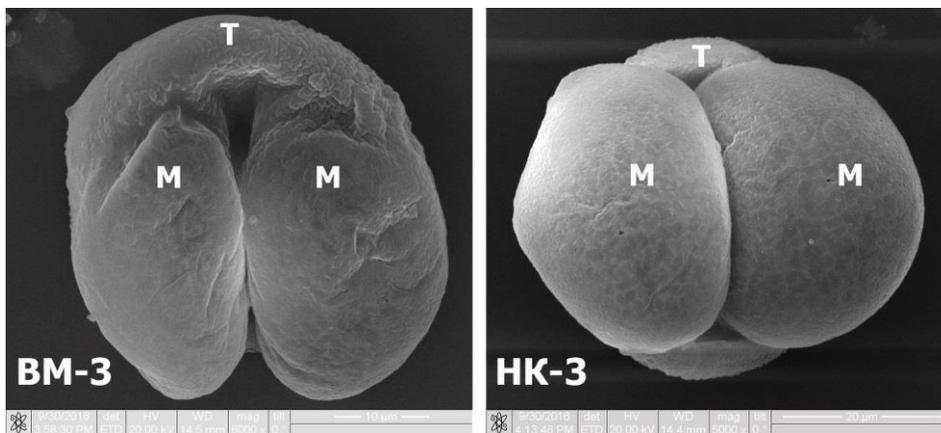


Рисунок 2. Пыльцевые зёрна «ведьминой метлы» (ВМ-3) и нормальной части кроны (НК-3). Т – тело пыльцевого зерна; М – воздушный мешок. Электронная микроскопия, увеличение $\times 6000$ (ВМ-3) и $\times 5000$ (НК-3).

Во всех сравниваемых парах у «ведьминых метел» выше процент пыльцы с аномалиями развития. Всего было выявлено 10 морфотипов тератоморфных пыльцевых зёрен (табл. 2). Только у одной нормы (НК-3) 3 типа аномалий встречались чаще, чем у «ведьминой метлы» (пыльца со сжатыми и редуцированными мешками, карликовая пыльца). Во всех остальных сравниваемых парах все морфотипы тератоморфных пыльцевых зёрен встречались чаще у «ведьминых метел», а некоторые не были обнаружены ни у одной из норм. Большинство обнаруженных аномальных морфотипов связаны с неправильным развитием воздушных мешков: разноразмерные мешки, деформированные мешки, редуцированные мешки, сросшиеся мешки, дополнительные мешки, сжатые (смятые) мешки, отсутствие одного или нескольких мешков (рис. 3). Также встречаются другие морфотипы – карликовость пыльцы, редуцированное тело, и единично пыльцевые зёрна в неразделившейся полиаде. Единично встречена необычная 8-мешковая форма (рис. 3, № 11) с очень крупным телом пыльцевого зерна, которая вероятно развилась из материнской клетки без делений, которые должны были привести к образованию тетрады.

Таблица 1. Морфологические признаки пыльцевых зёрен «ведьминых метел» (ВМ) и нормальной части кроны (НК) сосны обыкновенной.

Признак	ВМ-1		НК-1		ВМ-2		НК-2		ВМ-3		НК-3		ВМ-4		НК-4	
	$M \pm SD$	V	$M \pm SD$	V	$M \pm SD$	V	$M \pm SD$	V	$M \pm SD$	V						
Ширина пыльцевого зерна (экваториальное положение), мкм	75,8±6,0**	7,9	81,5±6,6	8,1	78,9±5,3	6,7	80,5±4,7	5,9	75,2±6,8**	9,1	81,9±7,4	9,1	76,5±4,5*	5,9	79,2±6,0	7,6
Высота тела пыльцевого зерна, мкм	42,5±2,8	6,6	43,3±2,8	6,5	45,2±4,0	8,8	44,8±3,2	7,1	40,7±4,1*	10,1	42,6±3,1	7,2	36,6±1,6**	4,4	38,9±4,2	10,8
Ширина тела пыльцевого зерна, мкм	50,6±2,6	5,2	51,4±3,1	6,1	53,7±4,2	7,8	54,5±2,7	5,0	50,5±3,2*	6,4	52,1±3,4	6,6	50,4±2,7*	5,3	52,6±4,4	8,4
Толщина тела пыльцевого зерна, мкм	46,0±2,7	5,8	46,5±2,7	5,7	49,1±4,0	8,1	48,1±4,3	9,0	44,8±4,0	9,0	45,6±3,1	6,7	41,6±2,7**	6,6	45,9±2,6	5,6
Объём тела пыльцевого зерна ×10 ³ , мкм	51,8±5,5	10,6	54,3±6,2	11,4	62,7±9,8	15,7	61,6±6,9	11,2	48,3±6,0*	12,5	53,1±6,6	12,5	40,2±3,2**	8,0	49,4±7,9	16,0
Высота щита, мкм	20,1±2,3	11,3	19,4±1,6	8,2	19,7±2,4	12,2	18,9±2,7	14,2	18,1±1,9*	10,6	17,2±1,9	11,3	18,2±1,9**	10,4	16,7±2,0	12,0
Толщина экзины щита, мкм	1,35±0,18*	13,3	1,59±0,17	10,4	1,70±0,13	7,4	1,69±0,14	8,4	1,31±0,18**	14,1	1,70±0,21	12,6	1,60±0,15*	9,5	1,73±0,10	6,0
Высота воздушного мешка, мкм	30,9±2,5**	8,0	32,7±2,3	6,9	30,5±2,8**	9,0	33,0±2,3	7,1	39,6±3,1*	7,9	33,3±5,1	15,3	25,9±2,0**	7,8	29,1±3,2	11,1
Ширина воздушного мешка, мкм	42,8±3,3	7,8	44,1±2,6	5,8	45,1±3,8	8,4	44,3±3,4	7,7	29,1±2,9*	10,1	41,3±3,6	8,8	37,3±4,0**	10,7	41,7±3,1	7,4
Толщина воздушного мешка, мкм	34,4±3,0	8,9	35,1±2,5	7,2	35,8±3,3	9,1	36,8±3,4	9,3	31,9±3,1*	9,6	35,1±3,4	9,6	31,9±2,2**	7,0	33,6±2,8	8,3
Объём воздушного мешка ×10 ³ , мкм	23,9±3,4**	14,4	26,6±3,4	12,6	25,8±4,2*	16,1	28,2±4,0	14,2	19,2±2,2*	11,2	25,3±4,7	18,5	16,2±2,2**	13,7	21,4±3,6	16,8
Объём тела / суммарный объём воздушных мешков	0,93±0,13*	14,1	0,98±0,09	9,4	0,83±0,10*	12,5	0,92±0,11	12,1	0,81±0,14**	17,7	0,97±0,21	21,4	0,81±0,11*	13,9	0,88±0,17	19,6

Примечания: * – различия значимы при $p \leq 0.05$; ** – различия значимы при $p \leq 0.01$.

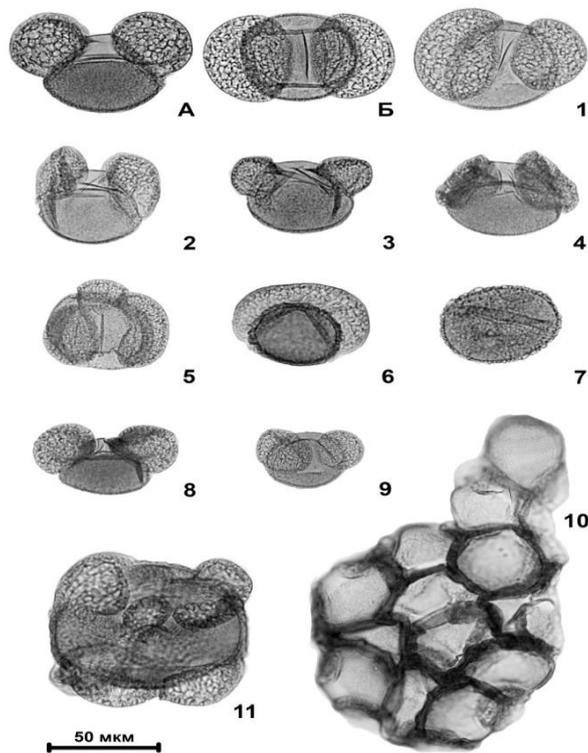


Рис. 3. Морфотипы пыльцевых зёрен «ведьминых метел» (ВМ) и нормальной части кроны (НК) сосны обыкновенной. А – нормальное пыльцевое зерно, экваториальное положение; Б – нормальное пыльцевое зерно, полярное положение; 1 – пыльцевое зерно с неравномерными мешками; 2 – пыльцевое зерно с деформированными мешками; 3 – пыльцевое зерно с редуцированными мешками; 4 – пыльцевое зерно со сжатыми (смятыми) мешками; 5 – многомешковое пыльцевое зерно (3 мешка); 6 – пыльцевое зерно со сросшимися мешками; 7 – пыльцевое зерно без воздушных мешков; 8 – пыльцевое зерно с редуцированным телом; 9 – карликовая пыльца; 10 – пыльцевые зерна в полиаде; 11 – многомешковое пыльцевое зёрно (8 мешков).

Таблица 2. Морфотипы пыльцевых зёрен «ведьминых метел» (ВМ) и нормальной части кроны (НК) сосны обыкновенной.

Морфотипы пыльцевых зёрен	ВМ-1	НК-1	ВМ-2	НК-2	ВМ-3	НК-3	ВМ-4	НК-4
Нормальные пыльцевые зёрна, %	93,05	97,51	72,49	87,25	83,71	89,09	86,63	96,47
Тератоморфные пыльцевые зёрна, %	6,95	2,49	27,51	12,75	16,29	10,91	13,37	3,53
из них:								
Пыльцевые зёрна с разноразмерными мешками, %	2,89	0,43	9,67	3,44	3,01	2,68	3,13	0,88
Пыльцевые зёрна с деформированными мешками, %	0,99	0,60	5,02	3,45	6,81	3,44	3,67	0,66
Пыльцевые зёрна с редуцированными мешками, %	0,81	0,17	4,83	1,01	4,58	2,11	1,99	0,52
Пыльцевые зёрна со сжатыми (смятыми) мешками, %	0,37	1,20	5,01	3,44	0,78	1,72	1,60	0,22
Пыльцевые зёрна без воздушных мешков, %	0,36	-	0,56	0,40	0,89	0,19	1,14	0,22
Многомешковые пыльцевые зёрна, %	-	-	-	-	0,11	-	0,15	-
Пыльцевые зёрна со сросшимися мешками, %	-	-	-	-	-	-	0,08	-
Карликовая пыльца, %	0,09	-	1,12	0,61	-	0,48	0,46	0,22
Пыльцевые зёрна с редуцированным телом, %	0,27	0,09	1,30	0,40	0,11	0,29	1,15	0,81
Пыльцевые зёрна в полиадах, %	1,17	-	-	-	-	-	-	-

Многие факторы среды способны влиять на микроспорогенез у растений. В нашем исследовании пыльца каждой сравниваемой пары «ведьминой метлы» и нормы формировалась на одном дереве и в одинаковой мере подвергалась воздействию факторов внешней среды, следовательно, все имеющиеся различия в морфологии пыльцевых зёрен и аномалии их строения связаны исключительно с внутренними факторами, в данном случае с мутацией. Мутация, приводящая к изменениям морфогенеза и формированию «ведьминой метлы», оказывает негативное влияние на некоторые этапы микроспорогенеза, в результате чего происходит изменение размеров пыльцевых зёрен и их элементов, а также появляется большее количество пыльцевых зёрен с разными аномалиями строения. Высокий процент аномалий развития воздушных мешков пыльцы «ведьминой метлы», возможно, связан с менее развитой сетчатой скульптурой эктэкины, которая с внутренней стороны армирует и поддерживает изнутри надувную часть мешков. Ранее такая же особенность была обнаружена нами при сравнительном исследовании пыльцы «ведьминой метлы» и нормы *Abies koreana* (Yamburov et al., 2017).

Выводы

Остаётся открытым вопрос о природе мутации, приводящей к развитию «ведьминых метел». Ранее нами высказывалась гипотеза о том, что мутационные «ведьмины метлы» являются атавизмом (Yamburov et al., 2016), о чём могут свидетельствовать некоторые особенности. Во-первых, мутационные «ведьмины метлы» были обнаружены исследователями на разных видах хвойных из разных семейств. Во-вторых, мутационные «ведьмины метлы» у разных видов хвойных имеют ряд сходных черт (увеличение интенсивности ветвления, нарушение апикального доминирования и др.). В-третьих, у сортов, полученных на основе семенного и вегетативного потомства мутационных «ведьминых метел» иногда случается реверсия (возврат к нормальному морфогенезу) и формируются нормальные не мутантные побеги (часто можно встретить у *Picea glauca* var. *albertiana* сорт Conica). Выше перечисленные доводы свидетельствуют о существовании в геноме хвойных особой морфогенетической программы, которая может включаться при возникновении мутации и делать архитектуру ветвления более сложной. Если такая программа в неактивном состоянии есть в геноме хвойных, то видимо она играла какую-то роль в эволюции, и феномен мутационных «ведьминых метел» можно рассматривать, как атавизм.

Полученные новые данные об уменьшении размеров воздушных мешков и менее развитой сетчатой скульптуры эктэкины (которая является консервативным признаком) также могут быть косвенным свидетельством в пользу атавистичной природы мутационных «ведьминых метел».

Благодарности

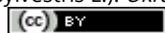
Работа выполнена при поддержке Министерства образования и науки Российской Федерации (проект № 37.7810.2017/8.9) и частично при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 16-04-00440).

References

- Bos, L. (1960). A witches' broom virus disease of *Vaccinium myrtillus* in the Netherlands. *T. Pl.-ziekten*, 66, 259–263.
- Brown, C.L., Sommer, H.E., Wetzstein, H. (1994). Morphological and histological differences in development of dwarf mutants of sexual and somatic origin in diverse woody taxa. *Trees, structure and function*, 9, 61–66.
- Duffield, J. W., Wheat, J.G. (1963). Dwarf seedlings from broomed Douglas-Fir. *Silvae Genetica*, 12, 129–133.
- Erdtman, G. (1969). *Handbook of Palynology – An Introduction to the Study of Pollen Grains and Spores*. Munksgaard, Copenhagen.
- Fordham, A.J. (1967). Dwarf conifers from witches-brooms. *Arnoldia*, 27, 4-5, 29–50.
- Johnson, A.G., Pauley, S.S., Cromell, W.H. (1968). Pine Dwarf segregates from Witches' – brooms. *Proc. Int. Plant prop. Soc.*, 18, 265–270.
- Hirov, A. A. (1973). O ved'minoy metle na sosne. *Bot. Zhurn.*, 58(3), 433–436 (in Russian).
- Kaminska, M., Sliwa, H., Rudzinska-Langwald, A. (2001). Association of Phytoplasma with Stunting, Leaf Necrosis and Witches' Broom Symptoms in Magnolia Plants. *J. Phytopathology*, 149, 719–724.
- Kandratau, Y.V., Torchik, V.I. (2016). Morphological features of spontaneous somatic mutations of some representatives of the genus *Abies* Hill. *Proceedings of the National academy of sciences of Belarus biological series*, 1, 28–31 (in Russian).
- Konyakhina, Ye.M., Yamburov, M.S., Gruzdeva S.V. (2015). Anatomiya khvoi «ved'minykh metel» mutatsionnogo tipa u sosny obyknovnoy. *Problemy izucheniya rastitel'nogo pokrova Sibiri. Proceed. V Int. Sc. Conf. 130-letiyu Gerbariya im. P.N. Krylova i 135-letiyu Sibirskogo botanicheskogo sada Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Tomsk, Izdatel'skiy dom Tomskogo gosudarstvennogo universiteta* (in Russian).
- Kuz'michev, E.P., Sokolova, E.S., Kulikova, E.G. (2001). *Common Fungal Diseases of Russian Forests*. Gen. Tech. Rep. NE-279. Newtown Square, Pa, U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Northeastern Reseach Station.
- Lakin, G.F. (1990). *Biometriya [Biometrics]*. Moscow (in Russian).
- Liese, I. (1933). Vererbung der Hexenbesenbildung bei der Kiefer. *Zeitschrift fur Forst- und Jagdzesen*. Berlin.
- Sedel'nikova, T.S., Muratova, Ye.N. (2001). Kariologicheskoye izucheniye *Pinus silvestris* (Pinaceae) s «ved'minoy metloy», rastushchey na bolote. *Botanicheskii Zhurnal*, 86(12), 50–60 (in Russian).
- Torchyk, U.I., Kandratau, Y.V. (2016). Germinating ability of spontaneous somatic mutation pollen *Abies koreana* Wils. and *Pinus banksiana* Lamb. *Proceedings of the National academy of sciences of Belarus biological series*, 2, 22–26 (in Russian).
- Vasilyeva, G., Zhuk, E. (2016). Needle structure of mutational witches' brooms in *Pinus sibirica*. *Dendrobiology*, 75, 79–85.
- Vrgoc, P. (2002). Witches' broom of Aleppo pine (*Pinus halepensis* Mill.) and its use for new ornamentals. *Acta Horticulturae, Proceedings of the XX International Eucarpia Symposium, Part II*, 572, 199–205.
- Waxman, S. (1975). Witches' brooms sources of new and dwarf forms of *Picea*, *Pinus* and *Tsuga* species. *Acta Hort. Symposium on propagation in Arboriculture*, 54, 25–32.
- Waxman, S. (1987). Dwarf conifers from witches' brooms. *Comb. Proc. Intem. Plant Propagators Soc.*, 36, 131–136.
- Yamburov, M.S. (2005). Morfogenez semennogo potomstva «ved'minykh metel» kedra sibirskogo. *Proceed. XII Conf. "Aktual'nyye problemy biologii i ekologii"*. Syktyvkar, Izdatel'stvo Komi nauchnogo tsentra UrO RAN (in Russian).
- Yamburov, M.S. (2006). Vliyanie emissii vyhlopnnykh gazov avtotransporta na obrazovanie "ved'minykh metel" mutatsionnogo tipa u sosny obyknovnoy (*Pinus silvestris* L.). *Kontrol' i reabilitatsiya okruzhayushey sredy. Proceed. V Int. Symp. Tomsk Russian*.
- Yamburov, M.S. (2008). Struktura muzhskikh pobegov i kachestvo pyl'tsy «ved'minoy metly» sosny obyknovnoy (*Pinus silvestris* L.). *Tomsk State University Journal of Biology* 3(4), 42–47 (in Russian).
- Yamburov, M.S. (2010). «Ved'miny metly» mutatsionnogo tipa u nekotorykh vidov semeystva Pinaceae. *Avtoreferat dissertatsii na soiskaniye uchenoy stepeni kandidata biologicheskikh nauk. Tomsk, Izdatel'stvo "Pozitiv-NB"* (in Russian).
- Yamburov, M.S., Goroshkevich, S.N. (2006). Witches' -brooms in Siberian stone pine as somatic mutations and initial genetic material for breeding of nut-bearing and ornamental cultivars. The breeding and genetic resources of five-needle pines. *Conference in Southern Carpathians. Romania. Valiug*.
- Yamburov, M.S., Goroshkevich, S.N. (2007). «Ved'miny metly» kedra sibirskogo kak spontannyye somaticheskiye mutatsii, vstrechayemost', svoystva i vozmozhnosti ispol'zovaniya v selektsionnykh programmakh. *Khvoynyye boreal'noy zony, XXIV, 2–3*, 317–324 (in Russian).
- Yamburov M.S., Gruzdeva, S.V., Merkusheva, I.I. (2014). Morfoanatomicheskiye osobennosti khvoi «ved'minykh metel» mutatsionnogo tipa yeli sibirskoy (*Picea obovata* Ledeb.). *Introduktsiya, sokhraneniye bioraznoobraziya i zelenoye stroitel'stvo v gornyykh territoriyakh. Proceed. INT. Conf. Kamlak* (in Russian).
- Yamburov, M.S., Kondratov, E.V., Romanova, S.B., Torchik, V.I. (2017). The productivity of male shoots and the pollen quality of mutational "Witch's broom" in Korean fir (*Abies koreana*). *Khvoynyye boreal'noy zony. XXXV, 1–2*, 75–83 (in Russian).
- Yamburov, M.S., Prokopyev, A.S., Astafurova, T.P., Ponkratyeva, S.V. (2016). The Development of Mutational Witches' Brooms In Scotch Pine (*Pinus silvestris*). *Asian Journal of Microbiology, Biotechnology and Environmental Science*, 18(4), 911–917.
- Yamburov, M.S., Titova, K.G. (2013). Needle Anatomy of Mutational Witches' Brooms of Siberian Fir. *World Applied Sciences Journal*, 28(7), 909–913.
- Zach, B. (1911). Die Natur des Hexenbesens anf *Pinus silvestris* L. *Natura. Zeitsch. F. Foresten. Zaudw*.
- Zhuk, E., Vasilyeva, G., Goroshkevich, S. (2015). Witches' broom and normal crown clones from the same trees of *Pinus sibirica*, a comparative morphological study. *Trees, Structure and Function*, 29(4), 1079–1090.

Citation:

Yamburov, M.S., Romanova, S.B., Prokopyev, A.S. (2017). Pollen morphological features of mutational witches' broom in Scots Pine (*Pinus silvestris* L.). *Ukrainian Journal of Ecology*, 7(4), 234–239.



This work is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0. License