

УДК 581.15:575.8:582.477.6

МОРФОЛОГО-АНАТОМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ХВОИ ВАРИАЦИЙ МОЖЖЕВЕЛЬНИКА ОБЫКНОВЕННОГО

С. Г. Князева

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН – обособленное подразделение ФИЦ КНЦ СО РАН
660036, Красноярск, Академгородок, 50/28

E-mail: knyazevas@mail.ru

Поступила в редакцию 30.11.2022 г.

Проведено исследование ряда анатомических и морфологических признаков хвои четырёх вариаций можжевельника обыкновенного (*Juniperus communis* L.). Выявлена принадлежность растений к трем экологическим группам по отношению к влаге – мезопсихрофитам, мезоксерофитам и ксерофитам. Вариации можжевельника выбирают разные стратегии для переживания недостатка влаги. У мезопсихрофитов с коэффициентом засухоустойчивости меньше 2, к которым относятся вариации *J. communis* var. *saxatilis* и *J. communis* var. *depressa*, наблюдается мелкая тупая и тонкая хвоя, но крупные смоляные каналы, жизненная форма – стелющийся кустарник. У ксерофитов с коэффициентом засухоустойчивости больше 2.1, к которым принадлежат в первую очередь растения *J. communis* var. *oblonga*, наблюдается длинная толстая острая хвоя с двумя устьичными полосками, большое количество обкладочных клеток, крупные проводящие пучки, развитая проводящая ткань хвои, но мелкие смоляные ходы. Обычно это стелющиеся кустарники или деревца. Вариацию *J. communis* var. *communis* можно отнести к группе мезоксерофитов. По многим показателям она занимает промежуточное положение между *J. communis* var. *saxatilis* и *J. communis* var. *oblonga*, представляет собой колониовидные кустарники и стелющиеся деревца, обладающие, с одной стороны, длинной острой хвоей, мелкими смоляными ходами и с другой – тонкой хвоей, как правило, с одной устьичной полоской и небольшим числом обкладочных клеток.

Ключевые слова: *Juniperus communis* L., анатомия, морфология, изменчивость, внутривидовая таксономия.

DOI: 10.15372/SJFS20230209

ВВЕДЕНИЕ

Можжевельник обыкновенный (*Juniperus communis* L.) имеет обширный ареал, встречаясь на всей территории Евразии. Многие исследователи отмечают высокую пластичность анатомо-морфологических признаков можжевельников (Долгая, 1937; Джанаева, 1969; Войтюк и др., 1985; Герлинг, 2011; Князева, 2012; Фарукшина, Путенихин, 2016; Князева, Хантемирова, 2020; Knyazeva, Khantemirova, 2020), что помогает растениям приспособиться к разным природно-климатическим условиям и приводит к возникновению сложной внутривидовой структуры можжевельника обыкновенного.

Одним из основных абиотических факторов, лимитирующих распространение можжевельника, считается влажность воздуха и почвы

(Долгая, 1937; Мухамедшин, 1980; Войтюк и др., 1985). Чаще всего можжевельник относят к группе мезоксерофитов (Джанаева, 1969; Мухамедшин, 1980; Коропачинский, 1983). Тем не менее многие исследователи отмечают, что можжевельник предпочитает умеренно увлажненные почвы, а также трудно переносит сухие ветры (Иванов и др., 1966; Атлас..., 1976; Войтюк и др., 1985). И. Ю. Коропачинский (1975, 1983) относит можжевельник к мезопсихрофитам, растениям, предпочитающим местообитание с неглубоким залеганием грунтовых вод, и растущим на влажных и холодных почвах. Такие растения имеют как признаки ксероморфности, так и гигроморфные черты.

Наиболее информативными при сравнительном исследовании растений разных экологических групп считаются структурные параметры

листа как самого чувствительного органа, реагирующего на изменения окружающей среды и определяющего развитие других органов растения (Иванова, 2014; Ivanova, 2014).

Изучение особенностей структуры листа растений, изменений соотношения между проводящей системой и тканями листа позволит судить о состоянии растительного организма в тех или иных условиях произрастания и выявить принадлежность их к той или иной экологической группе (Нестерович и др., 1986). Изучение изменчивости хвои позволит понять адаптационные перестройки вида, направления его микроэволюции (Правдин, 1964) и уточнить внутривидовую таксономию можжевельника обыкновенного, которая до сих пор остается спорной (Джанаева, 1969; Коропачинский, 1975; Имханицкая, 1990; Farjon, 2001; Adams et al., 2003; Adams, 2014).

Цель исследований – определить принадлежность вариаций можжевельника обыкновенного к экологическим группам по отношению

к влажности с помощью коэффициента засухоустойчивости. Выявить морфологические и анатомические особенности можжевельников, относящихся к разным экологическим группам.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Нами изучен гербарный материал можжевельника обыкновенного, полученный из 25 пунктов сбора, расположенных на территории Европейской и Азиатской части России, а также из Эстонии, Австрийских Альп и Аляски (табл. 1). Популяции из Томска, Подмосковья и Таллина имеют форму прямостоячего кустарника и представляют собой *J. communis* L. var. *communis*. Можжевельник из Аляски является разновидностью *J. communis* var. *depressa*. Кавказские популяции – это, вероятно, *J. communis* var. *oblonga*. Остальные популяции, относятся к самой распространенной на территории Евразии вариации *J. communis* var. *saxatilis*.

Таблица 1. Пункты сбора вариаций можжевельника обыкновенного

Вариация	Пункт сбора	Широта (N)	Долгота (E)	Высота над ур. м., м
<i>J. communis</i> var. <i>depressa</i>				
J1	Аляска (Сев. Америка)	64°50'	147°4'	135
<i>J. communis</i> var. <i>saxatilis</i>				
J2	Камчатка (северо-восток)	56°01'	161°11'	50
J3	хр. Сихотэ-Алинь (Приморье)	45°00'	136°30'	842
J4	с. Лазо (Приморье)	43°31'	134°06'	1287
J5	г. Магадан (северо-восток)	59°35'	150°4'	118
J6	с. Оймякон	63°03'	138°09'	193
J7	Кольма (северо-восток)	63°25'	140°36'	120
J8	Якутия	63°28'	120°3'	120
J9	г. Туруханск (Вост. Сибирь)	56°70'	84°76'	133
J10	хр. Машак (Южный Урал)	65°48'	87°59'	40
J11	Полярный Урал	66°50'	65°40'	250
J12	Ергаки (Южная Сибирь)	53°08'	92°56'	1750
J13	г. Северобайкальск	55°42'	109°04'	536
J14	Тянь-Шань	43°06'	77°04'	3000
J15	с. Чаган-Узун (Алтай)	50°10'	Е88°0'	2900
J16	Альпы (Сев. Тироль)	55°10'	59°40'	1000
<i>J. communis</i> var. <i>ommunis</i>				
J17	г. Томск	54°19'	58°06'	669
J18	Подмосковье	57°27'	24°52'	22
J19	Эстония (окр. Таллина)	47°11'	12°0'	1700
<i>J. communis</i> var. <i>oblonga</i>				
J20	г. Нальчик (Сев. Осетия)	43°08'	43°29'	470
J21	Гуниб (Дагестан)	42°24'	46°54'	1850
J22	Талги (Дагестан)	42°62'	47°26'	458
J23	Ногайская степь (Дагестан)	44°04'	45°35'	60
J24	г. Сочи	43°42'	40°10'	1000
J25	с. Архыз (Карачаево-Черкесия)	43°34'	1°16'	2034

Материал предоставлен сотрудником Института экологии растений и животных Уральского отделения Российской академии наук Е. В. Хантемировой (г. Екатеринбург), а также включает собственные сборы автора.

С каждого пункта сбора было взято 20 побегов можжевельника (один побег с одного растения), а с каждого побега – по 5 хвоинок четырех возрастов (20 хвоинок). Хвою вымачивали сутки в водном растворе спирта (45 %) и затем рассматривали в капле глицерина под микроскопом Микромед – Р1. Срезы делали у основания хвоинки в области наибольшей ширины. Проводили сравнение морфологических (длина хвои (мм), длина кончика хвои (мм), ширина хвои (мм), высота и толщина хвои (мм)) и анатомических (периметр (мм) и площадь (мм²) поперечного среза хвои, площадь мезофилла (мм²), периметр (мм), площадь (мкм²) и диаметр (мм) смоляного хода, ширина устьичной полоски (мм), периметр (мм), площадь (мкм²) и диаметр (мм) проводящего пучка, число обкладочных клеток, толщина (мкм) гиподермы, эпидермы, кутикулы) параметров хвои, а также жизненной формы растений по классификации жизненных

форм можжевельников В. М. Джанаевой (1969). Срезы фотографировали камерой DCM500, присоединенной к микроскопу. Измерения проводили с помощью программы Scorerphoto 3.0.

Для каждого признака вычисляли статистические параметры: среднее значение, стандартное отклонение, ошибку среднего. Для обнаружения статистически значимых различий использовали коэффициент Стьюдента (Лакин, 1990). Проводили оценку коэффициента засухоустойчивости, который вычисляли по формуле: (площадь проводящего пучка (мм) / площадь поперечного среза (мм)) × 100.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Хвоя можжевельников характеризуется ясно выраженной ксероморфной структурой. Она покрыта толстым слоем кутикулы, эпидермальные клетки мелкие, с сильно утолщенными стенками. Устьица глубоко погружены в углубления и часто покрыты восковым налетом, что служит приспособлением для уменьшения испарения. Под эпидермисом находится гиподерма

Таблица 2. Средние значения ($X_{cp} \pm m_x$) ряда морфологических признаков хвои можжевельника обыкновенного

Пункт сбора	Длина		Ширина хвои	Высота хвои
	хвои, см	кончика, мм	мм	
Аляска	10.40 ± 0.32	0.32 ± 0.01	1.23 ± 0.03	0.53 ± 0.02
Камчатка	7.67 ± 0.25	0.36 ± 0.01	1.35 ± 0.02	0.45 ± 0.01
Сихотэ-Алинь	11.11 ± 0.34	0.42 ± 0.02	1.27 ± 0.03	0.40 ± 0.01
с. Лазо	10.80 ± 0.32	0.47 ± 0.02	1.36 ± 0.02	0.42 ± 0.01
г. Магадан	9.94 ± 0.35	0.41 ± 0.03	1.20 ± 0.02	0.39 ± 0.01
с. Оймякон	9.19 ± 0.35	0.52 ± 0.04	1.22 ± 0.03	0.46 ± 0.02
Кольма	8.33 ± 0.31	0.36 ± 0.02	1.23 ± 0.01	0.42 ± 0.01
Якутия	7.24 ± 0.38	0.40 ± 0.03	1.12 ± 0.03	0.38 ± 0.01
г. Туруханск	7.66 ± 0.26	0.49 ± 0.04	1.27 ± 0.02	0.38 ± 0.01
хр. Машак	7.94 ± 0.35	0.39 ± 0.03	1.45 ± 0.02	0.50 ± 0.01
Полярный Урал	6.04 ± 0.25	0.30 ± 0.02	1.32 ± 0.02	0.47 ± 0.01
Ергаки	8.10 ± 0.39	0.40 ± 0.01	1.34 ± 0.02	0.45 ± 0.01
г. Северобайкальск	9.99 ± 0.30	0.41 ± 0.02	1.31 ± 0.03	0.42 ± 0.01
Тянь-Шань	8.29 ± 0.25	0.48 ± 0.03	1.45 ± 0.04	0.50 ± 0.02
с. Чаган-Узун	7.38 ± 0.26	0.46 ± 0.02	1.48 ± 0.03	0.50 ± 0.02
Альпы	8.52 ± 0.45	0.37 ± 0.01	1.50 ± 0.02	0.50 ± 0.01
г. Томск	14.09 ± 0.64	0.65 ± 0.04	1.37 ± 0.02	0.39 ± 0.01
Подмосковье	11.90 ± 0.43	0.40 ± 0.04	1.31 ± 0.05	0.43 ± 0.01
Эстония	13.7 ± 0.53	0.54 ± 0.03	1.21 ± 0.03	0.39 ± 0.01
г. Нальчик	12.30 ± 0.46	0.62 ± 0.07	1.70 ± 0.05	0.61 ± 0.02
Гунибское плато	14.18 ± 0.51	0.96 ± 0.07	1.84 ± 0.05	0.76 ± 0.02
Талги	13.2 ± 0.54	0.85 ± 0.06	1.58 ± 0.05	0.58 ± 0.02
Ногайская степь	15.39 ± 0.68	0.74 ± 0.06	1.64 ± 0.04	0.57 ± 0.02
г. Сочи	12.83 ± 0.46	0.59 ± 0.04	1.61 ± 0.04	0.57 ± 0.02
с. Архыз	9.61 ± 0.32	0.50 ± 0.04	1.65 ± 0.04	0.58 ± 0.02

из 1–3 слоев удвоенных толстостенных клеток. Проводящий пучок расположен по центру хвои, трансфузионная ткань – с обеих сторон пучка, смоляной канал один.

Исследование параметров поперечного сечения хвои показало, что наиболее широкой и толстой хвоей отличаются популяции можжевельника *J. communis* var. *oblonga*, которые имеют значимые отличия по большинству признаков от других вариаций (при достоверном 99%-м уровне значимости) (табл. 2–4, рис. 1, 2).

Растения высокогорий характеризуются более широкой и толстой хвоей. Так, ширина хвои можжевельника Горного Алтая составляет 1.49 мм, Альп – 1.5 мм, хр. Машак – 1.45 мм, значимо отличаясь от параметров хвои других популяций *J. communis* var. *saxatilis*. Самая длинная и остроконечная хвоя наблюдается у можжевельника из Ногайской степи – 15.39 см (до 22 см), самая широкая – у растений из Гунибского плато – 1.84 см (до 2.3 см).

Также для них характерно наличие двух устьичных полосок, большое количество обкладочных клеток (в среднем 6–17, до 23), небольшие смоляные ходы (периметр 0.3–0.5 мм)

и самая хорошо развитая покровная ткань (гиподерма 25–30 мкм, эпидерма 9–11 мкм).

Можжевельник из Якутии и Магадана имеет наименьшие ширину (1.12 и 1.2 мм соответственно) и толщину хвои (0.33 и 0.35 мм), а также периметр (2.62 и 2.76 мм) и площадь среза хвои (0.25 и 0.28 мм²). Растения из Полярного Урала имеют самую короткую хвою (6.04 см). В целом северные и дальневосточные растения *J. communis* var. *saxatilis* имеют тонкую короткую тупую и узкую хвою с одной узкой устьичной полоской, но хорошо развитыми смоляными ходами (периметр 0.6–0.8 мм), обкладочных клеток нет или одна. Достоверные отличия у растений данной вариации наблюдаются с вариацией *J. communis* var. *oblonga*, а по таким признакам, как длина хвои, длина кончика хвои и размеры смоляного канала, и с *J. communis* L. var. *communis*.

Периметр и площадь среза хвоинки и проводящего пучка также оказались больше у высокогорных популяций. Число обкладочных клеток – 2–3. Хорошо развита покровная ткань, особенно эпидерма (10–12 мкм), что позволяет лучше регулировать водный баланс в суровых горных условиях произрастания.

Таблица 3. Средние значения ($X_{cp} \pm m_x$) ряда анатомических признаков хвои можжевельника обыкновенного

Пункт сбора	Площадь, мм ²		Число обкладочных клеток, шт.	Толщина гиподермы, мкм
	среза	смоляного хода		
Аляска	0.38 ± 0.02	0.023 ± 0.002	1.60 ± 0.17	21.00 ± 0.51
Камчатка	0.40 ± 0.01	0.043 ± 0.003	1.10 ± 0.23	17.45 ± 0.6
Сихотэ-Алинь	0.32 ± 0.02	0.025 ± 0.003	0.90 ± 0.2	20.63 ± 0.45
с. Лазо	0.34 ± 0.01	0.026 ± 0.002	0.90 ± 0.16	19.49 ± 0.49
Магадан	0.28 ± 0.01	0.029 ± 0.003	0.87 ± 0.13	17.90 ± 0.58
с. Оймьякон	0.37 ± 0.02	0.049 ± 0.007	2.10 ± 0.4	19.20 ± 0.73
Колыма	0.36 ± 0.01	0.041 ± 0.002	1.79 ± 0.14	19.10 ± 0.33
Якутия	0.25 ± 0.01	0.022 ± 0.002	1.37 ± 0.16	18.90 ± 0.66
г. Туруханск	0.35 ± 0.01	0.023 ± 0.003	3.25 ± 0.32	16.80 ± 0.58
хр. Машак	0.38 ± 0.01	0.032 ± 0.004	1.20 ± 0.2	19.70 ± 0.86
Полярный Урал	0.34 ± 0.01	0.020 ± 0.002	1.77 ± 0.2	15.96 ± 0.21
Ергаки	0.35 ± 0.01	0.031 ± 0.003	2.69 ± 0.17	21.06 ± 0.24
г. Северобайкальск	0.33 ± 0.01	0.020 ± 0.001	2.55 ± 0.37	20.17 ± 0.43
Тянь-Шань	0.38 ± 0.02	0.020 ± 0.004	2.50 ± 0.4	19.40 ± 0.74
с. Чаган-Узун	0.46 ± 0.02	0.042 ± 0.004	3.25 ± 0.26	20.61 ± 0.44
Альпы	0.46 ± 0.02	0.016 ± 0.002	2.98 ± 0.43	22.17 ± 0.51
г. Томск	0.30 ± 0.01	0.015 ± 0.0009	2.65 ± 0.38	16.94 ± 1.09
Подмосковье	0.31 ± 0.02	0.010 ± 0.0009	1.85 ± 0.35	21.60 ± 1.02
Эстония	0.28 ± 0.01	0.008 ± 0.0009	2.76 ± 0.31	17.9 ± 0.94
г. Нальчик	0.56 ± 0.02	0.021 ± 0.002	15.00 ± 0.9	30.70 ± 1.38
Гуниб	0.75 ± 0.03	0.015 ± 0.001	17.76 ± 1.34	30.10 ± 1.68
Талги	0.57 ± 0.03	0.014 ± 0.001	13.80 ± 1.17	30.13 ± 0.75
Ногайская степь	0.54 ± 0.02	0.007 ± 0.0008	6.98 ± 0.6	25.63 ± 1.4
г. Сочи	0.56 ± 0.02	0.02 ± 0.002	7.45 ± 0.69	2.76 ± 0.79
с. Архыз	0.52 ± 0.02	0.02 ± 0.004	5.19 ± 0.53	26.66 ± 0.83

Таблица 4. Коэффициенты Стиюдента при сравнении средних значений толщины гиподерм ($P = 99\%$, $t_{st} = 2.75$)

Вариация	J1	J2	J3	J4	J5	J6	J7	J8	J9	J10	J11	J12	J13	J14	J15	J16	J17	J18	J19	J20	J21	J22	J23	J24	J25
J1	0	4.51	0.54	2.14	4.01	2.02	3.13	2.52	5.44	1.30	9.14	0.11	1.24	1.80	0.58	1.62	3.37	0.53	2.90	6.59	5.18	10.07	3.11	6.35	5.81
J2	4.51	0	4.24	2.63	0.54	1.85	2.41	1.63	0.78	2.15	2.34	5.59	3.68	2.06	4.25	5.99	0.41	3.51	0.40	8.81	7.09	13.20	5.37	9.69	8.99
J3	0.54	4.24	0	1.71	3.72	1.67	2.74	2.17	5.22	0.96	9.40	0.84	0.74	1.43	0.03	2.26	3.13	0.87	2.62	6.94	5.44	10.86	3.40	7.01	6.39
J4	2.14	2.63	1.71	0	2.09	0.33	0.66	0.72	3.54	0.21	6.62	2.88	1.04	0.10	1.70	3.79	2.13	1.86	1.50	7.65	6.06	11.88	4.14	8.11	7.44
J5	4.01	0.54	3.72	2.09	0	1.39	1.80	1.14	1.34	1.74	3.15	5.03	3.14	1.61	3.72	5.53	0.78	3.15	0.00	8.55	6.86	12.90	5.10	9.34	8.65
J6	2.02	1.85	1.67	0.33	1.39	0	0.12	0.30	2.57	0.44	4.27	2.42	1.14	0.19	1.65	3.34	0.78	1.91	1.09	7.37	5.95	10.44	4.07	7.22	6.75
J7	3.13	2.41	2.74	0.66	1.80	0.12	0	0.27	3.45	0.65	8.03	4.80	1.97	0.37	2.75	5.05	1.90	2.33	1.20	8.18	6.42	13.46	4.54	9.35	8.46
J8	2.52	1.63	2.17	0.72	1.14	0.30	0.27	0	2.39	0.18	5.69	1.65	0.34	0.51	0.90	2.72	2.32	1.40	1.74	7.06	5.65	10.24	3.70	6.87	6.37
J9	5.44	0.78	5.22	3.54	1.34	2.57	3.45	2.39	0	2.80	1.36	6.79	4.67	2.79	5.23	6.95	0.11	4.09	1.00	9.29	7.48	14.06	5.83	10.51	9.74
J10	1.30	2.15	0.96	0.21	1.74	0.44	0.65	0.74	2.80	0	4.22	1.52	0.49	0.27	0.94	2.47	1.99	1.42	1.41	6.76	5.51	9.14	3.61	6.19	5.82
J11	9.14	2.34	9.40	6.62	3.15	4.27	8.03	4.24	1.36	4.22	0	15.9	8.80	4.53	9.54	11.2	0.88	5.42	2.01	10.5	8.35	18.19	6.83	13.87	12.50
J12	0.11	5.59	0.84	2.88	5.03	2.42	4.80	3.08	6.79	1.52	15.99	0	1.81	2.16	0.90	1.97	3.69	0.52	3.26	6.88	5.33	11.52	3.22	7.24	6.48
J13	1.24	3.68	0.74	1.04	3.14	1.14	1.97	1.61	4.67	0.49	8.80	1.81	0	0.91	0.72	3.00	2.76	1.29	2.20	7.28	5.73	11.52	3.73	7.62	6.94
J14	1.78	2.05	1.42	0.10	1.60	0.19	0.37	0.50	2.77	0.26	4.47	2.13	0.90	0	1.41	3.08	1.87	1.75	1.25	7.22	5.83	10.18	3.93	6.99	6.94
J15	0.58	4.25	0.03	1.70	3.72	1.65	2.75	2.16	5.23	0.94	9.54	0.90	0.72	1.42	0	2.32	3.12	0.89	2.61	6.97	5.46	10.95	3.42	7.07	6.44
J16	1.62	5.99	2.26	3.79	5.53	3.34	5.05	3.92	6.95	2.47	11.26	1.97	3.00	3.11	2.32	0	4.35	0.50	3.99	5.80	4.52	8.78	2.32	5.06	4.61
J17	3.37	0.41	3.13	2.13	0.78	1.72	1.90	1.54	0.11	1.99	0.88	3.69	2.76	1.88	3.12	4.35	0	3.12	0.67	7.82	6.57	9.97	4.90	7.42	7.09
J18	0.53	3.51	0.87	1.86	3.15	1.91	2.33	2.22	4.09	1.42	5.42	0.52	1.29	1.75	0.89	0.50	3.12	0	2.67	5.30	4.32	6.74	2.33	4.08	3.85
J19	2.90	0.40	2.62	1.50	0.00	1.09	1.20	0.87	1.00	1.41	2.01	3.26	2.20	1.26	2.61	3.99	0.67	0.00	0	7.67	6.34	10.17	4.58	7.37	6.99
J20	6.59	8.81	6.94	7.65	8.55	7.37	8.18	7.71	9.29	6.76	10.56	6.88	7.28	7.24	6.97	5.80	7.82	5.30	7.67	0	0.28	0.36	2.58	2.51	2.51
J21	5.18	7.09	5.44	6.06	6.86	5.95	6.42	6.21	7.48	5.51	8.35	5.33	5.73	5.84	5.46	4.52	6.57	4.32	6.34	0.28	0	0.02	2.04	1.82	1.84
J22	10.0	13.2	10.8	11.8	12.9	10.4	13.4	11.2	14.0	9.14	18.19	11.5	11.5	10.2	10.9	8.78	9.97	6.74	10.1	0.36	0.02	0	2.83	3.18	3.10
J23	3.11	5.37	3.40	4.14	5.10	4.07	4.54	4.35	5.83	3.61	6.83	3.22	3.73	3.95	3.42	2.32	4.90	2.33	4.58	2.58	2.04	2.83	0	0.71	0.63
J24	6.13	9.38	6.74	7.82	9.04	7.03	8.95	7.64	10.1	6.05	13.21	6.90	7.33	6.84	6.80	4.88	7.29	4.00	7.22	2.48	1.80	3.09	0.70	0	0.09
J25	5.81	8.99	6.39	7.44	8.65	6.75	8.46	7.32	9.74	5.82	12.50	6.48	6.94	6.57	6.44	4.61	7.09	3.85	6.99	2.51	1.84	3.10	0.63	0.09	0

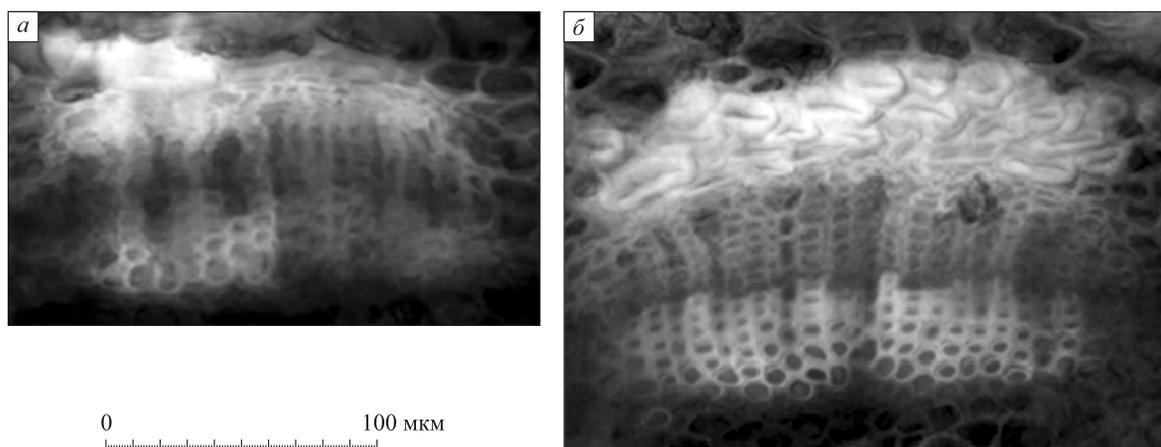


Рис. 1. Проводящий пучок можжевельника вариации *J. communis* var. *saxatilis* (а) и *J. communis* var. *oblonga* (б) (деление шкалы – 1 мкм).

Популяция из Аляски *J. communis* var. *depressa* по своим параметрам близка к дальневосточным представителям *J. communis* var. *saxatilis*, достоверно отличаясь только по высоте хвои и толщине гиподермы.

Можжевельник *J. communis* L. var. *communis* характеризуется длинной остроконечной хвоей (12–14 мм), самыми мелкими смоляными ходами (периметр 0.32–0.38 мм), значимо отличаясь по данным признакам от растений *J. communis* var. *saxatilis* и *J. communis* var. *depressa*.

При изучении особенностей строения листа у различных представителей хвойных, исследователями было замечено, что по изменению соотношения между проводящей тканью и тканями листа можно судить о состоянии растения в разных условиях произрастания и выяснить особенности экологической принадлежности растения (Нестерович и др., 1986).

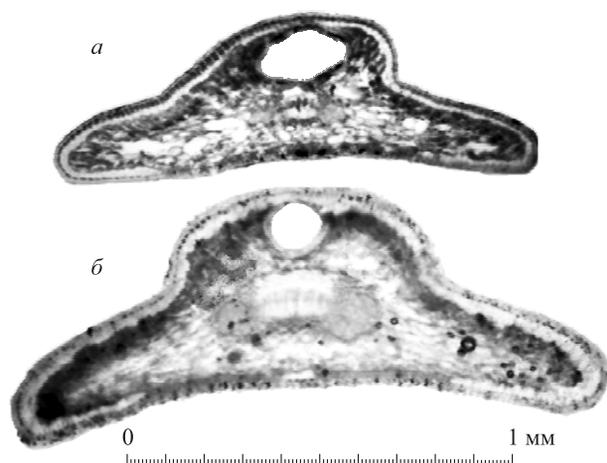


Рис. 2. Поперечный срез хвои можжевельника вариации *J. communis* var. *saxatilis* (а) и *J. communis* var. *oblonga* (б) (деление шкалы 0.01 мм).

Установлено, что более засухоустойчивым видам присущи более высокие значения соотношения между площадями проводящего цилиндра и поперечного сечения хвои (коэффициент засухоустойчивости). По шкале, разработанной для сосновых, виды, которые имеют отношение этих параметров до 0.07 являются гигромезофитами, с 0.08 до 0.2 – мезофитами, с 0.2 до 0.27 – ксеромезофитами, с 0.28 до 0.32 – ксерофитами.

По литературным данным известно, что *J. communis* var. *saxatilis* относится к группе мезопсихрофитов (Коропачинский, 1983), *J. communis* L. var. *communis* – к мезоксерофитам (Коропачинский, 1983), *J. communis* var. *oblonga* – к ксерофитам (Садыкова, 2010).

По данным наших исследований, большая часть можжевельника *J. communis* var. *saxatilis* имеет коэффициент засухоустойчивости меньше 2 (рис. 3). *J. communis* var. *oblonga* – больше 2.1, а *J. communis* L. var. *communis* – около 2.

Можжевельник северных и высокогорных популяций вариации *J. communis* var. *saxatilis* произрастает в зоне сплошного распространения многолетнемерзлых почв. Поэтому растения данных мест произрастания относят к мезопсихрофитам, предпочитающими расти на хорошо дренируемых и переувлажненных холодными водами почвах, в условиях высокогорья и тундры, где, с одной стороны, наблюдается избыток воды в среде обитания, с другой – ее недоступность в связи с низкими температурами воздуха и почвы.

Популяции можжевельника, имеющие коэффициент засухоустойчивости больше 2, произрастают в зоне островного распространения вечной мерзлоты (*J. communis* var. *saxatilis*)

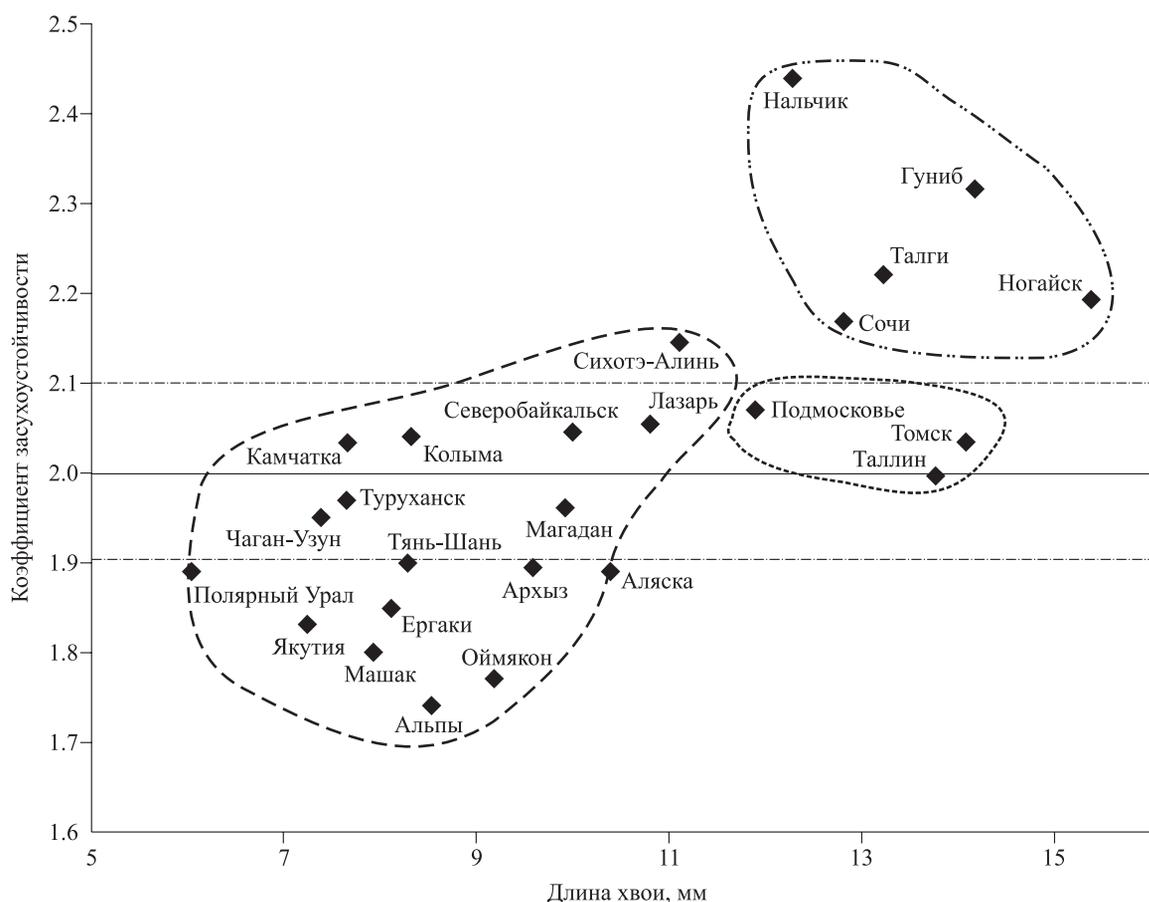


Рис. 3. Распределение популяций можжевельника обыкновенного относительно длины хвои и коэффициента засухоустойчивости.

или в безмерзлотных областях (*J. communis* var. *oblonga*, *J. communis* L. var. *communis*). Можжевельник *J. communis* var. *oblonga* произрастает на открытых степных участках, в горах, на каменистых склонах. Популяции *J. communis* L. var. *communis* чаще встречаются в подлеске. Сочетание мезоморфных и ксероморфных признаков повышает экологическую пластичность можжевельника и способствует широкому распространению вида.

Опираясь на литературные данные и проведенные исследования, мы можем выделить для можжевельника обыкновенного три экологические группы по отношению к влаге: мезопсихрофиты с коэффициентом засухоустойчивости от 1.7 до 1.9 (северные и высокогорные популяции *J. communis* var. *saxatilis*, *J. communis* var. *depressa*); мезоксерофиты с коэффициентом засухоустойчивости 1.91–2.1 (*J. communis* L. var. *communis* и часть популяций *J. communis* var. *saxatilis*, произрастающих в зоне островного распространения вечной мерзлоты); ксерофиты с коэффициентом засухоустойчивости 2.11–2.5 (*J. communis* var. *oblonga*).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение хвои можжевельников показало ряд приспособлений, позволяющих им расти даже в условиях физиологической сухости: вечная мерзлота, болота, высокогорья.

Можжевельник *J. communis* var. *saxatilis*, как правило, относится к группе мезопсихрофитов с соотношением площади проводящего пучка к площади среза хвои меньше 2. Отличается короткой узкой тупой хвоей, с одной устьичной полоской, но хорошо развитыми смоляными ходами. Жизненная форма – стелющиеся кустарники.

Растения *J. communis* var. *depressa* значимо не отличаются от вариации *J. communis* var. *saxatilis* по большинству изученных признаков и также принадлежат к группе мезопсихрофитов, по-видимому, являясь географической формой последнего.

Можжевельник *J. communis* L. var. *communis*, как правило, произрастает в подлеске, на болотистых почвах и обладает длинной узкой острой хвоей, с 1–2 устьичными полосками, небольшим

смоляным ходом, проводящим пучком и коэффициентом засухоустойчивости немного больше 2. Это колоновидные кустарники или стелющиеся деревья. Вариацию *J. communis* L. var. *communis* можно отнести к группе мезоксерофитов.

J. communis var. *oblonga*, произрастающий на открытых степных участках, имеет самую длинную широкую остроконечную хвою с 2 устьичными полосками, крупными проводящими пучками и небольшими смоляными ходами, большим числом обкладочных клеток (6–17) и хорошо развитой покровной тканью. По жизненной форме – невысокое стелющееся деревце или кустарник. Данная вариация имеет самую ксероморфную структуру хвои и может быть отнесена к экологической группе ксерофитов.

Популяции можжевельника выбирают разные стратегии для переживания недостатка влаги. У мезопсихрофитов наблюдается уменьшение длины и толщины хвои, увеличение размеров смоляного канала. У ксерофитов увеличивается число обкладочных клеток, размеры проводящего пучка, толщина хвои и покровной ткани, смоляные ходы уменьшаются.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Атлас* ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР / ред. П. С. Чиков. М.: ГУГиК, 1976. 340 с.
- Войтюк Ю. А., Кучеренко С. Н., Ивченко И. С. К изучению распространения и некоторых эколого-ценотических особенностей *Juniperus communis* L. на южной границе ареала (в пределах Украины) // Проблемы общей и молекулярной биологии: Сб. науч. тр. Киев, 1985. С. 60–64.
- Герлинг Н. В. Структура хвои видов р. *Juniperus* в условиях интродукции в среднетаежной подзоне Республики Коми // Ботанические сады в современном мире: теоретические и прикладные исследования: Материалы Всерос. науч. конф. с междунар. участ., посвящ. 80-летию со дня рожд. академика Л. Н. Андреева. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2011. С. 111–116.
- Джанаева В. М. Определитель семейства можжевельных. Фрунзе: Илим, 1969. 93 с.
- Долгая З. К. Влияние климата на анатомо-морфологические особенности хвои можжевельников // Тр. Ленингр. об-ва естествоиспыт. 1937. Т. 66. Вып. 2. С. 249–295.
- Иванов А. Ф., Пономарева А. В., Дерюгина Т. Ф. Отношение древесных растений к влажности и кислотности почвы. Минск: Наука и техника, 1966. 232 с.
- Иванова Л. А. Адаптивные признаки структуры листа растений разных экологических групп // Экология. 2014. № 2. С. 109–118.
- Имханицкая Н. Н. Критическая заметка о кавказских видах секции *Juniperus* рода *Juniperus* L. // Новости сист. высш. раст. 1990. № 27. С. 5–16.
- Князева С. Г. Морфолого-анатомические особенности хвои можжевельника обыкновенного (*Juniperus communis* L.) // Хвойные бореал. зоны. 2012. Т. 30. № 1–2. С. 92–96.
- Князева С. Г., Хантемирова Е. В. Сравнительный анализ генетической и морфолого-анатомической изменчивости можжевельника обыкновенного (*Juniperus communis* L.) // Генетика. 2020. Т. 56. № 1. С. 55–66.
- Коропачинский И. Ю. Дендрофлора Алтайско-Саянской горной области. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1975. 291 с.
- Коропачинский И. Ю. Древесные растения Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1983. 383 с.
- Лакин Г. Ф. Биометрия: Учеб. пособ. для биол. спец. вузов – 4-е изд., перераб. и доп. М.: Высш. школа, 1990. 352 с.
- Мухамедишин К. Д. Арча. М.: Лесн. пром-сть, 1980. 94 с.
- Нестерович Н. Д., Дерюгина Т. Ф., Лучков А. И. Структурные особенности листьев хвойных. Минск: Наука и техника, 1986. 95 с.
- Правдин Л. Ф. Сосна обыкновенная. Изменчивость, внутривидовая систематика и селекция. М.: Наука, 1964. 191 с.
- Садькова Г. А. Структурная и ресурсная оценка природных популяций можжевельника продолговатого (*Juniperus oblonga* Bieb.) в Дагестане: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.08; 03.02.01. Махачкала: Даг. гос. ун-т, 2010. 22 с.
- Фарукишина Г. Г., Путенихин В. П. Можжевельники обыкновенный и казацкий на Южном Урале: распространение, популяционная структура, сохранение генофонда. Уфа: Гилем; Башк. энцикл., 2016. 168 с.
- Adams R. P. Junipers of the World: The genus *Juniperus*. 4th ed. Trafford Publ., 2014. 422 p.
- Adams R. P., Pandey R. N., Leverenz J. W., Dignard N., Hoegh K., Thorfinnsson T. Pan-Arctic variation in *Juniperus communis*: historical biogeography based on DNA fingerprinting // Biochem. Syst. Ecol. 2003. V. 31. Iss. 2. P. 181–192.
- Farjon A. World checklist and bibliography of conifers. Second edition. Royal Bot. Gardens, Kew, 2001. 316 p.
- Ivanova L. A. Adaptive features of leaf structure in plants of different ecological groups // Rus. J. Ecol. 2014. V. 45. Iss. 2. P. 107–115 (Original Rus. Text © L. A. Ivanova, 2014, publ. in Ekologiya. 2014. N. 2. P. 109–118).
- Knyazeva S. G., Khantemirova E. V. Comparative analysis of genetic and morpho-anatomical variability of common juniper (*Juniperus communis* L.) // Rus. J. Gen. 2020. V. 56. Iss. 1. P. 48–58 (Original Rus. text © S. G. Knyazeva, E. V. Khantemirova, 2020, publ. in Genetika. 2020. V. 56. N. 1. P. 55–66).

MORPHOLOGICAL AND ANATOMICAL FEATURES OF THE NEEDLES OF INTRASPECIFIC VARIATIONS OF COMMON JUNIPER

S. G. Knyazeva

*V. N. Sukachev Institute of Forest, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch,
Federal Research Center Krasnoyarsk Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch
Akademgorodok, 50/28, Krasnoyarsk, 660036 Russian Federation*

E-mail: knyazevas@mail.ru

Comparative study was carried out by morphological, anatomical features of needles of four variations of the common juniper (*Juniperus communis* L.). The plants belong to three ecological groups in relation to moisture – mesopsychrophytes, xeromesophytes and mesoxerophytes. Juniper variations choose different strategies for experiencing a lack of moisture. Mesopsychrophytes (a drought tolerance coefficient of less than 2) include variations of *J. communis* var. *saxatilis* and *J. communis* var. *depressa* and distinguished by small, blunt and thin needles, but large resin channels, the life form is a creeping shrub. Mesoxerophytes (drought resistance coefficient greater than 2.1) include, first of all, *J. communis* var. *oblonga* plants, have long, thick, sharp needles with two stomatal stripes, a large number of lining cells, large conductive bundles, developed conductive needle tissue, but small resin passages. These are usually tall shrubs or trees. Juniper variations of *J. communis* var. *communis* can be attributed to the group of xeromesophytes and by many features it occupies an intermediate position between *J. communis* var. *saxatilis* and *J. communis* var. *oblonga*. These plants, on the one hand, represent columnar shrubs and trees and have long sharp needles, small resin passages and, on the other, there are thin needles with as a rule, one stomatal strip and a small number of lining cells.

Keywords: *Juniperus communis* L., anatomy, morphology, variability, intraspecific taxonomy.

How to cite: Knyazeva S. G. Morphological and anatomical features of the needles of intraspecific variations of common juniper // Sibirskij Lesnoj Zurnal (Sib. J. For. Sci.). 2023. N. 2. P. 76–84 (in Russian with English abstract and references).