

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

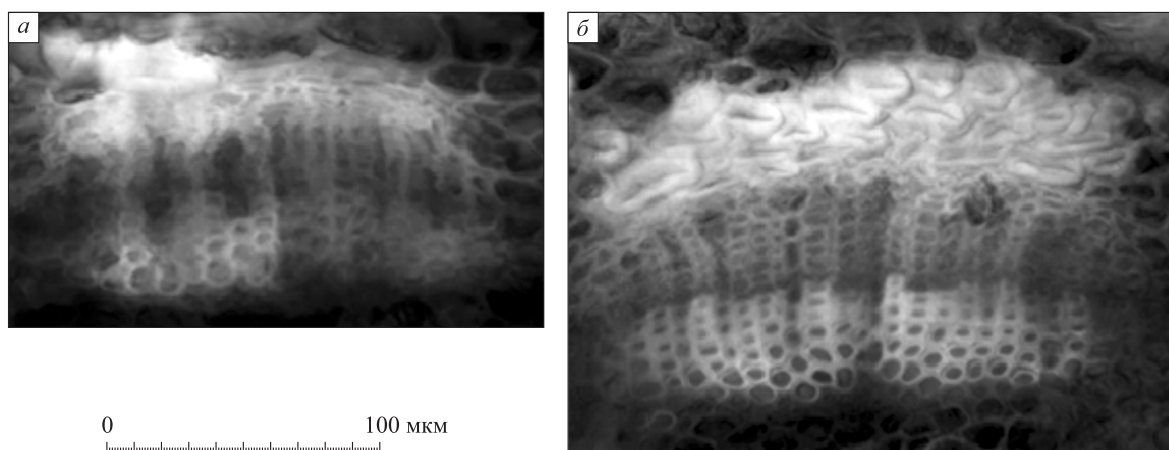


Рис. 1. Проводящий пучок можжевельника вариации *J. communis* var. *saxatilis* (а) и *J. communis* var. *oblonga* (б) (деление шкалы – 1 мкм).

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).

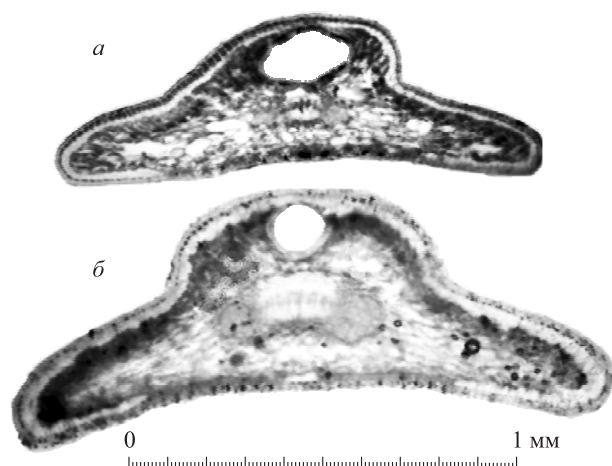


Рис. 2. Поперечный срез хвои можжевельника вариации *J. communis* var. *saxatilis* (а) и *J. communis* var. *oblonga* (б) (деление шкалы 0.01 мм).

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*)

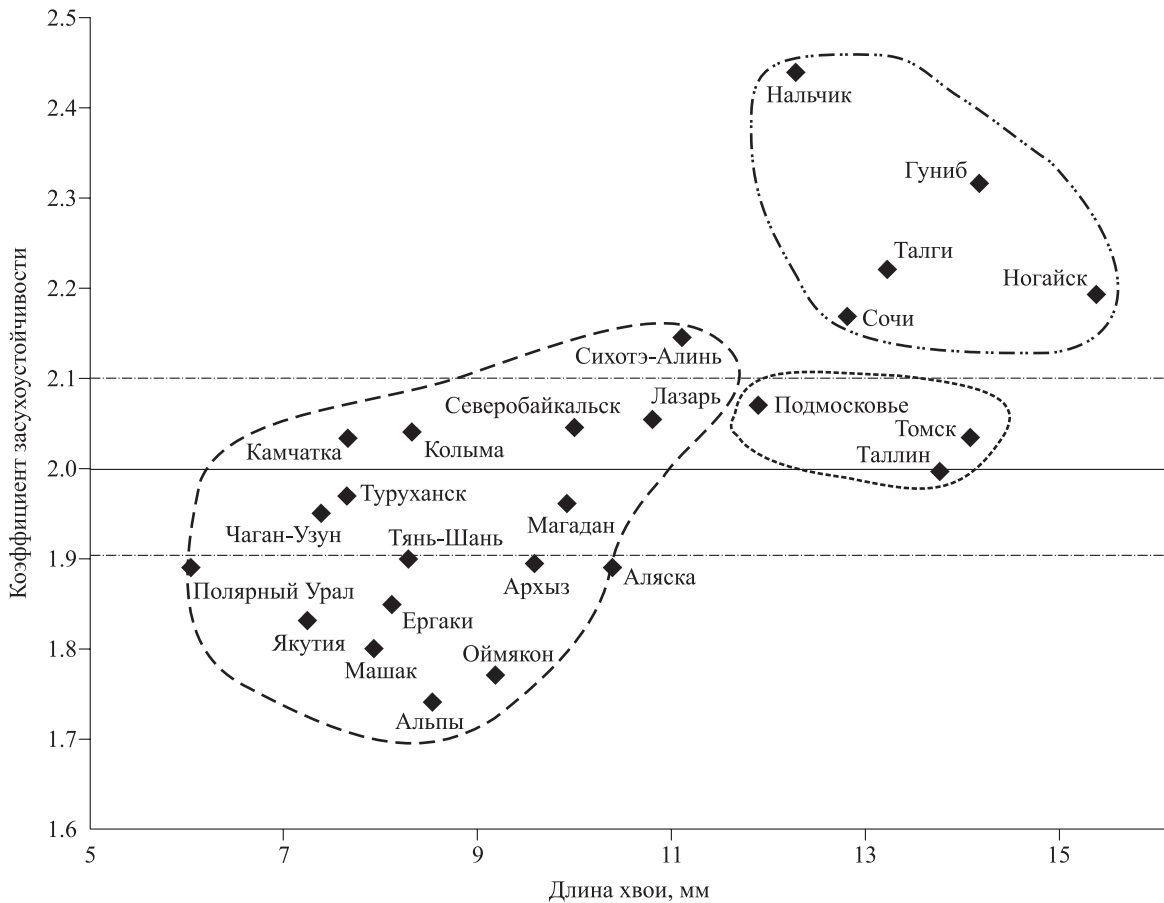


Рис. 3. Распределение популяций можжевельника обыкновенного относительно длины хвои и коэффициента засухоустойчивости.

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* значительно 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).