

МОРФОЛОГО - АНАТОМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ХВОИ МОЖЖЕВЕЛЬНИКА ОБЫКНОВЕННОГО (*JUNIPERUS COMMUNIS* L.)

С.Г. Князева

Институт леса им. В.Н.Сукачева СО РАН
660036 Красноярск, Академгородок, 50; e-mail: selection@ksc.krasn.ru

Изучены анатомо-морфологические параметры хвои можжевельника обыкновенного, произрастающего в разных эколого-географических условиях, и относящегося к двум разным подвидам *J. communis* var. *communis* и *J. communis* var. *saxatilis*. Установлено, что особи *J. communis* var. *communis* имеют длинную хвою с длинной заостренной верхушкой и слабо развитым уплощенным килем. *J. communis* var. *saxatilis* отличаются более развитыми мезофиллом, кутикулой, эпидермой и гиподермой, крупными смоляными каналами и проводящими пучками, что отражает приспособление растений к суровым условиям произрастания в горах и на севере.

Ключевые слова: можжевельник, изменчивость, морфология, анатомия

The anatomical and morphological parameters of *Juniperus* needles that growing in different ecological and geographical conditions, and belonging to two different subspecies *J. communis* var. *communis* and *J. communis* var. *saxatilis* were studied. It was found that individuals *J. communis* var. *communis* have long needles with long pointed tip and poorly developed, flattened keel. *J. communis* var. *saxatilis* are more developed mesophyll, cuticle, epidermis and hypodermis, large resin ducts and conductive bundles, which reflects the adaptation of plants to the harsh growing conditions in the mountains and in the north.

Key words: juniper, variability, morphology, anatomy

ВВЕДЕНИЕ

Можжевельник обыкновенный является важным подпологовым растением, который широко распространен на территории России. Экологическая пластичность и высокий полиморфизм вида позволяют ему произрастать в самых разнообразных природных условиях. Следствием этого является образование многочисленных внутривидовых таксонов. Ранг многих из них до сих пор остается неясным. Наиболее спорным является таксономическое положение можжевельника сибирского, очень схожего по своим признакам с можжевельником обыкновенным. Многие исследователи считают этот вид вариацией можжевельника обыкновенного. А. Farjon (2001) рассматривает его как *J. communis* var. *saxatilis* Pall. и указывает еще более 20 синонимов этой формы, в том числе 8 из них видового ранга. Одним из важных методов для решения таксономических проблем является исследование изменчивости морфолого-анатомических признаков листа на популяционном уровне, так как они являются специфичными для каждого вида и издавна использовались в классификации видов (Нестерович и др., 1986).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Нами были изучены 5 природных популяций *J. communis* var. *saxatilis*, произрастающих в горах Алтая (бассейн р. Жумалы на плато Укок и р. Чаган-Узун в Кош-Агачском районе), а также в суровых условиях севера Красноярского края (районы с. Туруханска и р. Нижней Тунгуски (склон Путорана)), и одна популяция *J. communis* var. *communis* из заболоченных лесов Томской области. С каждого

участка было собрано не менее 30 особей. Проводилось сравнительное исследование таких морфологических и анатомических параметров хвои, как: длина хвои (мм), длина кончика хвои (мм), ширина хвои (мм), высота и толщина хвои (мм), периметр (мм) и площадь (мм²) поперечного среза хвои, площадь мезофилла (мм²), периметр (мм), площадь (мм²) и диаметр (мм) смоляного хода, ширина устьичной полоски (мм), периметр (мм), площадь (мм²) и диаметр (мм) проводящего пучка, число обкладочных клеток, толщина (мм) гиподермы, эпидермы, кутикулы, число устьиц, длина (мм) и ширина (мм) устьиц, ширина (мм), высота (мм) и форма киля.

Образцы хвои выдерживались не менее суток в спирте (50 %), затем делались поперечные срезы лезвием. С каждой особи брали по 5 хвоинок четырех возрастов (20 хвоинок). Срезы помещались в каплю глицерина и фотографировались с помощью микроскопа Микромед – Р1 с камерой DCM500. Измерения проводились с помощью программы Scorerphoto 3.0. Полученные данные обрабатывались статистическими методами. Уровни изменчивости признаков оценивались по шкале С.А. Мамаева (1972). Также проводились корреляционный и кластерный анализы.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Многие исследователи отмечают высокую пластичность анатомо-морфологических признаков можжевельников (Долгая, 1937; Нестерович и др., 1986; Герлинг, 2011). Хвоя же является самым чувствительным органом, реагирующим на изменения окружающей среды и определяющим развитие других органов растения (Правдин, 1964). Изучение ее изменчивости позволит понять адаптационные пе-

рестройки вида и направления его микроэволюции (Нестерович и др., 1986).

Все можжевельники имеют схожее строение хвои. Для них характерны центрический тип мезофилла, утолщенные эпидермальные оболочки, устьица только на верхней стороне хвои, погруженные до уровня гиподермы, толстый слой кутикулы, гиподерма однорядная (реже 2-4 рядная), расположение проводящего пучка по центру хвои, трансфузионная ткань с обеих сторон пучка, один смоляной канал. Разные условия произрастания способствуют возникновению особенностей в строении хвои (рис. 1).

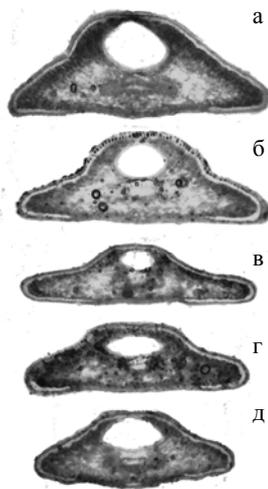


Рисунок 1 - Примеры поперечных срезов хвои можжевельника из пяти мест сбора: а – Жумалы, б – Чаган-Узун, в – Томск, г – Туруханск, д – Нижняя Тунгуска

При решении таксономических задач важное значение имеет степень варьирования признаков. Наиболее ценны для целей таксономии стабильные признаки. Часто при описании видов *Juniperus* исследователи используют такие признаки, как длина, ширина и форма хвои (Коропачинский, 1975; Ворошилов, 1982; Мухамедшин, 1982; Лучник, 1997). Так, *J. sibirica* имеет хвою игольчатую, узколанцетную, колючую, 4 – 8(10) мм длиной, в то время как у *J. communis* хвоя 4 – 15 мм дл., длиннозаостренная, сверху неглубоко желобчатая, линейная.

Длина хвои является одним из наиболее изменчивых признаков. Она варьирует, как правило, на среднем, реже повышенном уровне, независимо от места произрастания. Самой длинной хвоей обладают особи Томской популяции, которая относится к подвиду *J. communis* var. *communis* (= *J. communis* L.) и варьирует от 8 до 20 мм. По длине хвои можжевельник из Томска довольно четко отграничивается от остальных популяций (рис. 2). Две горные популяции по длине хвои можно объединить в одну группу. Самой короткой хвоей характеризуются растения высокогорной Жумалинской популяции - 4-9 мм и из Чаган-Узуна – 5-10 мм, но статистически значимых различий нет. При этом высокогорные популяции имеют и самую широкую хвою

(Жумалы – 1,2-2 мм, Чаган-Узун – 1,2-1,8 мм). Между длиной и шириной в высокогорных популяциях существует обратная корреляционная зависимость ($r=-0,7$), в других изученных популяциях такой зависимости не обнаружено.

Северные популяции также объединяются в одну группу и характеризуются самой узкой хвоей (Нижняя Тунгуска – 1-1,5 мм, Туруханск – 1-1,6 мм) при небольшой ее длине (Нижняя Тунгуска - 5,5 -10 мм, Туруханск – 5-10,5 мм).

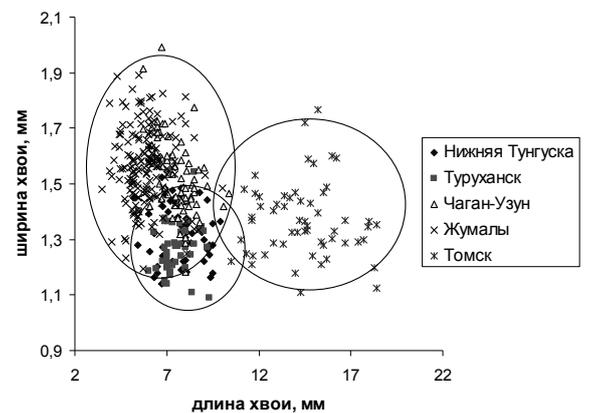


Рисунок 2 - Длина и ширина хвои особей можжевельника обыкновенного из природных популяций

Заостренность верхушки хвои, также используется при описании видов и форм можжевельников. Длина верхушки – изменчивый признак и варьирует на среднем и повышенном уровнях. Но, тем не менее, средние значения для всех популяций, за исключением Томской, оказались значимо не различимыми и составили 0,41-0,46 мм (рис. 3). В Томской же популяции этот параметр в среднем достигает 0,66 мм, то есть хвоя у можжевельника из Томска можно охарактеризовать как длиннозаостренную, в то время как верхушки хвои у растений из остальных популяций – как короткозаостренные. Тем не менее, в каждой популяции можно встретить хвою и с длинной, и с короткой верхушкой.

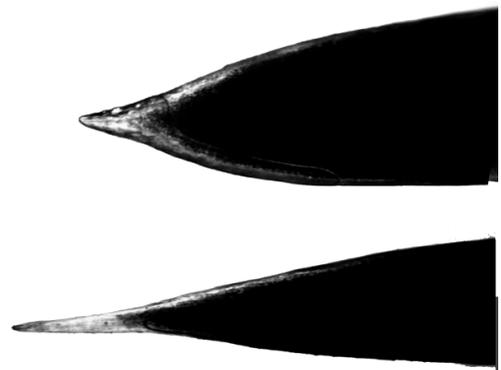


Рисунок 3 - Верхушки хвои можжевельника обыкновенного

В.М. Джанаева (1969) для выделения разных видов можжевельников описывает особенности кия хвои и разделение устьичной полоски зеленой

жилкой. Так, у *J. communis* L.– листья сверху желобчатые, слабо килеватые снизу, устьичная полоска разделена зеленой жилкой у основания листа, а у *J. sibirica* Burgsd.– листья короткие, сверху с одной яркой белой устьичной полоской, снизу с тупым килем.

Наши исследования позволили выделить по форме вершины киля две разновидности – тупую и округлую (рис. 4). Во всех популяциях наблюдаются обе эти разновидности примерно в одинаковом соотношении. Лишь в Томской популяции наблюдается перевес хвоинок с туповершинными килями. Кроме того, особи из этой популяции отличаются самым узким килем. Самый широкий киль наблюдается у растений из высокогорных популяций.

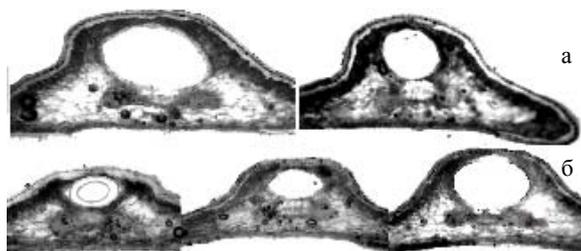


Рисунок 4 - Поперечный срез хвои можжевельника обыкновенного с тупым и округлым килем (а) и слабо, средне и сильно пазвитым килем (б)

По ширине киля нами выделено три градации: узкий киль (от 0,5 до 0,7 мм), средний киль (от 0,7 до 0,9 мм) и широкий (от 0,9 до 1,2 мм). По высоте киля можно выделить следующие типы хвои: слабо килеватые (от 0,1 до 0,2 мм) средне килеватые (от 0,2 до 0,3) и сильно килеватые (от 0,3 до 0,4). Наиболее высокий киль характерен для растений из высокогорных популяций.

Таким, образом, можжевельник из Томской популяции характеризуется тупым слабо развитым килем хвои, в то время как у высокогорных популяций наблюдается хорошо развитый киль.

Разделение устьичной полоски зеленой жилкой встречается у хвои всех изученных популяций и не является видоспецифичным признаком.

Н.А. Михеева (2005) для определения формы хвои использует коэффициент вогнутости КВ – отношение толщины к высоте (t/h), который характеризует степень вогнутости адаксиальной поверхности хвоинки. По степени вогнутости выделяют три типа хвои: А – коэффициент вогнутости равен 1, Б- больше 1, В - меньше единицы. Во всех изученных популяциях встречаются все три типа хвои, но преобладают хвоинки формы В. Коэффициент вогнутости составляет 0,92. Только в томской популяции он несколько больше – 0,98. При этом в горных популяциях вогнутость хвои остается практически одинаковой для хвои разного возраста, в то время как для остальных популяций характерно увеличение коэффициента, то есть хвоинки расширяются и становятся более уплощенными. Осо-

бенно это характерно для растений из бассейна Нижней Тунгуски, где средний коэффициент вогнутости изменяется от 0,89 до 1,02.



Рисунок 5 - Хвоя можжевельника обыкновенного (Жумалы) разной степени вогнутости

Большинство изученных анатомических признаков мало изменчивы и имеют низкий или очень низкий уровень варьирования. Средний и повышенный уровень варьирования характерны для площадей мезофилла, смоляного канала и проводящего пучка.

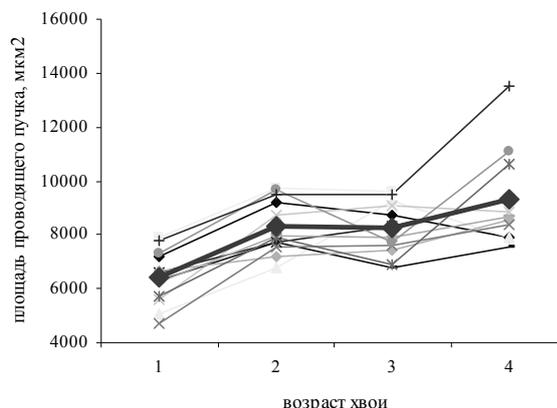


Рисунок 6 - Площадь проводящего пучка хвои можжевельника обыкновенного из окр. Жумалы (жирная линия –средние значения) в хвое пазного возраста (с 1-го по 4-й год)

Следует отметить, что такие признаки, как: длина, ширина хвоинки, длина кончика, ширина устьичной полоски, число обкладочных клеток, толщина гиподермы и эпидермы, число, длина, ширина устьиц, толщина и высота киля не изменялись в зависимости от возраста хвои. Однако, толщина хвои, площадь поперечного среза, площадь проводящего пучка и смоляного канала и толщина кутикулы имели тенденцию к увеличению. Эти особенности наблюдались во всех изученных популяциях. Так, на рисунке 6 изображены площади проводящего пучка в хвое растений из Жумалинской популяции с 1-го по 4-й год.

Таким, образом, при старении хвои происходит увеличение размеров смоляного канала и жилки, то

приводит к увеличению толщины хвои. Также с возрастом утолщается кутикула, что в совокупности и приводит к увеличению площади поперечного среза. Помимо большей развитости кия, высокогорные популяции отличаются наибольшей толщиной и высотой хвои, самыми большими периметрами и площадями среза, у них крупные смоляные ходы и проводящие пучки. Также крупными смоляными каналами и пучками отличается Нижнетунгусская популяция. Растения же из окр. Туруханска имеют сходное анатомическое строение с можжевельником из Томской популяции.

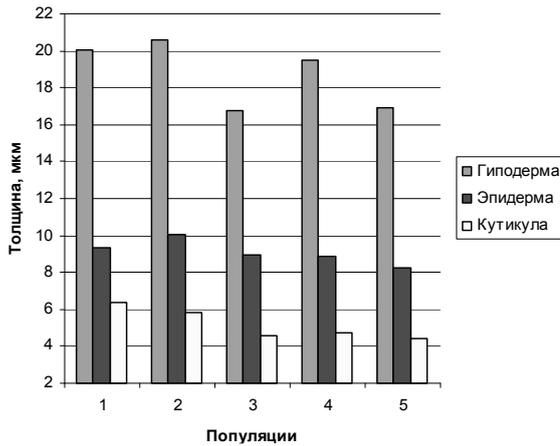


Рисунок 7 – Толщина покровных тканей в природных популяциях можжевельника обыкновенного (1 – Жумалы, 2- Чаган-Узун, 3 – Туруханск, 4 – Нижняя Тунгуска, 5 – Томск)

Возможно, это объясняется тем, что здесь особи растут под пологом в условиях затемнения, в то время как высокогорные популяции и Нижнетунгусская располагались на открытых склонах. Исследования других хвойных пород установили, что в хвое, развивающейся в затенении,

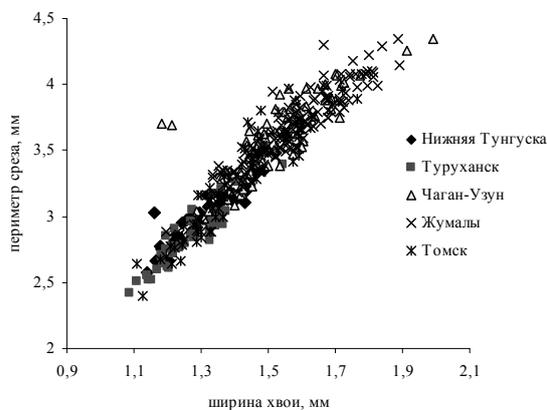


Рисунок 8 – Зависимость ширины хвои и периметра среза хвои можжевельника

наблюдаются уменьшение площади среза, жилки и смоляного канала, слабее развита гиподерма (Ковалев и др., 1983). Наши данные подтверждают эти

исследования. Гиподерма также наиболее развита у особой из высокогорных популяций, наименее – в Томской и Туруханской. Алтайские популяции имеют наиболее развитые эпидерму и кутикулы, защищающие хвою от неблагоприятных факторов среды и регулирующие испарение.

В то же время максимальное число устьиц наблюдается в северных популяциях (290-310 шт на 1 м²), минимальное – в высокогорных (240 шт на 1 м²). Увеличение числа устьиц является признаком большей ксероморфности и засухоустойчивости растений.

Между размерами устьиц и их числом наблюдается обратная зависимость, то есть у растений из Алтая наблюдаются самые крупные устьица при относительно небольшом их количестве.

Все остальные параметры (площади, периметры среза, смоляные каналы и проводящих пучков, ширина, толщина, диаметры) находятся в сильной прямой корреляционной зависимости между собой. Так, например, ширина хвои тесно коррелирует с периметром среза (рис. 8). При этом коэффициенты корреляции во всех изученных популяциях достигают значений 0,9-0,96.

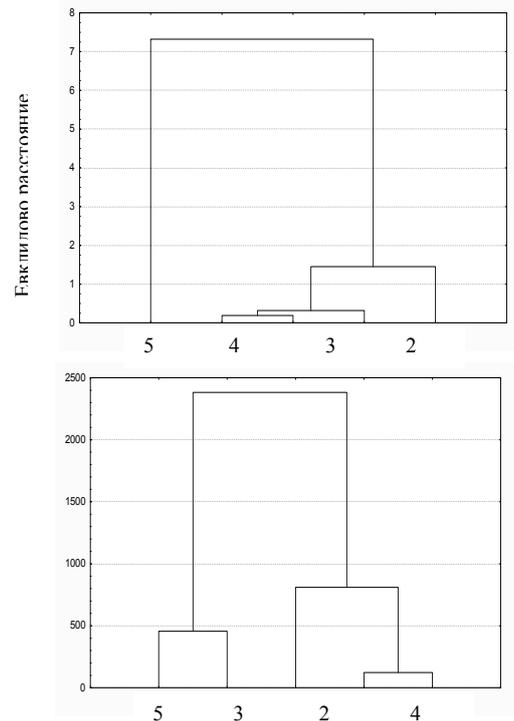


Рисунок 9 - Кластерный анализ популяций можжевельника обыкновенного по всей совокупности признаков и только по анатомическим признакам (5 – Томск, 4- Нижняя Тунгуска, 3- Туруханск, 2- Чаган-Узун, 1 - Жумалы)

Проведенный кластерный анализ по всем параметрам разделил популяции на два кластера, выделив в отдельный кластер Томскую популяцию. Если же проводить кластеризацию без учета длины хвои, длины ее верхушки, популяции разбиваются на другие кластеры. В первый

кластер объединяются Томская и Туруханская популяции, а популяция из Нижней Тунгуски присоединяется к высокогорным популяциям. То есть, *J. communis* var. *communis* отличается от *J. communis* var. *saxatilis* длинной хвоей и длинно-заостренной верхушкой хвои. Параметры же поперечного среза сходны во всех изученных популяциях. На их изменчивость, в первую очередь, влияют высотная поясность и освещенность.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследования анатомо-морфологических признаков хвои показали, что подвиды можжевельника *J. communis* var. *communis* и *J. communis* var. *saxatilis*, произрастающие в разных условиях сохраняют общую структуру строения хвои, изменчивость параметров которой имеет только количественный характер. Тем не менее, между ними обнаружены статистически значимые отличия по ряду признаков. Так, особи *J. communis* var. *communis* имеют длинную хвою с развитой заостренной верхушкой и слабо развитым уплощенным килем. *J. communis* var. *saxatilis* отличается более развитыми мезофиллом, кутикулой, эпидермой и гиподермой, крупными смоляными каналами и проводящими пучками, что отражает приспособление растений к суровым условиям произрастания в горах и на севере.

В то же время, при рассмотрении только параметров поперечного среза *J. communis* var. *communis* оказался близок к одной из популяций *J. communis* var. *saxatilis* (Туруханск), что, возможно, связано с тем, что обе популяции находятся в условиях затенения под пологом леса.

Все исследованные параметры поперечного среза хвои являются стабильными признаками и варьируют, как правило, на низком уровне. Наблюдается высокая скоррелированность анатомических признаков хвои во всех изученных популяциях.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

Ворошилов, Н. В. Определитель растений Советского Дальнего Востока / Н. В. Ворошилов. - М.: Наука, 1982. - 72 с.

- Герлинг, Н.В. Структура хвои видов р. *Juniperus* в условиях интродукции в среднетаежной подзоне Республики Коми / Н.В. Герлинг // Ботанические сады в современном мире: теоретические и прикладные исследования: Материалы всероссийской научной конференции с международным участием, посвященной 80-летию со дня рождения академика Л.Н. Андреева. - М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. - С. 11-116.
- Деревья и кустарники СССР. - М.: АН СССР, 1949.- Т.1.- 462 с.
- Джанаева, В.М. Определитель семейства можжевельников / В.М. Джанаева. - Фрунзе: Илим, 1969. - 94 с.
- Долгая, К.З. Влияние климата на анатомо-морфологические особенности хвои можжевельников / К.З. Долгая // Труды ленинградского общества естествоиспытателей, 1937.- Вып.2, Т. LXVI.- С. 249-295.
- Исмаилов, М.И. Можжевельники СССР (Ботанико-географическое и систематическое исследование рода *Juniperus* L. в связи с его происхождением и эволюцией) / М.И. Исмаилов.- Автореф. дис...д. биол. наук. - Ташкент, 1975.-31 с.
- Ковалев, А.Г. Влияние интенсивности света на анатомо-морфологическое строение хвои сосны / А.Г. Ковалев, О.В. Антипова // Лесоведение.- 1983. - №1. - С. 29-34.
- Коропачинский, И. Ю. Дендрофлора Алтайско-Саянской горной области / И. Ю. Коропачинский. - Новосибирск: Наука, 1975. - С. 17
- Лучник, З. И. Энциклопедия декоративных растений умеренной зоны / З. И. Лучник. - М.: Ин-т Технологических исследований, 1997. - 467 с.
- Мамаев, С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений / С.А. Мамаев. - М: Наука, 1972.- 284 с.
- Михеева, Н.А. Морфолого-анатомические и кариологические особенности можжевельника обыкновенного (*Juniperus communis* L) в гидроморфных и суходольных условиях произрастания / Н.А. Михеева.- Дисс...канд. биол. наук.- Красноярск, 2005. -143 с.
- Мухамедшин, К. Д. Можжевельные леса / К. Д. Мухамедшин. - М: Лесн. пром-сть, 1982. - 185 с.
- Нестерович, Н.Д. Структурные особенности листьев хвойных / Н.Д. Нестерович, Т.Ф. Дерюгина, А.И. Лучков. - Минск.: Наука и техника, 1986.- 143 с.
- Правдин, Л.Ф. Сосна обыкновенная / Л.Ф. Правдин. - М.: Наука, 1964.- 191 с.
- Farjon, A. World checklist and bibliography of conifers / A. Farjon. - England: The Royal Botanic Gardens, 2001.- 309 p.

Поступила в редакцию 15 января 2012 г.
Принята к печати 1 марта 2012 г.