

УДК 630X581.15:582.477.6

ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ
СИБИРСКИХ ВИДОВ МОЖЖЕВЕЛЬНИКА*

© 2007 г. С. Г. Князева

Институт леса СО РАН им. В.Н. Сукачева

660036 Красноярск, Академгородок

e-mail: Institute@forest.academ.ru

Поступила в редакцию 7.09.2005 г.

Исследована изменчивость и корреляционная структура горных популяций четырех видов можжевельников, произрастающих на территории Сибири. Установлено, что можжевельники секции *Sabina* отличаются более высоким уровнем изменчивости большинства изученных признаков по сравнению с можжевельником обыкновенным из секции *Juniperus*. Определены признаки, по которым виды секции *Sabina* наиболее четко отличаются друг от друга. Установлены общие закономерности и особенности корреляционной структуры популяций разных видов.

Можжевельник, изменчивость.

Juniperus L. является самым крупным родом в семействе кипарисовых (*Cupressaceae* L.). Он включает в себя более 60 видов, распространенных в северном полушарии от субарктической тундры до полупустынь и высокогорий. На территории бывшего СССР произрастает 16 видов. Из них в Сибири обитает 4 вида: *J. communis* L., *J. davurica* Pall., *J. sabina* L., *J. pseudosabina* Fisch. et C.A. May. Первый вид относят к секции *Juniperus*, который обладает только игловидными листьями и шишками с 1-3 семенами. Остальные три вида входят в секцию *Sabina*, листья которых частично или полностью чешуйчатые, прижатые к побегу, шишки с 1-6 семенами.

Все виды внутри каждой секции довольно близки между собой как по морфологическим признакам, так и по их биологии и экологии. Поэтому проблема таксономических отношений видов рода *Juniperus* до сих пор остается открытой и требует рассмотрения на популяционном уровне.

Трудности разделения видов также связаны с тем, что можжевельники относятся к полиморфным видам, для которых характерна большая изменчивость многих морфологических признаков их генеративных и вегетативных органов. Это объясняется весьма обширными ареалами, где отдельные популяции попадают в различные условия произрастания, и большой морфологической и физиологической пластичностью, характерной для видов рода можжевельник в силу их относительной эволюционной молодости [2, 3,

10]. Другой причиной может быть также способность видов образовывать множество переходных, весьма изменчивых форм в зонах их совместного произрастания [4]. Эти факты свидетельствуют об интенсивных микроэволюционных процессах в пределах рода, приводящих к образованию новых внутривидовых единиц, а в дальнейшем и новых видов.

ОБЪЕКТ И МЕТОДЫ

Нами проведено исследование горных популяций четырех видов можжевельника: обыкновенного (*J. communis* L.), казацкого (*J. sabina* L.) и ложноказацкого (*J. pseudosabina* Fisch. et C.A. May.), произрастающих на Горном Алтае (плато Укок, 2000 м над ур. моря), и даурского (*J. davurica* Pall.), собранного в Восточном Забайкалье (также в высокогорных условиях, 1500 м над ур. моря). Для удобства описания результатов можжевельники казацкий, ложноказацкий и даурский мы называем чешуйчатолиственными, поскольку они наряду с игольчатой имеют и чешуевидную хвою, в то время как можжевельник обыкновенный - только игольчатую.

Оценена индивидуальная изменчивость признаков вегетативных и генеративных органов в выборках из 30 особей. Первые три вида произрастали совместно в одинаковых условиях на северо-западном склоне, на каменистых россыпях; можжевельник даурский - в сходных условиях на северном склоне. Таким образом, можно предположить, что обнаруженные отличия уровней изменчивости признаков и корреляционных структур в первую очередь будут определяться видовой принадлежностью исследуемых параметров.

* Работа выполнена при финансовой поддержке интеграционного проекта СО РАН №145 и проекта РАН 12.1 "Разработка научных основ мониторинга разнообразия лесов Сибири".

Таблица 1. Оценка изменчивости морфологических признаков можжевельников (по коэффициенту вариации *C.V.*, %)

Признак	Вид			
	<i>J. communis</i>	<i>J. sabina</i>	<i>J. pseudosabina</i>	<i>J. davurica</i>
Длина хвои				
1-го года	15.54	17.12	22.15	20.92
2-го года	16.66	35.47	28.18	22.58
3-го года	14.88	34.64	34.72	25.85
4-го года	18.40	40.40	25.52	25.41
Ширина хвои				
1-го года	11.55	11.02	15.22	11.76
2-го года	8.56	8.74	12.30	10.38
3-го года	8.52	11.79	13.93	14.95
4-го года	10.29	13.11	15.15	16.52
Текущий прирост побегов	21.32	14.80	17.64	17.77
Диаметр молодого побега	-	7.51	5.98	5.79
Шишкочагоды				
длина	5.96	10.93	4.26	8.12
ширина	12.65	12.20	9.28	14.23
Коэффициент округлости	9.21	9.66	7.36	10.32
Число семян	33.81	28.73	0	35.01
Семена				
длина	6.51	17.18	5.02	11.51
ширина	7.73	12.36	10.89	11.54

Из признаков вегетативных органов изучались длина и ширина хвои 1-4 годов жизни, длина годичного прироста побегов и диаметр молодых однолетних побегов (для чешуйчатолистных можжевельников), а также жизненная форма растений.

У генеративных органов исследовались линейные параметры шишкочагод и семян, число семян в шишкочагодах. Также был проанализирован относительный признак - коэффициент округлости шишкочагод - отношение ширины шишкочагод к их длине, выраженное в процентах.

Для обработки материала использовались статистические методы [7, 11]. Оценка степени варьирования признаков производилась с помощью коэффициента вариации (*C*). Амплитуда изменчивости признаков определялась по шкале С.А. Мамаева [9].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Исследования показали, что наиболее изменчивы у можжевельников признаки вегетативных органов (табл. 1). Чешуйчатолистные можжевельники (казацкий и ложноказацкий) отличаются большей изменчивостью параметров хвои. Особенно изменчива хвоя у можжевельника ложноказацкого, у которого ее длина варьирует на высоком (22-34%), а ширина - на среднем (12-15%)

уровнях и у казацкого, который характеризуется самым высоким уровнем изменчивости длины хвои 4 года. Коэффициент вариации данного признака имеет значение 40%.

Можжевельник обыкновенный характеризуется наименее изменчивой хвоей. Длина хвои варьирует на среднем уровне (14-18%), ширина хвои - на низком (8-11%). По длине хвои первого года четыре вида достоверно отличаются друг от друга. У чешуйчатолистных можжевельников хвоя по мере ее созревания становится примерно одинаковой длины и ширины (табл. 2). По ширине хвои первого года жизни значимые различия существуют между можжевельниками обыкновенным, казацким и ложноказацким и отсутствуют различия между можжевельниками казацким и даурским. В то же время по ширине хвои четвертого года жизни значимо отличается от всех можжевельник даурский.

Казацкий и ложноказацкий можжевельники хорошо различаются между собой по диаметру молодых однолетних побегов. Казацкий можжевельник имеет тонкие заостренные молодые побеги с диаметром меньше 1 мм (0.81 ± 0.01), а ложноказацкий - более толстые, тупые, с диаметром больше 1 мм (1.25 ± 0.01). Этот признак весьма стабилен и варьирует на очень низком уровне (5-7%).

Даурский можжевельник, также как и казацкий, имеет побеги диаметром менее 1 мм ($0.76 \pm$

Таблица 2. Абсолютные значения признаков морфологических органов можжевельников

Признак	Вид			
	<i>J. communis</i>	<i>J. sabina</i>	<i>J. pseudosabina</i>	<i>J. davurica</i>
Длина хвои, мм				
1-го года	5.25 ± 0.14	1.32 ± 0.04	2.55 ± 0.10	3.09 ± 0.11
2-го года	5.72 ± 0.17	2.14 ± 0.13	2.90 ± 0.15	2.60 ± 0.14
3-го года	5.65 ± 0.1	2.64 ± 0.16	2.90 ± 0.18	2.96 ± 0.13
4-го года	5.70 ± 0.19	3.0 ± 0.22	3.00 ± 0.14	3.07 ± 0.14
Ширина хвои, мм				
1-го года	1.29 ± 0.02	0.79 ± 0.01	1.08 ± 0.03	0.70 ± 0.02
2-го года	1.43 ± 0.02	1.04 ± 0.01	1.32 ± 0.02	0.77 ± 0.02
3-го года	1.47 ± 0.02	1.31 ± 0.02	1.52 ± 0.03	1.00 ± 0.02
4-го года	1.51 ± 0.02	1.52 ± 0.03	1.71 ± 0.04	1.19 ± 0.02
Текущий прирост побегов, см	17.91 ± 0.69	13.46 ± 0.36	10.72 ± 0.34	12.34 ± 0.40
Диаметр молодого побега, мм	-	0.81 ± 0.01	1.25 ± 0.01	0.76 ± 0.01
Шишкочагоды, мм				
длина	6.07 ± 0.06	5.65 ± 0.11	7.21 ± 0.09	4.82 ± 0.11
ширина	5.81 ± 0.13	6.27 ± 0.13	5.92 ± 0.16	5.82 ± 0.15
Коэффициент округлости, %	95.47 ± 1.66	111.3 ± 1.96	82.05 ± 1.82	120.7 ± 1.75
Число семян, шт.	1.96 ± 0.12	2.60 ± 0.13	1	1.96 ± 0.11
Семена, мм				
длина	4.55 ± 0.05	3.42 ± 0.10	5.62 ± 0.08	3.53 ± 0.12
ширина	2.57 ± 0.03	2.34 ± 0.05	4.10 ± 0.13	2.60 ± 0.07

±0.01 мм), но в отличие от казачьего, обладает, как правило, более длинной и узкой игольчатой хвоей. У казачьего можжевельника лишь на некоторых растениях обнаружена игольчатая хвоя.

Среди вегетативных признаков нами также исследована длина годовичного прироста. Наиболее изменчив этот признак у можжевельника обыкновенного (21%), наименее - у казачьего (14%). Можжевельник обыкновенный характеризуется также самым длинным годовичным приростом (17.91 см). Наименьший прирост наблюдается у особой ложноказачьего можжевельника (10.71 см), т.е. этот вид обладает относительно более короткими и толстыми побегами в сравнении с казачьим можжевельником (13.46 см).

При рассмотрении жизненных форм растений оказалось, что все четыре вида имеют форму стланика с приподнимающимися верхушками ветвей. Лишь женские особи можжевельника обыкновенного имели вид полностью распростертого по поверхности камней стланика.

Признаки генеративных органов варьируют незначительно независимо от видовой принадлежности (низкий, реже средний уровень изменчивости). Исключение составляет такой признак, как число семян в шишкочагодах, изменяющийся на высоком уровне у казачьего, даурского и обыкновенного можжевельников.

По цвету шишкочагод и семян в пределах отдельного вида изменчивости не наблюдалось. Можжевельник ложноказачьий характеризуется сине-черными шишкочагодами, можжевельник обыкновенный - темно-синими, даурский - голубыми с буроватым оттенком, казачьий - голубыми.

Ложноказачьий можжевельник отличается содержанием семян в шишкочагодах. Они содержат всегда по одному, относительно крупному, светло-желтому, гладкому семени. Остальные виды могут содержать 1-5 семян. При этом можжевельник обыкновенный, как правило, имеет 1-2, реже 3 (в очень редких случаях 4 или 5) коричневых семени с морщинистой спинкой, казачьий - 2-3, реже 1 или 4 (очень редко 5), даурский - 1-2 (реже 3-5) гладких, блестящих коричневых семени.

Ложноказачьий можжевельник отличается также относительно крупными шишкочагодами ясно удлинённой формы (коэффициент округлости 82%). Можжевельник обыкновенный имеет практически шаровидные шишкочагоды (95%), в то время как для казачьего и даурского можжевельников характерна сплюснутая по вертикальной оси форма шишкочагод (111 и 120%, соответственно). Кроме того, для можжевельника ложноказачьего отмечено наименее обильное семяношение.

Таблица 3. Число разных по силе корреляционных связей между различными признаками вегетативных и генеративных органов видов можжевельников

Вид	Число разных по силе корреляционных связей			
	слабые	средние	сильные	Σ
<i>J. communis</i>	18	11	1	30
<i>J. sabina</i>	13	11	1	25
<i>J. pseudosabina</i>	18	7	1	26
<i>J. davurica</i>	19	9	0	28

Можно заметить, что можжевельник даурский и можжевельник казацкий имеют много сходных черт. Они обладают тонкими однолетними побегами и широкими, сплюснутыми по вертикальной оси шишкоягодами, в которых часто по два и более гладких коричневых семени. Кроме того, их объединяет специфический резкий запах. Основное различие между этими видами (помимо не перекрывающихся ареалов), которое было обнаружено по литературным данным, - преобладание у даурского можжевельника игольчатой хвои, а у казацкого - чешуйчатой. В то же время многие исследователи упоминают о том, что для видов можжевельников из секции *Sabina* характерно образование как игольчатой, так и чешуйчатой хвои. Образование же того или иного типа хвои зависит от разнообразных факторов, например, возраста растения (молодые растения обладают игольчатой хвоей, взрослые - чешуевидной), режима освещения (при хорошем освещении - чешуевидная, при плохом игольчатая), расположения на побеге (на нижней части ветви - игольчатая, на кончиках побегов - чешуйчатая) [1, 5, 8, 13].

В нашем случае все исследованные особи казацкого можжевельника характеризовались чешуйчатой хвоей, лишь на побегах четвертого и более возраста жизни отмечалось незначительное число игольчатой хвои. У даурского можжевельника наблюдалась противоположная картина. Молодые однолетние побеги покрыты исключительно игольчатой хвоей, тогда как чешуйчатая хвоя встречается на побегах старшего возраста. Нам трудно судить, в чем причина таких различий, это тема отдельного исследования. Тем не менее скорее всего такой признак, как наличие двух типов хвои, используемый некоторыми авторами для диагностики можжевельника даурского [6], не может служить для выделения его в качестве самостоятельного вида. Возможно, *J. davurica* не является самостоятельным видом и, как указывает А. Фарджон [12], представляет собой географическую форму казацкого можжевельника (*J. sabina* L. var. *davurica* (Pall.) Farjon).

При исследовании корреляционной структуры установлено большое сходство таковой у разных

видов. Для оценки результатов анализа коэффициенты корреляции разделены на группы по силе связи: $0.36 \leq R_x < 0.57$ - слабая связь; $0.57 \leq R_x < 0.78$ - средняя связь; $0.78 \leq R_x < 1$ - сильная связь [7, 11]. Рассмотренные виды можжевельников имеют около 30 значимых корреляционных связей, преобладают слабые по силе связи, сильные встречаются 1-2 (табл. 3.).

Для всех четырех видов можжевельников характерно наличие скоррелированности длин хвои в разные годы жизни (коэффициенты корреляции 0.59-0.77), а также ширин хвои в различные годы (коэффициенты корреляции 0.52-0.66), что является отражением процессов роста этих органов в онтогенезе растения, т.е. чем более длинная у растения хвоя первого года жизни, тем более длинная хвоя и второго, и третьего, и четвертого годов жизни. То же относится и к ширине хвои. Связи параметров вегетативных органов, как правило, слабые, реже средние по силе.

Признаки генеративных органов характеризуются более сильными корреляционными связями. Установлено наличие положительной сильной корреляции между длиной и шириной шишкоягод (*J. sabina* 0.77, *J. pseudosabina* 0.66, *J. communis* 0.74, *J. davurica* 0.69), между длиной и шириной семян, что характерно для всех видов (*J. sabina* 0.81, *J. pseudosabina* 0.65, *J. communis* 0.57, *J. davurica* 0.71), а также между длиной шишкоягод и семян (*J. sabina* 0.68, *J. communis* 0.78, *J. davurica* 0.69), между шириной шишкоягод и семян (*J. sabina* 0.68, *J. pseudosabina* 0.65, *J. communis* 0.48, *J. davurica* 0.66). Можно утверждать, что растения с более крупными шишкоягодами имеют более крупные семена, что характерно для всех видов.

У чешуйчатоллистных можжевельников наблюдается взаимосвязь длины хвои с ее шириной, причем с увеличением значения одного признака значение другого также увеличивается (*J. sabina* 0.68-0.87, *J. pseudosabina* 0.48-0.60, *J. davurica* 0.59-0.68). У игольчатого можжевельника наблюдается обратная зависимость этих признаков, и с уменьшением длины хвои ее ширина увеличивается (-0.39-0.46).

У игольчатого можжевельника также обнаружена положительная связь длины хвои с длиной годового прироста (0.40-0.54), т.е. растения с длинными побегами имеют также и хвою большей длины. Кроме того, для него характерна отрицательная корреляция длины хвои и годового прироста с параметрами шишкоягод и семян (-0.40-0.51). Обнаружено, что у растений с более короткой хвоей и побегами шишкоягоды и семена более крупных и округлых размеров.

У казацкого можжевельника также наблюдается отрицательная корреляция между размерами хвои, и размерами шишкоягод (-0.40-0.72) и семян (-0.36-0.53), т.е. растения с короткой хво-

ей имеют более крупные шишкочагоды и семена. У ложноказацкого можжевельника наблюдается положительная корреляция размеров хвои с размерами семян. У данного вида особи с короткой хвоей имеют и более мелкие семена.

Можно заключить, что большая часть проанализированных корреляций характерна для всех исследуемых видов, т.е. не являются видоспецифичными. Лишь небольшой процент связей (до 20%) характерен для конкретных видов и, по всей видимости, отражает их индивидуальные особенности. Таким образом, чешуйчатолистные можжевельники обладают несколько большей вариативностью и меньшей скоррелированностью многих признаков по сравнению с игольчатым.

Заключение. Чешуйчатолистные можжевельники показали несколько больший уровень изменчивости по сравнению с игольчатым (усредненный по всем признакам коэффициент изменчивости у можжевельника обыкновенного достоверно меньше, чем таковые у чешуйчатолистных можжевельников). Возможно, это объясняется тем, что виды секции *Sabina* являются более эволюционно молодыми и поэтому более пластичными [3, 10].

Исследования показали, что виды секции *Sabina* довольно сходны между собой по морфологическим признакам. Можжевельник ложноказацкий отличается крупными удлинёнными сине-черными шишкочагодами с одним гладким светло-желтым семенем, а также относительно толстыми и короткими побегами. Можжевельник казацкий характеризуется более тонкими и длинными побегами и широкими голубыми шишкочагодами с коричневыми блестящими, гладкими семенами (1-5). Даурский можжевельник сходен с казацким и, возможно, является его географической вариацией; отличается более узкой и длинной в основном игольчатой хвоей и шишкочагодами с буроватым оттенком.

Исследования корреляционной структуры показали большое сходство таковой у разных видов. Большинство обнаруженных закономерностей характерно для всех четырех видов. Для чешуйчатолистных можжевельников характерна несколько меньшая скоррелированность многих признаков по сравнению с игольчатым.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Аксенов Е.С., Аксенова Н.А. Декоративные растения. М.: АБФ, 1997. Т. 1. 560 с.
2. Антонова Е.В. Эволюционный и географический аспекты интродукции лесов в Беларуси // Изв. АН Беларуси. Сер. биол. наук. Минск, 1995. С. 12.
3. Ермолина П.И. Анатомо-морфологическое строение и ультраскульптура шишек и семян некоторых представителей рода *Juniperus* L. (*Cupressaceae* L.) в связи с их систематикой // Экологическая ботаника: Наука, образование, прикладные аспекты. Тез. Междунар. научн. конф. Сыктывкар, 2002. С. 94–95.
4. Имханицкая Н.Н. Критическая заметка о кавказских видах секции *Juniperus* рода *Juniperus* L. // Новости систематики высших растений. 1990. № 27. С. 5-16.
5. Каннер О.Г. Хвойные породы. М.; Л.: Гослесбумиздат, 1954. 187 с.
6. Коропачинский И.Ю. Древесные растения Сибири. Новосибирск: Наука, 1983. 384 с.
7. Кравцов Б.А., Милютин Л.И. Анализ популяций с помощью многомерных методов // Журн. общ. биол. 1985. Т. 46. № 4. С. 557-564.
8. Лучник З.И. Энциклопедия декоративных растений умеренной зоны. М.: Ин-т технол. исслед., 1997. 467 с.
9. Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М.: Наука, 1972. 284 с.
10. Славкина Т.И. Дендрология Узбекистана. Ташкент: Фан, 1968. 497 с.
11. Шемберг М.А. Березы Сибири и Дальнего Востока (систематика, изменчивость, естественная гибридизация, интродукция): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.05. Новосибирск, 1993. 33 с.
12. Farjon A. World checklist and bibliography of Conifers. Kew: Royal Botanic Gardens, 2001. 309 p.
13. Miller P.M., Edlman I.E., Miller J.M. *Juniperus occidentalis* juvenile foliage: advantages and disadvantages for a stress-tolerant, invasive conifer // Can. J. Forest. res. 1995. V. 25. № 3. P. 470-479.

Variability of Morphological Characteristics in Siberian Juniper Species

S. G. Knyazeva

The variability and correlation structure of mountain populations of four *Juniper* species growing in Siberia was studied. Junipers of the *Sabina* section have a higher variability of most characteristics investigated as compared to *Juniperus communis* of the *Juniperus* section. The specific features, which distinguish the species of the *Sabina* section from one another, were revealed. *J. pseudosabina* is characterized by large blue-black cones with one smooth light yellow seed and relatively thick and short shoots. *J. sabina* has thinner and longer shoots and wide light blue cones with bright brown smooth seeds in a number of 1 to 5. *J. davurica* is similar to *J. sabina*, and, probably, it is a geographic variation of the former. Narrower and longer needles and cones with a brownish hue in color distinguish this species. The correlation structure is very similar in different species. Only 25% of the relations revealed are species specific.