

УДК 581.52

О.В. Потемкина

O.V. Potemkina

**МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ *JUNIPERUS SABINA* L.
(CUPRESSACEAE) ЮГА ЗАПАДНОЙ СИБИРИ**

**MORPHOLOGICAL VARIATION IN *JUNIPERUS SABINA* L.
(CUPRESSACEAE) FROM THE SOUTH OF WEST SIBERIA**

Проведено изучение уровня изменчивости двенадцати морфологических признаков вегетативных и генеративных органов *J. sabina*, для которого в последнее время выделены новые таксоны в ранге разновидностей, в сравнении с литературными данными. Выявлены особенности варьирования и корреляционных взаимосвязей морфологических признаков. Показано, что уже в пределах особи одной популяции наблюдается изменчивость признаков, часто используемых как таксономические, что отражается в значительном морфологическом полиморфизме на внутривидовом уровне.

Juniperus sabina L. принадлежит роду *Juniperus* L. (Cupressaceae), таксономическое положение видов которого в последнее время за пределами России активно пересматривается и изменяется (Farjon, 2005; Mao et al., 2010). В нашей стране общепринято пользуются сводками флор и определителями, в которых также существуют расхождения по некоторым таксономическим признакам *J. sabina*, за исключением признака «молодые веточки тонкие, до 1 мм толщиной», используемого и для морфологически похожего вида *Juniperus davurica* Pall. В частности, по признакам: «число семян в шишке» – 1–2 (Flora of China, 1999), обычно 2 (Flora Europaea, 1964), 2–3 (Флора Забайкалья, 1966; Флора ..., 1957; Флора Западной Сибири, 1927), 1–6 (Флора СССР, 1934), 2–4, редко 6 (Флора Казахстана, 1956), 2–5 (Флора Сибири, 1988; Определитель ..., 2001; Коропачинский, Встовская, 2012), 2–8 (Флора ..., 1974); «все листья чешуевидные» (Флора Западной Сибири, 1927; Флора ..., 1957; Флора Забайкалья, 1966; Определитель ..., 1982), либо «листья чешуевидные и игловидные: игловидные только на молодых растениях» (сеянцах?) (Флора Сибири, 1988; Flora of China, 1999), либо «листья чешуевидные и игловидные: игловидные на молодых растениях (сеянцах) и теневых ветвях взрослых растений» (Флора СССР, 1934; Флора Казахстана, 1956; Флора ..., 1974; Коропачинский, Встовская, 2012), либо «листья игловидные и чешуевидные одновременно» (Определитель ..., 2003) – вариации этого признака используются также и для *J. davurica*. Иногда используется такой признак как «шишкоягоды на дуговидно согнутой веточке» (Флора Западной Сибири, 1927; Флора Средней Сибири, 1957), либо «шишкоягоды на прямой веточке» (Определитель ..., 2001), либо по этим признакам вид подразделяется на разновидности (Flora of China, 1999). Имеются разночтения при описании жизненной формы и высоты растения, высоты произрастания над ур. моря.

Большей частью из-за разнообразия морфологических форм можжевельников уже в пределах вида, систематика рода *Juniperus* L. довольно запутана и до настоящего времени дискуссионна. Некоторые авторы в своих работах придерживаются классификации А. Farjon, по которой для *J. sabina* L. выделяется две разновидности: *J. sabina* L. var. *arenaria* (E. H. Wilson) Farjon – тип: Китай, озеро Qinghai; *J. sabina* L. var. *davurica* (Pall.) Farjon – тип: Россия, р. Амур (в числе синонимов для него приводится *J. davurica* (Pall.)) (Farjon, 2005). Исследования с использованием генетического анализа также не внесли окончательную ясность в таксономическое положение некоторых видов можжевельников, в том числе сходных морфологически *J. sabina*, *J. davurica* и *J. chinensis* L. Так, R. Adams с соавт. с использованием RAPD-маркеров для идентификации *J. sabina* var. *arenaria* (E. H. Wilson) Farjon, *J. sabina* var. *davurica* (Pall.) Farjon и *Juniperus sabina* var. *mongolensis* R. P. Adams подтвердили различие *J. chinensis* от *J. sabina*, сходство *J. sabina* var. *arenaria* к *J. sabina* var. *davurica* (собранный в 15 км юго-восточнее г. Улаанбаатар, Монголия) и отличие от всех *J. sabina* var. *mongolensis* (собранный в 80 км юго-западнее г. Улаанбаатар, Монголия), который и «морфологически был загадочной разновидностью», т. е. отличался от *J. sabina* var. *arenaria* числом семян 2–4 в шишке против (1) 2 (3–4), шишками плоско-шаровидными с тупой вершиной против удлинённо-эллипсоидных с заостренной вершиной, и приподнимающимися вверх молодыми побегами против радиально расположенных (Adams et al., 2007). В дальнейшем R. Adams, вновь на основе анализа ДНК, оставил *J. sabina* L. самостоятельным видом, а *J. davurica* Pall. разделил на две разновидности: *J. davurica* Pall. var. *arenaria* (E. H. Wil-

son) R. P. Adams – тип: Китай, озеро Qinghai (синоним *J. sabina* var. *arenaria* (E. H. Wilson) Farjon) и *J. davurica* Pall. var. *mongolensis* (R. P. Adams) R. P. Adams – тип: Монголия, 80 km sw of Ulan Batar (синонимом к нему он отнес описанную им самим ранее разновидность – *J. sabina* L. var. *mongolensis* R.P. Adams) (Adams, Schwarzbach, 2012). Нужно отметить, что в классификации Cupressaceae, предложенной Робертом Адамсом, в основном построенной на данных генетического анализа, количество видов возрастает с увеличением количества местообитаний изученных образцов, меняется ранг таксонов, что, несомненно, затрудняет идентификацию можжевельников. В Китае выделяют три разновидности *J. sabina* по признакам: «шишки на изогнутых цветоносах» – *J. sabina* L. var. *sabina*; «шишки на прямых цветоносах» – *J. sabina* L. var. *yulinensis* (T. C. Chang & C. G. Chen) Y. F. Yu & L. K. Fu (кустарник) и *J. sabina* L. var. *erectopatens* (W. C. Cheng & L. K. Fu) Y. F. Yu & L. K. Fu (небольшое деревце). Все эти классификации разрабатывались без изучения особенностей *J. sabina*, произрастающих на обширной территории России, основаны либо на данных только генетического анализа, либо на морфологических данных с единичных гербарных образцов. Высокое генетическое разнообразие также отмечали Ю. А. Янбаев с соавт., изучая аллозимную изменчивость *J. sabina* на юго-востоке Республики Башкортостан. Ими было установлено, что древовидная, кустарниковая и стланниковая формы, произрастающие в одной куртине «образуют один гигантский клон» (Янбаев и др., 2007). Добавляет неясности также возможное наличие полиплоидии у *J. sabina*. Ранние цитологические исследования показали, что *J. sabina* и *J. chinensis* – тетраплоиды (Khoshoo, 1961), *J. davurica* и *J. sabina* – диплоиды (Гурзенков, 1973; Love, Reillquist, 1972).

Трудности определения явных таксономических признаков и видовой принадлежности, приводят к путанице при определении границ географического распространения таксонов, что осложнено тем, что *J. sabina* вследствие своего реликтового происхождения имеет дизъюнктивный ареал, который по разным данным простирается от южной Европы (Испания) на западе до Китая (север, северо-запад) на востоке, на юге до Ирана, северная граница требует уточнения, вероятнее Алтайский кр. Севернее имеются изолированные местообитания *J. sabina*, занимающие небольшие территории в Республике Хакасия, Кемеровской обл. на скальных выступах коренных пород по долинам рек, где этот реликтовый вид еще выдерживает конкуренцию с современной растительностью данных территорий. Восточная граница ареала на территории России также точно не известна, предположительно проходит по р. Ус.

До настоящего времени работы, посвященные изучению изменчивости морфологических признаков видов *J. sabina* и близкого ему морфологически *J. davurica*, на территории России не проводились. Как правило, классические таксономические черты вида в первую очередь основаны на морфологических признаках и его географическом распространении. Очевидно, что одним методом генетического анализа (в особенности одной популяции) без комплексного изучения межпопуляционной морфологической изменчивости, отражающей структуру вида, определять систематическое положение таксона довольно затруднительно с учетом постоянно протекающих эволюционных процессов. Однако, на географически и фактически ограниченном материале в вышеуказанных классификациях для *J. sabina* и *J. davurica*, которые трудноразличимы в ранге видов, выделены еще более трудноразличимые разновидности.

С целью выявления особенностей варьирования морфологических признаков, в т. ч. считающихся таксономическими для *J. sabina*, и их возможных причин, проведено изучение изменчивости морфометрических признаков генеративных и вегетативных органов на внутривидовом уровне. В исследования включены сборы трех местообитаний, с севера на юг: в Горной Шории N 53.293056, E 87.250000, южный склон, скальные выступы, 350 м над ур. м. (JS7); в Центральном Алтае, Теректинский хр. N 50.527670, E 86.567692 (частично сборы А.В. Каракулова), юго-восточный склон, каменная осыпь, 755 м, (JS12); в Юго-Восточном Алтае, Курайский хр. N 50.241783, E 87.770233, юго-западный склон, каменная осыпь, 1850 м (JS3). В исследования включены 12 морфологических признаков: 1 – длина шишки, мм; 2 – ширина шишки, мм; 3 – число семян в шишке, шт.; 4 – длина семени, мм; 5 – ширина семени, мм; длина годичного прироста побега, мм: 6 – первого года, 7 – второго года, 8 – третьего года; 9 – длина однолетнего листа, мм; 10 – длина двулетнего листа, мм; 11 – диаметр побега последнего порядка годичного прироста, мм (именуемый в определителях как «толщина тонких молодых (травянистых) веточек»); 12 – диаметр побега предпоследнего порядка годичного прироста, мм. Линейные размеры по каждому признаку, минимально в пятикратной повторности у тридцати особей каждого местообитания, измерены с использованием стереомикроскопа Carl Zeiss Stegero Discovery V12, данные стандартизированы, результаты обработаны статистически. Уровень изменчивости оценивали согласно шкале С.А. Мамаева (1975). В популяциях JS7, JS12 растения были двудомными, в популяции JS3 двудомными и однодомными (микро- и мегастробилы на одном растении). Ниже приведена

краткая характеристика местообитаний. Горная Шория расположена между южными отрогами Кузнецкого Алатау и Салаирского кряжа в верхнем течении р. Томи и ее притоков – р. Кондомы и Мрассу. Наибольшая высота – около 1600 м. Преобладающими горными породами являются девонские сланцы, местами прорванные гранитами. На наиболее возвышенных местах и крутых склонах коренные породы выходят на поверхность (Ресурсы ..., 1972). Теректинский хр. – один из крупнейших хребтов Алтая, протяженностью около 130 км, ориентация северо-западная. В верхнем течении р. Катунь огибает хребет по юго-восточному склону, а устье р. Чуи упирается в подошву северо-восточного склона. Максимальные отметки на гребне – 2927 м на западном окончании хребта, 2801 м – в центральной части. Ширина южного склона около 5,5 км, северного – до 8 км, северный склон дренируется притоками р. Катунь и Урсула (Зольников, Мистрюков, 2008). Курайский хр. протягивается от восточной окраины Чуйской степи к северо-западу на расстоянии 150 км. Он оканчивается вблизи устья р. Чибит, притока р. Чуя. Наибольшие высоты хребта расположены в районе Курайской степи и к востоку от с. Кош-Агач – к северу от Чуйской степи (до 3400 м). В этих районах Курайского хребта рельеф имеет альпийский тип с хорошо развитыми следами древнего оледенения. (Ивановский, 1962). Курайский хр. расположен на стыке Центрального и Юго-Восточного Алтая, проходит вдоль позднепалеозойского Курайско-Сарасинского глубинного разлома (Дергунов, 1967).

Несмотря на ограниченное число местообитаний, включенных в данную работу, некоторые особенности полиморфизма у *J. sabina* выявляются достаточно ясно. Исследования показали, что уже в пределах особи одной популяции наблюдается изменчивость по большинству морфометрических признаков, что отражается в морфологическом полиморфизме на внутривидовом уровне (рис. 1). Самые изменчивые признаки – число семян в шишке и длина годичного прироста побега, варьировали на высоком и очень высоком уровне. Длина и ширина шишки, диаметр побегов последнего порядка варьировали на низком уровне, длина семян – на очень низком, остальные признаки – на среднем. Форму шишке придавало количество развившихся семян, у разных растений одного местообитания она могла быть шаровидной, неправильно-шаровидной (угловатой, приплюснутой сверху). Длина шишки в среднем составляла 5,69–6,84 мм, ширина шишки – 5,14–7,94 мм. Длина семян изменялась от $4,14 \pm 0,04$ мм (JS7) до $4,91 \pm 0,05$ мм (JS12), ширина семян – от $2,59 \pm 0,06$ мм (JS3) до $3,18 \pm 0,01$ мм (JS12). У растений из Горной Шории число семян в шишке составляло 1–3, в среднем 1,30; у алтайских популяций – 2–4, в среднем – от 2,77 на высоте 750 м, до 3,06 на высоте 1850 м. Важный в таксономическом отношении признак – диаметр побега последнего порядка годичного прироста у всех популяций был наименее изменчивым, его среднее значение достоверно возрастало с увеличением высоты над уровнем моря от 0,81 мм (JS7) до 0,97 мм (JS3). Длина однолетних листьев варьировала в среднем от 1,39 мм (JS3) до 1,97 мм (JS7), двулетних – от 1,81 мм (JS3) до 3,12 мм (JS7).

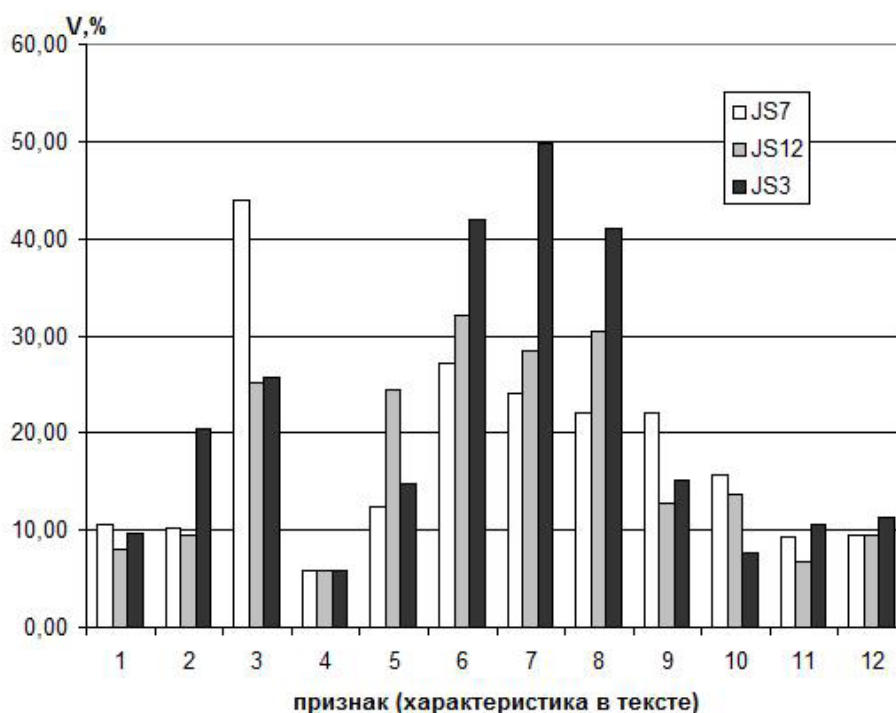


Рис. 1. Внутривидовая изменчивость морфологических признаков *J. sabina* (по V, %).

Корреляционный анализ показал, что большинство связей морфологических признаков в изученных популяциях *J. sabina* были слабыми по силе, в особенности признаков вегетативных органов (табл.). Из особенностей можно отметить очень сильную положительную зависимость между длиной шишки и шириной семян, длиной однолетнего листа и длиной годовичного прироста побега первого года, диаметром побегов последнего порядка и числом семян в шишке. Очень сильная отрицательная корреляция наблюдалась между числом семян в шишке и их длиной, между длиной однолетних и двулетних листьев и диаметром побегов последнего порядка. Другими словами, шишки с более широкими семенами были длиннее, растения с большим годовичным приростом побегов имели более длинные однолетние листья, а побеги последнего порядка с более длинными листьями были тоньше в диаметре.

Таблица

Коэффициент корреляции (r) морфологических признаков *J. sabina* при $P = 0,01$

Признак	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
2	0,89										
3	0,24	0,65									
4	-0,09	-0,54	-0,99								
5	0,94	0,68	-0,11	0,26							
6	0,29	-0,17	-0,86	0,92	0,61						
7	0,69	0,94	0,87	-0,79	0,39	-0,49					
8	0,78	0,41	-0,43	0,55	0,95	0,83	0,08				
9	0,27	-0,19	-0,87	0,93	0,59	1,00	-0,51	0,82			
10	-0,35	-0,74	-0,99	0,96	-0,01	0,79	-0,92	0,31	0,80		
11	0,34	0,73	0,99	-0,97	-0,01	-0,80	0,92	-0,33	-0,81	-1,0*	
12	-0,93	-0,99	-0,57	0,44	-0,75	0,07	-0,90	-0,50	0,08	0,7	-0,7

*Достоверно при $P < 0,01$.

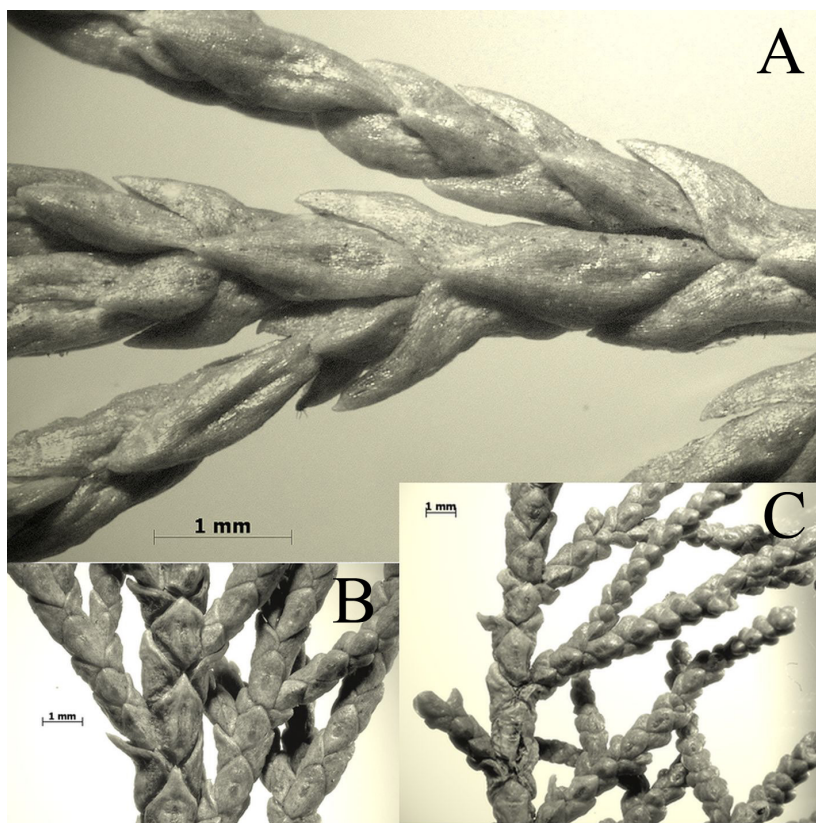


Рис. 2. Форма листьев *J. sabina*: А – в Горной Шории; В – на Теректинском хребте, С – на Курайском хребте.

В изолированном местообитании Горной Шории растения отличались более длинными листьями и заостренной формой листа (рис. 2), однако, все листья были чешуевидными, расположенными перекрестнопарно. Увеличением поверхности листьев у этой популяции вероятнее всего проявляется ее адаптация к условиям пониженной освещенности местообитания в лесном поясе, поскольку светолюбие можжевельника казацкого едва ли не самый лимитирующий фактор, ограничивающий потенциал вида распространяться и завоевывать новые территории. В совокупности со сниженной, по сравнению с алтайскими популяциями, семенной продуктивностью, можно сказать, что условия данной территории для *J. sabina* как реликта, ограниченно соответствуют его экологии, но его долговечность еще вполне способствует адаптации к современным условиям произрастания. Такие признаки, как «шишки на дуговидно согнутых веточках (цветоносах)» и «шишки на прямых веточках (цветоносах)» по всей вероятности, не могут использо-

ваться как таксономические для выделения разновидностей, поскольку иногда присутствуют вместе уже на одном растении. Количество развившихся семян в шишке, если это не четкий таксономический признак, может служить неким критерием успешной репродуктивной функции, характеризующим наиболее благоприятные условия местообитания. Внести ясность в вопрос о влиянии определенных факторов (экологических, либо генетически обусловленных) на процент развившихся семян от числа семяпочек, могли бы цитоэмбриологические исследования, которые, насколько нам известно, у *J. sabina* не проводились. К тому же, в природе и культуре экологические факторы, влияющие на условия произрастания, не могут быть идентичными. Дальнейшие исследования с включением большего количества популяций из разных частей ареала помогут внести ясность в трактовку этой закономерности.

ЛИТЕРАТУРА

- Гурзенков Н.Н.** Исследования хромосомных чисел растений юга Дальнего Востока // Комаровские чтения. – Владивосток, 1973. – Вып. 20. – С. 47–62.
- Дергунов А.Б.** Структуры зоны сочленения Горного Алтая и Западного Саяна. – М.: Наука, 1967. – 215 с.
- Зольников И.Д., Мистрюков А.А.** Четвертичные отложения и рельеф долин Чуи и Катуня. – Новосибирск: Параллель, 2008. – 182 с.
- Ивановский Л.Н.** Материалы по морфологии ступенчатых каров юго-восточного Алтая // Гляциология Алтая. – Томск: Томск. ун-т., 1962. – Вып. 1. – С. 111–133.
- Коропачинский И.Ю., Встовская Т.Н.** Древесные растения Азиатской России. – Новосибирск: «ГЕО», 2012. – С. 64–72.
- Мамаев С.А.** Основные принципы методики исследования внутривидовой изменчивости древесных растений // Индивидуальная эколого-географическая изменчивость древесных растений. – Свердловск, 1975. – Вып. 94. – С. 3–14.
- Определитель сосудистых растений Монголии. – Л.: Наука, 1982. – С. 24.
- Определитель растений Алтайского края. – Новосибирск: СО РАН, 2003. – С. 54.
- Определитель растений Кемеровской области. – Новосибирск: СО РАН, 2001. – С. 53–55.
- Ресурсы поверхностных вод СССР: Алтай и Западная Сибирь. Средняя Обь. – Л.: Гидрометеиздат, 1972. – Т. 15. – 408 с.
- Флора Европейской части СССР. – Л.: Наука, 1974. – Т. 1. – С. 113–115.
- Флора Забайкалья. – Томск, 1966. – Вып. 1. – С. 62–64.
- Флора Западной Сибири. – Томск, 1927. – Вып. 1. – С. 82–87.
- Флора Казахстана. – Алма-Ата, 1956. – Т. 1. – С. 70–76.
- Флора Сибири. – Новосибирск: Наука, 1988. – С. 84.
- Флора Средней Сибири. – М.: АН СССР, 1957. – Т. 1. – С. 46–47.
- Флора СССР. – Л.: АН СССР, 1934. – Т. 1. – С. 174–191.
- Флора южной части Красноярского края. – Красноярск, 1957. – Вып. 1. – С. 72–75.
- Янбаев Ю.А., Редькина И.Н., Муллагулов Р.Ю.** Аллозимная изменчивость можжевельника казацкого *Juniperus sabina* L. на Южном Урале // Хвойные бореальной зоны, 2007. – Т. XXIV, № 2–3. – С. 325–328.
- Adams R.P., Schwarzbach A.E., Nguyen S., Morris J.A., Liu J-Q.** Geographic variation in *Juniperus sabina* L., *J. sabina* var. *arenaria* (E. H. Wilson) Farjon, *J. sabina* var. *davurica* (Pall.) Farjon and *Juniperus sabina* var. *mongolensis* R. P. Adams // Phytologia, 2007. – Vol. 89 (2). – P. 153–166.
- Adams R.P., Schwarzbach A.E.** Taxonomy of the multi-seeded, entire leaf taxa of *Juniperus*, section *Sabina*: sequence analysis of nrDNA and cpDNA regions // Phytologia, 2012. – Vol. 94 (3). – P. 350–366.
- Farjon A.** A monograph of Cupressaceae and Sciadopitaceae. – London: Kew Publishing, 2005. – 647 p.
- Flora of China. – 1999. – Vol. 4. – P. 69–77.
- Flora Europaea. – Cambridge, 1964. – Vol. I. – P. 38–39.
- Khoshoo T.N.** Chromosome numbers in gymnosperms. // Silvae Genet, 1961. – Vol. 10. – P. 1–9.
- Love A., Kjellqvist E.** Cytotaxonomy of spanish plants. Pteridophyta and Gymnospermae. – Sevilla, 1972. – Vol. 2 (1). – P. 23–35.
- Mao K., Hao G., Liu J-Q., Adams R.P., Milne R.I.** Diversification and biogeography of *Juniperus* (Cupressaceae): variable diversification rates and multiple intercontinental dispersals // New Phytologist, 2010. – Vol. 188. – P. 254–272.

SUMMARY

The morphological polymorphism of *J. sabina* was analyzed on the basis of twelve morphometric characters of cones, seeds, shoots and leaves and literature data. It was established that even within individuals of one population observed variability of signs frequently used as a taxonomy, which is reflected in significant morphological polymorphism at intraspecific level. The variability in the taxonomic characters, a number of seeds per cone and the length of leaves, was large and medium, respectively. Correlations between measured characters were slightly different for vegetative and generative organs.