

УДК 58.02

БИОМОРФОЛОГИЧЕСКИЕ АДАПТАЦИИ ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ К УСЛОВИЯМ ОБИТАНИЯ В КЕДРОВО-ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСАХ

© Т.А. Безделева

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Ботанический сад-институт ДВО РАН, г. Владивосток, Россия
e-mail: 18-02@mail.ru

Описаны типы ритмов сезонного развития и жизненные формы растений обитающих под пологом кедрово-широколиственных лесов.

Ключевые слова: адаптации, жизненные формы, ритм сезонного развития, экология, экологические условия, кедрово-широколиственные леса.

Растения в ходе эволюции вырабатывают определенные, адаптивные приспособления, позволяющие им жить, расти и развиваться в самых разных экологических условиях. И одним из адаптивных приспособлений является формирование набора жизненных форм и ритмов сезонного развития, характерного для каждого данного сообщества. Растительное сообщество по существу является сочетанием адаптационных систем, каковыми являются жизненные формы слагающие их (Лавренко, Свешникова 1968).

Говоря о жизненной форме, обычно подразумевают комплекс внешнеморфологических, габитуальных признаков, в которых отражены особенности поведения растения: характер роста его надземных и подземных органов, соответствующий конкретным возможностям воздушного и почвенного питания; способы захвата пространства, его удержания за собой и расселения; способы перенесения неблагоприятных периодов и т.д. Таким образом, понятие «жизненная

форма» связывается с «адаптивной» морфологией, демонстрирующей пути приспособления растений к тем или иным условиям среды, к тому или иному образу жизни (Серебрякова, Петухова, 1978).

Растения в процессе эволюции выработали набор структурных, биологических и физиологических приспособлений, позволяющих им обитать в определенных экологических условиях.

Многолетние исследования позволили И.В. Борисовой (1961) выявить биоморфологические адаптации многолетних двудольных растений к условиям существования в степях Северного Казахстана. Исследования Т.А. Безделева (2004) травянистых растений супралиторали морского побережья Приморского края выявили основные биоморфологические адаптации этих растений к суровым условиям произрастания (сильные ветра, недостаток пресной влаги, практически отсутствие почвы и др.).

Однако биоморфологические адаптации травянистых растений широко распространенных кедрово-широколиственных лесов Приморского края, представляющих дериваты третичных неморальных лесов, богатых реликтовыми растениями и произрастающих в разнообразных экологических условиях, не изучались.

Цель работы выявить биоморфологические адаптации травянистых растений к условиям обитания в кедрово-широколиственных лесах.

Наиболее существенные экологические факторы, влияющие на структуру растений, – влажность почвы, воздух и свет, также большое значение имеют тепло, физико-химические особенности почвы, рельеф и ряд других условий. Условия обитания травянистых растений под пологом любого типа леса определяются: освещенностью под пологом этого леса, мощностью, составом (химическим и механическим), влажностью и дренированностью почвы, положением леса на склоне (в основании, средней части или на вершине) и экспозицией склона.

К сходным условиям растения могут приспосабливаться, вырабатывая разную стратегию использования имеющихся и компенсации недостающих жизненных факторов. Иными словами, растения, относящиеся к одной экологической группе, могут иметь разные жизненные формы (Серебрякова, Воронин, 2006).

Кедрово-широколиственные леса Дальнего Востока России произрастают в разнообразных условиях рельефа и почвогрунтов: как в долинах рек, так и в горах. Кедровники, произрастающие на пологих склонах, развиваются на рыхлых и достаточно глубоких свежих суглинистых почвах, богатых гумусом, хорошо дренированных и подстилаемых мелкокаменистой подпочвой (Колесников, 1956; Соловьев, 1958).

Кедрово-широколиственные леса, независимо от их произрастания, отличаются богатством флористического состава древесных и кустарниковых пород. В одном типе леса иногда насчитывается до 30–40 видов древесных пород и кустарников (Соловьев, 1958), в связи с чем

травянистые растения, произрастающие под пологом леса, большую часть периода вегетации испытывают значительное затенение.

Травяной ярус кедрово-широколиственных лесов также отличается большим видовым разнообразием. Следует отметить, что кедрово-широколиственные леса славятся богатством лекарственных растений. Наиболее ценным в этом отношении видом является женьшень – *Panax ginseng* С.А.Мей. Широко используются копытень Зибольда – *Asarum sieboldii* Miq., ландыш Кейске – *Convallaria keiskei* Miq., горичвет амурский – *Adonis amurensis* Regelet Radde; виды родов: *Aconitum* L., *Arisaema* Mart., *Paeonia* L., *Valeriana* L., *Cardamine* L., *Athractylodes* DC. и др. (Фруентов, 1974; Шретер, 1975; и др.). Также неоспорима декоративность многих травянистых растений: солнечные аспекты горичвета, фиалки желтолепестковой, фиалки восточной, мака лесного весеннего; белые цветки весенника звездчатого в начинающем оживать весеннем лесу и красота цветков джефферсонии. Привлекают внимание голубые цветки хохлаток, цветки пионов, ветрениц, ландыша, триллиума и многих других видов (рис.1 а–н). Большинство из этих растений могут быть рекомендованы для озеленения городов: придомовых территорий, парков и скверов.

Материал и методика

Исследование биоморфологических адаптаций травянистых растений кедрово-широколиственных лесов проводилось в долинных кедрово-ясеневых лесах и в грабовых кедровниках с пихтой цельнолистной в Уссурийском заповеднике и на п-ове Муравьева-Амурского (г. Владивосток, Ботанический сад-институт ДВО РАН) в Приморском крае.

В нашей работе мы придерживаемся последнего определения жизненной формы И.Г. Серебрякова (1962: 86): «Жизненная форма растения – это его габитус, связанный с ритмом развития и приспособленный к современным и прошлым условиям среды».

Выявление ритма сезонного развития травянистых видов проводилось по методике И.Г. Серебрякова (1947), доработанной в дальнейшем его учениками (Степанов, 1968; Барабанов, 1970; Васильева, 1970; и др.). Изучение структуры биоморф проводилось по методике И.Г. Серебрякова (1962, 1964), согласно которой описывались структура и направление роста побегов и подземных органов.

Обсуждение полученных данных

Наиболее успешно леса с господством кедра корейского, или кедровники, развиваются на горно-лесных бурых почвах пологих и среднекрутых склонов. Почвам горных склонов, на которых обитают кедрово-широколиственные леса, свойственны скелетность, мелкоземистость, хорошая воздухопроницаемость и отсутствие условий для застаивания почвенной влаги. Влажность почв может варьировать от периодически сухих (мезоксерофитных) до сырых (гигрофитных) (Комарова и др., 2009).

В зависимости от рельефа и высотного положения Г.И. Гавренков (1977) выделил горно-долинные почвы на аллювиальных

отложениях под долинными кедровниками и ильмово-ясеневыми лесами и горно-лесные бурые почвы на делювиальных склоновых отложениях под хвойно-широколиственными лесами. Основной запас питательных веществ в лесных почвах сосредоточен в лесной подстилке и гумусовом горизонте. Содержание гумуса в горных почвах достаточно велико и колеблется в гумусовом горизонте кедрово-широколиственных лесов от 15 до 32 % (Сапожников, Гавренков, 1980). Гумусовые горизонты почвы на северо-восточных склонах характеризуются слабокислой реакцией (pH 5,6–5,9), тогда как на юго-западных склонах имеют нейтральную реакцию (pH 6–6,5).

Большую роль в формировании фитоценотической среды играет лесная подстилка. В хвойно-широколиственных лесах она выполняет роль хранителя почвенного плодородия, а также функцию регулятора теплообмена в системе воздух-почва, сокращает расход влаги на испарение, способствует переводу поверхностного стока во внутрипочвенный и предохраняет верхние горизонты почвы от уплотнения.

Почвы под пологом хвойно-широколиственных лесов обычно рыхлые, мягкие и достаточно увлажненные. Однако разные типы кедрово-широколиственных лесов отличаются по степени увлажнения. Условия обитания различаются в лесах, расположенных в долине и на скалистых склонах, в лесах по берегам рек и участках удаленных от рек. Особенно отличаются

Рис. 1. Декоративные растения (см. с. 52): а. Хохлатка прекрасная (*Corydalis speciosa* Maxim.); б. Хохлатка сомнительная (*Corydalis ambigua* (Cham. & Schltdl.) Sojak); в. Пион горный (*Paonia oreogeton* S. Moore); г. Пион обратнойцевидный (*Paonia obovata* Maxim.); д. Хлорант японский (*Chloranthus japonicus* Siebold); е. Весенник (эрантис) звездчатый (*Eranthis stellata* Maxim.); ж. Лилия двурядная (*Lilium distichum* Nakai); з. Джефферсония сомнительная (*Jeffersonia dubia* (Maxim.) Benth. et Hook.); и. Ландыш Кейске (*Convallaria keiskei* Miq.); к. Лесной мак весенний (*Hylomecon vernalis* (Maxim.)); л. Лютик Франше (*Ranunculus franchetii* Boiss.); м. Фиалка желтолепестковая (*Viola xanthopetala* Nakai); н. Адонис амурский (*Adonis amurensis* Rgl.)

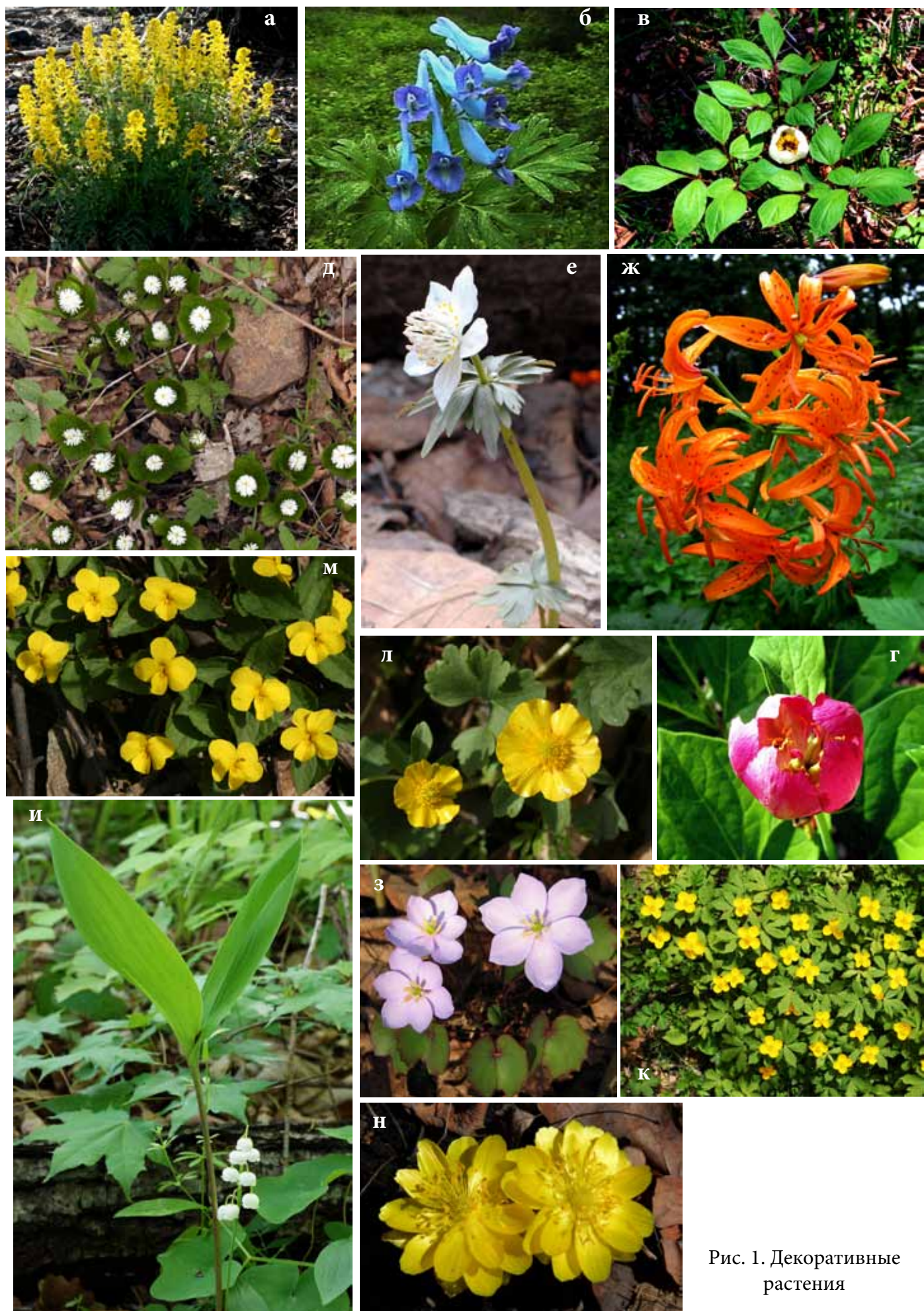


Рис. 1. Декоративные растения

условия обитания на заболоченных участках леса. Таким образом, мы встречаемся с многообразием экологических ниш под пологом хвойно-широколиственных лесов. В каждой экологической нише встречается определенный набор видов, приспособившихся к жизни в данных условиях.

Одним из приспособлений является ритм сезонного развития травянистых растений, позволяющий им проходить цикл развития в наиболее благоприятный световой период под пологом леса. Под ритмом сезонного развития мы понимаем «закономерное чередование определенных процессов и фаз в годичном развитии растений» (Серебряков, 1947). Выделяется несколько типов ритма сезонного развития у лесных растений: вечнозеленые, зимнезеленые, летнезеленые, весенне-летнезеленые и весенне-зеленые (Степанов, 1968). С наступлением периода вегетации первыми под пологом кедрово-широколиственных лесов, до начала распускания листьев на деревьях и кустарниках, зацветают весенне-зеленые растения – эфемероиды. В этот момент вегетационного периода освещенность поверхности под пологом леса максимальная. Вегетация эфемероидов длится 2–3 месяца – с конца марта до конца мая-середины июня. К середине июня надземные побеги у них отмирают, и растения переходят в состояние покоя. Ранняя вегетация эфемероидов, иногда еще до полного схода снежного покрова, обусловила неизбежность возникновения синузии холодостойких и светолюбивых растений, приуроченных к тому переходному периоду, когда снеговой покров уже сошел, а жизнедеятельность более теплолюбивых летнезеленых растений еще невозможна из-за низких температур (Толмачев, 1958).

У всех эфемероидов наблюдается постфлоральное распускание и разрастание листьев, т.е. цветут эти растения до момента распускания листьев на них. В августе период покоя у эфемероидов заканчивается, и начинаются подземный рост и развитие побега. К ноябрю уже полностью сформировавшийся побег будущего года располагается в лесной подстилке, и ему остается только выйти на дневную поверхность и начать вегетацию. Кроме того, в этот период у эфемероидов развивается и корневая система.

Эксперименты Т.К. Горышиной (1963) выявили, что для подземного развития эфемероидов необходимо воздействие на них теплых летних температур во время их покоя, а затем воздействие холодных температур в осенний период.

К эфемероидам (рис. 1 б, е, л, н; рис. 2 а–з) в кедрово-широколиственных лесах относятся *Adonis amurensis* Rgl., *Eranthis stellata* Maxim., *Ranunculus franchetii* Boiss., *Isopyrum manshuricum* Kom., *Corydalis ambigua* Cham. et Schlecht., *C. remota* Fisch. ex Maxim., *C. repens* Mandl. et Muehld., *C. buschii* Nakai, *Allium monanthum* Maxim., *Gagea nakaiana* Kitag., *Anemonoides amurensis* (Korsh.) Holub., *Fritillaria ussuriensis* Maxim., *Lloydia triflora* (Ledeb.) Baker и др.

Особую группу представляют растения, переходные между эфемероидами и летнезелеными растениями – гемиэфемероиды. У этих видов часть особей ведет себя как эфемероиды, а другая – как весенне-летнезеленые растения, т.е. продолжает вегетировать в течение всего лета (Степанов, 1968). Это – лесной мак весенний (*Hylomecon vernalis* Maxim.) (рис. 1 к), фиалка восточная (*Viola orientalis* Nakai) (рис. 3 а), фиалка желтолепестковая (*V. xanhopetala* Nakai) (рис. 1 м), энемион Радде (*Enemion raddeanum* Regel) и др. (рис. 3).



Рис. 2. Растения-эфемероиды: а. Гусиный лук Накай (*Gagea nakaiana* Kitag.); б. Ветровочник амурский (*Anemonoides amurensis* (Korsh.) Holub.); в. Хохлатка сомнительная (*Corydalis ambigua* Cham. et Schelchsch.); г. Хохлатка расставленная (*Corydalis remota* Fisch. ex Maxim.); д. Хохлатка Буша (*Corydalis buschii* Nakai); е. Хохлатка ползучая (*Corydalis repens* Mandl & Muehld.); ж. Ллойдия трехцветковая (*Lloydia triflora* (Ledeb.) Baker.); з. Рябчик уссурийский (*Fritillaria ussuriensis* Maxim.)

Многие лесные травы относятся к летнезеленым растениям, которые начинают вегетацию весной, часто до момента полного распускания кроны на деревьях, и продолжают вегетировать в течение всего сезона. Для многих летнезеленых лесных травянистых растений отмечается ранневесеннее цветение, которое проходит до распускания листвы в древесном ярусе: *Plagioreghma dubia* Maxim (рис. 1 з), *Viola collina* Bess., *V. brachysepala* Maxim. (рис. 4 а), *Chloranthus japonicus* Siebold (1 д), *Moehringia lateriflora* (L.) Fenzl, *Sanicula rubriflora* Fr. Schmidt ex Maxim., виды рода *Carex* и многие другие (рис. 4 а-з). Часть летнезеленых видов начинает вегетировать весной, с распусканием листвы на деревьях и кустарниках, а заканчивают в конце лета–начале осени. Многие из них цветут летом уже под пологом леса (виды родов: *Aconitum*, *Cacalia*, *Liparis*; *Rabdosia excisa* (Maxim.) Hara, *Scutellaria ussuriensis* (Regel) Kudo, *Lilium distichum* Nakai (1 ж), *Arun-cus dioicus* (Malt.) Fern., *Atractilodes ovata* (Thunb.) DC, *Phryma asiatica* (Hara) Probat., *Arisaema peninsulae* Nakai (рис. 5а–г) и др.).

Особую группу составляют зимнезеленые растения, у которых часть листьев остается на зиму зелеными, а с наступлением весны они начинают ассимилировать и обеспечивают дальнейшее развитие особей (некоторые виды осок, *Dryopteris crassirhizoma* Nakai, *Cardamine leucantha* (рис. 4 д) и ряд других видов). С началом вегетации у зимнезеленых растений начинают расти и развиваться новые листья, после появления которых перезимовавшие отмирают.

Ряд травянистых растений, такие как: *Mitellanuda* L. (рис. 6), *Waldsteinia ternate* (Steph.) Fritsch; виды родов: *Chimaphila* Pursh, *Pyrola* L., – вечнозеленые растения. Эти виды в процессе эволюции сохранили



Рис. 3. Энемион Радде (*Enemion raddeanum* Regel.)

способность в течение нескольких лет не сбрасывать листья и на протяжении всей жизни оставаться зелеными.

Наряду с адаптациями ритма сезонного развития, прослеживаются и структурные адаптации лесных трав к условиям произрастания под пологом леса. Каждому экотопу соответствует свой видовой состав и свой набор жизненных форм. Различные участки и типы кедрово-широколиственных лесов отличаются по составу и увлажнению почв: в частности долинные ясеневники отличаются повышенной влажностью, и здесь преобладают гигро-мезофиты и гигрофиты – растения сырых мест обитания. В долинных кедрово-ясеневых лесах обитает хохлатка Буша (рис. 2 д, 7 а, б). Этот вид обладает своеобразной, сложной клубне-столонной жизненной формой (ЖФ) и интенсивным вегетативным размножением. У данного вида в основании удлинённых годичных побегов, формирующихся на верхушках материнских столонов, развиваются дочерние клубни с отходящими от них столонами (рис. 7 б). В конце вегетации материнская клубне-столонная структура отмирает, и особь распадается на 2–4 дочерние; при этом наблюдается интенсивное вегетативное размножение.



Рис. 4. Раноцветущие летнезеленые растения: а. Фиалка коротко-чашелистиковая (*Viola brachyse-pala* Maxim.); б. Подлесник красноцветковый (*Sanicula rubriflora* Fr. Schmidt ex Maxim.); в. Копытень Зибольда (*Asarum sieboldii* Miq.); г. Калужница лесная (*Caltha silvestris* Worosch.); д. Сердечник белый (*Cardamine leucantha* (Tausch.) Schulz.); е. Горечавка Золингера (*Gentiana zollingeri* Fawc.); ж. Лапчатка земляниковидная (*Potentilla fragarioides* L.)

Хохлатка расставленная (*Corydalis remota*) формирует в мезофитных местообитаниях клубневую ЖФ (рис. 7 в), в местах же с повышенным увлажнением—

клубне-столонную ЖФ (рис. 7 г).

В хвойно-широколиственных лесах по берегам горных ручьев произрастает хохлатка гигантская (*Corydalis gigantean*



Рис.5. Летне-зеленые растения, цветущие в начале лета: а. Волжанка двудомная (*Aruncus dioicus* (Malt.) Fern.); б. Веретенник яйцевидный (*Atractilodes ovate* (Thunb.) DC.); в. Фрима азиатская (*Phryma asiatica* (Hara) Probat.); г. Однопокровница (аризема) полуостровная (*Arisaema peninsulae* Nakai)

Trautv. et Mey.). Жизненная форма данного вида – корневищно-стержнекорневой травянистый поликарпик с полициклическим полурозеточным побегом. В течение нескольких десятков лет этот вид остается стержнекорневым растением с многоглавым каудексом. Затем спящие почки на главах каудекса раскрываясь, формируют плагиотропные гипогенные корневища, на концах которых развиваются дочерние парциальные кусты. В результате образуется куртина до 2,5-3,0 м в диаметре

(рис. 7 д). По песчаным берегам лесных рек и ручьев произрастают *Corydalis pallid* Pers. и *C. ochotensis* Turcz., которые формируют: первая – ЖФ стержнекорневого озимого двулетника с полурозеточным дициклическим побегом, а вторая – ЖФ стержнекорневого однолетника с удлиненным моноциклическим побегом. Таким образом, у растений, произрастающих на песчаных берегах рек и ручьев, наблюдаются разные способы биоморфологической адаптации

к сходным условиям произрастания, и в результате у них формируются разные жизненные формы.

Под пологом леса, в результате накопления большого количества опада, который в дальнейшем перегнивает, формируется довольно мощный слой рыхлой, плодородной почвы. В этих условиях многие лесные травы (виды рода майник, *Waldsteinia ternata*, *Convallaria keiskei*, *Maehringia lateriflora*, *Cardamine leucantha* (Tausch) Schulz, *Thalictrum filamentosum* Maxim. и др.) (рис. 8 а-д) формируют длиннокорневищную жизненную форму (Бездедев, Безделева, 2006), разрастаются и захватывают большие площади. Однако адаптации растений к сходным экологическим условиям шли разными путями, и длиннокорневищные виды сформировали жизненные формы, отличающиеся по диаметру и длине корневища, а также по структуре надземного побега. *Scutellaria ussuriensis* и виды сем. Rubiaceae (Regel) Kudo – тонко-длиннокорневищные поликарпики с удлинненными побегами. Причем, для этих видов характерны очень длинные

тонкие, нитевидные корневища. С другой стороны, косоплодник сомнительный (*Plagiorhegma dubia* Maxim.), произрастающий в этих же условиях, развивает более короткие, более толстые корневища и розеточные побеги (рис. 8 в). Некоторые виды, такие как ветреница амурская, формируют утолщенные корневища, и мы относим их к толсто-длиннокорневищным поликарпикам с удлинненным побегом. Василистник нитчатый (*Thalictrum filamentosum* Maxim.) накапливает питательные вещества не только в удлинненных корневищах, но и в клубневидно утолщенных придаточных корнях, отходящих от корневища (рис. 8 г). На верхушках этих клубневидно утолщенных придаточных корней закладываются почки, дающие начало побегам и новым особям, благодаря чему наблюдается вегетативное размножение. Все описанные длиннокорневищные виды произрастают в кедрово-широколиственных лесах с нормальным увлажнением, т.е. являются мезофитами. Таким образом, в мезофитных кедрово-широколиственных лесах с рыхлой, нормально увлажненной

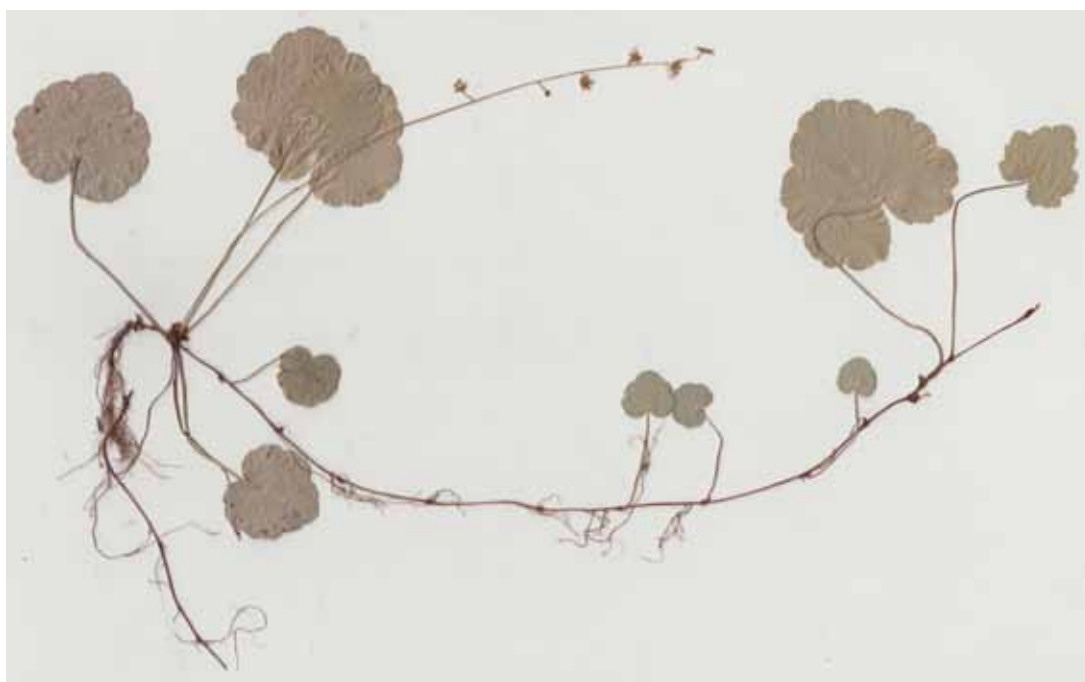


Рис. 6. Вечнозеленые растения. Мителла голая (*Mitella nuda* L.)

почвой у растений формируются длинно-корневищные жизненные формы, отличающиеся по длине, толщине и способу нарастания корневищ. Кроме того адаптации этих растений шли по пути формирования побегов, отличающихся по структуре и способу нарастания.

Адаптации многих видов травянистых растений кедрово-широколиственных лесов идет по пути формирования коротко-корневищных или коротко-корневищно-кистекопных жизненных форм: *Atractylodes ovate*, *Phryma asiatica* имеют короткокорневищную жизненную форму с удлинненным монокарпическим

побегом. Недоспелка пропущенная (*Cacalia praetermissa* (Pojark.) Pojark.) отличается формированием очень короткого корневища, представленного приростом только одного года вегетации (рис. 9а-в); *Smilacina hirta* Maxim. – короткокорневищный симподиально нарастающий травянистый поликарпик с розеточным побегом; *Agrimonia striata* Michx. – короткокорневищный симподиально нарастающий поликарпик с полурозеточным побегом. Таким образом, короткокорневищные ЖФ отличаются по способу нарастания и структуре побега.

Viola orientalis Nakai, *V. xanthopetala* Nakai, *V. colina* и *Potentil-*



Рис. 7. Жизненные формы некоторых видов рода *Corydalis* DC: а. Клубне-столонная жизненная форма *Corydalis buschii*; б. Формирование дочерних клубней у *Corydalis buschii*; в. Клубневая жизненная форма *Corydalis remota*; г. Клубне-столонная жизненная форма *Corydalis remota*

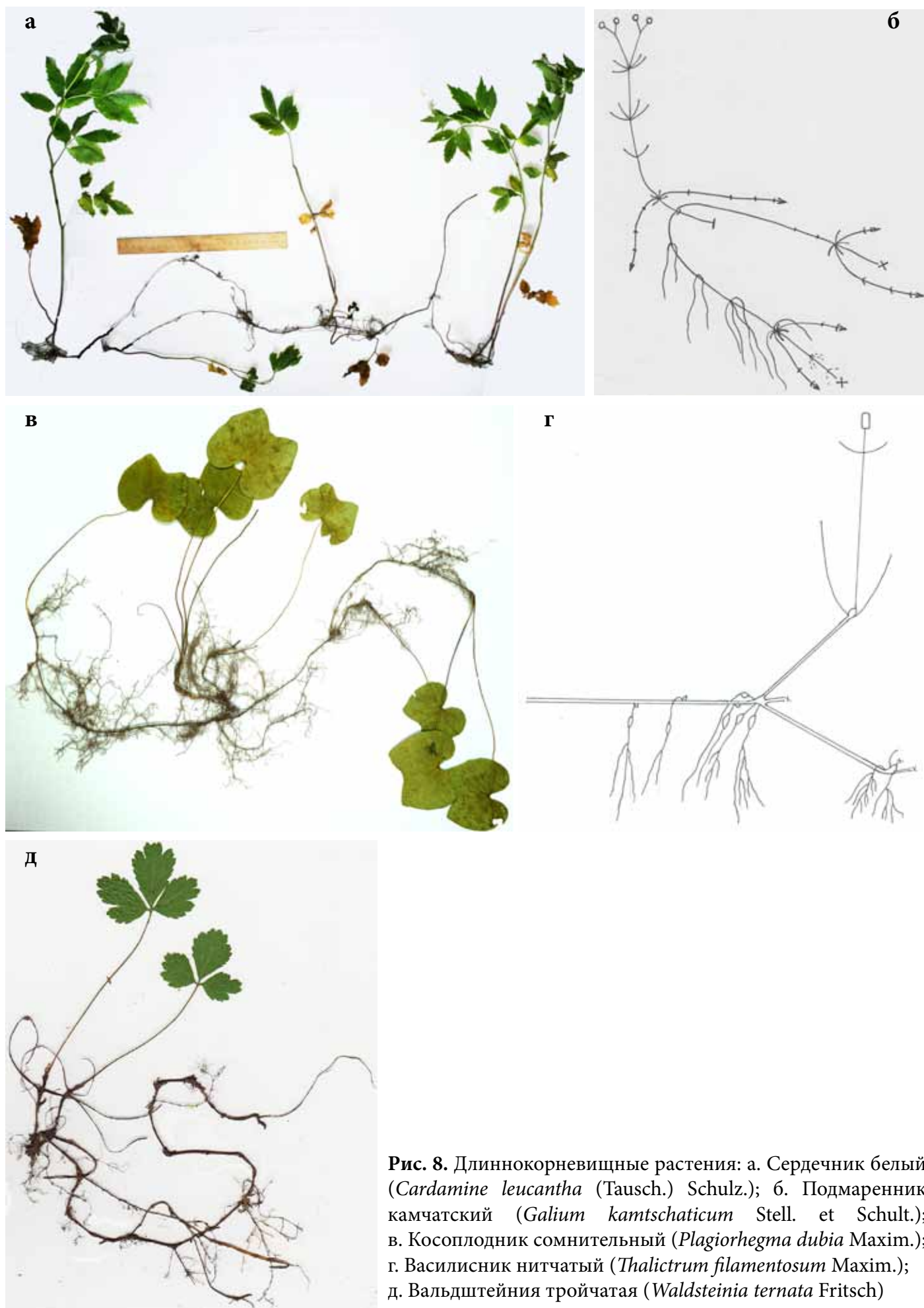


Рис. 8. Длиннокорневищные растения: а. Сердечник белый (*Cardamine leucantha* (Tausch.) Schulz.); б. Подмаренник камчатский (*Galium kamtschaticum* Stell. et Schult.); в. Косоплодник сомнительный (*Plagiorhegma dubia* Maxim.); г. Василисник нитчатый (*Thalictrum filamentosum* Maxim.); д. Вальдштейния тройчатая (*Waldsteinia ternata* Fritsch)

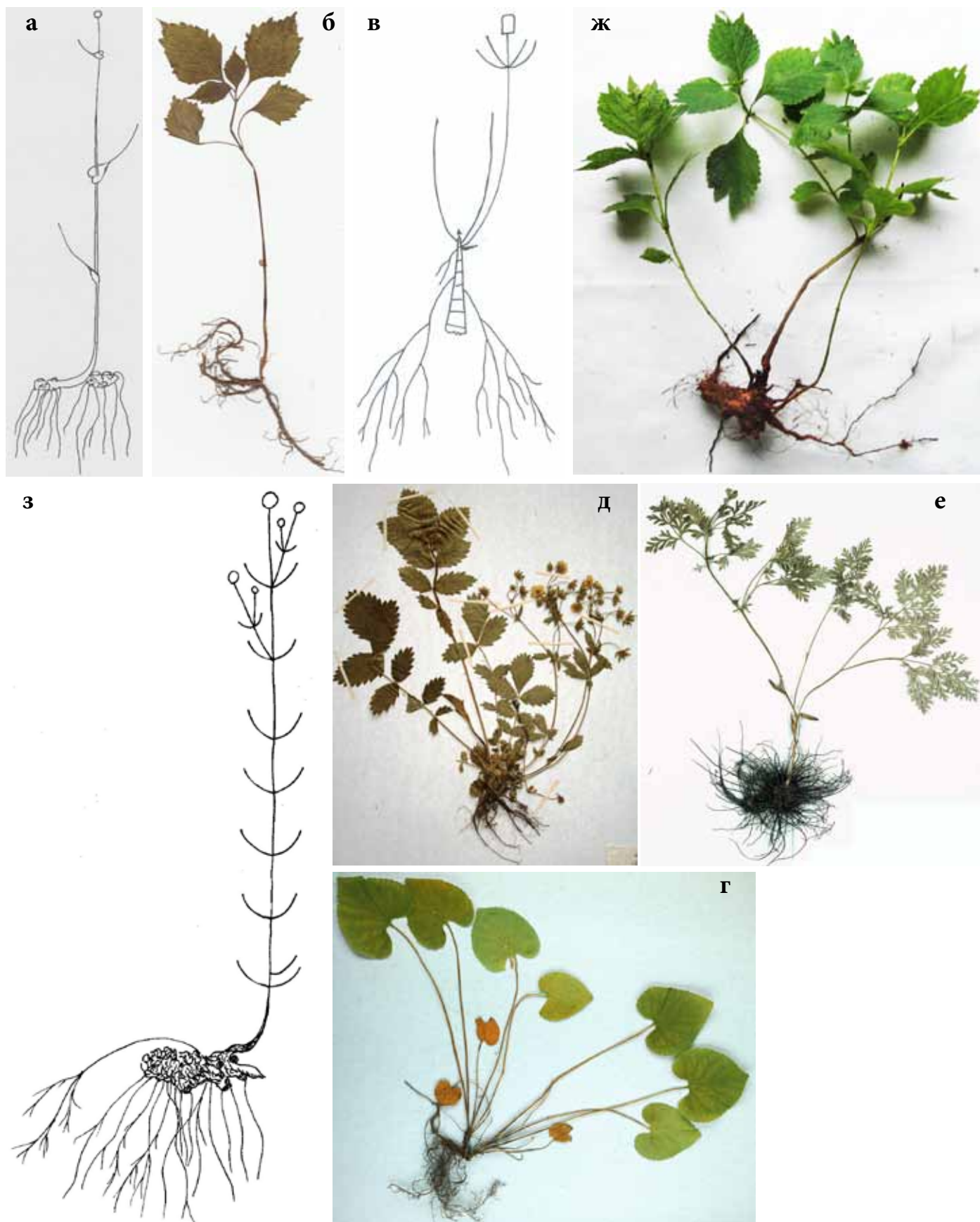


Рис. 9. Короткорневищные растения: а. Недоспелка пропущенная (*Cacalia praetermissa*); б. Фрима азиатская (*Phryma asiatica*); в. Подлесник красноцветковый (*Sanicula rubriflora* Fr. Schmidt ex Maxim); г. Фиалка холмовая (*Viola collina* Besser); д. Лапчатка земляниковидная (*Potentilla fragarioides*); е. Адонис амурский (*Adonis amurensis*); ж. Прутывевик вырезанный (*Rhabdosia excise*); з. Схема жизненной формы *Rhabdosia excise*

la fragarioides (рис. 9 г, д) имеют ЖФ короткокорневищно-кисте корневого поликарпика с моноподиально нарастающим розеточным главным побегом и пазушными удлинёнными генеративными побегами. У *Adonis amurensis* формируется короткокорневищно-кисте корневая ЖФ с горизонтально расположенными корневищем и придаточными корнями и удлинённым моноциклическим монокарпическим побегом (рис. 9 г-е).

На каменистых участках кедрово-широколиственных лесов произрастает прутьевик вырезанный (*Rhabdosia excisa* (Maxim.) Hara) – вид, у которого укороченные подземные корневища одревесневают уже на фазе проростка, а у взрослых генеративных особей развивается мощная система укороченных деревянистых корневищ (рис. 9 ж, з). По-

docarpium mandshuricum (Maxim) Czer. (*Desmodium mandshuricum* (Maxim) Schndl.), произрастая на рыхлых, влажных почвах, также формирует одревесневшие подземные органы: корни и корневища. Эти растения относятся к подземно-древесным жизненным формам, у которых в процессе эволюции от деревьев к травам древесные органы сохранились только в подземной сфере. Надземные же побеги остаются полностью травянистыми и в конце вегетации отмирают.

У большинства эфемероидов подземлей формируются клубни (хохлатки секции *Pes-gallinaceus* и весенник звездчатый) и луковицы (лук одноцветковый, гусиный лук, ллойдия, фритиллярия), в которых накапливается значительное количество питательных веществ, расходуемых на рост и развитие особей рано весной.



Рис. 10. Клубневые растения: а. Ложнозвездчаточка японская (*Pseudostellaria japonica*); б. Схема жизненной формы *Pseudostellaria japonica*; в. Схема жизненной формы водосбора *Aquilegia oxysepala*

Клубни формируются также у многих летнезеленых видов рода *Aconitum*. Клубневидно утолщенные придаточные корни в процессе эволюции выработались у ряда короткокорневищно-кистекокорневых растений, таких как *Pseudostellaria sylvatica* (Maxim) Pax и *P. japonica* (Korsh.) Pax, *Aquilegia oxysepala* Trautv. et Mey. (рис. 10 а-в), *Thalictrum tuberiferum* Maxim., *Oxalis obtusangulata* Maxim. и др.

Луковичные ЖФ в процессе эволюции приобрели не только эфемероиды, но и некоторые виды семейства *Liliaceae*: многие виды родов *Allium* L. и *Lilium* L. (в частности, *Lilium distichum* Nakai).

Выводы

Реликтовые кедрово-широколиственные леса Приморского края, произрастающие в разнообразных условиях рельефа, как в долинах рек, так и в горах, характеризуются рыхлыми и достаточно глубокими горно-лесными и бурными почвами, которые богаты гумусом, хорошо дренированы и подстилаются мелкокаменистой подпочвой.

Кедрово-широколиственные леса характеризуются большим видовым разнообразием древесных и кустарниковых пород, в связи с чем травянистые растения, произрастающие под пологом леса, большую часть периода вегетации испытывают значительное затенение.

Исследование биоморфологических адаптаций травянистых растений кедрово-широколиственных лесов проводилось в мезо-гигрофитных долинных кедрово-ясеневых лесах и в мезофитных кедровниках с пихтой цельнолистной и грабом.

В результате биоморфологических исследований, выполненных в данных типах леса в Приморском крае, выявлены биоморфологические адаптации травя-

нистых растений к обитанию под пологом леса, выработанные ими в ходе эволюции:

1. Ритмологические адаптации травянистых растений. Основным фактором, влияющим на ритмологические адаптации травянистых растений кедрово-широколиственных лесов, является степень освещенности под пологом леса. В процессе эволюции у травянистых растений кедрово-широколиственных лесов выработались вечнозеленый, зимнезеленый, летнезеленый, весенне-летнезеленый и весеннезеленый типы ритма сезонного развития.

2. Структурно-морфологические адаптации травянистых растений кедрово-широколиственных лесов, в развитии которых главную роль играют состав, структура и степень увлажнения почвы, на которой произрастает тот или иной травянистый вид.

В ходе структурно-морфологических адаптаций у травянистых растений выработались стержнекорневые, корневищно-стержнекорневые, короткокорневищные, короткокорневищно-кистекокорневые, тонко-длиннокорневищные, толсто-длиннокорневищные, длиннокорневищные с клубневидно утолщенными придаточными корнями, короткокорневищные с клубневидно утолщенными придаточными корнями, клубневые, клубне-столонные и луковичные жизненные формы

Установлена связь между ритмологическими и морфологическими адаптациями: в частности, у ранневесенних растений (эфемероидов) преобладают клубневые и луковичные ЖФ, гемефемероиды представлены короткокорневищно-кистекокорневыми ЖФ; у летнезеленых отмечены все перечисленные выше ЖФ; у вечнозеленых

преобладают длиннокорневищные ЖФ.

Анализ жизненных форм травянистых растений кедрово-широколиственных лесов Приморского края выявил преобладание в этих лесах длиннокорневищных, короткокорневищных, короткокорневищно-кистекорневых ЖФ и почти полное отсутствие стержнекорневых ЖФ.

Л и т е р а т у р а

Барабанов Е.И. Сравнительный анализ признаков ритма сезонного развития растений некоторых полусаванновых сообществ в Таджикистане // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1970. – Т. 75, вып. 1. – С. 39–48.

Безделев А.Б., Безделева Т.А. Жизненные формы семенных растений российского Дальнего Востока. – Владивосток: Дальнаука, 2006. – 296с.

Безделева Т.А. Жизненные формы и приспособления прибрежно-морских растений к условиям обитания // Тр. VII междунар. конф. по морфологии растений, посв. памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых. – М.: МПГУ, 2004. – С.29–31.

Борисова И.В. Биология и основные жизненные формы двудольных многолетних травянистых растений степных фитоценозов Северного Казахстана // Тр. Ботан. ин-та им. В.Л. Комарова АН СССР. Сер.3, Геоботаника. 1961. – Вып.13. – С.54–132.

Васильева Л.П. Ритм годичного развития растений причерноморских степей // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1970. – Т. 75.– Вып. 1. – С. 49–59

Гавренков Г.И. К характеристике почв Верхне-Уссурийского стационара // Стационарные исследования в лесах Сихотэ-Алиня. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1977. – С. 18–25

Горышина Т.К. Экспериментально-экологический анализ сезонной ритмики

ранневесенних дубравных эфемероидов // Бот. журн. 1963. – Т. 48, №11. – С. 1569-1582.

Колесников Б.П. Кедровые леса Дальнего Востока. – М.;Л.:Изд. АН СССР, 1956. – 261 с.

Комарова Т.А., Ловелиус Н.В., Жильцов А.С. Индикация природных процессов в лесах средне-горного пояса Южного Сихотэ-Алиня. Владивосток: Дальнаука, 2009. МОИП. –200 с.

Лавренко Е.М., Свешникова В.М. Об основных направлениях изучения экобиоморф в растительном покрове // Основные проблемы современной геоботаники. – Л.: Наука, 1968. – С. 10–15.

Сапожников, Гавренков Г.И. О достоверности различий между почвами кедровников и ельников на Верхнеуссурийском стационаре // Комплексные исследования лесных биоценозов. – Владивосток, 1980. – С.74–78.

Серебряков И.Г. О ритме сезонного развития растений подмосковных лесов // Вестн. Московского ун-та. 1947. – №6. – С. 75–108.

Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений: жизненные формы покрытосеменных и хвойных. – М.: Высшая школа, 1962. – 378 с.

Серебряков И.Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. –М.;Л.: Наука, 1964. – Т.3. – С. 146–205.

Серебрякова Т.И., Воронин Н.С. Глава 5. Экологическая ботаника // Ботаника с основами фитоценологии: Анатомия и морфология растений. – М.: ИКЦ «Академкнига», 2006. – С. 485–525.

Серебрякова Т.И., Петухова Л.В. «Архитектурная модель» и жизненные формы некоторых травянистых розоцветных // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1978. – Т. 83. – Вып. 6. – С. 51–65.

Соловьев К.П. Кедрово-широко-

лиственные леса Дальнего Востока и хозяйство в них. Хабаровск: Хабаровское кн. изд-во, 1958. – 365 с.

Степанов Б.П. Ритм сезонного развития растений одной из ассоциаций чернопихтово-широколиственных лесов Южного Приморья // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1968. – Т. 73. – Вып. 5. – С. 98–113.

Фруентов Н.К. Лекарственные растения Дальнего Востока. Хабаровск: Хабаровское кн. изд-во, 1974. – 400 с.

Толмачев А.И. О происхождении некоторых основных элементов высокогорных флор северного полушария // Матер. по истории флоры и растительности СССР. Вып. 3. – М.; Л.: Изд-во АН ССР, 1958. – С. 316–360.

Шретер А.И. Лекарственная флора советского Дальнего Востока. М.: Медицина, 1975. – 328 с.

Статья поступила в редакцию 1 декабря 2014 г.

THE BIOMORPHOLOGICAL ADAPTATION OF HERBACEOUS PLANTS TO ENVIRONMENTAL CONDITIONS IN THE KOREAN PINE-NEEDLE FIR FOREST

T.A. Bezdeleva

Botanical Garden-Institute FEB RAS, Vladivostok, Russia

Key words: adaptation, life forms, the rhythm of seasonal development, ecology, environmental conditions, korean Pine- Needle fir forest.

The types of seasonal rhythms and life forms of plants, which live under the canopy of Korean Pine- Needle fir forest, was describe in the article.