

ФЛОРА, РАСТИТЕЛЬНОСТЬ И РАСТИТЕЛЬНЫЕ РЕСУРСЫ

УДК 582.912.3
doi: 10.17581/bbgi1805

ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПРОИЗРАСТАНИЯ
ГРУШАНКОВЫХ В ЧЕРНОПИХТОВО-ШИРОКОЛИСТВЕННОМ ЛЕСУ НА
ЮГЕ ПРИМОРСКОГО КРАЯ

© Н.А. Ревчук (Тонкова), А.А. Брижатая

Ботанический сад-институт ДВО РАН, ул. Маковского 142, г. Владивосток,
690024, Россия, e-mail: revchuk-n@rambler.ru; aladinrus@gmail.ru

Аннотация: Рассмотрены эколого-ценотические особенности произрастания трех реликтовых видов подсем. *Pyroloideae* в чернопихтowo-широколиственном лесу на юге Приморского края. Установлены наиболее оптимальные условия экотопов. Отмечена более узкая экологическая валентность и амплитуда по сравнению с широко распространенными видами.

Ключевые слова: *Pyroloideae*, *Pyrola*, *Chimaphila*, реликтовые виды, эколого-ценотические условия, особенности произрастания, чернопихтowo-широколиственный лес, юг Приморского края.

тории южного Приморья, где постоянно происходит трансформация растительности под влиянием деятельности человека (Селедец, 2000; Петропавловский, 2001), нарушается экологическое равновесие фитоценозов, обедняется их видовой состав и меняется ценотическая структура.

Как известно, из состава растительных сообществ в первую очередь выпадают реликтовые виды и виды с узкой экологической амплитудой, а также ценоэлементы (парцеллы), в которых они произрастают (Брижатая, Москалюк, 2012). Исчезновение какого-либо реликтового вида – невосполнимый пробел при исследовании истории формирования флор в целом и выяснении флорогенетических связей.

В научной литературе подробно рассмотрены вопросы биологии, морфологии и ценотических особенностей широко распространенных представителей подсем. *Pyroloideae* (Каверзнева, 1955; Багдасарова, 1990, 1993; Катомина, 1996, 1999; Бобров, 2004, 2009), но в тоже время встречается мало информации об особенностях роста, развития и ценотических условиях узколокальных видов (Нечаева, 1978; Тонкова, 2013; Matsuda et. al, 2012; Shutoh et. al, 2006).

В связи с вышесказанным, цель данного исследования – выявить эколого-ценотические особенности произрастания представителей подсемейства *Pyroloideae* в чернопихтowo-широколиственном лесу. Это лесное сообщество представляет один из основных типов леса, когда-то доминирующей формации Южного Приморья и представляет процесс восстановительной сукцессии уникальных реликтовых кедрово-чернопихтowo-широколиственных лесов.

Введение

Все представители подсем. *Pyroloideae* Fers сем. Ericaceae Jus. (грушанковые) – вечнозеленые таежные реликтовые растения (Толмачев, 1951) унаследованные тайгой от вечнозеленых лесов, существовавших на севере в отдаленном прошлом (Крылов, 1898), и питающиеся микотрофно отмершими деревянистыми частями растений (Колищук, 1968).

Грушанковые произрастают циркумбореально в лесах северного полушария. Их географическое распространение основано на широкой экологической валентности (Бобров, 2009). При этом для трех видов – *Chimaphila japonica* Miq., *Pyrola renifolia* Maxim. и *Pyrola japonica* Klenzе ex Alef характерен более узкий ареал. Они встречаются на юге материковой части российского Дальнего Востока, на Сахалине, Курилах, в Японии и Китае. *P. japonica* также произрастает в Монголии, на о-ве Тайвань и п-ове Корея (Хохряков, Мазуренко, 1991).

Настоящее исследование проведено на терри-

Материал и методика

Полевые работы проводились с мая по октябрь 2013–2017 гг. на экологическом профиле ФГБУН Ботанического сада-института ДВО РАН. Профиль проходит по северному и южному склонам хребта Центрального, крутизна склонов которого варьирует от 5° до 40°. Южный склон более короткий и крутой, чем северный (крутизна более 20°), переходящий в шлейф. Наивысшая точка имеет абсолютную высоту 155 м над ур. моря, нижняя – 75 м. По северному склону протекает ручей с узким руслом. Более подробная характеристика рельефа, почвы и климата приведена ранее (Брижатая, Тонкова, 2009).

На экологическом профиле было заложено 35 пробных площадок (ПП) размером 20 × 20 м. Таксономно-лесоводственные и экологические описания площадок выполнялись по методам общепринятым в лесной фитоценологии (Сукачев, Зонн, 1961). Был выполнен сплошной пересчет древостоя и подроста, детально описаны кустарниковый и травяной ярусы. Латинские и русские названия видов приведены согласно сводке «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» (1985–1996). Пробные площадки, имеющие общие черты, были объединены в 7 лесных участков (см. рис. 1). Они соответствуют типам леса, которые являются характерными для Южного Приморья.

При морфологическом анализе особей *Ch. japonica*, *P. renifolia* и *P. japonica* использовали обычные методы измерения и подсчеты, применяемые в научной практике. В составе комплекса показателей учитывались: количество ассимилирующих листьев, надземных и подземных побегов, их структура, глубина расположения корневой системы, площадь, занимаемая одной особью и период цветения.

Результаты и обсуждение

В таксономическом составе растений, произрастающих в сообществах на экологическом профиле, насчитывается 186 видов, из которых 171 – семенные и 15 – высшие споровые (14 – папоротники, 1 – хвощ) растения (Брижатая и др., 2014).

У *Ch. japonica*, *P. renifolia* и *P. japonica*, также как и всех других грушанковых, в ходе эволюции сформировался своеобразный годичный цикл развития – способность наземных побегов перезимовывать, сохранять свою жизнеспособность и с наступлением теплых дней активно использовать солнечную энергию. В условиях чернопихтово-широколиственного леса надземный побег *Ch. japonica* и *P. japonica* развивается 2–4 (5) лет, ассимилирующие листья – 2–4 года. Побег у *P. renifolia* – 4–5 (6) лет, листья – 2–3 года. У рас-

сматриваемых выше видов формируются полицентрические системы.

Корневая система *P. renifolia* располагается в мягкой лесной подстилке на глубине 3–5 см. Количество подземных побегов 150–250 (410) шт. Особи ежегодно активно разрастаются, захватывая новое пространство. Корневая система *Ch. japonica* и *P. japonica* располагается на глубине 5–8 см, что позволяет уменьшить конкуренцию с другими более распространенными видами растительного сообщества. Количество подземных побегов 4–8 (12) шт. При этом активное разрастание и освоение территории не происходит. Количество парциальных особей варьирует в зависимости от экотопов.

P. renifolia зацветает в конце июня, *Ch. japonica* и *P. japonica* – во второй половине июля. Цветение продолжается 2–3 недели. К началу сентября созревают семена. Коробочки постепенно засыхают, щели при этом раскрываются, и многочисленные семена разносятся даже слабыми течениями воздуха на значительные расстояния. Нами были встречены особи семенного происхождения только *Ch. japonica* и *P. japonica*.

На экологическом профиле из 35 пробных площадей *Ch. japonica*, *P. renifolia* и *P. japonica* встречаются на 19 ПП (см. рис. 1). Состав древостоя и виды доминанты травяного яруса рассматриваемых площадок отражены в таблице 1. Приуроченность к той или иной породе деревьев для изучаемых видов, нами не выявлена.

Ch. japonica тяготеет к южным склонам. Наиболее оптимальные условия для этого вида в дубняке кленовом с пихтой. В этом типе леса проективное покрытие травяного яруса 40–50 %. Доминируют: *Carex lanceolata*, *Artemisia stolonifera*, *Carex siderosticta* и *Aruncus asiaticus*. Также единично особи *Ch. japonica* произрастают в дубняке грабово-кленовом. В таких нишах для особей *Ch. japonica* благоприятно сочетаются режимы увлажнения и освещения; в почве содержатся многочисленные грибы, необходимые для успешного роста, развития семян и проростков; обильный лиственный опад надежно защищает верхушечные почки. Средняя площадь куртины 15–20 (25 см). Количество надземных побегов 3–7 (12) шт.

P. renifolia тяготеет к северным пологим склонам, широколиственно-дубовому разнокустарниково-чубушниковому разнотравному и чернопихтово-кедровому грабовому с лианами разнокустарниковому разнотравно-папоротниковому типам леса. Проективное покрытие травяного яруса 60–80 %. В нем преобладают: *Aruncus asiaticus*, *Equisetum hiemale*, *Carex campilorhina*, *Oxalis acetosella* и *Thalictrum filamentosum*. В таких типах ле-

Таблица 1. Состав древесного яруса и доминанты травяного покрова

ПП	Формула типа леса	Доминанты травяного покрова
2	3Д5Лп1Б61Пц	<i>Aruncus asiaticus</i> Pojark. (30%); <i>Dryopteris crassirhizoma</i> Nakai (30%); <i>Hylomecon vernalis</i> Maxim. (20%); <i>Carex siderosticta</i> Hance (10%); <i>Oxalis acetosella</i> L. (5 %); <i>Thalictrum filamentosum</i> Maxim. (5%)
6	4Д2Бч2Км1К1Г	<i>Phryma asiatica</i> (Hara) Probat. (50%); <i>Carex campylorhina</i> V. Krecz. (30%); <i>Dryopteris crassirhizoma</i> (30%); <i>Cardamine leucantha</i> (Tausch) Schilz (15%); <i>Oxalis acetosella</i> (10 %); <i>Galium dahuricum</i> Turcz. ex Ledeb. (10%)
7	6Д2Бч1Лпа1Г	<i>Phryma asiatica</i> (40%); <i>Thalictrum filamentosum</i> (15%); <i>Equisetum hyemale</i> L. (30%); <i>Carex campylorhina</i> (25%); <i>Oxalis acetosella</i> (10 %)
8	4Д4Км1Пц1Г	<i>Equisetum hyemale</i> (30%); <i>Phryma asiatica</i> (15%); <i>Oxalis acetosella</i> (15 %); <i>Hylomecon vernalis</i> (10%); <i>Galium dahuricum</i> (5%); <i>Thalictrum filamentosum</i> (10%)
10	3Г3Лп2К1Пц1Км	<i>Phryma asiatica</i> (35%); <i>Carex campylorhina</i> (20%); <i>Thalictrum filamentosum</i> (20%); <i>Oxalis acetosella</i> (15 %); <i>Dryopteris crassirhizoma</i> (15%)
11	6К2Лпа1Дм1Г	<i>Dryopteris crassirhizoma</i> (50%); <i>Phryma asiatica</i> (10%); <i>Thalictrum filamentosum</i> (10%);
14	6Пц2К1Д1Бч	<i>Thalictrum filamentosum</i> (40%); <i>Carex campylorhina</i> (40%); <i>Carex siderosticta</i> (10%); <i>Oxalis acetosella</i> (30 %)
16	3Б62Д2Бч2Лпа1Г	<i>Carex siderosticta</i> (30%); <i>Carex campylorhina</i> (15%); <i>Plagiorhegma dubia</i> Maxim. (10%)
17	4Д3Пц1Б61Бч1Ид	<i>Thalictrum filamentosum</i> (15%); <i>Carex campylorhina</i> (15%); <i>Polygonatum involucreatum</i> (Franch. et Savat.) Maxim. (15%); <i>Plagiorhegma dubia</i> (10%)
18	2Д2Бч2Лпа2Ид1Пц1Иг	<i>Plagiorhegma dubia</i> (8%); <i>Carex campylorhina</i> (5%); <i>Galium dahuricum</i> (5%); <i>Convallaria keiskei</i> Miq. (5%); <i>Thalictrum filamentosum</i> (5%)
19	4Д1Пц1Бч1Ид1Ил1Км1Ос	<i>Thalictrum filamentosum</i> (7%); <i>Carex campylorhina</i> (5%); <i>Plagiorhegma dubia</i> (5%); <i>Oxalis acetosella</i> (5%)
21	8Д1Пц1Клз	<i>Carex lanceolata</i> Boott (40%); <i>Artemisia stolonifera</i> (Maxim.) Kom. (10%); <i>Thalictrum filamentosum</i> (7%); <i>Vicia unijuga</i> A. Br. (7%); <i>Carex siderosticta</i> (5%); <i>Carex campylorhina</i> (5%)
22	6Д2Пц1Лпт1Клз	<i>Carex lanceolata</i> (15%); <i>Polygonatum involucreatum</i> (10%); <i>Artemisia stolonifera</i> (5%)
23	7Д2Пц1Бч	<i>Carex siderosticta</i> (15%); <i>Aruncus asiaticus</i> (7%); <i>Moehringia lateriflora</i> (L.) Fenzl (8%); <i>Thalictrum filamentosum</i> (5%)
24	6Д2Пц2Лпм	<i>Carex lanceolata</i> (40%); <i>Sanicula chinensis</i> Bunge (10%); <i>Aruncus asiaticus</i> (7%); <i>Carex siderosticta</i> (7%)
25	4Ос3Пц3Лп	<i>Carex lanceolata</i> (10%); <i>Prenanthes tatarinowii</i> Maxim. (10%); <i>Plagiorhegma dubia</i> (5%); <i>Oxalis acetosella</i> (5 %)
31	7Д2Б61Г	<i>Thalictrum filamentosum</i> (15%); <i>Carex campylorhina</i> (10%); <i>Aruncus asiaticus</i> (4%); <i>Carex siderosticta</i> (4%)
32	6Д2Дм1Пц1Клз	<i>Thalictrum filamentosum</i> (20%); <i>Carex siderosticta</i> (5%); <i>Filipendula palmata</i> Maxim. (4%); <i>Oxalis acetosella</i> (3%); <i>Artemisia stolonifera</i> (3%); <i>Polygonatum involucreatum</i> (3%)
34	7Пц2Лпа1Ян	<i>Sanicula chinensis</i> (3%); <i>Carex campylorhina</i> (5%); <i>Viola collina</i> Bess. (5%); <i>Oxalis acetosella</i> (5 %); <i>Plagiorhegma dubia</i> (3%)

са *P. renifolia* образует обширные куртины до 2,5 м в диаметре. Этому способствуют специфические условия произрастания: сильное затенение, кислая почва, тонкая лесная подстилка (1–2 см), слабые потоки воздуха, не позволяющие переносить семена. В результате самоподдерживание ценопопуляции *P. renifolia*, также как и у многих других видов (*Carex siderosticta*, *Carex campylorhina*, *Artemisia stolonifera*, *Convallaria keiskei*, *Oxalis acetosella*, *Majanthemum bifolium*, *Moehringia lateriflora*, *Polygonatum involucreatum* и др.) осуществляется вегетативным путем, за счет образования мно-

гочисленных подземных побегов, быстро захватывающих значительные площади. Благодаря этому у многих длиннокорневищных видов, в том числе и у *P. renifolia*, обеспечивается высокая устойчивость к антропогенным нагрузкам (вытаптыванию).

В связи с тем, что у *P. renifolia* затруднительно провести подсчет надземных побегов (длинные полегающие побеги и извилистые черешки 6–8 (12) см, которые ежегодно обильно засыпаются листвой), нами проводился подсчет листьев. На одном кв. м в световых пятнах максимально было подсчитано 839 ассимилирующих листа, при этом

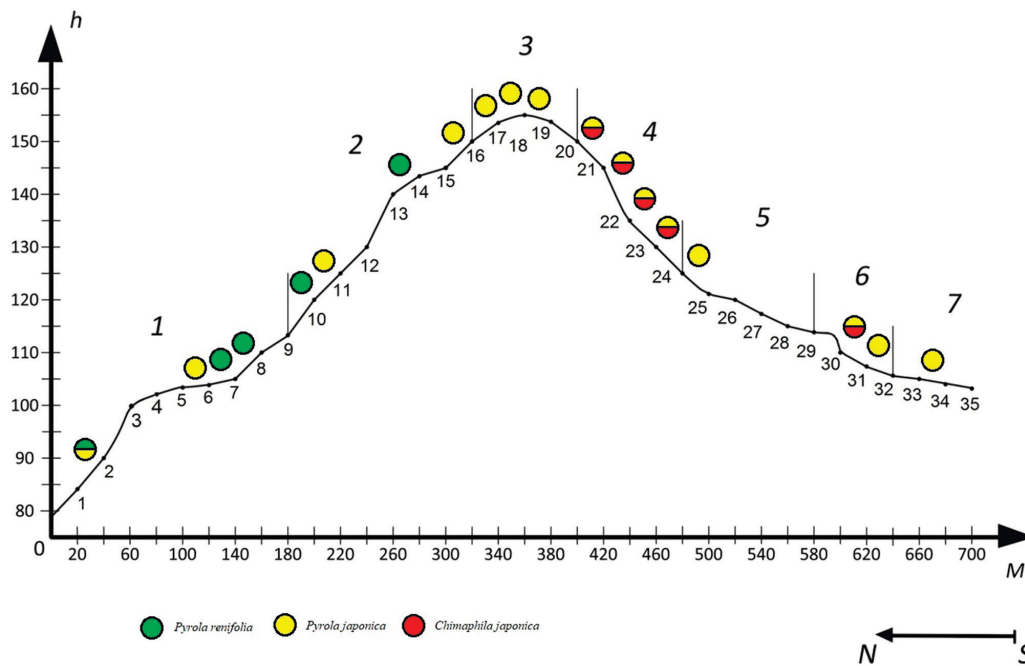


Рис. 1. Распространение *Chimaphila japonica*, *Pyrola renifolia* и *P. japonica* на экологическом профиле БСИ ДВО РАН. Типы леса: 1 – широколиственно-дубовый разнокустарниково-чубушниковый разнотравный – ПП 1–9; 2 – чернопихтово-кедровый грабовый с лианами разнокустарниковый разнотравно-папаратниковый – ПП 10–16; 3 – дубняк разнокустарниково-чубушниковый разнотравный – ПП 17–20; 4 – дубняк кленовый с пихтой разнокустарниковый – ПП 21–24; 5 – чернопихтарник с липой разнокустарниковый разнотравный – ПП 25–29; 6 – дубняк грабово-кленовый – ПП 30–32; 7 – чернопихтарник с липой и ясенем – ПП 33–35. По оси X – протяжённость участка (м), по оси Y – высота склона (м).

474 – листья, раскрывшиеся за последний вегетативный период (56 %).

Особь *P. japonica* произрастают на водоразделе в дубняке разнокустарниково-чубушниковом разнотравном. Из-за густого подлеска в этом типе леса отмечены минимальные значения видового разнообразия (Брижатая и др., 2014). В травяном ярусе доминируют *Carex campylorhina*, *Plagiorhegma dubia* и *Thalictrum filamentosum*. Покрытие травяного яруса уменьшается с севера на юг (от ПП16 к ПП20) от 70 % до 40 %. Это связано с тем, что на северном более пологом склоне, над короткорневищными преобладают тонко-длиннокорневищные растения (Брижатая и др., 2014), а, следовательно, уменьшается проективное покрытие травянистых видов на южном более крутом склоне. Предполагаем, что *P. japonica* растет и развивается благодаря смешанному углеродному питанию (посредством микогетеротрофии и фотосинтеза). Также *P. japonica* встречается на северном и южном склонах во всех описанных типах леса. Максимальное проективное покрытие этого вида (3 %) наблюдается на южном склоне в дубняке кленовом с пихтой цельнолистной. Везде *P. japonica* произрастает разрежено отдельными особями. Площадь одной куртины 15–35 см. Количество надземных побегов 3–6 (10) шт.

Таким образом, у исследованных видов наблюдается более узкая экологическая валентность и амплитуда по сравнению с широко распространенными видами. Считаем, это связано с тем, что при ухудшении условий на крутых склонах с малой защитой снежным покровом у *P. renifolia* наблюдается отмирание ассимилирующих пластинок, что приводит к переходу от вечно- к летнезелености (Тонкова, 2013), а, следовательно, сокращению жизненного цикла и уменьшению времени жизни растения. У особей *Ch. japonica* и *P. japonica* происходит уменьшение количества надземных и подземных побегов, их длины, площади, занимаемой одной особью. Это приводит к сокращению длительности жизни особи и ее неустойчивости к антропогенным нагрузкам.

Заключение

Несмотря на то, что все три рассматриваемых вида произрастают в одной формации, каждый из них предпочитает свою нишу, свой набор оптимальных условий и факторов. Для *Ch. japonica* и *P. japonica* наиболее благоприятными условиями являются: достаточное освещение, малая увлажненность почвы, обильный лиственный опад, нейтральная почва и отсутствие антропогенного прес-

са. Для *P. renifolia* – умеренное и сильное затенение, умеренное и слабое увлажнение, тонкая лесная подстилка, кислая почва. Самоподдержание ценопопуляции *P. renifolia* осуществляется вегетативным путем, *P. japonica* и *Ch. japonica* за счет семенного возобновления.

Литература

- Багдасарова Т.В. Ортилия (Рамишия) однобокая // Биологическая флора Московской области. – М.: МГУ, 1990. – С. 172–180.
- Багдасарова Т.В. Зимолоубказонтичная // Биологическая флора Московской области. – М.: МГУ, 1993. – Вып. 9. – Ч. 2. – С. 71–77.
- Бобров Ю.А. Биоморфология некоторых видов семейства *Pyrolaceae*: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М., 2004. – 18 с.
- Бобров Ю.А. Грушанковые России. – Киров: ВятГГУ, 2009. – 130 с.
- Брижатая А.А., Калинкина В.А., Тонкова Н.А., Храпко О.В. Эколого-биоморфологический анализ растительного покрова геоботанического профиля БСИ ДВО РАН // Проблемы региональной экологии, 2014. – № 5. – С. 78–84.
- Брижатая А.А., Москалюк Т.А. Морфоструктура вторичных широколиственных лесов южного Приморья как отражение восстановительной сукцессии // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – Симферополь, 2012. – № 7 (26). – С. 223–228.
- Брижатая А.А., Тонкова Н.А. Современное состояние геоботанического профиля Ботанического сада-института ДВО РАН // Материалы V научной конференции «Растения в муссонном климате». – Владивосток: Дальнаука, 2009. – С. 84–88.
- Каверзнева Ю.Г. Приспособительные особенности вересковых растений хвойных лесов Московской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М., 1955. – 16 с.
- Катомина А.П. Морфогенез и ритм развития побегов грушанковых (*Pyrolaceae* Dumort.) на Кольском полуострове: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – СПб., 1996. – 18 с.
- Катомина А.П. Дифференциация тканей в оси почки у растений семейства *Pyrolaceae* (к вопросу о переходных жизненных формах) // Ботан. журн. 1999. – Т. 84, № 5. – С. 51–58.
- Колищук В.Г. О морфологической эволюции от деревьев к травам в ряду стелющихся форм растений // Ботан. журн. 1968. – Т. 53. – № 8. – С. 1029–1042.
- Крылов П.Н. Тайга с естественно-исторической точки зрения. – Томск, 1898. – С. 1–15.
- Петропавловский Б.С. Оценка антропогенной нарушенности лесной растительности Приморского края // Классификация и динамика лесов Дальнего Востока: Мат. междунар. конф. Владивосток: Дальнаука, 2001. – С. 167–169.
- Селедец В.П. Антропогенная динамика растительного покрова Дальнего Востока. Владивосток: ТИГ ДВО РАН, 2000. – 148 с.
- Сосудистые растения советского Дальнего Востока. – Л., СПб: Наука, 1985–1996. – 1–8 т.
- Сукачев В.Н., Зонн С.В. Методические указания к изучению типов леса. – М.: Изд-во АН СССР, 1961. – 144 с.
- Толмачев А.И. О некоторых архаичных чертах растений тайги, их экологической и исторической обусловленности // Памяти Порфирия Никитича Крылова. – Томск: ЕГУ, 1951. – Вып. 116. – С. 25–35.
- Тонкова Н.А. Биоморфологическая характеристика представителей подсемейства *Pyroloideae* Jeps. (Ericaceae) в Приморском крае // Комаровские чтения. Владивосток, 2013. – Вып. LXI. – С. 81–118.
- Хохряков А.Т., Мазуренко М.Т. Подсем. *Pyroloideae* Jeps. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. – СПб.: Наука, 1991. – Т. 5. – С. 157–160.
- Matsuda Y., Shimizu S., Mori M., Ito S.I., Selosse M.A. Seasonal and environmental changes of mycorrhizal associations and heterotrophy levels in mixotrophic *Pyrola japonica* (Ericaceae) growing under different light environments // American Journal of Botany, 2012. – P. 1177–1188.
- Shutoh K., Kaneko S., Suetsugu K., Naito Y.I., Kurosawa T. Variation in vegetative morphology tracks the complex genetic diversification of the mycoheterotrophic species *Pyrola japonica* sensu lato // American journal of botany, 2016. – P. 1618–1628.

ECOLOGICAL-CENOTIC FEATURES OF GROWING PYROLOIDEAE IN BLACK ABIES AND BROAD-LEAVED FOREST IN SOUTHERN PART OF PRIMORSKII KRAI

N.A. Revchuk (Tonkova), A.A. Brizhataya

Botanical Garden-Institute FEB RAS, Vladivostok, Russia

In the present study, we have examined the ecological and cenotic features of the growth of three relic species of the subfamily *Pyroloideae* in the black abies and broad-leaved forest in southern part of Primorskii Krai. The most optimal conditions for ecotopes were established. A narrower ecological valence and amplitude are observed in comparison with widespread species.

Key words: *Pyroloideae*, *Pyrola*, *Chimaphila*, relict species, ecological and cenotic conditions, features of growth, black fir and broad-leaved forests, vegetation, Southern part of Primorskii Krai.

Il. 1. Tabl. 1. Bibl. 22.