

ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ ДЕРЕВЯНИСТЫХ ЛИАН

Денисов Н.И.

Ботанический сад-институт ДВО РАН, г. Владивосток

В формировании современной растительности северной Евразии большое значение имело постепенное охлаждение климата в плейстоцене, оказавшее сильное влияние на древние третичные флоры. Однако флора и растительность области дальневосточных смешанных лесов не только сохранила в своем составе основные компоненты третичной флоры смешанных и широколиственных листопадных лесов и их ценозы, но также содержит до настоящего времени представителей меловой и палеогеновой флор, образующих разнообразные группы растений. Одними из них являются деревянистые лианы, образование и дальнейшее формирование которых происходило одновременно с другими представителями дальневосточной флоры (Васильев, 1944, 1958).

Первые представители лиановых (*Cissites*, *Menispermites*) появились на Земле в конце миоцена и в палеогене (третичный период), а предки современных родов (*Actinidia*, *Ampelopsis*, *Cissus*, *Clematis*, *Menispermum*, *Parthenocissus*, *Schisandra*, *Smilax*, *Vitis*, *Wisteria*) – в конце миоцена - начале плиоцена (третичная Бореальная область) (Криштофович, 1957).

Анализ литературных источников отечественных авторов (Воробьев, 1968; Усенко, 1969; Ареалы деревьев ..., 1977, 1980, 1986; Ворошилов, 1982; Недолужко, 1995; Сосудистые растения ..., 1985-1996) свидетельствует, что на территории российского Дальнего Востока (РДВ) произрастают деревянистые лианы до 29 видов. Это значительно больше, чем в других регионах СНГ (ранее - СССР): Западная Сибирь – 1 вид, Восточная Сибирь – 3, Крым – 5, Европейская часть – 9, Средняя Азия – 9, Кавказ – 20, Дальний Восток – 29 (Костырко, 1989). Однако ряд дальневосточных исследователей (Воробьев, 1968; Усенко, 1969), характеризующих в своих работах древесные растения, утверждают, что на РДВ произрастают 27 видов деревянистых лиан; другие (Ворошилов, 1982; Сосудистые растения ..., 1985-1996) не всегда указывают принадлежность лиан к деревянистым или травянистым растениям. Аналогичные сведения отмечаются в работах иностранных авторов. Так, японский ботаник J. Ohwi (1965) причисляет к деревянистым лианам виды с незначительно одревесневающими побегами – *Clematis fusca*, *Menispermum dauricum*, *Toxicodendron orientale*, но не приводит сведений о травянистости или деревянистости (вызревании) побегов у *Aristolochia contorta*, *Gynostemma pentaphyllum*, *Dioscorea nipponica*. Вероятно, исследованиям степени одревеснения побегов указанных видов не было уделено должного внимания. Нами проведено изучение таксономического состава деревянистых лиан РДВ, позволившее внести некоторые коррективы в список видов этого региона.

Среди покрытосеменных растений одной из самых древних групп жизненных форм лиан является древесная, максимальное развитие которой происходило в палеогене–первой половине третичного периода. Эволюция травянистых растений, являющихся преимущественно обитателями открытых пространств, проходила иными путями. Для них лиановидная форма менее характерна, т.к. лианы здесь встречаются весьма редко и никогда не достигают значительной мощности (Костырко, 1989).

В процессе длительного исторического развития растения приобрели различные морфологические и биологические приспособительные особенности, соответствующие конкретным условиям окружающей их среды (Суворов, Воронова, 1979). С изменением условий существования одна жизненная форма сменяется другой. В классификации жизненных форм А. Гумбольда (1806), дополненной А. Гризебахом, лианы характеризуются как «лазающие, цепляющиеся и вьющиеся растения с тонкими, длинными стеблями, многолетние и однолетние ...». По П.М. Жуковскому (1964, 1982), в физиономической системе жизненных форм растений лианы представлены как деревянистые или кустарниковые.

В нашей работе на основании структурно-морфологического анализа надземных органов взрослых растений виды исследуемых лиан отнесены к различным типам жизненных форм. При этом, согласно И.Г. Серебрякову (1964), мы ограничились изучением многолетних лиан. Исследования эколого-географической изменчивости жизненных форм видов в различных частях естественного ареала дополнялись наблюдениями в условиях культуры. В ряде случаев использовались материалы литературных источников (Воробьев, 1968; Усенко, 1969; Ворошилов, 1982). Классификация типов и подтипов жизненных форм деревянистых лиан проводилась по характеру развития многолетней надземной части растения, степени отмирания годичного побега.

Латинские названия видов приведены по сводке «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» (1985-1996).

Известно, что решающим фактором в развитии лиан является солнечное освещение. В зависимости от степени освещенности в условиях конкуренции с лесной древесной растительностью, лианы приобретают определенную жизненную форму. Так, используя в качестве опоры деревья или кустарники, они достигают своего максимального развития, приобретая вид типичной лианы, а при отсутствии опоры имеют кустовидную форму или стелются по земле, камням, траве и др. По этой же причине (обеспеченность солнечным освещением) степень вызревания (а, следовательно, показатель зимостойкости) побегов лиан различных видов, в том числе считающихся очень морозо- и зимостойкими, в значительной степени варьирует. Например, лианы высоко зимостойкого *Vitis amurensis*, произрастающего при благоприятных экологических условиях (солнечное освещение), имеют максимально вызревшие побеги и очень высокую зимостойкость. У лиан же под пологом леса (в условиях затенения) побеги вызревают на 1-3 междоузлия (их нижняя часть), и при наступлении отрицательных температур воздуха в осенне-зимний период их невызревшая часть погибает. В этих условиях лиана значительного развития не имеет и приобретает форму небольшого кустарника или кустарничка. Аналогичное явление наблюдается у *Actinidia kolomikta* и *Schisandra chinensis*, обладающих высокой зимостойкостью и имеющих обширные ареалы на РДВ.

В широтном направлении с юга на север отмечается тенденция к переходу деревянистых лиан от высокорослой к низкорослой форме. Вероятно, это определяется возрастающим влиянием отрицательных факторов зимнего периода. Так, на северной границе ареалов (Хабаровский кр., Амурская обл.) *Vitis amurensis* и *Actinidia kolomikta*, произрастающие среди древесной растительности, значительной высоты не достигают, а ежегодно возобновляются от штамба или нижней части лианы, по-видимому, находящихся в зимнее время под защитой снежного покрова. Подобное явление отмечается и в вертикальной зональности при подъеме от подножия гор (например, в Сихотэ-Алине) вверх по склону.

Следует отметить, что основным критерием для установления деревянистости или травянистости растений являются степень вызревания побегов и продолжительность сохранности в живом состоянии их надземной и подземной частей. Согласно И.А. Дудке и др. (1984), деревянистым является стебель с одревеснением тканей. Он сохраняется у растений в течение долгого промежутка времени. Такой стебель характерен для деревьев и кустарников. Травянистый стебель – стебель, который не имеет одревеснения или со слабым одревеснением тканей. Отмирает травянистый стебель после одного вегетационного периода. Эти формулировки дают основание полагать, что существуют промежуточные группы (переходный тип) растений с различной, в том числе и незначительной, степенью одревеснения побегов.

По нашему мнению, специализацию жизненных форм лиан РДВ можно представить в следующем виде: типичные деревянистые лианы → лианы промежуточного типа (подтип I и подтип II) → лианы с травянистым стеблем. В этом случае к группе типичных деревянистых лиан относятся растения со значительной степенью вызревания побегов (до 2/3 и более длины побега, надземная часть сохраняется в течение многих лет). В группе лиан промежуточного типа (полудеревянистые лианы) выделяются: подтип I – надземная часть лиан сохраняется лишь в отдельные благоприятные годы; подтип II – побеги, вызревшие на 1-3 междоузлия (в нижней части), в течение зимы вымерзают; возобновление надземной части происходит из спящих почек, расположенных на штамбе или подземной части растения.

Вышеперечисленные сведения дают основание дополнить список деревянистых лиан РДВ новыми видами, в том числе характеризующимися незначительной степенью вызревания побегов:

I. Типичные деревянистые лианы (тип *Vitis amurensis*) - *Actinidia arguta*, *A. giraldii*, *A. kolomikta*, *A. polygama*, *Ampelopsis brevipedunculata*, *A. heterophylla*, *A. japonica*, *Aristolochia manshuriensis*, *Atragene macropetala*, *A. ochotensis*, *A. sibirica*, *Celastrus flagellaris*, *C. orbiculata*, *C. strigillosa*, *Clematis brevicaudata*, *Hydrangea petiolaris*, *Parthenocissus tricuspidata*, *Rosa maximowicziana*, *Schisandra chinensis*, *Vitis amurensis*, *V. coignetiae*.

II. Полудеревянистые лианы (промежуточный тип): подтип 1 (тип *Pueraria lobata*) - *Atragene koreana*, *Clematis aethusifolia*, *C. serratifolia*, *Menispermum dauricum*, *Pueraria lobata*, *Schizophragma hydrangeoides*, *Toxicodendron orientale*; подтип 2 (тип *Clematis fusca*) - *Aristolochia contorta*, *Clematis fusca*, *Dioscorea nipponica*, *Gynostemma pentaphyllum*.

Лианы *Clematis hexapetala* и *Clematis manshurica* (см. табл.), согласно литературным источникам (Воробьев и др., 1966; Ворошилов, 1982; Сосудистые растения ..., 1985-1996; и др.),

являются травянистыми растениями. Однако вопрос об их возможной деревянистости (промежуточная форма) следует оставить открытым, т.к. признаки частичного вызревания побегов были отмечены нами у *Clematis manshurica* (единичный экземпляр) в естественном местообитании (сопка Сенькина Шапка, Октябрьский р-н, Приморский кр.). Следует отметить, что *Clematis manshurica* и *C. hexapetala* дендрологи ряда ботанических садов СНГ (Ботанического сада Уральского отделения РАН: Delectus seminum, 2007; Ботанического сада Самарского гос. ун-та: Index seminum, 2007-2008; Главного ботанического сада РАН: Delectus seminum, 2008 а; Ботанического сада гос. ун-та (Нижний Новгород): Delectus seminum, 2008 б; Донецкого ботанического сада НАН Украины: Index seminum, 2008) считают древесными растениями.

Таблица

Специализация жизненных форм деревянистых лиан
российского Дальнего Востока

Деревянистые лианы			Травянистые лианы
Типичные деревянистые (тип <i>Vitis amurensis</i>)	Полудеревянистые (промежуточный тип)		
	Подтип I (тип <i>Pueraria hirsuta</i>)	Подтип II (тип <i>Clematis fusca</i>)	
<i>Actinidia arguta</i>	<i>Atragene koreana</i>	<i>Aristolochia contorta</i>	<i>Clematis hexapetala</i>
<i>A. giraldii</i>	<i>Clematis aethusifolia</i>	<i>Clematis fusca</i>	<i>C. manshurica</i>
<i>A. kolomikta</i>	<i>C. serratifolia</i>	<i>Dioscorea nipponica</i>	
<i>A. polygama</i>	<i>Menispermum dauricum</i>	<i>Gynostemma pentaphyllum</i>	
<i>Ampelopsis brevipedunculata</i>	<i>Pueraria hirsuta</i>		
<i>A. heterophylla</i>	<i>Schizophragma hydrangeoides</i>		
<i>A. japonica</i>	<i>Toxicodendron orientale</i>		
<i>Aristolochia manshuriensis</i>			
<i>Atragene macropetala</i>			
<i>A. ochotensis</i>			
<i>A. sibirica</i>			
<i>Celastrus flagellaris</i>			
<i>C. orbiculata</i>			
<i>C. strigillosa</i>			
<i>Clematis brevicaudata</i>			
<i>Hydrangea petiolaris</i>			
<i>Parthenocissus tricuspidata</i>			
<i>Rosa maximowicziana</i>			
<i>Schisandra chinensis</i>			
<i>Vitis amurensis</i>			
<i>V. coignetiae</i>			
21 вид	7 видов	4 вида	-
65,6%	21,9%	12,5%	-

Ряд исследователей (Жуковский, 1964, 1982; Суворов, Воронова, 1979) в соответствии с системой А. Раункиера причисляют деревянные лианы к кустарникам, в связи с чем, специализацию структуры жизненных форм лиановых растений РДВ можно представить рядом направлений.

Так, в соответствии с критериями примитивности и подвинутости А.Л. Тахтаджяна (1966), специализация структуры растений происходила по пути: деревья → кустарники → многолетние травы → однолетние травы. Однако Д.П. Костырко (1989) считает, что лианы являются вторичной жизненной формой растений, сложившейся в процессе приспособления к обитанию в тенистых

лесах и наиболее распространенной во влажных тропиках и субтропиках, где до настоящего времени они являются важным элементом флоры. Лианы могли возникать на всех этапах эволюции жизненных форм как боковые отклонения, не являясь этапом развития от деревьев к травам.

По нашему мнению, тип специализации структуры жизненных форм деревянистых лиан РДВ (типичные деревянистые лианы → лианы промежуточного типа, подтипы I и II, → лианы с травянистым стеблем) характерен для деревянистых лиан (особенно, типичных деревянистых лиан родов *Actinidia*, *Vitis*, *Ampelopsis*, *Parthenocissus*, *Celastrus*), в процессе эволюционного развития сокращающих или имеющих относительно стабильные ареалы.

Другой тип специализации жизненных форм А.Л. Тахтаджяна (1966) (травы → вторичнодревесные растения) определяет возможное направление эволюции *Clematis fusca*, *Atragene ochotensis*, *Atragene sibirica*, *Menispermum dauricum*, лианы которых на территории всего своего обширного ареала имеют незначительную степень вызревания побегов. По-видимому, это (в эволюционном плане) прогрессирующие виды, занимающие в настоящее время значительные территории на РДВ, в Сибири и сопредельных государствах. Вполне вероятно, что они являются родоначальниками новых («молодых») видов типичных деревянистых лиан, которые в будущем на значительной территории придут на смену существующим видам.

Третий тип специализации жизненных форм А.Л. Тахтаджяна (1966) (растения с прямостоячими стеблями → растения со стелющимися, цепляющимися и вьющимися стеблями) характерен для видов деревянистых лиан, имеющих на побегах «приспособления» (метаморфозы) в виде шипов, колючек, воздушных корней, усов, черешков листа для подъема на опору (ствол и ветви дерева, кусты, скалы, камни). Это - *Celastrus flagellaris*, *Hydrangea petiolaris*, *Rosa maximowicziana*, *Parthenocissus tricuspidata*, виды родов *Vitis*, *Ampelopsis*, *Atragene*, *Clematis*, а также виды с вьющимися побегами.

ЛИТЕРАТУРА

- Ареалы деревьев и кустарников СССР. Л., 1977. Т. 1. 164 с.; Л., 1980. Т. 2. 144 с.; Л., 1986. Т. 3. 182 с.
- Васильев В.Н. О взаимоотношениях "маньчжурской" и "охотской" растительности и флоры // Ботан. журн. 1944. 29. № 5. С. 161-170.
- Васильев В.Н. Происхождение флоры и растительности Дальнего Востока и Восточной Сибири // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1958. Вып. 3. С. 361-457.
- Воробьев Д.П. Дикорастущие деревья и кустарники Дальнего Востока. Л., 1968. 278 с.
- Воробьев Д.П., Ворошилов В.Н., Горовой П.Г., Шретер А.И. Определитель растений Приморья и Приамурья. М.;Л.: Наука, 1966. 491 с.
- Ворошилов В.Н. Определитель растений советского Дальнего Востока. М., 1982. 672 с.
- Дудка И.А., Вассер С.П., Голубинский И.Н. и др. Словарь ботанических терминов. Киев, 1984. 308 с.
- Жуковский П.М. Ботаника. М., 1964. 667 с.
- Жуковский П.М. Ботаника. М., 1982. 623 с.
- Костырко Д.Р. Лианы в Донбассе. Киев, 1989. 132 с.
- Криштофович А.Н. Палеоботаника. Л.: Гостоптехиздат, 1957. 550 с.
- Недолужко В.А. Конспект дендрофлоры российского Дальнего Востока. Владивосток, 1995. 208 с.
- Серебряков И.Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. Л., 1964. Т. 3. С. 146-205.
- Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1985-1996. Т. 1-8.
- Суворов В.В., Воронова И.Н. Ботаника с основами геоботаники. Л., 1979. 560 с.
- Тахтаджян А.Л. Система и филогения цветковых растений. М.; Л., 1966. 611 с.
- Усенко Н.В. Деревья, кустарники и лианы Дальнего Востока. Хабаровск, 1969. 415 с.
- Delectus seminum. Ботанический сад Уральского отделения РАН. Екатеринбург, 2007. С. 31.
- Delectus seminum. Главный ботанический сад. М., 2008 а. С. 8.
- Delectus seminum. Ботанический сад гос. ун-та. Нижний Новгород, 2008 б. С. 13.
- Index seminum. Ботанический сад Самарского гос. ун-та. Самара, 2007-2008. С. 8.

Index seminum. Донецький ботанічний сад НАН України. Донецьк, 2008. С. 12.
Ohwi J. Flora of Japan. Washington, D.C.: Smithsonian Inst., 1965. 1067 p.