

**АНАЛИЗ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ СЕМ. ERICACEAE
ФЛОРЫ РОССИЙСКОГО ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА**

Т.А. Безделева, А.Б. Безделев

Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток

В связи с завершением работы над сводкой "Сосудистые растения советского Дальнего Востока" стало возможным проведение разного рода обобщений и анализов флоры российского Дальнего Востока (РДВ), касающихся географического распределения, флористических связей, а также биоморфологических особенностей сосудистых растений изучаемого региона. Данная работа является составной частью биоморфологического анализа флоры РДВ, обобщающей данные по жизненным формам вересковых Дальнего Востока и особенностям их географического распределения в пределах изучаемой территории.

Для сводки "Сосудистые растения советского Дальнего Востока" сем. Ericaceae обработано А.П. Хохряковым и М.Т. Мазуренко (1991). По их данным, в нашем регионе оно представлено 25 родами и 66 видами. В сем. Ericaceae, согласно принятой системе А.Л. Тахтаджяна (Takhtajan, 1980), авторами обработки включены сем. Rubiaceae и сем. Monotropaceae в качестве подсемейств. Именно к этим подсемействам относятся все виды с травянистыми жизненными формами. Семейство же Ericaceae в узком смысле представлено только деревянистыми жизненными формами. Интересно отметить, что более половины родов (13) представлены на территории РДВ только 1 видом, а 6 родов — 2 видами. Наиболее богат видами род *Rhododendron*, насчитывающий 13 видов, несколько меньшим числом видов представлены роды *Vaccinium* — 8, *Pyrola* — 7 и *Ledum* — 6.

Сем. Ericaceae для анализа жизненных форм было выбрано в связи с высокой степенью изученности биоморфологических особенностей большинства видов, входящих в исследуемое семейство (Мазуренко 1980, 1982; Мазуренко, Хохряков 1981; и др.). Кроме того, виды данного семейства широко распространены по всем флористическим районам (ФР) РДВ. Причем в каждом районе встречается от 16 до 43 видов, что позволяет провести не только

биоморфологический анализ семейства, но и сравнить встречаемость различных биоморф этого семейства на территориях различных ФР. Наиболее богатый видовой состав характерен для Уссурийского (43 вида), Амгуньского (39), Северо-Сахалинского (36), Южно-Сахалинского (35) и Южно-Курильского (34 вида) флористических районов. Меньшим числом видов семейство представлено в Нюкжинском, Анюйском (по 17 видов) и в Даурском (16 видов) флористических районах.

Значительная протяженность ареалов многих видов семейства представляет огромный интерес, позволяя исследовать их жизненные формы в различных эколого-фитоценологических условиях и выявить многообразие биоморф данных видов. В частности М.Т. Мазуренко (1980) указывает, что советский Дальний Восток — единственная территория в пределах СССР, где ареалы рододендронов протянулись сплошной полосой с юга на север на тысячи километров. Впервые с подобными наблюдениями, посвященными эрикофлоре Дальнего Востока, мы сталкиваемся в работе В.Л. Комарова (1950), посвященной флоре Маньчжурии, где автор приводит сведения по 2 видам рододендронов, указывая для них по несколько жизненных форм, хотя и не употребляет термин "жизненная форма". Так, *Rhododendron dauricum* L. по его описанию может быть высоким или низким кустарником или маленьким деревцем, а *R. parvifolium* Adams сильно ветвистым кустарником, маленьким и приземистым в альпийской зоне и достигающим вышины 1 м в лесной.

Многолетние исследования биоморфологических особенностей представителей сем. Ericaceae, проведенные М.Т. Мазуренко (1980, 1982 и др.), позволили ей выделить для большинства входящих в его состав видов более чем 1 экобиоморфу, а в некоторых случаях до 5 (*Rhododendron parvifolium* Adams; *R. aureum* Georgi.; *R. mucronulatum* Turcz.) и даже до 6 (*Rhododendron sichotense* Pojark.) экобиоморф. Но в данной работе для описания конкретных жизненных форм было решено использовать более крупные биоморфологические категории, нежели выделенные М.Т. Мазуренко. Это сделано в связи с тем, что при описании экобиоморф она очень детально анализировала их экологическую приуроченность. Так, для *Loiseleuria procumbens* (L.) Desv. М.Т. Мазуренко указывает 3 экобиоморфы: 1 — полуподвижный стланичек на влажных местообитаниях у снежных завалов; 2 — вегетативно-подвижный стланичек на влажных луговинах в высокогорьях и 3 — полуподвижный стланичек в сухих горных тундрах. Проведенные исследования позволили М.Т. Мазуренко (1980) высказать предположение (с которым склонны согласиться

и мы) об эволюции жизненных форм в пределах данного семейства от деревьев (которыми некоторые таксоны представлены в тропиках и субтропиках), через кустарники к кустарничкам, которые являются наиболее типичной жизненной формой сем. *Ericaceae* на территории РДВ (рис. 1).



Рис. 1. Спектр жизненных форм сем. *Ericaceae* во флоре РДВ. Площадь сектора пропорциональна встречаемости жизненной формы во флоре

Выявление жизненных форм исследуемого семейства проводилось нами по гербариям и на живом материале с учетом литературных данных. При работе использована методика, разработанная И.Г. Серебряковым (1962, 1964). На основании различий в ритме сезонного развития, положении почек возобновления, расположении побегов в пространстве и в их структуре, а также с учетом размера растения для многих видов изучаемого семейства нами также отмечается по несколько (до 4) жизненных форм. Общее же число жизненных форм, которыми сем. *Ericaceae* представлено во флоре РДВ, по нашим данным составляет 31. Как было сказано выше, многие виды представлены несколькими биоморфами, в частности 16 видов представлены 2, 8 видов — 3, а *Rhododendron parvifolium* — 4 биоморфами.

Следует отметить, что по ритму сезонного развития очень многие виды исследуемого семейства являются вечнозелеными (29) либо зимнезелеными (9), что весьма важно учитывать при эволюционных биоморфологических построениях. В целом в пределах данного семейства можно отметить преобладание мелколиственности: выявлено 36 мелколистных, 28 среднелистных и 2 крупнолистных вида.

При изучении встречаемости жизненных форм в разных ФР (флористических районах) для большей наглядности получаемых результатов мы пользовались укрупненными биоморфологическими категориями: 1 – деревья до 10 м высотой, 2 – кустарники выше 2 м высотой, 3 – кустарники до 2 м высотой, 4 – кустарники до 1 м высотой, 5 – прямостоячие кустарнички, 6 – стелющиеся кустарнички, 7 – полукустарнички, 8 – стланцы, 9 – стланички и 10 – травянистые жизненные формы. Встречаемость видов с данными жизненными формами на территории РДВ отражена на рис. 2, а процентное соотношение жизненных форм показано на рис. 1. Данные рисунки иллюстрируют преобладание в пределах исследуемого семейства жизненной формы кустарничка (32,6%). На втором месте оказались кустарники (24,5%), и, хотя используемые нами категории жизненных форм являются сборными, они достаточно полно отражают картину распределения жизненных форм в пределах сем. *Egicaceae*. Следует отметить отсутствие в изучаемом семействе на территории РДВ такой крупной биоморфологической категории,

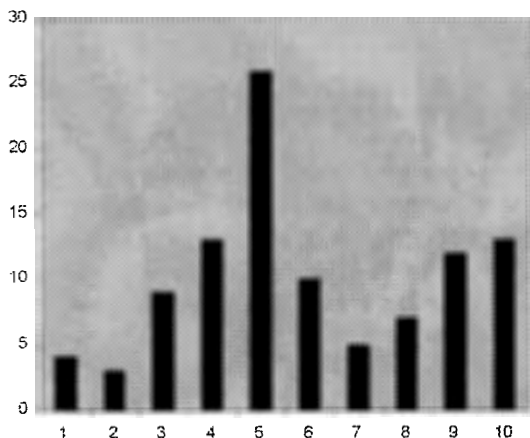


Рис. 2. Встречаемость разных жизненных форм сем. *Egicaceae* во флоре РДВ. Номера на диаграмме соответствуют номерам жизненных форм в тексте. По оси ординат – встречаемость жизненных форм во флоре

как полукустарнички, а также однолетних растений. Большой интерес представляет рассмотрение встречаемости жизненных форм по ФР РДВ. Для данного анализа мы пользовались величиной среднестатистической встречаемости видов с конкретной жизненной формой, сравнивая наблюдаемые числа видов в каждой клетке таблицы (см. таблицу) с этой среднестатистической встречаемостью.

Жизненные формы видов сем. *Ericaceae* флоры РДВ

ВИД	Жизненная форма																															
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	
<i>Andromeda polyfolia</i> L.											+																					
<i>Arctericia nana</i> (Maxim.) Makino											+																					
<i>Arctostaphylos uva-ursi</i> (L.) Spreng.																								+								
<i>Arctous alpina</i> (L.) Niedenzu																			+													
<i>A. erythrocarpa</i> Small														+					+													
<i>A. japonica</i> Nakai																			+													
<i>Botryostege bracteata</i> (Maxim.) Stapf								+																								
<i>Bryanthus gmelinii</i> D. Don																								+								
<i>Cassiope ericoides</i> (Pall.) D. Don												+																				
<i>C. lycopodioides</i> (Pall.) D. Don																								+								
<i>C. redowskii</i> (Cham. et Schlecht.) G. Don fil.											+											+										
<i>C. tetragona</i> (L.) D. Don											+					+								+								
<i>Chamaedaphne calyculata</i> (L.) Moench								+			+																					
<i>Chimaphila japonica</i> Miq.																							+									
<i>C. umbellata</i> (L.) W. Barton											+												+									
<i>Eubotryoides grayana</i> (Maxim.) Hara								+						+																		
<i>Gaultheria miqueliana</i> Takeda											+																					
<i>Harrimanella stelleriana</i> (Pall.) Cov.																									+							
<i>Ledum decumbens</i> (Ait.) Lodd. ex Steud.											+					+									+							
<i>L. hypoleucum</i> Kom.						+																										
<i>L. maximum</i> (Nakai) Khokhr. et Maz.					+																											
<i>L. palustre</i> L.					+			+																								

ВИД	Жизненная форма																															
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	
<i>L. palustriforme</i> Khokhr. et Maz.																									+							
<i>L. subulatum</i> (Nakai) Khokhr. et Maz.								+																								
<i>Loiseleuria procumbens</i> (L.) Desv.																									+							
<i>Menziesia pentandra</i> Maxim.		+					+																									
<i>Moneses uniflora</i> (L.) A. Gray																															+	
<i>Monotropa hypopitys</i> L.																																+
<i>M. uniflora</i> L.																																+
<i>Monotropastrum globosum</i> Andres ex Hara																																+
<i>Orthilia obtusata</i> (Turcz.) Hara																															+	
<i>Orthilia secunda</i> (L.) House																					+									+		
<i>Oxycoccus microcarpus</i> Turcz. ex Rupr.																	+															
<i>O. palustris</i> Pers.																	+															
<i>Phyllodoce aleutica</i> (Spreng.) Heller								+			+					+																
<i>P. caerulea</i> (L.) Bab.											+														+							
<i>Pyrola alpina</i> Andres																															+	
<i>P. chlorantha</i> Sw.																															+	
<i>P. japonica</i> Klenze ex Alef.																													+			
<i>P. minor</i> L.																															+	
<i>P. nephrophylla</i> (Andres) Andres																															+	
<i>P. renifolia</i> Maxim.																															+	
<i>P. rotundifolia</i> L.																															+	

ВИД	Жизненная форма																																
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31		
<i>Rhodococcum minor</i> (Lodd.) Avror.														+							+												
<i>R. vitis-idaea</i> (L.) Avror.														+																			
<i>Rhododendron adamsii</i> Rehd.								+													+												
<i>R. aureum</i> Georgi								+													+				+								
<i>R. brachycarpum</i> D. Don ex G. Don fil.	+		+																														
<i>R. camtschaticum</i> Pall.											+			+					+														
<i>R. dauricum</i> L.								+																									
<i>R. hypopitis</i> Pojark.					+																+												
<i>R. lapponicum</i> (L.) Wachenb.																			+														
<i>R. mucronulatum</i> Turcz.				+							+													+									
<i>R. schlippenbachii</i> Maxim.			+								+																						
<i>R. fauriei</i> Franch.			+																		+												
<i>R. parvifolium</i> Adams										+			+									+				+							
<i>R. redowskianum</i> Maxim.															+															+			
<i>R. tschonoskii</i> Maxim.								+																									
<i>Vaccinium axillare</i> Nakai				+																													
<i>V. hirtum</i> Thunb.								+																									
<i>V. myrtillus</i> L.														+																			
<i>V. ovalifolium</i> Smith											+																						
<i>V. praestans</i> Lamb.														+							+									+			
<i>V. uliginosum</i> L.											+																			+			
<i>V. vulcanorum</i> Kom.															+																		
<i>V. yatabei</i> Makino														+																			

Примечание к таблице
"Жизненные формы видов
сем. *Ericaceae* флоры РДВ

Перечень жизненных форм сем. *Ericaceae*: 1 – вечнозеленое дерево до 10 м высотой; 2 – летнезеленое дерево до 10 м высотой; 3 – вечнозеленый кустарник выше 2 м высотой; 4 – летнезеленый кустарник выше 2 м высотой; 5 – вечнозеленый кустарник до 2 м высотой; 6 – зимнезеленый кустарник до 2 м высотой; 7 – летнезеленый кустарник до 2 м высотой; 8 – вечнозеленый кустарник до 1 м высотой; 9 – зимнезеленый кустарник до 1 м высотой; 10 – летнезеленый кустарник до 1 м высотой; 11 – вечнозеленый прямостоячий кустарничек; 12 – вечнозеленый прямостоячий кустарничек с элементами подушковидного роста; 13 – зимнезеленый прямостоячий кустарничек; 14 – летнезеленый прямостоячий кустарничек; 15 – летнезеленый прямостоячий кустарничек с элементами подушковидного роста; 16 – вечнозеленый стелющийся кустарничек; 17 – зимнезеленый стелющийся кустарничек с элементами подушковидного роста; 18 – летнезеленый стелющийся кустарничек; 19 – вечнозеленый полукустарничек; 20 – летнезеленый полукустарничек; 21 – вечнозеленый стланец; 22 – зимнезеленый стланец; 23 – летнезеленый стланец; 24 – вечнозеленый стланичек; 25 – зимнезеленый стланичек; 26 – летнезеленый стланичек; 27 – средний зимнезеленый тонко-длиннокорневищный травянистый поликарпик с розеточным неветвящимся побегом; 28 – низкий зимнезеленый тонко-длиннокорневищный травянистый поликарпик с розеточным неветвящимся побегом; 29 – низкий летнезеленый тонко-длиннокорневищный травянистый поликарпик с удлиненным неветвящимся побегом; 30 – низкий летнезеленый тонко-длиннокорневищный травянистый поликарпик с розеточным неветвящимся побегом; 31 – низкий тонко-длиннокорневищный безхлорофильный травянистый поликарпик с удлиненным побегом.

Деревья до 10 м высотой (рис. 3). Средняя величина встречаемости (СВВ) составляет 0,25 вида. Превышение наблюдаемой величины над СВВ существует в трех ФР, расположенных в юго-восточной части РДВ (Уссур., Южно-Сах., Южно-Кур.). Следует отметить, что эта жизненная форма вообще встречается только на территориях данных ФР. Этот факт интересен еще и тем, что такие ФР относятся к Восточно-Азиатской флористической области (Тахтаджян, 1978), в отличие от более северных ФР РДВ, относящихся к Циркумполярной флористической области. Виды сем. *Ericaceae* с жизненной формой дерева на территории Циркумполярной флористической области в пределах РДВ не встречаются.

Кустарники выше 2 м высотой (рис. 4). СВВ = 0,45. Превышение этой величины зафиксировано только для тех флористиче-

ских районов, в которых, собственно, и встречаются виды с данной жизненной формой: Сев.-Сах., Нижне-Зей., Бур., Амг., Уссур., Южно-Сах., Южно-Кур. Основная часть этих ФР расположена южнее 57° с.ш. и западнее 150° в.д. Распространение данной жизненной формы принципиально сходно с распространением предыдущей — обе они отсутствуют в большинстве ФР РДВ, но будучи более устойчивой формой к воздействию неблагоприятных факторов кустарники выше 2 м высотой по сравнению с деревьями продвигаются в более северные и континентальные районы.

Кустарники до 2 м высотой (рис. 5). СВВ = 2,5. Величина встречаемости видов данной жизненной формы выше средней зафиксирована для тех же ФР, что и для кустарников выше 2 м высотой, плюс три ФР, расположенные на западной границе РДВ (Нюкж., Даур., Верхне-Зей.). В этом случае с уменьшением высоты растений (по сравнению с деревьями до 10 м высотой и кустарниками выше 2 м) наблюдается расширение района распространения жизненной формы в более суровые области. Отсутствуют кустарники до 2 м высотой лишь в северных островных ФР (Ком., Сев-Кур.).

Кустарники до 1 м высотой (рис. 6). СВВ = 6,1. Встречаемость видов данной жизненной формы выше среднестатистической наблюдается в Охот., Алд., Камч., Сев.-Сах., Верхне-Зей., Нижне-Зей., Амг. и Уссур. ФР. Половина из этих ФР имеет большую протяженность вдоль побережья Охотского моря севернее 50° с.ш. (Камч., Охот., Амг., Сев.-Сах.). Наблюдается дальнейшее смещение региона с большим числом видов данной жизненной формы (выше среднего) на север. Данный показатель снижается для ряда южных районов и повышается на севере.

Прямостоячие кустарнички (рис. 7). СВВ = 12,9. Встречаемость видов этой жизненной формы выше средней зафиксирована для следующих ФР: Чук., Анад.-Пенж., Кор., Кол., Охот., Камч., Сев.-Сах., Бур., Амг., Уссур. Впервые (в ряду перехода от деревьев к травам) наблюдается повышенное содержание жизненной формы в самом северном Чук. ФР.

Стелющиеся кустарнички (рис. 8). СВВ = 5,95. Выше среднего встречаемость видов с данной жизненной формой отмечена для большинства ФР РДВ (Чук., Ан., Анад.-Пенж., Кор., Кол., Охот., Камч., Ком., Сев.-Сах., Сев.-Кур., Амг., Уссур.). Данные ФР образуют полосу, вытянутую с юго-запада на северо-восток. Все северные ФР, включая и северные островные территории (Ком., Сев.-Кур.), попадают в зону повышенного количества видов рододендронов стелющихся кустарничков. Наряду со

стланичками это — единственная жизненная форма, для которой наблюдаемое число видов выше среднего зафиксировано для Командорских островов.

Полукустарнички (рис. 9). СВВ = 1,95. Повышенным количеством видов полукустарничков характеризуются Анад.-Пенж., Охот., Алд., Камч., Сев.-Сах., Сев.-Кур., Амг., Уссур., Южно-Сах. и Южно-Кур. ФР. Большинство вышеперечисленных ФР расположено вдоль побережья Охотского моря. Данная жизненная форма отсутствует в ФР, находящихся в западной части РДВ (Нюкж., Даур., Верхне-Зей.)

Стланцы (рис. 10). СВВ = 2,35. Количество видов данной жизненной формы выше среднего отмечено для Кол., Охот., Алд., Сев.-Сах., Верхне-Зей., Нижне-Зей., Бур., Амг. и Уссур. ФР. В остальных ФР содержание видов с этой жизненной формой ниже среднего.

Стланички (рис. 11). СВВ = 5,9. Повышенным количеством видов стланичков характеризуются Кол., Охот., Камч., Ком., Сев.-Сах., Сев.-Кур., Верхне-Зей., Амг. и Уссур. ФР. Район повышенной встречаемости видов вересковых стланичков охватывает все побережье Охотского моря, севернее 50° с.ш., за исключением Анад.-Пенж. ФР, в котором содержание видов с данной жизненной формой ниже среднего.

Травы (рис. 12). СВВ = 5,05. Количество видов выше среднего, имеет место в Охот., Алд., Сев.-Сах., Верхне-Зей., Нижне-Зей., Амг., Уссур., Южно-Сах. и в Южно-Кур. ФР, т.е. на территории северного, западного и южного побережий Охотского моря, плюс некоторые континентальные ФР.

Таким образом, в результате проведенного исследования в сем. *Egicaseae* флоры сосудистых растений РДВ нами была выявлена 31 жизненная форма. При анализе распространения жизненных форм по ФР РДВ использовались укрупненные категории жизненных форм. Из этих 10 укрупненных жизненных форм наиболее часто встречаются кустарнички (32,6%). По мнению многих исследователей, данная жизненная форма является наиболее приспособленной к самым суровым условиям обитания на обширных пространствах Северо-Востока (Тихомиров, 1963; Мазуренко, 1982 и др.). При анализе встречаемости видов различных жизненных форм по ФР РДВ выявлено закономерное смещение максимумов чисел видов с юга на север в ряду жизненных форм от деревьев до 10 м выс. до стелющихся кустарничков. Например, деревья до 10 м выс. и кустарники выше 2 м выс. встречаются только в южных ФР, а низкие кустарники и кустарнички более обыч-

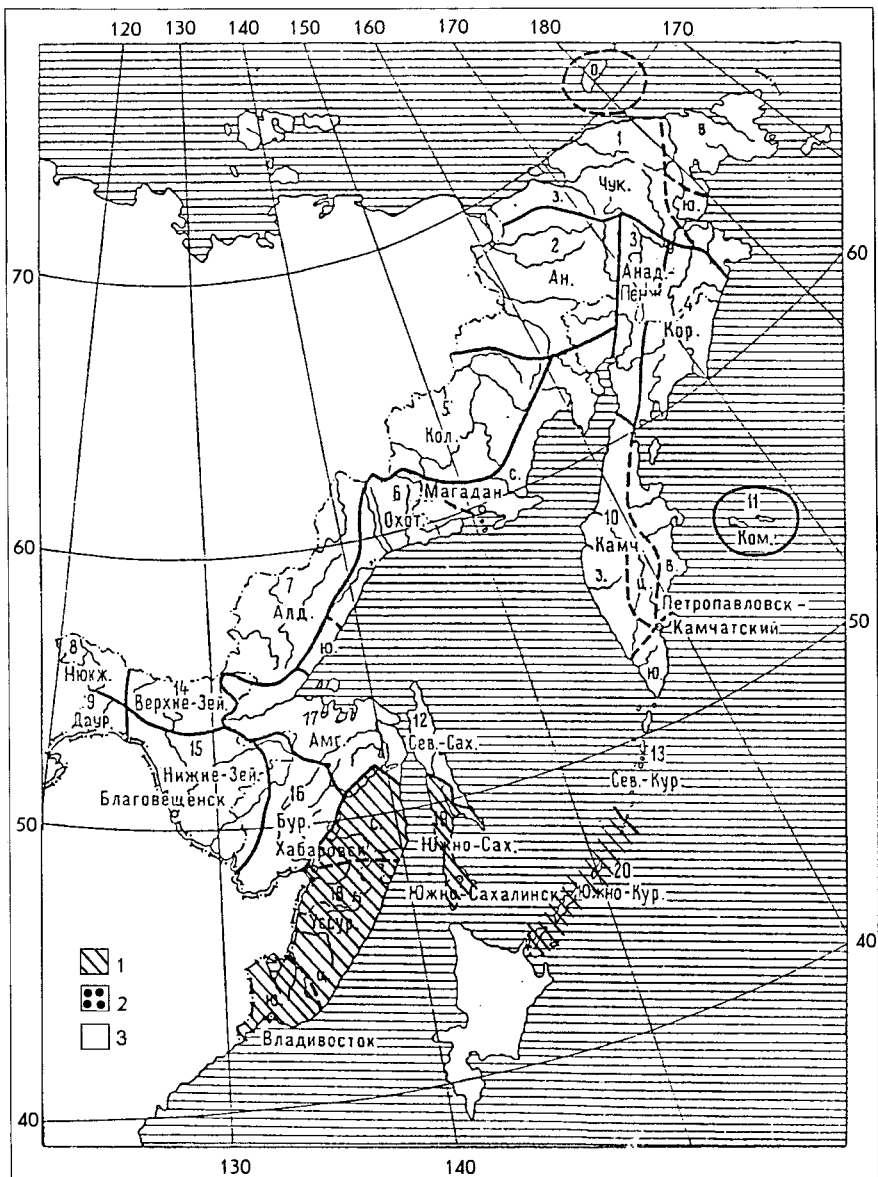


Рис. 3. Распространение жизненной формы дерево до 10 м высотой по территории РДВ. Здесь и далее в рис. 4–12 условные обозначения: 1 – СВВ (средняя величина встречаемости данной жизненной формы) выше среднего; 2 – СВВ ниже среднего; 3 – жизненная форма отсутствует

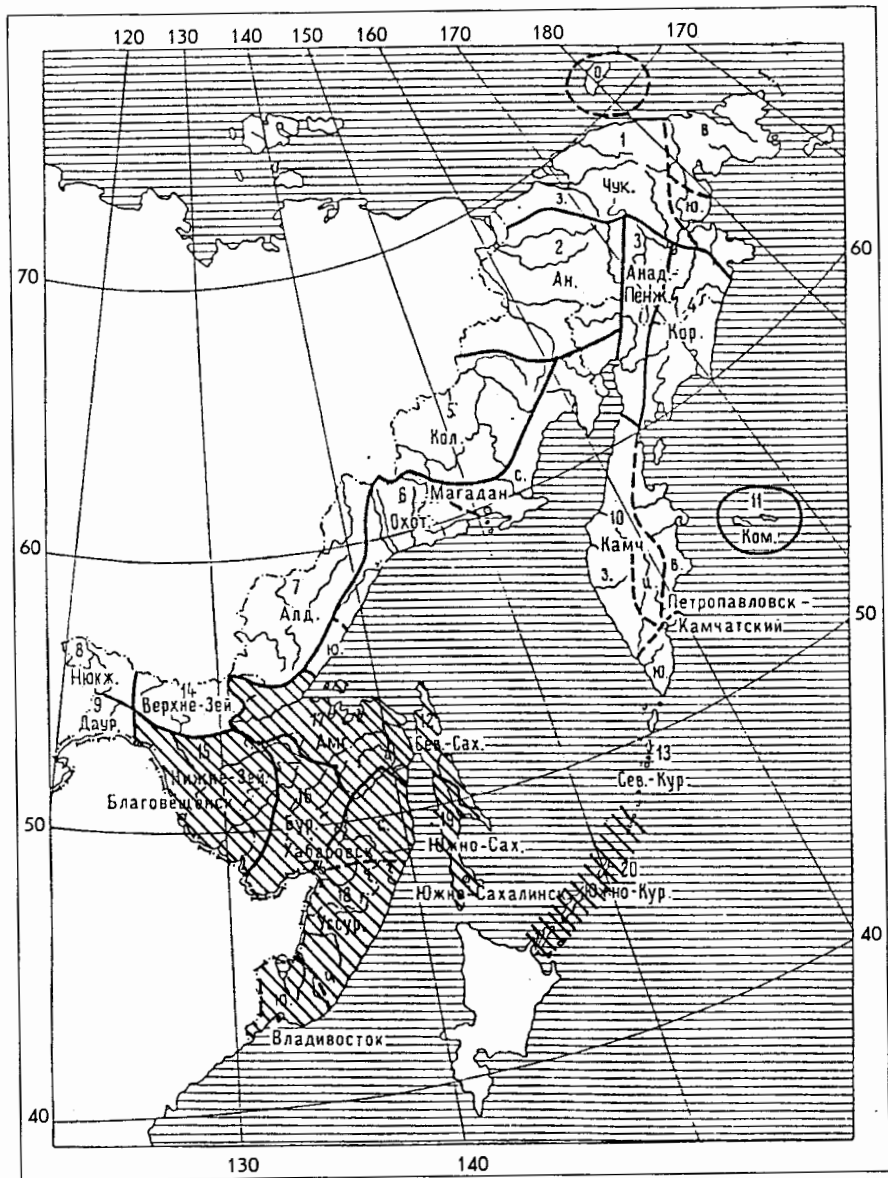


Рис. 4. Распространение жизненной формы кустарник выше 2 м высотой

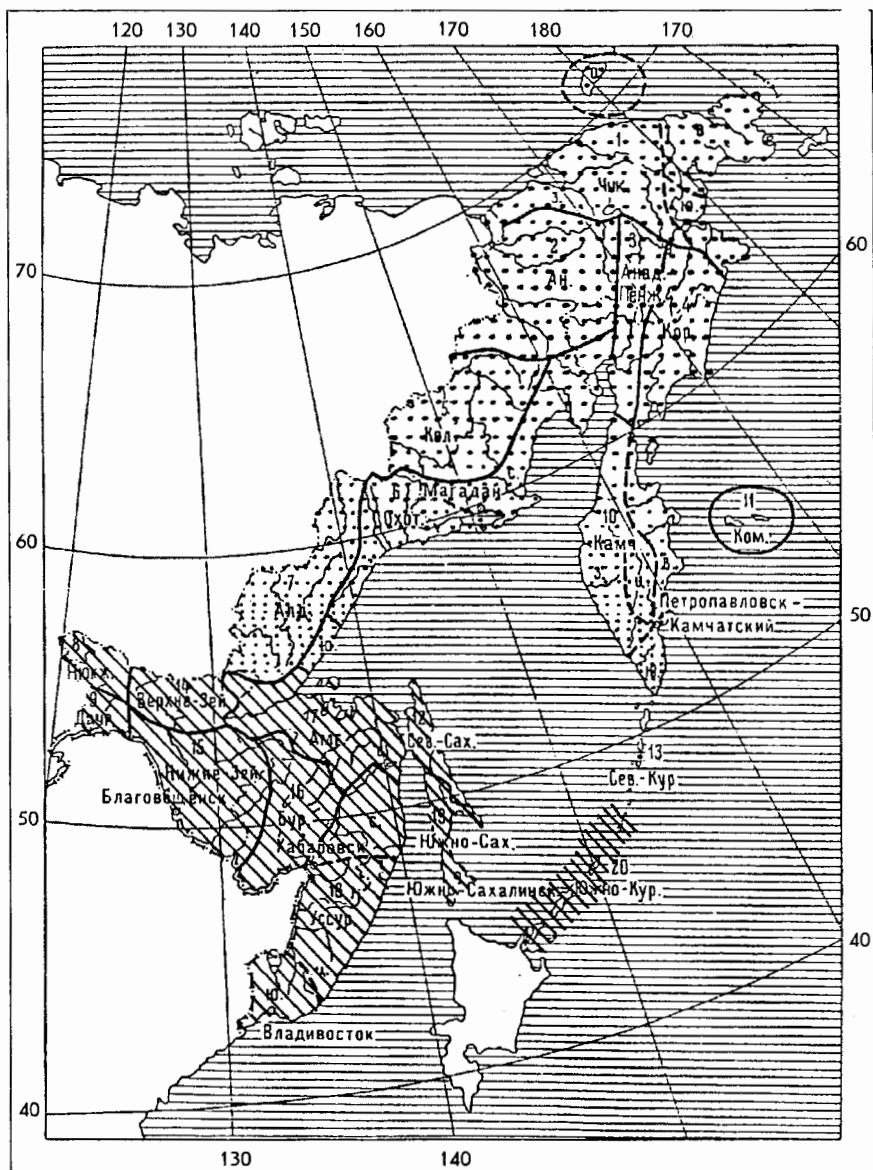


Рис. 5. Распространение жизненной формы кустарник до 2 м высотой

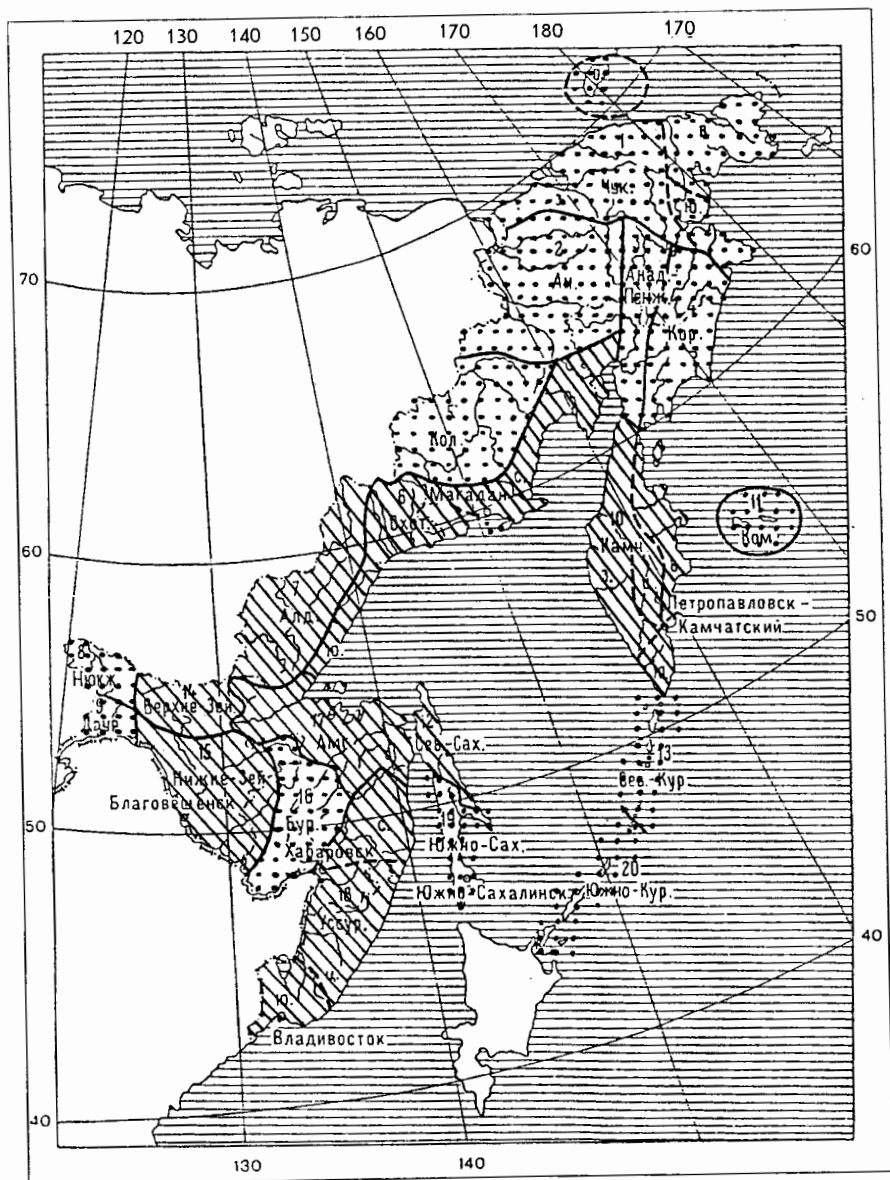


Рис. 6. Распространение жизненной формы кустарник до 1 м высотой

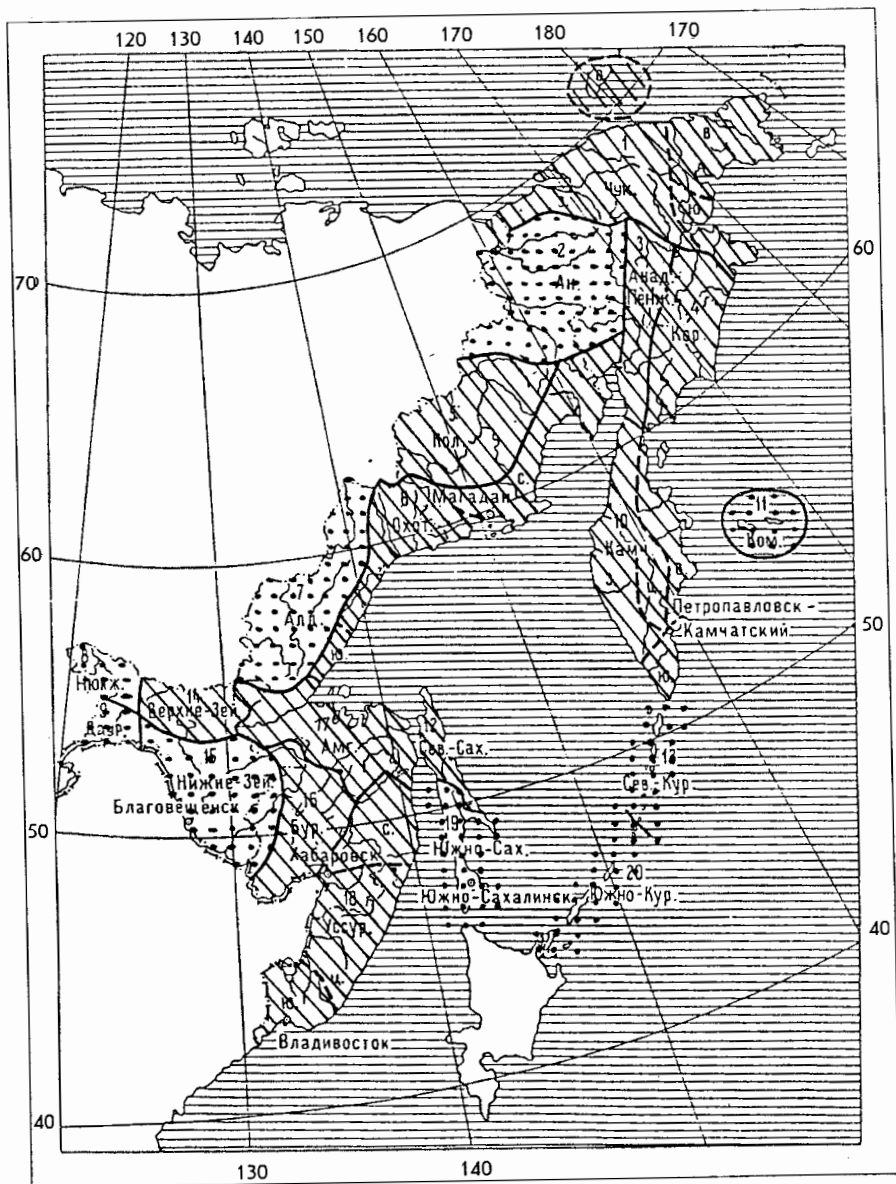


Рис. 7. Распространение жизненной формы прямостоячий кустарничек

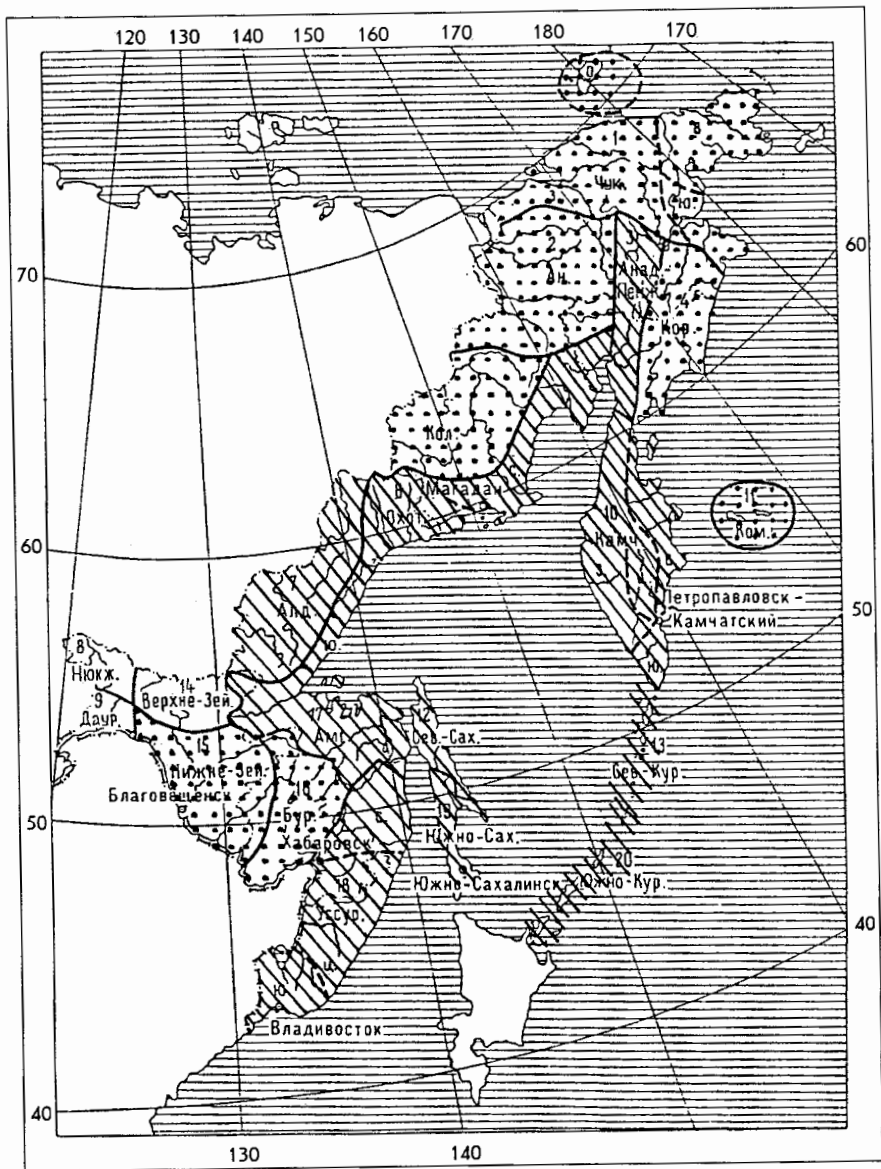


Рис. 9. Распространение жизненной формы полукустарничек

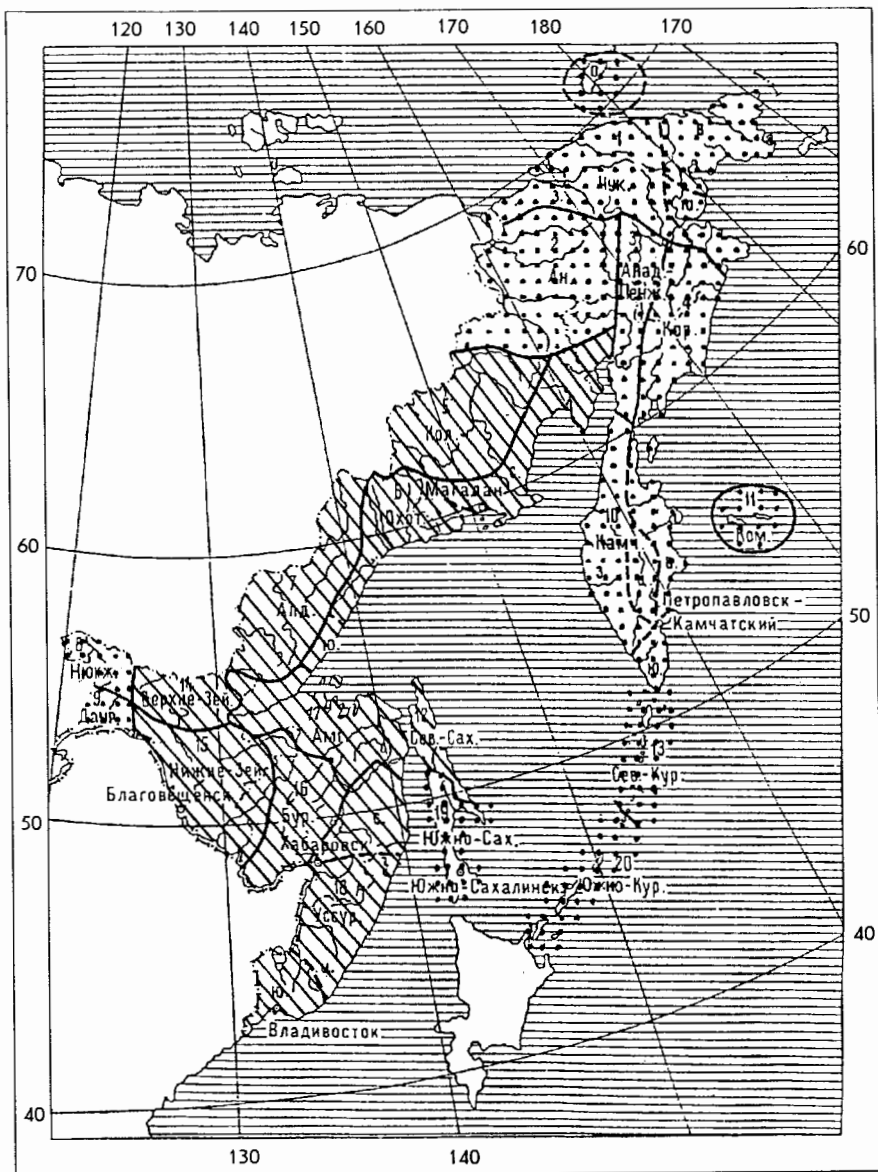


Рис. 10. Распространение жизненной формы станец

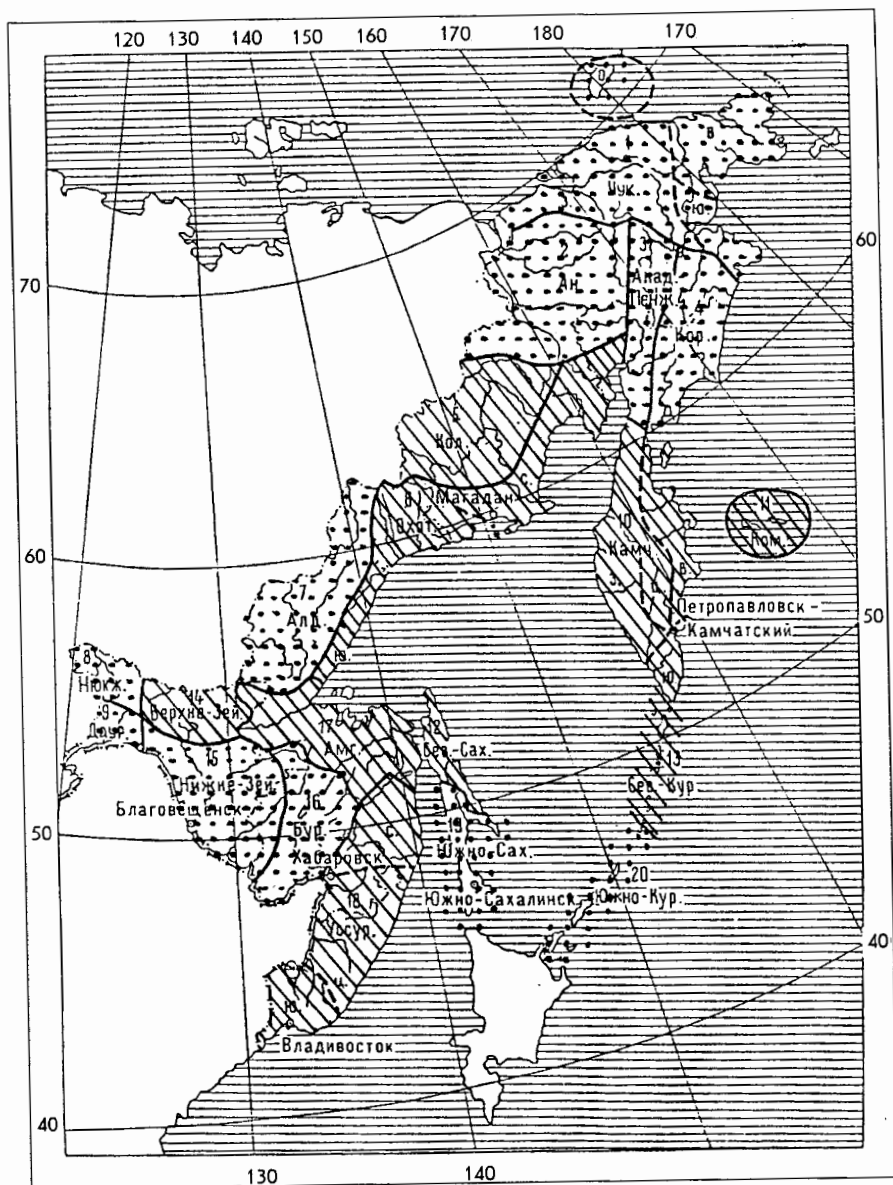


Рис. 11. Распространение жизненной формы стланчиков

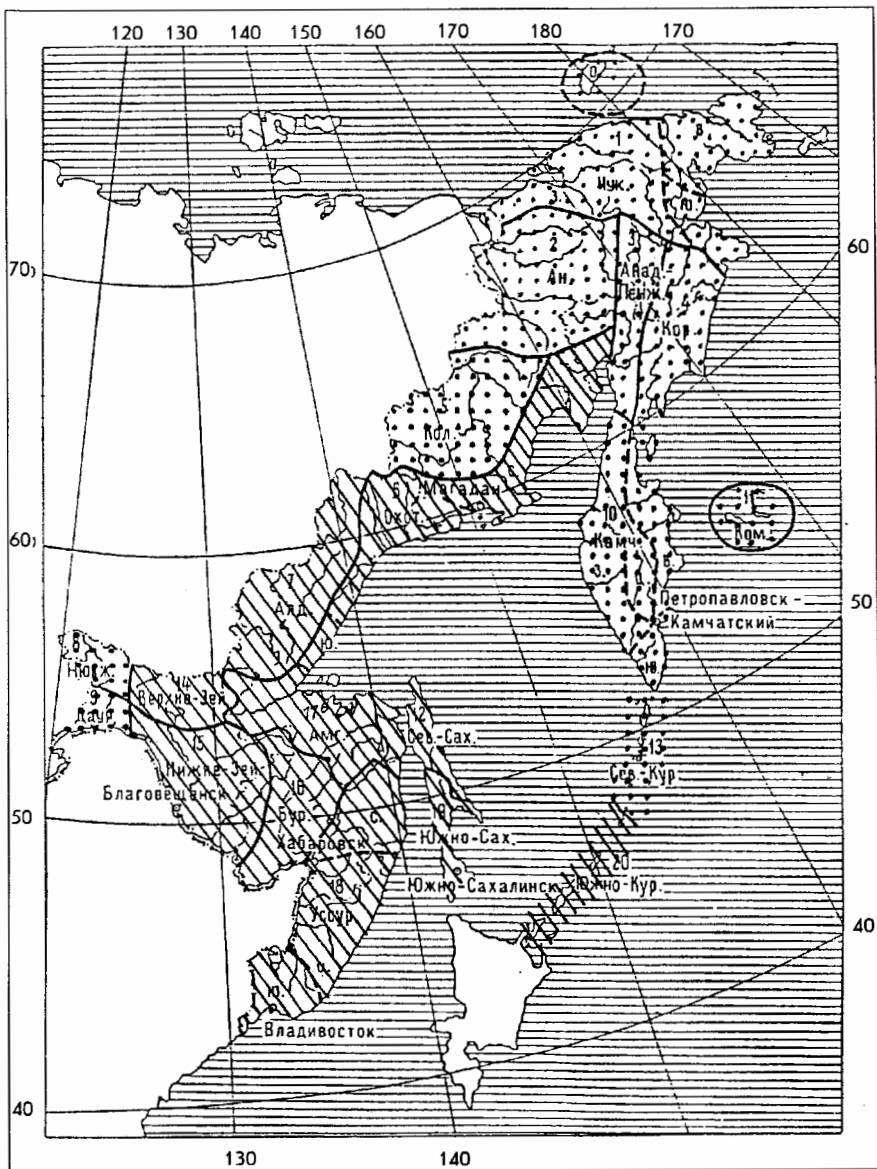


Рис. 12. Распространение травянистых жизненных форм

обычны в северных ФР, причем чем ниже растения, тем дальше на север сдвинута зона их видового максимума. Только в Уссурийском ФР наблюдается повышенное содержание всех жизненных форм семейства, что связано с наибольшим видовым разнообразием исследуемого семейства на территории этого ФР и высокой изученностью его флоры.

Литература

Комаров В.Л. Флора Маньчжурии. Ч. 3 // Избранные сочинения. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. Т. 5. 814 с.

Мазуренко М.Т. Рододендроны Дальнего Востока. М.: Наука, 1980. 231 с.

Мазуренко М.Т. Вересковые кустарнички Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. 184 с.

Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. Биоморфологическая изменчивость и ее взаимосвязь с таксонообразованием у растений (на примере семейства вересковые) // Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. М.: Наука, 1981. С. 12-30.

Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М.: Высш. шк., 1962. 378 с.

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

Тахтаджян А.Л. Флористические области Земли. Л.: Наука, 1978. 247 с.

Тихомиров Б.А. Очерки по биоморфологии растений Арктики. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 154 с.

Хохряков А.П., Мазуренко М.Т. Вересковые – Ericaceae Juss. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л.: Наука, 1994. Т. 5. С. 119-166.

Takhtajan A. Outline of the classification of flowering plants (Magnoliophyta) // Bot. Rev. 1980. V. 46. P. 225-359.