

БИОМОРФОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЛЕСОВ НЕМОРАЛЬНОЙ ЗОНЫ (НА ПРИМЕРЕ МОРСКОГО, УССУРИЙСКОГО И БОЛЬШЕХЕХЦИРСКОГО ЗАПОВЕДНИКОВ)

А.Б. Безделев

Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток

ВВЕДЕНИЕ

Структурная организация растительного покрова – одна из актуальных проблем современной ботаники. Разнообразные подходы, используемые исследователями, в большинстве своем опираются на систематические категории, которые отражают скорее эволюционные взаимоотношения видов, чем их приспособительные особенности. В то же время жизненные формы являются своеобразным индикатором приспособления видов к фитоклиматическим и прочим условиям среды. Биоморфология, как синтетическая дисциплина, сформировавшаяся на стыке морфологии, экологии, систематики, биологии развития и эволюционного учения (Зозулин, 1976; Юрцев, 1976; Серебрякова, 1980; Хохряков, 1981; Правдин, 1986), позволяет под одним углом зрения взглянуть как на структуру флоры в целом, так и конкретного фитоценоза и даже конкретной особи.

Успешное развитие исследований компонентов природных ценозов в связи с условиями существования, выявление закономерностей взаимоотношений растений, их фитоценотической и средообразующей ролей во многом обусловлены изучением биоморфологической структуры ботанических общностей различных уровней (Голубев, 1968; Галанин, 1989, 1991). К сожалению, отсутствие устоявшихся методик в биоморфологическом анализе надвидовых общностей (флоры в целом, отдельных растительных комплексов и т. п.) сильно затрудняет использование ранее полученных результатов. Поэтому выработка единых, в значительной мере формализо-

ванных подходов к анализу одинаковых по рангу общностей представляется весьма актуальной и интересной.

В настоящее время накоплен значительный материал, позволяющий наметить основные направления исследований в изучении биоморфологической структуры надвидовых общностей. В литературе приводятся характерные группы жизненных форм для различных растительных сообществ: еловых лесов таежной (Сукачев, 1934; Рысин, Рысина, 1987) и степной (Алехин, 1950; Шалыт, 1955; Борисова, 1960; Голубев, 1965) зон, пустынь и полупустынь (Прозоровский, 1936; Келлер, 1951), лугов (Шенников, 1935) и тундр (Тихомиров, 1963). В последнее время все больше появляется работ, направленных на анализ жизненных форм и биоморфологической структуры конкретных флор и растительных комплексов. Ряд исследований затрагивает биоморфологические аспекты лишь частично, уделяя основное внимание другим вопросам ботаники (Камелин, 1973; Нахуцришвили, 1974; Нахуцришвили, Гамцелидзе, 1984), некоторые работы целиком посвящены биоморфологическим проблемам (Полозова, 1986; Безделева, 1994; Мазуренко, Хохряков, 1995; Безделева, Пименова, 1998; Безделев, 1999, 2000, 2001; Bezdelev, 1999).

Завершение биоморфологического описания флоры семенных растений российского Дальнего Востока, проведенного нами по единой методике, позволяет приступить к сравнительному анализу локальных флор. Обнаруженная в ходе исследований биоморфологическая неоднородность флоры во многом обусловила последующую направленность работы на определение соотношения постоянства и неоднородности биоморфологических структур в сложении растительного покрова.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для исследования послужили хорошо изученные флоры заповедников – Дальневосточного государственного морского (ДВГМЗ) (Коркишко, 1990; Чубарь, 1992; Пробатова и др., 1998), Уссурийского (Безделева, Харкевич, 1978; Белая, 1983; Белая, Морозов, 1985; Федина, 1985, 1994, 1998) и Большехеширского (Мельникова, 1986, 1993, 2001). Флористические списки приведены в соответствии со сводкой «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» (1985–1996). Описание жизненных форм видов проведено по

живому материалу в полевых исследованиях и гербарным образцам, хранящимся в гербарии БПИ ДВО РАН (VLA). Исследования в Уссурийском заповеднике осуществлены в 1997–2001 гг., ДВГМЗ – периодически в 1999 и 2001 гг. Полевые исследования в Большехехцирском заповеднике автором не проводились.

Биоморфологическое описание каждого вида выполнено с учетом следующих групп признаков: продолжительности жизни (одно- или многолетних), числа плодоношений (моно- или поликарпический), ритма сезонного развития (вечно-, зимне-, весенне- или летнезеленый), степени древесности и положения почек возобновления в неблагоприятный период (дерево, кустарник, полукустарник, кустарничек, полукустарничек, деревянистая лиана, трава), структуры подземных органов (стержнекорневой, тонко-длиннокорневищный, толсто-длиннокорневищный, короткокорневищный, кистекорневой, столонный, клубневой, клубне-столонный, луковичный, с клубневидно утолщенными придаточными корнями, корнеотпрысковый) и надземного побега (розеточный, полурозеточный, удлиненный), плотности расположения надземных побегов (рыхло-дерновинный, дерновинный, плотно-дерновинный, подушковидный, кочкообразующий) и расположения надземного побега в пространстве (прямостоячий, лежащий, приподнимающийся, стелющийся, ползучий, укореняющийся в узлах, вьющийся, лазающий).

Рассмотрена биоморфологическая структура флор заповедников, принятых в качестве локальных флор. В сравнительном плане проведен анализ биоморфологической структуры основных лесных формаций Уссурийского заповедника.

Биоморфологическая структура как локальных флор, так и отдельных лесных формаций представлена в виде спектров жизненных форм, позволяющих оценить в процентах участие каждой из них в отдельности. В тех случаях, когда вид имеет несколько жизненных форм, каждая из них принимается в качестве отдельной единицы, с чем связаны некоторые числовые несоответствия.

ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

Все заповедники находятся на территории Восточноазиатской флористической области (Тахтаджян, 1978). Они вытянуты в широтном направлении, и расстояние между наиболее северным и самым южным заповедниками достигает 800 км.

ДВГМЗ занимает в юго-западной части Приморского края некоторые острова в зал. Петра Великого и узкую прибрежную полосу на юге Хасанского района. Общая площадь его около 1300 га. Климат типично муссонный: с сухой зимой и влажным летом. Продолжительность зимы 4,5 мес. Среднегодовая температура $+5,3^{\circ}\text{C}$. Среднегодовая сумма осадков 725 мм, средняя продолжительность безморозного периода 233 дня (Ластовецкий, Якунин, 1981).

Рельеф островов заповедника низкогорный, предельные высоты 100–170 м над ур. моря, характерны крутые обрывы к морю, встречаются участки низменных аккумулятивных берегов с лагунами и отчленившимися от моря озерами (Галкина, Петелин, 1990).

Уссурийский заповедник располагается в 50 км к юго-востоку от г. Уссурийска. Общая площадь 40 432 га. Его территория входит в зону дальневосточных муссонов. Продолжительность зимы 5 мес. Среднегодовая температура $+2,5^{\circ}\text{C}$. Среднегодовая сумма осадков 750–800 мм, средняя продолжительность безморозного периода 116–152 дня (Таранков, 1974, 1978).

Рельеф на территории заповедника низкогорный, абсолютная высота сопок не превышает 300–500 м, отдельные вершины достигают 650–700 м. Склоны умеренно крутые, местами очень крутые, выпуклые, в нижних частях более пологие, слабовогнутые (Таранков, 1978).

Большехехцирский заповедник находится в 20 км южнее г. Хабаровска. Общая площадь 45 125 га. Он расположен в зоне дальневосточных муссонов. Продолжительность зимы 5 мес. Среднегодовая температура $+1,2^{\circ}\text{C}$. Среднегодовая сумма осадков 520 мм. Продолжительность безморозного периода значительно варьирует — от 133 до 180 дней (Макаров и др., 1986).

Рельеф на территории заповедника среднегорный, абсолютная высота сопок не превышает 950 м. Преобладают среднекрутые склоны, иногда с выступами скал, очертания хребтов, в основном, сглаженные.

Таким образом, несмотря на разницу в широтном расположении, все заповедники входят в зону действия восточноазиатских (летнего и зимнего) муссонов. В то же время удаленность Уссурийского и Большехехцирского заповедников от морского побережья в совокупности с более северным расположением приводит к значительному сокращению безморозного периода на их территориях. Интересно отметить, что довольно часто продолжительность безморозного периода в Уссурийском заповеднике, несмотря на его

более южное положение, меньше, чем в Большехецирском заповеднике. Наибольшая среднегодовая сумма осадков указывается для Уссурийского заповедника. Прослеживается закономерное широтное уменьшение среднегодовой температуры и увеличение продолжительности зимы с юга на север. Абсолютная высота сопок также повышается в этом направлении.

Микроклиматические особенности основных лесных формаций Уссурийского заповедника подробно рассмотрены в работах В.И. Таранкова (1974, 1978). В них показано наличие значительных различий в степени освещенности под пологом основных лесных формаций. Так, в чернопихтово-широколиственных лесах она равняется 1,9%, кедрово-широколиственных – 2,9%, ильмовых и ясеневых – 8,9%. Во вторичных дубовых лесах Горнотаежной станции ДВО РАН степень освещенности доходит до 32% (Чернышев, 1996). Расположение станции в непосредственной близости от Уссурийского заповедника позволяет экстраполировать полученные данные и на вторичные дубняки этой заповедной территории. Единственной формацией, для которой прямых указаний на степень освещенности в литературе не приводится, являются елово-широколиственные леса. Тем не менее полевые наблюдения позволяют предположить, что степень освещенности под пологом данной формации находится в промежутке между степенью освещенности чернопихтово-широколиственных и кедрово-широколиственных лесов.

Влияние леса на годовой ход температур незначительно (Таранков, 1974). В ясеневнике в среднем на 0,5°C холоднее, чем на открытом месте. Кедровники оказывают тепляющее влияние зимой (+0,4°C) и охлаждающее летом (-0,3°C). Влияние чернопихтарников на годовой ход температур практически отсутствует. В ясеневнике летом в среднем на 1,2°C холоднее, чем на открытом месте. Ход суточных температур показывает, что в чернопихтарниках и кедровниках днем холоднее соответственно на 0,8 и 1,1°C, а ночью теплее на 2 и 1,3°C.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Во всех трех заповедниках господствуют неморальная флора и растительность. Наиболее типичным в этом смысле можно считать Уссурийский заповедник: 99,7% его территории занимают неморальные формации, практически не испытывавшие антропогенного воздействия.

Во флоре Большехехцирского заповедника, имеющего значительные водные пространства, хорошо выражена водная и водно-болотная растительность; здесь же сравнительно много бореальных видов (*Betula fruticosa* Pall., *Potentilla inquinans* Turcz., *Rhodococcum vitis-idaea* (L.) Avror. и др.).

Своеобразие флоры ДВГМЗ связано с наличием прибрежно-морского комплекса видов (*Artemisia stelleriana* Bess., *Mertensia maritima* (L.) S.F.Gray, *Salsola komarovii* Hjin и пр.) и значительного количества растений, имеющих северную границу распространения в Хасанском районе (*Atragene koreana* (Kom.) Kom., *Saussurea kurentzoviae* Barkalov, *Viola phalacrocarpa* Maxim. и пр.).

Общий видовой состав трех заповедников насчитывает 1319 видов, из которых 378 встречаются во всех заповедниках, а 585 — лишь в одном из них. Можно выделить группу «южных» видов, обитающих в ДВГМЗ и Уссурийском заповеднике, но отсутствующих в Большехехцирском (129 видов), и группу «северных» элементов, встречающихся лишь в Уссурийском и Большехехцирском заповедниках (133 вида). Интересна группа из 94 видов, отмеченных для Большехехцирского заповедника и ДВГМЗ. Отсутствие их на территории Уссурийского заповедника, вероятно, связано с незначительным распространением подходящих местообитаний, таких как озера, отмели, луга (особенно заливные) и болота.

Всего для трех заповедников выявлена 261 жизненная форма, из которых 149 встречаются во всех трех заповедниках. Наименьшим разнообразием отличается Уссурийский заповедник — 190 жизненных форм, что свидетельствует о большем однообразии экологических условий. Лишь 9 жизненных форм характерны только для этого заповедника (отличительной особенностью таких дифференциальных жизненных форм является наличие среди них двух весеннезеленых, одна из которых — корневищно-луковичная), что говорит о преобладании на его территории растительности, господствующей во всех трех заповедниках, а именно неморальных лесных формаций.

Промежуточное положение Уссурийского заповедника в широтном направлении, максимальное распространение лесов, их малая затронутость деятельностью человека и меньшее биоморфологическое разнообразие в сравнении с другими заповедниками позволяют считать его биоморфологическую структуру наиболее типичной для неморальной растительности.

Большехехцирский заповедник обладает наибольшим биоморфологическим разнообразием — 212 жизненных форм, из которых 30 присущи только этой территории (из них 7 — однолетники,

встречающиеся как дифференциальные только в этом заповеднике). Также отмечено 14 жизненных форм, встречающихся в Уссурийском заповеднике, но отсутствующих в ДВГМЗ.

Биоморфологическое разнообразие ДВГМЗ несколько меньше – 208 конкретных жизненных форм, из которых 21 встречается только здесь (из них 8 – стержнекорневые, в других заповедниках такие стержнекорневые жизненные формы, как дифференциальные, встречаются в количестве не более 3). Общими для Уссурийского заповедника и ДВГМЗ являются 18 жизненных форм, а 20 характерны для ДВГМЗ и Большехецирского заповедника, но отсутствуют в Уссурийском.

Несмотря на заметные флористические различия, биоморфологическая структура флоры остается сравнительно постоянной во всех трех заповедниках (рис. 1–3). Колебание процентного участия трав на 3% можно считать незначительным, учитывая наличие

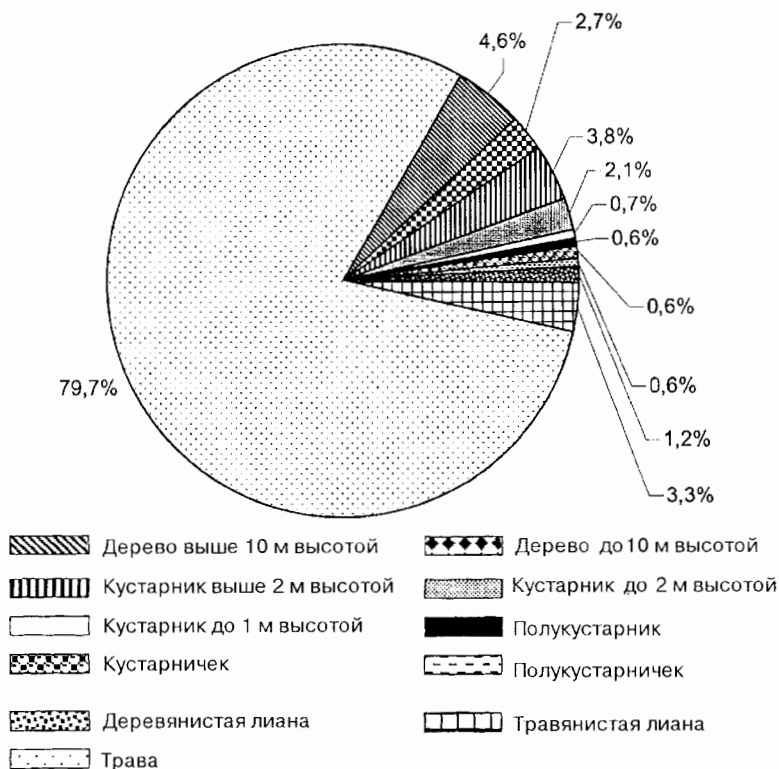


Рис. 1. Спектр жизненных форм семенных растений ДВГМЗ

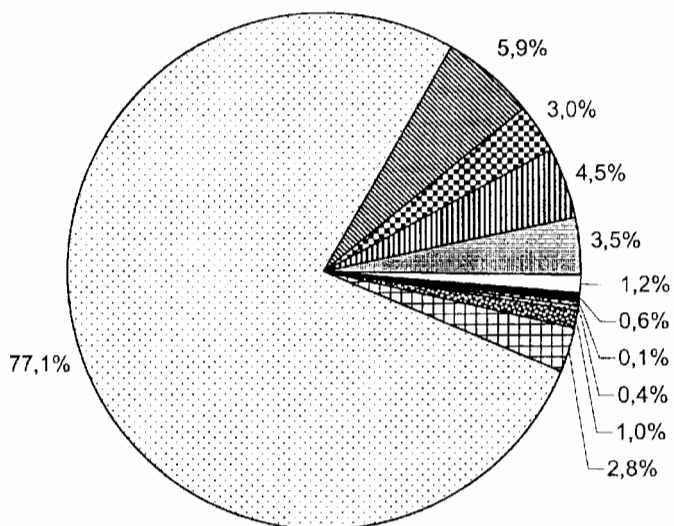


Рис. 2. Спектр жизненных форм семенных растений Уссурийского заповедника. Усл. обозначения см. на рис. 1

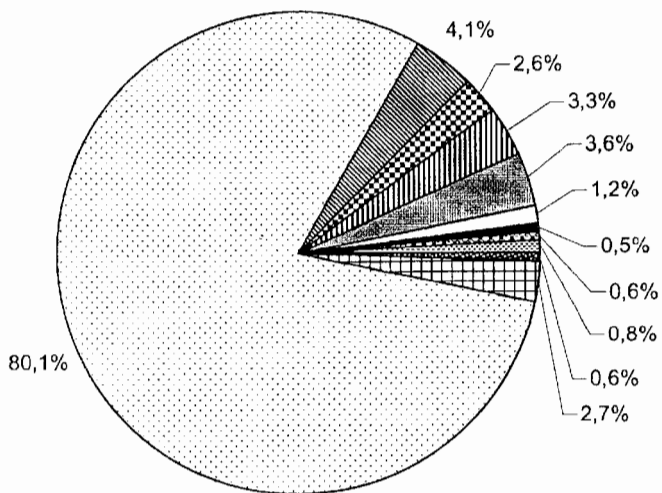


Рис. 3. Спектр жизненных форм семенных растений Большехехирского заповедника. Усл. обозначения см. на рис. 1

специфических местообитаний в ДВГМЗ и Большехехцирском заповеднике. Это колебание компенсируется возрастанием в Уссурийском заповеднике процентного участия жизненных форм древесных растений верхних ярусов леса (максимальное процентное участие деревьев выше 10 м выс., деревьев до 10 м выс. и кустарников выше 2 м выс.). Особенностью спектра жизненных форм Большехехцирского заповедника является наибольшее участие кустарников до 2 м выс. Равное процентное участие характерно для кустарников до 1 м выс. в северных заповедниках, в ДВГМЗ оно снижается на 0,5%. Доля лиан, как деревянистых, так и травянистых, постепенно повышается с севера на юг.

Десять ведущих жизненных форм представлены в табл. 1, из данных которой видно, что три наиболее широко распространенные жизненные формы — общие для всех заповедников. Остальные позиции не имеют общей тенденции распределения.

Учитывая гетеробатмичность признаков, использованных при описании жизненных форм, целесообразно рассматривать каждую группу признаков в отдельности.

Продолжительность жизни. Процентное участие одно-двулетних видов наиболее значительно в Большехехцирском заповеднике (19,9%), несколько меньше оно в ДВГМЗ (17,0%), а в Уссурийском встречается лишь 15,7% одно-двулетних видов. Интересно, что на данное распределение мало влияет то, что в анализе учтены заносные виды, большинство из которых принадлежит к группе одно-двулетних. Именно в Уссурийском заповеднике обнаружено максимальное число заносных видов — 51. Вероятно, подобное распределение связано с наличием экологических ниш, подходящих для одно-двулетних видов на территориях ДВГМЗ и Большехехцирского заповедника. Преобладание лесной растительности негативно сказывается на многообразии одно-двулетних видов в Уссурийском заповеднике, подавляющее большинство их обитает лишь по обочинам немногочисленных дорог и на незначительных по площади галечниках.

Ритм сезонного развития. Во всех заповедниках преобладают летнезеленые виды. Процентное участие видов с различным ритмом сезонного развития в целом меняется незначительно. Наиболее изменчиво участие группы весеннезеленых видов: 1,5% — в ДВГМЗ, 2,0% — в Большехехцирском и 2,5% — в Уссурийском заповедниках. Вероятно, это связано с абсолютным преобладанием лесной растительности в Уссурийском заповеднике и генезисом группы весеннезеленых растений, формировавшихся под пологом леса в процессе длительной приспособительной эволюции, направленной

Таблица 1

Наиболее распространенные жизненные формы семенных растений заповедников

№ п/п	Заповедник		
	ДВГМЗ	Уссурийский	Большехецирский
1	Однолетний летнезеленый травянистый стержнекорневой моноподиально-нарастающий монокарпик с удлинённым прямостоячим побегом (7,9%)	Однолетний летнезеленый травянистый стержнекорневой моноподиальнонарастающий монокарпик с удлинённым прямостоячим побегом (7,7%)	Однолетний летнезеленый травянистый стержнекорневой моноподиальнонарастающий монокарпик с удлинённым прямостоячим побегом (7,9%)
2	Многолетний летнезеленый травянистый тонко-длиннокорневишный симподиальнонарастающий поликарпик с удлинённым прямостоячим побегом (6,4%)	Многолетний летнезеленый травянистый тонко-длиннокорневишный симподиальнонарастающий поликарпик с удлинённым прямостоячим побегом (7,0%)	Многолетний летнезеленый травянистый тонко-длиннокорневишный симподиальнонарастающий поликарпик с удлинённым прямостоячим побегом (6,8%)
3	Многолетний летнезеленый травянистый короткокорневищно-кистекарпик симподиальнонарастающий поликарпик с удлинённым прямостоячим побегом (3,9%)	Многолетний летнезеленый травянистый короткокорневищно-кистекарпик симподиальнонарастающий поликарпик с удлинённым прямостоячим побегом (4,7%)	Многолетний летнезеленый травянистый короткокорневищно-кистекарпик симподиальнонарастающий поликарпик с удлинённым прямостоячим побегом (3,9%)
4	Многолетний летнезеленый травянистый короткокорневищно-кистекарпик симподиальнонарастающий поликарпик с полурозеточным прямостоячим побегом (3,8%)	Листопадное дерево выше 10 м (4,5%)	Листопадное дерево выше 10 м (3,1%)
5	Листопадное дерево выше 10 м (3,7%)	Многолетний летнезеленый травянистый короткокорневищно-кистекарпик симподиальнонарастающий поликарпик с полурозеточным прямостоячим побегом (3,9%)	Листопадный кустарник до 2 м (3,1%)

Окончание табл. 1

№ п/п	Заповедник		
	ДВГМЗ	Уссурийский	Большехехцирский
6	Листопадный кустарник выше 2 м (3,1%)	Листопадный кустарник выше 2 м (3,9%)	Многолетний летнезеленый травянистый короткокорневищно-кистекорневой симподиальнонарастающий поликарпик с полурозеточным прямостоячим побегом (3,1%)
7	Однолетний летнезеленый травянистый стержнекорневой моноподиальнонарастающий монокарпик с полурозеточным прямостоячим побегом (3,0%)	Листопадный кустарник до 2 м высотой (3,2%)	Листопадный кустарник выше 2 м (2,9%)
8	Многолетний летнезеленый травянистый короткокорневищный симподиальнонарастающий поликарпик с удлиненным прямостоячим побегом (2,9%)	Многолетний летнезеленый травянистый короткокорневищный симподиальнонарастающий поликарпик с удлиненным прямостоячим побегом (2,7%)	Многолетний летнезеленый травянистый тонкодлинокорневищный симподиальнонарастающий поликарпик с розеточным прямостоячим побегом (2,5%)
9	Многолетний летнезеленый травянистый короткокорневищный симподиальнонарастающий поликарпик с полурозеточным прямостоячим побегом (2,4%)	Листопадное дерево до 10 м высотой (2,5%)	Однолетний летнезеленый травянистый стержнекорневой моноподиальнонарастающий монокарпик с полурозеточным прямостоячим побегом (2,4%)
10	Многолетний летнезеленый травянистый стержнекорневой симподиальнонарастающий поликарпик с удлиненным прямостоячим побегом (2,4%)	Однолетний летнезеленый травянистый стержнекорневой моноподиальнонарастающий монокарпик с полурозеточным прямостоячим побегом (2,4%)	Листопадное дерево до 10 м высотой (2,3%)
11	Листопадный кустарник до 2 м высотой (2,3%)	Многолетний летнезеленый травянистый короткокорневищный симподиальнонарастающий поликарпик с полурозеточным прямостоячим побегом (2,4%)	Многолетний летнезеленый травянистый стержнекорневой симподиальнонарастающий поликарпик с удлиненным прямостоячим побегом (2,3%)

на использование весеннего светового максимума в еще не олиственном лесу (Степанов, 1968).

Структура подземных органов. Представление о малой изменчивости процентного участия видов с подземными органами различной структуры на территориях заповедников дает табл. 2. Это становится особенно очевидным, если учесть, что общими для всех заповедников являются лишь 28,7% видов. Колебания в участии более 4% наблюдаются лишь у короткокорневищных и кистекокорневых видов. Короткокорневищные растения являются в то же время и наиболее распространенными во всех заповедниках (их доля не падает ниже 34,7%). При продвижении с севера на юг постепенно падает процентное участие тонкодлиннокорневищных и кистекокорневых видов. В этом же направлении увеличивается доля стержнекорневых видов и видов, формирующих структуры, присущие южным растениям (клубни, луковицы, столоны). При рассмотрении суммарной доли этих структур обнаруживается резкое ее увеличение в ДВГМЗ (до 12,3% в сравнении с 9,2 и 9,7% в Большехехцирском и Уссурийском заповедниках соответственно). Это еще раз подчеркивает значительное влияние южных элементов во флоре ДВГМЗ.

Структура надземного побега. Во всех заповедниках преобладают виды с удлинненным побегом. Значительно меньше их с полурозеточным и меньше всего с розеточным побегом. Чем ниже среднее

Таблица 2

Участие видов с различными структурами подземных органов на территории заповедников в %

Структура подземных органов вида	Большехехцирский заповедник	Уссурийский заповедник	ДВГМЗ
Стержнекорневой	28,6	28,8	31,3
Тонкодлиннокорневищный	26,2	25,7	23,3
Толстоутолщнокорневищный	4,5	4,4	4,8
Короткокорневищный	34,7	38,9	36,5
Кистекокорневой	32,8	30,4	25,9
Корнеотпрысковый	1,6	1,3	1,5
Столонный	2,1	2,2	2,5
Клубнестолонный	0,3	0,6	0,8
Клубневой	2,8	2,5	3,7
С клубневидно утолщенными придаточными корнями	1,8	1,9	2,1
Луковичный	2,2	2,5	3,2

процентное участие видов с тем или иным типом надземного побега, тем выше колебание его доли: 2,9% — для удлинённого побега (при среднем процентном участии 61,8%), 3,8% — для полурозеточного (при среднем 22,5%) и 4,2% — для розеточного (при среднем 15,7%).

Плотность расположения надземных побегов. Повышенная плотность расположения надземных побегов в пространстве возникает вследствие специфической активности подземных структур растения. Она в большей степени характерна для северных видов, что подтверждают и полученные нами данные. Процентное участие видов с данной группой признаков (рыхлодерновинность, дерновинность, плотнодерновинность и образование кочек) постепенно падает при продвижении с севера на юг: 13,1%, 11,1% и 10,2% в Большехехцирском, Уссурийском заповедниках и ДВГМЗ соответственно.

Таким образом, существуют определенные изменения в биоморфологической структуре локальных флор, относящихся к зонам с различными климатическими условиями. Они связаны как с разницей в широтном расположении (наличие кустарничков, плотность расположения надземных побегов в пространстве, процентное участие видов, формирующих клубневые, луковичные, столоновые структуры подземных органов), так и с наличием специфических местообитаний (колебания процентного участия трав, распределение весеннезеленых видов). Наши исследования позволяют считать подобные различия незначительными. В качестве сравнительного материала был избран анализ биоморфологической структуры основных лесных формаций Уссурийского заповедника. Изменения биоморфологического спектра в них носят ярко выраженный характер (рис. 4–9), вероятно, связанный с микроклиматическими условиями сообщества.

Спектры жизненных форм в разных лесных формациях достаточно тесно сопряжены с фактором освещенности. Из представленных спектров видно закономерное увеличение процентного участия трав вслед за возрастанием степени освещенности под пологом леса. В этом же ряду уменьшается доля деревьев выше 10 м и кустарников выше 2 м. Интересные изменения претерпевает процентное участие деревьев до 10 м выс. и кустарников до 2 м выс. — в хвойно-широколиственных формациях доля этих жизненных форм падает вслед за увеличением освещенности, а в широколиственных, наоборот, возрастает. Это, вероятно, связано со сложной

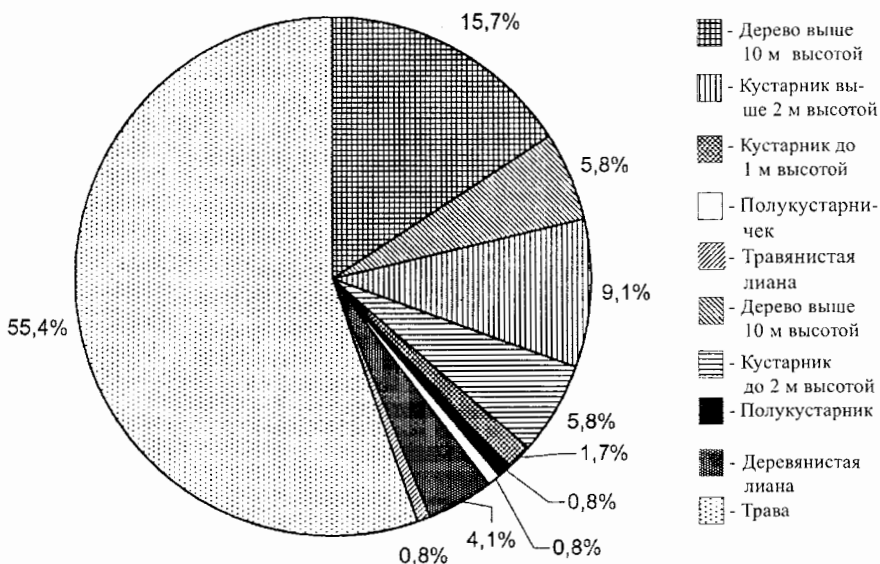


Рис. 4. Спектр жизненных форм семенных растений чернопихтово-широколиственных лесов Уссурийского заповедника

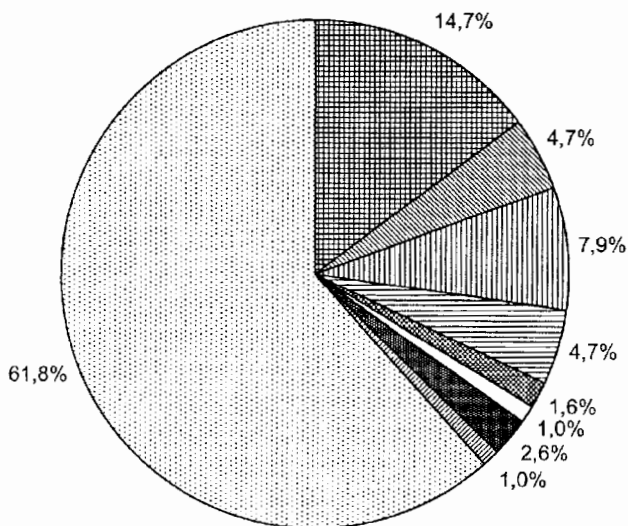


Рис. 5. Спектр жизненных форм семенных растений елово-широколиственных лесов Уссурийского заповедника. Усл. обозначения см. на рис. 4

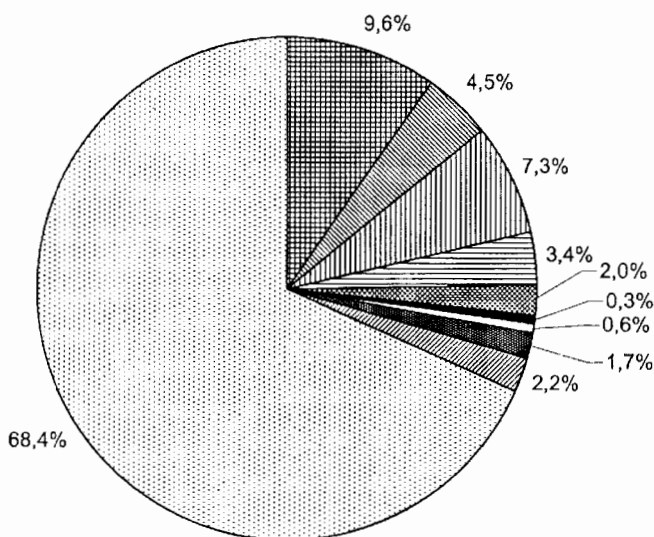


Рис. 6. Спектр жизненных форм семенных растений кедрово-широколиственных лесов Уссурийского заповедника. Усл. обозначения см. на рис. 4

ярусной структурой неморальных лесов. Снижение степени затенения деревьями верхнего яруса (деревья выше 10 м выс.) приводит к увеличению доли деревьев более низких ярусов (деревья до 10 м выс.) вследствие усиления инсоляции. Этот же процесс характерен и для кустарникового яруса.

Рассмотрение биоморфологических показателей в группе травянистых видов дает основание выделить две тенденции их изменения. Одна из них связана с изменением степени освещенности под пологом леса: вслед за увеличением освещенности (исключая дубняки) падает процентное участие тонкодлинокорневищных видов, а также видов с удлинненным побегом. Доля рыхлодерновинных растений, наоборот, возрастает, в том числе и в дубняках. Возрастает и доля кистекорневых, дерновинных и плотнодерновинных видов (за исключением дубняков, где их процентное участие снижается). Увеличивается процентное участие полурозеточных видов, также исключая дубняки. Приведенные выше данные выделяют дубовые леса из общего ряда лесных формаций Уссурийского заповедника. Ниже приводятся соображения, позволяющие связать это явление со вто-

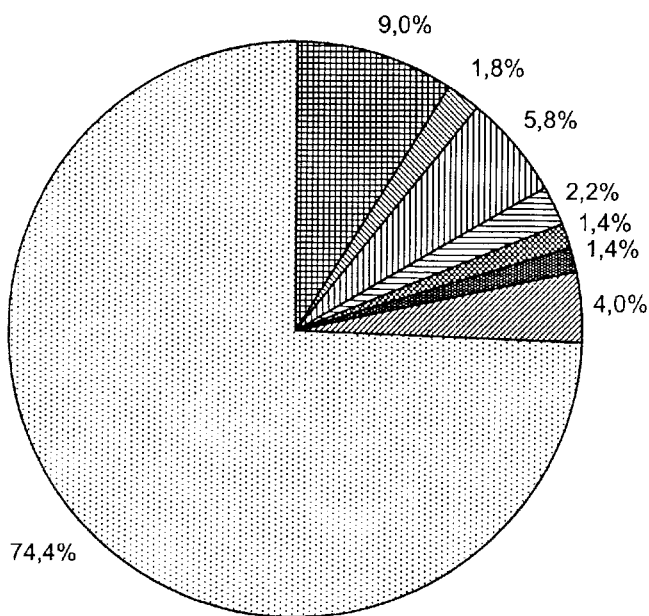


Рис. 7. Спектр жизненных форм семенных растений ильмовых лесов Уссурийского заповедника Усл. обозначения см. на рис. 4

ричным характером данной формации и сблизить кедрово-широколиственные и дубовые леса Уссурийского заповедника.

Другая тенденция позволяет распределить лесные формации на три группы. Две из них состоят из генетически и микроклиматически сходных формаций — это группа (1) тенистых хвойно-широколиственных лесов (чернопихтарники и ельники) и группа (2) долинных лесов (ильмовники и ясневники). Группа (3) состоит из дубняков и кедровников, сильно отличающихся друг от друга по микроклиматическим условиям сообщества. Тем не менее генетически травянистая растительность этих формаций имеет общие корни: вторичные дубняки возникли на месте вырубленных кедровников и, вероятно, в значительной мере сохранили флору травянистых видов и определенные экологические параметры среды, обуславливающие формирование биоморфологической структуры, сходной, с одной стороны, с кедровниками, а с другой, подчиняющейся общей тенденции распределения процентного участия типов жизненных форм в связи с изменением степени освещенности.

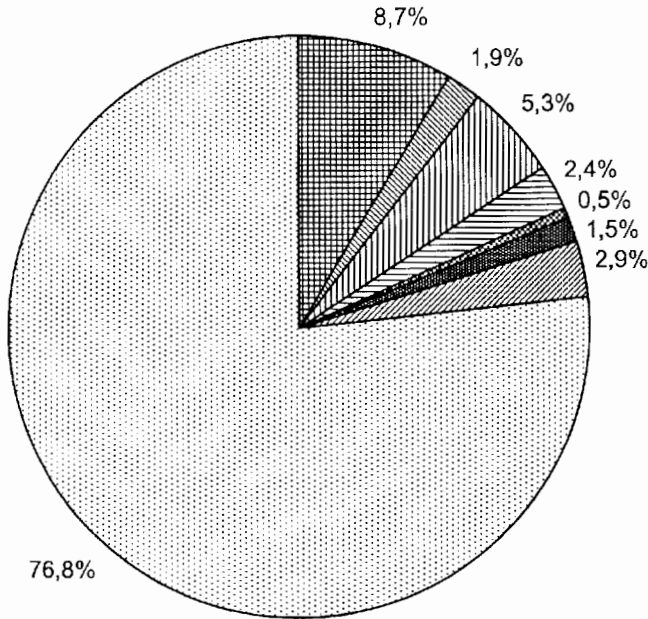


Рис. 8. Спектр жизненных форм семенных растений ясеневых лесов Уссурийского заповедника. Усл. обозначения см. на рис. 4

Процентное участие значительного количества признаков, характеризующих как подземную, так и надземную сферы травянистых видов, позволяет разграничить три вышеприведенные группы (табл. 3, 4). Среднее процентное участие **стержнекорневых видов**: (1) – 8,85%, (2) – 10,7%, (3) – 14,95%. Наибольшие вариации данного признака наблюдаются в группе (2), где они достигают 1,4%, в других группах эта величина составляет 0,3%. Группа **тонкокорневищных видов** в большей степени подчиняется влиянию степени освещенности, однако и здесь можно выделить те же группы формаций, хотя и с более размытыми границами: (1) – 39–41%, (2) – 27,5–32%, (3) – 33–34%. Максимальная изменчивость процентного участия также характерна для группы 2. Доля **короткокорневищных растений** в группе (1) нестабильна: 40,2% – в чернопихтарниках и 44,1 – в ельниках. Для группы (2) среднее процентное участие составляет 50,2%, для группы (3) – 42,15%, причем вариабельность не превышает 1,2%. **Столонообразующие растения** строго разделены: (1) – 3,45%, (2) – 4%, (3) – 1,95%. **Клубневые**:

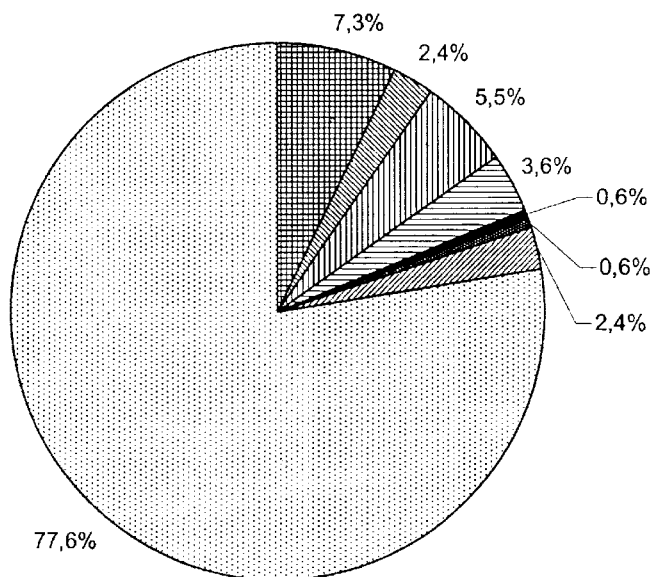


Рис. 9. Спектр жизненных форм семенных растений дубовых лесов Уссурийского заповедника. Усл. обозначения см. на рис. 4

(1) – 8,85%, (2) – 7,9%, (3) – 5,95%. Причем эта изменчивость не превышает 0,4%, лишь для группы (3) она составляет 0,9%. Процентное участие **дерновинных растений** строго соответствует выделенным группам: (1) – 0,95%, (2) – 4,35%, (3) – 2,15%. Подобная тенденция характерна и для **плотнoderновинных растений**: (1) – 1,6%, (2) – 4,65%, (3) – 3,75%.

Макроклиматические условия, обуславливая общий характер флоры и растительности того или иного района, определяют и биоморфологическую структуру флоры, ее «внешний облик». Эта структура, как показали наши исследования, более или менее постоянна. Изменчивость отдельных биоморфологических параметров, связанная с наличием своеобразных локальных экологических условий, лишь подчеркивает постоянство других.

Однако, несмотря на свое постоянство, биоморфологическая структура флоры в целом неоднородна и состоит, в свою очередь, из постоянных единиц более низкого порядка. Результаты данного исследования позволяют принять в качестве таких единиц биоморфологическую структуру лесных формаций. Совокупность особен-

Таблица 3

**Участие видов с различной структурой подземных органов
в основных лесных формациях Уссурийского заповедника в %**

Структура подземных органов	Чернопихтарники	Ельники	Кедровники	Ильмовники	Ясеневики	Дубняки
Стержнекорневой	8,7	9,0	14,8	10,0	11,4	15,1
Тонкодлинные корневичный	41,3	39,6	34,6	32,3	27,6	33,3
Толстодлинные корневичный	3,3	3,6	2,5	3,1	3,3	5,4
Короткокорневичный	40,2	44,1	42,4	50,8	49,6	41,9
Кистекопневой	20,7	25,2	30,5	30,8	34,2	26,9
Корнеотпрысковый	1,1	0,9	0,8	1,5	1,6	2,2
Столонный	3,3	3,6	1,7	3,9	4,1	2,2
Клубнестолонный	2,2	0,9	0,8	1,5	2,4	1,1
Клубневой	8,7	9,0	5,4	7,7	8,1	6,5
С клубневидно утолщенными придаточными корнями	4,3	3,6	2,9	2,3	1,6	5,4
Луковичный	5,4	3,6	3,7	3,9	4,1	2,2

ностей макро- и мезорельефа, эдафических, гидрологических и климатических факторов приводит к формированию определенных фитоценозов на данной территории. Доминантные виды, формируя микроклиматические условия сообщества, определяют и набор видов данного сообщества, и возможность существования видов с теми или иными жизненными формами. Таким образом, виды-эдафикаторы, создавая специфические условия, характерные именно для этого сообщества, способствуют возникновению специфической, достаточно устойчивой и присущей данному сообществу биоморфологической структуры.

Таблица 4

**Участие видов с повышенной плотностью расположения побегов
в пространстве в основных лесных формациях Уссурийского заповедника в %**

Плотность расположения побегов в пространстве	Чернопихтарники	Ельники	Кедровники	Ильмовники	Ясеневики	Дубняки
Рыхлодерновинный	0,7	0,6	1,5	1,8	2,6	2,7
Дерновинный	0,7	1,2	2,5	4,1	4,6	1,8
Плотнодерновинный	1,4	1,8	4,0	4,1	5,2	3,5
Кочкообразующий	0	0	0,6	0	0,7	0

ВЫВОДЫ

1. Во флоре семенных растений трех заповедников описана 261 жизненная форма, из них 149 встречаются во всех трех заповедниках.

2. Биоморфологическая структура флоры семенных растений Уссурийского заповедника является наиболее типичной для неморальной растительности Уссурийского флористического района.

3. Биоморфологическая структура неморальной флоры в целом более или менее постоянна, ее неоднородность связана со спецификой биоморфологической структуры отдельных лесных формаций.

4. Изменение биоморфологической структуры основных лесных формаций Уссурийского заповедника, вероятно, связано со степенью освещенности под пологом леса.

5. Биоморфологическая структура травянистого яруса позволяет разделить основные лесные формации Уссурийского заповедника на 3 группы: (1) – тенистых смешанных лесов (чернопихтарники и ельники), (2) – долинных лесов (ильмовники и ясеневники) и (3) – кедровников и вторичных дубняков, возникших на месте кедровников.

ЛИТЕРАТУРА

- Алехин В.В.* География растений. М: Наука, 1950. 420 с.
- Безделев А.Б.* Разнообразие жизненных форм растений чернопихтиво-широколиственных лесов Уссурийского заповедника // Леса и лесообразовательный процесс на Дальнем Востоке: Материалы междунар. конф., посв. 90-летию со дня рожд. чл.-корр. РАН Б.П. Колесникова. Владивосток: БПИ ДВО РАН, 1999. С. 166-167.
- Безделев А.Б.* Биоморфологическая структура ильмовых лесов Уссурийского заповедника // Растения муссонного климата: Тез. 2-й междунар. конф. Владивосток: Дальнаука, 2000. С. 12-13.
- Безделев А.Б.* К биоморфологической структуре кедрово-широколиственных лесов Приморского края // Классификация и динамика лесов Дальнего Востока: Материалы междунар. конф. Владивосток: Дальнаука, 2001. С. 195-197.
- Безделева Т.А.* Предварительный биоморфологический анализ флоры сосудистых растений Уссурийского заповедника // Природоохранные территории и акватории Дальнего Востока и проблемы сохранения биологического разнообразия. Владивосток: ДВО РАН, 1994. С. 38-41.
- Безделева Т.А., Пименова Е.А.* Биоморфологические особенности прибрежно-морских растений // Растительность в муссонном климате: Материалы междунар.

конф., посв. 50-летию Бот. сада-инст. ДВО РАН. Владивосток: Дальнаука, 1998. С. 91-93.

Безделева Т.А., Харкевич С.С. Сосудистые растения // Флора и растительность Уссурийского заповедника. М.: Наука, 1978. С. 149-212.

Белая Г.А. Новые виды для флоры Уссурийского заповедника // Бот. ж. 1983. Т. 68, № 10. С. 1426-1427.

Белая Г.А., Морозов В.Л. Редкие виды сосудистых растений Уссурийского заповедника им. В.Л. Комарова // Охрана редких видов сосудистых растений советского Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1985. С. 23-29.

Борисова И.В. Основные жизненные формы двудольных многолетних травянистых растений степных фитоценозов Северного Казахстана // Бот. ж. 1960. Т. 45, № 1. С. 19-33.

Галанин А.В. Цепотическая организация растительного покрова. Владивосток, 1989. 167 с.

Галанин А.В. Флора и ландшафтно-экологическая структура растительного покрова. Владивосток: АН СССР, 1991. 272 с.

Галкина М.В., Петелин Д.А. Синтаксономия липовых лесов Дальневосточного морского заповедника. М.: ВИНТИ, 1990. Деп. № 5135-В 90. 58 с.

Голубев В.Н. Эколого-биологические особенности травянистых растений и растительных сообществ лесостепи. М.: Наука, 1965. 287 с.

Голубев В.Н. Об изучении жизненных форм растений для целей фитоценологии // Бот. ж. 1968. Т. 53, № 8. С. 1085-1093.

Зозулин Г.М. Аспекты учения о жизненных формах у растений в биосферном плане // Проблемы экологии морфологии растений. М.: Наука, 1976. С. 45-54.

Камелин Р.В. Флорогенетический анализ естественной флоры горной средней Азии. Л.: Наука, 1973. 355 с.

Келлер Б.А. Главные типы и основные закономерности в растительности СССР // Избр. соч. М.: АН СССР, 1951. С. 133-177.

Коркишко Р.И. Сосудистые растения материковой части Дальневосточного государственного морского заповедника // Хорология и таксономия растений советского Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР, 1990. С. 1-116.

Ластовецкий Е.И., Якунин Л.П. Гидрометеорологическая характеристика Дальневосточного государственного морского заповедника // Цветковые растения островов Дальневосточного морского заповедника. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981. С. 18-33.

Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. Биоморфологический анализ флоры Магаданской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1995. Т. 100, № 3. С. 83-94.

Макаров Ю.М., Мельникова А.Б., Бабурин, А.А. Физико-географическая характеристика // Флора и растительность Большехехцирского заповедника. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. С. 4-13.

Мельникова А.Б. Сосудистые растения // Флора и растительность Большехехцирского заповедника. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. С. 102-184.

Мельникова А.Б. Сосудистые растения Большехехцирского заповедника // Флора и фауна Большехехцирского заповедника. Вып. 52. М., 1993. С. 1-92.

Мельникова А.Б. Дополнение к флоре сосудистых растений заповедника «Большехехцирский» и его охранной зоны (Хабаровский край) // Бот. ж. 2001. Т. 86, № 8. С. 131-134.

Нахуцишвили Г.Ш. Экология высокогорных растений и фитоценозов Центрального Кавказа. Тбилиси: Мещниереба, 1974. 193 с.

Нахуцишвили Г.Ш., Гамцемлидзе З.Г. Жизнь растений в экстремальных условиях высокогорий. Л.: Наука, 1984. 123 с.

Полозова Т.Г. Жизненные формы сосудистых растений подзоны южных тундр на Таймыре // Южные тундры Таймыра. Л.: Наука, 1986. С. 122-135.

Правдин Ф.Н. Учение о жизненных формах как общебиологическая проблема // Жизненные формы в экологии и системы растений. М.: Гос. пед. ин-т им. В.И. Ленина, 1986. С. 3-8.

Пробатова Н.С., Седедец В.П., Недолужко В.А., Павлова Н.С. Сосудистые растения островов залива Петра Великого в Японском море (Приморский край). Владивосток: Дальнаука, 1998. 116 с.

Прозоровский А.В. О биологических типах растений пустыни // Бот. ж. 1936. Т. 21, № 5. С. 559-563.

Рысин Л.П., Рысина Г.П. Морфоструктура подземных органов лесных травянистых растений. М.: Наука, 1987. 208 с.

Серебрякова Т.И. Еще раз о понятии «жизненная форма» у растений // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1980. Т. 85, вып. 6. С. 75-86.

Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб.: Наука, 1985-1996. Т. 1-8. 2400 с.

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

Сукачев В.Н. Что такое фитоценоз? // Советская ботаника. 1934. № 5. С. 3-50.

Таранков В.И. Микроклимат лесов южного Приморья. Новосибирск: Наука, 1974. 225 с.

Таранков В.И. Физико-географические условия // Флора и растительность Уссурийск. заповедника. М.: Наука, 1978. С. 5-18.

Тахтаджян А.Л. Флористические области Земли. Л.: Наука, 1978. 248 с.

Тихомиров Б.А. Очерки по биологии растений Арктики. М.; Л., 1963. 154 с.

Федина Л.А. Дополнение к флоре сосудистых растений Уссурийского заповедника им. В.Л.Комарова // Бот. ж. 1985. Т. 70, № 11. С. 1571-1573.

Федина Л.А. Уссурийский заповедник имени В.Л.Комарова БПИ ДВО РАН // Природоохранные территории и акватории Дальнего Востока и проблемы сохр. биол. разнообразия. Владивосток: ДВО РАН, 1994. С. 133-134.

Федина Л.А. Заметки по флоре Уссурийского заповедника // Раст. в мусс. климате: Материалы междунар. конференции, посвященной 50-летию Бот. сада-инст. ДВО РАН. Владивосток: Дальнаука, 1998. С. 63-65.

Хохряков А.П. Категории жизненных форм у растений и их эволюция // Ж. общ. биол. 1981. № 2. С. 169-180.

Шальт М.С. Система жизненных форм степных растений // Уч. зап. Таджикск. гос. ун-та. 1955. Т. 6, вып. 1. С. 34-46.

Шенников А.П. Введение в геоботанику. Л.: ЛГУ, 1964. 447 с.

Чернышев В.Д. О режиме суммарной солнечной радиации под пологом дубово-широколиственных лесов Горнотаежной станции // Биол. иссл. на Горнотаежной ст. Вып. 3. Владивосток: Дальнаука, 1996. С. 1-219.

Чубарь Е.А. Сосудистые растения островов Дальневосточного морского заповедника // Флора и фауна заповедников. М., 1992. 65 с.

Юрцев Б.А. Жизненные формы: один из узловых объектов ботаники // Пробл. экологической морфологии растений. М.: Наука, 1976. С. 9-44.

Bezdelev A.V. Variety of the life forms of the korean-pine-broad-leaved forests // XVI Intern. Bot. Congr., St. Louis, 1999. P. 457.