

УДК 582.998.4

БИОМОРФОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ФЛОРЫ СЕВЕРНЫХ ЛЕСОСТЕПЕЙ СРЕДНЕЙ СИБИРИ

Антипова Е.М.

*Красноярский государственный педагогический университет
им. В.П. Астафьева*

Подробная информация об авторах размещена на сайте
«Учёные России» - <http://www.famous-scientists.ru>

Дается анализ жизненных форм флоры северных лесостепей Средней Сибири (Канской, Красноярской, Ачинской) по системе Раункиера (1905). Флора относится к гемикриптофитному спектру, что соответствует современному климату территории и бореальному характеру флоры. В значительном участии криптофитов, терофитов и ксерохамефитов проявляется влияние аридных древнесредиземноморских элементов, фанерофитов – неморальных, криохамефитов – холодных арктических и высокогорных флор.

Растения должны приспосабливаться ко всему комплексу условий местообитания, поскольку экологические факторы влияют на него не изолированно друг от друга, а во всей их совокупности. При этом приспособление растений к окружающим условиям среды проявляется не только в физиологических особенностях, анатомической структуре органов, но и во внешних морфологических признаках, определяющих их общий габитус. Приспособленность растений ко всему комплексу условий местообитания отражает жизненная форма. Поэтому как выражение в морфогенезе общих приспособительных черт к определенной среде обитания, выработанных в процессе длительной эволюции, жизненные формы растений являются важной характеристикой строения растительного покрова и отношений растительных группировок со средой обитания. Эколого-морфологические типы растений несут в своей биологии и внешнем облике отпечаток воздействия господствующих почвенно-климатических и ценологических условий [18], поэтому их анализ имеет важное значение для познания особенностей генезиса региональной флоры, ее пространственного деления, места в системе фитоценозов более высокого ранга.

С тех пор, как Е. Warming предложил сам термин «жизненные формы» («Lebensformen» или «Life-forms»), было предло-

жено множество классификаций биоморф, разработанных с большей или меньшей детальностью и разным диапазоном охвата разнообразия, главным образом, цветковых, поскольку построение единой, универсальной, выдержанной во всех отношениях системы жизненных форм растений, по мнению многих исследователей, невозможно [8, 29]. Обзоры основополагающих работ по типизации жизненных форм приводят Г.И. Поплавская [12,13], А.П. Шенников [26], И.Г. Серебряков [17], Т.И. Серебрякова [20], Т.К. Горышина [3], особенности гигрофитов обсуждают В.М. Катанская [7], Кокин [9]; Б.Ф. Свириденко [15], Е.П. Прокопьев [14] и др.

Наиболее удобной и непревзойденной по широте практического использования оказалась (несмотря на неоднократную и ожесточенную критику) классификация датского ботаника К. Раункиера, предложенная в 1905 году [32]. При выделении жизненных форм растений Раункиер использовал единственный морфометрический признак, а именно: положение переннирующих тканей относительно поверхности почвы, который оказался чрезвычайно важным с приспособительной точки зрения. Наиболее детальная классификация, основанная на структурно-морфологических особенностях строения тела растений, разработана И.Г. Серебряковым [16, 18, 19]. Эта классификация ох-

вывает жизненные формы семенных растений, не рассматривая таковые высших споровых. Эволюция в этих группах растений проходила самостоятельно и их не следует соотносить с жизненными формами семенных, существенно отличающимся наличием типичных побегов с пазушными почками [6, 25].

Биоморфы спорофитов папоротников, хвощей и плаунов флоры среднесибирских лесостепей проанализированы с использованием работ А.П. Хохрякова [24, 25], Н.И. Шориной [27, 28, 29], И.И. Гуревой [4]. Большинство несемных сосудистых растений (31 вид, или 2,2% состава флоры) являются наземными травянистоподобными формами (28), 2 вида отнесены к кустарничковидным типам, которые по анатомическим признакам наземных осевых органов не являются настоящими деревянистыми растениями, но по характеру нарастания и ветвления сходны с кустарничками [30], один вид является земноводным (*Equisetum fluviatile*). Большинство видов относится к многократно спороносящим травянистым многолетникам. В основу разграничения жизненных форм папоротников авторами положены различные признаки их спорофитов: строение корневищ, расположение вай на ризомах, признаки симметрии и направления роста ризомов, особенности строения розеток и т.д. Флора северных лесостепей Средней Сибири характеризуется разнообразием групп биоморф спорофитов папоротников [4]:

- длиннокорневищные безрозеточные и временно розеточные, включающие: тонкокорневищные, радиально-симметричные, безрозеточные, многолетние – *Gymnocarpium dryopteris*, *Thelypteris palustris* и др.; тонкокорневищные, радиально-симметричные, временно розеточные, многолетние – *Diplazium sibiricum*, *Gymnocarpium jessoense*, *G. continentale*;

- короткокорневищные розеточные папоротники, включающие: мелкокорневищные, радиально-симметричные, рычлорозеточные, многолетние – *Asplenium ruta-muraria*, *Woodsia ilvensis*; крупнокорневищные, радиально-симметричные,

плотнорозеточные многолетние – *Athyrium filix-femina*, *Dryopteris expansa*, *Matteuccia struthiopteris*;

- длиннокорневищные безрозеточные папоротники, включающие: толстокорневищные, дорзивентральные, многолетние – *Polypodium sibiricum*, *Pteridium aquilinum*.

Интегральным выражением приспособленности видов к перенесению неблагоприятного периода года, определяющим основные черты адаптивных процессов флоры является биологический спектр, основанный на системе Раункиера. Эта система основана на учете приспособления растений к перенесению ими неблагоприятных условий – низких осенне-зимних температур в районах с холодным климатом и летней засухи в аридных областях. Известно, что от холода и засухи страдают прежде всего почки возобновления, а степень защищенности почек в значительной степени зависит от их положения к поверхности почвы. Устойчивость к неблагоприятным факторам биологических типов К. Раункиера возрастает от фанерофитов к терофитам в последовательности, указанной в таблице 1. Биологические типы выработались в результате приспособления растений к климатическим невгодам. Поэтому их соотношение хорошо коррелирует с типом климата данной территории. Анализируя биологический спектр флоры северных лесостепей Средней Сибири (табл. 1), отмечаем, что подавляющее число видов относится к гемикриптофитам, которым принадлежит около половины травянистых растений (46,7% от общего числа видов). Преобладание гемикриптофитов и присутствие хамефитов (3,5%) ясно свидетельствует о голарктическом характере флоры, расположенной в умеренно холодной зоне. У гемикриптофитов на неблагоприятный период надземные органы отмирают нацело, а почки возобновления располагаются на уровне почвы и защищаются почечными чешуями, лесной подстилкой, собственными отмершими надземными органами и снегом.

Таблица 1. Состав жизненных форм растений северных лесостепей Средней Сибири (по Раункиеру, 1905; 1907)

Жизненная форма	Число видов	
	Абсолютное	%
I. Фанерофиты (Phanerophytes – Ph)	75	5,4
1. Мезофанерофиты (ММ)	18	1,3
2. Микрофанерофиты (М)	24	1,7
3. Нанофанерофиты (N)	33	2,4
II. Хамафиты (Chamaephytes – Ch)	48	3,5
III. Гемикриптофиты (Hemikryptophytes – H)	647	46,7
IV. Криптофиты (Kryptophytes – K)	391	28,2
1. Геофиты (Geophytes – G)	305	22,0
2. Гелофиты и гидрофиты (Helophytes a. Hydrophytes – HH)	86	6,2
А. Гелофиты	45	3,2
Б. Гидрофиты	41	3,0
V. Терофиты (Therophytes – Th)	224	16,2
Всего:	1385	100

Тип гемикриптофитов во флоре северных лесостепей неоднороден. В связи с неблагоприятным холодным периодом на территории лесостепей выделяется своеобразная группа растений – протогемикриптофитов [33], у которых воздушные побеги, несущие листья и цветки, удалены от основания. Крупные листья находятся в средней части побега, книзу они становятся чешуйчатыми и служат для защиты почек в неблагоприятный период. Протогемикриптофиты ежегодно образуют нецветущие удлинённые воздушные побеги, которые могут пережить не слишком суровую зиму, и растение может расти далее как полукустарниковый хамафит. Так, у *Polygala hybrida*, *Dracocephalum nutans* в середине лета развиваются укороченные олиственные озимые побеги до 3-4 см из почек возобновления на каудексе, у *Cerastium arvense* мелкие побеги до 1-1,5 см располагаются по длине стелющихся надземных плетей. К протогемикриптофитам отнесены виды рода *Rubus*, у которых вегетативные почки, от которых зависит продолжение индивидуальной жизни растения, располагаются на подземной части побега. Протогемикриптофиты являются пластичными растениями [1], приспособленными к меняющимся год от года метеорологическим особенностям зимы, развивая и сохраняя в зависимости от ее суровости олиственные

озимые побеги, почки возобновления на разных стадиях развития и расположенных на различной высоте над корневой шейкой.

Среди гемикриптофитов в северных лесостепях выделяется, главным образом, три крупные группы растений: корневищные, розеточные и дерновинные [2]. Наиболее распространенная группа корневищных гемикриптофитов (20,3% всей флоры) представляет около половины (43,4%) состава всей группы. У короткокорневищных растений, характеризующихся преобладанием разнотравья, к осени формируются довольно крупные побеги до 3-9 см (*Agrimonia pilosa*), у длиннокорневищных к осени формируются молодые корневища в 3-5 и 10 см, верхние концы которых достигают поверхности почвы. Розеточные и частично розеточные гемикриптофиты составляют более трети состава типа (36,3%), имеют зимующие, хорошо развитые побеги (1-1,5 см) в центре розетки листьев (*Astragalus inopinatus*, *Fragaria viridis*). Чаще всего молодые побеги бывают защищены влагищами старых листьев. Кроме многолетних растений, к этой группе отнесены и очень многие двулетние (*Otites baschkirorum*, *Campanula sibirica*). Дерновинные гемикриптофиты – злаки, осоки и разнотравье, менее обильны и немногочисленны (11,1%). Известно, что эти растения располагают узлы кущения на

глубине 1-3 см, но молодые побеги к осени достигают поверхности почвы и даже выходят из нее. Молодые побеги закладываются внутри влагалищ листьев и на укороченных корневищах и к осени достигают у различных видов разной длины. Побеги, закладывающиеся внутри влагалищ листьев специальной защиты не имеют, а возникающие на укороченных корневищах, защищены плотными кожистыми чешуйками (у некоторых осок).

По экологическому и ценобитическому составу группа гемикриптофитов очень разнородна. Около половины гемикриптофитов (41,2%) составляют мезофитные лесные (*Delphinium elatum*, *Geranium sylvaticum*, *Crepis sibirica*), луговые и поляннопущечные (*Tragopogon sibiricum*, *Veronica chamaedrys*, *Stellaria graminea*, *Geranium pratense*), лугостепные (*Hypericum perforatum*, *Pedicularis elata*, *Rumex acetosella*) и сорные (*Chaerophyllum prescottii*, *Cirsium incanum*) виды. Доля ксерофитной составляющей – 38,9% гемикриптофитов, включающей растения, главным образом, степных (*Serratula marginata*, *Goniolimon speciosum*, *Stipa capillata*) и лесостепных сообществ (*Pilosella echinoides*, *Filipendula vulgaris*, *Astragalus dasyglottis*). Гигромезофильно-пойменно-лесной, долинно-луговой, низинно-болотный и гигрофильно-злаково-травянистый ценоэлементы включают наименьший процент растений среди гемикриптофитов (19,8%).

Около трети видов флоры северных среднесибирских лесостепей составляют криптофиты (28,2%), с почками возобновления или окончания побегов, скрытыми более или менее глубоко под поверхностью почвы или на дне водоема, получая дополнительную защиту. Они возникли в областях с длительным сухим периодом года [18] и приспособлены к перенесению неблагоприятных условий, вызванных и засухой, и морозами. Большую часть их формируют геофиты (22,0%), меньшую – гело- и гидрофиты (6,2%). В пределах лесостепей геофиты составляют более четверти всех травянистых растений (26,6%). В процессе геофильной эволюции покрытосеменных, произошли различного рода подземные стебли, служащие для перезимования, для отложения запасных пита-

тельных веществ, а также для вегетативного размножения [21]. Среди геофитов, так же как среди гемикриптофитов, выделяются растения, у которых молодые побеги зимуют в центре розетки листьев (*Bistorta officinalis*, *Hemerocallis minor*), на концах корневищ и на каудексах (*Scutellaria scordiifolia*, *Polygonatum odoratum*, *Eriophorum angustifolium*), а также в луковицах (*Lilium pumilum*, *Tulipa uniflora*, *Allium ramosum*) и клубнях (*Calypso bulbosa*, *Orchis militaris*, виды рода *Corydalis* и др.). Группа геофитов разнообразна по экологической и ценобитической приуроченности. Преобладают среди них гигриды (46,9%) – растения гигромезофильно-гигромезофильно-пойменно-лесного и умброфильно-лесного, низинно-болотного и гигрофильно-злаково-травянистого ценоэлементов; 31,9% составляют растения мезофильного экологического ряда (лесные, луговые, лугостепные); 21,2% представляют растения ксерофильного ряда – степных, лугостепных и скалисто-каменисто-щебнистых местообитаний.

К подтипу гелофитов отнесены виды, которые растут в почве, насыщенной водой, или в воде (*Sparganium erectum*, *Typha angustifolia*, *Eleocharis uniglumis*), над которой поднимаются их листоносные и цветоносные побеги разных жизненных форм [15]: укореняющиеся длиннопобеговые корневищные (*Phragmites australis*, *Scolochloa festucacea*), розеточные корневищные (*Butomus umbellatus*, *Alisma plantago-aquatica*), розеточные клубневые (*Bolboschoenus maritimus*), длиннопобеговые стolonные (*Hippuris vulgaris*) и т.д. Гидрофиты живут в воде, над поверхностью воды у них поднимаются только цветки и соцветия. Они включают многолетние растения различных жизненных форм: длиннопобеговые турионовые (*Myriophyllum verticillatum*, *Elodea canadensis*), клубневые (*Potamogeton pectinatus*), стolonные (*Potamogeton natans*) и др.

К терофитам отнесены однолетние растения, у которых к концу вегетационного периода отмирают как надземные, так и подземные органы, а неблагоприятный сезон года они переживают в виде покоящихся семян, которым не вредны ни холод, ни засуха. Во флоре северных лесостепей

степей Средней Сибири на них приходится небольшой процент – 16,2% состава флоры. Значительное число представителей этой группы жизненных форм характерно для ксерических территорий Древнего Средиземья [6]. В группе терофитов половину (52,2%) составляют сорные плюризональные виды, на втором месте – степные (11,6%), остальные 36,2% составляют луговые, гигромезофильно-пойменно-лесные, гигрофильно-злако-травянистые, низинно-болотные, лесные и полянно-опушечные растения.

Фанерофитов во флоре лесостепей не много – 75 видов (5,4% всей флоры), но они играют важную средообразующую роль во многих растительных сообществах лесостепей. Формы фанерофитов господствуют в постоянно влажном и теплом климате, где рост и развитие растений ничто не тормозит [18]. В условиях умеренно холодного климата они менее всего приспособлены к переживанию неблагоприятных условий: их почки возобновления защищены лишь почечными чешуями. В нашей флоре они распадаются на три группы, из которых самая многочисленная – нанофанерофиты (2,4%), за ней следует группа микрофанерофитов (1,7%), меньше всего мезофанерофитов – 1,3%, что соответствует современному климату северных лесостепей. Они представлены видами, приспособленными к резко континентальным условиям лесостепей (*Larix sibirica*, *Picea obovata*, *Pinus sylvestris*), а также сохранившимися в менее суровых пойменных условиях лесостепей пребореальными представителями (*Viburnum opulus*, *Malus baccata*, *Sambucus sibirica*).

Хамефиты, с почками возобновления и концевыми побегами, располагающимися невысоко над почвой или у ее поверхности, защищены в условиях лесостепей не только почечными чешуями, но и снегом, а иногда и скученностью побегов. Максимальная высота положения почек у хамефитов зависит от глубины снежного покрова. Во флоре представлены 48 видами (3,5% от состава флоры). Это, в основном (39), кустарнички (*Chamaedaphne calyculata*, *Oxycoccus palustris*, *Chimaphila umbellata*) и полукустарнички (*Potentilla acaulis*, *Minuartia verna*, *Alyssum*

obovatum), которые возникли в условиях климата с сухим или холодным периодом года [22]. Поэтому в эколого-ценотическом отношении группа гетерогенна, прослеживаются крио- и ксерохамефиты [6], включающие ценоземнты влажных лесов (боровые, умброфильно-лесные и пойменно-лесные – 23 вида), низинно-болотных (3) и различных степных (собственно-степные, лугостепные, скальные) сообществ (22). Травянистые хамефиты (9) в подавляющем большинстве – виды темнохвойных лесов (*Orthilia obtusata*, *Pyrola rotundifolia*, *Moneses uniflora*), сохранившие в структуре черты кустарника: сходство молодого растения с сеянцем кустарника, медленное многолетнее развитие побегов, рост куртиной без обособления отдельных частей растения, а при обильном питании – скученность надземных побегов с образованием куста [5]. Вечнозеленые таежные растения не являются выходцами с гор субтропического пояса, а унаследованы тайгой от вечнозеленых лесов, существовавших на севере в отдаленном прошлом [23]. Природа этих растений формировалась в условиях мягкого, но сугубо умеренного климата третичного периода, ранее плиоцена [11]. Наступившее похолодание в третичную эпоху способствовало возникновению особых жизненных форм растений в нижнем ярусе хвойных лесов: медленно растущих с подземными побегами – корневищами, питающихся микотрофно отмершими деревянистыми частями растений, с вместилищем запасов, низкими надземными побегами, прикрытыми зимой снегом от больших морозов. Полная защита снежным покровом при неблагоприятных условиях зимы сыграла важную роль в раздревеснении стебля стелющихся форм [10].

Таким образом, биологический спектр флоры северных лесостепей Средней Сибири носит гетерогенный характер, выявляя черты приспособления растений к изменяющимся в процессе флорогенеза почвенно-климатическим условиям. Флора северных лесостепей Средней Сибири относится к гемикриптофитному спектру, что соответствует современному климату территории и бореальному характеру флоры. В значительном участии криптофитов,

терофитов и ксерохамефитов проявляется влияние аридных древнесредиземноморских элементов, фанерофитов – неморальных, криохамефитов – холодных арктических и высокогорных флор.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ:

1. Воронов А.Г. Геоботаника. 1973. М., Высшая школа. 384 с.
2. Горшкова А.А. Перезимовка растений в Иркутско-Балаганской лесостепи // Научные чтения памяти Михаила Григорьевича Попова. 1960. Третье чтение. Иркутск, Сифибр. С. 28 – 31.
3. Горышина Т.К. Экология растений. 1979. М., Высшая школа. 365 с.
4. Гуреева И.И. Равноспоровые папоротники Южной Сибири. Систематика, происхождение, биоморфология, популяционная биология. 2001. Томск, Изд-во Том. ун-та. 158 с.
5. Каверзнева Ю. Г. О морфогенезе *Ramischia secunda* Garske. // Бот. журн. 1959. Т. 44. № 7. С. 1014 – 1017.
6. Камелин Р.В. Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. 1973. Л., Наука. 356 с.
7. Катанская В.М. Высшая водная растительность континентальных водоемов СССР. 1981. Л., Наука. 181 с.
8. Кирпотин С.Н. О целесообразности использования физиономического подхода и принципов теории симметрии при выделении и изучении жизненных форм растений // *Krylovia*. Сибирский ботанический журнал. 1999. Т.1. № 1. С. 15 – 25.
9. Кокин К.А. Экология высших водных растений. 1982. М., Изд-во МГУ. 160 с.
10. Колищук В.Г. О морфологической эволюции от деревьев к травам в ряду стелющихся форм растений // Бот. журн. 1968. Т. 53. № 8. С. 1029 – 1041.
11. Крылов П.Н. Тайга с естественной исторической точки зрения. 1898.
12. Поплавская Г.И. Краткий курс экологии растений. 1937. Л., Изд-во биол. и медиц. лит-ры. 297 с.
13. Поплавская Г.И. Экология растений. 1948. М., Сов. Наука. 295 с.
14. Прокопьев, Е.П. Экология растений. 1995. Томск, ТГУ. 129 с.
15. Свириденко Б.Ф. Жизненные формы цветковых гидрофитов Северного Казахстана // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 5. С. 687–698.
16. Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. 1952. М., Сов. наука. 391 с.
17. Серебряков И.Г. Основные направления эволюции жизненных форм у покрытосеменных растений // Бюлл. МОИП, отд. биол. 1955. Т. 60. Вып. 3. С. 71 – 91.
18. Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. 1962. М., Высшая школа. 378 с.
19. Серебряков И.Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. 1964. М.; Л., Наука. С. 146 – 205.
20. Серебрякова Т.И. Жизненные формы растений // Жизнь растений. 1974. Т. 1. М., Просвещение. С. 87 – 98.
21. Тахтаджян А.Л. Морфологическая эволюция покрытосеменных. 1948. М., МОИП. 300 с.
22. Тахтаджян А.Л. Древесные и травянистые цветковые растения и их эволюционные взаимоотношения // Жизнь растений. 1980. Т.5, ч. 1. М., Просвещение. С. 8 – 11.
23. Толмачев А.И. О некоторых архаичных чертах растений тайги, их экологической и исторической обусловленности // Памяти Порфирия Никитича Крылова. 1951. Вып. 116. Томск, ТГУ. С. 25 – 35.
24. Хохряков А.П. Закономерности эволюции растений. 1975. Новосибирск, Наука. 202 с.
25. Хохряков А.П. Жизненные формы папоротникообразных // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1979. № 2. С. 251 – 254.
26. Шенников А.П. Экология растений. 1950. М., Советская наука. 371 с.
27. Шорина Н.И. Строение зарослей папоротника орляка в связи с его морфологией // Жизненные формы: структура, спектры, эволюция. 1981. М., Наука. С. 213 – 232.
28. Шорина Н.И. Особенности морфологии и роста акрогенно ветвящихся папоротников // Морфогенез и ритм разви-

тия высших растений. 1987. М., Изд-во Моск. гос. пед. ин-та. С. 52 – 59.

29. Шорина Н.И. Экологическая морфология и популяционная биология представителей подкласса *Polypodiidae*: Автореф. дис. ...д-ра биол. наук. 1994. М., МГПИ. 34 с.

30. Юрцев Б.А. Флора Сунтар-Хаяна. Проблемы истории ландшафтов северо-востока Сибири. 1968. Л., Наука. 235 с.

31. Du Riets G.E. Life-forms of terrestrial flowering plants // *Acta phytogeogr. suec.* 1931. № 3. Uppsala. P. 1 – 95.

32. Raunkiaer C. Types biologiques pour la geographie botanique. Oversigt over det Kgl. // *Danske Videnskabernes Selsk. Forhandl.* 1905. № 5.

33. Raunkiaer C. Planterigets Livs-formes og deres Betydning for Geografien. 1907. Koebenhavn og Kristiania.

BIOMORPHOLOGICAL STRUCTURE OF NORTH FOREST-STEPPE IN MIDDLE SIBERIA

Antipova Ye.M.

The Krasnoyarsk V.P. Astafyev state pedagogical university

The Life-forms Analysis of North forest-steppes in Middle Siberia (Kansk, Krasnoyarsk and Achinsk forest-steppes) is given. It is made according to the system of Raunkiaer (1905). The flora relate to hemicryptophyton spectrum. It corresponds with the climate of that territory and borealis character of the flora. The considerable participation of cryptophyton, terophyton and xerohamephyton shows influence of arid Old Mediterranean elements such as fanerophyton – nemoral, criohamephyton – cold arctic and mountain floras.

