

**РИТМЫ СЕЗОННОГО РАЗВИТИЯ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ
ПАПОРОТНИКОВ**

О.В. Храпко

Ботанический сад-институт ДВО РАН, г. Владивосток

При обзоре флоры Маньчжурии В.Л. Комаров [1901] отмечал, что среди папоротников имеются тропические виды, но преобладают представители умеренных флор. Полнее осветить этот вопрос поможет проведение более глубоких исследований, в частности анализ сезонных изменений, происходящих у папоротников.

Поскольку исследователями [Серебряков, 1951; и др.] сезонный ритм рассматривается как видовая характеристика, отражающая становление вида в определенных почвенно-климатических условиях, изучение сезонного ритма позволило бы оценить положение вида в современных экосистемах. Помимо этого анализ сезонных ритмов представителей какой-либо группы растений даст возможность внести вклад в познание процессов формирования всей флоры региона.

Все вышесказанное определило наш интерес к анализу сезонных ритмов одной из древних групп дальневосточной флоры – папоротников. Под ритмикой сезонного развития понимается ежегодно повторяющееся закономерное чередование биологических процессов и фаз развития, особенности которых у ряда представителей интересующей нас группы растений уже

освещалось в литературе. Так, при проведении наблюдений за сезонными изменениями, происходящими в дальневосточных растительных сообществах, в число объектов наблюдений нередко включались и папоротники [Липатова, 1969; Белая, 1985; и др.]. Особенности прохождения отдельных фенофаз в естественных ценозах на о-ве Сахалин были описаны для *Pteridium aquilinum* и *Osmundastrum asiaticum* [Ишин и др., 1979; Соловьянова и др., 1980; Салабутина, 1984]. В литературных источниках имеются характеристики сезонных ритмов дальневосточных представителей рода *Polypodium* L. s.l. [Державина, Шорина, 1985; Державина, 1994] и ряда других видов [Державина, Храпко, 1990, 1991; Храпко, 1990а,б, 1991]. Интересные материалы получены при сравнении хода сезонных изменений одних и тех же папоротников в условиях различных географических пунктов [Храпко, Стеценко, 1989]. Кроме того, были проанализированы особенности сезонных ритмов развития представителей одной из групп дальневосточной птеридофлоры – папоротников хвойно-широколиственных лесов Приморского края [Храпко, 1989].

Нами проведен анализ сезонных циклов спорофитов 97 видов папоротников, произрастающих на территории российского Дальнего Востока (РДВ). В основу этого анализа положено обобщение литературных материалов, касающихся сезонного развития интересующих нас видов в пределах естественного ареала и при интродукции вне его [Егорова, 1977; Стеценко, 1981; и др.], а также результаты оригинальных исследований, которые включали в себя изучение видов как в природных ценозах, так и при выращивании в условиях открытого и закрытого грунта. Основными используемыми методами явились метод фенонаблюдений за папоротниками [Котухов, 1974], изучения ритмики сезонного развития растений в стационарных условиях [Серебряков, 1954], сравнительно-морфологический метод. Используемые в статье названия таксонов приводятся по обработке Н.Н. Цвелева [1991], авторы латинских видовых названий приведены в приложении.

Первой фазой сезонного развития растений является фаза начала вегетации, которая у папоротников в условиях РДВ отмечается в конце апреля–начале мая. Не все наблюдаемые нами виды начинали вегетацию одновременно, наступлению

этой фазы несколько запаздывало у *Osmundastrum asiaticum* и *O. claytonianum*, значительно задерживалось у *Coniogramme intermedia*. При сравнительно более высоких температурах начинают вегетацию эти виды и при интродукции за пределами естественных ареалов [Стеценко, 1981].

Длительность следующей фазы сезонного развития – фазы активного роста – может различаться у разных представителей и в определенных пределах колебаться по годам у одного и того же вида. Она, как правило, составляет 4–6 нед. у папоротников, вайи которых собраны розеткой или пучком (*Athyrium sinense*, *Matteuccia struthiopteris* и др.), и более длительна у видов с подземными корневищами (*Diplazium sibiricum*, *Gymnocarpium jessoense* и др.). Выход и развитие новых вай у двух последних из названных видов может продолжаться всю первую половину лета. У некоторых из дальневосточных папоротников (*Dryopteris crassirhizoma*, *Polystichum braunii* и др.) в этой фазе еще сохраняются прошлогодние вайи, перезимовавшие в зеленом состоянии (рис. 1).

После окончания периода интенсивного роста особи папоротников приобретают характерный для вида габитус (рис. 2), который у преобладающего большинства (виды семейств *Athyriaceae*, *Woodsiaceae* и др.) не изменяется в течение вегетационного периода, а у некоторых представителей (семейств *Hymenophyllaceae*, *Polypodiaceae* и др.) – более длительное время. У первой из названных групп осенью, при наступлении низких положительных критических температур, особи вступают в короткую фазу подготовки к зиме. Она выражается в появлении на вайях некротических пятен и в пожелтении вай. Следует отметить, что у отдельных видов (*Leptorumohra amurensis*, *Polystichum subtripteron* и др.) в случае увеличения периода благоприятных температур возрастает и длительность периода вегетации. Тогда фаза подготовки к зиме может выпасть из сезонного цикла, и особи уходят под снег с зелеными живыми вайями, которые отмирают на протяжении зимы.

Фаза подготовки к зиме у *Polystichum braunii* и некоторых других видов проявляется в полегании живых зеленых вай, которые в таком состоянии зимуют. Отмирают они в начале лета, когда у особой разовьются новые вайи. С зелеными, но



Рис. 1. *Dryopteris crassirhizoma* в фазе активного роста. В нижнем левом углу видна перезимовавшая вайя

почти не изменяющимися вайями зимует и другая группа папоротников (виды семейства *Polypodiaceae* и др.). Зимний покой особей таких видов можно считать относительным, поскольку их вайи, по-видимому, продолжают фотосинтезировать, как это наблюдалось у зимующих в зеленом состоянии листьев цветковых растений [Генкель, Литвинов, 1930. Цит. по: Горышина, 1972; Горышина, 1967].



Рис. 2. *Dryopteris crassirhizoma* в фазе окончания активного роста

Учитывая длительность жизни надземной части особей (вай), изучаемые нами виды можно разделить на 2 группы: А – папоротники с длительно живущими вайями (*Dryopteris crassirhizoma*, представители семейства *Hymenophyllaceae* и др.), которые при наступлении неблагоприятного периода не отмирают, а либо остаются без изменений, либо полегают и зимуют в живом состоянии, период зимнего покоя у таких видов не выражен (рис. 3, а, б); Б – папоротники, вайи которых живут не более одного вегетационного периода (5–6 мес). Представители данной группы (*Athyrium monomachii*, *Pseudocystopteris spinulosa* и др.) могут отличаться друг от друга продолжительностью и датами наступления фенофаз, у некоторых из них проявляется тенденция к удлинению периода вегетации, однако объединяет эти виды то, что при наступлении неблагоприятных критических осенних температур их вайи отмирают, и в холодный период года особи находятся в покое.

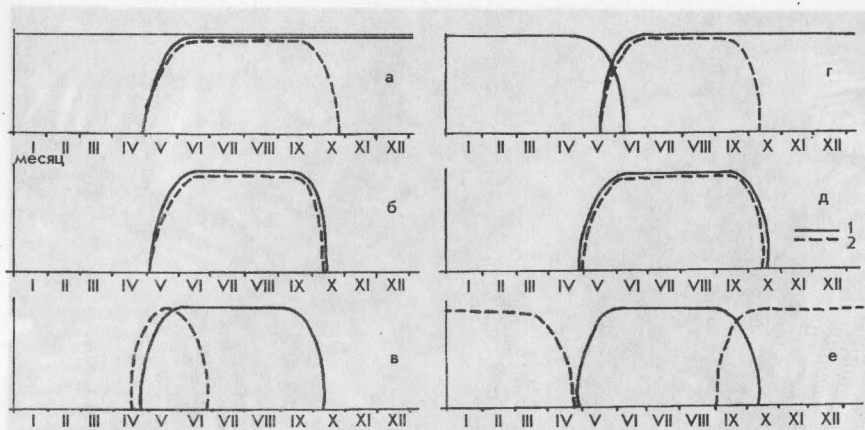


Рис. 3. Феноспектры некоторых видов дальневосточных папоротников: а – *Pleopeltis ussuriensis*; б – *Polystichum braunii*; в – *Pseudocystopteris spinulosa*; г – *Lunathyrium pycnosorum*; д – *Osmundastrum asiaticum*; е – *Onoclea sensibilis*. Усл. обозн.: 1 – развитие вегетативной части, 2 – развитие генеративной части

Характерные особенности отмечаются и в ходе сезонного развития генеративных органов папоротников. Сорусы многих дальневосточных видов (*Diplazium sibiricum* и др.) располагаются на неспециализированных вайях и появляются на пластинках в период интенсивного роста, по мере раскручивания долей. В этом случае развитие генеративной и вегетативной сферы растений происходит почти одновременно (рис. 3,в). Спороносные вайи других видов (*Lunathyrium pycnosorum* и др.) имеют некоторые морфологические отличия от вегетативных, в фазу начала вегетации у таких папоротников первыми появляются вегетативные вайи, а развитие вай, несущих сорусы, несколько запаздывает (рис. 3,г).

Сезонное развитие специализированных вегетативных вай (трофофиллов) зависит от видовой принадлежности особей. Так, спорофиллы *Plagiogyria matsumurana* начинают развиваться весной лишь с небольшим отставанием от вегетативных вай. У *Osmundastrum asiaticum* первыми начинают рост генеративные вайи, а трофофиллы выходят из почки позже (рис. 3,д).

Значительные различия в сезонном развитии генеративных и вегетативных вай наблюдаются у дальневосточных представителей семейства *Onocleaceae* – весной у особей этих папоротников открываются только трофофиллы, спорофиллы же появляются в конце вегетационного сезона (рис. 3,е).

Внутри изучаемой нами группы растений имеются различия и по длительности периода созревания спор, срокам спороношения, продолжительности жизни генеративных органов. У многих папоротников (виды семейств *Dryopteridaceae*, *Aspleniaceae* и др.) длительность периода созревания спор составляет 1–1,5 мес, спороношение осуществляется с момента раскрытия спорангиев (июль) до окончания вегетации (сентябрь–октябрь). Основная масса спор таких видов высыпается в течение 2 нед после начала спороношения, небольшое количество спор (не более 10%) можно обнаружить на отмерших перезимовавших вайях [Farrar, 1976]. Созревание спор папоротников семейства *Osmundaceae* продолжается не более 2 нед, споры высыпаются за очень короткий период, вскоре после спороношения спорофиллы отмирают. Генеративная часть особей таких видов живет не более 4–6 нед, в то время как вегетативная отмирает только в конце вегетационного периода. Своеобразно сезонное развитие дальневосточных представителей семейства *Onocleaceae*, у которых созревание спор на генеративных вайях совпадает с окончанием вегетационного периода и отмиранием вегетативных вай. Однако после созревания спор жесткие спорофиллы этих видов сохраняются и в зимний период, в связи с чем весной в фазу активного роста у особей наряду с молодыми развивающимися вегетативными отмечаются и отмершие перезимовавшие генеративные вайи. Часть созревших спор рассеивается в течение поздней осени и зимой, но основная их масса высыпается ранней весной. Согласно литературным данным [Farrar, 1976], у *Matteuccia struthiopteris* в марте на спорофиллах обнаруживается 80–90% зрелых нераскрывшихся спорангиев.

Итак, по характеру сезонного развития вегетативной и генеративной сфер дальневосточные папоротники можно распределить в 4 группы:

I – длительно вегетирующие с относительно длинным периодом жизни вай, генеративным периодом и позднелетним спороношением. В группу объединены папоротники (*Polystichum braunii*, виды семейства *Polypodiaceae* и т.д.), вайи которых сохраняют жизнедеятельность до 12 мес и более, созревание спор и спороношение происходит во второй половине летнего периода (рис. 3,а,б).

II – относительно длительно вегетирующие со сравнительно длинным периодом жизни генеративных органов и позднелетним спороношением. К данной группе относится наибольшее число дальневосточных папоротников (представители семейств *Woodsiaceae*, *Aspleniaceae* и т.д.), надземные части которых живут только один вегетационный сезон, длительность жизни вегетативных и генеративных органов совпадает, спороношение отмечается во второй половине лета (рис. 3,в,г). У представителей I и II групп высвобождение спор происходит на протяжении второй половины вегетационного периода преобладающей части растений фитоценозов РДВ.

III – папоротники с относительно длительным периодом вегетации, короткими периодами спороношения и жизни генеративных органов, раннелетним спороношением (дальневосточные *Osmundaceae*). Спорношение представителей данной группы приходится на начало лета, когда основная масса растений РДВ находится в фазе активного роста (рис. 3,д).

IV – виды с относительно длительным периодом вегетации, длительным периодом спороношения и позднелетним созреванием спор. Вегетативная часть особей папоротников данной группы живет один вегетационный период, споры созревают осенью, их основная часть высвобождается на следующий год ранней весной, когда многие дальневосточные растения находятся в состоянии покоя (рис. 3,е). К группе отнесены дальневосточные представители семейства *Onocleaceae* и, на основании литературных данных [Sato, 1982], *Dryopteris fragrans* (L.) Schott.

Особое значение в познании видов имеет оценка степени консервативности их сезонных ритмов, т.е. способности к адаптации в изменяющихся климатических условиях. У папоротников РДВ наблюдается целый спектр различий по этим

признакам. Наши эксперименты по переносу взрослых особей в условия с постоянным температурным режимом показали, что у ряда видов сезонные циклы почти не претерпевают изменений. Это длительно вегетирующие папоротники (*Dryopteris crassirhizoma*, *Polystichum craspedosorum* (Maxim.) Diels и др.), а также некоторые представители II–IV групп *Athyrium sinense*, *Lunathyrium pycnosorum* и др.). Можно говорить о стабильности сезонной ритмики *Osmundastrum asiaticum* и *Matteuccia struthiopteris*, которым для начала вегетации необходимо пройти период покоя с низкими температурами [Royce, 1976; Prange, 1985]. С другой стороны, ряд папоротников, отнесенных нами к группе II, способны и к более длительной вегетации при увеличении периода с благоприятными для нее температурами. Это явление наблюдалось при выращивании на лесном коллекционном участке в Ботаническом саду-институте ДВО РАН (г. Владивосток) у *Leptorumohra amurensis* и *Polystichum subtripteron*, а при переносе особей в условия закрытого грунта – у *Coniogramme intermedia* и *Dryopteris fragrans*. Оно выявляется и при сравнении длины вегетационного периода при интродукции в городах Владивостоке и Киеве *Woodsia polystichoides* [Стеценко, 1986] и *Phegopteris connectilis* [Храпко, Стеценко, 1989].

Принимая во внимание особенности сезонной ритмики изучаемых видов, их можно объединить в 3 феноритмотипа: вечнозеленые, полувечнозеленые и летнезеленые.

Вечнозеленые папоротники – феноритмотип составляет 18,6% дальневосточной птеридофлоры и объединяет виды, вайи которых живут более 12 мес (см. приложение). Данный феноритмотип должен включать, на наш взгляд, и *Polypodium fauriei*, отнесенный Н.М. Державиной [1994] к летнезимнезеленым видам. Однако, как отметил И.Г. Серебряков [1964], летне-зимнезеленые растения имеют две генерации листьев – летнюю и зимнюю.

Пластинки вай представителей феноритмотипа в основном жесткие, исключение составляют виды семейства *Hymenophyllaceae*, имеющие нежные однослойные вайи. По характеру сезонного развития вегетативных и генеративных органов вечнозеленые папоротники относятся к выделенной

нами I группе. В их сезонном развитии имеется ряд особенностей, присущих только этому феноритмотипу. Так, появление новых вай не приводит к гибели старых перезимовавших, и поэтому четкой смены поколений вай у таких папоротников нет. Осенью, при наступлении неблагоприятного периода, когда большинство дальневосточных растений вступает в фазу подготовки к зиме, габитус вечнозеленых папоротников не изменяется. Таким образом, сезонные циклы представителей данного феноритмотипа можно считать неполными, поскольку из них выпадает фаза подготовки к зиме. Зимний покой вечнозеленых папоротников, по-видимому относителен, что уже было отмечено выше.

Зрелые особи вечнозеленых папоротников при переносе в постоянные температурные условия ритмов сезонного развития не меняют. Не изменяют своей принадлежности к феноритмотипу и развивающиеся спорофиты – на всех возрастных этапах они являются вечнозелеными растениями как в естественных местах произрастания, так и в лабораторных условиях. Наши наблюдения и литературные материалы [Sato, Sakai, 1980a, b; Карписонова, 1985; и др.] показывают, что представители этого феноритмотипа характеризуются длительно живущими вайями на протяжении всего естественного ареала, а также при интродукции вне его.

Говоря о вечнозеленых дальневосточных папоротниках в целом, следует отметить, что данная группа может рассматриваться как реликтовая, сезонные ритмы представителей которой не соответствуют современным сезонным изменениям климата умеренной зоны. Как отмечал П.Н. Крылов [1898. С. 8–9], "постоянная листва является целесообразной лишь в климатах более ровных, ... в странах более умеренных и теплых, где от листвы требуется работа в течение большей части года... Словом, существование постоянной листвы у растений является результатом воздействия именно такого более ровного и теплого климата, и потому предполагать возможность выработки ее в холодных будет во всяком случае не логично."

Полувечнозеленые папоротники – самый малочисленный феноритмотип, включающий только 3 вида (см. приложение). Вайи представителей феноритмотипа имеют жесткие пластин-

ки, живут около года, при наступлении пороговых температур осенью полегают и остаются живыми всю зиму, отмирая весной, после выхода из почки новых вай. В отличие от вечнозеленых у полувечнозеленых папоротников смена поколений вай выражена четко, а в сезонном цикле имеется фаза подготовки к зиме, которая проявляется в полегании вай. Однако цикл сезонного развития полувечнозеленых, так же как у вечнозеленых папоротников, не совпадает полностью с общими сезонными изменениями, происходящими в естественных фитоценозах РДВ, поскольку зимний покой таких видов относителен. По характеру сезонного развития генеративных и вегетативных органов папоротники данного феноритмотипа относятся к I группе.

В онтогенезе полувечнозеленых папоротников в природных экотопах происходит смена принадлежности к феноритмотипу, так как в отличие от взрослых проростки и ювенильные спорофиты являются вечнозелеными, и их вайи не полегают. Выращенные из спор в закрытом грунте спорофиты на всех этапах онтогенеза вечнозеленые, при переносе же взрослых особей из естественных мест произрастания в условия постоянного температурного режима их сезонный ритм сохраняется.

Способность переносить зимний период с полегшими живыми вайями проявляется у полувечнозеленых папоротников на протяжении всего ареала, примером чему может служить *Polystichum braunii* [Sato, Sakai, 1980b; Лубягина, 1981; Храпко, 1989]. Сезонный ритм представителей данного феноритмотипа не изменяется и при выращивании за пределами естественного ареала, как это наблюдается, например, у *Dryopteris crassirhizoma* в Москве [Карписонова, 1985] и Киеве [Храпко, Стеценко, 1989].

Летнезеленые папоротники – наиболее крупный (78,3% видов) и разнообразный феноритмотип дальневосточной птеридофлоры (см. приложение). Вайи его представителей травянистые, живут один вегетационный сезон (6–7 мес), развиваясь из почки весной и отмирая осенью. Цикличность смены поколений вай выражена четко, в сезонном развитии особей отмечаются все фенологические фазы, характерные для растений умеренной зоны.

Феноритмотип летнезеленых папоротников неоднороден по особенностям сезонного развития генеративных и вегетативных органов входящих в него представителей, в связи с чем они могут быть отнесены к трем из выделенных групп (II–IV). Разнообразны летнезеленые папоротники и по устойчивости сезонных циклов. Среди них имеются представители (*Matteuccia struthiopteris* и др.), не изменяющие циклов ни в пределах ареала, ни при переносе в постоянные температурные условия. У некоторых видов отмечается тенденция к увеличению длительности вегетационного периода, в результате чего в зависимости от климатических условий мест произрастания их принадлежность к феноритмотипу может изменяться. Примером тому могут служить *Leptorumohra amurensis* и *Polystichum tripterum*, которые в Японии проявляют себя как полувечнозеленые растения [Sato, Sakai, 1980a,b], и *Coniogramme intermedia*, являющаяся на юге Японии вечнозеленым видом [Сато, Сакай, 1980].

При прохождении особями летнезеленых папоротников жизненных циклов в естественных фитоценозах происходит переход от вечнозеленых (проростки, ювенильные спорофиты) к летнезеленым (молодые, зрелые, старые спорофиты). В лабораторных условиях спорофиты наблюдаемых нами летнезеленых папоротников (*Athyrium sinense*, *A. yokoscense* и др.) оставались вечнозелеными на всех стадиях развития, что подтверждается и данными других исследователей [Sato, 1983].

Сезонные ритмы летнезеленых папоротников полностью соответствуют сезонным изменениям климата РДВ. Различия особенностей и степени устойчивости сезонных ритмов видов этого феноритмотипа указывают на то, что формирование его представителей проходило в различных климатических условиях. Так, становление видов с устойчивыми сезонными циклами может быть связано с сезонными климатами, а папоротников с тенденцией к увеличению длительности жизни вай – с климатами, отличающимися более продолжительными периодами благоприятных для вегетации температур, а в ряде случаев – и с бессезонными. Пример летнезеленых папоротников с неустойчивыми сезонными ритмами является подтверждением выдвинутого И.Г. Серебряковым [1964] принципа уподобления большинству видов в фитоценозе. Согласно этому принципу у

растений в новых эколого-ценотических и климатических условиях ритм развития изменяется в сторону приобретения или усиления признаков, характерных большинству видов окружающих фитоценозов.

Заключение

Анализ сезонных ритмов папоротников РДВ показал их разнообразие, выявил различия в глубине адаптации видов к современным климатическим условиям региона и в степени консерватизма сезонных ритмов. Результатом такого анализа явилось выделение в дальневосточной птеридофлоре трех феноритмотипов: вечнозеленые, полувечнозеленые и летнезеленые папоротники.

Вечнозеленые папоротники играют заметную роль в составе анализируемой птеридофлоры. Представители данного феноритмотипа характеризуются консерватизмом, их сезонные ритмы по ряду особенностей не совпадают с сезонным развитием современных растительных ценозов умеренной зоны. Это дает основание считать феноритмотип вечнозеленых папоротников реликтовым элементом дальневосточной птеридофлоры, а его представителей – видами, возникшими в условиях бессезонного климата.

Полувечнозеленые папоротники могут рассматриваться как переходная от вечнозеленых к летнезеленым группа. Становление этих видов или их предков происходило, очевидно, в условиях климата, не имевшего сезонных изменений. Однако не обладая высокой степенью консерватизма, они смогли приспособиться к современному климату, что нашло отражение в полегании вай при наступлении неблагоприятного периода.

Феноритмотип летнезеленых папоротников – самый распространенный дальневосточной птеридофлоры. Входящие в него виды отличаются разнообразием особенностей сезонных ритмов, но характерной чертой всех летнезеленых папоротников является соответствие их сезонных циклов сезонным изменениям климата РДВ. В то же время это разнообразие дает основание говорить о формировании видов, отнесенных к данному феноритмотипу, в различных климатических условиях.

Литература

- Белая Г.А. Сезонная динамика травяного покрова некоторых типов кедрово-широколиственных лесов юга Приморья // Динамика растительности юга Дальнего Востока СССР. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1985. С. 111–121.
- Горышина Т.К. Зимовка дубравных травянистых растений с зелеными листьями // Вестн. ЛГУ. Биология. 1967. № 9. С. 57–61.
- Горышина Т.К. Сравнительно-географический очерк сезонных ритмов развития и фотосинтеза у травянистых растений листопадных лесов // Бот. журн. 1972. Т. 57, № 5. С. 446–456.
- Державина Н.М. Особенности сезонного ритма развития многоножки виргинской, многоножки Фори, леписоруса уссурийского и пиррозии язычной на Дальнем Востоке // Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки: Межвуз. сб. науч. тр. М.: Прометей, 1994. С. 52–53.
- Державина Н.М., Храпко О.В. Пиррозия язычная – *Pyrrhosia lingua* (Thunb.) Farw. // Биология редких сосудистых растений советского Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР, 1990. С. 19–30.
- Державина Н.М., Храпко О.В. Леписорус уссурийский – *Lepisorus ussuriensis* (Regel et Maack) Ching // Биологические особенности сосудистых растений советского Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР, 1991. С. 13–22.
- Державина Н.М., Шорина Н.И. Об особенностях онтогенеза и сезонного ритма многоножки обыкновенной (*Polypodium vulgare* L.) в разных эколого-фитоценологических условиях // Экологические и популяционно-онтогенетические исследования растений. Саратов, 1985. С. 76–97.
- Егорова Е.А. Дикорастущие декоративные растения Сахалина и Курильских островов. М.: Наука, 1977. 254 с.
- Ишин Ю.Д., Соловьянова Л.Н., Шаромова Э.А., Сабиров Р.Н., Салабутина Р.В. Фитомасса и некоторые особенности биологии папоротника орляка в различных ценозах Сусунайской долины // Биология и интродукция полезных растений Сахалинской области. Южно-Сахалинск, 1979. С. 12–18.
- Карпионов Р.А. Травянистые растения широколиственных лесов СССР. М.: Наука, 1985. 205 с.
- Комаров В.Л. Флора Маньчжурии. СПб.: Типо-литография "Герольд", 1901. Т. 1. С. 107–174.
- Котухов Ю.А. Методика наблюдения за папоротниками сем. *Polypodiaceae* R. Br. // Бюл. Гл. ботан. сада. 1974. Вып. 94. С. 10–18.
- Крылов П.Н. Тайга с естественно-исторической точки зрения // Научные очерки Томского края. Томск: Типо-литография М.Н. Кононова и И.Ф. Скулимовского, 1898. С. 1–15.
- Липатова В.В. Сезонное развитие травяного покрова некоторых сообществ в подзоне широколиственно-хвойных лесов // Амурская тайга. Л.: Наука, 1969. С. 154–186.
- Лубягина Н.П. Ритмика сезонного развития фитоценоза черневой тайги Кузнецкого Алатау. Биоморфологические особенности травянистых растений // Ресурсы и интродукция полезных растений Сибири. Новосибирск: Наука, 1981. С. 103–119.
- Салабутина Р.В. Фенология чистоуста коричневого (*Osmunda cinnamomea* L.) на юге Сахалина // Эколого-фенологические исследования в Сахалинской области. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1984. С. 51–55.
- Сато Т., Сакай А. Изучение фенологии листьев *Pteridophyta* на Хоккайдо // Нихон сэйтайгаку кайси. 1980. Т. 30, № 4. С. 369–375. (Яп. яз.).
- Серебряков И.Г. Ритмика развития растений и метеорологические условия // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1951. Т. 56, № 2. С. 63–67.
- Серебряков И.Г. О методах изучения ритмики сезонного развития растений в стационарных геоботанических исследованиях // Уч. зап. Моск. гор. пед. ин-та им. В.П. Потемкина. 1954. Т. 37, вып. 2. С. 3–7.
- Серебряков И.Г. Сравнительный анализ некоторых признаков ритма сезонного развития растений различных ботанико-географических зон // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1964. Т. 69, вып. 5. С. 62–75.
- Соловьянова Л.М., Салабутина Р.В., Сабиров Р.Н. Динамика роста и развития вай папоротника орляка в фазе интенсивного роста // Изучение и использование растительных ресурсов Сахалина и юга Приморья. Южно-Сахалинск, 1980. С. 3–11.
- Стеценко Н.М. Роль метеорологических условий в онтогенезе папоротников // Охрана, изучение, обогащение растительного мира. Киев, 1981. Вып. 8. С. 92–95.
- Стеценко Н.М. Папоротники – интродуценты Ботанического сада Киевского государственного университета // Бюл. Гл. ботан. сада. 1986. Вып. 142. С. 30–36.
- Храпко О.В. Папоротники хвойно-широколиственных лесов Приморского края (биология, экология, перспективы использования и задачи охраны генофонда). Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1989. 124 с.
- Храпко О.В. Лепторумора Микеля – *Leptorumohra miqueliana* (Maxim. ex Franch. et Savat.) H. Ito // Биология редких сосудистых растений советского Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1990а. С. 15–19.
- Храпко О.В. Корноперис городчато-пильчатый – *Cornopteris crenuloserrulata* (Makino) Nakai // Там же. 1990б. С. 6–15.
- Храпко О.В. Кочедыжник красночерешковый – *Athyrium rubripes* (Kom.) Kom. // Биология редких сосудистых растений советского Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР, 1991. С. 4–13.
- Храпко О.В., Стеценко Н.М. Географическая изменчивость сезонного развития некоторых папоротников // Бюл. Гл. ботан. сада. 1989. Вып. 152. С. 18–21.
- Цвелев Н.Н. Отдел Папоротниковидные – *Polypodiophyta* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб.: Наука, 1991. Т. 5. С. 14–93.
- Farrar D.R. Spore retention and realise from overwintering fern fronds // Amer. Fern J. 1976. Vol. 66. P. 49–52.
- Prange R.K. Studies on the physiology and propagation of the ostrich fern *Matteuccia struthiopteris* // Proc. Roy. Edinburgh. 1985. Vol. 86. P. 153–159.
- Royce H.H. Cold requirements of several ferns in Southeastern Michigan // Amer. Fern J. 1976. Vol. 66, No. 3. P. 83–85.
- Sato T. Phenology and wintering capacity of sporophytes and gametophytes of ferns native to Northern Japan // Oecologia. 1982. Vol. 55, No. 1. P. 53–61.
- Sato T. Determination of the developmental age of sporophytes of some summer-green ferns Hokkaido, Japan // Jap. J. Ecol. 1983. Vol. 33, No. 2. P. 161–167.
- Sato T., Sakai A. Phenological study of the leaf of Pteridophyta in Hokkaido // Jap. J. Ecol. 1980a. Vol. 30, No. 4. P. 369–375.
- Sato T., Sakai A. Freezing resistance of the leaf of Pteridophyta native to Hokkaido with special reference to the phenology of the leaf // Low Temperat. Sci. 1980b. Vol. 38. P. 15–22.

ФЕНОРИТМОТИПЫ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ ПАПОРОТНИКОВ

Летнезеленые (74 вида): *Adiantum pedatum* L., *Aleuritopteris argentea* (S. G. Gmel.) Fée, *A. kuhni* (Milde) Ching, *Asplenium incisum* Thunb., *A. tenuicaule* Hayata, *A. viride* Huds., *Athyriopsis japonica* (Thunb.) Ching, *Athyrium americanum* (Butt.) Maxon, *A. cyclosorum* (Rupr.) Maxon, *A. fauriei* (Christ) Makino, *A. filix-femina* (L.) Roth, *A. monomachii* (Kom.) Kom., *A. rupestre* Kodama, *A. sinense* Rupr., *A. vidalii* (Franch. et Savat.) Nakai, *A. wardii* (Hook.) Makino, *A. yokoscense* (Franch. et Savat.) Christ, *Botrychium boreale* Milde, *B. lanceolatum* (S. G. Gmel.) Angstr., *B. lunaria* (L.) Sw., *B. multifidum* (S. G. Gmel.) Rupr., *B. robustum* (Rupr.) Underw., *B. strictum* Underw., *B. virginianum* (L.) Sw., *Coniogramme intermedia* Hieron., *Cornopteris crenulatoserrulata* (Makino) Nakai, *Cryptogramma acrostichoides* R. Br., *C. crispa* (L.) R. Br., *C. raddeana* Fomin, *C. stelleri* (S. G. Gmel.) Prantl, *Dennstaedtia hirsuta* (Sw.) Mett., *D. wilfordii* (Moore) Christ, *Diplazium sibiricum* (Turcz. ex G. Kunze) Kurata, *Dryopteris chinensis* (Baker) Koidz., *D. expansa* (C. Presl) Fras.-Jenk. et Jermy, *D. fragrans* (L.) Schott, *D. fragrantiformis* Tzvel., *D. goeringiana* (G. Kunze) Koidz., *D. monticola* (Makino) C. Chr., *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm., *G. jessoense* (Koidz.) Koidz., *Leptorumohra amurensis* (Christ) Tzvel., *L. miquelliana* (Maxim. ex Franch. et Savat.) H. Ito, *Lunathyrium henryi* (Baker) Kurata, *L. pterorachis* (Christ) Kurata, *L. pycnosorum* (Christ) Koidz., *Matteuccia struthiopteris* (L.) Torado, *M. orientalis* (Hook.) Trev., *Onoclea sensibilis* L., *Ophioglossum alaskanum* E. Britt., *O. nipponicum* Miyabe et Kudo, *O. thermale* Kom., *Oreopteris quelpaertensis* (Christ) Holub, *Osmunda japonica* Thunb., *Osmundastrum asiaticum* (Fern.) Tagawa, *O. claytonianum* (L.) Tagawa, *Parathelypteris nipponica* (Franch. et Savat.) Ching, *Phegopteris connectilis* (Mchx.) Watt., *Polystichum microclamys* (Christ) Matsum., *P. subtripteron* Tzvel., *P. tripteron* (G. Kunze) C. Presl, *Protowoodsia manchuriensis* (Hook.) Ching, *Pseudocystopteris spinulosa* (Maxim.) Ching, *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, *Rhizomatopteris montana* (Lam.) Khokhr., *R. sudetica* (A. Br. et Milde) Khokhr., *Thelypteris thelypteroides* (Michx.) Holub, *Woodsia alpina* (Bolt.) S.F. Gray, *W. glabella* R. Br., *W. ilvensis* (L.) R. Br., *W. macrochlaena* Mett. ex Kuhn, *W. polystichoides* D. Eat., *W. subcordata* Turcz., *W. subintermedia* Tzvel.

Полувечнозеленые (3 вида): *Dryopteris crassirhizoma* Nakai, *D. sichotensis* Kom., *Polystichum braunii* (Spenn.) Fée.

Вечнозеленые (17 видов): *Arachniodes mutica* (Franch. et Savat.) Ohwi, *Asplenium ruta-muraria* L., *Blechnum nipponicum* (G. Kunze) Makino, *Camptosorus sibiricus* Rupr., *Gonocormus minutus* (Blume) Bosch, *Mecodium wrightii* (Bosch) Copel., *Plagiogyria matsumurana* Makino, *Pleurosoriopsis makinoi* (Maxim. ex Makino) Fomin, *Pleopeltis distans* (Makino) Worosch., *P. kolesnikovii* Tzvel., *P. ussuriensis* Regel et Maack, *Polypodium fauriei* Christ, *P. sibiricum* Sipl., *P. vulgare* L., *Polystichum craspedosorum* (Maxim.) Diels, *P. lonchitis* (L.) Roth, *Pyrrhosia petiolosa* (Christ et Baroni) Ching.