Сибирский экологический журнал, 3 (2020) 268–281

УДК 582.394:581.41+574.2
DOI 10.15372/SEJ20200302

Биоморфология спорофита сибирских видов *Athyrium* в разных эколого-ценотических условиях Южной Сибири

И. И. ГУРЕЕВА

Томский государственный университет
634050, Томск, просп. Ленина, 36
E-mail: gureyeva@yandex.ru

Статья поступила 27.12.2019

После доработки 13.01.2020

Принята к печати 16.01.2020

АННОТАЦИЯ

Исследование посвящено изучению биоморфологии папоротников рода *Athyrium* Roth, обитающих в Южной Сибири, и выявлению изменений жизненной формы спорофитов как в процессе онтогенеза, так и у особей одного и того же биологического возраста в разных эколого-ценотических условиях. Основным в определении жизненной формы спорофитов папоротников является изучение формирования его многолетней части – ризома. Жизненная форма видов *Athyrium*, обитающих в Южной Сибири, определенная нами как летне-зеленые полициклические плотнорозеточные папоротники с моноподиально-дихотомически нарастающими подземно-надземными ризомами и мономорфными гомойогидричными вайями, представлена двумя вариантами: 1) крупнокорневищные ортотропные слабо ветвящиеся вегетативно неразрастающиеся моноцентрические папоротники (*Athyrium filix-femina* (L.) Roth., *A. monomachii* Komarov, *A. sinense* Rupr.) и 2) крупнокорневищные восходящие слабо ветвящиеся, слабо вегетативно разрастающиеся моноцентрические или неявнополицентрические папоротники (*A. distentifolium* Tausch ex Opiz). Оба варианта жизненной формы не обеспечивают вегетативного размножения и вегетативного самоподдержания популяций. Показано, что в процессе онтогенеза спорофита увеличиваются размеры ризомов и вай, реализуется способность ризомов к ветвлению. Ветвление дихотомическое, дочерние (производные) ветви образуются внутри верхушечной почки материнской (производящей) ветви и становятся различимыми только через несколько лет. Установлено, что у спорофитов, имеющих низкую жизненность, ризом в течение всей жизни остается одноосным, у спорофитов с высокой жизненностью ризомы, как правило, ветвятся. Ветвление ризома начинается у молодых спороносящих спорофитов; наибольшее число ветвей ризома, а следовательно, и розеток вай характерно для средневозрастных спороносящих спорофитов. В конце жизни спорофита, имеющего разветвленный ризом, происходит неспециализированная дезинтеграция (сенильная партикуляция), выражающаяся в распаде ризома на отдельные ветви. По результатам исследования в различных фитоценозах Кузнецкого Алатау установлено, что у спорофитов одной и той же стадии онтогенеза интенсивность ветвления ризома зависит от экологических условий: у *A. filix-femina* бóльшее число ветвей ризома образуется в более светлых смешанных (пихтово-осиновом и пихтово-березовом) лесах, у *A. distentifolium* интенсивность ветвления ризома увеличивается от лесного пояса к подгольцовому.

Ключевые слова: *Athyrium filix-femina*, *Athyrium distentifolium*, папоротники, спорофит, жизненная форма, онтоморфогенез, Южная Сибирь.

© Гуреева И. И., 2020

Папоротникам свойствен жизненный цикл (цикл развития) с чередованием гаметофита и спорофита, которые являются самостоятельными свободноживущими индивидами. Гаметофиты в значительной степени редуцированы и не расчленены на органы, спорофиты представляют собой в большинстве своем многолетние растения, расчлененные на органы. Именно для спорофитов характерно большое разнообразие жизненных форм, образующихся на основе осевого органа их вегетативного тела – корневища, или ризома. Основную роль в формировании жизненной формы спорофита папоротников играет ветвление ризома.

В отличие от семенных растений, ветвящихся посредством аксиллярного комплекса (комплекса пазушных почек), у папоротников ветвление связано с образованием ветвей либо самой осью, либо боковых ветвей из меристем на основаниях вай (филлоподиях), но не в пазухах вай. Вопрос о типах ветвления ризомов папоротников до сих пор остается открытым. Ветвление у спорофитов конкретных видов папоротников определяют как дихотомическое [Wardlaw, 1943; Bierhorst, 1971; Hagemann, 1976; Mueller, 1982], боковое [Troll, 1937; Серебряков, 1952] и верхушечно-боковое [Troll, 1937]. В своих работах J. Velenovsky [1905] и K. Goebel [1928] обращали внимание на то, что у одних видов имеет место вильчатое ветвление – ветви образуются на верхушке побега и развиваются одинаково, у других папоротников наблюдается приближение к аксиллярному ветвлению, когда боковые побеги образуются на листе. Первый способ ветвления K. Goebel [1928] назвал акрогенным, второй – филлогенным. W. Troll [1937], опираясь на работы J. Velenovsky [1905] и K. Goebel [1928], выделял те же типы ветвления, понимая под филлогенным ветвлением способ образования боковых побегов, при котором они возникают на основаниях листьев, под акрогенным – ветвление, при котором ветви образуются непосредственно на верхушке побега. Согласно W. Troll [1937], акрогенный и филлогенный типы ветвления встречаются у папоротников порознь, и у папоротников, ветвящихся акрогенно, отсутствует филлогенное побегообразование. Но у некоторых видов, например у *Onoclea sensibilis*, встречается как филлогенное, так и акрогенное ветвление.

Н. И. Шорина [1987, 1994] рассматривала акрогенное и филлогенное ветвление ризомов папоротников как аналоги архитектурных моделей семенных растений (концепция F. Hallé et al. [1978]). При этом она, вслед за K. Goebel [1928], считает, что ветвление папоротников коррелирует с особенностями строения их ризомов: короткокорневищные розеточные папоротники, как правило, обладают филлогенным ветвлением, длиннокорневищные – акрогенным.

Большое внимание ветвлению ризомов папоротников в связи с изучением апикальной меристемы и ее органообразовательной деятельности уделяли М. А. Романова и Г. М. Борисовская с коллегами [Романова, 2003; Романова, Борисовская, 2003, 2004; Романова, Шалиско, 2004; Романова и др., 2010; и др.]. Они обосновали, что ветвление ряда папоротников является дихотомическим и свойственно как коротко-, так и длиннокорневищным видам. Филлогенные почки, возникающие на филлоподиях, например, у *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod. и *Dryopteris carthusiana* (Vill.) H. P. Fuchs, которые C. W. Wardlaw [1943] считал возникающими из “обособленных” меристем (остаток апикальной меристемы на филлоподиях), М. А. Романова и Г. М. Борисовская [2003, 2004] рассматривают как придаточные, а образование из них новых побегов (столоновидных корневищ) считают не ветвлением, а стратегией вегетативного разрастания и размножения.

При изучении папоротников Южной Сибири мы [Гуреева, 2001] также много внимания уделяли ветвлению, поскольку именно тип ветвления является генетически обусловленным и определяет жизненную форму растения. Соглашаясь с М. А. Романовой в определении типа ветвления у некоторых папоротников как дихотомического (*Athyrium*, *Gymnocarpium*, *Phegopteris*, *Cystopteris*), мы считаем ветвлением также образование новых ризомов (ветвей) из филлогенных почек, хотя, несомненно, их отделение от главного ризома является вегетативным размножением [Гуреева, 1990, 1996, 2001]. Тем не менее некоторое время, иногда длительное, спорофит живет в состоянии разветвленной системы ризомов (виды *Dryopteris*, *Rhyzomatopteris montana* (Lam.) A. P. Khokhr) [Гуреева, 2001; Гуреева и др., 2018].

Настоящая работа имеет целью дать биоморфологическую характеристику видов рода *Athyrium* Roth, обитающих в Южной Сибири, и выявить изменения жизненной формы в процессе онтогенеза и в разных эколого-ценотических условиях.

Сведения о жизненной форме и онтогенезе одного из видов *Athyrium* – A. *filix-femina* (L.) Roth в связи с изучением популяций вида на Урале приведены в работах Г. П. Серой с соавторами [1980]; морфология и онтогенез вида в Московской области описаны И. И. Науялисом и В. Р. Филиным [1983]; И. И. Науялис изучал некоторые биологические особенности вида в связи с его фитоценотической ролью и экологией [1977, 1979, 1984]; с разной степенью подробности биологию вида рассматривали Н. И. Шорина [1994] и О. В. Храпко [1996]; структура апекса, апикальный органогенез и ветвление ризома *A. filix-femina* исследованы М. И. Романовой [2003]. Сведения об архитектурных моделях, биоморфах, онтогенезе и организации ценопопуляций папоротников, в том числе *A. filix-femina* и *A. distentifolium* Tausch ex Opiz, имеются также в наших предыдущих работах [Гуреева, 2001, 2007; Gureyeva, 2003].

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Род *Athyrium* представлен в Южной Сибири небольшим числом широко распространенных видов. Во "Флорах" и специальных работах для Сибири приводится от двух (*A. filix-femina* и *A. distentifolium*) [Данилов, 1988; Гуреева, 2001] до четырех видов рода: кроме названных еще 2 вида родства *A. filix-femina* – *A. monomachii* Komarov и *A. sinense* Rupr. [Шмаков, 2001, 2009, 2011]. *Athyrium filix-femina* – голарктический горно-равнинный вид, обитающий в широком спектре местообитаний лесного пояса и бореальной зоны – в сыроватых смешанных, хвойных и мелколиственных лесах, зарослях кустарников, лесных опушках. *Athyrium monomachii* и *A. sinense* распространены в восточной части Северной Азии (Сибирь, Дальний Восток России, север Монголии, Китая и Кореи) [Шмаков, 2005], где растут в лесном поясе в лесах разного типа. *Athyrium distentifolium* – евразийский высокогорный вид с фрагментарным ареалом в горах Европы, Кавказа, Урала, Западной и Восточной Сибири, обитающий в верхней части лесного и подгольцовом поясе в темнохвойных и смешанных лесах, подгольцовых редколесьях и кустарниковых зарослях, на субальпийских лугах, каменистых склонах, моренах ледников. На Дальнем Востоке России замещается *Athyrium americanum* (Butters) Maxon.

Виды *Athyrium* играют заметную роль в формировании травяного покрова лесных ценозов преимущественно в гумидных районах Южной Сибири. Виды родства *A. filix-femina* являются доминантами и содоминантами яруса высоких и средних трав в пихтовых, осиново-пихтовых и пихтово-осиновых лесах с кочедыжниковым, крупнотравно-кочедыжниковым, страусниково-кочедыжниковым покровом (пояс черневых лесов Салаира, Кузнецкого-Алатау, Алтая, Хамар-Дабана) и пихтово-кедрово-лиственничных лесов с крупнотравно-кочедыжниковым покровом (Кузнецкий Алатау, Хакасия) в нижних и средних частях горно-лесного пояса [Смагин и др., 1980; Гуреева, 2001]. Сообщества с доминированием *A. distentifolium* в Южной Сибири приурочены к пологим или слегка вогнутым склонам в субальпийском поясе и в верхней части горно-лесного пояса; они не занимают больших площадей и не имеют широкого распространения. В качестве доминанта *A. distentifolium* присутствует в пихтарниках с вейниково-кочедыжниковым, щитовниково-кочедыжниковым покровом (Кузнецкий Алатау, Западный Саян, Хамар-Дабан), в подгольцовых пихтовых и березово-пихтовых редколесьях с разнотравно-кочедыжниковым покровом, по краям подгольцовых крупнокустарниковых (из *Alnus alnobetula* subsp. *fruticosa* (Rupr.) Raus) зарослей образует полосы шириной 2–3 м с проективным покрытием 100 %. В качестве эдификатора *A. distentifolium* формирует ценозы небольшой площади в субальпийском поясе Западного Саяна [Красноборов, 1976] и Кузнецкого Алатау, где образует одновидовые мертвопокровные латки диаметром 3–10 м среди подгольцовых сообществ из *Vaccinium myrtillus* L., *Empetrum nigrum* L., *Bistorta officinalis* Delarbre (=*Bistorta major* Gray), *Aquilegia glandulosa* Fisch. ex Link. и др. [Гуреева, 2001].

Основные наблюдения и сбор материалов для изучения жизненных форм и их изменений в процессе онтогенеза в разных эколо-

го-ценотических условиях проводили в лесном поясе и в высокогорьях Кузнецкого Алатау в пределах Кемеровской области и Республики Хакасия. Биоморфологические особенности *A. filix-femina* изучали в северных низкогорьях Кузнецкого Алатау (Кемеровская обл.) в черневом пихтово-осиновом крупнотравно-папоротниковом лесу (500 м над уровнем моря (ур. м.), северо-западный пологий склон); пихтовом крупнотравно-папоротниковом лесу (480 м над ур. м., пологий северо-восточный склон); пихтово-березовом крупнотравном лесу (450 м над ур. м., пологий восточный склон). *Athyrium distentifolium* изучен на восточном макросклоне Кузнецкого Алатау (Республика Хакасия) в пихтовом крупнопапоротниковом лесу (Ольгинский голец, 830 м над ур. м., пологий северный склон); пихтовом криволесье у верхней границы леса (голец Подоблачный, 1200 м над ур. м., крутой северный склон); подгольцовое крупнокустарниковое сообщество (голец Подоблачный, 1250 м над ур. м., пологий северо-восточный склон).

При описании жизненных форм руководствовались работами И. Г. Серебрякова [1952, 1962, 1964], в применении к спорофитам папоротников учитывали работы Н. И. Шориной [1987, 1994], А. П. Хохрякова [1979]. По мнению А. П. Хохрякова [1981], папоротники еще не обладают типичными побегами (предпобеговый уровень), поэтому для обозначения многолетней осевой части их вегетативного тела мы используем термин “ризом”.

При определении жизненных форм основное значение имеют многолетние побеговые части растений. В случае спорофитов папоротников многолетними частями являются ризомы, в формировании которых первоочередное значение имеет тип ветвления. Для изучения строения ризомы спорофитов выкапывали, части ризома рассматривали с использованием бинокулярного микроскопа МБС-10 и зарисовывали. Для изучения проводящей системы проводилось ее извлечение из свежесобранных ризомов. Ризомы очищали от почвы и “муфты” из корней, сочные ткани филлоподиев, корней, сердцевины ризома слегка раздавливали, после чего более устойчивую к механическому воздействию проводящую ткань осторожно очищали от разрушенных окружающих тканей. Такой способ позволяет выделить проводящую систему ризома или его части и делает возможным ее объемное рассмотрение.

В определении стадий онтогенеза использовали периодизацию онтогенеза спорофита, разработанную нами [Гуреева, 2001, 2006] с учетом работ, касающихся папоротников, других авторов [Серая и др., 1980; Лащинский, Шорина, 1985; Шорина, 1991] и классических трудов Т. А. Работнова [1950] и А. А. Уранова [1975].

Латинские названия таксонов растений, упоминающихся в тексте статьи, и сокращение фамилий авторов таксонов даны по “The International Plant Name Index (IPNI)” (http://www.ipni.org).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Спорофиты видов *Athyrium* – травянистые растения с ризомом, несущим на апикальном конце розетку вай (некоторые детали строения спорофита показаны на рис. 1). Вайи у взрослых спорофитов крупные, до 100–150 см и более, мономорфные – трофоспорофиллы (спорангии образуются на зеленых вайях), состоят из дважды- или триждыперисторассеченной пластинки, черешка и его основания – филлоподия. У видов *Athyrium* филлоподии расположены плотно, достигают длины 2–7 см, имеют очень узкие (2,5–3 мм), ромбические в поперечном сечении основания, выше филлоподии расширенные, трансверзально уплощенные, в этой части достигают ширины 10–15 мм, при переходе в черешок вновь сужаются. На основаниях филлоподиев располагаются корни по одному на каждом.

Проводящая система ризома формируется под влиянием вай и представляет собой диктиостелу, число меристел и листовых лакун в которой определяется филлотаксисом, а особенности листового следа и число входящих в него проводящих пучков специфичны для вида. У видов *Athyrium* листовые лакуны мелкие, ромбические, соответственно ромбическим основаниям филлоподиев, располагаются по нескольку почти на одном уровне. Листовой след однопучковый, соединяется с проксимальной частью листовой лакуны, в расширенной части филлоподия разделяется на два проводящих пучка, которые выше соединяются в один (*A. filix-femina*) или остаются раздельными (*A. distentifolium*). Корне-

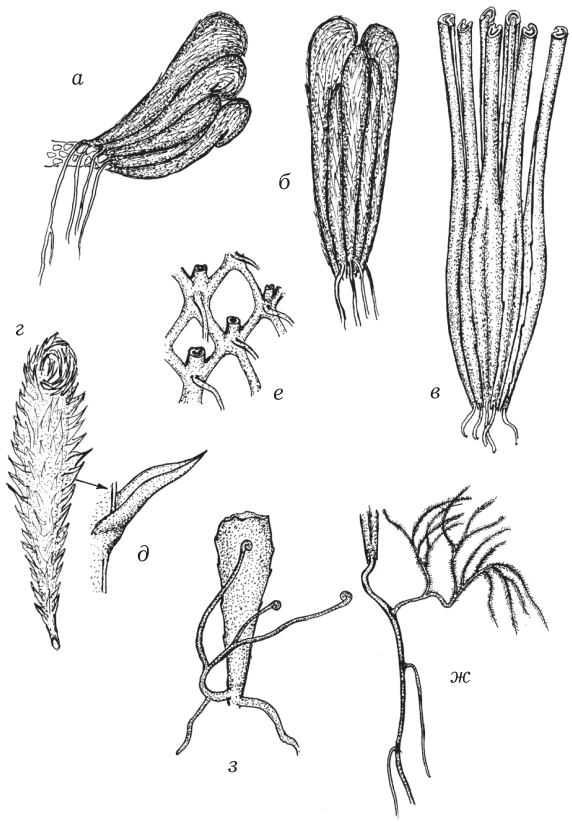

Рис. 1. Некоторые детали строения спорофитов *Athyrium filix-femina* и *A. distentifolium*.

а – верхушечная почка *A. distentifolium*; *б* – верхушечная почка *A. filix-femina*; *в* – верхушечная почка *A. filix-femina*, окруженная розеткой вай (пластинки вай не показаны); *г* – зрелый зачаток *A. distentifolium*, покрытый энациями; *д* – лодочковидный энаций на боковом ребре филлоподия зачатка; *е* – фрагмент диктиостелы ризома *A. filix-femina* с листовым и корневым следами; *ж* – корень *A. filix-femina* с "дыхательной" верхней и "питающей" нижней частями; *з* – начало образования нового ризома из почки на филлоподии *A. distentifolium*

вой след контактирует с листовым в его базальной части.

Живые вайи окружают крупную плотную верхушечную почку (см. рис. 1), состоящую из зачатков вай разной степени зрелости, емкость которой у взрослых спорофитов достигает 20–45 зачатков. Согласно исследованиям М. А. Романовой [2003, Романова, Борисовская, 2004; Романова, Шалиско, 2004], заложение вайи происходит в результате обособления в поверхностном слое апикальной меристемы ризома одной наиболее крупной клетки, которая становится апикальной клеткой вайи; одновременно из клеток периферической части чашевидной зоны на той же ортостихе обособляется инициальная клетка корня. В дальнейшем их развитие происходит взаимосвязанно, у вайи формируется основание – филлоподий, затем зачаток вайи растет апикально и улиткообразно закручивается, а корень оказывается на самом основании филлоподия; по происхождению этот единственный на каждом филлоподии корень является апицигенным [Романова, 2003; Романова, Борисовская, 2004]. Филлоподий "старше" и намного долговечнее всей остальной вайи, поскольку при ее развитии он формируется первым и остается живым еще долгое время после отмирания пластинки вайи и черешка, становясь неотъемлемой частью ризома и во многом определяя его размеры и форму. Развитие зачатков ("улиток") у взрослых спорофитов от заложения до раскручивания длится 4–5 лет, причем развитие зачатка пластинки вайи происходит в два последних перед раскручиванием сезона, в последний сезон формируется рассечение пластинки. Зрелые зачатки, располагающиеся по периферии верхушечной почки, разворачиваются в начале вегетационного сезона, их повреждение (уничтожение) вызывает разворачивание незрелых зачатков, в этом случае пластинки могут иметь деформированные перья и на порядок меньшее рассечение. Летом 2017 г. впервые за более чем 30 лет наблюдений отмечен случай массового развития второй генерации вай у спорофитов *Athyrium filix-femina* при сохранении первой, что, вероятно, связано с ранним наступлением весны, высокой температурой воздуха и большим количеством осадков в середине лета (рис. 2). У молодых спорофитов вайи закладываются в меньшем числе и развиваются быстрее, что объясняет их меньшую рассеченность. В целом, вайи видов *Athyrium*, как и большинства папоротников, даже летне-зеленых, полициклические, поскольку их развитие до разворачивания вайи продолжается в течение нескольких лет. Развернувшиеся вайи и зачатки вай разной степени зрелости в верхушечной почке находятся на годичных приростах нескольких лет. У некоторых зачатков вай пластинка закладывается, но не развивается и отмирает, в результате образуются абортированные зачатки – катафиллы, число которых в составе ризома велико, однако образуются они не так регулярно, как, напри-

мер, у *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod. [Романова, Шалиско, 2004; Гуреева, 2014].

Нарастание и ветвление ризома в течение всей жизни происходят только за счет апикальной меристемы, которая является результатом деятельности единственной апикальной инициали. Дочерние (производные) ветви ризома образуются на апексе материнской (производящей) ветви одновременно в числе двух, растут в расходящихся направлениях под одинаковым углом к материнской ветви, по строению полностью идентичны друг другу и материнской ветви. Первые стадии ветвления проходят внутри верхушечной почки, когда в меристеме апекса материнской ветви вычленяются две апикальные инициали, которые формируют апикальную меристему дочерних ветвей. На каждом образовавшемся апексе начинается формирование зачатков вай, в результате чего внутри верхушечной почки материнской ветви образуются две одинаковые верхушечные почки дочерних ветвей. Через 3–4 года после начала ветвления появляются две верхушечные почки, окруженные общей розеткой вай, а спустя еще год – две самостоятельные ветви, окруженные собственными розетками (рис. 3).

Поскольку междоузлия ризома очень короткие, дочерние ветви становятся видимыми только по прошествии нескольких, иногда не одного десятка лет. В результате в процессе ветвления формируется вильчатая система нескольких порядков ветвления. Ветви образуются без какого-либо ритма, в промежутках

Рис. 2. Спорофит *Athyrium filix-femina* с двумя генерациями вай: первой по периферии и второй в центре (северо-восточная окраина г. Томска, березово-сосновый лес, 8 июля 2017 г.)

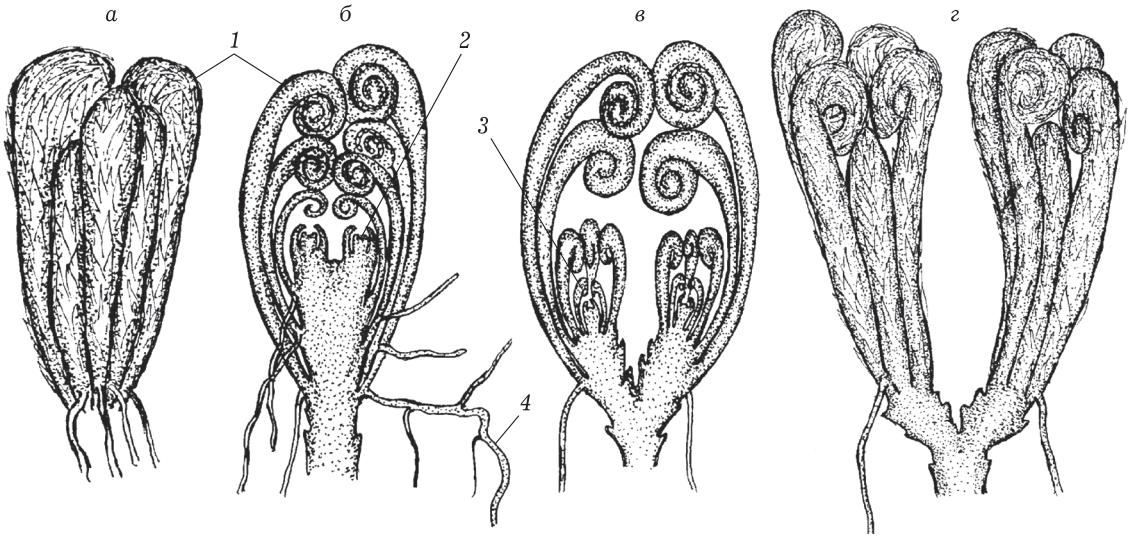

Рис. 3. Последовательные стадии ветвления ризома *Athyrium filix-femina*.

а – верхушечная почка материнской ветви; *б* – верхушечная почка с двумя апексами дочерних ветвей внутри (в разрезе); *в* – верхушечная почка с двумя верхушечными почками дочерних ветвей внутри (в разрезе); *г* – две полностью сформировавшиеся верхушечные почки дочерних ветвей. *1* – зрелые наружные зачатки вай (“улитки”); *2* – апекс дочерней ветви; *3* – не вполне сформировавшаяся верхушечная почка дочерней ветви; *4* – корень

между дихотомированием нарастают моноподиально, поэтому такое нарастание можно назвать моноподиально-дихотомическим. В дальнейшем может быть три варианта развития дочерних ветвей: 1) обе ветви могут до конца жизни спорофита оставаться неразветвленными; 2) обе ветви могут ветвиться повторно; 3) повторно ветвится только одна ветвь, вторая остается неразветвленной. Поэтому, несмотря на то что при дихотомическом ветвлении всегда образуются две ветви, в целом в составе ризома спорофита число ветвей и розеток не всегда равно теоретически ожидаемому, кратному двум.

Опираясь на особенности строения и развития ризомов, мы определяем жизненную форму спорофитов видов *Athyrium* как летне-зеленые полициклические плотнорозеточные папоротники с моноподиально-дихотомически нарастающими подземно-надземными ризомами и мономорфными гомойогидричными вайями. У разных видов *Athyrium* она представлена двумя вариантами:

1. Крупнокорневищные ортотропные слабответвящиеся вегетативно неразрастающиеся моноцентрические папоротники.

2. Крупнокорневищные восходящие слабо ветвящиеся слабо вегетативно разрастающиеся моноцентрические или неявнополицентрические папоротники.

Вариант 1 характерен для *Athyrium filix-femina*, *A. monomachii* и *A. sinense*. Ризомы нарастают ортотропно, образуя подобие кочки, достигающей 10–35 см (рис. 4), благодаря чему розетки вай и верхушечные почки оказываются вынесенными на значительную высоту над поверхностью почвы. Основу кочки составляет ветвящийся ризом, поддерживаемый в вертикальном состоянии за счет образования многочисленных разветвленных корней, между которыми скапливаются частички почвы и растительный опад. Ветвление происходит редко, большинство особей за всю жизнь образует от 3 до 8 ветвей (розеток), но у мощных экземпляров может образоваться до 25 ветвей. Особи низкой жизненно-

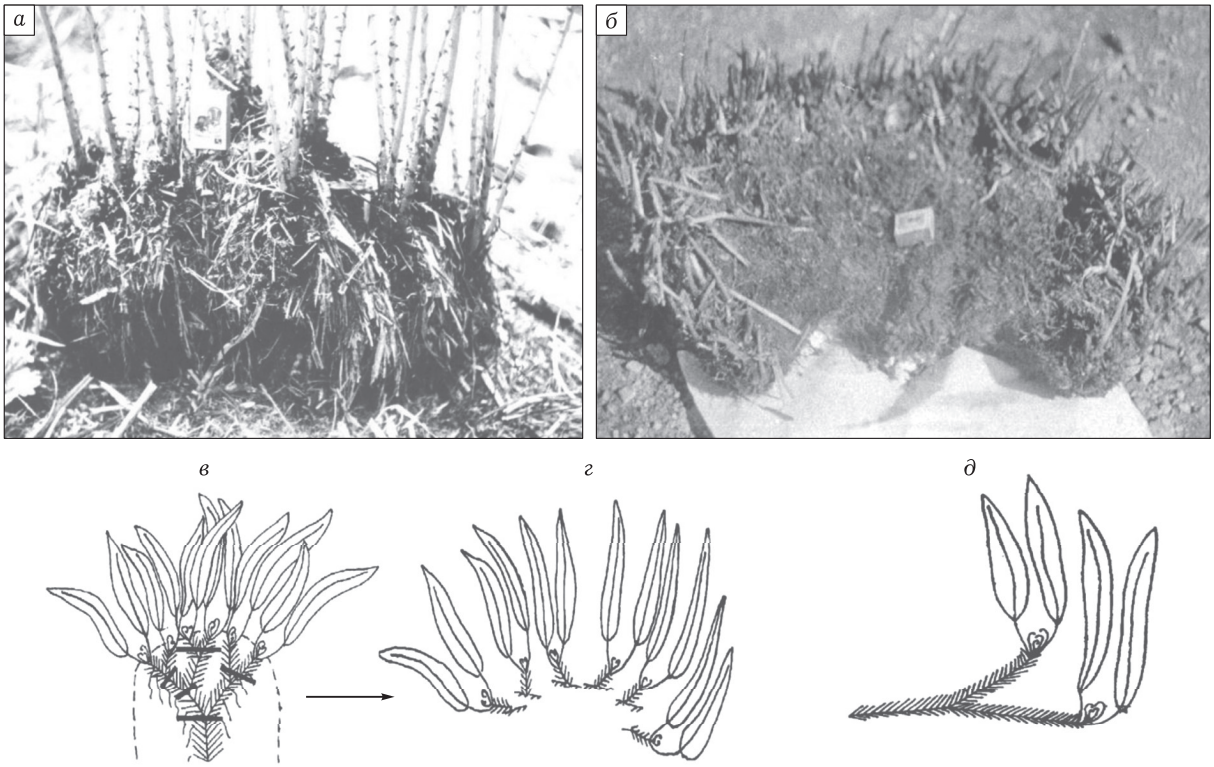

Рис. 4. Ризомы и схемы ризомов *Athyrium filix-femina* (*а*, *в*, *г*) и *A. distentifolium* (*б*, *д*).

а – кочка с несколькими розетками вай (пихтово-березовый лес); *б* – ризом с 35 розетками вай (подгольцовое крупнокустарниковое сообщество); *в* – схема кочки (пунктиром показаны границы кочки, жирными линиями – развилки, на уровне которых последовательно происходит распад особи при отмирании ризома с базального конца); *г* – схема распавшейся на отдельные партикулы кочки; *д* – схема ветвящегося ризома с восходящим направлением роста

сти могут оставаться неразветвленными в течение всей жизни. Отдельные ветви ризомов радиально-симметричны, зачатки вай, вайи и филлоподии отмерших вай располагаются плотно по спирали, независимо от направления роста ризома. Филлоподии отходят от оси под одинаковым углом. Верхушечная почка массивная, направлена вверх, зачатки в ней располагаются очень плотно. У спорофитов с разветвленным ризомом верхушечные почки ветвей как бы погружены в кочку, каждая из них окружена плотной розеткой из 3–6 вай и филлоподиями отмерших вай. Филлоподии соприкасаются своими расширенными частями и смыкаются вокруг верхушечной почки. В результате образуется своеобразная влажная камера, защищающая зачатки от действия неблагоприятных факторов, главным образом от высыхания. Зачатки вай, филлоподии живых вай и филлоподии вай, отмерших 1–4 года назад, густо покрыты однослойными энациями (чешуйками); на филлоподиях, образовавшихся ранее, энации опадают. Энации на боковых ребрах филлоподия более крупные, лодочковидно свернутые, располагаются один над другим и имеют многоклеточное основание (см. рис. 1). Они удерживают капельки воды, что важно для сохранения влажности в камере верхушечной почки, поскольку она располагается довольно высоко над субстратом. Многоклеточные основания опавших энациев образуют выступы-зубчики на боковых ребрах филлоподиев, которые могут служить диагностическим признаком видов рода *Athyrium*.

Корни длинные, шнуровидные, имеющие 2–4 порядка ветвления. Особенностью этого варианта биоморф является образование дыхательных корней: корни, образующиеся на филлоподиях вверху ризома, разделены на две части: “питающую” – слабо ветвящуюся вниз направленную нижнюю, укореняющуюся в почве, и “дыхательную” – многократно ветвящуюся вверх направленную верхнюю, все разветвления которой густо покрыты рыжеватыми волосками. Отмеченная В. И. Абражко и М. А. Абражко [1992] устойчивость этого вида к длительному затоплению и обусловленная им недостаточная аэрация почвы связаны, на наш взгляд, именно с наличием дыхательных корней. Переплетающиеся дыхательные корни образуют вокруг ризомов плотную “муфту” толщиной до 3–4 см, в которой скрыты ризомы. Попадающие в эту “муфту” частички почвы и растительный опад создают условия для поселения на сформировавшихся кочках других растений, в частности мхов и некоторых мелких таежных цветковых растений, например, *Oxalis acetosella* L., *Circaea alpina* L., *Stellaria bungeana* Fenzl.

Вариант 2 характерен для *Athyrium distentifolium*. Ризомы горизонтальные, лежащие на почве или немного погруженные в нее, достигающие длины 50 см и более, слабоветвящиеся, с расположенными в горизонтальной плоскости ветвями, восходящими на апикальном конце. Ветви обычно в числе 2–6, но в подгольцовом поясе Кузнецкого Алатау обнаружены экземпляры, имевшие 13–35 ветвей (розеток). Последовательное дихотомическое ветвление ветвей, которые располагаются почти вплотную друг к другу благодаря их довольно значительному диаметру (до 5–7 см), приводит в случае многократного ветвления к тому, что ризомы представляют собой лепешковидные, иногда почти полукруглые образования (см. рис. 4). Многократное ветвление приводит также к тому, что ветви последнего порядка не помещаются в горизонтальной плоскости и ветвление переходит в вертикальную плоскость, так что розетки вай располагаются ярусами. Горизонтальное положение ризома обусловливает внешнюю дорзивентральность его ветвей: на дорзальной стороне филлоподии отходят от оси под углом, близким к прямому, на вентральной стороне – прижаты к оси и, огибая ее, направляются вверх. Внешняя дорзивентральность не отражается на внутреннем строении: проводящая система представляет собой диктиостелу с мелкими листовыми лакунами.

Верхушечная почка массивная, с плотно расположенными зачатками (см. рис. 1), восходящая. Вайи на каждой ветви собраны розеткой по 3–5, их филлоподии прикрывают верхушечную почку сверху и с боков, снизу огибают ее, обеспечивая тем самым ее защиту. Энации на боковых ребрах филлоподиев имеют такое же строение и прикрепление, как и у *A. filix-femina*. Корни шнуровидные, располагаются по одному на каждом филлоподии у самого его основания, разветвлены до 4-го порядка. Корневой след контактирует с прок-

симальной (нижней) частью листовой лакуны. Единственный раз удалось наблюдать филлогенное образование бокового ризома из почки на основании филлоподия у особи с разрушенной верхушечной почкой (см. рис. 1).

Оба варианта биоморф вегетативно неподвижны. В конце жизни у спорофитов с разветвленным ризомом происходит неспециализированная дезинтеграция (сенильная партикуляция, или фрагментация), когда отмирание ризома на уровне развилка приводит к его распаду на две, а затем и большее число частей (см. рис. 4). Это способствует увеличению числа особей в популяции, но не ее эффективному вегетативному самоподдержанию, поскольку образовавшиеся спорофиты (раметы) имеют тот же биологический возраст, что и распавшийся спорофит (генета). Поскольку оба варианта биоморф не обеспечивают вегетативного размножения, поддержание популяций видов *Athyrium* осуществляется исключительно споровым путем.

Продолжительность жизни спорофитов у *Athyrium filix-femina* и *A. distentifolium* высокая, достигает 80 лет и более [Гуреева, 2001]. На первых стадиях онтогенеза, от ювенильной до виргинильной, ризомы у спорофитов одноосные, ветвление начинается на стадии молодого спороносящего спорофита, однако большинство спорофитов на этой стадии онтогенеза имеет неразветвленный ризом, а ветвящиеся – 2–4 ветви (1–2 развилка).

На стадии средневозрастного спороносящего спорофита около 80 % спорофитов обоих видов имели разветвленные ризомы, среди них преобладали особи с двумя ветвями, у обоих видов имелись спорофиты с пятью ветвями и более. У спорофитов *A. filix-femina* на этой стадии онтогенеза ризомы продолжают нарастать ортотропно, образуя кочки. На стадии стареющего спороносящего спорофита отмирание ризомов с базального конца приводит к распаду ветвящихся систем: когда отмирание достигает развилка, ризом распадается на два и более в зависимости от порядка ветвления, ризомы становятся одноосными или имеют две ветви, реже – большее число ветвей (см. рис. 4). В исследованных ценопопуляциях *Athyrium distentifolium* число стареющих спороносящих спорофитов с одноосным ризомом увеличивается до 26 %, а у *A. filix-femina* – до 90 %. Интенсивность распада ризомов последнего связана, по-видимому, с тем, что нарушается функция корней, которые должны поставлять воду и минеральные вещества на довольно большую высоту, что приводит к более интенсивным процессам отмирания. При этом изменяется и направление роста ризомов – в большинстве случаев они полегают и становятся восходящими. На стадии субсенильного и сенильного спорофита бóльшая часть особей обоих видов имеет одноосный ризом.

Онтоморфогенез осуществляется в двух вариантах:

1. Спорофит с моноподиально нарастающим одноосным главным розеточным ризомом (все стадии онтогенеза).

2. Спорофит с моноподиально нарастающим одноосным главным розеточным ризомом (ювенильная, имматурная и виргинильная стадии) – спорофит с моноподиально-дихотомически нарастающим разветвленным розеточным ризомом (стадии молодого спороносящего, средневозрастного спороносящего и стареющего спороносящего спорофита) – спорофит с моноподиально нарастающим одноосным парциальным розеточным ризомом n-го порядка или спорофит с разветвленным парциальным ризомом (субсенильная стадия) – спорофит с моноподиально нарастающим одноосным парциальным розеточным ризомом n-го порядка (сенильная стадия).

В ценопопуляциях встречаются оба варианта онтоморфогенеза. Первый характерен для спорофитов, имеющих низкую жизненность. Ризомы таких спорофитов в течение всей жизни не ветвятся и не достигают крупных размеров. Второй вариант характерен для особей высокой жизненности: спорофиты отличаются большой мощностью, их ризомы имеют значительные размеры, ветвятся, в конце жизни распадаются на парциальные образования (раметы), способные существовать самостоятельно, иногда довольно длительное время.

В изученных популяциях *Athyrium filix-femina* в ценозах Кузнецкого Алатау наиболее высокие показатели мощности характерны для репродуктивных спорофитов в более светлых смешанных лесах (пихтово-осиновом и пихтово-березовом). В этих ценозах спорофиты имеют более разветвленные корневища, большую емкость верхушечной почки и, соответственно, бóльшее число вай на один споро-

Таблица 1

Биометрические показатели репродуктивных спорофитов *Athyrium filix-femina* в разных эколого-ценотических условиях Кузнецкого Алатау

Показатель	Ценоз	Индекс стадии онтогенеза		
		sp_1	sp_2	sp_3
Число вай на спорофит	1	(3) 4,4 ± 0,6 (12)	(3) 12,0 ± 3,0 (32)	(3) 9,6 ± 2,1 (14)
	2	(3) 5,0 ± 0,9 (8)	(6) 10,2 ± 2,2 (14)	(3) 3,3 ± 0,3 (4)
	3	(2) 4,4 ± 0,7 (6)	(6) 14,2 ± 3,9 (43)	(2) 4,2 ± 1,1 (10)
Емкость верхушечной почки	1	(9) 17,7 ± 3,5 (18)	(8) 31,0 ± 4,6 (38)	(8) 26,0 ± 1,1 (32)
	2	(15) 18,0 ± 1,4 (21)	(13) 18,2 ± 2,3 (24)	(9) 11,0 ± 0,6 (15)
	3	(15) 18,0 ± 1,2 (22)	(16) 18,6 ± 1,2 (25)	(11) 15,5 ± 1,5 (18)
Высота кочки, см	1	(3) 4,3 ± 1,4 (5)	(6) 23,8 ± 3,9 (35)	(7) 15,0 ± 1,3 (26)
	2	(6,5) 9,8 ± 1,5 (15)	(10) 13,0 ± 2,3 (20)	(9) 9,2 ± 0,2 (9,5)
	3	(3) 6,8 ± 1,3 (11)	(17) 27,4 ± 1,9 (52)	(8) 16,0 ± 1,7 (24)
Диаметр кочки, см	1	(2) 4,3 ± 2,0 (7)	(6) 24,7 ± 4,9 (32)	(3,5) 3,2 ± 6,2 (9)
	2	(4,5) 5,8 ± 1,1 (9)	(10) 15,5 ± 2,7 (21)	(6) 6,8 ± 0,4 (7,5)
	3	(2) 5,8 ± 1,0 (8)	(18) 22,7 ± 2,6 (27)	(7) 13,9 ± 2,4 (19)
Число ветвей ризома	1	(1) 1,6 ± 0,2 (3)	(1) 4,3 ± 1,2 (6)	(1) 5,3 ± 1,1 (6)
	2	(1) 1,4 ± 0,1 (2)	(2) 2,5 ± 0,3 (3)	(1) 1,0 ± 0,0 (1)
	3	(1) 1,4 ± 0,2 (2)	(2) 4,9 ± 0,2 (13)	(1) 1,9 ± 0,5 (4)

Примечание. 1–3 – ценозы: 1 – пихтово-осиновый крупнотравный лес; 2 – пихтовый крупнотравно-папоротниковый лес; 3 – пихтово-березовый крупнотравный лес. sp_1, sp_2, sp_3 – индексы стадий онтогенеза молодого, средневозрастного, стареющего спороносящих спорофитов соответственно. В скобках – минимальное и максимальное значение показателя, между ними – средняя величина показателя с ошибкой средней.

фит. Даже у стареющих спороносящих особей среднее число ветвей сохраняется на высоком уровне, т. е. в этих ценозах партикуляция спорофитов начинается позже (табл. 1).

У *A. distentifolium* в ценозах Кузнецкого Алатау с увеличением высоты над уровнем моря достоверно увеличивается интенсивность ветвления, достигая максимума у особей из подгольцового пояса. Здесь нередки особи, имеющие по 13–20 ветвей, найдена особь, имевшая 35 ветвей. Соответственно увеличению разветвленности растет и число вай на одну особь: в подгольцовом поясе это число максимально; особь, имевшая 35 ветвей, несла 174 вайи, причем все вайи были спороносными. Средние значения остальных показателей в подгольцовой ценопопуляции также были выше, чем в лесных (табл. 2).

Наименьшие значения большинства биометрических показателей отмечены в ценопопуляции из пихтового редколесья на границе леса. По-видимому, это связано с расположением ценоза на северном склоне и бóльшей крутизной склона. В подгольцовом ценозе отмечено наиболее быстрое развитие вай и созревание спор. Вайи начинают раскручиваться после схода снега, который нередко задерживается здесь до первой декады июля, к концу июля они полностью разворачиваются, а споры созревают уже с середины августа.

ОБСУЖДЕНИЕ

Как уже упоминалось, формирование жизненной формы спорофитов папоротников связано с их многолетней частью – ризомом и его способностью к ветвлению. Процесс образования ветвей в апикальной меристеме ризома *Athyrium filix-femina* подробно описан М. А. Романовой и Г. М. Борисовской [Романова, 2003; Романова, Борисовская, 2003, 2004]: в центральной части апикальной меристемы происходит беспорядочная пролиферация клеток, из которых образуется небольшой паренхимный бугорок, после чего апикальная инициаль производящей ветви прекращает существование, а по обе стороны от паренхимного бугорка обособляются новые апикальные инициали, которые формируют две новые апикальные

Таблица 2

Биометрические показатели репродуктивных спорофитов *Athyrium distentifolium* в разных эколого-ценотических условиях Кузнецкого Алатау

Показатель	Ценоз	Индекс стадии онтогенеза		
		sp_1	sp_2	sp_3
Число вай на спорофит	4	(3) 3,8 ± 0,6 (6)	(3) 6,5 ± 0,7 (15)	(3) 4,0 ± 1,0 (5)
	5	–	(4) 9,8 ± 1,5 (23)	(2) 4,7 ± 0,9 (8)
	6	(7) 12,5 ± 1,9 (16)	(4) 33,4 ± 5,4 (174)	(3) 9,0 ± 1,4 (21)
Емкость верхушечной почки	4	(17) 21,2 ± 2,0 (29)	(17) 23,4 ± 1,1 (32)	(12) 19,3 ± 0,9 (19)
	5	–	(14) 22,4 ± 1,1 (30)	(13) 18,0 ± 1,4 (22)
	6	(22) 27,8 ± 3,8 (39)	(17) 28,3 ± 2,7 (45)	(13) 24,6 ± 1,7 (34)
Длина ризома, см	4	(17) 23,4 ± 2,5 (29)	(18,5) 29,1 ± 2,1 (44)	(18) 23,2 ± 0,6 (24)
	5	–	(17) 22,6 ± 0,9 (28)	(10) 17,8 ± 2,6 (29)
	6	(17) 21,2 ± 1,5 (23)	(22) 28,1 ± 2,9 (45)	(18,5) 23,7 ± 1,1 (31)
Диаметр ветви ризома, см	4	(5) 5,8 ± 0,2 (6,5)	(3,5) 6,4 ± 0,5 (12)	(3,5) 4,5 ± 0,6 (5,5)
	5	–	(3) 4,6 ± 0,3 (7)	(2,5) 3,6 ± 0,5 (6)
	6	(3) 3,6 ± 0,6 (6)	(3,5) 4,6 ± 0,4 (7)	(2) 3,7 ± 0,4 (6)
Число ветвей ризома	4	(1) 1,2 ± 0,2 (2)	(1) 1,9 ± 0,2 (5)	(1) 1,7 ± 0,3 (2)
	5	–	(2) 3,3 ± 0,4 (6)	(1) 1,8 ± 0,5 (4)
	6	(1) 2,8 ± 0,5 (4)	(2) 6,6 ± 2,9 (35)	(2) 2,7 ± 0,5 (7)

Примечание. 4–6 – ценозы: 4 – пихтовый крупнопапоротниковый лес, 830 м над ур. м.; 5 – пихтовое криволесье у верхней границы леса, 1200 м над ур. м.; 6 – подгольцовое крупнокустарниковое сообщество, 1250 м над ур. м. Прочерк означает отсутствие статистически достоверных данных. Обозначения стадий онтогенеза см. табл. 1.

меристемы ветвей. Таким образом, ветвление *A. filix-femina* авторы определяют как дихотомическое.

Иначе трактует процесс ветвления у *A. filix-femina* Н. И. Шорина [1994]. Она считает ветвление филлогенным, происходящим внутри верхушечной почки, т. е. рассматривает его как "эмбриональное (внутрипочечное) ветвление, когда боковые [филлогенные] почки трогаются в рост сразу после заложения, находясь еще внутри материнской почки" (с. 18). Тем не менее в результате такого "эмбрионального" ветвления образуется вильчатая система корневищ. Г. П. Серая с соавторами [1980] характеризуют ветвление *A. filix-femina* как дихотомическое, происходящее внутри верхушечной почки. И. И. Науялис и В. Р. Филин [1983] называют ветвление вильчатым. Все авторы, изучавшие *A. filix-femina*, отмечают, что ветвление его ризома происходит довольно редко и неритмично.

Вопрос о жизненных формах спорофитов папоротников поднимался в основном в связи с разработкой систем жизненных форм папоротникообразных. Поэтому характеристика жизненной формы давалась каждым автором в зависимости от основных критериев, выбранных для выделения типов, групп, вариантов. В качестве критериев чаще всего использовали строение многолетних частей, вегетативную подвижность, направление роста ризома. *Athyrium filix-femina* относили к вегетативно-неподвижным вертикально-розеточным моноцентрическим хамефитам [Шорина, 1994], *A. filix-femina*, *A. monomachii* и A. *sinense* – к диффузно-розеточным восходящим, филогенно ветвящимся [Храпко, 1996], А. П. Хохряков [1979] считал, что *A. filix-femina* можно в равной степени отнести к восходящерозеточным и вертикально-розеточным папоротникам. Г. П. Серая с соавторами [1980] характеризовали спорофиты *A. filix-femina* как "многолетние травянистые растения с подземным косовосходящим корневищем, несущим на верхушке розетку ассимилирующих сложнорассеченных листьев" (с. 93). Кроме того, авторы отмечали, что способность к ветвлению проявляется у растений с повышенным уровнем жизненности, а наличие дихотомически разветвленного корневища является одним из признаков репродуктивно зрелых и стареющих особей. И. И. Науялис и В. Р. Филин [1983] при описании биологических характеристик *A. filix-femina* отмечали

у спорофитов в зрелом состоянии почти вертикальное направление роста ризома и способность ветвящихся особей образовывать кочки до 15–20 см в высоту, 30–50 см в диаметре, насчитывающие до 40 розеток. Жизненная форма *A. distentifolium* обсуждалась только в наших работах [Гуреева, 2001; Gureyeva, 2003]. В целом, в имеющейся литературе подчеркивались такие важные особенности спорофитов *Athyrium filix-femina* и родственных ему *A. monomachii* и A. *sinense*, как розеточное расположение вай, в большинстве случаев ортотропное направление роста ризома и вегетативная неподвижность.

По вопросу о типе ветвления ризома имеются существенные разногласия. Мы придерживаемся точки зрения, что ветвление *A. filix-femina*, родственных ему видов *A. sinense* и *A. monomachii*, а также *A. distentifolium* является дихотомическим, когда в апикальной меристеме образуется одновременно две апикальные инициали, деятельность которых приводит к образованию двух равновеликих ветвей. Именно дихотомическое ветвление в совокупности с розеточной формой роста, которая обусловливает незначительные ежегодные приросты ризома, является причиной вегетативной неподвижности спорофита и вегетативного размножения в форме сенильной партикуляции. Поскольку в промежутках между дихотомированием ось ризома нарастает моноподиально, мы характеризуем нарастание ризома как моноподиально-дихотомическое. Филогенное ветвление не свойственно изученным видам *Athyrium* и встречается только как исключение в случае повреждения верхушечной почки ризома (*A. distentifolium*), образовавшиеся при этом ветви нежизнеспособны.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Жизненная форма видов *Athyrium*, обитающих в Южной Сибири, определена нами как летне-зеленые полициклические плотнорозеточные папоротники с моноподиально-дихотомически нарастающими подземно-надземными ризомами и мономорфными гомойогидричными вайями. У разных видов *Athyrium* она представлена двумя вариантами: крупнокорневищные ортотропные слабо ветвящиеся вегетативно не разрастающиеся моноцентрические (*Athyrium filix-femina*, *A. monomachii*, *A. sinense*) и крупнокорневищные восходящие слабо ветвящиеся слабо вегетативно разрастающиеся моноцентрические или неявнополицентрические (*A. distentifolium*). Оба варианта жизненной формы не обеспечивают вегетативного размножения и вегетативного поддержания популяций.

В процессе онтогенеза увеличиваются размеры ризомов и вай, реализуется способность ризомов к ветвлению. Ветвление дихотомическое, начинается у молодых спороносящих спорофитов, наибольшее число ветвей, а следовательно, и розеток вай характерно для средневозрастных спороносящих спорофитов. В конце жизни спорофита, имеющего разветвленный ризом, происходит неспециализированная дезинтеграция (сенильная партикуляция), выражающаяся в распаде ризома на отдельные ветви. Ветвятся ризомы спорофитов высокой жизненности, у спорофитов, имеющих низкую жизненность, ризом в течение всей жизни остается одноосным.

Согласно результатам исследований в фитоценозах Кузнецкого Алатау, у спорофитов одного биологического возраста интенсивность ветвления ризома зависит от экологических условий: у *A. filix-femina* бóльшее число ветвей образуется в более светлых смешанных (пихтово-осиновом и пихтово-березовом) лесах, у *A. distentifolium* интенсивность ветвления увеличивается от лесного пояса к подгольцовому. Жизненная форма обоих видов в изученных ценозах остается постоянной.

ЛИТЕРАТУРА

Абражко В. И., Абражко М. А. Водный режим папоротников в сообществах коренных еловых лесов // Ботан. журн. 1992. Т. 77, № 2. С. 25–36.

Гуреева И. И. Онтогенез спорофита и возрастной состав ценопопуляций *Dryopteris filix-mas* в северных низкогорьях Кузнецкого Алатау // Ботан. журн. 1990. Т. 75, № 5. С. 643–652.

Гуреева И. И. Эколого-демографический анализ ценопопуляций *Dryopteris expansa* (Aspidiaceae) в коренных сообществах Кузнецкого Алатау // Ботан. журн. 1996. Т. 81, № 8. С. 54–64.

Гуреева И. И. Равноспоровые папоротники Южной Сибири. Систематика, происхождение, биоморфология, популяционная биология. Томск: Изд-во Том. ун-та, 2001. 158 с.

Гуреева И. И. Подходы к изучению онтогенеза равноспоровых папоротников // Материалы VI Всерос. шк.-

конф. по водным макрофитам “Гидроботаника 2005” (п. Борок, 11–16 октября 2005 г.). Рыбинск: ОАО “Рыбинский дом печати”, 2006. С. 87–96.

Гуреева И. И. Принципы организации ценопопуляций лесных равноспоровых папоротников в Южной Сибири // Тр. Первой Рос. птеридологической конф. и школы-семинара по птеридологии (Томск – Барнаул, 20–30 августа 2007 г.). Томск: Изд-во Том. ун-та, 2007. С. 41–54.

Гуреева И. И. Особенности биоморфологии спорофита *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod. // Modern phytomorphology. 2014. Vol. 5. P. 135–142.

Гуреева И. И., Улько Д. О., Кузнецов А. А. Биоморфологические и морфометрические признаки спорофитов в систематике папоротников семейства Cystopteridaceae // Бюл. Ботан. сада-института ДВО РАН. 2018. Вып. 19. С. 1–12. DOI 10.17581/bbgi1901

Данилов М. П. Семейство Athyriaceae // Флора Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1988. С. 54–57.

Красноборов И. М. Высокогорная флора Западного Саяна. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1976. 378 с.

Лащинский Н. Н., Шорина Н. И. Онтогенез спорофита и страктура ценопопуляций *Polystichum braunii* (Spenn) Fée в черневой тайге Салаирского кряжа // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1985. Вып. 2, № 13. С. 35–44.

Науялис И. И. О крупнопапоротниковых микрогруппировках хвойно-широколиственных лесов Подмосковья // Вестн. МГУ. Сер. 16, Биология. 1977. № 1. С. 60–64.

Науялис И. И. Некоторые черты экологии проростков и ювенильных растений *Athyrium filix-femina* и *Dryopteris filix-mas* в хвойно-широколиственных лесах Московской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84, вып. 4. С. 55–65.

Науялис И. И. Парцеллярные популяции кочедыжника женского и щитовника мужского в лесах Подмосковья // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1984. Т. 89, № 6. С. 74–85.

Науялис И. И., Филин В. Р. Кочедыжник женский // Биологическая флора Московской области. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1983. Т. 7. С. 26–40.

Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1950. Вып. 6. С. 7–204.

Романова М. А. Морфогенез побега *Athyrium filix-femina* (Athyriaceae) // Вестн. СПбГУ. Сер. 3. 2003. Вып. 3. С. 3–10.

Романова М. А., Борисовская Г. М. Папоротники: ветвление и стратегии адаптации // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: материалы Второй междунар. науч.-практ. конф. (Барнаул, 2003). Барнаул: АзБука, 2003. С. 87–88.

Романова М. А., Борисовская Г. М. Принципы структурной организации вегетативного тела папоротников: онтогенетический подход // Ботан. журн. 2004. Т. 89, № 5. С. 705–717.

Романова М. А., Шалиско В. Ю. Анатомическое строение ортотропных и плагиотропных корневищ *Matteuccia struthiopteris* и *Dryopteris carthusiana* // Вестн. СПбГУ. Сер. 3. 2004. Вып. 3. С. 28–35.

Романова М. А., Науменко А. Н., Евкайкина А. И. Особенности апикального морфогенеза в разных таксонах несеменных растений // Вестн. СПбГУ. Сер. 3. 2010. Вып. 3. С. 29–41.

Серая Г. П., Комов С. В., Мыльников Н. М., Безденежная Н. Л. Особенности морфогенеза и возрастные состояния спорофита некоторых видов крупнокорневищных лесных папоротников // Онтогенез травянистых поликарпических растений: межвуз. темат. сб. Урал. ун-та. Свердловск, 1980. С. 91–101.

Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Сов. наука, 1952. 391 с.

Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М.: Высш. шк., 1962. 378 с.

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

Смагин В. Н., Ильинская С. А., Назимова Д. И., Новосельцева И. Ф., Чередникова Ю. С. Типы лесов гор Южной Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1980. 334 с.

Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–34.

Хохряков А. П. Жизненные формы папоротникообразных // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1979. № 2. С. 251–264.

Хохряков А. П. Эволюция биоморф растений. М.: Наука, 1981. 168 с.

Храпко О. В. Папоротники юга Дальнего Востока России: биология, экология, вопросы охраны генофонда. Владивосток: Дальнаука, 1996. 199 с.

Шмаков А. И. Конспект папоротников России // Turczaninowia. 2001. Т. 4, № 1-2. С. 36–72.

Шмаков А. И. *Athyrium* – Кочедыжник // Флора Алтая. Барнаул: АзБука, 2005. Т. 1. С. 197–204.

Шмаков А. И. Определитель папоротников России. Барнаул: АРТИКА, 2009. 126 с.

Шмаков А. И. Папоротники Северной Азии. Барнаул: АРТИКА, 2011. 209 с.

Шорина Н. И. Особенности морфологии и роста акрогенно ветвящихся папоротников // Морфогенез и ритм развития высших растений. М.: Изд-во Моск. гос. пед. ин-та, 1987. С. 52–59.

Шорина Н. И. Двойственность популяционной экологии равноспоровых папоротников // Экология популяций. М.: Наука, 1991. С. 180–198.

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

Bierhorst D. W. Morphology of vascular plants. London, 1971. 528 p.

Goebel K. Verzweigung der Farne // Organographie der Pflanzen insbesondere der Archegoniaten und Samenpflancen. Jena: Verlag von Gustav Fischer, 1928. T. 1. S. 95–100.

Gureyeva I. I. Demographic studies of homosporous fern populations in South Siberia // Pteridology in The New Millennium. NBRI Golden Jubilee Volume. Dordrecht; Boston; London: Kluwer Academic Publischers, 2003. P. 341–364.

Hagemann W. Sind Farne Kormophyten? Eine Alternative zur Telomtheorie // Plant Syst. Evol. 1976. Vol. 124. P. 251–277.

Hallé F., Oldeman R. A. A., Tomlinson R. B. Tropical trees and forests. An Architectural analysis. N. Y., 1978. 312 p.

Mueller R. J. Soot morphology of the climbing fern *Lygodium* (Schizaeaceae): General Organography, Leaf Ini-

tiation, and Branching // Bot. Gaz. 1982. Vol. 143, N 3. P. 319–330.
The International Plant Name Index. URL: http://www.ipni.org (дата обращения: 09.01.2020).
Troll W. Vergleichende Morphologie der hцheren Pflanzen. Berlin: Verlag von Gebruder Borntrager, 1937. Bd. 1, Teil 1. 955 S.
Velenovsky J. Vergleichende Morphologie der Pflanzen. Prag, 1905. Teil 1. 227 S.
Wardlaw C. W. Experimental and analytical studies of pteridophytes: Preliminary observation observations on the development of buds on the rhizome of ostrich fern (*Matteuccia struthiopteris* Tod.) // Ann. Bot. 1943. Vol. 7, N 21. P. 171–184.

Sporophyte biomorphology of *Athyrium* species in the different environmental conditions in South Siberia

I. I. GUREYEVA

Tomsk State University
634050, Tomsk, Lenin ave., 36
E-mail: gureyeva@yandex.ru

The aim of the work to present the biomorphological characteristics of ferns of the genus *Athyrium* Roth, occurring in South Siberia, and to identify changes of the life form during ontogenesis and in individuals of the same biological age in different ecological and coenotic conditions. Biomorphological study of plants is an important task since both the organization of populations of species and their stable existence in cenoses depend on the life form of the species. The main thing in the identification of life forms of sporophytes of ferns is the study of the formation of its perennial part, which is the rhizome. Based on the structural features of the sporophyte, we define the life form of the sporophytes of the *Athyrium* species living in South Siberia as summer-green polycyclic densely-rosette ferns with monopodial-dichotomously growing underground-aboveground rhizomes bearing rosette of monomorphous fronds at the apical end. The life form of the different *Athyrium* species is represented by two variants: (1) large-rhizome orthotropic weakly branching vegetatively non-growing monocentric ferns (*Athyrium filix-femina* (L.) Roth., *A. monomachii* Komarov, *A. sinense* Rupr.), and (2) large-rhizome ascending weakly branching and weakly vegetatively growing monocentric or implicit-polycentric ferns (*A. distentifolium* Tausch ex Opiz). Our study showed that the rhizomes and fronds size is increased, and the ability of rhizomes to branching is realized during sporophyte ontogenesis. The branching is dichotomous: the daughter branches are formed inside the terminal bud of the maternal branch and become distinguishable only after several years. It was determined, that rhizome remains uniaxial throughout life in sporophytes with low vitality, and rhizomes tend to branch in sporophytes with high vitality. Branching of the rhizome starts in young spore-bearing sporophytes. The largest number of branches of the rhizome, and consequently rosettes of fronds is characteristic for middle-aged spore-bearing sporophytes. At the end of the life, non-specialized disintegration (senile partitioning) occurs in the sporophytes having the branched rhizomes. This is expressed in the disintegration of the rhizome into the separate branches. According to the results of the study in various phytocenoses of the Kuznetsk Alatau, the intensity of rhizome branching in sporophytes of the same ontogenetic stage depends on environmental conditions. The rhizomes of *A. filix-femina* produce a large number of branches in the lighter mixed (fir-aspen and fir-birch) forests; in *A. distentifolium*, the intensity of the rhizome branching increases from the forest belt towards the subalpine one.

Key words: *Athyrium filix-femina*, *Athyrium distentifolium*, ferns, sporophyte, life form, ontomorphogenesis, South Siberia.