

Эколого-ценотический анализ дальневосточной птеридофлоры

© О.В. Храпко

Ботанический сад-институт ДВО РАН, Владивосток, Россия
e-mail: ovkhrapko@yandex.ru

Проведен эколого-ценотический анализ группы дальневосточных папоротников, включающей 114 видов. Показано, что это преимущественно лесные теневыносливые мезофильные растения. У ряда дальневосточных видов папоротников имеются специфические особенности, указывающих на их связь с более теплыми периодами исторического развития флоры. Папоротники способны играть разнообразную роль в составе растительных сообществ российского Дальнего Востока. Они распределяются в травном покрове рассеянно, одиночными особями, часто образуя синузии, в наиболее благоприятных условиях отдельные виды способны играть роль доминантов и эдификаторов.

Ключевые слова: папоротники, эколого-ценотические особенности, российский Дальний Восток.

Одним из характерных компонентов дальневосточной флоры и растительности являются папоротники. Они входят в структуру травяного покрова лесов различного состава, поселяются на скалах, лесных опушках и лугах. Разнообразие климатических условий, широкий спектр экотопов, длительная, без резких изменений, история развития растительного покрова привели к значительному разнообразию как дальневосточной флоры и растительности в целом, так и папоротникообразных в частности.

Поскольку папоротники не только занимают особое положение в системе сосудистых растений, но и выступают как обособленная группа, обладающая характерными только для нее особенностями биологии и путями вхождения в современную флору, справедливо принимать ее как часть флоры в широком смысле и анализировать, используя методологический аппарат современной сравнительной флористики (Mochalov, 2013).

В число элементов, составляющих комплексный анализ любой флоры, входит эколого-ценотический анализ. Он не только позволяет судить о приуроченности представителей флоры к эколого-ценотическим комплексам, о роли видов в сложении растительного покрова, но также вносит определенный вклад в познание истории становления флоры.

Цель настоящей статьи – провести анализ эколого-ценотической структуры группы папоротников российского Дальнего Востока. Ранее нами

(Khrapko, 2001) уже была предпринята попытка дать экологическую характеристику птеридофлоры российского Дальнего Востока. В той работе список анализируемых видов включал 98 представителей согласно сводке папоротников советского Дальнего Востока (Tsvelev, 1991). В настоящей публикации нами проанализировано 114 видов дальневосточной птеридофлоры с учетом более поздних публикаций.

Для анализа были обобщены данные флористических сводок (Mel'nikova, 2015; Kozhevnikov et al., 2019; и др.), ряда литературных источников по растительности Дальнего Востока (Dobrynin, 2000; Petropavlovsky, 2004; и др.), в которых отмечались роль и ценотическая приуроченность папоротников, а также оригинальные материалы. Учитывались данные образцов гербарных фондов Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН (МНА), Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (LE), Федерального научного центра биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН (VLA), Ботанического сада-института ДВО РАН (VBGI) и гербарные сборы автора.

Основу рассматриваемой группы составляют дальневосточные виды, включенные в сводку по папоротникам Северной Азии (Shmakov, 2011), в которую вошли и распространенные на российском Дальнем Востоке представители. На основании более поздних публикаций нами были сделаны некоторые изменения в составе дальневосточной

птеридфлоры. Так, в список не внесен *Polystichum subtripteron* Tzvelev поскольку коллективом авторов (Kreshchenok et al., 2016) на основе анализа морфологического строения, особенностей спор, фрагментов ДНК (ISSR) был сделан вывод, что на Дальнем Востоке произрастает только *Polystichum tripteron* (Kunze) C. Presl, синонимом которого можно считать *P. subtripteron*. В 2016 г. Р.В. Дудкин (Dudkin, 2022) обнаружил на юге Хасанского р-на Приморского края популяцию нового вида – представителя рода, ранее отсутствующего во флоре российского Дальнего Востока и России, – *Anisocampium niponicum* (Mett.) Y.C. Liu, W.L. Chiou et M. Kato (Athyaceae). В результате обобщения материалов в список для настоящего обзора было включено 114 видов.

Латинские названия таксонов папоротников приняты по А.И. Шмакову (Shmakov, 2011), видовые названия других сосудистых растений приводятся по сводке «Сосудистые растения» (Sosudistye rasteniya..., 1985-1996).

Экологические особенности. При анализе экологических особенностей дальневосточных папоротников мы остановимся на характеристике их отношения к основным экологическим факторам: свету и влажности. По отношению к световым условиям в составе дальневосточной птеридофлоры было выявлено 3 экологических группы. Как пра-

вило, ее представители – растения в той или иной степени затененных мест произрастания, и лишь небольшое число представителей способны приспособиться к полностью освещенным экотопам.

Теневыносливые – самая крупная (77,2% птеридофлоры) экологическая группа по отношению к условиям освещенности. Это растения (*Athyrium sinense* Rupr., *Dryopteris crassirhizoma* Nakai и др.) преимущественно хвойно-широколиственных, широколиственных лесов, заходят они и в темнохвойные леса. Для представителей группы характерен довольно широкий диапазон требований к световым условиям. Они хорошо переносят сомкнутость полога от 0,7 до 0,2, способны выходить на открытые поляны и луговины (*Botrychium lanceolatum* (Gmel.) Ångstr., *Athyrium yokoscense* (Franch. et Sav.) Christ и др.) включаться в состав кустарниковых зарослей, травяных влажных лугов. Скальные теневыносливые виды (*Woodsia macrochlaena* Mett. ex Kuhn, *Leptolepidium kuhnii* (Milde) Hsing et S.K. Wu и др.) встречаются как на затененных, так и с небольшим притенением скалах.

Теневыносливые папоротники (*Pseudocystopteris spinulosa* (Maxim.) Ching, *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh., *Diplazium sibiricum* (Turcz. ex Kunze) Kurata и др.) характеризуются многократно рассеченными мезоморфными пластинками вай (Рис. 1).



Рисунок 1. Вайи *Pseudocystopteris spinulosa* (Maxim.) Ching (А), *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh. (Б) (здесь и далее без указания авторства приведены фото гербарных образцов)

Figure 1. Fronds *Pseudocystopteris spinulosa* (Maxim.) Ching (A), *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh. (B) (here and further in photos of herbarium specimens are given without attribution)

У отдельных видов, как, например, *Onoclea interrupta* (Maxim.) Ching et Chiu, отмечаются некоторые черты ксероморфности (Khrapko, Tsarenko, 2015).

Тенелюбивые виды – это папоротники травяного покрова преимущественно хвойных лесов (*Cystopteris montana* (Lam.) Bernh. ex Desv., *Polystichum braunii* (Spenn.) Fée и др.), сомкнутость древесного полога которых составляет 0,8-1,0. На долю данной экологической группы приходится 14,9% от всей дальневосточной птеридофлоры. Вайи тенелюбивых видов мезоморфны, как правило, многократно рассечены. При значительном увеличении освещенности такие папоротники изменяют свой габитус и размеры, а нередко и выпадают из травяного покрова.

Светолюбивые. Немногочисленная группа дальневосточных папоротников (7,9% птеридофлоры), для оптимального развития представителей которой необходимо полное освещение, как это было экспериментально показано для *Osmundastrum asiaticum* (Fern.) Tagawa (Maeda, 1970). В их строении имеются черты ксероморфности, пластинки и черешки вай нередко покрыты многочисленными волосками и специальными железками. Ярким примером таких видов может служить *Dryopteris fragrans* (L.) Schott, вайи которого обильно покрыты чешуями и золотистыми железками, что служит защитой от излишнего перегрева в условиях значительной инсоляции.

Более разнообразны требования дальневосточных папоротников к условиям влажности, в их составе имеются представители 7 экологических групп.

Наибольшая доля (60,5%) дальневосточной птеридофлоры приходится на группу мезофитов. Эти виды предпочитают свежие или влажные почвы, в группе представлены как лесные (*Polystichum tripterum*, *Dryopteris goeringiana* (Kunze) Koidz. и др.), так и виды скал и каменистых россыпей (*Cystopteris fragilis*, *Protowoodsia manchurien-sis* (Hook.) Ching и др.).

Почти втрое (21,9%) меньше группа папоротников, не столь требовательных к условиям влажности – группа ксеромезофитов. Ряд из ее представителей имеет черты ксероморфности, что указывает на адаптацию к недостатку влаги – кожистые (как это проявляется, например, у видов сем. Polypodiaceae) малорассеченные или цельные пластинки вай, наличие кутинизированной эпидермы, многослойной паренхимы и др., примером чего является *Pyrrosia petiolosa* (Christ et Baroni) Ching (Derzhavina, Khrapko, 1990). В то же время, на обратной стороне пластинок у таких видов отмечается наличие особых образований (гидатод), что является приспособо-

ванием для выделения влаги при повышении влажности воздуха. Адаптацией к изменению влаги в воздухе является способность вай видов этой группы при снижении влажности сворачивать пластинки, и вновь разворачивать их при ее повышении.

Папоротники, объединенные в группу гигро-мезофитов (7,9% дальневосточной птеридофлоры), предпочитают влажные почвы с хорошим дренажем, ряд из них (*Osmundastrum pilosum* (Wall. ex Grev. et Hook.) Schmakov, *Cornopteris crenulatoserrulata* (Makino) Nakai и др.) встречается и на несколько переувлажненных почвах.

Значительно меньше по числу видов и доле от видового состава (4,4%) группа мезогигрофитов, для произрастания которых наиболее благоприятны сырые и влажные почвы. Представители этой группы способны переносить и незначительное заболачивание. Примером может являться *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod., который приурочен к гигрофитным и гигро-мезофитным сообществам не только на российском Дальнем Востоке, но и в других частях ареала (Gubanov et al., 2002; Senchik, Semenishchenkov, 2021).

Анализ показал, что довольно высоки требования к постоянству влажности воздуха у представителей сем. Hymenophyllaceae (*Mecodium wrightii* (Bosch) Copel., *Lacosteopsis birmanicum* (Bedd.) Schmakov, *Gonocormus minutus* (Blume) Bosch), включенных нам в группу гигрофитов (2,6%). По внешнему виду эти папоротники сходны с зелеными мхами (Рис. 2), вместе с которыми нередко произрастают на старых пнях, влажных скалах, крупных камнях. Дальневосточные виды этого семейства могут быть отнесены к пойки-

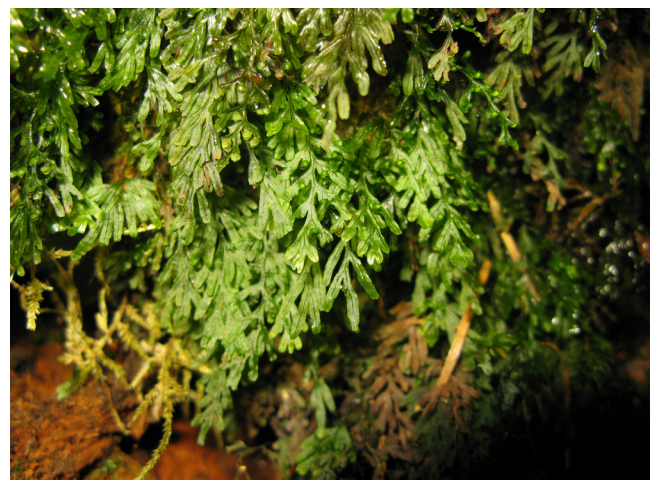


Рисунок 2. *Mecodium wrightii* (Bosch) Copel. (фото А.В. Салохина)

Figure 2. *Mecodium wrightii* (Bosch) Copel. (photo by A.V. Salokhin)

логидридными растениями, поскольку не способны самостоятельно регулировать свой водный режим. Их однослойные вайи не имеют устьиц, корни очень тонкие, гифообразные. Всасывание влаги происходит всем телом растения. При снижении влажности такие папоротники быстро теряют влагу, а их вайи сворачиваются. Если период с недостатком влаги короткий, после потери влаги вайи способны восстанавливать тургор, но при возрастании длительности сухого периода растения гибнут.

Только один вид папоротников, произрастающих на Дальнем Востоке (*Aleuritopteris argentea* (S.G. Gmel.) Fée), представляет группу ксерофитов. Это растение приурочено преимущественно к сухим скалам, нижнюю поверхность ксероморфных пластинок этого папоротника покрывает характерный мучнистый налет (Рис. 3).

Единственный представитель (*Salvinia natans* (L.) All.) отнесен к группе водных папоротников. В структуре этого вида четко выражены черты приспособленности к жизни в воде – верхняя поверхность его плавающих на поверхности воды вай покрыта бугорками, препятствующими смачиванию. На нижней поверхности густые волоски удерживают пузырьки воздуха, что позволяет сальвинии не погружаться в воду. Подводные, расчлененные на нитевидные доли вайи покрыты волосками, которые всасывают воду и растворенные в ней питательные вещества, а также обеспечивают стабилизацию растения.

Ценотические особенности. Папоротники – преимущественно лесные растения, рост и развитие которых в значительной степени зависит от структуры древесно-кустарникового яруса. Под пологом леса создаются особые условия, что заключается в стабильном ходе суточных температур, повышенной влажности воздуха, низкой освещенности в течение большей части вегетационного периода и в наличии мощного слоя рыхлой плодородной лесной подстилки, безветрии (Карпионовна, 1985). К таким условиям приспособлена наибольшая часть (47,4%) дальневосточной птеридофлоры, которую мы объединили в группу лесных видов. Это преимущественно тенелюбивые и теневыносливые мезоморфные растения.

Говоря в общем о морфологических и биологических особенностях лесных папоротников, следует отметить, что характерной чертой видов этой группы являются крупные значительно расчлененные мезоморфные вайи и короткие плотные или длинные подземные корневища (Храпко,



Рисунок 3. *Aleuritopteris argentea* (S.G. Gmel.) Fée
Figure 3. *Aleuritopteris argentea* (S.G. Gmel.) Fée

2017). Вайи лесных папоротников с гомогенным мезофиллом, но у некоторых видов (*Coniogramme intermedia* Hieron., *Polystichum braunii*) имеется ряд палисадных клеток (Храпко, 1991).

Как приспособление к рассеиванию спор в условиях лесного безветрия можно рассматривать своеобразный диморфизм вай ряда сем. Athyriaceae (*Lunathyrium pycnosorum* (Christ) Koidz, *Athyrium rubripes* (Kom.) Kom. и др.). Начиная развитие и выходящие первыми из верхушечной почки вайи (трофофиллы) либо полностью вегетативны, либо несут некоторое количество недоразвитых сорусов. Они характеризуются более широкими пластинками и более короткими черешками, чем у выходящих за ними спороносных вай, выполняющих в то же время функцию фотосинтеза (трофоспорофиллы). Более раннее развитие вегетативных вай дает возможность растению рационально использовать питательные вещества при формировании и развитии сорусов на вайях, выходящих позже. Более длинные черешки позволяют спороносным вайям возвышаться на вегетативными, что обеспечивает лучшее рассеивание спор.

Подземная часть большинства лесных папоротников (*Dryopteris crassirhizoma*, *Athyrium fauriei* Christ и др.) характеризуются короткими косо или вертикально нарастающими корневищами.

Верхушечные почки этих видов поверхностные, защищены многочисленными располагающимися на зачатках вай чешуями (Рис. 4 А), а в осенне-зимний период их прикрывает от отрицательного воздействия низких температур листовая опад и отмершие стебли травянистых растений. У других видов (*Phegopteris connectilis* (Michx.) Watt, *Cornopteris crenuloserrulata* и др.) корневища подземные (Рис. 4 Б), их активно растущие части, на которых располагаются зачатки вай, защищены слоем почвы.

Преобладающая часть лесных папоротников – летнезеленые растения, их сезонные ритмы полностью совпадают с сезонностью развития климата умеренных широт. Однако в этой группе имеются исключения – это вечнозеленые (*Blechnum nipponicum* (G. Kunze) Makino и др.) или полувечнозеленые (*Dryopteris crassirhizoma*) виды (Рис. 5), сезонную ритмику которых можно рассматривать как черты реликтовости, принадлежности таких папоротников к более теплолюбивым флорам.

Следует отметить, что многие лесные представители дальневосточной птеридофлоры обладают достаточно широкими эколого-ценотическими амплитудами и не только входят в состав травяного покрова лесов, но способны заходить в кутарниковые заросли, поселяться на скалах (*Athyrium rubripes*, *Phegopteris connectilis* и др.), полянах и влажных лугах (*Athyrium sinense*, *Oncoclea interrupta* и др.), включаться в состав высокоотравья, бамбучников (*Osmundastrum asiaticum*, *Athyrium wardii* (Hook.) Makino и др.) и других нелесных сообществ.

Анализ литературных материалов (Moskalyuk, 2004; Majorova, Petropavlovsky, 2017; и др.) и оригинальные наблюдения показывают, что на территории российского Дальнего Востока папоротники входят под полог разнообразных по составу лесов. Однако некоторую эколого-ценотическую приуроченность у ряда видов можно выявить. В связи с этим в составе дальневосточной птеридофлоры нами выделено несколько ценоэлементов, которые ранее отмечались у папоротников юга российского Дальнего Востока (Khrapko, 1996).

В составе дальневосточной птеридофлоры преобладают виды, приуроченные главным образом к хвойно-широколиственному и в меньшей степени – широколиственному лесам, которые мы отнесли кнеморальному типу (83,3% от группы лесных и 39,5 – от птеридофлоры): *Coniogramme intermedia*, *Lunathyrium pterorachis* (Christ) Kurata и др.).



Рисунок 4. Развивающиеся вайи (А) *Dryopteris crassirhizoma* (фото Н.И. Курзенко), (Б) корневище *Phegopteris connectilis*.

Figure 4. Developing fronds of (А) *Dryopteris crassirhizoma* (photo by N.I. Kurzenko), (Б) rhizome of *Phegopteris connectilis*



Рисунок 5. Полувечнозеленый папоротник *Dryopteris crassirhizoma* (фото О.В. Храпко)

Figure 5. Semi-evergreen fern *Dryopteris crassirhizoma* (photo by O.V. Khrapko)

В темнохвойных лесах складываются микроклиматические условия, отличные от таковых в хвойно-широколиственных и широколиственных лесах. Здесь, как правило, почвы более кислые из-за закисления их хвойным опадом, больше сомкнутость крон, и как следствие – выше степень затенения. К таким условиям произрастания приспособилось значительно меньшее число видов (7,9% от всей птеридофлоры), отнесенные нами таежно-му типу ценоэлемента (*Cystopteris sudetica* A. Br. et Milde, *Diplazium sibiricum* Kurata и др.)

Группа скальных папоротников несколько меньше по численности и роли в дальневосточной птеридофлоре (32,5% состава), но разнообразнее по особенностям входящих в нее видов. Экологические условия каменистых и скальных экотопов различны – на затененных скалах температурный режим сглажен, степень прогрева грунта незначительна, затенение не дает влаге быстро испаряться. К таким скалам приурочены мезоморфные теневыносливые папоротники (*Asplenium tenuicaule* Hayata, *Cryptogramma raddeana* Fomin и др.). На открытых скалах резко выражена амплитуда изменения суточных температур, в силу значительной инсоляции происходит повешение температуры почв и их иссушение, увеличивается испарение с поверхности растений. Поскольку объем почвы небольшой из-за того, что она скапливается в расщелинах между камнями и трещинах скал, количество питательных веществ в ней минимально. Зимой при отсутствии листовного опада небольшое количество задержавшегося между камнями снега не может служить растениям достаточно надежной защитой от низких температур. Все это значительно сказывается на росте и развитии растений, заставляя их приспосабливаться к определенным условиям, что, в свою очередь, сказывается на формировании их габитуса. Помимо того, разнообразие жизненных форм папоротников скал, путей их приспособления к жизни на скалах связано и с историческим развитием территории, формированием ее флоры на различных этапах.

С учетом биологических и структурных особенностей папоротники скал могут быть разделены на две группы: облигатно и факультативно скальные (Храпко, 1999). Папоротники первой группы приурочены главным образом к скалистым и каменистым местам произрастания, характерными представителями этой группы являются виды рода *Woodsia* R. Br. (Рис. 6).

Проведя анализ папоротников-эпилитов, Н.М. Державина (Derzhavina, 2015) выявила несколько особенностей, присущих этим растениям. Так, уменьшение размеров самих растений и их вай помогает папоротникам располагаться в



Рисунок 6. *Woodsia polystichoides* Eat. (фото М.Н. Колдаевой)

Figure 6. *Woodsia polystichoides* Eat. (photo by M.N. Koldaeva)

приземном теплом слое воздуха, снижает испарение влаги растением, делает его менее уязвимым при перепаде суточных температур на поверхности субстрата. Для облигатно скальных папоротников характерно образование своеобразных «дерновин», которые являются результатом активного образования коротких боковых побегов корневища. Вайи сближаются, их живые черешки и довольно долго сохраняющиеся остатки черешков располагаются плотно, защищая верхушечные почки с зачатками вай от неблагоприятных воздействий. Вайи многих папоротников открытых скал ориентированы почти перпендикулярно поверхности субстрата, что снижает степень инсоляции и предотвращает перегрев растения.

В анатомическом строении вай папоротников освещенных окол (*Dryopteris fragrans*, *Woodsia ilvensis* (L.) R. Br.) отмечаются особенности, присущие световым листьям. Такие вайи с 1-2 более или менее выраженными рядами палисадной паренхимы. Клетки губчатой паренхимы мелкие, располагаются довольно плотно. Межклетников либо нет, либо они небольшие (Храпко, 1991).

В составе облигатно скальных имеются виды, которые в условиях российского Дальнего Востока приурочены в основном к затененным скалам, но способны играть роль напочвенных растений. При этом меняется их габитус, характер ветвления и размеры корневища. Так, по наблюдениям за *Coptidopteris wilfordii* (Moore) Nakai et Momose, выращиваемым на почве в условиях коллекции БСИ ДВО РАН, было отмечено увеличение ежегодных приростов корневища, снижение степени его ветвления. Имеются литературные данные (Korkishko,

2000; Mel'nikova, 2015), указывающие на произрастание *Asplenium incisum*, *Cystopteris fragilis* (Tsvelev, 1991, Barkalov, 2009), *Coptidipteris wilfordii*, *Dennstaedtia hirsuta* (Sw.) Mett. на почве склонов оврагов, под пологом леса. Особенности биологии и морфологии таких видов дают основания считать, что они в прошлом являлись напочвенными лесными растениями, но в изменившихся эколого-ценотических условиях оказались неспособными конкурировать с более активными видами и были вытеснены на скалы. Здесь эти виды нередко находят благоприятные для произрастания условия, о чем говорят довольно высокая жизненность особей в популяциях, наличие спорового возобновления.

Факультативно-скальные виды на территории района исследований встречаются как на скалах, так и в других экотопах. Эта группа включает виды, которые габитусу и биологическим особенностям значительно отличаются от облигатно-скальных. Наиболее многочисленную часть факультативно-скальных составляют папоротники сем. Polypodiaceae: *Lepisorus thunbergianus* (Kaulf.) Ching, *Pyrrosia petiolosa* и др.), к этой группе относится и *Pleurosoriopsis makinoi* (Maxim. ex Makino) Fomin. Для этих видов характерны поверхностные ползучие корневища, активно растущие части которых, несущие зачатки вай, располагаются на поверхности субстрата и защищены только чешуями. Вайи зимуют зелеными, нередко кожистые, ксеро-

морфные. В их строении отмечаются двойственные черты приспособления как к условиям недостатка, так и избытка влаги. Н.М. Державина (Derzhavina, 2015) отмечает, что вайи родов *Lepisorus* (J. Smith) Ching, *Pyrrosia* Mirb. в условиях дефицита влаги сворачиваются спороносной, защищенной у ряда из них волосками, чешуями, поверхностью наружу. В то же время, на вайях этих видов отмечены гидатоды – приспособления для вывода излишней влаги. Можно говорить о том, что строение этих папоротников не соответствует условиям жизни на скалах, в дисгармонии с сезонным ритмом умеренного климата находится и их сезонное развитие. Учитывая структурные особенности этих папоротников, их сезонное развитие, представителей данной группы можно рассматривать как папоротники-эпифиты, поселяющиеся на коре и ветвях деревьев, и которые более характерны для влажных бессезонных тропиков и субтропиков.

Скалы для представителей этой группы являются своеобразным «убежищем» (Рис. 7 А), в благоприятных по микроклиматическим условиям они заселяют пни, ветви и стволы деревьев (Рис. 7 Б).

Некоторые виды (*Polypodium sibiricum* Sipl., *Lepisorus ussuriensis*) встречаются в мохово-травяном покрове темнохвойных лесов. Это отмечено Л.А. Майоровой и Б.С. Петропавловским (Majorova, Petropavlovsky, 2017) при описании высокогорного пихтово-елового леса мелкопапоротнико-



Рисунок 7. *Lepisorus ussuriensis* (Regel et Maack) Ching на скале (А) (фото М.Н. Колдаевой) и на стволе дерева (Б) (фото Н.И. Курзенко)

Figure 7. *Lepisorus ussuriensis* (Regel et Maack) Ching (А) on the rock (photo by M.N. Koldaeva) and on the tree trunk (photo by N.I. Kurzenko) (Б)

во-падубового. Древостой этого сообщества был сформирован темнохвойными породами: *Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr., *Abies nephrolepis* (Trautv.) Maxim., его сомкнутость 1,0. Редкий подлесок представлен в основном, *Ilex rugosa* Fr. Schmidt, отмечались группы кустарниковой формы *Taxus cuspidata* Siebold et Zucc. ex Endl. Покрытие разреженного травяного яруса составляло 30%. Фон создавали папоротники (*Leptorumohra amurensis* (Christ) Tzvelev, *Dryopteris expansa*), единично, но постоянно вместе с *Carex xuphium* Kom., *Scutellaria ussuriensis* (Regel) Kudo, *Oxalis acetosella* L. встречался и *Polypodium sibiricum*.

К группе факультативно-скальных мы относим и такие виды, как *Camptosorus sibiricus* Rupr. и *Polystichum craspedosorum*. В настоящее время эти папоротники на российском Дальнем Востоке встречаются на скалах, но ряд биологических особенностей указывает на то, что они приспособлены к иным условиям произрастания. Для них характерно образование выводковых почек на концах вай, что призвано служить расширению занимаемых площадей и увеличению численности особей. Дальность расселения вегетативно возникающих особей определяется длиной вай, которая у этих видов невелика. На скалах пригодные для произрастания микроныши нередко достаточно удалены друг от друга, и в данных условиях это приспособление малоцелесообразно. Живорождение, на наш взгляд, более логично связывать с эпилитами, чем с растениями скал, и можно предполагать, что *Camptosorus sibiricus* и *Polystichum craspedosorum* формировались как эпилиты, поселяющиеся в трещинах стволов и ветвей деревьев.

Дальневосточные представители сем. Нупеносеи, как было отмечено выше, отличаются маленькими размерами, нитевидным корневищем и однослойными вайями. В литературе отмечается, что это может быть связано с чрезвычайно влаголюбивой эпилитной стратегией (Dubuisson et al., 2001). Анализ экологических и биологических особенностей дальневосточных представителей семейства дают основания говорить о том, что эти виды – растения, оставшиеся от господствующих когда-то на территории Дальнего Востока тропических и субтропических лесов и являются эпилитами на комлях стволов деревьев.

К немногочисленной группе луговых видов отнесены папоротники, входящие в состав разнотравных лугов, но эти же виды могут встречаться и под пологом разреженных лесов. Это в основном представители сем. Офиоглоссовых и Вотрехисовых – невысокие растения, имеющие либо 2 типа (трофо- и спорофиллы) вай, либо их вайи разделены на спороносную и вегетативную часть (Рис. 8 А, Б). Характерно для этих папоротников наличие у листьев влагилиц, прикрывающих почку с зачатками вай. Корневища вертикальные, придаточные корни короткие, утолщенные, незначительно ветвятся, лишены корневых волосков, что, по-видимому, связано с наличием в клетках корня микоризного гриба.

Представители этих родов отличаются медленным ростом, так, у *Ophioglossum* ежегодно открывается только один лист (Krinicyn, 2000). Один из видов сем. Офиоглоссовых – *Ophioglossum thermale* Kom. является термофилом и находит убежище, поселяясь у горячих источников, ключей, озер с горячей водой (Yakubov, Chernyagina, 2004). У го-



Рисунок 8. *Botrychium robustum* (Rupr.) Underw. (А), *Botrychium lunaria* (L.) Sw. (Б)

Figure 8. *Botrychium robustum* (Rupr.) Underw. (А), *Botrychium lunaria* (L.) Sw. (Б)

рячих ключей встречаются и другие виды (*Ophioglossum alascanum* E. Britt, *Parathelypteris nipponica* (Franch. et Savat.) Ching и т.д.), для которых более характерно произрастание в луговых сообществах или под лесным пологом (Shmakov, 2011; Chernyagina, Shtreker, 2014).

Болотный ценотип представлен только одним видом – телиптерисом телиптерисовидным (*Thelypteris thelypteroides* (Michx.) Holub), который является светолюбивым мезоигрофильным растением.

У многих папоротников довольно широкий диапазон экотопов, растительных сообществ, в состав которых они входят. Нередко трудно определить эколого-ценотическую группу, в которую следует отнести тот или иной вид. Неморальные лесные виды неплохо чувствуют себя, входя в состав травяного покрова темнохвойных лесов, а папоротники темнохвойных лесов – под пологом смешанных древостоев.

Интересно заметить, что при сравнительной оценке роли папоротников в сложении растительности самых богатых во флористическом отношении растительных ценозов горнолесных провинций Сибири (Алтай) и Дальнего Востока (Сихотэ-Алинь) отмечена более тесная связь видов птеридофлоры с сообществами Алтая, у папоротников Сихотэ-Алиня эта связь размыта. В птеридофлоре Сихотэ-Алиня ведущую роль играют лесные виды, среди которых преобладают представители неморального ценоэлемента. В составе папоротников Алтая группы лесных и скальных папоротников почти равны по численности, среди лесных больше видов таежного ценоэлемента (Krylov, Khrapko, 1992).



Рисунок 9. *Osmundastrum asiaticum* (Южный Сахалин) (фото О.В. Храпко)

Figure 9. *Osmundastrum asiaticum* (South Sakhalin) (photo by O.V. Khrapko)

Как уже отмечалось, многие лесные папоротники способны произрастать на скалах и каменистых осыпях, а скальные – в лесных сообществах. Разнообразны и экотопы, в которых произрастают дальневосточные папоротники, а также их роль в сложении растительных сообществ.

Группа дальневосточных папоротников, способных быть эдификаторами, невелика. Это довольно высокие растения: *Osmundastrum asiaticum*, *Matteuccia struthiopteris*, *Pteridium japonicum* (Nakai) Tardieu-Blotet С. Chr. Первый из названных видов не только затеняет почву крупными вайями, но и занимает значительную часть своими плотными, поверхностно расположенными ползучими корневищами. В образованных им сообществах почти не встречаются другие сосудистые растения, как это, например, наблюдается на значительных площадях открытых луговин южной части о-ва Сахалина (Рис. 9).

Крупные вайи *Matteuccia struthiopteris* также значительно затеняют почву, создавая для растений нижележащих ярусов неблагоприятные световые условия. Благодаря довольно длинным боковым подземным побегам на корневищах, этот вид активно занимает свободные площади, вытесняя менее конкурентоспособные виды. Значительные площади способен занимать *Pteridium japonicum* – вид, характеризующийся довольно широкой экологической пластичностью.

Ряд папоротников (*Leptorumohra amurensis*, *Coniogramme intermedia* и др.) способны играть заметную роль в травяном покрове дальневосточных лесов, определяя один из подъярусов и являясь в нем доминантами. Доминирование *Leptorumohra amurensis* было отмечено нами в пихтовом лесу на о-ве Сахалин (Рис. 10).



Рисунок 10. *Leptorumohra amurensis* в елово-пихтовом лесу (Южный Сахалин) (фото О.В. Храпко)

Figure 10. *Leptorumohra amurensis* in a spruce-fir forest (South Sakhalin) (photo by O.V. Khrapko)

А.П. Добрыниным (Dobrynin, 2000) на территории Приморского края был описан орляковый дубняк, в древостое которого наряду с *Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb. были обычны *Betula platyphylla* Sukacz., *B. davurica* Pall., *Acer mono* Maxim., *Tilia amurensis* Rupr. Сомкнутость древостоя 0,5-0,6, ярус кустарников развит слабо и представлен *Viburnum sargentii* Koehne, *Philadelphus tenuifolius* Rupr. et Maxim., *Euonymus pauciflora* Maxim., были отмечены лианы: *Actinidia kolomikta* (Maxim.) Maxim., *Schisanandra chinensis* (Turcz.) Baill. В травяном покрове доминировал *Pteridium japonicum*, единично встречались различные виды полыни, осоки, разнотравье.

Чаще всего папоротники в травяном покрове затененных лесных сообществ и на луговинах играют роль субдоминантов, образуя синузии, микрогруппировки из нескольких видов папоротников или совместно с другими растениями. Так, при обследовании экологического профиля «Горнотаежный» на территории Горнотаежной станции в верхней части северного склона под пологом липово-дубового с кленом разнокустарниково-чубушникового леа была отмечена чистоустниковая микрогруппировка. В ней доминирует *Osmundastrum asiaticum*, под вайями которой разрастались представители лесного мелкотравья (*Asarum sieboldii* Miq., *Convallaria keiskei* Miq., *Hylomecon vernalis* Maxim. и др.), встречались единичные особи *Athyrium sinense*, *Dryopteris goeringiana* (Khrapko, Moskalyuk, 2003). На этом же профиле ниже гребня водораздела на участках с довольно крутым уклоном описана крупнотравно-папоротниковая микрогруппировка, в которой доминирует *Dryopteris goeringiana* с участием *Athyrium sinense* и *Adiantum pedatum* L.). Между их особями растут *Arisaema amurense* Maxim., *Cacalia hastata* L., *Circaea cordata* Royle.

Нередко папоротники в травяном покрове распределяются рассеяно, одиночными особями, это характерно главным образом для видов, имеющих крупные корневища (*Dryopteris crassirhizoma*, *Lunathyrium ruscinosorum* и др.) (Рис. 11).

Следует отметить, что один и тот же вид в отличающихся эколого-ценотических условиях способен играть различную роль – распределяться рассеяно, либо образовывать синузии или микрогруппировки. Но лишь небольшое число видов способно быть субдоминантами, еще меньшее – доминантами или эдификаторами.

На скалах, каменистых обнажениях, как правило, не образуется сомкнутых растительных сообществ. Папоротники в таких условиях либо образуют различные по численности микрогруппы, скопления, либо распределяются одиночно. Па-



Рисунок 11. *Dryopteris crassirhizoma* в хвойно-широколиственном лесу (БСИ ДВО РАН) (фото О.В. Храпко)

Figure 11. *Dryopteris crassirhizoma* in a coniferous-broadleaf forest (BGI FEB RAS) (photo by O.V. Khrapko)

поротники-эпифиты могут также образовывать небольшие скопления на ветвях деревьев, пнях (*Lepisorus ussuriensis*, *Polypodium sibiricum* и др.). Дальневосточные представители сем. Нуменофиллацеае чаще всего произрастают в подушках зеленых мхов, которые, с одной стороны, обеспечивают таким папоротникам необходимое постоянство влажности, с другой – являются конкурентами и нередко вытесняют эти папоротники.

Таким образом, анализ эколого-ценотической структуры дальневосточной птеридофлоры позволил говорить о том, что ее основу составляют неморально-лесные виды, достаточно разнообразная группа скальных папоротников. По отношению к основным экологическим факторам – свету и влаге ее представители являются преимущественно теневыносливыми мезофильными растениями. Основная часть дальневосточных папоротников характеризуется достаточно широкими экологическими амплитудами, что позволило им заселить разнообразные местообитания. Исключение составляют представители сем. Нуменофиллацеае, которые отличаются узкими экологическими требованиями. У ряда дальневосточных видов папоротников имеются специфические особенности, указывающих на их связь с более теплыми периодами исторического развития флоры.

Папоротники способны играть разнообразную роль в составе растительных сообществ российского Дальнего Востока. Они распределяются в травном покрове рассеянно, одиночными особями, часто образуют синузии, в наиболее благоприятных условиях отдельные виды способны играть роль доминантов и эдификаторов.

Благодарности

Работа выполнена по государственному заданию Ботанического сада-института ДВО РАН (темы № 122040800085-4; 122040800086-1).

Список литературы

- [Barkalov] Баркалов В.Ю. 2009. Флора Курильских островов. Владивосток: Дальнаука. 468 с.
- [Chernyagina, Shtreker] Чернягина О.А., Штрекер Л. 2015. Горячие ключи юга Камчатки: редкие и охраняемые виды растений. В кн.: Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Тез. докл. XV международной научной конференции, посв. 80-летию со дня основания Кроноцкого государственного природного биосферного заповедника. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. С. 101–105.
- [Derzhavina] Державина Н.М. 2015. Адаптации эпилитных папоротников на разных уровнях структурной организации. Сибирский экологический журнал. Т. 22, № 2. С. 175–184.
- [Derzhavina, Khrapko] Державина Н.М., Храпко О.В. 1990. Пиррозия язычная – *Pyrrhosia lingua* (Thunb.) Farw. В кн.: Биология редких сосудистых растений советского Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР. С. 19–30.
- [Dobrynin] Добрынин А.П. 2000. Дубовые леса российского Дальнего Востока (биология, география, происхождение). Владивосток: Дальнаука. (Тр. Ботан. садов ДВО РАН. Т. 3). 260 с.
- Dubuisson J.-Y., Hennequin S., Rakotondrainibe F., Schneider H. 2003. Ecological diversity and adaptive tendencies in the tropical fern *Trichomanes* L. (Hymenophyllaceae) with special reference to climbing and epiphytic habits. Botanical Journal of the Linnean Society. 142: 41–63.
- [Dudkin] Дудкин Р.В. 2022. *Anisocampium niponicum* – новые вид и род во флоре России. Turczaninowia. Т. 25, № 4. С. 136–140.
- [Gubanovetal.] Губанов И.А., Киселева К.В., Новиков В.С., Тихомиров В.Н. 2002. Иллюстрированный определитель растений Средней России. Т. 1. Папоротники, хвощи, плауны, голосеменные, покрытосеменные (однодольные). М.: Товарищество научных изданий КМК. 526 с.
- [Karpisonova] Карпионовна Р.А. 1985. Травянистые растения широколиственных лесов СССР. М.: Наука. 205 с.
- [Khrapko] Храпко О.В. 1991. Сравнительный анализ анатомического строения вай папоротников Приморского края. В кн.: Современные проблемы экологической анатомии растений: материалы II Всесоюз. совещания по экологической анатомии растений (Владивосток, 10-16 сент. 1990 г.). Владивосток: Изд-во ДВГУ. С. 170–171.
- [Khrapko] Храпко О.В. 1996. Папоротники юга российского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука. 200 с.
- [Khrapko] Храпко О.В. 1999. Скальные папоротники российского Дальнего Востока. В кн.: Исследование растительного покрова российского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука. С. 135–145 (Тр. ботан. садов ДВО РАН. Т. 1)
- [Khrapko] Храпко О.В. 2001. Экологическая характеристика птеридофлоры российского Дальнего Востока. В кн.: Растительный и животный мир Дальнего Востока. Сер.: Экология и систематика растений. Вып. 5. Уссурийск: Изд-во УГПИ. С. 8–16.
- [Khrapko] Храпко О.В. 2017. Биологические и морфологические адаптации лесных дальневосточных папоротников. Вестник ТвГУ. Сер. Биология и экология. №2. С. 230-243. https://elibrary.ru/download/elibrary_30626510_79291818.pdf
- [Khrapko, Moskalyuk] Храпко О.В., Москалюк Т.А. 2003. Папоротники в лесах экологического профиля «Горнотаежный». В кн.: Растения в муссонном климате. III: Материалы III международной конференции «Растения в муссонном климате». (Владивосток, 22-25 октября 2003 г.). Владивосток: БСИ ДВО РАН. С. 164–169.
- [Khrapko, Tsarenko] Храпко О.В., Царенко Н.А. 2015. Адаптивные стратегии двух видов семейства Onocleaceae. Сибирский экологический журнал. Т. 2. С. 185–192. DOI: 10.15372/SEJ20150202
- [Korkishko] Коркишко Р.И. 2000. Сосудистые растения заповедника «Кедровая Падь». В кн.: Флора и фауна заповедников. Вып. 82. М. 84 с.
- Kozhevnikov A.E., Kozhevnikova Z.V., Kwak M., Lee B.Y. 2019. Illustrated flora of the Primorsky Territory (Russian Far East). National Institute of Biological Resources, Incheon. 1124 p.
- Kreshchenok I.A., Sinityna T.A., Kutsev M.G., Smirnov S.V., Shmakov A.I. 2016. About species independence of *Polystichum subtripteron* Tzvel. Біологічний вісник МДПУ ім. Богдана Хмельницького. 6 (2). Стор. 80–86.
- [Krinitsyn] Криницын И.Г. 2004. Онтогенез и структура популяций спорофитов некоторых видов рода *Botrychium* Sw. В подзонах южной тайги и подтайги Европейской России. Дисс...канд. биол. наук. Кострома. 202 с.

- [Krylov, Khrapko] Крылов А.Г., Храпко О.В. 1992. Эколого-ценотические особенности папоротников Сихотэ-Алиня и Алтая. Бюл. Гл. ботан. сада. Вып. 163. С. 63–68.
- Maeda O. 1970. On the dry matter productivity of two ferns, *Osmunda cinnamomea* and *Dryopteris crassirhizoma*, in the relation to their geographical distribution in Japan. Jap. Journ. Bot. Vol. 20, N 3. P. 237–267.
- [Majorova, Petropavlovsky] Майорова Л.А., Петропавловский Б.С. 2017. Пихтово-еловые леса Приморского края (эколого-географический анализ). Владивосток: Тихоокеанский институт географии ДВО РАН. 164 с.
- [Mel'nikova] Мельникова А.Б. 2015. Флора Хехцира. Хабаровск: ФГБУ «Заповедное Приамурье». 258 с.
- [Mochalov] Мочалов А.С. 2013. Птеридофлора как объект изучения. Вестник Курганского государственного университета. Сер. Естественные науки. №3 (30). С. 10–14.
- [Moskalyuk] Москалюк Т.А. 2004. Фитоценотическая структура вторичных каменноберезняков Северного Охотоморья. Владивосток: Дальнаука. 179 с.
- [Petropavlovsky] Петропавловский Б.С. 2004. Леса Приморского края. Владивосток: Дальнаука. 315 с.
- [Senchik, Semenishchenkov] Сенчик К.А., Семенищенков Ю.А. 2021. Распространение и фитоценотические связи *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod. в Брянской области: к вопросу о необходимости региональной охраны вида. Ученые записки Брянского государственного университета. № 1 (21). С. 34–47.
- [Shmakov] Шмаков А.И. 2011. Папоротники Северной Азии. Барнаул: «АРТИКА». 209 с.
- [Sosudistye rasteniya] Сосудистые растения советского Дальнего Востока. 1985-1996. Т. 1–8.
- [Tsvelev] Цвелев Н.Н. 1991. Отдел Папоротниковидные – Polypodiophyta. В кн.: Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 5. С.-Петербург: Наука. С. 14–93.
- [Yakubov, Chernyagina] Якубов В.В., Чернягина О.А. 2004. Каталог флоры Камчатки (сосудистые растения). Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. 165 с.

Ecological and coenotic analysis of the Far Eastern pteridoflora

© O.V. Khrapko

Botanical Garden-Institute of the FEB RAS, Vladivostok, Russia
e-mail: ovkhrapko@yandex.ru

An ecocoenotic analysis of a group of Far Eastern ferns, including 114 species, was conducted. It was shown that these are predominantly forest shade-tolerant mesophilic plants. A number of Far Eastern fern species have specific features indicating their connection with warmer periods of the historical development of flora. Ferns are capable of playing a diverse role in the composition of plant communities of the Russian Far East. They are distributed in the grass cover scatteredly, as single individuals, often forming synusia; in the most favorable conditions, individual species are capable of playing the role of dominants and edificators.

Keywords: ferns, ecological and coenotic features, Russian Far East.

References

- Barkalov V.Y. 2009. *Flora Kuril'skih ostrovov* [Flora of the Kuril Islands]. Vladivostok: Dal'nauka, 468 pp. (In Russ.)
- Chernyagina O.A., Shtreker L. 2015. Goryachiye klyuchi yuga Kamchatki: redkiye i ohranyaemye vidy rastenii [Hot springs of southern Kamchatka: rare and protected plant species]. In: *Sokhraneniye bioraznoobraziya Kamchatki i prilegayushchih morei: Tez. dokl. XV mezhdunarodnoi nauchnoi konferencii, posv. 80-letiyu so dnya osnovaniya Kronockogo gosudarstvennogo prirodnogo biosfernogo zapovednika*. Petropavlovsk-Kamchatskii: Kamchatpress. P. 101–105. (In Russ.)
- Derzhavina N.M. 2015. Adaptacii epilitnykh paporotnikov na raznykh urovnyakh strukturnoi organizacii [Adaptations of epilithic ferns at different levels of structural organization]. *Sibirskii ekologicheskii zhurnal*. 22(2): 175–184. (In Russ.)
- Derzhavina N.M., Khrapko O.V. 1990. Pirroziya yazychnaya – *Pyrrhosia lingua* (Thunb.) Farw. [Long-petiole felt fern – *Pyrrhosia lingua* (Thunb.)]. In: *Biologiya redkikh sosudistykh rastenii sovetskogo Dal'nego Vostoka*. Vladivostok: DVO AN SSSR. P. 19–30. (In Russ.)
- Dobrynin A.P. 2000. *Dubovye lesa rossiiskogo Dal'nego Vostoka (biologiya, geografiya, proiskhozhdeniye)* [Oak forests of the Russian Far East (biology, geography, origin)]. Vladivostok: Dal'nauka. (Trudy' Botanicheskikh sadov DVO RAN). 260 pp. (In Russ.)
- Dubuisson J.-Y., Hennequin S., Rakotondrainibe F., Schneider H. 2003. Ecological diversity and adaptive tendencies in the tropical fern *Trichomanes* L. (Hymenophyllaceae) with special reference to climbing and epiphytic habits. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 142: 41–63.
- Dudkin R.V. 2022. *Anisocampium niponicum* – novyi vid i rod vo flore Rossii [*Anisocampium niponicum* – new species and genus in the flora of Russia]. *Turczaninowia*. 25(4): 136–140. (In Russ.)
- Gubanov I.A., Kiseleva K.V., Novikov V.S., Tihomirov V.N. 2002. *Illyustrirovannyi opredelitel' rastenii Srednei Rossii*. T. 1. Paprotniki, hvoshchi, plauny, golosemennye, pokrytosemennye (odnodol'nye) [Illustrated guide to plants of Central Russia. Vol. 1.]. Moskva: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK. 526 pp. (In Russ.)
- Karpisonova R.A. 1985. *Travyanistye rasteniya shirokolistvennykh lesov SSSR* [Herbaceous plants of broad-leaved forests of the USSR]. Moskva: Nauka. 205 pp. (In Russ.)
- Khrapko O.V. 1991. Sravnitel'nyi analiz anatomicheskogo stroeniya vai paporotnikov Primorskogo kraia [Comparative analysis of the anatomical structure of frond ferns of Primorsky Krai]. In: *Sovremennye problemy ekologicheskoi anatomii rastenii: materialy II Vsesoyuz. soveshchaniya po ekologicheskoi anatomii rastenii*. Vladivostok, 10–16 sent. 1990 g. Vladivostok: Izd-vo DVGU. P. 170–171. (In Russ.)
- Khrapko O.V. 1996. *Paporotniki yuga rossiiskogo Dal'nego Vostoka* [Ferns of the southern Russian Far East]. Vladivostok: Dal'nauka. 200 pp. (In Russ.)
- Khrapko O.V. 1999. Skal'nye paprotniki rossiiskogo Dal'nego Vostoka. In: *Issledovaniye rastitel'nogo pokrova rossiiskogo Dal'nego Vostoka* [Rock ferns of the Far East].

- Vladivostok: Dal'nauka. P. 135–145 (Trudy` Botanicheskikh sadov DVO RAN. T. 1) (In Russ.)
- Khrapko O.V. 2001. Ekologicheskaya karakteristika pteridoflory rossiiskogo Dal'nego Vostoka [Ecological characteristics of pteridoflora of the Russian Far East]. *Rastitel'nyi i zhivotnyi mir Dal'nego Vostoka. Ser.: Ekologiya i sistematika rastenii*. Vyp. 5. Ussuriisk: Izd-vo UGPI. P. 8–16. (In Russ.)
- Khrapko O.V. 2017. Biologicheskiye i morfologicheskiye adaptacii lesnykh dal'nevostochnykh paporotnikov [Biological and morphological adaptations of Far Eastern forest ferns]. *Vestnik TvGU. Ser. Biologiya i ekologiya*. 2: 230–243. (In Russ.) https://elibrary.ru/download/elibrary_30626510_79291818.pdf
- Khrapko O.V., Moskalyuk T.A. 2003. Paparotniki v lesah ekologicheskogo profilya «Gornotaezhnyj» [Ferns in the forests of the ecological profile "Gornotaezhny"] In: *Rasteniya v mussonnom klimate. III: Materialy III mezhdunarodnoj konferencii "Rasteniya v mussonnom klimate"*. (Vladivostok, 22-25 oktyabrya 2003 g.). Vladivostok: BSI DVO RAN. P. 164–169. (In Russ.)
- Khrapko O.V., Tsarenko N.A. 2015. Adaptivnye strategii dvuh vidov semeistva Onocleaceae [Adaptive strategies of two species of the Onocleaceae family]. *Sibirskii ekologicheskii zhurnal*. 2: 185–192. DOI:10.15372/SEJ20150202
- Korkishko R.I. 2000. Sosudistye rasteniya zapovednika «Kedrovaya Pad» [Vascular plants of the “Kedrovaya Pad” Nature Reserve]. In: *Flora i fauna zapovednikov*. Moskva. Vyp. 82. 84 pp. (In Russ.)
- Kozhevnikov A.E., Kozhevnikova Z.V., Kwak M., Lee B.Y. 2019. *Illustrated flora of the Primorsky Territory (Russian Far East)*. National Institute of Biological Resources, Incheon. 1124 p.
- Kreshchenok I.A., Sinitsyna T.A., Kutsev M.G., Smirnov S.V., Shmakov A.I. 2016. About species independence of *Polystichum subtripteron* Tzvel. *Biological Bulletin of Bogdan Chmel'nikskiy Melitopol State Pedagogical University*. 6(2): 80–86.
- Kriničyn I.G. 2004. Ontogenez i struktura populyacii sporofitov nekotorykh vidov roda *Botrychium* Sw. v podzonakh yuzhnoi taigi i podtaigi Evropeiskoi Rossii [Ontogenesis and population structure of sporophytes of some species of the genus *Botrychium* Sw. in the subzones of the southern taiga and subtaiga of European Russia]. *Dissertaciya na zvanie kandidata biologicheskix nauk*. Kostroma. 202 pp. (In Russ.)
- Krylov A.G., Khrapko O.V. 1992. Ekologo-cenoticheskiye osobennosti paporotnikov Sihote-Alinya i Altaya [Ecological and coenotic features of ferns of Sikhote-Alin and Altai]. *Byulleten Glavnogo botanicheskogo sada*. Vyp. 163. P. 63–68. (In Russ.)
- Maeda O. 1970. On the dry matter productivity of two ferns, *Osmunda cinnamomea* and *Dryopteris crassirhizoma*, in the relation to their geographical distribution in Japan. *Jap. Journ. Bot.* 20(3): 237–267.
- Majorova L.A., Petropavlovsky B.S. 2017. *Pikhtovo-elovye lesa Primorskogo kraja (ekologo-geograficheskii analiz)* [Fir-spruce forests]. Vladivostok: Tihookeanskii institut geografii DVO RAN. 164 pp. (In Russ.)
- Mel'nikova A.B. 2015. *Flora Khekhcira* [Flora of Khekhtsir]. Khabarovsk: FGBU "Zapovednoye Priamur'e". 258 pp. (In Russ.)
- Mochalov A.S. 2013. Pteridoflora kak ob'ekt izucheniya [Pteridoflora as an object of study]. *Vestnik Kurganskogo gosudarstvennogo universiteta. Ser. Estestvennye nauki*. 3(30): 10–14. (In Russ.)
- Moskalyuk T.A. 2004. *Fitocenoticheskaya struktura vtorichnykh kamennobereznyakov Severnogo Ohotomor'ya* [Phytocenotic structure of secondary stone birch forests of the Northern Ohotomor'ya]. Vladivostok: Dal'nauka. 179 pp. (In Russ.)
- Petropavlovsky B.S. 2004. *Lesy Primorskogo kraja* [Forests of Primorsky Krai]. Vladivostok: Dal'nauka, 315 pp. (In Russ.)
- Senchik K.A., Semenishchenkov YU.A. 2021. Rasprostraneniye i fitocenoticheskiye svyazi *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod. v Bryanskoi oblasti: k voprosu o neobhodimosti regional'noi ohrany vida [Distribution and phytocenotic relationships of *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod. in the Bryansk region: towards the issue of the need for regional protection of the species]. *Uchenye zapiski Bryanskogo gosudarstvennogo universiteta*. 1(21): 34–47. (In Russ.)
- Shmakov A.I. 2011. *Paparotniki Severnoi Azii* [Ferns of Northern Asia]. Barnaul: «ARTIKA». 209 s. (In Russ.)
- Sosudistye rasteniya sovetskogo Dal'nego Vostoka* [Vascular Plants of the Soviet Far East]. 1985-1996. T. 1–8. (In Russ.)
- Tsvelev N.N. 1991. Otdel Paparotnikovidnye – Polypodiophyta [Division Polypodiophyta]. In: *Sosudistye rasteniya sovetskogo Dal'nego Vostoka*. Sankt-Peterburg: Nauka. 5: 14–93. (In Russ.)
- Yakubov V.V., Chernyagina O.A. 2004. *Katalog flory Kamchatki (sosudistye rasteniya)* [Catalog of Kamchatka flora (vascular plants)]. Petropavlovsk-Kamchatskii: Kamchatpress. 165 pp. (In Russ.)