

Адаптивные стратегии двух видов семейства Onocleaceae

О. В. ХРАПКО¹, Н. А. ЦАРЕНКО²

¹ Ботанический сад-институт ДВО РАН
690024, Владивосток, ул. Маковского, 142
E-mail: ovkhrapko@yandex.ru

² Дальневосточная опытная станция ВИР Россельхозакадемии
690025, Владивосток, ул. Вавилова, 9

Статья поступила 27.01.2014

Принята к печати 26.06.2014

АННОТАЦИЯ

Биологические особенности *Matteuccia struthiopteris* и *Onoclea sensibilis* (сем. Onocleaceae) соответствуют ритмике сезонных изменений умеренного климата. Установлено, что жизненные адаптивные стратегии изучаемых видов изменяются в зависимости от эколого-ценотических условий, диапазон этих изменений у *Matteuccia struthiopteris* шире, чем у *Onoclea sensibilis*.

Ключевые слова: экологические особенности, адаптации, папоротники, биологические особенности, морфологические особенности.

Изучение приспособления растений к внешним условиям среды всегда вызывает несомненный интерес, поскольку позволяет, с одной стороны, глубже выявить особенности данного вида растений – широту его экологических и ценотических амплитуд, современное положение в растительных сообществах и флоре, дает ключи к пониманию процесса становления вида. С другой стороны, исследования подобного плана позволяют понять связь структур растений с внешними условиями, выявить многообразие путей и механизмов приспособления растений к этим условиям. Особый интерес, на наш взгляд, представляет рассмотрение адаптивных стратегий видов, относящихся к одной таксономической группе.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Под адаптивными стратегиями растений мы, вслед за другими исследователями [Алябышева, 2012], понимаем стратегии растений, которые проявляются в специфических особенностях морфологии, биологии и т. д., что позволяет организмам наиболее эффективно использовать ресурсы среды. По содержанию оно близко к термину “стратегия жизни вида”, данному ранее Т. А. Работновым [1975] и подразумевающему под собой совокупность приспособлений, обеспечивающих виду возможность обитать совместно с другими организмами и занимать определенное положение в ценозе. Поскольку адаптационные процессы отражаются на

структурах различного уровня и на поведении видов в растительных сообществах, целью наших исследований стал анализ структурных (морфологических и анатомических), биологических (сезонные и жизненные циклы) и ценологических особенностей двух видов папоротников для определения их адаптивных стратегий.

Объектами исследований стали виды одного семейства (Onocleaceae Pichi Serm. – Оноклеевые): *Matteuccia struthiopteris* (L.) Todaro – страусник обыкновенный и *Onoclea sensibilis* L. – оноклея чувствительная.

Сем. Onocleaceae – немногочисленное (3 рода, 4–6 видов), представленное главным образом лесными растениями. Виды распространены в умеренно теплых и субтропических областях северного полушария. *Matteuccia struthiopteris* – почти циркумбореальный голарктический вид, довольно широко распространенный в умеренной зоне северного полушария. Ареал *Onoclea sensibilis* несколько уже и охватывает российский Дальний Восток, страны Восточной Азии и Северную Америку. В. П. Селедец [2000] включил этот папоротник в группу амуряно-китайско-северо-американских лугово-лесных видов.

Для анализов привлекались как литературные [Воротников, 1985; Prange, Aderkas, 1985; и др.], так и оригинальные данные. Исследования проводили на живом, фиксированном и гербарном материале. Образцы *Matteuccia struthiopteris* и *Onoclea sensibilis* изучали и собирали в различных районах юга российского Дальнего Востока (Приморский край, Сахалинская обл.). Изучение морфологического строения, жизненных форм растений, структуры ценопопуляций, геоботанические описания фитоценозов проводили согласно общепринятым методикам [Серебряков, 1964; Красильников, 1983; и др.].

Анализ анатомического строения вегетативных вай проводили на живом и фиксированном (спирт : вода : глицерин 1 : 1 : 1) материале. Отмечали форму и размеры эпидермальных клеток, характер извилистости и толщину клеточных стенок, тип устьичного аппарата [Захаревич, 1954]. Количественные признаки статистически обработаны [Зайцев, 1991].

Морфологические особенности видов. Достаточно полное описание общей морфологии изучаемых видов папоротников имеется в ряде литературных источников [Цвелев, 1991; Нехлюдова, Филин, 1993; и др.], мы остановимся на некоторых особенностях их строения.

Matteuccia struthiopteris – в условиях южной части российского Дальнего Востока это довольно высокий (до 1,5 м) папоротник. Для данного вида характерна гетероморфная структура особей – их спороносные вайи значительно отличаются от вегетативных как по строению, так и по сезонному развитию. Они располагаются внутри розетки вегетативных вай, значительно короче и уже вегетативных, с видоизмененными узкими перьями, края которых завернуты на нижнюю сторону пластинки.

Вегетативные вайи травянистые, с крупными дважды перисто-раздельными пластинками. Клетки и нижней, и верхней эпидермы пластинок вайи крупные, при этом клетки верхней эпидермы более вытянутые, нижней – вытянуто-распластанные (рис. 1). Очертания клеток извилистые, с острыми, закругленными и заостренными углами в смеж-

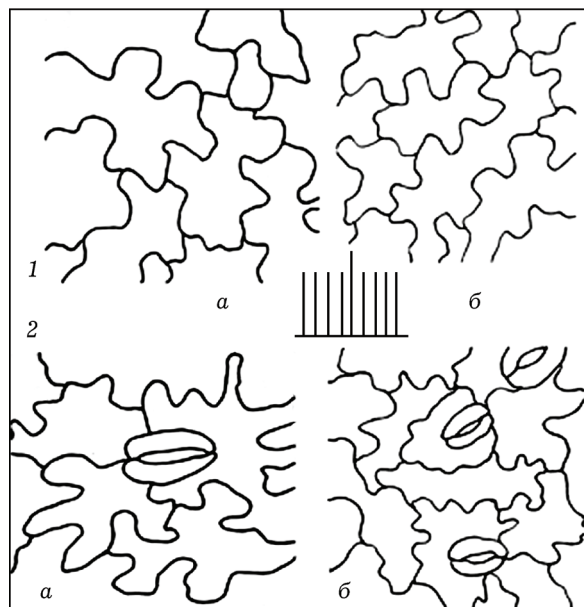


Рис. 1. Эпидерма пластинок вай папоротников: 1 – верхняя эпидерма; 2 – нижняя эпидерма; а – *Matteuccia struthiopteris*; б – *Onoclea sensibilis*

ных границах, клеточные стенки тонкие. Устьица аномоцитного типа, удлинённые, их длина превышает ширину в 1,64 раза. Число устьиц на нижней поверхности пластинок вайи в обследованных нами образцах (от 18 до 20 на 1 мм²) согласуется с данными (до 20 устьиц на 1 мм²), приводимыми в литературе [Нехлюдова, Филин, 1993]. Ранее [Храпко, 1991] нами показано, что для анатомического строения пластинки вайи характерна мезоморфность, но имеется и ряд признаков, характерных для папоротников освещённых мест произрастания.

Подземные органы *Matteuccia struthiopteris* представлены основным корневищем и отходящими от него боковыми подземными столонообразными побегами. Основное корневище короткое, вертикально нарастающее, плотно одето остатками черешков вайи прошлых лет. На апексе корневища располагаются зачатки вайи. В результате того, что ежегодные приросты корневища незначительны (не более 2 мм), а развитие вайи идет несколько лет, зачатки собраны в крупную верхушечную почку, которая располагается либо на поверхности почвы, либо в ее приповерхностном слое. Зачатки вайи располагаются плотно, более молодые прикрыты более развитыми, из которых наружные густо покрыты чешуйками и волосками, опадающими при разворачивании вайи. К осени верхушечная почка обычно прикрыта специализированными видоизмененными вайями, выполняющими роль защитных чешуй. В связи с этим, верхушечную почку *Matteuccia struthiopteris* можно считать закрытой.

Подземные боковые побеги, образующиеся на основном корневище, отличаются от материнского плагиотропным ростом и более значительными (от 7 до 10 см) ежегодными

приростами. Эти побеги играют значительную роль в расселении растений, захвате территории и вегетативном размножении. В зависимости от возраста особи на корневище может формироваться от 2 до 5 таких побегов. После периода активного нарастания и достижения столонообразным побегом определенной длины, его верхушка переходит к ортотропному росту, ежегодные приросты уменьшаются, и формируется дочернее вертикально нарастающее короткое корневище, на котором, в свою очередь, могут развиваться новые столонообразные побеги.

Onoclea sensibilis – растение средней (до 70 см) высоты с гетероморфной структурой особи. Спороносные вайи почти равны или несколько короче вегетативных, с дважды перисто-рассеченными сжатыми пластинками, перья которых значительно редуцированы. Края перышек заворачиваются вовнутрь, и перышки приобретают шаровидную форму. Вегетативные вайи травянистые, одиночные, с длинными черешками и перисто-рассеченными пластинками.

Согласно полученным оригинальным данным, вегетативные вайи *Onoclea sensibilis* характеризуются мелкоклеточной эпидермой в сравнении с таковой у *Matteuccia struthiopteris* (см. таблицу). Клеточные стенки верхней и нижней эпидермы у *Onoclea sensibilis* тонкие, очертания клеток извилистые, с закругленными и заостренными углами в смежных границах (см. рис. 1). Клетки верхней эпидермы вытянутые по форме, нижней – вытянутые или вытянуто-распластаные. Устьица полоцитного типа, их длина меньше, а ширина близка к таковым у *Matteuccia struthiopteris*.

В структуре пластинок вегетативных вайи *Onoclea sensibilis* мы отмечаем некоторые черты ксероморфности – меньшая, чем у *Mat-*

Характеристика эпидермиса пластинок вайи двух видов сем. Onocleaceae

Морфометрические показатели			Вид	
			<i>Matteuccia struthiopteris</i>	<i>Onoclea sensibilis</i>
Верхний эпидермис	Клетки	Длина, $M \pm m$	120,8 ± 18,8	106,6 ± 11,4
		Ширина, $M \pm m$	87,2 ± 12,3	74,6 ± 17,4
Нижний эпидермис	Клетки	Длина, $M \pm m$	136,6 ± 20,4	95,4 ± 10,8
		Ширина, $M \pm m$	79,2 ± 17,7	61,2 ± 11,8
	Устьица	Длина, $M \pm m$	49 ± 4,7	39,4 ± 3,3
		Ширина, $M \pm m$	29,8 ± 4,3	26,6 ± 2,4

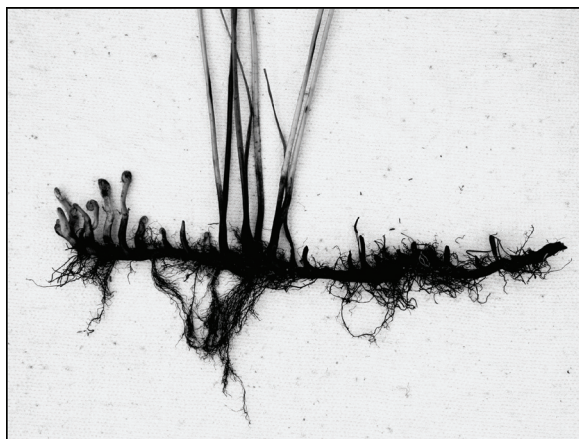


Рис. 2. Корневище *Onoclea sensibilis*

Matteuccia struthiopteris, рассеченность пластинок, тенденция к дорзовентральности в строении мезофилла, несколько меньшие размеры клеток нижней эпидермы.

Подземные органы *Onoclea sensibilis* представлены подземным плагиотропно нарастающим ползучим ветвящимся корневищем (рис. 2), залегающим на глубине 8–12 см. Ежегодные приросты на корневище заметно больше (2–5 см), чем у вертикальных плотных коротких корневищ *Matteuccia struthiopteris*. Однако следует подчеркнуть, что в оптимальных условиях последний из названных видов разрастается значительно быстрее, благодаря длинным подземным столонобразным побегам.

Зачатки ваий различной степени развития у *Onoclea sensibilis* собраны на апикальном конце корневища (см. рис. 2), но в связи с тем, что ежегодные приросты корневища больше, чем у *Matteuccia struthiopteris*, четко выраженной верхушечной почки не образуют. Растущая часть корневища располагается на небольшой глубине или в приповерхностном слое почвы и не защищена специализированными чешуями, как это наблюдается у *Matteuccia struthiopteris*.

Биологические особенности. Оба изучаемых вида являются летнезелеными растениями, их надземные органы (ваий) живут один вегетационный сезон. Результаты оригинального исследования сезонного развития особей *Matteuccia struthiopteris* показали, что при постоянных положительных температурах воздуха в условиях закрытого грунта для начала роста им необходим хотя бы кратковремен-

ный (от нескольких недель до одного месяца) период покоя при пониженных температурах.

Спороносные ваий развиваются на растениях обоих видов во второй половине лета, спорофиллы сохраняют зеленый цвет только на первых стадиях развития, после созревания спор они буреют и приобретают жесткость. При наступлении пороговых температур в осенний период вегетативные ваий отмирают, а спороносные сохраняются на протяжении осеннего и зимнего сезонов. По нашим наблюдениям в условиях культуры и в естественных местах произрастания установлено, что у папоротников сем. *Onocleaceae* созревание спор растянуто, и, по-видимому, их дозревание продолжается и в позднеосенний период, когда вегетативные ваий на растениях уже отмирают. В условиях юга российского Дальнего Востока основная масса спор высыпается из спорангиев ранней весной.

Важной особенностью представителей сем. *Onocleaceae* является наличие в спорах хлорофилловых зерен и капель масла, что обуславливает зеленоватый или желто-зеленый цвет спорового порошка. Для таких спор характерен короткий период между посевом и прорастанием, результаты проведенных экспериментов показали, что споры прорастают на вторые–третьи сутки после посева. Другая характерная черта спор представителей сем. *Onocleaceae* – быстрая потеря ими жизнеспособности. Так, при хранении в лабораторных условиях споры обоих видов сохраняли всхожесть не более 1,5–2 мес. Возможно, это связано со снижением общего содержания липидов, которое в спорах *Matteuccia struthiopteris* уменьшалось более чем в 3 раза, в спорах *Onoclea sensibilis* – в 1,6 раза. Особенно чувствительны зеленые пигменты, содержащиеся в спорах – они полностью разрушаются в первый год хранения [Стеценко, Храпко, 2000]. Следует отметить, что перезимовавшие на спорофиллах споры этих видов сохраняли высокую всхожесть. Таким образом, можно предполагать, что сохранение спор изучаемых видов на спорофиллах в зимний период предохраняет их от развития в гаметофиты в неблагоприятный (позднеосенний) период, а низкие температуры при перезимовке спор в спорангиях на спорофиллах замедляют разрушение в них липидов и хлорофилла, что, соответственно, способ-

ствует сохранению спорами способности к прорастанию.

Эколого-ценотические особенности видов.

В условиях юга российского Дальнего Востока *Matteuccia struthiopteris* занимает преимущественно экотопы на выровненных участках речных долин, пойменных террасах, иногда также в центральной и нижней частях горных склонов. Наши данные подтверждают высказанное В. С. Порфирьевым [1975] заключение, что морфолого-анатомические и физиолого-биохимические особенности *Matteuccia struthiopteris* позволяют растениям произрастать в разнообразных условиях.

Определенное представление об экологических предпочтениях *Matteuccia struthiopteris* дают ступени экологических шкал Л. Г. Раменского [Раменский и др., 1956], в диапазоне которых отмечается данный вид. Согласно нашим [Храпко, 1996] и литературным [Комарова и др., 2003] данным, на юге российского Дальнего Востока для *Matteuccia struthiopteris* оптимальными являются почвы в диапазоне 67–78 ступеней шкалы увлажнения почв (влажнолуговое-лесные почвы). Встречается этот вид и на влажнолугово-лесных (ступени 64–76), неплохо чувствует себя и на сыролугово-лесных (ступени 77–82) почвах. Т. А. Комарова с соавт. [2003], анализируя региональные экологические шкалы для растительности Дальнего Востока, отмечает, что *Matteuccia struthiopteris*, наряду с *Urtica angustifolia* Fish. ex Hornem., *Symplocarpus renifolius* Schott ex Tzvel. и рядом других видов, индуцирует места обитания с обильным увлажнением и достаточно богатыми почвами. Этот папоротник может встречаться на полностью освещенных участках, выдерживать значительное затенение, но наиболее благоприятна для него сомкнутость древесного полога в диапазоне 0,4–0,7.

Места произрастания *Matteuccia struthiopteris* характеризуются незначительными колебаниями температур воздуха и почвы в течение вегетационного периода и почвы – зимой. От повреждения низкими температурами в зимний период верхушечную почку этого вида защищает листовая опад, специализированные чешуи и сохраняющиеся на корневищах основания черешков отмерших ваий.

Спектр растительных сообществ на территории юга российского Дальнего Востока,

в формировании травяного покрова которых принимает участие *Matteuccia struthiopteris*, довольно разнообразен – это и луговые сообщества, разреженные заросли кустарников, лесные поляны, широколиственные и смешанные (кедрово- и пихтово-широколиственные) леса. По роли в фитоценозах *Matteuccia struthiopteris* отнесена нами [Храпко, 1996] к немногочисленной группе папоротников-эдификаторов. Согласно литературным данным [Быков, 1960] и нашим наблюдениям, этот вид способен полностью (до 100 % проективного покрытия) формировать ярус высоких трав в разреженных лесах, совместно с другими папоротниками очень часто входит в состав папоротниковых синузид травяного покрова хвойно-широколиственных лесов, играя, таким образом, роль доминанта или субдоминанта травяного покрова.

Полученные оригинальные данные позволяют констатировать, что ценопопуляции *Matteuccia struthiopteris* сформированы разновозрастными особями (спорофитами). В оптимальных условиях преимущественную часть ценопопуляции (до 90 %) составляют генеративные особи, в неблагоприятных – вегетативные, неспороносящие растения. Поселения гаметофитов в естественных условиях не отмечены ни нами на юге российского Дальнего Востока, ни в иных регионах [Гуреева, 2007].

При определении ценотической роли растений и строения их популяций нередко учитываются центры разрастания – место, где наиболее активно идет новообразование корней, побегов и почек возобновления. Каждый центр разрастания является относительно автономным, отдельным центром воздействия на среду, в связи с чем, его можно рассматривать как элементарный источник фитогенного поля [Смирнова, 1976]. В качестве центров разрастания *Matteuccia struthiopteris* мы рассматривали короткие корневища с розеткой ваий, поскольку именно они являются источниками фитогенных полей. Влияние фитогенного поля сказывается как в надземной, так и в подземной сферах растений. В надземной сфере у особей страусника оно определяется размерами розетки ваий, в подземной – распределением и длиной корней, концентрация которых максимальна в непосредственной близости от материнского корневища и минимальна у

дочерних вегетативно возникших особей. В благоприятных условиях произрастания размеры особей максимальны, их высота может достигать 1,5 м, расстояние между особями составляет не более 10 см, в результате чего вайи смыкаются, а фитогенные поля накладываются друг на друга. Под пологом вайи складываются неблагоприятные условия для растений нижележащих подъярусов, поэтому в таких условиях этот папоротник образует почти чистые заросли, играя роль эдификатора сообщества. Адаптивная стратегия *Matteuccia struthiopteris* в этих условиях направлена на создание максимальной биомассы, подавлении других растений и продуцирование максимально возможной массы спор, так как в этих условиях до 50 % особей являются спорноспособными. Основываясь на характеристике различных по адаптивной стратегии групп растений [Grime, 1977], *Matteuccia struthiopteris* в данном случае можно отнести к конкурентной (С) группе – виоленты.

При наличии свободных территорий *Matteuccia struthiopteris* может проявлять себя как эксплерент [Разумовский, Киселева, 1979], распространяясь по территории благодаря длинным (до 50 см) столонообразным боковым подземным побегам. Образующиеся на этих побегах дочерние растения характеризуются небольшими фитогенными полями и имеют низкую конкурентную способность, но, благодаря их активному образованию, папоротник достаточно быстро занимает свободные территории. Как правило, в ценопопуляциях на таких участках число спорноспособных особей уменьшается (до 5–10 %), но возрастает длина столонообразных побегов и расстояние между особями, которое составляет от 30 до 40 см. В данных условиях адаптивная стратегия особей страусника направлена на завоевание свободных площадей, увеличение границ ценопопуляции.

В крайних условиях внешней среды (при недостатке влаги или излишнем затенении) страусник распределяется в травяном покрове растительного сообщества спорадически и представлен разрозненными неспорносящими небольшими размерами (высотой 30–40 см) особями, как это наблюдалось нами на лесопокрывной территории Ботанического сада-института ДВО РАН (г. Владивосток) под пологом хвойно-широколиственного леса. Вегета-

тивное разрастание и размножение особей почти полностью подавлено, фитогенные поля удалены друг от друга и фитоценологическое влияние особей незначительно. В этом состоянии данный папоротник способен существовать длительное время. Можно говорить о том, что в крайне неблагоприятных условиях адаптивная стратегия вида направлена главным образом на выживание особей.

Экологический диапазон *Onoclea sensibilis* по отношению к увлажнению почв несколько шире, чем у *Matteuccia struthiopteris*. Согласно нашим материалам [Храпко, 1996], он лежит в пределах 64–83 ступеней шкалы (от влажнолугово-лесных до сыролугово-лесных почв), но при экологической характеристике видов Дальнего Востока России В. П. Селедец [2011] несколько расширяет этот диапазон до 59–90 ступеней (сухолугово-лесные – болотисто-лугово-лесные почвы), характеризуя этот вид как субмикротермный субконтинентал, пермезофит, семиэвтрофный гликофит, семигелиофит. По отношению к световым условиям этот папоротник несколько избирательнее, чем *Matteuccia struthiopteris*, так как почти не встречается на участках с полным освещением.

Onoclea sensibilis, как и *Matteuccia struthiopteris*, не проявляет приуроченности к фитоценозам определенного состава, ее можно встретить в лесах, на полянах и опушках, по окраинам болот. Этот вид чаще является субдоминантом травяного покрова, распределяется в сообществах рассеянно или образует небольшие куртины. Реже, в наиболее благоприятных условиях, *Onoclea sensibilis* способна играть роль доминанта травяного покрова.

Популяции *Onoclea sensibilis* полностью состоят из спорофитов, поселений гаметофитов мы не наблюдали, нет о них сведений и в литературе. Ценопопуляции, как правило, складываются несколькими особями, но в силу того, что длинные ветвящиеся корневища различных особей могут накладываться друг на друга, подсчитать число особей и определить возрастную структуру ценопопуляций затруднительно.

Центрами разрастания отдельных особей *Onoclea sensibilis* являются апикальные части корневищ, где активно осуществляются процессы роста и развития зачатков вайи и корней. Однако следует отметить, что цент-

ры разрастания у оноклеи выражены не столь четко, как у страусника. Вайи располагаются на некотором отдалении от апикального конца корневища, они более или менее расставлены по корневищу.

В растительных сообществах *Onoclea sensibilis* редко встречается отдельными особями, для этого папоротника характерно групповое размещение. Как отмечает И. И. Гуреева [2007], в таких группах-скоплениях уровень жизненного состояния повышается, вайи становятся крупнее, чем у одиночных экземпляров. В результате группового размещения в подземной сфере растений наблюдается скопление корневищ разных особей, внутри таких групп-скоплений складываются особые, неблагоприятные условия для растений более низких подъярусов. Спороносящие вайи в таких группах составляют значительную часть (до 60 %).

В благоприятных условиях *Onoclea sensibilis* играет роль содоминанта, слагая с другими видами травянистых растений травяной ярус. Адаптивная стратегия данного вида в таких условиях направлена на создание высокой конкурентной способности, развитие максимально возможной биомассы и обеспечение спорового размножения.

На участках с неблагоприятными условиями по влажности почв и освещению группы-скопления значительно меньше по размерам, вайи слагающих их особей преимущественно вегетативные. В этом случае *Onoclea sensibilis* распределяется спорадически и не играет заметной ценотической роли, основной адаптивной стратегией является выживание.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ структурных особенностей (морфологическое и анатомическое строение вайи) *Matteuccia struthiopteris* и *Onoclea sensibilis* характеризует их как мезоморфные растения, в то же время у *Onoclea sensibilis* выявляются некоторые признаки ксероморфности, такие как тенденция к дорзовентральности в строении мезофилла, несколько меньшие размеры клеток нижней эпидермы и др.

Строение эпидермы пластинок вайи обоих видов сходно, для них характерны распластанные или слегка вытянутые по форме клетки верхней и нижней эпидермы, по-

лоцитный тип устьичного аппарата. Отличительной особенностью *Matteuccia struthiopteris* являются более крупные по размерам клетки эпидермы.

Особенности биологических ритмов (летне-зеленость вайи, сохранение хлорофиллосодержащих спор на спорофиллах в зимний период и др.) указывают на формирование изучаемых видов в условиях сезонного климата, а защищенность активно растущих частей корневищ (у *Matteuccia struthiopteris* – наличие в почке специализированных вайи, у *Onoclea sensibilis* – погружение корневища в почву) – на адаптацию этих видов к неблагоприятным периодам года.

Экологические амплитуды обоих видов дают основания характеризовать их как мезофильные теневыносливые растения. Экологические шкалы *Matteuccia struthiopteris* по отношению к условиям освещения несколько шире, чем у *Onoclea sensibilis*, но *Onoclea sensibilis* менее требовательна к влажности почв.

Анализ эколого-ценотических особенностей изучаемых видов показал, что их роль и адаптивные стратегии могут изменяться в зависимости от внешних условий. *Matteuccia struthiopteris* способна играть роль эдификатора, субдоминанта и встречаться рассеянно, одиночными особями. В благоприятных условиях ее адаптивная стратегия направлена на создание максимальной биомассы, обеспечение спорового размножения и сохранение за собой средообразующей роли. При наличии свободных территорий она активно стремится расширить границы ценопопуляции, а в неблагоприятных условиях – выжить. *Onoclea sensibilis* в растительных сообществах играет роль доминанта или содоминанта. В благоприятных условиях адаптивная стратегия этого вида направлена на создание неблагоприятной среды для других растений, обеспечение спорового размножения, в неблагоприятных – на выживание.

ЛИТЕРАТУРА

- Алябышева Е. А. Проявление функциональной поливариантности онтогенеза у некоторых гелофитов // Актуальные проблемы современной биоморфологии. Киров: Изд-во ООО "Радуга-ПРЕСС", 2012. С. 203–207.
- Быков Б. А. Доминанты растительного покрова Советского Союза. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1960. Т. 1. С. 41–90.

- Воротников В. П. О структуре ценопопуляций страусника обыкновенного // Наземные и водные экосистемы. Горький, 1985. № 8. С. 143–148.
- Гуреева И. И. Принципы организации ценопопуляций лесных равноспоровых папоротников в Южной Сибири // Труды 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.
- Зайцев Г. Н. Математический анализ биологических данных. М.: Наука, 1991. 184 с.
- Захаревич С. Ф. К методике описания эпидермиса листа // Вестн. Ленингр. ун-та. 1954. С. 55–75.
- Комарова Т. А., Тимоценкова Е. В., Прохоренко Н. Б., Ащепкова Л. Я., Яковлева А. Н., Судаков Ю. Н., Селедец В. П. Региональные экологические шкалы для лесной растительности Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука, 2003. 277 с.
- Красильников П. К. Методика полевого изучения подземных частей растений. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1983. 208 с.
- Нехлюдова М. В., Филин В. Р. Страусник обыкновенный // Биологическая флора Московской области. М., 1993. № 9, ч. 1. С. 4–31.
- Порфирьев В. С. К синэкологии страусника обыкновенного, индикатора почвенно-грунтовых вод // Водный обмен в основных типах растительности СССР как элемент круговорота веществ и энергии. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1975. С. 337–342.
- Работнов Т. А. Изучение ценогических популяций в целях выяснения “стратегии жизни” видов растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1975. Т. 80, вып. 2. С. 5–17.
- Разумовский С. М., Киселева К. В. К характеристике растительности Приокско-Террасного заповедника // Экосистемы южного Подмосковья. М.: Наука, 1979. С. 234–245.
- Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижиков О. Н., Антипин Н. А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Гос. изд-во с.-х. лит., 1956. 240 с.
- Селедец В. П. Метод экологических шкал в ботанических исследованиях на Дальнем Востоке России. Владивосток: Изд-во ДВГАЭУ, 2000. 248 с.
- Селедец В. П. Экологическая оценка территории Дальнего Востока России по растительному покрову. Владивосток: Дальнаука, 2011. 388 с.
- Серебряков И. Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. М.; Л.: Наука, 1964. Т. 3. С. 146–205.
- Смирнова О. В. Объем счетной единицы при изучении ценопопуляций растений различных биоморф // Ценопопуляции растений: Основные понятия и структура. М.: Наука, 1976. С. 72–80.
- Стеценко Н. М., Храпко О. В. Биохимические изменения в спорах при хранении как фактор снижения их жизнеспособности // Растения муссонного климата: тез. II Междунар. конф. “Растения в муссонном климате”. Владивосток: Дальнаука, 2000. С. 204–206.
- Храпко О. В. Сравнительный анализ анатомического строения вай папоротников Приморского края // Современные проблемы экологической анатомии растений: мат-лы II Всесоюз. совещ. по экологической анатомии растений. 10–16 сентября 1990 г., Владивосток. Владивосток: Изд-во ДВГУ, 1991. С. 170–171.
- Храпко О. В. Папоротники юга российского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука, 1996. 200 с.
- Цвелев Н. Н. Отдел Папоротниковидные Polypodiophyta // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб.: Наука, 1991. Т. 5. С. 14–93.
- Grime J. P. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory // Am. Nat. 1977. Vol. 111. P. 1169–1194.
- Prange R. K., Aderkas von P. The biological flora of Canada. 6. 1. *Matteuccia struthiopteris* (L.) Torado, ostrich fern // Canadian Field Naturalist. 1985. Vol. 99, N 4. P. 517–532.

Adaptive Strategy of Two Species of the Onocleaceae Family

O. V. KHRAPKO¹, N. A. TSARENKO²

¹ Botanical Garden-Institute FEB RAS
690024, Vladivostok, Makovskogo str., 142
E-mail: ovkhrapko@yandex.ru

² Far East Experimental Station Vavilov All-Russia Research Institute of Plant Industry
690025, Vladivostok, Vavilova str., 9

Biological peculiarities of *Matteuccia struthiopteris* and *Onoclea sensibilis* (family Onocleaceae) corresponded to the dynamics of seasonal changes in temperate climates.

It was established that the adaptive strategies of the studied species varied depending on the ecological and coenotic conditions. The range of these variations was wider for *Matteuccia struthiopteris* than *Onoclea sensibilis*.

Key words: ecological features, adaptation, ferns, biological features, morphological features.