

СПИСОК ИСПОЛНИТЕЛЕЙ

Должность, степень н.с., к.б.н., доцент Криницын И.Г. _____
подпись, дата

Должность, степень н.с. Чистяков С.А. _____
подпись, дата

РЕФЕРАТ

Биоморфология, структура, динамика и мониторинг популяций архегонiat, на примере представителей класса *Ophioglossopsida*, в разновозрастных южнотаежных лесах заповедника «КОЛОГРИВСКИЙ ЛЕС» ИМ. М.Г.СИНИЦЫНА на разных стадиях сукцессии

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	
МЕТОДЫ	
РЕЗУЛЬТАТЫ	
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	
СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ	
СВЕДЕНИЯ ОБ ОБЪЕМЕ ОТЧЕТА	

ВВЕДЕНИЕ

В современной популяционной биологии растений накоплен большой фактический материал, позволяющий оценить степень устойчивости ценопопуляций (ЦП) растений и предсказать возможные пути их трансформации. Познание этих аспектов является первым шагом в сохранении биоразнообразия. Особую актуальность эти вопросы приобретают в связи с необходимостью экологического прогнозирования поведения ЦП редких и охраняемых видов.

Споровые растения являются широко распространенными представителями современной флоры лесных биоценозов, сформировавшихся в прошлые геологические эпохи. В то же время, они обладают архаичным жизненным циклом, разделенным на 2 габитуально противоположных поколения, обладающих особенностями биоморфологии, онтогенеза, организации семипопуляций и жизненной стратегии, что усложняет их внедрение в растительные сообщества с доминантами из покрытосеменных растений.

Папоротники являются одной из древнейших и в то же время одной из сложнейших в систематическом отношении групп высших сосудистых растений. Они представляют интерес при выяснении истории развития и формирования флоры и растительности в целом. Следует более детально подходить к вопросам охраны этой группы растений, обладающей архаичным циклом воспроизведения, а также рядом структурных и морфологических отличий от цветковых растений. Являясь древними элементами флоры, папоротники испытывают в значительной степени все возрастающее влияние антропогенного пресса. Учитывая то, что большинство папоротников, произрастающих на территории Европейской части России и Костромской области, являются редкими и находятся под охраной, становится очевидным, что исследование данной группы растений является одной из актуальных задач для решения проблемы сохранения биологического разнообразия.

В настоящее время Н.И.Шориной, ее учениками и рядом других авторов (Барабанщикова, 1999,2001,2002, 2011; Державина, 1983 а,б, 1993, 2005, 2006;

Державина, Шорина, 1985,1992; Гуреева, 1984,1987,1990,1993,1996,2001, 2007, 2012; Лашинский, Шорина, 1985; Науялис, 1984; Науялис, Каволите, 1986; Науялис, Филин, 1983а, б; Нехлюдова, Филин, 1993; Храпко, 1996; Шорина, 1981, 1987, 1994, 1996; Шорина, Ершова, 1990; Naujalis, 1992; 1995 и др., Криницын, 2004; 2005, 2007; Криницын и др. 2014а,б,; 2015; и др.) достаточно хорошо изучены многие виды типичных папоротников. Род гроздовник (*Botrychium* Sw.), несмотря на появившиеся в последнее время публикации о них (Гуреева И.И., Тимошок Е.Е., 2016; Глазырина и др., 2017, Державина и др., 2018 (съезд рбо) и т.д.) остается слабо исследованным в этом аспекте.

Среди папоротников офиоглоссопсиды стоят особняком. Семейства ужовниковые (*Ophioglossaceae*) и гроздовниковые (*Botrychiaceae*), класса ужовниковых (***Ophioglossopsida***), - это самая своеобразная и загадочная группа споровых. По ряду признаков их современные представители значительно отличаются от типичных папоротников. Несомненно, что это очень древняя группа. Её рассматривают либо как потомка праголосеменных, либо как совершенно самостоятельную, очень древнюю тупиковую линию эволюции, которая развивалась параллельно папоротникам и праголосеменным растениям. Ужовниковые рассматривают как группу, отдаленно связанную не только с папоротниками (особенно мараттиевыми), но и цикадовыми.

На земном шаре насчитывается более 50 видов ***Ophioglossopsida***, в Европе встречается 13 видов (Fukarek, 1971). В центре Европейской части России произрастает 9 видов, причем для Костромской области указывается только три: *Botrychium multifidum* (S.G. Gmel.)Rupr. и *B. lunaria* (L.) Sw., *Ophioglossum vulgatum* L. Многие виды ужовниковых, в том числе и исследуемые нами, хотя и не очень широко, применяются в народной медицине как ранозаживляющее и кровоостанавливающее средство. Исследования последних лет, показали, что на территории области, в том числе в заповеднике, обитает не менее 5 гроздовников и 1 ужовник (Криницын, 1999, 2004, 2012, 2014, 2015; Криницын, Парникова и др., 2014; Криницын Ефимова, 2015; Лазарева и др., 2012), в т.ч. гроздовники многораздельный, полулунный, ромашколистный, виргинский, ланцетный, и

ужовник обыкновенный. Причем, гроздовник ланцетный *Botrychium lanceolatum* (S.G. Gmel.) Angstr. впервые обнаружен нами на территории заповедника в 2014 г. Все виды ужовников занесены в Красные книги разных государств (Украина, Беларусь, Литва, Польша, Словакия, Чехия), а также регионов России.

Для организации мониторинга динамики численности, онтогенетического состава и пространственной структуры популяций офиоглоссопсид нами заложены постоянные площадки на кологривском и мантуровском участках Заповедника, все особи на них маркированы. Ведется изучение популяционного биоразнообразия и биоморфология особей. Описан онтогенез и его поливариантность, определена жизненная форма спорофита всех 4 видов (Криницын, 2007, 2009; Криницын, Ефимова, 2015; материалы, находящиеся в печати). Совместно со швейцарскими коллегами планируется организация исследования генетического родства популяций как внутри Заповедника, так и на прилегающих нарушаемых территориях, а также в удаленных частях ареала. Кроме того, планируется изучение генетической гетерогенности спорофитов внутри ценопопуляций; влияние сукцессионных процессов в южнотаежных лесах на структуру популяций архаичных видов и определение природных механизмов их поддержания и воспроизведения; введение офиоглоссопсид в культуру тканей с целью последующего микроклонального размножения (с применением методов биотехнологии) и дальнейшей реинтродукцией в природные сообщества.

Цель исследования - изучить морфологию, динамику и структуру популяций спорофитов некоторых представителей класса Ophioglossopsida в подзоне южной тайги Европейской России на территории ГПЗ «Кологривский лес».

МЕТОДЫ

Основа для исследования состава и структуры популяций – способность видеть в природе отличающиеся по многим параметрам друг от друга организмы одного вида. В первую очередь различия определяются возрастными, онтогенетическими особенностями, что делает чрезвычайно важным членение непрерывного процесса индивидуального развития (онтогенеза) на биологически,

экологически и ценотически различные периоды (или этапы). Онтогенез особи делится на этапы на основе объединения в группы 1) особей близкого возраста (например, классы возраста у деревьев) или 2) особей, находящихся на одном и том же этапе индивидуального развития, т.е. в одном возрастном состоянии (имеющих одинаковый биологический, физиологический возраст). Индикаторами возрастных состояний чаще всего бывают морфологические изменения, коррелятивно связанные с функциональными. Календарный (астрономический) возраст и возрастное состояние всегда связаны между собой. Однако соотношение их не всегда однозначно. Особи одного календарного возраста могут находиться на разных этапах своего онтогенетического развития, т.е. быть в разных возрастных состояниях, и, наоборот, особи одного возрастного состояния могут быть разного календарного возраста.

В популяционно-демографических исследованиях растений преимущественно используется определение онтогенетического состояния, а календарный возраст служит дополнительной характеристикой. Такое предпочтение объясняется тем, что особи растений разных видов проходят одни и те же онтогенетические состояния в течение разного времени, и поэтому сравнительная оценка (сопоставление) их роли в сообществе на основе календарного возраста теряет биологический смысл. Кроме того, определение календарного возраста у многих растений затруднено или невозможно вследствие обновления побегов и корней, определение возрастного состояния всегда реально.

Особи, относящиеся к одному онтогенетическому состоянию, объединяются в одну группу. Выделение их проводится в соответствии с классификацией онтогенетических состояний семенных растений. Сейчас изучены онтогенезы более 300 видов сосудистых растений. Кроме того, описаны этапы онтогенеза для спорофитов и даже для гаметофитов некоторых видов споровых растений и лишайников. Для них разработаны в соответствии с периодизацией онтогенеза, принятой для спорофитов семенных растений, соответствующие периодизации и диагнозы возрастных состояний.

Основные понятия, термины и методика исследований

Учение о ценопопуляциях – один из аспектов фитоценологии. Основной объект этих исследований – ценопопуляция (ценотическая популяция, фитоценопопуляция) – совокупность особей данного вида в пределах одного ценоза. Она представляет собой часть конкретной популяции.

Ценопопуляция (ЦП) любого растения является историческим и динамическим явлением, которое постоянно изменяется и развивается. Поэтому структура ЦП представляет собой комплексное образование, состоящее из нескольких категорий:

- состав – количественное участие и соотношение элементов с разными свойствами (численность видов, возрастная и половая структура и т.д.);
- пространственная структура – взаимное расположение растений в пространстве;
- функциональная структура – совокупность связей между элементами, а также между системой и средой.

Численность особей является индикатором экологических и фитоценотических условий. Поэтому фиксация как общей численности особей вида (особенно редкого), так и численности отдельных возрастных групп является важным элементом при популяционных исследованиях.

Большое значение имеет выделение групп особей, находящихся на определенных этапах **онтогенеза** – последовательности всех этапов развития особи – от возникновения зародыша до ее смерти или до полного отмирания всех поколений возникшего потомства.

Возрастное состояние особи – это определенный этап онтогенеза растения, который характеризуется наличием ряда индикаторных морфологических и биологических признаков.

Особи, относящиеся к одному и тому же возрастному состоянию, объединяются в одну возрастную группу. То есть **возрастная группа особей** – совокупность особей данного возрастного состояния. В популяционных исследованиях возрастные состояния выделяют в соответствии с классификацией,

предложенной Т.А. Работновым (1950) (с некоторыми дополнениями и изменениями) (Табл. 1).

Таблица 1.

Классификация возрастных состояний по Т.А. Работнову (1950)

Период онтогенеза	Возрастные состояния особей	Индекс возрастного состояния
I. Первичного покоя (латентный)	Покоящиеся семена	Sm
II. Прегенеративный (виргинильный)	Проростки (всходы)	Pl
	Ювенильные	J
	Имматурные (прематурные)	Im
	Виргинильные (молодые вегетативные, взрослые вегетативные)	V
III. Генеративный	Молодые (ранние) генеративные	g1
	Средневозрастные (зрелые) генеративные	g2
	Старые (поздние) генеративные	g3
IV. Постгенеративный (старческий, сенильный)	Субсенильные (старые вегетативные)	Ss
	Сенильные	S

Примечание: Индексы возрастных состояний предложены А.А. Урановым (1973); в скобках приведены синонимы, используемые наряду с основными терминами.

Распределение особей ЦП данного вида по возрастным состояниям – **возрастной спектр**, или **спектр возрастных состояний**, выражаемый в

абсолютных числах или в процентах от общего числа особей. Он представляется в виде таблицы, гистограммы или графика.

Определение возрастного состояния особи исследуемого растения производится на основании комплекса качественных признаков. Ниже приводятся наиболее общие качественные признаки возрастных состояний особей разных видов семенных растений.

sm (семена): период покоя.

pl (проростки): смешанное питание (за счет семени и собственной ассимиляции первых листьев); наличие морфологической связи с семенем (или семядолей); наличие зародышевых структур – семядолей, первичного (зародышевого) корня, побега.

j (ювенильные): простота организации, несформированность признаков и свойств, присущих взрослым растениям. Наличие листьев иной формы и расположения, чем у взрослых особей; иной тип нарастания и ветвления (или отсутствие ветвления побегов); возможно изменение типа корневой системы. Сохранение некоторых зародышевых структур (корня, побега); потеря связи с семенем; как правило, – отсутствие семядолей.

im (имматурные): наличие свойств и признаков, переходных от ювенильных к взрослым растениям: развитие листьев и корневой системы переходного типа, появление отдельных взрослых черт в структуре побегов (например, смена типов нарастания, появление плагиотропных побегов и др.). Сохранение отдельных элементов первичного побега.

v (виргинильные): появление основных черт типичной для вида жизненной формы. Растения имеют характерные для вида взрослые листья, побеги и корневую систему. Генеративные органы не сформировались.

g1 (молодые генеративные): появление генеративных органов. Преобладание процессов новообразования над отмиранием, проявляющееся в разных формах. В некоторых случаях окончательно формируются взрослые структуры.

g2 (зрелые генеративные): уравнивание процессов новообразования и отмирания. Максимальный ежегодный прирост биомассы, максимальная семенная продуктивность.

g3 (старые генеративные): преобладание процессов отмирания над процессами новообразования: резкое снижение генеративной функции, ослабление процессов корне- и побегообразования. В некоторых случаях – упрощение жизненной формы, выражающееся, в частности, в потере способности к образованию побегов разрастания.

ss (субсенильные): полное отсутствие плодоношения (возможно наличие абортивных цветков/соцветий, а также скрытогенеративных побегов). Резкое преобладание процессов отмирания над новообразованием. Возможно упрощение жизненной формы, проявляющееся в смене способа нарастания (или в потере способности к ветвлению), вторичное появление листьев переходного (имматурного) типа.

s (сенильные): накопление отмерших (прекративших рост) частей растения. Предельное упрощение жизненной формы, вторичное появление некоторых ювенильных черт организации (форма листьев, характер побегов и др.). В некоторых случаях – полное отсутствие почек возобновления и других новообразований.

sc (отмирающие): отсутствие живых побегов – преобладание отмерших частей растений, наличие единичных жизнеспособных спящих почек.

Цикл воспроизведения (цикл развития) равноспоровых папоротников включает в себя два самостоятельно живущих, габитуально и функционально, различных поколения – крупных спорофитов и мелких гаметофитов (заростков). И гаметофитная, и спорофитная фазы имеют свой собственный онтогенез. Совмещение фаз происходит после оплодотворения яйцеклетки, когда на протяжении определенного времени спорофит развивается на гаметофите, и сначала абсолютно, а затем частично питается за счет него. Наличие спорофита и гаметофита приводит к проявлению “двойственной индивидуальности” (Козо-Полянский, 1951; цит. по И.И. Гуреева, 2001).

Онтогенез, то есть индивидуальное развитие организма, протекает непрерывно, но, используя ряд индикаторных признаков, его можно разделить на крупные периоды, их, в свою очередь, на ряд этапов. Основоположник метода дискретного описания онтогенеза растений Т.А. Работнов (1950) и дополнившие его А.А. Уранов (1967, 1975) и его ученики (Ценопопуляции растений ..., 1976, 1977, 1988; Жукова, 1988 и др.) основывались на описании семенных растений. Впоследствии ряд исследователей (Серая и др., 1980; Державина, 1982, 1983а, 1983б; Лашинский, Шорина, 1985; Шорина, 1991 б, в; Державина, Шорина, 1985, 1992; Гуреева, 1984, 1987, 1990, 1996, 2001) в том числе мы (Криницын, Лебедев, 1997; Криницын, 2001 а,б; Криницын, 2002, 2003б), доказали применимость метода к спорофитам папоротников. Н.И. Шорина (1987, 1988, 1991 а) и Н.С. Барабанщикова (1999, 2001, 2002) показали применимость метода дискретного описания онтогенеза к гаметофитам папоротников.

И.И. Гуреева, опираясь на литературные данные, в которых приведены варианты периодизации онтогенеза спорофитов папоротников, (Серая и др., 1980; Лашинский, Шорина, 1985; Державина, Шорина, 1992) и собственные исследования, предлагает более подробную периодизацию онтогенеза спорофитов (Гуреева, 2001).

В онтогенезе спорофита (по И.И. Гуреевой) выделяются следующие этапы и онтогенетические состояния:

Латентный период

В отличие от семенных растений, в онтогенезе спорофита латентный период отсутствует, он свойствен только гаметофитной фазе, а именно – покоящимся спорам. Зигота развивается без периода покоя.

Пререпродуктивный период

Период развития спорофита с момента оплодотворения яйцеклетки и образования зиготы до достижения им репродуктивной зрелости. Длительность этого периода, относительно длительности онтогенеза спорофита в целом, невелика, однако в этот период происходят достаточно быстрые и значительные изменения морфологической структуры, габитуса и размеров спорофита.

Большинство видов папоротников характеризуется гетеробластным развитием вай. К концу пререпродуктивного периода спорофит приобретает черты взрослого растения. Значительные качественные изменения признаков спорофита позволяют разделить этот период на 5 онтогенетических (возрастных) состояний.

Зародыш (et). Начальная стадия развития спорофита на гаметофите, начинающаяся с оплодотворения яйцеклетки. Представляет собой бугорок меристематической ткани, расположенный на вентральной стороне гаметофита. Питание за счет тканей гаметофита.

Проросток спорофита (ps). Дифференцирован на вайю и корень, у основания сохраняется гаметофит. Питание смешанное за счет тканей гаметофита и ассимиляции первой вайи или вай. Связь проростка с гаметофитом осуществляется через гаусторий.

Ювенильный спорофит (J). Вайи ювенильного типа с упрощенным рассечением, ризом несформировавшийся, без отмерших частей, несет небольшое количество филлоподиев. У видов, имеющих во взрослом состоянии сильно рассеченные вайи, ювенильное состояние можно разделить на 2–3 дополнительные стадии (*J1, J2, J3*), отличающиеся степенью рассеченности вай.

Имматурный спорофит (Im). Состояние, переходное от ювенильного к взрослому. Увеличиваются общие размеры спорофита, рассеченность вай усложняется, но не достигает еще рассеченности, свойственной взрослым спорофитам. Ризом более сформирован, без отмерших частей, в его строении появляются черты, присущие ризому взрослого спорофита.

Виргинильный спорофит (V). В строении спорофитов преобладают взрослые черты: вайи приобретают свойственную виду рассеченность, форму, а иногда и размеры, ризом почти не имеет отмерших частей, отмирают лишь его части, образовавшиеся еще у проростков и ювенильных растений, начинается его ветвление или появляются почки, обеспечивающие ветвление на более поздних стадиях развития.

Репродуктивный период

Период наиболее мощного развития всех органов спорофита. Основной признак, свойственный спорофитам репродуктивного периода, – способность к спорообразованию, которая в первой половине периода нарастает, во второй угасает.

Несмотря на то, что репродуктивный период занимает большую часть онтогенеза, морфологические признаки не претерпевают значительных изменений, и различия между онтогенетическими состояниями, на которые подразделяется этот период, заключаются, главным образом, в размерах органов, количестве и особенностях расположения сорусов на вайях. Включает 3 онтогенетических состояния.

Молодой спороносящий спорофит (Sp1). Характеризуется появлением сорусов; энергия спороношения первично низкая: сорусы образуются не на всех вайях, в малом количестве, с малым числом спорангиев в сорусе, либо имеются только индузии, а спорангии отсутствуют. У видов с диморфными вайями появляются спорофиллы, которые нередко имеют частично стерильные перья. На ризомах преобладают процессы нарастания, процессы отмирания слабы, отмирают части, образовавшиеся в ювенильном и имматурном онтогенетических состояниях.

Начинается становление жизненной формы – ризом увеличивается в размерах, начинается свойственное виду ветвление и разрастание.

Средневозрастной спороносящий спорофит (Sp2). Пик развития спорофита – наибольшая степень развития всех органов, наивысшая энергия спороношения: максимальное число спороносящих вай или спорофиллов, образование сорусов на максимальном количестве перьев, хорошая наполненность сорусов спорангиями. На ризомах процессы отмирания и новообразования уравновешены: отмирают части ризома, образовавшиеся в имматурном и виргинильном онтогенетических состояниях. В результате происходящих процессов ветвления и разрастания происходит окончательное становление жизненной формы.

Стареющий спороносящий спорофит (Sp3). Постепенное ослабление процессов роста и формообразования, угасание функции спороношения: уменьшается количество спороносящих вай или трофофиллов и количество сорусов на них. Процессы отмирания на ризомах преобладают над процессами новообразования: отмирают части ризомов у виргинильного и частично у молодого спороносящего спорофита. Жизненная форма упрощается вследствие начинающегося распада ризома и снижения его способности к ветвлению и разрастанию.

Пострепродуктивный период

Период угасания ростовых процессов и функций спорофита. Утрата способности к спороношению. Период занимает незначительную часть онтогенеза, поскольку спорофиты папоротников способны споросить до глубокой старости.

Включает 3 онтогенетических состояния.

Субсенильный спорофит (Ss). Спороношение отсутствует, уменьшаются размеры всех органов. На ризомах преобладают процессы отмирания: отмирают части, образовавшиеся в репродуктивном периоде. Происходит дальнейшее упрощение жизненной формы в результате продолжающихся процессов распада ризомов и потери ими способности к ветвлению и разрастанию.

Сенильный спорофит (S). Предельное упрощение жизненной формы, уменьшение размеров всех органов, упрощение рассеченности вай, которая напоминает таковую у имматурных или даже ювенильных спорофитов.

Квазисенильный спорофит (qs). Перечисленная выше последовательность онтогенеза у спорофитов низкой жизненности, растущих в неблагоприятных условиях, нередко нарушается, и молодые спорофиты – имматурные, виргинильные или даже ювенильные – переходят в пострепродуктивный период, минуя репродуктивный. В строении таких спорофитов сочетаются молодые и старческие черты: на ризомах, не успевшем достичь свойственных виду размеров и формы, преобладают процессы отмирания, морфология вай соответствует молодым спорофитам.

Классификация И.И. Гуреевой была использована нами для периодизации онтогенеза гроздовников с некоторыми изменениями, что вызвано их морфологическими особенностями.

В качестве критериев для выделения онтогенетических состояний выбраны следующие:

- связь с гаметофитом;
- наличие (отсутствие) спороносного сегмента;
- форма вегетативной и спороносной частей листа;
- порядок ветвления придаточных корней.

Одним из важных параметров оценки состояния популяции растений является тип её онтогенетического (возрастного) спектра, который делается на основе онтогенеза. Многие другие популяционные показатели определяются затем на основе этого показателя, биоморфы и некоторых других биологических особенностей вида.

Наиболее просто определяемый признак устойчивого состояния популяции – это полночленный онтогенетический спектр, в котором численное соотношение особей разных онтогенетических групп определяется биологическими свойствами видов: 1) общей продолжительностью онтогенеза и отдельных состояний; 2) темпами развития особей в разных состояниях; 3) способом самоподдержания популяций: глубокоомоложенными диаспорами (семенами и вегетативными зачатками), неглубокоомоложенными вегетативными особями или разным сочетанием названных выше способов; 4) интенсивностью и периодичностью инспермации и элиминации особей; 5) способностью создавать почвенный запас семян; 6) размерами площади поглощения ресурсов особями разных онтогенетических состояний (синоним – площадь питания). Такие спектры названы базовыми (характерными); они характеризуют дефинитивное (динамически устойчивое) состояние популяций [Ценопопуляции растений, 1988].

Типы базовых спектров выделяют по положению абсолютного максимума в спектре онтогенетических состояний. В пределах каждого типа в зависимости от способа самоподдержания популяции выделяют варианты.

Конкретные спектры популяций могут проявлять как большое сходство с базовыми спектрами, так и значительно отличаться от них. Разнообразие конкретных спектров можно объединить в несколько типов, соответствующих тому или иному состоянию (или этапу жизни) популяции:

1) инвазионное состояние – в спектре представлены лишь прегенеративные (иногда и молодые генеративные) растения;

2) нормальное состояние:

а) полночленный спектр, в котором представлены все или почти все онтогенетические группы растений (семенного и/или вегетативного происхождения; может быть левосторонним, одновершинным (с максимумом на генеративных растениях) и правосторонним;

б) вегетативно-полночленный спектр, где представлены растения только вегетативного происхождения;

в) прерывистый спектр, где представлена большая часть онтогенетических групп;

3) регрессивное состояние – популяция состоит лишь из постгенеративных растений;

4) состояние, при котором представлены лишь некоторые (часто – одна) онтогенетические группы – фрагментарный спектр.

Инвазионные популяции находятся в стадии становления и, в зависимости от онтогенетического состава и численности особей, с одной стороны, и эколого-ценотических условий – с другой, имеют более или менее вероятные перспективы развития в нормальные.

Последние полностью способны к спонтанному самоподдержанию семенным и/или вегетативным путем. Отсутствие отдельных онтогенетических групп в спектре нормальных популяций может быть связано с периодичностью плодоношения и, как правило, не является свидетельством неустойчивого

состояния вида в сообществе. Популяции становятся регрессивными в тех случаях, когда старые растения прекращают плодоношение, либо условия в сообществе препятствуют развитию подроста. Помимо перечисленных вариантов в нарушенных лесных сообществах популяции могут быть представлены отдельными особями некоторых возрастных состояний (фрагменты популяций). Обычно это свидетельствует об эпизодическом приживании вида при крайне низком уровне численности и свойственно популяциям видов-ассектаторов. Перспективы развития таких популяций оценить очень трудно. Диагностика состояния популяций, основанная на указанных выше признаках, позволяет осуществить прогноз дальнейшего развития ценопопуляций, а также подойти к оценке сукцессионного состояния сообщества. При этом для адекватной оценки перспектив популяции необходим учет биологических и экологических особенностей вида.

По Т.А. Работнову (1950) различают три типа ЦП в зависимости от этапа их развития.

Инвазионная – ЦП, еще не способная к самоподдержанию и зависимая от заноса зачатков извне, состоящая обычно из прегенеративных особей.

Нормальная – ЦП не зависит от заноса зачатков извне и способна к самоподдержанию семенным или вегетативным путем либо тем и другим вместе. Если она содержит особи всех возрастных состояний, то является нормальной полночленной; если отсутствуют особи каких-либо возрастных состояний, то ЦП считается нормальной неполночленной.

Регрессивная – ЦП, уже потерявшая способность к самоподдержанию как семенным, так и вегетативным путем и, следовательно, зависимая от заноса семян извне. Более подробная классификация нормальных ЦП была предложена Л.А. Животовским (2001). Он выделяет молодую, зреющую, переходную, зрелую, стареющую, старую нормальные ЦП. В новой классификации нормальных ЦП, предложенной Л.А. Животовским (2001), используется соотношение показателей средней возрастности ($I_{\text{воз}}$) и средней эффективности ЦП (ω).

Анализ численности особей различного возрастного состояния позволяет

определить индекс возрастности (коэффициент возрастности) ценопопуляций, который рассчитывается по формуле: $\Delta I_{\text{воз.}} = \sum k_i \times m_i / M$ где M — численность всей популяции, m_i — численность конкретной возрастной группы, k_i — коэффициент возрастности конкретной возрастной группы: $k_p = 0,0067$, $k_j = 0,018$, $k_{im} = 0,0474$, $k_v = 0,1192$, $k_{g1} = 0,27$, $k_{g1-2} = 0,38$, $k_{g2} = 0,5$, $k_{g2-3} = 0,62$, $k_{g3} = 0,731$, $k_{ss} = 0,8808$, $k_s = 0,9819$. Показатель индекса возрастности изменяется от 0 до 1, при этом чем выше его значение, тем старше ценопопуляция [10]. Распределение особей ценопопуляций по календарному возрасту называется возрастной структурой и так же, как возрастной спектр, может быть выражено в абсолютных числах или процентах от общего числа особей и представлено в виде таблицы, гистограммы или графика.

Выяснение характера размещения особей ЦП в пространстве помогает узнать особенности биологии вида, влияние среды, процессы взаимного влияния растений. Обычно выделяют три способа размещения особей (Рис. 1):

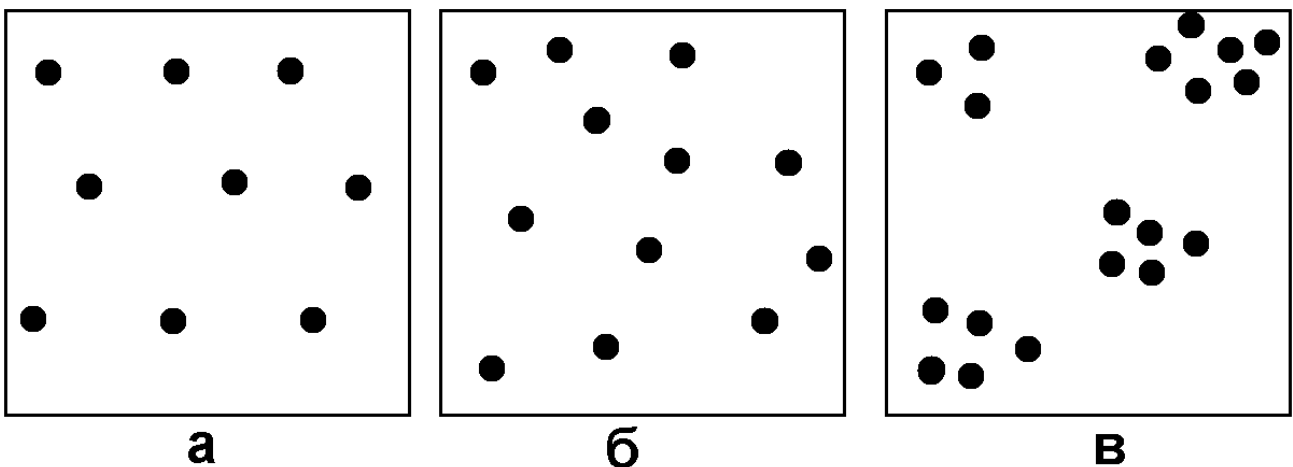


Рис. 1. Типы распределения особей в ценопопуляции: а – равномерное, б – случайное, в – групповое (пятнистое)

- **регулярный**, когда особи ЦП размещены примерно на равном расстоянии друг от друга;
- **случайный**, когда каждая особь всегда имеет равную вероятность встретиться в любой точке фитоценоза;

– **групповой**, или **пятнистый**, когда особи образуют в ЦП скопления в одних участках и почти отсутствуют в других. Иногда еще выделяют случайное групповое и равномерное групповое размещение особей в ЦП.

Выбор места для закладки постоянных пробных площадей (ППП), должен выполняться по общепринятым (ГОСТ 16128-70) методам. Отбиваются границы ППП, при помощи буссоли от углового столба при необходимости прорубают визиры. Разбивают ППП на квадраты, оформляют документацию и составляют паспорт ППП.

В целях выполнения геоботанических описаний сообществ, определения фитоценотической приуроченности и особенностей местообитаний, в которых обитают исследуемые виды, использовали стандартные геоботанические методы с применением шкалы оценок обилия предложенной Й. Брауном-Бланке (**Табл. 2**):

Таблица 2.

Шкала оценок обилия Й. Брауном-Бланке

Оценка обилия	Характеристика обилия
R	Вид чрезвычайно редок, проективное покрытие не значительно
+	Вид встречается редко, степень проективного покрытия мала
1	Число особей вида велико, но проективное покрытие мало, либо особи разрежены, но проективное покрытие значительное
2	Число особей велико, проективное покрытие 5-25%
3	Число особей велико, проективное покрытие 25-50%
4	Число особей велико, проективное покрытие 50-75%
5	Число особей любое, покрытие более 75%

Анализ экологических позиций исследуемых видов и особенностей их эколого-ценотической приуроченности к экотопам на территории заповедника проведенный с использованием шкалы Брауна-Бланке, оценивали по 10-ти экологическим шкалам Д.Н. Цыганова (1983) с использованием программного комплекса «EcoScaleWin». Оценка исследованных местообитаний видов проведена в отношении шкалы освещенности-затенения (Lc) и почвенных шкал:

увлажнения (Hd), кислотности (Rc), солевого режима (Tr), богатства азотом (Nt), переменности увлажнения (fH), отражающих экологическую неоднородность локального масштаба.

У исследуемых видов весьма затруднительным является исследование полового поколения, что обусловлено особенностями прорастания спор и развития заростка. Поэтому изучали особенности развития гаметофита *B. multifidum*, методом проращивания спор в культуре in vitro.

Споры *B. multifidum* выделенные из спорангиев, помещали в культуру in vitro, на питательную среду в виде суспензии с плотностью 10000 спор в 1 мл. В качестве минеральной основы использовали растворы солей по прописи MS и Knudson, дополненных регулятором роста и почти нейтральным уровнем pH раствора. В культуре спор, наблюдали все стадии развития гаметофита от момента прорастания споры до формирования зрелого таллома.

Строение споры представителей рода *Botrychium* хорошо исследовано (Tryon et al., 1991), исследований посвященных определению количества спорангиев и спор в них отсутствуют. По литературным источникам известно, что спорангии семейства *Ophioglossaceae* содержат от 1,5 до 15 тысяч спор (Арнаутова, 2008).

Изучению развития гаметофита *B. multifidum* посвящена работа Gifford E.M., Brandon D.D., однако из-за сложности получения проращивания спор, в работе освещена морфология зрелого гаметофита (Gifford et al., 1978). На наш взгляд проводить детальное изучение развития гаметофита (по крайней мере, большинства представителей семейства *Ophioglossaceae*) возможно только применяя метод культуры ткани, что позволит избежать многих ошибок при описании индивидуального развития и позволяет детально проследить ранние этапы развития гаметофита. В настоящее время, единственным исследованием, в котором рассматривается возможность использования метода культуры ткани для изучения онтогенеза гаметофита, остаётся работа Whittier D.P., по культивированию на питательной среде проталлиев *B. dissectum* (Whittier, 1972).

Добавление в питательную среду некоторых органических веществ позволяет культивировать гаметофит без участия микоризных грибов.

Модедным объектом для исследования развития гаметофита послужили спорофиты именно гроздовника многораздельного, в связи с его наибольшей распространенностью на территории Костромской области и в заповеднике.

Использовались сорусы со спорангиями, изолированные с растения до момента их раскрытия, что позволяет эффективно проводить стерилизацию отобранного материала. Материал для введения в культуру отбирали в конце июля начале августа, примерно за две недели до вскрытия спорангиев. Перед введением в культуру *in vitro* проводили подсчёт количества спорангиев и спор в них с помощью камеры Горяева.

Вначале изолированные спорангии промывали в стерилизующем растворе. Затем дополнительно стерилизовали растительный материал в условиях ламинарного бокса проводили спиртом и водным раствором натриевой соли, с последующим промыванием в стерильной воде.

После стерилизации спорангиев их помещали в стерильный раствор органических веществ и механически выделяли споры. Плотность спор в органическом растворе доводили до 10 000 шт./мл. После этого суспензию со спорами помещали на питательную среду в чашки Петри, в одной чашке 1 мл с 10000 штук спор. Чашки Петри со спорами держали на световых стеллажах с фотопериодом день/ночь. Споры культивировали в чашках Петри, проталлии в центрифужных пробирках.

Для прорастания спор использовали питательные среды MS (Murashige, 1962), с добавлением мезоинозита, глицина; тиамин; пиридоксина; и питательную среду Knudson (Gifford et al., 1978) с добавлением мезоинозита и тиамин. В эксперименте использовали ряд стимуляторов роста, также после получения предварительных результатов проводили опыт по влиянию уровня pH на прорастание спор и развитие гаметофита.

Фотофиксацию развития гаметофита проводили на микроскопе Биомед-3 с использованием цифровой камеры «Samsung NX-10» и адаптера-переходника

DSLR camera 2x Lens Adapter. Размеры спор, протонемы и зрелого таллома выполняли с помощью объект микрометра. Статистическую обработку данных проводили по стандартным методикам при помощи Microsoft Excel и Matrix.

Методы лабораторных опытов по культуре ткани

Лабораторные исследования проводили в соответствии с «Методическими указаниями по культуре ткани и органов в селекции растений» (Поляков, А.В., 2005; Рекомендации..., 2005; Тропа М.А., 1990). Приготовление питательных сред осуществляли согласно методическим рекомендациям. В опытах использовали модифицированные питательные среды, приготавливаемые на основе среды MS, WPM, Anderson (Машкина О.С., Табацкая Т.А., 2010), состав которых изменялся в зависимости от этапа культивирования. Приготовление питательных сред. Для приготовления 1 литра жидкой питательной среды в колбу объемом 1 литр, стоящую на магнитной мешалке, наливали 100 мл концентрата (штока) необходимой питательной среды и доводится объем до 500 мл дистиллированной водой. После добавления сахарозы и регуляторов роста, доводится рН раствора до необходимой кислотности при помощи 1N NaOH. В другую колбу объемом 1 литр наливается 400 мл дистиллированной воды, добавляли агар и нагревали на электроплитке до кипения. После растворения агара содержимое двух колб сливали в мерную колбу или цилиндре, довели объем дистиллированной водой до 1 литра. Регуляторы роста в виде заранее приготовленных концентратов, добавляли в питательную среду перед автоклавированием и стерилизовали при давлении 0,75 атм. (1170C) 2 раза по 15 минут. Дистиллированную воду, материалы и инструменты стерилизовали путем автоклавирования в течение 1 часа при давлении 1 атм. 20 (1200C). После автоклавирования питательную среду в ламинарном боксе разливали в стеклянные или пластиковые чашки Петри. Приготовление концентратов регуляторов роста. Концентрат 6 - бензиламинопурина (БАП) готовили путем растворения 10 мг 6 - БАП в нескольких каплях 1 N HCl при подогреве, затем довели объем до 100 мл дистиллированной водой и хранили в холодильнике при 40C. Для приготовления 1 л среды с концентрацией 0,1мг/л, в нее добавляли 1

мл данного раствора. Концентрат а - нафтилуксусной кислоты (НУК) готовили путем растворения 10 мг а – НУК в нескольких каплях 96 % - ного раствора этанола при слабом подогреве. Затем объем доводили до 100 мл дистиллированной водой. Хранили в холодильнике при 4°C. Для приготовления 1 л среды с концентрацией 0,1 мг/л а – НУК, в нее добавляли 1 мл данного раствора. Цитологический анализ растений регенерантов. Для подсчёта хромосом использовали меристемную зону корешков растений-регенерантов. Корешки помещали в фиксатор Карнуа, в котором выдерживали в течение 24 часов. Затем промывали в течение 20 минут под проточной водой. Далее помещали в смесь ферментов (пектиназа-0,3%, мацераза-0,3%, целюлаза-0,3% + цитратный буфер). Ставили на водяную баню – при температуре +37°C на два часа, после корешки на три минуты помещали в 60% уксусную кислоту, где материал измельчали препаровальной иглой, обводили фиксатором 3:1, встряхивали, промывали в абсолютном спирте, сушили, красили в метиленовом синем и промывали в дистиллированной воде. После чего проводили микроскопирование и подсчёт хромосом.

РЕЗУЛЬТАТЫ

На основе собственных наблюдений и литературных источников описано строение морфологических структур и жизненная форма взрослых спорофитов представителей рода гроздовник (*Botrychium* Sw.) (Рис. 3, 4).

Листья (вайи). Листья длинночерешковые состоят из двух сегментов – стерильного (вегетативного) и спороносного (спорофора), сидящих на общем черешке (филломофоре). Спороносные и вегетативные доли листьев располагаются во взаимно перпендикулярных плоскостях. Вегетативная часть листовой пластинки у гроздовника многораздельного отходит от основания вайи, у гроздовников полулунного и ромашколистного – от середины вайи.

Листья очередные, основание черешка обычно окружено влагалищным основанием предыдущего, уже отмершего листа, как воротничком. С

адаксиальной (брюшной) стороны основания черешка располагается конусовидная влагалищная часть листа, под ее защитой находится зачаток листа, которому предстоит развернуться на следующий год. Округлый черешок слабый, без механической ткани, способен поддерживать остальную часть листа только в состоянии тургора.

У гроздовника многораздельного стерильная часть вайи в очертании треугольная, трижды перисто рассечена и имеет стержень (рахис). На нем расположены сегменты первого порядка – перья, которые в свою очередь рассечены на сегменты второго порядка (перышки), рассеченные на сегменты третьего порядка (лопасти). Доли пластинки первого порядка двояко-перисто рассеченные, отдельные или надрезанные, конечные дольки – яйцевидные или ромбически-яйцевидные, тупые, слабо городчатые. Спороносная метелка обычно треугольно-овальная, дважды или триждыразветвленная. Споры созревают в июне-июле (Губанов и др., 2002). По нашим наблюдениям, спороношение продолжается с августа по октябрь.

У гроздовника полулунного вегетативная часть листа несет несколько пар почковидно-ромбических или полулунных сегментов, цельнокрайних или тупозубчатых. Спороносная метелка обычно дважды- трижды перистая, реже просто перистая, вместе с ножкой обычно превышает вегетативную часть. Споры созревают в июне-июле.

Бесплодная часть листа гроздовника ланцетного дважды перистая, доли первого порядка длиннее ширины, острые, ланцетные или линейно-ланцетные, с ясно выраженной срединной жилкой. Спороносная метелка дважды-трижды перисто-раздельная, на коротком черешке, выдается над бесплодной частью. Споры созревают в июле-августе.

По общему очертанию трофофор гроздовника виргинского - широко треугольный, ярко-зелёный, мягкий, не мясистый, сложно перисто-рассечённый. Сегменты первого порядка (перья) в очертании яйцевидно-ланцетные, доли пластинки двояко-перисто-рассечённые, сегменты второго порядка (пёрышки) ланцетные, доли перисто-раздельные, сегменты третьего порядка (лопасти) узко-

ланцетные перисто-раздельные, зубчатые. Спороносный сегмент выглядит продолжением стерильного сегмента и похож на трижды-четырежды перистый колосок, имеющий длинную ножку. Многочисленные спорангии формируются на ножках, располагаясь вдоль осей спорофора двурядно. По размеру они меньше, чем у *B.multifidum*, толстостенные, не имеют кольца, двухстворчатые, без индузия.

Спороносный сегмент (спорофор) листа у всех четырех видов смотрится как продолжение филломофора и представляет собой прямостоячий, сидящий на ножке “колосок” со спорангиями, расположенными как по бокам веточек спороносной части, так и на верхушках отдельных веточек. К основанию каждого спорангия подходит проводящий пучок, что рассматривается как примитивный признак, не свойственный другим современным папоротникам. Спорангии не имеют кольца и раскрываются двумя створками. Споры с трехлучевым тетрадным рубцом.

Относительно морфологической природы спорофора (как и всего листа уховниковых) высказывались различные точки зрения (Bower, 1896; Campbell, 1907; Nozu, 1955a, 1995b; Nishida, 1957; Khandelwal, 1986). Ни одна из них не является общепринятой, но наиболее широкое распространение в последние годы получило основанное на телломной теории суждение о том, что спороносный сегмент представляет одну из ветвей дихотомии той системы осей, которая дала начало всему листу.

В формировании вегетативной части листа уховниковых с точки зрения К.И. Мейера (1958), играла большую роль стерилизация. Подтверждением этому может служить то, что на стерильном сегменте гроздовника полулунного иногда появляются спорангии, а иногда отдельные его части принимают характер спорофора.

Ежегодно у гроздовников разворачивается лишь по одному листу. При неблагоприятном стечении обстоятельств растение может “выпасть” из травостоя до 5 лет (по нашим наблюдениям), и под землей находятся питающиеся микотрофно стебли с корнями и почкой. Очевидно, это связано с условиями

увлажнения. Нередко зачаток спороносного сегмента прекращает развитие, и на поверхности почвы формируется лишь стерильная пластинка, в основании которой виден рудимент спороносного сегмента. Во внепочечной фазе листья обладают верхушечным ростом.

По феноритмотипу гроздовник многораздельный является летнезимнезеленым, гроздовники полулунный, ланцетный и виргинский – летнезелеными.

Характерной особенностью листьев является наличие особых влагалищ, прикрывающих собой почку. Каждый разворачивающийся лист пробивается через влагалище предшествующего листа, выходя на поверхность на четвертый или даже пятый год своего развития.

Стебель. Стебель гроздовников - радиально симметричный. В связи с подземным образом жизни его обычно называют корневищем. Развиваясь и формируясь под землей достигает 5 мм в диаметре и 2-3, редко до 5 см в высоту. Покрыт близ верхушки сближенными буроватыми основаниям старых листьев, после разрушения которых остаются листовые рубцы. Стебли, как правило, простые не ветвящиеся. Ветвление бывает вызвано повреждением верхушечной почки. Корневище состоит из сросшихся друг с другом оснований уже отмерших вай. Элементарным метамером гроздовников, из которого формируется побег, является филлориза – вайя с корнем или корнями и почкой. Термин “филлориза” принадлежит Шово (Cheaveaud). Его взгляды на способ формирования побега высшего растения, в изложении К. И. Мейера (1958), заключаются в следующем: основной единицей любого сосудистого растения является элементарное растение. Оно состоит из подземной части, имеющей вид корня, - ризы (rhize) и надземной, имеющей вид листа, - филла (phylle). Основание листа образует стебелек (caule). При помощи его риза и филл соединяются друг с другом, а все вместе образует филлоризу. Отдельные филлоризы соединяются друг с другом своими стебельками, и эти стебельки, срастаясь, образуют стебель (tige) Иными словами, листостебельный побег возникает в результате нарастания филлориз. Филлориза обладает собственной проводящей системой, являющейся основной

единицей проводящей системы всего растения, которая складывается путем последовательного образования элементарных сосудистых систем. К. И. Мейер считал, что эта концепция вполне приложима к папоротникам. Н.И. Шорина (1993), Н.М. Державина (1982, 1983а, 1993) также считают, что у некоторых папоротников корневище образуется именно таким путем.

Стебли уховниковых мягкие и обычно несколько мясистые, без характерной для большинства современных папоротников механической ткани. Проводящая система стебля представляет собой эктофлойную сифоностелу. При этом ксилема эндархная, что довольно необычно для папоротников. Трахеиды метаксилемы лестничные или с овальными, либо округлыми окаймленными порами.

Стебель (корневище) гроздовников, состоит из совокупности годичных приростов, которые представлены филлоризой – основанием листа с придаточным корнем.

Почка. Стебель заканчивается верхушечной почкой (Рис. 2), которая состоит из зачатков вай разной степени зрелости, заложенных на 3-5 лет вперед. Апекс почки полностью прикрыт разновозрастными примордиями. Влагалище наружного, самого старого примордия, подобно конусовидной шапочке, покрывает более молодые конусовидные и частично сросшиеся между собой влагалищные части молодых примордиев. Листья гроздовников формируются не из одной клетки, как у всех папоротников, а из группы клеток. В отличие от типичных папоротников, зачатки вай не образуют улиток. В них заложена как вегетативная, так и спороносная часть вайи. В обычных условиях в год из почки разворачивается один лист. В некоторые годы может трогаться в рост два примордия. В неблагоприятные, засушливые годы листья совсем не разворачиваются.

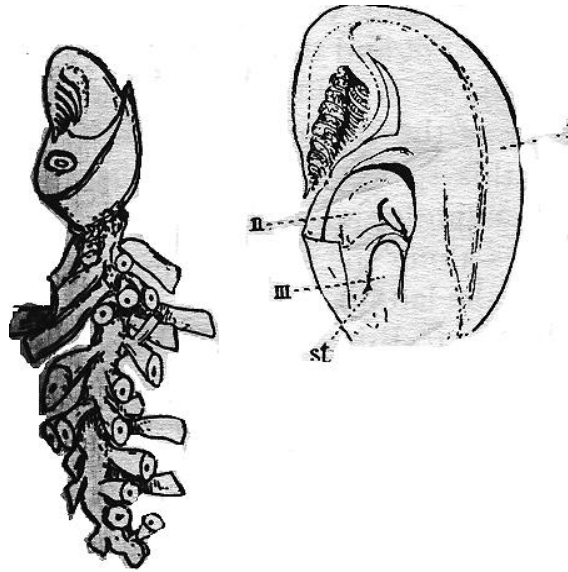


Рис. 2. Гроздовник вирджинский (по Campbell, 1913). Корневище и верхушечная почка крупного растения, придаточные корни и все кроме основания старого листа удалено*1.

Продольный разрез почки *3; st – апекс стебля; I, II, III – листья.

Придаточных почек на корнях мы не обнаружили, но некоторые исследователи отмечают возможность их образования.

Корневая система. Представлена системой придаточных корней. Образуются они из верхушечной меристемы побега, на апексе у основания вай. Корни толстые, мясистые и, по-видимому, втягивающие. Они лишены корневых волосков. В клетках коры корня содержится микоризный гриб, относящийся к фикомицетам (Филин, 1978). На корнях нами обнаружены небольшие бугорки, природа которых осталась невыясненной. Ветвятся корни гроздовников слабо. Тип ветвления неустойчив. У гроздовников полулунного и ромашколистного наблюдаются все переходы от дихотомического до бокового. У гроздовника многораздельного боковое ветвление корней.

Побег. Жизненная форма. Побег гроздовников (предпобег по А. П. Хохрякову, 1981) моноподиальный, укороченный, однолистовой. Одно-малолистовые побеги широко известны в растительном мире, особенно у деревьев разных систематических групп. Укороченные побеги трав обычно называют розеточными (Серебрякова, 1977). Укороченный побег гроздовников можно лишь условно назвать розеточным. В традиционном понимании розеточный побег – это

побег укороченный, стебель которого несет более трех ассимилирующих листьев, образующих так называемую “розетку”. У гроздовников за сезон развивается всего один ассимилирующий лист, живущий один сезон.

Приведенное выше морфологическое описание выявляет своеобразие годичного побега исследуемых видов гроздовников и не позволяет отнести его ни к одному из существующих вариантов современной классификации побегов. Для названия подобной структуры наиболее подходит следующий термин: “малорозеточный побег” (по Т.И. Серебряковой, цит. по Закамская, 2000). Мы предлагаем назвать его укороченным однолистным побегом или предрозеточным побегом. Подобная неустоявшаяся переходная морфоструктура побега, по-видимому, служит дополнительным подтверждением древности гроздовников.

Своеобразие побега приводит к необходимости более точного определения и жизненной формы исследуемых видов.

Согласно иерархической классификации биоморф папоротников Н.И.Шориной (1994, 1995, 1996), сочетающей эколого-морфологический, фитоценотический подходы и учитывающей, биологические критерии жизненных форм, разработанные Х. Раункиером, гроздовники относятся к отделу наземных трав, типу многократно спороносящих травянистых многолетников, подклассу вегетативно неподвижных, вертикальнорозеточных моноцентрических хамефитов (Шорина, 1995). Мы предлагаем выделить еще один подкласс **вегетативно неподвижные моноцентрические короткокорневищные безрозеточные многолетники, гемикриптофиты** (поскольку почка возобновления слегка погружена в лесную подстилку).

Как уже описано в разделе «Методика исследования», для проведения полного комплексного популяционного анализа вида и определения позиций ценопопуляции в сообществе, необходимо сначала выполнить описание онтогенеза спорофита. Нами на основе собственных данных, собранных на территории заповедника и за его пределами, выполнено описание онтогенезов всех представителей класса Ophioglossopsida, относящихся к семейству гроздовниковые (*Botrychiaceae*) и обитающих на исследуемой территории

(*Botrychium lunaria* (L.) Sw., *Botrychium multifidum* (S.G. Gmel.) Rupr., *Botrychium lanceolatum* (S.G. Gmel.) Angstr., *Botrychium virginianum* (L.) Sw.), материал по *Ophioglossum vulgatum* L. также собран, но пока не до конца обобщен и проанализирован.

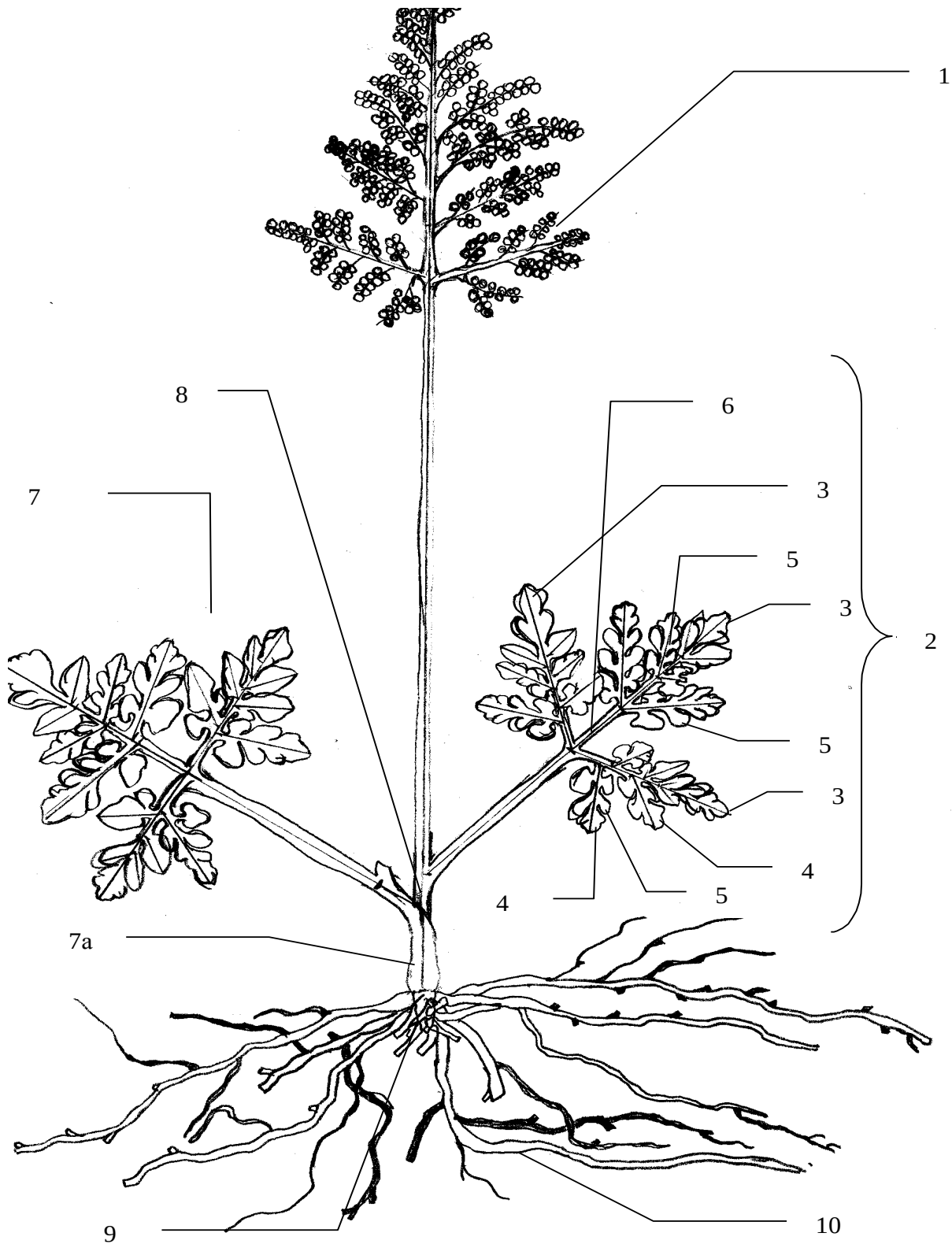


Рис.3. Средневозрастной спороносящий спорофит гроздовника многораздельного (М. 1:1)
 1. Спороносная часть вайи; 2. Стерильная часть вайи; 3. Перо; 4. Перышко; 5. Лопасть;
 6. Стержень (рахис); 7. Стерильная часть вайи прошлого года; 7а. Влагалищное основание листа
 прошлого года; 8. Филломофор; 9. Корневище; 10. Придаточные корни.

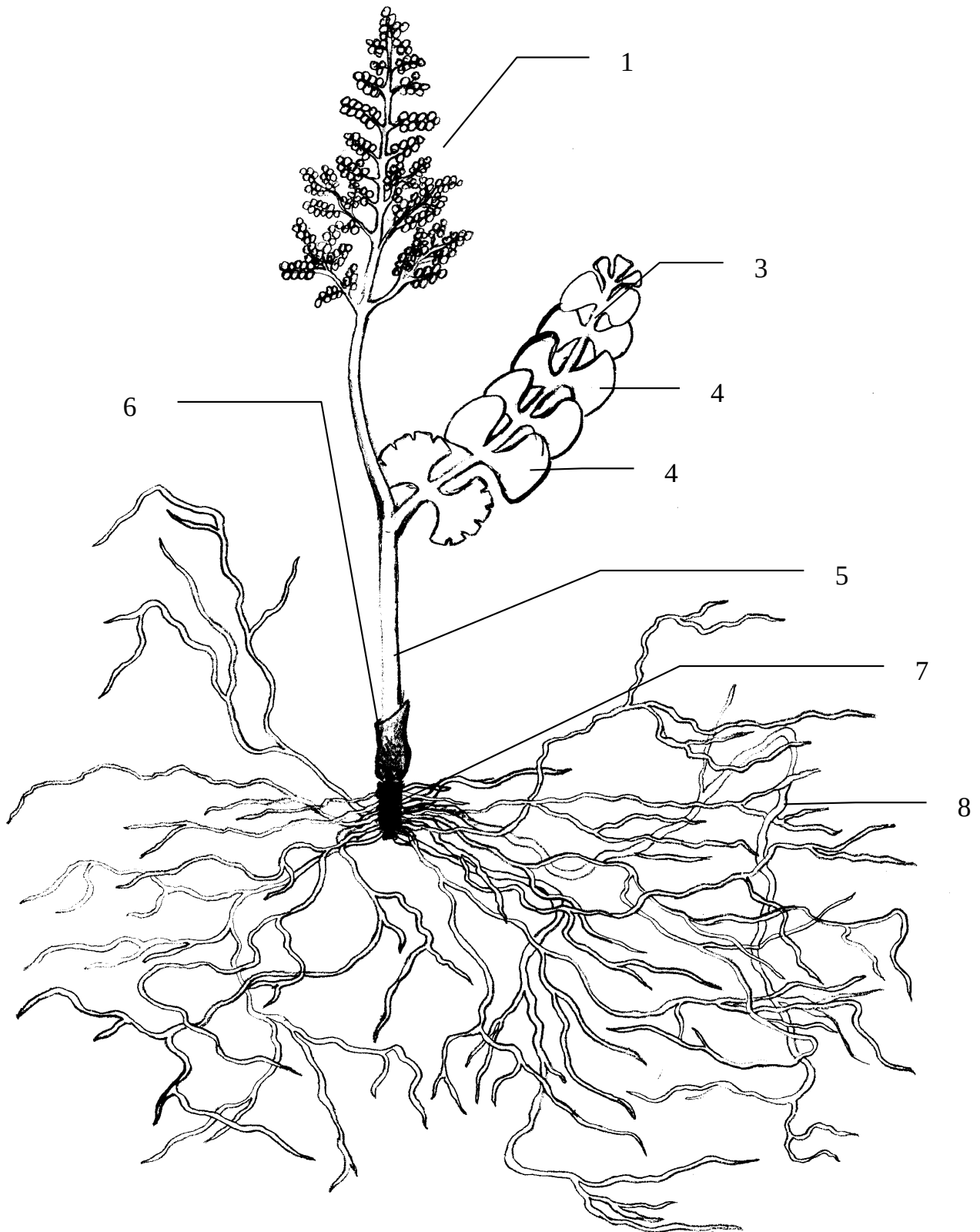


Рис. 4. Средневозрастной спороносящий спорофит гроздовника полулунного (М. 1:1)

1. Спороносная часть вайи; 2. Стерильная часть вайи; 3. Стержень (рахис); 4. Перо; 5. Филломофор; 6. Влагалищное основание отмершего листа 7. Корневище; 8. Придаточные корни.

ОНТОГЕНЕЗ

***Botrychium multifidum* (S.G. Gmel.) Rupr.** - гроздовник многораздельный – один из видов рода гроздовник (*Botrychium* Sw.), семейства – *Botrychiaceae* Nakai. (Nakai, 1949; Pichi Sermolli, 1977), родовое название вида и название семейства – от греческого слова *botrychos* – кисть, гроздь, что указывает на характерный вид спороносной части листа. Видовое название (многораздельный) отражает внешний вид вегетативной части листа. Семейство относится к классу офиоглоссопсиды или уховниковые (*Ophioglossopsida*), с единственным порядком – (*Ophioglossales*), название дано по одному из семейств уховниковые (*Ophioglossaceae*), который включает род *Ophioglossum*, что в переводе с латинского означает «змеиный язык».

Трофофор в очертании треугольный, триждыперисто-рассеченный и имеет стержень. На нем расположены сегменты I порядка – перья, которые в свою очередь рассечены на сегменты II порядка (перышки), рассеченные на сегменты III порядка (лопасти). Доли пластинки первого порядка двоякоперисто-рассеченные, отдельные или надрезанные, конечные дольки – яйцевидные или ромбически-яйцевидные, тупые, слабо городчатые.

Спорофор смотрится как продолжение филломорфора и представляет собой прямостоячий, сидящий на ножке «колосок» со спорангиями, расположенными как по бокам «веточек» спороносной части, так и на их верхушках. К основанию каждого спорангия подходит проводящий пучок, что рассматривается как примитивный признак, не свойственный другим современным папоротникам. Спорангии не имеют кольца и раскрываются двумя створками. Споры с трехлучевым тетрадным рубцом. Спорофор обычно треугольно-овальный, дважды или триждыразветвленный (Губанов и др., 2002).

Растения равноспоровые, эвспорангиатные. Спорангии крупные (около 1 мм), многочисленные, толстостенные, двухстворчатые, без колечка, сидящие по бокам веточек спороносной части, или на верхушках отдельных веточек, без индузии. К основанию каждого спорангия подходит проводящий пучок, что

рассматривается как примитивный признак, не свойственный другим современным папоротникам. Спороносит в июле – августе (Флора северо-востока европейской части СССР, 1974). По нашим наблюдениям спороношение продолжается с августа по октябрь. Растение зимнезеленое. Гаметофит обоеполый.

При неблагоприятном стечении обстоятельств растение может «выпасть» из травостоя на 1-4 года (иногда до 8 лет), и под землей находятся питающиеся микотрофно стебли с корнями и почкой. Нередко зачаток спороносного сегмента прекращает развитие, и на поверхности почвы формируется лишь трофофор, в основании которого виден рудимент сегмента спорофора. Во внепочечной фазе листья обладают верхушечным ростом.

Листья применяются как ранозаживляющее, кровоостанавливающее средство (Драгендорф, 1898, Роллов, 1908, Nayar, 1959 по Шретеру, Карнишиной, 1975). В связи с редкостью вида широкого применения не имеет. В легендах и преданиях наделяется способностями охранять, исцелять и порождать любовь, а также еще целым рядом магических свойств, включая способность превращать ртуть в серебро, помогать женщинам при родах и целым рядом других.

Гроздовник многораздельный – луговой циркумбореальный вид. Широко распространенное растение на суходольных мшистых и поемных лугах, сухих песчаных травянистых склонах, в травянистых березовых мелколесьях, разреженных, светлых, смешанных и хвойных, преимущественно сосновых лесах, кустарниках на зарастающих гарях, вырубках, лесных полянах и опушках, на известняковых обнажениях, залежах.

Материал для описания онтогенеза (Рис. 5) собран в природных популяциях Костромской области.

ПРОРОСТОК спорофита (Ps). Нами обнаружено 2 проростка около д. Мостовая Павинского района на глубине 3-4 см. Проростки не потеряли связь с гаметофитом и имеют микроскопическое корневище, почку, редуцированный лист и 1-3 зародышевых корня. Соответственно, абсолютный возраст проростков составляет 1-3 года.

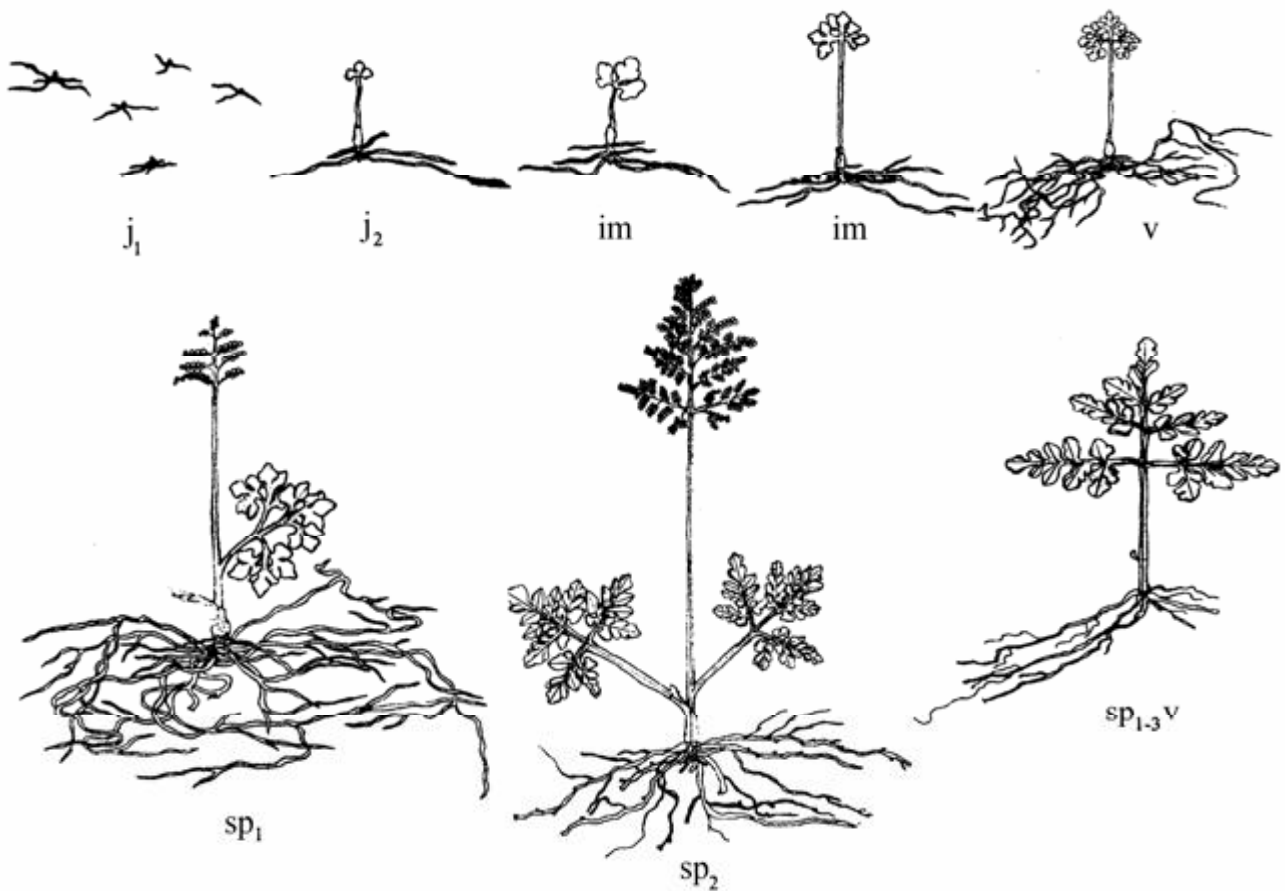


Рис. 5. Онтогенез гроздовника многораздельного *Botrychium multifidum* (S.G. Gmel.) Rupr.

ЮВЕНИЛЬНЫЙ спорофит (J). Растения утратили связь с заростком и живут самостоятельно. Ювенильные спорофиты имеют корневище длиной 1-2 мм и 3-6 придаточных корней. Ювенильное онтогенетическое состояние включает 2 этапа: подземные (микотрофные) ювенильные спорофиты (J1) и надземные (миксотрофные) ювенильные спорофиты (J2). К первой группе относятся растения сразу после отмирания гаметофита и внедрения гриба в корневую систему. Вайя этих растений слабо дифференцирована, не способна к фотосинтезу, подземная.

Спорофиты второй группы (J2) имеют фотосинтезирующую вайю (трофофор) длиной до 2 см. Форма трофофора – тройчаторассеченная, треугольная в очертании. Корневища спорофитов имеют до 6 придаточных корней. Корневая система ювенильных спорофитов, по сравнению с побеговой,

более развита. Длина придаточных корней может достигать 6-7 см, ветвление отсутствует.

ИММАТУРНЫЙ спорофит (Im). Длина корневища спорофита составляет до 5 мм. От корневища отходит 5-9 придаточных корней длиной 7-11 см. Иногда они ветвятся до II порядка. Ветвление придаточных корней у гроздовника многораздельного на всех этапах онтогенеза – исключительно боковое.

Вайя дваждыперисто-рассеченная, в очертании треугольная. Перья и перышки имеют треугольную форму.

ВИРГИНИЛЬНЫЙ спорофит (V). Эта группа спорофитов имеет хорошо развитое мясистое корневище длиной 0,7-1 см, покрытое чешуевидными влагалищными остатками отмерших листьев. Число придаточных корней, ветвящихся до III порядка, – от 8 до 17. Длина корней I порядка – 13-20 см, II и III – несколько меньше. Вайя триждыперисторассеченная, перо и перышко в очертании треугольные, лопасти перышка – овальные.

МОЛОДОЙ СПОРОНОСЯЩИЙ спорофит (Sp1). Длина корневища – до 1 см, в основании стебля сохраняется корень, на котором появилась почка, давшая начало этому стеблю. Придаточных корней около 20 или немногим более, ветвятся до III порядка. На вайе появляется спороносная часть (спорофор), но в этом онтогенетическом состоянии она развита слабо. Ветвление спорофора, как правило, до I порядка. Изредка у более взрослых особей на нижней паре перьев спороносной части появляются небольшие перышки II порядка. Особи несут 3-15 мелких спорангиев. Трофофор вайи практически не отличается от таковой у виргинильных спорофитов.

СРЕДНЕВОЗРАСТНЫЙ СПОРОНОСЯЩИЙ спорофит (Sp2). Длина корневища достигает 1,5 см. Нижняя его часть вместе с придаточными корнями отмирает, и установление абсолютного возраста, по числу придаточных корней становится невозможным. Большинство старых корней ветвится до IV порядка. Молодые придаточные корни, образовавшиеся в верхней, более молодой части корневища в последние годы, ветвятся до II–III порядка. Длина корней I порядка

значительно увеличивается и достигает 45 см и даже более. Корни всех порядков ветвятся исключительно моноподиально.

Спорофор своими размерами превосходит трофофор, ветвление его достигает III, а иногда IV порядка. Спорангии располагаются по краям и на кончиках перьев разных порядков, а также на верхушке оси I порядка. Число спорангиев у крупных особей может достигать 100 и более.

СТАРЕЮЩИЙ СПОРОНОСЯЩИЙ спорофит (Sp3). В этой онтогенетической группе наблюдается постепенное снижение фертильности. На наш взгляд, наибольшее значение в выделении этой возрастной группы имеет характер именно подземной части, и уже второстепенную роль играет форма вайи. Корни у стареющих спороносящих спорофитов ветвятся только до II порядка, корни III порядка разрушены. Число придаточных корней 15-20. Некоторые корни I порядка достигают длины 25 см. Темнеют корни не только II, но и I порядка ветвления.

Вайя характеризуется хорошо развитой вегетативной частью, которая становится более жесткой и приобретает очень темную окраску. Спороносная часть несколько длиннее вегетативной, примерно 1:1,5. Число спорангиев, по сравнению с Sp2-растениями, сокращается почти вдвое, многие из них недоразвиты. И.И. Науялис (Naujalis, 1995) высказывает мнение, что Sp3-растения гроздовников имеют максимальную фертильность. Приведенные выше описания старых спороносящих растений позволяют с уверенностью сказать, что спороносная способность Sp3-растений, по сравнению с Sp2-растениями, существенно снижается.

СУБСЕНИЛЬНЫЙ спорофит (Ss). Состояние непродолжительно во времени. Группа представлена старыми, не способными к спороношению особями. Лист развивается не каждый сезон, корневище и придаточные корни сильно разрушены, молодые корни практически не выражены, останавливаются в росте, едва выйдя за пределы коры. Придаточные корни в пределах пяти-семи частично разрушены, на срезе имеют бурую окраску. Лист с явно менее выраженной перистостью.

Общий вид спорофита в данном онтогенетическом состоянии напоминает имматурный спорофит, но с явными старческими чертами.

СЕНИЛЬНЫЙ спорофит (S). Спорофиты в данном онтогенетическом состоянии представляют собой подземные полуразрушенные, но еще живые корневища. Лист они не развивают, и онтогенез заканчивается под землей.

Таким образом, спорофиты начинают и заканчивают свою жизнь под землей. В начальный период онтогенеза подземная жизнь уховниковых помогает им окрепнуть и избежать массовой элиминации, поскольку ежегодно на лугах до 90% ювенильных растений погибают по разным причинам (Куркин, 1976).

***Botrychium lunaria* (L.) Sw.** – гроздовник полулунный, плюризональный евразийско-американский вид. Обширный ареал охватывает всю Европу, Северную и Западную Азию, Северную и Южную Америку, Австралию. На территории России произрастает практически повсеместно, за исключением Крайнего Севера азиатской части страны. Однако, практически везде редок, включен в ряд региональных Красных книг России и сопредельных государств.

Произрастает в разнообразных фитоценозах: разреженных светлых смешанных и хвойных лесах, луговых, экотонных и опушечных сообществах, суходольных и болотистых лугах, лесных полянах, часто встречается на каменистых склонах, скалах, предпочитает карбонатные почвы.

Гроздовник полулунный применяют в народной медицине как ранозаживляющее и кровоостанавливающее средство, в том числе при маточных кровотечениях, как вяжущее и противодизентерийное средство [Горецкий, Вильк, 1892; Драгендорф, 1898; Роллов, 1908; Nayar, 1959; Chopra et. al., 1956; Nayar, 1959 (цит. по Шретер); Карнишина, 1975]. Возможно использование в качестве противоядия при укусах змей, при лечении ран и язв [Коротков, 1999]. В химическом отношении не изучен.

В процессе исследования было проанализировано не менее 8000 спорофитов в различных популяциях и экологических условиях, в том числе велись многолетние наблюдения за изменением морфологической структуры маркированных особей.

При описании онтогенеза спорофита и его периодизации использовали классификацию И. И. Гуреевой (2001) с некоторыми изменениями, что вызвано морфологическими особенностями вида, и апробированную нами ранее [Криницын, 2001, 2002, 2003, 2004, 2005, 2008 и др.]. В онтогенезе спорофита выделено 3 периода и 11 онтогенетических состояний. Различные проявления поливариантности онтогенеза гроздовника полулунного описаны нами ранее [Криницын, 2000, 2001, 2006, 2008 и др.].

Онтогенез спорофита гроздовника полулунного представлен на Рис. 6.

ПРОРОСТКИ спорофита (ps) не потеряли связь с гаметофитом, располагаются в почве на глубине 3–4 см. Они имеют микроскопическое корневище, почку, редуцированный лист и 1–3 зародышевых корня. Абсолютный возраст проростков спорофита составляет 1–3 года.

ЮВЕНИЛЬНЫЕ спорофиты (j) утратили связь с заростком и живут самостоятельно. Они имеют корневище длиной 1–2 мм и 3–6 придаточных корней. Онтогенетическое состояние включает два этапа: подземные (микотрофные) ювенильные спорофиты (j_1) и надземные (миксотрофные) ювенильные спорофиты (j_2). К первой группе относятся растения сразу после утраты гаметофита. Их вайя слабо дифференцирована, не способна к фотосинтезу, подземная. Спорофиты второй группы имеют фотосинтезирующую вайю длиной до 2 см с тремя лопастновидными сегментами, два из которых парные, верхний непарный сегмент округлый или же слегка надрезанный. Корневища имеют до 6 придаточных корней длиной до 6–7 см.

Длина корневища **ИММАТУРНЫХ** спорофитов (im) до 5 мм. Корневище несет 5–9 придаточных корней длиной 7–11 см. Иногда корни ветвятся до II–III порядка. Ветвление на этом этапе онтогенеза, как правило, дихотомическое. Вайя имеет 2 пары неравных перьев округлой формы. Верхний непарный сегмент чаще всего округлый, реже прямоугольный или язычковый.

ВИРГИНИЛЬНЫЕ спорофиты (v) имеют хорошо развитое, мясистое корневище длиной 0,7–1 см. Придаточных корней насчитывается 7–14. Они ветвятся до III порядка, длина их 11–14 см. Вайя имеет 3–4 пары округлых перьев.

Верхний непарный сегмент округлый или язычковидный, редко слегка надрезанный.

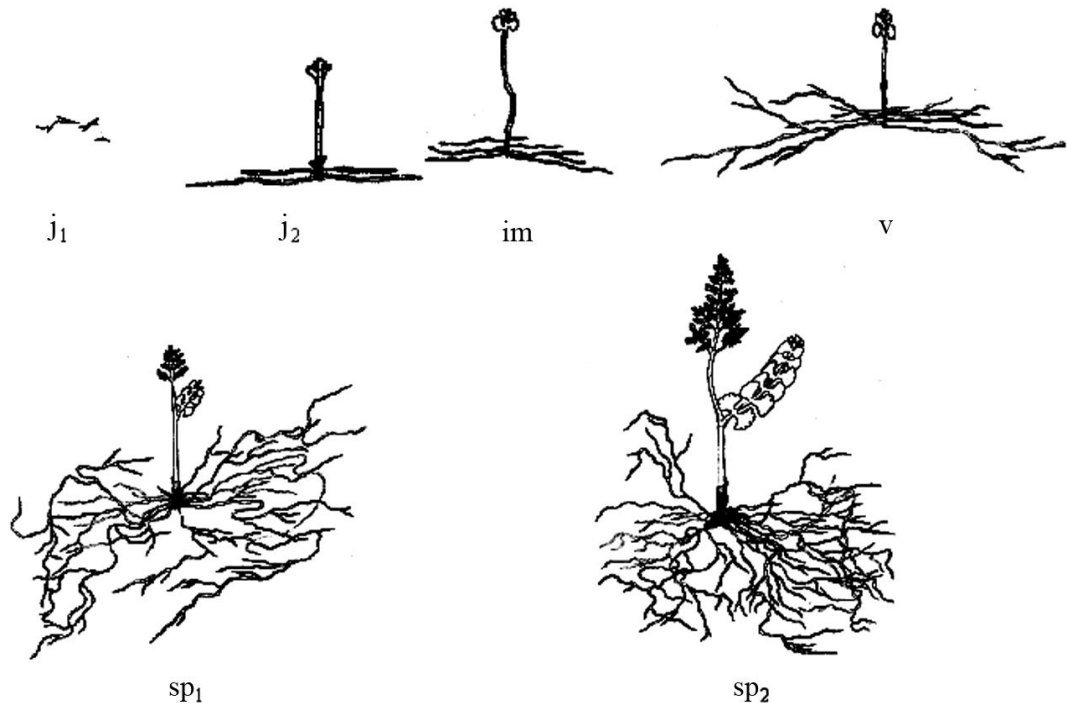


Рис. 6. Онтогенез спорофита гроздовника полулунного (*Botrychium lunaria* (L.) Sw.)

Длина корневища МОЛОДЫХ СПОРОНОСЯЩИХ спорофитов (sp_1) до 1 см, в основании стебля сохраняется корень, на котором появилась почка, давшая начало всему стеблю. Число придаточных корней, ветвящихся до III порядка, около 20. Их длина заметно больше, чем в предыдущем онтогенетическом состоянии. Ветвление корней как боковое, так и дихотомическое. У sp_1 -спорофитов появляется спорофор, который в этом онтогенетическом состоянии чаще всего несколько короче трофофора, ветвится до I порядка. Изредка у более взрослых особей на нижней паре перьев спорофора появляются перышки II порядка. Особи несут 3–15 мелких спорангиев. Трофофор практически не отличается от такового у виргинильных спорофитов.

Корневище СРЕДНЕВОЗРАСТНЫХ СПОРОНОСЯЩИХ спорофитов (sp_2) достигает 2–3, а иногда 4–5 см. Нижняя часть корневища с придаточными корнями отмирает, поэтому определить абсолютный возраст можно только

приблизительно. Число сохраняющихся придаточных корней 25–27. Длина корней I порядка редко превышает 35 см. Большинство старых корней ветвится до IV порядка. Молодые придаточные корни, образовавшиеся в верхней, более молодой части корневища, ветвятся до II–III порядков. У отдельных корней наблюдается смена типов ветвления: дихотомического – боковым и бокового – дихотомическим. Встречаются особи, у которых ветвление всех корней исключительно боковое.

Вайя крупных размеров. Спорофор несколько длиннее трофофора, ветвится до II–III порядков. Спорангии располагаются на верхушках перьев разных порядков, в том числе и на верхушке оси I порядка спорофора. Спорангии могут располагаться одновременно и на спороносной, и на вегетативной частях вайи. Нами встречена обнаружена особь, у которой на пере вегетативной части сформировалась целая вайя со спороносной и вегетативной долями. Особи с высоким уровнем жизненности имеют более 100 крупных спорангиев.

СТАРЕЮЩИЕ СПОРОНОСЯЩИЕ спорофиты (sp_3) постепенно снижают фертильность. На наш взгляд, наибольшее значение в выделении этой возрастной группы имеет характер подземной части спорофита, а форма вайи – второстепенное. Корневище длиной 1,0–1,5 см, его нижняя часть с придаточными корнями сильно разрушена. Оставшиеся корни ветвятся до III-го порядка, верхушки некоторых из них темнеют и разрушаются. Число придаточных корней достигает 15–20. Спорофор значительно короче трофофора, часто недоразвит, оси деформированы. Число спорангиев, по сравнению с sp_2 -растениями, сокращается почти вдвое, многие из них недоразвиты. Трофофор несет 6–7 пар перьев, часто разворачивается не полностью и остается в полускрученном состоянии в течение всего вегетационного периода. В почке зачаток спорофора может отсутствовать. Вайя в целом имеет более мелкие размеры, чем у предыдущей группы.

И. И. Науялис [Naujalis, 1995] высказывает мнение, что sp_3 -растения гроздовников имеют максимальную фертильность. Приведенные выше описания старых спороносящих растений, а также наблюдения за маркированными особями

в течение более 10 лет позволяют с уверенностью сказать, что репродуктивное усилие sp_3 -растений, по сравнению с sp_2 -растениями, существенно снижается.

ВРЕМЕННО НЕСПОРОНОСЯЩИЕ спорофиты (sp_{1-3v}) – особая стадия в репродуктивном периоде онтогенеза гроздовника полулунного. Это спороносящие спорофиты любого онтогенетического состояния (молодые, зрелые, стареющие), которые по различным причинам не развивают спороносный сегмент вайи. Вместо него в основании можно найти рудимент, по которому они легко отличаются от виргинильных спорофитов (Фото 1).

СУБСЕНИЛЬНОЕ состояние (ss) непродолжительно во времени. Группа представлена старыми, не способными к спороношению особями. Лист развивается не каждый сезон, корневище и придаточные корни сильно разрушены, молодые корни практически не выражены, останавливаются в росте, едва выйдя за пределы коры. Придаточных корней не более 5, концы разрушены, на срезе имеют бурую окраску. Общий вид спорофита напоминает имматурное растение, но с явными старческими чертами.

СЕНИЛЬНЫЕ спорофиты (s), обнаруженные всего в 3 экземплярах, представляют собой подземные полуразрушенные, но еще живые корневища. Лист они не развивают, и онтогенез заканчивается под землей.



Фото 1. Не развитый спорофор временно неспороносящего спорофиты (Sp_{1-3v})

***Botrychium virginianum* (L.) Sw. - гроздовник виргинский**

B. virginianum произрастает преимущественно в Северном полушарии, но отдельные мелкие фрагменты ареала есть в Южном полушарии. Общий ареал фрагментарен. Встречается в Центральной и Восточной Европе, Скандинавии, Японии, Китае, Северной Америке. В России распространён спорадически в северной половине европейской части (южная граница доходит только до Рязанской и Московской областей), по областям Волжского бассейна доходит до средней Волги, встречается на среднем и южном Урале, в Западной и Восточной Сибири, на Дальнем Востоке. Известны единичные местонахождения на Северном Кавказе (Дагестан и Туапсинский район Краснодарского края). Всюду редок. Предпочитает свежие, богатые питательными веществами, рыхлые почвы, притенённые места обитания в относительно влажных хвойных, смешанных и лиственных лесах, по лесным полянам и кустарникам, окраинам ключевых болот. Кальцефил. Занесён в Красные книги 35 регионов РФ, в том числе Костромской области. Изученность ценопопуляций весьма слабая.

В Костромской области отмечался в начале XX века в Костромском уезде и окрестностях г.Костромы (Белозёров, 2008). В настоящее время вид известен из Мантуровского района. Здесь встречается на левобережье Унжи по лиственным лесам, кустарникам и полянам на месте гари 1972 года, чаще по открытым местам, по зарастающим просекам и дорогам. С 2007 года территория распространения *B. virginianum* вошла в состав Мантуровского участка ГПЗ «Кологривский лес» и его охранный зоны. В 1990-2000 годах здесь был отмечен в единственном месте, на просеке среди молодого леса (Преображенская и др, 2012). Начиная с 2009 года, фиксируется регулярно. Ценопопуляции довольно многочисленные и приурочены к долинам рек.

B. virginianum – один из наиболее крупных гроздовников, высотой 20-40 см, редко до 60-70 см. Это травянистое растение с простым, коротким, сочным, нечешуйчатым, почти вертикально стоящим корневищем, являющимся подземным стеблем, состоящим из сросшихся оснований отмерших вай.

Корневище нарастает верхушечной частью. Поскольку ежегодно у *B. virginianum* образуется только одна вайя, то по количеству листовых рубцов можно примерно судить о возрасте растения. Абсолютный возраст посчитать затруднительно, поскольку какие-либо неблагоприятные условия могут помешать развитию вайи и растение будет жить под землёй в условиях микотрофного питания. От корневища радиально и горизонтально отходят мясистые ломкие слабо ветвящиеся придаточные корни, лишённые механических тканей. Ветвление придаточных корней у гроздовника виргинского на всех этапах онтогенеза – боковое. Молодые корни формируются ближе к вершине корневища. Корни лишены волосков, а в клетках коры содержится грибок класса фикомицеты, формирующий микоризу. У поверхности земли стебель заканчивается верхушечной почкой, состоящей из нескольких зачатков вай разной степени зрелости. Надземная часть растения представлена единственной вайей. Она состоит из стерильной (трофофор) и спороносной (спорофор) частей, сидящих на общем длинном черешке (филломофор). По внешнему виду трофофор взрослого растения напоминает лист зонтичного растения. По общему очертанию он широко треугольный, ярко-зелёный, мягкий, не мясистый. Стерильный сегмент сложно перисто-рассечённый. Сегменты первого порядка (перья) в очертании яйцевидно-ланцетные, доли пластинки двояко-перисто-рассечённые, сегменты второго порядка (пёрышки) ланцетные, доли перисто-раздельные, сегменты третьего порядка (лопасти) узко-ланцетные перисто-раздельные, зубчатые. Спороносный сегмент выглядит продолжением стерильного сегмента и похож на трижды-четырежды перистый колосок, имеющий длинную ножку. Многочисленные спорангии формируются на ножках, располагаясь вдоль осей спорофора двурядно. По размеру они меньше, чем у *B. multifidum*, толстостенные, не имеют кольца, двухстворчатые, без индузия. Гаметофит обоеполый. Растения равноспоровые, эвспорангиатные. Спороношение в Костромской области происходит с конца июля до середины августа. Нередко случается так, что развитие спорофора нарушается, и развивается только трофофор, на черешке которого виден зачаток неразвившегося спорофора.

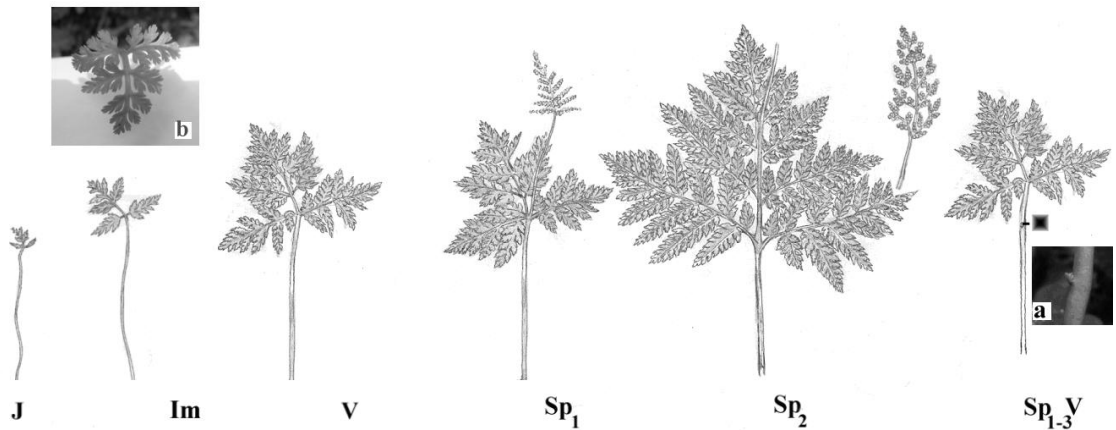
Цикл развития (цикл воспроизведения) равноспоровых папоротников состоит из двух самостоятельно живущих, габитуально и функционально различных поколений - мелкого гаметофита (заростка) и крупного спорофита. Наличие спорофита и гаметофита приводит к проявлению “двойственной индивидуальности”. И гаметофитная, и спорофитная фазы имеют свой собственный онтогенез. Совмещение фаз происходит после оплодотворения яйцеклетки, когда на протяжении определенного времени спорофит развивается на гаметофите и сначала абсолютно, а затем частично питается за счет него. Онтогенез, то есть индивидуальное развитие организма, протекает непрерывно, но, при использовании признаков-маркеров, его можно разделить на крупные периоды, а их, в свою очередь, на ряд этапов.

Описание спорофитной фазы онтогенеза *B. virginianum* выполнено на материале, собранном в Мантуровском районе Костромской области (Рис. 7).

В онтогенезе спорофита *B. virginianum*, как и других гроздовников, выделяются следующие этапы и онтогенетические состояния: *Пререпродуктивный период* - проросток (Р) спорофита, ювенильный спорофит (J), имматурный спорофит (Im), виргинильный спорофит (V). *Репродуктивный период* - молодой спороносящий спорофит (Sp_1), средневозрастной спороносящий спорофит (Sp_2), стареющий спороносящий спорофит (Sp_3) и временно неспороносящий спорофит ($Sp_{1-3}V$). *Сенильный период* - субсенильный спорофит (Ss) и сенильный спорофит (S).

Пререпродуктивный период

ПРОРОСТКИ не потеряли связь с гаметофитом, располагаются в почве на глубине 3-4 см и имеют микроскопическое корневище, почку, редуцированный лист и 1-3 зародышевых корней. Соответственно, абсолютный возраст проростков составляет 1-3 года.

Рис.7. Онтогенез спорофита *B. virginianum*

ЮВЕНИЛЬНЫЕ спорофиты (J) утратили связь с заростком и живут самостоятельно. Они имеют корневище длиной 1-2 мм и 3-6 придаточных корней. Ювенильное онтогенетическое состояние состоит из двух этапов: подземного - микотрофные ювенильные спорофиты (J_1) и надземного - миксотрофные ювенильные спорофиты (J_2). В первую группу (J_1) входят растения сразу после отмирания гаметофита и внедрения гриба в корневую систему. Вайя этих растений подземная, слабо дифференцирована, не способна к фотосинтезу. Спорофиты второй группы (J_2) имеют фотосинтезирующую вайю (трофофор) длиной до 2 см. Трофофор треугольный в очертании, пластинка перисто-раздельная. Сегменты первого порядка овально-ланцетные, с перисто-надрезным краем. Корневища спорофитов имеют до 6 придаточных корней. Длина придаточных корней достигает 6-7 см, ветвление отсутствует. На пробной площади было отмечено 2 спорофита J_2 -онтогенетического состояния в 2013 году и 1 - в 2014 году.

ИММАТУРНЫЙ спорофит (Im). Длина корневища спорофита составляет до 5 мм. От корневища отходит 5-9 придаточных корней длиной 7-11 см. Вайя в очертании широкотреугольная, дважды перисто-раздельная. Перья имеют треугольно-овальную форму, перышки - с перисто-надрезным краем, ланцетно-овальной формы. В 2013 году отмечено 11 имматурных спорофитов, в 2014 – 2.

ВИРГИНИЛЬНЫЙ спорофит (V). Эта группа спорофитов имеет хорошо развитое мясистое корневище длиной 0,7-1 см, покрытое чешуевидными влагалищными остатками отмерших листьев. Число придаточных корней, ветвящихся до II порядка, - от 6 до 11. Длина корней I порядка - 13-20 см, II – до 10 см. Вайя трижды перисто-рассеченная. Перья в очертании овально-ланцетные, перисто-рассечённые. Пёрышки узко-ланцетные, перисто-раздельные, с небольшими продолговатыми остро-неравнозубчатыми заострёнными долями третьего порядка. На нижних перьях насчитывается 7-9 пёрышек.

Репродуктивный период

МОЛОДОЙ СПОРОНОСЯЩИЙ спорофит (Sp_1). Растения высотой до 20-25 см. Длина корневища - до 2 см, в основании ещё сохраняется корень, на котором появилась почка, давшая начало этому стеблю. Придаточных корней до 15, ветвятся до II порядка. На вайе появляется спорофор. Спороносная часть метельчато-рассечённая со свободными спорангиями, ветвится, до I-II порядка, но доли II порядка развиты слабо и присутствуют только на нижних перьях. Особи несут множество спорангиев. Трофофор вайи очертаниями схож с виргинильным, но нижняя пара перьев заметно больше размерами и несёт до 11 пёрышек с глубоко врезанными остро-неравнозубчатыми долями.

СРЕДНЕВОЗРАСТНОЙ СПОРОНОСЯЩИЙ спорофит (Sp_2). Эти растения габитуально более мощные, чем растения предшествующей возрастной группы. Высота достигает 30-40 см, но нами были встречены и растения до 65 см. Длина корневища, в зависимости от экологических (почвенных) условий достигает 3-5 см. Нижняя его часть вместе с придаточными корнями отмирает и разрушается, установление абсолютного возраста, по числу придаточных корней становится невозможным. Большинство корней ветвится до II, редко - III порядка. Молодые придаточные корни, образовавшиеся в верхней, более молодой части корневища в последние годы, могут ветвиться до II порядка. Длина корней I порядка не более 25 см. Корни ветвятся исключительно моноподиально. Высота спорофора в 2 раза и более превосходит трофофор, ветвление его достигает III-IV порядка. Спорангии располагаются в два ряда поочерёдно вдоль перьев разных порядков и

на верхушках их осей. Число спорангиев в среднем 300, у крупных особей до 500. Трофофор по размерам значительно крупнее, чем у Sp_1 -спорофитов.

СТАРЕЮЩИЙ СПОРОНОСЯЩИЙ спорофит (Sp_3). В этой онтогенетической группе наблюдается постепенное снижение фертильности. Форма и размер вайи не имеет заметного отличия от предшествующей возрастной группы. Наибольшее значение в выделении этой возрастной группы имеет именно характер подземной части и развитие спорофора. Корни стареющих спороносящих спорофитов ветвятся только до II порядка, корни III порядка усыхают, имеют тёмную, почти чёрную окраску. Число придаточных корней 15-20. Корни I порядка достигают 25 см. Вайя характеризуется хорошо развитой вегетативной частью, которая приобретает более темную окраску. Спороносная способность Sp_3 -растений, по сравнению с Sp_2 существенно ниже. Число спорангиев, по сравнению с Sp_2 -растениями, сокращается почти вдвое, многие из них недоразвиты, спорофор менее разветвленный, многие перья недоразвиты или не имеют полноценных спорангиев.

В этот же период онтогенеза входит отдельная группа растений - временно неспороносящие спорофиты ($Sp_{1-3}V$), в это состояние способны переходить особи всех 3-х спороносящих онтогенетических состояний. Их отличительной особенностью является то, что зачаток спороносного сегмента не получил своего развития и вышел на поверхность в виде бугорка (абортивный спорофор) на черешке трофофора (Рис. 6 а,b). На пробной площадке в 2013 году таких особей было 26,5%, а в 2014 году - более 60% от общего числа репродуктивных спорофитов.

Сенильный (пострепродуктивный) период

Субсенильный (Ss) и *сенильный* (S) спорофиты за период наблюдений как на пробной площадке так и за её пределами нами не отмечены, однако, о них мы можем судить по аналогии с другими видами *Botrychiaceae.*, описанными нами ранее. Субсенильные спорофиты имеют только стерильную часть, с явно выраженной меньшей перистостью и старческими чертами. Фертильная часть не развита. Сенильные спорофиты представляют собой подземные

полуразрушенные, но еще живые корневища. Лист они не развивают, и онтогенез заканчивается под землей.

Таким образом, в онтогенезе спорофита гроздовника виргинского выделено 3 периода и 10 состояний, онтогенез начинается и заканчивается под землей, основными маркерами для выделения онтогенетических состояний являются – наличие-отсутствие спорофита, степень развития и разветвленности спорофора. В отличие от гроздовника многораздельного и гроздовника полулунного, придаточные корни развиты значительно меньше, что, возможно, связано с условиями экотопа и у данного вида не могут служить в качестве маркера при определении биологического возраста.

В ходе флористических исследований на территории Кологривского участка государственного природного заповедника «Кологривский лес» им. М.Г.Синицына», близ Красноборской УЖД, в 4 км от кордона «Сеха» в березняке-еловом широколиственном, на территории 60-летней вырубki был найден *Botrychium lanceolatum* (S.G. Gmel.) Angstr. В А-ярусе (древесном) доминировали *Picea abies* L. и *Betula pendula* L., также присутствовали *Tilia cordata* L., *Acer platanoides* L. В В-ярусе (кустарниковом) - *Daphne mezereum* L., *Sorbus aucuparia* L., *Ribes nigrum* L. Общее проективное покрытие – 40%. С-ярус (травянистый) высотой до 85 см, проективное покрытие – 75%. D-ярус представлен зелеными мхами и лишайниками, проективное покрытие - 25 %. Е ярус – внеярусная растительность. Мхи на стволах деревьев (высота покрытия) до 0,5 м. Лишайники (высота покрытия) до 4 м. В возобновлении принимают участие следующие породы: *Picea abies*, *Abies sibirica*, *Ribes nigrum*, *Rubus idaeus*, *Acer platanoides*, *Sorbus aucuparia*. Вывалы отсутствуют, либо не определяются, в сухостое *Sorbus aucuparia*, *Tilia cordata*, *Picea abies* и *Betula pendula*, *Acer platanoides*, высота в среднем 2,5 м, находятся на 1-2 стадии деструкции. На площади исследуемой территории 25х25 м расположено 18 еловых пней 3-й стадии деструкции. Общее количество видов по ярусам А – 6; В – 3; С – 30; D – 2; Е – 7. Балльную оценку обилия видов по ярусам в сообществе проводили с использованием шкалы Ж. Брауна-Бланке [8]. В травянистом ярусе доминировали

Aegopódium podagrária L., *Filipéndula ulmária* L. (по 3 балла), *Oxális acetosélla* L. и *Trientális europaéa* L. (по 2 балла). Всего обнаружено 4 особи *Botrychium lanceolatum*. Все особи были маркированы, расположение каждой из них закартировано на схеме площадки, определены онтогенетические состояния. Онтогенетический статус особей определяли, с использованием шкалы периодизации онтогенеза спорофита, предложенной нами ранее для других видов *Botrychium* Sw. 2 спорофита определены, как молодые спороносящие спорофиты (Sp_1), 1 – зрелый спороносящий спорофит (Sp_2) и 1 – как виргинильный (V).

Спорофиты произрастают на микроповышении около 0,5 м высотой, 1-1,5 м в диаметре. С 2014 года нами ведутся ежегодные наблюдения за динамикой численности и возрастного состава популяции. Результаты приведены в Таблице 3. У вида выявлены некоторые формы поливариантности развития, описанные нами ранее у других гроздовников, такие как, переход во вторичный покой, временно неспороносящее состояние, формирование спорангиев на стерильной части вай. Помеченные в 2014 году спорофиты с маркерной лентой представлены на Фото 2-5.

Таблица 3.

Онтогенетический состав и динамика популяции *Botrychium lanceolatum*

	J (J_2)	Im	V	Sp_1	Sp_2	Sp_3	Sp_{1-3}	Ss
2014	0	0	1	2	1	0	0	0
2015	0	0	1	2	1	0	0	0
2016	0	0	0	1	1	0	1	0
2017	0	0	0	2	1	0	0	0
2018	0	0	0	1	1	0	0	0
2019	0	0	0	1	1	0	1	0

Такой тип динамики, очевидно, связан с погодными условиями в течение последних 5 лет на территории Костромской области.

Botrychium lanceolatum - редкий на всей территории своего ареала вид, занесенный в Красную книгу Эстонской республики и ряд региональных Красных книг России: Архангельской, Вологодской, Кировской, Ленинградской, Мурманской, Томской, Тюменской, Челябинской областей; Республик Бурятия, Карелия, Коми, Удмуртской, Саха (Якутия); Пермского, Приморского, Хабаровского краёв; Ханты-Мансийского и Чукотского автономных округов.



Фото. 2-5. *Botrychium lanceolatum* (S.G. Gmel.) Angstr. маркированные в 2014 г. в различных онтогенетических состояниях.

Для Костромской области вид не указывается ни в одной флористической сводке по региону (Белозёров П.И., 2008, Голубева М.А., Бобров А.А. и др., 2008; Демидова А.Н., Прилепский Н.Г., 2010; Демидова А.Н., Прилепский Н.Г., 2012;

Прилепский Н.Г., Карпухина Е., 1994; Флора окрестностей ..., 2012; Красная книга Костромской области, 2018; и др.]. Гербарный образец надземной части спорофита хранится в гербарии Костромского государственного университета и ГПЗ «Кологривский лес».

ОРГАНИЗАЦИЯ ПОПУЛЯЦИЙ

Наиболее интересной находкой в исследовательском плане является находка 2016 году популяции гроздовника многораздельного. В охранной зоне Заповедника, вдоль дороги между карьером и урочищем Северный на левом берегу р. Сехи найдена и описана новая популяция редкого, занесенного в Красную книгу Костромской области (2009, 2019), а также в ряд красных книг других регионов России и сопредельных стран, представителя папоротниковидных – гроздовника многораздельного (*Botrychium multifidum* (S.G.Gmel.) Rupr.).

Популяция состоит из 15 спорофитов, которые были маркированы, их положение зарегистрировано на навигаторе, а также составлена карта пространственного расположения. Несмотря на невысокую численность и малую плотность, популяция представляет большой интерес с позиций мониторинга не только численности, но и онтогенетической структуры. Достаточно редкая конфигурация возрастного спектра позволит вести наблюдение за индивидуальным развитием особей и их морфологическими преобразованиями в онтогенезе. Судя по онтогенетическому составу обнаруженных особей надземной фракции, популяция является молодой, инвазионной. В ее состав входят 6 спороносящих, 3 ювенильных, 3 имматурных и 3 виргинильных спорофита, такой возрастной состав популяциям представителей семейства ***Botrychiaceae*** Nakai не характерен. Тех или иных форм проявления поливариантности развития у спорофитов популяции пока не отмечено, за исключением довольно распространенного перехода спороносящих спорофитов в состояние временного неспороношения, описанного нами ранее.

Проращивание спор и развитие гаметофита

Одним из главных параметров для определения влияния состава питательной среды на прорастания спор, является численное соотношение количества спор помещённых на питательную среду и клеток, которые начали митотическое деление. Для этого необходимо определить количество закладываемых спор и соответственно их число в спорангии (Табл. 4).

Таблица 4.

Некоторые морфологические характеристики генеративной части
B. multifidum

№ РАСТЕНИ Я	ОНТОГЕНЕТИЧЕС КОЕ СОСТОЯНИЕ РАСТЕНИЯ	ВЫСОТА СПОРОФО РА, СМ	ЧИСЛО СПОРАНГИ ЕВ, ШТ.	ЧИСЛО СПОР В СПОРАНГИ И, ШТ	ДИАМЕТР СПОР, ММ
1	МОЛОДОЕ СПОРОНОСЯЩЕЕ РАСТЕНИЕ (SP1)	14	805	3345±126	0,034±0,003
2	МОЛОДОЕ СПОРОНОСЯЩЕЕ РАСТЕНИЕ (SP1)	12	635	3129±242	0,041±0,002
3	СРЕДНЕВОЗРАСТН ОЕ СПОРОНОСЯЩЕЕ РАСТЕНИЕ (SP 2)	20	1267	4012±126	0,035±0,002
4	СРЕДНЕВОЗРАСТН ОЕ СПОРОНОСЯЩЕЕ РАСТЕНИЕ (SP 2)	14	943	3589±126	0,039±0,003

Количество спорангиев и содержащихся в них спор, зависит от очень большого числа факторов, таких как стадия развития растения, условия произрастания, его плоидности и т.д. В своём исследовании, мы не ставили задачу определения численности спор в спорангиях в зависимости от этих факторов, для нас важно было определить примерный процент прорастания спор, а для этого необходимо было определить их среднее число в одном спорангии.

В результате заложенных опытов, на питательной среде MS, в лучшем варианте сформировалось 9 зрелых гаметофитов на 10000 спор (Табл. 5). К сожалению, мы можем сравнить только эффективность использования двух различных по составу питательных сред, но не можем сравнить количество образующихся гаметофитов в природных условиях, по причине отсутствия таких исследований.

Таблица 5.

Количественные показатели на различных стадиях развития гаметофита *B. multifidum* при использовании питательных сред MS и Knudson

№ РАСТЕНИЙ	КОЛИЧЕСТВО ПРОРАСТАЮЩИХ СПОР, %	КОЛИЧЕСТВО ОБРАЗОВАВШИХСЯ ПРОТОНЕМ, %	КОЛИЧЕСТВО ОБРАЗОВАВШИХСЯ ПРОТАЛЛИЕВ, %	КОЛИЧЕСТВО СФОРМИРОВАВШИХСЯ ЗРЕЛЫХ ГАМЕТОФИТОВ, ШТ.
MS				
1	0,95±0,08	0,12±0,01	0,08±0,01	9
2	0,87±0,06	0,09±0,01	0,06±0,01	7
3	0,76±0,08	0,08±0,01	0,07±0,01	3
4	0,79±0,07	0,09±0,01	0,05±0,01	8
KNUDSON				
1	0,43±0,10	0,03±0,01	0,02±0,01	4
2	0,35±0,09	0,04±0,01	0,02±0,01	1
3	0,29±0,07	0,02±0,01	0,02±0,01	2
4	0,41±0,07	0,02±0,01	0,02±0,01	2

В опыте по влиянию регуляторов роста и pH питательной среды на развитие гаметофита лучшие результаты были на питательной среде с 1 и слабо-кислой pH. В этом варианте активность морфогенеза была выше, чем в других вариантах, образовалось 10 зрелых гаметофитов, а начало прорастания спор отмечалось уже на 5 сутки (Табл. 6).

Таблица 6.

Влияние регуляторов роста и pH питательной среды на развитие гаметофита *B. multifidum* культивируемых на питательной среде MS

УРОВЕНЬ pH	КОЛИЧЕСТВО ПРОРАСТАЮЩИХ СПОР, %	НАЧАЛО ПРОРАСТАНИЯ, СУТКИ	КОЛИЧЕСТВО ОБРАЗОВАВШИХСЯ ПРОТОНЕМ, %	КОЛИЧЕСТВО ОБРАЗОВАВШИХСЯ ПРОТАЛЛИЕВ, %	КОЛИЧЕСТВО СФОРМИРОВАВШИХСЯ ЗРЕЛЫХ ГАМЕТОФИТОВ, ШТ.
1 СТИМУЛЯТОР РОСТА					
4,8	0	-	0	0	0
5,2	0,08±0,01	5	0,03±0,01	0,04±0,01	3
5,6	0,84±0,02	5	0,08±0,01	0,07±0,01	10
6,0	0,69±0,02	6	0,05±0,01	0,05±0,01	6
6,4	0,11±0,01	6	0,02±0,01	0,02±0,01	1
2 СТИМУЛЯТОР РОСТА					
4,8	-	-	-	-	-
5,2	0,15±0,02	7	0,04±0,01	0,03±0,01	2
5,6	0,39±0,03	7	0,02±0,01	0,02±0,01	4
6,0	0,21±0,01	8	0,02±0,01	0,02±0,01	4
6,4	0,09±0,02	8	0	0	0
3 СТИМУЛЯТОР РОСТА					
4,8	0	-	0	0	0
5,2	0,10±0,01	7	0,04±0,01	0,03±0,01	1
5,6	0,21±0,01	8	0,05±0,01	0,04±0,01	4
6,0	0,18±0,02	8	0,04±0,01	0,02±0,01	2
6,4	0,07±0,01	9	0,03±0,01	0,03±0,01	0
4 СТИМУЛЯТОР РОСТА					
4,8	0	-	0	0	0

5,2	0,11±0,02	10	0,05±0,01	0,03±0,01	4
5,6	0,60±0,01	10	0,06±0,02	0,04±0,01	5
6,0	0,53±0,01	11	0,04±0,01	0,03±0,01	0
6,4	0,13±0,01	12	0,03±0,01	0	0

Споры, помещённые на питательную среду, увеличивались в размерах, в среднем на 0,004 мм через двое суток культивирования. На проксимальной части споры, становился хорошо заметным трехлучевой тетраидный рубец (Фото. 6а). Через четверо суток культивирования, в споре начинается митотическое деление (фото. 6б). На 7-8 сутки оболочка споры разрывалась по трёхлучевому тетраидному рубцу, и из споры появляется первичный ризоид (фото. 6в), при этом внутри оболочки споры начинается формирование протонемы, этот процесс, в культуре *in vitro*, продолжается не менее 25 суток. Протонема представляет собой 8-12 клеточную (чаще всего ветвящуюся) структуру, достигающую в длину 0,06-0,08 мм (фото. 6г). Стадия формирования проталлия в культуре *in vitro* продолжается в течение 50-70 суток. За этот период идет увеличение размера до 0,2-0,5 мм (фото. 6д). Зрелый гаметофит *B. multifidum*, имеет дисковидную форму, диаметром 0,9-1,8 мм и образован паренхиматозной тканью (фото. 6е), все образовавшиеся гаметофиты имели одинаковый внешний вид и относительно схожи по своим размерам (Табл. 7).

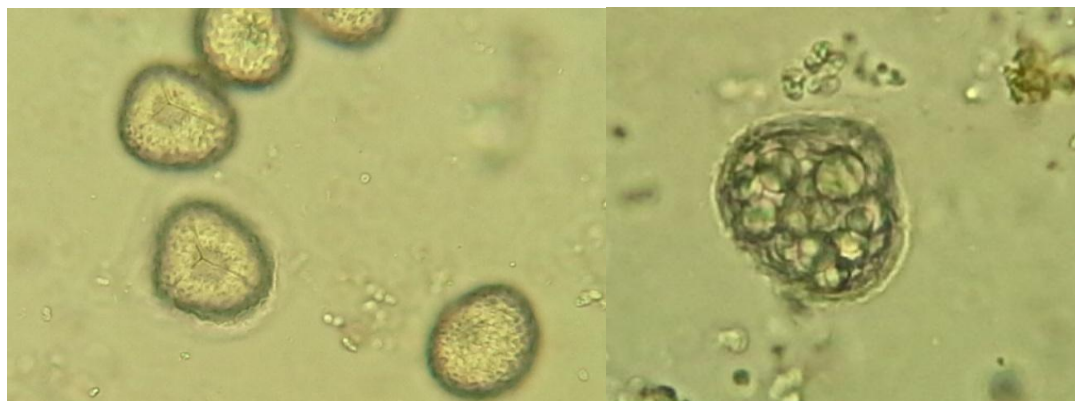
Стадия формирования зрелого гаметофита занимает 20-40 суток. Антеридии очень мелкие, единично располагаются по краям пластинки, архегонии локально располагаются ближе к центру таллома.

Таблица 7.

Влияние регуляторов роста и pH питательной среды на размеры образовавшихся гаметофитов *B. multifidum* культивируемых на питательной среде MS

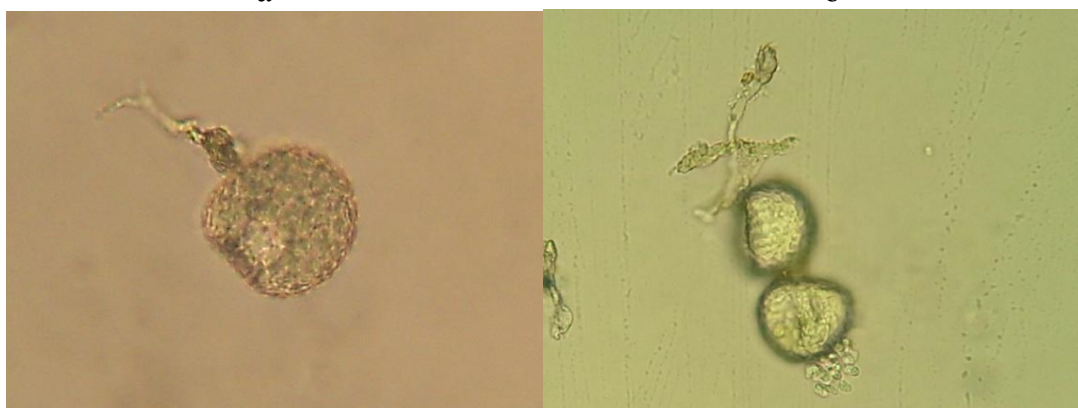
УРОВЕНЬ PH	КОЛИЧЕСТВО СФОРМИРОВАВШИХСЯ ЗРЕЛЫХ ГАМЕТОФИТОВ, ШТ.	СРЕДНИЕ РАЗМЕРЫ ГАМЕТОФИТА, ММ ($\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$)	КОЭФФИЦИЕНТ ВАРИАЦИИ (C.V.), %
1 СТИМУЛЯТОР РОСТА			
5,2	3	1,06±0,09	14,15
5,6	10	1,32±0,06	15,15
6,0	6	1,25±0,19	23,20
6,4	1	1,4	-
2 СТИМУЛЯТОР РОСТА			
4,8	0	-	-
5,2	2	1,25±0,05	5,60
5,6	4	1,27±0,05	7,09
6,0	4	1,50±0,30	28,00
6,4	0	-	-
3 СТИМУЛЯТОР РОСТА			
4,8	0	-	-
5,2	1	1,50	-
5,6	4	1,65±0,05	6,06
6,0	2	1,75±0,05	4,00
6,4	0	-	-
4 СТИМУЛЯТОР РОСТА			
4,8	0	-	-
5,2	4	1,82±0,12	12,64

5,6	5	1,82±0,04	4,40
6,0	0	-	-
6,4	0	-	-



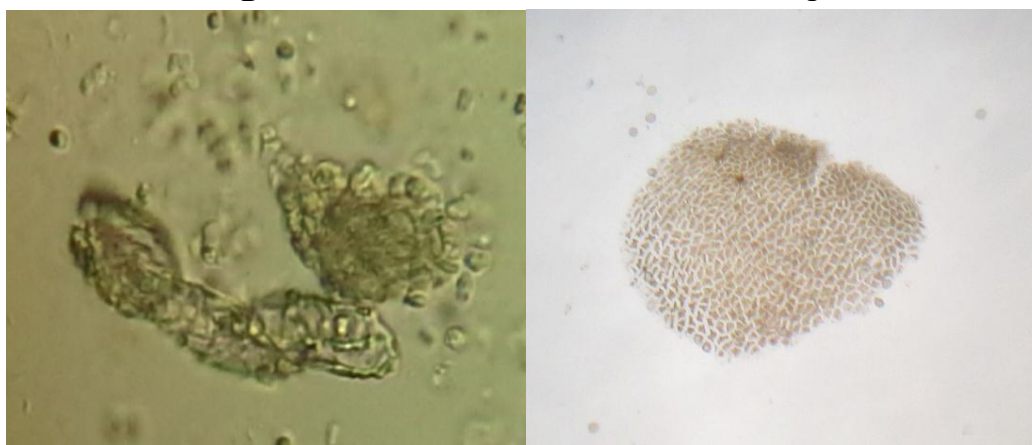
а

б



в

г



д

е

Фото 6. Развитие гаметофита *B. multifidum* в культуре in vitro: а – трехлучевой тетраидный рубец на споре через 2 суток культивирования; б – митотическое деление в споре на 4 сутки; в – появление первичного ризоида через 7 суток культивирования; г – стадия протонемы; д – проталлий на 50 сутки культивирования; е – зрелый таллом через 5 месяцев в культуре in vitro.

ОБСУЖДЕНИЕ

В развитии гаметофита большинства равноспоровых папоротников выделяют 4 стадии: 1. стадия прорастания споры; 2. стадия протонемы; 3. стадия формирования проталлия; 4. стадия зрелого таллома (Арнаутова, 2007). Все эти стадии, можно хорошо проследить, культивируя споры *B. multifidum* в культуре *in vitro*. Мы не наблюдали значительного увеличения споры при прорастании, скорее всего это связано с тем, что по нашей методике использовались споры, которые извлекались из закрытого спорангия, в отличие от метода предложенного Whittier D.P. (Whittier, 1972). Из-за особенностей строения экзоспориальной оболочки, она может оставаться на гаметофите вплоть до стадии формирования проталлия, а в некоторых случаях и до образования зрелого таллома как бы заземляя часть клеток внутри оболочки. По типу прорастания, используя классификацию предложенную Nayar B.K., Kaur S., из-за отсутствия чёткой полярности и направления клеточных делений (фото 7), клеточное деление в споре *B. multifidum* можно отнести к аморфному типу (Nayar, 1968).



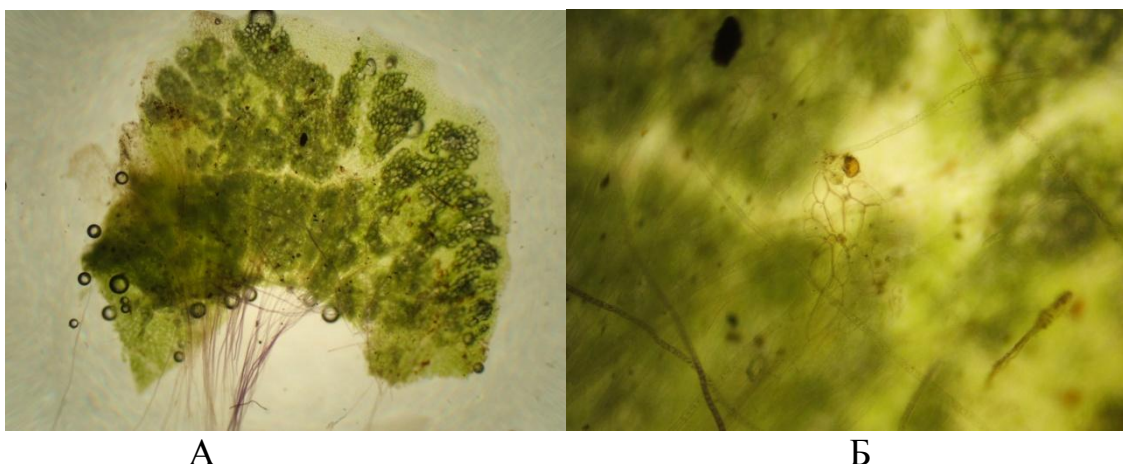
Фото 7. Митотическое деление внутри споры

Проталлиальные клетки, без зёрен хлорофилла. В отличие от проталлиев других видов семейства *Ophioglossaceae*, проталлии *B. multifidum* не имеют проталиальных волосков, нет их и у зрелого гаметофита (Atkinson et al., 1973).



Фото 8. Проталлий через 55 суток культивирования в культуре in vitro

Особо необходимо остановиться на размерах гаметофита *B. multifidum*, по литературным источникам не указываются точные размеры гаметофитов, в качестве примеров приводят *B. dissectum* и *B. virginianum* и указывают размер проталлиев от 1 до 20 мм (Whittier, 1991). В случае с гаметофитом *B. multifidum*, мы можем говорить, о размерах зрелого таллома в пределах 2 мм, притом, что сохраняется дисковидная форма, отмеченная для других представителей рода *Botrychium* (фото 9).



А

Б

Фото 9. Гаметофит *B. multifidum* в культуре in vitro через 7 месяцев культивирования: А -общий вид (увеличение 10x10), Б – антеридий (увеличение 10x40)

Таким образом, *B. multifidum* имеет достаточно короткий период развития гаметофита, который по продолжительности в культуре in vitro занимает от 4 до 5

месяцев. Очевидно, что в природных, условиях, учитывая относительно поздние сроки спороношения основная, масса спор прорастает на следующий год.

В работах посвящённых изучению развития гаметофитов папоротников, справедливо отмечается, что продолжительность, некоторые особенности морфологии и даже половое развитие гаметофита при использовании метода в условиях культуры ткани, могут отличаться от развития гаметофита в природных условиях. Однако, преимущества данного метода, в значительном упрощении наблюдения за развитием гаметофита, исключения многих ошибок при идентификации, возможности проведения подобной работы с редкими видами папоротников, позволяют рекомендовать использовать данный метод для изучения развития гаметофитов.

Создание банка культуры тканей.

В 2019 году начаты работы по созданию банка культуры тканей некоторых представителей класса Ophioglossopsida и возможного микроклонального размножения этих видов. Методы работы описаны выше. Однако, успешными проводимые работы пока назвать нельзя, очевидно это связано с несовершенством подобранных методов работы, особенностями биологии папоротников в целом и представителей класса Ophioglossopsida в частности.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В популяциях всех представителей класса OPHIOGLOSSOPSIDA, произрастающих на территории ГПЗ «Кологривский лес» заложены постоянные учетные площадки, на которых все особи маркированы, в целях мониторинга численности и интенсивности смены онтогенетических состояний.

Определена и уточнена жизненная форма и описан онтогенез спорофита, установлена предположительная зависимость погодичных флюктуаций от сезонно-климатических условий (возвратные холода, засухи, годы с повышенным количеством атмосферных осадков и др.). Выявлены формы поливариантности онтогенеза.

Ведется лабораторный эксперимент по проращиванию спор и выращиванию гаметофита, созданию банка культуры тканей и микроклонированию представителей класса Ophioglossopsida.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Anderson, D.G. (2005, November 29). *Botrychium multifidum* (Gmel.) Rupr. (leathery grapefern): a technical conservation assessment. [Online]. USDA Forest Service, Rocky Mountain Region. Available: http://www.fs.fed.us/r2/projects/scp/assessments/botrychium_multifidum.pdf.
2. Atkinson L.R. The gametophyte and family relationships// Jermy A.C., Crabbe J.A., Thomas B.A. The phylogeny and classification of the ferns. Suppl. 1. Bot. Journ. Linn. Soc. 1873. Vol. 67. P.73-90.
3. Bower F.O. Studies in the morphology of spore producing members. 2. *Ophioglossaceae*. L. 1896.
4. Campbell D.H. *Pteridophyta-Filicineae-Ophioglossaceae. Botrychium*. // The structure and Development of Mosses and Ferns (*Archegoniatae*). New York, The Macmillan company, London: Macmillan&Co, 1913. P.258-271.
5. Campbell D.H. Studies on the *Ophioglossaceae*. // Amer. Naturalist. 1907. V. 41, N483. P.130-132.
6. Farrar, D. R. 2011 . Systematics and taxonomy of genus *Botrychium* . Website [accessed 15 December 2011] <http://www.public.iastate.edu/~herbarium/botrychium/Moonwort-Systematics.pdf>.
7. Fukarek F. Unterklasse Naffernzungenfarne, *Ophioglossidae*// *Urania Pflanzenreich. Hoherepflanzen1*, Urania-Verlag, Leipzig-Jena-Berlin, 1971. S.83-86.
8. Gar W. Rothwell, Eric E. Karrfalt. growth, development, and systematics of ferns: does *Botrychium* S.L. (OPHIOGLOSSALES) really produce secondary xylem?// American journal of botany 95(4): 414–423. 2008. 414
9. Gifford E.M., Brandon D.D. Gametophytes of *Botrihium multifidum* as grown in axenic culture // Amer. Fern Journ. 1978. Vol. 68, N 2. P. 71-75.
10. Khandelwal S. The morphological nature of the fertiles pike in the *Ophioglossaceae*// Bot.J.Linn.Soc.1986.V.92.P.89-94.
11. Kovacs, G.M., T. Balazs, and Z. Penzes. 2007. Molecular study of arbuscular mycorrhizal fungi colonizing the sporophyte of the eusporangiate rattlesnake fern (*Botrychium virginianum*, *Ophioglossaceae*). Mycorrhiza 17: 597 – 605.

12. Murashige T. A. Revised Medium for Rapid Growth and Bio Assays with Tobacco Tissue Cultures /T. Murashige, F. Skoog //Physiologia Plantarum. - 1962. – V. 15. – P.473–497.
13. Naujalis J. Augalu populiacine ekologija. Vilnius, Moksloir enciklopediju leidykla,1992.184p.
14. Naujalis J. Pteridophytes as components of plant communities. Vilnius baltic eco, 1995. 295p.
15. Nayar B.K., Kaur S. Spore germination in homosporous ferns// Journ. Palyn. 1968. Vol. 4, P. 1-14.
16. Nishida M. Studies on the systematic position and constitution of *Pteridophyta*. A further investigations on the vascular dichotomy in the phyllomophore of *Ophioglossales* with special reference to phylogeny/ /J. Coll. Arts. Sci. Chiba. Univ., Natur. Sci. Ser. 1957. V.2. P.179-211.
17. Nozu Y. Anatomical and morphological studies of Japanese species of the *Ophioglossaceae*. 1. Phyllomophore// Jap.J.Bot.1955a.V.15,N1.P.83-102.
18. Nozu Y. Anatomical and morphological studies of Japanese species of the *Ophioglossaceae*. 2. Rhizomeand root// Jap.J.Bot.1955b.V.15,N2.P.208-226.
19. *Ophioglossaceae*//Bot.J.Linn.Soc.1986.V.92.P.89-94.
20. Pichi Sermolli, R. E. G. Tentamen Pteridophytorum genera in taxonomicum ordinem redingendi / R. E. G. Pichi Sermolli // Webbia. – 1977. – V. 31. – P. 313–512.
21. Rothwell, G. W., and R. A. Stockey. 1989. Fossil Ophioglossales in the Paleocene of western North America. American Journal of Botany 76: 637 – 644 .
22. Shinohara, W.N., Nakato, Y., Yatabe-Kakugawa, T. Oka, J. Kun Kim, N. Murakami. 2013. The use of matK in Ophioglossaceae Phylogeny and the Determination of Mankyua Chromosome Number Shed Light on Chromosome Number Evolution in Ophioglossaceae. Systematic Botany 38 : 564 – 570 .
23. Sirotina M. V., Zontikov D. N., Parnikoza I. Y. Analysis and suggestions on monitoring of the population of *Botrychium virginianum* (L.) Sw. in remote parts of the geographical range (based on the examples of Pennsylvania (USA) and Kostroma region (Russia)// Advanced Materials Research Vols. 955-959 (2014) p.p. 1267-1271.

24. Tryon A.F., Lugardon B. Spores of the Pteridophyta: surface, wall structure, and diversity based on electron microscope study. Nueva York, 1991. 648 p.
25. Whittier D.P. *Botrichium jenmanii*: its gametofytes and sexual reproduction in axenic culture // Amer. Journ. Bot. 1991. Suppl. Vol/ 78. N6. P.156.
26. Whittier D.P. Gametophytes of *Botrychium dissectum* as grown in sterile culture // Bot. Gaz. 1972. V. 133. P. 336–339.
27. Whittier D.P. Gametophytes of *Botrychium dissectum* as grown in sterile culture // Bot. Gaz. 1972. V. 133. P. 336–339.
28. Арнаутова Е.М. Гаметофиты гомоспорангиатных папоротников Автореф. дис. ... док. биол. наук. Санкт-Петербург: БИН РАН, 2007. 60 с.
29. Арнаутова Е.М. Гаметофиты равноспоровых папоротников. СПб.: Изд-во С.-Петербургского ун-та, 2008. 454 с.
30. Барабанщикова Н.С. Биология спорового размножения некоторых папоротников Подмосковья: Автореф. дис....канд. биол. наук. М., 2002. 18с.
31. Барабанщикова Н.С. Динамика возрастно-половой структуры популяции гаметофитов *Athyrium filix-femina* (L.) Roth. В природных условиях// Труды Международной конференции по фитоценологии и систематике высших растений, посвященной 100-летию со дня рождения А.А. Уранова. Под общей редакцией проф. А.Г. Еленевского. – Москва, 2001. С. 15–16.
32. Барабанщикова Н.С. Морфология и онтогенез гаметофитов *Dryopteris carthusiana* (Vill.) Н.Р. Fuchs// Труды 6-ой Международной конференции по морфологии растений памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых. М., 1999. С. 17.
33. Барабанщикова Н.С. Формирование меристемы в ходе онтогенеза у гаметофитов Кочедыжника женского (*Athyrium filix-femina* (L.) Roth.) в природных условиях //Вестник Удмуртского университета. 2009. Вып. 1. С. 87-100.
34. Белозёров П.И. Флора Костромской области: монография. Кострома: КГТУ, 2008. – 197 с.

35. Голубева М.А., Бобров А.А., Чемерис Е.В., Немчинова А.В., Макеева Г.Ю., Алексеев Ю.Е. Дополнения и поправки к «Флоре...» П.Ф. Маевского (2006) по Костромской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2008. Т. 113. Вып. 6. С. 75–76;
36. Губанов И.А., Киселева К.В., Новиков В.С., Тихомиров В.Н. Иллюстрированный определитель растений Средней России. Том 1. Папоротники, хвощи, плауны, голосеменные, покрытосеменные (однодольные). М.: Т-во научных изданий КМК, Ин-т технологических исследований. 2002. 526 с.
37. Гуреева И.И. Онтогенез спорофита и возрастной состав ценопопуляций *Dryopteris filix-mas* в северных низкогорьях Кузнецкого Алатау // Ботанический журнал, 1990. Т. 75, № 5. С. 643-652.
38. Гуреева И.И. Папоротники во флоре Южной Сибири // Автореф. дисс. канд. биол. наук.- Томск, 1984. 19 с.
39. Гуреева И.И. Равноспоровые папоротники Южной Сибири. Систематика, происхождение, биоморфология, популяционная биология. - Томск, 2001. - 158с.
40. Гуреева И.И. Строение корневища верхушечных почек таежных розеточных папоротников Кузнецкого Алатау // Жизненные формы: онтогенез и структура. Межвузовский сборник научных трудов. Под редакцией Т.Г. Соколовой.-М.: Прометей, 1993. С.155-159.
41. Гуреева И.И. Структура ценопопуляций крупнокорневищных папоротников // Популяционная экология растений. (Материалы конференции) К85-летию со дня рождения А.А.Уранова. М.: Наука, 1987. С. 125-128.
42. Гуреева И.И. Эколого-демографический анализ ценопопуляций *Dryopteris expansa* (*Aspidiaceae*) в коренных сообществах Кузнецкого Алатау // Бот. журн., 1996. Т. 81, №8. С.54-64.
43. Гуреева И.И., Тимошок Е.Е. Папоротники в современной перигляциальной зоне Центрального Алтая.// Сибирский экологический журнал, №1, 2016. С. 24-37.
44. Демидова А.Н., Прилепский Н.Г. Дополнение к флоре Костромской области (Галичский район) // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. — 2010. — Т. 115, № 6. — С. 68–70;

45. Демидова А.Н., Прилепский Н.Г. *Флористические находки в бассейне реки Унжа (Костромская область)* // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. — 2012. — Т. 117, № 3. — С. 70–72;
46. Державина Н.М. Жизненные формы и строение вегетативных органов спорофитов у видов рода *Polypodium* L.s.l., обитающих в СССР: Автореф.дисс....канд.биол.наук. М., 1983а. 16с.
47. Державина Н.М. Метамерность спорофитов *Polypodium* L. // Жизненные формы: онтогенез и структура. Межвузовский сборник научных трудов. Под редакцией Т.Г.Соколовой. М.: Прометей, 1993. С. 150-155.
48. Державина Н.М. Онтоморфогенез спорофита *Lepisorus ussuriensis* (Regel et Maak) Ching. Биоморфология растений Дальнего Востока. Владивосток, 1983 б. С.63-75.
49. Державина Н.М., Шорина Н.И. Об особенностях онтогенеза и сезонного ритма развития многоножки обыкновенной (*Polypodium vulgare* L.) в разных эколого-фитоценологических условиях// Экологические и популяционно-онтогенетические исследования растений. Саратов, 1985. С. 76-97.
50. Державина Н.М., Шорина Н.И. Структура и динамика ценопопуляционных скоплений *POLYPODIUM VULGARE (POLYPODIACEAE)* в лесах Западного Закавказья// Бот.Журн., 1992., т. 77, №2. С. 47-54.
51. Животовский Л.А. Онтогенетическое состояние, эффективная плотность и классификация популяций растений. // Экология, 2001. - № 1. С. 3-7.
52. Жукова Л.А. Динамика ценопопуляций луговых растений. Автореф. дис. ...доктора биол. наук. - Новосибирск, 1988. 32 с.
53. Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. - Йошкар-Ола: РИИК "Ланар", 1995. 224 с.
54. Закамская Е.С. Особенности организации и динамика продуктивности ценопопуляций в республике Марий Эл. Автореф.дисс....канд.биол.наук. Воронеж, 2000. 22с.
55. Коротков В.Н., Коротков А.В. Лекарственные растения. М., Рольф, Айрис Пресс, 1999, с.160.

56. Криницын И.Г. К вопросу изучения онтогенеза спорофита папоротника гроздовник многораздельный (*Botrychium multifidum* (S. G. Gmel.) Rupr.). //Материалы V Всероссийского популяционного семинара. – Казань, 2001. – Ч. 2. – С. 59-62.
57. Криницын И.Г. Мониторинг папоротников рода гроздовник (*Botrychium* Sw.), обитающих в Костромской области//Флористические и геоботанические исследования в Европейской России: Материалы Всероссийской научной конференции, посвященной 100-летию со дня рождения проф. А.Д. Фурсаева. – Саратов, 2000. – С. 215-217.
58. Криницын И.Г. Мониторинг популяций представителей рода *Botrychium* Sw. на территории Костромской области// Принципы и способы сохранения биоразнообразия: Сборник материалов II Всероссийской научной конференции. – Йошкар-Ола: Мар.гос. ун-т. – 2006. – С. 257-259.
59. Криницын И.Г. Морфологическая структура, жизненная форма, и природа побегового тела некоторых представителей рода *Botrychium* Sw., обитающих на территории Костромской области// Профессиональное образование в провинции – перспективы социокультурного развития северо-востока Костромской области: Материалы первой региональной научно-практической конференции// Шарьинский филиал Костромского гос. ун-та – Шарья, 2005. – С. 158-166.
60. Криницын И.Г. Онтогенез гроздовника многораздельного (*Botrychium multifidum* (S. G. Gmel.) Rupr.) (коллективная монография)// Онтогенетический атлас растений – Том V. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2007. – С. 169-175.
61. Криницын И.Г. Онтогенез и структура популяций спорофитов некоторых видов рода *Botrychium* Sw.в подзонах южной тайги и подтайги Европейской России (автореферат)//Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук. – Барнаул, 2004. – 20 с.
62. Криницын И.Г. Онтогенетическая структура популяций некоторых представителей рода *Botrychium* Sw.// Популяции в пространстве и времени: Сборник материалов VIII Всероссийского популяционного семинара. – Н.-Новгород, 2005. – С. 178-182.

63. Криницын И.Г. Поливариантность онтогенеза спорофита гроздовника полулунного (*Botrychium lunaria* (L.) Sw.) в подзонах южной тайги Европейской России // Поливариантность развития организмов, популяций и сообществ. – Йошкар-Ола, 2006. – С. 56-63.
64. Криницын И.Г. Поливариантность онтогенеза спорофита гроздовника полулунного *Botrychium lunaria* (L.) Sw. и ее влияние на структуру ценопопуляций вида во флоре подзоне южной тайги и подтайги европейской России// Актуальні проблеми ботаніки та екології. Вип. 2. – Київ: Фітосоціоцентр, 2008. – С. 87-93.
65. Криницын И.Г. Популяции некоторых представителей семейства *Botrychiaceae* Nakai. Во флоре южной тайги и подтайги Европейской России// Актуальні проблеми ботаніки, екології та біотехнології: Матеріали міжнародної конференції молодих учених-ботаніків. – Київ: Фітосоціоцентр, 2006. – С. 82-83.
66. Криницын И.Г. Популяционная морфология спорофита гроздовника полулунного *Botrychium lunaria* (L.) Sw. и ее влияние на популяционную структуру вида// Поветлужье: проблемы, тенденции и перспективы социокультурного развития: Материалы межрегиональной научно-практической конференции. – г.Шарья, 2008. – С. 281-294
67. Криницын И.Г. Популяционное биоразнообразие некоторых представителей семейства гроздовниковые (*Botrychiaceae* Nakai) в подзонах южной тайги и подтайги Европейской России// Актуальные проблемы ботаники в Армении: Материалы международной конференции, посвященной 70-летию института ботаники, ботанического сада НАН РА и 90-летию академика В.О. Казаряна (6-9 октября 2008г., Ереван). – Институт ботаники НАН РА, 2008. – 444с.
68. Криницын И.Г. Сравнительная характеристика онтогенезов некоторых видов папоротников рода *Botrychium* Sw., обитающих на территории Костромской области.//Вестник КГУ им. Н.А. Некрасова: Научно-методический журнал. – 2003. – № 3. – С. 30-41.
69. Криницын И.Г. Структура популяции папоротника гроздовник

полулунный, обитающей на г.Малый Карман курык, республики Марий Эл//Пятые Вавиловские чтения. Мировое сообщество и Россия на путях модернизации: Сб. материалов. – Йошкар-Ола, 2001. – Ч.2. – С. 147-148.

70. Куркин К.А. Системные исследования динамики лугов. М.: Наука, 1976. 284с.

71. Лашинский Н.Н., Шорина Н.И. Онтогенез спорофита и структура ценопопуляций *Polistichum braunii* (Spenn.) в черневой тайге Салаирского кряжа// Изв. СО АН СССР. Сер.биол.наук, 1985, вып. 2. С.35-44.

72. Лебедев В.П., Криницын И.Г. Геоботанический анализ растительного покрова лесных территорий. (учебно-методическое пособие)//Кострома: КГУ им. Н.А.Некрасова, 2006. – 38 с.

73. Машкина О.С., Табацкая Т.А. Рекомендации по выращиванию быстрорастущих видов и форм (клонов) тополя и осины для промышленного использования / О.С.Машкина, Т.А. Табацкая, Н.Н. Зенина //Методические рекомендации. – Воронеж, 2010. – С. 28-34.

74. Мейер К.И. Морфогения высших растений. М., Изд-во Московского университета, 1958. 253 с.

75. Науялис И.И. Парцеллярные популяции кочедыжника женского и щитовника мужского в лесах Подмосковья //Бюлл.МОИП. Отд.биол. 1984. Т.89, вып.6. С.74-85.

76. Науялис И.И., Каволите Р.В. О состоянии ценопопуляции многоножки обыкновенной в окрестностях города Паланга. В сб.: Проб. И пути рац. использ. природ. Ресурсов и охрана природы. Вильнюс, 1986. С.107-108.

77. Науялис И.И., Филин В.Р. Кочедыжник женский. //Биологическая флора Московской области. Вып. 7. МГУ, 1983б. С.26-40.

78. Науялис И.И., Филин В.Р. Щитовник мужской.// Биологическая флора Московской области. Вып. 7. МГУ, 1983а. С.3-25.

79. Нехлюдова М.В., Филин В.Р. Страусник обыкновенный.// Биологическая флора Московской области. Вып.9. МГУ, 1993. С.4-31.

80. Поляков, А.В. Получение регенерантов овощных культур и их размножение *in vitro*. Методические рекомендации. /А.В. Поляков — М.: ГНУ ВНИИО Россельхозакадемии, 2005. — 36 с. 107
81. Прилепский Н.Г., Карпухина Е. *Флора северо-востока Костромской области (бассейн р. Вохмы)* // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. — 1994. — Т. 99, № 5. — С. 77–95;
82. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах //Тр. БИН АН СССР. Сер.3. Геоботаника.1950. Вып.6.-204с.
83. Рекомендации по сохранению и воспроизводству методами биотехнологии ценных генотипов карельской берёзы, осины, тополя белого и сереющего. Воронеж ВГУ, 2005. 29 с.
84. 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. Свердловск, 1980. С.91-101.
85. Серебрякова Т.И. Обосновных "архитектурных моделях" травянистых многолетников и модусах их преобразований// Бюл. МОИП. Сер. биол. 1977. Т.82, №5. С. 112-118.
86. Тропа М.А. Микроклональное размножение осины / М.А. Тропа // Роль селекции в улучшении латвийских лесов. – Рига, 1990. – С. 93-97.
87. Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов//Биологические науки. 1975. №2.-С.7-34.
88. Уранов А.А. Онтогенез и возрастной состав популяций (вместо предисловия)// Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М.: 1967. С. 3-8.
89. Филин В.Р. Отдел папоротниковидные (*Polypodiophyta*). В кн.: Жизнь растений. Т.4. М.: Просвещение, 1978. С.149-251.
90. Флора окрестностей Костромской таежной научно-опытной станции ИПЭЭ РАН и Мантуровского участка заповедника «Кологривский лес» / Н.С. Лазарева,

- Е.С. Преображенская, С.Ю. Попов: монография. – Спб.: ИЦ Интермедия. 2012. – 89 с.
91. Флора северо-востока европейской части СССР. - Л., Наука, 1974. С. 47-48.
92. Фомин А.В. Папоротникообразные// Флора СССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1934. Т.1. С. 16-100.
93. Хохряков А.П. Эволюция биоморф растений. М.: Наука, 1981. 167 с.
94. Храпко О.В. Папоротники юга Дальнего Востока России (биология, экология, вопросы охраны генофонда). Владивосток: Дальнаука, 1996. 200 с.
95. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. 216 с.
96. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М.: Наука, 1988. 183 с.
97. Ценопопуляции растений (развитие и взаимоотношения). М.: Наука, 1977. 183 с.
98. Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М., 1983. 196 с.
99. Шорина Н.И. Двойственность популяционной биологии равноспоровых папоротников// Экология популяций: тез. Докл. Всесоюзн. совещ. 4-6 октября 1988 г. в Новосибирске. М.: Наука, 1988. С. 292-294.
100. Шорина Н.И. Двойственность популяционной биологии равноспоровых папоротников// Экология популяций. М., 1991 а. С. 180-198.
101. Шорина Н.И. Из опыта синтетической классификации биоморф у спорофитов папоротников// Актуальные вопросы экологической морфологии растений. Межвузовский сборник научных трудов. Под ред. А.Г. Еленевского.-М.: Прометей, 1995. С. 24-30.
102. Шорина Н.И. Морфология спорофита и популяционная экология голокучника трехраздельного (*Gymnocarpiumdryopteris* (L.) Newm.) // Научн. докл. высш. школы. Биол. науки. 1991. №5. С. 87-95.
103. Шорина Н.И. Опыт синтетического подхода к классификации биоморф папоротников// Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на

смежные науки. Межвузовский сборник научных трудов. Под ред. А.Г. Еленевского. М.: Прометей, 1994. С. 8-9.

104. Шорина Н.И. Особенности метамерии у спорофитов папоротников// Жизненные формы: онтогенез и структура. Межвузовский сборник научных работ. Под ред. Т.Г. Соколовой. М.: Прометей, 1993. С. 159-164.

105. Шорина Н.И. Особенности морфологии и роста акрогенноветвящихся папоротников// Морфогенез и ритм развития высших растений. Межвузовский сборник научных трудов. М.: МПГИ, 1987. С. 52-59.

106. Шорина Н.И. Популяционная биология спорофитов *Polypodiidae*// Популяции и сообщества растений: экология, биоразнообразие, мониторинг. Тезисы докладов V научной конференции памяти проф. А.А. Уранова, ч. 1. Кострома, 1996 г. С.65-67.

107. Шорина Н.И. Строение ценопопуляций равноспоровых папоротников в связи с динамикой растительных сообществ// Биол. науки. 1991 б .№8.С.78-91.

108. Шорина Н.И., Державина Н.М. Модели роста , особенности метамерии некоторых папоротников и возможные модусы их морфологической эволюции // Морфологическая эволюция высших растений. Материалы VI Московского совещания по филогении растений.- М, 1981.

109. Шорина Н.И., Ершова Э.А. Орляк обыкновенный// Биологическая флора Московской области. М.: Изд-во МГУ, 1990. С.4-20.

110. Шретер А.И., Карнишина Л.М. Использование папоротников флоры СССР в научной и народной медицине// Растительные ресурсы. 1975, т.11, вып.4, с. 585-598.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ

1. Биоиндикация водных экосистем// Учебно-методическое пособие для студентов высших учебных заведений / Министерство науки и высшего образования; Костромской государственный университет. Кострома, 2018. 224 с. Сиротина М.В., Мурадова Л.В., Криницын И.Г., Семенова Г.А.

2. Редкие и охраняемые растения в бассейнах малых рек ГПЗ «Кологривский лес» им. М.Г. Сеницына» (Костромская область)// Экосистемы малых рек: биоразнообразие, экология, охрана// Материалы II-й Всероссийской школы-конференции, Институт биологии внутренних вод им. И.Д.Папанина. В двух томах. Том II. – Ярославль: Филигрань, 2014. – С. 213-216. Сиротина М.В., Дюкова А.С., Ефимова А.А., Мастерова А.В., Разгуляева Н.А.

3. Биоморфология и особенности жизненной формы спорофитов некоторых представителей семейства Ophiglossaceae, обитающих на территории ГПЗ «Кологривский лес» (Костромская область)// Труды IX Международной научной конференции памяти Т.И. и И.Г. Серебряковых (к 100-летию со дня рождения И.Г. Серебрякова). Т. 2. Москва, 2014. С. 272-275. Сиротина М.В., Зонтиков Д.Н.

4. Влияние эколого-ценотических факторов на экобиоморфологию и структуру ценопопуляций некоторых корнеотпрысковых видов растений// Вестник Костромского государственного университета им.Н.А.Некрасова, 2014, Т. 20, № 2. С. 12-17. Лебедев В.П., Зонтиков Д.Н., Губарева Н.И., Лебедев С.В.

5. Региональные красные книги и методы биотехнологии в деле сохранения биоразнообразия // Костромская земля в жизни великой России: материалы межрегиональной научной конференции, посвященной 70-й годовщине образования Костромской области// Кострома: КГУ им. Н.А.Некрасова, 2014. С. 249-251. Зонтиков Д.Н., Лебедев В.П., Сиротина М.В.

6. Взаимосвязь биоморфологии и организации популяций спорофита некоторых архегонiat Костромской области// Костромская земля в жизни великой России: материалы межрегиональной научной конференции,

посвященной 70-й годовщине образования Костромской области// Кострома: КГУ им. Н.А.Некрасова, 2014. С. 251-253 Латышева Д.Ю., Разгуляева Н.Ю., Мастерова А.А

7. Опыт организации научной работы на факультете естествознания Костромского государственного университета им.Н.А.Некрасова// Костромская земля в жизни великой России: материалы межрегиональной научной конференции, посвященной 70-й годовщине образования Костромской области// Кострома: КГУ им. Н.А.Некрасова, 2014. С. 82-84. Сиротина М.В.

8. Онтогенез *Botrychium virginianum* (L.) Sw. // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: материалы VI Всероссийской конференции с международным участием. Йошкар-Ола, Марийский государственный университет, 2015. С.63-66. Ефимова А.А., Зонтиков Д.Н., Дюкова А.С.

9. Организация популяций *Botrychium virginianum* (L.) Sw. на заповедных и нарушаемых территориях в условиях штата Пенсильвания (США) и Костромской области (Россия) и предложения по их охране, сохранению и увеличению их количества// Принципы и способы сохранения биоразнообразия: материалы VI Всероссийской конференции с международным участием. Йошкар-Ола, Марийский государственный университет, 2015. С.171-174. Ефимова А. А., Зонтиков Д. Н., Латышева Д. Ю., Парникоза И. Ю.

10. Предварительные результаты инвентаризации флоры сосудистых растений Государственного заповедника "Кологривский лес" (Костромская область)// Современные концепции экологии биосистем и их роль в решении проблем сохранения природы и природопользования: материалы Всероссийской (с международным участием) научной школы-конференции, посвященной 115-летию со дня рождения А. А. Уранова. 2016. С. 363-365. Ефимова А.А.

11. Онтогенез *Botrychium virginianum* (L.) Sw.// Сборник научных трудов Музея Костромской области. Выпуск 1: Естествознание и музейная педагогика. –

Кострома. ОБГУК «Музей природы Костромской области», 2016 – С. 49-56.

Ефимова А.А.

12. Охраняемые виды растений Мантуровского участка ГПЗ «Кологривский лес» (результаты флористического обследования в 2013-2014 годах)// Сборник научных трудов Музея Костромской области. Выпуск 1: Естествознание и музейная педагогика. – Кострома. ОБГУК «Музей природы Костромской области», 2016 –С. 56-60. Ефимова А.А., Ситников К.С.

13. Организация популяций спорофитов *Botrychium virginianum* (L.) Sw. в удаленных частях ареала// Природа Костромского края: современное состояние и экомониторинг: материалы Межрегиональной научно-практической конференции; Костромской гос. ун-т, ОБГУК «Музей природы Костромской области». – Кострома, 2017. С. 123-128. Ефимова А.А., Парникова И.Ю.

14. Охраняемые виды сосудистых растений Государственного природного заповедника «Кологривский лес» имени М. Г. Сеницына// Принципы и способы сохранения биоразнообразия: материалы VII Международной П75 научной конференции // Мар. гос. ун-т; — Йошкар-Ола: 2019. С. 75-78. Лебедев А. В., Чистяков С. А., Гемонов А. В.

15. Популяции *Botrychium virginianum* (L.) Sw. в условиях штата Пенсильвании (США) и Костромской области (Россия)// Рослинний світ у Червоній книзі України: впровадження Глобальної стратегії збереження рослин// Матеріалі III Міжнародної наукової конференції (4-7 червня 2014 р., м.Львів). Львів, 2014. С. 137-141. Парнікоза І.Ю.

16. Analysis and suggestions on monitoring of the population of *Botrychium virginianum* (L.) Sw. in remote parts of the geographical range (based on the examples of Pennsylvania (USA) and Kostroma region (Russia))// Advanced Materials Research Vols. 955-959 (2014) pp 1267-1271. Sirotina Marina Valerievna^{1a}, Zontikov Dmitriy Nikolaevich, Parnikoza Ivan Yurievich

В печати

1. НАХОДКА *BOTRYCHIMUM LANCEOLATUM* (S.G. GMEL.) ANGSTR. НОВОГО ВИДА ДЛЯ ФЛОРЫ КОСТРОМСКОЙ ОБЛАСТИ// В ПЕЧАТИ
2. Морфологическая структура, жизненная форма и природа побегового тела некоторых представителей рода *Botrychium* Sw., обитающих на территории Костромской области // В печати
3. Онтогенез уховника обыкновенного (*Ophioglossum vulgatum* L.) // В печати
4. Особенности развития гаметофита *Botrychium multifidum* (S.G. Gmel.) Rupr. в культуре in vitro // В печати
5. Онтогенез и особенности морфогенеза *Botrychium multifidum* (S.G. Gmel.) Rupr.// В печати
6. Особенности онтоморфогенеза *Botrychium virginianum* (L.) Sw. // В печати
7. Сравнительный анализ популяций *Botrychium lunaria* L. на территории Костромской области и Республики Таджикистан// В печати

Учебно-исследовательские работы

1. Онтогенез и структура популяций редких споровых на примере *Botrychium virginianum* (L.) Sw.// Магистерская выпускная квалификационная работа Латышева Д.Ю. 2016 год, Костромской госуниверситет

Сведения об объеме отчета

Страниц – 78.

Иллюстраций – 23 (в том числе рисунков – 7, фото - 16)

Таблиц - 7

Частей отчета – 7

Количество использованных источников - 110