Н. Н. Цвелёв **N. Tzvelev**

О РОДЕ WOODSIA R. BR. (WOODSIACEAE, POLYPODIOPHYTA)

DE GENERE WOODSIA R. BR. (WOODSIACEAE, POLYPODIOPHYTA)

Относительно небольшому роду Woodsia R. Br. посвящена довольно полная и хорошо иллюстрированная монография (Brown, 1964), а в более позднее время также хорошо иллюстрированное монографическое исследование евразиатских видов этого рода (Шмаков, Киселев, 1995). Нами (Цвелёв, 1991) этот род был обработан для многотомной сводки «Сосудистые растения советского Дальнего Востока», но в последнее время нам пришлось снова пересмотреть материал по этому роду в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE) в связи с составлением дополнений и исправлений к этой сводке, а также составлением «Краткого конспекта флоры Восточной Европы» после завершения издания «Флоры Восточной Европы». Ранее нами был собран большой материал по этому роду во время поездок по югу Дальнего Востока в 1988–1991 годах. В последней сводке по папоротникам России (Шмаков, 1999) для Дальнего Востока приведено еще 7 видов Woodsia, а для Европейской России еще 2, и вопрос об этих дополнениях к указанным сводкам надо было решить.

Семейство *Woodsiaceae* (Diels) Herter мы принимаем, как и прежде (Цвелёв, 1991), в его узком объеме, хотя в последнее время его часто принимают в более широком понимании (например, Valentine et al., 1993), включая в него *Athyriaceae* Ching и *Onocleaceae* Pichi Serm. По морфологическим данным (Smith, 1995), к нему наиболее близко семейство *Athyriaceae*, отличаясь от него главным образом боковым, а не базальным по отношению к сорусам способом прикрепления индузия, который, однако, в обоих семействах может редуцироваться. Молекулярно-генетические данные (Hasebe et al., 1995; Smith, Cranfill, 2002) показывают более сложные и противоречивые отношения между родами этих двух семейств. В частности, роды *Cystopteris* Bernh. и *Gymnocarpium* Newm. оказываются далекими и от *Woodsia*, и от других *Athyriaceae*, и, вероятно, на этом основании были выделены в особое семейство *Cystopteridaceae* (Payer) Schmakov (Шмаков, 2001: 60). На наш взгляд, такое выделение несколько преждевременно, так как морфологически *Cystopteris* s. str. (исключая из него *Rhizomatopteris* Khokhr.) очень близок к *Athyrium* Roth, а отчасти и к *Woodsia*.

Вопрос об объеме рода *Woodsia* также является дискуссионным. Его монограф (Brown, 1964) выделяет из него лишь гималайский род

Cheilanthopsis Hieron., подчеркивая, однако, его близость к *Woodsia*, особенно к *W. elongata* Hook. На наш взгляд, заслуживают выделения из *Woodsia* также роды *Physematium* Kaulf. с 3 видами и монотипный род *Protowoodsia* Ching из Восточной Азии. Несмотря на значительные дизъюнкции в ареалах видов *Physematium* и их некоторую морфологическую обособленность друг от друга, все они настолько сходны, что заслуживают объединения в один род. Это относительно крупные растения без сочленений на черешках и с мешковидными индузиями, окружающими сорусы. Тесно примыкает к *Physematium* по этим признакам и род *Protowoodsia*. Отсутствие сочленений на черешках этих двух родов, несомненно, является примитивной особенностью по сравнению с типовым подродом рода *Woodsia* s. str., где эти сочленения обеспечивают своего рода «листопадность» в более суровых условиях обитания (Корчагина, 2001: 497). В отношении филогенетического значения мешковидного индузия нет единой точки зрения. Мы склонны считать его тоже примитивным признаком, защищавшим сорусы от излишней влаги в условиях гумидного климата тропиков и субтропиков. В ходе дальнейшей эволюции в континентальных условиях индузий стал уменьшаться до почти полного его исчезновения у некоторых видов.

Ниже мы приводим с некоторыми комментариями краткий конспект видов *Woodsia* s.str. и выделенных из нее родов в порядке принимаемой нами системы. При видах приводятся данные об их распространении и хромосомных числах, где они известны. Синонимика дана лишь самая необходимая.

Род 1. ***Physematium*** Kaulf., 1829, Flora (Regensb.) 12: 341. — Typus: *P. molle* Kaulf.

3 вида этого рода, на наш взгляд, заслуживают выделения в качестве монотипных секций. В монографии А. И. Шмакова и А. Я. Киселева (1995: 60) типом секции *Physematium* (Kaulf.) Hook. рода *Woodsia* ошибочно указывается *W. elongata*.

Секция 1. ***Physematium*.**

1. ***P. molle*** Kaulf., 1829, l. c.: 341. — *Woodsia mollis* (Kaulf.) J. Smith, 1842, Journ. Bot. (London) 4: 191; D. Brown, 1964, Beih. Nova Hedwigia: 83, tab. 16.

Центральная Америка от Мексики до Гватемалы включительно. Описан из Мексики («Habitat in Mexico»).

Секция 2. **Hymenocystis** (C. A. Mey.) Tzvel. comb. et stat. nov. — *Hymenocystis* C. A. Mey. 1831, Verz. Pflanz. Cauc.: 229. — Typus: *Hymenocystis caucasica* C. A. Mey. = *Physematium fragile* (Trevir.) Kunze.

2. ***P. fragile*** (Trevir.) Kunze, 1837, Anal. Pter.: 42. — *Dicksonia fragilis* Trevir., 1816, Berl. Mag. 7: 155. — *Hymenocystis caucasica* C. A. Mey.,

1831, Verz. Pflanz. Cauc.: 229. — *Woodsia fragilis* (Trevir.) T. Moore, 1857, Ind. Fil. 2: 101; D. Brown, 1964, l. c.: 81, tab. 15; Шмаков, Киселев, 1995, Обзор видов сем. Woodsiaceae Евраз.: 60; Кудряшова, 2003, в Консп. фл. Кавк. 1: 170. — *Hymenocystis fragilis* (Trevir.) Askerov, 1986, Изв. АН АзССР, Сер. биол. наук, 3: 52; Шмаков, 1999, Опред. папоротн. Росс.: 86, рис. 46.

Кавказ (горы). Описан с Кавказа («Incolit terras mari, Caspio adjacentes»).

От вида типовой секции отличается островатыми (а не тупыми) перьями вай и более широкими одноцветными чешуями на черешках.

Секция 3. **Subcheilanthopsis** Tzvel. sect. nova. — Indusia accessoria adsunt. — Имеются добавочные индузии. — Typus: *P. elongatum* (Hook.) Trevis.

3. ***P. elongatum*** (Hook.) Trevis., 1875, Nuovo Gior. Bot. 7: 160. — *Woodsia elongata* Hook., 1844, Sp. Fil.: 62; D. Brown, 1964, l. c.: 80, tab. 14; Шмаков, Киселев, цит. соч.; 60. — *Cheilanthopsis elongata* (Hook.) Copeland, 1931, Univ. Calif. Publ. Bot. 12: 395.

Юго-Зап. Китай, Сев.-Вост. Индия, Непал, Бутан. Описан с Гималайских гор («Nagunda, Himala», «Northern India»). — 2n = 82.

Сходен с предыдущим видом, отличаясь от него формированием добавочных индузиев из ткани края перышек, чем приближается к следующему роду.

Род 2. ***Cheilanthopsis*** Hieron., 1921, Notizbl. 7, 69: 406. — Монотипный род.

1. ***C. indusiora*** (Christ) Ching, 1932, Sinensia, 3, 5: 154; Шмаков, Киселев, 1995, цит. соч.: 76. — *Woodsia indusiora* Christ, 1909, Not. Syst. 1: 44.

Юго-Зап. Китай, Бутан. Описан из Китая («Yunnan: On-kia-tsen, pres Kiaokia»). — 2n = 148.

В отличие от последнего вида предыдущего рода, добавочные индузии здесь более развитые, перепончатые, прикрывающие сорусы. Согласно Ma (Ma, 1985: 20), возможно, происходит от гибридизации *Physematium elongatum* x *Protowoodsia manchuriensis*, но не является современным гибридом.

Род 3. ***Protowoodsia*** Ching, 1945, Lingnan Sci. Journ. 21, 1–4: 36. — Монотипный род.

1. ***P. manchuriensis*** (Hook.) Ching, 1945, l. c.: 36; Цвел., 1991, в Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 5: 81; Шмаков, Киселев, 1995, цит. соч.: 68, рис. 38. — *Woodsia manchuriensis* Hook., 1861, Second Cent. Ferns: tab. 98. — *W. insularis* Hance, 1861, Ann. Sci. Nat. 4, 15: 228.

Юг российского Дальнего Востока, Сев.-Вост. Китай, п-ов Корея, Япония. Описан из Сев.-Вост. Китая («Manchuria»). — 2n = 66, 132.

Довольно близок к видам рода *Physematium*, но отличается очень слабым опушением только из коротких железистых волосков (а не из более длинных многоклеточных простых с примесью железистых), почти прозрачным тонкосетчатым (а не шиповатым) перисporием, распределением гаметангиев на заростках и архегонием с шейкой из 4–5 (а не 8–9) клеток (Арнаутова, 1988). У видов рода *Woodsia* s.str., в отличие от *Protowoodsia*, перисporий сетчато-ячеистый, индузий не мешковидный, более или менее редуцированный, и часто имеются сочленения на черешках. Общие размеры особей Protowoodsia в среднем меньше, чем особей *Physematium*. Вполне возможно, что японские популяции, согласно Ма (Ma, 1985), имеющие 2n = 66, а не 132, как у континентальных популяций, относятся к самостоятельному виду, которому принадлежит название *Woodsia insularis* Hance.

Род 4. ***Woodsia*** R. Br., 1810, Prodr. Fl. Nov. Holl.: 158. — Typus: *W. ilvensis* (L.) R. Br.

Этот род, содержащий около 25 видов, принят нами в относительно широком объеме. Кроме видов типового подрода — *Woodsia* с сочленениями на черешках (уже отмеченная выше «листопадность», позволившая видам этого подрода освоить Арктику и высокогорья), более примитивные виды подрода Perrinia не имеют таких сочленений и занимают в целом более южный ареал, в частности, отсутствуя в подвергавшейся плейстоценовым оледенениям Европе. В остальном же эти подроды очень близки, часто показывая параллельную изменчивость (например, в отношении постепенной редукции индузия).

Подрод 1. ***Perrinia*** Hook., 1844, Sp. Fil. 1: 62. — Lectotypus (Tzvelev, hoc loco): *W. obtusa* (Spreng.) Torr.

Черешки вай без сочленений. Индузии обычно разделенные на лопасти, но иногда сильно редуцированные.

Секция 1. **Perrinia** (Hook.) Tzvel. comb. nova. — *Woodsia* subgen. *Perrinia* Hook., 1844, l. c.: 62. — Typus: subgeneris lectotypus.

Небольшие или средней величины американские папоротники с дважды перисторассеченными пластинками вай. Индузий почти до основания рассечен на лопасти.

1. ***W. obtusa*** (Spreng.) Torr., 1840, Rep. New York State Geol. Surv. 4: 195; D. Brown, 1964, l. c.: 109, tab. 34. — *Polypodium obtusum* Spreng., 1804, Anleit. Kenntn. Gew. 3: 93.

Восток США, юго-вост. Канада. Описан из США («Pennsylvania»). — 2n = 152.

Подвид — subsp. *occidentalis* Windham (1993, Contr. Univ. Michigan Herb. 19: 56) с юга США имеет более глубоко рассеченные перышки нижних перьев.

2. ***W. montevidensis*** (Spreng.) Hieron., 1898, Bot. Jahrb. 22: 363; D. Brown, 1964, l. c.: 87, tab. 18–23. — *Dicksonia montevidensis* Spreng., 1827, in L., Syst. Veg., ed. 16, 4, 1: 122.

Южн. Америка, Антильские о-ва, Южн. Африка. Описан из Уругвая («Montevideo»).

От предыдущего вида отличается присутствием длинных многоклеточных волосков на нижней стороне пластинок вай. Имеет большую синонимику и при более глубоком изучении, несомненно, будет разделен на целый ряд самостоятельных видов.

3. ***W. scopulina*** Eaton, 1865, Canad. Nat. a. Quart. Journ. Sci., N.S. 2:91; D. Brown, 1964, l. c.: 91, tab. 24–25.

Внеарктическая Канада, США. Описан из США («From the headwatersof Clear Creek, and the alpine ridges lying east of Middle Park, Colorado Territory»). — 2n = 76.

Очень близок к предыдущему виду, отличаясь от него краями перьев, несущими только рассеянные простые волоски без железок, а также темнокрасными черешками и более широкими чешуями на них. В последнее время в пределах этого вида выделяется очень слабо отличающийся подвид — subsp. *laurentiana* Windham (1993, l. c.: 59) с 2n = 152.

4. ***W. appalachiana*** T. M. C. Taylor, 1947, Amer. Fern. Journ. 37: 88. — *W. scopulina* subsp. *appalachiana* (T. M. C. Taylor) Windham, 1993, l. c.: 58.

Восток США. Описан с Аппалачских гор. — 2n = 76.

Близок к предыдущему виду, но с узколанцетными, обычно двуцветными (а не ланцетно-яйцевидными, почти одноцветными) чешуями черешков.

5. ***W. plummerae*** Lemmon, 1882, Bot. Gaz. 7: 6; D. Brown, 1964, l. c.: 106, tab. 33.

Юго-Запад США, сев. Мексика. Описан из США, штат Аризона («Chirricahua Mts.»).

От трех предыдущих видов отличается присутствием на растении только коротких железистых волосков, а от *W. obtusa* — густым железистым опушением на вайях и индузии.

6. ***W. cochisensis*** Windham, 1993, l. c.: 54; id. 1993b, in Fl. North Amer. 2: 276.

Юго-запад США, Мексика. Описан из Мексики. — 2n = 152.

Очень близок к предыдущему виду, отличаясь от него буроватыми или желтоватыми (а не пурпурными) черешками вай и менее обильным железистым опушением.

7. ***W. oregana*** Eaton, 1865, l. c.: 89; D. Brown, 1964, l. c.: 123, tab. 35. — *W. cathcartiana* Robins. 1908, Rhodora 10: 30.

Юго-Зап. Канада, запад США. Описан из США («Dalles of the Columbia River, Oregon»). — 2n = 76.

Опушением на вайях из очень коротких железистых волосков сходен с предыдущим видом и *W. obtusa*, но имеет почти полностью редуцированный индузий с длинными членистыми волосками. Более южные и более восточные популяции выделяются в очень слабо отличающийся подвид — subsp. *cathcartiana* (Robins.) Windham (1993, l. c.: 58) с 2n = 152.

8. ***W. mexicana*** Fee, 1857, Sept. Mem. Fam. Foug.: 66; D. Brown, 1964, l. c.: 131, tab. 37.

Мексика. Описан из Мексики («prope San-Angel»). — 2n = 164.

Менее крупный по сравнению с другими видами секции папоротник со слабо рассеченными (до цельных) перьями вай, покрытых рассеянными короткими железистыми волосками.Индузий из линейно-ланцетных лопастей с длинными членистыми волосками. Чешуи ланцетно-линейные, сильно затемненные.

9. ***W. phillipsii*** Windham, 1993, l. c.: 50; id., 1993, in Fl. North Amer. 2: 280.

Юго-запад США. Мексика. Описан с юга США. — 2n = 76.

Отличается от предыдущего вида еще более узкими, нитевидными долями индузия.

10. ***W. neomexicana*** Windham, 1993, l. c.: 52; id., 1993, in Fl. North Amer. 2:279.

Юго-запад США. Описан с юга США. — 2n = 152.

Судя по описанию, этот вид мало отличается от предыдущего, и его самостоятельность сомнительна. Кроме другого хромосомного числа, для него приводится меньшее количество перышек на самых крупных перьях (3–7, а не 7–18 пар), что может быть следствием более слабого развития вай.

Секция 2. **Rosthornia** Tzvel. sect. nova. — *W*. sect. *Eriosorus* subsect. *Rosthornianae* Schmakov et Kiselev, 1995, Обзор видов сем. Woodsiaceae Евраз.: 61. — Монотипная секция.

11. ***W. rosthorniana*** Diels, 1901, Bot. Jahrb. 29: 187; D. Brown, 1964, l. c.: 105, tab. 32; Шмаков, Киселев, 1995, цит. соч.: 61.

Высокогорья Южн. Китая, Бутан. Описан из Китая, пров. Сычуань («in prov. Setchuen ab insolis collectae»).

Небольшой высокогорный папоротник с дважды перисторассеченными вайями, покрытыми длинными, но очень тонкими членистыми волосками. Индузий рассечен на широкие лопасти с длинными и тонкими волосками по краям. Внешне и по строению индузия более сходен с видами предыдущей секции, но имеет очень оригинальное строение эпидермиса (Brown, 1964: 105). Шмаков и Киселев выделили его в монотипную подсекцию, но, на наш взгляд, он заслуживает выделения в таксон более высокого таксономического ранга.

Секция 3. ***Eriosorus*** Ching, 1932, Sinensia, 3, 5: 134; Шмаков, Киселев, 1995, цит. соч.: 60, p.max.p. — Typus: *W. lanosa* Hook.

Мелкие высокогорные папоротники Гималайских и других примыкающих к ним гор с перисто-рассеченными пластинками вай и зубчатыми или немного лопастными короткими перьями. Индузии в виде небольшой пластинки с длинными членистыми волосками по краям, иногда сильно редуцированные. Черешки вай без сочленений. Высокие хромосомные числа свидетельствуют о гибридном происхождении входящих в эту секцию видов.

12. ***W. cycloloba*** Hand.-Mazz., 1929, Symb. Sin. 5: 19; D. Brown, 1964, l. c.: 99, tab. 27; Шмаков, Киселев, 1995, цит.соч.: 68.

Южн. Китай, Непал, Бутан. Описан из Китая («NW Yunnan: on granite and slate cliffs in Hg. St. of the Burmese Mountains under the Doker-la in the Mekong-Salwin chain, 4225m»). — 2n = 328.

Имеет относительно крупный пластинчатый индузий с немногими волосками. Опушение вай только из длинных членистых волосков.

13. ***W. lanosa*** Hook., 1868, Syn. Fil.: 47; D. Brown, 1964, l. c.: 100, tab. 28; Шмаков, Киселев, 1995, цит. соч.: 68.

Сев.-Вост. Индия, Непал, Юго-Зап.Китай. Описан с Гималайских гор («Pindari, Kumaon»). — 2n = 328.

От предыдущего вида отличается присутствием в опушении вай очень коротких железистых волосков.

14. ***W. cinnamomea*** Christ, 1906, Bull. Acad. Intern. Geogr. Bot. 16: 122; R. Brown, 1964, l. c.: 103, tab. 31; Шмаков, Киселев, 1995, цит. соч.: 68.

Юго-Зап. Китай. Описан из Китая («Western China»).

Близок к *W. lanosa*, но со значительно более длинными и более тонкими волосками на индузии.

15. ***W. macrospora*** Christ et Maxon, 1927, Journ. Wash. Acad. Sci. 17: 499; Шмаков, Киселев, 1995, цит. соч.: 68. — *W. cinnamomea* auct. non Christ: D. Brown, 1964, l. c.: 103, tab. 30.

Юго-Зап. Китай. Описан из Китая, пров. Ганьсу («Taohow, Garganar Gorge»).

От *W. cinnamomea* отличается более крупными спорами и отсутствием в опушении коротких железистых волосков.

16. ***W. andersonii*** (Beddome) Christ, 1905, Mém. Soc. Bot. Fr. 1: 45; D. Brown, 1964, l. c.: 102, tab. 29; Шмаков, Киселев, 1995, цит. соч.: 61, рис. 32.

Сев. Индия, Непал, Юго-Зап. Китай. Описан с Гималайских гор («Kumaon»). — 2n = 328.

От других видов секции отличается почти полной редукцией индузия. Волоски на вайе тонкие и длинные; короткие железистые волоски отсутствуют.

Подрод 2. ***Woodsia***. — T y p u s : generis typus.

Основное отличие этого подрода от предыдущего — присутствие сочленений на черешках. Мы уже отмечали выше, что этот признак привел к появлению своего рода «листопадности», позволившей видам подрода проникнуть в арктические районы.

Секция 1. ***Acrobasis*** Nakai, 1925, Bot. Mag. Tokyo 39: 176; Цвел., 1991, цит. соч.: 83; Шмаков, Киселев, 1995, цит. соч.: 20. — L e c t o t y p u s (Шмаков, Киселев, 1995, цит. соч.: 21): *W. polystichoides* Eaton.

Индузий в виде довольно широкой волосистой перепончатой каймы. Сочленение косое, у основания пластинок вай. Эта секция явно примитивнее следующей и заметно приближается к 2 первым родам семейства.

17. ***W. polystichoides*** Eaton, 1858, Proc. Amer. Acad. Arts Sci. 4: 110; D. Brown, 1964, l. c.: 40, tab. 2; Цвел. 1991, цит. соч.: 83; Шмаков, Киселев, 1995, цит. соч.: 21, рис. 1.

Юг российского Дальнего Востока, Китай, п-ов Корея, Япония. Описан из Японии («On hillsides near Hakododi, Japan»). — 2n = 82.

Отличается от других видов цельными, цельнокрайными или почти цельнокрайными перьями вай.

18. ***W. macrochlaena*** Mett. ex Kuhn, 1868, Journ. Bot. (London) 6: 270; D. Brown, 1964, l. c.: 42, tab. 3; Цвел., 1991, цит.соч. 5: 83; Шмаков, Киселев, 1995, цит. соч.: 21, рис. 3.

Россия (крайний юг Приморского края), п-ов Корея, Сев.-Вост. и Центр. Китай, Япония. Описан из Китая, пров. Ляопин («Chefoo»).

Перья перистораздельные.

19. ***W. subintermedia*** Tzvel., 1991, в Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 5: 83; Шмаков, Киселев, 1995, цит.соч.: 25. — *W. intermedia* Tagawa, 1936, Acta Phytotax. Geobot. (Kyoto) 5, 4: 250, non Rupr. 1845.

Южн. Курилы, юг Приморского края, Сев.-Вост. Китай, Япония. Описан из Сев.-Вост. Китая («Manchuria: Mt. Lao-tieh-shan, prov. Feng-tien»).

Отличается от предыдущего вида обычно увеличенной верхней базальной лопастью перьев и присутствием чешуек на осях вайи и перьев. По этим признакам сходен с *W. polystichoides* и, вероятно, происходит от гибридизации этого вида с *W. macrochlaena*. От сходных по облику особей *W. subcordata* с косым сочленением у основания пластинок вай отличается индузием в виде широкой перепончатой каймы.

Секция 2. ***Woodsia.*** — T y p u s : generis typus.

Индузии до основания или почти до основания редуцированные, реснитчатые по краю. Сочленения обычно поперечные и располагаются на черешках ниже основания пластинки вай.

20. ***W. ilvensis*** (L.) R. Br., 1810, l. c.: 158; id., 1815, Trans. Linn. Soc. London (Bot.) 11: 173; D. Brown, 1964, l. c.: 51, tab. 7; А. Бобр., 1974, во Фл. Европ. части СССР 1: 76; Цвел., 1991, цит. соч.; 85; Chater, 1993, in

Fl. Europ., ed. 2, 1: 25: Шмаков, Киселев, 1995, цит. соч.: 36, рис. 14; Кудряшова, 2003, цит. соч.: 170. — *Acrostichum ilvense* L., 1753, Sp. Pl.: 1071. — *Nephrodium rufidulum* Michx., 1803, Fl. Bor. Amer. 2: 270. — *Woodsia rufidula* (Michx.) Beck, 1833, Bot. North a. Mid. States: 452. — *W. intermedia* Rupr., 1845, Beitr. Pflanzenk. Russ. Reich. 3: 54. — ? *W. uralensis* Gandoger, 1881, Österr. Bot. Zeitschr. 31, 1: 18. — *W. ilvensis* var. *calcarea* Fomin, 1930, во Фл. Сиб. и Дальн. Вост. 5: 21. — ? *W. pseudoilvensis* Tagawa, 1936, l. c.: 251; Шмаков, Киселев, 1995, цит. соч.: 41. — *W. calcarea* (Fomin) Schmakov, 1995, в Шмаков, Киселев, цит. соч.: 29, рис. 9. — *W. asiatica* Schmakov et Kiselev, 1995, l. c.: 40; Шмаков, 1999, цит. соч.: 84, рис. 46.

Сев. и Центр. Европа, Кавказ (очень редко), Сев. и Центр. Азия, Сев. Америка (на юге до Аппалачских гор), Гренландия. Происхождение типового образца неизвестно (но не с о-ва Эльба, где этот вид не встречается). Кроме того, имеется указание (Brown, 1964: 52), что хранящийся в Линнеевском гербарии тип этого вида принадлежит к *W. glabella*. Если это действительно так, то надо или законсервировать *W. ilvensis* с новым типом, или принять для вида название — *W. rufidula*, l. c. — 2n = 82.

Широко распространенный и довольно полиморфный вид, хотя его изменчивость обычно является следствием или разновозрастности особей, или результатом гибридизации с другими видами. По-видимому, по мелким особям с более рассеченными пластинками вай были описаны процитированные выше *W. intermedia* (лектотип из окр. Нерчинска), *W. uralensis* (Урал, р. Чусовая близ г. Билимбай), *W. calcarea* (Кузнецкий Алатау в бассейне р. Томи) и *W. asiatica* (Читинская обл., Тунгиро-Олекминский р-н, Тунгинский хр. в истоках р. Гапанги). Ареалы двух последних видов вполне совпадают и включены в ареал *W. ilvensis*. Сомнительной представляется нам и самостоятельность описанной с п-ова Кореи («Gyoyudo, prov. Kanhoku») *W. pseudoilvensis*, отличающейся лишь более высоким расположением сочленений на черешках вай.

21. ***W. acuminata*** (Fomin) Sipl., 1974, Новости сист. высш. раст. 11: 327; Шмаков, Киселев, 1995, цит. соч.: 36, рис. 12; Шмаков, 1999, цит. соч.: 84, рис. 45. — *W. ilvensis* var. *acuminata* Fomin, 1925, Вісн. Київ. бот. саду 3: 3, табл. 1; Цвел. 1991, цит. соч.: 85; Гуреева, 2001, Равноспор. папоротн. Южн. Сиб.: 26.

Россия (юг Сибири и Дальнего Востока, на запад до Алтая), Монголия, Сев.-Вост. Китай, п-ов Корея. Описан из Сибири (В.Н. Сипливинский принял за лектотип образец: «Забайкальская обл., басс. р. Верхней Ангары, р. Уколкит, 9 VIII 1912, N 1398, В. Сукачев» — LE, однако авторы монографии (Шмаков, Киселев, 1995, цит. соч.) предложили заменить его на более типичный образец из бассейна Аргуни: «Система р. Урюмкана, долина пади Шуругича, 22 VII 1909, И. Крашенинников» — LE, что, на наш взгляд, можно и не делать).

Отличается от предыдущего вида более длинными и более узкими (линейно-ланцетными, а не ланцетными) пластинками вай. По нашим наблюдениям на юге Дальнего Востока, его особи часто встречаются вместе с типичными особями *W. ilvensis*, особями *W. polystichoides* и особями гибрида *W. subcordata*. Между ними имеется много «переходов», что, как будто, свидетельствует против признания *W. acuminata* за вид. Однако в Европе особи *W. acuminata* не встречаются, и можно предположить, что они являются результатом вторичной гибридизации *W. subcordata* с *W. ilvensis*. Для *W. polystichoides*, а, в меньшей степени, и для *W. subcordata* вообще характерны более узкие пластинки вай.

22. ***W. alpina*** (Bolton) S. F. Gray, 1821, Nat. Arr. Brit. Pl. 2: 17; D. Brown, 1964, l. c.: 44, tab. 4; А. Бобр., 1974, цит. соч.: 76; ? Цвел., 1991, цит. соч.: 85; Chater, 1993, l. c.: 25; Шмаков, Киселев, 1995, цит. соч.: 28, рис. 6; Дідух, Протопопова, 2000, в Екофл. сосуд. раст. Укр. 1: 120; Кудряшова, 2003, в Консп. Фл. Кавк. 1: 170. — *Acrostichum alpinum* Bolton, 1790, Fil. Brit. 2: 76, tab. 42. — *A. hyperboreum* Liljebl., 1793, Kongl. Vet. Acad. Handl. 14: 201. — *Woodsia hyperborea* (Liljebl.) R. Br., 1810, l. c.: 158. — *W. pilosella* Rupr., 1845, l. c.: 54.

Сев. и Центр. Европа, Кавказ, Казахстан (горы Улутау), Тянь-Шань, Гималаи, Канада, северо-восток США, Гренландия. Описан из Великобритании (горы Шотландии и Уэльса). — 2n = 160, 164.

Отличается от *W. ilvensis* меньшими размерами и более слабым опушением, но особенно отсутствием чешуек на вайе. Перья вайи обычно короткие (часто яйцевидные) с 2–3 парами лопастей. Происходит от гибридизации *W. ilvensis* × *W. glabella*, однако о том, что это не современный гибрид, можно судить по широкому распространению *W. alpina* на Кавказе, где *W. glabella* редка, а *W. ilvensis* известна всего из 1–2 местонахождений. К *W. alpina* принадлежит лектотип (Tzvelev, hoc loco) *W. pilosella* с Урала: «Montes ilmenses, Leg. Lessing» — LE. Все указания *W. alpina* для Сибири и Дальнего Востока (кроме Чукотского п-ова и Камчатки), по-видимому, ошибочны и относятся к мелким, молодым или теневым особям *W. ilvensis*.

23. ***W.* × *gracilis*** (Lawson) Butters, 1941, Amer. Fern. Journ. 31, 1: 15; D. Brown, 1964, l. c.: 50, tab. 5a. 6; Шмаков, Киселев, 1995, цит. соч.: 28; Кучеров и др. 1988, в сб. Изучение биол. разнообр. методами сравн. флористики: 120; Куликов, 2004, Бот. журн. 89, 3: 494. — *W. ilvensis* var. *gracilis* Lawson, 1864, Edinb. New Philos. Journ., N.S., 19: 281.

Фенноскандия (включая Южн. Карелию), Урал, юго-вост. Канада, северо-восток США. Описан из юго-вост. Канады («Gaspe, 1862, J. Bell»).

Вторичный гибрид *W. alpina* × *W. ilvensis*, по облику и слабому развитию опушения более сходный с *W. alpina*, но имеет немногочисленные чешуйки на оси вайи и на нижней стороне перьев. Сорусы всегда недо-

развитые. Часто трудно отличим от молодых особей *W. ilvensis*, которые также могут иметь недоразвитые сорусы.

24. ***W. subcordata*** Turcz., 1832, Bull. Soc. Nat. Moscou 5: 206; D. Brown, 1964, l. c.: 70, tab. 9a, 10; Цвел., 1991, цит. соч.: 84; Шмаков, Киселев, 1995, цит. соч.: 41, рис. 18; Шмаков, 1999, цит. соч.: 86, рис. 45. — *W. polystichoides* var. *sinuata* Hook., 1862, Gard. Ferns: 32. — *W. sinuata* (Hook.) Christ, 1902, Bull. Herb. Boiss., ser. 2, 2: 830, non Makino, 1897. — *W. ilvensis* var. *pseudopolystichoides* Fomin, 1925, l. c.: 3. — ? *W. kitadakensis* Ohwi, 1930, Bot. Mag. Tokyo, 44: 572; Шмаков, Киселев, 1995, цит. соч.: 46, рис. 21; Шмаков, 1999, цит. соч.:86, рис.45. — *W. longifolia* Tagawa, 1936, Acta Phytotax. Geobot. (Kyoto) 5, 4: 252; Шмаков, Киселев, 1995, цит. соч.: 46; Шмаков, 1999, цит. соч.: 86, рис.46. — *W. pseudoilvensis* Tagawa, 1936, l. c.: 251; Шмаков, Киселев, 1995, цит. соч.: 41. — *W. conmixta* Ching, 1949, Bull. Fan Mem. Inst. Biol., N.S.: 314 (pro nom. nov. *W. sinuata*). — *W. pseudopolystichoides* (Fomin) Kiselev et Schmakov, 1995, Обзор видов сем. Woodsiaceae Евраз.: 29.

Россия (юго-вост. Сибирь, юг Дальнего Востока, включая Сахалин), Монголия, Сев.-Вост. Китай, п-ов Корея, Япония. Описан из Сев.-Вост. Китая («China Bor.»). — 2n = 160.

Происходит от межсекционной гибридизации *W. ilvensis* × *W. polystichoides*, но не всегда современной, так как идет на запад дальше одного из родительских видов — *W. polystichoides*. Более сходен с *W. ilvensis*, отличаясь от нее менее рассеченными перьями, которые обычно имеют более или менее ушковидно увеличенные верхние базальные перышки. Сочленения на черешках очень варьируют как по форме (от поперечного до косого), так и по расположению (от середины черешка до его верхушки), иногда даже в пределах одной дерновины. Поэтому мы не смогли выделить из этого вида *W. pseudopolystichoides* (лектотип: «Между рр. Нахтаху и Светлой. на скалах, 21 VII 1911, Н. Десулави» — LE) с сочленением как у *W. ilvensis* — близ середины черешков вай. Ареал *W. pseudopolystichoides* включен в ареал *W. subcordata* (ср. рис. 11 и 19 в работе А. И. Шмакова и Ф. Я. Киселева). Типовой экземпляр *W. subcordata* очень молодой, небольшой и с недоразвитыми сорусами. Обычно же вайи этого вида не уступают по величине вайям *W. ilvensis* и также могут быть заметно удлиненными по сравнению с шириной. По особям с удлиненными вайями, обычно встречающимися совместно с обычными особями *W. subcordata*, описана *W. longifolia* (ее тип «Korea: Hozyoto, prov. Kanhoku, N 1383, 24 VII 1935, R. Saito»), на наш взгляд, заслуживающая лишь ранга разновидности — var. *longifolia* (Tagawa) Tzvel. (1991, l. c.: 85). К *W. subcordata*, вероятно, принадлежит и описанная из Японии («Hondo: Mt. Kitadake in prov. Kai») *W. kitadakensis*, которая со знаком вопроса указывается и для российского Дальнего Востока. Одной из форм этого очень полиморфного вида, вероятно, является и

W. pseudoilvensis, описанная с п-ова Корея («Gyoyudo, prov. Kanhoku»), экземпляров которой мы не видели.

Секция 3. ***Glabellae*** (Schmakov) Tzvel., 2005, Новости сист. высш. раст. 37: 26. — *Woodsia* sect. *Woodsia* subsect. *Glabellae* Schmakov, 1995, l. c.: 46. — Typus: *W. glabella* R. Br.

Вайи голые или с очень короткими железистыми волосками, редко снизу мягковолосистые, относительно небольшие, один раз или дважды перисторассеченные.

Мы считаем, что эта секция не менее обособлена от типовой секции, чем секция Acrolysis, и также связана с ней переходными формами гибридного происхождения.

25. ***W. hancockii*** Baker, 1891, Ann. Bot. 5:196; D. Brown, 1964, l. c.: 72, tab. 11; Шмаков, Киселев, 1995, цит. соч.: 55. — *W. tsurugisanensis* Makino, 1914, Bot. Mag. Tokyo 28:77. — *W. gracillima* C.Chr. 1924, Acta Hort. Gothob. 1: 42; Фомин, 1934, во Фл. СССР 1: 23.

Сев.-Вост. Китай (окр. Пекина), п-ов Корея, Япония (юг). Описан из Китая («Siao-wu-tai, Pekin, leg. Hancock»).

От широко распространенной *W. glabella* s.l. отличается глубоко перисторассеченными перьями с далеко расставленными друг от друга перышками.

26. ***W. shensiensis*** Cheng, 1932, Sinensia 3, 5: 141; D. Brown, 1964, l. c.: 136; Шмаков, Киселев, 1995, цит. соч.: 55.

Китай (пров. Шэньси и Сычуань). Описан из Китая («Shensi; Tai-pai-shan»).

Автор этого вида сближает его с предыдущим видом, хотя вайи у него снизу мягковолосистые, как и ось вайи без чешуек.

27. ***W. pulchella*** Bertol., 1858, Fl. Ital. Cryptog. 1: 111. — *W. glabella* subsp. *pulchella* (Bertol.) Á. Löve, 1961, Bot. Notis. (Lund) 114: 49. — *W. heterophylla* (Turcz. ex Fomin) Schmakov, 1995, в Шмаков, Киселев, цит. соч.: 54, p. p. — *W. glabella* auct. non R. Br.: D. Brown, 1964, l. c.: 73, tab. 13.

Альпы и Пиренеи. Описан с Альп. — 2n = 78.

Отличается от *W. glabella* s. l. присутствием очень коротких железистых волосков на перьях и оси вайи.

28. ***W. pinnatifida*** (Fomin) Schmakov, 1995, в Шмаков, Киселев, цит. соч.: 55; Шмаков, 1999, цит. соч.: 82. — *W. glabella* f. *pinnatifida* Fomin, 1925, l. c.: 6. — *W. glabella* f. *heterophylla* Turcz. ex Fomin, 1925, l. c.: 6. — *W. glabella* var. *heterophylla* (Turcz. ex Fomin) Fomin, 1930, во Фл. Сиб. и Дальн. Вост. 5: 16. — *W. glabella* var. *pinnatifida* (Fomin) Fomin, 1930, l. c.: 17. — *W. glabella* subsp. *pinnatifida* (Fomin) Stepanov, 1993, Сиб. биол. журн. 1993, 1: 47. — *W. heterophylla* (Turcz. ex Fomin) Schmakov, 1995, l. c.: 54, comb. illeg.

Россия: Средн. Урал (в бассейнах рр. Чусовой и Косьвы), юг Сибири и Дальнего Востока; указывалась (Шмаков, Киселев, 1995: рис. 25) для более северных р-нов Сибири и Дальнего Востока, а также для Кавказа, Монголии, п-ова Кореи и Японии. Описан из Забайкалья («Нерчинский округ, берег р. Шилки в 2 верстах ниже Воскресенска, 6 VIII 1909, Н. Кузнецов»).

Описан по более крупным особям *W. glabella* s.l. с более длинными (до ланцетно-яйцевидных), глубоко перисто раздельными, нередко островатыми средними перьями. Такие особи встречаются в более южной части ареала *W. glabella* s.l. и, возможно, являются лишь модификацией этого вида, формирующейся в более оптимальных условиях обитания. Однако в природе мы этот вид не наблюдали, и не исключено, что он все же существует и даже, может быть, происходит от древней гибридизации *W. glabella* s.str. × *W. hancockii*. Комбинация *W. heterophylla* незаконна, так как при ней в синонимах цитируются 2 ранее описанных вида: *W. pulchella* и *W. yazawae* Makino (1904, Bot. Mag. Tokyo, 18: 132). Материала по последнему виду, описанному из Японии, мы не видели, но, если он действительно является синонимом «*W. heterophylla*», как это считает А. И. Шмаков, то его название приоритетно для *W. pinnatifida*.

29. ***W. glabella*** R. Br., 1823, in Richards, Bot. App. Narr. Franklin Journ. Shores Polar Sea: 754; D. Brown, 1964, l. c.: 73, tab. 12; Цвел., 1991, цит. соч.: 87; Шмаков, Киселев, 1995, цит.соч.: 46; Шмаков, 1999, цит. соч.: 82, рис. 46; Кудряшова, 2003, цит. соч.: 170. — *W. asplenioides* Rupr., 1845, Beitr. Pflanzenk. Russ. Reich. 3: 55; Шмаков, Киселев, 1995, цит. соч.: 47; Шмаков, 1999, цит. соч.: 82, рис. 46; Гуреева, 2001, Равноспор. папоротн. Южн. Сиб.: 26. — ? *W. frigida* Gandoger, 1881, l. c.: 18. — *W. glabella* subsp. *asplenioides* (Rupr.) Stepanov, 1993, l. c.: 47.

Фенноскандия (сев.); Россия (Кольский п-ов, Сев. Карелия, Новая Земля, бассейн Печоры, Урал (от Полярного до Среднего), Кавказ, Вост. Сибирь и Дальний Восток), Сев. Монголия, Канада, Аляска, северо-восток США, Гренландия. Описан из Канады («from lat. 54–64 north, Mackensie distr.»). — 2n = 78, 80, 164.

Довольно полиморфный вид, однако его изменчивость, по-видимому, связана с разными экологическими условиями, являясь модификационной. Более северные и высокогорные популяции имеют небольшие размеры особей и широкояйцевидные до почти округлых, немного лопастные до почти цельнокрайных перья вай. Они были описаны с гор Монголии («An e Monghol ? Hb. Schang.») как особый вид — *W. asplenioides*, однако его типовые экземпляры совершенно сходны с типичными экземплярами *W. glabella* из Сев. Канады. Более крупные особи *W. glabella* довольно постепенно переходят в предыдущий вид, самостоятельность которого сомнительна. По очень мелким особям этого вида с Новой Зем-

ли и Шпицбергена, вероятно, описана *W. frigida*, хотя экземпляров *Woodsia* с этих высокоарктических территорий мы не видели.

Таким образом, мы принимаем в пределах рода *Woodsia* 29 видов, из которых лишь 10 видов типового подрода встречаются в России.

Еще 2 российских вида отнесены нами к самостоятельным родам (см. выше), которые принимаются нами за более примитивные по сравнению с видами *Woodsia* sensu stricto. Мы склоняемся к признанию политопного происхождения видов *Woodsia* из какого-то тропического или субтропического предкового рода во время роста гор одного из орогенезов. Во время наступившего к концу неогена похолодания некоторые виды смогли спуститься в низкогорья и на равнины, хотя большинство их осталось в среднем и верхнем горных поясах.

Литература

Арнаутова Е. М. Гаметофит некоторых видов рода *Woodsia* (*Woodsiaceae*) // Бот. журн. 1988. Т. 73, № 2. С. 198–203.

Корчагина И. А. Систематика высших споровых растений с основами палеоботаники. СПб., 2001. 696 с.

Цвелёв Н. Н. Отдел папоротниковидные — *Polypodiophyta* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1991. Т. 5. С. 9–94.

Шмаков А. И., Киселев А. Я. Обзор видов семейства *Woodsiaceae* Евразии. Барнаул, 1995. 90 с.

Шмаков А. И. Определитель папоротников России. Барнаул, 1999. 107 с.

Шмаков А. И. Конспект папоротников России // Turczaninowia. 2001. Т. 4. Вып. 1–2.

Brown D. A monographic study of the Fern genus *Woodsia* // Beihefte zur Nova Hedwigia. 1964. H. 16. 154 p.

Hasebe M., Wolf P. G., Pryer K. M., Ueda K., Ito M., Sano R., Gastony G. J., Yokoyama J., Manhart J. R., Murakami N., Crane E. H., Haufler C. H., Hauk W. D. Fern phylogeny based on rbcL nucleotide sequences // Amer. Fern J. 1995. Vol. 85, N 4. P. 134–181.

Ma Yi-Lun. Cytology and taxonomy in *Woodsiaceae* // Fern Gaz. 1985. Vol. 13, pt 1. P. 17–24.

Smith A. R. Non-molecular phylogenetic hypothese for Ferns // Amer. Fern J. 1995. Vol. 85, N 4. P. 104–122.

Smith A. R., Cranfill R. B. Intrafamilial relationships of the thelypteroid Ferns (Thelypteridaceae) // Amer. Fern J. 2002. Vol. 92, N 2. P. 131–149.

Valentine D. H., Moore D. M., Chater A. O. *Woodsiaceae* // Flora Europaea. Ed.2. Cambridge, 1993. Vol. 1. P. 23–26.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376, С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2