

# ФЛОРА И РАСТИТЕЛЬНОСТЬ

УДК 581.52:582.35(571.6)

## СЕМЕЙСТВО ВУДСИЕВЫЕ – БИОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И МЕСТО В ДАЛЬНЕВОСТОЧНОЙ ПТЕРИДОФЛОРЕ

© О.В. Храпко

ФГБУН Ботанический сад-институт ДВО РАН, Владивосток

E-mail: ovkhrapko@yandex.ru

Проведен анализ таксономического состава, географического распространения, морфологии, экологии видов сем. Woodsiaceae флоры российского Дальнего Востока. Показано, что 7 видов семейства относятся к 2 родам: *Protowoodsia* и *Woodsia*. Географический анализ выявил 2 типа ареала. Самым крупным является восточноазиатский тип. Папоротники сем. Woodsiaceae являются скальными растениями, большинство видов относится к мезофитным теневыносливым растениям. Анализ распространения, биологических и морфологических характеристик дал основания отнести эти виды к консервативному элементу дальневосточной флоры.

**Ключевые слова:** Дальний Восток, папоротники, географическое распространение, адаптации, биологические и экологические особенности, морфологическое строение.

### Введение

Дальневосточная птеридофлора является преимущественно лесной, что находит отражение в ее таксономическом составе, где лидирующее положение принадлежит сем. Athyriaceae Ching и Aspidiaceae Mett. ex Frank. Сем. Вудсиевые (Woodsiaceae (Diels) Herter) значительно уступает им по численности представителей и занимает третье место, разделяя его с семействами Botrychiaceae Nakai и Polypodiaceae Bercht. et J. Presl (по 7 видов). Не играя значительной роли в таксономическом составе птеридофлоры российского Дальнего Востока (рДВ), сем. Woodsiaceae привлекает к себе особое внимание, так как является единственным семейством, все представители которого приспособлены к произрастанию на скалах. Следует отметить, что в настоящее время значительное число работ, посвященных изучению этого семейства, освещает главным образом вопросы систематики (Цвелев, 2005; Шмаков, 2015; и др.), морфологические особенности видов отмечались главным образом в связи с их таксономическим значением.

В настоящей статье мы попытались проанализировать особенности папоротников сем. Woodsiaceae как группы растений, специализированных к скальным экотопам и показать место представителей этого семейства в дальневосточной птеридофлоре.

### Материалы и методы

Объектами исследований послужили виды сем. Woodsiaceae, произрастающие на территории рДВ. Объем семейства, видовой состав и общее распространение его представителей принимаются нами по Н.Н. Цвелеву (1991, 2006). Анализ приуроченности видов к местам обитания основан на литературных источниках по флоре региона

(Хохряков, 1985; Растения, грибы и лишайники..., 2016; и др.), материалах гербариев (Каталог научного гербария..., 1999; гербарные фонды БПИ ДВО РАН, БСИ ДВО РАН и др.) и на результатах собственных наблюдений за растениями в естественных местах произрастания. В ходе изучения основными используемыми были метод анализа географического распространения, изучения морфологической структуры и сравнительно-морфологические методы. Особенности морфологического строения рассматривались на гербарном, фиксированном и живом материале, собранном в полевых условиях в различных районах рДВ. При характеристике морфологического строения использовались общепринятые в морфологии высших растений термины (Федоров и др., 1956; и др.).

### Результаты и обсуждение

**Таксономический состав.** Согласно системе сем. Woodsiaceae, предложенной А.И. Шмаковым (2015), в его состав входят 2 подсемейства: Woodsioideae Schmakov и Protowoodsioideae Schmakov. Каждое из них в дальневосточной птеридофлоре представлено одним родом: первое – родом *Woodsia* R. Br., второе – монотипным восточноазиатским родом *Protowoodsia* Ching.

Род *Woodsia* является довольно сложным в отношении систематики, т.к. отдельные виды, как, например, *W. ilvensis* (L.) R. Br., довольно полиморфны. В связи с этим, объем и состав рода понимаются различными авторами по-разному. Так, Н.Н. Цвелевым (1991) для рДВ указано 7 видов рода *Woodsia*: *W. alpina* (Bolt.) S. F. Gray, *W. glabella* R. Br., *W. ilvensis* (L.) R. Br., *W. macrochlaena* Mett. ex Kuhn, *W. polystichoides* D. Eat., *W. subcordata* Turcz., *W. subintermedia* Tzvel. А.И. Шмаков (1990, 2009), исключая *W. alpina* из флоры рДВ, вносит в нее: *W. acuminata* (Fomin) Sipl., *W. asiatica* Schmakov et Kiselev, *W. gorovoi* I. Krestschenok et Schmakov, *W. heterophylla* (Turcz. ex Fomin) Schmakov, *W. kitadakensis* Ohwi, *W. longifolia* Tagawa, *W. pseudopolystichoides* (Fomin) Kiselev et Schmakov, расширяя, таким образом, объем рода до 13 видов. И.А. Крещенков (2011), публикуя конспект папоротников Амурской области, дополняет список, включая в дальневосточную птеридофлору *W. calcarea* (Fomin) Schmakov.

В работе, посвященной роду *Woodsia*, Н.Н. Цвелев (2005), помимо 7 ранее приводимых им в обработке этого рода для сводки «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» (Цвелев, 1991) видов, указывает для этого региона также *W. acuminata* (Fomin) Sipl. и *W. pinnatifida* (Fomin) Schmakov. Позже, пересматривая состав рода в дальневосточной птеридофлоре, Н.Н. Цвелев (2006) отме-

чает, что на рДВ *W. alpina* не встречается, а за нее здесь принимались мелкие особи *W. ilvensis*. По его мнению, вызывает сомнение отличие *W. kitadakensis* от полиморфного гибридогенного вида *W. subcordata* s. l., *W. heterophylla* – от *W. glabella* R. Br. s. l., *W. longifolia* – от *W. subcordata* s. str., а также степень обособленности *W. asiatica*, *W. calcarea* и *W. acuminata* от *W. ilvensis* s. str. Этот автор отмечает, что ареалы и экология *W. pseudopolystichoides* и *W. subcordata* s. str. сходны, и эти виды вряд ли могут быть различимы.

Изложенное выше показывает, что, как отмечал Н.Н. Цвелев (2005), вопрос об объеме рода *Woodsia* является дискуссионным. Поскольку в наши задачи не входил критический пересмотр таксономического состава сем. *Woodsiaceae*, мы принимаем его объем на рДВ по Н.Н. Цвелеву (1991), исключая из состава семейства *W. alpina* (Цвелев, 2006). В этом случае на рДВ оно будет представлено 7 видами двух родов: *Protowoodsia* (*P. manchuriensis* (Hook.) Ching) и *Woodsia* (*W. glabella*, *W. ilvensis*, *W. macrochlaena*, *W. polystichoides*, *W. subcordata*, *W. subintermedia*).

**Географический анализ.** Анализ географического распространения дальневосточных представителей сем. *Woodsiaceae* показал, что обширными ареалами характеризуются 2 вида (*Woodsia glabella*, *W. ilvensis*). Так, *W. ilvensis* встречается почти на всей территории рДВ (исключая юг о-ва Сахалин и южные Курильские острова). Достаточно широко встречается этот вид и за пределами нашей страны. Распространение *W. glabella* на рДВ несколько уже – она отсутствует в 6 из 20 флористических районов, принятых в сводке «Сосудистые растения ...» (1985).

На рДВ виды изучаемой группы приурочены, главным образом, к его южной части. Так, в Уссурийском флористическом районе, куда входит Приморский край и юго-восточная часть Хабаровского, произрастают все дальневосточные представители сем. *Woodsiaceae*. Необходимо особо подчеркнуть, что 4 из них (*Protowoodsia manchuriensis*, *Woodsia macrochlaena*, *W. polystichoides*, *W. subintermedia*) в нашей стране встречаются исключительно на территории рДВ. На севере региона (Чукотский и Анадырский флористические районы) отмечены только *Woodsia glabella*, *W. ilvensis*.

Характеризуя в целом распространение дальневосточных представителей сем. *Woodsiaceae*, можно выделить 2 типа ареала (см. табл.). Наибольшее число представителей объединено в группу с восточноазиатским типом ареала (*Protowoodsia manchuriensis*, *Woodsia macrochlaena*, *W. polystichoides*, *W. subcordata*, *W. subintermedia*), 2 вида (*Woodsia glabella*, *W. ilvensis*) имеют голарктический ареал (см. табл.). Отмечая значительные размеры ареалов голарктических видов дальневосточных вудсиевых, необходимо отметить их дизъюнктивный характер, что, по-видимому, связано с приуроченностью видов к специфическим экотопам. Следует обратить внимание на то, что представители с восточноазиатским типом ареала будут преобладать и в том случае, если мы объем сем. *Woodsiaceae* на территории рДВ примем по А.И. Шмакову (2009). Преобладание восточноазиатских видов характерно для группы скальных дальневосточных папоротников в целом (Храпко, 1999).

**Эколого-ценотические особенности.** Наши наблюдения и литературные данные показывают, что дальневосточные виды сем. *Woodsiaceae* предпочитают селиться в расщелинах скал, но ряд из них (*W. ilvensis*, *W. polystichoides*, *W. subcordata*) выходят на каменистые склоны, осыпи. Они занимают, преимущественно, экотопы в среднем поясе гор, лишь *W. ilvensis* была отмечена в высокогорье.

На скалах вудсии распределяются преимущественно рассеяно, больших скоплений не образуют. Как правило,

они встречаются единичными особями, избегая соседства с цветковыми растениями. При анализе группы скальных папоротников рДВ по комплексу экологических и биологических особенностей представители сем. *Woodsiaceae* отнесены к флорогенетическому элементу скальных папоротников среднего пояса гор (Храпко, 1996), а в соответствии с приуроченностью именно к скальным экотопам они включены в группу облигатно скальных папоротников (Храпко, 1999).

Наибольшую часть изучаемой группы составляют виды, предпочитающие затененные скалы с достаточно влажными почвами. Такие виды в соответствии с экологическими требованиями можно считать тенелюбивыми или теневыносливыми мезофитами (см. табл.). *W. ilvensis* характеризуется достаточно широким диапазоном экологических требований, что позволяет этому виду занимать места обитания, различающиеся по освещенности и влажности почв: от затененных с достаточно влажными почвами до открытых сухих скал и каменистых склонов. Приуроченность к таким экотопам, особенности морфологической структуры вай (наличие опушения, более плотные пластинки и др.) позволяют отнести *W. ilvensis* к светолюбивым мезоксерофитам.

Дальневосточные папоротники сем. *Woodsiaceae* не проявляют четкой приуроченности к определенным почвам. В ряде литературных источников указывается на связь *Woodsia glabella* с известковыми скалами (Колдаева, 2007; Флора, микобиота. ..., 2007; и др.), однако, как показал проведенный нами анализ литературных (Рубцова, 2002; Крешенок, 2011; и др.), гербарных и оригинальных данных, этот вид был отмечен и на других субстратах.

Анализируя экологические особенности изучаемой группы, можно отметить, что представители с широкими ареалами (*Woodsia glabella*, *W. ilvensis*) отличаются и достаточно широкой экологической пластичностью, что позволяет им успешно адаптироваться к внешним условиям, в том числе, и к условиям интродукции. Виды, характеризующиеся более узким географическим распространением (*Protowoodsia manchuriensis*, *W. polystichoides*), при интродукции в пределах естественного ареала входят в группу папоротников, не вызывающих особых затруднений при выращивании (Колдаева, Храпко, 2011), но при интродукции за его пределами в культуре слабоустойчивы (Растения природной флоры..., 2013).

**Морфо-биологические особенности.** Как известно, папоротники сем. *Woodsiaceae* – скальные растения, произрастающие в экотопах со специфическими экологическими условиями, особыми ветровым, температурным, световым и водным режимами. Как правило, такие местообитания характеризуются ограниченным объемом почвы, которая скапливается в углублениях, трещинах и по уступам. Все это накладывает отпечаток на морфологические и биологические особенности произрастающих здесь папоротников. По-видимому, именно этими условиями обусловлены небольшие размеры вудсий – их высота не превышает 30 см (см. табл.). Как было отмечено Н.М. Державиной (2015), нанизм является одной из главных адаптивных черт, проявляющихся в экстремальных условиях обитания.

Вайи дальневосточных вудсий травянистые, летне-зеленые, с удлиненными пластинками и короткими (короче пластинок) черешками. Для черешков представителей этого рода характерно наличие сочленения, сламываюсь по которому, черешки достаточно долго сохраняются на растении и служат дополнительной защитой верхушечным почкам. Считается, что такое сочленение черешка вай является приспособлением к листопадности (Жорчагина,

Характеристика дальневосточных видов сем. Woodsiaceae

| Вид                               | Тип ареала | Экологические особенности            |             |       | Высота (см) | Опушение вай    | Морфологические особенности |                                  |                               |
|-----------------------------------|------------|--------------------------------------|-------------|-------|-------------|-----------------|-----------------------------|----------------------------------|-------------------------------|
|                                   |            | Место произрастания                  | Отношение к |       |             |                 | Пластинка                   |                                  | Индузий                       |
|                                   |            |                                      | влаге       | свету |             |                 | форма                       | рассеченность                    |                               |
| <i>Protowoodsia manchuriensis</i> | ва         | затен. ск., каменист. скл.           | мф          | тл    | 30          | нет или волоски | ланц., линейно-ланц         | перисторас.                      | мешковидный                   |
| <i>Woodsia glabella</i>           | га         | затен. и открыт. ск.                 | кмф         | тв    | 15          | нет             | узколанц., лин.-ланц        | дважды перисторазд., перисторас. | разделен на волосовидные доли |
| <i>W. ilvensis</i>                | га         | затен. и открыт. ск., камен. россыпи | кмф         | сл    | до 0        | чеш. и волоски  | ланц.                       | дважды перисторас.               | разделен на волосовидные доли |
| <i>W. macrochlaena</i>            | ва         | затен. ск.                           | кмф         | тл    | 25          | волоски         | широко-ланц.                | перисторас.                      | перепончатая кайма            |
| <i>W. polystichoides</i>          | ва         | затен. ск.                           | мф          | тл    | 35          | чеш. и волоски  | ланц.                       | перисторас.                      | перепончатая кайма            |
| <i>W. subcordata</i>              | ва         | затен. и открыт., приморские ск.     | кмф         | тв    | 30          | чеш. и волоски  | ланц.                       | перисторас.                      | разделен на волосовидные доли |
| <i>W. subintermedia</i>           | ва         | затен. и приморские ск.              | кмф         | тв    | 30          | чеш. и волоски  | ланц., широко-ланц.         | перисторас.                      | перепончатая кайма            |

Примечание. Тип ареала: га – голарктический; ва – восточноазиатский. Место произрастания: ск. – скалы; скл. – склоны; затен. – затененные; открыт. – открытые; камен. – каменные. Отношение к влаге: мф – мезофит; кмф – мезоксерофит; кмф – ксеромезофит. Отношение к свету: тв – теневыносливый; тл – тенелюбивый; сл – светолюбивый. Опушение: чеш. – чешуи. Пластинка: форма: ланц. – ланцетная; лин. – линейная; рассеченность: перисторазд. – перистораздельная; перисторас. – перисторассеченная.

2001). Длина пластинок вай в несколько раз превышает их ширину, пластинки дважды-перистораздельные, дважды-перисторассеченные или перисторассеченные. И черешки, и пластинки вай в той или иной степени опушены (за исключением *Protowoodsia manchuriensis* и *W. glabella*). Нередко степень опушения, форма и размеры сегментов пластинок вай у особей одного вида могут различаться в зависимости от возраста или условий произрастания. Наиболее четко это проявляется у *W. ilvensis*, занимающего разнообразные экологические ниши. Довольно полиморфен и *W. glabella*, изменчивость которого также связана с экологическими условиями. Другой вид полиморфности вай отмечается у *W. subintermedia* и *W. subcordata*. У этих видов могут варьировать расположение и форма сочленения черешка.

Сорусы располагаются на нижней стороне пластинок вай папоротников сем. Woodsiaceae и нередко почти полностью покрывают ее. Особенности строения индузия служат таксономическим признаком, разделяющим рода *Protowoodsia* и *Woodsia*. Для первого из них характерны цельные мешковидные покрывальца, у представителей другого рода индузий имеет вид окружающей сорусы лопастной, перепончатой каймы или же значительно редуцирован. Мешковидный индузий *Protowoodsia manchuriensis* (рис. 1), как считает Н. Н. Цвелев (2005), является примитивным, возникшим как защита сорусов от излишней влаги в гумидных условиях тропиков и субтропиков. В современных условиях умеренного климата при отсутствии переувлажнения такое строение индузия нерационально и рассматривается нами как реликтовая особенность вида. Индузий трех видов рода *Woodsia* (*W. macrochlaena*, *W.*



Рис. 1. Индузий *Protowoodsia manchuriensis*



*subintermedia*, *W. polystichoides*) хорошо развиты и представляют собой лопастную перепончатую кайму вокруг соруса. У *W. glabella*, *W. ilvensis*, *W. subcordata* индузий слабо развит и имеет вид волосков, окружающих сорус (рис. 2). Следует отметить, что этот тип индузии характерен для видов, имеющих более обширные ареалы и экологические амплитуды, чем, например, *Protowoodsia manchuriensis*, *W. macrochlaena* и др. Можно говорить о том, что волосовидные доли такого покрывальца не оказывают препятствий для высывания спор. В то же время, в массе эти доли эффективно защищают сорусы от излишнего испарения, колебания температур и других неблагоприятных факторов, воздействующих на растения в условиях скал умеренного пояса.

Подземная часть всех дальневосточных видов сем. Woodsiaceae представлена короткими, плотными, с небольшими ежегодными приростами корневищами с массой придаточных корней, в совокупности производящих впечатление мочковатой корневой системы цветковых растений. Как показал анализ строения особей различных видов Woodsiaceae, длина корней может быть почти равна или даже превышать размеры надземной части, что дает возможность извлекать влагу из более глубоких слоев скального грунта. Корневища активно ветвятся, в результате образования большого числа коротких ответвлений

формируется своеобразная дернина, сходная по габитусу с таковой у цветковых растений (рис. 3). Это дало основание по жизненной форме отнести эти виды к дерновинным (Храпко, 1996). Данная жизненная форма характерна для преимущественного числа скальных дальневосточных папоротников (Храпко, 1999).

Верхушечные почки многочисленные, покрыты пленками и волосками, что защищает растущие части корневищ от негативного влияния внешних факторов. Дополнительной защитой служат черешки живых и отмерших вай.

Сравнение общего морфологического строения изучаемых видов показывает значительную степень их сходства (см. табл.). Представители сем. Woodsiaceae – многолетние летнезеленые ортотропно нарастающие папоротники, относящиеся к одной жизненной форме. Если географический и таксономический анализ показывают некоторое разнообразие изучаемой группы, то в морфологическом отношении выявляется ее однообразие. Хотелось бы отметить, что даже включение в число изучаемых видов, указываемых для рДВ А.И. Шмаковым (2009, 2011) и И.А. Крещенок (2011) не смогло бы увеличить ее разнообразие в этом отношении.

**Исторический анализ.** Говорить о возрасте видов папоротников или времени их вхождения в состав флоры довольно проблематично из-за отсутствия достоверных палеоботанических материалов. Определенные предположений в этом случае можно делать, исходя из особенностей строения, распространения, экологического предпочтения представителей. Так, Б.А. Юрцев (1968), учитывая степень морфологической обособленности *W. glabella* и *W. ilvensis*, говорит о том, что они вполне могли существовать в неогене, а возможно – в плиоцене. Н.Н. Цвелев (2005) был склонен признавать политопное происхождение *Woodsia* из какого-то тропического или субтропического предкового рода во время роста гор одного из орогенезов. Учитывая особенности географического распространения, экологические и биоморфологические особенности дальневосточных видов сем. Woodsiaceae, можно сказать, что наиболее четко связи с тропическими и субтропическими областями прослеживаются, на наш взгляд, у *Protowoodsia manchuriensis* и *Woodsia macrochlaena*. Становление остальных видов изучаемой группы связано с более суровыми условиями и проходило во время процесса горообразования в различных регионах.

Более определенно можно говорить о месте той или иной группы растений в составе флоры какого-либо региона. Так, согласно А.И. Толмачеву (1974), каждая флора может быть подразделена на 3 категории элементов, отражающих исторические стадии участия вида в формировании флоры: реликтовые, консервативные и прогрессивные. Основываясь на анализе ареалов, экологических и биологических особенностей мы включаем представителей сем. Woodsiaceae в группу консервативных видов дальневосточной птеридофлоры. Характерной особенностью представителей этого исторического элемента А.И. Толмачев называет их способность устойчиво удерживать свои позиции на отвечающих их экологическим требованиям местообитаниях. Ни признаков угасания, ни расселения или устойчивого приумножения численности особей у таких видов не отмечается. Все это справедливо и для дальневосточных видов сем. Woodsiaceae, которые, занимая на территории рДВ соответствующие их экологическим требованиям экотопы, создают достаточно стабильные популяции, в ряде случаев в оптимальных условиях отмечается и споровое возобновление (*Protowoodsia manchuriensis*, *Woodsia ilvensis* и др.). Сезонные ритмы этих папоротни-



Рис. 2. Сорусы *Woodsia ilvensis*



Рис. 3. Общий вид особи *Woodsia polystichoides*

ков соответствуют сезонному ритму умеренного пояса.

Как было отмечено А.И.Толмачевым (1974), общим для видов консервативного элемента является их относительно давнее присутствие в составе флоры, нередко может быть установлена одновременность их первоначального появления в данной области. Это мы обнаруживаем и при анализе группы дальневосточных видов сем. Woodsiaceae. Так, расселение папоротников, характеризующихся широким распространением (*Woodsia glabella*, *W. ilvensis*) происходило, по-видимому, во время существования Берингийского моста и было связано с формированием высокогорных ландшафтов, основные черты которых, как считал А.И. Толмачев (1948), сложились еще до четвертичного периода. Н.Н. Цвелев (2005), отмечал, что во время похолодания в конце неогена некоторые виды *Woodsia* смогли спуститься в низкогорья и на равнины, но большинство из них осталось в среднем и верхнем горных поясах. К таким видам мы относим *W. glabella* и *W. ilvensis*, которые в настоящее время отличаются значительной морфологической изменчивостью, широкими адаптационными способностями. Занимая различные по экологическим условиям скалы и каменистые россыпи, они произрастают, главным образом в средней части гор, но способны подниматься и в высокогорья.

Восточноазиатские представители (*Protowoodsia manchuriensis*, *Woodsia macrochlaena*, *W. polystichoides*, *W. subintermedia*) расселились в южной части рДВ в периоды потепления климата и господства восточноазиатской теплоумеренной флоры. На проникновение этих видов во флору дальневосточного региона значительное влияние оказал Восточно-Азиатский центр видového разнообразия папоротников, насчитывающий в настоящее время около 4500 видов (Труон, Труон, 1982). Распространенные на юге рДВ названные выше виды на затененных скалах занима-

ют ниши с достаточно влажным субстратом, диапазон их экологической адаптации уже, чем у представителей предыдущей группы.

Два вида из группы восточноазиатских папоротников (*W. subintermedia*, *W. subcordata*) могут быть отнесены к автохтонным (в границах Восточноазиатской флористической области) новообразованиям. *W. subcordata*, возник, как полагает Н.Н. Цвелев (2005), от межсекционной гибридизации голарктического *W. ilvensis* и восточноазиатского *W. polystichoides*. Хотя эта гибридизация, по мнению этого автора, не является современной, все же этот вид сравнительно молодой. Гибридогенным является и *W. subintermedia*, который, вероятно, происходит от гибридизации восточноазиатских *W. polystichoides* и *W. macrochlaena* (Цвелев, 2005).

### Заключение

Анализ особенностей географического распространения представителей дальневосточных сем. Woodsiaceae показал, что они являются преимущественно восточноазиатскими видами, наибольшее их разнообразие сосредоточено в южной части региона. Широким распространением как на территории рДВ, так и за ее пределами характеризуются 2 вида (*Woodsia glabella*, *W. ilvensis*). Для этих же видов свойственны достаточно широкая экологическая пластичность и морфологическая изменчивость.

В пределах территории рДВ виды семейства занимают преимущественно экотопы в средней части гор, приурочены главным образом к затененным влажным скалам и являются тенелюбивыми или теневыносливыми мезофитами.

Представители сем. Woodsiaceae – многолетние летнезеленые ортотропно нарастающие растения, относящиеся к одной жизненной форме – дерновинные папоротники. Для них характерны удлиненные более-менее опушен-



ные, реже – голые (у *Protowoodsia manchuriensis* и *Woodsia glabella*) вайи и черешки, имеющие сочленение (исключая *Protowoodsia manchuriensis*). Корневища короткие, многократно ветвящиеся. Активно растущие апикальные части (верхушечные почки) защищены остатками черешков отмерших вай, волосками и пленками. Общее морфологическое строение и структурные и биологические особенности этих видов в целом соответствуют современным климатическим условиям умеренной зоны.

Как приспособление представителей сем. Woodsiaceae к условиям скал можно рассматривать их небольшие размеры, дерновинную жизненную форму. Особенности, связанными с адаптацией видов рода *Woodsia* к скальным экотопам в среднем поясе гор умеренного климата, можно считать защиту активно растущих частей (верхушечных почек) волосками и чешуями, наличие сочленения черешка, редуцированный, в виде волосков, индузий. Характерное для *Protowoodsia manchuriensis* мешковидное покрывальце соруса может рассматриваться как реликтовая особенность, указывающая на возникновение вида в переувлажненном климате тропических субтропических регионов.

Дальневосточные представители сем. Woodsiaceae занимают устойчивое положение в современном покрове, что дает основание отнести их к консервативному историческому элементу флоры. Основываясь на анализе географического распространения, экологических и биоморфологических особенностей можно говорить о том, что вхождение видов в птеридофлору рДВ происходило двумя основными путями: голарктических видов – во время существования Берингийского моста и было связано с формированием горных ландшафтов; восточноазиатских – в периоды потепления климата и господства восточноазиатской теплоумеренной флоры. Два вида из группы восточноазиатских папоротников (*W. subintermedia*, *W. subcordata*) могут быть отнесены к автохтонным (в границах Восточноазиатской флористической области) новообразованиям.

#### Л И Т Е Р А Т У Р А

- Державина Н. М. Адаптации эпилитных папоротников на разных уровнях структурной организации // Сибирский экологический журнал. 2015. – Т. 22. – №2. – С. 175–184. Каталог научного гербария сосудистых растений ИМГиГ ДВО РАН. Южно-Сахалинск: Ин-т морской геологии и геофизики ДВО РАН, 1999. – 207 с.
- Колдаева М. Н. Растения скальных местообитаний южного Приморья (эколого-флористическая и интродукционная характеристика, охрана генофонда). Дис. .... к.б.н.. Владивосток, 2007. – 336 с.
- Колдаева М.Н., Храпко О.В. Скальные папоротники Южного Приморья в природе и культуре // Бюлл. ГБС. 2011. – № 196. – С. 33–41.
- Корчагина И.А. Систематика высших споровых растений с основами палеоботаники. – СПб., 2001. – 696 с.
- Креценко И.А. Конспект папоротников Амурской области // Turczaninowia, 2011. – Т. 14. – № 1. – С. 23–42.
- Креценко И.А., Шмаков А.И. Новый вид *Woodsia* с Дальнего Востока // Turczaninowia. 2007. – Т. 10. – №. 1. – С. 9–12.
- Растения, грибы и лишайники Сихотэ-Алинского заповедника. – Владивосток: Дальнаука, 2016. – 557 с.
- Растения природной флоры в Главном ботаническом саду им. Н.В. Цицина Российской академии наук: 65 лет интродукции. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2013. – 657 с.
- Рубцова Т.А. Флора Малого Хингана. – Владивосток: Дальнаука, 2002. – 194 с.
- Сосудистые растения советского Дальнего Востока. – Л.: Наука, 1985. – Т. 1. – С. 7–9.

- Толмачев А.И. Основные пути формирования растительности высокогорных ландшафтов Северного полушария // Ботан. журн. 1948. – Т. 33. – №2. – С. 161–180.
- Толмачев А.И. Введение в географию растений. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1974. – 244 с.
- Федоров Ал.Л., Кирпичников М.Э, Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Лист. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. – 312 с.
- Флора, микобиота и растительность заповедника «Бастак». – Владивосток: Дальнаука, 2007. – 283 с.
- Хохряков А.П. Флора Магаданской области. – М.: Наука, 1985. – 400 с.
- Храпко О.В. Папоротники юга Дальнего Востока России (Биология, экология, вопросы охраны генофонда). – Владивосток: Дальнаука, 1996. – 200 с.
- Храпко О.В. Скальные папоротники российского Дальнего Востока // Исследование растительного покрова российского Дальнего Востока. – Владивосток: Дальнаука, 1999. – С. 135–145 (Тр. ботан. садов ДВО РАН. Т. 1)
- Цвелев Н.Н. О роде *Woodsia* R. BR. (Woodsiaceae, Polypodiophyta) // Новости систематики высших растений. 2005. – Т. 5. – С. 33–46.
- Цвелев Н.Н. Семейство Вудсиевые – Woodsiaceae // Флора российского Дальнего Востока. Дополнения и изменения к изданию «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» тт. 1–8 (1985–1996). – Владивосток: Дальнаука, 2006. – С. 37–38.
- Цвелев Н.Н. Отдел Папоротниковидные – Polypodiophyta // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. – СПб.: Наука, 1991. – Т. 5. – С. 14–93.
- Шмаков А.И. Определитель папоротников России. – Барнаул: Изд-во Алтайского ун-та, 1999. – 108 с.
- Шмаков А.И. Определитель папоротников России. – Барнаул: РПК «Арктика», 2009. – 126 с.
- Шмаков А.И. Папоротники Северной Азии. – Барнаул: «Арктика», 2011. – 209 с.
- Шмаков А.И. The new system of family Woodsiaceae // Turczaninowia. 2015. – Т. 18. – № 2. – С. 11–16.
- Юрцев Б.А. Флора Сунтар-Хаята. Проблемы высокогорных ландшафтов Северо-Восточной Сибири. – Л.: Наука, 1968. – 235 с.
- Tryon R.M., Tryon A.F. Ferns and allied plants: with special reference to tropical America. N.J.: Springer, 1982. 857 p.

Статья поступила в редакцию 10 ноября 2016 г.

#### FAMILY WOODSIACEAE – BIOLOGICAL DIVERSITY AND POSITION IN FAR EASTERN PTERIDOFLORA

O.V. Khrapko

Botanical Garden-Institute FEB RAS, Vladivostok, Russian Federation

The analyses of taxonomy, geographical distribution, morphology, ecology of family Woodsiaceae species of Far Eastern flora are presented in the article. It is shown that 7 species of family Woodsiaceae are distributed into 2 genera: *Protowoodsia* and *Woodsia*. The analysis of geographical distribution revealed 2 types of areas among which the East Asian type is the largest. Ferns of Woodsiaceae are rock plants; most species belong to mesophyte shade-tolerant plants. Analysis of distribution, ecological, biological and morphological characteristics gives reason to consider these species by the conservative elements of Far East flora.

**Key words:** Far East, ferns, geographic range, adaptation, biological and ecological features, morphological structure.

Tabl. 1. Il. 3. Bibl. 27.