

НАЦИОНАЛЬНАЯ АКАДЕМИЯ НАУК АЗЕРБАЙДЖАНА  
ИНСТИТУТ БОТАНИКИ

---

А. М. АСКЕРОВ

# ПАПОРОТНИКИ КАВКАЗА

Баку–ЭЛМ–2001

*Печатается по постановлению  
Редакционно-издательского совета  
Национальной Академии Наук Азербайджана*

Редактор:  
*доктор биол. наук А. Г. Долуханов*

Рецензенты:  
*Чл.-Корр. АН Груз., доктор биол. наук, проф.  
А. А. Колаковский  
Акад. Н.А.Н. Азерб., доктор биол. наук, проф.  
В. Д. Гаджиев*

**Аскеров А. М.**

Папоротники Кавказа. Баку: Элм, 2001, с.

В книге охарактеризован современный таксономический состав папоротников территории, приведены данные об их местообитании, распространении, даны точечные карты ареалов видов, показаны основные этапы становления птеридофлоры Кавказа, связи ее с флорами других регионов мира. Представляет интерес ботаников, систематиков, студентов вузов.

А  $\frac{2004000000}{655(2)-89}$  87-129

Издательство "Элм", 1989 г.

## ВВЕДЕНИЕ

Папоротники, история которых восходит к девонскому периоду палеозоя (более 300 млн. лет до н. э.), относятся к числу древнейших представителей флоры высших растений: они уступают в этом отношении только риниофитам и плауновидным и имеют приблизительно один геологический возраст с хвощевидными

Папоротники насчитывают около 300 родов и более 10000 видов. Они распространены по всему земному шару, но наиболее многообразны в тропиках, где представлены различными жизненными формами. Многие представители папоротников играют заметную роль в сложении растительного покрова и обладают полезными свойствами (лекарственными, техническими, пищевыми, декоративными и др.).

В связи со сложной макро- и микроструктурой и присущими этой группе растений явлениями интенсивной естественной гибридизации, апомиксиса и полиплоидии изучение систематики и географии папоротников сопряжено со значительными трудностями. Поэтому они остаются одной из наименее изученных групп в растительном мире.

Особый интерес представляет исследование папоротников горных регионов как флористически наиболее богатых, являющихся хранилищем генофонда древнереликтовых таксонов и центрами таксономического разнообразия видов.

В изучении таксономии и географии птеридофитов особое значение имеют работы европейских ботаников (Vida, 1972; Pichi Sermolli, 1977; Fraser-Jenkins, 1977; Eraser-Jenkins, Reichstein, 1980; Pickos-Mirkova, 1979; Reichstein, 1981; Greuter et al., 1981 и др.). обстоятельный обзор материалов по изучению птеридофитов за последние 20 лет дал D. Meyer (1980).

До семидесятых годов оставались недостаточно изученными многие вопросы систематики, географии и биоморфологии папоротников Кавказа, что являлось препятствием к составлению достаточно полной характеристики птеридофлоры региона и освещению ее генезиса. Между тем исследование птеридофлоры имеет большое значение и для познания некоторых вопросов палеогеографии и истории флоры Кавказского перешейка.

В настоящей работе наибольшее внимание уделено полиморфным и спорным родам и видам, их морфологии, экологии, географическому распространению, а также генезису птеридофлоры Кавказа. Автор искренне признателен А. Г. Долуханову, А. А. Колаковскому, С. С. Харкевичу, Ю. Л. Меницкому и С. К. Черепанову за консультации по тем или иным вопросам, затронутым в работе.

## К ИЗУЧЕННОСТИ ПТЕРИДОФЛОРЫ КАВКАЗА И МАТЕРИАЛ ИССЛЕДОВАНИЯ

### 1.1. История исследования папоротников региона

Критический анализ материалов отдельных работ дастся в главе 3 в примечаниях к таксонам, поэтому здесь приводятся лишь основные этапы таксономического изучения папоротников Кавказа.

Фрагментарные сведения о распространении некоторых видов папоротников Кавказа встречаются в ряде работ периода с 1830 г. до начала нашего века (Meyer C., 1831; Ho henacker, 1833, 1838; Ledebour, 1853; Boissier, 1884; Альбов, 1891, 1895, Ломакин, 1897; Шмальгаузен И. Ф., 1897; Липский, 1899; Маркович, 1901; Боровиков, 1908 и др.). В 1909 г. А. В. Фомин впервые дал краткий обзор кавказских видов многорядника, а затем – видов щитовника и пузырника (Фомин, 1910, 1911). В это же время Ю. Н. Вороновым и Ф. И. Алексеевко произведены обширные сборы по папоротникам в Абхазии (нижняя часть лесного пояса) – подробные маршруты экспедиции Воронова приводятся А. А. Колаковским и Ю. Н. Вороновым (1981).

Из перечисленных авторов только В. И. Липский (1899) дал список известных ему видов папоротников Кавказа (39 видов из 21 рода). В этот период А. Christ (1906) описал 2 вида папоротника – *Asplenium daghestanicum* (Дарестан) и *A. woronowii* (Абхазия), самостоятельность которых подтверждается и нашими исследованиями. А. В. Фомин (1908–1913) по сборам различных ботаников Кавказа описаны следующие 6 видов папоротников: *Dryopteris raddeana* (из Талыша), *D. oreades*, *Polystichum woronowii*, *D. alexeenkoana*, *Asplenium pseudolanceolatum*, *A. hermannii-christii* (из Абхазии), а также несколько гибридов, разновидностей и форм. В "Критической флоре Кавказа" А. В. Фомин (1911б) приводит 60 видов папоротников, относящихся к 23 родам, причем все аксоны имеют обширную синонимику, латинские описания и сведения о географическом распространении. Данный труд продолжительное время был основным источником сведений о папоротниках Кавказа. В нем почти все внутривидовые таксоны представлены в ранге формы, типы выделенных таксонов отсутствуют, что затрудняет выяснение их систематического положения; включены многочисленные гибриды между внутривидовыми таксонами. Данная обработка, опубликованная позже отдельно (Фомин, 1913), во многом, конечно, не соответствует современным представлениям.

Отметим здесь статью В. П. Малеева (1926) об изменчивости 2 видов *Polypodium* в нижней лесной зоне Абхазии.

А. А. Гроссгейм (1939) во втором издании "Флоры Кавказа" указывал для региона 59 видов папоротников (из 23 родов и 5 семейств), дав комментарии для некоторых полиморфных видов (*Asplenium nigricum*, *Dryopteris borteri*).

С. В. Голицин (Golitsin, 1933) из Аджарии описал интересный вид со связями в приатлантике – *Dryopteris liliana* Golits., а затем подробно рассмотрел его морфологию и географию (Голицин, 1941).

Из наиболее интересных находок периода 30–40-х годов следует отметить новое для Кавказа (из Аджарии) семейство *Hymenophyllaceae* с видом *Hymenophyllum tunbrigense* (L.) Smith (Попов, 1939, 1940); *Marsilea strigosa* Willd. (собрана А. Г. Рубцовой в Талыше 31.X.1936); *Anogramma leptophylla* (L.) Link (на Апшероне и в Талыше – Бурчак-Абрамович, 1945, 1947). Папоротниковым бучинам Кавказа посвящена интересная статья А. Г. Долуханова (1960), видам рода *Dryopteris kemulagiæ*, который оказался ранее известным *D. gemota*). В статьях Э. Ц. Габриэлян и А. Г. Еленевского (1961), А. И. Глушко, Г. Л. Кудряшовой (1962), А. Е. Боброва (1964), Н. Н. Цвелева, А. Е. Боброва (1966), А. А. Дмитриевой (1967), в трудах Л. И. Прилипко (1954), А. А. Колаковского (1961), И. С. Сафарова (1962), А. Г. Долуханова (1964) значительно уточнено распространение ряда видов папоротников (особенно лесных) в отдельных регионах Кавказа.

Необходимо отметить некоторые обработки папоротников в региональных "Флорах" – "Флора Абхазии" (Колаковский, 1938), "Флора Армении" (Тахтаджян, 1954а), "Флора Азербайджана" (Рза-заде, 1950; Исаев, 1950), "Определитель растений Аджарии" (Дмитрисва, 1960) и др.

Таким образом, хотя после выхода работы А. В. Фомина (1911б) появилось немало публикаций, все они посвящены в основном некоторым аспектам распространения и экологии отдельных видов папоротников Кавказа в связи с общими исследованиями сосудистых растений и носят фрагментарный характер.

Планомерное исследование птеридофлоры региона начинается с 70-х годов и осуществляется в нескольких направлениях. Изучаются папоротники одного из интереснейших фитогеографических регионов – Талыша, систематика, география и экологические особенности видов родов *Polystichum*, *Polypodium* и *Dryopteris* (Аскеров, Бобров, 1972). Продолжаются исследования папоротников отдельных районов Кавказа. Изучаются в основном современные представители, одновременно обобщаются данные по ископаемым видам папоротников Кавказа, помимо спорофита исследуются и гаметофиты. Особое внимание уделяется изучению анатомического строения папоротников Кавказа в связи с их систематикой, экологией и структурной эволюцией (Новрузова и Аскеров, 1973, 1977, 1978а, б, 1981, 1982, 1983).

Во втором издании "Флоры Грузии" (Долуханов, Микеладзе, 1971) по системе, принятой в "Floraе Europae" (1964), включено 57 видов

папоротников, относящихся к 27 родам (класс Pteropsida). Данные о распространении папоротников на Северном Кавказе приводятся в работах Ю. А. Дударя (1977). Во "Флоре Северного Кавказа" (Галушко, 1978) приводятся 45 видов по 23 родам (Polypodiophyta). Однако в этой работе пропущен *Cystopteris regia* и ставится под сомнение наличие в регионе *Dryopteris villarii*. Р. М. Середин (1979) отмечает здесь 44 вида папоротников, относящихся к 19 родам.

Особо следует отметить второе издание "Флоры Абхазии" (Колаковский, 1980), где представлены оригинальные ботанико-географические и экологические данные с включением 48 видов, относящихся к 22 родам (отдел Polypodiophyta). Год спустя в результате флористической экспедиции по Абхазии было выявлено еще несколько интересных видов и местонахождений по птеридофитам Абхазии (Колаковский, Аскеров, 1981). Птеридофитам Армении посвящена статья Е. С. Gabrieljan, W. Greuter (1984).

Некоторые сведения по систематике эндемиков птеридофлоры Кавказа (*Dryopteris liliana*, *D. alexeenkoana*, *D. raddeana*, *Asplenium woronowii*, *A. pseudolanceolatum*, *A. hermanniei-christii*) приводятся в ряде статей иностранных ботаников (Fraser-Jenkins, 1972, 1974, 1977; Reichstein et. al., 1973; Nardi, 1976; Piekos-Mirkova, 1977; Demiriz et. al., 1981). Эти данные критически обсуждаются – в примечаниях к названным видам.

За эти годы собрано много ценных гербарных материалов (особенно сборы А. Г. Долуханова, А. А. Колаковского, Н. А. Буша, В. Козловского, И. Введенского, Л. И. Прилипко, Д. А. Алиева, В. Д. Гаджиева, А. А. Дмитриевой, И. А. Микеладзе, Л. М. Патарая, В. М. Мемиадзе, А. Е. Боброва, Э. Ц. Габриэлян, Д. Очиари, Е. Гогиной и др.), позволяющих уточнить географическое распространение и экологию ряда видов папоротников Кавказа.

Немало работ посвящено изучению спор и макроостатков ископаемых папоротников Кавказа, особенно Западной Грузии (Палибин, 1936; Мchedlishvili, 1963; Тахтаджян, 1963; Колаковский, 1964; Фаталиев, 1960, 1961; Каталог ископаемых растений Кавказа, 1973; Аваков, 1979; Узнадзе, Цагарели, 1979; Шатилова, Мchedlishvili, 1980). Эти и другие работы, посвященные ископаемым папоротникам Кавказа, использованы при освещении генезиса и истории формирования птеридофлоры Кавказа.

## 1.2. Материал, методика, маршруты

Материалом для таксономического, морфологического, анатомического и палинологического исследования папоротников послужили наши сборы и наблюдения в природе в различных регионах Кавказа. Используются также гербарные коллекции отечественных научно-исследовательских институтов (Москва, Ленинград, Баку, Тбилиси, Ереван, Сухуми, Багуми, Махачкала и др.) и некоторых зарубежных учреждений.

В качестве основного метода исследования принят классический морфолого-географический. Большинство таксонов изучалось главным образом в природе (в различных географических и экологических условиях с охватом фаз вегетации), а также на экспериментальном участке Ботанического сада Института ботаники АН АзССР. Для наиболее полной характеристики родов и видов также использовались анатомический, палинологический методы, метод половой генерации и фотографирование. Изучались чешуи корневищ, черешки и типы жилкования. Для наглядного сравнения таксонов между собой по совокупности количественных признаков построены полигональные графики.

Для отдельных видов составлены точечные карты распространения на Кавказе и карты общего ареала. При составлении карт ареалов руководствовались методическими положениями, изложенными в работах А. И. Толмачева (1974), Е. Hulten (1958, 1962), Н. Meuzel, E. Jager, E. Weinert (1965) и других фитогеографов.

Коллекция спор и чешуй, а также материалы для анатомического исследования были собраны автором во время флористических экспедиций. Все фотографии важнейших стадий видов сняты в природных условиях. Споры изучались ацетолизным методом Г. Э. Эрдмана (1956), частично – в лаборатории палинологии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР и в отделе систематики и географии высших растений Института ботаники АН ГССР; споры ископаемых папоротников – в лаборатории спорово-пыльцевого анализа Института палеобиологии им. Л. Ш. Давиташвили АН ГССР. Анатомические исследования проводились по общеизвестной методике с использованием микроскопов МБИ-3, МБИ-6 и МБИ-5. Гаметофиты выращивались в лабораторных условиях в чашках Петри на растворе Кнопа. При изучении чешуй, жилкования и других морфологических особенностей спорофита и гаметофита использованы микроскопы МБС-2 и МБС-9, спор – МБИ-3, Полам Р-Ш.

Почти все виды наблюдались в природе: объем некоторых таксонов оценивался на основании изучения их популяционной изменчивости с охватом различных стадий. Во время экспедиций большое внимание уделялось экологии видов, посещались классические местонахождения таксонов (особенно редких и критических). Высотные пределы распространения видов определены во время экспедиций с помощью высотомера, а также с учетом данных, содержащихся в литературе и на гербарных этикетках.

В работе гибриды и виды дифференцированы. При установлении различия использованы следующие критерии: промежуточная морфология; abortивность спор и иногда спорангия; наличие непоследних чисел хромосом или высокая пloidность; явление так называемого плюса гетерозиса (особенно у триплоидных гибридов).

Маршруты экспедиций представлены на рис. 1.

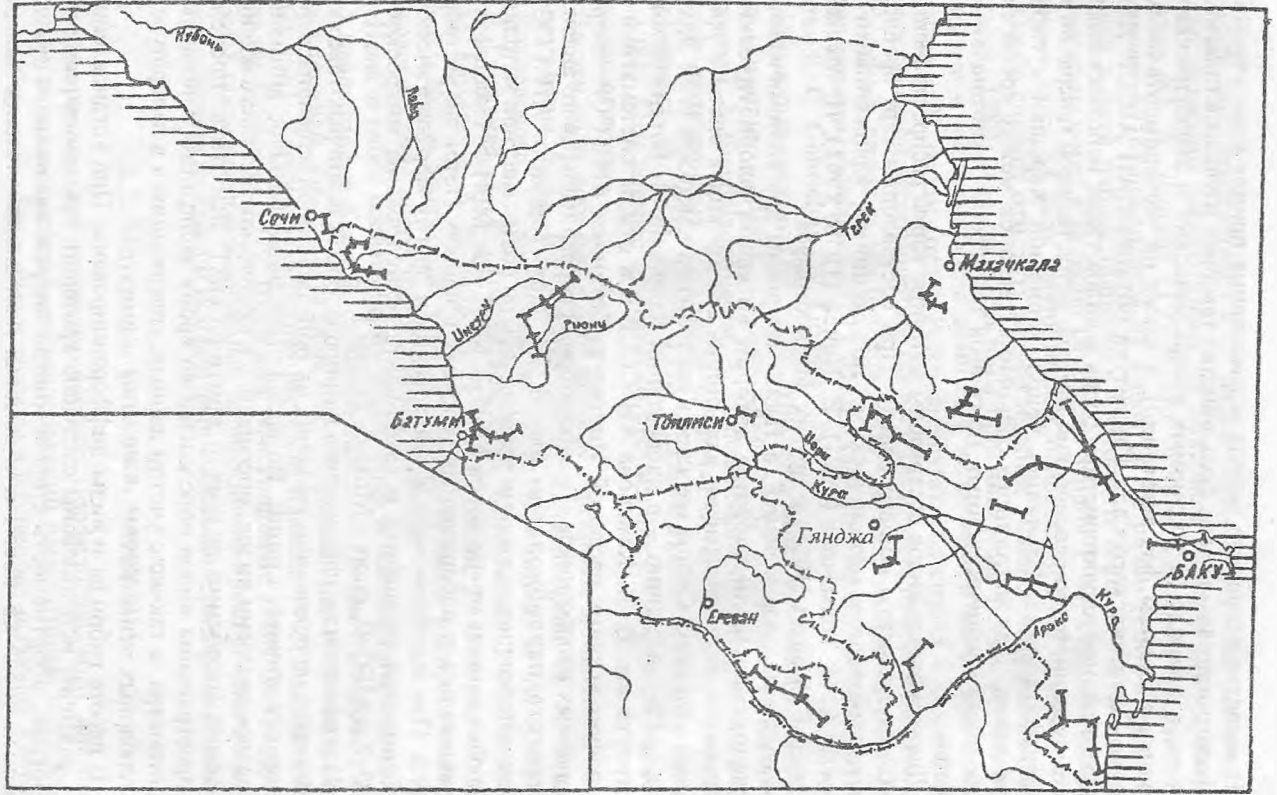


Рис. 1. Маршруты автора по Кавказу.

## МОРФОЛОГИЯ ПАПОРОТНИКОВ КАВКАЗА

Для наиболее полной характеристики таксонов и выяснения положения критических родов и видов изучались морфологические особенности спорофита и гаметофита. Особое внимание обращено на макроморфологию спорофита (форма листа и его жилкование; сорус и спорангии, индузий), а также на морфологию спор и чешуй. Приводятся сведения по цитотаксономии папоротников.

### 2.1. Морфология спорофита

Лист. Листья папоротников морфологически соответствуют целым крупным ветвям их вероятных предков – риниофитов и представляют собой нечто промежуточное между листьями в обычном понимании и ветвями. Одиночное и верхушечное расположение спорангиев у некоторых папоротников, верхушечный и притом длительный рост их листьев, обычно большие размеры и сложно рассеченная форма листовой пластинки, крупные и сложные листовые следы – все эти факты приводят к выводу, что листья папоротников произошли из ветвей в результате их уплощения и ограничения в росте (Тахтаджян, 1978 б). Листья папоротников отличаются очень большим разнообразием. При описании листа мы использовали терминологию R. Тугон (1960) (см. также Боборов, 1961).

Размеры листьев папоротников Кавказа колеблются от нескольких сантиметров (виды *Hymenophyllum*, *Asplenium*, *Woodsia*, *Ophioglossum* и др.) до 2–2,5 м (виды *Pteridium*, *Dryopteris*, *Polystichum*, *Athyrium* и особенно их гибриды). форма их – от линейных до широкояйцевидных.

Как правило, листья дифференцируются на черешок и пластинку. У некоторых родов (например, *Polypodium*) черешки соединены с корневищем посредством особого сочленения, наличие или отсутствие которого является родовым признаком.

Продолжение черешка, т. е. часть срединной оси, отграниченную перьями, называют рахисом; различают рахис пера, или вторичный рахис, рахис перышка, или третичный рахис и т. д. Морфология рахиса (особенно его опушенность) имеет видовое значение.

Отношение длины листовой пластинки к ее ширине, а также к длине черешка для некоторых видов имеет диагностическое значение (было использовано при характеристике видов родов *Dryopteris*, *Polystichum* и *Asplenium*). Для видов группы *Dryopteris carthusiana-austriaca* одним из основных признаков является соотношение величины перьев, перышек листа.

Однако, как показали наши исследования, размеры, форма и цвет листовой пластинки часто меняются в онтогенезе, особенно под воздействием экстремальных условий среды. Поэтому для описания материалы брались со зрелых экземпляров, собранных в различных частях ареала вида.

Папоротники Кавказа чрезвычайно разнообразны по рассеченности пластинки листа. Простой лист ремневидной формы без сегментов встречается только у *Phyllitis scolopendrium*, а со сросшимися латерально сегментами – у *Ceterach officinarum*. У подавляющего же большинства видов листья перистые – однажды, дважды или многократно. Пластинка перистого листа имеет рахис, представляющий собой продолжение черешка.

При описании перьев и перышек немаловажное значение приобретает их расположение относительно верхушки и основания пластинки (дистальное, проксимальное, центральное, апикальное), а также относительно сторон: акроскопическое (сторона сегмента, направленная к вершине оси), базископическое (сторона сегмента, направленная в противоположную сторону), адаксиальное – верхняя и абаксиальное – нижняя (рис. 2).

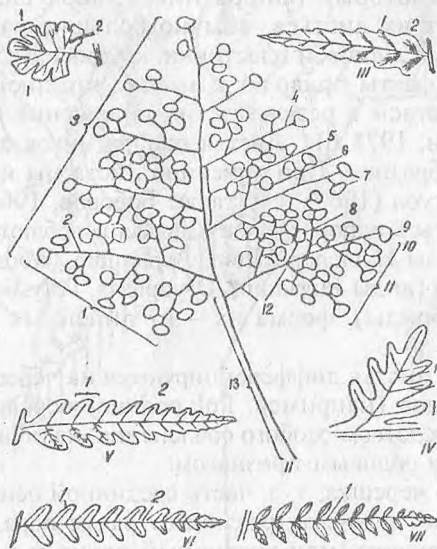


Рис. 2. Части листа папоротника (по Траун, 1960).

I - конечный сегмент: 1 - доля, 2 - жилка. II - лист (диаграмма): 1 - перо кататропное, дваждыперистое, 2 - рахис пера, 3 - пластинка триждыперистая, 4 - черешок сегмента, 5 - рахис, 6 - сегмент третьего порядка, 7 - конечный сегмент, 8 - перышко, 9 - акроскопическая сторона, 10 - базископическая сторона, 11 - перо анадромное, 12 - черешочек, 13 - черешок листа; III - конечный сегмент - дольчатый, перисто-дольчатый: 1 - доля, 2 - средняя жилка; IV - конечный сегмент: 1 - средняя жилка, 2 - жилка, 3 - доля, V - перисто-конечный сегмент: 1 - конечный сегмент, 2 - доля; VI - перисто-конечный сегмент: 1 - средняя жилочка, 2 - средняя жилка; VII - перисто-конечный сегмент: 1 - рахис.

В большинстве случаев листья папоротников совмещают функции фотосинтеза и спороношения. Но у многих папоротников листья дифференцированы на стерильные (фотосинтезирующие неспороносные) и фертильные (несущие спорангии). Среди папоротников Кавказа диморфными являются следующие 13 видов: *Botrychium lunaria*, *B. virginianum*, *Ophioglossum vulgatum*, *O. lusitanicum*, *Osmunda regalis*, *Cryptogramma crispa*, *Pteris cretica*, *P. vittata*, *Anogramma leptophylla*, *Onoclea sensibilis*, *Matteuccia struthiopteris*, *Blechnum spicant*, *Salvinia natans* из 10 родов). Диморфизм выражен у них или между отдельными листьями на одном корневище, или, более редко (*Osmunda regalis*), в пределах пластинки одного листа. Он представляет собой один из радикальных признаков, используемых в классификации родов, а особенности фертильных и стерильных листьев (размеры, степень рассеченности и т. д.) являются характерными признаками для видов.

Почти у всех названных видов мы наблюдали переходные формы между стерильными и фертильными листьями.

**Ж и л к о в а н и е.** Жилка – это выступ ткани листа над проходящим внутри пучком (Тахтаджян, 1978б). Жилкование пластинки листьев папоротников очень разнообразно, и его особенности имеют существенное значение для систематики папоротников (рис. 3, 4).

Многие птеридологи (Фее, 1850; Luerssen, 1889; Фомин, 1913, 1934) придавали большое значение данному признаку и на этом основании описали несколько родов и видов, самостоятельность которых впоследствии не была признана. А. В. Фомин (1913) разделил полиморфный вид *Cystopteris fragilis* на 2 подвида и впоследствии возвел их в ранг самостоятельных видов: *C. anthriscifolia* Fomin, *C. emarginato-denticulata* Fomin; у первого жилки заканчиваются в заострениях зубчиков, а у второго – в выемках между зубцами. Наши данные не подтверждают самостоятельности видов.

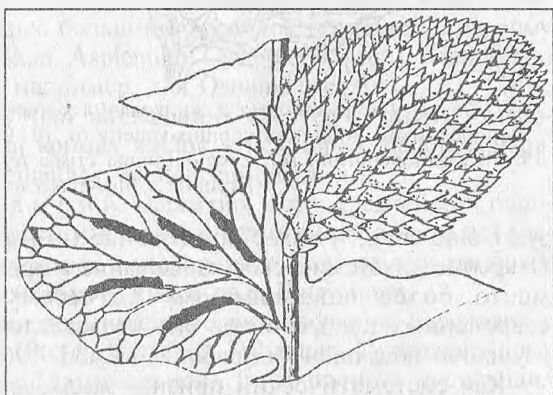


Рис. 3. Форма сорусов, жилкования и чешуи у *Ceterach officinarum*.

Если согласиться с гипотезой, согласно которой лист папоротника произошел из дихотомических псилофитовых предковых форм, то примитивный тип жилкования следует считать дихотомическим. Отдельные жилки типичного дихотомического жилкования не обра-

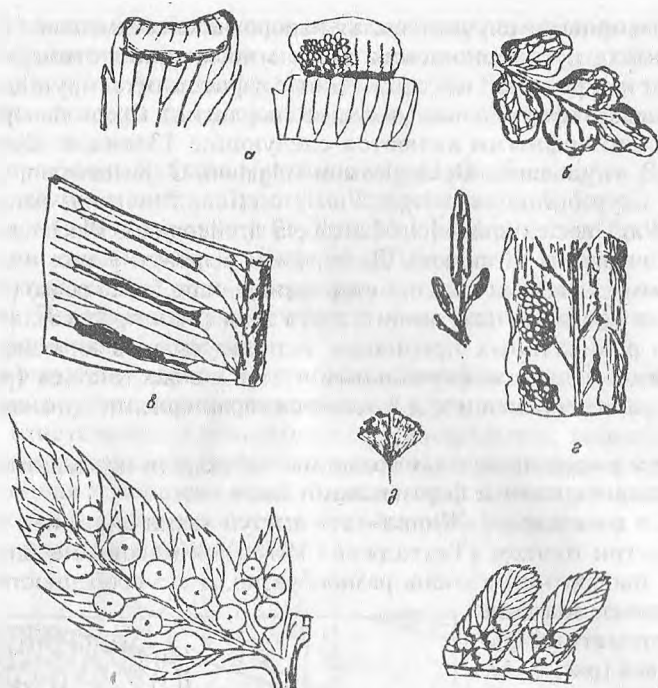


Рис. 4. Форма индузия и жилкования у перышек различных видов папоротников: *Adiantum capillus-veneris* (а, д), *Cheilanthes pteridioides* (б), *Phyllitis scolopendrium* (в), *Cryptogramma crispa* (г), *Polystichum aculeatum* (е), *Dryopteris filix-mas* (ж)

зуют еще сети, и такое жилкование называют поэтому открытым. Открытое дихотомическое жилкование в процессе эволюции уступает место более совершенному сетчатому жилкованию. Среди современных папоротников оно представлено наиболее широко, его изучению посвящен ряд работ (Iwatsuki, 1962; Wagner, 1979 и др.).

Как систематический признак жилкование приобретает важное значение, если оно сочетается с признаками сорусов. Кроме того, как показали наши наблюдения в природе и на экспериментном участке, формы жилкования могут меняться в онтогенезе, а также в связи с влиянием экстремальных условий среды. Поэтому материалы для описания были взяты со зрелых экземпляров, собранных из различных частей ареала. Ниже приводится обобщенная классификация жилкований для папоротников Кавказа.

I. Открытое дихотомическое: *Hymenophyllum*.

II. Сетчатое.

1. Не анастомозирующее (свободное) простоперистое: *Matteuccia* (фертильные и стерильные листья), *Botrychium virginianum* (стер. л.), *Onoclea* (ферт. л.).

2. Не анастомозирующее сложноперистое (дву- и более кратные): большинство папоротников Кавказа – *Dryopteris*, *Polystichum*, *Asplenium*, *Polypodium*, *Phegopteris*, *Cystopteris*, *Woodsia*, *Notholaena*. Для видов названных родов характерно отхождение 1–3 (4) вильчато-разветвленных от средней жилки вторичных жилок.

3. Анастомозирующее с ясно выраженной средней жилкой: *Onoclea* (стер. л.), *Blechnum*, *Cyatium*.

4. Анастомозирующее без ясно выраженной средней жилки: *Ceterach*, *Salvinia*, *Blechnum*. Последний носит смешанный характер этим и предыдущим типами. Сюда относим также *Ophioglossum*, обычно выделяемый особым типом – филлоидальный.

5. Адиантоидное неанастомозирующее. Из папоротников Кавказа, кроме *Adiantum capillus-veneris*, сюда относим *Botrychium lunaria* (стер. л.). У этих папоротников средняя жилка прекращает свое развитие уже у основания перышка, откуда отходят многократно разветвленные вторичные жилки одинаковой всерной формы.

6. Адиантоидное анастомозирующее. Включает 2 вида рода *Marginea*.

Нередко отличают анадромное (базальное ответвление жилки на акроскопической стороне) и катадромное (базальные ответвления жилок на базископической стороне) жилкование. Среди кавказских папоротников подавляющее большинство видов относятся к первому типу (*Dryopteris*, *Polystichum*, *Asplenium*, *Cystopteris* и др.). Второй тип жилкования характерен, например, для *Osmunda regalis*.

Из морфологических черт жилкования следует отметить булаво-видную утолщенность на концах жилок у некоторых папоротников: *Phyllitis*, *Polypodium*, *Cheilanthes*, *Matteuccia* (ферт. л.).

**С о р у с и с п о р а н г и й.** Вероятно, что у древнейших папоротников спорангии и сорусы имели верхушечное (терминальное) расположение. Среди современных папоротников Кавказа они наиболее близки к такому расположению у видов рода *Botrychium*.

В процессе эволюции терминальное расположение переходит в краевое – маргинальное (*Pteris*, *Pteridium*, *Adiantum*, *Hymenophyllum*), а затем – поверхностное (ламинальное). Этот процесс происходил независимо в разных линиях эволюции, причем во всех случаях спорангии перемещались на нижнюю, или "брюшную" (абаксиальную) сторону листовой пластинки (Тахтаджян, 1978б).

На Кавказе наиболее широко представлены виды с последним типом расположения спорангиев и сорусов (*Dryopteris*, *Polystichum* и др.).

Кроме того, у кавказских видов наблюдаются как одиночное (среди родов *Botrychium*, *Ophioglossum*, *Osmunda*), так и групповое (большинство видов) расположение спорангиев и сорусов. Безусловно, последнее в приспособительной эволюции папоротников было крупным прогрессом. Важное систематическое значение имеют наличие или отсутствие спорангиального кольца, его форма, число клеток (особенно

клетки с утолщенными стенками – клетки аннулюса) и способы открывания спорангиев.

Настоящее кольцо отсутствует у представителей таких примитивных и древних родов папоротников Кавказа, как *Botrychium*, *Ophioglossum* и *Osmunda* – спорангии у них раскрываются верхушечными створками. Здесь мы встречаем 2 основных типа расположения колец – косое (лишь у *Hymenophyllum tundrigense*) и вертикальное. Таким образом, у кавказских папоротников представлены почти все основные современные типы расположения колец. Наиболее древнее из них – поперечное, затем – косое, а вертикальное является молодым прогрессивным.

Как показали наши исследования, число клеток аннулюса – диагностический признак для видов рода *Polypodium*; для этого рода радикальным признаком является наличие или отсутствие парафиза между спорангиями. По – видимому, парафиз представляет собой редуцированный спорангий.

Отмеченные признаки являются характерными при систематике семейств и родов папоротников, а форма сорусов нередко используется и при характеристике видов (из родов *Athyrium*, *Polypodium* и др.).

**И н д у з и я (п о к р ы в а л ь ц е).** Возникновение индузий, по видимому, было связано с приспособительной эволюцией спорангиев – тем самым они обеспечивали себе надежную защиту от экстремальных условий. Градантные сорусы, характеризующиеся более длительным развитием и более мелкими спорангиями, нуждаются в защите гораздо больше, чем простые – с более крупными и одновременно развивающимися (симультанно) спорангиями. Поэтому в разных линиях эволюции папоротников с градантными сорусами независимо и разными путями возникли покрывальца, эффективно защищающие развивающиеся спорангии (Тахтаджян, 1978 б).

Диагностическое значение признаков индузий оценивалось различно. Большое значение этому признаку придавали классические птеридологи. Многие специалисты морфологии индузия не уделяли должного внимания. При этом учитывалось, что нередко индузии отсутствуют среди видов одного и того же рода или недоразвиваются, как, например, у *Athyrium alpestre*.

Как показали наши исследования, размеры и формы индузия, место его прикрепления, опушенность, окраска, структурные особенности имеют большое значение при характеристике родов и видов современных папоротников. Например, при восстановлении нами рода *Hymenocystis* С. А. Мей. (выделение его из рода *Woodsia*) одним из радикальных признаков явилась форма индузий (Аскеров, 1986). Для филогении таксонов немаловажное значение приобретает исследование развития и формирования индузия в онтогенезе.

Среди кавказских папоротников индузии отсутствуют у древних родов *Osmunda*, *Botrychium*, *Ophioglossum* и *Polypodium*. У некоторых

родов функцию индузия выполняет группа чешуек и волосков (*Ceterach*, *Notholeana*), иногда – видоизмененный и завороченный над сорусами край листьев и перышек (*Pteridium*, *Pteris*, *Cryptogramma*, *Adiantum*, *Cheilanthes*).

Индузии имеют различную форму: линейные или узкопродолговатые (*Asplenium*, *Phyllitis*), почковидные (*Dryopteris*), щитковидные (*Polystichum*), в виде подковки (*Athyrium*), блюда (*Hymenocystis*), клюва (*Cystopteris*) и др. Двугубый индузий имеет род *Hymenophyllum*.

Чешуи. Изучению морфологии чешуй папоротников посвящено небольшое число работ (Бобров, 1964; Widen et al., 1967; Аскеров, Бобров, 1972а; Забелина, Филин, 1976; Piekos-Mirkova, 1979). Признаки чешуй имеют большое диагностическое значение и служат важным критерием при идентификации видов папоротников Кавказа. Весьма ценны они для систематики видов родов "*Dryopteris austriaca-carthusiana*", а также *Polystichum* и *Asplenium*.

Морфология чешуй иногда используется как основной признак при установлении филогении родов папоротников. Так, существуют 2 главных типа чешуй на черешках листьев циатеиных: структурно однородные, состоящие из одинаковых клеток, и окаймленных, у которых клетки, расположенные по краю, резко отличаются по форме, окраске и размеры от удлинённых клеток, находящихся в центре. В пределах второго типа, в свою очередь, имеется большое морфологическое разнообразие, выражающееся в наличии или отсутствии темных щетинок на чешуйках. На основе этого признака птеридологи разделяют род *Syathea* на 5 родов и считают, что пантропический род *Sphaeropteris* со структурно однородными чешуями дал начало двум эволюционным линиям со структурно неоднородными окаймленными чешуями: в одной линии – 2 рода, обладающие щетинистыми чешуйками, в другой – тоже 2 рода, не имеющие щетинок на окаймленных чешуях (Гладкова, 1978).

Морфология чешуй нами широко использована при характеристике видов. С помощью этого признака внесены существенные дополнения в диагнозы видов *Dryopteris raddeana*, *D. austriaca*, *D. expansa*, *D. carthusiana*, а также видов родов *Polypodium*, *Polystichum*, *Asplenium*.

Использованы материалы, собранные из различных мест обитания и разных точек ареала. Чешуи для описания брались вблизи верхушки корневика и у основания черешка.

Как показали наши исследования, наиболее ценными для систематики и филогении папоротников Кавказа являются следующие признаки: форма и размеры чешуй, отношение их длины к ширине; наличие или отсутствие у чешуи полосы из темноокрашенных клеток, размеры этой полосы, ее расположение по длине чешуи (*Dryopteris*, *Polypodium* и др.); форма края чешуй – наличие или отсутствие краевых сосочков (зубчиков) (*Polypodium*, *Asplenium* и др.); форма и цвет клеток чешуй, число клеток с темными оболочками, ин-

тенсивность их окраски – решетчатые (клатратные) чешуи характеризуются тем, что боковые стенки клосток утолщены, образуя явственный решетчатый узор (*Asplenium*, *Ceterach*, *Phyllitis*); способ прикрепления чешуй к корневищу и черешку щитовидные (пельтатные чешуи прикрепляются одной из точек своей поверхности, а не краем пластинки, как обычно).

Чешуйки, которые имеют большей частью расположенные клетки или одинаково нежные и одинаково окрашенные стенки, отличаются обычно яйцевидными и ланцетовидными формами и характерны для видов родов *Cystopteris*, *Athyrium*, *Blechnum*, а также для некоторых видов *Dryopteris* и *Polystichum*. Эти формы чешуй мы предлагаем назвать "нерешетчатые тонкостенные".

### 3.2. Морфология спор

Морфология спор часто используется для выяснения вопросов систематики современных и частично ископаемых видов папоротников. Нередко на ряду с описанием вегетативных органов встречаются описания спор в диагнозах родов и видов (Luerssen, 1889; Фомин, 1913, 1934; Пояркова, 1953 и др.). Имеется также ряд исследований, специально посвященных морфологии спор папоротников (обстоятельный обзор приводится М. И. Нейштадтом, 1960).

В работах, посвященных изучению спор папоротников различных регионов, мы находим описания некоторых видов, встречающихся также на Кавказе (Седова, 1950; Эрдтман, 1956; Бобров, 1964, 1967; Сладков, 1967; Бобров и др., 1983; Гричук, Монозон, 1971; Кутафьева, 1972; Рябкова, 1973, 1982; Sorsa, 1964; Pickos-Mirkova, 1977, 1979; Planderova, 1976; Tryon R., Tryon A., 1982 и др.). Однако специальные исследования спор папоротников Кавказа почти не проводились. Отметим лишь статью М. Ф. Давлианидзе (1965), посвященную изучению спор кавказских видов рода *Dryopteris* s. l.

**К общей морфологии спор папоротников.** В материнской клетке споры образуются в тетрадах. Существует 2 типа расположения спор в зависимости от их возникновения в материнской клетке: радиальный, когда споры образуются в виде 4 шарообразных тетрад, и билатеральный – залегают четыремя удлиненными сферическими секторами. В каждой споре различают проксимальную сторону, обращенную к центру тетрады, и дистальную, расположенную снаружи. Каждая спора имеет взаимоперпендикулярные полярную и экваториальную оси, по которым производится измерение размеров спор.

При билатеральном типе формирования спора имеет один линейный гребень – в дальнейшем однолучевую щель. Тело споры состоит из ядра и протоплазмы, которую покрывают 3 оболочки. Первая, внутренняя, называется эндоспорием, или интиной, она

вещества, состоит из целлюлозы и большей частью при ацетолизной обработке разрушается. Вторая – экзоспорий, или экзина, она имеет гладкую или скульптурированную поверхность, прекрасно сохраняется при обработке у современных спор и не менее хорошо у ископаемых. Образована она кутиноподобным веществом. Экзина спор гладкая или снабжена различными скульптурными образованиями. Третья оболочка споры – периспорий, она тонкая, покрывает экзису и имеет сложное строение с разной формы структурными и скульптурными элементами, имеющими диагностическое значение. Периспории у одних видов папоротников плотно, у других неплотно прилегают к экзоспорию, а иногда и вовсе не развиваются (*Polypodium*).

А. Н. Сладков (1967) приводит обзор основных специальных исследований, касающихся развития спорных оболочек, в том числе периспория. Классифицируя спорные оболочки по их происхождению, многие палинологи оставляют название периспорий лишь за оболочкой, которая в процессе развития споры отлагается поверх экзоспория периплазмодиумом спорангия. Периспорий, как правило, не прирастает плотно к экзоспорию, а очень легко отделяется от последнего. По мнению ряда авторов, присутствие периспория – это определенная степень организации внутри папоротникообразных: на более низких ступенях периспорий отсутствует, на более высоких папоротникообразные уже обладают им. А. Н. Сладков (1967) предлагает термином "периспорий" обозначать оболочки, способные легко утрачиваться, даже если происхождение их не выяснено, так как он уже вошел в литературу по сравнительной морфологии спор.

Периспорий чаще всего наблюдается у спор билатеральносимметричного типа, главным образом у представителей семейств *Aspidiaceae*, *Adiantaceae*, *Aspleniaceae* и др. Выделяют 3 его типа: 1) в виде тонкой нежной пленки с беспорядочными сборками и морщинками, покрывающими тело споры наподобие чехла, благодаря чему по контуру создается оторочка различной ширины; складки, рубцы и т. п. образования иногда переходят на оторочку; 2) грубее первого, иногда с зернистой скульптурой или с крупными выростами, иногда с тонкими удлиненными выростами; 3) в виде большого гладкого чехла, покрывающего спору и образующего по контуру тела широкую гладкую оторочку.

Одним из морфологических признаков каждой споры является наличие щели, тип которой предопределен положением спор в тетрадах. При билатеральносимметричном типе тетрадный рубец имеет вид линейного гребня и образует однолучевую щель. Расположена щель всегда на проксимальной стороне споры.

Споры встречаются разных форм. При билатеральносимметричном типе форма спор бобовидная и эллипсоидная. Основными очертаниями, следовательно, будут: овальное с проксимальной и дистальной сторон и бобовидное при боковом положении. В плане периспорий создаст по контуру тела кайму или оторочку, хорошо различимую в оптическом сечении при боковом положении.








СИММЕТРИЯ	РАДИАЛЬНО-СИММЕТРИЧНЫЕ				БИЛАТЕРАЛЬНО-СИММЕТРИЧНЫЕ		
ФОРМА	ШАРОВИДНЫЕ	ТЕТРАЗДРИЧЕСКИЕ			БОБОВИДНЫЕ		
	ОКРУГЛОЕ	ТРЕУГОЛЬНО-ОКРУГЛОЕ	ТРЕУГОЛЬНОЕ	ТРЕУГОЛЬНО-ЛОПАСТНОЕ	ПЛОСКО-ВЫПУКЛОЕ	ВОГНУТО-ВЫПУКЛОЕ	ДВОЯКО-ВЫПУКЛОЕ
ОЧЕРТАНИЯ							

Рис. 5. Очертания, форма и симметрия спор (по Боброву и др., 1983).

Очертания, расположение апертур и тип симметрии спор приводятся на рис. 5 (по Боброву и др., 1983).

**Морфология спор папоротников Кавказа.** Исследована морфология спор отдельных видов, особенно полиморфных и критических. Были просмотрены также споры ископаемых видов, обнаруженных в третичных и четвертичных отложениях Кавказа, что позволило глубже осветить генезис птеридофлоры. В итоге уточнено систематическое положение ряда родов и видов современных папоротников и дополнены их диагнозы. Признаки спор дают надежный материал для дифференциации гибридов и гибридогенных видов (Фомин, 1913; Аскеров, 1978; Reichstein, 1981). Как правило, у гибридов (при нормальном развитии спор) сочетаются признаки спор родительских видов.

Признаки спор помогают не только точному определению видов, но и имеют существенное значение при выяснении филогении отдельных таксонов. Так, из всех видов рода *Woodsia* лишь споры *W. fragilis* имеют шиловатый периспорий, что явилось одним из оснований для восстановления нам прежнего рода *Hymenocystis*. Среди видов *Dryopteris* s. l. *D. Thelypteris* занимает обособленное положение по морфологии спор, что свидетельствует о правильности выделения его самостоятельным родом *Thelypteris*, относящимся к сем. *Thelypteridaceae*. Результаты изучения морфологии спор свидетельствуют также о правильности выделения родов *Phegopteris*, *Gymnocarpium* и *Oreopteris* из сложного рода *Dryopteris* s. l. Лишь с учетом морфологии спор можно выделить естественные группы (комплексы) в роде *Dryopteris*.

Для характеристики семейств папоротников диагностическими признаками следует считать типы спор, симметрии, форму спор и число разветвлений щели; для родов и видов – скульптуру и строение спородермы (периспория, экзоспория и эндоспория). Среди кавказских представителей морфология спор приобретает особое важное диагнос-

такое значение для видов родов *Dryopteris*, *Polystichum*, *Asplenium*, *Polypodium*.

Характеристика спор кавказских видов здесь дается нами обобщенно, так как основные признаки их включены в диагнозы. Поскольку обзор морфологии спор и методика их изучения подробно описаны в литературе (Гричук, Моноссон, 1971; Кутафьева, 1972; Рябкова, 1973, 1982; Бобров и др., 1983), мы здесь коснемся признаков спор также обобщенно.

В работе широко использованы данные по морфологии периспория. При описании спор даются скульптурные элементы, представляющие собой фрагментированные поднятия периспория — его выступы и углубления (складки, ячейки, шипы, бугорки, ямки, желобки и т. п.). Для некоторых родов (*Asplenium*, *Cystopteris*, *Woodsia*, *Dryopteris*) размеры спор также являются диагностическими (особенно когда периспорий отсутствует).

Папоротники Кавказа относятся преимущественно к изоспоровым (равноспоровым), лишь небольшое число видов (*Salvinia*, *Marsilea*) относятся к разноспоровым. У первых споры представлены как 1-лучевой щелью разверзания (большинство видов), так и 3-лучевой (*Ophioglossum*, *Botrychium*, *Pteridium*, *Pteris*). Однолучевые имеют в основном бобовидную и овальную форму, а 3-лучевые — округлую, треугольно-округлую, треугольную и редко треугольно-лопастую (в очертании).

Экзоспорий у спор с периспорием гладкий, без него — скульптурированный. Тип периспория и экзоспория зависит от формы составляющих их скульптурных элементов, создающих складчатую (виды *Dryopteris*, *Polystichum*, *Athyrium*), складчато-ячеистую (*Asplenium*, *Phyllitis*, *Woodsia*, *Gymnocarpium*), длинноизвилисто-складчатую (*Woodsia*, *Ceterach*, *Adiantum*, *Cheilanthes*, *Notholaena* и др.), шиповатую *Hymenocystis*, *Thelypteris*; *Polystichum lonchitis*, *Cystopteris fragilis* и др.), бугорчатую и другие орнаментации.

Ниже приводятся описания новых эндемиков, а также результаты сравнительно-палиноморфологического анализа.\*

1. *Asplenium hermannii-christii*. Форма спор в очертании с полюса эллиптическая, с экватора плоско-выпуклая, 1-лучевая. Периспорий в виде отдельных острых шиповидных выступов, концы выступов изогнуты. По окружности экваториальной плоскости насчитывается около 18 шипов, высота шипов 13, 20 мкм. Размеры э. о. 58, 72–69, 31 мкм, п. о. 42, 0–50, 6 мкм (с периспорием) и соответственно 46, 33–55, 81, 38, 46–45, 27 мкм (с периспория).

\* Принятые сокращения: э. о. — экваториальная ось; п. о. — полярная ось; дл. — длина; шир. — ширина; м. э. д. — малый экваториальный диаметр; б. э. д. — большой экваториальный диаметр.

Исследованные образцы: Абхазия, с. Бзыбь. 26.VII 1980. А. Аскеров.

2. *A. haussknechtii*. Форма спор в очертании с полюса широкоэллиптическая, с экватора плоско-выпуклая, 1-лучевая. Периспорий мелкоскладчатый, складки периспория образуют замкнутые 4–5-угольные мелкие ячейки. Контур складок вокруг споры создает невысокие заостренные шипы, высота шипов не превышает 3,08 мкм. Экина толстая, размеры э. о. 54, 56–79, 42 мкм, п. о. 59, 92–66,00 мкм (с периспорием) и соответственно 50, 42–69, 30, 39, 19–44, 20 мкм (без периспория).

Исследованные образцы: Турция, Анталья, Геикдаг, 12.IX 1979. С. R. Fraser-Jenkins, n. 9812.

3. *A. wogonowii*. Форма спор в очертании с полюса широкоэллиптическая, с экватора округлая, 1-лучевая. Периспорий складчато-ячеистый. Ячейки замкнутые, округло-угловатые. Стенки ячеек сравнительно широкие, усеянные редкими мелкими шипами; контур складок вокруг тела споры создает треугольные выступы с частыми выростами. Выросты с заостренными грубыми зубчиками. На этих зубчиках – бугорки. Высота выроста до 7 мкм. Размеры э. о. 48, 60–59, 88 мкм, п. о. 38, 73–44, 48 мкм (с периспорием) и соответственно 30, 62–39, 08 мкм, 20, 31–29, 46 мкм (без периспория).

Исследованные образцы: Абхазия, Гагрский хр., 18.VI 1980. А. Аскеров.

4. *A. pseudolanceolatum*. Форма спор в очертании с полюса эллиптическая, с экватора плоско-выпуклая, 1 лучевая. Периспорий складчато-ячеистый, ячейки замкнутые, крупные, удлиненной формы, стенки ячеек тонкие, высокие. Контур складок вокруг тела споры создает гладкие незаостренные выступы. Размеры э. о. 18, 0–20, 7 мкм, п. о. 12, 6–19, 5 мкм (с периспорием) и соответственно 13, 8–16, 2, 9, 7,–14, 84 мкм (без периспория).

Исследованные образцы: Абхазия, Гагрский хр., 19.VI 1980. А. Аскеров.

Таким образом, у указанных видов имеются отличия в строении периспория. У *A. haussknechtii* он мелкосетчатый, стенки сеток образуют невысокие близкорасставленные шипы; у *A. hermannii-christii* складки периспория не образуют сетчатой скульптуры. Довольно четко отличаются также виды *A. wogonowii* и *A. pseudolanceolatum*, родственные взаимоотношения которых обсуждались неоднократно.

5. *A. daghestanicum*. Споры 1-лучевые, широкоовальные, в очертании с полюса эллиптические, с экватора плоско-выпуклые; п. о. 33, 0–35, 3 мкм, б. э. д. 36, 2–51, 1 (62, 0) мкм, м. э. д. 31, 0–41, 5 (45, 6) мкм. Периспорий складчато-ячеистый, складки широкие, соединенные тонкими перегородками, на вершине гребенчатые.

Исследованные образцы: Дагестан, Агульский р-н, между сс. Арсуг и Буршаг, 19.VII 1982. А. Аскеров.

6. *Dryopteris liliana*. Споры 1-лучевые, почковидно-овальные, в

в очертании с полюса широкоэллиптические, с экватора плоско-выпуклые; контур периспория неравномерно извилистый, изредка слабо прерывистый, дл. сп. 45, 0–50, 2 мкм, шир. сп. 38, 2–43, 0 мкм (с периспорием) и соответственно 30, 8–32, 8, 22, 0–25, 6 мкм (без периспория).

Исследованные образцы: Аджария, с. Цихисдзири, 10.VIII 1981. А. Аскеров.

7. *D. gaddeana*. Споры 1-лучевые, округло-овальные, в очертании с полюса эллиптические, с экватора вогнуто-выпуклые; периспорий расчленен на участки складок различной величины и формы; контур периспория неравномерно извилистый; дл. сп. 44, 0–50, 0 мкм, шир. сп. 36, 4–40, 0 мкм (с периспорием) и соответственно 31, 8–35, 0, 21, 0–26, 8 мкм (без периспория).

Исследованные образцы: Талыш, Ленкорань, южнее урочища Ханбулани, 8.VI 1970. А. Аскеров.

8. *D. alexeenkoana*. Споры 1-лучевые, почковидно-овальные, в очертании с полюса широкоэллиптические, с экватора плоско-выпуклые; коричневые, периспорий с шипиками, контур периспория слабо извилистый; дл. сп. 54, 0–61, 2 мкм, шир. сп. 45, 8–51, 0 мкм (с периспорием) и соответственно 34, 4–40, 6, 27, 2–31, 2 мкм (без периспория). По общей морфологии проявляет сходство со спорами *Dyopteris expansa* и *D. austriaca*.

Исследованные образцы: Аджария, ущелье р. Дехва, 17.VII 1981. А. Аскеров.

9. *D. gemota*. Споры 1-лучевые, почковидно-овальные; прозрачно-желтоватые, периспорий в виде широкой оторочки, нередко неразвивающийся; дл. сп. 66, 0–69, 8 мкм, шир. сп. 56, 6–58, 6 мкм (с периспорием) и соответственно 41, 6–46, 8, 30, 8–35, 0 мкм (без периспория).

Исследованные образцы: Аджария, Зеленый мыс, 10.VIII 1981. А. Аскеров.

10. *Polystichum kadutovii*. Споры 1-лучевые, в очертании с полюса широкоэллиптические, с экватора плоско-выпуклые; п. о. 36, 5–38, 5 (45, 2) мкм, б. э. д. 53, 3–59, 5 мкм, м. э. д. 42, 7–48, 9 (53, 9) мкм. Периспорий мелкошиповатый, на поверхности образует складки разной величины.

Исследованные образцы: Талыш, Ленкорань, к югу от урочища Ханбулани, 8.VI 1970. А. Аскеров.

11. *Polypodium issacvii*. Споры 1-лучевые, удлинненно-бобовидные, в очертании с полюса широкоэллиптические, с экватора почти двояковыпуклые; п. о. 71, 7–77, 0 мкм, б. э. д. 89, 6–99, 3 мкм, м. э. д. 57, 4–67, 9 мкм. Периспорий плотно прилегающий, с мелкими бугорками.

Исследованные образцы: Талыш, Ленкорань, с. Билясар, 12.XI 1970. А. Аскеров.

### 2.3. Сравнительно-анатомическое строение черешка листа

Сведения об анатомической структуре папоротников, главным образом касательно их эволюционной и описательной анатомии, приводятся в трудах ряда авторов (Bower, 1923–1928; Мейер, 1949; Яценко-Хмелевский, 1954; Тахтаджян, 1956, 19786; Foster, Gifford, 1959; Огуга, 1972; Василевская, Прокопенко, 1982; Василевская, Борисовская, Баранов, 1983 и др.). Нами анатомическое строение вегетативных органов папоротников Кавказа изучалось с целью выявления анатомо-диагностических признаков.

Прежде всего остановимся на краткой обобщенной анатомической характеристике вегетативных органов папоротников.

У большинства папоротников Кавказа эпидермальные клетки черешков и корневищ на поперечном срезе с более или менее извилистыми стенками; тип мезофилла листа преимущественно гомогенный, реже дорсовентральный; к эпидерме прилегает колленхимное кольцо; центральная часть цилиндра состоит из основной ткани – паренхимных клеток. У отдельных родов и видов эти клетки различаются по форме, толщине стенок и плотностью расположения.

Черешок в поперечном сечении различной формы (округлый, овальный, прямоугольный, квадратный и др.); в очертании наблюдаются разные выступы (виды родов *Oreopteris*, *Onoclea*, *Athyrium* и др.), слабо или сильно выраженные впадины (*Dryopteris*, *Blechnum* и др.).

Проводящие пучки черешка окружены эндодермой из одного четко выраженного слоя клеток (обычно с тонкими стенками), за которой следует перицикл. На поперечном срезе черешка форма проводящих пучков весьма разнообразна (округлая, овальная, треугольная и др.). У отдельных родов и видов число проводящих пучков различно. У аспидиевых папоротников в основании черешка их 4–7, у видов родов *Asplenium*, *Athyrium*, *Thelypteris* и др. – 1 или 2, соединяющихся перед вступлением в пластинку в один пучок. Заметим, что род *Gymnocarpium* из сем. *Aspidiaceae* в настоящее время рядом птеридологов относится к сем. *Athyiaceae*, при этом для установления систематического положения этих таксонов одним из основных признаков служит число проводящих пучков.

На основании анатомического анализа обширного гербарного и живого материала нами выявлено, что для систематики видов и родов папоротников Кавказа наиболее постоянным диагностическим признаком является строение черешка, что и было положено в основу изучения систематически спорных родов и видов. Ниже приводим результаты их сравнительно-анатомического анализа.

**Род *Hymenocystis*** – на поперечном срезе черешок имеет овальную форму; к эпидерме, состоящей из мелких округлых клеток, прилегает относительно широкое кольцо колленхимы из плотно расположенных изодиаметрических клеток, резко отличающихся от широкополостных

тонкостенных клеток основной ткани, в центральной части которой наблюдается проводящий пучок, ограниченный от основной ткани эндодермой. Пучок состоит из 2 полулунной формы отрезков первичной ксилемы, окруженной первичной флоэмой, к которой прилегает перицикл.

Род *Woodsia* – черешок на поперечном срезе имеет прямоугольную форму, покрыт эпидермой из мелких клеток, к которой прилегает колленхимное кольцо из 3–4 слоев клеток, сходных с эпидермальными клетками. Колленхимное кольцо граничит с основной тканью, которая состоит из многоугольных широкополостных тонкостенных клеток. В центральной части черешка наблюдается 2 полулунной формы пучка, расположенных вблизи друг от друга. В пучках отчетливо выделяются первичная ксилема, перицикл и эндодерма.

Сравнительный анализ *Hymenocystis* и *Woodsia* показывает различия анатомических признаков черешка: по форме поперечного сечения и в строении проводящей системы, состоящей у первого из одного пучка с 2 ксилемными отрезками, у второго – из 2 самостоятельных пучков, что подтверждает их родовую самостоятельность.

Род *Dryopteris* – в поперечном сечении черешок почти округлой формы, колленхимное кольцо состоит от 4 до 6 слоев мелких клеток. Основная ткань отличается широкополостными тонкостенными клетками, где наблюдаются проводящие пучки. У отдельных видов число проводящих пучков колеблется от 3 до 8, из них 2 больших, ксилема которых состоит из прото- и метаксилемы, у остальных – из протоксилемы.

Сравнительно недавно из рода *Dryopteris* выделены роды *Phegopteris*, *Oreopteris*, *Thelypteris*.

Род *Thelypteris* – в поперечном сечении черешок с одной стороны полукруглого очертания, на противоположной – с 2 ушками, покрыт колленхимным кольцом из 3–5 слоев клеток, снаружи покрыт мелко-клеточной эпидермой. Основная ткань состоит из многоугольных тонкостенных клеток с крупными межклетниками. В паренхимной ткани располагаются 2 пучка одного размера.

Род *Oreopteris* – черешок в поперечном сечении квадратной формы, проводящая система состоит из 3 пучков, соединенных между собой.

Род *Phegopteris* – черешок в поперечном сечении треугольной формы, проводящая система состоит из 3 сходных с очертанием черешка отрезков.

Как видно, все эти 3 рода по строению черешка отличаются от рода *Dryopteris*; в свою очередь, род *Thelypteris* по форме, строению и числу пучков резко отличается от *Oreopteris* и *Phegopteris*; в то же время все 3 рода отличаются между собой по форме поперечного сечения черешка и строению проводящей системы.

Род *Asplenium* насчитывает на Кавказе 9 видов, 4 из которых относятся к критическим: *A. daghestanicum*, *A. woronowii*, *A. pseudolan-aeolatum*, *A. hermannii-christii*.

*A. daghestanicum* считается консpezifичным с *A. creticum*. Однако

черешок *A. daghestanicum* на поперечном срезе округлой формы с ребристым очертанием, покрыт эпидермой и прилегающей к ней колленхимной в 3–5 слоев плотно сомкнутых клеток, в центре которой располагается один проводящий пучок прямоугольной формы с нижней расширенной стороной, покрыт эндодермой, к которой примыкает первичная флоэма; центральную часть флоэмы по высоте прямоугольника занимает первичная ксилема в форме кувшина. *A. creticum* по строению колленхимного кольца и основной ткани схож с *A. daghestanicum*, тогда как по форме поперечного сечения черешка и проводящего пучка резко отличается от него (форма черешка округлая, форма пучка овальная, первичная ксилема в виде 2 отрезков), что подтверждает самостоятельность этих видов.

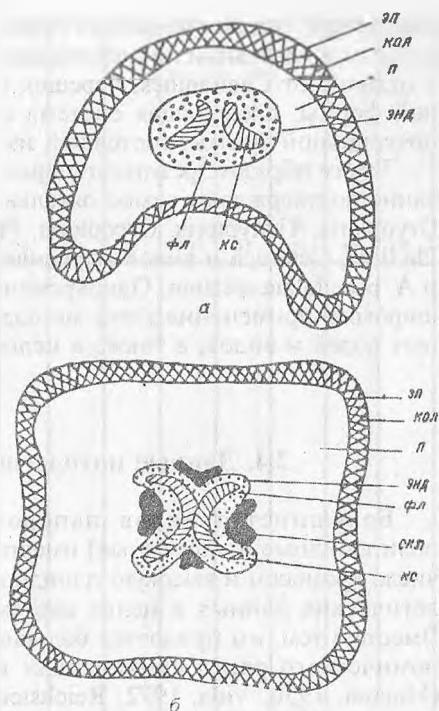
*A. hermannii-christii* считается идентичным *A. haussknechtii*. Но у *A. hermannii-christii* на поперечном срезе черешок прямоугольной формы с квадратными колленхимными выростами на середине противоположных узких сторон прямоугольника; в центральной части основной ткани наблюдается проводящий пучок удлиненно-овальной формы, окруженный эндодермой с прилегающим перициклом, первичной флоэмой и в ее центре – колбообразной формы первичной ксилемой. Тогда как *A. haussknechtii* на поперечном срезе имеет форму многоугольника. Колленхимное кольцо – из 3–4 слоев однородных, овальной формы клеток, которые прилегают к основной паренхиме, состоящей из изодиаметрических, широкополостных клеток. Проводящий пучок расположен в центре черешка округлой формы; в центральной части первичной флоэмы наблюдается 2 полулунной формы отрезка первичной ксилемы.

Как видно, *A. haussknechtii* по форме черешка и пучка, а также по строению проводящих элементов отличается от *A. hermannii-christii*.

Некоторые ботаники предполагают, что *A. wogonowii* близок к другому горно-колхидскому виду *A. pseudolanceolatum*. У *A. wogonowii* на поперечном срезе черешок полукруглой формы. В основную ткань, примыкающую к колленхимному кольцу, погружен один проводящий пучок, ксилема которого состоит из 2 отрезков пластинки (рис. 6, а). У *A. pseudolanceolatum* на поперечном срезе овальной формы эпидерма мелкоклеточная; колленхимное кольцо состоит из узких клеток, вытянутых в радиальном направлении. Паренхимные клетки основной ткани многоугольные с широкими полостями. В основной ткани располагаются 2 самостоятельных пучка, отграниченные от паренхимы эпидермой со слабо выраженным перициклом, центральную часть первичной флоэмы занимает первичная ксилема полулунной формы.

Вопреки мнению ряда ботаников, объединяющих роды *Phyllitis* и *Ceterach* с родом *Asplenium*, анатомические анализы черешка видов этих родов показали существенные различия в их строении.

Рис. 6. Схема черешка листа *Asplenium woronowii* (а) и *Phyllitis scolopendrium* (б, поперечный срез). Ув. 8х10 мкм: эн-эпидерма, кол-колленхима, п-паренхима, энд-эндодерма, фл-флоэма, кс-ксилема, скл-склеренхима.



Род *Phyllitis* – на поперечном срезе черешок округло-овальной формы с относительно широким колленхимным кольцом, примыкающим к основной ткани. В центральной части черешка располагается один крупный пучок, погруженный в основную ткань. Ксилема состоит из 2 полудугной формы пластинок (рис. 6, б).

Род *Ceterach* – на поперечном срезе черешок округлой формы с относительно крупными эпидермальными клетками и прилегающим колленхимным кольцом. Основная ткань состоит из изодиаметрических клеток. В центре располагаются 2 проводящих пучка, отграниченных от основной ткани эндодермой с удлиненными клетками и слабо выраженным перициклом, к которому примыкает первичная флоэма. в центральной части флоэмы располагается полукруглой формы первичная ксилема; на противоположном боку каждого пучка – обкладка малого размера.

Как видим, родовая самостоятельность *Asplenium*, *Phyllitis*, *Ceterach* подтверждается их анатомическими признаками.

Анатомические исследования выявили существенные отличительные признаки между представителями родов *Cheilanthes* и *Notholaena*. У *Cheilanthes* черешок на поперечном срезе округлой формы с 2 ушками; за эпидермой следует колленхимное кольцо с прилегающей основной тканью; в самом центре цилиндра располагается проводя-

ший пучок, отграниченный от основной ткани эндодермой; первичная ксилема в очертании прямоугольная, окружена флоэмой. У *Notholaena*, в отличие от *Cheilanthes*, черешок на поперечном срезе почти овальной формы, проводящая система состоит из одного крупного пучка почковидной формы, состоящей из 2 отдельных отрезков ксилемы.

Таким образом, результаты сравнительно анатомического исследования подтверждают самостоятельность родов *Hymenocystis*, *Woodsia*, *Dryopteris*, *Thelypteris*, *Oreopteris*, *Phegopteris*, *Cheilanthes*, *Notholaena*, *Phyllitis*, *Ceterach* и видов *Asplenium* – *A. daghestanicum*, *A. woronowii* и *A. pseudolanceolatum*. Одновременно подтверждена перспективность широкого применения этого метода в критической обработке отдельных родов и видов, а также в целом в систематике папоротников.

#### 2.4. Данные цитологии и цитотаксономии

Большинство видов папоротников (особенно гибридные, полиплоидные и апогамные) имеют большое и нередко непостоянное число хромосом и высокую ploидность. Поэтому использование цитологических данных в целях систематики папоротников затруднено. Вместе с тем, им придется большое значение при выяснении таксономического ранга критических видов и установления гибридов (Manton, 1950; Vida, 1972; Reichstein, 1981).

В нашей работе для характеристики таксонов использованы данные по числу хромосом (основное хромосомное число родов –  $x$ , диплоидное хромосомное число видов –  $2n$ ), а также уровень ploидности видов.

Известно, что представители папоротников среди высших растений обладают наибольшим числом хромосом (*Ophioglossum russettichum*,  $2n = 1320$ ): Сводные данные по числу хромосом папоротников приводятся в работах А. Chiarugi (1960), F. Fabbri (1963, 1965), G. Vida (1972), A. Love et al. (1977). Кариология видов папоротников (особенно из родов *Dryopteris*, *Asplenium*) уточнялась в исследованиях Н. Demiriz et al. (1981), Т. R. Reichstein (1981), Reichstein, J. Schneller (1982).

По данным упомянутых выше авторов приводятся основное число хромосом для родов, а также диплоидное число хромосом и уровень ploидности для видов некоторых подвидов папоротников Кавказа (табл. 1).

У папоротников, в том числе кавказских видов, отмечаются явления апогамии и особенно апогамии (например, *Pteris cretica* и *Dryopteris affinis*). Для рода *Marsilea* описывается и явление партеногенеза (Тахтаджян, 1978б). Среди папоротников Кавказа отмечаются случаи как аутоploидии и аллоploидии, так и анеуплоидии (Vida, 1972). В большинстве работ по цитотаксономии папоротников

ЧИСЛО ХРОМОСОМ РОДОВ И ВИДОВ ПАПОРОТНИКОВ КАВКАЗА

Название рода и основное число (x)	Название вида и диплоидное число (2n)	Плоидность вида
	2	3
Ophioglossum - 15, 120	O.lusitanicum - 250, 260	4 x
	O.vulgatum - 480, 1080	Aneuploid
Botrychium - 15, 45	B.lunaria - 90, 96	2 x
	B.virginianum - 30	2 x
Osmunda - 11	O.regalis - 44	2 x
Cheilanthes - 30	Ch.pteridioides - 120	4 x
	Ch.persica - 60	2 x
Notholaena	N.marantae	2 x
Adiantum - 29, 30	A.capillus-veneris - 60	2 x
Pteris - 28, 30	P.cretica - 58, 87	3 x (apog.)
	P.vittata - 116	4 x

	2	3
Cryptogramma - 30	C.crispa - 120	4 x
Anogramma - 29	A.leptophylla - 26	2 x
Pteridium - 13	Paquilinum - 104	2 x
Hymenophyllum - 13	H.tunbrigense - 26	2 x
Thelypteris - 35	T.palustris - 70	2 x
Oreopteris - 34	O.limbosperma - 68	2 x
Phegopteris	P.connectilis - 90	
Asplenium - 36	A.trichomanes ssp. trichomanes - 72	2 x
	– ssp. quadrivalens - 144	4 x
	A.septentrionale ssp.septentrionale - 144	4 x
	– ssp. caucasicum - 72	2 x
	A.viride - 72	2 x
	A.adiantum-nigrum - 144	4 x (Allopolyploid)

	2	3
	<i>A.ruta-muraria</i> - 144	4 x
	<i>A.woronowii</i> - 72	2 x
	<i>A.pseudolanceolatum</i> - 72	2 x
Ceterach - 36	<i>C.officinarum</i> - 144	4 x (autopolyploid)
Phyllitis - 36	<i>P.scolopendrium</i> - 72, 144	2 x, 4 x
Athyrium - 40, 41	<i>A.flix-femina</i> - 80	2 x
	<i>A.distentifolium</i> - 80	2 x
Cystopteris - 42	<i>C.fragilis</i> - 168	4 x
	<i>C.dickiana</i> - 168	4 x
	<i>C.sudetica</i> - 168	4 x
	<i>C.montana</i> - 168	4 x
Woodsia - 38, 39, 41	<i>W.alpina</i> - 164	4 x
	<i>W.glabella</i> - 78	2 x

	2	3
	<i>W.ilvensis</i> - 82	2 x
Matteuccia - 41	<i>M.struthiopteris</i> - 80	2 x
Polystichum - 41	<i>P.lonchitis</i> - 82	2 x
	<i>P.aculeatum</i> - 164	4 x (allopolyploid)
	<i>P.setiferum</i> - 82	2 x
	<i>P.braunii</i> - 164	4 x (allopolyploid)
Dryopteris - 41	<i>D.filix-mas</i> - 164	4 x (allopolyploid)
	<i>D.caucasica</i> - 82	2 x
	<i>D.oreades</i> - 82	2 x
	<i>D.affinis</i> - 82, 123	2 x, 3 x (apog)
	<i>D.raddeana</i> - 82	2 x
	<i>D.villarii</i> - 82	2 x
	<i>D.carthusiana</i> - 164	4 x

	2	3
	<i>D.austriaca</i> - 164	4 x (allopolyploid)
	<i>D.expansa</i> - 82	2 x
<i>Gymnocarpium</i> - 40	<i>G.dryopteris</i> - 160	4 x
	<i>G.robertianum</i> - 160, 168	4 x
<i>Blechnum</i> - 28	<i>B.spicant</i> - 68	
<i>Polypodium</i> - 37	<i>P.vulgare</i> - 148	4 x (autopolyploid)
	<i>P.australe</i> - 74	2 x
<i>Marsilea</i> - 16, 20	<i>M.quadrifolia</i> - 32, 40	2 x
<i>Salvinia</i> - 9	<i>S.natans</i> - 18	2 x

диплоидные таксоны (виды, подвиды) рассматриваются в качестве потенциального предшественника для полиплоидных видов.

## 2.5. Морфология гаметофита

Морфология гаметофитов остается наименее исследованной или вовсе не изученной у подавляющего большинства видов папоротников флоры СССР. Лишь несколько работ посвящено изучению особенностей развития и морфологии гаметофитов некоторых представителей птеридофлоры СССР. С целью уточнения систематического положения рода *Thelypteris* Ю. А. Котухов (1969) изучил развитие его гаметофита. Результаты позволили автору считать данный род самостоятельным и отнести его к сем. *Thelypteridaceae*. Для уточнения систематического положения родов, выделяемых из сборного рода *Dryopteris* Adans. s. l., Л. М. Карнишина (1975) изучила особенности развития и морфологии их гаметофитов и юных спорофитов и установила самостоятельность родов *Dryopteris*. Исследованию же гаметофитов представителей сем. *Polypodiaceae* R. Br. флоры Аджарии посвящена специальная работа этого автора (см. Патарая, 1968, 1971).

В нашей работе для характеристики видовых и надвидовых таксонов привлекались основные данные литературы по изучению гаметофитов, для ряда видов (особенно новых и споровых) использованы собственные материалы.

При характеристике семейств диагностическим признаком следует считать форму зрелого гаметофита. У кавказских папоротников гаметофиты по форме бывают от лентовидных до сердцевидных (преимущественно у изоспоровых). Лентовидная форма считается исходной (Тахтаджян, 1978б) и представлена лишь у немногочисленных родов (*Pteris*, *Hymenophyllum*, *Osmunda* и др.).

Различают также гаметофиты наземные (зеленые), подземные (лишенные хлорофилла), однолетние, многолетние и т. п. Многолетность и подземность считаются более древними признаками и среди кавказских папоротников наблюдаются у представителей сем. *Ophioglossaceae*.

Для характеристики родов наиболее надежным признаком является расположение половых органов – антеридия и архегония (рис. 7). Данные морфологии гаметофитов свидетельствуют о самостоятельности родов *Dryopteris*, *Orcopteris*, *Thelypteris*, *Phegopteris*, *Gymnocarpium*, а также *Ceterach* и *Phyllitis*.

Особенности развития и морфологии гаметофитов таксономически ценны в предделах родов и групп видов в крупных родах. Однако в ряде случаев детальное описание гаметофита и юного спорофита дает существенный материал для выяснения систематического положения и филогении видов. В качестве видовых признаков нами брались на-

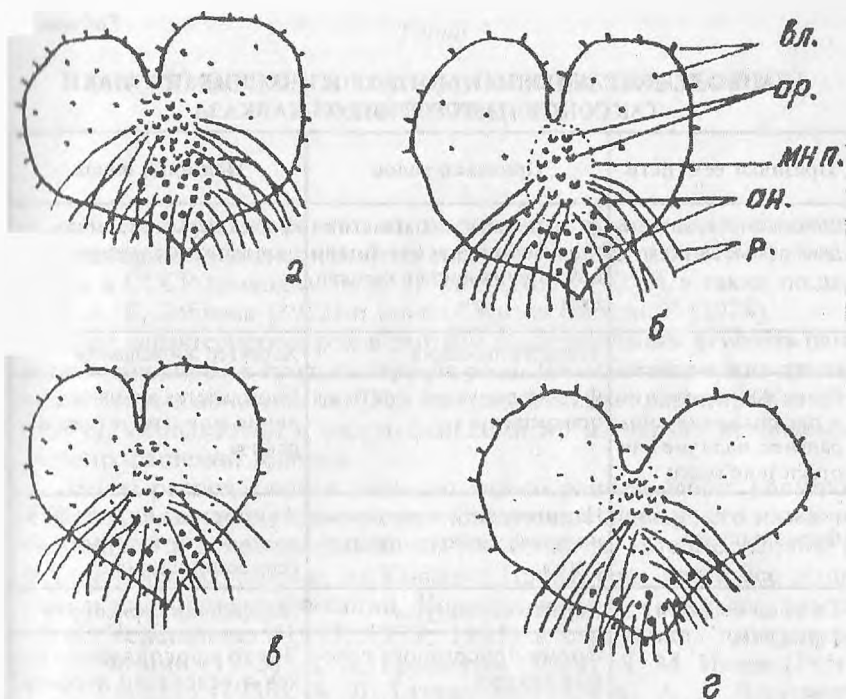


Рис. 7. Зрелые заростки родов *Thelypteris* (*T. palustris*) (а), *Phegopteris* (*Ph. connectilis*) (б), *Dryopteris* s.str. *D. carthusiana*) (в), *Gymnocarpium* (*G. dryopteris*) (г); ан - антеридии, ар - архегонии, р - ризоиды, вл - волоски, мн.п. - многоклеточные подушечки (по Карнишиной, 1975).

личие и отсутствие, форма и расположение волосков (трихом), их строение (одно-, двух- и многоклеточность), опушенность и т. п.

Данные литературы, а также наши исследования показали, что признаки гаметофитов могут быть надежным диагностическим критерием лишь в комплексе с другими признаками спорофитов.

Отмеченные морфологические особенности спорофитов и гаметофитов современных папоротников Кавказа свидетельствуют о полиморфности и пластичности этой группы растений. Кроме того, выясняется, что систематическое значение морфологических признаков неоднозначно для различных таксономических групп. При установлении критических таксонов различных рангов следует использовать комплекс морфологических признаков (данные морфологии, анатомии, палинологии, цитологии и др.). Основные морфологические критерии, использованные нами в работе для таксонов различного ранга, обобщены в табл. 2.

**НАИБОЛЕЕ ХАРАКТЕРНЫЕ МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ  
ТАКСОНОВ ПАПОРОТНИКОВ КAVKAZA**

Признаки семейств	Признаки родов	Признаки видов
Форма листа, моно- и диморфные листья	Расчлененность пластинки; наличие или отсутствие сочленения листа с корневищем	Форма перьев, перышек их расположение, величина
	Типы жилкования	Характер жилкования
Типы расположения и раскрытия спорангиев; наличие или отсутствие колец	Форма сорусов, место их прикрепления	Число клеток аннулюса, наличие или отсутствие парафиза
Форма индузий	Наличие или отсутствие индузия, характер прикрепления	Консистенция, опущенность и структурные особенности индузия
Тип, симметрия и форма спор	Характер скульптуры	Морфология периспория
	Форма поперечного сечения черешка	Число проводящих пучков в основании черешка, их формы
Форма гаметофита	Расположение архегониев и антеридиев	Опущенность гаметофитов и юных спорофитов
	Основное число хромосом	Диплоидное число хромосом и плоидность
	Тип чешуй	Особенности морфологии чешуи

## СИСТЕМАТИКА И ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ РЕВИЗИЯ ПАПОРОТНИКОВ

Объем таксонов рангом выше рода мы принимаем в основном (с некоторыми изменениями) по системе Pichi Sermolli (1977). Число видов в СССР приводим по А. Л. Тахтаджяну (1956), а также по данным А. Е. Боброва (1972) и книги "Жизнь растений" (1978).

При характеристике родов считаем целесообразным отмечать центры обилия видов в пределах арсала рода. Палеоботанические данные приводятся в основном по "Каталогу ископаемых растений Кавказа" (1971), использован и ряд публикаций по изучению ископаемых высших растений Кавказа.

Виды располагаются согласно нашей ранней работе (Аскеров, 1989). Для каждого вида отмечаем следующие данные: его название, базинимы и основные синонимы (особенно те, которые указаны во флористических работах по Кавказу). Привлечены почти все основные и новейшие публикации. Использованы, в частности, работы С. К. Черепанова (1973, 1979, 1981) и следующая литература: А. В. Фомин (1913), А. А. Гроссгейм (1939), Я. М. Исаев (1950), Р. Я. Рза-заде (1950), А. Л. Тахтаджян (1954 а), А. А. Дмитриева (1960), А. А. Колаковский (1961, 1980), А. Г. Долуханов, И. А. Микеладзе (1971), А. Е. Бобров (1974), А. М. Аскеров (1977), А. И. Галушко (1978). Другие литературные источники используются при наличии в них существенно новых сведений в отношении определенного таксона. Названия некоторых синонимов даны отдельно после основных без указания первоисточников. Повторяющиеся литературные источники в цитатах при таксонах упрощены в пределах каждого рода до года и страницы с использованием сокращений "l. c." (loco citato), а при русских – "цит. соч." (цитированное сочинение).

Сокращения фамилий авторов и названий перисидики даются по следующим источникам: "Алфавитные указатели к флоре СССР" (1964), Index Filicum (1965), Т. И. Заиконникова (1968); сокращения названий гербариев по "Index Herbariorum (Stafleu, 1974).

Папоротники, как и мхи и другие споровые, имеют широкий диапазон распространения по земному шару со специфическими его закономерностями. В связи с этим ни один из ботанико-географических или флористических районов Кавказа, принятых для цветковых растений, не отвечает закономерностям расселения птеридофитов. Поэтому, беря за основу флористические районы А. А. Гроссгейма (1939, 1949), мы выделяем на Кавказе 21 ботанико-географический район (рис. 8) с учетом специфики распространения папоротников. В частности, пришлось объединить Картлинский и Джавахетский округа с Карабахским (в нашей схеме – Шемахинский район); южная

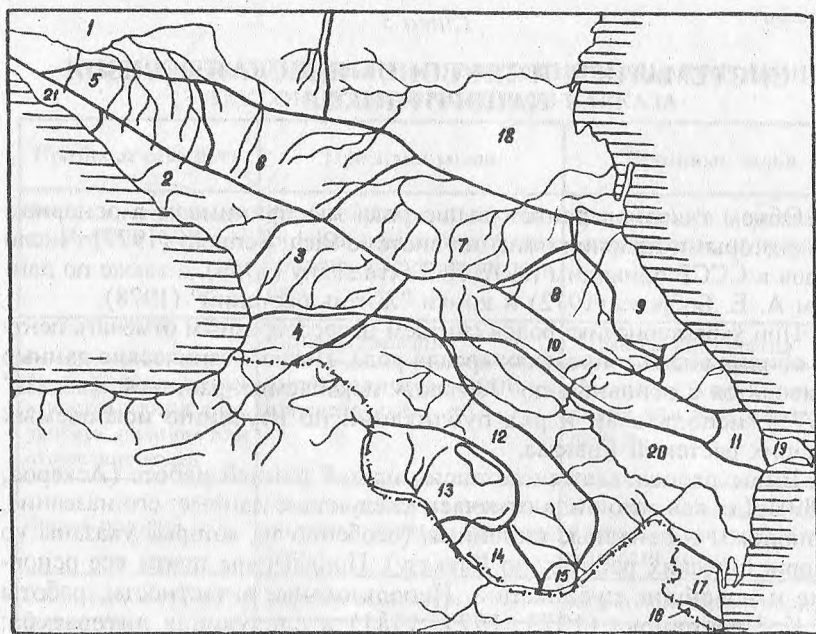


Рис. 8. Карта-схема ботанико-географических районов птеридофлоры Кавказа.

1 - Западно-Предкавказский (ЗП), 2 - Абхазский (Абх.), 3 - Рионский (Рион.), 4 - Аджарский (Адж.), 5 - Кубанский (Куб.), 6 - Эльбрусский (Эльб.), 7 - Терский (Тер.), 8 - Дагестанский (Даг.), 9 - Прикаспийско-Кубинский (Прик. Кубин.), 10 - Шемахинский (Шем.), 11 - Кобустанский (Коб.), 12 - Малый кавказ (МК), 13 - Армянский (Арм.), 14 - Нахичеванский (Нах.), 15 - Мегринский (Мег.), 16 - Зуvandский (Зув.), 17 - Талышский (Тал.), 18 - Восточно-Предкавказский (ВП), 19 - Апшеронский (Апш.), 20 - Восточно-Закавказский (ВЗ), 21 - Черкесский (Черк.).

граница Кутаисского, по Гроссгейму, округа (у нас — Рионский район) проведена значительно южнее; Шекинское нагорье отнесено к Восточно-Закавказскому району, считаем целесообразным на Северном Кавказе выделить Эльбрусский район, который на востоке и западе ограничен соответственно горами Казбек и Эльбрус.

Для каждого таксона приводятся высотное расположение и типы стаций, в которых данный таксон произрастает; отмечены типы и место их хранения или, при отсутствии последних, место, откуда описаны; для ряда видов выбраны лектотипы; для всех видов даются геоэлементы, после названия геоэлементов указан, по возможности, центр обилия (центр таксономического разнообразия) вида или предполагаемый центр происхождения; отмечены типы поясно-зонального размещения таксонов; приводятся цитологические данные (плоидность, диплоидное число хромосом).

Ключи для определения видов, синонимика, указания о распространении таксонов составлялись заново на основании изучения фак-

тического материала, собранного за последние годы из различных регионов Кавказа. Используются гербарные материалы отечественных (Ленинград, Москва, Баку, Тбилиси, Ереван, Сухуми, Батуми, Махачкала) и зарубежных (Англия, Швейцария) учреждений.

Для большинства таксонов в примечаниях приводятся данные по таксономии, географии и экологии.

В пределах каждого рода после характеристики типичных видов даются гибриды с кратким их описанием, указанием распространения и эколого-географической характеристикой.

Естественная межвидовая гибридизация – широко распространенное явление среди папоротников, имеются естественные межродовые гибриды: *Asplenoceterach* D. F. Mey., *Asplenophyllitis* Alst., *Dryoathyrium* Ching и др. Известно около 600 естественных гибридов папоротников. В современной флоре Кавказа выявлен 21 межвидовой гибрид с бинарными названиями, из которых 6 вписаны как новые для науки (Аскеров, Бобров, 1972; Аскеров, 1978, 1983).

### КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ СЕМЕЙСТВ

1. Растения, плавающие на поверхности воды; листья мутовчатые по 3:2 – плавающие, округлые или овальные, третий – погруженный в воду, нитевидно рассеченный ..... XX. *Salviniaceae*  
Растения наземные или болотные, не плавающие на поверхности воды 2.
2. Спорангии в овальных или почти шаровидных кожистых спорокарпиях, расположенных у оснований листьев; растения болотные с ползучим корневищем; листья на длинных тонких черешках; пластинка с 4 листочками ..... X. *Marsileaceae*  
Размещение спорангиев и форма листьев иная ..... 3
3. Листья диморфные, разделены на спороносные (фертильные) и вегетативные (стерильные) ..... 4  
Листья мономорфные, не разделены на спороносные и стерильные ..... 10
4. Листья при основании с влагалищем и состоят из вегетативной и спороносной частей, внешне напоминающих линейный колос II. (*Optioglossaceae*), узкую или широкую метелку ..... I. *Botrychiaceae*  
Листья при основании без влагалища ..... 5
5. Диморфизм выражен в пределах пластинки листа; спорангии без кольца, округлые с корогкой ножкой, в верхней части стерильных листьев (образуют метелки) ..... III. *Osmundaceae*  
Диморфизм выражен между отдельными листьями; одни листья спороносные, другие – стерильные ..... 6
6. Однолетние растения; сорусы расположены вдоль жилок, без индузий ..... IX. *Hemionitidaceae*  
Многолетние растения ..... 7
7. Фертильные листья одиножды- или дважды перистораздельные ..... 8  
Фертильные листья трижды-, четыреждыперистые .. VI. *Cryptogrammaceae*
8. Стерильные листья длиннее фертильных; листья фертильные зимующие ..... XV. *Onocleaceae*  
Стерильные листья короче фертильных ..... 9
- 9) Фертильные листья с короткими черешками, их перья узколинейные, сильно суженные, сидячие, одиночные ..... XIX. *Blechnaceae*  
Фертильные листья с длинными черешками, их перья ланцетно линейные,

- обычно не суженные; короткочерешчатые, одиночные или группами ..... VII Pteridaceae
10. Сорусы без индузий: голые или одетые чешуями или с завороченными краями листьев ..... 11
  - Сорусы с индузием ..... 16
  11. Листья простоперистые или перисто надрезные ..... 12
  - Листья дважды-, четырёхждыперистые ..... 13
  12. Листья простоперистые, расположены в ряде на верхней стороне корневища почти голые; черешок с сочленением ..... IV. Polypodiaceae
  - Листья перисто-надрезные, их расположение иное; на нижней стороне одеты треугольно-ланцетными, бурыми, черепитчато налегающими чешуями; черешок без сочленения ..... XIV. Aspleniaceae (Ceterach)
  13. Листья одиночные, пластинка тройственная ..... XVII Athyriaceae (Gymnocarum)
  - Листья не одиночные, форма пластинки иная ..... 14
  14. Сорусы на абаксимальной стороне пластинки ..... 15
  - Сорусы у края сегментов, прикрытые завороченным краем VIII. Adiantaceae
  15. Край перышек плоский или слегка заворачивающийся при созревании сорусов; мезофильные папоротники со слабым опушением ..... XIII. Elypteridaceae
  - Край перышек заворачивается к абаксимальной стороне; ксерофильные папоротники с сильным опушением (волосками или бурыми и красно-бурыми чешуйками) ..... V. Sinopteridaceae
  16. Листья тонкие, однослойные, спорангиальное кольцо косое ..... XI. Hymenophyllaceae
  - Листья многослойные, спорангиальное кольцо продолговатое (вертикальное) ..... 17
  17. Сорусы прикрыты завороченным краем перышек и линейных индузием ..... XII. Hypolepidaceae
  - Сорусы прикрыты лишь индузием ..... 18
  18. Сорусы округлые ..... 19
  - Сорусы продолговатые или линейные, иногда (Athyrium) продолговато овальные ..... 20
  19. Индузии щитовидные или почковидные, прикрепляются к сорусу серединой или сбоку у выемки ..... XVIII Aspidiaceae
  - Индузии чашевидные или блюдцевидные, бахромчатые, охватывают снизу со всех сторон сорус, рассеченный на доли или в виде колпачка ..... XVII. Woodsiaceae
  20. Индузии крючковатые, подковообразные, иногда (Athyrium) полностью отсутствующи ..... XIV. Aspleneaceae

### 3.1. Систематический обзор

#### ОТДЕЛ PTERIDOPHYTA

#### ПОДОТДЕЛ FILICOPHYTINA

#### КЛАСС OPHIOGLOSSOPSIDA

#### ПОР. OPHIOGLOSSALES УЖОВНИКИ

Имеет 3 семейства: Helminthostachyaceae, Botrychiaceae, Ophioglossaceae последние 2 представлены и на Кавказе.

## 1. Сем. BOTRYCHIACEAE NAKAI – ГРОЗДОВНИКОВЫЕ

В семействе 2 рода – *Botrypus* и *Botrychium*, на Кавказе встречаются виды второго.

Род 1. ***Botrychium*** Sw. 1800, J. Bot. (Schrad.), 2;8, 110. – Гроздовник.

*Leccotyris*; *B. lunaria* (L.) Sw.

Листья диморфные; стерильная часть листа простоперистая или триждыперистая; фертильная часть метельчатоветвистая; спорангии одиночные, раскрываются поперечной щелью; споры тетраэдрические, трехлучевые; в основании черешка 2 проводящих пучка полулунной формы; зрелый гаметофит яйцевидный;  $x = 15$ .

Monogr.: J. Milde, 1869. *Botrychiorum monographia*. Verh. Zool.-Bot. Ges., Wien, 19, 55p

Род включает 35–40 видов, приуроченных главным образом к умеренной зоне Северного полушария, особенно в Америке (15 видов). В СССР – 8, на Кавказе – 2 вида. На Кавказе (Зап. Закавказье) в виде спор известен из плиоцена и голоцена.

1 Стерильная часть листа перистая, продолговатая, мясистая; сегменты листа пол-лунные из 3–9 пар; метелки узкие, короткие, 3–5 см ..... 1. *B. lunaria*  
Стерильная часть листа трижды перисто-раздельная, широкотреугольная, травянистая; нижние перья пластинки треугольно-яйцевидные, а верхние продолговатые; перышки острые; метелки широкие, длинные, 6–7 см дл. ...

..... 2. *B. virginianum*

1. *B. lunaria* (L.) Sw: 1802, Journ. Bot. (Gotting) 2:110; Фомин 1913, Птерид. Фл. Кавк.: 43; Гроссг. 1939, Фл. Кавк., изд. 2, 1:43; Каряг. 1950, Фл. Аз. 1:44; Тахт. 1954, Фл. Арм. 1:24; табл. 6; Дмитр. 1960, Опред. раст. Адж.: 22; Колак. 1961, Раст. Колх.: 138; Долух., Микел., 1971, Фл. Груз. изд. 2, 1:32; А. Бобр. 1974, Фл. Евр. ч. СССР, 1:70, табл. 3; А. Аскер. 1977, Бот. ж., 62, 7: 1024; Галушко 1978, Фл. Сев. Кавк. 1:29; Колак. 1980, Фл. Абх., изд. 2, 1:45; табл. 5. – *Osmunda lunaria* L. 1753 Sp. Pl.: 1064 – *G. полудунный*.

Описан из Европы. Турец: Herb. Linn 1244/3.

Европа, Зап. и Сев. Азия, Гималаи, Сев., Южн. Америка (Патагония), Южн. Африка, Австралия, Тасмания, Новая Зеландия.

Распр. на Кавказе: Куб. – Эльб. – Тер. – Даг. – Прик. Кубин. – Абх.

Рион. – Адж. – Шем. – МК. – Мер. – Арм. – Тал. (рис. 9).

От верхней части лесного до нивального пояса, до 3500 м над ур. м на травянистых влажных склонах, на лугах, изредка в кустарниках.

Плюрирегиональный, горный, арктоальпийский, мезофильный. Диплоид.  $2n = 90, 96$ .

Примечание. Вид хорошо представлен на Большом Кавказе, редко на Малом Кавказе и в Тяньше.

2 *B. virginianum* (L.) Sw: 1802, l. c.: 111; А. Бобр. 1974, цит. соч.: 72; А. Аскер. 1977, цит. соч. 62, 9: 1332; он же 1981, Бюл. Гл. бот. сада АН СССР, 122: 87. – *Osmunda virginiana* L. 1753, l. c.: 106 – *G. Виргинский*.

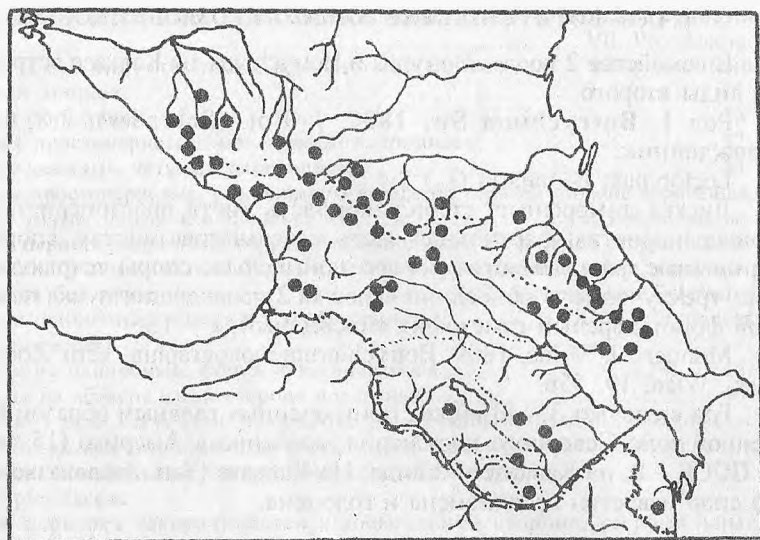


Рис. 9. Распространение *Botrychium lunaria* (L.) Sw.

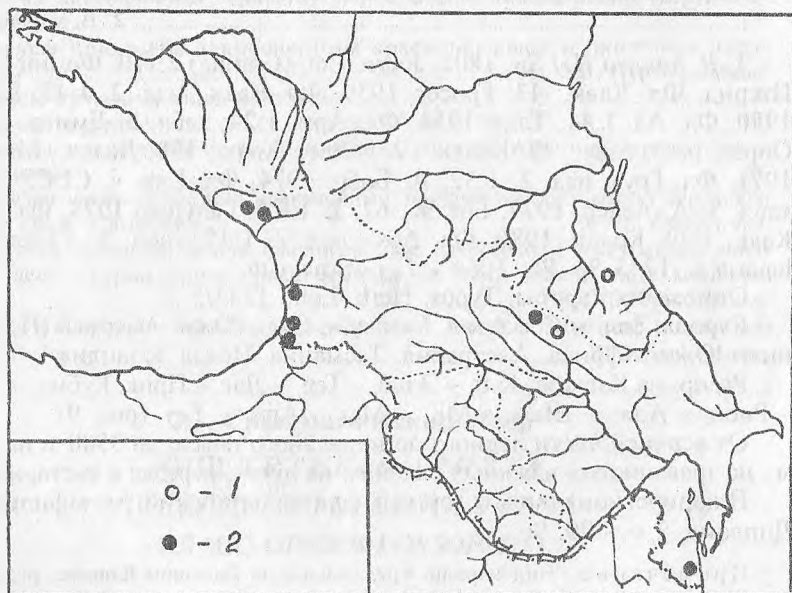


Рис. 10. Распространение *Botrychium virginianum* (L.) Sw. (1)  
и *Ophioglossum lusitanicum* L. (2).

Описан из Европы (Скандинавия). *Typos*: Herb. Linn. 1244/3. Евразия, Сев. Америка.

Распр. на Кавказе: Шем. – Прик. Кубин. (рис. 10).

От низменности до среднего горного пояса, растет в ольхово-лапиновых и буковых лесах.

Голарктический, лесной, мезофильный, Диплоид.  $2n = 184$ .

Примечание. Вид разбивают на несколько подвидов. Типовой *ssp. virginianum* представлен главным образом в Северной Америке и Японии. В СССР, в том числе на Кавказе, представлен европейский подвидом *ssp. euro-rasum* (Angstr.) Jav. – и приводится для Севера, Запада и Центра европейской части СССР, а также для прибалтийских республик. В азиатской части СССР отмечен в Западной Сибири (Фомин, 1934; Бобров, 1974).

На Кавказе был собран лишь дважды на Большом Кавказе: Азербайджан, Закатальский р-н, окр. с. Али-Байрамлы, урочище Кемербина; низинный лес из лапины; Дагестан, Сергокалинский район, с. Мюрего, буковый лес в средней части лесного пояса.

В 1980 г. повторно собрать данный вид в отмеченном местонахождении Азербайджана не удалось. По-видимому, он исчез из лесного участка Кемербина вследствие полного нарушения местообитания (Аскеров, 1983).

Очень редкий вид. Необходимы обследование и полная охрана местонахождения, а также дальнейшие поиски его в других районах Кавказа.

## II. Сем. OPHIOGLOSSACEAE AGARDH – УЖОВНИКОВЫЕ

Содержит 4 рода, на Кавказе – 1 род.

Род 2. *Ophioglossum* L. 1753, Sp. Pl.:1062. – Ужовник.

*Lectotypus*: *O. vulgatum* L.

Листья диморфные; стерильная часть листа нерасчлененная; фертильная – в виде линейного колоса; спорангии, расположенные двурядно, срослись между собой и раскрываются поперек двумя створками; споры округлые с тремя полосками; число проводящих пучков в корневище 7–8;  $x = 15$ .

*Monogr.*: R. Clausen, 1938. A. monograph of the Ophioglossaceae. *Mem. Torrey Bot. Club*, 19, p. 1–177.

Род с широким ареалом, включает 48 видов, большинство произрастает в тропиках. Очень древний, на Кавказе в виде спор отмечен от юры до голоцена. В СССР – 4 вида, на Кавказе – 2..

1. Стерильная часть листа яйцевидная, продолговато-ланцетовидная, к основанию клиновидная, в виде влагалища избегает на основание спороносной части. 3–5 см шир., жилкование сложносетчатое; споры крупнобугорчатые ..... 2.0. *vulgatum*  
Стерильная часть листа ланцетовидная или ланцето-линейная, к основанию суженная, не образует влагалища. 1–2 см шир., жилкование простосетчатое; споры гладкие ..... 1.0. *lusitanicum*

1. *O. lusitanicum* L. 1753, l. c.: 1063; Фомин 1913, Птерид. Фл. Кавк., изд. 2, 1:39, табл. 3; Каряг. 1950, Фл. Аз. 1:44; Дмитр. 1960, Опред. раст. Адж.:20; Колак. 1961, Раст. Колх.: 138; Долух., Микел.

1971, изд. 2, 1:30; А. Аскер. 1977. Бот. ж. 62, 7: 1024; Колак. 1980. Фл. Абх., изд. 2, 1:45. – *У. португальский*.

Списан из Португалии ("in Lusitania").

Атлантическая Европа, Средиземноморье, Кавказ.

Распр. на Кавказе: Абх. – Адж. – Тал. (рис. 10). Растет на приморской равнине и в предгорьях, на влажных местах, среди кустарников в моховом покрове.

Западно-палеарктический, преимущественно литоральный, мезофильный. На Кавказе (Мегрелия) в виде спор отмечен в понте. *2n* = 250–260.

В СССР – только на Кавказе. Довольно редкий вид, собран в Абхазии – в окр. Дранд, Пшапы, Ганахлаба, Скурча; в Гурии – окр. оз. Палестоми; в Аджарии – Хелвачаурский р-н., окр. с. Королистави и в окр. Батуми; в Азербайджане – Ленкоранский р-н, с. Гавзова. Необходимо обследовать известные местонахождения этого вида и обеспечить его охрану.

Примечание. После 1954 г. на Кавказе, по-видимому, не собирался.

2. *O. vulgatum* L. 1753, l. c.: 1062; Фомин 1913, цит. соч.: 183; Гроссг. 1939, цит. соч.: 39; Каряг. 1950, цит. соч.: 44; Дмитр. 1960, цит. соч.: 20; Колак. 1961, цит. соч.: 138; Т. Н. Попова 1970, Биол. ж. Арм. 23, 6: Долух., Микел. 1971, цит. соч.: 31; А. Бобр. 1974, Фл. евр. ч. СССР. 1:69, табл. 3; А. Аскер. 1977, цит. соч.: 1024; Галушко 1978, Фл. Сев. Кавк. 1:29, рис. 3; Колак. 1980, цит. соч.: 46. – *У. обыкновенный*.

Описан из Европы. Турус: Herb. Linn. 1243/1.

Сев. Америка, Скандинавия, Зап. Европа, евр. ч. СССР, Кавказ, Зап. Сибирь, Дальний Восток, Вост. Африка.

Распр. на Кавказе: ЗП (Ставропольская возвышенность, окр. гор. Ворошиловск, по Гроссгейму, 1939) – Тер. – Даг. – Прик. Кубин. – Абх. – Рион. – Адж. – Шем. – МК (редко: в Бакуриани и в Армении) – Тал. (рис. 11).

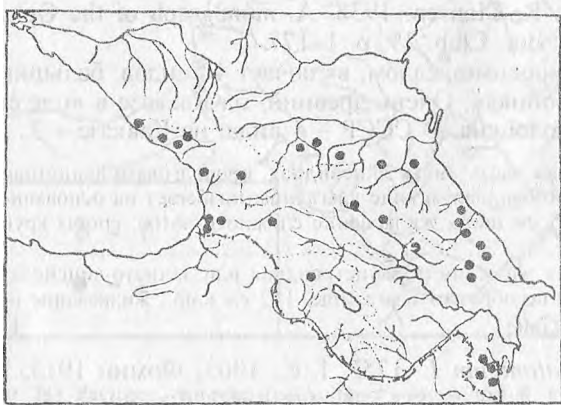


Рис. 11. Распространение *Ophroglossum vulgatum* L.

От низменности до верхнего горного пояса, в тенистых местах среди широколиственных лесов (часто в дубовом и буково-грабовом), на влажных лугах.

Голарктический, лесной, мезофильный. На Кавказе (Вост. Грузия) в виде спор отмечен в голоцене. Анеуплоид.  $2n = 480-1080$ .

Примечание. Редко встречающийся в Талыше и Лагодехи *O. vulgatum* var. *polyphyllum* A. Br. напоминает *O. lusitanicum*, но отличается от него окраской и морфологией спор.

## КЛАСС *FILICOPSIDA* ПОДКЛАСС *OSMUNDIDAE*

### ПОР. *OSMUNDALES* – ЧИСТОУСТЫ

Имеет 1 семейство.

#### III. Сем. *OSMUNDACEAE* BERCHT ET. J. PRESL – ЧИСТОУСТОВЫЕ

Содержит 3 рода: *Osmunda*, *Todea*, *Leptopteris*, на Кавказе – 1 род. Род 3. *Osmunda* L. 1753, Sp. Pl.: 1063 – Чистоуст, Осмунда.

Лектотипус: *O. regalis* L.

Фертильные и стерильные перья пластинки неодинаковы; споропонение на верхней части пластинки, метельчатое; спорангии шаровидные, на коротких толстых ножках; индустий отсутствует; споры округлые; в основании черешка 2 пучка подкововидной формы;  $x = 12$ .

Моногр.: J. Milde, 1868. Monographia generis Osmundae. Vindobonae.

Типовой род, включает 12–13 видов (в широком понимании рода 27 видов), распространенных главным образом в приокеанических областях. Очень древний, на Кавказе отмечено несколько его видов от юры до верхнего плиоцена. В СССР – 3, на Кавказе – 1 вид.

1. *O. regalis* L. 1753, Sp. Pl.: 1065; Фомин 1913. Птерид. Фл. Кавк.: 173; Гроссг. 1939, Фл. Кавк., изд. 2, 1: 37; Дмитр. 1960. Опред. раст. Адж.: 20; Колак. 1961, Раст. Колх.: 138; А. Бобр. 1967, Бот. ж. 52, 11: 1600; Долух., Микел. 1971, Фл. Груз., изд. 2, 1: 34; А. Бобр. 1974, Фл. Спир. ч. СССР, 1: 73; Колак. 1980, Фл. Абх., изд. 2, 1: 46, табл. 5. – *Ч. королевский* (величественный, величавый).

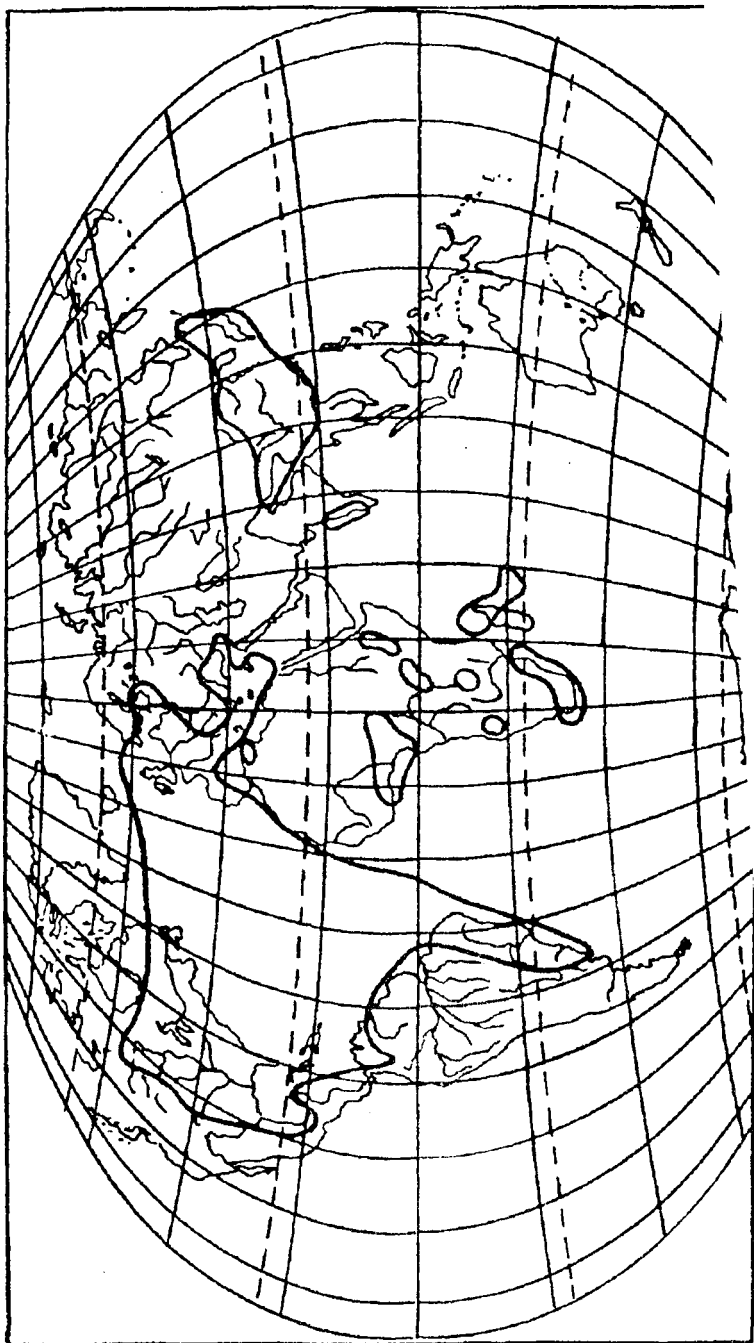
Описан из Европы. Типус: Herb. Linn. 1244/8.

Америка, Евразия, Африка (рис. 12).

Листья крупные, до 2 м дл., одиножды- или дваждыперистые; стерильные перья продолговато-ланцетные, кожистые, их жилкование дваждывильчатое, краевое; фертильные перья с обеих сторон густо покрыты спорангиями; черешок и рахис голые.

Распр. на Кавказе: Абх. – Рион – Адж. – Тал. (рис. 13).

Крупные местообитания осмунды в Имеретинской бухте, около Ашера, на площади 3 га, а также участки в Колхидской низменности



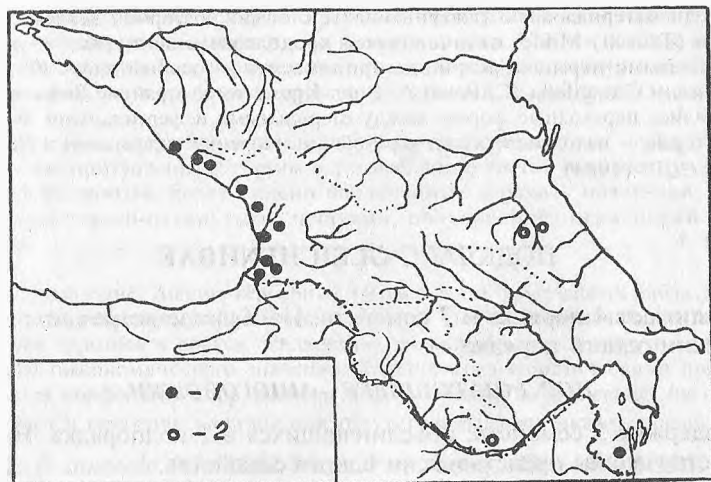


Рис. 13. Распространение *Osmunda regalis* L. (1),  
*Cheilanthes pteridioides* (Reichard) C. Chr. (2).

были осушены и сейчас заняты сельскохозяйственными культурами. В Абхазии была широко распространена на Лидзавской низменности. Однако за последние годы популяции в значительной мере уничтожены вследствие проведения мелиоративных работ. Местообитания в окрестностях оз. Анышхцара и Инкит являются наиболее крупными в Абхазии. Необходимо включение этих и других участков в Колхидской низменности в систему существующего Пицундо-Мюссерского заповедника. В Аджарии вид хорошо представлен в кобулетских заболоченных низинах, торфяных болотах, хотя заросли его заметно поредели вследствие многолетней разработки торфа, осушения болот и уничтожения ольшаников.

Единственный экземпляр *O. regalis* хранится в гербарии Института ботаники АН Аз. ССР: окр. Ленкорани, 1924 г., П. Гурийский. Впоследствии этот вид в Азербайджане никем не собирался.

На приморской низменности, в предгорье, изредка и в средней части лесного пояса (Аджария: пос. Кеда; с. Чахати; Кинтришское ущелье). Произрастает на торфяных, осоковых и лесных болотах, в ольшаниках.

Плурирегionalный, болотный, мезофильный вид, реликт. На Кавказе (Зап. Грузия) в виде спор отмечен из плиоцена и плейстоцена. Диплоид  $2n = 44$ .

Примечание. Полиморфный вид, его популяции в Африке, Америке, а также в Японии и Китае считаются отдельными расами (Hulten, 1962). Впоследствии А. Е. Бобров (1967) многие из них принимал не только в ранге видов, но отнес даже к разным секциям и сериям. Pichi Sermolli (1977) считает данный вид крупным линнеемом с широким ареалом.

Среди материалов из Аджарии вместе с обычной формой встречается var. *plumieri* (Tausch) Milde, отличающаяся продолговато-ланцетными, по краю густозубчатыми перышками, иногда принимаемая за особый вид – *O. plumieri* Tausch или *O. longifolia* (C. Presl) A. Vobr. Кроме того, в районе Зеленого мыса наблюдались переходные формы между стерильными и фертильными листьями.

*O. regalis* – находящийся под угрозой исчезновения вид, внесен в "Красную книгу СССР" (1984).

## ПОДКЛАСС GLEICHENIIDAЕ

Включает 4 порядка и 7 семейств. На Кавказе встречаются представители одного порядка.

### ПОР. POLYPODIALES – МНОГОПОЖКИ.

Содержит 5 семейств, объединяющихся в 2 подпорядка. На Кавказе встречаются представители одного семейства.

#### IV. СЕМ. POLYPODIACEAE BERCHT. et J. PRESI – МНОГОНОЖКОВЫЕ

Включает приблизительно 63 рода и 1500 видов. Представители семейства распространены по всему земному шару, но в основном в тропиках Старого Света, в лесах с высокой влажностью воздуха. В СССР – 3 рода, на Кавказе – 1 род.

Род 4. *Polypodium* L. 1753, Sp. Pl.: 1082. – Многоножка.

Лектотипус: *P. vulgare* L.

Черешок сочленен с корневищем; листья мономорфные, одиножды-перистые; жилки на концах утолщенные, свободные; сорусы без индузисв, округлые или овальные; число клеток аннулюса 2–20; споры билатеральные, овальные или удлинненно-бобовидные; гаметофиты сердцевидные, обоеполые; в основании черешка 3 пучка;  $x = 40$ .

Насчитывает около 80 видов, распространенных преимущественно в тропиках, а также в лесных областях северного полушария. На Кавказе (Сев. Кавказ, Зап. и Вост. Грузия, Талыш) обнаружены его споры и отпечатки листьев, датируемые от нижнего плиоцена до голоцена (Каталог ..., 1973). В СССР распространены 6, на Кавказе – 4 вида.

1. Между спорангиями имеются парафизы; число клеток аннулюса 2–6; чешуи на корневище одноцветные ..... 2  
Спорангий без парафиз; число клеток аннулюса больше 6; чешуи на корневище обычно посередине темно-бурые ..... 3
2. Листья широкоовальные; перья узколанцетные, сильно заостренные, по краю пильчаго-зубчатые; сорусы удлиненные; периспорий мелкобугорчатый ..... 1. *P. australe*  
– Листья удлинненно-продолговатые, габитуально напоминающие *P. vulgare*; перья ланцетные, слегка заостренные, по краю городчатые; сорусы округлые; периспорий с невысокими буграми ..... 2. *P. sibirintegrum*
3. Пластинки листа широкоовальные; перья продолгово-ланцетные, сильнопоза-

остренные, по краю редкочешуйчатые, габитуально сходные с *P. australe*: сорусы широкоовальные; число клеток анн.юса 7-9; жилки 2-4 вильчатые, слабо наклоненные к рахису пластинки; черешок с вытянуто-заостренными чешуями, на поперечном срезе округловатый; периспорий мелкобугорчатый ..... 3. *P. issaevii*  
 Пластинка листа ланцетная или продолговато-ланцетная; перья обычно на концах притупленные; сорусы округлые; число клеток аннулюса 10-20; жилки 1-3-вильчатые, более сильно наклоненные к рахису пластинки; черешок с треугольно-оттянутыми чешуями, полукруглый; периспорий бугорчатый ..... 4. *P. vulgare*

Примечание. Анализ гербарных материалов и собственных наблюдений над видами, встречающимися на Кавказе, показал что такие признаки, как положение и форма перышек и соруса, жилкование сильно варьируют и не имеют существенного таксономического значения. Хорошими диагностическими признаками являются морфология спор, размеры и форма чешуй на корневище, число клеток аннулюса и особенно наличие или отсутствие парафиз между спорами.

1. *P. australe* Fée 1852 Mem. Fam. Foug. (Gen. Fil) 5:236; Долух., Микел. Фл. Груз. 1971, изд. 2, 1:110; А. Аскер. 1977, ДАН АзССР 33, 8:49; Колак. 1980, Фл. Абх., изд. 2, 1:47, табл. - 5 *P. vulgare* var. *ombriticum*; Herb. Mong., sec. Fée, 1852, l. c. - *P. serratum* (Willd.) Saut. 1882, in A. Kerner, Sched. Fl. Exs. Austro-Hung. 2:150, non Aubl., 1775; Фомин 1913, Птерид. Фл. Кавк.: 171; Гроссг. 1939, Фл. Кавк. изд. 2, 1:36; Дмитр. 1960, Определ. раст. Адж.: 19; Колак. 1961, Раст. Колх.: 144 *P. vulgare* f. *serratum* Willd. 1810, Sp. Pl. 5, 1:173. - *М. южная*.

Описан из Европы. Европа, Кавказ, Юго-Зап. Азия.

Распр. на Кавказе: Абх. - Рион. - Адж. - (рис. 14).

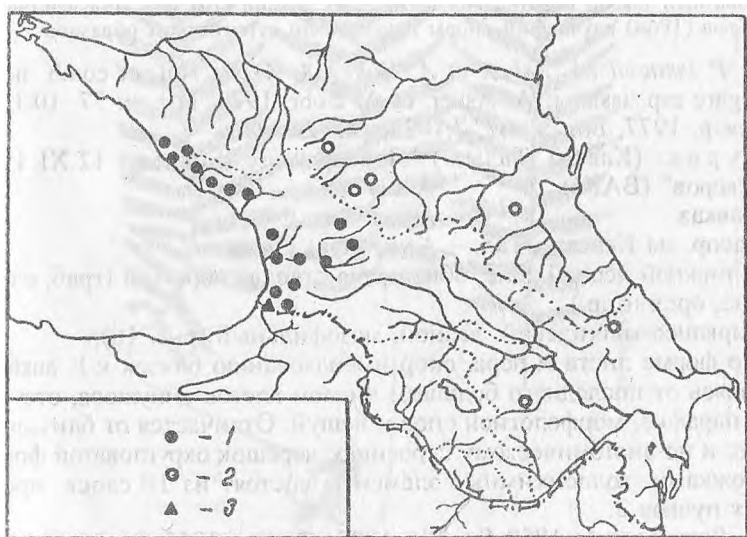


Рис. 14. Распространение *Polypodium australe* Fée (1), *Woodsia glabella* R. Br. (2), *P. subintegrum* (Fomin) A.Asker. (3).

В лесном поясе, преимущественно в нижней его части, а также в средней, до 800–1000 м. над ур. м. Обитание на стволах и пнях деревьев, на мшистых скалах и на каменных развалинах.

Европейско-кавказский с иррадиацией в Малую Азию, преимущественно лесной, а также литофильный, третично-реликтовый (близкий вид *P. paleoscrratum* Kolak. отмечен в понте Кодора; споры *P. australe* обнаружены из чаудинских отложений Гурии. – Колаковский, 1980). Диплоид,  $2n = 74$ .

**Примечание.** Расположение этого вида на Западном Кавказе требует уточнения. А. В. Фомин (1913) указал его из окр. Хосгы, а также из Черкессии. По А. А. Гроссегейму (1939), его северная граница расположена приблизительно по р. Пезуансе, хотя гербарных образцов нет. Нахождение этого папоротника в Крыму также сомнительно.

2. *P. subintegrum* (Fomin) A. Asker. stat. et comb. nov. – *P. serratum* var. *subintegrum* Fomin, 1913 цит. соч.: 173; Гроссег. 1939, цит. соч.: 36 – *P. australe* ssp. *subintegrum* (Fomin) A. Asker 1983. Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси) 39:4 – *M. почтицельнокрайная*.

**Лектотипус** (Колхида) "Аджария правый берег р. Чороха, вблизи с. Хеба. 14. VIII 1910 Ю. Н. Воронов". (ТБИ!).

Распр. на Кавказе: Адж. (рис. 14).

Колхидный, лесной, мезофильный.

**Примечание.** Распространенный в юго-западной Аджарии, этот вид по внешнему облику резко отличается от типичной *P. australe*, сближаясь с *P. vulgare*; по числу клеток аннулюса, морфологии спор и особенностям развития представляет собою промежуточное звено между *P. vulgare* и *P. australe*. На этот своеобразный таксон обратил внимание А. В. Фомин (1913), а впоследствии А. Е. Бобров (1964) изучавший споры и чешуи его аутентичных образцов.

3. *P. issaevii* (A. Asker. et A. Bobr.) A. Asker. stat. et comb. nov. – *P. vulgare* ssp. *issaevii* A. Asker. et A. Bobr. 1972, Бот. ж. 57, 10:1300; А. Аскер. 1977, Бот. ж. 62, 7:1029. – *M. Исаева*.

**Турпс:** (Кавказ, Талыш) "Ленкорань, с. Биласар, 12.XI 1970, А. Аскеров" (ВАК!)

Кавказ.

Распр. на Кавказе: Тал. – Адж. (рис. 15).

В нижней лесной зоне, обитает на стволах деревьев (граб, ольха, лапина, орех и др.).

Гирканско-колхидский, лесной, мезофильный (рис. 16).

По форме листа и пера, спор и жилкованию близок к *P. australe*, отличаясь от последнего большим числом клеток аннулюса, отсутствием парафиз, морфологией спор и чешуй. Отличается от близкого *P. vulgare* и по анатомическому строению: черешок округловатой формы с 2 рожками; колленхимные элементы состоят из 10 слоев; проводящих пучков 3.

3. *P. vulgare* L. 1753 Sp. Pl.: 1082; Фомин 1913, цит. соч.: 164; Гроссег. 1939, цит. соч.: 36; Рза-заде 1950, Фл. Аз. 1:40, табл. 7; Тахт. 1954, Фл. Арм., 1:69; табл. 23; Дмитр. 1960, цит. соч.: 19; Shivas 1961,

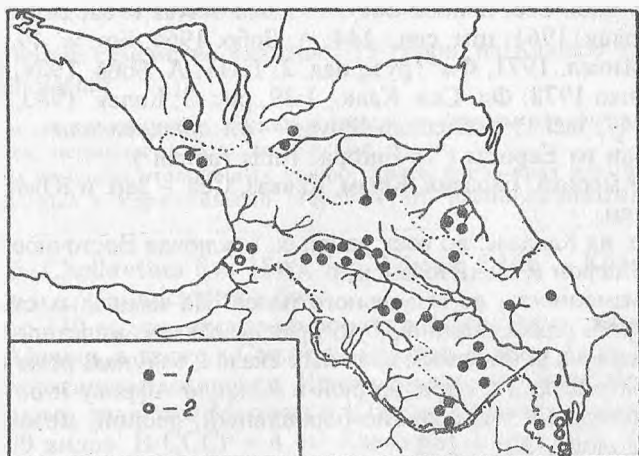


Рис. 15. Распространение *Notholaena marantae* (L.) Desv. (1), *Polypodium issaevii* (A.Asker. et A.Bohr.) A.Asker (2).

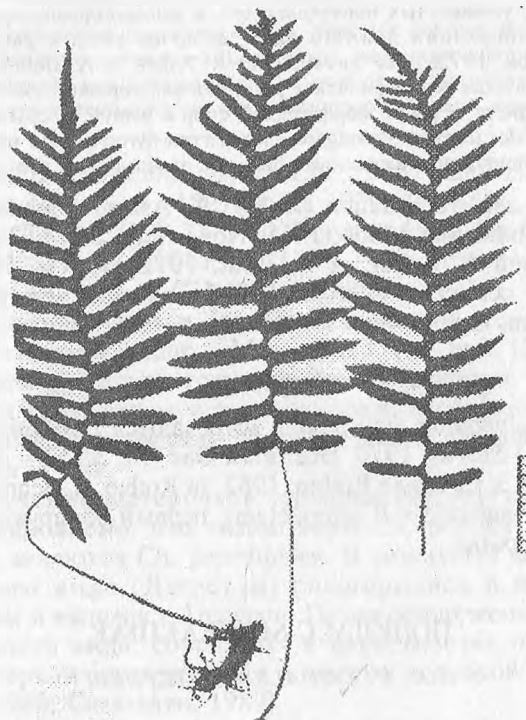


Рис. 16. *Polypodium issaevii*. Талыш (тип).

Journ. Linn. Soc. London Bot. 58:13 und Shivas 1962, Brit. Fern. Gaz. 9, 3:65; Колак. 1961, цит. соч.: 144; А. Бобр. 1964, Бот. ж. 49, ж. 4:534; Долух., Микел. 1971, Фл. Груз., изд. 2, 1:111; А. Бобр. 1974, цит. соч.: 96; Галушко 1978, Фл. Сев. Кавк., 1:39, рис. 3; Колак. 1980, Фл. Абх., изд. 2, 1:47; incl *P. interjectum* Shivas. — *M. обыкновенная*.

Описан из Европы ("in Europaе rimis rupium").

Сев. Америка, Евразия, Крым, Кавказ, Сев. — Зап. и Южн. Африка, о. Кергелен.

Распр. на Кавказе: во всех районах, исключая Восточное Предкавказье, Апшерон и Нахичеванскую АР.

От низменности до нивального пояса. На замшелых стволах деревьев (граб, ольха, лапина, бук, орех, дзельква, железное дерево и др.), а также на затененных влажных скалах, валунах, реже на почве.

Голарктический с иррадиацией в Южную Африку и о. Кергелен, циркумполярный, неморально-бореальный, лесной, мезофильный. Аутотетраплоид,  $2n = 148$ .

Примечание. Просматривая европейско-кавказский материал по *P. vulgare*, сначала А.В.Фомин (1913), а впоследствии А. Е. Бобров (1964, 1974) отметили, что популяция данного вида, известная под названием *var rotundatum* Milde, скорее всего является географической расой. Наши исследования подтвердили мнение упомянутых исследователей, и высокогорные, преимущественно литофильные популяции данного вида, включая сюда и ранее описанную (Аскеров, Бобров, 1972а) *var. zuvandicum* A. Asker. et A. Bobr., выделены как европейско-кавказская географическая раса, которая хорошо отличается кожистой консистенцией листа, а также морфологией спор и чешуи (споры внешне больше схожи с *P. australe*, нежели *P. vulgare*; скульптура бугорчатая с плоскими и мелкими буграми; чешуйки посредине обычно с темно-бурой полосой).

*P. vulgare* ssp. *rotundatum* (Milde) A. Asker. comb. et stat. nov. — *Polypodium rotundatum* Milde, 1865, Nov., Acta, 26, 2:631 — *P. vulgare* var. *zuvandicum* A. Asker. et A. Bobr. 1972, Бот. ж. 57, 10:1299 — *P. vulgare* ssp. *coriaceum* A. Asker. 1983, Зам. сист. георг. раст. (Тбилиси) 39:4 nom. nud.

### Гибриды

Из рода *Polypodium* на Кавказе встречаются 2 гибрида — *P. x mantoniae* (Rothm.) Shivas, 1970, Brit. Fern. Gaz. 10, 3:152 — (*P. interjectum* x *P. vulgare*); *P. x shivasiae* Rothm. 1962, in Rothm. u. Schneider, Kulturf. Wein. 3:234 (*P. australe* x *P. interjectum*), первый обнаружен в Талыше, второй — в Колхиде.

## ПОДКЛАСС SCHIZAEIDAE

### ПОР. PTERIDALES — ПТЕРИСЫ

Содержит 9 семейств, из них на Кавказе — 5, все они относятся к типовому подпорядку.

## V. СЕМ. SINOPTERIDACEAE KOIDZ. – СИНОПТЕРИСОВЫЕ

Обширное семейство включает 15 родов, на Кавказе – 2: *Cheilanthes*, *Notholaena*.

1. Сорусы на утолщенных концах жилок и прикрыты завороченным краем перышек; перышки мелкие, волосистые ..... 5. *Cheilanthes*  
Сорусы на слабо утолщенных концах жилок вдоль края перышек; перышки крупные с коричневыми, черепитчато расположенными чешуйками ..... 6. *Notholaena*

Род 5. *Cheilanthes* Sw. 1806, Syn. Filicum 5:126. – Краекучник.

Т у р и с: *Ch. micropteris* Sw.

Около 130 видов, произрастающих в засушливых регионах Америки и Африки, а также в Средиземноморье, в горах Азии, Австралии и на тихоокеанских островах. Центром видового разнообразия рода, по-видимому, являются Мексика и Южная Африка, где сосредоточено около 100 видов. В СССР – 4, на Кавказе – 2 вида.  $x = 30$ .

1. Чешуи на корневище черновато-бурые; черешки покрыты чешуями и волосками; пластинки в очертании продолговато-ланцетные; перышки маленькие, вздутые, округлые; край перышек над сорусами переходит в густую и длинную бахрому, покрывающую всю нижнюю поверхность перышка ..... 2. *Ch. persica*  
Чешуи на корневище рыжевато-бурые; черешок покрыт чешуями; пластинки в очертании продолговато-яйцевидные; перышки крупные, не вздутые, продолговатые; край перышек над сорусами пленчатый; переходит в очень короткую ресничку, не покрывающую нижнюю поверхность перышка ..... 1. *Ch. pteridioides*

1. *Ch. pteridioides* (Reich.) C. Chr. 1905, Index Fil.: 178; Фомин 1913, Птерид. Фл. Кавк.: 150; Гроссг. 1939, Фл. Кавк., изд. 2, 1:33; А. Аскер. 1972, ДАН АзССР, 28, 3:60; Галушко 1978, Фл. Сев. Кавк. 1:31; А. Аскер. 1980, ДАН АзССР, 36, 11:75. – *К. орляковый*.

Описан из Франции ("Habitat in Gallia australi").

Южн. Европа, Южн. и Зап. Иран, Гималаи.

Распр. на Кавказе: Даг. – Мег. – Апш. (см. рис. 13).

В нижнем и среднем горном поясе. В трещинах затененных известняковых скал, преимущественно среди ксерофильных кустарников. Южно-палеоарктический, литофильный, ксерофильный. Аллотетраплоид,  $2n = 120$ .

При изучении материалов гербария Института ботаники АН АзССР установлено, что экземпляры *Ch. persica*, собранные на Апшероне, являются *Ch. pteridioides*. В результате кавказская часть ареала этого вида (Дагестан) расширились в юго-восточном направлении и включает Апшерон. Позже обнаружены еще несколько образцов этого вида, собранных в окрестностях пос. Мегри, что является первой находкой для Армении и второй – для Кавказа (Аскеров, 1980; Сагагелян, 1980).

2. *Ch. persica* (Bory) Mett. ex Kuhn 1868, Bot. Zeit. 26:234; Фомин 1913, цит. соч.: 234; Гроссг. 1939, цит. соч.: 33; Исаев 1950, Фл. Аз.

1:37; Тахт. 1954, Фл. Арм. 1:24; Долух., Микел. 1971, Фл. Груз., изд. 2, 1:37, А. Бобр. 1974, Фл. евр. ч. СССР, 1:92; А. Аскер. 1977, Бот. ж. 62, 7:1024; Галушко 1978, цит. соч.: 31; А. Аскер. 1980, цит. соч.: 75–*К. персидский*.

Описан из Ирана ("Entre Halamdart et Marinte, dans L'Irakadjem en Perse").

Южн. Европа, Юго-Зап. Азия, Гималаи.

Распр. на Кавказе: Даг. (Гумбетовский р-н, с. Хартикуни)– Прик. Кубин. (Буйнакский р-н, с. Эрпели)– ВЗ (хр. Элляроюгу, Триалетский хр., ущелье Дабаханки)– Зув. (Ярдымлинский р-н, с. Пирембель)– МК – Арм. – Нах. – Мег. (рис. 17).

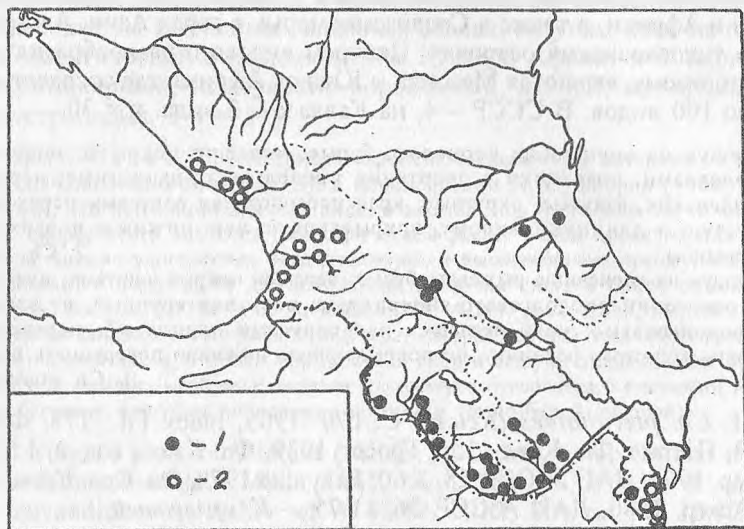


Рис. 17. Распространение *Cheilanthes persica* (Bory) Mett ex Kuhn (1), *Pteris cretica* L. (2).

От нижнего до среднего горного пояса, изредка до 2000 м над ур. м. В трещинах известняковых скал и между камнями, преимущественно среди ксерофильных кустарников.

Южно-палеоарктический, литофильный, ксерофильный. Диплоид,  $2n = 60$ .

Примечание. Вид пропущен А. А. Гроссгеймом (1939, 1949) для Зуваида. Его местонахождение в Северо-Восточной Грузии (Кизиги) требует уточнения.

Род 6. *Notholaena* R. Br. 1810, Prodr.: 145. – Ложнопокровница. Лестотипус: *N. marantae* (L.) Desv. (= *N. trichomanoides* (L.) Desv.)

Включает 60–75. видов, распространенных, в основном, в теплых

и сухих областях земного шара. Центрами видового разнообразия рода, по-видимому, являются Мексика, Калифорния и Южная Африка, где сосредоточена почти половина видов рода. В СССР, в том числе на Кавказе, — 1 вид.  $x = 29$

1. *N. marantae* (L.) Desv. 1813, Journ. Bot. Appl. (Paris) 1:92; Фомин 1913, Птерид. Фл. Кавк.: 147; Гроссг. 1939, Фл. Кавк., изд. 2, 1:32; Писав 1950, Фл. Аз. 1:37; Дмитр. 1960, Определ. раст. Адж.: 18; Долух., Микел. 1971, Фл. Груз., изд. 2, 1:39, табл. 5; А. Бобр. 1974, Фл. евр. ч. СССР, 1:94; А. Аскер. 1977, Бот. ж. 62, 7:1024; Галушко 1978, Фл. Сев. Кавк. 1:32. — *Acrostichum marantae* L. 1753, Sp. Pl.: 1071 — *Chelilanthes marantae* L. Domin, 1915, Biblioth. Bot. (Stuttgart) 20:133; Гахт. 1954, Фл. Арм. 1:27; Колак. 1980, Фл. Абх., изд. 2, 1:49; табл. 6. — *Л. марантовая*.

Описан из Южной Европы. Т у р u s: Herb. Linn. 1245/12.

Листья дваждыперисто-раздельные, линейно-продолговатые, мягкокожистые; перышки тупые, цельнокрайные, сверху голые, зеленые, снизу густоопушенные; жилкование многократно вильчатое; сорусы расположены по всей нижней поверхности перышек, покрыты острыми, узколанцетными рыжими чешуйками; периспорий тупоигольчатый.

Атлантические о-ва, Средиземноморье, Кавказ, Гималаи, Вост. Африка (рис. 18).

Распр. на Кавказе: Куб. — Эльб. — Тер. — Даг. — Абх. — Адж. — Шем. МК — Коб. — Мер. — Зув. (рис. 15).

В расщелинах скал (преимущественно известняковых) среди ксерофильных кустарников и светлых лесов. В нижнем и среднем горном поясе.

Южно-палеоарктический, с иррадиациями, с одной стороны, в Макаронезию, с другой — Восточную Африку (Абиссинское нагорье), пситофильный, мезо-ксерофильный. Диплоид,  $2n = 58$ .

П р и м е ч а н и е. Вид хорошо представлен на Малом Кавказе, здесь он редок лишь в Аджарии (ущелье Аджарискали, в 4 км восточнее пос. Шуахеви, скалистый юго-западный склон с остатками дубняка, на высоте 550 м над ур. м.). В пределах Колхиды, кроме Аджарии, встречается в Абхазии (Бзыбское ущелье, левый берег р. Бзыбь; на 9–11-ом км Рицинского шоссе, в зарослях держидерева, на высоте 500 м над ур. м.).

На Большом Кавказе произрастает спорадически, главным образом по рр. Большой Лабе, Баксану, Малке и Аварское Койсу. В Зуванде собран лишь однажды: Ярдымлинекий р-н, с. Пирембель.

Местонахождение вида в Северной Осетии и в Кобустане требует уточнения.

## VI. СЕМ. CRYPTOGRAMMACEAE PIC. SER. — КРИПТОГРАММОВЫЕ

Содержит 3 рода — *Llavea*, *Onychium*, *Cryptogramma*, последний представлен на Кавказе.

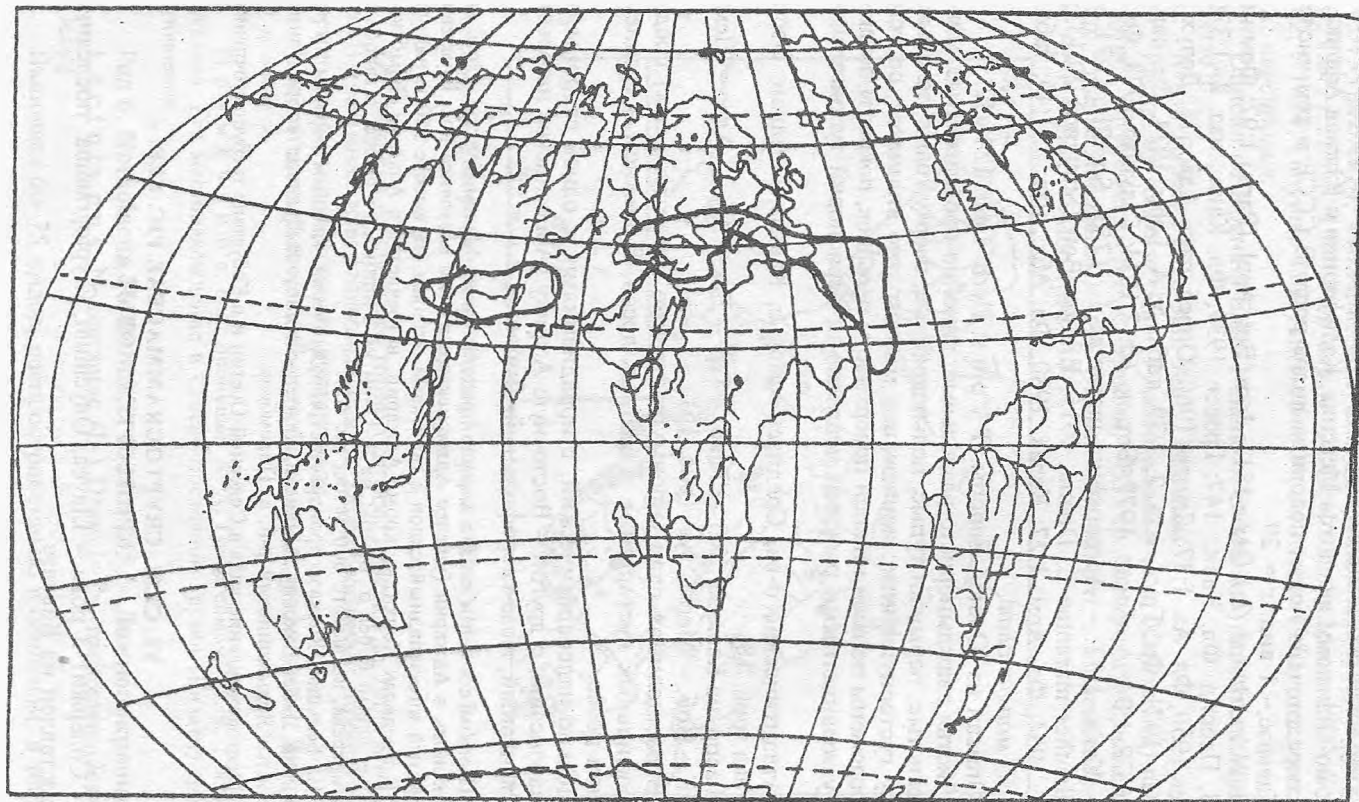


Рис. 18. Ареал *Notholaena marantae* (L.) Desv. (по Pichi Sermolli, 1971, с уточнениями).

Род 7. *Cryptogramma* R. Br. in Franklin, 1823, Narr. Jom. Polar Sea: 767. – Крптограмма.

Т у р у с: *C. acrostichoides* R. Br. (*C. crispa* (L.) R. Br. ex Hook.)

Листья диморфные, стерильные, короче фертильных; сорусы без индусия, округлые или овальные, на концах жилок; споры трехлучевые, тетраэдрические; черешок в основании с одним проводящим пучком.  $x = 30$ .

Небольшой род с 4 видами. Древний, на Кавказе (Зап. Грузия, Вост. Закавказье) в виде спор отмечен от миоцена до плиоцена. В СССР – 4 вида, на Кавказе – 1.

1. *C. crispa* (L.) R. Br. ex Hook. 1842, Gen. Fil.: tab. 115 b; Фомин 1913, Птерид. Фл. Кавк.: 153; Гроссг. 1939, Фл. Кавк., изд. 2, 1:34, табл. 3; Исаев 1950, Фл. Аз. 1:38; Дмитр. 1960, Опред. раст. Адж.: 18; Колак. 1961, Раст. Колх.: 142; Долух., Микел. 1971, Фл. Груз., изд. 2, 1:36; табл. 4; А. Бобр. 1974, Фл. евр. ч. СССР, 1:92, табл. 6; А. Аскер. 1977, Бот. ж. 62, 7:1025; Галушко 1978, Фл. Сев. Кавк. 1:32; Колак. 1980, Фл. Абх., изд. 2, 1:43. – *К. курчавая*.

Описан из Зап. Европы ("In Anglia, Helvetia").

Стерильные перышки овальные, у основания клиновидные, по краю городчато-зубчатые, жилки на концах постепенно утолщенные; фертильные перышки суженные, продолговато-линейные, сближенные, с завороченными краями; сорусы эллиптические; скульптура периспория округлобугорчатая, бугорки крупные.

Исландия, Скандинавия, Кольский п-ов, горы Северной, средней и Южной Европы, Малой Азии, Кавказа.

Распр. на Кавказе: Куб. – Тер. – Даг. – Шем. – Абх. – Рион. – Адж. – Черк. (рис. 19).

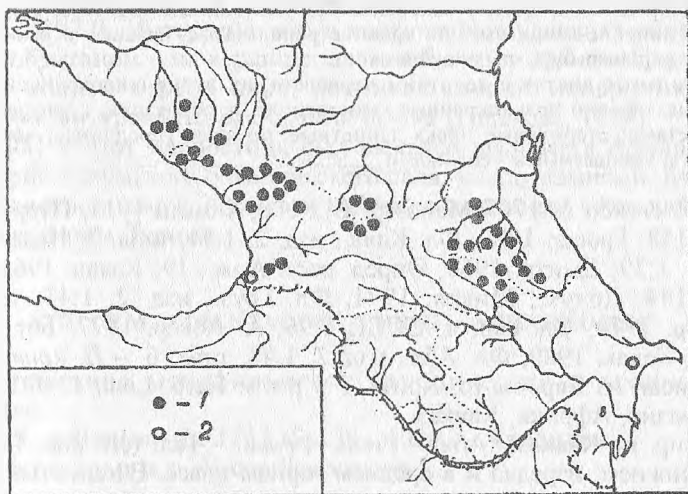


Рис. 19. Распространение *Cryptogramma crispa* (L.) R.Br. (1), *Pteris vittata* L. (2).

В верхнем лесном (березняки), субальпийском и альпийском поясах, до 3000 м над ур. м. в расщелинах скал, на каменистых развалинах и на осыпях.

Европейско-кавказский, горный, литофильный, мезофильный. Распространен, с одной стороны, в альпах Западной Европы, Скандинавии, Лапландии, а с другой, — в горах Кавказа и Малой Азии, проявляет большую ореофильность. Тетраплоид,  $2n = 120$ .

На Кавказе ареал вида охватывает в основном Большой Кавказ. На Малом Кавказе встречается только в Аджарии (Шавшетский хр., г. Тбети; Имеретинский хр., г. Сакорния).

## VII. СЕМ. PTERIDACEAE REICHENB. — ПТЕРИСОВЫЕ

Содержит 8 родов (по другим данным — 12), на Кавказе — 1 род.

Род 8. *Pteris* L. 1753, Sp. Pl.: 1073. — Птерис.

Л е с т о т у р и с: *P. longifolia* L.

Листья диморфные, одинождыперистые, стерильные короче фертильных; сорусы расположены на краевых анастомозах, без индусия, линейные, прикрытые завороченным краем перьев; споры трехлучевые, округло-тетраэдрические, скульптура периспория бугорчатая; в основании черешка 2 пучка;  $x = 28, 30$ .

Обширный род, включающий 250–280 видов, распространенных в тропических и субтропических странах обоих полушарий, в основном во влажных областях. Центром видового разнообразия рода можно считать Азию с прилегающими к ней островами, а также субтропическую Америку, где сосредоточено наибольшее количество видов. В СССР, в том числе на Кавказе — 2 вида.

1. Фертильные листья с длинным черешком, их перья узколинейно-ланцетные, цельнокрайные, острые, у основания без ушковидных выростов; стерильные перья линейно-ланцетные, по краю остропильчатые; черешок и рахис голые или с редкими бурыми чешуйками. .... *P. cretica*
- Фертильные листья с коротким черешком, их перья широколинейно-ланцетные, обычно цельнокрайные, заостренные, у основания, с ушковидными выростами; стерильные перья ланцетные, по краю городчатые; черешок и рахис с бесцветными чешуйками. .... *P. vittata*

1. *P. cretica* L. 1767 Mantissa. Bl.: 130; Фомин 1913, Пгерид. Фл. Кавк.: 158; Гроссг. 1939, Фл. Кавк., изд. 2, 1:34, табл. 3; Исаев 1950, Фл. Аз. 1:39; Дмитр. 1960, Опред. раст. Адж.: 19; Колак. 1961, Раст. Колх.: 144; Долух., Микел. 1971, Фл. Груз., изд. 2, 1:41, табл. 6; А. Бобр. 1974, Фл. евр. ч. СССР, 1:96; А. Аскер. 1977, Бот. ж. 62, 7:1024; Колак. 1980, Фл. Абх., изд. 2, 1:48, табл. 6. — *П. критский*.

Описан из Европы (о. Крит). Т у р и с: Herb. Linn. 1246/7.

Евразия, Африка, Кавказ.

Распр. на Кавказе: Абх. — Рион. — Адж. — Тал. (см. рис. 17).

В нижнем, изредка и в среднем горном поясе. В тенистых широколиственных лесах в травяном покрове, на влажных затененных скалах.

Южно-палеоарктический, с иррадиацией в субтропическую Африку и Мадагаскар (Гладкова, 1978), лесной, мезофильный. Широко представлен в тропиках и субтропиках Восточного полушария, на севере не продвигается далее Средиземноморья, Кавказа и Японии. Репродуцируется на Кавказе (Гурия, Абхазия) в виде спор отмечен от понта до восточника. Апогамный,  $2n = 58, 87$ .

**Примечание.** Обладает высоким полиморфизмом. Среди собранных нами материалов из Аджарии и Талыша вместе с обычной формой попадаются экземпляры с листьями, промежуточными между стерильными и фертильными. Кроме того, в Кинтришском ущелье (Аджария) найдены формы птериса, отличающиеся перьями с многократно вильчатого ветвящимися верхушками.

В результате хозяйственных мероприятий ареал вида сокращается. Часть его местонахождений охраняется в Гирканском (Талыш) и Кинтришском (Аджария) заповедниках. Необходим контроль за состоянием популяций и в других местах.

2. *P. vittata* L. 1753, Sp. Pl. 1074; T. J. Walker, 1964, Fl. Europ. 1:11; А. Лекер. 1972, ДАН АзССР, 28, 3:60; он же 1977, Бот. ж. 62, 7: 1025; он же 1977, ДАН АзССР, 33, 8:51. – *П. лентовидный (ленточный)*.  
Описан из Китая. Т у р у s: Herb. Linn. 1246/3.

Южн. Европа, Малая Азия.

Распр. на Кавказе: Апш. (окр. г. Баку)– Адж. (Зеленый мыс) (см. рис. 19).

На Кавказе адвентивный, дико растет в Южной Европе, преимущественно в бассейне Средиземного моря (южные части Испании, Франции, Италии, Греции, Турции и о. Крит). Мезофильный, влажно-тенилофильный. Тетраплоид,  $2n = 116$ .

Экземпляры этого нового для СССР вида впервые были найдены на Апшероне в весьма своеобразных условиях обитания: в массовом количестве произрастает у мокрых окон одноэтажных старых бань (Лекеров, 1972). Интересно, что в аналогичных условиях обнаружен и в Великобритании – на вершине шлаковой кучи у давно заброшенной шахты, вблизи струек пара, возникающих от испарения воды вследствие внутреннего разгорания шлака (Гладкова, 1978).

В 1981 г. этот папоротник был выявлен впервые в Аджарии, на территории Батумского ботанического сада, между камнями. Ближайшим естественным к Аджарии местонахождением вида являются южные регионы Турции.

## VIII. СЕМ. ADIANTACEAE CHING – АДИАНТОВЫЕ

Монотипное мезофильное субтропическое и тропическое семейство.

Род 9. *Adiantum* L. 1753, Sp. Pl.: 1094. – Адриантум.

Л с е т о т у р у s: *A. capillus-veneris* L.

Листья дважды-, триждыперисто-рассеченные, тонкие; сорусы продолговатые, округлые, краевые; край перышек – над сорусами, пе-

репончатый, выполняющий функцию индузия, споры радиальносимметричные, почти шаровидные, в очертании с полюсов округло-треугольные, с экватора пирамидальные; в основании черешка 1 пучок.  $x = 29, 30$ .

Включает около 300 видов, растущих в тропических и субтропических странах. Центром видового богатства можно считать тропики и субтропики Южной Америки. Значительное число видов приурочено также к Восточной и Южной Азии и к Южной Африке. В виде спор на Кавказе (Сев. Кавказ, бассейн р. Кубань) известен из мела, отпечаток листа найден в миоцене (Вост. Грузия). В СССР – 2, на Кавказе – 1 вид (и еще один адвентик).

1. Листья яйцевидные, обычно темно-зеленые, мягкотравянистые; перышки ширококлиновидные, крупные; край перышек – над сорусами, удлиненолинейные; сорусы на верхушке долей перышек ..... 1. *A. capillus-veneris*  
 Листья широкояйцевидные, серовато-зеленые, перепончатые; перышки узкоклиновидные, мелкие; край перышек – над сорусами, округлый; сорусы между долями перышек – в углублениях ..... 2. *A. cuneatum*

1. *A. capillus-veneris* L. 1753, Sp. Pl.: 1096; Фомин 1913, Птерид. Фл. Кавк.: 155; Гроссг. 1939, Фл. Кавк., изд. 2, 1:34, табл. 3; Исаев 1950, Фл. Аз. 1:38; Тахт. 1954, Фл. Арм. 1:27, рис. 9; Дмитр. 1960, Опред. раст. Адж.: 19; Колак. 1961, Раст. Колх.: 140; Долух., Микел. 1971, Фл. Груз., изд. 2, 1:34; А. Бобр. 1974, Фл. свр. ч. СССР, 1:94; А. Аскер. 1977, Бот. ж. 62, 7:1024; Галушко 1978, Фл. Сев. Кавк. 1:31, рис. 3; Колак. 1980, Фл. Абх., изд. 2, 1:28, табл. 2. – *A. венерин волос*.

Описан из Южной Европы. Т у р u s: Herb. Linn. 1252/8, 9.

Сев. Америка, Юго-Зап. Европа, Крым, Кавказ, Средняя Азия, Гималаи, Шри-Ланка, Полинезия, Гавайские о-ва, Австралия, Африка.

Распр. на Кавказе: ЗП – Тер. – Даг. – Абх. – Рион. – Адж. – Шем. – МК – Мег. – Тал. – ВЗ. – Апш. (рис. 20).

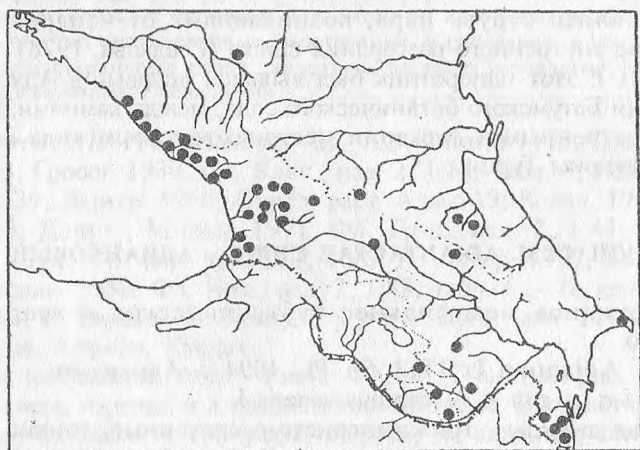


Рис. 20. Распространение *Adiantum capillus-veneris* L.

От нижнего до верхнего горного пояса. На скалах с сочащейся водой, у водопадов, ручьев, преимущественно в затененных влажных ущельях и в тенистых лесах.

Южно-палеоарктический с иррадиациями, со связями в тропической флоре, влажно-литофильный, мезофильный. Диплоид,  $2n = 60$ .

Хорошо представлен по Черноморскому побережью Кавказа, а также в Талыше, нередко (особенно на скалах с сочащейся водой) образует сплошные заросли.

Наиболее редок этот вид на Северном Кавказе, где спорадически встречается в Ставропольском крае (окр. гор. Ставрополя) и в верховьях р. Терека (Гроссгейм, 1939; Галушко, 1978). Редок и на Восточном Кавказе: ущелье Дабаханки в окр. гор. Тбилиси; некоторые местонахождения во внутреннем Дагестане: каньон близ ущелья р. Катехчай. Последнее местонахождение – первая находка данного вида на склонах Большого Кавказа в пределах Азербайджана. На Апшероне отмечается в основном на стенах колодцев (пос. Мардакян, Бузовна). Малочисленны его популяции также на Малом Кавказе – в пределах Армении и Азербайджана – гор.Джебраил (в последнем нами выявлен впервые после сборов 1908 г.).

2. *A. cuneatum* Langsd. et Frich. 1810, Icones Filicum, 23, t. 26; Л. Аскер. 1983, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), вып. 39:4. – *A. клинолистный*.

Описан из Бразилии ("Habitat in Brasiliae meridionalis insula St. Catharinae"). Т у р у с: G. Langsdoff et F. Fischer, 1810, l. c.: 23, t. 26.

Бразилия, Аргентина, Перу.

Распр. на Кавказе: Адж.

На приморских лесных скалах, особенно широко представлен на Зеленом мысе, вдоль железнодорожного полотна, первый сбор здесь дагирруется 11.VI.1958 г. (Дмитрисева А. А.).

Дико растущий в неотропиках, в основном в Бразилии, этот вид для территории Европы, СССР и в том числе Кавказа приводятся впервые. Адвентивный, по-видимому, выходец из культуры.

## ЕК. СЕМ. NEMIONITIDIACEAE PIC. SER. – ГЕМИОНИТИДОВЫЕ

Содержит 22 рода, из них *Egiosonia* является гибридогенные (Pichi Sermolli, 1977). На Кавказе – 1 род.

Род 10. *Anogramma* Link, 1841, Fil. Sp.: 137. – Анограмма.

Л е с т о т у р у с: *A. leptophylla* (L.) Link.

Листья диморфные, дважды-, триждыперистые, нежные, голые; сорусы без индузия, расположены по всей длине жилок, позднее сливающиеся; споры трехлучевые, округло-тетраэдрические; черешок в поперечном сечении желобчатый формы, с одним пучком,  $x = 29$ .

Небольшой род с 5–9 видами, распространенными главным образом в субтропиках и тропиках Восточной Азии и Америки. Древний

род, на Кавказе (Зап. Грузия) в виде спор известен из плиоцена. В СССР и в том числе на Кавказе – 1 вид.

1. *A. leptophylla* (L.) Link 1841, Fil. Sp.: 137; Фомин 1913. Птерид. Фл. Кавк.: 146; Гроссг. 1939, Фл. Кавк., изд. 2, 1:32; Исаев 1950, Фл. Аз. 1:36, табл. 6; Дмитр. 1960, Опред. раст. Адж.: 18; Колак. 1961, Раст. Колх.: 140; Долух., Микел. 1971, Фл. Груз., изд. 2, 1:40; А. Аскер. 1977, Бот. ж. 62, 7:1025. – *Polypodium leptophyllum* L. 1753, Sp. Pl.: 1902. – *A. тонколистная*.

Маленькие растения; стерильные листья округло-почковидные или веерообразные, на коротких черешках; фертильные – продолговато-ланцетные, на длинных черешках; наблюдаются переходные формы между стерильными и фертильными листьями; споры бурые, периспориий тонкий, гладкий, с плоскими буграми.

Описан из Европы (Пиренеи). Т у р у s: Herb. Linn. 1251/56.

Америка, Европа, Крым, Кавказ, Средняя и Юго-Зап. Азия, Африка, Австралия, Тасмания, Новая Зеландия.

Распр. на Кавказе: Адж. – Тал. – Апш. (рис. 21).

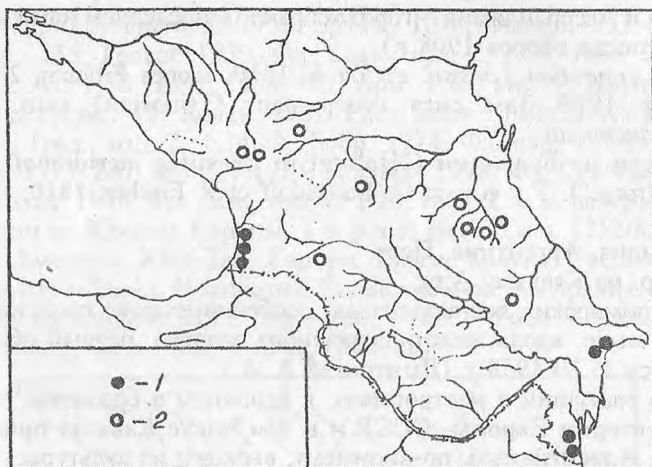


Рис. 21. Распространение *Anogramma leptophylla* (L.) Link (1), *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn (2).

Единичными экземплярами встречается на Апшероне – в 6 км к северо-западу от с. Пута; на западной вершине г. Кергез; в Тальше – Ленкоранский (г. Насуаку) и Астаринский р-ны (с. Пенсар и вблизи совхоза "Аврора") (Бурчак-Абрамович, 1945, 1947; Цвелев, Бобров, 1966; Аскеров, 1972, 1981, 1983). Имеются сборы также из Аджарии: окр. Батуми б. V 1918, W. Kurz, TGM; Хелвачаурский р-н, между сс. Гонио и Сарпи (4. VIII 1981, А. Аскеров). Отмечен А. В. Фоминным (1913) и А. А. Гроссгеймом (1939) из Гурии (между Поти и Супса). Редкий вид, внесенный в "Красную книгу СССР" (1984).

В расщелинах приморских скал, на выходах коренных пород под пологом широколиственных лесов, до 500 м над ур. м.

Плюрирегиональный, литофильный, мезо-ксерофильный, проявляющий высокую ореофильность на протяжении всего ареала. Реликт. Диплоид,  $2n = 26$ .

**Примечание.** По данным А. В. Фомина (1934) и А. Е. Боброва (1974), ареал этого вида охватывает Атлантическую Европу и Средиземноморье. По другим данным (Pichi Sermolli, 1977; Гладкова, 1978), он имеет более широкий ареал: Южная и Центральная Америка, Восточная и Южная Африка, Южная и Юго-Западная Индия, о-в Ява, юго-восток Австралии, Тасмания и Новая Зеландия. В последних двух источниках не учтены новые местонахождения вида на Кавказе, а Сермолли не учел и крымские находки. Нахождения анограммы тонколистной в Южн. Турции, в Северном и Юго-Восточном Иране подтверждаются и более поздними данными (Wendelbo, 1976; Parris, Fraser-Jenkins, 1980).

## ПОДКЛАСС MARSILLIDAE

### ПОР. MARSILEALES – МАРСИЛЕИ

Разноспоровые, преимущественно водные или полуводные папоротники с однополым гаметофитом и спорокарпием. Содержит одно семейство.

#### Х. СЕМ. MARSILEACEAE MIRB. – МАРСИЛЕЕВЫЕ

Включает 3 рода (*Regnellidium*, *Marsilea*, *Pilularia*) и около 80 видов, распространенных преимущественно в Восточном полушарии. Первый род встречается только в южной части Бразилии, судя по палеоботаническим данным (Махлин, Сурова, 1978), в третичном периоде был распространен шире (Индия; Приморский край СССР). На Кавказе семейство включает 1 род.

Род 11. *Marsilea* L. 1753, Sp. Pl.: 1099. – Марсилея.

**Лектотипус:** *M. quadrifolia* L.

Листья на тонких длинных черешках; спорокарпии сидячие или на ножках, овальные или почти шаровидные, кожистые; споры 2 типов: макро- и микроспоры, последние трехлучевые, шаровидные; проводящая система с сосудами; гаметофит (как женский, так и мужской) сильно редуцирован и состоит из нескольких клеток.  $x = 37$ .

Monogr.: Launert E., 1960. Vorarbeiten zu einer Monographia der Gattung *Marsilea* L. Mitt. Bot. Staatssamml. München, 3:505–509, f. 1–3.

Включает около 60 видов, более половина из них в тропиках Америки, Африки и Азии. В СССР – 3, на Кавказе – 2 вида. Марсилеи в виде спор на Кавказе отмечены из плиоцена Западной Грузии.

1. Спорокарпии бобовидные, по 1–3 на одной б. м. длинной ножке; перышки ширококлиновидно-округлые; черешки и листья голые; периспорий

из палочкообразных, пригнутых на верхушке выростов (микроспор)..... 1. *M. quadrifolia*  
 Спорокарпии округлые, одиночные, почти сидячие, сросшиеся в основании черешка; перышки обратнойцевидные с клиновидным основанием; черешки и листья мелкопушистые; периспорий из палочкообразных, усеченных на верхушке выростов (микроспор)..... 2. *M. strigosa*

1. *M. quadrifolia* L. 1753, Sp. Pl.: 1099; Фомин 1913, Птерид. Фл. Кавк.: 179; Гроссг. 1939, Фл. Кавк., изд. 2, 1:39, табл. 3; Каряг. 1950, Фл. Аз. 1:43; Тахт. 1954, Фл. Арм. 1:70; Дмитр. 1960, Опред. раст. Адж.:20; Колак. 1961, Раст. Колх.: 138; Долух., Микел. 1971, Фл. Груз., изд. 2, 1:114; А. Бобр. 1974, Фл. евр. ч. СССР, 1:94; Галушко 1978, Фл. Сев. Кавк. 1:39, рис. 3. — *M. четырехлистная*.

Описан из Франции. Т у р и с: Herb. Linn 1254/2.

Зап. и Южн. Европа, Кавказ, Средн., Южн., Вост. Азия, Иран.

Распр. на Кавказе: ВЗ — Тал. (рис. 22). На низменности, изредка в более высоких поясах.

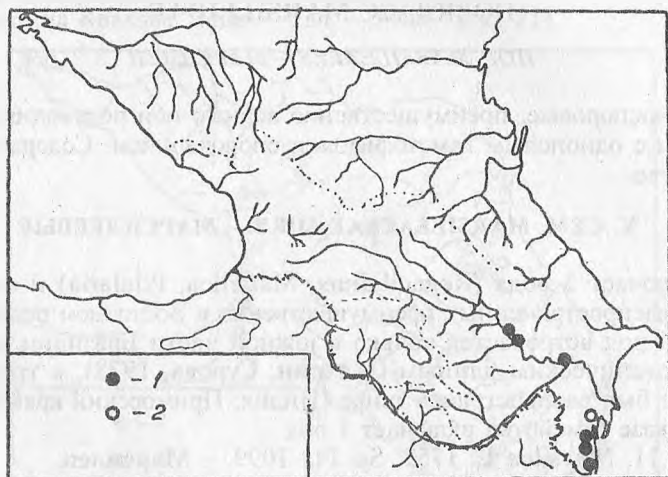


Рис. 22. Распространение *Marsilea quadrifolia* L. (1), *M. strigosa* Willd. (2).

На болотистых, влажных и пересыхающих местах.

Палеоарктический с иррадиациями. Диплоид.  $2n = 32, 40, 100, 140$ .

Осушение болот, водоемов, озер, а также другие мелиоративные и строительные работы привели к резкому сокращению популяций этого вида на Кавказе. Современное состояние его популяций на Северном Кавказе не совсем ясно; приводятся следующие местонахождения: низовья Кубани, Кизляр, Моздок, район ст. Наурской (Фомин, 1913; Гроссгейм, 1939; Галушко, 1978).

В Азербайджане кроме Ленкоранской (сс. Сиявар, Дашталыджар) и Астаринский (с. Шахагач) низменностей собрана также по Куре:

Атлантический р-н, сс. Когаван, Агзыбир; Сабирабадский р-н, оз. Сарысу. В Армении возможно его нахождение в Араратской долине, поскольку Левандовским собран (12.VIII 1898) в соседнем Игдыре, на территории Турции (Тахтаджян, 1954 а).

А. В. Фоминым (1913), А. А. Гроссгеймом (1939) и А. А. Дмитриевой (1960) приводится из приморской части Аджарии (между р. Чорох и с. Гонио). С целью отыскания этого вида и другого редкого водно-болотного папоротника Аджарии – *Salvinia natans* мы дважды посетили указанные местонахождения. Поиски, к сожалению, не дали положительных результатов. За последние годы вследствие мелиоративных и других работ площадь так называемых гонийских водоемов между р. Чорох и с. Гонио заметно уменьшилась. В результате сильного загрязнения оставшихся участков, истребления ольхи, а также других деревьев и кустарников исчезли популяции ряда редких водно-болотных растений, в том числе марсиллии и сальвинии. Здесь водно-болотная флора представлена в основном видами *Typha* sp., *Sparganium* sp. и сплошь покрывающим поверхность воды *Lemna minor* L. Конкурентные отношения с последним видом у марсиллии и сальвинии складываются, по-видимому, не в пользу папоротников.

2. *M. strigosa* Willd. 1810, Sp. Pl. ed 2, 5:540; Фомин 1913, цит. соч.: 180; Гроссг. 1939, цит. соч.: 369; Каряг. 1950, цит. соч.: 43; А. Бобр. 1974, цит. соч.: 98; А. Аскер. 1981, Бюл. Гл. бот. сада АН СССР, 122:88. – *M. цветущистая*.

Описан с юга европейской части СССР ("Habitat prope Sapetam").

Зап., Южн. Европа, Средн. Азия, Кавказ.

Распр. на Кавказе: Тал. (см. рис. 22).

На низменности, на пересыхающих местах, по окраинам болот.

Южно-палеоарктический, водно-болотный. На Кавказе известен лишь из Ленкоранской низменности. Указан К. А. Мейером (на рисовых полях близ Ленкорани), но его гербарный экземпляр неизвестен. Единственный достоверный экземпляр, собранный Г. Рубцовой (31.X.1936) вблизи Кызылагачского заповедника (Масаллинский р-н, окр. с. Хырмандалы), хранится в Институте ботаники АН АзССР.

За последние годы местообитания данного вида почти полностью уничтожены в результате осушения болот и других мелиоративных работ.

В остальной части СССР встречается по нижнему течению Волги и в водоемах Средней Азии; вне СССР на юге Западной Европы (Португалия, Испания) и в бассейне Средиземного моря (юг Франции и Италии, о. Сардиния).

## ПОДКЛАСС NYMENOPHYLLIDAE

### ПОР. NYMENOPHYLLALES – ТОИКОЛИСТНИКИ

Содержит одно семейство.

## XI. СЕМ. HYMENOPHYLLACEAE LINK – ТОНКОЛИСТНИКОВЫЕ

Включает 42 рода. Некоторые виды часто выделяют в самостоятельные роды, поэтому общее число родов в семействе, в понимании разных авторов, колеблется от 6 до 42. В СССР – 4, на Кавказе – 1 род.

Род 12. *Hemenophyllum* Smith 1793, Mem. Acad. Roy. Sci (Turin) 5:418, t. 9. – Гименофиллум, Тонколистник.

Лектотипус: *H. tunbrigense* (L.) Smith

Сорусы овальные, расположены на коротком ложе; индузии двудопастные, лопасти на верхушке зубчатые; спорангии с косым кольцом; споры тетраэдрические; гаметофит лентовидный, антеридии и архегонии расположены по его краям; черешок в поперечном сечении округлый, в основании с одним пучком.  $x = 13$ .

Известно около 700 видов гименофилловых, распределяющихся примерно поровну между 2 большими родами *Hemenophyllum*, *Trichomanes*. По числу видов гименофилловые составляют примерно одну четырнадцатую всех видов папоротников, живущих на земном шаре. Однако их доля значительно возрастает по мере продвижения к югу (Сурова, 1978).

Основные области распространения гименофилловых папоротников – влажные леса тропической зоны. Из этого исходного центра, видимо, они распространились к югу – в Африке, Восточной Австралии, в тропической и субтропической Америке, словом повсюду, где этому благоприятствовали условия влажности. Такие островные обитания являются, очевидно, древними, обнаруживающими былые их связи с материками. (Вульф, 1944).

В ископаемом состоянии вероятные представители гименофилловых на Северном Кавказе известны с карбона, юры, мела. Споры рода гименофиллума отмечены из сармата (Талыш), а также от киммерия до кюальника (Зап. Грузия). В СССР, в том числе на Кавказе, – 1 вид.

1. *H. tunbrigense* (L.) Smith 1794, in Sowerby, Engl. Bot. 3: t. 162; Гроссг. 1949, Опред. раст. Кавк.: 26; Дмитр. 1960, Опред. раст. Адж.: 9; Колак. 1960, Раст. Колх.: 137; Долух., Микел. 1971, Фл. Груз., изд. 2, 1:34 – *Trichomanes tunbrigense* L., 1753, Sp. Pl.: 1098. – *Г. танбриджский*.

Листья прозрачные, удлинненно-яйцевидные, дваждыперистолопастные, с редкими железками, 2–4 см высоты; жилкование перисто-вильчатое, жилки длинные, краевые, просвечивающие; сорусы расположены у основания перьев на акроскопической стороне, на концах укороченных жилок; споры с тонкой экзиной.

Описан из Европы ("In Anglia, Italia"). Типус: Herb. Linn. 1253/5. Центр., Южн. Америка, Зап. Европа, Африка, Кавказ, Малая Азия. Распр. на Кавказе: Адж. (рис. 23).

В нижнем лесном поясе, от 50 до 700 м над ур. м. произрастает

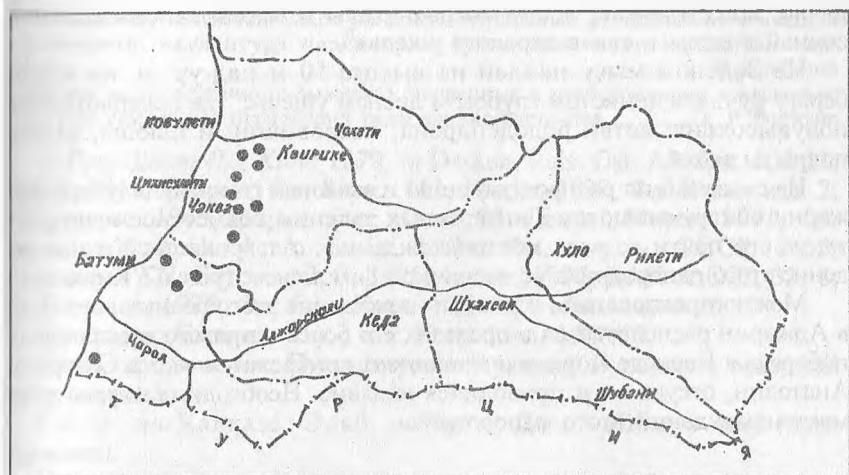


Рис. 23. Распространение *Hymenophyllum tunbrigense* (L.) Smith.

на стволах лавровишни с мхом, на мшистых скалах – в тенистых глубоких и влажных лесных ущельях.

Плюрирегиональный, лесной, субтропический, мезофильный. Диплоид,  $2n = 26$ .

В Северном полушарии имеются реликтовые местонахождения *H. tunbrigense*. Вероятно, остатки третичного распространения имеются на островах Макаронезии, в Португалии, Корсике, Северной Италии, а также в Южной Ирландии, в Китае и Японии.

Впервые *H. tunbrigense* для флоры СССР указан М. Г. Поповым (1939), нашедшим его в труднодоступном ущелье одного из левых притоков р. Чаквицкали. Более подробные сведения об условиях произрастания этого вида в Аджарии дал В. Б. Сочава (1947 а, б) – найден им в ущелье Сачохиас (приток р. Чаквы). В 1958 г. Н. И. Бурчак Абрамович обнаружил еще одно новое местонахождение этого папоротника в Аджарии – с. Чаисубани (Бурчак-Абрамович, 1962). Последующие сведения о распространении *H. tunbrigense* в Аджарии находим в сообщениях В. М. Мемиадзе (1980) и А. А. Дмитриевой (1971). Летом 1981 г. вид был найден нами в 2 новых местах Аджарии: в ущелье Дехва, выше с. Дагвы и на Зеленом мысу. В первом случае – на правом берегу реки на высоте 400 м над ур. м. на стволах крупного дерева лавровишни со мхом. Преобладающие породы в сумрачном сыром лесу – ольха, бук и каштан. В подлеске отмечены иглица, виды ежевики, а также колхидский плющ. В травяном покрове представлены в основном папоротники. Это ущелье очень похоже на описанное М. Г. Поповым (1940) "гименофилловое ущелье" в Аджарии: "Всюду над ущельем высоко и далеко поднимаются сплошь заросшие лесом горы, по которым почти всегда ползут и клубятся туманы. Отовсюду с боков каньона сочится вода и журчат

ручья, вода и туман, лес и мокрые скалы и вечная зелень влажной сочной листвы – таков характер ущелья".

На Зеленом мысу найден на высоте 50 м над ур. м. на левом берегу ручья, в тенистом глубоком лесном ущелье, где переплетаются полувысохшие ветви рододендрона, лавровишни и плюща, камни покрыты мхом.

Из сведений по распространению и экологии гименофиллума в Аджарии обнаруживаются 2 интересных явления: совместное произрастание его почти во всех местонахождениях с лавровишней и нахождение этого папоротника во вторичном фитоценозе (ущелье Кинкиша).

Можно предполагать, что местонахождение этого реликтового вида в Аджарии располагается в пределах его более широкого ареала вдоль побережья Черного моря, включающего прибрежную часть Северной Анатолии, откуда он и приводился недавно. Необходима охрана всех местонахождений этого папоротника.

### ПОР. DENNSTAEDTIALES – ДЕННШТЕДИИ

Включает 3 семейства, из которых на Кавказе – 1.

#### XII. СЕМ. HYPOLEPIDACEAE PIC. SER. – ГИПОЛЕПИСОВЫЕ

Содержит 6 родов, на Кавказе – 1 род

Род 13. *Pteridium* Gled. ex Scop. 1760, Fl. Corniol.: 169. – Орляк.

Т и п у с: *P. aquilinum* (L.) Kuhn.

Листья мономорфные; корневища с полициклической диктиостелей (наряду с трахеидами имеются настоящие сосуды с лестничными перфорациями); край перышек реснитчатый, завернут и закрывает сорусы снаружи; сорусы краевые, на сосудистом тяже, соединяющем концы жилок; индузий рудиментарный, закрывает сорусы внутри; споры трехлучевые, треугольно-округлые; расположение антеридисв и архегониев в заростке отдельное.  $x = 13$ .

Monogr.: Tryon R. M. 1941. A. revision of the genus *Pteridium*. *Rhodora*, 43:1–31, 37–67.

Включает 4–6 (8) видов, широко распространенных по всему земному шару (кроме полярных областей, альп, степей и пустынь). Некоторые ботаники (Фомин, 1934; Тахтаджян, 1956 и др.) принимают только один вид орляка: *P. aquilinum* (L.) Kuhn с плюрирегиональным ареалом. Древний род, на Кавказе (Нахичевань, Даррыдаг; Грузия, Годерзи) в виде отпечатков листьев известен в миоцене и голоцене. В СССР и на Кавказе – 2 вида.

П р и м е ч а н и е. Этот род прежде относили к сем. Pteridiaceae, сближая его с родом *Pteris*, а также имеющим слитный сорус, защищенный отогнутым краем перышек. Но наличие рудиментарного внутреннего индузия, а также хромосомное число орляка ( $x = 52$ ) говорят о его родстве с *Dennstaedtiales*, в частности, с родом *Hypolepis* и близкими ему родами.

1. Листья снизу голые или слабо рассеянно-опушенные, расположенные в одной плоскости; скульптура периспорий бугорчатая, иногда редкошиповатая ..... 2. *P. aquilinum*  
 Листья снизу паутинисто-рыжеватого опушенные и расположенные в несколько ярусов; скульптура периспорий редкодлинношиповатая ..... 2. *P. tauricum*

1. *Paquilinum* (L.) Kuhn 1879, in Desken, Reis. Ost. Afr. Bot. 3, 3:11; Фомин 1913, Птерид. Фл. Кавк.: 161; Гроссг. 1939, Фл. Кавк., изд. 2, 1:35; он же, 1949, Опред. раст. Кавк.: 32; Долух., Микел. 1971, Фл. Груз., изд. 2, 1:44; А. Бобр. 1974, Фл. евр. ч. СССР, 1:25; А. Аскер. 1977, Бот. ж. 62, 7, 1025; он же, 1977, ДАН АзССР, 33, 8, 11; Галушко, 1978, Фл. Сев. Кавк. 1:31 – *O. обыкновенный*.

Описан из Европы. Т у р у s: Herb. Linn. 1246/13.

Почти космополит. Отсутствует в Арктике. В подзоне северной тайги изредка.

Распр. на Кавказе: Эльб. – Тер. – Даг. – Шем. – МК (окр. Боржоми).

В среднем и верхнем горных поясах, в светлых лесах, на опушках.

Плюрирегиональный, лесной, мезофильный. В Альпах поднимается до 2100 м, в Колорадо – 3000 м над ур. м.

П р и м е ч а н и е. Полиморфный вид, в пределах которого, по данным Hulten (1962), описано более 200 разновидностей и форм. Изучен Труон (1941), распространение уточнено Е. Hulten (1962), А. Н. Толмачевым (1974) и некоторыми другими ботаниками.

Во многих частях своего обширного ареала *P. aquilinum* – растение обычное, произрастающее массово. Заросли его – на юге Франции и на Сахалине, в горных районах Центральной Африки, у оз. Киву, на юге Бразилии, в субтропической Юго-Западной Австралии. Очевидно условия этих районов в чем-то настолько сходны, что один и тот же вид оказывается в состоянии там не только успешно произрастать, но и образовывать аналогичные заросли.

2. *P. tauricum* V. Krecz. ex A. Asker. – *P. tauricum* (Presl) V. Krecz. 1939, в Гроссг. Фл. Кавк., изд. 2, 1:35; Гроссг. 1949, цит. соч.: 32; Исаев 1950, Фл. Аз. 1:39; Дмитр. 1960, Опред. раст. Адж.: 19; Колак. 1961, Раст. Колх.: 144А; Долух., Микел. 1971, цит. соч.: 44; А. Бобр. 1974, цит. соч.: 95; А. Аскер. 1977, цит. соч.: 1025; Галушко 1978, цит. соч.: 31 – *Allosorus tauricus* C. Presl 1836, Tent. Pteridogr.: 154, nom. nud. – *Pteridium aquilinum* auct. non Kuhn; Фомин 1913, цит. соч.: 160; Колак. 1980, Фл. Абх., изд. 2, 1:44 – *P. lanuginosum* auct. non Bory: Гроссг. 1928, Фл. Кавк. 1:16 – *O. крымский*.

Rhizoma longum; Frons ovato-deltaidea rigide coriacea bitripinnatisecta, pinnis oppositis lanceolatis inferioribus petiolulatis, pinnis oppositis lanceolatis inferioribus petiolulatis; pinnulis oblongo-lanceolatis basi lata sessilibus inferioribus inferne plus minus pinnatifidis superioribus integris basi subconfluentibus; soris continui frondis margine subrependo angusto ciliato tectis; indusio ciliato; sporis fusco-flavescentibus obtusato-tetraedris tota superficie verruculoso-granulatis.

Т у р у s: Talysh "pr. Drych in tractu Suwant, R. Hohenacker" (LE!). Кавказ, Крым, Юго-Зап. Азия.

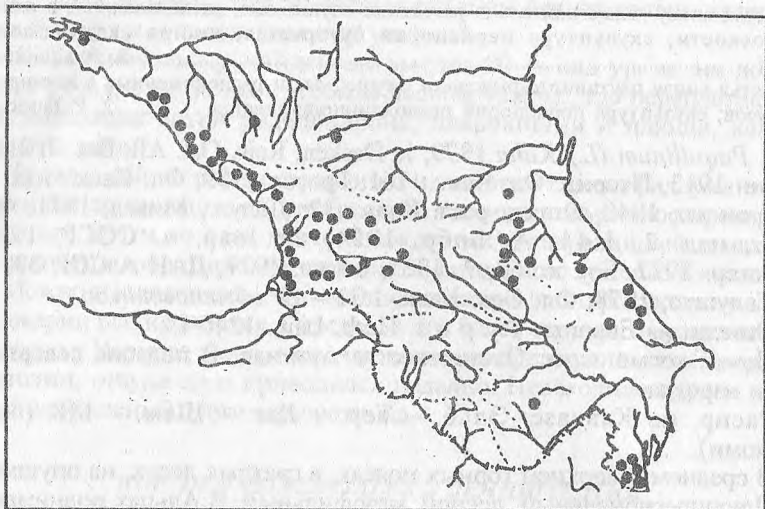


Рис. 24. Распространение *Pteridium tauricum* V. Krecz.ex A. Asker.

Распр. на Кавказе: Куб. – Эльб. – Тер. – Даг. – Прик. Кубин. – Шем. – МК (Гадрутский р-н, окр. с. Домы)– Арм. (с. Шикахох, Gabrieljan, Greuter, 1984) – Тал. – Абх. – Адж. – Рион. – Черк. (рис. 24).

Нахождение *Pteridium tauricum* в верховьях р. Кумы (Северное Предэльбрусье) отмечает Кравцун Н. В. ("Флора Сев. Кавказа и вопр. ее истории" Ставрополь, 1983, 103–104). Приводится краткое описание местонахождения *Pteridium tauricum* на сев.-зап. склоне долины р. Кумы на высоте 1100–1200 м над ур. м.

От низменности до верхнего лесного пояса (в Зуванде произрастает на высоте 2250 м над ур. м.). В лесах и на лесных опушках, по берегам и ущельям рек, в кустарниках, как сорняк на чайных плантациях, в садах, на пожарищах, особенно на влажных кислых почвах, иногда на известняках. Образует большие вторичные заросли в разреженном лесу, по берегам оврагов и на обнажениях, вышедших из-под полога леса. Особенно сильно зарастают залежи и запущенные поля.

Южно-палеоарктический, лесной, мезофильный.

Примечание. В отношении этого вида М. Г. Попов (1980, с. 92) писал: "Он, несомненно, представляет собой вторичный, сорный элемент, первоначальной родиной которого является, вероятно, приморская литоральная полоса, ее редколесье или кустарниковые заросли по долинам рек. Именно оттуда этот папоротник проник на холмистые предгорья полосы низового леса при их расчистке. Нет никакого сомнения, что *P. tauricum* не тождественен с европейским *P. aquillinum* (L.) Kuhn., но представляет особую его субтропическую расу. Он более мощен, иногда достигает 2 м высоты, имеет наклонности напоподобие полулианы влетаться в ветви кустарников и деревьев".

Включает 11 семейств, относящихся к 44 подпорядкам. На Кавказе распространены представители 6 семейств.

### XIII. СЕМ. THELYPTERIDACEAE PIC. SER. – ТЕЛИПТЕРИСОВЫЕ

Включает 32 рода, из них на Кавказе – 4.

Разделение на роды является дискуссионным. Некоторые авторы объединяют все виды телиптерисовых в один род – *Thelypteris*, или *Lastrea*, другие разбивают его на несколько родов. Еще в 1956 г. А. Л. Тахтаджян высказался о возможности выделения рода *Thelypteris* и близких к нему родов в семейство *Thelypteridaceae*. С целью уточнения систематического положения этого рода Ю. Н. Котухо (1969) изучил развитие гаметофита (*T. palustris*) и в результате отнес его к указанному семейству. В пределах последнего по морфологии спор наиболее обособленным является род *Thelypteris*, у которого периспорий четко шпиговатый, тогда как у *Phegopteris*, *Oreopteris* – складчатый. Изучение морфологии гаметофитов показывает обособленность рода *Phegopteris* – антеридии в отличие от двух других указанных родов не смешиваются с архегониями в области многослойной подушечки (Карнишина, 1975). Результаты сравнительно-анатомического анализа (Новрузова, Аскеров, 1978 б) согласуются с данными по изучению спор: род *Thelypteris* в основании черешка имеет 2 округлых пучка, а *Oreopteris* и *Phegopteris* – по одному треугольной формы.

1. Черья серповидно изогнутые, 8–12 см дл., 2–4 см шир. .... 17. *Cyrtomium*
2. Черья ланцетные, линейно-ланцетные ..... 18. *Asplenium*
3. Нижняя пара перьев книзу отклоненная; сорусы округлые, расположены 2 рядами вдоль края доли на концах жилок; некрупные лесные папоротники ..... 16. *Phegopteris*
4. Нижняя пара перьев книзу неотклоненная; довольно крупные папоротники характеризующиеся иными признаками ..... 15. *Oreopteris*
5. Корневище толстое, короткое, темно-бурое; листья собраны пучком, пластинки снизу с железками; черешки с бурыми чешуйками, короче пластинки, в основании с 1 пучком, состоящим из 3 присоединенных частей; сорусы расположены на концах жилок; споры широкобобовидные, периспорий складчатый ..... 15. *Oreopteris*
6. Корневище тонкое, ползучее, черноватое; листья одиночные; пластинки снизу голые; черешки голые, равны или длиннее пластинки, в основании с пучками округлой формы; сорусы расположены посередине жилок; споры бобовидные, периспорий шпиговатый ..... 14. *Thelypteris*

Род 14. *Thelypteris* Schmidel, 1763, Icon. Pl. ed Keller 3, 45, t. 1.

#### 13. – Телиптерис.

Т у р у s: *T. palustris* Schott (*Acrostichum thelypteris* L.)

Типовой род семейства, содержит около 800 видов, распространенных в лесных и горных районах земного шара, особенно тропических. На Кавказе 1 вид, который в ископаемом состоянии известен и

миоцена и плиоцена в Абхазии (в некоторых случаях под названием *Lastrea*).

1. *T. palustris* Schott 1834, Gen. Fil.: 10; Колак. 1961, Раст. Колх.: 145; Долух., Микел. 1971, Фл. Груз. изд. 2, 1:89; А. Бобр. 1974, Фл. евр. ч. СССР, 1:85; А. Аскер. 1977, Бот. ж. 62, 7:1025; Галушко 1978, Фл. Сев. Кавк. 1:35; Колак. 1980, Фл. Абх., изд. 2, 1:49. – *Dryopteris thelypteris* (L.) A. Gray, 1848, Man. Bot., 1:63; Фомин 1913, Птерид. фл. Кавк.: 34; Гроссг. 1939, Фл. Кавк., изд. 2, 1:12; Рза-заде, 1950, Фл. Аз., 1:22; Дмитр. 1960, Опред. раст. Адж.: 12. – *T. болотный*.

Описан из Северной Европы ("In Europae septentrionalioris paludibus").

Пластинка удлинненно-ланцетная, дваждыперистая; рахис покрыт белыми, светлыми волосовидными чешуйками; перья ланцетовидно-линейные, перисто-раздельные; стерильные перышки линейно-продолговатые, фертильные же треугольно-серповидные (благодаря завороченным краям), самые нижние длиннее остальных, по краям б. м. длинноволосистые; жилкование простое или одинождывилчатое, жилки на концах свободные, неутолщенные; сорусы округлые, удлиненные, иногда сливающиеся; индустрий округло-почковидный, по краям лопастый, железистый, опадающий; число клеток аннулюса 16–18; периспорий крупноострошиповатый, его поверхность между шипами мелкосетчатая, с широкими округло-угловатыми ячейками сетки; гаметофит приподнятоклиновидный, дихотомически разветвленный, обоеполый;  $x = 27-36$ .

Сев. Америка, Евразия, Кавказ, Сибирь, Дальний Восток.

Распр. на Кавказе: ВП. – Куб. – Тер. – Абх. – Адж. – Рион. – Шем – МК – Арм. – Тал. (рис. 25).

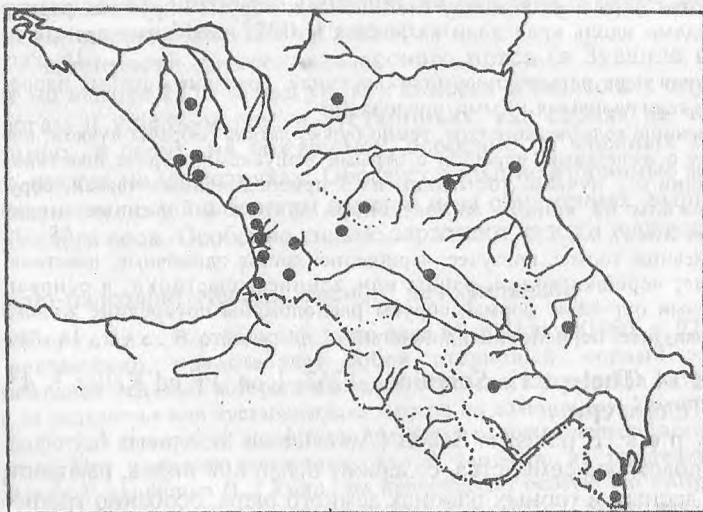


Рис.25. Распространение *Thelypteris palustris* Schott.

От низменности до среднего горного пояса. На сырых, болотистых местах по берегам рек, озери водоемов, в заболоченных лесах (часто в ольшаниках).

Голарктический, с обширный сплошным ареалом в средних широтах Евразии и в Северной Америке, болотный, реликтовый. Диплоид,  $2n = 70$ .

Восточной границей этого вида на Кавказе можно считать окр. Пюуркышлак Куткашенского района АзССР. На Северном Кавказе в 20-е годы собирался в бассейне р. Кубани (Темрюк), в Ставропольском крае (окр. Рыбного озера). В Северной Осетии собран Е. Буш и Н. Бушем (12.VIII 1925) в Дигоре (Кюрдамирское ущелье), но Р. А. Демурова (1972) не приводит его для отмеченного региона. Распространение в Чечено-Ингушетии (окр. Грозного) приводится по А. И. Галушко (1978).

Имеются старые сборы вида из Аджарии – кобулетских торфяных болотах и в окр. с. Гонио не дали положительных результатов.

Редко также в Восточной Грузии (бассейн р. Алазани, оз. Тбацвери) и в Азербайджане (Малый Кавказ – Агдамский р-н, сс. Хындрисган и Бойахмедли; Талыш – Астаринский р-н, сс. Арчиван и Машхан, Лерикский р-н, с. Юхары Сиов).

Собран в Армянсии – Даралагез, окр. с. Мартирос (Gabrieljan, Circuter, 1984).

Осушение болот и расширение сельскохозяйственных угодий на равнинах привели к резкому сокращению ареала вида в Колхидской низменности. В Абхазии наиболее хорошо сохранился на берегах оз. Анышхцара, где он часто вместе с *Cicuta virosa* образует узкую полосу перед сплошной стеной тростника. Необходимо сохранить эту оригинальную экосистему с водно-болотной растительностью на берегах оз. Анышхцара и Инкит, объявив их заповедными.

Род 15. *Oreopteris* Holub, 1969, Folia Geobot. Phytotax. (Praha) 4:46

### Ореоптерис.

Typus: *O. limbosperma* (All.) Holub.

Небольшой род Северного полушария. В СССР – 2 вида, на Кавказе – 1 вид.  $x = 34$ .

1. *O. limbosperma* (All.) Holub 1969, Folia Geobot. Phytotax (Praha) 4, 1:46; А. Бобр. 1974, Фл. свр. ч. СССР. 1:85; А. Аскер. 1977, Бот. ж. 62, 7:1026; Галушко 1978, Фл. Сев. Кавк. 1:35. – *Polypodium limbosperma* All. 1789, Auct. Fl. Pedem.: 49. – *P. oreopteris* Ehrh. 1789, Beitr. Naturk. 4:44. – *Dryopteris oreopteris* (Ehrh.) Maxon, 1901, Proc. U. S. Nat. Mus. Фомин 1913, Птерид. фл. Кавк.: 35; Гроссг. 1939, Фл. Кавк., изд. 2, 1:12; Рза-заде, 1950, Фл. Аз. 1:22; Дмитр. 1960, Определ. раст. Адж.: 12. – *Thelypteris oreopteris* (Ehrh.) Sloss. 1918, in Rydberg, Fl. Rocky Mount.: 1043; Тахт. 1954, Фл. Арм. 1:40; Колак. 1961, Раст. Колх.: 145 – *T. limbosperma* (All.) Н. Р. Fuch 1959, Amer. Fern Journ. 48, 4:144; Колак. 1980, Фл. Абх., изд. 2, 1:50; Долух., Микел. 1971, Фл. Груз., изд. 2, 1:90. – *O. горный*.

Пластинка ланцетно-продолговатая, светло-зеленая; черешок короткий, с чешуйками и волосками; перья ланцетовидные, заостренные, перисто-раздельные, большинство сверху отклоненные, самые нижние сильно укорочены, треугольные; перышки продолговатые; жилкование простое или одинождывильчатое, жилки на концах утолщенные; сорусы расположены близко к краю перышек; индузий маленький, тонкий, по краям зубчатый, с железками, рано опадающий; число клеток аннулюса 12–14; периспорий с разбросанными мелкими бугорками. Растения с приятным запахом.

Описан из Италии ("In montibus Javarensibus, Istria").

Европа, Кавказ, Вост. Сибирь, Сев. Америка.

Распр. на Кавказе: Куб. – Эльб. – Абх. – Рион. – Адж. – Шем. – МК (рис. 26).

В верхней, реже средней ступенях лесного пояса. Ниже спускается лишь в условиях очень влажного климата (в Аджарии – в приморской части Зеленого мыса), а в районах с сухим климатом произрастает высоко в горах. Растет главным образом под разреженным пологом, на опушках, прогалинах широколиственных и смешанных лесов, в облачности туманов. По наблюдению А. Г. Долуханова (1980), этот папоротник по особенностям вертикального распространения сходен с большинством кустарников стелющегося подлеска, но не будучи таким теневыносливым и предпочитая более влажные местообитания, приурочен к сырым типам лесных биогеоценозов, в которых подлесок отсутствует.

Голарктический, с иррадиациями, горно-лесной, мезофильный, Диплоид,  $2n = 68$ .

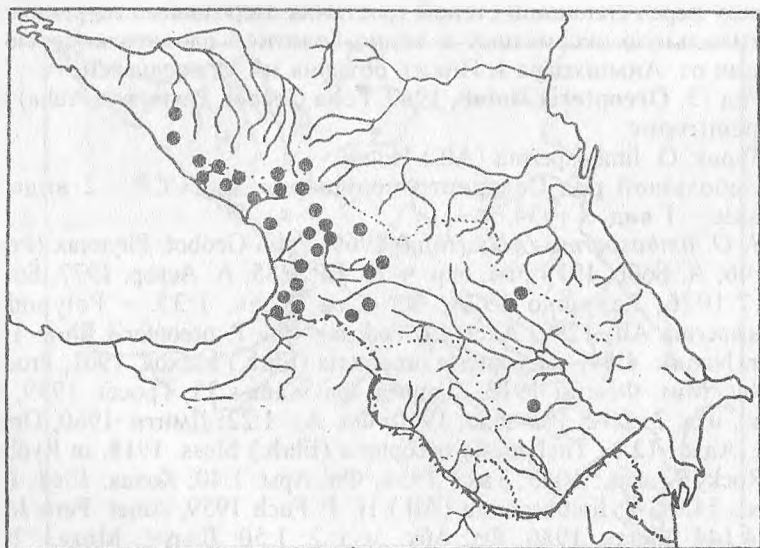


Рис. 26. Распространение *Oreopteris limbosperma* (All.) Holub.

Наиболее хорошо представлен в Западной Грузии. В Абхазии, Сванетии и Аджарии образует густые высокорослые заросли. В Аджарии встречается почти во всех районах до 2300 м над ур. м. Здесь в верхнем лесном и субальпийском поясах образует пышные густые заросли.

**Примечание.** Собран лишь однажды на Малом Кавказе (хр. Муровди). Приведен А. Л. Тахтаджяном (1954) для Армении, хотя гербарный экземпляр нам не известен. Поскольку этот вид довольно обычен в субальпах Лагоджского заповедника, надо полагать, что он растет и в бассейне р. Белокапчай. А. В. Фомин (1913) предполагал нахождение его в горах Талыша, видимо, основываясь на сборах Ф. Алексеенко из Гиляна. В работе Р. Wendelbo (1976) также приводятся для Гиляна и Мазандаряна. Однако в настоящее время мы не располагаем ни сведениями, ни гербарными материалами о распространении вида в Талыше. Прорастание его в Талыше маловероятно, так как климат здесь не оптимальных для вида высотах относительно сухой.

### Род 16. *Phegopteris* Fee – Фегоптерис.

**Т у р и с:** *Ph. polypodioides* Fee (*Polypodium phegopteris* L.).

Содержит около 15 видов, произрастающих в основном в горных массах Северного полушария. В СССР и в том числе на Кавказе – 1 вид.

1. *Ph. connectilis* (Michx.) Watt. 1867, *Canad. Nat. (Geol.)*, N. S., 3, 2:159; А. Бобр. 1975, *Фл. евр. ч. СССР*, 1:86; Галушко 1978, *Фл. Сев. Кавк.* 1:34 – *Polypodium connectilis* Michx. 1803, *Fl. Bor. Amer.* 2:271 – *Phegopteris polypodioides* Fee, 1852, *Men. Fam. Foug.* 5 (Gen. Fil.):234; Тахт. 1954, *Фл. Арм.* 1:49; Долух., Микел. 1971, *Фл. Груз.*, изд. 2, 1:92. – *Dryopteris phegopteris* (L.) C. Chr. 1906, *Index. Fil.*: 284; Фомин 1913, *Птерид. фл. Кавк.*: 20; Дмитр. 1960, *Опред. раст. Адж.*: 11 – *Thelypteris phegopteris* (L.) Sloss. 1918, in Rydberg, *Fl. Rocky Mount.* 1043; Колак. 1961, *Раст. Колх.*: 145; он же 1980, *Фл. Абх.*, изд. 2, 1:50 – *Ф. связывающий*.

Корневище ветвистое; черешок тонкий, в нижней части темнобурый, выше соломенно-желтый, длиннее пластинки, на поперечном срезе треугольный, со светлыми ланцетовидными чешуйками и волосками; пластинка овально-серцевидная, дваждыперисто-рассеченная, заостренная, темно-зеленая с волосками и чешуйками; перья линейно-ланцетовидные, заостренные, кроме самых верхних, перисто-рассеченные, самые нижние отставленные, большей частью отклоненные косо вниз; перышки или доли перьев продолговатые, тупые, цельнокрайние или зазубренные, обычно согнутые вверх, во время спороношения по краям завернутые; жилкование простое; индустрий отсутствует; периспорий с ямчато-бугорчатой оторочкой, скульптура тонкая, редкоскладчатая, между складками имеется сетчатый рисунок; гамеюфит двулопастный, на верхушке с глубокой выемкой, обоеполый.

Описан из Канады ("Hab. in Canada").

Сев. Америка, Европа; Средиземноморье, Малая Азия, Сев. Азия, Гималаи, Япония.

Распр. на Кавказе: Куб. – Эльб. – Тер. – Даг. – Абх. – Рион. – Адж. – Шем. – МК. (рис. 27).

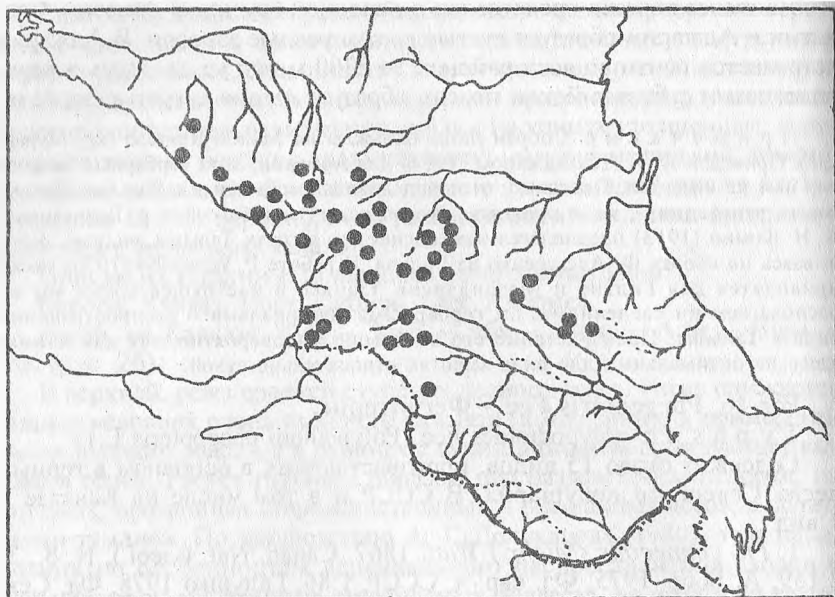


Рис. 27. Распространение *Phegopteris connectilis* (Michx.) Watt.

В верхнелесном и субальпийском поясах, до 2500 м над ур. м., преимущественно в пихтово-еловых, сравнительно редко – в светлых лесах, редколесьях и криволесьях, в зарослях кустарников, а также на обрывах и в тени влажных скал.

Голарктический, неморально-бореальный, лесной, мезофильный.  
2 n = 90.

Личные сборы из различных районов Кавказа и гербарный материал позволили уточнить распространение и экологию этого вида. Его ареал охватывает северо-западную часть Кавказа, Карачаево-Черкесскую АО, Кабардино-Балкарскую АССР, Северо-Осетинскую АССР и юго-запад Дагестана (последний – по Гроссгейму, 1939). Он хорошо представлен во флоре Грузии, особенно в ее западной и центральной частях, встречается большими популяциями и иногда образует сплошной фон в елово-пихтовом лесу. В Юго-Осетии отмечен в Джавском районе. Ареал его на Кавказе с юго-запада ограничен верховьем р. Ахуриан (Армения), на востоке – Лагодехи.

Род, рассматриваемый вид в частности, до последнего времени для Азербайджана не приводился. Однако 26.VII 1980 г. вид впервые был обнаружен нами на территории Закатальского заповедника, на хр. Цидлов, где встречается небольшими популяциями среди зарослей кавказского рододендрона в тени крупных сланцевых скал на высоте 2480 м над ур. м. Это новое местонахождение позволяет значительно продвинуть закавказскую часть ареала рода к востоку.

Род 17. *Cyrtomium* C. Presl.  
1836, Tent. Pterid. 86, T. 2:26; —  
Циртомиум.

Lectotypus: *C. falcatum* (L.f.)  
C. Presl (*Polypodium falcatum* L.f.).

1. *C. falcatum* (L. f.) C. Presl,  
1836, Tent. Pterid.: 86; А. Аскер.  
1983, Зам. сист. геогр. раст. (Тби-  
лиси), 39:5 — *Polypodium falcatum*  
L. f., 1781, Supl. Pl.: 46. — Ц. сер-  
повидный.

Пластинка листа удлиненно-  
овальная, кожистая; черешок ко-  
ротче пластинки, покрыт коричне-  
выми чешуйками; перья удлинен-  
но-яйцевидные, заостренные, ко-  
роткочерешчатые, слегка волни-  
сты, 8–12 см дл., 2–4 см шир., не-  
равнобокие, серповидно изогну-  
ты; жилкование сетчатое; сорусы  
мелкие, редко расположенные;  
индузий кожистый, прикреплен-  
ный серединой; в основании че-  
решка 4 пучка.



Рис. 28. *Cyrtomium falcatum*.  
Аджария (Зеленый мыс,  
по Дмитриевой. 1965).

Описан из Японии ("In Japonia").

Япония, Корея, Сев. Китай.

Распр. на Кавказе: Адж.

На приморских лесных склонах. По-видимому, выходец из культу-  
ры. На этот своеобразный восточноазиатский папоротник впервые в  
Аджарии (Батумский ботанический сад) обратила внимание  
Л. А. Дмитриева (1967). В ее сообщении приводится краткое описание  
и рисунок этого вида (рис. 28). Спустя более чем 20 лет он был  
обнаружен нами в парковой части сада в густом травянистом покрове  
среди зарослей высокорослых папоротников (многогрядники, щитов-  
ники, кочедыжники и др.).

#### XIV. SEM. ASPLENIACEAE METT. EX FRANK — КОСТЕНЦОВЫЕ

Единственное семейство из одноименного порядка с 17 родами  
(3 гибридогенных) (Pichi Sermolli, 1977), в СССР — 4, на Кавказе —  
3 рода.

1. Листья цельные, ремневидные; сорусы линейные, между собой параллельные;  
индузий линейный, прикреплен к жилке наружным краем, а с внутреннего —  
свободен и образует желобчатую форму; оболочки у спор слабо развиты; в  
основании черешка 3 пучка. .... 20. *Phyllitis*

- Листья перистые, дважды-, гриздыперистые или дихотомически ветвящиеся; оболочки у спор хорошо развиты ..... 2
- 2. Листья перисто-надрезанные, сверху голые, матовые, снизу густо покрыты светло-бурыми яйцевидными, черепитчато налегающими чешуйками, скрывающими сорусы; в основании черешка 2 пучка ..... 19. *Ceterach*
- Листья перисые, дважды-, триждыперистые или дихотомически ветвящиеся; сорусы одиночные, продолговатые или линейные, расположены однобоко вдоль вторичных жилок, индузий по форме соответствует сорусам, прикреплен к жилке наружным краем, а с внутреннего – свободен; в основании черешка 1-2 пучка ..... 18. *Asplenium*

**Род 18. *Asplenium* L. 1753, Sp. Pl.: 1078 – Костенец**

Т y п у с : *A. marinum* L.

Monogr.: Reichstein T. R. 1981. Hybrids in European Aspleniaceae (Pteridophyta). Bot. Helv., 91; p. 89–139.

Содержит около 700 видов, широко распространенных по всему земному шару, наибольшее разнообразие – в тропиках. Для Европы приводятся 30 видов с 11 подвидами (Reichstein, 1981). Древний род, на Кавказе (Вост. Грузия) макроостатки отмечены из миоцена. В СССР – 26, на Кавказе – 9 видов.  $x = 36$ .

1. Листья одинождыперистые, с коротким черешком, перышки маленькие, многочисленные, преимущественно округловатые ..... 2
- Листья двух-трех дихотомически ветвящиеся или дважды-, четырежды перистые ..... 3
2. Черешок и рахис до самой верхушки красновато-бурый или черновато-бурый, эластичный, голый; перышки сидячие или почти сидячие; сорусы продолговатые; индузий цельнокрайний или слегка выемчатый, периспорий крупноячеистый ..... 3. *A. trichomanes*
- Черешок в верхней части и рахис зеленые с редкими чешуйками, перышки на тонких коротких черешочках; сорусы продолговатые; индустии почти цельнокрайние; периспорий складчато-ячеистый ..... 2. *A. viride*
3. Листья узколинейные, двух-трех дихотомически ветвящиеся с конечными, узкими, шиловидными дольками, по краю острозубчатые; сорусы узколинейные; индустий цельнокрайний; скульптура периспорий складчатая с шипиками по складкам и зернистостью в ячейках; черешок длинный, на поперечном сечении треугольной формы, в основании с одним пучком ..... 1. *A. septentrionale*!
- Листья дважды-четыреждыперистые ..... 4
4. Перья с тройчато расположенными перышками, бахромчатые, маленькие растения ..... 5
- Расположение перышек перистое ..... 6
5. Листья продолговатые, голые, кожистые; перышки и их доля веерообразные, по краю надрезанно-городчатые; сорусы приближены к основанию перышек; черешки зеленые, в основании с одним пучком; споры с полюса эллиптические, с экватора выпуклые, периспорий с мелкими шиловидными выступами ..... 5. *A. hermanni-christii*.
- Листья обычно треугольные, голые или с железками, мягкокожистые; перышки ромбические с клиновидным основанием, по краю зубчатые; черешки зеленые, отчасти чернеющие, в основании с одним пучком; споры с полюса широкоэллиптические, с экватора плосковыпуклые, периспорий с мелкими шипиками ..... 4. *A. ruta-muraria*.

6. Растения до 8–10 см выс.; листья дваждыперистые дельтовидно-продолговатые, темно-зеленые, почти кожистые, к основанию расширенные; перья супротивные, 4–8 с каждой стороны, широкояйцевидные, нижние отдаленные, на коротких черешочках, самые нижние до основания тройчато рассеченные; черешки длиннее пластинки, у основания бурые, покрыты узкими решетчатыми с краевыми сосочками чешуйками и кое-где волосками, в основании с одним пучком со стелой типа актиостела; индузии серые, продолговатые, цельнокрайние; спорангий золотистый, число клеток аннулюса 18–22; сорусы бурые, по 3–4 на каждом перышке, сливающиеся; споры широкояйцевидные, периспории складчато-ячеистые, складки широкие, соединенные тонкими перегородками, на вершине гребенчатые ..... 6. *A. daghestanicum*  
 Более крупные растения, расположение перьев и их форма иные ..... 7
7. Листья дважды-, триждыперисто-рассеченные, продолговато-ланцетные, мягкокожистые, к основанию суживающиеся; перья очередные, удлинненно-ланцетные; перышки обратноовальные, острозубчатые, обычно не длиннее пластинки, бурые, в основании с 2 пучками бобовидной формы; сорусы расположены на середине перышек; индузии удлинненные, цельнокрайние; периспорий складчато-ячеистый, ячейки крупные, удлинненной формы, контур складок вокруг тела споры создает гладкие незаостренные выступы ..... 8. *A. pseudolanceolatum*  
 Листья дважды-четырежды перистые, жесткокожистые, блестящие, более длинные ..... 8
8. Листья в верхней части с цельными перышками, напоминающими *A. viride*; самые нижние 2–3 пары перьев перистораздельные; перышки широкоовальные, тупые или зазубренные; черешок короткий, темно-бурый, в основании с одним пучком округлой формы; индузии ланцетовидные, цельнокрайние; периспорий складчато-ячеистый, ячейки округло-угловатые, их стенки широкие с редкими мелкими шипиками ..... 7. *A. wronowii*  
 Листья дважды-четыреждыперисто-разделенные; все сегменты сдвинутые, удлинненно-клиновидные, часто сильно заостренные, с острыми зубцами; черешок длинный, красновато-бурый, блестящий, с одним пучком; индузии цельнокрайние; периспорий складчатый, складки иногда образуют ячейки с шипиками ..... 9. *A. adiantum-nigrum*

*I. A. septentrionale (L.) Hoffm.* 1975, *Deutschl. Fl.* 2:12; Фомин 1913, *Птерид. фл. Кавк.*: 114; Гроссг. 1939, *Фл. Кавк.*, изд. 2, 1:25; Исаев 1950, *Фл. Аз.* 1:34; Тахт. 1954, *Фл. Арм.* 1:57; Дмитр. 1960, *Опред. раст. Адж.*: 16; Колак. 1961, *Раст. Колх.*: 140; Долух., Микел. 1971, *Фл. Груз.*, изд. 1:90; А. Бобр. 1974, *Фл. евр. ч. СССР*, 1:88; А. Аскер. 1977, *Бот. м.* 62, 7:1026; Галушко 1978, *Фл. Сев. Кавк.* 1:38; Колак. 1980, *Фл. Абх.*, изд. 2, 1:37. – *Acrostichum septentrionale* L. 1753, *Sp. Pl.*: 1068 – *К. северный*.

Описан из Европы ("In Europae, fissuris rupium").

Сев. Америка, Скандинавия, Европа, Кавказ, Зап. Сибирь, Средн. Азия, Сев. Африка, Малая Азия.

Распр. на Кавказе: во всех районах, исключая Апш., Коб., ВП и ЗП. Местонахождение вида в Нахичевани требует уточнения (рис. 29).

От нижнегорного до субальпийского пояса, до 2800 м над ур. м. в трещинах и расщелинах скал в лесных и безлесных районах, нередко по каменистым солнечным склонам.

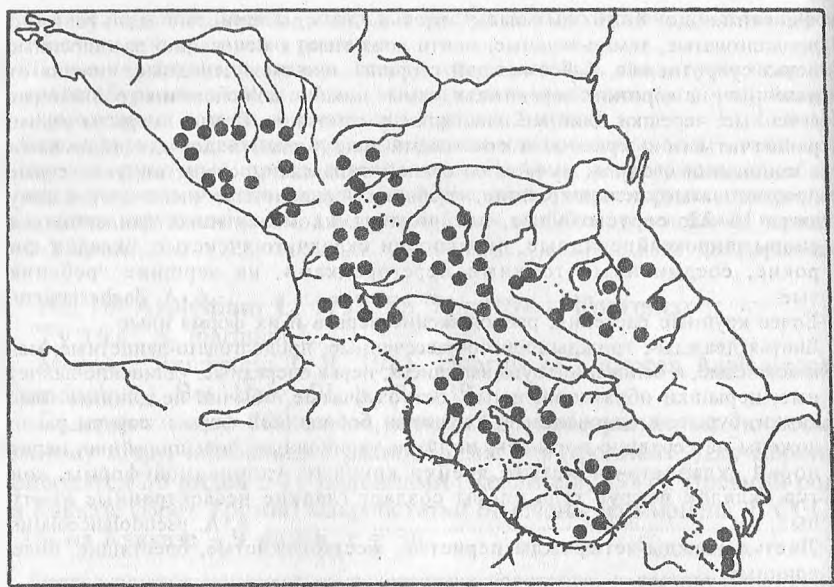


Рис. 29. Распространение *Asplenium septentrionale* (L.) Hoffm

. Голарктический, горный, мезоксерофильный, литофильный. Тетраплоид,  $2n = 144$ .

Примечание. Один из широко распространенных на Кавказе видов особенно в горных районах. По материалам из Абхазии (Турис: "с. Бзыбь, 24.VI.1971, С. R. Fraser-Jenkins", BM) был выделен новый диплоидный подвид – *Ssp. caucasicum* Fr.=Jenk. et Lovis; in Parris, Fraser-Jenkins 1980, Nates R. V. G. Edin. 38, 2:281: "subspecia septentrionali simillimum sed segmentis et costis angustioribus. Fronde graciliore, sporis minoribus et cytotype diploideo differt".

Судя по описанию, он встречается также в Аджарии (ущелье Хевас-геле, 1000м над ур. м., скалы изверженных пород) и в Армении (в окр. сс. Джих, Безобдал и Карагаплы). Вне Кавказа – в Северной Анатолии. Гибридизуется с *A. trichomanes* ssp. *trichomanes*.

2. *A. viride* Huds. 1762, Fl. Angl.: 385; Фомин 1913, цит. соч.: 119; Гроссг. 1939, цит. соч.: 25, Исаев 1950, цит. соч.: 34; Тахт. 1954, цит. соч.: 57; Дмитр. 1960, цит. соч.: 16; Колак. 1961, цит. соч.: 140; Долух., Микел. 1971, цит. соч.: 100; А. Бобр. 1974, цит. соч.: 38; А. Аскер. 1977, цит. соч.: 1026; Галушко 1978, цит. соч.: 38; Колак. 1980, цит. соч.: 38. – *К. зеленый*.

Описан из Англии ("Habitat in rupibus humidis in camitatibus Eboracensi et Westmorlandico").

Сев. Америка, Скандинавия, Кольский п-ов, гористые районы Зап. Европы, евр. ч. СССР, Кавказ, Сибирь, Ср. Азия, Япония.

Распр. на Кавказе: Куб. – Эльб. – Тер. – Даг. – Прик. Кубин. – Абх. – Адж. – Рион. – Шем. – МК – ВЗ (г. Удабно) – Арм. (рис. 30).

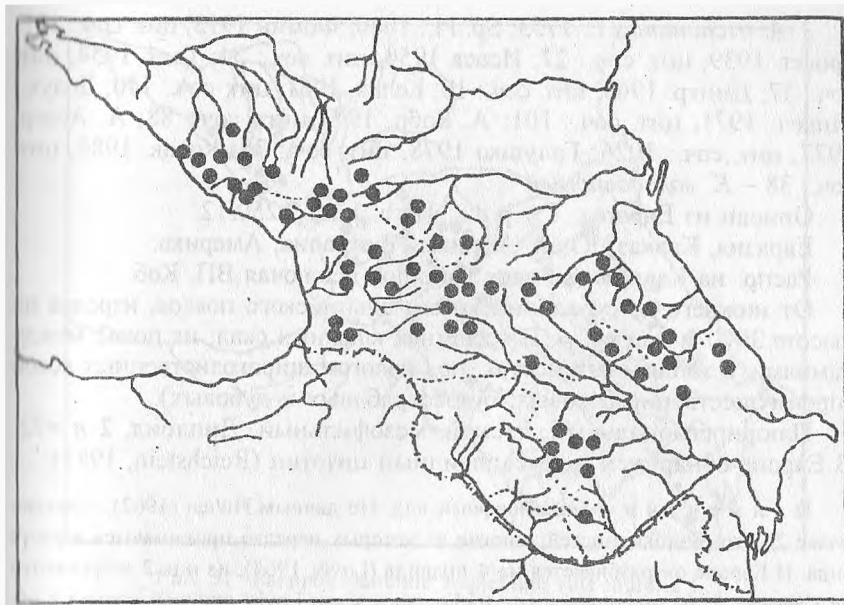


Рис. 30. Распространение *Asplenium viride* Huds.

В верхнелесном, субальпийском и альпийском поясах, до 3000 м над ур. м., в расщелинах затененных и влажных скал как известняковых, так и известняковых.

Голарктический, горный, арктоальпийский, литофильный, мезофильный, Диплоид.  $2n = 72$ .

Характерный высокогорный папоротник, хорошо представленный на Большом Кавказе; на востоке его ареал доходит до Шахдагского хребта. В азербайджанской части Большого Кавказа (с. Лаза), Кубинском (с. Сусай), Шекинском (в пастбищном ущелье Дашлыбара), Исмаиллинском (ущелье р. Дагирменчай) и Закатальском (хр. Цидлов) районах. На Малом Кавказе встречается реже, собран в Кельбаджарском (с. Шуртан), Ханларском (окр. оз. Гейгель, басс. р. Гянджачай, г. Кяпаз), Дашкесанском (г. Кошкар) и Казахском районах (г. Удабно). В Галыше и Нахичевани не обнаружен. В Армении собран в бассейне оз. Севан, на г. Хуступ (Кафанский р-н) и в окр. Степанавана.

Примечание. Изучение гербарного материала *A. viride* с Кавказа и из Европы, а также наблюдения в природе показали, что популяции этого вида в пределах субальп (особенно в лесной части) резко отличаются от альпийских более пышным ростом, широкоовальными и глубоконадрезанно-лопастыми перышками и встречаются главным образом на Большом Кавказе (*A. viride* ssp. *ovatum* (Bern.) A. Asker. 1983, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 39:5, incl. *A. viride* var. *oblongum* Christ, 1900, Farnkr. Schweiz. 1,2:90, fig. 13).

3. *A. trichomanes* L. 1753, Sp. Pl.: 1080; Фомин 1913, цит. соч.: 121; Гроссг. 1939, цит. соч.: 27; Исаев 1950, цит. соч.: 34; Тахт. 1954, цит. соч.: 57; Дмитр. 1960, цит. соч.: 16; Колак. 1961, цит. соч.: 140; Долух. Микел. 1971, цит. соч.: 101; А. Бобр. 1974, цит. соч.: 88; А. Аскер. 1977, цит. соч.: 1026; Галушко 1978, цит. соч.: 38; Колак. 1980, цит. соч.: 38. — *К. волосовидный*.

Описан из Европы. Т у р u s: Herb. Linn. 1250/12.

Евразия, Кавказ, Южн. Африка, Австралия, Америка.

Распр. на Кавказе: во всех районах, исключая ВП, Коб.

От нижнего до субальпийского и альпийского поясов, изредка на высоте 3000 м над ур. м. В трещинах влажных скал, на почве между камнями, в затененных местах, под пологом широколиственных лесов (преимущественно буковых, буковограбовых и дубовых).

Плюрирегиональный, лесной, мезофильный. Диплоид,  $2n = 72$ . В Европе обнаружен и гексаплоидный цитотип (Reichstein, 1981).

П р и м е ч а н и е. Полиморфный вид. По данным Hulten (1962), известно более 20 его разновидностей, многие из которых нередко принимаются в ранге вида. В Европе он разбивается на 4 подвида (Lovis, 1964), из них 2 встречаются на Кавказе. 1. *A. trichomanes* ssp. *trichomanes* sensu Lovis; типовой подвид с обширным ареалом. На Кавказе заслуживают внимания его популяции с мелкими перышками, произрастающие в сухих, сильно освещенных местах, и с широкими, крупными перышками, предпочитающие, наоборот, более влажные места: первые встречаются в засушливых местах, а вторые — во влажных. 2. *A. trichomanes* ssp. *quadrivalens* D. E. Mey., описан из Бразилии (Германия, В), тетраплоид, преимущественно на известняках, а также силикатных породах. Встречается редко.

4. *A. ruta-muraria* L. 1753, l. c.: 1081; Фомин 1913, цит. соч.: 127; Гроссг. 1939, цит. соч.: 26; Исаев 1950, цит. соч.: 35; Тахт. 1954, цит. соч.: 58; Дмитр. 1960, цит. соч.: 16; Колак. 1961, цит. соч.: 141; Долух. Микел. 1971, цит. соч.: 103; А. Бобр. 1974, цит. соч.: 87; А. Аскер. 1977, цит. соч.: 1026; Галушко 1978, цит. соч.: 38; Колак. 1980, цит. соч.: 37. — *К. настенный*.

Описан из Европы. Т у р u s: Herb. Linn. 1250/18.

Зап. Европа, евр. ч. СССР, Кавказ, Сибирь, Дальний Восток, Ср. Азия, Малая и Центр. Азия, Япония, Сев. Америка.

Распр. на Кавказе: все районы, исключая ЗП, ВП, Мег, Нах., Адж. (рис. 31).

От уровня моря до альпийского пояса — 3000 м над ур. м. В расщелинах преимущественно известняковых скал, на затененных каменных развалинах, реже на почве между камнями под пологом леса.

Голарктический, горный, литофильный, мезоксерофильный. Тетраплоид,  $2n = 144$ . В Японии обнаружен гексаплоидный цитотип (Reichstein, 1981).

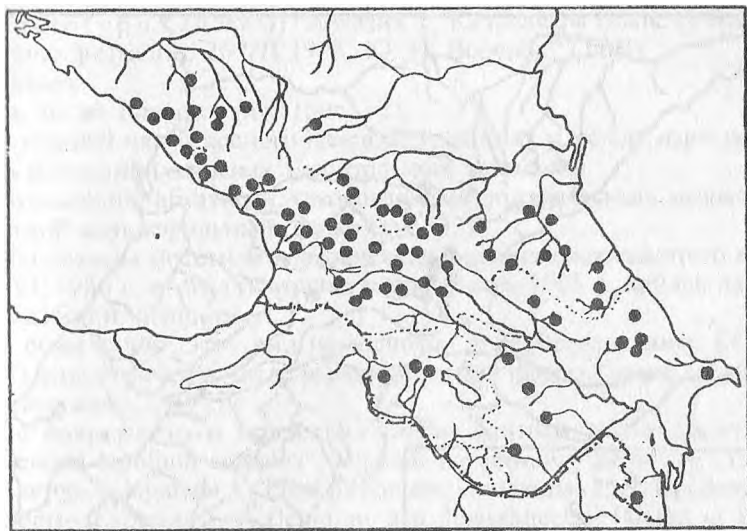


Рис. 31. Распространение *Asplenium ruta-muraria* L.

Хорошо представлен на Большом Кавказе. Наиболее редок в Галыше (Лерикский р-н, с. Тюли, на г. Кызюрду, 2300 м над ур. м.), на Апшероне (пос. Нардаран) и в Аджарии (с. Гонию). Но наши поиски в Гонийской крепости в 1981 г. не дали положительных результатов. По литературным данным и гербарному материалу, широко распространен в Турции (Parris, Fraser-Jenkins, 1980; сбор Ю. Н. Воронова по правому берегу р. Чохора). Вид пропущен для Апшерона П. И. Карягиным (1952).

**П р и м е ч а н и е.** Полиморфный вид, описано более 15 его разновидностей из Центральной и Южной Европы, Марокко и Китая, некоторые из них нередко принимаются в ранге подвида и вида.

На Кавказе сильно варьирует по форме перышек, часто на одном и том же корневище наблюдаются листья с перышками как цельнокрайними, так как и надрезанными краями. Наиболее четко обособлена *var. pseudogeranicum* Neulf., но внешне морфологическим признакам сходная с *A. germanicum* Weis, который хорошо отличается узколанцетными перьями и узкими, продолговато-клиновидными, надрезанно-зубчатыми перышками. Эта разновидность на Кавказе встречается редко, в Западной (Абхазия, окр. с. Бзыбь; Риони, выше города Кутаиси; Мегрелия, известняки над р. Техури, выше с. Курзу) и Восточной (окр. Апанурской крепости) Грузии.

5. *A. hermannii-christii* Fomin 1913, Pterid. Fl. Cauc.: 229; Фомин 1934, Фл. СССР, 1:67; Гроссг. 1939, цит. соч.: 27; он же 1949, Опред. раст. Кавк.: 31; Колак. 1961, цит. соч.: 141; рис. 36; Долух., Микел. 1971, цит. соч.: 104; Колак 1980, цит. соч.: 36; Колак и А. Аскер. 1981, Сообщ. АН ГССР, 102, 2:409; А. Аскер. 1983, Бот. ж. 68, 6:837. — *К. Германа-Христа*.

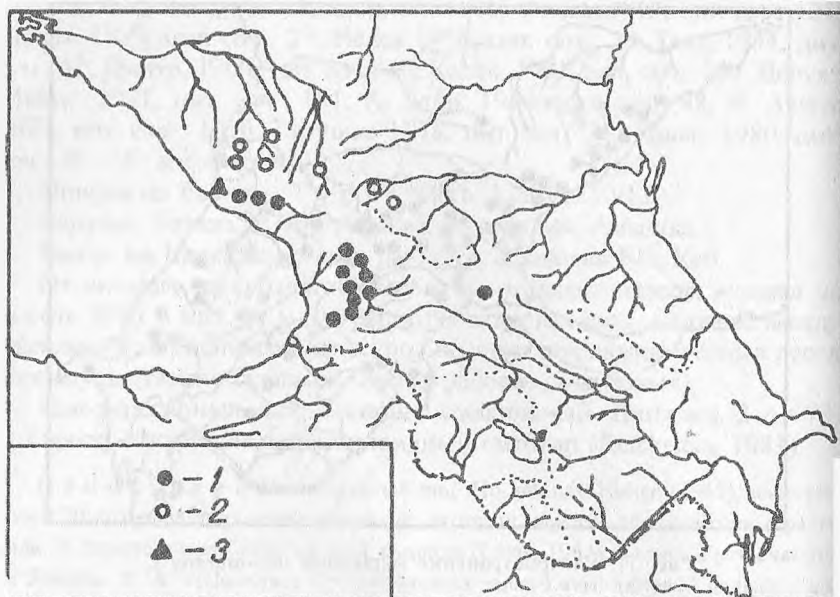


Рис. 32. Распространение *Asplenium woronowii* Christ (1),  
*Cystopteris sudetica* A. Br. (2), *Asplenium hermannii-christii* Fomin (3).

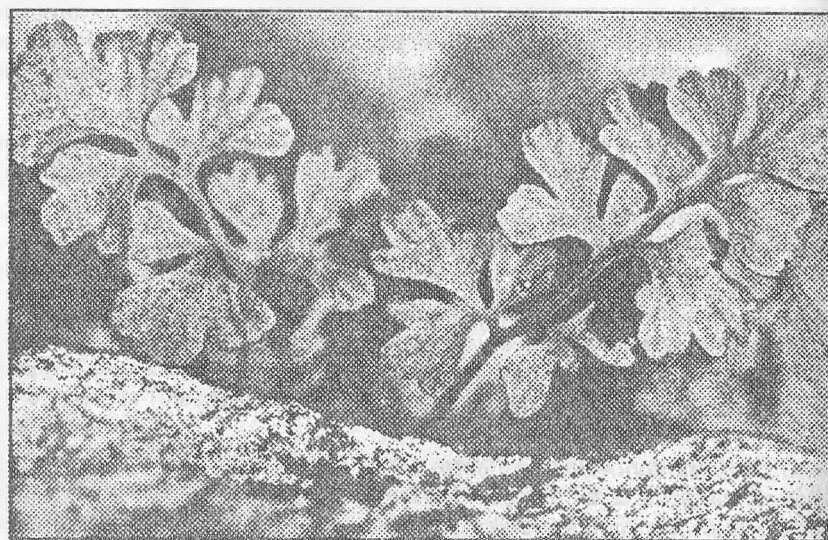


Рис. 33. *Asplenium hermannii-christii* Famin.  
 Классическое местонахождение в Абхазии. Фото автора, 1980.

*Lectotypus*: (Кавказ) "Абхазия, с. Калдахвара (ныне с. Бзыбь), на стенах развалин, 26.VII 1905, Ю. Н. Воронов" (ТВИ!).

Кавказ.

Распр. на Кавказе: Абх. (рис. 32).

В нижней части лесного пояса. В трещинах и между известняковыми блоками в условиях значительного затенения.

Колхидский, абхазский, узколокальный, литофильный, мезоксерофильный\*, кальцефильный. Редко (рис. 33).

Мы дважды посетили классические местонахождения этого вида, и 26.VII.1980 г. он был повторно, после сборов 1905 г., найден на стенах Бзыбской крепости.

К сожалению, этот вид не включен в "Красную книгу СССР" (1984) и не отмечен в числе редких растений флоры Грузии (Берегителюшкорастущие ..., 1977).

По современным представлениям, данный вид относится к "*Asplenium lepidium complex*", хорошо изученному Brownsey (1976). Этот автор *A. lepidium* C. Presl различает 2 подвида: 1. *A. lepidium* ssp. *lepidium* – Европа; 2. *A. lepidium* ssp. *haussknechtii* (Godet et Reut) Brownsey – восточно субсредиземноморский известняковый аллотетраплоид, описанный из Турции (среднеазиатский *A. samarkandense* C. Koss., был низведен в ранг разновидности и отнесен к этому подвиду). В указанной работе распространение последнего подвида указывается и для Кавказа (окр. оз. Рица), а в отношении *A. hermannii-christii* ничего не говорится.

Некоторые ботаники (Reichsten et al., 1973; Greuter et al., 1981) считают идентичными *A. hermannii-christii* и *A. haussknechtii*. Сравним, однако, их морфологические признаки:

#### *A. hermannii-christii*

1. Листья кожистые
2. Жилки не просвечивающие
3. Сорусы обычно образуют ценосорусы (сливаются и приближены к основаниям перышек).
4. Черешок длинный, тонкий, почти голый, светлый.
5. Перышки яйцевидные, по краям надрезанные или городчатые, с редкими железками
6. Край индузия почти цельный.
7. Складки периспория не образуют сетчатой скульптуры.

#### *A. haussknechtii*

1. Листья не кожистые, перепончатые
2. Жилки просвечивающие
3. Сорусу обычно расположены на середине перышек и не сливаются
4. Черешок короткий, сравнительно толще, густо покрыт железками и со светлыми пленками, темный
5. Перышки широкопочковидные, глубоконадрезанные или перисто-раздельные, густо покрыты железками и мелкими пленками.
6. Край индузия глубокозубчатый.
7. Периспорий мелкосетчатый, стенки сеток образуют невысокие близкорасставленные шипы.

8. Форма поперечного сечения черешка прямоугольная, с выростами; форма проводящего пучка овальная; тип стелы – актиностела.      Форма поперечного сечения черешка округловатая, без выростов; форма проводящего пучка округлая; тип стелы – плектостела.

Как видно, несмотря на некоторые общие признаки эти виды хорошо отличаются друг от друга и их следует рассматривать как самостоятельные.

6. *A. daghestanicum* Christ 1906, Вестн. Тифл. бот. сада, 6:25; Фомин 1908, Вестн. Тифл. бот. сада, 12:табл. I (рисунок голотипа); он же 1913, цит. соч.: 137; Гроссг. 1939, цит. соч.: 27; А. Аскер. 1983, цит. соч.: 836; он же 1984, Бюл. Гл. бот. сада АН СССР, 133:38. – *К. дагестанский*.

Т у р и с: (Кавказ) "Дагестан, Кюринский (ныне Агульский) р-н, с. Кураг, 21.V 1902, Ф. Алексеенко, Ю. Воронов, 450" (P).

Кавказ

Распр. на Кавказе: Даг. (рис. 34).

В альпийском поясе, выше 2000 м над ур. м. В трещинах крупных отвесных затененных сланцевых скал. Встречается единичными экземплярами. Очень редко.

Дагестанский, альпийский, литофильный, мезоксерофильный, узколокальный, хасмофит. Эндемик (рис. 35).

Образцы этого вида в гербариях СССР многие годы не были известны. Лишь в 1976 г. обнаружен единственный экземпляр в герба-

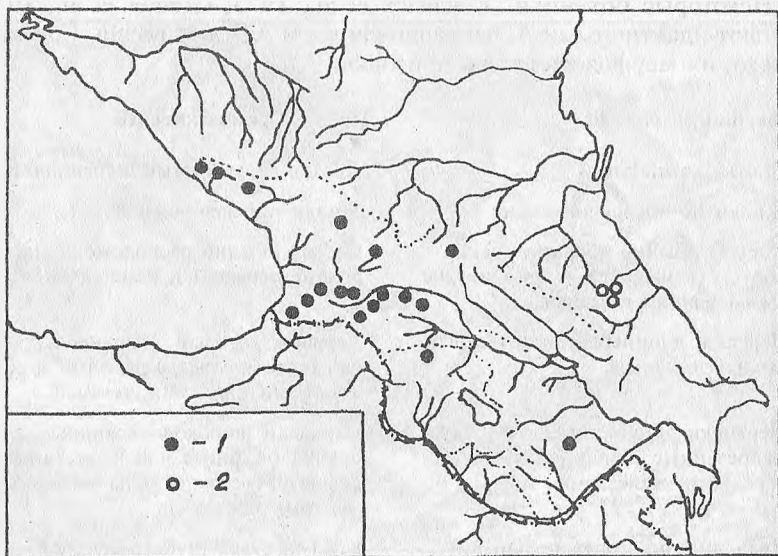


Рис. 34. Распространение *Asplenium pseudolanceolatum* Fomin (1), *A. daghestanicum* Christ (2).

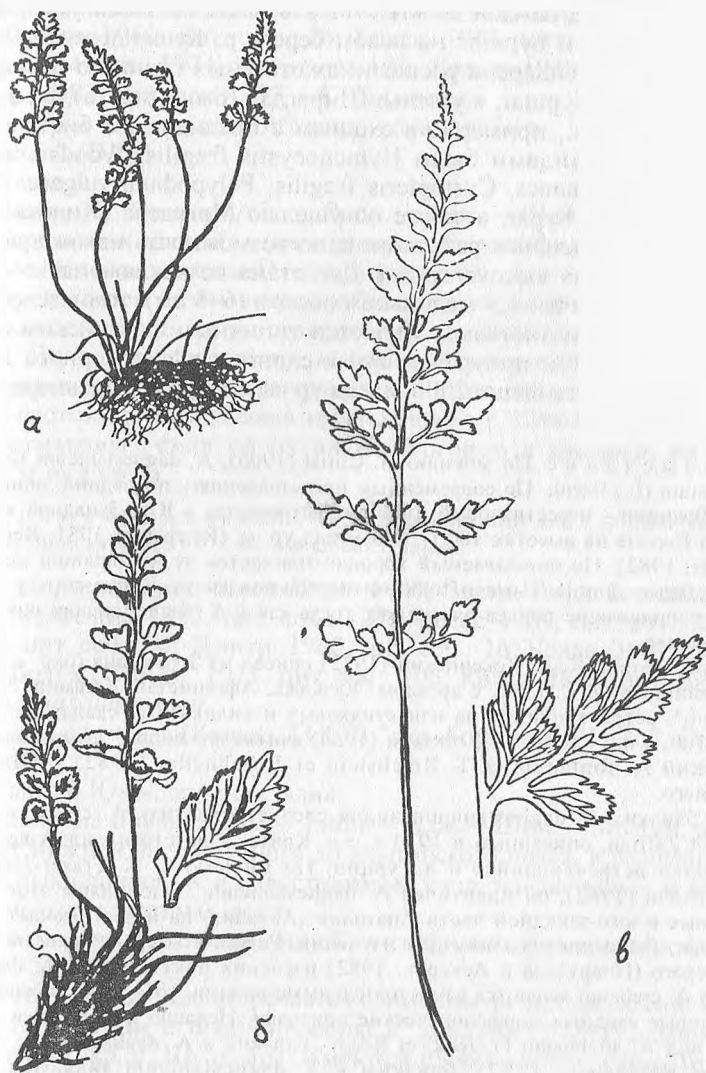


Рис. 35. *Asplenium daghestanicum* (а), *A. woronowii* (б),  
*A. pseudolanceolatum* (в) (рисунки голотипа по Фомину, 1908).

рши Тбилисского университета с этикеткой: "Кюринский округ, окр. с. Буршаг, северный склон г. Ахаахв, 20 мая 1902 г., Алексеевко и Воронов, 948." Таким образом, этот вид был собран в окрестностях сс. Кураг и Буршаг нынешнего Агульского района ДагАССР. Эти селения находятся на высоте 1900–2000 м над ур. м. а г. Ахаахв (Ахуахв) расположена близ г. Джуфудаг (3015 м над ур. м.).

Нами этот вид найден 19.VII 1982 г. в местечке Бицихункаринсел между сс. Аруг и Буршаг на левом берегу р. Кушендерчай, левый борг ущелья Кушендере, в расщелинах отвесных глинисто-сланцевых скал, а также с. Буршаг, в ущелье Ширагдал (около моста), на высоте 2200 м над ур. м., примерно в сходном с предыдущим биотопе. Сопутствующими видами были *Hymenocystis fragilis*, *Woodsia alpina*, *Asplenium trichomanes*, *Cystopteris fragilis*, *Polypodium vulgare*. Наши поиски в окр. с. Кураг, а также по ущелью Могудере (Хивский р-н) не дали положительных результатов, но возможность нахождения его в других регионах высокогорного Дагестана не исключена.

Растения отличаются маленьким ростом (6–8 см), темнозелеными почти кожистыми листьями. Является типичным альпийским скальным папоротником, приуроченным к сланцам высокогорного Дагестана, произрастает выше 2000 м над ур. м. Вероятно, древнереликтовый.

**Примечание.** По мнению H. Christ (1906), *A. daghestanicum* близок к *A. fontanum* (L.) Bernh. По современным представлениям, последний, описанный с юга Франции, — известняковый диплоид, встречается в Юго-Западной и Центральной Европе на высотах 1000–1600 м над ур. м. (Reichstein, 1981; Reichstein Schneller, 1982). Но описываемый хорошо отличается от *A. fontanum* меньшим ростом, более удлиненными и тонкими черешками листа. Кроме того, у *A. fontanum* расположение перьев очередное, тогда как у *A. daghestanicum* они почти супротивные.

Впоследствии К. К. Коссицкий (1922) описал из Зеравшана (окр. с. Мадм *A. pseudofontanum* C. Koss. с ареалом "Кульджа, Афганистан, Кашмир, Непал и Пенджаб", встречающийся на известняковых и силикатных скалах на высоте 1400–3700 м над ур. м. А. В. Фомин (1934) считал его видом, замещающим европейский *A. fontanum*, а T. Reichstein et J. Schneller (1982) — подвидом последнего.

Из близких *A. daghestanicum* видов следует отметить *A. creticum* Lovis Reich. et Zaffran, описанный в 1973 г. с о. Крита, аллотетраплоид, известняковый, редко встречающийся и в Турции. По мнению С. R. Fraser-Jenkins и T. Reichstein (1982), он идентичен *A. daghestanicum*. Экземпляры этого вида собранные в юго-западной части Анатолии (Лидия) на известняковых скалах г. Геникдаг, были посланы нам для изучения. Результаты сравнительно-морфологического (Поврузова и Акерова, 1982) изучения показали, что *A. daghestanicum* и *A. creticum* являются самостоятельными видами, хотя у них можно найти и некоторые сходные морфологические признаки. Недавно из Гималаев описан новый вид *A. aitchisonii* Fr.-Jenk. et Reich., близкий к *A. daghestanicum* (Fraser-Jenkins, Reichstein, 1982). Близким к *A. daghestanicum* являются также *A. altajense* (Kom.) Grub. — Сибирь; *A. varians* Wall. — Гималаи; *A. capillipes* Makino — Тибет, Сев. Индия и *A. aegaeum* Lovis, Reich. et Grouter — Балканы, М. Азия.

Родственные связи перечисленных видов рода *Asplenium* Евразии нам представляются следующим образом: *A. daghestanicum*, вероятно, тесно связано с *A. creticum*, но его возможным предком следует считать диплоидный *A. aegaeum*, октоплоидный *A. aitchisonii* является членом группы *A. varians*; возможно, сюда же следует отнести *A. altajense*; европейский *A. fontanum* занимает обособленное положение, в Азии он замещается *A. pseudofontanum* — оба вида диплоидные.

7. *A. woronowii* Christ 1906, Вестн. Тифл. бот. сада, 6:25; Фомин

1913, цит. соч.: 136; Колак. 1938, Фл. Абх. 1:33; Гроссг. 1939, цит. соч.: 27; Дмитр. 1960, цит. соч.: 16; Колак. 1961, цит. соч.: 140, рис. 35; Долух., Микел. 1971, цит. соч.: 105; Колак. 1980, цит. соч.: 38; А. Аскер. 1983, цит. соч.: 837. — *К. Воронова.*

**Т у р у с:** (Кавказ) "Абхазия, гора Арабику, II.VIII 1905, N 16, Воронов" (BAS).

Кавказ.

Распр. на Кавказе: Абх. — Рион. — Адж. — Шем. (см. рис. 32).

Горно-колхидский, узкоэндемичный, литофильный, мезоксерофильный, известняковый, редкий (рис. 35).

Представлен в основном в Абхазии, где кроме классических местонахождений собран на северном отроге Ахаг, на альпийском пастбище Дауч, и в Мегрелии — к югу от Асхи и в окр. г. Гемра. Нами обнаружено 2 новых местонахождения этого вида на Гагрском хребте на пастбище Мамдзышха и у подножья г. Шхабашха, в трещинах известняковых скал на лугах из *Woronowia speciosa*, на высоте 1850 м над ур. м.

**П р и м е ч а н и е.** Н. Christ (1906) сближает этот вид с *A. adiantum-nigrum*, а Л. В. Фомин (1913) — с *A. pseudolanceolatum*.

8. *A. pseudolanceolatum Fomin* 1908, Вестн. Тифл. бот. сада, 12:10, табл. 1; Фомин 1913, цит. соч.: 137; Гроссг. 1939, цит. соч.: 27; Тахт. 1954, цит. соч.: 58; Дмитр. 1960, цит. соч.: 16; Колак. 1961, цит. соч.: 141; Долух., Микел. 1971, цит. соч.: 106; Колак. 1980, цит. соч.: 38. — *К. ложноланцетный.*

**Л е с т о т у р у с:** (Кавказ, СССР) "окр. Боржом, VI 1867, Смирнов" (TGM!)

Кавказ. Юго-Западная Азия.

Распр. на Кавказе: Абх. — Рион. — Адж. — Шем. — МК (см. рис. 34).

От нижней части лесного до альпийского пояса, в расщелинах загоненных сланцевых и известняковых скал, на скалистых и каменистых местах в светлых лесах.

Колхидский, с иррадиацией, литофильный, мезоксерофильный (рис. 35).

В горной Колхиде встречается единичными экземплярами. Небольшие популяции его обнаружены в Абхазии (г. Мамдзышха) и в Аджарии (окр. с. Шуахсви). Имеются сборы из Имеретии, Триалети, Картли и Цагвери, а также из Северной Армении (Лори, Чигнагский хр.) и Нагорного Карабаха (Азербайджан, Гадрутский р-н, с. Домы). Картли (Пшавская Арагви) и Карабах являются крайними восточными местонахождениями этого вида на Кавказе.

**П р и м е ч а н и е.** Работа П. Demin et al. (1981) посвящена таксономии, распространению и ряду вопросов морфологии видов *A. woronowii* и *A. pseudolanceolatum*. Авторы пришли к заключению, что последний синоним *A. woronowii*, который в своем происхождении связан с Северо-Восточной Турцией.

Наблюдения в природе и изучение большого гербарного материала привели нас, однако, к выводу, что оба вида являются самостоятельными, хотя они и близки. Это согласуется и с данными других исследований (Фомин, 1913, 1934; Гроссгейм, 1939, 1949; Колаковский, 1938, 1961, 1980; Колаковский, Аскеров, 1981).

*A. woronowii* слегка отличается жесткокожистыми листьями, морфологией перьев и перышек (особенно в живом состоянии – самые нижние перья напоминают воронку, как это хорошо заметно на рисунке голотипа), а также анатомическим строением и морфологией спор. Верхняя часть листа у него напоминает перышки *A. viride* (Christ, 1906). Кроме того, оба вида хорошо обособлены по экологии: *A. woronowii* – известняковый папоротник, а *A. pseudolanceolatum*, наоборот, избегает известняковых местообитаний. В вертикальном распространении первый ниже альпийского пояса обычно не спускается, тогда как второй по влажным скалам и тенистым ущельям достигает нижнего горного пояса, что было отмечено нами в 1981 г. в окрестностях с. Цихедзири (Аджария) на мокрых приморских скалах. *A. woronowii* в узком смысле является абхазским видом и хорошо представлен именно на Гагрском хребте. *A. pseudolanceolatum* имеет более широкий ареал, хотя, возможно, по происхождению он также связан с горно-колхидским рефугиумом. Этот вид в своем распространении заходит в Триалети (иррадируя в Пшавскую Арагви – с одной стороны, Северную Армению, Нагорный Карабах – с другой). Он гибридизируется с *A. woronowii* и с *A. adiantum-nigrum*.

Очевидно, Н. Demiriz et al. (1981) не видели и не собирали *A. woronowii* и *A. pseudolanceolatum* в их классических местонахождениях. К тому же приведенные упомянутыми авторами образцы из Армении, а также из Азербайджана под названием *A. woronowii* принадлежат *A. pseudolanceolatum*, о чем свидетельствуют рисунки листа, а также отдельные перья и перышки, помещенные в работе.

9. *A. adiantum-nigrum* L. 1753: 1081; Фомин 1913, цит. соч.: 132; Тахт. 1954, цит. соч.: 58; Дмитр. 1960, цит. соч.: 18; Долух., Микел. 1971, цит. соч.: 106; А. Бобр. 1974, цит. соч.: 89; Галушко 1978, цит. соч.: 38; Колак. 1980, цит. соч.: 36. – *A. nigrum* Neupf. 1856, Verh. Zool.-Bot. Ver. Ween, 6:313, nom. superfl.; Гроссг. 1939, цит. соч.: 141 – *К. черный*.

Описан из Южн. Европы ("Habitat in Europa australiore").

Макаронезия, Евразия, Африка, Крым, Кавказ.

Распр. на Кавказе: Абх. – Рион. – Адж. – Куб. – Эльб. – Тер. – Даг. – Прик. Кубин. – Картл. Шем. – Тал. – Зув. – ВЗ (г. Удабно) – Черк. (рис. 36).

В нижней и средней частях лесного пояса, до 2000 м над ур. м. В трещинах затененных скал и на каменистой почве в тенистых лесах (часто в дубово-грабовых и грабниково-дубовых) и в аридной растительности.

Южно-палеоарктический, с иррадиацией в Центральную и Южную Африку, преимущественно субтропический, лесной, мезофильный, местами ксерофитизированный петрофит, аллотетраплоид,  $2n = 144$ .

Примечание. Полиморфный вид, имеет несколько разновидностей, отличающихся по форме листовой пластинки и характеру зубчатости перышек. Наиболее обычный из лесных папоротников рода.

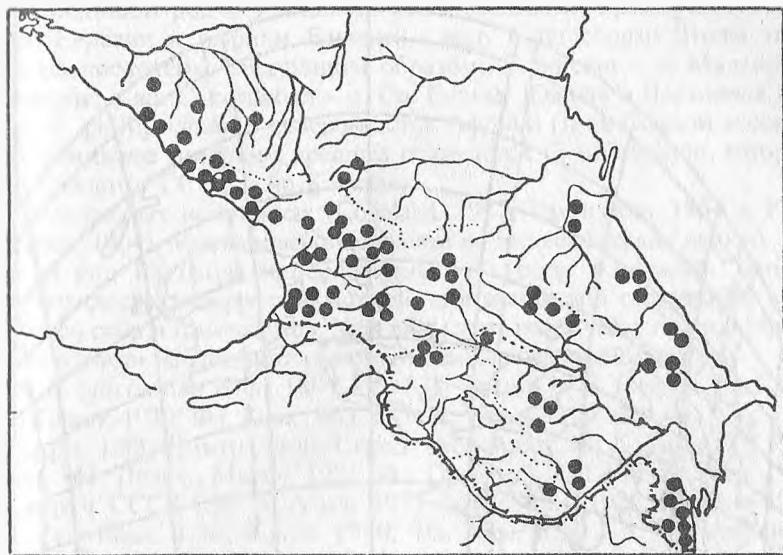


Рис. 36. Распространение *Asplenium adiantum-nigrum* L.

### Гибриды

Собранные на Кавказе гербарные материалы по роду *Asplenium* содержат многочисленные гибриды.

В настоящее время достоверным на Кавказе является европео-кавказский *A. x murbeckii* Dorfl., 1875, *Osterr. Bot. Zeitschr.* 45:223; описанный с востока Швеции (Type: URS) (= *A. ruta-muraria* x *A. septentrionale*). Этот тетраплоидный гибрид был обнаружен из Дагестана: с. Гуниб 17.V 1890, Липский (TGM).

Среди собранных материалов из Аджарии (1980 г.) оказалось еще 2 гибрида с бинарными названиями: *A. x ticinense* D. E. Mey. 1960, *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 73:391, описанный из Швейцарии (Type: B) (*A. adiantum-nigrum* x *A. onopteris*); *A. x centovallense* D. E. Mey. 1960, *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 73:391, описанный из Швейцарии (Type: B) (*A. adiantum-nigrum* x *A. onopteris*). Эти гибриды для территории СССР приводятся впервые. По-видимому, после тщательного исследования (особенно цитологического) кавказских материалов число гибридных асплениумов увеличится. Кроме того, отмечены на Кавказе следующие гибриды: *A. pseudolanceolatum* x *A. woronowii*, *A. adiantum-nigrum* x *A. woronowii*.

Род 19. *Ceterach* Willd. 1804, *Anleit. Selbsts tub. Bot.*: 578. — Скребишца

Т у п у с: *C. officinarum* Willd. (*Asplenium ceterach* L.).

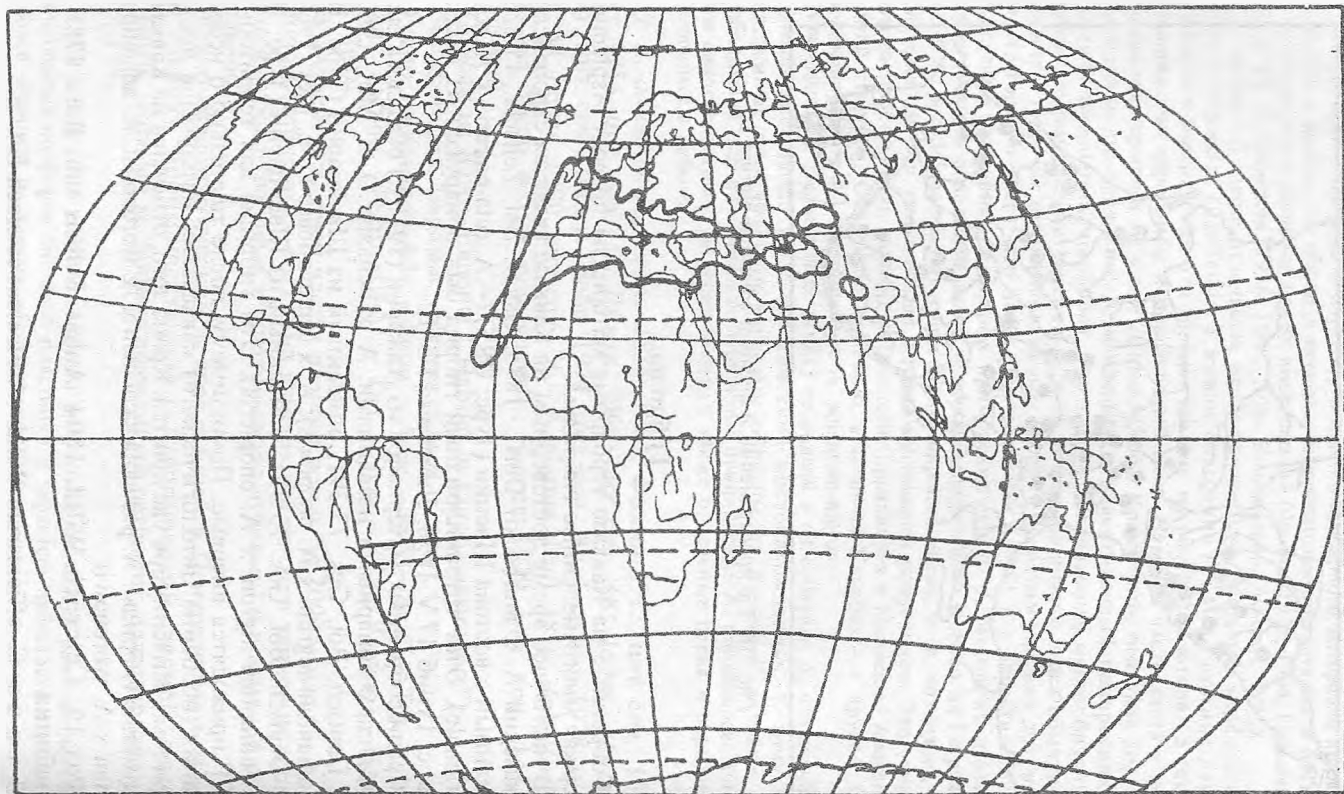


Fig. 37. Area of *Ceterach officinarum* Willd. (no Pichi Sermolli, 1971)

Небольшой род с 4 видами, свойственными преимущественно горам Евразии и Африки, близкий к роду *Ceterachopsis*. Виды этого рода распределены следующим образом: *C. aureum* – о. Мадейра и Канарские о-ва; *C. cordatum* – о. Св. Елены, Южная и Восточная Африка; *C. phillipsianum* – северо-восток Африки (п-ов Сомали и севернее). Наиболее широким ареалом отличается *C. officinarum*, который представлен в СССР и на Кавказе.

В некоторых источниках (Copeland, 1947; Тахтаджян, 1954 а, Flora Угораса, 1964), основываясь в основном на цитологических данных, род (как и род *Phyllitis*) нередко относят к роду *Asplenium*, что не подтверждается макроморфологией, анатомической структурой, морфологией спор и гаметофитов. Хотя виды этих родов часто гибридизируют и между ними наблюдаются многочисленные переходные формы.

1. *C. officinarum* Willd. 1804. l. c.: 578; Фомин 1913, Птерид. фл. Кавк.: 138; Гроссг. 1939, Фл. Кавк., изд. 2, 1:31; Исасв 1950, Фл. Аз. 1:36; Тахт. Фл. Арм. 1:58; Дмитр. 1960, Опред. раст. Адж.: 18; Колак. 1961, Раст. Кавк.: 141; Долух., Микел. 1971, Фл. Груз., изд. 2, 1:108; А. Бобр. 1974, Фл. свр. ч. СССР, 1:90; А. Аскер. 1977, Бот. ж. 62, 7:1026; Галушко 1978, Фл. Сев. Кавк. 1:30; Колак. 1980, Фл. Абх., изд. 2, 1:38. – *Asplenium ceterach* L. 1753, Sp. Pl.: 1080. – *C. аттечная*.

Листья ланцетовидные, слабокожистые, 10–20 см дл., зимующие, их доли овально округлые, в числе 10–20; черешок короткий, густо покрыт бурыми яйцевидными чешуйками, в поперечном сечении округлой формы; периспорий складчатый, его поверхность усыпана микрошипиками.

Описан из Европы ("Habitat in Walliac, Italiae gissuris rupium").

Макаронезия, Средн. и Южн. Европа, Юго-Зап. Азия, Крым, Кавказ, Зап. Азия, Сев. Африка (рис. 37).

Распр. на Кавказе: во всех районах, исключая ЗП, ВП (рис. 38).

В лесном и высокогорном поясах, до 3000 м над ур.м., в расщелинах известняковых скал, в лесах и часто в горах с ксерофильной растительностью (редко в пустынных и степных фитоценозах).

Южно-палеоарктический, мезоксерофильный, литофильный, хасмофит. Аутотетраплоид,  $2n = 144$ .

Вид наиболее редок на Северном Кавказе: в Северной Осетии (долина р. Терек, окр. пос. Ларе); Чечено-Ингушетии (окр. с. Шатой); Кабардино-Балкарии (окр. с. Херсон). Кроме того, отмечается (Галушко, Кудряшова, 1962) по Баксану – в 1 км выше с. Былым; по Малке – по р. Большой Лахран до Хасаута и в 1 км ниже Долины нарзанов. По данным А. А. Дмитриевой (1960), редок и для флоры Аджарии – упомянут лишь из с. Кеды. По нашим наблюдениям (1981 г.), хорошо представлен по р. Аджарисцкали, особенно между р. Чванцкали и пос. Шуахсви, в трещинах скал, среди ксерофильных кустарников. В Аджарии был собран также в окрестностях пос. Хуло.

Примечание. Вид разбивается на 2 подвида: типовой *C. officinarum* и *C. officinarum* ssp. *bivalens* D. E. Mев., описанный из Греции.

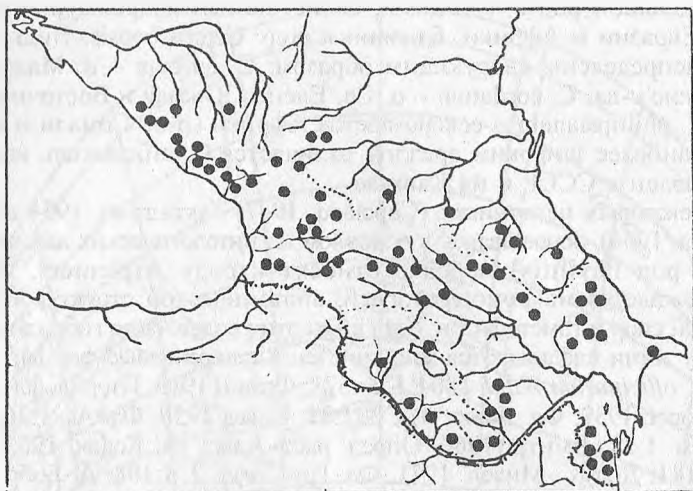


Рис. 38. Распространение *Ceterach officinarum* Willd.

диплоид, встречается также в Италии, Югославии и Турции. На Кавказе он пока не найден.

Род 20. **Phyllitis** Hill 1757. Brit. Herb.: 525. – Листовик.

Т у р у s : *Ph. scolopendrium* (L.) Newm.

Род, близкий *Asplenium*, содержит около 10 тропических и субтропических видов. Древний, по-видимому, третично-реликтовый. В СССР и в том числе на Кавказе – 1 вид.

1. *Ph. scolopendrium* (L.) Newm. 1844, Hist. Brit. Ferns. ed. 2:10; Фомин 1913, Птерид. фл. Кавк.: 109; Гроссг. 1939, Фл. Кавк., изд. 2, 1:24; Исаев 1950, Фл. Аз. 1:32; Дмитр. 1960, Опред. раст. Адж.: 16; Колак. 1961, Раст. Колх.: 143; Долух., Микел. 1971, Фл. Груз., изд. 2, 1:96; А. Бобр. 1974, Фл. свр. ч. СССР, 1:90; А. Аскер. 1977, Бот. ж. 62, 7:1026; Галушко 1978, Фл. Сев. Кавк. 1:38; Колак. 1980, Фл. Абх., изд. 2, 1:39 – *Asplenium scolopendrium* L. 1753, Sp. Pl.: 1079; Тахт. 1954, Фл. Арм. 1:57 – *Л. обыкновенный. Папоротник олений язык.*

Листья линейно-ланцетовидные, цельнокрайние, слабожесткие, голые, ярко-зеленые, глянцевые, с сердцевидным основанием; сорусы расположены косыми рядами, не доходящими с одной стороны до рыха пластинки, с другой – до края пластинки; черешок короткий, с бурыми ланцетовидными чешуйками, в поперечном сечении округлой формы; периспорий складчато-бугорчатый с шипиками; на гаметофитах антеридии не смешиваются с архегониями.

Т у р у s : Herb. Linn. 1250/3.

Описан из Европы ("Habitat in Europae umbrosis, nemorasis, saxosis").

Сев. Америка, Макаронезия, Европа, Крым, Кавказ, Юго-Зап. Азия, Япония.

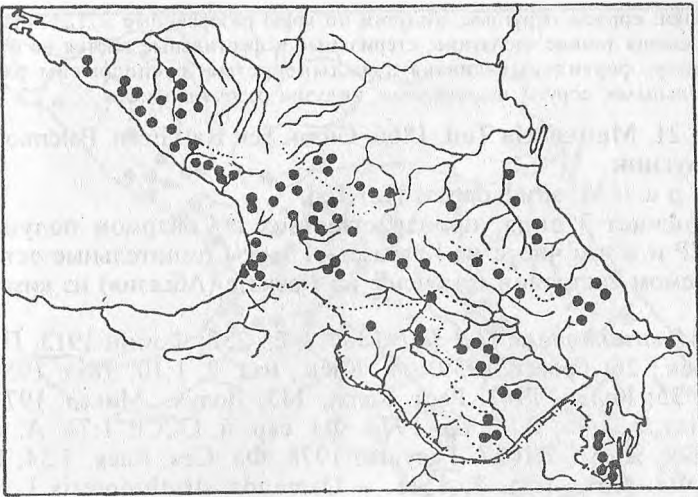


Рис. 39. Распространение *Phyllitis scolopendrium* (L.) Newm.

Распр. на Кавказе: во всех районах, исключая ЗП, ВП, Коб., Арм., Нах., Зув. (рис. 39).

На всех высотах лесного пояса, преимущественно в тенистых лесных ущельях, на влажных скалах, на сырых почвах под пологом леса, редко на стволах деревьев.

Голарктический, в основном европейский (западный и южный), горно-лесной, мезофильный. Диплоид,  $2n = 72$  (В Северной Америке и в Японии выявлен тетраплоидный цитотип этого вида, который выделяется в качестве подвида или самостоятельного вида).

Предпочитает широколиственные леса Большого и Малого Кавказа, Талыша, встречается также в затенении скал, на увлажненных стенах колодцев и прочих стациях безлесных районов. Растет открыто на скалах лишь в лесистых местах, в условиях же континентального климата на освещенных участках скал не встречается.

Примечание. По внешнему виду очень сходен с тропическими папоротниками. На Кавказе – единственный папоротник со своеобразными цельными листьями, хотя в природе и на экспериментальном участке отмечены экземпляры с дихотомически разветвленными листьями, представляющими собою, по видимому, явление рекапитуляции.

#### XV. СЕМ. ONOCLEACEAE PIC. SER. – ОНОКЛЕЕВЫЕ

Небольшое семейство с 3 родами (*Onocleopsis*, *Onoclea* и *Mattuceia*) и 5 видами, распространенными в умеренной зоне Северного полушария. В СССР и на Кавказе – 2 рода.

1. Корневища толстые, прямые; стерильные и фертильные листья образуют воронку; фертильные листья однождыперистые, расположены в середине

воронки; сорусы округлые; индузии по краю разорванные ..... 21. *Matteuccia*  
– Корневища тонкие, ползучие; стерильные и фертильные листья не образуют  
воронку; фертильные листья дваждыперистые, расположены рядом со  
стерильными, сорусы шаровидные; индузии разрывающиеся ..... 22. *Onoclea*

Род 21. *Matteuccia* Tod. 1866, Giorn. Sci. Nat. Econ. Palermo 1:235  
– Страусник

Т у р у с: *M. struthiopteris* (L.) Tod.

Включает 3 вида, произрастающих в Северном полушарии.  
В СССР и в том числе на Кавказе – 1 вид. Сомнительные остатки в  
ископасмом состоянии отмечены на Кавказе (Абхазия) из киммерия.  
 $x = 41$ .

1. *M. struthiopteris* (L.) Tod. 1866, l. c.: 235; Фомин 1913, Птерид.  
фл. Кавк.: 26; Гроссг. 1939, Фл. Кавк., изд. 2, 1:10; Тахт. 1954, Фл.  
Арм. 1:35; Колак. 1961, Раст. Колх.: 143; Долух., Микел. 1971, Фл.  
Груз. изд. 2, 1:46; А. Бобр. 1974, Фл. евр. ч. СССР, 1:74; А. Аскер.  
1977, Бот. ж. 62, 7:1027; Галушко 1978, Фл. Сев. Кавк. 1:34; Колак.  
1980, Фл. Абх., изд. 2, 1:41. – *Osmunda struthiopteris* L. 1753,  
Sp. Pl.: 1066 – *Struthiopteris filicastrum* All. 1785, Fl. Pedem.: 283; Исаев  
1950, Фл. Аз. 1:19; Дмитр. 1960, Определ. раст. Адж.: II. – *С. обыкновенный*.

Стерильные листья дваждыперисто-рассеченные, широко-продол-  
говатые; фертильные листья сначала зеленые, при созревании темно-  
коричневые, края их свернутые; перья линейно-ланцетные, сидячие  
заостренные, рассеченные на тупые, цельнокрайние доли; сорусы  
сидят на утолщениях жилок; жилки простоперистые; черешок стериль-  
ного листа короткий, в основании с 2 пучками; периспорий складча-  
то-гребенчатый с анастомозирующими складками; на гаметофитах  
антеридии отделены от архегониев.

Описан из Европы (Швеция). Т у р у с: Herb. Linn. 1250/3.

Сев. Америка, Европа, Юго-Зап. Азия, Кавказ, Япония.

Распр. на Кавказе: ЗП. – Куб. – Эльб. – Тер. – Даг. – Абх. – Рион.  
– Адж. – Прик. Кубин. – Шем. – МК – Тал. – Черк. (рис. 40).

От низменности до 1850 м над ур. м., приурочен к сыроватым и  
влажным типам лесов, особенно низовых и долинных, по тенистым  
берегам рек и ручьев, окраинам лесных болот, преимущественно на  
аллювиальных наносах и на кислых почвах. Играет существенную  
роль в лесных биогеоценозах, часто образует сплошной ярус в оль-  
ховых и других лиственных мезофильных лесах и на влажных  
полянах.

Голарктический, циркумполярный, хотя американскую расу часто  
выделяют в самостоятельный вид. В Европе южная граница его рас-  
пространения до последнего времени проводилась на востоке Слове-  
нии и Хорватии, но недавно было обнаружено 2 новых местонахож-  
дения на Балканском полуострове – в Западной Сербии, в среднем те-  
чении р. Моравица (Mayer, 1975). Мезофильный, гигромезофильный,  
лесной. Диплоид,  $2n = 80$ .

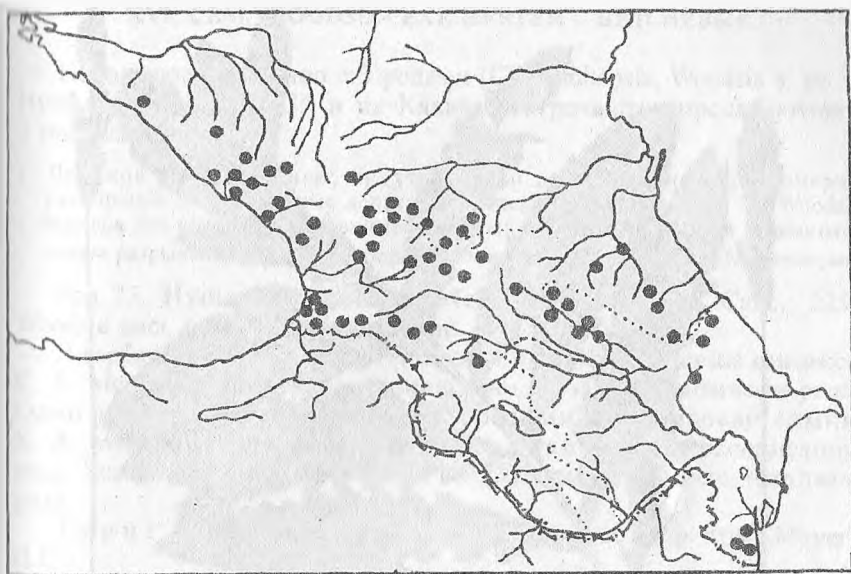


Рис. 40. Распространение *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod.

На Кавказе обычен в ольшаниках нижнего горного пояса, но местами развивается и значительно выше. Редко встречается в районах с бедной ксерофитной лесной растительностью. Арсал вида на Малом Кавказе включает и Северную Армению (Кироваканский р-н, окр. Шагали).

Примечание. Вид не указан для Талыша А. В. Фоминым (1934), а для Кавказа А. Е. Бобровым (1974).

Род 22. *Onoclea* L. 1753, Sp. Pl.: 1062. – Оноклея.

Т у р и с: *O. sensibilis* L.

Монотипный род Восточной Азии и Северной Америки. В СССР в одичавшем состоянии встречается и в Аджарии. Отпечатки его листьев найдены в сарматских отложениях Азербайджана (г. Катар).

1. *O. sensibilis* L. 1753, Sp. Pl.: 1062, Фомин 1934, Флора СССР, 1:20; Дмитр. 1967, Тр. Батум. бот. сада, 14:65; А. Бобр. 1974, Фл. свр. Ч. СССР, 1:73; А. Аскер. 1983, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 39:5 – (1) чувствительная.

Стерильные листья одинождыперисто-рассеченные, треугольные, голые, перепончатые, с длинным трехгранной формы черешком; фертильные листья с длинным черешком и шаровидными четковидно расположенными перышками, их края заворочены вовнутрь; сорусы расположены по бокам срединной жилки; индузии опадающие; периспорий складчатый, его скульптура тонкопрерывисто-складчатая, мелкопильчатая (рис. 41).



Рис. 41. *Onoclea sensibilis* L. Собран в Аджарии.

Описан из Сев. Европы. Т у р и с: Herb. Linn. 1242/1;

Распр. на Кавказе: Адж.

В СССР произрастает на Дальнем Востоке, в Центральной Сибири, на Кавказе – в Аджарии, по-видимому, выходец их культуры, встречается в приморской полосе под кронами деревьев, в сырых местах. Собран на Зеленом мысе, на территории Батумского ботанического сада.

Весьма декоративный вид, широко культивируется в оранжереях.

Небольшое семейство с 3 родами (*Cheilanthopsis*, *Woodsia* s. str. и *Hymenocystis*), в СССР и на Кавказе встречаются представители последних.

Черешок с сочленением; индузий почти до основания неравномерно раздельный на нитевидные дольки; периспорий складчатый: .... 24. *Woodsia*  
Черешок без сочленения, индузий шаровидный, пленчатый, сначала замкнутый, потом разрывающийся; периспорий шиповатый ..... 23. *Hymenocystis*

Род 23. *Hymenocystis* С. А. Мей. 1831, Verz. Pfl. Cauc.: 229.  
*Woodsia* auct. p. p. – Гименоцистис

В гербарии БИН АН СССР имеются 4 экз. *Hymenocystis caucasica* С. А. Мей., судя по первоописанию, они оказались синтипамы рода. Один из этих экземпляров, без сомнений, тестирован самим К. А. Мейером – его номер совпадает с таковым в первоописании рода. Указанный экземпляр и был выбран нами в качестве лектотипа рода:

Т у р у с: *H. caucasica* С. А. Мей.: "Enum. cauc. casp. 1962, Meyer" (LE!).

Монотипный род, эндемик Кавказа (Аскеров, 1986).

1. *H. fragilis* (Trev.) A. Asker. comb. nov. – *Dicksonia fragilis* Trev. 1816, Ges. Naturf. Freunde Berlin Mag. 7:155 – *Hymenocystis caucasica* С. А. Мей. 1831, l. c.: 229. – *Physematium fragile* (Trev.) G. Kunze 1837, Anal. Pteridogr.: 42. – *Woodsia fragilis* (Trev.) Moore 1857, Ind. Fil.: 101; Фомин 1913, Птерид. фл. Кавк.: 7; Гроссг. 1939, Фл. Кавк., изд. 2, 1:7; Исаев 1950, Фл. Аз. 1:18; Колак. 1961, Раст. Колх.: 145; Долух., Микел. 1971, Фл. Груз., изд. 2, 1:49; А. Аскер. 1977, Бот. ж. 62, 7:1026; Галушко 1978, Фл. Сев. Кавк. 1:33; Колак. 1980, Фл. Абх., изд. 2, 1:42.  
– Г. ломкий.

Описан с Восточного Кавказа ("*Incolit terras mari Caspio adjacentes*"). Т у р у с: L. C. Trevirano, 1816, l. c.: III, f. 18.

П р и м е ч а н и е. В первоописании вида тип в виде гербарного образца не указан. Поэтому здесь типом считается изображение вида.

Листья узколанцетные, дваждыперистые, мягкие; перья ланцетные, сидячие, очередные, нередко к созреванию сильно суженные; перышки продолговатые, у основания сильно суженные; перышки продолговатые, у основания сливающиеся, городчато-зубчатые, покрыты железками; черешок короткий, с продолговато-ланцетными одноцветными чешуйками, в основании с одним пучком; сорусы сидят около верхушки простых боковых жилок, обычно не сливаются; индузии тонкие, беловато-серые; шипики периспория заостренные, чаще прямостоячие, изредка загнутые; край и обе поверхности пластинки зрелых гаметофитов с одноклеточными железистыми волосками.

Распр. на Кавказе: Куб. – Эльб. – Тер. – Даг. – Абх. – Рион. – Прик. Кубин. – Шем. (рис. 42).

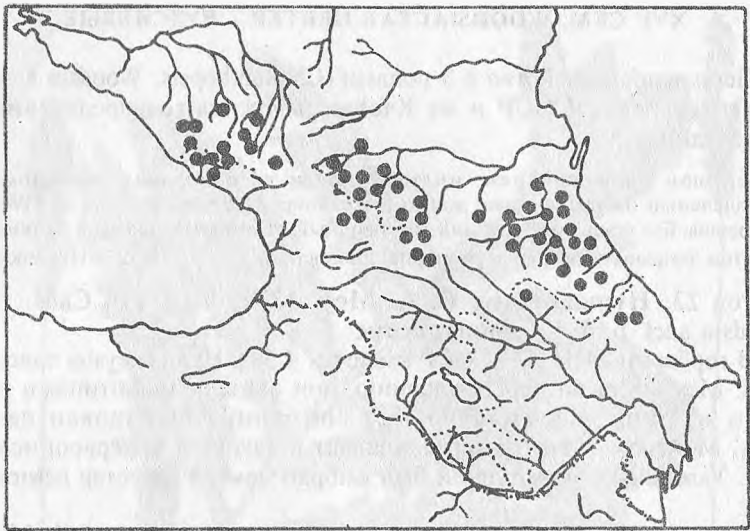


Рис. 42. Распространение *Hymenocystis fragilis* (Trev.) A. Asker.

От средней части лесного до субальпийского, отчасти альпийского пояса, до 2700 м над ур. м. На скалах, преимущественно известняковых.

Евкавказский, литофильный, мезофильный. Ископаемые остатки в виде спор отмечены из плиоцена (куяльник) Западной Грузии.

Вид хорошо представлен на Северном Кавказе. Местами обычен и на южных склонах Большого Кавказа. В Азербайджане встречается в пределах Закатальского (редко: госзаповедник, хр. Пичигель), а также Кубинского (хр. Шахдаг) районов. Последний является восточной границей этого вида на Кавказе.

**П р и м е ч а н и е.** Приводится А. А. Дмитриевой (1960) из Арсианского хребта (Хулойский р-н, с. Тхилвани). По данным А. А. Колаковского (1961), встречается и на Аджаро-Имеретинском хребте. Распространение в Аджарии отмечено также во "Флоре Грузии" (Долуханов, Микеладзе, 1971). Однако достоверные гербарные образцы этого вида из Аджарии нам неизвестны. Не указан для Аджарии и А. А. Гроссгеймом (1939). По-видимому, его следует исключить из флоры Аджарии. Для Малого Кавказа ошибочно указан и во "Флоре Азербайджана" (Исаев, 1950).

Род 24. *Woodsia* R. Br. 1810, Prodr.: 158. – Вудсия.

Л е с т о т у р у s: *W. ilvensis* (L.) R. Br.

Monogr.: Brown D. F. M. 1964. A monographic study of the fern genus *Woodsia*. Beih. Nova Hedwigia, 16: 1–154.

Включает 25, по Pichi Sermolli (1970)– 40 видов, распространенных в горных областях земного шара, кроме Австралии и Антарктики. В основном это арктические и субарктические виды, широко пред-

ставлены в северных широтах, на юге преимущественно в горах. Около 15 видов произрастает в Азии (Гималаи, Тибет), и эта область, по-видимому, является центром происхождения рода. Почти все виды низкорослые, чаще литофильные растения. В СССР 18, на Кавказе — 3 вида. Ископаемые остатки в виде спор известны из меловых отложений Азербайджана (Келевудаг), а также из миоцена (сармат) до плейстоцена (Узунлар) Западной Грузии.

1. Листья светло-зеленые, узколинейные, почти голые, на верхушке приостренные; перышки мелкие, клиновидные; периспории мелко-извилисто-складчатые ..... 3. *W. glabella*  
Листья темно- или буро-зеленые, продолговатые, опушенные, перышки сравнительно широкие; периспории ячеисто складчатые ..... 2  
2. Растение 6–8 см дл., листья темно-зеленые, с пленчатыми чешуйками; перья овально-заостренные, в каждой стороне с 2–5 парами овальных лопастей; черешок желтовато-бурый, в основании с одним пучком; периспорий отстает от зерна на 2–4 мкм с ячейками сетки ..... 2. *W. alpina*  
Сравнительно крупные растения, листья буро-зеленые, густо покрыты бурыми чешуйками и длинными, членистыми волосками; перья ланцетные, в каждой стороне с 6–8 парами овальных лопастей; черешок бурый, в основании с 2 пучками; периспорий отстает от зерна на 6–11 мкм с более крупными ячейками сетки ..... 1. *W. ilvensis*

*W. ilvensis* (L.) R. Br. 1810, Prodr. Fl. Nov. Holl. 1:158; Фомин 1913, Перид, фл. Кавк.: 10; Гроссг. 1939, Фл. Кавк., изд. 2, 1:7; Долух., Микел. 1971, Фл. Груз., изд. 2, 1:50; А. Бобр. 1974, Фл. евр. ч. СССР, 1:76; Галушко 1978, Фл. Сев.Кавк. 1:93. — *W. эльбская*, *W. северная*.

Описан из Европы. Т у р у s: Herb. Linn. 1245/13.

Сев. Америка, Гренландия, Исландия, Кольский п-ов, Сев., Средн. и Зап. Европа, евр. ч. СССР, Урал, Зап. и Вост. Сибирь, на юге доходит до Тянь-Шаня, п-ов Корея, Япония, горы Малой Азии, Ирана и Афганистана.

Распр. на Кавказе: Эльб. (рис. 43).

Замшелые расщелины скал, по-видимому, неизвестняковых.

Голарктический, бореально-арктический, с сильно разорванным, местами реликтовым ареалом, литофильный, мезоксерофильный. Диплоид,  $2n = 82$ .

По Н. И. Бурчак-Абрамовичу (1973), островные местонахождения этого вида возле города Житомира (УССР) и на Северном Кавказе могут быть отнесены к плейстоценовым ледниковым.

**П р и м е ч а н и е.** Очень редкий вид на Кавказе. Известен только из Северного Кавказа — собран Х. Стевенем в окр. Кисловодка, в верховьях р. Подкумка. В гербарии БИН АН СССР (LE) имеются еще экземпляры Стевена с общим указанием: Кавказ. Установить точно место сбора этих экземпляров не представляется возможным. По данным А. И. Галушко и Г. Л. Кудряшовой (1962), этот вид был собран также в Кабардино-Балкарии: по р. Эшакон, у северного подножья Эльбруса, в верховьях р. Харбаз. Экземпляры Гогенакера, собранные из Талыша и хранящиеся в гербарии Государственного музея Грузии (TGM), не являются *W. ilvensis*, а относятся к *W. alpina*. Распространение этого вида на Кавказе не указано А. В. Фоминым (1934) и А. Е. Бобровым (1974).

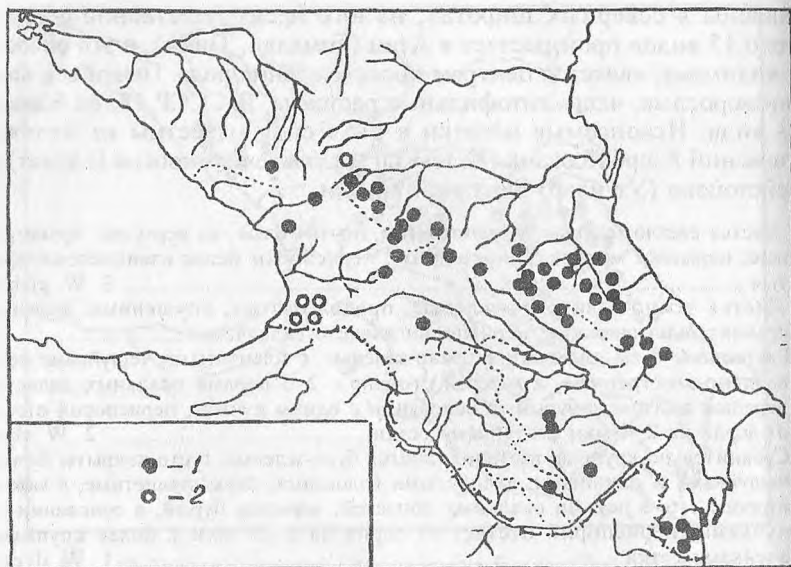


Рис. 43. Распространение *Woodsia alpina* (Bolt.) S.F.Gray (1),  
*W. wilvensis* (L.) R. Br. (2).

2. *W. alpina* (Bolt.) S. F. Gray 1821, Nat. Arr. Brit. Pl. 2:17; Фомин 1913, цит. соч.: 11; Гроссг. 1939, цит. соч.: 8; Исаев 1950, Фл. Абх. 1:18; Тахт. 1954, Фл. Арм. 1:36; Колак. 1961, Раст. Колх.: 145; Долух., Микел. 1971, цит. соч.: 51; А. Бобр. 1974, цит. соч.: 76; А. Аскер. 1977, Бот. ж. 62:1026; Галушко 1978, цит. соч.: 33; Колак. 1980, Фл. Абх., изд. 2, 1:42. – *Acrostichum alpinum* Bolt. 1790, Fil. Brit.: 76, t. 42. – *W. альтійская*.

Описан из Англии (mount. Wales).

Сев. Америка, Гренландия, Исландия, Евразия, Юго-Зап. Азия, Кавказ.

Распр. на Кавказе: Куб. – Эльб. – Тер. – Даг. – Абх. – Рион. – Адж. – Прик. Кубин. – Шем. – МК – Зув. – Тал. (рис. 43).

В верхней части лесного, в субальпийском, реже в альпийском поясах, до 3000 м над ур. м., в трещинах сланцевых и изверженных пород, по-видимому, избегает известняков.

Голарктический, арктоальпийский, литофильный, мезоксерофильный. Тетраплоид,  $2n = 164$ .

В западной части Северного Кавказа собран лишь в верховьях р. Кубани (местечко Уччулям в Карачаево-Черкесской АО). Широко представлен в Центральном Кавказе: в пределах Кабардино-Балкарии и Северной Осетии – верховья р. Гижгит по Чегему и Череку Безенгийскому; ущелье Цей, сс. Мизур, Лац. Широко распространен этот

паниротник и в высокогорном Дагестане. В пределах Грузии он обычен на востоке: Душети, Хевсурети (особенно в окрестностях сс. Чимта, Ахисели, Шатили, Рошка, г. Чаухи, ущелье Черной Арагви, г. Сочеле). Редко в Кахетии (бассейн р. Алазани, верховья р. Стори — правый борт ущелья р. Абано, на высоте 1560 м над ур. м.). Редок на Малом Кавказе. Имеются сборы из Аджарии: Имеретинский хр., г. Сармикели, Бахмаро; Шевшетский хр., йила Мацквалта; Арсианский хр., окр. с. Тхилвани. К востоку от Аджарии собран на юго-востоке Грузии — р. Кциа, Боржомское ущелье; далее в Азербайджане — в окр. от Гей-гель; Нагорный Карабах, окр. пос. Джебраил; Талыш — 8–10 км к югу от с. Лерик; окр. с. Вергядуз Ярдымлинского р-на. В Армении собран на г. Хуступ Кафанского р-на.

Примечание. I. Manton 1950 предполагает, что этот вид является гибридогенным (между видами *W. glabella* и *W. ilvensis*).

Для Аджарии вид пропущен по "Флоре Грузии" (Долуханов, Микеладзе, 1971) и А. А. Дмитриевой (1960). Не указан он для Кавказа А. В. Фоминым (1934), А. Е. Бобровым (1974).

3. *W. glabella* R. Br. 1823, in Richards., Bot. App. Narr. Frankl. Journ.: 754; Фомин 1913, цит. соч.: 13; Гроссг. 1939, цит. соч.: 93 — *W. pulchella* incl. non Bertol.; Долух., Микел. 1971, цит. соч.: 52; А. Аскер. 1977, цит. соч.: 1027. — *W. гладковатая*.

Описан из Канады.

Сев. Америка, Гренландия, Исландия, Евразия, Кавказ, Япония.

Распр. на Кавказе: Эльб. — Тер. — Даг. — Прик. — Кубин. — МК (см. рис. 14).

В верхней части лесного и в субальпийском поясе, до 3000 м над ур. м., на известняковых, реже гранитовых скалах.

Голарктический, циркумполярный, арктоальпийский, мезоксерофильный, литофильный, хасмофит. Диплоид,  $2n = 78$ .

Исчезающий вид на Кавказе. Единичными экземплярами встречается на Большом Кавказе, в пределах Кабардино-Балкарии — по р. Черек, а также в Дагестане, на востоке доходит до северного склона Шахдага (окр. с. Лаза Кусарского р-на АзССР).

Примечание. Синонимика вида в Европе запутана. Его экземпляры из Алып, по данным J. Poelt (1952, 1954), оказались *Woodsia pulchella*, который внешне больше всего напоминает *Cystopteris fragilis* и хорошо отличается от типичной *W. glabella* ланцетовидной пластинкой листа, с 1–4 дистальными округленными перьями (у *W. glabella* пластинка более узкая и количество перьев 4–8). Согласно E. Hulten (1962), J. Poelt не знал о распространении данного таксона в Карпатах, на Кавказе и в Китае. По современным представлениям, *W. pulchella* является средневропейским горным видом с ареалами в Пиренеях, Альпах, Карпатах, возможно, и Балканах (Chater, 1964; Jalas, Suominen, 1972). Учитывая хорологические особенности, вполне можно допустить его распространение и на Кавказе (скорее, чем арктической *W. glabella*), как это отмечено уже в литературе (Долуханов, Микеладзе, 1971; Аскеров, 1977), но для окончательного решения этого вопроса необходимы дополнительные исследования, особенно новые сборы.

## XVII. СЕМ. ATHYRIACEAE CHING – КОЧЕДЫЖНИКОВЫЕ

Согласно Pichi Sermolli (1977), содержит 23 рода (3 – гибридогенных), на Кавказе встречаются представители 3 родов

1. Индузий отсутствует; корневище длинное, тонкое; пластинки листьев треугольные, тройчатые, черешки длиннее пластинки ..... 27. *Gymnocarpium*  
– Индузии имеются, изредка они рудиментарны, папоротники с иными признаками ..... 2
2. Индузии изогнуто-серповидные, очень редко округлые, по краю бахромчатые, изредка рудиментарные; пучки в основании черешка имеют форму подковы ..... 25. *Athyrium*  
– Индузии яйцевидные, в виде остроконечного колпачка, по краю не бахромчатые; пучки в основании черешка овальной формы . 26. *Cystopteris*

Род 25. *Athyrium* Roth 1799, Tent. Fl. Germ. 3, 1:31, 58.

### Кочедыжник

**Л е с т о т ы п у с:** *A. filix-femina* (L.) Roth Monogr: Milde J. 1866, Das Genus *Athyrium*. Bot. Zeit., 14, 373 p.

Включает около 180 видов, произрастающих преимущественно в умеренной зоне Северного полушария (лишь немногие виды в тропиках, в горных стациях). Наибольшее разнообразие, по-видимому, в Азии (Китай, Япония, Индия), значительно меньше видов в Америке, еще меньше в Африке, а в Австралии вовсе отсутствуют. В СССР – 12, на Кавказе – 2 вида. На Кавказе споры рода отмечены из верхнего плиоцена.  $x = 40, 41$ .

1. Перышки ланцетовидные, рассечены на продолговато-линейные, заостренные доли; сорусы расположены 2 рядами вдоль рахиса перышек, сидят на середине или ниже середины жилок; индузии развитые, отстающиеся; периспорий плотно прижатый к экзоспорию, его скульптура зернистая, слабо рельефная ..... 1. *A. filix-femina*  
– Перышки продолговатые, перисто-надрезанные, их доли обычно с закругленными верхушками; сорусы расположены у вырезки конечных долей перышек, сидят близ верхушки жилок, индузии сильно редуцированы или отсутствующие; периспорий отстающий от экзоспорий, образует редкие малоизогнутые складки ..... 2. *A. alpestre*

1. *A. filix-femina* (L.) Roth. 1. с.: 65; Фомин 1913, Птерид. фл. Кавк.: 101; Гроссг. 1939, Фл. Кавк., изд 2, 1:23; Рза-заде 1950, Фл. Аз. 1:30; Тахт. 1954, Фл. Арм. 1:50; Дмитр 1960, Определ. раст. Адж.: 15; Колак. 1961, Раст. Кавк.: 141; Долух., Микел. 1971, Фл. Груз., изд. 2, 1:59; А. Бобр. 1974, Фл. евр. ч. СССР, 1:74; А. Аскер. 1977, Бот. ж. 62, 7:1026; Гатушко 1978, Фл. Сев. Кавк. 1:37; Колак. 1980, Фл. Абх., изд. 2, 1:40 – *Polypodium filix-femina* L. 1753, Sp. Pl.: 1090 – *К. женский*.

Описан из Европы. **Т у р у с:** *Herb. Linn.* 1251/39.

Европа, Крым, Кавказ, Юго-Зап. Азия, Сибирь, Центр. и Южн. Азия, Дальний Восток, Китай, Япония, Сев. Америка.

Распр. на Кавказе: ЗП – Куб. – Эльб. – Тер. – Прик. Кубин. – Абх. – Рион. – Адж. – Шем. – МК – Арм. – Тал. – Зув. – Черк.

От уровня моря до субальпийского пояса, до 2000 м над ур. м., в тенистых широколиственных и хвойных лесах, особенно в буково-грабовых, буково-пихтовых и пихтовых формациях, где часто образует чистые, густые, высокорослые заросли или сплошной ярус, по влажным опушкам, оврагам и заболоченным местам. Играет существенную ландшафтную, эрозионную, водоохранную роль в лесных биогеоценозах.

Голарктический, циркумполярный, неморально-бореальный, лесной. Диплоид,  $2n = 80$ .

На Кавказе помимо обычной формы встречаются также популяции, отличающиеся сильно рассеченной пластинкой, с перышками, разделенными на узколинейные дольки, предпочитают более тенистые и сырые местообитания (*var. multidentatum* Doell). Кроме того, отмечены популяции из Восточного Закавказья и Западной Грузии с красноватыми рахисами и более высоким ростом (до 2 м).

**Примечание.** Очень полиморфный вид. По данным E. Hulten (1962), описано более 30 его разновидностей, многие из которых трудно различаются. По форме сорусов и индусиев было выделено несколько подвидов, впоследствии возведенных в ранг вида (Hulten, 1962; Ворошилов, 1982).

2. *A. distentifolium* Tausch. ex Opiz 1820, Tent. Fl. Crypt. Roem. 2, 114; Долух., Микел. 1971, цит. соч.: 60; А. Бобр. 1974, цит. соч. 75; А. Аскер, 1977, цит. соч.: 1026; Галушко 37; Колак. 1980, цит. соч.: 10. – *Aspidium alpestre* Hoppe 1805, Tauschend.: 216. – *Athyrium alpestre* (Hoppe) Milde 1867, Fl. Europ.: 53, non Clairv. 1813; Фомин 1913, цит. соч.: 107; Гроссг. 1939, цит. соч.: 24; Рзазаде, 1950, цит. соч.: 30; Тахт. 1954, цит. соч.: 53; Дмитр. 1960, цит. соч.: 15; Колак. 1961, цит. соч. 141. – *К. расставленнолистный*, *К. альпийский*.

Описан из Германии.

Средн. Европа, Скандинавия, Кольский п-ов, Кавказ, Урал, Сибирь, Сев.-Вост. и Юго-Зап. Азия, Сев. Америка, Гренландия, Исландия.

Распр. на Кавказе: Куб. – Эльб. – Тер. – Даг. – Абх. – Рион. – Адж. – Прик. Кубин. – Шем. – МК – Арм. (рис. 44).

В альпийском и субальпийском поясах, изредка в верхней части лесного пояса, до 3000 м над ур. м., по каменистым осыпям и росыням, в зарослях высокогорных кустарников, в субальпийских березняках и в высокотравье. Часто образует чистые заросли.

Голарктический, циркумполярный, преимущественно литофильный, альпийский, мезофильный. Диплоид,  $2n = 80$ .

На Кавказе приурочен в основном к субальпийской зоне Главного хребта. На восток по Большому Кавказу доходит до юго-востока Дагестана, обнаружен также в Закатальском заповеднике (Хр. Цидлов) и в окр. с. Сусай Кубинского района.

Типичные экземпляры произрастают в Абхазии (Ауадхара, высокотравье, 1650 м над ур. м.) и в Аджарии (Годердзский перевал, урочище Шкерниани-Бешуми, высокотравье, 2000 м над ур. м.).

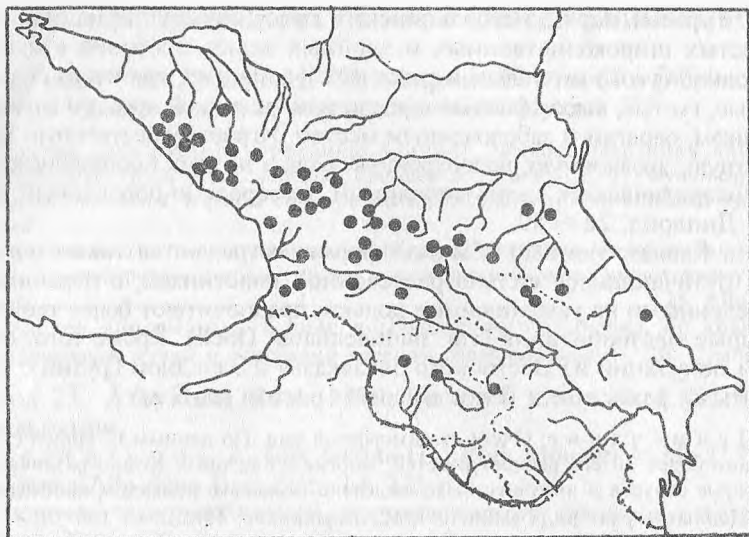


Рис. 44. Распространение *Athyrium distentifolium* Tausch. ex Opiz.

Ареал вида на юго-востоке Малого Кавказа включает и Чигнагский хребет в Армении. В Колхиде отмечаются популяции данного вида, габитуально сходные с *A. filix-femina* var. *fissidens* Doell. и var. *multidentatum* Doell.

В начале распускания листьев этот вид в буково-пихтовом лесу (Абхазия, Аджария) образует синузии с игольчатыми видами щитовника — *Dryopteris expansa* и *D. austriaca*, которые визуально трудно от него отличаются. Различия — в окраске листовой пластинки, форме сорусов, индусисов и числе проводящих пучков (последний признак наиболее устойчивый и его можно установить в полевых условиях с помощью лупы). У *A. distentifolium* пластинка светло-зеленая, сорусы сравнительно крупные, число пучков — 2, а у *D. expansa*, *D. austriaca* пластинка темно-зеленая, сорусы мелкие, пучков больше.

Примечание. В последнее время приоритетным принимается название *A. alpestre* (Норре) Milde. Значительно изменчивый вид, известны многочисленные его разновидности из Северной Америки и Дальнего Востока, которые впоследствии были возведены в ранг подвида или вида. Характеризуется сильно разорванным, местами реликтовым ареалом.

Род 26. *Cystopteris* Bernh., 1805, Neucs J. Bot. 1, 2:26 — Пузырник.

Т у п у с: *C. fragilis* (L.) Bernh.

Monogr.: R. F. Blasdell. 1963. A. monographic study of the fern genus *Cystopteris*. Mem. Torrey Bot. Club. 21, 4:1-102.

Небольшой род, содержащий до 15 видов, распространенных преимущественно в горах умеренной зоны. Некоторые виды с плюрирегиональным ареалом. Обычно не крупные растения, селящиеся в трещинах

скал. В СССР – 6, на Кавказе – 5 видов. На Кавказе (Талыш, Колхида) споры известны из нижнего миоцена до верхнего плиоцена.  $x = 42$ .

1. Пластинка линейно-ланцетная, ланцетная или продолговатая ..... 2
- Пластинка треугольная или яйцевидно-треугольная ..... 4
2. Пластинка линейно-ланцетная, сильно рассеченная; перышки узколанцетные или линейные, на концах срезанные; жилки заканчиваются между зубцами, кольцо спорангия золотистое ..... 3. *C. regia*
- Пластинка ланцетная или продолговатая; перышки продолговатые, на концах не срезанные, зубчатые или выемчатые; жилки заканчиваются в остроконечиях перышек или между их долями, кольцо спорангия темно-бурое .... 3
3. Споры с шиповатым периспорием ..... 1. *C. fragilis*  
Споры со складчатым периспорием ..... 2. *C. dickiana*
4. Пластинка треугольная, трижды-, четырежды периспорието-рассеченная; нижние базископические перья второго порядка длиннее вышерасположенных; перышки ланцетные; индузии голые или с железками; периспорий петлеобразно-бугорчатый, петли закругленно-сглаженные на вершине и резко расширяющиеся к основанию, экзоспорий гладкий ..... 4. *C. montana*
- Пластинка яйцевидно-треугольная, триждыперисто-рассеченная; нижние базископические перья второго порядка короче вышерасположенных; перышки более широкие; индузии железистые; периспорий образует четкие выросты в виде шипов, чередующихся с бугорками, экзоспорий мелкобугорчатый ..... 5. *C. sudetica*

1. *C. fragilis* (L.) Bernh. 1805, Neues Journ. Bot. (Cottin) 1, 2:27; Тахт. 1954, Фл. Арм. 1:53; Колак. 1961, Раст. Колх.: 142; Долух., Микел. 1971, Фл. Груз., изд. 2, 1:54; А. Бобр. 1974, Фл. евр. ч. СССР, 1:77; А. Аскер. 1977, Бот. ж. 62, 7:1026; Гатушко 1978, Фл. Сев. Кавк. 1:33; Колак. 1980, Фл. Абх., изд. 2, 1:41. – *Polypodium fragile* L. 1753, Sp. Pl.: 1091. – *Cystopteris filix-fragilis* (L.) Borb. 1900, Balat. Tav. Part.: 34; Гроссг. 1939, Фл. Кавк., изд. 2, 1:8; Исаев 1950, Фл. Аз. 1:19; Дмитр. 1960, Определ. раст. Адж.: 11. – *C. anthriscifolia* Luerss. Fomin et *C. emarginato-denticulata* Fomin 1913, Птерид. фл. Кавк.: 15. – *П. ломкий*.

Описан из Северной Европы. Т у р и с: Herb. Linn. 1252/51.

Почти космополитический вид (рис. 45).

Распр. на Кавказе: во всех районах, исключая ВП, ЗП, Коб. и Апш.

От нижней части лесного до субальпийского пояса, до 3000 м над ур. м. В трещинах затененных скал, по выходам горных пород различного происхождения.

Плюрирегиональный, тенслибный, преимущественно арктически-высокогорный, литофильный, мезофильный. Тетраплоид,  $2n = 168$ .

На Кавказе – один из широко распространенных видов. По А. В. Фомину (1913), представлен 5 разновидностями: var. *anthriscifolia* Luerss., var. *dentata* Hook., var. *synapifolia* Koch, var. *angustata* Koch, var. *acutidentata* Doell. В основном по жилкованию Фомин объединил первые 2 разновидности в один вид – *C. anthriscifolia*, а 3 другие – в *C. emarginato-denticulata*. В кавказской флористической литературе первый вид упоминается и А. А. Гроссгеймом (1926). Но как показали наши исследования, в настоящее время нет достаточных оснований считать эти таксоны вполне обособленными видами.

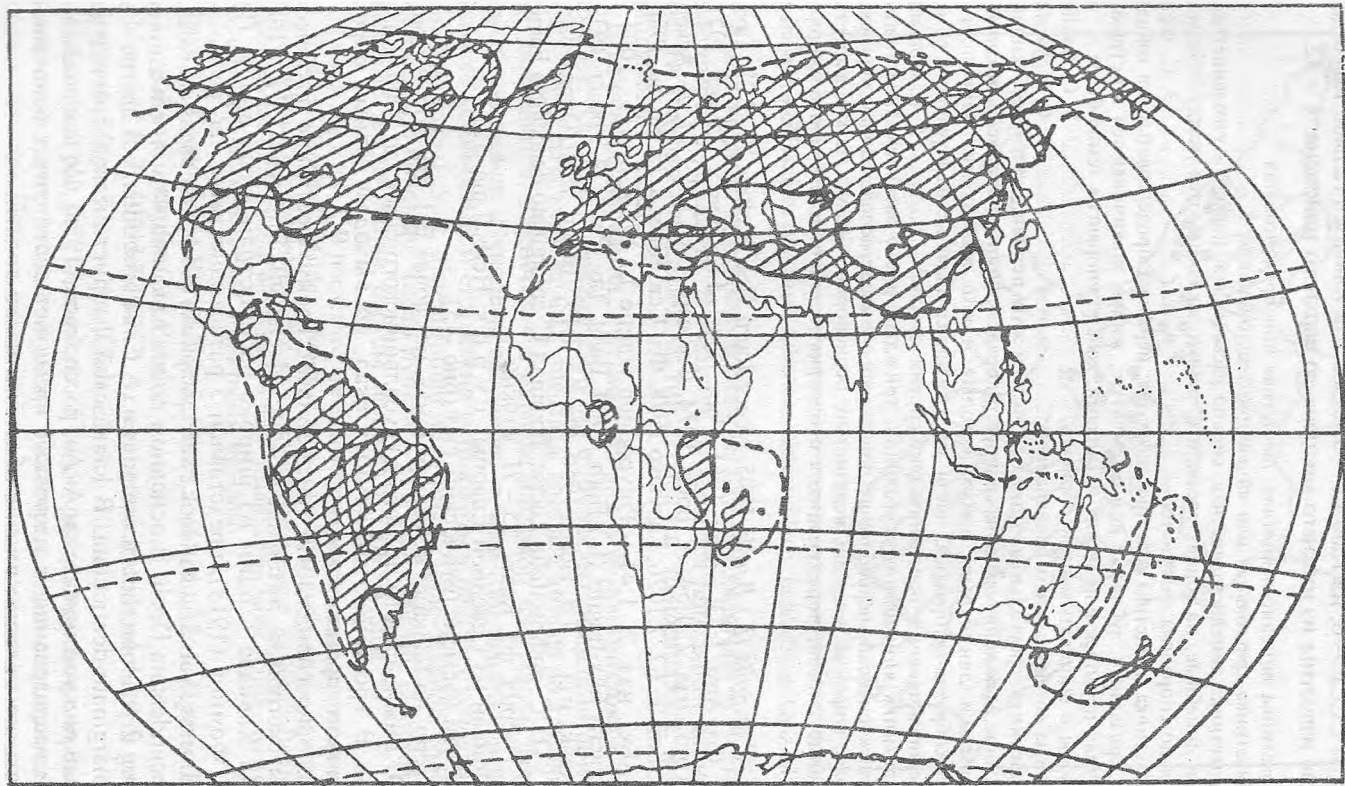


Рис. 45. Ариал *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh., (по Гричку и Монозон, 1971 с уточнениями).

**П р и м е ч а н и е.** Очень полиморфный вид, встречается в арктической и лесной зонах Евразии и Северной Америке, в Гренландии, Исландии, а также в Южной Америке, отрезки ареала находятся на западе и востоке Африки, Мадагаскаре, Тасмании и Новой Зеландии. Этот небольшой папоротник почти по всему ареалу приурочен к умеренно теплым и прохладным регионам (в горах Азии иногда растет возле снежников на высоте 4500 м над ур. м.). Проявляет высокую ореофильность.

2. *C. dickieana* R. Sim. 1848, Gard. Farm. Journ., 2, 2:308.—  
П. Дайка.

Описан из Европы ("Sea cave near Aberdeen").

Новая Земля, Вост. и Зап. Сибирь, Канадский Арктический архипелаг, Гренландия, Шпицберген, горы Шотландии, Скандинавии и Кольского п-ва, Дальний Восток, Средн. Азия, Кавказ, Сев. Америка.

Распр. на Кавказе: Арм., Нах.

В альпийском и субальпийском поясах, на крутых каменистых склонах речных коренных берегов (известняки, сланцы), в расщелинах скал.

Голарктический, арктически-высокогорный, литофильный, мезофильный, тетраплоид,  $2n = 168$ .

3. *C. regia* (L.) Desv. 1827, Mem. soc. Linn. Paris, 6:264; C. Presl 1836, Tent. Pteridogr.: 93; Фомин 1913, цит. соч.: 23; Гроссг. 1939, цит. соч.: 9; Колак 1961, цит. соч.: 142; Долух. Микел., 1971, цит. соч. 1:55; А. Бобр. 1974, цит. соч.: 77.— *Polypodium regium* L., 1753, Sp. Pl.: 1091.—  
П. великолепный.

Описан из Франции. Т у р и с: Herb. Linn. 1252/52.

Средн. Европа, Кавказ, Южн. Палеоарктика.

Распр. на Кавказе: Куб.— Абх.— Шем. (рис. 46).

В альпийском, изредка субальпийском поясах, до 3100 м над ур. м., в трещинах и в тени влажных известняковых скал.

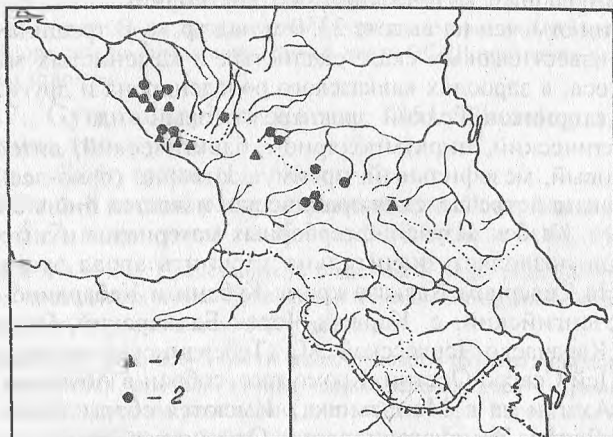


Рис. 46. Распространение *Cystopteris regia* (L.) Desv. (1).  
*C. montana* (Lam.) Desv. (2).

Европейско-кавказский, с иррадиациями, альпийский, литофильный, известняковый, мезофильный, гексаплоид,  $2n = 252$ .

На Кавказе известен только в системе Большого Кавказа, главным образом в его западной части (верховья р. Белой, Бзыбский хр. гг. Дзышра, Капишта, Тагуджитуара, Хауджал, Япсху, Чапшира, Мегрельский хр., гг. Асхи, Охачкуе, в 1980 г. собран также на Гагрком хр. и гг. Арабику, Шхабашта и Мамдзышха). Восточнее очень редок – найден лишь однажды в Хевсурети (г. Датвиси). Приводится также для Сванетии и Дагестана (Гроссгейм, 1939; Долуханов, Микеладзе, 1971).

По нашим данным, этот вид на Кавказе представлен 2 разновидностями: var. *fumariiformis* C. Koch и var. *alpina* K. Koch. Для Северного Кавказа А. И. Галушко (1978) *C. regia* не приводит.

Довольно редкий вид, необходимо взять под охрану его популяцию на Бзыбском хребте, где встречаются обе разновидности.

**Примечание.** Некоторые исследователи (Crabbe, 1964; Beldia, 1977) объединяют этот вид с *C. fragilis*, считая его разновидностью или подвидом. Однако правильнее рассматривать его как самостоятельный вид, хорошо отличающийся по крайней мере морфологией листовой пластинки и экологией (известняковый папоротник Средней Европы и Кавказа).

4. *C. montana* (Lam.) Desv. 1827. l. c.: 264; Фомин, 1913 цит. соч. 24; Гроссг. 1939, цит. соч.: 9; Колак. 1961, цит. соч.: 142; А. Бобр. 1974 цит. соч.: 80; Галушко 1978, цит. соч.: 34; Колак. 1980, цит. соч.: 41. *Polypodium montanum* Lam. 1779, Fl. Fr. 1:23. – *П. горный*.

Описан из Франции ("Dans les lieux montagnoux et couverts").

Зап., Средн. Европа, свр. ч. СССР, Сибирь, Скандинавия, Кольский п-ов, Кавказ, Гималаи, Гренландия, Сев. Америка.

Распр. на Кавказе: Куб – Эльб – Тер – Абх. – Рион. (рис. 46).

В верхней части лесного и в субальпийском поясе, до 2000 м, в районах с большим количеством осадков поднимается еще выше: в Юго-Осетии отмечен на высоте 2350 м над ур. м. В трещинах и в тени влажных известняковых скал, скалистых и каменистых местах под пологом леса, в зарослях кавказского рододендрона и других высокогорных кустарников. Редкий древнереликтовый вид.

Голарктический, циркумполярно-субарктический, литофильный, известняковый, мезофильный, преимущественно горно-лесной.

На Кавказе встречается sporadически, известен лишь с Большого Кавказа от г. Казбек. Изучение гербарных материалов и литературных источников позволяет значительно уточнить ареал этого вида на Кавказе. На Северном Кавказе кроме Кубани и Кабардино-Балкарии (Черек Безенгийский, с. Карасу; Черек Балкарский, Суукауз) был найден в Карачаево-Черкесской АО (Тебердинский заповедник) и в окр. пос. Цей Северо-Осетии. Кроме того, собран в Абхазии (северные отроги г. Ахаг и на г. Мамдзышха). Имеются сборы также из Юго-Осетии – Джава, Эрманское ущелье. Отмечается нахождение в Сванетии, Рача-Лечхуми, Мегрелии и Мтиулети (гербарные экземпляры отсутствуют).

Необходим контроль над небольшими популяциями, находящимися на территории Кавказского, Тебердинского и Северо Осетинского заповедников и в Кабардино-Балкарском высокогорном заказнике. Заслуживают охраны хорошо сохранившиеся наиболее реликтовые участки в Юго-Осетии (Эрманское ущелье). Весьма декоративный папоротник. Представляет научный интерес как типичный "горный" вид.

**Примечание.** Вид с разорванным ареалом, местами носящим реликтовый характер. Приурочен к известняковым стациям и проявляет широкую ореофильность. Иногда поднимается до 2500 м (Альпы) и 4300 м над ур. м. (Колорадо, Гималаи), особенно в районах с океаническим климатом.

5. *C. sudetica* A. Br. et. Milde 1855, Jahresb. Schles. Ges. Vaterl. Kult. 3: 92; Фомин 1913, цит. соч.: 25; Гроссг. 1939, цит. соч.: 10; Долух., Миняев 1971, цит. соч.: 57; Галушко 1978, цит. соч.: 34.— *П. судетский*.

Описан из Центр. Европы (Силезия, Карпаты).

Средн. Европа, сев.-зап. свр. ч. СССР, Кавказ, Урал, Зап. и Вост. Сибирь, Дальний Восток, районы зарубежной Вост. Азии.

Распр. на Кавказе: Куб.— Тер.— Эльб. (см. рис. 32).

В верхней части лесного пояса, до 2000 м над ур. м. На затененных скалах и каменистых склонах, в тенистых хвойных и смешанных лесах (часто в буково-пихтово-еловых).

Палеарктический, преимущественно горно-лесной, тенслибный, психрофильный, мезофильный.

На Кавказе редкое растение, ареал ограничивается главным образом западной частью Большого Кавказа. Имеются сборы по рр. Бадук, Большая Лаба (левый берег), Пхин, Хаптынара (вблизи с. Теберда). В Кабардино-Балкарии отмечен по верховьям рр. Чегем и Малка (ниже с. Лахран). Распространение этого вида в Сванетии и Чечено-Ингушетии требует уточнения.

**Примечание.** Проявляет высокую ореофильность и сохраняет типичный "горный" характер на протяжении почти всего ареала. По Н. А. Миняеву (1965), во флоре северо-запада европейской части СССР приурочен исключительно к горным стациям.

Род 27. *Gymnocarpium* Newm. 1851, Phytologist. 4:371.—  
Голоплодник, голюкучник

**Турус:** *G. dryopteris* (L.) Newm.

Содержит 5–8 видов, распространенных в Северном полушарии. В СССР — 5–7, в том числе на Кавказе — 2 вида.  $x = 40, 41$ .

**Примечание.** Представители рода, как и виды рода *Athyrium*, имеют свободных проводящих пучка в основании черешка и основное число хромосом 40. Поэтому их относят к сем. *Athyriaceae*.

1. Пластинка тройчатая, все 3 части неодинакового размера, апикальная часть больше дистальной, плотная, темная, оливково-зеленая, вместе с рахисом усажена мелкими беловатыми железками; дистальные пары перьев слегка неравнобокие; края перышек во время спороношения обычно завернутые; зрелые сорусы обычно сливающиеся; поверхность периспория с округлыми участками

..... 2. *G. robertianum*

– Пластинка тройчатая, все 3 части почти одинакового размера, тонкая, светло-зеленая, вместе с рахисом голая; дистальные пары перьев сильно неравнобокие; края перышек во время спороношения обычно не завернутые; зрелые сорусы обычно не сливающиеся; поверхность периспория с сетчатым рисунком ..... *I. G. dryopteris*

*I. G. dryopteris* (L.) Newm. 1851, Phytologist 4, 1:371. Колак. 1961 Раст. Колх.: 143; Долух., Микел. 1971, Фл. Груз., изд. 2, 1:85. А. Аскер. 1977б, Бот. ж. 62, 7:1029; Галушко, 1978, Фл. Сев. Кавк. 1:34; Колак. 1980, Фл. Абх., изд. 2, 1:32; А. Аскер. 1982, Изв. АН АзССР, сер. биол. н., 3:20. – *Polypodium dryopteris* L. 1753, Sp. Pl. 1093; – *Dryopteris linneana* C. Chr. 1906, Ind. Fil.; 275; Фомин, 1913, Птерид. фл. Кавк.: 68. – *D. pumila* (Gilib.) V. Krecz. 1939 в Гроссг. Фл. Кавк., изд. 2, 1:19; Дмитр. 1960, Определ. раст. Адж.: 11. – *G. трехраздельный*, *г. щитовидный*.

Описан из Европы ("Habitat in Europae nemoribus").

Европа, евр. ч. СССР, Кавказ, Сибирь, Дальний Восток, Сев. Америка, Гренландия, Исландия.

Распр. на Кавказе: Куб.– Тер.– Эльб – Даг.– Абх.– Рион.– Адж. Шем.– МК (северо-запад)– ВЗ (Нижняя Картли) (рис. 47).

От среднегорного до субальпийского пояса, до 3000 м над ур. м. На сырых замшелых аллювиальных и подзолистых почвах, изредка среди затененных и влажных скал, преимущественно в хвойных, а также широколиственных лесах (часто в буково-грабовых, буково-пихтовых и елово-пихтовых, иногда в ольшаниках, в зарослях кавказского рододендрона и в субальпийском березово-рябиновом кри-волесье).

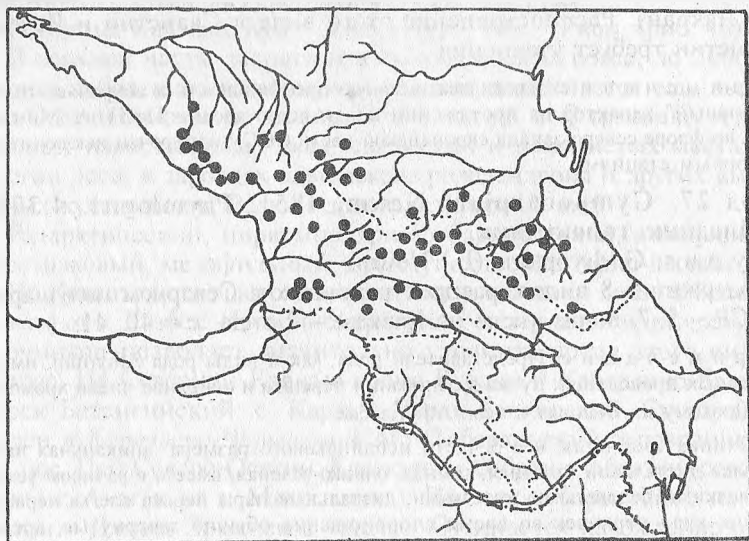


Рис. 47. Распространение *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm.

Голарктический, циркумполярный, неморально-бореальный, горно-лесной, мезофильный. Тетраплоид,  $2n = 160$ .

Представлен главным образом на Большом Кавказе. Из флоры Армении не известен, хотя А. В. Фомин (1913) приводит его для г. Арагви. В Азербайджане единственный экземпляр впервые был собран в 1961 г. М. Р. Эфендиевым (Закатальский заповедник), определен им как *Cystopteris regia* (Эфендиев, 1966). Позже новых сборов из Азербайджана не было.

С целью уточнения распространения и состояния вида в природе мы совершили поездку в указанный район (26.VII.1980). После тщательных поисков на хр. Цидлов (Закатальский заповедник) были найдены небольшие популяции этого папоротника на северо-западном склоне в тени крупных сланцевых скал, среди зарослей кавказского рододендрона, 2500 м над ур. м. (Аскеров, 1982).

2. *G. robertianum* (Hoffm.) Newm. 1851, Phytologist, 4, 1, App.: 24; Колак. 1961; цит. соч.: 143; Долух., Микел. 1971, цит. соч.: 87; А. Бобр. 1974, цит. соч.: 84; А. Аскер. 1977, цит. соч.: 1029; Галушко 1978, цит. соч.: 34; Колак. 1980, цит. соч.: 32. – *Polypodium robertianum* Hoffm. 1795, Deutschl. Fl. 2: Addenda ad. p. 10, n. 28. – *Dryopteris robertiana* (Hoffm.) C. Chr. 1906, Ind. Fil.: 289; Фомин 1913, цит. соч.: 70; Гроссг. 1939, цит. соч.: 19; Рза-заде 1950, Фл. Аз. 1:26. – 1\* *Роберта*.

Описан из Германии ("In montosis rupestribus").

Зап. Европа, евр. ч. СССР, Крым, Кавказ, Сибирь, Дальний Восток, Сев. Америка.

А. И. Галушко и Г. Л. Кудряшова (1962) приводят этот вид под названием *Lastrea obtusifolia* (Schwarz) Janchen.

Распр. на Кавказе: Куб.- Тер.- Эльб – Даг.- Прик Кубин.- Шем.- Абх.- Рион – МК (рис. 48).

От среднего до субальпийского пояса, до 2000 м над ур. м. На влажных каменистых местах, в расщелинах известняковых, редко сланцевых скал, в буково-пихтовых, березовых и сосновых лесах, субальпийском криволесье.

Голарктический, циркумполярный, горно-лесной, литофильный, мезофильный. Тетраплоид,  $2n = 160$ .

Ареал вида охватывает главным образом известняковые массивы Большого Кавказа, хорошо представлен в Колхиде и в горах внутреннего Дагестана. На востоке его ареал ограничен северо-востоком Азербайджана (хр. Шахдаг). На Малом Кавказе был собран лишь в Гейгельском заповеднике (г. Кяпаз). На Северном Кавказе представлен в Карачаево-Черкесской АО – Тебердинский заповедник, Ставропольском крае – по р. Хасаут, в Северной Осетии – в окр. пос. Цей. В Восточной Грузии редкое растение (Пшави, Хевсурети и Мтиулет).

Примечание. Многие ботаники при разграничении видов *G. robertianum* и *G. dryopteris* придают большое значение железистым опушениям листа и черешков, которые, как правило, отсутствуют у первого вида. Но, как отмечено Е. Hulten (1962), этот признак хорошо заметен лишь в европейских

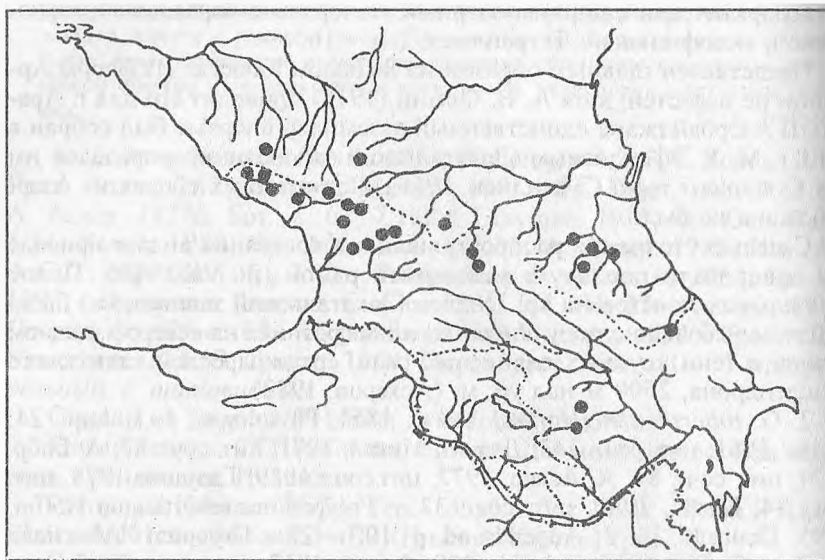


Рис. 48. Распространение *Gymnocarpium robertianum* (Hoffm.) Newm.

экземплярах *G. robertianum*. Учитывая неустойчивость данного признака, а также наличие между этими видами многих переходных форм, некоторые авторы считают его не самостоятельным видом, а лишь подвидом *G. dryopteris*. Однако, как показали наши исследования, эти виды самостоятельны и хорошо различаются между собою по морфологии листа и спор. Кроме того, *G. robertianum*, в отличие от *G. dryopteris*, кальцефильный и встречается в значительно менее высоких горных поясах.

### XVIII. SEM. ASPIDIACEAE METT. EX FRANK (DRYOPTERIDACEAE CHING) – АСПИДИЕВЫЕ, ЩИТОВНИКОВЫЕ

Литературные данные по объему этого семейства различны. Согласно Pichi Sermolli (1977), содержит 52 рода. В СССР – 4, на Кавказе – 2 рода.

1. Индузии щитовидные, прикрепленные к сорусу серединой; листья темно-зеленые, б. м. кожистые; перышки обычно с ушком; периспории обычно мелкоизвилисто-складчатые; число пучков в основании черешка 3–8; в зрелых гаметофитах антеридии как правило смешиваются с архегониями ..... 28. *Polystichum*
- Индузии почковидные, прикрепленные к сорусу сбоку; листья светло-зеленые, большей частью травянистые; перышки обычно без ушек; периспории обычно длинноизвилисто-складчатые; число пучков в основании черешка 3–5; в зрелых гаметофитах антеридии отделены от архегониев ..... 29. *Dryopteris*

Род 28. *Polystichum* Roth 1799, Tent. Fl. Germ. 3, 1:71. – Многорядник.

Г у р у с: *P. lonchitis* (L.) Roth.

Указывается разное число видов в пределах рода: 115 (Фомин, 1913), 225 (Pichi Sermolli, 1970), 120 (Бобров, 1974); по-видимому, содержит около 200 видов, распространенных преимущественно в умеренной зоне, а также в тропиках. Видовое разнообразие отмечается в районах Юго-Восточной Азии, хотя многие виды являются типичными альпийскими папоротниками, доходящими иногда до зоны вечных снегов. В СССР – 12, на Кавказе 6 видов (не считая гибридов)  $\chi = 41$ .

1. Листья ланцетные, однопольдеристые, жесткокожистые; перья серповидные, самые нижние треугольные, по краю остропильчатые, на акроскопической стороне с ушком; жилки 2–3-вильчатые, вилочки узкие, длинные; черешок короткий, на поперечном разрезе овальный, в основании с 3 пучками; сорусы сидят посередине жилок; индузии переночатые, по краю зубчатые; периспории шиловатые, шипы острые, густо расположенные, закругленные на верхушке ..... 1. *P. lonchitis*
- Листья дважды-, триждыперистые ..... 2
2. Листья треугольно-дельтовидные, мягкокожистые, темно-зеленые, самые нижние пары перьев книзу направленные; перышки черешчатые, овальные, надрезанно-зубчатые, при основании с ушком; жилки 1–2 вильчатые; вторичные жилки укороченные; черешки овальные, покрыты ланцетными гемно-каштановыми чешуйками с черноватыми полосами посередине; в основании черешка 5 пучков; рахис с волосовидными темно-коричневыми чешуйками; сорусы сидят на концах жилок; индузии темно-каштановые; периспории складчатые с редкими шипиками ..... 6. *P. woronowii*
- Листья продолговатые или продолговато-ланцетные, книзу суженные, чешуйки на черешке более светлые, посередине без черновой полосы ..... 3
3. Листья кожистые или жесткокожистые; перышки сидячие, продолговато-ланцетные или ромбические с клиновидным основанием и острым вытянутым ушком ..... 4
- Листья мягкокожистые или травянистые; перышки на тонких черешочках, продолговато-овальные или трапециевидные, ушки тупые, не вытянутые ..... 5
4. Листья удлинено-ланцетные, жесткокожистые; перышки ромбические, по краю жесткоостистые; жилки перистые, без ясно выраженных срединных жилок; черешок на поперечном сечении полуовальный, в основании с 5 пучками; сорусы сидят ниже середины жилок; индузии округлые, голые, по краю городчатые; периспории складчатые с редкими шипиками ..... 4. *P. kadyrovii*
- Листья продолговато-ланцетные, кожистые; перышки ланцетные, по краю пильчато-остистые; жилки 2–3-вильчатые; черешок четырехугольный, в основании с 5 пучками; сорусы посередине жилок; индузии по краю зубчатые; периспории складчатые, складки короткие, узкие, высокие. 2. *P. aculeatum*
5. Листья травянистые, перышки трапециевидные, сверху опушенные, по краю мягкоостистые; перья короткие и туповатые; жилки 1–2-вильчатые, вилочки короткие, широкие; черешки короткие, на поперечном сечении округловатые, покрыты широкоовальными бурыми чешуйками, в основании с 5 пучками; сорусы крупные, сидят на концах жилок; индузии мягкокожистые, по краю городчатые; периспории бугорчато-складчатые, бугры закругленные или конические ..... 5. *P. braunii*
- Листья мягкокожистые; перышки овальные, черешчатые, многочисленные, маленькие, туповатые, по краю тонкоостистые; перья длиннозаостренные; жилки 1–2 вильчатые, вилочки сравнительно длинные, узкие; черешки

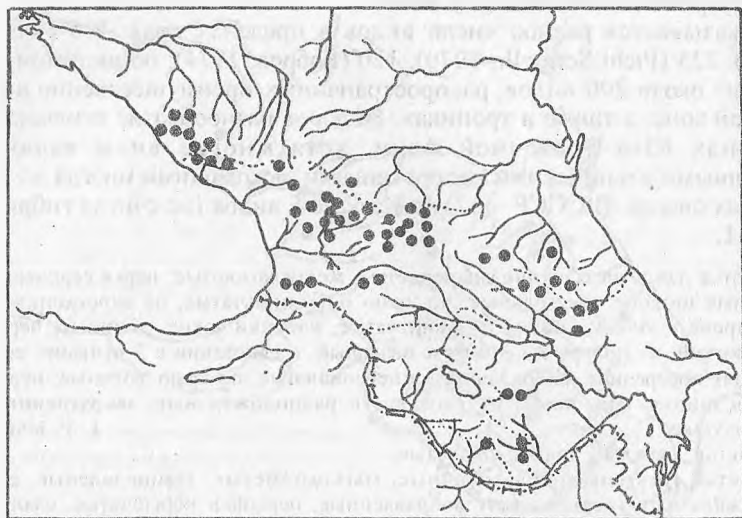


Рис. 49. Распространение *Polystichum lonchitis* (L.) Roth..

длинные, на поперечном сечении полуокруглые, покрыты ланцетными бурими чешуйками, в основании с 5 пучками; сорусы сравнительно маленькие. сидят на концах жилок; индустрии мягкие, цельнокрайние; периспории густоскладчатые с прерывистой оторочкой..... 3. *P. setiferum*

1. *P. lonchitis* (L.) Roth 1799, l. c.: 71; Фомин 1913, Птерид. фл. Кавк.: 75; Гроссг. 1939, Фл. Кавк., изд. 2, 1:21; Исаев 1950, Фл. Аз. 1:28; Тахт. 1954. Фл. Арм. 1:39; Дмитр. 1960, Определ. раст. Адж.: 14; Колак. 1961, Раст. Колх.: 144; Долух., Микел. 1971, Фл. Груз., изд. 2, 1:63; А. Бобр. 1974, Фл. евр. ч. СССР, 1:83; А. Аскер. 1977, Бот. ж. 62, 7:1027; Галушко 1978, Фл. Сев. Кавк. 1:36; Колак. 1980, Фл. Абх., изд. 2, 1:34 – *Polypodium lonchitis* L. 1753, Sp. Pl.: 1988. – *M. копьевидный*.

Описан из Европы (Швейцария). Т у р и s: Herb. Linn. 1251/14. Евразия, Сев. Америка.

Распр. на Кавказе: Куб.– Эльб.– Тер.– Даг.– Адж.– Абх.– Прик. Кубин.– Шем.– МК – Нах – (рис. 49).

В верхней части лесного, в субальпийском, реже в альпийском поясах, до 3200 м над ур. м. На влажных скалах и каменистых склонах, среди каменных россыпей, преимущественно в буково-пихтовом лесу, в зарослях кавказского рододендрона и в березняках.

Голарктический, циркумполярный, бореально-субарктический, литофильный, мезофильный. Диплоид,  $2n = 82$ .

Хорошо представлен на Большом Кавказе, особенно в пределах Абхазии, Сванетии и Юго-Осетии, на Северном Кавказе встречается значительно реже. Из Кабардино Балкарии сборов, по-видимому, нет (не приводятся гакже Галушко и Кудряшовой, 1962), хотя А. В. Фомин (1913) в числе просмотренных им экземпляров отмечает и "Балкария,

перевал Штулу". В Северной Осетии известен из горной Дигории по р. Фиагдон (Демурова, 1972), а для Чечено-Ингушетии его приводит А. И. Галушко (1978).

На Малом Кавказе редок. В Армении приводился лишь из Мегринского района – Ташгун, Хуступ (Тахтаджян, 1954 а; Габриэлян, Еленевский, 1961), далее его ареал охватывает и Нахичеванскую АССР (окр. с. Арафса Джульфинского р-на). Наши сборы позволяют значительно продвинуть к северо-западу до Большого Кавказа (Шекинский и Закавказский р-ны) ранее известный ареал этого вида в Азербайджане. Указания А. А. Ломакина (1897) и В. И. Липского (1899) о нахождении его в Талыше (Лерикский р-н, окр. с. Тули, верхняя граница леса) не подтвердились нашими исследованиями в данном районе.

На Кавказе встречаются 2 разновидности: *var. longearistatum* Christ (мал. ныйкий рост, острые и длинноостистые перышки) и *var. hastatum* Christ (перышки с сильно развитым акроскопическим ушком).

Некоторые ботаники сомневаются в самостоятельности вида, считают его подвидом *P. aculeatum*. Действительно, в природе наблюдаются многочисленные переходные формы между этими видами. Однако, как показывают наши исследования, все они относятся или к гибриду *P. x illigicum*, или являются ювенильными формами *P. aculeatum*.

2. *P. aculeatum* (L.) Roth 1799, l. с.: 79; Долух., Микел. 1971, цит. соч.: 65; А. Бобр. 1974, цит. соч.: 82; А. Аскер. 1977, цит. соч.: 1027; Галушко 1978, цит. соч.: 36; Колак. 1980, цит. соч.: 33. – *Polypodium aculeatum* L. 1753, Sp. Pl.: 1090, p. p. – *P. lobatum* Huds. 1762, Fl. Angl.: 390, p. p. – *Polystichum lobatum* (Huds.) Bast, 1809, Ess. Fl. Maine Loire: 367; Фомин 1913, цит. соч.: 79; Гроссг. 1939, цит. соч.: 22; Исасв 1950; цит. соч.: 28; Тахт. 1954, цит. соч.: 39; Дмитр 1960, цит. соч.: 14; Колак. 1961, цит. соч.: 144. – *M. шишоватый*.

Описан из Средн. Европы. Т у р и s: Herb. Linn. 1251/45.

Европа, Юго-Зап. Азия, Крым, Кавказ, Средн. Азия, Южн. Палеарктика.

Распр. на Кавказе: ЗП – Куб. – Тер. – Даг. – Прик. Кубин. – Черк. – Абх. – Рион. – Шем. – Коб. – ВЗ (редко: Шекинское нагорье, г. Удабно) – МК – Мег. – Арм.

От низменности до нижней части субальпийского пояса, до 1800 м над ур. м. В широколиственных и хвойно-широколиственных лесах, особенно буковых, грабовых, дубовых, буково-тиссовых, обильно в дубово-железняковых лесах гирканского типа; особенно характерен в лесистых ущельях и по оврагам, по берегам рек и ручьев; встречается также на лесных опушках, часто на скалистых и каменистых местах, редко на стволах деревьев (Талыш).

Голарктический, лесной, мезофильный. Аллотетраплоид,  $2n = 164$ .

На Кавказе в пределах рода является самым полиморфным и широко распространенным, что, возможно, свидетельствует о его подвижности. Это подтверждается также тетраплоидным набором

хромосом. Кроме того, этот вид легко образует гибриды почти со всеми другими видами рода. В изучаемом регионе более широко представлен и обладает большим полиморфизмом на Западном Кавказе и в Талыше. На Северном Кавказе, особенно в его центральной и восточной частях, встречается значительно реже. В Кабардино-Балкарии изредка встречается в восточных районах республики, а в Северной Осетии — в верховьях рр. Урух, Ардон, Фиангон и др. Для Чечено-Ингушетии его приводит А. И. Галушко (1978).

**Примечание.** Сильно варьирующий вид. В связи с большой полиморфностью и наличием множества переходных форм точное распространение этого установить трудно. В широком смысле он является голарктическим, но сплошной ареал охватывает в основном Западную Европу.

3. *P. setiferum* (Forssk.) Moore ex Woynar 1913, Mitt. Naturw. Ver. Steierm. 49: 181; Гроссг. 1939, цит. соч.: 21; Исасв 1950, цит. соч.: 27; Дмитр. 1960, цит. соч.: 15; Колак. 1961, цит. соч.: 144; Долух., Микел. 1971, цит. соч.: 68; А. Бобр. 1974, цит. соч.: 83; А. Аскер. 1977, цит. соч.: 1027; Колак. 1980, цит. соч.: 34. — *Polypodium setiferum* Forssk. 1775, Fl. Aeg.—Arab.: 185, p. p.— *Aspidium angulare* Kit. ex Willd. 1836. Tent. Pterid.: 83; Фомин 1913, цит. соч.: 89. — *М. щетинконосный*.

**Т у р у s:** "Ad Dardanellos" Forsskahl. (LINN)

Средн. Европа, Крым, Кавказ, Субсредиземноморье.

Распр. на Кавказе: Куб. (редко: Майкоп) — Абх. — Рион. — Адж (рис. 50).

В нижней и средней частях лесного пояса, в тенистых широколиственных лесах, особенно в грабовых, дубово-грабовых формациях, а также в зарослях понтийского рододендрона, самшита, нередко под скалами среди леса.

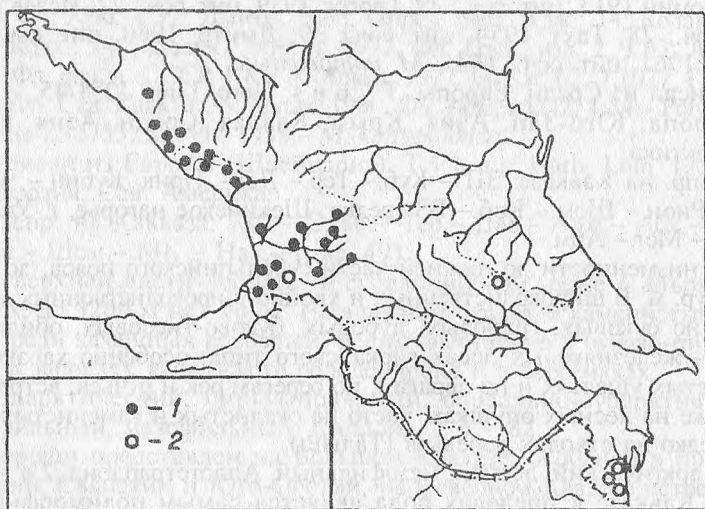


Рис. 50. Распространение *Polystichum setiferum* (Forssk.) Woynar (1), *P. kadyrovii* A. Asker. et A. Bobr. (2)

Европейско-кавказский с иррадиацией, лесной, мезофильный. Диплоид,  $2n = 82$ .

Арсал вида охватывает современное Средиземноморье и Макаронезию, Атлантическую и Западную Европу, на востоке хорошо представлен на Западном Кавказе и в Северной Турции. Распространение его в Лагодехи требует уточнения. Во "Флоре Азербайджана" (Исаев, 1950) ошибочно указан для Зуванда, но отмечена его встречаемость в тенистых лесах Талыша, а также в Закатальском и Гадрутском р-нах Азербайджана. Однако исследования последних лет свидетельствуют, что все эти экземпляры не являются типичным *P. setiferum*, а относятся или к гибриду *Polystichum*  $\times$  *bicknelli*, или представляют собой промежуточную форму *P. aculeatum*. Данный вид не известен и из флоры Ирана.

4. *P. kadyrovii* A. Asker. et A. Bobr. 1972, Бот. ж. 57, 10:1297; А. Аскер. и А. Бобр. 1972, Бот. ж. 57, 11:1415; А. Аскер. 1977, Бот. ж. 62, 7:1027. — М. Кадырова.

Т у р и с: (Кавказ, Талыш) "Ленкоранский р-н, к югу от лесного участка Ханбулани, 8.VI.1970, А. Аскеров" (ВАК!).

Распр. на Кавказе: Тал.— Адж.— Каргл. Шем. (редко: Закатальский р-н, окр. Кабиздере (рис. 50).

В нижней части лесного пояса. В тенистых широколиственных лесах гирканского и колхидского типов, изредка на береговых скалах среди лесистых ущелий.

Гирканско-колхидский, лесной и литофильный, мезофильный (рис. 51).

Редкий вид, был собран в Талыше (кроме места сбора типа, на 23-м км дороги Масаллы—Ярдымлы; Астаринский р-н, окр. Субтропического совхоза; Ярдымлинский р-н, с. Нисакаяла, берег р. Милечай; Ленкоранский р-н, с. Даргуба) и в Аджарии (Шуахесвский р-н, с. Мацкватта).

5. *P. braunii* (Spenn.) Fee 1852, Mem. Fam. Foug. (Gen. Fil.) 5:278; Фомин 1913, цит. соч.: 95; Гроссг. 1939, цит. соч.: 22; Исаев 1950, цит. соч.: 28; Тахт. 1954, цит. соч.: 39; Дмитр. 1960, цит. соч.: 15; Колак. 1961, цит. соч.: 144; Долух., Микел. 1971, цит. соч.: 66; А. Бобр. 1974, цит. соч.: 83; Галушко 1978, цит. соч. 5 37. — *Aspidium braunii* Spenn. 1825, Fl. Friberg. 1:9, tab. 2. — М. Брауна.

Описан из Европы ("In rupibus humidis prope Hirschensprung").

Европа, Кавказ, Юго-Зап. Азия, Сибирь, Дальний Восток, Маньчжурия, Япония, Скандинавия, Сев. Америка.

Распр. на Кавказе: ЗП — Куб.— Эльб.— Тер.— Даг.— Абх.— Рион.— Адж.— Прик. Кубин.— Шем.— МК — Тал.— ВЗ (редко: г. Удабно)— Черк. (рис. 52).

Во всех горных поясах, особенно в среднем и верхнем, до 2200 м над ур. м. В тенистых лесах (часто в дубово-грабовом, буковом, буково-грабовом, железняковом и слово-пихтовом), в лесистых ущельях, в тенистых кустарниках, на влажных скалистых и каменистых местах среди леса.

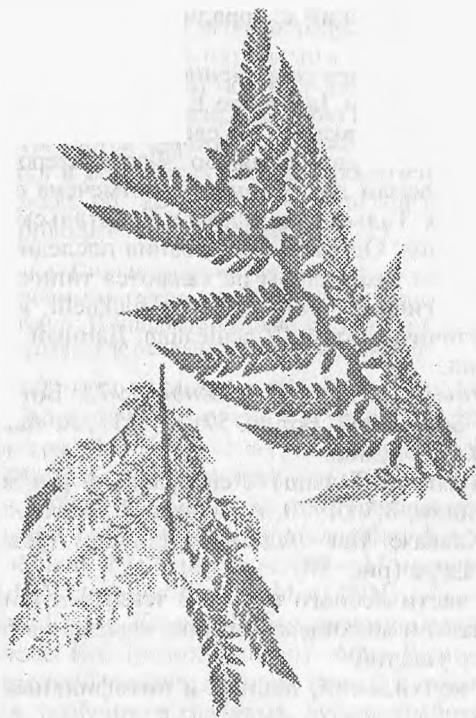


Рис. 51. *Polystichum kadrovii* Талып (тип).

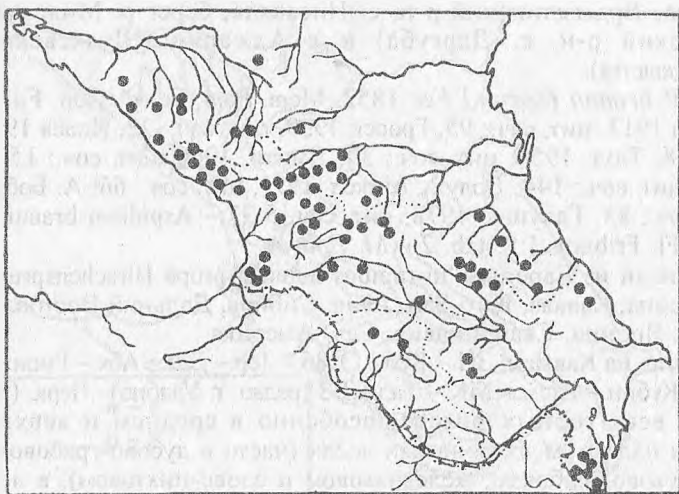


Рис. 52. Распространение *Polystichum braunii* (Spenn.) Fee

Голарктический с разорванным ареалом, циркумполярный, неморально-борсальный, лесной, мезофильный. Аллоотраплоид,  $2n = 164$ .

На Кавказе встречается спорадически, наиболее хорошо представлен в Северном и Западном Кавказе. В Кабардино-Балкарии часто встречается по рр. Белая речка, Каменка, Хасаут, Карасу Безенгийский, в верховьях рр. Чегем и Малка. В Грузии встречается реже лишь в восточной и юго-восточной частях республики, а в Армении отмечено всего несколько местонахождений в северных районах.

Во "Флоре Азербайджана" (Исаев, 1950) отмечен только из Ленкоранского района. Впоследствии установлено его распространение здесь на Большом Кавказе (Закатальский заповедник), затем был собран в Северо-Восточном Азербайджане (Дивичинский р-н) и найден на Малом Кавказе – по р. Кошкарчай и в окр. оз. Гейгель (Аскеров, 1982). Наши исследования свидетельствуют, что этот вид в Белокаано-Закатальской зоне не является редким – образует даже сплошные заросли.

На Кавказе помимо типичной формы вида встречаются популяции, отличающиеся в основном расположением перьев и перышек, которые по рахису значительно отстают друг от друга (*var. macroviczi* Fomin).

П р и м е ч а н и е. Вид, родственней *Polystichum aculeatum* и *P. setiferum*, с которыми часто дает помеси (особенно в Талыше и Колхиде). По строению спор близок к *P. kaduovii*, хотя *P. Mehra*, D. Loyal (1965) отмечают, что в Европе он не имеет близкородственных видов.

6. *P. woronowii* Fomin 1910, Вестн. Тифл. бот. сада 18:21; Фомин 1913, цит. соч.: 94; Гроссг. 1939, цит. соч.: 21; Исаев 1950, цит. соч.: 27; Дмитр. 1960, цит. соч.: 15; Колак. 1961, цит. соч.: 144; Долух., Микел. 1971, цит. соч.: 60; А. Аскер. 1977, цит. соч.: 1027; Колак. 1980, цит. соч.: 34. – *М. Воронова*.

Лестотурис (Кавказ), Колхида ("Абхазия, Цебельда, Пецкирское ущелье, X. 1909, Воронов" (TGM!)).

Кавказ, Юго-Зап. Азия.

Распр. на Кавказе: Абх.– Адж.– Рион.– Тал. (рис. 53).

В тенистых широколиственных лесах, лесистых ущельях, часто в железняково дубовых, дубово-грабовых, буковых и ольховых лесных формациях, на низменности; в нижнем, изредка среднем горных поясах.

Гирканско-колхидский с иррадиацией, лесной, мезофильный.

Редкий, единичными экземплярами, иногда небольшими группами встречается в Колхиде (Абхазия, Аджария, Гурия, Мегрелия) и в Талыше (Ленкоранский и Астаринский р-ны). В 1979 г. нами отмечены небольшие популяции этого вида в Кавказском заповеднике (Хостинская тиссо-самшитовая роща)

Ареал вида сокращается в связи с хозяйственной деятельностью человека (вырубка, пожары и т. д.).

Типичные экземпляры этого вида более широко представлены в Талыше, нежели в Колхиде. Это, по-видимому, объясняется тем, что

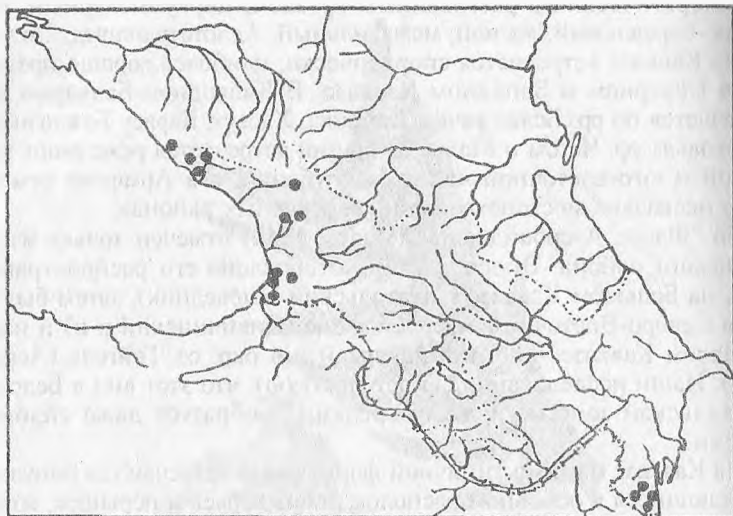


Рис. 53. Распространение *Polystichum woronowii* Fomin.

в Талыше отсутствует очень близкий к нему вид – *P. setiferum*, с которым он часто дает помеси. В Талыше и в Колхиде *P. woronowii* гибридизирует также с другими – *P. aculeatum*, *P. braunii*.

### Гибриды

Во флоре Кавказа встречаются следующие 7 гибридов многорядника.

1. *P. x illiricum* (Borb.) Hahne 1905, Bot. Zeitschr.: 102 – *Aspidium illiricum* Borb. 1891, Oest. Zeit. 41:354. (*P. lonchitis* x *P. aculeatum*). – *M. иллирийский*.

Описан из альпийской Европы.

Европа, Кавказ.

Черешок короткий, покрыт бурыми ланцетовидными чешуйками; листья ланцетовидные, кожистые, 30–50 см дл., 4–9 см шир.; перья серповидные, самые нижние треугольные; жилки одинождывильчатые; сорусы сидят на конце или посередине жилок; споры abortивные;  $2n = 123$ .

Распр. на Кавказе: Куб.– Каргл. Шем.– Абх.– Рион.– Тал.

Встречается совместно с родительскими видами, обычно в среднем и верхнем горных поясах, среди камней, в лесистых ущельях, в грабово-дубовых, буковых и пихтово-словых лесах.

2. *P. x bicknellii* (Christ) Hahne l. c.: 103 – *Aspidium bicknellii* Christ 1900, in Burhat. Fl. Alp. Marit. 1:78. (*P. aculeatum* x *P. setiferum*). – *M. Бикнелля*.

Описан из Европы.

Европа, Кавказ.

Черешок покрыт продолговатыми бурыми чешуйками; листья продолговато-овальные, кожистые, 80–100 см дл., 18–20 см шир., перышки черешчатые, ланцетные; жилкование 1–2-вильчатое, вилочки широкие и узкие; индузий кожистый, зазубренный; сорусы крупные, сидят на конце и посередине жилок; споры abortивные;  $2n = 123$ .

Распр. на Кавказе: Абх.– Адж.– Рион.

Обитает в сообществе с родительскими видами, в нижнем и среднем горном поясах Колхиды, в дубовых, дубово-грабовых, ольховых и буковых лесах, а также по лесным ущельям и у ручьев.

3. *P. x wirtgenii-Hahne* 1906 l. c.: 102. (*P. braunii* x *P. setiferum*).–  
*M. Виртгена*.

Описан из Европы.

Европа, Кавказ.

Черешок густо покрыт ланцетовидными бурыми чешуйками, на поперечном сечении округло-овальный; листья продолговатые, мягкокожистые, 60–80 см дл., 15–20 см шир.; перышки тонкочерешковые, широкоовальные, по краю пыльчатые; жилкование 1–2-вильчатое, вилочки широкие; индузий мягкий, городчатый; сорусы сидят на верхушке жилок, споры abortивные;  $2n = 123$ .

Распр. на Кавказе: Абх.– Рион – Адж.

Встречается в группировке с родительскими видами в нижней части лесного пояса, в тенистых широколиственных лесах.

4. *P. x luerssenii (Dorfl.) Hahne* 1905, l. c.: 103 – *Aspidium luerssenii* –  
*M. Люерсена*.

Описан из Европы.

Европа, Кавказ.

Черешок покрыт овальными темно-бурыми чешуйками, на поперечном сечении округлый; листья продолговато-овальные, кожистые, 80–120 см дл., 20–28 см шир.; перышки широкоовальные черешчатые или сидячие, по краю рассеченные; жилкование 1–2-вильчатое, вилочки длинные и короткие, узкие и широкие; индузий кожистый, по краю зубчато-надрезанный; сорусы сидят около верхушки жилок; споры abortивные;  $2n = 164$ .

Распр. на Кавказе: Куб.– Абх – Рион.– Адж.– Каргл.– Шем.– Тал.– МК (Боржоми).

Приурочен к тенистым и глубоким лесным ущельям, в верхней и средней частях лесного пояса, изредка на выходах скал, среди зарослей кавказского рододендрона и в остатках криволесья.

5. *P. x fominii A. Asker. et A. Bobr.* 1972, Бот. ж. 57, 10:1298. (*P. woronowii* x *P. aculeatum*).– *M. Фомина*.

Т у р и с: (Кавказ) "Талыш, Астара, около субтропического совхоза, 12.XI 1970, А. Аскеров" (ВАК!).

Кавказ, Юго-Зап. Азия.

Листья удлинненно-яйцевидные, дваждыперисто-рассеченные, ко-



Рис. 54. *Polystichum x fominii* Талым (тип).

жистые, 80–100 см дл.; черешок покрыт буро-каштановыми ланцето-видными и волосовидными чешуйками; первичный и вторичный рахисы густо покрыты мелкими чешуйками и волосками; перья заостренные, вверх отклоненные, отставленные друг от друга; перышки ланцетные, тонкочерешчатые; сильно заостренные, глубококорассеченные, у основания с вытянутыми ушками, самые нижние глубоконадрезные, крупнее остальных; жилкование и место прикрепления соросов носят смешанный характер: индизии мягкокожистые, цельнокрайные или городчатые; споры abortивные.

Распр. на Кавказе: Тал.- Абх.- Адж.

Обитает в нижней и средней частях лесного пояса, в лесистых ущельях, в сырых местах и у ручьев (Аскеров, 1977, 1978) (рис. 54)

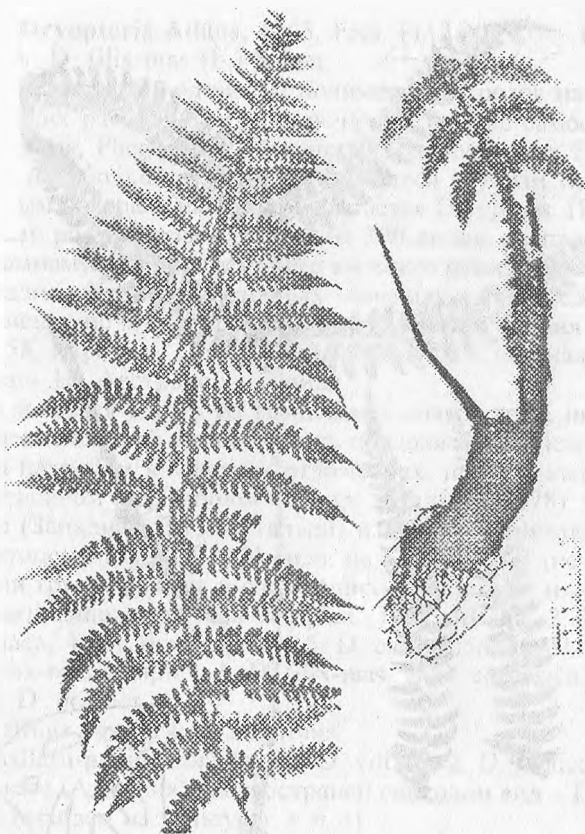


Рис. 55. *Polystichum x safarovii*. Талыш (тип).

6. *P. x safarovii* A. Asker. et A. Bobr. 1972, цит. соч.: 1298. (*P. braunii* x *P. woronowii*).— М. Сафарова.

Т у р у с: (Кавказ) "Талыш, Астара, окр. Субтропического совхоза, 1 IV.1970, Аскеров" (ВАК!).

Кавказ, Юго-Зап. Азия.

Обитает в дубово-грабово-ольховых лесах нижнего, изредка среднего горного поясов, по ущельям, а также в сырых и тенистых местах (Аскеров, 1977, 1978) (рис. 55).

7. *P. x dmitrievae* A. Asker. 1983, Докл. АН АзССР, 39, 3:61. (*P. woronowii* x *P. setiferum*).— М. Дмитриевой.

Т у р у с: (Кавказ) "Аджария, между селениями Гонио и Сарпи, 4 VIII.1981, А. Аскеров" (ВАК!).

Кавказ, Юго-Зап. Азия.

Листья удлинено-яйцевидные, дважды-перисто-рассеченные, кожистые, 100–180 см дл.; черешок 40–50 см дл., покрыт удлинено-



Рис. 56. *Polystichum x dmitrievae* A. Asker, hybr. nov. Аджария (тип) (внизу поперечный срез черешка, видны проводящие пучки).

яйцевидными, буро-каштановыми чешуйками; последние у основания темно-коричневые, на верхушке светлые; первичный и вторичный рахисы покрыты мелкими чешуйками и красновато-каштановыми волосками; перья ланцетные, заостренные, вверх отклоненные, сильно отставленные друг от друга; перышки глубокорассеченные, у основания с вытянутыми ушками; самые нижние акроскопические глубоконадрезные, крупнее остальных; жилкование и место прикрепления соросов носят смешанный характер; споры коричневые, abortивные; число клеток аннулюса – 12–14; число проводящих пучков в основании черешка – 5–7 (рис. 56).

Распр. на Кавказе: Адж.

В нижней части лесного пояса, в лесистых влажных ущельях.

Род 29. *Dryopteris* Adans. 1763. Fam. Pl. 2:20, 551. — Щитовник.

Т у р у s: *D. filix-mas* (L.) Schott.

Щитовник является одним из полиморфных родов папоротников. В классических работах в него включались и ныне самостоятельные роды *Thelypteris*, *Phegopteris*, *Oreopteris*, *Gymnocarpium*. В настоящее время этот род большинством принимается в узком понимании и приоритетным родовым названием считается *Dryopteris*. По современным данным, род включает около 270–300 видов, распространенных по всему земному шару, но центр его видового разнообразия находится в Юго-Западном Китае и Восточных Гималаях, где сосредоточено 175 видов. Размещение видов по некоторым регионам: Индия — 58 видов, Япония — 58, Европа — 21, Тайвань — около 20, Северная Америка — 14, Африка — 15, Австралия — 3 вида.

Кавказ является одним из важнейших очагов рода, интенсивный формообразовательный процесс здесь продолжается. Ископаемые остатки рода находят в меловых отложениях, но его развитие произошло в основном в третичном периоде (Гладкова, 1978). В виде спор на Кавказе (Западная Грузия, Талыш) известен с олигоцена до нижнего плейстоцена. В СССР — 24 вида, на Кавказе — 13 (не считая гибридов). Они группируются в следующих комплексах, или группах:

I. *D. carthusiana-austriaca* complex: 1. *D. liliana*, 2. *D. expansa*, 3. *D. austriaca*, 4. *D. alexeenkoana*, 5. *D. carthusiana*, 6. *D. remota*.

II. *D. filix-mas* complex: 1. *D. filix-mas*, 2. *D. caucasica*, 3. *D. pseudorigida*, 4. *D. oreades*.

III. *D. affinis* complex: 1. *D. affinis*.

IV. *D. villarii-pallida* complex: 1. *D. villarii*, 2. *D. raddeana*.

На Кавказе (Аджария) распространен еще один вид — *D. atrata*, по видимому, выходец из культуры.  $x = 41$ .

1. Перышки перисто-раздельные, зубчики резко переходят в длинную мягкую ниточку ..... 2
2. Перышки цельнокрайние, зубчатые, реже перисто-надрезанные, зубчики гуповатые или с коротким острием ..... 7
3. Пластинка дельтовидно-треугольная, светло-зеленая, голая; перья вогнутые, треугольно-продолговатые до линейных; перышки узкопродолговатые, с зубчиками; черешок длинный, светло-бурый, покрытый бурыми одноцветными чешуйками, на поперечном сечении полукруглые, в основании с 5 пучками; периспории неравномерно-складчатые, складки петлеобразные, отдельные, изредка на вершине вилемчатые ..... 1. *D. liliana*
4. Перышки не вогнутые, плоские или выпуклые, пластинка широкоовальная, продолговатая или ланцетная ..... 3
5. Базальные сегменты нижних перьев длиннее половины длины перьев и оклещены книзу; периспории ширококрылатые, в виде широкой оторочки с шипиками; чешуйки на черешке широкоовальные или ланцетные, светло-бурые, обычно в нижней части темно-каштановые; пластинки дельтовидно-овальные, до 120 см дл., желто-зеленые, тонкие, редкожелезистые или голые; перышки плоские, зубчатые; сорусы сидят посередине жилок; индузии от голых до густо-железистых; черешок длинный, в поперечном сечении треугольный, в основании с 3 пучками ..... 2. *D. expansa*
6. Базальные сегменты нижних перьев равны или короче половины длины перьев;

- периспории редккрылатые или без крыльев, или периспории опадающие ..... 4
4. Базальные сегменты нижних перьев короче половины длины перьев, периспории без крыльев (с оторочкой) ..... 5
- Базальные сегменты нижних перьев равны половине длины перьев, периспории редккрылатые или опадающие ..... 6
5. Пластинки листа продолговато-овальные, тонкие, оливково-зеленые, густо-железистые, до 140 см дл.; перышки плоские, зубчатые; чешуйки на черешке ланцетные, темно-бурые, посередине с темно-каштановыми полосами; сорусы сидят посередине жилки; индузии густо-железистые; черешок светло-зеленый, в основании с 5 пучками ..... 3. *D. austriaca*
- Пластинки листа продолговато-дельтовидные, плотные, темно-зеленые, редко-железистые, до 160 см дл.; перышки выпуклые, на концах усеченные; чешуйки на черешке вытянуто-продолговато-ланцетные, темно-бурые, посередине с темно-каштановыми полосами или черноватые; сорусы сидят у верхушки жилки; индузии железистые; черешок черноватый, в основании с 3 пучками ..... 4. *D. alexeenkoi*
6. Листья до 80 см дл., светло-зеленые, тонкие; перышки плоские, зубчатые; сорусы у верхушки на черешке бурые, широкоовальные, с коротким тупым концом; черешок светло-зеленый, длинный, в основании с 3 пучками; споры развивающиеся, периспории с оторочкой ..... 5. *S. carthusiana*
- Листья до 120 см дл., темно-зеленые, кожистые; перышки выпуклые, рассеченные или раздельные; сорусы мелкие, распоженные двумя правильными рядами, обычно не сливающиеся, сидят около верхушки жилки; индузии кожистые, красновато-коричневые, голые, по краям зубчатые, при созревании разрывающиеся; чешуйки на черешке бурые, ланцетные, заостренные, торчащие, сходные с чешуйками *D. affinis*, черешок соломенного цвета, длинный, в основании с 5-6 пучками; споры недоразвитые, периспории обычно опадающие ..... 6. *D. remota*
7. Зубчики с коротким, толстоватым и вытянутым острием, которое иногда загнуто или прижато к краю перышка ..... 8
- Зубчики обычно туповатые ..... 9
8. Чешуйки на черешке светло-бурые, одноцветные; перышки глубоконадрезные, зубчики расходящиеся; пластинка узкая, продолговато-ланцетная, полукожистая, не зимующая; сорусы сидят посередине жилки; индузии с железками; черешок в основании с 6 пучками; периспорий слабоскладчатый, складки длинные, немногочисленные ..... 12. *D. villarii*
- Чешуйки на черешке светло-бурые, посередине с темно-каштановыми полосами; перышки продолговатые, городчатые или узколанцетные глубоко надрезные (var. *talyschense*), в нижней части разделены на 2 кругловатые лопасти; пластинка широкая, овально-продолговатая, кожистая, зимующая; сорусы сидят посередине жилки; индузии почти голые или с редкими железками; черешок в основании с 5 пучками; периспории складчатый, складки неравномерные, короткие, извилистые ..... 13. *D. raddeana*
9. Индузий плоский, пленчатый, не охватывает сорус с боков, а покрывает его только сверху ..... 10
- Индузий выпуклый, кожистый, охватывает сорус с боков ..... 12
10. Индузий плоский по краям разрезанный; пластинка сероватая; перышки глубоконадрезные, зубчатые; черешок короткий, покрыт одноцветными ланцетными чешуйками, в основании с 5 пучками; периспорий складчатый ..... 9. *D. pseudorigida*
- Индузий по краям обычно не разрезанный ..... 11
11. Листья дважды перисторассеченные; перышки короткие, ланцетные, одиножды пильчато-зубчатые или надрезные; жилкование 1-2-вильчатое; сорусы сидят близ

- середины жилок или ниже ее, черешок густочешуйчатый, в поперечном сечении желобчатый, в основании с 5 пучками; периспорий гребенчатый, гребни извилистые, не прерывистые, почти равномерные ..... 7. *D. filix-mas* s. str.
- Листья тройкоперистые; перышки длинные, острые, узколанцетные или линейные, двоякопильчато-зубчатые или глубоконадрезные; жилкование 2–3-вильчатое; сорусы сидят посередине жилок; черешок редкочешуйчатый, в поперечном сечении полукруглый, с 3–4 пучками; споры длиннее, периспорий гребенчатый, гребни прерывистые, неравномерные ..... 8. *D. caucasica*
12. Индузий ржаво-бурый, при созревании разрывающийся; листья темно-зеленые, зимующие, кожистые; черешок длинный, густо покрыт ржаво-бурыми или красно-рыжими чешуйками; перышки ланцетные, почти цельнокрайные, на верхушке тупо срезанные или закругленные, иногда с тупыми закругленными зубчиками; сорусы сидят посередине или ниже середины жилок; черешок в поперечном сечении желобчатый в основании с 5 пучками; периспорий слабоскладчатый, складки низкие, анастомозирующие ..... 11. *D. affinis*
- Индузий светлый, очень выпуклый, не разрывающийся; листья светло-зеленые, не зимующие, полужокистые; черешок короткий, густо покрыт соломенно-бурыми ланцетными и волосовидными чешуйками; перышки обычно короткие или длиннозаостренные, сближенные с тупыми зубчиками; сорусы сидят посередине жилок, округлые, крупные; черешок в поперечном сечении полукруглый, в основании с 5 пучками; периспорий складчатый, складки широкие, петлеобразные, на поверхности извилистые ..... 10. *D. oreades*

## I. *Dryopteris carthusiana-austriaca* complex

*I. D. liliana* Golits. 1933, Feddes Repert. 31:338; Гроссг. 1939, Фл. Кавк., изд. 2, 1:19; Голицын 1941, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 10:38; Дмитр., 1960, Опред. раст. Адж.: 14; Колак. 1961, Раст. Колх.: 143; Долух., Микел. 1971; Фл. Груз., изд. 2, 1:83; А. Аскер. 1982, Докл. АН АзССР, 38, 9:57. – Ц. Липи.

**Н о л о т у р и с:** (Колхида, Аджария) "Кобулетский р-н, окр. с. Цихисдзири, 21.XII 1928, С. В. Гольцин" (ТВИ!) (рис. 57).

Южн. Колхида, Лазистан (рис. 58).

Распр. на Кавказе: Адж.

В нижней части лесного пояса, в тенистых лесах, на лесистых склонах, по сырым ущельям, в зарослях понтийского рододендрона и в трещинах влажных скал. Встречается единичными экземплярами, иногда – небольшими популяциями.

Южно-колхидский, по происхождению, вероятно, лазистанский, лесной, мезофильный. А. А. Гроссгейм (1939), считая этот вид промежуточным между *D. austriaca* и *D. alexeenkoana*, писал: "...Возможно, что в дальнейшем, при накоплении достаточного материала, придется пересмотреть вопрос о видовой самостоятельности *D. liliana* и влить эту форму в систему варьирования *D. alexeenkoana*". Д. И. Сосновский (1941) не приводил этого вида во "Флоре Грузии". С. В. Голицын (1941) отмечал, что "вопреки предложению А. А. Гроссгейма, очевидно, никогда не наблюдавшего *D. liliana* в природе, сегменты ее не выпуклые, как у *D. alexeenkoana*, а вогнутые, благодаря чему растение имеет оригинальный и изящный вид; и впервые указал связь



Рис. 57. *Dryopteris liliانا* (Аджария, Цихисдзир, голотип).

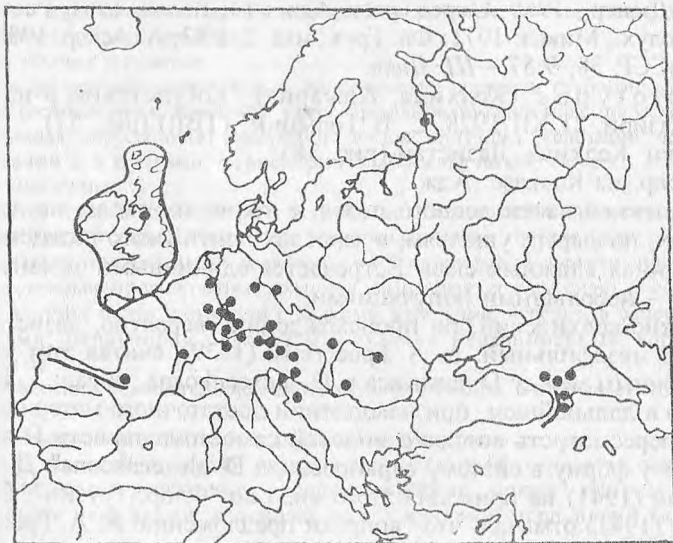


Рис. 58. Ареалы *Dryopteris acmula* (отмечен линией в Зап. Европе), *D. liliانا* (отмечены линией в Эвкение) и *D. remota* (отмечен точками).

*D. liliana* с атлантическим видом *D. aemula*. После этой публикации почти во всех кавказских ботанических работах *D. liliana* признавался самостоятельным видом. Но английский птеридолог С. R. Fraser-Jenkins (1974) вновь поднял вопрос о видовом статусе названного вида, считая его идентичным *D. aemula*.

Таким образом возникает необходимость выяснения систематического положения *D. liliana* во флоре Кавказа. Для этой цели нами выполнено сравнительное изучение гербарного материала *D. aemula*, неизбежно присланного нам Fraser-Jenkins (BM), и типового экземпляра *D. liliana*. Кроме того, 10.VIII.1981 г. мы посетили классическое местонахождение данного вида (окр. с. Цихисdziри), обнаружив его на лесном склоне под пологом лавровишни и рододендрона понтийского. *D. liliana* известен еще из 2 мест Аджарии: р. Леча (приток р. Королисцкали) и верховья р. Королисцкали, г. Мтирала.

Критическое изучение всех гербарных материалов, включая наши новые сборы, позволили прийти к следующему заключению:

1. *D. liliana* хорошо отличается от *D. alexeemkoana* и *D. austriaca* по морфологии перьев, которые у него вогнутые, благодаря чему растение имеет своеобразный вид, а у 2 других – выпуклые.

2. *D. liliana* связан именно с атлантическим видом *D. aemula*, это впервые было указано С. В. Голыцыным (Golitsin, /1938/. По современным данным, последний известен с атлантического побережья Европы (Англия, Ирландия, Франция, Испания) и с атлантических островов (Азорские о-ва, о-ва Мадейра, Канарские о-ва).

3. Нельзя согласиться с С. R. Fraser-Jenkins (1974) об идентичности *D. liliana* и *D. aemula* – они отличаются по некоторым морфологическим (форма листовой пластинки, рахиса, чешуй и опушение), анатомическим и биохимическим (наличие у *D. aemula* запаха кумаина, отсутствие его у *D. liliana*) признакам.

2. *D. expansa* (C. Presl.) Fr.-Jenk. et Jermy 1977, Fern Gaz. 11:338; A. Аскер. 1982, Изв. АзССР, сер. биол. н., 3:20. – *Nephrodium expansum* Presl, 1825, Rel. Haenk. 1:38. – *Dryopteris assimilis* S. Walker, 1961, Amer. Journ. Bot. 48, 7:607; А. Бобр. 1974, Фл. евр. ч. СССР, 1:82; А. Аскер. 1977, Бот. ж. 62, 7:1029; Галушко 1978, Фл. Сев. Кавк. 1:35. – III. *распростертый*.

Описан из Канады ("Hab. in Nootka-Sund").

Евразия, Сев. Америка, Кавказ.

Распр. на Кавказе: Куб.– Эльб – Тер.– Абх.– Рион.– Адж.– Шем.– МК (рис. 59).

В лесном, особенно в его верхней части, и в субальпийском поясах, до 2500 м над ур. м. В хвойных и широколиственных лесах, часто в ольово-пихтовом, ольово-ильмовом, сосновом, буковом криволесьях, а также в зарослях высокогорных кустарников.

Голарктический, циркумполярный, преимущественно горнолесной, мезофильный, диплоид,  $2n = 82$  (рис. 60).

При изучении цитологии папоротников из Скандинавии и Швейцарии I. Manton (1950) впервые установила диплоидный цитотип

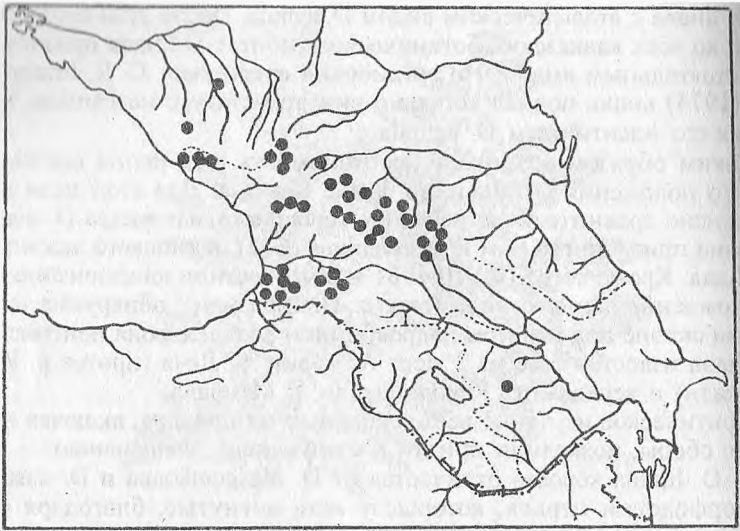


Рис. 59. Распространение *Dryopteris expansa* (C. Presl.) Fr.-Jenk et Jermy



Рис. 60. *Dryopteris expansa* (C.Presl.) Fr.-Jenk. et Jermy.  
Собран автором в Абхазии (г. Мамдзышха) 20.VI.1980.

среди тетраплоидного палиморфного вида *Dryopteris austriaca*. Дальнейшие исследования показали, что этот цитотип широко распространен по всей Европе (Walker, Jermy, 1964; Jalas, Suominen, 1972; Piekos-Mirkova, 1979). По современным данным, он имеет более широкий ареал, охватывая с одной стороны Северную Америку, с другой – Восточную Азию, включая Дальний Восток. Он был найден в Турции (Fraser-Jenkins, 1974). Кроме того, отмечено его местонахождение в горах Центральной Европы в более высоких широтах, чем других видов *Dryopteris carthusiana-austriaca* complex.

*D. expansa* является одним из широко распространенных видов на Кавказе. Его ареал охватывает главным образом Западный и Центральный Кавказ. Впоследствии найден в азербайджанской части Большого (Закатальский заповедник, хр. Цидлов, среди зарослей кавказского рододендрона, 2500 м над ур. м.) и Малого (окр. оз. Гейгель, г. Сариял) Кавказа (Аскеров, 1982).

3. *D. austriaca* (Jacq.) Woyнар ex Schinz et Thell. 1919, Vierteljahr. Nat. Ges. Zurich, 60:339; Гроссг. 1939, цит. соч.: 15; Дмитр. 1960, цит. соч.: 14; Колак. 1961, цит. соч.: 143; Долух., Микел. 1971, цит. соч.: 80; *Polypodium austriacum* Jacq 1964, Obs. Bot., 12:45; – *P. dilatatum* Hoffm. 1795, Deutsch. Fl. 2:7. – *Dryopteris dilatata* (Hoffm.) A. Gray, 1848, Man. Bot. 1:631; Фомин 1913, Птерид. Фл. Кавк.: 61; Колак. 1980, Фл. Абх., изд. 2, 1:3. – *D. lanceolatoricristata* (Hoffm.) Alst. 1954, Brit. Fl.: 15, p. p. incl. typo; А. Бобр. 1974, цит. соч.: 82; Галушко 1978, цит. соч.: 35. – *Щ. австрийский*.

Описан из Австрии ("In silvis subalpinis Etfcheri").

Евразия, Сев. Америка.

Распр. на Кавказе: Куб. – Эльб. – Тер. – Абх. – Рион. – Адж. – Шем. – МК (только на западе) (рис. 61).

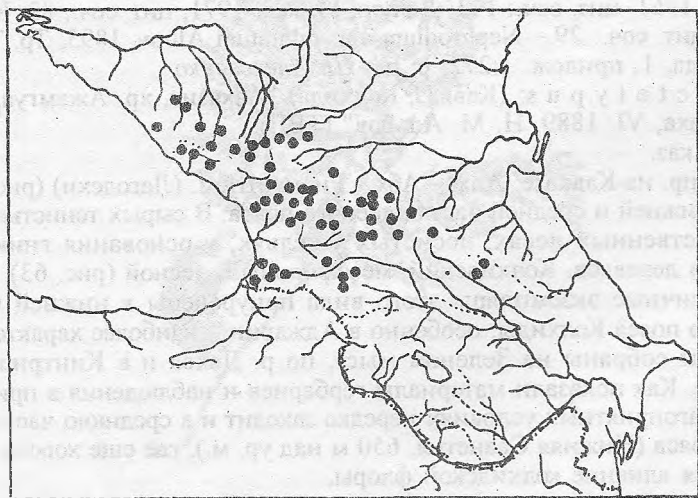


Рис. 61. Распространение *Dryopteris austriaca* (Jacq.) Woyнар ex Schinz et Thell.

От низменности до верхнего горного пояса, до 2000 м над ур. м. В сырых хвойных и хвойно-широколиственных лесах, особо елово-пихтовых, буково-пихтовых, буковых и грабовых, часто по глубоким лесистым ущельям, а также между валунами среди леса.

Голарктический, неморально-бореальный, преимущественно горно-лесной, мезофильный, тетраплоид,  $2n = 164$ .

Вид хорошо представлен в западной и центральной частях Большого Кавказа. Восточной границей этого вида на Кавказе А. А. Гроссгейм (1939) считал ущелье р. Арагви. Однако новые сборы позволяют значительно расширить ареал на восток, включая верховья р. Алазани. На Северном Кавказе встречается спорадически в Кабардино-Балкарии – от Баксана до Черка Балкарского включительно, наиболее обычен для верховий р. Чегем. Далее к востоку, по-видимому, ареал вида не протягивается, хотя И. А. Микеладзе (1967) приводит его для Дагестана. Гербарные экземпляры этого вида из Дагестана нам не известны, нет их в Гербарии Дагестанского университета; этот вид не приведен для Дагестана и другими ботаниками (Фомин, 1934; Гроссгейм, 1939; Галушко, 1978).

На Малом Кавказе его ареал ограничивается лишь Грузинской ССР (Аджария, Боржоми), в Восточное и Южное Закавказье он не заходит. В пределах Азербайджана и Армении пока не найден.

Наши наблюдения показали, что обычно в субальпах встречается хорошо обособленная форма *D. austriaca*, у которой перья удалены друг от друга, сорусы сидят двурядно и близки к средней жилке (*var. remotiloba* Fomin).

4. *D. alexeenkoana* Fomin 1911, Fl. Cauc. Crit. 1, 1:67; Фомин 1913, цит. соч.: 67; Гроссг. 1939, цит. соч.: 15; Дмитр. 1960, цит. соч.: 14; Колак. 1961, цит. соч.: 143; Долух., Микел. 1971, цит. соч.: 82; Колак. 1980, цит. соч.: 29. – *Nephrodium var. dilatatum* Albov, 1895, Тр. Тифл. бот. сада, 1, прилож. 1:272, р. р. – *Щ. Алексеенко*.

Л е с т о т у р и с: (Кавказ, Колхида) "Абхазия, хр. Ажамгуа, река Псырдзха, VI. 1889, Н. М. Альбов" (ТВИ!).

Кавказ.

Распр. на Кавказе: Адж. – Абх. – Рион. – Шем. (Лагодехи) (рис. 62).

В нижней и средней частях лесного пояса. В сырых тенистых широколиственных лесах, лесистых ущельях, у основания гниющих стволов деревьев. Колхидский, мезофильный, лесной (рис. 63).

Типичные экземпляры этого вида приурочены к нижней части лесного пояса Колхиды, особенно в Аджарии – наиболее характерные образцы собраны на Зеленом мысу, по р. Дехва и в Кинтришском ущелье. Как показали материалы гербариев и наблюдения в природе, при благоприятных условиях нередко заходит и в среднюю часть лесного пояса (Нижняя Сванетия, 650 м над ур. м.), где еще хорошо чувствуется влияние колхидской флоры.

Этот папоротник часто гибридизуется с *D. austriaca* и *D. expansa*. Наличие подобных гибридов обнаружено: в Аджарии (Клыхуар, в

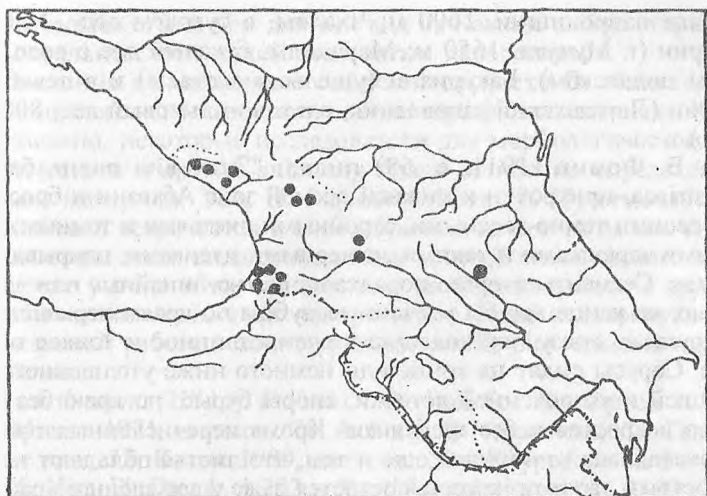


Рис. 62. Распространение *Dryopteris alexeenkoana* Fomin.



Рис. 63. *Dryopteris alexeenkoana* Fomin. Собран автором в Сванетии (окр. с. Хопури), 10.VII.1978.

зарослях лавровишни, 1600 м; Чхалты. в буковом лесу, 1000 м). в Аджарии (г. Мучута, 1650 м; Мараиды, буковый лес с рододендроновым подлеском). Бакуриани (ущелье у заставы) и в левобережье Кахетии (Лагодехский заповедник, ольхово-ильмовый лес, 800 м над ур. м.).

А. В. Фомин (1911, с. 68) писал: "Этот вид очень близок к *D. austriaca*, приурочен к нижней лесной зоне Абхазии и бросается в глаза своими темно-зелеными, стройными листьями и темными, почти черными черешками и такими же черными пленками, покрывающими черешок. Сегменты второго порядка ланцетно-линейные или чаще линейные, на конце как бы усеченные, зубцы по краям перышек овально-округлые, сразу переходящие в очень длинное и тонкое остроконечие. Сорусы сидят на конце или немного ниже утолщенного конца плодушей и укороченной веточки. споры бурые, по краю без крыловидных выростов и без гребешков. Кроме перечисленных признаков *D. alexeenkoana* отличается еще и тем, что листья обладают неприятным острым запахом, который остается даже у засушенного растения". А. А. Гроссгейм (1939) отметил у него еще одну морфологическую черту – наличие выпуклых перьев и перышек. По данным М. Ф. Давлианидзе (1965), этот вид отличается и размером спор.

При изучении гербарного материала *D. austriaca* выявлено, что его некоторые экземпляры из Западной Европы проявляют значительное сходство с кавказским материалом *D. alexeenkoana* (форма и цвет чешуй и листа, а также морфология спор). Этому вопросу была посвящена статья Н. Pickos-Mirkova (1977), где в результате изучения в основном морфологии спор 3 видов (*D. expansa*, *D. austriaca*, *D. alexeenkoana*) заключается, что *D. alexeenkoana* идентичен *D. austriaca*, а *D. austriaca sensu Fomin* с Кавказа – *D. expansa*. По данным этого автора, некоторые признаки, приведенные А. В. Фоминым (1913) для *D. austriaca*, – соломенно-желтый цвет листьев, сильное варьирование железистого опушения листа, железистый индузий, форма чешуй, асимметрия проксимального базископического вторичного пера – являются характерными для *D. alexeenkoana*. Ряд признаков, отмеченных А. В. Фоминым для *D. austriaca s. str.*, – темно-зеленый цвет листьев, узкие чешуйки с вытянутыми остроконечиями, устойчивая железистость листа, б. м. одинаковые размеры проксимальных базископических вторичных перьев с остальными перьями – в настоящее время считаются специфическими для *D. austriaca s. str.* Как показали наши исследования, некоторые внутривидовые таксоны полиморфного вида *D. austriaca*, а именно *var. acuta Fomin*, *var. deltoidea auct. fl. Cauc.*, *var. oblonga sensu auct. fl. Cauc.*, действительно относятся к *D. expansa*. Однако нельзя согласиться с утверждением, что *D. austriaca sensu Fomin* в целом идентична *D. expansa*.

Кроме того, как показали наши наблюдения, в природе растения *D. alexeenkoana* имеют стройные темно-зеленые листья с выпуклыми перышками, а также кумариновый острый запах. Этими признаками

и анатомическим строением данный вид на Кавказе слегка отличается от всех остальных популяций игольчатых папоротников.

Расхождения во мнениях о самостоятельности *D. alexeenkoana*, несомненно, связаны с недостаточностью гербарного материала. Кроме того, возможно, некоторые исследователи для морфологического, палеоботанического и других анализов брали ошибочно определенный гербарный материал. Так, Н. Pickos-Mirkova (1977) отмечает, что *D. alexeenkoana* встречается в елово-буковых лесах, тогда как типичные экземпляры этого вида свойственны нижней части лесного пояса; недостаточно учтено и то, что этот вид часто дает помеси с другими близкими видами игольчатых папоротников. Надо подчеркнуть и то, что в указанной работе неточно указаны тип *D. alexeenkoana* и место его хранения.

5. *D. carthusiana* (Vill.) H. P. Fuchs 1958, Bull. Soc. Bot. France, 105:339; Довух., Микел. 1971, цит. соч.: 78; А. Бобр. 1974, цит. соч.: 81; Галушко 1978, цит. соч.: 35; Колак. 1980, цит. соч.: 30.— *Polypodium carthusianum* Vill. 1786, Hist. Pl. Dauph. 1:292.— *Aspidium spinulosum* Sw. 1802, Journ. Bot. (Gotting.) 2:18.— *Dryopteris spinulosa* (Sw.) Watt 1869, Canad. Naturalist (Geol.), N. S. 3, 2:159.— *Nephrodium cuspinulosum* Diels 1902, in Engl. Prantl., Nat. Pflanzenfam. 1, 4:174.— *Dryopteris cuspinulosa* (Diels) Fomin 1911, Fl. Cauc. Crit. 1, 1:59; 1913, цит. соч.: 59.— *D. lanceolatocristata* (Hoffm.) Alst. 1954, Brit. Fl.: 15, p. p. excl. typo.— *Щ. шартрский, щ. игольчатый*.

Описан из Франции ("Mt. Bovinant, 20.IX 1775").

Зап. Европа, Скандинавия, Кольский п-ов, евр. ч. СССР, Кавказ, Крым, Малая Азия. Зап. Сибирь, Сев. Америка.

Распр. на Кавказе: Куб.— Эльб.— Тер.— Даг.— Прик.— Кубин. (редко: Дагестан, Буйнакский р-н, с. Манасаул.)— Шем. (редко: Дагестан, долина г. Гутон, Лагодехи)— МК — Тал.— Абх.— Рион.— Адж. (рис. 64).

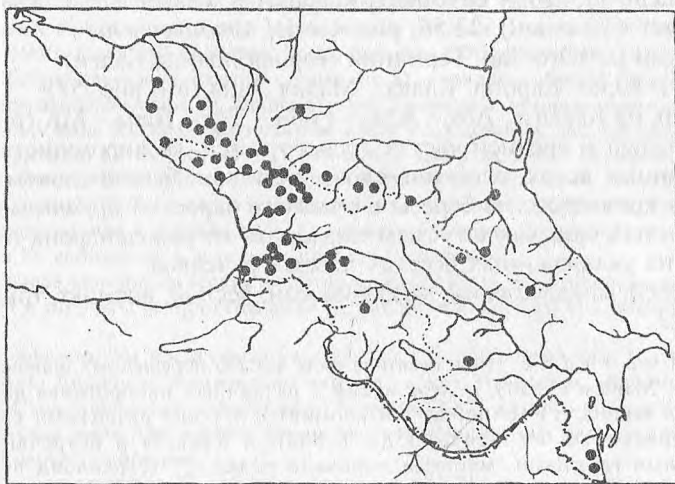


Рис. 64. Распространение *Dryopteris carthusiana* (Vill.) H. P. Fuchs.

От нижнего лесного до субальпийского пояса, особенно в средней и верхней частях лесного, в хвойных и хвойно-широколиственных лесах, часто в елово-пихтовых и буково-пихтовых, а также ольховых, грабовых, ольхово-лапиновых формациях, в зарослях кустарников и в тенистых влажных ущельях.

Голарктический, бореально-неморальный, преимущественно горно-лесной, мезофильный, тетраплоид.  $2n = 164$ .

Этот вид в своем ареале приурочен в основном к сырым хвойным (особенно часто еловым) лесам, нередко заходит в арктику. По сравнению с предыдущим видом он дальше проникает на юг Азии и имеет более широкую экологическую амплитуду. Отличается также сравнительно меньшей полиморфностью.

*D. carthusiana* не приводился для Ирана (Wendelbo, 1976), хотя мы допускаем его распространение в этом регионе, поскольку он обнаружен нами в Талыше (Астаринский р-н, с. Шахагач и в окр. с. Арчиван). Ареал его на Кавказе приблизительно сходен с таковым *D. austriaca* однако произрастает в более разнообразных экологических условиях. Кроме того, на Северном Кавказе его ареал заходит в Дагестан (Ахтынский р-н, с. Гдым; Рутульский р-н, истоки р. Самур; Буйнакский р-н, с. Манасаул), и мы допускаем его распространение также в Северном Азербайджане. На Малом Кавказе отмечен также в Северной Армении – Степанаван. Апаран (по Тахтаджяну, 1954). В пределах Азербайджана собран лишь в Талыше. А. А. Гроссгеймом (1939) и Р. Я. Рза-заде (1950) приводился из окрестности оз. Гейгели (с. Аджикенд), однако нами установлено, что эти экземпляры принадлежат *D. expansa*.

6. *D. remota* (Doell.) Druce 1908, List Brit. Pl.: 87; А. Аскер. 1982, ДАН АзССР, 38, 9:57, карта 1. – *Aspidium rigidum* var. *remotum* Doell 1843, Rhein. Fl.: 16 – *Dryopteris kemulariae* Mikhel. 1963, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 22:56, рис. 1. – *Щ. отдаленный*

Описан из Юго-Зап. Германии (горная долина Баден).

Зап. и Южн. Европа, Кавказ, Малая Азия (см. рис. 58).

Распр. на Кавказе: Абх.– Адж.– Рион.– Тер.– Шем.– МК (рис. 65).

В нижней и средней частях лесного пояса. В широколиственных и смешанных лесах, особенно елово-пихтовом, буково-еловом и грабовом, в криволесье из березы с участием зарослей крушины и ольхи, тенистых ущельях с густым подлеском из рододендрона понтийского и на увлажненных берегах лесных ручейков.

Европейско-кавказский, мезофильный, лесной, апомикт, триплоид  $2n = 123$ .

Примечание. В систематике вида немало нерешенных вопросов. Как указала I. Manton (1950), долгое время 2 различных папоротника называли *Dryopteris remota*: 1) триплоидный апомикт с хорошо развитыми спорами распространенный от Испании до Турции и Кавказа и встречающийся небольшими группами, местами довольно редко; 2) тетраплоид почти со стерильными спорами, найденный только однажды в Англии – Brathay Wood 1859, F. Clowes ex Herb. T. Mote (K). Последний культивируется в различных

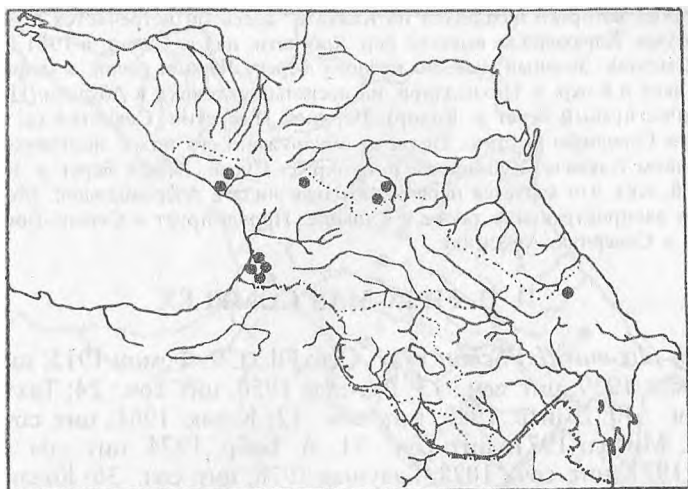


Рис. 65. Распространение *Dryopteris romota* (Doell) Druce.

парках и садах Европы. Оба таксона по внешней морфологии проявляют значительное сходство. Лишь результаты хемотаксономического изучения (Wien et al., 1976; Euw et al., 1980) позволили доказать, что типовой экземпляр *Aspidium rigidum* var. *remotum* относится к триплоидному *D. romota*. Поэтому другой таксон - стерильный тетраплоид - был назван *D. x brataica* Fraser-Jenkins ex Reichstein (1977).

Для идентификации кавказских материалов экземпляры последнего нам любезно выслал Т. Reichstein. Установлено, что кавказские образцы относятся к триплоидному фертильному таксону *D. romota*, а *D. x brataica* на Кавказе отсутствует.

Многие птеридологи считают *D. romota* гибридом, в качестве предполагаемых родителей было предложено несколько пар видов: *D. carthusiana* x *D. filix-mas*; *D. expansa* x диплоид *D. affinis*; *D. austriaca* x *D. filix-mas* (Braun, 1850; Dopp, 1932; Manton, 1950; Gatzl 1961; Widen, Sorsa, Sarvela, 1970; Suominen, 1972; Аскеров (1982). Теоретически возможно сочетание *D. expansa* x диплоид *D. affinis*, что указывает происхождение *D. romota* от этих 2 таксонов, которые произрастают по всему ареалу вида. Однако, как показали наши исследования, данный вид сочетает именно признаки *D. carthusiana* и *D. filix-mas*, а также включает несколько геномов *D. affinis* (точнее *D. affinis* ssp. *coriaceae* var. *rubiginosa* (Fomin) A. Asker.), хотя ни один диплоидный *D. carthusiana* в Европе еще не встречался (Reichstein, 1965). Было также отмечено, что в высокогорьях встречается *D. romota*, у которого преобладают признаки *D. carthusiana*, а в лесном поясе - *D. filix-mas*.

Учитывая морфологические особенности, наличие достаточно жизнеспособных спор и широкое распространение *D. romota*, мы считаем его гибридогенным видом.

По современным представлениям, ареал *D. romota* охватывает Центральную и Западную Европу и значительно тяготеет к югу Пиренеям, Апеннинам и к северу - Скандинавскому полуострову (Аскеров, 1982). Однако в связи с тем, что родительская пара этого вида точно не установлена, его распространение в Европе требует уточнения.

В настоящее время *D. romota* в пределах СССР известен только с Кавказа, по нашим данным, он является одним из европейских видов щитовника, восточ-

ная граница которого находится на Кавказе. Здесь он встречается в Аджарии (окр. Батуми, Хараханские высоты; окр. Кобулет; над с. Сарпи; в 1981 г. собран еще в 2 местах: Зеленый мыс, по правому берегу Черной речки, в широколиственном лесу и в окр. с. Цихидзири, на лесистых склонах); в Абхазии (Цебель; с. Апианча, правый берег р. Кодор); Верхней Имеретии, Сванетии (с. Цана) и заходит в Северную Осетию. Недавно обнаружено его новое местонахождение на Большом Кавказе (Кубинский р-н, окр. с. Сусай, левый берег р. Куручай, ольховый лес), что является первой находкой вида в Азербайджане. Мы допускаем его распространение также в Талыше. Иррадирует в Северо-Восточную Турцию и Северную Армению.

## II. D. FILIX-MAS COMPLEX

7. *D. filix-mas* (L.) Schott 1834, Gen. Fil.: t. 9; Фомин 1913, цит. соч. 38; Гроссг. 1939, цит. соч.: 13; Рза-заде 1950, цит. соч.: 24; Тахт. 1954, цит. соч.: 40; Дмитр. 1960, цит. соч.: 12; Колак. 1961; цит. соч.: 142; Долух., Микел. 1971, цит. соч.: 71; А. Бобр. 1974, цит. соч.: 81; А. Аскер. 1977, цит. соч.: 1028; Галушко 1978, цит. соч.: 36; Колак. 1980, цит. соч.: 30.— *Щ. мужской.*

Описан из Европы. Т у р u s: Herb. Linn. 1251/37.

Евразия, Кавказ, Сев. Америка, Гренландия, Исландия.

Распр. на Кавказе: во всех районах, исключая ВП и Апш.

От нижнего до верхнегорного пояса, в широколиственных и хвойных лесах, характерен для влажных типов пихтово-буковых, буковых, в буково-грабовых формациях часто образует хорошо выраженный ярус; в кустарниковых зарослях и в грещинах скал; изредка на стволах деревьев.

Голарктический, неморальный, преимущественно горно-лесной, мезофильный, аллотетраплоид,  $2n = 164$ .

Является наиболее широко распространенным из всех видов группы. Встречается от Гренландии и Скандинавии до Мексики и Средиземноморья, от Кольского полуострова до Средней Азии и юга Сибири. Основная часть ареала лежит в лесной зоне, где он встречается в хвойных, смешанных и широколиственных лесах, в средних широтах Северного полушария (между 20–60 с. ш.). По данным В. П. Гричука и М. Х. Моносзон (1971), этот вид является редким в Арктике, на Кольском полуострове и в западном Приуралье, а его ареал в Сибири, на Дальнем Востоке и в Тянь-Шане носит реликтовый характер.

Довольно полиморфный вид и часто дает гибриды с другими близкими видами рода или их внутривидовыми таксонами, потому в отношении его объема нет единого мнения. Является сильно варьирующим видом и на Кавказе.

Отсутствует в приморской части Аджарии, где почти не спускается в нижнюю часть лесного пояса. Был собран на высоте 1800 м в буково-словоном лесу у Годерзского перевала, в окр. пос. Кеды на высоте 600 м над ур. м., а также в окрестностях сс. Шуахви, Целати, Даниспапули, Таго и Горджомеладзесби.

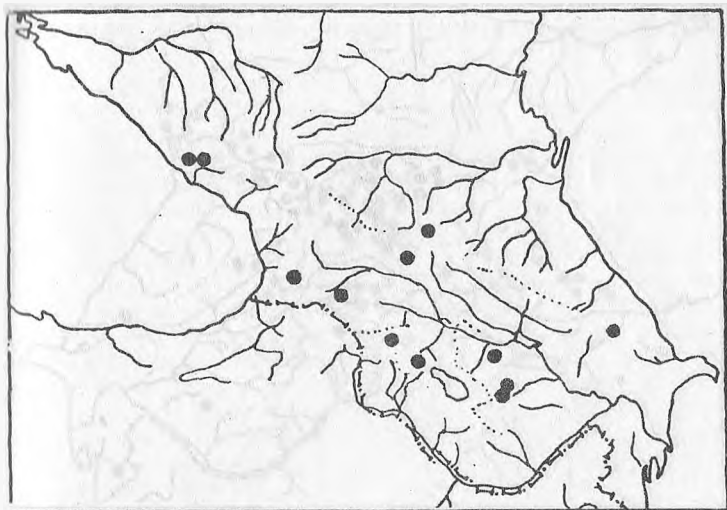


Рис. 66. Распространение *Dryopteris pseudorigida* (Christ) A. Asker.

8. *D. pseudorigida* (Christ) A. Asker. stat. et comb. nov. – *Aspidium filix-mas* var. *pseudorigidum* Christ 1900, Farnkr. Schweiz.: 1, 2:134. Фомин 1913, цит. соч.: 46; Гроссг. 1939, цит. соч.: 13. – *D. filix-mas* ssp. *pseudorigida* (Christ) A. Asker. 1983, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси) 19:6. – Ц. жестковатый.

С у н т у р у с: (Зап. Германия) Baden-Baden bei Gunzenhausen: Brennet Schwarzwald.

Распр. на Кавказе: Абх. – Адж. (редко: Годерзский перевал, ущелье Бенуми; перевал Бадыши) – Шем (Хевсурети, с. Шатили; Картли, с. Марткоби; Восточный Кавказ, г. Фитдаг) – МК (Бакуриани; Армения; Карабах, Агдамский р-н, с. Хындрыстан; окр. оз. Гейгель (рис. 66).

В верхней части лесного и субальпийского поясов, на опушке елового леса, на известняковых скалах, на влажно-каменистых осыпях среди широколиственных и хвойных лесов, в высокотравье.

Общекавказский с иррадиацией, горно-лесной, литофильный, мезофильный, кальцефильный.

9. *D. caucasica* (A. Br.) Fr.-Jenk. et Corley 1972, Brit. Fern. Gaz. 10:221; Fr.-Jenk. 1976, Fern. Gaz. 11, 4:262; A. Asker. 1977, цит. соч.: 1029; Галушко 1978, цит. соч.: 36; Колак. 1980, цит. соч.: 31. – *Aspidium caucasicum* A. Br., 1841, Flora (Regensb.) 24:707. – *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott var. *athyriiformis* Fomin 1911, Monit. Jard. Bot. Tiflis, 20:35. – Ц. кавказский.

Т у р у с: (Кавказ, АзССР) "Пос. Ханлар, Гогенакер, 1936" (LE!). Кавказ, Юго-Зап. Азия, Крым.

Распр. на Кавказе: Тер. – Абх. – Рион. – Адж. – МК – Шем. – Тал. (рис. 67).

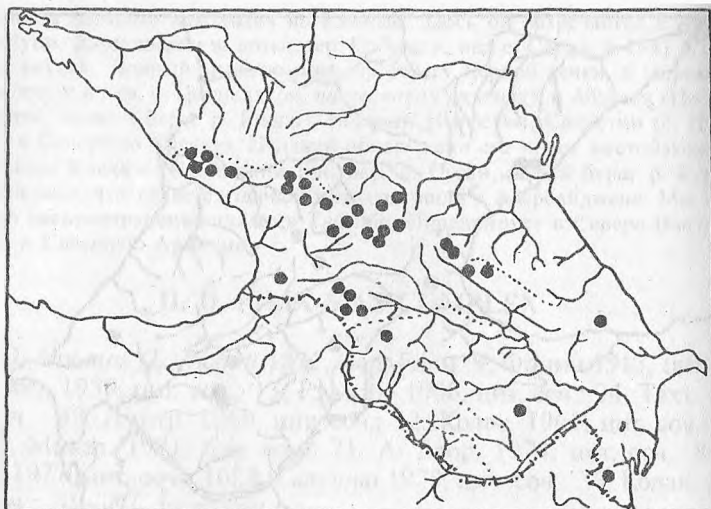


Рис. 67. Распространение *Dryopteris caucasica* (A.Br.) Fr.-Jerk. et Corley.

В лесном (особенно в верхней части) и субальпийском поясах, до 2100 м над ур. м. В широколиственных и хвойно-широколиственных лесах, часто в буковых, буково-пихтовых, елово-пихтовых и буково-грабовых, на каменистых осыпях, реже на скалах.

Общекавказский с иррадиацией, горно-лесной, мезофильный диплоид,  $2n = 82$ .

Примечание. Отмечаются геномные сходства этого вида с *D. oreade* Fomin (Fraser-Jenkins, 1976). Мы тоже склонны считать, что эти 2 диплоидных вида дали начало тетраплоидному *D. filix-mas*, возможно, через диплоидный гибрид *D. xinitialis*.

В группе "*Dryopteris filix mas*" по содержанию флороглюцидов (филикацидная кислота, аспидиол, параасенидин и др.) этот вид почти идентичен *D. villarii* (Widen et al., 1973), что не согласуется с их макроморфологией. Возможно, это показывает общность их происхождения.

10. *D. oreades* Fomin 1910, Monit. Jard. bot. Tiflis, 18:20; Фомин 1913, цит. соч.: 47; Гроссг. 1939, цит. соч.: 144 Рза-заде 1950, цит. соч.: 25; Дмитр. 1960, цит. соч.: 12; Колак. 1961, цит. соч.: 142; Долух., Микел. 1971, цит. соч.: 76; Галушко 1978, цит. соч.: 36; А. Аскер. 1982, цит. соч.: 20. — *D. abbreviata* (DC.) Newm. ex Manton 1950, Probl. Cytol. Evol. Pterid.: 48, non *D. abbreviata* (Schrad.) O. Kuntze 1891; Vivant 1976, Bull. Soc. Bot. France, 123, 1, 2:83 Л. Аскер. 1977, цит. соч.: 1028; Колак. 1980, цит. соч.: 29 — *Щ. подальтийский*, *Щ. высокогорный*.

Лестотурис: (Кавказ) "Абхазия, верховья р. Секена, альпийское пастбище, VII 1981, К. А. Альбов" (ТВИ!).

Кавказ, Юго-Зап. Азия, Вост. Европа.

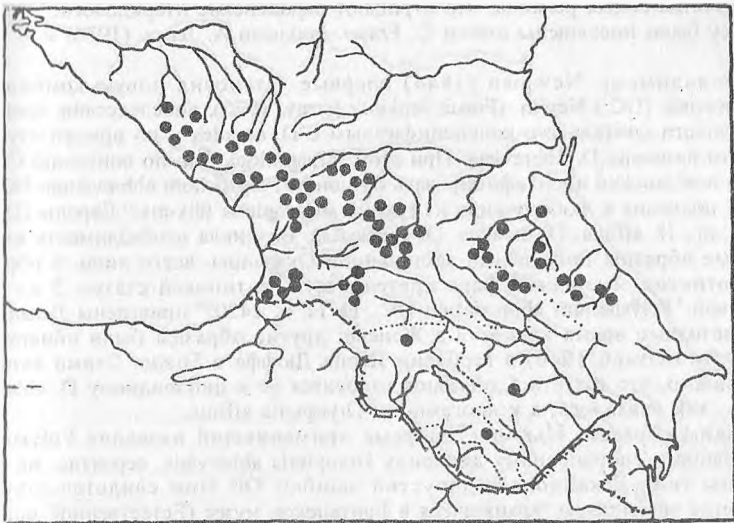


Рис. 68. Распространение *Dryopteris oreades* Fomin

Распр. на Кавказе: Абх.— Рион.— Адж.— Куб.— Эльб.— Тер.— Даг.— Прик. Кубин.— Шем.— МК (рис. 68).

На осыпях, среди гранитных и сланцевых скал и на альпийских моренах, реже на почве по опушкам лесов и на горных лугах; характерен также для хвойных, темнохвойных и некоторых формаций лиственных лесов; нередко в зарослях субальпийских кустарников. В альпийском, субальпийском и в верхнегорном поясах, 1600–2800 м над ур. м.

Общекавказский с иррадиацией, альпийский, преимущественно литофильный, мезофильный; проявляет высокую ореофильность на протяжении всего ареала. Диплоид,  $2n = 82$ .

Для Восточного Закавказья был приведен А. А. Гроссгеймом (1939–1949) и Р. Я. Рза-заде (1950) только из с. Аджикенд (Малый Кавказ, окр. оз. Гейгель), но гербарные экземпляры не известны. А. В. Фомин (1913) сомневался в распространении этого вида в Карабахе. Однако, как свидетельствуют наши исследования, ареал вида на Аджаро-Имеретинском хребте и на севере и востоке Армении тянется в юго-восточном направлении и включает Шахдагский и Карабахский хребты. Что касается его распространения на Большом Кавказе, то здесь он приурочен в основном к субальпам и альпам; восточная граница распространения доходит до Восточного Азербайджана (хр. Шахдаг). На территории Закатальского заповедника, в г. Гудор, Кала, на хр. Цидлов, Рочигель на осыпях среди высокотравья этот папоротник образует сплошные заросли.

Примечание. Синонимика *D. oreades* значительно запутана, хотя с момента его описания почти все кавказские ботаники считали его самостоятельным

эндемичным видом региона, что отрицают европейские птеридологи. Этому же вопросу были посвящены статьи С. Fraser-Jenkins, A. Jermy (1976) и J. Vivant (1976).

По-видимому, Newman (1844) впервые установил новую комбинацию *D. abbreviata* (DC.) Newm. (Fraser-Jenkins, Jermy, 1976), впоследствии некоторые птеридологи считали его конспецифичным с *D. oreades* и по приоритету было принято название *D. abbreviata*. При этом выяснилось, что по описанию Candolle (1805) невозможно идентифицировать базисом *Polystichum abbreviatum* DC., так как он подходит к любому виду из группы "Dryopteris filix-mas" Европы (*D. filix-mas* s. str., *D. affinis*, *D. oreades*, *D. caucasica*). Возникла необходимость изучения типовых образцов *Polystichum abbreviatum*. Оказалось всего лишь 6 образцов папоротников, имеющих право претендовать на типовой статус: 2 из них с этикеткой "*Polystichum abbreviatum* DC., Fl. Fr. n. 1420?" приведены Декандолем и в настоящее время хранятся в Женеве; другие образцы были обнаружены Вивантом (Vivant, 1976) в гербарии Леона Дюффа в Бордо. Этими авторами установлено, что все эти 6 образцов относятся не к диплоидному *D. abbreviata* Newm., как считалось, а к апогамному *Dryopteris affinis*.

Таким образом, Ньюман, впервые применивший название *Polystichum abbreviatum* к спороносному диплоиду *Dryopteris abbreviata*, вероятно, не видел образцы типа Декандоля и допустил ошибку. Об этом свидетельствуют и гербарные экземпляры, хранящиеся в Британском музее (Естественной истории) с пометкой самого Ньюмана (sec. Fraser-Jenkins, Jermy, 1976). Кроме того, базисом *Polystichum abbreviatum* может быть объединен с *Dryopteris*, поскольку ранний ономим *D. abbreviata* (Schrad.) O. Kuntze (1981) основывался на *Aspidium abbreviatum* Schrad. (1824), и таким образом название *D. abbreviata* (DC.) Newm. отвергается статьей 64 Международного кодекса ботанической номенклатуры (МКБН, 1980). После публикации Ньюмана эпитет "abbreviata" был использован многими авторами Европы в различном смысле и стал источником ошибок. В связи с этим название *D. abbreviata* (DC.) Newm. также отвергается статьей 64 МКБН (1980).

Таким образом, законным названием для диплоидного таксона в Европе и на Кавказе является *Dryopteris oreades* Fomin, которое предлагается использовать вместо *D. abbreviata* (DC.) Newm.

### III. DRYOPTERIS AFFINIS COMPLEX

11. *D. affinis* (Lowe) Fr.-Jenk. 1979, Fern Gaz. 12:56; idem, 1980, Willdenowia, 10:107; A. Аскер. 1983, Зам. сист. геогр. раст. Тбилиси 39:7. *Nephrodium affine* Lowe 1838, Trans. Cambridge Phil. Soc. 6:525. *Dryopteris filix-mas* var. *borreri* Newm. 1854, Hist. Brit. Ferns, ed. 3:189. *D. borreri* Newm. 1854, l. c.: 189, nom. invalid.; Долух., Микел. 1971, цит. соч.: 72 – *Lastrea pseudomas* Wollast., 1855 Phytol. 1:172 – *L. filix-mas* var. *paleacea* Moore, 1855, Natur.: 178. – *Dryopteris paleacea* (Moore) Fomin 1911, Monit. Jard. Bot. Tiflis, 20:41; Фомин 1913, цит. соч.: 52. – *Nephrodium borreri* (Newm.) Rouy 1913, F. Fr. 14:408. – *Dryopteris mediterranea* Fomin 1934, Фл. СССР, 1:35; Колак. 1938, Фл. Абх. 1:18; Дмитр. 1950, цит. соч.: 12. – *D. borreri* (Newm.) V. Krecz. 1939, в Гроссг., цит. соч.: 12, 377; Рзазаде 1950, цит. соч.: 22; Колак. 1961, цит. соч.: 142. – *D. pseudomas* (Wollast.) Hilub et Pouz. 1967, Folia Geobot. Phytotax. (Praha) 2, 3:332; A. Аскер и А. Бобр. 1972, Бот. ж. 57, 10:1296; A. Аскер. 1977, цит. соч.: 1028; Галушко 1978, цит. соч.: 36; Колак. 1980, цит. соч.: 31. – III. родственные

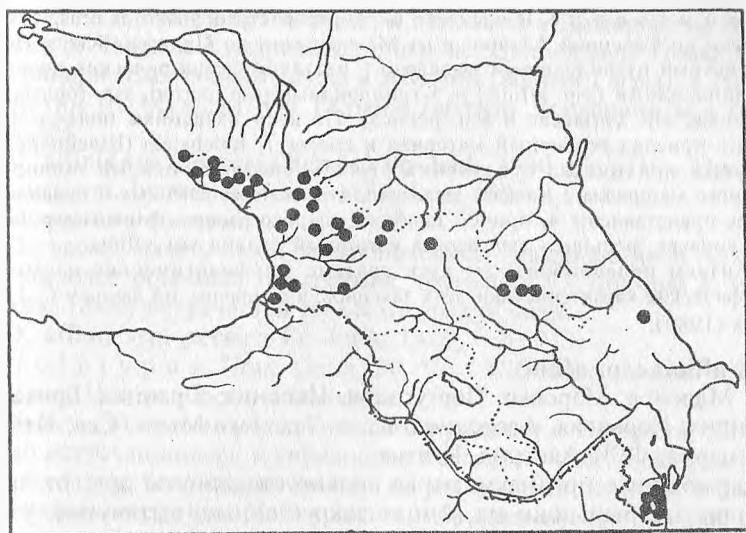


Рис. 69. Распространение *Dryopteris affinis* (Lowe) Fr.-Jenk.

*Lectotypus*: (Европа, о. Мадейра). "Ribeiro Frio, by the Levada to the right, Nov. 1, 1828", R. T. Lowe" (К).

Европа, Кавказ, Юго-Зап. Азия.

Распр. на Кавказе: Абх.- Рион.- Адж.- Шем.- МК (только на западе) – Тал. (рис. 69).

От низменности до верхнего горного пояса, в основном в нижней части лесного пояса, нередко доходит до верхней границы леса (Абхазия, Чадым, 2000 м; Аджария, г. Мучута, 1800 м над ур. м.) В лиственных и хвойных лесах, в лесистых ущельях, реже на каменистых осыпях.

Европейско-кавказский, лесной, мезофильный, диплоидный и триплоидный апомиктический вид.  $2n = 82, 123$ .

Ареал на Кавказе охватывает в основном Западное Закавказье и Галыш. Наши сборы, а также ознакомление с гербарными материалами позволили значительно расширить и уточнить его распространение в Восточном Закавказье (Аскеров, 1982).

В пределах Восточной Грузии был собран в окр. с. Казбеги и в Кахетии. В Азербайджане отмечался только из Талыша. Однако нашими исследованиями установлено его широкое распространение в пределах Азербайджана и, в частности, на Большом Кавказе (особенно в Закавказском заповеднике). Кроме того, он был обнаружен также в северо-восточной части республики: Дивичинский р-н, между сс. Дюз Билиджи и Зейва. Тем самым как бы связываются известные в Азербайджане местонахождения (Талыш, Закавказье) этого вида. Район представляет собой восточную границу его ареала на Большом Кавказе.

Примечание. В пределах вида, распространенного от северо-запада Норвегии до Северной Африки и от Макаронезии до Прикаспийского Притока европейскими птеридологами выделено 6 частично симпатрических подвидов: один диплоидный (*ssp. affinis*) и 5 триплоидных (*ssp. borgeri*, *ssp. robusta*, *ssp. stillupensis*, *ssp. coriacea* и *ssp. persica*). По всем названиям подвидов мне любезно прислал гербарный материал и споры Т. Reichstein (Швейцария). В результате критического изучения этого и собранного нами обширного гербарного материала с Кавказа выявлено, что из перечисленных 6 подвидов на Кавказе представлены 4, причем наиболее широко распространены *ssp. borgeri* и *ssp. coriacea*, меньше – *ssp. persica* и типовой подвид *ssp. affinis*.

Считаем целесообразным дать краткие морфологические и эколого-географические характеристики этих таксонов, в основном, по данным С. Jenkins (1980).

#### ***D. affinis* ssp. *affinis*.**

о. Мадейра, Марокко, Португалия, Испания, Франция, Британия, Ирландия, Норвегия, Азорские о-ва, о. Зеленого Мыса, Сев. Италия, Швейцария, ФРГ, Австрия, Кавказ.

Характерные признаки: перья сильно отодвинуты друг от друга, раскидистые; перышки на концах закругленные, вытянутые, узкие, отставленные друг от друга; жилкование одинождывилчатое, жилки на концах утолщенные; чешуйки на рахисах узколанцетные, красноватые (рис. 70).

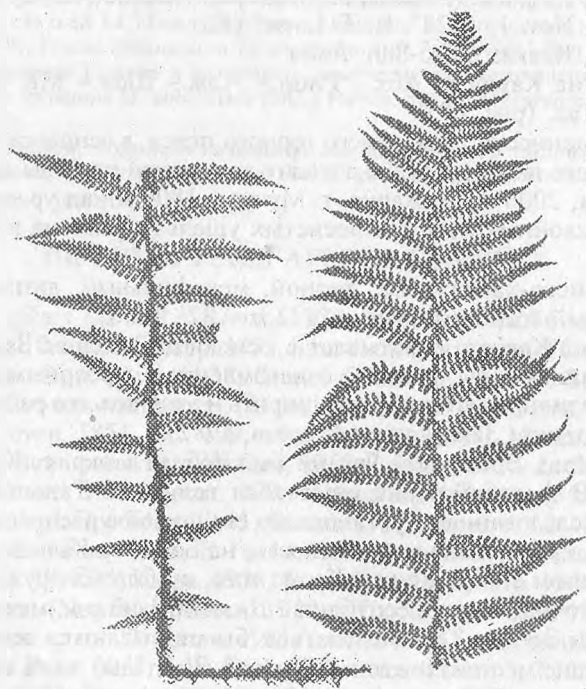


Рис. 70. *Dryopteris affinis* ssp. *affinis* Herb. T. Reichstein, № 2616 (G).

На Кавказе встречается редко, в основном в Аджарии: на правых берегах р. Чорох и Аджарисцкали, окр. сс. Цихисдзири, Гонно, Сарпи и Кшинари. Был собран также в Абхазии (вблизи Гагры), в Нижней Сванетии (с. Муаши) и в Талыше (вблизи Ленкорани и в окр. с. Бишар).

*D. affinis* ssp. *borreri* (Newm.) Fr.-Jenk. 1980, l. c.: 110. — *Dryopteris filix-mas* var. *borreri* Newman. 1854, l. c.: 189.

Описан из Англии.

По всему ареалу вида, за исключением Макаронезии и Альп.

Наиболее обычный папоротник, близкий к *D. filix-mas* s. str. На Кавказе также встречается по всему ареалу вида.

*D. affinis* ssp. *persica* Fr.-Jenk. 1980, l. c.: 113.

Н о л о т у р у s: "Iran, Gilan, 30, VI. 1977, Fraser-Jenkins" (BM).

Иран, Центр и Вост. Закавказье.

Имает сходные морфологические признаки с *Dryopteris filix-mas* (редко встречающимся в гирканских лесах), но слегка отличается от него по форме чешуек на черешке, по морфологии перышек и бледно-коричневым индузием. Наблюдается гибридизация этого подвида с *D. persicatica* и *D. raddeana*.

На Кавказе встречается в гирканских лесах Талыша. Отмечен также в Абхазии (Цебельда), в Аджарии (г. Мучута), в Сванетии и в Кахетии.

*D. affinis* ssp. *coriaceae* Fr.-Jenk. 1980, l. c.: 112.

Н о л о т у р у s: "Iran, Gilan, 30, VI. 1977, Fraser-Jenkins" (BM).

Сев.-Вост. Турция, Зап. и Вост. Закавказье, Прикаспийский Иран.

Характерные признаки: листья прямостоячие, к основанию сильно суженные; зубчики перышек слегка согнутые; черешок и рахис густо покрыты длинными, торчащими красновато-коричневыми или черноватыми и глянцевыми чешуйками; индузии толстые, буро-желтые.

На Кавказе хорошо представлен в Колхиде и в Талыше, местами встречается в Имеретии, Лагодехи и Бакуриани.

Этот таксон близок к пантропическому, апомиктическому виду *D. paleacea* (Sw.) Hand.-Mazz., от которого, по-видимому, отделился еще в третичном периоде. Быть может, гималайская часть ареала *D. paleacea* в том влажном периоде доходила до Центрального Кавказа, где в результате интрогрессивной гибридизации с *D. affinis* возник триплоидный ssp. *coriaceae*. Кавказский ssp. *coriaceae* хорошо отличается от тропического *D. paleacea* менее коротким и менее глянцеватыми чешуйками.

#### IV. DRYOPTERIS VILLARII-PALLIDA COMPLEX

12. *D. villarii* (Bell.) Woyнар ex Schinz et Thell. 1915, Vierteljahr. Gez. Zurich Naturf. 60:339; Долух., Микел. 1971, цит. соч.: 77; Fr.-Jenk. 1977, Candollea, 32:305; Галушко 1978, цит. соч.: 35; Колак. 1980, цит. соч.: 31; А. Аскер. 1983, Бот. ж. 68, 6:836. — *Polypodium villarii* Bell 1793, Mem.

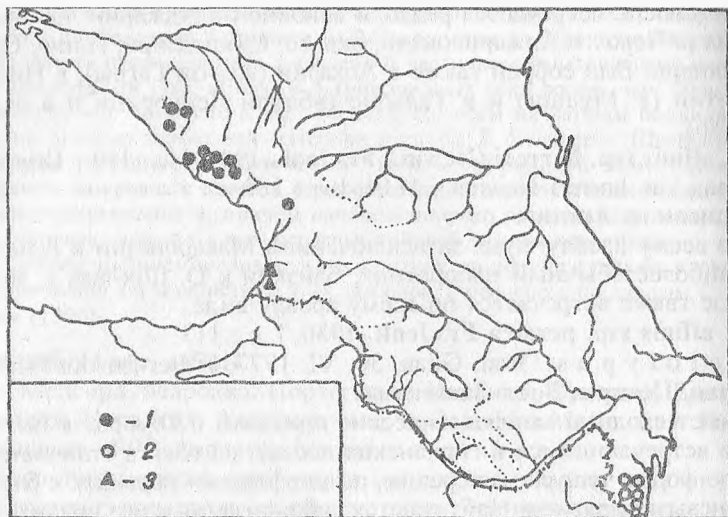


Рис. 71. Распространение *Dryopteris villarii* (Bell.) Woynar ex Schinz et Theil (1), *D. raddeana* (Fomin) Fomin (2), *D. liliana* Golits (3).

Acad. Roy. Sci (Turin) 5:225.— *P. rigidum* Hoffm. 1795, *Deutschl. Fl.* 2:6  
*Dryopteris rigida* (Hoffm.) Underw. 1893, *Our. Native Ferns*, 4:116, p. p.  
 Фомин 1913, цит. соч.: 56; Гроссг. 1939, цит. соч.: 14; Колак. 1961, цит. соч.: 143.— *Щ. Вилара, Щ. твердый.*

Описан из Европы: "Col. du Mt.-Cenis, Savoie, France".

Зап. и Южн. Европа, Кавказ.

Распр. на Кавказе: Куб – Абх.– Рион. (рис. 71).

В альпийском и субальпийском поясах, 1800–2400 м над ур. м  
 В трещинах известняковых скал, на каменистых склонах, нередко образует открытые ценозы.

Европейско-кавказский, горный (Франция, Испания, Швейцария, Италия, Австрия, Зап. Германия, Югославия, Албания, Греция, Кавказ), кальцефильный, альпийский, мезофильный, литофильный, диплоид,  $2n = 82$ .

Для Кавказа впервые приведен Н. М. Альбовым (1985) под названием *Nephrodium rigidum* (Hoffm.) Desv. *N. rigidum* var. *australe* Ten. Впоследствии нахождение последнего таксона на Кавказе отрицалось А. В. Фоминым (1913); по современным представлениям, он соответствует *Dryopteris pallida* (Bory) Fomin и данные о его распространении в современной флоре Кавказа, по-видимому, ошибочны. Этот вид на Кавказе встречается на известняках Абхазии (Бзыбский, Гагрский и Мегрельский хребты) и на Западном Кавказе (г. Фишт). Восточная граница его распространения проходит в Мегрелии, по восточному склону массива Асхи, на высоте 2300 м над ур. м.

На Кавказе редкий вид, необходимо взять под охрану некоторые характерные популяции в сочетании с представителями растительности щелбнистых поверхностей в Абхазии.

Примечание. *D. villarii-pallida* complex включает несколько преимущественно известняковых папоротников Евразии, из которых 2 (*D. villarii* и *D. pallida*) на диплоидном уровне являются наиболее обособленными.

I. Manton (1950) обнаружила, что популяции *D. villarii* из Англии являются тетраплоидными, тогда как этот же вид из Швейцарских Альп — диплоид, таким образом, впервые выявлен новый тетраплоидный цитотип среди популяции этого вида. Позже G. Panigrahi (1965) и G. Vida (1969) установили, что этот цитотип является аллотетраплоидом и он был описан как новый подвид, а чуть позже понижен в ранг самостоятельного вида — *D. submontana* (Fr.-Jenk. et Jermy) Fr.-Jenk. Этот таксон распространен в Западной, Южной и Центральной Европе у подножья гор и в альпах на высоте 500–2000 м над ур. м., особенно где встречаются *D. villarii* и *D. pallida* \*совпадают. С. R. Fraser-Jenkins (1977) привел *D. submontana* и для Кавказа, точнее кавказские материалы *D. villarii* он отнес к этому виду. Гербарный материал аутентичных экземпляров *D. submontana* нам любезно прислал Т. Reichstein. В результате сравнительного изучения названных таксонов было установлено, что кавказский *D. villarii* не идентичен *D. submontana*. При этом ряд морфологических отличий между этими видами — высота растения, соотношение длины черешка и пластинка листа, форма пластинки, перья и перышки, их опушенность, наличие черешков или их отсутствие в перышках и т. д. — во многом зависит от экологии этого, крайне изменчивого вида. Кроме того, по данным С. R. Fraser-Jenkins (1977), материалы по *D. submontana* из Алжира, Италии, Албании, Греции, а также с Кавказа цитологически не подтверждаются.

Диапазон морфологического варьирования вида настолько велик, что отдельные признаки отмечаются и в ряде других отдаленных видов рода *Dryopteris*: диплоидные виды *D. filix-mas* complex; *D. fragrans*, *D. barbigera*, *D. gamosa*, *D. goldiana*, *D. marginalis*, *D. aemula*. Это дало основание G. Vida (1969) высказать гипотезу о том, что *D. villarii* s. l., вероятно, сыграл основную роль в эволюции многих видов *Dryopteris* на диплоидном уровне (даже, может быть, включая виды *D. carthusiana-austriaca* complex). В пользу этого предложения говорят цитологические (Fraser-Jenkins, 1976) и хемотаксомические (Widen, Sorsa, Sarvela, 1970) исследования. Близким к *D. villarii* является также *D. mindshelensis* Pavlov, описанный из Казахстана (Карагай).

13. *D. raddeana* (Fomin) 1911, Fl. Cauc. Crit. 1, 1:57; Фомин, 1913, цит. соч.: 57; Гроссг. 1939, цит. соч.: 14; Рза-заде 1950, цит. соч.: 25; А. Аскер. 1977, цит. соч.: 1038.— *Nephrodium raddeanum* Fomin 1908, Monit. Jard. Bot. Tiflis, 12:8.— *Щ. Радде*

Лестотипус: (Кавказ) "Тальш, близ Ленкорани, 1880, Г. И. Радде" (TGM!).

Гирканика.

Распр. на Кавказе: Тал. (рис. 71).

В тенистых гирканских лесах нижнего и среднего горных поясов, особенно в дубово-грабовых из дуба каштанолистного и граба кавказского, а также в железняково-дубово-грабовых лесах с участием клена величественного; иногда в зарослях кустарников и на влажных скалах.

Гирканский (прикаспийские леса Азербайджана и в Иране), лесной, мезофильный. Диплоид,  $2n = 82$  (рис. 72).



Рис. 72. *Dryopteris raddeana*;  
 а - увеличенное перо, б, в - перыш  
 (вид сверху и снизу), г - увеличенн  
 индузий (по Н. Chist, 1906).

А. В. Фомин (1908, с. 9) так охарактеризовал этот вид: "По своим признакам описываемый мною вид ближе всего стоит к *Nephrodium rigidum* Desv. и отличается от него кожистой консистенцией вайи, формой нижних сегментов второго порядка, у которых только нижняя часть разделяется на две кругловатые лопасти, остальная же часть сегментов только городчатая, а не глубоконадрезанная, как это мы видим у *N. rigidum* Desv.; характер зубчиков по краю сегмента также совершенно иной: у *N. rigidum* зубчики крупнее и расходящиеся, тогда как у *N. raddeanum* они короче и вместе с заканчивающимися их закрепленными иголочками прижимаются к краю сегмента или же загибаются вниз под край сегмента. К характерным же признакам *N. raddeanum* следует отнести и отсутствие железистого опушения как на вайях, так и на покрывальце. От форм *N. filix-mas* описываемый вид легко отличается тем, что нижние сегменты второго порядка сидят на коротких черешочках". Впоследствии он отметил еще 2 важных признака данного вида: 1) "экзоспорий покрыт рубцами и неправильными бородавками (бугорками)" и 2) "боковые нервы в сегментах 2-го порядка, отходящие от срединного нерва, сильно отклонены в сторону, вилочки нервов более широкие с почти параллельными веточками, причем плодущая веточка вилочки немного укорочена и не доходит до краев сегмента" (Фомин, 1913, с. 58).

Однако, как показывают изучение многочисленных гербарных материалов вида и наблюдения над его популяциями в природе, эти данные полностью не охватывают характерные признаки. Это, по-видимому, связано с тем, что А. В. Фомин при первоописании вида не имел в своем распоряжении богатых гербарных материалов и не наблюдал этот вид в природе.

При сравнении полученных данных по морфологии *D. raddeana* с описаниями Фомина нами установлены новые диагностические признаки: почти во всех образцах имеются темно-бурые полосы по средине чешуек, что по нашему мнению, является одним из важных признаков для данного вида: форма перышек, описанная А. В. Фоминым (губчатость, городчатость), характерна лишь для немногих популяций, часто встречаются экземпляры с перышками надрезанными или даже глубоконадрезанными (особенно у var. *talyschensis* A. Asker. et A. Bobr.), по краям пластинка листа, а также покрывальца, вопреки мнению Фомина, не всегда голые – в популяциях, произрастающих у верхнего высокого предела и в освещенных биотопах, наблюдаются железистые опушения как листа, так и покрывальца.

В качестве близкородственного к *D. raddeana* вида А. В. Фомин (1908) указал *Nephrodium rigidum* (современный *D. villarii*) чуть позже (Фомин, 1913) – *D. pallida*, отмечая его близость к калифорнийскому *D. arguta* (Ker.) Watt. По современным представлениям, *D. raddeana* имеет непосредственное родство с южнопалеарктическим *D. pallida*. Более поздние обработки последнего вида произведены друг от друга Е. Nardi (1976) и С. Fraser-Jenkins (1977). Первый автор делит *D. pallida* на 3 подвида: *D. pallida* ssp. *pallida* с ареалом Вост. Средиземноморье – Тунис, Сардиния, Италия, Сицилия, Югославия, Албания, Греция, о. Крит, Турция; *D. pallida* ssp. *libanotica* (Rosenstock) Nardi et Fr.-Jenk с ареалом Турция, Кипр, Сирия, Ливан; *D. pallida* ssp. *raddeana*. С. Fraser-Jenkins выделяет еще 2 подвида: *D. pallida* ssp. *balearica* (Litard.) Fr.-Jenk (эндемик Балеарских о-вов) и *D. pallida* ssp. *nigro-paleacea* Fr.-Jenk – Восточный Афганистан и северо-запад Гималаев. Как видно, авторами ирканский *D. raddeana* был низведен в ранг подвида, с чем нельзя согласиться.

А. В. Фомин (in herb.) указал на гибридизацию *D. raddeana* с *Dryopteris filix-mas*. Нашими наблюдениями это не подтверждается. Следует учитывать, что в Талыше в области распространения *D. raddeana* типичный *D. filix-mas* почти не встречается, но хорошо представлен он в средней и верхней частях лесного пояса, где отсутствует *D. raddeana*.

***D. atrata* Ching 1933, Pterid. Kwangsi, 3:326. – Щ. черный. Вост. Азия.**

Корневище короткое; листья 50–90 см дл., кожистые; черешок длинный, сероватый, желобчатый, в основании с 7 пучками; чешуйки на черешке и рахиса черноватые, блестящие, линейно-ланцетные; пластинка почти голая, в очертании продолговато-ланцетная, почти не суженная к основанию; перья ланцетные, почти сидячие, зубчато-надрезанные, на верхушке оттянутые, слегка вогнутые; жилкование 3–4 вильчатое; сорусы мелкие, редко расположенные, индустрий прикреплен сбоку вдавленной складкой; споры оранжевые, округло-почковидные; периспорий складчатый, широкий, тонкий; триплоид,  $2n = 123$  (рис. 73).

В Аджарии встречается в парковой части Багумского ботанического сада под кронами иноземных пород, в густом травяном покрове.

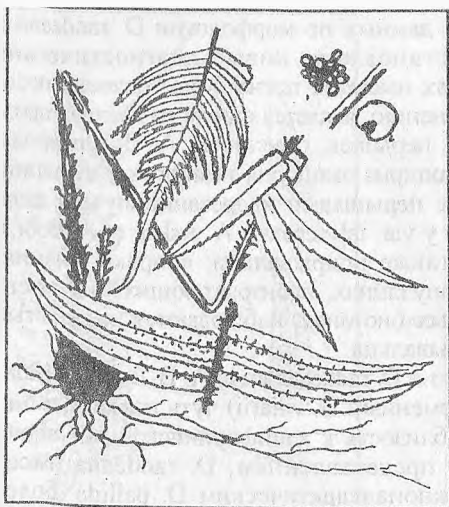


рис. 73. *Dryopteris atrata*  
(по Дмитриевой, 1967).

А. А. Дмитриева (1967) предполагает, что этот папоротник, очевидно, когда-то культивировался здесь и в условиях мягкого влажного климата постепенно распространился в парковой части сада. Нами был собран там же в 1981 г. Близок к тропическому виду *Dryopteris hirtipes* Blume, от которого отличается более густыми и темными чешуйками на черешках.

### Гибриды

По нашим данным, в современной флоре Кавказа встречаются 9 гибридов из рода *Dryopteris* s. str.: *D. x ambroseae*, *D. x deweveri*, *D. x doluchanovii*, *D. x sarvelae*, *D.*

*x kolakovskiyi*, *D. x schorapanensis*, *D. x euxinensis*, *D. x initialis*, *D. x mantoniae*, возможно нахождение также *D. x tavelii*. Изучению этих папоротников посвящено много работ (Manton, 1950; Walker, 1955; Dopp, Gatzl, 1964; Widen, Sarvela, Ahli, 1967; Jalas, Suominen, 1972; Fraser-Jenkins, Corley 1972; Fraser-Jenkins, 1976; Аскеров, 1978).

1. *D. x ambroseae* Fr.-Jenk. et Jenny 1977, Fern Gaz. 11, 5:338. (*D. austriaca* x *D. expansa*) – Щ. Амброзы.

Описан из Европы ("Great Britain, Johnny's wood, Barrowdale, Cumbria"). (BM).

Европа, Кавказ, Юго-Зап. Азия.

Черешок длинный, темно-бурый, желобчатый, густо покрыт широкоовальными каштаново-черноватыми, полосатыми посередине чешуйками (полоса широкая, не доходит до верхушки чешуи); пластинка листа триждыперисто-раздельная, широко-овальная, перья удлиненно-ланцетные, заостренные; перышки продолговатые, перисто-раздельные, на концах усеченные; споры сероватые, недоразвитые. Триплоид (Dopp, Gatzl, 1964).

На Кавказе был собран в Нижней Сванетии и в некоторых местах Кахетии, особенно в Лагодехи, обитает в кленово-ильмовом, ольховом и буково-еловом лесах, от 700 до 1800 м над ур. м.

По морфологии этот гибрид более склонен к *D. expansa*, поэтому необходимо его родителями указать *D. expansa* x *D. austriaca*.

2. *D. deweveri* (Jansen) Jansen et Wachter in Heukels et Wachter, 1934. Geilustr. Scholfl. Nederl. ed. 11:93. – *Aspidium x deweveri* Jansen 1932, Ned

Kruidk. Arch.: 298. (*D. austriaca* x *d. carthusiana*) – *Щ. Девевери*.

Описан из Европы ("Gallen, Tannenberg, Hohenfirst, 5.VII.1967, W. Gatz, T. Reichstein, G. Vida").

Европа, Кавказ, Юго-Зап. Азия.

Черешок длинный, бурый, желобчатый, в основании с 7 пучками; пластинка широкоовальная; перья удлинненно-яйцевидные; форма перышек и их опушение носят смешанный характер; в признаках листа и пластинки более склонен к *D. austriaca*, по чешуйкам на черешке – к *D. carthusiana*. Некоторые химические компоненты характерны для обоих родителей (Widen, Sorsa, 1966). Стерильный тетраплоид (Manton, 1950).

На Кавказе собран в Бакуриани и в Сванетии. Нередко образует высокие заросли.

3. *D. x sarvelae* Fr.-Jenk. et Jenmy 1977, Fern. Gaz. 11, 5:339.– (*D. carthusiana* x *D. expansa*) – *Щ. Сарвела*.

Описан из Европы.

Европа, Кавказ, Юго-Зап. Азия.

Черешок длинный, соломенного цвета; пластинка удлиненная; перья неравнобокие вытянуто-треугольные (как у *D. expansa*); консистенция и опушенность листа сходны с *D. carthusiana*; жилкование, место прикрепления сорусов, форма чешуек, а также содержание некоторых химических веществ носят смешанный характер признаков родителей. Стерильный триплоид (Walker, 1955; Widen, Sarvela, Ahti, 1967). Собран в Нижней Сванетии, у слияния рр. Цана и Зесхо, в ольшаниках.

4. *D. x doluchanovii* A. Asker. 1978. Изв. АН АзССР, сер. биол. н. 4:4 (*D. austriaca* x *D. affinis*) – *Щ. Долуханова*.

Н о л о т у р и с: (Кавказ) "Абхазия, Цебельда. Пацхирское ущелье, X. 1909, Воронов" (ТВИ!)

Европа, Кавказ.

Черешок короче пластинки, покрыт рыжими и бурыми чешуйками; листья продолговатые, дваждыперисто-надрезные; базальные перья неравнобокие, остальные линейно-ланцетные; перышки овальные, надрезанно-пильчатые; жилкование 2-вильчатое, жилки на концах утолщенные; сорусы расположены посередине жилок; споры abortивные.

Распр. на Кавказе: Абх.

Обитает в тенистых лесах.

5. *D. x kolakovskiyi* A. Asker. hybr. nov. Lamina ovatae, bipinnatae; petiolus paleis fusco-castaneis; pinnulae, indusiae, sori intermediae inter parentes; spori abortivae. (*D. affinis* x *D. oreades*). – *Щ. Колаковско*.

Н о л о т у р и с: (Кавказ) "Груз. ССР, окр. Бакуриани, 27.VII.1931, В. Козловский" (ТВИ!)

Кавказ, Юго-Зап. Азия.

Черешок короткий, 6–8 см дл., покрыт буро-каштановыми удлинненно-заостренными чешуйками; листья овальные, дважды-перистые, кожистые; перья заостренно-ланцетные; форма перышек носит сме-

шанный характер: базильные – как у *D. affinis*, апикальные – как у *D. oreades*; споры abortивные.

Распр. на Кавказе: МК.

Обитает в широколиственных лесах, в лесистых ущельях.

6. *D. x schorapanensis* A. Asker: 1978, Изв. АН АзССР, сер. биол. н. 4:4 (*D. caucasica* x *D. affinis*) – *Щ. шорапанский*.

Н о т у р и с: (Кавказ) "Зап. Грузия, Месхетский хр., окр. пос. Шорапани, 18.VII 1968, Медведев" (ТВИ!) (рис. 74).

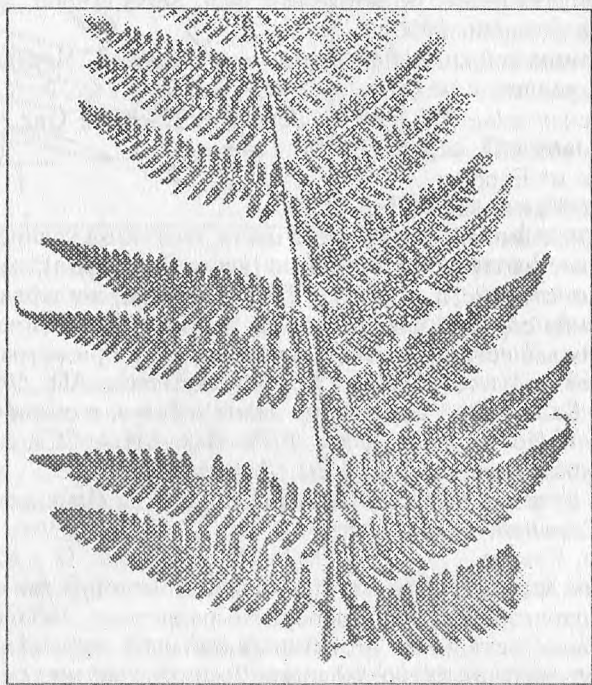


Рис. 74. *Dryopteris x schorapanensis* A. Asker., Кавказ, Западная Грузия, окр. пос. Шорапани. Собр. Я. С. Медведев, 18.VII.1968. Голотип.

Кавказ, Европа, Юго-Зап. Азия.

Листья овальные, дваждыперистые, черешок покрыт темно-каштановыми чешуйками как у *D. affinis*; морфология перьев, перышек, а также сорусов и их расположение носят смешанный характер признаков родителей; споры abortивные.

Распр. на Кавказе: Рион.

Обитает в тенистых широколиственных лесах.

7. *D. x euxinensis* Fr.-Jenk. et Corley 1972, Brit. Fern Gaz 1, 105:222 (*D. caucasica* x *D. filix-mas*). – *Щ. гексецкий*.

Н о т у р и с: (Turkey) "Sinop, between Yenikonak and Gekceagac.

in youth of Ayancik, 1.IX 1970, C. R. Fraser-Jenkins" (BM; isotypi LE).  
Кавказ, Юго-Зап. Азия.

Листья крупные, длинные, продолговато-ланцетные; черешок короткий, соломенного цвета, в основании с 5 пучками; вместе с рахисом покрыт бурыми чешуйками; перья линейно-ланцетные, отдаленные друг от друга; перышки узколанцетные, острые, напоминающие перышки *D. caucasica*; сорусы крупные, обильные, расположены двурядно вдоль рахиса перышек. Триплоидный, стерильный,  $2n = 123$  (рис. 75).

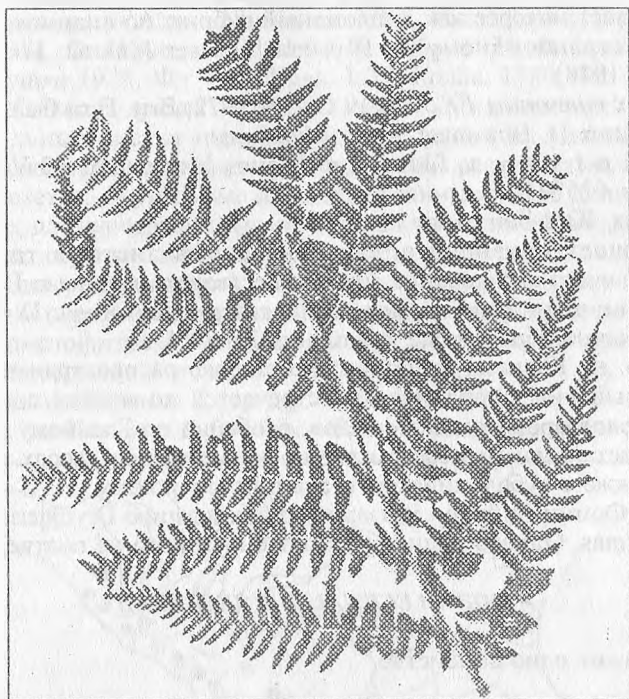


Рис. 75. *Dyopteris x euxinensis* Fr.-Jenk. et Corley. Собран автором в Талыше (окр. с. Тули Лерикского р-на) 19.VII.1970.

Распр. на Кавказе: Абх.- Эльб - Тер.- Рион.- Каргл. Шем.- Тал-МК.

Обитает в верхней части лесного и субальпийском поясе (до 2200 м над ур. м.) в буковом, пихтовом, редко в ольховом лесах.

На Кавказе типичные экземпляры были собраны на верхней границе леса в Талыше (окр. с. Тюли), в Нижней Сванстии, в Абхазии и в Восточном Азербайджане (окр. с. Сусай Кубинского р-на); имеются сборы также из Армении (Кафанский р-н, г. Хуступ), Кабардино-Балкарии, Карачаево-Черкессии и Лагодехи.

8. *D. x initialis* Fr.-Jenk. et Corley 1972 Brit. Fern Gat. 10, 5:230 (1 *oreades* x *D. caucasica*).— Ц. инициальный.

Н о л о т у р у s: (Кавказ) "Карачаево-Черкесск, Теберда, Глухорский перевал, гора Домбай-Ульген. II.VII.1971, Fraser-Jenkins 3210" (BM isotypi: B, LE, G).

Кавказ, Юго-Зап. Азия.

По основным признакам носит промежуточный характер между родительскими видами; споры недоразвиваются. Диплоид,  $2n = 8$ .

Распр. на Кавказе: Тер.— Эльб.

Обитает преимущественно в хвойных лесах. Встречается редко, представляет интерес как диплоидный гибрид, по-видимому, давший начало тетраплоидному *D. filix-mas* (Fraser-Jenkins, Jermy, 1976, Аскеров, 1978).

9. *D. x mantoniae* Fr.-Jenk. et Corley 1972, Brit. Fern Gaz. 10, 5:230 (*D. oreades* x *D. filix-mas*).— Ц. Мантоны.

Н о л о т у р у s: "Moelwyn Mawr, Merioneth, 12.VIII. 1962, H. Corley, 625" (BM).

Кавказ, Юго-Зап. Азия.

Включает признаки родителей; форма листа, а также край перышек и его жилкование преимущественно сходны с *D. oreades*, консистенции индузий и морфология периспорий — с *D. filix-mas*, споры обычно абортивные, триплоид,  $2n = 145$ .

Распр. на Кавказе: сравнительно широко распространенный гибридогенный вид, спорадически встречается по местам соприкосновения ареалов родительских видов, особенно по Главному хребту.

Обитает главным образом в широколиственных лесах высокого рий, а также в субальпийском и альпийском поясах.

А. В. Фомин (in herb.) указал на гибридизацию *Dryopteris raddeana* с *D. filix-mas*. Однако нашими наблюдениями это не подтверждается.

### ПОР. BLECHNALES — ДЕРБЯНКИ

Содержит одно семейство.

#### XIX. СЕМ. BLECHNACEAE CORREL. — ДЕРБЯНКОВЫЕ

Включает 12 родов (Pichi-sermolli, 1977), в СССР и в том числе на Кавказе один род.

Род 30. *Blechnum* L. 1753, Sp. Pl.: 1077.— Дербянка

Сорусы линейные, расположены на анастомозах жилок, параллельно рахису перышек; индузии линейные, прикрепленные снаружи, с внутренней стороны свободные; споры овальные, выпуклые, скульптурных образований нет; на зрелых гаметофитах антеридии смешиваются с архегониями.

Л е с т о т у р у s: *B. occidentale* L.

Имеет свыше 200 видов, распространенных преимущественно в

тропических и субтропических, редко в умеренных областях южного полушария. Единственным представителем рода в Северном полушарии является *B. spicant* (L.) Roth – встречается в основном в горах с влажным климатом.

Ископаемые остатки рода в виде отпечатков листьев (Нахичеванская АССР, г. Даррыдаг) и спор (Северный Кавказ, Майкоп, Терек) известны из олигоцена. Был отмечен также в плиоцене из Вост. Закавказья – Шираки (Фомин, 1934). В СССР и на Кавказе один вид.

*B. spicant* (L.) Roth 1794, Ann. Bot. Usteri, 10:56; Фомин 1913; Штерид. Фл. Кавк.: 143; Гроссг. 1939, Фл. Кавк., изд. 2, 1:32; Дмитр. 1960, Опред. раст. Адж.: 18; Колак. 1961, Раст. Колх.: 141; Долух., Микел. 1971, Фл. Груз., изд. 2, 1:94; А. Бобр. 1974, Фл. свр. ч. СССР 191; Галушко 1978, Фл. Сев. Кавк. 1:37; Колак. 1980, Фл. Абх., изд. 1, 1:43 – *Osmunda spicant* L. Sp. Pl.: 1066. – *Д. колосистая*.

Стерильные листья периферические, перистые, удлинненно-ланцетные, кожистые, вечнозеленые, образующие раскидистую, прижатую к земле розетку; фертильные листья медианные, более длинные, прямостоячие, длинночерешковые, их перышки узколинейные, к осени отмирающие; сорусы сливающиеся; индузии пленчатые, по краям глубоконадрезные; периспорий очень тонкий, гладкий, прилегающий к зерну, редко образует незначительные складки; край и обе поверхности прелых гаметофитов с одноклеточными железистыми волосками; в основании черешка 3 пучка.

Описан из Европы. Т у р u s: Herb. Linn. 1244/14.

Распр. на Кавказе: Куб.– Абх.– Рион.– Адж.– Черк. (рис. 76).

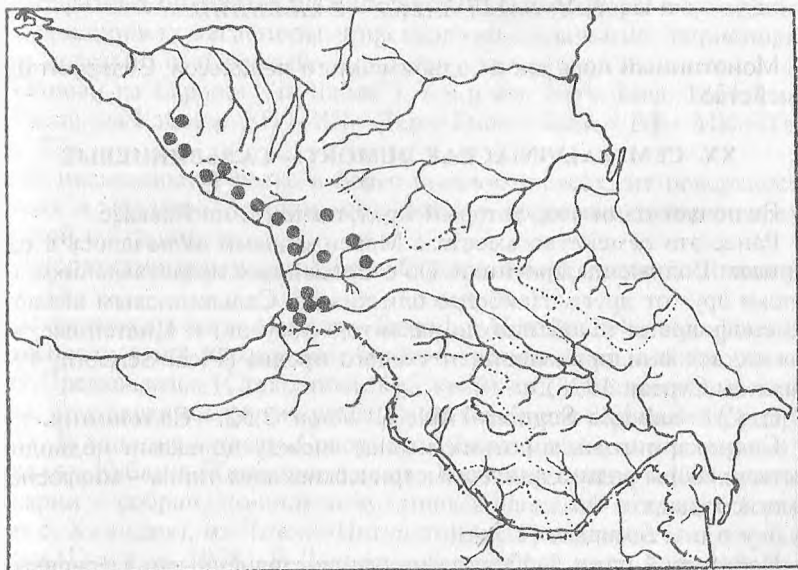


Рис. 76. Распространение *Blechnum spicant* (L.) Roth.

От нижнегорного до субальпийского (преимущественно в среднем и верхнем) пояса, до 2150 м (на Аджаро-Гурийском хребте, г. Хинго был собран на высоте 2050 м, а на г. Чалозби – 2150 м над ур. м.). На глинистых влажных местах, каменистых откосах, обрывах и тенистых ущельях среди широколиственных и хвойных лесов, особенно в буково-пихтовых и буково-еловых, в зарослях ольхи, рододендрона черники кавказской и других кустарников.

Европейско-колхидский с сильно разорванным ареалом и пределами Голарктики, лесной, мезофильный. Диплоид,  $2n = 68$ .

Ареал вида характеризуется сильной дизъюнкцией: с одной стороны – Западная Европа, Балканский п-ов и Кавказ (где иррадирует и в Переднюю Азию); с другой – Япония, Камчатка и западный тихоокеанский берег Северной Америки. Pichi-Sermolli (1977, карта 12) в ареал вида ошибочно включил Восточное и Южное Закавказье.

На Кавказе распространен в основном в Западном Кавказе (Воржомо-Лабинский, Ходыженский р-ны – по Галушко 1978; Абхазия, Рача-Имеретия, Гурия, Аджария); на восток, по-видимому, далее рр. Цхенисцкали и Риони (г. Накерала) не заходит, хотя отмечен из Картли и Боржоми и допускалось его нахождение в Сванетии и даже в Юго-Осети (Фомин, 1913; Гроссгейм, 1939; Долуханов, Микеладзе 1971). А. В. Фомин (1913) предполагал его нахождение в Талыше, для которого указан и во "Флоре СССР" (Фомин, 1934). Однако из Талыша до сих пор никем не собран, хотя известен из Ирана – Гилян (Wendelbo 1976).

## ПОР. SALVINIALES – САЛЬВИНИИ

Монотипный порядок из одноименного подкласса. Содержит одно семейство.

### XX. СЕМ. SALVINIACEAE DUMORT – САЛЬВИНИЕВЫЕ

Включает один род, который представлен и на Кавказе.

Ранее это семейство вместе с Марсилеевыми включалось в один порядок: Водные папоротники. По современным представлениям, они далеко друг от друга. Наиболее близкими к Сальвиниевым являются Гименофилловые (особенно по развитию сорусов) и Циатейные, возможно, все они произошли от общего предка (Pichi-Sermolli, 1977; Махлин, Сурова 1978).

Род 31. *Salvinia* Seguiet 1754, Fl. Veron. 3:52. – Сальвиния.

Спорокарпии на коротких ножках между дольками подводных листьев; споры радикально-симметрические, двух типов – микроспоры и мегаспоры.  $x = 9$ .

Т у р и с: *S. natans* (L.) All.

Небольшой род с 8–13 видами, распространенными в основном в водоемах тропических и субтропических стран. Лишь один вид –

*S. natans*, встречающийся и на Кавказе, приспособлен к более умеренному климату, остальные 12 видов распределены следующим образом: 6 – в Африке (из них 3 – эндемики Мадагаскара, а 3 – встречаются в Восточной Африке); 5 видов – в тропической Америке и один вид – в Индии и в Западной Австралии. Род является одной из древних специализированных групп папоротников, восходящих к мезозою; некогда был представлен широко.

В ископаемых отложениях Кавказа в виде листовых отпечатков найдены 2 вида: *S. sunschae* Palib. – в чокракском ярусе миоцена (Северный Кавказ, Сундженский хребет) и *S. palaeopilisa* Shar. – в юрте плиоцена (Абхазия, Кодор). Второй близок к восточноазиатским тропическим видам (Колаковский, 1980). В СССР и в том числе на Кавказе известен 1 вид.

1. *S. natans* (L.) All. 1785, Fl. Pedem.: 289; Фомин 1913, Птерид. Фл. Кавк.: 178; Гроссг. 1939, Фл. Кавк., изд. 2, 1:38; Каряг. 1950, Фл. Ал. 1:42; Тахт. 1954, Фл. Арм. 1:70; Шапаренко 1956, Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 8, 2:7; Колак. 1961, Раст. Колх.: 145; Долух., Микел. 1971, Фл. Груз., изд. 2, 1:113; А. Бобр. 1974, Фл. свр. ч. СССР, 1:99; А. Аскер. 1977, Бот. ж. 62, 7:1030; Галушко 1978, Фл. Сев. Кавк. 1:39; Колак. 1980, Фл. Абх., изд. 2, 1:48. – *Marsilea natans* L. 1753, Sp. Pl.: 1099. – *S. плавающая*.

Почти космополитический вид.

Плавающие листья овально-эллиптические, тупые, на адаксильной стороне со звездчатыми белыми, на абаксильной – с коричневыми полосками; спорокарпии по 4–8(6), пучками, у основания корнеобразных опущенных в воду листьев; микроспоры шаровидные, без периспория; мегаспоры широкоэллипсоидальные, периспорий очень толстый, пузырчатый.

Описан из Европы ("in Italiae"). T y p u s: Herb. Linn. 1254:1.

Распр. на Кавказе: ЗП – ВП – Тер – Рион. – Шем. – ВЗ – МК – Тал. (рис. 77).

На низменности, редко в более высоких поясах, на поверхности стоячих и медленно текущих вод, редко в водоемах и озерах, среди зарослей кустарников.

Плюрирегиональный, борео-субтропический, водный. Диплоид,  $2n = 18$ .

Встречается вместе с видами *Thra L.*, *Aldrovanda L.*, *Nymphaea L.*, являясь, вероятно, пережитком богатой третичной водной флоры.

В Предкавказье (Ставропольский край) вид известен из низовий Кумы, Томузловки и других речек, на низменности и равнине (Дударь, 1977). В западной части Северного Кавказа найден в основном в низовьях Кубани (Таманский п-ов; Термюк), далее в Кабардино-Балкарии – собран, по-видимому, лишь однажды в старицах Терска (близ с. Хамидия), из Чечено-Ингушетии род указывается в низовьях Сунжи (Галушко, 1978). В Дагестане был собран по р. Акташе (около Канбулаг-моста), в районе Львовских хуторов и в окр. Кизляра.

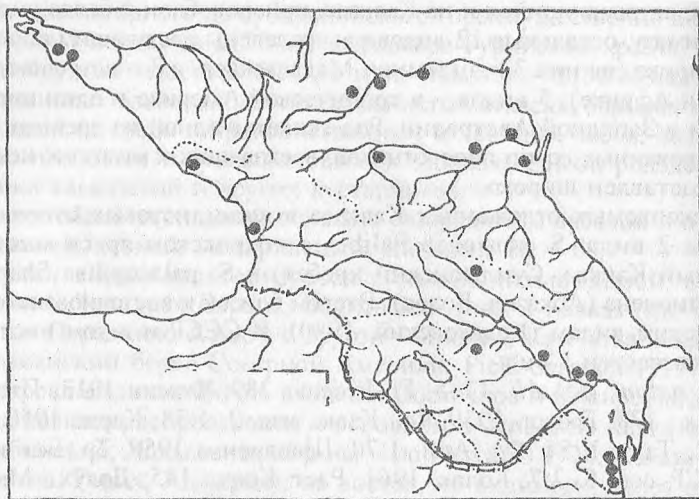


Рис. 77. Распространение *salvinia natans* L.

Вид является редким для Грузии, хотя он не отмечен в числе редких растений флоры республики ("Берегите дикорастущие..." 1977); здесь он известен лишь из Колхиды (Абхазия, Мегрелия) и Кахетии (вдоль р. Алазани), где известны лишь следующие достоверные местонахождения: Абхазия, пос. Пицунда, оз. Анышхцара, 2.VIII 1925, Малеев; In palude р. р. Caladichi, 20.X 1938, М. Bakrodze; пос. Пицунда, оз. Инкит, 20.VI.1948, А. А. Колаковский. Наши поиски *S. natans* в районе Пицунды (Анышхцара, Инкит и другие озера и водосмы) не дали положительных результатов, что, по-видимому, связано с засолением его стаций в последующие годы. В Аджарии отмечен из оз. Палестоми (Колаковский, 1961), что также не подтверждается последующими сборами.

В Азербайджане хорошо представлен особенно по Куре в пределах Сабирабадского, Агдашского, Кюрдамирского, Исмаиллинского, Геокчайского, Ханларского и Ленкоранского р-нов. В Армении указан А. Л. Тахтаджяном (1954 а) из оз. Оран-Лори (близ с. Калинино), им же собран из Кизкала.

Популяции вида, как и других водных папоротников, находятся под угрозой исчезновения в связи с осушением болот и озер, а также проведением других фитомелиоративных работ.

### 3.2. Основные итоги критического пересмотра таксономии и распространения

Как следует из вышеизложенного, в современной флоре Кавказа встречаются 75 видов и 21 гибрид с бинарными названиями, относя-

нившиеся к 31 роду и 20 семействам. Все эти таксоны объединяются в одном подотделе, 2 классах, 6 подклассах и 10 порядках.

Роды *Cytomium* и *Onoclea* соответственно с видами *C. falcatum* и *O. sensibilis* являются адвентиками. Кроме того, еще 3 вида являются адвентивными: *Pteris vittata*, *Adiantum cuneatum* и *Dryopteris atrata* — все они обнаружены во Флоре Аджарии, а *P. vittata* — также на Апшероне, таким образом, если исключить гибриды и адвентики, папоротники Кавказа насчитывают 70 видов и 29 родов.

Описаны 8 новых для науки видов и гибридов и 2 разновидности: *Polystichum kadyrovii*, *Polypodium issaevii*, *P. x fominii*, *P. x safarovii*, *P. x dmitrievae*, *Dryopteris x doluchanovii*, *D. x schorapanensis*, *D. x kolakovskii*, *D. raddeana* var. *talyschense*, *Polypodium vulgare* var. *zuvandicum*.

Для 4 видов (*Polypodium subintegrum*, *P. issaevii*, *Dryopteris pseudorigida*, *Hymenocystis fragilis*) и нескольких внутривидовых таксонов предложены новые номенклатурные комбинации.

Восстановлен род *Hymenocystis* (*Woodsia* p. p.). Установлено, что описанный из Аджарии *Dryopteris kemularia* Mikhel. является синонимом европейско-кавказского вида *Dryopteris remota*; *Dryopteris austriaca* var. *acuta* Fomin, var. *deltoides* sensu Fomin, var. *oblonga* sensu Fomin относятся к голарктическому виду *D. expansa*. Вид *Pteridium tauricum* (*C. Psehl*) V. Krecz. — *nomen nudum*.

В результате таксономической ревизии число семейств папоротников Кавказа увеличилось с 5 (Гроссгейм, 1939) до 20, а родов — с 23 до 31, из которых 2 являются новыми для Флоры Кавказа (*Cytomium*, *Onoclea*). Новыми для Флоры СССР оказались 20 видов и гибридов, 5 подвидов, в том числе для Кавказа — 23 (5 подвидов), для Азербайджана — 14(3), Грузии — 22(3), Армении — 9 и Северного Кавказа — 5 (табл. 3).

Установлены многочисленные новые таксоны для отдельных регионов Кавказа.

По числу видов птеридофлора Абхазии занимает на Кавказе второе место (после Аджарии) и включает 48 видов папоротников, относящихся к 22 родам (Колаковский, 1980). В результате нашей поездки по Абхазии в 1980 г. был собран редчайший узкоэндемичный вид *Asplenium hermannii-christii* (повторно, после сборов 1905 г.); выявлены новые местонахождения по редким и древнереликтовым видам — *Asplenium woronowii*, *A. pseudolanceolatum*, *Osmunda regalis*, *Gymnocarpium robertianum*, *Thelypteris palustris*; специальные поиски *Salvinia natans*, отмеченного ранее для оз. Инкит, не дали положительных результатов. Для Абхазии нами выявлены также следующие виды: *Dryopteris expansa*, *D. remota*, *D. caucasica*, *D. pseudorigida*, *Polystichum x bicknellii*, *D. x wirgenii*, *P. x safarovii*, *P. x fominii*, *Dryopteris x doluchanovii*, *D. x mantoniae*, *D. x euxinensis*, *Polypodium x shivasiae*; из окр. с. Бзыбь описан новый подвид *Asplenium septentrionale* ssp. *caucasicum* Fr.-Jenk.

## НОВЫЕ ТАКСОНЫ ДЛЯ ФЛОРЫ СССР И КАВКАЗА

Таксоны	СССР	Кавказ			
		Азерб.	Груз.	Армен.	Сп. Кипр
1	2	3	4	5	6
<i>Adiantum cuneatum</i>	+		+		
<i>Asplenium septentrionale</i> ssp. <i>caucasicum</i>	+		+		
<i>A. trichomanes</i> ssp. <i>quadrivalens</i>	+	+			
<i>A. pseudoknechtium</i>		+			
<i>A. x centovallense</i>	+		+		
<i>A. x ticinense</i>	+		+		
<i>Botrychium virginianum</i>		+			+
<i>Cyrtomium falcatum</i>	+		+		
<i>Cystopteris dickiana</i>		+		+	
<i>Cheilanthes pteridioides</i>		+		+	
<i>Dryopteris affinis</i> ssp. <i>affinis</i>	+		+		
<i>D. affinis</i> ssp. <i>coriacea</i>	+	+	+		
<i>D. affinis</i> ssp. <i>persica</i>	+	+			
<i>D. atrata</i>	+		+		
<i>D. expansa</i>		+	+		
<i>D. caucasica</i>	+	+	+	+	+
<i>D. oreades</i>				+	
<i>D. remota</i>	+	+	+	+	+
<i>D. x ambroseae</i>	+		+		
<i>D. x deweveri</i>	+		+		
<i>D. x euxinensis</i>	+		+		

1	2	3	4	5	6
<i>D. initialis</i>	+		+		
<i>D. x mantoniae</i>	+		+		
<i>D. x sarvelae</i>	+				
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>		+			
<i>Onoclea sensibilis</i>			+		
<i>Pteris vittata</i>	+	+	+		
<i>Pteridium tauricum</i>				+	
<i>Thelypteris connectifis</i>		+			
<i>Polypodium x mantoniae</i>	+		+		
<i>P. x shivasiae</i>			+		
<i>Polystichum x bicknellii</i>	+	+	+		
<i>P. x illyricum</i>	+	+	+		+
<i>P. x lucrsenii</i>	+		+		
<i>P. x wirtgenii</i>			+		
<i>Thelypteris palustris</i>				+	

А. А. Дмитрисовой (1960) для Аджарии приведено 42 вида (по 22 родам и 5 семействам). Нами выявлено дополнительно 8 видов: *Polypodium subintegrum*, *P. issaevii*, *Dryopteris expansa*, *D. remota*, *D. caucasica*, *D. pseudorigida*, *Polystichum kadyrovii*, *Woodsia alpina*, а также установлено 5 адвентиков и 12 гибридов. Два вида (*Hymenocystis fragilis*, *Asplenium ruta-muraria*) исключены из флоры Аджарии. Наши специальные поиски *Salvinia natans*, *Marsilea quadrifolia* и *Thelypteris palustris* в этом регионе не дали положительных результатов. В Аджарии были собраны такие древнереликтовые и редкие виды, как *Hymenophyllum tunbrigense*, *Anogramma leptophylla*, *Dryopteris liliana*, *Asplenium pseudolancastrum*, *Dryopteris remota*, *D. atrata*, *Adiantum sinuatum* и другие. Таким образом, в современной флоре Аджарии представлено 67 видов и гибридов папоротников, относящиеся к 25 родам и 19 семействам.

Для Талыша А. В. Фоминим (1913) приведено 22 вида. Впослед-

ствии для Талыша выявлено дополнительно еще 11 видов (*Asplenium ruta-muraria*, *Notholaena marantae*, *Dryopteris carthusiana*, *D. caucasica*, *Cheilanthes persica*, *Anogramma leptophylla*, *Thelypteris palustris*, *Woodwardia alpina*, *Polystichum braunii*, *Ophioglossum lusitanicum*, *Pteridium tauricum*) и 7 гибридов.

Наши исследования не подтверждают существование в Талыше следующих 8 видов, ранее отмеченных для региона: *Oreopteris limbosperma*, *Dryopteris cristata*, *D. austriaca*, *Polystichum lonchitis*, *Blechnum spicant*, *Polypodium australe*, *Polystichum setiferum*, *Osmunda regalis*.

На Большом Кавказе в пределах Азербайджана установлен новый для флоры Азербайджана род *Phegopteris* с видом *P. connectilix*, найдены *Botrychium virginianum*, новый для флоры Кавказа; 3 вида (*Gymnocarpium dryopteris*, *Dryopteris expansa*, *D. remota*) новые для флоры Азербайджана; *Adiantum capillus-veneris* (Закавказский заповедник), ранее известный только на Апшероне; *Hymenocystis fragilis* (Закавказский р-н), ранее известный только из Кубинского района; *Dryopteris affinis*, ранее указанный только из Талыша; 2 вида (*Dryopteris orcaades* и *Athyrium distentifolium*) ранее известные только на Малом Кавказе, *Polystichum braunii*, ранее отмеченный лишь в Талыше.

Для азербайджанской части Малого Кавказа обнаружено 2 новых вида (*Dryopteris expansa*, *D. caucasica*), вид *Asplenium pseudolanceolatum* является новым для флоры Азербайджана. На г. Эллэрюгу найден *Cheilanthes persica*, который ранее был известен только на юго-западе Азербайджана. Наши данные не подтверждают распространение в данном регионе *Dryopteris carthusiana* и *Hymenocystis fragilis*, ранее отмеченных во "Флоре Азербайджана" (Рзазаде, Исаев, 1950).

Во "Флоре Армении" (Тахтаджян, 1954 а) приведены 27 видов папоротников, принадлежащие 16 родам. Впоследствии найденным *Cheilanthes pteridioides*, *Dryopteris caucasica*, *D. pseudorigida*, *D. x eukipnensis*, *Ophioglossum vulgatum* и др. Папоротники современной флоры Армении насчитывают около 35 видов, относящихся к 19 родам.

Для флоры Дагестана П. Л. Львов (1960) приводит 17 видов и 10 родов папоротников. По нашим данным, число видов папоротников здесь около 47, в том числе 4 гибрида, относятся к 25 родам и 19 семействам.

К приведенным И. И. Карягиным (1952) для Апшерона 6 видам папоротников нами добавлено 2 – *Cheilanthes pteridioides* и *Pteris vittata*, первый одновременно является новым видом для флоры Азербайджана, а второй – СССР.

### 3.3. Редкие папоротники Кавказа и их охрана

В "Красную книгу СССР" (1986) включено всего 2 вида папоротников из флоры Кавказа – *Osmunda regalis*, *Anogramma leptophylla*. В этом издании отсутствует очень редкий папоротник *Hymenophyllum tunbrigense*, внесенный в книгу "Редкие и исчезающие виды ..." (1981).

## НАИБОЛЕЕ РЕДКИЕ ПАПОРОТНИКИ КАВКАЗА

Вид	Категория	Районы распространения	Меры охраны
<i>Dryopteris filix-mas</i>	2,4	Аджария	Охрана местонахождений
<i>Asplenium daghestanicum</i>	2	Дагестан	Охрана местонахождений, включение в "Красную книгу СССР"
<i>A. hemami-christii</i>	2	Абхазия	Охрана местонахождений, включение в "Красную книгу СССР"
<i>Lyogramma leptophylla</i>	2,4	Талыш, Аджария, Апшерон	Обследование местонахождений, обеспечение охраны
<i>Hymenophyllum tunbrigense</i>	2,4	Аджария	Обследование местонахождений, обеспечение охраны
<i>Botrychium virginianum</i>	2,4	Азербайджан, Дагестан	Обследование местонахождений, включение в "Красные книги" АзССР и ДагАССР
<i>Marsilea strigosa</i>	1,5	Азербайджан	Обследование и охрана
<i>Ophioglossum lusitanicum</i>	2,4	Абхазия, Азербайджан	Обследование и охрана
<i>Osmunda regalis</i>	3,4	Абхазия, Пони, оз.Палестоми	Включение в Пицендо-Мюссерский заповедник местонахождений в окр. оз.Анышхцара и Инкит
<i>Woodsia ilvensis</i>	2,5	Сев.Кавказ, Кабардино-Балкарская АССР	Выяснение состояния в природе и полная охрана

В результате обработки материалов по папоротникам Кавказа установлено, что 25 видов из них являются редкими и исчезающими (Аскеров, 1981, 1983 а). Многие из них встречаются только в опреде-

ленных, строго ограниченных условиях и находятся под угрозой исчезновения. Особенно нуждаются в специальной охране виды, сохранившиеся лишь в единичных экземплярах, а также те (при новых обнаружениях), о распространении которых известно лишь по литературным источникам и гербариям.

Большинство видов папоротников характеризуется узкой экологической амплитудой и они очень чувствительны к изменениям условий местообитания, что, по-видимому, является причиной уменьшения их численности и исчезновения. Поскольку этот вопрос подробно рассматривается нами в отдельных публикациях (Аскеров, 1981, 1983 а) и в издаваемой на двух языках "Красной книге Азербайджанской ССР", где даны эколого-географические характеристики и меры охраны для 25 редких видов папоротников Кавказа, здесь ограничиваемся лишь обобщенными сведениями. Данные о распространении, экологии и охране редких видов папоротников региона приведены и выше.

В табл. 4 дан список наиболее редких видов папоротников Кавказа с указанием категории редкости, регионов распространения и мер охраны. Для характеристики современного состояния популяций видов использована следующая шкала категорий: 1 – исчезающие или находящиеся под угрозой исчезновения; 2 – очень редкие; 3 – редкие; 4 – с сокращающимся ареалом и 5 – неопределенные или малоизученные (Аскеров, 1983 а).

## ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

Папоротники являются одной из слабо изученных групп растительного мира в отношении их биологии и особенно экологии. Отрывочные эколого-ценотические данные по некоторым наиболее широко распространенным видам папоротников Кавказа приводятся в ряде геоботанических и лесоведческих работ (Гроссгейм, 1948; Махатадзе, 1950; Прилипко, 1954; Долуханов, 1960, 1980; Сафаров, 1962; Гаджиев, 1970; Григорян, 1971; Гулисашвили, Махатадзе, Прилипко 1975), а также в региональных "Флорах" (Гроссгейм, 1939; Тахтаджян, 1954 и Колаковский, 1961, 1980 и др.).

Папоротники особенно требовательны к влажности экотипов. Многие их виды встречаются в арктических и умеренных широтах, однако их очень мало в странах с сухим и жарким климатом. В Новой Зеландии даже древовидные папоротники растут в соседстве с ледниками, т.е. в достаточно прохладном, но влажном климате, тогда как страны с континентальным климатом чрезвычайно бедны представителями птеридофлоры.

В пределах Кавказа наиболее благоприятными для развития и расселения папоротников оказались лесные регионы с умеренно теплым и влажным климатом. Наряду с влажностью важнейшим фактором для развития и распространения папоротников является наличие каменистых, преимущественно горных стаций (скалы, осыпи, россыпи и т. д.).

#### 4.1. Эколого-ценотические особенности и вертикальное распространение

Папоротники Кавказа в большинстве своем обладают широкой амплитудой вертикального распространения, развиваясь в каждом высотном ландшафтном поясе в различных физико-географических условиях.

Альпийский пояс. Здесь произрастает 21 вид папоротников (табл. 5). Многие из них встречаются в субальпийском поясе. Но представлены они часто эколого-морфологически обособленными экотипами. Например, *Asplenium viride* в субальпах представлен главным образом *var. insisum*; *Polypodium vulgare* в альпах – в основном *var. rotundatum*; *Polystichum lonchitis* в субальпах – *var. hastatum*, в альпах – *var. longearistatum* и т. д. Для альпийского пояса характерны *Asplenium woronowii*, *Botrychium lunaria*, *Cystopteris regia*, *C. montana*, *Woodsia glabella*, *Cryptogramma crispa*, *Dryopteris villarii*. Почти все они



1.	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
<i>P.subintegrum</i>	+						+						+			
<i>P.issacvii</i>	+	+					+									
<i>P.vulgare</i>	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+
<i>P. x mantoniae</i>			+				+									
<i>P. x shivasiae</i>			-				+									
<i>Cheilanthes pteridioides</i>	+							(+)								
<i>Ch.persica</i>		+	-				(+)									
<i>Notholaena marantae</i>		+	+	+			(+)									
<i>Cryptogramma crispa</i>				+	+	+							+			
<i>Pteris cretica</i>	+	+	+					+		+			+			
<i>P.vittata</i>		+														
<i>Adiantum capillus-veneris</i>	+	+	-					(+)					(+)			
<i>A.cuneatum</i>	+												(+)			
<i>Anogramma leptophylla</i>	+							(+)	(+)							



	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
<i>A. daghestanicum</i>						+										
<i>A. woronowii</i>						-									(+)	(-)
<i>A. pseudolancolatum</i>		-	-	+		+									-	+
<i>A. adiantum-nigrum</i>			+	+				+	+	+	+					
<i>A. murbeckii</i>				+												
<i>A. xteinese</i>		-						+								
<i>A. x centovallense</i>				+				+								
<i>Ceterach officinarum</i>			+	-		+		(+)								
<i>Phyllitis scolopendrium</i>		-	+	-			-		+	+	+	+				
<i>Matteuccia struthiopteris</i>		-	+				+			+	+		+	+		
<i>Onoclea sensibilis</i>																
<i>Hymenocystis fragilis</i>				+	+	+							+		+	+
<i>Woodsia ilvensis</i>																



	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
<i>P.setiferum</i>	+	+	+					+				+				
<i>P.kadyrovii</i>		+	+					+	+							
<i>P.brauni</i>	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>P.woronowii</i>	+	+	+				+	+	+	+						
<i>P.x. illicum</i>			+	+	+			+	+					+	+	
<i>P.x. bicknellii</i>		+	+				+	+	+		+			+	+	
<i>P.x. wirtgenii</i>		+					+	+								
<i>P.x. luerssenii</i>		+	+				+	+		+	+		+		+	
<i>P.x. fominii</i>		+	+				+	+	+	+						
<i>P.x. safarovi</i>		+	+				+	+		+						
<i>P.x. dmitrevae</i>	+	+						+					+			
<i>Dryopteris filix-mas</i>	+	+					+									
<i>D.expansa</i>				+	+			+						+	+	+

	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
<i>D.austriaca</i>	+	+	+				+				+			+		
<i>D.alexeenkoi</i>		+	+				+				+					
<i>D.carthusiana</i>	+	+	+	+				+						+		+
<i>D.remota</i>		+	+				+	+			+		+			
<i>D.fily-mus</i>		+	+					+			+			+		
<i>D.pseudorigida</i>				+	+			+			+					
<i>D.caucasica</i>				+	+						+			+		
<i>D.oreades</i>				+	+	+					+			+	+	
<i>D.allinis</i>	+	+	+				+	+			+	+	+	+		
<i>D.villari</i>						+										(+)
<i>D.raddeana</i>		+	+				+	+	+		+		+			
<i>D.atrata</i>		+					+									
<i>D.x.ambrosae</i>			-	-				-			-			-		

	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
<i>D.x deweveri</i>			+	+										+		
<i>D.x sarvekæ</i>				+	+									+		
<i>D.x doluchanovii</i>			+				+									
<i>D.x kolikovskiy</i>			+	+					+				+			
<i>D.x schorapanensis</i>		+	+													
<i>D.x eukinensis</i>				+	+				+			+	+			
<i>D.x initialis</i>			+	+					+				+			
<i>D.x mantoniae</i>				+	+											+
<i>Blechnum spicant</i>	+	+	+	+	+				+				+		+	
<i>Salvinia natans</i>	+	+														

П р и м е ч а н и е: Виды, которые встречаются на фоне той или иной формации, но на экотопах, для нее не характерных (например выходы скал, водно-болотная станция и т.п.), отмечены знаком (+).

являются в широком смысле петрофитами. Среди них 7–8 видов являются кальцефилами и приурочены исключительно к известняковым породам (*Ceterach officinarum*, *Cystopteris regia*, *Woodsia glabella*, *Hymenocystis fragilis*, *Dryopteris villarii*).

Особого внимания заслуживает узкоэндемичный вид *Asplenium daghestanicum*, являющийся, по нашим данным, типичным альпийским скальным папоротником, приуроченным к сланцам высокогорного Дагестана – выше 2000 м над ур. м.

Всего 8 видов папоротников в своем распространении заходят в субнивальный и нивальный пояса (*Asplenium viride*, *Botrychium lunatum*, *Cystopteris fragilis*, *C. regia*, *Woodsia glabella*, *Polystichum lonchitis*, *Cryptogramma frispera*, *Polypodium vulgare*), встречаясь на скалах, каменистых местах, морснах и других подобных станциях. В связи с физиологической сухостью холодных почв некоторые альпийские папоротники, как и многие другие высокогорные виды растений, несут те или иные черты ксероморфной структуры.

Субальпийский пояс. В горах Кавказа пояс проходит на различной высоте в зависимости от географического положения. Как и другие кавказские ботаники (Гроссгейм, 1948; Долуханов, 1966; Гаджиев, 1970; Гулисашвили, Махатадзе, Прилипко, 1955 и др.), мы считаем, что субальпийская растительность представлена в регионе комплексом формаций: субальпийское криволесье и редколесье; высокогорные стелющиеся кустарники; субальпийское высокоотравье и субальпийские луга.

В горах Кавказа субальпийский пояс в большинстве случаев характеризуется особенно высокой влажностью климата – это полоса наибольшей облачности, сильных туманов и чрезвычайно обильных рос. Как отмечает И. И. Тумаджанов (1980), специфические черты растительности в данном поясе связаны и со сложной историей формирования современной растительности Кавказа. Характерной особенностью субальпийского пояса здесь является большое формационное разнообразие растительности. Это способствует широкому распространению и обилию папоротников в поясе, где мы встречаем как типичные лесные, так и альпийские виды.

В субальпийских лесах, особенно в буковых, кленовых и березовых, такие виды как *Oreopteris limbosperma*, *Dryopteris filix-mas* s. str., *D. caucasica*, *Polystichum braunii* довольно часто образуют густые заросли (например, в Абхазии – долина Аудхары; в Сванетии – окр. Муаши и Чихаруши). Под кронами деревьев *Gymnocarpium dryopteris* нередко формирует сплошной ярус. Здесь же среди зарослей кавказского рододендрона (в Абхазии еще и рододендрона Унгера) часто встречаются *Dryopteris expansa*, *Athyrium distentifolium*, *Gymnocarpium dryopteris*, а на осыпях большими пятнами представлены заросли *Dryopteris oreades*, *D. pseudorigida*, *Phegopteris connectilis*, *P. lonchitis*. Эти виды предпочитают слабо освещенные, достаточно увлажненные станции.

Среди субальпийского высокогорья и лугов на выходах различных горных пород большими группами наблюдаются *Crytogramma crispa*, *Woodsia alpina*, *Polypodium vulgare*, *Asplenium trichomanes*, а в тени и в трещинах крупных скал и валунов – *Asplenium viride*, *A. pseudolancaolatum*, *Polystichum lonchitis*, *Ceterach officinarum*.

Большинство альпийских и субальпийских папоротников обитает в нижерасположенном поясе, иногда доходя даже до нижней части лесного. Например, *Asplenium viride* на Кавказе обычно растет выше 1500 м над ур. м., но был собран на г. Удабно (650–700 м); горноколхидский высокогорный вид *Asplenium pseudolancaolatum* 1981 г. был собран в окрестностях с. Цихидзири на мокрых приморских скалах. Здесь же отмечены высокогорные папоротники *Oreopteris limbosperma* и *Blechnum spicant*. В различных регионах Кавказа в нижнем горном поясе встречаются *Asplenium trichomanes*, *Dryopteris dilatata*, *D. carthageniana*, *D. filix-mas*, *Polystichum aculeatum*, *P. braunii*. Такие виды, обычные почти на каждой высотной ступени (высотные убиквисты), по видимому, связаны главным образом широкой экологической амплитудой и в состоянии занимать самые разнообразные места обитания и пояса. Важной особенностью распространения высокогорных папоротников Кавказа является их преобладание в скально-каменистых стациях, а для некоторых – отсутствие строгой приуроченности к определенным высотам.

**Л е с н о й п о я с.** Для папоротников лесного пояса важен не только фактор влажности, но и наличие стаций скального типа (скально-лесные комплексы) (табл. 6). Для лесных папоротников особо благоприятны глубокие лесистые ущелья и овраги (здесь отмечен 51 вид и гибрид, или свыше 58% таких папоротников), речные долины (35 видов и гибридов, или около 40%). Это связано с тем, что климат ущелий и речных долин отличается равномерной повышенной влажностью воздуха во все периоды года, обусловленной главным образом особенностями рельефа, обеспечивающими поступление влажного воздуха и облаков в долине; не менее существенным условием является обилие стекающих со склонов в ущелья и долины атмосферных и грунтовых вод, испарения которых значительно усиливают влажность воздуха, особенно в нижних частях долин; наконец, оказывает влияние умеренный температурный режим без сильного прогревания поверхностей склонов, расположенных в нижних частях ущелий, освещаемых солнцем только в течение нескольких часов в сутки (иногда солнечные лучи не проникают сюда вовсе). Все это создаст благоприятные климатические условия для сохранения элементов третичной влаголюбивой флоры (Колаковский, 1961; Долуханов, 1980). Видимо, в подобных ущельях в течение миллионов лет влажность воздуха и почвы не понижалась ниже уровня, существующего в настоящее время. Сохранение в таких ущельях Аджарии третично-реликтового субтропического папоротника *Humenophyllum tunbrigense* говорит в пользу этого предположения.

ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ  
ЛЕСНЫХ ПАПОРОТНИКОВ КAVKAZA

Вид	Скально-лесные комплексы				Органические субстраты (пни, стволы деревьев и т.п.)	Вторичные леса, редины, кустарники	Прочие условия
	Ущельные	Приречные	Карбонатные	Бескарбонатные			
1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Ophioglossum vulgatum</i>							
<i>Polypodium australe</i>	+			+			
<i>P. subintegrum</i>	+			+	+		
<i>P. issacvii</i>	+				+		
<i>P. vulgare</i>	+	+		+	+		
<i>P. x mantoniae</i>	+				+		
<i>P. x shvasiae</i>							
<i>Cheilanthes persica</i>			+				
<i>Notholaena maranta</i>				+		+	
<i>Cryptogramma crispa</i>				+		+	
<i>Pteris cretica</i>		+					
<i>Adiantum capillus-veneris</i>			+	+		+	
<i>A. cuneatum</i>				+			
<i>Hymenophyllum tunbrigense</i>	+			+		+	
<i>Pteridium aquilinum</i>							
<i>P. tauricum</i>							
<i>Oreopteris limbosperma</i>	+	+					
<i>Anogramma leptophylla</i>				+		+	
<i>Phegopteris connectilis</i>				+			
<i>Asplenium septentrionale</i>				+			

1	2	3	4	5	6	7	8
<i>A. viride</i>				+			
<i>A. trichomanes</i>	+	r		+		+	
<i>A. ruta-muraria</i>			+	+		+	
<i>A. hermanni-christii</i>			+				
<i>A. woronowii</i>			+	+			
<i>A. pseudolanceolatum</i>			+	+		+	
<i>A. adiantum-nigrum</i>	*	*		+	+	+	+
<i>A. murbeckii</i>				+			
<i>A. x ficinense</i>			+				
<i>A. x centovallense</i>			+				
<i>Ceterach officinarum</i>			+	+		+	
<i>Phyllitis scolopendrium</i>	+	+		+			
<i>Matteuccia struthiopteris</i>	+	+					
<i>Hymenocystis fragilis</i>			+	+			
<i>Woodsia ilvensis</i>				+			
<i>W. alpina</i>				+			
<i>W. glabella</i>			+				
<i>Athyrium filix-femina</i>	+	+					
<i>A. distentifolium</i>	+	+					
<i>Cystopteris fragilis</i>	+	+		+		+	
<i>C. dickiana</i>				+			
<i>C. montana</i>			+	+			
<i>C. sudetica</i>				+			
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>				+			+
<i>G. robertianum</i>	+	+	+	+			
<i>Polystichum lonchitis</i>				+			
<i>P. aculeatum</i>	+	+		+			

1	2	3	4	5	6	7	8
<i>P. setiferum</i>	+	+					
<i>P. kadyrovii</i>	+	+					
<i>P. braunii</i>	+	+		+			
<i>P. woronowii</i>	+	+					
<i>P. x illiricum</i>	+	+		+			
<i>P. x bicknelli</i>	+	+					
<i>P. x wirtgenii</i>	+	+					
<i>P. x luerssenii</i>	+	+					
<i>P. x fominii</i>	+						
<i>P. x safarovii</i>	+						
<i>P. x dmitrievae</i>	+			+			
<i>Dryopteris liliana</i>	+						+
<i>D. expansa</i>	+	+		+			
<i>D. austriaca</i>	+	+		+			
<i>D. alexeenkoana</i>	+					+	
<i>D. earthusiana</i>	+	+		+		+	
<i>D. remota</i>	+	+					
<i>D. filix-mas</i>	+			+		+	
<i>D. pseudorigida</i>	+		+	+			
<i>D. caucasica</i>	+	+					
<i>D. oreades</i>	+		+				
<i>D. athenis</i>	+	+		+			
<i>D. villarii</i>			+				
<i>D. raddeana</i>	+			+		+	
<i>D. x ambroseae</i>	+			+			
<i>D. x deweveri</i>	+			+			
<i>D. x sarvelae</i>	+	+		+			

1	2	3	4	5	6	7	8
<i>D. x dolichauovii</i>	+	+					
<i>D. x kolakovskiyi</i>	+			+			
<i>D. x schorapanensis</i>	+	+		+			
<i>D. x eukinensis</i>	+			+			
<i>D. x initialis</i>	+			+			
<i>D. x mantoniae</i>	+			+			
<i>Blechnum spicant</i>	+			+			

Особого внимания заслуживает группа литофильных папоротников, которых в лесном поясе насчитывается 57 видов (65%).

Эпифитные папоротники в поясе составляют 12 видов (табл. 7). Они распространены в основном на низменности, в предгорьях и в нижнем горном поясе, но при благоприятных условиях доходят и до верхнего. Это подтверждается нахождением их в массовом количестве в лесах Ленкоранского (с. Билясар), Лерикского (с. Азербайджан) и Масаллинского (берег Виляшчая) районов в пределах среднего горного пояса, причем окрестности с. Билясар – одно из характерных местонахождений эпифитных папоротников.

Эти папоротники широко распространены в дубово-грабовых формациях, поселяясь на грабе, дубе, лапине и других породах (эти деревья обычно имеют на стволах трещины и выемки, в которых накапливается часть атмосферных осадков, небольшое количество почвенного вещества и перегноя). Редки они на железном дереве, дельке, хурме и буке, имеющих гладкую и прочную кору и ветви.

Многие лесные папоротники поселяются во вторичных лесных сообществах и кустарниках (23 вида). Некоторые из них избирают здесь затененные и влажные скалы. Представляет интерес нахождение двух субтропических папоротников во вторичных лесных ценозах: *Anogramma leptophylla* – в зарослях бузины и на вырубках среди вторичного железняково-дубового леса (Талыш); *Hymenophyllum tinbrigense* – в ущелье, теперь лишенном лесного покрова (Аджария).

Ряд лесных мезофильных видов в своем распространении проявляет тесные связи с вечнозелеными стелющимися кустарниками, особенно колхидскими (Долуханов, 1980). Так, *Polystichum wogonowii* часто встречается в лесах с вечно-зеленым подлеском, но не поднимается с ними высоко в горы. *Oreopteris limbosperma*, наоборот, растет главным образом на верхних, реже средних, еще реже при очень сыром климате (например, в Аджарии) – нижних ступенях лесного пояса. По особенностям вертикального распространения он сходен с

ЭНЦИКЛОПЕДИЯ ПО БОТАНИКЕ КАЗАХСТАНА И ВРЕДЫ,  
НА СИБИРСКИХ КОТОРНЫХ ОДИ ОТМЕЧЕНЫ

Таблица 7

Субстраты	Виды													
	<i>Parrotia persica</i>	<i>Quercus castancifolia</i>	<i>Q iberica</i>	<i>Acer laetum</i>	<i>Acer velutium</i>	<i>Carpinus caucasica</i>	<i>Alnus subcordata</i>	<i>Alnus barbata</i>	<i>Fagus orientalis</i>	<i>Pterocarya pterocarpa</i>	<i>Juglans regia</i>	<i>Tilia bagonifolia</i>	<i>Zelkova carpinifolia</i>	<i>Lauroserasus officinalis</i>
<i>Poly podium australe</i>			+			+								
<i>P. issaevii</i>						+				+				
<i>P. vulgare</i>	+							+					+	
<i>P. x mantoniae</i>						+			+					
<i>P. x schiasiae</i>											+			
<i>Hymenophyllum tunbrigense</i>														+
<i>Phyllitis scolopendrium</i>	+							+					+	
<i>Asplenium adiantum-nigrum</i>	+						+							
<i>A. trichomanes</i>	+													
<i>Polystichum aculeatum</i>	+	+												
<i>Dryopteris filix-mas</i>						+								
<i>D. raddiana</i>									+					

большинством кустарников стелющегося подлеска, но, не будучи таким теневыносливым и предпочитая относительно более влажные местообитания, приурочен к иным, более сырым лесным биогеоценозам, в которых подлесок отсутствует. Сходно распространение *Dryopteris affinis*, который в Колхиде обычен в лесах со стелющимся подлеском, но в верхней части лесного пояса встречается реже, чем в средней и нижней. Часто отмечаются в лесах с вечнозеленым колхидским подлеском *Blechnum spicant*, *Dryopteris alexeenkoana*, *D. liliana*, *D. remota*, *Phyllitis scolopendrium* и многие гибриды из рода *Dryopteris* и *Polystichum*.

Рассмотрим распространение папоротников по основным высотным ступеням лесного пояса и их связи с основными лесными формациями.

В верхней части лесного пояса произрастает 45 видов, многие из которых встречаются в альпийском и субальпийском поясах. Видов, строго приуроченных к данной части лесного пояса, не наблюдается.

Под пологом смешанных и широколиственных лесов, особенно же пихтово-еловых, встречаются большие заросли *Dryopteris expansa*, *D. filix-mas*, *D. oreades*: по долинам рек и ручьев – крупные заросли *Athyrium distentifolium*, *Polystichum aculeatum*; на скалах представлены многие литофильные виды – *Asplenium viride*, *A. adiantum-nigrum*, *Ceterach officinarum*, *Cystopteris fragilis*, по ущельям – *Phyllitis scolopendrium*, *Polystichum braunii*, *Dryopteris caucasica* и др. В различных вариантах пихтарниковой формации встречаются *Athyrium filix-femina*, *Oreopteris limbosperma*, *Gymnocarpium dryopteris*. В пределах высот 1400–1900 м над ур. м. к склонам северных румбов приурочена елово-пихтово-кочедыжниковая группа типа леса, в покрове которой доминирует *Dryopteris caucasica*, достигающий высоты 90–100 см и покрывающий почву на 90–100%. В обычном на Кавказе елово-пихтово-страусниковом типе леса встречаются *Dryopteris filix-mas* и *Athyrium filix-femina*. На высоте 1500–1700 м над ур. м. преобладает пихтарник кочедыжниковый. Для различных вариантов хвойных и широколиственных лесов характерен *Pteridium aquilinum*, поднимающийся нередко до 2500 м над ур. м. В Армении в пределах высот 1500–1800 м над ур. м. широко представлен букняк папоротниковый с *Athyrium filix-femina*.

В средней части лесного пояса зарегистрировано 49 видов папоротников. Многие из них характерны и для других частей лесной полосы. Здесь они развиваются более пышно, чем в вышележащей. Некоторые виды, специфичные для нижней части лесного пояса, сюда не заходят или встречаются редко (*Pteris cretica*, *Adiantum capillus-veneris*, *Asplenium adiantum-onigrum*, *Phyllitis scolopendrium*, *Anogramma leptophyllum* и другие), почти не спускаются сюда и некоторые виды, произрастающие выше (*Botrychium lunaria*, *Cryptogramma crassa*, *Phegopteris connectilis*, *Asplenium viride*, *Dryopteris expansa*, *D. x caucasicensis*, виды вудсией). Папоротники здесь хорошо представлены в

составе различных типов буковых лесов. Часто наблюдается буковый лес с покровом из страусника и щитовника мужского. В буковых лесах с подлеском из рододендрона на выщелоченных бурых лесных почвах часто произрастает *Oreopteris limbosperma*. В Западном Закавказье в составе каштанового леса с подлеском черники кавказской произрастает *Pteridium tauricum*, *Athyrium filix-femina*, *Phyllitis scolopendrium*.

По данным Р. А. Григоряна (1971), в Северной Армении в пределах высот 1100–1350 м над ур. м. для букняка папоротникового характерно сильное преобладание в травяном покрове под пологом леса и в небольших окнах *Dryopteris filix-mas*, а также видов рода *Polystichum*. Отмечаются и такие скальные папоротники, как *Cystopteris fragilis*, *Cheilanthes persica*, *Notholaena marantha*, ряд видов рода *Asplenium* и др.

В нижней и предгорной частях лесного пояса растет свыше 50 видов (более 57% лесных папоротников) – представители всех поясов за исключением немногочисленных альпийских видов и обитателей ксерофильных группировок безлесных регионов. Папоротники здесь пышно развиваются, отличаются разнообразием форм и жизненной активностью. Они используют все подходящие станции – переувлажненные, богатые гумусом места, речные наносы, заселяемые часто крупными зарослями *Matteuccia struthiopteris*, а также *Athyrium filix-femina*.

В многочисленных батках и ущельях, характеризующихся местами высокой влажностью и каменистостью, широко представлены *Phyllitis scolopendrium*, *Polystichum aculeatum*, *P. setiferum*, *Blechnum spicant*, *Dryopteris affinis*, *Pteris cretica* и др. На скалах здесь же произрастают *Ph. scolopendrium*, *Asplenium trichomanes*, *A. adiantum-nigrum*, *A. pseudolanceolatum*, *Adiantum capillus-veneris*, *Cystopteris fragilis*, *Pteris cretica*.

В реликтовых лесах из клена бархатистого, развивающихся местами по каменистым и богатым гумусом ущельям, часто наблюдаются *Matteuccia struthiopteris*, *Polystichum aculeatum*, *P. braunii*, *Dryopteris filix-mas* и др. Страусник характерен для лесов с ольхой сердцелистной и лапиной. В реликтовых железняковых лесах произрастают *Polystichum aculeatum*, *Phyllitis scolopendrium*. Именно здесь эпифитные папоротники находят для себя наиболее благоприятную среду. Широко представлены здесь и гибридные папоротники.

Н и з и н н ы е л е с а с различными видами папоротников распространены в Талыше (на небольшой площадке Гирканского заповедника) и в Колхиде. В этой части в лесных и частично безлесных местах отмечено 33 вида папоротников. В ольшаниках и в лесах с лапиной, подвергающихся ежегодному затоплению, характерны заросли *Matteuccia struthiopteris* и *Athyrium filix-femina*. В торфяных болотах Кобулети, в окрестностях с. Палестоми и в других местах Колхидской низменности сохранились участки болот и болотистые места с *Osmunda regalis* и *Thelypteris palustris*. Для мокрых скал (преимущественно в Колхиде) характерны *Adiantum capillus-veneris*, *Anogramma*

на leptophylla. Для подлесной растительности и окультуренных земель характерен *Pteridium tauricum*. Здесь же отмечены *Asplenium pseudolanceolatum*, *Blechnum spicant*, *Oreopteris limbosperma*, встречающиеся преимущественно в вышележащих поясах. В низинных лесах широко распространены виды *Polystichum*, *Dryopteris*, а также *Phyllitis*, *Pteris* и др. Не менее характерны в данном поясе эпифитные (особенно виды *Polypodium*) папоротники. На приморских песчаных литоралиях под пологом кустарников обилён *Ophioglossum lusitanicum*.

#### 4.2. Экогруппы и феноритмотипы

В зависимости от степени влажности станции с учетом анатомо-морфологических особенностей папоротники Кавказа расчленяются на следующие группы: гидрофиты, геофилы, мезофиты, мезоксерофиты, ксерофиты (табл. 8).

К гидрофитам (водные папоротники) относится всего один вид – *Salvinia natans*.

Геофилы (папоротники болотистых и заболоченных мест) представлены 7 видами: *Osmunda regalis*, *Thelypteris palustris*, *Marsilea quadrifolia*, *M. strigosa* др. (последние 2 вида иногда относят к отдельной группе – псевдогидрофилам). Геофилы часто растут на топких местах и по окраинам болот, они нередки на кислых почвах (ацидофилы). На заболоченных, пресеченных станциях поселяются *Oreopteris limbosperma*, *Dryopteris remota*, *Mattuccia struthiopteris*, а также ряд видов и гибридов из родов *Polystichum*, *Dryopteris*.

Мезофиты составляют основное ядро птеридофлоры Кавказа (68 видов, или 71%). Эта группа включает виды, приуроченные к затененным, слабо освещенным местообитаниям с достаточной степенью влажности. Наиболее типичные местообитания – широколиственные и хвойные леса. К мезофилам относятся почти все лесные папоротники, в том числе эпифитные.

К настоящим ксерофитам отнесены всего 3 вида, произрастающие в сухих, освещенных местообитаниях. Они распространены преимущественно в безлесных местообитаниях, среди ксерофитной травянистой растительности, в редколесьях и типах шибляка (Нахичевань, Нагорный Карабах, Мегри, Дагестан, Зуванд и др.).

Ксерофитные и гемиксерофитные папоротники благодаря ряду приспособлений успешно переносят неблагоприятные условия обитания. Их листья обычно имеют твердую консистенцию и на нижней стороне густо покрыты чешуйками и волосками. Кроме того, виды родов *Notholaena*, *Ceterach* и *Cheilanthes* свертывают свои листья, и в результате нижняя сторона листа, хорошо защищенная чешуйками и волосками, не подвергается иссушению. Некоторые гемиксерофиты обладают мясисто-кожистой консистенцией редуцированного листа, расчлененного на мелкие доли (*Asplenium septentrionale*, *A. ruta-*

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПАИПОРАТНИКОВ КАВКАЗА  
ПО ЭКОГРУППАМ И ФЕНОРИТМОТИПАМ

Вид	Экогруппы					Феноритмотипы		
	Кс-ро-фиты	Мезоксерофиты	Мезофиты	Геофилы	Гидрофиты	Летне-зеленые	Летне-зимне-зеленые	Зимне-зеленые
1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Botrychium lunaria</i>			+			+		
<i>B. virginianum</i>				+		+		
<i>Ophioglossum lusitanicum</i>			+			+		
<i>O. vulgatum</i>						+		
<i>Osmunda regalis</i>				+			+	
<i>Polypodium australe</i>			+				+	
<i>P. subintegrum</i>							+	
<i>Pissacvii</i>			+				+	
<i>P. vulgare</i>			+				+	
<i>P. x mantoniae</i>			+				+	
<i>P. x shivasiae</i>			+				+	
<i>Cheilanthes pteridioides</i>	+					+		
<i>Ch. persica</i>	+					+		
<i>Notholaena marantae</i>	+							
<i>Glyptogramma crispa</i>			+			+		
<i>Pteris cretica</i>			+					+
<i>P. vitata</i>			+				+	
<i>Adiantum capillus-veneris</i>			+			+		
<i>A. cuneatum</i>			+			+		
<i>Anogramma leptophylla</i>		+				+		
<i>Marsilea quadrifolia</i>				+		+		
<i>M. strigosa</i>				+		+		
<i>Hymenophyllum tunbrigense</i>			+			+		
<i>Pteridium aquilinum</i>			+			+		
<i>P. tauricum</i>			+			+		
<i>Thelypteris palustris</i>								

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Oreopteris limbosperma</i>			+			+		
<i>Pleuropteris connectilis</i>			+			++		
<i>Psaronium falcatum</i>			+			+		
<i>Asplenium septentrionale</i>		+				+		
<i>A. viride</i>			+			+		
<i>A. trichomanes</i>			+				+	
<i>A. ruta-muraria</i>						+		
<i>A. hermannii-christii</i>		+				+		
<i>A. daghestanicum</i>		++				++		
<i>A. woronowii</i>		+					+	
<i>A. pseudokaneholatum</i>		+						
<i>A. adiantum-nigrum</i>		+						
<i>A. x murbeckii</i>		+				+		
<i>A. x tseinense</i>		+				+		
<i>A. x sentovallense</i>		+				+		
<i>Ceterach officinarum</i>		+				+		
<i>Phyllitis scolopendrium</i>			+					
<i>Matteuccia struthiopteris</i>				++		+		+
<i>Onoclea sensibilis</i>				+		+		+
<i>Hymenocystis fragilis</i>			+			+		
<i>Woodsia ilvensis</i>		+				+		
<i>W. alpina</i>		+				+		
<i>W. glabella</i>		+				+		
<i>Athyrium filix-femina</i>			+					
<i>A. distentifolium</i>						+		
<i>Cystopteris fragilis</i>			+					
<i>C. dieckiana</i>			+					
<i>C. regia</i>			+			+		
<i>C. montana</i>			+					
<i>C. sudetica</i>			+					
<i>Gymnoarpium dryopteris</i>			+			+		
<i>G. robertianum</i>			+			+		
<i>Polystichum lonchitis</i>			+					

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>P. aculeatum</i>			+					+
<i>P. setiferum</i>			+					+
<i>P. kadyrovii</i>			+					+
<i>P. braunii</i>			+				+	
<i>P. woronowii</i>			+					+
<i>P. x iliricum</i>			+					+
<i>P. x bicknellii</i>			+					+
<i>P. x wirtgenii</i>			+					+
<i>P. x luerssenii</i>			+					+
<i>P. x fominii</i>			+					+
<i>P. x safarovii</i>			+					+
<i>P. x dmitrievae</i>			+					+
<i>D. ropteris liliana</i>			+					+
<i>D. expansa</i>			+			+		+
<i>D. austriaca</i>			+			+		+
<i>D. alexeenkoana</i>			+					+
<i>D. earthsiana</i>			+					+
<i>D. remota</i>			+					+
<i>D. filix-mas</i>			+				+	+
<i>D. pseudorigida</i>			+					+
<i>D. caucasica</i>			+				+	+
<i>D. oreades</i>			+					+
<i>D. a. finis</i>			+					+
<i>D. vilkuni</i>			+				+	+
<i>D. raddeana</i>			+					+
<i>D. atrata</i>			+					+
<i>D. x ambroseae</i>			+					+
<i>D. x deweyri</i>			+				+	+
<i>D. x sarvelae</i>			+				+	+
<i>D. x doluchanovii</i>			+				+	+
<i>D. x kolakovskii</i>			+					+
<i>D. shorapanensis</i>			+					+

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>D. x eucinensis</i>			+					+
<i>D. x initialis</i>			+					+
<i>D. x mantoniae</i>			+					
<i>Blechnum spicant</i>			+					+
<i>Salvinia natans</i>					+	+		

*muraria*, *A. hermannii-christii*).

Мезоксерофиты составляют 17 видов, к ним относятся виды с периодически недостаточным увлажнением. Представители мезоксерофильных папоротников встречаются в светлых лесах, редколесьях, а также на скально-каменистых стациях.

У папоротников Кавказа мы выделяем 3 феноритмотипа: летне-зеленые, летне-зимне-зеленые и зимне-зеленые, что в основном соответствует классификации Г. Ш. Наху цришвили (1974) для цветковых растений Центрального Кавказа.

Летне-зеленые начинают вегетировать с ранней весны и заканчивают в начале осени. К ним относятся 56 видов, или 58% папоротников Кавказа. Преобладают они среди представителей семейств *Thelypteridaceae*, *Athyriaceae*, *Aspleniaceae*. Среди них имеются как лесные мезофиты, так и безлесные ксерофиты, а также геофилы и гидрофиты. В этой группе есть виды с эфемероидными ритмами развития, например, *Cystopteris fragilis*, *C. regia*, *Anogramma leptophylla* и др. Стерильные листья диморфных видов *Matteuccia struthiopteris* и *Onoclea sensibilis* являются летне-зелеными, тогда как фертильные – зимне-зеленые.

Летне-зимне-зеленые папоротники с 2 или 3 генерациями листьев, которые развиваются поздней осенью, а в некоторых случаях и зимой, в июле-августе отмирают. Всего их 19 видов. Из характерных папоротников группы отметим *Polypodium vulgare* и *P. issacvii*, за развитием которых мы наблюдали в Талыше. Вегетация первого из этих видов начинается в апреле-мае и продолжается до конца июня. В начале сорусы бывают белыми, затем желтыми и коричневыми. Во второй половине июня наблюдается массовое высыхание этого папоротника на стволах деревьев. В сентябре-ноябре, когда выпадают обильно атмосферные осадки, вегетация этого вида возобновляется. Таким образом, пауза приходится на самое жаркое время года. Во время осенней вегетации развитие вида протекает более бурно по сравнению с весенней. Так, на одних и тех же экотопах (ольха, дуба, лапина) в тех же популяциях весной подсчитано 40–70 экземпляров спороносных ветвей *P. vulgare*, а осенью – 120–200.

Зимне-зеленые включают 22 вида, в том числе несколько их

предыдущей группы. Сюда входят в основном виды родов *Polystichum* и *Dryopteris*, отличающиеся жесткокожистыми и плотными листьями. распространены они преимущественно в колхидских и гирканских лесах: *Polystichum aculeatum*, *Pteris cretica*, *Dryopteris affinis*, *D. raddeana*, *D. atrata*, *D. remota*, *Phyllitis scolopendrium*, гибриды между видами комплексов *Dryopteris affinis* и *D. filix-mas* и др.

Весною 1970 г. нами были привезены из Тальша и посажены на Апшероне (экспериментальный участок Института ботаники АН АзССР) следующие 13 видов: *Athyrium filix-femina*, *Asplenium adiantum nigrum*, *Phyllitis scolopendrium*, *Mattuccia struthioperis*, *Polystichum aculeatum*, *P. braunii*, *P. setiferum*, *P. woronowii*, *Dryopteris affinis*, *D. filix-mas*, *Pteris cretica*, *Pteridium tauricum*, *Polypodium vulgare*. Из них представители рода *Polystichum*, *Phyllitis*, *Scolopendrium*, *Pteris cretica*, *Dryopteris affinis* проявили себя как зимне-зеленые — до начала весны следующего года оставались зелеными.

## БОТАНИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПТЕРИДОФЛОРЫ КAVKAZA

### 5.1. Особенности географического распространения

По А. Л. Тахтаджяну (1978 а), Кавказ расположен на территории 3 флористических областей (Циркумбореальной, Ирано-Туранской и Средиземноморской). Им на Кавказе выделено 7 провинций (Восточно-Европейская, Эвкийская, Кавказская, Армено-Иранская, Гирканская, Туранская и Крымско-Новороссийская).

Как отмечалось в главе 3, по нашей схеме территория Кавказа разделена на 21 ботанико-географический район. Восточно-Европейская провинция включает один район – Западно-Предкавказский; Колхидская – 3 района: Абхазский, Рионский и Аджарский; Кавказская, самая обширная, – 8 районов: Кубанский, Эльбрусский, Терский, Дагестанский, Прикаспийско-Кубинский, Шемахинский, Кобустанский и Малый Кавказ; Армено-Иранская – 4 района: Армянский, Нахичеванский, Мегринский и Зуvandский; Гирканская – один, Тальшский, район; Туранская – 3 района: Восточно-Предкавказский, Восточно-Закавказский и Апшеронский; Крымско-Новороссийская – один, Черкесский, район.

Распространение и число видов по отдельным районам Кавказа приводятся в табл. 9 и на схематическом рис. 78.

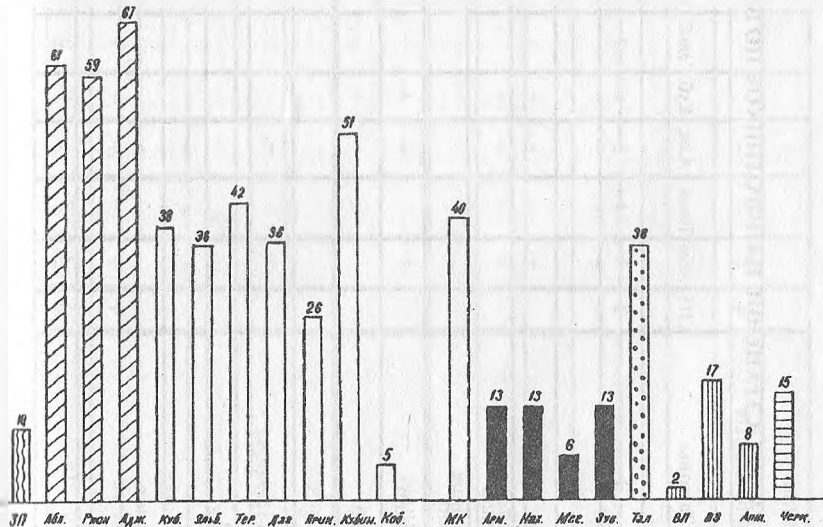


Рис. 78. Число видов папоротников по ботанико-географическим районам Кавказа.



1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	
<i>P. x shivasiae</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>P. x mantoniae</i>		+	+	+						+							+					
<i>Cheilanthes</i>																						
<i>Ch. pteridioides</i>								+							+						+	
<i>Ch. persica</i>								+	+			+	+	+	+	+				+		
<i>Notholaena</i>																						
<i>N. marantae</i>		+		+	+	+	+	+		+	+	+			+	+						
<i>Cryptogramma</i>																						
<i>C. crispa</i>		+	+	+	+		+	+		+												+
<i>Pteris</i>																						
<i>P. cretica</i>		+	+	+																		
<i>P. vittata</i>				+																		+
<i>Adiantum</i>																						
<i>A. capillus-veneris</i>	+	+	+	+			+	+		+		+			+			+	+			+
<i>A. cuneatum</i>				+																		



Cyrtium																			
<i>C. falcatum</i>				+															
Asplenium																			
<i>A. septentrionale</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+		+	+	+	+	+
<i>A. viride</i>		+	+	-	+	+	+	+	+	+		+	+					+	
<i>A. trichomanes</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+
<i>A. ruta-muraria</i>		+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+		+	+
<i>A. hennannii-chrisii</i>		+																	
<i>A. daghestanicum</i>								+											
<i>A. woronowii</i>		+	-	+						+									
<i>A. pseudolanceolatum</i>		+	+	+						+		+							
<i>A. adiantum-nigrum</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+		+			+	+		+	+
<i>A. x murbeckii</i>								+											
<i>A. x ticinense</i>				+															
<i>A. x centovallense</i>				+															
Ceterach																			



1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
<i>C. fragilis</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+			+	+	+
<i>C. dickiana</i>												+	+								
<i>C. regia</i>		+			+					+											
<i>C. montana</i>		+	+		+	+	+														
<i>C. sudetica</i>					+	+	+														
<i>Gymnocarpium</i>																					
<i>G. dryopteris</i>		+	+	+	+	+	+	+		+		+								+	
<i>G. robertianum</i>		+	+		+	+	+	+	+			+									
<i>Polystichum</i>																					
<i>P. lonchitis</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+		+		+							
<i>P. aculeatum</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+										
<i>P. setiferum</i>		+	+	+																	
<i>P. kadyrovii</i>				+					+										+		
<i>P. draumii</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+							+	+
<i>P. woronowii</i>		+	+	+															+		
<i>P. x iliricum</i>		+	+		+					+									+		



1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
<i>D. caucasica</i>		+	+	+			+					+	+				+				
<i>D. oreades</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+								
<i>D. affinis</i>		+	+							+		+						+			
<i>D. villarii</i>		+	+	+																	
<i>D. raddeana</i>																	+				
<i>D. atrata</i>				+																	
<i>D. x ambroseae</i>			+																		
<i>D. x deweveri</i>			+									+									
<i>D. x sarvekhe</i>			+																		
<i>D. x doluchanovii</i>		-																			
<i>D. x kokakovskii</i>										-											
<i>D. x schoraparensis</i>																					
<i>D. x eucinensis</i>		+	-			+	+			+		+					+				
<i>D. x initialis</i>						+	+														
<i>D. x nantoniae</i>		+	+	+		+	+														
<i>Blechnum</i>																					
<i>B. spicant</i>		+	+	+	+																+
<i>Salvinia</i>																					
<i>S. natans</i>	+		+				-			+		+					+	+	+		

По обилию особей, интенсивности роста и развития, а также по жизнеспособности популяций папоротников на Кавказе выделяют Колхиду и Талыш. В тоже время число видов в Колхиде почти в 2 раза больше, чем в Талыше (соответственно 67 и 36 видов). Это прежде всего объясняется меньшим разнообразием физико-географических условий в Талыше, отсутствием там крупных известняковых массивов, благоприятных условий для развития папоротников в верхнем горном поясе (недостаточно благоприятны они и в среднем горном, что связано главным образом с влиянием сухого воздуха, проникающего из внутреннего Ирана). В Талыше обильные осадки выпадают лишь на относительно низких гипсометрических уровнях гор, тогда как в Колхиде все высотные пояса богато обеспечены влагой, причем осадки равномерно распределяются на протяжении всего года.

Вслед за Колхидой по числу видов идут другие части Большого Кавказа – Шемахинский район (51 вид) и преимущественно лесные районы Северного Кавказа (от 36 до 42 видов). На Малом Кавказе насчитывается 40 видов. Наиболее бедны папоротниками Восточное и Западное Предкавказье, Кобустан, Апшерон, Нахичеванская АССР, Восточно-Закавказский район, охватывающий обширную территорию, насчитывает всего 17 видов, которые локально растут на скально-каменистых стациях в пределах предгорий и плоскогорий (Шекинское нагорье, Эллариюгу, Удабно, восток Нижней Картли, Триалети и т. п.), тогда как на низменности они почти отсутствуют.

Таким образом, в пределах Кавказского перешейка наблюдается уменьшение числа видов с удалением от лесных провинций в сторону полупустыни и степей.

## 5.2. Хорологический анализ

Некоторые исследователи при анализе флоры применяли региональный принцип (Клеопов, 1938 и др.). Имеется немало работ, в которых анализ основывается на зональном принципе. Нередко пытаются в геоэlemente отразить одновременно региональный, зональный, экологический и генетический принципы (Гроссгейм, 1936), что практически не всегда возможно. Отмечается в этом вопросе и терминологическое разнообразие. Так, одни исследователи считают, что наиболее крупные единицы географического распространения ареала, в его пределах выделяют класс и группы ареала (Гроссгейм, 1936; Гагидзе, 1974; Павлов, 1980); другие признают географический элемент, а в качестве подчиненной ему единицы – тип ареала (Лазаренко, 1956); иногда пишут о географическом типе (Гроссгейм, 1939). А. И. Галушко (1976) отмечает, что для обозначения крупных единиц географических элементов предпочтительнее, как более нейтральный, термин "тип", а не "элемент". В. В. Камелин (1973)

использует термин "тип ареала", А. И. Толмачев (1974) — "элемент флоры", А. А. Колаковский (1980) — "географический элемент флоры".

В нашем понимании географический элемент флоры (геоэлемент) — специфическая приуроченность географического распространения группы видов к определенным ботанико-географическим областям, провинциям и районам. К тому или иному геоэлементу отнесены виды, современное распространение которых совпадает с одним или несколькими фитохорионами. В последнем случае мы имеем дело с ппориональными геоэлементами.

Классификации геоэлементов, специально посвященные птеридофитам, почти отсутствуют. Хотя в общем плане, наряду с цветковыми растениями, геоэлементы ряда видов папоротников рассматривались (Гроссгейм, 1939; Камелин, 1973; Тахтаджян, 1978; Колаковский, 1980; Hulten, 1961; Meuzel et al., 1965). А. В. Фомин (1913) дал краткий анализ геоэлементов для известных ему видов папоротников Кавказа, придерживаясь при этом в основном зонального принципа. Им приведены такие флористические элементы, как высокогорный и арктическо-высокогорный, бореальный, субтропический, северо-азиатский и средиземноморско-переднеазиатский. Как видно, здесь наблюдаются и зональные, и региональные элементы.

По-видимому, при ботанико-географическом анализе наиболее удобно выделять геоэлементы с помощью одного какого-либо принципа (например, регионального) и затем можно их характеризовать флористическими, поясно-зональными, флорогенетическими и другими данными.

В птеридофлоре Кавказа мы выделяем 10 географических элементов: колхидский, гирканский, гиркано-колхидский, сукавказский, дагестанский, общекавказский, европейско-кавказский, голарктический, палеоарктический, ппориональный. Для большинства видов наши геоэлементы одновременно являются флорогенетическими.

Колхидский геоэлемент представлен 6 видами. Они связаны с колхидским рефугиумом, хотя иррадируют и в прилегающие регионы: собственно горно-колхидским альпийским видом является *Asplenium wogonowii*; лазистанским ареалом отличается лесной *Dryopteris liliana* (близкородственный ему вид *D. acmula* произрастает в приатлантической части Западной Европы); примерно сходный ареал имеет лесной *Polypodium subintegrum*. Наиболее широким распространением в пределах Колхиды пользуются литофильный высокогорный *Asplenium pseudolanceolatum* и лесной *Dryopteris alexeenkoana*. Оба вида широко иррадируют на восток Кахетии (первый еще дальше — до Нагорного Карабаха), с одной стороны, на юг (Турцию) и юго-запад в Европу — с другой; узкоэндемичным абхазским ареалом обладает *A. hermannii-christii* (близкородственный ему вид *A. haussknechtii* находится в Восточной Субсредиземноморье).

К гирканскому геоэлементу относится один лесной вид *Dryopteris raddeana*, который по происхождению связан с субсредиземноморским

видом *D. pallida*. Переходными гиркано-колхидскими являются лесные виды: *Polystichum woronowii* (иррадирующий в Иран и Турцию) *Polypodium issaevii* (последние 2 – гирканского происхождения).

В птеридофлоре Кавказа мы имеем лишь один сукавказский вид – высокогорный (преимущественно) известняковый литофильный папоротник *Hymenocystis fragilis*, связанный в своем происхождении по-видимому, с альпийским орогенезом Кавказа. Он приурочен к Главному Кавказскому хребту. Ранее (Дмитрисва, 1960; Исаев, 1950) этот вид ошибочно приводился для Малого Кавказа. Родственный ему вид – *Protowoodsia manchuriensis* (Дальний Восток: Приморье, запад и югн. Амур – Ворошилов, 1982).

К дагестанскому геоэлементу относится один вид – высокогорный литофильный *Asplenium daghestanicum*. Он проявляет близкое родство с видами *A. aichtisonii* (Гималаи), *A. altajense* (Алтай), *A. aegaeum* (Балкан, Малая Азия) и *A. fontanum* (incl. *A. pseudofontanum*) Евразия.

К общекавказскому геоэлементу относятся 3 вида, все они из рода *Dryopteris* (*D. oreades*, *D. caucasica*, *D. pseudorigida*) являются высокогорными лесными и литофильными папоротниками. Их ареалы охватывают как Большой, так и Малый Кавказ, второй встречается также в Талыше. Все эти виды иррадируют в Юго-Восточную Европу, с одной стороны, Юго-Западную Азию – с другой, но их основной ареал охватывает именно Кавказ.

Эндемизм в птеридофлоре Кавказа хорошо проявляется на уровне вида. Эндемичных видов, ареалы которых ограничены территорией Кавказа, всего 6: *Hymenocystis fragilis*, *Polystichum kadyrovii*, *Asplenium woronowii*, *A. hermannii-christii*, *A. daghestanicum*, *Polypodium issaevii*. Более многочисленны субэндемичные виды, ареалы которых ограничены пределами естественных флористических районов или захватывают в соседние районы. Ареал *Dryopteris raddeana* связан с Гирканской (прикаспийской части в Талыше и в Иране); ареалы *Dryopteris liliana*, *D. alexeenkoana*, *Asplenium pseudolancaolatum*, *Polypodium subintegrum* – с Малой Азией (большой частью с Лазистаном); ареал *Polystichum woronowii* – с Гирканской и Малой Азией.

Ареалы 3 общекавказских видов (*Dryopteris oreades*, *D. caucasica*, *D. pseudorigida*) заходят в горные районы Европы и Малой Азии.

Таким образом, во флоре Кавказа насчитывается 15 эндемичных и субэндемичных видов папоротников, относящихся к 5 родам.

Европейско-кавказский геоэлемент представлен 11 видами; их ареалы приурочены к Европе, ее северной, средней и особенно западной частям, включая южные субсредиземноморские районы, а также Кавказ. Восточной границей для некоторых из них является Колхиды и их можно было бы назвать евроколхидскими (*Dryopteris villana*, *Polypodium australe*, *Blechnum spicant*). *Dryopteris remota* в своем распространении на восток проникает еще дальше, простираясь по Центральному и Восточному Кавказу. Почти все виды этого элемента

иррадируют в Юго-Западную Азию. Однако диапазон дизъюнкции некоторых видов широк, и их ареал простираются далеко от собственно евро-кавказского региона. В этот элемент входят также лесные виды *Polystichum setiferum*, *Dryopteris affinis*, а также горные литофилы — *Cryptogramma crispa* и *Cystopteris regia*.

Среди папоротников Кавказа 12 видов отличаются палеоарктическим ареалом. Некоторые из них — с широкой иррадиацией в пределах Древнего Средиземноморья (от Макаронезии на запад, через все Средиземноморье, Юго-Западную и Среднюю Азию до Монголии на востоке — по А. Л. Тахтаджяну, 1978). Виды, относящиеся к этому элементу, — ксерофиты и гемиксерофиты, преимущественно они литофилы (*Cheilanthes pteridioides*, *Ch. persica*, *Ceterach officinarum*). *Adiantum capillus-veneris* имеет связь с тропическими флорами Африки, Восточной Азии и Северной Америки; *Pteridium tauricum* является лесным мезофильным видом с широкой иррадиацией; *Ophioglossum lusitanicum*, *Marsilea strigosa* — литоральные геофилы Южной Палестины.

Большинство видов папоротников Кавказа имеют бореальный тип ареала и приурочены к лесной зоне Северного полушария. Ареалы этих видов охватывают Голарктическое флористическое царство (по А. Л. Тахтаджяну, 1978). Они имеют в основном евро-сибирско-североамериканское распространение.

Среди голарктических видов (всего 26) преобладают литофильные (скальные, осыпные, россыпные и т. п.), которые в своем распространении нередко заходят в арктическую и субарктическую области Голарктики (*Asplenium viride*, *A. ruta-muraria*, *C. montana*, *Woodsia alpina*, *W. ilvensis*, *W. glabella*, *Athyrium distentifolium*, *Polystichum lonchitis*, *Gymnocarpium robertianum*, *G. dryopteris*). Лесные мезофильные представители этого элемента распространены как в зоне бореальных, так и в зоне неморальных лесов Голарктики. Ареалы многих лесных видов также тяготеют к субарктической области (*Dryopteris filix-mas*, *D. austriaca*, *D. carthusiana*, *D. expansa*, *Phegopteris connectilis*, *Athyrium filix-femina*). Наиболее типичными голарктическими ареалами отличаются геофилы бореальной флоры, а также лесные мезофилы (*Thelypteris palustris*, *Polystichum braunii*, *Ophioglossum vulgatum* и др.).

К плюрирегиональному геоэлементу мы относим виды, ареалы которых охватывают 3—4 крупные царства. Обычно виды с такими ареалами называют космополитами, полихорами, убиквистами и мультирегиональными (Фолин, 1913; Вульф, 1941). Сюда относятся 8 видов (*Osmunda regalis*, *Anogramma leptophylla*, *Hymenophyllum tunbrigense*, *Pteridium aquilinum*, *Asplenium trichomanes*, *Cystopteris fragilis*, *Botrychium lunaria* и *Salvinia natans*).

Таким образом, в сложении птеридофлоры Кавказа участвуют виды различных типов ареала и геоэлементов. Среди них преобладают виды с голарктическим (26 видов), палеоарктическим (13) и евро-сибирско-кавказским (11) распространением.

РОД	ПАЛЕОГЕН			НЕОГЕН						АНТРОПОГЕН									
	Палеоцено	Эоцен	Оligоцен	МИОЦЕН						ПЛИОЦЕН				ПЛЕЙСТОЦЕН					
				Мадан	КОНН	Тархан	Чокрак	Сармат	МЭДИС	Понт	Имерия	Курьяны	Гурья	Чауда	Древне-эвксин	Узунлар	Карачаг	Ново-эвксин	Голоцен
1 ADIANTUM																			
2 ANDRGRAMMA																			
3 ASPLENIUM																			
4 ATHYRIUM																			
5 BLECHNUM																			
6 BOTRYCHIUM																			
7 CYSTOPTERIS																			
8 CRYPTOGRAMMA																			
9 DRYOPTERIS																			
10 GYMNOCARPIUM																			
11 HYMENOCYSTIS																			
12 HYMENOPHYLLUM																			
13 MATTEUCCIA																			
14 ONOCLEA																			
15 OPHIDGLOSSUM																			
16 OREOPTERIS																			
17 OSMUNDA																			
18 POLYPODIUM																			
19 POLYSTICHUM																			
20 PTERIDIUM																			
21 PTERIS																			
22 SALVINIA																			
23 THELYPTERIS																			
24 WOODSIA																			

Рис 79 Геохронология родов современных папоротников Кавказа в кайнозое  
(пунктирная линия - по макроостаткам, сплошная - по спорам)

Особое положение в составе птеридофлоры Кавказа занимают адвентивные папоротники – 5 видов (*Adiantum cuneatum*, *Cyrtomium falcatum*, *Onoclea sensibilis*, *Dryopteris atrata* и *Pteris vittata*), встречающихся в Аджарии (последний – и на Аппероне). Никаких органических связей с птеридофлорой Кавказа они не имеют. Естественные ареалы *C. falcatum*, *D. atrata* находятся в тропиках Восточной Азии, а *A. cuneatum* – в неотропиках. *O. sensibilis* произрастает в Восточной Азии и Северной Америке, наконец, *P. vittata* дико растет в районах Субсредиземноморья. По-видимому, отмеченные адвентивики в условиях Аджарии являются выходцами из культуры.

### 5.3. Основные этапы становления птеридофлоры

Реликтовая природа большинства видов папоротников, да и птеридофлоры в целом ни у кого не вызывает сомнений. Однако до последнего времени оставались не освещенными генезис и пути формирования птеридофлоры Кавказа. Для понимания этого вопроса большее значение имеет анализ палеоботанических материалов, при котором мы базиремся на данных исследования макроостатков (отпечатки листьев), палинологический же материал привлекается попутно.

Первые палеоботанические находки папоротников на Кавказе датируются карбоном. Многочисленные материалы встречены в мезозойских отложениях, особенно в меловых (Каталог ископаемых растений, 1973). Однако они в основном относятся к таксонам неустановленного систематического положения. Поэтому мы останавливаться на них здесь не будем, коснемся лишь точно определенного ископаемого материала из кайнозоя (рис. 79).

В олигоцене для Кавказа известны по спорам представители 12 родов папоротников (*Asplenium*, *Blechnum*, *Ceratopteris*, *Cyathea*, *Davallia*, *Dicksonia*, *Dryopteris*, *Gleichenia*, *Lygodium*, *Osmunda*, *Polypodium*, *Pteris*). Кроме того 2 вида (*Blechnum braunii* Ett., *Pteridium osniense* (Und.) Kol.) установлены по отпечаткам листьев из туфопесчаников г. Даррыдаг в Нахичеванской АССР.

Таким образом, во флоре олигоцена встречались главным образом субтропические и тропические папоротники, в том числе и древовидные формы (*Dicksonia*, *Cyathea*); возраст 2 современных родов (*Blechnum*, *Pteridium*), установленных по макроостаткам, с определенной достоверностью можно считать палеогеновым. Кроме того, если судить по спорам, то в палеогеновой флоре произрастали еще 5 родов современных папоротников (*Asplenium*, *Dryopteris*, *Polypodium*, *Osmunda*, *Pteris*). Отмечено также 6 родов, отсутствующих в современной флоре Кавказа: *Lygodium* (обитатели Юго-Восточной Азии), *Cyathea* (древовидные папоротники горных тропических лесов Старого и Нового Света), *Dicksonia* (древовидные обитатели влажных тропических лесов Южного полушария), *Davallia* (эпифиты тропических лесов

Старого Света), *Gleichenia* (преимущественно влажные тропики и субтропики Южного полушария) и *Seratopteris* (водно-болотные папоротники тропиков и субтропиков земного шара).

Данные о птеридофлоре первой половины миоцена (до сармат) очень скудны и отрывочны. Из флороносных слоев на Меджуре (Восточная Грузия) выявлены макроостатки следующих папоротников (Аваков, 1979): *Asplenium wegmanni* Brongn., *Anemia* cf. *mexicana* Klatsch., *Cyclosorus fischeri* (Heer) Kol., *Pteris parschlugiana* Ung., *Woodwardia roesneriana* (Ung.) Heer. Современные аналоги названных папоротников находятся в тропиках и субтропиках обоих полушарий преимущественно в районах Восточной Азии, и произрастают в местах с ясно выраженным океаническим климатом и обильным увлажнением (Фаталиев, 1960; Тахтаджян, 1963; Аваков, 1979).

Таким образом, в первой половине миоцена в птеридофлоре Кавказа по макроостаткам обнаруживаются 3 рода, которые отсутствуют в современной флоре Кавказа: *Anemia*, *Cyclosorus*, *Woodwardia*. Кроме того, современные роды *Pteris* и *Asplenium* существовали уже в середине миоцена.

Во флоре первой половины среднего миоцена следует отметить находку отпечатков листьев *Salvinia sunschae* Palib. из чокракского горизонта (Северный Кавказ, Сунженский хр.). В Имеретии в верхней части среднего миоцена выявлены (Рамишвили, 1977) споры следующих родов: *Hymenophyllum*, *Lygodium*, *Schizaea*, *Anemia*, *Dicksonia*, *Cibotium*, *Cyathea*, *Pteris*, *Polypodium*, *Onychium*, *Cystopteris*, *Osmunda*. В караганских и конских отложениях значительное место, как отмечает И. Ш. Рамишвили, принадлежало схизейным, диксониевым и циатейным, обитающим в настоящее время в тропиках в условиях высокой и постоянной влажности. Споры современных папоротников (*Pteris*, *Cystopteris*, *Polypodium*) встречены в единичных экземплярах.

Обращает на себя внимание нахождение в первой половине миоцена спор 2 родов тропических папоротников – *Schizaea* (травянистый древнереликтовый род тропиков Старого и Нового Света), *Cibotium* (преимущественно древовидный папоротник тропиков Азии, Центральной Америки и Гавайских о-вов), а также *Hymenophyllum*.

Обнаружение в среднем миоцене 11 родов тропических и теплолюбивых папоротников (*Anemia*, *Cyclosorus*, *Pteris*, *Woodwardia*, *Hymenophyllum*, *Lygodium*, *Schizaea*, *Dicksonia*, *Cibotium*, *Cyathea*, *Osmunda*), по-видимому, указывает на то, что птеридофлора этой геологической эпохи продолжала все еще сохранять тропический и субтропический облик.

В миоценовых отложениях наибольший интерес представляет сарматская флора, широко развитая на Кавказе – в Азербайджане (Фаталиев, 1960, 1961; Джабаров, 1967), Грузии (Узнадзе, 1955, 1965; Тахтаджян, 1963; Челидзе, 1970; Колаковский, Шакрыл, 1976), Армении (Манукян, 1980) и на Северном Кавказе (Кутузкина, 1964). В сарматских отложениях встречено наибольшее количество отпечат

ков листьев папоротников по сравнению с предыдущими горизонтами миоцена (всего 11 родов, из которых 8 на г. Катар в Азербайджане). Эти папоротники и их аналоги свойственны преимущественно тропикам и субтропикам с высокой влажностью.

В сарматских отложениях по макроостаткам выявляются новые, не отмеченные в первой половине миоцена, роды: теплолюбивые *Osmunda*, *Adiantum*, *Lastrea*, *Vandenboschia*, умеренно теплолюбивые *Onoclea*, *Polypodium*. Последние 2, как и *Osmunda*, *Adiantum*, представлены в современной флоре Кавказа.

Х. С. Джабарова (1967) палеопалинологическим методом из сарматских отложений Западного Азербайджана (а также из Талыша и кубинского района) выявила 19 родов папоротников (табл. 10). Среди них впервые в сарматских отложениях обнаружены: *Angiopteris* (крупнейший и высокий папоротник влажных тропиков Восточного полушария), *Dalmanea* (древнейший род тропиков Западного полушария, близкий к современным уховниковым), *Hausmannia* (вымерший род Юго-Восточной Азии, близкий к роду *Dipteris*), *Marattia* (тропический род обоих полушарий, самый крупный папоротник на земле, близкий к роду *Ophioglossum*), *Matonia* (крупный горный папоротник Юго-Восточной Азии), *Mohria* (ксерофильный, скальный, горный папоротник на юге и Юго-востоке Африки, на Мадагаскаре и Маскаренских о-вах), а их современных, растущих на Кавказе – *Woodsia*, *Dryopteris*, *Cyrtogramma*. Мэотическая птеридофлора по сравнению с ранними отрезками миоцена выглядит значительно беднее. Всего известны 2 вида по макроостаткам из Восточной Грузии: *Adiantum pliocenicum* (Sap. et Mar.) Kol., *Osmunda schlemnitzicensis* Pettko (Челидзе, 1970), хотя по спорам обнаружены достаточно разнообразные представители: *Botrychium*, *Ophioglossum*, *Osmunda*, *Lygodium*, *Anemia*, *Mohria*, *Gleichenia*, *Hymenophyllum*, *Matonia*, *Dicksonia*, *Cibotium*, *Alzophylla*, *Pteris*, *Pityrogramma*, *Cryptogramma*, *Anogramma*, *Adiantum*, *Cystopteris*, *Polystichum*, *Polypodium* (Пурцеладзе, Цагарели, 1974). Многие из них отмечены также в миоценовых отложениях Юго-Западной Армении (Манукян, 1980).

На Кавказе флора понтического возраста представлена в основном в Западной Грузии. Известны отпечатки листьев следующих 6 видов (все они найдены в Абхазии – по р. Кодори): *Lygodium japonicum* Sw., *Pellaea colchica* Kol., *Cyclosorus fischeri* (Heer.) Kol., *Polypodium palaeoserratum* Kol., *P. palaeopectinatum* Kol., *Salvinia palaeopilosa* Shap., *Woodwardia roessneriana* (Ung.) Heer, incl. *W. radicans* (L.) Sm. et *W. orientalis* Sw. Как видно из списка, тропические и субтропические элементы, найденные ранее в палеогене и миоцене, в понте почти отсутствуют; впервые встречается ксерофильный род *Pellaea*, обладающий в аридных и горных областях обоих полушарий.

Палеопалинологические данные значительно дополняют таксономический состав понтической флоры. Исследованиями И. Ш. Рамишвили (1969) выявлено 14 родов папоротников. Впервые отмечены



1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
<i>Oreopteris limbospema</i>												+			
<i>Polypodium</i> sp.						+									
<i>P. palaeoserratatum</i>								+							
<i>P. paleopectinatum</i>								+							
<i>Pellaea colchica</i>								+							
<i>Pteridium</i> sp.							+								
<i>P. poenigense</i>	+					+									
<i>P. sariaticum</i>							+	+							
<i>Pteris parschlugna</i>			+	+		+									
<i>Lastrea valdense</i>							+								
<i>Salvinia sunschae</i>					+										
<i>S. palaeopilosa</i>								+							
<i>Vandenboschia fomirii</i>							+								
<i>V. sarmatica</i>							+								
<i>Woodwardia roessneriana</i>			+	+		+		+							
<b>По спорам</b>															
<i>Adiantum</i>							+								
<i>Anemia</i>			+	+		+		+							
<i>Angiopteris</i>						+									



1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Marattia						+									
Matonia						+									
Mohria						+									
Onychium		+													
Osmunda	+	+	+			+	+		+	+	+	+	+	+	+
Ophioglossum								+	+	+	+	+	+	+	+
Pteridium														+	+
Pteris		+	+				+	+	+	+	+	+	+	+	+
Polypodium	+	+	+			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Polystichum	+	+	+				+					+			
Hymenocystis										+					
Pyrosia									+	+	+	+			
Thelypteris										+			+	+	+
Todea								+							
Gymnocarpium											+	+			
Salvinia									+						
Schizæa		+	+			+			+						
Woodsia						+			+		+	+	+		
Woodwardia								+							

споры древнейших древовидных тропических родов *Alsophyla* и *Todea*, а из современных *Anogramma* и *Ophioglossum*. И. Ш. Рамишвили (1969, 1977) подчеркивает, что эта флора характеризуется исключительно богатством и разнообразием папоротникообразных, на долю которых приходится почти одна треть всей ископаемой флоры.

Киммерийские отложения на Кавказе встречаются в основном в Западной Грузии, особенно в Абхазии, Гурии и частично в Мегрелии. По отпечаткам листьев известны всего лишь 2 папоротника: *Ceratopteris duabensis* Kol., *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod. (Колаковский, 1964). Обращает на себя внимание нахождение рода *Ceratopteris*. Как было отмечено, этот водно-болотный род впервые был отмечен по спорам из олигоцена Северного Кавказа и в Восточном Азербайджане, и позднее – также в сарматских отложениях Западного Азербайджана. Это, как и нахождение другого рода – *Matteuccia*, по-видимому, указывает, с одной стороны, на существование благоприятных экологических условий для развития мезофильных, умеренных элементов, с другой, – на усиление миграций таких элементов на Кавказ.

Следует отметить также нахождение в Армении по макроостаткам (ущелье Водокачкадзор, ст. Джаджур) *Pteridium sariaricum* Gocht (Гохтуни, 1972).

Значительно обогатились сведения о киммерийской флоре после изучения ее методом споро-пыльцевого анализа (Мчедlishvili, 1963; Рамишвили, 1977). Сейчас для этого времени известно уже 19 родов папоротников, из них 17 – по материалам даубских отложений Абхазии. В настоящее время они являются в основном обитателями тропических и субтропических областей Восточной Азии. Среди них имеются также древовидные и лиановые формы. Лишь 9 представителей этих родов и поныне сохранились на Кавказе (*Anogramma*, *Nemophyllum*, *Pteris*, *Salvinia*, *Botrychium*, *Cystopteris*, *Cryptogramma*, *Polypodium*, *Woodsia*). В киммерии впервые появляется род *Pytgosia* (преимущественно эпифиты с широким ареалом).

Отложения куальникового века (верхний плиоцен) на Кавказе распространены в основном в Западной Грузии (Абхазия, Гурия). Макроостатки папоротников в этих отложениях пока не обнаружены (Каталог ископаемых растений 1973; Ратиани, 1979). А по данным палинологического анализа (Шатилова, 1967, 1974), из нескольких пунктов Абхазии и Гурии для этого периода отмечается 15 родов. Почти все они (исключая *Dicksonia*, *Pytgosia*, *Cyathea*) представлены и в современной флоре Кавказа и являются представителями флоры умеренно теплого климата. В то же время характерно отсутствие в куальнике более древних родов, связанных своим происхождением с тропиками и субтропиками (*Alsophyla*, *Gleichenia*, *Schizaea*, *Cibotium*, *Lygodium*).

В гурийско-апшеронское время (верхний плиоцен) субтропическая растительность, за исключением отдельных реликтовых представителей, по-видимому была полностью вытеснена с Кавказа. Флора этого времени исследована главным образом методом споро-пыльцевого

анализа (Шатилова, 1967, 1974). Выявлено, что папоротники здесь по систематическому составу соответствуют кузальницкой флоре и включают 16 родов. По данным И. И. Шатиловой (1981), споры диксонии неудовлетворительной сохранности, не поддающиеся определению до вида, были встречены в гурийских слоях у с. Циагубани. Это первая находка в более молодых осадках – остатки этих древовидных папоротников были известны лишь из отложений нижнего и среднего плиоцена.

Чаудинские отложения на Кавказе встречаются в Западной Грузии, наиболее полно представлены в Гурии. Флора их была изучена И. И. Шатиловой (1967, 1980). Представлена она и в Абхазии (Колаковский, 1952; Чочиева, 1965). В этих отложениях в виде листовых отпечатков найден лишь один вид папоротника – *Oreopteris limbosperma*, по спорам известно 11 родов, среди которых преобладают папоротники умеренного климата, все они представлены в современной флоре Кавказа. Значительно сократилось участие термофильных элементов (отмечаются только *Osmunda* и *Pteris*).

В средне- и верхнеплейстоценовых отложениях Кавказа макроостатки папоротников, к сожалению, еще не обнаружены. По спорам в слоях этого возраста в Западной Грузии найдены 10 родов (табл. 9). Почти все они известны и из голоценовых слоев Кавказа (Шатилова, 1974).

Таким образом, в настоящее время на Кавказе по макроостаткам известны 25 видов папоротников, относящихся к 19 родам. Из них 11 представлены в современной флоре Кавказа: *Adiantum*, *Asplenium*, *Blechnum*, *Matteuccia*, *Onoclea*, *Osmunda*, *Oreopteris*, *Polypodium*, *Pteridium*, *Pteris*, *Salvinia*.

Все отмеченные роды известны на Кавказе с третичного времени. В большинстве своем они сохранили широкую распространенность и занимают доминирующие позиции в современных биогеоценозах Кавказа. Узколокальными являются лишь *Blechnum*, *Osmunda*, *Onoclea* (Колхида) и *Pteris* (Колхида и Гирканика).

По спорам на Кавказе выявлен 41 род папоротников, из коих 24 представлены в современной флоре.

Анализ материалов палеоботанической летописи позволяет высказать следующие соображения:

1. В палеогене Кавказа птеридофлора была представлена в основном субтропическими и тропическими папоротниками, в том числе древовидными (*Dicksonia*, *Cyathea* и др.). Из современных папоротников отмечены представители родов *Blechnum*, *Pteridium* по макроостаткам, а также *Asplenium*, *Dryopteris*, *Osmunda*, *Polypodium*, *Pteris* (по спорам).

2. В первой половине миоцена представители этих же родов продолжают свое развитие. Кроме них появляется еще ряд термофильных папоротников (*Anemia*, *Cyclosorus*, *Woodwardia*); из современных – *Pteris*, *Asplenium*, *Cystopteris*, *Hymenophyllum*, *Salvinia*.

Во второй половине миоцена, а именно в сармате, птеридофлора характеризовалась более богатым составом. Отмечаются 11 родов по макроостаткам, 19 – по спорам. В целом сарматская флора отличалась высоким процентным содержанием в ней папоротников влажносубтропического климата со связями в Юго-Восточной Азии и приатлантической части Северной Америки. Среди них в достаточной мере присутствие вали и более древние папоротники, включая древовидные формы. Наряду с термофильными элементами, составляющими основную часть этой флоры, значительное место занимали также умеренные теплые и умеренные формы.

3. В раннем плиоцене постепенно сокращаются ареалы тропических и субтропических папоротников, в том числе древовидных; возрастает роль представителей умеренных и умеренно теплых флор. В частности для флоры пантийских слоев Колхиды характерно не вымирание термофильных миоценовых элементов, а появление видов, тождественных современным или очень близким им (Рамишвили, 1969).

4. В конце плиоцена тропические папоротники почти исчезают из состава флоры, за исключением единичных находок спор диксоний и циатеи. Преобладают главным образом папоротники умеренного и умеренно теплого климата.

5. В плейстоцене в чаудинских отложениях по макроостаткам обнаружен лишь один папоротник – современный *Oreopteris limbosperma*. К ранней чауде, по данным палеопалинологического анализа, флора еще сохранила несколько форм, характерных для неогена. В поздней чауде встречаются виды и роды, характерные лишь для современной флоры Кавказа. Птеридофлора к этому времени приобретает современный характер.

#### 5.4. Генезис и основные пути формирования птеридофлоры

Рассматривая пути формирования птеридофлоры Кавказа, считаем целесообразным обратить внимание на вероятность различного происхождения здесь папоротников, отнесенных нами к различным геоэлементам. По-видимому, можно выделить 2 группы геоэлементов птеридофлоры, различно связанных корнями своего развития с кавказским перешейком. К первой группе нами отнесены папоротники колхидского, гирканского, гирканско-колхидского, сукавказского, дагестанского, общекавказского и отчасти европейско-кавказского геоэлементов.

Представители колхидского, гирканского, гиркано-колхидского геоэлемента относятся к 4 родам: *Asplenium*, *Dryopteris*, *Polystichum*, *Polypodium*. Поэтому важно определить генезис названных родов на кавказском перешейке. Макроостатки рода *Asplenium* на Кавказе (Восточное Закавказье) датируются, как мы видели, нижним миоценом.

в виде спор – олигоценном. Макроостатки рода *Polypodium* известны из сармата и понта (Восточная и Западная Грузия), его споры – еще с палеогена. При этом родоначальником древнего диплоидного вида *Polypodium australe* (= *P. serratum*) можно считать *P. palaeoserratum*, найденный А. А. Колаковским в понтических слоях Абхазии. Можно предположить, что он дал начало 2 другим видам: колхидскому *P. subintegrum* и колхидско-гирканскому *P. issaevii*. Близость этих 3 видов подтверждается также данным биоморфологии и экологии.

В сарматских отложениях Абхазии найдены макроостатки рода *Lastre*, близкого к родам *Dryopteris* и *Polystichum*, хотя род *Dryopteris* по остаткам спор был отмечен уже в палеогеновых, точнее олигоценных отложениях, а *Polystichum* – с мзотиса.

Таким образом, все 4 отмеченные ключевые рода папоротников берут свое начало с глубины третичного периода. При этом колхидские мезофильные лесные виды, по-видимому, уцелели благодаря мезофильному характеру колхидской флоры, а некоторые мезоксерофильные горно-колхидские виды рода *Asplenium* могли сохраниться на влажных скально-каменистых стациях, существовавших в Европе уже с начала орогенеза (Колаковский, 1978).

Среди колхидских папоротников имеется несколько узколокальных видов, приуроченных главным образом к известнякам. По нашему мнению, их формирование непосредственно связано с Северо-Колхидским рефугиумом средиземногорной флоры в понимании А. А. Колаковского (1980).

Птеридофлора Кавказа включает по одному виду сукавказского и дагестанского и 3 вида общекавказского элементов. Таким образом, папоротники, генетически связанные с флорой Кавказа, составляют 15 видов (эндемики и субэндемики). Кроме того, 11 видов характеризуются европейско-кавказским распространением. Следовательно так или иначе связаны с Кавказом 26 видов, что указывает на значительную долю автохтонности в развитии птеридофлоры региона.

Папоротники голарктического, палсарктического и европейско-кавказского геоэлементов (в основном горных) составляют 47 видов, или 67% папоротников Кавказа. Они являются преимущественно умеренными и горно-лесными мезофилами.

Развитие и широкое распространение этих видов на кавказском перешейке можно приурочить к моменту формирования той лесной мезофильной флоры, начало становления которой приурочивается к периоду между сарматом и акчагылом. Именно с этим временем связываются значительные изменения в развитии флоры Кавказа, обусловившие разрушение тропической растительности и замсмену ее умеренно теплой (Гроссгей, 1936; Малеев, 1941; Долуханов, 1980).

Палеоботанический материал значительно уточняет генезис более умеренно-мезофильных папоротников Кавказа, хотя их макроостатки представлены здесь скудно. При этом необходимо отметить находки в миоцене *Onoclea*, *Polypodium*, *Pteridium*, в среднем плиоцене –

Matteuccia, в начале плейстоцена – *Oreopteris*, а по спорам – в олигоцене *Dryopteris*, в миоцене *Polystichum*, *Cystopteris*, в сармате *Cryptogramma*, *Asplenium*, *Woodsia*, а в гурии и чауде – виды родов *Athyrium* и *Gymnosarpium*. Представители названных родов составляют основное ядро умеренно-мезофильных папоротников Кавказа. Однако ископаемый материал показывает, что на протяжении всего миоцена и даже в начале плиоцена умеренно-мезофильная птеридофлора была подчиненной тропической и субтропической, преимущественно горной. Важно подчеркнуть, что в то время соотношение этих флор в разных местах Кавказа не было одинаковым.

Эти, преимущественно горные, казалось бы типично гюларктические виды, по нашему мнению, генетически связаны с горами палеотропических районов восточной оконечности Тетиса. Их появление в умеренной полосе, по-видимому, результат их локальной автохтонной трансформации в умеренно теплую. Это объясняется с позиции гипотезы автохтонного развития умеренных флор (Вульф, 1944; Тахтаджян, 1946, 1957; Федоров, 1958; Камелин, 1973), согласно которой специализированные виды умеренных широт дифференцировались независимо друг от друга в различных районах северных берегов Тетиса общих предковых видов – компонентов субтропической средиземногорной (Колаковский, 1974, 1978) или тетисовой флоры.

Центры развития видов европейско-кавказского умеренного элемента находятся преимущественно в горно-лесных регионах Европы и Кавказа. Можно предположить, что еще до плиоцена существовало несколько миграционных путей между Европой и Кавказом, а также между Кавказом и горами Центральной и Восточной Азии (макропещерек Наливкина). Уже в сармате вторжение некоторых умеренно-термофильных видов облегчено временными "мостами", связывающими, например, Большой Кавказ с Крымом (Маруашвили, 1952). Доказательством единства европейско-кавказской флоры в известной мере служит наличие на Кавказе 11 европейско-кавказских видов папоротников. Кроме того, 3 вида с общекавказским ареалом и несколько колхидских видов тоже иррадируют в Европу. В целом, как и родовом, так и видовом отношении папоротники Кавказа родственны европейским. Так, число родов на Кавказе 31, а в Европе 38. Все кавказские роды представлены в Европе. Отсутствующие на Кавказе роды (*Davallia*, *Woodwardia*, *Trichomanes*, *Culcita*, *Cyclosorus*, *Elaphoglossum*) встречаются в основном в атлантической части Европы, где господствует океанический климат. Почти все они обнаружены в третичных отложениях Кавказа. Европейско-кавказские папоротники в настоящее время на Кавказе широко представлены в районах Колхидской провинции. Они нередко отсюда проникают в горы Северо-Западного Кавказа (*Dryopteris remota*, *D. villarii*), и затем некоторые из них после еще большего перерыва в горы Талыша и далее на юго-восток. При этом в местах, отдаленных от самой Колхиды, они большей частью занимают положение угасающих реликтовых.

Из папоротников Кавказа 8 видов произрастают в предгорьях и горах в скально-каменистых стациях более теплой южной Палеоарктики. Ареалы этих видов соответствуют субсредиземноморскому элементу в понимании европейских авторов (Вальтер, 1982) и части средиземногорного элемента — по А. А. Колаковскому (1978). Ареалы некоторых видов простираются до Юго-Восточной Азии. Этот так называемый восточно-азиатский элемент мигрировал на Кавказ, по всей вероятности, по горным цепям южной Палеоарктики еще в третичные время (не позднее миоцена).

В недавно опубликованном критическом списке папоротникообразных Средиземноморья (Greuter et al., 1981) приводятся около 120 видов папоротников, относящихся к 34 родам (не считая гибридов). Общими для южной Палеоарктики и Кавказа являются 28 родов и 60 видов. Кроме собственно кавказских папоротников и некоторых адвентиков все виды папоротников Кавказа встречаются в южной Палеоарктике. Это еще раз подтверждает флорогенетическую близость птеридофлоры Кавказа и южной Палеоарктики в целом, расположенных по северной границе Средиземноморья.

Основной путь для проникновения папоротников-ксерофитов на Кавказ, шел через Юго-Западную Азию. По этому же пути, по-видимому, проникали в Кавказ такие виды, как *Cheilanthes persica* и *Ch. pteridioides*.

В данном случае нельзя отрицать важнейшую роль южноафриканского центра. Так, более 100 видов рода *Cheilanthes* (род включает 130 видов) и более половины видов рода *Notholaena* сосредоточены в этом регионе. По-видимому, с этим же центром связан и род *Ceterach*.

Кроме того, как установлено А. Жерму (1983), родственные варианты *Sinopteridaceae* встречаются в Австралии, Индии, Южной Африке и Южной Америке. Все это указывает на древнее родство птеридофлоры Кавказа и Гондваны, Южной Африки в частности. Появление видов с подобными ареалами на Кавказе стало возможным, по-видимому, также в постгляциальные ксеротермические периоды.

Подавляющее большинство видов родов *Ophioglossum*, *Osmunda*, *Polypodium*, *Pteris*, *Adiantum*, *Anogramma*, *Asplenium*, *Phyllitis*, *Thelypteris*, *Blechnum*, *Marsilea*, *Salvinia* произрастают в субтропиках и тропиках. Основные центры современного сосредоточения этих родов связаны с горными экосистемами, главным образом Восточной и Юго-Восточной Азии, а также Северной Америки, где обычны муссонный характер атмосферных циркуляций. Особенно характерны азиатские центры. Например, из 270–300 видов, относящихся к роду *Dryopteris*, 175 произрастают в Восточной Азии, а из 25 видов рода *Woodsia* здесь встречаются 15. В этих регионах имеется очень много видов, близких к кавказским. Они часто одними ботаниками рассматриваются как самостоятельные виды, другими — как подвиды или разновидности.

На Кавказе мы имеем несколько преимущественно термофильных видов папоротников (*Anogramma leptophylla*, *Hymenophyllum tumidum* *gense*, *Osmunda regalis*), встречающихся в Колхиде и в Талыше. Несколько же наших умеренно-мезофильных видов с палеоарктическим, даже голарктическим ареалом распространены до тропиков Юго-Восточной Азии. Это *Pteridium aquilinum*, *Polystichum braunii*, *P. aculeatum*, *Dryopteris filix-mas*, *Asplenium trichomanes*, *A. viviparum*, *A. ruta-muraria*, *Botrychium lunaria*, *Marsilea quadrifolia*, *Salvinia natans*, *Pteris sretica* и др.

Виды, родственные некоторым кавказским видам, как уже отмечалось, обитают в Восточной Азии. Например, вид *Protowoodsi manchuriensis* (Hooker) Ching (Дальний Восток) близок к нашему сукавказскому эндемику *Hymenocystis fragilis*; виды, близкие к колхидско-гирканскому *Polystichum wogonowii* и дагестанскому *Asplenium daghestanicum*, тоже встречаются в Восточной Азии.

Несомненно, третичная птеридофлора Кавказа имела большее сходство с тропической флорой Восточной Азии, чем современная. Из пользу этого вывода говорят и результаты палеоботанического исследования папоротников Кавказа.

Некоторые отмеченные субтропические и тропические папоротники могли развиваться и в дальнейшем получить широкое распространение на основе автохтонной кавказской флоры, начиная с глубины третичного периода. При этом следует особо отметить роль колхидского рефугиума. По мнению А. Г. Долуханова (1980), уже в нижнем плиоцене Колхида становится хорошо выраженным убежищем для реликтов теплолюбивой мезофильной флоры миоценовых и даже олигоценных лесов, вымерших на окружающих ее территориях на миллион лет раньше, чем в самой Колхиде. Кроме того, многочисленные теплолюбивые папоротники могли проникнуть на Кавказ еще в конце олигоцена. Уже в то время выявились довольно четкие каналы континентальных связей между горными цепями Южной Европы с юго-восточными районами субтропической и тропической Азии (Тахтаджян, 1957; Колаковский, 1974). На самом же Кавказе, в Колхиде в частности, существовали разнообразные условия произрастания, характерные для типичной горной страны с сильно рассеченным рельефом.

Однако, по всей вероятности, миграция теплолюбивых папоротников из Восточной Азии должна была прекратиться уже в верхнемиоценовый период, когда ухудшилась возможность для миграции влаголюбивых субтропических и теплоумеренных видов в долготном и в широтном направлениях. Можно предположить, что на Кавказе тропическая флора была уже реликтовой и, по-видимому, занимала примерно те же позиции, как не занимают субтропические трансформанты в условиях современной Колхиды и Талыша. Тогда же окончательно прекратились связи Европы и Кавказа с Юго-Восточной Азией вследствие усиления континентальности климата, особенно в

в восточных частях усыхающего Тетиса. По А. Л. Тахтаджяну (1957), после исчезновения Тетиса и расширения аридных областей Азии исчезает главный миграционный путь из Восточной Азии в Европу и дальние миграции в основном завершаются. Теплолюбивые анаморфы древней третичной флоры Кавказа, будучи связанными с субтропиками Восточной Азии, вероятно, еще с того периода начали сокращать свои ареалы и сохранились до настоящего времени лишь в рефугиумах.

Изложенные в работе фактические данные о папоротниках Кавказа дают основание развить новые представления об этой одной из древнейших и сложнейших в систематическом отношении групп высших растений. Раскрыты оригинальные систематические, морфологические, эколого-географические черты птеридофлоры горных стран, что способствует лучшему освещению общей картины флоры Кавказа.

Результаты исследований и анализ полученных данных позволяют сделать следующие выводы.

1. Кавказ является одним из важнейших регионов таксономического разнообразия папоротников. Здесь представлено, за исключением гибридных и адвентивных папоротников, 70 видов и 29 родов, или 64% родов и 44% видов папоротников, приведенных С. К. Черепановым (Сосудистые растения СССР, 1981).

2. Прежняя система папоротников Кавказа весьма устарела и поэтому подвергнута основательным изменениям. Существенно пополнен таксономический состав папоротников, внесены значительные поправки по объему и трактовке семейств, родов и видов. Описано 8 новых для науки видов и межвидовых гибридов и несколько внутривидовых таксонов *Polystichum kadytovii*, *Polypodium issacvii*, *Polystichum x fominii*, *P. x safarovii*, *P. x dmitrievae*, *D. x doluchanovii*, *D. x schorapanensis*, *D. x kolakovskiyi*, *Dryopteris raddeana* var. *talyshensis*, *Polypodium vulgare* var. *zuvandicum*. Для 4 видов (*Polypodium subintegrum*, *P. issacvii*, *Hymenocystis fragilis*, *Dryopteris pseudorigida*) и некоторых внутривидовых таксонов предложены новые номенклатурные комбинации. Установлено, что описанный из Аджарии *Dryopteris kemulairia* Mikhel. является синонимом европейско-кавказского вида *Dryopteris remota*; *Dryopteris austriaca* var. *acuta* Fomin, var. *deltoides* sensu Fomin, var. *oblonga* sensu Fomin относятся к голарктическому виду *Dryopteris expansa*.

3. Критический пересмотр папоротников Кавказа позволил выделить 2 новых рода для флоры региона (*Cyrtomium*, *Onoclea*), восстановлен род *Hymenocystis* (= *Woodsia* p. p.); названия некоторых родов изменены отчасти по номенклатурным соображениям и отчасти при разделении ранее широко понимавшихся родов. В целом в результате таксономической ревизии число семейств папоротников Кавказа увеличилось с 4 до 20, а число родов – с 23 до 31.

4. Новыми для флоры СССР оказались 20 видов и гибридов видового ранга, 5 подвидов: *Pteris vittata*, *Adiantum cuneatum*, *Cyrtomium falcatum*, *Dryopteris remota*, *D. caucasica*, *D. atrata*, *D. ambrosiaca*, *D. x deweveri*, *D. x euxinensis*, *D. x initialis*, *D. x mantoniae*, *D. x sarvelae*, *Polypodium x mantoniae*, *P. x shivasiacae*, *Polystichum x illiricum*, *P. x*

bicknellii, P. x luerssenii, P. x wirtgenii, Asplenium x ticinense, A. x centovallense, A. septentrionale ssp. caucasicum, A. trichomanes ssp. quadrivalens, Dryopteris affinis ssp. affinis, ssp. coriacea и ssp. persica. Все отмеченные таксоны являются одновременно новыми для флоры Кавказа. Кроме того, впервые для Кавказа приводятся Botrychium virginianum, Onoclea sensibilis, Cystopteris dickiana и Dryopteris expansa. Наши исследования не подтвердили нахождения в регионе ранее приводившихся Dryopteris cristata и Asplenium germanicum. Для Азербайджана выявлено 2 новых рода (Phegopteris, Osmunda), 12 видов и 3 подвида (Botrychium virginianum, Cheilanthes pteridioides, Asplenium pseudolanceolatum, Dryopteris remota и др.); для Грузии – 22 вида и гибрида видового ранга, 3 подвида (Pteris vittata, Adiantum cuneatum, Cyrtomium falcatum, Onoclea sensibilis, Dryopteris remota, D. caucasica, D. atrata и др.); для Армении – 7 видов и гибрид (Cheilanthes pteridioides, D. caucasica, D. remota, D. orcadese, Cystopteris dickiana, Thelypteris palustris, Pteridium tauricum, D. x euxinensis); для Северного Кавказа – 4 вида (Botrychium virginianum, Dryopteris remota, D. caucasica, D. expansa). Установлены многочисленные новые таксоны для отдельных более мелких частей Кавказа. Для Талыша выявлено 13 новых видов, не отмеченных ранее во "Флоре Азербайджана". Для Аджарии выявлено 25 новых видов и гибридов видового ранга; был собран также ряд редчайших, реликтовых и спорных видов спустя большой промежуток времени после их последнего нахождения (Hymenophyllum tunbrigense, Anogramma leptophylla, D. liliana и др.); 2 вида исключены из состава флоры Аджарии (Hymenocystis fragilis, Asplenium ruta-muraria); специальными поисками здесь не найдены Salvinia natans, Marsilea quadrifolia, Thelypteris palustris. Для Абхазии установлено 12 новых видов и несколько внутривидовых таксонов. Вновь впервые после сбора в 1905 г. был найден узколокальный эндемик Asplenium hermannii-christii. Уточнены условия произрастания и выявлены новые местонахождения ряда редких, реликтовых видов (Asplenium woronowii, A. pseudolanceolatum, Osmunda regalis и др.). Остается под сомнением существование в этом регионе Salvinia natans. В результате нескольких поездок в Дагестан уточнен видовой состав его птеридофлоры, насчитывающий около 47 видов, относящихся к 21 роду (в "Определителе растений Дагестана" приводятся 17 видов, принадлежащих к 10 родам). Из наиболее интересных находок следует отметить Asplenium daghestanicum, впервые найденный после сборов 1902 г., а также очень редкий на Кавказе Botrychium virginianum. Наиболее интересными находками являются Dryopteris affinis и Polystichum braunii, ранее указанные лишь для Талыша, Adiantum capillus-veneris, ранее известный только на Апшероне, Hymenocystis fragilis, известный только из Кубинского района, и многие др. Для азербайджанской части Малого Кавказа впервые установлены Asplenium pseudolanceolatum, Cheilanthes persica, Dryopteris expansa и др. Наши данные не подтверждают распространение здесь Dryopteris carthusiana и Hymenocystis

fragilis, отмеченных во "Флоре Азербайджана". Впервые для флоры Апшеронского полуострова выявлено 2 вида: *Cheilanthes pteridioides* и *Cheilanthes pteridis vittata*.

5. Большая роль в эволюции папоротников принадлежит гибридным процессам, в результате которых возникли многие таксоны. Установлено присутствие в птеридофлоре Кавказа 21 гибрида видового ранга, 6 из которых нами описаны как новые для науки. Стабилизация гибридных папоротников достигается, по-видимому, амфилодией, интрогрессией, сегрегацией и другими путями.

6. Биоморфологический анализ выявил целый ряд таксономически ценных признаков для разграничения семейств, родов и видов. Помимо традиционных признаков, связанных с формой листьев и сорусов, установлено диагностическое значение жилкования листьев, морфологии спорангия, индузия, спор и чешуй, анатомических признаков, данных кариологии и формы гаметофита. Эти исследования позволили составить оригинальные ключи для определения семейств, родов и видов, дополнить диагнозы всех спорных таксонов и внести существенную поправку в их трактовку.

7. Наиболее благоприятными для развития и расселения папоротников на Кавказе являются лесные территории с умеренно теплым и влажным климатом. При этом, наряду с влажностью, важнейшими факторами, влияющими на распространение папоротников, являются степень скальности и каменистости стаций и характер экспозиции склонов. Выделены экологические группы папоротников – мезофиты, ксерофиты, мезоксерофиты, гидрофиты и геофиты. Свыше 70% папоротников региона составляют мезофиты, типичные для лесистых ущелий, приречных стаций и скально-лесных комплексов. Незначительное число составляют гидрофиты, ксерофиты и геофиты, на которые в общей сложности приходится около 12%. В составе скально-лесных комплексов на карбонатных субстрахах зарегистрированы 15 видов (18,7%), на бескарбонатных – 50 (62,5%). Анализ феноритмов показал, что 41 вид (43%) относится к 2 древним группам (летне-зимне-зеленые), что в значительной мере свидетельствует о флористической связи птеридофлоры Кавказа с флорами достаточно теплых и влажных широт.

8. Установлены основные закономерности в распределении папоротников по вертикальным поясам. Наиболее богаты по числу видов предгорный и низнегорный (50 видов, или 52,6% птеридофлоры), а также среднегорный (49 видов, или 51,5%) пояса. В высокогорьях число видов уменьшается: в субальпах зарегистрированы 30 видов, а в альпах – 20. Наименьшее число видов (8) приходится на субнивальный и нивальный пояса, на низменности обнаружено 33 вида. У большинства видов приуроченность к определенным горным поясам не наблюдается.

Из всех видов 8 не характерны для лесного пояса. Из лесных экотопов особенно богатыми оказались лесные ущелья (51 вид), речные

долины (34 вида). Литофильная группа включает 57 видов, из которых 13 являются кальцефилами; эпифитов – 13 видов; 23 вида лесных папоротников встречаются во вторичных ценозах.

Такое распределение видов, вероятно, связано с особенностями климатических, орографических и других факторов, а также основных природных экосистем Кавказского перешейка.

9. Анализ распределения видов папоротников по ботанико-географическим районам Кавказа свидетельствует о разной степени их насыщенности. По обилию популяций папоротников выделяются 2 провинции – Эвксинская (Колхидская) и Гирканская, но по числу видов Колхида превышает Талыш более чем в 2 раза (соответственно 67 и 36 видов). За Колхидой по числу видов следуют остальная часть Большого Кавказа (51 вид) и лесные районы Северного Кавказа (от 36 до 42 видов). Наиболее бедны папоротниками Предкавказье, Кобустан, Апшерон, Нахичевань (2–10 видов). Таким образом, в пределах Кавказского перешейка число видов папоротников уменьшается по мере удаления от лесных регионов в сторону полупустыни и степей.

10. Арсалоогический анализ показал, что в сложении птеридофлоры Кавказа участвуют виды различных геоэлементов. Кавказские виды принадлежат к 10 геоэлементам, которые характеризуются генетической неоднородностью с преобладанием голарктических (26 видов), палеоарктических (8) и европео-кавказских (8) элементов. Голарктические и палеоарктические (34) характеризуются широко дизъюнктивным арсалом, что свидетельствует об общем генезисе птеридофлоры Кавказа и других флористических областей Голарктики и Южного полушария с древнейших времен, о сложной истории развития этой флоры, а также о широкой экологической амплитуде большинства его видов. Выяснено, что часть видов (15) относится к колхидским, гирканским, гиркано-колхидским, еукавказским, общекавказским и дагестанским геоэлементам. Эти виды, в основном приуроченные к отдельным районам Кавказа, являются его эндемиками и субэндемиками, что свидетельствует о значительной автохтонности развития птеридофлоры Кавказа.

11. На основе анализа палеоботанического материала кайнозойских отложений Кавказа (по макроостаткам – 25 видов, по спорам – представители 41 рода) намечены основные этапы становления птеридофлоры Кавказа. В палеогене на Кавказе были представлены главным образом тропические и субтропические папоротники, включающие древовидные формы, которые продолжали свое развитие до сармата включительно. В ранние отрезки плиоцена их участие постепенно сокращается. В понге субтропические папоротники произрастали в рефугиумах, а в конце плиоцена они почти исчезли; начиная с этого времени доминируют умеренные и теплоумеренные папоротники, состоящие главным образом из представителей современной флоры. В последующие отрезки времени птеридофлора постепенно приобретает современный облик.

12. Арсалоогическим и флорогенетическим анализами установлена связь папоротников Кавказа с флорами тропиков и субтропиков Восточной Азии и Южной Палеоарктики – с одной стороны и Юго-Западной Азией и Южной Африкой – с другой.

13. 25 видов папоротников Кавказа являются редкими и исчезающими. Выявлены причины сокращения их ареалов, уменьшения численности и исчезновения, намечены пути их охраны и восстановления.

14. Результаты исследования по систематике, географии и экологии папоротников являются основой для обработки соответствующего раздела в последующих изданиях "Флор" и "Определителей" по Кавказу. Составленные точечные карты распространения отдельных видов нужны для разработки мер по охране папоротников, а также для ресурсоэкологических исследований.

- Аваков Г. С. Миоценовая флора Меджуды.- Тбилиси: Мецниереба, 1979. 106 с.
- Адзидба З. И. Географические названия местонахождений растений флоры Абхазии.- Тр. Сух. бот. сада, 1978, вып. 24, с. 100-129.
- Алиев Д. А. Руководство для определения растений Апшерона.- Баку: Изд-во АИУ, 1978.- 100 с.
- Альбов Н. М. Абхазские папоротники.- Зап. Новоросс. общ. ест., 1891, т. 16, вып. 1, с. 97-107.
- Альбов Н. М. Материалы для флоры Колхиды - Тр. Тифл. бот. сада, 1895, вып. 1, прилож. 1, XXVI, с. 1-288.
- Аскеров А. М. Новые данные о распространении папоротников в Азербайджане.- ДАН АзССР, 1972, т. 28, N 3, с. 61-62.
- Аскеров А. М. Pteridophyta Азербайджана.- Бот. ж., 1977, т. 62, N 7, с. 1022-1030.
- Аскеров А. М. Гибридогенные папоротники Кавказа. Изв. АН АзССР, сер. биол. н., 1978, N 4, с. 3-7.
- Аскеров А. М. Cheilanthes pteridioides (Reich) C. Chr.- новый вид для флоры Армении.- Докл. ДАН АзССР, 1980, т. 36, N 11, с. 75-78.
- Аскеров А. М. Редкие и исчезающие папоротникообразных растений Азербайджана и их охрана.- Бюлл. ГБС АН СССР, 1981, вып. 122, с. 85-90.
- Аскеров А. М. Новые данные по птеридофлоре Азербайджана.- Изв. АН АзССР, сер. биол. наук, 1982а, N 3, с. 19-23.
- Аскеров А. М. Два новых вида папоротников для флоры СССР с Кавказа. ДАН АзССР, 1982б, т. 38, N 9, с. 57-61.
- Аскеров А. М. Редкие папоротники кавказа и их охрана. "Бот. ж.", 1983а, т. 68, N 6, с. 835-841.
- Аскеров А. М. Система папоротников Кавказа.- Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 1983б, вып. 39, с. 3-8.
- Аскеров А. М. Гименоцистис - эндемичный род флоры Кавказа.- Изв. АН АзССР, сер. биол. н., 1986, N 3, с. 52-55.
- Аскеров А. М., Бобров А. Е. К систематике некоторых родов папоротников из Талыша.- Бот. ж., 1972, т. 57, N 10, с. 1296-1300.
- Белоусова Л. С., Денисова Л. В., Никитина С. В. Редкие растения СССР.- М.: Лесная пром., 1979.- 216 с.
- Берегите дикорастущие и культурные растения Грузинской ССР/ Ред. Н. Н. Кецховели. - Тбилиси: Мецниереба, 1977. - 39 с.
- Бобров А. Е. Рец.: Р. Трайон. Словарь некоторых терминов, применяемых для описания листа папоротников.- Бот. ж., 1961, т. 46, N 5, с. 736-739.
- Бобров А. Е. Сравнительный морфолого- анатомический анализ видов рода Polypodium L. флоры СССР.- Бот. ж., 1964, т. 49, N 4, с. 534-545.
- Бобров А. Е. Семейство Osmundaceae (R. Br.) Kaulf., его систематика и география.- Бот. ж., 1967, т. 52, N 11, с. 1600-1610.
- Бобров А. Е. Семейство папоротникообразных флоры СССР.- Бот. ж., 1972, т. 57, N 1, с. 124-127.
- Бобров А. Е. Папоротникообразные - В кн.: Флора европейской части СССР. Т. 1.- Л.: Наука, 1974, с. 68-99.

- Бобров А. Е., Курьянова Л. А., Митвицкая М. В., Тарасевич В. Ф. Споры папоротникообразных и пыльца голосеменных и однодольных растений флоры европейской части СССР. - Л.: Наука, 1983. - 208 с.
- Боровиков Г. Папоротники Кубанской области. - Одесса, 1908. Отд. отглек. 8 с.
- Будыко М. П. Климат в прошлом и будущем. - Л.: Гидрометеоиздат 1980. - 352 с.
- Бурчак-Абрамович Н. П. Папоротник *Anogramma leptophylla* Link на горе Керез (Аншерон). - ДАН АЗССР, 1945, т. 1, № 2, с. 80-82.
- Бурчак-Абрамович Н. П. Папоротник *Anogramma leptophylla* Link на западном побережье Каспия. - Сов. бот., 1947, т. 15, № 4, с. 225.
- Бурчак-Абрамович Н. П. Папоротники горы Удабно. - Изв. АН АЗССР, сер. биол. н., 1951, № 11, с. 39-50.
- Бурчак-Абрамович Н. П. К изучению папоротника *Plumetophyllum tunbrigense* (L.) Smith в Аджарии. - Бот. ж., 1962, т. 67, № 2, с. 240-242.
- Бурчак-Абрамович Н. П. К изучению реликтов флоры органического мира на примере папоротников. Матер. научн. сессии по вопр. охраны и размножения реликтовых пород Кавказа, интрод., зелен. строит., физиол. и защиты раст. Сухуми: Алашара, 1973, с. 9-11.
- Вальтер Г. Растительность земного шара. М.: Прогресс, 1968. - 547 с.
- Вальтер Г. Общая геоботаника. - М.: Мир, 1982. - 261 с.
- Василевская В. К., Прокопенко Л. П. Анатомическое строение корневища *Marsilea quadrifolia* L. - Бот. ж., 1982, т. 67, № 11, с. 1513-1517.
- Василевская В. К., Борисовская Г. М., Баранов М. П. Некоторые проблемы морфологической эволюции вегетативных органов высших растений. - Вест. ЛГУ, 1983, № 15, вып. 3, Ботаника, с. 36-47.
- Васильев В. П. Флора и палеогеография Командорских островов. - М.: Л. Изд-во АН СССР, 1957. - 260 с.
- Вахрамеев В. А., Мейен С. В. Флоры и климаты Евразии в геологическом прошлом. - Природа, 1970, № 11, с. 32-41.
- Ворошилов В. П. Папоротники. - В кн.: Определ. раст. Советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1982, с. 11-32.
- Вульф Е. В. Понятие о реликте в ботанической географии. - Матер. по истории флоры и растит. СССР, т. 1. - М.: Л.: Изд-во АН СССР, 1941, с. 28-60.
- Вульф Е. В. Историческая география растений. История флор земного шара. М.: Л.: Изд-во АН СССР, 1944. - 546 с.
- Габриэлян Э. Ц., Еленевский А. Г. Некоторые замечательные черты флоры и растительности горы Хуегуп (Зангезур). - Изв. АН АрмССР, сер. биол. н., 1961, т. 14, № 1, с. 41-47.
- Галиндзе Р. П. Ботанико-географический анализ флороценотического комплекса субальпийского высокогорья Кавказа. - Тбилиси: Мецниереба, 1974. - 226 с.
- Гаджиев В. Д. Высокогорная растительность Большого Кавказа (в пределах Азерб.ССР) и ее хозяйственное значение. Баку: Элм, 1970. - 280 с.
- Галушко А. П. Анализ флоры западной части Центрального Кавказа. Изв. Флора Сев. Кавказа и вопросы ее истории. - Ставрополь, 1976, с. 5-130.
- Галушко А. П. Папоротники. - В кн.: Флора Сев. Кавказа. Т. 1. - Ростов н/Д. Изд-во Ростовского ун-ва, 1978, с. 29-39.
- Галушко А. П., Кудряшова Г. Л. Папоротники Кабардино-Балкарии. Уч. зап. Каб.-Балк. ун-ва, сер. биол. н., 1962, вып. 16, с. 31-43.
- Герасимов П. П. Уникальная природа Центрального Предкавказья. - Природа, 1979, № 12, с. 3-14.
- Герасимов П. П., Марков К. К. Ледниковый период на территории СССР.

М.— Л.: Изд-во АН СССР, 1939.— 462 с.

*Гладкова В. Н.* Сем. Асплениевые и Адриантовые.— В кн.: Жизнь растений.

Т. 4.— М.: Просвещение, 1978, с. 222–236, с. 189–195.

*Голицин С. В.* К вопросу о *Dryopteris liliana* Golits.—Зам. сист. и геогр. раст. (Тбилиси), 1941, вып. 10, с. 38–40.

*Голицин С. В., Чернакова Н. В.* Применение анатомии в диагностике реликтовых папоротников.— Бот. ж., 1956, т. 41, N 6, с. 861–863.

*Гохтуни Н. Г.* Материалы к сарматской флоре устья реки Раздан близ Еревана.— Биол. ж. Арм., 1969, т. 22, N 10, с. 103–107.

*Гохтуни Н. Г.* Новый вид папоротника из отложений сариарского месторождения бурого угля (Ленинакан).— Биол. ж. Арм., 1972, т. 25, N 5, с. 78–80.

*Грант В.* Эволюция организмов.— М.: Мир, 1980.— 407 с.

*Григорян Р. А.* Типы широколиственных лесов северной Армении и их лесоводственные особенности.— Тр. Бот. ин-та АрмССР, 1971, т. 27, с. 28.

*Гричук В. П., Монозон М. X.* Определитель однолучевых спор папоротников из семейства Polypodiaceae R. Вг., произрастающих на территории СССР.— М.: Наука, 1971.— 126 с.

*Гроссгейм А. А.* Флора Талыша.— Тифлис: Изд. Наркомзема АзССР, 1926.— 273 с.

*Гроссгейм А. А.* Анализ флоры Кавказа.— Тр. Бот. ин-та АзФАН СССР, 1936, т. 1, с. 1–260.

*Гроссгейм А. А.* Папоротники. В кн.: Флора Кавказа.— Баку: Изд-во АзФАН СССР, 1939, т. 1, изд. 2, с. 5–43.

*Гроссгейм А. А.* Растительный покров Кавказа.— М.: МОИП, 1948.— 268 с.

*Гроссгейм А. А.* Определитель растений Кавказа.— М.: Сов. наука, 1949.— 247 с.

*Грубов В. И.* Несколько замечаний о папоротниках "Флоры СССР".— Бот. мат. БИП АН СССР, т. 20.— Л.: Наука, 1960, с. 31–34

*Гулисашвили В. З., Махатадзе Л. Б., Прилипка Л. И.* Растительность Кавказа. М.: Наука, 1975.— 232 с.

*Давиташвили Л. Ш.* Причины вымирания организмов.— М.: Наука, 1969. 440 с.

*Давлянидзе М. Ф.* Морфология спор кавказских представителей рода *Dryopteris* Adans.— Зам. сист. и геогр. раст. (Тбилиси), 1965, вып. 24, с. 34–40.

*Демурова Р. А.* Список папоротникообразных Северной Осетии.— Зап. Центр. Кавк. отд. ВБО, 1972, вып. 3, с. 145–147

*Державина Н. М.* Онтогенез спорофита *Polypodium cambricum* L. Бюлл. МОИП, отд. биол., 1982, т. 87, вып. 5, с. 89–101.

*Джабарова Х. С.* Флора и растительность Западного Азербайджана в верхнемиоценовое время (по палинологическим данным).— Баку: Изд-во АН АзССР, 1967.— 87 с.

*Джеффи Ч.* Биологическая номенклатура.— М.: Мир, 1980.— 119 с.

*Дмитриева А. А.* Определитель растений Аджарии.— Тбилиси: Изд-во АН ГССР, 1960.— 446 с.

*Дмитриева А. А.* К вопросу о заносных и дичающих растениях на Батумском побережье.— Тр. Батум. бот. сада, 1967, вып. 14, с. 63–65.

*Дмитриева А. А.* Основные черты растительности Батумского побережья.— Изв. Батум. бот. сада, 1971, т. 16, с. 94–105.

*Долуханов А. Г.* Папоротниковые бучины Кавказа.— Бюлл. ГБС АН СССР, 1960, вып. 3, с. 95–108.

*Долуханов А. Г.* Темнохвойные леса Грузии.— Тбилиси: Мецниереба, 1964.

*Долуханов А. Г.* Растительный покров.— В кн.: Кавказ.— М.: Наука, 1966, с. 223–256.

*Долуханов А. Г.* Колхидский подлесок.— Тбилиси: Мецниереба, 1980.— 261 с.

*Долуханов А. Г., Микеладзе И. А.* Папоротники.— В кн.: Флора Грузии. Т. 1.— Тбилиси: Мецниереба, 1971, с. 28–115.

- Дорофеев П. И.* Развитие трегичной флоры СССР по данным палеокарпологиических исследований.- Автореф. дис... докт. биол. наук.- Л., 1964.- 43 с.
- Дударь Ю. А.* Папоротники.- В кн.: Дикорастущие раст. Ставропольск. края. Тр. Ставропольск. НИИСХ, 1977, вып. 26, с. 12-24.
- Думитрашко Н. В.* Кавказ.- В кн.: Горные страны европейской части СССР и Кавказа. Геоморфология СССР.- М.: Наука, 1974, с. 90-226.
- Еленевский А. Г.* Концепция вида и некоторые вопросы таксономии.- В кн.: Систематика и география вероник СССР и прилежащих стран.- М.: Наука, 1978, с. 49-59.
- Жизнь растений. Т. 1: Введение.- М.: Просвещение, 1974, с. 7-154.
- Жизнь растений. Т. 4: Высшие растения. Папоротниковидные.- М.: Просвещение, 1978, с. 5-89, с. 149-257.
- Жиряков А. В., Жирякова Е. Д.* *Cystopteris montana* (Lam.) Desr.- новый вид флоры Средней Азии.- Бюлл. МОИП, отд. биол., 1983, т. 88, вып. 4, с. 145-146.
- Забелина Н. П., Филин В. Р.* К цитологии *Polypodium vulgare* L. s. l. и в европейской части СССР.- Вестн. МГУ, сер. биол., почвов., 1974, N 2, с. 47-51.
- Забелина Н. П., Филин В. Р.* Морфология чешуй *Polypodium vulgare* L.- Вестн. МГУ, сер. биол., почвов., 1976, N 3, с. 48-53.
- Завадский К. М.* Вид и видообразование.- Л.: Наука, 1968 - 404 с.
- Заиконникова Т. И.* Перечень сокращенных названий главной ботанической литературы. I. Периодика. Новости сист. высш. раст., 1968, с. 254-282.
- Исаев Я. М.* Папоротники (кроме *Athyrium* Roth, *Dryopteris* Adans. и *Polypodium*) - В кн.: Флора Азербайджана. Т. 1.- Баку: Изд-во АН АзССР, 1950, с. 15-45.
- Кадыров Г. М., Аскеров А. М.* Эпифитные папоротники Талыша.- Уч. зап. АГУ, сер. биол.-н., 1972, N 1, с. 8-10.
- Камелин Р. В.* Флогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии.- Л.: Наука, 1973.- 356 с.
- Карнишина Л. М.* Особенности развития и морфологии гаметофитов и южных спорофитов представителей рода *Dryopteris* Adans. S 1. (на примере видов Московской области).- Сб. Природные процессы и ресурсы Подмосковья. Тр. Моск. обл. пед. ин-та им. Крупской.- М., 1975, с. 132-141.
- Карягин И. И.* Флора Апшерона - Баку: Изд-во АН АзССР, 1952, с. 22-27.
- Каталог ископаемых растений Кавказа/Ред. А. А. Колаковский. Ч. 2. Папоротники.- Тбилиси: Мецниереба, 1973, с. 149-222.
- Кирпичников М. Э., Забикова Н. Н.* Русско-лагинский словарь для ботаников.- Л.: Наука, 1977.- 854 с.
- Клеонов Ю. Д.* Проект классификации географических элементов для анализа флоры УССР.- Журн. ин-та бот. АН УССР, 1938, N 17, вып. 21, с. 209-219.
- Колаковский А. А.* Папоротники.- В кн.: Флора Абхазии. Т. 1.- Сухуми: Изд-во АН ГССР, 1938, с. 9-43.
- Колаковский А. А.* Плиоценовая флора Сухуми.- Тр. сух. бот. сада, 1952, вып. 7, с. 83-130.
- Колаковский А. А.* Растительный мир Колхиды.- М.: Изд-во МГУ, 1961, с. 460.
- Колаковский А. А.* Понтическая флора Пицунды.- Тр. Сух. бот. сада, 1962, вып. 14, с. 37-57.
- Колаковский А. А.* Плиоценовая флора Кодора.- Сухуми: Изд-во АН ГССР, 1964.- 209 с.

*Колаковский А. А.* Некоторые данные по палеогеографии Кавказа в связи с формированием его флоры.— Тр. Сух. бот. сада, 1974, вып. 20, с. 115–131.

*Колаковский А. А.* Ботанико-географическое районирование Лавразии.— Сообщ. АН ГССР, 1978, т. 89, N 3, с. 673–676.

*Колаковский А. А.* Папоротники. В кн.: Флора Абхазии. Т. 1. Изд. 2.— Тбилиси: Мецниереба, 1980, с. 26–50.

*Колаковский А. А., Аскеров А. М.* Новые данные по птеридофлоре Абхазии.— Сообщ. АН ГССР, 1981, т. 102, N 2, с. 409–411.

*Колаковский А. А., Воронов Ю. И.* Юрий Николаевич Воронов.— М.: Наука, 1981.— 95 с.

*Колаковский А. А., Шакрыл А. К.* Сарматские флоры Абхазии.— Тр. Сух. бот. сада, 1976, вып. 22, с. 98–148.

*Комаров В. Л.* Предисловие.— В кн.: Флора СССР. Т. 1. — Л.: Изд-во АН СССР, 1934, с. 1–12.

*Комаров В. Л.* Ученые о виде у растений.— М.— Л.: Изд-во АН СССР, 1940.— 212 с.

*Комаров В. Л.* Происхождение растений — М.: Изд-во АН СССР, 1961.— 190 с.

*Косинский К. К.* *Asplenium pseudofontanum* sp. n.— Бот мат. Герб. Гл. бот. сада РСФСР, 1922, т. 3, с. 121–124.

*Котухов Ю. Н.* Декоративные папоротники рудного Алтая, интродуцированные в Алтайском ботаническом саду.— Бюлл. ГБС АН СССР, 1965, вып. 57, с. 36–44.

*Котухов Ю. Н.* Развитие гаметофита у *Thelypteris palustris* (Salisb.) Schott.— Тр. Бот. сада АН КазССР, 1969, т. 10, с. 115–162.

*Котухов Ю. Н.* Методика фенонаблюдений за папоротниками семейства Polypodiaceae R. Br.— Бюлл. ГБС. АН СССР, 1974, вып. 94, с. 10–18.

*Коченко И. С.* Папоротникообразные. В кн.: Определитель высших растений Северо-Западного Кавказа и Предкавказья.— М.: Колос, 1970, с. 14–21.

*Кравцун Н. В.* О нахождении *Pteridium tauricum* (C. Presl.) V. Krecz. в верховьях р. Кумы (Северное Предэльбрусье).— В кн.: Флора Сев. Кавказа и вопросы ее истории.— Ставрополь, 1983, с. 103–104.

Красная книга СССР. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. Т. 2. Изд. 2-е, перераб. и доп.— М.: Лесная пром., 1984.— 480 с.

*Кузнецов Н. И.* Принципы деления Кавказа на ботанико-географические провинции.— Зап. Ан по физико-матем. оtd., 1909, т. 24, вып. 1, с. 1–174.

*Кутафьева Т. К.* Морфология спор плаунов, хвощей и папоротников Средней Сибири.— Бот. ж., 1972, т. 57, N 10, с. 1309–1316.

*Кутузкина Е. Ф.* Сарматская флора Армавира.— Тр. БИН АН СССР, 1964, сер. 8, вып. 5, с. 145–230.

*Лавренко Е. М.* О положении лесной части Кавказа в системе ботанико-географического районирования Палеарктики.— Бот. ж., 1958, т. 43, N 9, с. 1237–1253.

*Лазаренко А. С.* Основные положения классификации ареалов листовных мхов Советского Дальнего Востока.— Укр. бот. ж., 1956, т. 13, N 1, с. 31–40.

*Литский В. И.* Флора кавказа/Тр. Тифл. бот. сада, вып. 4, XV.— СПб, 1899.— 584 с.

*Литищ С. Ю.* Литературные источники по флоре СССР.— Л.: Наука, 1975 — 230 с.

*Ломакин А. А.* Список растений, собранных в Талыше летом 1894 года.— р. Тифл. бот. сада, 1897, вып. 3, с. 1–82.

*Львов П. Л.* Определитель растений Дагестана.— Махачкала, 1960.— 422 с.

*Магакян А. К.* Растительность Армянской ССР.— М.— Л.: Изд-во АН СССР, 1941.— 276 с.

*Малеев В. П.* Наблюдения над изменчивостью *Polypodium vulgare* L. и *P. se-*

gratum (Willd.) Saut. В нижней лесной зоне Абхазии.— Изв. Абх. бот. об-ва, 1926, N 3, с. 65–84.

*Малеев В. П.* Растительность причерноморских стран (эвксинской провинции Средиземноморья), ее происхождение и связи.— Тр. БИН АН СССР, сер. 3, Геоботаника, 1940, вып. 4, с. 135–249.

*Малеев В. П.* Третичные реликты во флоре Западного Кавказа и основные этапы четвертичной истории его флоры и растительности.— В кн.: Мат-лы по истории флоры и раст. СССР, вып. 1.— М.— Л.: Изд-во АН СССР, 1941, с. 61–143.

*Манукян Л. К.* Список ископаемой пыльцевой флоры третичных (миоценовых) отложений юго-западной армении.— Биол. ж. Арм., 1980, т. 33, N 5, с. 509–514.

*Маркович В. В.* О папоротниках Осетии.— Тр. ОИП Харьков. ун-та, 1901, т. 36, вып. 2. Прилож., с. VII–XVII.

*Маруашвили Л. И.* Основные вопросы позднекайнозойской истории ландшафтов кавказского перешейка.— Геогр. сб. геогр. об-ва СССР, сер. геоморф. и палеогеогр., 1952, вып. 1, с. 10–23.

*Маруашвили Л. И.* Целесообразность пересмотра существующих представлений о палеогеографических условиях ледникового времени на Кавказе.— Тбилиси: Изд-во АН СССР, 1956.— 125 с.

*Махатадзе Л. Б.* О некоторых особенностях почв и лесовозобновлении и папоротниковой бунине *Fagetum dryopteridosum*.— Изв. АН АрмССР, сер. биол. и с.-х н., 1950, т. 3, N 7, с. 555–573.

*Махлин М. Д., Сурова Т. Д.* сем. Марсилеевые.— В кн.: Жизнь растений. Т. 4.— М.: Просвещение, 1978, с. 242–248.

Международный кодекс ботанической номенклатуры, принятый Двенадцатым Международным ботаническим конгрессом. Ленинград, июль 1975 г.— Л.: Наука, 1980.— 283 с.

*Мейер К. И.* О заложении и развитии провидящей системы у папоротников.— Вестн. МГУ, 1949, N 8, с. 129–145.

*Мемиадзе В. М.* Распространение рода *Dryopteris* Adans. в Аджарии.— Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 1962, вып. 26, с.

*Мемиадзе В. М.* Еще раз о тонколистнике тунбриджском в Аджарии.— Вopr. био-экологии местных и интрод. раст. Бот. бот. сада, 1980, вып. 24, с. 40–43.

*Микеладзе И. А.* Кавказские представители рода *Dryopteris* Adans. s. 1.— Тр. Ин-та бот. АН СССР, сер. флора и сист., 1967, т. 25, вып. 1, с. 5–58.

*Милановский Е. Е.* Новейшая тектоника Кавказа.— М.: Недра, 1968.— 482 с.

*Милановский Е. Е., Хаин В. Е., Думитрашко Н. В.* Геологическая история и формирование рельефа Кавказа.— В сб.: Кавказ.— М.: Наука, 1966, с. 35–42.

*Миняев Н. А.* Сибирские таежные элементы во флоре северо-запада европейской части СССР.— В кн.: Арёалы растений СССР, вып. 1.— Л.: Изд-во ЛГУ, 1965, с. 50–93.

*Муравьева Д. А.* Фармакогностическое исследование крупнокорневищных папоротников Северного Кавказа.— Уч. зап. Пятигор. фарм. ин-та, 1952, т. 1, с. 77–82.

*Мусеилов М. А.* Ландшафты Азербайджанской ССР.— Баку, 1981.— 114 с.

*Мчедlishvili Н. Д.* Флора и растительность киммерийского века по данным палинологического анализа.— Тбилиси: Изд-во АН СССР, 196.— 197 с.

*Нахуцишвили Г. Ш.* Экология высокогорных растений и фитоценозов Центрального Кавказа.— Тбилиси: Изд-во Мецниереба, 1974.— 194 с.

*Нахуцишвили Г. Ш.* Особенности структуры и ритма развития высокогорных растений.— В сб. Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. М.: Наука, 1981, с. 249–265.

*Нейштадт М. И.* Палинология в СССР. История и библиография.— М.: Изд-

но АН СССР. 1960. 272 с.

*Поврузова З. А., Аскеров А. М.* Особенности анатомической структуры новых таксонов папоротников из Азербайджана. Изв. АН АзССР, сер. биол. н., 1973, N 1, с. 3-6.

*Поврузова З. А., Аскеров А. М., Аббасова В. С.* Структурная специализация скальных папоротников. ДАН АзССР, 1977, т. 33, N 9, с. 37-41.

*Поврузова З. А., Аскеров А. М.* Анатомия папоротников Нахичеванской АССР в связи с их систематикой и экологией. Изв. АН АзССР, сер. биол. н., 1978а, N 3, с. 10-14.

*Поврузова З. А., Аскеров А. М.* Сравнительно-анатомический анализ Аспидневых и Телиптерисовых папоротников Кавказа. ДАН АзССР, 1978б, т. 35, N 9, с. 75-80.

*Поврузова З. А., Аскеров А. М.* Сравнительно-анатомический анализ видов рода *Dryopteris* Adans. s. str. Кавказа. ДАН АзССР, 1981, т. 37, N 4, с. 65-68.

*Поврузова З. А., Аскеров А. М.* Сравнительно-анатомический анализ видов рода *Asplenium* флоры Кавказа.- ДАН АН АзССР, 1982, т. 38, № 2, с. 63-67.

*Поврузова З. А., Аскеров А. М.* Анатомический анализ папоротников Азербайджана в связи с их систематикой и структурной эволюцией.- В сб.: VII делегат. съезд ВБО. тезисы докл.- Л.: Наука, 1983, с. 146-147.

*Павлов В. П.* Закономерности растительного покрова западного Тянь-Шаня. Автореф. дис. .... докт. биол. наук.- М., 1980.- 30 с.

Палеогеография Европы за последние сто тысяч лет (Атлас-монография).- М.: Наука, 1982.- 155 с.

*Палибин П. В.* Этапы развития флоры прикаспийских стран со времени мелового периода.- М.- Л.: Изд-во АН СССР, 1936.- 60 с.

*Патарая Л. М.* К систематике молодой генерации папоротников Аджарии.- Уч. зап. Моск. обл. пед. ин-та, общ. физ. геогр., 1968, вып. 181, с. 244-262.

*Патарая Л. М.* Семейство *Polypodiaceae* R. Br. во флоре Аджарии (вопросы развития, морфологии, таксономического и филологического значения гаметофитов). Автореф. дис.... канд. биол. наук.- М., 1971. 18 с.

*Патарая Л. М., Мелчадзе В. М.* Немного о папоротниках Аджарии.- Изв. Батум. бот. сада, 1974, № 20, с. 56-58.

*Пеньков-Миркова Г.* *Dryopteris affinis* (Aspidiaceae)- новый вид во флоре европейской части СССР.- Бот. ж., 1981, т. 66, № 7, с. 130-131.

*Пианка Э.* Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 399 с.

*Попов М. Г.* Географо-морфологический метод систематики и гибридационные процессы в природе.- Тр. по прикл. бот. и сел., 1927, т. 17, вып. 1, с. 221-290.

*Попов М. Г.* *Numenophyllum tunbrigense* Sm. - новый гражданин кавказской флоры. - Зам. сист. и геогр. раст. (Тбилиси), 1940, вып. 9, с. 7-11.

*Попов М. Г.* Основы флорогенетики. М.: Изд-во АН СССР, 1963.- 155 с.

*Попов М. Г.* Дикорастущая флора Батумского ботанического сада.- Тр. Батум. бот. сада, 1980, вып. 24, с. 5-30.

*Попова Т. Н.* Флористические находки в Армении.- Биол. ж. Арм., 1970, т. 23, № 6, с. 102-104.

*Пояркова А. П.* Папоротники - В кн.: Флора Мурманской области. Т. 1.- М.- Л.: Изд-во АН СССР, 1953, с. 15-59.

*Прилишко Л. П.* Лесная растительность Азербайджана.- Баку: Изд-во АН АзССР, 1954.- 488 с.

*Прилишко Л. П.* Растительный покров Азербайджана.- Баку: Элм, 1970.- 170 с.

*Прима В. М.* Некоторые вопросы флорогенеза верхнеальпийской флоры Восточного Кавказа.- В сб.: Флора Сев. Кавказа и вопросы ее истории.- Ставрополь, 1976, с. 131-158.

*Пурцеладзе Х. П.* Палинологическая характеристика эоценовых отложений

Западной Грузии.- В сб.: Палинолонич. исслед. в Грузии. Тбилиси: Мецниереба, 1977, с. 78-93.

*Нурцеладзе X. П., Цагарели Е. А.* Мэотическая флора Юго-Западной Грузии Тбилиси: Мецниереба, 1974. - 226 с.

*Рамшвили П. Ш.* Понтическая флора Западной Грузии по данным палинологического анализа. Тбилиси: Мецниереба, 1969. - 122 с.

*Рамшвили П. Ш.* О среднемиоценовой флоре Западного Закавказья и о дальнейших этапах ее развития. - В кн.: Палинолонич. исслед. в Грузии. Тбилиси: Мецниереба, 1977, с. 94-105.

*Ратиани Н. К.* Плиоценовые и плейстоценовые флоры Западной Грузии и их связи с современной флорой. Тбилиси: Мецниереба, 1979. - 236 с.

Редкие и исчезающие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране. Ред. А. Л. Тахтаджян. - Л.: Наука, 1981. - 264 с.

*Рза-заде Р. Я.* Рода *Athyrium* Roth, *Dryopteris* Adans., *Polypodium* L. - В кн. Флора Азербайджана. Т. 1. - Баку: Изд-во АН АзССР, 1950, с. 20-40.

*Розанова М. А.* Экспериментальные основы систематики растений. - М.: Л. Изд-во АН СССР, 1946. - 355 с.

*Рубцов П. П.* Папоротники. - В кн.: Определ. высших раст. Крыма. - Л.: Наука, 1972, с. 20-26.

*Рябкова Л. С.* Строение периспориев и экзоспориев спор папоротников Таджикистана. - В сб.: Морфология пыльцы и спор современных растений. - Л.: Наука, 1973, с. 47-54.

*Рябкова Л. С.* Палинография флоры Таджикской ССР. - Л.: Наука, 1982. - 75 с.  
*Сагацелян А. А.* Новые и редкие виды флоры Магринского района Армении. - Бот. ж., 1980, т. 65, № 9, с. 1230-1234.

*Сафаров И. С.* Важнейшие древесные третичные реликты Азербайджана. Баку: Изд-во АН АзССР, 1962. - 312 с.

*Седова М. А.* Морфология спор класса папоротниковых. - В кн.: Пыльцевой анализ. - М.: Геогеолиздаг, 1950, с. 112-150.

*Серебряков И. Г.* Экологическая морфология растений. - М.: Высшая школа, 1962. - 378 с.

*Середин Р. М.* Флора и растительность Северного Кавказа. Краснодар 1979. - 88 с.

*Свицкая Е. Н.* Динамика вида. - М.: Л.: Сельхозгиз, 1948. - 526 с.

*Скворцов А. К. В. Л.* Комаров и учение о виде - В кн.: Комаровские чтения вып. 24. - М.: Л.: Наука, 1972, с. 48-81.

*Скворцов А. К.* Гербарий (пособие по методике и технике). - М.: Наука, 1977. - 199 с.

*Сладков А. Н.* Введение в спорово-пыльцевой анализ. - М.: Наука, 1967. - 269 с.

Сосновский Д. И. Pteridophyta - В кн.: Флора Грузии. Т. 1. - Тбилиси: Изд-во АН ГССР, 1941, с. 2-52.

*Сочава В. Б.* Геоботанические наблюдения в горах и ущельях Мало-Аджарского хребта. - Сов. бот., 1947а, т. 15, № 5, с. 279-287.

*Сочава В. Б.* Позиции некоторых реликтов древней флоры в современных фитоценозах Кавказа. - ДАН СССР, 1947б, т. 56, № 3, с. 313-316.

*Стеббинс Д. Л.* О гибридном происхождении покрытосеменных. - Бот. ж., 1957, т. 42, №10, с. 1503-1506.

*Стеценко Н. М., Михновская Н. Д., Гевезде Л. А.* Антимикробные свойства интродуцированных папоротников. - Раст. ресурсы, 1984, т. XX, вып. 1, с. 100-106.

*Сурова Т. В.* Семейство Гименофилловые. - В кн.: Жизнь растений. - Т. 4. - М.: Просвещение, 1978, с. 218-222.

*Тахтаджян А. Л.* К истории развития растительности Армении. - Тр. Бот. ин-та АН АрмССР, 1946, т. 4, с. 51-107.

*Тахтаджян А. Л.* Папоротниковидные. — В кн.: Флора Армении. Т. 1. — Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1954. с. 23–76.

*Тахтаджян А. Л.* Вопросы эволюционной морфологии растений. — Л.: Изд-во ЛГУ, 1954б. — 214 с.

*Тахтаджян А. Л.* К вопросу о происхождении умеренной флоры Евразии. — Бот. ж., 1957, т. 42, № 11, с. 1635–1653.

*Тахтаджян А. Л.* Неогеновая флора Годерзского перевала. — Тр. БИН АН СССР, 1963, сер. Палеоботаника, вып. 1, с. 189–204.

*Тахтаджян А. Л.* Общая часть. — В кн.: Система и филогения цветковых растений. — М. — Л.: Наука, 1966, с. 7–50.

*Тахтаджян А. Л.* Флористические области Земли. — Л.: Наука, 1978а. — 248 с.

*Тахтаджян А. Л.* Общая характеристика папоротниковидных. — В кн.: Жизнь растений. Т. 4. — М.: Просвещение, 1978б. с. 149–170.

*Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. П., Яблоков А. В.* Краткий очерк истории эволюции. Изд. 2. — М.: Наука, 1977. 301 с.

*Толмачев А. П.* К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. — М. — Л.: Изд-во АН СССР, 1954. — 156 с.

*Толмачев А. П.* Роль миграций и автохтонного развития в формировании высокогорных флор земного шара. — В сб.: Проблемы бот., т. 5, М. — Л.: с. 18–31.

*Толмачев А. П.* Введение в географию растений. — Л.: Изд-во ЛГУ, 1974. — 244 с.

*Троицкий П. А.* О гибридогенном возникновении видов у растений. — Бот. ж., 1959, т. 44, № 3, с. 360–362.

*Тумаджанов Ш. П.* История лесов Северного Кавказа в голоцене. — В кн.: Вопросы голоцена. — Вильнюс, 1961. с. 249–266.

*Тумаджанов Ш. П.* Основные черты истории и географии лесной растительности Большого Кавказа в плейстоцене и голоцене. — Изв. АН СССР, сер. геогр., 1973, № 2, с. 34–43.

*Тумаджанов Ш. П.* Кавказские луга и криволесья. — В кн.: Растительность европейской части СССР. — Л.: Наука, 1980. с. 198–203.

*Узнадзе М. Д.* Сарматская флора Грузии. — Тр. Ин-та геол. АН ГССР, сер. геол., 1955, т. 13, № 1, с. 1–57.

*Узнадзе М. Д.* Неогеновые флоры Грузии. — Тр. Геол. ин-та АН ГССР, 1965, нов. сер., вып. 2, с. 1–189.

*Узнадзе М. Д., Цагарели Е. А.* Сарматская флора ущелья реки Дзиндза. — Тбилиси: Мецниереба, 1979. — 126 с.

*Фаталиев Р. А.* Ископаемые папоротники из сарматских отложений междуречья Куры и Иори. — Бот. ж., 1960, т. 45, № 8, с. 1213–1220.

*Фаталиев Р. А.* Сарматские папоротники из междуречья Куры и Иори. — Бот. ж., 1961, т. 41, № 9, с. 1315–1320.

*Федоров Ан. А.* История высокогорной флоры Кавказа в четвертичное время как пример автохтонного развития третичной флористической основы. — Мат-лы по четвертичн. периоду СССР, вып. 3. — Л.: Изд-во АН СССР, 1952. с. 49–86.

*Федоров Ан. А.* Флора Юго-Западного Китая и ее значение для познания растительного мира Евразии. — В кн.: Десять лет со дня смерти В. Л. Комарова. — М. — Л.: Наука, 1957. с. 24–50.

*Федоров Ан. А.* О флористических связях Восточной Азии с Кавказом (на примере изучения рода *Ryuz L. s. str.*). — В кн.: Мат-лы по истории флоры и раст. СССР, вып. 3. — М. — Л.: Изд-во АН СССР, 1958, с. 230–248.

*Фомин А. В.* Новые виды папоротников на Кавказе. — Вестн. Тифл. бот. сада, 1908, вып. с. 8–10.

*Фомин А. В.* Обзор видов рода *Polystichum* Roth на Кавказе. — Вестн. Тифл. бот. сада, 1909, вып. 15, с. 3–40.

*Фомин А. В.* Обзор видов рода *Cystopteris* Bernh на Кавказе. — Вестн. Тифл.

бот. сада, 1910а, вып. 18, с. 3–19.

Фомин А. В. Два новых папоротника с Кавказа.– Вестн. Тифл. бот. сада 1910б, вып. 18, с. 20–23.

Фомин А. В. Обзор видов рода *Dryopteris* Adans. на Кавказе.– Вестн. Тифл. бот. сада, 1911а, вып. 20, с. 20–70.

Фомин А. В. *Pteridophyta*.– В кн.: *Flora caucasica critica*, 1911б, т. 1, с. 1–247

Фомин А. В. *Pteridophyta* флоры Кавказа.– Юрьев, 1913.– 247 с.

Фомин А. В. Класс Папоротниковидные.– В кн.: Флора СССР. Т. 1.– Л.: Изд-во АН СССР, 1934, с. 16–100.

Харкевич С. С. Роль четвертичного эпейрогенеза в формировании высокогорной флоры Большого Кавказа.– Бот. ж., 1954, т. 39, № 4, с. 498–514.

Хохряков А. П. Эволюция биоморф растений.– М.: Наука, 1981.– 167 с.

Цвелев Н. Н. О значении гибридизационных процессов в эволюции злаков. В сб.: История флоры и растительности Евразии.– Л.: Наука, 1972, с. 5–17.

Цвелев Н. Н., Бобров А. Е. О некоторых более редких видах флоры Талыша – Новости сист. высш. раст., 1966, вып. 3, с. 297–301.

Цин Жэнь-чан. География и флористический состав птеридофитной флоры Китая.– Докл. зарубежн. ученых на делгатск. съезде ВБО.– Л., 1958, с. 56–70

Чепидзе Л. Т. Флора туфогенных отложений Вале.– Тбилиси: Мецниереба, 1970.– 104 с.

Черепанов С. К. Свод дополнений и изменений к "Флоре СССР". Л.: Наука, 1973.– 668 с.

Черепанов С. К. Список новых таксонов высших растений флоры Кавказа. В сб.: Флора Сев. Кавказа и вопросы ее истории. вып. 3.– Ставрополь, 1979, с. 20–57.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР.– Л.: Наука, 1981.– 510 с.

Чочиева К. И. Флора и растительность Чаудинского горизонта Гурии. Тбилиси: Мецниереба, 1965.– 149 с.

Шапаренко К. К. История сальвиний.– Тр. БИН АН СССР, 1956, сер. 8 Палеоботаника, вып. 11, с. 7–44.

Шатилова И. И. Палинологическая характеристика куяльницких, гурийских и чаудинских отложений Гурии.– Тбилиси: Мецниереба, 1967.– 115 с.

Шатилова И. И. Палинологическое обоснование геохронологии верхнего плиоцена и плейстоцена Западной Грузии.– Тбилиси: Мецниереба, 1974.– 191 с.

Шатилова И. И. Палинологические комплексы узунларских отложений Гурии (Западная Грузия).– В сб.: Четвертичная система Грузии.– Тбилиси: Мецниереба, 1982, с. 88–101.

Шатилова И. И., Мchedlishvili Н. Ш. Палинологические комплексы чаудинских отложений Западной Грузии и их стратиграфическое значение. Тбилиси: Мецниереба, 1980.– 92 с.

Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции.– М.: Наука, 1980. 227 с.

Щербановский Л. Р., Тареева Н. В., Патудин А. В. Флороглициды папоротников рода *Dryopteris* Adans.– ингибиторы молочнокислых бактерий.– Раст. ресурсы, 1978, т. 4, с. 582–585.

Шифферс Е. В. Растительность Северного Кавказа и его природные кормовые угодья.– М.– Л.: Изд-во АН СССР, 1953.– 399 с.

Шмальгаузен И. И. Пути и закономерности эволюционного процесса. Избранные труды.– М.: Наука, 1983.– 360 с.

Шмальгаузен И. Ф. Флора Средней и Южной России, Крыма и Северного Кавказа. Т. 2, XXX.– Киев, 1897.– 752 с.

Шмитхюзен И. Общая география растений.– М.: Мир, 1966.– 310 с.

Шретер А. И., Карнишина Л. М. Использование папоротников флоры СССР в научной и народной медицине.– Раст. ресурсы, 1975, т. 11, вып. 4, с. 585–597

- Шумилова Л. В. Фитогеография.- Томск, 1979.- 238 с.
- Эрдтман Г. Э. Морфология пыльцы и системагика растений.- М.: ИЛ, 1956.- 487 с.
- Элдаров М. М. География Дагестанской АССР.- Махачкала: Изд-во Дагучнедгиз, 1981. 95 с.
- Эфендиев М. Р. Новые данные о распространении некоторых растений в Азербайджане. ДАН АЗССР, 1966, т. 22, № 3, с. 69-70.
- Юрцев Б. А. Жизненные формы: один из узловых объектов ботаники. В сб.: Проблемы экологич. морфологии раст. М.: Наука, 1976, с. 9-44.
- Ярошенко П. Д. Общая биогеография.- М.: Мысль, 1975.- 188 с.
- Яценко-Хмелевский А. А. Основы и методы анатомического исследования древесины.- М.- Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 337 с.
- Beldie A. Filicopsida. In Flora Romanici, I. Ed. Rep. Soc. Romania, 1977, p. 50-52.
- Boissier P. E. Filices - In Flora Orientalis...- Geneve, 1884, vol. V., p. 719-740.
- Bower F. O. The Ferns (Filicales).- Cambridge, 1923, vol. I, 245 p.; 1926, vol. II, 332 p., 1928, vol. III, 395 p.
- Braun A. Betrachtungen uber die Erscheinung der Verjungung in der Natur.- Freiburg, i. Breisgau., 1850, S. 329-330.
- Brown D. F. M. A monographic study of the fern genus Woodsia.- Nova Hedwigia, 1964, №16, p. 1-154.
- Brownsey P. J. A. biosystematic investigation of the Asplenium lepidium complex. Bot. Journ. Linn. Soc., 1976, 72, p. 235-267.
- Candolle A. P. L. Flora Francais. Paris, 1805, ed. 3, vol. 2, 350 p.
- Chater A. O. Woodsia. In: Flora Europaea. Cambridge, 1964, vol. I, p. 19.
- Chiarugi A. Tavole cromosomoche delle Pteridophyta.- Caryologia, 1960, № 13, p. 27-150.
- Christ H. Deux fougeres nouvelles du Caucase.- Monit. Jerd. Bot. Tiflis, 1906, f. 6, S. 24-25.
- Copeland E. B. Genera filicum the genera of fern.- Anal. cryptogam. et phytopathol., vol. V, Waltham, Mass., 1947, 247 p. X plat.
- Crabbe J. A. Cystopteris Bernh. In: Flora Europaea. Cambridge, 1964, vol. I, p. 18.
- Demiriz H., Fraser-Jenkins C. R., Loyis J. D., Reichstein T., Schneller J. J., Vida G. Asplenium woronowii Christ (Aspleniaceae, Pteridophyta), a diploid ancestral fern new to Turkey, and the status of Asplenium pseudolanceolatum Fomin. Candollea, 1981, мнчт. 36, № 1, p. 181-193.
- Dopp W. Die apogamie bei Aspidium remotum A. Br. Planta, 1932, Bd. 17, S. 45-53.
- Euw J. V., Loumasma M., Reichstein T. and C. J. Widen. Chemotaxonomy in Dryopteris and related Fern genera. Review and evaluation of analytical methods.- Stud. Geobotanica, 1980, vol. 1, № 1, p. 275-311.
- Fabbri F. Primo supplemento alle cromosomiche delle Pteridophyta di Alberto Chiarugi. Caryologia, 1963, № 16, p. 237-335.
- Fabbri F. Secondo supplemento alle Tavole cromosomiche delle Pteridophyta di Alberto Chiarugi. Caryologia, 1965, № 18, p. 675-731.
- Fee A. L. A. Genera filicum Exposition des Generes de la famille des Polypodiacees (classe des Fougeres). Cinquieme memoire sur la famille des Fougeres.- Paris, Strasbourg, 1850-1852, 388 p. XXX tab.
- Flora Europaea. Filicopsida. Cambridge, 1964, vol. I, p. 8-25.
- Foster A. S., Gifford E. M. Comparative morphology of vascular plants. San Francisco, 1959, 328 p.
- Fraser-Jenkins C. R. The distribution of Dryopteris aumula and its discovery in

the C-naries and Turkey. - Fern Gaz., 1974, vol. 11, part 1, p. 54.

Fraser-Jenkins C. R. *Dryopteris caucasica*, and the cytology of its hybrids. - Fern Gaz., 1976, vol. 11, part 4, p. 262-267.

Fraser-Jenkins C. R. Three species in the *Dryopteris villarii* aggregate (Pteridophyta: Aspidiaceae). - Candollea, 1977, vol. 32, № 2, p. 305-319.

Fraser-Jenkins C. R., Corley H. V. *Dryopteris caucasica* - an ancestral diploid in the male fern aggregate. - Brit Fern Gaz., 1972, vol. 10, part 5, p. 221-231.

Fraser-Jenkins C. R., Jermy A. C. Nomenclatural notes on *Dryopteris* Adans. Taxon, 1976, vol. 25, № 5/6, p. 659-676.

Fraser-Jenkins C. R., Reichstein T. *Dryopteris x brataica* hybr. nova, the putative hybrid of *D. carthusiana* x *D. filix-mas*. - Fern Gaz., 1977, vol. 11, part 5, p. 337.

Fraser-Jenkins C. R., Reichstein T. *Asplenium aitchisonii* Fraser-Jenkins & Reichstein, sp. nova (Aspleniaceae, Pteridophyta) - Candollea, 1982, vol. 37, № 2 p. 339-347.

Fuchs H. P. Nomenklatorisch liste der in Ungarn vorkommenden Gefasskryptogamen. Acta Bot. Acad. Sc. Hungar., 1963, T. 9, Fasc. 1-2, p. 1-20.

Gabrieljan E. C., Greuter W. A revised catalogue of the Pteridophyta of the Armenian SSR. - Willdenowia, 1984, №, p.

Gatzi W. Ueber den heutigen Stand der Dryopterisforschung. - Ber. St. Gallen Naturwiss. Ges., 1961, Bd. 17, S. 3-73.

Golitsin S. *Dryopteris liliana* spec. nov. In: Feddes Report., 1938, Bd. 31, H. 21-25, S. 388.

Greuter W., Burdet H. M., G. Long (eds.): Med-Checklist. I. Pteridophyta. Geneva Berlin: Optima, 1981. 52 p.

Henderson D. M. Filicales. In: Davis P. H. Flora of Turkey. Edinburgh, 1965 vol. 1, p. 38-63.

Hohenacker R. F. Enumeratio plantarum in territorio Elisabethpolensi et in provincia Karabach sponte nascentium. Bull. Soc. Natur. Moscou., 1833, t. 6, p. 210-251.

Hohenacker R. F. Enumeratio plantarum quas in itinere per provinciam Talysel collegit R. Fr. Hohenacker. - Bull. Soc. Natur. Moscou, 1838, t. 11, № 3, p. 231-330.

Holub J. Remarks on the nomenclature of "*Dryopteris borrieri* Newman 1854". Folia Geobot. Phytotax., 1967, vol. 3, № 2, p. 329-332.

Hooker J. D., Baker J. G. Synopsis filicum. London, 1868. 482 p + 9 tab.

Hulten E. The amphi-atlantic plants and their phytogeographical connections. Kungl. Svenska Vetenskapskad. Handl., 1958, vol. 1, p. 1-340.

Hulten E. The circumpolar plants. I. Vascular Cryptogams, Coifers Monocotyledons. Stockholm, 1962, 463 p.

Index Filicum. Supplementum quartum. Pro annis 1934-1960. Lange Nieuwstraat.- Utrecht, Netherlands, 1965, p. 1-370.

Iwatsuki K. On the venation of the thelypteroid fern. Acta Phytotax. Geobot 1962, №20, p. 219-227.

Jalas J., Suominen J. Atlas Florae Europaeae. Distribution of vascular plants in Europe. Vol. 1. Pteridophyta. Helsinki, 1972. 121 p.

Jermy A. C. Distributional problems in Mediterranean Pteridophytes. Abstracts OPTIMA, Fourth Meeting, Palermo, 1983, p. 18.

Jermy A. C., Crabbe J. A., Thomson B. A. The phylogeny and classification of the fern. Journ. Linn. Soc. London Bot., 1973, № 67, Suppl. 1, p. 1-284.

Kramer K. U. Systematics of the Pteridophytes. Progr. Bot., 1982, № 44, p. 394-405.

Ledebour C. F. Filices. In: Flora Rossica etc. Stuttgart, 1853, vol. IV, p. 504-528.

Love A., Love D., Pichi Sermolli R. E. G. Cytotaxonomical Atlas of the

pteridophyta. Vaduz., 1977. 398 p.

*Lovis J. D.* The taxonomy of *Asplenium trichomanes* in Europe - Brit. Fern Gaz., 1964, vol. 9, part. 5, p. 147-160.

*Luerssen Ch.* Die Farnpflanzen oder Gefäßkryptogamen (Pteridophyta). Dr. L. Rabenhorst's: Kryptogamen-Flora von Deutschland, Osterreich und der Schweiz. - Leipzig, 1889. 909 S.

*Mattoni I.* Problems of Cytology and evolution in the Pteridophyta. - Cambridge Univ. Press, 1950. - 316 p.

*Mayer E.* *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod - neu für Serbien. 1975, p. 23-27.

*Mehra P., Loyal D.* Cytological investigations in the Himalayan *Dryopteris* Adans. *carvologia*, 1965, № 3, p. 461-498.

*Meusel H., Jäger E., Weinert E.* Vergleichende Chorologie der zentral-europäischen Flora. Jena, 1965. Text. 583 S. + 258 kart.

*Meyer D.* Systematik der Farnpflanzen. Progr. Bot., 1980, Bd. 42, S. 323-333).

*Meyer C. A.* Verzeichnis der pflanzen, gefunden im Caucasus u. am westl. Ufer d. Caspischen Meeres. St.-Petersb., 1831. 241 S.

*Nardi E.* La distribuzione italiana di "*Dryopteris pallida*" (Bory) Fomin. *Webbia*, 1976, 30, p. 3-32.

*Newman E.* A history of British ferns and allied plants, 1844, ed. 2, p. 202.

*Newman E.* A history of British ferns, 1854, ed. 3, p. 192-193.

*Ogyra J.* Comparative anatomy of vegetative organs of the Pteridophytes. - Stuttgart: Gebr. Born., 1972. 459 p.

*Panigrahi G.* Preliminary studies in the cytotaxonomy of the *Dryopteris villarii* (Bell.) Weynarr complex. *Amer. Fern Journ.*, 1965, vol. 55, p. 1-8.

*Parris B. S., Fraser-Jenkins C. R.* A provisional checklist of Turkish Pteridophyta. *Notes R. Bot. Gard. Edinburg*, 1980, vol. 38, № 2, p. 273-281.

*Pichi Sermolli R. E. C.* Appunti sulla costituzione e genesi della flora pteridologica delle Alpi Apuane. *Lav. Soc. Ital. Biogeogr. N. Ser.*, 1970, № 1, p. 88-126.

*Pichi Sermolli R. E. C.* Tentamen Pteridophytorum genera in taxonomicum ordinem redigendi. *Webbia*, 1977, vol. 31, № 2, p. 480-500.

*Pickos-Mirkova H.* Notes on the taxonomy and distribution of species of the *Dryopteris dilatata* complex in the Caucasus, Siberia and Far East. *Acta Soc. Bot. Pol.*, 1977, vol. 46, № 4, p. 577-585.

*Pickos-Mirkova H.* The ferns of the *Dryopteris dilatata* complex in Poland. *Monogr. Bot.*, 1979, vol. LIX, 75 p.

*Planderova E.* Morphology of exine of some species of Pteridophyta and Gymnospermae pollen examined under stereoscaning microscope. *Pteridophyta. Biol. Prace*, 1976, vol. 22, № 3, p. 9-45.

*Poelt J.* Zur Kenntnis der Gattung *Woodsia* in Europa. *Mitt. Bot. Staatssamml. München*, 1952, № 5, S. 167-174.

*Poelt J.* *Woodsia pulchella* Bert. - ein verkannter Farn der Alpen. *Ber. Bayer. Bot. Ges.*, 1954, Bd. 30, S. 168-169.

*Rasbach H., Reichstein T., Schmeller J.* Cytological examination of *Dryopteris villarii* (Bell.) Weynarr ex Schinz et Thellung from the locus classicus (type locality). *Bot. Helvetica*, 1982, 92, p. 33-40.

*Reichstein T.* The ferns in Europaea. *Brit. Fern. Gaz.*, 1965, vol. 9, part 6, p. 230-233.

*Reichstein T.* Hybrids in European Aspleniaceae (Pteridophyta). *Bot. Helvetica*, 1981, 91, p. 89-139.

*Reichstein T., Lovis J. D., Greuter W., Zaffran J.* Die *Asplenium* der Insel Kreta. *Ann. Mus. Goulandris*, 1973, № 1, S. 133-163.

*Reichstein T., Schmeller J.* *Asplenium pseudofontanum* Kossinsky (Aspleniaceae, Pteridophyta). *Candollea*, 1982, vol. 37, № 1, p. 117-128

*Shivas M.* Contributions to the cytology and taxonomy of species of *Polypodium vulgare* in Europe and America. II. Taxonomy. - Journ. Linn. Soc. London Bot., 1961, 58, p. 27-38.

*Sorsa P.* Studies on the spore morphology of fennoscandian fern species. - Ann Bot. Fennici, 1964, vol. 1, № 3, p. 179-201.

*Stafleu F. A.* Index Herbariorum. 1. Ed. 6. - Reg. Veg. Utrecht, 1974, 92, p. 1-397.

*Tryon R.* A glossary of some terms relating to the fern leaf. - Taxon, 1960, vol. 9, № 4, p. 104-109.

*Tryon R., Tryon A.* Ferns and Allied plants with special reference to Tropical America. - Springer Verlag, New York, Heidelberg Berlin, 1982. - 857 p.

*Vida G.* Tetraploid *Dryopteris villarii* (Bell.) Woyнар ex Schinz et Thell. in Rumania. - Bot. Kozlem., 1969, № 56, p. 11-15.

*Vida G.* Cytotaxonomy and genome analysis of the European ferns. - Symp. Biol. Hung., 1972, № 12, p. 51-60.

*Vivant J.* *Dryopteris oreades* L'omin-D. abbreviata auct. non De. et *Asplenium eskii* Kummerle et Andrasovszky dans les Pyrenees occidentales franco-espagnoles. - Bull. Soc. Bot. France, 1976, 123, 1-2, p. 83-88.

*Walker S., Jermyn A. C.* *Dryopteris assimilis* S. Walker in Britain - Brit. Fern Gaz., 1964, part 9, p. 137-140.

*Walker S.* Cytogenetic studies in the *Dryopteris spinulosa* complex. I. - Watsonia, 1955, № 3, p. 193-209.

*Wagner W. H.* Reticulate veins in the systematics of modern ferns. - Taxon, 1979, vol. 28, № 1, 2-3, p. 87-95.

*Wendelbo P.* An annotated check-list of the ferns of Iran. - Iran Journ Bot., 1976, vol. 1, № 1, p. 11-17.

*Widen C. J., Fraser-Jenkins C. R., Louasmaa M., v. Euv J., Reichstein T.* Die Phloroglucide von *Dryopteris caucasica* (A. Br.) Fr.-Jenk. et Corlex. - Helv Chim. Acta, 1973, № 56, S. 831-838.

*Widen C. J., Louasmaa M., Jermyn A. C., v. Euv J., Reichstein T.* Die Phloroglucide von zwei Farnhybriden aus England und Schottland, von authentischen "*Aspidium remotum*" A. Br. und von *Dryopteris aemula* (Aiton) O. Kuntze aus Island. - Helv. Chim. Acta, 1976, № 59, s. 1725-1744.

*Widen C. J., Sarvela J., Ahti T.* The *Dryopteris spinulosa* complex in Finland. - Acta Bot. Fenn., 1967, № 77, p. 1-24.

*Widen C. J., Sorsa P.* Achromatographic and cytological study of the *Dryopteris spinulosa* complex in Finland. - Hereditas, 1966, 56, p. 377-381.

*Widen C. J., Sorsa P., Sarvela J.* *Dryopteris dilatata* s. lat. in Europe and the Island of Madera. - Acta Bot. Fenn., 1970, N 91, p. 1-30.

*Widen C. J., Vida G., v. Euv J., Reichstein T.* Die Phloroglucide von *Dryopteris villarii* (Bell.) Woyнар und anderer Farne der Gattung *Dryopteris* sowie die mogliche. - Helv. Chim. Acta, 1971, № 54, S. 2824-2850.

- Icrostichum*** - 100  
 - *alpinum* - 100  
*marantae* 53  
*septentrionale* - 77
- Adiantaceae** 57  
**Adiantum** - 57  
 - *capillus-veneris* - 58  
 - *cuneatum* - 59  
 - *pliocenicum* 206
- Alsophila** 208  
*Allosarus* 67  
*tauricus* - 67
- Anemia** - 206  
*Angiopteris* 207  
*Anogramma* - 59  
*leptophylla* 60
- Aspidiales** 69  
*Aspidium* 125  
*alpestre* - 103  
*braunii* - 117  
*caucasicum* 139  
*spinulosum* - 135
- Athyriaceae** 102  
**Athyrium** 102  
*alpestre* 103  
*distentifolium* 103  
*filix-femina* 102
- Aspleniaceae** 75  
**Asplenium** - 76  
*adiantum-nigrum* 88  
*aegocum* 86  
*aitchisonii* 86  
*altajense* - 86  
*ceterach* 91  
*creticum* 86  
*daghestanicum* 84  
*fontanum* 86  
*hernannii-christii* 81  
*lepidium* - 83  
*marinum* 83  
*x murbeckii* 89  
*nigrum* - 88  
*pseudofontanum* 86  
*pseudolanceolatum* 87  
*ruta-muraria* - 80  
*scolopendrium* 92  
*x sentovallense* - 88  
*septentrionale* 77  
*x ticinense* - 89  
*trichomanes* - 80  
*varians* 86  
*viride* 78  
*wegmanni* - 206  
*woronowii* - 86
- Blechnales** 154  
 Blechnaceae 154  
**Blechnum** - 154  
*braunii* - 206  
*occidentale* - 208  
*spicant* 155
- Botrychiaceae** 39  
**Botrychium** 39  
*lunaria* 39  
*virginianum* 39
- Ceratopteris** 206  
*duabensis* 206
- Ceterach** 89  
*officinarum* - 91
- Cheilanthes** 51  
*marantae* 53  
*micropteris* - 51  
*persica* 51  
*pteridioides* 51
- Cibotium** 206

- Cryptogrammeae** – 53  
**Cryptogramma** – 55  
     *crispa* – 55  
**Cyathea** – 208  
**Cyclosorus** – 206  
     *fischeri* – 206  
     *striatus* – 206  
**Cyrtomium** 75  
     *falcatum* 75  
**Cystopteris** 104  
     *anthriscifolia* – 105  
     *dickiana* 107  
     *emarginato-denticulata* – 105  
     *filix-fragilis* – 105  
     *fragilis* – 105  
     *montana* – 108  
     *regia* – 107  
     *sudetica* – 109  
**Lastrea** – 142  
     *pseudomas* 142  
     *valdense* – 207  
**Lygodium** 206  
     *japonicum* 206  
**Gleichenia** 208  
**Gymnocarpium** 109  
     *dryopteris* 110  
     *robertianum* 111  
**Dryopteris** 125  
     *abbreviata* 140  
     *aemula* 129  
     *affinis* 142  
     *alexeeenkoana* 132  
     *x ambroseae* 150  
     *assimilis* 129  
     *atrata* 149  
     *austriaca* 131  
     *horneri* 142  
     *carthusiana* 135  
     *caucasica* 139  
     *x deweveri* 150  
     *dilatata* 131  
     *x doluchanovii* 151  
     *euspilosum* 131  
     *x euxinensis* – 152  
     *expansa* – 129  
     *filix-mas* – 138  
     *x initialis* 154  
     *kemulariae* – 136  
     *x kolakovskiyi* – 151  
     *liliana* 127  
     *limeana* 110  
     *lanceolatocristata* 131, 135  
     *x mantoniae* – 154  
     *mediterranea* – 142  
     *orcales* 140  
     *paleacea* – 142  
     *phegopteris* 73  
     *pseudomas* – 142  
     *pseudorigida* – 139  
     *pumila* – 110  
     *raddeana* – 147  
     *remota* 136  
     *rigida* 146  
     *robertiana* – 111  
     *x sarvelae* – 151  
     *x schorapanensis* – 152  
     *spinulosa* 131  
     *x tavelii* – 152  
     **thelypteris** 70  
     *villarii* 145  
**Danaea** 208  
**Davallia** 208  
**Dennstaedtiales** 66  
**Dicksonia** 97  
     *fragilis* 97  
**Hausmannia** 208  
**Hemionitidaceae** 59  
**Hymenophyllales** 63  
**Hymenophyllaceae** 64  
**Hymenophyllum** 64  
     *tunbrigense* – 64  
**Hymenocystis** 97  
     *caucasica* 97  
     *fragilis* 97  
**Hypolepidaceae** 66  
**Marattia** 209

- Marsileales - 61  
 Marsilaceae - 61  
**Marsilea** - 61  
   *quadrifolia* 62  
   *natans* 157  
   *strigosa* - 63  
 Matonia - 209  
**Matteuccia** - 94  
   *struthiopteris* - 94  
 Mohria - 209  
**Nephrodium**  
   *affine* 142  
   *borreri* - 142  
   *euspinulosum* 131  
   *expansum* - 129  
   *spinulosum* var. *dilatatum* - 131  
**Notholaena** 52  
   *marantae* - 53  
   *trichomanoides* 52  
 Onocleaceae - 93  
**Onoclea** - 95  
   *sensibilis* - 95  
 Onychium - 209  
**Oreopteris** - 71  
   *limbosperma* - 71  
 Osmundales 43  
 Osmundaceae 43  
**Osmunda** 43  
   *crispa* - 55  
   *heeri* 206  
   *longifolia* 206  
   *plumeri* 207  
   *regalis* - 43  
   *spicant* 155  
   *struthiopteris* - 94  
**Phegopteris** 73  
   *connectilis* 73  
   *polypodioides* 73  
   *schlenitzensis*  
 Ophioglossales 38  
 Ophioglossaceae 41  
   **Ophioglossum** 41  
     *lusitanicum* 41  
     *vulgatum* - 42  
 Polypodiales 46  
 Polypodiaceae - 46  
**Polypodium** 46  
   *aculeatum* - 115  
   *australe* - 47  
   *austriacum* 131  
   *carthusianum* 135  
   *connectilis* 73  
   *dryopteris* 110  
   *flacatum* 75  
   *filix-femina* 102  
   *filix-mas* 138  
   *fragile* 105  
   *interjectum* 50  
   *issaevii* 48  
   *leptophyllum* - 60  
   *limbosperma* 71  
   *lonchitis* 114  
 x *mantoniae* 50  
   *montanum* 108  
   *oreopteris* - 71  
   *palacopectinatum* - 207  
   *palacoserratum* 207  
   *polypodioides* 73  
   *regium* 107  
   *rigidum* 146  
   *robertianum* - 111  
   *rotundatum* 50  
   *serratum* 47  
 x *shivasiae* 50  
   *subuntegrum* 48  
   *villarii* 145  
   *vulgare* 48  
 Pellaea 207  
   *colchica* 207  
**Phyllitis** 92  
   *scolopendrium* 92  
*Physematum* 97  
   *fragile* 97  
 Pteridales 50  
 Pteridaceae 56  
**Pteridium** 66

- aquilinum 67  
*lanuginosum* - 67  
 tauricum 67  
**Pteris** - 56  
   *aquilina* - 67  
   cretica 56  
   longifolia 207  
   oeningense - 207  
   parschlugiana - 207  
   satiaricum - 207  
   vittata - 57  
**Polystichum** 112  
   aculeatum - 115  
   x bieknellii - 120  
   braunnii 117  
   x dimitrievae - 123  
   x fominii 121  
   x illiricum 120  
   kadyrovii 117  
   *lobatum* 115  
   lonchitis - 114  
   x luerssenii - 121  
   x safavovii - 123  
   setiferum 116  
   woronowii 119  
   x wirgenii - 121  
 Pyrrosia - 209  
 Salviniales 156  
 Salviniaceae 156
- Salvinia**  
   natans - 157  
   palaeopilosa - 207  
   sunschae - 207  
**Schizea** - 209  
 Sinopteridaceae - 51  
*Struthiopteris* - 94  
   *filicastrum* 94  
 Thelypteridaceae - 69  
**Thelypteris** - 69  
   *limbosperma* - 71  
   *oreopteris* - 71  
   palustris - 70  
   *phlegopteris* - 73  
*Trychomanes* - 64  
   *tunbrigense* - 64  
 Todea - 209  
 Vandenboschia - 207  
   fomini 207  
   sarmatica - 207  
 Woodsiaceae - 97  
**Woodsia** - 98  
   alpina - 100  
   ilvensis - 99  
   *fragilis* 97  
   glabella - 101  
   *pulchella* *auct.* - 101  
 Woodwardia 209  
   roessneriana 209

## ДОПОЛНЕНИЕ

Сем. Davalliaceae Frank

Род *Nephrolepis* Schott 1834, *Gen. Fil.*: 3

1. *N. cordifolia* (L.) Pres 1836, *Tent. Pteridogr.*: 79

Замечен некоторыми ботаниками (М. Т. Мазуренко, В. Р. Филин, А. П. Хохряков) в качестве одичавшего в Багуми, Сухуми, росшие на балконах.

Сем. Botrychiaceae

Род *Botrychium* Sw. 1800, *Journ. Bot. z.*: 110

1. *B. multifidum* (S. G. Gmelin) Rupr. 1859, *Beitz. Pflanzenk. Russ. Reich.* 11:40.

Обнаружен в довольно большом числе экземпляров на страшно выбитом альпийском (бывшем субальпийском) лугу близ верхней границы леса на горе Косли-Тави (Лыцая гора) близ села Памонострви Кудекого района на окраине летнего поселка. Растения небольшой величины, высотой 5–10 см в надземной части, отдельные экземпляры вегетативные, но большинство с нормально развитой спороносной частью вай (Хохряков, 1988, *Биологические науки.* 8: 67–68).

A. M. Əsgərov

## QAFQAZIN QIJJILARI

Dünyanın mühüm fitocoğrafi refuqiumlarından olan Qafqazın pteridoflorasının monoqrafik tədqiqinə həsr olunmuş bu əsərdə ilk dəfə olaraq ali sporlu bitkilərin taksonomik vəziyyəti, yayılması, ekoloji-coğrafi və flороgenetik təhlili verilmişdir. Müəyyən edilmişdir ki, regionda adventiv və hibrid növlər istisna olmaqla 29 cins üzrə 70 növ yayılmışdır ki, bu da keçmiş SSRİ-də olan qıjı cinslərinin 61 növlərinin isə 44 faizi qəddərdir. Monoqrafiyada hər bir növün arealını göstərən xəritə verilmişdir. Elm üçün yeni 8 növ, Qafqaz florası üçün 2 yeni cins, bütövlükdə keçmiş SSRİ regionu üçün isə yeni 20 növ müəyyən edilmişdir. Qafqazın və Azərbaycanın ayrı-ayrı regionları üçün çoxsaylı floristik tapıntılar aşkar edilmişdir. Regionda təbii hibridogenез prosesi təhlil edilmiş, burada 21 hibrid mənşəli növ aşkar edilmişdir ki, onlardan 6-sı elm üçün yeni növlərdir. Bütövlükdə qametofit və sporofitlərin morfoloji xüsusiyyətləri tədqiq edilmiş, fəsilə, cins və növlər üçün konstant əlamətlər aşkar edilmişdir ki, onlardan orijinal təyin ədəvəllərinin tərtibində istifadə edilmişdir. Regionda pteridofloranın şaquli istiqamətdə yayılma qanunauyğunluqları müəyyən edilmiş, onların əsas meşə formasiyaları ilə əlaqəsi öyrənilmişdir. Ekoloji qrupların, fenoritmotiplərin müfəssəl səciyyəsi verilmiş, həmçinin növlərin ekoloji-senotik bölgüsü müəyyən edilmişdir. Qafqaz pteridoflorasının areoloji və flороgenetik təhlili verilmiş, onun dünyanın digər floristik regionları ilə əlaqəsi aşkarlanmışdır. Bu əsasda, eləcə də zəngin paleobotanik materialdan istifadə olunmaqla regionun pteridoflorasının genezisi və formalaşma yolları müəyyən edilmişdir. Monoqrafiyada təsərrüfat əhəmiyyətli növlər də təhlil edilmiş, onların səmərəli istifadə yolları göstərilmişdir. Həmçinin nadir, nəslə kəsilməkdə olan növlər və onların mühafizəsi haqda tədbirlər sistemi təklif edilmişdir.

A. M. Askerov

## CAUCASUS FERNS

The present fern flora of the Caucasus consists of 96 species, 21 of them hybridogenous, from 31 genera and 20 families. 20 species and hybrids and 5 subspecies were discovered as new to the U.S.S.R., 2 genera and 23 species and hybrids as new to the Caucasus; 8 species and hybrids were newly described. There are 21 interspecific hybrids, 9 of them new.

More than 70% of the fern species are mesophytes. 15 species prefer a calcareous, 50 a limestone-free substrate. 41 species are either wintergreen or transitional between summer- and winter- green and are regarded as old links with floras of warmer, moister regions.

Most species occur at lower and middle altitude, only 30 in the subalpine and 20 in the alpine belt; only 8 grow in the subnival and the nival belt. Most species occur in the forest zone, only 8 species avoid it. Forested gorges and river valleys are richest in species, with 51 and 34 species, respectively; 57 are lithophilic. There are also 13 epiphytic species.

The species richness of the various parts of the Caucasus is discussed. As to the general distribution of the taxa, 10 geo-elements can be distinguished; the holartic is predominant. 15 species are endemic or near-endemic and are mostly confined to certain, limited parts of the area.

25 species are rare and decreasing. There are floristic connections with the pteridoflora of E. and S. E. Asia as well as of S. W. Asia and S. Africa.

25 species are represented by macrofossils and 41 genera by microfossils of Caenozoic age. In the Paleogene there were chiefly tropical-subtropical taxa that virtually disappeared at the end of the Pliocene; since that time (warm-) temperate elements have become dominant.

## ОГЛАВЛЕНИЕ

<i>Введение</i> .....	1
<i>Глава 1.</i> К и зученности птеридофлоры Кавказа .....	1
1.1. История исследования папоротников региона .....	1
1.2. Материал, методика, маршруты .....	1
<i>Глава 2.</i> Морфология папоротников Кавказа .....	9
2.1. Морфология спорофита .....	9
2.2. Морфология спор .....	16
2.3. Сравнительно-анатомическое строение черепка листа .....	23
2.4. Данные цитологии и цитотаксономии .....	26
2.5. Морфология гаметофита .....	33
<i>Глава 3.</i> Систематика и таксономическое развитие папоротников .....	35
3.1. Систематический обзор .....	38
3.2. Основные итоги критического переосмотра таксономии и распространения .....	158
3.3. Редкие папоротники Кавказа и их охрана .....	162
<i>Глава 4.</i> Экологическая характеристика .....	165
4.1. Эколого-ценотические особенности и вертикальное распространение .....	165
4.2. Экогруппы и феноритмотипы .....	183
<i>Глава 5.</i> Ботанико-географический анализ птеридофлоры Кавказа .....	189
5.1. Особенности географического распространения .....	198
5.2. Хорологический анализ .....	198
5.3. Основные этапы становления птеридофлоры .....	201
5.4. Генезис и основные пути формирования птеридофлоры .....	212
<i>Выводы</i> .....	218
<i>Литература</i> .....	223
<i>Указатель латинских названий родов и видов</i> .....	237
<i>Дополнение</i> .....	241

Формат 60x90<sup>1</sup>/<sub>16</sub>. Объем 15, 25 п. л. Заказ 359. Тираж 50.  
 Набрано и отпечатано в типографии "Шарг-Гарб".  
 Баку, ул. А. Алескера, 17.