

МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ РОССИЙСКОЙ  
ФЕДЕРАЦИИ  
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ АВТОНОМНОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ  
УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ «ПЕРМСКИЙ  
ГОСУДАРСТВЕННЫЙ НАЦИОНАЛЬНЫЙ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ  
УНИВЕРСИТЕТ»

*На правах рукописи*



МАЛЫХ СЕРГЕЙ ЮРЬЕВИЧ

РОД *DRYOPTERIS* ADANS. В РОССИИ

1.5.9. Ботаника

ДИССЕРТАЦИЯ  
на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Научный руководитель:  
доктор биологических наук, профессор  
Овеснов Сергей Александрович

Пермь – 2023

## ОГЛАВЛЕНИЕ

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ И УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ .....	4
ВВЕДЕНИЕ .....	5
ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ .....	10
1.1. Современные представления о виде у растений .....	10
1.2. Теория о виде как иерархия концепций .....	12
1.3. Специфика видообразования Polypodiophyta .....	14
1.4. Крупнейшие видовые комплексы рода <i>Dryopteris</i> .....	14
1.4.1. <i>Dryopteris dilatata</i> комплекс .....	16
ГЛАВА 2. ПРИНЦИПЫ РАБОТЫ, ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ .....	20
2.1. Принципы работы .....	20
2.1.1. Об иррациональной компоненте .....	20
2.1.2. О возможности и целесообразности создания системы рода с привлечением большого числа таксономических признаков .....	24
2.2. Регионы и объекты исследования .....	28
2.3. Методы исследования .....	37
2.3.1. Морфологический анализ вегетативных органов и ультраструктуры спор .....	37
2.3.2. Проточная цитометрия и молекулярно-генетический анализ ....	38
ГЛАВА 3. РОД <i>DRYOPTERIS</i> ADANS. В РОССИИ .....	44
3.1. Диагностические признаки видов рода .....	47
3.2. Сохранность вай в зимний период .....	52
ГЛАВА 4. <i>DRYOPTERIS DILATATA</i> КОМПЛЕКС В РОССИИ И ЕВРОПЕ... 54	54
4.1. Морфология вегетативных органов .....	54
4.2. Ультраструктура поверхности спор .....	57
4.3. Пloidность и содержание ДНК .....	62
4.4. Анализ генетического разнообразия .....	69

ГЛАВА 5. КОНСПЕКТ РОДА <i>DRYOPTERIS</i> ADANS. ДЛЯ ТЕРРИТОРИИ РОССИИ.....	89
ВЫВОДЫ.....	116
СПИСОК ИСПОЛЬЗУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ.....	118

**СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ И УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ**

Амплификация	Процесс копирования участков хромосомной ДНК
ПГНИУ	Пермский государственный национальный исследовательский университет
AMOVA	Analysis of Molecular Variance
DAPI	4',6-диамидино-2-фенилиндол
dNTP	Deoxynucleoside triphosphate
DNA	Deoxyribonucleic acid
ISSR	Inter-Simple Sequence Repeats
PCR	Polymerase Chain Reaction
PI	Иодид пропидия
PVPP	Polyvinylpolypyrrolidone
RAPD	Random Amplification of Polymorphic DNA
Taq-полимераза	Фермент, участвующий в репликации ДНК
TBE	Tris-Borate-EDTA
UPGMA	Unweighed pair-group method using arithmetic average

## ВВЕДЕНИЕ

**Актуальность работы.** Род *Dryopteris* встречается во многих флористических сводках различных стран [Фомин, 1934; Fraser-Jenkins, 1993; Stace, 2010], однако лишь изредка такие сводки рассматривают его всесторонне [Rünk K. et al., 2012]. Как правило, свежие публикации по теме ограничиваются узким кругом вопросов: имеются данные по скорости гибридизации в естественных популяциях отдельных представителей рода Европейской территории [Hornych, 2019], некоторые данные по хромосомным числам и гибридизации видовых комплексов из Китая [Hori K. et al., 2018a; Hori K. et al., 2018b], а также генетического разнообразия видов из США [Bouchard et al., 2017].

Последние крупные русскоязычные обработки рода вышли в 2003 и 2009 годах [Цвелев, 2003; Шмаков, 2009]. В их основе лежал морфологический анализ вай. Работы не включали анализ ультраструктуры спор, а значения хромосомных чисел были заимствованы из литературы. Несмотря на большую работу, которая была проделана Н.Н. Цвелёвым и А.И. Шмаковым, ряд вопросов, касающихся внутривидовой изменчивости и установления ясных границ между отдельными видами *Dryopteris dilatata* комплекса, остались без ответа.

В настоящее время российских исследователей интересует в основном прикладная сторона работы с представителями рода: использование в различных отраслях промышленности [Савина, 2016], лекарственное применение [Чудновская, 2016; Лобанов, 2018], биоиндикация [Малюта, Гончаров, 2016]. Работы, демонстрирующие комплексный подход (морфология вай, хромосомные числа, ультраструктура спор) к изучению рода *Dryopteris* на территории России, отсутствуют.

**Цель** данной работы: критическая ревизия рода *Dryopteris* Adans. на территории России.

Для достижения поставленной цели решались следующие **задачи**:

1. Изучение изменчивости морфологических структур у представителей рода *Dryopteris* на территории России и Европы.
2. Поиск соответствия между основными морфологическими структурами и данными, полученными в ходе проведения проточной цитометрии.
3. Проведение молекулярно-генетического анализа для установления генетической изменчивости труднообразимых видов рода.

**Научная новизна.** Составлен конспект рода *Dryopteris* для территории России. Даны обновлённые морфологические описания видов, входящих в состав данного рода. Конспект основан на данных, полученных с применением современных научных подходов:

1. Сделаны макрофотографии спор представителей *Dryopteris dilatata* комплекса (*D. expansa* (C. Presl) Fraser-Jenk. & Jermy, *D. dilatata* (Hoffm.) A. Gray и *D. carthusiana* (Vill.) H.P. Fuchs) из различных регионов России и Европы.

2. Установлен размер генома и содержание ДНК у представителей *Dryopteris dilatata* комплекса из разных регионов России и Европы. Данная работа проведена с использованием метода проточной цитометрии. Ранее подобные данные опубликованы не были.

3. Проведён молекулярно-генетический анализ (ISSR-PCR) российских и европейских представителей *D. expansa*. Ранее подобные данные опубликованы не были.

**Теоретическая и практическая значимость работы.** Были выявлены диагностические и недиагностические признаки видов рода, установлены морфологические границы видов *Dryopteris dilatata* комплекса, определено число видов рода в России, составлены подробные морфологические описания и ключи для определения российских видов рода.

Помимо этого, результаты работы могут быть использованы для оценки генетической структуры и изменчивости других – неисследованных в настоящее время – представителей рода *Dryopteris* на территории России. Данные, изложенные в подглаве 4.4. настоящей работы представляют

ценность как материал, с которым можно сравнивать результаты ISSR-PCR, полученные при анализе генетической изменчивости любой группы папоротниковидных в России, а также как основа эффективного мониторинга состояния генофонда данного рода в любых регионах России.

**Соответствие диссертации паспорту научной специальности.** В соответствии с формулой специальности 1.5.9. Ботаника, включающей *теоретические проблемы происхождения, и развития растительного мира, его разнообразия, классификации и номенклатуры разных групп растений и растительных сообществ*, данное исследование содержит оценку и ревизию видового разнообразия рода *Dryopteris* Adans. с применением как классических методов систематики, так и ряда современных подходов.

**Положения, выносимые на защиту:**

1. Род *Dryopteris* в России представлен 16 эйдологическими единицами, которые имеют объективные отличительные черты и могут рассматриваться в ранге вида.

2. Основой системы рода *Dryopteris* должны выступать сведения о морфологических признаках видов, а также данные, полученные с использованием методов проточной цитометрии (содержание ДНК, плоидность) и молекулярно-генетического анализа (показатели информационно-энтропийной меры Шеннона и демографической дифференциации Нея).

3. Признаками рода *Dryopteris*, которые нельзя назвать диагностическими, являются: цвет, оттенок и характер поверхности пластинки вай; отношение длины черешка к длине пластинке вайи; форма, цвет и оттенок чешуй; наличие или отсутствие железистых волосков; способность вай сохраняться в зимний период.

**Достоверность и апробация результатов.** Достоверность результатов определяется научно обоснованными методами, которые были использованы в работе: сравнительно-морфологический и молекулярно-генетический.

Сравнительно-морфологический анализ базировался на выборке большого количества гербарных материалов (около 1000 образцов), многолетнем наблюдении отдельных растений и их популяций в природных условиях, работе с литературой.

Молекулярно-генетический анализ проведён с привлечением следующего количества растительного материала: проанализирован полиморфизм 72 ISSR-PCR фрагментов ДНК 112 растений (8064 позиции). Результаты данного этапа работы были получены с применением современных методов анализа и обработки данных. Для осуществления большинства расчётов были использованы программы: POPGENE 1.31, PAST 4.0, TREECON 1.3b, STATISTICA 12.0.

Результаты работы обсуждались на четырёх научных и научно-практических конференциях. Среди них одна Международная: «Камелинские чтения» (Пермь, 2019) и одна Всероссийская: «Исследования по Ботанике, Генетике и Микологии», посвященной 105-летию кафедры ботаники и генетики растений ПГНИУ и памяти заслуженных профессоров ПГНИУ В.А. Верещагиной и Е.И. Демьяновой» (Пермь, 2022).

**Объём работ, выполненных автором лично.** Все этапы исследования (за исключением получения фотографий ультраструктуры спор) были спланированы и выполнены автором настоящей работы лично: экспедиции для осуществления сбора растительного материала, проведение проточной цитометрии, анализ генетической изменчивости, интерпретация полученных данных, анализ результатов, подготовка текста и выводов диссертационной работы.

Для консультаций и помощи в проведении ряда расчётов были привлечены сотрудники лаборатории «Молекулярной биологии и генетики», а также сотрудники Южно-Сибирского ботанического сада. Тексты всех публикаций, отражающих основные положения, выносимые на защиту, были написаны автором, либо при активном его участии.



**Связь работы с научными программами.** Диссертационная работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 20-34-90102.

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 9 статей в рецензируемых периодических и продолжающихся изданиях. Среди них: 5 из списка, рекомендуемых высшей аттестационной комиссией для публикации результатов диссертаций, 1 статья в журнале из базы данных Scopus, а также 2 публикации в материалах научных мероприятий.

**Объем и структура диссертации.** Работа содержит 135 страниц, 10 таблиц и 9 рисунков. Все рисунки, представленные в работе, выполнены автором лично. Структура стандартная: введение, обзор литературы (глава 1), принципы работы, объекты и методы исследований (глава 2), результаты и их обсуждение (главы 3, 4, 5), выводы и список использованной литературы. Последний блок данных (список литературы) содержит 186 источников, 114 из которых на иностранном языке. Приложения в работе отсутствуют.

**Благодарности.** Автор работы выражает благодарность научному руководителю д.б.н., профессору Овёнову С.А. за консультации и руководство диссертационной работой; сотрудникам лаборатории «Молекулярной биологии и генетики», а также инженеру кафедры Ботаники и генетики растений Чертову Никите Валерьевичу лично за помощь в освоении методов молекулярно-генетического анализа; сотрудникам Южно-Сибирского ботанического сада и Шмакову Александру Ивановичу лично за консультации и помощь в проведении экспериментов; научному сотруднику ФГБУ Государственный природный заповедник «Басеги» Зенковой Наталье Александровне, а также сотруднику отдела Гербария высших растений БИН РАН, к.б.н. Мельникову Денису Германовичу за помощь в организации экспедиций; коллегам по кафедре ботаники и генетики растений и лаборатории «Молекулярной биологии и генетики» за помощь в статистической обработке материала с использованием компьютерных программ.

## ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

### 1.1. Современные представления о виде у растений

*«Вид» – основная единица, с которой мы имеем дело, с видом каждый ботаник-систематик возится в течение всей своей жизни, и, тем не менее, на вопрос «что такое вид» отвечает с трудом или же вовсе не отвечает.*

В.Л. Комаров  
в предисловии к I тому  
Флоры СССР

Работа с любой таксономической категорией рано или поздно приводит к вопросам об основаниях выделения тех эйдологических единиц, которые мы называем видами. Где заканчивается модификационная изменчивость одного такого вида и начинается другой вид? Какая группа признаков пригодна для работы в полевых условиях или с гербарными коллекциями? Что же вообще такое – *вид в биологической систематике*? Последний вопрос, хоть и в несколько иной формулировке, относится к фундаментальным и вместе с тем вечным вопросам биологии [Моргун, 2005; Абрамсон, 2009; Павлинов, 1992, 2011; Павлинов, Любарский, 2011]. Ответ на него, в рамках конкретной исследовательской программы, определяет не только выбор операционального определения (рабочей формулировки) для работы в поле, но и наличие соответствующего теоретического груза представлений [Павлинов, 2009], который становится ключевым на этапе интерпретации результатов.

Как известно [Комаров, 1901, 1940; Гуреева, 2002], многие авторы зачастую не согласны между собой по поводу категории, к которой следует отнести то, или иное растение: причислить его к определённому виду, разновидности или резко уклоняющейся форме другого вида. Во многих

случаях это происходит по причине того, что для некоторых исследователей систематика – искусство [Minelli, 2012; Симпсон, 2006; Камелин, 2016], а представления о виде и подвидовых категориях скорее интуитивные, чем строго сформулированные. При этом крайним проявлением интуитивизма становится признание, что *«вид – то, что считает видом компетентный систематик»* [Dobzhansky, 1937, цит. по: Павлинов, 2013, с. 233]. Такое положение дел приводит к разночтениям и утрате необходимой однозначности работ (в первую очередь флористических), а потому ясное обозначение категорий, с которыми работает автор, представляется жизненно важным: это обеспечит правильное прочтение результатов (например, видовых списков) и возможность их сравнения с результатами коллег. Именно так поступил крупнейший отечественный ботаник В.Л. Комаров, который в предисловии к флоре Манчжурии [Комаров, 1901] дал развёрнутую характеристику явлениям природы, которым соответствуют термины: вид, раса, разновидность и форма, избегая кратких рабочих формулировок.

Причина, по которой В.Л. Комаров избегал кратких формулировок, очевидна – недостаточность использования одних лишь операциональных критериев (в то время в основном критериев морфологического плана) для определения вида. В 1901 году он пишет: *«Ботанику-систематику нельзя уже довольствоваться констатированием наличных особенностей данного растения для отнесения его к тому или другому виду, но приходится серьёзно думать над тем, не изменится ли любая подмеченная им особенность при изменении условий, в которых вырос его объект»* [Комаров, 1901, с. 74–75]. Развивая эти идеи [Комаров, 1940], он приходит к выводу о необходимости учёта возраста вида, специфики механизмов его изоляции, факторов географической, экологической, а иногда и возрастной изменчивости – тех необходимых теоретических представлений, без которых работа систематика сближается с классифицированием, например, табуреток, которые хорошо разделяются по цветам, материалам изготовления, характеру потёртостей и т.д.

Таким образом, использование рабочей формулировки или какого-то единственного критерия, как инструмента для распознавания видов, за которым не стоит более общая теория, приводит к выделению групп, операциональных единиц, но не видов, поскольку любой способ выделения видов вне биологически-осмысленной теории лишает итоговый результат биологического содержания [Павлинов, 2007, 2009]. Но так ли плохо (пусть иногда и неявное) приравнивание биологического вида (вида в природе) к универсальной единице классификации (таксономическому виду, логической категории)?

Вопрос о выделении или закрытии видов особенно важен для несистематиков, поскольку при исчезновении таксономического вида (вида на бумаге), как будто бы исчезает соответствующий ему вид в природе [Павлинов, 2009]. И вправду, при сведении в синонимику, например, *Astragalus kungurensis* Boriss. для полевых исследователей пропадает объект для природоохранной деятельности, исчезает целое природное образование, которое, по сути, должно иметь своих консортов, экологическую нишу и, как писал Дарвин, *особое место в экономике природы* [Дарвин, 1991]. Данное обстоятельство обязывает строить работу с биологическим разнообразием как со специфическим природным явлением, которое не тождественно разнообразию табуреток.

## 1.2. Теория о виде как иерархия концепций

На современном этапе развития биологической науки некоторыми авторами признаётся [Степанян, 2002; Павлинов, 2009], что вид в ботанике, зоологии, микробиологии, микологии, палеонтологии и, наконец, в систематике – это существенно различающиеся понятия, не сводимые к общему знаменателю, а потому их объединение в единой таксономической доктрине нежелательно [Rapini, 2004]. Следующим важным моментом является строгое разграничение теоретических и операциональных

концепций: первые дают представление о том, *что есть вид*, вторые указывают на то, *как этот вид отличить* от других. Их смешивание даёт искажённое представление о проблеме вида, поскольку в таком случае задача теоретического определения подменяется задачей практической видовой идентификации [Павлинов, 2009].

Если представить общую теорию о виде в биологии как иерархию концепций разного уровня общности [Павлинов, Любарский, 2011], на вершине будет покоиться некая идеальная концепция: в ней указаны причины возникновения вида как элемента биоты и сущностные свойства, которые делают вид видом. Такая объёмная теория не может быть операциональной, т.е. не может напрямую использоваться на практике. Важно также отметить, что такой общей концепции пока что в принципе не существует [Яблоков-Хнзорян, 1981; Павлинов, 2009].

Для адекватного отражения сущности вида в разных царствах живой природы, разрабатываются концепции среднего уровня. К последним можно причислить наиболее проработанное учение о виде у растений В.Л. Комарова [1940]. Данной концепции среднего уровня как бы подчинена концепция нижестоящего уровня – рабочая формулировка, выраженная камчатским афоризмом: *«Вид – это морфологическая система, помноженная на географическую определённость»* [здесь и ниже цит. по Камелин, 2004, с. 46]. Иногда эту формулу воспринимают, чуть ли не как полное и окончательное определение вида, однако сам В.Л. писал следующее: *«Вместе с тем я и тогда не думал, что подобное определение может дать [представление] о сущности вида. Это было определение формалистическое, нужное как руководящая нить при технической работе по флоре, но не затрагивающее вопроса о сути понятия вид»*.

Вопрос о сути понятия был раскрыт в 1940 г. в труде: *«Учение о виде у растений. Страница из истории биологии»*, большинство положений которого сохранили актуальность и в наше время. Дальнейший анализ признаков (см. 3.1) для разграничения видов внутри комплекса будет производиться в

основном с позиций, изложенных в обозначенном труде, и с учётом специфики видообразования у папоротниковидных.

### 1.3. Специфика видообразования *Polypodiophyta*

Одной из главных особенностей *Polypodiophyta* является отсутствие презиготического механизма несовместимости (характерного для цветковых растений), который предотвращает слияние гамет. Данное обстоятельство открывает возможность проникновения сперматозоидов в яйцеклетки относительно далёких видов [Haufler, 1996; Гуреева, 2002], т.е. поощряет межвидовую гибридизацию. Эти и некоторые другие данные позволяют делать предположения о *сетчатом* характере эволюции папоротниковидных [Barrington et al., 1989; Камелин, 2009] с тремя основными путями видообразования [Haufler, 1996; Гуреева, 2002]: первичное (аллопатрическое), вторичное (гибридизация и/или полиплоидия), третичное (возвращение полиплоида на диплоидный уровень).

Очевидно, что каждый из известных процессов видообразования папоротниковидных является поставщиком такой предковой группы растений, которая имеет разную степень как морфологической, так и репродуктивной обособленности от родительской группы. Или, говоря иначе, разные пути видообразования приводят к возникновению разнокачественных (по своей биологической природе) видов.

### 1.4. Крупнейшие видовые комплексы рода *Dryopteris*

Литературные данные свидетельствуют, что род *Dryopteris* Adans. в России представлен 16 природными образованиями [Шмаков, 2009], которые

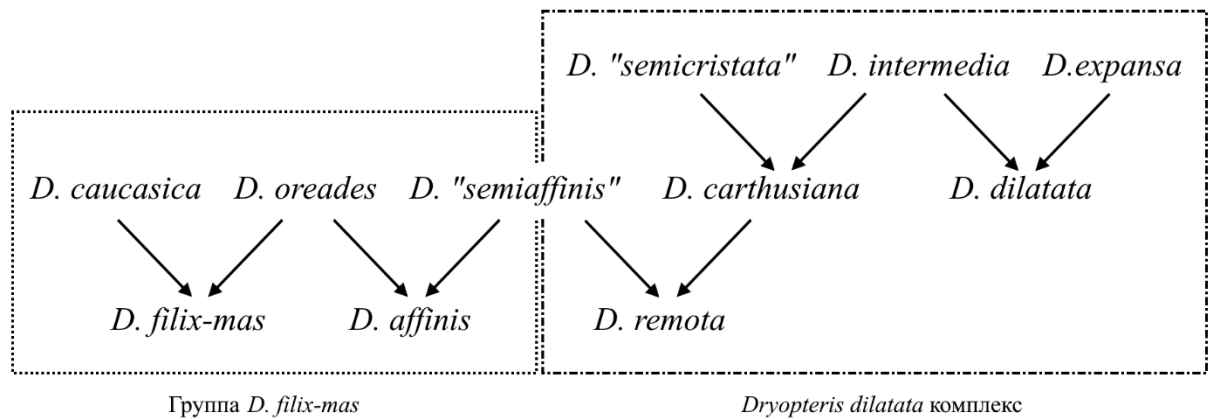
в настоящее время рассматриваются в ранге вида<sup>1</sup>. Некоторые из этих видов тесно связаны друг с другом и потому ряд исследователей [Widén et al., 1967; Crabbe et al., 1970; Fraser-Jenkins, Corley, 1972; Rünk et al., 2012] объединяет их во внетаксономические видовые совокупности – группы, группировки, комплексы, подчёркивая *особую связь*, в содержание которой, помимо очевидного внешнего сходства, включена и общая эволюционная судьба. В России присутствуют две крупные видовые группировки, относящиеся к роду *Dryopteris*: *Dryopteris dilatata* комплекс<sup>2</sup>, образованный *D. dilatata* (Hoffm.) A. Gray, *D. expansa* (C. Presl) Fraser-Jenk. & Jermy, а также *D. carthusiana* (Vill.) Н.Р. Fuchs и группа *Dryopteris filix-mas*, состоящая из *D. filix-mas* (L.) Schott, *D. affinis* (Löwe) Fraser-Jenk., *D. caucasica* (A. Braun) Fraser-Jenk. & Corley и *D. oreades* Fomin.

Эволюционные взаимоотношения [Fraser-Jenkins, 1976; Sessa et al., 2012; Vujnoch, 2015; Hornych, 2020] внутри обозначенных комплексов складываются следующим образом (рисунок 1). Кавказские диплоиды *D. caucasica* и *D. oreades* являются родителями тетраплоидного *D. filix-mas*. *D. oreades* и неизвестный предковый диплоид, обозначаемый в настоящее время как *D. «semiaffinis»*, дали начало гетеродиплоиду – *D. affinis*. Аллотетраплоид *D. carthusiana* образовался в результате естественного скрещивания *D. intermedia* с неизвестным предковым видом. *D. dilatata* – гибридогенный тетраплоидный вид родителями которого являются диплоиды *D. intermedia* и

<sup>1</sup> Для многих исследователей, которые более-менее серьёзно работали с родом *Dryopteris*, ранг вида и внутривидовое деление носят условный характер. Фрейзер-Дженкинс [2007], посвятивший несколько десятилетий работе с родом, писал, что помещает то или иное природное образование (морфотип, цитотип и т.д.) в ранг вида или подвида руководствуясь не теорией, а практикой: если большое количество исследователей могут отличить один морфотип от другого, значит это вид, если же морфотип узнаётся с трудом – значит мы можем говорить о подвиде, разновидности и т.д.

<sup>2</sup> Последние результаты [Vujnoch, 2015], полученные с применением методов молекулярно-генетического анализа, говорят о том, что классический объём *Dryopteris dilatata* комплекса требует пересмотра. Помимо трёх известных видов, комплекс должен включать *D. remota* и *D. intermedia*. Близость *D. remota* и *D. intermedia* к *Dryopteris dilatata* комплексу подтверждается как морфологическими данными, так и анализом ядерного гена *PgiC*.

*D. expansa*. Наконец, облигатный апомиктический триплоид *D. remota* имеет одного установленного родителя – *D. carthusiana*. Второй родитель в настоящее время не найден, однако предполагается, что им может быть гипотетический *D. «semiaffinis»*, являющийся, помимо этого, одним из родителей *D. affinis*.



**Рисунок 1. Схема эволюционных взаимоотношений внутри двух крупнейших видовых комплексов рода *Dryopteris* в России**

#### 1.4.1. *Dryopteris dilatata* комплекс

История изучения *Dryopteris dilatata* комплекса (далее – просто комплекса) тесно связана с изучением полиплоидии у папоротниковидных и развитием представлений о хромосомных расах (циторасах или цитотипах), иногда различающихся, помимо хромосомных значений, географически, морфологически, экологически. В середине прошлого века были высказаны предложения считать такие циторасы криптическими видами или даже видами вполне самостоятельными [Löve, 1964], однако в отечественной литературе их рассматривали как подчинённые виду эйдологические единицы [Комаров, 1940]. Связано это с тем, что морфологические различия между циторасами носят скорее *количественный*, нежели *качественный* характер, что осложняет их объективное выявление и фиксацию в соответствии с общепринятыми требованиями [Шнеер, Коцеруба, 2014].



Анализ публикаций по теме позволяет выделить несколько ключевых моментов в истории развития представлений о комплексе:

В 1950 году Ирен Мэнтон обнаружила, что таксономической единице, обозначаемой как *D. dilatata*, соответствует два разных цитотипа [Manton, 1950]. После обсуждения обозначенной проблемы [Walker, 1955, 1961], было предложено рассматривать данные цитотипы в ранге видов: *D. dilatata* s.s. и *Dryopteris assimilis* S. Walker. Основанием для этого послужили хромосомные числа: у *D. dilatata* s.s. –  $2n = 128$ , у *D. assimilis* –  $2n = 64$ . В последующие годы изменчивость морфологического облика *D. assimilis* многократно обсуждалась [Walker, Jermy, 1964; Döpp, Gätzi, 1964; Nannfeldt, 1966; Simon, Vida, 1966; Widén et al., 1967], однако каких-либо новых таксономически значимых признаков предложено не было. Из-за морфологического сходства *D. carthusiana* (Vill.) H. P. Fuchs (в то время *D. spinulosa* (Müll.) Watt), *D. dilatata*, *D. assimilis*, а также *D. cristata* (L.) A. Gray стали обозначаться как *Dryopteris spinulosa* комплекс.

В 1970 вышла статья [Crabbe et al., 1970] посвящённая *Dryopteris dilatata* комплексу в Британии, который, по мнению авторов, включает два аллотетраплоида с  $2n = 128$  – *D. dilatata* и *D. carthusiana*, а также диплоид с  $2n = 64$  – *D. assimilis*. Как видно, *Dryopteris dilatata* комплекс – это тот же *Dryopteris spinulosa* комплекс, из которого был исключён *D. cristata*.

Данная статья посвящена анализу изменчивости таксономически-значимых признаков *D. assimilis*. Отмечается, что цвет чешуй, цвет вайи и рассеченность перьев варьируют в широких пределах, однако это не может служить основанием для какого-либо дальнейшего таксономического деления<sup>3</sup>. Авторы пришли к выводу, что надёжными таксономическими признаками для разграничения видов внутри комплекса являются: скульптура спор и хромосомные числа. При было отмечено, что, обладая некоторым

<sup>3</sup> На это же в своё время указывал Widén [1967].

опытом, точное соотнесение морфологических признаков с типом спор всё-таки возможно.

В 1977 году в номенклатурной записке «An Earlier Name for *Dryopteris assimilis*» [Fraser-Jenkins, Jermy, 1977] авторы демонстрируют, что типовой материал *N. expansum*, хранящийся в National Museum of Prague (PR), принадлежит к *D. assimilis*. Из этого следует, что для данного вида приоритетным эпитетом является *expansa*. Комбинация, предложенная авторами, следующая – *Dryopteris expansa* (C. Presl) Fraser-Jenkins & Jermy.

Несмотря на это в некоторых современных русскоязычных публикациях [Калужный, Виньковская, 2015; Аскеров, Унал, 2016; Князев и др., 2016] встречается комбинация *D. assimilis* S. Walker. Как правило, данное обстоятельство связано со следующей статьёй.

В 2003 году выходит статья с несколько иным взглядом на объём Комплекса [Цвелев, 2003]. В ней *D. expansa* (s.l.) разделён на два самостоятельных вида: *D. expansa* (s.s.) и *D. assimilis* S. Walker. Последний, по мнению автора, обладает габитуальным сходством с *D. dilatata* (Hoffm). A. Gray, но отличается по более узким чешуйкам на черешках и менее интенсивному железистому опушению.

Стоит отметить, что подобные попытки выделения подвидовых таксонов уже случались [Viane, 1986]. По данным Viane, разновидности *D. expansa* можно различить по количеству железок: var. *expansa* абсолютно лишён железок, либо с небольшим их количеством на индузиях; var. *alpina* обильнее покрыт железками на поверхности пластинки вайи и индузиях. Последующие исследования выявили непостоянность данных признаков и деление *D. expansa* на разновидности не стало общепринятым [Fraser-Jenkins, 1993; Montgomery, Wagner 1993; Stace, 2010].

В 2012 году выходит статья [Rünk et al., 2012]. В ней отмечается, что результаты молекулярного исследования [Juslén et al., 2011] видов рода *Dryopteris* из Европы подтвердили гипотезу об аллополиплоидном происхождении *D. carthusiana* (Vill.) H.P. Fuchs, но не *D. dilatata* (Hoffm). A.

Gray. Последний вид, как предполагается, произошёл путём автополиплоидии *D. expansa*.

Таким образом, *D. expansa* изначально выделенный на основании цитологических данных, постепенно обрстал собственными отличительными морфологическими признаками. Одновременно с этим данные о хромосомных числах вплетались в классическую (построенную на морфологических признаках) таксономическую систему, сохраняя статус последнего слова в вопросах проведения границы между видами. Особый вес набора хромосом как признака хорошо заметен практически во всех тематических работах последней половины прошлого века, где морфологические признаки буквально подбирались под цитотипы  $2n = 128$  и  $2n = 64$  и всё разнообразие природных форм анализировалось после соотнесения с этими (cito)типами.

## ГЛАВА 2. ПРИНЦИПЫ РАБОТЫ, ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

### 2.1. Принципы работы

#### 2.1.1. Об иррациональной компоненте

Существует две полярные точки зрения на законность иррациональной компоненты в деятельности систематика. Представители первой точки зрения убеждены в целесообразности построения таксономической системы или возможности выявления видов и родов в природе, опираясь целиком на *чутьё систематика*, извлекающее не относящиеся к человеку факты из человеческих ощущений. Данный способ работы, апеллирующий, как видно, к чувствам, был изобретён отцом движения романтизма Руссо<sup>4</sup> в XVIII веке и с тех пор стал настолько общепринятым и проник в столь многие сферы человеческой деятельности, что теперь не обращает на себя должного внимания.

Противоположная точка зрения утверждает, что доверие к тому или иному научному обобщению рождается после того, как оно было *доказано*, либо подтверждено с высокой степенью вероятности: вера, без достаточных на то оснований, есть неразумная вера. При этом, однако, не стоит забывать, что человек, убеждённый или почти убеждённый в чём-то, основывает свою убеждённость на другой убеждённости, порождая в своём сознании особого рода конструкцию, в основании которой покоится некоторая необъяснимая, а потому иррациональная по своей природе, первопричина всех убеждённостей [Рассел, 2009]. Обычно это не осознаётся, но достаточно задаться вопросом о рациональных резонах принятия иерархической системы представления биологического разнообразия или, скажем, причинах принятия

---

<sup>4</sup> На самом деле Руссо, будучи первой крупной фигурой романтизма, выражал *уже сложившиеся* тенденции в обществе того времени (см. *Рассел Б. Руссо // История западной философии*. М: Изд-во АСТ, 2018. С. 851–871).

фиксированных таксономических рангов, как сложная картина взаимосвязей наших вер проявит себя.

Что же обычно мы видим, переходя от одной убеждённости, через другую, к той самой, которая является первопричиной всего ряда? Мы видим предел, очерченный здравым смыслом или чем-то, что мы можем именовать как *самоочевидное*. Если апелляция к здравому смыслу, как показал Поппер [2002], не заслуживает доверия, то с самоочевидностью дело обстоит сложнее.

Самоочевидность, которая выводится из ощущений, в самом своём общем смысле имеет несколько разновидностей или, если угодно, форм. Каждая такая форма обладает определённой степенью вероятности оказаться истиной, но ни в коем случае не облагается истиной всегда. Представим конкретный папоротник. Представим также, что он существует в каком-то лесу. Сам папоротник – это не такого рода вещь, которая может быть истинной или ложной. Истинным может быть утверждение, что в лесу имеется папоротник; что он имеет определённое число вай; что он окружён другими растениями. Здесь мы имеем дело с утверждением существования некоторых чувственных данных, не прибегая к их анализу. Мы наблюдаем папоротник в лесу и с достаточной степенью уверенности утверждаем, что *имеется папоротник, имеются вайи* или *имеются растения*. *Это имеется* – такова структура приведённых в пример суждений, которые мы обозначим как суждения о восприятии первого вида.

Второй вид возникает, когда объект чувств воспринимается как нечто сложное, и мы подвергаем его некоторому анализу. Если, например, мы видим *крупных размеров травовидный лесной папоротник с зелёными раскидистыми вайями*, мы можем утверждать, что этот папоротник – раскидист. Это опять-таки суждение о восприятии, но оно отличается от нашего предыдущего суждения. Чтобы получить некоторое представление о том, какой габитус имеет наш папоротник, мы комбинируем в уме такие чувственные данные, как длина вай, их кучность, расположение относительно земли и только потом заключаем, что папоротник есть нечто раскидистое. Думаю, этот пример

иллюстрирует, что подобные суждения имеют более низкую степень вероятности оказаться истиной, поскольку содержат результат субъективного анализа целого комплекса чувственных данных, нежели утверждение *это имеется*.

Следующим уровнем нашего анализа станет утверждение, что этот папоротник – травовидный. Обозначая это, мы принимаем некоторую теоретическую зависимость, поскольку, утверждение – травовидный, предполагает, что у нас имеется представление о травах; о том, что существует система жизненных форм. Соответственно, истинность нашего суждения теперь будет зависеть от истинности базовых теоретических представлений, которые, опять же, покоятся на чём-то, что принималось ранее как самоочевидное. Всё это говорит о том, что, как минимум, суждения о восприятии первого вида всегда более надёжны в плане своей истинности или ложности в отличие от суждений второго вида, а потому аргументация со ссылкой на очевидность должна использоваться с особой осторожностью. Вспомним Франкенштейна Мэри Шелли. Тот момент, когда Виктор пытается объяснить заботу, проявляемую близкими ему людьми: «Зачем они берегли мою несчастную жизнь, ненавистную мне самому? *Очевидно, для того, чтобы я все претерпел до конца*, но теперь конец близок. Скоро, о! очень скоро смерть погасит мои волнения и освободит меня от безмерного гнета страданий; приговор будет приведен в исполнение, и я обрету покой»<sup>5</sup>. Ход мысли, где очевидное остаётся очевидным только для утверждающего, простителен герою романа, но, являясь сильнейшим опровержением рационального мышления, неприемлем для употребления в научной дискуссии.

До этого мы рассмотрели простые примеры, включающие суждения о конкретных физических объектах, однако деятельность систематика, помимо конкретных растений, связана с таким многогранным аспектом живой

---

<sup>5</sup> Шелли М. Франкенштейн, или Современный Прометей. М: Изд-во АСТ, 2018. С. 228.

природы, как биоразнообразие, существующее в нашем сознании в виде теоретико-зависимого концепта. Выбор того, как мы будем описывать характеристики, структуру и свойства данного концепта, определяется целью исследования. Здесь-то и кроется вся сложность данного примера в отношении определения истинности. Никому не приходит в голову, стоя в лесу, спорить с самим собой по поводу того, что он сейчас наблюдает: совокупность видов, собрание жизненных форм или некоторое количество синтаксонов, однако споры об истинности филогенетической, естественной или какой-нибудь другой систематики не прекращаются. Восприятие того, что мы называем лесом или биоразнообразием, различно в зависимости от установленных перед нами задач, а значит мы оставляем за собой право избрать *один из множества* подходов. Такие подходы являются альтернативными: они не исключают друг друга, не являются истинными или ложными. Это, к несчастью, игнорируется теми, в ком голос классической рациональности заглушает призывы современности.

Сказанное, однако, увело нас от рассмотрения законности иррациональной компоненты, присутствие которой в деятельности любого специалиста, как мы выяснили, обнаруживается всегда. Попробуем далее определить, какую долю влияния на наши исследования мы можем ей предоставить. Для разрешения данного вопроса нам следует обратить внимание на практическую деятельность систематика<sup>6</sup>, которая напоминает путь от иррациональных истоков к строго формализованному результату [Камелин, 2016]. Действительно, несмотря на то, что первые этапы работы всегда связаны с угадыванием образов, становящихся неосязаемыми

---

<sup>6</sup> Можно заметить, что и здесь многие систематики склонны к романтике. Камелин пишет: «...то, чем ему нравится группа, систематик обычно объяснить не может, во всяком случае внятно. Чаше он может объяснить, чем ему не нравятся группы, с которыми он не работает, но и здесь стандартные объяснения типа „мало признаков“, „там особенно делать нечего“, она мне не интересна“ – не указывают, пожалуй, основной причины. Последняя чаще всего связана с некоторой эстетической оценкой, которая свойственна всем систематикам, но различна у каждого из них в отношении разных групп растений» (см. Камелин Р. Лекции по систематике растений. Барнаул: Изд-во «Азбука», 2004. С. 25).

черновиками любой обработки, в определённый момент должно возникнуть их материальное воплощение, их описание. Этот шаг является ключевым и, в сущности, отделяет систематика-специалиста от составителя букетов: первый объединяет растительный материал, руководствуясь своими теоретическими представлениями, второй – вкусовыми предпочтениями. Для первого рациональность – это руководящая нить, тогда как для второго в лучшем случае стремление.

Иррациональная сторона специалиста зачастую утверждает себя, но, если ведущая роль в исследовании отведена рациональному началу, это утверждение должно обращаться в миф. Апелляция к интуиции, ссылка на *чутьё систематика* или аргументация через очевидность в ключевых моментах работы оставляет исследователя наедине с собой, со своими теоретическими построениями, где он, созерцая истину, чувствует себя свободным от обязанностей отвечать на критику. Если же интуиция и вовсе становится единственным принципом познания биологического разнообразия, исследователь идёт ещё дальше: он чувствует себя не наедине с истиной, а самой истиной.

### **2.1.2. О возможности и целесообразности создания системы рода с привлечением большого числа таксономических признаков**

В середине прошлого столетия систематика столкнулась с вопросом *возможно ли создание таксономической системы* или хотя бы её части, используя большое число признаков, полученных с использованием различных методов и в рамках различных исследовательских программ. Ряд исследователей отрицали такую возможность, другая часть увидела в этом необходимость [Павлинов, Любарский, 2011], продиктованную общим настроением времени, когда биология, а точнее некоторая совокупность её



отдельных направлений<sup>7</sup>, развивалась особенно интенсивно. Прогресс в решении данного вопроса наметился в последнем десятилетии прошлого века после признания научным сообществом тезиса, заимствованного из философии постмодерна: *объективную реальность нельзя описать и исследовать каким-то единственным тривиальным образом*. Рассмотрим этот тезис и важные следствия из него чуть подробнее.

Если не существует единственно верного способа познания окружающего нас мира, тогда *в рамках одного конкретного подхода (одной таксономической школы) нельзя построить абсолютно верную и единственно правильную<sup>8</sup> таксономическую реальность<sup>9</sup>*. Эта невозможность продиктована особенностями окружающего нас мира, который обладает рядом *аспектов*, несводимых один к другому<sup>10</sup>. Таксономические школы работают с этими аспектами, разрабатывая свои таксономические реальности, соответствующие их собственным базовым теориям, основанные на своём предпосылочном знании. Например, ряд школ строит свою таксономическую реальность опираясь на *родственные* отношения между живыми организмами, другая часть интересуется только *сходственными* отношениями, которые, согласно их базовым теориям, не содержат никаких родственных, а значит и

---

<sup>7</sup> В середине прошлого века особо бурное развитие получили те направления биологии, которые были связаны с применением различных физических методов.

<sup>8</sup> Абсолютно верную со всех точек зрения и правильную в том или ином смысле для всего научного сообщества.

<sup>9</sup> Каждое научное направление привлекает для работы определённые факты, интерпретирует их согласно своей базовой теории и предлагает научному сообществу некую *теоретическую реальность*. В систематике теоретической реальностью является таксономическое разнообразие, не существующее вне концепций, понятий и определений: его можно назвать специфической *таксономической реальностью*, а систему в которой она существует – *таксономической гипотезой*.

<sup>10</sup> Работая с одной и той же частью окружающего нас мира различные биологические дисциплины концентрируют своё внимание на разных его аспектах. Так, исследуя лес, можно сослаться на базовые теории ряда классифицирующих дисциплин, которые могут предложить несколько теоретических реальностей, отражающих структуру того, что мы называем лесом: список жизненных форм, список видов, список синтаксонов и т.д. Эти теоретические конструкции не будут исключать друг друга, но будут друг друга дополнять.

эволюционных отношений. Другим примером может быть деление эволюционно ориентированных таксономических школ на моно- поли- и парафилетические. Данные, полученные при анализе некоторой совокупности фактов этими столь разными по своей сути школами, не могут быть собраны в одну общую таксономическую систему, поскольку их базовые представления о биоразнообразии плохо согласуются или вообще не согласуются между собой.

Однако, вышеописанный теоретический запрет не распространяется на попытки построения таксономической системы, основанной на множестве признаков, которые получают интерпретацию в рамках *одной* базовой теории. Следовательно, вопрос о *принципиальной* возможности создания такой системы уходит на второй план и уступает место вопросу о *реальной* возможности. В данной работе будет предпринята попытка дать ответ на вопрос о *реальной* возможности создания такой системы.

Теперь пара слов о *целесообразности* создания систем, базирующихся на большом количестве таксономических признаков. Создание таких систем *целесообразно* хотя бы потому, что каждое новое удачное включение данных, их интерпретация, будет являться успешной проверкой системы, которая хоть и не докажет её истинность даже относительно тех базовых концепций, которых мы решили придерживаться, зато покажет её *состоятельность* или, если угодно, *жизнеспособность* в определённый момент времени. А нам всегда важно иметь наиболее жизнеспособную (состоятельную, надёжную) систему, в ситуации, когда мы располагаем множеством пусть менее, но всё же жизнеспособных альтернатив<sup>11</sup>.

Представим, что существует высказывание  $s$ , которое принадлежит к теории  $T$  или логически вытекает из неё, но которое само по себе логически

---

<sup>11</sup> Речь идёт не о разных таксономических школах и их альтернативных взглядах на структуру биоразнообразия, а, к примеру, об обработках одного и того же семейства или рода растений разными авторами, принадлежащими к одной таксономической школе, придерживающихся одинаковых или сходных взглядов на то, *как и почему именно так* следует строить систему.

гораздо слабее, чем теория  $T$ . Такое высказывание  $s$  будет содержать меньше информации, чем теория  $T$ . Это означает, что  $s$  и дедуктивная система  $S$  всех высказываний, вытекающих из  $s$  будет менее проверяемой, чем  $T$ . Вместе с тем, если теория  $T$  достаточно хорошо проверялась, то мы можем сказать, что её высокая степень надёжности и претензии на истинность относятся ко всем высказываниям, которые из неё вытекают, и, следовательно, к  $s$  и  $S$ , хотя само по себе высказывание  $s$  никогда не могло бы достичь такой высокой степени надёжности, какой оно достигает как часть  $T$  или относительно  $T$  [Поппер, 2002].

Иными словами, если я рассмотрю следующее высказывание  $s$ : «Есть *такое-то* эндемичное растение на *таком-то* участке Пермского края», то приду к выводу, что само по себе оно плохо поддаётся проверке. Только после уточнения *с каких позиций* мы оценивали эндемичность этого растения, можно будет сделать вывод о ложности, истинности или бессмысленности данного высказывания<sup>12</sup>. Эндемичность растения из примера может определяться варьированием какого-нибудь одного количественного морфологического признака, либо этот же статус может быть подтверждён комплексными морфологическими, фенологическими, генетическими и т.д. исследованиями. Если представления о виде  $T$ , которых придерживался исследователь при признании эндемичности какого-нибудь растения, кажутся нам истинными, значит, и высказывание  $s$ , будет истинным для нас. Потому что высказывание  $s$ , ссылающееся на хорошо проверенную теорию  $T$ , в той мере, в какой оно рассматривается как часть теории  $T$ , имеет ту же степень надёжности, что и  $T$ .

Все эти теоретические конструкции не следует упускать из виду, так как они имеют ряд важных следствий, непосредственно отражающихся на реальной деятельности специалистов. В частности, при принятии решения о

---

<sup>12</sup> Либо продвинувшись в этом вопросе, поскольку в данном высказывании утверждается не только эндемичность растения, также утверждается, что оно *есть на таком-то участке*, что предполагает существование *какого-то участка* в Пермском крае, а также *существование самого Пермского края* и т.д. Всё это при необходимости сперва нужно доказать.

проведении работ по защите биоразнообразия, сначала следует определиться с тем, *что это вообще такое* – биоразнообразие, какова его структура и насколько мы можем быть уверены в существовании его отдельных элементов, поскольку охрана того, чего, быть может, не существует, вызывает как минимум улыбку.

## 2.2. Регионы и объекты исследования

В период с 2015 по 2022 гг. автором работы были осуществлены экспедиции с целью сбора гербарного материала и оценки способности вай к перезимовке (последнее стало возможно благодаря повторному возвращению в места экспедиций в разное время года). Полевыми исследованиями охвачены Московская, Ленинградская и Мурманская области, Карачаево-Черкесская и Кабардино-Балкарская республики, Пермский и Ставропольский края, а также республика Карелия. Во всех перечисленных субъектах Российской Федерации осуществлялась оценка способности вай к перезимовке. Сбор гербарного материала проходил везде, кроме республики Карелия. Всего за время исследования было собрано более 500 гербарных образцов, которые хранятся в коллекциях Пермского государственного университета (PERM) и Южно-Сибирского ботанического сада (ALTB).

После камеральной обработки свежего материала (более 500 гербарных образцов) и критической обработки гербарной коллекции Южно-Сибирского ботанического сада (ALTB), были отобраны 112 растений из разных регионов России и Европы. Данные растения (таблица 1) сформировали выборку, которая использовалась для оценки ploидности и содержания ДНК. Также, часть растений из данной выборки использовались при осуществлении молекулярно-генетического анализа представителей *D. expansa*.

Таблица 1 – места сбора образцов *D. expansa* и *D. dilatata*

№ пробы	Страна	Место сбора	Координаты
Dry 01	Россия	Пермский край, Кишертский район, деревня Частые, УНБ «Предуралье», липовый лес	N 57° 22'35 E 57° 09'26
Dry 02	Россия	Пермский край, Кишертский район, деревня Частые, УНБ «Предуралье», липовый лес	N 57° 22'35 E 57° 09'26
Dry 03	Швейцария	Кантон Ури, Бернские Альпы, нижнее течение реки Готхардройс, Хоспенталь	N 46° 37'06 E 08° 34'10
Dry 04	Россия	Пермский край, Кишертский район, деревня Частые, УНБ «Предуралье», липовый лес	N 57° 22'35 E 57° 09'26
Dry 05	Россия	Пермский край, Кишертский район, деревня Частые, УНБ «Предуралье», липовый лес	N 57° 22'35 E 57° 09'26
<b>Dry 06</b>	<b>Россия</b>	<b>Пермский край, Кишертский район, деревня Частые, УНБ «Предуралье», липовый лес</b>	<b>N 57° 22'35 E 57° 09'26</b>
Dry 07	Россия	Пермский край, Кишертский район, деревня Частые, УНБ «Предуралье», липовый лес	N 57° 22'35 E 57° 09'26
Dry 08	Россия	Пермский край, Кишертский район, деревня Частые, УНБ «Предуралье», липовый лес	N 57° 22'35 E 57° 09'26
<b>Dry 09</b>	<b>Россия</b>	<b>Пермский край, Кишертский район, деревня Частые, УНБ «Предуралье», липовый лес</b>	<b>N 57° 22'35 E 57° 09'26</b>
Dry 10	Россия	Пермский край, Кишертский район, деревня Частые, УНБ «Предуралье», липовый лес	N 57° 22'35 E 57° 09'26
Dry 11	Россия	Пермский край, Кишертский район, деревня Частые, УНБ «Предуралье», липовый лес	N 57° 22'35 E 57° 09'26
<b>Dry 12</b>	<b>Россия</b>	<b>Пермский край, Горнозаводский район, заповедник Басеги, вблизи Северной вершины, пушицево-сфагновое болото</b>	<b>N 58° 56'15 E 58° 26'05</b>
Dry 13	Россия	Пермский край, Горнозаводский район, заповедник Басеги, вблизи Северной вершины, пушицево-сфагновое болото	N 58° 56'15 E 58° 26'05

## Продложение таблицы 1

Dry 14	Россия	Пермский край, Горнозаводский район, заповедник Басеги, вблизи Северной вершины, пушицево-сфагновое болото	N 58° 56'15 E 58° 26'05
Dry 15	Россия	Пермский край, Горнозаводский район, заповедник Басеги, вблизи Северной вершины, пушицево-сфагновое болото	N 58° 56'15 E 58° 26'05
Dry 16	Россия	Пермский край, Горнозаводский район, заповедник Басеги, вблизи Северной вершины, пушицево-сфагновое болото	N 58° 56'15 E 58° 26'05
<b>Dry 17</b>	<b>Россия</b>	<b>Пермский край, Горнозаводский район, заповедник Басеги, вблизи Северной вершины, еловый лес</b>	<b>N 58° 56'39 E 58° 31'48</b>
Dry 18	Россия	Пермский край, Горнозаводский район, заповедник Басеги, вблизи Северной вершины, еловый лес	N 58° 56'39 E 58° 31'48
Dry 19	Россия	Пермский край, Горнозаводский район, заповедник Басеги, вблизи Северной вершины, еловый лес	N 58° 56'39 E 58° 31'48
Dry 20	Россия	Пермский край, Горнозаводский район, заповедник Басеги, вблизи Северной вершины, еловый лес	N 58° 56'39 E 58° 31'48
Dry 21	Россия	Пермский край, Горнозаводский район, заповедник Басеги, вблизи Северной вершины, еловый лес	N 58° 56'39 E 58° 31'48
Dry 22	Россия	Пермский край, Горнозаводский район, заповедник Басеги, вблизи первой Южной вершины, еловый лес	N 58° 46'11 E 58° 28'25
<b>Dry 23</b>	<b>Россия</b>	<b>Пермский край, Горнозаводский район, заповедник Басеги, вблизи первой Южной вершины, еловый лес</b>	<b>N 58° 46'11 E 58° 28'25</b>
Dry 24	Россия	Пермский край, Горнозаводский район, заповедник Басеги, вблизи первой Южной вершины, еловый лес	N 58° 46'11 E 58° 28'25
Dry 25	Россия	Пермский край, Горнозаводский район, заповедник Басеги, вблизи первой Южной вершины, еловый лес	N 58° 46'11 E 58° 28'25
Dry 26	Россия	Пермский край, Горнозаводский район, заповедник Басеги, вблизи первой Южной вершины, еловый лес	N 58° 46'11 E 58° 28'25

## Продложение таблицы 1

Dry 27	Россия	<b>Московская область, Клинский район, город Клин, еловый крупнопоротниковый лес</b>	<b>N 56° 19'48 E 36° 47'13</b>
Dry 28	Россия	Московская область, Клинский район, город Клин, вблизи города, ельник-кисличник	N 56° 20'07 E 36° 47'15
Dry 29	Россия	Московская область, Клинский район, город Клин, еловый крупнопоротниковый лес	N 56° 19'48 E 36° 47'13
Dry 30	Россия	Московская область, Клинский район, город Клин, вблизи города, ельник-кисличник	N 56° 20'06 E 36° 47'13
Dry 31	Россия	Московская область, Клинский район, город Клин, зарастающая вырубка вблизи городской дороги	N 56° 20'07 E 36° 47'09
Dry 32	Россия	Смоленская область, Богородицкое поле, вблизи усадьбы «Богородицкое», елово-берёзово-сосновый лес	N 55° 17'40 E 34° 04'06
Dry 33	Россия	Смоленская область, Богородицкое поле, вблизи усадьбы «Богородицкое», елово-берёзово-сосновый лес	N 55° 17'40 E 34° 04'12
Dry 34	Россия	Смоленская область, Хмелита, заросли рябины вблизи реки Хмелитка	N 55° 23'48 E 33° 52'05
Dry 35	Россия	Смоленская область, Хмелита, заросли рябины вблизи реки Хмелитка	N 55° 22'25 E 33° 52'27
Dry 36	Россия	Смоленская область, Хмелита, берёзово-еловый лес	N 55° 23'39 E 33° 56'04
Dry 37	Россия	Тверская область, вблизи озера Селигер, сосново-еловый лес	N 57° 14'51 E 33° 07'19
Dry 38	Россия	Тверская область, вблизи озера Селигер, сосново-еловый лес	N 57° 15'04 E 33° 06'09
Dry 39	Россия	<b>Смоленская область, Богородицкое поле, вблизи усадьбы «Богородицкое», заболоченное место в елово-берёзовом лесу</b>	<b>N 55° 17'35 E 34° 04'00</b>

## Продложение таблицы 1

Dry 40	Россия	Тверская область, вблизи озера Селигер, сосново-еловый лес	N 57° 14'52 E 33° 07'20
Dry 41	Россия	Тверская область, вблизи озера Селигер, сосново-еловый лес	N 57° 14'54 E 33° 07'21
Dry 42	Швейцария	Кантон Ури, Бернские Альпы, нижнее течение р. Готхардройс, Хоспенталь	N 46° 37'06 E 08° 34'10
Dry 43	Франция	Регион Рона-Альпы, департамент Луара, Шальмазель, верховья р. Лигнон	N 45° 39'55 E 03° 48'14
<b>Dry 44</b>	<b>Франция</b>	<b>Регион Рона-Альпы, горы Форез, департамент Луара, верховья р. Пьер Бюрн</b>	<b>N 45° 38'75 E 03° 49'65</b>
Dry 45	Италия	Южный Тироль, Теренто Больцано, верхнее теч. р. Вена	N 46° 51'18 E 11° 47'53
Dry 46	Италия	Южный Тироль, Теренто Больцано, верхнее теч. р. Вена	N 46° 51'18 E 11° 47'53
Dry 47	Италия	Южный Тироль, Теренто Больцано, верхнее теч. р. Вена	N 46° 51'18 E 11° 47'53
<b>Dry 48</b>	<b>Италия</b>	<b>Южный Тироль, Теренто Больцано, верхнее теч. р. Вена</b>	<b>N 46° 51'18 E 11° 47'53</b>
<b>Dry 49</b>	<b>Австрия</b>	<b>Земля Штирия, Хохшваб, р. Зебах, Дюррзес</b>	–
Dry 50	Австрия	Земля Штирия, Глайнские Альпы, Танцмайстерграбен	N 47° 17'41 E 14° 59'45
<b>Dry 51</b>	<b>Австрия</b>	<b>Земля Штирия, Дойчландсберг, долина р. Лассниц</b>	<b>N 46° 48'37 E 15° 11'53</b>
Dry 52	Австрия	Земля Штирия, Хохшваб, Афленцер Штарицен, Зееберг	N 47° 37'54 E 15° 16'32
Dry 53	Австрия	Земля Штирия, Хохшваб, Афленцер Штарицен, Зееберг	N 47° 37'54 E 15° 16'32



## Продложение таблицы 1

Dry 54	Австрия	<b>Земля Штирия, Глайнские Альпы, Танцмайстерграбен</b>	N 47° 17'41 E 14° 59'45
Dry 55	Россия	<b>Республика Алтай, Чемальский район, долина реки Куюм</b>	N 51° 30'00 E 85° 59'00
Dry 56	Россия	Республика Алтай, Чемальский район, басс. р. Куба, дол. р. Каяс близ устья, скл. сев. экс	N 51° 20'00 E 86° 24'00
Dry 57	Россия	Алтайский край, Чарышский район, вер. теч. р. Сентелек, оз. Тёплое	N 51° 02'50 E 83° 39'00
Dry 58	Россия	Алтайский край, Чарышский район, дол. р. Чарыш, левый берег, в 2 км ниже уст. р. Б. Татарка	N 51° 09'00 E 83° 54'00
Dry 59	Россия	Алтайский край, Чарышский район, вер. теч. р. Сентелек, оз. Тёплое	N 51° 02'50 E 83° 39'00
Dry 60	Россия	Алтайский край, Тигирецкий хребет, верх. р. Бол. Тигирек	N 51° 03'93 E 82° 59'24
Dry 61	Россия	<b>Республика Хакасия, Джойский хр., перевал из р. Клай в р. Уй, северный макросклон</b>	N 52° 54'00 E 91° 12'00
Dry 62	Россия	Республика Хакасия, Джойский хр., перевал из р. Клай в р. Уй, северный макросклон	N 52° 54'00 E 91° 12'00
Dry 63	Россия	<b>Бурятия, Кабанский район, хр. Хамар-Дабан, дол. р. Бол. Мамай в верхнем течении</b>	N 51° 23'70 E 104° 50'29
Dry 64	Россия	Бурятия, Кабанский район, хр. Хамар-Дабан, дол. р. Бол. Мамай в верхнем течении	N 51° 23'70 E 104° 50'29
Dry 65	Россия	Республика Алтай, окр. с. Иогач, западный склон	N 51° 46'00 E 87° 16'00
Dry 66	Россия	Республика Алтай, окр. с. Иогач, западный склон	N 51° 46'00 E 87° 16'00

## Продолжение таблицы 1

Dry 67	Россия	Республика Алтай, Турочакский район, дол. р. Клык, окр. пос. Бийка	N 51° 54'00 E 87° 39'00
Dry 68	Россия	Республика Хакасия, хр. Алан, северо-восточный отрог г. Бабик, склон юго-восточной экспозиции	N 52° 56'00 E 91° 23'00
Dry 69	Россия	Республика Хакасия, хр. Алан, северо-восточный отрог г. Бабик, склон северо-восточной экспозиции	N 52° 56'00 E 91° 23'00
Dry 70	Россия	Красноярский край, хр. Борус, перевал из басс. р. Бол. Шушь в р. Бол. Берёзовая, южный макросклон	N 52° 56'00 E 92° 06'00
Dry 71	Россия	Республика Алтай, Телецкое озеро, залив Колдор	N 51° 44'00 E 87° 32'00
<b>Dry 72</b>	<b>Россия</b>	<b>Республика Алтай, окр. с. Иогач, западный склон</b>	<b>N 51° 46'00 E 87° 16'00</b>
Dry 73	Россия	Красноярский край, Шушенский район, хр. Борус, басс. р. Большая Шушь, дол. р. Корск	N 52° 48'00 E 92° 05'00
Dry 74	Россия	Красноярский край, басс. р. Бол. Берёзовая, в 6 км выше уст. р. Безымянка, лев. берег, сев. макросклон	N 52° 54'00 E 92° 06'00
<b>Dry 75</b>	<b>Россия</b>	<b>Республика Алтай, Турочакский район, долина р. Бия, правый берег выше с. Усть-Пыжа</b>	<b>N 51° 50'00 E 87° 07'00</b>
Dry 76	Россия	Республика Алтай, Турочакский район, берег Телецкого озера, устье реки Бол. Эстюбе	N 51° 44'40 E 87° 26'40
Dry 77	Россия	Республика Алтай, Турочакский район, дол. р. Бия, правый берег, выше села Усть-Пыжа	N 51° 50'00 E 87° 07'00
Dry 78	США	Штат Вермонт, округ Рутланд, окрестн. оз. Спринг	N 43° 32'00 E 73° 39'00
Dry 79	Россия	Алтайский край, Чарышский район, 5 км на юго-восток от с. Покровка. Смешанный лес в пойме р. Сентелек	—

## Продолжение таблицы 1

Dry 80	Россия	Алтайский край, Чарышский район, Бащелакский хр., сев-зап. макросклон г. Бахарева	N 51° 40'00 E 83° 43'00
Dry 81	Россия	Алтайский край, западнее с. Никольское, сев. склон., смешанный лес	—
Dry 82	Россия	Кемеровская область, Таштагольский район, окр. с. Мундыбаш	N 53° 10'00 E 87° 18'00
Dry 83	Россия	Горно-Алтайский АО, Шебалинский район, хр. Иолго, верх р. Куба, лев. бер., склон южн. эксп., влажная ложбина	—
Dry 84	Россия	Алтайский край, Заринский район, окр. с. Аламбай, черневой лес	—
Dry 85	Италия	Южный Тироль, Торенто Больцано, верхнее теч. р. Вена.	N 46° 51'18 E 11° 47'53
Dry 86	Италия	Южный Тироль, Торенто Больцано, верхнее теч. р. Вена.	N 46° 51'18 E 11° 47'53
Dry 87	Италия	Южный Тироль, Торенто Больцано, верхнее теч. р. Вена.	N 46° 51'18 E 11° 47'53
Dry 88	Италия	Южный Тироль, Торенто Больцано, верхнее теч. р. Вена.	N 46° 51'18 E 11° 47'53
Dry 89	Италия	Южный Тироль, Торенто Больцано, верхнее теч. р. Вена.	N 46° 51'18 E 11° 47'53
Dry 90	Германия	Северная Вестфалия, окр. г. Текленбург, буковый лес, в 20 км западнее г. Оснабрюк.	N 52° 12'45 E 07° 46'44
Dry 91	Франция	Регион Овернь, горы Форез, департамент Пьи-де-Дом, Ле Шамбон.	N 45° 39'80 E 03° 43'00
Dry 92	Германия	Земля Саксония-Анхальт, Вернигероде, горы Харц, окр. п. Ширке.	N 51° 45'55 E 10° 39'58
Dry 93	Россия	Бурятия, Кабанский район, хр. Хамар-Дабан, дол. Бол. Мамай в верхнем течении.	N 51° 24'37 E 104° 49'58

## Продолжение таблицы 1

Dry 94	Россия	Бурятия, Кабанский район, хр. Хамар-Дабан, дол. Бол. Мамай в верхнем течении.	N 51° 23'70 E 104° 50'29
Dry 95	Россия	Бурятия, Кабанский район, хр. Хамар-Дабан, дол. Бол. Мамай в верхнем течении.	N 51° 24'37 E 104° 49'58
Dry 96	Россия	Красноярский край, басс. р. Бол. Берёзовая, в 6 км выше уст. р. Безымянка, лев. Берег, сев. макросклон.	N 52° 54'00 E 92° 06'00
Dry 97	Россия	Красноярский край, басс. р. Бол. Берёзовая, в 6 км выше уст. р. Безымянка, лев. Берег, сев. макросклон.	N 52° 54'00 E 92° 06'00
Dry 98	Россия	Красноярский край, Шушенский район, хр. Борус, басс. р. Большая Шушь, дол. р. Корск.	N 52° 48'00 E 92° 05'00
Dry 99	Россия	Красноярский край, Шушенский район, хр. Борус, басс. р. Большая Шушь, дол. р. Корск.	N 52° 48'00 E 92° 05'00
Dry 100	Россия	Красноярский край, Шушенский район, хр. Борус, басс. р. Большая Шушь, дол. р. Корск.	N 52° 48'00 E 92° 05'00
Dry 101	Россия	Республика Хакассия, хр. Алан, северо-восточный отрог г. Бабик, склон юго-восточной экспозиции.	N 52° 56'00 E 91° 23'00
Dry 102	Россия	Республика Хакассия, хр. Алан, северо-восточный отрог г. Бабик, склон юго-восточной экспозиции.	N 52° 56'00 E 91° 23'00
Dry 103	Россия	Республика Хакассия, хр. Алан, северо-восточный отрог г. Бабик, склон юго-восточной экспозиции.	N 52° 56'00 E 91° 23'00
Dry 104	Россия	Республика Хакассия, хр. Алан, северо-восточный отрог г. Бабик, склон юго-восточной экспозиции.	N 52° 56'00 E 91° 23'00
Dry 105	Россия	Республика Хакассия, хр. Алан, северо-восточный отрог г. Бабик, склон юго-восточной экспозиции.	N 52° 56'00 E 91° 23'00
Dry 106	Россия	Иркутская область, Слюдянский район, дол. р. Слюдянка, в 9 км выше гор. Слюдянка, лев. берег, тайга.	N 51° 34'77 E 103° 37'38

## Продложение таблицы 1

Dry 107	Россия	Иркутская область, Слюдянский район, дол. р. Слюдянка, в 9 км выше гор. Слюдянка, лев. берег, тайга.	N 51° 34'77 E 103° 37'38
Dry 108	Россия	Иркутская область, Слюдянский район, дол. р. Слюдянка, в 9 км выше гор. Слюдянка, лев. берег, тайга.	N 51° 34'77 E 103° 37'38
Dry 109	Россия	Иркутская область, Слюдянский район, дол. р. Слюдянка, в 8 км выше гор. Слюдянка, лев. берег, тайга.	N 51° 35'09 E 103° 37'70
Dry 110	Россия	Иркутская область, Слюдянский район, дол. р. Слюдянка, в 8 км выше гор. Слюдянка, лев. берег, тайга.	N 51° 35'09 E 103° 37'70
Dry 111	Россия	Республика Бурятия, оз. Байкал, Прибайкальский район, окр. пос. Турка.	N 52° 57'48 E 108° 14'09
Dry 112	Россия	Республика Бурятия, оз. Байкал, Прибайкальский район, окр. пос. Турка.	N 52° 57'48 E 108° 14'09

## 2.3. Методы исследования

### 2.3.1. Морфологический анализ вегетативных органов и ультраструктуры спор

Как было замечено ранее [Малых, 2017], при работе с гербарием, где представлена одна вайя с растения (при сборе папоротников, как правило, гербаризируется одна вайя), довольно часто получается так, что образец обнаруживает признаки сразу двух сходных видов и определяется с трудом, либо не определяется вообще. В связи с этим в рамках данной работы был выбран метод сбора, который предполагал гербаризацию трех вай с одного растения, что позволило оценить диапазон изменчивости ряда спорных признаков, используемых в ключах для определения. Среди них: цвет, оттенок и характер поверхности пластинки вайи; отношение длины наибольших базальных сегментов 2-го порядка к длине базальных сегментов 1-го порядка;

цвет и оттенок чешуек на черешке; наличие или отсутствие железистых волосков; длительность жизни вай и их способность к перезимовке.

Камеральная обработка материала проводилась на кафедре ботаники и генетики растений ПГНИУ и в лаборатории Южно-Сибирского ботанического сада: обработано более 1000 листов гербария (включая свежесобранный гербарный материал), некоторые образцы были переопределены.

Материал для анализа ультраструктуры спор был отобран из коллекции (образцы отмечены полужирным начертанием в таблице 1), хранящейся в Гербарии Южно Сибирского ботанического сада Алтайского государственного университета (АЛТВ). Работа проведена в лаборатории Института водных и экологических проблем (ИФВЭ СО РАН, Барнаул) с использованием электронного сканирующего микроскопа Hitachi S 3400 N («Hitachi High-Technologies Corporation», Япония). Споры наносились на двусторонний углеродный скотч, прикрепленный на металлический предметный столик диаметром 10 мм. Поверхность спор в течение 5–6 минут обрабатывали золото-палладиевой смесью в вакуумном испарителе Emitech SC 7620 / QT S. Все образцы спор исследовались в высоком вакууме. Исследуемые образцы сканировали с увеличением  $\times 400$  (общий вид спор).

### **2.3.2. Проточная цитометрия и молекулярно-генетический анализ**

**Анализ плоидности и содержания ДНК** у представителей *D. expansa* и предполагаемых растений *D. dilatata* проводился в лаборатории Южно-Сибирского ботанического сада. Работа была проведена с применением методики [Smirnov et al., 2017, Skaptsov et al., 2020], описанной ниже.

Исследование содержания ДНК проводилось с использованием метода проточной цитометрии. Для этого изолированные ядра клеток окрашивались иодидом пропидия (PI). Окраска ядер DAPI не использовалась, поскольку данный краситель окрашивает преимущественно АТ-обогащённые участки дезоксирибонуклеиновой кислоты. Такие участки в животных и растительных

клетках встречаются в разном количестве, из-за чего, при использовании данного метода, итоговые расчёты могут содержать неточности [Novák et al., 2003].

На первом этапе вайи измельчались лезвием и добавлялись к охлажденному буферу Otto I (500 мкл). Данный буфер содержал следующие модификации: 0,5% Triton и 0,1М лимонной кислоты. Далее измельчённые части растений инкубировались в таре с буфером при комнатной температуре примерно 10–15 минут [Otto, 1990]. На следующем этапе образцы были отфильтрованы при помощи нейлоновой мембраны и смешаны с раствором для окрашивания, состоящим из: 1мл Tris-MgCl<sub>2</sub> (0,4М Tris-основание, 4 mM MgCl<sub>2</sub>\*6H<sub>2</sub>O) с добавлением PI (50 мкг/мл), РНКазы (50 мкг/мл) и β-меркаптоэтанола (1 мкл/мл) [Pfosser et al., 1995; Doležel et al., 1998].

Исследование растительных образцов проводилось согласно следующему алгоритму:

1. Подбирались параметры флуоресценции, а также анализировался график – выявлялось положение пика стандарта. Внешним стандартном выступил *Allium fistulosum* L. (2С = 23,5 пг). Помимо этого, отмечался канал флуоресценции стандарта.

2. К раствору стандарта добавлялся исследуемый образец, проводилось полноценное исследование. Учитывались и интерпретировались только те данные, которые имели пик с не менее 1000 детектируемых частиц.

Данные флуоресценции ядер фиксировались при помощи проточного цитометра Partec CyFlow PA (Partec, GmbH) с лазерным источником излучения (длина волны 532 нм). Сигналы записывались с использованием логарифмической шкалы. Измерения каждого образца проводились не менее трёх раз с повторностью не более двух измерений в сутки. Для итоговых расчётов отбирались данные, не превышающие среднего значения содержания ДНК образца более чем на 3% [Kubešová et al., 2010]. Для преобразования логарифмических данных в линейные была использована формула:  $f = 10X/64$  [Marie, Brown, 1993]. Содержание ДНК рассчитывалось по формуле:  $2C = f \cdot M$ ,

где  $f$  – разница между средними значениями пика образца и стандарта в линейной шкале;  $X$  – разница между средними значениями пиков (каналов) стандарта и образца в логарифмической шкале; 64 – частное между количеством каналов шкалы прибора на количество декад на полной логарифмической шкале (256/4 для Partec CyFlow PA);  $M$  – среднее значение пика образца. Результаты обрабатывались при помощи ПО Statistica 12.0 (StatSoft Inc.) и стандартного ПО проточного цитометра CyView (Partec, GmbH).

При выделении ДНК для проведения ISSR-PCR использовался свежий материал и материал из гербария Южно-сибирского ботанического сада (ALTB): сбор свежего материала осуществлялся во время экспедиций (40 образцов из Пермского края, Московской, Смоленской и Тверской областей), отбор материала из гербария происходил путём изъятия визуально-пригодной для анализа части засушенной вайи (72 образца из различных регионов России, Европы и США). Каждый из этих образцов (кроме растения из США) был определён в одну из следующих групп: *Dr1* – Уральская, *Dr2* – Восточноевропейская, *Dr3* – Западноевропейская, *Dr4* – Алтайская, *Dr5* – Красноярский край и Республика Хакасия, *Dr6* – Бурятия и Иркутская область. В дальнейшем первые три группы будут обозначаться как Европейские, оставшиеся три – как Азиатские.

Каждый образец снабжался этикеткой с индивидуальным номером (большинство образцов, участвовавших в исследовании, представлены в таблице 1), словесным описанием места сбора и отметкой в Global Positioning System (GPS) с определением географических координат с точностью  $\pm 2-5$  м.

Выделение ДНК осуществлялось с помощью СТАВ по методике С.О. Роджерса и А.Дж. Бендича [Rogers, Bendich, 1985] с добавлением PVPP для связывания полифенолов. Навеска растительного материала не превышала 20 мг. Для оценки качества и концентрации выделенной ДНК использовался прибор Spectrofotometr™ NanoDrop 2000 («ThermoFisher Scientific», США), а также электрофорез в агарозном геле (2%). Все пробы, которые были



отобраны для дальнейшего анализа, имели концентрацию ДНК 180 нг/мкл и выше (по оптическому поглощению препарата при длине волны 260 нм). Чистота препарата  $A_{260}/A_{280}$  (соотношение между оптическим поглощением нуклеиновых кислот при  $A_{260}$  и оптическим поглощением белков при длине волны 280 нм) была в пределах от 1,9 до 2,0.

Перед проведением PCR к каждой пробе была добавлена деионизированная вода в таком количестве, чтобы концентрация ДНК в каждой пробе составила 10 нг/мкл. ISSR-PCR анализ проводился в лаборатории «Молекулярной биологии и генетики» ЕНИ ПГНИУ и в лаборатории кафедры ботаники и генетики растений биологического факультета ПГНИУ.

Во время осуществления поиска наиболее эффективных праймеров, были протестированы 22 нуклеотидные последовательности (таблица 3). Первые 16 взяты из работ [Schneller, Krattinger, 2010; Bouchard et al., 2017], посвящённых ISSR-PCR анализу папоротниковидных. Последние 6 найдены в публикации, посвящённой цветковому растению [Светлакова и др., 2012]. Все отобранные для дальнейшей работы праймеры показали свою эффективность, т.е. инициировали синтез наибольшего числа фрагментов ДНК и обеспечивали воспроизводимость результатов PCR.

Для проведения ISSR-PCR реакционная смесь объемом 25 мкл содержала: 0,5 мкл *Taq*-полимеразы («Хеликон», Россия); 17 мкл стандартного 10x буфера для PCR («Синтол», Россия); 0,25 мкл праймера («Синтол», Россия); 2 мкл  $MgCl_2$  («Синтол», Россия); 0,25 мкл dNTP («Синтол», Россия); 5 мкл тотальной ДНК. В качестве отрицательного контроля (К-) в реакционную смесь для проверки чистоты реактивов добавляли вместо ДНК 5 мкл деионизированной воды.

Аmplification ДНК проводилась в термоциклере GeneAmp PCR System 9700 («Applied Biosystems», США) по следующей программе: денатурация – 2 мин. при 94°C; первые пять циклов – 20 сек. при 94°C, затем 10 сек. при  $t^\circ$  отжига праймера и 10 сек. при 72°C; последующие тридцать пять

циклов – 5 сек. при 94°C, затем 5 сек. при  $t^\circ$  отжига праймера и 5 сек. при 72°C; элонгация – 2 мин. при 72 °C. Температура отжига праймеров варьировала от 59°C до 62°C. Продукты амплификации окрашивались бромистым этидием, разделялись электрофорезом в 2% агарозном геле с 1x TBE буфером (Tris-Borate-EDTA) и фотографировались в ультрафиолетовом свете с применением системы GelDoc XR («Bio-Rad», США). Для определения длины фрагментов ДНК использовался маркер молекулярного веса ДНК Step 100 Long (14 фрагментов от 100 до 3000 п.н., «Биолабмикс», Россия) и программа Quantity One («Bio-Rad», США). Температура отжига праймера варьировала в диапазоне от 56°C до 62°C в зависимости от G/C состава.

Всего проанализирован полиморфизм 112 растений с пятью праймерами (560 проб). Для проверки достоверности полученных результатов постановка PCR повторялась не менее двух раз.

Для количественной оценки полиморфизма и определения генетической структуры изученных групп особей, полученные данные были представлены в виде матрицы бинарных признаков, в которой наличие или отсутствие в ISSR-PCR спектрах одинаковых по размеру фрагментов рассматривалось как состояние 1 или 0. При этом анализировались только воспроизводимые фрагменты, полиморфизм по интенсивности не учитывался.

Компьютерный анализ полиморфизма ДНК и генетическая структура исследованных групп с вычислением доли ( $P_{95}$ ) полиморфных локусов [Williams, 1990], абсолютного ( $n_a$ ) числа аллелей, эффективного ( $n_e$ ) числа аллелей [Kimura, Crow, 1964], ожидаемой ( $H_E$ ) гетерозиготности [Nei, 1987] и информационно-энтропийной меры ( $I$ ) Шеннона [Lewontin, 1972], проведены с помощью программы POPGENE 1.31 [Yeh et al., 1999]. Для описания генетической структуры исследованных групп<sup>13</sup> были использованы

---

<sup>13</sup> Вопрос определения границ популяций растений «встречается с серьезными, подчас непреодолимыми трудностями» [Юрцев, 1987, с. 581]. Выделение амфимиктических популяций у папоротников с огромным сплошным ареалом – *D. expansa* как раз принадлежит к таким видам – затруднено, поскольку не существует работ, демонстрирующих невозможность переноса спор за пределы фитоценоза или какой-либо другой

следующие параметры [Nei, 1975]: ожидаемая доля гетерозиготных генотипов ( $H_T$ ) во всей группе, как мера её общего разнообразия; ожидаемая доля гетерозиготных генотипов в подгруппе ( $H_S$ ), как мера ее внутреннего разнообразия; доля межгруппового генетического разнообразия в общем разнообразии или показатель подразделенности ( $G_{ST}$ ). В дополнение к этому использовался пакет AMOVA (Analysis of Molecular Variance) с вычислением  $\Phi_{PT}$ -индекса (показателя подразделенности групп) с использованием 1000 раундов перестановок [Excoffier et al., 1992]. Данный показатель был рассчитан с применением специализированного макроса GenAlEx6 для MS-Excel [Peakall, 2005]. При этом в качестве групп выступали совокупности особей, обозначенные как *Dr1–Dr6*, а в качестве регионов (для обсуждения межрегиональной подразделённости) Европейская и Азиатская части Евразии. Для выявления структуры внутригруппового разнообразия применялись показатели внутринутригруппового разнообразия ( $\mu$ ) и доли редких морф ( $h$ ) [Животовский, 1980].

Генетические расстояния между группами ( $D_N$ ) определялись по формуле М. Нея [Nei, Li, 1979]. На основе матрицы бинарных признаков была рассчитана матрица генетических расстояний [Nei, 1972], после чего невзвешенным парно-групповым методом (UPGMA) были построены дендрограммы, отражающие степень сходства исследуемых популяций и отдельных особей по ISSR-PCR спектрам при помощи компьютерных программ Treecop 1.3b, POPGENE 1.31 и PAST 4.0.

---

флористической единицы. Напротив, имеется ряд публикаций [Perrie et al., 2010; de Groot et al., 2012], где показан перенос спор на сотни и тысячи километров от материнского растения. В добавок к этому жизнеспособность и всхожесть спор папоротников сильно превосходит аналогичные показатели, фиксируемые у пыльцы семенных растений. В связи с этим в данной работе каждая из шести исследованных групп рассматривается как природное образование, характеризующееся панмиксией входящих в него особей и, следовательно, обладающее единым генофондом. Последнее – важная характеристика, позволяющая, пусть и с определёнными допущениями, использовать в данной работе показатель подразделенности популяций ( $G_{ST}$ ). Также, ряд авторов отмечает [Holsinger, Weir, 2009; Кузнецов, 2020], что если задачей исследования является анализ *текущего* генетического разнообразия (без построения филогенетических деревьев, основанных на генетических дистанциях), статистики Нея могут быть хорошей мерой дифференциации *любых* выборок живых организмов (разновидностей, линий, групп).

### ГЛАВА 3. РОД *DRYOPTERIS ADANS.* В РОССИИ

*Dryopteris Adans.* (*Dryopteridaceae*) является одним из наиболее распространенных и богатых видами родов папоротников умеренных лесов северного полушария [Kramer, 1990]. В России данный род представлен относительно небольшим количеством видов<sup>14</sup>. Несмотря на это представители рода принимают активное участие в сложении практических всех лесных сообществ: от дубрав в Европейской части России до темнохвойной тайги на Дальнем Востоке.

История изучения рода *Dryopteris* в России, или, вернее, некоторых представителей данного рода, насчитывает более 200 лет. Первые упоминания растений, которые в настоящее время называются *щитовниками*, мы обнаруживаем уже во втором томе «Санктпетербургской флоры», изданной на русском языке в **1802** году [Соболевский]. Работа включала всего два представителя рассматриваемого рода – *D. cristata* и *D. filix-mas*. Оба были отнесены к роду *Polypodium*. Следует отметить, что определение указанных видов в род *многоножка* носит условный характер, поскольку автор не даёт ссылок ни при указании рода, ни при указании видов. По этой причине мы можем только догадываться об объёме таксонов, которые упоминаются в Санктпетербургской флоре<sup>15</sup>.

Первые данные о количестве видов рода, приведённые для *всей* территории России, можно найти в IV томе «Flora Rossica» **1853** года [Ledebour], которая является первым законченным собранием наименований российских растений. Работа включает упоминание 6 видов, которые в настоящее время относятся к роду щитовник – *D. fragrans*, *D. filix-mas*, *D. affine*, *D. cristata*, *D. carthusiana* и *D. villarii*. В самой работе данные виды определены в род *Polystichum*.

---

<sup>14</sup> В настоящее время для территории России приводится 16–19 видов [Шмаков, 2009; Конспект флоры ..., 2012], для Китая – 167 [Zhang et al., 2013].

<sup>15</sup> Вообще, данная работа весьма условно может называться флорой. Скорее это справочник с перечислением некоторых свойств растений, которые представляют особый практический интерес у человека.

При составлении флоры Северного Урала Ф.И. Рупрехт [1854] поместил единственный из отмеченных им щитовников – *D. expansa* в род *Aspidium*. Это первое российское издание, где род фигурирует под таким названием. Интересно, что в русскоязычной литературе название рода закрепилось как перевод именно *Aspidium* (от греч. ἀψίς – щиток), а не принятого сейчас *Dryopteris* (от греч. δρῦς – дуб, и πτέρις – папоротник; папоротник дубовых лесов).

В 1902 году вышла третья редакция «Флоры Средней России» Маевского [1902]. В ней род *Aspidium* содержит один единственный вид многорядника – *P. braunii*, а все три из имеющихся в сводке щитовников помещены в род *Polystichum*.

Первое упоминание<sup>16</sup> рода щитовник в отечественной литературе с латинским названием *Dryopteris* встречается в 1927 году. Во «флоре Западной Сибири» П.Н. Крылов [1927] отметил присутствие 8 видов данного рода.

Следующим важным трудом, обозначившим количество видов рода щитовник на всей территории России и сопредельных территорий, стала Флора СССР [Фомин, 1934]. Первый том содержит сведения о 23 видах рода. Сам род обозначается привычно – *Dryopteris*. По сравнению со всероссийской сводкой растений Ледебур заметен серьёзный шаг вперёд: были выявлены многие современные виды рода, а также проведена работа по стандартизации номенклатуры. Единственным существенным недостатком является смешанный характер рода – в него, помимо собственных видов, определены такие неродственные растения как – *G. robertiana*, *G. dryopteris* и т.д.

В период с 1934 по 1964 год выходила флора СССР, а потому никаких масштабных сводок, посвящённых растениям всей территории России не издавалось. Серьёзная ревизия рода последовала только в 1974 году с выходом в свет первого тома «Флоры Европейской части СССР» [1974]. В данном издании род помещён в своё семейство – *Aspidiaceae* и не содержит ни одного

---

<sup>16</sup> Рассматриваются только крупные сводки.

представителя какого-либо другого рода папоротников (в современном понимании). Сводка насчитывает 5 видов.

В 1995 году [Черепанов] в работе «Сосудистые растения России и сопредельных государств» отмечено 22 вида, 15 из которых для территории России. Недостатком работы является указание некоторых разновидностей и подвидов в ранге вида.

В специализированных работах, посвящённых папоротникам России [Шмаков, 1999; Шмаков, 2001; Шмаков, 2009], объём рода оставался неизменным – 18 видов. Следует отметить, что за последние 20 лет [Цвелёв, 2003; Конспект флоры ..., 2012; Аскеров, 2016] объём рода от сводки к сводке менялся преимущественно из-за появления или удаления видов *Dryopteris dilatata* комплекса (см. Главу 1).

Подводя краткий итог можно отметить, что единого мнения о количестве видов рода щитовник на территории России не было с самых первых лет его изучения. В настоящее время разные специалисты оценивают объём рода в диапазоне от 16 до 19 видов<sup>17</sup>. Столь разные оценки объёма рода в России, а также за рубежом [Ching 1938; Itô 1939; Park 1975; Lee 1980; Lee 1996; Lee 2006; Lee et al. 2006; Kim et al. 2007] связаны с серьёзной изменчивостью морфологического облика его представителей. Последнее определяется частыми случаями агамоспермии, полиплоидизации и гибридизации [Lee et al. 2006; Lee, Park 2013], характерными для многих видов рода.

На протяжении последних десятилетий внутриродовая система *Dryopteris* многократно пересматривалась [Sessa et al., 2012; Zang et al., 2012]. В работе «A classification of the genus *Dryopteris* (Pteridophyta: Dryopteridaceae)» [Fraser-Jenkins, 1986], установившей современный объём рода, были выделены 4 крупные группы, принимаемые в качестве подродов:

---

<sup>17</sup> Общее видовое разнообразие рода насчитывает 225–400 видов [Fraser-Jenkins, 1986; Shu-gang, 1993; Zhang et al., 2013].

*D. subgen. Dryopteris*, *D. subgen. Erythrovariae* (H. Itô) Fraser-Jenk., *D. subgen. Nephrocystis* (H. Itô) Fraser-Jenk. и *D. subgen. Pycnopteris* (T. Moore) Ching.

При выделении крупных групп видов (подрод) и более мелких видовых группировок (секция) Fraser-Jenkins использовал исключительно одну категорию данных – особенности морфологии вегетативных органов. Обсуждая нюансы выделения отдельных групп, он отмечал, что многие выделенные им группы имеют искусственный характер по причине наличия в них гибридогенных видов, образованных родительскими формами из разных, иногда весьма далёких друг от друга, секций.

Недавняя работа по филогении *Dryopteris* Нового Света подтвердила смешанную природу секций, принятых Fraser-Jenkins. В исследовании 97 видов папоротников, основанном на анализе семи локусов пластид, было показано [Sessa et al., 2012], что только один из четырёх подродов системы Fraser-Jenkins можно считать монофилетическим. Данное обстоятельство подчёркивает, что в некоторых случаях при работе с родом следует уделять гораздо больше внимания группировкам (комплексам) видов, нежели работе с секциями или целым подродом.

Ниже рассматриваются ключевые признаки, используемые при определении видов рода *Dryopteris*, целесообразность их использования при работе с гербарием и в полевых условиях. Также даны рекомендации по методике сбора и хранения растительного материала.

### 3.1. Диагностические признаки видов рода

При работе с родом *Dryopteris* Adans. принято использовать ряд морфологических признаков: *общее очертание, размеры, степень рассеченности, цвет, оттенок и характер поверхности пластинки вай* [Цвелев, 2003; Шмаков, 2009; Fraser-Jenkins, 2007], *отношение длины черешка к длине пластинке вайи* [Fraser-Jenkins, 1972], *форма, цвет и оттенок чешуй* [Цвелев, 2003; Fraser-Jenkins, 2007; Шмаков, 2009], *наличие или отсутствие*

*железистых волосков* [Цвелев, 2003]. Все перечисленные признаки встречаются в различных ключах для определения видов рода, однако не все из них можно считать диагностическими. Рассмотрим каждый из этих признаков отдельно.

**1. Общее очертание и размеры вайи** взрослого здорового растения, произрастающего в типичных для него условиях, является первым признаком, на который исследователь обращает внимание при определении растения в поле. Данный признак обнаруживает относительное постоянство и может использоваться как диагностический в ключах, предназначенных для работы в поле. Однако, при работе с гербарием ориентироваться на форму и размеры вайи стоит не всегда. Коллекторы, как правило, собирают такие вайи, которые легче всего помещаются в гербарную папку, т.е. отдают предпочтение небольшим экземплярам. Если производится сбор крупных вай, их дважды или трижды надламывают, чтобы уместить на лист, отчего впоследствии не всегда удаётся точно определить форму пластинки.

Последний вариант гербаризации вай вообще следует исключить из практики. Частое обращение к образцам, где вайя надломлена и уложена несколькими слоями, приводит к частичному разрушению материала из-за трения отдельных сегментов вайи друг о друга. Если при этом отламываются и теряются нижние сегменты 1-го порядка, вайя становится усечённой, что при определении может привести к неверным выводам.

**2. Степень рассеченности пластинки вайи** того или иного вида – основной признак, используемый в ключах для определения. Известно, что пластинка вайи имеет различную степень рассеченности: наиболее рассечена её нижняя часть, наименее – верхняя. К этой закономерности стоит добавить ещё одну: при произрастании во влажных местах обитания (исключая болота) вайи всех видов рода становятся крупными и, что самое главное, более рассечёнными.

Широко известный вид *D. filix-mass* при произрастании около рек и ручьёв имеет крупные трижды- или почти трижды рассечённые вайи в нижней



части. И наоборот, в том случае, когда доступность воды для данного вида по тем или иным причинам ограничена, его вайи становятся мелкими, а сегменты второго порядка едва-надрезанными, т.е. лопастными. Фрейзер-Дженкинс отмечал [1976], что при пересадке растений *Dryopteris caucasica* (A.Braun) Fraser-Jenk. & Corley из естественных мест обитания (Турция) в ботанический сад (Британия), они теряли многие признаки, которые ранее использовались в качестве диагностических. В том числе изменялся характер рассеченности пластинки вайи.

**3. Цвет, оттенок и характер поверхности пластинки вайи** – признаки, которые можно использовать при проведении полевых работ, но только в том случае, если исследователь хорошо знаком с видом, который предполагается определить, а также с видами, которые имеют сходный морфологический облик. Например, *Dryopteris affinis* (Löwe) Fraser-Jenkins subsp. *affinis* имеет кожистые вайи, которые, напоминают глянцевые пластиковые пластины [2007]. В полевых условиях данный признак поможет отличить *D. affinis* subsp. *affinis* от любого другого вида группы *filix-mas*, поскольку ни один другой вид не имеет настолько выраженной кожистости пластинки вай.

При этом важно отметить, что во многих других случаях обсуждаемые признаки не годятся на роль диагностических. Цвет и оттенок вайи во многом зависит от условий произрастания конкретного растения: в первую очередь от его обеспеченности водой и количества прямого солнечного света, попадающего на него. При определении растений в гербарии данный признак следует использовать в последнюю очередь, поскольку цвет гербарных образцов сильно зависит от давности сбора растения, условий его сушки и хранения.

**4. Отношение длины черешка к длине пластинке вайи** – важный признак, используемый при определении многих видов рода. Данный признак никогда не используется как основной, но в совокупности с другими позволяет быстро сориентироваться и отличить, например, относительно

длинночерешковый *Dryopteris villarii* (Bellardi) Woyn. ex Schinz & Thell. от относительно короткочерешкового *Dryopteris fragrans* (L.) Schott.

Отдельно стоит отметить, что важным признаком, позволяющим различать похожие виды может стать и расположение сегментов 1-го порядка на рахисе. При переопределении спорных образцов *Dryopteris carthusiana* (Vill.) Н.Р.Fuchs, которые имеют обломанные черешки или черешки с облетевшими чешуйками, следует обратить внимание на сегменты 1-го порядка: у *D. carthusiana* нижние сегменты сильно отставлены от остальных, а у *D. expansa* все они равноудалены.

**5. Длина ближайших к рахису базипетальных пёрышек (сегментов 2-го порядка) самых нижних перьев (сегментов 1-го порядка) – ещё один признак, обладающий низкой таксономической значимостью.** При осуществлении сборов, когда не выбираются наиболее типичные особи, можно встретить растения, у которых одна половина будет определяться как *D. expansa*, а другая как *D. assimilis*. Вайи таких растений не имеют никаких повреждений, а потому можно исключить этот фактор из причин, влияющих на формирование сильно асимметричных пластинок вай.

Сборы большого количества гербарного материала показали, что встречаются особи, одна или две вайи которых оказываются с короткими базальными долями второго порядка, и с одной-двумя вайями, которые имеют длинные базальные доли второго порядка. В частности, особь, обнаруженная на болоте заповедника Басеги, имеет такие отношения (в см): 16 к 10, 15,5 к 9, 16,5 к 7,5 нижних условно-правых сегментов 1-го порядка к их базальным перышкам. Получается, что часть вай данной особи определяется как *D. expansa*, а другая как *D. dilatata*. Также стоит отметить, что попадаются экземпляры, у которых на одной и той же вайе условно-правая сторона определяется как *D. expansa*, а условно-левая как *D. dilatata*. В нашей коллекции одна из таких вай имеет отношения (в см): 17,5 к 9,5 условно-правого пера и его перышка, 19 к 9 условно-левого пера и его перышка.

**6. Форма, цвет и оттенок чешуй на черешке.** В абсолютном большинстве случаев данные признаки не следует использовать как диагностические. Лишь в отдельных случаях хорошим признаком можно назвать цвет чешуйки – если в описании имеется чёткое указание на наличие одного или двух цветов чешуек. К примеру, двуцветные чешуйки *D. expansa* позволяют безошибочно отличать его от *D. carthusiana*.

Наблюдения показали<sup>18</sup>, что характер пигментации чешуйки зависит от возраста конкретного растения. Например, молодые особи *D. expansa* в нижней части черешка имеют относительно мелкие светло-бурые чешуйки с чёрной точкой в основании. Остальные чешуйки, которые располагаются выше, являются одноцветными. С возрастом точка сменяется тёмной полосой, а двуцветных чешуек становится больше. У взрослых растений все чешуйки на черешке крупные, с ярко выраженной тёмной полосой. Если проследить изменение формы чешуек в пределах одного взрослого растения, будет заметно следующее: в нижней части чешуйки широкояйцевидные, в верхней – от продолговатых до ланцетных.

**7. Наличие или отсутствие железистых волосков** – самый спорный признак из всех, которые используются в ключах для определения. Исходя из опыта работы с представителями рода *Dryopteris*, этот признак можно использовать только при определении двух видов рода, встречающихся на территории России – *D. villarii* и *D. fragrans*. В остальных случаях его не следует использовать ни при определении, ни тем более, при выделении подвидов или разновидностей внутри вида.

При длительной работе с представителями рода несостоятельность данного признака становится очевидна: Во-первых, опыт работы с

---

<sup>18</sup> Данная закономерность была замечена при наблюдении за группой особей *D. expansa* на ООПТ «Черняевский лес». Изначально автор статьи планировал отслеживать продолжительность жизни вай и их сохранность в зимний период, однако позже обратил внимание на изменения интенсивности пигментации чешуек: в начале наблюдения (2016 г.) молодые особи имели тёмные точки в основании чешуек, а к лету 2022 года эти же особи демонстрировали небольшую тёмную полосу, которая немного не доходила до верхушки чешуйки. При этом размеры самих растений из года в год практически никак не менялись.

несколькими микропопуляциями, располагавшимися на территории 100 на 100 м<sup>2</sup>, где особи определяются как *D. expansa* или *D. assimilis*, показал [Малых, 2017], что часть из этих растений имеет железистые волоски, а другая их лишена. Внешне эта популяция однородна и не может быть сомнений, что все особи в ней принадлежат к какому-то одному виду. Во-вторых, при осуществлении сбора трёх вай с одного растения попадают особи, которые определяются как *D. expansa* или *D. assimilis* одновременно, поскольку часть их вай имеет железистые волоски, а другая – нет. И наконец, при обращении к *D. carthusiana* – виду, состоящему в близком родстве с *D. expansa*, *D. assimilis* и *D. dilatata*, обнаружится, что часть особей *D. carthusiana* имеют железистые волоски, а другая их лишена.

### 3.2. Сохранность вай в зимний период

Отдельно стоит отметить, что длительность жизни вай и их способность к перезимовке не следует использовать в качестве диагностического признака, поскольку даже в пределах относительно небольшой территории – Пермского края все виды рода *Dryopteris* имеют как зимнезелёные вайи (например, на территории ООПТ «Черняевский лес», ООПТ «Липовая гора»), так и вайи, увядающие на зиму (например, на территории заповедника Басеги). Это справедливо для всех регионов, где проходило данное исследование. Общая закономерность следующая: чем севернее или выше в горах произрастает конкретная особь, тем вероятнее её вайи будут отмирать на зиму.

Подобная ситуация наблюдается у видов рода *Polystichum* Roth, о чём свидетельствуют литературные данные. В одних источниках [Аскеров, Бобров, 1972; Бобров А.Е., 1974] предлагается различать виды *Polystichum braunii* (Spenn.) Fee и *P. aculeatum* (L.) Roth на основании способности их вай к перезимовке. Указывается, что вайи первого вида – не зимующие, второго – зимующие. В других источниках [Фомин, 1934; Шмаков, 1999] указывается,

что у обоих видов вайи являются летнезелёными, отмирая вначале следующего вегетативного периода.

Изучение онтогенеза спорофита *P. braunii* в черневой тайге Салаирского кряжа [Лашинский, Шорина, 1985] показало, что молодые растения сначала имеют летнезелёные вайи, а позже – летнезимнезелёные и вечнозелёные.

### Заключение

Анализ изменчивости морфологических признаков показал недостаточность их использования (пусть даже в совокупности) при работе с некоторыми видами, объединяемыми в комплексы. К примеру, для работы с такими природными образованиями как *Dryopteris dilatata* комплекс и группа *felix-mas* требуется привлечение ряда неморфологических признаков: место произрастания растения и его хромосомный набор. Также в некоторых случаях целесообразно проведение молекулярно-генетического анализа и получение фотографий ультраструктуры спор для обнаружения гибридов среди рассматриваемых образцов.

Дальнейший анализ и обсуждение как морфологических, так и неморфологических признаков будет проходить в рамках работы с видами *Dryopteris dilatata* комплекса, как наиболее морфологически трудноразличимыми и требующими пристального рассмотрения природными образованиями рассматриваемого рода на территории России.

## ГЛАВА 4. *DRYOPTERIS DILATATA* КОМПЛЕКС В РОССИИ И ЕВРОПЕ

### 4.1. Морфология вегетативных органов

Как было указано ранее, *Dryopteris dilatata* комплекс в России представлен двумя [Малых, 2017] (по некоторым оценкам – тремя [Шмаков, 2009] или даже четырьмя [Конспект флоры ..., 2012]) видами. Н.Н. Цвелев, изложивший свою точку зрения по данному вопросу в 2003 году [Цвелев, 2003], включал в комплекс следующие виды: *D. carthusiana*, *D. expansa*, *D. dilatata* и *D. assimilis*. Первый из них в разное время обозначался различными биноминалами, однако всегда рассматривался как нечто цельное не требующее деления. Остальные виды, в связи с их крайне схожими морфологическими обликами, то признавались самостоятельными, то наоборот – объединялись и обозначались каким-то одним из указанных биноминалов. Подробная хронология этих событий, а также причины дробления данного видового комплекса даны в главе 1 настоящей работы.

Анализ морфологического облика представителей обсуждаемого комплекса, а также отдельных признаков показал, что одна из эйдологических единиц, признаваемая многими исследователями [Цвелев, 2003; Аскеров, Акчай, 2016; Калюжный, Виньковская, 2018; Литвинская, 2020], не имеет чёткого морфологического облика или каких-то иных признаков, которые бы позволяли строить с ней работу *объективно*.

Такой единицей является *D. assimilis* в том объёме, в котором его понимал Н.Н. Цвелёв [2003]. В конспекте флоры Восточной Европы для *D. assimilis* он указывает: «От предыдущего вида [*D. dilatata*] отличается зелёными (а не тёмно-зелёными) вайями с менее многочисленными железистыми волосками и более длинным нижним базальным пёрышком самых нижних перьев, а от следующего вида [*D. expansa*] – более широкими вайями с обычным присутствием железистых волосков на осях и почти всеми

(а не только базальными) чешуями черешков явно двуцветными.» [Конспект флоры ..., 2012, с. 35].

Исследования, проведённые в рамках данной работы, позволяют заключить, что цвет и оттенок вай нельзя считать диагностическим признаком даже при работе в полевых условиях, т.к. данный признак сильно варьирует в зависимости от условий произрастания конкретного растения. Это хорошо заметно при сборе растений одного и того же вида в лесу и на лесных луговинах: в первом случае особи будут относительно тёмными, во втором – относительно светлыми, или даже совсем бледными из-за попадания на них прямых солнечных лучей. В гербарии этот же признак вызывает ещё больше вопросов, т.к. цвет разительного материала сильно зависит от условий его сушки и длительности хранения.

Наличие или отсутствие железистых волосков ещё один признак, который нельзя считать диагностическим по ряду причин: во-первых, опыт работы с несколькими микропопуляциями, располагавшимися на территории 100 на 100 м<sup>2</sup>, где особи определяются как *D. expansa* или *D. assimilis*, показал [Малых, 2017], что часть из этих растений имеет железистые волоски, а другая их лишена. Внешне эта популяция однородна, и не может быть сомнений, что все особи в ней принадлежат к какому-то одному виду. Во-вторых, при осуществлении сбора трёх вай с одного растения попадают особи, которые определяются как *D. expansa* или *D. assimilis* одновременно, поскольку часть их вай имеет железистые волоски, а другая – нет. И наконец, при обращении к *D. carthusiana* – виду, состоящему в близком родстве с *D. expansa*, *D. assimilis* и *D. dilatata*, обнаруживается, что часть особей *D. carthusiana* имеют железистые волоски, а другая их лишена.

Длина ближайших к рахису базипетальных пёрышек (сегментов 2-го порядка) самых нижних перьев (сегментов 1-го порядка) – ещё один признак, обладающий низкой таксономической значимостью. При осуществлении сборов, когда не выбираются наиболее типичные особи, можно встретить растения, у которых одна половина будет определяться как *D. expansa*, а

другая – как *D. assimilis*. Вайи таких растений не имеют никаких повреждений, а потому можно исключить этот фактор из причин, влияющих на формирование сильно асимметричных пластинок вай.

Последний из признаков, которые предлагаются в качестве диагностического при работе с *D. expansa*, *D. assimilis* и *D. dilatata* – это цвет чешуек на черешке. Наблюдения показали, что характер пигментации чешуйки зависит от возраста конкретного растения. Например, молодые особи *D. expansa* в нижней части черешка имеют относительно мелкие светло-бурые чешуйки с чёрной точкой в основании. Остальные чешуйки, которые располагаются выше, являются одноцветными. С возрастом точка сменяется тёмной полосой, а двуцветных чешуек становится больше. У взрослых растений все чешуйки на черешке крупные, с ярко выраженной тёмной полосой. Если проследить изменение формы чешуек в пределах одного взрослого растения, будет заметно следующее: в нижней части чешуйки широкояйцевидные, в верхней – от продолговатых до ланцетных.

Ситуация с *D. dilatata* и *D. expansa* несколько иная. Эти природные образования являются хромосомными расами, которые, помимо прочего, обладают географической определённой – тетраплоидный автополиплоид *dilatata* распространён в Европе, его диплоидный предок *expansa* на территории России и США [Crabbe et al., 1970]. Т.е. несмотря на их сходный морфологический облик, который зачастую не позволяет осуществить безошибочное определение того или иного экземпляра, мы всё-таки имеем чёткие и, что наиболее важно, объективные критерии – пусть и неморфологического характера – для их разграничения (ареал и хромосомные числа).

Таким образом, если признание в ранге самостоятельных видов таких хромосомных рас как *dilatata* и *expansa* обосновано их географической определённой (разобщённостью), то выделение *assimilis*-формы вряд ли можно считать оправданным, поскольку географически изолированная и занимающая своё особое место в экосистемах Европы хромосомная раса



(*dilatata*) может считаться видом, а вырванная из конкретных экологических условий разновидность или форма (*assimilis*) – нет. Судьба вида, разновидности и формы неодинаковы. Последние – не проходят такой же сложной истории становления своего особого морфологического облика, а обязаны его появлению действием конкретных условий произрастания.

#### 4.2. Ультраструктура поверхности спор

Считается, что клетки некоторых сопоставимых структур растительного организма имеют более-менее постоянные размеры, если мы анализируем особей *одного* вида, и принципиальные различия в размерах, если мы пытаемся сравнивать особей *двух и более* видов. Обычно к таким структурам относят устьица<sup>19</sup> и споры. В настоящее время именно они используются в качестве инструмента для разграничения микровидов, циторас и гибридов в полиплоидных комплексах, поскольку, как считается [Stebbins, 1950; Barrington et al., 1986], размер устьиц и спор определяется уровнем плоидности организма.

За последние десятилетия было собрано значительное количество доказательств, подтверждающих что размер спор связан с уровнем плоидности у папоротников. Manton [1950] отмечала, что *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh. с острова Ванкувер (n = 84) имеет менее крупные споры, чем швейцарский *Cystopteris alpina* (Jacq.) Desv. (n = 126). Чуть позже Hagenah [1961], основываясь на измерении размера спор, представил полиплоидный ряд внутри рода *Cystopteris*. Аналогичную работу провёл Blasdell [1963], который в своей монографии о *Cystopteris* пришел к выводу, что уровень плоидности можно определить по размеру спор и указал эти уровни для

---

<sup>19</sup> Первым доказательством наличия связи между размером клеток и полиплоидией в роде *Dryopteris* была демонстрация Lawton [1932] того, что проталлиальные клетки, нижние эпидермальные клетки и устьица у индуцированных апогамных рас *Dryopteris marginalis* (L.) A. Gray изменяются непосредственно в зависимости от уровня плоидности.

цитологически неисследованных видов полиплоидных комплексов данного рода, основываясь только на размере спор [см. критику Lovis, 1978]. Wagner [1966] продемонстрировал, что существует две разновидности *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newman: типичная разновидность с крупными спорами, которая является тетраплоидной, и разновидность с меньшими спорами – *disjunctum*, которая является диплоидной. Schneller [1974] представил анализ уровня плоидности и размера спор в группе *filix-mas* на территории Европы. Результаты его работы указывают на то, что плоидность и размер спор имеют положительную корреляцию у диплоидных и пентаплоидных цитотипов в данной группе. Недавние исследования [Sang-Jun, Chong-Wook, 2014] показали, что характеристики периспория, особенно форма макроорнамента и текстура поверхности, имеют диагностическую ценность на видовом уровне.

Помимо перечисленных работ встречаются и такие, где возможность использования размера спор в качестве диагностического признака подвергается критике. Brown [1964] обнаружил, что споры тетраплоидной *Woodsia oregana* var. *cathcartiana* (B. L. Rob.) C. V. Morton были того же размера или даже меньше, чем у var. *oregana*, которая является диплоидной. Однако, его результаты, по-видимому, являются следствием наличия смешанных диплоидных и тетраплоидных цитотипов разновидности *oregana* [см. Windham, Haufler, 1986].

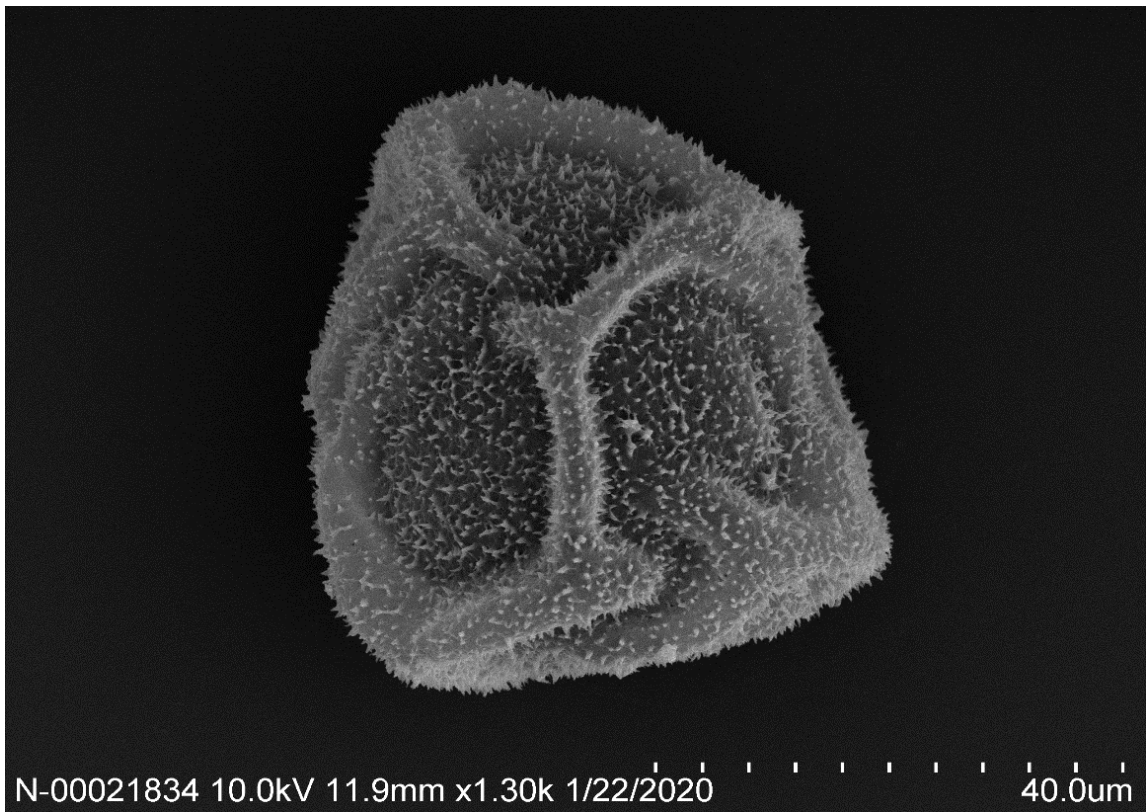
Более интересными являются явно противоречивые результаты, полученные при анализе представителей рода *Dryopteris*. Manton [1950] обнаружила, что споры диплоидного *Dryopteris abbreviata* (Schrad.) O.Kuntze и тетраплоидного *D. filix-mas* были почти идентичны по размеру. Britton [1968] на основании анализа восточно-североамериканских видов *Dryopteris* пришел к выводу, что размер спор и уровень плоидности у представителей данного рода не всегда коррелирует между собой. Его выводы основывались на фиксации относительно крупных спор диплоидных видов *D. fragrans* и *D. dilatata* (= *D. expansa*): он обнаружил, что средний размер спор *D. dilatata* (= *D. expansa*) неотличим от размера спор тетраплоидов *D. campyloptera* (Kunze)

Clarkson и *D. spinulosa* (O.F. Mull.) Kuntze (= *D. carthusiana*). Wagner [1971] предоставил данные о длине спор для большого набора видов *Dryopteris* в своем обзоре папоротников Аппалачей. Его данные подтверждают наблюдение Britton'a о том, что не существует простой и однозначной зависимости между длиной спор и уровнем плоидности у всех представителей рода *Dryopteris*.

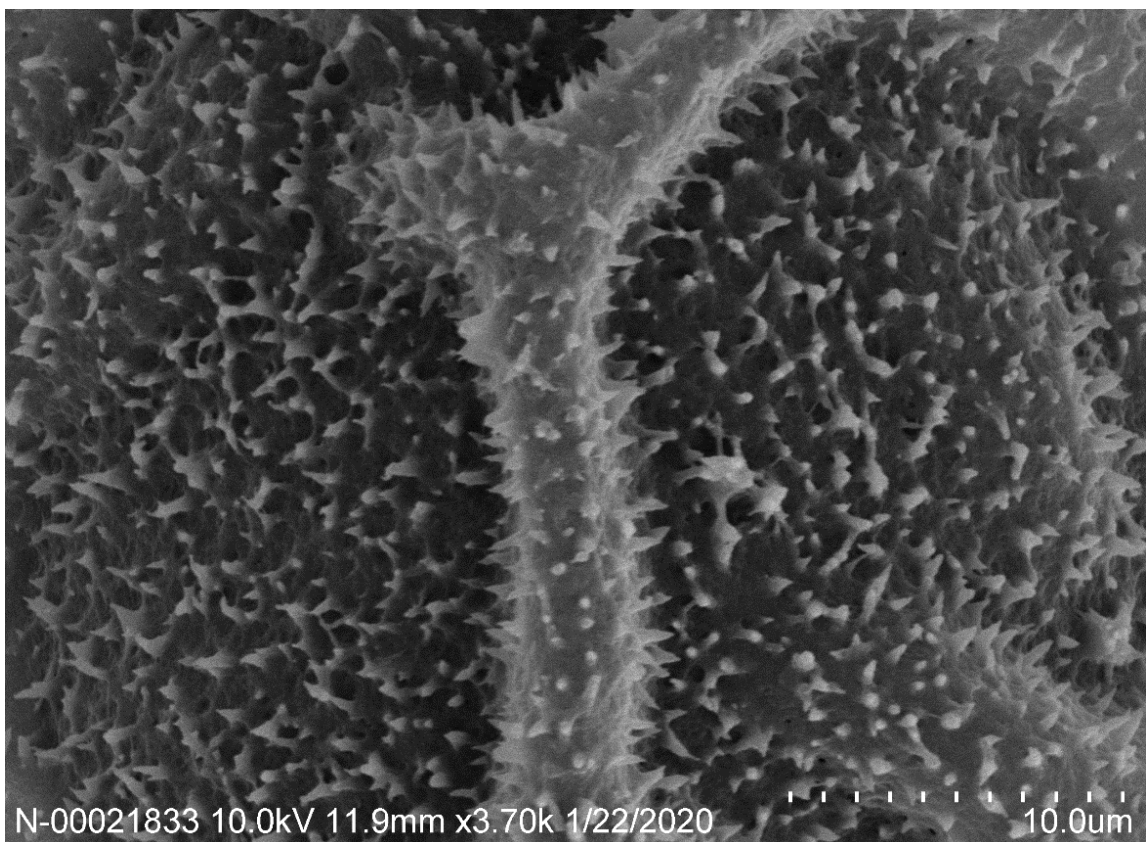
К настоящему моменту собрано множество доказательств, что различия в размерах спор диплоидных видов определяются рядом факторов [Carlquist, 1966; Kott, Britton 1983; Cox, Hickey 1984]. Один из них – условия произрастания конкретного индивида. Cox и Hickey показали, что существует связь между размером спор и условиями произрастания на примере *Isoetes storkii* из Коста-Рики. Они исследовали три популяции, места обитания которых различались по средней температуре, среднесуточной солнечной радиации и высоте над уровнем моря. Результаты показали, что растения в более холодных, тенистых и возвышенных местах обитания обладают меньшими спорами.

С целью проверки литературных данных, указывающих на наличие связи между размером спор и уровнем плоидности растения, а также в рамках работы по изучению морфологических признаков представителей рода, методом сканирующей электронной микроскопии была исследована ультраструктура поверхности спор ряда представителей, указанных в таблице 1.

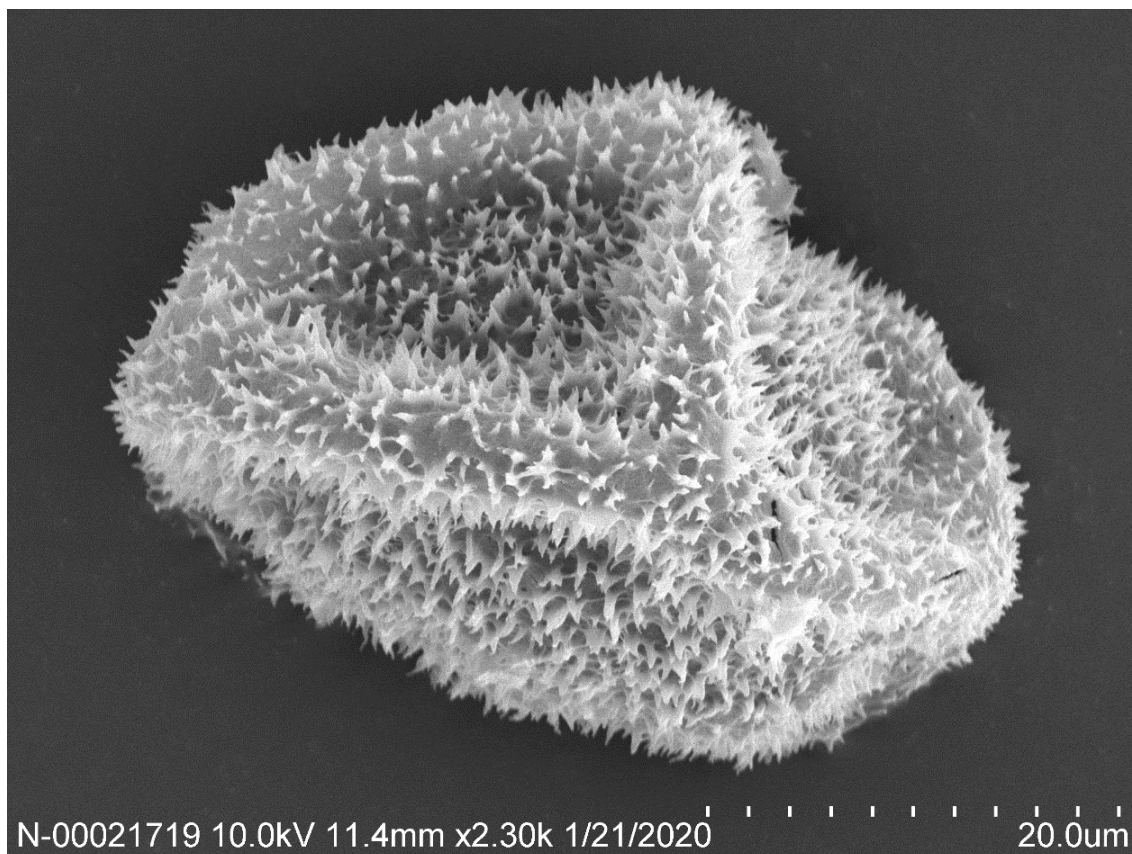
Данные, полученные в ходе исследования, полностью согласуются с оценкой морфологии вегетативных органов и не дают оснований для дробления вида *D. expansa* на формы: все проанализированные образцы спор имели типичный для *D. expansa* вид: складчатый периспорий с мелкими, более или менее равномерно расположенными, до 1–1,2 мкм выс., иголочками, без загнутых верхушек (рисунки 2, 3, 4 и 5).



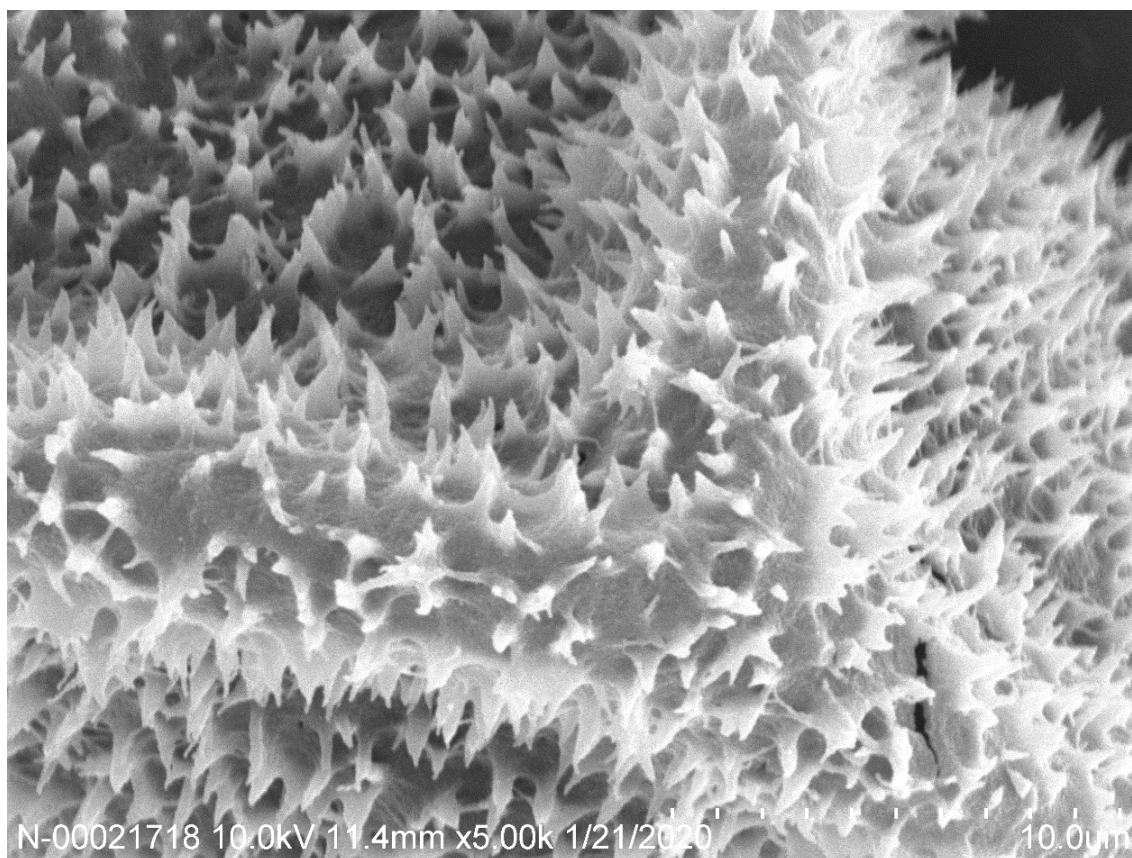
**Рисунок 2. Электронная микрофотография (СЭМ) споры *D. expansa* из УНБ «Предуралье», дистальная сторона.**



**Рисунок 3. Электронная микрофотография (СЭМ) споры *D. expansa* из УНБ «Предуралье», фрагмент дистальной поверхности.**



**Рисунок 4. Электронная микрофотография (СЭМ) споры *D. expansa* из заповедника «Басеги», дистальная сторона.**



**Рисунок 5. Электронная микрофотография (СЭМ) споры *D. expansa* из заповедника «Басеги», фрагмент дистальной поверхности.**

Помимо дополнительных доказательств нецелесообразности деления *D. expansa* на *D. expansa* s.s. и *D. assimilis* были получены данные, на основании которых можно сделать заключение о том, что споры образцов, определяемых как *D. expansa*, и споры предполагаемых *D. dilatata* не имеют выраженных различий как по размеру, так и по особенностям периспория. Это обстоятельство указывает на невозможность использования комплекса признаков, наблюдаемых на поверхности спор, в качестве инструмента, используемого для разграничения данных видов.

### 4.3. Пloidность и содержание ДНК

Анализ размера генома представителей *D. expansa* и предполагаемых экземпляров *D. dilatata* с Урала, Алтая, а также из европейской части России и Европы (Франция, Италия, Австрия) показал наличие форм с разной ploидностью (таблица 2).

**Таблица 2. Содержание ДНК и предполагаемая ploидность представителей *D. expansa* и *D. dilatata* с Урала, Алтая, а также из европейской части России и Европы**

№ образца	Место сбора	Среднее содержание ДНК 2С	Предполагаемая ploидность
Dry 01	Россия, Пермский край, Кишертский район, деревня Частые, УНБ «Предуралье», липовый лес	16,67	2n = 2x
Dry 02	Россия, Пермский край, Кишертский район, деревня Частые, УНБ «Предуралье», липовый лес	17,99	2n = 2x
Dry 04	Россия, Пермский край, Кишертский район, деревня Частые, УНБ «Предуралье», липовый лес	22,32	2n = 2x

**Продложение таблицы 2**

Dry 05	Россия, Пермский край, Кишертский район, деревня Частые, УНБ «Предуралье», липовый лес	20,23	2n = 2x
Dry 06	Россия, Пермский край, Кишертский район, деревня Частые, УНБ «Предуралье», липовый лес	21,74	2n = 2x
Dry 07	Россия, Пермский край, Кишертский район, деревня Частые, УНБ «Предуралье», липовый лес	20,14	2n = 2x
Dry 08	Россия, Пермский край, Кишертский район, деревня Частые, УНБ «Предуралье», липовый лес	19,74	2n = 2x
Dry 09	Россия, Пермский край, Кишертский район, деревня Частые, УНБ «Предуралье», липовый лес	17,24	2n = 2x
Dry 10	Россия, Пермский край, Кишертский район, деревня Частые, УНБ «Предуралье», липовый лес	19,28	2n = 2x
Dry 11	Россия, Пермский край, Кишертский район, деревня Частые, УНБ «Предуралье», липовый лес	19,71	2n = 2x
Dry 12	Россия, Пермский край, горнозаводский район, заповедник Басеги, вблизи Северной вершины, пушицево-сфагновое болото	20,87	2n = 2x
Dry 13	Россия, Пермский край, горнозаводский район, заповедник Басеги, вблизи Северной вершины, пушицево-сфагновое болото	21,86	2n = 2x
Dry 14	Россия, Пермский край, горнозаводский район, заповедник Басеги, вблизи Северной вершины, пушицево-сфагновое болото	21,41	2n = 2x

Продолжение таблицы 2

Dry 15	Россия, Пермский край, горнозаводский район, заповедник Басеги, вблизи Северной вершины, пушицево-сфагновое болото	20,12	2n = 2x
Dry 16	Россия, Пермский край, горнозаводский район, заповедник Басеги, вблизи Северной вершины, пушицево-сфагновое болото	20,56	2n = 2x
Dry 17	Россия, Пермский край, горнозаводский район, заповедник Басеги, вблизи Северной вершины, еловый лес	21,74	2n = 2x
Dry 18	Россия, Пермский край, горнозаводский район, заповедник Басеги, вблизи Северной вершины, еловый лес	21,24	2n = 2x
Dry 19	Россия, Пермский край, горнозаводский район, заповедник Басеги, вблизи Северной вершины, еловый лес	19,15	2n = 2x
Dry 20	Россия, Пермский край, горнозаводский район, заповедник Басеги, вблизи Северной вершины, еловый лес	19,85	2n = 2x
Dry 21	Россия, Пермский край, горнозаводский район, заповедник Басеги, вблизи Северной вершины, еловый лес	20,88	2n = 2x
Dry 22	Россия, Пермский край, горнозаводский район, заповедник Басеги, вблизи первой Южной вершины, еловый лес	20,45	2n = 2x
Dry 23	Россия, Пермский край, горнозаводский район, заповедник Басеги, вблизи первой Южной вершины, еловый лес	18,66	2n = 2x
Dry 24	Россия, Пермский край, горнозаводский район, заповедник Басеги, вблизи первой Южной вершины, еловый лес	18,57	2n = 2x
Dry 25	Россия, Пермский край, горнозаводский район, заповедник Басеги, вблизи первой Южной вершины, еловый лес	20,80	2n = 2x



## Продолжение таблицы 2

Dry 26	Россия, Пермский край, горнозаводский район, заповедник Басеги, вблизи первой Южной вершины, еловый лес	21,33	2n = 2x
Dry 55	Россия, Республика Алтай, Чемальский район, долина реки Куюм	21,04	2n = 2x
Dry 56	Россия, Республика Алтай, Чемальский район, басс. р. Куба, дол. р. Каяс близ устья, скл. сев. экс	23,07	2n = 2x
Dry 57	Алтайский край, Чарышский район, вер. теч. р. Сентелек, оз. Тёплое	19,72	2n = 2x
Dry 58	Алтайский край, Чарышский район, дол. р. Чарыш, левый берег, в 2 км ниже уст. р. Б. Татарка	23,64	2n = 2x
Dry 59	Алтайский край, Чарышский район, вер. теч. р. Сентелек, оз. Тёплое	23,54	2n = 2x
Dry 60	Россия, Алтайский край, Тигирецкий хребет, верх. р. Бол. Тигирек	19,98	2n = 2x
Dry 65	Россия, Республика Алтай, окр. с. Иогач, западный склон	23,16	2n = 2x
Dry 66	Россия, Республика Алтай, окр. с. Иогач	23,96	2n = 2x
Dry 67	Россия, Республика Алтай, Турочакский район, дол. р. Клык, окр. пос. Бийка	18,49	2n = 2x
Dry 71	Россия, Республика Алтай, Телецкое озеро, залив Колдор	23,86	2n = 2x
Dry 72	Россия, Республика Алтай, окр. с. Иогач	20,91	2n = 2x
Dry 75	Россия, Республика Алтай, Турочакский район, долина р. Бия, правый берег выше с. Усть-Пыжа	17,55	2n = 2x
Dry 76	Россия, Республика Алтай, Турочакский район, берег Телецкого озера, устье реки Бол. Эстюбе	22,87	2n = 2x
Dry 77	Россия, Республика Алтай, Турочакский район, дол. р. Бия, правый берег, выше села Усть-Пыжа	22,47	2n = 2x

## Продолжение таблицы 2

Dry 79	Россия, Алтайский край, Чарышский район, 5 км на юго-восток от с. Покровка. Смешанный лес в пойме р. Сентелек	23,59	2n = 2x
Dry 80	Россия, Алтайский край, Чарышский район, Башцелакский хр., сев-зап. макросклон г. Бахарева	23,83	2n = 2x
Dry 81	Россия, Алтайский край, западнее с. Никольское, сев. склон., смешанный лес	15,77	2n = 2x
Dry 83	Россия, Горно-Алтайский АО, Шебалинский район, хр. Иолго, верх р. Куба, лев. бер., склон южн. эксп., влажная ложбина	20,50	2n = 2x
Dry 84	Россия, Алтайский край, Заринский район, окр. с. Аламбай, черневой лес	18,53	2n = 2x
Dry 27	Россия, Московская область, Клинский район, город Клин, еловый крупнопороотниковый лес	18,77	2n = 2x
Dry 28	Россия, Московская область, Клинский район, город Клин, вблизи города, ельник-кисличник	20,94	2n = 2x
Dry 29	Россия, Московская область, Клинский район, город Клин, еловый крупнопороотниковый лес	18,01	2n = 2x
Dry 30	Россия, Московская область, Клинский район, город Клин, вблизи города, ельник-кисличник	18,28	2n = 2x
Dry 32	Россия, Смоленская область, Богородицкое поле, вблизи усадьбы «Богородицкое», елово-берёзово-сосновый лес	17,62	2n = 2x
Dry 33	Россия, Смоленская область, Богородицкое поле, вблизи усадьбы «Богородицкое», елово-берёзово-сосновый лес	16,93	2n = 2x

Продолжение таблицы 2

Dry 34	Россия, Смоленская область, Хмелита, заросли рябины вблизи реки Хмелитка	17,24	$2n = 2x$
Dry 35	Россия, Смоленская область, Хмелита, заросли рябины вблизи реки Хмелитка	17,43	$2n = 2x$
Dry 36	Россия, Смоленская область, Хмелита, берёзово-еловый лес	18,64	$2n = 2x$
Dry 37	Россия, Тверская область, вблизи озера Селигер, сосново-еловый лес	19,20	$2n = 2x$
Dry 38	Россия, Тверская область, вблизи озера Селигер, сосново-еловый лес	16,76	$2n = 2x$
Dry 39	Россия, Смоленская область, Богородицкое поле, вблизи усадьбы «Богородицкое», заболоченное место в елово-берёзовом лесу	26,57	$2n = 2x$
Dry 40	Россия, Тверская область, вблизи озера Селигер, сосново-еловый лес	16,49	$2n = 2x$
Dry 41	Россия, Тверская область, вблизи озера Селигер, сосново-еловый лес	19,48	$2n = 2x$
Dry 3	Франция, регион Рона-Альпы, горы Форез, департамент Луара, верховья р. Пьер Бюрн	20,53	$2n = 2x$
Dry 45	Италия, Южный Тироль, Теренто Больцано, верхнее теч. р. Вена	22,59	$2n = 2x$
Dry 46	Италия, Южный Тироль, Теренто Больцано, верхнее теч. р. Вена	23,11	$2n = 2x$
Dry 47	Италия, Южный Тироль, Теренто Больцано, верхнее теч. р. Вена	23,70	$2n = 2x$
Dry 48	Италия, Южный Тироль, Теренто Больцано, верхнее теч. р. Вена	35,76	$2n = 4x$
Dry 49	Австрия, Земля Штирия, Хохшваб, р. Зебах, Дюррзес	37,78	$2n = 4x$

Продолжение таблицы 2

Dry 50	Австрия, Земля Штирия, Глайнские Альпы, Танцмайстерграбен	23,31	2n = 2x
Dry 51	Австрия, Земля Штирия, Дойчландсберг, долина р. Лассниц	36,48	2n = 4x
Dry 53	Австрия, Земля Штирия, Хохшваб, Афленцер Штарицен, Зееберг	22,48	2n = 2x
Dry 54	Австрия, Земля Штирия, Глайнские Альпы, Танцмайстерграбен	35,58	2n = 4x

Как видно из таблицы 2, первая группа (Уральская) показала относительное постоянство размера генома – от 16,67 пг до 22,32 пг. С определённой уверенностью можно утверждать, что всё многообразие морфологических форм *D. expansa*, регистрируемых на Урале, является проявлением диплоидного цитотипа. Вторая группа (Алтайская) продемонстрировала большую вариативность обсуждаемого показателя – от 15,77 пг до 23,96 пг. В целом, данные значения так же укладываются в диапазон величин, соответствующих диплоидному цитотипу *D. expansa*. Третья группа (Европейская часть России) содержит интересный образец. Его морфологические признаки несколько отличаются от типичных представителей данной территории, а размер генома (26,57 пг) не соответствует предполагаемой ploидности  $2n = 2x$  или  $2n = 4x$ . Можно сделать предположение, что образец является гибридом. Если не учитывать данный образец, диапазон значений следующий – от 16,49 пг до 20,94 пг. Наконец, четвёртая группа (Европа) имеет несколько образцов, которые соответствуют предполагаемой ploидности  $2n = 4x$ .

Из всех образцов с территории России только один имеет большое значение содержания ДНК (возможный гибрид), остальные попадают в диапазон от 15,77 пг до 23,96 пг, что соответствует  $2n = 2x$ . Это позволяет сделать предположение, что полиploидия у *D. expansa* на территории России

– явление не частое или отсутствующее. Европейские образцы, напротив, демонстрируют большой диапазон значений содержания ДНК – от 20,53 пг до 37,78 пг с несколькими предполагаемыми тетраплоидами, что позволяет ожидать частую полиплоидизацию у представителей *D. expansa* на территории Европы.

#### 4.4. Анализ генетического разнообразия

В рамках работы по всестороннему изучению представителей *Dryopteris dilatata* комплекса был проведён молекулярно-генетический анализ полиморфизма *D. expansa* в России и Европе с использованием метода ISSR-PCR<sup>20</sup>. Для этого был произведен отбор ISSR-PCR праймеров по степени эффективности выявления полиморфизма ДНК исследуемых растений.

Во время осуществления поиска наиболее эффективных праймеров, были протестированы 22 нуклеотидные последовательности (таблица 3). Первые 16 взяты из работ [Schneller, Krattinger, 2010; Bouchard et al., 2017], посвящённых ISSR-PCR анализу папоротниковидных. Последние 6 найдены в публикации, посвящённой цветковому растению [Светлакова и др., 2012]. Все отобранные для дальнейшей работы праймеры показали свою эффективность, т.е. инициировали синтез наибольшего числа фрагментов ДНК и обеспечивали воспроизводимость результатов PCR.

Все протестированные праймеры давали уникальный спектр из амплификатов. Однако не все спектры, полученные с использованием вышеперечисленных микросателлитных мотивов в качестве праймеров, были насыщены ампликонами равномерно.

---

<sup>20</sup> Анализ литературы показал, что в зарубежной и отечественной печати нет данных, содержащих оценки генетической изменчивости *D. expansa* с помощью метода ISSR PCR. Российские работы, где обсуждается генетическая изменчивость относительно близкородственных групп растений, единичны. Среди них можно выделить работы И.И. Гуреевой, Д.С. Феоктистова и А.А. Кузнецова [Гуреева и др., 2019], а также З.Е. Грушецкой с соавторами [Грушецкая и др., 2013].

Таблица 3. Протестированные ISSR-PCR праймеры

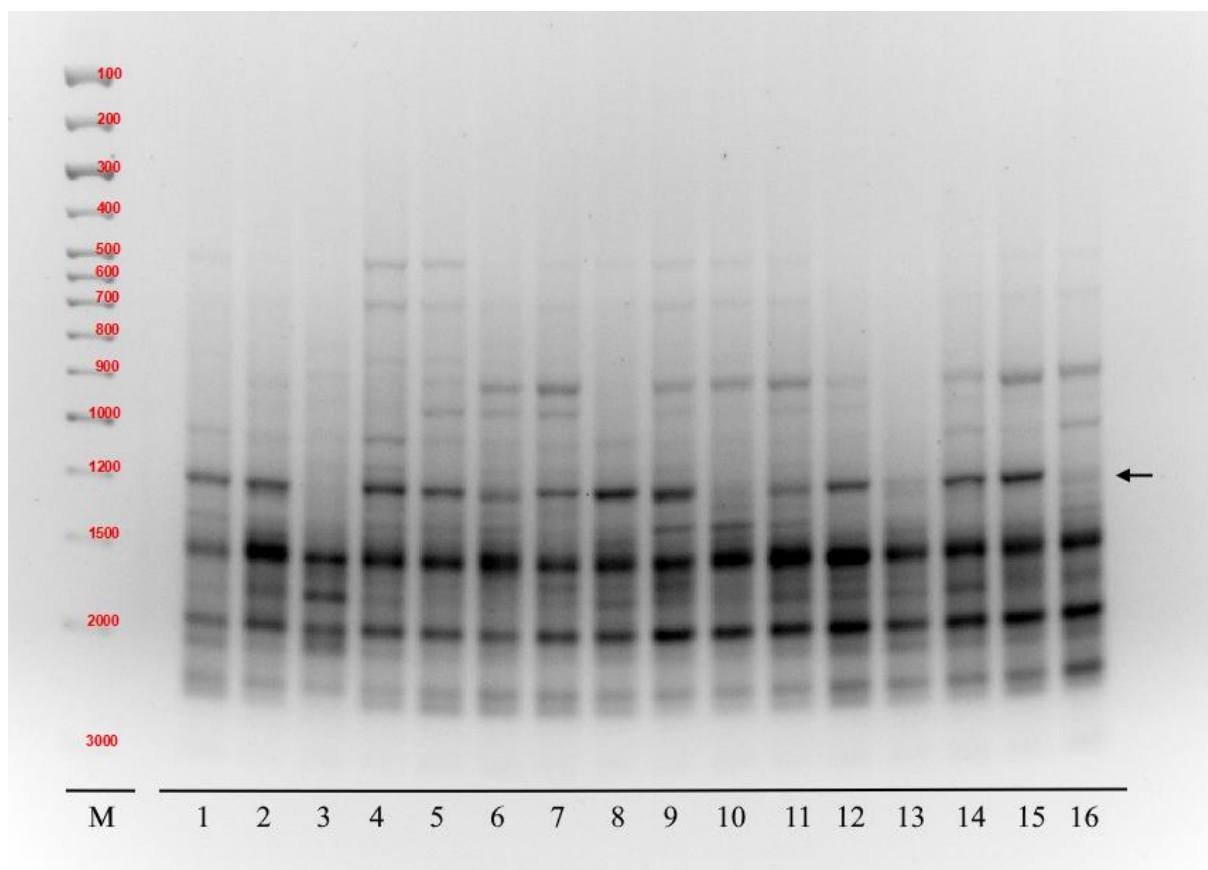
Праймер		t отжиг а, °С	Эффективнос ть	Праймер		t отжиг а, °С	Эффективнос ть
<b>PRM_1</b>	<b>(AC)<sub>8</sub>G</b>	<b>62</b>	<b>5</b>	PRM_1 2	(CA) <sub>8</sub> AG	59	4
PRM_2	(AG) <sub>8</sub> Y T	62	4	PRM_1 3	(GT) <sub>8</sub> CC	56	4
<b>PRM_3</b>	<b>(CA)<sub>8</sub>R C</b>	<b>62</b>	<b>5</b>	PRM_1 4	(AC) <sub>9</sub> TG	59	4
PRM_4	(AC) <sub>8</sub> YT	62	4	<b>PRM_1 5</b>	<b>(CA)<sub>8</sub> CC</b>	<b>59</b>	<b>5</b>
<b>PRM_5</b>	<b>(AC)<sub>8</sub> YG</b>	<b>62</b>	<b>5</b>	PRM_1 6	(CA) <sub>8</sub> CG	59	4
PRM_6	(AC) <sub>7</sub> AACC	62	2	M_1	(AC) <sub>8</sub> C G	56	4
PRM_7	(CT) <sub>8</sub> GG	56	4	M_2	(AC) <sub>8</sub> C C	56	4
<b>PRM_8</b>	<b>(CA)<sub>8</sub> GG</b>	<b>59</b>	<b>5</b>	M_3	(AC) <sub>8</sub> C T	54	4
PRM_9	(GA) <sub>8</sub> TC	58	4	X_9	(ACC) <sub>6</sub> G	62	3
PRM_10	(CT) <sub>8</sub> GC	59	4	X_10	(AGC) <sub>6</sub> C	64	3
PRM_11	(CA) <sub>9</sub> AC	58	4	X_11	(AGC) <sub>6</sub> G	64	3

Примечание: эффективность праймеров от 1 (низкая) до 5 (высокая) определена по шкале, предложенной Р.Н. Календарем и С.В. Боронниковой [2007]; полужирным шрифтом выделены эффективные ISSR-PCR праймеры.

Для выявления полиморфизма ДНК *D. expansa* наиболее подходящими были сочтены те праймеры, которые давали воспроизводимые результаты и более-менее равномерно-насыщенные ампликонами спектры. Последовательности праймеров, использованные в данной работе, следующие: ACA-CAC-ACA-CAC-ACA-CG (PRM\_1), CAC-ACA-CAC-ACA-CAC-CRC (PRM\_3), ACA-CAC-ACA-CAC-ACA-CYG (PRM\_5), CAC-ACA-CAC-ACA-CAC-AGG (PRM\_8), CAC-ACA-CAC-ACA-CAC-ACC (PRM\_15).

Как видно, все подходящие праймеры содержат динуклеотидные мотивы и один или два так называемых якорных нуклеотида на 3'-конце.

Пример ISSR-PCR спектров использованного в работе праймера показаны на рисунке ниже (рисунок 6).



**Рисунок 6.** Пример ISSR-PCR спектров предуральской популяции *D. expansa* с праймером PRM\_5 ((AC)<sub>8</sub> YG); Столбец №1 – маркер молекулярной массы (100–3000 bp), стрелкой обозначен один из полиморфных фрагментов.

Сравнительный анализ индивидуальных полилокусных ISSR-спектров *D. expansa* показал, что праймеры со сходными нуклеотидными мотивами (пять отобранных праймеров) показали похожие спектры по диапазону длин ампликонов (таблица 4), но обнаружили отличия по доле полиморфных локусов.

Все ISSR-PCR праймеры, которые были использованы в настоящем исследовании, могут быть рекомендованы для молекулярно-генетических исследований видов рода *Dryopteris*, как достаточно полиморфные и дающие воспроизводимые результаты.

Таблица 4. Выявленные ISSR-PCR фрагменты ДНК у представителей *D. expansa*

Праймер	Нуклеотидная последовательность (5' → 3')	Длина фрагментов, пн	ISSR-PCR фрагменты ДНК							
			<i>Dr1</i>	<i>Dr2</i>	<i>Dr3</i>	<i>Dr4</i>	<i>Dr5</i>	<i>Dr6</i>	На общую выборку	
			Р	Р	Р	Р	Р	Р	Н	Р
PRM_1	(AC) <sub>8</sub> G	850–1800	8 (0,800)	13 (0,928)	14 (1,000)	12 (0,923)	7 (0,778)	4 (0,571)	14	14 (1,000)
PRM_3	(CA) <sub>8</sub> RC	750–2000	9 (0,818)	11 (0,846)	12 (0,923)	11 (0,917)	7 (0,778)	7 (0,700)	16	15 (0,937)
PRM_5	(AC) <sub>8</sub> YG	500–2000	14 (0,857)	14 (0,933)	8 (0,800)	7 (0,778)	7 (0,583)	6 (0,750)	15	14 (0,933)
PRM_8	(CA) <sub>8</sub> GG	500–1900	15 (0,867)	14 (1,000)	11 (0,846)	10 (0,833)	10 (0,833)	8 (0,667)	15	15 (1,000)
PRM_15	(CA) <sub>8</sub> CC	800–1900	1 (0,167)	4 (0,400)	10 (0,909)	8 (0,800)	4 (0,571)	7 (0,778)	12	11 (0,917)
Всего			47 (0,839)	56 (0,848)	55 (0,902)	48 (0,857)	35 (0,714)	32 (0,696)	72	69 (0,958)

Примечание: N – число выявленных ISSR-PCR фрагментов ДНК; P – число полиморфных ISSR-PCR фрагментов ДНК; в скобках указана доля полиморфных локусов.



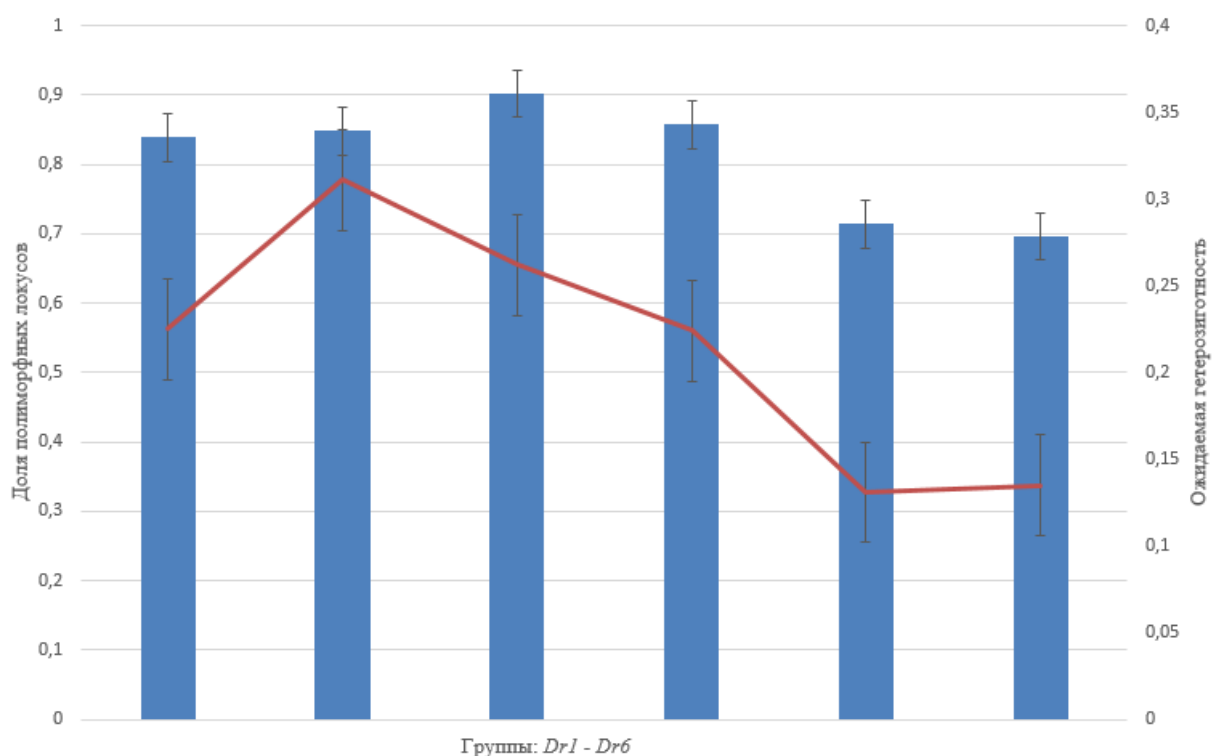
Ниже представлены некоторые показатели генетического разнообразия *D. expansa* в России и Европе.

Доля полиморфных локусов ДНК ( $P_{95}$ ), полученных в результате PCR с пятью праймерами, на общую выборку составила 0,958. Данный показатель выше ( $P_{95} = 0,902-0,839$ ) в группах **Dr1–Dr4**, и ниже ( $P_{95} = 0,714-0,696$ ) в **Dr5** и **Dr6**. Из 72 фрагментов ДНК 2 (2,78%) являются уникальными, так как каждый из них представлен только в какой-то одной из популяций, а 70 (97,22%) – общими для всех десяти исследованных популяций. Уникальные фрагменты ДНК отмечены в группах **Dr2** и **Dr3** (таблица 5).

Поскольку гетерозиготность<sup>21</sup> является одним из критериев оценки генетической изменчивости различных групп организмов, выявление её значений является важным элементом настоящей работы. Полученные значения следующие (рисунок 6): средняя ожидаемая гетерозиготность ( $H_E$ ) на общую выборку *Dryopteris* – 0,215. В группе **Dr2** ( $H_E = 0,311$ ) этот показатель достигает наибольших значений, а в группе **Dr5** ( $H_E = 0,131$ ) – наименьших. Для вычисления значения эффективного числа аллелей был произведён подсчёт абсолютного числа аллелей ( $n_a$ ). Данное значение для общей выборки составило – 1,396. Значения этого показателя в группе **Dr2** ( $n_a = 1,735$ ) является максимальным среди имеющихся, а в группе **Dr5** ( $n_a = 1,056$ ) – минимальным. Среди исследованных групп эффективное число аллелей выше в **Dr2** ( $n_e = 1,551$ ), а ниже в **Dr6** ( $n_e = 1,229$ ) и **Dr5** ( $n_e = 1,218$ ), и в среднем составляет 1,368 (таблица 5).

---

<sup>21</sup> Вообще гетерозиготность в популяции распределяется довольно сложным образом и её величины практически не зависят от числа аллелей [Хедрик, 2003].



**Рисунок 6.** Доля полиморфных локусов ( $P_{95}$ ) и ожидаемая гетерозиготность ( $H_E$ ) рассматриваемых групп *D. expansa*; линией обозначен показатель  $H_E$ , столбцами –  $P_{95}$ .

Согласно следующему важному показателю (информационный индекс Шеннона), отражающему уровень генетического разнообразия, наибольшее разнообразие наблюдается в выборке **Dr2** ( $I = 0,457$ ), а наименьшее – в выборках **Dr5** и **Dr6** ( $I = 0,200$  и  $0,205$ ). Данные различия носят достоверный характер (таблица 5).

Таблица 5. Генетическое разнообразие представителей *D. expansa*

Показатель / группа	<i>Dr1</i>	<i>Dr2</i>	<i>Dr3</i>	<i>Dr4</i>	<i>Dr5</i>	<i>Dr6</i>	На общую выборку
$P_{95}$	0,839	0,848	0,902	0,857	0,714	0,696	0,958
$H_E$	0,225 (0,025)	0,311 (0,022)	0,262 (0,022)	0,224 (0,022)	0,131 (0,021)	0,135 (0,022)	0,215 (0,010)
$n_a$	1,375 (0,098)	1,736 (0,071)	1,639 (0,087)	1,500 (0,095)	1,056 (0,106)	1,069 (0,105)	1,396 (0,040)
$n_e$	1,396 (0,048)	1,552 (0,044)	1,442 (0,042)	1,371 (0,041)	1,218 (0,039)	1,229 (0,040)	1,368 (0,018)
$I$	0,331 (0,035)	0,457 (0,030)	0,396 (0,030)	0,340 (0,032)	0,200 (0,031)	0,205 (0,032)	0,322 (0,014)
$U_n$	0	1	1	0	0	0	2

Примечание:  $P_{95}$  – доля полиморфных локусов;  $H_E$  – ожидаемая гетерозиготность;  $n_a$  – абсолютное число аллелей на локус;  $n_e$  – эффективное число аллелей на локус;  $I$  – информационный индекс Шеннона; у всех вышеуказанных параметров в скобках даны стандартные отклонения;  $U_n$  – число уникальных последовательностей ДНК.

Анализ генетической структуры изученных групп *D. expansa* выявил, что ожидаемая доля гетерозиготных генотипов ( $H_T$ ) на общую выборку составила 0,268, а ожидаемая доля гетерозиготных генотипов в отдельной группе по всем локусам ( $H_S$ ) равна 0,212. Коэффициент подразделённости ( $G_{ST}$ ) показал, что на межгрупповую компоненту приходится 0,214 всего генетического разнообразия. Наибольшая подразделённость между группами *Dryopteris* установлена с использованием праймера PRM\_15 (таблица 6).

Также генетическая дифференциация между группами определялась при помощи пакета AMOVA (Analysis of Molecular Variance, анализ молекулярных вариантов) на основе  $\Phi_{PT}$ -индекса, который показывает долю межгруппового генетического разнообразия в общем разнообразии и хорошо подходит для сравнения бинарных данных [Assoumane et al., 2012].

**Таблица 6. Генетическая структура и дифференциация *D. expansa***

ISSR-PCR праймер	$H_T$	$H_S$	$G_{ST}$
PRM_1	0,308 (0,018)	0,254 (0,016)	0,175
PRM_3	0,256 (0,028)	0,196 (0,015)	0,259
PRM_5	0,242 (0,018)	0,211 (0,018)	0,127
PRM_8	0,313 (0,021)	0,245 (0,014)	0,216
PRM_15	0,222 (0,022)	0,156 (0,010)	0,295
Вся выборка	0,268 (0,020)	0,212 (0,016)	0,214

**Примечание:**  $H_T$  – ожидаемая доля гетерозиготных генотипов в общей группе;  $H_S$  – ожидаемая доля гетерозиготных генотипов в отдельной группе; в скобках даны стандартные отклонения.  $G_{ST}$  – показатель подразделённости групп.

Полученные значения попарных  $\Phi_{PT}$ -генетических расстояний варьировали от 0,062 (*Dr5 / Dr6*) до 0,349 (*Dr2 / Dr6*). Данные генетические расстояния между популяциями были статистически значимыми (таблица 7).

**Таблица 7. Парные  $\Phi_{PT}$ -генетические расстояния между рассматриваемыми группами *D. expansa* по результатам AMOVA**

	<i>Dr1</i>	<i>Dr2</i>	<i>Dr3</i>	<i>Dr4</i>	<i>Dr5</i>	<i>Dr6</i>
<i>Dr1</i>	-	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001
<i>Dr2</i>	0,159	-	0,001	0,001	0,001	0,001
<i>Dr3</i>	0,322	0,260	-	0,001	0,001	0,001
<i>Dr4</i>	0,243	0,256	0,123	-	0,001	0,001
<i>Dr5</i>	0,344	0,343	0,303	0,165	-	0,001
<i>Dr6</i>	0,344	0,349	0,303	0,141	0,062	-

**Примечание:** значения индекса  $\Phi_{PT}$ , показаны ниже диагонали; *p* – уровень значимости, показан выше диагонали.

Анализ молекулярных вариантов (AMOVA) подтвердил, что большая часть всего генетического разнообразия сосредоточена внутри рассматриваемых групп (72%), на долю межгрупповой изменчивости приходится 20% всего наблюдаемого генетического разнообразия. При сравнении двух регионов (Европа и Азия) обнаруживается, что их вклад в общий показатель изменчивости достаточно низок – всего 8% (таблица 8).

**Таблица 8. Оценка генетической внутри- и межгрупповой изменчивости *D. expansa* по результатам анализа молекулярных вариантов (AMOVA)**

Показатель подразделенности	df	SS	MS	Дисперсия	%	<i>p</i>
Между регионами	1	105,756	105,756	0,955	8%	< 0,001
Между группами	4	195,293	48,823	2,282	20%	< 0,001
Внутри групп	104	881,442	8,475	8,475	72%	< 0,001

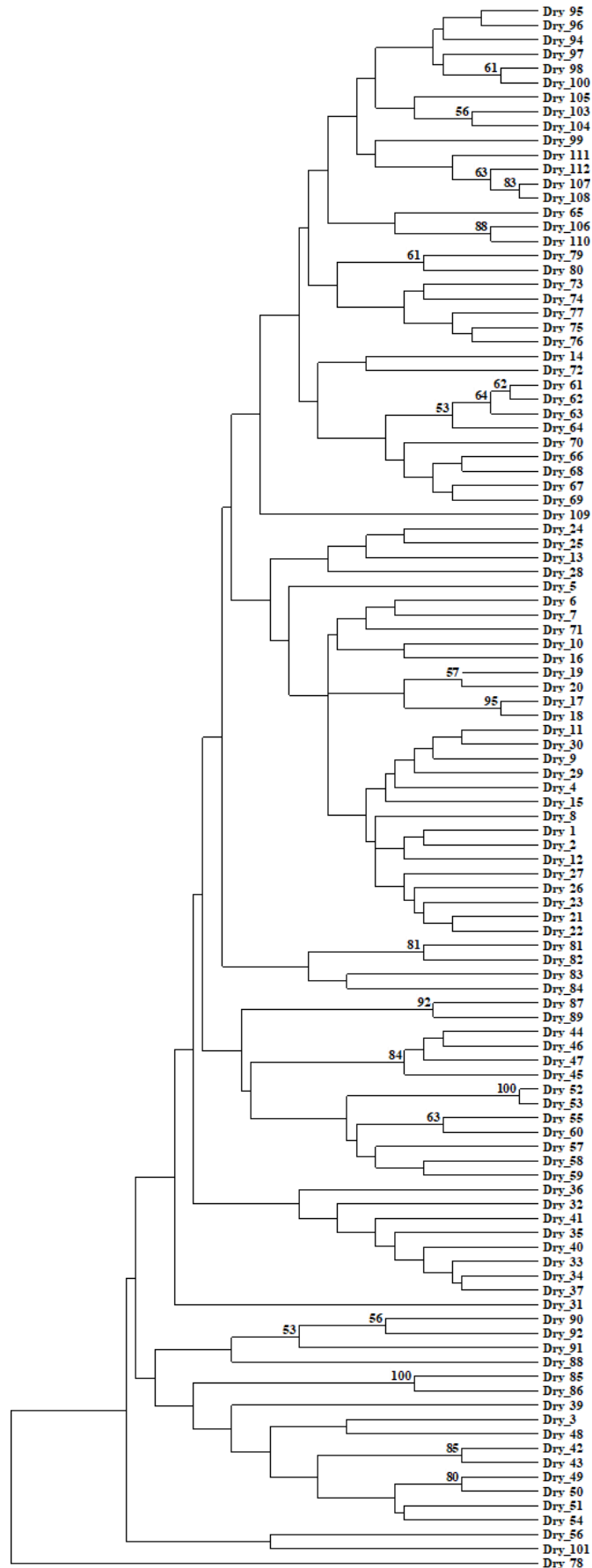
**Примечание:** df – степени свободы, SS – сумма квадратов, MS – среднеквадратическое отклонение, % – процент общего генетического разнообразия, *p* – уровень значимости при использовании 1000 раундов перестановок.

Наименьшее генетическое расстояние отмечено между группами *Dr5* / *Dr6* ( $D_N = 0,020$ ), наибольшее ( $D_N = 0,142$ ) – между *Dr1* / *Dr3* (таблица 9).

**Таблица 9.** Попарные генетические расстояния ( $D_N$ ) между рассматриваемыми группами *D. expansa*

	<i>Dr1</i>	<i>Dr2</i>	<i>Dr3</i>	<i>Dr4</i>	<i>Dr5</i>	<i>Dr6</i>
<i>Dr1</i>	-					
<i>Dr2</i>	0,057	-				
<i>Dr3</i>	0,142	0,122	-			
<i>Dr4</i>	0,087	0,105	0,051	-		
<i>Dr5</i>	0,102	0,123	0,121	0,046	-	
<i>Dr6</i>	0,097	0,126	0,126	0,044	0,020	-

На основании матрицы попарных генетических расстояний ( $D_N$ ) был проведен кластерный анализ невзвешенным парно-групповым методом (UPGMA) и построена дендрограмма, отражающая степень сходства по ISSR-PCR спектрам отдельных растений (рисунок 7).



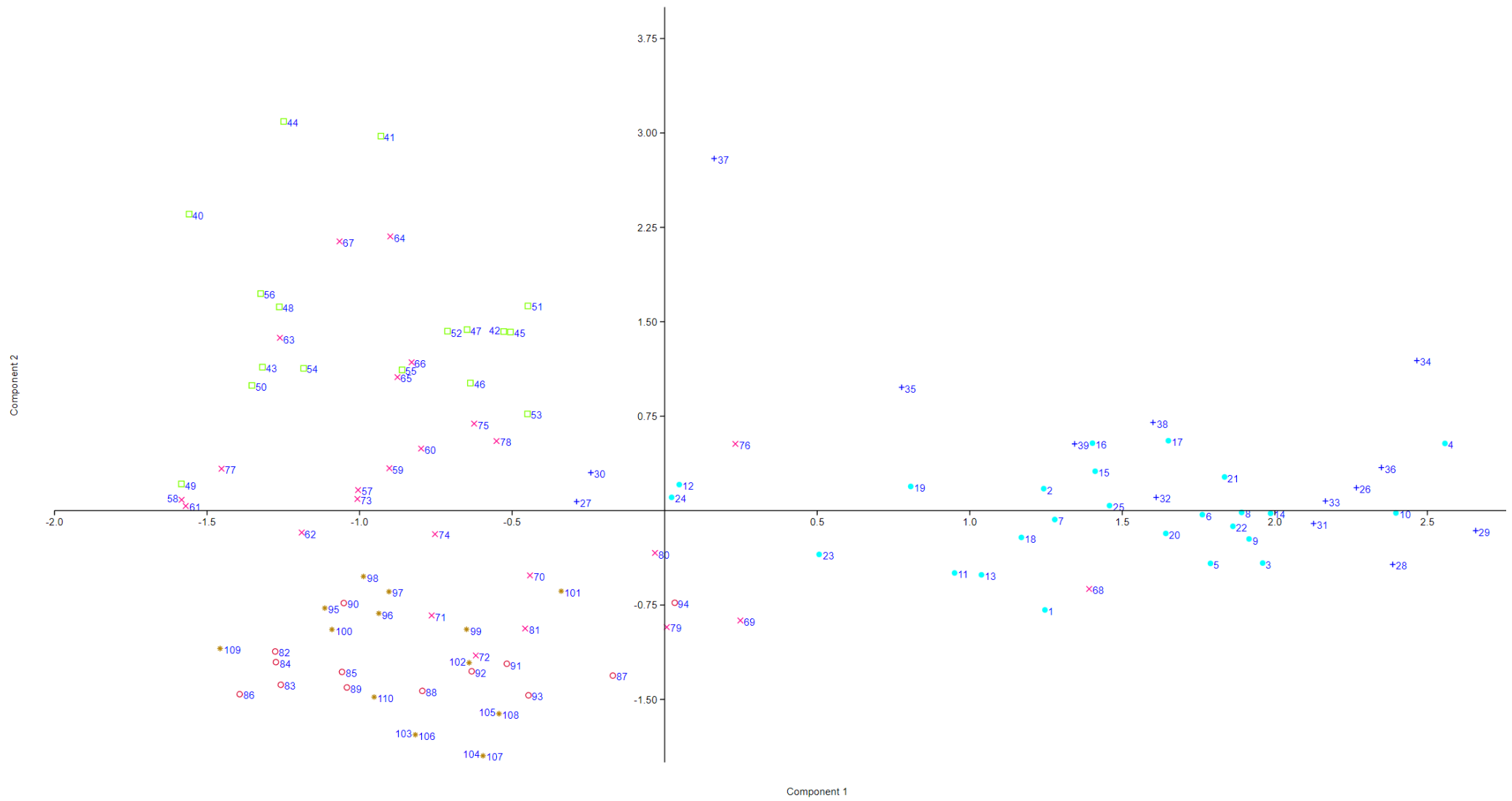
**Рисунок 7. Дендрограмма генетического сходства изученных представителей *D. expansa*, построенная на основании полиморфизма ISSR-PCR последовательностей ДНК невзвешенным парно-групповым методом (UPGMA); шкала сверху – генетические расстояния; Dry\_1 – Dry\_112 – обозначения конкретных растений**

Из дендрограммы видно, что отдельные особи не формируют шесть устойчивых групп на которые они были поделены изначально (*Dr1* – Уральская группа, *Dr2* – Восточноевропейская группа, *Dr3* – Западноевропейская группа, *Dr4* – Алтайская группа, *Dr5* – Красноярский край и Республика Хакасия, *Dr6* – Бурятия и Иркутская область). Более того, не наблюдается и чёткого деления на два региона (области до Уральских гор и области за ними). Единственное достаточно чёткое деление происходит при выделении двух крупных паттернов: Американский *Dry\_78* (который был исключён из выборки при анализе изменчивости и подразделённости групп) и все остальные – евразийские представители рода.

Рассмотрим первое деление евразийских представителей рода. Согласно полученному результату в одну из групп попадают *Dry\_56* и *Dry\_101*, а в другую все остальные. *Dry\_56* и *Dry\_101* – это папоротники, которые были собраны в Республике Алтай, вблизи устья реки Каяс и в Республике Хакасия на отроге горы Бабик. Расстояние между ними 2200 км, так что маловероятно, что они могут образовать единую группу. Если исключить данный пример из общей выборки, дальнейшее деление выглядит вполне предсказуемым: виден кластер европейских растений, которые хорошо отграничены от остальной массы, видны частные деления, отражающие наличие в группах естественных популяций.

Визуализация генетических дистанций отдельных особей показана ниже (рисунок 8).





**Рисунок 8. Ординация изученных групп *D. expansa* с помощью анализа главных компонент, полученная на основании  $\Phi_{RT}$ -матрицы генетических расстояний**

## Обсуждение результатов анализа генетического разнообразия

Разнообразие, интерпретируемое как генетический термин – это набор различий (выраженный самыми разными способами) между видами, подвидами, формами и т.д., который базируется на различии ДНК конкретных особей [Кузнецов, 2022]. Важность оценки генетического разнообразия для специалистов, чьи работы не связаны с классическим структурированием биоразнообразия, понятна, однако вопрос значимости различий ДНК для специалистов систематиков, а также выводов, сделанных на основании анализа этих различий, является открытым.

К настоящему времени в научной среде сформировалось понимание, что данные молекулярно-генетического анализа в отрыве от оценки изменчивости морфологических структур не могут являться критерием для деления одного вида на несколько более мелких или наоборот – объединения двух близких видов в один<sup>22</sup>. При этом сами данные (абсолютные значения), используемые при работе с генетическим разнообразием, также зачастую малоинформативны, поскольку только при сравнении показателей открывается возможность для установления границ между категориями *высокая, средняя и низкая* генетическая подразделённость, *высокий, средний и низкий* полиморфизм группы и т.д. К сожалению, корректное сравнение интересующих нас показателей возможно не всегда. Как правило, в свободной печати встречаются данные, которые лишь отчасти соответствуют параметрам исследования [Animasaun et al. 2018; Dong et al. 2008; Schneller, Krattinger, 2010]: проведён анализ родственных групп растений, организована работа со сходными объёмами выборки и сходными размерами площадей сбора материала, использовался тот же метод обработки результатов и т.д.

---

<sup>22</sup> Об этом, в частности, свидетельствует сравнение данных, полученных в рамках молекулярно-генетических исследований, с классическими работами по систематике той или иной группы папоротников [см, например, Sessa et al., 2012; Vujnoch, 2015]. В таких работах данные молекулярной генетики являются *дополнительными* в том смысле, что они корректируют классическую систему, а не формируют новую с нуля.

Принимая во внимание всё вышесказанное, перейдём к обозначению важных особенностей данной работы:

1. Анализ литературы показал, что только одна публикация содержит необходимые для сравнения показатели, которые были получены для вида, относящегося к роду *Dryopteris*. По этой причине основой для сравнения и обсуждения результатов выступит единственная работа – «Contrasting patterns of genetic variation in central and peripheral populations of *Dryopteris fragrans* and implications for colonization dynamics and conservation» [Bouchard et al., 2017]. Прочие цитируемые ниже работы приводятся для справки, их данные не могут выступать основой для корректного сравнения.

2. В рамках настоящего исследования показатели дифференциации популяций – статистика Нея ( $G_{ST}$ ) и информационно-энтропийная мера Шеннона ( $I$ ) – это дополнительный критерий при работе с выделением или объединением видов: в том случае, если группа обнаруживает крайнюю изменчивость на генетическом уровне<sup>23</sup>, можно предполагать, что она находится в активной фазе видообразования и нам следует работать над выявлением дополнительных признаков, позволяющих разделить эту группу объективно. В противном случае – если показатели дифференциации на низком уровне – имеет смысл рассматривать данную группу в качестве неделимой единицы<sup>24</sup>.

3. Обсуждаемые данные получены с использованием одного типа молекулярных маркеров, а потому все заключения, сделанные на основании этих данных, в известной степени ограничены.

Далее остановимся на ключевых показателях генетической дифференциации популяций и их использовании для работы с группами *D. expansa*.

---

<sup>23</sup> Например, можно говорить о разных географических расах, если чётко прослеживается, что *общая* изменчивость исследованных экземпляров растений складывается в основном из различий особей *между* удалёнными популяциями, а не особями *внутри* одной ценопопуляции.

<sup>24</sup> Из положений синтетической теории эволюции следует, что новые виды возникают в результате дифференциации популяций. Мы можем фиксировать этот процесс или его результат как изменение генофонда группы особей или их морфологического облика.

Значения **информационно-энтропийной меры Шеннона ( $H$ )<sup>25</sup>**, полученные при анализе шести групп представителей рода *Dryopteris*, продемонстрировали значения – 0,322 на общую выборку, которая включала растения из таких удалённых регионов как Европа, Урал и Алтай. Значение этого показателя можно считать низким, поскольку, сравнивая его с литературными данными, мы обнаруживаем, что *D. fragrans* демонстрирует чуть более высокий уровень разнообразия – 0,343 при анализе не столь удалённых Канадских и Американских популяций (регион Нунавик и штаты Нью Йорк, Нью Хэмпшир, Вермонт, Мэн). Наибольшее расстояние (по прямой) между данными популяциями не превышает 2000 км, тогда как расстояние между группами, рассматриваемыми в данной работе, более 6500 км.

Принимая во внимание то обстоятельство, что споры папоротниковидных могут распространяться на расстояния нескольких сотен и даже тысяч километров [Perrie et al., 2010; de Groot et al., 2012], можно сделать предположение, что между удалёнными популяциями идёт обмен генетической информацией. Данные **внутригрупповой, межгрупповой и межрегиональной подразделённости** (рисунок 9) свидетельствуют о том, что такой вариант не исключён, поскольку вклад межрегиональной изменчивости в изменчивость общей выборки крайне низок – всего 8%. Напротив, аналогичные результаты полученные для *D. fragrans* демонстрируют, что межрегиональные различия (Канада и Америка) достигают порядка 70%, межпопуляционные различия – около 18% и, наконец, внутривидовые различия всего 12%. Если исключить межрегиональный перенос генетической информации, остаётся предполагать низкую динамику изменчивости *D. expansa* в сравнении с *D. fragrans*.

---

<sup>25</sup> Данное значение есть степень нашей неосведомлённости о группе, что соразмерно её сложности или внутреннему разнообразию [Кузнецов, 2022].



**Рисунок 9.** Диаграмма генетической изменчивости рассматриваемых групп *D. expansa*, построенная на основании полиморфизма последовательностей ДНК

Несмотря на достаточно высокое *абсолютное* значение показателя индекса Шеннона, оно всё равно на *относительно* низком уровне, поскольку географические расстояния между рассматриваемыми группами очень велики. Среди других папоротников, которые были исследованы с помощью ISSR праймеров, значение информационно-энтропийной меры Шеннона, следующие:

1. *Botrychium pumila* (в пределах от 0,158 до 0,246 для различных популяций) [Camacho, Liston, 2001]. В данном исследовании анализировалась три популяции *Botrychium pumicola* (всего 99 особей) в национальном лесу Дешут, США. Расстояния между ними не превышали нескольких километров.
2. *Ceratopteris thalictroides* (в пределах от 0,100 до 0,230 для различных популяций) [Dong et al. 2008]. В данном исследовании анализировалась 13 популяций *Ceratopteris pteridoides* (всего 225 особей) из различных регионов Китая (Центральный, Западный, Южный, Юго-Восточный и остров Хайнань). Расстояние между популяциями не превышает 1500 км.

3. *Ceratopteris pteridoides* (в пределах от 0,195 до 0,265 для различных популяций) [Dong et al., 2010]. В данном исследовании анализировались пять популяций *Ceratopteris pteridoides* (всего 72 особей) из регионов Хубей и Цзянси, Китай. Расстояние между ними не превышает 500 км.

Аналогичные значения имеет **показатель подразделённости групп Нея ( $F_{ST}$ )**. В исследовании *D. fragrans* общее значение этого показателя было на уровне 0,213. Значение данного показателя для *D. expansa* – 0,214 (для всей выборки). Если учесть, что одним из критериев вида, находящегося в состоянии активного видообразования, является уровень его генетической разнородности, то, проанализировав полученные результаты ( $F_{ST}$ ) и ( $I$ ), можно прийти к выводу, что либо оба вида (*D. expansa* и *D. fragrans*) находятся в состоянии активного видообразования, либо оба вида – это эволюционно стабилизировавшиеся группы со сходным относительно высоким<sup>26</sup> уровнем генетической дифференциации. Последняя точка зрения кажется более предпочтительной, поскольку находит подтверждение в рамках классического анализа морфологических признаков.

### Заключение

При анализе морфологических признаков представителей рода *Dryopteris*, было отмечено частое пересечение *D. expansa*, *D. dilatata* и *D. assimilis* в признаковом пространстве, что позволяет характеризовать их как крайние формы одного вида. В первых двух случаях можно говорить о неясных морфологических системах, которые, однако, имеют географическую определённость: в западной и центральной Европе типичной формой является *D. dilatata*, в восточной Европе, на Урале, в Сибири и Северной Америке – *D.*

<sup>26</sup>Хочется отметить, что установление объективно выделенных границ для таких категорий как *высокая* и *низкая* генетическая разнородность для той или иной группы, популяции и, наконец, вида внутри рода *Dryopteris* станет возможна только после анализа всех или большей части видов данного рода. Особенно интересны в этом отношении другие представители *D. dilatata* комплекса.

*expansa*. Признание хромосомных рас, именуемых как *D. dilatata* и *D. expansa*, за самостоятельные виды обосновано их географической определённой, однако в случае *D. assimilis* такой определённости не наблюдается. Последний биноминал принадлежит к неясной морфологической системе с отсутствующей географической определённой.

Образцы нескольких Российских и Европейских представителей *Dryopteris dilatata* комплекса были исследованы при помощи проточной цитометрии. Полученные данные позволяют сделать заключение о том, что тетраплоидный вид *D. dilatata* должен быть исключён из флористических списков субъектов Российской Федерации: все проанализированные образцы, собранные на территории России, показали относительное постоянство размера генома – от 15,77 пг до 23,64 пг, что соответствует диплоидному цитотипу. Образцы, продемонстрировавшие значения в районе – 35,57 пг–37,78 пг и определяемые как *D. dilatata*, были собраны в Европе (Германия, Франция и т.д.).

Для получения дополнительных доказательств нецелесообразности деления *D. expansa* на два самостоятельных вида были проведены молекулярно-генетические исследования нескольких Российских и Европейских популяций *D. expansa*. Сравнение показателей индексов Шеннона ( $I$ ), Нея ( $F_{ST}$ ), а также низкие уровни различий на генетическом уровне между представителями всех исследованных групп позволяют заключить, что деление такого вида как *D. expansa* s.l. на *D. expansa* s.s. и *D. assimilis* нецелесообразно:

1. Используемая в настоящем исследовании информационно-энтропийная мера Шеннона ( $I$ ) демонстрирует значение 0,322 на всю выборку для шести исследованных групп. Поскольку выборка включала растения из таких удалённых регионов как Европа, Урал и Алтай, значение этого показателя можно считать низким. Сравнивая значение меры Шеннона с литературными данными, мы обнаруживаем, что *D. fragrans* демонстрирует чуть более высокий уровень разнообразия – 0,343 при анализе не столь

удалённых Канадских и Американских популяций (регион Нунавик и штаты Нью Йорк, Нью Хэмпшир, Вермонт, Мэн). Здесь стоит обратить внимание на то, что показатели данных видов сопоставимы, т.е. *D. expansa* (предполагаемая к разделению природная единица) настолько же генетически разнороден, что и *D. fragrans* (неделимая природная единица).

2. Аналогичные значения имеет показатель подразделённости групп Нея ( $F_{ST}$ ). В исследовании *D. fragrans* общее значение этого показателя было на уровне 0,213. Значение данного показателя для *D. expansa* – 0,214 (для всей выборки). При этом, как уже было отмечено выше, *D. expansa*, обнаруживающий значительную изменчивость морфологического облика, предлагается разделить, а *D. fragrans*, менее морфологически изменчивый вид, признаётся неделимой единицей.

3. Оценка внутри- и межгрупповой изменчивости по результатам анализа молекулярных вариантов (AMOVA) показала, что основные различия сосредоточены внутри исследованных групп – 72%, а межрегиональные различия (Европа и Азия) не превышают 8%. Аналогичные результаты для *D. fragrans* следующие – 13% между особями внутри популяции, 69% – различия между регионами (США и Канада)<sup>27</sup>. Как видно, на основании данного показателя именно *D. fragrans*, а не *D. expansa* можно было бы подвергнуть делению на две ясно отграниченные географические расы.

---

<sup>27</sup> Причиной данных различий может быть низкая динамика изменчивости *D. expansa* в сравнении с *D. fragrans* и особенности постледниковой реколонизации северных регионов Евразии особями *D. expansa*. Данный тезис является предположением и требует подтверждения в рамках специального исследования.



## ГЛАВА 5. КОНСПЕКТ РОДА *DRYOPTERIS* ADANS. В РОССИИ

Данный конспект является результатом многолетних полевых наблюдений (2015–2022 гг.), критической ревизии рода в гербарных коллекциях заповедника «Басеги», Пермского Государственного Национально Исследовательского Университета (PERM), Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (LE), Южно-Сибирского ботанического сада (ALTB), а также анализа литературных данных и цифровых материалов гербариев МГУ и Kew Gardens.

### Принцип составления конспекта

По причине того, что многие виды рода являются результатом естественной гибридизации между предковыми формами, состоящими в далёком родстве [Sessa et al., 2012; Vujnoch, 2015], построение системы рода, а именно – выделение секций, встречает определённые трудности. Согласно правилам Международного кодекса номенклатуры водорослей, грибов и растений, каждый вид (вне зависимости от способа его происхождения) должен быть помещен в какую-то единственную секцию, что, при работе с гибридогенными видами, приводит к формированию категорий, содержащих больше субъективную, нежели объективную составляющую. Для решения или, вернее, маскировки данной проблемы<sup>28</sup> Fraser-Jenkins [1986], предложивший систему рода *Dryopteris*, которая используется и по сей день, выделил гибридогенную секцию *Remotae* и поместил туда все

---

<sup>28</sup> Правила, содержащиеся в Международном кодексе номенклатуры водорослей, грибов и растений, которые являются причиной описанной проблемы, дошли до нас в практически неизменном виде с того времени, когда представления о сетчатом характере эволюции растений ещё не были сформированы. По этой причине удовлетворительное решение проблемы размещения гибридогенных видов в системе последует только после корректировки фундаментальных представлений о биоразнообразии и принципов его структурирования.

аллополиплоиды, родительские диплоиды которых принадлежат к секциям, значительно отдаленным друг от друга.

В связи с вышеобозначенными затруднениями, в данной работе было принято решение отказаться от указания секций, однако классический объём рода, изложенный в публикации «A classification of the genus *Dryopteris* (Pteridophyta: Dryopteridaceae)» [Fraser-Jenkins, 1986], сохранён с теми изменениями, которые вносил сам автор [Fraser-Jenkins, 2007]. В дополнение к этому, так как в настоящее время нет данных, позволяющих установить родственные связи между всеми видами рода<sup>29</sup>, отмеченными на территории России, порядок видов в предлагаемом списке носит субъективный характер.

### Структура конспекта

Список содержит 16 наименований видов. Для каждого из них приводится краткая или подробная (если имеется необходимость) номенклатурная характеристика, а также подробное морфологическое описание. Некоторые виды снабжены примечаниями.

В номенклатурной характеристике: сокращения авторов приводятся по Бруммиу и Пауэллу [1992]; сокращения названий публикаций, включающих протолог даются латиницей по В-Р-Н... [1968], В-Р-Н/S... [1991] и ВРН-2... [2004]; сокращения для прочих публикаций приводятся на языке оригинала.

Для составления номенклатурных характеристик были использованы следующие источники: «Pteridophyta флоры Кавказа» [Фомин, 1913], «Флора Западной Сибири» [Крылов, 1927], «Флора Сибири и Дальнего Востока» [Фомин, 1930], «Флора СССР» [Фомин, 1934], *Flora Europaea* [Heywood, 1964], «Flora of Japan» [Ohwi, 1965], «Флора Европейской части СССР» [Бобров,

---

<sup>29</sup> Отдельные эволюционные взаимоотношения (внутри некоторых видовых комплексов) были показаны ранее.

1974], «Флора Сибири» [Данилов, 1988], «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» [Цвелев, 1991], «Определитель папоротников России» [Шмаков, 1999], «Определитель папоротников России, 2-е изд.» [Шмаков, 2009], «Конспект флоры Восточной Европы» [Цвелев, 2012].

Для составления ряда морфологических описаний были использованы данные из некоторых крупных публикаций: «Флора СССР» [Фомин, 1934], «*Dryopteris caucasica* – an ancestral diploid in the male aggregate» [Fraser-Jenkins, Corley, 1972], «*Dryopteris caucasica*, and the cytology of its hybrids» [Fraser-Jenkins, 1976], «Биологическая флора Московской области» [Науялис, Филин, 1983], «Флора Сибири» [Данилов, 1988], «Flora Europaea» [Fraser-Jenkins, 1993], «The Species and subspecies in the *Dryopteris affinis* group» [Fraser-Jenkins, 2007], «New flora of the British Isles» [Stace, 2010], «Biological Flora of the British Isles: *Dryopteris carthusiana*, *D. dilatata* and *D. expansa*» [Rünk et al., 2012], «Some taxa within the '*Dryopteris affinis*' complex» [Trewman, Pigott, 2014].

Плоидность и способ размножения (таблица 10) взяты из: «Unraveling reticulate evolution in North American *Dryopteris* (*Dryopteridaceae*)» [Sessa et al., 2012], «A contribution to the phylogeny of *Dryopteris remota* by genotyping of a fragment of the nuclear *PgiC* gene» [Vujnoch, 2015], «Reproduction and hybridization in ferns» [Hornych, 2020].

Хозяйственное и лекарственное значение цитируется по работам: «Русурсоведение лекарственных растений» [Буданцев, Харитоновна, 1999] и «Дикорастущие полезные растения России» [2001].

### Номенклатура и морфология

Род *Dryopteris* Adans. 1763, Fam. Pl. 2: 20, 551, nom. cons. Фомин, 1913, Pteridof. Фл. Кавк.: 29; Крыл. 1927, Фл. Зап. Сиб. 1: 20; Фомин, 1930, Фл. Сиб. и Дальн. Вост. 5: 44; Фомин, 1934, Фл. СССР, 1: 30; Neuwied, 1964, Fl. Europ. 1: 20; Ohwi, 1965, Fl. Jap.: 63; Бобров, 1974, Фл. Евр. ч. СССР, 1: 80; Данилов,

1988, Фл. Сиб. 1: 60; Цвелев, 1991, Сосуд. Раст. сов. Дальн. Вост. 5: 47; Шмаков, 1999, Определ. папоротн. России: 63; Шмаков, 2009, Определ. папоротн. России, 2-е изд.: 77; Цвелев, 2012, Конс. фл. Вост. Евр., Т. 1: 34. – *Nephrodium* Marthe ex Michx. 1803, Fl. Bor.-Amer. 2: 266. – *Lophodium* Newm. 1851, Phytologist, 4: 371. – *Aspidium* Sw. 1801, Journ. Bot. (Schrader) 1800, 2: 4, 29.

**Т у р у с:** *D. filix-mas* (L.) Schott.

Корневище короткое, более-менее толстое, горизонтальное, обычно с вертикальной или восходящей верхушкой, окружено спирально расположенными основаниями отмерших вай. Вайи обычно довольно крупные (в среднем до 100 см выс.), дважды- или триждыперистые (иногда почти четыреждыперистые), часто имеют желёзки и/или волосковидные чешуйки. Чешуйки плёнчатые, покрывают черешок, рахис (хотя бы в небольшом количестве) и корневище. Черешок без сочленения. Пластинка вайи травянистая или кожистая. Сегменты 1-го порядка (перья) симметричные в верхней части пластинки вайи, симметричные или асимметричные – в нижней. Конечные сегменты (пёрышки), особенно в своей верхней части, имеют зубцы: от едва различимых и тупых до явных и заостренных. Вершины зубцов никогда не заканчиваются единственным длинным и твёрдым острием (как это бывает у видов рода – *Polystichum* Roth). Сорусы округлые, расположены двумя рядами на конечных сегментах вайи. Индузии более-менее крупные, покрывают сорусы целиком, гладкие или слегка сморщенные, почковидные (с одной из сторон всегда имеется глубокий узкий надрез, который доходит до центральной части – места прикрепления к сорусу), с цельным (в молодом состоянии) краем, не плоские (край слегка загибается книзу, как бы обхватывая сорус), белые (без хлоропластов). Споры билатеральные.

Для рода характерны полиплоидизация и межвидовая гибридизация, которая приводит к образованию циторас и гибридогенных видов.

Всего 225–400 видов, в России – 16 видов.

## Ключ для определения видов рода в России

Некоторые эйдологические единицы, обозначенные здесь традиционными видовыми биноминалами, являются гетеродиплоидными или аллотетраплоидными природными образованиями (таблица 10). Данное обстоятельство определяет то, что их морфологические отличия имеют скорее *количественный*, нежели *качественный* характер, а потому при определении конкретного растения следует обращать внимание на ряд *неморфологических* признаков, предлагаемых в данном ключе.

Относительно надёжные признаки, по которым рекомендуется вести определение, выделены полужирным начертанием. Остальные признаки даны для упрощения работы с типичными экземплярами. Если фрагмент ключа не имеет признаков, выделенных полужирным начертанием, значит успешное определение вида потребует знания места сбора и/или проведения цитологического анализа.

1. Нижняя часть пластинки вайи **трижды-четыреждыперистая** ..... 2
- + Нижняя часть пластинки вайи **дваждыперистая**..... 6
2. **Вайи обычно до 30 см дл.**, широкояйцевидные. Конечные сегменты вай несут зубцы **без длинного мягкого острия** на верхушке. Встречается на Дальнем Востоке (известно только одно местонахождение – Приморский край, окр. сел. Киевка) ..... *D. chinensis*
- + **Вайи более 50 см дл.**, от эллиптических до яйцевидных. Конечные сегменты вай несут **крупные зубцы с заметным мягким острием** на верхушке ..... 3
3. Чешуйки на черешке редкие, на всём протяжении только **одноцветные**, светло-бурые ..... 4
- + Черешок густо покрыт **двухцветными** чешуйками с тёмно-бурой продольной полосой или с тёмно-бурой точкой в основании ..... 5
4. Пластинки вай от эллиптических до яйцевидных. Нижние сегменты 1-го порядка (перья) заметно ассиметричные, их самая широкая часть

- образована ближайшей к черешку парой сегментов 2-го порядка (пёрышки). Черешок покрыт одноцветными светло-бурыми чешуйками с цельным краем. Встречается повсеместно.....*D. carthusiana*
- + Пластинки вай широкояйцевидные. Нижние сегменты 1-го порядка (перья) практически симметричные, их самая широкая часть образована удалённой от черешка парой сегментов 2-го порядка (пёрышки). Черешок покрыт одноцветными волосками и светло-бурыми чешуйками, которые часто имеют небольшие зубчики по краю. Встречается на Дальнем Востоке..... *D. goeringiana*
5. Пластинки вай широкояйцевидные. Встречается повсеместно..*D. expansa*
- + Пластинки вай от эллиптических до узкояйцевидных. Встречается только на Кавказе ..... *D. remota*
6. **Вайи до 40–50 см дл.**, густо покрыты короткими железистыми волосками, которые источают **сильный аромат**. Встречается на скалах, каменистых склонах ..... 7
- + **Вайи от 80 см дл.**, иногда покрыты короткими железистыми волосками, которые никогда **не имеют запаха**. Встречаются в основном в хвойных, лиственных и смешанных лесах, зарослях кустарников, на сырых каменистых осыпях (редко), сограх и лесных болотах ..... 9
7. Пластинки вай узкоэллиптические, почти всегда с усечённым основанием отчего кажется, что **их верхняя и нижняя половины явно несимметричны**. Самая широкая часть располагается в основании пластинки или очень близко к нему. Сегменты 1-го порядка (перья) в основном продолговатые, с острой верхушкой. Черешок примерно 1/4 или 1/3 длины пластинки вайи .....*D. villarii*
- + Пластинки вай от ланцетных до линейно-ланцетных, к основанию постепенно и сильно суженные отчего кажется, что **их верхняя и нижняя половины почти симметричны**. Самая широкая часть располагается в середине пластинки. Сегменты 1-го порядка (перья) от ланцетных до

- треугольных, с притупленной верхушкой. Черешок короткий, примерно 1/6 или 1/8 длины пластинки вайи ..... 8
8. Сегменты 2-го порядка (пёрышки) от эллиптических до яйцевидных, с **цельным краем**. Встречается на Дальнем Востоке ..... *D. fragrantiformis*
- + Сегменты 2-го порядка (пёрышки) от продолговатых до яйцевидных, **по краям туповато-зубчатые или мелколопастные**. Встречается повсеместно ..... *D. fragrans*
9. **Вайи не образуют розетку**, их конечные сегменты несут зубцы, которые никогда не заканчиваются длинным мягким острием ..... 10
- + **Вайи образуют розетку**, их конечные сегменты могут иметь зубцы, которые заканчиваются длинным мягким острием..... 11
10. **Спороносные вайи значительно длиннее вегетативных**, слабокожистые. Пластинки спороносных вай – ланцетные, стерильных – продолговатые. Базальные сегменты 1-го порядка короткие, яйцевидные. Встречается повсеместно – в сырых и заболоченных лесах, на лесных болотах..... *D. cristata*
- + **Спороносные вайи не отличаются от вегетативных**, травянистые. Пластинки вай от продолговатых и продолговато-яйцевидных до широкоэллиптических и широкояйцевидных. Базальные сегменты 1-го порядка длинные, ланцетные или продолговатые. Встречается на Дальнем Востоке – в хвойных, лиственных и смешанных лесах, у подножья и в трещинах скал.....*D. monticola*
11. Конечные сегменты вай несут зубцы, которые никогда **не переходят в мягкое острие** ..... 12
- + Конечные сегменты вай несут зубцы, которые **заканчиваются коротким мягким острием** ..... 15
12. Базальные сегменты 1-го порядка часто асимметричные: базископические сегменты 2-го порядка длиннее акроскопических. У основания и в нижней части черешок покрыт редкими буроватыми чешуями и волосками. Встречается на Кавказе .....*D. caucasica*

- + Базальные сегменты 1-го порядка всегда симметричные: базископические сегменты 2-го порядка примерно равны акроскопическим. У основания и в нижней части черешок покрыт множеством чешуй и волосков ..... 13
- 13. Пластинки вай **травянистые**, от продолговатых до эллиптических. Встречается на Дальнем Востоке ..... *D. sichotensis*
- + Пластинки вай **кожистые**, глянцевые, от ланцетных до продолговатых 14
- 14. Нижняя сторона вайи **покрыта большим количеством светлых волосков** как на осях, так и на пластинках сегментов. Чешуйки и волоски на черешке либо прижаты, либо более-менее вверх направлены. Встречается на Дальнем Востоке ..... *D. crassirhizoma*
- + Нижняя сторона вайи либо **лишена волосков**, либо **несёт их только на осях**. Часто чешуйки и волоски на черешке отходят почти под прямым углом (оттопырены). Встречается на Кавказе ..... *D. affinis*
- 15. Сегменты 1-го порядка плоские. Сегменты 2-го порядка (перышки) с усечённым основанием и закруглённой или слегка заострённой верхушкой, цельные с городчато-зубчатыми краями или с несколькими лопастями (реже – долями), которые несут короткие острые зубцы. Встречается повсеместно ..... *D. filix-mas*
- + Сегменты 1-го порядка часто слегка подогнуты вовнутрь. Сегменты 2-го порядка (перышки) с усечённым основанием и тупой верхушкой, цельные с городчато-зубчатыми краями или с едва выраженными лопастями, которые несут короткие тупые зубцы. Встречается на Кавказе (эндемик Главного Кавказского хребта) ..... *D. oreades*

### Список видов рода в России

1. *D. carthusiana* (Vill.) H. P. Fuchs, 1958, Bull. Soc. Bot. Fr. 105: 339; А. Бобр. 1974, во Фл. Евр. части СССР 1: 81; Fras.-Jenk. 1993, in Fl. Europ., ed. 2, 1: 30; Овесн. 1997, Консп. фл. Перм. обл.: 23; Шмаков, 1999, Опред. папоротн. Росс.: 70; Овесн. 2007, в Илл. опр. раст. Перм. кр.: 66. – *Polypodium carthusianum* Vill. 1786, Hist. Pl. Dauph. 1: 292. – *P. spinulosum* O. F. Müll. 1777, in Fl. Dan. XII: tab. 707, non Burm. f. 1768. – *Polystichum spinulosum* Lam. et DC.



1805, Fl. franc. II: 561, p. max. p., non Roth, 1800; Ledeb. 1853, Fl. Ross. IV: 515, p. max. p. – *Aspidium spinulosum* Sw. 1806, Syn. Fil.: 420; Korsh. 1898, Tent. fl. Rossiae or.: 507, p. p. excl. var. *dilatatum* Milde, 1867, Fil. Eur.: 132; Крыл. 1927, Фл. Зап. Сиб. 1: 26, p. p. excl. ssp. *dilatata* Asch. 1896, Syn. I: 32; Говорухин, 1937, Фл. Урала: 52, p. p. excl. ssp. *dilatata* Asch. 1896, Syn. I: 32. – *Dryopteris spinulosa* (O. F. Müll.) Kuntze, 1891, Rev. Gen. plant. II: 813, non Watt, 1869; Фомин, 1934, во Фл. СССР, 1: 40; Игошина, 1966, в Раст. сев. Сиб. и дальн. Вост.: 142; Горчаковский, 1975, Раст. мир высокогорн. Урала: 83. – **Щ. картузи́анский**, или **Карту́зиуса**, или **игóльчатый**, или **ланцетногребéнчатый**, или **шартрёзский**. – Многолетний поликарпик, гемикриптофит. – В хвойных, лиственных и смешанных лесах, зарослях кустарников, на сырых каменистых осыпях (редко), сограх и лесных болотах. – **Евр. ч.** (Аркт., Сев., Зап., Вост., Кавк.), **Урал** (Сев., Средн., Южн.), **Зап. Сиб.** (Обск., Тобол., Ирт., Алт.), **Вост. Сиб.** (Анг.-Саян., Вит.-Алд., Даур.).

Корневище толстое, короткое, косое или (реже) удлинённое и более тонкое, стелющееся. Вайи при близком произрастании особи с другими растениями резко вверх направленные, при одиночном произрастании – более-менее раскидистые, обычно до 70, реже до 100 (150) см дл. и 25 см шир. Черешок обычно короче (примерно 1/4) длины пластинки вайи, покрыт редкими одноцветными светло-бурыми чешуйками без тёмной центральной полосы. Пластинки вай от продолговато-овальных до яйцевидных, с различной степенью рассеченности: на большей протяжённости они дважды-, в основании – триждыперистые. Нижние сегменты 1-го порядка (базальные перья) треугольно-ланцетные, почти супротивные, значительно отставлены от остальных, несимметричные. Остальные перья (обычно до 25 пар) ланцетные, при близком произрастании особи с другими растениями ориентированы практически горизонтально относительно поверхности земли. Сегменты 2-го порядка (пёрышки) плоские, продолговатые, перисторассечённые, самые нижние – на черешочках, верхние – сидячие (часто сливаются между собой), все с зубчиками, переходящими в мягкое острие. Сорусы сгруппированы в

основании пластинки вайи, по одному или в двух рядах на каждом пёрышке, почковидные, 0,5–1 мм в диаметре.

ПРИМЕЧАНИЕ: в качестве характеристики *D. carthusiana* иногда приводят цвет пластинки вайи [Шмаков, 1999; Rünk, Zobel, Zobel, 2012], однако руководствоваться данным признаком можно лишь при предварительном осмотре особей в полевых условиях. Действительно, в смешанных зарослях из *D. carthusiana* и, например, *D. filix-mas* первый вид обычно обнаруживает себя как более светлый в сравнении с *D. filix-mas* и поэтому (учитывая характерный облик) хорошо опознаётся. Напротив, если травостой содержит, помимо *D. carthusiana* и *D. filix-mas* ещё хотя бы *D. expansa*, то даже предварительная идентификация сильно осложняется, так как цвет пластинок вай (и характерный облик) последних двух видов практически идентичен. Если учесть при этом, что цвет и оттенок вай сильно варьируют в зависимости от условий местообитания, то данный признак с трудом можно отнести к значимым для идентификации вида даже в полевых условиях.

ЗНАЧЕНИЕ: декоративное; сурогат табака; корм (для кабарги); лекарственное – антигельминтное средство, используется при дерматомикозах.

**2. *D. expansa*** (C. Presl) Fras.-Jenk. et Jermy, 1977, Fern Gaz. 11: 338; Fras.-Jenk. 1993, in Fl. Europ., ed. 2, 1: 29; Шмаков, 1999, Определ. папоротн. Росс.: 73; Овесн. 2007, в Илл. опр. раст. Перм. кр.: 66. – *Nephrodium expansum* C. Presl, 1825, Reliq. Haenk. 1: 38, non Desv. 1827. – *Polystichum spinulosum* Lam. et DC. 1805, Fl. franc. II: 561, p. min. p.; Ledeb. 1853, Fl. Ross. IV: 515, p. min. p. – *Aspidium spinulosum* Sw. var. *dilatatum* Milde, 1867, Fil. Eur.: 132; Korsh. 1898, Tent. fl. Rossiae or.: 507. – *Aspidium spinulosum* Sw. ssp. *dilatata* Asch. 1896, Syn. I: 32; Крыл. 1927, Фл. Зап. Сиб. 1: 26; Говорухин, 1937, Фл. Урала: 52. – *Dryopteris assimilis* S. Walker, 1961, Amer. Journ. Bot. 48: 607; А. Бобр., 1974, во Фл. Евр. части СССР: 82; Овесн. 1997, Консп. фл. Перм. обл.: 23. – *Dryopteris austriaca* auct. non (Jacq.) Woyнар, 1919, Vierteljahr. Schr. Nat. Ges. Zür. LX: 339; Фомин, 1934, во Фл. СССР, 1: 41; Игошина, 1966, в Раст. сев.

Сиб. и дальн. Вост.: 142; Горчаковский, 1975, Раст. мир высокогорн. Урала: 83. – **Щ. захватывающий**, или **распростёртый**, или **широкий**, или **расширенный**. – Многолетний поликарпик, гемикриптофит. – В хвойных, лиственных и смешанных лесах, на лесных болотах (редко). – **Евр. ч.** (Аркт., Сев., Зап., Вост., Кавк.), **Урал** (Сев., Средн., Южн.), Зап. Сиб. (Обск., Алт.), **Вост. Сиб.** (Путор., Тунг., Анг.-Саян., Вит.-Алд., Даур.), **Дальн. Вост.** (Анад., Камч., Охот., Амг., Зее-Бур., Сах., Кур., Усс.).

Корневище толстое, короткое. Вайи при близком произрастании особи с другими растениями резко вверх направленные, при одиночном произрастании – более-менее раскидистые, обычно до 80, реже до 100 см дл. и 30 см шир. Черешок обычно короче (примерно 1/2) длины пластинки вайи, покрыт большим количеством (особенно в нижней трети) крупных бурых чешуек с тёмной центральной полосой или точкой в основании. Пластинки вай дельтовидные, дельтовидно-овальные, с различной степенью рассеченности: в верхней части они дважды-, в основании – трижды-четыреждыперистые. Нижние сегменты 1-го порядка (базальные перья) наиболее длинные, либо (крайне редко) немного уступают следующей паре перьев (отчего пластинка вайи в общем очертании напоминает широкий треугольник), несимметричные. Остальные перья от треугольно-овальных до ланцетных, на коротких черешочках, равноудалены друг от друга, при близком произрастании особи с другими растениями ориентированы практически горизонтально относительно поверхности земли. Сегменты 2-го порядка обычно в числе 9–17, продолговатые, большей частью перисторассечённые, часто с выпуклыми лопастями и с многочисленными узкими чешуйками по осям, самые нижние на черешочках. Сегменты 3-го порядка часто удлинённые и тупые, на верхушке растопырено-зубчатые. Зубцы длинные, переходят в мягкое острие. Сорусы сгруппированы в основании пластинки вайи, почковидные, 0,5–1 мм в диаметре, обычно в двух рядах на каждом пёрышке.

**ПРИМЕЧАНИЕ:** следует особо подчеркнуть, что такая характеристика, как ориентация нижних сегментов 1-го порядка (базальных перьев)

относительно поверхности земли, не может является руководством для разграничения *D. expansa* и *D. carthusiana*, так как данный признак всецело связан с окружением, в котором произрастает особь: при интенсивном окружении формируется плотная розетка вай с заметно повёрнутыми сегментами, у одиночно стоящих особей формируются рыхлые розетки с раскидистыми, немного повисающими вайями без заметно повёрнутых сегментов.

**ЗНАЧЕНИЕ:** декоративное; лекарственное – антигельминтное, анальгезирующее и ранозаживляющее средство, используется при дерматомикозах, болях в ушах, обладает антимикотической и антипротозойной активностью.

**3. *D. remota*** (A. Br. ex Döll.) Druce, 1908, List Brit. Pl.: 87. – **Щ. отдалённый.** – Многолетний поликарпик, гемикриптофит. – В хвойных, хвойно-широколиственных и смешанных лесах, зарослях кустарников. – **Евр. ч.** (Кавк.).

Корневище толстое, короткое, косое или (реже) удлинённое и более тонкое, стелющееся. Вайи обычно до 70, реже до 100 см дл. и 25 см шир. Черешок обычно короче (примерно 1/4) длины пластинки вайи, густо покрыт бурыми чешуйками с тёмной центральной полосой или точкой в основании. Пластинки вай от продолговато-овальных до яйцевидных, с различной степенью рассеченности: на большей протяжённости они дважды-, в основании – триждыперистые. Нижние сегменты 1-го порядка (базальные перья) треугольно-ланцетные, почти супротивные, несимметричные. Остальные перья ланцетные, при близком произрастании особи с другими растениями ориентированы практически горизонтально относительно поверхности земли. Сегменты 2-го порядка (пёрышки) плоские, продолговатые, перисторассечённые, самые нижние – на черешочках, верхние – сидячие (часто сливаются между собой), все с зубчиками, переходящими в мягкое острие. Сорусы сгруппированы в основании пластинки вайи в одном или двух рядах на каждом пёрышке, почковидные, 0,5–1 мм в диаметре.

ПРИМЕЧАНИЕ: В 1834 году Александр Браун обнаружил странное растение недалеко от Баден-Бадена (Баден-Вюртемберг/Германия). Он подумал, что обнаруженный экземпляр является разновидностью *D. villarii* (согласно номенклатуре того времени – *Aspidium rigidum*). В 1843 году Иоганн Кристоф Дёлль в “Rheinische Flora” [1843] указал наличие этой разновидности для *D. villarii*, ссылаясь на находку Брауна. Позже, в 1851 году Браун изменил свою точку зрения и в книге “Bächtungen über die Vereichung der Reichung in der Natur” [1851] отметил, что найденный им в 1834 году экземпляр является гибридом *D. filix-mas* и *D. carthusiana* или *D. dilatata*. Он поместил данный гибрид в ранг вида и дал ему название – *Aspidium remotum*.

В 1859 году А. Браун обнаружил единственное растение *D. remota* среди большой популяции *D. filix-mas* вблизи Ахена (Северный Рейн-Вестфалия/Германия). Это привело его к выводу, что *D. remota* должен быть разновидностью *D. filix-mas*. Он не понял, что найденное им растение не *D. remota*, а какой-то другой морфологически схожий гибрид. В том же году он пересадил это растение в Ботанический сад Берлина в течение последующих 15 лет отправлял неправильно подписанные exsiccata в другие гербарии [Benl & Eschelmüller, 1973]. Детальное изучение образца вай в одном из гербариев показало, что находка Брауна была вторым экземпляром тетраплоидного гибрида<sup>30</sup> *D. carthusiana* × *D. filix-mas*, обнаруженного ранее на озере Уиндермир (северо-запад Англии) [Krause et al., 2001].

На протяжении всего XX века разными исследователями предлагались возможные родители *D. remota*. Среди них *D. dilatata* и *D. affinis* [Döpp 1932; 1933; 1935; 1939; 1955], *D. affinis* и *D. expansa* [Widén et al., 1971] и т.д., однако ни одна из этих точек зрения не находила серьёзного подтверждения<sup>31</sup>. Чтобы

<sup>30</sup> В настоящее время данные цитологии [Manton, 1950], морфологии [Krause et al., 2001; Freigang et al., 2013], хемотаксономии [Widén et al., 1976] и молекулярной генетики [Freigang et al., 2013] позволяют безошибочно различать *D. remota* и гибрид с озера Уиндермир.

<sup>31</sup> *D. remota* является гетеротриплоидом [Manton, 1950]. Его геном содержит два набора хромосом аллотетраплоидного *D. carthusiana* [Vujnoch, 2015] и один набор хромосом второго родителя. Это исключает *D. affinis*, *D. filix-mas* и *D. dilatata* из претендентов на роль возможного предка *D. remota*. Будучи

пролить свет на продолжающиеся дискуссии, в 2015 году группой авторов [Vujnoch, 2015] был изучен ядерный *PgiC*-маркер нескольких видов рода *Dryopteris*. Результаты данного исследования позволяют сделать вывод, что одним из родителей *D. remota* является *D. carthusiana*, а вторым – гипотетический диплоидный таксон *D. "semiaffinis"*.

**ЗНАЧЕНИЕ:** эндемик с Кавказа, значение для человека не описано.

**4. *D. villarii*** (Bellardi) Woy. ex Schinz & Thell., 1915, Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich 60: 339. – **Щ. Виллара.** – Многолетний поликарпик, гемикриптофит. – На известняковых скалах, каменистых склонах в альпийском и субальпийском поясах. – **Евр. ч.** (Кавк.).

Корневище небольшое, обычно до 10–15 см дл., от горизонтального до восходящего, старые участки густо покрыты черновато-коричневыми отмершими основаниями вай, молодые участки с многочисленными светло-бурыми ланцетными чешуйками. Вайи собраны в компактную розетку, по 4–5 шт., обычно 25–50 см дл. и до 5–13 см шир. Черешок примерно 1/3, реже 1/2 длины пластинки вайи, утолщенный, темно-коричневый у основания и соломенно-желто-зеленоватый в верхней своей части. У основания густо покрыт яйцевидно-ланцетными или ланцетовидными тёмно-бурыми или (реже) тёмно-красными одноцветными чешуями и волосками, которые становятся более редкими в верхней части. Пластинки вай жёсткие, кожистые, от ланцетных до узкоэллиптических, почти всегда с усечённым основанием, дваждыперистые. Самая широкая часть располагается в нижней части пластинки или очень близко к ней, верхушка довольно острая. Сегменты 1-го порядка (перья) в основном продолговатые, с острой верхушкой, самые нижние короткочерешковые с клиновидными основаниями, остальные – сидячие. Нижние сегменты отходят от рахиса под углом около 60°, верхние – почти под прямым. Сегменты 2-го порядка имеют округлые доли с (1–) 2–4 (–

---

апомиктическим таксоном, *D. affinis* передал бы оба набора хромосом *D. remota*, в результате чего получился бы тетраплоид. *D. filix-mas* и *D. dilatata*, в свою очередь, тоже передали бы ровно два набора, поскольку являются тетраплоидами.

б) острыми зубцами на верхушке. Все надземные части растения густо покрыты короткими желтоватыми железистыми волосками, которые источают бальзамический аромат. Сорусы 0,7–1 мм, плотные, расположены в два ряда (от четырех до шести в ряду) на каждом пёрышке, при созревании почти полностью закрывают нижнюю поверхность сегментов. Индузии почковидные, покрыты желёзками.

**5. *D. fragrans* (L.) Schott, 1834, Gen. Fil.: tab. 9. – *Polypodium fragrans* L. 1753, Sp. Pl.: 1089. – **Щ. пахучий.** – Многолетний поликарпик, гемикриптофит. – На скалах, каменистых склонах, осыпях. – **Евр. ч.** (Аркт., Сев.), **Урал** (Сев.), **Зап. Сиб.** (Алт.), **Вост. Сиб.** (Аркт., Путор., Тунг., Лен.-Вил., Анг.-Саян., Вит.-Алд., Даур., Ян.-Кол.), **Дальн. Вост.** (Чук., Анад., Камч., Охот., Амг., Зее-Бур., Сах., Усс.).**

Корневище короткое, толстое, обычно до 10 см дл., от горизонтального до восходящего, старые участки несут отмершие части вай (либо погибшие после зимовки вайи целиком), молодые участки с многочисленными светло-бурыми чешуйками. Вайи располагаются компактно по 4–5 шт., обычно до 40 см дл. и до 8 см шир. Черешок короткий, примерно 1/4 или 1/8 длины пластинки вайи, светло-коричневый по всей длине. Густо покрыт яйцевидно-ланцетными или ланцетовидными светло-бурыми одноцветными чешуями, а также почти сидячими золотистыми желёзками. Пластинки вай жёсткие, кожистые, от ланцетных до линейно-ланцетных, к основанию постепенно и сильно суженные, дваждыперистые. Самая широкая часть располагается в середине пластинки, верхушка довольно острая. Сегменты 1-го порядка (перья) от ланцетных до треугольных, с притупленной верхушкой, сидячие. Все сегменты 1-го порядка отходят от рахиса под углом около 90°. Сегменты 2-го порядка (пёрышки) от яйцевидных до продолговатых, к основанию не суженные, по краям туповато-зубчатые или мелколопастные. Все надземные части растения густо покрыты короткими желтовато-оранжевыми железистыми волосками, которые источают сильный аромат. Сорусы 0,7–0,9 мм, плотные, расположены в два ряда (обычно по два-три) на каждом

пёрышке, при созревании не закрывают нижнюю поверхность сегментов. Индузии почковидные, покрыты желёзками.

**6. *D. cristata* (L.) A. Gray, 1848, Man. Bot.: 631; Крыл., 1927, Фл. Зап. Сиб. 1: 24; Фомин, 1934, во Фл. СССР, I: 39; А. Бобр., 1974, во Фл. Евр. части СССР, I: 81; Fras.-Jenk., 1993, in Fl. Europ., ed. 2, 1: 30; Овесн., 1997, Консп. фл. Перм. обл.: 22; Шмаков, 1999, Опред. папоротн. Росс.: 66; Овесн., 2007, в Илл. опр. раст. Перм. кр.: 65. – *Polypodium cristatum* L., 1753, Sp. Pl.: 1090. – *Polystichum cristatum* Roth, 1800, Tent. Fl. Germ. III: 84; Ledeb., 1853, Fl. Ross. IV: 515. – *Aspidium cristatum* Sw., 1806, Syn. Fil.: 52; Korsh., 1898, Tent. fl. Rossiae or.: 507; Говорухин, 1937, Фл. Урала: 52. – **Щ. гребёнчатый.** – Многолетний поликарпик, гемикриптофит. – В сырых и заболоченных лесах, на лесных болотах. – **Евр. ч.** (Сев., Зап., Вост.), **Урал** (Сев., Средн., Южн.), **Зап. Сиб.** (Обск., Тобол., Ирт., Алт.).**

Корневище укороченное, толстое, косое. Вайи двух видов: спороносные и стерильные. Спороносные вайи длиннее стерильных, направлены резко вверх, обычно 30–50, реже до 70 см дл. и 6–15 см шир. Стерильные вайи более-менее раскидистые, обычно  $\frac{3}{4}$  от дл. спороносных вай и до 15 см шир. Черешок короче (примерно  $\frac{1}{3}$ – $\frac{1}{2}$ ) длины пластинки вайи, покрыт редкими одноцветными бурыми чешуйками. Пластинки спороносных вай удлинённо-ланцетные, у стерильных – продолговатые, на большом своём протяжении дважды-перистые. Сегменты 1-го порядка (перья) на вегетативных вайях сближенные, на спороносных – несколько расставленные, очередные, зачастую (особенно в нижней части вайи) направлены вверх, плоские. Базальные перья на черешочках, треугольно-ланцетные или коротко-дельтовидные с сердцевидным основанием, короче и шире остальных перьев. Сегменты 2-го порядка (пёрышки) продолговатые, тупые, по краю зубчатые. Зубцы острые, оттянуты в небольшое острие. Сорусы крупные, почковидные, немногочисленные, расположены в два ряда.

**ЗНАЧЕНИЕ:** лекарственное – отхаркивающее средство, используется при снятии симптомов лихорадки.



7. *D. caucasica* (A. Br.) Fraser-Jenkins et Corley, 1972, Brit. Fern Gaz. 10(5): 221–231. – **Щ. кавкázский**. – Многолетний поликарпик, гемикриптофит. – В хвойных, хвойно-широколиственных и широколиственных лесах. – **Евр. ч.** (Кавк.).

Корневище мощное, обычно около 35 см длиной и 10 см в диаметре, у молодых растений вертикальное, позже полегающее, неразветвлённое, густо покрыто ланцетными, одноцветными, тёмно-бурыми чешуйками. Вайи обычно в плотной розетке, до 100 см дл. и до 35 см шир. Черешок короче (примерно  $1/4 - 1/2$ , реже  $1/6$ ) длины пластинки вайи, бледно-желтовато-зеленый или почти белый в зрелом состоянии, покрыт редкими одноцветными, ланцетными или линейно-ланцетными чешуями и волосками длиной до 2 см. Молодые чешуи светло-бурые, с возрастом они темнеют. Рахис, как и черешок, имеет чешуи, которые становятся бледными и очень узкими ближе к вершине. Пластинки вай плоские, травянистые, от яйцевидно-ланцетных до эллиптических, с (иногда) усечённым основанием и заострённой верхушкой, почти на всём своём протяжении дваждыперистые. Верхняя поверхность вайи обычно бледно-зеленая. Сегменты 1-го порядка (перья) отходят почти под прямым углом от рахиса, плоские, до 20 см дл, до 5 см шириной, сидячие или на очень коротких черешочках, в очертании от ланцетных до эллиптических, часто асимметричные: базископические сегменты 2-го порядка длиннее акроскопических, вершина вытянута. Сегменты 2-го порядка (пёрышки) узколанцетные, у основания усеченные, верхушка острая. Базальная пара имеет короткие черешочки с крылом. Средние сегменты 2-го порядка сидячие, обычно намного длиннее первой (базальной) пары. Края пёрышек глубоко разделены, почти рассечены, с 2–5 острыми зубцами. Первая пара долей первого базископического сегмента 2-го порядка несколько больше остальных и обычно несёт по 8–10 зубчиков. Зубцы острые и отчетливо видны, без острия на верхушке. Сорусы располагаются парами на каждом конечном сегменте. Индузии диаметром 1–2 мм, плоские, почковидные, очень тонкие, иногда имеют рваный край.

ЗНАЧЕНИЕ: эндемик с Кавказа, значение для человека не описано.

**8. *D. affinis*** (Löwe) Fraser-Jenkins, 1979, Brit. Fern Gaz. 12(1): 56. – **Щ. рѳдственный.** – Многолетний поликарпик, гемикриптофит. – В хвойных, хвойно-широколиственных и смешанных лесах, на каменистых осыпях. – **Евр. ч.** (Зап., Кавк.).

Корневище мощное, обычно до 30–35 см длиной и до 10 см диаметром, у молодых растений вертикальное, позже полегающее. Вайи при произрастании особи на каменистых осыпях образуют плотную розетку, при произрастании в лесных фитоценозах – более-менее раскидистые, обычно 50 – 90, реже до 100 см дл. и до 30 см шир. Черешок короче (примерно 1/6 – 1/8) длины пластинки вайи, покрыт большим количеством (особенно в нижней трети) коротких чешуек и волосков (на живых растениях хорошо заметно, что чешуи и волоски сильно оттопырены). Чешуи разнообразного цвета, чаще всего от светло- до темно-золотисто-бурого, с более темными центральными частями и основаниями, но не двуцветные. Пластинки вай плоские, глянцевые, кожистые, от узкоэллиптических до продолговато-ланцетных, с заострѳнной верхушкой и клиновидным основанием, с наибольшей шириной в своей средней части, почти на всѳм своѳм протяжении дваждыперистые. Сегменты 1-го порядка (перья) симметричные, плоские, очередные, по 22–42 с каждой стороны, сидячие или короткочерешковые, 1,5–3 см шириной, не сужаются или почти не сужаются на большом протяжении своей длины, в очертании от линейно-ланцетных до треугольных (базальная пара перьев), с усечѳнным основанием. Сегменты 2-го порядка (перышки) продолговатые, с усечѳнным основанием и тупой верхушкой, цельные, с городчато-зубчатыми краями. Зубцы короткие, всегда притуплены, без острия на верхушке. Сорусы располагаются парами на каждом конечном сегменте. Индузии диаметром 1–2 мм, сильно выпуклые, почковидные, цельнокрайние.

**9. *D. filix-mas*** (L.) Schott, 1834, Gen. Fil.: tab. 9; Крыл., 1927, Фл. Зап. Сиб. 1: 22; Фомин, 1934, во Фл. СССР, I: 36; Игошина, 1966, в Раст. сев. Сиб. и дальн. Вост.: 141; А. Бобр., 1974, во Фл. Евр. части СССР, I: 81; Fras.-Jenk.,

1993, in Fl. Europ., ed. 2, 1: 28; Овесн., 1997, Консп. фл. Перм. обл.: 22; Шмаков, 1999, Опред. папоротн. Росс.: 66; Овесн., 2007, в Илл. опр. раст. Перм. кр.: 66. – *Polypodium filix-max* L., 1753, Sp. Pl.: 1090. – *Polystichum filix-mas* Roth, 1800, Tent. Fl. Germ. III: 82; Ledeb., 1853, Fl. Ross. IV: 514. – *Aspidium filix-mas* Sw., 1806, Syn. Fil.: 55; Korsh., 1898, Tent. fl. Rossiae or.: 506; Говорухин, 1937, Фл. Урала: 51. – **Щ. мужскóй**, или **аптéчный**, или **Пáпоротник мужскóй**. – Многолетний поликарпик, гемикриптофит. – В хвойных, широколиственных, лиственных и смешанных лесах, зарослях кустарников, у подножья гранитных скал, в трещинах скал (редко), по окраинам верховых болот и берегам лесных ручьев. – **Евр. ч.** (Сев., Зап., Вост., Кавк.), **Урал** (Сев., Средн., Южн.), **Зап. Сиб.** (Тобол., Алт.), **Вост. Сиб.** (Тунг., Анг.-Саян., Вит.-Алд., Даур.).

Корневище мощное, обычно 20–35 см длиной и до 5–10 см диаметром, у молодых растений вертикальное, позже лежащее, от косоугольного до дуговидного, редко почти горизонтальное. Вайи при близком произрастании особи с другими растениями образуют плотную розетку, при одиночном произрастании – широко раскидистые, обычно 40 – 80, реже до 140 см дл. и до 40 см шир. Черешок короче (примерно 1/3–1/4) длины пластинки вайи, покрыт большим количеством (особенно в нижней трети) коротких (до 3,5 мм дл.) чешуек и волосков. Молодые чешуи соломенно-жёлтые, с возрастом они буреют. Пластинки вай плоские, едва кожистые, от овально-ланцетных до продолговато-ланцетных, с усечённым основанием и заострённой верхушкой, с наибольшей шириной в своей средней части или чуть выше середины (самые длинные перья 4–14 снизу), почти на всём своём протяжении дваждыперистые. Сегменты 1-го порядка (перья) очередные, отходят почти под прямым углом от рахиса по 15–35 с каждой стороны, плоские, 1,5–3 см шир., сидячие или на очень коротких черешочках, в очертании от продолговато-ланцетных до линейных, усечённые в основании и постепенно заострённые к верхушке. Сегменты 2-го порядка (перышки) от округлых до продолговато-ланцетных, с усечённым основанием и закруглённой, реже слегка заострённой верхушкой, цельные с городчато-зубчатыми краями или с

несколькими лопастями (реже – долями), которые несут зубцы. Зубцы короткие, острые, направлены вверх, без острия на верхушке. Сорусы располагаются парами на каждом конечном сегменте. Индузии диаметром 1–2 мм, почковидные, очень тонкие, цельнокрайние.

**10. *D. oreades* Fomin, 1911, Věstn. Tiflissk. Bot. Sada 18: 20. – Щ. подальпийский, или высокогорный.** – Многолетний поликарпик, гемикриптофит. – В хвойных и смешанных лесах, в зарослях кустарников субальпийского пояса, на осыпях, среди гранитных скал. – **Евр. ч.** (Кавк.).

Корневище мощное, обычно 20–30 см длиной и до 5–8 см диаметром, у молодых растений вертикальное, позже лежащее. Вайи при близком произрастании особи с другими растениями образуют плотную розетку, при одиночном произрастании – более-менее раскидистые, обычно 50–90, реже до 120 см дл. и до 30 см шир. Черешок короче (примерно 1/6–1/8) длины пластинки вайи, покрыт большим количеством (особенно в нижней трети) коротких чешуек и волосков. Молодые чешуи соломенно-жёлтые, с возрастом они буреют. Пластинки вай плоские, кожистые, от продолговато-ланцетных до узколанцетных, с усечённым основанием и заострённой верхушкой, с наибольшей шириной в своей средней части, почти на всём своём протяжении дваждыперистые. Сегменты 1-го порядка (перья) симметричные, очередные, отходят от рахиса под углом около 60° (что связано с особенностями произрастания) по 16–40 с каждой стороны, часто слегка подогнуты вовнутрь, 1,5–3 см шир., сидячие, в очертании от линейно-ланцетных до продолговатых, усечённые в основании и постепенно заострённые к верхушке. Сегменты 2-го порядка (перышки) от округлых до продолговатых, с усечённым основанием и тупой верхушкой, цельные с городчато-зубчатыми краями или с едва выраженными лопастями, которые несут зубцы. Зубцы короткие, всегда притуплены, без острия на верхушке. Сорусы располагаются парами на каждом конечном сегменте. Индузии диаметром 1–2 мм, кожистые, выпуклые, почковидные, цельнокрайние.

**ЗНАЧЕНИЕ:** эндемик с Кавказа, значение для человека не описано.

**11. *D. chinensis*** (Baker) Koidzumi, 1930, Fl. Symb. Orient.-Asiat. 39. Ворошилов, 1982, Опред. Раст. сов. Дальн. Вост.: 14. – *Neprodium chinense* Baker, 1867, in Hook. et Baker, Syn. Fil.: 278. – *Aspidium subtripinnatum* Miq. 1867, Ann. Mus. Bot. Lugd.-Bat. 3: 179. – *Dryopteris subtripinnata* (Miq.) O. Kuntze, 1891, Rev. Gen. 2: 811; Форш, 1964, Ботан. журн. 49, 5: 744; Ворошилов, 1966, Фл. сов. Дальн. Вост.: 20. – **Щ. китайский.** – Многолетний поликарпик, гемикриптофит. – В хвойных и смешанных лесах, на скалах и каменистых осыпях. – **Дальн. Вост.** (Усс.).

Корневище короткое, прямостоячее, густо покрыто тёмно-коричневыми двуцветными или чёрными чешуйками. Вайи образуют плотный пучок, обычно до 30 см дл. и до 10–15 см шир. Черешок зелёный, короче (примерно 1/3) длины пластинки вайи, в основании покрыт небольшим количеством чешуек, на большем своём протяжении – голый. Пластинки вай зачастую изогнутые, травянистые, от треугольных до треугольно-яйцевидных, в основании триждыперистые, начиная с середины – дваждыперистые. По осям несут многочисленные ланцетно-линейные черно-бурые чешуйки. Нижние сегменты 1-го порядка (базальные перья) наиболее длинные, несимметричные, заметно отставлены от вышестоящих сегментов. Остальные перья от треугольно-овальных до ланцетных, на коротких черешочках. Сегменты 2-го порядка продолговатые, большей частью перисторассечённые, часто с выпуклыми лопастями, самые нижние на черешочках. Сегменты 3-го порядка тупые, неглубоко перистые или с редкими зубцами, на верхушках несут острые зубцы. Зубцы короткие, в острие не переходят. Сорусы располагаются парами на каждом конечном сегменте. Индузии диаметром 0,5–1 мм, почковидные, цельнокрайние, целиком покрывают сорус.

**12. *D. goeringiana*** (Kuntze) Koidzumi, 1929, Bot. Mag. (Tokyo). 43: 386; Fraser-Jenkins, 1986, Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Bot. Ser. 14, 3: 194. – *Aspidium goerngianum* G. Kunze, 1848, Bot. Ztschr. 6: 557. – *Athyrium goeringianum* (G. Kunze) Moore, 1860, Ind. Fil.: 185. – *Neprodium laetum* Kom. 1901, Тр. Петерб. ботан. сада, 20: 124. – *Dryopteris laeta* (Kom.) C. Chr. 1906, Inf Fil.: 273; Фомин,

1934, Фл. СССР, 1: 42. – *Nephrodium wladivostokense* V. Fedtsch. 1912, Тр. Петерб. ботан. Сада, 31, 1: 99. – *Dryopteris wladivostokensis* (V. Fedtsch.) Kom. 1934, цит. соч.: 42. – **Щ. Геринга.** – Многолетний поликарпик, гемикриптофит. – В лиственных и смешанных лесах. – **Дальн. Вост.** (Усс.).

Корневище, стелющееся, густо покрыто бледно-бурыми чешуйками. Вайи располагаются близко друг к другу (но не образуют плотную розетку), обычно 50–90 см дл. и до 25 см шир. Черешок зелёный или соломенно-жёлтый, короче (примерно 1/2) длины пластинки вайи, покрыт большим количеством (особенно в нижней трети) волосков и светло-коричневых чешуек (до 1,5 см), которые часто имеют небольшие зубчики по краю. Пластинки вай плоские, травянистые, от яйцевидно-продолговатых до яйцевидных, с усечённым основанием и заострённой верхушкой, почти на всём своём протяжении триждыперистые. Нижние сегменты 1-го порядка (базальные перья) наиболее длинные, несимметричные, слегка сужены к основанию. Остальные перья от продолговато-ланцетных до ланцетных, на коротких черешочках, равноудалены друг от друга, при близком произрастании особи с другими растениями ориентированы практически горизонтально относительно поверхности земли. Сегменты 2-го порядка продолговатые, большей частью перисторассечённые, самые нижние на черешочках. Сегменты 3-го порядка часто удлинённые и острые, на верхушке несут зубцы. Зубцы длинные, переходят в мягкое острие. Сорусы сгруппированы в основании пластинки вайи, почковидные, 0,5–1 мм в диаметре, обычно в двух рядах на каждом пёрышке.

**13. *D. fragrantiformis* Tzvelev, 1989, Новости сист. высш. раст. 26: 5. – Щ. пахучеобразный.** – Многолетний поликарпик, гемикриптофит. – На осыпях, среди скал. – **Дальн. Вост.** (Кур., Усс.).

Корневище короткое, толстое, обычно до 10 см дл., от горизонтального до восходящего, старые участки несут отмершие части вай (либо погибшие после зимовки вайи целиком), молодые участки с многочисленными светло-бурыми чешуйками. Вайи располагаются компактно по 5–7 шт., обычно до 25

см дл. и до 5 см шир. Черешок короткий, примерно 1/8 длины пластинки вайи, светло-коричневый по всей длине. Густо покрыт яйцевидно-ланцетными или ланцетовидными светло-бурыми одноцветными чешуями. Пластинки вай жёсткие, травянистые, от ланцетных до линейно-ланцетных, к основанию постепенно суженные, дваждыперистые. Самая широкая часть располагается в середине пластинки, верхушка довольно острая. Сегменты 1-го порядка (перья) от ланцетных до продолговато-ланцетных, с притупленной верхушкой, сидячие. Все сегменты 1-го порядка отходят от рахиса под углом около 90°. Сегменты 2-го порядка (пёрышки) от яйцевидных до эллиптических, к основанию не суженные, с цельным краем. Все надземные части растения густо покрыты короткими желтовато-оранжевыми железистыми волосками, которые источают сильный аромат. Сорусы 1,5–2 мм, плотные, расположены в два ряда (обычно по два-три) на каждом пёрышке, при созревании перекрывают нижнюю поверхность сегментов. Индузии почковидные, цельнокрайние.

ПРИМЕЧАНИЕ: Иногда в качестве признака, позволяющего отличить *D. fragrantiformis* от схожего вида – *D. fragrans*, указывается характер края индузиев [Цвелев, 1989]: первый из перечисленных видов имеет цельный край индузиев, второй – выгрезенно-зубчатый. Анализ гербарных материалов показал, что оба этих вида имеют цельнокрайние индузии как в молодом, так и во взрослом состоянии.

**14. *D. crassirhizoma*** Nakai, 1920, Cat. Sem. Spor. Hort. Bot. Univ. Imp. Токуо. 32; Ворошилов, 1982, Опред. Раст. Сов. Дальн. Вост.: 14. – *D. buschiana* Fomin, 1930, Фл. Сиб. и Дальн. Вост. 5: 52, с илл.; Фомин, 1934, Фл. СССР, 1: 35. – **Щ. толстокорневищный.** – Многолетний поликарпик, гемикриптофит. – В хвойных и смешанных лесах, в зарослях кустарников. – **Дальн. Вост.** (Амг., Зее-Бур., Сах., Кур., Усс.).

Корневище толстое, прямостоячее или косо восходящее, густо покрыто тёмно-коричневыми глянцевыми чешуйками. Вайи образуют плотную розетку, обычно 90–120 см дл. и до 30 см шир. Черешок зелёный, короче

(примерно 1/5) длины пластинки вайи, на всём протяжении покрыт большим количеством чешуек и волосков. Чешуйки 1–3 см, глянцевые, от светло-коричневых до тёмно-коричневых. Нижние крупные, постепенно сужаются кверху, верхние – линейные или шиловидные, часто скрученные. Пластинки вайи плоские, глянцевые, кожистые, от продолговатых до продолговато-яйцевидных, с заострённой верхушкой и клиновидным основанием, с наибольшей шириной в своей средней части, почти на всём своём протяжении дваждыперистые. Сегменты 1-го порядка (перья) симметричные, очередные, отходят от рахиса под углом около 90° до 30 с каждой стороны, сидячие, в очертании от ланцетных до продолговатых, усечённые в основании и постепенно заострённые к верхушке. Сегменты 2-го порядка (перышки) от продолговатых до продолговато-ланцетных, со сросшимися основаниями и притупленной верхушкой, цельные, с городчато-зубчатыми краями, которые заметно подогнуты книзу. Зубцы короткие, не имеют острия на верхушке. Рахис с линейно-ланцетными многократно-закрученными красновато-коричневыми чешуйками. Сорусы располагаются парами на каждом конечном сегменте. Индузии диаметром 1 мм, кожистые, оттопырены своими свободными концами, почковидные, цельнокрайние, покрывают сорус не целиком.

**15. *D. monticola*** (Makino) C. Christensen, 1906, Index Filic. 278; Ворошилов, 1966, Фл. сов. Дальн. Вост.: 20. – *Nephrodium monticola* Makino, 1899, Bot. Mag. Tokyo, 13: 80. – *D. goldiana* (Hook.) A. Gray subsp. *monticola* (Makino) Fras-Jenk. 1986, Bull Brit. Mus. (Nat. Hist.). Bot. 14, 3: 192. – **Щ. гóрный.** – Многолетний поликарпик, гемикриптофит. – В лиственных лесах, на осыпях, среди скал, в зарослях кустарников. – **Дальн. Вост.** (Сах., Кур.).

Корневище толстое, стелющееся, густо покрыто тёмно-коричневыми чешуйками. Вайи располагаются близко друг к другу (но розетку не образуют), обычно 90–100 см дл. и до 30 см шир. Черешок зелёный или соломенно-жёлтый, короче (примерно 1/2) длины пластинки вайи, покрыт большим количеством (особенно в нижней трети) коротких светло-бурых



чешуек и волосков. Пластинки вай плоские, травянистые, от продолговатых до продолговато-яйцевидных, часто с усечённым основанием и резко заострённой верхушкой, с наибольшей шириной в своей средней части, почти на всём своём протяжении дваждыперистые. Сегменты 1-го порядка (перья) асимметричные, очередные, отходят от рахиса под углом около 90° по 12–16 с каждой стороны, сидячие, в очертании от линейно-ланцетных до продолговатых, усечённые в основании и постепенно заострённые к верхушке. Сегменты 2-го порядка (перышки) от продолговатых до продолговато-ланцетных, с усечённым основанием и тупой верхушкой, цельные, с городчато-зубчатыми краями. Зубцы короткие, несут небольшое острие на верхушке. Рахис с блестящими линейными бледно-коричневыми плёнками. Сорусы располагаются парами на каждом конечном сегменте. Индузии диаметром 1 мм, кожистые, выпуклые, почковидные, цельнокрайние.

**16. *D. sichotensis*** Kom, 1916, Изв. Ботан. Сада Петра Великого, 16: 146; Фомин, 1934, Фл. СССР, 1: 37; Ворошилов, 1982, Опред. Раст. Сов. Дальн. Вост.: 14. – *D. coreano-montana* Nakai, 1921, Bot. Mag. Токуо, 35: 132; Воробьёв, 1964, Ком. Чтения (Владивосток), 12: 47; Ворошилов, 1982, цит. соч.: 14; in adnot. – *D. barbellata* Fomin, 1930, Фл. Сиб. и Дальн. Вост. 5: 59, с илл. – *D. sichotensis* subs. *coreano-montana* (Nakai) Worosch. 1985, Флорист. Иссл. В разных р-нах СССР: 144. – **Щ. сихотэ-алинский.** – Многолетний поликарпик, гемикриптофит. – В хвойных и смешанных лесах. – **Дальн. Вост.** (Амг., Зее-Бур., Сах., Усс.).

Корневище короткое, мощное. Вайи при близком произрастании особи с другими растениями образуют плотную розетку, при одиночном произрастании – широко раскидистые, обычно 60 – 80, реже до 150 см дл. и до 40 см шир. Черешок короче (примерно 1/8) длины пластинки вайи, покрыт большим количеством (особенно в нижней трети) светло-булых чешуек и волосков. Пластинки вай плоские, от овальных до продолговато-ланцетных, к основанию постепенно суженные, с наибольшей шириной в своей средней части или чуть выше середины, почти на всём своём протяжении

дваждыперистые. Сегменты 1-го порядка (перья) очередные, 1,5–3 см шир., сидячие или на очень коротких черешочках, в очертании от продолговато-ланцетных до линейных, усечённые в основании и постепенно заострённые к верхушке. Сегменты 2-го порядка (перышки) от продолговатых до продолговато-ланцетных, с туповато-зубчатыми краями, нижние у основания более-менее суженные, средние и верхние переходят на центральную жилку. Зубцы короткие, притупленные, без острия на верхушке. Сорусы располагаются парами на каждом конечном сегменте. Индузии диаметром 1–2 мм, почковидные, цельнокрайние.

ПРИМЕЧАНИЕ: Для разграничения *D. sichotensis* Kom. и *D. barbellata* Fomin используются морфологические признаки, которые нельзя считать диагностическими из-за их непостоянства. По этой причине, вслед за Н.Н. Цвелевым, обработавшим род *Dryopteris* в сводке «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» [1991], второй из обозначенных видов приводится как синоним.

## Уровни плоидности и способы размножения

**Таблица 10. Список европейских видов рода с избранными характеристиками: плоидность и способ размножения**

Вид	Плоидность	Способ размножения
<i>Dryopteris affinis</i>	2х (гетеродиплоид)	Апомиксис
<i>Dryopteris carthusiana</i>	4х (аллотетраплоид)	Половой
<i>Dryopteris caucasica</i>	2х	Половой
<i>Dryopteris cristata</i>	4х (аллотетраплоид)	Половой
<i>Dryopteris expansa</i>	2х	Половой
<i>Dryopteris filix-mas</i>	4х (аллотетраплоид)	Половой
<i>Dryopteris fragrans</i>	2х	Половой
<i>Dryopteris oreades</i>	2х (гомодиплоид)	Половой
<i>Dryopteris remota</i>	3х (гетеротриплоид)	Апомиксис
<i>Dryopteris villarii</i>	2х	Половой

## ВЫВОДЫ

1. Род *Dryopteris* в России представлен 16 эйдологическими единицами, которые имеют объективные отличительные черты и могут рассматриваться в ранге вида: *D. carthusiana* (Vill.) H. P. Fuchs, *D. expansa* (C. Presl) Fras.-Jenk. et Jermy, *D. remota* (A. Br. ex Döll.) Druce, *D. villarii* (Bellardi) Woyn. ex Schinz & Thell., *D. fragrans* (L.) Schott, *D. cristata* (L.) A. Gray, *D. caucasica* (A. Br.) Fraser-Jenkins et Corley, *D. affinis* (Löwe) Fraser-Jenkins, *D. filix-mas* (L.) Schott, *D. oreades* Fomin, *D. chinensis* (Baker) Koidzumi, *D. goeringiana* (Kuntze) Koidzumi, *D. fragrantiformis* Tzvelev, *D. crassirhizoma* Nakai, *D. monticola* (Makino) C. Christensen, *D. sichotensis* Kom.
2. Поскольку ряд эйдологических единиц (а именно – полиплоиды) входящих в род *Dryopteris*, имеет только *количественные*, но не *качественные* морфологические отличия, основой системы рода должны выступать сведения о морфологических признаках видов, а также данные, полученные с использованием методов проточной цитометрии (содержание ДНК, плоидность) и молекулярно-генетического анализа (показатели информационно-энтропийной меры Шеннона и статистики Нея).
3. Следующие морфологические признаки, используемые в ключах для определения, нельзя считать диагностическими: цвет, оттенок и характер поверхности пластинки вайи; отношение длины черешка к длине пластинке вайи; форма, цвет и оттенок чешуй на черешке; наличие, отсутствие или количество железистых волосков; способность вай переживать зимний период.  
Некоторые из перечисленных признаков имеют значение при определении конкретных видов рода, однако не обладают диагностической силой при работе с родом *в целом*.

4. Для получения доказательств отсутствия *D. dilatata* на территории России, образцы нескольких Российских и Европейских представителей *Dryopteris dilatata* комплекса были исследованы при помощи проточной цитометрии. Полученные данные позволяют сделать вывод о том, что тетраплоидный вид *D. dilatata* должен быть исключён из флористических списков субъектов РФ: все проанализированные образцы, собранные на территории России, показали относительное постоянство размера генома – от 15,77 пг до 23,64 пг, что соответствует диплоидному цитотипу. Образцы, продемонстрировавшие значения в районе – 35,57 пг–37,78 пг и определяемые как *D. dilatata*, были собраны за пределами России.
5. Данные, полученные в ходе оценки молекулярно-генетической изменчивости *D. expansa*, согласуются с оценкой морфологии вегетативных органов и ультраструктуры спор: деление такого вида как *D. expansa* s.l. на *D. expansa* s.s. и *D. assimilis* нецелесообразно. Аргументами в пользу такого решения выступают следующие показатели: Используемая в настоящем исследовании информационно-энтропийная мера Шеннона (I) демонстрирует значение 0,322 на всю выборку для шести исследованных групп. Поскольку выборка включала растения из таких удалённых регионов как Европа, Урал и Алтай, значение этого показателя можно считать низким: сравнивая значение меры Шеннона с литературными данными, мы обнаруживаем, что *D. fragrans* демонстрирует более высокий уровень разнообразия – 0,343 при анализе не столь удалённых Канадских и Американских популяций. Аналогичные значения имеет показатель подразделённости групп Нея ( $F_{ST}$ ). В исследовании *D. fragrans* общее значение этого показателя было на уровне 0,213. Значение данного показателя для *D. expansa* – 0,214 (для всей выборки). При этом, как и в случае с *D. expansa*, морфологически *D. fragrans* – это неделимая единица.

## СПИСОК ИСПОЛЬЗУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абрамсон Н. И. Молекулярные маркеры, филогеография и поиск критерия разграничения видов // Тр. ЗИН РАН, прил. № 1. – 2009. – Т. 313, разд. 3. – С. 185–198.
2. Аскеров А. М., Бобров А. Е. К систематике некоторых родов папоротников из Тальша // Бот. журн. – 1972. – Т. 57, № 10. – С. 1296–1301.
3. Аскеров А. М., Унал А. О видовом статусе некоторых щитовников (*Dryopteris* Adans. s. str.) флоры Азербайджана // *Turczaninowia*. – 2016. – Т. 19, № 1. – С. 79–86.
4. Бобров А. Е. Род Щитовник – *Dryopteris* // Флора Европейской части СССР. – Л., 1974. – Т. 1. – С. 80–82.
5. Бобров Е. Г. Карл Линней, 1707–1778. – Л.: Наука, 1970. – 285 с.
6. Виньковская О. П., Калюжный С. С. Экоморфологическая структура птеридофлоры Байкальской Сибири // Вестник ИрГСХА. – 2018. – № 86. – С. 84–91.
7. Буданцев А. Л., Харитонов Н. П. Ресурсоведение лекарственных растений: Методическое пособие к производственной практике для студентов фармацевтического факультета. – СПб.: СПХФА, 1999. – 87 с.
8. Гайденок В. П., Смирнов Г. А. Западноевропейская наука в Средние века. – М.: Наука, 1989. – 352 с.
9. Говорухин В. С. Флора Урала. – Свердловск: Обл. изд-во, 1937. – 536 с.
10. Грушецкая З.Е., Никитинская Т.В., Кубрак С.В., Дзюбан О.В., Кухарева Л.В., Поликсенова В.Д., Титок В.В., Лемеш В.А., Парфенов В.И., Хотылева Л.В. Использование ISSR-анализа для изучения внутри- и межвидового генетического полиморфизма различных таксонов высших растений // Вестник БГУ. 2013. Сер 2, № 3. С. 50–56.

11. Гуреева И. И. Систематика папоротникообразных, проблема вида и видообразование у папоротников // Эволюционная биология: материалы II Междунар. конф. «Проблема вида и видообразование». – Томск, 2002. – Т. 2. – С. 145–164.
12. Гуреева И.И., Феоктистов Д.С., Кузнецов А.А. Опыт применения молекулярного анализа в демографических исследованиях папоротников // Систематические и флористические исследования Северной Евразии. 2019. Т. 1. С. 172–175.
13. Данилов М. П. *Dryopteris* Adans. – Щитовник // Флора Сибири. *Lycopodiaceae – Hydrocharitaceae*. – Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1988. – С. 60–62.
14. Дарвин Ч. Происхождение видов путём естественного отбора, или сохранение благоприятных рас в борьбе за жизнь. – Л.: Наука, 1991. – 539 с.
15. Дикорастущие полезные растения России / Отв. ред. А. Л. Буданцев, Е. Е. Лесиовская. – СПб.: Издательство СПХФА, 2001. – 663 с.
16. Животовский Л. А. Показатель внутривидового разнообразия // Журн. общ. биологии. – 1980. – Т.41, №6. – С. 828–836.
17. Игошина К. Н. Флора горных и равнинных тундр и редколесий Урала // Растения Севера Сибири и Дальнего Востока. Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение. – М.; Л.: Наука, 1966. – Вып. 6. – С. 135–223.
18. Иллюстрированный определитель растений Пермского края / под ред. С.А. Овеснова. – Пермь: Кн. мир, 2007. – 740 с.
19. Календарь Р. Н. Анализ молекулярно-генетического полиморфизма природных популяций редких видов растений Урала с помощью ретротранспозонов / Р. Н. Календарь, С. В. Боронникова // Материалы Четвертого Моск. междунар. конгресса. Ч.2. – М.: ЗАО «Экспо-биохим-технологии»; Изд-во РХТУ им. Д.И. Менделеева, 2007. – 121 с.

20. Калюжный С. С., Виньковская О. П. Конспект птеридофлоры Байкальской Сибири // Вестник КрасГАУ. – 2015. – № 4. – С. 102–112.
21. Камелин Р. В. Лекции по систематике растений. Главы теоретической систематики растений. – Барнаул: Азбука, 2004. – 226 с.
22. Камелин Р. В. Особенности видообразования у цветковых растений // Тр. ЗИН РАН, прил. № 1. – 2009. – Т. 313, разд. 2. – С. 141–149.
23. Камелин Р. В. Систематика растений как искусство // Turczaninowia. – 2016. – Т. 19, № 4. – С. 18–24.
24. Комаров В. Л. Флора Маньчжурии. Т. 1 // Тр. СПб. бот. сада. – 1901. – Т. 20. – С. 1–559.
25. Комаров В. Л. Учение о виде у растений: Страница из истории биологии. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. – 212 с.
26. Конспект флоры Восточной Европы. Т.1 / Под ред. Н. Н. Цвелева. – М.; СПб.: Т-во науч. изд. КМК, 2012. – 630 с.
27. Крылов П. Н. Флора Западной Сибири: В 12-ти вып. 2-е доп. и расшир. изд. «Флоры Алтая и Томской губернии». – Томск: Отд-ние Рус. Бот. о-ва, 1927. – Вып. 1. – 138 + XXIV с.
28. Кузнецов В.М. Методы Нея для анализа генетических различий между популяциями // Проблемы биологии продуктивных животных. 2020. Вып. 1. С. 91–110.
29. Кузнецов В. М. Информационно-энтропийный подход к анализу генетического разнообразия популяций (аналитический обзор). Аграрная наука Евро-Северо-Востока. – 2022. – Т. 23(2). – С. 159–173.
30. Лацинский Н. Н., Шорина Н. И. Онтогенез спорофита и структура ценопопуляций *Polystichum braunii* (Spenn.) Fee в черневой тайге Салаирского кряжа // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. – 1985. – № 2. – С. 35–44.
31. Литвинская С. А. Таксономия и ключи для определения споровых растений западного Кавказа // Ботанический вестник Северного Кавказа. – 2020. – № 1. – С. 23–45.



32. Лобанов В. С. ЛЕКАРСТВЕННЫЕ РАСТИТЕЛЬНЫЕ РЕСУРСЫ ЛЕСНЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ КИРОВСКОЙ ОБЛАСТИ // Актуальные проблемы экологии и природопользования в современных условиях. – 2018. – С. 66–68.
33. Маевский Л. С. Флора средней России. – М.: Издание М. и С. Сабашниковых, 1902. – 693 с.
34. Малых С. Ю. Род *Dryopteris* Adans. в заповеднике Басеги // Результаты, перспективы и актуальные проблемы организации научных исследований на ООПТ Урала и Поволжья: материалы межрегион. науч.-практ. конф. – Пермь, 2016. – С. 110–115.
35. Малых С. Ю. Виды, слагающие *Dryopteris dilatata* комплекс, в Пермском крае // Вестник Пермск. ун-та. Серия: Биология. – 2017. – № 4. – С. 380–389.
36. Малых С. Ю. О возможности и целесообразности создания системы отдельного рода с привлечением большого числа таксономических признаков // Исследования в области ботаники, генетики и микологии: материалы Всерос. науч. конф., посвященной 105-летию кафедры ботаники и генетики растений ПГНИУ и памяти заслуженных профессоров ПГНИУ В. А. Верещагиной и Е. И. Демьяновой / Перм. ун-т. – Пермь, 2022. – С. 24–29.
37. Малюта О. В., Гончаров Е. А. Биоиндикация в условиях радиоактивного загрязнения // Вестник Поволжского государственного технологического университета. Серия: Лес. Экология. Природопользование. – 2016. – Т. 2, № 1. – С. 80–84.
38. Международный кодекс ботанической номенклатуры (Венский кодекс), принятый Семнадцатым международным ботаническим конгрессом, Вена, Австрия, июль 2005 г. Перевод с английского / отв. ред. Н. Н. Цвелев. – М.; СПб.: Т-во науч. изд. КМК, 2009. – 282 с.
39. Моргун Д. В. Проблема вида в контексте формирования неклассической биологии: автореф. дис. ... канд. филос. наук. – М., 2005. – 24 с.

40. Мочалов А. С., Гуреева И. И., Науменко Н. И. Птеридофлора Урала. I. Аннотированный список папоротников Урала и прилегающих территорий // Вестник Томск. гос. ун-та. Биология. – 2010. – Т. 11, № 3. – С. 18–30.
41. Науялис И. И., Филин В. Р. Щитовник мужской // Биологическая флора Московской области. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1983. – Вып. 7. – С. 3–25.
42. Овеснов С. А. Конспект флоры Пермской области. – Пермь: Изд-во Пер. ун-та, 1997. – 252 с.
43. Павлинов И. Я. Есть ли биологический вид, или в чем «вред» систематики // Журн. общ. биол. – 1992. – Т. 53, № 5. – С. 757–767.
44. Павлинов И. Я. Научный плюрализм и проблема вида в биологии // Философский век. Альманах 33. Карл Линней в России. – СПб.: Центр истории идей, 2007. – С. 127–133.
45. Павлинов И. Я. Проблема вида в биологии – ещё один взгляд // Тр. ЗИН РАН, прил. № 1. – 2009. – Т. 313, разд. 4. – С. 250–271.
46. Павлинов И. Я. Современная систематика: традиции и новации // Природа. – 2011. – № 10. – С. 35–40.
47. Павлинов И. Я. История биологической систематики: эволюция идей. – Saarbrücken: Palmarium Academic Publishing, 2013. – 476 с.
48. Павлинов И. Я., Любарский Г. Ю. Биологическая систематика: эволюция идей // Сб. тр. зоол. музея МГУ. – М.: Т-во науч. изд. КМК, 2011. – Т. 51. – С. 3–676.
49. Поппер Карл Р. Два облика здравого смысла: аргумент за реализм здравого смысла и против теории познания здравого смысла // Объективное знание. Эволюционный подход. – М: Эдиториал УРСС, 2002. – С. 40–107.
50. Рассел Б. Проблемы философии // Избранные труды. – Новосибирск: Сиб. унив. изд-во, 2009. – С. 33–120.
51. Рупрехт Ф. И. Флора Северного Урала. – СПб, 1854. – 51 с.

52. Савина Д. С. Использование папоротников в различных отраслях промышленности // Качество продукции, технологий и образования. – 2016. – С. 174–177.
53. Светлакова Т.Н., Бобошина И.В., Нечаева Ю.С., Боронникова С.В. Генетическая дифференциация популяций *Populus tremula* L. в Пермском крае на основании полиморфизма ISSR-маркеров // Аграрный вестник Урала. – 2012. – Вып. 3. – С. 11–13.
54. Симпсон Д. Г. Принципы таксономии животных. – М.: Т-во науч. изд. КМК, 2006. – 293 с.
55. Соболевский Г. Ф. САНКТПЕТЕРБУРГСКАЯ ФЛОРА или описание находящихся в Санктпетербургской губернии природных растений, с приложением некоторых иностранных, кои на открытом воздухе в здешнем страноположении удобно произрастают, и с показанием оных силы, действия и употребления, в пользу для сельских жителей и любителей травознания. Творение Надворного Советника, Медицины Доктора, Государственной Медицинской Коллегии и Экономического Санктпетербургского Общества почетного Члена, Ботаники и материи Медики Профессора, Григория Соболевскаго. Ч. 2. – СПб: Тип. при Губернском правлении, 1802. – 424 с.
56. Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Том 5 / отв. ред. С. С. Харкевич. – СПб.: Наука, 1991. – 390 с.
57. Степанян Л. С. Вид в пространстве и во времени // Русский орнитологический журнал. – 2002. – Т. 11, № 193. – С. 736–742.
58. Фомин А. В. *Dryopteris* Adanson // Pteridophyta флоры Кавказа. – Юрьев: Типография К. Маттисена, 1913. – С. 29–78.
59. Фомин А. В. *Dryopteris* Adanson // Флора Сибири и Дальнего Востока. – Л.: Типогр. АН СССР, 1930. – Вып. 5. – С. 44–87.
60. Фомин А. В. Род Щитовник – *Dryopteris* Adans. // Флора СССР. – Л.: Изд-во АН СССР, 1934. – Т. 1. – С. 30–44.
61. Хедрик Ф. Генетика популяций. – М.: Техносфера, 2003. – 592 с.

62. Храпко О. В. Биологическое разнообразие рода *Dryopteris* флоры России // Вестник Оренбургского государственного педагогического университета. Электронный науч. журн. – 2016. – № 1. – С. 76–83.
63. Цвелев Н. Н. О некоторых папоротниках (Pteridiophyta) Дальнего Востока // Новости систематики высших растений. – 1989. – Т. 26. – С. 5–11.
64. Цвелев Н. Н. О роде *Dryopteris* Adans. (*Dryopteridaceae*) в Восточной Европе // Новости систематики высших растений. – 2003. – Т. 35. – С. 7–20.
65. Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). – С.-П.: Мир и семья, 1995. – 992 с.
66. Чудновская Г. В. Полезные растения отдела Polypodiophyta (ПАПОРОТНИКОВИДНЫЕ) Иркутского района Иркутской области // Новая наука: Проблемы и перспективы. – 2016. – № 10–2. – С. 16–20.
67. Шмаков А. И. Определитель папоротников России. – Барнаул: Изд-во Алт. ун-та, 1999. – 108 с.
68. Шмаков А. И. Конспект папоротников России // Turczaninowia. – 2001. – Т. 4, вып. 1–2. – С. 36–72.
69. Шмаков А. И. Определитель папоротников России. 2-е изд., перераб. и доп. – Барнаул: РПК «АРТИКА», 2009. – 126 с.
70. Шнеер В. С., Коцеруба В. В. Криптические виды растений и их выявление по генетической дифференциации популяций // Экологическая генетика. – 2014. – Т. 12, № 3. – С. 12–31.
71. Юрцев Б.А. Популяции растений как объект геоботаники, флористики, ботанической географии // Ботанический журнал. – 1987. – Т. 72, № 5. – С. 581–588.
72. Яблоков-Хнзорян С. М. О виде и видообразовании // Журнал общей биологии. – 1981. – Т. 42, № 6. – С. 814–821.

73. Animasaun D.A., Oyedeji S., Ingalhalli R.S., Krishnamurthy R. Polymorphism and genetic diversity assessment of some ornamental ferns by microsatellite (ISSR) markers // *J. Appl. Hortic.* – 2018. – Vol. 20, № 3. – P. 237–241.
74. Assoumane A. Highlighting the occurrence of tetraploidy in *Acacia senegal* (L.) Willd. And genetic variation patterns in its natural range revealed by DNA microsatellite markers / *Tree Genetics & Genomes.* – 2013. – Vol. 9, № 1. – P. 93–106.
75. Barrington D. S., Paris C. A., Ranker T. A. Systematic Inferences from Spore and Stomate Size in the Ferns // *Amer. Fern J.* – 1986. – Vol. 76, № 3. – P. 149–159.
76. Barrington D. S., Haufler C. H., Werth C. R. Hybridization, reticulation, and species concepts in the ferns // *Amer. Fern J.* – 1989. – Vol. 79, № 2. – P. 55–64.
77. Benl G., Eschelmüller A. Über *Dryopteris remota* und ihre Vorkommen in Bayern // *Ber. Bayer. Bot. Ges.* – 1973. – Vol. 44. – P. 101–141.
78. Blasdell R. F. A monographic study of the fern genus *Cystopteris* // *Mem. Torrey Bot. Club.* – 1963. – Vol. 21, № 4. – P. 1–102.
79. Bouchard J. R., Fernando F. F., Bailey S. W., Weber-Townsend J., Leopold D. J. Contrasting patterns of genetic variation in central and peripheral populations of *Dryopteris fragrans* (Fragrant wood fern) and implications for colonization dynamics and conservation // *International Journal of Plant Sciences.* – 2017. – Vol. 178, № 8. – P. 607–617.
80. B-P-H: *Botanico-Periodicum-Huntianum* / ed. by George H. M. Lawrence, A. F. Günther Buchheim, Gilbert S. Daniels and Helmut Dolezal. – Pittsburgh Penn, 1968. – 1063 p.
81. B-P-H/S: *Botanico-Periodicum-Huntianum / Supplementum / Compiled and ed. by Gavin D. R. Bridson with the assistance of Elizabeth R. Smith.* – Pittsburgh Penn, 1991. – 1068 p.

82. BPH-2: Periodicals with Botanical Content / Compiled by Gavin D. R. Bridson. – Pittsburgh Penn, 2004. 2 volumes. – 1470 p.
83. Braun A. Betrachtungen über die Erscheinung der Verjüngung in der Natur, insbesondere in der Lebens- und Bildungsgeschichte der Pflanzen. – Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1851. – 363 p.
84. Britton D. M. The spores of four species of spinulose wood ferns (*Dryopteris*) in Eastern North America // *Rhodora*. – 1968. – Vol. 70, № 783. – P. 340–347.
85. Brown D. F. M. A monographic study of the fern genus *Woodsia* // *Beih. Nova Hedwigia*. – 1964. – Vol. 16. – P. 1–154.
86. Brummit R. K., Powell C. E. Authors of plant names. A list of authors of scientific names of plants, with recommended standard forms of their names, including abbreviations. Kew. – Royal botanic gardens, 1992. – 732 p.
87. Bujnoch W. A contribution to the phylogeny of *Dryopteris remota* by genotyping of a fragment of the nuclear *PgiC* gene // *Fern. Gaz.* – 2015. – Vol. 20, Part 2. – P. 79–89.
88. Carlquist S. The biota of long-distance dispersal. III. Loss of dispersibility in the Hawaiian flora // *Brittonia*. – 1966. – Vol. 18, № 4. – P. 310–335.
89. Crabbe J. A., Jermy A. C., Walker S. Distribution of *Dryopteris assimilis* S. Walker in Britain // *Watsonia*. – 1970. – Vol. 8. – P. 3–15.
90. Camacho F. J., Liston A. Population structure and genetic diversity of *Botrychium pumicola* (*Ophioglossaceae*) based on inter-simple sequence repeats (ISSR). *Am. J. Bot.* – 2001. – Vol. 88. – P. 1065–1070.
91. Cox P. A., Hickey R.J. Convergent megaspore evolution and *Isoetes* // *Amer. Naturalist*. – 1984. – Vol. 124, № 3. – P. 437–441.
92. Ching R.C. A revision of the Chinese and Sikkim-Himalayan *Dryopteris* with reference to some species from neighbouring regions // *Bull. Fan Mem. Inst. Biol. Bot.* – 1938. – Ser. 8, № 5. – P. 363–507.
93. de Groot G. A., During H. J., Ansell S. W., Scheider H., Bremer P., Wubs E. R. J., Maas E. R. J., Korpelainen H., Erkens R. H. J. Diverse spore rains and

- limited local exchange shape fern genetic diversity in a recently created habitat colonized by long-distance dispersal // *Ann. Bot.* – 2012. – Vol. 109. – P. 965–978.
94. Doležel J., Greilhuber J., Lucretti S., Meister A., Lysák M. A., Nardi L., Obermayer L. Plant genome size estimation by flow cytometry: inter-laboratory comparison // *Ann. Bot.* – 1998. – Vol. 82. – P. 17–26.
  95. Dong Y.-H., Chen J. M., Robert G. W., Wang Q. F. Genetic variation in the endangered aquatic fern *Ceratopteris thalictroides* (*Parkeriaceae*) in China: implications from RAPD and ISSR data // *Bot. J. Linn. Soc.* – 2008. – Vol. 157. – P. 657–671.
  96. Dong Y.-H., Gituru R. W., Wang Q.-F. Genetic variations and gene flow in the endangered aquatic fern *Ceratopteris pteridoides* in China, and conservation implications // *Ann. Bot. Fennici.* – 2010. – Vol. 47. – P. 34–44.
  97. Döll J. Ch. Rheinische Flora. Brönner, Frankfurt a. – M., 1843. – 832 p.
  98. Döpp W. Die Apogamie bei *Aspidium remotum* Al. Br. // *Planta.* – 1932. – Vol. 17. – P. 86–152.
  99. Döpp W. Weitere Untersuchungen an apogamen Farnen // *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* – 1933. – Vol. 51. – P. 341–347.
  100. Döpp W. Versuche zur Herstellung von Artbastarden bei Farnen, I // *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* – 1935. – Vol. 53. – P. 630–636.
  101. Döpp W. Cytologische und genetische Untersuchungen innerhalb der Gattung *Dryopteris* // *Planta.* – 1939. – Vol. 29. – P. 481–533.
  102. Döpp W. Experimentell erzeugte Bastarde zwischen *Dryopteris filix-mas* (L.) und *D. paleacea* (Sw.) C. Chr. // *Planta.* – 1955. – Vol. 46. – P. 70–91.
  103. Döpp W., Gätzi W. Der Bastard zwischen tetraploider und diploider *Dryopteris dilatata* // *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* – 1964. – Vol. 74. – P. 45–53.
  104. Ellstrand N. C., Elam D. R. Population genetic consequences of small population size: implications for plant conservation // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* – 1993. – Vol. 24. – P. 217–242.

105. Excoffier L., Smouse P.E., Quattro J.M. Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction data // *Genetics*. – 1992. – Vol. 131, № 2. – P. 479–491.
106. 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. 221–232.
107. Fraser-Jenkins C. R. *Dryopteris caucasica*, and the cytology of its hybrids // *Fern. Gaz.* – 1976. – Vol. 11, Part 4. – P. 263–267.
108. Fraser-Jenkins C. R., Jermy A. C. Nomenclatural notes on *Dryopteris*: 2 // *Fern Gaz.* – 1977. – Vol. 11, Part 5. – P. 338–340.
109. Fraser-Jenkins C. R. A classification of the genus *Dryopteris* (Pteridophyta: *Dryopteridaceae*) // *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Bot)*. – 1986. – Vol. 14, № 3. – P. 183–218.
110. Fraser-Jenkins C. R. *Dryopteris* Adans. // *Flora Europaea*, 2nd ed. – Gateshead: Cambridge University Press, 1993. – Vol. 1. – P. 27–30.
111. Fraser-Jenkins C. R. The species and subspecies in the *Dryopteris affinis* group // *Fern Gaz.* – 2007. – Vol. 18, Part 1. – P. 1–26.
112. Freigang J., Bujnoch W., Zenner G. Erstfunde von *Dryopteris* × *brathaica* Fraser-Jenk. & Reichst. (*Dryopteridaceae*, Pteridophyta) in Süd-Deutschland – morphologische und molekulargenetische Untersuchungen. *Kochia*. – 2013. – Vol. 7. – P. 67–86.
113. Hagenah D. J. Spore studies in the genus *Cystopteris* I. The distribution of *Cystopteris* with non-spiny spores in North America // *Rhodora*. – 1961. – Vol. 63, № 751. – P. 181–193.
114. Haufler C. H. Species concepts and speciation in pteridophytes // *Pteridology in perspective: pteridophyte symposium '95. Proceedings of the Holttum memorial pteridophyte symposium, Kew*. – Kew, 1996. – P. 291–305.
115. Heywood V. H. *Dryopteris* Adans. // *Flora Europea*. – Cambridge: University press, 1964. – Vol. 1. – P. 20–22.



116. Hornych O., Ekrt L., Riedel F., Koutecký P., Košnar J. Asymmetric hybridization in Central European populations of the *Dryopteris carthusiana* group // *Am. J. Bot.* – 2019. – Vol. 106, № 11. – P. 1477–1486.
117. Hornych O. Reproduction and hybridization in ferns. Ph.D. Thesis Series 2020, No. 22. – University of South Bohemia, Faculty of Science, School of Doctoral Studies in Biological Sciences, České Budějovice, Czech Republic. 2020. – 162 p.
118. Hori K., Zhou X., Shao W., Yan Y-H., Wang R-X., Murakami N. New diploid sexual cytotypes of *Dryopteris* sect. *Erythrovariae* (*Dryopteridaceae*) in China // *Acta Phytotaxon. Geobot.* – 2018. – T. 69, № 2. – P. 127–133.
119. Hori K., Okuyama Y., Watano Y., Murakami N. Recurrent hybridization without homoeologous chromosome pairing in the *Dryopteris varia* complex (*Dryopteridaceae*) // *Chromosome Botany.* – 2018. – T. 13, № 1. – P. 9–24.
120. Holsinger K.E., Weir B.S. Genetics in geographically structured populations: defining, estimating and interpreting  $F_{ST}$  // *Nat. Rev. Genet.* – 2009. – Vol. 10. – P. 639–650.
121. Itô H. *Polypodiaceae – Dryopteridoideae*. Nova Flora Japonica, Vol. 4. – Tokyo: Sanseido Co., 1939. – P. 1–243.
122. Juslén A., Väre H., Wikström N. Relationships and evolutionary origins of polyploid *Dryopteris* (*Dryopteridaceae*) from Europe inferred using nuclear *pgiC* and plastid *trnL-F* sequence data // *Taxon.* – 2011. – Vol. 60. – P. 1284–1294.
123. Kott L., Britton D. M. Spore morphology and taxonomy of *Isoetes* in northeastern North America // *Canad. J. Bot.* – 1983. – Vol. 61, № 12. – P. 3140–3163.
124. Korshinsky S. I. Tentamen Florae Rossiae orientalis id est provinciarum Kazan, Wiatka, Perm, Ufa, Orenburg, Samara partis borealis atque Simbirsk // *Зап. АН по физ.-мат. отд-нию (Спб.)*. – 1898. – Т. 7, № 1. – 566 с.

125. Kim C. H., Sun B. Y., Park C. W. *Dryopteridaceae* / Flora of Korea Editorial Committee, ed, The Genera of Vascular Plants of Korea. – Seoul: Academy Publishing Co., 2007. – P. 82–99.
126. Kimura M., Crow J. F. The number of alleles that can be maintained in a finite population // *Genetics*. – 1964. – Vol. 49, № 2. – P. 725–738.
127. Kramer K. U. *Dryopteridaceae* / The Families and Genera of Vascular Plants, Vol. 1. – Springer, Berlin, Heidelberg, 1990. – P. 101–144.
128. Krause S., Hachtel M., Bennert H. W. *Dryopteris ×brathaica* Fraser-Jenk. & Reichst. (Englischer Wurmfarne; *Dryopteridaceae*, Pteridophyta) in Deutschland // *Feddes Repert.* – 2001. – Vol. 112. – P. 247–260.
129. Kubešová M., Moravcová L., Suda J., Jarošík V., Pyšek P. Naturalized plants have smaller genomes than their non-invading relatives: a flow cytometric analysis of the Czech alien flora // *Preslia*. – 2010. – Vol. 82, № 1. – P. 81–96.
130. Lawton E. Regeneration and induced polyploidy in ferns // *Amer. J. Bot.* – 1932. – Vol. 19, № 4. – P. 303–334.
131. Löve A. The Biological Species Concept and Its Evolutionary Structure // *Taxon*. – 1964. – Vol. 13. – P. 33–45.
132. Ledebour C. F. *Flora Rossica sive Enumeratio Plantarum in Totus Imperii Rossici Provinciis Europaeis, Asiaticis et Americanis hucusque Observatarum*. – Stuttgartiae: Sumtibus Librariae E. Schweizerbart, 1853. – Vol. IV. – 741 p.
133. Lee T. B. *Illustrated Flora of Korea*. – Seoul: Hyangmunsa, 1980. – 990 p.
134. Lee W. T. *Lineamenta Florae Koreae*. – Seoul: Academy Publishing Co., 1996. – 2383 pp.
135. Lee Y. N. *New Flora of Korea*. Vol. I. – Seoul: Kyo-Hak Publishing Co., 2006. – 1237 p.
136. Lee S. J., Kim Y. D., Suh Y., Lee S. K., Park C. W. Morphological and chromosomal variation of the *Dryopteris varia* (L.) Kuntze complex

- (*Dryopteridaceae*) in Korea // *Plant. Syst. Evol.* – 2006. – Vol. 262. – P. 37–52.
137. Lee S. J., Park C. W. Relationships and origins of the *Dryopteris varia* (L.) Kuntze species complex (*Dryopteridaceae*) in Korea inferred from nuclear and chloroplast DNA sequences // *Biochem. Syst. Ecol.* – 2013. – Vol. 50. – P. 371–382.
138. Lee S. J., Park C.W. Spore morphology of the genus *Dryopteris* Adans. (*Dryopteridaceae*) in Korea // *Journal of Plant Biology.* – 2014. – Vol. 57. – P. 302–311.
139. Leimu R., Mutikainen P., Koricheva J., Fischer M. How general are positive relationships between plant population size, fitness and genetic variation? // *J. Ecol.* – 2006. – Vol. 94. – P. 942–952.
140. Lewontin R. C. The apportionment of human diversity // *Ev. Biol.* – 1972. – Vol. 6. – P. 381–398.
141. Lovis J. D. Evolutionary patterns and processes in ferns // *Advances Bot. Res.* – 1978. – Vol. 4. – P. 229–415.
142. Manton I. Problems of Cytology and Evolution in the Pteridophyta. – Cambridge: Cambridge University Press, 1950. – 316 p.
143. Marie D., Brown S. C. A cytometric exercise in plant DNA histograms, with 2C values for 70 species // *Biol. Cell.* – 1993. – Vol. 78, № 1–2. – P. 41–51.
144. Minelli A. Biological systematics: the state of the art, 2 edn. – London: Springer Science & Business Media, 2012. – 387 p.
145. Montgomery J. D., Wagner W. H. Genus *Dryopteris* Adanson // *Flora of North America* Editorial Committee: *Flora of North America North of Mexico*. Vol. 2. Pteridophytes and Gymnosperms. – New York: Oxford University Press, 1993. – P. 280–288.
146. Nannfeldt J. A. *Dryopteris dilatata* och *Dr. assimilis* i Sverige // *Bot. Not.* – 1966. – Vol. 119. – P. 136–152.
147. Nei M. Genetic distance between populations // *Amer. Naturalist.* – 1972. – Vol. 106. – P. 283–292.

148. Nei M. Molecular population genetics and evolution. – Amsterdam, Oxford: North-Holland Publishing Company, 1975. – 288 p.
149. Nei M., Li W.-H. Mathematical model for studying genetic variation in terms restriction endonucleases // PNAS, Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 1979. – Vol. 76. – P. 5269–5273.
150. Nei M., Chesser R. K. Estimation of fixation indexes and gene diversities // Ann. Hum. Genet. – 1983. – Vol. 47, № 3. – P. 253–259.
151. Nei M. Molecular Evolutionary Genetics. – New York: Columbia University Press, 1987. – 615 p.
152. Novák O., Tarkowski P., Tarkovská D., Doležal K., Lenobel R., Strnad M. Quantitative analysis of cytokinins in plants by liquid chromatography – single-quadrupole mass spectrometry // Anal. Chim. Acta. – 2003. – Vol. 480, № 2. – P. 207–218.
153. Ohwi J. *Dryopteris* Adans. // Flora of Japan. – Washington D.C., 1965. – P. 63–70.
154. Otto F. DAPI staining of fixed cells for high-resolution flow cytometry of nuclear DNA // Methods in cell biology. – 1990. – Vol. 33. – P. 105–110.
155. Park M. K. Pteridophyta / Illustrated Encyclopedia of Fauna and Flora of Korea. Vol. 16. – Seoul: Ministry of Education, 1975. – P. 90–94.
156. Peakall R. GenAlEx6: Genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research // Mol. Ecol. Not. – 2005. – Vol. 6, № 1. – P. 288–295.
157. Perrie L. R., Ohlsen D. J., Shepherd L. D., Grrreff M., Brownsey P. J., Bayly M. J. Tasmanian and Victorian populations of the fern *Asplenium hookerianum* result from independent dispersal from New Zealand // Aust. Syst. Bot. – 2010. – Vol. 23, № 6. – P. 387–392.
158. Presl C. B. Reliquiae Haenkeanae: seu descriptiones et icones plantarum, quas in America meridionali et boreali, in insulis Philippinis et Marianis collegit Thaddaeus Haenke. Tomus primus. – Prague, 1825. – 177 p.

159. Pfosser M., Heberle-Bors E., Amon A., Lelley T. Evaluation of sensitivity of flow cytometry in detecting aneuploidy in wheat using disomic and ditelosomic wheat-rye addition lines // *Cytometry: The Journal of the International Society for Analytical Cytology*. – 1995. – Vol. 21, № 4. – P. 387–393.
160. Rapini A. Classes or individuals? The paradox of systematics revisited // *Stud. Hist. Philos. Sci. C*. – 2004. – Vol. 35, № 4. – P. 675–695.
161. Rogers S. O., Bendich A. J. Extraction of DNA from milligram amounts of fresh, herbarium and mummified plant tissues // *Plant Mol. Biol.* – 1985. – Vol. 5, № 2. – P. 69–76.
162. Rünk K., Zobel M., Zobel K. Biological Flora of the British Isles: *Dryopteris carthusiana*, *D. dilatata* and *D. expansa* // *J. Ecol.* – 2012. – Vol. 100, № 4. – P. 1039–1063.
163. Schneller J. J. Untersuchungen an einheimischen Farnen, insbesondere der *Dryopteris filix-mas*-Gruppe. 1 // *Teil. Ber. Schweiz. Bot. Ges.* – 1974. – Vol. 84, № 3. – P. 195–217.
164. Sessa E. B., Zimmer E. A., Givnish T. J. Unraveling reticulate evolution in North American *Dryopteris* (*Dryopteridaceae*) // *BMC Evol. Biol.* – 2012. – Vol. 12. – P. 104–127.
165. Simon T., Vida G. Neue Angaben zur Verbreitung der *Dryopteris assimilis* S. Walker in Europa // *Annl. Univ. Scient. bpest. Rolando Eötvös, Sect. Biol.* – 1966. – Vol. 8. – P. 275–284.
166. Smirnov S., Skaptsov M., Shmakov A., Fritsch R., Friesen N. Spontaneous hybridization among *Allium tulipifolium* and *A. robustum* (*Allium* subg. *Melanocrommyum*, *Amaryllidaceae*) under cultivation // *Phytotaxa*. – 2017. – Vol. 303, № 2. – P. 155–164.
167. Skaptsov M. V., Vaganov A. V., Kechaykin A. A., Kutsev M. G., Smirnov S. V., Dorofeev V. I., Borodina-Grabovskaya A. E., Seregin A. P., Sinitsina T. A., Friesen N. V., Zhang X.-C., Shmakov A. I. The cytotypes variability of

- the complex *Selaginella sanguinolenta* s. l. // *Turczaninowia*. – 2020. – T. 23, № 2. – C. 5–14.
168. Stace C. A. *New flora of the British Isles*, 3rd edn. – Cambridge: Cambridge University Press, 2010. – 1232 p.
169. Stebbins G. L. *Variation and evolution in plants*. – New York: Columbia Univ. Press, 1950. – 644 p.
170. Shu-gang L. A classification synopsis of the genus *Dryopteris* from Yunnan // *J. Syst. Evol.* – 1993. – Vol. 31, №. 4. – C. 385–391.
171. Trewman K., Pigott A. Some taxa within the '*Dryopteris affinis*' complex: a field guide. – London: British Pteridological Society, 2014. – 48 p.
172. Viane R. L. L. Taxonomical significance of the leaf indument in *Dryopteris* (Pteridophyta): I. Some North American, Macaronesian and European taxa // *Plant Syst. Evol.* – 1986. – Vol. 153. – P. 77–105.
173. Wagner W. H. Jr. New data on North American oak ferns, *Gymnocarpium* // *Rhodora*. – 1966. – Vol. 68, № 774. – P. 121–138.
174. Wagner W. H. Jr. Evolution of *Dryopteris* in relation to the Appalachians / The distributional history of the biota of the southern Appalachians. Part II. Flora. – Blacksburg, Virginia Polytechnic Institute and State University, 1971. – P. 147–191.
175. Walker S. Cytogenetic studies in the *Dryopteris spinulosa* complex I // *Watsonia*. – 1955. – Vol. 3. – P. 193–209.
176. Walker S. Cytogenetic studies in the *Dryopteris spinulosa* complex II // *Amer. Journ. Bot.* – 1961. – Vol. 48. – P. 607–614.
177. Walker S., Jermy A. C. *Dryopteris assimilis* S. Walker in Britain // *Brit. Fern. Gaz.* – 1964. – Vol. 9. – P. 137–140.
178. Widén C. J. Kemotaxonomiska undersökningar av floroglucinderivatet i *Dryopteris assimilis* S. Walker och *D. dilatata* (Hoffm.) A. Gray i Finland. (Summary: Chemotaxonomic investigations of the phloroglucinol derivatives in *Dryopteris assimilis* S. Walker and *D. dilatata* (Hoffm.) A. Gray in Finland.) // *Farm. Notisblad.* – 1967. – Vol. 76. – P. 185–216.

179. Widén C. J., Sarvela J., Ahti T. The *Dryopteris spinulosa* complex in Finland // Act. Bot. Fenn. – 1967. – Vol. 77. – P. 1–24.
180. Widén C. J., Vida G., Euw J. Von, Reichstein T. Die Phloroglucide von *Dryopteris villarii* (Bell.) Woynar und anderer Farne der Gattung *Dryopteris* sowie die mögliche Abstammung von *D. filix-mas* (L.) Schott. // Helv. Chim. Acta. – 1971. – Vol. 54. – P. 2824–2850.
181. Widén C. J., Lounasmaa M., Jermy A. C., Euw V. J., Reichstein T. Die Phloroglucide von zwei Farnhybriden aus England und Schottland, von authentischem “*Aspidium remotum*” A. Braun und von *Dryopteris aemula* (Aiton) O. Kuntze aus Irland // Helv. Chim. Acta. – 1976. – Vol. 59. – P. 1725–1744.
182. Williams J. G. K. DNA polymorphisms amplified by arbitrary primers are useful as genetic markers // Nucleic Acids Res. – 1990. – Vol. 18, № 22. – P. 6531–6535.
183. Windham M. D., Haufler C. H. Biosystematic uses of fern gametophytes derived from herbarium specimens // Amer. Fern J. – 1986. – Vol. 76, № 3. – P. 114–128.
184. Yeh F. C., Young R. C., Mao J., Ye Z., Boyle T. J. POPGENE, the Microsoft Windows-based user-friendly software for population genetic analysis of co-dominant and dominant markers and quantitative traits. – Canada: Dept. Renewable Resources, University of Alberta, Edmonton, 1999. – 238 p.
185. Zhang L. B., Zhang L., Dong S-Y., Sessa E. B., Gao X-F., Ebihara A. Molecular circumscription and major evolutionary lineages of the fern genus *Dryopteris* (*Dryopteridaceae*) // BMC Evol. Biol. – 2012. – Vol. 12, № 1. – P. 1–15.
186. Zhang L. B., Wu S. G., Xiang J. Y., Xing F. W., He H, Wang F. G., Lu S. G., Dong S. Y., Barrington D. S., Iwatsuki K, Christenhusz M. J. M., Mickel J. T., Kato M, Gilbert M. G. *Dryopteridaceae* / Flora of China, Vol. 2–3. – Beijing: Science Press; St. Louis: Missouri Bot. Garden Press, 2013. – P. 541–724.