

Биоморфологические и морфометрические признаки спорофитов в систематике папоротников семейства *Cystopteridaceae*

© И.И. Гуреева, Д.О. Улько, А.А. Кузнецов

Томский государственный университет, г. Томск, Россия
e-mail: gureyeva@yandex.ru

Изучены биоморфологические особенности спорофитов 14 видов и морфометрические признаки 12 видов семейства *Cystopteridaceae*. Ризомы большинства видов семейства ветвятся дихотомически, нарастают изодихоподиально, спорофиты могут быть короткокорневищными розеточными и длиннокорневищными безрозеточными или временно розеточными. Наибольшие отличия в строении ризомов и способе ветвления имеет длиннокорневищный *Rhizomopteris montana* (*Cystopteris montana*), которому свойственно филлогенное ветвление и моноподиальное нарастание ризома. Строение ризомов и способ их ветвления у папоротников семейства *Cystopteridaceae* в некоторых случаях имеют диагностическое значение, что позволяет использовать эти признаки в систематике. Уникальный способ ветвления ризомов подтверждает правильность выделения самостоятельного рода *Rhizomopteris* с одним видом – *Rh. montana*. Дискриминантный анализ морфометрических признаков вайи видов рода *Gymnocarpium* (19 признаков) и типового подрода рода *Cystopteris* (17 признаков) не показал разграничений между выборками каждого рода по комплексу признаков.

Ключевые слова: спорофит, вайя, морфометрические показатели, ризом, ветвление, *Cystopteridaceae*, *Gymnocarpium*, *Cystopteris*, *Rhizomopteris*

Семейство *Cystopteridaceae* (Payer) Schmakov было выделено в качестве самостоятельного А.И. Шмаковым (Shmakov, 2001) в составе 3 родов *Cystopteris* Bernh., *Gymnocarpium* Newman и *Pseudocystopteris* Ching. Самостоятельность семейства в системе папоротникообразных подтверждена М. Christenhusz с соавторами (2011), которые включали в него 4 рода (*Acystopteris* Nakai, *Cystoathyrium* Ching, *Cystopteris* и *Gymnocarpium*), а затем поддержана молекулярно-филогенетическими исследованиями (Rothfels et al., 2012, 2013), согласно которым семейство включает те же 4 рода и 38 видов (в это число не входят некоторые виды, описанные советскими авторами). Во флористических сводках разных территорий род *Cystopteris* включался в семейство *Athyriaceae*, *Gymnocarpium* рассматривался в как составе *Aspidiaceae* (*Dryopteridaceae*) (Bobrov, 1974; Polozhiy, 1983; Danilov, 1988), так и *Athyriaceae* (Tzvelev, 1991). R.C. Ching (1940) считал *Cystopteris* и *Gymnocarpium* частью трибы *Athyriaceae* семейства *Aspleniaceae*, позднее он же (Ching, 1954) рассматривал *Athyriaceae* как самостоятельное семейство и включал в него оба рода. Pichi Sermolli (1977) также относил

Cystopteris и *Gymnocarpium* к *Athyriaceae*. В одной из последних систем папоротникообразных оба рода рассматривались в составе подсемейства *Cystopteroideae* крупного семейства *Woodsiaceae* (Smith et al., 2006).

R.F. Blasdell (1963) в монографическом исследовании рода *Cystopteris* разделил его на две секции – *Cystopteris* и *Emarginatae* Blasdell. В 1985 г. А.П. Хохряков (Khokhryakov, 1985) описал новый род *Rhizomopteris* А.Р. Khokhr., в который включил два вида *Cystopteris* (*C. montana* (Lam.) Desv. и *C. sudetica* A.Br. et Milde), первоначально отнесенные R.F. Blasdell (1963) к секции *Emarginatae*. А.И. Шмаков рассматривает эту секцию в ранге подрода *Emarginatae* (Blasdell) Schmakov (Shmakov, 2001). С. Rothfels с соавторами (2013) на основании молекулярно-филогенетических исследований хлоропластной ДНК поддержали выделение *Rhizomopteris* как монотипного рода, включающего только *Rhizomopteris (Cystopteris) montana* (Lam.) А.Р. Khokhr.

В пределах Сибири встречаются виды 3 родов – *Gymnocarpium* (5 видов), *Cystopteris* (6 видов) и *Rhizomopteris* (1 вид), которые приводились в специальных исследованиях папоротников (Gureyeva, 2001; Shmakov 2001, 2009, 2011). С территории

Сибири были описаны 2 вида *Cystopteris* – *C. alta-jensis* Gureeva (Gureyeva, 1985) и *C. gureevae* Stepanov (Stepanov, 2015) и 1 вид *Gymnocarpium* – *G. continentale* (Petrov) Pojark. (Poyarkova, 1950). Первоначально *G. continentale* был описан в ранге разновидности *Dryopteris pulchella* (Salisb.) Hayek var. *continentalis* Petrov (Petrov, 1930), а затем переведен в род *Gymnocarpium* в ранге вида (Poyarkova, 1950). В 1978 г. в Канаде был описан новый подвид *G. jessoense* (Koidz.) Koidz. subsp. *parvulum* Sarvela, в синонимы которого был сведен *G. continentale* (Sarvela, 1978). Однако, впоследствии, на основании определения чисел хромосом (Sarvela et al., 1981) он пришел к выводу о том, что таксон, названный subsp. *parvulum* не может быть отнесен к *G. jessoense*, поскольку типовой подвид *G. jessoense* subsp. *jessoense* является диплоидом ($n=40$), а *G. jessoense* subsp. *parvulum* – тетраплоидом ($n=80$). Поэтому *G. continentale* был вновь признан в качестве вида, к синонимам которого отнесен subsp. *parvulum* (Pellinen et al., 1999). Еще два вида – *Gymnocarpium tenuipes* Pojark. ex Schmakov и *Cystopteris almaatensis* Kotukhov были описаны из Казахстана (Poyarkova, 1950; Kotukhov, 1966; Shmakov, 1995); позже оба вида найдены на Алтае (Shmakov, 1995, 1996; Gureyeva et al., 2015).

По результатам молекулярно-филогенетических исследований, проведенным по трем локусам хлоропластной ДНК (*matK*, *rbcl*, *trnG-R*), установлено, что в роде *Gymnocarpium* выделяется 3 основные клады: *disjunctum*-клада, *robertianum*-клада и основное ядро *Gymnocarpium*; в роде *Cystopteris* – 4 глубоко дивергировавшие клады: *C. montana*-клада, *sudetica*-клада, *bulbifera*-клада и *C. fragilis*-комплекс (Rothfels et al., 2012, 2013). Показано, что в роде *Gymnocarpium* хорошо разделяются виды с железистым опушением вай и без него, среди видов с железистым опушением *G. robertianum* (Hoffm.) Newman является сестринским всем остальным «железистым» видам, хорошо поддержано разделение *G. jessoense* susp. *jessoense* и *G. jessoense* subsp. *parvulum*, что свидетельствует в пользу того, что эти таксоны являются самостоятельными видами. Среди вовлеченных в анализ таксонов *Cystopteris* отдельную кладу, сестринскую всем остальным, образовал *C. montana*, что явилось подтверждением правильности отнесения его к отдельному роду *Rhzoopteris*. *C. sudetica* A.Br. et Milde, включенный А.П. Хохряковым (Khokhryakov, 1985) в этот род вместе с *C. montana*, не является родственным ему и образует отдельную кладу. Наиболее таксономически сложным является *C. fragilis*-комплекс, который занимает особое место среди папоротников как группа, представ-

ляющая труднопреодолимые биосистематические проблемы, которую не удалось разделить молекулярно-филогенетическими методами (Rothfels et al., 2013). Виды, описанные с территории России, в анализ не вовлекались.

Наши исследования ультраструктуры периспория спор представителей *Cystopteridaceae* (Gureyeva, Kuznetsov, 2015a, b; Ulko et al., 2017) показали конгруэнтность признаков скульптуры периспория и результатов молекулярно-филогенетического анализа. Уникальность скульптуры периспория *C. montana* подтверждает отнесение его к отдельному роду *Rhizomatopteris* (*Rh. montana*). Хорошо отличается по скульптуре периспория от остальных видов рода *Gymnocarpium robertianum*. Виды *Cystopteris fragilis*-комплекса имеют 2 типа спор – шиповатые и складчатые. *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh. и *C. dickieana* R. Sim, имеющие весьма изменчивые признаки вай, а потому по ним неразличимые, характеризуются абсолютно разными по морфологии спорами (соответственно крупношиповатыми и складчатыми).

Целью настоящего исследования явился анализ морфометрических и биоморфологических признаков спорофитов видов семейства *Cystopteridaceae*, обитающих на территории Сибири, и выявление их значения для систематики родов.

Материалы и методы

Объектами исследования послужили 5 видов рода *Gymnocarpium*: *G. dryopteris*, *G. robertianum*, *G. jessoense*, *G. tenuipes*, *G. continentale*; 6 видов рода *Cystopteris* – *C. almaatensis*, *C. alta-jensis*, *C. dickieana*, *C. fragilis*, *C. gureevae*, *C. sudetica* и 1 вид рода *Rhizomatopteris* – *Rh. montana* с территории Сибири. Для сравнения в морфометрический анализ включены образцы из Канады, определенные как *Gymnocarpium jessoense* subsp. *parvulum*, в биоморфологический анализ – североамериканский *Cystopteris protrusa* (Weath.) Blasdell и эндемик Памира *Gymnocarpium fedtchenkoanum* Pojark. Изучение морфометрических признаков проводилось по гербарным материалам, хранящимся в Гербарии имени П.Н. Крылова (ТК) Томского государственного университета, а также собственным сборам, сделанным на Западном Саяне (Красноярский край, Ермаковский район, И.И. Гуреева, А.А. Кузнецов, 2015 г.) и Кузнецком Алатау (Республика Хакасия, Ширинский район, И.И. Гуреева, Д.О. Улько, 2016 г.). Всего измерено 257 представителей рода *Gymnocarpium* и 211 образцов видов рода *Cystopteris*.

Для морфологической характеристики использовались мерные, счетные и расчетные признаки

(показатели), набор которых несколько отличался для родов *Cystopteris* и *Gymnocarpium*. Определение морфометрических показателей проводилось только на спороносящих вайях. Для видов *Cystopteris* использовали следующие 17 показателей: мерные – дл. пластинки вайи, дл. черешка вайи, дл. базального пера, дл. 2-го пера, дл. 3-го пера, дл. базального базископического пёрышка на базальном пере, дл. базального акроскопического пёрышка на базальном пере, дл. 2-го базископического пёрышка на базальном пере, дл. 2-го акроскопического пёрышка на базальном пере, дл. рахиса между первой и второй парами перьев; счетные – число перьев, число пёрышек на базальном пере, число пёрышек на 2-м пере, число пёрышек на 3-м пере, порядок рассечения пластинки у основания; расчетные – отношение дл. пластинки к дл. черешка, отношение дл. базального пера к дл. 2-го пера. Для видов *Gymnocarpium* использовали 19 показателей: мерные – дл. пластинки вайи, дл. черешка вайи, дл. базального пера, дл. 2-го пера, дл. 3-го пера, дл. черешочка базального пера, дл. черешочка 2-го пера, дл. базального базископического пёрышка на базальном пере, дл. базального акроскопического пёрышка на базальном пере, дл. базального базископического пёрышка на 2-м пере, дл. базального акроскопического пёрышка на 2-м пере, дл. 2-го базископического пёрышка на 2-м пере, дл. 2-го акроскопического пёрышка на 2-м пере; счетные – число перьев, число пёрышек на базальном пере, число долей 3-го порядка на базальном базископическом перышке базального пера, порядок рассечения вайи в нижней части; расчетные – отношение дл. пластинки к дл. черешка, отношение дл. пластинки к дл. базального пера. Все мерные показатели измерялись в миллиметрах. Полученные данные обработаны методами многомерной статистики – многомерного шкалирования (multidimensional scaling), дискриминантного анализа (discriminant analysis) и метода главных компонент (principal component analysis). Вычисления производились к программе PAST и визуализировались в программе STATISTICA 10. Наиболее приемлемым оказался дискриминантный анализ, который выявил некоторое обособление выборок видов друг от друга. Перед проведением статистической обработки, исходные данные были центрированы и нормированы. Выборки названы соответственно названиям таксонов.

Основные наблюдения и сбор материалов для изучения биоморфологических особенностей проводились в 1980–1982, 1993–1996 и 2015–2016 гг.

на восточном макросклоне (Республика Хакасия, Ширинский р-н) и в северных низкогорьях (Кемеровская обл., Тисульский р-н) Кузнецкого Алатау и на Западном Саяне (Красноярский край, Ермаковский р-н). Для изучения строения ризомы спорофитов выкапывали, части ризомов рассматривали под биноклем и зарисовывали. Для изучения строения проводящей системы сочные ткани ризомов слегка раздавливали, затем осторожно снимали раздавленные ткани филлоподиев и корней до проводящего цилиндра. Проводящая система прочная, поэтому при раздавливании она не повреждается, что делает возможным ее объемное рассмотрение. Биоморфологические особенности спорофита *Cystopteris protrusa* рассмотрены на особях, собранных в США (USA, Virginia, 2015 г., И.И. Гуреева); *Gymnocarpium fedtchenkoanum* изучали по гербарным образцам, хранящимся в Гербарии Ботанического института РАН (LE, Санкт-Петербург). Рисунки деталей строения ризомов выполнены И.И. Гуреевой.

Результаты и обсуждение

В таксономическом отношении особенно трудны виды *Gymnocarpium* с железистым опушением вайй (все виды, кроме *G. dryopteris*) и виды *Cystopteris* из типовой секции (виды родства *C. fragilis*), т.е. все виды, кроме *C. sudetica* и *Rhizomatopteris montana*. Поэтому морфометрический анализ был проведен для видов подрода *Cystopteris* и рода *Gymnocarpium* с целью ответа на вопрос, отличаются ли виды по комплексу морфометрических показателей. Основными морфологическими признаками для различения «железистых» видов *Gymnocarpium* являются толщина и цвет ризомов, расположение базальных перьев (вверх загнутые или прямые) и соотношение длин базального пера и остальной части вайи. Среди сибирских видов подрода *Cystopteris* по морфологическим признакам вайй (форме перьев и конечных долей вайй и наличию рассеянных головчатых железистых волосков по краю пластинки вайи) от *C. fragilis* отличаются только описанные с территории Сибири *C. altajensis* и *C. gureevae*.

Обработка данных методами многомерной статистики проводилась по всем признакам – 17 для видов *Cystopteris* и 19 для *Gymnocarpium*. Выборки *Cystopteris fragilis*-комплекса на графике, полученном по результатам дискриминантного анализа (Рис. 1), образуют общее облако, в котором, однако объекты каждого вида группируются в разных секторах, в основном в пределах области рассеивания объектов *C. fragilis*. Довольно плотное облако образует *C. dickieana*, что отражает

меньшую вариабельность признаков вайй. Облака объектов *C. altajensis* и *C. gureevae*, полностью перекрываются между собой и образуют общую группу, частично обособленную от облака *C. fragilis*. Наиболее обособленную группу образуют спорофиты популяции *C. fragilis* из Грушнина лога в окрестностях п. Малая Сья (Республика Хакасия), обозначенного в нашем исследовании как *C. sp.*, который мы (И.И. Гуреева) предполагали описать еще по сборам 1982 г., сделанным в этом

же месте. Повторные сборы показали постоянство признаков вайй у спорофитов этой популяции, что после более глубокого анализа, возможно, приведет к описанию нового таксона.

Объекты выборок *Gymnocarpium* на графике, полученном по результатам дискриминантного анализа (Рис. 2) также образуют общее облако, в котором наиболее обособленной является выборка *G. dryopteris* – единственного вида, не имеющего железистого опушения. Выборки

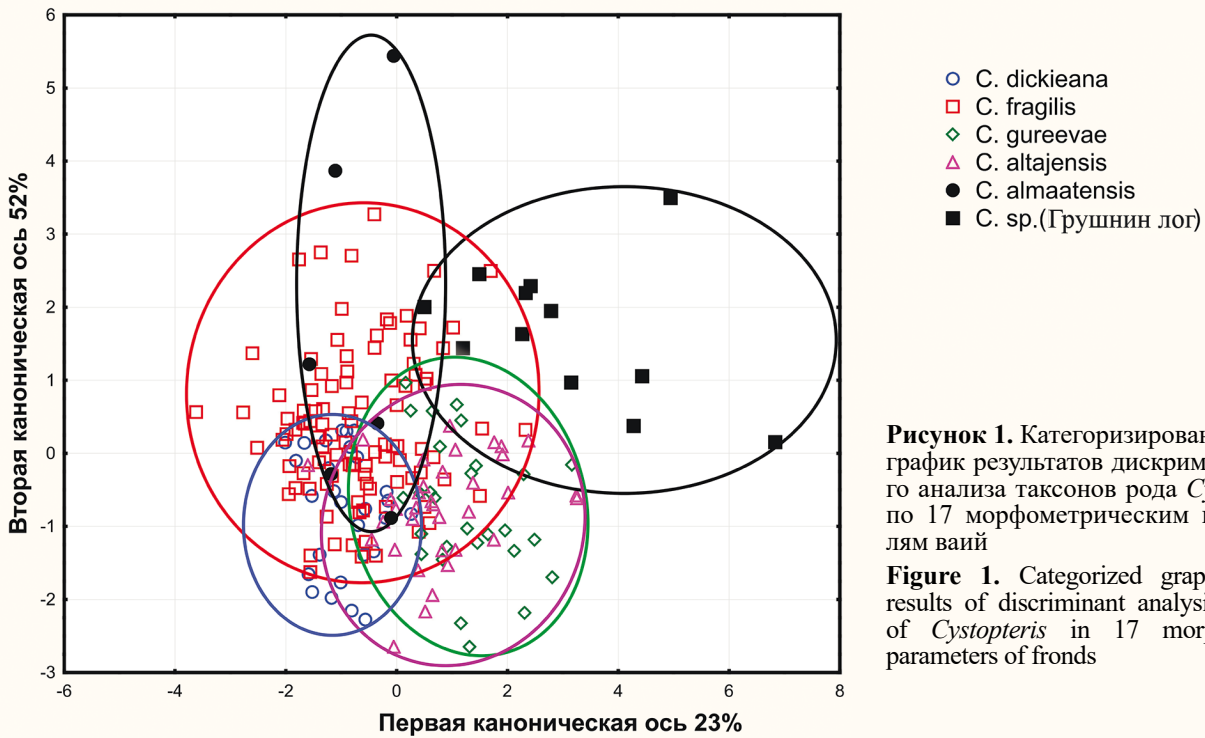


Рисунок 1. Категоризированный график результатов дискриминантного анализа таксонов рода *Cystopteris* по 17 морфометрическим показателям вайй

Figure 1. Categorized graph of the results of discriminant analysis of taxa of *Cystopteris* in 17 morphometric parameters of fronds

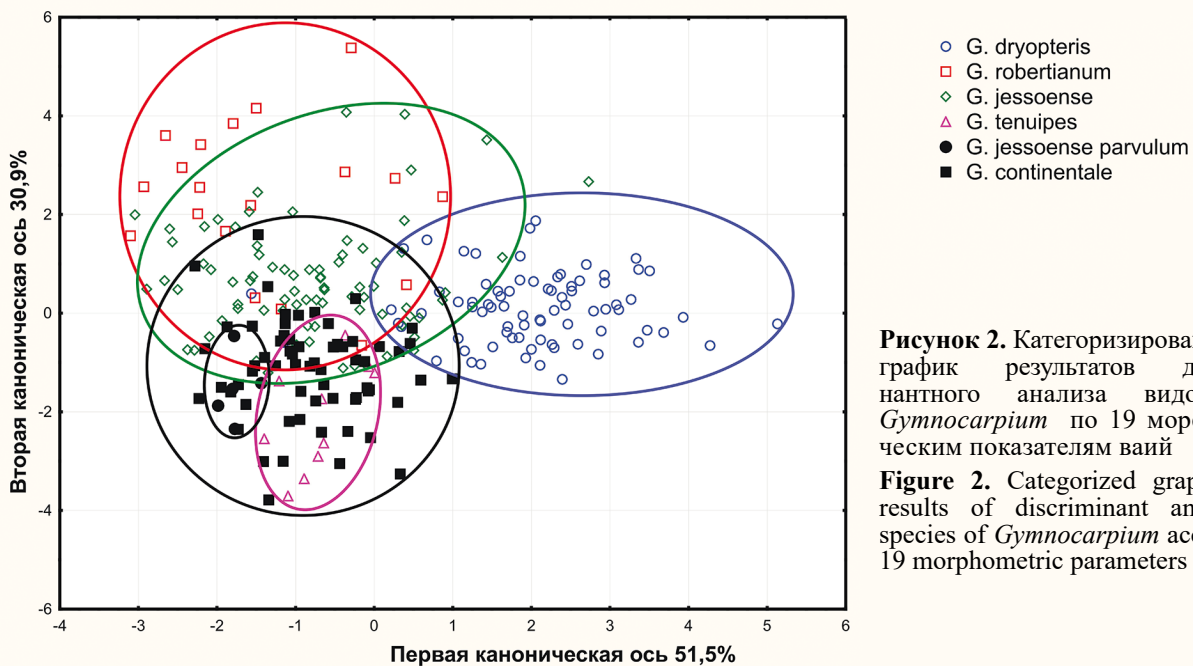


Рисунок 2. Категоризированный график результатов дискриминантного анализа видов рода *Gymnocarpium* по 19 морфометрическим показателям вайй

Figure 2. Categorized graph of the results of discriminant analysis of species of *Gymnocarpium* according to 19 morphometric parameters of fronds

видов, имеющих железистое опушение, образовали более плотное облако, в центре которого расположились объекты *G. jessoense*, а по обе стороны от него – *G. robertianum* и *G. continentale*, *G. jessoense* subsp. *parvulum* и *G. tenuipes* полностью попадают в облако рассеивания объектов *G. continentale*.

Полученные данные свидетельствуют о том, что даже большой комплекс морфометрических показателей недостаточен для разграничения видов *Cystopteris fragilis*-комплекса и «железистых» видов *Gymnocarpium* по признакам вай.

Биоморфологические признаки папоротников определяются строением их многолетних частей – ризомов. Большое значение в образовании жизненных форм у папоротников имеет ветвление ризомов. В отличие от семенных растений, ветвящихся посредством пазушных почек (геммаксиллярные растения), у папоротников такой тип ветвления отсутствует: ветвится сама ось (акрогенное, или верхушечное ветвление) или ветви образуются на филлоподиях вай из остаточных меристем (почек) (филлогенное ветвление). Соответственно 2 типам ветвления ризомов – акрогенному и филлогенному (Troll, 1937), мы относим спорофиты видов Cystopteridaceae к 2 архитектурным типам – акрогенно ветвящиеся папоротники и филлогенно ветвящиеся папоротники (Gureyeva, 2001). При акрогенном ветвлении ветви возникают в пределах одной апикальной меристемы (дихотомическое ветвление), при филлогенном ветвлении ветви возникают на основаниях вай (филлоподиях). Габитуально спорофиты представителей Cystopteridaceae являются короткокорневищными розеточными и длиннокорневищными безрозеточными. У короткокорневищных розеточных спорофитов вайи собраны розеткой, зачатки вайи разной степени зрелости образуют верхушечную почку, внутри которой находится апекс, филлоподии на ризоме располагаются сближено. У длиннокорневищных безрозеточных спорофитов вайи и зачатки вайи расставлены, апекс выдвинут далеко перед вайями, филлоподии расставлены. Расставленность вайи и зачатков, а впоследствии и остающихся на ризоме филлоподиев объясняется тем, что подножия филлоподиев сильно разрастаются. Проводящая система ризома формируется под влиянием вайи и представляет собой диктиостелу, которая состоит из листовых лакун, разделенных меристелами.

Акрогенное, или верхушечное ветвление представлено как у безрозеточных, так и у розеточных папоротников. Апикальная меристема многоклеточная, в ней присутствует единственная апикальная инициаль – тетраэдрическая клетка,

которая чаще бывает крупнее остальных. Ветвление дихотомическое, нарастание ризома изодихоподияльное: ветви формируются из производных апикальной инициали одновременно, равны по величине и их образование не связано с образованием боковых органов (Gureyeva, 2001; Romanova et al., 2010).

Спорофиты видов *Cystopteris fragilis*-комплекса (*C. almaatensis*, *C. altajensis*, *C. dickieana*, *C. fragilis*, *C. gureevae*, *C. protrusa*) являются многолетними короткокорневищными розеточными растениями с мелкими горизонтальными слабо ветвящимися, слабо вегетативно разрастающимися ризомами (Рис. 3, 1a–1c).

По экологической приуроченности они являются петрофитами, обитающим в щелях или на карнизах скал, лишь один вид – североамериканский *C. protrusa* – обитает на развитых почвах в широколиственных лесах. Характерной особенностью ризомов является рыхлое расположение филлоподиев, поскольку они имеют более или менее разросшееся подножие. Ветвление нерегулярное, ризомы чаще всего имеют 1–2 развилка. Живые вайи в числе 2–4 в розетке, не полностью окружают верхушечную почку и не обеспечивают ее защиты. Дочерние ветви становятся заметными по прошествии нескольких лет после того, как на апексе материнской ветви образуются два апекса дочерних вервей. На каждом образовавшемся апексе начинается формирование зачатков вайи, в результате чего внутри верхушечной почки материнской ветви образуются две верхушечные почки дочерних ветвей. По мере роста ветвей образуются две верхушечные почки с общей розеткой вайи, затем – две дочерние ветви, идентичные по строению материнской (Gureyeva, 2001). *Cystopteris protrusa* отличается по строению ризомов от всех остальных исследованных видов тем, что имеет промежуточные признаки между короткокорневищной и длиннокорневищной биоморфами: филлоподии на ризоме располагаются более рыхло из-за несколько более разрастающихся филлоподиев, апикальная часть ризома выдвинута заметно дальше развернувшихся вайи, верхушечная почка растянута и выдвинута перед вайями. Этот признак имеет большое значение для идентификации вида, латинское название «*protrusa*» означает «выдвинутый вперед» и подчеркивает как раз такую особенность. Поскольку этот вид – один из немногих диплоидов в семействе Cystopteridaceae, можно предположить, что характерная для него форма ризома является исходной в эволюционном смысле, от которой произошли как длинно-, так и короткокорневищные биоморфы

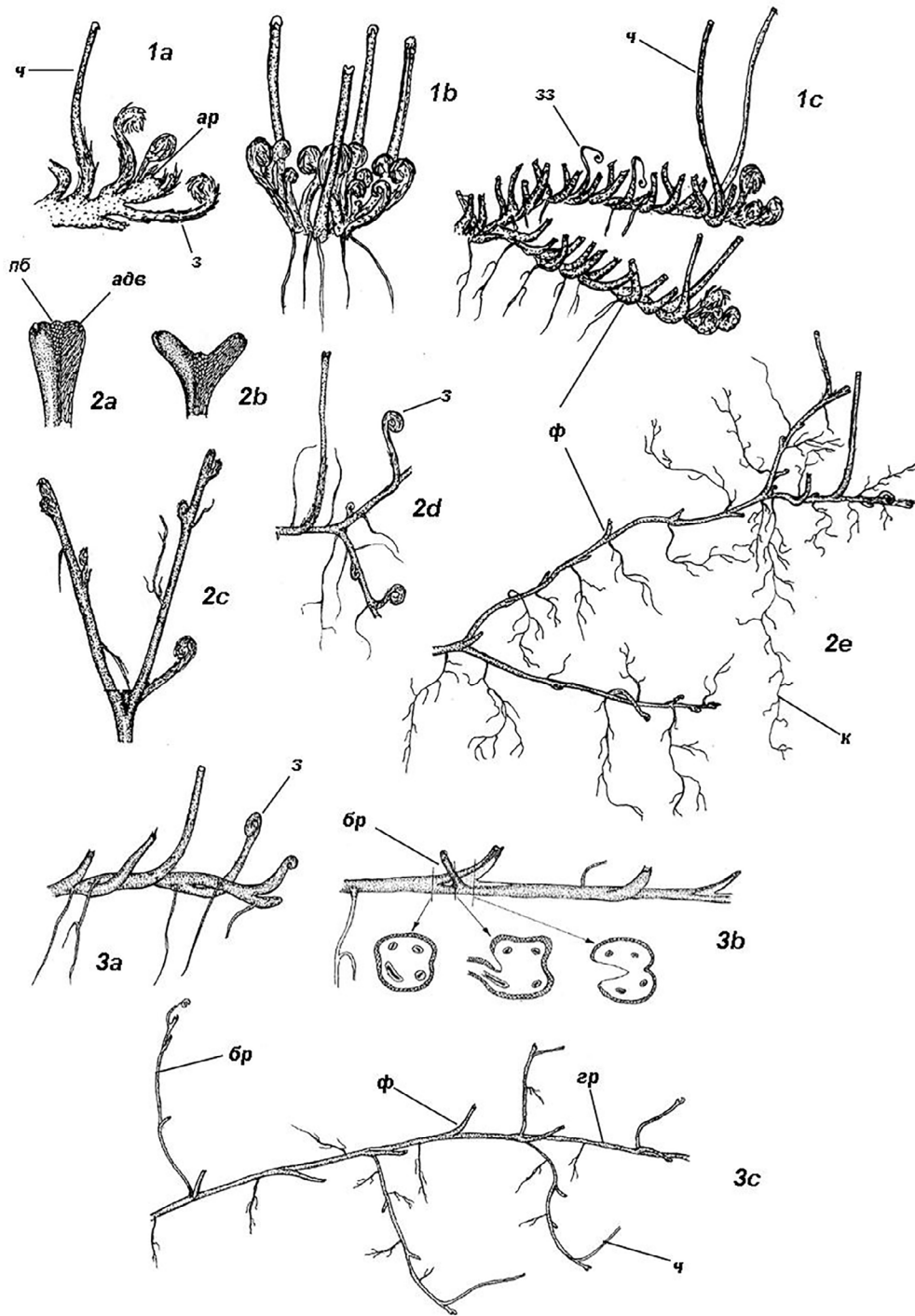


Рисунок 3. Детали строения ризомов спорофитов представителей семейства Cystopteridaceae

1 – *Cystopteris fragilis*: 1a – верхушечная почка в разрезе; 1b – верхушечные почки дочерних ветвей; 1c – развитые ветви ризома; 2 – *Gymnocarpium dryopteris*: 2a – начало ветвления ризома с образованием апексов дочерних ветвей; 2b и 2c – стадии развития дочерних ветвей; 2d и 2e – часть ризома с одним и двумя разветвлениями; 3 – *Rhizomatopteris montana*: 3a – дистальная часть главного ризома; 3b – начало развития бокового ризома в средней части главного; 3c – разветвленный ризом. Живые вайи не показаны, их место обозначено изображением черешка. ч – черешок живой вайи; ап – апекс ризома; з – зачаток вайи; зз – замерший зачаток; пб – паренхимный бугорок; адв – апекс дочерней ветви; ф – филлоподий; зр – главный ризом, бр – боковой ризом

Figure 3. Details of the structure of rhizomes of sporophytes of representatives of the family Cystopteridaceae

1 – *Cystopteris fragilis*: 1a – apical bud in a section; 1b – apical buds of daughter branches; 1c – developed branches of rhizome; 2 – *Gymnocarpium dryopteris*: 2a – the beginning of branching of the rhizome with the formation of apices of the daughter branches; 2b and 2c – the development stages of daughter branches; 2d and 2e – part of rhizome with one and two branches; 3 – *Rhizomatopteris montana*: 3a – distal part of the main rhizome; 3b – the beginning of lateral rhizome development in the middle part of the main rhizome; 3c – branched rhizome. Live fronds not shown, their place is indicated by the image of the petiole. ч – stipe of live frond; ап – apex of the rhizome; з – the crozier; зз – dead crozier; пб – parenchymal tubercle; адв – apex of the daughter branch; ф – phyllopodium; зр – the main rhizome, бр – the lateral rhizome

с дихоподиальным нарастанием. Возможно, такое строение ризома связано с тем, что этот вид, единственный из всего рассмотренного *Cystopteris fragilis*-комплекса, обитает на почве. Проводящая система ризомов – диктиостела, все лакуны листовые, небольшие, листовые следы двухпучковые, отходят в средней части лакуны. Придаточный корень закладывается раньше вайи, корневой след контактирует с меристелой в нижней части лакуны.

Спорофиты второй группы видов (*Gymnocarpium dryopteris*, *G. continentale*, *G. jessoense*, *G. robertianum*, *G. tenuipes* и *Cystopteris sudetica*) имеют тонкие длинные плетевидные ризома, располагающиеся в горизонтальной плоскости внутри субстрата, обычно непосредственно под лесной подстилкой, в мелкоземе на каменистом субстрате или в трещинах скал. Ветвление дихотомическое, ветви образуются в пределах одной апикальной меристемы, в процессе ветвления происходит смена апикальных инициалей: исчезает «старая» апикальная клетка, и по краям апекса из производных апикальной клетки вычлняются две «новые» апикальные инициалы ветвей; на месте «старой» апикальной меристемы формируется паренхимный бугорок («разделительный валик») (Gureyeva, 2001; Romanova, 1997; Romanova et al., 2010) (Рис. 3, 2a–2b). Ветви на идеальной модели равные, располагаются под углом 60° друг к другу, т.е. нарастание изодихоподиальное. В естественных условиях, в результате действия внешних причин, ветви со временем могут стать неравными, а угол расхождения ветвей может быть больше или меньше 60° (Рис. 3, 2c–2e). Изодихоподиальное нарастание приводит к образованию сильно разветвленной системы, в центре которой располагаются более старые части, по периферии – молодые растущие участки, несущие живые вайи (по 1–3) и зачатки вайй (по 2–6). Соответственно расположению вайй, филлоподии, остающиеся надолго в составе ризома, также расставлены. Зачатки вайй сосредоточены на разветвлениях последнего порядка, но не собраны в верхушечную почку, а располагаются на некотором расстоянии друг от друга. Проводящая система ризома формируется под влиянием вайй и представляет собой диктиостелу, которая состоит из протяженных перекрывающихся листовых лакун, разделенных меристелами. Это связано со значительным разрастанием листовых лакун, соответственно сильно удлиняющимся подножиям филлоподиев. Листовой след двухпучковый, каждый из двух пучков отходит в средней части лакуны и контактирует с двумя меристелами. Корневой след отходит в нижней части лакуны (Gureyeva, 2001). Обычно по расположению корня можно опреде-

лить начало листовой лакуны, а протяженность лакуны равна расстоянию между двумя корнями на одной ортостихе (Romanova, 1997).

Биоморфы спорофитов этой группы представлены двумя вариантами: вариант А – облигатно безрозеточные (*Gymnocarpium dryopteris*, *G. fedtschenkoanum*, *G. robertianum* и *Cystopteris sudetica*) и вариант В – временно розеточные (*Gymnocarpium continentale*, *G. jessoense*, *G. tenuipes*).

Вариант А.

Спорофиты имеют значительно разрастающиеся длинные плетевидные ризома, вайи располагаются чаще по 1 на концах ветвей. Это обитатели субстратов, где нет затруднений для разрастания ризомов, – развитых почв, мелкоземов на карнизах скал или между камнями, моховых дернин на валунах. Входящие в этот вариант виды различаются толщиной и окраской ризомов. У *Gymnocarpium dryopteris* ризома наиболее длинные, тонкие черные, блестящие. Из видов с железистыми вайями ризома с удлиненными междоузлиями характерны для *Gymnocarpium robertianum* и *G. fedtschenkoanum*. Отличительным биоморфологическим признаком этих видов, используемым в систематике, являются большая толщина ризома и бурая матовая окраска. Тонкие ризома с расставленными филлоподиями и дихоподиальным нарастанием имеет единственный из числа исследованных видов рода *Cystopteris* – *C. sudetica*; его ризом отличается очень низкой интенсивностью ветвления.

Вариант В.

Одна и та же особь может образовывать как безрозеточные, так и розеточные ветви. На безрозеточных ветвях подножия филлоподиев разрастаются, из-за чего филлоподии расставлены, на апикальном конце каждой ветви разворачивается по 1–2 вайи, зачатки расставлены. На розеточных ветвях подножия филлоподиев разрастаются слабее, расстояние между ними сокращается, на растущих концах насчитывается до 3 вайй и 4–6 зачатков; зачатки сближены и образуют подобие верхушечной почки, вайи располагаются несколько сзади нее. Безрозеточные ветви могут переходить в розеточные и наоборот; на ризома одной особи встречаются ветви с расставленными и сближенными филлоподиями, поэтому такая форма роста названа нами временно розеточной (Gureyeva, 2001). Все виды этого варианта биоморф являются петрофитами, в составе их ризомов преобладают розеточные ветви со сближенными филлоподиями и вайями, наиболее сближены вайи и филлоподии у *G. tenuipes*. Вайи

летнезеленые, перья опадают по сочленениям, а черешки сохраняются на следующий год. Этот биоморфологический признак хорошо отличает *Gymnocarpium continentale*, *G. jessoense* и *G. tenuipes* от *G. dryopteris* и *G. robertianum*, у которых черешки прошлогодних вайй не сохраняются. В условиях каменистых местообитаний «щетка» из сохраняющихся черешков задерживает частицы почвы, а в зимнее время – снег, что обеспечивает защиту зачатков вайй от вымерзания и высыхания. Интенсивность ветвления увеличивается в ряду *Gymnocarpium jessoense* – *G. continentale* – *G. tenuipes*. Наиболее интенсивное ветвление с образованием многочисленных коротких ветвей, формирующих подобие дерновины, характерно для *G. tenuipes*.

Филлогенное ветвление свойственно спорофитам только одного вида *Cystopteridaceae* – *Rhizomatopteris montana* (*Cystopteris montana*). Уникальность этого вида заключается в том, что филлогенное ветвление свойственно короткокорневищным видам, в частности, видам *Dryopteris*, *Matteuccia* (Wardlaw, 1946; Gureyeva, 2001; Romanova, Shalisko, 2004), а спорофиты *Rhizomatopteris montana* длиннокорневищные. У филлогенно ветвящихся спорофитов боковые ветви развиваются из остаточных меристем у самого основания филлоподиев вайй или из морфологически обособленных почек, расположенных на филлоподиях вайй. Почки обособляются на абаксиальной стороне филлоподиев только у видов рода *Dryopteris*, они могут оставаться спящими или формировать боковые ризомы; М.А. Романова и Г.М. Борисовская (Romanova, Borisovskaya, 2004) определяют эти почки как придаточные. Согласно С.В. Wardlaw (1946), остаточные меристемы по происхождению представляют собой часть апикальной меристемы корневища, которая становится обособленной и отделяется от нее в процессе роста.

Спорофиты *Rhizomatopteris montana* имеют тонкий, длинный, плетевидный ризом с составленными спирально расположенными зачатками вайй, нормальными вайями и остающимися в составе ризома после опадения вайй филлоподиями (Рис. 3, 3а–3с). Вайи закладываются тремя ортостихами. В целом строение ризома аналогично строению ризома спорофитов *Gymnocarpium dryopteris*, отличие состоит в способе ветвления. Боковые ветви образуются из остаточных меристем, находящихся на удлинённых подножиях филлоподиев вайй между придаточным корнем, маркирующим начало филлоподия, и самим филлоподием (Рис. 3, 3б). Проводящая система – диктиостела с удлинёнными листовыми лакунами.

Листовой след двухпучковый, каждый из двух пучков отходит в нижней трети лакуны и контактирует с двумя меристелами, корневой след отходит в проксимальной части лакуны. Одиночный веточный след соединяется с меристелой ризома. В начале развития стелу боковой ветви можно определить как гапlostелу и соленостелу, затем под действием закладывающихся на ее апексе зачатков вайй формируется диктиостела. Боковые ризомы построены по тому же плану, что и главный, но развиты всегда слабее, а вайи на них имеют иные размеры, форму и рассеченность, чем на главном. Каких-либо закономерностей в расположении ветвей по длине ризома и в ритме их образования не отмечено, но обычно развитые ветви располагаются в средней части ризома (Рис. 3, 3с).

По биоморфологическим признакам спорофита наиболее специфичным среди видов *Cystopteridaceae* оказался *Rhizomatopteris* (*Cystopteris*) *montana*. Как уже было сказано выше, в системах рода *Cystopteris montana*, наряду с *C. sudetica*, относили к секции *Emarginatae* (Blasdel, 1963) или к подроду *Emarginatae* (Shmakov, 2001). А.П. Хохряков (Khokhryakov, 1985) выделил эти виды в отдельный род *Rhizomatopteris* Khokhr. (с типовым видом *Cystopteris montana*) на основе морфологического сходства, по его мнению, вайй и корневищ. Однако, эти виды сходны только на первый взгляд, при более глубоком рассмотрении выявляется больше различий, чем сходства. Спорофиты *Cystopteris sudetica* имеют треугольно-дельтовидные в общем очертании пластинки вайй, у которых базальные базископические перышки на базальных перьях короче следующих за ними, у спорофитов *Cystopteris montana* пластинки вайй пентагональные, поскольку базальные базископические перышки на базальных перьях заметно длиннее следующих за ними. Длинные плетевидные ризомы этих видов имеют разный тип ветвления. У *C. sudetica* ветвление акрогенное дихотомическое, характерное также для остальных видов *Cystopteris* и всех видов *Gymnocarpium*, нарастание изодихоподиальное; у *Cystopteris montana* ветвление филлогенное, боковые ветви образуются из остаточных меристем на разросшихся филлоподиях вайй, главная и боковые оси ризома отличаются по величине, нарастание моноподиальное. Таким образом, биоморфологические признаки наряду со строением спор и молекулярно-генетическими особенностями свидетельствуют в пользу выделения самостоятельного монотипного рода *Rhizomatopteris* с видом – *Rh. montana*.

Заключение

Дискриминантный анализ морфометрических признаков вайи видов рода *Gymnocarpium* (19 признаков) и типового подрода рода *Cystopteris* (17 признаков) не показал разграничений между выборками каждого вида по комплексу признаков. Биоморфологические признаки, такие как строение ризома, способ и интенсивность ветвления, могут использоваться как дополнительные в разграничении видов *Gymnocarpium* с железистыми вайями. Биоморфологические особенности, а именно, – длинно-корневищная жизненная форма и филлогенное боковое ветвление ризома при моноподиальном нарастании, еще раз подтверждают специфичность *Cystopteris montana* и свидетельствуют в пользу правильности выделения его в самостоятельный род *Rhizomatopteris*. *Cystopteris sudetica*, включавшийся ранее вместе с *Cystopteris montana* в секцию и подрод *Emarginatae* и род *Rhizomatopteris*, по способу ветвления и нарастания ризома (дихотомическое ветвление и изодихоподиальное нарастание) и строению базального пера вайи ближе к другим изученным представителям *Cystopteris*, чем к *Rhizomatopteris montana*.

Благодарности

Статья написана в рамках научного проекта, выполняемого при поддержке РФФИ (грант № 16-04-00513-А). Авторы благодарны сотруднику лаборатории структурного и молекулярного анализа растений Биологического института Томского государственного университета Д.С. Феоктистову за помощь в проведении статистического анализа.

Список литературы

- Blasdel R.F. 1963. A monographic study of the fern genus *Cystopteris*. Memoirs of the Torrey Botanical Club. 21: 1–102.
- [Bobrov] Бобров А.Е. 1974. Сем. 10. Aspidiaceae Mett. ex Frank. – Щитовниковые, Аспидиевые. В кн.: Флора европейской части СССР. Ленинград. С. 80–84.
- Ching R.C. 1940. On natural classification of the family of «Polypodiaceae». Sunyatsenia. 5: 201–268.
- Ching R.C. 1954. Systematic arrangement of families and genera of Chinese pteridophytes with corresponding names in Chinese. Acta Phytotaxonomica Sinica. 3: 93–99.
- Christenhusz M.J.M., Zhang X.-C., Schneider H. 2011. A linear sequence of extant families and genera of lycophytes and ferns. Phytotaxa. 19: 7–54. <http://dx.doi.org/10.11646/phytotaxa.19.1.2>
- [Danilov] Данилов М.П. 1988. Семейство 10. Aspidiaceae – Аспидиевые или Щитовниковые. В кн.: Флора Сибири. Новосибирск. С. 59–64.
- [Gureyeva] Гуреева И.И. 1985. Новый вид рода *Cystopteris* Bernh. из Южной Сибири. Систематические заметки по материалам Гербария им. П.Н. Крылова Томского государственного университета. № 87. С. 5–8.
- [Gureyeva] Гуреева И.И. 2001. Равноспоровые папоротники Южной Сибири. Систематика, происхождение, биоморфология, популяционная биология. Томск. 158 с.
- [Gureyeva, Kuznetsov] Гуреева И.И., Кузнецов А.А. 2015а. Ценность морфологических признаков спор и биоморфологических признаков спорифита для филогенетики папоротников (на примере *Cystopteridaceae*). В сб.: XIII Московское совещание по филогении растений «50 лет без К.И. Мейера»: Материалы международной конференции. Москва. С. 116–120.
- Gureyeva I.I., Kuznetsov A.A. 2015b. Spore morphology of the north Asian members of *Cystopteridaceae*. Grana. 54(3): 213–235. <https://doi.org/10.1080/00173134.2015.1048824>
- [Gureyeva] Гуреева И.И., Кузнецов А.А., Улько Д.О. 2015. Находки *Cystopteris almaatensis* Kotukhov (*Cystopteridaceae*) на Алтае. Систематические заметки по материалам Гербария им. П.Н. Крылова Томского государственного университета. № 112. С. 62–65.
- [Khokhryakov] Хохряков А.П. 1985. Дополнение (Описания новых растений). В кн.: Флора Магаданской области. М. С. 347–348.
- [Kotukhov] Котухов Ю.А. 1966. Новый вид рода *Cystopteris* Bernh. из Юго-Восточного Казахстана. В кн.: Ботанические материалы Гербария Института ботаники Академии наук Казахской ССР. Т. 4. С. 27–30.
- Pellinen K., Sarvela J., Uotila P. 1999. Chromosome counts on the fern genus *Gymnocarpium* (*Dryopteridaceae*) from Finland. Annales Botanici Fennici. 35: 265–266.
- [Petrov] Петров В.А. 1930. Флора Якутии. Вып. 1. Л. 221 с.
- Pichi Sermolli R.E.G. 1977. Tentamen pteridophytorum genera in taxonomicum ordinem redigendi. Webbia. 31: 313–512.
- [Polozhiy] Положий А.В. 1983. Семейство Aspidiaceae Аспидиевые (Щитовниковые). В кн.: Флора Красноярского края. Вып. 1. Томск. С. 22–26.
- [Poyarkova] Пояркова А.В. 1950. Новый вид папоротника и вопрос о гималайском элементе в лесной реликтовой флоре Средней Азии. Сообщения Таджикского филиала АН СССР. Вып. 22. С. 9–13.
- [Romanova] Романова М.А. 1997. Дифференциация тканей корневища *Gymnocarpium dryopteris* (*Athyriaceae*). Бот. журн. Т. 82. № 3. С. 75–84.
- [Romanova, Borisovskaya] Романова М.А., Борисовская Г.М. 2004. Принципы структурной организации вегетативного тела папоротников: онтогенетический подход. Бот. журн. Т. 89. № 5. С. 705–717.
- [Romanova, Shalisko] Романова М.А., Шалиско В.Ю. 2004. Анатомическое строение ортотропных и плагиотропных корневищ *Matteuccia struthiopteris* и *Dryopteris carthusiana*. Вестник СПбГУ. Сер. 3. Вып. 3. С. 28–35.
- [Romanova] Романова М.А., Науменко А.Н., Евкайкина А.И. 2010. Особенности апикального морфогенеза в разных таксонах несеменных растений. Вестник СПбГУ. Сер. 3. Вып. 3. С. 29–41.
- Rothfels C.J., Sundue M.A., Kuo L.-Y., Larsson A., Kato M., Schuettpelz E., Pryer K.M. 2012. A revised family-

- level classification for eupolypod II ferns (Polypodiidae: Polypodiales). *Taxon*. 61: 515–533.
- Rothfels C.J., Windham M.D., Pryer K.M. 2013. A plastid phylogeny of the cosmopolitan fern family Cystopteridaceae (Polypodiopsida). *Systematic Botany*. 38: 295–306. <https://doi.org/10.1600/036364413X666787>
- Sarvela J. 1978. A synopsis of the fern genus *Gymnocarpium*. *Annales Botanici Fennici*. 15: 101–106.
- Sarvela J., Britton D.M., Pryer K.M. 1981. Studies on the *Gymnocarpium robertianum* complex in North America. *Rhodora*. 83(835): 421–431.
- [Shmakov] Шмаков А.И. 1995. Конспект папоротников Алтая, Тянь-Шаня и Семиречья. В кн.: Флора и растительность Алтая. Т. 1. Барнаул. С. 35–53.
- [Shmakov] Шмаков А.И. 1996. Конспект папоротников Алтая. В кн.: Флора и растительность Алтая. Т. 2. Барнаул. С. 25–52.
- [Shmakov] Шмаков А.И. 2001. Конспект папоротников России. *Turczaninowia*. Т. 4. № 1–2. С. 36–72.
- [Shmakov] Шмаков А.И. 2009. Определитель папоротников России. Барнаул. 126 с.
- [Shmakov] Шмаков А.И. 2011. Папоротники Северной Азии. Барнаул. 209 с.
- Smith A.R., Pryer K.M., Schuettpelz E., Korall P., Schneider H., Wolf P.G. 2006. A classification for extant ferns. *Taxon*. 55: P. 705–731.
- [Stepanov] Степанов Н.В. 2015. О трех новых видах сосудистых растений из Западного Саяна. Систематические заметки по материалам Гербария им. П.Н. Крылова Томского государственного университета. № 111. С. 3–15.
- Troll W. 1937. Vergleichende Morphologie der höheren Pflancen. Berlin. Bd. 1. Teil 1. S. 288–304; 499–511.
- [Tzvelev] Цвелев Н.Н. 1991. Отдел Папоротниковидные – Polypodiophyta. В кн.: Сосудистые растения Советского Дальнего Востока. Т. 5. СПб. С. 9–94.
- [Ulko] Улько Д.О., Гуреева И.И., Шмаков А.И., Романец Р.С. 2017. Морфология спор видов подрода *Cystopteris* (*Cystopteris* Bernh., Cystopteridaceae). *Turczaninowia*. Т. 20. № 2. С. 5–15.
- Wardlaw C.W. 1946. A cycle of fern anatomy. *Endeavour*. 5: 29–34

Biomorphological and morphometric features of sporophytes in the systematic of Cystopteridaceae

© I.I. Gureyeva, D.O. Ulko, A.A. Kuznetsov

Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation

e-mail: gureyeva@yandex.ru

Biomorphological features of sporophytes of 14 species and morphometric characters of 12 species of Cystopteridaceae were studied. Sporophytes of most species of *Cystopteris* have a short-rhizome rosette biomorph, their rhizomes branch dichotomically, branching is not intensive, growth is isodihodial. Sporophytes of all other species have a dichotomous branching of the rhizomes and isodihodial growth, sporophytes can have short-rhizome rosette, long-rhizome non-rosette or temporarily rosette biomorphs. *Rhizomopteris montana* *Cystopteris montana* has the greatest differences in the structure of the rhizome, which is characterized by phyllogenous branching and monopodial growth. The structure of the rhizomes and the way of their branching in the ferns of the Cystopteridaceae family have in some cases a diagnostic value, which allow to use these characteristics in taxonomy. The unique way of rhizome branching confirms the correctness of description of the independent genus *Rhizomopteris*, including the single species *Rh. montana*. The discriminant analysis of the morphometric features of fronds of *Gymnocarpium* species (19 parameters) and the type subgenus of the *Cystopteris* genus (17 parameters) showed no distinctions between dataset of each species.

Keywords: sporophyte, frond, morphometric parameters, rhizome, branching, Cystopteridaceae, *Gymnocarpium*, *Cystopteris*, *Rhizomopteris*

References

- Blasdel R.F. 1963. A monographic study of the fern genus *Cystopteris*. *Memoirs of the Torrey Botanical Club*. 21: 1–102.
- Bobrov A.E. 1974. Sem. 10. Aspidiaceae Mett. ex Frank. – Shchitovnikovyye, Aspidievyye. [Fam. 10. Aspidiaceae Mett. ex Frank.]. In: *Flora evropeiskoi chasti SSSR* [Flora of the European part of the USSR]. Leningrad. 80–84 pp. (In Russ.)
- Ching R.C. 1940. On natural classification of the family of Polypodiaceae. *Sunyatsenia*. 5: 201–268.
- Ching R.C. 1954. Systematic arrangement of families and genera of Chinese pteridophytes with corresponding names in Chinese. *Acta Phytotaxonomica Sinica*. 3: 93–99.
- Christenhusz M.J.M., Zhang X.-C., Schneider H. 2011. A linear sequence of extant families and genera of lycophytes and ferns. *Phytotaxa*. 19: 7–54. <http://dx.doi.org/10.11646/phytotaxa.19.1.2>
- Danilov M.P. 1988. Semeistvo 10. Aspidiaceae – Aspidievyye ili Shchitovnikovyye [Family 10. Aspidiaceae]. In: *Flora Sibiri* [Flora of Siberia]. Novosibirsk. 59–64 pp. (In Russ.)
- Gureyeva I.I. 1985. Novyi vid roda *Cystopteris* Bernh. iz Yuzhnoi Sibiri [A new species of the genus *Cystopteris* Bernh. from South Siberia]. *Sistemicheskiye zametki po materialam gerbariya im. P.N. Krylova Tomskogo gosudarstvennogo universiteta* [Systematic notes on the materials of P.N. Krylov Herbarium of Tomsk State University]. 87: 5–8. (In Russ.)
- Gureyeva I.I. 2001. *Ravnosporovyye paprotniki Yuzhnoi Sibiri. Sistematika, proiskhozheniye, biomorfologiya, populyatsionnaya biologiya* [Equal-spore ferns of Southern Siberia. Systematics, origin, biomorphology, population biology]. Tomsk. 158 pp. (In Russ.)
- Gureyeva I.I., Kuznetsov A.A. 2015a. Tsennost morfologicheskikh priznakov spor i biomorfologicheskikh priznakov sporofita dlya filogenetiki paprotnikov (na primere Cystopteridaceae) [The value of morphological features of spores and biomorphological features of sporophyte for phylogenetics of ferns (by example of Cystopteridaceae)]. In: *XIII Moskovskoye soveshchaniye po filogenii rastenii "50 let bez K.I. Meyera": materialy mezhdunarodnoi rjyatytsii* [XIII Moscow meeting on phylogeny of plants "50 years without K.I. Meyer»: Materials of the International Conference]. Moscow. 116–120 pp. (In Russ.)
- Gureyeva I.I., Kuznetsov A.A. 2015b. Spore morphology of the north Asian members of Cystopteridaceae. *Grana*. 54(3): 213–235. <https://doi.org/10.1080/00173134.2015.1048824>
- Gureyeva I.I., Kuznetsov A.A., Ulko D.O. 2015. Nakhodki *Cystopteris almaatensis* Kotukhov (Cystopteridaceae) na Altae [The findings of *Cystopteris almaatensis* Kotukhov (Cystopteridaceae) in the Altai]. *Sistemicheskiye zametki po materialam gerbariya im. P.N. Krylova Tomskogo gosudarstvennogo universiteta* [Systematic notes on the materials of P.N. Krylov Herbarium of Tomsk State University]. 112: 62–65. (In Russ.)
- Khokhryakov A.P. 1985. Dopolneniye (Opisaniya novykh rastenii) [Addition (Descriptions of new plants)]. In: *Flora Magadanskoi oblasti* [Flora of the Magadan Region]. Moscow. 347–348 pp. (In Russ.)
- Kotukhov Yu.A. 1966. Novyi vid roda *Cystopteris* Bernh. iz Yugo-Vostochnogo Kazakhstana [A new species of the genus *Cystopteris* Bernh. from South-Eastern Kazakhstan]. *Botanicheskiye materialy Gerbariya Instituta botaniki Akademii nauk Kazakhskoi SSR* [Botanical materials of the Herbarium of the Institute of Botany of the Academy of Sciences of the Kazakh SSR]. 4: 27–30. (In Russ.)
- Pellinen K., Sarvela J., Uotila P. 1999. Chromosome counts on the fern genus *Gymnocarpium* (Dryopteridaceae) from Finland. *Annales Botanici Fennici*. 35: 265–266.
- Petrov V.A. 1930. *Flora Yakutii* [Flora of Yakutia]. Vol. 1. Leningrad. 221 pp. (In Russ.)
- Pichi Sermolli R.E.G. 1977. Tentamen pteridophytorum genera in taxonomicum ordinem redigendi. *Webbia*. 31: 313–512.

- Polozhiy A.V. 1983. Semeistvo Aspidiaceae – Aspidievyye (Shchitovnikovyye) [Family Aspidiaceae]. In: *Flora Krasnoyarskogo kraya* [Flora of the Krasnoyarsk Territory]. Vol. 1. Tomsk. 22–26 pp. (In Russ.)
- Poyarkova A.V. 1950. Novyi vid paporotnika i vopros o gimalaiskom elemente v lesnoi reliktovoi flore Srednei Asii [A new species of fern and the question of the Himalayan element in the forest relict flora of Central Asia]. *Soobshcheniya Tadzhikskogo filiala AN SSSR* [Reports of the Tajik branch of the USSR Academy of Sciences]. 22: 9–13. (In Russ.)
- Romanova M.A. 1997. Differentsiatsiya tkanei kornevishcha *Gymnocarpium dryopteris* (Athyriaceae) [Differentiation of the tissues in the *Gymnocarpium dryopteris* (Athyriaceae) rhizome.]. *Botanicheskii Zhurnal*. 82(3): 75–84. (In Russ.)
- Romanova M.A., Borisovskaya G.M. 2004. Printsipy strukturnoi organizatsii vegetativnogo tela paporotnikov: ontogeneticheskii podkhod [Principles of the structural organization of the vegetative body of fern vegetative body: ontogenetic approach to the problem]. *Botanicheskii Zhurnal*. 89(5): 705–717. (In Russ.)
- Romanova M.A. Shalisko V.Yu. 2004. Anatomicheskoye stroeniye ortotropnykh i plagiotropnykh kornevishch *Matteuccia struthiopteris* i *Dryopteris carthusiana* [Anatomical structure of orthotropic and plagiotropic rhizomes of *Matteuccia struthiopteris* and *Dryopteris carthusiana*]. *Vestnik Sankt-Peterburgskogo Universiteta. Biologiya* [Vestnik of Saint-Petersburg University. Biology]. 3(3): 28–35. (In Russ.)
- Romanova M.A., Naumenko A.N., Evkaikina A.I. 2010. Osobennosti apikalnogo morfogeneza v raznykh taksonakh nesemennykh rastenii [Features of apical morphogenesis in different taxa of non-seed plants]. *Vestnik Sankt-Peterburgskogo Universiteta. Biologiya* [Vestnik of Saint-Petersburg University. Biology]. 3(3): 29–41 (In Russ.)
- Rothfels C.J., Sundue M.A., Kuo L.-Y., Larsson A., Kato M., Schuettpelz E., Pryer K.M. 2012. A revised family-level classification for eupolypod II ferns (Polypodiaceae: Polypodiales). *Taxon*. 61: 515–533.
- Rothfels C.J., Windham M.D., Pryer K.M. 2013. A plastid phylogeny of the cosmopolitan fern family Cystopteridaceae (Polypodiopsida). *Systematic Botany*. 38: 295–306. <https://doi.org/10.1600/036364413X666787>
- Sarvela J. 1978. A synopsis of the fern genus *Gymnocarpium*. *Annales Botanici Fennici*. 15: 101–106.
- Sarvela J., Britton D.M., Pryer K.M. 1981. Studies on the *Gymnocarpium robertianum* complex in North America. *Rhodora*. 83(835): 421–431.
- Shmakov A.I. 1995. Konspekt paporotnikov Altaya, Tyan-Shanya i Semirechya [A synopsis of the ferns of the Altai, Tien Shan and Semirechie]. In: *Flora i rastitelnost Altaya* [Flora and vegetation of Altai]. Vol. 1. Barnaul. 35–53 pp. (In Russ.)
- Shmakov A.I. 1996. Konspekt paporotnikov Altaya [A synopsis of the ferns of the Altai]. In: *Flora i rastitelnost Altaya* [Flora and vegetation of Altai]. Vol. 2. Barnaul. 25–52 pp. (In Russ.)
- Shmakov A.I. 2001. Konspekt paporotnikov Rossii [The list of ferns of Russia]. *Turczaninowia*. 4(1–2): 36–72. (In Russ.)
- Shmakov A.I. 2009. *Opredelitel paporotnikov Rossii* [Key to the ferns of Russia]. Barnaul. 126 pp. (In Russ.)
- Shmakov A.I. 2011. *Paporotniki Cevernoi Azii* [Ferns of Northern Asia]. Barnaul. 209 pp. (In Russ.)
- Smith A.R., Pryer K.M., Schuettpelz E., Korall P., Schneider H., Wolf P.G. 2006. A classification for extant ferns. *Taxon*. 55: P. 705–731.
- Stepanov N.V. 2015. O trekh novykh vidakh sosudistykh rastenii iz Zapadnogo Sayana [About three new species of vascular plants from the Western Sayan]. *Sistematische zametki po materialam gerbariya im. P.N. Krylova Tomskogo gosudarstvennogo universiteta* [Systematic notes on the materials of P.N. Krylov Herbarium of Tomsk State University]. 111: 3–15. (In Russ.)
- Troll W. 1937. *Vergleichende Morphologie der hoheren Pflancen*. Berlin. Bd. 1. Teil 1. S. 288–304; 499–511.
- Tzvelev N.N. 1991. Otdel Paporotnikovidnyye – Polypodiophyta [Polypodiophyta Division]. In: *Sosudistyye rasteniya sovetskogo Dalnego Vostoka* [Vascular plants of the Soviet Far East]. Vol. 5. Saint-Petersburg. 9–94 pp. (In Russ.)
- Ulko D.O., Gureyeva I.I., Shmakov A.I., Romanets R.S. 2017. Morfologiya spor vidov podroda *Cystopteris* (*Cystopteris* Bernh., Cystopteridaceae) [Spore morphology of subgenus *Cystopteris* species (*Cystopteris* Bernh., Cystopteridaceae)]. *Turczaninowia*. 20(2): 5–15. (In Russ.)
- Wardlaw C.W. 1946. A cycle of fern anatomy. *Endeavour*. 5: 29–34.