

БОТАНИКА

Научная статья

УДК 582.394(470.1/.6)

doi: 10.17072/1994-9952-2022-3-189-200

Род *Dryopteris* Adans. в Европейской части России

Сергей Юрьевич Малых^{1, 2}

¹ Гимназия № 31, Пермь, Россия, MSU101@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0002-1478-2344>

² Пермский государственный национальный исследовательский университет, Пермь, Россия

Аннотация. По результатам проведения полевых наблюдений (2015–2022 гг.), изучения гербарных коллекций заповедника «Басеги», Пермского государственного национального исследовательского университета (PERM), Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (LE), Южно-Сибирского ботанического сада (ALTB) и анализа литературных данных, составлены: краткая характеристика рода *Dryopteris* Adans. в Европейской части России, ключ для определения видов рода на рассматриваемой территории и их краткий обзор с необходимыми комментариями. Полевыми исследованиями охвачены Московская, Ленинградская и Мурманская области, Карачаево-Черкесская и Кабардино-Балкарская республики, Пермский и Ставропольский края, а также республика Карелия. Всего за время исследования собрано более 500 гербарных образцов, которые хранятся в коллекциях Пермского университета (PERM) и Южно-Сибирского ботанического сада (ALTB).

Ключевые слова: папоротники; *Dryopteris*; *Dryopteris dilatata* комплекс; группа *Dryopteris filix-mas*, филогения; морфология

Для цитирования: Малых С. Ю. Род *Dryopteris* Adans. в Европейской части России // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2022. Вып. 3. С. 189–200. <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2022-3-189-200>.

Благодарности: исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 20-34-90102.

BOTANY

Original article

The genus *Dryopteris* Adans. in the European Russia

Sergey Yu. Malyh^{1, 2}

¹ Gymnasium № 31, Perm, Russia, MSU101@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0002-1478-2344>

² Perm State University, Perm, Russia

Abstract. According to the results of field studies (2015–2022), the work of herbarium collections of the Basegi Nature Reserve, Perm State University (PERM), Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences (LE), South-Siberian Botanical Garden (ALTB) and the analysis of literary data compiled: a brief description of the genus *Dryopteris* Adans. in the European Russia, the key to determining the species in the territory under consideration and their brief overview with the necessary comments. The field research was conducted the Moscow, Leningrad and Murmansk Oblasts, the Karachay-Cherkess and Kabardino-Balkarian Republics, Perm and Stavropol Krai, as well as the Karelia. In total, more than 500 herbarium specimens were collected, which are stored in the collections of Perm State University (PERM) and the South-Siberian Botanical Garden (ALTB).

Keywords: ferns; *Dryopteris*; *Dryopteris dilatata* complex; *Dryopteris filix-mas* group; phylogeny; morphology

For citation: Malyh S. Yu. [The genus *Dryopteris* Adans. in the European Russia]. *Bulletin of Perm University. Biology*. Iss. 3 (2022): pp. 189–200. (In Russ.). <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2022-3-189-200>.

Acknowledgments: the reported study was funded by RFBR, project number 20-34-90102.

Введение

Род *Dryopteris* Adans. в Европейской части России представлен как минимум 10 природными образо-

ваниями [Шмаков, 2009], которые в настоящее время рассматриваются в ранге вида¹. Некоторые из этих видов тесно связаны друг с другом и потому ряд исследователей [Widén, Sarvela, Ahti, 1967; Crabbe, Jermy, Walker, 1970; Fraser-Jenkins, Corley, 1972; Rünk, Zobel, Zobel, 2012] объединяют их во внетаксономические видовые совокупности – группы, группировки, комплексы, подчёркивая *особую связь*, в содержание которой, помимо очевидного внешнего сходства, включена и общая эволюционная судьба. В Европейской части России присутствуют две крупные видовые группировки, относящиеся к роду *Dryopteris*: *D. dilatata* комплекс², образованный *D. dilatata* (Hoffm.) A. Gray, *D. expansa* (C. Presl) Fraser-Jenk. & Jermy, а также *D. carthusiana* (Vill.) H.P. 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. *Dryopteris dilatata* комплекс представлен в России не полностью. По всей видимости [Малых, 2017, 2022], к нам на территорию не проникает *D. dilatata*. Группа *filix-mas* отмечена в полном объёме.

Эволюционные взаимоотношения внутри обозначенных комплексов складываются следующим образом [Fraser-Jenkins, 1976; Sessa, Zimmer & Givnish, 2012; Bujnoch, 2015; Hornych, 2020]. 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 *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*.

По причине того, что многие виды рода являются результатом естественной гибридизации между предковыми формами, состоящими в далёком родстве [Sessa, Zimmer & Givnish, 2012; Bujnoch, 2015], построение системы рода, а именно – выделение секций, вызывает 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 проблемы³ Фрейзер-Дженкинс [Fraser-Jenkins, 1986], предложивший систему рода *Dryopteris*, которая используется и по сей день, выделил гибридогенную секцию *Remotae* и поместил туда все аллополиплоиды, родительские диплоиды которых принадлежат к секциям, значительно отдаленным друг от друга.

В настоящей 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].

Материал и методика

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

¹ Для многих исследователей, которые сколько-нибудь 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 – мы можем говорить о подвиде, разновидностях и т.д.

² Последние результаты [Bujnoch, 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*.

³ 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.

сегментов 1-го порядка, цвет и оттенок чешуек на черешке, наличие или отсутствие железистых волосков, длительность жизни вай и их способность к перезимовке.

В период с 2015 по 2022 гг. автором статьи были предприняты 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 университета (PERM) и Южно-Сибирского ботанического сада (ALTB).

Ниже приводятся краткая характеристика рассматриваемого рода, ключ для определения видов, отмеченных на территории Европейской части России, и их краткий обзор. Распространение цитируется по «Определителю папоротников России» [Шмаков, 2009], экологические и морфологические описания, а также фитоценологические характеристики составлены на основании собственных полевых наблюдений, изучения гербарных коллекций заповедника Басеги, Пермского государственного национально-исследовательского университета (PERM), Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (LE), Южно-Сибирского ботанического сада (ALTB), а также цифрового гербария МГУ и Kew Gardens.

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, Zobel, Zobel, 2012], «Some taxa within the ‘*Dryopteris affinis*’ complex» [Trewman, Pigott, 2014]. Плоидность и способ размножения взяты из: «Unraveling reticulate evolution in North American *Dryopteris* (*Dryopteridaceae*)» [Sessa, Zimmer & Givnish, 2012], «A contribution to the phylogeny of *Dryopteris remota* by genotyping of a fragment of the nuclear *PgiC* gene» [Bujnoch, 2015], «Reproduction and hybridization in ferns» [Hornych, 2020]. Эволюционные взаимоотношения, описываемые во введении, являются обобщением данных из следующих источников: «*Dryopteris caucasica*, and the cytology of its hybrids» [Fraser-Jenkins, 1976], «Unraveling reticulate evolution in North American *Dryopteris* (*Dryopteridaceae*)» [Sessa, Zimmer & Givnish, 2012], «A contribution to the phylogeny of *Dryopteris remota* by genotyping of a fragment of the nuclear *PgiC* gene» [Bujnoch, 2015], «Reproduction and hybridization in ferns» [Hornych, 2020].

Данные, полученные в ходе исследования, сравнивались с наиболее поздними обработками рода *Dryopteris*, составленными по материалам с территории России. Крупнейшие из них: система рода, впервые представленная Н.Н. Цвелёвым в 2003 г. и изложенная в практически неизменном виде в Конспекте флоры Восточной Европы [Конспект флоры ..., 2012] и система А.И. Шмакова [2009], которая дана во втором издании «Определителя папоротников России».

Результаты и их обсуждение

Род *Dryopteris* Adans., 1763, Fam. Pl. 2: 20, 551, nom. cons. Typus: *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 четырёхждыперистые), 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.

Ключ для определения видов

Некоторые эйдологические единицы, обозначенные здесь традиционными видовыми биноминалами, являются гетеродиплоидными или аллотетраплоидными природными образованиями (см. таблицу). 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.

1. Вайи в нижней части пластинки трижды-четыреждыперистые. Конечные сегменты вай несут крупные зубцы, переходящие в заметное острие на верхушке 2
- + Вайи в нижней части пластинки дваждыперистые. Конечные сегменты вай несут мелкие зубцы, иногда переходящие в небольшое острие на верхушке 4
2. Чешуйки на черешке редкие, на всём протяжении только одноцветные, светло-бурые *D. carthusiana*
- + Черешок густо покрыт двуцветными чешуйками: с тёмно-бурой продольной полосой посередине, либо с тёмно-бурой точкой в основании 3
3. Пластинки вай дельтовидные, дельтовидно-овальные. Распространён по всей России *D. expansa*
- + Пластинки вай продолговато-овальные. Распространён на Кавказе *D. remota*
4. У взрослых хорошо развитых особей вайи до 40–50 см дл., густо покрыты короткими железистыми волосками, которые источают сильный аромат. На скалах, каменистых склонах, осыпях 5
- + У взрослых хорошо развитых особей вайи от 80 см дл., (иногда) покрыты короткими железистыми волосками, которые не имеют запаха. В хвойных, лиственных и смешанных лесах, зарослях кустарников, на сырых каменистых осыпях (редко), сограх и лесных болотах 6
5. Пластинки вай от ланцетных до узкоэллиптических, почти всегда с усечённым основанием. 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 1/3, реже 1/2 длины пластинки вайи *D. villarii*
- + Пластинки вай от ланцетных до линейно-ланцетных, к основанию постепенно и сильно суженные. Самая широкая часть располагается в середине пластинки. Сегменты 1-го порядка (перья) от ланцетных до треугольных, с притупленной верхушкой. Черешок короткий, примерно 1/4 или 1/8 длины пластинки вайи *D. fragrans*
6. Конечные сегменты вай острозубчатые. Зубцы переходят в небольшое мягкое острие. Спороносные вайи значительно длиннее вегетативных, их рахис в верхней половине без или почти без чешуй и волосков. Произрастает в сырых и заболоченных лесах, на лесных болотах *D. cristata*
- + Конечные сегменты вай острозубчатые. Зубцы никогда не заканчиваются острием. Спороносные вайи не отличаются от вегетативных, их рахис в верхней половине несёт чешуи и/или волоски. В хвойных, широколиственных, лиственных и смешанных лесах, у подножья и в трещинах скал 7
7. Базальные сегменты 1-го порядка асимметричные: базископические сегменты 2-го порядка длиннее акроскопических. У основания и в нижней части черешок покрыт редкими буроватыми чешуями и волосками. Распространён на Кавказе *D. caucasica*
- + Базальные сегменты 1-го порядка симметричные: базископические сегменты 2-го порядка примерно равны акроскопическим. У основания и в нижней части черешок покрыт множеством чешуй и волосков 8
8. Пластинки вай глянцевые, от узкоэллиптических до продолговато-ланцетных, с заострённой верхушкой и клиновидным основанием. Чешуйки и волоски отходят почти под прямым углом от черешка и рахиса (оттопырены) *D. affinis*
- + Пластинки вай матовые или едва глянцевые, с заострённой верхушкой и усечённым основанием. Чешуйки и волоски обычно плотно прилегают к черешку и рахису 9
9. 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. Распространён по всей России *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. Распространён на Кавказе *D. oreades*

Морфологические описания

D. carthusiana (Vill.) H. P. Fuchs, 1958, Bull. Soc. Bot. Fr. 105: 339. – **Щ. картузианский**, или **Картузуса**, или **игльчатый**, или **ланцетногребенчатый**, или **шартрёзский**. – Многолетний поликарпик, гемикриптофит. – В хвойных, лиственных и смешанных лесах, зарослях кустарников, на сырых камени-

стых осыпях (редко), сограх и лесных болотах. – **Евр. ч.** (Аркт., Сев., Зап., Вост., Кавк.), **Урал** (Сев., Средн., Южн.), **Зап. Сиб.** (Обск., Тобол., Иртыш., 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.

D. expansa (C. Presl) Fras.-Jenk. et Jermy, 1977, Fern Gaz. 11: 338. – **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 образуют плотную розетку, при одиночном произрастании – широко 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 растопыренно-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.

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 бурными 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 г. 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 г. Иоганн Кристоф Дёлль в “Rheinische Flora” [Döll, 1843] указал наличие этой разновидности для *D. villarii*, ссылаясь на находку Брауна. Позже, в 1851 г. Браун изменил свою точку зрения и в книге “Bächtungen über die Vereichtung der Reichung in der Natur” [Braun, 1851] отметил, что найденный им в 1834 г. 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 г. 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 дру-

гой 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 гибрида⁴ *D. carthusiana* × *D. filix-mas*, обнаруженного ранее на оз. Уиндермир (северо-запад Англии) [Krause, Nachtel, Bennert, 2001].

На протяжении всего XX в. разными исследователями предлагались возможные родители *D. remota*. Среди них *D. dilatata* и *D. affinis* [Добр, 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 подтверждения⁵. Чтобы пролить свет на продолжающиеся дискуссии, в 2015 г. 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"*.

D. villarii (Bellardi) Woyn. 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 (–6) 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.

D. fragrans (L.) Schott, 1834, Gen. Fil.: tab. 9. – **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 собраны в компактную розетку 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

⁴ В настоящее время данные цитологии [Manton, 1950], морфологии [Krause, Nachtel, Bennert, 2001; Freigang, Vujnoch, Zenner, 2013], хемотаксономии [Widén et al., 1976] и молекулярной генетики [Freigang, Vujnoch, Zenner, 2013] позволяют безошибочно различать *D. remota* и гибрид с оз. Уиндермир.

⁵ *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 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.

два-три) на каждом пёрышке, при созревании не закрывают нижнюю поверхность сегментов. Индузии почковидные, покрыты железками.

D. cristata (L.) A. Gray, 1848, Man. Bot.: 631. – **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., Tobol., 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 3/4 от дл. спороносных вай и до 15 см шир. Черешок короче (примерно 1/3–1/2) 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.

D. caucasica (A. Br.) Fraser-Jenkins et Corley, 1972, Brit. Fern Gaz. 10(5): 221–231. – **Щ. кавказский**. – 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 лежащее, неразветвлённое, густо покрыто ланцетными, одноцветными, тёмно-бурими 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.

D. affinis (Löwe) Fraser-Jenkins, 1979, Brit. Fern Gaz. 12(1): 56. – **Щ. родственный**. – 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 лежащее. 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 заострённой верхушкой и клиновидным основанием, с наибольшей шириной в своей средней части, почти на всём своём 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 усечённым основанием. Сегменты 2-го порядка (перышки) продолговатые, с усечённым 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.

D. filix-mas (L.) Schott, 1834, Gen. Fil.: tab. 9. – **Щ. мужской**, или **аптечный**, или **Папоротник мужской**. – 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 полегающее, 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.

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 полегающее. 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.

Уровни плоидности и способы размножения

Список обсуждаемых таксонов с избранными характеристиками: плоидность и способ размножения
[A list of taxa under study with selected characteristics: ploidy level, mode of reproduction]

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

Заключение

1. Некоторые из проанализированных морфологических признаков, используемых при работе с родом *Dryopteris*, имеют низкую таксономическую значимость, а потому не могут быть использованы в качестве диагностических. К таким признакам можно отнести: цвет и оттенок вайи, отношение длины наибольших базальных сегментов 2-го порядка к длине базальных сегментов 1-го порядка, цвет и оттенок чешуек на черешке и рахисе, наличие или отсутствие железистых волосков. Все эти признаки непостоянны, а их использование, пусть даже в совокупности, приводит к выделению крайне субъективных эйдологических единиц, определение которых – при работе с большим количеством гербарного или свежего растительного материала – становится невозможным.

2. Примером эйдологической единицы, которая не имеет чёткого морфологического облика или каких-то иных признаков, которые позволили бы строить с ней работу объективно – это *Dryopteris assimilis* S. Walker в том объёме, в котором его понимал Н.Н. Цвелёв [2003]. В конспекте флоры Восточной Европы для *D. assimilis* он указывает: «От предыдущего вида [*Dryopteris 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 [*Dryopteris 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 растительного 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 м², 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.

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 показали⁶, 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.

3. 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,

⁶ 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 г. 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.

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.

4. При составлении ключа для определения видов были исключены все вышеперечисленные и ряд других спорных признаков, которые осложняют объективную работу с представителями рода. Морфологические описания, наоборот, составлены таким образом, чтобы продемонстрировать – многие из видов, традиционно указываемые во всех крупных сводках [Fraser-Jenkins, 1993; Шмаков, 2009; Конспект флоры ..., 2012], имеют не *качественные*, а *количественные* различия, зачастую не позволяющие осуществлять безошибочное определение без учёта места сбора конкретного образца, указания условий его произрастания и определения уровня плоидности.

5. В связи с тем, что многие виды рода *Dryopteris*, встречающиеся на территории Европейской части России, – это гибридогенные образования, обсуждение в статье ведётся с позиций анализа комплексов видов и их эволюционных взаимоотношений, без указания классических секций, предложенных монографом рода Фрейзер-Дженкинсом [1986] и многократно модифицированных и уточнённых рядом авторов [Цвелев, 2003; Sessa, Zimmer & Givnish, 2012].

6. Обработка рода *Dryopteris* для территории Европейской части России, предлагаемая в настоящей статье, включает 10 эйдологических единиц, имеющих разную степень самостоятельности, но обладающих хотя бы одним признаком (пусть и неморфологического характера), который позволяет работать с этой единицей объективно. Из списка видов, приводимого для обсуждаемой территории [Конспект флоры ..., 2012; Шмаков, 2009], был исключён *D. assimilis*, представляющий из себя неясную морфологическую систему, а также *D. dilatata* – европейский тетраплоид, присутствие которого на территории России обнаружить не удалось.

Список источников

1. Данилов М.П. *Dryopteris* Adans. – Щитовник // Флора Сибири. *Lycopodiaceae – Hydrocharitaceae*. Новосибирск: Наука, 1988. С. 60–62.
2. Конспект флоры Восточной Европы. / под ред. Н.Н. Цвелева. М.; СПб.: Т-во науч. изд. КМК, 2012. Т. 1. 630 с.
3. Малых С.Ю. Виды, слагающие *Dryopteris dilatata* комплекс, в Пермском крае // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2017. Вып. 4. С. 380–389.
4. 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. Пермь, 2022. С. 24–29.
5. Науялис И.И., Филин В.Р. Щитовник мужской // Биологическая флора Московской области. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1983. Вып. 7. С. 3–25.
6. Фомин А.В. Род Щитовник – *Dryopteris* Adans. // Флора СССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1934. Т. 1. С. 30–44.
7. Цвелев Н.Н. О роде *Dryopteris* Adans. (*Dryopteridaceae*) в Восточной Европе // Новости систематики высших растений. 2003. Т. 35. С. 7–20.
8. Шмаков А.И. Определитель папоротников России. 2-е изд., перераб. и допол. Барнаул: АРТИКА, 2009. 126 с.
9. Benl G. & Eschelmüller A. Über „*Dryopteris remota*“ und ihre Vorkommen in Bayern // Ber. Bayer. Bot. Ges. 1973. Vol. 44. P. 101–141.
10. Braun A. Betrachtungen über die Erscheinung der Verjüngung in der Natur, ins- besondere in der Lebens- und Bildungsgeschichte der Pflanzen. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1851. 363 p.
11. 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(2). P. 79–89.
12. Crabbe J.A., Jermy A.C., Walker S. Distribution of *Dryopteris assimilis* S. Walker in Britain // Watsonia. 1970. Vol. 8. P. 3–15.
13. Döll J.Ch. Rheinische Flora. Brönnner, Frankfurt a. M., 1843. 832 p.
14. Döpp W. Die Apogamie bei *Aspidium remotum* Al. Br. // Planta. 1932. Vol. 17. P. 86–152.
15. Döpp W. Weitere Untersuchungen an apogamen Farnen // Ber. Dtsch. Bot. Ges. 1933. Vol. 51. P. 341–347.
16. Döpp W. Versuche zur Herstellung von Artbastarden bei Farnen, I // Ber. Dtsch. Bot. Ges. 1935. Vol. 53. P. 630–636.
17. Döpp W. Cytologische und genetische Untersuchungen innerhalb der Gattung *Dryopteris* // Planta. 1939. Vol. 29. P. 481–533.
18. Döpp W. Experimentell erzeugte Bastarde zwischen *Dryopteris filix-mas* (L.) und *D. paleacea* (Sw.) C.

Chr. // *Planta*. 1955. Vol. 46. P. 70–91.

19. Fraser-Jenkins C.R. *Dryopteris caucasica*, and the cytology of its hybrids // *Fern. Gaz.* 1976. Vol. 11(4). P. 263–267.

20. 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.

21. Fraser-Jenkins C.R. *Dryopteris* Adans. // *Flora Europaea*, 2nd ed. Gateshead: Cambridge University Press, 1993. Vol. 1. P. 27–30.

22. Fraser-Jenkins C.R. The species and subspecies in the *Dryopteris affinis* group // *Fern Gaz.* 2007. Vol. 18(1). P. 1–26.

23. 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.

24. 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.

25. Krause S., Hachtel M., Bennert H.W. *Dryopteris × brathaica* Fraser-Jenk. & Reichst. (Englischer Wurmfarn; *Dryopteridaceae*, Pteridophyta) in Deutschland // *Feddes Repert.* 2001. Vol. 112. P. 247–260.

26. Manton I. Problems of Cytology and Evolution in the Pteridophyta. Cambridge: Cambridge University Press, 1950. 316 p.

27. Rünk K., Zobel M., Zobel K. Biological Flora of the British Isles: *Dryopteris carthusiana*, *D. dilatata* and *D. expansa* // *Journ. of ecology*. 2012. Vol. 100. P. 1039–1063.

28. Stace C.A. *Dryopteris* Adans. – Buckler-ferns // *New flora of the British Isles*. 3rd ed. Cambridge: Cambridge University Press, 2010. P. 33–38.

29. 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.

30. Trewman K., Pigott A. Some taxa within the '*Dryopteris affinis*' complex: a field guide. London: British Pteridological Society, 2014. 48 p.

31. Widén C.J., Sarvela J., Ahti T. The *Dryopteris spinulosa* complex in Finland // *Act. Bot. Fenn.* 1967. Vol. 77. P. 1–24.

32. Widén C.J. et al. Die Phloroglucide von *Dryopteris villarii* (Bell.) Woynar und anderer Farne der Gattung *Dryopteris* sowie die mögliche Abstammung von *D. filix-mas* (L.) Schott. *Helvetica Chimica Acta*. 1971. Vol. 54. P. 2824–2850.

33. Widén C.J. et al. 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.

References

1. Danilov M.P. [*Dryopteris* Adans.]. *Flora Sibiri. Lycopodiaceae – Hydrocharitaceae* [Flora Siberia. Lycopodiaceae – Hydrocharitaceae]. Novosibirsk, Nauka Publ., 1988, pp. 60-62. (In Russ.).

2. Tsvelev N.N. (ed.) *Konspekt flory Vostočnoj Evropy, T. 1* [Synopsis of the Eastern European flora. V. 1]. / St-Peterburg, T-vo nauch. izd. KMK Publ., 2012. 630 p. (In Russ.).

3. Malyh S.Yu. [Species of *Dryopteris dilatata* complex in Perm region]. *Vestnik Permskogo universiteta. Biologija*. Iss. 4 (2017): pp. 380-389. (In Russ.).

4. Malykh S.Yu. [On the possibility and expediency of creating a taxonomic system of a separate genus involving a lot of taxonomic features]. *Issledovaniya v oblasti botaniki, genetiki i mikologii* [Research in the field of botany, genetics and ecology. Materials of the All-Russian scientific conference dedicated to the 105th anniversary of the Department of Botany and Plant Genetics of PSNIU]. Perm, 2022, pp. 24-29. (In Russ.).

5. Nauyalis I.I., Filin V.R. [*Dryopteris filix-mas*]. *Biologičeskaja flora Moskovskoj oblasti*. [Biological flora of Moscow Oblast]. Moscow, Moscow University Press, 1983, V. 7, pp. 3-25. (In Russ.).

6. Fomin A.V. [Familia Polypodiaceae]. *Flora SSSR* [Flora USSR]. Leningrad, AN SSSR Publ., 1934, V. 1, pp. 45-49. (In Russ.).

7. Tsvelev N.N. [About *Dryopteris* Adans. (*Dryopteridaceae*) in East Europe]. *Novosti sistematiki vysšich rastenij*. V. 35 (2003): pp. 7-20. (In Russ.).

8. Shmakov A.I. *Opredelitel' paprotnikov Rossii* [Key for The Ferns of Russia]. Barnaul, ARTIKA Publ., 2009. 126 p. (In Russ.).

9. Benl G., Eschelmüller A. Über „*Dryopteris remota*“ und ihre Vorkommen in Bayern. *Ber. Bayer. Bot. Ges.* V. 44 (1973): pp. 101-141.

10. Braun A. Betrachtungen über die Erscheinung der Verjüngung in der Natur, ins- besondere in der Lebens- und Bildungsgeschichte der Pflanzen. Leipzig, Verlag von Wilhelm Engelmann, 1851. 363 p.

11. Bujnoch W. A contribution to the phylogeny of *Dryopteris remota* by genotyping of a fragment of the nuclear PgiC gene. *Fern. Gaz.* V. 20 (2015): pp. 79-89.
12. Crabbe J.A., Jermy A.C., Walker S. Distribution of *Dryopteris assimilis* S. Walker in Britain. *Watsonia*. V. 8 (1970): pp. 3-15.
13. Döll J.Ch. Rheinische Flora. Brönnner, Frankfurt a. M., 1843, 832 p.
14. Döpp W. Die Apogamie bei *Aspidium remotum* Al. Br. *Planta*. V. 17 (1932): pp. 86-152.
15. Döpp W. Weitere Untersuchungen an apogamen Farnen *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* V. 51 (1933): pp. 341-347.
16. Döpp W. Versuche zur Herstellung von Artbastarden bei Farnen, I. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* V. 53 (1935): pp. 630-636.
17. Döpp W. Cytologische und genetische Untersuchungen innerhalb der Gattung *Dryopteris*. *Planta*. V. 29 (1939): pp. 481-533.
18. Döpp W. Experimentell erzeugte Bastarde zwischen *Dryopteris filix-mas* (L.) und *D. paleacea* (Sw.) C. Chr. *Planta*. V. 46 (1955): pp. 70-91.
19. Fraser-Jenkins C.R. *Dryopteris caucasica*, and the cytology of its hybrids. *Fern. Gaz.* V. 11 (1976): pp. 263-267.
20. Fraser-Jenkins C.R. A classification of the genus *Dryopteris* (Pteridophyta: Dryopteridaceae). *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Bot)*. V. 14 (1986): pp. 183-218.
21. Fraser-Jenkins C.R. [Dryopteris genera]. *Flora Europea*. Great Britain, Cambridge University Press Publ., 1993, V. 1, 2 edn., pp. 27-30.
22. Fraser-Jenkins C.R. The species and subspecies in the *Dryopteris affinis* group. *Fern. Gaz.* V. 18 (2007): pp. 1-26.
23. Freigang J., Bujnoch W., Zenner G. Erstfunde von *Dryopteris* × *brathaica* Fraser-Jenk. & Reichst. (Dryopteridaceae, Pteridophyta) in Süd-Deutschland – morphologische und molekulargenetische Untersuchungen. *Kochia*. V. 7 (2013): pp. 67-86.
24. 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 pp.
25. Krause S., Hachtel M., Bennert H.W. *Dryopteris* × *brathaica* Fraser-Jenk. & Reichst. (Englischer Wurmfarn; Dryopteridaceae, Pteridophyta) in Deutschland. *Feddes Repert.* V. 112 (2001): pp. 247-260.
26. Manton I. Problems of Cytology and Evolution in the Pteridophyta. Cambridge, Cambridge University Press Publ., 1950. 316 p.
27. Rünk K., Zobel M., Zobel K. Biological Flora of the British Isles: *Dryopteris carthusiana*, *D. dilatata* and *D. expansa*. *Journ. of ecology*. V. 100 (2012): pp. 1039-1063.
28. Stace C.A. *Dryopteris* Adans. – Buckler-ferns. New flora of the British Isles. Cambridge, Cambridge University Press, 2010, 3 edn., pp. 33-38.
29. Sessa E.B., Zimmer E.A., Givnish T.J. Unraveling reticulate evolution in North American *Dryopteris* (Dryopteridaceae). *BMC Evol. Biol.* V. 12 (2012): pp. 104-127.
30. Trewman K., Pigott A. Some taxa within the '*Dryopteris affinis*' complex: a field guide. London, British Pteridological Society, 2014. 48 p.
31. Widén C.J., Sarvela J., Ahti T. The *Dryopteris spinulosa* complex in Finland. *Act. Bot. Fenn.* V. 77 (1967): pp. 1-24.
32. 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. *Helvetica Chimica Acta*. V. 54 (1971): pp. 2824-2850.
33. 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*. V. 59 (1976): pp. 1725-1744.

Статья поступила в редакцию 10.08.2022; одобрена после рецензирования 29.08.2022; принята к публикации 29.09.2022.

The article was submitted 10.08.2022; approved after reviewing 29.08.2022; accepted for publication 29.09.2022.

Информация об авторе

С. Ю. Малых – учитель, аспирант кафедры ботаники и генетики растений ПГНИУ.

Information about the author

S. Yu. Malyh – teacher, post-graduate student of the Department of Botany and Plant Genetics of PSU.