

УДК 582.37/.39

С. Ю. Малых

Пермский государственный национальный исследовательский университет, Пермь, Россия

ВИДЫ, СЛАГАЮЩИЕ *DRYOPTERIS DILATATA* КОМПЛЕКС, В ПЕРМСКОМ КРАЕ

С позиций учения В.Л. Комарова о виде у растений проанализированы трудноразличимые виды *Dryopteris dilatata* комплекса. В результате отмечено частое пересечение *D. expansa* (C. Presl) Fraser-Jenkins & Jermy и *D. dilatata* (Hoffm). A. Gray в признаковом пространстве, что позволяет характеризовать их как крайние «формы» с массой «форм» переходных. В данном случае можно говорить о неясных морфологических системах, которые, однако, имеют географическую определенность: в западной и центральной Европе типичной «формой» является *D. dilatata*, в восточной Европе, на Урале, в Сибири и Северной Америке – *D. expansa*. Таким образом, признание хромосомных рас, именуемых как *D. dilatata* и *D. expansa*, за самостоятельные виды, обосновано их географической определенностью, однако в случае *D. assimilis* S. Walker такой определенности не наблюдается. Последний биноминал принадлежит к неясной морфологической системе с отсутствующей географической определенностью.

Ключевые слова: папоротники; *Dryopteris*; *D. dilatata*; *D. expansa*; *Dryopteris dilatata* комплекс.

S. Yu. Malyh

Perm State University, Perm, Russian Federation

SPECIES OF *DRYOPTERIS DILATATA* COMPLEX IN PERM REGION

Difficult-to-distinguish species of *Dryopteris dilatata* complex are analyzed from the perspective of Komarov's plants species theory. As a result, the frequent intersection of *D. expansa* (C. Presl) Fraser-Jenkins & Jermy and *D. dilatata* (Hoffm). A. Gray in the attribute space is noted. It allows to characterize them as extreme "forms" with a mass of transitional forms. In this case we can speak about indistinct morphological systems which however have a geographical certainty. *D. dilatata* is a typical "form" for western and central Europe, *D. expansa* for Eastern Europe, Urals, Siberia and North America. Thus the recognition of chromosome races referred to as *D. dilatata* and *D. expansa* as independent species is justified by their geographical certainty. Though, in the case of *D. assimilis* S. Walker such certainty isn't observed. The last binomial belongs to indistinct morphological system with the absence of geographical certainty.

Key words: ferns; *Dryopteris*; *D. dilatata*; *D. expansa*; *Dryopteris dilatata* complex.

Введение

Работа с комплексом, объединяющим несколько трудно различимых видов растений, рано или поздно приводит к вопросам об основаниях выделения тех внутрикомплексных группировок особей, которые мы называем видами. Где заканчивается модификационная изменчивость одного такого вида и начинается вид другой? По каким признакам провести границу, чтобы безошибочно опознать в природе? Что же вообще такое – вид внутри комплекса? Последний вопрос, хоть и в не-

сколько иной формулировке, относится к фундаментальным и вместе с тем «вечным» вопросам биологии [Павлинов, 1992, 2011; Моргун, 2005; Абрамсон, 2009; Павлинов, Любарский, 2011]. Ответ на него в рамках конкретной исследовательской программы определяет не только выбор операционального определения (рабочей формулировки) для работы «в поле», но и наличие соответствующего теоретического груза представлений [Павлинов, 2009], который становится ключевым на этапе интерпретации результатов.

Как известно [Комаров, 1901, 1940; Гуреева,

2002], многие авторы зачастую спорят по поводу категории, к которой следует отнести то или иное растение: причислить его к определённом виду, разновидности или резко уклоняющейся форме другого вида. Во многих случаях это происходит по причине того, что для некоторых исследователей систематика – искусство [Симпсон, 2006; Minelli, 2012; Камелин, 2016], а представления о виде и подвидовых категориях скорее интуитивные, чем строго сформулированные. При этом крайним проявлением «интуитивизма» становится признание, что «вид – то, что считает видом компетентный систематик» [Dobzhansky, 1937, цит. по: Павлинов, 2013, с. 233]. Такое положение дел приводит к разночтениям и утрате необходимой однозначности работ (в первую очередь, флористических), а потому ясное обозначение категорий, с которыми работает автор, представляется «жизненно важным»: это обеспечит «правильное» прочтение результатов (например, видовых списков) и возможность их сравнения с результатами коллег. Именно так поступил крупнейший отечественный ботаник В.Л. Комаров, который в предисловии к работе о флоре Манчжурии [Комаров, 1901] дал развёрнутую характеристику явлениям природы, которым соответствуют термины: вид, раса, разновидность и форма, избегая кратких рабочих формулировок.

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

Иными словами, использование рабочей формулировки или какого-то единственного критерия как инструмента для распознавания видов, за которым не стоит более общая теория, приводит к выделению групп, операциональных единиц, но не видов, поскольку любой способ выделения видов вне биологически-осмысленной теории лишает итоговый результат биологического содержания

[Павлинов, 2007, 2009]. Но так ли плохо (пусть иногда и неявное) приравнивание биологического вида (вида в природе) к универсальной единице классификации (таксономическому виду, логической категории)?

Вопрос о выделении или закрытии видов особенно важен для «несистематиков», поскольку при исчезновении таксономического вида (вида на бумаге), как будто бы исчезает соответствующий ему вид в природе [Павлинов, 2009]. И вправду, при сведении в синонимику, например, *Astragalus kungurensis* Boriss., для «полевых» исследователей пропадает объект для природоохранной деятельности, исчезает целое природное образование, которое по сути должно иметь своих консортов, экологическую нишу и, как писал Ч. Дарвин, особое место в экономике природы [Дарвин, 1991]. Данное обстоятельство «обязывает» строить работу с биологическим разнообразием как со специфическим природным явлением, которое нетождественно разнообразию табуреток: нет смысла заниматься охранной деятельностью или проводить исследования того, что есть «плод воображения» отдельного систематика.

Представления о биологическом виде

На современном этапе развития биологической науки некоторыми авторами признаётся [Степанян, 2002; Павлинов, 2009], что вид в ботанике, зоологии, микробиологии, микологии, палеонтологии и, наконец, в систематике – это существенно различающиеся понятия, не сводимые к «общему знаменателю», а потому их объединение в единой таксономической доктрине только вредит систематике [Rapini, 2004]. Следующим важным моментом является строгое разграничение теоретических и операциональных концепций: первые дают представление о том, что есть вид, вторые указывают на то, как этот вид отличить от других. Их смешивание даёт искажённое представление о проблеме вида, поскольку в таком случае задача теоретического определения подменяется задачей практической видовой идентификации [Павлинов, 2009].

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

Для адекватного отражения сущности вида в разных царствах живой природы, разрабатывают-

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

Вопрос о сути понятия был раскрыт в 1940 г. в труде: «Учение о виде у растений. Страница из истории биологии», большинство положений которого сохранили актуальность и в наше время. Дальнейший анализ признаков для разграничения видов внутри комплекса будет производиться в основном с позиций, изложенных в обозначенном труде с учётом специфики видообразования у папоротниковидных.

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

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

***Dryopteris dilatata* комплекс в прошлом и настоящем**

История изучения *Dryopteris dilatata* комплекса (далее просто комплекса) тесно связана с изучением полиплоидии у папоротниковидных и развити-

ем представлений о хромосомных расах (циторасах или цитотипах), иногда различающихся, помимо хромосомных значений, географически, морфологически, экологически. В середине прошлого века были высказаны предложения считать такие циторасы криптоическими видами или даже видами вполне самостоятельными [Löve, 1964], однако в отечественной литературе их рассматривали как подчинённые виду эйдологические единицы [Комаров, 1940]. Связано это с тем, что морфологические различия между циторасами чаще всего носят скорее количественный, чем качественный характер, что осложняет их объективное выявление и фиксацию в соответствии с общепринятыми требованиями [Шнеер, Коцеруба, 2014].

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

В 1950 г. на присутствие в Европе разных цитотипов внутри «хорошего вида» *D. dilatata* (Hoffm.) A. Gray (s.l.) указала Irene Manton [Manton, 1950]. После дальнейших цитогенетических исследований [Walker, 1955, 1961] было предложено рассматривать данные цитотипы в ранге видов: *D. dilatata* (Hoffm.) A. Gray (s.s.) и *Dryopteris assimilis* S. Walker, выделенный из *Lastrea dilatata* var. *alpina* T. Moore. Единственным надёжным основанием для этого послужили хромосомные значения: у *D. dilatata* (s.s.) – $2n = 128$, у *D. assimilis* – $2n = 64$, и лишь дальнейшее изучение изменчивости *D. assimilis* S. Walker выявило некоторые морфологические различия [Walker, Jermy, 1964; Döpp, Gätzi, 1964; Nannfeldt, 1966; Simon, Vida, 1966; Widén et al., 1967].

Из-за морфологического сходства и генетической близости *D. carthusiana* (Vill.) H. P. Fuchs (в то время *D. spinulosa* (Müll.) Watt), *D. dilatata* (Hoffm.) A. Gray, *D. assimilis* S. Walker, а также *D. cristata* (L.) A. Gray стали обозначаться как *Dryopteris spinulosa* комплекс.

В 1970 г. выходит статья [Crabbe et al., 1970], посвящённая *Dryopteris dilatata* комплексу в Британии, который, по мнению авторов, включает два аллотетраплоида с $2n = 128$ – *D. dilatata* (Hoffm.) A. Gray и *D. carthusiana* (Vill.) H.P. Fuchs, а также диплоид с $2n = 64$ – *D. assimilis* S. Walker. Как видно, *Dryopteris dilatata* комплекс – это тот же *Dryopteris spinulosa* комплекс, не включающий в себя *D. cristata* (L.) A. Gray.

Статья в основном посвящена анализу изменчивости таксономически значимых признаков *D. assimilis* S. Walker. Отмечается, что цвет чешуй, цвет вайи и рассеченность перьев варьируют в широких пределах, однако это не может служить основанием для какого-либо дальнейшего таксономического деления. На это же в своё время указывал Widén [1967].

Авторы приходят к выводу, что надёжными таксономическими признаками для разграничения видов внутри комплекса являются: скульптура спор и хромосомные числа. При этом отмечают, что при наличии некоторого опыта всё-таки возможно точное соотнесение морфологических признаков с типом спор, а значит и безошибочное определение видов внутри комплекса по морфологическим признакам.

В 1977 г. выходит номенклатурная записка «An Earlier Name for *Dryopteris assimilis*» [Fraser-Jenkins, Jermy, 1977] в которой авторы обсуждают *Nephrodium expansum* C. Presl. В описании этого растения Presl [1825] указывает: «Habitus Aspidii spinulosi et dilatati» с глубоко рассечёнными пёрышками. Разобравшись с описанием и гербарными образцами, Fraser-Jenkins и Jermy приходят к выводу, что типовой материал *N. expansum* (зрелая ветвь с хорошими спорами), хранящийся в National Museum of Prague (PR), однозначно принадлежит к *D. assimilis* S. Walker. Таким образом, эпитет *expansa* должен считаться приоритетным. Новая комбинация следующая: *Dryopteris expansa* (C. Presl) Fraser-Jenkins & Jermy.

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

В 2003 г. выходит статья с несколько иным взглядом на объём комплекса [Цвелев, 2003]. В ней *D. expansa* (C. Presl) Fraser-Jenkins & Jermy (s.l.) разделён на два самостоятельных вида: *D. expansa* (s.s.) и *D. assimilis* S. Walker. Последний, по мнению автора, обладает габитуальным сходством с *D. dilatata* (Hoffm.) A. Gray, но отличается более узкими чешуйками на черешках и менее интенсивным железистым опушением.

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

В 2012 г. выходит статья [Rünk et al., 2012]. В ней отмечается, что результаты молекулярного исследования [Juslén et al., 2011] видов рода *Dryopteris* из Европы подтвердили гипотезу об аллополиплоидном происхождении *D. carthusiana* (Vill.)

H.P. Fuchs, но не *D. dilatata* (Hoffm.) A. Gray. Последний вид, как предполагается, произошёл путём автополиплоидии из *D. expansa* (C. Presl) Fraser-Jenkins & Jermy.

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

Материалы и методы

Анализ литературных данных показал, что объём комплекса менялся от года к году. Кроме того, менялись признаки, используемые для определения видов внутри комплекса. Если строго следовать указаниям ключей, различить *D. expansa*, *D. assimilis* и *D. dilatata* удается далеко не всегда. При определении одиночных вай (а при сборе папоротников, как правило, гербаризируется одна вайя) довольно часто образец обнаруживает промежуточные признаки. Для более точного определения необходимо просмотреть хотя бы несколько вай дополнительно. В связи с этим был выбран метод сбора, который предполагал гербаризацию сразу трех вай с одного растения.

Исследование некоторых видов рода *Dryopteris*, являющееся частью большой работы по изучению папоротников Пермского края, началось с заповедника Басеги [Малых, 2015], в котором, согласно вышеописанному методу, было собрано 75 вай с 25 особей. В общей сложности на территории Пермского края в период с 2015 по 2017 гг. было собрано более 200 гербарных образцов. В полевых условиях было сделано более 1000 замеров длины наибольших базальных сегментов второго порядка и нижних сегментов первого порядка.

Гербарные образцы представителей рода *Dryopteris* просматривались в Гербарии ПГНИУ (PERM), Гербарии заповедника «Басеги» и Гербарии ПГППУ.

Результаты и их обсуждение

С момента первых публикаций [Walker, 1955, 1961; Walker, Jermy, 1964; Döpp, Gätzi, 1964;

Nannfeldt, 1966; Simon, Vida, 1966; Widén et al., 1967] и до настоящего времени [Шмаков, 1999; Цвелев, 2003; Иллюстрированный определитель ..., 2007], при различении *D. expansa* (С. Presl) Fraser-Jenkins & Jermy и *D. dilatata* (Hoffm). А. Gray чаще всего используются такие морфологические признаки, как цвет и оттенок вай, отношение длины наибольших базальных сегментов второго порядка к длине нижних сегментов первого порядка, способность вай сохраняться на зиму, цвет и оттенок чешуй, наличие на вайях железистых волосков.

Анализ сборов по Пермскому краю [Малых, 2015] показал частое пересечение *D. expansa* и *D. dilatata* в признаковом пространстве, что позволяет характеризовать их как крайние «формы» с массой «форм» переходных (подтверждается тезис о количественном характере изменения морфологических признаков у хромосомных рас). В данном случае можно говорить о неясных морфологических системах, которые, однако, имеют географическую определённость: в западной и центральной Европе типичной «формой» является *D. dilatata*; в восточной Европе, на Урале, в Сибири и Северной Америке – *D. expansa* [Rünk et al., 2012]. Иногда [Храпко, 2016], однако, *D. expansa* указывается как голарктический (без дизъюнкций), а *D. dilatata* как европейско-западносибирский вид.

Если, как предполагается [Rünk et al., 2012], *D. dilatata* (цитотип $2n = 128$) действительно произошёл из *D. expansa* (цитотип $2n = 64$) путём автополиплоидии, первый можно считать «молодым» видом, который ещё сохраняет серьёзное совпадение по многим морфологическим признакам. Присутствие единичных экземпляров *dilatata*-форм в пределах Пермского края (в пределах ареала *D. expansa*) можно считать результатом повторной автополиплоидии, либо, что вероятнее всего, проявлением серьёзной фенотипической изменчивости цитотипа $2n = 64$.

Н.Н. Цвелев при выделении *D. assimilis* S. Walker в ранге вида использовал ряд морфологических (интенсивность железистого опушения, размеры и форму чешуек на черешках, отношение длины сегментов, цвет и оттенок вай) и экологических (продолжительность жизни вай и их способность к перезимовке) признаков, которые, по всей видимости, имеют явно недостаточную таксономическую значимость.

Первым признаком с низкой таксономической значимостью является наличие или отсутствие железистых волосков:

Наличие или отсутствие железистых волосков в пределах одной особи можно считать правилом, в котором, однако, нашлось исключение. Первые интересные результаты были получены на пушицево-сфагновом болоте, где был обнаружен осо-

бенно примечательный экземпляр. Две вайи, собранные с него, снабжены железками (они в небольшом количестве расположены по осям), а последняя совсем голая (ни на осях, ни тем более на перышках железок не обнаружено). Это, по всей видимости, редкое явление, все-таки следует зафиксировать хотя бы потому, что в своем ключе Н.Н. Цвелев для *D. expansa* указывает отсутствие железок, а у *D. assimilis* находит одиночные железистые волоски [Цвелев, 2003]. Получается, что в пределах одной особи, первую вайю можно отнести к *D. expansa*, а две другие – к *D. assimilis*.

Даже при небольшой выборке материала бросается в глаза масса вариантов обилия железистых волосков на вайях разных особей. Все эти промежуточные формы затрудняют однозначное выделение групп обилия: «немного» и «много», в них нет четкой определенности. Единственным хорошо отграниченным (объективным) признаком остается «отсутствие железок», но и тут возникают некоторые сложности. У вай, которые были собраны с растений, произрастающих в непосредственной близости друг от друга, наблюдается колоссальный разброс по данному признаку: то железок совсем нет, то они обильно разошлись по осям и менее обильно по пластинкам. При оценке прочих морфологических признаков (оттенок листа, форма и размер пластинки вайи, форма перышек и их верхушки, цвет и размер чешуй на черешке) не остается сомнений в том, что это однородная группа. Непостоянно только обилие железок.

Постоянно ли наличие или отсутствие железистых волосков у других видов рода щитовник? Для ответа на этот вопрос обратились к гербарию ПГНИУ (PERM), где хранятся образцы со всего края. Целесообразно было изучить морфологически-близкий вид – *D. carthusiana* (Vill.) Н.Р. Fuchs, который тоже входит в состав комплекса, однако не вызывает трудностей при определении. Выяснилось, что у особей этого вида одни вайи обильно покрыты железками, другие (реже) их не имеют вовсе. Если в случае с *D. carthusiana* обилие железок – признак сильно варьируемый, то почему у *D. expansa* и *D. dilatata* этот же признак имеет, по мнению Н.Н. Цвелева, высокую таксономическую значимость?

Вторым признаком с низкой таксономической значимостью является отношение длины наибольших базальных сегментов второго порядка к длине нижних сегментов первого порядка:

Данный признак встречается в ключах для определения чаще всего. Однако можно ли говорить о строгом постоянстве этого признака? В определителе папоротников России [Шмаков, 1999, с. 73] для *D. expansa* указывается: «Базальные доли второго порядка нижних долей первого порядка длиннее половины их длины», а *D. dilatata*, согласно

определителю, имеет базальные сегменты («доли») второго порядка, которые короче половины длины нижних сегментов первого порядка. Как выяснилось, отклонения от этого правила не редкость. Встречаются особи, одна или две вайи которых оказываются с короткими базальными сегментами второго порядка, и с одной-двумя вайями, которые имеют длинные базальные сегменты второго порядка. В частности, особь, обнаруженная на болоте заповедника Басеги, имеет такие отношения (в см): 16 к 10, 15,5 к 9, 16,5 к 7,5 нижних условно-правых перьев к их базальным перышкам. Получается, как и в случае с железистыми волосками, что часть вай данной особи определяется как *D. expansa*, а другая как *D. dilatata*. Также стоит отметить, что попадаются экземпляры, у которых на одной и той же вайе условно-правая сторона определяется как *D. expansa*, а условно-левая – как *D. dilatata*. В нашей коллекции одна из таких вай имеет отношения (в см): 17,5 к 9,5 условно-правого пера и его перышка, 19 к 9 условно-левого пера и его перышка.

Третьим признаком с низкой таксономической значимостью является цвет и оттенок вай:

Данный признак кажется одним из самых ненадежных, поскольку зависит от целого ряда факторов. Часто можно наблюдать особей с темно-зелеными вайями в тени, а особей со светло-зелеными листьями – на освещенных местах. Между самыми темными вайями и самыми светлыми (как бы выгоревшими на солнце) имеется, как и в случае с обилием железок, множество переходных вариантов. Может быть, в этом случае стоит говорить об экологической обусловленности признака? Ко всему прочему, цвет вайи в гербарии зависит от давности сбора. Самые старые сборы теряют естественную окраску настолько, что использование этого признака при определении становится невозможным.

Четвёртым признаком с низкой таксономической значимостью является длительность жизни вай и их способность к перезимовке:

Сохранность вай на зиму как признак для определения вида совершенно не годится, поскольку имеет явную зависимость от внешних факторов. В пределах Пермского края все виды комплекса (и вообще рода *Dryopteris*) имеют как зимне-зелёные вайи (например, на территории ООПТ Черняевский лес и Липовая гора), так и вайи, увядающие на зиму (например, на всей территории заповедника Басеги).

Подобная ситуация наблюдается у видов рода *Polystichum*, о чём свидетельствуют литературные данные. В одних источниках [Аскеров, 1972; Бобров, 1974] предлагается различать виды *Polystichum braunii* (Spenn.) Fee и *P. aculeatum* (L.) Roth на основании способности их вай к перезимовке.

Указывается, что вайи первого вида – не зимующие, второго – зимующие. В других источниках [Фомин, 1934; Шмаков, 1999] указывается, что у обоих видов листья являются летне-зелёными, отмирая вначале следующего вегетативного периода. Наконец, изучение онтогенеза спорофита *P. braunii* (Spenn.) Fee в черневой тайге Салаирского кряжа [Лашинский, Шорина, 1985] показало, что молодые растения сначала имеют летне-зелёные вайи, а позже – летнезимне-зелёные и вечнозелёные.

Пятым признаком с низкой таксономической значимостью является цвет, оттенок и форма чешуй на черешке:

Цвет, оттенок и форму чешуй, как диагностический признак, можно поставить в один ряд с цветом и оттенком пластинки вайи. При просмотре живых образцов, можно обнаружить самую разную форму чешуй: от узколанцетных, до широкояйцевидных со всеми переходными формами. Оттенок чешуи, как и оттенок пластинки вайи, варьирует в широких пределах и, по-видимому, связан с возрастом особи.

Исходя из вышесказанного, *D. assimilis* S. Walker можно характеризовать как неясную морфологическую систему с отсутствующей географической определённой. Принимаемые морфологические и экологические признаки в качестве диагностических, либо серьёзно перекрываются с какой-то из крайних форм – *dilatata* или *expansa*, либо обнаруживают низкую таксономическую значимость.

Заключение

Как видно, если признание *dilatata*- и *expansa*-форм (хромосомных рас) в ранге самостоятельных видов обосновано их географической определённой (разобщённостью), то выделение *assimilis*-формы вряд ли можно считать оправданным. Если гибридогенный (пусть и молодой) вид – всё же вид, занимающий своё особое место, то вырванная из конкретных экологических условий разновидность или форма – нет. Судьба вида, разновидности и формы неодинаковы. Последние – не проходят той же сложной истории становления своего особого «морфологического образа», а обязаны его появлению действием конкретных условий произрастания.

Для Пермского края можно указать следующие виды, слагающие комплекс: *D. carthusiana* (Vill.) H.P. Fuchs и *D. expansa* (C. Presl) Fraser-Jenkins & Jermy. Однозначно определяемых как *D. dilatata* (Hoffm.) A. Gray особей не обнаружено, а потому все сходные формы следует относить к *D. expansa* (C. Presl) Fraser-Jenkins & Jermy.

Библиографический список

- Абрамсон Н.И. Молекулярные маркеры, филогеография и поиск критерия разграничения видов // Тр. ЗИН РАН, прил. № 1. 2009. Т. 313, разд. 3. С. 185–198.
- Аскеров А.М., Бобров А.Е. К систематике некоторых родов папоротников из Талыша // Бот. журн. 1972. Т. 57, № 10. С. 1296–1301.
- Аскеров А.М., Унал А. О видовом статусе некоторых щитовников (*Dryopteris* Adans. s. str.) флоры Азербайджана // Turczaninowia. 2016. Т. 19, № 1. С. 79–86.
- Бобров А.Е. Род Щитовник – *Dryopteris* // Флора Европейской части СССР. Л., 1974. Т. 1. С. 80–82.
- Гуреева И.И. Систематика папоротникообразных, проблема вида и видообразование у папоротников // Эволюционная биология: материалы II Междунар. конф. «Проблема вида и видообразование». Томск, 2002. Т. 2. С. 145–164.
- Дарвин Ч. Происхождение видов путём естественного отбора, или сохранение благоприятных рас в борьбе за жизнь. Л.: Наука, 1991. 539 с.
- Иллюстрированный определитель растений Пермского края / под ред. С.А. Овеснова. Пермь: Кн. мир, 2007. 740 с.
- Калюжный С.С., Виньковская О.П. Конспект птеридофлоры Байкальской Сибири // Вестник КрасГАУ. 2015. № 4. С. 102–112.
- Камелин Р.В. Лекции по систематике растений. Главы теоретической систематики растений. Барнаул: Азбука, 2004. 226 с.
- Камелин Р.В. Особенности видообразования у цветковых растений // Тр. ЗИН РАН, прил. № 1. 2009. Т. 313, разд. 2. С. 141–149.
- Камелин Р.В. Систематика растений как искусство // Turczaninowia. 2016. Т. 19, № 4. С. 18–24.
- Князев М.С. и др. Конспект флоры Свердловской области. Часть I: споровые и голосеменные растения // Фиторазнообразие Восточной Европы. 2016. № 4. С. 11–41.
- Комаров В.Л. Флора Маньчжурии. Т. 1 // Тр. СПб. бот. сада. 1901. Т. 20. С. 1–559.
- Комаров В.Л. Учение о виде у растений: Страница из истории биологии. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. 212 с.
- Лащинский Н.Н., Шорина Н.И. Онтогенез спорофита и структура ценопопуляций *Polystichum braunii* (Spenn.) Fee в черневой тайге Салаирского кряжа // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1985. № 2. С. 35–44.
- Малых С.Ю. Род *Dryopteris* Adans. в заповеднике Басеги // Результаты, перспективы и актуальные проблемы организации научных исследований на ООПТ Урала и Поволжья: материалы межрегион. науч.-практ. конф. Пермь, 2016. С. 110–115.
- Моргун Д.В. Проблема вида в контексте формирования неклассической биологии: автореф. дис. ... канд. филос. наук. М., 2005. 24 с.
- Павлинов И.Я. Есть ли биологический вид, или в чем «вред» систематики // Журн. общ. биол. 1992. Т. 53, № 5. С. 757–767.
- Павлинов И.Я. Научный плюрализм и проблема вида в биологии // Философский век. Альманах 33. Карл Линней в России. СПб.: Центр истории идей, 2007. С. 127–133.
- Павлинов И.Я. Проблема вида в биологии – ещё один взгляд // Тр. ЗИН РАН, прил. № 1. 2009. Т. 313, разд. 4. С. 250–271.
- Павлинов И.Я. Современная систематика: традиции и новации // Природа. 2011. № 10. С. 35–40.
- Павлинов И.Я. История биологической систематики: эволюция идей. Saarbrücken: Palmarium Academic Publishing, 2013. 476 с.
- Павлинов И.Я., Любарский Г.Ю. Биологическая систематика: эволюция идей // Сб. тр. зоол. музея МГУ. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2011. Т. 51. С. 3–676.
- Симпсон Д.Г. Принципы таксономии животных. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2006. 293 с.
- Степанян Л.С. Вид в пространстве и во времени // Русский орнитологический журнал. 2002. Т. 11, № 193. С. 736–742.
- Фомин А.В. Семейство *Polypodiaceae* // Флора СССР. Л., 1934. Т. 1. С. 45–49.
- Хранко О.В. Биологическое разнообразие рода *Dryopteris* флоры России // Вестник Оренбургского государственного педагогического университета. Электронный науч. журн. 2016. № 1. С. 76–83.
- Цвелев Н.Н. О роде *Dryopteris* Adans. (*Dryopteridaceae*) в Восточной Европе // Новости систематики высших растений. 2003. Т. 35. С. 7–20.
- Шмаков А.И. Определитель папоротников России. Барнаул: Изд-во Алт. ун-та, 1999. 108 с.
- Шнеер В.С., Коцербуба В.В. Криптические виды растений и их выявление по генетической дифференциации популяций // Экологическая генетика. 2014. Т. 12, № 3. С. 12–31.
- Яблоков-Хизорян С.М. О виде и видообразовании // Журнал общей биологии. 1981. Т. 42, № 6. С. 814–821.
- Barrington D.S., Haufler C.H., Werth C.R. Hybridization, reticulation, and species concepts in the ferns // Amer. Fern J. 1989. Vol. 79, № 2. P. 55–64.
- Crabbe J.A., Jermy A.C., Walker S. Distribution of *Dryopteris assimilis* S. Walker in Britain // Watsonia. 1970. Vol. 8. P. 3–15.
- Döpp W., Gätzi W. Der Bastard zwischen tetraploider und diploider *Dryopteris dilatata* // Ber. Schweiz. Bot. Ges. 1964. Vol. 74. P. 45–53.

- Fraser-Jenkins C.R., Jermy A.C. Nomenclatural notes on *Dryopteris*: 2 // Fern Gaz. 1977. Vol. 11, № 5. P. 338–340.
- Fraser-Jenkins C.R. Genus *Dryopteris* Adanson // Flora Europea. Great Britain: Cambridge University Press, 1993. Vol. 1. P. 27–30.
- Haufler C.H. Species concepts and speciation in pteridophytes // Pteridology in perspective: pteridophyte symposium '95. Proceedings of the Holtum memorial pteridophyte symposium, Kew, 1996. P. 291–305.
- Juslén A., Väre H., Wikström N. Relationships and evolutionary origins of polyploid *Dryopteris* (*Dryopteridaceae*) from Europe inferred using nuclear *pgiC* and plastid *trnL-F* sequence data // Taxon. 2011. Vol. 60. P. 1284–1294.
- Löve A. The Biological Species Concept and Its Evolutionary Structure // Taxon. 1964. Vol. 13, № 2. P. 33–45.
- Manton I. Problems of Cytology and Evolution in the Pteridophyta. Cambridge: Cambridge University Press, 1950. 316 p.
- Minelli A. Biological systematics: the state of the art, 2 edn. London: Springer Science & Business Media, 2012. 387 p.
- Montgomery J.D., Wagner W.H. Genus *Dryopteris* Adanson // Flora of North America Editorial Committee: Flora of North America North of Mexico. Vol. 2. Pteridophytes and Gymnosperms. New York: Oxford University Press, 1993. P. 280–288.
- Nannfeldt J.A. *Dryopteris dilatata* och *Dr. assimilis* i Sverige // Bot. Not. 1966. Vol. 119. P. 136–152.
- Presl C.B. Reliquiae Haenkeanae: seu descriptiones et icones plantarum, quas in America meridionali et boreali, in insulis Philippinis et Marianis collegit Thaddaeus Haenke. Tomus primus. Prague, 1825. 177 p.
- Rapini A. Classes or individuals? The paradox of systematics revisited // Studies in History and Philosophy of Science Part C: Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences. 2004. Vol. 35, № 4. P. 675–695.
- 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.
- Simon T., Vida G. Neue Angaben zur Verbreitung der *Dryopteris assimilis* S. Walker in Europa // Annls Univ. Scient. bpest. Rolando Eötvös, Sect. Biol. 1966. Vol. 8. P. 275–284.
- Stace C.A. New flora of the British Isles, 3rd edn. Cambridge: Cambridge University Press, 2010. 1232 p.
- Viane R.L.L. Taxonomical significance of the leaf indument in *Dryopteris* (*Pteridophyta*): I. Some North American, Macaronesian and European taxa // Plant Systematics and Evolution. 1986. Vol. 153. P. 77–105.
- Walker S. Cytogenetic studies in the *Dryopteris spinulosa* complex I // Watsonia. 1955. Vol. 3. P. 193–209.
- Walker S. Cytogenetic studies in the *Dryopteris spinulosa* complex II // Amer. Journ. Bot. 1961. Vol. 48. P. 607–614.
- Walker S., Jermy A.C. *Dryopteris assimilis* S. Walker in Britain // Brit. Fern. Gaz. 1964. Vol. 9. P. 137–140.
- Widén C.J. Kemotaxonomiska undersökningar av floroglucinderivatet i *Dryopteris assimilis* S. Walker och *D. dilatata* (Hoffm.) A. Gray i Finland. (Summary: Chemotaxonomic investigations of the phloroglucinol derivatives in *Dryopteris assimilis* S. Walker and *D. dilatata* (Hoffm.) A. Gray in Finland.) // Farm. Notisblad. 1967. Vol. 76. P. 185–216.
- Widén C.J., Sarvela J., Ahti T. The *Dryopteris spinulosa* complex in Finland // Act. Bot. Fenn. 1967. Vol. 77. P. 1–24.

References

- Abramson N.I. [Molecular Markers, Phylogeography and Search for The Criteria for Delimiting Species]. *Tr. ZIN RAN*. V. 313 (2009): pp. 185–198. (In Russ.).
- Askerov A.M., Unal A. [About The Status of Certain Species of *Dryopteris* Adans. s. str. in The Flora of Azerbaijan]. *Turczaninowia*. V. 19. Iss. 1 (2016): pp. 79–86. (In Russ.).
- Askerov A.M., Bobrov A.E. [Systematization of some genera of ferns from Talysh]. *Botaničeskij žurnal*. V. 57. Iss. 10 (1972): pp. 1296–1301. (In Russ.).
- Bobrov A.E. [Genus *Dryopteris* – *Dryopteris*]. *Flora Evropejskoj časti SSSR* [Flora of the European part of the USSR]. Leningrad, Nauka Publ., 1974, V. 1, pp. 82–83. (In Russ.).
- Gureyeva I.I. [Systematics of the polypodiophyta, a problem of a look and speciation at ferns]. *Evolucionnaja biologija: Materialy II Meždunarodnoj konferencii «Problema vida i vidoobrazovaniye»* [Evolutionary biology: Materials II of the International conference "Problem of a Look and Speciation"]. Tomsk, 2002, V. 2, pp. 145–164. (In Russ.).
- Darvin Ch. *Proischoždenie vidov putem estestvennogo othora. ili sochranenie blagoprijatnych ras v bor'be za žizn'* [On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life]. Leningrad, Nauka Publ., 1991. 539 p. (In Russ.).
- Ovesnov S.A., ed. *Illjustrirovannyj opredelitel' rastenij Permskogo kraja* [Illustrated Key of Plants of Perm Region]. Perm, Knizhnyi Mir Publ., 2007. 742 p. (In Russ.).

- Kalyuzhnyy S.S., Vinkovskaya O.P. [Pteridoflora synopsis of the Baikal Siberia]. *Vestnik KrasGAU*. Iss. 4 (2015): pp. 102-112. (In Russ.)
- Kamelin R.W. *Lekcii po sistematike rastenij. Glavy teoretičeskoj sistematiki rastenij* [Lectures on Systematization of Plants. Heads of Theoretical Systematization of Plants]. Barnaul, Azbuka Publ., 2004. 226 p. (In Russ.).
- Kamelin R.W. [The Peculiarities of Flowering Plants Speciation]. *Trudy ZIN RAN*. V. 313 (2009): pp. 141-149. (In Russ.).
- Kamelin R.W. [Plant Systematics Art]. *Turczaninowia*. V. 19, Iss. 4 (2016): pp. 18-24. (In Russ.).
- Knyazev M.S., Zolotareva N.V., Podgayevskaya E.N., Tretiakova A.S. [An Annotated Check List of The Flora of Sverdlovsk Region. Part I: Spore and Gymnosperms Plants]. *Fitoraznoobrazie Vostočnoj Evropy*. Iss. 4 (2016): pp. 11-41. (In Russ.).
- Komarov V.L. [Flora Manchuria]. *Trudy SPb. bot. sada*. V. 20 (1901): pp. 1-559. (In Russ.).
- Komarov V.L. *Učeniye o vide u rastenij: Stranica iz istorii biologii* [Doctrine About a Species at Plants: The Page from Biology History]. Moscow, Leningrad, AN SSSR Publ., 1940. 212 p. (In Russ.).
- Lashchinskiy N.N., Shorina N.I. [Ontogenesis of The Sporofit and Structure of Tsenopopulation of *Polystichum braunii* (Spenn.) Fee in a Dark Taiga of Salair Ridge]. *Izvestija SO AN SSSR. Ser. biol. nauk*. Iss. 2 (1985): pp. 35-44. (In Russ.).
- Malyh S.Yu. [Genus *Dryopteris* Adans. in the reserve Basegi]. *Rezul'taty, perspektivy i aktual'nye problemy organizacii naučnykh issledovanij na OOPT Urala i Povolž'ja* [Results, prospects and topical problems of organization of scientific research in protected areas of the Urals and the Volga region]. Perm, 2016, pp. 110-115. (In Russ.).
- Morgun D.V. *Problema vida v kontekste formirovanija neklassičeskoj biologii. Avtoref. dis. kand. filos. nauk* [Problem species in the context of the formation of non-classical biology. Abstract Cand. Diss.]. Moscow, 2005, 24 p. (In Russ.).
- Pavlinov I.Ya. [Whether there is a Species or In What «Harm» of Systematic?]. *Žurn. obshch. biol.* V. 53. Iss. 5 (1992): pp. 757-767. (In Russ.).
- Pavlinov I.Ya. [Pluralism and Species Problem In Biology]. *Filosofskij vek. Almanach ZZ. Karl Linney v Rossii*. Saint Petersburg, SPb. Centr istorii idej Publ., 2007, pp. 127-133. (In Russ.).
- Pavlinov I.Ya. [The Species Problem in Biology – Another Look]. *Trudy ZIN RAN*. V. 313 (2009): pp. 250-271. (In Russ.).
- Pavlinov I.Ya. [Modern systematic. Tradition and Innovation]. *Priroda*. Iss. 10 (2011): pp. 35-40. (In Russ.).
- Pavlinov I.Ya. *Istoriya biologičeskoj sistematiki: evolyucija idej* [History of biological systematics: Evolution of The Ideas]. Saarbrücken, Palmarium Academic Publ., 2013. pp. 476. (In Russ.).
- Pavlinov I.Ya., Lyubarskiy G.Yu. [Biological systematics: Evolution of ideas]. *Sbornik trudov zoologičeskogo muzeja MGU*. V. 51 (2011): pp. 3-676. (In Russ.).
- Simpson D.G. *Principy taksonomii životnykh* [Principles of Animal Taxonomy]. Moscow, KMK Publ., 2006, 293 p. (In Russ.).
- Stepanyan L.S. [Species in space and in time]. *Russkij ornitologičeskij žurnal*. V. 11. Iss. 193 (2002): pp. 736-742. (In Russ.).
- Fomin A.V. [Familia Polypodiaceae]. *Flora SSSR* [Flora USSR]. Leningrad, AN SSSR Publ., 1934, V. 1, pp. 45-49. (In Russ.).
- Khrapko O.V. [Biological Diversity of *Dryopteris* Genus of Russian Flora]. *Vestnik Orenburgskogo gosudarstvennogo pedagogičeskogo universiteta*. Iss. 1 (2016): pp. 76-83. (In Russ.).
- Tsvelev N.N. [About *Dryopteris* Adans. (*Dryopteridaceae*) in East Europe]. *Novosti sistematiki vysšich rastenij*. V. 35 (2003): pp. 7-20. (In Russ.).
- Shmakov A.I. *Opredelitel paprotnikov Rossii* [Key for The Ferns of Russia]. Barnaul, Altai State University Publ., 1999. 108 p. (In Russ.).
- Shneyer V.S., Kotseruba V.V. [Cryptic Species of Plants and Their Identification on Genetic Differentiation of Populations]. *Ėkologičeskaja genetika*. V. 12, Iss. 3 (2014): pp. 12-31. (In Russ.).
- Yablokov-Khinzoryan S.M. [About Species and Speciation]. *Russkij ornitologičeskij žurnal*. V. 21, Iss. 717 (2012): pp. 41-51. (In Russ.).
- Barrington D.S., Haufler C.H., Werth C.R. Hybridization, reticulation, and species concepts in the ferns. *Amer. Fern J.* V. 79, N 2 (1989): pp. 55-64.
- Crabbe J.A., Jermy A.C., Walker S. Distribution of *Dryopteris assimilis* S. Walker in Britain. *Watsonia*. V. 8 (1970): pp. 3-15.
- Döpp W., Gätzi W. Der Bastard zwischen tetraploider und diploider *Dryopteris dilatata*. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* V. 74 (1964): pp. 45-53.
- Fraser-Jenkins C.R., Jermy A.C. Nomenclatural notes on *Dryopteris*: 2. *Fern Gaz.* V. 11, N 5 (1977): pp. 338-340.
- Fraser-Jenkins C.R. [*Dryopteris* genera]. *Flora Europea*. Great Britain, Cambridge University Press Publ., 1993, V. 1, 2 edn., pp. 27-30.
- Haufler C.H. Species concepts and speciation in pteridophytes. Pteridology in perspective: pteridophyte symposium '95. Proceedings of the Holttum memorial pteridophyte symposium, Kew. Kew, 1996: pp. 291-305.
- Juslén A., Väre H., Wikström N. Relationships and evolutionary origins of polyploid *Dryopteris* (*Dryopteridaceae*) from Europe inferred using nuclear *pgiC* and plastid *trnL-F* sequence data. *Taxon*. V. 60 (2011): pp. 1284-1294.

- Löve A. The Biological Species Concept and Its Evolutionary Structure. *Taxon*. V. 13, N 2 (1964): pp. 33-45.
- Manton I. Problems of Cytology and Evolution in the Pteridophyta. Cambridge, Cambridge University Press Publ., 1950, 316 p.
- Minelli A. Biological systematics: the state of the art, 2 edn. London, Springer Science & Business Media Publ., 2012. 387 p.
- Montgomery J.D., Wagner W.H. [Dryopteris genera]. Flora of North America Editorial Committee: Flora of North America North of Mexico. Pteridophytes and Gymnosperms. New York, Oxford University Press Publ., 1993, V. 2, pp. 280-288.
- Nannfeldt J.A. *Dryopteris dilatata* och *D. assimilis* i Sverige. *Bot. Not.* V. 119 (1966): pp. 136-152.
- Presl C.B. Reliquiae Haenkeanae: seu descriptiones et icones plantarum, quas in America meridionali et boreali, in insulis Philippinis et Marianis collegit Thaddaeus Haenke. Prague, J.G. Calve Publ., 1825, V. 1, 177 p.
- Rapini A. Classes or individuals? The paradox of systematics revisited. *Studies in History and Philosophy of Science Part C: Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences*. V. 35, N 4 (2004): pp. 675-695.
- 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.
- Simon T., Vida G. Neue Angaben zur Verbreitung der *Dryopteris assimilis* S. Walker in Europa. *Annls Univ. Scient. bpest. Rolando Eötvös, Sect. Biol.* V. 8 (1966): pp. 275-284.
- Stace C.A. New flora of the British Isles, 3rd edn. Cambridge, Cambridge University Press Publ., 2010. 1232 p.
- Viane R.L.L. Taxonomical significance of the leaf indument in *Dryopteris* (Pteridophyta): I. Some North American, Macaronesian and European taxa. *Plant Systematics and Evolution*. V. 153 (1986): pp. 77-105.
- Walker S. Cytogenetic studies in the *Dryopteris spinulosa* complex I. *Watsonia*. V. 3 (1955): pp. 193-209.
- Walker S. Cytogenetic studies in the *Dryopteris spinulosa* complex II. *Amer. Journ. Bot.* V. 48 (1961): pp. 607-614.
- Walker S., Jermy A.C. *Dryopteris assimilis* S. Walker in Britain. *Brit. Fern. Gaz.* V. 9 (1964): pp. 137-140.
- Widén C.J. Kemotaxonomiska undersökningar av floriglucinderivatet i *Dryopteris assimilis* S. Walker och *D. dilatata* (Hoffm.) A. Gray i Finland. (Summary: Chemotaxonomic investigations of the phloroglucinol derivatives in *Dryopteris assimilis* S. Walker and *D. dilatata* (Hoffm.) A. Gray in Finland.). *Farm. Notisblad*. V. 76 (1967): pp. 185-216.
- Widén C.J., Sarvela J., Ahti T. The *Dryopteris spinulosa* complex in Finland. *Act. Bot. Fenn.* V. 77 (1967): pp. 1-24.

Поступила в редакцию 15.11.2017

Об авторе

Малых Сергей Юрьевич, магистрант биологического факультета ФГБОУВПО «Пермский государственный национальный исследовательский университет»
ORCID: 0000-0002-1478-2344
 614990, Пермь, ул. Букирева, 15;
 MSU101@yandex.ru; (342)2396233

About the author

Malyh Sergej Yur'evich, graduate student of biological faculty Perm State University
ORCID: 0000-0002-1478-2344
 15, Bukirev str., Perm, Russia, 614990;
 MSU101@yandex.ru; (342)2396233

