

УДК 582.394

О. В. Храпко

Биологическое разнообразие рода *Dryopteris* флоры России

Проведен анализ таксономического состава, географического распространения, морфологии, экологии и ценологии видов рода *Dryopteris* флоры России. Показано, что 18 видов *Dryopteris* относятся к 8 секциям.

Географический анализ выявил 4 типа ареала. Самым крупным является восточноазиатский тип. Российские виды *Dryopteris* являются преимущественно лесными растениями, в растительных сообществах они играют роль субдоминантов. Наибольшее число видов этого рода являются неморальными растениями. В результате морфологического анализа выявлено 3 типа вай, 4 типа корневищ, 4 группы жизненных форм. Разнообразие морфологических особенностей видов рода значительно больше, чем у других крупных родов птеридофлоры России — *Woodsia* и *Athyrium*. Род *Dryopteris* является самым разнообразным в птеридофлоре России. Неоднородность рода *Dryopteris* по таксономическому составу, характеру распространения, эколого-ценотическим и биолого-морфологическим особенностям представителей дает основание говорить о разнообразии путей формирования видовой состава рода флоры России.

Ключевые слова: папоротники, *Dryopteris*, распространение, морфология, жизненные формы.

Род *Dryopteris* Adans. — щитовник входит в число самых крупных родов птеридофлоры России, согласно последней обработке папоротников нашей страны [1], на его долю приходится около 10,5% видовой состава. Виды этого рода распространены почти на всей территории России, они входят в состав травяного яруса лесных сообществ, некоторые из них встречаются на скалах, каменистых осыпях, в высокогорьях.

Особенности распространения, приуроченности к ценозам, экологии и морфологического строения представителей рода *Dryopteris* чаще всего рассматривались при характеристике птеридофлор отдельных регионов [2, 3 и др.]. При изучении рода *Dryopteris* одни авторы уделяли внимание главным образом уточнению его таксономического состава [4], другие приводили описание особенностей строения и распространения отдельных видов [5] и изменения морфологических структур в онтогенезе спорофита дальневосточных представителей этого рода [7] или прослеживали эволюционные линии в роде [6].

Цель настоящей статьи — провести комплексный анализ биологического разнообразия рода *Dryopteris* на территории России. Под биологическим разнообразием мы, вслед за В. А. Красиловым [8], понимаем разнообразие форм и процессов в органическом мире, проявляющееся на молекулярно-генетическом, таксономическом и ценотическом уровнях организации живого. В связи с этим далее будут рассмотрены таксономический состав рода, особенности географического распространения, морфологические, биологические и эколого-ценотические особенности видов *Dryopteris*, представленных во флоре России.

Объекты и методы. Видовой состав рода *Dryopteris* и распространение представителей по регионам России принимаются нами по А. И. Шмакову [1], общее распространение уточнялось по литературным источникам [9, 10 и др.].

Особенности морфологических структур рассматривались на гербарном, фиксированном и живом материале. Анализ эколого-ценотических особенностей основан на обобщении литературных [11, 12 и др.] и оригинальных данных. Для уточнения особенностей распространения, морфологических особенностей, ценотической приуроченности использовались сведения, содержащиеся в литературных источниках, соответствующих направлению наших исследований [13, 14 и др.].

© Храпко О. В., 2016

Таксономический состав. Согласно системе папоротников, предложенной А. И. Шмаковым [15], представители изучаемой нами группы занимают следующее положение:

Divisio Polypodiophyta
 Classis Polypodiopsida
 Subclassis Hymenophyllidae
 Ordo Dryopteridales
 Fam. Dryopteridaceae
 Dryopteris Adans.

В настоящее время таксономический состав рода в пределах нашей страны выявлен достаточно полно. Согласно последней обработке папоротников России [1], здесь встречается 18 видов *Dryopteris*. Все виды *Dryopteris* относятся к одному подроду — *Dryopteris* и включены в состав 8 секций [15]. Наиболее крупной из них является секция *Dryopteris*, представленная 7 видами (*D. filix-mas* (L.) Schott, *D. sichotensis* Kom., *D. barbellata* Fomin, *D. villarii* (Bell.) Woynar ex Schinz et Thell., *D. oreades* Fomin, *D. caucasica* (A. Br.) Fraser-Jenkins et Corley, *D. monticola* (Makino) C. Chr.), значительно уступает ей секция *Lophodium* (3 вида: *D. carthusiana* (Vill.) H. P. Fuchs, *D. expansa* (C. Presl) Fraser-Jenkins et A. Jermy, *D. dilatata* (Hoffm.) A. Gray.), другие секции содержат по 1—2 вида. Если соотнести число видов (18) и число секций (8), можно отметить, что на одну секцию приходится в среднем 2,25 вида, что говорит о довольно высокой таксономической неоднородности рода. Представители второго и третьего по численности видов родов птеридофлоры России (*Woodsia*, *Athyrium*) представлены только двумя секциями [15].

Географический анализ. При рассмотрении географического распространения представителей рода *Dryopteris* по территории России было отмечено, что в европейской части нашей страны встречается 10 видов, почти столько же (9) — на Дальнем Востоке. В других регионах их число заметно меньше.

Анализ литературных материалов [12, 16 и др.] и результатов оригинальных исследований [17] показал, что изучаемые виды по характеру ареалов можно отнести к 4 группам: восточноазиатской (6 видов: *D. chinensis* (Baker) Koidz., *D. crassirhizoma* Nakai, *D. fragrantiformis* Tzvel., *D. goeringiana* (G. Kunze) Koidz., *D. monticola*, *D. sichotensis*), голарктической (5 видов: *D. carthusiana*, *D. cristata* (L.) A. Gray, *D. expansa*, *D. fragrans* (L.) Schott, *D. filix-mas*), европейско-кавказско-малоазиатской (5 видов: *D. remota* (A. Br. ex Döll) Druce, *D. caucasica*, *D. villarii*, *D. oreades*, *D. affinis* (Lowe) Fraser-Jenkins), европейско-западносибирской (*D. dilatata*). Кроме того, А. И. Шмаков [16] в качестве эндемичного вида выделяет *D. barbellata* Fomin.

Голарктические виды папоротников сосредоточены преимущественно в европейской части России, но целый ряд из них можно встретить и в других регионах. Они характеризуются довольно широкими ареалами, в то время как распространение восточноазиатских видов значительно уже. Основная часть ареалов этих видов приурочена к странам Восточной Азии (Китай, Корея, Япония), на территории России они отмечаются в южной части Дальнего Востока, где большинство из них находится на северной границе распространения. Встречаемость некоторых из таких видов довольно ограничена, так, например, только в Сахалинской области отмечены *D. fragrantiformis* (о-ва Кунашир и Итуруп) и *D. monticola* (о-ва Монерон и Кунашир). *D. chinensis* известен из единственного местонахождения, как редкий вид он внесен в Красную книгу России (2008) и отнесен к категории 1 — вид, находящийся под угрозой исчезновения.

Эколого-ценотические особенности. При анализе экологических особенностей папоротников юга российского Дальнего Востока нами было показано, что в большинстве своем они являются мезотрофными мезоморфными теневыносливыми растениями [17]. К этой же группе следует отнести и значительную часть представителей рода *Dryopteris*, которые приурочены к затененным умеренно влажным местам произрастания. Однако имеются исключения. Так, *D. fragrans* и *D. fragrantiformis* встречаются на скалах и каменистых осыпях, преимущественно на освещенных участках, что позволяет говорить о них как о ксеромезофитах, а *D. cristata*, произрастающий в избыточно увлажненных экотопах (болота, заболоченные леса и луга и др.), может быть включен в группу гигрофитов [16].

Наибольшая часть щитовников — это растения, нередко играющие заметную роль в сложении травяного покрова лесов. Согласно литературным материалам [12, 19 и др.] и оригинальным наблюдениям, ценозы с преобладанием одного какого-либо вида папоротников встречаются довольно редко, но довольно обычны папоротниковые леса, в сложении травяного покрова которых участвует несколько видов, в том числе и представители рода щитовник. Так, в хвойно-широколиственных лесах российского Дальнего Востока нередки папоротниковые синузии, сложенные несколькими видами, в том числе и представителями рода *Dryopteris* (*D. expansa*, *D. crassirhizoma*). Роль доминантов способны играть лишь некоторые из *Dryopteris* (*D. filix-mas*, *D. carthusiana*), чаще всего виды этого рода выступают в качестве субдоминантов.

На примере дальневосточных папоротников было показано отсутствие тесных связей между ними и сообществами определенного состава [17], что справедливо и для других представителей рода щитовник. Так, по материалам И. И. Гуреевой [12], *D. filix-mas* на территории Южной Сибири встречается в кедрово-пихтовых, пихтово-кедровых, пихтово-осиновых и осиново-пихтовых, осиновых лесах. Однако некоторая приуроченность к определенным ценозам у папоротников все же может быть прослежена. Так, при выделении жизненных форм лесных фитоценозов Сибири и Дальнего Востока А. Г. Крыловым [11] в группу неморальных папоротников включены *D. crassirhizoma* (= *D. buschiana* Fomin), *D. sichotensis* (*D. coreano-montana* Nakai), *D. filix-mas*. Позже, при выделении ценоэлементов птеридофлоры российского Дальнего Востока, нами к неморальному ценоэлементу отнесены также *D. sichotensis*, *D. chinensis*, *D. goeringiana* (G. Kunze) Koidz., *D. monticola*; к таежному — *D. expansa*, к высокогорному — *D. fragrans*; к скальному — *D. fragrantiformis* [17]. С учетом особенностей произрастания в группу таежных папоротников могут быть внесены *D. dilatata*, *D. carthusiana*, скальных — *D. oreades*, *D. villarii*. По обобщенным данным можно говорить о том, что в составе рода щитовник на территории России преобладают неморальные папоротники (7 видов), значительно уступают ей группы таежных и скальных (по 3 представителя) видов.

Морфобиологические особенности. Анализируя морфологические особенности надземной и подземной частей папоротников рода *Dryopteris*, можно отметить разнообразие строения их вай и корневищ. Большинство представителей изучаемой группы (10 видов) характеризуются крупными, вытянутыми, трижды-четырежды перистораздельными вайями, рахис и пластинки которых покрыты более или менее обильными чешуями или волосками. Вайи такого строения были отнесены нами к *Dryopteris*-типу [17]. У целого ряда представителей этого типа (*D. crassirhizoma*, *D. affinis* и др.) вайи зимуют в зеленом состоянии, отмирая весной, после того как раскроются новые вайи. Другой тип вай (*Athyrium*-тип) характерен для 6 видов (*D. dilatata*, *D. goeringiana* и др.). Их вайи более мезоморфны, не зимуют, с более рассеченными пластинками и не такими обильными пленками и чешуями. Третий тип (*Woodsia*-тип) отмечен только для вай

D. fragrans и *D. fragrantiformis*, к их особенностям можно отнести обилие покрывающих вайи чешуй и железистых волосков, защищающих растение от перегрева, излишней инсоляции и испарения. В анатомическом строении пластинок вай *D. fragrans* отмечены черты, присущие световым листьям [20]. В качестве сравнения можно отметить, что у представителей двух других родов птеридофлоры России *Woodsia* и *Athyrium* выявляется только по одному типу вай.

При анализе строения подземных органов изучаемой группы папоротников (нарастание, ветвление и др.) можно выделить четыре типа корневищ. Корневища наибольшего числа видов (12: *D. affinis*, *D. barbellata*, *D. carthusiana*, *D. caucasica*, *D. crassirhizoma*, *D. cristata*, *D. filix-mas*, *D. monticola*, *D. oreades*, *D. remota*, *D. sichotensis*, *D. villarii*) относятся к *Dryopteris*-типу, для которого характерны ортотропное моноподиальное нарастание, очень незначительные ежегодные приросты, крупная верхушечная почка, расположенная в приповерхностном слое почвы. От неблагоприятных воздействий зачатки в почке прикрыты чешуями и основаниями черешков живых и отмерших вай. Ветвление корневищ этого типа подавлено. Корневища *Athyrium*-типа, к которому отнесены 3 вида (*D. chinensis*, *D. dilatata*, *D. expansa*), косовосходящие или плагиотропные, отличаются от предыдущего несколько большими ежегодными приростами и более активным ветвлением. В результате некоторого увеличения размеров ежегодных приростов верхушечная почка не столь плотная, как у видов *Dryopteris*-типа.

Еще значительнее ежегодные приросты и степень ветвления корневищ *Onoclea*-типа, который отмечен только для *D. goeringiana*. В результате более значительных ежегодных приростов почка рыхлая. Защищающие ее чешуи не столь обильны, как на корневищах двух предыдущих типов, но поскольку корневище подземное, активно растущие части защищены от неблагоприятных условий слоем почвы. Следует особо отметить, что ежегодные приросты этого типа корневищ зависят от условий произрастания особей — при повышении сомкнутости крон лесного полога, а следовательно, увеличении степени затенения, размеры прироста корневищ увеличиваются, в целом возрастают размеры корневищ. При снижении сомкнутости крон приросты снижаются, в результате укорачивается само корневище. У *D. fragrans* и *D. fragrantiformis* корневища *Woodsia*-типа. Это некрупные плотные, ортотропно нарастающие ветвящиеся корневища. Верхушечная почка этих видов защищена обильными чешуями и черешками живых и длительно сохраняющихся отмерших вай.

Морфобиологические особенности позволяют выделить в изучаемой группе несколько жизненных форм. Используя нашу систему жизненных форм дальневосточных папоротников [17], мы отнесли представителей рода *Dryopteris* к 4 группам жизненных форм. Плотнорозеточные восходящие папоротники (12 видов: *D. filix-mas*, *D. sichotensis* и др.) характеризуются корневищами и вайями *Dryopteris*-типов. Как уже отмечалось выше, вайи *Dryopteris*-типа могут зимовать зелеными, что в данном случае может рассматриваться как реликтовый признак, оставшийся от предковых форм [17]. Это довольно консервативная жизненная форма, при наблюдении за особями таких папоротников было отмечено, что они почти не изменяли своего габитуса ни на протяжении жизненного цикла, ни в различных условиях. Могут лишь изменяться морфометрические показатели вай, корневищ, самого растения.

Диффузно-розеточные восходящие виды (3 представителя: *D. expansa*, *D. dilatata*, *D. chinensis*) являются типично лесными растениями, их вайи мезоморфны, корневища располагаются хотя и в приповерхностном слое почвы, но защищены чешуями и опадающей листвой. Вайи этих видов не располагаются розеткой, как у плотнорозеточных восходящих, а собраны пучком, сами особи имеют кустообразный габитус. Как показали

наши наблюдения за особями в различных экологических условиях и в условиях интродукции, в зависимости от возрастного состояния особи она может иметь розеточную форму роста или приобретает характерный кустообразный габитус. В зависимости от условий произрастания изменяются и размеры особи, ее надземных и подземных частей.

Еще лучше защищены активно растущие части корневищ *D. goeringiana*, включенного нами в группу диффузно-розеточных плагиотропных папоротников. Если жизненная форма у представителей двух предыдущих групп почти не изменяется на протяжении жизни особи [7], то жизненная форма *D. goeringiana* находится в зависимости от внешних условий. Так, наблюдения в условиях культуры показали, что при уменьшении сомкнутости древесного полога и увеличении освещенности укорачивается корневище, уменьшаются ежегодные приросты. В результате этого вайи на корневище сближаются и по внешнему виду такие особи могут быть отнесены к группе диффузно-розеточных восходящих видов. Это дает основание говорить о том, что данная жизненная форма наиболее динамичная и продвинутая среди отмеченных групп [7].

Особое положение занимают папоротники дерновинной жизненной формы (*D. fragrans*, *D. fragrantiformis*). Если названные выше группы жизненных форм щитовников характеризуют их как растения, приспособленные к условиям произрастания под пологом лесов, то дерновинные папоротники могут быть охарактеризованы как адаптированные к условиям скал. Об этом говорят наличие обильного опушения, железистые волоски, розеточная форма роста, защищенность верхушечной почки не только обильными волосками, но и долго сохраняющимися основаниями отмерших черешков. Сохранение вай живыми в зимний период у этих папоротников можно также рассматривать как приспособление к жизни в условиях открытых скал — вайи служат защитой для верхушечной почки не только от низких температур, но и от высыхания. Кроме того, на открытых участках каменистый субстрат весной быстрее прогревается и растения, сохранившие вайи живыми, способны раньше начать вегетацию. Данную жизненную форму можно считать достаточно консервативной, особи различного возраста и произрастающие в различных экологических условиях отличаются преимущественно размерами и степенью ветвления корневищ.

Сравнение разнообразия жизненных форм, представленных в наиболее крупных родах птеридофлоры России, показывает, что наиболее разнообразен в этом отношении род *Dryopteris* (4 группы жизненных форм), в родах *Woodsia* и *Athyrium* имеются представители только 1 группы жизненных форм.

Заключение. В результате комплексного анализа было показано, что 18 видов рода *Dryopteris*, произрастающих на территории России, относятся к 8 секциям, наиболее крупной из которых является секция *Dryopteris*, представленная 8 видами. По характерам ареалов выделено 4 группы: восточноазиатская (6 видов), голарктическая (5 видов), европейско-кавказско-малоазиатская (5 видов), европейско-западносибирская (1 вид). Эколого-ценотический анализ показал, что изучаемые виды — преимущественно лесные мезоморфные теневыносливые растения, чаще всего играющие в сообществах роль субдоминантов. Небольшая группа видов является скальными папоротниками. В составе рода щитовник на территории России преобладают неморальные папоротники (7 видов), значительно уступают этой группе группы таежных и скальных (по 3 представителя). Согласно морфологическим особенностям выделено 3 типа вай и 4 типа корневищ, представители рода отнесены к 4 группам жизненных форм, среди которых преобладают плотнорозеточные восходящие папоротники (12 видов).

Занимающий в птеридофлоре России ведущее место по числу видов род *Dryopteris* является и самым разнообразным по таксономическому составу и морфобиологическим особенностям.

Неоднородность рода *Dryopteris* по таксономическому составу, характеру распространения, эколого-ценотическим и биолого-морфологическим особенностям представителей дает основание говорить о разнообразии путей формирования видового состава рода флоры России.

Список использованной литературы

1. Шмаков А. И. Определитель папоротников России. 2-е изд. Барнаул : Арктика, 2009. 126 с.
2. Шмаков А. И. Папоротники Северной Азии. Барнаул : Арктика, 2011. 209 с.
3. Мочалов А. С., Гуреева И. И., Науменко Н. И. Птеридофлора Урала. II. Ареалы папоротников Урала // Вестник Томского государственного университета. Сер. Биология. 2013. № 2 (22). С. 172—178.
4. Цвелёв Н. Н. О роде *Dryopteris* Adans. (*Dryopteridaceae*) в Восточной Европе // Новости систематики высших растений. СПб., 2003. Т. 35. С. 7—20.
5. Fallahian F., Mazouji A. *Dryopteris caucasica*: New Report from Iran Along with Morphological, Anatomical and Sporological Characterization Studies // J. Sci. I. A. U (JSIAU). 2007. Vol. 16, No 62/1. P. 10—18.
6. Khrapko O. V. Evolutionary links of far eastern ferns of genus *Dryopteris* Adams // Biodiversity and dynamics of ecosystems in north Eurasia. Novosibirsk, Russia, 21—26 August, 2000. Novosibirsk, 2000. Vol. 2. Section “Diversity of the flora and vegetation of North Eurasia”. P. 113—115.
7. Храпко О. В. Изменение морфологических структур в онтогенезе спорофита дальневосточных *Dryopteris* // Интродукция растений. Охрана и обогащение биологического разнообразия видов : материалы конф., посвящ. 65-летию Ботанического сада им. проф. Б. М. Козо-Полянского Воронежского гос. ун-та (24—27 июня 2002 г.). Воронеж : Воронеж. гос. ун-т, 2002. С. 247—249.
8. Красилов В. А. Охрана природы: принципы, проблемы, приоритеты. М., 1992. 172 с.
9. Бобров А. Е., Бобров Е. Г., Федоров Ан. А., Цвелев Н. Н. Флора европейской части СССР. Т. 1. Л. : Наука, 1974. 404 с.
10. Цвелев Н. Н. Отдел Папоротниковидные — Polypodiophyta // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб. : Наука, 1991. Т. 5. С. 14—93.
11. Крылов А. Г. Жизненные формы лесных фитоценозов. Л. : Наука, 1984. 181 с.
12. Гуреева И. И. Равноспоровые папоротники Южной Сибири: систематика, происхождение, биоморфология, популяционная биология. Томск : Изд-во Том. ун-та, 2001. 158 с.
13. Iwatsuki K., Yamzaki T., Boufford D. E., Ohba H. Flora of Japan. Vol. 1. Pteridophyta and Gymnospermae. Tokyo : Kodansha LTD, 1995. 302 p.
14. Page C. N. The ferns of Britain and Ireland. Cambridge : Cambridge University Press, 1997. 540 p.
15. Шмаков А. И. Конспект папоротников России // Turczaninowia. 2001. Т. 4, № 1-2. С. 36—72.
16. Шмаков А. И. Папоротники России (систематика, экология, география, охрана и народнохозяйственное значение) : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск, 2000. 38 с.
17. Храпко О. В. Папоротники юга российского Дальнего Востока. Владивосток : Дальнаука, 1996. 200 с.
18. Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). М. : Т-во науч. изданий КМК, 2008. 855 с.
19. Быков Б. А. Доминанты растительного покрова Советского Союза. Алма-Ата : Изд-во АН Казахской ССР, 1960. Т. 1. С. 41—66.
20. Храпко О. В. Сравнительный анализ анатомического строения вай папоротников Приморского края // Современные проблемы экологической анатомии растений : материалы II Всесоюз. совещания по экологической анатомии растений. Владивосток, 10—16 сент. 1990 г. Владивосток : Изд-во ДВГУ, 1991. С. 170—171.

Поступила в редакцию 18.01.2016 г.

Храпко Ольга Викторовна, доктор биологических наук, главный научный сотрудник Ботанический сад-институт Дальневосточного отделения Российской академии наук
Российская Федерация, 690024, г. Владивосток, ул. Маковского, 142
E-mail: ovkhrapko@yandex.ru

UDC 582.394

O. V. Khrapko

Biological diversity of *Dryopteris* genus of Russian flora

The article presents the analysis of taxonomy, geographical distribution, morphology, ecology and cenology of *Dryopteris* species of Russian flora. It is shown that 18 species of *Dryopteris* are distributed into 8 sections. The analysis of geographical distribution revealed 4 types of areas among which the East Asian type is the largest. Russian species of *Dryopteris* are mainly forest plants, which play the subdominant role in vegetable communities. Most species of *Dryopteris* belong to Nemoral plants. The morphological analysis revealed 3 types of fronds, 4 types of rootstocks and 4 groups of life-forms. The diversity of morphological characteristics of *Dryopteris* species is significantly bigger than that of other major genera of *Woodsia* and *Athyrium*. Genus *Dryopteris* is the most diverse in the pteridoflora of Russia. Heterogeneity of *Dryopteris* genus in taxonomy, distribution, ecological and cenotic peculiarities, biological and morphological characteristics suggest different ways of developing species composition of this genus in Russia.

Key words: ferns, *Dryopteris*, distribution, morphology, life forms.

Khrapko Olga Victorovna, Doctor of Biological Sciences, Chief Scientific Worker
Botanical Garden-Institute of the Far Eastern Branch RAS
Russian Federation, 680024, Vladivostok, ul. Makovskogo, 142
E-mail: ovkhrapko@yandex.ru

References

1. Shmakov A. I. *Opredelitel' paprotnikov Rossii. 2-e izd.* [Key to the ferns of Russia. 2nd ed.]. Barnaul, Arktika Publ., 2009. 126 p. (In Russian).
2. Shmakov A. I. *Paprotniki Severnoi Azii* [Ferns of North Asia]. Barnaul, Arktika Publ., 2011. 209 p. (In Russian).
3. Mochalov A. S., Gureeva I. I., Naumenko N. I. Pteridoflora Urala. II. Arealny paprotnikov Urala [Pteridoflora of the Ural. II. Areas of ferns in the Ural]. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta Ser. Biologiya — Tomsk State University Journal of Biology*, 2013, no 2 (22), pp. 172-178. (In Russian).
4. Tsvelev N. N. O rode *Dryopteris* Adans. (Dryopteridaceae) v Vostochnoi Evrope [De genere *Dryopteris* Adans. (Dryopteridaceae) in Europa orientali = About genus *Dryopteris* Adans. (Dryopteridaceae) in Eastern Europe]. *Novosti sistematiki vysshikh rastenii* [Novitates Systematicae Plantarum Vascularium = News of systematics of higher plants]. St. Petersburg, 2003, vol. 35, pp. 7-20. (In Russian).
5. Fallahian F., Mazouji A. *Dryopteris caucasica*: New Report from Iran Along with Morphological, Anatomical and Sporological Characterization Studies. *J. Sci. I. A. U (JSIAU)*, 2007, vol. 16, no 62/1, pp. 10-18.
6. Khrapko O. V. Evolutionary links of far eastern ferns of genus *Dryopteris* Adams. *Biodiversity and dynamics of ecosystems in north Eurasia. Novosibirsk, Russia, 21—26 August, 2000*. Novosibirsk, 2000, vol. 2, section "Diversity of the flora and vegetation of North Eurasia", pp. 113-115.
7. Khrapko O. V. *Izmenenie morfologicheskikh struktur v ontogeneze sporofita dal'nevostochnykh Dryopteris* [Changing the morphological structures in ontogenesis of sporophyte of Far Eastern *Dryopteris*]. *Introduktsiya rastenii. Okhrana i obogashchenie biologicheskogo raznoobraziya vidov: materialy konf., posvyashch. 65-letiyu Botan. sada im. prof. B. M. Kozo-Polyanskogo Voronezhskogo gos. un-ta (24—27 iyunya 2002 g.)* [Introduction of plants. Preservation and enrichment of biological diversity of species. Proc. of conf. dedicated to the 65th anniversary of Botanical Garden n. a. prof. B. M. Kozo-Polyansky of the Voronezh State University (24—27 June 2002)]. Voronezh, 2002, pp. 247-249. (In Russian).
8. Krasilov V. A. *Okhrana prirody: printsipy, problemy, priority* [Nature Conservation: Principles, Problems and Priorities]. Moscow, 1992, 172 p.
9. Bobrov A. E., Bobrov E. G., Fedorov An. A., Tsvelev N. N. *Flora evropeyskoi chasti SSSR* [Flora of the European part of the USSR]. Vol. 1. Leningrad, Nauka Publ., 1974, 404 p.
10. Tsvelev N. N. *Otdel Paprotnikovidnye — Polypodiophyta* [Department of the Ferny — Polypodiophyta]. *Sosudistye rasteniya sovetskogo Dalnego Vostoka* [Vascular Plants of the Soviet Far East]. St. Petersburg, Nauka Publ., 1991, vol. 5, pp. 14-93.

11. Krylov A. G. *Zhiznennye formy lesnykh fitotsenozov* [Life forms of forest communities]. Leningrad, Nauka Publ., 1984. 181 p.
12. Gureyeva I. I. *Ravnosporovye paprotniki Yuzhnoi Sibiri: sistematika, proiskhozhdenie, biomorfologiya, populyatsionnaya biologiya* [Homosporous ferns of Southern Siberia: taxonomy, origin, biomorphology, population biology]. Tomsk, 2001. 158 p.
13. Iwatsuki K., Yamzaki T., Boufford D. E., Ohba H. *Flora of Japan. Vol. 1. Pteridophyta and Gymnospermae*. Tokyo, Kodansha LTD, 1995. 302 p.
14. Page C. N. *The ferns of Britain and Ireland*. Cambridge, Cambridge University Press, 1997. 540 p.
15. Shmakov A. I. Konspekt paprotnikov Rossii [Synopsis of the ferns of Russia]. *Turczaninowia*. 2001, vol. 4, no. 1-2, pp. 36-72.
16. Shmakov A. I. *Paprotniki Rossii (sistematika, ekologiya, geografiya, okhrana i narodnokhozyaistvennoe znachenie) : avtoref. dis. ... d-ra biol. nauk* [Ferns of Russia (taxonomy, ecology, geography, security and economic importance). Abstr. Dr. Dis.]. Novosibirsk, 2000. 38 p.
17. Khrapko O. V. *Paprotniki yuga rossiiskogo Dal'nego Vostoka* [Ferns of the south of the Russian Far East]. Vladivostok, Dalnauka Publ., 1996, 200 p.
18. *Krasnaya kniga Rossiiskoi Federatsii (rasteniya i griby)* [The Red Book of the Russian Federation (plants and fungi)]. Moscow, 2008. 855 p.
19. Bykov B. A. *Dominantny rastitel'nogo pokrova Sovetskogo Soyuza* [Dominant vegetation of the Soviet Union]. Alma-Ata, 1960. Vol. 1, pp. 41-66.
20. Khrapko O. V. Sravnitel'nyi analiz anatomicheskogo stroeniya vai paprotnikov Primorskogo kraja [Comparative analysis of the anatomical structure of fronds of the ferns in Primorsky Krai]. *Sovremennye problemy ekologicheskoi anatomii rastenii : materialy II Vsesoyuz. soveshchaniya po ekologicheskoi anatomii rastenii. Vladivostok, 10—16 sent. 1990 g.* [Modern problems of ecological anatomy of plants: Materials of the II All-Union Meeting on Environmental plant anatomy. Vladivostok, 10—16 September, 1990]. Vladivostok, DVGU Publ., 1991, pp. 170-171.