



УДК 582.394.72:581.961+581.4

Системы подсемейств *Cryptogrammoideae*, *Onychioideae* и *Taenitidoideae* семейства *Pteridaceae*

А. В. Ваганов^{1,3*}, В. И. Дорофеев^{2,4}, А. И. Шмаков^{1,5}

¹ Алтайский государственный университет, пр. Ленина, д. 61, г. Барнаул, 656049, Россия

² Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, ул. Проф. Попова, д. 2, г. Санкт-Петербург, 197022, Россия

³ E-mail: vaganov_yav@mail.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-7584-5150>

⁴ E-mail: vdorofeyev@yandex.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-3642-197X>

⁵ E-mail: alex_shmakov@mail.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-1052-4575>

*Автор для переписки

Ключевые слова: папоротники, систематика, сорусы, споры, филогения, *Cryptogrammoideae*, *Onychioideae*, *Pteridaceae*, *Taenitidoideae*.

Аннотация. Проведена таксономическая и филогенетическая ревизия родов *Cryptogramma*, *Coniogramme*, *Llavea*, *Onychium*, *Actiniopteris*, *Syngamma*, *Austrogramme* и *Taenitis* семейства *Pteridaceae*. Молекулярно-генетический, микроморфологический (споровый) и макроморфологический (структура вай, сорусов и пр.) анализ исследуемых представителей подтвердил самостоятельность нового подсемейства *Onychioideae*, а также монофилетичность подсемейств *Cryptogrammoideae* и *Taenitidoideae*. Указанные подсемейства сформировали отдельные клады по последовательностям гена *rbcL* с высоким уровнем поддержки. Описаны две секции – *Crispa* и *Fumariifoliae* в составе подрода *Cryptogramma*; новая серия *Quinataeae* в секции *Syngamma* рода *Syngamma*; в роде *Onychium* в секции *Cryptogrammopsis* описаны три новые серии: *Japonicae*, *Moupinenses* и *Tibeticae* и новая секция *Contigua*.

Systems of subfamilies *Cryptogrammoideae*, *Onychioideae*, and *Taenitidoideae* of the family *Pteridaceae*

A. V. Vaganov¹, V. I. Dorofeyev², A. I. Shmakov¹

¹ Altai State University, Lenina Pr., 61, Barnaul, 656049, Russian Federation

² Komarov Botanical Institute RAS, Prof. Popova St., 2, St. Petersburg, 197022, Russian Federation

Keywords: *Cryptogrammoideae*, ferns, *Onychioideae*, phylogeny, *Pteridaceae*, sori, spores, systematics, *Taenitidoideae*.

Summary. A revision of phylogenetic relationships of *Cryptogramma*, *Coniogramme*, *Llavea*, *Onychium*, *Actiniopteris*, *Syngamma*, *Austrogramme*, and *Taenitis* in the family *Pteridaceae* was conducted. Molecular genetic, micro-morphological (spore) and macromorphological (structure of fronds, sori, etc.) analyses of the taxa studied confirmed distinctness of new subfamily *Onychioideae*, as well as monophyly of the subfamilies *Cryptogrammoideae* and *Taenitidoideae*. These subfamilies formed separate clades with high support on the *rbcL* gene dendrogram. Two sections are described – *Crispa* and *Fumariifoliae* in the subgenus *Cryptogramma*; new series *Quinataeae* in section *Syngamma* of the genus *Syngamma*; three new series *Japonicae*, *Moupinenses*, and *Tibeticae* of the section *Cryptogrammopsis* and new section *Contigua* in the genus *Onychium*.

Введение

Согласно системе папоротников, хвощей и плаунов PPG I, в объёмном семействе Pteridaceae E. D. M. Kirchn. насчитывается пять подсемейств: *Cryptogrammoideae* S. Linds.; *Pteridoideae* C. Chr. ex. Crabbe, Jermy et Mickel; *Parkerioideae* Burnett; *Vittarioideae* Link и *Cheilantheroideae* W. C. Shieh. Подсемейство *Pteridoideae* включает роды *Actiniopteris* Link, *Anogramma* Link, *Austrogramme* E. Fourn., *Cerosora* Bak., *Cosentinia* Tod., *Gastoniella* Li Bing Zhang et Liang Zhang, *Jamesonia* Hook. et Grev., *Onychium* Kaulf., *Pityrogramma* Link, *Pteris* L., *Pterozonium* Fee, *Syngamma* J. Sm., *Taenitis* Willd., *Tryonia* Schuettp. (PPG, 2016; Zhang et al., 2017). Молекулярно-генетические исследования ряда представителей семейства Pteridaceae показывают высокую степень их родства и наличие общего эволюционного прошлого, прослеживаемого по связям птеридофлор Восточной Африки, Азии и запада Северной Америки (Metzgar et al., 2013; Schneider et al., 2013; Wen et al., 2016). Наши исследования по ряду представителей подсемейств *Pteridoideae* и *Cryptogrammoideae* также подтверждают их встречаемость в близких эколого-географических условиях (Metzgar et al., 2013; Vaganov et al., 2020). Кроме того, у них отмечены идентичные анатомо-морфологические признаки.

Так, в работах, посвящённых изучению молекулярной филогении папоротников семейства Pteridaceae, подтверждаются крайне близкие родственные связи родов *Actiniopteris* и *Onychium* (Sánchez-Baracaldo, 2004; Zhang et al., 2005; Cochran et al., 2014; Zhang et al., 2017; Chao et al., 2018; Vaganov et al., 2020). В этих исследованиях авторы проанализировали несколько таксонов обоих родов как традиционно используемых, так и новых участков ДНК. В итоге роды получили максимальный уровень поддержки на филогенетическом дереве Pteridaceae (от 0,95 до 0,99). Выявленные в ходе исследования сестринские клады *Actiniopteris* и *Onychium* представляют особый интерес, т.к. демонстрируют особый путь видообразования, при котором популяции сильно географически изолированы и имеют различные экологические предпочтения на протяжении широкого ареала – от Африки до Восточной и Юго-Восточной Азии. В 2013 г. Гаральд Шнайдер предлагает наименование «*Onychium clade*» для ветви филогенетического древа, объединяющей представителей *Onychium* и *Actiniopteris* (Schneider et al., 2013).

Вопрос о таксономическом родстве представителей в комплексе *Taenitis–Syngamma–Austrogramme* с позиции молекулярно-генетических исследований на сегодняшний день окончательно не решен. После работ Холттума (Holttum, 1975) и Хеннипмана (Hennipman, 1975) филогению подсемейства *Taenitidoideae* изучила Патрисия Санчес-Баракальдо (Sánchez-Baracaldo, 2004). В её работе были использованы последовательности гена *rps4* и частично данные по спейсеру *rps4-trnS* таких родов, как *Jamesonia*, *Eriosorus*, *Pterozonium*, *Syngamma*, *Taenitis*, *Austrogramme*, *Pityrogramma*, *Anogramma*, *Actiniopteris*, *Onychium* и *Afropteris* (внешняя группа – *Pteris multifida*, *P. quadriaurita* и *Coniogramme fraxinea*). Филогенетическое исследование этого подсемейства Санчес-Баракальдо было основано как на морфологических, так и на молекулярных данных. Последовательности выбранного гена показали максимальный уровень поддержки (BBP = 1,0) клады *Taenitis–Syngamma–Austrogramme*. Кроме того, род *Pterozonium*, представитель Центральной и Южной Америк, относительно комплекса *Taenitis–Syngamma–Austrogramme* продемонстрировал уровень поддержки 0,96. Необходимость дальнейшего погружения в проблематику родства *Taenitis–Syngamma–Austrogramme* позднее отмечает Эрик Шютпельц с коллективом соавторов (Schuettpelz et al., 2007).

В 2014 г. в группе таенитидоидных папоротников был описан новый род *Tryonia*, близкий к *Jamesonia* и *Eriosorus* (Cochran et al., 2014). Следует отметить, что в работе использованы последовательности генов *atpA*, *chlL*, *rbcL*, *rps4* для родов *Tryonia*, *Taenitis* и ещё небольшой части представителей семейства. К сожалению, пока в генбанке нет необходимых для исследования *Austrogramme* и *Syngamma* последовательностей *rps4*. В работе А. Т. Кокран на комбинированном из последовательностей генов филогенетическом дереве представители *Tryonia* расположены в комплексе с *Austrogramme*, *Syngamma* и *Taenitis*, но эта взаимосвязь не подтверждается анализом последовательностей каждого гена в отдельности (Cochran et al., 2014). Филогенетический анализ последовательностей генов *atpA* и *rbcL* выявил близкое родство *Tryonia* к *Taenitis*, хотя и со слабым уровнем поддержки (BBP = 0,61 и 0,83 соответственно). Точно так же набор данных последовательности гена *rps4* относит *Tryonia* к родственной кладе *Austrogramme–Syngamma–Taenitis* без достаточного уровня

поддержки (BPP = 0,88). Подобную позицию занимает относительно комплекса *Taenitis–Syngramma–Austrogramme* и род *Pterozonium*. Следовательно, выводы о высокой степени таксономической связи среди родов в комплексе *Austrogramme–Syngramma–Taenitis–Tryonia–Pterozonium* преждевременны.

Tryonia и *Pterozonium* являются исключительно представителями Центральной и Южной Америк, тогда как *Austrogramme*, *Syngramma* и *Taenitis* распространены на прибрежных частях материков и островах Юго-Восточной Азии. Несмотря на ограниченность комбинированного филогенетического анализа, где для *Syngramma* и *Austrogramme* использованы только последовательности гена *rps4* и спейсера *rps4-trnS*, китайские учёные в работах 2015 и 2017 гг. приходят к выводу о монофилитичности клады «JAPSTT», состоящей из *Austrogramme*, *Jamesonia*, *Pterozonium*, *Syngramma*, *Taenitis* и *Tryonia* (уровень поддержки MLBS = 1,0 и MPJK = 0,92) (Zhang et al., 2015; Zhang et al., 2017). Монофилию группы родов *Austrogramme–Syngramma–Taenitis* как представителей, встречающихся исключительно на островах в Юго-Восточной Азии (Калимантан, Ява, Суматра, Новая Гвинея и др.), авторы подтверждают морфологическими признаками. Роды *Austrogramme*, *Syngramma* и *Taenitis* имеют ползучие корневища, анастомозирующие и свободные жилки и пр. (Zhang et al., 2017). Мы считаем, что утверждения о монофилии клады «JAPSTT» преждевременны, т. к. использованы последовательности одного гена из комплекса трех исследуемых родов: *Austrogramme*, *Syngramma* и *Taenitis* – для всего комбинированного филогенетического анализа. Согласно системе PPG I, представители *Taenitis*, *Syngramma* и *Austrogramme* входят в состав объёмного подсемейства *Pteridoideae* семейства *Pteridaceae* (PPG I, 2016).

В 2022 г. вышла работа по комплексному филогенетическому изучению близкородственных представителей клады «*Taenitis*» (*Taenitis–Syngramma–Austrogramme*), включая молекулярно-генетический анализ, макроморфологию и исследование орнамента спор и парафиз (Chen et al., 2022). В этом исследовании в итоговое филогенетическое дерево включено 18 таксонов, представляющих почти половину известного видового разнообразия этой группы. В упомянутой работе Чена и соавторов с достоверной выборкой (2 вида из 5 для *Austrogramme*, 8 из 16 для *Syngramma* и 7 из 18 для *Taenitis*) была

впервые подтверждена монофилия этой группы (Chen et al., 2022). Родственные отношения *Austrogramme* и *Syngramma*, как предполагалось в предыдущих работах (Sánchez-Baracaldo, 2004; Cochran et al., 2014; Zhang et al., 2017), подтвердились более убедительно (Chen et al., 2022). Кроме этого, близкое родство *Austrogramme* и *Syngramma* подтверждается сходной морфологией спор (Hennipman, 1975; Vaganov et al., 2018, 2021) и одинаковым основным числом хромосом $x = 29$ (Walker, 1968).

Результаты упомянутых ранее исследований позволили продолжить нам проведение ревизии филогенетических отношений в указанных группах родства с помощью молекулярно-генетических, морфологических и эколого-географических методов.

Материалы и методы

Для филогенетического анализа нами были использовали сиквенсы гена *rbcl* хлоропластной ДНК представителей всех пяти подсемейств *Pteridaceae*. Сиквенсы были получены в лабораторных условиях, а также загружены из международной базы данных NCBI (National Center for Biotechnology Information. URL: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>) (см. табл. 1 в приложении на сайте журнала). В качестве внешней группы был использован *Polypodium vulgare* L.

ДНК выделяли из образцов, полученных из гербарного материала. Выделение ДНК проводили с помощью набора «DiamondDNA Plant» (ООО «АБТ», Россия) в соответствии с инструкцией производителя. Фрагменты *rbcl* были амплифицированы с использованием Biomaster HS-Taq PCR-Color (2×) (Biolabmix, Россия) с праймерами в соответствии с Korall et al. (2006). ПЦР проводили по следующим параметрам: первичная денатурация – 5 мин при 95 °С, затем 35 циклов: 30 с при 94 °С, 30 с при 52 °С, 90 с при 72 °С; постэлонгация – 7 мин при 72 °С. Продукты амплификации очищали с помощью набора MAX-LIFE MagnetDNA (MVM-Диагностик, Россия). Секвенирование по Сэнгеру проводилось на автоматическом секвенаторе ABI Prism 3130xl (Applied Biosystems, США). Все последовательности выравнивались в программе ClustalX 2.1 (Larkin et al., 2007), затем полученное выравнивание обрабатывалось в MEGA X (Kumar et al., 2018).

Филогенетическая реконструкция была произведена с использованием статистического метода максимального правдоподобия (ML,

maximum likelihood) с выбором филогенетического теста «Bootstrap method» с 1000 репликаций филогенетических деревьев. Выбрана модель эволюции ДНК Джукса-Кантора (Jukes-Cantor distance). Выровненная матрица данных для локуса *rbcL*, кодирующего белок, имела длину 1190 пар нуклеотидов. Полученные сиквенсы были депонированы в базу данных NCBI (см. табл. 1 в приложении на сайте журнала).

Критическая ревизия гербарных коллекций исследуемой группы папоротников производилась в Гербариях Европы (P, B, OSBU, GENT), Азии (PE) и России (LE, VLA, VBG, TK, NSK, NS, SVER, IRK, IRKU, ALTB), а также дистанционно путём доступа к изображениям гербарных листов через Глобальную информационную систему по биоразнообразию «Global Biodiversity Information Facility» (GBIF. URL: <https://www.gbif.org>).

Результаты

Проведенный филогенетический анализ таксонов семейства Pteridaceae объективно установил картину родственных отношений некоторых родов и подсемейств (рис. 1, 2). Критическая ревизия морфологических, филогенетических и филогеографических данных родов *Cryptogramma*, *Coniogramme*, *Llavea*, *Onychium*, *Actiniopteris*, *Austrogramme*, *Syngramma* и *Taenitis* позволила выявить группы родства, которые легли в основу системы подсемейств *Cryptogrammoideae*, *Onychioideae*, *Taenitidoideae* (Metzgar et al., 2013; Vaganov et al., 2018, 2020, 2021, 2023).

Ниже представлена система подсемейств *Cryptogrammoideae*, *Onychioideae* и *Taenitidoideae* семейства Pteridaceae.

Family Pteridaceae E. D. M. Kirchn. 1831, Schul-Bot.: 109. – Parkeriaceae Hook., 1825, Exot. Fl. 2: ad t. 147, nom. rej. in favour of Adiantaceae Newman. – Adiantaceae Newman, 1840, Hist. Brit. Ferns: 5, nom. cons. – Acrostichaceae Mett. ex A. B. Frank in J. Leunis, 1453, Syn. Pflanzenk., ed. 2, 3: 1453. – Ceratopteridaceae Underw., 1900, Our Native Ferns, ed. 6: 65. – Sinopteridaceae Koidz., 1934, Acta Phytotax. Geobot. 3: 50. – Vittariaceae Ching, 1940, Sunyatsenia 5: 210. – Negripteridaceae Pichi Sermolli, 1946, Nuovo Giorn. Bot. Ital., ser. 2, 53: 160. – Platyzomataceae Nakai, 1950, Bull. Natl. Sci. Mus. Tokyo 29: 4. – Actiniopteridaceae Pichi Sermolli, 1962, Webbia 17: 5. – Cryptogrammaceae Pichi Sermolli, 1963, Webbia 17: 299. – Hemionitidaceae Pichi Sermolli, 1966, Webbia 21: 487. –

Cheilanthaceae B. K. Nayar, 1970, Taxon 19: 233. – Taenitidaceae Pichi Sermolli, 1975, Webbia 29: 1. – Antrophyaceae Ching, 1978, Acta Phytotax. Sin. 16: 11. – Anopteridaceae Doweld, 2001, Tent. Syst. Pl. Vasc. (Tracheophyta): 2.

Typus: *Pteris* L. 1753, Sp. Pl. 2: 1073.

Subfam. **Onychioideae** A. Vaganov et Shmakov, **subfam. nov.** – Sterile apex of pinnules of spore-bearing lamina present. Fused tubercles on distal side form sinuous folds. Spores predominantly with an equatorial flange and a redundant equatorial flange facing the distal and proximal sides of the spores. Fronds completely or partially dimorphic. False indusium present. – Вайи диморфные (отдельно развиваются фотосинтезирующие и спороносящие), либо частично диморфные. Спороносная вайя имеет стерильное окончание верхушечной доли. Сорусы имеют псевдоиндузий, тяготеют к краю верхушечной доли. Подавляющее большинство спор имеют экваториальную складку («flange») и дублирующие складки от экваториальной, обращённые к их дистальной и проксимальной сторонам. Сросшиеся булочки на дистальной стороне спор образуют извилистые складки.

Typus: *Onychium* Kaulf. 1820, Berlin Jahrb. Pharm. Verbundenen Wiss. 21: 45.

В состав подсемейства входят роды *Onychium* и *Actiniopteris*.

Наличие специализированного морфологического образования – золотистого мучнистого налёта на верхушечной доле у *O. siliculosum* – позволило Й. Б. Кюммерле отнести этот вид в отдельную секцию *Euonychium* Kumm. (Kümmerle, 1930). В ходе проведенного детального анализа внешних морфологических признаков представителей рода было выявлено наличие у *O. contiguum* всегда чёрного гладкого основания черешка и пятикратной рассечённости пластинки вайи, что несвойственно ни одному из остальных представителей рода. В связи с этим *O. contiguum* выделен нами в монотипную секцию – *Contigua* A. Vaganov. При построении системы рода *Onychium* нами были использованы следующие морфологические признаки: особенности строения верхушечных долей спороносных вай, цвет основания черешка, форма и степень рассечённости пластинки спороносной вайи.

Genus *Actiniopteris* Link, 1841, Fil. Spec.: 73, 79.

Lectotypus (Pic. Serm., 1962): *A. radiata* (Sw.) Link.

1. *A. kornasii* Medw.-Kornaś, 1999, *Fragm. Florist. Geobot.* 44(1): 72.

2. *A. radiata* (Koenig ex Sw.) Link. 1841, *Fil. Sp. Hort. Berol.*: 80. – *Asplenium radiatum* Koenig ex Sw. 1801, *Journ. Bot.* 1800, 2: 50.

3. *A. dimorpha* Pichi-Serm. 1962, *Webbia* 17, 1: 18, f. 2.

4. *A. pauciloba* Pichi-Serm. 1962, *Webbia* 17, 1: 21, f. 3.

5. *A. semiflabellata* Pichi-Serm. 1962, *Webbia* 17, 1: 24, f. 4.

6. *A. australis* (L. f.) Link, 1841, *Fil. Sp.*: 80. – *Acrostichum australe* L. f. 1781, *Suppl.*: 444.

Genus *Onychium* Kaulf. 1820, *Berlin Jahrb. Pharm. Verbundenen Wiss.* 21: 45.

Typus: *O. siliculosum* (Desv.) C. Chr. (≡ *Pteris siliculosum* Desv.).

Sect. *Onychium* – *Euonychium* Kümmerl. 1930, *Amer. Fern J.* 20: 131.

Typus: *O. siliculosum* (Desv.) C. Chr.

1. *O. siliculosum* (Desv.) C. Chr. 1905, *Ind. Filic.*: 20. – *Pteris siliculosum* Desv. 1811, *Ges. Nat. Freunde Berlin Mag.* 5: 324.

Sect. *Contigua* A. Vaganov, **sect. nov.** – Sori without lemon-yellow wax. Sterile apex of fertile fronds subulate. Petiolar bases always black. Fronds 3–5-pinnatipartite. – Сорусы лишены золотистого мучнистого налёта. Стерильное окончание верхушечной доли спороносной вайи шиловидное. Основание черешка чёрного цвета. Пластинка спороносной вайи 3–5-перисторассечённая.

Typus: *O. contiguum* (Wall.) C. Hope

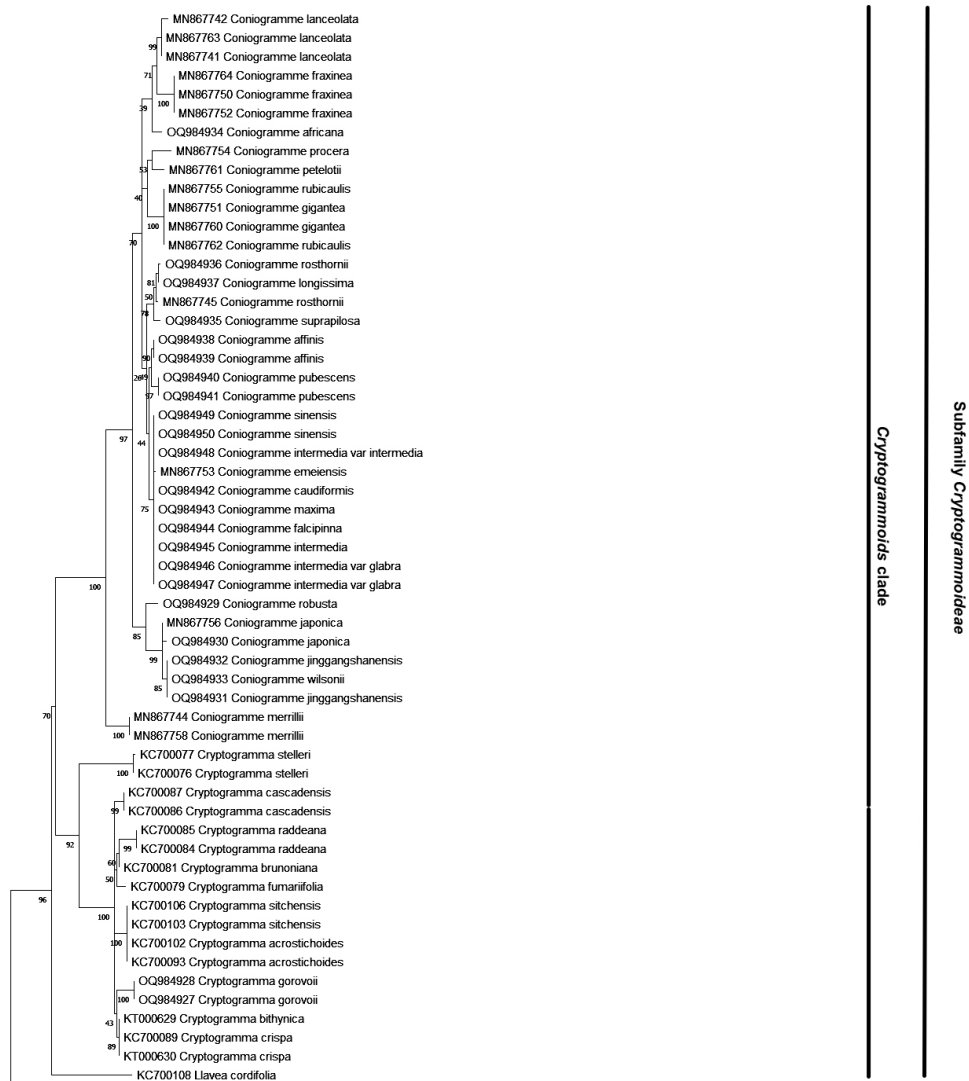


Рис. 1. Филогенетическое дерево представителей семейства Pteridaceae по последовательности гена *rbcL* пластидной ДНК (продолжение на рис. 2).

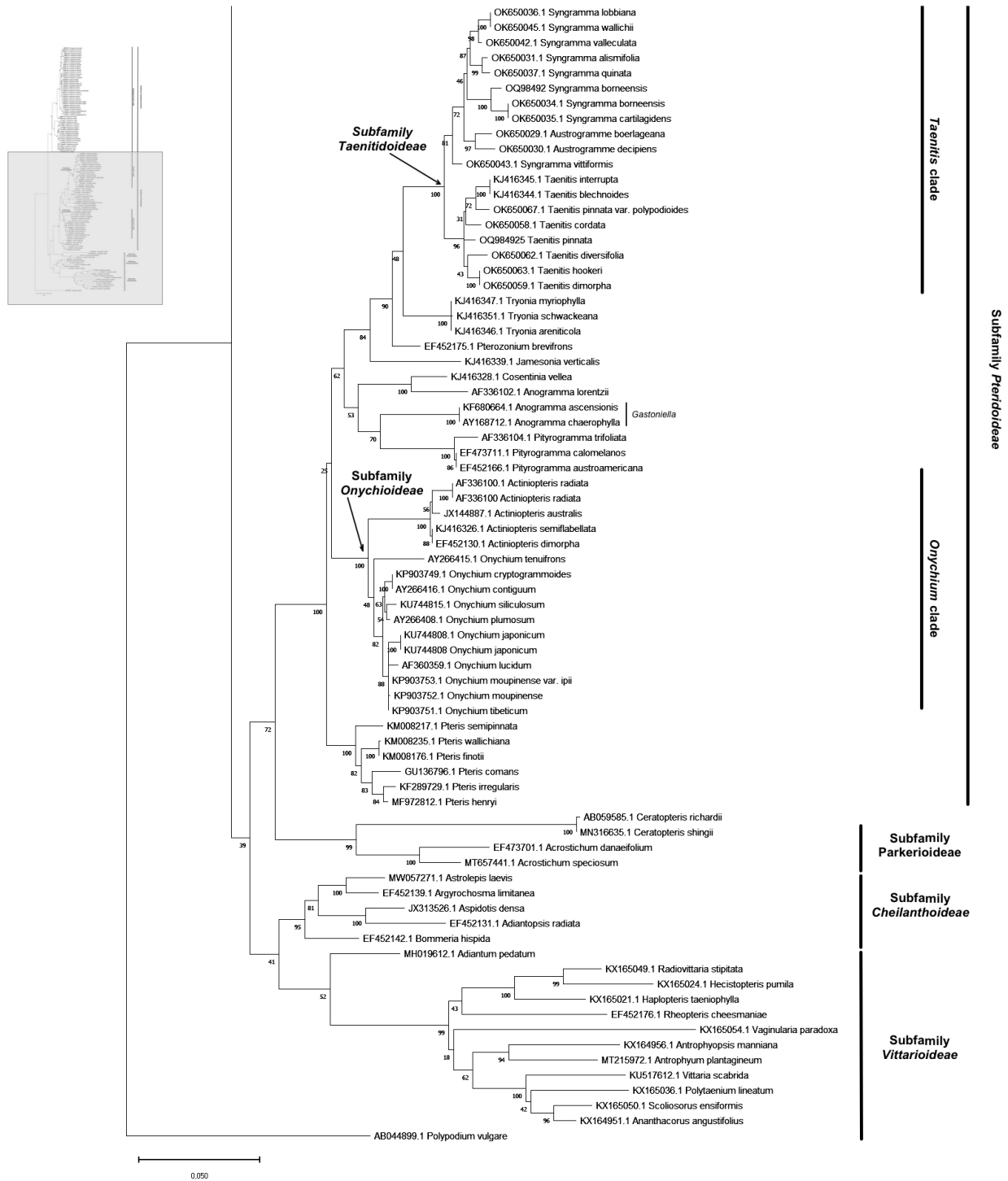


Рис. 2. Филогенетическое дерево представителей семейства Pteridaceae по последовательности гена *rbcL* пластидной ДНК (продолжение рис. 1).

2. *O. contiguum* (Wall.) Hope, 1901, Journ. Bombay Nat. Hist. Soc. 13: 444. – *Cheilanthes contiguum* Wall. 1828, List. n. 72, nom. nud.

Sect. *Cryptogrammopsis* Kümmerl. 1930, Amer. Fern J. 20: 133.

В этой секции нами были выделены три серии на основании формы и степени рассечённости пластинки вайи.

Typus: *O. japonicum* (Thunb.) Kunze, nom. cons. Ser. **Japonicae** A. Vaganov, ser. nov. – Fronds triangular-ovate to ovate, 3–4-pinnatipartite. – Пла-

стинка вайи от овально-треугольной до яйцевидной, 3–4-перисторассечённая.

Typus: *O. japonicum* (Thunb.) Kunze

3. *O. japonicum* (Thunb.) Kunze, 1848, Bot. Zeitung (Berlin) 6(28): 507, nom. cons. – *Trichomanes japonicum* Thunb. 1784, Fl. Jap.: 340.

4. *O. lucidum* (D. Don) Spreng., 1827, Syst. Veget. 4: 66. – *Leptostegia lucida* D. Don, 1825, Prodr. Fl. Nepal.: 14.

5. *O. plumosum* Ching, 1934, Lingnan Sci. Journ. 13: 499.

6. *O. tenuifrons* Ching, 1934, Lingnan Sci. Journ. 13: 500.

7. *O. divaricatum* (Poir.) Alston, 1956, Bol. Soc. Brot. 2, 30. – *Trichomanes divaricatum* Poir. 1808, in Lam., Encycl. Bot. 8: 78.

Ser. *Moupinenses* A. Vaganov, **ser. nov.** – Fronds oblong-lanceolate to linear, 2–3-pinnatifid. – Пластинка вайи продолговато-ланцетная до линейной, 2–3-перисторассечённая.

Typus: *O. moupinense* Ching

8. *O. moupinense* Ching, 1934, Lingnan Sci. Journ. 13: 500

9. *O. ipii* Ching 1936, Lingnan Sci. Journ. 15: 282.

Ser. *Tibeticae* A. Vaganov, **ser. nov.** – Fronds ovate-triangular to ovate-elongated or oval, 3–5 pinnately divided. Petiole of spore-bearing and vegetative fronds never black at the base. – Пластинка вайи от яйцевидно-треугольной до яйцевидно-вытянутой или овальной, 3–5-перистораздельная.

Typus: *Onychium tibeticum* Ching et S. K. Wu

10. *O. tibeticum* Ching et S. K. Wu, 1983, Fl. Xizang. 1: 77.

Триба *Taenitideae* по Преслу включает *Taenitis* Willd. ex Schkuhr, *Pleurogramme* (Blume) Presl (синоним *Grammitis* Sw.), *Notholaena* R. Br., *Pteropsis* Desv. (синоним *Pyrrosia* Mirb.) и *Drymoglossum* Presl. (синоним *Pyrrosia* Mirb.) (Presl, 1836). Указанные роды, кроме *Taenitis*, в настоящее время входят в состав семейства Polypodiaceae и подсемейства *Cheilantheae* семейства Pteridaceae. Ролла Трайон приняла данную группу, обозначенную Преслом, в ранге подсемейства – *Taenitidoideae*, в него вошли перечисленные ранее роды, которые очень далеки по признакам от *Taenitis*. Подсемейство приведено без описания и дополнительной информации. Ранее, в 1974 г. Пики Сермолли описал семейство Taenitidaceae с четырьмя родами в составе. Однако роды

Schizolepton Fee, *Platytaenia* Kuhn и *Holttumiella* Copel., предложенные Пики Сермолли, являются в настоящее время синонимами рода *Taenitis*.

Subfam. *Taenitidoideae* R. M. Tryon, 1986, Amer. Fern J. 76(4): 184. – *Taenitideae* C. Presl, 1836, Tend. Pterid.: 222. – Taenitidaceae Pic. Serm., 1974, Webbia 29: 1. – Sori are located along the veins, or in rows along the frond edge, as well as at an angle (occasionally interrupted by dotted lines). Redundant equatorial flange facing the distal and proximal sides of the spores absent. Fronds completely or partially dimorphic. Distal side of the spore lacks sinuous folds. – Вайи диморфные (отдельно развиваются фотосинтезирующие и спороносящие) либо частично диморфные. Сорусы располагаются вдоль боковых жилок либо рядами вдоль края вайи, а также под углом (изредка пунктирно прерываются). Отсутствуют дублирующие экваториальные складки («flange») спор, обращённые к их дистальной и проксимальной сторонам. Отсутствуют извилистые складки на дистальной стороне споры.

Typus: *Taenitis* Willd. ex Schkuhr

По нашему мнению, в состав подсемейства *Taenitidoideae*, выделенного из состава подсемейства *Pteridoideae*, входят роды *Austrogramme*, *Syngamma* и *Taenitis*.

Genus *Austrogramme* E. Fourn. 1873, Ann. Sci. Nat. sér. 5, 18: 278.

Lectotypus (Christensen, 1905): *Austrogramme marginata* (Mett.) E. Fourn. (≡ *Gymnogramma marginata* Mett.).

Род разделен Э. Хеннипманом на две секции, в первую очередь, на основании характера перистости вай: *Austrogramme* – вайи простые, *Aspleniopsis* (Kuhn) Hennipman – 1-3-перисторассечённые.

Sect. *Austrogramme*

Typus: лектотип рода.

1. *A. marginata* (Mett.) E. Fourn. 1873, Ann. Sci. Nat. sér. 5, 18: 278, Fig. 14, 15. – *Gymnogramma marginata* Mett. 1861, Ann. sc. nat. IV, 15: 59.

2. *A. francii* (Rosenst.) Hennipman, 1975, Fern Gaz. 11: 70, Fig. 12, 13. – *Syngamma francii* Rosenst. 1910, Fedde, Repert. 9: 76.

Sect. *Aspleniopsis* (Kuhn) Hennipman, 1975, Fern Gaz. 11: 70.

Lectotypus: *A. decipiens* (Mett.) Hennipman.

3. *A. decipiens* (Mett.) Hennipman, 1975, Fern Gaz. 11: 71, Fig. 10, 11. – *Gymnogramma decipiens* Mett. 1861, Ann. sc. nat. IV, 16: 60.

4. *A. asplenioides* (Holttum) Hennipman, 1975, Fern Gaz. 11: 71. – *Rheopteris asplenioides* Holttum, 1962, Blumea 11: 531.

5. *A. boerlageana* (Alderw.) Hennipman, 1975, Fern Gaz. 11: 71, Fig. 8, 9. – *Syngramma boerlageana* Alderw. 1908, Bull. Dépt. agric. Ind. néerl. 18: 19, t. 3.

Genus *Syngramma* J. Sm., 1845, London J. Bot. 4: 168.

Lectotypus (Smith, 1875): *Syngramma alismifolia* (C. Presl) J. Sm. (= *Diplazium alismifolium* C. Presl).

Sect. *Syngramma*: Holttum, 1975, Kew Bulletin, 30(2): 329. – *Syngramma* sect. *Craspedodictyum* (Copel.) R. Tryon, 1986, Amer. Fern J. 76(4): 184.

Typus: *S. alismifolia* (C. Presl) J. Sm.

Для представителей этой секции характерно наличие анастомозирующих жилок с образованием рядов, черешок по длине равен пластинке вайи. Эта секция нами разделена на две серии. Основанием для выделения серий стал характер перистости вайи.

Ser. ***Syngramma*** – Frond simple. – Пластинка вайи простая.

Typus: *S. alismifolia* (C. Presl) J. Sm.

1. *S. alismifolia* (C. Presl) J. Sm. 1845, London J. Bot. 4: 168, t. 7, 8, f. B. – *Diplazium alismifolium* C. Presl, 1825, Rel. Haenk. 1: 49, t. 8, f. 3.

2. *S. lobbiana* (Hook.) J. Sm. 1875, Hist. Fil. 152. – *Gymnogramma lobbiana* Hook. 1864, Sp. Fil. 5: 153, t. 300.

3. *S. spathulata* (C. Chr.) Holttum, 1975, Kew Bull. 30: 330. – *Craspedodictyum spathulatum* C. Chr. 1936, A. C. Sm., Bull. Bernice P. Bishop Mus. 141.: 7, f. 2.

4. *S. valleculata* (Baker) C. Chr. 1905, Ind. Filic. 340. – *Gymnogramma valleculata* Baker, 1888, J. Bot. 325.

5. *S. vittiformis* J. Sm. 1845, Lond. J. Bot. 4: 168, t. 7, 8, f. A.

6. *S. wallichii* (Hook.) Bedd. 1866, Handb. Ferns Brit. India, t. 153. – *Gymnogramma wallichii* Hook. 1864, Sp. Fil. 5: 155, t. 302.

Ser. ***Quinatae*** A. Vaganov, ser. nov. – Frond 3–6-pinnate. – Пластинка вайи 3–6-перистая.

Typus: *S. quinata* (Hook.) Carruth.

7. *S. quinata* (Hook.) Carruth. 1873, in Seem., Fl. Vit. 10: 372. – *Gymnogramma quinata* Hook. 1864, Sp. Fil. 5: 152, t. 297.

8. *S. coriacea* (Copel.) Holttum, 1975, Kew Bull. 30: 330. – *Craspedodictyum coriaceum* Copel. 1929, Phil. Journ. Sci. 38: 146.

9. *S. grandis* (Copel.) C. Chr. 1913, Ind. Fil., Suppl. 71. – *Craspedodictyum grande* Copel. 1911, Philipp. J. Sci., Bot. 6: 84; Walker, 1968, Proc. Linn. Soc. London 179: 284.

10. *S. magnifica* (Copel.) Holttum, 1975, Kew Bull. 30: 331. – *Craspedodictyum magnificum* Copel. 1929, Phil. Journ. Sci. 38: 147. Brownlie, 1969, Fl. Nouvelle Calédonie, no. 3: 183.

11. *S. trichophora* Holttum, 1975, Kew Bull. 30: 331.

Sect. *Toxopteris* Holttum, 1975, Kew Bulletin, 30(2): 329.

Секция характеризуется наличием короткого черешка, линейными по форме пластинками вайи и особенным расположением жилок.

Typus: *S. borneensis* (Hook.) J. Sm.

12. *S. borneensis* (Hook.) J. Sm. 1875, Hist. Fil.: 152. – *Gymnogramma borneensis* Hook. 1864, Sp. Fil. 5: 154, t. 301.

13. *S. cartilagidens* (Baker) Diels, 1899, Nat. Pfl. 1(4): 257. – *Gymnogramma cartilagidens* Baker, 1868, Syn. Fil. 386.

14. *S. dayi* (Bedd.) Bedd. 1892, Handb. Suppl. 100. – *Gymnogramma dayi* Bedd. 1888, J. Bot. 26, t. 279 B.

15. *S. minima* Holttum, 1927, Gard. Bull. Str. Settl. 4: 56.

16. *S. obtusifolia* (Hook.) J. Sm. 1875, Hist. Fil. 152. – *Gymnogramma obtusifolia* Hook. 1864, Sp. Fil. 5: 153, t. 298.

Genus *Taenitis* Willd. ex Schkuhr, 1809, Kl. Linn. Pfl.-Syst. 21, t. 6b.

Typus: *T. blechnoides* (Willd.) Sw.

Sect. *Taenitis*: Holttum, 1975, Kew Bull. 30(2): 334.

Typus: *T. blechnoides* (Willd.) Sw.

1. *T. blechnoides* (Willd.) Sw. 1806, Syn. Fil. 24. 220. – *Pteris blechnoides* Willd. 1794, Phyt. 13, t. 9, f. 2.

2. *T. brooksii* Copel. 1911, Philipp. J. Sci., Bot. 6: 138, t. 23. A.

3. *T. dimorpha* Holttum, 1947, Gard. Bull. Singapore 11: 274.

4. *T. flabellivenia* (Baker) Holttum, 1962, Blumea 11: 533. – *Polypodium flabellivenium* Baker, 1868, Syn. Fil. 322.

5. *T. interrupta* Hook. et Grev. 1831, Icon. Fil. t. 63.

6. *T. marginata* Holttum, 1962, Blumea 11: 532.
 7. *T. obtusa* Hook. 1854, Ic. Pl., t. 994.
 8. *T. vittarioides* Holttum, 1966, Kew Bull. 20 (3): 460.
 8a. *T. vittarioides* subsp. *vittarioides*
 8b. *T. vittarioides* subsp. *moluccana* M. Kato, 1988, J. Fac. Sci. Univ. Tokyo, Sect. 3, Bot. 14(3): 168.
 9. *T. intermedia* M. Kato, 1988, J. Fac. Sci. Univ. Tokyo, Sect. 3, Bot. 14 (3): 166.
 10. *T. mediosora* M. Kato, 1988, J. Fac. Sci. Univ. Tokyo, Sect. 3, Bot. 14(3): 164.
- Sect. *Loxodictyum* Holttum, 1975, Kew Bull. 30(2): 334.
 Typus: *T. hookeri* Holttum
 11. *T. hookeri* Holttum, 1975, Kew Bull. 30: 334.
 12. *T. luzonica* (Alderw.) Holttum, 1975, Kew Bull. 30. – *Syngramma luzonica* Alderw. 1920, Bull. Jard. Bot. Buitenz. III, 2: 174.
 13. *T. hosei* (Baker) Holttum, 1968, Blumea 16: 92. – *Syngramma hosei* (Baker) Diels, 1899, Nat. Pfl. 1(4): 257.
 14. *T. pinnata* (J. Sm.) Holttum, 1968, Blumea 16: 90. – *Syngramma pinnata* J. Sm. 1845, Lond. J. Bot. 4: 168.
 14a. *T. pinnata* var. *pinnata*
 14b. *T. pinnata* var. *brachysora* (Baker) Holttum, 1968, Blumea 16: 91. – *Gymnogramma pinnata* var. *brachysora* Baker, 1879, J. Bot. (London) 17: 299.
 14c. *T. pinnata* var. *polypodioides* (Baker) Holttum, 1968, Blumea 16: 90. – *Gymnogramma pinnata* var. *polypodioides* Baker, 1879, J. Bot. (London) 17: 299.
- Sect. *Platytaenia* (Kuhn) Holttum, 1975, Kew Bull. 30(2): 334.
 Typus: *T. requiniana* (Gaudich.) Copel.
 15. *T. requiniana* (Gaudich.) Copel. 1929, Univ. Calif. Publ. Bot. 16: 85. – *Acrostichum requinianum* Gaudich. 1826, Voy. Uranie [Freycinet] 304, t. 4.
 16. *T. diversifolia* Holttum, 1968, Blumea 16: 93.
 Sect. *Schizolepton* (Fee) Holttum, 1975, Kew Bull. 30(2): 334.
 Typus: *T. cordata* (Gaudich.) Holttum
 17. *T. cordata* (Gaudich.) Holttum, 1960, Amer. Fern J. 50: 112, f. 3. – *Schizoloma cordatum* Gaudich. 1824, Ann. sc. nat. 3: 507.
 18. *T. trilobata* Holttum, 1968, Blumea 16: 93.
- Subfamily *Cryptogrammoideae* S. Lindsay, 2009, Edinburgh J. Bot. 66(2): 358. – Fam. *Cryptogrammeaceae* Pic. Serm. 1963, Webbia 17: 299.
 Typus: *Cryptogramma acrostichoides* R. Br.
- Genus *Coniogramme* Fée, 1852, Mém. Foug. 5: 167, nom. cons.
 Typus: *C. fraxinea* (D. Don) Fée ex Diels (≡ *Coniogramme javanica* (Blume) Fée).
 Используя морфологические признаки жилкования и расчленённости вай, К. Х. Шинь представил систему рода *Coniogramme* (Shing, 1981), выделив новую секцию и две серии без указания их видового состава. Секция с представителями со свободным типом жилкования получила название *Coniogramme*, а с анастомозирующим – *Notogramme* (C. Presl) Ching. Цинь разделил секцию *Coniogramme* на две серии – *Integrifoliae* Ching и *Serratae* Ching.
- Sect. *Coniogramme*
 Typus: *Coniogramme fraxinea* (Don) Fée ex Diels
- Ser. *Coniogramme*. – Ser. *Integrifoliae* Ching, 1981, in Shing, Acta Bot. Yunnan. 3 (2): 218.
 Typus: *Coniogramme fraxinea* (Don) Fée ex Diels
 1. *C. fraxinea* (D. Don) Fée ex Diels, 1899, in Engl. u. Prantl, Nat. Pflanzenfam. 1(4): 262. – *Diplazium fraxineum* D. Don, 1825, Prod. Fl. Nepal.: 12.
 2. *C. petelotii* Tardieu, 1933, Bull. Mus. Natl. Hist. Nat., sér. 2, 5: 334.
 3. *C. rubicaulis* Ching et K. H. Shing, 1981, Acta Bot. Yunnan. 3 (2): 219.
 4. *C. lanceolata* Ching, 1981, Acta Bot. Yunnan. 3 (2): 218.
 5. *C. macrophylla* (Blume) Hieron., 1916, Hedwigia 57: 291. – *Gymnogramma javanica* var. *macrophylla* Blume, 1828, Enum. Pl. Javae: 113.
 6. *C. africana* Hieron. 1916, Hedwigia 57: 293.
- Ser. *Serratae* Ching, 1981, Acta Bot. Yunnan. 3 (2): 218.
 Typus: *C. serrulata* (Blume) Fée.
 7. *C. serrulata* (Blume) Fée, 1852, Mém. Foug. 5: 167, t. 14B, f. 2. – *Gymnogramma serrulata* Blume, 1828, Enum. Pl. Javae 2: 113.
 8. *C. robusta* (Christ) Christ, 1909, Bull. Acad. Int. Géogr. Bot. sér. 3, 19 (235–237): 175. – *Gymnogramma javanica* var. *robusta* Christ, 1902, Bull. Acad. Int. Geogr. Bot. 11, 153–154: 202–203.
 8a. *Coniogramme robusta* var. *robusta*
 8b. *Coniogramme robusta* var. *repundula* Zh. Gangmin et Ranker, 2013, Flora of China, 2–3: 173.
 8c. *Coniogramme robusta* var. *splendens* Ching et Shing, 1999, in S.Y. Jin, Y.L. Chen, Cat. Type Spec. Herb. China (Suppl.): 17.

9. *C. venusta* Ching, 1981, Acta Bot. Yunnan. 3 (2): 222.

10. *C. madagascariensis* C. Chr., 1932, Dansk Botanisk Arkiv Udgivet af Dansk Botanisk Forening. Copenhagen 7: 109–110.

11. *C. rosthornii* Hieron., 1916, Hedwigia 57: 307 [“rosthorni”].

12. *C. pilosa* (Brack.) Hieron., 1916, Hedwigia 57: 312. – *Gymnogramme pilosum* Brack., 1854, Ch. Wilkes, Un. States Explor. Exped. 16. Bot. Crypt. Filices: 22, t. 4, f. 1.

13. *C. squamulosa* Hieron., 1916, Hedwigia 57: 318.

14. *C. procera* Fée, 1866, Mem. Soc. Sci. Nat. Strasbourg 6, 1: 22. – *Grammitis procera* Wall., 1828, List n. 3., nom. nud.

15. *C. affinis* Hieron., 1916, Hedwigia 57: 297. – *Grammitis affinis* Wall., 1828, List. n. 11, nom. nud.

16. *C. emeiensis* Ching et K.H. Shing, 1981, Acta Bot. Yunnan. 3 (2): 223.

17. *C. falcipinna* Ching et K.H. Shing, 1981, Acta Bot. Yunnan. 3 (2): 224.

18. *C. ovata* S. K. Wu, 1981, Acta Bot. Yunnan. 3 (2): 230.

19. *C. sinensis* Ching, 1974, Fl. Tsinling. 2: 210.

20. *C. suprapilosa* Ching, 1974, Fl. Tsinling. 2: 209; Shing, 1990, Fl. Reip. Pop. Sin. 3 (1): 247.

21. *C. caudiformis* Ching et K. H. Shing, 1981, Acta Bot. Yunnan. 3 (2): 233.

22. *C. pubescens* Hieron., 1916, Hedwigia 57: 314.

23. *C. intermedia* Hieron., 1916, Hedwigia 57: 301.

23a. *Coniogramme intermedia* var. *intermedia*

23b. *Coniogramme intermedia* var. *glabra* Ching, 1934, Icon. Filic. Sin. 3: t. 143.

Sect. *Notogramme* (C. Presl) Ching, 1981, Acta Bot. Yunnan. 3 (2): 218. – *Notogramme* C. Presl, 1849, Epimel. Bot.: 263. – *Dyctiogramme* C. Presl, op. cit., pro genere.

Typus: *Coniogramme japonica* (Thunb.) Diels

24. *C. japonica* (Thunb.) Diels, 1899, in Engl. u. Prantl, Nat. Pflanzenfam. 1(4): 262. – *Hemionitis japonica* Thunb., 1784, Fl. Jap.: 333.

25. *C. fauriei* Hieron., 1916, Hedwigia 57: 320.

26. *C. jinggangshanensis* Ching et K. H. Shing, 1981, Acta Bot. Yunnan. 3 (2): 238.

27. *C. wilsonii* Hieron., 1916, Hedwigia 57: 321.

Genus *Cryptogramma* R. Br. 1823, in Franklin, Narr. Journey Polar Sea: 767.

Typus: *C. acrostichoides* R. Br.

В основе системы внутриродового деления рода *Cryptogramma* на подроды и секции положены два ключевых признака – тип корневища (короткое косое или ползучее) и цвет чешуй (прозрачные, темно-бурые, черные и коричневые), расположенных преимущественно у основания черешка и по его длине, как правило, до середины. Все виды, кроме *Cryptogramma stelleri*, входящего в отдельный подрод *Homopteris* (Rupr.) Tzvel., рассматриваются в подроде *Cryptogramma*. Для представителей этого подрода характерно наличие короткого косого корневища с очень короткими междоузлиями, их вайи собраны в прикорневую розетку, а для видов подрода *Homopteris* – длинное ползучее корневище с длинными междоузлиями и одиночными вайями.

Subgen. *Homopteris* (Rupr.) Tzvelev, 1989, Novosti Sist. Vyssh. Rast. 26: 10. – *Allosorus* [infragen. unranked] *Homopteris* Rupr. 1845, Beitr. Pflanzenk. Russ. Reiches, 3: 48.

Typus: *Cryptogramma stelleri* (S. G. Gmel.) Prantl
1. *C. stelleri* (S. G. Gmel.) Prantl, 1882, Bot. Jahrb. Syst. 3(5): 413. – *Pteris stelleri* S. G. Gmel. 1768, Novi Comment. Acad. Sci. Imp. Petrop. 12: 519, tab. 12, fig. 1.

Subgen. *Cryptogramma* – Rhizome oblique and short. Fronds spreading and gathered into a basal rosette. – Корневище косое короткое. Вайи раскидистые, собраны в прикорневую розетку.

Typus: *C. acrostichoides* R. Br.

В состав подрода входят три секции.

Sect. *Cryptogramma* – Scales bicolor (dark brown to brown and black). – Чешуи, расположенные на черешках вай (от их основания до середины), двуцветные (темно-бурые до коричневых и черные).

Typus: *C. acrostichoides* R. Br.

2. *C. acrostichoides* R. Br. 1823, in Franklin, Narr. Journ. Polar Sea: 754.

3. *C. cascadiensis* E. R. Alverson, 1989, Amer. Fern Journ. 79: 95.

4. *C. sitchensis* (Rupr.) T. Moore, 1857, Ind. Fil.: 67. – *Allosorus sitchensis* Rupr., 1845, Distr. Crypt. Vasc. Ross. 3: 47.

Sect. *Crispa* A. Vaganov, **sect. nov.** – Scales unicolor (from transparent to dark brown). – Че-

шуи на черешках вай одноцветные (от прозрачных до темно-бурых).

Typus: *C. crispa* (L.) R. Br.

5. *C. crispa* (L.) R. Br. et Hooker, 1842, Gen. Fil. pt. 12: t. 115B.

6. *C. brunoniana* Wall. ex Hook. et Grev. 1829, Icon. Fil. t. 158.

7. *C. raddeana* Fomin, 1929, Весн. Київс. бот. саду, 10: 3.

8. *C. gorovoi* A. Vaganov et Shmakov, 2007, Turczaninowia, 10, 1: 6.

Sect. *Fumariifoliae* A. Vaganov, **sect. nov.** – Scales black. – Чешуи на черешках (у их основания, изредка до середины) вай чёрные.

Typus: *Cryptogramma fumariifolia* (Phil. ex Baker) Christ

9. *C. fumariifolia* (Phil. ex Baker) Christ, 1910, Geogr. Farne: 324. – *Pellaea fumariifolia* Phil. ex Baker, 1891, Ann. Bot. 5(18): 214.

Genus *Llavea* Lag. 1816, Gen. Sp. Pl.: 33.

Typus: *Llavea cordifolia* Lag.

10. *L. cordifolia* Lag. 1816, Gen. Sp. Pl.: 33.

Подсемейство *Cryptogrammoideae* включает роды *Coniogramme*, *Cryptogramma* и *Llavea* с 37 видами и 5 разновидностями. Род *Coniogramme* объединяет 32 таксона, включая 5 разновидностей. Подсемейство *Onychioideae* включает 16 видов из родов *Onychium* и *Actiniopteris*. Подсемейство *Taenitidoideae* объединяет 42 таксона трёх родов – *Taenitis*, *Syngamma* и *Austrogramme*, включая три подвида.

Благодарности

Исследование выполнено в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (Алтайский государственный университет) – проект № FZMW-2023-0008.

REFERENCES / ЛИТЕРАТУРА

- Chao Y. Sh., Huang Y. M.** 2018. Spore morphology and its systematic implication in *Pteris* (Pteridaceae). *PLoS ONE* 13(11): e0207712. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0207712>
- Chen C. W., Chao Y. S., Mustapeng A. M. A., Lindsay S., Huang Y. M., Kessler M., Luu H. T., Hsieh C. M.** 2022. Insights into the systematics of Old World taenitidoid ferns (*Pteridoideae*; Pteridaceae): evidence from phylogeny and micromorphology. *Bot. J. Linn. Soc.* 20: 1–29. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boac008>
- Christensen C.** 1905. *Index Filicum*. Copenhagen: Hagerup. 1128 pp. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.402>
- Cochran A., Prado J., Schuettpelz E.** 2014. *Tryonia*, a new Taenitidoid fern genus segregated from *Jamesonia* and *Eriosorus* (Pteridaceae). *Phyto Keys* 35: 23–43. <https://doi.org/10.3897/phytokeys.35.6886>
- Dou P., Yang W.-L., Zhao R.-R., Zhang G.-M.** 2015. Phylogenetic analysis of *Onychium* based on five chloroplast DNA sequences. *Bull. Bot. Res.* 35: 665–671. <https://doi.org/10.7525/j.issn.1673-5102.2015.05.005>
- Ebihara A., Nitta J., Ito M.** 2010. Molecular Species Identification with Rich Floristic Sampling: DNA Barcoding the Pteridophyte Flora of Japan. *PLoS ONE* 5: e15136. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0015136>
- Gastony G. J., Johnson W. P.** 2001. Phylogenetic placements of *Loxoscaphe thecifera* (Aspleniaceae) and *Actiniopteris radiata* (Pteridaceae) based on analysis of *rbcl*. *Amer. Fern J.* 91: 197–213. [https://doi.org/10.1640/0002-8444\(2001\)091\[0197:PPOLTA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1640/0002-8444(2001)091[0197:PPOLTA]2.0.CO;2)
- Gastony G. J., Rollo D. R.** 1995. Phylogeny and generic circumscriptions of Cheilanthoid ferns (Pteridaceae: *Cheilanthoideae*) inferred from *rbcl* nucleotide sequences. *Amer. Fern J.* 85, 4: 341. <https://doi.org/10.2307/1547814>
- GBIF [2024]. *Global Biodiversity Information Facility*. URL: <https://www.gbif.org/> (Accessed 10 January 2024).
- Grusz A. L., Windham M. D., Picard K. T., Pryer K. M., Schuettpelz E., Haufler C. H.** 2021. A drought-driven model for the evolution of obligate apomixis in ferns: evidence from pellaids (Pteridaceae). *Amer. J. Bot.* 108(2): 263–283. <https://doi.org/10.1002/ajb2.1611>
- Hennipman E.** 1975. A redefinition of the gymnogammoid genus *Austrogramme* Fournier. *Fern Gaz.* 11(2–3): 61–72.
- Hirohara M., Nakane T., Terayama Y., Kobayashi A., Arai Y., Masuda K., Hamashima H., Shiojima K., Ageta H.** 2000. Chemotaxonomy of Ferns: Triterpenoids and *rbcl* gene Sequences of *Polypodium*, *Polypodiodes* and *Goniophlebium*. *Nat. Med.* 54: 330–333.
- Holttum R. E.** 1975. A comparative account of the fern-genera *Syngamma* J. Sm. and *Taenitis* Willd., with discussion of their relationships to each other and to other genera. *Kew Bull.* 30(2): 327–343.
- Huiet L., Li F.-W., Kao T.-T., Prado J., Smith A., Schuettpelz E., Pryer K.** 2018. A worldwide phylogeny of *Adiantum* (Pteridaceae) reveals remarkable convergent evolution in leaf blade architecture. *Taxon* 67: 488–502. <https://doi.org/10.12705/673.3>

- Korall P., Pryer K. M., Metzgar J. S., Schneider H., Conant D. S.** 2006. Tree ferns: monophyletic groups and their relationships as revealed by four protein-coding plastid loci. *Molec. Phylogen. Evol.* 39, 3: 830–845. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2006.01.001>
- Kumar S., Stecher G., Li M., Knyaz C., Tamura K.** 2018. MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across computing platforms. *Molec. Phylogen. Evol.* 35: 1547–1549. <https://doi.org/10.1093/molbev/msy096>
- Kummerle J. B.** 1930. Has the genus *Onychium* any representative in South America. *Amer. Fern J.* 20(4): 129–138. <https://doi.org/10.2307/1544758>
- Larkin M. A., Blackshields G., Brown N. P., Chenna R., McGettigan P. A., McWilliam H., Valentin F., Wallace I. M., Wilm A., Lopez R., Thompson J. D., Gibson T. J., Higgins D. G.** 2007. Clustal W and Clustal X version 2.0. *Bioinformatics* 23: 2947–2948. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btm404>
- Li F.-W., Pryer K., Windham M.** 2012. *Gaga*, a new Fern genus segregated from *Cheilanthes* (Pteridaceae). *Syst. Bot.* 37: 845–860. <https://doi.org/10.1600/036364412X656626>
- Metzgar J. S., Alverson E. R., Chen S., Vaganov A. V., Ickert-Bond S. M.** 2013. Diversification and reticulation in the circumboreal fern genus *Cryptogramma*. *Molec. Phylogen. Evol.* 67(3): 589–599. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2013.02.020>
- Metzgar J., Stamey M., Ickert-Bond S.** 2016. Genetic differentiation and polyploid formation within the *Cryptogramma crista* complex (Polypodiales: Pteridaceae). *Turk. J. Bot.* 10. <https://doi.org/10.3906/bot-1501-54>
- Nakazato T., Gastony G.** 2003. Molecular Phylogenetics of *Anogramma* Species and Related Genera (Pteridaceae: Taenitidoideae). *Syst. Bot.* 28. <https://doi.org/10.1043/02-40.1>
- Pichi-Sermolli R. E. G.** 1962. On the Fern Genus «*Actiniopteris*» Link. *Webbia* 17, 1: 1–32. <https://doi.org/10.1080/00837792.1962.10669735>
- Pinson J., Schuettpelz E.** 2016. Unraveling the origin of the Appalachian gametophyte, *Vittaria appalachiana*. *Amer. J. Bot.* 103: 668–676. <https://doi.org/10.3732/ajb.1500522>
- PPG I.** 2016. A community-derived classification for extant lycophytes and ferns. *J. Syst. Evol.* 54: 563–603. <https://doi.org/10.1111/jse.12229>
- Prado J., Rodrigues C. D. N., Salatino A., Salatino M. L. F.** 2007. Phylogenetic relationships among Pteridaceae, including Brazilian species, inferred from *rbcL* sequences. *Taxon* 56: 355–368. <https://doi.org/10.1002/tax.562008>
- Presl K. B.** 1836. *Tentamen Pteridographiae, seu genera filicacearum praesertim juxta venarum decursum et distributionem exposita*. Pragae: Typis Filiorum Theophili Haase. 290 pp. <https://dx.doi.org/10.5962/bhl.title.47011>
- Sanchez-Baracaldo P.** 2004. Phylogenetic Relationships of the Subfamily Taenitidoideae, Pteridaceae. *Amer. Fern J.* 94(3): 126–142. [https://doi.org/10.1640/0002-8444\(2004\)094\[0126:PROTST\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1640/0002-8444(2004)094[0126:PROTST]2.0.CO;2)
- Schneider H., He L., Hennequin S., Zhang X.-Ch.** 2013. Towards a natural classification of Pteridaceae: inferring the relationships of enigmatic pteridoid fern species occurring in the Sino-Himalaya and Afro-Madagascar. *Phytotaxa* 77(4): 49–60. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.77.4.1>
- Schuettpelz E., Chen Ch.-W., Kessler M., Pinson J. B., Johnson G., Davila A., Cochran A. T., Huiet L., Pryer K. M.** 2016. A revised generic classification of vittarioid ferns (Pteridaceae) based on molecular, micromorphological, and geographic data. *Taxon* 65(4): 708–722. <https://doi.org/10.12705/654.2>
- Schuettpelz E., Schneider H., Huiet L., Windham M. D., Pryer K. M.** 2007. A molecular phylogeny of the fern family Pteridaceae: assessing overall relationships and the affinities of previously unsampled genera. *Molec. Phylogen. Evol.* 44: 1172–1185. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2007.04.011>
- Smith J.** 1875. *Historia filicum*. London: Macmillan. 429 pp. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.54787>
- Shing K. H.** 1981. New taxa of the genus *Coniogramme* Fée from China». *Acta Bot. Yunnan.* 3: 217–238.
- Vaganov A. V., Gureyeva I. I., Shmakov A. I., Kuznetsov A. A., Romanets R. S.** 2018. Spore morphology of *Taenitis*, *Syngramma* and *Austrogramme* species (Pteridoideae, Pteridaceae) from South-Eastern Asia. *Turczaninowia* 21, 3: 5–11. <https://doi.org/10.14258/turczaninowia.21.3.1>
- Vaganov A. V., Gureyeva I. I., Shmakov A. I., Kuznetsov A. A., Romanets R. S.** 2021. Spore morphology of *Taenitis*, *Syngramma*, and *Austrogramme* species (Pteridoideae, Pteridaceae) from South-Eastern Asia and Oceania. II. *Turczaninowia* 24, 3: 36–51. <https://doi.org/10.14258/turczaninowia.24.3.3>
- Vaganov A. V., Gureyeva I. I., Skaptsov M. V., Kuznetsov A. A., Romanets R. S., Salokhin A. V., Kutsev M. G., Shmakov A. I.** 2023. Comprehensive analysis of relationships of the representatives of subfamily *Cryptogrammoideae* (Pteridaceae). *Turczaninowia* 26, 2: 5–38. <https://doi.org/10.14258/turczaninowia.26.2.1>
- Vaganov A. V., Metzgar J. S., Sinitsyna T. A., Shmakov A. I.** 2020. Comprehensive analysis of *Actiniopteris* Link and *Onychium* Kaulf. (Pteridophyta) relationships according to their phylogeography, phylogeny and spore morphology. *Phytotaxa* 441(1): 1–18. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.441.1.1>
- Walker T. G.** 1968. The anatomy of some ferns of the *Taenitis* alliance». *Proc. Linn. Soc. London* 179(2): 279–286. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1968.tb00988.x>
- Wang C.-H., Yang W.-L., Zhang D.-K., Zhang G.-M.** 2020. Insight of phylogeny and the number of sporangium annulus cells in *Coniogramme* ser. *Coniogramme*. *Phytotaxa* 456(2): 166–174. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.456.2.4>

Wen J., Nie Z.-L., Ickert-Bond S. M. 2016. Intercontinental disjunctions between Eastern Asia and Western North America in vascular plants highlight the biogeographic importance of the bering land bridge from late cretaceous to neogene: eastern asian-western North American disjunctions. *J. Syst. Evol.* 54(5): 469–490. <https://doi.org/10.1111/jse.12222>

Zhang G. M., Dong S. Y., Zhang X. C. 2015. A taxonomic revision of *Coniogramme* Fée from Hainan Province, China. *Bull. Bot. Res.* 35: 647–651. <https://doi.org/10.7525/j.issn.1673-5102.2015.05.002>

Zhang G. M., Zhang X. C., Chen Z. D. 2005. Phylogeny of cryptogrammoid ferns and related taxa based on *rbcL* sequences. *Nordic J. Bot.* 23: 485–493. <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.2003.tb00421.x>

Zhang L., Zhou X.-M., Lu N. T., Zhang L.-B. 2017. Phylogeny of the fern subfamily *Pteridoideae* (Pteridaceae; Pteridophyta), with the description of a new genus: *Gastoniella*. *Molec. Phylog. Evol.* 109: 59–72. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2016.12.037>

Zumkeller S. M., Knoop V., Knie N. 2016. Convergent Evolution of Fern-Specific Mitochondrial Group II Intron atp1i361g2 and ITS Ancient Source Parologue rps3i249g2 and Independent Losses of Intron and RNA Editing among Pteridaceae. *Genome Biol. Evol.* 8(8): evw173. <https://doi.org/10.1093/gbe/evw173>