Turczaninowia 29, 3: 113–131 (2026)
https://www.doi.org/10.14258/turczaninowia.29.3.13
http://turczaninowia.asu.ru

ISSN 1560–7259 (print edition)
TURCZANINOWIA
ISSN 1560–7267 (online edition)

УДК 582.394.72:581.96(1-925.15)(571.151)

Новый вид рода *Cystopteris* (Cystopteridaceae) из Юго-Восточного Алтая

А. А. Баткин[1, 3]*, И. И. Гуреева[2, 4], В. Ф. Зайков[1, 5], А. А. Кечайкин[1, 6], А. В. Ваганов[1, 7], Р. С. Романец[2, 8], А. Е. Ахметов[1, 9], А. И. Шмаков[1, 10]

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

[2] *Томский государственный университет, пр. Ленина, д. 36, г. Томск, 634050, Россия*

[3] *E-mail: batkinalexandr@yandex.ru; ORCID iD: https://orcid.org/0000-0001-5628-0089*

[4] *E-mail: gureyeva@yandex.ru; ORCID iD: https://orcid.org/0000-0002-5397-6133*

[5] *E-mail: vz1703@mail.ru; ORCID iD: https://orcid.org/0000-0003-1641-9458*

[6] *E-mail: alekseikechaikin@mail.ru; ORCID iD: https://orcid.org/0000-0002-0754-4698*

[7] *E-mail: vaganov_vav@mail.ru; ORCID iD: https://orcid.org/0000-0002-7584-5150*

[8] *E-mail: romanromanets4990@gmail.com; ORCID iD: https://orcid.org/0000-0003-3934-6079*

[9] *E-mail: axmetov.asxat2006@mail.ru; ORCID iD: https://orcid.org/0009-0001-0824-198X*

[10] *E-mail: alex_shmakov@mail.ru; ORCID iD: https://orcid.org/0000-0002-1052-4575*

* *Автор для переписки*

Ключевые слова: молекулярная генетика, новый таксон, палиноморфология, папоротники, систематика, сравнительная морфология.

Аннотация. В статье приводится описание нового таксона из рода *Cystopteris*. Образцы собраны в разное время в высокогорьях Юго-Восточного Алтая (Кош-Агачский р-н, Республика Алтай). Филогенетическое древо, построенное на основе двух фрагментов хлоропластной ДНК (*matK*, *trnG–R*), подтверждает самостоятельность нового вида, который отличается совокупностью признаков. Для молекулярно-генетического анализа использованы собственные данные и данные генбанка NCBI. Приводится сравнительная характеристика морфологических признаков вай и спор нового таксона и других видов *Cystopteris* (*C. altajensis, C. almaatensis*, *C. dickieana*, *C. fragilis*, *C. gureevae*).

A new species of the genus *Cystopteris* (Cystopteridaceae) from the South-Eastern Altai

A. A. Batkin[1], I. I. Gureyeva[2], V. F. Zaikov[1], A. A. Kechaykin[1], A. V. Vaganov[1], R. S. Romanets[2], A. E. Akhmetov[1], A. I. Shmakov[1]

[1] *Altai State University, Lenina Ave., 61, Barnaul, 656049, Russian Federation*

[2] *Tomsk State University, Lenina Ave., 36, Tomsk, 634050, Russian Federation*

Поступило в редакцию 31.07.2026
Принято к публикации 24.09.2026

Submitted 31.07.2026
Accepted 24.09.2026

Keywords: comparative morphology, ferns, molecular genetics, new taxon, palynomorphology, systematics.

Summary. In this article, the authors describe a new taxon in the genus *Cystopteris*. Specimens, which share a distinct set of traits, were collected at different times in highlands of the Southeastern Altai (Kosh-Agach district, Republic of Altai). A phylogenetic tree constructed using two chloroplast DNA fragments (*matK*, *trnG–R*) confirms the identity of the new species. Molecular genetic analysis was performed using our own data and data from the NCBI GenBank. A comparative analysis of the morphological characteristics of fronds and spores of the new taxon and other species of *Cystopteris* (*C. almaatensis*, *C. altajensis*, *C. dickieana*, *C. fragilis*, *C. gureevae*) is provided.

Введение

Cystopteris Bernh. – семикосмополитный полиморфный род папоротников, основное разнообразие которого сосредоточено в Северном полушарии. Систематическое положение рода неоднозначно, его относили к разным семействам – Polypodiaceae J. Presl et C. Presl (Fomin, 1934), Athyriaceae Alston (Bobrov, 1974; Danilov, 1988; Tzvelev, 1991; Jones, 1998; Shmakov, 1999), Woodsiaceae Herter (Kato, 1995; Smith et al., 2006; Fraser-Jenkins et al., 2015) или Dryopteridaceae Ching (Tryon, Stolze, 1991; Smith, 1993). В 2001 г. А. И. Шмаковым (Shmakov, 2001) семейство Cystopteridaceae (Payer) Shmakov выделено в качестве самостоятельного, которое позже признано и переописано M. Christenhusz с соавторами (2011). А. И. Шмаков (Shmakov, 2001) рассматривал в составе семейства 3 рода: *Cystopteris* Bernh., *Pseudocystopteris* Ching, *Gymnocarpium* Newm. Иной точки зрения придерживались M. J. M. Christenhusz et al. (2011), а также C. Rothfels et al. (2012, 2013) – они включали 4 рода: *Acystopteris* Nakai, *Cystoathyrium* Ching, *Cystopteris* и *Gymnocarpium*. Международная исследовательская группа, основываясь на молекулярных данных (PPG I, 2016), предложила состав семейства из трёх родов – *Acystopteris*, *Cystopteris* и *Gymnocarpium* (включая *Currania* Copel.). Относительно недавно на территории французских Пиренеев обнаружен межродовой гибрид ×*Cystocarpium roskamianum* Fraser-Jenk. (*Gymnocarpium dryopteris* Newman × *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh. s. l.), родительские линии которого разошлись около 60 млн. лет назад (Rothfels et al., 2015).

Наиболее сложным в таксономическом отношении является *Cystopteris*: по разным данным род включает от 20 (Haufler et al., 1993; Wang et al., 2013) до 27 (Rothfels et al., 2013) и 32 видов и 5 гибридов (Shmakov et al., 2018). Для территории России род *Cystopteris* принимают в составе 6–9 видов (Shmakov, 2001, 2009; Shmakov et al., 2018; Chepinoga et al., 2024). Особую сложность для таксономического разграничения представляет *Cystopteris fragilis*-комплекс, который включает расы различной плоидности, активно гибридизирующие между собой с образованием как стерильных, так и фертильных гибридов, что еще более затрудняет их деление на таксоны (Rhothfels, 2013, 2014; Wei, Zhang, 2014; Hanušová et al., 2019; Ekrt et al., 2022). Род *Cystopteris* и в частности *Cystopteris fragilis*-комплекс представляет, возможно, самую серьёзную проблему биосистематики среди папоротников (“perhaps the most formidable biosystematics problem in the ferns”) (Lovis, 1978: 356).

В настоящее время, кроме традиционных методов систематики, основанных на морфологических признаках, для подтверждения видовой принадлежности таксонов и выявления их родства применяются молекулярные методы. В этом отношении особенно подробно *Cystopteris* изучал C. Rothfels на основе секвенирования 3 локусов хлоропластной ДНК – *matK*, *rbcL*, *trnG–R* (Rothfels et al., 2013) и последовательностей ядерного низкокопийного локуса *gapCp* (Rothfels et al., 2014). Среди отечественных ботаников молекулярные исследования семейства Cystopteridaceae проводились сотрудниками Томского государственного университета (Gureyeva et al., 2019, 2020; Ulko et al., 2020) на основе локуса *matK* и межгенного спейсера *trnG–R* хлоропластной ДНК.

Кроме того, во многих работах показано большое значение для систематики папоротников, в частности семейства Cystopteridaceae и рода *Cystopteris*, формы и размеров спор и ультраструктурных признаков периспория – скульптуры и характера поверхности, исследованных методом сканирующей микроскопии (Pearman, 1976; Tryon R. M., Tryon A. F., 1982; Breckle, 1987; Gureyeva, Kuznetsov, 2015; Ulko et al., 2017). На основе признаков скульптуры периспория виды *Cystopteris* разделены на 4 группы: виды с крупношиповатым перисперием; виды с мелкошиповатым перисперием, шипы объединяются по нескольку и формируют сложную сетчатую

скульптуру; виды со складчатым периспорием; виды с периспорием, образующим ширококонические полые сетчатые структуры (Gureyeva, Kuznetsov, 2015). Споры видов типового подрода (*Cystopteris*) имеют 2 отчётливо различающихся типа скульптуры периспория – крупношиповатый (*Cystopteris altajensis* Gureyeva, *C. gureevae* Stepanov, *C. fragilis, C. protrusa* (Weath.) Blasdell) и складчатый (*C. almaatensis* Kotuhov и *C. dickieana* R.Sim). Показано, что тонкие ультраструктурные признаки периспория, как правило, видоспецифичны и коррелируют с результатами, полученными молекулярно-филогенетическими методами (Gureyeva, Kuznetsov, 2015; Ulko et al., 2017; Vaganov et al., 2017, 2018, 2021).

Во время экспедиционных работ на территории Республики Алтай сотрудниками Алтайского государственного университета были собраны образцы *Cystopteris*, отнесённые первоначально к *C. fragilis* на основании морфологии спор. При более подробном анализе гербарных образцов обнаружены морфологические признаки вай, отличающие исследуемые образцы от других видов *C. fragilis*-комплекса, произрастающих в Северной Азии. Образцы с такими же признаками обнаружились и в Гербарии Томского государственного университета (TK). Для подтверждения таксономической обособленности было решено провести комплексный анализ собранного материала, включающий изучение морфологических признаков вай, ультраструктурных признаков спор и молекулярно-филогенетический анализ на основе фрагментов хлоропластной ДНК.

Материалы и методы

Материалами для исследования послужили гербарные образцы, хранящиеся в коллекции Южно-Сибирского ботанического сада (ALTB) и Гербарии им. П. Н. Крылова Томского государственного университета (TK), а также гербарные сборы авторов, с которых были взяты вайи на секвенирование.

Для 26 образцов 10 видов была выделена ДНК и секвенированы 2 локуса хлоропластной ДНК: ген *mat*K и межгенный спейсер *trn*G–R, зарекомендовавших себя как наиболее информативные в имеющихся работах (Rothfels et al., 2013; Gureyeva et al., 2020). Выделение ДНК и секвенирование для образцов из ALTB проводилось на базе лаборатории биоинженерии Южно-Сибирского ботанического сада, образцов из TK – в лаборатории структурного и молекулярного анализа растений Томского государственного университета (экстракция ДНК) и «Синтол» (г. Москва) (секвенирование). Дополнительно для построения филограммы использовались информация из National Center for Bitechnoloy Information (далее NCBI) (табл. 1).

Экстракция ДНК осуществлялась с помощью коммерческого набора DiamondDNA по инструкции производителя (ООО «Научно-производственная фирма “Алтайбиотех”», г. Барнаул). Полимеразную цепную реакцию проводили в 50 мкл реакционной смеси с помощью набора для проведения ПЦР Биомастер HS Taq ПЦР-Color 2x (ООО «Биолабмикс», г. Новосибирск) в следующем составе на один образец: 25 мкл готовой PCR-смеси, 21 мкл H_2O, по 1 мкл 10 мМ соответствующих праймеров, 2 мкл тотальной ДНК. Протокол амплификации: 95 °C (3 мин); 35 циклов: 95 °C (20 с), 57 °C (30 с), 72 °C (30 с); 72 °C (5 мин). Очистку продуктов амплификации осуществляли с помощью спин-микроколонок (Диаэм, Россия). Секвенирование проводили методом Сэнгера на секвенаторе ABI PRISM 3500 XL. Полученные нуклеотидные последовательности были выровнены с помощью алгоритма ClustalW в программе MEGA X (Kumar et al., 2024).

Филограммы строили с использованием моделей максимального правдоподобия (ML) и байесовской интерференции (BI). Для BI-анализа в качестве наиболее подходящей модели была выбрана модель GTR+G с использованием информационного критерия Акаике (AIC) в программе jModelTest2 (Darriba et al., 2012). Для BI-анализа использовали MrBayes v.3.2.6 (Ronquist, Huelsenbeck, 2003) в программе Geneious Prime 2022.2.2 с 5 миллионами генераций цепей Маркова (случайные деревья выбирались каждые 1000 генераций). Первые 25 % деревьев исключались из анализа. Топология строилась с использованием MrBayes. Устойчивость узлов деревьев оценивали при помощи расчёта апостериорных вероятностей. Полученные последовательности были загружены в генбанк NCBI (табл. 1). Кроме того, для построения филограмм использовали данные по последовательностям *mat*K и *trn*G–R 23 образцов 14 видов *Cystopteris* из NCBI (2026) (табл. 1). В качестве внешней группы (outgroup) использовались данные по последовательностям *mat*K и *trn*G–R видов подсем. *Cheilanthoideae* W. C. Shieh (Pteridaceae E. D. M. Kirchn.) – *Cheilanthes angustifolia* Kunth, *Cheilanthes micropteris* Sw.

Таблица 1. Образцы видов *Cystopteris*, использованные в молекулярно-филогенетическом анализе / **Table 1.** Samples of *Cystopteris* species used in molecular phylogenetic analysis

№ п/п	Вид (рабочий номер или штрих-код в Гербарии)	Локус хлоропластной ДНК, № ваучера (NCBI)		Страна (регион)	Источник
		*trn*G–R	*mat*K		
1	*C. almaatensis*	PZ837134	PZ844037	РОССИЯ, Республика Алтай, Онгудайский р-н, низовья р. Тутугой, кедрово-лиственничный лес, на скалах. 50°20′45″ с. ш. 87°7′19″ в. д. 15 VII 2000 (TK-004063)	Наши данные
2	*C. alpina*	JX874075	JX873975	SWEDEN	Rothfels et al., 2014
3	*C. alpina* (Cyst. 51)	PZ837157	PZ844060	ИТАЛИЯ, Южный Тироль, Доббьяко Больцано, басс. р. Риенца ниже оз. Ландро, ущелье, 46°38′51″ с. ш. 12°14′06″ в. д., H = 1450 м над ур. м. 14 VII 2009 (ALTB 1010007669)	Наши данные
4	*C. alpina* (Cyst. 53)	PZ837158	PZ844061	ИТАЛИЯ, Южный Тироль, Мареббе Больцано, басс. р. Сан-Вирджилио, р-н оз. Крета, река Частлине, 46°41′05″ с. ш. 11°58′17″ в. д., H = 1320–1635 м над ур. м. 15 VII 2009 (ALTB 1010007677)	Наши данные
5	*C. altajensis* (Cyst. 24)	PZ837149	PZ844052	РОССИЯ, Алтайский край, Чарышский р-н, 4 км севернее с. Берёзовка, южный макросклон, 51°18′149″ с. ш. 83°36′27″ в. д., 650 м над ур. м. 10 VII 2018 (ALTB 1010007046)	Наши данные
6	*C. altajensis* (Cyst. 30)	PZ837150	PZ844053	РОССИЯ, Республика Алтай, Чемальский р-н, басс. р. Эдиган, средн. теч. Кайнзара, скалы и разнотравье. 51°04′56″ с. ш. 86°17′47″ в. д., 794 м над ур. м. ТАР 827. 16 VIII 2019 (ALTB 1010007038)	Наши данные
7	*C. altajensis* (Cyst. 37)	PZ837153	PZ844056	КАЗАХСТАН, Алматинская обл., хр. Алтын-Эмель, Кербулакский р-н, верховья прав. притока р. Узунбулак (впадающего ниже уроч. Кектай), 44°22′58″ с. ш. 78°47′47″ в. д., 2300–2500 м над ур. м. ТАР 91. 20 VII 2019 (ALTB 1010007637)	Наши данные
8	*C. bulbifera*	JX874076	JX873976	USA	Rothfels et al. 2014
9	*C. diaphana*	JX874078	JX873978	COSTA RICA (San Jose′)	Rothfels et al. 2014
10	*C. diaphana*	JX874079	JX873979	COSTA RICA (Canton Perez Zeledon)	Rothfels et al. 2014
11	*C. diaphana*	JX874082	JX873980	FRANCE (Reunion)	Rothfels et al., 2014

Продолжение табл. 1 / Continuation Table 1

№ п/п	Вид (рабочий номер или штрих-код в Гербарии)	Локус хлоропластной ДНК, № ваучера (NCBI)		Страна (регион)	Источник
		*trn*G–R	*mat*K		
12	*C. diaphana*	JX874084	JX873982	MEXICO (Jalisco)	Rothfels et al., 2014
13	*C. dickieana*	PZ837135	PZ844038	РОССИЯ, Республика Алтай, Кош-Агачский р-н, окр. с. Курай, верховье р. Ортолык, альпийский пояс, щебнистый склон. 50°17′52″ с. ш. 87°53′26″ в. д. 27 VII 2014 (TK-004067)	Наши данные
14	*C. dickieana*	PZ837136	PZ844039	РОССИЯ, Красноярский край, Ермаковский р-н, Западный Саян, Природный парк Ергаки, 633 км по трассе М54, тенистые отвесные скальные выходы по р. Ус. 52°41′ с. ш. 93°27′ в. д., H = 1245 м над ур. м. 17 VII 2015 (TK-004050)	Наши данные
15	*C. douglasii*	JX874086	JX873984	USA	Rothfels et al., 2014
16	*C. fragilis* (Cyst. 1)	PZ837145	PZ844048	МОНГОЛИЯ, Кобдоский аймак, Монгольский Алтай, хр. Батар-Хайрхан, дол. р. Мэрэнгийн-Амны-Гол близ выхода из гор, 47°00′23″ с. ш. 92°49′58″ в. д., 1750–2300 м над ур. м. МШК 217. 3 VIII 2017 (ALTB 1010003931)	Наши данные
17	*C. fragilis* (Cyst. 17)	PZ837148	PZ844051	РОССИЯ, Бурятия, Тункинский р-н, дол. р. Иркут в 12 км ниже пос. Монды, лев. берег, дол. лев. притока в 1 км выше устья. 51°40′236″ с. ш. 101°09′806″ в. д., H = 1301 м. ШЕР 753. 31 VIII 2010 (ALTB 1010007030)	Наши данные
18	*C. fragilis* (Cyst. 35)	PZ837151	PZ844054	КАЗАХСТАН, Алматинская обл., хр. Алтын-Эмель, Кербулакский р-н, верховья прав. притока р. Узунбулак (впадающего ниже уроч. Кектай). 44°22′58″ с. ш. 78°47′47″ в. д., 2300–2500 м над ур. м. ТАР 90. 20 VII 2019 (ALTB 1010006217)	Наши данные
19	*C. fragilis* (Cyst. 36)	PZ837152	PZ844055	КАЗАХСТАН, Алматинская обл., хр. Алтын-Эмель, Кербулакский р-н, дол. р. Узунбулак ниже уроч. Кектай. 44°21′46″ с. ш. 78°49′02″ в. д., 1800–1950 м над ур. м. ТАР 138. 20 VII 2019 (ALTB 1010007653)	Наши данные

Продолжение табл. 1 / Continuation Table 1

№ п/п	Вид (рабочий номер или штрих-код в Гербарии)	Локус хлоропластной ДНК, № ваучера (NCBI)		Страна (регион)	Источник
		*trn*G–R	*mat*K		
20	*C. fragilis* (Cyst. 38)	PZ837154	PZ844057	КАЗАХСТАН, Алмаатинская обл., хр. Заилийский Алатау, склон северной экспозиции ниже Бол. Алма-Атинского озера, ельник, скалы. 43°04′04″ с. ш. 76°59′23″ в. д., 2200–2500 м над ур. м. ТАР 51. 18 VII 2019 (ALTB 1010007661)	Наши данные
21	*C. fragilis* (Cyst. 46)	PZ837156	PZ844059	ШВЕЙЦАРИЯ, Кантон Ури, Бернские Альпы, нижнее течение р. Готхардройс, Хоспенталь, 46°37′06″ с. ш. 08°34′10″ в. д., H = 1480 м над ур. м. 23 VII 2011 (ALTB 1010006225)	Наши данные
22	*C. fragilis*	PZ837137	PZ844040	РОССИЯ, Республика Хакасия, Ширинский р-н, окр. с. Ефремкино, массив Тагыз-Ас, скалы. 54°26′16″с. ш. 89°28′39″ в. д. 08 VIII 2015 (ТК-004070)	Наши данные
23	*C. gureevae*	PZ837138	PZ844041	РОССИЯ, Красноярский край, Ермаковский р-н, затенённый участок скалы из метаморфизированных сланцев по р. Тайгиш. 53°06′ с. ш. 93°17′ в. д., H = 500 м над ур. м. 15 VII 2015 (ТК-004055)	Наши данные
24	*C. gureevae*	PZ837139	PZ844042	РОССИЯ, Красноярский край, Ермаковский р-н, Западный Саян, турбаза «Золотой Ус», скалы восточной экспозиции по р. Ус. 52°40′ с. ш. 93°30′ в. д., H = 1017 м над ур. м. 17 VII 2015 (ТК-004077)	Наши данные
25	*C. membranifolia*	JX874092	JX873988	MEXICO	Rothfels et al., 2014
26	*C. millefolia*	JX874093	JX873989	MEXICO	Rothfels et al., 2014
27	*C. montana*	JF832205	JX873990	CANADA	Rothfels et al., 2014
28	*C. montana*	JX874096	JX873992	TIBET	Rothfels et al., 2014
29	*C. montana*	PZ837143	PZ844046	РОССИЯ, Красноярский край, Ермаковский р-н, природный парк Ергаки, р. Нижняя Буйба, 630 км по трассе М54, сланцевые скалы по гребню в окружении кедрово-пихтово-елового с березой леса. 52°42′ с. ш. 93°24′ в. д. H = 1196 м над ур. м. 14 VII 2015 (ТК-004053)	Наши данные

Продолжение табл. 1 / Continuation Table 1

№ п/п	Вид (рабочий номер или штрих-код в Гербарии)	Локус хлоропластной ДНК, № ваучера (NCBI)		Страна (регион)	Источник
		*trn*G–R	*mat*K		
30	*C. montana*	PZ837144	PZ844047	РОССИЯ, Красноярский край, Ермаковский р-н, природный парк Ергаки, р. Нижняя Буйба, 630 км по трассе М54, сланцевые скалы по гребню в окружении кедрово-пихтово-елового с берёзой леса. N52°42′, E93°24′, H = 1196 м над ур. м. 14 VII 2015 (TK-004073)	Наши данные
31	*C. moupinensis*	JF832206	JX873994	TAIWAN	Rothfels et al., 2014
32	*C. pellucida*	JX874100	JX873997	CHINA	Rothfels et al., 2014
33	*C. pellucida* (Cyst. 44)	PZ837155	PZ844058	КИТАЙ, провинция Шэньси, хр. Циньлин, сев. макросклон массива Тайбайшань, Тайбайшаньский Национальный лесной парк, среднее теч. р. Тан-ю Хо, 34°03′008″ с. ш. 107°52′853″ в. д., H = 1300 м над ур. м. 08 VIII 2011 (ALTB 1010007645)	Наши данные
34	*C. protrusa*	JX874101	JX873998	USA (Mississippi)	Rothfels et al., 2014
35	*C. protrusa*	JX874102	JX873999	USA (Kentucky)	Rothfels et al., 2014
36	*C. protrusa*	JX874103	JX874000	USA (Virginia)	Rothfels et al., 2014
37	*C. reevesiana*	JX874104	JX874001	USA (Arizona)	Rothfels et al., 2014
38	*C. reevesiana*	JX874106	JX874002	USA (Colorado)	Rothfels et al., 2014
39	*C. saposhnikovii* (Cyst. 5)	PZ837146	PZ844049	РОССИЯ, Республика Алтай, Кош-Агачский р-н, Плато Укок, перевал Кара-Сулу, 49°25′ с. ш. 87°45′ в. д. 10 VIII 2000 (ALTB 1010003748)	Наши данные
40	*C. saposhnikovii* (Cyst. 7)	PZ837147	PZ844050	РОССИЯ, Республика Алтай, Кош-Агачский р-н, Южно-Чуйский хребет, долина р. Туура-Оюк, 49°50′ с. ш. 87°52′ в. д. 09 VIII 2004 (ALTB 1010007705)	Наши данные
41	*C. saposhnikovii* (Cyst. 57)	PZ837159	PZ844062	РОССИЯ, Республика Алтай, Кош-Агачский р-н, Курайский хр., правобережье бассейна реки Кокоря между р. Куракпай и Олосу, 50°06′57″ с. ш. 88°52′24″ в. д., 2300–2400 м над ур. м. ШКБ 322. 30 VII 2018 (ALTB 1010007638)	Наши данные

Окончание табл. 1 / Ending Table 1

№ п/п	Вид (рабочий номер или штрих-код в Гербарии)	Локус хлоропластной ДНК, № ваучера (NCBI)		Страна (регион)	Источник
		*trn*G–R	*mat*K		
42	*C. sudetica*	PZ837140	PZ844043	РОССИЯ, Красноярский край, Ермаковский р-н, Западный Саян, 15 км к югу от п. Танзыбей, нижнее течение р. Киримзюль (приток р. Большой Кебеж), замшелые сырые тенистые скалы из метаморфизированных сланцев. 53°02,994′ с. ш. 93°06,691′ в. д. 13 VII 2015 (TK-004046)	Наши данные
43	*C. sudetica*	PZ837141	PZ844044	РОССИЯ, Красноярский край, Ермаковский р-н, 6 км к югу от п. Танзыбей, лев. бер. р. Малый Кебеж, гора Сосновый носок («Сосновчик»), затенённые скалы (гранитоиды) южной экспозиции в окружении *Pinus sibirica*, *Salix rorida* и кустарников. N53°04′, E92°56′, H = 433 м над ур. м. 16 VII 2015 (TK-004078)	Наши данные
44	*C. sudetica*	PZ837142	PZ844045	РОССИЯ, Красноярский край, Ермаковский р-н, затенённый участок скалы из метаморфизированных сланцев по р. Тайгиш. N53°06′, E93°17′, H = 500 м над ур. м. 15 VII 2015 (TK-004049)	Наши данные
45	*C. sudetica*	JX874109	JX874005	JAPAN	Rothfels et al., 2014
46	*C. tasmanica*	JX874110	JX874006	NEW ZEALAND	Rothfels et al., 2014
47	*C. tennesseensis*	JX874111	JX874007	USA	Rothfels et al., 2014
48	*C. tenuis*	JX874114	JX874010	USA (Vermont)	Rothfels et al., 2014
49	*C. utahensis*	JX874115	JX874011	USA (Arizona)	Rothfels et al., 2014
50	*Cheilanthes angustifolia*	JX313452	JN647719	MEXICO	Li et al., 2012
51	*Cheilanthes micropteris*	EU268683	JX313627	ARGENTINA	Li et al., 2012

Изучение морфологии спор проводилось в лаборатории Института водных и экологических проблем (ИВЭП СО РАН, г. Барнаул) на электронном сканирующем микроскопе Hitachi-S 3400 N фирма Hitachi HighTechnologies Corp. и в лаборатории структурного и молекулярного анализа растений Томского государственного университета на сканирующем микроскопе «Mini-SEM SNE-4500M» (Корея). Споры помещали на столик с электропроводным скотчем, напыляли золотопалладиевой смесью в вакуумной установке Emitech SC 7620/QT S около 6 мин. Все образцы спор исследовали в режиме высокого вакуума при напряжении

10–30 кВ. Сканирование исследуемых образцов проводилось при увеличении от ×400 (общий вид спор) до ×14000 (исследование поверхности перисporия). Размеры спор и элементов скульптуры определялись по фотографиям, полученным на сканирующем микроскопе (СЭМ). В качестве основных морфометрических характеристик измерялись большой экваториальный диаметр (БЭД), малый экваториальный диаметр (МЭД) (длина и ширина споры в дистальном или проксимальном положении). Для определения густоты расположения элементов скульптуры перисporия – шипов подсчитывалось их число на дистальной стороне споры на участке 10 × 10 мкм.

Результаты и обсуждение

Описание нового вида

Cystopteris saposhnikovii Batkin, Gureyeva et Shmakov, **sp. nov.**

Description. Sporophyte perennial. Rhizome short, branched, turf-forming. Fronds up to 25 cm long, in 2–3 at the apex of branches. Stipes thin, brown, glossy, shorter than lamina, with narrowly lanceolate or narrowly triangular brown scales up to 3 mm long at the base. Lamina oblong-lanceolate in outline, bipinnately divided, widest in the middle part, with sparse brown catenate (jointed) hairs on the rachis at the base of pinnae. Pinnae (primary segments) in 10–12 pairs, on stipites up to 1 mm long. Basal pinnae shorter than following ones, ovate in outline, obtuse, with 2–3 pair of pinnules (secondary segments). Other pinnae elongated-triangular, pointed at the top, gradually decreasing in size towards the top of lamina. Well-developed pinnae 5–7, pinnately dissected, pinnules 4–5, oval, obtuse or short-pointed, dentate, narrowed to the base; basal acroscopic pinnules the largest, ¼–⅓ dissected into 1–2(3) lobes. Veins end at apices of teeth. Sori orbicular, indusium hood-shaped, torn at the free end. Spores monolete, spiny, 40.9–53.6 × 28.8–37.9 μm.

Holotype: “Russia, Republic of Altai, Kosh-Agach District, Kuraisky Ridge, right bank of Kokorya River basin between Kurakpai and Olosu Rivers, 50°06′57″N, 88°52′24″E. 2300–2400 m a. s. l. 30 VII 2018. A. I. Shmakov, A. A. Kechaikin, A. A. Batkin, V. A. Tolmachev, R. O. Shishov. ShKB 322” (ALTB 1010007638) (Fig. 1).

Examined specimens (paratypes): “Russia, Republic of Altai, Kosh-Agach District, Ukok Plateau, Kara-Sulu Pass, 49°25′N, 87°45′E. 10 VIII 2000. S. Kostyukov, P. Kosachev, R. Zubenko, A. Vardanyan, A. Vashchenko” (ALTB 1010003748); “Russia, Republic of Altai, Kosh-Agach District, South Chuya Ridge, Tuura-Oyuk River valley, 49°50′N, 87°52′E. 9 VIII 2004. I. V. Naumov” (ALTB 1010007705); “Republic of Altai, Kosh-Agach District, upper reaches of the Kursaktotugem River, rocks. 19 VII 2000. N. V. Schegoleva” (TK-007170).

Ecology. Rocks, rocky slopes of highlands.

Distribution. South-Eastern Altai.

Affinity. In terms of the degree of dissection, size and shape of the frond lamina *Cystopteris saposhnikovii* is close to *C. dickieana* auct. Danilov (1988), non R. Sim, but the spores are spiny as in *C. fragilis* s. l. not rugose as in *C. dickieana* auct. Fl. Sib. (Danilov, 1988).

Etymology of the name. The new species is named in honor of the outstanding Russian scientist, botanical geographer, and explorer of the mountain systems of Siberia and Central Asia, Vasily Vasilyevich Sapozhnikov, who devoted most of his life to studying the inaccessible mountains of the Russian and Mongolian Altai.

Описание. Спорофит многолетний. Корневище короткое, ветвящееся, образует дерновинки. Вайи до 25 см дл., по 2–3 на верхушках корневища или его ветвей. Черешки тонкие, бурые, блестящие, короче пластинки вайи, в основании с узколанцетными или узкотреугольными длиннозаострёнными буроватыми чешуями до 3 мм дл., иногда с боковыми однорядными выростами у основания. Пластинка вайи в общем очертании продолговато-ланцетная, дважды перисто-рассечённая, наиболее широкая в средней части, с редкими бурыми членистыми волосками (однорядными чешуями) на рахисе у основания перьев. Перья (сегменты первого порядка) в числе 10–12 пар, на черешочках до 1 мм, базальные перья короче следующих за ними, в очертании яйцевидные, на верхушке тупые, с 2–3 пёрышками (сегментами второго порядка). Остальные перья удлинённо-треугольные, на верхушке заострённые, постепенно уменьшающиеся к верхушке пластинки. Развитые перья в числе 5–7, перисто-рассечённые, пёрышки в числе 4–5, овальные, туповатые или коротко-заострённые, зубчатые, книзу суженные, базальные акроскопические наиболее крупные, на ¼–⅓ рассечённые на 1–2(3) доли. Жилки заканчиваются в верхушках зубцов. Индузий колпачковидный, на свободном конце разорван. Споры однолучевые, шиповатые, 40,9–53,6 × 28,8–37,9 мкм.



Рис. 1. Голотип *Cystopteris saposhnikovii* Batkin, Gureyeva et Shmakov, sp. nov. (ALTB 1010007638) / **Fig. 1.** Holotype of *Cystopteris saposhnikovii* Batkin, Gureyeva et Shmakov, sp. nov. (ALTB 1010007638)

Голотип: «Россия, Республика Алтай, Кош-Агачский р-н, Курайский хр., правобережье бассейна реки Кокоря между рр. Куракпай и Олосу, 50°06′57″ с. ш. 88°52′24″ в. д. 2300–2400 м над ур. м. 30 VII 2018 г. А. И. Шмаков, А. А. Кечайкин, А. А. Баткин, В. А. Толмачёв, Р. О. Шишов. ШКБ 322» (ALTB 1010007638) (рис. 1).

Паратипы: «Россия, Республика Алтай, Кош-Агачский р-н, плато Укок, перевал Кара-Сулу [Карсулу], 49°25′ с. ш. 87°45′ в. д. 10 VIII 2000 г. С. Костюков, П. Косачёв, Р. Зубенко, А. Варданян, А. Ващенко» (ALTB 1010003748); «Россия, Республика Алтай, Кош-Агачский р-н, Южно-Чуйский хребет, долина р. Туура-Оюк [Турой], 49°50′ с. ш. 87°52′ в. д. 9 VIII 2004 г. И. В. Наумов» (ALTB 1010007705); «Республика Алтай, Кош-Агачский р-н, верховье р. Курсактотугем. Скалы. 19 VII 2000. Н. В. Щёголева» (TK-007178).

Экология. Скалы, каменистые склоны высокогорий.

Распространение. Юго-Восточный Алтай.

Родство. По степени рассечения, размеру и форме пластинки вайи *Cystopteris saposhnikovii* близок к *C. dickieana*, но споры шиповатые, как у *C. fragilis* s. l., а не складчатые, как у *C. dickieana* auct. Fl. Sib. (Danilov, 1988).

Этимология названия. Новый вид назван в честь выдающегося российского учёного, ботанико-географа, исследователя горных систем Сибири и Центральной Азии Василия Васильевича Сапожникова, посвятившего большую часть жизни изучению труднодоступных гор Русского и Монгольского Алтая.

Морфологический анализ вай и ультраструктурный анализ спор *Cystopteris saposhnikovii*

Описываемый вид имеет узкие вайи, сходные с вайями высокогорного вида, традиционно относимого в сибирских «Флорах» к *C. dickieana* и имеющего складчатые споры при просмотре в световой микроскоп. Развитые перья нового вида просто перистые, пёрышки уменьшаются от основания к верхушке пера, наиболее развитые базальные акроскопические пёрышки рассечены до ¼–⅓ на 1–3 доли (рис. 2). Членистые волоски на рахисе вайи в той или иной степени имеются у всех видов *Cystopteris*, встречающихся в Сибири. Клетки, составляющие волоски, располагаются в один ряд, имеют утолщённые буровато-окрашенные стенки, при отмирании содержимого становятся плоскими и располагаются перпендикулярно друг другу, поэтому выглядят как членистые (рис. 3). У нового вида членистые волоски более густые, чем у остальных близких видов, что придаёт ему сходство с *C. dickieana* auct. (Danilov, 1988), non R. Sim. Чешуи у основания черешков (на филлоподиях вай) узко-треугольные с длинно-оттянутой верхушкой, одноцветные. Некоторые чешуи имеют однорядные выросты у основания (рис. 3). Сравнительно-морфологические признаки видов *Cystopteris*, встречающихся в Азиатской России, показаны в табл. 2.

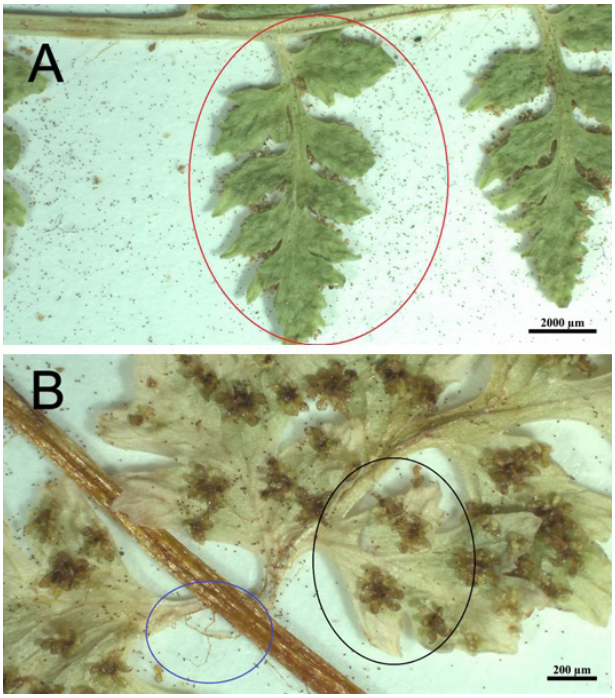


Рис. 2. Детали строения вайи *Cystopteris saposhnikovii* Batkin, Gureyeva et Shmakov: A – перо (сегмент первого порядка); B – базальная часть пера с базальными пёрышками (сегментами второго порядка). Красным цветом обозначено перо, синим – членистые волоски (однорядные чешуи) в основании пера, чёрным – суженное основание базального пёрышка / **Fig. 2.** Details of frond structure of *Cystopteris saposhnikovii* Batkin, Gureyeva et Shmakov: A – pinna (primary segment); B – basal part of the pinna with basal pinnules (secondary segments). The pinna is shown in red, the catenate (jointed) hairs at the base of the pinna are shown in blue, and the narrowed base of the basal pinnule is shown in black.

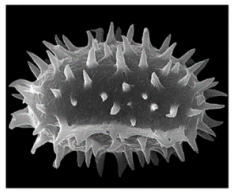
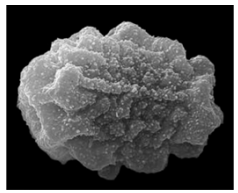
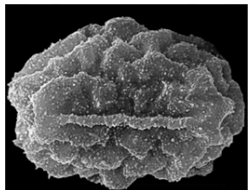
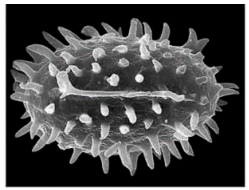
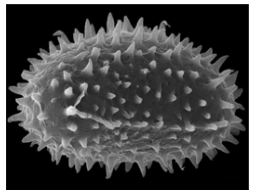
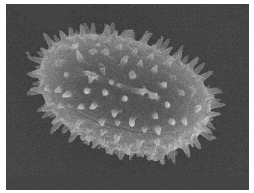
Ультраструктурный анализ спор

Споры *C. saposhnikovii* однолучевые, билатерально-симметричные, бобовидные, в очертании с экватора плоско-выпуклые, с полюса эллиптические (рис. 4). Большой экваториальный диаметр (БЭД) 40,9–53,6 мкм, малый экваториальный диаметр (МЭД) 28,8–37,9 мкм (табл. 3).

Таблица 2. Морфологические признаки видов подрода *Cystopteris* Азиатской России \
Table 2. Morphological characteristics of species of the subgenus *Cystopteris* in Asian Russia

Признак	***C. fragilis*** (L.) Bernh.	***C. dickieana*** auct Fl. sib.	***C. almaatensis*** Kotukhov (Kotukhov, 1966)	***C. altajensis*** Gureyeva (Gureyeva, 1985)	***C. gureevae*** Stepanov (Stepanov, 2015)	***C. saposhnikovii***
Длина вайи	До 40 см	До 20 см	До 50 см	До 30 см	До 40–50 см	До 25 см
Форма и рассеченность вайи	Ланцетно-яйцевидная до широколанцетной, трижды перистая	Ланцетная или продолговато-ланцетная, 2–3-перистая	Широколанцетная, вверху длинно-заострённая, книзу сужающаяся, 3-перистая, жестковатая	Широколанцетная, вверху длинно-заострённая, к основанию несколько сужена, 3-перистая, очень тонкая	От ланцетной до овальной, вверху постепенно заострённая, к основанию несколько сужена, 3-перистая, очень тонкая	Продолговато-ланцетная, 2-перистая, травянистая
Перья (сегменты первого порядка)	Ланцетно-яйцевидные до широколанцетных, сидячие или на черешочках до 2 мм	Яйцевидные до продолговатых, сидячие или почти сидячие; их ось узкокрылатая	Ланцетовидные, широко отставленные друг от друга, особенно нижняя пара	Продолговато-ланцетные или широколанцетные, длинно-заострённые, на черешочках до 2 мм	К основанию сужающиеся, средние и верхние не сужающиеся или слегка расширенные, на черешочках 1–4 мм	От овальных до широкояйцевидных, на черешочках до 1 мм
Пёрышки (сегменты второго порядка)	Яйцевидные или продолговато-яйцевидные, перисто-раздельные или перистолопастные, по краю зубчатые	Яйцевидные, по краю крупно и неправильно зубчатые с острыми зубцами, на самых крупных перьях до ½–¼ рассечены на 2–3 доли	От ланцетных до овально-ланцетных	Узколанцетовидные с клиновидным основанием. Сидячие или сужающиеся в черешок до 1 мм, почти до срединной жилки рассечены на сегменты третьего порядка	Яйцевидные, почти до срединной жилки рассечены на сегменты третьего порядка	Овальные на верхушке туповатые или коротко-заострённые, базальные с клиновидным основанием, на самых крупных перьях до ⅓–¼ рассечены на 2–3 доли

Окончание табл. 2 / Ending Table 2

Сегменты третьего порядка	Овальные или продолговато-яйцевидные	2–3 доли на базальных пёрышках самых крупных перьев	Обратно-яйцевидные, несоприкасающиеся, на верхушке острозубчатые, сидячие	Почти линейные с параллельными краями, несоприкасающиеся	Овальные, сближенные или почти соприкасающиеся	2–3 доли на базальных перышках самых крупных перьев
Опушение	Редкие членистые волоски вдоль рахиса, иногда голые	Редкие членистые волоски вдоль рахиса, иногда совсем голые	Редкие членистые волоски вдоль рахиса	Редкие 1–2-клеточные железистые волоски по краю пластинки вайи и редкие членистые волоски	Редкие 1–2-клеточные железистые волоски по краю пластинки вайи и редкие членистые волоски	Бурые членистые волоски по рахису, наиболее выраженные у оснований перьев
Жилки	Жилки заканчиваются в верхушках зубцов	Жилки заканчиваются в верхушках зубцов	Жилки заканчиваются в верхушках зубцов	Жилки заканчиваются ниже верхушек зубцов	Жилки заканчиваются ниже верхушек зубцов или в выемках	Жилки заканчиваются в верхушках зубцов
Индузий	Цельный	Цельный	Разорван на неравные доли	На конце разорван на неравные доли	Как правило, на конце цельный	Разорван на неравные доли
Экология	Скалы, осыпи, каменистые склоны, в лесах, среди кустарников	На скалах, осыпях, каменистых склонах, преимущественно в высокогорьях	Открытые освещённые места около камней, в трещинах скал в лесном поясе	Ниши затенённых скал лесного пояса	Лесные скалы черневого и таёжно-черневого пояса, преимущественно под нависающими камнями	Скалы, каменистые склоны высокогорий
Споры	Шиповатые	Складчатые	Складчатые	Шиповатые	Шиповатые	Шиповатые
Изображение спор	 Gureeva, Kuznetsov, 2015	 Gureeva, Kuznetsov, 2015	 Gureeva, Kuznetsov, 2015	 Gureeva, Kuznetsov, 2015	 Ulko et al., 2017	 ALTB

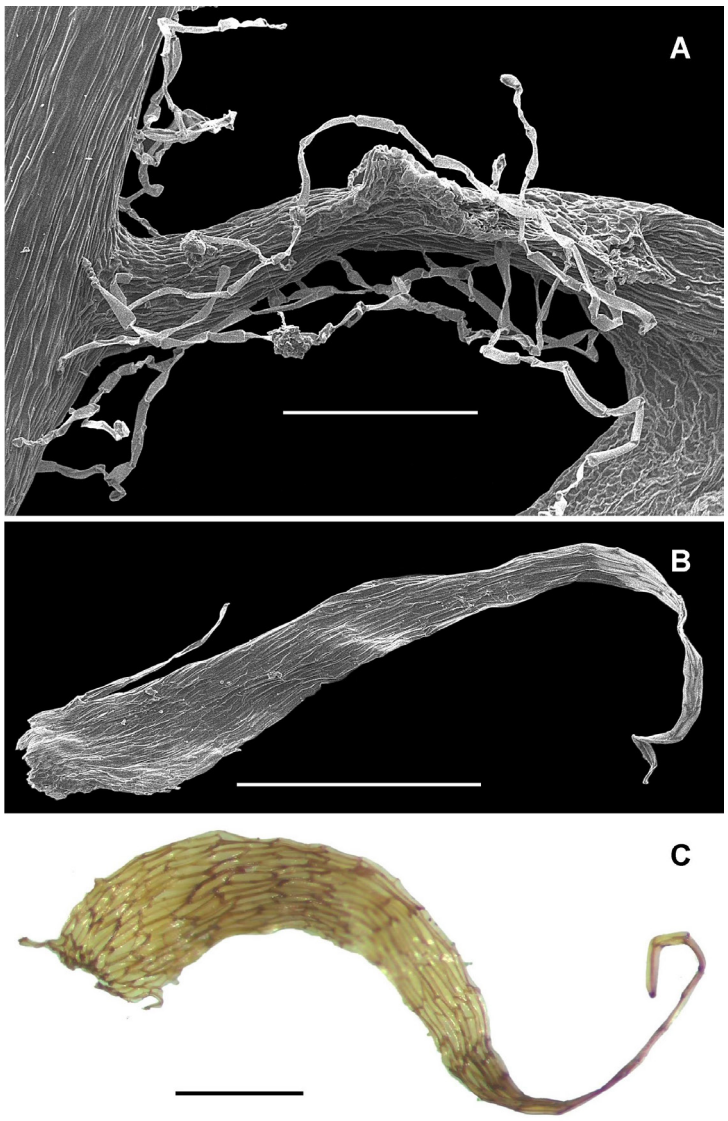


Рис. 3. Волоски и чешуи *Cystopteris saposhnikovii* Batkin, Gureyeva et Shmakov: A – членистые волоски у основания пера; B – СЭМ-микрофотография чешуи у основания черешка; C – то же в цвете. Масштабная линейка: 500 мкм (A, C); 1 мм (B) / **Fig. 3.** Hairs and scales of *Cystopteris saposhnikovii* Batkin, Gureyeva et Shmakov: A – atenate (jointed) hairs at the base of the pinna; B – SEM-micrograph of the scales at the base of the stipe; C – the same in color. Scale bars: 500 μm (A, C); 1 mm (B).

Таблица 3. Размеры спор и шипов видов *Cystopteris* с шиповатым периспорием /
Table 3. Sizes of spores and spines of *Cystopteris* species with spiny perispore

Вид	БЭД, мкм	МЭД, мкм	Высота шипов, мкм	Число шипов на 10 × 10 мкм
C. saposhnikovii	(40,9)47,3 ± 3,1(53,6)	(25,6)31,5 ± 2,7(37,9)	(1,3)3,5 ± 1,2(5,9)	(4)5,5 ± 1,1(8)
C. altajensis	(43,1)50,3 ± 4,3(61,3)	(29,1)32,8 ± 2,8(41,1)	(2,2)4,1 ± 0,7(6,5)	(7)9,1 ± 1,4(11)
C. gureevae	(40,4)52,1 ± 4,4(61,3)	(27,1)33,8 ± 3,4(45,1)	(1,5)3,8 ± 0,9(6,5)	(6)9,3 ± 1,8(15)
C. fragilis	(35,9)49,9 ± 4,8(59,9)	(22,2)32,9 ± 4,6(44,2)	(2,1)4,5 ± 1,0(7,7)	(6)9,2 ± 2,3(16)

Примеч.: признаки спор всех видов, кроме *Cystopteris saposhnikovii*, приведены по D. O. Ulko et al. (2017). В колонках приводятся размеры: минимум, среднее с ошибкой, максимум.

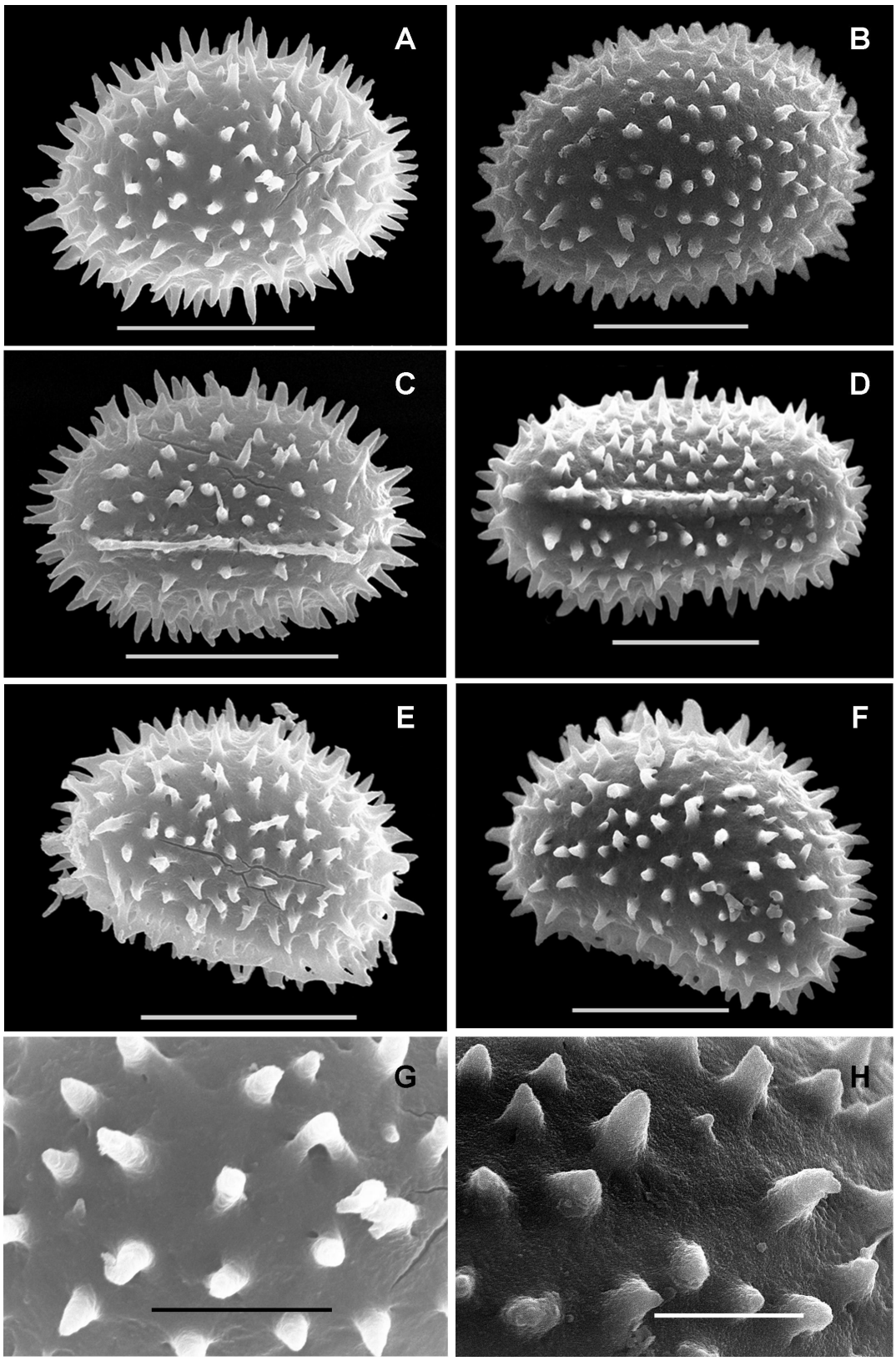


Рис. 4. СЭМ-микрофотографии спор *Cystopteris saposhnikovii* Batkin, Gureyeva et Shmakov: A, B – дистальная сторона; C, D – проксимальная сторона, лезура в центре; E, F – спора в экваториальном положении, лезура внизу; G, H – увеличенный фрагмент споры с мелкозернистой поверхностью между шипами. Масштабные линейки: A, C, E – 30 мкм; B, D, F – 20 мкм; G – 10 мкм; H – 5 мкм / **Fig. 4.** SEM-micrographs of *Cystopteris saposhnikovii* Batkin, Gureyeva et Shmakov spores: A, B – distal side; C, D – proximal side, laesura in center; E, F – spore in equatorial position, laesura below; G, H – close up of fragment of the distal side of spore with fine-grained surface between spines. Scale bars: A, C, E – 30 μm; B, D, F – 20 μm; G – 10 μm; H – 5 μm.

Перисторий крупношиповатый, шипы полые, 1,1–5,9 мкм выс., конические с острой верхушкой, расположены равномерно по 4–8 шт. на участке 10 × 10 мкм. Поверхность перистория между шипами мелкозернистая. Над лезурой формируется невысокий плоский гребень, с шипами по свободному краю.

В целом споры *C. saposhnikovii* сходны со спорами *C. fragilis*, *C. altajensis* и *C. gureevae*, имеющими шиповатый перисторий, чем резко отличаются от спор *C. almaatensis* и *C. dickieana* auct. (Danilov, 1988), имеющих складчатый перисторий. Размеры спор и элементов перистория (шипов) *C. saposhnikovii* находятся в диапазоне значений, известных для спор других видов с шиповатым перисторием (Gureyeva, Kuznetsov, 2015; Ulko et al., 2017), со смещением в сторону более низких значений. Шипы в целом более короткие и более редко расположенные, чем у спор других видов (табл. 2). Судя по размерам спор, вид предположительно является гексаплоидом: гаплоидное число хромосом, определённое для *C. altajensis* и *C. fragilis* из Сибири (Кузнецкий Алатау), имеющих близкие размеры спор, равно 126 (Gureyeva et al., 2017).

Молекулярно-филогенетический анализ

Для доказательства самостоятельности нового вида проведён молекулярно-генетический анализ, базирующийся на секвенировании локусов хлоропластной ДНК, включивший 49 образцов 23 видов *Cystopteris*.

Филограмма, полученная на основе локусов *mat*K и *trn*G–R, в целом неразрешённая, тем не менее, в ней можно выделить 6 основных клад (рис. 5). Первой в филограмме отделяется *montana*-клада, занимающая сестринское поло-

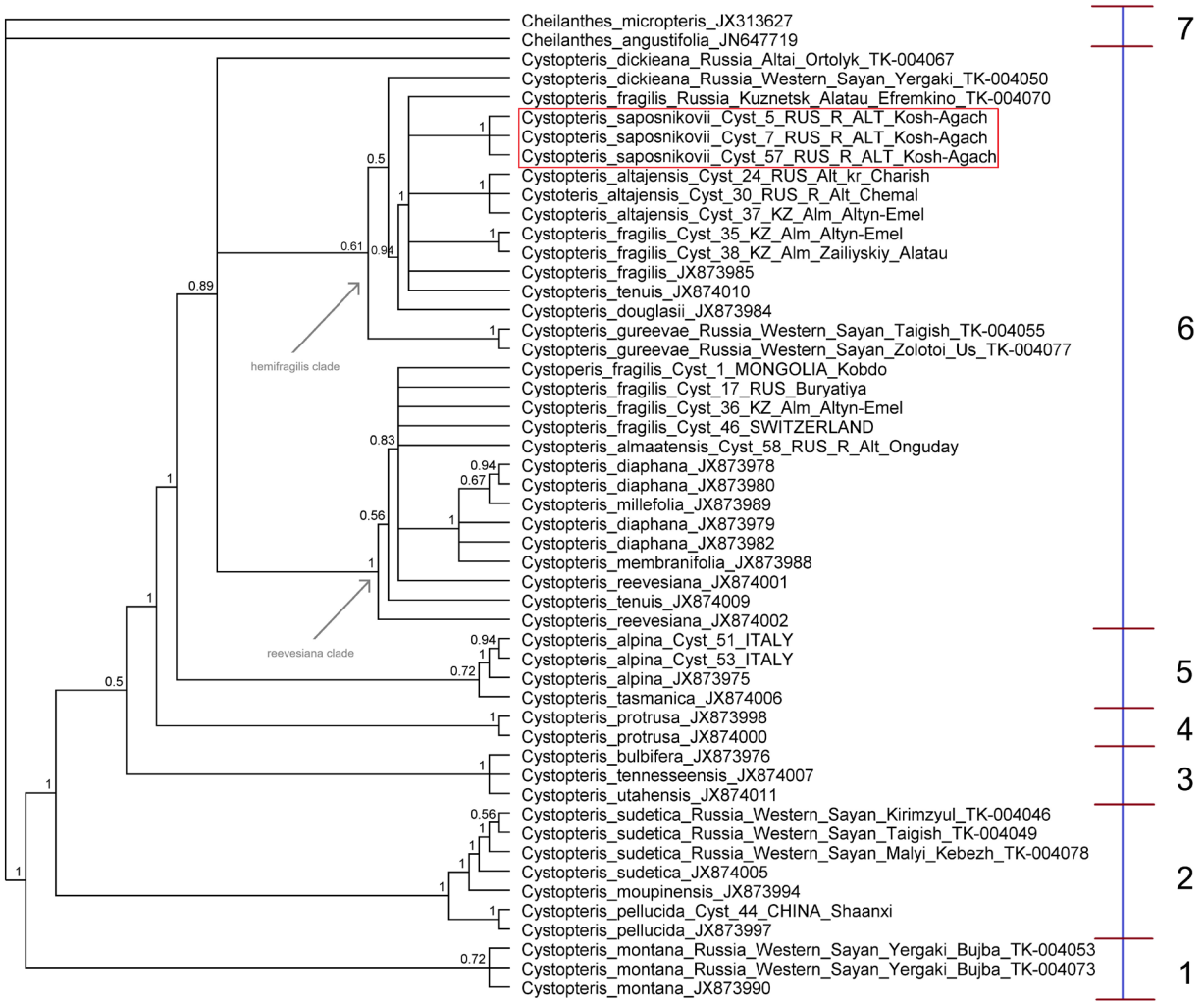


Рис. 5. Комбинированная филограмма рода *Cystopteris*: 1–6 – клады; 7 – внешняя группа; красным обведена ветвь нового вида *Cystopteris saposhnikovii* Batkin, Gureyeva et Shmakov / **Fig. 5.** Combined phylogram of the genus *Cystopteris*: 1–6 – clades, 7 – outgroup; the clade of the new species *Cystopteris saposhnikovii* Batkin, Gureyeva et Shmakov is circled in red.

жение ко всему остальному роду *Cystopteris*, второй – *sudetica*-клада, занимающая сестринское положение к комплексу видов, принадлежащих к типовому подроду. Обе клады имеют высокую бутстреп-поддержку – 100 %, *montana*-клада включает один вид *Cystopteris montana* (L.) Bernh. ex Desv., *sudetica*-клада объединяет *C. sudetica* A. Braun et Milde, *C. moupinensis* Franch. и *C. pellucida* (Franch.) Ching. Подобная же топология *C. montana* и *C. sudetica* отмечается в филограммах C. Rothfels с соавторами (2013, 2014) и И. И. Гуреевой с соавторами (Gureyeva et al., 2020). *C. montana* вместе с *C. sudetica* выделены А. П. Хохряковым (Khokhryakov, 1985) в отдельный род *Rhizamatopteris* A. P. Khokhr., А. И. Шмаков с соавторами (Shmakov et al., 2018) отнесли оба вида к подроду *Emarginatae* (Blasdell) Shmakov, но к разным секциям – *Emarginatae* (*C. montana*) и *Khokhrjakovia* (Tzvel.) Shmakov (*C. sudetica*), И. И. Гуреева с соавторами (Gureyeva et al., 2020) считают возможным рассматривать *C. montana* в составе монотипного самостоятельного рода *Rhizomatopteris*, а *Cystopteris sudetica* оставить в секции *Khokhrjakovia* подрода *Emarginatae*.

Третья клада представлена североамериканскими видами *C. bulbifera* (L.) Bernh., *C. tennesseensis* Shaver, *C. utahensis* Windham et Haufler, которые хорошо отличаются формой листовой пластинки, однако уровень поддержки в филограмме составляет всего 50 %.

Четвёртая клада представлена единственным видом *C. protrusa* (Weath.) Blasdell, являющимся доказанным диплоидом (Haufler, Soltis, 1986) и отличающимся от других видов приуроченностью к обитанию на почве, а не на скалах (Haufler et al., 1993), как большинство видов подрода *Cystopteris*.

В пятую кладу входят значительно географически разделённые виды – европейский *C. alpina* (Lam.) Desv. и новозеландский *C. tasmanica* Hook.

Шестая клада, включающая все остальные виды, делится на три неразрешённые субклады: первая включает один образец высокогорного вида, в сибирских «Флорах» традиционно относимого к *C. dickieana* R. Sim., отличающегося более узкими вайями и складчатыми спорами, две другие, которые мы вслед за L. Ekrt с соавт. (Ekrt et al., 2022) называем *reevesiana*-клада и *hemifragilis*-клада, включают бóльшее число видов. *Reevesiana*-клада включает образцы *C. reevesiana* Lellinger, *C. tenuis* Desv., *C. fragilis* Bernh., *C. almaatensis* Kotuhov, *C. diaphana* (Bory) Blasdell, *C. membranifolia* Mickel и *C. millefolia* Mickel et Tejero. В целом субклада неразрешённая, но в ней выделяется ветвь с высокой поддержкой, включающая три вида – *C. diaphana* (Франция (Reunion), Мексика), *C. membranifolia* (Мексика) и *C. millefolia* (Мексика). Ветвь, однако, тоже неразрешённая; политомию образуют как образцы разных видов, так и образцы одного вида – *C. diaphana* – из географически разделённых регионов.

Заключение

Совокупность морфологических признаков вай и ультраструктурных признаков спор, поддержанная молекулярно-генетическим анализом, даёт основания для описания нового вида *Cystopteris saposhnikovii* Batkin, Gureyeva et Shmakov, встречающегося в высокогорьях Юго-Восточного Алтая. Дальнейшие исследования, возможно, будут способствовать изменению представления об ареале вида.

Благодарности

Работа выполнена в рамках реализации госзадания по теме № FZMW-2026-0006 Алтайского государственного университета, и, частично, в рамках гранта РНФ, проект № 25-24-00509 (И. И. Гуреева, Р. С. Романец).

REFERENCES / ЛИТЕРАТУРА

Bobrov A. E. 1974. *Cystopteris* Bernh. In: *Flora patris Europaeae URSS* [*Flora of the European part of the USSR*]. Vol. 1. Leningrad: Nauka. Pp. 76–80. [In Russian] (***Бобров А. Е.*** *Cystopteris* Bernh. – Пузырник // Флора европейской части СССР. Т. 1. Л.: Изд-во «Наука», 1974. С. 76–80).

Breckle S.-W. 1987. Distribution and ecology of *Cystopteris* (Athyriaceae) species within the Flora Iranica region. *Pl. Syst. Evol.* 155: 59–65.

Chepinoga V. V., Barkalov V. Yu., Ebel A. L., Knyazev M. S., Baikov K. S., Bobrov A. A. et al. 2024. Checklist of vascular plants of Asian Russia. *Bot. Pacifica* 13(Special issue): 3–310. https://doi.org/10.17581/bp.2024.13S01

Christenhusz M. J. M., Zhang X.-C., Schneider H. 2011. A linear sequence of extant families and genera of lycophytes and ferns. *Phytotaxa* 19: 7–54.

Danilov M. I. 1988. *Cystopteris* Bernh. In: *Flora Sibiriae* [*Flora of Siberia*]. Vol. 1. Lycopodiaceae – Hydrocharitaceae. Novosibirsk: Nauka. Pp. 55–57. [In Russian] (***Данилов М. И.*** *Cystopteris* Bernh. – Пузырник // Флора Сибири. Т 1. Lycopodiaceae – Hydrocharitaceae. Новосибирск: Наука, 1988. С. 55–57).

Darriba D., Taboada G., Doallo R., Posada D. 2012. jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nat. Methods.* 9: 772.

Ekrt L., Košnar J., Rothfels C. J., Hanušová K., Hornych O., Urfus T. 2022. Cytogenetic, geographical, spore type and plastid haplotype data reveal cryptic patterns of species diversity in the cosmopolitan *Cystopteris fragilis* complex (Polypodiopsida: Cystopteridaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 199(3): 728–739. https://doi.org/10.1093/botlinnean/boab078

Fomin A. V. 1934. *Cystopteris* Bernh. In: V. L. Komarov (ed.). *Flora URSS* [*Flora of USSR*]. Vol. 1. Leningrad: Editio Academiae Scientiarum URSS. Pp. 24–26. [In Russian] (***Фомин А. В.*** Род Пузырник – *Cystopteris* Bernh. // Флора СССР. Под ред. В. Л. Комарова. Т. 1. Л.: Изд-во АН СССР, 1934. С. 24–27).

Fraser-Jenkins C. R., Kandel D. R., Pariyar S. 2015. *Ferns and fern-allies of Nepal*. Vol. 1. Kathmandu: National Herbarium and Plant Laboratories, Department of Plant Resources, Ministry of Forests and Soil Conservation. 508 pp.

Gureyeva I. I. 1985. A new species of *Cystopteris* Bernh. from Southern Siberia. *Sist. Zametki Mater. Gerb. Krylova Tomsk. Gosud. Univ.* [*Systematic notes on the materials of P. N. Krylov Herbarium of Tomsk State University*] 87: 5–8. [In Russian] (***Гуреева И. И.*** Новый вид *Cystopteris* Bernh. из Южной Сибири // Сист. зам. Герб. Томск. ун-та, 1985. №. 87. С. 5–8).

Gureyeva I. I., Kuznetsov A. A. 2015. Spore morphology of North Asian representatives of the family Cystopteridaceae. *Grana* 54(3): 213–235. https://doi.org/10.1080/00173134.2015.1048824

Gureyeva I. I., Mitrenina E. Yu., Ulko D. O. 2017. Cystopteridaceae. IAPT/IOPB chromosome data 26. *Taxon* 66(6): 1489–1490.

Gureyeva I. I., Ulko D. O., Kuznetsov A. A., Romanets R. S. 2019. Molecular phylogenetic studies of Cystopteridaceae in Southern Siberia. *Problems of Botany of South Siberia and Mongolia* 18, 1: 16–21. [In Russian] (***Гуреева И. И., Улько Д. О., Кузнецов А. А., Романец Р. С.*** Молекулярно-филогенетические исследования Cystopteridaceae Южной Сибири // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии, 2019. Т. 18, № 1. С. 16–21). https://doi.org/10.14258/pbssm.2019003

Gureyeva I. I., Ulko D. O., Romanets R. S., Kuznetsov A. A. 2020. Phylogeny of the North Asian Cystopteridaceae (Polypodiopsida) based on *trnG-R* intergenic spacer. *Ukr. J. Ecol.* 10(2): 177–183. https://doi.org/10.15421/2020_82

Hanušová K., Čertner M., Urfus T., Koutecký P., Košnar J., Rothfels C. J., Jarolímová V., Ptáček J., Ekrt L. 2019. Widespread co-occurrence of multiple ploidy levels in fragile ferns (*Cystopteris fragilis* complex; Cystopteridaceae) probably stems from similar ecology of cytotypes, their efficient dispersal and inter-ploidy hybridization. *Ann. Bot.* 123(5): 845–855. https://doi.org/10.1093/aob/mcy219

Haufler C. H., Moran R. C., Windham M. D. 1993. *Cystopteris* Bernh. In: *Flora of North America*. Vol. 2. New York: Oxford University Press. Pp. 263–270.

Haufler C. H., Soltis D. E. 1986. Genetic evidence suggests that homosporous ferns with high chromosome numbers are diploid. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 83(12): 4389–4393.

Jones D. L. 1998. Athyriaceae. In: *Flora of Australia*. Vol. 48. Melbourne: CSIRO Publishing. Pp. 418–429.

Kato M. 1995. Woodsiaceae. In: K. Iwatsuki, T. Yamazaki, D. E. Boufford, H. Ohba (eds.). *Flora of Japan*. Vol. 1. Tokyo: Kodansha. Pp. 195–231.

Khokhryakov A. P. 1985. Polypodiaceae Berht. et J. Presl. In: *Flora Magadanskoy oblasti* [*Flora Magadan Province*]. Moscow: Nauka. Pp. 20–26. [In Russian] (***Хохряков А. П.*** Флора Магаданской области. М.: Наука, 1985.С. 20–26).

Kotukhov Yu. A. 1966. A new species of the genus *Cystopteris* Bernh. from Southeastern Kazakhstan. *Bot. Mater. Herb. Inst. Bot. AN Kaz. SSR* 4: 27–30. [In Russian] (***Котухов Ю. А.*** Новый вид рода *Cystopteris* Bernh. из Юго-Восточного Казахстана // Ботанические материалы Гербария Института ботаники Академии наук Казахской ССР, 1966. Т. 4. С. 27–30).

Kumar S., Stecher G., Suleski M., Sanderford M., Sharma S., Tamura K. 2024. Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 12 for adaptive and green computing. *Molec. Biol. Evol.* 41(12): 1–9.

Li F.-W., Pryer K. M., Windham M. D. 2012. *Gaga*, a new fern genus segregated from *Cheilanthes* (Pteridaceae). *Syst. Bot.* 37(4): 845–860.

Lovis J. D. 1978. Evolutionary patterns and processes in ferns. *Advances in Botanical Research* 4: 229–415.

NCBI. 2026. *National Center for Biotechnology Information*. Bethesda (MD): National Library of Medicine (US), National Center for Biotechnology Information. URL: https://www.ncbi.nlm.nih.gov/ (Accessed 20 July 2026).

Pearman R. W. 1976. A scanning electron microscopic investigation of the spores of the genus *Cystopteris*. *Brit. Fern Gaz.* 11: 221–230.

PPG I. 2016. A community-based classification for extant ferns and lycophytes. *J. Syst. Evol.* 54(6): 563–603.

Ronquist F., Huelsenbeck J. P. 2003. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics* 19(12): 1572–1574. https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btg180

Rothfels C. J., Johnson A. K., Hovenkamp P. H., Swofford D. L., Roskam H. C., Fraser-Jenkins C. R., Windham M. D., Pryer K. M. 2015. Natural hybridization between genera that diverged from each other approximately 60 million years ago. *Am. Nat.* 185(3): 433–442. https://doi.org/10.1086/679662

Rothfels C. J., Johnson A. K., Windham M. D., Pryer K. M. 2014. Low-copy nuclear data confirm rampant allopolyploidy in the Cystopteridaceae (Polypodiales). *Taxon* 63(5): 1026–1036.

Rothfels C. J., Sundue M. A., Kuo L.-Y., Larsson A., Kato M., Schuettpelz E., Pryer K. M. 2012. A revised family-level classification for eupolypod II ferns (*Polypodiidae*: Polypodiales). *Taxon* 61(3): 515–533.

Rothfels C. J., Windham M. D., Pryer K. M. 2013. A plastid phylogeny of the cosmopolitan fern family Cystopteridaceae (Polypodiopsida). *Syst. Bot.* 38(2): 295–306.

Shmakov A. I. 1999. *Opredelitel paporotnikov Rossii* [*Key for the ferns of Russia*]. Barnaul: Altayskiy gosudarstvennyy universitet. 108 pp. [In Russian] (***Шмаков А. И.*** Определитель папоротников России. Барнаул: Изд-во Алт. гос. ун-та, 1999. 108 с.).

Shmakov A. I. 2001. Synopsis of the ferns of Russia. *Turczaninowia* 4, 1–2: 36–72. [In Russain] (***Шмаков А. И.*** Конспект папоротников России // Turczaninowia, 2001. Т. 4, № 1–2. С. 36–72).

Shmakov A. I. 2009. *Opredelitel paporotnikov Rossii* [*Key to the ferns of Russia*]. Barnaul: ARTIKA. 126 pp. [In Russian] (***Шмаков А. И.*** Определитель папоротников России. Барнаул: АРТИКА, 2009. 126 с.).

Shmakov A. I., Batkin A. A., Vaganov A. V. 2018. Synopsis of the genus *Cystopteris* Bernh. (Cystopteridaceae). *Ukrain. J. Ecol.* 8(4): 290–297.

Smith A. R. 1993. Dryopteridaceae Herter. In: *Flora of North America north of Mexico*. Vol. 2. New York: Oxford University. Pp. 246–249.

Smith A. R., Pryer K. M., Schuettpelz E., Korall P., Schneider H., Wolf P. G. 2006. A classification for extant ferns. *Taxon* 55(3): 705–731.

Tryon R. M., Stolze R. G. 1991. Pteridophyta of Peru. Part IV. 17. Dryopteridaceae. *Fieldiana Bot.* 27: 1–176.

Tryon R. M., Tryon A. F. 1982. *Ferns and allied plants with special reference to tropical America*. New York: Springer. 857 pp.

Tzvelev N. N. 1991. Athyriaceae Ching. In: *Plantae vasculares Orientis Extremi Sovietici*. Vol. 5. St. Petersburg: Nauka. Pp. 63–81. [In Russian] (***Цвелёв Н. Н.*** Сем. Кочедыжниковые – Athyriaceae Ching. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 5. СПб.: Наука, 1991. С. 64–67).

Ulko D. O., Gureyeva I. I., Romanets R. S., Kuznetsov A. A. 2020. Molecular phylogenetic analysis of the family Cystopteridaceae in North Asia based on chloroplast DNA loci. In: *Problems of Studying the Vegetation Cover of Siberia: Proceedings of the VII International Scientific Conference dedicated to the 135th anniversary of the P. N. Krylov Herbarium of Tomsk State University and the 170th anniversary of the birth of P. N. Krylov* (Tomsk, September 28–30, 2020). Tomsk. Pp. 130–134. [In Russian] (***Улько Д. О., Гуреева И. И., Романец Р. С., Кузнецов А. А.*** Молекулярно-филогенетический анализ семейства Cystopteridaceae Северной Азии на основе локусов хлоропластной ДНК // Проблемы изучения растительного покрова Сибири: труды VII Междунар. науч. конф., посвящ. 135-летию Гербария им. П. Н. Крылова Томского государственного университета и 170-летию со дня рождения П. Н. Крылова (Томск, 28–30 сентября 2020 г.). Томск, 2020. С. 130–134).

Ulko D. O., Gureyeva I. I., Shmakov A. I., Romanets R. S. 2017. Spore morphology of species of the subgenus *Cystopteris* (*Cystopteris* Bernh., Cystopteridaceae). *Turczaninowia* 20, 2: 5–15. [In Russian] (***Улько Д. О., Гуреева И. И., Шмаков А. И., Романец Р. С.*** Морфология спор видов подрода *Cystopteris* (*Cystopteris* Bernh., Cystopteridaceae) // Turczaninowia, 2017. Т. 20, № 2. С. 5–15). https://doi.org/10.14258/turczaninowia.20.2.1

Vaganov A. V., Gureyeva I. I., Kuznetsov A. A., Romanets R. S. 2017. Spore morphology of *Haplopteris* C. Presl species (*Vittarioideae*, Pteridaceae) from China. *Ukrain. J. Ecol.* 7(4): 290–294. https://doi.org/10.15421/2017_118

Vaganov A. V., Gureyeva I. I., Shmakov A. I., Kuznetsov A. A., Romanets R. S. 2018. Spore morphology of *Taenitis*, *Syngramma* and *Austrogramme* (*Pteridoideae*, Pteridaceae) from Southeast Asia. *Turczaninowia* 21, 3: 5–11. [In Russian] (***Ваганов А. В., Гуреева И. И., Шмаков А. И., Кузнецов А. А., Романец Р. С.*** Морфология спор *Taenitis*, *Syngramma* и *Austrogramme* (*Pteridoideae*, Pteridaceae) из Юго-Восточной Азии // Turczaninowia, 2018. Т. 21, № 3. С. 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* (*Pteridoideae*, Pteridaceae) from Southeast Asia and Oceania. II. *Turczaninowia* 24, 3: 36–51. [In Russian] (***Ваганов А. В., Гуреева И. И., Шмаков А. И., Кузнецов А. А., Романец Р. С.*** Морфология спор *Taenitis*, *Syngramma* и *Austrogramme* (Pteridoideae, Pteridaceae) из Юго-Восточной Азии и Океании. II // Turczaninowia, 2021. Т. 24, № 3. С. 36–51). https://doi.org/10.14258/turczaninowia.24.3.3

Wang Z. R., Haufler C., Pryer K. M., Kato M. 2013. Cystopteridaceae. In: Z. Y. Wu, P. H. Raven, D. Y. Hong (eds.). *Flora of China*. Vol. 2–3 (Pteridophytes). Beijing: Science Press; St. Louis: Missouri Botanical Garden Press. Pp. 257–266.

Wei R., Zhang X. C. 2014. Rediscovery of *Cystoathyrium chinense* Ching (Cystopteridaceae): phylogenetic placement of the critically endangered fern species endemic to China. *J. Syst. Evol.* 52(3): 450–457.