

УДК 582.394.72(4+470+479)

Новые виды рода Asplenium L. (Aspleniaceae) во флоре Европы и России

А. А. Кечайкин 1 , М. В. Скапцов 1 , А. А. Баткин 1 , И. Н. Тимухин 2 , Б. С. Туниев 2 , В. В. Корженевский 3 , В. Ф. Зайков 1 , А. И. Шмаков 1*

¹Южно-Сибирский ботанический сад, Алтайский государственный университет, пр. Ленина, д. 61, Барнаул, 656049, Россия. *E-mail: ssbgbot@mail.ru

² ФГБУ «Сочинский национальный парк», ул. Московская, д. 21, г. Сочи, 354000, Россия. E-mail: timukhin77@mail.ru

³ Никитский ботанический сад — Национальный научный центр РАН, г. Ялта, пгт. Никита, ул. Никитский спуск, д. 52, Республика Крым, 298648, Россия. E-mail: herbarium.47@mail.ru

* Автор для переписки

Ключевые слова: Европа, Кавказ, Крым, новые находки, папоротники, размер генома, Asplenium caucasicum, Asplenium onopteris.

Аннотация. Анализ плоидности и содержания ДНК образцов Asplenium septentrionale s. l. из Крыма, Кавказа и Европы (Франция) показал наличие диплоидных форм. Это позволило впервые сделать вывод о произрастании в Европе и России Asplenium caucasicum (Fraser-Jenkins et Lovis) Viane, описанного из Азии. Впервые выявлено произрастание на Северном Кавказе Asplenium onopteris L.

New species of the genus Asplenium L. (Aspleniaceae) for the flora of Europe and Russia

A. A. Kechaykin¹, M. V. Skaptsov¹, A. A. Batkin¹, I. N. Timukhin², B. S. Tuniyev², V. V. Korzhenevsky³, V. F. Zaykov¹, A. I. Shmakov¹

¹ South-Siberian Botanical Garden, Altai State University, Lenina st., 61, Barnaul, 656049, Russian Federation ² Sochi National Park, Moskovskaya str., 21, Sochi, 354000, Russian Federation

³ Nikita Botanical Garden, str. Nikitskiy spusk, 52, settl. Nikita, Yalta, Republic of Crimea, 298648, Russian Federation

Keywords: Asplenium caucasicum, Asplenium onopteris, Caucasus, Crimea, Europe, ferns, genome size, new findings.

Summary. Analysis of ploidy and DNA content of *Asplenium septentrionale* s. l. from the Crimea, the Caucasus and Europe showed the presence of diploid forms. This allowed for the first time to draw a conclusion about the occurence of *Asplenium caucasicum* (Fraser-Jenkins et Lovis) Viane in Europe and Russia, described from Asia. For the first time *Asplenium onopteris* L. is recorded from the North Caucasus.

Род Asplenium L. – самый богатый видами род папоротников, насчитывающий более 700 видов (Lin, Viane, 2013; PPG1, 2016). Это космополитический род, представленный в Евразии 38 %

видов (Kramer, Viane, 1990). Род необычен тем, что включает большое количество как эпифитных, так и наземных видов, а также тем, что основные центры его видообразования находятся

как в тропических, так и в умеренных областях. Многие виды рода часто встречаются в лесах, по берегам рек, на скалах, как в горной местности, так и на равнинах; на островах часто встречаются эндемики (Ohlsen et al., 2015). На территории России род представлен 12 видами, приуроченными главным образом к горным системам (Shmakov, 1990, 2001, 2009a, b, 2011).

Для рода Asplenium характерно полиплоидное видообразование, которое особенно широко распространено у папоротников (Manton, 1950; Wagner, 1954; Lovis, 1977; Reichstein, 1981; Wood et al., 2009; Bennert et al., 2011; Sessa et al., 2012a, b). Род включает несколько видовых комплексов с множеством видов с различным уровнем плоидности (Lovis, 1964; Reichstein et al., 1973; Brownsey, 1976; Werth et al., 1985; Rasbach et al., 1990a, b; Viane, Reichstein, 2003; Dyer et al., 2012, 2013; Schneider et al., 2017; Liu et al., 2018). Kpoме того на всем ареале рода Asplenium, включая и Россию, довольно часто также встречаются межвидовые гибриды (Lovis, 1977; Viane, Reichstein, 2003; Uvarova, Shmakov, 2010; Lin, Viane, 2013; Ebihara et al., 2014). Их промежуточная морфология между родителями всегда затрудняла идентификацию видов с использованием традиционного морфологического подхода.

Экспедиционные исследования на территории Крыма и западной части Кавказа и экспериментальные работы позволили выявить новые виды для Европы и России — Asplenium caucasicum (Fraser-Jenkins et Lovis) Viane и Asplenium onopteris L.

Анализ плоидности и содержания ДНК проводили с использованием метода проточной цитометрии растений с окрашиванием изолированных ядер иодидом пропидия. Для исследований использовали гербарный материал и материал, высушенный и фиксированный в силикагеле. В качестве внешнего стандарта использовали *Allium fistulosum* L. (2C = 23,5 пг) с применением методики, описанной ранее (Smirnov et al., 2017; Skaptsov et al., 2020).

Анализ размера генома образцов растений *Asplenium septentrionale* L. s. l. из Крыма, Кавказа и Европы (Франция) показал наличие диплоидных и тетроплоидных форм (табл.).

Таблица Размер генома и ожидаемая плоидность представителей *Asplenium septentrionale* s. l. с Крыма, Кавказа и Европы

Вид	Место сбора	Среднее содержание ДНК 2C ± SD, пг	Ожидаемая плоидность
Asplenium caucasicum	Россия, Республика Крым, городской округ Алушта. Северный макросклон горы Аю-Даг. 44°33′45,49″ с. ш. 34°19′52,24″ в. д., H = 500 м над ур. м. 20 V 2019. Кечайкин А. А., Баткин А. А. (ALTB)	$7,21 \pm 0,49$	2n = 2x
Asplenium caucasicum	Россия, Краснодарский край, г. Сочи, Лазаревский р-н, Главный Кавказский хр., г. Лысая, субальпийский пояс. 15 VIII 2005. Тимухин И. Н. (SNP)	$7,29 \pm 0,50$	2n = 2x
Asplenium caucasicum	Республика Абхазия, Кавказ, восточная оконечность оз. Рица, дол. р. Лашинсе у устья, 43°34′ с. ш. 40°29′ в. д., скалы. 1 X 2004. Шмаков А. И., Ваганов А. В. (ALTB)	$7,70 \pm 0,51$	2n = 2x
Asplenium caucasicum	Россия, Краснодарский край, г. Сочи, Лазаревский р-н, Главный Кавказский хр., г. Семашко. 16 VIII 2005. Туниев Б. С. (SNP)	$7,34 \pm 0,41$	2n=2x
Asplenium septentrionale	Армения, подошва г. Адис, Абовянский р-н. 3 V 2011. Тимухин И. Н., Туниев Б. С. (SNP)	$13,45 \pm 0,71$	2n = 4x
Asplenium caucasicum	Россия, Краснодарский край, г. Сочи, Лазаревский р-н, Главный Кавказский хр., скальный массив Хожаш. 24 VIII 2017. Туниев Б. С. (SNP)	$7,09 \pm 0,50$	2n=2x
Asplenium caucasicum	Республика Абхазия, Кавказ, восточная оконечность оз. Рица, дол. р. Лашинсе у устья, 43°34′ с. ш. 40°29′ в. д., скалы. 1 X 2004. Шмаков А. И., Ваганов А. В. (ALTB)	$7,70 \pm 0,51$	2n=2x

Таблица (окончание)

Вид	Место сбора	Среднее содержание ДНК 2C ± SD, пг	Ожидаемая плоидность
Asplenium septentrionale	Россия, Республика Крым, городской округ Алушта. Южный макросклон Демерджи Яйла в 1 км к северу от с. Лучистое. 44°44′47,30″ с. ш. 34°24′31,93″ в. д., H = 750–950 м над ур. м. 24 мая 2019. Кечайкин А. А., Баткин А. А. (ALTB)	$13,43 \pm 0,47$	2n = 4x
Asplenium septentrionale	Франция, регион Рона-Альпы, горы Форез, департамент, H = 600 м над ур. м. 19 VII 2011. Шмаков А. И., Смирнов С. В., Ваганов А. В., Белкин Д. Л. (ALTB)	$13,70 \pm 0,69$	2n = 4x

Костенец кавказский (Asplenium caucasicum (Fraser-Jenk. et Lovis) Viane) был описан в качестве отдельного диплоидного подвида Asplenium septentrionale из Абхазии близ оз. Рица (Parris, Fraser-Jenkins, 1980), а затем переведен в ранг вида (Viane, Reichstein, 2003). До настоящего времени диплоид А. caucasicum был известен только из Юго-Западной Азии (Турция, Абхазия, Иран и Пакистан). Для территории Европы и России вид приводится впервые.

Asplenium caucasicum (Fraser-Jenkins et Lovis) Viane, 2003, in Pteridol. new millennium: 89. – A. septentrionale subsp. caucasicum Fraser-Jenkins et Lovis, 1980, in Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh 38: 281.

Holotypus: «U.S.S.R., Abkhazia, 25 km above Ritsa, Lashipse-Bzib valley, between Sochi and Sukhumi. 24 VI 1971. Fraser-Jenkins, 2767» (BM; iso – BM, E, G).

Диплоид Asplenium caucasicum, морфологически почти идентичный тетраплоиду A. septentrionale, отличается более узкими конечными долями вай (до 1,2 мм шириной) и более мелкими спорами (средняя длина экзоспор $34 \pm 2,8$ мкм) (Viane, Reichstein, 2003).

Исследованные образцы: «Россия, Республика Крым, городской округ Алушта. Северный макросклон горы Аю-Даг. 44°33′45,49″ с. ш. 34°19′52,24″ в. д., H = 500 м над ур. м. 20 V 2019. Кечайкин А. А., Баткин А. А.» (АLТВ); «Россия, Краснодарский край, г. Сочи, Лазаревский р-н, Главный Кавказский хр., г. Лысая, субальпийский пояс. 15 VIII 2005. Тимухин И. Н.» (SNР);

«Россия, Краснодарский край, г. Сочи, Лазаревский р-н, Главный Кавказский хр., скальный массив Хожаш. 24 VIII 2017. Туниев Б. С.» (SNP).

Изучение гербарного материала в Гербарии Сочинского национального парка (SNP, г. Сочи) по комплексу Asplenium adiantum-nigrum s. 1. показало наличие необычного образца, не соответствующего описанию типового вида комплекса. Более детальное морфологическое изучение данного образца позволило сделать вывод, что это Asplenium onopteris L. – новый вид для России из Среднего Предкавказья: «Ставропольский край, окр. г. Кисловодск, трещины в известняковых скалах подошвы горы Кабан. 23 V 2009. Тимухин И. Н.» (SNP). От A. adiantum-nigrum данный вид отличается более узкими и более оттянутыми в длинное заострение вайями и долями второго порядка, менее крупными спорами (длина экзоспор 25–30 мкм, а не более 30 мкм) и числом хромосом 2n = 2x = 72, а не 2n = 4x =144. Ранее данный вид для российской части Кавказа не приводился (Caucasian flora ..., 2003; Zernov, 2006; Murtazaliev, 2009). Имеются единичные сборы из Армении (GBIF, 2020a) и Грузии (GBIF, 2020b). Это преимущественно средиземноморский вид, распространенный в в Южной, Западной и Восточной (Польша) Европе и на Канарских островах.

Благодарности

Работа выполнена в рамках проекта РНФ № 19-14-00071.

REFERENCES / JIHTEPATYPA

Bennert H. W., Horn K., Kauth M., Fuchs J., Jakobsen I. S. B., Øllgaard B., Schnittler M., Steinberg M., Viane R. 2011. Flow cytometry confirms reticulate evolution and reveals triploidy in Central European Diphasiastrum taxa (Lycopodiaceae, Lycophyta). Annals of Botany 108: 867–876.

Brownsey P. J. 1976. A biosystematic investigation of the Asplenium lepidum complex. Botanical Journal of the Linnean Society 72: 235–267.

Caucasian flora conspectus. 2003. Vol. 1. St. Petersburg. 204 pp. [In Russian]. (*Конспект флоры Кавказа*: В 3 т. Т. 1. СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2003. 204 с.).

- *Dyer R. J., Pellicer J., Savolainen V., Leitch I. J., Schneider H.* 2013. Genome size expansion and the relationship between nuclear DNA content and spore size in the *Asplenium monanthes* fern complex (Aspleniaceae). *BMC Plant Biology* 13: 219.
- *Dyer R. J., Savolainen V., Schneider H.* 2012. Apomixis and reticulate evolution in the *Asplenium monanthes* fern complex. *Annals of Botany* 110: 1515–1529.
- *Ebihara A., Nakato N., Saito Y., Oka T., Minamitani T.* 2014. New records of *Asplenium varians* (Aspleniaceae) and two new hybrids in Japan. *Acta Phytotax. Geobot.* 65: 53–65.
- *GBIF*. 2020a. Natural History Museum, Vienna Herbarium W. Natural History Museum, Vienna Herbarium W. Occurrence dataset https://doi.org/10.15468/5sl7sh accessed via GBIF.org on 2020-11-26.
- *GBIF.* 2020b. Rob Cubey (2018). Royal Botanic Garden Edinburgh Herbarium (E). Royal Botanic Garden Edinburgh. Occurrence dataset https://doi.org/10.15468/ypoair accessed via GBIF.org on 2020-11-26.
- *Kramer K. U., Viane R.* 1990. Aspleniaceae. In: *The Families and Genera of Vascular Plants*. Eds. K. Kubitzki, K. U. Kramer, P. S. Green. Vol. 1. Pteridophytes and Gymnosperms. Berlin: Springer. Pp. 52–57.
- *Lin Y.-X., Viane R.* 2013. Aspleniaceae. In: *Flora of China*. Eds. Z.-Y. Wu, P. H. Raven, D.-Y. Hong. Vol. 2–3. Beijing and St. Louis: Science Press, Missouri Botanical Garden Press. Pp. 267–316.
- *Liu H. M., Russell S. R., Vogel J., Schneider H.* 2018. Inferring the potential of plastid DNA-based identification of derived ferns: A case study on the *Asplenium trichomanes* aggregate in Europe. *Plant Systematics and Evolution* 304: 1009–1022.
 - Lovis J. D. 1964. The taxonomy of Asplenium trichomanes in Europe. British Fern Gazette 9: 147–160.
 - Lovis J. D. 1977. Evolutionary patterns and processes in ferns. Adv. Bot. Res. 4: 230–424.
- *Manton I.* 1950. *Problems of cytology and evolution in the Pteridophyta*. Cambridge: At the University Press. 316 pp.
- *Murtazaliev R. A.* 2009. *Dagestan flora conspectus*. Vol. 1. (Lycopodiaceae Urticaceae). Makhachkala: Epokha Publ. 320 pp. [In Russian] (*Муртазалиев Р. А.* Конспект флоры Дагестана. Т. 1 (Lycopodiaceae Urticaceae). Махачкала: Изд. Дом «Эпоха», 2009. 320 с.).
- Ohlsen D. J., Perrie L. R., Shepherd L. D., Brownsey P. J., Bayly M. J. 2015. Phylogeny of the fern family Aspleniaceae in Australasia and the south-western Pacific. Austral. Syst. Bot. 27: 355–371.
- *Parris B. S., Fraser-Jenkins C. R.* 1980. A provisional Checklist of Turkish *Pteridophyta. Notes Roy. Bot. Gard. Edinb.* 38(2): 273–281.
- **PPGI.** 2016. A community-derived classification for extant lycophytes and ferns. *J. Syst. Evol.* 54: 563–603. DOI: 10.1111/jse.12229
- Rasbach H., Rasbach K., Reichstein T., Bennert H. W. 1990a. Asplenium trichomanes subsp. coriaceifolium, a new subspecies and two new intraspecific hybrids of the A. trichomanes complex (Aspleniaceae, Pteridophyta). I. Nomenclature and typification. Willdenowia 19(2): 471–474.
- Rasbach H., Rasbach K., Reichstein T., Viane R. L., Bennert H. W. 1990b. Asplenium obovatum subsp. obovatum var. protobillotii and its hybrid with Asplenium obovatum ssp. lanceolatum in Spain (Aspleniaceae, Pteridophyta). Botanica Helvetica 100: 3–16.
 - **Reichstein T**. 1981. Hybrids in European Aspleniaceae (Pteridophyta). Botanica Helvetica 91: 89–139.
- *Reichstein T., Lovis J. D., Greuter W., Zaffran J.* 1973. Die *Asplenien* der Insel Kreta. *Annales musei goulandris* 1: 133–163.
- Schneider H., Liu H. M., Chang Y.F., Ohlsen D., Perrie L. R., Shepherd L., Kessler M., Karger D. N., Hennequin S., Marquardt J., Russell S., Ansell S., Lu N. T., Kamau P., Lóriga J., Regalado L., Heinrichs J., Ebihara A., Smith A. R., Gibby M. 2017. Neo- and paleopolyploidy contribute to the species diversity of Asplenium the most speciesrich genus of ferns. Journal of Systematics and Evolution 55: 353–364. DOI: 10.1111/jse.12271.
- Sessa E. B., Zimmer E. A., Givnish T. J. 2012a. Unraveling reticulate evolution in North American Dryopteris (Dryopteridaceae). BMC Evolutionary Biology 12: 104.
- Sessa E. B., Zimmer E. A., Givnish T. J. 2012b. Reticulate evolution on a global scale: A nuclear phylogeny for New World *Dryopteris* (Dryopteridaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 64: 563–581. DOI: 10.1016/j.ympev.2012.05.009.
- *Shmakov A. I.* 1999. Key for the Ferns of Russia. Barnaul. 107 pp. [In Russian] (*Шмаков А. И.* Определитель папоротников России. *Барнаул*, 1999. 108 с.).
- *Shmakov A. I.* 2001. Synopsis of the Ferns of Russia. *Turczaninowia* 4, 1–2: 36–72. [In Russian] (*Шмаков A. И.* Конспект папоротников Росси // Turczaninowia, 2001. Т. 4, № 1–2. С. 36–72).
- *Shmakov A. I.* 2009a. Key for the Ferns of Russia. Barnaul: «ARTIKA». 126 pp. [In Russian] (*Шмаков А. И.* Определитель папоротников России. Барнаул: «АРТИКА», 2009. 126 с.).

Shmakov A. I. 2009b. Synopsis of the Ferns of North Asia. *Turczaninowia* 12, 3–4: 88–148. [In Russian]. (*Шма-ков А. И.* Конспект папоротников Северной Азии // Turczaninowia, 2009b. T. 12, № 3–4. C. 88–148).

Shmakov A. I. 2011. Synopsis of the Ferns of North Asia. Barnaul: «ARTIKA». 209 pp. [In Russian] (Шмаков А. И. Папоротники Северной Азии. Барнаул: «АРТИКА», 2011. 209 с.).

Skaptsov M. V., Vaganov A. V., Kechaykin A. A., Kutsev M. G., Smirnov S. V., Dorofeev V. I., Borodina-Grabovs-kaya A. E., Seregin A. P., Sinitsina T. A., Friesen N. V., Zhang X.-C., Shmakov A. I. 2020. The cytotypes variability of the complex Selaginella sanguinolenta s. l. Turczaninowia 23, 2: 5–14. DOI: 10.14258/turczaninowia.23.2.1.

Smirnov S., Skaptsov M., Shmakov A., Fritsch R., Friesen N. 2017. Spontaneous hybridization among *Allium tulipifolium* and *A. robustum* (*Allium* subg. *Melanocrommyum*, Amaryllidaceae) under cultivation. *Phytotaxa* 303(2): 155–164. DOI: 11646/phytotaxa.303.2.5.

Uvarova O. V., Shmakov A. I. 2010. Detection of hybrid origin of *Asplenium* species with RAPD-PCR method. *Turczaninowia* 13, 1: 129–134. [In Russian]. (*Уварова О. В., Шмаков А. И.* Выявление гибридного происхождения представителей рода *Asplenium* L. с помощью RAPD-PCR-метода // Turczaninowia, 2010. Т. 13, № 1. С. 129–134).

Viane R. L. L., Reichstein T. 2003. Notes on new or interesting *Asplenium* species from western Asia, including comments on Ching & Wu (1985), and Fraser-Jenkins (1992) Reliquiae Reichsteinianae 1. In: *Pteridology in the new millennium*. Eds. S. Chandra, M. Srivastava. Netherlands: Springer. Pp. 73–105.

Wagner W. H. 1954. Reticulate evolution in the Appalachian Asplenium. Evolution 8: 103-118.

Werth C. R., Guttman S. I., Eshbaugh W. H. 1985. Recurring origins of allopolyploid species in Asplenium. Science 228: 731–733.

Wood T. E., Takebayashi N., Barker M. S., Mayrose I., Greenspoon P. B., Rieseberg L. H. 2009. The frequency of polyploid speciation in vascular plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 106: 13875–13879. DOI: 10.1073/pnas.0811575106.

Zernov A. S. 2006. Flora of Northwestern Caucasus. Moscow: KMK Publ. 664 pp. [In Russian] (Зернов А. С. Флора Северо-Западного Кавказа. М.: Тов-во научных изданий КМК, 2006. 664 с.).