

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ

УДК 582.394

А.В. Ваганов¹
А.А. Кузнецов²
А.И. Шмаков¹

A.V. Vaganov
A.A. Kuznetsov
A.I. Shmakov

ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ РЕВИЗИЯ РОДА *ANOPTERIS* (Prantl) Diels (CRYPTOGRAMMACEAE)

TAXONOMIC REVISION OF THE GENUS *ANOPTERIS* (Prantl) Diels (CRYPTOGRAMMACEAE)

Аннотация. На основании результатов исследования гербарных образцов и литературных данных проведена таксономическая ревизия рода *Anopteris*. Установлено, что в составе *Anopteris* насчитывается 3 вида, для двух из них предложены новые комбинации – *A. stricta* (Kunze) A. Vaganov et Schmakov и *A. intermedia* (Morton) A. Vaganov et Schmakov. Уточнены диагнозы таксонов, их география и синонимика. Методом растровой электронной микроскопии исследованы споры всех 3 представителей рода.

Ключевые слова: *Anopteris*, острова Центральной Америки, электронная микроскопия, споры.

Summary. Taxonomic revision of the fern genus *Anopteris* is performed. *Anopteris* is recognized as a genus of 3 species, for 2 of them new combinations are validated – *A. stricta* (Kunze) A. Vaganov et Schmakov and *A. intermedia* (Morton) A. Vaganov et Schmakov. Diagnoses, geography and synonymy of the studies taxa are updated. Spores of all *Anopteris* representatives are studied by SEM-method.

Key words: *Anopteris*, islands of Central America, SEM-method, spores.

Род *Anopteris* был описан Прантлем (Prantl, 1882) в качестве одного из подразделений рода *Cryptogramma* R. Br., наряду с *Eucryptogramme* (Prantl), *Onychium* (Kaulf.) Prantl, *Llavea* (Lagasca) Prantl и *Ochropteris* (J. Sm.) Prantl. В 1899 г. L. Diels, проводя систематическую обработку папоротников семейства Polypodiaceae, поднимает статус *Anopteris* до рода и помещает его в состав трибы Pterideae подтрибы Pteridinae, наряду с *Actiniopteris* Link, *Ochropteris* J. Sm., *Pteris* L., *Pteridium* Gled. В 1970 г. В.К. Найаг в своей филогенетической систе-

¹ Алтайский государственный университет, пр-т Ленина, 61; 656049, Барнаул, Россия; e-mail: bot@asu.ru

² Томский государственный университет, пр-т Ленина, 36; 634050, Томск, Россия; e-mail: kuznetsov_aa@sibmail.com

¹ Altai State University; Lenina st., 61, 656049, Barnaul, Russia

² Krylov Herbarium, Tomsk State University, Lenina st., 36, 634050, Tomsk, Russia

ме приводит *Anopteris* в составе семейства Pteridaceae порядка Schizaeales, а в 1977 г. R.E.G. Pichi-Sermolli рассматривает *Anopteris* в том же семействе, но относит его к порядку Pteridales. В современной систематике по причине отсутствия единого мнения среди птеридологов относительно рода *Anopteris* он рассматривается в составе неоднородного семейства Pteridaceae (Pichi-Sermolli, 1977; Smith et al., 2006).

Руководствуясь результатами ранее проведённых нами анатомо-морфологических исследований (Ваганов, Шмаков, 2006; Ваганов, 2007), род *Anopteris* можно вполне правомерно считать представителем семейства Cryptogrammeae Pichi-Sermolli, на что указывает наличие характерных признаков: диморфизм вай, расположение спороносной вайи выше вегетативной, непрерывное прикраевое расположение сорусов (прикрытых разросшимся краем листа), наличие непрерывного псевдоиндузия, типичное анадромное жилкование.

В систематике рода *Anopteris* продолжительное время присутствовала путаница. Представителя рода *Anopteris* с островов Центральной Америки долгое время ошибочно приводили в составе азиатского рода *Onychium* Kaulf., под названием *Onychium strictum* Kunze (Hooker, 1846, 1868; Kummerle, 1930). В работах, посвященных исключительно систематике рода *Anopteris*, С.В. Morton (1957, 1962), основываясь на материале из Гаити, хранящемся в Национальном Гербарии Соединённых Штатов Америки (US), и подробном исследовании истории изучения рода *Anopteris*, приходит к выводу, что представители рода *Onychium* на островах Центральной Америки отсутствуют. В своей работе, опубликованной в 1957 г., С.В. Morton предложил два подвида *Anopteris hexagona* (L.) С. Chr. – *A. hexagona* subsp. *multifida* (Feé) Morton и *A. hexagona* subsp. *intermedia* Morton.

A. hexagona subsp. *intermedia* приводилась С.В. Morton для островов Гаити и, предположительно, Пуэрто-Рико. Проанализировав просмотренный нами гербарный материал по ряду морфологических признаков, приводимых автором, мы пришли к выводу о его распространении исключительно на острове Гаити. Принимая во внимание наличие существенных для данного подвида признаков, мы считаем правомерным рассматривать его в качестве самостоятельного вида – *A. intermedia* (Morton) A. Vaganov et Schmakov.

A. hexagona subsp. *multifida* приводилась С.В. Morton для островов Куба, Гаити и, предположительно, Пуэрто-Рико. Просмотренный нами гербарий, в том числе с острова Пуэрто-Рико, подтверждает произрастание данного подвида в пределах указанного ареала. Данный подвид Morton сводит в синонимы к описанному в 1848 г. *Onychium strictum* Kunze, поскольку данный таксон был описан по экземпляру, собранному Linden на Кубе, с указанием характерного для *A. hexagona* признака – трижды перисторассеченных вай. В качестве типового гербарного образца для *A. hexagona* subsp. *multifida* С.В. Morton приводит изотип *Onychium multifidum* Feé, собранного на Гаити и хранящегося в Гербарии Кью (K), поскольку, по его мнению, типовой образец *O. strictum*, хранящийся в Лейпциге в «Kunze Herbarium», был утерян.

Проанализировав фотоизображения изотипа *O. multifidum*, хранящегося в Кью, с надписью на этикетке «№ 2, *O. multifidum* Feé, Cuba ... ???», фотоизображения изотипа *O. strictum*, хранящегося в Гербарии Ботанического института им В.Л. Комарова РАН (LE), и изотипов *O. strictum*, хранящихся в К и US с этикеткой – «Cuba, Mt. Liban, May 1844, J.J. Linden», мы пришли к выводу, что все три гербарных образца представляют один сбор Linden, по которым был описан *O. strictum*. Поскольку гербарные образцы всех трёх изотипов принадлежат к одному таксону, о чём свидетельствует наличие у них диагностического признака 3–5-перисторассечённых вай, комбинацию предложенную С.В. Morton – *A. hexagona* subsp. *multifida* следует считать незаконной, поскольку она была описана позднее, чем *O. strictum* Kunze.

В более поздней работе С.В. Morton (1962) была предложена новая комбинация – *A. hexagona* var. *simplicior*, согласно гербарным сборам с Ямайки. Следует отметить, что предложенная С.В. Morton вариация вызывала у автора большие сомнения, поскольку не имела чётких отличий по ряду диагностических признаков от *A. hexagona* var. *hexagona*. И тем не менее обе, разновидности были приведены G.R. Proctor (1985) для птеридофлоры Ямайки, по мнению которого *A. hexagona* var. *simplicior* характеризовалась западным ареалом произрастания, а *A. hexagona* var. *hexagona* – восточным. Мы же склонны разделять сомнения С.В. Morton в отношении выделенной им разновидности и рассматриваем её в качестве синонима *A. hexagona*.

Проведённое нами сравнительное исследование морфологии спорофитов и спор видов *Anopteris* позволило выявить наиболее существенные отличия между видами и уточнить, таким образом, диагнозы таксонов. Гербарные образцы были изучены по коллекциям, хранящимся в Гербариях Ботанического музея Берлин-Далем в Берлине (В), Национального музея естественной истории в Париже (Р), Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН в Санкт-Петербурге (LE).

Споры исследовали на электронно-ионном сканирующем микроскопе Quanta 200 3D. Образцы спор фиксировали на углеродном скотче. Для уменьшения влияния заряда образцы спор *A. strictum* напыляли хромом, *A. hexagona* и *A. intermedia* – серебром методом термического напыления в вакууме. Все образцы спор исследовали в режиме высокого вакуума. Поверхность образцов сканировали при ускоряющем напряжении 2 кВ и увеличении от 5000 до 22000 раз. Измерения параметров спор проводили в 25-кратной повторности. Замер спор проводился по следующим морфологическим признакам: 1 – экваториальный диаметр, мкм; 2 – длина лезуры, мкм; 3 – ширина лезуры, мкм; 4 – толщина складок на дистальной стороне споры, мкм.

Ниже приводится таксономический обзор рода *Anopteris* с ключом для определения видов, указанием основных синонимов, типов, дополненных и уточнённых сведений об экологии и географическом распространении.

Anopteris (Prantl) Diels, 1902, in Engl. et Prantl, Nat. Pflanzenfam. 1(4) : 288; Verdoorn, 1947, in Copeland, Gen. Fil. the Gen. of Ferns : 63; Proctor, 1985,

Ferns Jamaica : 264. – *Cryptogramme* sect. *Anopteris* Prantl, 1882, in Engl., Bot. Jahrb. 3 : 414.

Растения высотой 15–60 см. Неспороносное окончание терминальной доли спороносной вайи четко выражено, довольно крупное, с широко расставленными лопастями или зазубренными краями. Оси долей первых и последующих порядков располагаются супротивно. Конечные доли вегетативных вай простые, пластинка вайи 2–5-перистая. Края конечных долей вегетативных вай пильчатые.

Т и п: *Anopteris hexagona* (L.) C. Chr.

Род представлен 3 видами, распространёнными на островах Центральной Америки, произрастающими на высоте от 150 до 800 м над у. м.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА *ANOPTERIS*

1. Пластинки вай рыхлые, раскидистые, 3–5-перисторассеченные. Терминальные доли вегетативных вай пленчатые, узкие до середины или глубже перистораздельные на лопасти, на крылатых черешочках. Чешуи рыхло распределены по всему черешку либо до его середины 2. *A. stricta*
- Пластинки вай кожистые, вайи прямостоячие, 2–4-перисторассеченные. Терминальные доли вегетативных вай кожистые, простые, от широкоовальных до овально-ланцетных с зубчатыми до городчатых краями, на некрылатых черешочках. Чешуи представлены только у основания черешка 2
2. Черешок в 1–1.5 раза длиннее пластинки вайи. Пластинки вегетативных вай 2–3-перисторассеченные. Длина терминальной доли спороносной вайи в 4–10 раз превышает ширину. Неспороносящее окончание терминальной доли спороносной вайи крупное, четко выраженное 1. *A. hexagona*
- Черешок в 1.5–2 раза длиннее пластинки вайи. Пластинки вегетативных вай 3–4-перисторассеченные. Длина терминальной доли спороносной вайи в 2–6 раз превышает ширину. Неспороносящее окончание терминальной доли спороносной вайи незначительно, с зазубренными краями (при смешанном типе вайи), либо отсутствует (при четком диморфизме вайи) 3. *A. intermedia*

1. *A. hexagona* (L.) C. Chr. 1905, Ind. Fil. : 59; Proctor, 1985, Ferns Jamaica : 264. – *Adiantum hexagonum* L. 1753, Sp. Pl. 2 : 1097. – *Pteris heterophylla* L. 1759, Syst. Nat. ed. 10(2) : 1322. – *Allosorus heterophyllus* (L.) Bernh. 1806, Neues Journ. Bot. (Schr.) 1(2) : 36. – *Cryptogramma heterophylla* (L.) Prantl, 1882, in Engl. Bot. Jahrb. 3 : 414. – *Onychium heterophyllum* (L.) Kuhn ex Krug, 1897, in Engl. Bot. Jahrb. 24 : 98. – *Anopteris heterophylla* (L.) Diels, 1902, in Engl. and Prantl, Nat. Pflanzenfam. 1(4) : 289. – *Pteris hexagona* (L.) Proctor, 1953, Bull. Inst. Jamaica, Sci. Ser. 5 : 53. – *Anopteris hexagona* var. *simplicior* Morton, 1962, Amer. Fern Journ. 52(4) : 148; Proctor, 1985, Ferns of Jamaica : 266.

Растение до 15–30 см высотой, голое, с коротким восходящим корневищем. Черешки в 1–1.5 раза длиннее пластинки вайи, желтовато-зеленые (бурые) до золотистых (соломенные). Чешуи располагаются у самого основания

черешка, бурые до черных. Борозда на рахисе хорошо выражена. Вайи диморфные, реже смешанные. Пластинки вегетативных вай яйцевидные до широкояйцевидных, 2–3-перисторассеченные. Конечные доли вегетативных вай простые, широкоовальные, по краю зубчатые, на некрылатых черешочках, изредка сидячие. Пластинки спороносных вай удлинено-яйцевидные, 2–3-перисторассеченные. Терминальные доли спороносных вай линейно-ланцетные, длина их в 4–10 раз превышает ширину, на крылатых черешочках 2–4 мм дл. Неспороносное окончание терминальной доли спороносной вайи крупное, четко выражено, имеет широко расставленные лопасти (на спороносных вайях, при четком диморфизме вай) и городчатые или зазубренные края (при смешанном типе вай). Псевдоиндузий развит слабо, прикрывает сорусы, расположенные лишь по краю нижней поверхности доли. Спорангии располагаются по верхушкам жилок терминальных долей. Сорусы эллиптические, расположены вдоль края терминальных долек и полностью прикрыты псевдоиндузием. Споры в проксимально полярном и дистально-полярном положениях треугольно-округлые.

Описан с Гаити.

Т и п: «Petiver, Pter. Amer. t. 10, fig. 2, redrawn (one frond only) from Plumier, Tr. Foug. t. 37, in turn based on a plant from near Anses a Pitre, district of Leogane, Haiti» (Proctor, 1985).

Известняковые склоны, расщелины скал.

Распространение: Ямайка, Гаити, Куба, Бермудские острова.

2. *A. stricta* (Kunze) A. Vaganov et Schmakov, comb. nova. – *Onychium strictum* Kunze, 1848, in Schkuhr's Fil. Suppl. 2 : 11; Kummerle, 1930, Amer. Fern Journ. 20(4) : 137. – *Onychium multifidum* Feé, 1857, Mem. Foug. 8 : 74. – *Anopteris hexagona* subsp. *multifida* (Feé) Morton, 1957, Bull. Jard. Bot. Etat 27 : 584.

Растение до 20–40 см высотой, голое, с коротким восходящим корневищем. Черешки соразмерны с пластинкой вайи, желтовато-зеленые (бурые) до золотистых (соломенные). Чешуи треугольные, бурого цвета до черных, некрупные, рыхло распределенные по всему черешку либо до его середины. Борозда на рахисе хорошо развита. Вайи часто смешанного типа, иногда полностью диморфные, но при этом спороносная часть располагается выше вегетативной либо на одном уровне с ней. Пластинки вегетативных вай овально-яйцевидные, 3–5-перисторассеченные. Терминальные доли вегетативных вай простые, овально-зауженные, перистораздельные на лопасти (до середины или глубже) или цельнокрайние продолговатые, к основанию клиновидно суженных, на крылатых черешочках. Терминальные доли спороносных вай ланцетные, с длинной, в 2–5 раз превышающей ширину, на крылатых черешочках. Неспороносное окончание терминальной доли спороносной вайи четко выражено как при смешанном типе вай, так и при полном диморфизме. Неспороносное окончание имеет лопастные или зазубренные края (при смешанном типе вай) и/или вершину (при четком диморфизме вай). Псевдоиндузий развит хорошо, широкий, полностью закрывает сорусы с нижней стороны терминальной доли споронос-

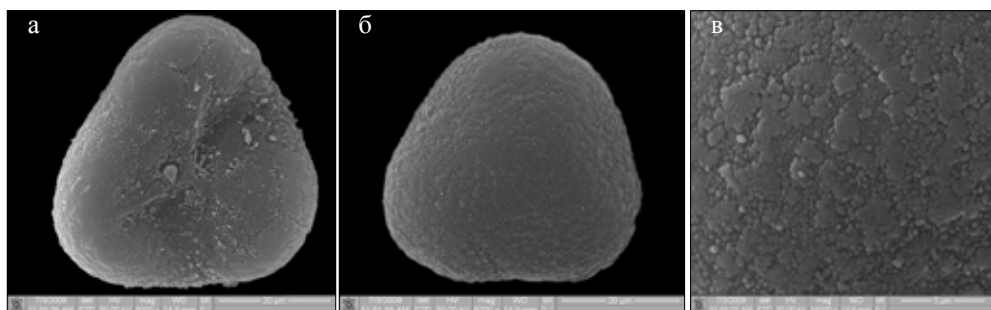


Рис. 1. Электронные микрофотографии (СЭМ) спор *Anopteris hexagona*: а – проксимальная сторона споры; б – дистальная сторона споры; в – фрагмент дистальной поверхности споры. Спорангии располагаются по верхушкам жилок конечных долей. Сорусы эллиптические, расположены вдоль края терминальных долек и полностью прикрыты псевдоиндузием. Очертания спор в проксимально-полярном и дистально-полярном положениях треугольно-округлые.

Описан из Кубы

И з о т и п: «Cuba, Prov. de Sant Yago, Mt. Liban., 6000', J. Linden, № 1870, May 1844» (K, US, photo LE!).

Расщелины скал, склоны.

Распространение: Гаити, Пуэрто-Рико, Куба.

3. *A. intermedia* (Morton) A. Vaganov et Schmakov, comb. nova. – *Anopteris hexagona* subsp. *intermedia* Morton, 1957, Bull. Jard. Bot. Etat 27 : 583.

Растение до 30–60 см высотой, голое, с коротким восходящим корневищем. Черешки в 1.5–2 раза длиннее пластинки вайи, желтовато-зеленые (бурые) до золотистых (соломенные). Чешуи распределены у основания черешка, иногда поднимаясь до его трети. Борозда на рахисе хорошо развита. Вайи чаще диморфного типа, изредка смешанного, но при этом спороносная часть располагается выше вегетативной. Пластинки вегетативных вай овальные, 3–4 перисто-рассеченные. Терминальные доли вегетативных вай простые, овально-ланцетные, с городчатыми до пильчатых краями, на черешочках, к вершине крылатых, изредка сидячие. Пластинка спороносной вайи от овальной до

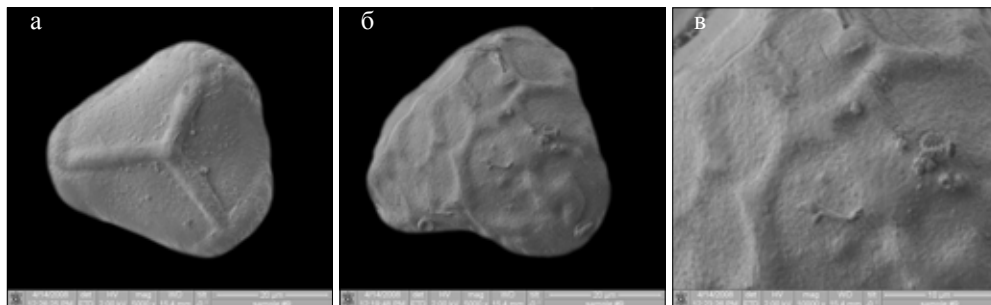


Рис. 2. Электронные микрофотографии (СЭМ) спор *Anopteris strictum*: а – проксимальная сторона споры; б – дистальная сторона споры; в – фрагмент дистальной поверхности споры.

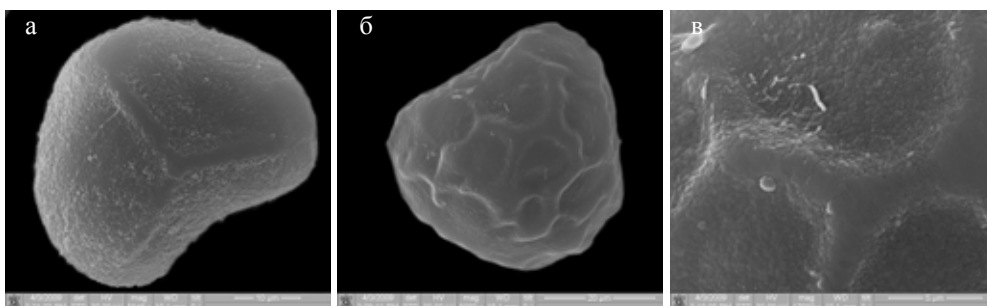


Рис. 3. Электронные микрофотографии (СЭМ) спор *Anopteris intermedia*: а – проксимальная сторона споры; б – дистальная сторона споры; в – фрагмент дистальной поверхности споры. вытянуто-овальной формы, дважды-трижды перисто-рассеченная. Терминальные доли спороносных вай линейно-ланцетные, с длиной, в 2–6 раз превышающей ширину, у основания пластинки вай на черешочках,верху крылатых, на верхушке вай – сидячие. Неспороносное окончание терминальных долей спороносной вай незначительно, с зазубренными краями (при смешанном типе вай), либо отсутствует (при четком диморфизме вай). Края терминальных долей спороносных вай симметричны, завернутый край с псевдоиндузием непрерывен. Псевдоиндузий развит слабо, прикрывает сорусы, расположенные почти до средней жилки с нижней стороны терминальной доли. Спорангии располагаются по жилкам терминальной доли. Сорусы эллиптические, расположены вдоль края терминальных долек и полностью прикрываются псевдоиндузием. Очертания спор в проксимально полярном и дистально-полярном положениях треугольно-округлые.

Описан с Гаити.

Г о л о т и п: «Haiti, Bodarie to Thiete, Hispaniola Island, 800–1000 m., 22 Nov 1944, L.R. Holdridge» (photo – K!).

Расщелины скал, склоны.

Распространение: Гаити.

Ниже приведены описания и оригинальные микрофотографии спор 3 видов рода *Anopteris*, исследованных с использованием метода растровой электронной микроскопии.

A. hexagona (рис. 1). Споры в проксимально-полярном и дистально-полярном положениях треугольно-округлые, не лопастные. Экваториальный диаметр (41)44,86–45,02(48,8) мкм. Лучи лезуры прямые (14,9)16,24–17,28(18,1)

Таблица 1

Вид	Экваториальный диаметр, мкм	Длина лезуры, мкм	Ширина лезуры, мкм
<i>A. hexagona</i>	44–45	16	1,3–1,4
<i>A. strictum</i>	38–39	17	2,4–2,9
<i>A. intermedia</i>	41–42	18	2,9–3,3

мкм дл., (1)1,34–1,42(1,8) мкм шир., приподнятые у вершины над поверхностью споры. Складки на дистальной стороне отсутствуют. Поверхность экзоспория на дистальной и проксимальной сторонах неровная, мелкобугорчатая, с редкими округлыми выростами 0.2–0.5 мкм в диам.

Исследованный образец: «34 Jamaica 392. *Pteris heterophylla* L., West Indies» (LE!).

A. stricta (рис. 2). Споры в проксимально-полярном и дистально-полярном положениях треугольно-округлые, слегка лопастные. Экваториальный диаметр (35.7)38.99–39.33(42.8) мкм. В экваториальном положении дистальная сторона споры полусферическая, проксимальная – уплощённая с приподнятой вершиной и по лучам лезуры. Лучи лезуры прямые, (16.0)17.2–17.82(18.7) мкм дл., (1,7)2.41–2.93(3.9) мкм шир., приподнятые по всей длине над поверхностью споры. Складки на дистальной стороне редкие, занимают всю поверхность, толщина (1.93)2.34–2.5(2.86) мкм. Поверхность экзоспория на дистальной и проксимальной сторонах ровная, слегка шероховатая, с редкими округлыми выростами 0.3–0.8 мкм в диам.

Исследованный образец: «Rio Abajo State Forest: Along hwy. 621, near end of asphalt road. 18°19'N, 66°40'W; elev. 360-390 m. Epipetric. 2 April 1985. Thomas B. Croat 60885 (дублет из МО)» (LE!).

A. intermedia (рис. 3). Споры в проксимально-полярном и дистально-полярном положениях треугольно-округлые, слегка лопастные. Экваториальный диаметр (40,2)41.77–42,49(43.7) мкм. В экваториальном положении дистальная сторона споры полусферическая, проксимальная – уплощённая с приподнятой вершиной. Лучи лезуры прямые (16.8)18.37–18.61(20.3) мкм дл., (2,5)2.9–3,3(3.9) мкм шир., приподнятые по всей длине над поверхностью споры. Складки на дистальной стороне редкие, занимают всю поверхность, толщина (2.65)3.23–4.84(3.92) мкм. Поверхность экзоспория на дистальной и проксимальной сторонах мелкозернистая, зернистость четко выражена, с редкими округлыми выростами 0.6–1.8 мкм в диам.

Исследованный образец: «Heiti, «Planrs du Mirne trnshant 1700 m, Borts du chemin», 8 Aout, «Dira...»№ 745» (B!).

Сопоставив полученные средние значения морфометрических показателей спор (табл. 1), мы подтвердили чёткие различия между видами по признакам величины экваториального диаметра спор, длине и ширине лезуры. Наиболее существенными качественными признаками, указывающих на вероятное родство таксонов, оказались наличие складок и характер зернистости. Споры *A. intermedia* имеют складки на дистальной стороне, как у *A. stricta*, и зернистую поверхность экзоспория, как у *A. hexagona*.

Таким образом, исследования спор видов *Anopteris* методом растровой электронной микроскопии и анализ морфометрических показателей спор подтверждает самостоятельность всех трёх видов и возможное происхождение *A. intermedia* от естественной гибридизации *A. stricta* и *A. hexagona*.

Благодарности. За предоставленную возможность проведения исследе-

дований на электронно-ионном сканирующем микроскопе авторы выражают благодарность директору Материаловедческого центра коллективного пользования Томского государственного университета, профессору Владимиру Михайловичу Кузнецову и всем сотрудникам центра. За любезно предоставленные гербарные материалы авторы выражают признательность кураторам Гербариев Национального музея естественной истории в Париже (P), Ботанического сада и ботанического музея Берлин-Далем (B), Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (LE).

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 10-04-90732-моб_ст и № 10-04-90713-моб_ст).

ЛИТЕРАТУРА

Ваганов А.В., Шмаков А.И. Попытка создания новой системы семейства Стуртогаммассеae // Мат. V Междунар. науч.-практ. конф. «Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии» (Барнаул, 21–23 ноября 2006 г.). – Барнаул, 2006. – С. 30–33.

Ваганов А.В. К систематике семейства Стуртогаммассеae // Мат. VI Междунар. науч.-практ. конф. «Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии» (Барнаул, 25–28 октября 2007 г.). – Барнаул, 2007. – С. 277–278.

Diels L. *Pterideae – Pteridinae* // Engler A., Prantl K. (eds.). Die Natürlichen Pflanzenfamilien 1, 4. – Leipzig: W. Engelmann, 1899. – P. 287–297.

Hooker W.J. *Onychium* Kaulf. // Species Filicum; *Gleichenia – Dictyoxylum*. – London, 1846. – P. 121–124.

Hooker W.J. *Onychium* Kaulf. // Synopsis Filicum; or, a synopsis of all known ferns, including the Osmundaceae, Schizaceae, Marattiaceae, and Ophioglossaceae. – London, 1868. – P. 143–144.

Kummerle J.B. Has the Genus *Onychium* any representative in South America // American Fern Journal, 1930. – Vol 20, № 4. – P. 129–138.

Morton C.V. The Fern genus *Anopteris* // Du Jardin Botanique National de Belgique, 1957. – № 27. – P. 579–584.

Morton C.V. Taxonomic Notes on Ferns, 3 // American Fern Journal, 1962. – Vol. 52, № 4. – P. 148–150.

Nayar B.K. A phylogenetic classification of the homosporous ferns // Taxon, 1970. – Vol. 19, № 2. – P. 229–236.

Pichi-Sermolli R.E.G. Tentamen Pteridophytorum genera in taxonomicum ordinem redigendi // Webbia, 1977. – Vol. 31, № 2. – P. 313–512.

Prantl K. Die Farngattungen *Cryptogramme* und *Pellaea* // Separat-Abdruck aus botanischen Jahrbuchern 3. – Leipzig, 1882. – Band. 5. – P. 403–430.

Proctor G.R. Subfamily *Pteridoideae* // Ferns of Jamaica. A guide to the Pteridophytes. British Museum (Natural History), 1985. – P. 264–283.

Smith A.R., Kathleen M.P., Schuettpelz E., Korall P., Schneider H., Wolf P.G. A classification for extant ferns // Taxon, 2006. – Vol. 55, № 3. – P. 705–731.