

УДК 582.394+581.322

А.П. Шалимов

A.P. Shalimov

## МОРФОЛОГИИ СПОРАНГИЕВ В СИСТЕМАТИКЕ РОДА *POLYPODIUM* L. THE MORPHOLOGY OF SPORANGIA IN THE TAXONOMY OF THE GENUS *POLYPODIUM* L.

Методом световой микроскопии проведено сравнительное исследование спорангиев семи видов рода *Polypodium* L., распространенных в России (*P. australe*, *P. interjectum*, *P. vulgare*, *P. sibiricum*, *P. fauriei*, *P. × vianei* и *P. kamelinii*). В работе обращено внимание на количество базальных клеток и аннулюс. Результаты дискриминантного анализа и сравнительного анализа средних величин морфометрических показателей сорусов, показали обособленное положение *P. australe* и *P. interjectum* от остальных исследованных представителей.

Спорангии представляют собой булавовидные миниатюрные образования, в капсулах которых содержатся споры. Чаще всего они располагаются с нижней стороны листовой пластинки, реже – на специальных фертильных вайях. Спорангии выполняют репродуктивную функцию, при созревании они вскрываются и происходит разброс спор по принципу «катапульты». Сгруппированные по несколько спорангии образуют сорусы.

Поскольку папоротникообразные – одна из древних и сложных в систематическом плане группа растений, многие исследователи обращали внимание на разные морфологические признаки и их роль в систематике семейств. Среди них: форма и строения листовой пластинки, жилкование, строение корневища и черешка, форма и расположение сорусов на листовой пластинке, наличие индузиев и их строение, морфология спор.

В ряде работ обращается внимание на спорангии, строение которых обладает индивидуальными особенностями для каждого семейства. Структуры зрелых спорангиев часто используются в систематике различных семейств папоротников (Wilson, 1959). Активное изучение папоротников в XX в. требовало все больше информативных признаков, которые позволили бы с большей степенью уверенности относить представителей к тому или иному семейству.

Исследования, связанные с изучением спорангиев, рассмотрены в работах Haider (1954), Wilson (1958; 1959; 1959a), микроморфологические исследования спорангиев – в работах Triana-Moreno (2012). Wilson сравнивал крупные группы, такие как Vittariaceae и Polypodiaceae, а также Grammitidaceae и Polypodiaceae, пытаясь установить закономерные отличия между двумя последними группами. По результатам исследования Wilson (1959a), «спорангии полиподиевых папоротников имеют вертикальный или прерывистый аннулюс, которые обладают двумя одноклеточными стомиумами и двумя или более тонкостенными клетками ниже стомиума, двумя или более тонкостенными клетками между стомиумом и затвердевшими клетками эпистомиума».

Род *Polypodium*, распространенный в умеренных широтах северного полушария, имеет высокий уровень полиморфизма, в происхождении которого большую роль играла межвидовая гибридизация. В связи с этим систематическое положение комплекса видов *Polypodium vulgare*, распространенного в Европе, Азии и Америке, пересматривалось в ряде работ. Исследователи пытались установить наиболее важные таксономические признаки, которые отличали один вид от другого. Был выполнен ряд морфологических исследований, в основу которых положены признаки строения, формы пластинки, долей, форма и размеры чешуй, наличие микроморфологических особенностей строения сорусов, спорангиев и спор (Rothmaler & Schneider 1962; Lang 1971; Berton A. 1974).

Berton (1974), Nardi и Tommei (1976) в исследовании р. *Polypodium* большую роль уделяли морфологии спорангиев, в результате чего было показано, что представленные три вида – *P. australe*, *P. interjectum* и *P. vulgare* – отличаются количеством базальных клеток и клеток аннулюса, а не только формой и размерами чешуй и формой пластинки. В свою очередь, мы рассматриваем строение спорангиев российских представителей р. *Polypodium* и их значение в систематике.

### Материалы и методы исследования

Материалами для исследования послужили гербарные образцы, хранящиеся в Гербариях LE (г. Санкт-Петербург) и ALTB (г. Барнаул). Для исследования были отобраны представители семи видов, распространенных в России: *P. australe* Feé, *P. interjectum* Shivas, *P. vulgare* L., *P. sibiricum* Sipl., *P. fauriei* Christ., *P. × vianei* Schmakov и *P. kamelinii* Schmakov (табл. 1). С гербарных листов отбирались зрелые спорангии, расположенные в средней части пластинки, с каждого образца по 5 сорусов. Рассматривались спорангии под биноклем МБС-2, и на микроскопе Zeiss Stemi 2000-C (камерой AxioCam ERc5S). Анализ спорангиев проводился по следующим морфологическим признакам – количество базальных клеток и количество клеток аннулюса. Длина ножки спорангия не была включена в исследование, поскольку состояла из 2–3 клеток.

Таблица 1

Исследованные образцы представителей рода *Polypodium*

№	Вид	Исследованный образец
1	<i>Polypodium australe</i>	Кавказ, Абхазия, ущелье р. Жвава Квара, смешанный лес, 43°20' с. ш., 40°14' в. д., 24.09.2003 г., Шмаков А.И.
2	<i>Polypodium vulgare</i>	Алтайский кр., граница Алтайского и Советского р-нов, окрестн. с. Платово, г. Бабырган, 52°04' с. ш., 85°44' в. д., разнотравные луга, осинники. 8.09.2004 г., Дьяченко С.А.
3		Алтайский кр., Смоленский р-он, окрестн. с. Черновая, каменистый склон, сосняк на камнях, 15.05.94 г., Пугачева С.К.
4		Алтайский кр., Смоленский р-он, окрестн. с. Тележиха, правый берег р. Черновой Ануй, 02.09.1994 г. Шмаков А.И., Давыдов Е., Киселев А.
5		Республика Алтай, Онгудайский р-он, левый берег р. Чуя, уроч. Детышур, 50°25' с. ш., 87°03' в. д., 31.07.2004 г. Шмаков А.И., Ваганов А.В., Скалозубов Р.Г.
6		Алтайский кр., граница Алтайского и Советского р-нов, окрестн. с. Платово, г. Бабырган, 52°04' с. ш., 85°44' в. д., разнотравные луга, осинники. 8.09.2004 г., Дьяченко С.А.
7	<i>Polypodium interjectum</i>	Крым, 2 км сев. пос. Форос, дубовый лес, тенистые скалы. 11 февраля 1988 г. Шмаков А.И.
8		Карельский перешеек, сев. г. Санкт-Петербурга, окрестн. ст. Лебедевка, хвойный лес, замшелый валун. 25.10.2000 г., Шмаков А.И., Смирнов С.В., Чубаров И., Антонюк Е.
9	<i>Polypodium sibiricum</i>	Россия, Красноярский кр., басс. р. Бол. Березовая, в 6 км выше устья р. Безымянка, лев. бер. сев. макросклон, 52°54' с. ш., 92°06' в. д. 27.07.2005. Шмаков А.И., Куцев М.Г., Ваганов А.В., Костюков С.А., ТК № 1389
10		Алтайский кр., Чарышский р-он, в 3-х км выше с. Сентелек, 22.07.1993 г., Камелин Р.В., Шмаков А.И., Дьяченко С., Киселев А., Кащеев М., Соловьев А.
11		Алтайский кр., Алтайский р-он, 5 км западнее с. Алтайское, р. Б. Шемиловка, 20.07.1997 г., Терехина Т.А., Голяков П., Громова Е.
12		Красноярский кр., отроги хр. Борус, правый берег р. Енисей, близ устья р. Кибик. 52°56' с. ш., 91°30' в. д., 25.09.1997 г. Шмаков А.И., Шауло Д.Н., Смирнов С.В., Тихонов Д., Голяков П.В., Герман Д.
13		Приморский кр., Кавалеровский р-он, окрестн. п. Хрустальный, долина ручья, тенистые скалы. 6.10.1987 г., Шмаков А.И., Эбель А.Л.
14	<i>Polypodium fauriei</i>	Kondo № 4413, Japan, Chugoku District: Hiroshima Prefecture, Yamagata Gun, between Togouchi-chou and Uchiguro Yama Coll. Katsuhiko Kondo, November 9, 1977.
15		Курилы, Кунашир. 31.08.1968 г. Терехин Э.
16	<i>Polypodium kamelinii</i>	Приморский кр., Лазовский р-он, остров Петрова, скл. сев. Экспозиции, тисовый лес, 17.10.1992 г., Шмаков А.И., Киселев А.Я. (typus, isotypus, ALT).
17	<i>Polypodium × vianei</i>	Россия, Республика Алтай, Чемальский р-он, прав. бер. р. Муны, юго-восточный макросклон, смешанный лес, замшелые скалы, Н = 428 м н. ур. м. 51°34'877'' с. ш., 85°47'914'' в. д. 12.08.2011, Шалимов А.П.
18		Республика Алтай, Чемальский р-он, окрестн. с. Усть-Сема, долина р. Катунь, правый берег, замшелые тенистые скалы, 24.07.2004 г. Шмаков А.И., Ваганов А.В., Герман Д.А., Костюков С.А. (typus, isotypus, ALTB).

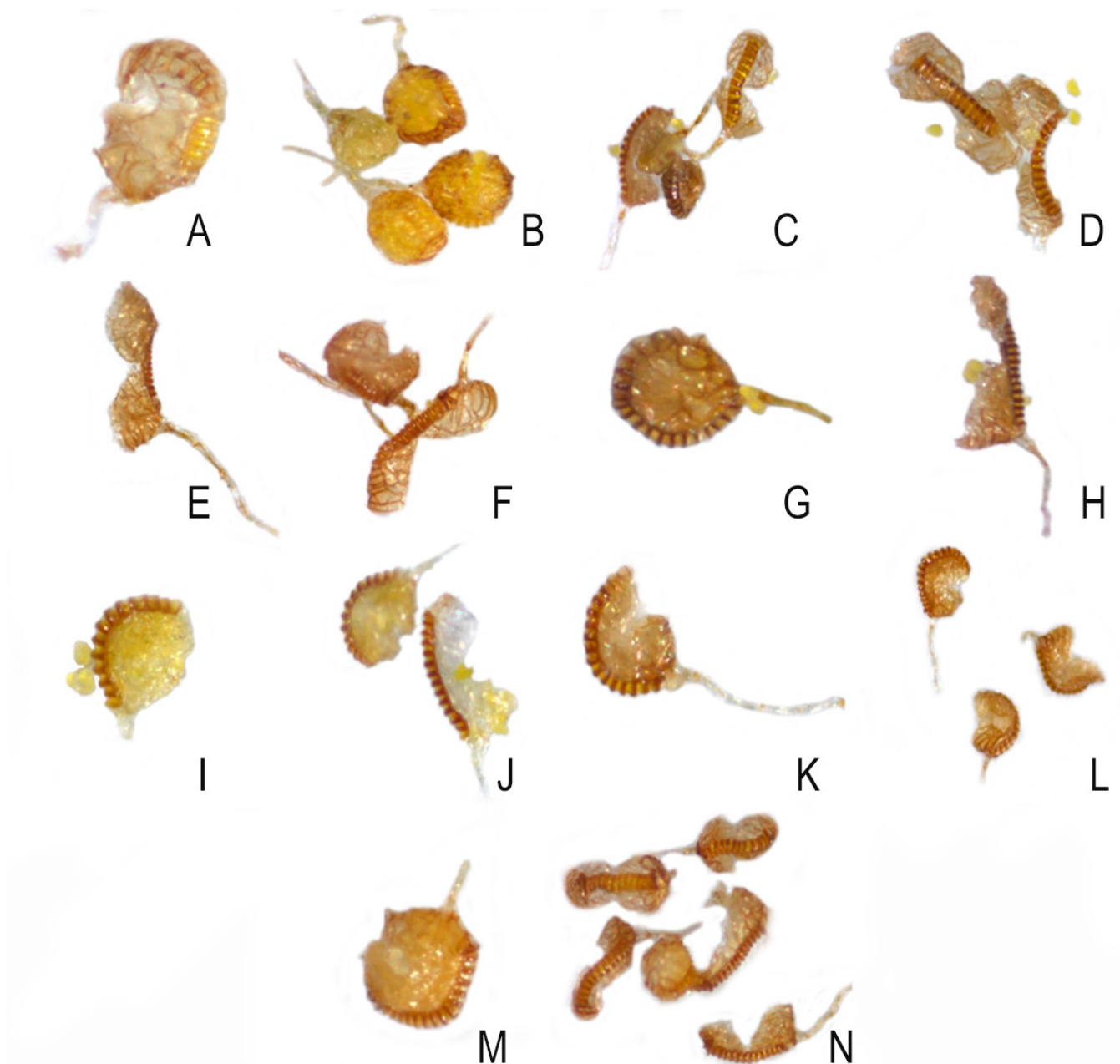


Рис. 1. Спорангии р. *Polypodium*: А, В – *P. australe*; С, D – *P. vulgare*; Е, F – *P. interjectum*; G, H – *P. sibiricum*; I, J – *P. × vianei*; K, L – *P. kamelinii*; M, N – *P. fauriei*.

Данные обработаны методами математической статистики с использованием анализа средних величин и многомерного дискриминантного анализа. Расчеты проводили с помощью программы StatSoft STATISTICA 7.0.

#### Обсуждение результатов

В результате исследования микроморфологии спорангиев рода *Polypodium* были установлены следующие характерные особенности. Спорангии *P. australe* имеют выраженную округлую форму, в отличие от *P. vulgare* и *P. interjectum*, которые имеют округло приплюснутую форму. Наибольшее количество базальных клеток имеют *P. australe* и *P. interjectum* – 5–6 клеток. У сибирских и дальневосточных представителей количество базальных клеток от 0 до 2, до трех клеток насчитывается у вида *P. × vianei* (гибрида между *P. vulgare* × *P. sibiricum*). Количество клеток аннулюса у разных видов также варьирует: наименьшее их число у *P. australe* – от 4 до 5; у *P. interjectum* их число от 11 до 13, у остальных видов – от 11 до 19; наибольшее число у *P. sibiricum* – 13–19 (рис. 1; табл. 2).

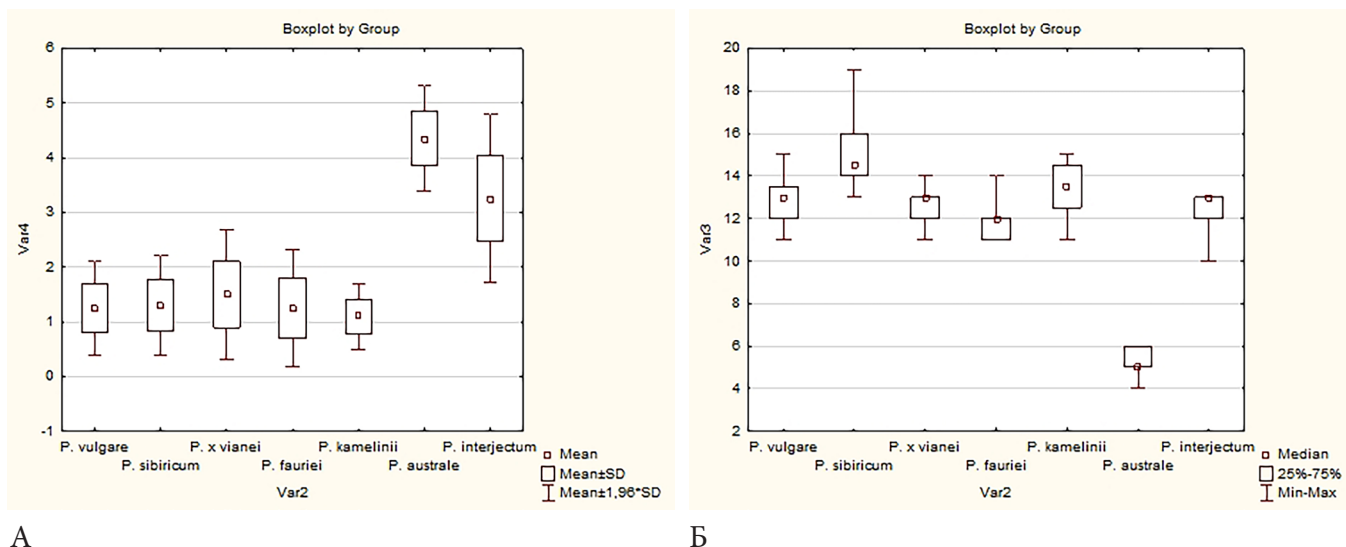


Рис. 2. Сравнительный анализ средних величин морфометрических показателей спорангиев представителей р. *Polypodium*: А – Средние величины числа базальных клеток спорангия; Б – Средние величины числа клеток аннулюса спорангия.

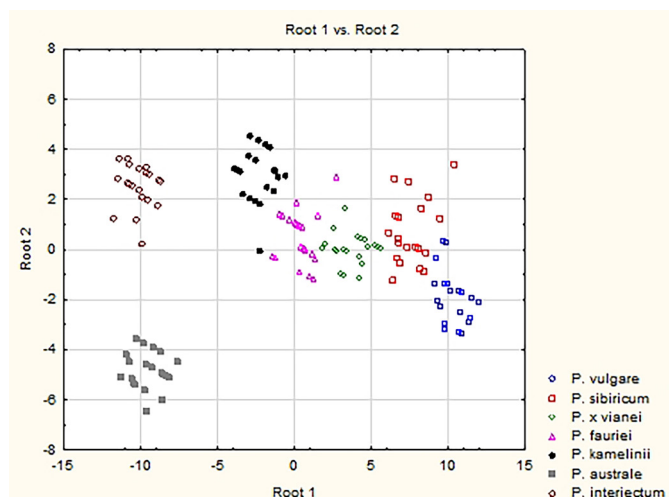


Рис. 3. Проекция объектов групп *P. australe*, *P. fauriei*, *P. interjectum*, *P. kamelinii*, *P. sibiricum*, *P. vulgare*, *P. x vianei* в осях канонических переменных, полученных в результате дискриминантного анализа по суммарным морфометрическим показателям сорусов (количеству клеток аннулюса и базальных клеток).

решенным. Результаты исследования изоферментов (Haufler, 1995) показали, что этот вид является членом группы *P. glycyrrhiza* D. C. Eaton и *P. californicum* Kaulf., распространенных в Западной Америке, что подтверждают исследования Sigel et al. (2014).

Два относительно недавно описанных вида *P. kamelinii* и *P. x vianei* (*P. sibiricum* × *P. vulgare*) (Шмаков, 2001, 2004) по результатам наших исследований показывают характерные отличия от родительских видов и в количестве базальных клеток, и в числе клеток аннулюса. По нашему мнению, цитологические исследования дополнят и помогут решить ряд спорных вопросов в систематике этих таксонов.

**Благодарности.** Автор работы выражает благодарность кураторам Гербария БИН РАН им. В.Л. Комарова (г. Санкт-Петербург) за возможность работы с гербарными фондами. Работа выполнена при поддержке Министерства образования и науки Российской Федерации в рамках базовой части государственного задания в сфере научной деятельности ФГБОУ ВПО «Алтайский государственный университет», код проекта: 316.

По результатам анализа средних величин количества базальных клеток и клеток аннулюса представителей р. *Polypodium* можно разделить на две группы – *P. australe* и *P. interjectum* и группа сибирских и дальневосточных видов (рис. 2 а, б), что в свою очередь подтверждает и дискриминантный анализ по сумме двух показателей (рис. 3). Близкое расположение *P. australe* и *P. interjectum*, возможно, обусловлено генетической близостью видов, поскольку в генотипе *P. interjectum* присутствует два генома – один от *P. australe*, второй от *P. vulgare* (Цвелев, 2004). Пять других видов – *P. fauriei*, *P. kamelinii*, *P. sibiricum*, *P. vulgare*, *P. x vianei*, имеют приблизительно одинаковое количество базальных клеток в основании спорангия и, возможно, также имеют и общее эволюционное происхождение, на это указано в ряде работ, подтверждающих участие генов *P. sibiricum* в формировании генома *P. vulgare* и североамериканского *P. virginianum* L. (Цвелев, 2004; Haufler, 1993). Положение в этой группе *P. fauriei* до настоящего момента остается не



Таблица 2

Морфологические параметры представителей р. *Polypodium* России

Вид	Количество базальных клеток	Количество клеток аннулюса	Цвет сорусов
<i>P. australe</i>	5–6	4–5	Молодые светло-желтые, более зрелые желтовато-коричневые
<i>P. vulgare</i>	(0) 1 (2)	(11) 12–14 (15)	Светло-коричневые
<i>P. interjectum</i>	(2) 3–4 (5)	(10) 12 (13)	Светло-коричневые
<i>P. sibiricum</i>	(0) 1 (2)	(13) 14–18 (19)	Желтовато-коричневые
<i>P. fauriei</i>	(0) 1 (2)	(11) 12–13 (14)	Светло-коричневые
<i>P. kamelinii</i>	(0) 1 (2)	(11) 12–14 (15)	Светло-коричневые
<i>P. × vianei</i>	(1) 2 (3)	(11) 12–13 (14)	Молодые светло-желтые, более зрелые желтовато-коричневые

ЛИТЕРАТУРА

- Цвелев Н.Н.** О роде *Polypodium* (Polypodiaceae) в Восточной Европе и Северной Азии // Ботан. журн., 2004. – Т. 89, № 10. – С. 1646–1652.
- Шмаков А.И.** Конспект папоротников России // Turczaninowia, 2001. – Т. 4, № 1–2. – С. 36–72.
- Шмаков А.И.** Новый *Polypodium* с Алтая // Turczaninowia, 2004. – Т. 7, № 4. – С. 5–7.
- Berton A.** Observation sur les formes du *Polypodium vulgare* L. // Bull. Soc. bot. Fr., 1974. – Vol. 121 (95). – P. 45–53.
- Haider K.** Zur Morphologie und Physiologie der Sporangien Leptosporangiater Farne // Plata, 1954. – Vol. 44. – P. 370–411.
- Haufler H.C., Windtham M.D., Lang F.A., Whitmore S.A.** *Polypodium* L. // Flora of North America, North of Mexico. – Oxford University Press, 1993. – P. 315–323.
- Haufler C. H., Soltis D. E., Soltis P. S.** Phylogeny of the *Polypodium vulgare* complex: Insights from chloroplast DNA restriction site data // Syst. Bot., 1995. – Vol. 20. – P. 110–119.
- Lang F.A.** The *Polypodium vulgare* complex in the Pacific Northwest // Mandrono, 1971. – Vol. 21 (4). – P. 235–254.
- Nardi E., Tommei A.** Osservazioni biosistematiche sul genere “*Polypodium*” L. in Italia // Webbia, 1976. – Vol. 30 (2). – P. 219–256.
- Rothmaler W., Schneider U.** Die Gattung *Polypodium* in Europa // Die Kulturpflanze, 1962. – Beih. 3. – P. 234–248.
- Sigel E.M., Windham M.D., Haufler C.H., Pryer K.M.** Phylogeny, Divergence Time Estimates, and Phylogeography of the Diploid Species of the *Polypodium vulgare* Complex (Polypodiaceae) // Systematic Botany, 2014. – Vol. 39 (4). – P. 1042–1055.
- Triana-Moreno L.A.** Desarrollo del esporangio en *Pecluma eurybasis* var. *vilosa* (Polypodiaceae) // Boletín Científico de Museos. Museo de Historia Natural, 2012. – Vol. 16 (2). – 60–66.
- Wilson K.A.** Ontogeny of the sporangium of *Phlebodium (Polypodium) aureum* // Amer. J. Bot., 1958. – Vol. 45 (6). – P. 483–491.
- Wilson K.A.** Sporangia of the fern genera allied with *Polypodium* and *Vittaria* // Contr. Gray Herb., 1959. – Vol. 185. – P. 97–127.
- Wilson K.A.** The sporangia of three problematic species of *Polypodium* // Amer. Fern J., 1959. – Vol. 49. – P. 147–151.
- Windham M.D., Yatskievych G.** A novel hybrid *Polypodium* (Polypodiaceae) from Arizona // Amer. Fern J., 1995. – Vol. 95(2). – P. 57–67.

SUMMARY

Using light microscopy method, a comparative examination of seven species of the sporangium genus *Polypodium*, distributed in Russia (*P. australe*, *P. interjectum*, *P. vulgare*, *P. sibiricum*, *P. fauriei*, *P. × vianei* and *P. kamelinii*), were conducted. In the work attention was drawn to the number of basal cells and annulus. The results of discriminant analysis and comparative analysis of the average values of morphometric parameters of sori showed the isolated position *P. australe* and *P. interjectum* from the rest of the studied representatives.