

УДК 582.394:581.4(4/5)

А.В. Ваганов  
А.А. Кузнецов

A.V. Vaganov  
A.A. Kuznetsov

## ОСНОВНЫЕ МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ СПОР НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ПОДСЕМЕЙСТВА *PTERIDOIDEAE* С ТЕРРИТОРИИ ЕВРАЗИИ

### BASIC MORPHOLOGICAL FEATURES OF SPORES OF SOME MEMBERS OF THE SUBFAMILY *PTERIDOIDEAE* FROM EURASIA

Методом сканирующей электронной микроскопии (СЭМ) проведено сравнительное исследование представителей подсемейства *Pteridoideae* C. Chr. ex Crabbe, Jermya. Mickel семейства Pteridaceae E.D.M. Kirchn. с территории Евразии: *Pteris* L. (9 видов), *Onychium* Kaulf. (6 видов), *Actiniopteris* Link (5 видов), *Anogramma* Link (2 вида), *Taenitis blechnoides* (Willd.) Sw. Выявлены морфометрические признаки спор представителей *Pteridoideae* на уровне подсемейства, родов и видов.

Семейство Pteridaceae E.D.M. Kirchn. состоит из пяти подсемейств: *Cryptogrammoideae* S. Linds.; *Pteridoideae* C. Chr. ex Crabbe, Jermy a. Mickel; *Ceratopteridoideae* (J. Sm.) R.M. Tryon; *Vittarioideae* (C. Presl) Crabbe, Jermy a. Mickel; *Cheilantheroideae* W.C. Shieh. В *Pteridoideae* входят роды: *Actiniopteris* Link, *Anogramma* Link, *Asplenopsis* Mett., *Austrogramme* E. Fourn., *Cerosora* Bak., *Cosentinia* Tod., *Idiopteris* T.G. Walk., *Jamesonia* Hook. and Grev., *Nephtopteris* Lessinger, *Onychium* Kaulf., *Pityrogramma* Link, *Pteris* L., *Pterozonium* Fee, *Syngamma* J. Sm., *Taenitis* Willd. (Christenhusz et al., 2011; Zhang et al, 2014).

В результате проведенной нами ревизии ботанической литературы крупнейших библиотек и материалов мировых и национальных гербариев (PE, B, P, LE, VLA, TI, KYO) установлено, что *Pteridoideae* на территории Евразии представлено 8 родами: *Pteris* (~140 видов и подвидов), *Onychium* (~8 видов), *Pityrogramma* (4 вида), *Anogramma* (3 вида), *Actiniopteris* (2 вида), *Syngamma* (вид *S. alismifolia* (Presl) J. Smith), *Taenitis* (вид *T. blechnoides* (Willd.) Sw.), а также монотипным родом *Idiopteris* (вид *I. hookeriana* (J.G. Ag.) T.G. Walk.).

В целях уточнения систематики папоротников Pteridaceae нами были изучены морфологические признаки спор папоротников *Pteridoideae*. Исследования проводились на образцах спор, собранных с гербария с территории Евразии. Использование методов сканирующей электронной микроскопии (СЭМ) для целей систематики является более результативным способом изучения морфологии спор, в отличие от устаревших методов с применения светового микроскопа, когда возможно лишь «грубое» описание внешней морфологии и выполнение снимков общего облика споры. Микроснимки спор, полученные с помощью сканирующего электронного микроскопа более информативны, несут больше сведений для решения спорных вопросов в систематике папоротников.

Морфологии спор отдельных представителей *Pteridoideae* в свое время уделялось достаточно внимания в крупных сводках (Belling, Heusserl, 1957; Nayar, Devi, 1966, 1967; Chen, Huang, 1974; Wagner, 1974). Однако, по снимкам, представленным в данных работах, не представляется возможным выявление и описание подробных морфологических структур на родовом и видовом уровнях исследования: строение лезур, экваториальных складок, бугорков на сторонах споры и описания поверхности экзоспория. Таким образом, в работах полувековой давности описания спор, как и сами снимки, содержат недостаточно информации о морфологии спор этой сложной группы папоротников. Возникает необходимость использования современного высокотехнологичного оборудования для дополнения описания спор новыми данными.

Споры для исследования были отобраны с гербарных образцов, хранящихся в Гербариях Национального музея естественной истории (Р), Ботанического сада и Ботанического музея Берлин-Далем (В), Ботанического института Российской академии наук им. В.Л. Комарова (LE) и Национального исследовательского Томского государственного университета (ТК).

Споры исследовались на электронно-ионном сканирующем микроскопе «Quanta 200 3D» Томского материаловедческого центра коллективного пользования Национального исследовательского Томского государственного университета (г. Томск), электронном микроскопе JEOL JSM-6390LA Analytical Scanning Electron Microscope Центра коллективного пользования Ботанического института Российской академии наук им.

В.Л. Комарова (г. Санкт-Петербург). Споры фиксировали на углеродном скотче; для уменьшения влияния заряда использовали метод термического напыления золото-палладиевой смесью или хромом в вакуумной напылительной установке. Поверхность спор сканировали в режиме высокого вакуума при ускоряющем напряжении 2 кВ и увеличении от 1000 до 7000 раз и от 10000 до 16000 раз. Измерения спор осуществляли с использованием программы «Photometer».

Анализ спор проводили по следующим морфологическим признакам (единицы измерения – мкм): 1 – экваториальный диаметр; 2 – полярная ось; 3 – длина лезуры; 4 – ширина лезуры; 5 – ширина экваториальной складки; 6 – ширина валиковидной складки на дистальной стороне споры; 7 – высота валиковидной складки на дистальной стороне споры; 8 – ширина валиковидной складки на проксимальной стороне споры; 9 – высота валиковидной складки на проксимальной стороне споры; 10 – ширина валиковидного утолщения около лезуры; 11 – диаметр бугорков на проксимальной стороне споры; 12 – диаметр выростов на проксимальной стороне споры; 13 – диаметр выростов на дистальной стороне споры.

В результате изучения микроморфологии спор представителей *Pteridoideae* с территории Евразии нами уставлены следующие характерные признаки: тетраэдрические споры с трёхлучевой лезурой, округло-треугольные или треугольно-округлые, лучи лезуры прямые, споры имеют четкий экзоспорий с ярко выраженной скульптурой поверхности и полным отсутствием периспория, поверхность экзоспория от шероховатой до наличия крупных бугорков и валиковидных утолщений, а также встречаются мозговидные складки.

Также выявлены следующие характерные признаки внешней микроморфологии на родовом уровне.

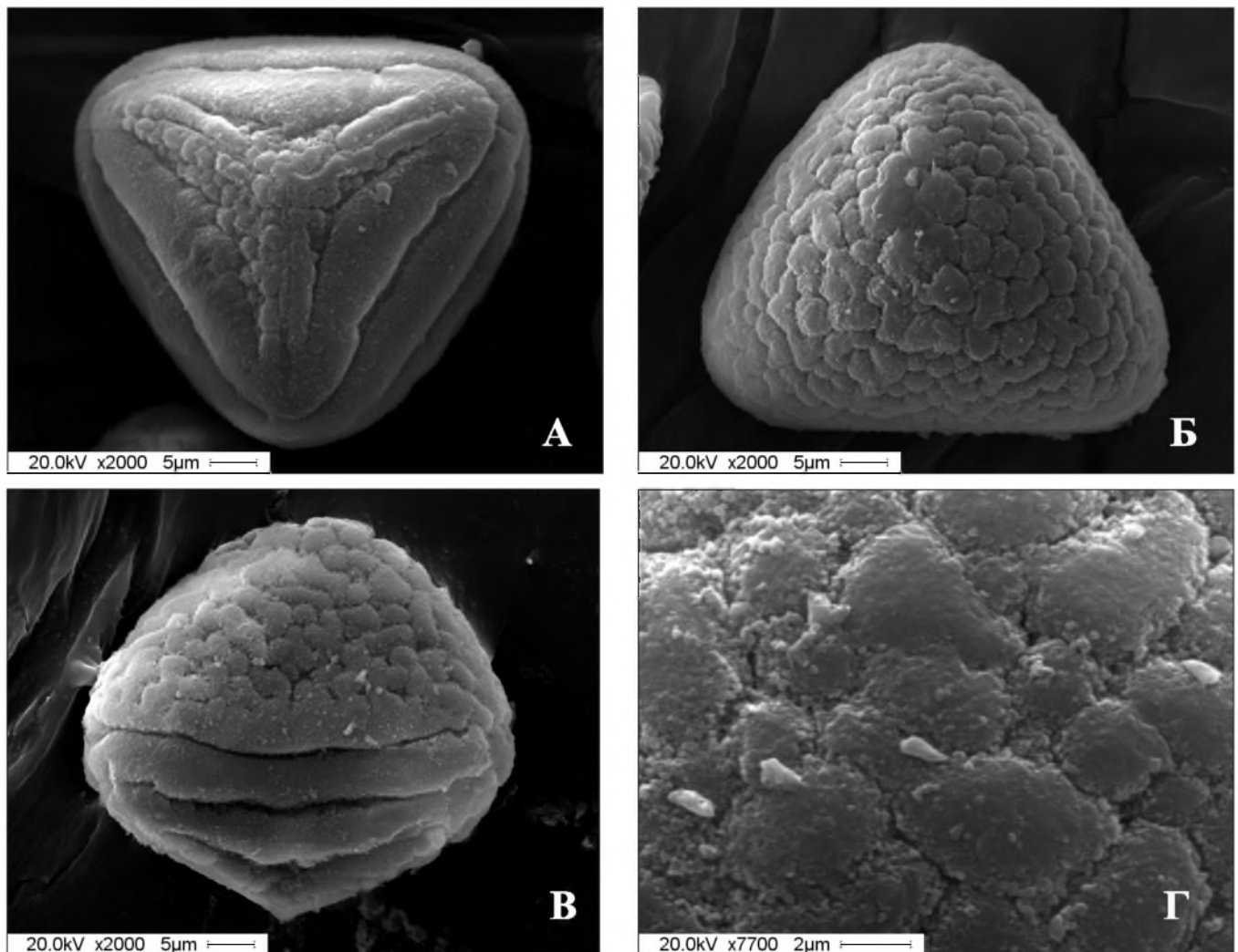


Рис. 1. Электронные микрофотографии (СЭМ) спор *Anogramma leptophylla*: а – проксимальная сторона споры; б – дистальная сторона споры; в – спора в экваториальном положении; г – фрагмент дистальной поверхности споры

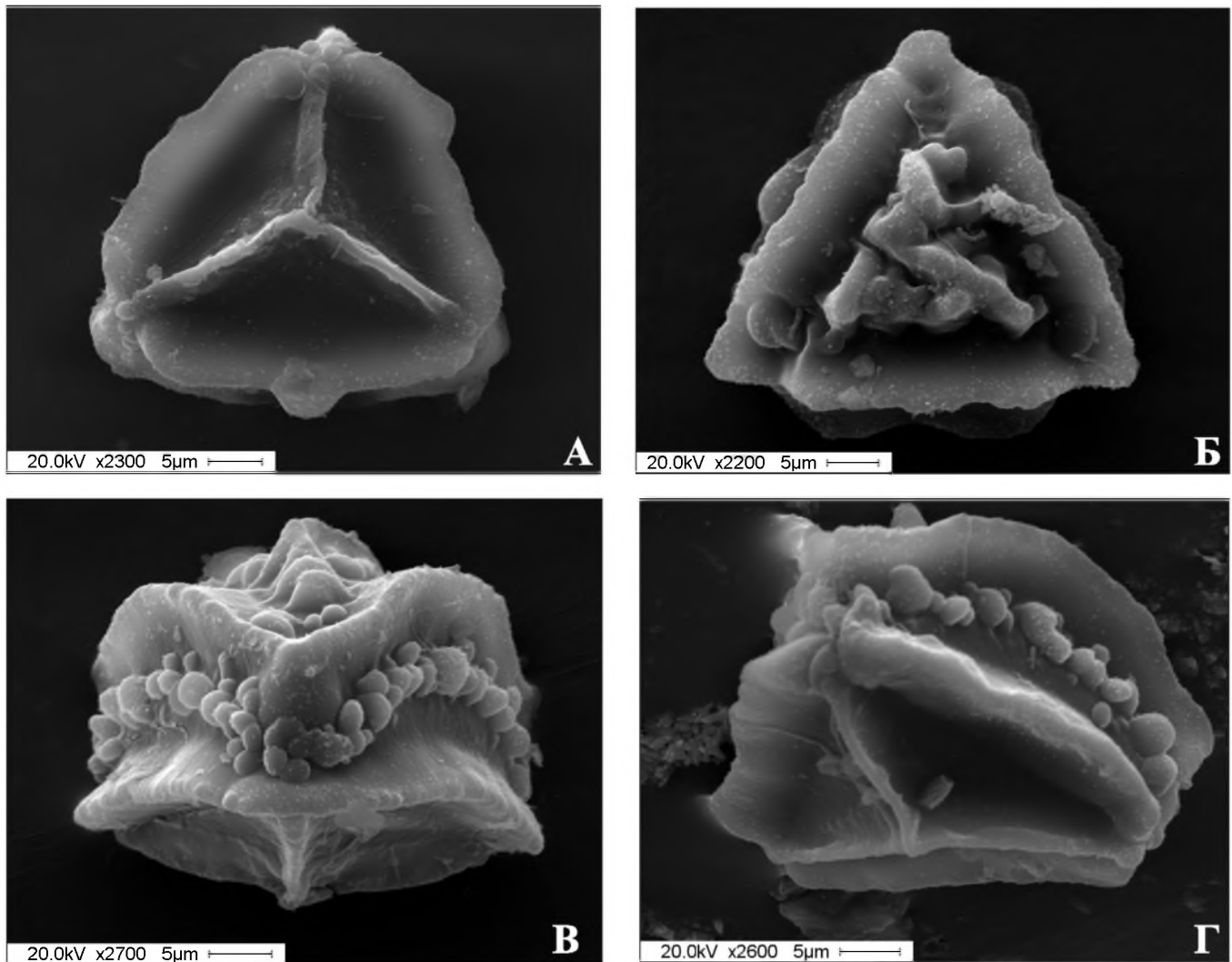


Рис. 2. Электронные микрофотографии (СЭМ) спор *Anogramma microphylla*: а – проксимальная сторона споры; б – дистальная сторона споры; в – спора в экваториальном положении; з – спора в проксимально-экваториальном положении

Род *Pteris* (*P. cretica* L., *P. ensiformis* Burm., *P. henryi* C. Chr., *P. vittata* L., *P. biaurita* L., *P. finotii* Christ, *P. wallichiana* C. Presl., *P. aspericaulis* Wall. ex J. Ag., *P. semipinnata* L.). Споры в проксимально-полярном и дистально-полярном положениях округло-треугольные, преимущественно не лопастные. В экваториальном положении дистальная сторона полусферическая, проксимальная – от острой, пирамидально-трёхгранной (*P. cretica*) до полусферической. Лучи лезуры прямые, чаще погружены в валиковидные утолщения спородермы. В полярном положении присутствует экваториальная складка. Споры *P. ensiformis* имеют на дистальной стороне выросты языковидной и цилиндрической формы (Ваганов и др., 2014).

Род *Onychium* (*O. siliculosum* (Desv.) C. Chr., *O. contiguum* (Wall.) Hope, *O. japonicum* (Thunb.) Kunze, *O. plumosum* Ching, *O. lucidum* (D. Don) Spreng., *O. moupinense* Ching.). Споры в проксимально-полярном и дистально-полярном положениях треугольно-округлые, не лопастные. В экваториальном положении спора от почти округлой формы до слегка уплощенной. Лучи лезуры прямые, приподнимающиеся по всей длине споры, но при этом по обе стороны погруженные в валиковидных утолщениях спородермы. В полярном положении присутствует экваториальная складка. Вне лезур и валиковидных утолщений на проксимальной стороне споры находятся удлиненные бугорки, по краям сливающиеся в сплошные складки извилистой формы. На дистальной стороне имеются извилистые складки, уплотняющиеся у видов *O. lucidum* и *O. japonicum* до «мозговидных» (Ваганов и др., 2012).

Род *Actiniopteris* Link (*A. australis* (L. f.) Link, *A. dimorpha* Pichi-Serm., *A. kornasii* Medwecka-Kornaš, *A. radiata* (Koenig ex Sw.) Link, *A. semiflabellata* Pichi-Serm., *A. pauciloba* Pichi-Serm.). Споры в проксимально-полярном и дистально-полярном положениях треугольно-округлые или округло-треугольные, преиму-



щественно не лопастные. В экваториальном положении дистальная сторона споры полусферическая, проксимальная – округло-треугольная, слегка уплощённая. Лучи лезуры прямые. Валиковидные утолщения спородермы вдоль лучей лезуры отсутствуют. На дистальной стороне у всех видов присутствуют «мозговидные» складки (Кузнецов и др., 2009).

При исследовании представителей подсемейства *Pteridoideae* с территории Евразии выявлены следующие характерные признаки внешней микроморфологии на видовом уровне.

*Anogramma leptophylla* (L.) Link (рис. 1). Споры в проксимально-полярном и дистально-полярном положениях округло-треугольные, не лопастные. Экваториальный диаметр (42,6)44(45,4) мкм. Полярная ось (40,9)41,7(42,5) мкм. В экваториальном положении дистальная сторона споры полусферическая, проксимальная – округло-треугольная, слегка уплощённая. Лучи лезуры прямые (16,0)17,55(19,1) мкм дл., (0,4)0,6(0,8) мкм шир., утопают в валиковидных утолщениях спородермы шириною (1,5)1,95(2,4). Ширина валиковидной складки на проксимальной стороне споры (2,9)3,95(5,0) мкм. Ширина экваториальной складки в полярном положении (4,9)5,05(5,2) мкм. Бугорки округлой формы на дистальной стороне в диаметре (1,4)3,6(5,8) мкм. Поверхность экзоспория на дистальной стороне зернистая, четко выраженная, бугорки (0,2) 0,4 (0,6) мкм в диам. Поверхность экзоспория на проксимальной стороне шероховатая. Исследованный образец: Universitatis Hebraicae Hierosolymitanae Divisio Botanica Flora Terrae Israelis Exsiccata. Philistaeap Plain, Mikve Israel, 16.3.1945. Lwg. A. Grizi (LE!).

Таблица 1

Морфологические параметры спор некоторых представителей *Pteridoideae* с территории Евразии

Вид	Экваториальный диаметр, мкм	Длина лезуры, мкм	Ширина лезуры, мкм
<i>Pteris cretica</i>	(36,9) 38,45 (40,0)	(11,4) 12,65 (13,9)	(0,8) 1,0 (1,2)
<i>Pteris ensiformis</i>	(39,5) 40,7 (41,9)	(13,4) 14,55 (15,7)	(1,2) 1,4 (1,6)
<i>Pteris henryi</i>	(27,6) 28,4 (29,2)	(7,8) 9,1 (10,4)	(0,8) 1,2 (1,6)
<i>Pteris vittata</i>	(48,3) 50,8 (53,3)	(20,8) 21,15 (21,5)	(1,1) 1,2 (1,3)
<i>Pteris biaurita</i>	(38,3) 42,34 (44,6)	(14,4) 15,2 (18,7)	(0,8) 0,98 (1,2)
<i>Pteris finotii</i>	(31,4) 32,3 (33,2)	(11,7) 12,6 (13,5)	(0,6) 0,8 (1,0)
<i>Pteris wallichiana</i>	(39,6) 40,5 (41,4)	(13,5) 15,1 (16,7)	(0,8) 1,0 (1,2)
<i>Pteris aspericaulis</i>	(52,2) 56,34 (59,7)	(16,77) 18,7 (19,8)	(1,1) 1,24 (1,4)
<i>Pteris semipinnata</i>	(34,5) 35,65 (36,8)	(11,4) 12,95 (14,5)	(0,7) 0,85 (1,0)
<i>Onychium japonicum</i>	(30,7) 36,4 (42,1)	(13,0) 14,4 (15,8)	(1,1) 1,6 (2,1)
<i>Onychium lucidum</i>	(33,8) 36,35 (38,9)	(12,2) 14,8 (17,4)	(0,8) 1,25 (1,7)
<i>Onychium moupinense</i>	(31,45) 36,69 (41,93)	(16,79) 17,29 (17,79)	(1,28) 1,67 (2,06)
<i>Onychium plumosum</i>	(35,1) 39,3 (43,5)	(12,5) 14,75 (17,0)	(0,8) 1,5 (2,2)
<i>Onychium siliculosum</i>	(47,11) 50,95 (54,78)	(18,58) 19,2 (19,81)	(1,19)1,47 (1,74)
<i>Onychium contiguum</i>	(58,2) 65,1 (72,0)	(24,7) 26,5 (28,3)	(1,4) 1,6 (1,8)
<i>Actinopteris australis</i>	(46,4) 49,35 (53,4)	(23,2) 26,1 (29,0)	(1,1) 2,5 (3,9)
<i>Actinopteris dimorpha</i>	(46,5) 54,5 (62,5)	(25,8) 27,5 (31,1)	(2,1) 2,2 (2,3)
<i>Actinopteris pauciloba</i>	(50,7) 58,4 (66,1)	(23,1) 25,35 (27,6)	(1,4) 1,7 (2,0)
<i>Actinopteris radiata</i>	(36,6) 40,15 (43,7)	(14,8) 16,8 (18,8)	(0,5) 0,95 (1,4)
<i>Actinopteris semiflabellata</i>	(55,0) 60,85 (66,7)	(26,8) 31,2 (35,6)	(1,3) 2,25 (3,2)
<i>Anogramma leptophylla</i>	(42,6) 44 (45,4)	(16,0) 17,55 (19,1)	(0,4) 0,6 (0,8)
<i>Anogramma microphylla</i>	(35,7) 38,05 (40,4)	(15,0) 16,35 (17,7)	(1,2) 1,5 (1,8)
<i>Taenitis blechnoides</i>	(39,0) 40,36(42,7)	(13,8)14,7(16,0)	(0,8)0,95(1,1)

*Anogramma microphylla* (Hook.) Diels (см. рис. 2). Споры в проксимально-полярном положении треугольно-округлые не лопастные, а в дистально-полярном положении – треугольные, лопастные. Экваториальный диаметр (35,7)38,05(40,4) мкм. Полярная ось (28,6)29,7(30,8) мкм. В экваториальном положении дистальная сторона споры полусферическая, проксимальная – уплощенная. Лучи лезуры прямые (15,0)16,35(17,7) мкм дл., (1,2)1,5(1,8) мкм шир., высоко возвышаются над поверхностью спородермы. Ширина валиковидной складки на дистальной стороне споры (1,2)1,3(1,4) мкм, высота (5,3)7,0(8,7) мкм. Ширина валиковидной складки на проксимальной стороне споры (5,7)6,4(7,1) мкм, высота (1,0)1,1(1,2) мкм. Между проксимальной и дистальной складками по экватору споры расположены в линию шаровидные бугорки (1,0)2,4(3,8) мкм в диам. На дистальной стороне имеются извилистые складки (2,2)2,75(3,3) мкм шир. Поверхность экзоспория гладкая, без выростов. Исследованный образец: From the Herbarium of the Royal Gardens, Kew №1054, Himalaya. Now 2/35 (LE!).

*Taenitis blechnoides*. Споры в проксимально-полярном положении треугольно-округлые не ло-

пастные, а в дистально-полярном положении округло-треугольные, лопастные. Экваториальный диаметр (39,0)40,36(42,7) мкм. Полярная ось (25,5)26,2(27,7) мкм. В экваториальном положении дистальная сторона полусферическая, проксимальная – плоская. Лучи лезуры прямые (13,8)14,7(16,0) мкм дл., (0,8)0,95(1,1) мкм шир., погруженные по обе стороны в шероховатые бугорки (0,9)1,2(1,5) мкм в диам. Вне лезур и области шероховатых бугорков поверхность экзоспория покрыта мелкими бугорками (0,2)0,3(0,5) мкм в диам. На дистальной стороне находятся продолговатые бугорки (1,8)2,2(2,5) мкм дл., (1,1)1,24(1,4) мкм шир. Поверхность экзоспория шероховатая, без выростов. Исследованный образец: Hainan. Shan Mong, Fairly common: dry, gentle slope, clay, tricket, rect. Coll. Lau S.K., №2935 (LE!) (Ваганов и др., 2014).

Сравнение морфометрических параметров спор (экваториальный диаметр, длина и ширина лезуры) некоторых представителей *Pteridoideae* с территории Евразии представлены в таблице 1.

Исследование выполнено при поддержке Министерства образования и науки Российской Федерации (грант МК-6100.2013.4).

#### ЛИТЕРАТУРА

- Ваганов А.В., Шалимов А.П., Шауло Д.Н.** Морфология спор некоторых представителей подсемейства *Pteridoideae* семейства *Pteridaceae* // Растительный мир Азиатской России, 2014. – № 2 (14). – С. 29–36.
- Ваганов А.В., Шмаков А.И., Кузнецов А.А., Гуреева И.И., Бабешина Л.Г.** Морфологический анализ спор видов *Onychium* Kaulf. (Cryptogrammaceae) // Turczaninowia, 2012. – Т. 15, № 3. – С. 59–67.
- Кузнецов А.А., Гуреева И.И., Ваганов А.В., Шмаков А.И.** Морфологический анализ спор видов рода *Actiniopteris* Link (Cryptogrammaceae) // Turczaninowia, 2009. – Т. 12, № 1. – С. 5–16.
- Belling A.J., Heusserl C.J.** Spore morphology of the Polypodiaceae of northeastern North America. II // Bulletin of the Torrey Botanical Club, 1957. – Vol. 102, № 3. – P. 115–127.
- Christenhusz M.J.M., Zhang X.-Ch., Schneider H.** A linear sequence of extant families and genera of lycophytes and ferns // Phytotaxa, 2011. – Vol. 19. – P. 7–54.
- Chen S.-H., Huang T.-Ch.** Spore morphology of Formosan Pteridaceae // Taiwania, 1974. – Vol. 19, № 2. – P. 179–229.
- Nayar B.K., Devi S.** Spore Morphology of the Pteridaceae I. The Pteridoid Ferns // Grana Palynologica, 1966. – Vol. 6, № 3. – P. 476–502.
- Nayar B.K., Devi S.** Spore Morphology of the Pteridaceae II. The Gymnogrammoid Ferns // Grana Palynologica, 1967. – Vol. 7, № 2–3. – P. 568–600.
- Wagner W.H., Jr.** Structure of Spores in Relation to Fern Phylogeny // Annals of the Missouri Botanical Garden, 1974. – Vol. 61, № 2. – P. 332–353.
- Zhang L., Rothfels C.J., Ebihara A., Schuettpelz E., P  chon T.L., Kamau P., He H., Zhou X.-M., Prado J., Field A., Yatskievych G., Gao X.-F., Zhang Li-B.** A global plastid phylogeny of the brake fern genus *Pteris* (Pteridaceae) and related genera in the Pteridoideae // Cladistics, 2014. – P. 1–18 (DOI: 10.1111/cla.12094, статья впервые опубликована на сайте: 31 июля 2014 г.).

#### SUMMARY

The method of scanning electronic microscopy (SEM) was used to carry out relative research of ten representatives of subfamily *Pteridoideae* C. Chr. ex Crabbe, Jermya. Mickel of family Pteridaceae E.D.M. Kirchn. from Eurasia. These were *Pteris* L. (9 species), *Onychium* Kaulf. (6 species), *Actiniopteris* Link (5 species), *Anogramma* Link (2 species), *Taenitis blechnoides* (Willd.) Sw. We identified morphometric features of dispute Pteridoideae representatives at the subfamily, genus and species levels..