

**МОРФОЛОГИЯ СПОР НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ
ПОДСЕМЕЙСТВА PTERIDOIDEAE СЕМЕЙСТВА PTERIDACEAE**

А.В. Ваганов¹, А.П. Шалимов¹, Д.Н. Шауло²

¹Алтайский государственный университет,
656049, Барнаул, просп. Ленина, 61, e-mail: bot@asu.ru

²Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, e-mail: dshaulo@yandex.ru

Методом сканирующей электронной микроскопии (СЭМ) проведено сравнительное исследование шести представителей подсемейства *Pteridoideae* C. Chr. ex Crabbe, Jermy et Mickel семейства *Pteridaceae* E.D.M. Kirchn.: *Jamesonia auriculata* A.F. Tryon, *Pteris aspericaulis* Wallich ex J. Agardh, *P. biaurita* L., *P. tenera* Kaulf., *P. umbrosa* R. Br., *Taenitis blechnoides* (Willd.) Sw. В результате морфологических описаний выявлены признаки, позволяющие судить о принадлежности исследуемых видов к одному подсемейству – *Pteridoideae*.

Ключевые слова: подсемейство *Pteridoideae*, семейство *Pteridaceae*, *Pteris*, *Jamesonia*, *Taenitis*, морфология спор, сканирующая электронная микроскопия (СЭМ).

**SPORE MORPHOLOGY OF SOME REPRESENTATIVES
OF PTERIDACEAE SUBFAMILY PTERIDOIDEAE**

A.V. Vaganov¹, A.P. Shalimov¹, D.N. Shaulo²

¹Altai State University,
656049, Barnaul, Lenina str., 61, e-mail: bot@asu.ru

²Central Siberian Botanical Garden, SB RAS,
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101, e-mail: dshaulo@yandex.ru

The method of scanning electronic microscopy (SEM) carries out relative research of ten representatives of subfamily *Pteridoideae* C. Chr. ex Crabbe, Jermy et Mickel family *Pteridaceae* E.D.M. Kirchn.: *Jamesonia auriculata* A.F. Tryon, *Pteris aspericaulis* Wallich ex J. Agardh, *P. biaurita* L., *P. tenera* Kaulf., *P. umbrosa* R. Br., *Taenitis blechnoides* (Willd.) Sw. As a result, morphological descriptions revealed signs that would reveal the ownership of the studied species to one subfamily – *Pteridoideae*.

Key words: subfamily *Pteridoideae*, family *Pteridaceae*, *Pteris*, *Jamesonia*, *Taenitis*, morphology of the spores, scanning electronic microscopy (SEM).

ВВЕДЕНИЕ

Семейство *Pteridaceae* E.D.M. Kirchn. считается одним из самых сложных по числу неразрешенных вопросов в систематике его таксономических рангов. Ввиду слабой изученности представителей этого семейства, а также отсутствия доказательных методик его окончательный объем не установлен. Представители семейства *Pteridaceae* распространены на всех континентах, за исключением Антарктиды. Максимальное видовое разнообразие наблюдается в тропических и субтропических широтах Старого и Нового Света.

Система семейства *Pteridaceae* на фоне разрабатываемых систем папоротников неоднократно дорабатывалась. В настоящее время использование методов молекулярной генетики для систематических задач в ряде капитальных трудов (Smith et al., 2006;

Schuettelpelz et al., 2007; Christenhusz et al., 2011) позволило доказать с учетом глубокого анализа ранее предлагаемых систем принадлежность к семейству *Pteridaceae* пяти подсемейств: *Cryptogrammoideae* S. Linds.; *Pteridoideae* C. Chr. ex Crabbe, Jermy et Mickel; *Ceratopteridoideae* (J. Sm.) R.M. Tryon; *Vittarioideae* (C. Presl) Crabbe, Jermy et Mickel; *Cheilantheroideae* W.C. Shieh. При построении системы семейства сведения по отдельным генам хлоропластной и ядерной ДНК использовались для того, чтобы воссоздать межродственные связи в системе семейства *Pteridaceae* с помощью филогенетических деревьев.

Подсемейства *Ceratopteridoideae* и *Cheilantheroideae*, возводимые рядом авторов в ранг семейств, считаются наиболее устойчивыми в мировой системе папоротников, в том числе ввиду наличия стабильных

признаков внешней морфологии. В подсемействах *Vittarioideae*, *Cryptogrammoideae* и *Pteridoideae* сложилась обратная ситуация – до настоящего времени не существует однозначных доказательств обоснованности включения в состав указанных подсемейств ряда папоротников. В процессе изучения папоротников (так сложилось исторически) в подсемейство *Pteridoideae* включали роды, которые не могли по ряду причин обоснованно отнести к той или иной таксономической категории.

Так, в работе (Chen, Huang, 1974) по спорам папоротников семейства *Pteridaceae* с территории Формозы (Тайвань) из-за использования “сырой” и не доработанной системы папоротников этого семейства, а также неверного понимания его объема была ошибочно предложена классификация морфологии спор. В итоге для данного семейства разработана классификация с двумя типами спор – билатеральные и трехлучевые тетраэдрические. Ввиду этого необходимо сравнить результаты наших анатомо-морфологических и молекулярно-генетических исследований с новыми сведениями по систематике той или иной таксономической группы.

Кроме сведений, получаемых методами молекулярной генетики, для выяснения филогенетических границ родов и установления более четких различий между ними в последние годы часто применяют результаты микрофотографирования сканирующим микроскопом. Микроснимки спор более информативны, они несут больше сведений для решения спорных вопросов в систематике папоротников сложных групп.

Морфологии спор отдельных представителей подсемейства *Pteridoideae* в свое время уделялось до-

статочно внимания в крупных сводках, посвященных этой группе папоротников (Belling, Heusserl, 1957; Nayar, Devi, 1966, 1967; Chen, Huang, 1974; Wagner, 1974). Однако в этих работах приводятся описания лишь по некоторым представителям подсемейства *Pteridoideae*. Снимки спор в статьях А.А. Беллинга и С.А. Хейсслера, а также В.К. Найар с С. Деви пригодны лишь для описания формы и снятия очень “грубых” замеров при биометрических исследованиях. По снимкам, представленным в этих работах, невозможно выявить и описать подробно морфологические структуры, строение лезур, экваториальные складки, бугорки на сторонах спор и поверхность экзоспория. Точное установление размеров всех структур спор и их описание необходимо для выявления общих признаков на межродовом, видовом и межсекционных уровнях. Таким образом, в работах полувековой давности описания спор, как и сами снимки, содержат недостаточно информации о морфологии спор этой сложной группы папоротников и требуют современного высокотехнологичного оборудования и дополнения новыми данными.

Однако обзорные работы по морфологии спор папоротников семейства *Pteridaceae* позволяют все же получить общие сведения по ряду стабильных признаков, характерных подсемейству *Pteridoideae*: тетраэдрические споры с трехлучевой лезурой, округло-треугольные или треугольно-округлые, они имеют четкий экзоспорий с ярко выраженной скульптурой поверхности и полное отсутствие периспория, поверхность экзоспория от шероховатой до крупных бугорков и валиковидных утолщений (Belling, Heusserl, 1957; Nayar, Devi, 1966, 1967; Chen, Huang, 1974; Wagner, 1974).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для исследования послужили образцы спор, отобранные с гербарного материала в Гербарии Ботанического института имени В.Л. Комарова РАН (г. Санкт-Петербург). Для исследования было отобрано 6 образцов по 6 видам подсемейства *Pteridoideae* с территории Центральной и Восточной Азии, а также Южной Америки. Изучение спор проводили в лаборатории Института водных и экологических проблем (ИВЭП СО РАН, г. Барнаул) на сканирующем электронном микроскопе Hitachi-S 3400 N фирма Hitachi High-Technologies Corp. и на микроскопе JEOL JSM-6390LA Analytical Scanning Electron Microscope в Центре коллективного пользования БИН РАН. Споры наносили на двусторонний скотч, крепили на металлические предметные столики диаметром 10 мм. Поверхность спор обрабатывали золотопалладиевой смесью в вакуумной напылительной установке Emitech SC 7620/QT S около 6 мин, а в напылительной установке JEOL SPUTTER JFC-1100 – 7–10 мин.

Все образцы спор исследовали в режиме высокого вакуума. Сканирование образцов осуществляли при увеличении от 400 (общий вид спор) до 14 000 (поверхность экзоспория).

При анализе спор использовали следующие морфологические признаки: 1 – экваториальный диаметр, мкм; 2 – полярная ось; 3 – длина лезуры; 4 – ширина лезуры; 5 – ширина экваториальной складки; 6 – ширина валиковидного утолщения; 7 – толщина валиковидной складки на дистальной стороне споры; 8 – толщина валиковидной складки на проксимальной стороне споры; 9 – ширина валиковидного утолщения около лезуры; 10 – диаметр бугорков на проксимальной стороне споры; 11 – диаметр выростов на проксимальной стороне споры; 12 – диаметр выростов на дистальной стороне споры; 13 – ширина валиковидного утолщения по контуру дистальной стороны споры; 14 – ширина валико-

видного утолщения по контуру проксимальной стороны споры; 15 – поперечная складка по углам

споры. Измерения проводили в 25-кратной повторности.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Ниже приводятся описания и оригинальные микрофотографии спор видов из подсемейства *Pteridoideae*.

1. *Jamesonia auriculata* A.F. Tryon (рис. 1, а-г). Споры в проксимально- и дистально-полярном положении округло-треугольные, лопастные. Экваториальный диаметр 42.38 (от 40.9 до 44.6) мкм. Полярная ось 25.7 (от 23.4 до 28.1) мкм. В экваториальном положении дистальная сторона плоская, проксимальная – слегка выпуклая. Лучи лезуры прямые – 16.77 (от 15.8 до 17.6) мкм дл., 1.28 (от 1.0 до 1.5) мкм шир., погруженные по обе стороны в валиковидные утолщения спородермы шириной 2.72 (от 2.4 до 2.9) мкм. Вне лезур и валиковидных утолщений на проксимальной

стороне споры находятся бугорки, слегка приподнимающиеся над поверхностью спор диаметром 2.02 (от 1.2 до 2.7) мкм. Ширина экваториальной складки 6.03 (от 4.6 до 7.6) мкм. По обе стороны от экваториальной складки с проксимальной стороны валиковидная складка по всему контуру составляет 7.16 (от 5.2 до 8.4) мкм шир., а с дистальной – 7.52 (от 6.5 до 8.3) мкм шир. Бугорки на дистальной стороне выступают над поверхностью незначительно, имеют диаметр 4.3 (2.7 до 4.9) мкм. Поверхность экзоспория незначительно шероховатая, без выростов.

Исследованный образец: Venezuela, pra Merida, paramu de la Negra, above la Lanada. 14.II.1939, No. 7050, Alston (isotypus, LE!).

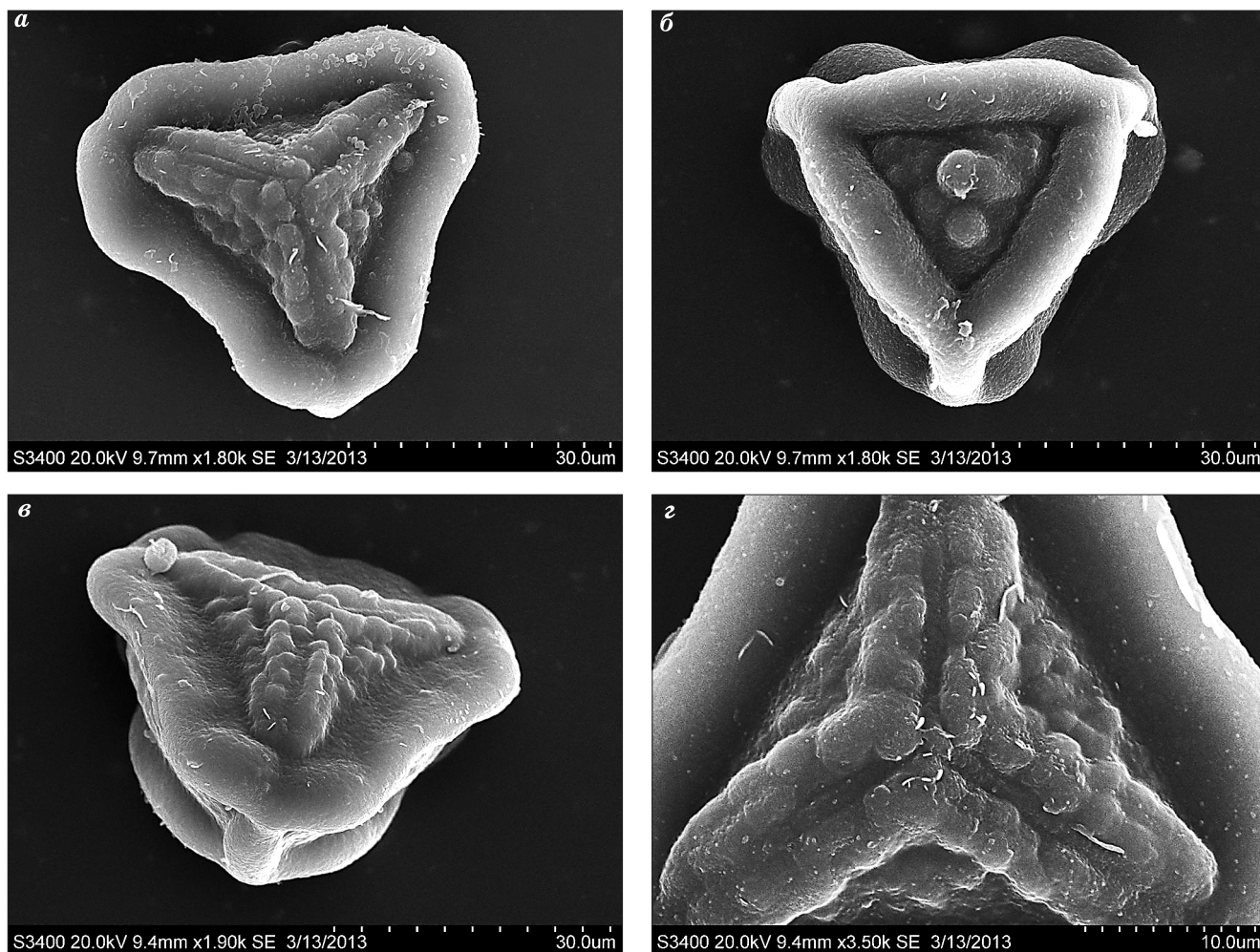


Рис. 1. Электронные микрофотографии (СЭМ) спор *Jamesonia auriculata*:

а – проксимальная сторона споры; б – дистальная сторона споры; в – спора в проксимально-экваториальном положении; г – фрагмент проксимальной поверхности споры.

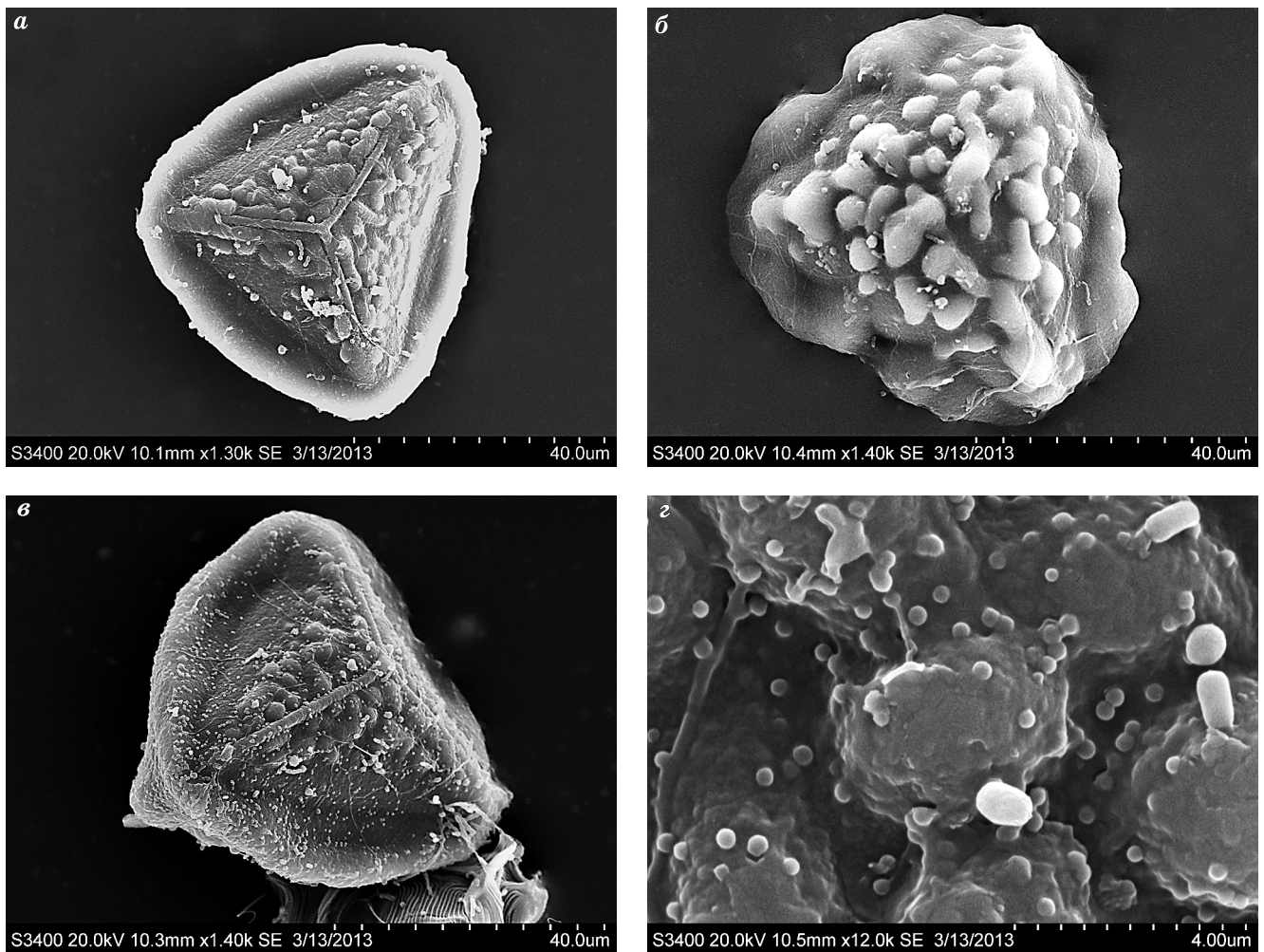


Рис. 2. Электронные микрофотографии (СЭМ) спор *Pteris aspericaulis*:

a – проксимальная сторона споры; *б* – дистальная сторона споры; *в* – спора в проксимально-экваториальном положении; *г* – фрагмент дистальной поверхности споры.

2. *Pteris aspericaulis* Wallich ex J. Agardh (рис. 2, *a–г*). Споры в проксимально- и дистально-полярном положениях округло-треугольные, не лопастные. Экваториальный диаметр 56.34 (от 52.2 до 59.7) мкм. Полярная ось 35.0 (от 33.2 до 37.4) мкм. В экваториальном положении дистальная сторона полусферическая, проксимальная – выпуклая. Лучи лезуры прямые – 18.7 (от 16.77 до 19.8) мкм дл., 1.24 (от 1.1 до 1.4) мкм шир., слабо погруженные по обе стороны в валиковидные утолщения спородермы шириной 2.28 (от 1.9 до 2.9) мкм. Вне лезур и валиковидных утолщений на проксимальной стороне спор находятся бугорки диаметром 1.96 (от 1.4 до 2.6) мкм. Ширина экваториального валиковидного утолщения 6.9 (от 6.1 до 7.8) мкм. Валиковидные складки на дистальной стороне спор составляют 3.56 (от 2.5 до 4.9) мкм шир., бугорки – 2.6 (от 1.0 до 3.3) мкм в диам. Поверхность экзоспория незначительно шероховатая, без выростов.

Исследованный образец: *Nepalia*. D`Candolle (isotypus, LE!).

3. *Pteris biaurita* L. (рис. 3, *a–г*). Споры в проксимально- и дистально-полярном положениях треугольно-округлые, не лопастные. Экваториальный диаметр 42.34 (от 38.3 до 44.6) мкм. Полярная ось 28.5 (от 27.2 до 29.8) мкм. В экваториальном положении дистальная сторона полусферическая, проксимальная – выпуклая. Лучи лезуры прямые – 15.2 (от 14.4 до 18.7) мкм дл., 0.98 (от 0.8 до 1.2) мкм шир., погруженные по обе стороны в валиковидные утолщения спородермы шириной 2.06 (от 1.7 до 2.3) мкм. Вне лезур и валиковидных утолщений на проксимальной стороне споры находятся бугорки диаметром 1.52 (от 0.9 до 2.3) мкм. Ширина экваториального валиковидного утолщения 5.9 (от 5.1 до 6.7) мкм. Валиковидные складки на дистальной стороне спор составляют 3.07 (от 2.6 до 3.4) мкм шир., бугорки – 3.97 (от 3.7 до

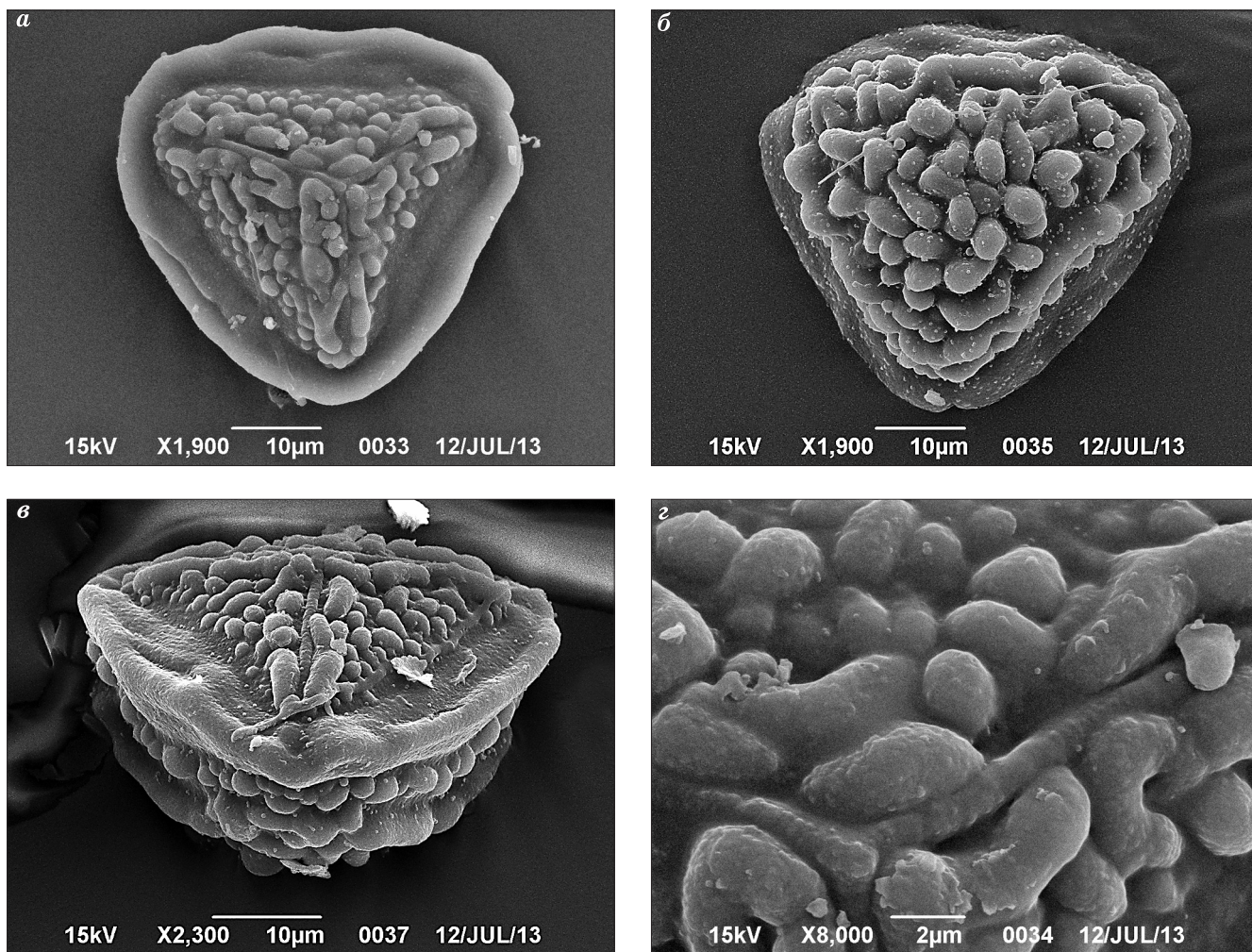


Рис. 3. Электронные микрофотографии (СЭМ) спор *Pteris biaurita*:

a – проксимальная сторона споры; *б* – дистальная сторона споры; *в* – спора в проксимально-экваториальном положении; *г* – фрагмент проксимальной поверхности споры.

4.9) мкм в диам. Поверхность экзоспория незначительно шероховатая, без выростов.

Исследованный образец: China, Yunnan, Syetov, A. Henry, No. 12957A (LE!).

4. *Pteris tenera* Kaulf. (рис. 4, *a-г*). Споры в проксимально- и дистально-полярном положениях треугольно-округлые, не лопастные. Экваториальный диаметр 41.1 (от 40.4 до 41.6) мкм. Полярная ось 28.0 (от 26.8 до 29.8) мкм. В экваториальном положении дистальная сторона полусферическая, проксимальная – выпуклая. Лучи лезуры прямые – 18.77 (от 16.4 до 20.4) мкм дл., 1.38 (от 1.1 до 1.7) мкм шир., погруженные по обе стороны в валиковидные утолщения спородермы шириной 2.86 (от 2.3 до 3.5) мкм. Вне лезур и валиковидных утолщений на проксимальной стороне спор находятся бугорки диаметром 2.22 (от 1.5 до 3.1) мкм, а также валиковидные утолщения шириной 2.38 (2.1 до 2.5) мкм. Ширина экваториального

валиковидного утолщения 3.48 (от 3.0 до 3.9) мкм. По обе стороны от экваториального валиковидного утолщения расположены экваториальные складки шириной 3.04 (от 1.8 до 3.7) мкм. Валиковидная складка близ проксимальной стороны составляет 3.38 (от 2.5 до 4.2) мкм шир., а близ дистальной – 3.36 (от 3.1 до 3.9) мкм шир. Бугорки на проксимальной стороне диаметром 2.22 (от 1.5 до 3.1) мкм. Поверхность экзоспория мелкобугорчатая, без выростов.

Исследованный образец: Kaulf Enum sp. 191. Нб. Cha, Chile leg Cha (typus, LE!).

5. *Pteris umbrosa* R. Br. (рис. 5, *a-г*). Споры в проксимально- и дистально-полярном положениях треугольно-округлые, не лопастные. Экваториальный диаметр 36.65 (от 35.6 до 38.1) мкм. Полярная ось 26.8 (от 25.1 до 27.9) мкм. В экваториальном положении дистальная сторона полусферическая, проксимальная – выпуклая. Лучи лезуры прямые – 16.8 (от 16.0 до

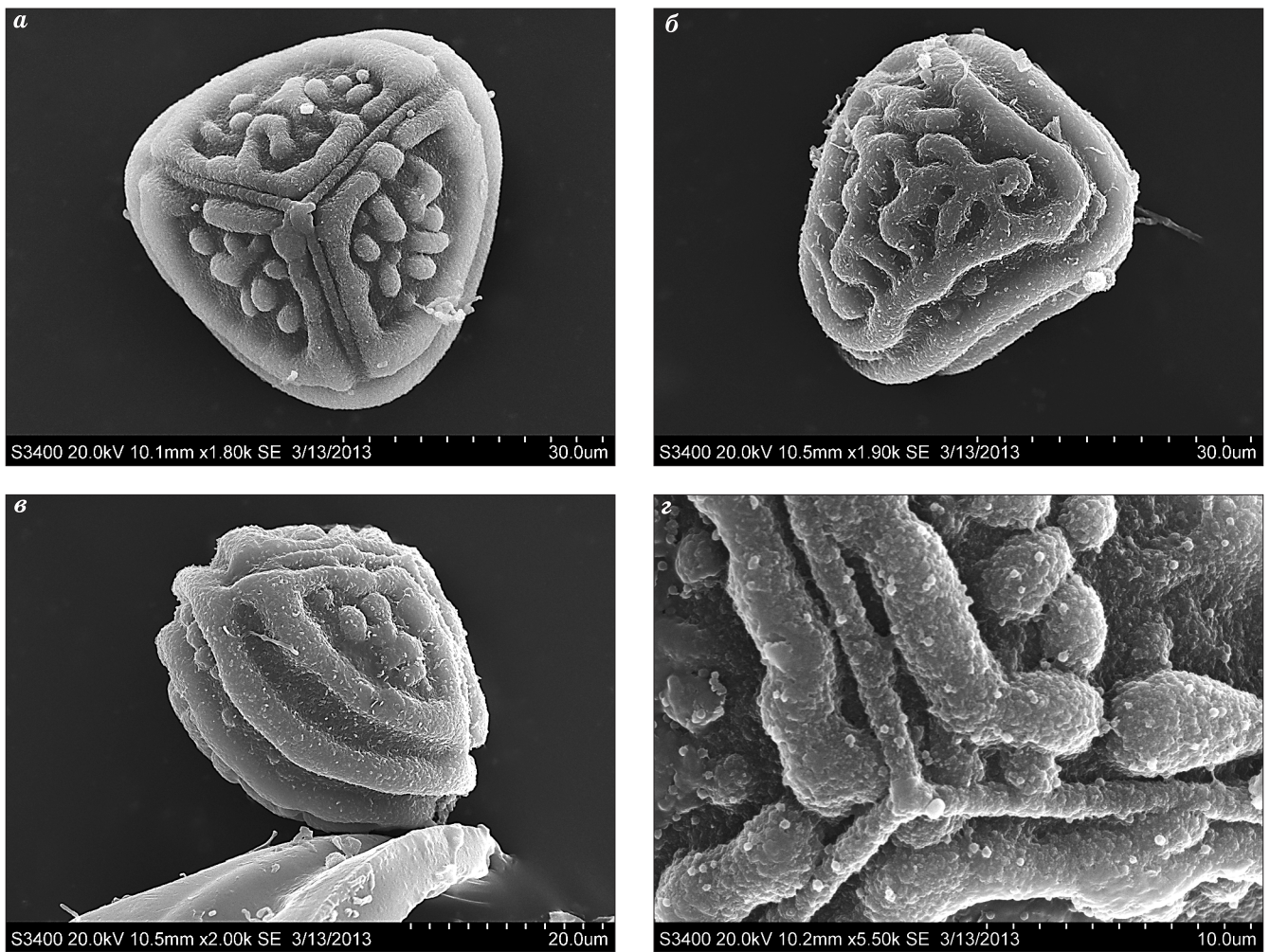


Рис. 4. Электронные микрофотографии (СЭМ) спор *Pteris tenera*:

a – проксимальная сторона споры; *б* – спора в дистально-экваториальном положении; *в* – спора в экваториальном положении; *z* – фрагмент проксимальной поверхности споры.

17.6) мкм дл., 0.96 (от 0.7 до 1.3) мкм шир., погруженные по обе стороны в валиковидные утолщения спородермы шириной 2.5 (от 2.2 до 2.7) мкм. Вне лезур и валиковидных утолщений на проксимальной стороне споры находятся бугорки диаметром 1.46 (от 1.3 до 1.8) мкм. Ширина экваториального валиковидного утолщения 4.7 (от 3.8 до 5.6) мкм. Валиковидные складки на дистальной стороне споры 2.3 (от 1.5 до 3.1) мкм шир. Поверхность экзоспория почти гладкая, без выростов.

Исследованный образец: Herb. Н. Christ. Bale (isotype, LE!).

6. *Taenitis blechnoides* (Willd.) Sw. (рис. 6, *a-z*). Споры в проксимально-полярном положении треугольно-округлые, не лопастные, а в дистально-полярном – округло-треугольные, лопастные. Экваториальный диаметр 40.36 (от 39.0 до 42.7) мкм. Полярная ось 26.2 (от 25.5 до 27.7) мкм. В экваториальном положении дистальная сторона полусферическая, проксимальная – плоская. Лучи лезуры прямые – 14.7 (от 13.8 до

16.0) мкм дл., 0.95 (от 0.8 до 1.1) мкм шир., погруженные по обе стороны в шероховатые бугорки диаметром 1.2 (от 0.9 до 1.5) мкм. Вне лезур и области шероховатых бугорков поверхность экзоспория покрыта мелкими бугорками диаметром 0.3 (от 0.2 до 0.5) мкм. На дистальной стороне находятся продолговатые бугорки – 2.2 (от 1.8 до 2.5) мкм дл., 1.24 (от 1.1 до 1.4) мкм шир. Поверхность экзоспория шероховатая, без выростов.

Исследованный образец: Hainan. Shan Mong, Fairly common: dry, gentle slope, clay, tricket, erect. Coll. Lau S.K., No. 2935 (LE!).

В результате проведенного нами исследования морфологии спор папоротников подсемейства *Pteridoideae*, анализа научных трудов по морфологии спор папоротников семейства *Pteridaceae* (Belling, Huserl, 1957; Nayar, Devi, 1966, 1967; Chen, Huang, 1974; Wagner, 1974) и полученных ранее результатов (Кузнецов и др., 2009; Ваганов и др., 2010, 2011, 2012) установлено: подсемейство *Pteridoideae* оправданно зани-

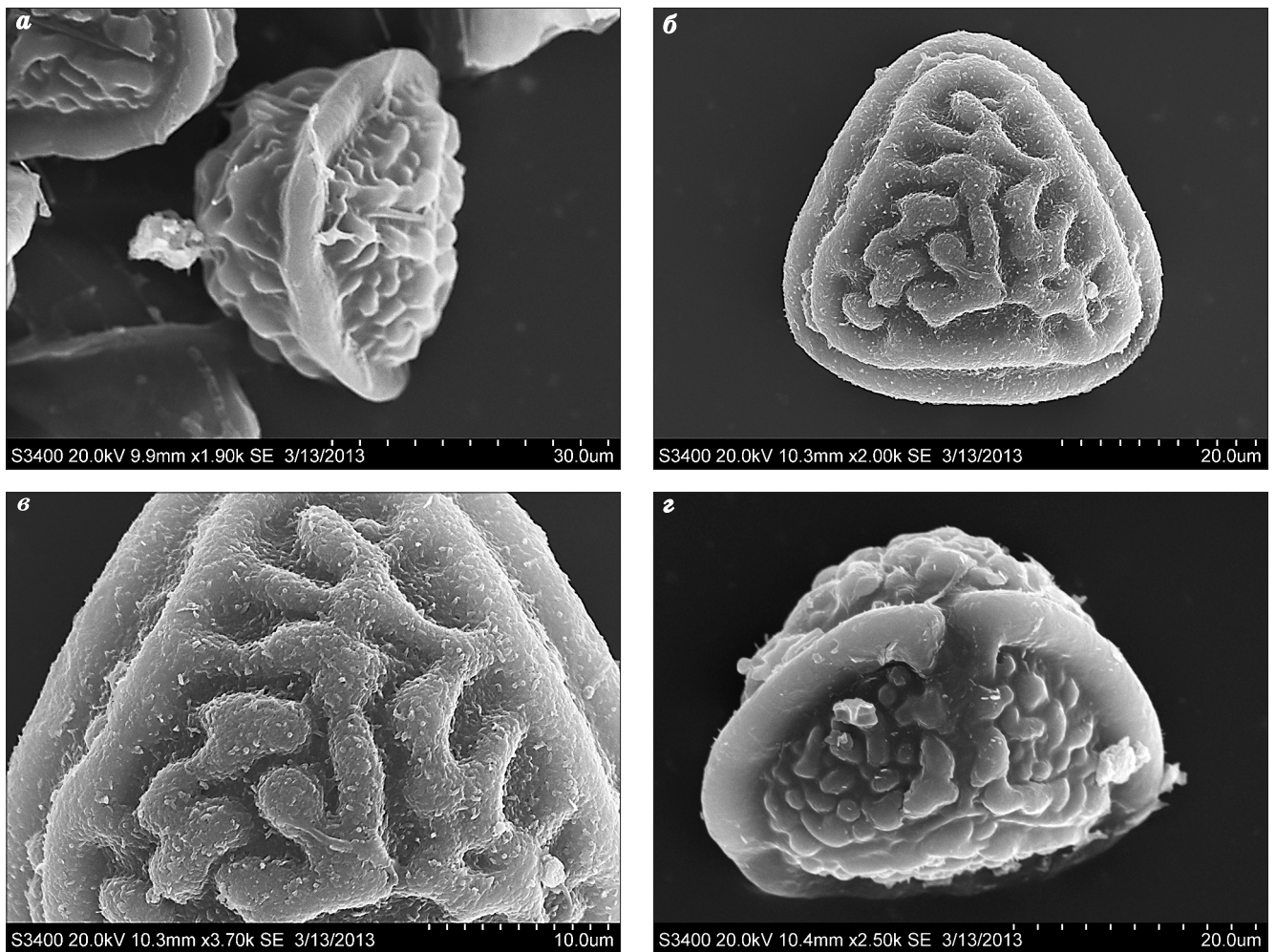


Рис. 5. Электронные микрофотографии (СЭМ) спор *Pteris umbrosa*:

a – спора в экваториальном положении; *б* – дистальная сторона споры; *в* – фрагмент дистальной поверхности споры; *г* – спора в проксимально-экваториальном положении.

мает обособленное положение в системе семейства *Pteridaceae* по классификации М. Christenhusz и др. (2011); данные по морфологии спор подсемейства *Cryptogrammoideae* позволяют объединять в своем составе роды *Cryptogramma*, *Llavea*, *Coniogramma*, что согласуется с системой семейства *Pteridaceae* по М. Christenhusz и др. (2011); отчетливо прослеживаются границы между комплексом признаков морфологии спор подсемейств *Cryptogrammoideae* и *Pteridoideae* от комплекса трех подсемейств – *Ceratopteridoideae*, *Cheilantheroideae* и *Vittarioideae*.

Проведенные нами исследования и полученные оригинальные микроснимки спор позволили выявить общие признаки внешней морфологии спор, которые характерны исключительно для представителей подсемейства *Pteridoideae*: споры округло-треугольные, лучи лезуры прямые, погруженные в валиковидные утолщения спородермы, на поверхности спор имеются бугорки, а в ряде случаев “мозговидные” складки, поверхность экзоспория без выростов. Детальные

подробные описания морфологии спор по полученным микрофотографиям, а также определение точных размеров структур спор необходимы для дальнейшего изучения родства на межродовом, видовом и межсекционных уровнях представителей подсемейства *Pteridoideae* и семейства *Pteridaceae* в целом.

Благодарности

Огромная признательность куратору общего сектора Гербария Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (г. Санкт-Петербург) В.И. Дорофееву, заведующему лабораторией водной экологии ИВЭП СО РАН В.В. Кириллову, сотруднику ИВЭП СО РАН Е.Ю. Митрофановой, инженеру Центра коллективного пользования БИН РАН им. В.Л. Комарова (г. Санкт-Петербург) Л.А. Карцевой.

Работа выполнена при финансовой поддержке Гранта Президента в рамках проектов № МК-6100.2013.4 и Российского фонда фундаментальных исследований № 13-04-90759-мол_рф_нр.

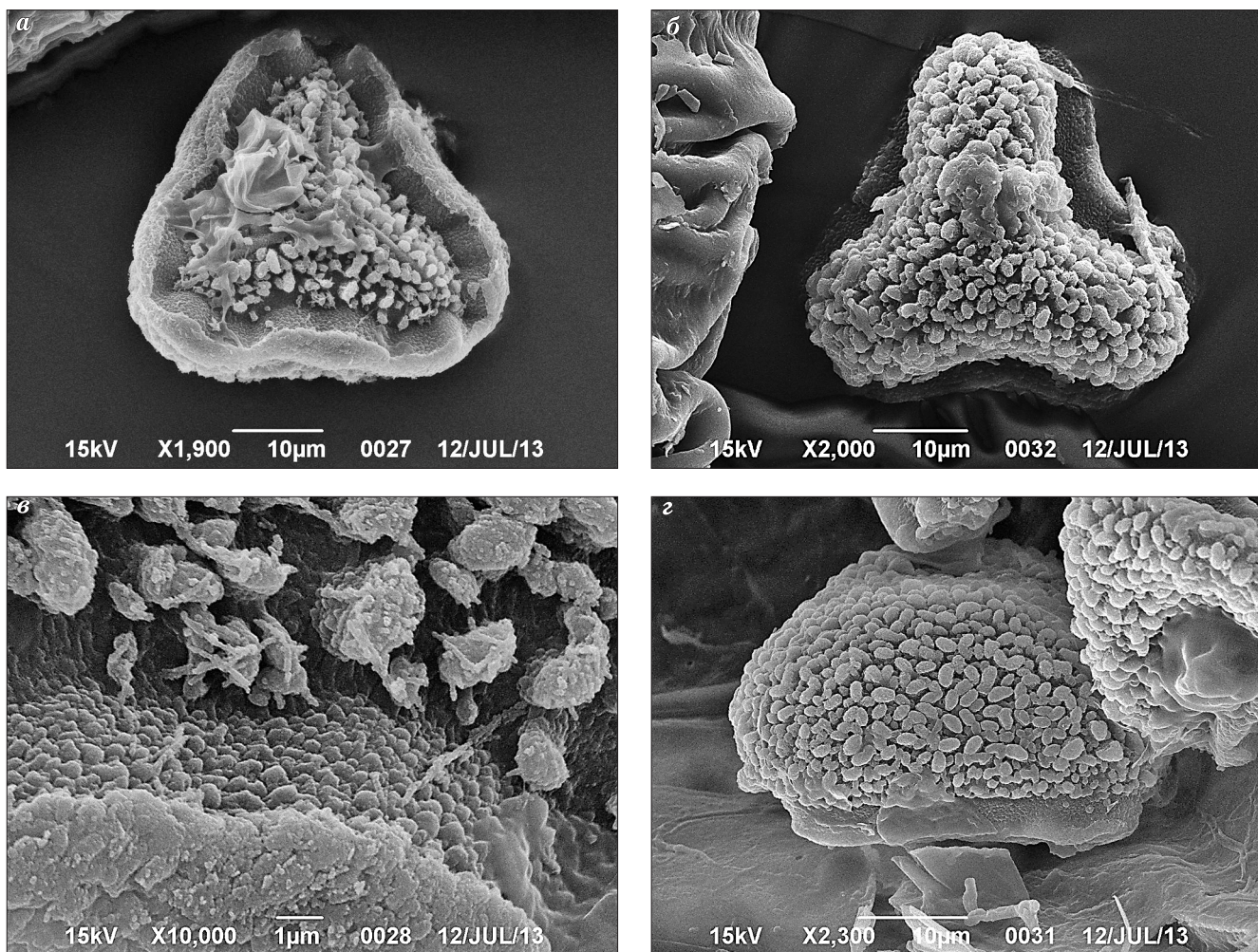


Рис. 6. Электронные микрофотографии (СЭМ) спор *Taenitis blechnoides*:

a – проксимальная сторона споры; *б* – дистальная сторона споры; *в* – фрагмент проксимальной поверхности споры; *г* – спора в экваториальном положении.

ЛИТЕРАТУРА

- Ваганов А.В., Кузнецов А.А., Шмаков А.И. Систематика и морфология *Llavea cordifolia* Lag. (Cryptogrammeae) // *Turczaninowia*. 2011. Т. 14, № 1. С. 19–22.
- Ваганов А.В., Шмаков А.И., Кузнецов А.А., Гуреева И.И. Морфология спор видов *Cryptogramma* R. Br. ex Richards (Cryptogrammeae) // *Turczaninowia*. 2010. Т. 13, № 3. С. 50–58.
- Ваганов А.В., Шмаков А.И., Кузнецов А.А., Гуреева И.И., Бабешина Л.Г. Морфологический анализ спор видов *Onychium* Kaulf. (Cryptogrammeae) // *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 (Cryptogrammeae) // *Turczaninowia*. 2009. Т. 12, № 1. С. 5–16.
- Belling A.J., Heusserl C.J. Spore morphology of the *Polypodiaceae* of northeastern North America. II // *Bull. Torrey Bot. Club*. 1957. V. 102, No. 3. P. 115–127.
- Chen S.-H., Huang T.-Ch. Spore morphology of Formosan *Pteridaceae* // *Taiwania*. 1974. V. 19, No. 2. P. 179–229.
- Christenhusz M.J.M., Zhang X.-Ch., Schneider H. A linear sequence of extant families and genera of lycophytes and ferns // *Phytotaxa*. 2011. V. 19. P. 7–54.
- Nayar B.K., Devi S. Spore Morphology of the *Pteridaceae*. I. The Pteridoid Ferns // *Grana Palynol.* 1966. V. 6, No. 3. P. 476–502.
- Nayar B.K., Devi S. Spore Morphology of the *Pteridaceae*. II. The Gymnogrammoid Ferns // *Grana Palynol.* 1967. V. 7, No. 2–3. P. 568–600.
- Schuettpelz E., Schneider H., Huiet L., Windham M.D., Pryer K.M. A molecular phylogeny of the fern family *Pteridaceae*: assessing overall relationships and the affinities of previously unsampled genera // *Mol. Phylogenet. Evolution*. 2007. No. 44. P. 1172–1185.
- Smith A.R., Kathleen M.P., Schuettpelz E., Korall P., Schneider H., Wolf P.G. A classification for extant ferns // *Taxon*. 2006. V. 55, No. 3. P. 705–731.
- Wagner W.H., Jr. Structure of Spores in Relation to Fern Phylogeny // *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 1974. V. 61, No. 2. P. 332–353.