

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М.В. ЛОМОНОСОВА

Кафедра высших растений биологического факультета
Секция ботаники Московского общества испытателей природы
Московское отделение Всероссийского общества генетиков и селекционеров

**XIII Московское совещание
по филогении растений**

50 лет без К.И. Мейера

Материалы международной конференции

2–6 февраля 2015 г.



ЦЕННОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ СПОР И БИОМОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ СПОРОФИТА ДЛЯ ФИЛОГЕНЕТИКИ ПАПОРОТНИКОВ (НА ПРИМЕРЕ CYSTOPTERIDACEAE)

И. И. Гуреева, А. А. Кузнецов

Самостоятельное семейство Cystopteridaceae (Payer) Schmakov было выделено А. И. Шмаковым (2001) в составе 3 родов. Самостоятельность семейства в объёме 4 родов была поддержана молекулярно-филогенетическими исследованиями (Rothfels et al., 2012); последующие молекулярно-филогенетические исследования 3 родов (*Gymnocarpium*, *Cystopteris*, *Acystopteris*) на основе анализа 3 локусов хлоропластной ДНК показали, что род *Gymnocarpium* подразделяется на 3 клады: «disjunctum», «robertianum» и «core *Gymnocarpium*»; род *Cystopteris* — на 4 клады: «*C. montana*», «*sudetica*», «*bulbifera*» и «*fragilis complex*» (Rothfels et al., 2013).

Целью настоящего исследования был ответ на вопрос — согласуются ли группы (клады), полученные в результате молекулярно-филогенетического исследования, с группами, выделенными на основе признаков спор и биоморфологических признаков спорофита.

Споры собраны с гербарных образцов, хранящихся в Гербариях ТК (Томский государственный университет) и LE (Ботанический институт РАН, Санкт-Петербург). Споры напыляли серебром или золотом и исследовали на сканирующих микроскопах «Quanta 200 3D» и «Philips SEM 515» в Томском материаловедческом центре (Томский государственный университет). Поверхность спор сканировали в режиме высокого вакуума при напряжении 25–30 кВ и увеличении в 6000–20000 раз. Всего было исследовано 7 видов *Gymnocarpium* и 7 видов *Cystopteris* с территории Северной Евразии: России (Урал, Сибирь, Дальний Восток), Казахстана, Таджикистана, Австрии, Великобритании. Биоморфологические особенности спорофитов были исследованы нами ранее (Гуреева, 2001).

Споры всех видов монолетные, бобовидной формы, скульптура периспория включает такие элементы как вздутия (sacci), складки, гребни, крылья, шипы, поверхность периспория бывает покрыта мелкими

морщинками, бородавочками или папилломами. Для спор многих видов характерна сетчатость, которая образуется в результате значительной перфорированности периспория (*Gymnocarpium*) или за счёт объединения шипов (*Cystopteris*). Размеры спор варьируют в пределах 25,7–55,9 × 18,2–37,1 мкм у видов *Cystopteris* и 27,5–48,5 × 16,1–34,5 мкм — у *Gymnocarpium*. Данные по строению спор некоторых видов обоих родов, основанные на материалах, собранных с других территорий (Pearman, 1976; Pryer, Britton, 1983), свидетельствуют об относительно постоянстве признаков периспория для одного и того же вида в пределах ареала.

Виды *Gymnocarpium* подразделяются на 2 группы по орнаментации спор: 1 — периспорий с сетчатыми вздутиями (*G. dryopteris* (L.) Newman, *G. disjunctum* (Rupr.) Ching, *G. continentale* (Petrov) Pojark., *G. jessoense* (Koidz.) Koidz., *G. tenuipes* Pojark. ex Schmakov), 2 — периспорий со вздутиями, складками и мелкими редкими перфорациями (*G. robertianum* (Hoffm.) Newman, *G. fedtschenkoanum* Pojark.). Те же виды, сгруппированные по признакам спор и морфологическим признакам спорофита, дают 3 группы: 1 — сетчатый периспорий и нежелезистые вайи (*G. dryopteris* и *G. disjunctum*), 2 — сетчатый периспорий и железистые вайи (*G. continentale*, *G. jessoense*, *G. tenuipes*), 3 — складчатый периспорий с мелкими редкими перфорациями и железистые вайи (*G. robertianum*, *G. fedtschenkoanum*). Эти 3 группы полностью согласуются складами филогенетического дерева, построенного С. J. Rothfels с соавторами (2013) на основе хлоропластной ДНК: *disjunctum*-клада (*G. disjunctum*, *G. dryopteris*), *robertianum*-клада (*G. robertianum*) и *core Gymnocarpium* (все остальные виды). Наиболее чётко выделяется *robertianum*-клада, включающая *G. robertianum*, который вместе с не включенным в молекулярно-филогенетический анализ *G. fedtschenkoanum* имеет наиболее отличающиеся от остальных видов рода споры. Поэтому можно с большой уверенностью полагать, что *G. fedtschenkoanum*, будучи включённым в молекулярно-филогенетический анализ, объединится с *G. robertianum* в одну кладу.

Виды *Cystopteris* имеют более разнообразную, чем у *Gymnocarpium*, орнаментацию периспория. По этому признаку изученные виды распределяются в 4 группы: 1 — периспорий крупношиповатый (*C. fragilis* (L.) Bernh., *C. altaicensis* Gureyeva, *C. sudetica* A. Br. et Milde); 2 — периспорий мелкошиповатый, шипы формируют сложную сетчатую скульптуру (*C. diaphana* (Bory) Blasdell); 3 — периспорий

извилисто-складчатый, поверхность густо бородавчатая (*C. dickieana* R. Sim, *C. almaatensis* Kotukhov); 4 — периспорий образует ширококонические полые сетчатые структуры (*C. montana* (Lam.) Bernh. ex Desv.). Группировка по признакам спор и биоморфологическим признакам спорофита даёт следующие группы: 1 — периспорий крупношиповатый, спорофиты короткокорневищные, розеточные, вайи ланцетовидные (*C. fragilis*, *C. altajensis*); 2 — периспорий крупношиповатый, спорофиты длиннокорневищные, безрозеточные, вайи треугольно-дельтовидные (*C. sudetica*); 3 — периспорий мелкошиповатый, спорофиты короткокорневищные, розеточные, вайи ланцетовидные (*C. diaphana*); 4 — периспорий извилисто-складчатый, спорофиты короткокорневищные, розеточные, вайи ланцетовидные (*C. dickieana*, *C. almaatensis*); 5 — периспорий широко-коническо-сетчатый, спорофиты длиннокорневищные, безрозеточные, вайи пентагональные (*C. montana*).

Филогенетическое древо *Cystopteris*, построенное по результатам молекулярного анализа (Rothfels et al., 2013), включает 4 крупные клады, наши виды входят в 3 из них: *montana*, *sudetica* и *fragilis-complex*, причём *montana*-клада, с одним видом *C. montana*, является сестринской по отношению к остальному роду. 2 из филогенетических клад (*montana* и *sudetica*) соответствуют 2 нашим группам, выделенным по признакам спор и спорофита (2 и 5); некоторые виды, входящие в выделенные нами группы 1 и 3 (*C. fragilis*, *C. diaphana*), входят в кладу *fragilis-complex*, остальные исследованные нами виды не были вовлечены в филогенетический анализ. На основании нашего анализа можно предполагать, что *C. altajensis*, будучи включённым в молекулярно-филогенетические исследования, объединится в одну кладу с *C. fragilis*, а 2 вида с резко отличающимися спорами — *C. dickieana* и *C. almaatensis*, — возможно, образуют свою кладу в филогенетическом древе.

По совокупности признаков спор и биоморфологических признаков спорофита наиболее специфичным среди видов *Cystopteris* оказался *C. montana*. В традиционных филогенетических системах этот вид, наряду с *C. sudetica*, относили к секции *Emarginatae* Blasdell (Blasdell, 1963). А. П. Хохряков (1985) выделил эти виды в отдельный род *Rhizomatopteris* Khokhr. (с типовым видом *Cystopteris montana*) на основе сходства, по его мнению, строения вай и корневищ. На самом деле эти виды сходны только на первый взгляд. При более глубоком рассмотрении строения вай и ризомов выявляется больше различий,

чем сходства. Спорофиты *C. sudetica* имеют треугольно-дельтовидные в общем очертании пластинки вай, у которых базальные базископические пёрышки на базальных перьях короче следующих за ними, у спорофитов *C. montana* пластинки вай пентагональные, поскольку базальные базископические пёрышки на базальных перьях заметно длиннее следующих за ними. Длинные плетевидные ризомы этих видов имеют разный тип ветвления. У *C. sudetica* ветвление акрогенное, характерное также для остальных видов *Cystopteris* и всех видов *Gymnocarpium* (Гуреева, 2001), при котором апикальная инициаль материнской ветви исчезает, а по краям апекса возникают 2 новые апикальные инициали дочерних ветвей, нарастание изодихоподиальное (Романова и др., 2010). У *C. montana* ветвление филлогенное, боковые ветви образуются из остаточных меристем на разросшихся филлоподиях вай, главная и боковые оси ризома различаются по величине, нарастание моноподиальное (Гуреева, 2001).

С. J. Rothfels с соавторами (2013) на основе положения *Cystopteris montana* в филограмме, построенной по хлоропластной ДНК, поддерживают выделение *Rhizomatopteris* в качестве самостоятельного рода, но как монотипного, включающего лишь один вид — *C. montana*. Наши данные по морфологии спор и биоморфологии спорофитов являются дополнительным аргументом в пользу выделения этого рода в составе одного вида, который в этом случае имеет название *Rhizomatopteris montana* (Lam.) A. P. Khokhr.

Таким образом, признаки спор, в частности скульптура периспория и характер его поверхности, в совокупности с биоморфологическими признаками имеют большую диагностическую ценность. Согласованность результатов исследования спор с результатами молекулярных исследований позволяют использовать признаки спор также для филогенетических построений.

Работа выполнена в рамках проекта РФФИ (грант № 13–04–01715).

Список литературы

Гуреева И. И. Равноспоровые папоротники Южной Сибири. Систематика, происхождение, биоморфология, популяционная биология. Томск: Изд-во Томск. ун-та, 2001. — 158 с.

Романова М. А., Науменко А. Н., Евкайкина А. И. Особенности апикального морфогенеза в разных таксонах несемennых растений // Вестник СПбГУ. Сер. 3. 2010. Вып. 3. С. 29–41.

Хохряков А. П. Дополнение (Описания новых растений) // Флора Магаданской области. М.: Наука, 1985. С. 347–348.

Шмаков А. И. Конспект папоротников России // Turczaninowia. 2001. Т. 4. Вып. 1–2. С. 36–72.

Blasdel R. F. A monographic study of the fern genus *Cystopteris* // Mem. Torrey Bot. Club. 1963. Vol. 21. P. 1–102.

Pearman R. W. A scanning electron microscopic investigation of the spores of the genus *Cystopteris* // Fern Gazette. 1976. Vol. 11. № 4. P. 221–230.

Pryer K. M., Britton D. M. Spore studies in the genus *Gymnocarpium* // Can. J. Bot. 1983. Vol. 61. P. 377–388.

Rothfels C. J., Sundue M. A., Kuo L.-Y., Larsson A., Kato M., Schuettpelz E., Pryer K. M. A revised family-level classification for eupolypod II ferns (Polypodiidae: Polypodiales) // Taxon. 2012. Vol. 61. № 3. P. 515–533.

Rothfels C. J., Windham M. D., Pryer K. M. A plastid phylogeny of the cosmopolitan fern family Cystopteridaceae (Polypodiopsida) // Syst. Bot. 2013. Vol. 38. № 2. P. 295–306.