

УДК 582.394.724:581.332:58.087

## МОРФОЛОГИЯ И УЛЬТРАСТРУКТУРА СОВРЕМЕННЫХ И ИСКОПАЕМЫХ СПОР ПАПОРОТНИКОВ ПОРЯДКА SCHIZAEALES SCHIMP

С.В. Полевова, А.С. Авраменко\*

(кафедра высших растений биологического факультета МГУ; *spolevova@gmail.com*)

С помощью светового, электронных сканирующего и трансмиссионного микроскопов исследованы морфология и ультраструктура современных и ископаемых спор представителей порядка Schizaeales. Изученные споры по особенностям ультраструктуры и скульптуры спородермы объединены в две группы: у спор *Anemia* и *Klukia* экзоспорий формирует шипы, у спор *Lygodium* экзоспорий гладкий, периспорий формирует бугорки.

**Ключевые слова:** споры, ультраструктура спородермы, *Schizaeales*, *Anemia*, *Klukia*, *Lygodium*.

Схизейные — морфологически разнообразная и древняя группа папоротников, которые в далеком прошлом были широко распространены по всему земному шару. Об этом свидетельствуют многочисленные находки отпечатков их листьев и спор в отложениях юрского и мелового (200–65 млн лет) периодов. В настоящее время схизейные встречаются в основном в тропических областях, и только некоторые виды заходят в более северные районы [1].

Традиционно в составе группы выделяют пять современных родов: *Anemia* Sw., *Lygodium* Sw., *Mohria* Sw. и *Schizaea* Sm., *Actinostachys* Wallich [2]. Самые крупные из этих родов настолько разнообразны по типам ветвления жилок листьев, строению проводящей системы корневища и другим признакам, что иногда их рассматривали как самостоятельные семейства, что нашло свое подтверждение в современных молекулярно-филогенетических исследованиях [3]. Таким образом, порядок Schizaeales включает 3 семейства: Lygodiaceae M. Roem. с единственным современным родом *Lygodium*; Schizaeaceae Kaulf. с двумя современными родами *Actinostachys* и *Schizaea*; Anemiaceae Link с единственным современным родом *Anemia*, в который включают виды, ранее относимые к *Mohria*.

Немаловажное значение для выявления филогенетических взаимоотношений и систематики папоротников имеют исследования внешнего и внутреннего строения спор, обладающих таксономически значимыми признаками. Споры менее подвержены влиянию внешних условий при жизни растения и хорошо сохраняются в отложениях, что дает возможность связать современные и ископаемые таксоны. Однако установление систематической близости спор, рассеянных в породе и зачастую принадлежащих уже вымершим растениям, со спорами таксонов естественно-

венной системы бывает затруднительно. Палеопалинологи, занимающиеся изучением спор и пыльцы древних растений, часто бывают вынуждены использовать искусственную классификацию, относя встреченные палиноморфы к формальным родам. Вместе с тем изучение инситных спор, выделенных из спорангииев ископаемых папоротников, помогает установить их систематическое положение.

Несмотря на общие признаки в строении спорангииев, морфология спор представителей группы схизейных, как современных, так и ископаемых, весьма разнообразна. Так, представители рода *Schizaea* с бобовидной формой монолетных спор имеют ребристую или бугорчатую скульптуру. Для трилетных спор родов *Anemia* и *Mohria* характерна ребристая скульптура, для рода *Lygodium* — гладкая и бугорчатая, но в каждом из этих трех родов есть виды с сетчатой скульптурой. Среди вымерших родов, имеющих трилетные споры, сетчатая скульптура характерна для одного из древнейших представителей семейства — рода *Klukia* Raciborski [4]. Разобраться в филогенетических отношениях родов и видов семейства помогает изучение современных и ископаемых спор с применением новейших методов (прежде всего электронной микроскопии) исследования [1, 4].

Целью настоящей работы явилось детальное изучение спор некоторых современных видов родов *Anemia*, *Lygodium*, *Schizaea* и инситных спор ископаемого рода *Klukia* для выявления их морфологических особенностей.

### Материалы и методы

Материалом для исследования послужили споры из гербарных коллекций, имеющиеся в распоряжении авторов: 6 видов рода *Lygodium* (*L. scan-*

\* Биологический институт ДВО РАН, г. Владивосток.

*dens* (L.) Sw. — Ботанический сад, Португалия; *L. volubile* Swartz — Ботанический сад Кью, Англия; *L. polystachium* Wallich, № 126, *L. japonicum* (Thunb.) Sw. № 125, *L. conforme* C. Chr. № 127, *L. flexuosum* (L.) Sw., № 124 — Вьетнам), 2 видов рода *Anemia* (*A. dregeana* Kunze, *A. phyllitidis* (L.) Sw. — Ботанический сад БИН РАН, Санкт-Петербург) и 1 вида рода *Schizaea* (*S. dichotoma* (L.) Sm., № 123 — Вьетнам). Изученные образцы современных спор, переданные в коллекцию М.С. Чичаговой, хранятся в палинотеке кафедры высших растений биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова, г. Москва.

Ископаемые споры были извлечены из спорангииев папоротника *K. tyganensis*. Образцы с отпечатками папоротника были отобраны из отложений берриасского возраста (145,5–140,2 млн лет) Тырминской впадины Буреинского бассейна. Материал с отпечатками фертильных перышек был передан авторам В.А. Красиловым для изучения с помощью трансмиссионного электронного микроскопа (ТЭМ). Образцы с отпечатками *K. tyganensis* № 550-117, постоянные препараты с инситными спорами хранятся в коллекции Биологического-почвенного института ДВО РАН, г. Владивосток.

Современные споры для световой микроскопии подвергались ацетолизной обработке по стандартной методике [5]. Для изучения при помощи сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) споры

отбирали из сухого гербарного материала и без специальной обработки наклеивали на покрытые лаком металлические столики, которые напылялись в вакуумной установке золотом. Изучение материала и фотографирование спор проводилось с помощью микроскопа Camscan в общефакультетской лаборатории электронной микроскопии биологического факультета МГУ. Здесь же исследовались и фотографировались с помощью ТЭМ (JEM-100-B и JEM-1011) срезы спор, подготовленные для изучения по стандартным методикам [6].

Обработка ископаемых спор и приготовление постоянных глицерин-желатиновых препаратов проводились по общепринятым методикам [7]. Готовые препараты исследовались с помощью светового микроскопа (СМ) Axioplan 40 в иммерсионной жидкости при увеличении ×2000 в Центре коллективного пользования (ЦКП) БПИ ДВО РАН. Для изучения в СЭМ ископаемые споры обрабатывали щелочью и иглой под бинокуляром Leica переносили на покрытые лаком металлические столики, которые затем напыляли золотом. Изучение микроморфологии спор проводилось с помощью СЭМ Zeiss EVO 40 (ЦКП БПИ ДВО РАН). Для трансмиссионной электронной микроскопии ископаемый материал был подготовлен по стандартным методикам [6]. На ультратоме Leica EM UC5 получали ультратонкие срезы, которые контрастировали водным раствором ура-

#### Морфологические признаки спор некоторых современных видов родов *Anemia* Swartz, *Lygodium* Swartz и *Schizeae* Smith

Виды	Полярный диаметр, мкм	Экваториальный диаметр, мкм	Длина луча, мкм	Толщина спородермы, мкм	Диаметр бугорков, мкм	Высота шипов, мкм	Толщина периспория, мкм	Толщина экзоспория, мкм
<i>Anemia dregeana</i> Kunze	48–51	50–53	26–28	3,0–3,4	—	6–7	0,2–0,4 (0,3) между шипами	0,8–2,0 (1,53) без учета шипов
<i>Anemia phyllitidis</i> (L.) Swartz	45–51	58–63	23–27	2,5–2,8	—	10–11	0,3–0,5 (0,4) между шипами	1,5–2,0 (1,78) без учета шипов
<i>Lygodium polystachium</i> Wallich	68–69	80–93	28–35	4,5–5,3	3–4	—	*	*
<i>Lygodium japonicum</i> (Thunberg) Swartz	67–71	74–80	33–41	5,1–7,2	4–4	—	наружный: 0,6–0,9 (0,76) без учета бугорков; внутренний: 0,7–1,3 (0,94)	1,0–3,0 (2,08)
<i>Lygodium conforme</i> Christensen	74–76	79–84	29–30	5–6	5,5–6,2	—	*	*
<i>Lygodium flexuosum</i> (L.) Swartz	78–83	87–90	35–38	6,0–6,3	—	—	наружный: 0,4–0,8 (0,6) без учета бугорков; внутренний: 0,6–1,0 (0,8)	2,5–4,0 (3,25)
<i>Lygodium scandens</i> (L.) Swartz	63–67	84–87	29–38	3,5–5,5	4–5	—	наружный: 0,4–1,5 (0,83) без учета бугорков; внутренний: 0,6–1,5 (0,98)	1,8–3,6 (2,25)
<i>Lygodium volubile</i> Swartz	78–102	90–107	38–52	5–8	2,3–2,8	—	наружный: 0,15–0,5 (0,31) без учета бугорков; внутренний: 0,4–1,3 (0,78)	3,2–5,0 (4,24)
<i>Schizea dichotoma</i> (L.) Smith	26–29	51–53	25–28	2,1–3,0	—	—	*	*

Примечание: — — признак отсутствует, \* — нет данных.

нилацетата. Изучали и фотографировали срезы, используя трансмиссионные микроскопы JEM-100-B и JEM-1011, в общефакультетской лаборатории электронной микроскопии биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова.

Для описания спор использовали терминологию, предложенную Л.А. Куприяновой и Л.А. Алешиной [8].

### Результаты и обсуждение

Внутреннее и внешнее строение спор некоторых современных представителей семейства схизейных изу-

чено достаточно детально [9]. Наиболее интересные результаты получаются при комплексном изучении современных и ископаемых спор одного семейства с использованием одинаковых подходов к изучению материала.

Исследование современных спор с помощью СМ, СЭМ и ТЭМ позволило выявить их характерные особенности (таблица). Споры современных *Anemia* трехлучевые, с экваториальным диаметром 50–63 мкм, скульптура ребристая, на ребрах располагаются высокие шипы (таблица; рис. 1, б, д, е, и). Споры *Lygodium* трехлучевые с экваториальным диа-

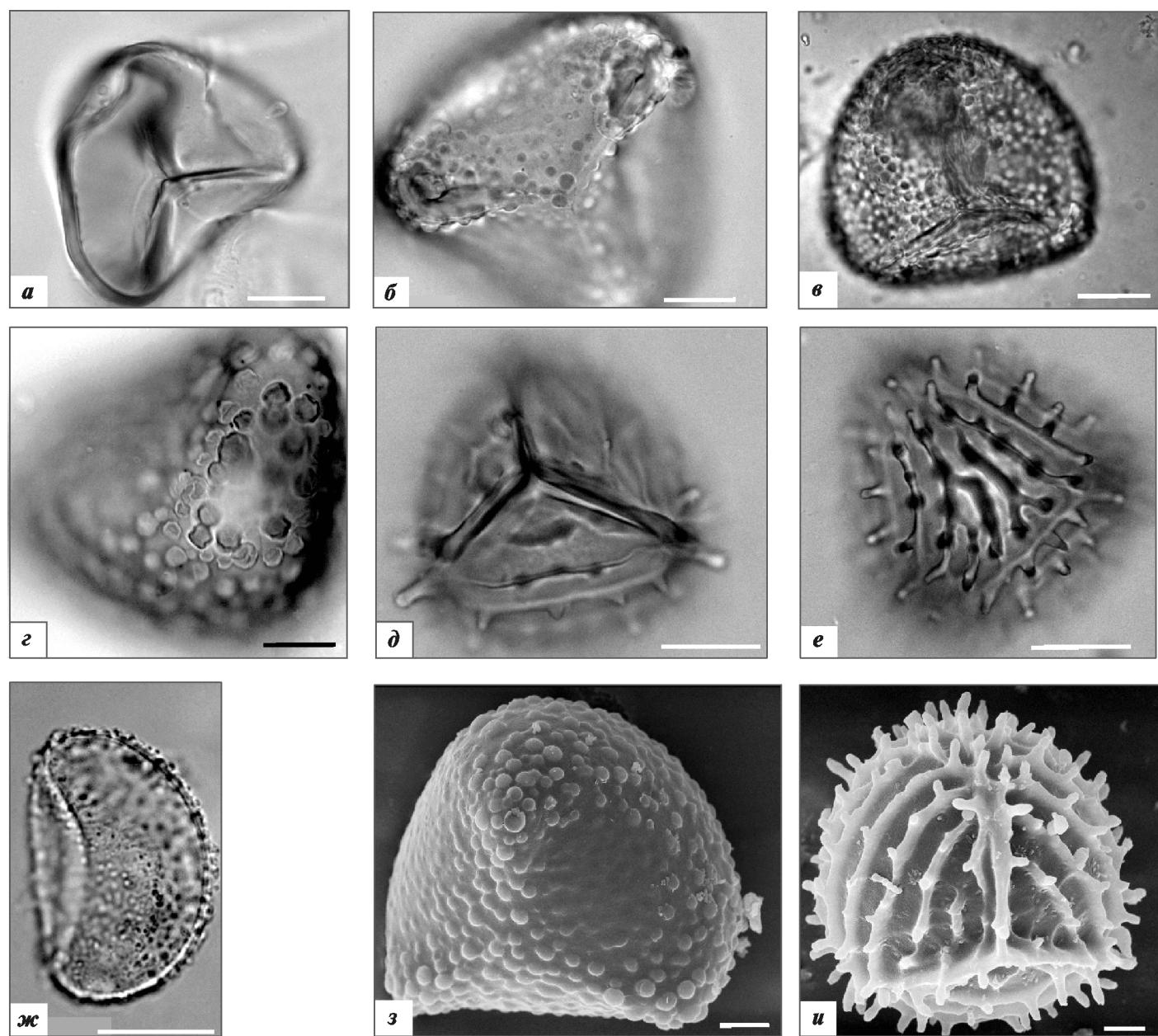


Рис. 1. Споры современных папоротников родов *Anemia* Swartz, *Lygodium* Swartz и *Schizaea* Smith: а—ж — СМ, з—и — СЭМ: а — *Lygodium flexuosum* (Linnaeus) Swartz, оптическое сечение в полярной проекции, без периспория; б — *Lygodium flexuosum* (Linnaeus) Swartz, вид с проксимального полюса; в — *Lygodium polystachium* Wallich, вид с проксимального полюса; г — *Lygodium conforme* Christensen, вид с дистального полюса; д — *Anemia phyllitidis* (Linnaeus) Swartz, вид с дистального полюса; е — *Anemia phyllitidis* (Linnaeus) Swartz, вид с проксимального полюса; ж — *Schizaea dichotoma* (Linnaeus) Smith, поверхность в экваториальной проекции; з — *Lygodium flexuosum* (Linnaeus) Swartz, проксимальная сторона; и — *Anemia phyllitidis* (Linnaeus) Swartz, проксимальная сторона. Масштабная линейка: а—о — 20 мкм, п—и — 10 мкм

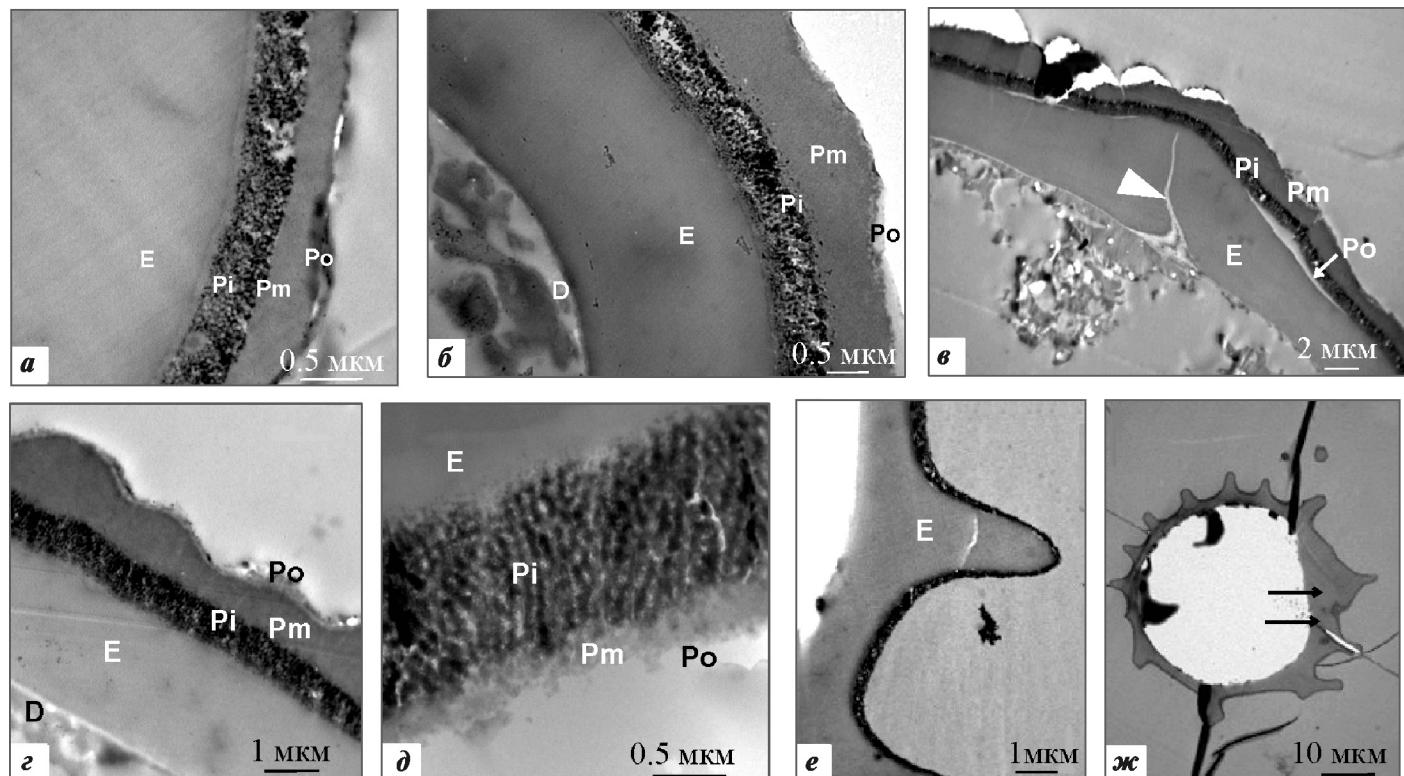


Рис. 2. Ультраструктура спородермы спор современных папоротников родов *Anemia* Swartz и *Lygodium* Swartz, ТЭМ: *а* — *Lygodium flexuosum* (Linnaeus) Swartz; *б* — *Lygodium scandens* (Linnaeus) Swartz; *в*, *г* — *Lygodium japonicum* (Thunberg) Swartz, щель разверзания (треугольник); *д* — *Lygodium volubile* Swartz; *е* — *Anemia phyllitidis* (Linnaeus) Swartz, экзоспорий гомогенный, электронно-прозрачный, с очень высокими выростами; *ж* — *Anemia dregeana* Kunze, экзоспорий гомогенный, электронно-прозрачный, с очень высокими выростами, с небольшими полостями (стрелки)

метром 79—107 мкм, скульптура бугорчатая, бугорки широкие, ровные, полусферические (таблица; рис. 1, *а*—*г*, *з*). Споры *Schizaea* билатерально-симметричные, однолучевые, с экваториальным диаметром 51—53 мкм (таблица; рис. 1, *ж*). Исследование при помощи ТЭМ показало, что спородерма представителей рода *Anemia* состоит из тонкого электронно-плотного, гранулярного периспория и гомогенного, электронно-прозрачного экзоспория с очень высокими выростами, иногда с небольшими полостями (таблица; рис. 2, *е*, *ж*). Толстый периспорий спор рода *Lygodium* трехслойный, образован тонким, гомогенным внутренним, электронно-плотным, гранулярным средним и формирующим скульптуру поверхности наружным периспорием. Экзоспорий толстый, гомогенный, гладкий (таблица; рис. 2, *а*—*д*).

Ископаемые споры, извлеченные из спорангииев *K. tyganensis*, ранее изучались при помощи СМ и СЭМ В.А. Красиловым [4, 10]. Было установлено, что споры *K. tyganensis* трехлучевые, экваториальный контур округло-треугольный, средний диаметр 60 мкм. Дистальная сторона сильно выпуклая, имеет сетчатую скульптуру с ячейками неправильно-эллиптической или закругленно-многоугольной формы. Размеры ячеек варьируют в пределах 3—6 мкм. Стенки ячеек толстые, пологие, выступающие в виде бугорков на стыке трех ячеек. Высота стенок около 3—5 мкм. Местами две ячейки разделены очень тонкой, зача-

точной стенкой. Проксимальная сторона умеренно выпуклая, с выступающим рубцом и плоскими контактными площадками, покрытыми одиночными или слившимися папиллами высотой около 3 мкм. Длина лучей около 3/4 радиуса споры. Ретикулум заходит на проксимальную сторону, нависая над окончаниями лучей.

Детальное изучение морфологии спор *K. tyganensis* в СМ и СЭМ, выполненное авторами, позволило внести дополнения в описание Красилова. Так, добавлены сведения об изменчивости размеров спор (экваториальный диаметр 38,8—63,9 мкм, полярный диаметр 35—53,7 мкм), толщины спородермы (1,9—3,1 мкм), размеров папилл (высота 0,3—2,8 мкм, диаметр 0,8—5,5 мкм) проксимальной поверхности (рис. 3, *а*—*в*). Впервые по результатам изучения спор при помощи ТЭМ получены сведения об ультраструктуре спородермы (рис. 3, *г*, *д*). Установлено, что споры имеют очень тонкий электронно-плотный, слоистый и мелкогранулярный периспорий, толщина которого изменяется от 0,05 до 0,4 мкм, который зачастую представлен тонкими прерывистыми участками. Экзоспорий электронно-плотный, гомогенный, с высокими выростами, его толщина в выростах 2,0—2,8 мкм, между выростами 0,3—0,7 мкм.

Сравнительный анализ данных о морфологии спор, полученных с помощью СМ и СЭМ, двух видов рода *Klukia* — *K. tyganensis* и *K. exilis* (Phill.) Ra-

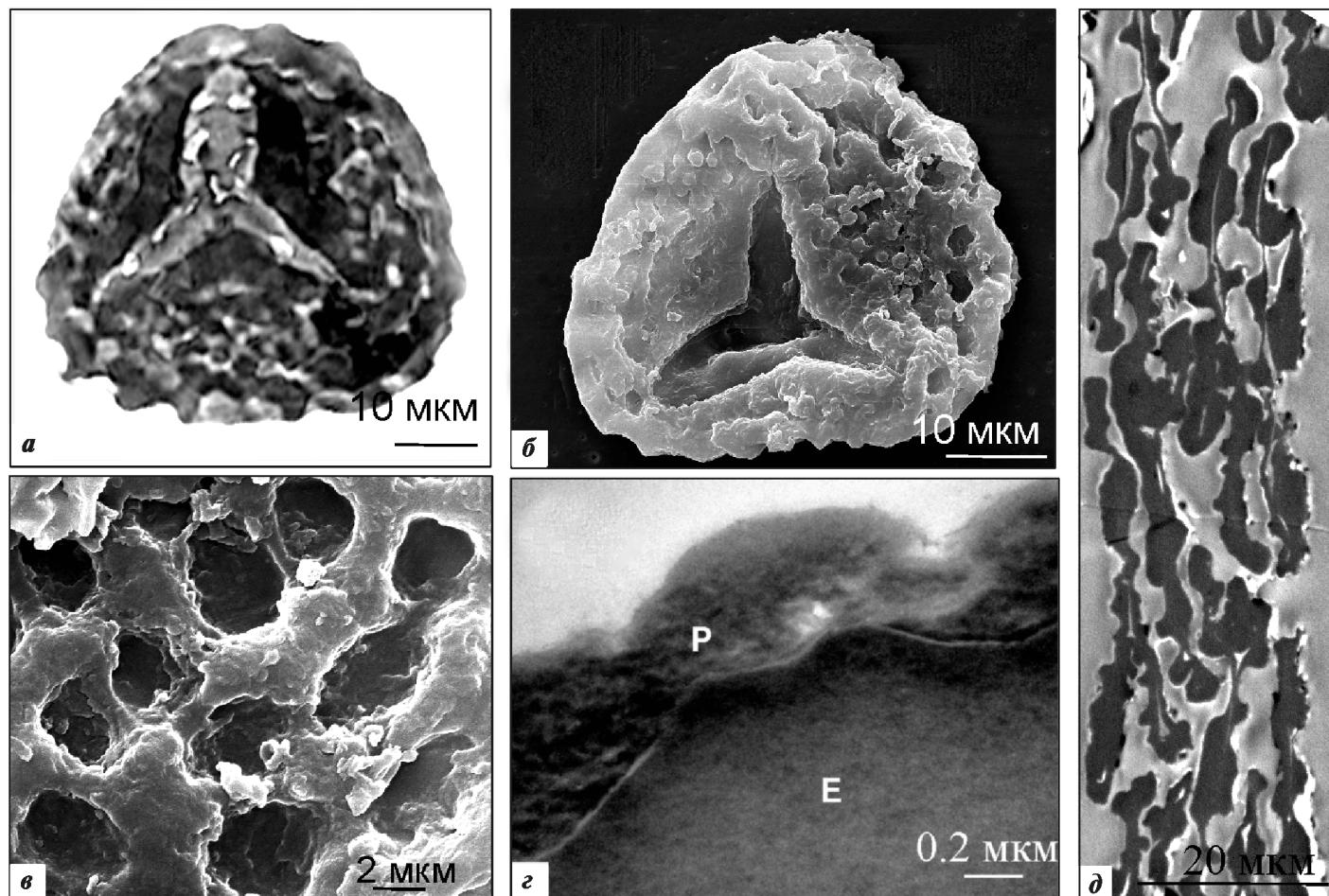


Рис. 3. Споры папоротника *Klukia tyganensis* Krassilov, *a* — СМ; *б, в* — СЭМ; *г, д* — ТЭМ: *а, б* — дистальная сторона; *в* — проксиимальная сторона; *г* — ультраструктура спородермы (периспорий, экзоспорий); *д* — ультраструктура спородермы (периспорий, экзоспорий) спор в спорангии. Обозначения: Е — экзоспорий, Р — периспорий

cib. — из более древних среднеюрских отложений Йоркшира [11] и Закавказья [12], не выявил существенных различий. Это свидетельствует об устойчивости морфологических признаков спор папоротников этого рода.

По мнению В.А. Красилова [4], по морфологии спор род *Klukia* тяготеет к современному роду *Lygodium* с преимущественно бугорчатой или сетчатой скульптурой, который стоит особняком от родов *Anemia*, *Mohria* и *Schizaea* с ребристой скульптурой. Аналогичный вывод делает и Сурова [13], основываясь на сходстве скульптуры спор современного *Lygodium reticularium* Schkuhr и ископаемого рода *Klukia*.

Исследования ультраструктуры спородермы с помощью ТЭМ позволили объединить изученные споры по особенностям формирования скульптуры в две группы: у представителей родов *Anemia* и *Klukia* скульптуру формирует экзоспорий, а у видов рода *Lygodium* — периспорий. По ультраструктуре спородермы споры *Klukia tyganensis* и *Anemia* (*A. dregeana*, *A. phyllitidis*) сходны по строению экзоспория, гомогенного, электронно-плотного с высокими выростами, которые отличаются у этих родов лишь высотой (у спор *Anemia* они выше). У представите-

лей обоих родов периспорий тонкий, гранулярный или более или менее ламеллятный покрывает спору снаружи. Экзоспорий формирует ультраскульптуру у спор рода *Schizea* [14]. У представителей рода *Lygodium* (*L. scandens*, *L. volubile*, *L. polystachium*, *L. japonicum*, *L. conforme*, *L. flexuosum*) скульптуру поверхности спор формирует трехслойный периспорий, а экзоспорий — толстый, гомогенный — имеет ровную поверхность.

Скульптура поверхности спородермы, образованная периспорием, отмечается у некоторых современных папоротников из разных групп, например у *Adiantopsis* Fée, *Hemionitis* Linnaeus (Pteridaceae Kirchner), *Alsophila* Brown, *Sphaeropteris* Brown ex Wallich, *Nephelia* Tryon (Cyatheaceae Kaulfuss), *Dennstaedtia* Bernhardi (Dennstaedtiaceae Ching), *Selliguea* Bory (Polypodiaceae J. Presl et C. Presl) [14]. Как видно, такой тип формирования скульптуры не уникален и встречается в разных порядках папоротников.

Таким образом, установлено, что по ультраструктуре спородермы к спорам современного рода *Anemia* ближе всего споры *K. tyganensis*, в то время как споры рода *Lygodium* отличаются не только от спор рода *Klukia*, но и от остальных представителей по-