



УДК 582.374.2:581.44

Ультраструктура эпидермальной поверхности междоузлий стеблей, веточек и спор хвощей подрода *Equisetum* (*Equisetum* L., Equisetaceae)

Д. С. Феоктистов, И. И. Гуреева

Томский государственный университет, пр-т Ленина, 36, Томск, 634050, Россия.
E-mail: feoktistovdmity@gmail.com, gureyeva@yandex.ru

Ключевые слова: Сканирующая электронная микроскопия (СЭМ), хвощ, кремнезем, скульптура поверхности, устьица, споры.

Аннотация. Методом сканирующей электронной микроскопии исследована ультраструктура эпидермальной поверхности междоузлий стеблей и веточек 5 видов и 3 межвидовых гибридов, и поверхности спор 5 видов хвощей подрода *Equisetum* (*Equisetum*, Equisetaceae): *E. arvense* L., *E. fluviatile* L., *E. palustre* L., *E. pratense* Ehrh., *E. sylvaticum* L., *E. × mildeanum* Rothm. (*E. pratense* × *E. sylvaticum*), *E. × sergijevskianum* C. N. Page et Gureeva (*E. pratense* × *E. palustre*), *E. × lofotense* Lubienski (*E. arvense* × *E. sylvaticum*). Скульптурные элементы из кремнезема различаются по форме, размерам и расположению на ребрах и в бороздках междоузлий стебля и веточек: тонкие продольные, иногда анастомозирующие тяжи, цилиндрические с округлой верхушкой или конические мамиллы, бугорки и шипики. Продольные тяжи, крупные бугорки и шипики располагаются на ребрах, мамиллы и тяжи из слившихся мамилл – в основном в бороздках. Ультраскульптуру поверхности составляют полусферические, шаровидные или слегка вытянутые бородавочки, покрывающие поверхность бороздок, мамиллы и особенно побочные клетки устьиц; у *Equisetum palustre* имеются специфические булавовидные стерженьки, располагающиеся правильными рядами по краям побочных клеток, обращенным к устьичной щели. Для всех видов и гибридов приведены подробные описания скульптуры из кремнезема, формы, расположения и орнаментации устьиц. Такие признаки как наличие, форма и расположение скульптурных элементов, расположение устьиц, форма и орнаментация побочных клеток могут быть использованы в систематике и филогенетике хвощей. Споры видов *Equisetum* сферические, не обладают специфической орнаментацией, их признаки не могут использоваться в систематике.

The ultrastructure of epidermal surface of stem and branch internodes and spores of horsetails of subgenus *Equisetum* (*Equisetum* L., Equisetaceae)

D. S. Feoktistov, I. I. Gureyeva

Tomsk State University, prospect Lenina, 36, Tomsk, 634050, Russia

Key words: Scanning electronic microscopy (SEM), horsetail, silica, sculpture of surface, stomata, spores.

Summary. Ultrastructure of epidermal surface of stems and branches internodes of 5 species and 3 interspecific hybrids were studied using scanning electron microscopy, as well as spore surface of 5 species of horsetail subgenus *Equisetum* (*Equisetum*, Equisetaceae): *E. arvense* L., *E. fluviatile* L., *E. palustre* L., *E. pratense* Ehrh., *E. sylvaticum* L., *E. × mildeanum* Rothm. (*E. pratense* × *E. sylvaticum*), *E. × sergijevskianum* C. N. Page et Gureeva (*E. pratense* × *E. palustre*), *E. × lofotense* Lubienski (*E. arvense* × *E. sylvaticum*). Sculptural elements from silica differ in shape, size and location on the ridges and furrows of stem and branches internodes. There are: the thin longitudinal sometimes anastomosing thread-like structures (ribs), cylindrical, rounded on the tip, or conical mamillae, tubercles and spines. The thin longitudinal ribs, tubercles and spines are situated on the ridges of stem and branches; separate mamillae and groups of fused mamillae occupy the furrows. The fine surface sculpturing consists of hemispherical, globose

or slightly elongate pilulae covering mamillae, surface in furrows, and especially stomata. *Equisetum palustre* has specific club-shaped rods arranged into regular ranks along either side of the stomatal slit. A detailed description of silica sculpture, shape, disposition and ornamentation of stomata area are presented for all studied species and hybrids. Such features as the presence, shape and arrangement of sculpture elements, ornamentation, shape and arrangement of stomata can be used in the taxonomy and phylogenetics of horsetails. Spores of the members of subgenus *Equisetum* are spherical in shape. They have not specific ornamentation, their features may not be used in systematics of horsetails.

Род *Equisetum* L. (Equisetaceae) – хвощ, сложный в таксономическом отношении род сосудистых споровых растений. Особое внимание морфологов и систематиков привлекает то, что при чрезвычайном сходстве строения всех побегов, как надземных, так и подземных, хвощи очень разнообразны по своему габитусу, форме роста и жизненным формам, причем это разнообразие очень велико не только внутри рода, но и в пределах каждого вида, а это создает сложности для систематиков. Достаточно сказать, что одних только видов в пределах рода в разное время было описано более 100, а число подвигов, разновидностей и форм, выделенных у некоторых полиморфных видов, может составлять от 40 до 60 (Skvortsov, 2007). В настоящее время насчитывается 15 видов хвощей, разделенных на 2 подрода: *Equisetum* и *Hippochaete*. В то время как отдаленность этих двух подродов ясна, взаимоотношения внутри подродов пока остаются неясными (Hauke, 1963, 1978; Des Marais et al., 2003; Guillon, 2004, 2007).

Виды хвощей очень полиморфны, и определение собранных образцов, как в поле, так и в лабораторных условиях нередко затруднительно. Например, *E. arvense* L. в зависимости от условий произрастания (увлажнение, характер субстрата) морфологически может быть близок к *E. fluviatile* L. и *E. palustre* L. Плохо развитые побеги *E. fluviatile* часто путают с *E. palustre* и *E. arvense*. Наиболее хорошо отличимым от остальных членов этого подрода видом, благодаря ветвлению второго порядка, является *E. sylvaticum* L. Диагностику таксонов затрудняет межвидовая гибридизация. Согласно сводке С. К. Черепанова (Cherepanov, 1995) на территории России встречается 5 межвидовых гибридов подрода *Equisetum*. Однако, основываясь на исследовании гербарных образцов, по которым эти гибриды были указаны для России, В. Э. Скворцов (Skvortsov, 2007) пришёл к выводу о том, что почти все гербарные образцы, отнесенные к гибридам, на самом деле являются неправильно определёнными образцами родительских видов, достоверно им подтверждено

наличие только одного гибридного таксона – *E. × torgesianum* Rothm. (= *E. × rothmaleri* C.N. Page, *E. arvense* × *E. palustre*). Вместе с тем, В. Э. Скворцов (Skvortsov, 2007) привёл новый для флоры России и бывшего СССР гибрид: *E. × font-queri* Rothm. (*E. palustre* × *E. telmatea* Ehrh.) с Кавказа. В последнее время стала известна находка *E. × mildeanum* Rothm. (*E. pratense* Ehrh. × *E. sylvaticum* L.) из Омской области (Feoktistov, Gureyeva, 2015). Ещё один гибрид – *E. × sergijevskianum* C. N. Page et Gureeva (*E. pratense* × *E. palustre*) – описан как новый для науки из Томской области (Page, Gureyeva, 2009; Page, Gureyeva, 2013). Ультроструктура эпидермальной поверхности стеблей и листьев растений нередко используется как для выявления специфических для таксонов признаков, так и для установления филогенетических отношений исследуемых таксонов (Ellis, 1979; Aiken, Lefkovitch, 1984; Gudkova, Olova, 2012). У птеридофитов чаще всего с этой целью исследуется скульптура периспория спор методом сканирующей электронной микроскопии (Pearman, 1976; Pryer, Britton, 1983; Barrington, Paris, 1986; Passarelli et al., 2010; Wei, Dong, 2012; Gureyeva, Mochalov, 2014; Gureyeva, Kuznetsov, 2015a, b).

Поверхность надземной части хвощей (стебли, веточки) имеет уникальное строение. Эпидермис состоит из плотно сомкнутых клеток с утолщенной внешней оболочкой, пропитанной кремнеземом. Кроме того, прозрачный слой кремнезема покрывает эпидермис и формирует на его поверхности скульптурные образования разной величины и формы. Слой кремнезема, в свою очередь, бывает покрыт тонкой кутикулой с восковым налетом и защищает растения от насекомых и потери влаги (Filin, 1978). Содержание кремнезема в хвощах является самым высоким среди сосудистых растений и составляет до 25 % от сухого веса (Kaufman et al., 1973).

Хвощи имеют весьма своеобразное строение устьичного аппарата: он состоит из двух пар клеток, расположенных друг над другом – две побочные (вспомогательные, добавочные) клетки устьиц располагаются сверху и прикрывают две

закрывающие клетки. Внешняя стенка побочной клетки покрыта кремневыми скульптурными элементами, которые по краю клетки, обращенному к устьичной щели, могут образовывать замковый механизм, плотно замыкающий устьичную щель: кремневые бугорки, расположенные по краю одной клетки входят в промежутки между бугорками по краю другой клетки. Споры хвощей сферические, внешний слой оболочки образует 4 спирально обернутые вокруг споры гигроскопические ленты – элатеры (Filin, 1978).

В систематике хвощей анатомические признаки и признаки поверхности междоузлий стеблей и ветвей имеют особое значение и используются как диагностические. Однако такие признаки чаще определяются на уровне ощущений (наощупь) или с помощью светового микроскопирования. Такие определения как «поверхность остро-шиповидно-бугорчатая», «поверхность слегка шероховатая», «ребра тесно усажены очень мелкими туповатыми бугорками», «ребра усажены кремнистыми бугорками», «ребра с заметной, но слабо шероховатой текстурой поверхности, образованной мелкими кремневыми шипиками», «ребра покрыты «бисерообразными папиллами», «поверхность гладкая на ощупь» – нередки в диагнозах видов и гибридов хвощей (Krylov, 1927; Sergiyevskaya, 1966; Dostal, 1984; Shaulo, 1988; Page, 1998). Лишь в немногих статьях изложены результаты исследования с помощью сканирующего микроскопа. Так, С. N. Page (1972, 1974) рассматривал ультраструктуру поверхности веточек хвощей, включая характер расположения и форму скульптурных элементов на поверхности ребер и бороздок, строение и орнаментацию устьичного аппарата, для установления родственных отношений между видами. На основании микроморфологических признаков им выделено 2 новых секции в подроде *Equisetum*. Он считает, что кремнеземная скульптура эпидермальной поверхности вегетативных органов хвощей является признаком, аналогичным по ценности скульптуре спор папоротников. М. Lubienski (2010) применял признаки орнаментации эпидермальной поверхности междоузлий стеблей и устьиц для доказательства существования и промежуточного характера признаков гибрида *E. × lofotense* Lubienski (*E. arvense* × *E. sylvaticum*) и различий между двумя межвидовыми гибридами *E. × mildeanum* и *E. × lofotense*, имеющими одного общего родителя (*E. sylvaticum*).

Целью настоящей работы является сравнительная характеристика ультраструктуры по-

верхности междоузлий стеблей и веточек, устьиц и спор хвощей подрода *Equisetum*, выявляемая с помощью сканирующей электронной микроскопии, и оценка применения ультраструктурных признаков в систематике и филогенетике хвощей.

Материалы и методы

Объектами исследования явились 5 видов и 3 межвидовых гибрида подрода *Equisetum*, произрастающих на Урале и в Сибири: *E. arvense* L., *E. fluviatile* L., *E. palustre* L., *E. pratense* Ehrh., *E. sylvaticum* L., *E. × mildeanum* Rothm. (*E. pratense* × *E. sylvaticum*), *E. × sergijevskianum* (*E. pratense* × *E. palustre*), *E. × lofotense* (*E. arvense* × *E. sylvaticum*). Для исследования были выбраны междоузлия и веточки в средней части стебля, они отбирались с гербарных образцов, собранных в основном одним из авторов статьи и хранящихся в коллекции Гербария им. П. Н. Крылова (ТК) Томского государственного университета. Для характеристики *E. × sergijevskianum* материал отобран с единственного образца – голотипа, хранящегося в Гербарии ТГУ. Споры для анализа были собраны у растений в естественных местообитаниях во время спороношения. Стробилы высушивали в пакетах, высыпавшиеся из них споры досушивали и хранили до подготовки препарата. Гербарные образцы были собраны в Омской и Томской областях (табл. 1).

Ультраструктура поверхности стеблей изучалась методом сканирующей электронной микроскопии. Участки стеблей и веточек 1 см дл. и споры фиксировались на столиках с электропроводным скотчем. Для уменьшения влияния заряда образцы напыляли золотом в установке SPI MODULE. Образцы исследовали на сканирующем электронном микроскопе Philips SEM 515 в Томском материаловедческом центре (Томский государственный университет). Поверхность сканировали при ускоряющем напряжении 25–30 kV при увеличениях ×100, ×370 и ×850 для стеблей и ×2400 для спор.

Для описания тонкой скульптуры эпидермальной поверхности использовались переведенные на русский язык или адаптированные термины, встречающиеся в англоязычной литературе. Вслед за С. N. Page (1972) мы используем термин «микрорельеф» для обозначения основных элементов поверхности междоузлий стеблей и веточек, термин «скульптура поверх-

Таблица 1

Местонахождения исследованных образцов

Таксон	Местонахождение	Тип образца	Коллекторы
<i>E. arvense</i> L.	Курганская обл., окр. с. Старый просвет, берег песчаного карьера. 18.05.2014 г., 3.08.2014 г.	Стебель, веточки, споры	Д. С. Феоктистов
<i>E. fluviatile</i> L.	Томская обл., окр. г. Томска, берег р. Томи. 15.06.2015 г.	Стебель, веточки, споры	Д. С. Феоктистов
<i>E. palustre</i> L.	Томская обл., г. Томск, около стадиона «Буревестник», березовый лес. 15.06.2015 г.	Стебель, веточки, споры	Д. С. Феоктистов
<i>E. pratense</i> Ehrh.	Томская обл., г. Томск, Лагерный сад, березовый лес. 15.06.2015 г.	Стебель, веточки, споры	Д. С. Феоктистов
<i>E. sylvaticum</i> L.	Омская обл., Усть-Ишимский р-н, окр. пос. Усть-Ишим, нарушенный луг. 10.08.2014 г.	Стебель, веточки, споры	Д. С. Феоктистов
<i>E. × lofotense</i> Lubienski	Омская обл., Усть-Ишимский р-н, окр. пос. Аксеново, 5 км заброшенной узкоколейной железной дороги. 17.08.2015 г.	Стебель, веточки	Д. С. Феоктистов, В. Н. Демешко
<i>E. × mildeanum</i> Rothm.	Омская область, Усть-Ишимский р-н, 20 км западнее пос. Усть-Ишим, близ оз. Чёрное, 57°42' с. ш. 70°48' в. д. Нарушенные места на лугу. 10.08.2014 г.	Стебель, веточки	Д. С. Феоктистов
<i>E. × sergijevskianum</i> С. N. Page et Gureeva.	Томская обл., окр. г. Томска, луга по дороге на д. Петровку. 21.07.1925 г.	Стебель, веточки	Л. П. Сергиевская, М. В. Куминова, Е. Вандакурова

ности» – для обозначения более тонких скульптурных элементов, покрывающих микрорельеф; для обозначения характерной для хвощей ребристости стебля и веточек мы предлагаем использовать термин мезорельеф.

Результаты и обсуждение

Стебли хвощей имеют мезорельеф, представленный чередующимися ребрами и бороздками, число которых (в определенном диапазоне) характерно для вида. Более тонкая скульптура, названная С. N. Page (1972) микрорельефом, образована скульптурными элементами из кремнезема, откладываемого клетками эпидермиса на поверхности. Скульптурные элементы, относимые к микрорельефу, различаются по форме, размерам и расположению на ребрах и в бороздках. Для микрорельефа характерны 3 основных элемента: 1) тонкие продольные иногда анастомозирующие тяжи, которые мы предлагаем называть ребрышками; 2) цилиндрические с округлой верхушкой или конические образования – мамиллы, являющиеся самыми заметными и распространенными элементами; 3) полые элементы – бугорки с округлой верхушкой и шипики с широким основанием и заостренной верхушкой.

Продольные тяжи располагаются на ребрах мезорельефа, на них же располагаются крупные бугорки и шипики. Мамиллы и тяжи из слившихся мамилл располагаются большей частью на дне и склонах бороздок. Ультраскульптуру поверхности составляют бородавочки (pilula, по: Page, 1972) – мелкие полусферические, сферические или слегка вытянутые элементы, покрывающие побочные клетки устьиц, всю поверхность бороздок и элементы микрорельефа (мамиллы), и более вытянутые элементы с округлой верхушкой – булавовидные стерженьки, располагающиеся по краям побочных клеток. Крупные мамиллы, покрытые бородавочками, могут располагаться отдельно друг от друга или сливаются по несколько в продольные и поперечные тяжи, верхушки крупных мамилл округлые без бородавочек, верхушки конических мамилл с бородавочками.

Побочные клетки – парные клетки, располагающиеся над замыкающими клетками устьиц, выступают над поверхностью эпидермы, в плане округлые (длина равна ширине), вытянутые (длина больше ширины) или растянутые (длина меньше ширины), покрыты сферическими или слегка вытянутыми бородавочками, распо-

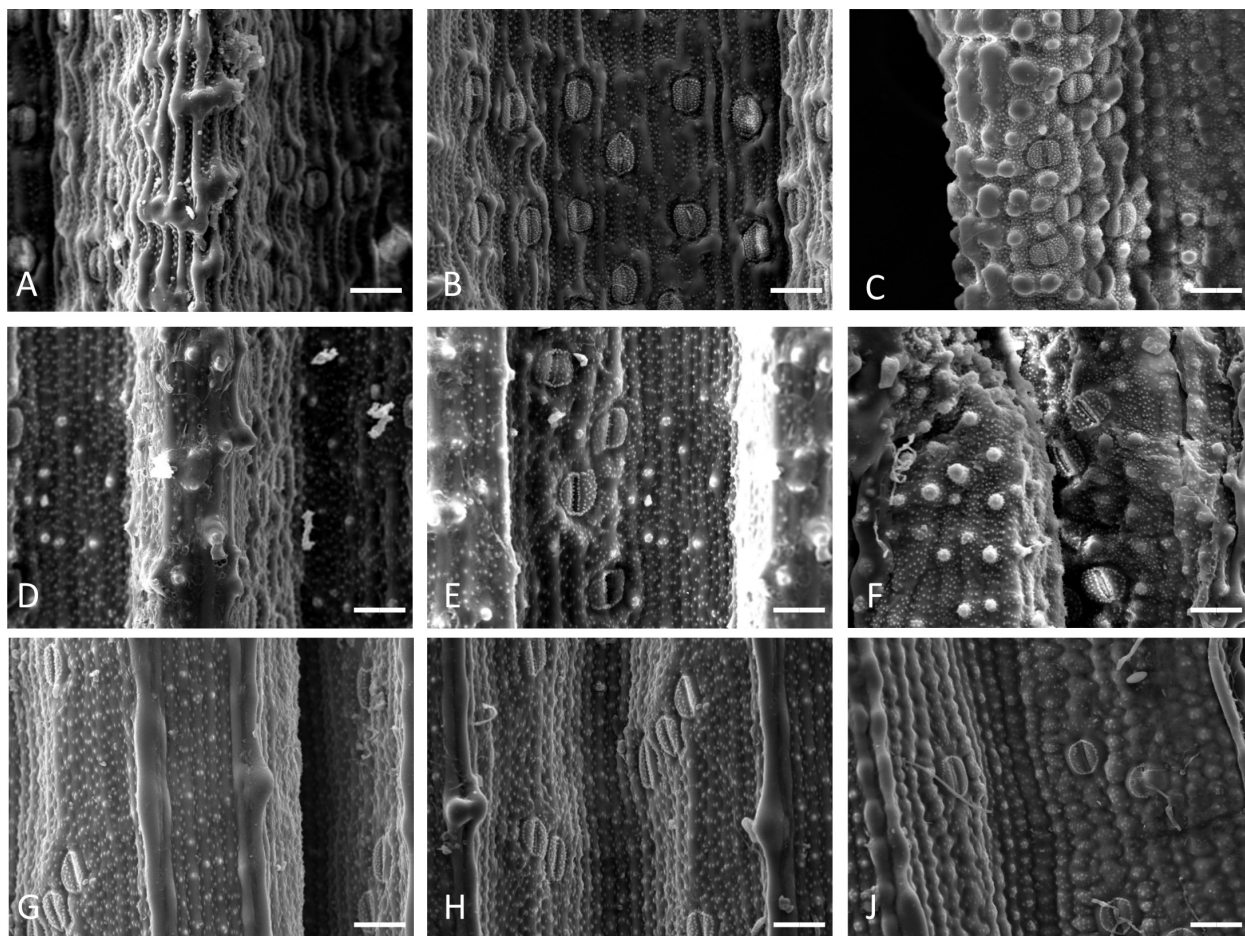


Рис. 1. SEM-микрофотографии поверхности междоузлий стеблей и веточек видов *Equisetum*: A–C – *E. fluviatile*; D–F – *E. arvense*; G–J – *E. × lofotense*. Слева направо в первой колонке – ребро мезорельефа, во второй – бороздка мезорельефа, в третьей – веточка. Масштабная линейка 40 мкм.

гающимися рассеянно или организованными в правильный ряд по периферии клетки и вдоль устьичной щели. У некоторых видов имеются булавовидные стерженьки, которые располагаются на стенках, обращенных к устьичной щели и образуют замковый механизм. Побочные клетки в профиль могут быть сильно выпуклыми, закругленными со стороны, противоположной устьичной щели; выпуклыми, закругленными с двух сторон, и уплощенными. С. N. Page (1972) выделял по этому признаку 3 типа устьиц.

Ниже приводится характеристика скульптуры поверхности междоузлий стебля и веточек 5 видов и 3 межвидовых гибридов подрода *Equisetum*. Для облегчения сравнения виды и межвидовые гибриды сгруппированы следующим образом: рис. 1 – *E. fluviatile*, *E. arvense*, *E. × lofotense*; рис. 2 – *E. palustre*, *E. × sergijevskianum*, *E. pratense*, *E. × mildeanum*, *E. sylvaticum*, на рис. 3 показаны устьица всех видов и гибридов.

E. fluviatile (рис. 1 A–C). Мамиллы на стебле цилиндрические с гладкой верхушкой, в бороздках объединяются по несколько в продольные

и поперечные короткие тяжи, особенно вокруг устьиц, на веточках мамиллы крупные цилиндрические с гладкой верхушкой, объединяются в образования разной конфигурации в бороздках и на ребрах. На ребрах мезорельефа стебля образуются продольные гладкие тяжи микрорельефа, на которых сидят крупные гладкие бугорки; бугорки соседних ребрышек, располагающиеся на одном уровне, объединяются друг с другом. Поверхность в бороздках и на ребрах покрыта крупными бородавочками. Устьица расположены в бороздках без видимого порядка, на стебле в плане вытянутые, на веточках – округлые или растянутые, побочные клетки выпуклые, с крупными бородавочками по всей поверхности и в хорошо выраженном ряду по периферии; на обеих клетках по сторонам устьичной щели бородавочки более вытянутые, расположенные в 2–3 ряда на стеблевых устьицах и в 1 ряд – на устьицах веточек (рис. 3 D, E).

E. arvense (рис. 1 D–F). Мамиллы на стебле конусообразные с бородавочками на верхушке, в бороздках располагаются равномерно, на ве-

точках мамиллы более крупные и гуще покрыты бородавочками. На ребрах мезорельефа стебля располагаются продольные тяжи микрорельефа с округлыми гладкими бугорками и мамиллы, на

веточках продольные тяжи более выраженные, анастомозирующие. Вся поверхность в бороздках и на ребрах покрыта бородавочками. Устьица расположены в бороздках по 2–3 косыми ря-

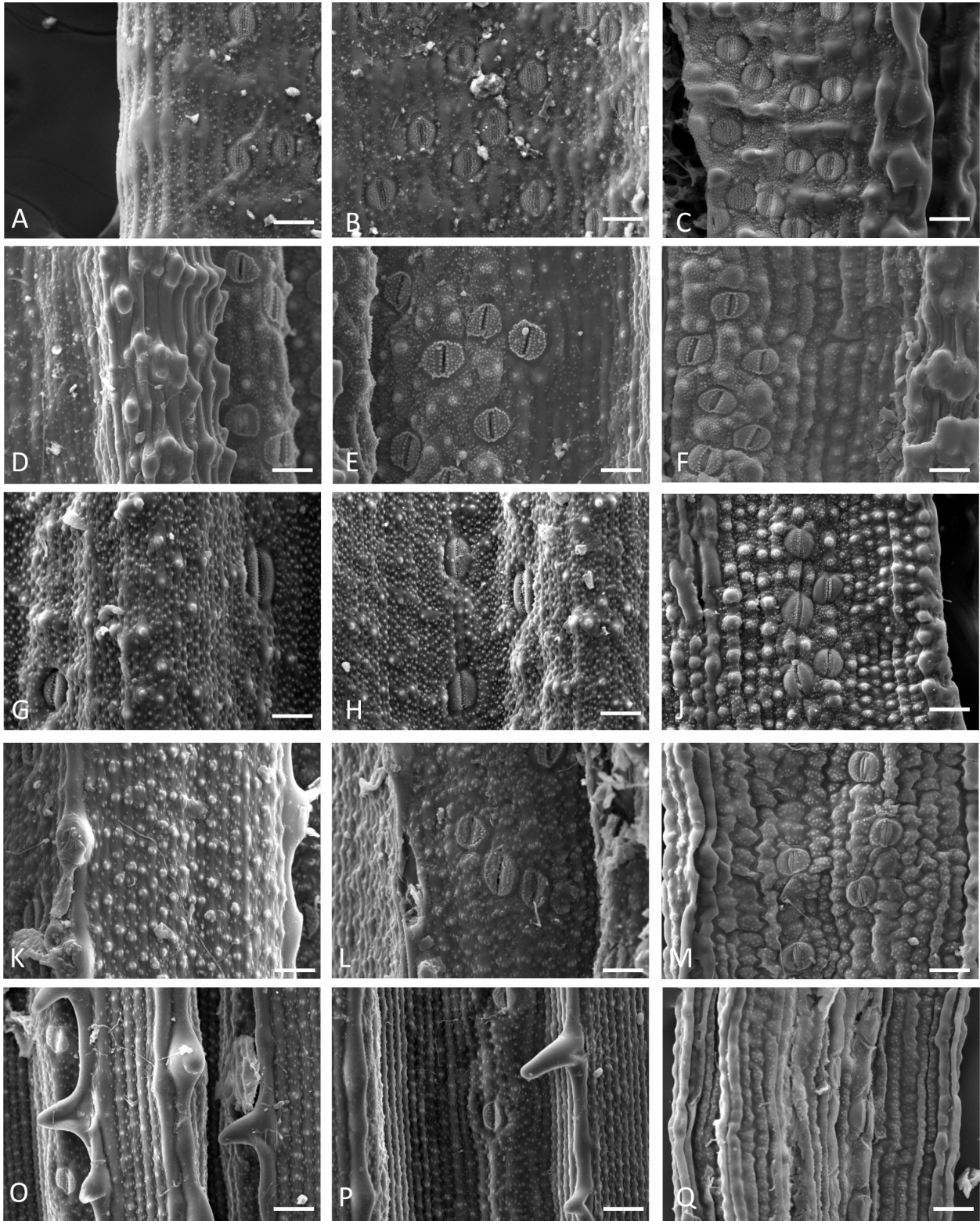


Рис. 2. SEM-микрофотографии поверхности междоузлия стебля и веточек видов и гибридов хвощей подрода *Equisetum*: A–C – *E. palustre*; D–F – *E. × sergijevskianum*; G–J – *E. pratense*; K–M – *E. × mildeanum*; O–Q – *E. sylvaticum*. Слева направо в первой колонке – ребро мезорельефа, во второй – бороздка мезорельефа, в третьей – веточка. Масштабная линейка 40 мкм.

дами, приурочены к склонам бороздок; на стебле и веточках в плане округлые, побочные клетки выпуклые, с крупными бородавочками по всей поверхности и в хорошо выраженном ряду по периферии; на обеих клетках на сторонах, обращенных к устьичной щели, располагаются более крупные вытянутые бородавочки, которые образуют хорошо выраженный ряд (рис. 3 А, В).

E. × lofotense (рис. 1 G–J). Мамиллы на стебле мелкие, конусообразные с бородавочками на верхушке, в бороздках располагаются более или менее правильными рядами, на веточках мамиллы крупнее и гуще покрыты бородавочками. Ребра мезорельефа стебля уплощенные, по краям их располагаются 2 хорошо выраженных параллельных продольных тяжа микрорельефа (ребрышки) с округлыми гладкими бугорками и мамиллы. Вся поверхность в бороздках и на ребрах покрыта бородавочками. Устьица расположены в бороздках по 2–3 в косых рядах, приуроченных к склонам бороздок, на стебле в плане слегка вытянутые, на веточках – округлые, побочные клетки, особенно на веточках, выпуклые, с крупными шаровидными бородавочками по всей поверхности и в хорошо выраженном ряду по периферии и вдоль устьичной щели (рис. 3 F).

E. palustre (рис. 2 A–C). Мамиллы на стебле и веточках цилиндрические, покрытые бородавочками, с гладкой верхушкой, в бороздках объединяются по нескольку в короткие, преимущественно поперечные, нерегулярно расположенные тяжи. На ребрах мезорельефа стебля и веточек продольно располагаются тяжи микрорельефа с крупными гладкими бугорками, особенно хорошо выраженными на веточках. Поверхность в бороздках и на ребрах покрыта крупными бородавочками. Устьица расположены в бороздках без видимого порядка, на веточках в плане округлые, на стебле несколько вытянутые, побочные клетки выпуклые, с крупными бородавочками по всей поверхности; на обеих клетках на сторонах, обращенных к устьичной щели, образуются отчетливо отличающиеся от бородавочек булабовидные стерженьки, расположенные в 2–3 хорошо выраженных ряда и образующие замковый механизм (рис. 3 G, H).

E. × sergijevskianum (рис. 2 D–F). Мамиллы на стебле и веточках конические, покрытые бородавочками, не образуют тяжелой, располагаются в бороздках. На ребрах мезорельефа стебля хорошо заметны продольные тяжи (ребрышки) микрорельефа, на которых расположены островатые шипики. Шипики, сидящие на разных

ребрышках находятся на одном уровне и формируют группы. На ребрах мезорельефа веточек тяжи анастомозирующие, с гладкими бугорками. Поверхность в бороздках и на ребрах покрыта крупными бородавочками. Стеблевые устьица расположены в бороздках группами по нескольку, нередко – косыми рядами, на стебле в плане округлые, на веточках большей частью растянутые; побочные клетки плоские, с крупными бородавочками по всей поверхности, по периферии клетки бородавочки вытянутые, расположены в хорошо выраженном ряду; на обеих клетках по сторонам устьичной щели вытянутые бородавочки расположены в один ряд (рис. 3 M).

E. pratense (рис. 2 G–J). Мамиллы на стебле крупные, цилиндрические, с гладкой верхушкой, и более мелкие конические, стенки мамилл густо покрыты бородавочками, в бороздках располагаются неясными продольными рядами. На веточках мамиллы конические, покрыты бородавочками до самой верхушки, расположены правильными продольными рядами, но не сливаются. На ребрышках стебля имеются шипики, на ребрышках веточках – гладкие бугорки. Поверхность в бороздках и на ребрах покрыта бородавочками. Устьица на стебле располагаются в бороздках рядами, преимущественно по склонам бороздки, в плане вытянутые, на веточках – варьирующие от почти округлых до вытянутых. Побочные клетки на стебле и веточках сильно выпуклые с закругленными стенками, на стебле по всей поверхности покрыты сферическими бородавочками, расположенными равномерно или несколько гуще у устьичной щели. На веточках побочные клетки устьиц покрыты сферическими бородавочками главным образом ближе к устьичной щели (рис. 3 K, L).

E. × mildeanum (рис. 2 K–M). Мамиллы на стебле и веточках мелкие, конические, покрытые бородавочками до верхушки, в бороздках располагаются извилистыми рядами. На ребрах мезорельефа стебля располагаются 1–2 продольных тяжа, на которых сидят длинные, легко обламывающиеся шипики, на веточках тяжи без шипиков. Поверхность в бороздках и на ребрах покрыта бородавочками. Устьица на стебле располагаются в бороздках группами или косыми рядами, на веточках – преимущественно в два ряда по сторонам бороздки, на стебле в плане от округлых до продолговатых, на веточках в основном округлые, побочные клетки выступающие, плоские, бородавочки на поверхности побочных клеток крупные, негустые; более крупные и вы-

тянутые бородавочки организованы в один правильный ряд по периферии и вдоль устьичной щели (рис. 3 J).

E. sylvaticum (рис. 2 N–P). Мамиллы на стебле и веточках мелкие, конические, покрытые бородавочками до верхушки, в бороздках располагаются правильными рядами. Ребра мезорельефа стебля широкие, плоские, ограниченные по краям двумя параллельными рядами хорошо выра-

женных продольных полых тяжей (ребрышки), усаженных длинными полыми шипиками; на веточках ребрышки без шипиков. Поверхность в бороздках покрыта бородавочками. Устьица на стебле располагаются в бороздках в два правильных ряда приуроченных к склонам бороздки (по одному на каждом склоне), на стебле в плане вытянутые, на веточках – округлые, побочные клетки выступающие, сверху уплощенные, бо-

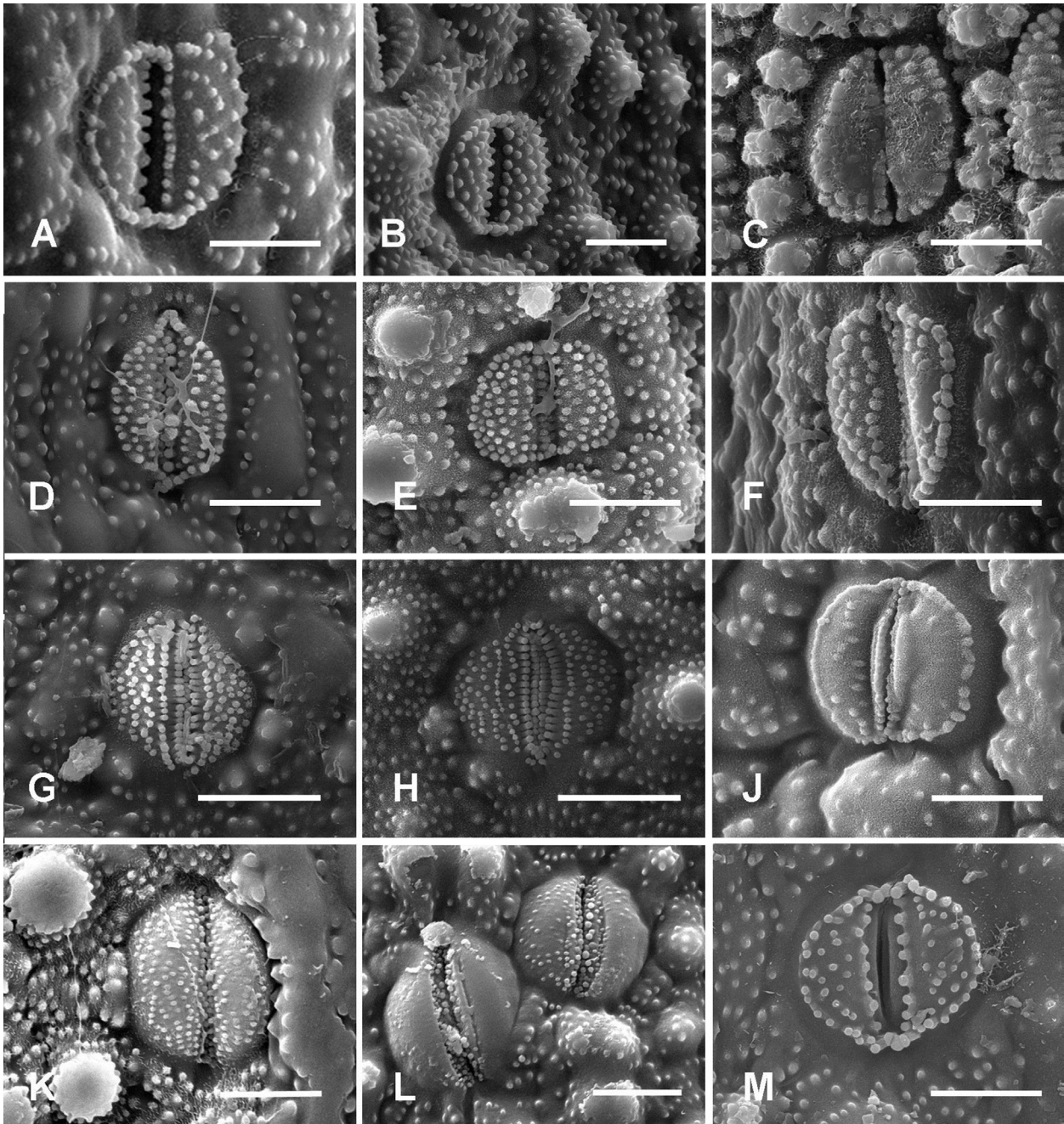


Рис. 3. SEM-микрофотографии устьиц видов и гибридов хвощей подрода *Equisetum*: А–В – *E. arvense* (А – устьице на стебле, В – устьице на веточке); С – *E. sylvaticum*; D–Е – *E. fluviatile* (D – устьице на стебле, Е – устьице на веточке); F – *E. × lofotense*; G–H – *E. palustre* (G – устьице на стебле, H – устьице на веточке); J – *E. × mildeanum*; K–L – *E. pratense* (K – устьице на стебле, L – устьице на веточке); М – *E. × sergijevskianum*. На А, Е, H, К – мамиллы: В – конические с бородавочками на стенках и верхушке, Е, H, К – цилиндрические с бородавочками на стенках и округлой верхушкой. Масштабная линейка 20 мкм.

родавочки на поверхности побочных клеток крупные, негусто расположенные, организованы правильным рядом по периферии и по краю вдоль устьичной щели (рис. 3 С).

Споры всех изученных видов оказались одинаковыми по форме и характеру поверхности. Споры сферические, с легко отстающей наружной оболочкой, не имеющей специфической скульптуры (рис. 4). Заметные на поверхности сферические образования, расположенные с разной плотностью, вероятно, представляют собой капельки воска.

Полученные в ходе исследования ультраструктуры поверхности стеблей и веточек представителей подрода *Equisetum* результаты согласуются с имеющимися результатами других исследователей этого рода (Page, 1972, 1974; Lubienski, 2010), то есть признаки скульптуры сохраняются в пределах ареала. Признаками, специфическими для *E. palustre*, являются короткие поперечные тяжи слившихся мамилл в бороздках и булавовидные стерженьки, расположенные в 2–3 ряда на побочных клетках вдоль устьичной щели. Для *E. pratense* характерны выпуклые с закругленными стенками побочные клетки с рассеянно расположенными мелкими бородавочками, более густыми на стеблевых устьицах, для *E. pratense* и *E. sylvaticum* характерно расположение мамилл правильными рядами в бороздках и полые ребрышки с шипиками на ребрах стебля. Для *E. fluviatile* и *E. arvense* характерны устьица, побочные клетки которых

выпуклые, покрытые крупными бородавочками по всей поверхности и в выраженном ряду по периферии и более вытянутыми бородавочками, образующими правильные ряды по обеим сторонам устьичной щели. Характерным признаком *E. fluviatile* являются короткие образования разной конфигурации в бороздках, формирующиеся из слившихся мамилл. Исследованные гибриды имеют промежуточные признаки ультраструктуры, по сравнению с родительскими видами. У *E. × sergijevskianum*, гибрида *E. palustre* и *E. pratense*, признаками сходства с *E. palustre* обладают устьица, сходным с *E. pratense* является наличие продольных тяжей с шипиками на ребрах. *E. × mildeanum*, гибрид *E. pratense* и *E. sylvaticum*, более сходен с *E. sylvaticum* по строению устьиц. *E. × lofotense*, гибрид *E. arvense* и *E. sylvaticum*, имеет устьица, более сходные по форме и орнаментации с *E. sylvaticum*, но по расположению близкие к *E. arvense*; с *E. sylvaticum* его сближают также тяжи микрорельефа (ребрышки), располагающиеся в 2 параллельных продольных ряда на каждом ребре мезорельефа, и мамиллы, располагающиеся в бороздках более или менее правильными рядами; с *E. arvense* его сближают округлые гладкие бугорки на ребрышках, а не шипики, как у *E. sylvaticum*.

Споры хвощей подрода *Equisetum*, в отличие от спор папоротников класса Polypodiopsida, не имеют специфической скульптуры наружной оболочки, поэтому использование их в целях систематики не целесообразно.

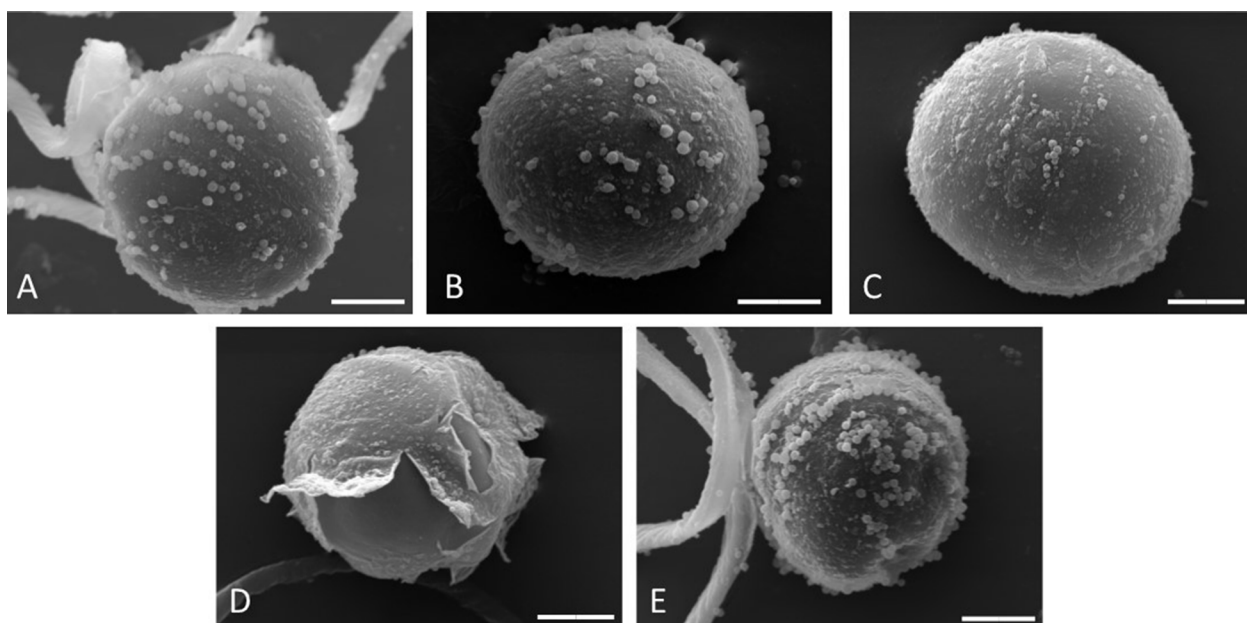


Рис. 4. SEM-микрофотографии спор видов подрода *Equisetum*: А – *E. arvense*; В – *E. pratense*; С – *E. sylvaticum*; D – *E. fluviatile*; Е – *E. palustre*. На А, Е и D видны элатеры. Масштабная линейка 40 мкм.

Все исследованные виды по признакам ультраструктуры поверхности стебля, веточек и устьиц объединяются в 3 группы, согласно 3 секциям: секция *Equisetum* (*E. fluviatile* и *E. arvense*), секция *Subvernalina* A. Br. (*E. pratense* и *E. sylvaticum*) и секция *Palustria* C. N. Page (*E. palustre*). Это не противоречит представлениям о филогении семейства, полученным по молекулярным данным (Des Marais et al., 2003; Guillon, 2004, 2007). Гибрид *E. × mildeanum* является внутрисекционным, а *E. × lofotense* и *E. × sergijevskianum* – межсекционными гибридами.

Заключение

Микроморфологические и ультраструктурные признаки эпидермальной поверхности стеблей и веточек хвощей, определяющиеся нали-

чием и формой скульптурных образований из кремнезема – тонких продольных тяжей (ребрышек) на ребрах стебля и веточек, мамилл, бугорков и шипиков, бородавочек, а также расположение устьиц, форма и орнаментация побочных клеток могут быть использованы как дополнительные диагностические признаки для идентификации таксонов (видов и гибридов) в сложных случаях и для филогенетики *Equisetum*. Споры не обладают специфической орнаментацией, их признаки не могут использоваться в систематике.

Благодарности

Исследования проведены при финансовой поддержке гранта РФФИ № 16-04-00513-а и научного фонда Д. И. Менделеева Томского государственного университета.

REFERENCES / ЛИТЕРАТУРА

- Barrington D. S., Paris C. A.** (1986) Systematic inferences from spore and stomata size in the ferns // *American Fern Journal* 76(3): 149–159.
- Cherepanov S. K.** (1995) *Plantae vasculares Rossicae et civitatum collimitanearum (in limicis URSS olim)*. Mir i semja-95, St. Petersburg, 990 pp. [In Russian]. (**Черепанов С. К.** Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: Мир и семья-95, 1995. – 990 с.).
- Des Marais D. L., Smith A. R., Britton D. M., Pryer K. M.** (2003) Phylogenetic relationships and evolution of extant horsetails, *Equisetum*, based on chloroplast DNA sequence data (rbcL and trnL-F) // *International Journal of Plant Sciences*. 164(5): 737–751. DOI 1058-5893/2003/16405-0008
- Dostal J.** (1984) Familie Equisetaceae Schachtelhalmartige Pflanzen // *Illustrierte Flora von Mitteleuropa*. Verlag Paul Parey, Berlin – Hamburg, 1(1): 54–79.
- Ellis R. P.** (1979) A procedure for standardizing comparative leaf anatomy in the Poaceae. II. The epidermis as seen in surface view // *Bothalia* 12: 641–671.
- Feoktistov D. S., Gureyeva I. I.** (2014) *Equisetum × mildeanum* Rothm. (Equisetaceae), a horsetail hybrid new for the flora of Siberia // *Sistematische zametki po materialam Gerbariya imeni P. N. Krylova Tomskogo gosudarstvennogo universiteta* [Systematic notes on the materials of P. N. Krylov Herbarium of Tomsk State University] 110: 38–49 [In Russian]. (**Феоктистов Д. С. Гуреева И. И.** *Equisetum × mildeanum* Rothm. (Equisetaceae) – новый для флоры Сибири гибрид хвоща // Систематические заметки по материалам Гербария им. П. Н. Крылова Томского государственного университета, 2014. № 110. С. 38–49).
- Filin V. R.** (1978) Equisetopsida // *Zhizn rasteniy. Mkhi, plauny, khvoshchi, paprotniki, golosemennye rasteniya* [Plant life. Mosses, club mosses, horsetails, ferns, gymnosperms]. Prosveshchenie, Moscow, 4: 134–146 [In Russian]. (**Филин В. Р.** Класс Хвощевые, или Эквизетопсиды (Equisetopsida) // Жизнь растений. Т. 4. Мхи, плауны, хвощи, папоротники, голосеменные растения. М.: Просвещение, 1978. Т. 4. С. 134–146).
- Guillon J.-M.** (2004) Phylogeny of horsetails (*Equisetum*) based on the chloroplast rps4 gene and adjacent noncoding sequences // *Systematic Botany* 29: 251–259.
- Guillon J.-M.** (2007) Molecular phylogeny of horsetails (*Equisetum*) including chloroplast atpB sequences // *Journal of Plant Research* 120: 569–574.
- Gudkova P. D., Olova M. V.** (2012) Micromorphology of abaxial epidermis of Siberian *Stipa* L. leaf blades // *Vestnik Tomskogo Gosudarstvennogo Universiteta. Biologiya* [Tomsk State University Journal of Biology] 3(19): 33–45 [In Russian]. (**Гудкова П. Д., Олонова М. В.** Микроморфологическое изучение абаксиальной эпидемы листовых пластинок сибирских видов рода *Stipa* L. // Вестник Томского гос. ун-та. Биология, 2012. № 3(19). С. 33–45).
- Gureyeva I. I., Kuznetsov A. A.** (2015) The value of morphological characters of spores and bio-morphological characters of sporophytes for phylogenetic of ferns (on the pattern of Cystopteridaceae) // *XIII Moskovskoe soveshchanie po filogenii rasteniy «50 let bez K. I. Meyera»: Materialy mezhdunarodnoy konferentsii* [XIII Moscow meeting on the phylogeny of plants “50 years without K. I. Meyer”: Proceedings of the International Conference]. Moscow, pp. 116–120 [In Russian]. (**Гуреева И. И., Кузнецов А. А.** Ценность морфологических признаков спор и биоморфологических признаков спорофита для филогенетики папоротников (на примере Cystopteridaceae) // XIII

Московское совещание по филогении растений «50 лет без К. И. Мейера»: Материалы междунар. конф. (Москва, 2–6 февраля 2015 г.). М., 2015. С. 116–120).

Gureyeva I. I., Kuznetsov A. A. (2015) Spore morphology of the north Asian members of Cystopteridaceae // *Grana* 54(3): 213–235. DOI: 10.1080/00173134.2015.1048824.

Hauke R. L. (1963) A taxonomic monograph of the genus *Equisetum* subgenus *Hippochaete* // *Nova Hedwigia Beihefte* 8: 3–123.

Hauke R. L. (1978) A taxonomic monograph of *Equisetum* subgenus *Equisetum* // *Nova Hedwigia* 30: 385–455.

Kaufman P. B., LaCroux J. D., Dayanandan P., Allard L. F., Rosen J. J., Bigelow W. C. (1973) Silicification of developing internodes in the perennial scouring rush (*Equisetum hyemale* var. *affine*) // *Developmental Biology* 31: 124–135.

Krylov P. N. (1927) *Flora Zapadnoy Sibiri [Flora of the Western Siberia]*. Tomsk, Vol. 1. 138 pp. [In Russian]. (**Крылов П. Н.** Флора Западной Сибири. Томск, 1927. Т. 1. 138 с.).

Lubienski M. (2010) A new hybrid horsetail *Equisetum* × *lofotense* (*E. arvense* × *E. sylvaticum*, Equisetaceae) from Norway // *Nordic Journal of Botany* 28(5): 530–540. DOI: 10.1111/j.1756-1051.2010.00806.x

Page C. N. (1972) An assessment of inter-specific relationship in *Equisetum* subgenus *Equisetum* // *New Phytologist* 71: 355–369.

Page C. N. (1974) *Equisetum* subgenus *Equisetum* in the Sino-Himalayan region – a preliminary taxonomic and evolutionary appraisal // *Fern Gazette* 11(1): 25–47.

Page C. N. (1997) *The ferns of Britain and Ireland*. 2nd ed. Cambridge University Press, Cambridge, 540 pp.

Page C. N., Gureyeva I. I. (2009) A new horsetail hybrid from Western Siberia // *Sistematicheskie zametki po materialam Gerbariya imeni P. N. Krylova Tomskogo gosudarstvennogo universiteta [Systematic notes on the materials of P. N. Krylov Herbarium of Tomsk State University]* 101: 15–21 [In Russian]. (**Пейдж К. Н., Гуреева И. И.** Новый гибрид хвоща из Западной Сибири // Систематические заметки по материалам Гербария им. П. Н. Крылова Томского государственного университета, 2009. № 101. С. 15–21).

Page C. N., Gureyeva I. I. (2013) *Equisetum* × *sergijevskianum*, a hybrid horsetail from Siberia // *Fern Gazette* 19(5): 181–190.

Passarelli L. M., y Galán J. M.G., Prada C., Roller C. H. (2010) Spore morphology and ornamentation in the genus *Blechnum* (Blechnaceae) // *Grana* 49: 243–262. DOI:10.1080/00173134.2010.524245.

Pearman R. W. (1976) A scanning electron microscopic investigation of the spores of the genus *Cystopteris* // *Fern Gazette* 11: 221–230.

Pryer K. M., Britton D. M. (1983) Spore studies in the genus *Gymnocarpium* // *Canadian Journal of Botany* 61: 377–388.

Sergiyevskaya L. P. (1966) Equisetaceae // *Flora Zabaikaliya [Flora of Transbaikalia]*. Tomsk University Publ., Tomsk, 1: 40–46 [In Russian]. (**Сергиевская Л. П.** Сем. 3. Equisetaceae – Хвощевые // Флора Забайкалья. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1966. Т. 1. С. 40–46).

Shaulo D. N. (1988) Equisetophyta // *Flora Sibiri [Flora of Siberia]*. Nauka, Novosibirsk, 1: 42–48 [In Russian]. (**Шауло Д. Н.** Отдел Equisetophyta – Хвощеобразные // Флора Сибири. Новосибирск: Наука, 1988. Т. 1. С. 42–48).

Shaulo D. N. (2005) Equisetophyta // *Flora Altaya [Flora of the Altai]*. AzBuka, Barnaul, 1: 140–157 [In Russian]. (**Шауло Д. Н.** Отдел Equisetophyta – Хвощевидные // Флора Алтая. Барнаул: АзБука, 2005. Т. 1. С. 140–157).

Skvortsov V. E. (2007) On the distribution of interspecific hybrids in *Equisetum* L. (Equisetaceae) in Russia and republics of the former USSR // *Trudy Pervoi Rossiyskoy pteridologicheskoy konferentsii i shkoly-seminara po pteridologii [Proceedings of the First Russian pteridological conference and school-seminar on pteridology]*, Tomsk, pp. 86–92 [In Russian]. (**Скворцов В. Э.** О распространении межвидовых гибридов *Equisetum* L. (Equisetaceae) в России и республиках бывшего СССР // Труды Первой Российской птеридологической конференции и школы-семинара по птеридологии (Томск–Барнаул, 20–30 августа 2007 г.). Томск, 2007. С. 86–92).

Wei L-L, Dong S-Y. (2012) Taxonomic studies on *Asplenium* sect. *Thamnopteris* (Aspleniaceae) II: spore morphology // *Nordic Journal of Botany* 30: 90–103. DOI: 10.1111/j.1756-1051.2011.01224.x

Yamanaka S., Sato K., Ito F., Komatsubara S., Ohata H., Yoshino K. (2012) Roles of silica and lignin in horsetail (*Equisetum hyemale*), with special reference to mechanical properties // *Journal of applied physics* 111(044703): 1–6.