

УДК 582.374.2:581.44

Ультраструктура эпидермальной поверхности междоузлий стеблей хвощей подрода *Hippochaete* (*Equisetum*, 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), кремнезем, скульптура поверхности, устьица.

Аннотация. Методом сканирующей электронной микроскопии исследована ультраструктура эпидермальной поверхности междоузлий стеблей 4 видов и 2 межвидовых гибридов хвощей подрода *Hippochaete* (Milde) Baker (*Equisetum* L., Equisetaceae), произрастающих в Западной Сибири: *Equisetum hyemale* L., *E. ramosissimum* Desf., *E. scirpoides* Michx., *E. variegatum* Schleich. ex F. Weber et D. Mohr, *E. × moorei* Newman, *E. × trachyodon* (A. Braun) W. D. J. Koch. Эпидермальная орнаментация междоузлий стеблей представителей подрода *Hippochaete* принципиально отличается от таковой представителей подрода *Equisetum*. Наиболее заметными элементами поверхности, специфическими для представителей подрода *Hippochaete*, являются проемы над устьицами, окруженные валиками из слившихся бугорков. Устьичные проемы могут быть округлыми, эллиптическими или почти прямоугольными, валики – линейными или подковообразными. Заметно выступающими скульптурными элементами поверхности бороздок являются бугорки, которые могут быть дискретными, организованными в цепочки или слившимися в валики; на ребрах мезорельефа располагаются крупные гладкие головчатые бугорки – туберкулы; у видов с широкими ребрами отмечена более тонкая ребристость. У некоторых видов на поверхности бороздок и ребер имеются полусферические бородавочки. Сочетание и расположение всех скульптурных элементов является более или менее специфическим для вида. В орнаментации эпидермальной поверхности стеблевых междоузлий гибридов сочетаются признаки, характерные для родительских видов. Подробные описания скульптуры эпидермальной поверхности междоузлий приведены для всех изученных видов и гибридов.

The ultrastructure of epidermal surface of stem internodes of horsetails of subgenus *Hippochaete* (*Equisetum*, Equisetaceae)

D. S. Feoktistov, I. I. Gureyeva

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

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

Summary. Ultrastructure of epidermal surface of stem internodes of 4 species and 2 interspecific hybrids of subgenus *Hippochaete* (Milde) Baker (*Equisetum* L., Equisetaceae) were studied using scanning electron microscopy: *Equisetum hyemale* L., *E. ramosissimum* Desf., *E. scirpoides* Michx., *E. variegatum* Schleich. ex F. Weber et D. Mohr, *E. × moorei* Newman, *E. × trachyodon* (A. Braun) W. D. J. Koch. Epidermal ornamentation of stem internodes in subgenus *Hippochaete* is fundamentally different from that in subgenus *Equisetum*. The most visible elements of the surface, specific for the members of subgenus *Hippochaete*, are the stomatal passages, surrounded by bulky thickenings formed from the fused knobs. Stomatal passages arranged allow the flanks of the furrows may be round, elliptical

or almost rectangular; thickenings can be oblong, circular or horseshoe-shaped. The distinctly prominent sculptural elements of the furrow surface are knobs that may be discrete, arranged in chains or fused into irregular bars. The relatively large sculptural elements – tubercles – are situated on the ridges and mostly arranged in two longitudinal rows. The wide ridges have additional fine ribbing. In some species, the hemispherical verrucae cover on the surface of the furrows and ridges. The combination and arrangement of sculptural elements are more or less specific to the species. Features characteristic to the parental species are combined in ornamentation of the epidermal surface of stem internodes of hybrids. The detail descriptions of the sculpture of the epidermal surface of stem internodes are given for all studied species and hybrids.

Введение

Современные хвощи вполне естественно разделяются на 2 группы, которые воспринимают как подроды единственного рода *Equisetum* L. – *Equisetum* и *Hippochaete* (Milde) Baker (Hauke, 1963, 1978) или как самостоятельные роды *Equisetum* s. str. и *Hippochaete* Milde (Farwell, 1916; Rothmaler, 1944). Важной особенностью является интенсивная гибридизация внутри каждой из двух групп и отсутствие достоверно выявленных гибридов между видами из *Equisetum* и *Hippochaete*, что также является одним из доказательств их самостоятельности. Разделение на эти группы подтверждается и молекулярными исследованиями (Des Marais et al., 2003; Guillon, 2004, 2007).

Виды, относящиеся к разным подродам, отличаются макро- и микроморфологическими признаками. У видов подрода *Equisetum* стебли ветвистые, иногда до 2–3 порядка, на зиму отмирающие, для видов подрода *Hippochaete* характерны зимующие стебли, без веточек, с одиночными или немногочисленными ветвями. Хвощи имеют очень своеобразное строение устьичного аппарата: он состоит из двух пар клеток, расположенных друг над другом – две побочные клетки устьиц располагаются сверху и прикрывают две замыкающие клетки (Page, 1972; Filin, 1978; Lubienski, 2010). С. N. Page (1972) и другие исследователи (Kaufman et al., 1973) отмечали различия в расположении устьиц относительно поверхности: находящиеся на одном уровне или выступающие у видов подрода *Equisetum* и погруженные у видов подрода *Hippochaete*.

Хвощи являются концентраторами кремнезема, содержание которого может составлять 25 % и более от сухого веса, а в зрелых клетках эпидермиса *Equisetum hyemale* L. содержание кремнезема колеблется в пределах 57–85 % (Kaufman et al., 1971, 1973). В отличие от злаков, у которых кремнезем в основном накапливается в клетках в виде фитолитов, повторяющих форму этих клеток (Krishnan et al., 2000; Olonova, Mezina, 2011), у хвощей кремнезем пропитывает оболочки кле-

ток эпидермиса, покрывает поверхность эпидермиса надземных органов, пропитывает восковой или кутикулярный покров, концентрируется в стенках клеток устьичного аппарата и на их поверхности в виде бородавочек (Kaufman et al., 1971, 1973; Page, 1972, 1974; Law, Exley, 2011). Именно отложения кремнезема на внешней поверхности эпидермиса обеспечивают механическую поддержку стеблей хвощей (Yamanaka et al., 2012).

Рядом работ (Page, 1972, 1974; Lubienski, 2010; Feoktistov, Gureyeva, 2016) показано, что особенности скульптуры эпидермальной поверхности междоузлий хвощей подрода *Equisetum*, выявляемые с помощью сканирующей электронной микроскопии (СЭМ), могут использоваться как важные признаки в систематике хвощей для идентификации видов и гибридов и в филогенетике для установления родственных отношений.

Согласно имеющимся данным, эпидермальная орнаментация представителей подрода *Hippochaete* принципиально отличается от таковой у представителей подрода *Equisetum*. Как показали предыдущие исследования (Page, 1972, 1974; Lubienski, 2010; Feoktistov, Gureyeva, 2016), для микрорельефа представителей подрода *Equisetum* характерны хорошо выраженные скульптурные элементы, различающиеся по форме, размерам и расположению на ребрах и в бороздках мезорельефа: тонкие продольные тяжи с бугорками или шипиками, цилиндрические и конические мамиллы, свободные или слившиеся по несколько в тяжи. Элементы микрорельефа покрыты полусферическими или несколько вытянутыми бородавочками. Размеры, форма и расположение скульптурных элементов специфичны для видов, у гибридов сочетаются признаки ультраструктуры, характерные для родительских видов. Признаки скульптуры поверхности остаются постоянными у одних и тех же таксонов в пределах ареала, что делает их значимыми для использования в систематике и филогенетике. Эпидермальная поверхность у представителей подрода *Hippochaete* покрыта

напылами воска или кутикулы, пропитанными кремнеземом (Kaufman et al., 1973), в скульптуре преобладают более массивные и аморфные элементы, у большинства видов не обнаруживаются правильной формы мамиллы, которые являются базовым скульптурным элементом эпидермальной поверхности у представителей подрода *Equisetum* (Page, 1972).

Наибольшие отличия между подродами отмечаются в орнаментации и расположении устьиц. У большинства представителей подрода *Equisetum* они расположены на дне бороздок без особого порядка или рядами на склонах бороздок (*E. sylvaticum* L.), побочные клетки устьиц могут быть плоскими и находятся на одном уровне с поверхностью или выпуклыми, выступающими над поверхностью. Наружные стенки побочных клеток имеют характерную инкрустацию из полусферических или несколько вытянутых кремнеземных бородавочек, которые располагаются на наружной стенке диффузно или организованы в ряды вдоль устьичной щели и по периферии наружной стенки каждой клетки. У некоторых видов по краям побочных клеток вдоль устьичной щели располагаются булавовидные стерженьки (*E. palustre* L.). У представителей подрода *Hippochaete* устьица всегда расположены правильными продольными рядами на склонах бороздок (по одному ряду на каждом склоне) и являются погруженными (Page, 1972; Kaufman et al., 1973). Наружные стенки побочных клеток гладкие, без кремнеземной орнаментации, с замковым механизмом, устроенным по принципу гребень–паз (Filin, 1978), то есть по краю, обращенному к устьичной щели, у одной клетки располагается выступ (гребень), у другой – паз.

В нашей предыдущей работе (Feoktistov, Gureyeva, 2016) приведены подробные описания кремнеземной скульптуры эпидермальной поверхности и устьичного аппарата видов и гибридов подрода *Equisetum*. Целью настоящей работы является выявление признаков ультраструктуры поверхности междоузлий стеблей и устьиц хвощей подрода *Hippochaete* с помощью сканирующей электронной микроскопии, их сравнительная характеристика и оценка возможности применения в систематике и филогенетике подрода.

Материалы и методы

Объектами исследования явились 4 вида и 2 межвидовых гибрида подрода *Hippochaete*, произрастающих на Урале и в Западной Сиби-

ри: *Equisetum hyemale* L., *E. ramosissimum* Desf., *E. scirpoides* Michx., *E. variegatum* Schleich. ex F. Weber et D. Mohr, *E. × moorei* Newman (*E. hyemale* × *E. ramosissimum*), *E. × trachyodon* (A. Braun) W. D. J. Koch (*E. hyemale* × *E. variegatum*). Что касается гибридов, в сводке С. К. Черепанова (Cherepanov, 1995) для России приведено 3 межвидовых гибрида из подрода *Hippochaete*: *E. × meridionale* (Milde) Chiov. (*E. ramosissimum* × *E. variegatum*), *E. × moorei* Newman, *E. × trachyodon*. В. Э. Скворцов (Skvortsov, 2007) не подтвердил встречаемость в России ни одного из этих гибридов, но привел как новый для России *E. × ferrissii* Clute (*E. hyemale* subsp. *affine* (Engelm.) Calder et Roy L. Taylor × *E. laevigatum* A. Braun) из Приморского края. Тем не менее, в последнее десятилетие появились новые данные о находках двух из упомянутых С. К. Черепановым (Cherepanov, 1995) гибридов: *E. × trachyodon* найден на Алтае (Page et al., 2009), *E. × moorei* приводится Д. Н. Шауло (Shaulo, 2005) для Алтая, П. В. Куликовым (Kulikov, 2005) – для Урала и Н. И. Науменко (Naumenko, 2008) – для Курганской области.

Поскольку хвощи подрода *Hippochaete* не имеют ветвей или они редки и слабо развиты, для исследования использовались только междоузлия стеблей. Междоузлия были взяты с гербарных образцов, хранящихся в коллекции Гербария им. П. Н. Крылова (ТК) Томского государственного университета. Для исследования отбирались закончившие рост междоузлия в средней части стебля.

Образцы исследовали на сканирующем электронном микроскопе Philips SEM 515 в Томском материаловедческом центре (Томский государственный университет). Участки междоузлий стеблей длиной в 1 см помещали на столик, фиксировали с помощью электропроводного скотча и напыляли золотом в установке SPI MODULE для уменьшения влияния заряда. Поверхность сканировали при ускоряющем напряжении 25–30 kV при увеличениях ×100, ×370 и ×850.

Для описания тонкой скульптуры эпидермальной поверхности использовались переведенные на русский язык или адаптированные термины, встречающиеся в англоязычной литературе (Page, 1972; Kaufman et al., 1973). Вслед за С. N. Page (1972) мы используем термин «микрорельеф» для обозначения основных скульптурных элементов поверхности междоузлий; для обозначения характерной для хвощей ребристости стебля и веточек мы используем термин мезорельеф (Feoktistov, Gureyeva, 2016).

Исследованные образцы:

E. hyemale: «Курганская обл., окр. п. Старый просвет, старый песчаный карьер. 29 VI 2014. Д. С. Феоктистов».

E. ramosissimum: «Курганская обл., Целинный р-н, около с. Усть-Уйское, степная зона. 30 VI 2014. Д. С. Феоктистов».

E. scirpoides: «Томская обл., Асиновский р-н, окр. д. Минаевка, смешанный заболоченный лес. 29 VII 1986. А. И. Пяк».

E. variegatum: «Республика Хакасия, заказник «Позарым», заболоченный луг. 24 VII 2014. Д. С. Феоктистов».

E. × moorei: «Предгорье сев.-зап. Алтай, окр. с. Чинеты. Пойма р. Ини. 26 VII 1931. А. Жарков».

E. × trachyodon: «Республика Алтай, Чемальский р-он, окр. с. Усть-Сема, дол. р. Катунь, правый берег, 51°38' с. ш. 85°46' в. д., у сосны. 27 VIII 2007. А. С. Мочалов».

Результаты и обсуждение

Мезорельеф стеблевых междоузлий хвощей представлен чередующимися ребрами и бороздками, число которых в определенном диапазоне характерно для вида. На эпидермальной поверхности образуется микрорельеф (термин С. N. Page, 1972) – более тонкая скульптура, образованная кремнеземом.

Наиболее заметными элементами поверхности, специфическими для представителей подрода *Hippochaete*, являются отверстия над устьицами, образующиеся в сплошном кутикулярно-кремнеземном «панцире», покрывающем надземные побеги. Как в русском, так и в английском языке, мы не обнаружили единого специального термина, которым можно было бы обозначить эти отверстия. С. N. Page (1972) использовал термин «passage» (отверстие, проход), Р. В. Kaufman с соавторами (1973) назвали место, где помещается устьице, «скупт» (крипта, потайное место, тайник). Мы предлагаем термин «устьичный проем», который нам кажется наиболее подходящим для обозначения этого элемента поверхности. Устьица, а соответственно, и устьичные проемы располагаются правильными рядами в бороздках, по одному ряду на противоположных сторонах бороздки; в очертании они могут быть прямоугольными с длинными поперечными и короткими продольными сторонами и скругленными углами, эллиптическими и почти округлыми. Проем не полностью открывает устьице, а, как правило, только его среднюю

часть. Иногда, особенно в растущих междоузлиях один проем открывает два устьица (Kaufman et al., 1973), затем, при растяжении междоузлия они разобщаются, а пространство между устьицами заполняется кутикулой и пропитывается кремнеземом.

Выступающими элементами поверхности бороздок являются бугорки (knob, knobs, по: С. N. Page, 1972), которые могут быть как дискретными, в плане большей частью округлыми или многолопастными, так и слившимися, образующими более крупные элементы, напоминающие валики, располагающиеся большей частью поперек бороздки. Вокруг устьичного проема образуются линейные, подковообразные или почти круговые валики; линейные располагаются вдоль длинных сторон прямоугольных проемов, подковообразные и круговые окружают квадратные или округлые проемы, свободные концы «подков» обращены к бороздке и нередко продолжают цепочкой от «подковы» одного ряда к «подкове» другого.

На ребрах мезорельефа располагаются более крупные гладкие округлые головчатые бугорки – туберкулы (tubercle, по: С. N. Page, 1972). У некоторых представителей поверхность дополнительно покрыта правильными полусферическими кремнеземными бородавочками, более крупными, чем у представителей подрода *Equisetum*. У некоторых видов такие же бородавочки покрывают и бугорки, в результате образуются элементы скульптуры, близкие по форме цилиндрическим мамиллам, характерным для подрода *Equisetum*. Пока нет уверенности, являются ли эти элементы гомологами мамилл представителей подрода *Equisetum* (Page, 1972).

Ниже приводится характеристика скульптуры поверхности междоузлий стебля 4 видов и 2 межвидовых гибридов подрода *Hippochaete*. СЭМ-микрофотографии поверхности *Equisetum hyemale*, *E. ramosissimum*, *E. scirpoides*, *E. variegatum*, собранных в Британии, и общее описание скульптуры поверхности приводились ранее С. N. Page (1972), микрофотографии поверхности ребер *E. hyemale*, *E. ramosissimum*, *E. variegatum*, *E. × meridionale*; *E. × moorei* и *E. × trachyodon* приведены Р. Jepson et al. (2013); полные описания и микрофотографии поверхности стебля видов и гибридов подрода *Hippochaete* ранее не приводились.

E. hyemale (рис. 1 А–С, рис. 3 А). Ребра мезорельефа стебля узкие, с крупными округлыми туберкулами, расположенными в 2 сближенных

ряда. Бугорки в бороздках большей частью слившиеся в более крупные образования разной конфигурации, располагающиеся поперек бороздки, иногда – дискретные. Устьичные проемы в очертании округлые, окружены круговыми или подковообразными валиками из слившихся бугорков, свободными сторонами обращенными к бороздке. Побочные клетки устьиц плоские, в проеме видна только средняя часть устьица, иногда устьице скрыто почти полностью. Бородавочки на поверхности бороздок довольно густые, на ребрах почти отсутствуют.

E. ramosissimum (рис. 1 D–F, рис. 3 B). Ребра мезорельефа стебля широкие; туберкулы гладкие, с округлой верхушкой, отдельные, но большей частью слившиеся в хребты, расположенные поперек ребра. На ребрах имеется тонкая продольная ребристость. Бугорки в бороздках дискретные, мелкие, в основном организованы в цепочки, протягивающиеся между устьичными проемами, находящимися в противоположных рядах. Устьичные проемы с двумя параллельными линейными валиками из слившихся бугорков, располагающимися по длинным

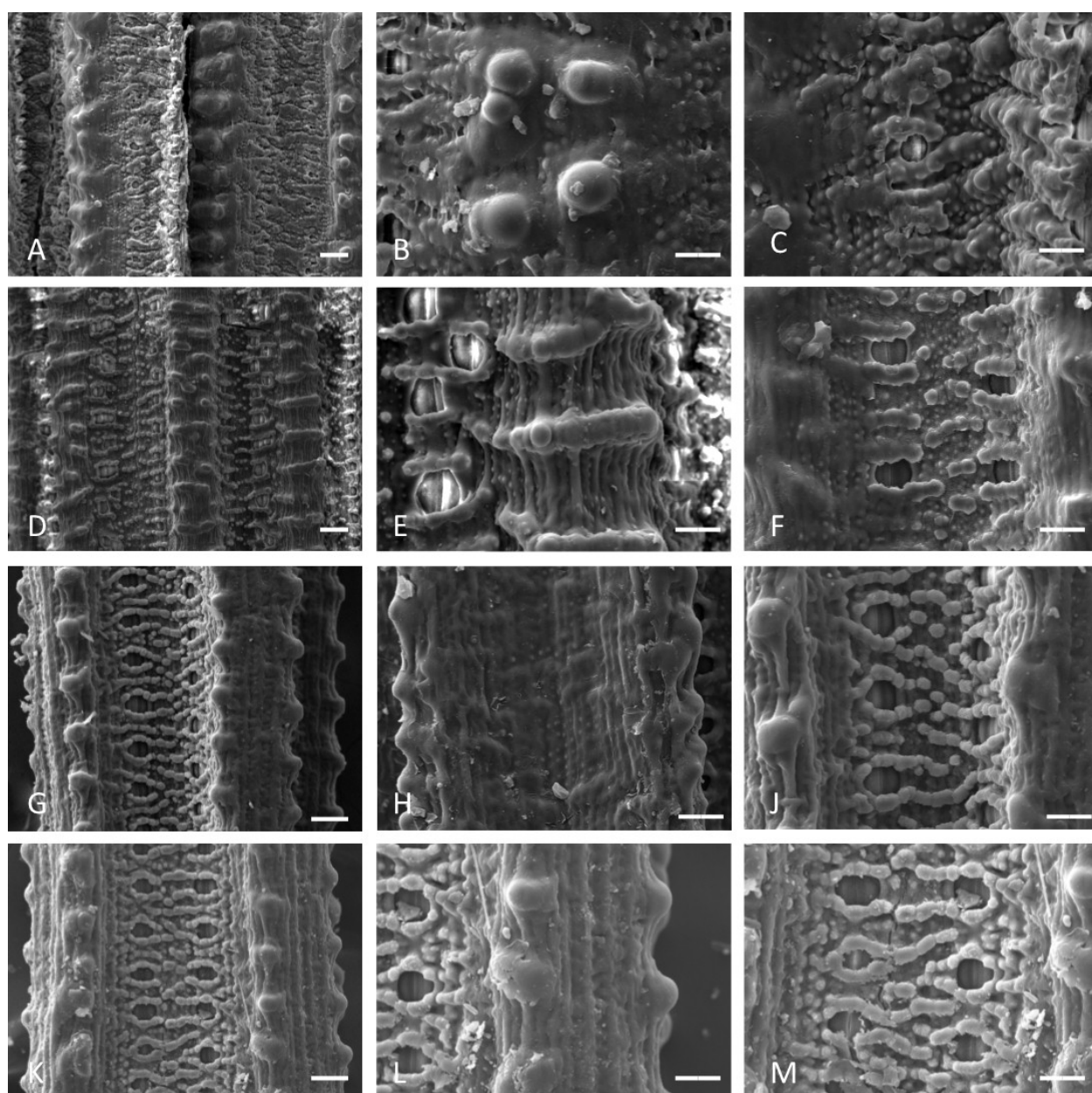


Рис. 1. СЭМ-микрофотографии скульптуры эпидермальной поверхности междуузлий стеблей видов хвощей подрода *Hippochaete*: A–C – *E. hyemale*; D–F – *E. ramosissimum*; G–J – *E. scirpoides*; K–M – *E. variegatum*. Слева направо в первой колонке – общий вид мезорельефа с ребрами и бороздками, во второй – ребро мезорельефа, в третьей – бороздка мезорельефа. Масштабная линейка 40 мкм.

(поперечным) сторонам проема. Нередко один устьичный проем открывает 2 устьица, в этом случае он прямоугольный, с одним устьищем – почти квадратный. Побочные клетки устьиц выпуклые, большая часть устьица видна в проеме. Вся поверхность в бороздках (включая бугорки) и на ребрах (исключая туберкулы) густо покрыта бородавочками. Дискретные бугорки, покрытые бородавочками сходны с цилиндрическими мамиллами видов подрода *Equisetum*.

E. scirpoides (рис. 1 G–J, рис. 3 C). Ребра мезорельефа стебля широкие, плоские с двумя правильными продольными рядами округлых гладких туберкул по краям. На ребрах имеется более тонкая продольная ребристость. Бугорки в бороздках разного размера, дискретные и организованные в поперечные цепочки. Ряды устьиц располагаются по периферии бороздки, устьичные проемы округлые, окружены подковообразными или круговыми прерывистыми валиками. Побочные клетки устьиц плоские, в проеме видна большая часть устьица. Бородавочки редкие, располагаются только в бороздках на поверхности между бугорками и на бугорках, на ребрах отсутствуют.

E. variegatum (рис. 1 K–M, рис. 3 D). Ребра мезорельефа стебля широкие, с двумя правильными продольными рядами округлых гладких туберкул по краям, плоские или с желобком посередине между рядами туберкул. На ребрах

имеется тонкая продольная ребристость. Бугорки в бороздках большей частью слившиеся в более крупные образования разной конфигурации, располагающиеся поперек бороздки, организованы в поперечные цепочки, редко – дискретные. Бороздки широкие, плоские, устьица располагаются в два ряда на плоском дне бороздки. Устьичные проемы округлые или эллиптические, окруженные подковообразными или круговыми валиками. Побочные клетки устьиц плоские, в проеме видна большая часть устьица. Бородавочки на поверхности бороздок единичные, на ребрах отсутствуют.

E. × moorei (рис. 2 A–C, рис. 3 E). Ребра мезорельефа стебля более узкие, чем у *E. ramosissimum* и шире, чем у *E. hyemale*, туберкулы гладкие, большей частью слившиеся в хребты, расположенные поперек ребра и крупные отдельные. На ребрах имеется тонкая продольная ребристость. Бугорки в бороздках дискретные, мелкие, расположены без определенного порядка, иногда организованы в цепочки, протягивающиеся между устьичными проемами, находящимися в противоположных рядах, или сливаются в поперечные валики. Устьичные проемы более или менее прямоугольные с параллельными длинными и дугообразными короткими сторонами. Вдоль длинных сторон проема имеются валики из слившихся бугорков, вокруг некоторых проемов образуются подковообразные валики.

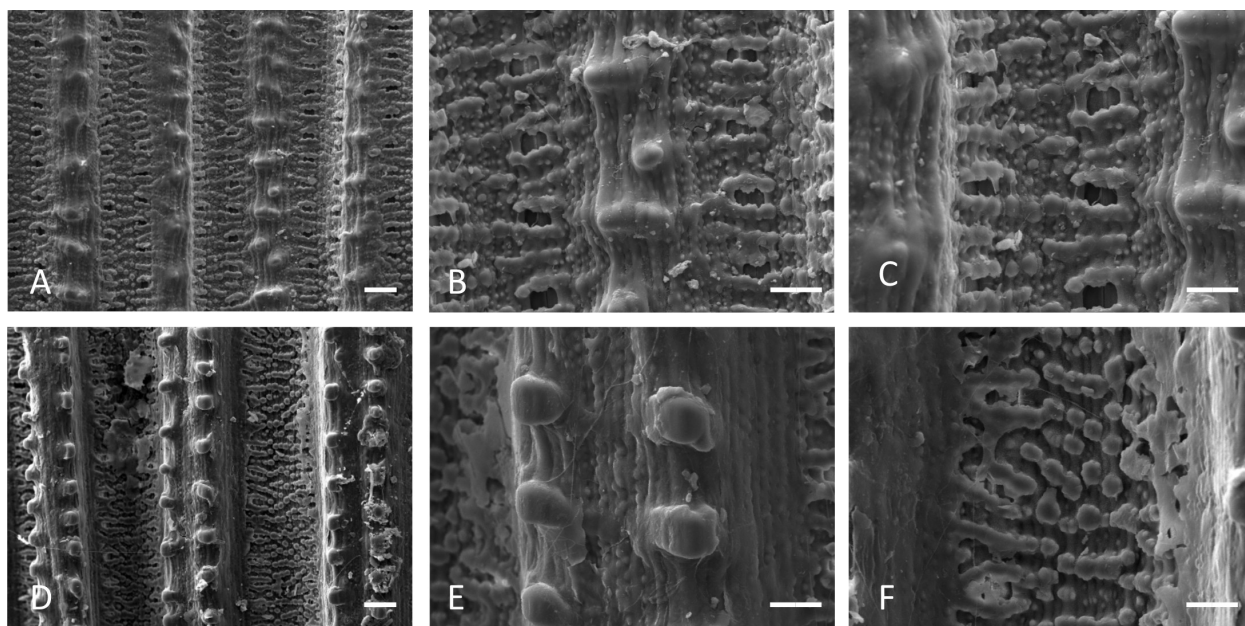


Рис. 2. СЭМ-микрофотографии скульптуры эпидермальной поверхности междоузлий стеблей гибридов хвощей подрода *Hippochaete*: A–C – *E. × moorei*; D–F – *E. × trachyodon*. Слева направо в первой колонке – общий вид ребер и бороздок мезорельефа, во второй – ребро мезорельефа, в третьей – бороздка мезорельефа. Масштабная линейка 40 мкм.

Побочные клетки устьиц плоские, в проеме видна только средняя часть устьица, иногда устьице скрыто почти полностью. Вся поверхность в бороздках (включая бугорки) и на ребрах (исключая туберкулы) густо покрыта бородавочками. Дискретные бугорки, покрытые бородавочками, сходны с цилиндрическими мамиллами видов подрода *Equisetum*.

E. × trachyodon (рис. 2 D–F, рис. 3 F). Ребра мезорельефа стебля более узкие, чем у *E. variegatum*, но значительно шире, чем у *E. hyemale*, с двумя правильными продольными рядами округлых гладких туберкул по краям, плоские или с желобком посередине между рядами туберкул. На ребрах имеется более тонкая продольная ребристость. Бугорки в бороздках большей частью слившиеся в более крупные образования разной конфигурации, располагающиеся поперек бороздки, организованы в поперечные цепочки, редко – дискретные. Устьичные проемы от прямоугольных до почти щелевидных с двумя линейными или подковообразными валиками. Побочные клетки устьиц плоские, в проеме видна только небольшая средняя часть устьица, иногда устьице скрыто почти полностью. Бородавочки на поверхности бороздок негустые, на ребрах почти отсутствуют.

Результаты, полученные в ходе исследования ультраструктуры поверхности стеблевых междоузлий представителей *Hippochaete*, согласуются с имеющимися результатами других исследователей этого подрода (Page, 1972; Jepson

et al., 2013). В целом, скульптура эпидермальной поверхности стеблей представителей подрода *Hippochaete* более однообразна, по сравнению с таковой у представителей подрода *Equisetum*. Тем не менее, некоторые специфические для разных видов признаки скульптуры поверхности можно выделить. Признаками, характерными для *E. ramosissimum*, являются наличие поперечных хребтов на ребрах мезорельефа, образующихся из слившихся туберкул, преимущественно прямоугольные устьичные проемы и валики, располагающиеся параллельно по длинным сторонам устьичного проема. Наблюдавшиеся нами двойные устьица в одном проеме могут быть следствием не вполне закончившего рост междоузлия. Для *E. hyemale* характерны узкие ребра с двумя рядами туберкул, большей частью слившиеся в продольные валики бугорки в бороздках и более или менее округлые устьичные проемы. Характерными признаками *E. variegatum* являются широкие ребра с двумя рядами туберкул по краям и желобком между ними, широкие бороздки и ряды устьиц, расположенные на дне бороздки. *E. scirpoides* по скульптуре поверхности сходен с *E. variegatum*, отличается большим участием дискретных бугорков в бороздках. Для *E. ramosissimum* и *E. hyemale* характерны довольно густые бородавочки, покрывающие поверхность, бугорки в бороздках и ребра мезорельефа; *E. variegatum* имеет редкие бородавочки, у *E. scirpoides* они почти отсутствуют.

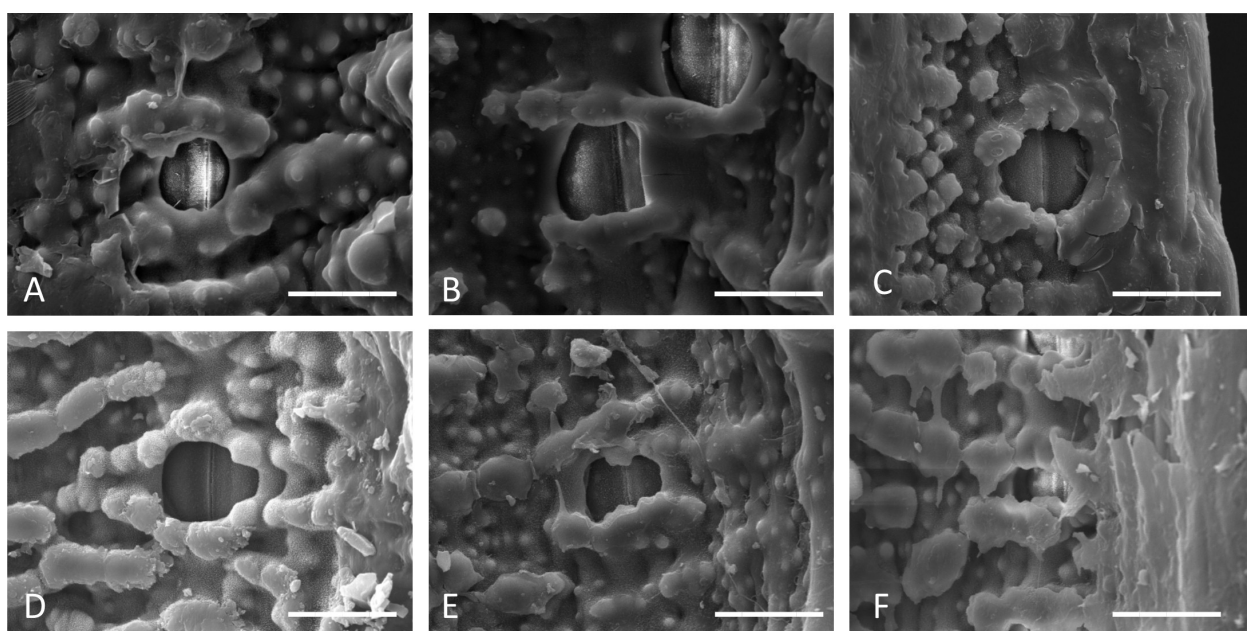


Рис. 3. СЭМ-микрофотографии устьичных проемов и устьиц исследованных видов и гибридов хвощей подрода *Hippochaete*: А – *E. hyemale*; В – *E. ramosissimum*; С – *E. scirpoides*; D – *E. variegatum*; E – *E. × moorei*; F – *E. × trachyodon*. Масштабная линейка 40 мкм.

Гибриды в скульптуре поверхности сочетают элементы, характерные для родительских видов. У *E. × moorei* из признаков, близких к *E. ramosissimum*, можно назвать наличие поперечных хребтов, образующихся из слившихся туберкул на ребрах мезорельефа, валики, располагающиеся параллельно по длинным сторонам устьичного проема, и дискретные бугорки, сходные с мамиллами. С *E. hyemale* его сближают некоторая часть подковообразных валиков вокруг устьичных проемов и плоские побочные клетки устьиц. Как и для обоих родителей, для этого гибрида характерны густые бородавочки. *E. × trachyodon* по признакам скульптуры поверхности более сходен с *E. variegatum*, тогда как по габитусу – с *E. hyemale*. С *E. variegatum* его сближают широкие, плоские или с желобком посередине ребра мезорельефа с двумя правильными продольными рядами округлых гладких туберкул по краям, дискретные или организованные в поперечные или косые цепочки бугорки и редкие бородавочки. Обращает на себя внимание то, что у обоих гибридов устьичные проемы очень небольшие, почти не открывающие устьица.

Заключение

Эпидермальная орнаментация междоузлий стеблей представителей подрода *Hippochaete*

принципиально отличается от таковой у представителей подрода *Equisetum*. Наиболее заметными элементами поверхности стеблей, специфическими для представителей подрода *Hippochaete*, являются устьичные проемы, окруженные линейными, подковообразными или круговыми валиками. Выступающими скульптурными элементами поверхности бороздок являются бугорки, которые могут быть дискретными, организованными в цепочки или слившимися в валики; на ребрах мезорельефа располагаются крупные гладкие округлые (головчатые) бугорки – туберкулы. Сочетание и расположение всех скульптурных элементов является более или менее специфическим для вида. В орнаментации гибридов сочетаются признаки, характерные для родительских видов.

Благодарности. Исследования выполнены при финансовой поддержке гранта РФФИ № 16-04-00513-а и Программы «Научный фонд им. Д. И. Менделеева» Томского государственного университета. Авторы благодарны руководителю Томского материаловедческого центра (Томский государственный университет) В. М. Кузнецову за возможность использовать оборудование центра и оператору электронного сканирующего микроскопа С. Г. Анিকেеву.

REFERENCES / ЛИТЕРАТУРА

- 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
- Farwell, O. A.** (1916) The genus *Hippochaete* in North America, north of Mexico. *Mem. N. Y. Bot. Gard.* 6: 461–472.
- Feoktistov, D. S., Gureyeva, I. I.** (2016) The ultrastructure of epidermal surface of stem and branch internodes and spores of horsetails of subgenus *Equisetum* (*Equisetum* L., Equisetaceae). *Turczaninowia* 19, 1: 47–57 [In Russian]. (**Феоктистов Д. С., Гуреева И. И.** Ультраструктура эпидермальной поверхности междоузлий стеблей и веточек и спор хвощей подрода *Equisetum* (*Equisetum* L., Equisetaceae) // *Turczaninowia*, 2016. Т. 19, вып. 1. С. 47–57). DOI: 10.14258/turczaninowia.19.1.6.
- Filin, V. R.** (1978) Equisetopsida. *Zhizn rasteniy. Mkhi, plauny, khvoshchi, paprotniki, golosemnyye 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.
- 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.
- Jepson, P., Lubienski, M., Llewellyn, P., Viane, R.** (2013) Hybrids within *Equisetum* subgenus *Hippochaete* in England and Wales. *New Journal of Botany* 3(1): 47–58. DOI: 10.1179/2042349712Y.0000000017.
- Kaufman, P. B., Bigelow, W. C., Schmid, R., Ghosheh, N. S.** (1971) Electron microprobe analysis of silica in epidermal cells of *Equisetum*. *Amer. J. Bot.* 58: 309–316.
- Kaufman, P. B., LaCroux, J. D., Dayanandan, P.** (1973) Silicification of developing internodes in the perennial scouring rush (*Equisetum hyemale* var. *affine*). *Developmental Biology* 31: 124–135.
- Krishnan, S., Samson, N. P., Ravichandran, P., Dayanandran, P.** (2000) Phytoliths of Indian grasses and their potential use in identification. *Botanical Journal of Linnean Society* 132: 241–252.
- Kulikov, P. V.** (2005) Конспект флоры Челябинской области (сосудистые растения) [Synopsis of the flora of Chelyabinskaya oblast. Vascular plants]. Geotur, Ekaterinburg – Miass, 537 pp. [In Russian] (**Куликов П. В.** Конспект флоры Челябинской области (сосудистые растения). Екатеринбург – Миасс: Геотур, 2005. 537 с.).
- Law, C., Exley, C.** (2011) New insight into silica deposition in horsetail (*Equisetum arvense*). *BMC Plant Biology* 11: 112. URL: <http://www.biomedcentral.com/1471-2229/11/112>.
- 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
- Naumenko, N. I.** (2008) *Flora i rastitelnost Yuzhnogo Zauralya* [Flora and vegetation of the South Transural]. Kurgan State University, Kurgan, 512 pp. [In Russian] (**Науменко Н. И.** Флора и растительность Южного Зауралья. Курган: Изд-во Курган. гос. ун-та, 2008. 512 с.).
- Olonova, M. V., Mezina, N. S.** (2011) Phytoliths of some mesomorphic species of bluegrasses (*Poa* L.) section *Stenopoa* and possibility of their use in systematics. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* [Tomsk State University Journal of Biology] 1(13): 51–60. [In Russian] (**Олонова М. В., Мезина Н. С.** Фитолиты некоторых мезофильных видов мятликов (*Poa* L.) секции *Stenopoa* и возможность их использования в систематике // Вестник Томского гос. ун-та, 2000. № 1(13). С. 51–60).
- 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., Gureyeva, I. I., Mochalov, A. S.** (2009) A horsetail hybrid *Equisetum* × *trachyodon* A. Braun (Equisetaceae), new for the flora of 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: 21–23 [In Russian]. (**Пейдж К. Н., Гуреева И. И., Мочалов А. С.** Новый для флоры Сибири гибрид хвоща *Equisetum* × *trachyodon* A. Braun (Equisetaceae) // Систематические заметки по материалам Гербария им. П. Н. Крылова Томского государственного университета, 2009. № 101. С. 21–23).
- Rothmaler, W.** (1944) Pteridophyten-Studien I. *Feddes Repertorium* 54: 55–82.
- Skvortsov, V. E.** (2007) On the distribution of interspecific hybrids in *Equisetum* L. (Equisetaceae) in Russia and republics of the former USSR. *Trudy Pervoy 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).
- 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).
- 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. DOI: 10.1063/1.3688253.