



УДК 582.394:581.4

Морфология спор *Pityrogramma calomelanos* (L.) Link (Pteridaceae)

А. В. Ваганов¹, И. И. Гуреева², А. И. Шмаков¹, А. А. Кузнецов², Р. С. Романец², В. А. Кёниг³

¹ Алтайский государственный университет, Южно-Сибирский ботанический сад, пр-т Ленина, 61,
Барнаул, 656049, Россия. E-mail: vaganov_vav@mail.ru

² Томский государственный университет, Гербарий им. П. Н. Крылова, пр-т Ленина, 36, Томск, 634050, Россия
E-mail: gureyeva@yandex.ru, ys.tsu@mail.ru

³ ООО «Программное обеспечение для сканирования», ул. Дармштадт, 9-11, Биккенбах, D-64404, Германия
E-mail: Viktor_Koenig@gmx.de

Ключевые слова: морфология спор, сканирующая электронная микроскопия (СЭМ), *Pityrogramma calomelanos*, *Pteridoideae*, Pteridaceae.

Аннотация. Методом сканирующей электронной микроскопии (СЭМ) проведено сравнительное исследование ультраструктуры поверхности спор шести образцов *Pityrogramma calomelanos* (L.) Link (*Pteridoideae*, Pteridaceae), собранных в разных участках ареала: в Южном Китае (о-в Хайнань), Непале, Гондурасе, Эквадоре, на Ямайке. Установлено, что для спор образцов, собранных в разных участках ареала, характерны постоянство признаков скульптуры и низкая вариабельность размеров. Споры тетраэдрические, трехлучевые, с ровными тонкими лучами лезуры; экваториальный диаметр 48,1 (37,7–57,3) мкм, дистальная сторона полусферическая, проксимальная – выпуклая или широко коническая. Стабильными признаками скульптуры спор являются выступающая на 4,1 (2,5–7,8) мкм непрерывная экваториальная складка, 4 непрерывных складки, располагающиеся параллельно экваториальной и друг другу на периферии проксимальной и дистальной сторон споры (по 2 на каждой стороне), тонкие ровные лучи лезуры, сетчатая скульптура из нерегулярно расположенных складок и ячеек разной формы на обеих поверхностях споры.

Spore morphology of *Pityrogramma calomelanos* (L.) Link (Pteridaceae)

A. V. Vaganov¹, I. I. Gureyeva², A. I. Shmakov¹, A. A. Kuznetsov², R. S. Romanets², V. A. König³

¹ Altai State University, South-Siberian Botanical Garden; prospect Lenina, 61, Barnaul, 656049, Russia

² Tomsk State University, Krylov Herbarium; prospect Lenina, 36, Tomsk, 634050, Russia

³ Scanware Electronic GmbH, Darmstädter Str. 9-11, Bickenbach, D-64404, Deutschland

Key words: *Pityrogramma calomelanos*, *Pteridoideae*, Pteridaceae, spore morphology, scanning electronic microscopy (SEM).

Summary. Comparative investigation of the spore surface ultrastructure of six specimens of *Pityrogramma calomelanos* (L.) Link (*Pteridoideae*, Pteridaceae) was carried out with using of scanning electronic microscopy (SEM). Specimens of *Pityrogramma calomelanos* were collected in the different parts of its range: in South China (Hainan Island), Nepal, Honduras, Ecuador, and Jamaica. It is established that for the spores of specimens collected in different parts of the range, the stability of the sculpture features and the low variability in size are characteristic. Spores are tetrahedral, trilete; laesura arms are thin and straight, equatorial diameter 48.1 (37.7–57.3) μm; distal side of spore is hemispherical, proximal side is convex or broadly conical. The stable features of the spore sculpture are the following: prominent equatorial flange protruding at 4.1 (2.5–7.8) μm, four uninterrupted ridges arranged parallel to equatorial

flange and to each other on both proximal and distal sides of the spore (per two on the periphery of each side), thin and straight laesura arms, and reticular sculpture from irregularly arranged folds (rugulae) with the lumina irregular in shape on the both proximal and distal sides of the spore.

Pityrogramma Link – тропический, преимущественно американский род папоротников, объединяющий около 16 видов, встречающихся в Северной Америке в пацифической части, во Флориде, в Мексике на юг до Центральной Америки, включая о-ва Кокос и Антильские о-ва; в Южной Америке – в Андах Колумбии, Эквадора и Перу на юг до севера Чили и Аргентины; на Галапагосских о-вах, в Тринидаде; спорадически, часто как адвентивные растения, представители рода встречаются в Африке (включая Мадагаскар) и в тропической Азии; особенно широко как адвентивное растение в палеотропическом царстве распространена *Pityrogramma calomelanos* (L.) Link. (Tryon et al., 1990; Tryon, Lugardon, 1991).

В разработанных в последнее десятилетие системах папоротникообразных (Smith et al., 2006; Christenhusz et al., 2011) род *Pityrogramma* включен в подсемейство *Pteridoideae* C. Chr. ex Crabbe семейства *Pteridaceae* E. D. M. Kirchn. Семейство *Pteridaceae* считается одним из сложнейших в систематическом отношении. Позиции рода *Pityrogramma* в системах папоротников в сравнении с другими родами относительно стабильны. По результатам молекулярно-филогенетических исследований (Zhang et al., 2005; Schuettpelz et al., 2007), род *Pityrogramma* оказался в птеридоидной кладе (*Pteridoid-clade*), которая объединяет роды, включавшиеся ранее в три подсемейства: *Platyzomatoideae*, *Pteridoideae* и *Taenitidoideae* (Tryon et al., 1990). В этой крупной кладе род *Pityrogramma* оказался наиболее близок к роду *Anogramma* Link. В работе Н. Schneider et al. (2013), посвященной молекулярно-филогенетическим исследованиям птеридоидных папоротников, обитающих в Китайско-Гималайском и Афро-Мадагаскарском флористических районах, роды *Pityrogramma* и *Anogramma* также объединены в одну кладу филогенетического древа.

Сведения о спорах семи видов рода *Pityrogramma* (*P. calomelanos*, *P. chrysoconia* (Desv.) Maxon, *P. dealbata* (Presl) Tryon, *P. rupicola* Pic.-Ser., *P. tartarea* (Cav.) Maxon, *P. triangularis*, *P. trifoliata* (L.) Tryon) имеются в работах А. F. Tryon, В. Lugardon (1991). В. К. Nayar, S. Devi (1967) описали споры четырех видов – *P. calomelanos*, *P. hybrida* (Martens) Domin, *P. tar-*

tarea (Cav.) Maxon, *P. triangularis*; Н. Warren, Jr. Wagner (1974) привели СЭМ-микрофотографии *P. calomelanos*.

P. calomelanos – широко распространенный вид, встречающийся в тропических регионах не-тропического и палеотропического флористических царств: Южной Америке на юг до Аргентины и Парагвая, в Центральной Америке и на Карибах. В Африке, Южной Азии и Австралии встречается как интродуцированное и заносное растение. Из-за такого широкого распространения вид является удобным объектом для того, чтобы проследить, изменяются ли признаки орнаментации спор у образцов, собранных в разных частях ареала.

Целью работы было выявление стабильных признаков морфологии спор *P. calomelanos*, собранных в разных участках ареала вида.

Исследуемый вид *Pityrogramma calomelanos* (L.) Link имеет ряд уникальных особенностей, свойственных немногим папоротникам. Это типичный гелиофит, спорофиты которого способны произрастать в экстремальных условиях, переносят высокую температуру и длительную засуху. Споры *P. calomelanos* долго сохраняют жизнеспособность, благодаря чему вид колонизирует неосвоенные территории, в частности, отмечено его заселение на хорошо дренированных вулканических субстратах – остывших лавовых потоках, вулканическом пепле; вид способен произрастать на очень бедных субстратах, выносит высокую концентрацию серы (Page, 1979; Riba, Reyes, 1990). Спорофиты *P. calomelanos* обладают способностью к «гипернакоплению» мышьяка, что делает ее важным видом для рекультивации мышьяк-содержащих субстратов на отвалах шахт (Francesconi et al., 2002; Butcher, 2009; Fernández et al., 2010), причем эффективность накопления у нее выше, чем у *Pteris vittata* L., который является наиболее известным концентратором мышьяка (Xu et al., 2010; Niazi et al., 2011). Близкий к *Pityrogramma calomelanos* вид – *P. triangularis* (Kaulf.) Maxon содержит широкий набор флавоноидов и алкалоидов, востребованных в медицине и сельском хозяйстве (Smith, 1980; Star, 1980; Sajeev et al., 2015).

Многочисленными исследованиями, проведенными в последние десятилетия, доказано,

что споры папоротников обладают признаками, которые можно использовать в систематике и филогенетике. Типы спор хорошо коррелируют с таксонами уровня семейств и подсемейств (Warren, Wagner, 1974); многие исследования показывают видоспецифичность орнаментации спор у папоротников разных семейств (Nayar, Devi, 1967; Tryon, Lugardon, 1991; Gureyeva, Kuznetsov, 2006; Liu et al., 2008; Passarelli et al., 2010; Wei, Dong, 2012); выявлена корреляция между группами, выделяющимися по признакам орнаментации спор и кладами в молекулярно-филогенетических исследованиях (Gureyeva, Kuznetsov, 2015). Споры представителей семейства Pteridaceae часто становились объектами исследования с целью выявления видоспецифических признаков в связи со сложностями в систематике семейства (Nayar, Devi, 1967; Tryon, Lugardon, 1991; Dai et al., 2005; Kuznetsov et al., 2009, 2013, 2014; Vaganov, 2016; Vaganov et al., 2010, 2012, 2014).

Образцы *P. calomelanos* для представленного исследования собраны на разных континентах, с территорий, максимально удаленных друг от друга и имеющих различные эколого-географические особенности и продолжительную историю формирования флор. Споры отобраны с шести образцов *P. calomelanos*, собранных в Южном Китае (Хайнань), Непале, Гондурасе, Эквадоре и на Ямайке, хранящихся в Гербарии Института ботаники Академии наук Китая (PE, Пекин). Споры помещали на столик с электропроводным скотчем, напыляли золотом в установке «Quorum Q150R S» и исследовали на сканирующем микроскопе «Mini-SEM SNE-4500M» (Корея) в лаборатории структурного и молекулярного анализа растений ТГУ. Поверхность спор сканировалась в режиме высокого вакуума при напряжении 20 кВ и увеличении в 2000–15000 раз. Описания и измерение морфометрических показателей выполнены только по зрелым спорам.

Размеры спор и элементов скульптуры определялись по фотографиям, полученным на сканирующем микроскопе. Анализ проводили по следующим морфометрическим показателям: длина экваториального диаметра; длина полярной оси; длина лезуры; ширина лезуры; ширина экваториальной складки; ширина непрерывной складки, ближней к экваториальной складке, с дистальной стороны споры; ширина нерерывной складки, ближней к экваториальной складке, с проксимальной стороны споры; ширина скла-

док, образующих сетчатую скульптуру на дистальной стороне споры; ширина складок, образующих сетчатую скульптуру на проксимальной стороне споры; ширина складок по обе стороны лучей лезуры.

Исследованные образцы: **1)** «Location: 海南省五指山市, 1974.12.24, № 1652, Collector: 236-6队, № 01363249»;

2) «China, Hainan, Wuzhi Mt., Roadside. Alt. 670 m. 109.42.18E, 18.51.65N. Coll. Wuzhishan Fern Survey. No. 211. Date: 2004.12.20. Dupl. 4. № 01363208»;

3) «Terrestre. Valle de Angeles, 15 km. NE de Tegucigalpa. Bosque humedo subtropical, 1500 m. 1 de septiembre 1983. Sergia D. Enamorado 14. Republica de Honduras. Dep. De: Fco. Morazan. № 01715159»;

4) «Stup open tauk. Hermitage Dam and vicinity; altitude 500 meters. June 3, 1926. № 8795. Coll.: William R. Maxon. Plants of Jamaica. № 1715144»;

5) «Ecuador: Island of Puna. September 1836 (1st visit) or September – October 1838 (2nd visit). Coll. George W. Barclay. № 1715135»;

6) «Tin Pani Bhangyang. 12 mi. S. Kathmandu. Along roadside, uncommon. Alt.: 4400. 10.09.1958. № 1552. Coll.: R. L. Fleming. Nepal Ferns. № 01715136».

Результаты и обсуждение

Споры *Pityrogramma calomelanos* (рис. 1) тетраэдрические, трехлучевые, в проксимально-полярном и дистально-полярном положениях треугольные с закругленными углами, тело споры со слегка вогнутыми сторонами; вместе с экваториальной складкой споры в очертании треугольно-округлые. Экваториальный диаметр 48,1 (37,7–57,3) мкм, полярная ось 37,3 (35,4–40,0) мкм. В экваториальном положении дистальная сторона полусферическая, проксимальная – выпуклая или широко коническая. Проксимальная и дистальная части споры разделены хорошо выраженной выступающей на 4,1 (2,5–7,8) мкм непрерывной экваториальной складкой, при рассмотрении в экваториальном положении тонкой в углах и более толстой по сторонам споры. Лучи лезуры тонкие, гладкие, прямые, 17,7 (13,1–22,2) мкм дл., 0,8 (0,6–1,0) мкм шир., по всей длине приподнятые над поверхностью споры. На проксимальной поверхности между лучами лезуры нерегулярно расположенные тонкие короткие прямые и изогнутые складки соединяются между собой и образуют сложный сетчатый («иероглифический») рисунок с замкнутыми или не-

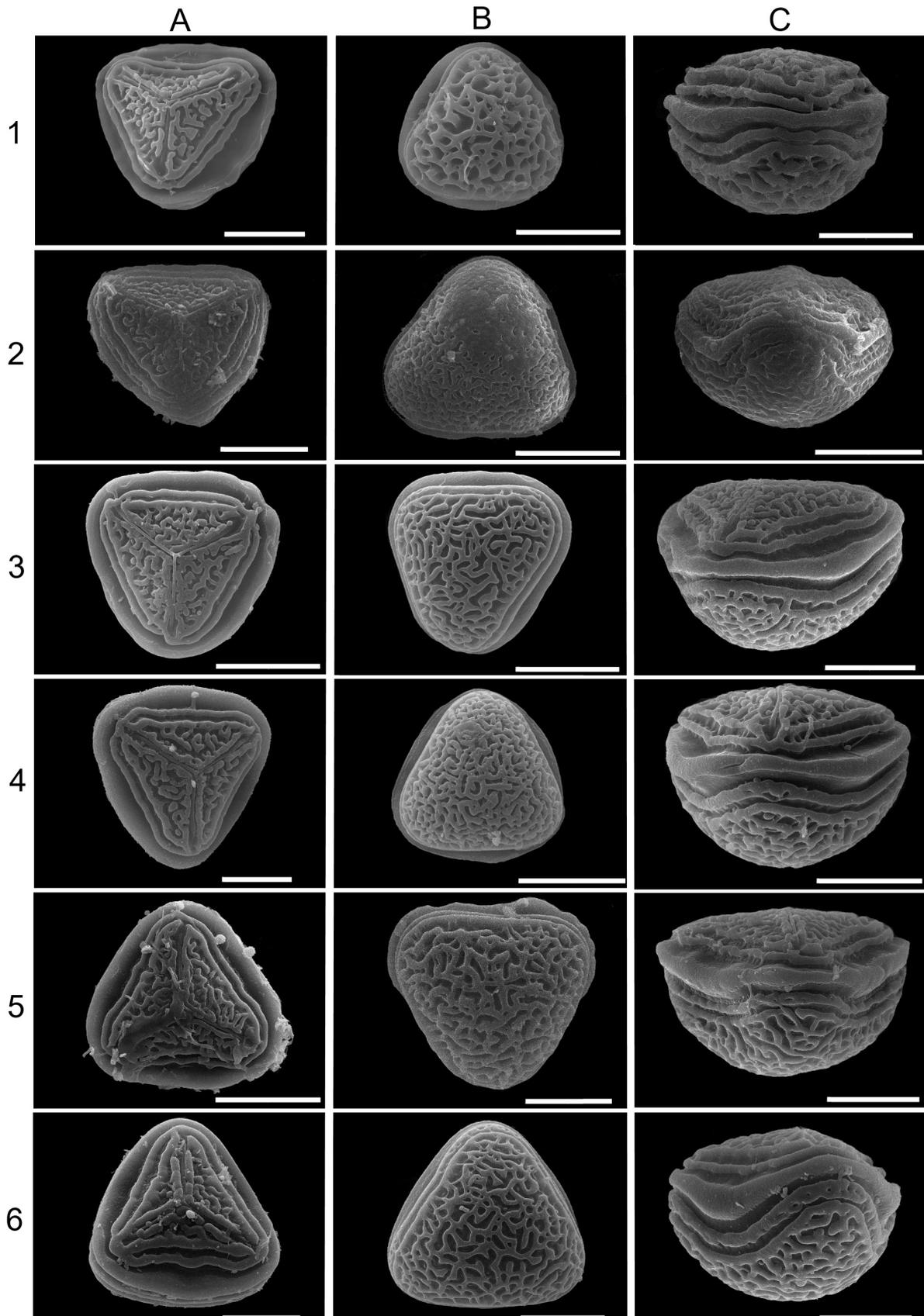


Рис. 1. СЭМ-микрофотографии спор *Pityrogramma calomelanos* (L.) Link.
 №№ 1–6 – образцы: 1) China, Hainan, № 01363249; 2) China, Hainan, № 01363208; 3) Honduras, № 01715159; 4) Jamaica, № 1715144; 5) Ecuador, № 1715135; 6) Nepal, № 01715136. А – спора в проксимальном положении; В – спора в дистальном положении; С – спора в экваториальном положении. Масштабная линейка 20 мкм (1А, 1С, 2А, 2С, 3С, 4А, 4С, 5В, 5С, 6А, 6В, 6С) и 30 мкм (1В, 2В, 3А, 3В, 4В, 5А).

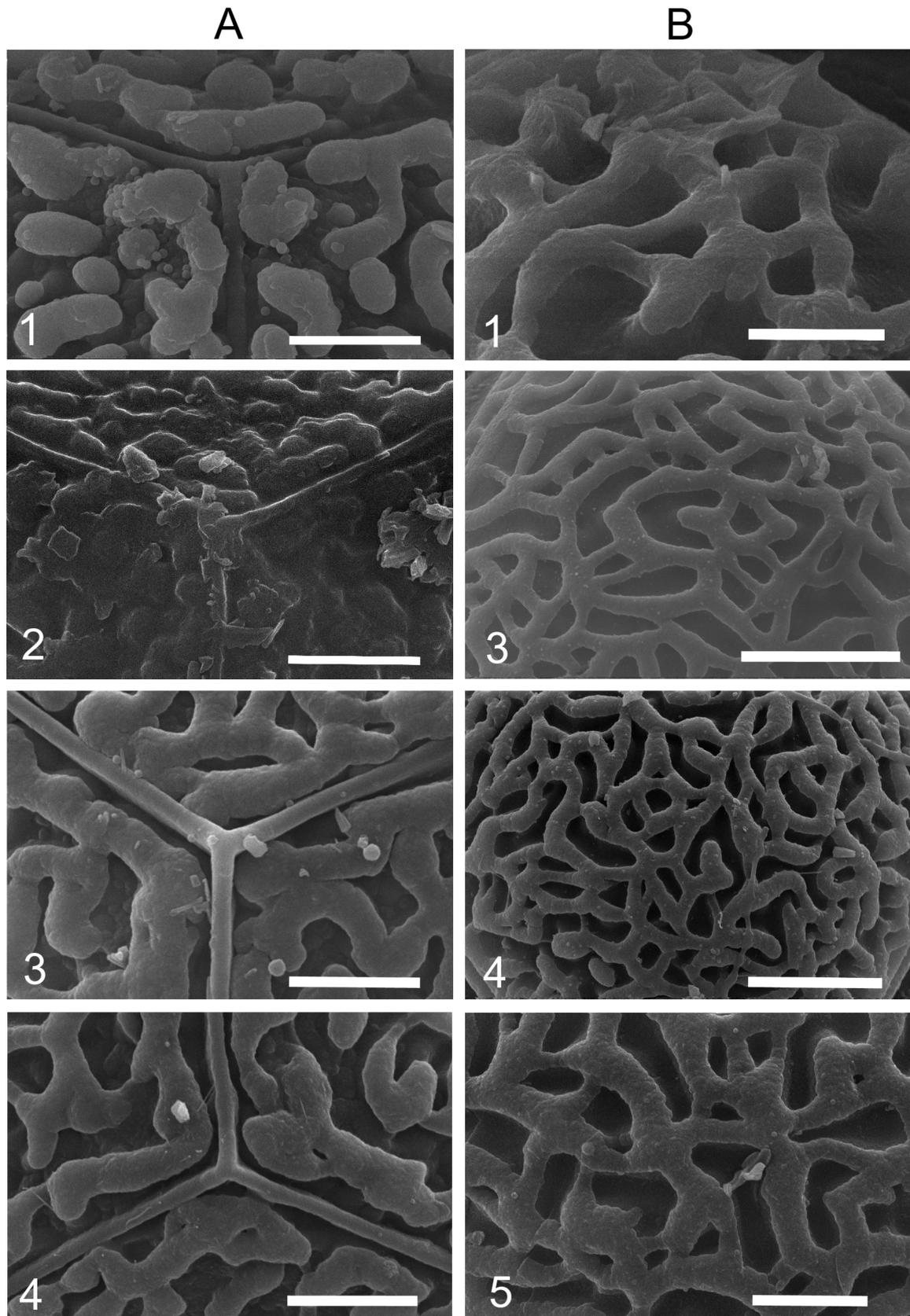


Рис. 2. СЭМ-микрофотографии деталей поверхности спор *Pityrogramma calomelanos* (L.) Link. №№ 1–5 – образцы: 1) China, Hainan, № 01363249; 2) China, Hainan, № 01363208; 3) Honduras, № 01715159; 4) Jamaica, № 1715144; 5) Ecuador, № 1715135. А – проксимальная поверхность с лезурой; В – дистальная поверхность. 1А–4А – область схождения лучей лезуры; 1В, 3В–5В – сетчатая скульптура дистальной поверхности с ячейками разной формы и полусферическими включениями. Масштабная линейка 5 мкм (1А–4А; 1В, 5В) и 10 мкм (3В, 4В).

замкнутыми ячейками разной формы, иногда со сферическими или продолговатыми бугорками в ячейках. По обе стороны каждого луча лезуры они сливаются в более широкую, 1,4 (0,8–2,2) мкм шир., более или менее непрерывную, у некоторых спор прерывистую складку. По краям споры короткие складки сливаются в непрерывную или прерывающуюся в углах складку 1,3 (0,7–1,8) мкм шир., не контактирующую с концами лучей лезуры; параллельно этой и экваториальной складке располагается еще одна непрерывная складка 1,78 (1,4–2,2) мкм шир., опоясывающая спору и в углах соединяющаяся с первой. Дистальная поверхность с многочисленными нерегулярно расположенными короткими тонкими складками, образующими сложный сетчатый рисунок с ячейками разной формы. Ближе к краю споры складки, образующие сетчатую скульптуру, сливаются в непрерывную складку 1,7 (1,1–3,3) мкм шир. Параллельно ей располагается еще одна непрерывная складка 2,1 (1,4–3,2) мкм шир., опоясывающая спору. Таким образом, на проксимальной и дистальной частях споры по обе стороны от широкой экваториальной складки образуются по две хорошо выраженные складки, ближние к экваториальной – непрерывные, дальние – контактирующие с короткими складками, образующими сетчатую скульптуру на проксимальной и дистальной сторонах споры. Пары складок на проксимальной и дистальной сторонах иногда имеют редкие перемычки друг с другом, соединений экваториальной складки с соседними не отмечено. Все складки располагаются на приблизительно равном расстоянии друг от друга. Поверхность экзоспория шероховатая, с заметными при большом увеличении сферическими или полусферическими бородавочками (рис. 2).

Споры *P. calomelanos* исследовали ранее В. К. Nayag, S. Devi (1967), которые дали подробное описание и привели рисунок проксимальной стороны. А. Ф. Tryon, В. Lugardon (1991) привели СЭМ-микрофотографии проксимальной и дистальной сторон спор и некоторые признаки. В работе Н. Warren, Jr. Wagner (1974) приведены фотографии спор в трех положениях: проксимальном, дистальном и экваториальном. Сравнение наших СЭМ-микрофотографий с опубликованными (Warren, Wagner, 1974; Tryon, Lugardon, 1991) и сравнение исследованных нами спор, полученных с образцов, собранных в разных участках ареала, позволяет сделать заключение о видоспецифических признаках скульптуры спор и об их стабильности. Стабильными признаками

являются: сильно выступающая непрерывная экваториальная складка, четыре непрерывных параллельных складки, располагающиеся на периферии проксимальной и дистальной сторон споры (по две на каждой стороне) меньшего размера, чем экваториальная, сетчатая скульптура из нерегулярно расположенных складок и ячеек разной формы на обеих поверхностях споры, тонкие ровные лучи лезуры. Наличие пяти складок, располагающихся на примерно равном расстоянии друг от друга, отмечалось и другими исследователями: Н. Warren, Jr. Wagner (1974) назвали совокупность опоясывающих спору закругленных складок в экваториальном регионе подобием «автомобильной шины» («spare tires»). Рисунок сетчатой скульптуры из нерегулярных складок и ячеек в работе А. Ф. Tryon, В. Lugardon (1991, p. 129) назван «иероглифическим» («hieroglyphic»), что хорошо отражает его специфику. Складки могут варьировать по расположению и густоте, но своеобразие рисунка при этом сохраняется. Скульптура споры, таким образом, является очень специфической, позволяющей отличать этот вид от других видов рода. Анализ спор вида из разных частей ареала показывает стабильность названных признаков и низкую вариабельность показателей размеров спор (экваториальный диаметр и полярная ось) и размеров основных элементов скульптуры (складки поверхностей, экваториальная складка).

В отличие от однолучевых спор, специфическую скульптуру которых образует отстающий от споры периспорий, не сохраняющийся в фоссильном состоянии, трехлучевые споры, не имеющие периспория или с периспорием, прочно срастающимся с экзоспорием, хорошо сохраняют скульптуру, поэтому ископаемые образцы спор можно идентифицировать до рода или даже до вида. При исследовании отложений четвертичного периода на территории Бразилии (бассейн Кампос, Рио-де-Жанейро), были обнаружены споры рода *Pityrogramma*, предположительно *Pityrogramma calomelanos* (Freitas et al., 2015). Сопоставление представленной фотографии споры из отложений и спор исследованных нами образцов *P. calomelanos* позволяет с точностью сказать, что споры именно этого вида были обнаружены А. Frietas et al. (2015).

Заключение

Скульптура спор *Pityrogramma calomelanos* является консервативным признаком, сохраняющимся независимо от того, на каком континенте

и в каких условиях произрастали спорофиты. Наиболее специфичными для спор *P. calomelanos* являются: сильно выступающая непрерывная экваториальная складка, четыре непрерывных параллельных складки меньшего размера, чем экваториальная, располагающиеся по обе стороны от нее на периферии проксимальной и дистальной сторон споры (по две на каждой стороне), сетчатая скульптура из коротких тонких нерегулярно расположенных складок и ячеек разной формы на обеих поверхностях споры, тонкие ровные лучи лезуры. Консервативный характер

признаков скульптуры спор позволяет использовать их при решении вопросов систематики и филогенетики семейства Pteridaceae.

Благодарности

Благодарим кураторов Гербария Института ботаники Китайской Академии наук (PE, Пекин) за возможность отбора образцов спор с гербарного материала. Исследования были частично поддержаны РФФИ (грант № 16-04-00513-А) и Программой повышения конкурентоспособности Томского государственного университета.

REFERENCES / ЛИТЕРАТУРА

- Butcher D. J.** 2009. Phytoremediation of arsenic: fundamental studies, practical applications, and future prospects. *Applied Spectroscopy Reviews* 44: 534–551. DOI: 10.1080/05704920903126727.
- Christenhusz M. J. M., Zhang X.-C., Schneider H.** 2011. A linear sequence of extant families and genera of lycophytes and ferns. *Phytotaxa* 19: 7–54. DOI: 10.11646/phytotaxa.19.1.2.
- Dai X.-L., Wang Q.-X., Yu J., Zhu R.-L.** 2005. Spore morphology of Pteridophytes from China. Pteridaceae. *Acta Botanica Yunnanica* 27(5): 489–500.
- Fernández H., Kumar A., Revilla A.** 2010. Working with Ferns: Issues and Applications. Springer. 386 pp.
- Francesconi K., Visoottiviseth P., Sridokchan W., Goessler W.** 2002. Arsenic species in an arsenic hyperaccumulating fern, *Pityrogramma calomelanos*: a potential phytoremediator of arsenic-contaminated soils. *The Science of the Total Environment* 284: 27–35. DOI: 10.1016/S0048-9697(01)00854-3.
- Freitas A. G., Carvalho M. A., Toledo M. B., Mendonça C. B. F., Gonçalves-Esteves V.** 2015. Bryophyte and pteridophyte spores and other palynomorphs in quaternary marine sediments from Campos Basin, southeastern Brazil: Core BU-91-GL-05. *Acta Botanica Brasiliensis* 29(2): 161–174. DOI: 10.1016/S0048-9697(01)00854-3.
- 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.
- Kuznetsov A. A., Gureyeva I. I.** 2006. Spore morphology of *Woodsia* R. Br. species. *Sist. Zametki Mater. Gerb. Krylova Tomsk. Gosud. Univ. [Systematic notes on the materials of P. N. Krylov Herbarium of Tomsk State University]* 97: 14–19 [In Russian]. (Кузнецов А. А., Гуреева И. И. Морфология спор сибирских видов *Woodsia* R. Br. // Сист. зам. Герб. Томск. ун-та, 2006. № 97. С. 14–19).
- Kuznetsov A., Gureyeva I., Vaganov A., Shmakov A.** 2009. Morphological analysis of spores of species of the genus *Actiniopteris* Link (Cryptogrammaeae). *Turczaninowia* 12, 1–2: 5–16 [In Russian]. (Кузнецов А. А., Гуреева И. И., Ваганов А. В., Шмаков А. И. Морфологический анализ спор видов рода *Actiniopteris* Link (Cryptogrammaeae) // Turczaninowia, 2009. Т. 12, № 1–2. С. 5–16).
- Kuznetsov A. A., Vaganov A. V., Gureyeva I. I., Shmakov A. I.** 2013. Spore morphology of the Cryptogrammaeae ferns and allied genera. Altai State University Publ., Barnaul, 64 pp. [In Russian and English]. (Кузнецов А. А., Ваганов А. В., Гуреева И. И., Шмаков А. И. Морфология спор папоротников семейства Cryptogrammaeae и близких к нему родов. Барнаул: Изд-во Алт. ун-та, 2013. 64 с).
- Kuznetsov A. A., Vaganov A. V., Skapcov M. V., Erst A. S.** 2014. A comparative study of spore morphology of some Pteridoideae subfamily genera. *Biosciences Biotechnology Research Asia* 11: 17–25. DOI: 10.13005/bbra/1435.
- Liu H.-M., Wang L., Zhang X.-Ch., Zeng H.** 2008. Advances in the studies of lycophytes and monilophytes with reference to systematic arrangement of families distributed in China. *Journal of Systematics and Evolution* 46(6): 808–829. DOI: 10.3724/SP.J.1002.2008.08058.
- Nayar B. K., Devi S.** 1967. Spore morphology of the Pteridaceae. II. The Gymnogrammoid ferns. *Grana palinologica* 7(2–3): 368–593.
- Niazi N. K., Singh B., Zwietaen L. V., Kachenko A. G.** 2011. Phytoremediation potential of *Pityrogramma calomelanos* var. *austroamericana* and *Pteris vittata* L. grown at a highly variable arsenic contaminated site. *International Journal of Phytoremediation* 13(9): 912–932. DOI: 10.1080/15226514.2011.568023.
- Page C. N.** 1979. The diversity of ferns. An ecological perspective. In: *The Experimental Biology of Ferns*. Ed. A. F. Dyer. Academic Press, New York, 10–56 pp.
- Passarelli L. M., Galán J. M. G., Prada C., Rrolleri C. H.** 2010. Spore morphology and ornamentation in the genus *Blechnum* (Blechnaceae). *Grana* 49: 243–262. DOI: 10.1080/00173134.2010.524245.

- Riba R., Reyes I. J.** 1990. *Pityrogramma calomelanos* (L.) Link (Adiantaceae) on layers of volcanic ash in Los Tuxtlas, State of Veracruz, Mexico. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 77(2): 287–289.
- Sajeev S., Raj P., Adarsh D. B., Hegde S.** 2015. Phytoconstituents of *Nephrolepis hirsutula* and *Pityrogramma calomelanos*, two medicinal ferns of the Western Ghats. *Indian Fern Journal* 32: 244–256.
- Schneider H., He L., Hennequin S., Zhang X.-Ch.** 2013. Towards a natural classification of Pteridaceae: inferring the relationships of enigmatic pteridoid fern species occurring in the Sino-Himalaya and Afro-Madagascar. *Phytotaxa* 77(4): 49–60. DOI: 10.11646/phytotaxa.77.4.1.
- Schuettpelz E., Schneider H., Huiet L., Windham M. D., Pryer K. M.** 2007. A molecular phylogeny of the fern family Pteridaceae: assessing overall relationships and the affinities of previously unsampled genera. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 44: 1172–1185. DOI: 10.1016/j.ympev.2007.04.011.
- Smith A. R., Pryer K. M., Schuettpelz E., Korall P., Schneider H., Wolf P. G.** 2006. A classification for extant ferns. *Taxon* 3(55): 705–731. DOI: 10.2307/25065646.
- Smith D. M.** 1980. Flavonoid analysis of the *Pityrogramma triangularis* complex. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 107(2): 134–145.
- Star A. E.** 1980. Frond exudate flavonoids as allelopathic agents in *Pityrogramma*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 107(2): 146–153.
- Tryon R. M., Tryon A. F., Kramer K. U.** 1990. Pteridaceae. In: Kramer K.U. & Green, P.S. (vol. eds.) Pteridophytes and Gymnosperms. The families and genera of vascular plants. Springer-Verlag, Berlin, 230–256 pp.
- Tryon A. F., Lugardon B.** 1991. *Spores of Pteridophyta: Surface, Wall Structure, Diversity Based on Electron Microscope Studies*. Springer Verlag, New York inc., 648 pp.
- Vaganov A. V.** 2016. A comparative study of spore morphology of the subfamily Cryptogrammoideae genera. *Biological Bulletin of Bogdan Chmelniyskiy Melitopol State Pedagogical University* 6(3): 333–346. DOI: 10.15421/2016103.
- Vaganov A. V., Shalimov A. P., Shauro D. N.** 2014. Spore morphology of some representatives of Pteridaceae subfam. Pteridoideae. *Rastitelnyy mir Aziatskoy Rossii [Plant Life of Asian Russia]* 2: 29–36 [In Russian]. (Ваганов А. В., Шалимов А. П., Шауро Д. Н. Морфология спор некоторых представителей подсемейства Pteridoideae семейства Pteridaceae // Растительный мир Азиатской России, 2014, № 2. С. 29–36).
- Vaganov A. V., Shmakov A. I., Kuznetsov A. A., Gureyeva I. I.** 2010. Spore morphology of *Cryptogramma* R. Br. ex Richards species (Cryptogrammaceae). *Turczaninowia* 13, 3: 50–58 [In Russian]. (Ваганов А. В., Шмаков А. И., Кузнецов А. А., Гуреева И. И. Морфология спор видов *Cryptogramma* R. Br. ex Richards (Cryptogrammaceae) // Turczaninowia, 2010. Т. 13, вып. 3. С. 50–58).
- Vaganov A. V., Shmakov A. I., Kuznetsov A. A., Gureyeva I. I., Babeshina L. G.** 2012. Morphological analysis of spores of species of the genus *Onychium* Kaulf. (Cryptogrammaceae). *Turczaninowia* 15, 3: 59–67 [In Russian]. (Ваганов А. В., Шмаков А. И., Кузнецов А. А., Гуреева И. И., Бабешина Л. Г. Морфологический анализ спор видов *Onychium* Kaulf. (Cryptogrammaceae) // Turczaninowia, 2012. Т. 15, вып. 3. С. 59–67).
- Warren H., Wagner Jr.** 1974. Structure of spores in relation to fern phylogeny. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 61(2): 332–353.
- Wei L.-L., Dong S.-Y.** 2012. Taxonomic studies on *Asplenium* sect. *Thamnopteris* (Aspleniaceae) II: Spore morphology. *Nord. J. Bot.* 30: 90–103.
- Xu W., Kachenko A. G., Singh B.** 2010. Effect of soil properties on arsenic hyperaccumulation in *Pteris vittata* and *Pityrogramma calomelanos* var. *austroamericana*. *International Journal of Phytoremediation* 12: 174–187. DOI: 10.1080/15226510903213969.
- Zhang G., Zhang X., Chen Z.** 2005. Phylogeny of cryptogrammoid ferns and related taxa based on rbcL sequences. *Nordic Journal of Botany* 23: 485–493. DOI: 10.1111/j.1756-1051.2003.tb00421.x.