

УДК 582.394.742

А.П. Шалимов<sup>1</sup>  
 А.И. Шмаков<sup>1</sup>  
 А.В. Родионов<sup>2</sup>

A.P. Shalimov  
 A.I. Shmakov  
 A.V. Rodionov

# МОРФОЛОГИЯ СПОР НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА POLYPODIACEAE ИЗ ВОСТОЧНОЙ, ЮГО-ВОСТОЧНОЙ И ЮЖНОЙ АЗИИ

## MORPHOLOGY OF SPORES OF SOME REPRESENTATIVES OF FAMILY POLYPODIACEAE FROM EAST, SOUTH EAST AND SOUTH ASIA

**Анотация.** Методом сканирующей электронной микроскопии (СЭМ) проведено сравнительное исследование спор десяти видов семейства Polypodiaceae J. Presl & C. Presl из родов *Polypodiodes* Ching, *Metapolypodium* Ching, *Polypodiastrium* Ching, *Goniophlebium* (Blume) C. Presl. Выявлено, что споры исследованных видов представлены тремя морфологическими типами, первый из которых свойственен *Polypodiodes* и *Metapolypodium*, второй – *Goniophlebium* и третий – *Polypodiastrium*. По морфологии спор можно судить о близком родстве между родами *Polypodiodes* и *Metapolypodium* и промежуточном положении *Polypodiastrium* между ними и *Goniophlebium*.

**Ключевые слова:** Polypodioideae, Азия, морфология спор, периспорий.

**Summary.** With use of the method of scanning electronic microscopy (SEM), comparative study of spores of ten species from the genera *Polypodiodes* Ching, *Metapolypodium* Ching, *Polypodiastrium* Ching, and *Goniophlebium* (Blume) C. Presl (Polypodiaceae) was conducted. It has been revealed, that spores of the studied species are presented by three morphological types. Spore morphology suggests close affinity of *Polypodiodes* and *Metapolypodium* as well as the intermediate position of *Polypodiastrium* between them and *Goniophlebium*.

**Key words:** Polypodioideae, Asia, spore morphology, perispore.

**Введение.** Polypodiaceae J. Presl & C. Presl – одно из крупнейших семейств папоротников, распространенных на всех континентах Земли, за исключением Антарктиды. Максимальное видовое разнообразие представителей этого семейства наблюдается в тропических и субтропических широтах Старого и Нового Света.

Представители родов *Polypodiodes* Ching, *Metapolypodium* Ching, *Polypodiastrium* Ching, *Goniophlebium* (Blume) C. Presl ранее относились к подсемейству Polypodioideae Nayar – группе папоротников, которые широко распространены в азиатской части Евразии в тропических и субтропических широтах.

Ключевыми по систематике изучаемой группы являются, в частности, работы Presl (1836), Beddome (1892), Nayar (1970), Ching (1978), Röde-Linder (1990), Hovenkamp (1998), Shugang (2000), Yang (2010).

Род *Polypodium* L., наряду с *Goniophlebium* и *Thylacopteris*, был отнесен Копландом (Co-

peland, 1947) к трибе Polypodieae Hook. et Lindl. ex Duby. Наяр (Nayar, 1970) предложил рассматривать данную группу родов в ранге подсемейства Polypodioideae. Несколькими годами позже Цинь (Ching, 1978) по результатам ревизии китайских представителей *Polypodium* L. выделил из данного полиморфного рода установленные им *Polypodiodes*, *Polypodiastrium* и *Metapolypodium*. Такое понимание достаточно широко принимается азиатскими исследователями (Chang, 2006; Kato, 1990; Lu, 2006, 2008).

Иной взгляд на систему многоножковых папоротников предложен Рёде-Линдером (Röde-Linder, 1990). Этот автор считает все виды *Polypodiodes*, *Polypodiastrium* и *Metapolypodium* представителями рода *Goniophlebium*, в котором выделяет пять морфологических групп, объединяемых, соответственно, вокруг *Goniophlebium percusum*, *G. subauriculatum*, *G. argutum*, *G. hendersonii* и *G. niponicum*.

<sup>1</sup>Altai State University, Lenina str., 61; 656049, Barnaul, Russia; e-mail: bot@asu.ru

<sup>2</sup>Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, ул. Проф. Попова, 2; 197376, Санкт-Петербург, Россия; e-mail: avrodionov@mail.ru

<sup>1</sup>Алтайский государственный университет, пр-т Ленина, 61; 656049, Барнаул, Россия;

<sup>2</sup>Russian Academy of Sciences, Komarov Botanical Institute, Prof. Popova, 2; 197376, St. Petersburg, Russia

В систематике подсемейства все еще остается немало вопросов, связанных с разными взглядами на понимание границ родов, и для их разрешения требуется привлечение широкого спектра новых методов. Так, в последние годы для выяснения филогенетического положения *Goniophlebium* s. l. рядом авторов были предприняты молекулярные исследования, показавшие, что представители родов *Polypodiodes*, *Metapolypodium*, *Polypodiastrum* и *Goniophlebium* s. str. относятся к подсемейству *Microsoroideae* Nayar, а не к подсемейству *Polypodioideae*, как считалось ранее (Li, 2006; Ranker, 2004; Schneider, 2008, 2011), и на данный момент именно такая классификация принята в новой версии «Флоры Китая» (Zhang et al., 2013).

Исследование морфологии спор может помочь решить некоторые проблемы в систематике папоротников, в частности, при выяснении естественных границ родов (Chang, 2006; Lloyd, 1981; Tryon, 1990; Wagner, 1974; Zhang, 2006; и др.). В данной работе нами методом сканирующей электронной микроскопии (СЭМ) проведено сравнительное исследование спор десяти видов семейства Polypodiaceae из родов *Polypodiodes*, *Metapolypodium*, *Polypodiastrum* и *Goniophlebium*.

**Материалы и методы исследования.** Материалом для исследования послужили образцы спор, отобранные с гербарного материала, хранящегося в гербарии Южно-Сибирского ботанического сада Алтайского государственного университета (АЛТВ), предоставленного Л.В. Аверьяновым (Ботанический институт им. В.Л. Комарова (БИН) РАН, г. Санкт-Петербург) и в Гербарии БИН РАН (LE). Всего для исследования нами было отобрано 13 образцов, происходящих из Китая, Индии и Вьетнама, представляющих 10 видов из 4-х родов подсемейства *Microsoroideae*. Исследования спор проводились в лаборатории Института водных и экологических проблем (ИВЭП СО РАН г. Барнаул) на электронном сканирующем микроскопе Hitachi S 3400 N (Hitachi High-Technologies Corp.), а также в Центре коллективного пользования БИН РАН на электронном сканирующем микроскопе JEOL JSM-6390LA Analytical Scanning Electron Microscope. Споры наносились на двусторонний скотч, крепились на металлические предметные столики диаметром 10 мм. Поверхность спор обрабатывалась золото-палладиевой смесью в вакуумной напылительной установке Emitech SC 7620/QT S около 6 минут; в напылительной установке JEOL SPUTTER JFC 1100 время напы-

ления составило 7–10 мин., и также использовалась золото-палладиевая смесь.

Все образцы спор исследовали в режиме высокого вакуума. Сканирование исследованных образцов производилось при увеличении от  $\times 400$  (общий вид спор) до  $\times 14\,000$  (исследование поверхности экзоспория).

Измерения параметров спор проводили в 25-кратной повторности. Замеры проводились по следующим величинам: 1 – экваториальный диаметр, мкм; 2 – полярная ось, мкм; 3 – длина лезуры, мкм; 4 – ширина споры, мкм; 5 – высота бугорков по контуру спор; 6 – высота гребней периспория.

Цель данного исследования – сравнительное исследование морфологии спор представителей подсемейства *Microsoroideae* с оценкой таксономической ценности полученных данных.

**Результаты и их обсуждение.** По данным световой и сканирующей электронной микроскопии, полученным нашими предшественниками (Chang, 2006; Röde-Linder, 1990; Zhang, 2006), споры представителей родов *Polypodiodes*, *Metapolypodium*, *Polypodiastrum* и *Goniophlebium* имеют бобовидную форму, плоско-выпуклые, размеры их 32–60 мкм, лезура просматривается не у всех представителей (но если она есть, то размеры ее составляют  $\frac{1}{2}$ – $\frac{1}{3}$  длины споры), поверхность экзоспория несет бугорки различного диаметра или продольные гребни (идущие от полюсов), лезура приподнятая; если споры с гребнями, то поверхность экзоспория между ними от гладкой до бугорчатой. Это в основном согласуется с нашими наблюдениями.

***Polypodiodes amoena*** (Wall. ex Mett.) Ching (рис. 1, а-г). – Очертания спор в экваториальной плоскости плоско-выпуклые, бобовидной формы, симметричные. Экваториальный диаметр (35,7)39,35–39,65(43,5) мкм. Полярная ось (23,3)25,05–26,05(28,3) мкм. Малый экваториальный диаметр (ширина споры – ш. сп.) (21,0)23,4–25,0(28,2) мкм. Лезура приподнята на дистальной стороне споры, равномерно утолщена, ее размеры (16,6)21,68–22,16(27,0) мкм. Экзоспорий четко выраженный, бугорчатый. Основание бугорков многогранное, с проксимальной стороны в области лезуры бугорки небольшие, с дистальной стороны и в экваториальной плоскости крупные, высота бугорков (0,7)1,03–1,27(1,6) мкм. Поверхность бугорков гладкая, с небольшими морщинками при их основании. На некоторых спорах замечен отшелушивающийся периспорий. Капли масла на поверхности обнаружены не были.

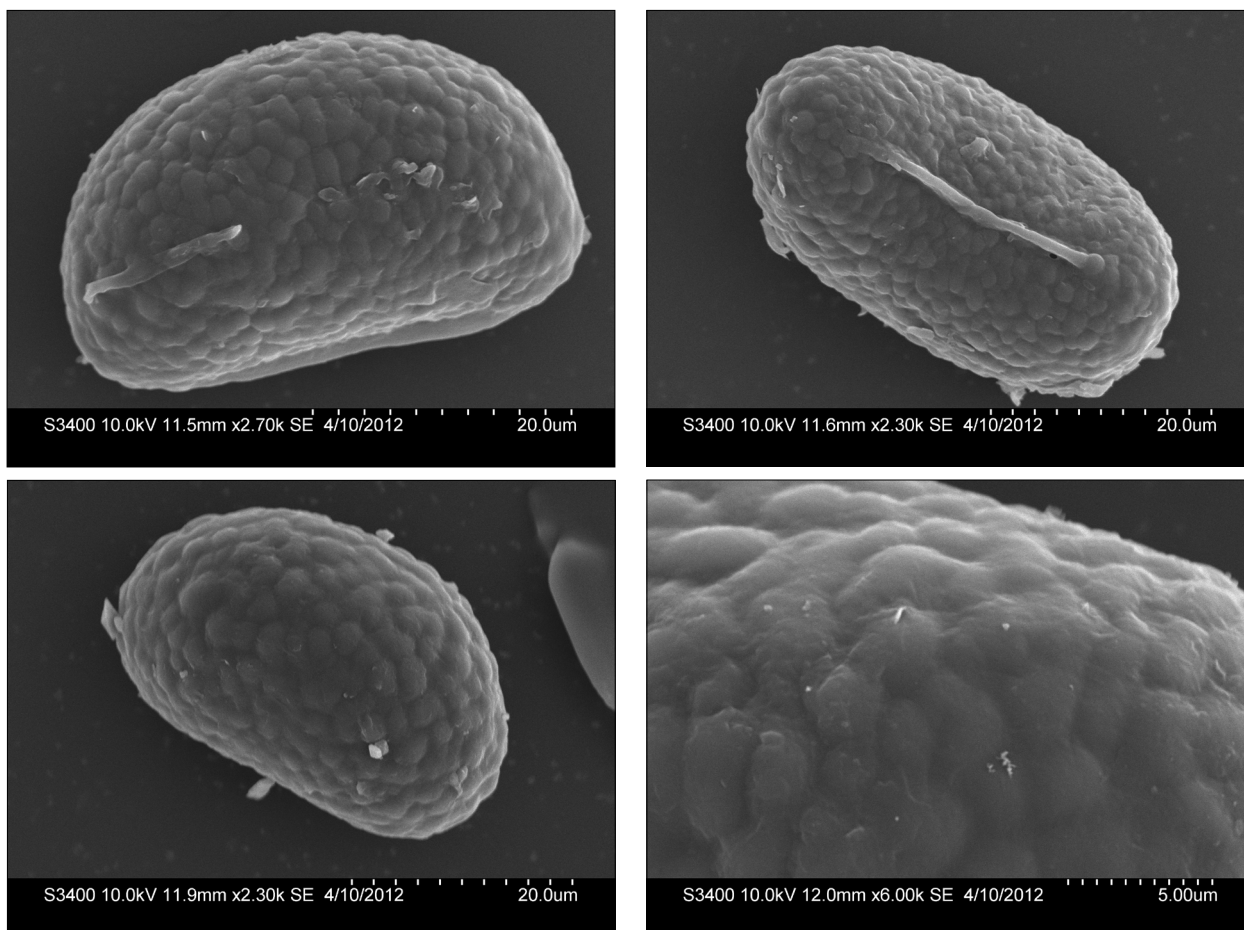


Рис. 1. Электронные микрофотографии (СЭМ) спор *Polypodiodes amoena*: а – спора в экваториальном положении; б – проксимальная сторона споры; в – дистальная сторона споры; г – фрагмент дистальной поверхности споры.

**Исследованные образцы:** 1) N. Vietnam, Prov. Thai Nguen, distr. Dai Tu, vicinities of Tam Dao town, NE macroslope of Tam Dao ridge at 950–1000 m. alt. (N 21°27', E 105°38'). Closed wet evergreen broadleaved primary forest on very steep mt. slope. Terrestrial and epilithic fern on steep, shadow slopes and rocky bluffs. Not common. 31 V 1997. Averyanov L., Hiep N.T., Loc P.K. 2) N. Vietnam, Prov. Cao Bang, distr. Bao Lac, municipality Huy Giap, about 5 km to NW from Yen Lac village, 50 km to NWW from Cao Bang, town (N 22°44', E 105°50'). Secondary shrubs and bamboos on steep shale a slopes at 1400 m. alt. Terrestrial and shadow places. Not rare. 14 XI 1998. Averyanov L., Hiep N.T., Loc P.K., Tam N.X.

***Polypodiodes bourretii*** (C. Chr. & Tardieu) W.M. Chu (рис. 2, а-г). – Споры в экваториальной плоскости выпукло-вогнутые, с приподнятой лезурой в средней части, бобовидной формы, симметричные. Экваториальный диаметр (57,5)60,85–61,15(64,6)  $\mu\text{m}$ . Полярная ось (32,8)35,1–36,3(39,2)  $\mu\text{m}$ . Малый экваториальный диаметр (ш. сп.) (30,6)34,8–36,6(39,9)  $\mu\text{m}$ . Лезура приподнятая на дистальной стороне спо-

ры, равномерно утолщена, ее размеры (23,1)28–29,4(33,6)  $\mu\text{m}$ . Бугорки округлой, реже округломногогранной формы, иногда сливающиеся в более крупные, практически одинакового диаметра по всей поверхности экзоспория, высота их (0,7)0,98–1,08(1,4)  $\mu\text{m}$ . Поверхность бугорков гладкая, с незначительной морщинистостью. Капли масла на поверхности обнаружены не были.

**Исследованные образцы:** 1) Vietnam, Ha Giang Prov., Meo Vac Distr., Sung Tra Municipality, vicinities of Ta Cha Lang village around point 23°10'12" N, and 105°17'39" E at elevation about 1100–1150 m a.s.l. Highly degraded remnants of coniferous forest with *Tsuga chinensis* on very steep rocky slopes and along tops of rocky remnant ridges composed with highly eroded marble-like limestone. Lithophytic pendent fern on shady vertical cliffs. Common. No HAL 8489. 11 XII 2005. Averyanov L., Loc P.K., Thao T.V., The P.V., Khang N.S.; 2) N. Vietnam, Lao Cai Prov., Van Ban Distr., Khanh Yen Ha municipality, elevation from Na Nheo village to the S from 680 to 880 m. a.s.l. (around point 21°59'24" N and 104°16'23" E) Secondary evergreen broad-leaved wet submontane forest on very

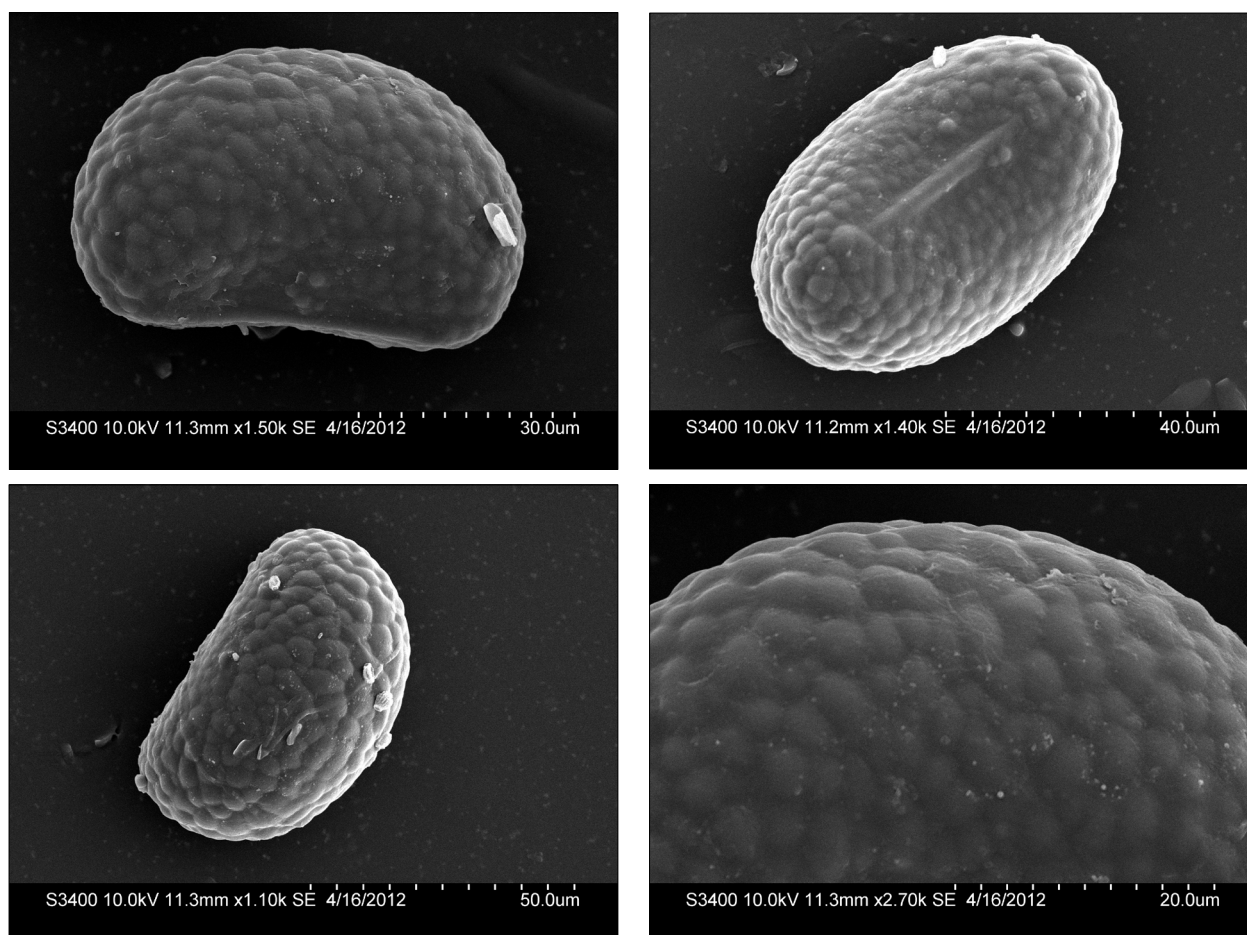


Рис. 2. Электронные микрофотографии (СЭМ) спор *Polypodiodes bourretii*: а – спора в экваториальном положении; б – проксимальная сторона споры; в – дистальная сторона споры; г – фрагмент дистальной поверхности споры.

steep granite and quartzite slopes of river canyon. Epiphyte on mossy trees. Not rare. No HAL 2293. 14 III 2002. Averyanov L., Loc P.K., Doan D.T.

***Polypodiodes niponica* (Mett.) Ching** (рис. 3, а-г). – Очертания спор в экваториальной плоскости выпукло-вогнутые, бобовидной формы, симметричные. Экваториальный диаметр (46,5)51,26–51,48(61,4)  $\mu\text{m}$ . Полярная ось (24,4)29,42–29,92(34,7)  $\mu\text{m}$ . Малый экваториальный диаметр (ш. сп.) (24,8) 32,59–33,71(38,3)  $\mu\text{m}$ . Лезура на дистальной стороне приподнята, до  $\frac{2}{3}$  длины споры, концы ее немного погружены, размеры (26,4)27,57–34,61(39,3)  $\mu\text{m}$ . Экзоспорий бугорчатый, бугорки в очертании (основания) различной формы (от округлой до многогранной), невысокие, приплюснутые, высота их (0,5)0,79–1,1(1,5)  $\mu\text{m}$ . Поверхность бугорков экзоспория гладкая, лишь в основании немного морщинистая. Капли масла на поверхности не обнаружены.

**Исследованный образец:** Chine (Province de Kouy-Tcheou) recu de 12 juillet 1900. № 2031. Bodinier R.P.

***Polypodiodes lachnopus* (Wall. ex Hook.) Ching** (рис. 4, а-б). – Очертания спор в экваториальной плоскости выпукло-вогнутые, бобовидной формы, симметричные. Экваториальный диаметр (49,7)52,83–55,92(60,6)  $\mu\text{m}$ . Полярная ось (26,6)31,35–31,75(36,3)  $\mu\text{m}$ . Малый экваториальный диаметр (ш. сп.) (29,3)30,7–31,5(32,5)  $\mu\text{m}$ . Лезура на дистальной стороне просматривается слабо, или из-за наличия продольных гребней ее очертания отсутствуют полностью. Экзоспорий бугорчатый, равномерно покрывающий всю поверхность, очертания бугорков в основании от округло-многогранной до овальной форм, высота их (1,1)1,3–1,8(2,3)  $\mu\text{m}$ . Поверхность экзоспория покрыта гребнями периспория, гребни располагаются по окружности споры параллельно, соединяясь на полюсах споры, и вдоль экватора споры, но не соединяясь с гребнями окружности споры. Высота гребней периспория (1,6)2,25–2,45(3,1)  $\mu\text{m}$ , ширина их (2,9)3,25–3,48(4,1)  $\mu\text{m}$ , поверхность гребней крупно- и мелкоморщинистая, поверхность бугорков экзоспория между гребнями покрыта тонким слоем периспория. На



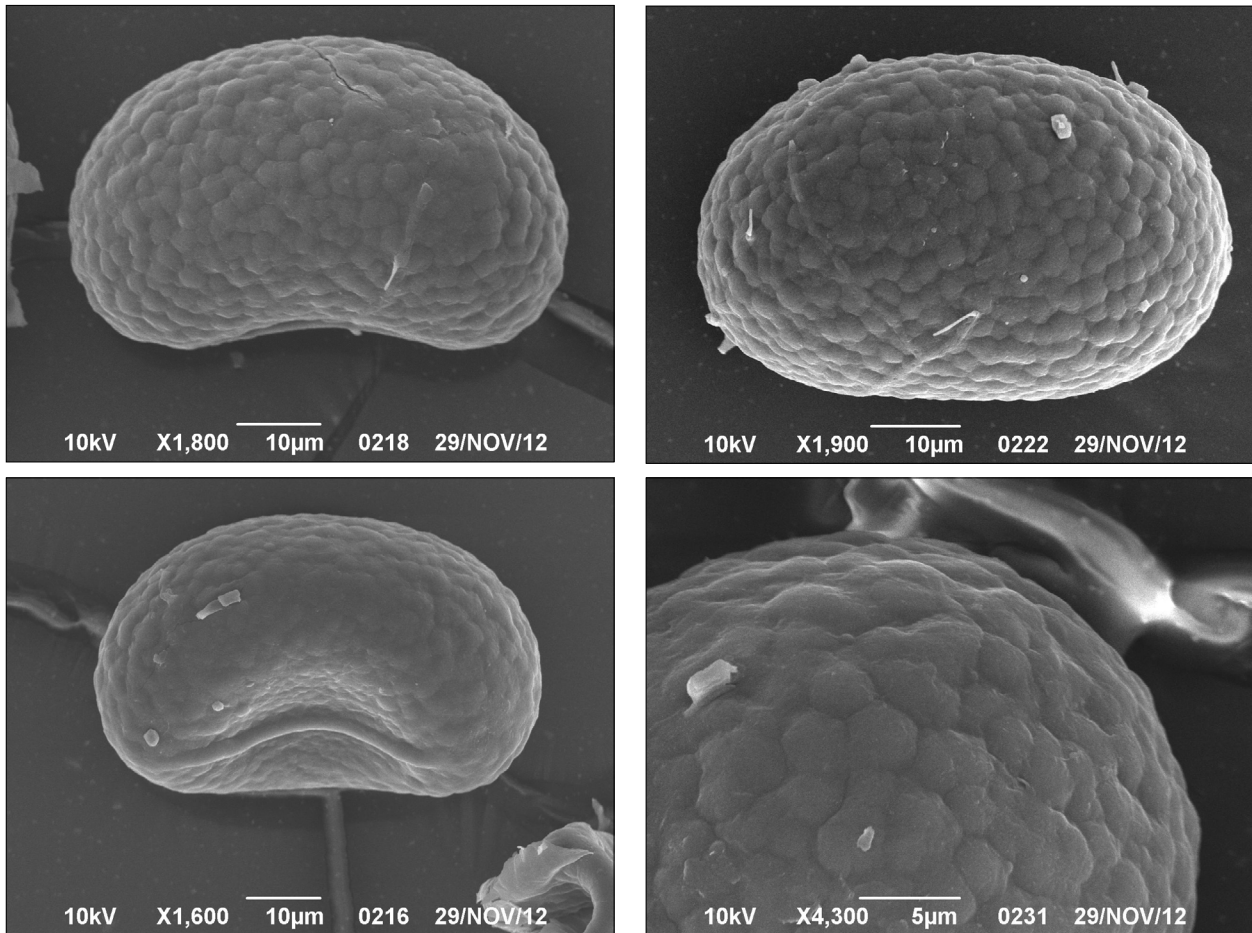


Рис. 3. Электронные микрофотографии (СЭМ) спор *Polypodiodes niponica*: а – спора в экваториальном положении; б – дистальная сторона споры; в – проксимальная сторона споры; г – фрагмент дистальной поверхности споры.

некоторых исследованных спорах были обнаружены мелкие капли масла.

**Исследованный образец:** 1) Sikkim, Rurybu 5550, № 12179, 17 July 1870, Clarke C.M.C.B. (10/77); 2) Sikkim, Himalaya, May 1875, presented by Dr. Treutler.

*Polypodiodes subamoena* (C.B. Clarke) Ching (рис. 5, а-б). – Очертания спор в экваториальной плоскости плоско-выпуклые, бобо-

видной формы, симметричные. Экваториальный диаметр (35,1)38,1–39,7(41,9) µm. Полярная ось (19,1)22,15–22,95(32,8) µm. Малый экваториальный диаметр (ш. сп.) (20,4)21,8–22,2(23,8) µm. Лезура с дистальной стороны утолщена и приподнята, размеры ее (16,3)17,5–26,95(32,8) µm. Экзоспорий бугорчатый, хорошо выраженный, без периспория, бугорки в основании от округло-овальной до многогранной формы, высота бугор-

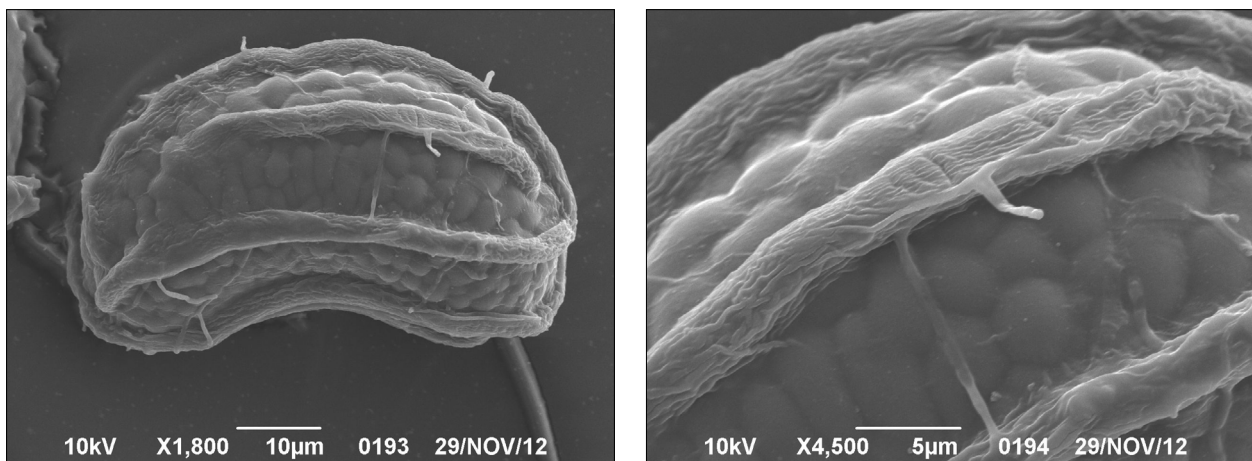


Рис. 4. Электронные микрофотографии (СЭМ) спор *Polypodiodes lachnopus*: а – спора в экваториальном положении; б – фрагмент дистальной поверхности споры.

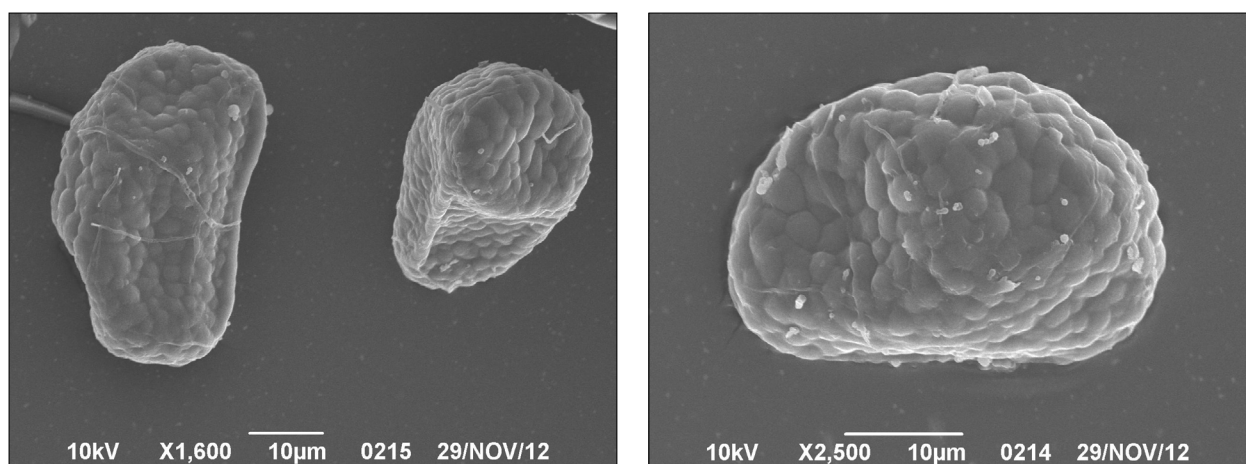


Рис. 5. Электронные микрофотографии (СЭМ) спор *Polypodiodes subamoena*: а – спора в экваториальном положении (слева) и с проксимальной стороны (справа); б – дистальная сторона споры.

ков (0,6)0,91–1,11(1,5)  $\mu\text{m}$ . Вершина бугорков от округленных до слабо заостренных. На поверхности экзоспория встречаются редкие капли масла.

**Исследованный образец:** Китайская Народная Республика, провинция Ганьсу, округ Тяньшуй в 40 км к югу от города, у дер. Няннянба Широкая, лес, по берегу горного ручья, хр. Цинь-Лин. 16 VI 1957 г. Петров М.П.

***Metapolypodium manmeiense*** (H. Christ) Ching (рис. 6, а-г). – Очертания спор в экваториальной плоскости плоско-выпуклые, бобовидной формы, симметричные (споры при рассмотрении с проксимальной стороны кажутся суженными и вытянутыми в длину). Экваториальный диаметр (39,5)40,18–41,66(45,2)  $\mu\text{m}$ . Полярная ось (20,6)22,78–23,46(25,3)  $\mu\text{m}$ . Малый экватори-

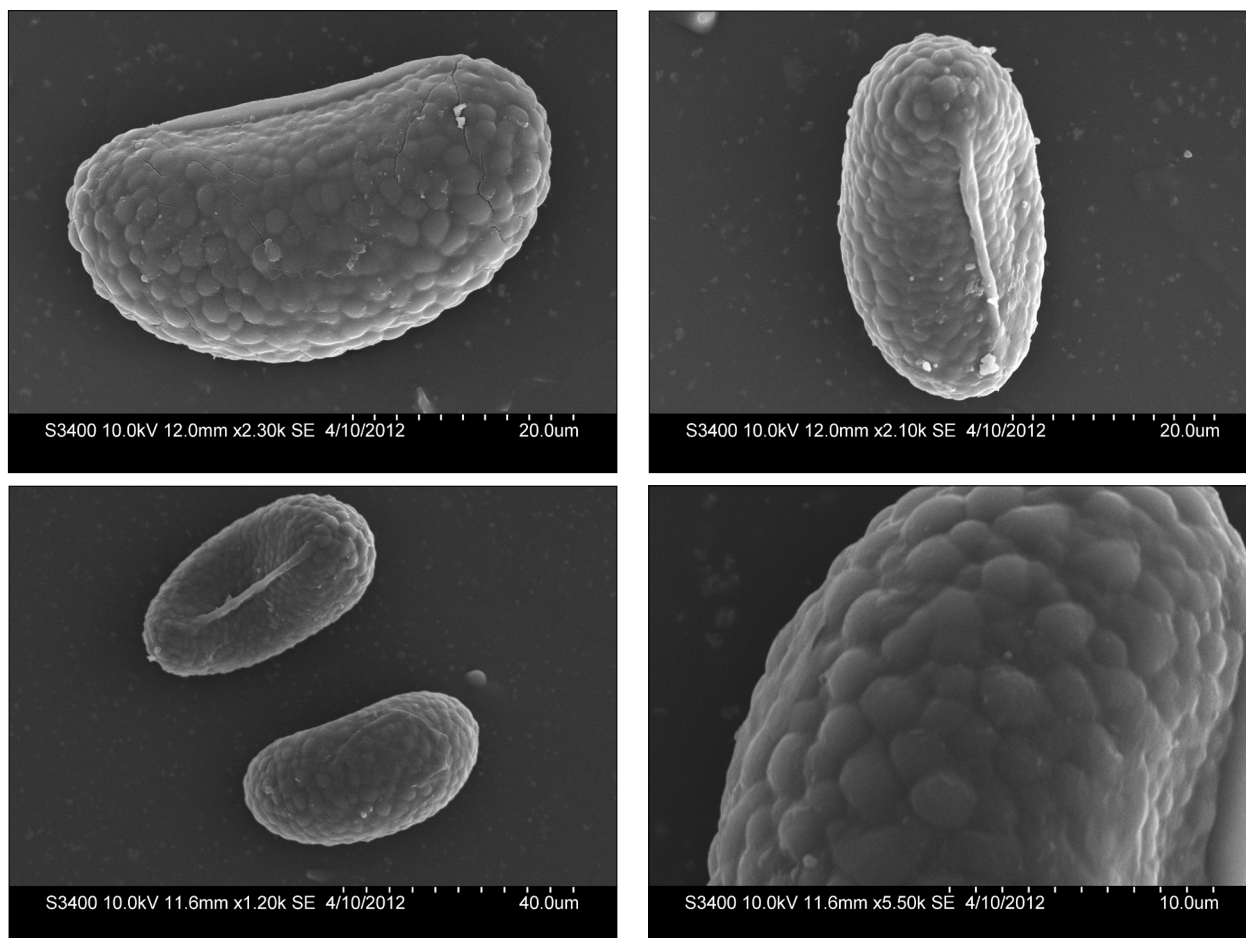


Рис. 6. Электронные микрофотографии (СЭМ) спор *Metapolypodium manmeiense*: а – спора в экваториальном положении; б – проксимальная сторона споры; в – проксимальная и дистальная стороны споры; г – фрагмент дистальной поверхности споры.

альный диаметр (ш. сп.) (18,5)20,98–21,08(23,6)  $\mu\text{m}$ . Лезура приподнятая на дистальной стороне споры, равномерно утолщена, ее размеры (18,5)21,6–24,6(29,2)  $\mu\text{m}$ . Экзоспорий четко выраженный, бугорчатый. Бугорки равномерно покрывают всю поверхность споры, основания их округло-многогранные, профиль бугорчатый, высота (0,6)0,8–1,0(1,3)  $\mu\text{m}$ , поверхность гладкая. Капли масла на поверхности не обнаружены.

**Исследованный образец:** Vietnam, Ha Giang, Vi Xuyen district, Cao Bo municipality, Tam Ve village. Along ridge above camp. 22°44'11" N, and 104°49'07" E; from 1310 to top of ridge a 1966 m; from semi-closed, disturbed: evergreen submontane, broadleaf forest; with secondary vegetation to closed semi-deciduous, bamboo with mossy forest; primary forest with Fagaceae-Lauraceae dominants. 18 IX 2000, Harder D.K., Hieu N.Q., Vinh N.T., № 5664.

***Polypodiastrum argutum*** (Wall. ex Hook.) Ching (рис. 7, а-г). – Очертания спор в экваториальной плоскости плоско-выпуклые, бобовидной формы, моноклетные, симметричные. Экваториальный диаметр (49,5)55,01–55,8(61,3)  $\mu\text{m}$ .

Полярная ось (27,9)29,03–30,19(31,9)  $\mu\text{m}$ . Малый экваториальный диаметр (ш. сп.) (26,3)28,8–30,0(33,0)  $\mu\text{m}$ . Лезура на дистальной стороне приподнятая, равномерно утолщена по всей длине, составляет 2/3 длины споры, слабо просматривается и не всегда различима от гребней периспория, размеры ее (28,4)30,0–33,2(36,3)  $\mu\text{m}$ . Экзоспорий выраженный, бугорчатый, размеры его (1,1)1,48–1,58(2,0)  $\mu\text{m}$ . Бугорки покрыты тонким слоем периспория, сливающегося в несколько продольных гребней, расположенных в экваториальной плоскости, соединяющиеся в боковых полюсах споры; высота гребней относительно поверхности (1,6)3,1–3,2(4,9)  $\mu\text{m}$ . На некоторых исследованных спорах были обнаружены капли масла.

**Исследованный образец:** China, Yunnan, Mengtze, mt. moss on rock, 7000', № 10,964, Henry A.

***Polypodiastrum mengtzeense*** (H. Christ) Ching (рис. 8, а-г). – Споры в экваториальной плоскости плоско-выпуклые, бобовидной формы, симметричные. Экваториальный диаметр (33,9)38,3–39,6(44,6)  $\mu\text{m}$ . Полярная ось (18,5)21,3–23,3(25,1)  $\mu\text{m}$ . Малый экваториаль-

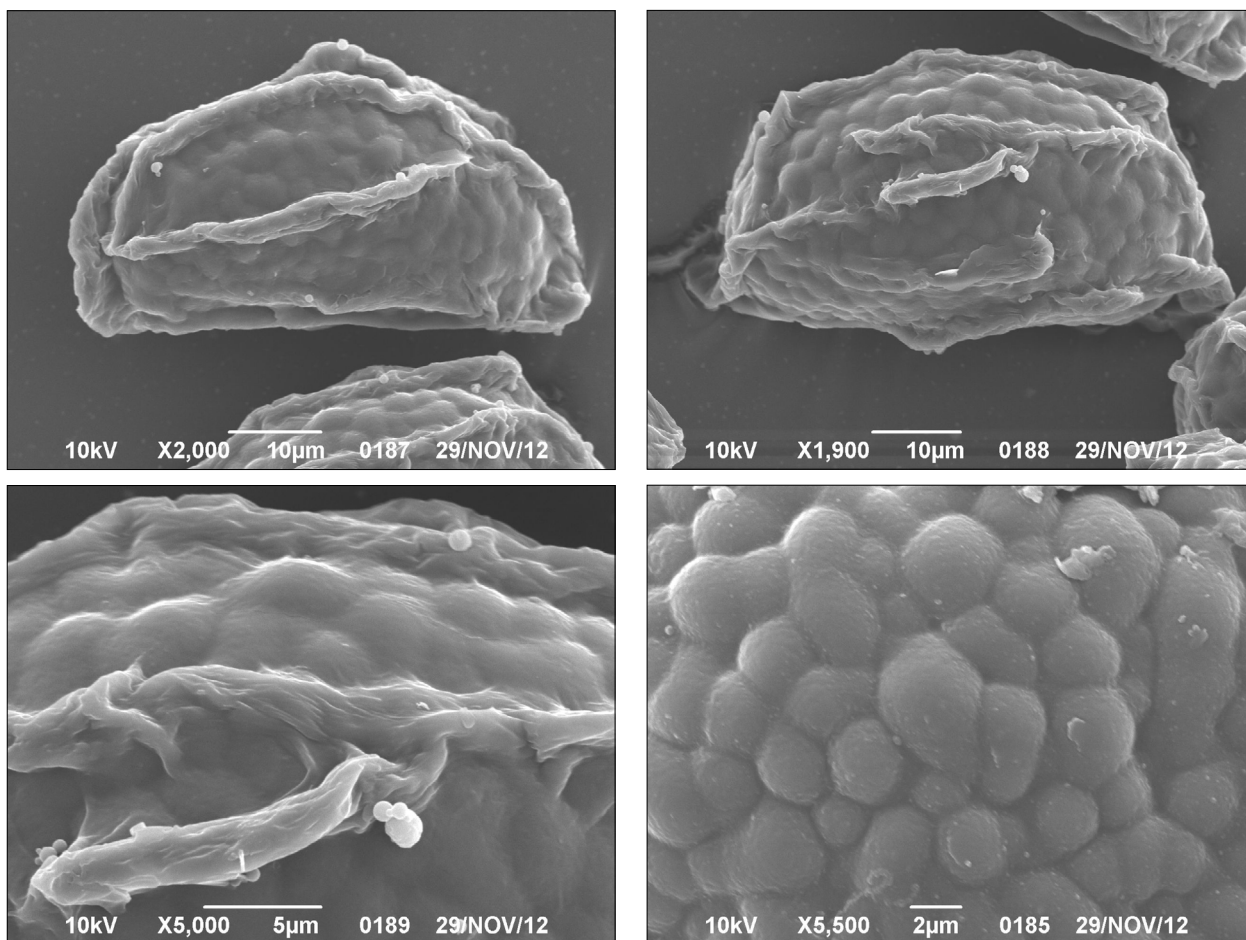


Рис. 7. Электронные микрофотографии (СЭМ) спор *Polypodiastrum argutum*: а – спора в экваториальном положении; б – дистальная сторона споры; в – фрагмент дистальной поверхности споры с гребнями периспория; г – фрагмент дистальной поверхности споры.

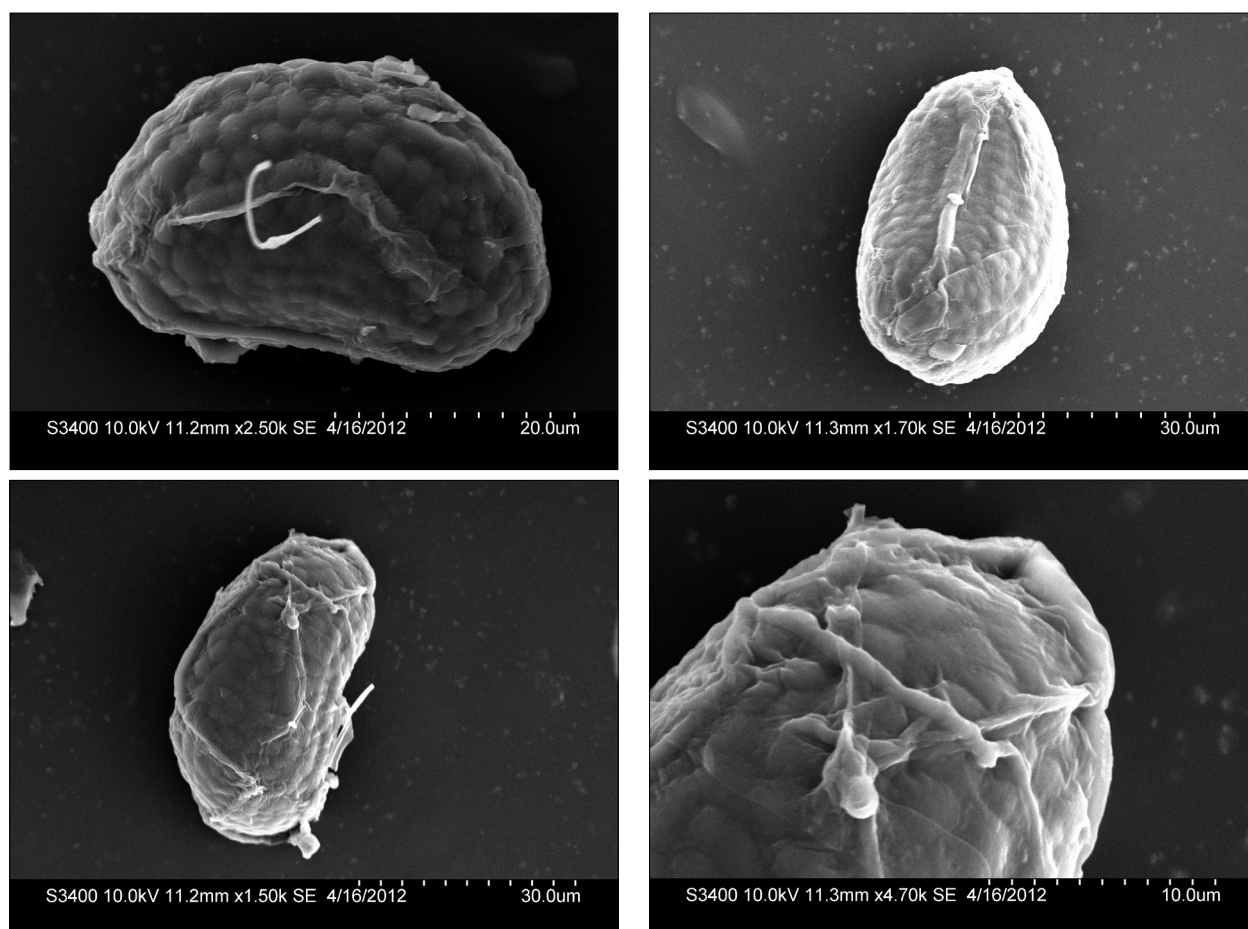


Рис. 8. Электронные микрофотографии (СЭМ) спор *Polypodiastrum mengtzeense*: а – спора в экваториальном положении; б – проксимальная сторона споры; в – дистальная сторона споры; г – фрагмент дистальной поверхности споры.

ный диаметр (ш. сп.) (18,4)21,5–22,7(25,2)  $\mu\text{m}$ . Лезура приподнята на дистальной стороне споры, равномерно утолщена, ее размеры (12,6)16,0–16,8(19,7)  $\mu\text{m}$ . Экзоспорий четко выраженный, бугорчатый. Бугорки равномерно покрывают всю поверхность споры, в основании округлые, достаточно крупные, высота их (0,8)0,9–1,1(1,2)  $\mu\text{m}$ . Периспорий покрывает бугорки (которые через него хорошо видны) и формирует гребни, расположенные как вдоль экваториальной оси, так и под различным углом к ней; высота его (0,9)1,24–1,32(1,7)  $\mu\text{m}$ . Капли масла на поверхности обнаружены не были.

**Исследованные образцы:** 1) N. Vietnam, Lao Cai Prov., distr. Than Uyen, municipality Ho Mit (22°06' N, and 103°52' E). Elevation to Mang Han San quartzite peak by SW slope from Bao Thao village (SSW macroslope of Hjang Lien Son ridge). Primary wet evergreen broadleaved forest on very steep rocky slope at 2000–2100 m. elev. Epiphyte creeping vine fern with fronds up to 0.6 m. lg in shady stream wet canyon. Common. № NTH 2893. 21–22 V 1999. Hiep N.T., Hoang P.H., Averyanov L.; 2) S. Vietnam, Prov. Kon Tum, Distr. Dak Gley,

about 7 km to S. of Dak Gley town, near Dak Pet village. Wet primary forest of slopes of N exposition along Dak Poko river at 600–650 m. alt. Epiphyte. № VH 1565, 12 XI 1995, Averyanov L., Ban N.T., Budantzev A., Budantzev L., Hiep N.T., Huyen D.D., Loc P.K., Yakovlev G.

***Goniophlebium persicifolium* (Desv.) Bedd.** (Рис. 9, а-г). – Споры в экваториальной плоскости плоско-выпуклые, бобовидной формы, симметричные. Экваториальный диаметр (40,7)45,5–45,9(50,5)  $\mu\text{m}$ . Полярная ось (19,6)22,35–23,35(26,9)  $\mu\text{m}$ . Малый экваториальный диаметр (ш. сп.) (19,3)22,35–23,25(26,9)  $\mu\text{m}$ . Экзоспорий гладкий. На большей части поверхности споры располагается периспорий в виде гребней вдоль экваториальной оси, высота его (1,0)1,75–2,35(3,4)  $\mu\text{m}$ . На боковых полюсах спор присутствуют наросты периспория. Капли масла на поверхности обнаружены не были.

**Исследованные образцы:** Vietnam, Thua Thiem – Huc Prov., Nam Dong Distr., Thuong Lo Municipality, along Cha Mang stream, around point 16°07'35" N, 107°44'53" E. Remnants of primary evergreen broadleaved lowland forest on very steep



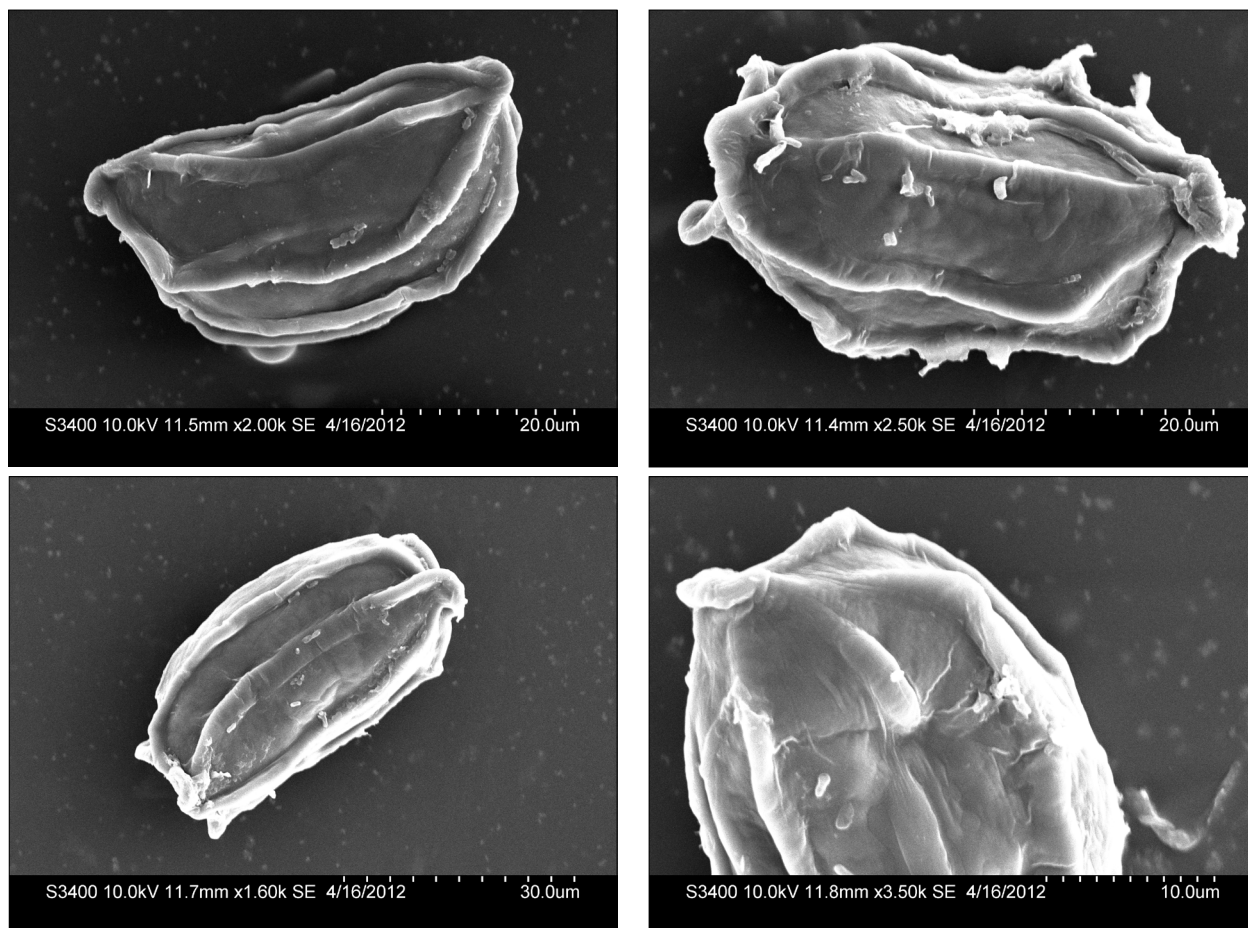


Рис. 9. Электронные микрофотографии (СЭМ) спор *Goniophlebium persicifolium*: а – спора в экваториальном положении; б – проксимальная сторона споры; в – дистальная сторона споры; г – фрагмент дистальной поверхности споры.

hill slopes composed with stratified shale and sandstone at elev. About 150 m. a.s.l. Lithophytic fern on very steep rocky slope. Lithophytic fern on very steep rocky slope. Not rare. HAL 10833. 04 IV 2007, Averyanov L., Loc P.K., Averyanov A., Vinh N.T., Phuong N.D., Hung L.V.

***Goniophlebium subauriculatum* (Blume)** C. Presl (рис. 10, а-г). – Очертания спор в экваториальной плоскости плоско-выпуклые, бобовидной формы, симметричные. Экваториальный диаметр (36,0)37,6–38,4(40,4)  $\mu\text{m}$ . Полярная ось (21,2)23,38–24,14(26,7)  $\mu\text{m}$ . Малый экваториальный диаметр (ш. сп.) (19,6) 22,35–22,6(25,4)  $\mu\text{m}$ . Лезура на дистальной стороне просматривается слабо из-за наличия толстого слоя периспория, покрывающего всю поверхность споры. Очертания лезуры просматриваются не на всех спорах, но размеры ее достигают  $\frac{2}{3}$  длины споры. Экзоспорий бугорчатый, покрыт плотным слоем периспория, из-за чего поверхность споры сглаженная. На поверхности споры хаотично расположены узкие гребни периспория, размеры их (1,0)1,4–2,2(3,0)  $\mu\text{m}$ . На некоторых исследованных спорах были обнаружены капли масла.

**Исследованный образец:** China, Yunnan, Snolter recinano in rare 1600', № 13,145, Henry A.

**Выводы.** Изученные представители родов *Polypodiodes*, *Metapolypodium*, *Polypodiastrium* и *Goniophlebium* достаточно хорошо различаются между собой по размерам экваториальной оси, полярной оси и ширине спор, размерам лезуры, строению экзоспория и наличию у некоторых исследованных представителей видоспецифичных гребней периспория.

Споры исследованных таксонов можно разделить на три типа: 1) бобовидные споры с бугорками, но без гребней; 2) бобовидные споры с бугорками и гребнями периспория; 3) бобовидные споры с продольными гребнями периспория и без бугорков.

По морфологии спор отчетливо прослеживаются границы между родами *Polypodiodes*, *Polypodiastrium* и *Goniophlebium*, менее выражены они между *Metapolypodium* и *Polypodiodes*. Эти данные соответствуют концепции Циня (Ching, 1978), разделившего сборный *Polypodium* s. l. на ряд естественных групп.

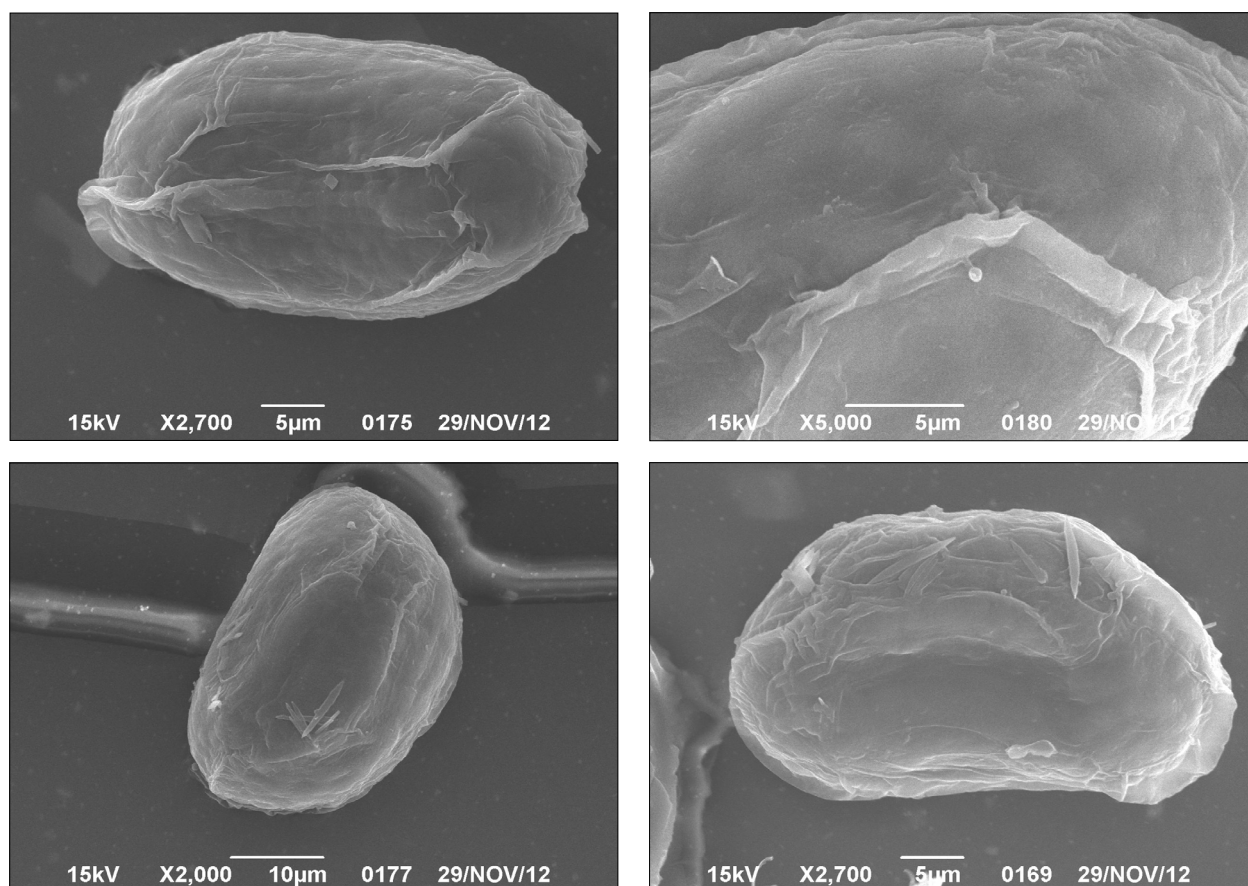


Рис. 10. Электронные микрофотографии (СЭМ) спор *Goniophlebium subauriculatum*: а – проксимальная сторона споры; б – фрагмент дистальной поверхности споры; в – дистальная сторона споры; г – спора в экваториальном положении.

По морфологическому строению спор *Polypodiodes lachnopus* (рис. 4) проявляет заметное сходство с видами рода *Polypodiastrum*.

Споры *Metapolypodium manmeiense* отличаются от спор видов р. *Polypodiodes* более узкой (продолговатой) формой и меньшими размерами.

По структуре поверхности экзоспория, состоящей из бугорков, споры *Polypodiodes* и *Metapolypodium* очень сходны между собой и отличаются от спор *Polypodiastrum*, поверхность которых, кроме приплюснутых бугорков экзоспория, имеет еще и гребни периспория, по-разному расположенные на поверхности. По строению спор *Polypodiastrum* занимает промежуточное положение между *Polypodiodes/Metapolypodium* и *Goniophlebium*, у которого хорошо выражены гребни на поверхности и уже отсутствуют бугорки (или слабо проявляются из-за толстого слоя покрывающего их периспория).

В результаты проведенного исследования установлено, что среди морфологических при-

знаков спор изученных представителей *Polypodiaceae* наибольшую значимость для систематики имеют строение экзоспория и наличие структур периспория, являющиеся видоспецифичными.

**Благодарности.** Авторы выражают благодарность к. б. н., зав. лабораторией водной экологии ИВЭП СО РАН В.В. Кириллову и к. б. н. Е.Ю. Митрофановой за предоставленную возможность проведения исследований СЭМ, аспиранту А.В. Дьяченко за помощь при работе на СЭМ, а также инженеру Л.А. Карцевой Центра коллективного пользования БИН РАН им. В.Л. Комарова (г. Санкт-Петербург).

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 12-04-90809-мол\_рф\_нр), фонда М.Д. Прохорова (грант № АМ – 59/12) и Министерства образования и науки Российской Федерации (грант МК-6100.2013.4).

## ЛИТЕРАТУРА

**Beddome R. H.** Handbook to the Ferns of British India, Ceylon, and the Malay Peninsula. – Thacker, Spink & Co., Calcutta, 1892. – 636 p.



- Chang Y.-F., Wang R.-X., Zhang B.-B., Lu S.-G.** Study on the spore morphology of Subfam. *Polypodioideae* (Polypodiaceae) in Yunnan, China // *Acta Botanica Yunnanica*, 2006. – Vol. 28, № 2 – P. 139–144.
- Chang Y.-F., Wang R.-X., Lu S.-G.** Morphological and anatomical studies of subfamily *Polypodioideae* (Polypodiaceae) // *Acta Botanica Yunnanica*, 2006. – Vol. 28, № 6 – P. 587–592.
- Ching R.-C.** The Chinese fern families and genera: systematic arrangement and historical origin (cont.) // *Acta Phytotax. Sinica*, 1978. – Vol. 16, № 3. – P. 1–19.
- Christenhusz M.J.M., Zhang X.-Ch., Schneider H.** A linear sequence of extant families and genera of lycophytes and ferns // *Phytotaxa*, 2011. – Vol. 19. – P. 7–54.
- Copeland E.B.** Genera Filicum, the Genera of Ferns [Ann. Cryptog. Phytopathol., Vol. 5]. – Waltham: Chronica Botanica, 1947. – xvi + 247 p. + 10 pls.
- Hovenkamp P. H.** Polypodiaceae // *Flora Malesiana*. – Rijksherbarium, 1998. – Ser. II, Vol. 3. – P. 1–234.
- Kato M., Price M.G.** Taxonomic studies of Pteridophytes of Ambon and Seram (Moluccas) collected by Indonesian-Japanese botanical expedition V. Dipteridaceae and Polypodiaceae // *Acta Phytotax. Geobot.*, 1990. – Vol. 41. – P. 61–76.
- Liu H.-M., Wang L., Zhang X.-Ch., Zeng H.** Advances in the studies of lycophytes and monilophytes with reference to systematic arrangement of families distributed in China // *Journal of Systematics and Evolution*, 2008. – Vol. 46, № 6. – P. 808–829.
- Lloyd R.M.** The perispore in *Polypodium* and related genera (Polypodiaceae) // *Canadian Journal of Botany*, 1981. – Vol. 59. – P. 175–189.
- Lu S.-G., Li C.-X.** Phylogenetic position of the monotypic genus *Metapolypodium* Ching endemic to Asia: evidence from chloroplast DNA sequences of *rbcL* gene and *rps4-trnS* region // *Acta Phytotax. Sinica*, 2006. – Vol. 44, № 5. – P. 494–502.
- Nayar B.K.** A phylogenetic classification of the homosporous ferns // *Taxon*, 1970. – Vol. 19, № 2. – P. 229–236.
- Presl K.** Tentamen Pteridographiae. – Pragae: Typis Filiorum Theophili Haase, 1836. – 290 p.
- Röde-Linder G.** A monograph of the fern genus *Goniophlebium* (Polypodiaceae) // *Blumea*, 1990. – Vol. 34. – P. 277–423.
- Schneider H., Smith A.R., Cranfill R., Hildebrand T.J., Haufler C.H., Ranker T.A.** Unraveling the phylogeny of polygrammoid ferns (Polypodiaceae and Grammitidaceae): exploring aspects of the diversification of epiphytic plants // *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2004. – Vol. 31. – P. 1041–1063.
- Shugang L., Hovenkamp P., Haufler C.** Polypodiaceae // *Flora Republicae Popularis Sinicae*. – Beijing: Science Press, 2000. – Vol. 6, № 2. – P. 10–32.
- Tryon A.F., Lugardon B.** Spores of the Pteridophyta: surface, wall structure, and diversity based on electron microscope studies. – Springer-Verlag, 1991. – 670 p.
- Wagner W.H. jr.** Structure of spores in relation to fern phylogeny // *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 1974. – Vol. 61, № 2. – P. 332–353.
- Yang L.-H., Wen S., Lu S.-G.** A new combination species of the genus *Metapolypodium* Ching (Polypodiaceae) in China // *Plant Science Journal*, 2010. – Vol. 28, № 4. – P. 507–509.
- Zhang B.-B., Wang R.X., Chang Y.-F., Lu S.-G.** Studies on the spore morphology of *Polypodiodes* Ching (Polypodiaceae) from Southwest China // *Journal of Wuhan Botanical Research*, 2006. – Vol. 24, № 2. – P. 113–118.
- Zhang X.C., Lu S.G., Lin Y.X., Qi X.P., Moore S., Xing F.W., Wang F.G., Hovenkamp P.H., Gilbert M.G., Nootboom H.P., Parris B.S., Haufler C., Kato M., Smith A.R.** Polypodiaceae // *Flora of China* / Z.Y. Wu, P.H. Raven & D.Y. Hong (eds.). – Vol. 2–3 (Pteridophytes). – Beijing: Science Press; St. Louis: Missouri Botanical Garden Press, 2013. – P. 758–850.