

Морфология спор некоторых представителей рода *Cystopteris* Bernh. с территории Алтае-Саянского региона и Заилийского Алатау

Spore morphology of some species of the genus *Cystopteris* Bernh. from the territory of Altai-Sayan and Trans-Ili Alatau

Баткин А. А., Ваганов А. В., Кечайкин А. А., Шмаков А. И.

Batkin A. A., Vaganov A. V., Kechaykin A. A., Shmakov A. I.

Алтайский государственный университет, Южно-Сибирский ботанический сад, г. Барнаул, Россия.

E-mail: batkinaalexandr@yandex.ru

Altai State University, South-Siberian botanical garden, Barnaul, Russia

Реферат. Методом сканирующей электронной микроскопии (СЭМ) выполнены исследования спор некоторых видов рода *Cystopteris* Bernh с Заилийского Алатау и Алтае-Саянского региона: *Cystopteris almaatensis* Kotukhov, *Cystopteris dickieana* R. Sim, *Cystopteris gureevi* Stepanov, *Cystopteris fragilis* Bernh. Выявлены особенности их периспория. Результаты, полученные с территорий Алтае-Саянского региона и Заилийский Алатау, подтверждают деление спор по типу периспория в опубликованной ранее работе сотрудниками Томского государственного университета. Однако наблюдаются различия в количестве и размерах элементов периспория, а также небольшая разница в размерах спор отдельных видов. Практически все споры имеют почти одинаковые значения минимальных размеров и разнятся в максимальных размерах. Данные по количеству элементов периспория также разнятся, для спор с Алтае-Саянского региона и Заилийского Алатау характерно их меньшее количество.

Ключевые слова. Алтае-Саянский регион, Заилийский Алатау, морфология спор, сканирующая электронная микроскопия (СЭМ), Cystopteridaceae, *Cystopteris*.

Summary. The spores of the following species from genus *Cystopteris* Bernh from the Trans-Ili Alatau and Altai-Sayan regions were studied by scanning electron microscopy (SEM): *Cystopteris almaatensis* Kotukhov, *Cystopteris dickieana* R. Sim, *Cystopteris gureevi* Stepanov, *Cystopteris fragilis* Bernh. The characters of their perisporium were revealed. The results obtained from the territories of the Altai-Sayan region and the Trans-Ili Alatau confirm the division of the spores by the type of perisporium published previously by the scientists of Tomsk State University. Thus, we observed differences in the number and size of the elements of the perisporium, as well as a small difference in the size of the spores of individual species. Most spores are characterized by the same minimum size values, but differ in maximum size. The data on the quantity of elements of perisporium also varies, for example, spores from the Altai-Sayan region and the Trans-ili Alatau are characterized by their smaller number.

Kew words. Altai-Sayan region, Cystopteridaceae, *Cystopteris*, spore morphology, scanning electronic microscopy (SEM), Trans-Ili Alatau.

Введение. *Cystopteris* Bernh. – пузырник (семейство Cystopteridaceae (Payer) Schmakov) полиморфный, род папоротника, который насчитывает около 20 видов, распространенных в обоих полушариях, преимущественно в Северном, в горных районах (Шмаков, 2001, 2006). Некоторые виды, например *Cystoptetis fragilis*, способны подниматься на высоту более 5400 м над ур. м. (Hulten, 1968). В семействе есть представители как с очень широкой экологической амплитудой, так и приуроченные к определенным экологическим нишам. Эти особенности позволяют занимать значительные площади на всех континентах, кроме Антарктиды и пустынных районов планеты.

При разграничении видов полиморфных родов папоротников большое значение имеет морфология спор. Современные работы по изучению морфологии спор высших споровых растений среди отечественных исследователей проводятся преимущественно сотрудниками Томского государственного

го университета и Южно-Сибирского ботанического сада Алтайского государственного университета (Кузнецов и др., 2009; Ваганов и др., 2010; Шалимов и др., 2012; Ваганов и др., 2014, 2018, 2019; Kuznetsov et al., 2014; Vaganov, 2016, 2017); исследования спор рода *Cystopteris* также принадлежат этой группе ученых (Gureyeva, Kuznetsov, 2015; Улько и др., 2017).

Целью данного исследования является изучение особенностей морфологического строения спор представителей *Cystopteris* с территории Алтае-Саянского региона и Заилийского Алатау с помощью сканирующего электронного микроскопа для выявления особенностей полезных для таксономии и филогенетики рода.

Материалы и методы. Споры для исследования были отобраны с гербарных материалов, хранящихся в Гербарии Южно-Сибирского ботанического сада Алтайского государственного университета (АЛТВ, г. Барнаул), в количестве восьми образцов.

Исследовано четыре вида типового подрода *Cystopteris* Bernh. из Алтае-Саянского региона и Заилийского Алатау: Бурятия – *Cystopteris dickieana* R. Sim, *Cystopteris fragilis* Bernh.; Республика Алтай – *Cystopteris fragilis* Bernh.; Красноярский край – *Cystopteris gureevi* Stepanov; Северный Тянь-Шань хр. Кунгей Алатау – *Cystopteris almaatensis* Kotukhov.

Исследования спор проводились в лаборатории Института водных и экологических проблем (ИФВЭ СО РАН, Барнаул) при помощи электронного сканирующего микроскопа Hitachi S 3400 N от Hitachi High-Technologies Corp. Споры наносились на двусторонний углеродный скотч, прикрепленный на металлический предметный столик диаметром 10 мм. Поверхность спор в течение 5–6 минут обрабатывали золото-палладиевой смесью в вакуумном испарителе Emitech SC 7620 / QT S. Все образцы спор исследовались в высоком вакууме. Исследуемые образцы сканировали с увеличением $\times 400$ (общий вид спор).

Описание спор проводили по следующим морфологическим признакам: 1 – экваториальный диаметр (МЭД – малый экваториальный диаметр); 2 – полярная ось (БЭД – большой экваториальный диаметр); 3 – длина лезуры; 4 – ширина лезуры; 5 – диаметр бугорков на проксимальной стороне споры; 6 – диаметр бугорков на дорсальной стороне споры; 7 – диаметр бугорков на проксимальной стороне споры вблизи лезуры; 8 – ширина изогнутых складок на дистальной стороне; 9 – ширина извилин на проксимальной стороне споры. Измерения проводились в 20-кратной повторности в микрометрах в программе ImageJ.

Результаты и обсуждение

Cystopteris dickieana R. Sim.

Очертания спор в экваториальной плоскости плоско-выпуклые, бобовидной формы, симметричные. Экваториальный диаметр 29,4–32,2 мкм, полярная ось 42,8–48,2 мкм. Лезура слегка приподнята на дистальной стороне споры, равномерно утолщена, ее размеры 1,1–1,7 по ширине, 22,5–27,2 по длине. Экзоспорий четко выраженный, бугорчатый. Высота бугров 2,0–5,3 мкм, ширина 3,2–5,9 мкм. Поверхность спор неровная, бородавчатая.

Исследованный образец: «Монголия, Кобдоский аймак, Монгольский Алтай, хр. Батар-Хайрхан, дол. р. Мэрэгийн-Амны-Гол близ выхода из гор, 47°00'23" с. ш., 92°49'58" в. д., 1750–2300 м, МШК 217. 3 августа 2017 г. Шмаков А. И., Кечайкин А. А., Синицына Т. А., Баткин А. А.».

Cystopteris almaatensis Kotukhov

Очертания спор в экваториальной плоскости плоско-выпуклые, бобовидной формы, симметричные. Экваториальный диаметр 29,5–43,9 мкм, полярная ось 43,1–68,0 мкм. Лезура слегка приподнята на дистальной стороне споры, равномерно утолщена, покрыта папилломными выростами, ее размеры 1,0–3,3 по ширине, 25,7–42,3 по длине. Экзоспорий четко выраженный, бугорчатый. Высота бугров 1,8–7,1 мкм, ширина 1,8–8,3 мкм. Поверхность бугров бородавчатая.

Исследованные образцы: «Казахстан, Алма-Атинская область, хр. Кунгей Алатау, дол. р. Курменты, склон вост. экспозиции, еловый лес, 42°57'46" с. ш., 78°14'31" в. д., 2550 м, МШК 404. 21 августа 2017 г. Шмаков А. И., Кечайкин А. А., Митьковский Н., Шишов Р.»; «Казахстан, Алма-Атинская

область, хр. Кунгей Алатау, дол. р. Курменты, склон вост. экспозиции, еловый лес, 42°57'46" с. ш., 78°14'31" в. д., 2550 м, МШК 401. 21 августа 2017 г. Шмаков А. И., Кечайкин А. А., Митьковский Н., Шишов Р.; «Казахстан, Алма-Атинская область, хр. Кунгей Алатау, дол. р. Курменты, склон вост. экспозиции, еловый лес, 42°57'46" с. ш., 78°14'31" в. д., 2550 м, МШК 401. 21 августа 2017 г. Шмаков А. И., Кечайкин А. А., Митьковский Н., Шишов Р.».

Cystopteris gureevi Stepanov

Споры в экваториальной плоскости плоско-выпуклые, бобовидной формы, почти овальные, симметричные. Экваториальный диаметр 26,8–29,9 мкм, полярная ось 41,3–48,1 мкм. Лезура образована шиповидными выростами, высоко приподнята на дистальной стороне споры, равномерно утолщена, ее размеры 1,0–2,5 мкм по ширине, 30,2–37,1 мкм по длине. Экзоспорий не выражен. Поверхность спор покрыта сетчатыми выростами, шипы 2,2–5,5 мкм высотой.

Исследованный образец: «Красноярский край, Ермаковский р-н, 25 км южнее п. Танзыбай, Усть-Багазюльские скалы. 07 августа 2001 г. Степанов Н. В.».

Cystopteris fragilis Bernh.

Споры в экваториальной плоскости плоско-выпуклые, бобовидной формы, почти овальные, симметричные. Экваториальный диаметр 22,8–29,4 мкм, полярная ось 35,1–46,8 мкм. Лезура образована шиповидными выростами, высоко приподнята на дистальной стороне споры, равномерно утолщена, ее размеры 1,0–1,4 мкм по ширине, 18,2–32,6 мкм по длине. Экзоспорий не выражен. Поверхность спор немного сетчато-бугристая, со слабо развитыми шипами 1,0–5,4 мкм высотой.

Исследованные образцы: «Россия, Бурятия, Тункинский р-он, дол. р. Иркут в 12 км ниже пос. Монды, лев. берег, дол. лев. притока в 1 км выше устья, 51°40'236" с. ш., 101°09'806" в. д., Н = 1301 м, ШЕР 759. 31 августа 2010 г. Шмаков А. И., Косачев П. А., Кечайкин А. А.»; «Россия, Бурятия, Тункинский р-он, дол. р. Маргасан в 6 км выше устья, прав. берег, 51°40'941" с. ш., 102°53'426" в. д., Н = 752 м, ШЕР 217. 21 августа 2010 г. Шмаков А. И., Косачев П. А., Кечайкин А. А.»; «Республика Алтай, Кош-Агачский р-н, басс. р. Жумала, среднее течение р. Садакбай, 49°30' с. ш., 87°58' в. д. 10 августа 2002 г. Шмаков А. И., Куцев М. Г., Наумов И., Скалозубов Р.».

Таблица 1

Размеры спор видов *Cystopteris*

Вид	Результаты, полученные в ходе наших исследований		Данные по Улько и др. 2017	
	БЭД, мкм	МЭД, мкм	БЭД, мкм	МЭД, мкм
<i>C. dickieana</i>	42,8–48,2	29,4–32,2	42,4–57,8	29,7–42,6
<i>C. almaatensis</i>	43,1–68,0	29,5–43,9	40,2–51,6	28,0–36,9
<i>C. gureevi</i>	41,3–48,1	26,8–29,9 мкм	40,4–61,3	21,1–30,9
<i>C. fragilis</i>	35,1–46,8	22,8–29,4	35,9–59,9	22,2–44,2

Таблица 2

Размеры элементов периспория спор видов *Cystopteris*

вид	Элементы периспория	Высота элементов периспория, мкм	
		Результаты, полученные в ходе наших исследований	Данные по Улько и др. 2017
<i>C. dickieana</i>	складки	2,0–5,3	1,8–4,8
<i>C. almaatensis</i>	складки	1,8–7,1	1,6–5,9
<i>C. gureevi</i>	шипы	2,2–5,5	1,5–6,5
<i>C. fragilis</i>	шипы	1,0–5,4	2,1–7,7

Таблица 3

Число элементов периспория спор видов *Cystopteris*

вид	Элементы периспория	Число элементов периспория	
		Результаты, полученные в ходе наших исследований	Данные по Улько и др. 2017
<i>C. dickieana</i>	бородавочки	7–10	14–22
<i>C. almaatensis</i>	бородавочки	6–19	14–27
<i>C. gureevi</i>	шипы	4–5	6–15
<i>C. fragilis</i>	шипы	4–10	6–16

Примеч.: Число элементов подсчитано на площадь поверхности споры: шипы на площадке 10 × 10 мкм, бородавочки – на 3 × 3 мкм.

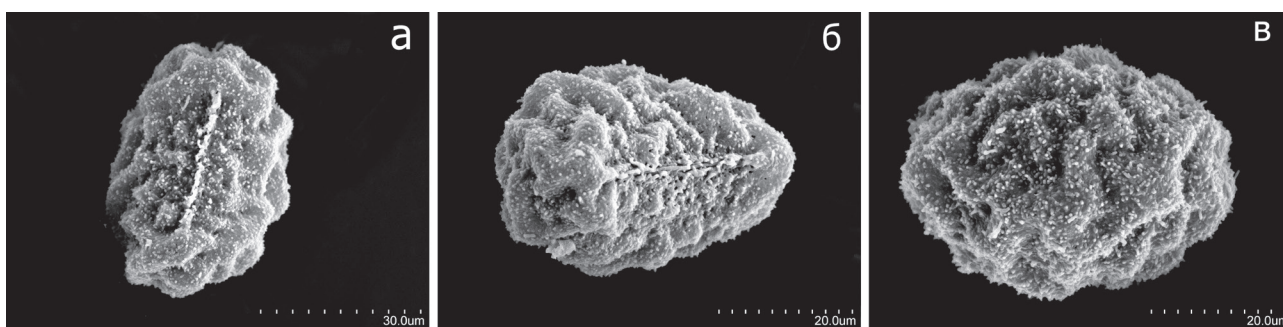


Рис 1. Электронные микрофотографии (СЭМ) спор *Cystopteris dickieana* R. Sim: а – проксимальная сторона (30 мкм), б – проксимально-полярная сторона (20 мкм), в – дистальная сторона (20 мкм).

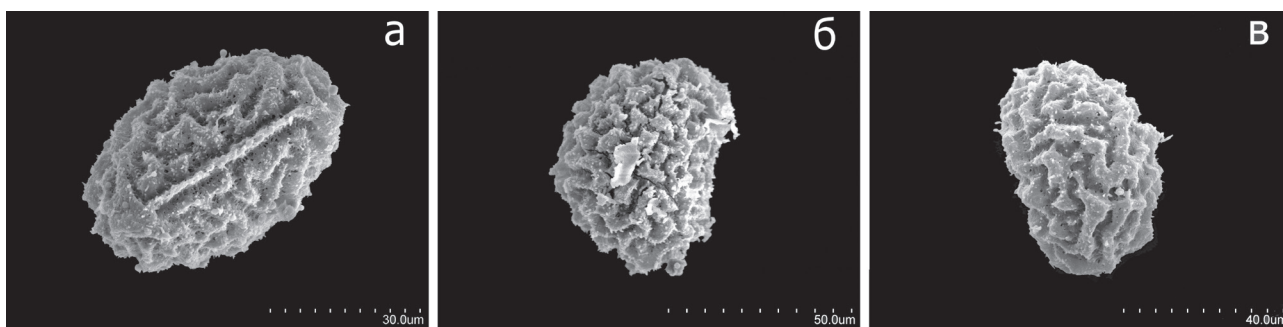


Рис 2. Электронные микрофотографии (СЭМ) спор *Cystopteris almaatensis* Kotukhov: а – проксимальная сторона (30 мкм), б – экваториальная (50 мкм), в – дистальная сторона (40 мкм).

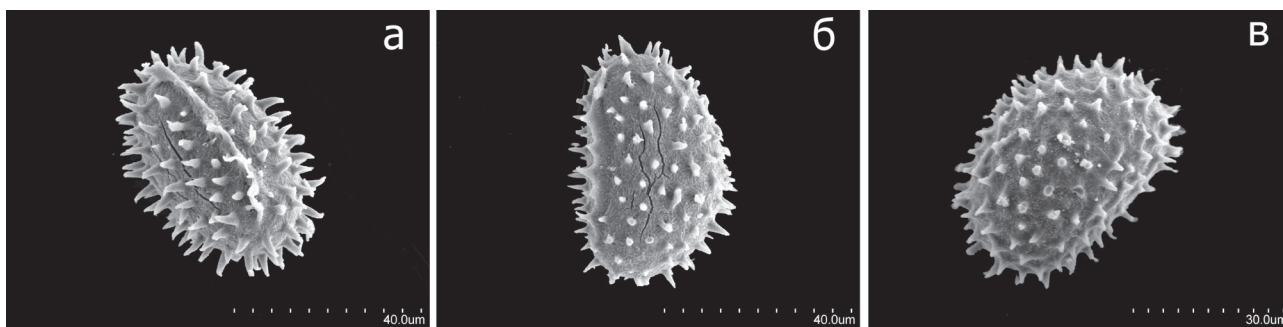


Рис 3. Электронные микрофотографии (СЭМ) спор *Cystopteris gureevi* Stepanov: а – проксимально-полярная сторона (40 мкм), б – экваториальная сторона (40 мкм), в – дистальная сторона (30 мкм).

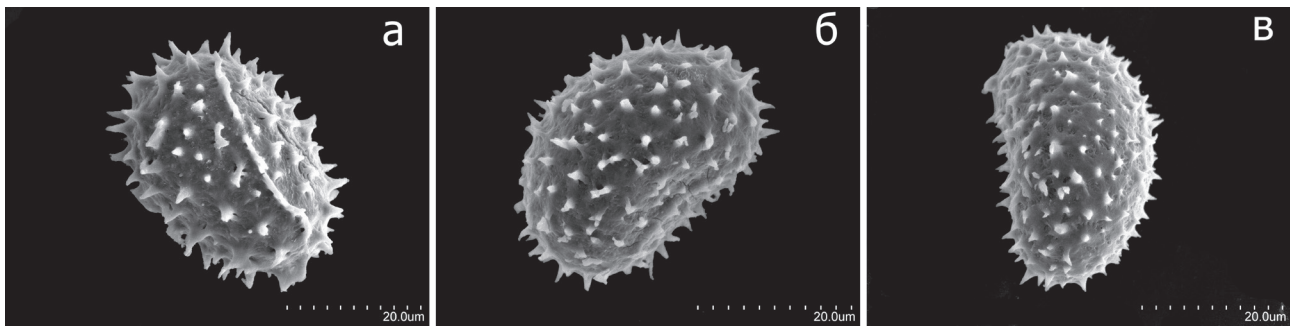


Рис 4. Электронные микрофотографии (СЭМ) спор *Cystopteris fragilis* Bernh.: а – проксимальная сторона (20 мкм), б – экваториальная сторона (20 мкм), в – дистальная сторона (20 мкм).

Заключение. Результаты, полученные нами с территорий Алтае-Саянского региона и Заилийский Алатау, подтверждают разделение спор по типу переспория в опубликованной ранее работе сотрудниками Томского государственного университета (Улько и др., 2017). Однако наблюдаются различия в количестве и размерах элементов переспория, а также небольшая разница в размерах спор отдельных видов. Практически все споры имеют почти одинаковые значения минимальных размеров и разнятся в максимальных размерах. В этом случае особенно выделяется *C. almaatensis*, поскольку размеры спор с территории Заилийского Алатау (БЭД 43,1–68,0 x МЭД 29,5–43,9 мкм) больше спор этого же вида, собранного на территории Алтайской горной страны (БЭД 40,2–51,6 x МЭД 28,0–36,9 мкм). Также отличия имеют споры вида *C. fragilis*: размеры образцов, изученных нами (БЭД 35,1–46,8 x МЭД 22,8–29,4), меньше образцов коллег из ТГУ (БЭД 35,9–59,9 x МЭД 22,2–44,2). Данные по количеству элементов переспория также разнятся, для спор с Алтае-Саянского региона и Заилийского Алатау характерно их меньшее количество.

Исследованные нами образцы спор по морфологии переспория можно разделить на две группы: *C. fragilis* Bernh. и *C. dickieana* R.Sim. К группе *C. dickieana* относятся виды *C. dickieana* R.Sim. и *C. almaatensis* Kotuhov. У этих видов наблюдается различие по высоте и ширине переспория: у *C. dickieana* R.Sim. высота бугров меньше, а ширина больше в сравнении с *C. almaatensis* Kotuhov. У последнего, наоборот – бугры высокие и узкие, что придает ему большую угловатость и исчерченность, хотя небольшая вариабельность наблюдается.

В группу *C. fragilis* Bernh. относятся *Cystopteris gureevi* Stepanov и *Cystopteris fragilis* Bernh. В данной группе можно вычленить *C. gureevi* Stepanov как явно отличающийся от остальных спор.

Благодарности. Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема № FZMW-2020-0003).

ЛИТЕРАТУРА

- Ваганов А. В., Гуреева И. И., Шмаков А. И., Кузнецов А. А., Романец Р. С. Морфология спор *Taenitis*, *Syngramma* и *Austrogramme* (Pteridoideae, Pteridaceae) из Юго-Восточной Азии // *Turczaninowia*, 2018. – Т. 21, № 3. – С. 5–11. DOI: 10.14258/turczaninowia.21.3.1
- Ваганов А. В., Шалимов А. П., Кечайкин А. А., Скапцов М. В., Смирнов С. В., Сеницына Т. А., Куцев М. Г., Жан С.-Ч., Шмаков А. И. Морфология спор *Selaginella borealis*, *S. sanguinolenta* и *S. helvetica* (Selaginellaceae, Lycorodiophyta) // *Turczaninowia*, 2019. – Т. 22, № 2. – С. 142–150. DOI: 10.14258/turczaninowia.22.2.10
- Ваганов А. В., Шалимов А. П., Шауло Д. Н. Морфология спор некоторых представителей подсемейства Pteridoideae семейства Pteridaceae // *Растительный мир Азиатской России*, 2014. – Т. 2, № 14. – С. 29–36.
- 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, № 3. – С. 50–58.
- 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, № 3. – С. 59–67.

Кузнецов А. А., Гуреева И. И., Ваганов А. В., Шмаков А. И. Морфологический анализ спор видов рода *Actiniopteris* Link (Cryptogrammaceae) // Turczaninowia, 2009. – Т. 12, № 1–2. – С. 5–16.

Улько Д. О., Гуреева И. И., Шмаков А. И., Романец Р. С. Морфология спор видов подрода *Cystopteris* (*Cystopteris* Bernh., Cystopteridaceae) // Turczaninowia, 2017. – Т. 20, № 2. – С. 5–15. DOI: 10.14258/turczaninowia.20.2.1

Шалимов А. П., Ваганов А. В., Шмаков А. И. Морфология спор российских видов рода *Polypodium* L. (Polypodiaceae J. Presl & C. Presl) // Turczaninowia, 2011. – Т. 14, № 2. – С. 5–14.

Шмаков А. И. Конспект папоротников России // Turczaninowia, 2001. – Т. 4, № 1–2. – С. 36–72.

Шмаков А. И. Конспект папоротников северной Азии // Turczaninowia, 2009. – Т. 12, № 3–4. – С. 88–148.

Gureyeva I. I., Kuznetsov A. A. Spore morphology of the north Asian members of Cystopteridaceae // Grana, 2015. – Vol. 54, № 3. – Pp. 213–235. DOI: 10.1080/00173134.2015.1048824

Kuznetsov A. A., Vaganov A. V., Skarsov M. V., Erst A. S. A comparative study of spore morphology of some *Pteridoideae* subfamily genera // Biosciences Biotechnology Research Asia, 2014. – Vol. 11. – P. 17–25.

Hulten E. Flora of Alaska and neighboring territories. – Stanford: University Press Stanford, 1968. – 448 pp.

Vaganov A. V. A comparative study of spore morphology of the subfamily *Cryptogrammoideae* genera // Biological Bulletin of Bogdan Chmelnytskyi Melitopol State Pedagogical University, 2016. – Vol. 6, № 3. – Pp. 333–346.

Vaganov A. V., Gureyeva I. I., Kuznetsov A. A., Shmakov A. I., Romanets R. S. Spore morphology of the representatives of the subfamily *Ceratopteridoideae* (J. Sm.) R. M. Tryon from the family Pteridaceae E. D. M. Kirchn. (Pteridophyta) // Ukrainian Journal of Ecology, 2017. – Vol. 7, № 2. – Pp. 124–129. doi: 10.15421/2017_29