

УДК 581.332(582.394)

А.В. Ваганов¹
 А.А. Кузнецов²
 А.И. Шмаков¹

A.V. Vaganov
 A.A. Kuznetsov
 A.I. Shmakov

СИСТЕМАТИКА И МОРФОЛОГИЯ *LLAVEA CORDIFOLIA* Lag. (CRYPTOGRAMMACEAE)TAXONOMY AND MORPHOLOGY *LLAVEA CORDIFOLIA* Lag. (CRYPTOGRAMMACEAE)

Аннотация. В статье приводятся обобщённые сведения по истории изучения монотипного рода *Llavea*, результаты исследований морфологии спорофита и спор, критически замечания о систематическом положении рода.

Ключевые слова: *Llavea*, Cryptogrammeae, электронная микроскопия, споры.

Summary. The history of taxonomic studies of monotypic genus *Llavea* is surveyed; results of morphological investigation of sporophyte and spores are presented, and taxonomic position of the genus is discussed.

Key words: *Llavea*, Cryptogrammeae, SEM, spores.

Род *Llavea* был описан М. Lagasca в «Genera et species plantarum quae aut novae sunt» (Lagasca, 1816) в составе одного вида – *Llavea cordifolia* Lag. Название рода происходит от имени путешественника и исследователя территории Мексики Pablo de la Llavea (1773–1833). Вид отличается характерными морфологическими признаками спорофита и имеет четко очерченный ареал. Однако вопрос о его положении в системе Pteridophyta и отнесении к какому-либо семейству долгое время оставался дискуссионным. Некоторыми авторами род *Llavea* был отнесён к семейству Pteridaceae (Copeland, 1947; Tryon, Tryon, 1982). R. Pichi-Sermolli в своей обработке семейства Cryptogrammeae в «Adumbratio Florae Aethiopicae» (1963) на основании внешнего сходства спорофитов родов *Cryptogramma* R. Br. ex Richards. и *Llavea* Lag. объединяет их в трибу *Cryptogrammeae* Pichi-Serm. и помещает вместе с *Onychium* Kaulfuss в семейство Cryptogrammeae.

Несмотря на отличия в морфологии спорофитов *L. cordifolia* Lag. и видов *Cryptogramma*, R. Pichi-Sermolli отмечает некоторые существенные черты сходства, в том числе по строению конечных долей спороносных вай. Результаты современных филогенетических исследований папоротников, основанные на анализе фрагмента гбсL хлоропластной ДНК, подтверждают объективность объединения родов их

положением в одной кладе, условно названной «cryptogrammoids» (Zhang et al., 2005). Того же мнения придерживаются Е. Schuettpelz и его коллеги, занимающиеся изучением филогении папоротников семейства Pteridaceae, которые также помещают роды *Llavea* и *Cryptogramma* в состав клады «cryptogrammoids» (Schuettpelz et al., 2007).

Проведённые нами исследования были направлены на изучение морфологии *Llavea cordifolia* с целью уточнения его систематики. По результатам нашей работы были сделаны развёрнутые описания морфологии спорофитов и спор, составлен подробный диагноз вида.

Исследования спорофитов было выполнено на материале Гербария Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург, LE), исследование образцов спор проведено в Томском материаловедческом центре коллективного пользования при Национальном исследовательском Томском государственном университете.

Споры исследовали на сканирующем электронном микроскопе Quanta 200 3D (система с электронным и сфокусированным ионным пучками). Образцы спор фиксировали на углеводном скотче, для уменьшения влияния заряда напыляли хромом. Исследовали образцы в режиме высокого вакуума. Поверхность образцов сканировали при ускоряющем напряжении 30 кВ и увеличении в 5000–28000 раз. Измерения пара-

¹ Алтайский государственный университет, пр-т Ленина, 61; 656049, Барнаул, Россия; e-mail: bot@asu.ru

² Томский государственный университет, пр-т Ленина, 36; 634050, Томск, Россия; e-mail: kuznetsov_aa@sibmail.com

¹ Altai State University, Lenina st., 61; 656049, Barnaul, Russia

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

метров спор проводили в 25-кратной повторности. Учитывались следующие морфометрические показатели: 1 – экваториальный диаметр, мкм; 2 – полярная ось, мкм; 3 – длина лезуры, мкм; 4 – ширина лезуры, мкм; 5 – диаметр бугорков на проксимальной стороне споры, мкм; 6 – диаметр бугорков на дистальной стороне споры, мкм; 7 – диаметр выростов на поверхности экзоспория, мкм.

Llavea cordifolia Lag. 1816, Gen. Sp. Pl. 33; Dict. Sci. Nat. 27: 89; Hook. 1868, Syn. Fil.: 144; Verdoorn, 1947, in Copeland, Gen. Fil. the Gen. of Ferns: 70; Hook. 1970, Spec. Fil. 1: 125; Smith, 1981, Flora Chiapas, 2: 141; Stolze R. G. 1981, Ferns and fern allies Guatemala. 2. Polypod. 6: 295; Breedlove, D. E., 1986, Flora de Chiapas // Listados Fl. Mexico 4: i–v, 1–246; Mickel and Beitel, 1988, Pterid. Fl. Oaxaca, Mexico: 229; Lellinger, 1989, Ferns a. Fern-allies C. Rica, Panama, a. Choco, 1: 110. – *Ceratodactylis osmundioides* Smith J. 1839, in Hook. Gen. Fil. t. 36; Fee, Gen. Fil.: 228. – *Allosorus karwinskii* Kunze. 1839, in Linnaea 13: 138; Benth. Plant. Hartw.: 54; Kunze. in Schkuhr, Fil. Suppl.: 7, t. 4; Hook. Icon. 4, t. 387–388. – *Botryogramme karwinskii* (Kunze) Fée, 1850, Mem. foug. 5: 166.

Растение 60–100 см выс., голое, с коротким косым корневищем, от которого отходят пучки вай. Черешки соразмерны с пластинкой вайи, желтовато-бурые (зеленые) до золотистого (соломенного) оттенка, у основания коричневые, с ланцетно-вытянутыми светло-желтыми (до прозрачных) чешуями, которые распределены по всему черешку. Борозда на рахисе достигает долей первого порядка. Вайи диморфные, у фертильных вай спороносная часть занимает верхнее положение. Пластинки вай и доли сегментов яйцевидные, дважды-трижды перисторассеченные. Конечные доли вегетативных вай простые, овально-яйцевидные, цельнокрайние, до 20 мм шир. и 50 мм дл., на черешках 2–6 мм дл., изредка сидячие. Верхние конечные дольки вегетативных вай иногда слегка зубчатые у вершины. Верхняя поверхность конечной доли вегетативной вайи зеленая (в гербарии грязно-зеленая) и светло желтая (до сизой) с нижней стороны. Жилки конечной доли вегетативной вайи четко выражены, особенно срединная, слегка расширены в апикальной части. Конечные доли спороносных вай продолговато-линейные, 40–80 мм дл., и 2–4 мм шир., на некрылатых черешках, 2–4 мм дл. Стерильного окончания конечной доли спороносной вайи нет. В зрелом состоянии конечные доли спороносных вай спирализуются. Спорангии располагаются по жилкам конечной

доли. В начале созревания спор спорангии тесно сближаются, образуя сплошной покров с неразличимыми очертаниями сорусов. Сорусы эллиптические, расположены вдоль края конечных долек и полностью прикрыты псевдоиндузием.

Описан из Мексики.

Т и п: «Nova Hispania», collector not stated (МА или FI?) (Smith, 1981).

Открытые склоны, близ выходов известняка. Н=1450–2500 м н. у. м.

Распространение: Центр. Америка (Мексика, Гватемала).

Споры *L. cordifolia* (рис.) в проксимально-полярном и дистально-полярном положениях треугольно-округлые, лопастное, контур споры средне-городчатый. Экваториальный диаметр (33.8)36.78–38.66(41.08) мкм. Полярная ось (25.02)28.54–28.58(31.52) мкм. В экваториальном положении дистальная сторона споры выпуклая, проксимальная сторона – плоская, реже вогнутая, изредка приподнимающаяся лишь по лучам лезуры, особенно в участках утолщенной спородермы близ концов лучей. Лучи лезуры прямые, (17.27)19.3–19.7(21.52) мкм дл., (1.92)2.6–3.2(3.54) мкм шир. Экзоспорий четко выраженный, бугорчатый. Бугорки в очертании округлой, округло-вытянутой и округло-многоугольной формы. Бугорки на проксимальной стороне споры (1.28)1.6–2.2(2.92) мкм в диам., на дистальной – (1.39) 2.0–2.2 (2.86) мкм в диам., величина их не зависит от местоположения на сторонах спор. Поверхность экзоспория крупнозернистая с единичными крупными (0.8–1.2 мкм) и мелкими (0.2–0.4 мкм) округлыми выростами на бугорках.

Исследованный образец: Plantae Mexicanae, State of Nuevo Leon, 13738, Under limestone cliffs, Sierra Madre, Monterey, 3000 ft, 12 March 1906, C.G. Pringle (LE!).

Проанализировав полученные результаты и сопоставив их с опубликованными в литературных источниках сведениями по морфологии спорофита (Pichi-Sermolli, 1963, 1977) и спор (Шмаков и др., 2009; Ваганов и др., 2010), мы пришли к выводу о том, что особенностями морфологии спорофита, сближающими *L. cordifolia* с видами *Cryptogramma*, являются: отсутствие стерильных окончаний конечных долей спороносной вайи, только непрерывное расположение сорусов, наличие только непрерывного псевдоиндузия. Сходство по морфологическим признакам спор наблюдаются на уровне скульптуры экзоспория.

Таким образом, проведенные исследования подтверждают справедливость отнесения

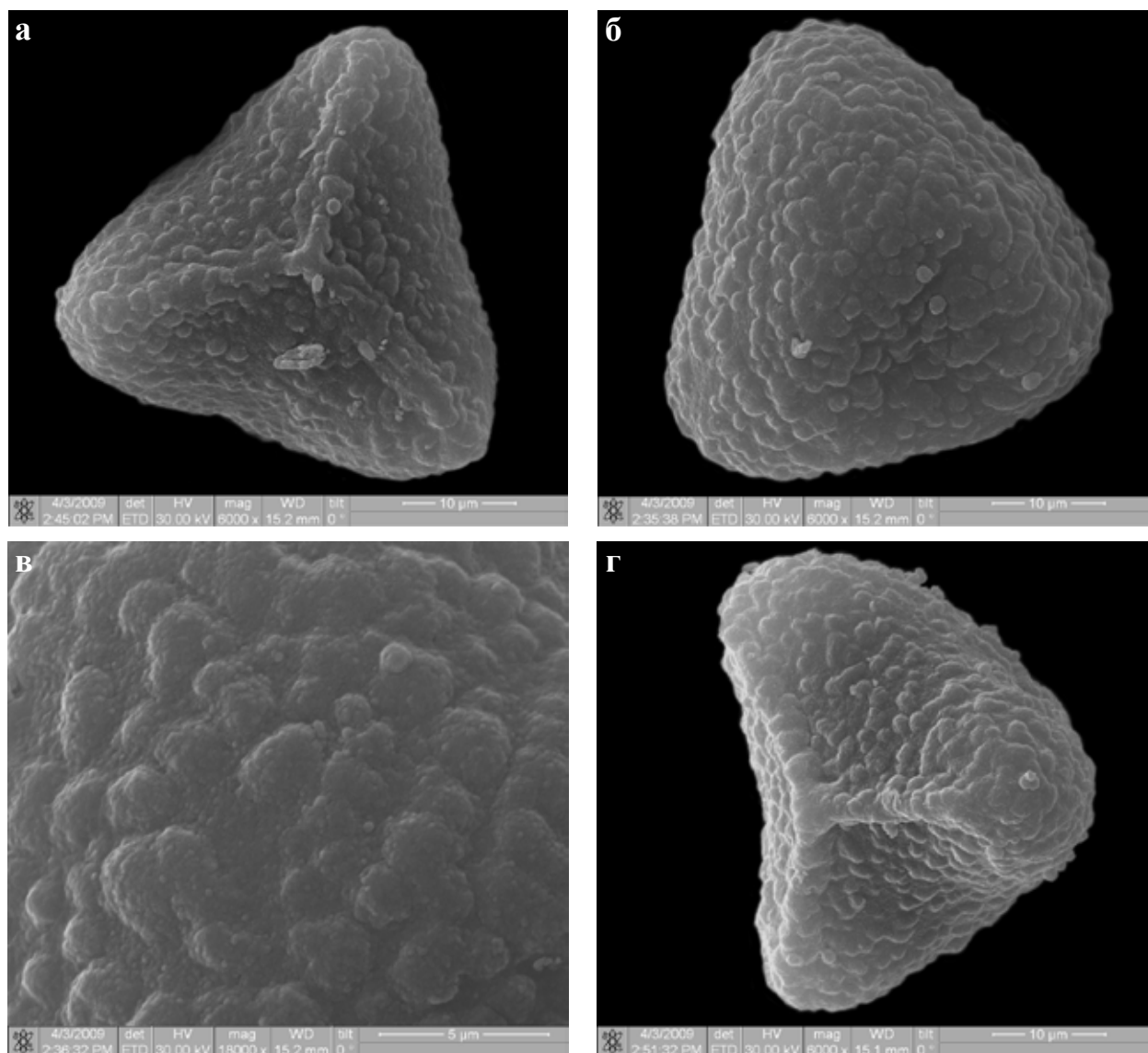


Рис. Электронные микрофотографии (СЭМ) спор *Llavea cordifolia* (а – проксимальная сторона споры; б – дистальная сторона споры; в – фрагмент дистальной поверхности споры; г – спора в проксимально-экваториальном положении).

представителей родов *Llavea* и *Cryptogrammeae* к трибе *Cryptogrammeae*.

Благодарности. За предоставленную возможность проведения исследований на сканирующем электронном микроскопе авторы выражают благодарность директору Томского материаловедческого центра коллективного пользования при Национальном исследовательском Томском государственном университете профессору В.М. Кузнецову и всем сотрудникам центра. За предоставление гербарного материала авторы выражают признательность кураторам

Гербария Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (LE).

Работа выполнена в рамках федеральной целевой программы «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» на 2009–2013 годы (мероприятие 1.4-I очередь, лот № 1, шифр 2011-1.4-501-001, заявка № 2011-1.4-501-001-010, протокол от 28.03.2011 г. № 2/0173100003711000025) и при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты: № 11-04-90713-моб_ст, № 10-04-91153-ГФЕН_а; № 10-04-00637-а).

ЛИТЕРАТУРА

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.

Шмаков А.И., Гуреева И.И., Ваганов А.В., Кузнецов А.А. Морфология спор сибирских видов *Cryptogramma* R. Br. ex Richards. // Вестник Томского гос. ун-та, 2009. – № 322. – С. 235–238.

Copeland E.B. Genera Filicum the Genera of Ferns. Annales Cryptogamici et Phytopathologici (incorporating Annales Bryologici). – Waltham, Mass., U.S.A., 1947. – 247 p.

Lagasca M. Genera et species plantarum quae aut novae sunt. – Madrid, 1816. – 35 p.

Tryon R.M., Tryon A.F. Ferns and Allied Plants, with Special Reference to Tropical America. – Springer-Verlag, Berlin, 1982. – 857 p.

Pichi-Sermolli R.E.G. Adumbratio Florae Aethiopicae. 9. Cryptogrammaceae // Webbia, 1963. – Vol. 17. – P. 299–315.

Pichi-Sermolli R.E.G. Tentamen Pteridophytorum genera in taxonomicum ordinem redigendi // Webbia, 1977. – Vol. 31, № 2. – P. 313–512.

Schuettpeiz E., Schneider H., Huiet L., Windham M.D., Pryer K.M. A molecular phylogeny of the fern family Pteridaceae: assessing overall relationships and the affinities of previously unsampled genera // Molecular Phylogenetics and Evolution, 2007. – № 44. – P. 1172–1185.

Smith A.R. *Llavea* // Flora Chiapas. Part 2. Pteridophytes. – California, 1981. – P. 141–142.

Zhang G., Zhang X., Chen Z. Phylogeny of cryptogrammoid ferns and related taxa based on rbcL sequences // Nordic Journal of Botany, 2005. – Vol. 23. – P. 485–493.