

УДК 582.394
DOI: 10.26456/vtbio226

МОРФОЛОГО-АНАТОМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВАЙ НЕКОТОРЫХ ПАПОРОТНИКОВ ПОРЯДКА POLYPODIALES

Л.В. Петухова, Д.В. Тонкошкuroв
Тверской государственный университет, Тверь

Уточнены некоторые морфолого-анатомические признаки вай восьми видов папоротников нашей полосы, такие как особенности жилкования, анатомическая структура пластинки, типы устьичного аппарата, характер опушения. В соответствии с указанными признаками приведена сравнительная характеристика видов. Показано, что отмеченные морфолого-анатомические особенности являются дополнительными характеристиками видов и имеют диагностическое значение.

Ключевые слова: вайи, особенности жилкования, типы мезофилла, типы устьичного аппарата, железистые и кроющие трихомы.

Введение. Папоротники представляют собой одну из древнейших групп высших растений, берущую своё начало в девоне и достигшую расцвета в конце палеозоя – начале мезозоя, когда биоразнообразие её представителей и их роль в сложении растительного покрова Земли были наиболее велики (Еленевский и др., 2006).

Ныне живущие папоротники насчитывают более десяти тысяч видов, из которых, согласно классификации PPG I (2016), более 80 % относятся к порядку Polypodiales. Отличительной особенностью представителей данной группы является наличие спорангия с вертикальным рядом клеток аннулюса (отсюда неформальное англоязычное название группы – cathetogyrates). Папоротники порядка Polypodiales широко распространены практически по всему земному шару, и, хотя наибольшее их разнообразие отмечается во влажных тропических и субтропических лесах, ряд видов всё же играет важную роль в экосистемах умеренного пояса, в том числе и в лесах средней полосы России.

Несмотря на достаточно широкую известность некоторых видов папоротников средней полосы, далеко не все их морфолого-анатомические особенности оказываются хорошо изученными. В ряде исследований (например, Величкин и др., 2010; Величкин, Медведев, 2013) предлагается целый ряд признаков, имеющих определённое значение не только для более полной характеристики вида, но и для диагностики отдельных видов растений. На наш взгляд, к таким

© Петухова Л.В.
Тонкошкuroв Д.В. 2021

признакам относятся, наряду с выделенными, и некоторые другие морфолого-анатомические особенности вай папоротников, недостаточно отражённые в литературе. Среди них особенности жилкования, анатомическая структура пластинки, типы устьичного аппарата, а также характер опушения.

Методика. Материалом для настоящего исследования послужили вайи восьми видов папоротников, относящихся, по данным системы PPG I (2016), к порядку Polypodiales: *Athyrium filix-femina* (L.) Roth, *Dryopteris carthusiana* (Vill.) Н.Р. Fuchs, *D. expansa* (C. Presl) Fraser-Jenk. & Jermy, *D. filix-mas* (L.) Schott, *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newman, *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod., *Phegopteris connectilis* (Michx.) Watt и *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn. Вайи собирались в полевой сезон 2021 года в окрестностях города Твери, после чего исследовались в лаборатории.

В данной работе мы обращали внимание на такие морфологические признаки, как тип жилкования, особенности ветвления жилок и расположения их концевых участков относительно краёв долей последнего порядка вай. Для характеристики анатомической структуры определялись тип мезофилла, среднее количество слоёв клеток, их форма, а также относительный размер и особенности распределения межклетников.

Кроме того, изучалась эпидерма абаксиальной и адаксиальной сторон вай по общепринятой методике. В тех случаях, когда снять эпидерму не представлялось возможным, производилось нанесение слоя прозрачного лака на эпидермальную поверхность с последующим получением отпечатков (реplik) и их рассмотрением под световым оптическим микроскопом в проходящем свете (Барыкина и др., 2000). На микропрепаратах определялись форма эпидермальных клеток, типы устьичного аппарата, особенности распределения и ориентации устьиц, а также наличие, тип и структура трихом.

Следует отметить, что в случае наличия диморфизма вай (у *M. struthiopteris*) изучение спорофиллов ограничивалось рассмотрением анатомической структуры мезофилла, а также некоторых особенностей эпидермы и эпидермальных образований (трихом).

Все наблюдения фиксировались при помощи электронного цифрового окуляра для микроскопа, после чего имеющиеся фотографии внимательно просматривались и анализировались.

Результаты и обсуждение. В ходе исследования все виды папоротников изучались по ряду морфолого-анатомических признаков, которые для удобства можно сгруппировать в несколько блоков. Полученные данные представлены в сравнительном плане в таблице 1.

Таблица 1

Сравнительная характеристика некоторых видов папоротников порядка
Polypodiales по ряду морфолого-анатомических признаков их вай

Вид папоротников	Жилкование		Мезофилл			Устьица	Трихомы	
	МПВ	МОЖ	Тип	кол-во слоёв Всего	ПРК	ориентация (от-но жилок)	Тип	кол-во клеток
<i>A. filix-femina</i>	2	ВЗ	ДГ	4–5	1–2	вдоль	Ж	1
<i>D. carthusiana</i>	1	ВЗ	ДГ	4–5	1–2	вдоль	Ж	2
<i>D. expansa</i>	2	ВЗ	ДГ	3–4	1	вдоль	Ж	1–3
<i>D. filix-mas</i>	1	ВЗ	ДГ	5–6	2–3	вдоль	н/о	–
<i>G. dryopteris</i>	3	КД	ДГ	2–3	1	под углом	Ж	1
<i>M. struthiopteris</i> (трофофиллы)	1	КД	ДГ	3–4	2	вдоль	Ж	4–6
<i>M. struthiopteris</i> (спорофиллы)	н/д	н/д	ТГ	2–3	–	н/д	Ж	2
<i>P. connectilis</i>	1	КД	ТГ	2–3	–	под углом	К	1
<i>P. aquilinum</i>	4	КД	ТГ	3–4	–	вдоль	н/о	–

Примечания: МПВ – максимальный порядок ветвления нелидирующих жилок; МОЖ – места окончания (места расположения концевых участков) жилок; ВЗ – внутри зубцов, не доходя до краёв долей; КД – входят в края долей; ДГ – двусторонне-гомогенный; ТГ – типично-гомогенный; ПРК – плотно расположенные клетки; Ж – железистые; К – кроющие; н/о – не обнаружено; н/д – нет данных; знаком «–» отмечено отсутствие данных в связи с особенностями проявления рассматриваемого признака.

Обсуждение результатов далее приводится в соответствии с выделенными нами блоками признаков.

Жилкование. Согласно литературным данным (Тахтаджян, 1978б), жилкование вай папоротников довольно разнообразно и его характер имеет важное значение для классификации папоротниковидных. В процессе эволюции происходил постепенный переход от более примитивного открытого дихотомического жилкования вай к более подвинутому закрытому сетчатому, обеспечивающему высокую эффективность водоснабжения пластинки вай.

По нашим наблюдениям, у всех изученных нами видов жилкование долей последнего порядка открытое анизотомно-дихотомическое, характеризующееся наличием «лидирующей» жилки, расположенной в центральной части доли, и «побочных» (или «нелидирующих»), идущих к краям долей. В литературе (например, Dematteis et al., 2019) такой тип жилкования иногда называют перистым, однако, по нашему мнению, в данном случае имеет место именно анизотомная дихотомия. При анизотомном ветвлении действительно может создаваться впечатление наличия главной жилки (имеющейся при перистом жилковании), но хорошо выраженная «коленчатость» жилок и разная толщина жилок одного порядка свидетельствуют об отсутствии таковой.

Следует отметить, что наличие такого достаточно примитивного типа жилкования вовсе не характеризует исследованные нами виды как эволюционно менее развитые, чем те, что имеют сетчатое жилкование. В литературе отмечается, что открытое дихотомическое жилкование может быть характерно и для ряда подвинутых в эволюционном отношении видов папоротников (Тахтаджян, 1978б).

При общем типе жилкования у изученных нами видов обнаруживаются определённые различия в характере ветвления нелидирующих жилок, максимальный порядок которого, чаще всего наблюдаемый в базальной части долей, у разных видов может заметно варьировать. Так, по нашим данным (табл. 1), наибольшее значение этого параметра характерно для *P. aquilinum*, у которого оно достигает четырёх. Нелидирующие жилки *G. dryopteris* могут иметь третий порядок ветвления, *A. filix-femina* и *D. expansa* – второй. У остальных изученных нами видов побочные жилки, как правило, ветвятся только однократно.

Ещё один интересный признак – место расположения концевых участков нелидирующих жилок, которое, как и порядок ветвления, может различаться у разных видов. По нашим наблюдениям (табл. 1), у *A. filix-femina* и всех изученных представителей рода *Dryopteris* Adans. побочные жилки оканчиваются внутри зубцов, не доходя до краёв долей, в то время как у остальных рассмотренных видов папоротников они входят в самый край долей последнего порядка. Исходя из наших данных по видам рода *Dryopteris*, этот признак, по-видимому, можно считать родовым, а значит, его допустимо использовать при создании определительных ключей и установлении принадлежности видов к таксонам данного ранга.

Мезофилл. Согласно литературным данным, у папоротников встречаются два основных типа мезофилла: равномерно-губчатый (гомогенный) и дорсивентральный (бифациальный). Первый из них представлен наиболее широко и характерен для растений достаточно увлажнённых местообитаний со слабой освещённостью; второй же встречается несколько реже и обнаружен у растений тропиков, субтропиков, умеренной зоны и обеспеченных влагой местообитаний аридной зоны (Державина, 2014, 2015).

Наши наблюдения показали, что мезофилл изученных видов является гомогенным, однако степень гомогенности может быть выражена по-разному (табл. 1). Мы выделяем два типа гомогенной структуры мезофилла ваий: двусторонне-гомогенный (ДГ) и типично-гомогенный (ТГ).

В первом случае к адаксиальной эпидерме примыкает от одного до трёх слоёв клеток, где межклетники относительно небольшие. Мы называем эти клетки плотно расположенными (ПРК) в сравнении с

клетками «нижележащих» (тяготеющих к абаксиальной стороне) слоёв, где межклетники достаточно крупные (рыхло расположенные клетки, РРК). Количество слоёв клеток в этих зонах может несколько варьировать, причём не только от вида к виду, но и в пределах одной пластинки.

Рассматривая двусторонне-гомогенный мезофилл разных видов в сравнительном плане (рис. 1, А–Е), мы можем отметить, что наибольшее количество его слоёв характерно для *D. filix-mas* (5–6), наименьшее – для *G. dryopteris*, *P. connectilis* и трофофиллов *M. struthiopteris* (2–3). С общим количеством слоёв мезофилла часто коррелирует и количество слоёв плотно расположенных клеток (табл. 1).

Следует отметить, что клетки мезофилла, как правило, имеют неправильную форму; часто они с лопастями (отростками) разного размера и формы, особенно рыхло расположенные (РРК). В литературе (Державина, 2008; Derzhavina, 2017) такие клетки определяются как дланевидные, а их наличие объясняется приспособлением растений к затенению. При этом, если в составе мезофилла мономорфных вайй *A. filix-femina* и изученных представителей рода *Dryopteris*, а также трофофиллов *M. struthiopteris* дланевидные клетки «соседствуют» с округлыми и овальными, то мезофилл *G. dryopteris* полностью представлен только клетками с отростками. Благодаря указанным особенностям строения степень гомогенности данного типа мезофилла может несколько различаться.

Мезофилл спорофиллов *M. struthiopteris* и мономорфных вайй *P. connectilis* и *P. aquilinum* типично-гомогенный (рис. 1, Ж–И). При этом у *P. connectilis* он состоит из плотно расположенных овальных и округлых клеток, тогда как у *P. aquilinum* – из уплощённых в дорсивентральном направлении клеток часто неправильной формы. У последнего межклетники редкие, в основном крупные, неясно оформленные, приуроченные, как правило, к абаксиальной стороне пластинки.

Структура мезофилла спорофиллов *M. struthiopteris* отличается от таковой в трофофиллах и представлена двумя-тремя слоями крупных клеток, уплощённых в дорсивентральном направлении, не имеющих отростков и плотно сомкнутых между собой.

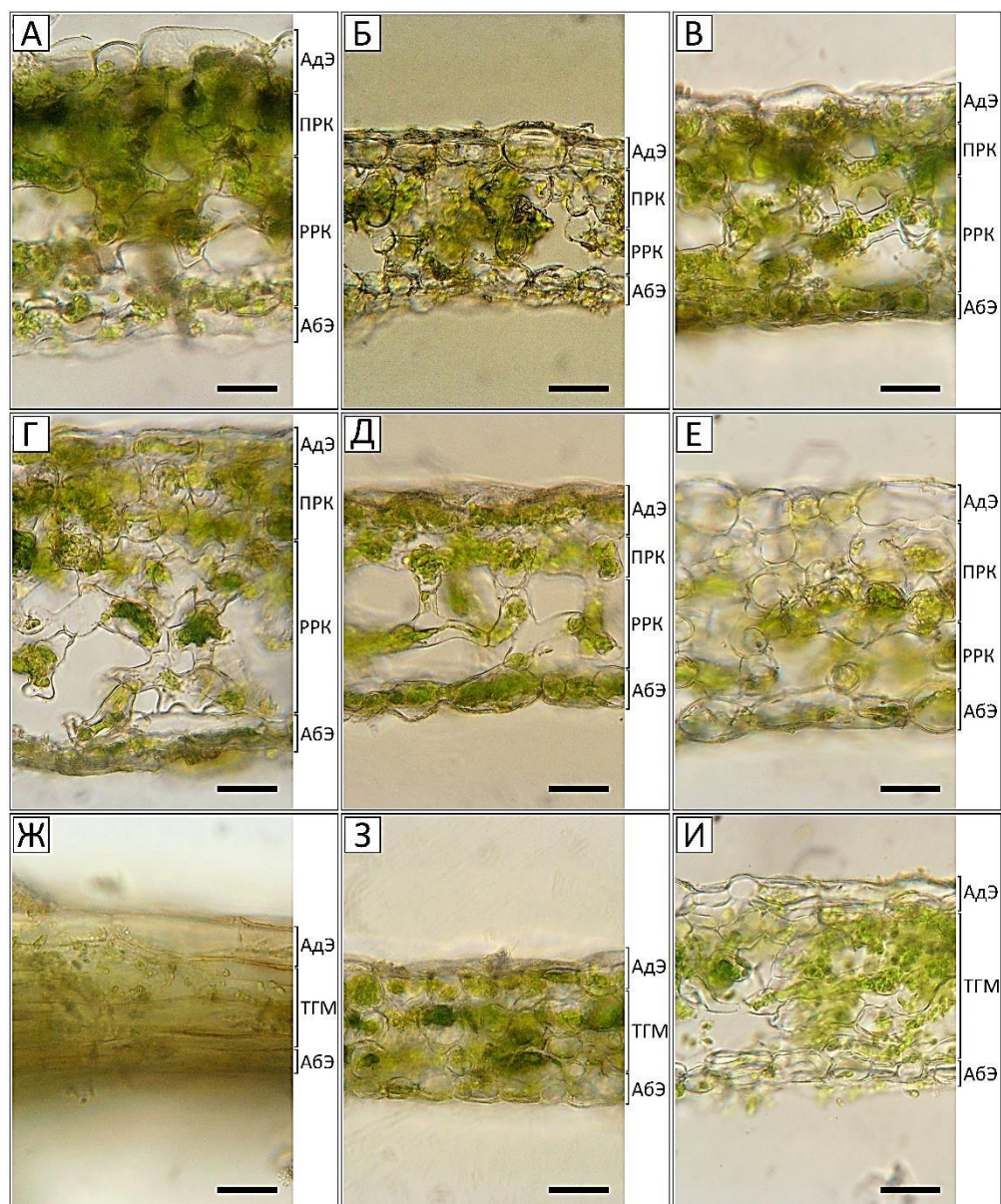


Рис. 1. Поперечные срезы долей последнего порядка вай изученных видов:
 А – *Athyrium filix-femina*; Б – *Dryopteris carthusiana*; В – *D. expansa*; Г – *D. filix-mas*;
 Д – *Gymnocarpium dryopteris*; Е – трофофиллы *Matteuccia struthiopteris*;
 Ж – спорофиллы *M. struthiopteris*; З – *Phegopteris connectilis*; И – *Pteridium aquilinum*;
 А–Е – двусторонне-гомогенная структура; Ж–И – типично-гомогенная структура;
 АдЭ – адаксиальная эпидерма; АбЭ – абаксиальная эпидерма;
 ПРК – плотно расположенные клетки; РРК – рыхло расположенные клетки;
 ТГМ – типично-гомогенный мезофилл. Масштаб: 30 мкм

Эпидерма: основные клетки. Как абаксиальная, так и адаксиальная, эпидерма всех рассмотренных нами видов представлена одним слоем клеток, внешняя периклиная стенка которых на поперечных срезах может выглядеть уплощённой или быть достаточно выпуклой, так что места стыков между рядом расположенными клетками чётко просматриваются даже при малом увеличении микроскопа. Однако следует отметить, что по данному признаку эпидерма может быть сходной или различаться, причём не только с разных сторон пластинки вайи, но и на разных участках в пределах одной из них, что делает этот признак довольно нечётким и не позволяет использовать его в практических целях (например, в качестве диагностического признака при определении).

Основные клетки эпидермы на обеих сторонах пластинки у всех изученных нами видов сопоставимы по размерам и имеют, по терминологии, описанной в литературе (Красилов, 1968), волнистые антиклинальные стенки, характеризующиеся наличием изгибов неравной амплитуды (заметные отличия от указанной формы стенок наблюдаются только в эпидерме спорофиллов *M. struthiopteris*, описание которой будет приведено ниже). Интересно, что у большинства рассмотренных нами папоротников основные эпидермальные клетки на абаксиальной стороне пластинки имеют несколько более сложную разветвлённую форму (рис. 2, А), чем на адаксиальной, где они, как правило, только лопастные (рис. 2, Б). Исключение составляет *P. aquilinum*, у которого клетки примерно в равной степени разветвлены на обеих сторонах пластинки.

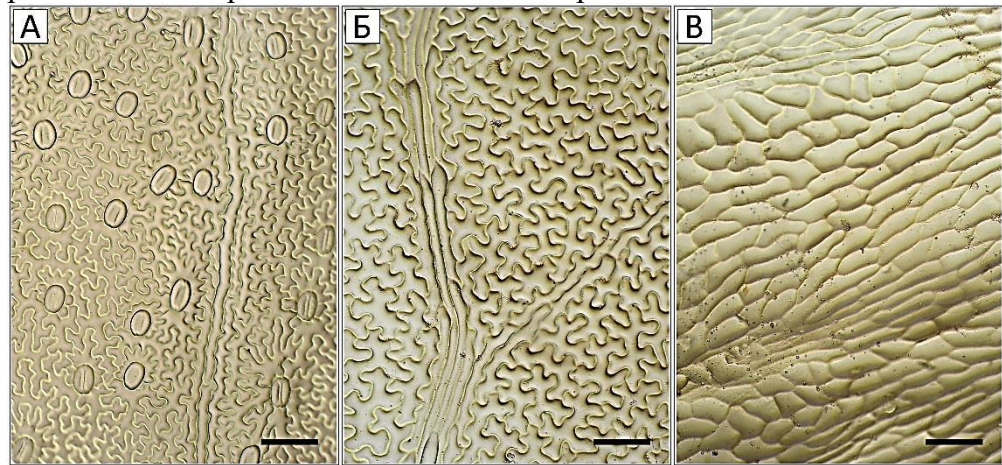


Рис. 2. Фрагменты отпечатков эпидермы вайи *Matteuccia struthiopteris*:
А – абаксиальная эпидерма трофофиллов; Б – адаксиальная эпидерма трофофиллов;
В – адаксиальная эпидерма спорофиллов. Масштаб: 100 мкм

В соответствии с терминологией, предложенной W.R.J. Van Cotthem (1970b), описанные нами основные клетки по форме можно охарактеризовать как «аномоморфные» (anomotorph), причём, по мнению учёного, данный признак является вполне постоянным и встречается у многих видов папоротников. При этом степень волнистости антиклинальных стенок может несколько варьировать.

Важно отметить, что расположенные над жилками основные эпидермальные клетки всегда имеют вытянутую (прозенхимную) форму. Как правило, они располагаются над жилкой в несколько параллельных рядов (как минимум три), так что те из них, которые примыкают к клеткам обычной формы, имеют со стороны примыкания такие же волнистые антиклинальные стенки с крупными изгибами, а с противоположной – более сглаженные, почти ровные или слегка волнистые. Данная характеристика свойственна как абаксиальной, так и адаксиальной эпидерме всех изученных нами видов папоротников (рис. 2, А–Б).

Основные клетки эпидермы спорофиллов *M. struthiopteris*, в отличие от таковых в эпидерме трофофиллов и мономорфных вайи остальных изученных видов, характеризуются наличием несколько неровных антиклинальных стенок, часто имеющих слабые изгибы, из-за чего сами клетки имеют неправильную, иногда изогнутую или угловатую форму (рис. 2, В). Часто они почти изодиаметрические, реже – удлинённые. В составе абаксиальной эпидермы иногда встречаются также сильно удлинённые (прозенхимные) основные клетки. Интересно отметить, что данные по эпидерме спорофиллов папоротников обычно в литературе не приводятся.

Эпидерма: особенности распределения и ориентации устьиц. Изначально эпидерма возникла в процессе эволюции высших растений как защитная ткань, предохраняющая организм от высыхания в условиях достаточно агрессивной наземно-воздушной среды. В ходе дальнейшей специализации эпидермальных клеток покровная ткань приобрела ряд других важных функций. Среди них, помимо прочих, газообмен и транспирация, осуществление которых при наличии кутикулированной эпидермы стало возможным лишь благодаря появлению устьиц (Тахтаджян, 1978а).

Как известно, растения могут иметь в составе эпидермы много устьиц (многие ксерофиты) или не иметь их вовсе, как, например, погружённые в воду растения, некоторые сапрофиты и паразиты, а также папоротники семейства *Hymenophyllaceae* Mart., вайи которых чаще всего однослойные и не имеют кутикулы и межклетников (Тахтаджян, 1978а; Mehra, Soni, 1983; Державина, 2014, 2018). В случае наличия устьиц их распределение по сторонам пластинки может различаться. Так, существуют гипостоматические (устьица только в

составе абаксиальной эпидермы), эпистоматические (в составе адаксиальной) и амфистоматические (в составе обеих) вайи (Van Cotthem, 1970b; Mehra, Soni, 1983). При этом, как отмечают U. Sen и B. De (1992), в последнем случае устьица в абаксиальной эпидерме более многочисленны, чем в адаксиальной.

Ориентация устьиц относительно жилок и продольной оси пластинки также может варьировать (Van Cotthem, 1970b; Mehra, Soni, 1983). По мнению W.R.J. Van Cotthem (1970b), эта характеристика может быть полезна для идентификации некоторых таксонов, так как данный признак (как и распределение устьиц) на видовом уровне является постоянным.

У всех рассмотренных нами видов устьица обнаружены только в абаксиальной эпидерме (вайи гипостоматические), однако ориентация устьиц может быть различной. Так, по нашим наблюдениям (табл. 1), у большинства видов длинные оси устьиц (мы предлагаем именовать их полярными – по аналогии с полярной осью споры, соединяющей её проксимальный и дистальный полюсы) примерно параллельны близлежащей жилке и лишь у *G. dryopteris* и *P. connectilis* они расположены под некоторым углом к ней (до 40° – у *G. dryopteris* и до 60° – у *P. connectilis*).

Полученные нами данные по гипостоматичности вайи *A. filix-femina*, *D. filix-mas*, *G. dryopteris*, *M. struthiopteris* и *P. aquilinum* подтверждают таковые, известные из литературы (Van Cotthem, 1970b; Mehra, Soni, 1983; Храпко, Царенко, 2015).

Эпидерма: типы устьичного аппарата. К настоящему времени разработано множество классификаций типов устьичного аппарата у растений, в основе которых лежат разные признаки: особенности развития устьичного комплекса в ходе онтогенеза растения (онтогенетические классификации R. Florin, D. Pant) либо наличие или отсутствие побочных клеток, их количество и расположение – как взаимное, так и по отношению к замыкающим (морфологическая, или топографическая, классификация С.Р. Metcalfe, L. Chalk) (Красилов, 1968; Van Cotthem, 1970b; Баранова, 1978).

В настоящей работе мы опирались на упомянутую классификацию морфологических типов, которая в свете развития онтогенетического подхода за последние полвека была значительно доработана рядом зарубежных исследователей (Van Cotthem, 1970a; Van Cotthem, 1970b; Mehra, Soni, 1983; Sen, De, 1992; Prabhakar, 2004).

Некоторые учёные (Van Cotthem, 1970b; Sen, De, 1992) указывают на возможность обнаружения разных типов устьичного аппарата не только в пределах одного таксона, но и на одной пластинке вайи. P.N. Mehra и S.L. Soni (1983) говорят о «соседстве» на одной вайе не только типов, но и выделенных ими подтипов устьичного аппарата,

а В.А. Красилов (1968) отмечает подобное явление для ископаемых мезозойских голосеменных, объясняя его изменчивостью морфологии устьичных аппаратов.

По нашим наблюдениям, у всех изученных нами видов устьичный аппарат полоцитного типа (рис. 3, А). При этом, помимо явно полоцитных, довольно часто встречаются устьица, у которых побочная клетка в разной степени объемлет замыкающую, так что с одной стороны устьица её антиклинальная стенка примыкает к нему у дистального полюса, а с другой – лишь на половине или трети длины его полярной оси (рис. 3, Б). В связи с тем, что наличие такой полуобъемлющей клетки наблюдается у большей части обследованных устьиц, данный признак представляется нам вполне постоянным для устьичных аппаратов изученных видов, что позволяет, на наш взгляд, отнести эти устьица к полоцитному типу или, возможно, к некоторой специфической его разновидности.



Рис. 3. Типы устьичного аппарата в эпидерме вай *Athyrium filix-femina*: А, Б – полоцитный; В – аномоцитный. Масштаб: 30 мкм

Изредка в эпидерме рассмотренных видов обнаруживаются также устьица, нечётко идентифицируемые как аномоцитные (рис. 3, В). Ранее (Тонкошкuroв, 2017) мы отмечали наличие такого «соседства» полоцитного и аномоцитного типов у *D. carthusiana*, *D. expansa* и *P. aquilinum*, однако вопрос о точной идентификации типов устьичного комплекса у этих папоротников до сих пор оставался открытым. Кроме того, О.В. Храпко и Н.А. Царенко (2015) говорят о наличии аномоцитных устьиц у *M. struthiopteris*, тогда как нам удалось обнаружить у данного вида как нечётко идентифицируемые аномоцитные, так и явно полоцитные устьица, причём в эпидерме как трофо-, так и спорофиллов.

В литературных данных нет единого мнения о возможности

развития у одного и того же вида растений аномоцитного и полоцитного типов устьичного аппарата. Так, W.R.J. Van Cotthem (1970b) указывает на их «соседство» у ряда видов семейства *Aspidiaceae* Mett. ex A.B.Frank sensu Copeland, в то время как U. Sen и B. De (1992) отмечают, что данные типы никогда не встречаются вместе (даже случайно). Последнее, по мнению исследователей, служит доказательством разного онтогенетического происхождения указанных типов (полоцитный тип не является прямым производным аномоцитного). Те же типы устьичного комплекса, которые имеют между собой онтогенетические взаимосвязи, могут встречаться не только в пределах одного таксона, но и на одной пластинке вайи (Sen, De, 1992).

В контексте вышесказанного, по-видимому, следует признать некоторую недостаточность используемого нами морфологического подхода к определению типов устьичного аппарата, поскольку границы между ними у сформированных устьиц не всегда оказываются достаточно чёткими, и одни и те же данные разными исследователями могут быть интерпретированы по-разному. Для однозначной идентификации типа устьичного комплекса необходимо проведение дополнительных исследований с использованием онтогенетического подхода к его изучению.

Эпидерма: трихомы. Трихомы (волоски) возникли в процессе эволюции высших растений в результате дифференцировки отдельных клеток эпидермы в первую очередь как своеобразная защита от поедания надземных органов растительноядными животными. Обычно выделяют два основных типа волосков: кроющие, как правило, функционирующие во взрослом состоянии будучи мёртвыми, и железистые, протопласт клеток которых остаётся живым и способен синтезировать и/или накапливать различные вещества.

Отмечаются трихомы у разных групп высших растений; известны они и у папоротников, например, у представителей родов *Polypodium* L. и *Dryopteris* (Цвелёв, 2003; Gola, Szczęśniak, 2012). Интересно, что иногда, как, к примеру, в случае с некоторыми видами рода *Dryopteris*, характер опушения железистыми волосками используется в качестве диагностического признака при разграничении отдельных видов в определительных ключах (Цвелёв, 2003).

В рамках настоящего исследования мы также обратили внимание на наличие либо отсутствие опушения пластинок вайи изучаемых видов трихомами того или иного типа и более подробно рассмотрели их форму и строение. По нашим наблюдениям (табл. 1; рис. 4), для всех изученных видов, имеющих трихомы, характерно присутствие волосков только одного типа (либо железистых, либо кроющих).

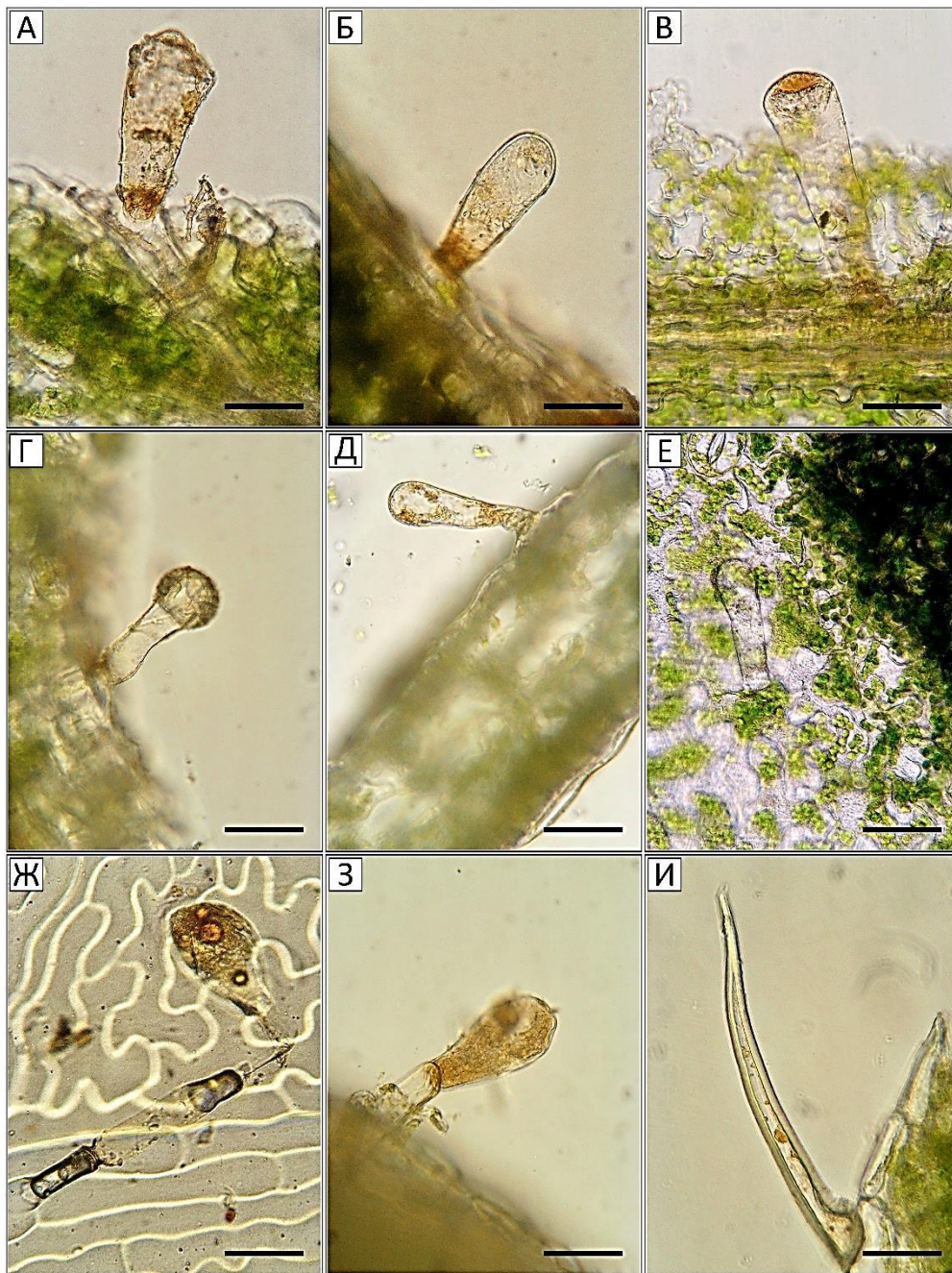


Рис. 4. Трихомы в составе эпидермы ваий изученных видов:
А, Б – *Athyrium filix-femina*; В – *Dryopteris carthusiana*; Г, Д – *D. expansa*;
Е – *Gymnocarpium dryopteris*; Ж – трофофиллы *Matteuccia struthiopteris*;
З – спорофиллы *M. struthiopteris*; И – *Phegopteris connectilis*;
А-З – железистые трихомы; И – кроющие трихомы. Масштаб: 50 мкм
У *A. filix-femina* (рис. 4, Б) и *G. dryopteris* (рис. 4, Е)
обнаруживаются постепенно расширяющиеся к закруглённому

апикальному концу одноклеточные железистые трихомы. При этом у *A. filix-femina* встречаются также волоски и обратноконусовидной формы без закруглённой верхушки (рис. 4, А).

Такие же постепенно расширяющиеся к закруглённому апикальному концу, но состоящие уже из двух клеток железистые волоски присутствуют и у *D. carthusiana* (рис. 4, В), а на спорофиллах *M. struthiopteris* двухклеточные железистые трихомы имеют слегка булавовидную форму, так что нижняя клетка как бы представляет собой ножку, а апикальная – расширена и имеет округлую верхушку (рис. 4, З). В то же время в эпидерме трофофиллов этого вида папоротников обнаруживаются однорядные многоклеточные трихомы, состоящие из четырёх-шести разнообразных по форме клеток, верхняя из которых также округлая (рис. 4, Ж).

Железистые волоски *D. expansa* головчатые, имеют чётко выраженную одно-двухклеточную ножку и крупную шарообразную головку (рис. 4, Г). Чаще всего наблюдаются трихомы, состоящие из двух клеток: клетки ножки и клетки головки; редко ножка двухклеточная. Иногда граница между головкой и клеткой ножки чётко не просматривается, так что волосок кажется одноклеточным. Ещё реже встречаются железистые трихомы без головки, состоящие из одной клетки (рис. 4, Д) и подобные таковым у *A. filix-femina*.

Интересно отметить, что сформированные волоски у данного вида папоротников характеризуются особой скульптурой поверхности составляющих их клеток, в особенности апикальной. Так, на головке часто прослеживается «рисунок» из пересекающихся и местами анастомозирующих морщиноподобных складок. Иногда отдельные «морщины» обнаруживаются и на ножке трихомы (рис. 4, Г).

P. connectilis – единственный из исследованных нами видов, для вай которого характерно наличие кроющих трихом. Последние у него всегда одноклеточные и имеют вытянутую волосковидную форму (рис. 4, И).

У *D. filix-mas* и *P. aquilinum* нами не были обнаружены волоски ни кроющего, ни железистого типа. В литературных данных (Малых, 2017), однако, отмечается, что наличие опушения (в первую очередь железистого) является достаточно непостоянным признаком, так что даже в пределах одной особи одни вайи могут быть обильно покрыты железками, а другие – не иметь их вовсе. Такие данные приводятся С.Ю. Малых только для видов изучаемого им *Dryopteris dilatata* (Hoffm.) A.Gray комплекса, однако, по нашему мнению, это явление потенциально может наблюдаться и у других видов папоротников – как относительно близких по отношению к *Dryopteris dilatata* комплексу, так и далёких от него. В связи с этим необходимо сделать оговорку, что,

хотя трихомы и не были обнаружены на собранных нами экземплярах вай, они могут быть впоследствии найдены на других.

Заключение. Таким образом, выявленные нами отличительные признаки позволяют более полно охарактеризовать морфолого-анатомические особенности изученных видов и могут иметь диагностическое значение.

Список литературы

- Баранова М.А. 1978. Основные типы устьичного аппарата // Жизнь растений: в 6 т. Т. 4. Мхи, плауны, хвощи, папоротники, голосеменные растения. М.: Просвещение. С. 14-15.
- Барыкина Р.П., Веселова Т.Д., Девятков А.Г., Джалилова Х.Х., Ильина Г.М., Чубатова Н.В. 2000. Основы микротехнических исследований в ботанике. Справочное руководство. М.: Изд-во каф. высш. растений биол. ф-та Моск. гос. ун-та. 127 с.
- Величкин Э.М., Аверина М.Э., Медведев С.В. 2010. Морфологические признаки в систематике Polypodiophyta // Вестник БГУ. Вып. 4. С. 127-132.
- Величкин Э.М., Медведев С.В. 2013. Значение анатомических признаков для уточнения систематического положения *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn // Бюллетень Брянского отделения РБО. Т. 1. № 1. С. 3-9.
- Державина Н.М. 2008. Конвергенция и параллелизм в эволюции структур и функций папоротников и цветковых // Вестник ТвГУ. Сер. Биология и экология. Вып. 9. С. 54-57.
- Державина Н.М. 2014. Экологическая анатомия вай папоротников // Modern Phytomorphology. 3rd International Scientific Conference on Plant Morphology (13–15 May 2014, Lviv, Ukraine). V. 5. P. 143-150.
- Державина Н.М. 2015. Адаптации эпилитных папоротников на разных уровнях структурной организации // Сибирский экологический журнал. Вып. 2. С. 175-185.
- Державина Н.М. 2018. Анатомио-морфологические адаптации равноспорового папоротника *Crepidomanes latealatum* (Hymenophyllaceae) к специфическим условиям среды // Turczaninowia. Т. 21. № 3. С. 55-62.
- Еленевский А.Г., Соловьёва М.П., Тихомиров В.Н. 2006. Ботаника: систематика высших, или наземных, растений: учебник для студентов высших педагогических учебных заведений, обучающихся по специальности «Биология». 4-е изд., испр. М.: Academia. 456 с.
- Красилов В.А. 1968. О классификации устьичных аппаратов // Палеонтологический журнал. № 1. С. 102-109.
- Малых С.Ю. 2017. Виды, слагающие *Dryopteris dilatata* комплекс, в Пермском крае // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. Вып. 4. С. 380-389.

- Тахтаджян А.Л.* 1978а. Возникновение эпидермы и устьичного аппарата // Жизнь растений. В 6 т. Т. 4. Мхи, плауны, хвощи, папоротники, голосеменные растения. М.: Просвещение. С. 12-13.
- Тахтаджян А.Л.* 1978б. Отдел Папоротниковидные (Polypodiophyta). Общая характеристика // Жизнь растений: в 6 т. Т. 4. Мхи, плауны, хвощи, папоротники, голосеменные растения. М.: Просвещение. С. 149-170.
- Тонкошуров Д.В.* 2017. Типы устьичного аппарата некоторых папоротников нашей флоры // Материалы XV научной конференции аспирантов, магистрантов и студентов, апрель 2017 г.: сб. ст. Тверь: Твер. гос. ун-т. С. 36-39.
- Храпко О.В., Царенко Н.А.* 2015. Адаптивные стратегии двух видов семейства Onocleaceae // Сибирский экологический журнал. Т. 2. С. 185-192.
- Цвелёв Н.Н.* 2003. О роде *Dryopteris* Adans. (Dryopteridaceae) в Восточной Европе // Новости систематики высших растений. Т. 35. С. 7-20.
- Dematteis B., Solís S.M., Yesilyurt J.C., Meza Torres E.I.* 2019. Comparative anatomy in four Cheilanthoid ferns // Bol. Soc. Argent. Bot. V. 54. P. 203-214.
- Derzhavina N.M.* 2017. Convergence and parallelism in evolution of structures and functions of ferns and other groups of plants // Turczaninowia. Т. 20. № 3. С. 64-71.
- Gola E., Szczeńniak E.* 2012. Preliminary studies on the diversity of the leaf-blade hair and stomata density in the *Polypodium vulgare* L. complex in Poland // Genus *Polypodium* L. in Poland. P. 39-46.
- Mehra P.N., Soni S.L.* 1983. Stomatal Patterns in Pteridophytes—An Evolutionary Approach // Proceedings of the National Academy of Sciences, India – Section B: Biological Sciences. № 2. P. 155-203.
- Prabhakar M.* 2004. Structure, Delimitation, Nomenclature and Classification of Stomata // Acta Botanica Sinica. V. 46. № 2. P. 242-252.
- Sen U., De B.* 1992. Structure and ontogeny of stomata in ferns // Blumea: Biodiversity, Evolution and Biogeography of Plants. V. 37. № 1. P. 239-261.
- The Pteridophyte Phylogeny Group (PPG I).* 2016. A community-derived classification for extant lycophytes and ferns // Journal of Systematics and Evolution. V. 54. № 6. P. 563-603.
- Van Cotthem W.R.J.* 1970a. A classification of stomatal types // Botanical Journal of the Linnean Society. V. 63. № 3. P. 235-246.
- Van Cotthem W.R.J.* 1970b. Comparative morphological study of the stomata in the Filicopsida // Bulletin du Jardin Botanique National de Belgique. V. 40. № 2. P. 81-239.

MORPHO-ANATOMICAL FEATURES OF FRONDS OF SOME FERN SPECIES OF THE ORDER POLYPODIALES

L.V. Petukhova, D.V. Tonkoshkurov

Tver State University, Tver

Some morpho-anatomical traits of fronds, such as venation pattern, anatomical structure of lamina, stomatal types, and pubescence characteristics, of eight fern species from the Middle Russia are specified. A comparative characterization of the species is given according to the traits. The present work shows that noted morpho-anatomical features are extra characteristics of the species and have diagnostic value.

Keywords: *fronds, venation pattern, mesophyll types, stomatal types, glandular and non-glandular trichomes.*

Об авторах:

ПЕТУХОВА Людмила Владимировна – кандидат биологических наук, доцент кафедры ботаники, ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 33; e-mail: petukhova.lv@tversu.ru.

ТОНКОШКУРОВ Данил Владимирович – магистрант биологического факультета, ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 33; e-mail: dvtonkoshkurov@edu.tversu.ru.

Петухова Л.В. Морфолого-анатомические особенности вайи некоторых папоротников порядка Polypodiales / Л.В. Петухова, Д.В. Тонкошкuroв // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2021. № 4(64). С. 76-91.

УДК 581.9 (470.331)