

УДК 582.394+581.454

А.П. Шалимов

A.P. Shalimov

**ФОРМА ЖИЛКОВАНИЯ ВАЙ ПОДСЕМЕЙСТВ *POLYPODIOIDEAE* NAYAR И
MICROSOROIDEAE NAYAR В ЕВРАЗИИ**

**THE VENATION FORM FRONDS OF THE SUBFAMILY *POLYPODIOIDEAE* NAYAR AND
MICROSOROIDEAE NAYAR IN EURASIA**

Исследованы формы жилкования взрослых вай представителей из 16 родов для подсемейств *Polypodioideae* и *Microsorioideae*. Результаты исследования показали, что форма жилкования имеет важное значение в систематике данных подсемейств и может применяться в качестве диагностического признака.

Папоротники – самая разнообразная группа сосудистых растений после цветковых. Среди всего многообразия представителей семейств папоротников, семейство *Polypodiaceae* J. Presl et C. Presl занимает одно из лидирующих мест по количеству родов и видов. Јуж состоит из пяти подсемейств и 39 родов. Если же рассматривать в составе этого семейства граммитисовые папоротники, которые наиболее близко родственны полиподиевым, то количество родов увеличивается до 65. В свою очередь подсемейства *Polypodioideae* Nayar и *Microsorioideae* Nayar являются наиболее крупными по количеству родов и видов в составе семейства *Polypodiaceae*.

В последние годы появляется все больше работ, связанных с филогенией папоротникообразных. Эти исследования отражены в публикациях L. Wang et al. (2010), С.Н. Haufler & Т.А. Ranker (1995), С.Н. Haufler et al. (2003), Н. Schneider et al. (2004), Н.Р. Kreier et al. (2008), Х.Д. Dong et al. (2008), С. Kim et al. (2013), где представлены исследования как на уровне отдельных представителей, так и подсемейств. Данные этих авторов не всегда согласуются с результатами, полученными ранее на основе классического подхода. Результаты морфологических исследований и, построенные на их основе классические системы папоротников, в ряде случаев противоречат имеющимся филогенетическим системам.

Вайи являются наиболее крупными органами папоротников, по которым можно достаточно хорошо отличить их от покрытосеменных растений. Изучая морфологическое разнообразие вай, можно проследить направление эволюции в этой группе растений.

Листья (вайи) были центром многих эволюционных и онтогенетических исследований, потому что они являются доминирующими, наиболее яркими органами большинства растений, в том числе и папоротников (Vasco, 2013).

Форма и характерные особенности жилкования вай являются достаточно стабильным признаком каждого рода. Архитектурные свойства листьев и их формы жилкования связаны с функциональными аспектами. Высокий уровень межвидовой изменчивости узоров жилкования листьев указывает на значительный уровень воздействия отбора, действующего на расположение проводящих пучков листа (вайи). Высокий уровень изменчивости проявляется также на плотности жилкования, которая в свою очередь показывает характерные отличия на видовом уровне. Поэтому следует ожидать, что архитектурные свойства жилкования листьев связаны с функциональными особенностями (Roth-Nebelsick, 2001).

Исследования, посвященные особенностям строения жилкования представителей полиподиевых папоротников представлены в работах S.S. Bir & С.К. Trikha (1974), Mitsuta S. (1981, 1982, 1984), W.L.A. Hettterscheid & E. Hennipman (1984), G. Rödl-Linder (1990, 1994), М.Т.М. Bosman (1991), Y.F. Chang et al. (2006).

Среди представителей подсемейств *Polypodioideae* и *Microsorioideae* в Евразии встречаются следующие формы вай (листьев): простоперистые или дважды перисто-раздельные, продолговато-ланцетовидные или яйцевидно-ланцетовидные, реже стоповидно-надрезанные как у р. *Neocheiropteris* Christ. В большинстве случаев вайи мономорфные, за исключением некоторых родов с диморфными вайями (*Kontumia* S.K. Wu & K.L. Phan, *Lemmaphyllum* C. Presl., *Lepisorus* (J. Smith) Ching, *Leptochilus* Kaulf., *Microsorium* Link). Многообразие форм вай способствовало также развитию разнообразных форм жилкования представителей обеих групп: им свойственно свободное, свободное вильчатой формы и сетчатое (с различными вариантами усложнения структуры жилкования).

Целью нашего исследования явилось выявление систематических признаков подсемейств *Polypodioideae* и *Microsoroideae* на основе сравнения форм взрослых вай (листьев) и их жилкования. Для этого были изучены характерные особенности жилкования листовых пластинок представителей некоторых родов.

В ходе работы нами были изучены коллекции папоротников из Гербариев России и Азии (LE, ТК, NS и NSK, ALTB, VLA, PE) подсем. *Polypodioideae*: *Polypodium* L., *Pleopeltis* Humb. & Bonpl. ex Willd., *Pleurosoriopsis* Fomin; подсем. *Microsoroideae*: *Goniophlebium* (Bl.) C. Presl, *Lemmaphyllum* C. Presl., *Lepidomicrosorium* Ching & K. H. Shing, *Lepisorus* (J. Smith) Ching, *Leptochilus* Kaulf., *Metapolypodium* Ching, *Microsorium* Link, *Neocheiropteris* Christ, *Neolepisorus* Ching, *Phymatosorus* Pic. Serm., *Polypodiastrum* Ching, *Polypodiodes* Ching, *Thylacopteris* Kunze ex J. Sm. Также проведён обзор литературных данных.

Для монотипного рода *Pleurosoriopsis* с единственным представителем *P. makinoi* характерна свободная форма жилкования, каждая доля несет одну свободную жилку, заканчивающуюся под массово расположенными спорангиями и волосками, жилка не доходит до края долей, они утолщены, и имеют анадромное строение (рис. 1а).

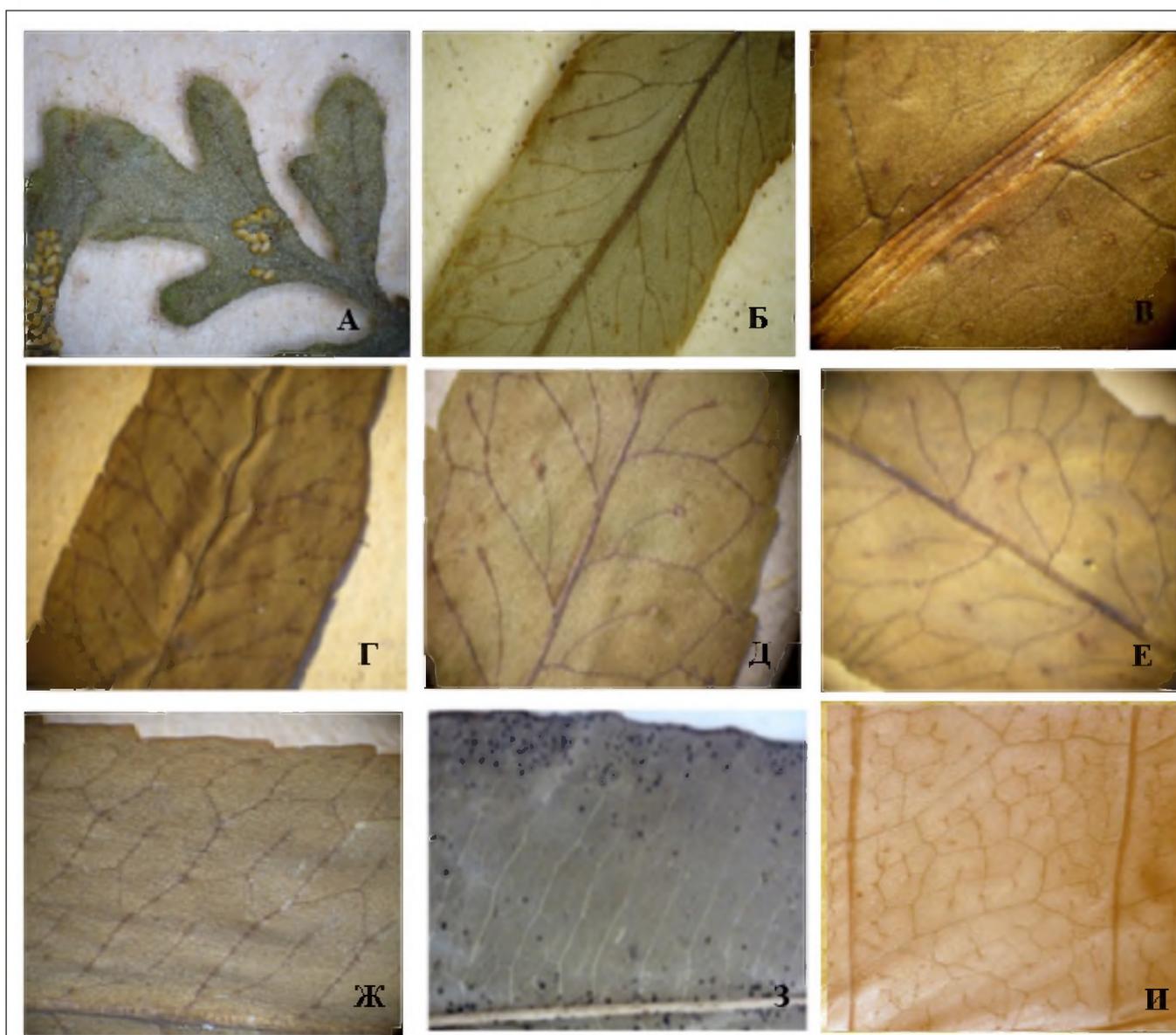


Рис. 1. Форма жилкования некоторых представителей подсемейств *Polypodioideae* Nayar и *Microsoroideae* Nayar: а – *Pleurosoriopsis makinoi*; б – *Polypodium fauriei*; в – *Pleopeltis macrocarpa*; г – *Metapolypodium microrhizoma*; д – *Polypodiodes lachnopus*; е – *Polypodiastrum mengtzeense*; ж – *Goniophlebium persicifolium*; з – *Leptochilus digitatus*, и – *Microsorium membranaceum*.

Род *Polypodium* имеет свободное слабозаметное жилкование, разветвленно-вильчатой формы, на конечных жилках могут располагаться гидатоды. Свободные жилки направлены к краю долей пластинки и не соединяются между собой, каждый сегмент жилкования состоит из 2–4 краевых жилок, отходящих от центральной части жилки, реже их число доходит до 5–6 (рис. 1б).

Более сложная форма жилкования представлена у р. *Pleopeltis* с его единственным представителем, распространенным в Индии *P. macrocarpa* (Boyu ex Willd.) Kaulf.

Жилкование сложно сетчатое, ареолы включают свободную жилку с раздвоением на две Т-образных жилки (рис. 1в).

Строение жилкования представителей п/сем. *Microsorioideae* имеет больше разнообразных форм. Встречаются как наиболее простое жилкование, вильчатой формы по подобию жилкования, свойственного р. *Polypodium*, так наиболее сложное сетчатое.

Свободная форма жилкования характерна для р. *Thylacopteris*, представители которого распространены от Малайзии до Новой Гвинеи. Листовые пластинки его перистораздельные, по форме напоминающие вайи р. *Polypodium*, но сорусы этого рода погружены в бокаловидные углубления на поверхности пластинки. Жилкование пластинки имеет вильчатую форму с одной главной и с одной включенной свободной жилкой, заканчивающейся под сорусом.

Усложнение от простого к более сложному жилкованию, можно проследить в группе родов гониофлебиевых папоротников. Беддом (Beddome, 1892) выделял форму жилкования в качестве основного систематического признака. Характерной особенностью такого жилкования является наличие ареол с включенной свободной жилкой. Чаще всего на пластинке расположены по одному ряду ареол, реже их количество доходит до 4–5. Вблизи края долей пластинки жилки заканчиваются пустыми ареолами, несоединяющимися между собой. Наиболее простой вариант жилкование *goniophlebium*-типа представлен в р. *Metapolypodium*, для которого характерны две формы жилкования. У *M. manmeiense* оно свободное и схоже с жилкованием рода *Polypodium*, но уже у *M. microrhizoma* вторичные жилки соединяются и образуют ареолы, включая внутри себя одну свободную жилку, с расположенными по краю свободными краевыми жилками (рис. 1г).

У представителей рр. *Polypodiodes*, *Polypodiastrus* и *Goniophlebium* картина жилкования пластинки идет по принципу увеличения сложности строения и дополнительного увеличения рядов первичных ареол с включенными свободными жилками. Представители р. *Polypodiodes* Ching имеют один ряд ареол, а у р. *Polypodiastrum* Ching их число доходит до двух, дополненные свободными или соединенными краевыми жилками. До 4–5 рядов первичных ареол с включенной в них свободной жилкой имеют некоторые представители р. *Goniophlebium* (Blume) C. Presl (*G. persicifolium* (Desv.) Bedd., *G. percussum* (Cav.) Wagner & Grether), вдоль края листовой пластинки располагаются пустые ареолы, с расположенными в них краевыми свободными жилками, на концах которых часто расположены гидатоды (рис. 1д, е, ж).

При эволюционном подходе в строении и формировании структуры жилкования G. Rödl-Linde (1990) относит *goniophlebium*-тип жилкования к более примитивному по сравнению с другими типами, представленными в семействе *Polypodiaceae*.

Наиболее интересной и более сложной формой жилкования является сетчатое. Такой вид жилкования характерен для групп родов микросоровых и леписоровых папоротников, а также встречается у мирмекофитного р. *Lecanopteris* Reinw. Небольшая разница наблюдается в жилковании между представителями рр. *Microsorium* и *Phymatosorus*, у которых оно сетчатое, но ареолы р. *Microsorium* более крупные и правильной формы в виде параллелограммов, образующих несколько рядов с каждой стороны от средней жилки (косты). У р. *Phymatosorus* ареолы крупные и не правильной формы, не образуют структурированную картину жилкования (Mitsuta, 1984). Ареолы р. *Phymatosorus* имеют простую или разветвленную жилку. Представители р. *Microsorium* ареолы содержат раздвоенные Т-образно жилки (рис. 1и), на которых расположены гидатоды. У р. *Leptochilus* из микросоровых папоротников в структуре сетчатого жилкования ареолы имеют неправильную многогранную форму, располагаясь в один-два ряда, реже больше; вторичные жилки видны и доходят до края пластинки, боковые свободные жилки присутствуют вдоль вторичных жилок и вдоль края пластинки (рис. 1з).

Закономерные особенности жилкования встречаются и у леписоровых папоротников, включающих рр. *Lemmaphyllum*, *Lepidomicrosorium*, *Lepisorus*, *Neocheiropteris*, *Neolepisorus*: листовая пластинка кожистая и жилкование слабо просматривается. Форма пластинки овальная или ланцетовидная, реже стоповидной и перистой формы, на поверхности пластинки расположены от 1 до 4–5 рядов ареол. Для р. *Lepisorus* характерны крупные ареолы с включенной раздвоенной жилкой или простыми жилками, на концах которых расположены гидатоды. У рр. *Lepidomicrosorium*, *Neocheiropteris*, *Neolepisorus* ареолы расположены между вто-

ричными приподнятыми жилками, идущими от средней жилки листовой пластинки до края. Внутри ареол расположены раздвоенные свободные жилки. Краевые свободные жилки не представлены у рр. *Neolepisorus* и *Lepidomicrosorium* и *Neocheiropteris*, они одиночные или вильчатые. Жилкование р. *Lemmaphyllum* сетчатое, ареол с включенной простой жилкой.

Наши исследования показали, что форма жилкования вайи в комплексе с другими морфологическими признаками имеют важное вспомогательное значение в определении и разграничении таксонов систематически сложных групп папоротников. Изученный признак можно отнести к числу диагностических.

Работа выполнена при поддержке Министерства образования и науки Российской Федерации в рамках базовой части государственного задания в сфере научной деятельности ФГБОУ ВПО «Алтайский государственный университет», код проекта: 316 и гранта МК-6100.2013.4. Также при финансовой поддержке проекта РНФ и проекта НШ-1417.2014.4

ЛИТЕРАТУРА

- Beddome R. H.** Handbook to the Ferns of British India, Ceylon, and the Malay Peninsula. – Thacker, Spink & Co., Calcutta, 1892. – 636 p.
- Bir S.S., Trikha C.K.** Taxonomic revision of the Polypodiaceae genera of India – VI. *Lepisorus excavatus* Group // American Fern Journal, 1974. – Vol. 58 (3). – P. 119–125.
- Bosman M.T.M.** A Monograph of the Fern Genus *Microsorium* (Polypodiaceae): Including an Attempt Towards a Reconstruction of the Phylogenetic History of the Microsoroids. – Leiden Botanical Series ; 14. – Rijksherbarium/Hortus Botanicus, 1991. – P. 161.
- Chang Y.F., Wang R.X., Lu S.G.** Morphological and anatomical studies of subfam. *Polypodioideae* (Polypodiaceae) // Acta Botanica Yunnanica, 2006. – Vol. 28 (6). – P. 587–592.
- Dong X.D., Lu S.G., Li C.X.** Molecular phylogeny of *Colysis* (Polypodiaceae) based on chloroplast *rbcL* and *rsp4-trnS* sequences // Journal of Systematics and Evolution, 2008. – Vol. 46(5). – P. 658–666.
- Haufler C.H., Ranker T.A.** RbcL sequences provide phylogenetic insights among sister species of the ferns genus *Polypodium* // American Fern Journal, 1995. – Vol. 85 (4). – P. 361–374.
- Haufler C.H., Grammer W.A., Hennipman E., Ranker T.A., Smith A.R., Schneider H.** Systematics of the Ant-Fern Genus *Lecanopteris* (Polypodiaceae): Testing Phylogenetic Hypotheses with DNA Sequences // Systematic Botany, 2003. – Vol. 28, No. 2. – P. 217–227.
- Hettterscheid W.L.A., Hennipman E.** Venation patterns, soral characteristics, and shape of the fronds of the microsoroid Polypodiaceae // Botanische Jahrbucher fur Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie, 1984. – Vol. 105 (1). – P. 11–47.
- Kreier H.P., Zhang X.C., Muth H., Schneider H.** The microsoroid ferns: inferring the relationships of a highly diverse lineage of Paleotropical epiphytic ferns (Polypodiaceae, Polypodiopsida) // Molecular Phylogenetics and Evolution, 2008. – Vol. 48. – P. 1155–1167.
- Kim C., Zha H.G., Deng T., Sun H., Wu S.G.** Phylogenetic position of *Kontumia* (Polypodiaceae) inferred from four chloroplast DNA regions // Journal of Systematics and Evolution, 2013. – Vol. 51(2). – P. 154–163.
- Mitsuta S.** Venation of *Lepisorus* and *Pleopeltis* (Polypodiaceae) // Acta Phytotax. Geobot., 1981. – Vol. 32 (5–6) – P. 147–164.
- Mitsuta S.** Venation and trichomes of the *Drynarioid* ferns (Polypodiaceae) // Acta Phytotax. Geobot., 1982. – Vol. 33. – P. 264–275.
- Mitsuta S.** Studies in the Venation and Systematics of Polypodiaceae // Memories of the Faculty of Science, Kyoto University, Series of Biology, 1984. – Vol. 9. – P. 57–85.
- Rödl-Linder G.** A Monograph of the Fern Genus *Goniophlebium* (Polypodiaceae) // Blumea, 1990. – Vol. 34. – P. 277–423.
- Röde-Linder G.** A monograph of fern genus *Thylacopteris* (Polypodiaceae) // Blumea, 1994. – Vol. 39. – P. 351–364.
- Roth-Nebelsick A., Uhl D., Mosbrugger V., Kerp H.** Evolution and Function of Leaf Venation Architecture: A Review // Annals of Botany, 2001. – Vol. 87. – P. 553–566.
- Schneider H., Smith A.R., Cranfill R., Hildebrand T.J., Haufler C.H., Ranker T.A.** Unraveling the phylogeny of polypodioid ferns (Polypodiaceae and Grammitidaceae): exploring aspects of the diversification of epiphytic plants // Molecular Phylogenetics and Evolution, 2004. – Vol. 31. – P. 1041–1063.
- Vasco A., Moran R. C., Ambrose B. A.** The evolution, morphology, and development of fern leaves // Front Plant Sci., 2013. – Vol. 4 (345). – P. 1–16.
- Wang L., Qi X.P., Xiang Q.P., Heinrichs J., Schneider H., Zhang X.C.** Phylogeny of the paleotropical fern genus *Lepisorus* (Polypodiaceae, Polypodiopsida) inferred from four chloroplast DNA regions // Molecular Phylogenetics and Evolution, 2010. – Vol. 54. – P. 211–225.

SUMMARY

Venation forms of adult fronds of species from 16 genus of subfamilies *Polypodioideae* and *Microsoroidae* were researched. Results of the study showed, that venation forms had great value in systematics of this subfamilies and could be used as a diagnostic character.