

УДК 561.35:551.763

МОРФОЛОГИЯ И УЛЬТРАСТРУКТУРА СПОР KLUKIA TYGANENSIS KRASSILOV (SCHIZAEACEAE, FILICALES) ИЗ БЕРРИАССКИХ ОТЛОЖЕНИЙ ТЫРМИНСКОЙ ВПАДИНЫ (ДАЛЬНИЙ ВОСТОК)

© 2013 г. А. С. Авраменко*, С. В. Полева**

*Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток

**Биологический факультет МГУ им. М.В. Ломоносова

e-mail: alexa25rus@gmail.com, spolevova@gmail.com

Поступила в редакцию 11.01.2010 г.

Принята к печати 31.07.2012 г.

Изучены инсцитные споры папоротника *Klukia tyganensis* Krassil. из берриасских угленосных отложений Буреинского бассейна (правый берег р. Тырма, Тырминская впадина) с помощью светового, электронных сканирующего и трансмиссионного микроскопов. Установлено, что по ультраструктуре спородермы споры *K. tyganensis* сходны со спорами некоторых видов современного рода *Anemia* и отличаются от спор рода *Lygodium* строением периспория и экзоспория.

DOI: 10.7868/S0031031X13040053

ВВЕДЕНИЕ

Мезозойский род *Klukia* Raciborski является одним из наиболее древних представителей семейства *Schizaeaceae* Kaulfuss (Красилов, 1977). В семействе по традиционной классификации (Тахтаджян, 1956, 1986) выделяют четыре современных рода: *Anemia* Swartz, *Lygodium* Swartz, *Mohria* Swartz и *Schizaea* Smith, иногда пять, включая *Actinostachys* Wallich (Жизнь растений, 1978; Van Konijnenburg-van Cittert, 1992). Представители этих родов настолько разнообразны по типам ветвления жилок листьев, строению проводящей системы корневища и другим признакам (Жизнь растений, 1978), что некоторые ученые (напр., Reed, 1947; Корчагина, 2006; Smith et al., 2006) возводят отдельные роды в ранг семейства. Детальные исследования этих папоротников позволили выделить в пределах родов более дробные подразделения. Так, в составе рода *Anemia* выделяют подроды *Anemia* Swartz, *Coptophyllum* (Gardn.) Presl. и *Anemiorrhiza* Prantl (Mickel, 1962, 1981), в составе рода *Lygodium* – подроды *Lygodium* Swartz, *Gisopteris* (Bernh.) Christ (Garrison-Hanks, 1998), что подтверждается и данными филогенетического анализа (Wikström et al., 2002). Филогенетические исследования также показывают очень тесное родство представителей родов *Mohria* и *Anemia*. Некоторые из видов рода *Mohria*, согласно этим исследованиям, могут быть даже включены в род *Anemia*, в то время как роды *Lygodium* и *Schizaea* обособлены и монофилетичны (Mickel, 1962; Skog et al., 2002; Wikström et al., 2002; Smith et al., 2006).

История папоротников семейства схизейных начинается с мезозоя. Первые возможные представители этого семейства, относящиеся к роду *Cynepteris* Ash (Axsmith, 2009), появляются в позднем триасе, достоверные – *Stachypteris* Pomel (Van Konijnenburg-van Cittert, 1981; Gordenko, 2000), *Klukiopsis* Deng et Wang (Deng, Wang, 2000), *Klukia* (Красилов, 1977; Krassilov, 1978), *Ruffordia* Seward, *Mohriopsis* Appert (Appert, 1973), *Naktongia* Oishi (Oishi, 1939) и *Sellingia* Lorch (Van Konijnenburg-van Cittert, 1991) – в юре. В меловом периоде схизейные папоротники были широко распространены по всему земному шару (Болховитина, 1961); в это время появляются представители родов *Schizaeopsis* Berry (Kvaček et al., 2006), *Schizaeopteris* Stopes et Fujii (Yoshida et al., 1996), *Schizaeangium* Bohra et Sharma (Bohra, Sharma 1978), *Paralygodium* Yoshida, H. Nishida et M. Nishida (Karafit, Stockey, 2008), *Pelletixia* Watson et Hill (Watson, Hill, 1982), *Anemia* (Hernandez-Castillo et al., 2006) и *Lygodium* (Manchester, Zava-da, 1987; Smith et al., 2006).

Дисперсные споры *Klukisporites* Couper (Couper, 1958), близкие по формальной классификации к спорам схизейных папоротников, известны из юрских отложений. В палинокомплексах поздней юры встречаются споры *Cicatricosisporites* Pot. et Gell. (Kedves, Sole de Porta, 1963; Tschudy et al., 1984; Van Konijnenburg-van Cittert, 1991), хотя максимального развития этот род достигает в мелу (Болховитина, 1961). В меловых палиноспектрах встречаются и споры представителей рода *Appendicisporites* Weyl. et Krieger. (Weyland, Krieger, 1953), являющегося наряду

с *Cicatricosisporites* характерным для мелового периода (Вахрамеев, Котова, 1980).

Как один из наиболее древних представителей семейства *Schizaeaceae*, род *Klukia* — интереснейший объект для изучения (Красилов, 1977). Всестороннее исследование морфологии и ультраструктуры спор рода *Klukia* имеет большое значение для систематики и филогении этого семейства и позволяет уточнить как родовые, так и видовые диагностические признаки спор. Это, в свою очередь, дает возможность более точного определения дисперсных спор, относимых по формальной классификации к семейству *Schizaeaceae*.

В настоящее время известны остатки папоротников с инситными спорами трех видов рода *Klukia*: *K. exilis* (Phill.) Racib., *K. westii* Jacob et Shukla и *K. tyganensis* Krassil.

Впервые споры рода *Klukia*, извлеченные из спорангиев *K. exilis* из среднеюрских отложений Йоркшира, были описаны Т. Гаррисом (Harris, 1946). Изучение спор с помощью светового микроскопа (СМ) позволило установить, что экваториальный диаметр спор *K. exilis* от 40 до 73 мкм (средний — 60 мкм), споры округло-треугольные, с умеренно выпуклой проксимальной стороной с выступающим рубцом и плоскими контактными площадками, с выпуклой дистальной стороной и глубокими ямками на ней, стенки между которыми подняты неравномерно, слегка округлены, неправильной формы в виде округлых бугорков, не формирующих хребты; проксимальная сторона несет большое число маленьких выростов, отдельно стоящих или объединенных в группы. Позднее Гаррис (Harris, 1961) установил, что стенки на стыке трех ямок на дистальной стороне часто приподняты, формируя бугорок, а стенки, разделяющие две ямки, часто представляют собой низкую стенку.

В 1958 г. Р. Купер (Cooper, 1958) опубликовал описание спор *K. exilis*, сделанное на основе изучения препарата с инситными спорами, хранящегося в Британском музее, а также нового препарата, предоставленного ему Гаррисом. Были добавлены сведения о размерах спор: экваториальный диаметр спор от 55 до 72 мкм (средний — 62 мкм); ячейки диаметром от 2.5 до 4.0 мкм, иногда до 5 мкм, толщина разделяющих их стенок от 3 до 7 мкм, преимущественно 5 мкм. Грани между щелями на проксимальной стороне покрыты разнообразными низкими бугорками. Толщина экзины около 3—5 мкм.

Согласно данным Г.В. Делле (1967), споры, извлеченные из спорангиев папоротника *K. exilis* из среднеюрских отложений Закавказья (Ткварчели, Ткибули), по морфологии очень близки спорам, описанным Купером, но отличаются большими размерами (экваториальный диаметр спор составляет 60—80 мкм), а также частотой расположения ямок на дистальной поверхности. Й. ван Конейненбург-ван-Циттерт (Van Konijnenburg-van Cittert,

1981) с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) изучила споры *K. exilis* из среднеюрских отложений Йоркшира. Основным дополнением к описанию, сделанному Гаррисом, было обнаружение гранул на дне ямок спор *K. exilis*.

Споры, изученные из спорангиев папоротника *K. westii* из средней юры Афганистана (Gomolitzky et al., 1971), очень сходны со спорами *K. exilis* и отличаются лишь меньшими размерами (экваториальный диаметр 30—50 мкм, но иногда встречаются споры с диаметром более чем 50 мкм) и менее выраженной скульптурой.

Споры, извлеченные из спорангиев папоротника *K. tyganensis* из отложений Тырминской впадины, были изучены В.А. Красиловым с помощью СМ и СЭМ (Красилов, 1977; Krassilov, 1978). По его мнению (Krassilov, 1978), споры *K. tyganensis* и *K. exilis* практически идентичны.

Исследование ископаемых спор предполагает детальное изучение морфологии спор близких современных видов. Наиболее известной работой, посвященной результатам изучения морфологии современных и ископаемых спор схизейных, является монография Н.А. Болховитиной (1961). В работе даны описание спор из спорангиев современных представителей родов *Schizaea*, *Anemia*, *Mohria* и *Lygodium*, инситных спор, принадлежащих ископаемым видам родов *Klukia*, *Pelletieria* Seward, *Ruffordia* и *Schizaeopsis*, а также дисперсных спор формальных родов *Klukisporites*, *Cicatricosisporites* и *Appendicisporites*. Сравнительное изучение спор современных и ископаемых представителей родов *Pelletieria*, *Lygodium*, *Anemia* и *Schizaea*, а также некоторых видов формальных родов, сближаемых с родами семейства схизейных, позволило уточнить их стратиграфическое и географическое распространение, классифицировать споры каждого из изученных родов по типу скульптуры экзины, а для рода *Lygodium* — и периспория.

Исследования строения современных спор схизейных с помощью СЭМ и трансмиссионного электронного микроскопа (ТЭМ) были проведены Т.Д. Суровой (1985). Она выявила особенности и закономерности развития спородермы спор *Anemia phyllitidis* (L.) Swartz, изучила морфологию зрелых спор родов *Lygodium*, *Anemia*, *Schizaea* и *Mohria*. На основании полученных результатов Сурова выделила 14 основных типов строения современных спор схизейных, установив, что типы с перфорированной бугорчатой или ребристой экзиной присущи только данному семейству. Также была прослежена эволюция типов спор для указанных родов и всего семейства в целом. По мнению Суровой, современные схизейные характеризуются комплексом примитивных и продвинутых признаков в организации спородермы спор. Самым продвинутым типом строения спородермы обладают споры *Anemia phyllitidis* с уз-

коробристой поверхностью экзины с шипами и *Lygodium japonicum* (Thund.) Sw. с ультрагранулярной поверхностью экзины.

Б. Балме (Balme, 1995) сделан обзор опубликованных данных и приведены сведения о скульптуре поверхности некоторых видов инситных ископаемых спор родов *Klukia*, *Pelletixia*, *Ruffordia*, *Schizaeangium*, *Schizaeopsis*, *Schizaeopteris*, *Stachypteris*, *Amenia* и *Lygodium* семейства схизейных, а также близких им по формальной классификации спор. Так, инситные споры *Klukia exilis*, *K. westii* и *K. tyganensis*, по мнению Балме, близки к дисперсным спорам *Ischyosporites Balme* из мезозойских отложений Западной Австралии (Balme, 1957). Необходимо отметить, что некоторые авторы считают *Klukisporites* и *Ischyosporites* идентичными, основываясь на сходстве спор этих двух родов (Potonié, 1971; Guy, 1971; Van Konijnenburg-van Cittert, 1981).

Обобщающее исследование строения спородермы спор различных семейств папоротников, в том числе и *Schizaeaceae*, с помощью СЭМ и ТЭМ проведено А. Трион и Б. Люгардоном (Tryon, Lugardon, 1991). В монографии этих авторов, являющейся фундаментальной в данной области, на основе анализа обширного материала установлены характерные особенности строения спор папоротников.

С целью более детального изучения видовых признаков и выявления морфологических особенностей спородермы спор *Klukia tyganensis* нами было предпринято их исследование с помощью СМ, СЭМ и впервые ТЭМ. Для установления диагностических признаков спор ископаемого папоротника *K. tyganensis* проведен сравнительный анализ со спорами некоторых современных представителей семейства схизейных.

Авторы выражают глубокую признательность В.А. Красилову за предоставленный материал и постоянное внимание к проведенным исследованиям, а также В.С. Маркевич, Н.В. Завьяловой, Н.П. Масловой и анонимным рецензентам за ценные замечания и предложения, сделанные в процессе работы над статьей. Исследования поддержаны грантом Президиума РАН и ДВО РАН (проект № 12-I-П28-01).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для данной работы послужили ископаемые и современные споры схизейных.

1) Споры из спорангиев ископаемого папоротника *K. tyganensis*. Образцы с отпечатками *K. tyganensis* происходят из отложений тырминской угленосной толщи (Красилов, 1977) и собраны во время полевых работ в 70-е годы на правом берегу р. Тырма ниже устья ее притока р. Тыган (Тырминская впадина, Буреинский бассейн). По мнению В.А. Вахрамеева и М.П. Долуденко (1961), эта толща соответствует ургальской свите, кото-

рая подразделялась на две подсвиты: дубликанскую и солонийскую (Решения..., 1982). Позднее (Решения..., 1994) обе подсвиты были переведены в ранг самостоятельных свит. В настоящее время по данным спорово-пыльцевого анализа установлен возраст всех свит, выделенных в Буреинском бассейне (Маркевич, 1995; Маркевич, Бугдаева, 2009), в том числе и дубликанской, сформировавшейся в берриасское время.

Образец с прекрасно сохранившимися отпечатками фертильных перышек *K. tyganensis* был представлен Красиловым. Споры извлечены из десяти спорангиев. Образец с отпечатками *K. tyganensis* № 550-117 и постоянные препараты с инситными спорами в количестве пяти экземпляров (№№ 550-117/1-07–550-117/5-07) хранятся в коллекционной лаборатории палеоботаники Биолого-почвенного института ДВО РАН, г. Владивосток.

2) Споры современных родов схизейных папоротников *Lygodium*, *Anemia*, *Schizaea* из гербарных коллекций: шесть видов рода *Lygodium* (*L. scandens* (L.) Sw. – Ботанический сад, Португалия; *L. volubile* Swartz – Ботанический сад Кью, Англия; *L. polystachium* Wallich, № 126, *L. japonicum* (Thund.) Sw., № 125, *L. conforme* C. Chr., № 127, *L. flexuosum* (L.) Sw., № 124 – Вьетнам), два вида рода *Anemia* (*A. dregeana* Kunze, *A. phyllitidis* (L.) Sw. – Ботанический сад БИН РАН, Санкт-Петербург) и один вид рода *Schizaea* (*S. dichotoma* (L.) Sm., №123 – Вьетнам). Список изученных образцов современных спор, сухой материал, материал в глицерине и постоянные препараты в глицерин-желатиновой среде, переданы в коллекцию М.С. Чичаговой и хранятся в палинологе кафедры Высших растений Биологического факультета МГУ, Москва.

От образца с отпечатком папоротника *Klukia tyganensis* под бинокляром Leica отделялся небольшой кусочек породы с фертильным перышком. Отделение фитолеймы от породы проводилось путем растворения последней в 4%-ом растворе плавиковой кислоты. После очищения фитолеймы от плавиковой кислоты дистиллированной водой, углефицированный материал мацерировался щелочью.

Извлеченные инситные споры были разделены на три части. Одна часть использовалась для приготовления постоянных препаратов в глицерин-желатиновой среде, которые изучались и фотографировались с помощью СМ Аxioplan-40 в иммерсионной жидкости в Центре коллективного пользования (ЦКП) БПИ ДВО РАН. Другая часть материала была использована для изучения в СЭМ Zeiss EVO-40 (ЦКП БПИ ДВО РАН). Подготовка материала, который исследовался в ТЭМ, проводилась по стандартным методикам (Гайер, 1974; Уикли, 1975). Споры фиксировали в 2%-ом растворе OsO₄ в течение 10 часов при температуре

+4°C. Затем раствор с материалом через серию спиртов доводили до 70% спирта, после чего контрастировали насыщенным раствором уранилацетата в 70% спирте 10 часов при температуре +4°C. Далее раствор обезвоживали, постепенно переводя его в абсолютный спирт, помещали в смесь ацетона и абсолютного спирта, затем только в ацетон. Обезвоженные споры заключали в смесь эпонов (13 объемных частей Epon-812, 8 частей DDSA, 7 частей MNA и 1 часть катализатора), разведенную ацетоном один к одному. На следующий день споры перемешали в формы для полимеризации со смесью эпонов на сутки при комнатной температуре, после чего материал помещали в термостат на двое суток при температуре +60°C. С помощью ультратома Leica EM UC5 получали ультратонкие срезы. Полученные срезы контрастировали водным раствором уранилацетата. Затем срезы изучали и фотографировали, используя трансмиссионные электронные микроскопы JEM-100-B и JEM-1011 в Общефакультетской лаборатории электронной микроскопии Биологического факультета МГУ.

При исследовании спор *K. tyganensis* было сделано 350 микрофотографий с помощью СМ (130 снимков), СЭМ (170 снимков) и ТЭМ (50 снимков), на которых проводились измерения.

Современные споры, извлеченные из спорангиев для их изучения в СМ, подвергались ацетолитической обработке по стандартной методике (Мейер-Меликян, Токарев, 1999; Барыкина и др., 2004). Исследование и измерение ацетолитизированных спор проводили в постоянных препаратах с использованием СМ МИКМЕД-1. Фотографирование спор осуществлялось при помощи СМ Аxioplan-2 в Общефакультетской лаборатории электронной микроскопии Биологического факультета МГУ.

Для изучения современных спор в СЭМ из гербарного материала споры без специальной обработки наклеивали на покрытые лаком металлические столики, затем в вакуумной установке напыляли их золотом. Изучение материала и фотографирование спор проводилось с помощью микроскопа Samsan в Общефакультетской лаборатории электронной микроскопии Биологического факультета МГУ.

Современный материал для трансмиссионной электронной микроскопии подготавливался по стандартным методикам (Гайер, 1974; Уикли, 1975) так же, как и ископаемый, только современные споры предварительно заливали дистиллированной водой. Срезы современных спор изучались и фотографировались с помощью ТЭМ (JEM-100-B и JEM-1011) в Общефакультетской лаборатории электронной микроскопии Биологического факультета МГУ.

Было изучено по 50 спор каждого современного вида, измерения проводились на 10 спорах каждого вида. Для каждого из пяти метрических

признаков проводили 10 измерений. Полученные данные представлены в табл. 1. Для описания спор использовали терминологию, предложенную Л.А. Куприяновой и Л.А. Алешиной (1972).

ОПИСАНИЕ ИСКОПАЕМЫХ СПОР

СЕМЕЙСТВО SCHIZAEACEAE KAULFUSS, 1827

Род *Klukia* Raciborski, 1890

Klukia tyganensis Krassilov, 1977

Споры трилетные, округло-треугольной формы (рис. 1, а, б). Очертания в экваториальном положении округло-треугольные, в полярном — округло-треугольные. Экваториальный диаметр 38.08–63.9 мкм. Полярный диаметр 35.0–53.7 мкм. Дистальная поверхность выпуклая, проксимальная — менее выпуклая, щель трехлучевая, выступающая, легко различимая. Лучи щели разверзания длинные — 10.6–15.3 мкм (средняя — 12.0 мкм), что составляет около 3/4 радиуса споры; лучи широко окаймленные (ширина окаймления — 2.4–3.8 мкм). Щель обычно раскрыта, края слегка неровные, иногда по центру сохранена спайка в виде неровно-извивающегося гладкого шва (рис. 1, ж, з). Поверхность дистальной стороны сетчатая. Ячей сетки различной формы (овальной, округлой) и размеров (обычно около 3.0–4.0 мкм в диаметре), дно ячеек гладкое, иногда бугорчатое (рис. 1, в, г). Стенки ячеек представляют собой толстые, округлые перегородки между ячейками высотой 1.1–3.0 мкм. Часто ячейки на дистальной поверхности споры группируются по три или две. На стыке стенок трех ячеек образуются бугорки, а стенки, разделяющие две ячейки, часто очень тонкие и невысокие (рис. 1, г), возможно, зачаточные. На проксимальной поверхности для концов лучей щели характерны сетчатые элементы скульптуры (рис. 1, е, з). Остальная часть проксимальной поверхности в области соприкосновения спор в тетраде покрыта папиллами диаметром 0.8–2.6 мкм (рис. 1, е–з), иногда сливающимися, размером 1.6–5.5 мкм. Высота папиллы составляет 0.3–2.8 мкм. Толщину экзины измерить на светооптическом уровне довольно сложно из-за скульптурных элементов, приблизительно ее толщина составляет 1.9–3.1 мкм. С помощью ТЭМ (рис. 2, а–ж) установлен снаружи электронно-плотный, слоистый и мелкогранулярный периспорий 0.05–0.4 мкм толщиной (в среднем 0.18 мкм), который довольно легко отслаивается и представлен тонкими участками (рис. 2, г). Экзоспорий гомогенный, электронно-плотный, с высокими выростами (2.0–3.0 мкм). Толщина экзоспория в бугорках 2.0–2.8 мкм (в среднем 2.41 мкм), между бугорками — 0.3–0.7 мкм (в среднем 0.43 мкм).

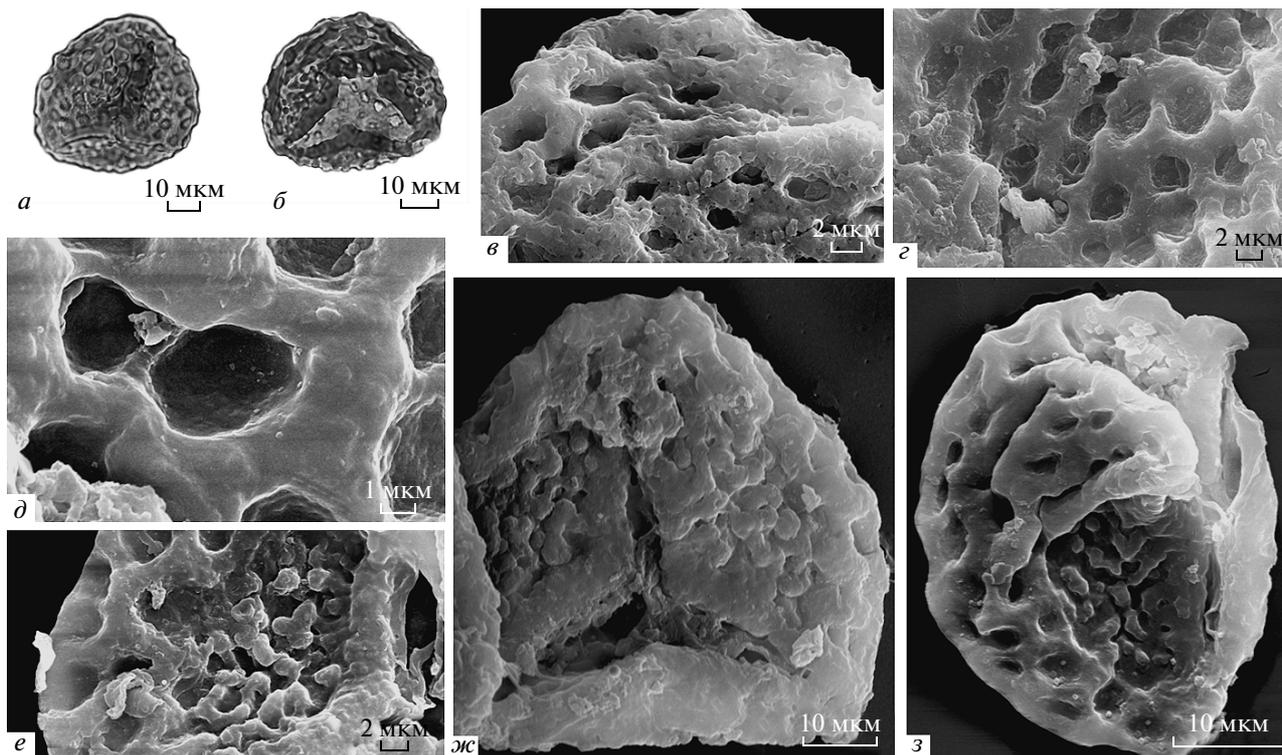


Рис. 1. Споры папоротника *Klukia tyganensis* Krassilov: а, б – СМ, в–з – СЭМ: а, в–д – дистальная сторона; б, е, ж – проксимальная сторона; з – вид с проксимального полюса.

ОПИСАНИЕ СОВРЕМЕННЫХ СПОР

СЕМЕЙСТВО SCHIZAEACEAE KAULFUSS, 1827

Род *Lygodium* Swartz, 1801

Lygodium scandens (L.) Swartz, 1801

Споры трилетные, очертания в полярном положении округло-трехгранные, в экваториальном – овальные. Экваториальный диаметр 84–87 мкм. Лучи трехлучевой щели разверзания длинные, не доходят до края споры на толщину спородермы. Спородерма состоит из гладкого экзоспория и в редких случаях отслаивающегося, скульптурированного периспория. Скульптура бугорчатая. Округлые бугорки одинакового размера и формы, как на дистальной полусфере, так и на проксимальной. Периспорий состоит из трех слоев: средний неравномерно утолщенный, гомогенный, внутренний – тонкий, гранулярный и наружный – волокнисто-гранулярный, прерывистый. Экзоспорий гомогенный, ровный по толщине, электронно-прозрачный (рис. 3, ж).

Lygodium volubile Swartz, 1803

Споры трилетные, очертания в полярном положении округло-трехгранные, в экваториальном положении полусфероидальные. Экваториальный диаметр 90–107 мкм. Лучи трехлучевой щели разверзания длинные, не доходят до края

споры на толщину спородермы. На концах лучей иногда видны бифуркации. Спородерма состоит из гладкого экзоспория и отслаивающегося, скульптурированного периспория. Спородерма утолщена неравномерно, в экваториальной области она заметно толще. Периспорий в ряде случаев отслаивается. Скульптура всей поверхности споры гладкая, на дистальной стороне с извилистыми, ветвящимися трещинами. Периспорий электронно-плотный, трехслойный: средний слой неравномерно утолщенный, гранулярный, внутренний – тонкий, гранулярный и наружный – прерывистый, тонкий. Экзоспорий гомогенный по толщине и консистенции (рис. 3, в–д).

Lygodium polystachium Wallich, 1828

Споры трилетные, очертания в полярном положении округло-трехгранные, в экваториальном – овальные. Экваториальный диаметр 80–93 мкм. Лучи трехлучевой щели разверзания длинные, не доходят до края споры на толщину спородермы. Спородерма состоит из гладкого экзоспория и отслаивающегося, скульптурированного периспория. Периспорий редко отслаивается. Скульптура бугорчатая. Округлые бугорки одинакового размера и формы, как на дистальной, так и на проксимальной полусфере (рис. 4, к, л).

Таблица 1. Морфологические признаки спор Schizaeaceae некоторых современных видов родов *Anemia* Swartz, *Lygodium* Swartz и *Schizaea* Smith

Виды	Полярный диаметр, мкм	Экваториальный диаметр, мкм	Длина луча, мкм	Толщина спородермы, мкм	Диаметр бугорков, мкм	Высота шипов, мкм	Толщина периспория, мкм	Толщина экзоспория, мкм
<i>Anemia dregeana</i> Kunze	48–51	50–53	26–28	3.0–3.4	–	6–7	0.2–0.4 (0.3) между шипами	0.8–2.0 (1.53) без учета шипов
<i>Anemia phyllitidis</i> (L.) Swartz	45–51	58–63	23–27	2.5–2.8	–	10–11	0.3–0.5 (0.4) между шипами	1.5–2.0 (1.78) без учета шипов
<i>Lygodium polystachium</i> Wällich	68–69	80–93	28–35	4.5–5.3	3–4	–	?	?
<i>Lygodium japonicum</i> (Thunberg) Swartz	67–71	74–80	33–41	5.1–7.2	4–4	–	наружный: 0.6–0.9 (0.76) без учета бугорков; внутренний: 0.7–1.3 (0.94)	1.0–3.0 (2.08)
<i>Lygodium conforme</i> Christensen	74–76	79–84	29–30	5–6	5.5–6.2	–	?	?
<i>Lygodium flexuosum</i> (L.) Swartz	78–83	87–90	35–38	6.0–6.3	–	–	наружный: 0.4–0.8 (0.6) без учета бугорков; внутренних: 0.6–1.0 (0.8)	2.5–4.0 (3.25)
<i>Lygodium scandens</i> (L.) Swartz	63–67	84–87	29–38	3.5–5.5	4–5	–	наружный: 0.4–1.5 (0.83) без учета бугорков; внутренних: 0.6–1.5 (0.98)	1.8–3.6 (2.25)
<i>Lygodium volubile</i> Swartz	78–102	90–107	38–52	5–8	2.3–2.8	–	наружный: 0.15–0.5 (0.31) без учета бугорков; внутренний: 0.4–1.3 (0.78)	3.2–5.0 (4.24)
<i>Schizaea dichotoma</i> (L.) Smith	26–29	51–53	25–28	2.1–3.0	–	–	?	?

Примечание: (–) — признак отсутствует, (?) — нет данных.

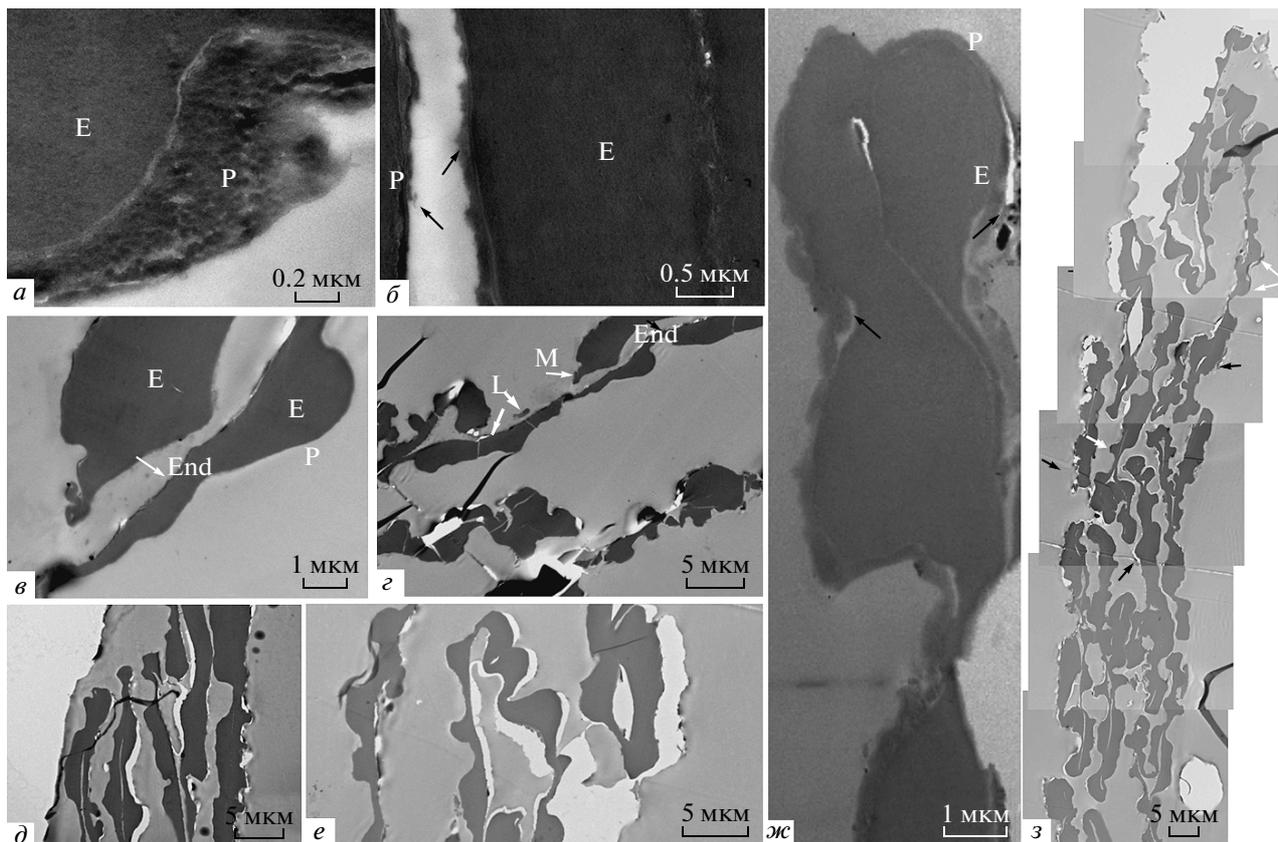


Рис. 2. Споры папоротника *Klukia tyganensis* Krassilov, ТЭМ: *а–е* – ультраструктура спородермы (периспорий, экзоспорий); *б–г* – периспорий легко отслаивается и представлен тонкими участками (черные стрелки); *в, г* – экзоспорий с высокими выростами (белые стрелки); *ж* – ультраструктура спородермы (периспорий, экзоспорий) спор в спорангии, части четырех спор; *з* – ультраструктура спородермы (периспорий, экзоспорий) спор в спорангии. Обозначения: E – экзоспорий, P – периспорий, End – эндоспорий, M – мембрана, L – шель разверзания.

***Lygodium japonicum* (Thunberg) Swartz, 1801**

Споры трилетные, очертания в полярном положении округло-трехгранные, в экваториальном – полусфероидальные. Экваториальный диаметр 74–80 мкм. Лучи трехлучевой щели разверзания длинные, не доходят до края споры на толщину спородермы. Спородерма состоит из гладкого экзоспория и отслаивающегося, скульптурированного периспория. Периспорий легко отслаивается. Скульптура бугорчатая. Округлые бугорки одинакового размера и формы, как на дистальной полусфере, так и на проксимальной. Периспорий электронно-плотный, трехслойный: средний слой периспория неравномерно утолщенный, гомогенный, внутренний – тонкий, гранулярный и наружный – волокнистый гранулярный, прерывистый. Экзоспорий гомогенный, ровный по толщине, электронно-прозрачный (рис. 3, з–к).

***Lygodium conforme* Christensen, 1934**

Споры трилетные, очертания в полярном положении округло-трехгранные. Экваториальный диаметр 79–84 мкм. Лучи трехлучевой щели разверзания длинные, не доходят до края споры на толщину спородермы. Лучи широко окаймленные, на концах бифуркируют. Спородерма состоит из гладкого экзоспория и отслаивающегося, скульптурированного периспория. Периспорий легко отслаивается. Скульптура крупнобугорчатая. Крупные бугорки редко расставлены на дистальной стороне и очень сглаженные на проксимальной (рис. 4, м).

***Lygodium flexuosum* (L.) Swartz, 1801**

Споры трилетные, очертания в полярном положении округло-трехгранные, в экваториальном – округлые. Экваториальный диаметр 87–90 мкм. Лучи трехлучевой щели разверзания длинные, не

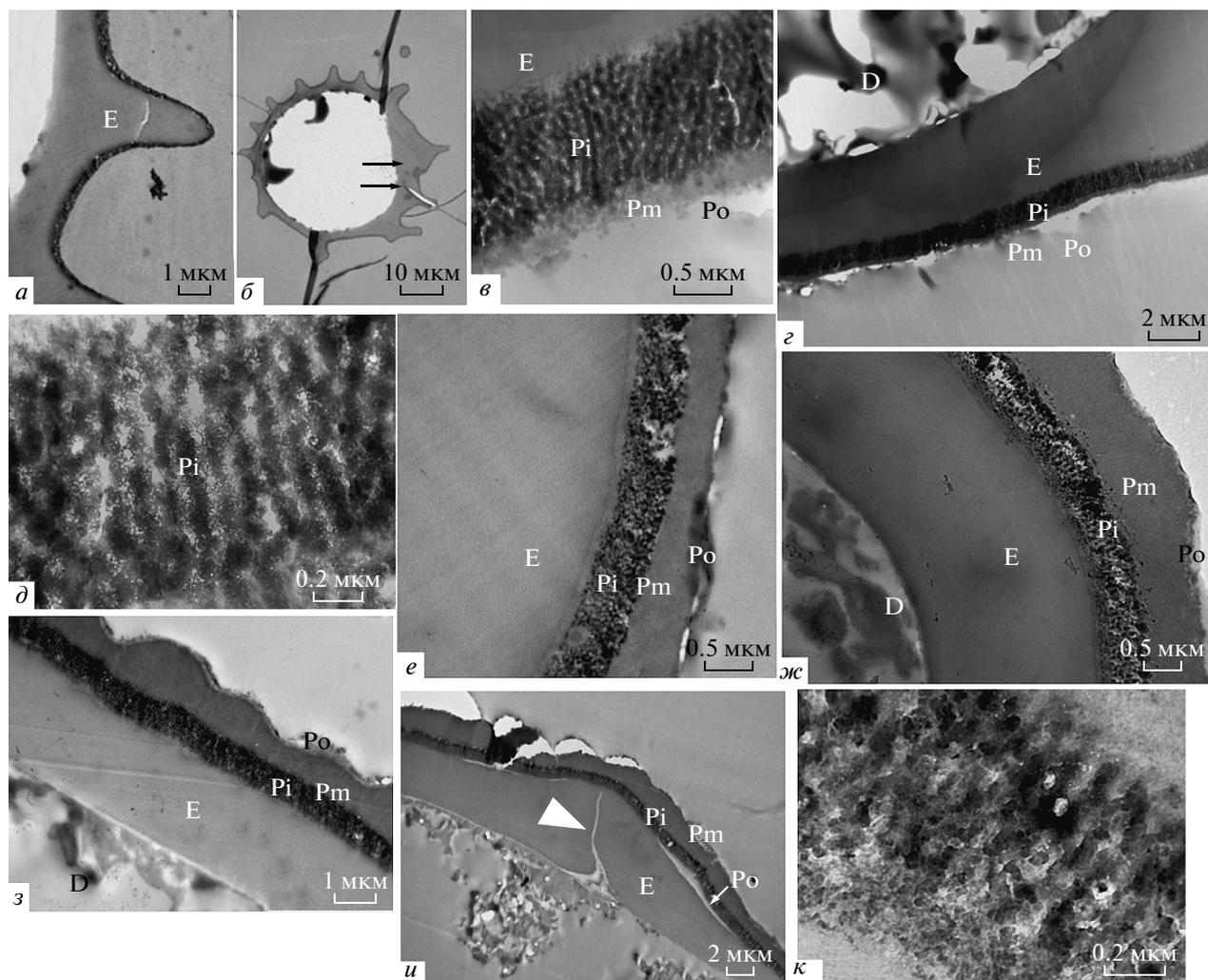


Рис. 3. Ультраструктура спородермы спор современных папоротников родов *Anemia* Swartz и *Lygodium* Swartz, ТЭМ: *a* – *Anemia phyllitidis* (L.) Swartz, экзоспорий гомогенный, электронно-прозрачный, с очень высокими выростами; *б* – *Anemia dregeana* Kunze, экзоспорий гомогенный, электронно-прозрачный, с очень высокими выростами, с небольшими полостями (стрелки); *в–д* – *Lygodium volubile* Swartz; *е* – *Lygodium flexuosum* (L.) Swartz; *ж* – *Lygodium scandens* (L.) Swartz; *з–к* – *Lygodium japonicum* (Thunberg) Swartz, шель разверзания (треугольник). Обозначения: E – экзоспорий, Po – наружный периспорий, Pm – средний периспорий, Pi – внутренний периспорий, D – остатки клетки.

доходят до края споры на толщину спородермы (рис. 4, *д–и, с, т*). На концах лучей редко видны бифуркации. Спородерма состоит из гладкого экзоспория и отслаивающегося, скульптурированного периспория. Периспорий редко отслаивается. Скульптура гладкая, на дистальной стороне с извилистыми, ветвящимися трещинами. Периспорий электронно-плотный, трехслойный: средний слой неравномерно утолщенный, гомогенный, внутренний – тонкий, гранулярный, электронно-плотный, наружный – волокнисто-гранулярный, прерывистый, слоистый. Экзоспорий гомогенный, ровный по толщине, электронно-прозрачный (рис. 3, *е*).

Под *Anemia* Swartz, 1806

Anemia phyllitidis (L.) Swartz, 1806

Споры трилетные, очертания в полярном положении округло-треугольные, в экваториальном – округло-треугольные или овальные. Экваториальный диаметр 58 – 63 мкм. Лучи трехлучевой щели разверзания длинные, не доходят до края споры на толщину спородермы (рис. 4, *а–г, n, p*). Спородерма состоит из экзоспория и стойкого периспория. Периспорий не отслаивается. Скульптура ребристая. Ребра на проксимальной стороне ориентированы параллельно экватору, прерываются в лучах, формируя от двух до четырех вложенных друг в друга треугольников с закругленными вершина-

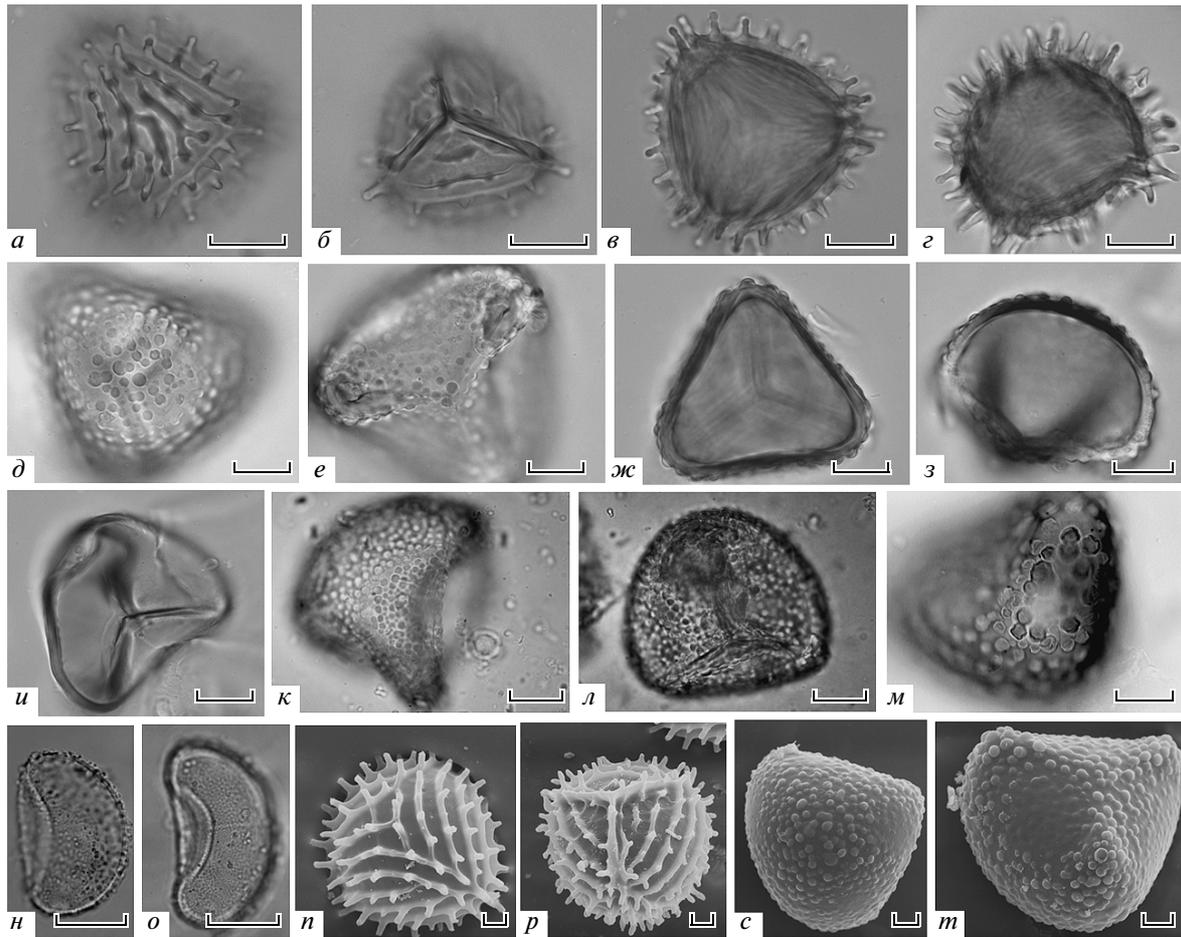


Рис. 4. Споры современных папоротников родов *Anemia* Swartz, *Schizaea* Smith и *Lygodium* Swartz, *a-o* – СМ, *n-m* – СЭМ: *a* – *Anemia phyllitidis* (L.) Swartz, вид с дистального полюса; *б* – *Anemia phyllitidis* (L.) Swartz, вид с проксимального полюса; *в* – *Anemia phyllitidis* (L.) Swartz, оптическое сечение в полярной проекции; *г* – *Anemia phyllitidis* (L.) Swartz, оптическое сечение в экваториальной проекции; *д* – *Lygodium flexuosum* (L.) Swartz, вид с дистального полюса; *е* – *Lygodium flexuosum* (L.) Swartz, вид с проксимального полюса; *ж* – *Lygodium flexuosum* (L.) Swartz, оптическое сечение в полярной проекции; *з* – *Lygodium flexuosum* (L.) Swartz, оптическое сечение в экваториальной проекции; *и* – *Lygodium flexuosum* (L.) Swartz, оптическое сечение в полярной проекции, без периспория; *к* – *Lygodium polystachium* Wallich, вид с дистального полюса; *л* – *Lygodium polystachium* Wallich, вид с проксимального полюса; *м* – *Lygodium conforme* Christensen, вид с дистального полюса; *н* – *Schizaea dichotoma* (L.) Smith, поверхность в экваториальной проекции; *о* – *Schizaea dichotoma* (L.) Smith, оптическое сечение в экваториальной проекции; *п* – *Anemia phyllitidis* (L.) Swartz, дистальная сторона; *р* – *Anemia phyllitidis* (L.) Swartz, проксимальная сторона; *с* – *Lygodium flexuosum* (L.) Swartz, дистальная сторона; *т* – *Lygodium flexuosum* (L.) Swartz, проксимальная сторона. Масштабная линейка: *a-o* – 20 мкм, *n-m* – 10 мкм.

ми. На дистальной стороне ребра идут с одной стороны на другую, сгущаясь по направлению к концам лучей. Ребра высокие, стройные, на каждом располагаются по пять-шесть шипов высотой 10–11 мкм. Периспорий электронно-плотный, гранулярный. Экзоспорий гомогенный, электронно-прозрачный, с высокими выростами (рис. 3, *a*).

***Anemia dregeana* Kunze, 1836**

Споры трилетные, очертания в полярном положении округло-треугольные, в экваториальном – округло-треугольные или овальные. Экваториальный диаметр 50–53 мкм. Лучи трехлуче-

вой шели разверзания длинные, не доходят до края споры на четверть длины. Спородерма состоит из экзоспория и стойкого периспория. Периспорий не отслаивается. Скульптура ребристая. Ребра на проксимальной стороне ориентированы параллельно экватору, прерываются в лучах, формируя от двух до четырех вложенных друг в друга треугольников с закругленными вершинами. На дистальной стороне ребра идут с одной стороны на другую, сгущаясь по направлению к концам лучей. На ребрах располагаются невысокие шипы высотой 6–7 мкм. Периспорий электронно-плотный, гранулярный. Экзоспорий гомогенный, электронно-прозрачный, с очень вы-

Таблица 2. Сравнительная характеристика морфологических признаков спор Schizaeaceae некоторых ископаемых видов родов *Klukia* Raciborski и *Stachypteris* Pomel

Основные характеристики	<i>Klukia tyganensis</i> Krassilov	<i>Klukia tyganensis</i> Krassilov (Красилов, 1977; Krassilov, 1978)	<i>Klukia exilis</i> (Phillips) Raciborski, (Делле, 1967; Van Konijnenburg-van Cittert, 1981)	<i>Klukia westii</i> Jacob et Shukla (Gomolitzky et al., 1971)	<i>Stachypteris spicans</i> Pomel (Van Konijnenburg-van Cittert, 1981)	<i>Stachypteris psammitica</i> Gordenko (Gordenko, 2000)
Экваториальный диаметр, мкм	38.8–63.9	60	60–80 (а); 54–77 (б)	30–50, иногда более 50	40–72	30–35
Полярный диаметр, мкм	35.0–53.7	?	45–65 (а); 46–63 (б)	?	37–67	?
Толщина спородермы, мкм	1.9–3.1	?	2–6 (а); 5–7 (б)	?	3	?
Скульптура проксимальной поверхности	папиллы высотой 0.3–2.8 мкм, диаметром 0.8–5.5 мкм	бородавки или папиллы высотой до 3 мкм	низкие бугорки или бородавочки (а); бородавки диаметром 1–3 мкм (б)	гладкая или шероховатая	зерна диаметром около 1 мкм	небольшие бородавочки и короткие ребра
Диаметр ямок, мкм	3–4	3–6	3–7 (а); 3–6 (б)	2	4–5	2.5–3
Скульптура дна ямок	гладкая, иногда бугорчатая	?	? (а); бородавчатая (б)	?	на дне зерна	?
Толщина периспория, мкм	0.05–0.4	?	?	?	?	?
Толщина экзоспория, мкм	в бугорках 2.0–2.8; между бугорков 0.3–0.7	?	?	?	?	?

Примечание: (?) – нет данных, (а) – по данным Делле (1967), (б) – по данным Van Konijnenburg-van Cittert (1981).

сокими выростами, иногда с небольшими полостями (рис. 3, б).

Под *Schizaea* Smith, 1793

Schizaea dichotoma (L.) Smith, 1793

Споры билатерально симметричные, бобовидной формы, однолучевые, небольшие. Экваториальный диаметр 51–53 мкм. Очертания в полярном положении овальные, в экваториальном – бобовидные. Щель разверзания однолучевая, не доходит до края споры на толщину спородермы. Спородерма состоит из гладкого экзоспория и отслаивающегося, слабо скульптурированного периспория. Скульптура бугорчатая. Бугорки многочисленные, маленькие, сглаженные (рис. 4, н, о).

ОБСУЖДЕНИЕ

Вид *Klukia tyganensis* был описан Красиловым на основе выявленных особенностей стерильных и фертильных листьев. Так, у *K. tyganensis*, по сравнению с *K. exilis*, перышки имеют большую длину, зубчатые, спорангии более крупные. *K. westii* имеет удлиненное базальное перышко анадромного ряда, отсутствующее у *K. tyganensis*.

Изучение с помощью СМ и СЭМ спор *K. tyganensis*, извлеченных из спорангиев, не показало существенных отличий в скульптуре спор *K. tyganensis* и *K. exilis* (Красилов, 1977).

Детальное исследование спор *K. tyganensis* с применением СМ и СЭМ и сравнительный анализ со спорами *K. exilis* и *K. westii* также не выявили их значительных отличий (табл. 2). Термины “папиллы” для *K. tyganensis* (Красилов, 1977; Krassilov, 1978) и “бородавки” (*verrucae*) для *K. exilis* (Van Konijnenburg-van Cittert, 1981), указанные в табл. 2, на наш взгляд, обозначают одни и те же структурные элементы. Меньший диаметр спор, ячеек и менее выраженная скульптура спор *K. westii*, по сравнению со спорами двух других видов *Klukia*, возможно, свидетельствует об их незрелости. Подобное предположение высказывает и ван Конейнбург-ван Циттерт (Van Konijnenburg-van Cittert, 1981). Большой диапазон варьирования диаметра спор *K. tyganensis*, отмеченный нами, может указывать на то, что споры были извлечены как из зрелых, так и из незрелых спорангиев.

Исследованные споры *K. tyganensis* сходны по структуре дистальной поверхности со спорами представителей древних схизейных, относящихся к роду *Stachypteris* – *S. spicans* Pomel (Van Konijnen-

Таблица 3. Признаки спор древних представителей семейства Schizaeaceae

Таксоны	Диаметр, мкм	Скульптура поверхности			Ссылки на источники
		сетчатая	ребристая	гладкая	
<i>Klukia tyganensis</i> Krassilov	38.8–63.9	+			Данные настоящей статьи Deng, Wang, 2000 Skog, 1982 Hernandez-Castillo et al., 2006 Chandler, 1955 Chandler, 1955 Hughes, Moody-Stuart, 1966; Van Konijnenburg-van Cittert, 1992 Hughes, Moody-Stuart, 1966 Kvaček et al., 2006 Hughes, Moody-Stuart, 1966; Van Konijnenburg-van Cittert, 1992 Shalma, Bohra, 1980 Karafit, Stockey, 2008
<i>Klukiopsis jurassica</i> Deng et Wang	30			+	
<i>Pelletixia amelguita</i> J.E. Skog	28–35		+		
<i>Anemia quatsinoensis</i> Hernandez-Castillo, Stockey et Rothwell	23–50		+		
<i>Anemia colwellensis</i> Chandler	45		+		
<i>Anemia poolensis</i> Chandler	50–60			+	
<i>Pelletieria valdensis</i> Seward	75		+		
<i>Schizaeopsis americana</i> Berry	44–87		+		
<i>Schizaeopsis ekrtii</i> Kvaček	80		+		
<i>Ruffordia goepperti</i> (Dunk.) Seward	35–63		+		
<i>Schizaeangium jurassicum</i> Shalma et Bohra	40–44		+		
<i>Paralygodium meckertii</i> Karafit et Stockey	33–42			+	

Примечание: (+) – признак присутствует.

burg-van Cittert, 1981) и *S. psammitica* Gordenko (Gordenko, 2000). Основные различия касаются скульптуры их проксимальной поверхности и размеров спор (табл. 2): у спор *S. spicans* скульптурные элементы проксимальной поверхности представлены гранулами, а у *S. psammitica* – небольшими бородавочками и короткими ребрами. Экваториальный диаметр спор *S. spicans* (40–72 мкм) почти совпадает с таковым у спор *Klukia tyganensis* (38.08–63.9 мкм), хотя встречаются и более крупные споры, тогда как диаметр спор *Stachypteris psammitica* (30–35 мкм) меньше, чем у спор *K. tyganensis*.

Еще большие различия показывает сравнение трилетных спор *K. tyganensis* с подобными спорами других древних схизейных. Основное отличие заключается в скульптуре поверхности. Так, сетчатая скульптура характерна для спор *K. tyganensis*, ребристая – для спор *Pelletixia amelguita* Skog (Skog, 1982), *Anemia quatsinoensis* Hernandez-Castillo, Stockey et Rothwell (Hernandez-Castillo et al., 2006), *Pelletieria valdensis* Seward (Hughes, Moody-Stuart, 1966; Van Konijnenburg-van Cittert, 1992), *Schizaeopsis americana* Berry (Hughes, Moody-Stuart, 1966), *S. ekrtii* Kvaček (Kvaček et al., 2006), *Ruffordia goepperti* (Dunk.) Seward (Hughes, Moody-Stuart, 1966; Van Konijnenburg-van Cittert, 1992), *Schizaeangium jurassicum* Shalma et Bohra (Shalma, Bohra, 1980) и *Anemia colwellensis* Chandler (Chandler, 1955), а гладкая – для спор *Klukiopsis jurassica* Deng et Wang, (Deng, Wang, 2000), *Para-*

lygodium meckertii Karafit et Stockey (Karafit, Stockey, 2008) и *Anemia poolensis* Chandler (Chandler, 1955). Наблюдаются различия и в диаметре спор (табл. 3).

Для выявления основных диагностических признаков, характерных для спор семейства схизейных, были изучены споры некоторых современных видов этого семейства. Особое внимание уделено таксонам, споры которых имеют сходное строение со спорами представителей рода *Klukia*. Изучение морфологических особенностей спор с помощью СМ и СЭМ показало, что исследованные споры современных представителей рода *Anemia* характеризуются как трехлучевые, с экваториальным диаметром 50–63 мкм и ребристой скульптурой. Изученные споры представителей рода *Lygodium* – трехлучевые, с экваториальным диаметром 79–107 мкм и бугорчатой скульптурой; бугорки широкие, ровные, полусферические. Споры представителей рода *Schizaea* – билатерально симметричные, однолучевые, с экваториальным диаметром 51–53 мкм и бугорчатой скульптурой; бугорки многочисленные, маленькие, сглаженные. Полученные нами данные (табл. 4) совпадают с данными Трион и Люгардона (Tryon, Lugardon, 1991). Большой диапазон размеров и разнообразие скульптуры поверхностей спор, установленные этими авторами, объясняются большим числом исследованных ими видов. Споры представителей рода *Mohria* нами не изучались, но по данным Трион и Люгардона (Tryon, Lugardon, 1991), споры папоротников это-

Таблица 4. Признаки ультратонкого строения спор некоторых ископаемых (*Klukia Raciborski*) и современных (*Anemia Swartz*, *Lygodium Swartz*, *Mohria Swartz*, *Schizaea Smith*) представителей *Schizaeaceae*

Таксоны	СМ		СЭМ	ТЭМ	
	размеры, мкм	форма; апертура		перисторий	экзоспорий
<i>Klukia Raciborski</i> (<i>K. tyganensis</i> Krassilov)	38.8—63.9	округло-треугольная; трилетная	сетчатая	состоит из одного слоя: электронно-плотного, слоистого, мелкогранулярного	гомогенный, электронно-плотный с высокими выростами
<i>Anemia Swartz</i> (<i>A. phyllitidis</i> (L.) Swartz, <i>A. dregeana</i> Kunze)	50—63	округло-трехгранная; трилетная	ребристая	состоит из одного слоя: электронно-плотного, гранулярного	гомогенный, электронно-прозрачный с выростами, иногда с небольшими полостями
<i>Anemia Swartz</i> (60 видов; Tryon, Lygardon, 1991)	50—140	округло-трехгранная; трилетная	ребристая, сетчатая, бугорчатая	состоит из одного слоя: тонкого, гранулярного	гомогенный, формирующий шипы и столбики
<i>Lygodium Swartz</i> (L. <i>scandens</i> (L.) Swartz, L. <i>volubile</i> Swartz, L. <i>ja-ponicum</i> (Thund.) Swartz, L. <i>flexuosum</i> (L.) Swartz)	74—107	округло-трехгранная; трилетная	бугорчатая; бугорки разного размера	состоит из трех слоев: внутреннего — тонкого, гранулярного; среднего — неравномерно утолщенного, гомогенного; наружного — волокнисто-гранулярного, прерывистого	гомогенный, ровный, светлый
<i>Lygodium Swartz</i> (20 видов; Tryon, Lygardon, 1991)	53—127	округло-трехгранная; трилетная, редко моно-летная	сфероидально-бугорчатая, крупно-бугорчатая, крупно-сетчатая	состоит из трех слоев: внутреннего — тонкого, среднего — неравномерно утолщенного с продольными элементами; наружного — плотного	гомогенный, ровный, светлый
<i>Mohria Swartz</i> (Tryon, Lygardon, 1991)	67—107	тетраэдрально-округлая; трилетная	ребристая	состоит из одного слоя: тонкого, с маленькими сферическими элементами	гомогенный с большими выростами
<i>Schizaea Smith</i> (Tryon, Lygardon, 1991)	37—97	сфероидальная; монолетная	ребристая, сетчатая, бугорчатая, ямчатая	состоит из одного слоя: тонкого, электронно-плотного, с гранулами различного размера	неравномерный по толщине, формирует скульптуру

го рода трехлучевые с экваториальным диаметром 67–107 мкм и ребристой скульптурой (табл. 4).

На основании проведенных нами исследований скульптуры поверхности спор представителей родов *Klukia*, *Anemia* и *Lygodium*, а также привлечения литературных данных был выполнен сравнительный анализ спор некоторых представителей семейства схизейных. По мнению ван Конейненбург-ван Циттерт (*Van Konijnenburg-van Cittert*, 1992), споры *Klukia* и *Stachypteris* имеют сходное строение со спорами *Lygodium*. Сурова (1985) выявила большое сходство во внешнем строении спор современного вида *Lygodium reticulatum* и ископаемого *Klukia exilis*, основываясь на анализе микрофотографий в публикации Гарриса (*Harris*, 1977), а также предположила, что споры *Lygodium reticulatum* с одинаковой скульптурой дистальной и проксимальной поверхностей являются наиболее примитивными. По мнению этого автора, род *Lygodium* среди современных схизейных папоротников обладает наиболее примитивным типом спор. Этой точки зрения придерживаются и другие исследователи (*Bower*, 1926; *Болховитина*, 1961).

Н.А. Болховитина (1961) считает, что споры представителей родов *Klukia* и *Anemia* имеют одинаковую и, как отмечает автор (*Болховитина*, 1961, с. 112), “ребристую” скульптуру, сближающую их с представителями родов *Mohria*, *Schizaeopsis*, *Ruffordia* и *Pelletieria* (у *Болховитиной Pelletieria*). Интересно заметить, что *Болховитина* на основе данных только световой микроскопии сделала вывод о том, что скульптурные элементы спор рода *Lygodium* формирует периспорий, что было подтверждено трансмиссионными электронно-микроскопическими исследованиями (*Lugardon*, 1974; *Сурова*, 1981, 1985).

Красилов на основании анализа морфологического строения спор схизейных делает вывод о том, что “...по спорам современный род *Lygodium* с преимущественно бугорчатой или сетчатой скульптурой стоит особняком от родов *Anemia*, *Mohria* и *Schizaea*. Такое же разделение намечается и среди ископаемых родов: группа *Ruffordia-Pelletieria-Schizaeopsis* с ребристыми спорами тяготеет к *Anemia-Mohria* (*Hughes*, *Moody-Stuart*, 1966), а группа *Klukia-Stachypteris* – к *Lygodium*” (*Красилов*, 1977, с. 130).

Изучение ультраструктуры спородермы, проведенное нами с помощью ТЭМ, и сравнительный анализ ультратонкого строения спородермы современных и ископаемых спор показали, что изученные споры могут быть объединены в две группы: *Anemia-Klukia* и *Lygodium* (табл. 4). Споры *Klukia* и *Anemia* сходны в том, что скульптуру у них формирует экзоспорий: гомогенный электронно-плотный слой с выростами, которые отличаются лишь высотой (у спор *Anemia* они вы-

ше). Слой периспория у спор этих двух родов небольшой по толщине (табл. 2), гранулярный или более или менее ламеллярный, покрывает споры снаружи. Такой характер ультраструктуры имеют споры представителей родов *Schizaea* и *Mohria*, где скульптуру также формирует экзоспорий (*Lugardon*, 1974).

Скульптура поверхности, сформированная экзоспорием, отмечается и для дисперсных спор. Так, споры *Cicatricosisporites baconicus* *Deak* имеют экзоспорий гомогенный с канальчатой скульптурой на дистальной поверхности. Для спор *Appendicisporites erdtmanii* *Ros.* характерен более или менее гомогенный, мелкогранулярный экзоспорий, ультраструктура гребней идентична таковой других частей спородермы (*Kedves*, 1996). Экзоспорий спор *A. tricuspидatus* *Weyl. et Gr.* образован двумя слоями (*Kedves*, 1986): эктоэкзоспорием и эндоэкзоспорием. Эктоэкзоспорий принимает участие в формировании скульптуры и имеет канальчатую скульптуру, характерную и для современных спор родов *Anemia* и *Mohria*; эндоэкзоспорий равномерный по толщине. Споры *Ruffordiaspora australiensis* (*Cook.*) *Dett. et Clif.* имеют более или менее гомогенное строение спородермы, предположительно имеется внутренний слой (*Dettman*, *Clifford*, 1992).

Сложностью строения спородермы отличаются среди прочих схизейных споры представителей рода *Lygodium*. Скульптуру поверхности спор формирует периспорий, а толстый, гомогенный экзоспорий имеет ровную поверхность. Мощный развитый периспорий состоит из трех слоев: тонкого, гомогенного наружного, электронно-плотного и гранулярного внутреннего и формирующего скульптуру поверхности среднего.

По данным *Суровой* (1985), изучавшей живые и ацетоллизированные споры рода *Lygodium* с помощью ТЭМ, скульптуру спор представителей данного рода формирует бугорчатый периспорий, а экзоспорий у них гомогенный.

Аналогичную ультраструктуру с гомогенным экзоспорием имеют и ископаемые споры *L. kaulfussi* *Heer* из эоценовых отложений штата Вайоминг, США (*Manchester*, *Zavada*, 1987), при этом высказано предположение, что периспорий у данных спор, скорее всего, не сохранился. Скульптура спородермы, сформированная периспорием, и гладкая поверхность экзоспория характерны и для *Alsophilites nipponensis* (*Oishi*) *Krassil.* из аптских отложений Липовецкого угольного месторождения Приморского края (*Шуклина*, *Полевова*, 2007).

Скульптура поверхности спородермы, образованная периспорием, отмечается у некоторых современных папоротников из разных групп, например, у *Adiantopsis Fée*, *Hemionitis L.* (*Pteridaceae*), *Alsophila Brown*, *Sphaeropteris Brown ex*

Wallich, *Nephelea Tryon* (Cyatheaceae), *Dennstaedtia Bernhardtii* (Dennstaedtiaceae), *Selliguea Bory* (Polypodiaceae) (Lugardon, 1974). По-видимому, такой тип формирования скульптуры поверхности спор характерен для различных групп папоротников.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В настоящей работе представлены данные о строении спородермы спор *Klukia tyganensis* и результаты сравнения ультратонкого строения спор современных и ископаемых папоротников семейства схизейных. Установлено, что по ультраструктуре спородермы споры *K. tyganensis* ближе всего к спорам представителей рода *Anemia*: скульптуру у них формирует электронно-плотный экзоспорий с выростами. Различия состоят в высоте этих выростов: у *K. tyganensis* — 2.0–2.8 мкм, у *Anemia* — 6.0–11.0 мкм. Споры представителей рода *Lugodium* отличаются не только от спор *Klukia*, но и от спор остальных представителей семейства тем, что скульптуру у них формирует трехслойный периспорий, а экзоспорий — ровный, гомогенный.

Обобщение полученных данных позволило выявить основные особенности ультраструктуры спородермы, характерные для всех изученных представителей семейства *Schizaeaceae* — массивность экзоспория; наличие электронно-плотного, гранулярного слоя в периспории, развитие тонких внутренних и/или наружных слоев в периспории. Однако вопрос о том, насколько ультраструктура спородермы спор *Klukia tyganensis* типична для спор всего рода *Klukia* и какие признаки строения спородермы этого рода можно считать примитивными, а какие продвинутыми, пока остается открытым.

Необходимо также помнить, что “...вынужденно экстраполируя данные по одному представителю на весь таксон, мы принимаем случайно выбранного представителя таксона за самого типичного, лишаясь возможности как оценить изменчивость современных друг другу представителей, так и проследить их морфологическую эволюцию во времени” (Завьялова, 2004, с. 76). Таким образом, для точной видовой диагностики ископаемых спор и выявления как родовых, так и видовых признаков, следует изучать как можно большее количество представителей того или иного таксона.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барыкина Р.П., Веселова Т.Д., Девятков А.Г. и др.* Основы и методы ботанической микротехники. Справочное руководство. М.: Изд-во МГУ, 2004. 312 с.
- Болховитина Н.А.* Ископаемые и современные споры семейства схизейных. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 196 с. (Тр. Геол. ин-та АН СССР. Вып. 40).
- Вахрамеев В.А., Долуденко М.П.* Верхнеюрская и нижнемеловая флора Буреинского бассейна и ее значение для стратиграфии. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 135 с. (Тр. Геол. ин-та АН СССР. Вып. 54).
- Вахрамеев В.А., Котова И.З.* Граница юры и мела в свете палинологических данных // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1980. № 2. С. 62–69.
- Гайер Г.* Электронная гистохимия. М.: Мир, 1974. 488 с.
- Делле Г.В.* Среднеюрская флора Ткварчельского угленосного бассейна // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. 1967. Сер. 8. Вып. 6. С. 51–132.
- Жизнь растений. Т. 4. Мхи. Плауны. Хвощи. Папоротники. Голосеменные растения / Ред. И.В. Грушвицкий, С.Г. Жилин. М.: Просвещение, 1978. 447 с.
- Завьялова Н.Е.* Проблемы и перспективы электронно-микроскопических исследований в палеопалинологии // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2004. Т. 109. Вып. 1. С. 75–80.
- Корчагина И.А.* Систематика высших споровых растений с основами палеоботаники. СПб.: Изд-во СПбГУ, 2006. 696 с.
- Красилов В.А.* *Klukia* и палеошироты // Палеонтол. журн. 1977. № 1. С. 127–133.
- Куприянова Л.А., Алешина Л.А.* Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР. Т. 1. Л.: Наука, 1972. 170 с.
- Маркевич В.С.* Меловая палинофлора севера Восточной Азии. Владивосток: Дальнаука, 1995. 200 с.
- Маркевич В.С., Бугдаева Е.В.* Палинологическое обоснование возраста пограничных отложений юры и мела в Буреинском бассейне (Российский Дальний Восток) // Тихоокеанск. геол. 2009. Т. 28. № 3. С. 91–100.
- Мейер-Меликян Н.Р., Токарев П.И.* Морфология спор и пыльцевых зерен (терминология и концепция) // Актуальные проблемы палинологии на рубеже третьего тысячелетия. М.: Изд-во ИГиРГИ, 1999. С. 254–262.
- Решения III Межведомственного регионального стратиграфического совещания по докембрию и фанерозою Дальнего Востока СССР (Владивосток, 1978 г.). Магадан: Изд-во МСК СССР, 1982. 181 с.
- Решения IV Межведомственного регионального стратиграфического совещания по докембрию и фанерозою юга Дальнего Востока и Восточного Забайкалья (Хабаровск, 1990 г.). Хабаровск: Изд-во ХГГПИ, 1994. 123 с.
- Сурова Т.Д.* Развитие спор папоротника *Anemia phyllitidis* (Schizaeaceae). Мембранные контакты в процессе формирования экзины // Ботан. журн. 1981. Т. 66. № 3. С. 371–379.
- Сурова Т.Д.* Морфология и развитие спор представителей семейства *Schizaeaceae* Kaulf. // Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Кишинев, 1985. 17 с.
- Тахтаджян А.Л.* Высшие растения. От псилофитовых до хвойных. Т. 1. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 488 с.
- Тахтаджян А.Л.* Высшие таксоны сосудистых растений, исключая цветковые // Проблемы палеоботаники. М.: Наука, 1986. С. 135–142.
- Уикли Б.* Электронная микроскопия для начинающих. М.: Мир, 1975. 324 с.

- Шуклина А.С., Полева С.В.* Споры in situ и проблемы классификации мезозойских древовидных папоротников // Палеонтол. журн. 2007. № 3. С. 78–84.
- Appert O.* Die Pteridophyten aus dem Oberen Jura des Mamana in Südwest-Madagaskar // Schweiz. Paläontol. 1973. Abh. 94. S. 1–62.
- Axsmith B. J.* A new *Cynepteris* from the Upper Triassic of Arizona: potential implications for the early diversification of Schizaealean ferns // Int. J. Plant Sci. 2009. V. 170. № 5. P. 657–665.
- Balme B.E.* Spores and pollen grains from the Mesozoic of Western Australia. Chatswood: C.S.I.R.O., 1957. 48 p.
- Balme B.E.* Fossil in situ spores and pollen grains: an annotated catalogue // Rev. Palaeobot. Palynol. 1995. V. 87. P. 81–323.
- Bohra D.R., Sharma B.D.* Petrified schizaeaceous sporangia from the Jurassic of Rajmahal Hills, India // Ameghiniana. 1978. V. 15. P. 321–326.
- Bower F. O.* The ferns. V. 2. The Eusporangiateae and other relatively primitive ferns. Cambridge: Univ. Press, 1926. 344 p.
- Chandler M.E.* The Schizaeaceae of the south of England in early Tertiary times // Bull. Brit. Mus. Natur. Hist. (Geol.). 1955. V. 2. P. 291–314.
- Couper R.A.* British Mesozoic microspores and pollen grains // Palaeontogr. Abt. B. 1958. Bd 103. S. 77–175.
- Christensen C.* Filices novae indochinenses // Bull. Mus. Nat. Hist. Natur. 2 Sér. 1934. V. 6. № 1. P. 100–106.
- Deng S., Wang S.* *Klukiopsis jurassica* – a new Jurassic schizaeaceous fern from China // Science in China, Ser. D. 2000. V. 43. № 4. P. 356–363.
- Dettman M.E., Clifford H. T.* Phylogeny and biogeography of *Ruffordia*, *Mohria* and *Anemia* (Schizaeaceae) and *Ceratopteris* (Pteridaceae): evidence from in situ and dispersed spores // Alcheringa. 1992. № 16. P. 269–314.
- Garrison-Hanks J.* A monographic study of *Lygodium Swartz* (Pteridophyta: Lygodiaceae). PhD thesis. N.Y.: Univ. N.Y., 1998. 24 p.
- Gomolitzky N.P., Pavlov V.V., Lobanova A.V.* Some Jurassic ferns and their spores from the south-western spurs of the Gissar ridge // J. Palynol. 1971. № 7. P. 30–38.
- Gordenko N.V.* *Stachypteris Pomel* (Schizaeaceae, Filicales) with spores in situ from the Jurassic locality Peski, Moscow Region // Paleontol. J. 2000. V. 34. Suppl. 1. P. 35–39.
- Guy D.J.E.* Palynological investigations in the Middle Jurassic of the Vilhelmsfält Boring, Southern Sweden. Lund: Univ. of Lund, 1971. 104 p.
- Harris T.M.* Notes of the Jurassic flora of Yorkshire // Ann. Mag. Natur. Hist. 1946. V. 19. № 11(12). P. 357–365.
- Harris T.M.* The Yorkshire Jurassic Flora. 1. Thallophyta-Pteridophyta. L.: Brit. Mus. (Natur. Hist.), 1961. 221 p.
- Harris T.M.* Notes on two of *Raciborski's* Jurassic ferns // Acta Palaeobot. 1977. V. 18. № 1. P. 3–12.
- Hernandez-Castillo G.R., Stockey R.A., Rothwell G.W.* *Anemia quatsinoensis* sp. nov. (Schizaeaceae), a permineralized fern from the Lower Cretaceous of Vancouver Island // Int. J. Plant Sci. 2006. V. 167. № 3. P. 665–674.
- Hughes N.F., Moody-Stuart J.* Descriptions of schizaeaceous spores taken from early Cretaceous macrofossils // Palaeontology. 1966. V. 9. Pt 2. P. 274–289.
- Karafit S.J., Stockey R.A.* *Paralygodium meckertii* sp. nov. (Schizaeaceae) from the Upper Cretaceous (Coniacian) of Vancouver Island, British Columbia, Canada // Rev. Palaeobot. Palynol. 2008. V. 149. P. 163–173.
- Kaulfuss G.F.* Das Wesen der Farrenkräuter, besonders ihrer Fruchtheile. Leipzig: Cnobloch, 1827. 117 s.
- Kedves M.* Palynological investigations of pre-Quaternary sediments of Egypt. Lower part of the Nubian Sandstone in the Kharga Oasis // Z. Geol. Wiss. 1986. V. 3. P. 331–355.
- Kedves M.* Transmission electron microscopy of the fossil spores. Szeged: Univ. Sci. Szegediensi de Attila József Nominata, 1996. 149 p.
- Kedves M., Sole de Porta N.* Comparación de las esporas género *Cicatricosisporites* R. Pot. y Gell. 1933 de Hungría y Colombia // Bol. de Geol. 1963. V. 12. P. 51–76.
- Krassilov V.A.* Mesozoic lycopods and ferns from the Bureja Basin // Palaeontogr. Abt. B. 1978. Bd 166. S. 16–29.
- Kvaček J., Dašková J., Pátová R.* A new schizaeaceous fern, *Schizaeopsis ekrtii* sp. nov., and its in situ spores from the Upper Cretaceous (Cenomanian) of the Czech Republic // Rev. Palaeobot. Palynol. 2006. V. 140. P. 51–60.
- Kunze G.* Acotyledonearum Africae australioris. Recensia nova. I. Filices // Linnaea. 1836. V. 10. P. 481–570.
- Lugardon B.* La structure fine de l'exospore et de la périspore des Filicinées isosporés. II. Filicales. Commentaires // Pollen et Spores. 1974. V. 16. P. 161–226.
- Manchester S.R., Zavada M.S.* *Lygodium* foliage with intact sorophores from the Eocene of Wyoming // Bot. Gaz. 1987. V. 148. № 3. P. 392–399.
- Mickel J.T.* A monographic study of the fern genus *Anemia*, subgenus *Coptophyllum* // Iowa State J. Sci. 1962. V. 36. P. 349–382.
- Mickel J.T.* Revision of *Anemia* subgenus *Anemiorrhiza* (Schizaeaceae) // Brittonia. 1981. V. 33. P. 413–429.
- Oishi S.* Notes on some fossil ferns from the Naktong Series (Jurassic) of Korea // Hokkaido Univ. Fac. Sci. J. 1939. V. 4. P. 308–312.
- Potonié R.* Versuch der Einordnung der fossilen Sporeae dispersae in das phylogenetische System der Pflanzenfamilien. 1. Thallophyta bis Gnetales // Forschungsber. 1971. P. 11–310.
- Raciborski M.* Über die Osmundaceen und Schizaeaceen der Juraformation // Engler's Bot. Jb. 1890. V. 13. P. 1–8.
- Reed C.F.* The phylogeny and ontogeny of the Pteropsida. I. Schizaeales // Bol. Soc. Broteriana. 1947. V. 21. P. 71–173.
- Sharma B.D., Bohra D.R.* Schizaeaceous spores in situ from the Jurassic rocks of Rajmahal Hills, India // Adv. Pollen-Spores Res. 1980. V. 57. P. 257–264.
- Skog J.E.* *Pelletixia amelguita*, a new species a fossil fern in the Potomac Group (Lower Cretaceous) // Amer. Fern J. 1982. V. 72. № 4. P. 115–121.
- Skog J.E., Zimmer E.A., Mickel J.T.* Additional support for two subgenera of *Anemia* (Schizaeaceae) from data for the chloroplast intergenic spacer region trnL-F and morphology // Amer. Fern J. 2002. V. 92. № 2. P. 119–130.
- Smith A.R., Pryer K.M., Schuettpelz E. et al.* A classification for extant ferns // Taxon. 2006. V. 55. P. 705–731.
- Smith J.E.* Tentamen botanicum de filicum generibus dorsiferarum // Mém. Acad. Roy. Sci. (Turin). 1793. V. 5. P. 422.

- Swartz O.* Genera et species filicum: ordine, systematico, re-dactarum // *Schraders J. Botanik.* 1800 (1801). V. 2. P. 1–120.
- Swartz O.* Observationes botanicae genera et species Filicum illustrantes // *Schraders J. Botanik.* 1801 (1803). V. 2. P. 273–312.
- Swartz O.* Synopsis filicum earum genera et species systematice complectens. Kiel: Impensis bibliopolii novi academici, 1806. 445 p.
- Tryon A. F., Lugardon B.* Spores of the Pteridophyta: surface, wall structure, and diversity based on electron microscope studies. N.Y.: Springer, 1991. 648 p.
- Tschudy R.H., Tschudy Y.B., Craig L.C.* Palynological evaluation of Cedar Mountain and Burro Canyon Formations, Colorado Plateau. Washington: U.S. Government Printing Office, 1984. 24 p.
- Van Konijnenburg-van Cittert J.H.A.* Schizaeaceous spores in situ from Jurassic of Yorkshire, England // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 1981. V. 33. P. 169–181.
- Van Konijnenburg-van Cittert J.H.A.* Diversification of spores in fossil and extant Schizaeaceae // *Pollen et Spores.* 1991. V. 44. P. 103–118.
- Van Konijnenburg-van Cittert J.H.A.* The evolutionary development of schizaeaceous spores in situ // *Cour. Forsch. Inst. Senckenb.* 1992. V. 147. P. 109–117.
- Wallich N.* Numerical list of dried specimens of plants in the Museum of the Honl. L., 1828. 268 p.
- Watson J., Hill C.R.* Pelletixia – a new name for Pelletieria Seward (fossil) // *Taxon.* 1982. V. 31. P. 553–554.
- Wikström N., Kenrick P., Vogel J. C.* Schizaeaceae: a phylogenetic approach // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 2002. V.119. P. 35–50.
- Weyland H., Krieger W.* Die Sporen und Pollen der Aache-ner Kreide und ihre Bedeutung für die Charakterisierung des Mittleren Senons // *Palaeontogr. Abt. B.* 1953. Bd 95. № 1–3. S. 6–29.
- Yoshida A., Nishida H., Nishida M.* Permineralized schizaeaceous fertile pinnules from the Upper Cretaceous of Hokkaido, Japan. I. Schizaeopteris // *Res. Inst. Evol. Biol. Sci. Rep.* 1996. V. 8. P. 85–94.

Morphology and Ultrastructure of Spores *Klukia tyganensis* Krassilov (Schizaeaceae, Filicales) from the Berriassian of the Tyrma Depression (Russian Far East)

A. S. Avramenko and S. V. Polevova

In situ spores of the fern *Klukia tyganensis* Krassil. from the coal-bearing deposits on the right bank of the Tyrma River (Berriassian, Bureya River Basin, Tyrma Depression) have been examined using light, scanning and transmission electron microscopy. The spores of *K. tyganensis* are demonstrated to be similar in the ultrastructure of sporoderm to that of some species of the extant genus *Anemia* and to differ from the spores of *Lygodium* in the ultrastructure of perispore and exospore.

Keywords: in situ spores, sculpture, ultrastructure, sporoderm, *Klukia*, *Anemia*, *Lygodium*, ferns, Schizaeaceae