

УДК 581.332

МОРФОЛОГИЯ И УЛЬТРАСКУЛЬПТУРА СПОР ХВОЩЕЙ (*EQUISETUM*)

Н.С. Лазарева, С.В. Полева, В.М. Леунова

Изучена морфология и ультраструктура спор 18 таксонов хвощей (*Equisetum*) методами световой и сканирующей электронной микроскопии. Приведены метрические характеристики и микрографии изученных спор. Отмечены принципиальное сходство спор разных видов и изменчивость их размеров у различных образцов для видов с широким ареалом. Даны рекомендации по интерпретации спор хвощей при их массовой встречаемости в спорово-пыльцевых спектрах.

Ключевые слова: *Equisetum*, споры, ультраскульптура спородермы.

Род *Equisetum* L. s.l. (хвощ) – единственный доживший до наших дней представитель древнего класса Equisetophyta (согласно Кронквисту и др. (1966)), история которого восходит к позднему девону (Tryon A. F., Lugardon B., 1991). Несмотря на малое число видов, имеющих сходную морфологию и анатомию, род очень широко распространен как географически, так и в плане разнообразия экологических условий. Виды рода произрастают на всех континентах Земли, кроме Австралии и Антарктиды, где они известны из четвертичных отложений, а два современных австралийских вида – результат инвазии из Евразии, произошедшей в XX в. (Скворцов В.Э., 2008). Наибольшее разнообразие хвощей сосредоточено в умеренной полосе северного полушария. Работы, обобщающие экологические предпочтения видов рода, вероятно, не проводились, но наблюдения по отдельным видам показывают, что, хотя хвощи произрастают почти везде, чаще они предпочитают нарушенные и переувлажненные местообитания. Многие виды являются пионерами сукцессий, но проигрывают в конкуренции в сформированных сообществах (Husby C., 2013). Система ризомов, связывающая клон, обеспечивает растения водой и минеральными веществами, которые иногда приходится добывать со значительной глубины (корневища залегают на глубине до 4 м), что позволяет хвощам обитать на самых различных субстратах, в том числе высыхающих сверху, и защищает от таких неблагоприятных явлений, как засухи или пожары (Hauke R. L., 1963).

Род традиционно делится на два подрода – subgen. *Equisetum* и subgen. *Hippohaete* (Hauke R. L.,

1963, 1978), отличающихся устьицами (поверхностными или погруженными, соответственно). Устьица выбраны как диагностический признак потому, что их строение у хвощей очень сложное и уникальное по сравнению с другими группами сосудистых растений (Dayanandan P., 1977). Со строением устьиц коррелируют некоторые другие черты морфологии. Стебли представителей подрода *Equisetum*, как правило, однолетние, более или менее мягкие, регулярно ветвящиеся. У четырех из представителей подрода наблюдается диморфизм побегов – спороносные побеги, в отличие от вегетативных, бесхлорофилльные и неветвящиеся. У подрода *Hippohaete* стебли в большинстве случаев жесткие, долгоживущие, неветвящиеся или нерегулярно ветвящиеся (Hauke R. L., 1963, 1969). Хромосомное число (108) у всех видов рода одинаково, но в подрode *Hippohaete* хромосомы крупнее (Hauke R. L., 1978). Современные молекулярные данные в основном согласуются с морфологическими, но имеются некоторые исключения. Так, *Equisetum bogotense* Kunth, считавшийся типичным представителем подрода *Equisetum*, оказался то ли в основании рода, то ли сестринской группой к подроду *Hippohaete* (Des Marais D.L. и др., 2003, Guillon J.-M. 2004, 2007). Кроме того, *Equisetum giganteum* L., который долгое время располагался в основании всего рода *Equisetum*, по молекулярным данным помещен в подрод *Hippohaete* (Des Marais D.L. и др., 2003, Guillon J.-M. 2004, 2007). Хвощи подрода *Equisetum* распространены в умеренной и арктической зонах Северного полушария, а подрод *Hippohaete* распространен в тропиках и субтропиках, за исключением двух видов.

¹Лазарева Надежда Сергеевна – мл. науч. сотр. ботанического сада МГУ имени М.В. Ломоносова (azuretit@yandex.ru); ²Полева Светлана Вячеславовна – науч. сотр. кафедры высших растений биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова (svetlanapolevova@mail.ru); ³Леунова Валентина Михайловна – сотр. биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова (svetlanapolevova@mail.ru).

Хотя в различных источниках число видов рода сильно варьирует (от 15 до примерно 60), общепризнанными можно считать всего 15–20 (в сводке Hassler M., Swale B. (2002) указаны 16 видов и 19 гибридов, в The Plant List (2013) – 17 видов и 7 гибридов). В данной работе проанализированы споры 18 таксонов хвощей (15 видов и 3 подвида), 10 из которых относятся к подроду *Equisetum*, а 8 – к подроду *Hippochaete*.

Палиноморфология

Ацетоллизированные споры хвощей описываются во всех руководствах как алетные, сфероидальные. Во всех пособиях споры хвощей определяются по характерному растрескиванию, однако попыток проанализировать детали строения этих спор не сделано (Chester P.I., Raine J.I. 2001, Demske и др. 2013). А.Е. Бобров с соавторами (1983) отмечали в препаратах *E. fluviatile* L. преобладание растрескавшихся спор, а в препаратах *E. scirpoides* Michx. из Гренландии – большое количество деформированных спор, как и в препаратах *E. variegatum* Schleich. ex F. Weber et D. Mohr с Полярного Урала. В ряде работ обсуждается скульптура поверхности необработанных спор. При этом описываются элатеры и скульптура спородермы под элатерами (Tryon A. F., Lugardon B., 1991; Ferrarini E. и др. 1986). Ультраструктура спор, сперматозоидов и природа элатер отдельных видов хвощей изучались в целях определения общих признаков и переходных форм к другим группам Pteridophytes, как современным, так и ископаемым (Tryon A. F., Lugardon B., 1991; Kedves M, Pardutz A., 1998; Renzaglia K.S., Garbary D.J., 2001). При изучении спор хвощей (ультратонкого строения их оболочек) установлено, что они являются поровыми (Tryon A.F., Lugardon B., 1991; Rincón-Barón E.J. и др., 2001, 2013). В эволюционном плане пара развила из трилетней апертуры путем редукции, т.е. уменьшения линейных размеров апертуры и изменения внутреннего строения (Grauvogel-Stamm L., Lugardon B., 2010). Немногочисленные работы по изучению спорогенеза и формирования спородермы демонстрируют сходство этих процессов у представителей самых отдаленных видов рода (Tryon A.F., Lugardon B., 1991; Rincón-Barón E.J. et al., 2013; Lehmann H. et al., 1984; Uehara K., Kurita S., 1989). В задачи этих ультратонких исследований не входило выявление видо- или родо-специфических признаков. Несмотря на то что значимых морфологических признаков практически не выявлено, существует потребность содержательно интерпретировать находки спор

хвощей в спорово-пыльцевых спектрах разного происхождения.

Цель данного исследования – обзор обширного и разнообразного материала по спорам современных видов хвощей.

Материалы и методы

Споры исследованных видов отбирали с надежно определенных образцов, хранящихся в гербариях биологического факультета МГУ и БИН РАН.

Список исследованных хвощей:

1. *Equisetum arvense* L. 143. Саратовская обл., Татищевский р-н, 1 км западнее с. Большая Фёдоровка, старый луг в долине р. Большой Калышлей. 25.V 2008, А. Киреев.

2. *Equisetum bogotense* Kunth 7811. Depart. Amazones, Prov. Bongave. Loc. Abundant in forest clearing seepage. Hills WN (310–320°) of fomacocha. 2300–2700 m. 19.VI 1962.

3. *Equisetum boreale* Bong. 7579. (*E. arvense* ssp. *boreale* (Bong.) Tolm.). Южный берег о. Сибирякова, песчаный береговой склон р. Преображенская (Лагерная). 01.VIII 1989, Т. Бугаевская, В. Куваев.

4. *Equisetum californicum* (Milde) G.N. Jones 7812. (*E. hyemale* L. var. *californicum* Milde), Lat: 64.55 Lon: 1480.20 W. America, Alaska, р-н г. Фернбенкс, долина р. Танака, ивовые заросли. 25.VIII 2009, И. Красноборов, И. Коротатинский.

5. *Equisetum debile* Roxb. ex Vaucher 7102. Китай, провинция Юннань, определил Гхиу Эй-Мин.

6. *Equisetum diffusum* D. Don 7572. Northern Vietnam, Lao Cai Prov., Sa Pa Distr., Subnobs of Sa la fown. Ruderal, on the roadside. Nuraliev M.S. № 232. 28.XI 2010. MW.

7. *Equisetum giganteum* L. 7869. Rio-Janeiro 1904. Glesion. *Equisetum giganteum* L. Боливия. 1926, С. Юзепчук.

8. *Equisetum fluviatile* L. 7544. дер. Белое Плёсо. В воде. 29.VII 1926. В. Говорухин. MW.

9. *Equisetum hyemale* L. 7810. Рязанская обл., Касимовский р-н, близ дер. Свищево. Между реками Унжа и Ксенжа. Молодая дубрава. 23.VII 1969. В. Филин, И. Губанов. 7545 *Equisetum hyemale* L. Вологодская обл. Кирилловский р-н, в 7–9 км. к югу от дер. Топорня. Южная часть заказника Сокольский бор. Сосновый лес с березой. 3.VIII 1994, Н. Шведчикова. MW. *Equisetum hyemale* L. Санкт-Петербург, заказник Комарово. 26. VI 2014.

10. *Equisetum komarovii* Pjin ex Kom. (*Equisetum hyemale* L. ssp. *affine* (Engelm.) Calder et Roy L. Taylor) Камчатка. Березина. Вдоль дороги от пос. Козыревское до лесоучастка (4–5 км от поселка) 14. VI 1961, Л. Полякова.

11. *Equisetum laevigatum* A. Braun 7809. Fremont CO. Haines farm, ca 9 miles W of riverton on US HWY 26. Canal bank of edge of water. 13.VI 1985. June Haines.

12. *Equisetum palustre* L. 7546. Мурманская обл., Кандалакшский р-н, окрестности с. Ковда. Обочина дороги. 20.VII 1990. Д. Соколов. MW.

13. *Equisetum pratense* Ehrh. 7556. *Equisetum pratense* Ehrh. Срежняя долина, А. Хохряков.

14. *Equisetum ramosissimum* Desf. О. Кипр, Г. Полис, между городом и морем, цитрусовые плантации вдоль р. Сатвиос-Тис-Псокас. Край дороги. А. Серегин, И. Привалова. 20.V 2005.

15. *Equisetum scirpoides* Michx. 7547. Коми. Восток. Большеземельская тундра. Окрестности г. Воркута. По верхнему краю долины р. Безымянка, в пятнистой ивнячково-кустарничково-мохово-лишайниковой тундре. На пятнах и по их краю. 21.VII 1984. В. Морозов. MW.

16. *Equisetum sylvaticum* L. 7800. Владимирская обл., Гороховецкий р-н, Близ с. Миркино. У ручья, в овраге. 23.V 1971. В. Тихомиров, К. Октябрева, В. Новиков.

17. *Equisetum telmateia* Ehrh. Литва, Варенский р-н, дер. Пувочай, ольшаник на берегу ручья у склона коренного берега р. Меркис. 15. V 1982. В. Филин.

18. *Equisetum variegatum* Schleich. 7101. Вологодская обл., Кирилловский р-н, Национальный парк Русский север, окрестности дер. Коварзино. Песчано-гравийный карьер, обильно. 22.VII 2005, Н. Шведчикова.

Для световой микроскопии (СМ) образцы были подвергнуты ацетолизной обработке по стандартной методике (Hesse M. и др. 2009). Для изучения и измерения спор использовали световой микроскоп «Nikon Eclipse Ci» в глицерин-желатиновых препаратах. Каждый из шести метрических признаков измеряли в десяти повторностях. Для описания спор использовали терминологию, предложенную в работе А.Е. Боброва и др. (1983).

Для сканирующей электронной микроскопии (СЭМ) из высушенных стробилов отбирали споры и без специальной обработки наклеивали на покрытые лаком металлические столики. Столики с образцами напыляли золотом, изучали и фотографировали с помощью микроскопов «JSM-6380LA» и «Camscan-S2» при ускоряющем напряжении 30 кВ в межкафедральной лаборатории электронной микроскопии биологического факультета МГУ.

В таблице указаны средние (в скобках минимальные и максимальные) значения морфоме-

трических признаков для исследованных видов. Морфометрические и описательные признаки проанализированы методами многомерной статистики с помощью программы PAST версия 2.09 (Hammer Ø. и др., 2001).

Результаты СМ

Общее описание. Споры однопорые (однако пора часто не видна), сфероидальные, реже немного сплюснутые. Очертания во всех направлениях округлые. Если пора видна, то она небольшая, округлая, реже продолговатая, часто более или менее вдавленная (рис. 1, 3, 13, 16). Пора окружена нешироким ободком. Ацетолизированные споры теряют элатеры и обычно характерным образом растрескиваются. Щель растрескивания ровная, редко немного волнистая, делит спору на две правильные полусферы, но степень растрескивания разная, поэтому щель может быть как больше, так и меньше радиуса споры. Часто размер щели сильно варьирует даже в одном препарате.

Спородерма однослойная или двухслойная, состоит из внутреннего слоя (экзоспория) и наружного (периспория). Тонкий периспорий то свободно покрывает экзоспорий, то довольно плотно облегает спору; иногда он представлен только отдельными тонкими гладкими лоскутами; иногда периспорий не выявляется и тогда спородерма выглядит однослойной. Периспорий образует то более, то менее обширные полости, которые сильно различаются у разных спор в пределах одного препарата. Поверхность периспория обычно с волнистыми (то длинными, то короткими) складками или морщинками, часто усыпана гранулами. Гранулы то редкие и крупные, то многочисленные, но мелкие. Текстура вся неясно-пятнистая или местами пятнистая.

Анализ изменчивости спор (СМ)

Метрические признаки спор хвощей слабо отличаются по средним значениям (диаметр спор), или совсем не отличаются (толщина экзоспория, диаметр поры и ободка поры). Некоторые признаки (периспорий, щель растрескивания) сильно изменчивы и не у всех спор в препарате представлены. Наиболее надежно можно распределить виды на группы по диаметру спор (рис. 2). Наименьший диаметр имеют споры *E. boreale*, *E. palustre* и *E. scirpoides* (в среднем 31–33 мкм), но у единичных спор эти значения могут достигать 36 мкм. Однако отдельные споры *E. fluviatile* могут иметь всего 30,5 мкм в диаметре при средних размерах 38,0 мкм. Средние значения диаметра спор остальных видов значительно перекрываются, но могут

Морфометрия спор хвощей *Equisetum* (в скобках указаны минимальные и максимальные значения)

Вид	Диаметр спор, мкм	Экзоспорий, мкм	Периспорий, мкм	Диаметр поры, мкм	Диаметр ободка, мкм	Половина щели растрескивания, мкм
<i>E. arvense</i> (1)	50,1 (45,2–55,0)	0,95 (0,89–1,0)	–	–	–	29 (28,4–29,5)
<i>E. bogotense</i> (1)	40,6 (36,5–47,6)	0,89 (0,63–1,14)	4,6 (2,9–6,4)	2,4 (1,7–3,3)	7,1 (5,0–9,1)	23,4 (16,7–36,1)
<i>E. boreale</i> (1)	31,3 (28,2–33,7)	1,21 (0,8–1,56)	3,36 (2,3–5,4)	–	8,5 (6,2–10,8)	19,2 (17,4–21,0)
<i>E. californicum</i> (2)	45,7 (44,0–53,1)	1 (0,91–1,17)	6,3 (3,3–8,6)	–	–	33,6 (30,0–36,8)
<i>E. diffusum</i> (1)	36 32,5(–38,6)	1,18 (0,89–1,58)	3,3 (2,6–4,1)	–	11,1 (7,9–13,1)	31,2 (28,0–34,0)
<i>E. fluviatile</i> (1)	38 (30,5–43,2)	1,52 (0,99–2,12)	–	–	–	22,5 (16,0–43,2)
<i>E. giganteum</i> (2)	50,3 (45,8–63,6)	1,15 (0,9–1,69)	1,28 (2,0–1,6)	3,85 (3,1–4,6)	9,8 (9,0–11,6)	–
<i>E. hyemale</i> (2)	37,7 (35,1–39,8)	0,95 (0,71–1,21)	4 (3,1–5,8)	1,95 (1,3–3,2)	6,5 (4,3–9,9)	23,7 (19,9–29,4)
<i>E. laevigatum</i> (2)	43,6 (38,2–50,6)	1,27 (0,71–1,72)	7 (5,2–6,7)	3,2 (2,8–4,1)	10,9 (8,0–13,1)	–
<i>E. palustre</i> (1)	32,6 (31,0–34,1)	1,57 (1,13–2,0)	0,95 (0,43–1,4)	–	–	–
<i>E. pretense</i> (1)	43,3 (40,9–48,4)	1,81 (1,5–2,2)	1,17 (0,9–1,7)	–	–	27 (17,9–30,6)
<i>E. ramosissimum</i> (2)	51 (44,7–59,9)	0,9 (0,57–1,1)	–	–	–	29 (28,4–29,5)
<i>E. scirpoides</i> (2)	32,9 (31,2–36,5)	1,22 (1,0–1,56)	1,13 (0,7–2,0)	–	10,9 (9,3–12,3)	–
<i>E. sylvaticum</i> (1)	40,2 (37,5–47,5)	1,04 (0,8–1,27)	4,1 (2,9–5,0)	–	7,6 (6,1–8,4)	26,5 (21,0–36,8)
<i>E. telmateia</i> (1)	48 (39,6–54,3)	1,78 (1,27–2,2)	–	–	–	39,3 (32,1–45,5)
<i>E. variegatum</i> (2)	54,2 (48,9–62,6)	1,39 (1,0–1,93)	4,6 (3,6–5,3)	–	5,1	33,5 (27,7–39,9)

Примечания: (1) – группа *Equisetum*, (2) – группа *Hippochaete*, по Guillon J.-M., 2004 и Hassler M., Swale B., 2001, 2002)

быть условно разделены на две группы: споры средних размеров (36–43 мкм) и крупные споры (44–54 мкм). Споры средних размеров характерны для следующих видов: *E. diffusum*, *E. hyemale*, *E. fluviatile*, *E. sylvaticum*, *E. bogotense*, *E. pratense*. Особенно крупные споры у видов: *E. laevigatum*, *E. californicum*, *E. telmateia*, *E. arvense*, *E. giganteum*, *E. ramosissimum* и *E. variegatum*. Можно заметить закономерность в диапазоне изменчивости размеров спор. Некоторые виды (*E. boreale*, *E. palustre*,

E. scirpoides, *E. diffusum*, *E. hyemale*) имеют небольшие споры, разница крайних значений для каждого из этих видов составляет от 3 до 6 мкм. У остальных видов размеры варьируют сильнее – от 7 до 18 мкм.

По степени выраженности поры виды хвощей делятся на три группы. У *E. bogotense*, *E. hyemale*, *E. laevigatum* и *E. giganteum* пора хорошо видна и имеет четкий ободок. В исследованных образцах *E. arvense*, *E. californicum*, *E. fluviatile*, *E. palustre*,

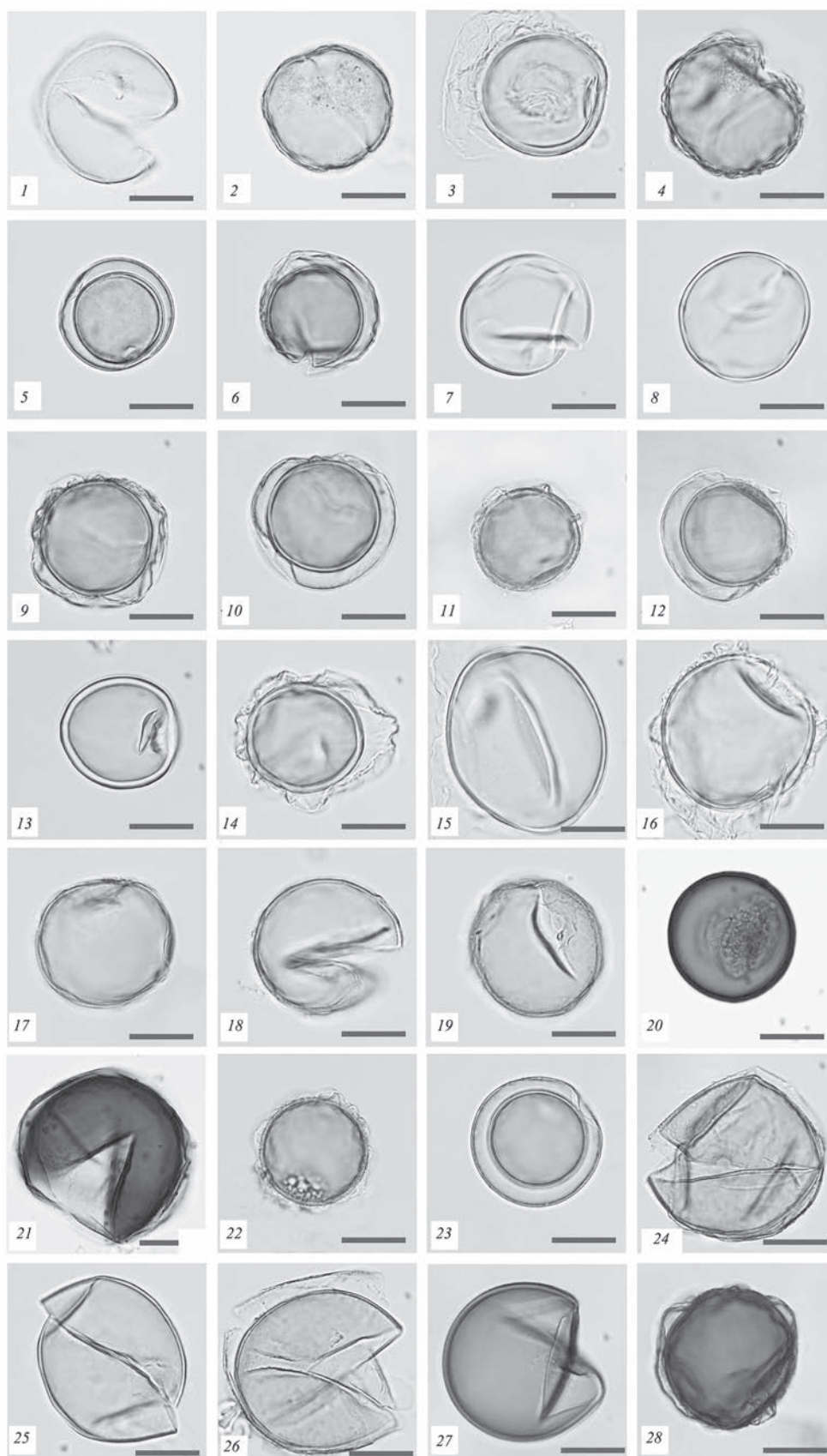


Рис. 1. Морфология спор Equisetum (СМ). Все споры сняты при одинаковом увеличении, с объективом $\times 40$: 1, 2 – *E. arvense*; 3, 4 – *E. bogotense*; 5, 6 – *E. boreale*; 7, 8 – *E. californicum*; 9, 10 – *E. diffusum*; 11, 12 – *E. fluviatile*; 13, 14 – *E. hyemale*; 15, 16 – *E. laevigatum*; 17, 18, 19 – *E. pretense*; 20, 21 – *E. ramosissimum*; 22, 23 – *E. scirpoides*; 24, 25, 26 – *E. sylvaticum*; 27, 28 – *E. variegatum* (длина масштабного отрезка 20 мкм)

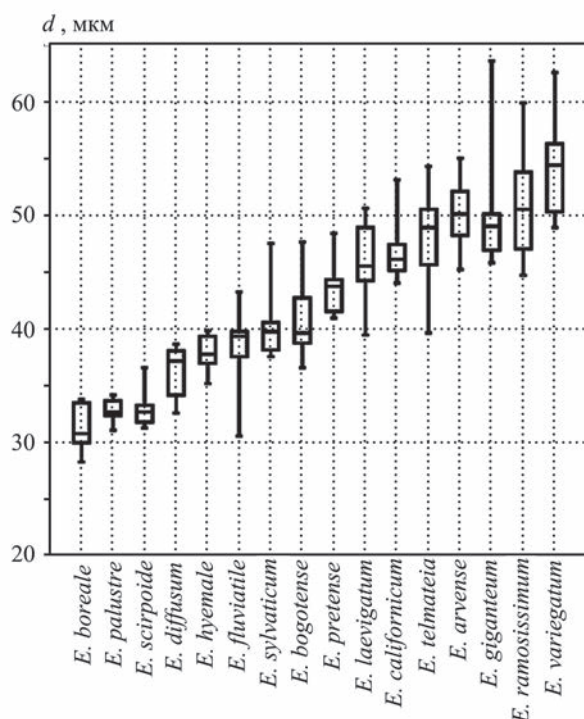


Рис. 2. Индивидуальная изменчивость диаметра спор, исследованных видов хвощей (по вертикальной оси показаны средние значения, стандартные отклонения, минимальные и максимальные значения, по горизонтальной оси указаны названия видов)

E. pretense, *E. ramosissimum* пора не выявляется. У части видов (*E. boreale*, *E. diffusum*, *E. scirpoides*, *E. sylvaticum* и *E. variegatum*) можно обнаружить плохо различимый ободок поры, а отверстия поры не видно. Заметная пора встречается обычно у спор, имеющих заметный периспорий. Однако у *E. californicum* периспорий хорошо развит, а пора не видна.

Как правило, споры хвощей характерным образом растрескиваются, но в препаратах *E. laevigatum*, *E. palustre*, *E. scirpoides* и *E. giganteum* не удалось найти ни одной треснувшей споры.

СЭМ, общее описание (рис. 3, 4, 5)

Скульптура сглажено-волнистая или морщинистая, бугорчато-гранулярная. Гранулы округлые, четко делятся на два размерных класса: крупные (около 1 мкм в диаметре) и мелкие, значительно варьирующие по размерам (0,3–0,6 мкм в диаметре). Крупные гранулы с мелко-бугорчатой поверхностью, гладкие или с ямками. Поверхность крупных гранул и пространство между ними часто покрывают густо расположенные бугорки (диаметр около 0,1 мкм), нередко слипшиеся в конгломераты. Крупные гранулы встречаются группами на поверхности спор и на элатерах. Бугорки и мелкие гранулы то более, то менее густо покрывают всю

поверхность спор, гранул и элатер. Поверхность под крупными гранулами то волнистая, то почти гладкая, то с маленькими морщинками. Морщинки часто приурочены к периметру споры, повторяя направление отслаивания элатер. В местах отслаивания расширенных концов элатер морщинок нет. Морщинки то короткие и прямые, то извилистые и ветвящиеся. Между спорой и ее отслаивающимися элатерами, а также на поверхности элатер может встречаться третья группа гранул. Это особенно крупные гранулы, отличающиеся не только своими размерами, но и правильной формой. Такие гранулы имеют мелко морщинистую поверхность, которая повторяет в миниатюре поверхность спор. Возможно, эта группа редко встречается потому, что легче всего теряется при любых манипуляциях со спорами.

У каждой споры четыре элатера. Лопатовидные расширения концов элатер раскручиваются и отслаиваются спиралевидно на двух противоположных полюсах споры. Поверхность элатер то рельефно, то сглажено струйчатая, на лопатовидных расширениях концов элатер сглаженная бугорчатая, ямчатая или струйчатая. Струи расположены косо вдоль элатер (рис. 4, 9 и 12).

Анализ многообразия ультраскульптуры поверхности спор под элатерами (СЭМ)

По ультраскульптуре периспория хвощи можно разделить на пять групп.

1. Поверхность почти гладкая. Морщинки, если и есть, то единичные, сглаженные. Гранул мало, поверхность между ними хорошо просматривается. Гранулы крупные и маленькие, очертания и тех, и других угловатые. *E. arvense* (рис. 3, 1 и 4), *E. californicum* (рис. 3, 7 и 10), *E. pratense* (рис. 4, 9 и 12).

2. Поверхность почти гладкая, с очень пологими волнами. Гранул мало, поверхность между ними хорошо просматривается. Гранулы крупные и маленькие, все округлые. *E. boreale* (рис. 3, 3 и 6), *E. hyemale* (рис. 4, 3 и 6), *E. ramosissimum* (рис. 5, 1 и 4), *E. palustre* (рис. 4, 8 и 11).

3. Поверхность почти гладкая, редко заметны пологие волны. Гранул очень много, поверхность между ними практически не видна. Гранулы крупные и мелкие, имеют угловатую или бугорчатую поверхность. Мелкие гранулы сильно изменчивы по размерам. *E. bogotense* (рис. 3, 2 и 5), *E. debile* (рис. 3, 8 и 17), *E. diffusum* (рис. 3, 9 и 12), *E. giganteum* (рис. 4, 2 и 5), *E. sylvaticum* (рис. 5, 3 и 6), *E. telmateia* (рис. 5, 7 и 10), *E. variegatum* (рис. 5, 8 и 11).

4. Поверхность имеет множество рельефных морщинок, которые хорошо заметны среди много-

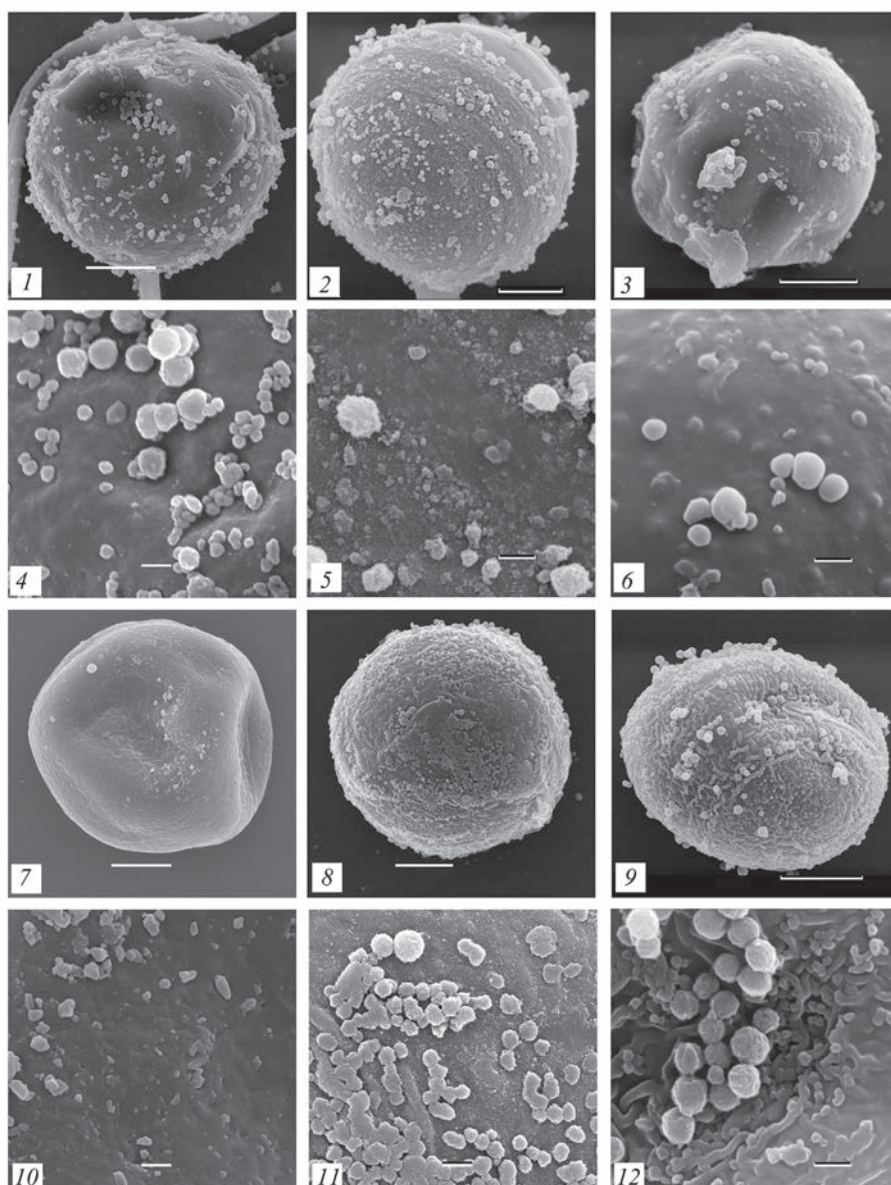


Рис. 3. Ультраскульптура спор Equisetum (СЭМ). Общий вид споры, микрофотографии поверхности спор, ультраскульптура спородермы выполнены при одинаковом увеличении $\times 10000$: 1, 4 – *E. arvense*, бугристые крупные гранулы; 2, 5 – *E. bogotense*, бугорчатые крупные гранулы; 3, 6 – *E. boreale*, гладкие гранулы; 7, 10 – *E. californicum*; 8, 11 – *E. debile*, бугорчатые крупные гранулы; 9, 12 – *E. diffusum*, бугристые крупные гранулы. Длина масштабного отрезка 10 мкм (на фотографиях 1, 2, 3, 7, 8, 9) и 1 мкм (на фотографиях 4, 5, 6, 10, 11, 12)

численных гранул. Гранулы крупные и мелкие, округлые. *E. fluviatile* (рис. 4, 1 и 4), *E. scirpoides* (рис. 5, 2 и 5).

5. Поверхность имеет много морщинок. Гранул мало, все округлые. *E. laevigatum* (рис. 4, 7 и 10), *E. komarovii*.

Обсуждение результатов

Изменчивость размеров спор хвощей скрупулезно изучена Duckett J.G. (1970). Выявлены виды, формирующие очень изменчивые по размерам споры. Показано, что ни пол, ни видовая принадлежность не связаны с размерами, но на

них сильно влияют условия произрастания и снабжения питательными веществами. Очень мелкие споры обычно нежизнеспособны, но в спорово-пыльцевые спектры они имеют шанс попасть наравне с нормально развитыми. Споры из верхушечных колосков сильно отличаются от спор из боковых. Можно только заметить, что в целом споры видов подрода *Hippochaete* немного крупнее спор подрода *Equisetum*. Однако наши данные для нескольких видов заметно отличаются от результатов, приведенных в работе Duckett J.G. (1970), что свидетельствует о еще большей изменчивости размерных харак-

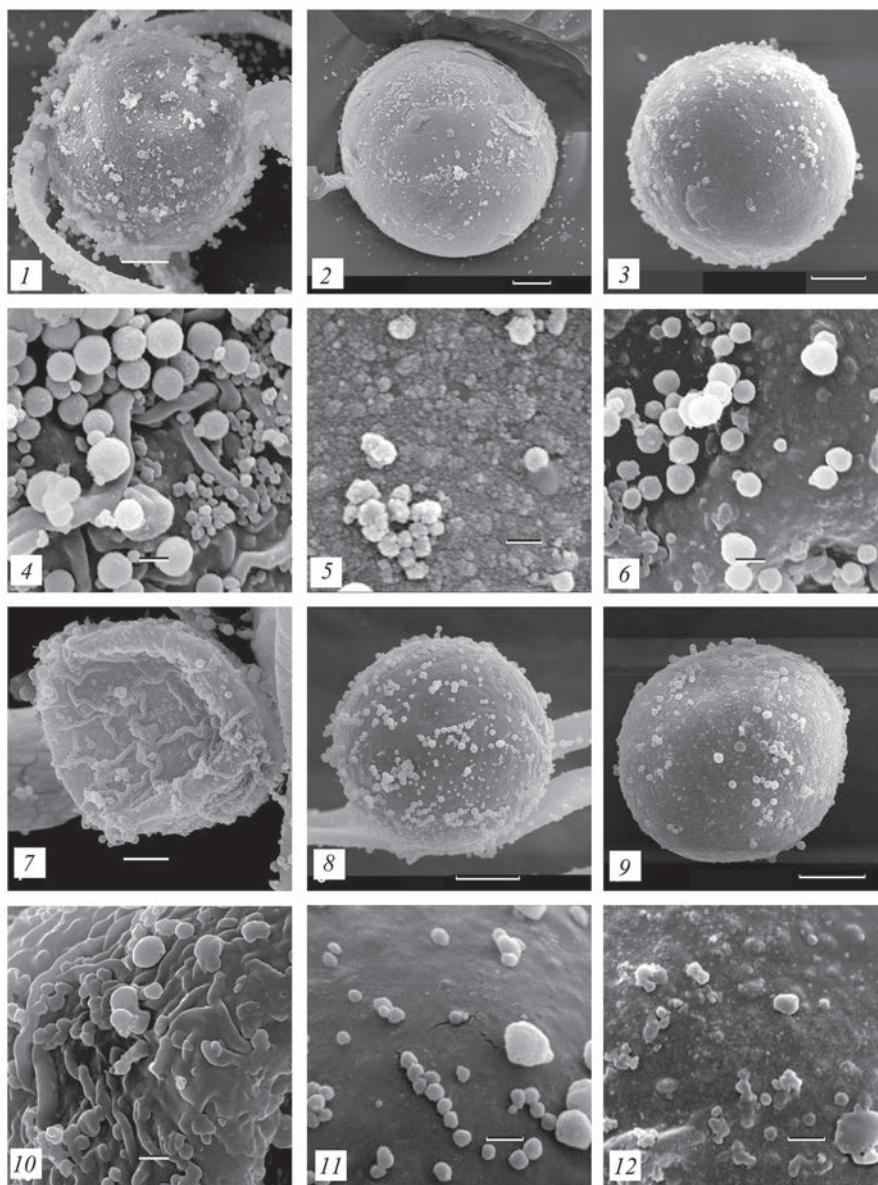


Рис. 4. Ультраскульптура спор Equisetum (СЭМ). Общий вид споры, микрофотографии поверхности спор, ультраскульптура спородермы выполнены при одинаковом увеличении $\times 10000$: 1, 4 – *E. fluviatile*, гладкие гранулы; 2, 5 – *E. giganteum*, бугорчатые крупные гранулы; 3, 6 – *E. hyemale*, гладкие гранулы; 7, 10 – *E. laevigatum*, гладкие гранулы; 8, 11 – *E. palustre*, гладкие гранулы; 9, 12 – *E. pratense*, бугорчатые крупные гранулы. Длина масштабного отрезка 10 мкм (на фотографиях 1, 2, 3, 7, 8, 9) и 1 мкм (на фотографиях 4, 5, 6, 10, 11, 12)

теристик спор хвощей из разных точек ареала одного вида.

В каждом выделенном типе скульптуры представлены все размерные классы спор, все варианты выраженности поры и щели растрескивания. Обычно ацетолизированные споры хвощей растрескиваются характерным образом на две полушеры. Те редкие случаи, когда в препаратах не было обнаружено ни одной треснувшей споры, относились к различным видам как в таксономическом, так и в хорологическом аспектах. Размеры и выраженность поры также варьируют в самых

широких пределах. Единственная заметная корреляция связывает размер поры и ее ободка, что может быть обусловлено чисто геометрическими закономерностями. Неупорядоченная изменчивость признаков ультраскульптуры поверхности спор обусловлена, вероятно, особенностями формирования спородермы. Периспорий и гранулы формируются на самом последнем этапе, поэтому небольшие различия в зрелости спор могут сильно отражаться на выраженности складок периспория и числе гранул на поверхности спородермы и элатер. Ацетолизированные споры утрачивают осо-

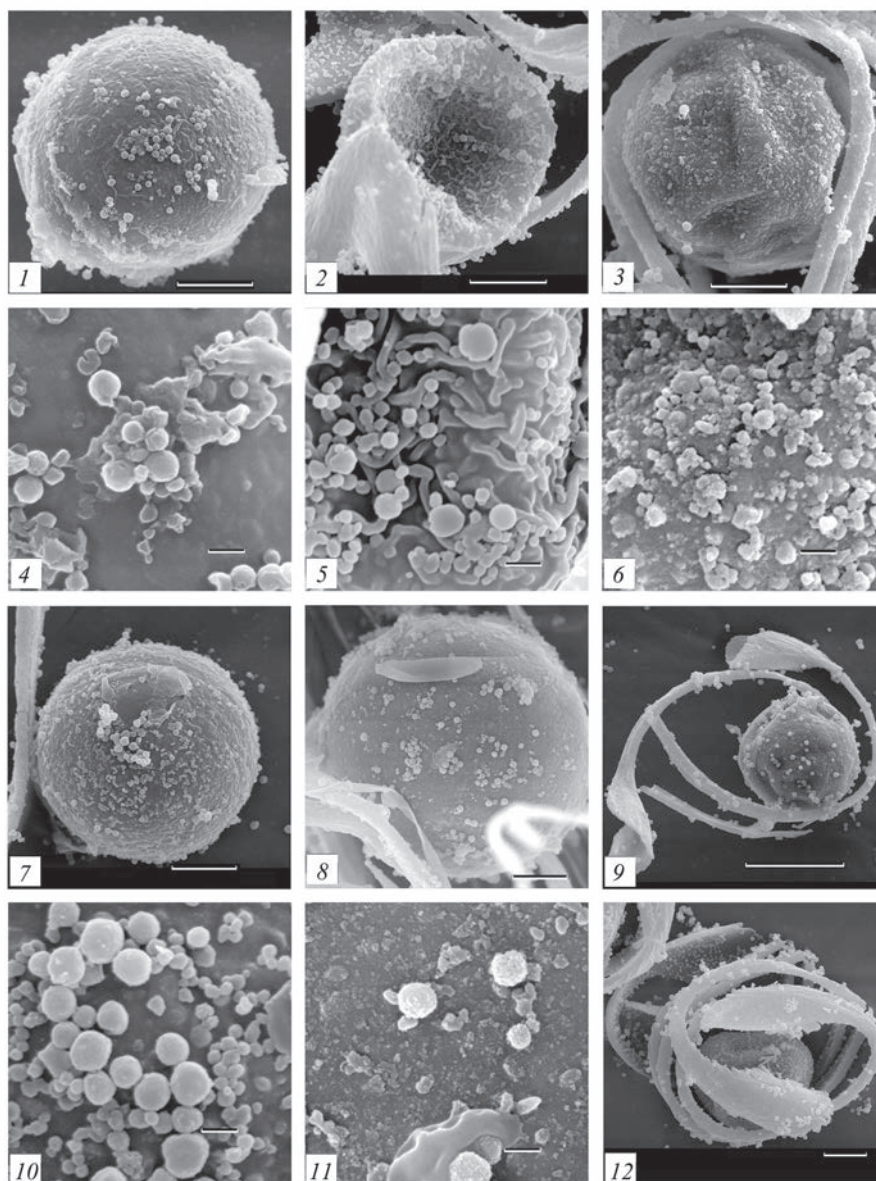


Рис. 5. Ультраскульптура спор Equisetum (СЭМ). Общий вид споры и споры с элатерами, микрофотографии поверхности спор, ультраскульптура спородермы выполнены при одинаковом увеличении $\times 10000$: 1, 4 – *E. ramosissimum*, гладкие гранулы; 2, 5 – *E. scirpoides*, бугристые крупные гранулы; 3, 6 – *E. sylvaticum*; 7, 10 – *E. telmateia*, бугристые крупные гранулы; 8, 11 – *E. variegatum*, бугорчатые крупные гранулы; 9 – *E. arvense*; 12 – *E. scirpoides*. Длина масштабного отрезка 10 мкм (на фотографиях 1, 2, 3, 7, 12), 1 мкм (на фотографиях 4, 5, 6, 10, 11) и 30 мкм на фотографии 9

бенности ультраскульптуры. В данном случае СЭМ мало способствует анализу спорово-пыльцевых спектров, хотя по ультраскульптуре даже ацетолитированных спор (наличие или отсутствию гранул и/или элатер) можно судить об их зрелости или незрелости, что важно при сопоставлении дисперсных и инситных спор (Channing A. et al., 2011).

В пределах одного в широком смысле вида (например, *E. arvense*, включая *E. boreale*; *E. hyemale*, включая *E. komarovii* и *E. californicum*) споры, по данным СМ и СЭМ, очень разнообразны. Споры даже самого обособленного с точки зрения моле-

кулярной систематики (Des Marais D.L. et al., 2003) вида *E. bogotense* ничем не выделяется среди спор других видов. Анализ места сбора исследованных образцов показывает, что особенно мелкие споры характерны для крайних северных популяций широко распространенных видов (*E. boreale* в сравнении с *E. arvense*). У тропических представителей всегда хорошо различима пора (*E. bogotense*, *E. giganteum*).

Таким образом, можно дать некоторые рекомендации по интерпретации спор хвощей в спорово-пыльцевых спектрах. Находка единичных спор

хвощей не позволяет делать каких-либо выводов. При анализе спор хвощей важно учитывать, сколько среди них имели заметную пору, сколько было треснувших, каков разброс значений метрических признаков. Очень маленькие размеры спор харак-

терны для самых экстремальных, например северных, местообитаний. Наиболее толстые оболочки встречаются у представителей группы *Equisetum*, чаще пора выявляется у видов группы *Hippochaete* (таблица).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Бобров А.Е., Куприянова Л.А., Литвинцева М.В., Тарасевич В.Ф. Споры папоротникообразных и пыльца голосеменных и однодольных растений флоры Европейской части СССР. Л., 1983. 208 с. [Bobrov A.E., Kupriyanova L.A., Litvintseva M.V., Tarasevich V.F. Spory paprotnikoobraznykh i pyl'tsa golosemennykh i odnodol'nykh rastenii flory Evropeiskoi chasti SSSR. L., 1983. 208 s.]
- Скворцов В.Э. Род *Equisetum* L. в российской и мировой флоре. Морфология, экология, таксономия. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2008. 22 с. [Skvortsov V.E. Rod *Equisetum* L. v rossiiskoi i mirovoi flore. Morfologiya, ekologiya, taksonomiya. Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. M., 2008. 22 s.]
- Channing A., Zamuner A., Edwards D., Guido D. *Equisetum* thermale sp. nov. (Equisetales) from the Jurassic San Agust in hot spring deposit, Paeagonia: anatomy, paleoecology, and inferred paleoecophysiology // Am. J. of Bot. 2011. Vol. 98. N. 4. P. 680–697.
- Chester P.I., Raine J.I. Pollen and spore keys for Quaternary deposits in the northern Pindos Mountains, Greece // Grana. 2001. Vol. 40. N 6. P. 299–387.
- Cronquist A., Takhtajan A., Zimmermann W. On the higher taxa of Embryophyta // Taxon. 1966. Vol. 15. P. 129–134.
- Dayanandan P. Stomata in *Equisetum*: A structural and functional study. Doct. Diss. (Bot.). Michigan, 1977.
- Demske D. et al. Atlas of pollen, spores and further non-pollen palynomorphs recorded in the glacial-interglacial late Quaternary sediments of Lake Suigetsu, central Japan // Quaternary International. 2013. Vol. 290–291. P. 164–238.
- Marais D.L., Smith A.R., Britton D.M., Pryer K.M. Phylogenetic relationships and evolution of extant horsetails, *Equisetum*, based on chloroplast DNA sequence data (rbcL and trnL-F) // Int. J. Plant Sci. 2003. Vol. 164. N 5. P. 737–751.
- Duckett J.G. Spore Size in the Genus *Equisetum* // New Phytologist. 1970. Vol. 69. N 2. P. 333–346.
- Ferrarini E., Campolini F., Pichi-Sermolli R.E.G., Marchetti M. Iconographia Palynologica Pteridophytorum Italiae // Webbia. 1986. Vol. 40. P. 1–202.
- Grauvogel-Stamm L., Lugardon B. Erratum to: Phylogeny and evolution of the horsetails: Evidence from spore wall ultrastructure // Rev. Palaeobot. Palynol. 2010. Vol. 159. Iss. 1–2. P. 141–142.
- Guillon J.-M. Molecular phylogeny of horsetails (*Equisetum*) including chloroplast atpB sequences. J. of Plant Research. 2007. Vol. 120. 569–574.
- Guillon J.-M. Phylogeny of horsetails (*Equisetum*) based on the chloroplast rps4 gene and adjacent noncoding sequences. System. Bot. 2004. Vol. 29. P. 251–259.
- Hammer Ø., Harper, D.A.T., Ryan P.D. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis [Электронный ресурс] // Palaeontologia Electronica. 2001. Vol. 4. N 1. P. 9. URL: http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm. (Дата обращения 04.08.2015).
- Hassler M., Swale B. Family Equisetaceae, genus *Equisetum*; world species list. [Электронный ресурс]. 2001, 2002. URL: <http://homepages.caverock.net.nz/~bj/fern/equisetum.htm> (Дата обращения 21.08.2015).
- Hauke R.L. The natural history of *Equisetum* in Costa Rica // Revista de Biología Tropical 1969. Vol. 15. P. 269–281.
- Hauke R.L. A taxonomic monograph of *Equisetum* subgenus *Equisetum* // Nova Hedwigia. 1978. Vol. 30. P. 385–455.
- Hauke R.L. A taxonomic monograph of the genus *Equisetum* subgenus *Hippochaete* // Nova Hedwigia. 1963. Vol. 8. P. 1–123.
- Hesse M., Halbritter H., Zetter R., Weber M., Buchner R., Frosch-Radivo R.A., Ulrich S. Pollen Terminology. Wien, 2009. 261 p.
- Husby C. Biology and Functional Ecology of *Equisetum* with Emphasis on the Giant Horsetails // The Bot. Rev. 2013. Vol. 79. Iss. 2. P. 147–177.
- Kedves M., Pardutz A. Ultrastructural study of X-ray irradiated spores of *Equisetum arvense* L. // Taiwania. 1998. Vol. 43. P. 215–224.
- Lehmann H., Neidhart H.V., Schlenkermann G. Ultrastructural Investigations on Sporogenesis in *Equisetum tluviatile* // Protoplasma. 1984. Vol. 123. P. 38–47.
- Renzaglia K.S., Garbary D.J. Motile Gametes of Land Plants: Diversity, Development, and Evolution // Critical reviews in plant sciences. 2001. Vol. 20. N 2. P. 107–213.
- Rincón-Barón E.J., Forero Ballesteros H.G., Gélvez Landazábal L.V., Andrés Torres G., Hilda Rolleri C. Ontogeny of strobili, sporangia development and sporogenesis in *Equisetum giganteum* (Equisetaceae) from the Colombian Andes // Rev. Biol. Trop. 2011. Vol. 59. N 4. P. 1845–1858.
- Rincón-Barón E.J., Torres G.A., Rolleri C.H. Sporogenesis and spores of *Equisetum bogotense* (Equisetaceae) from mountain areas of Colombia // Rev. Biol. Trop. 2013. Vol. 61. N 3. P. 1067–1081.
- The Plant List. A working list of all plant species. Version 1.1. [Электронный ресурс]. 2013. URL: <http://www.theplantlist.org/> (Дата обращения 24.08.2015).
- Tryon A.F., Lugardon B. Spores of the pteridophyta: surface, wall structure, and diversity based on electron microscope studies. N.Y., 1991. 648 p.
- Uehara K., Kurita S. An ultrastructural study of spore wall morphogenesis in *Equisetum arvense* // Am. J. Bot. 1989. Vol. 76. P. 939–951.

THE SPORE MORPHOLOGY AND ULTRASCULPTURE OF HORSETAILS, EQUISETUM

*N.S. Lasareva*¹, *S.V. Polevova*², *V.M. Leunova*³

The spore morphology and ultrasculpture of 18 horsetails (*Equisetum*) taxa is described by light and scanning electron microscopy. The measured characteristics and micrographics are provided. The basic similarity of spores of different species is noted as well as the variability of spore size in various samples of species with a large geographic range. Recommendations for interpretation of horsetail spores at their mass occurrence in pollen spectra are given.

Key words: *Equisetum*, Spores, The ultrasculpture of the sporoderm.

¹ Lazareva Nadezda S., The Botanic Gardens of Lomonosov Moscow State University (azuret@yandex.ru); ² Polevova Svetlana V. The Department of Higher Plants of Faculty of Biology of Lomonosov Moscow State University; ³ Leunova Valentine M. Faculty of Biology of Lomonosov Moscow State University (svetlanapolevova@mail.ru).