

УДК 582.394.72

Морфология спор и число хромосом у *Pteridium pinetorum* subsp. *sibiricum* (Dennstaedtiaceae)

И.И. Гуреева*, Е.Ю. Митренина, А.А. Кузнецов, Р.С. Романец

Томский государственный университет, Томск, Россия

*Автор для переписки: gureyeva@yandex.ru

Аннотация. Методом сканирующей электронной микроскопии (СЭМ) проведено исследование спор *Pteridium pinetorum* C.N. Page et R.R. Mill subsp. *sibiricum* Gureyeva et C.N. Page. Споры трехлучевые, тетраэдрические, мелкие, $25,9\text{--}36,3 \times 23,0\text{--}31,8$ мкм, с полусферической дистальной и выпуклой или конической проксимальной сторонами. Видимые части лучей лезуры равны половине радиуса споры, периферические части в углах споры скрыты под гранулярными отложениями. Периспорий тонкий с мелкосетчатой скульптурой, образованной тонкими нитями и почти скрытой под беспорядочно расположенными густыми гранулярными отложениями. Число хромосом определяли в материнских клетках спор на стадии первого деления мейоза. Хромосомы мелкие, гаплоидное число $n = 52$, тетраплоид.

Ключевые слова: морфология спор, сканирующая электронная микроскопия (СЭМ), число хромосом, *Pteridium*, Dennstaedtiaceae

Род *Pteridium* Gled. ex Scop. (орляк) долгое время считался монотипным, представленным единственным видом – *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, включающим два подвида и 12 региональных разновидностей (Tryon, 1941). В те же годы R. Ch. Ching (1940) и Е.В. Copeland (1947) высказывали мнение о многовидовой структуре рода, считая, что он представлен не менее чем 5–6 самостоятельными видами. Согласно последней версии POWO (2024), принятыми для мировой флоры считаются 17 таксонов *Pteridium* видового ранга. Для России приводится от 2 до 5 видов *Pteridium* в разных сочетаниях: *P. aquilinum* и *P. pinetorum* C.N. Page et R.R. Mill (Гуреева, Пейдж / Gureyeva, Page, 2005, 2008), *P. aquilinum*, *P. pinetorum*, *P. japonicum* (Nakai) Tardieu-Blot et C. Chr. и *P. tauricum* V. Krecz. ex Grossh. (Шмаков / Shmakov, 2001, 2009), *Pteridium aquilinum*, *P. pinetorum* и *P. latiusculum* (Desv.) Hieron ex Fries. (Цвелёв / Tzvelev, 2010).

В пределах *P. pinetorum* первоначально автором вида К.Н. Пейджем (Page, Mill, 1995) выделены 2 подвида: типовой subsp. *pinetorum* и subsp. *osmundaceum* (Christ) C.N. Page, в последние десятилетия описаны еще два подвида – subsp. *sibiricum* Gureyeva et C.N. Page (Гуреева, Пейдж / Gureyeva, Page, 2005) и subsp. *sajanense* Stepanov (Степанов / Stepanov, 2012).

В отечественной литературе *Pteridium* традиционно относили к семейству Hypolepidaceae Pic. Serm., в зарубежной – к Dennstaedtiaceae Lotsy. В последней системе, основанной на молекулярных данных, *Pteridium* отнесен к семейству Dennstaedtiaceae, куда включено и семейство Hypolepidaceae (Schuettpepel et al., 2016).

Согласно большому числу проведенных исследований, ультраструктура спор, выявленная с использованием электронного сканирующего микроскопа, является признаком, имеющим большое значение для филогенетики, а в некоторых случаях – для диагностики многих таксонов папоротников (Gureyeva, Kuznetsov, 2015; Vaganov et al., 2018, 2021, 2023 и др.). Полезной характеристикой для систематики и филогенетики папоротников является число хромосом. Числа хромосом выявлены для немногих видов папоротников с территории России, в частности из Сибири (Gureyeva et al., 2017).

Цель настоящего исследования – выявление морфологических и ультраструктурных характеристик спор и определение числа хромосом у одного из подвидов орляка соснякового – *Pteridium pinetorum* subsp. *sibiricum*.

Материалы и методы

Изучение спор проводили с использованием сканирующего электронного микроскопа Mini-SEM SNE-4500M (SEC Co. Ltd, Корея) в лаборатории структурного и молекулярного анализа растений (Томский государственный университет). Споры фиксировали на столике при помощи двустороннего электропроводного скотча; для уменьшения влияния заряда образцы напыляли золотом в установке Q150R S SPUTTER COATER (Quorum Technologies, Великобритания) методом термического напыления. Образцы исследовали в режиме высокого вакуума, поверхность сканировали при ускоряющем напряжении 30 кВ при увеличении до 15 000 раз. Для исследования использовали только зрелые споры, отобранные с гербарных образцов, собранных в том же местонахождении, откуда происходит паратип подвида: образец 1. «Северо-восточная окраина г. Томска, березово-сосновый массив, заросли орляка на открытых местах на вершине склона к ручью. 29.07.2015. И.И. Гуреева» (образец смонтирован на трех листах ТК-006506, ТК-006507, ТК-006508); образец 2. Там же, «05.08.2017. И.И. Гуреева» (ТК-006509).

Форму дистальной и проксимальной сторон спор определяли согласно В.К. Nayar и S. Devi (1966). Для описания скульптуры спор использовали комбинацию переведенных на русский язык терминов, использованных В.К. Nayar и S. Devi (1966), A.F. Tryon, B. Lugardon (1991) и D.B. Lellinger (2002).

Число хромосом подсчитывали в делящихся материнских клетках спор (Kawakami et al., 2010) на разных стадиях первого деления мейоза (диплотена, диакинез, метафаза I). Таким способом определяется гаплоидное число хромосом (n), поскольку на этих стадиях хромосомы представлены бивалентами. Для получения делящихся материнских клеток

спор собирали конечные перышки вай с незрелыми спорангиями, погружали их в фиксатор Кларка (96 % этиловый спирт и ледяная уксусная кислота в соотношении 3:1). Перышки собирали в тех же местообитаниях (клонах), откуда происходят образцы для исследования спор. Фиксированные перышки окрашивали 1 % ацетогематоксилином, затем извлекали спорангии из-под псевдоиндузия, где они располагаются в ряд по краю перышка, и слегка раздавливали их в насыщенном растворе хлоралгидрата. Фотографирование осуществляли на микроскопе Axio Imager A.1 (Carl Zeiss, Germany) при помощи CCD-камеры AxioCam MRc5 (Carl Zeiss, Germany) и ПО AxioVision 4.7 (Carl Zeiss, Germany). Число хромосом сравнивалось с имеющимися данными для рода *Pteridium* из международной базы по числам хромосом (Rice et al., 2015; CCDB, 2024).

Для подвида *Pteridium pinetorum* subsp. *sibiricum*, как и для вида в целом, описание морфологии спор и число хромосом приводятся впервые.

Результаты и обсуждение

Особенностью рода *Pteridium* является незначительная представленность вай со спорангиями в гербарных коллекциях. Наблюдения в природных местообитаниях на территории некоторых европейских стран – Великобритании, Италии, Австрии, Черногории – в разные годы с 2003 по 2019 г. ни разу не выявили спороносящих вай у *P. aquilinum* (subsp. *aquilinum*, subsp. *atlanticum* C.N. Page и subsp. *fulvum* C.N. Page) и у *P. pinetorum* subsp. *pinetorum* из *locus classicus* в Шотландии. Широкое варьирование спороношения и отсутствие его в большинстве местообитаний для этих таксонов отмечали E. Conway (1957) и C.N. Page (1997). Что касается *P. pinetorum* subsp. *sibiricum*, в местообитании на северо-восточной окраине г. Томска, из которого происходит паратип названия подвида, указанный в протологе (Гуреева, Пейдж / Gureyeva, Page, 2005), он спороносит ежегодно в клонах, растущих на открытых местах.

Споры *P. pinetorum* subsp. *sibiricum* (рис. 1 / Figure 1) трехлучевые, тетраэдрические, в дистально-полярном и проксимально-полярном положении треугольные с широко закругленными углами и прямыми или слегка вогнутыми сторонами, в экваториальном положении дистальная сторона полусферическая, проксимальная – выпуклая. Видимые части лучей лезуры равны половине радиуса споры, периферические части в углах споры скрыты под гранулярными отложениями. Периспорий тонкий с мелкосетчатой скульптурой, образованной тонкими нитями и почти скрытой под беспорядочно расположенными и густыми гранулярными отложениями. По размерам споры *P. pinetorum* subsp. *sibiricum* относятся к мелким (по Tryon, Lugardon, 1991): экваториальный диаметр 25,9–36,3 мкм, полярная ось 23,0–31,8 мкм.

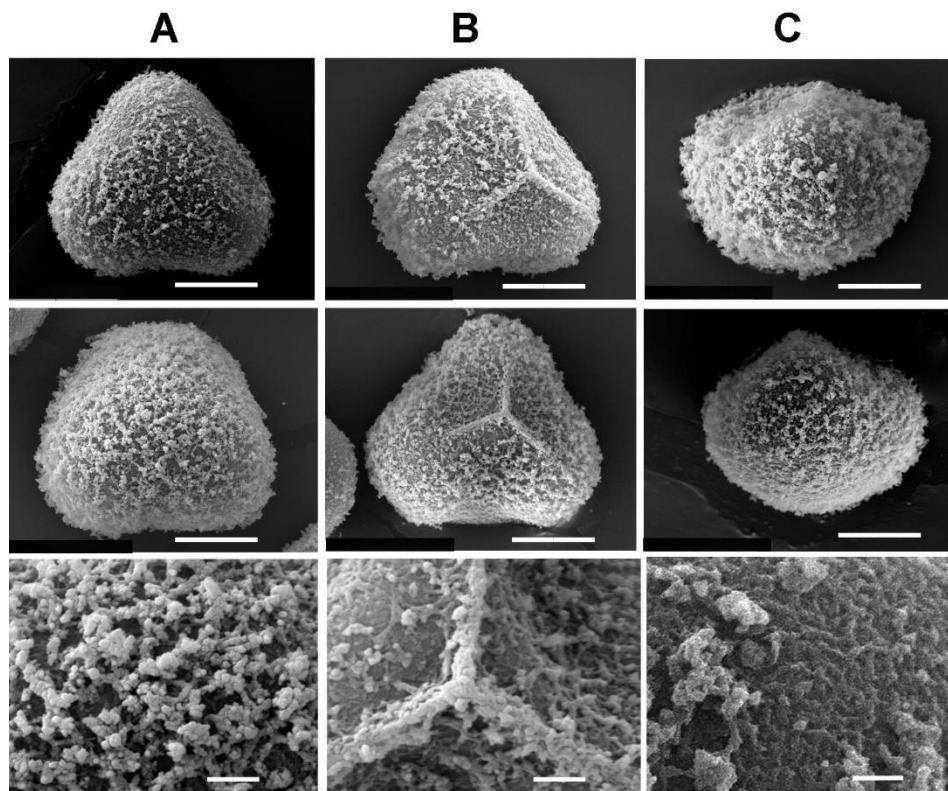


Рис. 1. СЭМ-микрофотографии спор *Pteridium pinetorum* subsp. *sibiricum*.

В колонках: *A* – споры в дистально-полярном положении; *B* – в проксимально-полярном положении; *C* – в экваториальном положении. Верхний ряд – споры с образца 1; средний ряд – споры с образца 2; нижний ряд (увеличено) – гранулярные отложения на дистальной, проксимальной и экваториальной поверхностях спор. Масштабная линейка у спор – 10 мкм, гранулярных отложений – 2 мкм

Figure 1. SEM-micrographs of spores of *Pteridium pinetorum* subsp. *sibiricum*.

In columns: *A* – spores in distal-polar position; *B* – in proximal-polar position; *C* – in equatorial position. Upper row – spores from specimen 1; middle row – spores from specimen 2; lower row (enlarged) – granular deposits on distal, proximal and equatorial surfaces of spores. Scale bar for spores – 10 μ m, for granular deposits – 2 μ m

Судя по приведенным микрофотографиям и описанию у A.F. Tryon и B. Lugardon (1991), споры изучаемого подвида по морфологическим и ультраструктурным признакам не отличаются от спор других таксонов *Pteridium*¹ – североамериканского *P. aquilinum* var. *latiusculum* (Desv.) Underv. ex A. Heller. (= *P. latiusculum* (Desv.) Hieron), центрально-южноамериканских *P. aquilinum* var. *caudatum* (L.) Sadeb. (= *Pteridium caudatum* (L.) Maxon) и *P. aquilinum* var. *arachnoideum* (Kaulf.) Brade (= *Pteridium arachnoideum* (Kaulf.) Maxon). Для спор изученных таксонов

¹ В списке ранг и названия таксонов приведены как у A.F. Tryon, B. Lugardon (1991), в скобках – принятые названия по версии POWO (2024).

Pteridium A.F. Tryon и B. Lugardon (1991) указывают близкий диапазон размеров спор: 23–39 мкм, B.K. Nayag и S. Devi (1968) для неацетолизированных спор *P. aquilinum* приводят размеры 22 × 32 мкм.

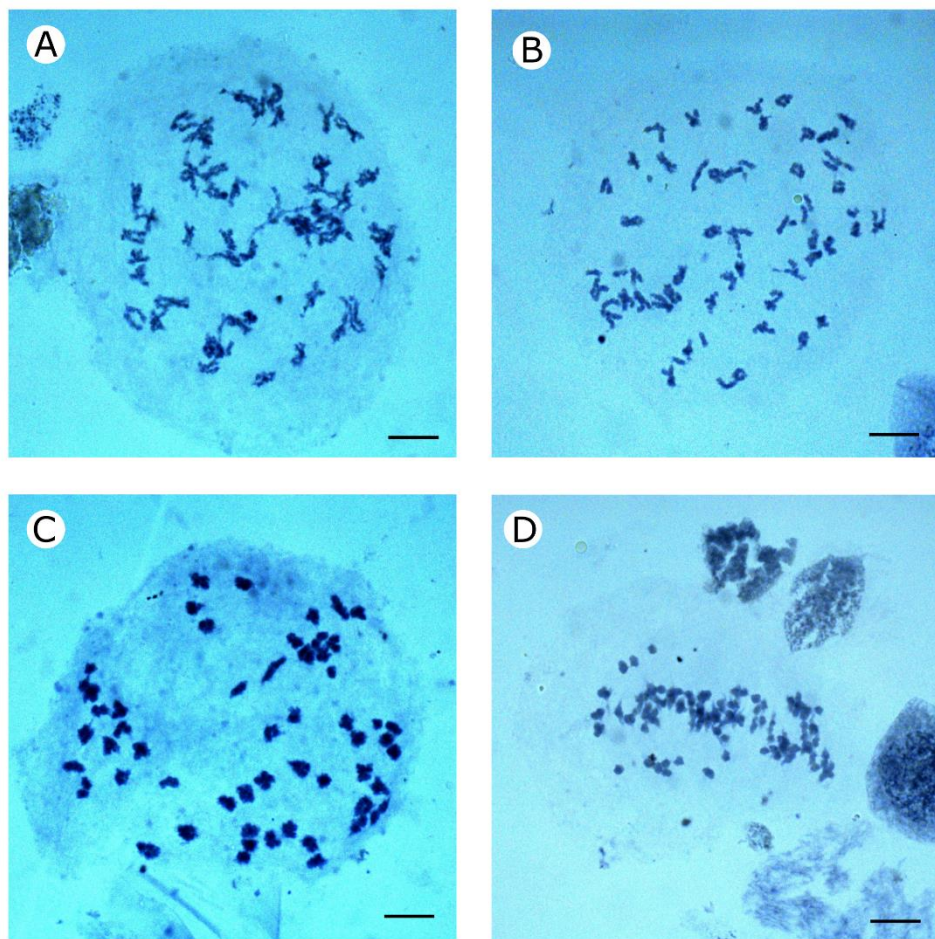


Рис. 2. Материнские клетки спор *Pteridium pinetorum* subsp. *sibiricum* на разных стадиях первого деления мейоза, гаплоидное число хромосом $n = 52$:

A – ранняя диплоте́на; *B* – поздняя диплоте́на; *C* – диакинез; *D* – метафа́за I.

Масштабная линейка 10 мкм

Figure 2. Mother cells of *Pteridium pinetorum* subsp. *sibiricum* spores at different stages of the first meiotic division, haploid number of chromosomes $n = 52$:

A – early diplotene; *B* – late diplotene; *C* – diakinesis; *D* – metaphase I. Scale bar 10 μm

Ультраструктурные признаки спор специфичны для рода и позволяют отличать споры *Pteridium* от спор других родов папоротников, имеющих тетраэдрическую форму; видовых отличий по признакам спор нет. Данные о числе хромосом у *Pteridium* представлены в Международной базе по числам хромосом Chromosome Counts Database (Rice et al., 2015; CCDB, 2024). Для *Pteridium aquilinum* и его внутривидовых таксонов из Северного

полушария чаще всего указывают гаплоидное число хромосом $n = 52$ (Manton et al., 1986; Bir, 1996), для таксонов из Южного полушария *P. arachnoideum* (Kaulf.) Махон и *P. esculentum* (G. Forst.) Cockayne соматическое число хромосом приводят как $2n = 208$ и $2n = 104$ соответственно (Jarrett et al., 1968; Tindale, Roy, 2002). По данным С.Н. Page (1997), *P. aquilinum* является тетраплоидом с $n = 52$, $2n = 104$.

Нами впервые определено число хромосом у *Pteridium pinetorum* subsp. *sibiricum* в популяциях из лесного массива на окраине г. Томска. Хромосомы мелкие, гаплоидное число $n = 52$ (рис. 2 / Figure 2). Таким образом, гаплоидное число хромосом у таксонов *Pteridium* из Северного полушария одинаково и равно 52, то есть почти все таксоны *Pteridium* являются тетраплоидами. Косвенно об одинаковом числе хромосом у разных таксонов *Pteridium* свидетельствуют не отличающиеся по размерам споры.

ЛИТЕРАТУРА

- Гуреева И.И., Пейдж К.Н. К вопросу о систематическом положении орляка в Сибири // Систематические заметки по материалам Гербария им. П.Н. Крылова Томского государственного университета. 2005. № 95. С. 18–26.
- Гуреева И.И., Пейдж К.Н. Род *Pteridium* (Hypolepidaceae) в Северной Евразии // Бот. журн. 2008. Т. 93, № 6. С. 915–934.
- Степанов Н.В. Новый подвид *Pteridium pinetorum* С.Н. Page et R.R. Mill (Hypolepidaceae) из Западного Саяна // Систематические заметки по материалам Гербария им. П.Н. Крылова Томского государственного университета. 2012. № 105. С. 8–14.
- Цвелёв Н.Н. Род орляка *Pteridium* (Hypolepidaceae) в Восточной Европе и Северной Азии // Бот. журн. 2005. Т. 90, № 6. С. 891–896.
- Цвелёв Н.Н. О видах орляка (*Pteridium* Gled. ex Scop., Hypolepidaceae) в России // Бюллетень МОИП. Отд. биол. 2010. Т. 115, № 4. С. 73–76.
- Шмаков А.И. Конспект папоротников России // Turczaninowia. 2001. Т. 4, № 1–2. С. 36–72.
- Шмаков А.И. Конспект папоротников Северной Азии // Turczaninowia. 2009. Т. 12, № 3–4. С. 88–148.
- Bir S.S. Cytology of some ferns from the Nilgiris, south India III // Brit. Fern Gaz. 1996. Is. 15. P. 141–149.
- CCDB [2024]: Chromosome Counts Database, version 1.66. URL: <https://ccdb.tau.ac.il/> (дата обращения: 06.10.2024).
- Ching R.Ch. On the natural classification of the family «Polypodiaceae» // Sunnyatsenia. 1940. Vol. 5. P. 201–268.
- Conway E. Spore production in Bracken (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn) // Journal of Ecology. 1957. Vol. 45. P. 273–284.
- Copeland E.B. Genera filicum, the genera of ferns. Waltham: Chronica Botanica Co., 1947. 247 p.
- Gureyeva I.I., Kuznetsov A.A. Spore morphology of the north Asian members of Cystopteridaceae // Grana. 2015. Vol. 54, is. 3. P. 213–235. <https://doi.org/10.1080/00173134.2015.1048824>
- Gureyeva I.I. Mitrenina E.Yu., Ulko D.O. Cystopteridaceae. In: K. Marhold & J. Kucera (eds) IAPT/IOPB chromosome data 26 // Taxon. 2017. Vol. 66, is. 6. P. 1489–1490 [print version]; P. E9–E10 [online version]. <https://doi.org/10.12705/666.30>

- Jarrett F.M., Manton I., Roy S.K. Cytological and taxonomic notes on a small collection of living ferns from Galapagos // Kew Bull. 1968. Vol. 22. P. 475–480.
- Kawakami S.M., Kawakami S., Kato J., Kondo K., Smirnov S.V., Damdinsuren O. Cytological study of a fern *Cystopteris fragilis* in Mongolian Altai // Chromosome Botany. 2010. Vol. 5, Iss. 1. P. 1–3. <https://doi.org/10.3199/iscb.5.1>
- Lellinger D.B. A modern multilingual glossary for taxonomic pteridology. Washington: American Fern Society Inc., 2002. 263 p. (Pteridologia; vol. 3).
- Manton I., Lovis J.D., Vida G., Gibby M. Cytology of the fern flora of Madeira // Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.). Bot. 1986. Vol. 15, is. 2. P. 123–161.
- Nayar B.K., Devi S. Spore morphology of the Pteridaceae I. The Pteridoid Ferns // Grana Palynologica. 1966. Vol. 6. P. 476–502. <https://doi.org/10.1080/00173136609430036>
- Nayar B.K., Devi S. Spore Morphology of the Pteridaceae III. The Dicksonioid, Dennstaedtioid and Lindsayioid Ferns // Grana. 1968. Vol. 8, is. 1. P. 185–203. <https://doi.org/10.1080/00173136809427464>
- Page C.N. The ferns of Britain and Ireland. 2nd ed. Cambridge: Cambridge University Press, 1997. 540 p.
- Page C.N., Mill R.R. Scottish bracken (*Pteridium*): new taxa and a new combination // Botanical Journal of Scotland. 1995. Vol. 47. P. 139–140.
- POWO [2024]: Plant of the World Online. Published on the Internet / Royal Botanic Garden, Kew. URL: <http://www.plantsoftheworldonline.org/> (дата обращения: 06.10.2024).
- Rice A., Glick L., Abadi S., Einhorn M., Kopelman N.M., Salman-Minkov A., Mayzel J., Chay O., Mayrose I. The Chromosome Counts Database (CCDB) – a community resource of plant chromosome numbers // New Phytologist. 2015. Vol. 206. P. 19–26. <https://doi.org/10.1111/nph.13191>
- Schuettpelz E., Schneider H., Smith A.R., Hovencamp P., Prado J., Rouhan G., Salino A., Sundue M., Almeida T.E., Parris B. [et al.]. A community-derived classification for extant lycophytes and ferns // Journal of Systematics and Evolution. 2016. Vol. 54, is. 6. P. 563–603.
- Tryon R.M. A revision of the genus *Pteridium* // Rhodora. Journal of the New England Botanical Club. 1941. Vol. 43, Iss. 505. P. 1–31, 37–67.
- Tryon A.F., Lugardon B. The spores of pteridophytes: surface, wall structure, and diversity based on electron microscopy studies. New York et al.: Springer-Verlag, 1991. 648 p.
- Tindale M.D., Roy S.K. A cytotaxonomic survey of the Pteridophyta of Australia // Austral. Syst. Bot. 2002. Vol. 15. P. 839–937.
- Vaganov A.V., Gureyeva I.I., Shmakov A.I., Kuznetsov A.A., Romanets R.S. Spore morphology of *Taenitis*, *Syngamma* and *Austrogramme* species (Pteridoideae, Pteridaceae) from South-Eastern Asia // Turczaninowia. 2018. Vol. 21, is. 3. C. 5–11. <https://doi.org/10.14258/turczaninowia.21.3.1>
- Vaganov A.V., Gureyeva I.I., Shmakov A.I., Kuznetsov A.A., Romanets R.S. Spore morphology of *Taenitis*, *Syngamma*, and *Austrogramme* species (Pteridoideae, Pteridaceae) from South-Eastern Asia and Oceania. II // Turczaninowia. 2021. Vol. 24, is. 3. C. 36–51. <https://doi.org/10.14258/turczaninowia.24.3.3>
- Vaganov A.V., Gureyeva I.I., Skaptsov M.V., Kuznetsov A.A., Romanets R.S., Salokhin A.V., Kutsev M.G., Shmakov A.I. Comprehensive analysis of relationships of the representatives of subfamily Cryptogrammoideae (Pteridaceae) // Turczaninowia. 2023. Vol. 26, is. 2. C. 5–38. <https://doi.org/10.14258/turczaninowia.26.2.1>

Поступила в редакцию 15.10.2024

Принята к публикации 20.12.2024

Цитирование: Гуреева И.И., Митренина Е.Ю., А.А. Кузнецов, Романец Р.С. Морфология спор и число хромосом у *Pteridium pinetorum* subsp. *sibiricum* (Dennstaedtiaceae) // Систематические заметки по материалам Гербария им. П.Н. Крылова Томского государственного университета. 2024. № 130. С. 30–39. <https://doi.org/10.17223/20764103.130.3>



Systematic notes..., 2024, 130: 30–39
<https://doi.org/10.17223/20764103.130.3>

Morphology of spores and chromosome count in *Pteridium pinetorum* subsp. *sibiricum* (Dennstaedtiaceae)

I.I. Gureyeva*, E.Yu. Mitrenina, A.A. Kuznetsov, R.S. Romanets

Tomsk State University, Tomsk, Russia

*Author for correspondence: gureyeva@yandex.ru

Abstract. The scanning electron microscopy study (SEM) of spores of *Pteridium pinetorum* C.N. Page et R.R. Mill subsp. *sibiricum* Gureyeva et C.N. Page was carried out. Spores examined species are trilete, tetrahedral, small, 25,9–36,3×23,0–31,8 μm with hemispherical distal side and convex of proximal side. The visible parts of the laesura arms are equal to half the spore radius, the peripheral parts in the corners of the spore are obscured by granular deposits. The perispore is thin with a fine-meshed reticulate sculpture formed by thin filaments and almost obscured by irregular and densely granular deposits. The chromosome count was determined in the mother cells of spores at the stage of the first division of meiosis. This method determines the haploid chromosome count (*n*) since at these stages the chromosomes are represented by bivalents. The chromosomes in *Pteridium pinetorum* subsp. *sibiricum* are small, the haploid chromosome count is *n* = 52.

Key words: chromosome count, scanning electronic microscopy (SEM), spore morphology, *Pteridium*, Dennstaedtiaceae.

REFERENCES

- Bir S.S. 1996. Cytology of some ferns from the Nilgiris, south India III. *Brit. Fern Gaz.*, 15: 141–149.
- CCDB [2024]: Chromosome Counts Database, version 1.66. [Electronic resource]. URL: <https://ccdb.tau.ac.il/> (Accessed 06 October 2024).
- Ching R.Ch. 1940. On the natural classification of the family «Polypodiaceae». *Sunnyatsenia*, 5: 201–268.
- Conway E. 1957. Spore production in Bracken (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn). *Journal of Ecology*, 45: 273–284.
- Copeland E.B. 1947. Genera filicum, the genera of ferns. Waltham: Chronica Botanica Co. 247 p.
- Gureyeva I.I. Mitrenina E.Yu., Ulko D.O. 2017. Cystopteridaceae. In: K. Marhold & J. Kucera (eds) IAPT/IOPB chromosome data 26. *Taxon*, 66(6): 1489–1490 [print version]; P. E9–E10 [online version]. <https://doi.org/10.12705/666.30>
- Gureyeva I.I., Kuznetsov A.A. 2015. Spore morphology of the north Asian members of Cystopteridaceae. *Grana*, 54(3): 213–235. <https://doi.org/10.1080/00173134.2015.1048824>.

- Gureyeva I.I., Page C.N. 2005. Towards the problem of the bracken taxonomy in Siberia. *Sistematicheskie zametki po materialam Gerbariya im. P.N. Krylova Tomskogo gosudarstvennogo universiteta* [Systematic notes on the materials of P.N. Krylov Herbarium of Tomsk State University], 95: 18–26. [In Russian & Latin].
- Gureyeva I.I., Page C.N. 2008. The genus *Pteridium* (Hypolepidaceae) in the Northern Eurasia. *Botanicheskij zhurnal* [Botanical journal], 93(6): 915–934. [In Russian].
- Jarrett F.M., Manton I., Roy S.K. 1968. Cytological and taxonomic notes on a small collection of living ferns from Galapagos. *Kew Bull.*, 22: 475–480.
- Kawakami S.M., Kawakami S., Kato J., Kondo K., Smirnov S.V., Damdinsuren O. 2010. Cytological study of a fern *Cystopteris fragilis* in Mongolian Altai. *Chromosome Botany*, 5(1): 1–3. <https://doi.org/10.3199/iscb.5.1>
- Lellinger D.B. 2002. A modern multilingual glossary for taxonomic pteridology: American Fern Society Inc., Washington. *Pteridologia*, 3. 263 p.
- Manton I., Lovis J.D., Vida G., Gibby M. 1986. Cytology of the fern flora of Madeira. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Bot.*, 15(2): 123–161.
- Nayar B.K., Devi S. 1966. Spore morphology of the Pteridaceae I. The Pteridoid Ferns. *Grana Palynologica*, 6: 476–502. <https://doi.org/10.1080/00173136609430036>
- Nayar B.K., Devi S. 1968. Spore Morphology of the Pteridaceae III. The Dicksonioid, Dennstaedtioid and Lindsayioid Ferns. *Grana*, 8(1): 185–203 <https://doi.org/10.1080/00173136809427464>
- Page C.N. 1997. The ferns of Britain and Ireland. 2-nd ed. Cambridge: Cambridge University Press, 540 p.
- Page C.N., Mill R.R. 1994 (publ. 1995). Scottish bracken (*Pteridium*): new taxa and a new combination. *Botanical Journal of Scotland*, 47: 139–140.
- POWO [2024]: Plant of the World Online. Published on the Internet. Royal Botanic Garden, Kew. URL: <http://www.plantsoftheworldonline.org/> (Accessed 06 October 2024).
- Rice A., Glick L., Abadi S., Einhorn M., Kopelman N. M., Salman-Minkov A., Mayzel J., Chay O., Mayrose I. 2015. The Chromosome Counts Database (CCDB) – a community resource of plant chromosome numbers. *New Phytologist*, 206: 19–26. <https://doi.org/10.1111/nph.13191>
- Schuettpelz E., Schneider H., Smith A.R., Hovencamp P., Prado J., Rouhan G., Salino A., Sundue M., Almeida T.E., Parris B. [et al.]. 2016. A community-derived classification for extant lycophytes and ferns. *Journal of Systematics and Evolution*, 54(6): 563–603.
- Shmakov A.I. 2001. Synopsis of the ferns of Russia. *Turczaninowia*, 4(1–2): 36–72. [In Russian].
- Shmakov A.I. 2009. Synopsis of the ferns of North Asia. *Turczaninowia*, 12(3–4): 88–148. [In Russian].
- Stepanov N.V. 2012. A new subspecies of *Pteridium pinetorum* C.N. Page et R.R. Mill (Hypolepidaceae) from the Western Sayan Mountains *Sistematicheskie zametki po materialam Gerbariya im. P.N. Krylova Tomskogo gosudarstvennogo universiteta* [Systematic notes on the materials of P.N. Krylov Herbarium of Tomsk State University], 105: 8–14. [In Russian & Latin].
- Tindale M.D., Roy S.K. 2002. A cytotaxonomic survey of the Pteridophyta of Australia. *Austral. Syst. Bot.*, 15: 839–937.
- Tryon R.M. 1941. A revision of the genus *Pteridium*. *Rhodora. Journal of the New England Botanical Club*, 43(505): 1–31, 37–67.
- Tryon A.F., Lugardon B. 1991. The spores of pteridophytes: surface, wall structure, and diversity based on electron microscopy studies. New York; Berlin; Heidelberg; London; Paris; Tokyo; Hong Kong; Barcelona: Springer-Verlag, 648 p.

- Tzvelev N.N. 2005. The genus *Pteridium* (Hypolepidaceae) in the Eastern Europe and Northern Asia. *Botanicheskij zhurnal* [Botanical journal], 90(6): 891–896. [In Russian].
- Tzvelev N.N. 2010. On species of the genus (*Pteridium* Gled. ex Scop., Hypolepidaceae) in Russia. *Byulleten Moskovskogo obshchestva ispytatelei prirody. Otd. biol.* [Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series], 115(4): 73–76. [In Russian].
- Vaganov A.V., Gureyeva I.I., Shmakov A.I., Kuznetsov A.A., Romanets R.S. 2018. Spore morphology of *Taenitis*, *Syngamma* and *Austrogramme* species (Pteridoideae, Pteridaceae) from South-Eastern Asia. *Turczaninowia*, 21(3): 5–11. <https://doi.org/10.14258/turczaninowia.21.3.1>
- Vaganov A.V., Gureyeva I.I., Shmakov A.I., Kuznetsov A.A., Romanets R.S. 2021. Spore morphology of *Taenitis*, *Syngamma*, and *Austrogramme* species (Pteridoideae, Pteridaceae) from South-Eastern Asia and Oceania. II. *Turczaninowia*, 24(3): 36–51. <https://doi.org/10.14258/turczaninowia.24.3.3>
- Vaganov A.V., Gureyeva I.I., Skaptsov M.V., Kuznetsov A.A., Romanets R.S., Salokhin A.V., Kutsev M.G., Shmakov A.I. 2023. Comprehensive analysis of relationships of the representatives of subfamily Cryptogrammoideae (Pteridaceae). *Turczaninowia*, 26(2): 5–38. <https://doi.org/10.14258/turczaninowia.26.2.1>.

Received 15 October 2024

Accepted 20 December 2024

Citation: Gureyeva I.I., Mitrenina E.Yu., Kuznetsov A.A., Romanets R.S. 2024. Morphology of spores and chromosome count in *Pteridium pinetorum* subsp. *sibiricum* (Dennstaedtiaceae). *Sistematicheskie zametki po materialam Gerbariya im. P.N. Krylova Tomskogo gosudarstvennogo universiteta* [Systematic notes on the materials of P.N. Krylov Herbarium of Tomsk State University], 130: 30–39. <https://doi.org/10.17223/20764103.130.3>