

С.В. Наугольных

Геологический институт РАН,
119007 г. Москва, Российская Федерация

Споры *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn и методические аспекты сравнительного анализа современных и ископаемых растений

Изучение ископаемых растений в сравнительном аспекте с близкородственными современными таксонами имеет большое значение для палеоботанических и палеоэкологических исследований, благодаря которым можно создавать актуалистические модели условий произрастания растительности геологического прошлого.

Проведено изучение спор современного папоротника *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn в сравнительном аспекте с близкими по морфологии ископаемыми спорами из позднеплейстоценовой (валдайской) палеопочвы, вскрытой во временных разрезах в северо-восточной части г. Раменское (Московская обл.). Зрелые споры *P. aquilinum* имеют более крупные размеры и более толстую спородерму, несущую тонкую гранулятную скульптуру. Слабо развитые споры имеют меньшие размеры и более тонкую и гладкую спородерму. Среди слабо развитых спор чаще встречаются субтреугольные формы, а среди хорошо развитых – округлые. Большинство изученных спор *P. aquilinum* отчетливо трилетные, с хорошо развитым трехлучевым тетрадным рубцом. Реже встречаются споры, один из лучей тетрадного рубца которых укорочен или даже полностью отсутствует. В последнем случае споры преобразуются из трилетних в монолетные. Размер спорангиев сильно варьирует в пределах одного фертильного перышка. Спорангии, расположенные дальше от края перышка, имеют более короткие спорангиофоры и, соответственно, более мелкий размер. Диаметр таких спорангиев меньше диаметра хорошо развитых спорангиев почти в три раза. Таким образом, установлена высокая изменчивость спор, принадлежавших

одному и тому же виду материнского растения. Это необходимо принимать во внимание при оценке исходного таксономического разнообразия той или иной ископаемой флоры на основе данных, полученных в ходе применения спорово-пыльцевого анализа.

Ключевые слова: споры папоротников, изменчивость спор, папоротники, *Pteridium aquilinum*, плейстоцен, голоцен.

S.V. Naugolnykh

Geological Institute, Russian Academy of Sciences,
119007, Moscow, Russian Federation

Spores of *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn and methodical aspects of comparative analysis of recent and fossil plants

The spores of the recent fern *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn are studied in comparative aspect with the morphologically similar spores from the Late Pleistocene (Valdaian) paleosol (fossil soil, FPS-profile), which is outcropped in temporal sections in northern-eastern part of Ramenskoe (Moscow region). Adult well-developed spores of *P. aquilinum* are of a larger size and bear thick sporoderm having fine granulate sculpture. Weakly developed young spores are of smaller size and bear thinner and smooth sporoderm. Young spores mostly are of subtriangular shape. Well-developed adult spores are more or less round. Most of the studied spores of *P. aquilinum* are trilete, with the well-formed trilete mark (tetrad scar). Sometimes the trilete spores with one shortened ray occur. The third ray may be even completely reduced, and the spore becomes being monolete. The size of the sporangia of *P. aquilinum* also widely vary even for one and the same fertile pinnule. The sporangia disposed on longer distance from the pinnule margin have shorter sporangiophores and smaller size. The diameter of such sporangia is smaller than the diameter of the well-developed sporangia almost in three times. The high variability of the in situ spores and the size of the sporangia is recorded on the basis of the present study. This observation should be taken in account during any research concerning reconstruction of taxonomical diversity of fossil palynofloras.

Key words: spores of ferns, variability of spores, *Pteridium aquilinum*, ferns, Pleistocene, Holocene.

Введение

Изучение ископаемых растений в сравнительном аспекте с их ближайшими современными родственниками всегда было и остается важной задачей палеоботанических и палеоэкологических исследований. Именно благодаря такому изучению можно строить актуалистические модели условий произрастания растительности геологического прошлого, что имеет большое значение для палеоэкологических, палеоклиматических и ландшафтных реконструкций. Материалы изучения растений из плейстоценовых и голоценовых отложений широко используются не только в палеонтологии, стратиграфии и палеогеографии, но и в археологии.

Морфология и систематика папоротников находятся в центре внимания как многих ботаников-неонтологов, так и палеоботаников. Таксономическое разнообразие и современных, и ископаемых папоротников очень высоко. Казалось бы, все аспекты морфологии и репродуктивной биологии современных папоротников должны быть изучены во всех возможных деталях. Однако это суждение пока справедливо далеко не для всех представителей этой группы растений.

Автор посвятил несколько своих работ изучению позднепалеозойских (преимущественно, пермских) и раннемезозойских папоротников [Naugolnykh, 1995, 2013; Наугольных, Пронин, 2014], при этом специальное внимание уделялось изучению спороношений и спор, сохранившихся в спорангиях *in situ*. В ряде случаев в качестве сравнительного материала привлекались данные о строении листьев, спорангиев и спор современных таксонов папоротников, особенно при изучении кайнозойского материала [Naugolnykh et al., 2015]. При этом выяснилось, что детальные данные о строении репродуктивных органов и инситных спор известны далеко не для всех современных папоротников.

Вновь с этой проблемой автор столкнулся при изучении плейстоценовых палеопочв (FPS-профилей) Раменского района Московской области (рис. 1). Стратиграфически эти палеопочвы относятся к калининскому горизонту валдайского надгоризонта верхнего плейстоцена (неоплейстоцена). Генетически эти палеопочвы (по-существу, единый палеопочвенный профиль, образующий катениальную систему от р. Москвы до второй террасы включительно) могут быть интерпретированы как надмерзлотные дерново-глеевые (личное сообщение А.В. Русакова, Санкт-Петербургский государственный университет; подробнее см. [Наугольных, 2013]). С раменской валдайской палеопочвой ассоциированы находки кремневых орудий, а также многочисленные и разнообразные мезо- и микрофоссилии животного и растительного

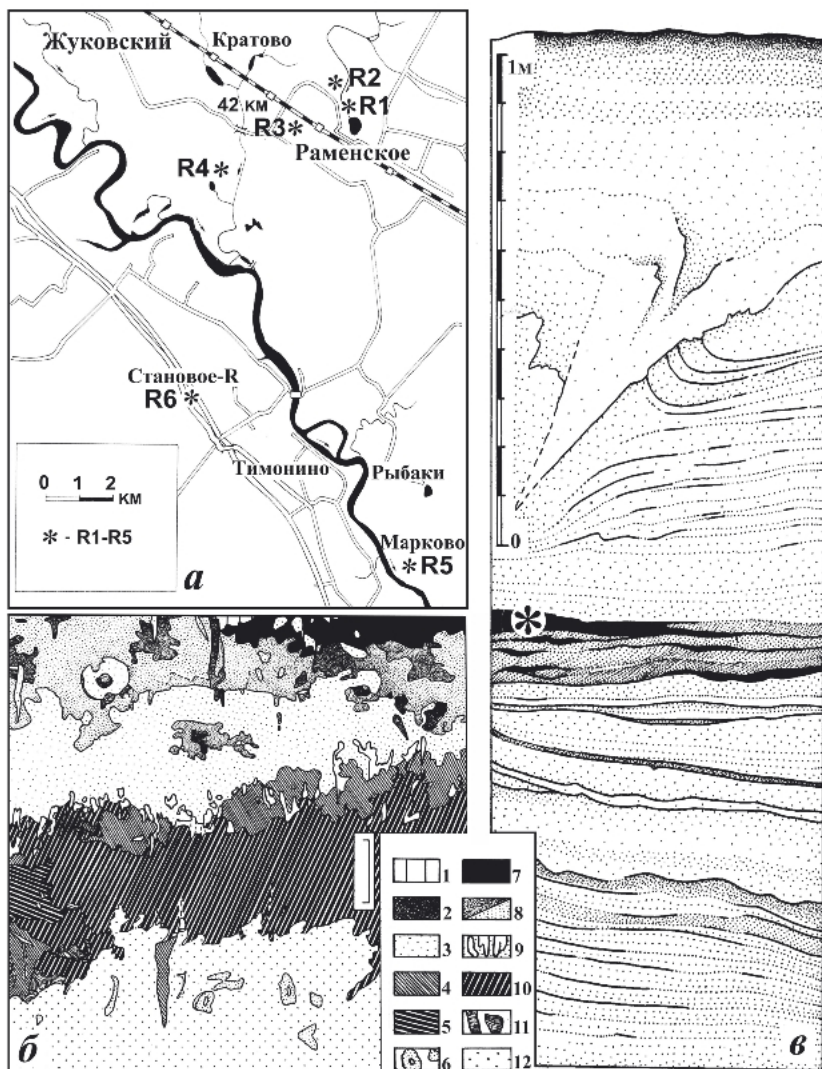


Рис. 1. Географическое и стратиграфическое расположение изученных разрезов и место сбора гербарного материала *Pteridium aquilinum*:

a – карта района исследований, R1–R6 – расположение разрезов плейстоценовых отложений; *б* – строение Раменского неоплейстоценового (валдайского) палеопочвенного профиля, разрез R2; *в* – строение Раменского неоплейстоценового (валдайского) палеопочвенного профиля, разрез R1.

происхождения. Из генетического горизонта «А» раменской палеопочвы, обнажавшейся в разрезе R1 (рис. 1, а), был получен богатый палиноспектр, в котором доминируют пыльцевые зерна сосны *Pinus* (*Haploxylon*) sp. (рис. 2, о, n) и, в меньшей степени, *P.* (*Diploxylon*) sp. (рис. 2, м, н). Кроме этого, встречается пыльца покрытосеменных *Betula* и *Alnus*, разнообразные дисперсные кутикулы, изолированные трахеиды, корни (рис. 2, к), яйцекладки почвенных членистоногих, остатки панцирных клещей-орibatид рода *Brachyrylina* (рис. 2, л; определение Е.А. Сидорчук и А.Г. Пономаренко, Палеонтологический институт РАН).

На уровне, отмеченном астериском (рис. 1, а), найдены кремневые артефакты и определен абсолютный возраст методом радиоуглеродного датирования (лабораторный номер ИГ РАН 4151), который оказался равен 22460 ± 330 .

Помимо пыльцы, в палиноспектре разреза R1 были обнаружены трилетные споры субтреугольных очертаний (рис. 2, а-и); не очень многочисленные, но хорошо сохранившиеся и в целом обладающие единым планом строения. Подавляющее большинство современных бореальных папоротников имеют споры другого строения, за исключением широко распространенного вида *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn. Однако подробные литературные данные о строении спор папоротников рода *Pteridium* немногочисленны [Tryon, Lugardon, 1991; Seebacher, 2003; Marps, Watt, 2006; Ramirez-Trejo et al., 2013; Yanez et al., 2016]. По этой причине было принято решение провести эксперимент по извлечению спор *P. aquilinum* и их изучению с акцентом на выявление различных морф и модусов изменчивости.

Условные обозначения: 1 – нарушения генетического горизонта А современной почвы; 2 – гумус генетического горизонта А современной почвы; 3 – генетический горизонт АВ современной почвы, сильно обогащенный органическим материалом; 4 – супесь генетического горизонта В современной почвы, в различной степени обогащенная органическим материалом (количество $C_{орг}$: слева вверху – более 30%; справа внизу – менее 30% от общего объема породы); 5 – супесь, незатронутая почвообразовательными процессами; 6 – ископаемые корни высших растений в генетическом горизонте А палеопочвенного профиля; 7 – сизые пятна оглеения в генетическом горизонте А ископаемой почвы (палеопочвы); 8 – обогащенный лимонитом генетический горизонт АВ палеопочвы; 9 – криогенные нарушения генетического горизонта АВ палеопочвы; 10 – вторичное замещение лимонитом крупных ископаемых корней; 11 – лимонитовые педондулы (возможно, ризоконкреции); 12 – слабо преобразованная почвообразовательными процессами супесь генетического горизонта С палеопочвенного профиля.]

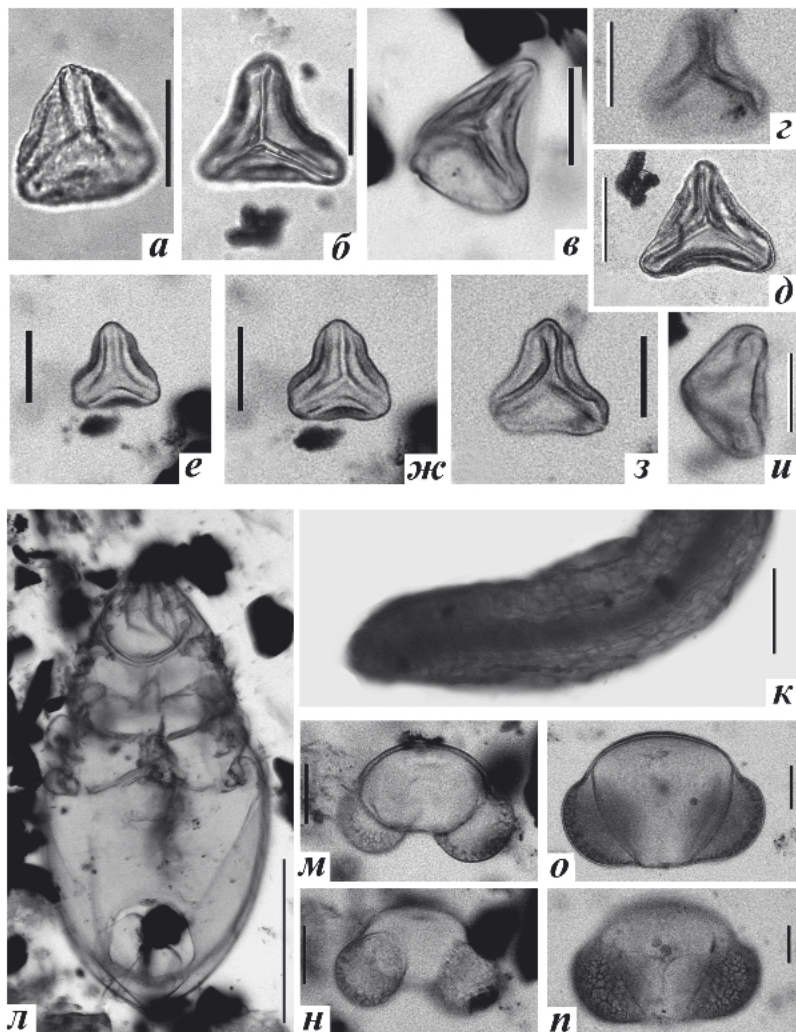


Рис. 2. Спорово-пыльцевой комплекс из генетического горизонта А Раменской палеопочвы из разреза R1, а также другие микро- и мезофоссилии, происходящие из этого же местонахождения:

a-u – споры папоротников; *к* – терминальная часть корня высшего растения; *л* – панцирь почвенного клеща – орибатиды; *м-н* – пыльцевые зерна сосны *Pinus (Diploxylon)* с разной фокусировкой; *о-п* – пыльцевые зерна сосны *P. (Haploxylon)* с разной фокусировкой. Верхний плейстоцен, валдайский надгоризонт, калининский горизонт; местонахождение R-1, Московская обл., г. Раменское. Длина масштабной линейки: 20 мкм (*a-u, м-н*); 100 мкм (*к, л*)

Материал

В качестве материала для настоящего исследования были использованы фертильные перья одной и той же вайи *Pteridium aquilinum*, собранные автором в лесу в 300 м восточнее стадиона «Сатурн», расположенного на ул. Народное Имяние (г. Раменское Московской области). Лес представляет собой участок сохранившейся аутентичной растительности с доминирующим (эдифицирующим) видом *Pinus sylvestris* L. и подлеском, состоящим из *Sorbus aucuparia* L. и *Rubus idaeus* L. Во влажных умеренно затененных участках леса и на его опушках произрастают папоротники *Pteridium aquilinum*, образующие довольно дискретные куртины. Гербарный материал был собран автором в ноябре 2014 г.

Методика

Спорангии были отделены от фертильного перышка с помощью препаровальной иглы. Далее спорангии вскрывались с помощью иглы над чистым белым листом бумаги. И сами спорангии, и их содержимое (споры) монтировались либо в постоянные препараты с глицерин-желатиновой средой для изучения в оптическом микроскопе, либо на министолики для изучения в электронном сканирующем микроскопе. Спорангии и извлеченные из них споры были изучены в сканирующем электронном микроскопе Vega Tescan MV 2300 (СЭМ), а также в оптическом микроскопе Meiji Techno-МТ 9930 в Геологическом институте РАН.

Наблюдения

Первым и наиболее неожиданным результатом изучения спор *P. aquilinum* было выявление их высокой морфологической изменчивости в пределах одного материнского растения. Различия в строении спор этого растения иногда велико настолько, что крайние члены ряда изменчивости могут быть отнесены к разным формальным палинологическим родам в соответствии с канонами и принципами формально-морфологической систематики. И размер, и очертания спор варьируют в довольно широких пределах. Форма спор меняется от округлой (рис. 3, д, справа; рис. 5, е; рис. 8, фиг. 7, внизу, 11) до субтреугольной (рис. 3, г, д, слева; рис. 5, к вверху, ж, з; рис. 7, фиг. 4; рис. 8, фиг. 2, 7, вверху, 9, 10, 16) и даже до треугольной с вогнутыми краями (рис. 8, фиг. 13, 14).

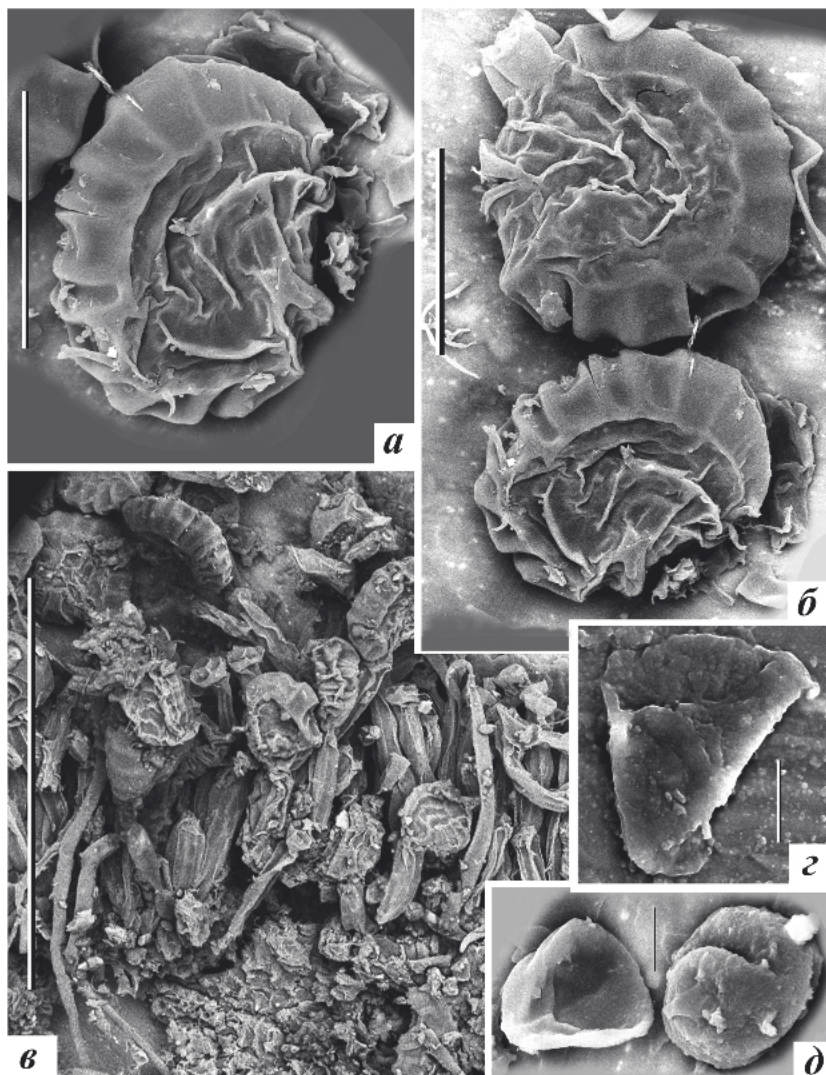


Рис. 3. Спороангии и споры *in situ* *Pteridium aquilinum*:

а – отдельный спорангий; **б** – два спорангия (хорошо видно строение аннулюса); **в** – спорангии на спорангиофорах на месте своего расположения в краевой части фертильного листа; **г** – спора субтреугольных очертаний; **д** – две споры, сохранившиеся *in situ*, левая – с гладкой спородермой, правая – с гранулятной спородермой.

Длина масштабной линейки: 100 мкм (**а, б**); 500 мкм (**в**); 10 мкм (**г, д**)

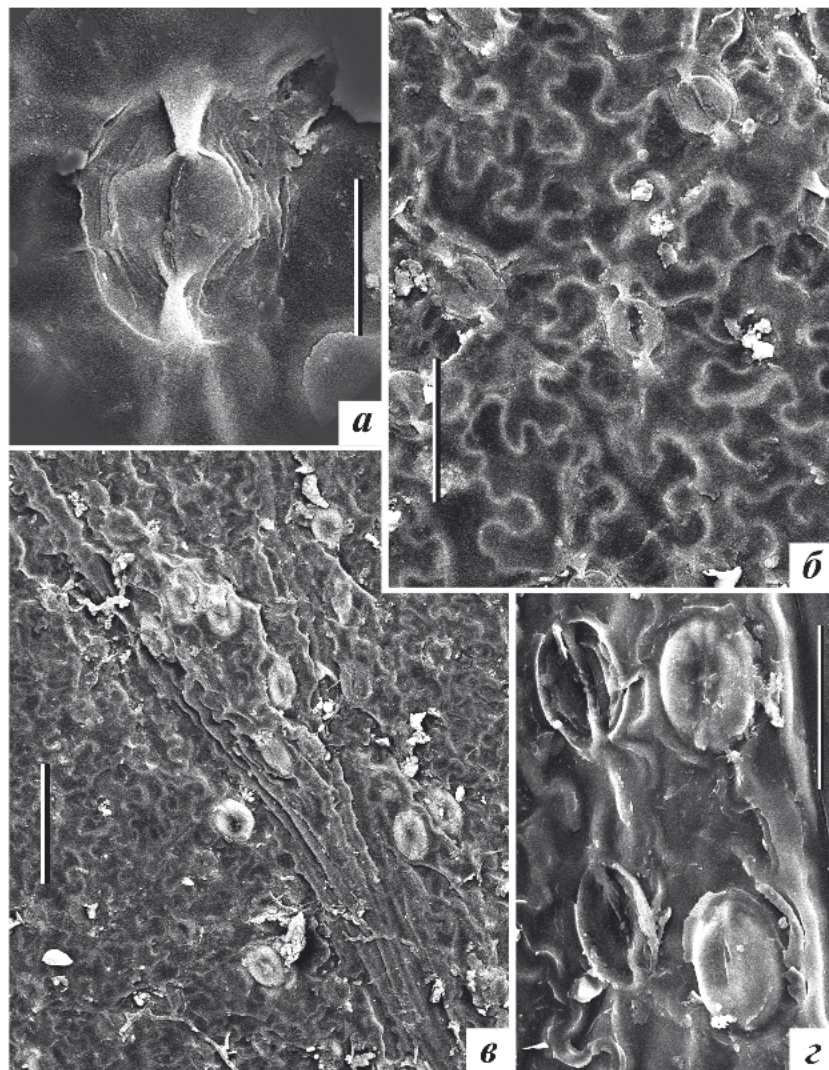


Рис. 4. Эпидермально-кутикулярное строение *Pteridium aquilinum*

в электронном сканирующем микроскопе:

а – устьице; **б** – устьице и покровные клетки эпидермы; **в** – общая топология эпидермы в месте расположения дихотомизирующей боковой жилки; **г** – четыре устьица. Длина масштабной линейки: 20 мкм (**а**); 50 мкм (**б, г**), 100 мкм (**в**)

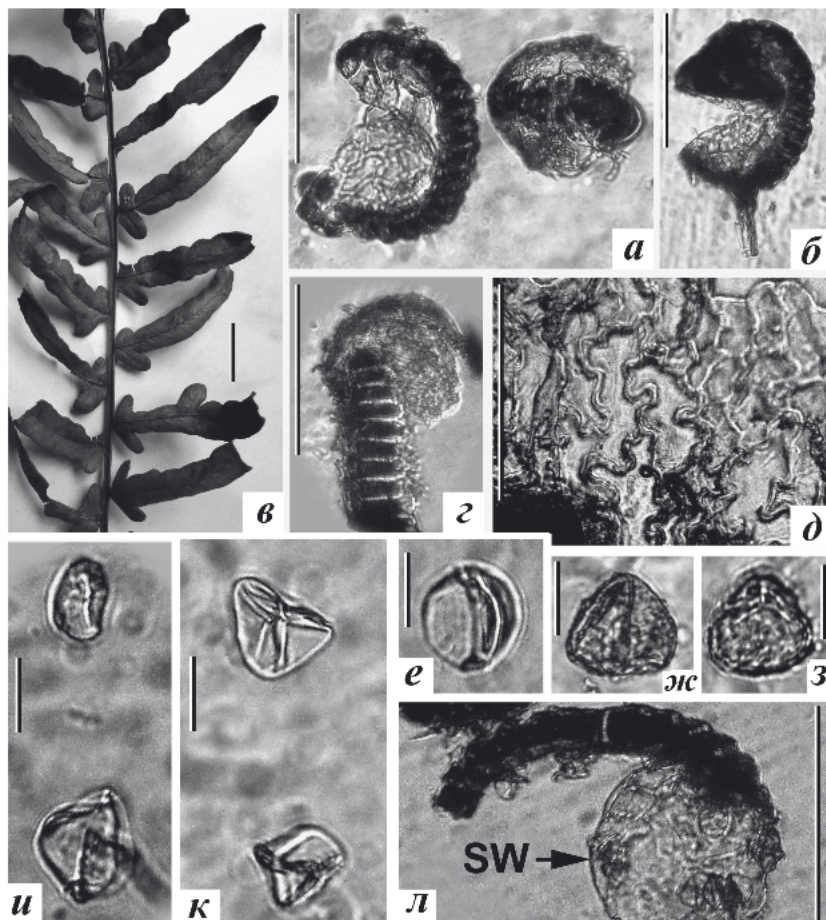


Рис. 5. *Pteridium aquilinum*, макро- и микроморфология:

а, б – строение спорангиев; **в** – лист, с которого были получены препараты кутикулы и извлечены спорангии и споры in situ; **з** – строение аннулюса спорангия; **д** – строение эпидермы; **е** – круглая монолетная спора с толстой гранулятной спородермой; **ж** – субтреугольная монолетная спора с толстой гранулятной спородермой; **з** – субтреугольная трилетная спора с толстой гранулятной спородермой; **и** – споры с тонкой гладкой спородермой (вверху – монолетная, внизу – трилетная с редуцированным одним из лучей); **к** – трилетные споры с тонкой гладкой спородермой; **л** – раскрытый спорангий (SW – боковая стенка спорангия).

Длина масштабной линейки: 1 см (**а**); 100 мкм (**б–д, л**); 10 мкм (**е–к**)

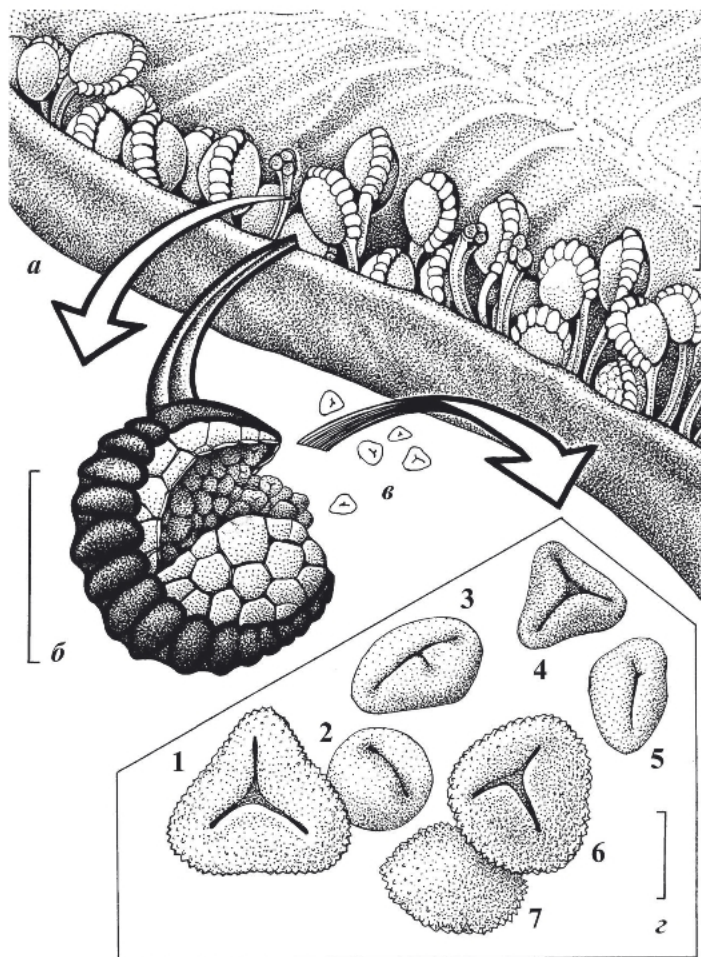


Рис. 6. *Pteridium aquilinum*: строение фертильного перышка, спорангиев и спор:

а – краевая часть фертильного перышка с расположенными под складкой спорангиями на спорангиофорах; **б** – отдельный спорангий со спорами, которые начали высыпаться через разорванную стенку спорангия, вскрывшуюся вследствие начавшего выпрямляться аннулюса; **в** – споры, выпавшие из спорангия; **г** – различные типы спор, извлеченных из одного спорангия: 1 – трилетная субтреугольная спора с гранулятной спородермой; 2 – монолетная округлая спора с тонкой гладкой спородермой; 3 – овальная спора с редукцией одного из лучей трилетнего тетрадного рубца; 4 – трилетная субтреугольная спора с тонкой гладкой спородермой; 5 – овальная монолетная спора с намечающимся третьим лучом; 6 – округлая трилетная спора с гранулятной спородермой; 7 – дистальная сторона овальной споры с гранулятной спородермой

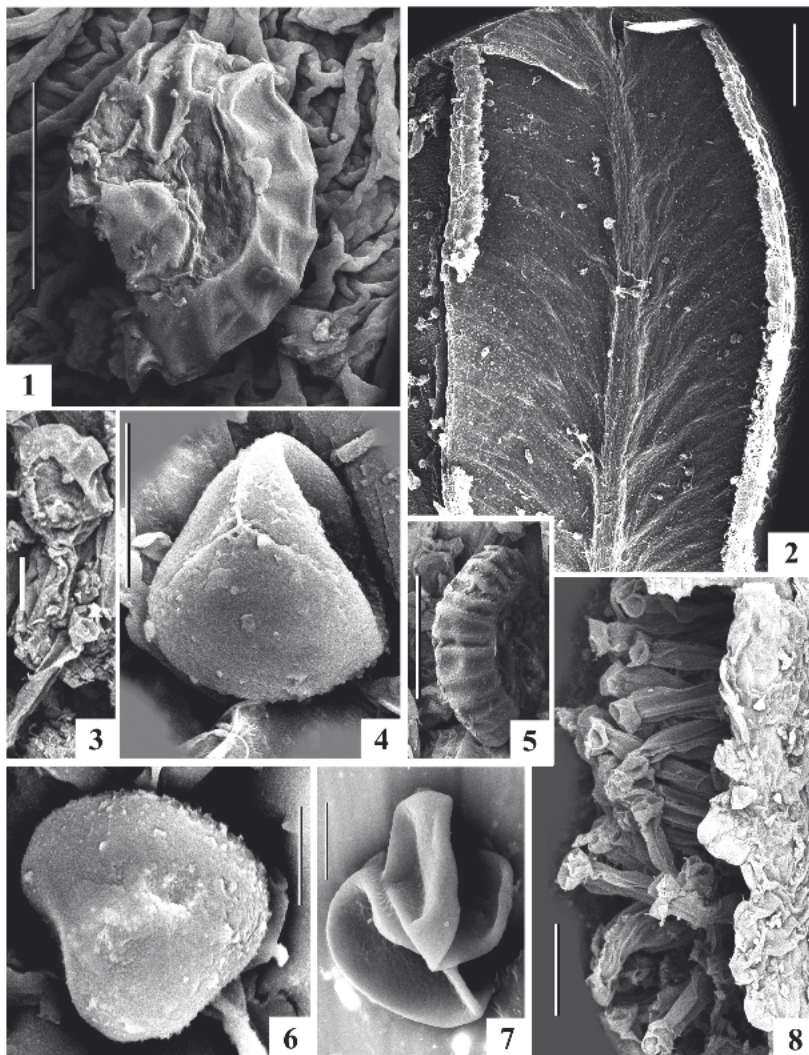


Рис. 7. *Pteridium aquilinum*: строение фертильного листа, спорангиев и спор в электронно-сканирующем микроскопе:

1 – спорангий; 2 – строение фертильного перышка, с которого были получены препараты кутикулы, спорангии и споры; 3 – спорангий на спорангиофоре; 4 – субтреугольная трилетная спора с гранулятной спородермой; 5 – аннулюс; 6 – субтреугольная монолетная спора; 7 – две овальных монолетных споры с гладкой спородермой; 8 – спорангиофоры без спорангиев (с отпавшими спорангиями).

Длина масштабной линейки: 1 см (1, 15); 100 мкм (3, 4, 6); 50 мкм (5); 10 мкм (2, 7–14, 16)

Споры, извлеченные из спорангиев одного и того же фертильного листа, находились на разных стадиях индивидуально развития. Как писал А.Л. Тахтаджян о развитии спорангиев *Pteridium aquilinum*, «развитие спорангиев в сорусе происходит обычно в неопределенной последовательности, т.е. сорусы смешанного типа» [Тахтаджян, 1956, с. 215]. Очевидно, это явление может служить объяснением, почему в пределах одного листа мы наблюдаем несколько разных фаз онтогенетического развития спорангиев и спор одновременно (рис. 6).

Зрелые споры *P. aquilinum*, как правило, имеют несколько более крупные размеры и более толстую спородерму, несущую тонкую грануляционную («зернистую») скульптуру (рис. 5, ж, з; рис. 7, фиг. 4, 6; рис. 8, фиг. 2, 7, 8, 9, 12). Споры состоят в развитом состоянии из скульптурированного периспория, который может опадать, и относительно гладкого экзоспория. У неразвитых спор периспорий и экзоспорий соединены вместе (см., например, рис. 8, фиг. 12). Поскольку в препаратах изолированные части периспориев не обнаружены, логично предположить, что все наблюдаемые в препаратах споры сохранились практически полностью, а их размер и степень развития скульптуры спородермы отражают стадию онтогенетического развития спор. Слабо развитые споры имеют меньшие размеры и более тонкую и гладкую спородерму по сравнению с более зрелыми спорами (рис. 5, ж, з). Среди слабо развитых спор чаще встречаются субтреугольные формы (рис. 5, к; рис. 8, фиг. 11, 13, 14), а среди хорошо развитых – округлые (рис. 8, фиг. 2, 9, 12).

Размеры спор представлены в таблице 1.

При измерении линейных размеров спор в тех случаях, когда спора была явно деформирована, учитывались искажения, вызванные этой деформацией. Средний размер спор – 18,2 мкм.

Большинство изученных спор *P. aquilinum* отчетливо трилетные, с хорошо развитым трехлучевым тетрадным рубцом (рис. 7, фиг. 4; рис. 8, фиг. 11, 13, 14). Однако встречаются споры, один из лучей тетрадного рубца которых может быть укорочен в той или иной степени (рис. 8, фиг. 2, 8, 9) или даже полностью отсутствовать (рис. 3, д, справа; рис. 7, фиг. 6; рис. 8, фиг. 12). В последнем случае споры преобразуются из трилетних в монолетные.

Размер спорангиев, несмотря на их в целом вполне мономорфный облик, сильно варьирует в пределах одного фертильного перышка и, более того, даже в пределах одной его небольшой части (рис. 3, в). Спорангии, расположенные дальше от края перышка, имеют более короткие спорангиофоры и, соответственно, более мелкий размер. Диаметр таких спорангиев может быть меньше диаметра хорошо развитых спорангиев почти в три раза.

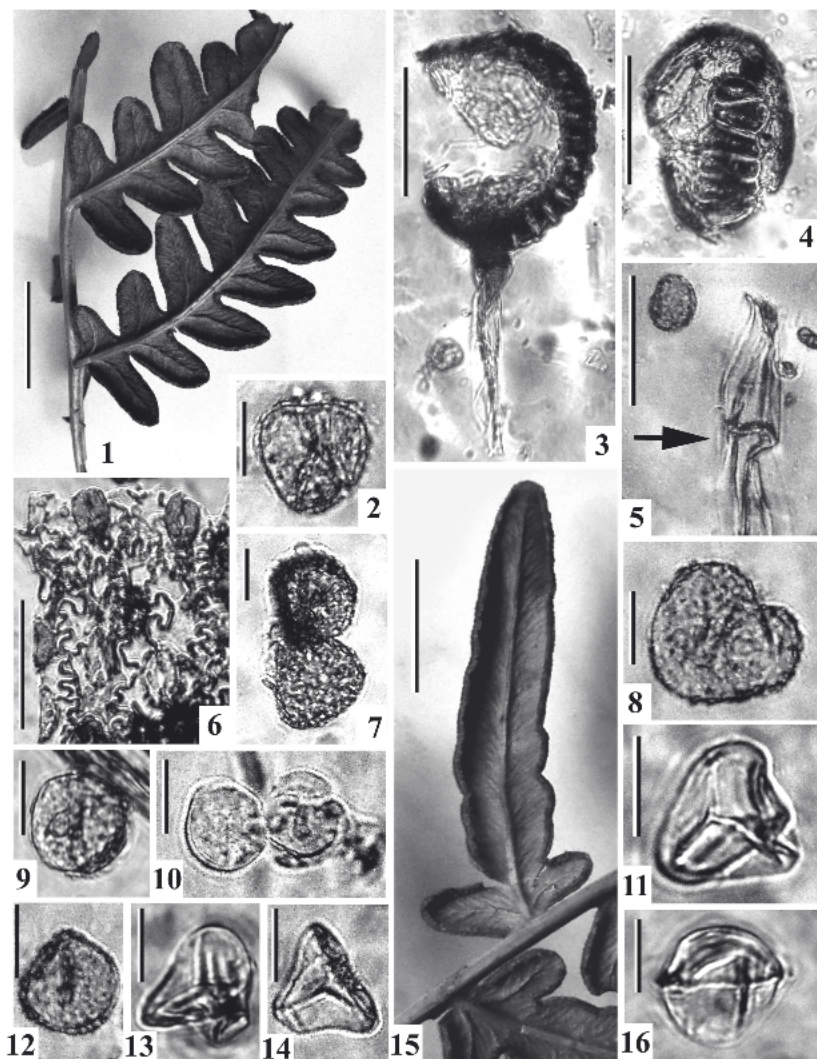


Рис. 8. *Pteridium aquilinum*: строение фертильного листа, спорангиев и спор в оптическом микроскопе:

1 – фрагмент вайи, с которой были получены препараты кутикулы, спорангий и споры; 2 – спора округло-треугольных очертаний с гранулятной спородермой; 3 – спорангий на спорангиофоре; 4 – спорангий, вид со стороны аннулюса; 5 – строение отдельного спорангиофора (отмечен стрелкой), слева сверху – отдельная овальная спора с гранулятной спородермой; 6 – общая топология кутикулы, видны устьица и покровные клетки эпидермы; 7 – две споры (верхняя – округлая,

Обычно, если споры имеют субтреугольные или треугольные очертания, то они обладают трилетным тетрадным рубцом. Однако в случае с *Pteridium aquilinum* это не совсем так. Наряду с отчетливо трилетными субтреугольными спорами (рис. 5, к, сверху; рис. 5, з; рис. 7, фиг. 11, 13, 14; рис. 8, фиг. 4) встречаются споры субтреугольных очертаний с монолетным рубцом (рис. 3, г; рис. 5, ж; рис. 8, фиг. 6). У спор, имеющих сглаженные или округлые очертания, монолетные морфы встречаются еще чаще (рис. 3, д; рис. 5, и, сверху; рис. 7, фиг. 9, 12).

Споры, очень близкие по морфологии спорам *P. aquilinum*, широко распространены в мезозойских и кайнозойских отложениях практически по всему миру. Таксономическая атрибуция этих спор варьирует в очень широких пределах. Очень сходные споры известны у родов *Alsophila* [Болховитина, 1959, табл. I, фиг. 18b, 18d, 19b], *Adiantum* [Там же, табл. II, фиг. 24b], *Acrostichum* [Там же, табл. II, фиг. 37b], *Gleichenia* [Там же, табл. III, фиг. 42a, 42b, 42c, 42d]. Нередко споры этого типа относят к формальному роду *Leiotriletes* [Там же; табл. III, фиг. 47a, 47b; Ильина, 1968, табл. XIII, фиг. 11]. Споры сходного строения известны у рода *Phlebopteris* [Ильина, 1968, табл. III, фиг. 3, 4; табл. XI, фиг. 5], у рода *Clathropteris* [Там же, табл. III, фиг. 7; табл. IV, фиг. 7; табл. XI, фиг. 6, 7]. Споры субтреугольных очертаний с трилетным рубцом и гранулятной спородермой, аналогичные отдельным морфам спор *Pteridium* (рис. 5, ж, з; рис. 8, фиг. 4) в соответствии с формальной систематикой относят к роду *Acanthotriletes* [Там же, табл. V, фиг. 6, 8]. Гладкие трилетные споры часто соотносятся с родом *Coniopteris* [Там же, табл. XV, фиг. 8; табл. XVIa, фиг. 21, 22; табл. XVII, фиг. 16–19; табл. XVIII, фиг. 14, 15; табл. XX, фиг. 3].

нижняя – субтреугольная) с гранулятной спородермой; **8** – округлая спора со складкой; **9** – округлая спора с гранулятной спородермой; **10** – две округлых споры с более гладкой спородермой, по сравнению со спорой, изображенной на фиг. **7, 8, 9**; **11** – субтреугольная спора с трилетным тетрадным рубцом и тонкой гладкой спородермой; **12** – округлая монолетная спора с толстой гранулятной спородермой; **13, 14** – субтреугольные трилетные споры с тонкой гладкой спородермой; **15** – строение отдельного фертильного перышка с абаксальной стороны; **16** – округлая спора с тонкой гладкой спородермой.

Длина масштабной линейки: 100 мкм (1, 5, 8); 1 мм (2); 50 мкм (3); 10 мкм (4, 6, 7)

Таблица 1

Диаметр споры, по максимальному измерению, мкм (μm)	Рисунок, где данная спора изображена
33,0	Рис. 3, <i>г</i>
24,7	Рис. 3, <i>д</i> , слева
27,3	Рис. 3, <i>д</i> , справа
10,1	Рис. 5, <i>и</i> ,верху
13,6	Рис. 5, <i>и</i> ,внизу
14,5	Рис. 5, <i>к</i> ,верху
12, 0	Рис. 5, <i>к</i> ,внизу
14,0	Рис. 5, <i>е</i>
13,5	Рис. 5, <i>ж</i>
15,0	Рис. 5, <i>з</i>
16,5	Рис. 7, фиг. 4
23,3	Рис. 7, фиг. 6
22,5	Рис. 7, фиг. 7, внизу
22,5	Рис. 7, фиг. 7,верху
29,0	Рис. 8, фиг. 3
21,9	Рис. 8, фиг. 5
16,1	Рис. 8, фиг. 2
17,7	Рис. 8, фиг. 7,верху
21,5	Рис. 8, фиг. 7, внизу
13,9	Рис. 8, фиг. 9
12,2	Рис. 8, фиг. 10, слева
13,9	Рис. 8, фиг. 10, справа
20,5	Рис. 8, фиг. 8
15,8	Рис. 8, фиг. 11
13,9	Рис. 8, фиг. 12
17,8	Рис. 8, фиг. 13
16,7	Рис. 8, фиг. 14
17,2	Рис. 8, фиг. 16

Заключение

Возвращаясь к палиноспектру из Раменской позднеплейстоценовой палеопочвы, можно утверждать, что предполагаемые споры папоротников из этой палеопочвы (разрез R1) вполне вписываются в пределы изменчивости спор современного *Pteridium aquilinum*, хотя прямое отнесение валдайских спор к данному виду пока нельзя считать полностью обоснованным.

Второй важный вывод, который проистекает из полученных результатов, заключается в необходимой констатации факта высокой изменчивости спор, принадлежавших не просто одному и тому же виду материнского растения, но даже извлеченных из спорангиев, находившихся на одном и том же фертильном листе.

Эти данные необходимо принимать во внимание при оценке исходного таксономического разнообразия той или иной ископаемой флоры на основе данных, полученных в ходе применения спорово-пыльцевого анализа и других близких методов (например, bulk-мацерации).

Библиографический список / References

1. Болховитина Н.А. Спорово-пыльцевые комплексы мезозойских отложений Вилуйской впадины и их значение для стратиграфии. М., 1959. [Bolkhovitina N.A. Sporovo-pyl'tsevye komplekсы mezozoiskikh otlozhenii Vilyuiskoi vpadiny i ikh znachenie dlya stratigrafii [Palynological assemblages from the Mesozoic deposits of the Viluy depression and their importance for stratigraphy]. Moscow, 1959.]
2. Ильина В.И. Сравнительный анализ спорово-пыльцевых комплексов юрских отложений южной части Западной Сибири. М., 1968. [Il'ina V.I. Sravnitel'nyi analiz sporovo-pyl'tsevykh kompleksov yurskikh otlozhenii yuzhnoi chasti Zapadnoi Sibiri [Comparative analysis of the Jurassic palynological assemblages of the southern part of Western Siberia]. Moscow, 1968.]
3. Наугольных С.В. Позднеплейстоценовые (валдайские) палеопочвы окрестностей г. Раменское (Московская область): морфологические особенности и археологический контекст // Объекты палеонтологического и геологического наследия и роль музеев в их изучении и охране. Кунгур, 2013. С. 88–101. [Naugolnykh S.V. Late Pleistocene (Valdaian) paleosoles of vicinity of the City of Ramenskoe (Moscow region): morphological peculiarities and archaeological context. *Ob'ekty paleontologicheskogo i geologicheskogo naslediya i rol' muzeev v ikh izuchenii i okhrane*. Kungur, 2013.]
4. Наугольных С.В., Пронин А.П. Новый матониевый папоротник из верхнетриасовых отложений Прикаспийской впадины в контексте флорогенетических процессов перехода от палеозоя к мезозою // Палеонтологический журнал. 2015. № 3. С. 103–112. [Naugolnykh S.V., Pronin A.P. A new matoniacean fern from the Upper Triassic deposits of the Caspian depression in the context of florogenetic processes of Palaeozoic/Mesozoic transition. *Paleontological Journal*. 2015. № 3. Pp. 103–112.]

5. Тахтаджян А.Л. Высшие растения. Т. I. От псилофитовых до хвойных. М.-Л., 1956. [Takhtadzhyan A.L. Vysshie rasteniya [Higher plants]. Vol. I. Ot psilofitovykh do khvoinykh [From psilophytes to conifers]. Moscow-Leningrad, 1956.]

6. Marps R.H., Watt A.S. Biological Flora of the British Isles: *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn. *Journal of Ecology*. 2006. Vol. 94. № 245. Pp. 1272–1321.

7. Naugolnykh S.V. New species of *Ptychocarpus* Weiss from the Lower Permian of the Middle Cisurals with remarks on systematics and morphology of some associated features. *Palaeontol. journal Scripta Technica Inc.* 1995. Vol. 29. № 1 A. Pp. 44–62.

8. Naugolnykh S.V. Permian ferns of Western Angaraland. *Paleontol. journal*. 2013. Vol. 47. № 12. Pp. 1379–1462.

9. A new find of the fossil *Cyclosorus* from the Eocene of South China and its paleoclimatic implication. Naugolnykh S.V., Wang L., Han M., Jin J.-H. *Journal of Plant Research*. 2015. DOI 10.1007/S10265-015-0765-0.

10. Observations of the spore, gametophyte and young sporophyte of *Pteridium caudatum* (L.) Maxon using scanning electron microscopy. Ramirez-Trejo M.R., Perez-Garcia B., Mendoza-Ruiz A. et al. *Micron*. 2013. Vol. 45. Pp. 37–44.

11. Seebacher E. Plant Data Sheet *Pteridium aquilinum* (bracken fern). 2003. URL: <https://courses.washington.edu/esrm412/protocols/PTAQ.pdf>.

12. Tryon A.F., Lugardon B. Spores of the Pteridophyta. Berlin, 1991.

13. Yanez A., Marquez G.J., Morbelli M.A. Palynological analysis of Dennstaedtiaceae taxa from the Paranaense Phytogeographic Province that produce trilete spores. II: *Microlepis speluncae* and *Pteridium arachnoideum*. *Anais da Academia Brasileira de Ciencias*. 2016. Vol. 88. № 2. DOI 10.1590/0001-3765201620150230.

Статья поступила в редакцию 27.04.2017.

The article was received on 27.04.2017.

Наугольных Сергей Владимирович – доктор геолого-минералогических наук, профессор; главный научный сотрудник лаборатории палеофлористики, Геологический институт РАН, г. Москва

Naugolnykh Serge V. – Dr. Geol. and Mineral. Hab., Professor; Chief Scientific Officer of Laboratory of Paleofloristics, Geological Institute of RAS, Moscow, Russian Federation

E-mail: naugolnykh@list.ru