

УДК 581.8

МОРФОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ *ASPLENIUM SEPTENTRIONALE* (L.) HOFFM., *A. TRICHOMANES* L. ТА ЇХНІХ ГІБРИДІВ ПРИРОДНОЇ ФЛОРИ УКРАЇНИ

Олеся О. БЕЗСМЕРТНА¹, Олена В. ВАШЕКА², Юлія Р. КАЩ²

Анотація. Розглянуто морфологічні особливості видів *Asplenium septentrionale* (L.) Hoffm., *A. trichomanes* L., *A. xalternifolium* Wulfen ex Jacq., а також *A. xheufleri* Reichardt. Проведено порівняльний аналіз особливостей будови окремих морфологічних структур цих видів у зв'язку з їхньою систематикою.

Ключові слова: *Asplenium*, папоротеподобні, гібридогенні види, природна флора України, СЕМ дослідження, морфологія

¹ Науково-дослідна лабораторія «Ботанічний сад» ННЦ «Інститут біології» Київського національного університету імені Тараса Шевченка, вул. Симона Петлюри, 1, м. Київ, 01032, Україна; olesya.bezsmertna@gmail.com

² Кафедра ботаніки, ННЦ «Інститут біології» Київського національного університету імені Тараса Шевченка

Вступ

Для флори України наводилася різна кількість видів (від 10 до 13) роду *Asplenium* L. (КНАРР 1872; ФЕДЧЕНКО и ФЛЕРОВ 1910; КОМАРОВ 1934; ФОМІН 1938; ФЕДОРОВ 1974; ФОДОР 1974; БАРБАРІЧ *и др.* 1986; ДОБРОЧАЕВА *и др.* 1987; ШМАЛЬГАУЗЕН 1987; ГОЛУБЕВ 1996; САЗОНОВ 1997; МОСЯКІН & ФЕДОРОНЧУК 1999; ДІДУХ *та ін.* 2000; МОСЯКІН і Тищенко 2010). Відповідно до останньої ревізії (БЕЗСМЕРТНА *та ін.* 2012) встановлено, що для вказаної території характерна наявність 14 видів, зокрема, чотирьох гібридогенних видів (*Asplenium xalternifolium* Wulfen ex Jacq., *A. xheufleri* Reichardt, *A. xprotoadulterinum* Lovis et Reichstein та *A. xsouchei* Litardt.). Найбільше спірних питань виникало під час досліджень *A. xalternifolium* та *A. xheufleri*, що пов'язано з значними труднощами при їхньому визначенні (БЕЗСМЕРТНА *та ін.* 2012).

Метою нашої роботи була деталізація морфологічних особливостей цих гібридів та їхніх батьківських форм (а саме *A. septentrionale*

(L.) Hoffm. та *A. trichomanes* L.,) для подальших досліджень і полегшення ідентифікації.

Матеріали і методи досліджень

Для досягнення поставленої мети було проведено морфологічні дослідження будови епідерми, індузіїв, спорангіїв, спор та порівняльний аналіз цих структур чотирьох вище зазначених видів роду *Asplenium*.

Будову епідерми досліджували за допомогою реплік, виготовлених з використанням методу Г.Х. Молотковського з модифікаціями (Молотковский 1935; ВЕКІРЧИК 1984). Отримані препарати досліджували за допомогою мікроскопа Carl Zeiss Primo Star на збільшенні $\times 40$, $\times 100$ та $\times 400$, вимірювання проводили за допомогою програми ScorePhoto. Мікрофотографії були зроблені камерою Score Tek E DCM 510 за допомогою програми ScorePhoto. Цифрова обробка фотографій проводилася за допомогою програм Axiovision Rel. 4.8 та Autorano Giga v2.02. Статистична обробка результатів вимірювання проводилася у

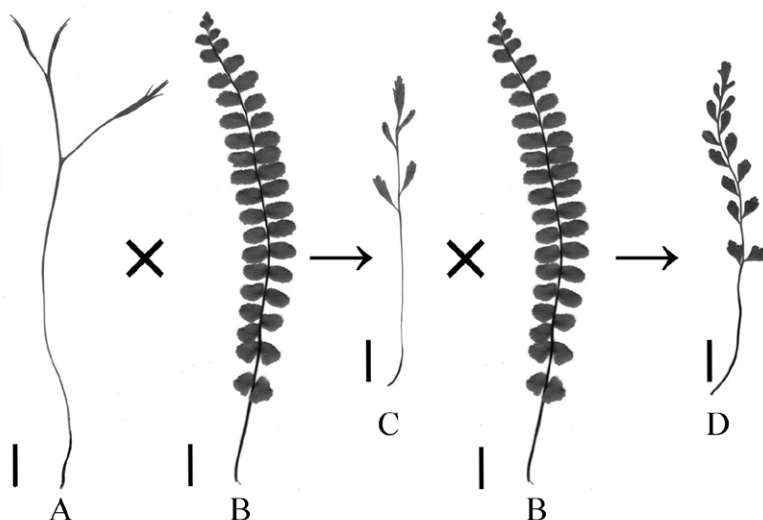


Рис. 1. Схема природної гібридизації деяких видів роду *Asplenium*: А – *A. septentrionale*; В – *A. trichomanes*; С – *A. xalternifolium*; D – *A. xheufleri*. Ціна поділки – 1 см.

Fig. 1. Scheme of natural hybridization of some *Asplenium* species: А – *A. septentrionale*; В – *A. trichomanes*; С – *A. xalternifolium*; D – *A. xheufleri*. Bar – 1 cm.

програмі Microsoft Excel за рекомендаціями Г.Ф. Лакіна (ЛАКИН 1990). Опис епідерми проводили відповідно до загальноприйнятої методики (ЗАХАРЕВИЧ 1954; ФЕДОРОВ *и др.* 1956).

Мікроморфологічні ознаки спор досліджували з використанням електронного скануючого мікроскопа JSM-6060LA. Для цього матеріал попередньо фіксували на латунних столиках і напилювали тонким шаром золота у вакуумній камері.

Впродовж 2003-2013 років було опрацьовано зразки зазначених видів з гербарних фондів ряду наукових установ України, Росії і Румунії (загалом 33): BUC, CHER, CWU, DNZ, DSU, I, IAGB, IASI, KW, KWHA, KWU, KWHU, LE, LW, LWKS, LWS, MELIT, MSUD, PWU, SOF, YALT, UU, Волинського краєзнавчого музею, Волинського національного університету ім. Лесі Українки, Кам'янець-Подільського університету ім. Івана Огієнка, Прикарпатського університету ім. Василя Стефаника, Рівненського національного університету водного господарства та природокористування, Рівненського природознавчого музею, Криворізького

ботанічного саду, Тернопільського педагогічного університету ім. Володимира Гнатюка, Чернігівського державного педагогічного університету ім. Т.Г. Шевченка, Музею історії природи у м. Ясси. Також опрацьовано літературні джерела та використані результати власних польових досліджень з території України. Окрім того, досліджувались оригінальні збори, зокрема зразки видів із Автономної республіки Крим.

Результати та їх обговорення

У природній флорі України види *A. septentrionale* та *A. trichomanes* досить поширені, а два їхні гібриди трапляються спорадично та, інколи, невірно ідентифікуються дослідниками (Гринь та Кузнецова 1954; Остапко 2001; Дідух 2009; БЕЗСМЕРТНА *та ін.* 2012 та ін.). Необхідно відзначити особливості походження цих гібридогенних видів – відповідно до протологів *A. xalternifolium* – це гібрид між *A. septentrionale* та *A. trichomanes*, а *A. xheufleri* – між *A. xalternifolium* та *A. trichomanes* (REICHARDT 1859; JACQUIN 1762). Як видно на Рис. 1, ці види

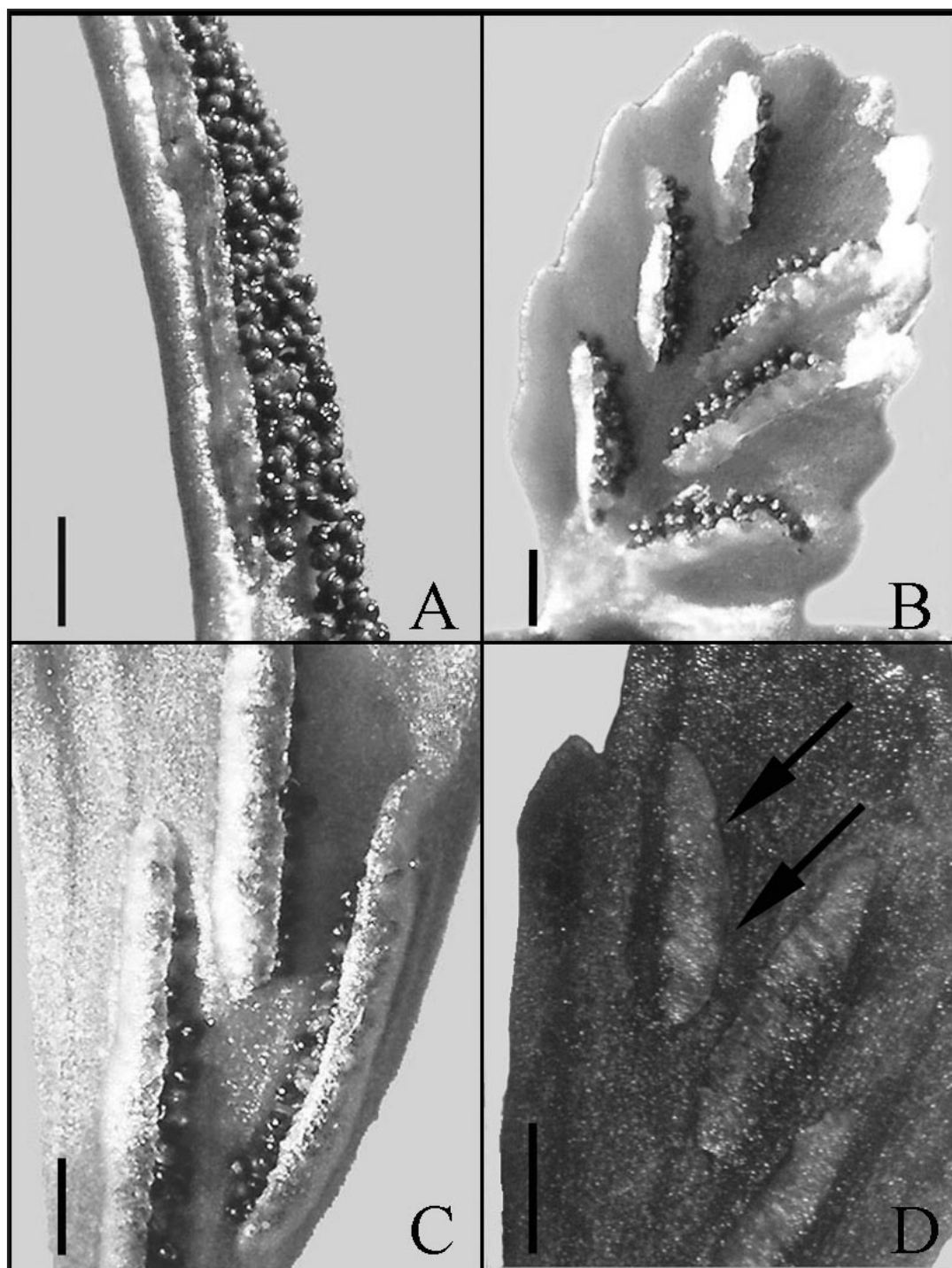
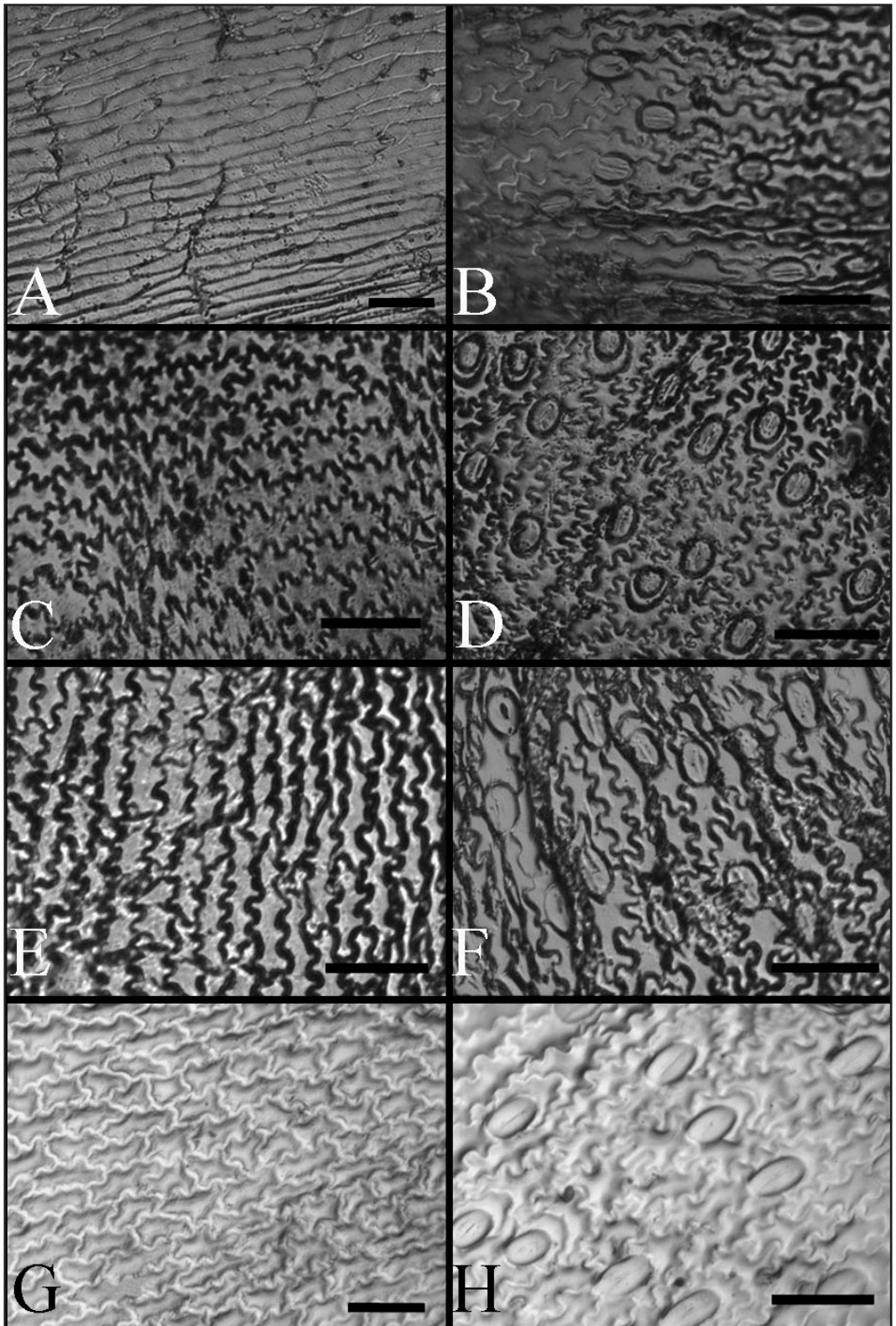


Рис. 2. Будова індузіїв видів роду *Asplenium*: А – *A. septentrionale*; В – *A. trichomanes*; С – *A. xalternifolium*; D – *A. xheufleri*. Ціна поділки – 1 мм.

Fig. 2. Indusium of some *Asplenium* species: А – *A. septentrionale*; В – *A. trichomanes*; С – *A. xalternifolium*; D – *A. xheufleri*. Bar – 1 mm.



досить чітко розрізняються за морфологією вай: форма базальних сегментів першого порядку у *A. xalternifolium* з клиноподібної основи вузькооберненояцеподібна, на верхівці надрізанозубчаста, в той час як у *A. xheufleri* вона оберненотрикутна з нерівнозрубчастою апікальною частиною (ВАШЕКА І БЕЗСМЕРТНА 2012).

Однією із ознак, що використовують для розрізнення видів цієї групи є будова індузіїв. Як вказано у протокозі, *A. xheufleri* вирізняється від інших видів роду наявністю зарубчастого індузію (REICHARDT 1859). Згідно наших досліджень (Рис. 2), індузії в усіх видів мають як спільні, так і відмінні риси будови. Індузії прикріплені латеральною частиною, що є характерною ознакою для роду загалом, у всіх досліджених видів вони голі, незалозисті та з невійчастим краєм. У *A. septentrionale* індузії стрічкоподібні, розміщені по краю сегменту, що несе соруси та можуть сягати до 1 см завдовжки, завжди цілокраї. Подібна будова характерна для *A. xalternifolium*, однак тут індузії менші за довжиною та розміщуються вздовж жилок сегментів. У *A. trichomanes* і *A. xheufleri* соруси менші за розмірами (до 3 мм), напівовальні за формою, а їхні краї є виїмчастими у першого виду та майже рівними або зарубчастими (див. стрілки Рис. 2) в останнього. Однак, нами не було відмічено виражено зарубчастого краю у всіх зразках сорусів рослин цього виду.

Можна відзначити більшу подібність в будові сорусів між *A. septentrionale* та *A. xalternifolium*, а також *A. trichomanes* і *A. xheufleri*.

Стосовно будови епідерми, у всіх досліджуваних видів пластинки вай були гіпостоматичними, що є типовим для папоротей. Переважав полоцитний тип продихового апарату, хоча траплялись також аномоцитні продихи (Рис. 3).

Абаксіальна та адаксіальна поверхні різнилися за формою та характером

розміщення клітин (Рис. 3; Табл. 1). Серед досліджених видів особливо виділявся *A. septentrionale*, що мав найбільші за розмірами клітини (288,74×26,36 мкм), яким були притаманні найрівніші обриси клітинних стінок. Найменшими за розмірами виявились клітини епідерми у *A. trichomanes* з крупно- та звивистохвилястими стінками.

Загалом, можна відмітити більшу подібність будови епідерми *A. xheufleri* до *A. trichomanes*, а також *A. xalternifolium* до *A. septentrionale*.

Також нами було досліджено будову спорангіїв двох гібридогенних видів *A. xheufleri* та *A. xalternifolium*. Як видно на Рис. 4 С, спорангії *A. xalternifolium* цілком сформовані, мають добре виражене кільце. Всередині також помітні сформовані великі спори, що може свідчити про репродуктивну здатність цього гібридогенного виду. Спорангії ж *A. xheufleri* не мали сформованого кільця, були сплюснені з латеральних боків, а у середині них помітні лише поодинокі спори, про що свідчать результати як світлової (Рис. 4 А), так і електронної скануючої мікроскопії (Рис. 4 В). Отже, будова спорангіїв хоча й має систематичне значення лише для ідентифікації таксонів вище видового рангу, однак може свідчити про репродуктивну здатність виду.

Будова спор нами була досліджена за допомогою світлової та електронної мікроскопії. У більшості літературних джерел, що стосуються палеоботаніки папоротеподібних (Гричук та Моносзон 1971 та ін.) наводяться дані, отримані саме з використанням світлової мікроскопії. Однак, для розв'язання систематичних суперечностей щодо видів роду *Asplenium* морфологія спор на рівні світлової мікроскопії сьогодні виявляється малоінформативною. За типом периспорию спори досліджуваних видів чітко відрізняються від інших папоротеподібних, що дозволяє відокремити їх на родовому

◀ Рис. 3. Будова адаксіальної (А, С, Е, Г) та абаксіальної (В, Д, Ф, Н) епідерми видів роду *Asplenium*: А, В – *A. septentrionale*; С, Д – *A. trichomanes*; Е, Ф – *A. xalternifolium*; Г, Н – *A. xheufleri*. Ціна поділки – 100 мкм.

◀ Fig. 3. Structure of adaxial (A, C, E, G) end abaxial (B, D, F, H) epiderma of some *Asplenium* species: A, B – *A. septentrionale*; C, D – *A. trichomanes*; E, F – *A. xalternifolium*; G, H – *A. xheufleri*. Bar – 100 μm.

Табл. 1. Характеристика будови епідерми досліджених видів роду *Asplenium*.**Table 1.** The characteristic of epidermal structure of studied species from genus *Asplenium*.

Вид	Тип епідерми	Проекція клітин	Форма клітинних стінок	Довжина, мкм	Ширина, мкм
<i>A. xalternifolium</i>	Ad	Прямокутна	Дрібнохвилясті, крупнохвилясті	97,44±3,68	32,08±1,49
	Ab	Прямокутна, квадратна	Крупнохвилясті	90,44±3,95	31,11±1,37
<i>A. xheufleri</i>	Ad	Прямокутна, квадратна, розпластана	Дрібнохвилясті, крупнохвилясті	86,96±4,32	40,02±1,75
	Ab	Прямокутна, квадратна	Крупнохвилясті	97,01±3,85	36,24±1,52
<i>A. septentrionale</i>	Ad	Прямокутна	Прямолінійні	288,74±13,86	26,36±1,17
	Ab	Прямокутна, витягнута	Прямолінійні, крупнохвилясті, звивисті, звивистохвилясті	129,78±5,99	30,73±1,36
<i>A. trichomanes</i>	Ad	Прямокутна, квадратна, розпластана	Крупнохвилясті, звивистохвилясті	74,84±3,37	38,86±1,49
	Ab	Розпластана, витягнута, прямокутна	Крупнохвилясті, звивистохвилясті	89,06±3,89	45,56±1,96

рівні у випадку змішаного матеріалу, однак є досить подібними між собою (VIANE 1992). Мікроморфологія спор *A. xalternifolium* та *A. xheufleri* була досліджена нами вперше.

Спори *A. septentrionale* однопроменеві, бобоподібні; в обрисах з полюса еліптичні, з екватора плоско-випуклі; великий екваторіальний діаметр становить 55,47±2,94 мкм, малий екваторіальний діаметр – 40,42±2,19 мкм (Рис. 5 С). Периспорій в основі з колумелами, іноді сповзаючий; 5,96±0,36 мкм. Скульптура периспорію складчаста, складки широкі і сплюснені, утворюють незамкнені комірки, з дрібними шипиками, між складками наявні дрібні шипики.

Спори *A. trichomanes* однопроменеві, широкобобоподібні; в обрисах з полюса широко еліптичні, з екватора плоско-випуклі; великий екваторіальний діаметр становить 45,45±2,13 мкм, малий – 33,59±1,88 мкм (Рис. 5 D). Периспорій 6,1±0,48 мкм. Скульптура периспорію

складчасто-комірчаста, складки широкі, утворюють великі замкнені комірки, складки з розставленими загостреними шипиками, у комірках між складками наявні чисельні дрібні складки та поодинокі шипики.

Нечисленні спори *A. xalternifolium*, що нам вдалось дослідити методом електронної скануючої мікроскопії (Рис. 5 А), однопроменеві, бобоподібні; в обрисах з полюса еліптичні, з екватора плоско-випуклі; великий екваторіальний діаметр становив 56,71±2,94 мкм, малий – 38,55±2,19 мкм. Скульптура периспорію складчаста, складки сплюснені, на ребрах загострені, утворюють незамкнені нечисленні комірки, практично без шипиків всередині комірок.

Серед великої кількості абортивних спорангіїв, що були присутні у дослідженому матеріалі виду *A. xheufleri*, нам вдалось виявити невелику кількість однопроменевих бобоподібних спор, що мали невеликі розміри (Рис. 5 В). Їхній великий екваторіальний діаметр становив 43,68±2,94 мкм, а малий

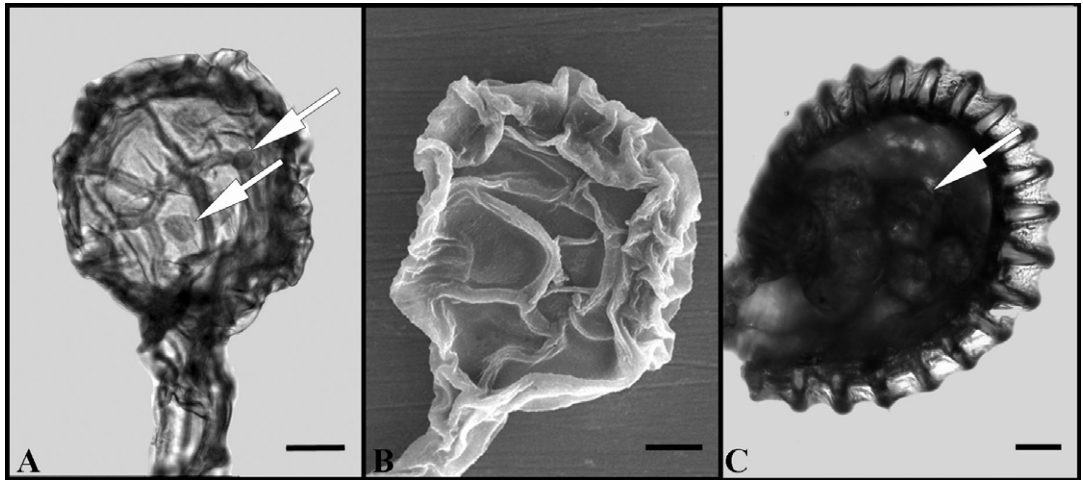


Рис. 4. Будова спорангіїв видів роду *Asplenium*: **A, B** – *A. xheufleri*; **C** – *A. xalternifolium*; **стрілками** позначені спори всередині спорангіїв. Ціна поділки – 20 мкм.

Fig. 4. Sporangium structure of some *Asplenium* species: **A, B** – *A. xheufleri*; **C** – *A. xalternifolium*; **arrows** indicate spores. Bar – 20 μm .

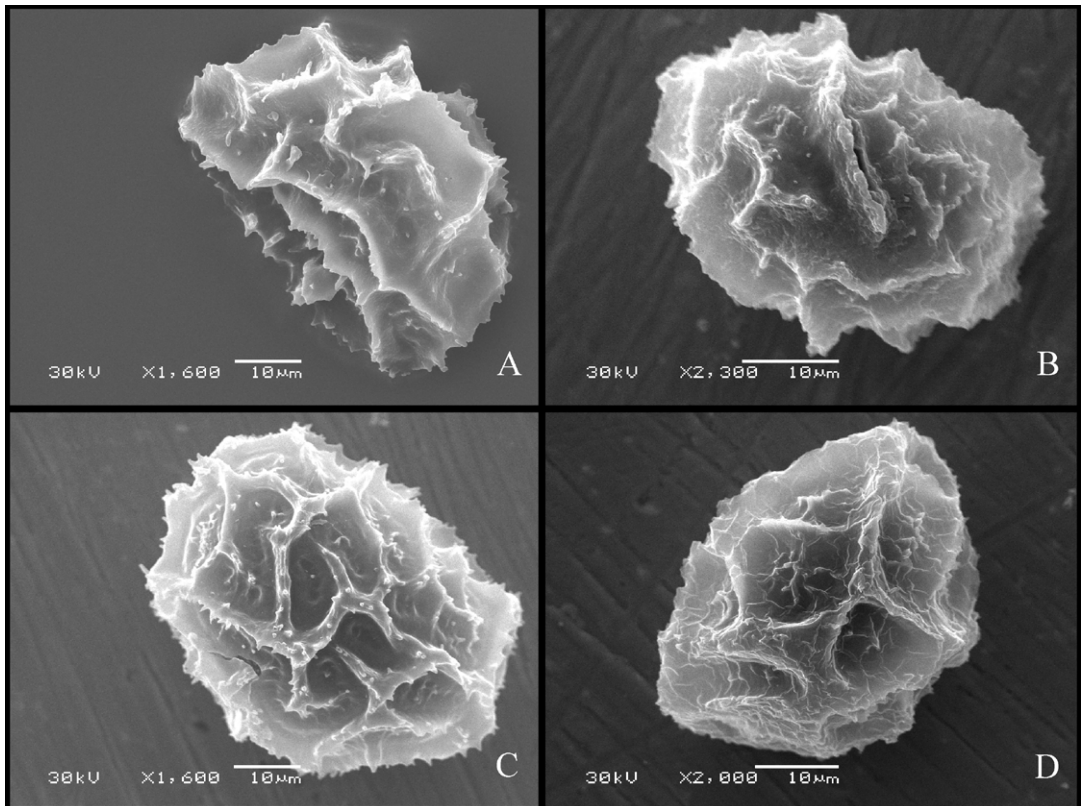


Рис. 5. Мікрофотографії спор видів роду *Asplenium*: **A** – *A. xalternifolium*; **B** – *A. xheufleri*; **C** – *A. septentrionale*; **D** – *A. trichomanes*. Ціна поділки – 10 мкм.

Fig. 5. Scanning electron microphotographs of *Asplenium* spores: **A** – *A. xalternifolium*; **B** – *A. xheufleri*; **C** – *A. septentrionale*; **D** – *A. trichomanes*. Bar – 10 μm .

– 30,96±2,19 мкм. Скульптура периспорию складчаста, складки сплюснені, на ребрах загострені та виїмчасті, утворюють незамкнені комірки, з дрібними шипиками між складками.

Як підсумок, відмічаємо, що при порівнянні морфологічних ознак *A. septentrionale*, *A. trichomanes* та їхніх гібридів природної флори України найбільші відмінності помічено у морфології вай, проте також спостерігались деякі відмінності у будові епідерми та спор. Також помічено подібність будови досліджених морфологічних структур *A. xheufleri* до *A. trichomanes*, а також *A. xalternifolium* до *A. septentrionale*, що підтверджує припущення щодо походження гібридогенних видів *A. xheufleri* та *A. xalternifolium* згідно протологів. Виявлені особливості будови спорангіїв *A. xalternifolium* свідчать про здатність цього виду до розмноження спорами тоді як у *A. xheufleri* ця здатність, швидше за все, відсутня.

Висновки

Вважаємо своїм приємним обов'язком висловити подяку працівникам центру колективного користування електронними мікроскопами (ЦККЕМ) Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, а саме науковому співробітнику В.І. Сапсаю, а також флористові-любителю С.О. Свірину (м. Севастополь).

Використані джерела

- БАРБАРИЧ А.И., ДОБРОЧАЕВА Д.Н., ДУБОВИК О.Н. и др. 1986.** Хорология флоры Украины. Научная думка, Киев.
- БЕЗСМЕРТНА О.О., ПЕРЕГРИМ М.М., ВАШЕКА О.В. 2012.** Рід *Asplenium* L. (Aspleniaceae) у природній флорі України. *Укр. ботан. журн.* **69** (4): 544–558.
- ВАШЕКА О.В., БЕЗСМЕРТНА О.О. 2012.** Атлас папоротей флори України. Видавництво Паливода А.В., Київ.
- ВЕКІРЧИК К.М. 1984.** Фізіологія рослин. Практикум. Вища школа, Київ.
- ГОЛУБЕВ В.Н. 1996.** Биологическая флора Крыма. Изд-во ГНБС, Ялта.
- ГРИНЬ Ф.О., КУЗНЕЦОВА Г.О. 1954.** Зростання аспленія Гейфлера (*Asplenium heufleri* Reichardt) на Кам'яних могилах у Сталінській області. *Ботан. журн. АН УРСР.* **11** (2): 109–112.
- ГРИЧУК В.П., МОНОСЗОН М.Х. 1971.** Определитель однолучевых спор папоротников из семейства Polypodiaceae R. Br., произрастающих на территории СССР. Наука, Москва.
- ДАДУХ Я.П. (ред.) 2009.** Червона книга України. Рослинний світ. Глобалконсалтинг, Київ.
- ДАДУХ Я.П., ПЛЮТА П.Г., ПРОТОПОПОВА В.В., ЄРМОЛЕНКО В.М., КОРОТЧЕНКО І.А., КАРКУЦІВ Г.М., БУРДА Р.І. 2000.** Екофлора України. Т. І. Фітосоціоцетр, Київ.
- ДОБРОЧАЕВА Д.Н., КОТОВ М.И., ПРОКУДИН Ю.Н. и др. 1987.** Определитель высших растений Украины. Научная думка, Киев.
- ЗАХАРЕВИЧ С.Ф. 1954.** К методике описания эпидермиса листа. *Вестн. Ленинград. ун-та* **46**: 65–75.
- КОМАРОВ В.Л. (ред.) 1934.** Флора СССР. Т. 1. Изд-во АН СССР, Ленинград.
- ЛАКИН Г.Ф. 1990.** Биометрия. Высшая школа, Москва.
- МОЛОТКОВСКИЙ Г.Х. 1935.** Изучения состояния устьиц методом целлюлозных отпечатков. *ДАН СССР* **3** (8): 9–13.
- МОСЯКІН С.А., ТИЩЕНКО О.В. 2010.** Прагматична філогенетична класифікація спорових судинних рослин флори України. *Укр. ботан. журн.* **67** (6): 802–817.
- ОСТАПКО В.М. 2001.** Раритетный флорофонд юго-востока Украины (хорология). ООО «Лебедь», Донецк.
- САЗОНОВ А.В. 1997.** Папоротникообразные флоры Крыма. *Структура флоры и растительности Крыма. Сб. науч. тр-ов.* **117**: 44–52.
- ФЕДЧЕНКО Б.А., ФЛЕРОВ А.Ф. 1910.** Флора Европейской России: Иллюстрированный определитель дикорастущих растений Европейской России и Крыма. Изд. А.Ф. Девриена, Санкт-Петербург.
- ФЕДОРОВ А.А., КИРПИЧНИКОВ М.Э., АРТЮШЕНКО З.Т. 1956.** Атлас по описательной морфологии высших растений. Лист. Изд-во Академии наук СССР, Москва – Ленинград.
- ФЕДОРОВ А.А. (ред.) 1974.** Флора Европейской части СССР. Том 1. Плаунообразные, Хвощеобразные, Папоротникообразные, Голосеменные, Покрытосеменные (Злаки). Наука, Ленинград.
- ФОМІН О.В. 1938.** Флора УРСР. Т. І. Вид-во АН УРСР, Київ.
- ФОДОР С.С. 1974.** Флора Закарпаття. Вища школа, Львів.

- ШМАЛЬГАУЗЕН И.Ф. 1897.** Флора средней и Южной России, Крыма и Сьерверного Кавказа. Руководство для определения семяных и высших споровых растений. Тип. т-ва печ. дела и торг. И.Н. Кушнерев и Ко в Москве, Киевск. отд-ние, Киев.
- JACQUIN N.J. 1781.** Miscellanea austriaca at botanicam, chemiam, et historiam naturalem spectantia, cum figuris. Vol. II: 51–53. Officina Krausiana, Vindobonae.
- КНАПП J.A. 1872.** Die bisher bekannten Pflanzen Galiziens der Bukowina. Wilhelm Braumüller k.k. Hof- und Universitätsbuchhändler, Wien.
- MOSYAKIN S.L., FEDORONCHUK M.M. 1999.** Vascular plants of Ukraine. A nomenclature checklist. M.G. Kholodny Institute of Botany, Kiev.
- REICHARDT H.W. 1859.** *Asplenium Heufleri* eine hybride zwischen *Asplenium germanicum* Weiss. und *A. trichomanes* L. *Verhandlungen der zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien* 9: 95.
- VIANE R.L.L. 1992.** A multivariate morphological-anatomical analysis of the perispore in Aspleniaceae. PhD thesis, Ghent Univ.

**THE PECULIARITIES OF MORPHOLOGICAL STRUCTURE OF *ASPENIUM SEPTENTRIONALE* (L.)
HOFFM., *A. TRICHOMANES* L. AND THEIR HYBRIDS IN THE NATURAL FLORA OF UKRAINE**

OLESYA O. BEZSMERTNA¹, OLENA V. VASHEKA², JULIA R. KLISHCH²

Abstract. The morphologic peculiarities of *Asplenium septentrionale* (L.) Hoffm., *A. trichomanes* L., *A. ×alternifolium* Wulfen ex Jacq., and *A. ×heufleri* Reichardt species were observed. The comparative analyze of studied morphologic peculiarities of these species in the link with their systematics was conducted.

Key words: *Asplenium*, ferns, hybrid species, native flora of Ukraine, SEM, morphology

¹ Research Laboratory "Botanical Garden" of the Educational-scientific Centre "Institute of Biology", Taras Shevchenko National University of Kyiv; Symona Petliyry str. 1, 01032 Kyiv, Ukraine; olesya.bezsmertna@gmail.com

² Botany Department, Educational-scientific Centre "Institute of Biology", Taras Shevchenko National University of Kyiv