

АНАТОМИЯ И МОРФОЛОГИЯ

УДК 582.394

А.А. Кузнецов¹
И.И. Гуреева¹
А.В. Ваганов²
А.И. Шмаков²

A. Kuznetsov
I. Gureeva
A. Vaganov
A. Shmakov

МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ СПОР ВИДОВ РОДА *ACTINIOPTERIS* Link (CRYPTOGRAMMACEAE)

MORPHOLOGICAL ANALYSIS OF SPORES OF SPECIES OF THE GENUS *ACTINIOPTERIS* Link (CRYPTOGRAMMACEAE)

Аннотация. Методом растровой электронной микроскопии исследованы споры 5 видов папоротников рода *Actiniopteris*: *A. australis* (L. f.) Link, *A. dimorpha* Pichi-Serm., *A. pauciloba* Pichi-Serm., *A. radiate* (Koenig ex Sw.) Link, *A. semiflabellata* Pichi-Serm.

Ключевые слова: Род *Actiniopteris* Link, экваториальный диаметр споры, дискриминантный анализ.

Summary. Spores of 5 species of a fern genus *Actiniopteris*: *A. australis* (L. f.) Link, *A. dimorpha* Pichi-Serm., *A. pauciloba* Pichi-Serm., *A. radiate* Koenig ex Sw.) Link, *A. semiflabellata* Pichi-Serm have been searched by method of raster electronic microscopy.

Key words: Genus *Actiniopteris* Link, equatorial diameter of spores, the discriminant analysis.

Род *Actiniopteris* Link – Актиниоптерис относится к семейству *Crypto-grammaceae* Pichi-Serm., трибе *Actinioptereae* (Pichi-Serm.) A. Vaganov et Schmakov и включает 6 видов: *A. australis* (L. f.) Link, *A. dimorpha* Pichi-Serm., *A. kornasii* Medwecka-Kornaš, *A. radiata* (Koenig ex Sw.) Link, *A. semiflabellata* Pichi-Serm., *A. pauciloba* Pichi-Serm. (Ваганов, Шмаков, 2006; Ваганов, 2007).

¹ Томский Государственный университет, пр-т Ленина, 36; 634050, Томск, Россия; e-mail: herb@bio.tsu.ru.

² Алтайский государственный университет, пр-т Ленина, 61; 656049, Барнаул, Россия; e-mail: bot@asu.ru.

¹ Krylov Herbarium, Tomsk State University, Lenina st., 36, Tomsk, 634050, Russia

² South-Siberian Botanical Garden, Altai State University; Lenina st., 61, Barnaul, 656049, Russia

Поступило в редакцию 14.01.2009 г.

Submitted 14.01.2009

Виды рода *Actiniopteris* произрастают преимущественно в горных районах тропических и субтропических областей Старого Света в пределах африкано-азиатского ареала. В центральной и восточной части Африканского континента встречаются все шесть видов, на юго-востоке Африки и на острове Мадагаскар только два из них – *A. dimorpha* и *A. australis* (Tardieu-Blot, 1952; Pichi-Sermolli, 1962; Lawalrée, 1969; Schelpe, 1970; Thulin, 1993; Burrows, 1990; Verdcourt, 1999). В Южной Азии распространены *A. australis*, *A. radiate*; на юго-западе Азии, на Аравийском полуострове – *A. australis*, на острове Сокотра – *A. semiflabellata* (Pichi-Sermolli, 1962; Kornas et al., 1982; Beddome, 1983; Ohba, Malla, 1988; Gurung, 1991). Все виды рода *Actiniopteris* – ксерофиты, предпочитают засушливые местообитания и встречаются на сухих склонах и в расщелинах скал на высоте от 50 до 1600 м н. у. м.

Нами было проведено сравнительное исследование морфологии спор 5 видов рода *Actiniopteris* с целью выявления отличий между видами (рис. 1, 2, 3, 4, 5).

Споры для исследования были отобраны с гербарных образцов, хранящихся в Гербариях Национального музея естественной истории в Париже (P) и Ботанического музея в Берлине (B) (таблица 1).

Споры исследовали на электронно-ионном сканирующем микроскопе

Таблица 1

Цитирование этикеток гербарных образцов рода *Actiniopteris* Link

Образец 1 <i>A. australis</i>	Образец 2 <i>A. dimorpha</i>	Образец 3 <i>A. dimorpha</i>	Образец 4 <i>A. pauciloba</i>	Образец 5 <i>A. radiate</i>	Образец 6 <i>A. semiflabellata</i>	Образец 7 <i>A. semiflabellata</i>
[надпись на этикетке не разборчива] № 62 (B!)	Universite de Lubumbashi (Zaire), Mont Mubwe (29°45'E, 13°20'S), Pente rocheuse, Alt=1400 m. 6 IV 1987. № 2514 (P!)	Madagascar, Prov. Fianarantsoa, Vicinity of Zazafotzy on Route 07 between Am-balavao and Ihotay, open forest and prairie, elev. 710 m. In dense, solid stand, ca 1 m across. 2 Feb. 1975. Thomas B. Crost, № 30373 (P!)	Flora Congolana. Prov. Katanga, Territ. Manono, Loc. Kayiba, Alt=1140 m, Statio Foret katangaise. Février 1948. Coll. G.F. de Witte, № 3343 (B!)	Nilghiris, Mardas. Legit. Boord of Reuenuc (P!)	Herbier A. Bau-douin, Fougerel, Reunion, “Juale”, № 584 (B!)	Centre O.R.S.T.O.M. de Tannanarive, Reunion, Sur rocks an solue rote de alaos. 5.3.71. Coll. F. Friedmann, № 1097 (B!)

Quanta 200 3D. Образцы спор фиксировали на углеродном скотче. Для уменьшения влияния заряда споры напыляли хромом методом термического напыления в вакууме. Все образцы спор исследовали в режиме высокого вакуума. Поверхность образцов сканировали при ускоряющем напряжении 2 кВ и увеличении от 3500 до 16000 раз. Измерения параметров спор проводили в 25-кратной повторности. Данные обработаны методами математической статистики с использованием анализа средних величин и дискриминантного анализа. Анализ проводился по следующим морфологическим признакам: 1 – экваториальный диам., мкм; 2 – шир. экваториальной складки, мкм; 3 – дл. лезуры, мкм; 4 – шир. лезуры, мкм; 5 – толщина складок на дистальной стороне споры, мкм; 6 – диам. бугорков на проксимальной стороне споры, мкм; 7 – диам. выростов на дистальной стороне споры, мкм; 8 – диам. выростов на проксимальной стороне споры, мкм.

Согласно исследованию J. Kornas с соавторами (1982) с применением методов электронной микроскопии, споры видов рода *Actiniopteris* трилетные, округло-треугольные, с почти плоской проксимальной стороной и выпуклой или почти полусферической дистальной. Толщина экзоспория на дистальной поверхности 4–10 мкм, на проксимальной поверхности 2–4 мкм, эндоспорий

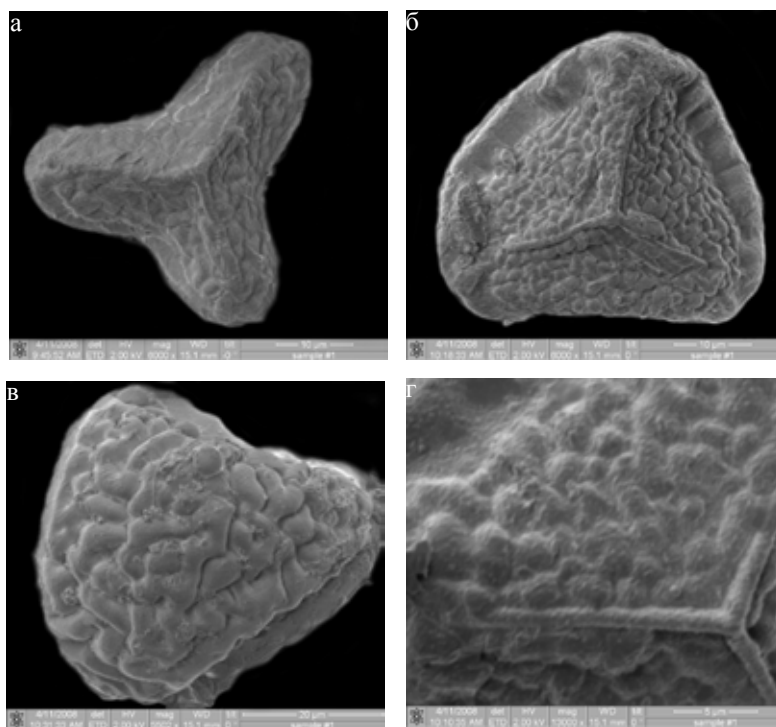


Рис. 1. Электронные микрофотографии (СЭМ) спор *A. australis*.
 а – округло-треугольная лопастная спора; б – проксимальная сторона споры;
 в – дистальная сторона споры; з – фрагмент проксимальной поверхности споры
 и лезуры

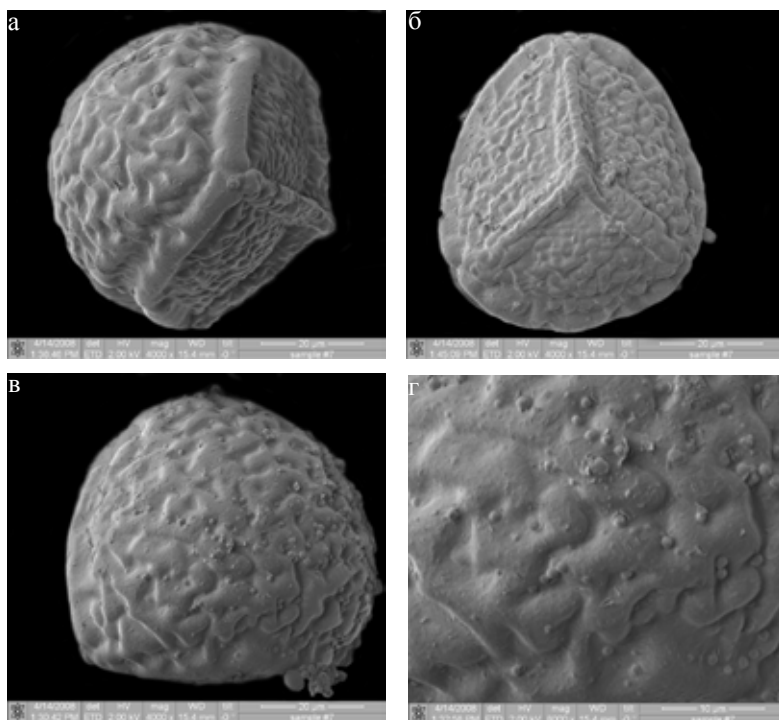


Рис. 2. Электронные микрофотографии (СЭМ) спор *A. dimorpha*. а – спора в экваториальном положении; б – проксимальная сторона споры; в – дистальная сторона споры; г – фрагмент дистальной поверхности споры.

толщиной 0.5–3.5 мкм. Соединение проксимальной и дистальной поверхностей образует шейку. Наличие периспория ставится под сомнение. В трудах отечественных ботаников также нет единого мнения по этому вопросу. Согласно А.Н. Сладкову (1959 а, б), споры видов *Cryptogrammeae* характеризуются отсутствием периспория, а их внешний облик определяется скульптурой поверхности толстого экзоспория. А.Е. Бобров с соавторами (1983) считают, что споры *Cryptogrammeae* имеют тонкий периспорий, плотно прилегающий к экзоспорию.

Ниже приводятся описания и оригинальные микрофотографии спор 5 видов рода *Actinopteris*, исследованных нами с использованием метода растровой электронной микроскопии.

A. australis (рис. 1). Споры в проксимально-полярном и дистально-полярном положениях треугольно-округлые или округло-треугольные, не лопастные, редко округло-треугольные, лопастные. Экваториальный диаметр (36.62)38.55–42.63(43.71) мкм. В экваториальном положении дистальная сторона споры полусферическая, проксимальная – слегка уплощённая. Ширина экваториальной складки в полярном положении (3.2)4.28–5.3(5.89) мкм. Лучи лезуры прямые, (14.8)15.51–17.82(18.82) мкм дл., (0.53)0.98–1.37(1.48) мкм шир. Валиковидные утолщения спородермы вдоль лучей лезуры отсутствуют. Участки близ окон-

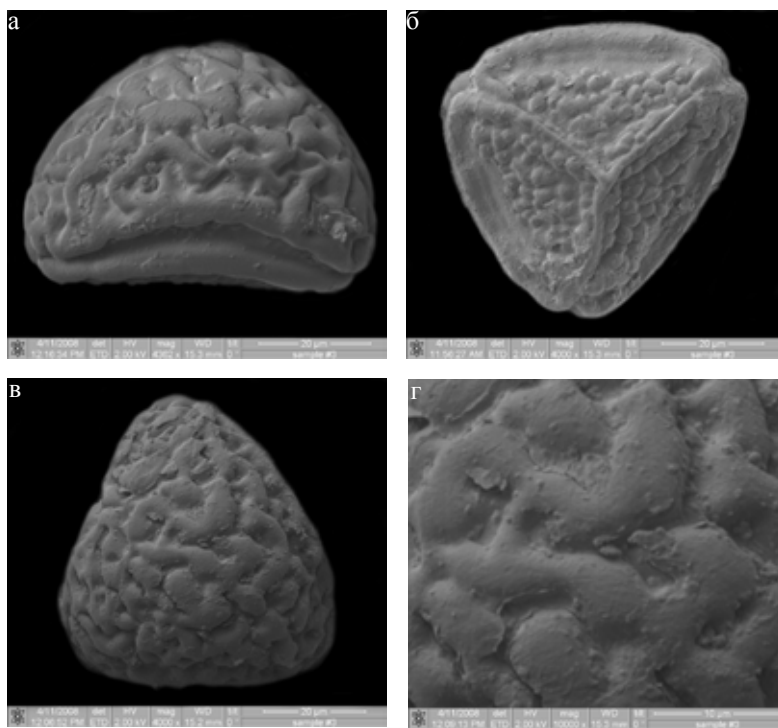


Рис. 3. Электронные микрофотографии (СЭМ) спор *A. pauciloba*. *a* – спора в экваториальном положении; *б* – проксимальная сторона споры; *в* – дистальная сторона споры; *г* – фрагмент дистальной поверхности споры.

чания лучей лезуры не связаны с утолщёнными участками спородермы экваториальной складки или резко граничат с ней. Толщина складок на дистальной стороне (2.12)3.45–4.76(5.31) мкм, диаметр бугорков на проксимальной стороне (0.89)1.57–3.08(3.3) мкм. Складки и бугорки с чёткими контурами, бугорки часто сливаются, образуя продолговатые или извилистые формы. Поверхность экзоспория на дистальной стороне с округлыми выростами (0.21)0.46–1.02(1.38) мкм в диам., мелкозернистая, зернистость слабо выражена. Поверхность экзоспория на проксимальной стороне с редкими округлыми выростами (0.19)0.25–0.62(0.78) мкм в диам., мелкозернистая, зернистость чётко выражена.

A. dimorpha (рис. 2). Споры в проксимально-полярном и дистально-полярном положениях треугольно-округлые или округло-треугольные, редко неправильноокругло-треугольные, нелопастные и округло-треугольные, лопастные. Экваториальный диаметр (46.51)51.88–58.28(62.5) мкм. В экваториальном положении споры сферической формы, редко проксимальная сторона слегка уплощённая. Ширина экваториальной складки в полярном положении (2.25)3.47–4.99(6.08) мкм. Лучи лезуры прямые, (23.9)25.83–31.11 мкм дл., приподнимающиеся по всей длине над поверхностью споры за счёт валиковидных утолщений спородермы, образованных скоплением бугорков. По обе стороны от участка, близ окончания лучей лезуры, валиковидные утолщения без

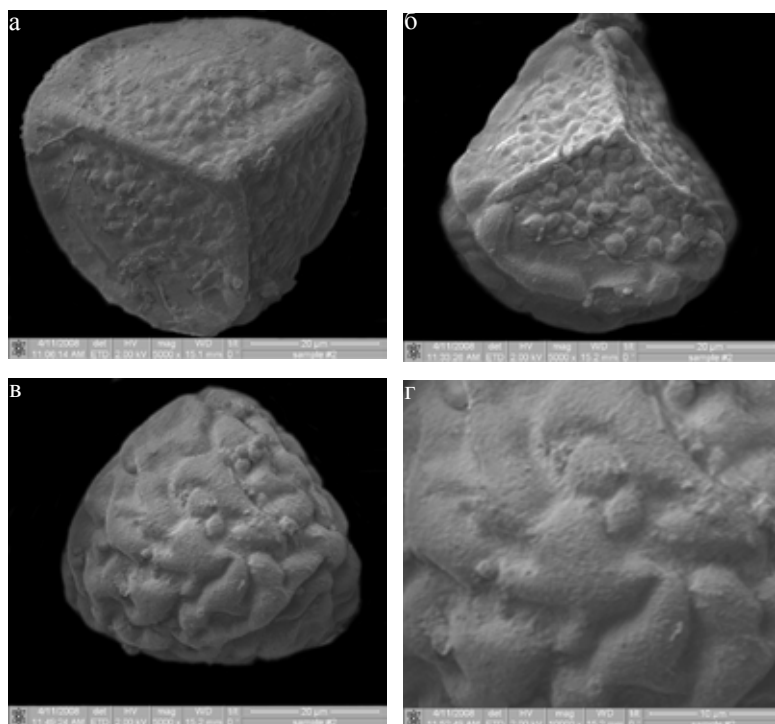


Рис. 4. Электронные микрофотографии (СЭМ) спор *A. radiata*. а, б – проксимальная сторона споры; в – дистальная сторона споры; г – фрагмент дистальной поверхности споры.

резких границ переходят в экваториальную складку. Ширина лучей лезуры (2.12)2.16–2.32 мкм, но у большинства спор лучи не имеют чётких очертаний, поскольку полностью или фрагментами погружены в валиковидные утолщения спородермы (5.58)6.03–7.15(7.82) мкм шир. Толщина складок на дистальной стороне (3.47)3.76–4.63(5.5) мкм, диаметр бугорков на проксимальной стороне (1.39)2.24–3.25(4.65) мкм. Складки и бугорки с более или менее чёткими контурами, бугорки часто сливаются, образуя извилистые формы. Поверхность экзоспория на дистальной стороне в основном крупнозернистая, зернистость чётко выраженная, редко мелкозернистая с многочисленными округлыми выростами диаметром (0.28)0.78–1.51(2.6) мкм. Поверхность экзоспория на проксимальной стороне с редкими округлыми выростами диаметром (0.11)0.38–1.22(1.73) мкм, крупнозернистая, зернистость чётко выраженная.

A. pauciloba (рис. 3). Споры в проксимально-полярном и дистально-полярном положениях округло-треугольные или неправильноокругло-треугольные, не лопастные. Экваториальный диаметр (50.72)56.06–61.31(66.17) мкм. В экваториальном положении дистальная сторона споры полусферическая, проксимальная – уплощённая, приподнимающаяся лишь по лучам лезуры. Ширина экваториальной складки в полярном положении (3.91)4.92–6.67(7.53) мкм. Лучи лезуры прямые, (23.11)23.85–26.36(27.6) мкм дл., приподнимающиеся по

всей длине или только до её середины над поверхностью споры за счёт валиковидных утолщений спородермы. В первом случае по обе стороны от участка близ окончания лучей лезуры валиковидные утолщения спородермы и экваториальная складка не имеют резких границ, во втором случае концы лезуры резко граничат по обе стороны с утолщенными участками спородермы экваториальной складки. Ширина лучей лезуры (1.43)1.44–2.02(2.03) мкм. Валиковидные утолщения, сопровождающие лучи лезуры, имеют ровные края по всей длине, их ширина не превышает 4.7–5.3 мкм. Укороченные валиковидные утолщения по краю неровные, и поэтому их ширина сильно варьирует на всём протяжении от 5.6 мкм до 8.23 мкм. Толщина складок на дистальной стороне (2.89)4.33–5.94(7.82) мкм, диаметр бугорков на проксимальной стороне (1.44)2.45–4.19(4.92) мкм. Складки и бугорки с чёткими контурами, редко бугорки сливаются, образуя продолговатые формы. Поверхность экзоспория на дистальной стороне с редкими округлыми выростами (0.05)0.29–0.57(0.88) мкм в диам., мелкозернистая, зернистость слабо выражена. Поверхность экзоспория на проксимальной стороне с редкими округлыми выростами (0.1)0.24–1.02(1.3) мкм, мелкозернистая, зернистость слабо выражена.

A. radiata (рис. 4). Споры в проксимально-полярном и дистально-полярном положениях округло-треугольные, редко треугольно-округлые, не ло-

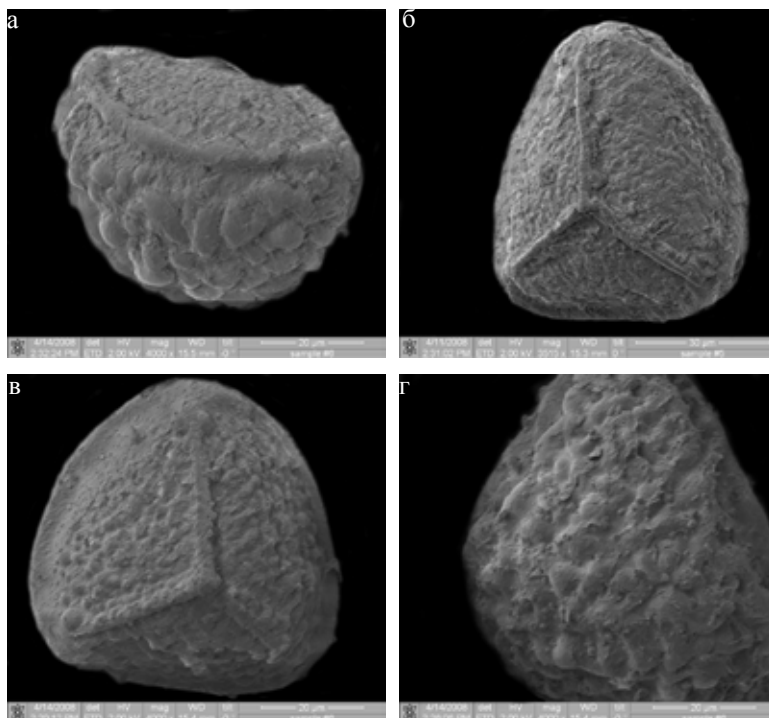


Рис. 5. Электронные микрофотографии (СЭМ) спор *A. semiflabellata*. а – спора в экваториальном положении; б – неправильнотреугольно-округлая нелопастная спора; в – проксимальная сторона споры; з – дистальная сторона споры.

пастные. Экваториальный диаметр (46.4)47.61–52.32(53.48) мкм. В экваториальном положении дистальная сторона споры полусферическая, проксимальная – округло-треугольная, слегка уплощённая. Ширина экваториальной складки в полярном положении (2.67)3.62–4.53(4.88) мкм. Лучи лезуры прямые, (23.22)23.25–28.36(29.06) мкм дл., (1.16)1.68–2.78(3.95) мкм шир. Некоторые споры имеют неравномерно утолщенные лучи лезуры, на верхних участках их ширина составляет 3.0 мкм шир, на участках близ окончания лучей – 1.6 мкм. Валиковидные утолщения спородермы вдоль лучей лезуры отсутствуют, редко – слабо выражены. Участки близ окончания лучей лезуры резко граничат с утолщенными участками спородермы экваториальной складки, редко сливаются со спородермой экваториальной складки. Толщина складок на дистальной стороне (3.02)3.87–5.81(7.84) мкм, диаметр бугорков на проксимальной стороне (1.16)2.55–3.48(4.41) мкм. Складки и бугорки с чёткими контурами, бугорки в очертании округлой формы, редко без чётких очертаний, сближены у вершины и разрежены по краям спор. Поверхность экзоспория на дистальной стороне с редкими округлыми выростами (0.25)0.46–1.62(2.32) мкм в диам., крупнозер-

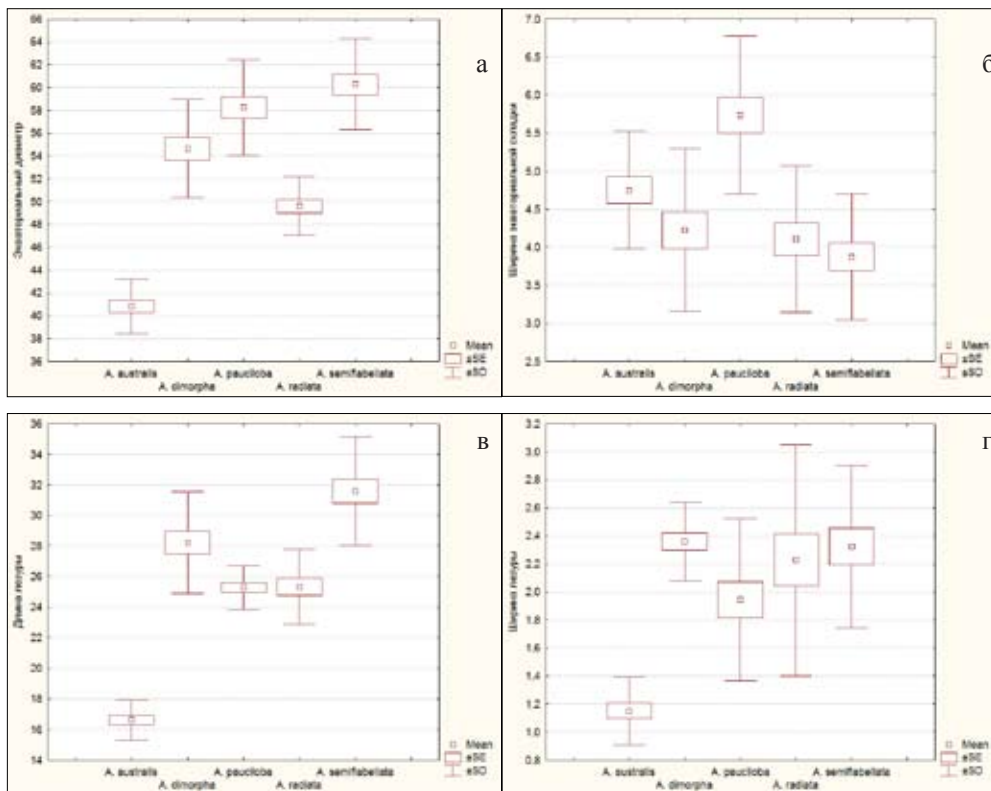
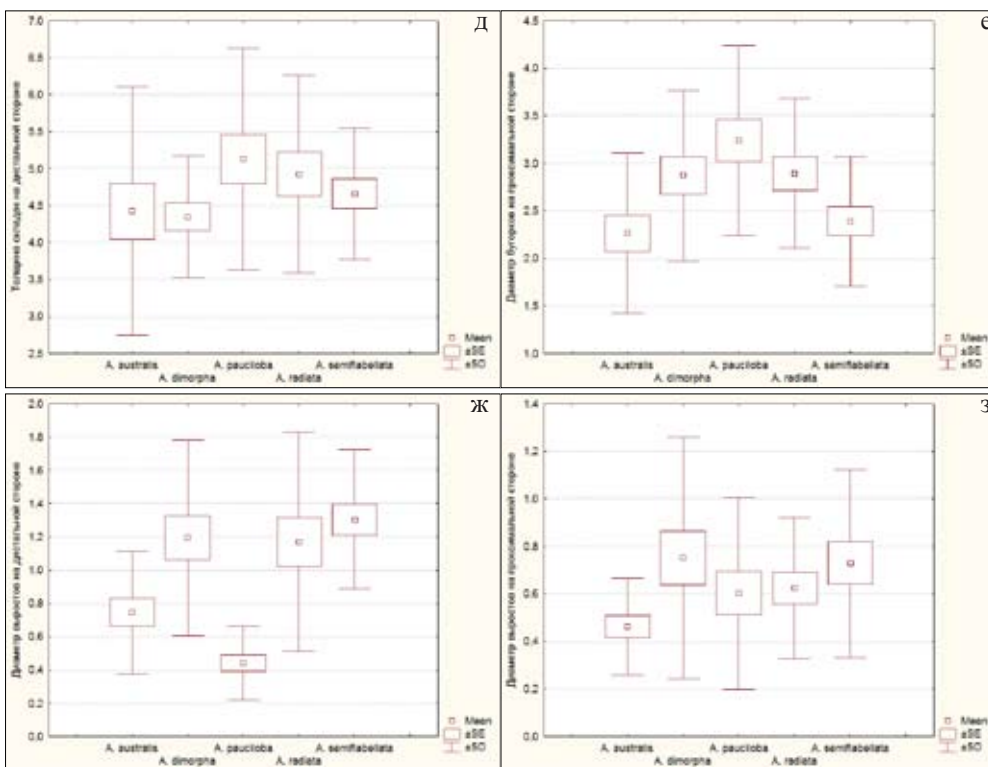


Рис. 6. Сравнительный анализ средних величин морфометрических показателей спор (мкм) *A. australis*, *A. dimorpha*, *A. pauciloba*, *A. radiata*, *A. semifabellata*. а – экваториальный диаметр; б – ширина экваториальной складки; в – длина лезуры; г – ширина лезуры.



Продолжение рис. 6: *d* – толщина складок на дистальной стороне; *e* – диаметр бугорков на проксимальной стороне споры; *ж* – диаметр выростов на дистальной стороне споры; *з* – диаметр выростов на проксимальной стороне споры.

нистая, зернистость чётко выражена. Поверхность экзоспория на проксимальной стороне с редкими округлыми выростами (0.23)0.35–0.92(1.16) мкм, крупнозернистая, зернистость чётко выражена.

A. semiflabellata (рис. 5). Споры в проксимально-полярном и дистально-полярном положениях округло-треугольные, треугольно-округлые или неправильнотреугольно-округлые, нелопастные. Экваториальный диаметр (55.07) 56.66–62.31(66.66) мкм. В экваториальном положении дистальная сторона споры полусферическая, проксимальная – округло-треугольная, редко слегка уплощённая. Ширина экваториальной складки споры в полярном положении (3.57)3.73–4.56(4.82) мкм. Лучи лезуры прямые, (26.81)28.98–31.88(35.66) мкм дл. и (1.3)2.02–2.52(3.18) мкм шир. Валиковидные утолщения спородермы вдоль лучей лезуры отсутствуют, редко – слабо выражены. Участки близ окончания лучей лезуры с неясными очертаниями и не имеют чётких границ с участками спородермы экваториальной складки. Толщина складок на дистальной стороне (3.39)3.9–5.42(5.81) мкм, диаметр бугорков на проксимальной стороне (1.04)1.97–2.77(3.62) мкм. Складки и бугорки без чётких очертаний, бугорки часто сливаются, образуя продолговатые или извилистые формы. Поверхность экзоспория на дистальной стороне с округлыми выростами (0.72)0.93–1.73(1.88)

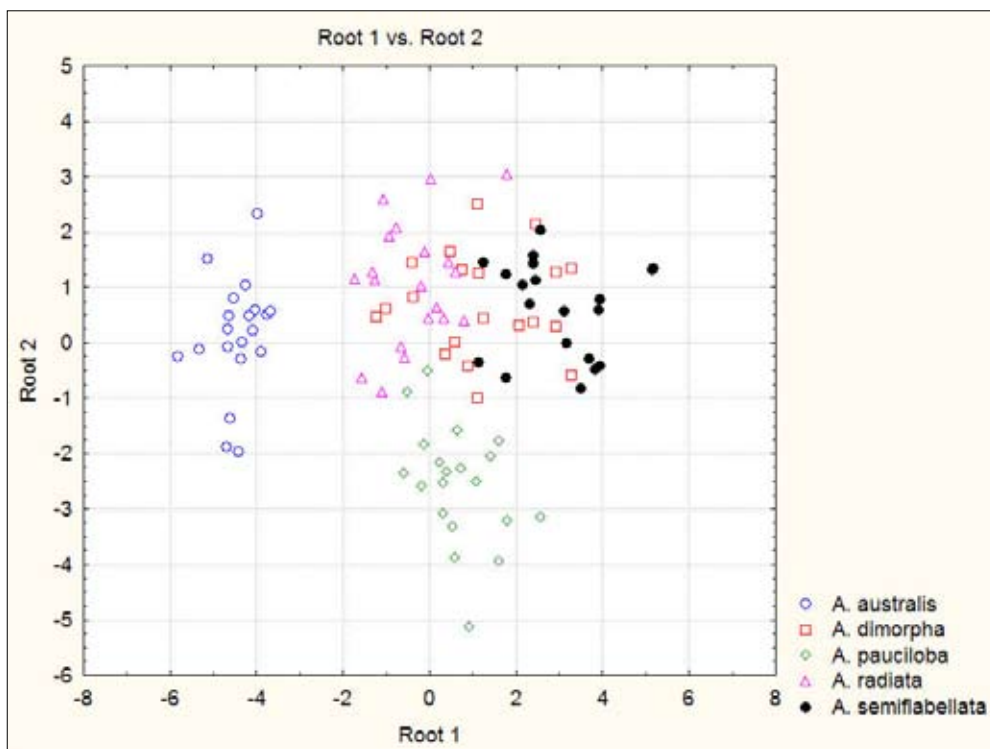


Рис. 7. Проекция объектов групп *A. australis*, *A. dimorpha*, *A. pauciloba*, *A. radiata*, *A. semiflabellata* в осях канонических переменных, полученных в результате дискриминантного анализа по морфометрическим показателям спор.

мкм в диам., крупнозернистая, зернистость чётко выражена. Поверхность экзоспория на проксимальной стороне с единичными округлыми выростами (0.28)0.39–1.02(1.44) мкм, крупнозернистая, зернистость чётко выражена.

Анализ средних величин по восьми морфологическим признакам спор показал, что виды рода *Actiniopteris* достоверно отличаются только по величине экваториального диаметра споры, который можно считать диагностическим признаком (рис. 6, а). По ширине экваториальной складки (рис. 6, б) и по диаметру выростов на дистальной стороне споры (рис. 6, в) существенно отличаются виды *A. australis* и *A. pauciloba*. По длине и ширине лезуры достоверно отличаются споры *A. australis* (рис. 6, в, г), в меньшей степени по длине лезуры отличаются *A. dimorpha*, *A. semiflabellata* (рис. 6, в). По значениям диаметра выростов на проксимальной стороне споры статистически значимые отличия выявлены для *A. australis* (рис. 6, г), остальные виды не имеют достоверных отличий по этому признаку. По диаметру бугорков на проксимальной стороне *A. australis* достоверно отличается от всех видов, кроме *A. semiflabellata* (рис. 6, б). По значениям толщины складок на дистальной стороне достоверные отличия только между парами видов *A. dimorpha* – *A. radiata* и *A. dimorpha* – *A. radiata*, что связано с высокой степенью изменчивости данного признака в пределах вида (рис. 6, а).

Дискриминантный анализ по совокупности морфометрических показателей спор выявил достаточно чёткие отличия *A. australis* и *A. pauciloba* от остальных видов. График (рис. 7) наглядно демонстрирует области рассеивания объектов исследованных выборок, соответствующих видам. Выборки *A. australis* и *A. pauciloba* образуют на графике отдельные, хорошо обособленные облака; выборка *A. dimorpha* образует общее облако, проекция которого перекрывает облака выборок *A. radiata* и *A. semiflabellata*.

Таким образом, исследования спор видов рода *Actiniopteris* методом растровой электронной микроскопии и анализ морфометрических показателей спор подтверждают самостоятельность *A. australis* и *A. pauciloba* и показывают возможное родство *A. radiata* и *A. semiflabellata* с *A. dimorpha*.

Благодарности. Авторы выражают благодарность директору Материаловедческого центра коллективного пользования Томского государственного университета профессору В.М. Кузнецову и всем сотрудникам центра за предоставленную возможность проведения исследований на электронном микроскопе. Отдельную благодарность выражаем кураторам Гербариев в Париже (Национальный музей натуральной истории) и Берлине (Ботанический сад).

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 09-04-90724-моб_ст и № 09-04-90713-моб_ст).

ЛИТЕРАТУРА

Бобров А.Е., Куприянова Л.А., Литвинцева М.В., Тарасевич В.Ф. Споры папоротникообразных и пыльца голосеменных и однодольных растений флоры европейской части СССР. – Ленинград, 1983. – 208 с.

Ваганов А.В. К систематике семейства Скрутограммасеae // Материалы VI Международной научно-практической конференции «Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии» (Барнаул, 25–28 октября 2007 г.). – Барнаул, 2007. – С. 277–278.

Ваганов А.В., Шмаков А.И. Попытка создания новой системы семейства Скрутограммасеae // Материалы V Международной научно-практической конференции «Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии» (Барнаул, 21–23 ноября 2006 г.). – Барнаул, 2006. – С. 30–33.

Сладков А.Н. О морфологических признаках спор настоящих папоротников подсемейства *Pterideae* Diels флоры СССР // Доклады АН СССР. – Москва, 1959а. – Т. 125, № 1. – С. 219–222.

Сладков А.Н. О морфологическом сходстве и различии спор видов *Cryptogramma* R. Br. и *Botrychium* Sw. флоры СССР // Доклады АН СССР. – Москва, 1959б. – Т. 125, № 2. – С. 414–416.

Beddome R.H. *Actiniopteris* Link // The Ferns of Southern India. Being Descriptions and Plates of the Ferns of the Madras Presidency. – New Connaught Place, 1983. – P. 43.

Burrows J.E. Adiantaceae // Southern African Ferns and Fern Allies. – Sandton, 1990. – P. 114–182.

Gurung V.L. Ferns the Beauty of Nepalese Flora. – Tripureshwor, Kathmandu, Nepal, 1991. – 234 p.

Kornas J., Dzwonko Z., Harmata K., Pacyna A. Biometrics and numerical taxonomy of the genus *Actiniopteris* (Adiantaceae, Filicopsida) in Zambia // Bulletin du Jardin Botanique National de Belgique, 1982. – Vol. 52. – P. 265–309.

Lawalrée A. Actiniopteridaceae // Flore du Congo du Rwanda et du Burundi, Ptéridophytes. – Bruxelles, 1969. – 11 p.

Ohba H., Malla S.B. Parkeriaceae // The Himalayan Plants. Vol. 1. – Tokyo, 1988. – P. 262–269.

Pichi-Sermolli R.E.G. On the fern genus “*Actiniopteris*” Link. // Webbia, 1962. – Vol. 17. – P. 1–32.

Schelpé E., Exell A.W., Launert E., Brenan J.P.M., Fernandes A., Wild H. *Actiniopteris* Link // Flora Zambesiaca. Mozambique, Zambia, Rhodesia, Botswana. – London, 1970. – P. 136–138.

Tardieu-Blot M.L. *Actiniopteris* Link // Flore de Madagascar. – Paris, 1952. – P. 80–82.

Thulin M. Adiantaceae // Flora of Somalia. Volume 1. Pteridophyta; Gymnospermae; Angiospermae (Annonaceae – Fabaceae). – Royal Botanic Gardens, Kew, 1993. – P. 8–13.

Verdcourt B. Actiniopteridaceae // Beentje H.J. Flora of Tropical East Africa. – Royal Botanic Gardens, Kew, 1999. – P. 1–7.