



УДК 582.394 (477)

МОРФОЛОГО-АНАТОМІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ *ASPLENIUM* × *SOUCHEI* LITARD. ТА ЙОГО БАТЬКІВСЬКИХ ФОРМ

ОЛЕСЯ О. БЕЗСМЕРТНА¹ ТА НАТАЛІЯ В. НУЖИНА²

Анотація. Проведено порівняльний аналіз окремих морфологічних ознак та розглянуто анатомічні особливості черешків *Asplenium* × *souchei* Litard. та його батьківських форм (*A. obovatum* Viv. subsp. *billotii* (F.W. Schultz) O. Bolòs, Vigo, Masalles & Ninot та *A. septentrionale* (L.) Hoffm.) у зв'язку із систематикою. Відповідно до морфологічних особливостей пластинки ваї (розсіченість та форма) *A. × souchei* є ближчим до батьківського виду *A. obovatum* Viv. subsp. *billotii*, ніж до *A. septentrionale*. Однак за анатомічними особливостями черешка *A. × souchei*, навпаки, більш споріднений із *A. septentrionale*. За результатами досліджень ми рекомендуємо *A. × soushei* включити до наступного видання Червоної книги України.

Ключові слова: *Asplenium*, папоротеподібні, гібридні види, природна флора України, морфологія, анатомія

¹ Кафедра ботаніки, ННЦ «Інститут біології», Київського національного університету імені Тараса Шевченка, вул. Симона Петлюри, 1, м. Київ, 01032, Україна; olesya.bezsmertna@gmail.com

² Ботанічний сад ім. О.В. Фоміна ННЦ «Інститут біології», Київського національного університету імені Тараса Шевченка, вул. Симона Петлюри, 1, м. Київ, 01032, Україна

Вступ

Для флори України наводилася різна кількість (від 10 до 13) видів роду *Asplenium* L. (КНАРР 1872; ШМАЛЬГАУЗЕН 1897; ФЕДЧЕНКО и ФЛЕРОВ 1910; КОМАРОВ 1934; ФОМІН 1938; ФЕДОРОВ 1974; ФОДОР 1974; БАРБАРИЧ и др. 1986; ДОБРОЧАЕВА и др. 1987; ГОЛУБЕВ 1996; САЗОНОВ 1997; MOSYAKIN & FEDORONCHUK 1999; ДІДУХ 2000; МОСЯКІН і ТИЩЕНКО 2010). Однак, за останніми відомостями (БЕЗСМЕРТНА та ін. 2012; БЕЗСМЕРТНА 2013; РИФФ 2013) підтверджено наявність 17 видів і підвидів роду *Asplenium* L., чотири з яких – гібридного походження (*Asplenium* × *alternifolium* Wulfen ex Jacq., *A. × heufleri* Reichenhardt, *A. × protoadulterinum* Lovis et Reichenstein та *A. × souchei* Litardt.). Очевидно, що саме стосовно цих гібридних видів виникає найбільше спірних питань під час досліджень (БЕЗСМЕРТНА та ін. 2012; БЕЗСМЕРТНА 2013).

Метою нашої роботи було уточнення морфологічних та анатомічних особливостей одного із гібридних видів (*A. × souchei*) та його

батьківських форм (*A. obovatum* Viv. subsp. *billotii* (F.W. Schultz) O. Bolòs, Vigo, Masalles & Ninot та *A. septentrionale* (L.) Hoffm.) для полегшення подальших досліджень та ідентифікації цього виду.

Матеріали і методи досліджень

Для досягнення поставленої мети ми вивчали анатомічну будову черешків *A. obovatum* subsp. *billotii*, *A. septentrionale* та *A. × soushei*. Для анатомічних досліджень зразки відбирали в базальній частині, на відстані 2-3 см від основи та в термінальній частині листка. Фіксували у фіксаторі Чемберлена, заливали в желатин методом Гаскелла-Грефа та виготовляли зрізи товщиною 15-20 мкм на заморожуючому мікротомі, після чого забарвлювали їх сафраніном (РОМЕЙС 1954; ПАУШЕВА 1988). Фотографії виготовляли за допомогою цифрової камери Canon Power Shot A630. Морфологічні описи виконували відповідно до атласу з описової морфології (ФЕДОРОВ и др. 1956; ВАШЕКА та БЕЗСМЕРТНА 2012).

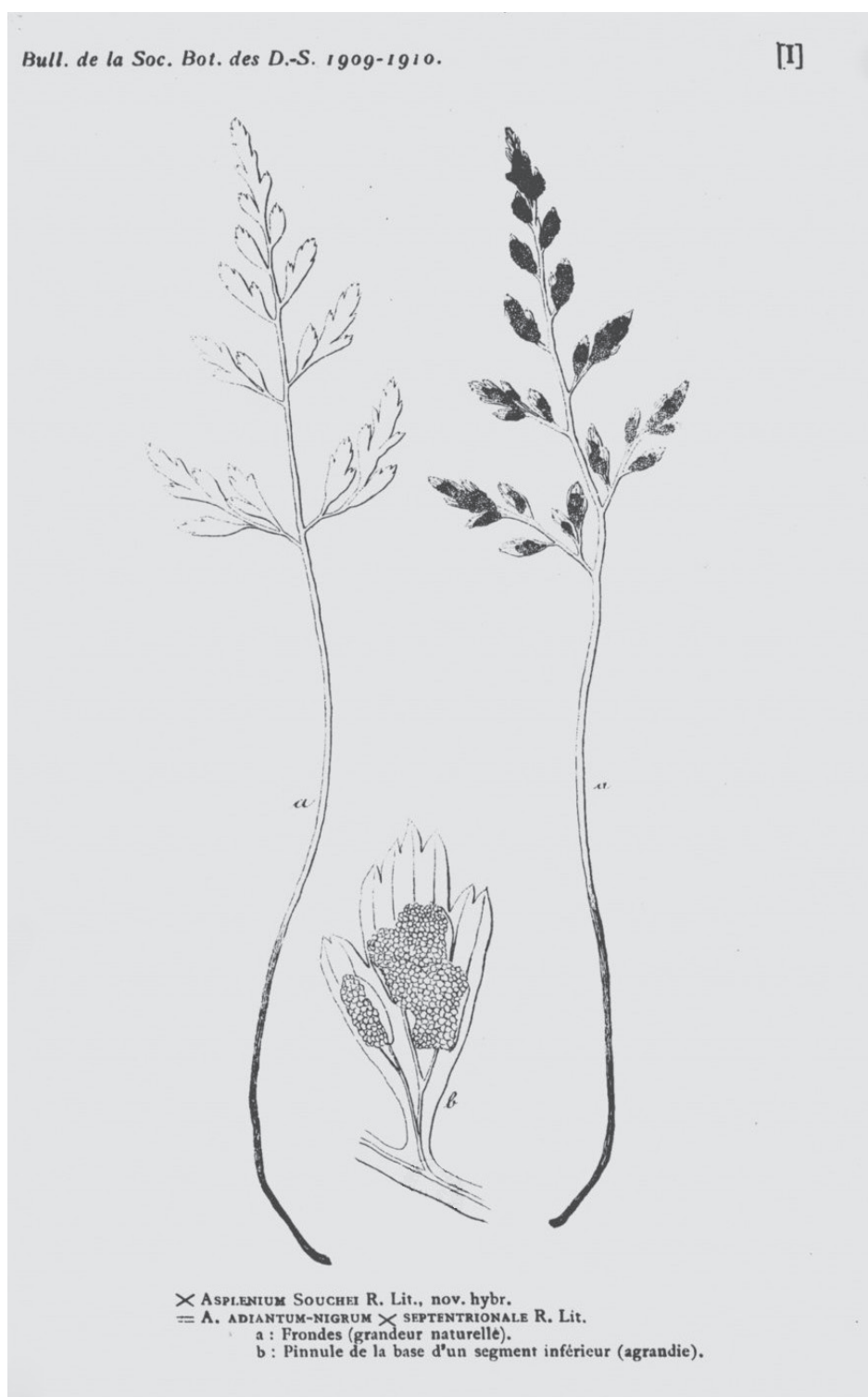


Рис. 1. Баї *Asplenium* $\times$ *souchei*, ілюстрація із протологу (LITARDIERE 1909-1910).

Fig. 1. Leaves of *Asplenium* $\times$ *souchei*, illustration from protolog (LITARDIERE 1909-1910).

Впродовж 2003-2014 років було опрацьовано зразки зазначених видів з гербарних фондів низки 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; опрацьовано літературні джерела та використані результати власних польових досліджень на території України. Опрацьовано типові зразки досліджуваного гібридного виду (MPU та BR). Також досліджувались оригінальні збори, зокрема зразки видів із Автономної республіки Крим.

Результати та їх обговорення

Для України *A. × soushei* вперше наводиться у 1984 р. (Сазонов 1997; БЕЗСМЕРТНА та ін. 2012) лише з одного локалітету і лише за єдиним гербарним зразком: «г. Аюдаг, юго-восточный склон. На выходах габбро-диабазов, 14 V 1984, В.Н. Голубев, А.В. Сазонов» (YALT, Голубев 1995; Сазонов 1997). Пізніше, ми (спільно із С.О. Свіриним) під час експедиційних досліджень виявили ще дві особини у двох окремих локаціях на горі Аюдаг (Безсмертна, Свірін KWHU, YALT). У цілому ж, ареал *A. × soushei* охоплює Європу (дві диз'юнкції): окрім як в Україні зафіксований на території Франції.

Необхідно відзначити, що, відповідно до протологу *A. × soushei*, батьківськими формами цього виду зазначено *A. adiantum-nigrum* L.

та *A. septentrionale* (L.) Hoffm. (LITARDIERE 1909-1910) (Рис. 1). Однак, дещо пізніше було описано новий вид *A. × contrei* Callé, Lovis & Reichst. власне як гібрид вищевказаних батьківських форм (синонім *A. × souchei* auct., non Litard.), а першочерговий вид *A. × soushei* Litardt. було визнано гібридом між іншими батьківськими таксонами – *A. obovatum* subsp. *billotii* та *A. septentrionale* (CALLÉ et al. 1975; PAGE 1997; HASSLER & SWALE 2002; CHRISTENHUSZ & VON RAAB-STRAUBE 2013; NBN 2014; NHM 2014). З метою уникнення номенклатурних помилок, наводимо таксономічне цитування *A. × soushei* Litard.

A. × souchei Litard., 1909, Bull. Soc. Bot. Deux-Sevres.: 100; ГОЛУБЕВ 1995, Ботан. журн., 80 (11): 46-54; ГОЛУБЕВ 1996, Биол. фл. Крыма: 27; САЗОНОВ 1997, Стр. фл. и раст. Крыма, 117: 51; MOSYAKIN & FEDORONCHUK 1999, Vascular plants of Ukraine. A nomenclature checklist: 3. – *A. × paradoxum* Beauverd, 1911, Bull. Soc. Bot. Genève, 2, 3: 297, non Blume, 1828. – *A. × adiantonigroides* Lévillé, 1915, Bull. Géogr. Bot., 4 (25): 43.

З метою деталізації відомостей щодо досліджуваного виду та полегшення його ідентифікації у природних умовах подаємо порівняльний аналіз виду морфологічних ознак *A. × souchei* та його батьківських видів.

A. × souchei Litard. (костянець (аспленій) Суше) – це гемікриптофіт заввишки 5–25 см. Ці ознаки є спільними як для гібридного виду, так і для *A. obovatum* subsp. *billotii* та *A. septentrionale*. Кореневище у всіх трьох видів коротке, галузиться та утворює дернину. У *A. × souchei* кореневище на верхівці вкрите видовжено-трикутними із загостреними верхівками сітчастими (клатратними) лусками до 4 мм завдовжки. Ця ознака зближує гібридний вид із *A. obovatum* subsp. *billotii*, в той час як у *A. septentrionale* луски на кореневищі мікроскопічні лінійні, а також наявні членисті трихоми. Знову ж спільними ознаками є те, що ваї в усіх трьох видів розміщені пучком, номоморфні, вічнозелені. Черешок *A. × souchei* за довжиною дорівнює пластинці або довший

за неї, жолобчастий, з адаксіального боку – зелений, з абаксіального – каштановий, що є ознаками притаманними саме гібридному виду: в *A. obovatum* subsp. *billotii* черешок дорівнює пластинці чи коротший від неї, каштанового кольору, присутні поодинокі трихоми, в *A. septentrionale* – черешок довгий, в базальній частині – каштановий, а вище – зеленого кольору. Ознаки що стосуються пластинки у гібридного виду наближують його до *A. obovatum* subsp. *billotii*: пластинка трикутна, м'яко-шкіряста, блискуча, двічі перисторозсічена, її вісь в апікальній частині крилата. Сегменти першого порядку на черешечках, трикутні або видовжено-трикутні, перисті, на верхівці із зубцями. Сегменти другого порядку сидячі, обернено-яйцеподібні з клиноподібною основою, зубчасті. Соруси овальні, розміщені вздовж бічних жилок сегментів другого порядку, індузій цілокрайі або виїмчастий, прикріплені латеральною частиною (знову ж, як і у *A. obovatum* subsp. *billotii*). В той час як у *A. septentrionale* пластинка вильчаторозділена на 2-5 лінійноланцетних часток; соруси вузьколінійні (Рис. 2) (Вашека і Безсмертна 2012).

Розглянемо також анатомічні особливості досліджуваних видів, а саме будову черешків. Черешки рослин роду *Asplenium* в цілому мають подібну будову. До спільних ознак можна віднести наступні: зовнішня кора складається з одношарового епідермісу з кутикулою та кількох шарів механічної тканини. З абаксіальної сторони кількість шарів механічної тканини, як правило, більша ніж з адаксіальної. В напрямку до термінальної частини листка зменшується кількість шарів механічної та паренхімної тканин, що обумовлює зменшення діаметру черешка. Внутрішня кора представлена паренхімними клітинами та великими міжклітинниками. Провідні пучки (меристели) є гадроцентричними і оточені перициклом та ендодермою. Разом з цим нами виявлені специфічні характеристики будови черешків досліджуваних видів. Форма черешка *A. obovatum* subsp. *billotii* округла з двома вп'ячуннями з верхньої

(адаксіальної) сторони (Рис. 3 А). Поверхня черешка в незначній кількості вкрита багатоклітинними трихомами (характерними лише для цього виду з досліджуваних). Багато трихом зосереджено переважно в основі листової пластинки та по жилках. Кора поділяється на внутрішню і зовнішню, що власне є характерною ознакою для більшості папоротей. Зовнішня кора поділяється на епідерміс з дуже товстими лігніфікованими зовнішніми периклінальними стінками та механічну тканину. З адаксіальної сторони механічна тканина представлена 1 шаром склеренхімних клітин і кількома шарами коленхіми, тоді як з протилежного боку черешка – 4-5 шарами лігніфікованої склеренхімної тканини. Внутрішня кора складається з паренхімних клітин округлої форми і великих міжклітинників. Провідна тканина в основі черешка та на відстані 2-3 см від базальної частини черешка має два пучка, кожен з яких відділений від кори ендодермою, далі йде шар крупніших клітин перицикла. Ксилема С-подібної форми і представлена метаксилемою та протоксилемою. По мірі наближення до термінальної частини черешка дві меристели з'єднуються в одну. Такий пучок містить Х-подібну ксилему. Також в термінальній частині змінюється форма черешка: видовжуються бічні валики, порівняно з середнім валиком на адаксіальному боці.

Черешок *A. septentrionale* «грибоподібної» форми за рахунок дещо ввігнутої верхньої сторони та ввігнутостей з латеральних сторін. Периклінальні та антиклінальні стінки клітин епідермісу дуже потовщені, нелігніфіковані (Рис. 3 В). Зовнішня кора складається з епідермісу та 2-3 шарів нездерв'янілої механічної тканини. Внутрішня кора складається з паренхімних клітин округлої форми і великих міжклітинників. В черешку наявний один провідний пучок округло-серцеподібної форми, що відділений від кори ендодермою, далі йде шар крупніших клітин перициклу. Ксилема представлена метаксилемою та протоксилемою, які розміщені Х-подібно.

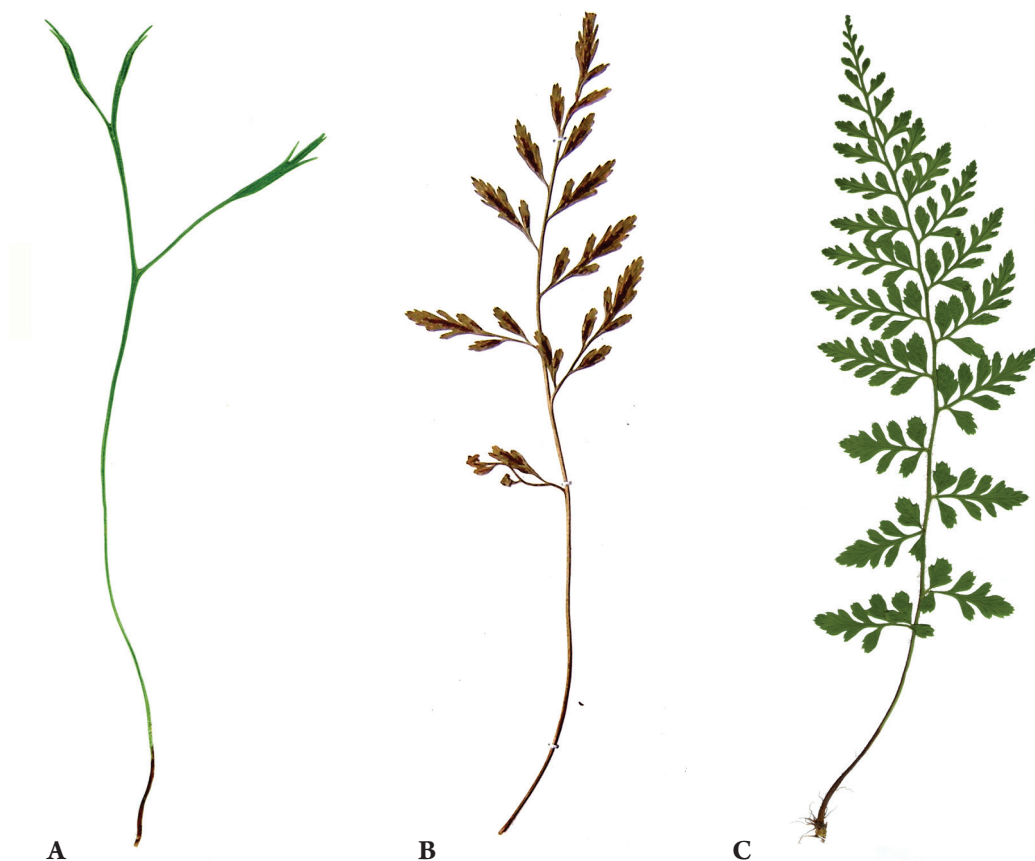


Рис. 2. Баї *Asplenium septentrionale* (А), *A. x souchei* (В) та *A. obovatum* subsp. *billotii* (С).

Fig. 2. Leaves of *Asplenium septentrionale* (А), *A. x souchei* (В) and *A. obovatum* subsp. *billotii* (С).

Х-подібна форма ксилеми спостерігається і в базальній, і середній, і в термінальній частині черешка. Потоншення черешка в термінальній частині обумовлене в більшій мірі зменшенням кількості шарів паренхімної тканини. До відмінних ознак порівняно з *A. obovatum* subsp. *billotii* також можна віднести відсутність трихом на поверхні епідермісу черешка.

Черешок *A. x souchei* має «грибоподібну» форму подібну до *A. septentrionale*, але з більш розвинутою абаксальною частиною (Рис. 3 С). На черешку трихоми відсутні, і лише в області жилок листка трапляються в малій кількості одноклітинні прості трихоми. Зовнішня кора представлена епідермісом з потовщеними стінками та коленхімною

тканиною: 2-3 шари з адаксальної сторони та 3-4 шари з абаксальної сторони. Наявна одна меристела з Х-подібною ксилемою вздовж усього черешка.

Висновки

Підсумовуючи, можна сказати, що основні макроморфологічні ознаки, за якими можна ідентифікувати гібридний вид це форма та розсічення листової пластинки. За цими ознаками *A. x souchei* наближається до *A. obovatum* subsp. *billotii*. Водночас, за анатомічною будовою черешків більш подібними виявились *A. x souchei* та *A. septentrionale* (за формою черешка, будовою провідної системи та

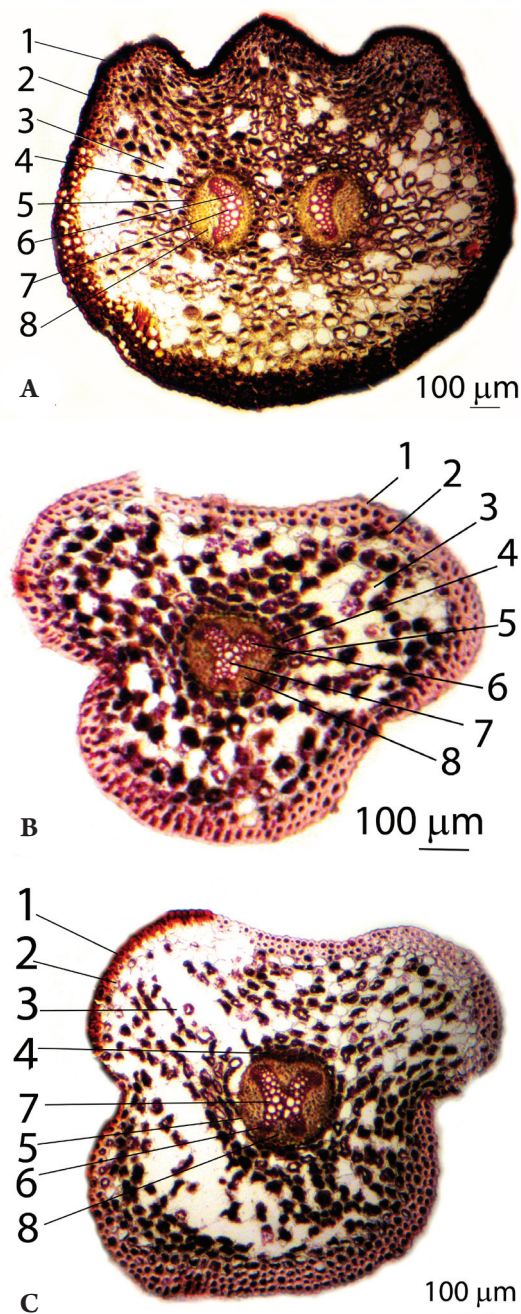


Рис. 3. Поперечний зріз черешка *A. obovatum* subsp. *billotii* (А), *A. septentrionale* (В) та *A. x soushei* (С): 1 – епідерміс; 2 – механічна тканина; 3 – паренхіма; 4 – ендодерма; 5 – перицикл; 6 – протоксилема; 7 – метаксилема; 8 – флоема.

Fig. 3. Cross section through the petiole of *A. obovatum* subsp. *billotii* (A), *A. septentrionale* (B) and *A. x soushei* (C): 1 – epidermis; 2 – mechanical tissue; 3 – parenchyma; 4 – endodermis; 5 – pericycle; 6 – protoxylem; 7 – metaxylem; 8 – phloem.

відсутністю трихом вздовж черешка). За результатами досліджень ми можемо констатувати унікальність гібридного виду не тільки за морфологічними та анатомічними ознаками, але й відмічаємо його надзвичайну рідкісність (лише по декілька локалітетів відомі у Франції та в Україні). Серед папоротеподібних флори України значна частина видів є рідкісними і зникаючими: на державному рівні сьогодні охороняється 20 видів папоротеподібних (Дідух 2009). Надання охоронного статусу на державному рівні сприяє розвитку збереження біорізноманіття України. Враховуючи вищезазначені особливості *A. x soushei* ми рекомендуємо включити цей вид до наступного видання Червоної книги України.

Подяки

Вважаємо своїм приємним обов'язком висловити подяку флористові-любителю С.О. Свіріну (м. Севастополь).

Використані джерела

- БАРБАРІЧ А.И., ДОБРОЧАЕВА Д.Н., ДУБОВИК О.Н. и др. 1986.** Хорология флоры Украины. Научная думка, Киев.
- БЕЗСМЕРТНА О.О. 2013.** Особливості морфологічної структури підвидів *Asplenium trichomanes* L. флори України. *Mod. Phytomorphol.* 4: 301–304.
- БЕЗСМЕРТНА О.О., ПЕРЕГРИМ М.М., ВАШЕКА О.В. 2012.** Під *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.
- ГОЛУБЕВ В.Н. 1996.** Биологическая флора Крыма. Изд-во ГНБС, Ялта.
- ГОЛУБЕВ В. Н. 1995.** Дополнение к флоре Крыма. *Ботан. журн.* 80 (11): 46–54.
- ДІДУХ Я.П. (ред.) 2000.** Екофлора України. Т. I. Загальна частина. Лусородиофyta. Equisetophyta. Polypodiophyta. Pinophyta. Фітосоціоцентр, Київ.
- ДІДУХ Я.П. (ред.) 2009.** Червона книга України. Рослинний світ. Глобалконсалтинг, Київ.
- ДОБРОЧАЕВА Д.Н., КОТОВ М.И., ПРОКУДИН Ю.Н. и др. 1987.** Определитель высших растений Украины. Научная думка, Киев.
- КОМАРОВ В.А. (ред.) 1934.** Флора СССР. Т. I. Изд-во АН СССР, Ленинград.

- Мосякін С.А., Тищенко О.В. 2010. Прагматична філогенетична класифікація спорових судинних рослин флори України. *Укр. ботан. журн.* **67** (6): 802–817.
- Паушева З.П. 1988. Практикум по цитологии растений. Агропромиздат, Москва.
- Рифф Л.Е. 2013. *Asplenium lepidum* C. Presl subsp. *haussknechtii* (Godet et Reut.) Brownsey (Aspleniaceae) – новий для флори Східної Європи таксон папоротеподібних. *Укр. ботан. журн.* **70** (4): 519–521.
- Ромейс Б. 1954. Микроскопическая техника. Издательство иностранной литературы, Москва.
- Сазонов А.В. 1997. Папоротникообразные флоры Крыма. Структура флоры и растительности Крыма. *Сб. науч. трудов* **117**: 44–52.
- Федоров А.А. (ред.) 1974. Флора Европейской части СССР. Т. 1. Плаунообразные, Хвощеобразные, Папоротникообразные, Голосеменные, Покрытосеменные (Злаки). Изд-во «Наука», Ленин. отд-ние, Ленинград.
- Федоров А.А., Кирпичников М.Э., Артюшенко З.Т. 1956. Атлас по описательной морфологии высших растений. Лист. Изд-во Академии Наук СССР, Москва – Ленинград.
- Федченко Б.А., Флеров А.Ф. 1910. Флора Европейской России: Иллюстрированный определитель дикорастущих растений Европейской России и Крыма в 3-х частях. Изд. А.Ф. Девриена, Санкт-Петербург.
- Фодор С.С. 1974. Флора Закарпаття. Видавниче об'єднання «Вища школа», вид-во при Львівському держ. ун-ті, Львів.
- Фомін О.В. 1938. Флора УРСР. Т. I. Вид-во АН УРСР, Київ.
- Шмальгаузен И.Ф. 1897. Флора средней и Южной России, Крыма и Северного Кавказа. Руководство для определения семенных и высших споровых растений. Тип. т-ва печ. дела и торг. И.Н. Кушнерев и Ко в Москве, Киевск. отд-ние, Киев.
- Callé J., Lovis J.D., Reichstein T. 1975. *Asplenium* × *contrei* (*A. adiantum-nigrum* × *A. septentrionale*) hybr. nova et la vraie ascendance de l'*Asplenium* × *souchei* Litard. *Candollea* **30**: 189–201.
- Christenhusz M., von Raab-Straube E. 2013. *Asplenium obovatum* subsp. *billotii*. In: Euro+Med Plantbase – the information resource for Euro-Mediterranean plant diversity. <http://ww2.bgbm.org/EuroPlusMed/PTaxonDetail.asp?NameId=7500294&PTRefFk=7500000> [Accessed 29.03.2015]
- Hassler M., Swale B. 2002. Family Aspleniaceae, genus *Asplenium*; world species list. <http://homepages.caverock.net.nz/~bj/fern/asplenium2.htm> In: Hassler M., Swale B. Checklist of World Ferns. <http://homepages.caverock.net.nz/~bj/fern/> [Accessed 29.03.2015]
- Knapp J.A. 1872. Die bisher bekannten Pflanzen Galiziens der Bukowina. Wilhelm Braumüller k. k. Hof- und Universitätsbuchhändler, Wien.
- Litardiere R.V., de. 1909-1910. Les Fougères des Deux-Sèvres. *Bulletin de la Société Botanique des Deux-Sèvres*: 68–123.
- Mosyakin S.L., Fedoronchuk M.M. 1999. Vascular plants of Ukraine. A nomenclature checklist, Kiev.
- NBN 2014. *Asplenium adiantum-nigrum* × *septentrionale* = *A.* × *contrei* Callé, Lovis & Reichst. <https://data.nbn.org.uk/Taxa/NHMSYS0001754697> . National Biodiversity Network. [Accessed 29.03.2015]
- NHM 2014. *Asplenium adiantum-nigrum* × *septentrionale* = *A.* × *contrei* Callé, Lovis & Reichst.: http://www.nhm.ac.uk/research-curation/scientific-resources/biodiversity/uk-biodiversity/uk-species/species/asplenium_adiantum-nigrum_x_septentrionale=_a_x_contrei.html . The Trustees of the Natural History Museum, London. [Accessed 29.03.2015]
- Page C.N. 1997. The ferns of Britain and Ireland. 2nd edition. Cambridge University Press, Cambridge.

MORPHO-ANATOMICAL PECULIARITIES OF *ASPLENIUM* × *SOCHEI* LITARD AND ITS PARENT FORMS

OLESYA O. BEZSMERTNA¹ & NATALIA V. NUZHYNIA²

Abstract. The comparative analysis of structural features of some morphological characters has been conducted. Anatomic peculiarities of petioles of *Asplenium* × *souchei* Litard. and its parental forms (*A. obovatum* Viv. subsp. *billotii* (F.W. Schultz) O. Bolòs, Vigo, Masalles & Ninot and *A. septentrionale* (L.) Hoffm.) in correspond with systematics are mentioned. Accordingly to the morphologic peculiarities of leaf blade (shape and dissection) of *A.* × *souchei* is closer to

A. obovatum Viv. subsp. *billotii* than to *A. septentrionale*. But the anatomic structure and cross-sectional shape of petiole of *A. × souchei* place this species closer to *A. septentrionale*. The species *A. × souchei* we recommend to include in the next edition of the Red Book of Ukraine.

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

¹ Botany Department of the Educational-scientific Centre «Institute of Biology», Taras Shevchenko National University of Kyiv, Symona Petliury str. 1, 01032 Kyiv, Ukraine; olesya.bezsmertna@gmail.com

² O.V. Fomin Botanical Garden of the Educational-scientific Centre «Institute of Biology», Taras Shevchenko National University of Kyiv, Symona Petliury str. 1, 01032 Kyiv, Ukraine