

УДК 582.394

И.И. Гуреева, А.И. Шмаков, А.А. Кузнецов, А.В. Ваганов

МОРФОЛОГИЯ СПОР СИБИРСКИХ ВИДОВ *CRYPTOGRAMMA* R. BR. EX RICHARDS

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 07-04-90819-моб\_ст и № 07-04-90822-моб\_ст).

Методом растровой электронной микроскопии исследованы споры папоротников рода *Cryptogramma*, представленного на территории Сибири тремя видами – *C. crispa*, *C. raddeana* и *C. stelleri*. Выявлены межсекционные морфологические отличия по очертаниям спор и их форме и межвидовые отличия по характеру поверхности и скульптуре экзоспория, размерам и положению бугорков, канавок между ними и выростов.

**Ключевые слова:** *Cryptogramma*; морфологические и межвидовые отличия.

Род *Cryptogramma* – скрытокучница, криптограмма (семейство *Cryptogrammaceae* Pichi Sermolli) насчитывает 9 видов, распространенных преимущественно в горных областях, включая высокогорья Северного полушария. Виды, произрастающие на территории России, объединяются в 2 подрода и 3 секции:

Род *Cryptogramma* R.Br. ex Richards

Subgen 1. *Cryptogramma*

Sect. 1. *Cryptogramma*

1. *C. crispa* (L.) R. Br.

2. *C. gorovoi* A. Vaganov et Shmakov

3. *C. raddeana* Fomin

Sect. 2. *Acrostichoides* A. Vaganov

4. *C. acrostichoides* R. Br.

5. *C. sitchensis* (Rupr.) T. Moore

Subgen 2. *Homopteris* (Rupr.) Tzvel.

Sect. 3. *Homopteris* Rupr.

6. *C. stelleri* (S.G. Gmel.) Prantl.

В Сибири встречаются 3 вида *Cryptogramma* – *C. crispa*, *C. raddeana* и *C. stelleri*. *C. crispa* – евразийский вид, в Сибирь заходит в крайние западные районы (восточный макросклон Урала), произрастает в расщелинах скал, на каменистых осыпях. *C. Raddeana* – азиатский (восточносибирско-дальневосточный) вид, в Сибири встречается у южной и северной оконечности оз. Байкал и на Становом нагорье, обитает на каменистых россыпях и осыпях, сухих и влажных скалах в высокогорьях. *C. stelleri* – голарктический (западно-американско-североазиатско-североевропейский) вид, в Сибири встречается во всех горных системах в лесном поясе и в высокогорьях, обитает на мелкозёмах и каменистых россыпях, на влажных тенистых, замшелых скалах и известковых склонах [1–6]. Все виды не являются массовыми, встречаются спорадически.

Нами было проведено сравнительное исследование морфологии спор сибирских видов *Cryptogramma* с целью выявления отличий между видами.

Споры для исследования были отобраны с трёх гербарных образцов, хранящихся в гербариях Ботанического института им. В.Л. Комарова (LE, Санкт-Петербург), Южно-Сибирского ботанического сада Алтайского государственного университета (ALTB, Барнаул) и Томского государственного университета (ТК, Томск): *Cryptogramma crispa* (Мурманская обл., г. Кировск, Полярно-альпийский ботанический сад. 1937 VIII. Качурин М., LE); *Cryptogramma raddeana* (Бурятская АССР, оз. Байкал. Байкальский хребет. Истоки р. Малая Коса. 1–3 августа 1967. Т.В. Егорова, В.Н. Сипливинский, ALTB); *Cryptogramma stelleri*

(Россия, Республика Алтай, Телецкое озеро. Между уст. pp. Эстюбе и Колдор, 51°44,5' с.ш., 87°30' в.д. 12 VIII 2005. Шмаков А.И., Дьяченко С.А., Ваганов А.В., Наумов И.В., Зубов Р.А., ALTB, ТК).

Споры *C. raddeana* и *C. crispa* исследовали на растровом электронном микроскопе Philips SEM 525-M, споры *C. stelleri* – на электронно-ионном сканирующем микроскопе Quanta 200 3D. Образцы спор фиксировали на углеродном скотче. Для уменьшения влияния заряда споры *C. raddeana* и *C. crispa* напыляли углеродом, а *C. stelleri* – хромом методом термического напыления в вакууме. Все образцы спор исследовали в режиме высокого вакуума. Поверхность образцов сканировали при ускоряющем напряжении 2 кВ и увеличении в 1000, 2000, 5000, 7000, 10000 и 16000 раз.

Споры видов *Cryptogrammaceae* радиально-симметричные, 3-лучевые тетраэдрические, по данным световой микроскопии в очертании округло-треугольные или треугольно-округлые, экзоспорий бугорчатый, лезура (щель разверзания споры, или апертура) 3-лучевая. Споры характеризуются отсутствием периспория и наличием толстого экзоспория, скульптура поверхности которого и определяет внешний вид споры [7, 8]. По другим данным, периспорий имеется, но он тонкий, плотно прилегающий к экзоспорию [9].

Ниже приводятся описания и оригинальные микрофотографии спор 3 видов *Cryptogramma*, исследованных с использованием метода растровой электронной микроскопии.

*C. crispa* (L.) R. Br. – С. курчавая (см. рис. 1, а–г). Очертание спор в проксимально-полярном и дистально-полярном положениях округло-треугольное, лопастное, контур споры низко-городчатый. Экваториальный диаметр 44–50 мкм. В экваториальном положении дистальная сторона споры округло-выпуклая, реже приплюснутая или, напротив, слегка вытянутая, проксимальная сторона – слегка вогнутая, приподнимающаяся лишь по лучам лезуры, особенно в участках утолщенной спородермы близ концов лучей. Лучи лезуры прямые или слегка извилистые 14,0–16,0 мкм дл., 1,6–1,8 мкм шир. Экзоспорий четко выраженный, бугорчатый. Бугорки равномерно расположенные в очертании округло-многоугольной или слегка извилистой формы, в полярных частях (проксимальной и дистальной) споры мелкие (1,6–3,8 мкм в диам.), по углам и экватору значительно увеличивающиеся (до 5,6–8,0 мкм в диам.). Канавки, окружающие бугорки, узкие, 0,2–0,4 мкм. Поверхность экзоспория на бугорках с немногочисленными округлыми выростами до 0,2–0,8 мкм в диам., мелкозернистая, зернистость нечетко выражена.

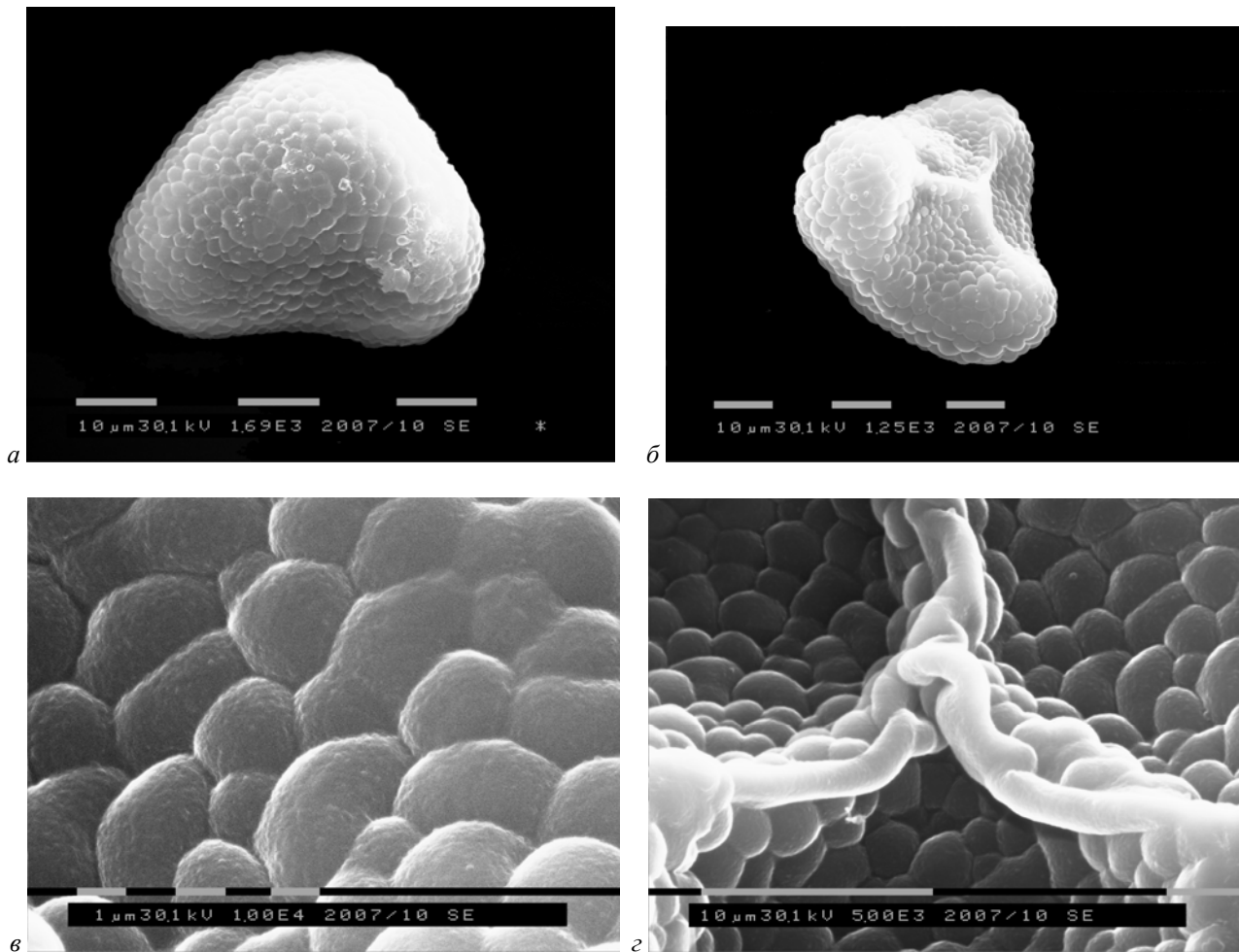


Рис. 1. Электронные микрофотографии (СЭМ) спор *C. crispera*:  
 а – дистальная сторона споры в полярном положении; б – проксимальная сторона споры;  
 в – фрагмент поверхности; г – фрагмент лезуры

*C. raddeana* Fomin – С. Радде (см. рис. 2, а–г). Очертание спор в проксимально-полярном и дистально-полярном положениях округло-треугольное, лопастное, контур споры высоко-городчатый. Экваториальный диаметр 42–48 мкм. В экваториальном положении дистальная сторона споры округло-выпуклая, проксимальная сторона – вогнутая, приподнимающаяся лишь по лучам лезуры, особенно в участках утолщенной спородермы близ концов лучей. Лучи лезуры прямые, длина их варьирует от 13,3 до 17,6 мкм, ширина лучей 1,4–1,8 мкм. У крупных спор длина лучей достигает 20,0–21,4 мкм, при этом ширина луча не превышает 1,2–1,4 мкм. Экзоспорий чётко выраженный, бугорчатый. Бугорки равномерно расположенные, в очертании округлой, округло-многоугольной и слегка извилистой формы. Бугорки в полярных частях споры (проксимальном и дистальном) средние, 2,7–6,8 мкм в диам., по углам и экватору довольно крупные, 7,3–11,6 мкм в диам. Ширина канавок, окружающих бугорки, варьирует от 0,3 до 1,6 мкм. Поверхность экзоспория крупнозернистая с единичными крупными (1,3–1,8 мкм) и мелкими (0,3–0,8 мкм) округлыми выростами на бугорках.

*C. stelleri* (S.G. Gmel.) Prantl – С. Стеллера (см. рис. 3, а–д). Очертание спор в проксимально-полярном и дистально-полярном положениях треугольно-

округлое, контур споры волнистый или почти ровный. Экваториальный диаметр 48–54 мкм. В экваториальном положении дистальная сторона споры куполообразно-выпуклая, проксимальная сторона выпуклая, пирамидально-трёхгранная. В участках близ окончания лучей лезуры спородерма не утолщённая и не выделяется. Лучи лезуры прямые, 19,4–22,4 мкм дл., 1,8–2,4 мкм шир. Скульптура экзоспория бугорчатая, бугорки округлой формы с нечёткими очертаниями и неравновеликие по высоте, редко посаженные, неравномерно расположенные, иногда сливаются по 2–3. Бугорки на всех участках споры 4,3–6,7 мкм в диам. Поверхность экзоспория на бугорках, между ними и на лучах лезуры с многочисленными округлыми или неопределённой формой выростами 0,5–2,1 мкм в диам., мелкозернистая, зернистость нечетко выражена.

Таким образом, споры исследованных видов по ряду морфологических отличий можно отнести к двум группам, соответствующим двум секциям – Sect. *Cryptogramma* (*C. crispera*, *C. raddeana*) и Sect. *Homopteris* (*C. stelleri*) двух подродов – *Cryptogramma* и *Homopteris*. Межсекционные отличия выявлены по форме и очертанию спор в полярном и экваториальном положениях, межвидовые отличия – по характеру поверхности и скульптуре экзоспория, размерам и положению бугорков, канавок между ними и выростов.

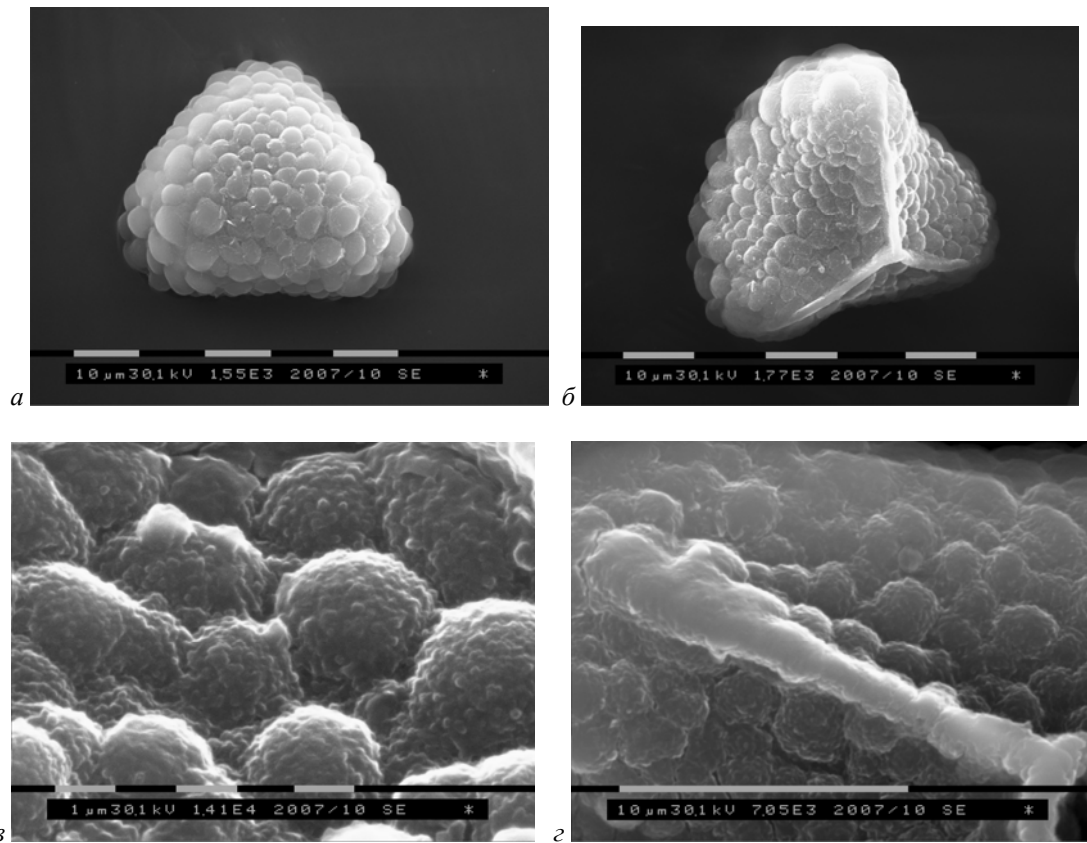


Рис. 2. Электронные микрофотографии (СЭМ) спор *C. raddeana*:  
 а – дистальная сторона в полярном положении; б – проксимальная сторона споры;  
 в – фрагмент поверхности; г – фрагмент лезуры

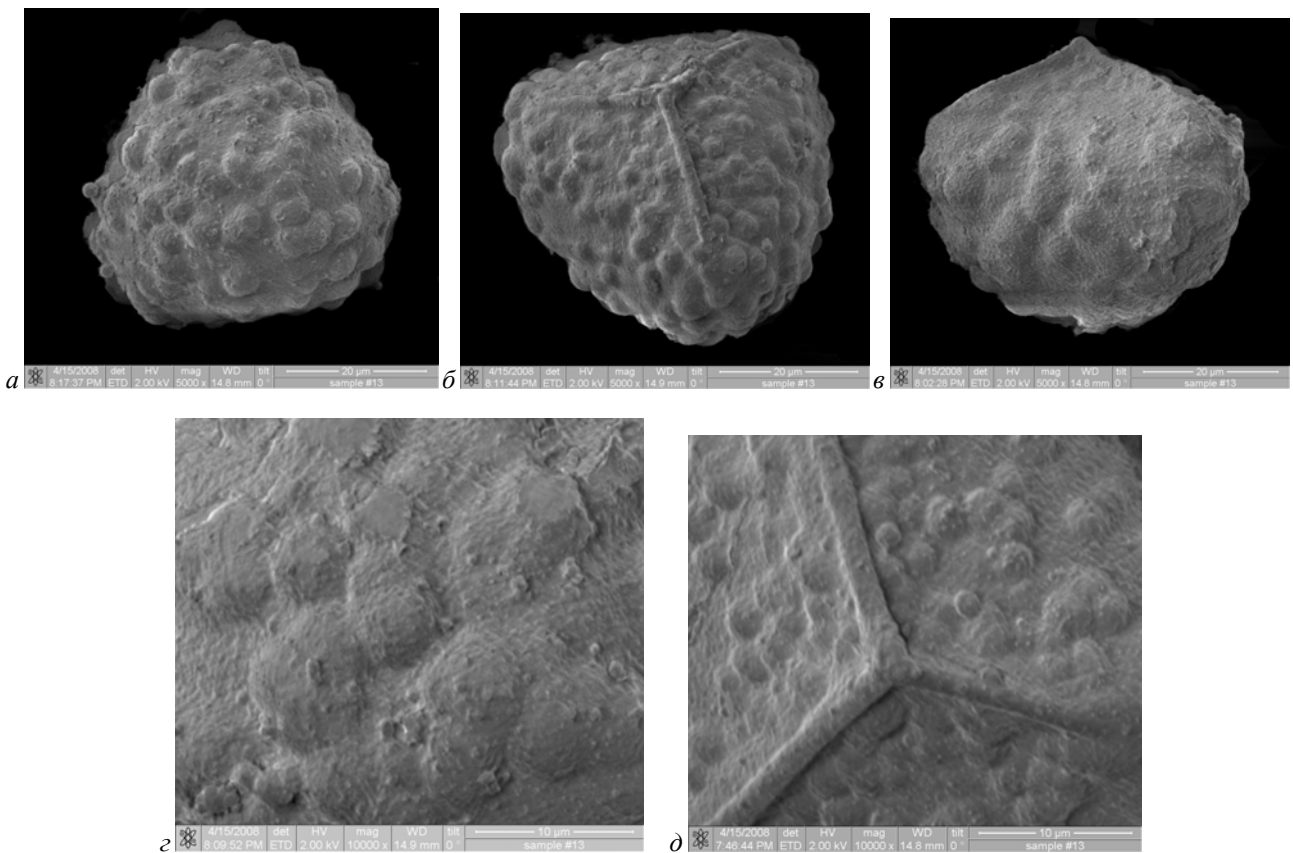


Рис. 3. Электронные микрофотографии (СЭМ) спор *C. stelleri*:  
 а – дистальная сторона споры в полярном положении; б – проксимальная сторона споры;  
 в – спора в экваториальном положении; г – фрагмент поверхности споры; д – фрагмент лезуры

Авторы выражают глубокую благодарность директору Материаловедческого центра коллективного пользования ТГУ профессору Владимиру Михайловичу Кузнецову и всем сотрудникам центра за предоставленную возможность проведения исследований на электронных микроскопах.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Красноборов И.М. *Cryptogramma* R. Вг. ex Richardson – Криптограмма // Флора Сибири. Новосибирск: Наука, 1988. Т. 1. С. 70–73.
2. Фомин А.В. Род *Cryptogramma* R. Вг. // Флора Сибири и Дальнего Востока. Л., 1930. Вып. 5. С. 163–173.
3. Фомин А.В. Род Криптограмма – *Cryptogramma* R. Вг. // Флора СССР: В 30 т. М.; Л., 1934. Т. 1. С. 77–79.
4. Шмаков А.И. Определитель папоротников России. Барнаул: Изд-во АГУ, 1999. С. 25.
5. Гуреева И.И. Равноспоровые папоротники Южной Сибири. Систематика, происхождение, биоморфология, популяционная биология. Томск: Изд-во Том. ун-та, 2001. 158 с.
6. Бобров А.Е. Род Криптограмма – *Cryptogramma* R. Вг. ex Richards // Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1974. С. 91–92.
7. Сладков А.Н. О морфологических признаках спор настоящих папоротников подсемейства *Pterideae* Diels флоры СССР // Доклады АН СССР. 1959. Т. 125, № 1. С. 219–222.
8. Сладков А.Н. О морфологическом сходстве и различии спор видов *Cryptogramma* R. Вг. и *Botrychium* Sw. флоры СССР // Доклады АН СССР. 1959. Т. 125, № 2. С. 414–416.
9. Бобров А.Е., Куприянова Л.А., Литвинцева М.В., Тарасевич В.Ф. Споры папоротникообразных и пыльца голосеменных и однодольных растений флоры европейской части СССР. Л.: Наука, 1983. 208 с.

Статья представлена научной редакцией «Биология» 27 февраля 2009 г.