Доклады Академии наук СССР
1955. Том 103, № 2

МОРФОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

А. Н. СЛАДКОВ

О МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКАХ СПОР УЖОВНИКОВЫХ ПАПОРОТНИКОВ, ПРОИЗРАСТАЮЩИХ НА ТЕРРИТОРИИ СССР

(Представлено академиком В. Н. Сукачевым 3 II 1955)

Семейство ужовниковых папоротников (Ophioglossaceae R. Br.) включает в себя три рода: Ophioglossum, Botrychium и Heiminthostachys. Представители двух первых родов широко распространены по земному шару; единственный вид рода Helminthostachys растет в тропической Индии, в северной Австралии и на островах Малайского архипелага.

На территории СССР род Ophioglossum L. (ужовник) представлен четырьмя видами: O. vulgatum L., O. thermale Kom., O. bucharicum B. et O. Fedtsch., O. lusitanicum L. Лишь первый из названных видов встречается во многих районах нашей страны; второй и третий виды — эндемы (соответственно, Камчатка и Памиро-Алай); четвертый вид встречается у нас только в Закавказье. Род Botrychium Sw. (гроздовник) представлен на территории СССР восемью видами: B. lunaria (L.) Sw., B. lanceolatum Angstr., B. boreale (Fr.) Milde, B. virginianum (L.) Sw., B. simplex Hitchcock, B. ramosum Aschers., B. multifidum (Gmel.) Rupr., B. robustum (Rupr.) Underw. Три из них имеют ограниченное распространение (B. simplex и B. ramosum — в Европейской части Союза, B. robustum — на Дальнем Востоке), остальные распространены значительно шире.

Большинство наших ужовниковых папоротников — растения лесов, лесных опушек, лесных лугов и зарослей кустарников, встречающиеся от лесотундровой до лесостепной зоны.

Споры ужовниковых папоротников встречаются при спорово-пыльцевом анализе четвертичных отложений нередко, хотя обычно в небольшом числе. Некоторые различия в экологии разных видов ужовниковых папоротников могут представить интерес при палеогеографическом истолковании результатов спорово-пыльцевых анализов при условии, что виды ужовниковых могут быть определены по спорам. Для выяснения возможности определения видовой принадлежности спор ужовниковых папоротников была составлена коллекция спор вышеперечисленных 12 видов * и проведено морфологическое описание спор. Эталонные препараты спор были приготовлены общепринятым в спорово-пыльцевом анализе ацетолизным методом.

Споры ужовников и гроздовников образуются из материнских клеток спор в виде тетраэдрических тетрад, распадающихся на 4 споры каждая. Поверхность дистальной стороны каждой из спор в общем представляет собой часть поверхности шара, проксимальная сторона споры трехгранно-пирамидальная, обычно слабо выпуклая, иногда вмятая; на проксимальной стороне споры находится трехлучевая щель разверзания, лучи которой образуют ребра пирамиды.

* Автор благодарит Л. А. Куприянову, приславшую ему отсутствовавшие в коллекции споры двух видов ужовника и одного вида гроздовника.

Рассматривать и измерять споры под микроскопом удобно в определенных их положениях на препаратах: дистальной стороной вверх (положение *А*), проксимальной стороной вверх (положение *В*) и сбоку (положение *Б*). Иными словами, положения спор *А* и *В* — это их полярные положения (соответственно, дистальным и проксимальным полюсом вверх), положение *Б* — это экваториальное положение. Очертания спор в полярных положениях могут быть округлыми, округло-треугольными, треугольно-округлыми и неправильно-треугольно - округлыми; споры треугольно-округлых и неправильно треугольно-округлых очертаний могут быть лопастными и нелопастными (рис. 1, *I*—*VI*). В препаратах спор трех видов гроздовника (B. ramosum, B. multifidum и B. robustum) обнаружены споры, как бы сложенные вдоль полярной оси. В этих случаях споры обычно сильно уплощены, две лопасти таких спор расположены по обе стороны полярной оси, а третья лопасть обычно отгибается и накладывается на одну из первых двух, причем внутренняя складка оболочки споры совпадает с полярной осью; лучи щели разверзания совпадают здесь с контуром проксимальной стороны споры (рис. 1, *IX, X*).

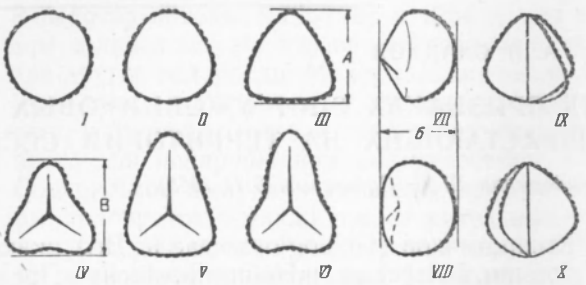


Рис. 1. Схема. Споры в положении *А*: *I, II, III*. Споры в положении *В*: *IV, V, VI*. Споры в положении *Б*: *VII, VIII*. Очертания спор: *I* — округлое; *II* — округло-треугольное; *III* — треугольно-округлое, нелопастное; *IV* — треугольно-округлое, лопастное; *V* — неправильно-треугольно-округлое, нелопастное; *VI* — неправильно-треугольно-округлое, лопастное. *IX* и *X* — споры, сложенные вдоль полярной оси

Оболочка спор более или менее толстая (от 1,5 до 7 μ), слои ее видны плохо даже у спор на эталонных препаратах.

Характер поверхности оболочки у спор ужовниковых папоротников может быть сетчато-бугорчатым, сетчатым, бугорчатым и ямчатым. Для спор ужовников характерна сетчато-бугорчатая и сетчатая поверхность оболочки, для спор гроздовников — бугорчатая и ямчатая поверхность оболочки.

М. А. Седова (2), описавшая споры некоторых ужовниковых специально для целей спорово-пыльцевого анализа, считает, что споры ужовников характеризуются ямчатой поверхностью оболочки, а споры гроздовников — ярко выраженной сетчатой скульптурой поверхности оболочки, что сетчатые споры Botrychium сходны со спорами Lycopodiales. С мнением М. А. Седовой мы не можем согласиться. В подтверждение нашей приведенной выше общей характеристики поверхности оболочки спор ужовниковых сошлемся на литературные данные (1, 4–6), также расходящиеся с описанием М. А. Седовой. Что же касается сходства спор гроздовников со спорами Lycopodiales, то отметим, что они совершенно не сходны с сетчатыми спорами плаунов и лишь несколько напоминают бугорчатые споры некоторых селягинелл (3).

Как упоминалось выше, у спор ужовников поверхность оболочки сетчато-бугорчатая или сетчатая. Сочетание бугорчатости и сетчатости создает сложный рельеф поверхности. Бугорки расположены в узлах сетки, т. е. в местах соединения стенок нескольких соседних петель сетки. Стенки сетки между бугорками ниже, чем близ бугорков; здесь образуются как бы седловинки. Благодаря этому поверхность споры выглядит фестончато-сетчатой; при «прощупывании» споры под микроскопом при помощи микровинта можно наблюдать несколько кругов таких фестонов. Каждая

из петель сетки оконтуривает пониженный участок поверхности оболочки, называемый нами «двориком». Размеры двориков и рельефность фестончатости рисунка поверхности споры зависят от величины петель сетки и высоты бугорков в узлах сетки. По величине двориков и рельефности фестончатости рисунка поверхности можно расположить споры четырех исследованных видов ужовника в следующий ряд: Ophioglossum vulgatum — O. lusitanicum — O. bucharicum — O. thermale. У спор первого вида наиболее крупные дворики и бугорки, наиболее резко видна фестончатость рисунка поверхности; у спор последнего вида дворики наиболее мелкие, бугорки почти не видны (или даже не видны вовсе), и, следовательно, не видна и фестончатость; здесь поверхность споры выглядит просто мелкосетчатой.

При определении спор ужовников диагностическое значение имеет высота бугорков над уровнем двориков, которая легко замеряется на дистальной стороне споры в положении *Б*. Эта высота может быть от 0,5 до 5 μ. Второй хороший диагностический признак — это число двориков в центральной части дистальной стороны споры, приходящееся на 16 μ. Эта линейная величина (16 μ) избрана нами потому, что цена деления большинства окулярных микрометров используемых в настоящее время в лабораториях, при 400-кратном увеличении микроскопа (объектив × 40, окуляр × 10) равна приблизительно 3,2 μ, так что 16 μ обычно соответствуют 5 делений окулярного микрометра. Подсчитывать число двориков, приходящееся на диаметр споры, как это делает Биттер ([5]), менее удобно, так как по краям споры дворики подсчитывать трудно, а подсчет числа двориков в центральной части поверхности дистальной стороны споры никаких затруднений не представляет (рис. 2, *I*). Число двориков на 16 μ колеблется у спор разных видов ужовника от 2 — 4 (O. vulgatum) до 9—11 (O. thermale). По размерам споры видов ужовника сходны; в общем размеры *А* и *В* колеблются от 38 до 58 μ, размеры *Б* — от 22 до 44 μ.

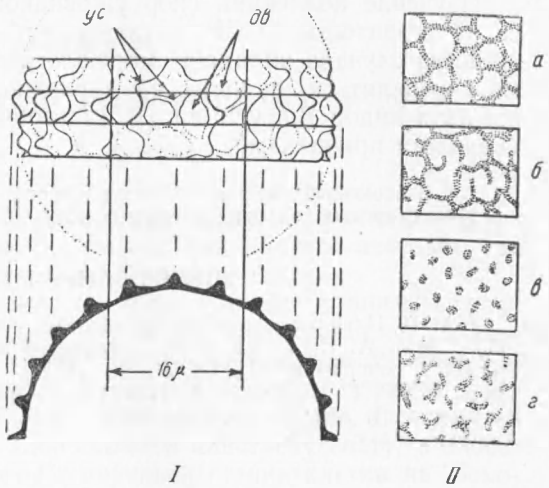


Рис. 2. Схема. *I* — участок поверхности споры ужовника; подсчет числа двориков; *ус* — узел сетки; *дв* — дворик. *II* — бугорчатая и ямчатая поверхность спор гроздовников: *а* — бугорчатая, бугорки нелопастные; *б* — бугорчатая, бугорки лопастные; *в* — ямчатая, ямки неразветвленные; *г* — ямчатая, ямки разветвленные

У спор гроздовников поверхность оболочки бугорчатая или ямчатая. Споры 6 видов из 8 изученных характеризуются бугорчатой поверхностью оболочки, и лишь 2 — ямчатой. Ямчатую поверхность оболочки имеют споры B. multifidum и B. robustum. У спор первого вида ямки мелкие, неправильных очертаний, но длина их обычно превышает ширину не более, чем вдвое; у спор второго вида многие из ямок вытянутые, изогнутые и даже разветвленные (рис. 2, *II в, г*). Бугорки на поверхности оболочки спор остальных видов обычно неравновеликие, неправильных очертаний, нередко многоугольно-округлые. Споры двух видов гроздовника (B. boreale и B. lunaria) характеризуются тем, что некоторые из соседних бугорков на поверхности оболочки спор соединяются более узкими перемычками, образуя сложные лопастные фигуры (рис. 2, *II б*). Контуры бугорков обычно более или менее ровные, реже — изрезанные. На проксимальной стороне споры бугорки нередко бывают мельче, чем на дистальной

стороне, и контуры их здесь часто менее резки. Лучи щели разверзания длинные, каждый из них превышает по длине $^2/_3$ радиуса споры. Толщина оболочки дистальной стороны споры (измеряется в положении споры *Б*) различна у разных видов; она колеблется от 1,5 до 7 μ. Общие размеры спор у разных видов гроздовника также различны: самые мелкие споры имеет B. robustum (размеры *А* и *В* — от 28 до 39 μ, размер *Б* — от 22 до 33 μ), а самые крупные — B. simplex (размеры *А* и *В* — от 48 до 61 μ, размер *Б* — от 32 до 48 μ).

Изучение коллекции спор ужовниковых папоротников, встречающихся на территории СССР, показало, что споры этих папоротников в большинстве случаев обладают морфологическими признаками, позволяющими определять их видовую принадлежность. Исключение составляют споры двух видов Botrychium (B. lanceolatum и B. ramosum), обладающие сходными признаками.

Всесоюзный аэрогеологический трест
Министерства геологии и охраны недр СССР

Поступило
1 II 1955

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

[1] А. И. Пояркова, Ophioglossaceae, Флора Мурманской области. 1, М.—Л., 1953. [2] М. А. Седова, В кн. Пыльцевой анализ, М., 1950. [3] А. Н. Сладков, Тр. Инст. географии АН СССР, 50 (1951). [4] А. В. Фомин, Класс Filicales, Флора СССР, 1, Л., 1934. [5] G. Bitter, Ophioglossaceae, Die natürlichen Pflanzenfamilien, B. I, Abt. 4, Leipzig, 1902. [6] G. Erdtman, An Introduction to Pollen Analysis, Mass., USA, 1943.