

БОТАНИКА

УДК 581.332+582.323(1-925.11)

Л.Г. Бабешина¹, А.А. Кузнецов²¹ Сибирский государственный медицинский университет (г. Томск)² Биологический институт Томского государственного университета (г. Томск)МОРФОЛОГИЯ СПОР И СПОРОГОНОВ СФАГНОВЫХ МХОВ
СЕКЦИИ *CUSPIDATA* (LINDB.) SCHLIEPH. ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 10-04-90713 моб_ст).

В статье приводятся описания и анализ морфологии спор и спорогонов мхов секции *Cuspidata* (Lindb.) Schlieph. рода *Sphagnum* L., произрастающих на территории Западно-Сибирской равнины. Исследования морфологии спор были проведены методом SEM. В результате исследований споры были разделены на четыре морфологические группы по характеру скульптуры и поверхности экзоспория: ровные, без бугорков и зернистости – *S. balticum*; ровные, без бугорков, крупнозернистые – *S. flexuosum*; бугристые, с разной степенью проявления зернистости – *S. fallax*, *S. jensenii*, *S. lenense*, *S. lindbergii*, *S. majus*; крупно бугристые – *S. angustifolium*. По величине споры исследованных видов были отнесены к трем категориям: мелкие (15–20 мкм) – *S. lenense*; средние (20–25 мкм) – *S. angustifolium*, *S. balticum*, *S. fallax*, *S. flexuosum*; крупные (> 25 мкм) – *S. jensenii*, *S. lindbergii*, *S. majus*. При визуальной оценке окраски спорогонов и цвета спор была установлена их видоспецифичность по данному признаку. Для окраски зрелых спорогонов большинства видов характерны оттенки коричневого, *S. angustifolium* имеет более темную окраску (до черного), *S. fallax* – красноватую. Споры у большинства видов желтые, у *S. flexuosum* – рыжие, у *S. majus* – до рыжевато-коричневых.

Ключевые слова: споры; сфагновые мхи; морфология; Западно-Сибирская равнина.

Данная статья открывает цикл публикаций, посвященных изучению морфологии спор и спорогонов сфагновых мхов. Виды рода *Sphagnum* L. играют роль эдификаторов болот и заболоченных лесов Западно-Сибирской равнины. Они представлены 8 секциями: *Acutifolia* Wils. (8 видов), *Cuspidata* (Lindb.) Schlieph (11 видов), *Insulosa* Isov. (1 вид), *Polyclada* (C. Jens.) Horell (1 вид), *Rigida* (Lindb.) Schlieph. (1 вид), *Sphagnum* (Palustria C. Jens.) (4 вида), *Squarrosa* (Russ.) Schimp. (2 вида) и *Subsecunda* (Lindb.) Schlieph (3 вида). Секция *Cuspidata* является наиболее представительной по числу видов. Широко распространены по всей территории исследований *S. angustifolium*, *S. balticum*, *S. fallax*, *S. jensenii*, *S. lindbergii*, *S. majus*, *S. obtusum*. Спорадично встречаются *S. flexuosum*, *S. riparium*. На севере встречается *S. lenense*, а на юге единично отмечены *S. annulatum*, *S. cuspidatum*. Все виды образуют сплошные ковры в топях

сообществах. Исключение составляет *S. lenense*, который встречается на слабодренируемых равнинных участках и повышенных частях пойм лесной зоны, имея водный режим без заметного дефицита и избытка влаги [2]. Все виды секции, кроме *S. lenense*, – двудомные растения, *S. lindbergii* может быть как однодомным, так и двудомным [6]. В европейских условиях однодомные виды *Sphagnum* образуют спорогоны часто, а двудомные – редко или случайно [7], на территории средней части европейской России их формирование не было зафиксировано [4]. В условиях Сибири спорогоны образуются практически у всех видов в конце июля – августе.

По литературным данным, споры сфагновых мхов шаровидно-тетраэдрической формы с трехлучевой щелью (лезурой) на внутренней (проксимальной) стороне споры. Оболочка споры характеризуется наличием или отсутствием папиллозности, а также наличием капелек масла различного диаметра [3]. Споры видов *Sphagnum* имеют одну наружную (дистальную) поверхность – выпуклую, желтоватую, большей частью усеянную бородавчатыми точечками, и три внутренние, одинаковой величины, плоские поверхности. Оболочка споры двойная, состоящая из кутинизированного, желтоватого внешнего слоя – экзоспория, и внутреннего, бесцветного, целлюлозного – эндоспория. Первый, более или менее окрашенный в различные оттенки желтого или бурого цвета, является носителем различного рода скульптуры. Споры бывают гладкие или зернистые, бородавчатые до папиллозных [5]. Споры видов секции *Cuspidata* характеризуются как гладкие или папиллозные, (18)20–38 мкм в диаметре, от светло-желтого до желто-бурого цвета [1, 6].

Цель настоящей работы – уточнение морфологических характеристик и выявление диагностических признаков спор сфагновых мхов секции *Cuspidata*, встречающихся на территории Западно-Сибирской равнины.

Материалы и методы исследования

Объектами исследования были споры 8 видов *Sphagnum* секции *Cuspidata*: *S. angustifolium* (C. Jens. ex Russ.) C. Jens., *S. balticum* (Russ.) Russ. ex C. Jens., *S. fallax* (H. Klinggr.) H. Klinggr., *S. flexuosum* Dozy et Molk., *S. jensenii* H. Lindb., *S. lenense* H. Lindb. ex Savicz, *S. lindbergii* Schimp. ex Lindb., *S. majus* (Russ.) C. Jens. Споры еще 4 видов этой же секции – *S. annulatum* H. Lindb. ex Warnst., *S. cuspidatum* Ehrh ex Hoffm., *S. obtusum* Warnst. и *S. riparium* Ångstr., нам не удалось исследовать в силу отсутствия среди находок в природе и в гербарных коллекциях экземпляров со спорогонами.

Споры *S. balticum*, *S. fallax*, *S. flexuosum*, *S. jensenii*, *S. lenense*, *S. lindbergii*, *S. majus* исследовали на растровом электронном микроскопе Philips SEM 515. Образцы спор фиксировали на двустороннем канцелярском скотче. Для уменьшения влияния заряда споры всех видов напыляли серебром методом термического напыления в вакууме. Образцы спор исследовали в режиме высокого вакуума, поверхность образцов сканировали при ускоряющем напряжении 30 кВ. Диагностирование размера, формы и характера морфологии поверхности спор проводили при увеличении от 1000 до 10000 раз.

В статье приводятся описания и оригинальные микрофотографии спор 9 видов *Sphagnum*, исследованных с использованием метода сканирующей электронной микроскопии.

Результаты исследования

Sphagnum angustifolium (C. Jens. ex Russ.) C. Jens. – Сфагнум узколистый (рис. 1, а–в). Очертание спор в проксимально-полярном и дистально-полярном положениях округло-треугольное или почти округлое. Экваториальный диаметр 23–26 мкм. Лучи лезуры неравномерно утолщенные, сужающиеся к периферии. Скульптура экзоспория на дистальной и проксимальной стороне споры крупно бугристая. Поверхность экзоспория крупнозернистая, зернистость четко выражена. На поверхности экзоспория фрагментарно присутствуют крупные капельки масла.

Исследованный образец № 20; 20'': Томская область, окр. г. Томска, Чагинское болото, сосново-кустарничково-сфагновое сообщество, 25.07.2008 г., Л.Г. Бабешина; Томская область, окр. г. Томска, Чагинское болото, сосново-кустарничково-сфагновое сообщество, 10.08.2010 г., Л.Г. Бабешина.

S. balticum (Russ.) Russ. ex C. Jens. – С. балтийский (рис. 2, а–в, на вклейке). Очертание спор в проксимально-полярном и дистально-полярном положениях округло-треугольное или почти округлое. Экваториальный диаметр 21–25 мкм. Лучи лезуры равномерно утолщенные по всей длине или сужающиеся к периферии. Экзоспорий ровный, без бугорков и зернистости. Поверхность экзоспория с немногочисленными, одиночными капельками масла.

Исследованный образец № 2: Томская область, Бакcharский район, окр. пос. Плотниково, Бакcharское болото, кустарничково-пушицево-сфагновая топь, 23.07.2005 г., Л.Г. Бабешина.

S. fallax (H. Klinggr.) H. Klinggr. – С. обманчивый (рис. 3, а–в, на вклейке). Очертание спор в проксимально-полярном и дистально-полярном положениях округло-треугольное или почти округлое. Экваториальный диаметр 21–25 мкм. Лучи лезуры равномерно утолщенные по всей длине. Экзоспорий невыраженный, бугристый. Поверхность экзоспория крупнозернистая, зернистость нечетко выражена. На поверхности экзоспория присутствуют многочисленные папилловидные выросты, неравномерно расположенные по всей поверхности споры. Капельки масла единичны.

Исследованный образец № 4: Томская область, Бакcharский район, окр. пос. Плотниково, Бакcharское болото, осоково-сфагновая топь, 22.07.2005 г., Л.Г. Бабешина.

S. flexuosum Dozy et Molk. – С. извилистый (рис. 4, а–в, на вклейке). Очертание спор в проксимально-полярном и дистально-полярном положениях округло-треугольное или почти округлое. Экваториальный диаметр 19–24 мкм. Лучи лезуры равномерно утолщенные по всей длине или слегка сужающиеся к периферии. Экзоспорий ровный, без бугорков. Поверхность экзоспория крупнозернистая, зернистость четко выраженная. Вся поверхность экзоспория покрыта многочисленными капельками масла.

Исследованный образец № 14: Ямало-Ненецкий автономный округ, долина р. Хаттате, около озера, пушицево-осоково-сфагновая топь 11.08.2005 г., Л.Г. Бабешина.

S. jensenii H. Lindb. – С. Йенсена (рис. 5, а–в, на вклейке). Очертание спор в проксимально-полярном и дистально-полярном положениях округло-треугольное или почти округлое. Экваториальный диаметр 25–28 мкм. Лучи лезуры равномерно утолщенные по всей длине. Экзоспорий невыраженный, бугристый. Поверхность экзоспория зернистая, зернистость нечетко выраженная. Поверхность экзоспория с немногочисленными, крупными, папиллоподобными выростами, неравномерно расположенными по всей поверхности споры. Капельки масла единичны.

Исследованный образец № 8: Томская область, Бакcharский район, окр. пос. Плотниково, Бакcharское болото, осоково-сфагновая топь, ГМОК, 21.07.2005 г., Л.Г. Бабешина.

S. lenense H. Lindb. ex Savicz – С. ленский (рис. 6, а–в, на вклейке). Очертание спор в проксимально-полярном и дистально-полярном положениях округло-треугольное или почти округлое. Экваториальный диаметр 18–21 мкм. Лучи лезуры равномерно утолщенные по всей длине или слегка сужающиеся к периферии. Экзоспорий невыраженный, бугристый, с нечетко выраженной зернистостью. Поверхность экзоспория с многочисленными, неправильной формы, крупными, более 1,5–2,0 мкм в диам., папиллоподобными выростами, равномерно расположенными по всей поверхности споры. На поверхности экзоспория отмечаются капельки масла.

Исследованный образец № 16: Ямало-Ненецкий автономный округ, окрестности Нового Уренгоя, плоско-бугристое болото 12.08.2005 г., Л.Г. Бабешина.

S. lindbergii Schimp. ex Lindb. – С. Линдбери (рис. 7, а–в, на вклейке). Очертание спор в проксимально-полярном и дистально-полярном положениях округло-треугольное или почти округлое. Экваториальный диаметр 25–30 мкм. Лучи лезуры равномерно утолщенные по всей длине. Экзоспорий невыраженный, бугристый, с нечетко выраженной зернистостью. Вся поверхность экзоспория покрыта многочисленными капельками масла.

Исследованные образцы № 5; 5': Томская область, Бакcharский район, окр. пос. Плотниково, Бакcharское болото, славина над озером, осоково-шейхцериево-сфагновая топь, ГМОК, 23.07.2005 г., Л.Г. Бабешина; Ханты-Мансийский автономный округ, болото Кукушкино, славина над озером, осоково-шейхцериево-сфагновая топь, 03.08.2005 г., Л.Г. Бабешина.

S. majus (Russ.) C. Jens. – С. большой (рис. 8, а–в, на вклейке). Очертание спор в проксимально-полярном и дистально-полярном положениях округло-треугольное или почти округлое. Экваториальный диаметр 26–32 мкм. Лучи лезуры неравномерно утолщенные, сужающиеся к периферии. Экзоспорий невыраженный, бугристый. Поверхность экзоспория крупнозернистая, зернистость четко выражена. Дистальная поверхность споры покрыта густо расположенными неправильной формы папиллоподобными выростами. Вся поверхность экзоспория покрыта многочисленными капельками масла.

Исследованный образец № 9: Томская область, Бакcharский район, окр. пос. Плотниково, Бакcharское болото, осушительный канал к ГМОК, водная форма 21.07.2005 г., Л.Г. Бабешина.

Основываясь на результатах исследования методом растровой электронной микроскопии, споры видов *Sphagnum* секции *Cuspidata* можно разделить на четыре морфологические группы по характеру скульптуры и поверхности экзоспория: ровные, без бугорков и зернистости – *S. balticum*; ровные, без бугорков, крупнозернистые – *S. flexuosum*; бугристые, с разной степенью проявления зернистости – *S. fallax*, *S. jensenii*, *S. lenense*, *S. lindbergii*, *S. majus*; крупно бугристый – *S. angustifolium*. По величине споры исследованных видов можно отнести к трем категориям: мелкие (15–20 мкм) – *S. lenense*; средние (20–25 мкм) – *S. angustifolium*, *S. balticum*, *S. fallax*, *S. flexuosum*; крупные (> 25 мкм) – *S. jensenii*, *S. lindbergii*, *S. majus* (таблица). При визуальной оценке окраски спорогонов и цвета спор в массе можно отметить их видовое своеобразие (см. таблицу).

**Морфологические характеристики спорогонов и спор видов
р. *Sphagnum* (секция *Cuspidata*)**

Виды <i>Sphagnum</i>	Окраска и диаметр спорогона, мм (данные авторов)	Диаметр спор, мкм (по Игнатову, 2003/ по Савич- Любичкой, 1968)	Диаметр спор, мкм (данные авторов)	Цвет спор (по Савич- Любичкой, 1968)	Цвет спор (данные авторов)
1	2	3	4	5	6
<i>S. angustifolium</i>	Темно-коричневый до черного 1,5–1,7	22–28/22–28	23–26	Желтоватые до буроватых	Бурые
<i>S. annulatum</i>	–	–	–	–	–
<i>S. balticum</i>	Темно-коричневый 1–1,5	30–33/30–33	21–25	Светло-желтоватые	Желтые
<i>S. cuspidatum</i>	–	29–37/29–37	–	Желто-бурые	–
<i>S. fallax</i>	Красновато-коричневый (1)1,5–2	25–31/25–31	21–25	Желтые	Желтые
<i>S. flexuosum</i>	Темно-коричневый 1,5–2	23–25/23–25	19–24	Желто-бурые	Рыжие
<i>S. jensenii</i>	Коричневый 1,5–2	24–30/до 30	25–28	Светло-желтоватые	Желтые

О к о н ч а н и е т а б л и ц ы

1	2	3	4	5	6
<i>S. lenense</i>	Темно-коричневый 0,5–1(1,5)	–/25–31	18–21	Светло-желтые	Желтые
<i>S. lindbergii</i>	Коричневый 1,5–2	23–31/22–31	25–30	Темно-желтые	Желтые
<i>S. majus</i>	Коричневый 1,5–2,3	36–38/36–38	26–32	Зеленовато-желтые до желто-бурых	Рыжевато-коричневые
<i>S. obtusum</i>	–	18–25/18–25	–	Желтые	–
<i>S. riparium</i>	–	24–28/25–28	–	Темно-желтые	–

Зрелые спорогоны различаются в основном по оттенкам коричневого, *S. angustifolium* имеет более темную окраску (до черного), *S. fallax* – красноватую. Споры у большинства видов желтые, у *S. flexuosum* – рыжие, у *S. majus* – до рыжевато-коричневых.

За предоставленную возможность проведения исследований на сканирующем электронном микроскопе авторы выражают благодарность директору Томского материаловедческого центра коллективного пользования при Томском государственном университете В.М. Кузнецову.

Литература

1. Абрамова А.Л., Савич-Любичкая Л.И., Смирнова З.Н. Определитель листостебельных мхов Арктики СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. 714 с.
2. Бабешина Л.Г., Зверев А.А. Оценка условий местообитаний сфагновых мхов Западно-Сибирской равнины: фактор увлажнения // Вестник Томского государственного университета. 2010. № 331. С. 185–192.
3. Домбровская А.В., Коренева М.М., Тюремнов С.Н. Атлас растительных остатков, встречаемых в торфе. М.; Л.: Госэнергоиздат, 1959. 90 с.
4. Игнатов М.С., Игнатова Е.А. Флора мхов средней части европейской России: В 2 т. Sphagnaceae–Hedwigiaceae. М.: Изд-во КМК, 2003. Т. 1. 608 с.
5. Савич-Любичкая Л.И. Флора споровых растений СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1952. С. 97–109.
6. Савич-Любичкая Л.И., Смирнова З.Н. Определитель сфагновых мхов СССР. Л.: Наука, 1968. 112 с.
7. Hill M.O. Shpagnopsida // The moss flora of Britain and Ireland. Cambridge, 1978. P. 30–86.

Поступила в редакцию 17.06.2010 г.

Larisa G. Babeshina¹, Alexander A. Kuznetsov²

¹ Siberian State Medical University, Tomsk, Russia

² Biological Institute of Tomsk State University, Tomsk, Russia

MORPHOLOGY OF SPORES AND MOSS-CAPSULES OF SPHAGNOUS MOSSES OF THE SECTION *CUSPIDATA* (LINDB.) SCHLIEPH. OF THE WESTERN SIBERIA

The article gives the description and analysis of both spores and moss-capsules morphology mosses of the section *Cuspidata* (Lindb.) Schlieph., of the genus *Sphagnum* L., met in the territory of the West-Siberian plain. Investigations into the spore morphology were carried out with the SEM-method. As a result, the spores were divided into four morphological groups according to the character of a sculpture and the surface of an exosporium: smooth, without knobs and granularity – *S. balticum*; smooth, without knobs, coarse-grained – *S. flexuosum*; knobby, with different degree of granularity intensity – *S. fallax*, *S. jensenii*, *S. lenense*, *S. lindbergii*, *S. majus*, large knobby – *S. angustifolium*. According to a spore size the spores were attributed to three categories: small (15–20 mcm) – *S. lenense*; medium (20–25 mcm) – *S. angustifolium*, *S. balticum*, *S. fallax*, *S. flexuosum*; large (> 25 mcm) – *S. jensenii*, *S. lindbergii*, *S. majus*. While visual assessment of moss-capsules coloration and a spore colour, their species- specificity was established according to a given property. The colour of a mature moss-capsule is characterized with brown tinges, *S. angustifolium* has a more dark colour (up to black), *S. fallax* – reddish. The spores in the majority of species were yellow, in *S. flexuosum* – red, in *S. majus* – up to reddish and brown.

Key words: spores; sphagnous mosses; morphology; West-Siberian plain.

Received June 17, 2010