Studium porównawcze nad krajowymi przedstawicielami gatunków rodzaju *Dryopteris* i *Thelypteris*

*A comparative study on the Species of the Genera Dryopteris and
Thelypteris occurring in Poland*

W. KARPOWICZ

W najnowszej literaturze botanicznej, poświęconej systematyce paproci, istnieją rozbieżności w terminologii dotyczącej gatunków *Thelypteris palustris* i *Thelypteris oreopteris*. Ten chaos terminologiczny trwa od czasów Linneusza. I tak np. u N. Hylandera („Nordisk Kärleväxtflora“, 1953), u H. Weymara („Buch der Farne Bärlappe und Schachtelhalme“, 1955) i u H. Haufe („Taschenbuch der Heimischen Moos.— u. Farnpflanzen“, 1956) utrzymuje się dawna nazwa *Lastrea thelypteris* Bory i *Lastrea oreopteris* Bory (1844). U Fr. Hermannna („Flora v. Nord- u. Mitteleuropa“, 1956) — *Polystichum thelypteris* Roth. i *Polystichum oreopteris* Lam. U I. Manton („Problems of cytology a. evolution in the Pteridophyta, 1950) i u W. Szafera, S. Kulczyńskiego i B. Pawłowskiego („Rośliny polskie“, 1953) zastosowano terminologię:

Dryopteris thelypteris A. Gray
i *Dryopteris oreopteris* Maxon.

Wreszcie u A. R. Clapmana, T. G. Tutina i E. F. Warburga („Flora of the British Isles“, 1952) i u B. Pawłowskiego („Flora Tatr“, 1956) wprowadzono nazwy:

Thelypteris palustris Schott
i *Thelypteris oreopteris* (Ehrh.) C. Chr.

Jak widać z przytoczonych przykładów raz omawiane paprocie są gatunkiem należącym do odrębnego rodzaju, w innym wypadku są zali-

czane do rodzaju *Dryopteris*. Rozbieżności te wynikają stąd, że autorzy dzieł poświęconych systematyce paproci opierają taksonomię gatunku na podstawie niektórych tylko cech morfologicznych i anatomicznych, dotyczących wyłącznie sporofitu.

Celem mojej pracy jest wykazanie różnic najbardziej charakterystycznych fragmentów budowy zarówno sporofitu, jak i gametofitu oraz wykazanie różnic w rozwoju krajowych paproci, należących do rodzajów *Dryopteris* i *Thelypteris*.

Wychodząc z założenia, że kryteria służące za podstawę ustalenia istotnych cech gatunków i rodzajów w celu znalezienia ich miejsca w układzie systematycznym, a więc i w filogenezie, powinny być jak najszerzej uwzględnione, podjęłam się szczegółowego opracowania cech morfologicznych, anatomicznych i rozwojowych obu pokoleń. Postaram się udowodnić w mej pracy, że gatunki *Thelypteris palustris* i *oreopteris* oraz krajowe gatunki z rodzaju *Dryopteris* należą do zupełnie odrębnych rodzajów i że pierwsze wymienione dwa gatunki w żadnym wypadku nie mogą być zaliczone do rodzaju *Dryopteris*.

Żywy materiał do badań zebrałam w latach 1956—1958: *Thelypteris palustris* z kilku stanowisk pod Warszawą, pod Lesznem Wkpl., na wyspie Wolin i Beskidzie Zachodnim (*Th. oreopteris*), okazy gatunków z rodzaju *Dryopteris* — z Tatr, Podhala, Babiej Góry, Puszczy Bukowej k/Szczecina i Ogrodu Botanicznego Uniwersytetu Warszawskiego.

Materiał zielnikowy czerpałam z Zakładu Muzeum Fizjograficznego PAN w Krakowie oraz z Zakładu Systematyki i Geografii Roślin Uniwersytetu Warszawskiego.

GAMETOFIT

Hodowlę gametofitów prowadziłam na bogato próchnicznej glebie w szalkach Petriego, w świetle rozproszonym, w pomieszczeniu o temperaturze 18—22°C.

W kilku momentach hodowli w celach porównawczych korzystałam z danych, osiągniętych w mej pracy z 1927 r. w języku niemieckim pt. „Studium nad rozwojem przedrośli paproci krajowych z rodziny *Polypodiaceae*“.

Obecny materiał hodowlany był bardzo obfity. Rozporządzałam do badań dziesiątkami gametofitów. W sztucznych warunkach przedrośla rosły bardzo dobrze, mogłam więc, badając kolejne etapy rozwoju, sprawdzać je na wielu egzemplarzach (10—20 i więcej). Dokonywałam codziennego przeglądu gametofitów. Niektóre zjawiska, jak np. rozwój narządów rozmnażania, kontrolowałam niejednokrotnie na tych samych osobnikach, umieszczając je po przebadaniu ponownie na glebie w szalce Petriego.

T a b e l a 1

Gatunki Name of species	Dzień wysiania Date of sowing	Początek kiełkowania Beginning of germination	Stadium łopatk Spatula stage	Pierwsze plemnie First antheridia	Pierwsze rodnice First archegonia	Pierwsze embriony First embryos	Pierwszy liściek First frond	Uwagi Notes
<i>Dryopteris filix mas</i> (L.) Schott	12.II.1956	28.II (po 16 dn.) (after 16 days)	15.III (po 31 dn.) (after 31 days)	12.IV (po 59 dn.) (after 59 days)	17.IV (po 64 dn.) (after 64 days)	11.VI (po 121 dn.) (after 121 days)	1.VII (po 141 dn.) (after 141 days)	Licząc od dnia wysiania. Number of days counted from the date of sowing.
	6.V.1956	20.V (po 14 dn.) (after 14 days)	3.VI (po 28 dn.) (after 28 days)	10.VII (po 65 dn.) (after 65 days)	1.VIII (po 87 dn.) (after 87 days)	24.VIII (po 110 dn.) (after 110 days)	(po 123 dn.) (after 123 days)	
<i>Dryopteris spinulosa</i> (Müll.) O. Kuntze	14.II.1958	27.II (po 13 dn.) (after 13 days)	23.III (po 37 dn.) (after 37 days)	8.IV (po 53 dn.) (after 53 days)	20.IV (po 65 dn.) (after 65 days)	28.V (po 103 dn.) (after 103 days)	6.VI (po 112 dn.) (after 112 days)	
<i>Dryopteris austriaca</i> (Jack.) Woyнар	14.II.1958	25.II (po 11 dn.) (after 11 days)	18.III (po 32 dn.) (after 32 days)	21.III (po 35 dn.) (after 35 days)	28.IV (po 73 dn.) (after 73 days)	22.VI (po 106 dn.) (after 106 days)	11.VII (po 125 dn.) (after 125 days)	
<i>Dryopteris cristata</i> (L.) A. Gray	14.II.1958	3.III (po 17 dn.) (after 17 days)	23.III (po 37 dn.) (after 37 days)	4.IV (po 49 dn.) (after 49 days)	15.V (po 90 dn.) (after 90 days)	27.VI (po 133 dn.) (after 133 days)	12.VII (po 148 dn.) (after 148 days)	
<i>Thelypteris palustris</i> (Schott.)	11.II.1956	1.III (po 18 dn.) (after 18 days)	5.III (po 25 dn.) (after 25 days)	15.III (po 35 dn.) (after 35 days)	1.IV (po 52 dn.) (after 52 days)	15.IV (po 66 dn.) (after 66 days)	29.IV (po 80 dn.) (after 80 days)	Do dn. 15.IX rozwinęło się 11 liści. By 15 September 11 fronds develop- ped.
	13.III.1956	28.III (po 15 dn.) (after 15 days)	6.IV (po 21 dn.) (after 21 days)	24.IV (po 39 dn.) (after 39 days)	14.V (po 60 dn.) (after 60 days)	15.VI (po 92 dn.) (after 92 days)		
<i>Thelypteris oreopte- ris</i> (Ehrh.) Maxon	7.II.1925	8.III (po 29 dn.) (after 29 days)	12.III (po 33 dn.) (after 33 days)	14.III (po 35 dn.) (after 35 days)	24.IV (po 76 dn.) (after 76 days)	—	—	Sporofity nie rozwinęły się. Sporophytes did not develop.

Badane przedrośla oznaczałam przy pomocy małych wbitych w glebę drewniek, przepikowując je następnie do nowych szalek.

Zarodniki paproci z rodzaju *Thelypteris* i *Dryopteris* wysiałam w lutym i marcu (od 7.II do 13.III), jeden gatunek (*Dr. filix mas*) dodatkowo w maju (6/V). Szczegółowe daty podane są w tabeli 1.

Na podstawie zestawienia w powyższej tabeli — widać, że okres od wysiewu do początku kiełkowania waha się (u wszystkich naszych gatunków z rodzaju *Dryopteris* i *Thelypteris*) — w granicach od 11 do 29 dni. Najszybciej wykiełkowały zarodniki *Dryopteris austriaca* (po 11 dniach) i *spinulosa* (po 13 dniach). Dłuższy jest nieco ten okres u gatunków *Thelypteris* (15—18 do 29 dni).

W dalszym ciągu tempo rozwoju zmienia się: szybciej zachodzi rozwój u gatunków rodzaju *Thelypteris*, zwłaszcza w *Th. palustris*: plemnice np. tworzą się u tego gatunku od 15 do 30 dni wcześniej niż u *Dryopteris filix mas*, nawet wcześniej niż u *Dr. cristata*, rozwijającej się stosunkowo szybko. Jeszcze wyraźniej różnice zaznaczają się w okresie tworzenia się rodni, powstają one u rodzaju *Thelypteris* od 13 do ca 40 dni wcześniej niż u gatunków rodzaju *Dryopteris*, u których rodnie pojawiają się dopiero po 62—90 dniach od czasu wysiewu, a pierwsze embriony po 103 do 133 dniach, podczas gdy u *Thelypteris palustris* — po 66 do 92 dniach.

Całkowity więc rozwój gametofitu aż do momentu zapłodnienia trwa u *Thelypteris palustris* średnio 79 dni. Całkowity zaś rozwój u gatunków *Dryopteris* trwa od 103 do 133 dni (od dnia wysiewu).

Przytoczone w tabeli dane liczbowe, ilustrujące czas rozwoju paproci, są do pewnego stopnia względne.

Chodziło mi o podanie dat pojawiania się w hodowli najważniejszych początkowych faz rozwojowych. Ścisłe określanie granic wahania okresu pojawiania się np. plemni i rodni sprawia poważne trudności.

Jeżeli przedrośla znajdują się w hodowli w mniej sprzyjających warunkach (krótki dzień, ciasno rosnące gametofity), tworzenie się plemni i rodni jest spóźnione nieraz o 1—2 miesiące, a bywa i całkowicie zahamowane. W hodowli mojej spotykałam przedrośla w stadium łopatk w fazie męskiej we wrześniu.

W celu osiągnięcia możliwie normalnego rozwoju przepikowywałam gametofity co kilka tygodni do nowych szalek Petriego.

PORÓWNANIE GAMETOFITÓW

Pomimo wyraźnych podobieństw w budowie i rozmiarach gametofitów u rodzaju *Dryopteris* i *Thelypteris*, rzucają się w oczy różnice zarówno w pokroju, jak i szczegółach budowy w różnych etapach rozwoju.

Już w stadium nitki lub w początkowych stadiach łopatki u wszystkich gatunków z rodzaju *Dryopteris* tworzy się z reguły włoski gruczołowy na końcu komórki szczytowej nitki (Tabl. I, rys. 1) *. Włoski gruczołowe u *Thelypteris palustris* i *oreopteris* powstają znacznie później, już po uformowaniu się tkanki merystematycznej — we wcięciu przedrośla (Tabl. I, rys. 3) **. Nitki i łopatki u tych gatunków nie mają nigdy włosków (Tabl. I, rys. 2) **. Włoski na starych gametofitach są drobne, bezbarwne, opatrzone główkami, powstają na niektórych komórkach brzeżnych obu płatów plachy (Tabl. I, rys. 4). W miarę rozrastania się poduszeczki na gametoficie u gatunków rodzaju *Thelypteris* powstają nieliczne włoski gruczołowe w pobliżu rodnia.

Gametofity gatunków rodzaju *Dryopteris* — całe pokryte są od strony brzusznej włoskami gruczołowymi (Tabl. I, rys. 6) *. Habitus dojrzałych przedrośli (w fazie żeńskiej) u gatunków obu rodzajów wykazuje wyraźne różnice: gametofit rodzaju *Thelypteris* ma obie połowy plechy zaokrąglone, szerokie, o brzegu gładkim lub lekko falistym (Tabl. I, rys. 7) **, gametofit zaś rodzaju *Dryopteris* ma formę przeważnie wachlarzowatą, o płatach bocznych wzniesionych ku górze i o zwężonej nasadzie, co widać nawet nieuzbrojonym okiem (Tabl. I, rys. 8) *. Brzeżne włoski gruczołowe są tu bardzo liczne, często umieszczone są na wystających ząbkach (1—4 komórkowych) plechy (Tabl. I, rys. 5), które tworzą w rezultacie mocno postrzępiony brzeg charakterystyczny dla gatunków *Dryopteris*.

U wszystkich badanych gametofitów (obu rodzajów) po stadium łopatki i wczesnej plesze sercowatej, które są fazą męską, zaczynają pojawiać się stopniowo rodnie; plemniki wtedy zanikają. Przedrośle przechodzi w fazę żeńską. Wypadki obupłciowości gametofitów należą do rzadkości.

Występowanie zjawiska czasowego rozdzielenia płci należy uważać za charakterystyczne dla gametofitów rozpatrywanych gatunków. Starsze gametofity w fazie żeńskiej nie zapłodnione rozrastają się nadal, fałdują, osiągając szczególnie duże wymiary u *Thelypteris palustris*. Szerokość gametofitu dochodzi do 12—16 mm (Tabl. I, rys. 10). Mają one stale czynną merystemę, a na poduszeczce po stronie brzusznej tworzą się coraz to nowe rodnie i chwytники o barwie pomarańczowej.

Szerokość gametofitów rodzaju *Dryopteris* rzadko kiedy przekracza 8 mm (Tabl. I, rys. 9). Przerośnięte gametofity (w fazie żeńskiej) u *Thelypteris palustris* przybierają niekiedy postać rury, wznoszącej się z centralnej części plechy (Tabl. I, rys. 10).

* Na przykładzie *Dr. filix mas.*

** Na przykładzie *Thelypteris palustris*.

PORÓWNANIE SPOROFITÓW

Nie tylko rozwój gametofitów odbywa się szybciej u rodzaju *Thelypteris**, szybsze jest również tempo rozwoju sporofitu. Pierwsze listki sporofitu rozwinęły się u *Thelypteris palustris* już po 80 dniach od dnia wysiewu, zaś u gatunków rodzaju *Dryopteris* po 112 do 148 dniach.

LIŚCIE

Rozwój liści *Thelypteris palustris* przedstawiają tablice II i III.

Tylko pierwszy liść sporofitu ma budowę bardzo pierwotną, wcinany jest widlasto, nerwację ma dichotomiczną** (Tabl. II, rys. 1, 3), natomiast

Ryc. 1. Unerwienie czwartego i piątego liścia u *Dryopteris*

drugi kolejny liść ma głębsze wcięcia, zaś końce nerwów III rzędu jeszcze raz rozgałęziają się dichotomicznie. Dopiero na III i IV liściu można zaobserwować pojawiającą się pierzastość (Tabl. II, rys. 4 i 5), przejście nerwacji dichotomicznej w monopodialną. Niektóre tylko nerwy II i III rzędu rozgałęziają się dichotomicznie. Następne liście, np. VII—XI, osiągają stopniowo habitus charakterystyczny dla gatunku (Tabl. III, rys. 1, 2, 3). Wysokość ich sięga 9—11 cm.

* Badania przeprowadziłam na *Thel. palustris*, nie otrzymałam w hodowli młodych sporofitów u *Thel. oreopteris*.

** Taką samą budowę mają pierwsze liście rodz. *Dryopteris* (Tabl. II, rys. 2).

Na V i następnych liściach nerwy dochodzą do samego brzegu blaszki, co jest charakterystyczne dla rodzaju *Thelypteris* (Tabl. II, rys. 5, Tabl. III, rys. 4, 5 i Tabl. IV, rys. 6, 7), u gatunków zaś z rodzaju *Dryopteris* — na pierwszych liściach sporofitu, od I—V i następnych — nerwy nie dochodzą do brzegu blaszki. Na liściu IV i V widać już nawet zgrubienia na końcach nerwów charakterystyczne dla omawianego rodzaju (ryc. 1, oraz Tabl. IV, rys. 1—5).

Na stronie brzusznej wszystkich opisywanych liści znajdują się szparki wśród zatokowych komórek epidermy (Tabl. II, rys. 6). Na brzeżnych komórkach liści występują włoski gruczołowe tego samego typu, jak na gametoficie (Tabl. II, rys. 1 a, b, c; rys. 2 a, b). Na czwartym liściu włoski stają się gęste, tworzą się na wszystkich prawie komórkach brzeżnych (Tabl. II, rys. 4 a). U rodzaju *Dryopteris* bezbarwne, jednokomórkowe włoski brzeżne rozmieszczone są rzadziej, co 2—3 komórki. Na ogonkach pojawiają się włoski często dwukomórkowe, o dużych główkach z ziarnistą treścią (Tabl. II, rys. 4 b, c).

Również na brzusznej powierzchni opisywanych liści *Th. palustris* pojawiają się stopniowo na epidermie nieliczne, małe włoski gruczołowe oraz bezbarwne, szczecinkowate włoski (Tabl. III, rys. 8, 9). U nasady zaś ogonków, od VII listka i następnych, można już zauważyć charakterystyczne dla gatunku drobne, bezbarwne łuseczki pochodzenia epidermalnego. Są one jajowato-lancetowate lub jajowate, silnie ogruczołone na brzegu i na obu powierzchniach (Tabl. III, rys. 6) o długości od 5 do 15 mm.

Liście rozwinięte u obu badanych rodzajów mimo wielu podobieństw różnią się zasadniczo: 1) stopniem rozczłonkowania blaszki, 2) długością ogonków, 3) sztywnością i barwą blaszki, 4) typem unerwienia, 5) budową łusek i in. utworów epidermalnych, 6) ilością steli w ogonkach, 7) umieszczeniem sorusów.

Liście gatunków należących do rodzaju *Dryopteris* są potrójnie pierzaste, słabiej jest to zaznaczone u *Dr. filix mas* i *Dr. cristata*, tzn. odcinki III rzędu — są to właściwie płycej lub głębiej wcinane ząbki. Dolne ząbki na odcinkach II rzędu u obu gatunków tworzą już początek pierzaści (Tabl. IV, rys. 1, 2, 3).

U *Dr. spinulosa* i *austriaca* natomiast odcinki III rzędu odznaczają się wyraźnie, zwłaszcza całkowicie są uformowane u *Dr. austriaca*; na dolnych odcinkach III rzędu tej paproci wyodrębniają się nawet odcinki IV rzędu (Tabl. IV, rys. 5). Wszystkie odcinki są ząbkowane.

Zupełnie inaczej przedstawia się budowa liści u rodzaju *Thelypteris*.

Liście są tylko podwójnie pierzaste. Listki II rzędu mają brzeg mniej lub więcej falisty (Tabl. IV rys. 6, 7), lub karbowany, bez ząbków. Liście

asymilacyjne u *Thel. palustris* i *Th. oreopteris* (występuje tu znany dymorfizm) są miękkie, wiotkie, jasnozielone, o cienkiej blaszce, prześwitujące, z odcieniem niebieskawozielonawym. Liście zaś rodzaju *Dryopteris* są znacznie sztywniejsze, grubsze, mocne, od barwy ciemnozielonej (u *Dr. filix mas*) do jasnozielonej i żółtawozielonej (u *Dr. cristata*).

Pod względem unerwienia oba rodzaje paproci różnią się zasadniczo: u rodzaju *Thelypteris* nerwacja jest typu *Pecopteridis*, zbliżona charakterem do *Cyatheoideae* *: końce nerwów III rzędu nie rozszerzają się, dochodzą do samego brzegu blaszki, trafiając w zagłębienia między karami. Górne nerwy odcinka II rzędu są pojedyncze, środkowe i dolne rozgałęzione są dichotomicznie (Tabl. IV, rys. 6 i 7).

Nerwacja u wszystkich krajowych gatunków rodz. *Dryopteris* jest typu *Pecopteridis* *: końce nerwów wchodzi z reguły do ząbków, lecz nie sięgają brzegu blaszki. Końce nerwów mają maczugowate zgrubienie (Tabl. IV, rys. 1—5).

LUSKI

Łuski występujące na ogonkach liściowych, na osi blaszki, ewentualnie na powierzchni blaszki — są utworami bardzo charakterystycznymi dla gatunku, należą do cech diagnostycznych. Poniżej podaję szczegółowy ich przegląd.

U rodzaju *Dryopteris* łuski są stosunkowo duże i trwałe. U *Dryopteris filix mas* (L.) Schott cały ogonek pokryty jest gęsto łuskami o 10—25 mm długości, barwy żółtobrunatnej lub kasztanowatej. Łuski te są błyszczące, szerokie, o nasadzie sercowatej, niekiedy zdarzają się łuski ze rdzawą smugą podłużną (Tabl. V, rys. 1—5). Obrzeżenie łusek nierówne, z charakterystycznymi zadziorami lub kotwiczkami utworzonymi przez brzeżne komórki (Tabl. V, rys. 7 i 8).

Na blaszce liściowej łuski stają się coraz mniejsze i węższe (3 mm dług. i $1\frac{1}{2}$ mm szer.), występują w rozproszeniu na nerwach po stronie grzbietowej i brzusznej. Nieliczne łuseczki widać na komórkach epidermy brzusznej strony blaszki.

Łuski u *Dryopteris spinulosa* (Müll.) O. Kuntze są rzadsze i bladobrunatne, zawsze jednolicie zabarwione. Na ogonku rozrzucone, o długości 3 do 9 mm i od 2 do 5 mm szerokości. Błony komórkowe łuski są bladożółtawe, mało zgrubiałe, o brzegu zewnętrznym gładkim lub lekko falistym (Tabl. V, rys. 9, 9 a, b). Blaszki *Dryopteris spinulosa* są nagie, tylko na nerwach od strony brzusznej występują rzadkie drobne łuseczki tej samej barwy co łuski ogonkowe.

* Według Luerssena.

U *Dryopteris austriaca* (J a c k.) W o y n a r cały ogonek jest gęsto pokryty dużymi łuskami barwy jasnobrunatnej z ciemnobrunatną, czasem prawie czarną smugą podłużną (Tabl. V, rys. 11, 11a). Długość łusek dochodzi do 12 mm, szer. od 1—5 mm. Komórki w obrębie smugi mają mocno zgrubiałe błony (Tabl. V, rys. 11 b). Na nerwach, jak u poprzedniego gatunku, występują łuseczki coraz mniejsze i węższe. Blaszka liścia od strony brzusznej i jej brzeżne komórki tworzą jednokomórkowe włoski gruczołowe o żółtych główkach.

Liście u *Dryopteris cristata* (L.) A. G r a y są nagie. Na ogonkach znajdują się dość liczne, szarawobrunatne łuseczki (do 1 cm długości). Kształt łusek i ich obrzeżenie jak u *Dr. spinulosa* (Tabl. V, rys. 10). Na nerwach blaszki bardzo rzadkie, szybko odpadające małe pojedyncze łuseczki.

U *Thelypteris palustris* S c h o t t. łuski wyrastają tylko u nasady ogonków liści młodych, później giną. Łuseczki są małe, nikle, bezbarwne, szeroko jajowate, pokryte licznymi włoskami gruczołowymi (Tabl. III, rys. 6) od 0,1 mm do 1,5 mm długości.

U *Thelypteris oreopteris* (E h r h.) C. C h r. łuseczki są nieliczne, blade, jasnobrunatne, o cienkich błonach komórkowych, jajowate lub owalne, z włoskami gruczołowymi na brzegu. Łuski łatwo odpadają (dł. 3—10 mm) (Tabl. III, rys. 10, 11).

UKŁAD SORUSÓW, INDUSIA, ZARODNIE I ZARODNIKI

Tworzenie się i dojrzewanie sorusów u gatunków rodzaju *Dryopteris* i *Thelypteris* zachodzi w górnej połowie blaszki. Liście asymilacyjne i sporofile u gatunków *Dryopteris* nie różnią się; pewien, słabo zarysowany, dymorfizm można zauważyć u *Dryopteris cristata*. Liście zarodnionośne u *Dryopteris filix mas*, *cristata* i *austriaca*, pokryte są sorusami najczęściej w 1/3 części górnej blaszki, zaś u *Dr. spinulosa* — prawie cały sporofil pokryty jest sorusami, prócz 2—3 dolnych odcinków I rzędu. U rodzaju *Thelypteris* (*palustris* i *oreopteris*) występuje znany dobrze wyraźny dymorfizm liści. Nie całe sporofile u tych gatunków pokryte są sorusami, najczęściej 4 do 7 par odcinków dolnych są płone.

S o r u s y u rodzaju *Dryopteris* tworzą na segmentach II lub III rzędu 2 szeregi zbliżone do nerwu środkowego. Zbliżają się do siebie, lecz nie zlewają. U wszystkich gatunków rodzaju *Dryopteris* sorusy powstają na przednim rozwidleniu nerwu III rzędu.

U rodzaju *Thelypteris* tworzą się również dwa szeregi sorusów na odcinkach II rzędu, umieszczone są jednak bliżej brzegu blaszki. Sorusy mają kształt poduszkowaty, często zlewają się ze sobą. Csadzone są na

Zestawienie
Gametofit — Gametophyte

	Rodzaj — Genus <i>Thelypteris</i>	Rodzaj — Genus <i>Dryopteris</i>
Pierwsze plemnice First antheridia	po 32—39 dniach after 32—39 days	po 35—65 dniach after 35—65 days
Pierwsze rodnice First archegonia	po 52—76 dniach after 52—76 days	po 64—90 dniach after 64—90 days
Pierwszy embrion First embryo	po 66—92 dniach after 66—92 days	po 103—133 dniach after 103—133 days
Szerokość gametofitu Width of gametophyte	do 16 mm up to 16 mm	do 8 mm up to 8 mm
Pokrój gametofitu	sercowaty o płatach szerokich zaokrąglonych	wachlarzowaty o głębokim wcięciu
Shape of gametophyte	cordate with wide rounded lobes	fan-like with deep incision
Brzeg gametofitu Margin of gametophyte	równy entire	postrzępiony frayed
Włoski gruczołowe	nieliczne, na komórkach brzeżnych i dokoła rodnia	brzeżne liczne, często na wyrostkach plechy oraz rozsiane na całej brzusznej powierzchni
Glandular hairs	few, growing on marginal cells and round archegonium	marginal ones numerous frequently growing on protrusions of thallus others dispersed over the whole ventral surface
Sporofit — Sporophyte		
Pierwsze listki sporofitu First fronds of sporophyte	po 80 dniach after 80 days	po 112—148 dniach after 112—148 days
Długość liści Length of fronds	do 1 m up to 1 m	do 1,5 m up to 1,5 m
Długość ogonka	równy albo dłuższy od blaszki	krótszy od blaszki (<i>Dr. filix mas</i> — 6—30 cm <i>Dr. spinulosa</i> — 1/3 — 1/2 dł. bl. <i>Dr. cristata</i> 30—37 cm)
Length of petioles	same as of lamina or longer	shorter than lamina (<i>Dr. filix mas</i> — 6—30 cm <i>Dr. spinulosa</i> — 1/3—1/2 of lamina, <i>Dr. cristata</i> — 30—37 cm, <i>Dr. austriaca</i> — up to ca 50 cm)
Bruzda na ogonku Groove on petiole	głęboka deep	bardzo płytka very shallow
Ilość steli w ogonku Number of steles in petiole	2	3—10
Nerwy III rzędu	przeważnie dichotomicznie rozgałęzione dochodzą do brzegu blaszki	rozgałęzione monopodialnie lub dichotomicznie, wchodzą do ząbków końcem zgrubiałym

Sporofit — Sporophyte

	Rodzaj — Genus <i>Thelypteris</i>	Rodzaj — Genus <i>Dryopteris</i>
Tertiary veins	usually branched dichotomously, reaching to end of lamina	brached monopodially dichotomously, penetrate the fringe with the thicker end
Liście asymilacyjne	wyraźny dymorfizm	nie ma różnic
Assimilating leaves	markedly dimorphic	(wyj. <i>Dr. cristata</i>) without differences except for <i>Dr. cristata</i>)
Utwory epidermalne na liściu	łuski małe, nieliczne, ogruczołone, zanikające, Na blaszce gruczołki (żółte) i szczeciniaste włoski	łuski duże, brunatne, trwałe (0,5 cm do 2,5 cm) na ogonku i na nerwach
Epidermal structures on leaves	few small glandular and disappearing yellow glandules and bristles on lamina	large (0,5—2,5 cm) brown persistent ramenta distributed on petiole and veins
Sorusy	blisko brzegu blaszki leżą na obu rozwidleniach nerwu	bliżej nerwu środkowego leżą zawsze na przednim rozwidleniu nerwu
Sori	near the margin of lamina, lying on both bifurcations of vein	closer to the midrib, always lying on anterior bifurcation of vein
Indusium	okrągławe lub nieregularnie postrzępione, zanikające, pokryte żółtymi gruczołkami i włoskami szczeciniastymi	nerkowate, całobrzegie, nagie, trwałe (wyj. <i>Dr. austriaca</i>)
Indusium	rounded or irregularly fraed, disappearing, covered by yellow glandules and bristles	reniform, with entire margin, naked, persistent (except for <i>Dr. austriaca</i>)
Zarodnie	z 1—2 włoskami gruczołowymi o żółtych główkach	nagie, u młodych zarodnik <i>Dr. filix mas</i> 1—2 małe włoski na trzonkach, później zanikające
Sporangia	with 1—2 glandular yellow tipped hairs	naked; young sporangia of <i>Dr. filix mas</i> have 1—2 small hairs disappearing at later stage on pedicles
Zarodniki	fasolowate, opatrzone kolcami lub wąskimi listewkami z kolcami	fasolowate, z brunatnymi brodawkami i listewkami (listewki mają drobne ząbki — u <i>Dr. spinulosa</i> i <i>austriaca</i>)
Spores	bean-sphaped with thorns or narrow thorned lists	bean shaped with brown warts and lists (in <i>Dr. spinulosa</i> and <i>austriaca</i> the lists are finely toothed
Liczba chromosomów	2n=70 <i>Th. palustris</i>	2n=164
Chromosome number	2n=68 <i>Th. oreopteris</i>	

obu rozwidleniach nerwów bocznych. Jeżeli nerw jest nierozgałęziony, tworzy się wtedy jeden sorus (Tabl. VI, rys. 1 i 2).

Indusia u rodzaju *Dryopteris* są stosunkowo duże, trwałe (dł. średnio 1,44 mm do 1,5 mm), kształtu nerkowatego, lekko wypukłe o brzegu podwiniętym. U *Dr. filix mas*, *spinulosa* i *cristata* indusia są nagie, tylko u *Dr. austriaca* tworzą się na indusium włoski gruczołowe (Tabl. VI, rys. 6). Komórki środkowe indusium mają błony faliste typu epidermalnego, tylko brzeżne komórki są prostokątne (Tabl. 7a, b). Barwa indusium zależy od „wieku“, młode są białawe i jasnobrunatne, starsze — ciemnobrunatne lub nawet brunatnoczerwone (np. u *Dr. cristata*).

Indusia u rodzaju *Thelypteris* — są to utwory o charakterze wyraźnie szczątkowym, szybko odpadają. Rolę ich spełniają podwinięte brzegi blaszek.

Kształt indusium u *Thel. palustris* i *oreopteris* jest zmienny, bywają okrągławe lub wachlarzowate, lecz nie nerkowate. Są małe, łatwo zanikające, bezbarwne (dł. średnio 0,7 do 0,8 mm). Zbudowane są z komórek o cienkich, falistych błonach. Na komórkach brzeżnych u obu gatunków wyrastają dość liczne włoski gruczołowe o złotawych główkach (Tabl. VI, rys. 4 i 5) oraz bezbarwne, jednokomórkowe włoski szczeciniaste.

Zarodnie opisywanych przez mnie gatunków są pod względem morfologicznym bardzo do siebie zbliżone, charakterystyczne dla przedstawicieli rodziny *Polypodiaceae*. Drobne różnice polegają na występowaniu różnych włosków. Tak więc młode zarodnie *Dr. filix mas* mają znane 1—2-komórkowe włoski maczugowate, bez wyodrębniających się główek, osadzone w górnej części trzonek zarodni (Tabl. VI, rys. 8). W okresie dojrzewania zarodni włoski te zanikają.

Dojrzałe zarodnie wszystkich 4 gatunków paproci krajowych z rodzaju *Dryopteris* są nagie.

U gatunków z rodzaju *Thelypteris* na zarodniach występują 1—2 włoski gruczołowe, o złotawych główkach, szczególnie często spotykałam je u *Th. palustris*. Wyrastają one na komórkach ścianki zarodni, rzadziej na komórkach pierścienia (Tabl. VI, rys. 9) już na młodych zarodniach i na ogół trwają aż do dojrzewania zarodni. Nawet w materiale zielnikowym z łatwością można znaleźć zarodnie z włoskami.

Zarodniki. Oba opisywane rodzaje mają zarodniki fasolowate o symetrii dwubocznej. Długość ich waha się od 40 μ do 75 μ , szerokość od 30 μ do 48 μ .

Zarodniki 4 gatunków rodzaju *Dryopteris* mają bardzo wyraźne ciemnobrunatne listewki (muri)* grubsze lub cieńsze na tle złotawobrunatnej skleryny (eksyny). Listewki mają grube, zaokrąglone lub faliste

* Terminologia według G. Erdtmanna (1943) i J. Dyakowskiej (1959).

krawędzie — jak u *Dr. filix mas*, lub cieńsze i szersze jak u *Dr. cristata*, *spinulosa* i *austriaca* (Tabl. VII, rys. 1—4). U *Dr. spinulosa* i *austriaca* występują na krawędzi listewek (muri) b. drobne ząbki, ostro zakończone (*spinae*). Cała zaś powierzchnia skłeryny robi wrażenie punktowanej.

Zarodniki *Thelypteris palustris* są żółtawe, nie mają zupełnie listewek, tylko ostre brunatne kolce, zwężające się ku szczytowi (*spinae*) (Tabl. VI, rys. 5), których nasady połączone są nikłą siateczką.

Zarodniki pokrewnej *Thelypteris oreopteris* mają wprawdzie wąskie, brunatne listewki, ale zaopatrzone są w spore kolczaste wyrostki (Tabl. VI, rys. 6).

Wymiary zarodników

Size of spores

	<i>Dr. filix mas</i>	<i>Dr. spinulosa</i>	<i>Dr. cristata</i>	<i>Dr. austriaca</i>	<i>Th. palustris</i>	<i>Th. oreopteris</i>
Długość Length	50—72 μ	40—55 μ	50—75 μ	42,5—65 μ	45—55 μ	42—54 μ
Szerokość Wodht	37—48 μ	32,5—35 μ	35—47 μ	37,5—50 μ	30—42,5 μ	30—36 μ

Podane powyżej różnice w budowie sporofitu i gametofitu uzupełnię danymi z literatury. Dotyczą one różnic anatomicznych i cytologicznych.

Ilość steli w ogonkach liściowych u omawianych gatunków przedstawia się według Ch. L u e r s s e n a następująco:

<i>Dryopteris filix mas</i>	5—8 steli,
<i>Dryopteris cristata</i>	3—5 steli,
<i>Dryopteris spinulosa</i>	3—7 (10) steli,
<i>Dryopteris austriaca</i>	5—6 steli,

u *Thelypteris palustris* i *oreopteris* zaś — po 2 stele (Tabl. VI, rys. 10, 11).

Ilość chromosomów według badań I. M a n t o n przedstawia się następująco:

u 4 naszych gatunków <i>Dryopteris</i> :	$2n = 164$
u 2 „ „ <i>Thelypteris</i> :	$2n = 70$ (<i>Th. palustris</i>)
	$2n = 68$ (<i>Th. oreopteris</i>)

u innych gatunków europejskich:

<i>Dryopteris abbreviata</i> (Lam.) Neuman	$2n = 82$
„ <i>Borreri</i> Neuman	$2n = 82$
„ <i>aemule</i> (Ait.) O. Kuntze	$2n = 82$

Dryopteris Villarsii W o y n a r $2n = 164$ „ *uliginosa* (Neum.) Druce $2n = 164$ „ *remota* Moore, Windermere $2n = 164$

Zasadnicze różnice przedstawia zestawienie podane na str. 184—185.

STRESZCZENIE I WNIOSKI

Badania porównawcze nad krajowymi gatunkami rodzajów *Dryopteris* i *Thelypteris* wykazały wyraźną ich odrębność, wobec czego nie mogą być zaliczane do jednego rodzaju, jak jest w większości prac, poświęconych systematyce paproci.

Szczegółowa analiza budowy morfologicznej i anatomicznej sporofitu i gametofitu 6 gatunków paproci doprowadziła do wyodrębnienia następujących różnic: 1) w tempie rozwoju, budowie i wymiarach gametofitu, 2) w stopniu rozcłonkowania blaszki liściowej i występowaniu dymorfizmu, 3) w budowie i długości ogonków liściowych, 4) w typie unerwienia, 5) w budowie i rozmieszczeniu łusek, 6) w układzie i osadzeniu sorusów, 7) w budowie indusium i jego trwałości, 8) w szczegółach budowy zarodni i zarodników, 9) w liczbie chromosomów.

Przytoczone różnice mają podstawowe znaczenie w ustalaniu klasyfikacji. Pożądana byłaby praca nad wymienionymi rodzajami, występującymi na innych kontynentach.

Zakład Systematyki i Geografii Roślin
Uniwersytetu Warszawskiego

(Wpłynęło dn. 8.7.1959 r.)

SUMMARY

The object of this investigation was a comparative analysis of the fern species, all growing in Poland, from the genus *Dryopteris* (*Dr. filix mas*, *spinulosa*, *austriaca*, and *cristata*), *Thelypteris palustris* Schott, and *Th. oreopteris* (Ehrh.) C. Chr. Most botanists classify the last two species to the genus *Dryopteris* as *Dr. thelypteris* A. Gray, and *Dr. oreopteris* Maxon.

The above mentioned fern species differ essentially in the structure of both sporophytes and gametophytes.

The taxonomic position of these ferns is defined by many workers solely on the ground of the characteristic traits of sporophytes, while various important morphological traits and developmental details of the sexual generation are disregarded.

A detailed comparison of the most important morphological and anatomical traits of sporophytes as well as the structure and development of gametophytes from the six fern species leads to the conclusion that the species differ markedly with regard to: 1) the rate of development, the structure, and the size of gametophytes, 2) the degree to which the lamina of the fronds are dissected and the dimorphism occurring in some species,

3) the structure of petioles, 4) the type of venation, 5) the structure and the distribution of ramenta (paleae), 6) the arrangement and the attachment of sori, 7) the structure and the persistence of the indusium, 8) the structural details of the sporangium and spores, 9) the chromosome number.

LITERATURA

- Clapman A. R., Tutin T. G., Warburg E. F., 1952, Flora of the British Isles: 35—42, 45—49, Cambridge.
- Dyakowska J., 1959, Podręcznik palynologii: 13—43, Warszawa.
- Erdtman G., 1943, An introduction to Pollen analysis: 43—54, USA.
- Haufe H., 1956, Taschenbuch der Heimischen Moos- u. Farnpflanzen: 148—158, Leipzig, Jena.
- Hermann Fr., 1956, Flora v. Nord- und Mitteleuropa: 52—56.
- Hylander N., 1953, Nordisk Kärleväxt-flora, t. I, Stokholm.
- Karpowicz W., 1927, Studien über die Entwicklung der Prothallien u. der ersten Sporophytblätter der einh. Farnkräuter (*Polypodiaceae*), Extr. du Bull. de l'Acad. Polonaise, Ser. B: 1—34, pl. 12.
- Lueresen Ch., 1889/97, Farnpflanzen: 12—19, 314—316, 360—439.
- Manton I., 1950, Problems of Cytology and Evolution in the *Pteridophyta*: 11—53, 44—62, 63—87, Cambridge.
- Pawłowski B., 1956, Flora Tatr, t. I: 151—155, Warszawa.
- Szafer W., Kulczyński S., Pawłowski B., Rośliny polskie: 9—11. Warszawa.
- Weymar H., 1955, Buch der Farne, Bärlappe und Schachtelhalme: 95—104, Berlin.

OBJAŚNIENIE TABLIC

TABLICA I — PLATE I

Przedrośla rodzaju *Dryopteris* i *Thelypteris*
Prothalli from genera *Dryopteris* and *Thelypteris*

1. *Dryopteris filix mas*: stadium wczesnej łopatki zakończone włoskiem gruczołowym — early spatula stage, spatula terminated by glandular hair; 2. *Thelypteris palustris*: nitka i łopatka bez włosków — filament and spatula without hairs; 3. *Thelypteris palustris*: pierwszy włoszek przy merystemie gametofitu — first hairs near the meristem of gametophyte; 4. *Thelypteris palustris*: włoski gruczołowe na brzegu gametofitu — glandular hairs on margin of gametophyte; 5. *Dryopteris filix mas*: brzeg gametofiru i włoski gruczołowe — margin of gametophyte and glandular hairs; 6. *Dryopteris filix mas*: włoski gruczołowe pokrywają brzusznią powierzchnię gametofitu — glandular hairs covering the ventral surface of gametophyte; 7. Habitus gametofitu *Thelypteris* — Habitus of a *Thelypteris* gametophyte; 8. Habitus gametofitu *Dryopteris* — Habitus of a *Dryopteris* gametophyte; 9. *Dryopteris filix mas*: stary gametofit w fazie żeńskiej — old gametophyte in the female phase; 10. *Thelypteris palustris*: przerośnięty gametofit w fazie żeńskiej, plecha pofałdowana, piętrowe występowanie rodni — an overgrown gametophyte in the female phase; note folded thallus and the storied arrangement of archegonia

TABLICA II — PLATE II

Rozwój pierwszych liści sporofitu *Thelypteris palustris* Schott.
Development of the first sporophyte fronde *Thelypteris palustris* Schott

1. Pierwszy liść 1a, b, c, brzeżne komórki tego listka z włoskami gruczołowymi — First frond, 1 a, b, c, marginal cells of the same frond; 2. *Dryopteris filix mas*: pierwszy liść i 2 a, b, włosik brzeżne — first frond, 2 a, b, marginal hairs; 3. Dalszy rozwój liścia *Thelypteris palustris* — Further development of frond in *Thelypteris palustris*; 4. i 5. Trzeci i czwarty liść sporofitu *Thel. palustris* — 4. and 5. Third and fourth fronds of the *Thel. palustris* sporophyte; 4 a, b, c włoski gruczołowe brzeżne — Marginal glandular hairs; 6. Komórki epidermy liścia ze szparkami u *Thel. palustris* — *Thelypteris palustris*, epidermal cells of leaf with stomata.

TABLICA I

TABLICA II

TABLICA III — PLATE III

Dalszy rozwój sporofitu *Thelypteris palustris*. Łuski.

Further development of sporophyte *Thel. palustris*. Ramenta (paleae)

1. 2. 3. — VII, X i XI liść sporofitu — 7th, 10th, and 11th fronds of sporophyte;
4. Odcinek I rzędu IV liścia — Primary segment of 4th frond; 5. Odcinek I rzędu XI liścia — Primary segment of 11th frond; 6. i 7. Łuseczki z nasady ogonka IX liścia — Ramenta from the petiole base of 9th frond; 8. Włosek gruczołowy z brzusznej powierzchni blaszki — Glandular hair from the ventral surface of lamina;
9. Szczeciniaste włoski z brzusznej powierzchni blaszki — Bristles from the ventral surface of lamina; 10. *Thelypteris oreopteris*. Łuski u nasady ogonka i ogruczołony brzeg łuski — ramenta from the petiole base and glandular margin of ramentum;
11. Kształty łusek — Shape of ramenta

TABLICA IV — PLATE IV

Habitus i unerwienie górnych odcinków II rzędu z listków dolnych

I rzędu rodzaju *Dryopteris* i *Thelypteris*

Habitus and venation of upper secondary segments of lower primary leaflets in the genera *Dryopteris* and *Thelypteris*

- 1 i 2. *Dryopteris filix mas* — zmienność formy i unerwienia — variability of forms and venation; 3. *Dryopteris cristata*; 4. *Dryopteris spinulosa*; 5. *Dryopteris austriaca*;
6. *Thelypteris palustris*; 7. *Thelypteris oreopteris*

TABLICA III

TABLICA IV

TABLICA V — PLATE V

Łuski u gatunków rodzaju *Dryopteris*
Ramenta in species of the genus *Dryopteris*

1—8. *Dryopteris filix mas*: 1 — łuski u nasady ogonka, okaz z Tatr — Ramenta on petiole base, specimen from the Tatra Mts. — 2 — to samo, okaz z Ogrodu Botan. U. W. — Ditto, specimen from the Warsaw University Botanical Garden — 3, 4, 5 — łuski z ogonka, ramenta from petiole — 6 — łuska z nerwu na brzusznej stronie blaszki, ramenta from vein on the ventral side of lamina — 7, 8 — obrzeżenie łusek, margins of ramenta; 9. *Dryopteris spinulosa*. Łuski u nasady ogonka. a — łuska; b — brzeg łuski — Ramenta from the petiole base. a — ramentum; b — ramentum margin; 10. *Dryopteris cristata*. Łuski u nasady ogonka — Ramenta from petiole base; 11. *Dryopteris austriaca*. Łuski u nasady ogonka. a — kształt łusek; b — brzeg łuski — Ramenta from petiole base. a — shape of ramenta; b — ramentum margin

TABLICA V

TABLICA VI — PLATE VI

Sorussy, indusia, przekroje ogonków
Sori, indusia, and sections of petioles

1. Sorussy u *Thelypteris palustris* — Sori in *Thelypteris palustris*; 2. Sorussy u *Thelypteris oreopteris* — Sori in *Thelypteris oreopteris*; 3. 4. Młode i starsze indusium u *Thelypteris palustris* — Young and older indusia of *Thelypteris palustris*;
5. Indusium i włoski brzeżne na nim u *Thelypteris oreopteris* — Indusium and glandular hairs of *Thelypteris oreopteris*;
6. Indusium i włoski gruczołowe u *Dryopteris austriaca* — Indusium and glandular hairs of *Dryopteris austriaca*;
7. Komórki brzeżne (a) i środkowe (b) tego indusium — Marginal (a) and medial (b) cells of the same indusium as in 6;
8. Młoda zarodnia *Dryopteris filix mas* — Young sporangium of *Dryopteris filix mas*;
9. Młode i dojrzałe zarodnie *Thelypteris palustris* — Young and mature sporangium of *Thelypteris palustris*;
10. Liczba i układ steli w ogonku *Dryopteris filix mas* — Number and arrangement of steles in petiole of *Dryopteris filix mas*;
11. Układ steli w ogonku *Thelypteris palustris* — Arrangement of steles in petiole of *Thelypteris palustris*

TABLICA VI

TABLICA VII — PLATE VII

Zarodniki

Spores

1. *Dryopteris filix mas*; 2. *Dryopteris cristata*; 3. *Dryopteris austriaca*; 4. *Dryopteris spinulosa*; 5. *Thelypteris palustris*; 6. *Thelypteris oreopteris*