



**СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ОНТОМОРФОГЕНЕЗА
ГАМЕТОФИТОВ ДВУХ СКАЛЬНЫХ ПАПОРОТНИКОВ
ASPLENIUM ADIANTUM-NIGRUM L. И
ADIANTUM CAPILLUS-VENERIS L.**

Зоя М. Иващенко

Аннотация. У двух скальных папоротников *Asplenium adiantum-nigrum* и *Adiantum capillus-veneris* проведено сравнительное изучение онтоморфогенеза гаметофитов и его поливариантности. Споры двух видов существенно различаются своим строением. Прорастание спор у обоих видов проходило по типу *Vittaria*. Развитие же проталлия проходило по двум разным типам. Исследуемые папоротники демонстрировали также значительное морфологическое разнообразие формы гаметофитов. Различия выявлены и в расположении гаметагний на талломе, и в темпах сексуализации. У исследованных видов отмечено вегетативное размножение гаметофитов посредством пролиферации. Прослежены следующие типы онтогенеза: полный и сокращенный функционально завершённый онтогенез с воспроизведением диплофазы (спорофитов), а также полный и сокращенный функционально незавершённый онтогенез. У двух видов папоротников обнаружена структурная и динамическая поливариантность онтогенеза гаметофитов.

Ключевые слова: *Asplenium adiantum-nigrum*, *Adiantum capillus-veneris*, онтогенетическое состояние, поливариантность онтогенеза, сексуализация, пролиферация гаметофитов

Орловский государственный университет, ул. Комсомольская, 95, г. Орёл, 302015, Россия; royasokkaspari@mail.ru

Введение

В цикле воспроизведения папоротников чередуются две фазы – спорофит и гаметофит, различающиеся как габитуально, так и функционально и экологически. К настоящему времени накоплено значительное количество материала по онтогенезу спорофитов папоротников в пределах разнообразных таксономических групп (Науялис и Филин 1983 а, б; Шорина 1994; Филин 1995; Храпко 1996; Гуреева 2001; Державина 2006 и др.). В то же время по онтогенезу гаметофитов проведено гораздо меньше исследований (Науялис и Филин 1983 а, б; Науялис 1989; Шорина 2001; Гуреева 2001; Барабанщикова 2002, 2007; Державина и др. 2009; Покровская 2010, 2011; Державина и Покровская 2011, 2012; Иващенко 2013), а гаметофиты многих таксонов не изучены вовсе. В этой связи целью нашего исследования явилось сравнительное изучение онтоморфогенеза гаметофитов и

его поливариантности у двух видов скальных папоротников *Asplenium adiantum-nigrum* L. и *Adiantum capillus-veneris* L.

Материалы и методы исследований

Споры, емкости и грунт для выращивания гаметофитов стерилизовали. Для фиксации первых этапов онтогенеза споры проращивали в чашках Петри на фильтровальной бумаге в смеси Кнопа. Для дальнейших исследований посев проводили на питательный цветочный грунт. Споры характеризовали согласно литературным данным (Бобров и др. 1983). Тип их прорастания определяли по В.К. НАУАР & S. KAUR (1969), тип развития пластинки гаметофита – по В.К. НАУАР & S. KAUR (1971). Использовали принципы периодизации онтогенеза растений, уточненные применительно к гаметофитам папоротников Н.И. Шориной (1994, 2001), И.И. Гуреевой (2001) и Н.С. Барабанщиковой

(2002, 2007). При оценке поливариантности онтогенеза опирались на представления Л.А. Жуковой и А.С. Комарова (1990). Выделены следующие периоды полного онтогенеза гаметофитов: I. первичный покой (*sp*); II. виргинильный (предефинитивный) (*v*); III. дефинитивный (*d*); IV. сенильный (старческий) (*s*) и 6 онтогенетических состояний. Пол гаметофита обозначали: *m* (*masculum*) – мужской, *f* (*femininum*) – женский и *h* (*hermafroditum*) – гермафродитный, обоеполый.

Результаты и их обсуждение

Покоящиеся споры (*sp*) *A. adiantum-nigrum* и *A. capillus-veneris* существенно различаются по типу тетрадного рубца: споры *A. adiantum-nigrum* однолучевые, а *A. capillus-veneris* – трехлучевые. Существуют различия и в размерах полярной оси и экваториального диаметра спор, в частности, споры *A. adiantum-nigrum* имеют больший размер полярной оси (36,0-39,6 мкм), а споры *A. capillus-veneris* – больший экваториальный диаметр (39,6-64,6 мкм). Споры отличаются и скульптурой спородермы: у *A. adiantum-nigrum* она складчатая, а у *A. capillus-veneris* – мелкобугорчатая или зернистая. Окраска спор тоже различна: у *A. adiantum-nigrum* – бурая, а у *A. capillus-veneris* – бледно-желтая.

Первые признаки прорастания спор (*p*) были обнаружены у *A. capillus-veneris* через 18 дней, а у *A. adiantum-nigrum* – спустя 60 дней (Рис. 1; Рис. 2). Прорастание у обоих видов проходило, согласно классификации В.К. NAYAR & S. KAUR (1969), по типу *Vittaria* (ДЕРЖАВИНА и др. 2009; ДЕРЖАВИНА и ПОКРОВСКАЯ 2011, 2012). Ювенильные стерильные особи (*j*) представляли собой однорядную нить – хлоронему, состоящую из 8 бочонковидных клеток у *A. adiantum-nigrum* и из 5 – у *A. capillus-veneris*.

Развитие гаметофита у *A. adiantum-nigrum* шло по *Aspidium*-типу, а у *A. capillus-veneris* по *Adiantum*-типу (NAYAR & KAUR 1971). Исследуемые папоротники демонстрировали значительное морфологическое

разнообразие формы гаметофитов, особенно в имматурном (*im*) онтогенетическом состоянии: гаметофиты *A. adiantum-nigrum* имели лентовидную и лопатчатую форму таллома (Рис. 1), а гаметофиты *A. capillus-veneris* – языковидную и почти сердцевидную (Рис. 2). У имматурных (*im*) гаметофитов *A. adiantum-nigrum* по краям таллома начали формироваться железистые волоски, а у гаметофитов *A. capillus-veneris* они отсутствовали на всех стадиях развития. Различия в форме, характерные для имматурного онтогенетического состояния, сохранились и у виргинильных (*v*) гаметофитов (Рис. 2).

Мужская сексуализация у гаметофитов обоих видов оказалась ранней: у *A. adiantum-nigrum* – начиная с ювенильного (*j*), а у *A. capillus-veneris* – с виргинильного (*v*) онтогенетического состояния (Рис. 1; Рис. 2).

У виргинильных мужских гаметофитов *v* (*m*) *A. capillus-veneris* антеридии располагались немного ниже выемки в средней и нижней части таллома среди ризоидов, а у *A. adiantum-nigrum* – по всей поверхности таллома и по его краям. Дефинитивные обоеполые гаметофиты *d* (*h*) *A. adiantum-nigrum* и *A. capillus-veneris* имели сердцевидную или почти сердцевидную форму. Архегонии у *A. adiantum-nigrum* находились или на архегонияльной подушке ближе к выемке, или по всей длине архегонияльной подушки, антеридии же – или в базальной части подушки, или в самой нижней части таллома среди ризоидов (Рис. 1). У *A. capillus-veneris* архегонии обнаружены на архегонияльной подушке ближе к выемке, а антеридии – в базальной части подушки среди ризоидов и на «крыльях» (Рис. 2) (ДЕРЖАВИНА и др. 2009; ДЕРЖАВИНА и ПОКРОВСКАЯ 2011, 2012).

У исследуемых растений отмечено вегетативное размножение гаметофитов посредством пролиферации. У *A. adiantum-nigrum* – уже у ювенильных (*j*), а у *A. capillus-veneris* – у виргинильных (*v*) заростков. На пролиферирующих участках развивались антеридии. Проллиферация

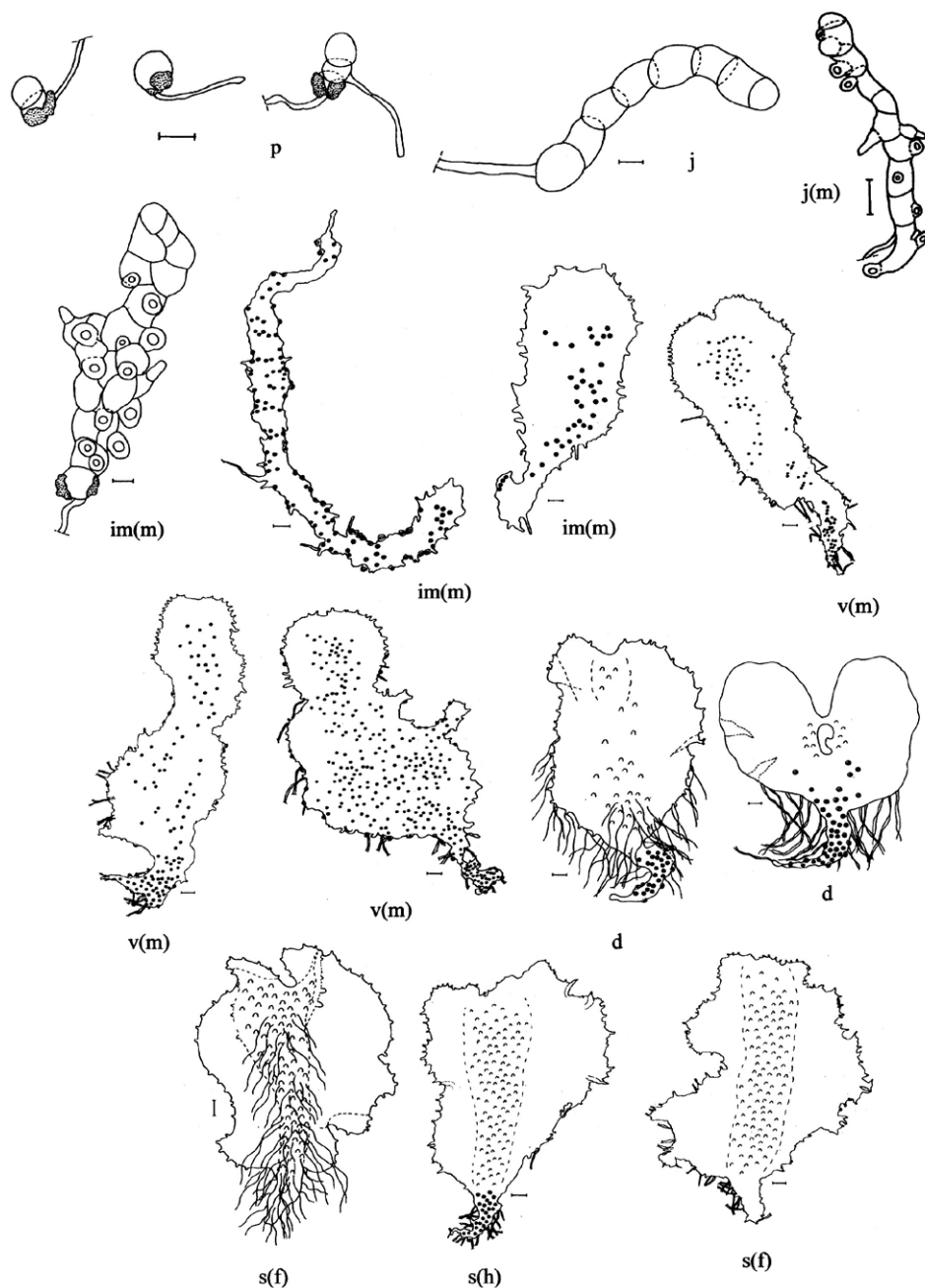


Рис. 1. Возрастно-половые состояния онтогенеза гаметофита *Asplenium adiantum-nigrum*: *p* – проросток; *j* – ювенильный; *j (m)* – ювенильный мужской пролиферирующий; *im (m)* – иматурный мужской пролиферирующий; *v (m)* – виргинильный мужской пролиферирующий; *d* – дефинитивный пролиферирующий; *s (f)* – сенильный женский пролиферирующий; *s (h)* – сенильный обоеполый пролиферирующий. Масштаб: 0,1 мм.

Fig. 1. The age-sexual states of the ontogeny of gametophyte *Asplenium adiantum-nigrum*: *p* – plantlet; *j* – juvenile; *j (m)* – juvenile male proliferous; *im (m)* – immature male proliferous; *v (m)* – virginal male proliferous; *d* – definitive proliferous; *s (f)* – senile female proliferous; *s (h)* – senile hermaphrodite proliferous. Scale: 0.1 mm.

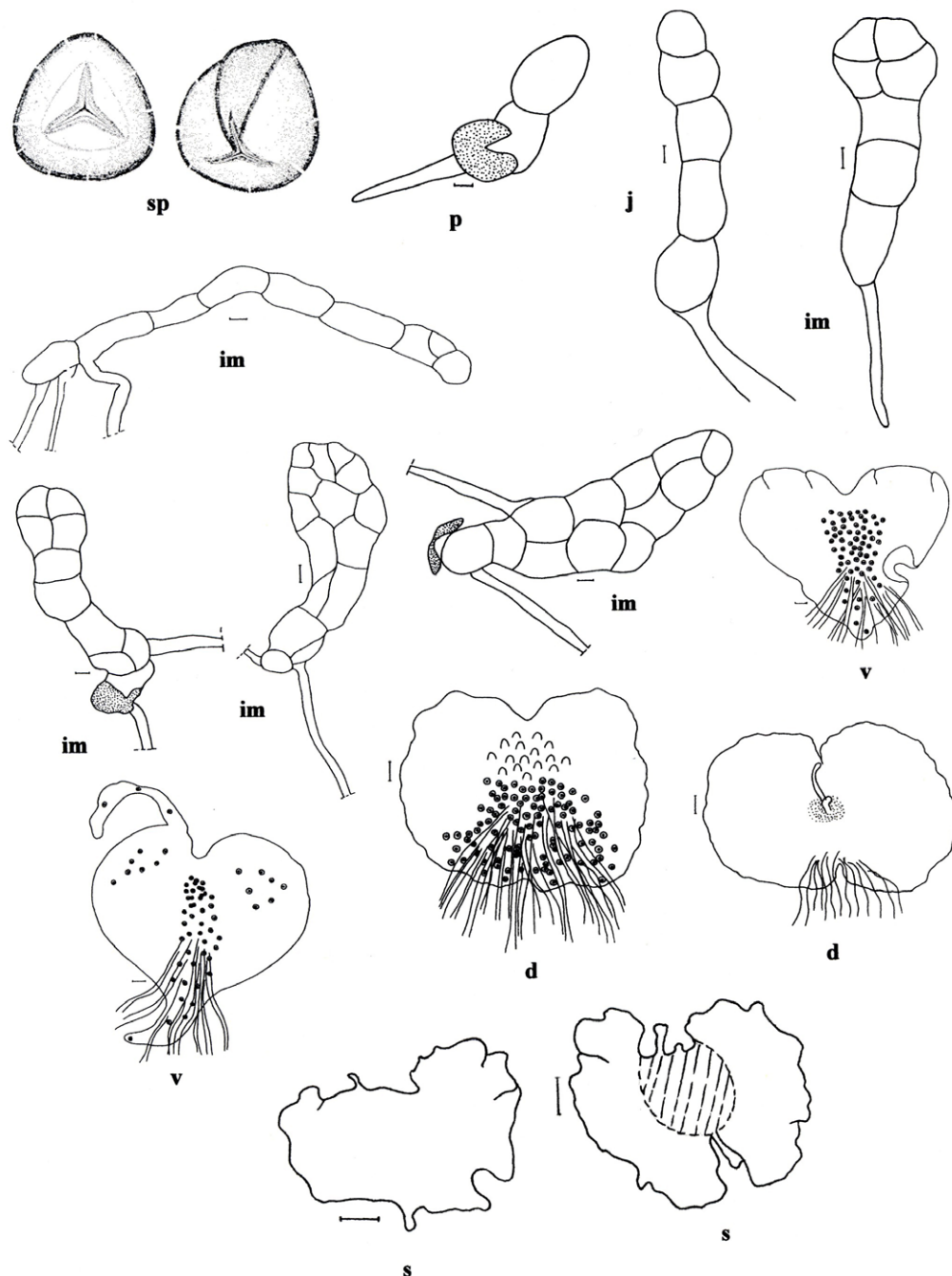


Рис. 2. Возрастно-половые состояния онтогенеза гаметофита *Adiantum capillus-veneris*: **sp** – покоящиеся споры; **p** – проросток; **j** – ювенильный; **im** – иматурный; **v** – виргинильный; **d** – дефинитивный; **s** – сенильный. Масштаб: 0,1 мм.

Fig. 2. The age-sexual states of the ontogeny of gametophyte *Adiantum capillus-veneris*: **sp** – latent spores; **p** – plantlet; **j** – juvenile; **im** – immature; **v** – virginal; **d** – definitive; **s** – senile. Scale: 0.1 mm.

осуществлялась у *A. adiantum-nigrum* преимущественно по краям таллома, а у *A. capillus-veneris* – в области выемки (Державина и др. 2009; Державина и Покровская 2011, 2012).

По мере старения гаметофиты обоих видов постепенно утратили сердцевидную или почти сердцевидную форму. У сенильных (s) гаметофитов «крылья» разрослись и стали гофрированными (Рис. 1; Рис. 2).

Заключение

У гаметофитов двух видов папоротников были прослежены следующие типы онтогенеза:

А. Полный и сокращенный функционально завершенный онтогенез обоеполюх, женских и мужских гаметофитов с воспроизведением диплофазы (спорофитов):

A. adiantum-nigrum

$sp-p-j(m)-im(m)-v(m)-d(h)$ – спорофит

$j(m)-im(m)-v(m)-d(h)$ – спорофит

$sp-p-j-im-v-d(f)$ – спорофит

$j-im-v-d(f)$ – спорофит

$sp-p-j(m)-im(m)-v(m)$

$j(m)-im(m)-v(m)$

A. capillus-veneris

$sp-p-j-im-v(m)-d(h)$ – спорофит

$j(m)-im(m)-v(m)-d(h)$ – спорофит

$sp-p-j-im-v(m)$

$j(m)-im(m)-v(m)$

Б. Полный и сокращенный функционально незавершенный онтогенез обоеполюх и женских гаметофитов:

A. adiantum-nigrum

$sp-p-j(m)-im(m)-v(m)-d(h)-s$ – отмирание

$j(m)-im(m)-v(m)-d(h)-s$ – отмирание

$sp-p-j-im-v-d(f)-s$ – отмирание

$j-im-v-d(f)-s$ – отмирание

A. capillus-veneris

$sp-p-j-im-v(m)-d(h)-s$ – отмирание

$j(m)-im(m)-v(m)-d(h)-s$ – отмирание

В ходе исследования выявлены несколько типов поливариантности онтогенеза гаметофитов.

Морфологическая поливариантность выразилась в разнообразии формы заростков и числе клеток, их формирующих. У *A. adiantum-nigrum* приблизительно через три месяца после посева одновременно присутствовали гаметофиты из 14, 21 клеток, недавно перешедшие к плоскостному росту; лентовидные или лопатчатые, а также крупные гаметофиты, по форме близкие к сердцевидным. У *A. capillus-veneris* через месяц после посева большинство гаметофитов имели языковидную форму таллома и состояли из 12-30 клеток, также встречались как мелкие – из 9-10 клеток, так и крупные гаметофиты (Державина и др. 2009; Державина и Покровская 2011, 2012).

Динамическая поливариантность у обоих видов проявилась в быстром прохождении большинством заростков *j* и *im* состояний и в длительном их пребывании в *v*, *d*, и *s* состояниях. Наряду со стерильными гаметофитами, обнаружено несколько вариантов заложения и функционирования гаметаангиев и их соотношения с онтогенетическим состоянием особи: 1) гаметофиты *A. adiantum-nigrum* морфологически и функционально однополюе протерандрические мужские (*j*, *im*, *v*) или женские *d* (*f*) (спорового и вегетативного происхождения), а гаметофиты *A. capillus-veneris* – протерандрические мужские (*v*) и обоеполюе *d*(*h*), в обоих случаях возможно только межзаростковое оплодотворение; 2) гаметофиты двух видов морфологически и функционально обоеполюе *d* (*h*), возможно самооплодотворение (Державина и др. 2009; Державина и Покровская 2011, 2012).

Наблюдали также **поливариантность в наличии и сочетании способов размножения и образования гаметаангиев**. Известно, что заростки способны образовывать гаметы, воспроизводить спорофиты и вегетативно размножаться, а также возможно сочетание всех этих процессов. На *j*, *im* и *v* гаметофитах *A. adiantum-nigrum* образовывались только антеридии, при этом гаметофиты

еще и вегетативно размножались путем пролиферации. На гаметофитах же *A. capillus-veneris* антеридии формировались только в виргинильном (*v*) состоянии и здесь тоже наблюдали вегетативное размножение заростков. У обоих видов дефинитивные (*d*) гаметофиты формировали архегонии, и в случае оплодотворения появлялся единственный спорофит. Также дефинитивные (*d*) и сенильные (*s*) заростки обоих видов были способны к вегетативному размножению.

Цитируемые источники

- БАРАБАНЩИКОВА Н.С. 2002.** Биология спорового размножения некоторых папоротников Подмосковья: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва.
- БАРАБАНЩИКОВА Н.С. 2007.** Онтогенез гаметофитов папоротников и его поливариантность на примере некоторых представителей рода *Dryopteris* в природных условиях. Труды I рос. птеридол. конф. и школы-семинара по птеридологии (Томск – Барнаул, 2007 г.): 12–25.
- БОБРОВ А.Е., КУПРИЯНОВА Л.А., ЛИТВИНЦЕВА М.В., ТАРАСЕВИЧ В.Ф. 1983.** Споры папоротникообразных и пыльца голосеменных и однодольных растений флоры европейской части СССР: 21–22. Наука, Ленинград.
- ГУРЕЕВА И.И. 2001.** Равноспоровые папоротники Южной Сибири (систематика, происхождение, биоморфология, популяционная биология). Изд-во Томского ун-та, Томск.
- ДЕРЖАВИНА Н.М. 2006.** Биоморфология и анатомия равноспоровых папоротников (эпилитов, эпифитов, земноводных и водных) в связи с адаптационезом. Автореферат дисс. ... докт. биол. наук. Москва.
- ДЕРЖАВИНА Н.М., ПОКРОВСКАЯ З.М., СИЛАЕВА Ж.Г. 2009.** Онтогенез гаметофита *Adiantum capillus-veneris* L. Ученые записки Орловского государственного университета. Сер. Естеств., техн. и мед. науки 2 (32): 92–101.
- ДЕРЖАВИНА Н.М., ПОКРОВСКАЯ З.М. 2011.** Биоморфология спорофита и онтогенез гаметофита *Adiantum capillus-veneris* L. (*Adiantaceae*). *Turczaninowia* 14 (3): 131–144.
- ДЕРЖАВИНА Н.М., ПОКРОВСКАЯ З.М. 2012.** Биоморфология спорофита и онтогенез гаметофита *Asplenium adiantum-nigrum* L. (*Aspleniaceae*). Ученые записки Орловского государственного университета. Сер. Естеств., техн. и мед. науки 6 (50): 114–122.
- ЖУКОВА Л.А., КОМАРОВА С.С. 1990.** Поливариантность онтогенеза и динамика ценопопуляций растений. Журн. общ. биол. 51 (4): 450–461.
- ИВАЩЕНКО З.М. 2013.** Поливариантность онтоморфогенеза гаметофитов папоротника *Asplenium adiantum-nigrum* L. Научные основы охраны и рационального использования растительного покрова Волжского бассейна (Труды XIII съезда РБО и конф., Тольятти, 2013 г.). Т. 1: 14–15.
- НАУЯЛИС И.И. 1989.** Организация популяций гаметофитов папоротников. Бот. журн. 74 (7): 994–1003.
- НАУЯЛИС И.И., ФИЛИН В.Р. 1983а.** Щитовник мужской. В сб.: Работнов Т.А. (ред.), Биологическая флора Московской области. Т. 7: 3–25. Изд-во МГУ, Москва.
- НАУЯЛИС И.И., ФИЛИН В.Р. 1983б.** Кочедыжник женский. В сб.: Работнов Т.А. (ред.), Биологическая флора Московской области. Т. 7: 26–40. Изд-во МГУ, Москва.
- ПОКРОВСКАЯ З.М. 2010.** Онтогенез гаметофита *Nephrolepis exaltata* Schott. Проблемы сохранения биологического разнообразия Волжского бассейна и сопредельных территорий (мат-лы I всерос. научно-практ. конф. студ. асп. и молодых ученых с междунар. участием, Чебоксары, 2010 г.): 26–27.
- ПОКРОВСКАЯ З.М. 2011.** Сравнительный анализ онтоморфогенеза гаметофитов *Adiantum capillus-veneris* L. и *Nephrolepis exaltata* Schott. Вестник студенческих работ. Орёл 3: 37–40.
- ФИЛИН В.Р. 1995.** Ужовник обыкновенный. В сб.: Павлов В.Н., Тихомиров В.Н. (ред.), Биологическая флора Московской области. Т. 11: 4–36. Изд-во МГУ, Москва.
- ХРАПКО О.В. 1996.** Папоротники юга Дальнего Востока России. Дальнаука, Владивосток.
- ШОРИНА Н.И. 1994.** Экологическая морфология и популяционная биология представителей подкласса Polypodiidae: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Москва.
- ШОРИНА Н.И. 2001.** Популяционная биология гаметофитов равноспоровых Polypodiophyta. Экология 3: 182–187.
- НАУАР В.К., КАУР С. 1969.** Types of prothallial development in homosporous ferns. *Phytomorphol.* 19 (2): 179–188.
- НАУАР В.К., КАУР С. 1971.** Gametophytes of homosporous ferns. *Bot. Rev.* 37 (3): 295–396.

**A COMPARATIVE ANALYSIS OF ONTOMORPHOGENESIS OF THE GAMETOPHYTES OF TWO
EPILITHIC FERNS *ASPLENIUM ADIANTUM-NIGRUM* AND *ADIANTUM CAPILLUS-VENERIS* L.**

ZOYA M. IVASCHENKO

Abstract. A comparative study of ontomorphogenesis and polyvariance of two epilithic ferns gametophytes *Asplenium adiantum-nigrum* and *Adiantum capillus-veneris* is carried out. The spores of two species significantly differ in their structure. The germination of spores of two species goes on *Vittaria*-type. The development of prothallium goes on two different types. The investigated ferns also showed significant morphological diversity of gametophytes forms. The differences are found also and in the location of gametangiums on prothallus, and in the rates of sexualization. At the studied species vegetative reproduction by means of proliferation is noted. The following types of ontogenesis are tracked: full and reduced functionally finished ontogenesis with reproduction of diplophase (sporophytes), and also full and reduced functionally not finished ontogenesis. The structural and dynamic polyvariance of gametophytes ontogenesis of two species of ferns is found out.

Key words: *Asplenium adiantum-nigrum*, *Adiantum capillus-veneris*, state of ontogenesis, variability of ontogenesis, sexualization, proliferation of gametophytes

Oryol State University, 95 Komsomolskaya str., Oryol 302015, Russia; poyasokkaspari@mail.ru