

МОРФОЛОГИЯ И АНАТОМИЯ

УДК 582.35:575.833/.4
doi: 10.17581/bbgi1808

КЛАССИФИКАЦИЯ ГАМЕТОФИТОВ РАВНОСПОРОВЫХ ПАПОРОТНИКОВ
В СВЯЗИ С МОРФОГЕНЕЗОМ

© Н.М. Державина

ФГБОУ ВО Орловский государственный университет им. И.С. Тургенева, Орел, ул. Комсомольская, 95
E-mail: d-nm@mail.ru

Аннотация: На основе изучения гаметофитов папоротников и с учетом литературных данных представлен краткий обзор истории изучения гаметофитов равноспоровых папоротников и классификаций вариантов их развития, ведущих к формированию 5 основных типов проталлия. Подтверждено, что результаты, полученные при изучении лабораторных культур гаметофитов нельзя распространять на природные популяции.

Ключевые слова: гаметофит, типы развития, полевые исследования, меристематическая активность, форма проталлия, клонирование.

Вопреки тому, что в отличие от спорофитов, на гаметофиты (заростки) папоротников обращали мало внимания, их изучение имеет длительную историю. Началась она с конца XVIII в., когда целый ряд авторов увидел и описал внешний вид гаметофитов, а также их генеративные органы у разных видов папоротников. Причем после этих открытий долгое время полагали, что гаметофиты всех видов папоротников схожи и имеют сердцевидную форму.

По мере накопления сведений о заростках папоротников, менялось представление об их форме. Было установлено, что они могут быть асимметричными, лентовидными, нитевидными, подземными клубневидными. Помимо строения гаметофитов разных таксонов ученые заинтересовались процессом развития их талломов.

Неоценимый вклад в эти исследования внесли американские, индийские, японские, китайские, мексиканские и др. ботаники. Их работы по-прежнему служат источником ценной информации для ученых, исследующих гаметофиты.

Что касается исследований гаметофитов в России, то после изучения рядом отечественных ботаников морфологии гаметофита в конце XIX–начале XX веков, наступил огромный перерыв и

интерес к гаметофитам появился лишь спустя 100 лет в конце 20 века. Несмотря на то, что ряд российских ботаников описывали гаметофиты папоротников и их развитие, здесь следует отметить, прежде всего, двух авторов.

Несомненная заслуга Н.И. Шориной (1987, 2001) состоит в экстраполяции принципов, принятых в популяционной биологии растений, не только на диплофазу (спорофиты) равноспоровых папоротников, но и на их гаплофазу (гаметофиты). Это был прорыв в птеридологии, который позволил изучать не только половую, пространственную, функциональную, но и демографическую структуру популяций гаметофитов и давать объективную оценку поведения как природных популяций, так и изучаемых в лаборатории. Ей были выделены 4 периода онтогенеза и 9 онтогенетических (возрастных) состояний гаметофитов. Кроме этого, Н.И. Шорина четко обосновала критерии дефинитивности гаметофитов, предложив использовать не только образование на талломе архегониальной подушки (т.е. форму взрослого таллома), но и появление на нем архегониев. Дело в том, что антеридии могут формироваться на любом онтогенетическом этапе гаметофита, поэтому в качестве онтогенетического (возрастного) признака они не учитывались. Этими подходами исследования отечественных ботаников существенно отличаются от зарубежных, которые ведутся весьма активно.

Самым обстоятельным исследованием гаметофитов в отечественной птеридологии стала обобщающая работа Е.М. Арнаутовой «Гаметофиты равноспоровых папоротников» (2008), которая была защищена как докторская диссертация. В ней автор привела описание гаметофитов представителей 44 семейств равноспоровых папоротников, базирясь не только на обширном литературном материале, но и на собственных обстоятельных исследованиях. Результатом этой кропотливой ра-

боты стали: дополнение схемы прорастания спор, предложенной В.К. Nayag и S. Kaur (1971); убежденность, в том, что тип проталлиального развития, разработанный В.К. Nayag и S. Kaur (1971) при условии стабильности экологических факторов вполне может служить характеристикой таксонов разного ранга; создание обобщенной схемы классификации зрелых гаметофитов равноспоровых папоротников; доказательство на исследованном материале того, что опущение таллома – важный диагностический признак; дополнение трех типов расположения гаметангиев, предложенных S. Momose (1958) (аксиального, ламинального и терминального) еще четырьмя типами: базальным, центральным, дистальным и вентрально-дорсальным. Кроме этого, она высказала предположения о происхождении и эволюционных связях семейств папоротников, предварительно построив эволюционные ряды признаков гаметофитов.

Поскольку тип развития таллома определяет в будущем форму зрелого проталлия, остановимся на классификациях, предложенных после того, как был накоплен большой объем фактического материала, требующий обобщения.

Наиболее удачной попыткой систематизации вариантов развития таллома считается классификация В.К. Nayag и S. Kaur (1971). Авторы предложили семь типов развития проталлия у равноспоровых папоротников (*Adiantum*, *Aspidium*, *Ceratopteris*, *Drynaria*, *Kaulinia*, *Marattia* и *Osmunda*), базируясь на последовательности клеточных делений, месте и времени появления меристематической клетки и многоклеточной меристемы. Важность подобной систематизации заключается в том, что результатом этого развития является появление основных типов зрелых проталлиев.

Однако, поскольку жизнь гаметофита начинается с прорастания споры, этим же авторам удалось классифицировать и типы прорастания спор (Nayag, Kaur, 1968), учтя опыт своих предшественников (Momose, 1942; Atkinson & Stokey, 1964; Nishida, 1965). Свою классификацию авторы построили на основе положения плоскостей деления по отношению к полярной оси споры и направления роста первого ризоида и первой клеточки проталлия. В пределах категории полярного прорастания ими описано 3 типа: *Anemia*, *Osmunda* и *Vittaria*, а в категории экваториального – 6 типов: *Cyathea*, *Gleichenia* и его вариацию – *Christiopteris*, *Hymenophyllum*, *Mecodium*, *Trichomanes*, различающихся положением плоскостей деления и последовательностью клеточных делений.

После появления классификации В.К. Nayag и S. Kaur (1971) исследования в области обобщения

результатов развития гаметофитов разных групп папоротников резко сократились.

R. Imaichi (2013), отмечая достоинства исследования гаметофитов и классификации своих предшественников, замечает, что форма гаметофита тесно связана с его продолжительностью жизни, и является результатом меристематической активности. Поэтому точный анализ поведения меристемы имеет решающее значение для экологии, а также эволюционных исследований гаметофита. Хотя в других классификациях тоже учтено поведение меристематических клеток, его классификация принципиально отличается от классификации В.К. Nayag и S. Kaur (1971). R. Imaichi признает пять основных типов развития плоского проталлия (*Lygodium*, *Elaphoglossum*, *Anemia*, *Colysis* и *Vittaria*). Они отражают различные комбинации трех меристем: верхушечной инициальной клетки, маргинальной и многоклеточной меристемы, что ведет к формированию сердцевидных, ремневидных, асимметричных сердцевидных и лентовидных гаметофитов.

Разные авторы, описывая формы зрелых гаметофитов, называли 5 типов проталлия равноспоровых папоротников: клубневидные (тубероидные) обычно подземные, цилиндрические либо неправильной формы, толщиной в несколько клеток, паренхиматизированные, медленно растущие (*Botrychium*, *Lophidium*, *Stromatopteris*, *Ophioglossum*, *Helminthostachys*, *Actinostachys*); нитевидные (характерны для *Schizaea* и видов рода *Trichomanes* (Hymenophyllaceae), *Actinostachys* и *Lophidium*, Schizaeaceae и *Stromatopteris* из Gleicheniaceae); ремневидные (Grammitidaceae, некоторые Lomariopsidaceae и Polypodiaceae); лентовидные (Loxogrammaceae, Vittariaceae, встречаются среди Hymenophyllaceae и Polypodiaceae); сердцевидные (самый распространенный тип, отличающийся быстрым развитием, завершающий свою жизнь в течение 4–8 месяцев).

Полевые исследования гаметофитов папоротников показали, что с формой связаны продолжительность их жизни (однолетние или многолетние) и способность к вегетативному размножению (Farrar, 1998; Dassler & Farrar, 2001; Watkins et al., 2007; и др.). На основе их формы, типов меристем, способности к пролиферации и продолжительности жизни разработана классификация (Farrar, Dassler, Watkins, Skelton, 2008) (табл. 1).

Наши исследования онтогенеза гаметофитов равноспоровых папоротников (Державина, Покровская, 2011, 2012; Державина, Иващенко, 2015; Иващенко, Державина, 2015) подтверждают мнение, что результаты, полученные при изучении лаборатор-

Таблица 1. Классификация гаметофитов leptоспорангиатных папоротников на основе их формы, типов меристемы, способности к пролиферации и продолжительности жизни

Тип	Форма	Меристема	Описание	Функциональная группа
I	Сердцевидные	Меристема в выемке	Не пролиферирующие	Однолетние
II	Ремневидные	Меристема в выемке	Не регулярно пролиферирующие	Многолетние
III	Лентовидные	Меристема по краям таллуса	Апикально ветвящиеся	Многолетние
IV	Ремневидные с почками	Меристема в выемке	Не регулярно пролиферирующие и образующие почки	Многолетние, образующие почки
V	Лентовидные с почками	Меристема по краям таллуса	Апикально ветвящиеся и образующие почки	Многолетние, образующие почки

ных культур гаметофитов, нельзя распространять на природные популяции, равно как и материал, полученный при изучении гаметофитов в природе, не всегда соотносится с тем, который получен в лаборатории. Кроме этого, в онтогенезе одного вида можно обнаружить значительное разнообразие форм как имматурных, так и виргинильных, дефинитивных и сенильных гаметофитов (рис. 1–5).

Существует масса исключений из предложенных классификаций, в частности, продолжительность жизни сердцевидных гаметофитов не всегда исчерпывается несколькими месяцами: среди них есть и живущие более года, что доказано исследованиями ряда авторов (Шорина, 1987; Науялис, 1989; Барабанщикова, 2001; и др.). Так, в онтогенезе гаметофитов эпифитного папоротника *Nephrolepis exaltata* в условиях лаборатории следовало бы ожидать появление лентовидных гаметофитов, типичных, по мнению авторов классификации, для эпифитных папоротников, однако, они имели сердцевидную форму (рис. 6). Это вполне объяснимо, т.к. гаметофиты эпифитных папоротников, растущие в природе в моховом покрове, конкурируя со мхами, вынуждены вытягиваться и приобретать лентовидную форму, становиться многолетними и, кроме того, про-

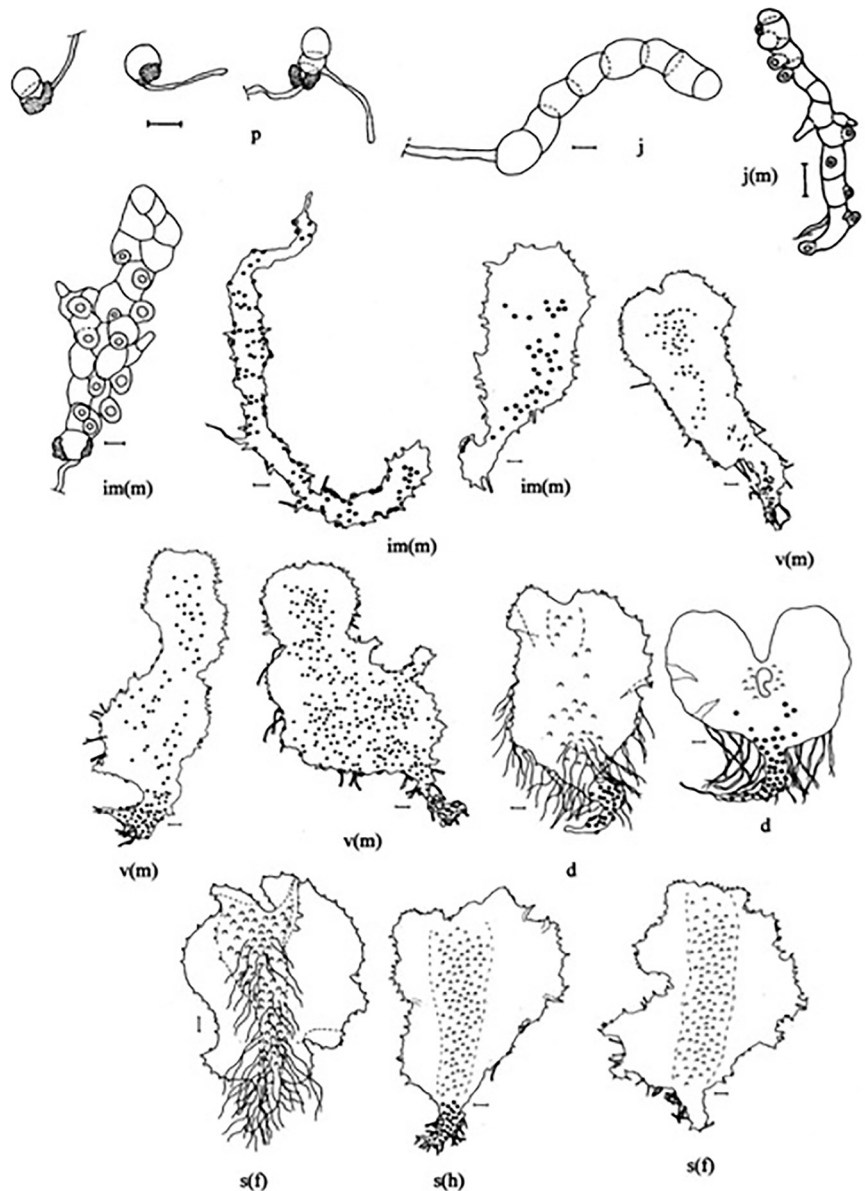


Рис. 1. Возрастно-половые состояния онтогенеза гаметофита *Asplenium adiantum-nigrum*: p – проросток; j – ювенильный; j(m) – ювенильный мужской пролиферирующий; im(m) – имматурный мужской пролиферирующий; v(m) – виргинильный мужской пролиферирующий; d – дефинитивный пролиферирующий; s(f) – сенильный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



Рис. 2. Разнообразие гаметофитов имматурного возраст-но-полового состояния (im) *Asplenium adiantum-nigrum*. Масштаб: 0,1 мм.

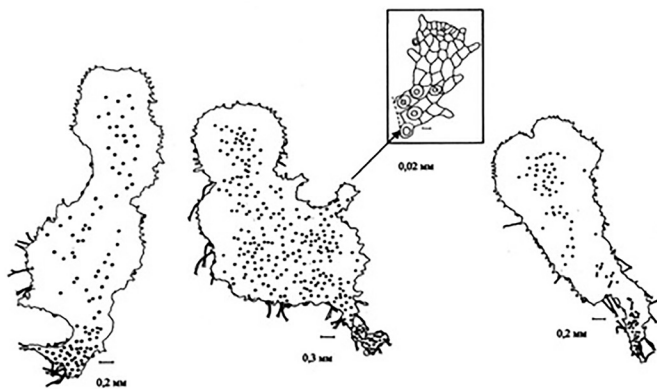


Рис. 3. Разнообразие виргинильных (v) гаметофитов *Asplenium adiantum-nigrum*.



Рис. 4. Разнообразие дефинитивных (d) гаметофитов *Asplenium adiantum-nigrum*. Масштаб: 0,3 мм.

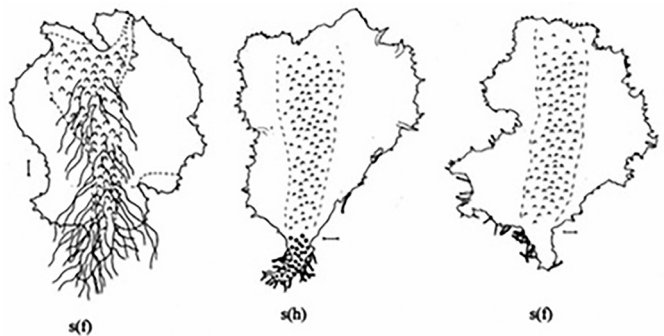


Рис. 5. Разнообразие сенильных (s) гаметофитов *Asplenium adiantum-nigrum*. Масштаб: 0,4 мм

лиферировать. В то же время, многие эпифитные папоротники (Polypodiaceae, из них Platycerioidae; некоторые Pleopeltidoideae, Polypodioideae; некоторые Microsorioideae и Drynarioideae, а также в большинстве Davalliaceae) имеют сердцевидные, недолговечные гаметофиты. Об этих исключениях пишут S. Dassler (1995) и С. Skelton (2007). В условиях лаборатории гаметангии могут иметь иное положение, чем в природных. В таком случае требует корректировки классификация семи типов расположения гаметангиев на талломах (Арнаутова, 2008).

Кроме того, в лабораторных условиях проводится обычно одноразовый посев спор, в то время как в естественных условиях в популяцию гаметофитов могут попадать новые порции спор, существенно изменяя их демографическую структуру. Гормональная ситуация в популяциях гаметофитов в природе может контролироваться не только собственным гормоном антеридиогеном, но и гормонами других видов папоротников (Schneberger, 2008).

Из сказанного следует, что требуется тщательный анализ корреляции формы зрелых проталлиев, продолжительности их жизни и способности к клонированию со спецификой среды обитания (эпифиты, петрофиты, наземные, водные) и сопоставление этих данных с лабораторными экспериментами.

Литература

- Арнаутова Е.М. Гаметофиты равноспоровых папоротников. – Под ред. Н.Н. Цвелева. СПб: Изд-во СПб ун-та, 2008. – 454 с.
- Барабаничкова Н.С. Биология спорового размножения некоторых папоротников Подмосковья. – Дисс... к. б. н., – М. 2001. – 275 с.
- Державина Н.М., Иващенко З.М. Эколого-демографический анализ природных поселений гаметофитов *Asplenium trichomanes* L. в Абхазии // Ученые записки ОГУ. Сер. естественные, технические и медицинские науки. 2015. – №. 4. – С. 143–147.

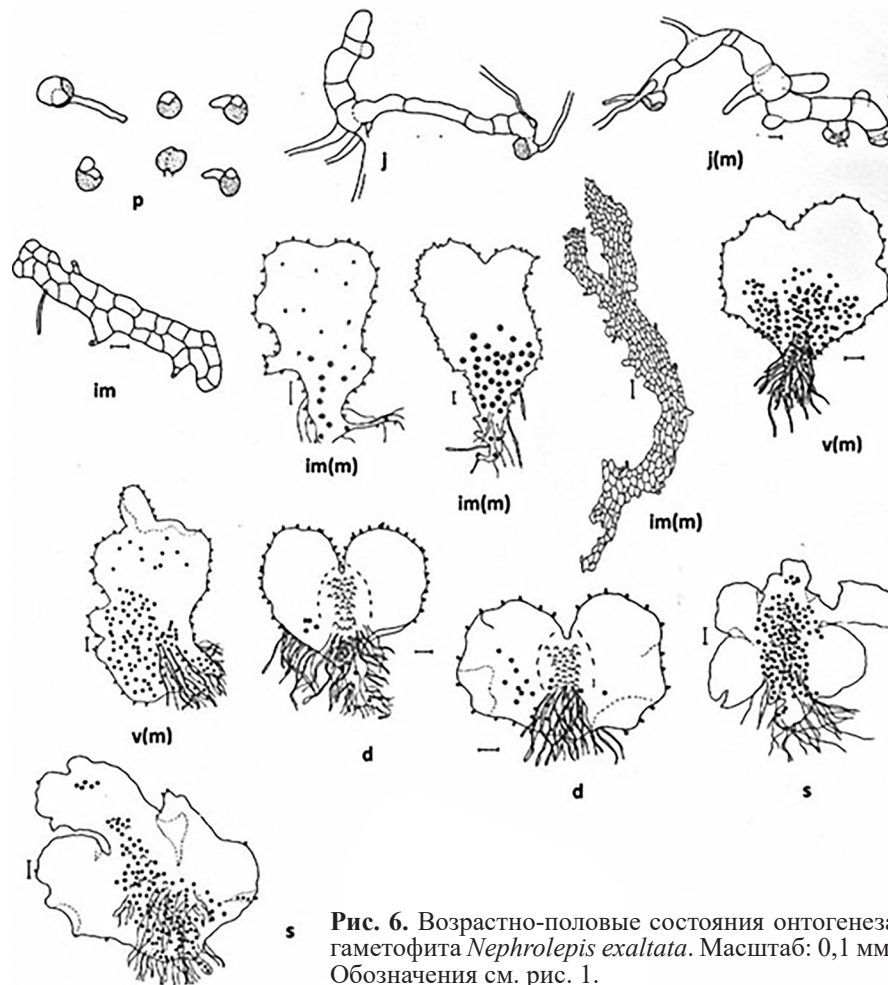


Рис. 6. Возрастно-половые состояния онтогенеза гаметофита *Nephrolepis exaltata*. Масштаб: 0,1 мм. Обозначения см. рис. 1.

Державина Н.М., Покровская З.М. Биоморфология спорофита и онтогенез гаметофита *Asplenium adiantum-nigrum* L. (Aspleniaceae) // Ученые записки ОГУ. Сер. естественные, технические и медицинские науки. 2012. – № 6–1. – С. 114–122.

Державина Н.М., Покровская З.М. Биоморфология спорофита и онтогенез гаметофита *Adiantum capillus-veneris* L. (Adiantaceae) // Turzhaninowia. 2011. – Т. 14. – № 3. – С. 131–144.

Иващенко З.М., Державина Н.М. Особенности роста и развития проталлия у некоторых оранжерейных папоротников // Ученые записки ОГУ. Сер. естественные, технические и медицинские науки. 2015. – № 4. – С. 160–164.

Науялис И.И. Организация популяций гаметофитов папоротников // Ботан. журн. 1989. – Т. 74. – № 7. – С. 994–1003.

Шорина Н.И. Возрастные состояния гаметофитов папоротников и возрастная структура их популяций // Популяционная экология растений. – М.: Наука, 1987. – С. 43–48.

Шорина Н.И. Популяционная биология гаметофитов равноспоровых Polypodiophyta // Экология. 2001. – № 3. – С. 182–187.

Atkinson L.R. and Stokey A.G. Comparative morphology of the gametophyte of the homosporous ferns // Phytomorphology. 1964. – № 14. – P. 51–70.

Dassler C.L. Significance of gametophyte form in tropical, epiphytic ferns. – Retrospective Theses and Dissertations. 1995. – 178 p.

Farrar D.R. The tropical flora of rockhouse cliff formations in the eastern United States // J. Torrey Bot. Soc. 1998. – № 125. – P. 91–108.

Farrar D.R., Dassler C., Watkins J.E. & Skelton C. Gametophyte ecology. – In: Ranker T.A. & Haufler C.H. (Eds). Biology and evolution of ferns and lycophytes. Cambridge Univ. Press, Cambridge, UK. 2008. – P. 222–256.

Imaichi R. A new classification of the gametophyte development of homosporous ferns? focusing on meristem behavior // Fern Gaz. 2013. – № 19. – Vol. 5 – P. 141–156.

Momose S. Studies on the gametophytes of ferns // J. Jap. Bot. 1942. – № 18 (2, 3, 7, 8). – P. 49–65, 139–154, 391–403, 447–457, 520–537.

Momose S. The anteridial area of the foliate type protallium in ferns // J. Jap. Bot. 1958. – № 33 (2). – P. 33–37.

Nayar B.K. & Kaur S. Gametophytes of homosporous ferns // Bot. Rev. 1971. – № 37. – P. 95–396.

Nishida M. Types of spore germination in the ferns // J. Jap. Bot. 1965. – № 40 – P. 161–171.

Skelton C.L. Investigations into gametophyte morphology and population sex ratios through direct comparisons between laboratory-grown and field-grown fern gametophytes. – Retrospective Theses and Dissertations. 2007. – 80 p.

Schneller J.J. *Antheridiogens*. – In: Ranker T.A. & Haufler C.H. (Eds). Biology and evolution of ferns and lycophytes. – Cambridge Univ. Press, Cambridge, UK. 2008. – P. 134–158.

Watkins J.E. Jr., Mack M.K. & Mulkey S.S. Gametophyte ecology and demography of epiphytic and terrestrial tropical ferns. // Am. J. Bot. 2007. – № 94. – P. 701–708.

CLASSIFICATION OF GAMETOPHYTES OF HOMOSPOROUS FERNS IN CONNECTION WITH MORPHOGENESIS

N.M. Derzhavina

Department of Botany, Physiology and Biochemistry, Orel State University named after I.S. Turgenev, Komsomolskaya 95, Orel 302026, Russia

On the basis of study of gametophytes ferns, and taking into account literature data, a brief review of the history of the study of gametophytes of homosporous ferns and classifications of their development variants leading to the formation of 5 main types of protallia is presented. It is confirmed that the results obtained in the study of laboratory cultures of gametophytes cannot be extended to natural populations.

Key words: gametophyte, types of development, field studies, meristematic activity, form of protallium, cloning.

Ил. 6. Табл. 1. Библи. 21.