

## Биологические исследования

УДК 582.394+581.42+58.009

*Н.С. Барабанщикова*

### ФОРМИРОВАНИЕ МЕРИСТЕМЫ В ХОДЕ ОНТОГЕНЕЗА У ГАМЕТОФИТОВ КОЧЕДЫЖНИКА ЖЕНСКОГО (*ATHYRIUM FILIX-FEMINA* (L.) ROTH.) В ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЯХ

Представлены результаты изучения онтогенеза гаметофитов папоротника кочедыжника женского – *Athyrium filix-femina* (L.) Roth (*Athyriaceae* Alst.) в условиях природного эксперимента. Описаны онтогенетические состояния и этапы морфогенеза таллома заростков. Рассмотрен процесс становления меристемы гаметофитов.

*Ключевые слова:* гаметофиты папоротников, заросток, таллом, меристема, инициаль, онтогенез, онтогенетическое состояние, поливариантность онтогенеза, кочедыжник женский.

Гаметофитам папоротников свойственен талломный тип морфологической организации. Впервые описание прорастания спор и развития заростков папоротников, сопровождаемое иллюстрациями, было опубликовано Джоном Линдсеем в 1794 году (цит. по: [1]). С тех пор из опытов, проведенных физиологами [2-7] и морфологами [8; 9] в лабораторных условиях, получен значительный объем информации о прорастании спор и развитии гаметофитов, о влиянии на эти процессы различных факторов, особенно света, о поливариантности онтогенеза заростков. Однако искусственные поселения гаметофитов не могут в полной мере проявить то, что происходит в природе. Лабораторные культуры выращены на искусственном субстрате при неестественном освещении и температурах, а также при защите от засухи, мороза, эрозии, поедания и патогенов [10; 11]. Существуют сведения, что минерализованный агар может влиять на половое развитие гаметофитов [12].

В последнее время отдается предпочтение наблюдениям за развитием гаметофитов в природе или на натуральных субстратах, хотя сведений о природных поселениях заростков пока очень мало [13-20]. Это обусловлено тем, что в природе сложно найти поселения гаметофитов на ранних стадиях онтогенеза особей. Изучение биологии гаметофитов, обнаруженных в естественных условиях, требует большой выборки особей, определения онтогенетического состояния и пола каждого растения, что невозможно без изъятия заростков из места произрастания, а следовательно, без нарушения целостности их поселений и взаимодействия между особями. Несмотря на указанные трудности, необходимо проведение дальнейших исследований процессов природного развития полового поколения папоротников для получения новых данных о ходе онтогенеза гаметофитов в естественной среде их обитания.

Нашей целью стало изучение развития и формирования меристемы в ходе онтогенеза гаметофитов кочедыжника женского *Athyrium filix-femina* (L.) Roth (*Athyriaceae* Alst.) в природных условиях.

### **Материал и методика исследований**

Гаметофиты женского папоротника произрастают в сырых лесах различного типа. Каждое конкретное поселение не превышает площади от одного до нескольких десятков квадратных сантиметров и состоит из нескольких десятков гаметофитов [21]. Заростки успешнее развиваются и чаще встречаются на обнаженной свежей разрыхленной почве, особенно на буграх корневых вывалов, на эродированных склонах, а также на берегах лесных речек, на кротовинах, рядом с тропами зверей, по обочинам лесных тропинок и дорог, на краях колеи от колес автомашин [16; 17; 21].

Мы наблюдали за развитием гаметофитов кочедыжника женского в условиях природного эксперимента, выполненного по методике шотландских птеридологов S. Lindsay и A. Dyer [1]. Работа проводилась в течение 11 месяцев в 1999-2000 гг. на подмосковной территории Государственного природного национального парка «Лосиный остров».

Рассеивание спор кочедыжника женского происходит в июле – сентябре. В середине июля 1999 г. мы посеяли свежесобранные споры в перфорированные горшочки, наполненные стерильной от других спор лесной почвой. Сразу после посева спор горшочки были накрыты прозрачными крышками для сохранения влаги, гарантирующей рост гаметофитов, и предотвращения заноса посторонних спор извне. В крышках сделали отверстия для вентиляции. Двенадцать горшочков вкопали на затененном участке леса, где произрастали спорофиты кочедыжника женского. В каждом горшочке была смоделирована часть ветровально-почвенного комплекса (обнажившаяся при вывале дерева рыхлая почва) в естественных условиях.

Преимущество метода S. Lindsay и A. Dyer состоит в следующем. Модельные поселения решили проблему поиска гаметофитов в природе. Наличие большого количества горшочков, помещенных в экологически одинаковых условиях близко друг к другу, позволило наблюдать за развитием в них самостоятельных, но идентичных маленьких поселений гаметофитов. Удаление одного горшочка в каждый момент наблюдений из места проведения эксперимента обеспечивало необходимое количество особей для онтогенетического анализа и не приводило к нарушению поселений гаметофитов в остальных горшочках. Кроме того, в отличие от естественных, модельные поселения вырастали из посевного материала с точно установленными видовой принадлежностью и датами сбора и посева спор. Метод дал возможность проследить все этапы онтогенеза, начиная с самых ранних, и точно определить пол заростков.

Сначала один раз в пятнадцать дней, а через месяц – один раз в тридцать дней (исключая зимнее время, когда сохранялся снежный покров) из почвы извлекали по одному горшочку, откуда отбирали по 50 гаметофитов и просматривали их под микроскопом. Для обнаружения ранних стадий развития отбирали пробы почвы и промывали их под бинокулярным контролем. Всего было просмотрено около 600 заростков. При определении пола выделяли беспольные (без гаметангиев), мужские, женские и обоопольные гаметофиты.

Правомерность применения методов онтогенетических исследований для споровых растений доказана работами Н.И. Шориной [18], И.И. Науялиса и В.Р. Филина [15; 16], И.И. Гуреевой [9; 20] и др.

Н.И. Шорина [18; 19; 22] показала, что метод дискретного описания онтогенеза, используемый в птеридологии для изучения спорофитов, применим также к гаметофитам папоротников, и предложила критерии выделения онтогенетических состояний у гаметофитов. Позднее некоторые критерии выделения онтогенетических периодов и признаки онтогенетических состояний гаметофитов были нами изменены или уточнены [23]. При исследовании морфогенеза таллома особое внимание мы обратили на изменения в направлениях клеточных делений, место и время появления клиновидной инициали и многоклеточной меристемы.

### Результаты и их обсуждение

Полный онтогенез гаметофитов *A. filix-femina* включает четыре периода (первичный покой, виргинильный, дефинитивный и сенильный) и восемь онтогенетических состояний: спора, проросток, ювенильное, имматурное, виргинильное, дефинитивное, субсенильное и сенильное. Ход морфогенеза (развития формы) таллома гаметофита состоит из четырех основных этапов.

I период онтогенеза – первичный покой – представлен покоящимися спорами (sp). Споры *A. filix-femina* билатеральные, монолетные, бобовидной формы со слабо заметным, тонким, плотно прилегающим периспорием, имеющим зернистую слегка рельефную структуру. Экзина толстая. Длина спор в периспории составляет 48,6-37 мк, ширина – 27,3-24,3 мк, без периспория длина спор 40,0-37,0 мк, ширина – 27,0-24,0 мк, длина щели – 27,0-18,9 мк [3; 8; 24; 25]. Созревшие споры – светло-коричневого или желтоватого цвета.

II период онтогенеза – виргинильный. В этом периоде начинается морфогенез таллома, и первый его этап включает прорастание споры и образование однорядной нити из фотосинтезирующих клеток – протонемы. Прорастание спор происходило по Vittaria-типу [3]: одноклеточная протонема располагалась перпендикулярно ризоиду. Это состояние проростка (p). Споры прорастали достаточно быстро и дружно: появление первого ризоида и затем инициали проталлия мы наблюдали на 5-10-й день после посева спор.

На 10-15-й день после посева начинался рост протонемы. Рост происходил одномерно, протонема формировалась в результате серии поперечных делений одной верхушечной куполообразной инициали. Ювенильные особи (j) были представлены протонемами из двух-шести хлороцитов и одного-трех ризоидов, преобладали трех- и четырехклеточные проталлиальные нити (рис. 1:1-4). Взрослые хлороциты имели светло-зеленую окраску, так как были сильнее вакуолизованы. Новообразовавшиеся клетки протонемы имели темно-зеленую окраску.

Второй этап морфогенеза начинается со смены направления клеточных делений в протонеме при вступлении гаметофитов в имматурное (im) онтогенетическое состояние. Имматурное состояние характеризуется началом двумерного плоскостного роста гаметофита, формированием проталлиальной пластинки, появлением клиновидной инициали и, позднее, многоклеточной меристемы. Эта группа заростков наиболее неоднородная в отношении морфологического строения (рис. 1:5-30). К имматурным мы относим и те гаме-

тофиты, у которых только что произошло первое деление, переводящее протонеум в плоскостной рост, и те, которые уже сформировали пластинку и многоклеточную меристему, но еще не начали образование архегониальной подушки.

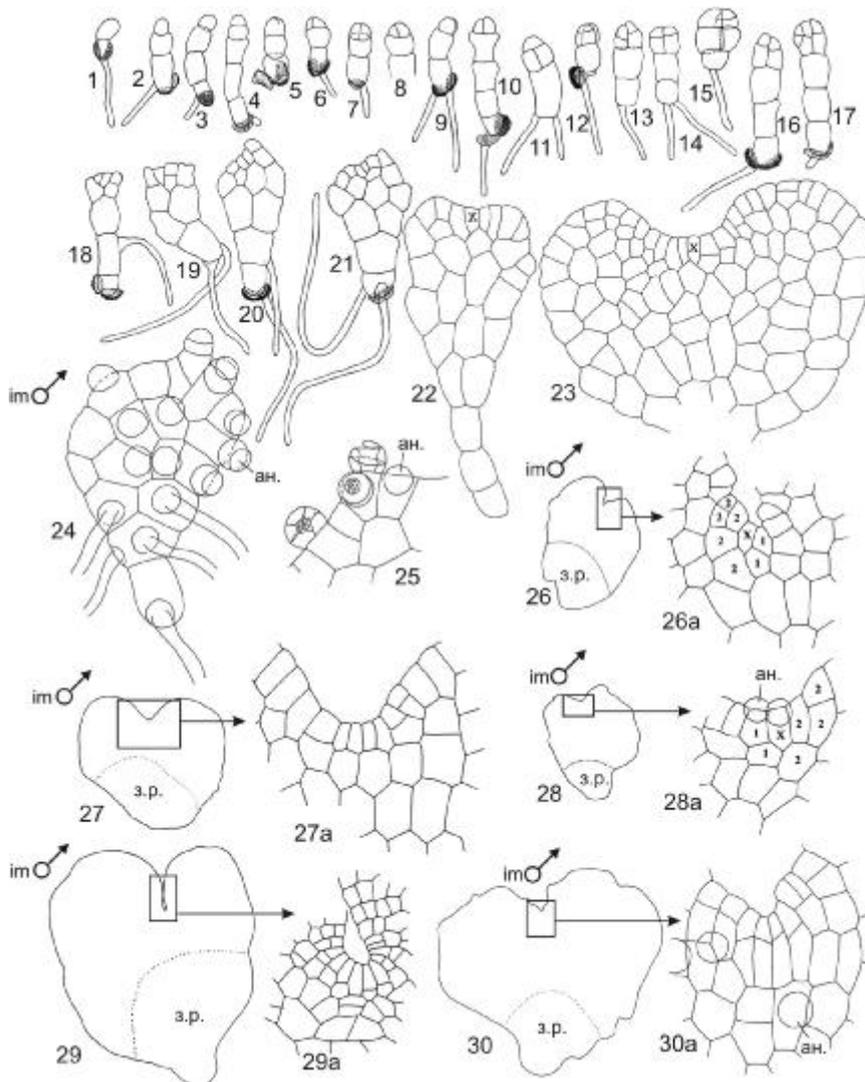


Рис.1. Строение гаметофитов *A. filix-femina* в прегенеративном периоде онтогенеза: 1-4 – ювенильное состояние, 5-30 – имматурное состояние, 25 – строение антеридия, 26-30 – форма таллома, 26а-30а – клеточное строение меристематического участка, з.р. зона ризоидов, ан. антеридий, х – клиновидная инициаль, цифрами обозначены клетки, образовавшиеся при делении одной производной инициали: 1 – последней, 2 – предпоследней, 1-25, 26а-30а – 105-кратное увеличение, 26-30 – 21-кратное увеличение

По мнению В.К. Nayar, S. Kaur [3], решающими признаками при определении типа развития проталлиальной пластинки являются:

1) способы переориентации клеточных делений при переходе от одномерного нитчатого роста к двумерному плоскостному и трехмерному объемному;

2) наличие или отсутствие клиновидной инициальной клетки;

3) первоначальное положение меристемы: верхушечное или интеркалярное (боковое).

Тип формирования проталлиальной пластинки определяет облик взрослого таллома. Как указывают исследователи, талломы представителей семейства *Athyriaceae* развиваются по *Adiantum*-типу [3; 8]. При этом типе развития верхушечная клетка протонемы делится косой перегородкой, следующее деление происходит под прямым углом к первому. Формируется поперечный ряд из трех клеток, в котором средняя клиновидная клетка становится меристематической инициальной. Иногда первое деление в верхушечной клетке протонемы происходит продольно, образуя две равные клетки. Клиновидная инициаль формируется вторым делением, косым по отношению к первому, в одной из двух клеток на вершине заростка.

Согласно нашим наблюдениям заростки *A. filix-femina* переходили к двумерному плоскостному росту по *Adiantum*-типу [3; 8], но в этом переходе нами обнаружено больше вариантов, чем указывают другие авторы. Вариативность при переходе к плоскостному росту отмечена не только в ориентации (продольное или косое деление по отношению к длинной оси протонемы), но и в месте (в какой по счету клетке от вершины происходило деление) первого плоскостного деления. В итоге выделено три пути перехода к плоскостному росту: путем косого деления терминальной клетки протонемы (рис. 1:8), путем продольного деления терминальной клетки (рис. 1:5-10) и путем продольного деления субтерминальной клетки (рис. 1:11). Изменение направления делений в протонеме начиналось в верхушечной клетке у 90% гаметофитов кочедыжника женского, что описано исследователями для этого вида [3; 8], но у большинства особей первое деление было продольным. В одной из равных дочерних клеток затем происходило косое деление, вычленяющее инициаль, а другая дочерняя клетка делилась поперечно к длинной оси нити (рис. 1:12, 13, 16).

Однако у 10% гаметофитов переход к плоскостному росту начинался интеркалярно – в субтерминальной клетке нити – путем образования продольной перегородки (рис. 1:11), следом за ней делилась продольно терминальная клетка нити. В результате на вершине нитчатого заростка формировалась однослойная четырехклеточная пластинка, и только тогда вычленялась косым делением одной из клеток этой пластинки клиновидная инициаль (рис. 1:15, 17). Подобное позднее появление клиновидной инициали наблюдали в случае, когда первое продольное деление шло в терминальной клетке протонемы, и в двух равных новообразовавшихся на вершине протонемы клетках происходили одновременные поперечные деления (рис. 1 : 14).

Таким образом, при смене одномерного роста заростка на двумерный клиновидная инициаль может вычленяться в результате двух делений верхушечной

клетки протонемы. Но у части особей клиновидная инициаль появляется позднее косым делением одной из равных клеток небольшой однослойной пластинки, сформировавшейся на вершине протонемы.

Переход к имматурному состоянию у заростков происходил достаточно быстро, и в тридцатидневных посевах им-особи преобладали (96%). Количество клеток таллома составило 5-21, ризоидов – от одного до четырех, чаще два.

При формировании однослойной пластинки двумерно делилась и становилась плоской только верхняя (дистальная) часть проталлия. Заросток имел булавовидное, овальное или языковидное очертание (рис. 1:18-22). С момента вычленения инициальной клетки постепенно шло образование выемки на талломе (рис. 1:23). Инициальная клетка делилась параллельно своим косым стенкам, причем каждая последующая стенка перпендикулярна предыдущей (рис. 1:26а, 28а; 2:1). В производных инициали происходили поперечные и продольные деления. Клетки, отчлениваемые инициалью в направлении будущих крыльев, были мельче и делились чаще, в результате чего общая масса клеток, шедшая на построение периферической части гаметофита, возрастала намного быстрее, чем отходившая к центру таллома, где клетки были крупнее и делились реже (рис. 1:23; 2:1). Гаметофит на вершине в области размещения клиновидной инициали становился надрезанно-выемчатым (рис. 1:23, 26, 27, 28) и далее глубоко сердцевидным (рис. 1:29). У имматурных особей с сердцевидной пластинкой часто сохранялись оболочка споры и основание в виде однорядной нити.

Позднее единственная клиновидная инициаль в выемке проталлия заменялась многоклеточной меристемой. Она делилась поперечной стенкой (рис.2:3, 5). Образовавшаяся верхняя дочерняя клетка делилась далее двумя или тремя стенками, параллельными друг к другу и перпендикулярными к базальной стенке. Возникал ряд из трех или четырех узких вытянутых параллельно продольной оси таллома клеток (рис. 1:27а, 30а; 4:3а, 6а). Они составляли многоклеточную меристему, в которой клетки активно делились: деления параллельны их латеральным или базальным стенкам.

Формирование многоклеточной меристемы, состоящей из столбчатых клеток, наблюдали как в имматурном, так в виргинильном и дефинитивном онтогенетических состояниях. Поэтому её наличие мы не рассматриваем в качестве признака какого-либо онтогенетического состояния. Кроме того, четкий переход от инициали к многоклеточной меристеме обнаружен не у всех особей. Во многих ситуациях при анализе формы и взаимного расположения клеток в области выемки сложно говорить о «столбчатости» или «клиновидности» тех или иных клеток и направлениях отчленения ими производных (рис. 1:29а; 2:4, 6, 7).

Большинство гаметофитов кочедыжника женского перезимовали в имматурном онтогенетическом состоянии и образовали антеридии весной второго вегетационного сезона. Расположение антеридиев не имело четких закономерностей: иногда они образовывались только по краям пластинки, а иногда по всей поверхности. Но молодые гаметангии возникали ближе к инициали или многоклеточной меристеме.

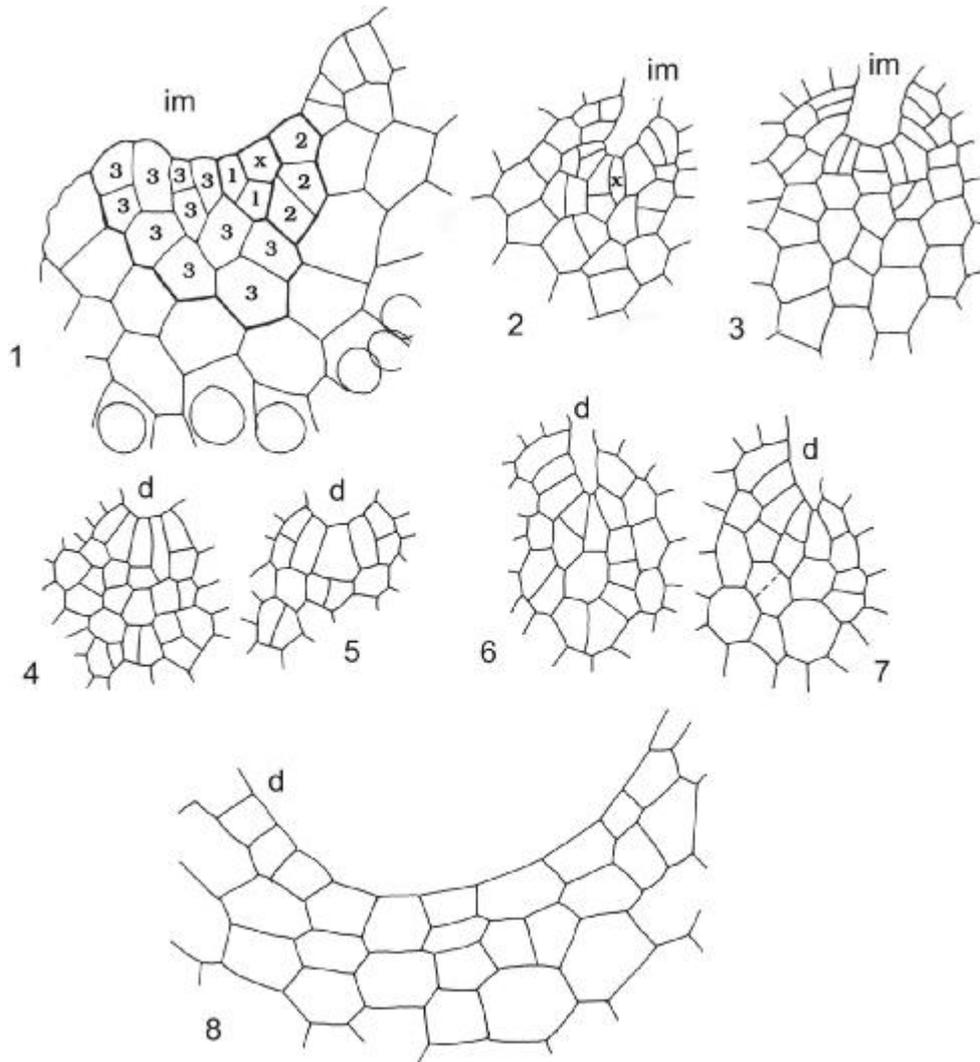


Рис.2. Клеточное строение меристематического участка таллома гаметофитов *A. filix-femina*: 1-3 – имматурное состояние, 4-8 – дефинитивное состояние, х – клиновидная инициаль, цифрами обозначены клетки, образовавшиеся при делении одной производной инициали: 1 – последней, 2 – предпоследней, 1-8 – 140-кратное увеличение

Гаметофиты кочедыжника женского развивались в прегенеративном периоде с разной скоростью. Ускоренно развивающиеся гаметофиты образовывали типичную сердцевидную однослойную крупную пластинку и быстро переходили в виргинильное состояние. Медленно развивающиеся особи, достигнув имматурного состояния, оставались в нем длительное время (до конца второго сезона). Их пластинки были мелкими и чаще асимметричного строе-

ния (рис. 3:1-4). У некоторых из этих «угнетенных» гаметофитов происходило вегетативное израстание: в области выемки начинался рост гаметофита вверх, выемка исчезала, и заросток приобретал извилисто-лентовидную форму, хотя сохранялся его старый сердцевидный участок (рис. 3:1, 4). У многих гаметофитов (при задержке развития) основная часть таллома, на которой массово располагались старые уже не функционирующие антеридии, отмирала. Но при этом всё же сохранялись небольшие живые зеленые участки (иногда с молодыми антеридиями), за счет которых происходила пролиферация таллома с последующим вегетативным размножением и с образованием иматурного потомства (рис. 3:1, 1а, 2, 2а). Также наблюдали у гаметофитов, оказавшихся в условиях значительного затенения под крупными особями, прорастание отдельных краевых клеток таллома в длинные протонемы, тянущиеся к свету (рис. 3:3, 3а). Такие ювенильные нити позднее вырастали во взрослые гаметофиты, а старые части материнского таллома отмирали, то есть происходило вегетативное размножение с омоложением потомства.

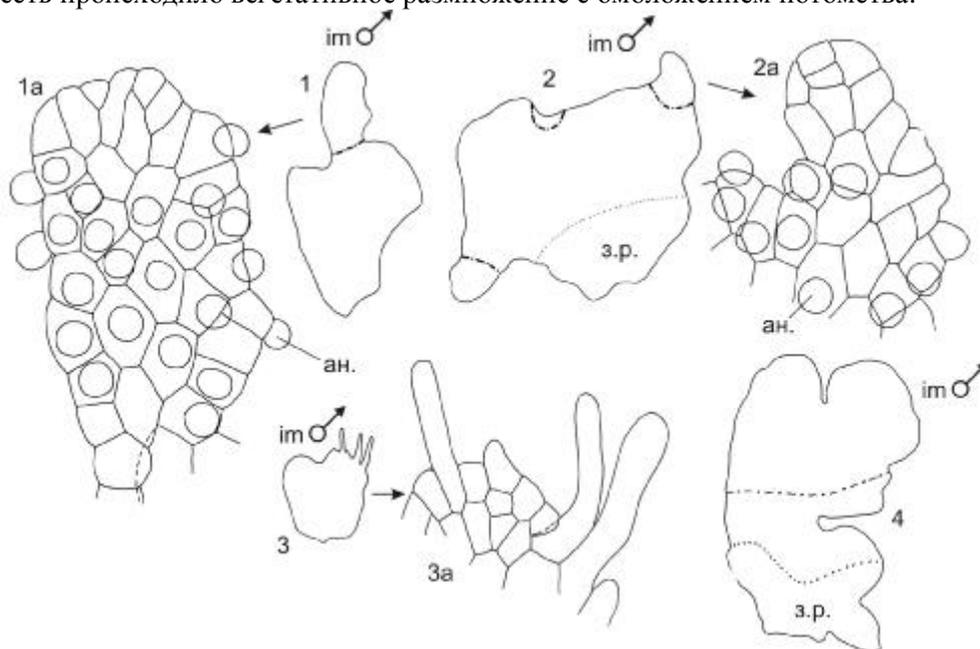


Рис.3. Израстание и пролиферация иматурных гаметофитов *A. filix-femina*: 1, 2, 3, 4 – форма таллома, 1а, 2а, 3а – клеточное строение участков талломов с живыми клетками, з.р. – зона ризоидов, ан. – антеридий; -.-.- - граница между живыми и отмирающими участками талломов, 1-4 – 28-кратное увеличение, 1а-3а – 140-кратное увеличение

Иматурная онтогенетическая группа во все периоды наблюдений (с 25.08.99 по 16.09.00) преобладала по численности. Большая часть заростков в иматурном состоянии закончила свой онтогенез.

На третьем этапе морфогенеза гаметофиты переходят в виргинильное (v) онтогенетическое состояние: у сердцевидных пластинок с хорошо выра-

женной выемкой клетки центрального участка делятся параллельно поверхности пластинки (трехмерно) (рис. 4:1, 2). Объемный рост приводит к образованию на заростке «жилки» – архегониальной подушки, которая состояла чаще из двух слоев клеток, реже из трех. В типичном случае подушка возникла непосредственно под выемкой ближе к меристеме (рис. 4:1а, 2а), но иногда наблюдали образование подушки в центре таллома.

Зависимости между временем образования архегониальной подушки и многоклеточной меристемы мы не обнаружили. Переход к трехмерному росту может осуществляться как после деления клиновидной инициали поперечной стенкой и перехода к многоклеточной меристеме (рис. 4:2а), так и до этого времени (рис. 4:1а).

В конце октября первого вегетационного сезона среди гаметофитов кочедыжника женского виргинильные особи еще не обнаружены. Но в апреле второго сезона они уже составили 20% особей (остальные были имматурными). Вероятно, переход к трехмерному росту таллома происходит поздней осенью – ранней весной. Бесполое виргинильное заростки обнаружены в количестве 2% особей, большинство виргинильных особей в апреле сформировали антеридии.

III период онтогенеза – дефинитивный. В дефинитивном (d) онтогенетическом состоянии гаметофиты *A. filix-femina* представляли собой симметричные сердцевидные пластинки с достаточно широкими однослойными крыльями и центрально расположенной архегониальной подушкой (рис. 4:3-б; рис. 5:1, 2), с меристемой (обычно уже многоклеточной) в глубокой выемке на верхушке таллома (рис. 3:3а, 4а, 5а, 6а; 2:5). На нижней поверхности в базальной части таллома, захватывая архегониальную подушку, и по его краям обильно представлены одноклеточные ризоиды. Длина некоторых из них превышала длину таллома.

Архегонии формировались на брюшной поверхности заростка (на архегониальной подушке). Молодые архегонии расположены ближе к выемке, а старые – ближе к центру подушки (рис. 4:5а). Брюшко архегония погружено в ткань таллома, и видна только шейка, состоящая из 5-6 пар клеток, отклоненная по направлению к подножию таллома (рис. 4:5б). Как указывает Е.М. Арнаутова, в архегониях брюшная клетка дифференцируется только после шейковой и канальцевой клетки [8].

Антеридии (если они присутствовали) были сконцентрированы в базальной части таллома на его брюшной стороне между ризоидами (рис. 4:5; рис. 5:2), но иногда они доходили до зоны архегониев или располагались на крыльях. Стенка антеридия состоит из 3 клеток: базальной, кольцевой и верхушечной. Антеридий у *A. filix-femina* вскрывается отторжением верхушечной клетки [8] (рис. 1:25).

На заростках с оплодотворенными архегониями развивалось обычно по одному спорофиту (рис. 5:1,2). В случае, когда спорофит находился в стадии зародыша и еще функционировали архегонии, гаметофит оставался дефинитивным. Появление первых дефинитивных гаметофитов – как женских, так и обоеполюх – наблюдали в конце мая 2000 года (14% всех особей). К началу осени их доля составила 38%.

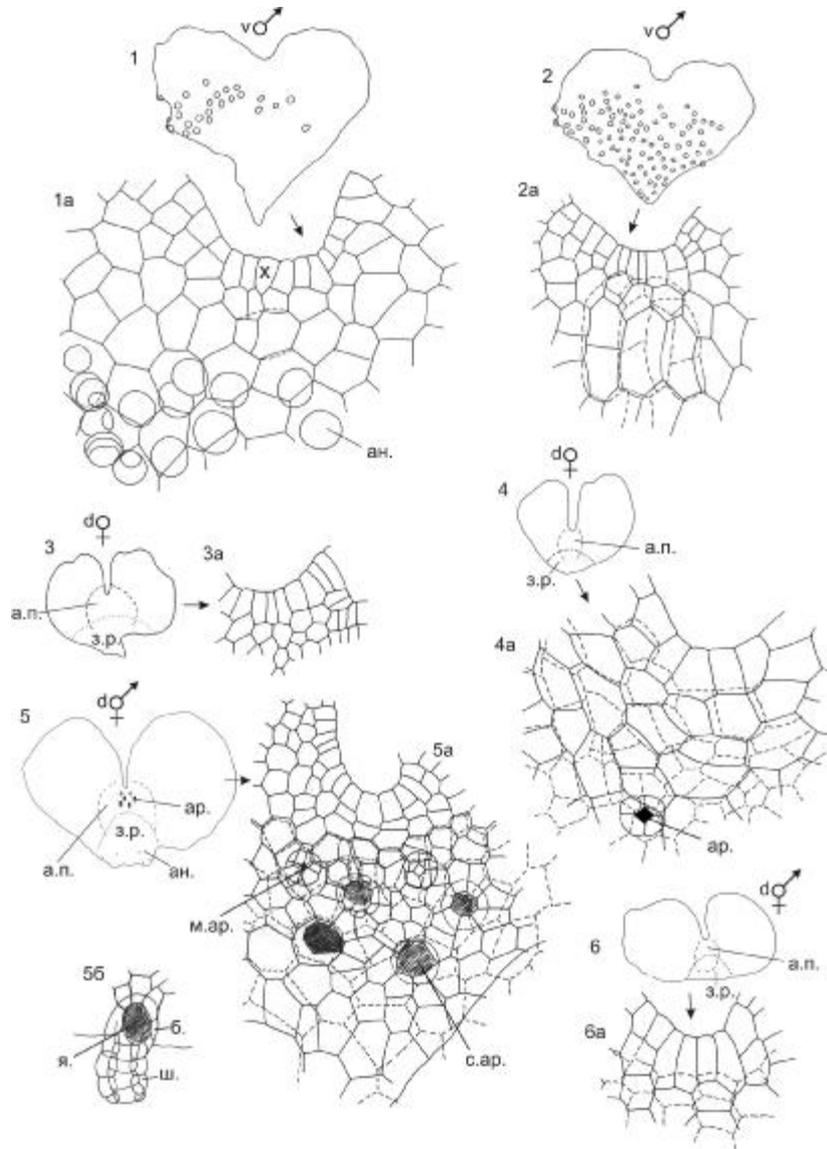


Рис.4. Строение гаметофитов *A. filix-femina* в прегенеративном и дефинитивном периодах онтогенеза: 1-2 – виргинильное состояние, 3-6 – дефинитивное состояние, 1-6 – форма таллома, 1а-6а – клеточное строение таллома в зоне выемки, 5б – строение архегония, з.р. – зона ризоидов, а.п. – архегониальная подушка, ан. – антеридий, х – клиновидная инициаль, ар. – архегоний, м.ар. – молодой архегоний, с.ар. – старый архегоний, б. – брюшко, ш. – шейка, я. – яйцеклетка, ----- – границы клеток в дорсальном слое архегониальной подушки, ——— – границы клеток в вентральном слое, 1,2 – 28-кратное увеличение, 3 – 13-кратное увеличение, 4-6 – 9-кратное увеличение, 5 – 14-кратное увеличение, 1а-6а, 5б – 140-кратное увеличение

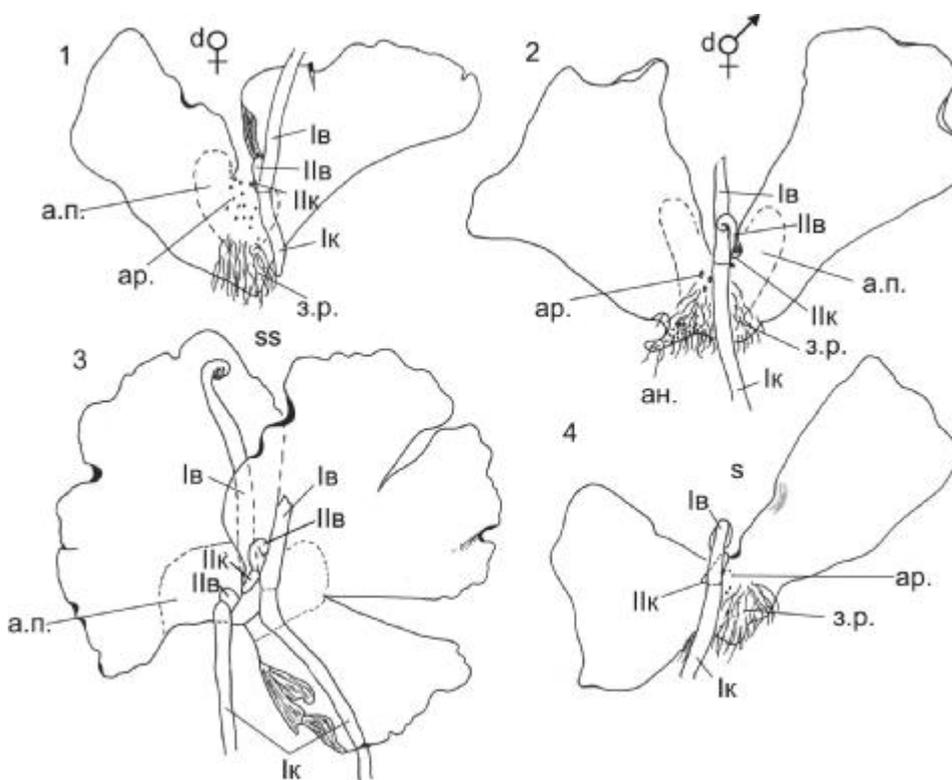


Рис.5. Строение гаметофитов *A. filix-femina* в дефинитивном и постгенеративном периодах онтогенеза: 1,2 – дефинитивное состояние, 3 – субсенильное состояние, 4 – сенильное состояние, з.р. – зона ризоидов, а.п. – архегониальная подушка, ан. – антеридий, ар. – архегоний, Iв, IIв – первая и вторая вайи проростка спорофита, Iк IIк – первый и второй корни проростка спорофита, 1,2,4 – 13-кратное увеличение, 3 – 8-кратное увеличение

IV период онтогенеза – сенильный (старческий). На заключительном четвертом этапе морфогенеза, который совпадает с сенильным онтогенетическим периодом, таллом приобретал обычно округлые очертания, крылья становились асимметричными и сильно гофрированными. Активность меристемы угасала, и меристематический участок постепенно утрачивался, выемка сильно растягивалась (рис. 2:8), рост прекращался. Особи сенильного онтогенетического периода обнаружены в конце эксперимента в сентябре 2000 г. (8% от числа просмотренных гаметофитов), все они были морфологически женскими, но архегонии прекратили свои функции. На всех заростках развивалось по одному проростку спорофита, несущему 1-2 вайи и 1-2 корня (рис. 5:4), на одном заростке обнаружено два спорофита (рис. 5:3).

У субсенильных (ss) заростков пластинка сохраняла зеленую окраску, форма округлая или треугольная в очертании (рис.5:3), иногда лентовидная (за счет израстания верхушки), размеры нередко превышали 1 см.

У сенильных (s) гаметофитов клетки почти теряли хлорофилл, талломы становились бесцветными, и особи постепенно погибали (рис.5:4). Отмечено, что быстрее происходило отмирание тех гаметофитов, на которых образовавшийся спорофит уже укоренился в почве и развил вайи.

У стареющих заростков кочедыжника женского отмечена пролиферация: из клеток вблизи выемки и по краям крыльев развивались новые ювенильные и имматурные заростки, при отделении которых происходило вегетативное размножение особи. Однако большинство гаметофитов сенильного периода отмирали без вегетативного размножения.

### **Заключение**

В природных условиях гаметофиты кочедыжника женского в онтогенезе проходили восемь онтогенетических состояний и четыре этапа морфогенеза таллома (в скобках указано их соотношение с онтогенетическими состояниями): протонема (p, j) – однослойная пластинка, (im) – сердцевидная пластинка с архегониальной подушкой, (v, d) – округлая пластинка с подушкой (ss, s). Первые три этапа связаны со сменой пространственной ориентации клеточных делений заростка, а четвертый – со снижением активности меристемы. Формирование таллома происходило по *Adiantum*-типу, но было более вариабельно.

Меристема на начальных этапах морфогенеза таллома была представлена единственной куполообразной верхушечной инициальной протонемы. При переходе к двумерному плоскостному росту на первых стадиях формирования пластинчатого таллома вычленялась клиновидная инициальная клетка, за счет работы которой таллом приобретал взрослую сердцевидную форму. У части заростков появление клиновидной инициали задерживалось. Позднее в ходе морфогенеза оформлялась меристема, состоящая из группы столбчатых инициальных клеток, располагавшихся в выемке сердцевидного гаметофита. Время формирования многоклеточной меристемы сильно отличалось у разных особей. Зависимости между временем образования архегониальной подушки и многоклеточной меристемы не обнаружено. У стареющих гаметофитов клетки выемки утрачивали меристематическую активность, что проявлялось в сильном растяжении клеток выемки и в прекращении роста заростка.

В связи с наличием поливариантности онтогенетического развития гаметофитов существовали особи, талломы которых проходили лишь часть полного морфогенеза, оставаясь до конца жизни в имматурном состоянии. Меристематический участок в выемке у них израстал, и форма гаметофита становилась ассиметричной.

Поливариантность онтогенеза гаметофитов обеспечивала гетерогенность особей, что увеличивает адаптационные возможности полового поколения и эффективность полового размножения папоротников.

Автор выражает благодарность своему научному руководителю, профессору Московского государственного педагогического университета, д.б.н. Н.И. Шориной, супругу В.А. Кучеревскому за всестороннюю помощь и под-

держку в проведении данного исследования, а также Н.С. Серебрякову и А.Д. Муромцеву за помощь в подготовке статьи.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Camus J.M., Gibby M., Johns R.J. Pteridology in Perspective. Kew: Royal Botanic Gardens, 1996. P. 633-650.
2. Albaum H.G. Inhibitions due to growth hormones in fern prothalli // Amer. J. Bot. 1938. Vol. 25. P. 124-133.
3. Nayar B.K., Kaur S. Gametophytes of homosporous ferns // Bot. Rev. 1971. Vol. 37, №3. P. 295-396.
4. Voeller B.R. Developmental physiology of fern gametophytes: Relevance for Biology // Bioscience. 1971. Vol. 21. P. 266-276.
5. Mohr H. Lectures on photo morphogenesis. Berlin; Heidelberg; New York: Springer-Verlag, 1972. P. 190-204.
6. Näf U., Nakanishi K., Endo M. On the physiology and chemistry of fern antheridiogen // Bot. Rev. 1975. Vol. 41. P. 315-359.
7. Демкив О.Т., Сытник К.М. Морфогенез архегониат. Киев: Наук. думка, 1985. 204 с.
8. Арнаутова Е.М. Гаметофиты папоротников флоры СССР: дис. ... канд. биол. наук. Л., 1988. 197 с.
9. Гуреева И.И. Равноспоровые папоротники Южной Сибири. Систематика, происхождение, биоморфология, популяционная биология. Томск: Изд-во Том. ун-та, 2001. 158 с.
10. Cousens M.I., Lacey D.G., Kelly E.M. Life-history studies of ferns: a consideration of perspective // Proc. Roy. Soc. Edinburgh. 1985. Vol. 86. P. 371-380.
11. Schneller J.J., Haufler C.H., Ranker T.A. Antheridiogen and natural gametophyte populations // American Fern Journal. 1990. Vol. 80. P. 143-152.
12. Rubin G., Robson D.S., Paolillo D.J. Effects of population density on sex expression in *Onoclea sensibilis* on agar and ashed soil // Ann. Bot. Oxford, 1985. Vol. 55. P. 205-215.
13. Cousens M.I. *Blechnum spicant*: habitat and vigour of optimal, marginal, and disjunct populations, and field observations of gametophytes // Bot. Gaz. 1981. Vol. 142, №2. P. 251-258.
14. Farrar D.R. Independent fern gametophytes in the wild // Proc. Roy. Soc. Edinburgh. 1985. Vol. 86. P. 361-369.
15. Науялис И.И., Филин В.Р. Щитовник мужской // Биол. флора Моск. области / под ред. Т.А. Работнова. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1983. Вып. 7. С.3-25.
16. Науялис И.И., Филин В.Р. Кочедыжник женский // Биол. флора Моск. области / под ред. Т.А. Работнова. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1983. Вып. 7. С. 26-40.
17. Науялис И.И. Организация популяций гаметофитов папоротников // Бот. журн. 1989. Т. 74, №7. С. 994-1002.
18. Шорина Н.И. Экологическая морфология и популяционная биология представителей подкласса Polypodiidae: дис. ... д-ра биол. наук. М., 1994. 359 с.
19. Шорина Н.И. Популяционная биология гаметофитов равноспоровых Polypodiophyta // Экология. М., 2001. №2. С. 182-187.
20. Гуреева И.И. Эколого-демографический анализ ценопопуляций *Dryopteris expansa* (Aspidiaceae) коренных сообществ Кузнецкого Алатау // Бот. журн. 1996. Т. 81, №8. С. 54-64.

21. Гуреева И.И. Экология и демография поселений гаметофитов папоротников в экосистемах Кузнецкого Алатау // Тр. Междунар. конф. по фитоценологии и систематике высших растений, посвященной 100-летию со дня рождения А.А. Уранова / под общ. ред. А.Г. Еленевского. М., 2001. С. 49-51.
22. Шорина Н.И. Возрастные состояния гаметофитов папоротников и возрастнополовая структура их популяций // Популяционная экология растений. М.: Наука, 1987. С. 43-48.
23. Барабанщикова Н.С. Онтогенез гаметофитов папоротников и его поливариантность на примере некоторых представителей рода *Dryopteris* в природных условиях // Труды Первой российской птеридологической конференции и школы-семинара по птеридологии (Томск-Барнаул, 20-30 августа 2007 г.). Томск: Изд-во Том. ун-та, 2007. С.12-25.
24. Гричук В.П., Монозон М.Х. Определитель однолучевых спор папоротников семейства Polypodiaceae R. Br., произрастающих на территории СССР. М.: Наука, 1971. 126 с.
25. Кутафьева Т.К. Морфология спор плаунов, хвощей и папоротников Средней Сибири // Бот. журн. 1972. Т. 57, №10. С. 1309-1316.

Поступила в редакцию 10.03.09

*N.S. Barabanshchikova, candidate of biological science, senior lecturer*

**Formation of Meristem in the Course of Ontogenesis of *Athyrium filix-femina* (L.) Roth Gametophytes under Natural Conditions**

The paper presents the results of studying the ontogenesis of *Athyrium filix-femina* (L.) Roth. (*Athyriaceae* Alst.) gametophytes under natural experiment conditions. The ontogenetic states and stages of prothalliums morphogenesis are described. The process of meristem formation in gametophytes is analyzed.

Барабанщикова Наталья Сергеевна, кандидат биологических наук,  
старший преподаватель  
Московский государственный педагогический университет  
129164, Россия, г. Москва,  
ул. Кибальчича, 6 (корп. 5)  
E-mail: [baraba@list.ru](mailto:baraba@list.ru)