
АНАТОМИЯ И МОРФОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

УДК 581.143

ОСОБЕННОСТИ ОНТОГЕНЕЗА ГАМЕТОФИТОВ СТРАУСНИКА ОБЫКНОВЕННОГО (*MATTEUCCIA STRUTHIOPTERIS* (L.) TOD.) В УСЛОВИЯХ РАЗНОЙ ГУСТОТЫ ПОСЕВА СПОР

© А. В. Полюянов¹, Н. О. Струков²
A. V. Poluyanov¹, N. O. Strukov²

Features of the ontogenesis of gametophytes of strains (*Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod.)
under conditions of different density of sowing of disputes

Курский государственный университет

305000, Россия, г. Курск, ул. Радищева, д. 33. Тел.: +7 (4712) 70-14-20, e-mail: ¹alex_pol_64@mail.ru; ²boss.strukov@mail.ru

Аннотация. В статье рассмотрено влияние густоты посева спор на онтогенез гаметофитов *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod. (*Onocleaceae*) – вида, внесённого в Красную книгу Курской области (Краснаиа..., 2017). Способность формировать из спор жизнеспособные гаметофиты у *M. struthiopteris* нередко снижена и зависит от многих факторов, в том числе и от плотности популяций самих развивающихся заростков. Среди многочисленных форм талломов гаметофитов страусника (нитчатая, лопатчатая, ассиметричная, сердцевидная, широкосердцевидная) только широкосердцевидные талломы образуют архегонияльную подушку, способную к оплодотворению и формированию зиготы с дальнейшим развитием спорофита. В природных условиях наличие молодых спорофитов является важным фактором, способствующим омоложению популяций *M. struthiopteris* и увеличению их виталитета. В процессе исследований установлено, насколько существенным является взаимное влияние гаметофитов для их развития.

Ключевые слова: *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod., гаметофит, плотность популяции, онтогенез.

Abstract. The article deals with the effect of sowing density of spores on ontogenesis of gametophytes *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod. This species is included in the Red Data Book of the Kursk Region (Krasnaia..., 2017). The ability to form viable gametophytes from spores in *Matteuccia struthiopteris* is often reduced and depends on many factors, including the population density of the seedlings themselves. Among the numerous forms of thalli of gametophytes in *M. struthiopteris* (filamentous, spatulate, asymmetric, cordate, wide-heart), only wide-heart thalli form an archegonial cushion capable of fertilization and formation of a zygote with further development of sporophyte. Under natural conditions, the presence of young sporophytes is an important factor contributing to the rejuvenation of populations of *M. struthiopteris* and an increase in their vitality. In the course of the study, it was established how significant the mutual influence of gametophytes is for their development.

Keywords: *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod., gametophyte, population density, ontogeny.

DOI: 10.22281/2686-9713-2021-1-5-17

Введение

Matteuccia struthiopteris (L.) Tod. (*Onocleaceae*) – крупное розеточное растение, столонообразующий гемикриптофит-хамефит с коротким вертикальным стволом (Khrapko, 1997). Имеет три типа листьев: редуцированные чешуевидные катафиллы, защищающие подземные части растения, перистые с перистонадрезными сегментами трофофиллы, длиной до 1,7 м и светло-зелёные, темнеющие к моменту созревания спорофиллы (Zhizn'..., 1978; Gureeva et al., 2018). Стерильные листья осенью увядают, а спороносы остаются зимовать. Низкие зимние температуры способствуют сохранению жизнеспособности спор (Khrapko, Tsarenko, 2015). Весной происходит освобождение спор и их расселение. Страусник обыкновенный – голарктический вид, широко распространённый в умеренной зоне северного полушария по болотам и влажным, покрытым лесом склонам, по тенистым берегам рек и ручьёв, в пойменных лесах.

Жизненный цикл *M. struthiopteris*, как и у других папоротников, разделён на две стадии: гаплоидную и диплоидную. Половое поколение представлено фотосинтезирующими гаметофитами разнообразной формы, существование которых начинается с формированием спор. Споры светло-коричневые, билатеральные, анизополярные, 53,0–63,7 × 36,5–54,6 мкм величиной; периспорий образует сетчатый рисунок (Nekhlyudova, Filin, 1993; Gureeva et al., 2018). Содержат в себе хлоропласты, поэтому для прорастания им необходим доступ к свету. Прорастание полярное, по типу *Vittaria* (Arnautova, 2008) через 3–6 (Pavlov, Tikhomirov, 1993), 10–12 (Arnautova, 2008) дней после посева. Среди факторов, влияющих на прорастание спор, выделяются такие, как свет, температура, кислотность среды, сила тяжести, а также присутствие многих гормонов: гиббереллина, антеридиогена, абсцизовой и жасмоновой кислот, этилена. В частности, споры *M. struthiopteris* совершенно нечувствительны к абсцизовой кислоте (Suo et al., 2015). Длительность хранения также сказывается на жизнеспособности спор (Arnautova, 2008). Развитие проталлия соответствует типу *Adiantum*: терминальная клетка делится с формированием обратноконусовидной апикальной клетки – будущей меристемы (Arnautova, 2008). Зрелые гаметофиты крупные, имеют сердцевидную форму с широкими «крыльями». Мужские гаметангии образуются в базальной части таллома, женские — под меристематической выемкой. В природных и лабораторных популяциях *M. struthiopteris* встречаются следующие типы заростков: меристематические женские, мужские, обоеполые и америстематические мужские гаметофиты, которые имеют вид простых или разветвлённых нитей, несущих на себе антеридии (Pavlov, Tikhomirov, 1993).

После оплодотворения формируется зигота – первый этап жизни диплоидного поколения. Первая вайя формирующегося спорофита 4–8-лопастная, с дихотомическим жилкованием. У последующих листьев расчленение возрастает (Nekhlyudova, Filin, 1993). Пока молодое растение не сформирует первый корень, оно существует за счёт гаметофита. По мере взросления спорофита заросток начинает отмирать, поскольку все питательные вещества расходуются на развитие диплоидного поколения.

На половую детерминацию гаметофитов в значительной мере оказывает влияние плотность их популяции. Так, споры, проросшие раньше остальных, дают начало гермафродитным гаметофитам, которые обгоняют в развитии соседние заростки. Эти гаметофиты начинают выделять в среду гормон антеридиоген, по природе являющийся гиббереллином (Lloyd, 1974; Banks, 1999; Tanaka et al., 2014; Atallah, Banks, 2015), который ускоряет половую детерминацию заростков по антеридиальному типу, вызывая раннюю сексуализацию растений. У попавших под влияние антеридиогена растений приостанавливается рост проталлиальной пластинки и стимулируется образование антеридиев. Отмечена корреляция образования меристематической выемки и потери чувствительности к антеридиогену (Tanaka et al., 2014; Atallah, Banks, 2015), поэтому влиянию антеридиогена подвержены заростки всех стадий развития до начала виргинильной стадии. Обоеполый путь развития изначально заложен в генах равноспоровых папоротников, поэтому после появления апикальной выемки остановить дальнейшее формирования архегониев уже невозможно.

Рано созревшие обоеполые гаметофиты предопределяют развитие рядом находящихся молодых особей, которые становятся неотеническими (Gureeva, 2006). Такая гибкая половая детерминация обусловлена необходимостью перекрестного оплодотворения для обоеполых заростков в загущенных посевах. Термин «внутризаростковое самооплодотворение» (Lloyd, 1974) характеризует половой процесс в пределах одного гаметофита, что неизбежно приводит к снижению генетического разнообразия и накоплению неблагоприятных мутаций, однако, оно выгодно, если на незанятую территорию попало ограниченное количество спор. В этом случае шансы на развитие спорофита увеличиваются, благодаря самооплодотворению. Но в популяциях с высокой плотностью гаметофитов становится возможным межзаростковое оплодотворение разнополых заростков от одного спорофита, а также межзарост-

ковое скрещивание между заростками, выросшими из спор разных спорофитов (Lloyd, 1974). Такие половые процессы дают несомненные эволюционные преимущества (Lloyd, 1974; Tanaka et al., 2014; Atallah, Banks, 2015; Haufler et al., 2016).

Тем не менее у *M. struthiopteris* собственного антеридиогена отмечено не было (Schneller, 2008), однако этот вид, как и другие представители семейства *Onocleaceae*, реагирует на фитогормоны (антеридиоген типа А), производимые орляком обыкновенным (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, *Dennstaedtiaceae*) (Dopp, 1959; Schneller et al., 1990; Ondřej et al., 2021) и игнорирует иные гибберелины (Ondřej et al., 2021).

В Курской области вид представлен немногочисленными угасающими популяциями. Их угнетённое состояние в первую очередь обусловлено ксерофитизацией местообитаний из-за падения уровня грунтовых вод в последние десятилетия. В местах с благоприятным водным режимом растения не испытывают на себе негативного воздействия окружающей среды и образуют полночленные популяции, в которых встречаются как заростки, так и выросшие из них молодые спорофиты (рис. 1, 2), несмотря на то, что у 94,5% спор этого вида отмечено наличие спорофитных летальных мутаций (Klekowski, 1988). В целом способность к споровому воспроизведению в природе у этого вида в литературных источниках описывается по-разному: от полного отсутствия такой возможности (Aderkas, 1983), до способности образовывать проростки даже при неблагоприятных условиях (Gureeva et al., 2018), поэтому этот вопрос требует отдельных исследований. Важным фактором, влияющим на жизнеспособность популяций вида, является его способность к вегетативному размножению. В г. Курск нами были изучены популяции *M. struthiopteris*, неспособные к формированию жизнеспособных спор и размножающиеся только вегетативным путем (Poluyanov, Strukov, 2019).



Рис. 1. Взрослое спороносящее растение *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod. в естественной среде обитания (Курская область, Железногорский район)

Fig. 1. Adult spore-bearing plants of *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod. in their natural habitat (Kursk Region, Zheleznogorsk district).



Рис. 2. Заростки и молодые спорофиты *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod. в естественных условиях (Курская область, Железногорский район).

Fig. 1. Gametophytes and young sporophytes of *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod. in nature (Kursk Region, Zheleznogorsk district).

Целью нашей работы было выяснение особенностей развития гаметофитов *M. struthiopteris* на разных этапах онтогенеза в условиях их влияния друг на друга при разной густоте посева спор. Это поможет понять условия, необходимые для формирования жизнеспособных гаметофитов, и разработать потенциально эффективные способы размножения вида в лабораторных условиях, что может быть использовано как для размножения вида в качестве декоративного растения, так и его возможной реинтродукции в природные сообщества.

Материалы и методы

Споровый материал был взят из природной популяции *M. struthiopteris*, произрастающего в Железнодорожном р-не Курской области, в 3,5 км к северо-западу от д. Старый Бузец, (ур. Пустошь-Корень). Зрелые спорофиллы помещались в сухое тёмное место до полного высыхания и раскрытия спорангиев, после чего споры сразу же высевались в чашки Петри в песчано-торфяную смесь в соотношении 1 : 1, предварительно пропаренную на водяной бане. Проращивание и содержание растений проводились в световом шкафу при 12-ти часовом световом дне.

Посевы производились в трёх повторностях с созданием трёх степеней плотности посева. Для создания популяции малой плотности (далее П (мал.)) использовалось 0,02 г спор, для средней (далее П (ср.)) – 0,06 г, для высокой (далее П (выс.)) – 0,09 г на одну чашку Петри. Популяции малой плотности характеризовались единичными заростками более 50% от общего количества. Для популяций умеренной плотности было свойственно наличие групп из 2–4 заростков вместе в таком же соотношении. Гаметофиты в популяциях с высокой плотностью посева росли общей зелёной массой. Во всех группах наблюдалась некоторая неравномерность посевов ввиду отдельных слипаний спор и наличия нераскрывшихся спорангиев. Единовременный посев был произведен 3.02.2020.

Наблюдения проводились с использованием бинокулярной лупы при увеличении $\times 4.8$, $\times 8$, $\times 16$, $\times 32$, $\times 56$, а также светового микроскопа при увеличении $\times 80$, $\times 200$, $\times 400$.

Существуют различные подходы к изучению гаметофитов папоротников с выделением дискретных периодизаций их онтогенеза, которые разграничиваются на основании дифференциации проталлиальной пластинки, а также сексуализации гаметофитов (Nayar, Kaur, 1964; Shorina, 1994; Gureeva, 2006; Derzhavina, Pokrovskaya, 2011). Опираясь на работы данных авторов и на собственные наблюдения, мы выделяем следующие критерии перехода онтогенетических состояний.

Покоящаяся спора – sp. Период покоя споры начинается с момента созревания её в спорангии и заканчивается индуцированием прорастания одним или несколькими благоприятными факторами.

Проросток – p. Характеризуется появлением первой проталлиальной клетки – хлороциста и первичного ризоида.

Ювенильная стадия – j. Формируется однорядная хлорофиллоносная нить – протонема из 3–4 клеток, которая может нести на себе ризоиды. При недостаточном освещении число клеток может увеличиваться (Arnautova, 2008).

Имматурная стадия – it. Протонема переходит к двумерному росту, образуя пластинку заростка.

Виргинильная стадия – v. В данной работе переход к этой стадии отмечался с началом формирования меристематической выемки и последующим увеличением размеров «крыльев» таллома. Мы считаем, что переход к формированию апикальной меристемы также является качественным изменением в развитии заростков, что, наряду с фиксацией начала трёхмерного роста (Varabanshchikova, 2007; Silaeva, 2009; Derzhavina, Pokrovskaya, 2011) можно использовать для идентификации *v-стадии*.

Дефинитивная стадия – d. Вслед некоторыми авторами (Varabanshchikova, 2007; Silaeva, 2009; Derzhavina, Pokrovskaya, 2011) считаем появление архегониев обоснованным критерием

рием определения дефинитивности заростков. Их проталлиальная пластинка приобретает окончательную сердцевидную форму, зачастую размеры гаметофитов увеличиваются. Данный этап развития является самым длительным и завершающим в онтогенезе полового поколения перед началом отмирания.

Сенильная стадия – *s*. Неоплодотворенные женские или обоеполюе дефинитивные заростки со временем теряют меристематическую выемку, а «крылья» проталлиальной пластинки разрастаются, становясь волнистыми, что делает гаметофит бесформенным.

Наличие антеридиев у гаметофитов не является критерием, определяющим переход в следующее онтогенетическое состояние, поскольку они могут появляться у разных возрастов, что неоднократно отмечалось разными авторами (Shogina, 2001; Barabanshchikova, 2007; Derzhavina, Pokrovskaya, 2011). Вместе с этим появлением архегониев характеризуется переход в дефинитивное состояние у заростков, поскольку это необходимо для питания зиготы (Barabanshchikova, 2007). Вышеупомянутая классификация переодизаций онтогенеза гаметофитов учитывает переходы заростков от одномерного к двумерному росту, изменение форм проталлиальных пластинок, а также наличие женских гаметаангиев.

Производилось фиксирование возраста, пола, формы, общего количества и процентного соотношения различных заростков. Пол заростков обозначался буквами в скобках: *m* (*masculum*) – мужской, *f* (*femineum*) – женский, *h* (*hermafroditum*) – обоеполюй. Подсчёты заростков и спорофитов производились 13.03.2020 и 29.05.2020, соответственно, в восьми полях зрения бинокулярной лупы при увеличении $\times 4.8$.

Результаты и их обсуждение

Развитие заростков значительно различалось морфологически и хронологически. При этом в каждой тройке наблюдаемых образцов присутствовали как густые, так и одиночные всходы, что было обусловлено неравномерностью посевов. Отличия наблюдались только в отдельных популяциях. Отмечены следующие особенности динамики развития на разных этапах онтогенеза заростков.

Помещённые в благоприятные условия споры находились в состоянии покоя 7 дней, что соответствует литературным указаниям (Arnautova, 2008). В предыдущих исследованиях (Poluyanov, Strukov, 2019) отмечалась неравномерность прорастания спор, взятых от особей, растущих в урбанизированной среде: они прорастали через 1,5–4 месяца после посева, то есть в 6–16 раз дольше. Всходы появились практически одновременно во всех вариантах посева. У всех растений *j*-стадия была пройдена менее, чем за сутки. На открытых незатененных участках нить заростков состояла из 3–4 клеток бочонковидной формы. Иногда встречались вытянутые от недостатка света протонемы, состоящие из 5–6 клеток, имеющих продолговатую форму (рис. 3).

Заростки в П (выс.) переходили к следующему этапу развития быстрее, чем одиночно растущие особи, по всей видимости, благодаря взаимному влиянию гаметофитов друг на друга.

Некоторые заростки сексуализировались уже на этой стадии развития, с последующим образованием антеридиев, переходя, таким образом, к *j(m)*-стадии и активной пролиферации. В дальнейшем терминальная клетка таких неотенических особей продолжала делиться, но, по всей видимости, не была способна сформировать проталлиальную пластинку ввиду подавления развития соседними заростками (рис. 4).

Начало образования таллома в популяциях со средней и высокой плотностью посевов фиксировалось 11.02.2020, у одиночных заростков – 13.02.2020. Гаметофиты в П (мал.) запаздывали в развитии на 2–3 дня, что ранее уже отмечалось в литературе (Adercas von, 1983). Появление мужских гаметаангиев отмечалось в сроки, сходные с литературными данными (Nekhlyudova, Filin, 1993), и на 2–3 недели раньше, чем в наших исследованиях городских популяций страусника (Poluyanov, Strukov, 2019). Если антеридии начали появляться, а меристематическая выемка еще не образовалась, то заросток переходил в *im(m)*-стадию развития.



Рис. 3. Протонема с бочонковидными клетками (слева), с продолговатыми клетками (справа).

Fig. 3. Protonema with barrel-shaped cells (to the left), with oblong cells (to the right).



Рис. 4. *j(m)*-пролиферирующие гаметофиты.

Fig. 4. *j(m)*-proliferating gametophytes.

На *v*-стадии развития формировалась и углублялась меристематическая выемка, а также увеличивались «крыльев» проталлия. Такие заростки становились женскими или обоеполюыми. Гаметофиты популяции П (выс.) вступили в *v*-стадию через 3–4 дня после начала формирования проталлиальной пластинки, П (ср.) и П (мал.) – через 7 дней.

Для *v(m)*-состояния характерно наличие антеридиев на лопатчатых талломах, которые еще не приняли сердцевидную форму. Антеридии отмечаютя в базальной и средней частях таллома в количестве 3–5 штук. Переход в это состояние фиксировался у П (выс.) и П (ср.) через 2 дня и через 5 дней у П (мал.) после формирования меристематической выемки.

Для всех популяций в равной степени переход в дефинитивную стадию отмечался 23.02.2020. Эта стадия характеризовалась следующими половыми состояниями заростков.

1. *Дефинитивное женское* – *d(f)*. Наступает с началом формирования архегониальной подушки: увеличения толщины центральной части заростка с появлением скопления женских гаметангиев – архегониев. Отмечено через 18 дней после фиксации ν -стадии.

2. *Дефинитивное обоеполое* – *d(h)*. Архегонии возникают у гаметофитов, уже имеющих антеридии. Такие заростки полностью реализовали свой функциональный потенциал. Потенциально обоеполоые гаметофиты пребывали в $\nu(m)$ -стадии 10 дней прежде, чем начали появляться архегонии. Формирование архегониев соответствовало данным R. Adercas von (1983), отмечалось на 14 дней ранее, чем указано в работе М. В. Нехлюдовой и В. Р. Филина (Nekhlyudova, Filin, 1993), на месяц раньше, чем в работе Е. М. Арнаутовой (Arnautova, 2008) и на 6 месяцев раньше, чем у городских популяций вида (Poluyanov, Strukov, 2019). Пролиферации дефинитивных сердцевидных заростков (Nekhlyudova, Filin, 1993) не наблюдалось.

Заростки в П (выс.) и П (ср.) находились в дефинитивном состоянии независимо от сексуализации с 23.02.2020 по 28.03.2020, в П (мал.) – по 13.04.2020, пока не начали появляться зиготы. Эти сроки были схожи с полученными нами данными (Poluyanov, Strukov, 2019), но заростки в посевах малой густоты отставали в среднем на 14 дней. В это время был произведён подсчёт общего количества заростков разных форм таллома в посевах различной густоты (табл. 1). Отмечались следующие морфологические вариации проталлия: нитевидная, часто пролиферирует; асимметричная, часто пролиферирует; лопатчатая, редко пролиферирует; широкосердцевидная, не пролиферирует.

Таблица 1

Полиморфизм гаметофитов в популяциях с разной плотностью посева

Table 1

Polymorphism of gametophytes in populations with different seeding densities

Форма проталлиальной пластинки	Малая		Средняя		Высокая	
	Всего, шт	%	Всего, шт	%	Всего, шт	%
	151	100	370	100	622	100
Нитевидная	16	11	18	≈5	19	<5
Асимметричная*	64	42	122	33	230	37
Лопатчатая	31	21	96	26	244	39
Широкосердцевидная	40	26	134	36	129	21

Примечание: «*» – присутствие слипшихся спор, которые к П (мал.) не имеют никакого отношения, поэтому их наличием можно пренебречь: в этом случае доли заростков во всех посевах необходимо пересчитывать, не беря во внимание асимметричные проталлии.

Нитевидный гаметофит можно определить, как однорядную мужскую пролиферирующую нить с локальными делениями терминальных клеток (Nekhlyudova, Filin, 1993), Данная стадия соответствует $j(m)$, началу $im(m)$ -стадиям (рис. 5, а). Хотя на раннюю сексуализацию гаметофитов влияют растущие неподалеку более зрелые особи, одиночные неотенические заростки в равной, если не в большей мере, обнаруживались местах с затенённым субстратом. Видимо, гормоны до таких гаметофитов доносились с водой во время полива растений.

Наличие асимметричных гаметофитов во всех посевах обусловлено определённой долей нераскрывшихся спорангиев, споры в которых изначально прорастали практически из одной точки. Меристема таких заростков распределена неравномерно, поэтому проталлиальная пластинка приобретает неровные края. Соответствует $im(m)$ -стадии (рис. 5, б).

Лопатчатая форма проталлия характерна для гаметофитов, развивающихся в условиях средней плотности популяций. Соответствует $\nu(m)$ -стадии (рис. 5, с). Во всех посевах такие особи занимали 1/3–1/4 от общего числа растений, что обусловлено местными скоплениями заростков. Эта форма таллома предшествует сердцевидной, однако гормональное воздей-

ствии на предыдущих стадиях способствует ранней сексуализации. Если влияние соседних особей не прекращается, заросток не переходит в ν -стадию, однако в случае изменения гормонального фона гаметофит вновь способен начать реализацию обоеполого пути развития. Это явление способствует межгаметофитному оплодотворению, что повышает уровень генетического разнообразия.

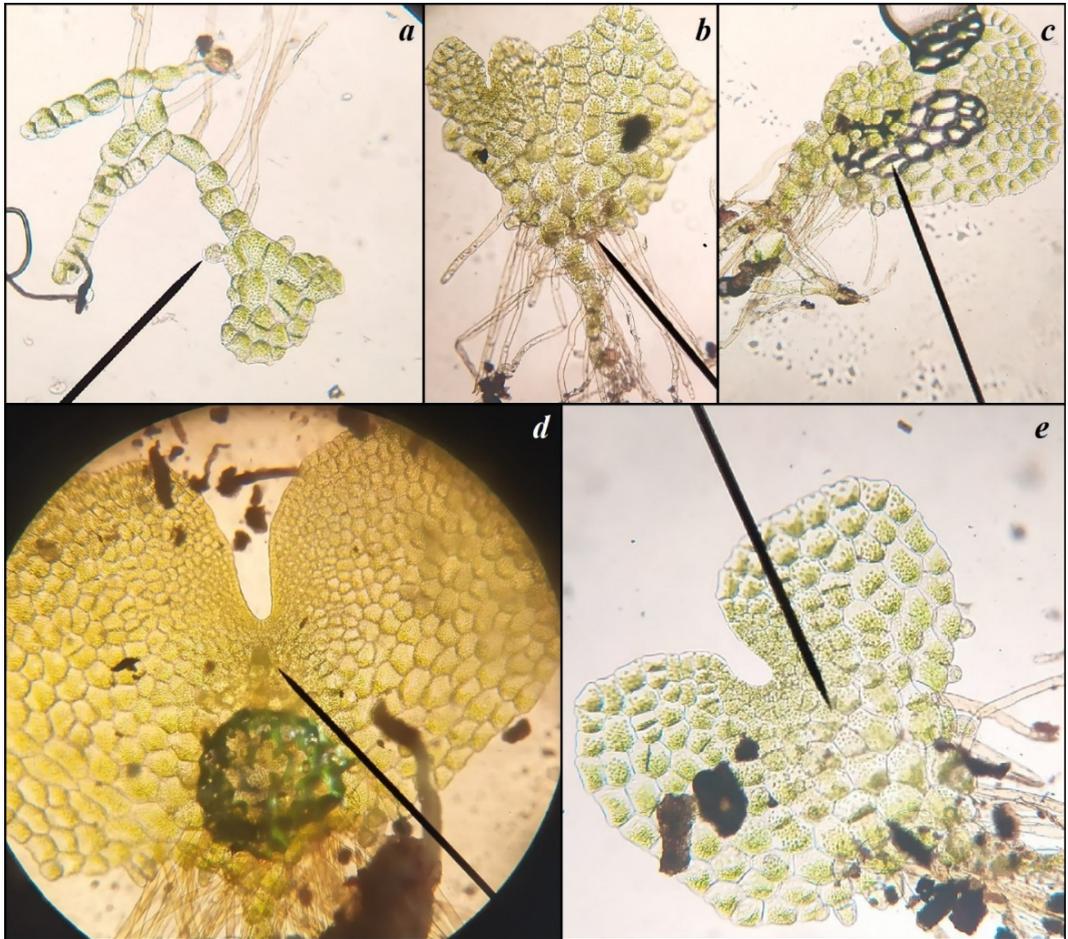


Рис. 5. Многообразие форм гаметофитов (пояснения в тексте).

Fig. 5. Variety of gametophyte forms (explanations in the text).

Формирование широкосердцевидной формы проталлия – классический вариант онтогенеза полового поколения *M. struthiopteris*. Соответствует ν -стадии онтогенеза растений, которые вскоре начнут формировать архегониальную подушку (рис. 5, d), представлен крупными почти вертикально стоящими заростками. Такие гаметофиты большей частью произрастали одиночно в популяциях П (ср.) и П (мал.). Одиночно растущие растения чаще были женскими, а при средней плотности – обоеполыми. К оплодотворению способны оба этих типа. Следует отличать мелкие проталлии сердцевидной формы – гаметофиты, соответствующие $\nu(m)$ -стадии (рис. 5, e), не способные сформировать архегониальную подушку. Они встречались в тех же условиях, что и лопатчатые формы. Их возникновение так же обусловлено неравномерностью гормонального фона локальных зон популяций.

Количество сенильных заростков в П (мал.) и П (ср.) было незначительно, поскольку почти все они были оплодотворены. Многие неоплодотворенные гаметофиты в П (выс.) начали отмирать раньше, чем достигли s -стадии, видимо, по той же причине – высокой конкуренции.

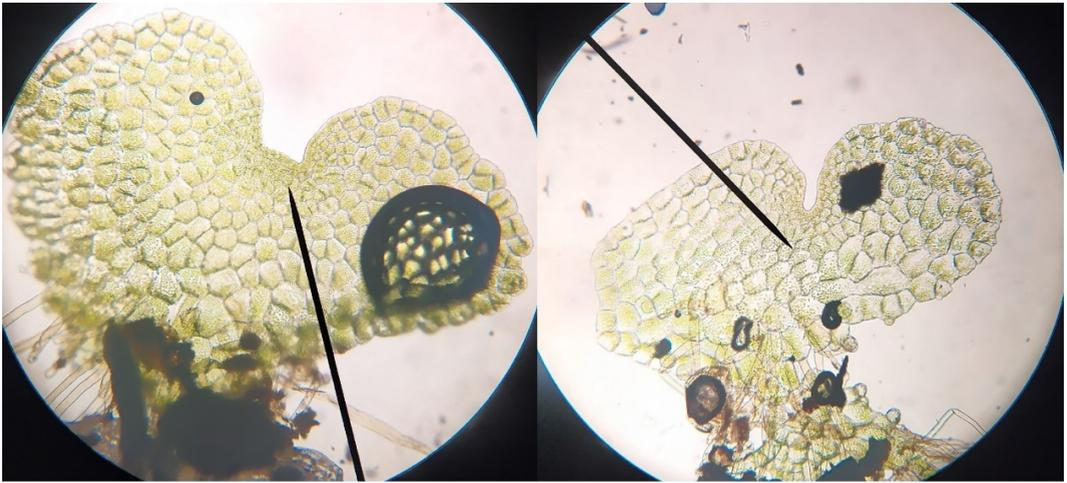


Рис. 6. Отклонения в развитии проталлия.

Fig. 6. Development deviation of protallium.

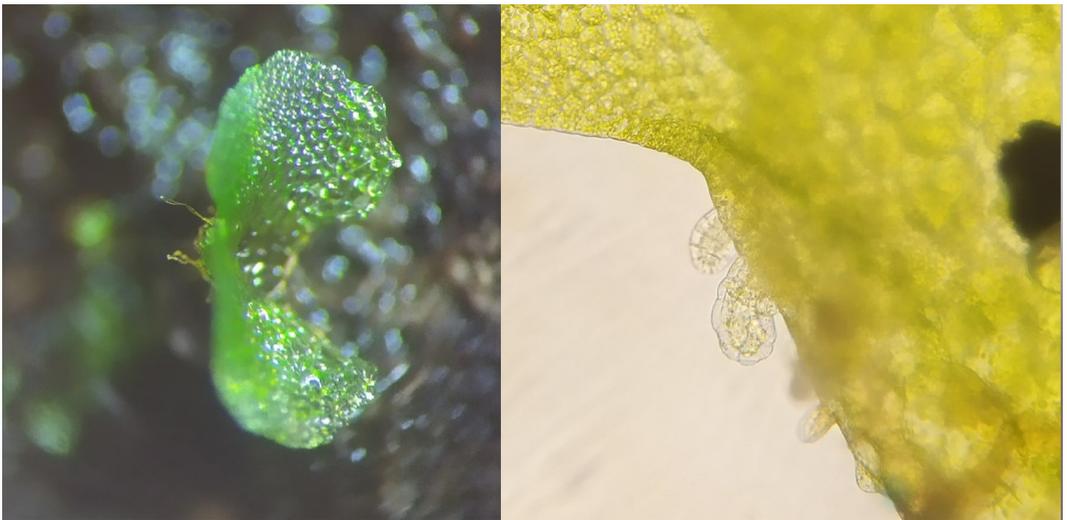


Рис. 7. Вертикальный гаметофит и архегонии крупным планом.

Fig. 7. Vertical gametophyte and archegonium close-up.

В целом полученные данные о полиморфизме гаметофитов *M. struthiopteris* соответствовали ранее опубликованным (Adercas, 1983; Nekhlyudova, Filin, 1993; Arnautova, 2008; Poluyanov, Strukov, 2019).

Отмирание гаметофитов началось примерно через 3,5 месяца после фиксирования дефицитивной стадии. Неотенические и асимметричные заростки в популяциях с высокой плотностью посевов начали отмирать спустя 2 месяца, по всей видимости, не выдержав конкуренции за условия среды.

Был произведен подсчёт количества спорофитов в популяциях с разной плотностью (с учётом отмирания заростков) (табл. 2). Спорофиты, возникающие в местах с высокой плотностью посевов, были слабыми, их первые вайи были тоньше и длиннее, чем у спорофитов на периферии популяций.

В П (ср.) зафиксирован наивысший процент образования спорофитов, в остальных пробах он колеблется от 20 до 25%. На момент подсчёта не все проростки стали визуальными различиями из $d(f)$ - и $d(h)$ -гаметофитов, часть которых составила в среднем 10%. Потенциальная доля образования спорофитов составила около от 30 до 40% от общего числа заростков.

Таблица 2

Соотношение спорофитов в разных популяциях

Table 2

The ratio of sporophytes in different populations

Плотность популяции	Гаметофиты, шт	Спорофиты, шт/%
Малая	133	30/23
Средняя	357	96/27
Высокая	590	110/18

Аномалии развития дефинитивных гаметофитов

Онтогенез гаметофитов неизбежно сопряжен с появлением аномалий развития проталлиальных пластинок. На это влияют те же самые условия, что и на поливариантность развития заростков. Девиации начали проявлять себя во время формирования проталлиальной пластинки на v -стадии. По-видимому, на появление аномалий развития талломов влияли ошибки во время деления будущей меристемы. Наибольшее число отклонений было зафиксировано на дефинитивной стадии развития, когда гаметофиты достигли своих максимальных размеров (рис. 6).

У гаметофитов в популяциях с высокой плотностью посевов иногда наблюдалось нехарактерное расположение гаметангиев. Архегонии у некоторых особей обнаруживались как на вентральной, так и дорсальной сторонах таллома, вопреки классическому брюшному расположению. Такие отклонения фиксировались у дефинитивных заростков, которые во время роста изгибались так, что их положение было практически вертикальным по отношению друг к другу (рис. 7). На некоторых $im(m)$ - и $v(m)$ -особях так же обнаруживались антеридии, которые занимали базальную часть заростка со всех сторон таллома.

Заключение

В процессе работы выявлены особенности онтогенеза гаметофитов *Matteuccia struthiopteris*. Отмечены следующие типы онтогенеза по И. И. Гуреевой (Gureeva, 2006), Ж. Г. Силаевой (Silaeva, 2009), Н. М. Державиной и З. М. Покровской (Derzhavina, Pokrovskaya, 2011).

1. Полный функционально реализованный онтогенез: $sp - p - j - im - v - d - спорофит$, был пройден за 3,5 месяца;

2. Полный функционально не реализованный онтогенез: $sp - p - j - im - v - d - s$, был пройден за то же время, что и предыдущий;

3. Неполный функционально не реализованный онтогенез: $sp - p - j - im - v - d$, либо $j - im - v - d$, отмирание наблюдалось на месяц раньше остальных.

Развитие, пропускающее стадию споры и проростка характерно для гаметофитов, появившихся в результате вегетативного размножения пролиферирующих особей. Гибель неполноценных заростков наблюдалась как на виргинильной, так и на дефинитивной стадиях развития.

Неотенические гаметофиты были обнаружены как одиночно растущими в разных частях субстрата, так и соседствующими с более зрелыми заростками. Следует подробнее изучить вопрос влияния абиотических факторов (например, света) на появление таких особей.

Асимметричная и лопатчатая формы талломов обнаруживались в местах с избыточным количеством особей на субстрате. Конечной целью всех вышеперечисленных вариаций

развития проталлиальных пластинок становится повышение шансов на перекрестное оплодотворение в ущерб собственным генотипам.

Отмечена тенденция уменьшения количества широкосердцевидных заростков с увеличением плотности посева. Если в благоприятных условиях здоровая спора прорастает одиночно, ей ничто не мешает развиваться в широкосердцевидную форму, однако этот процесс ускоряется при наличии умеренного соседства. Вопрос о причинах ускоренного онтогенеза остается открытым. Наибольшее количество полноценно развитых широкосердцевидных заростков фиксировалось в популяциях с умеренной плотностью посева.

Одиночно растущие особи отстают в развитии от густо расположенных гаметофитов в среднем на 3–5 дней. Видимо, в разреженных посадках сохраняется зависимость от абиотических факторов среды, а конкуренция за них же минимальна.

Отмечена прямая зависимость поливариантности развития проталлиальных пластинок от плотности популяции гаметофитов: с увеличением количества особей формы талломов все более отклоняются от типичной, что соответствует литературным данным (Adercas von, 1983). Поливариантность включает в себя разнообразие форм проталлиальных пластинок как в рамках дискретной периодизации (ранняя сексуализация, торможение развития талломов), так и за её пределами (появление нескольких меристематических точек, формирование гаметангиев в нетипичных областях заростков). Кроме того, не исключено и воздействие абиотических факторов на морфологическое развитие растений.

С увеличением плотности популяции повышаются не только шансы на рекомбинацию генов, но и конкуренция среди заростков. Особенно сильно её значение возрастает на ранних этапах формирования заростков, предопределяя их дальнейшую судьбу. Однако при избыточном соседстве растений процент появления полноценных дефинитивных заростков снижается, что говорит о взаимном подавлении особями друг друга. Проявление подобного примера конкуренции способствует формированию спорофитов из наиболее здоровых и полноценно развитых заростков.

Список литературы

- Adercas R. von. 1983. Studies of gametophytes of *Matteuccia struthiopteris* (ostrish fern) in culture // Can. Journ. Bot. Vol. 61. № 12. P. 3267–3270.
- Atallah N. M., Banks J. A. 2015. Reproduction and the pheromonal regulation of sex type in fern gametophytes // Front. Plant Sci. Vol. 6. P. 100–107.
- [Arnautova] Арнаутова Е. М. 2008. Гаметофиты равноспоровых папоротников. СПб: Изд. Санкт-Петербургского ун-та. 456 с.
- [Varabanshchikova] Барабаничкова Н. С. 2007. Онтогенез гаметофитов папоротников и его поливариантность на примере некоторых представителей рода *Dryopteris* в природных условиях // Тр. I Российской птеридиологической конф. и школы-семинара по птеридологии (Томск–Барнаул, 2007). Томск: Изд. Томского ун-та. С. 12–25.
- Banks J. A. 1999. Gametophyte development in ferns // Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. V. 50. P. 163–186.
- [Derzhavina, Khrapko] Державина Н. М., Покровская З. М. 2011. Биоморфология спорофита и онтогенез гаметофита *Adiantum capillus-veneris* L. (*Adiantaceae*) // Turczaninowia. Т. 14. Вып. 3. С. 131–144.
- Dopp W. 1959. Über eine hemmende und eine fördernde Substanz bei der Antheridienbildung in den Prothallien von *Pteridium aquilinum* // Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft. 72. S. 11–24.
- [Gureeva] Гуреева И. И. 2006. Подходы к изучению онтогенеза равноспоровых папоротников. Мат. VI Всерос. школы-конф. по водным макрофитам «Гидрботаника 2005». Рыбинск: ОАО «Рыбинский Дом печати». С. 87–96.
- Gureyeva I. I., Feoktistov D. S., Kuznetsov A. A. 2018. The formation of the population of the fern *Matteuccia struthiopteris* in the University Grove of Tomsk University. PeerJ Preprints 6:e27302v1
- Haufler Ch. H., Pryer K. M., Schuettpelz E. et al. 2016. Sex and the single gametophyte: revising the homosporous vascular plant life cycle in light of contemporary research // BioScience. Vol. 66. № 11. P. 928–937.
- Hornych O., Testo W. L., Sessa E. B., Watkins J. E., Campany C. E., Pittermann J., Eklr L. 2021. Insights into the evolutionary history and widespread occurrence of antheridiogen systems in ferns // New Phytologist. 229 (1). P. 607–619.
- [Khrapko] Храпко О. В. 1997. Ритмы сезонного развития дальневосточных папоротников // Комаровские чтения. Владивосток: Дальнаука. Вып. 43. С. 245–260.
- [Khrapko, Tsarenko] Храпко О. В., Царенко Н. А. 2015. Адаптивные стратегии двух видов семейства *Onocleaceae* // Сибирский экологический журн. Т. 2. С. 185–192.
- Klekowski E. 1988. Progressive cross- and self-sterility associated with aging in fern clones and perhaps other plants // Heredity. 61. P. 247–253.

- [Krasnala...] Красная книга Курской области: редкие и исчезающие виды животных, растений и грибов. 2017. Калининград; Курск: ИД РОСТ-ДООАФК. 380 с.
- Lloyd R. M. 1974. Reproductive biology and evolution in the *Pteridophyta* // Ann. Mo. Bot. Gard. Vol. 61. № 2. P. 318–331.
- Nayar B. K., Kaur S. 1969. Types of protallial development in homosporous ferns // Phytomorphology. Vol. 19. № 2. P. 179–188.
- [Nekhlyudova, Filin] Нехлюдова М. В., Филин В. П. Страусник обыкновенный // Биологическая флора Московской области. Вып. 9. Ч. 1. 1993. Под ред. В. Н. Павлова, В. Н. Тихомирова. М.: Изд-во МГУ. 112 с.
- [Poluyanov, Strukov] Полуянов А. В., Струков Н. О. 2019. Особенности полового размножения и развития страусника обыкновенного (*Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod.) в условиях урбанизированной среды // AUDITORIUM. № 4 (24). С. 41–47.
- Schneller J. J. 2008. Antheridiogens. In: Ranker T. A., Haufler Ch. (eds.) Biology and evolution of ferns and lycophytes. Cambridge, UK: Cambridge University Press. P. 134–158.
- Schneller J. J., Haufler Ch., Ranker T. A. 1990. Antheridiogen and natural gametophyte populations // American Fern Journ. 80. P. 143–152.
- [Shorina] Шорина Н. И. 1994. Экологическая морфология и популяционная биология представителей подкласса *Polypodiidae*: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М. 34 с.
- [Shorina] Шорина Н. И. 2001. Популяционная биология гаметофитов равноспоровых *Polypodiophyta* // Экология. № 3. С. 182–187.
- [Silaeva] Силаева Ж. Г. 2009. Онтогенез гаметофитов *Polypodium vulgare* L. // Мат. междунар. науч. конф. «Растительность Восточной Европы: классификация, экология и охрана». Брянск. С. 206–209.
- Suo J., Chen S., Zhao Q., Shi L., Dai Sh. 2015. Fern spore germination in response to environmental factors // Frontiers in Biology. 10 (4). P. 358–376.
- Tanaka J., Yano K., Aya K. et al. 2014. Antheridiogen determines sex in ferns via a spatiotemporally split gibberellin synthesis pathway // Science. Vol. 346. № 6208. P. 469–473.
- [Zhizn'...] Жизнь растений: в 6 т. Т. 4. Мхи. Плауны. Хвощи. Папоротники. Голосеменные растения. 1978 / Под ред. И. В. Грушвицкого и С. Г. Жилина. М.: Просвещение. 447 с.

References

- Adercas R. von. 1983. Studies of gametophytes of *Matteuccia struthiopteris* (ostrish fern) in culture // Can. Journ. Bot. Vol. 61. № 12. P. 3267–3270.
- Atallah N. M., Banks J. A. 2015. Reproduction and the pheromonal regulation of sex type in fern gametophytes // Front. Plant Sci. Vol. 6. P. 100–107.
- Arnaudova E. M. 2008. Gametofity ravnosporovykh paprotnikov [Gametophytes of equospore ferns]. Saint-Petersberg: Izd. Sankt-Peterburgskogo un-ta. 456 p. (In Russian)
- Banks J. A. 1999. Gametophyte development in ferns // Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. Vol. 50. P. 163–186.
- Barabanshchikova N. S. 2007. Ontogenez gametofitov paprotnikov i ego polivariantnost' na primere nekotorykh predstavitelei roda *Dryopteris* v prirodnykh usloviyakh [Ontogenesis of gametophytes in ferns and its polyvariance on the example of some representatives of the genus *Dryopteris* in natural conditions] // Tr. I Rossiiskoi pteridiologicheskoi konf. i shkoly-seminara po pteridologii (Tomsk–Barnaul, 2007). Tomsk: Izd. Tomskogo un-ta. P. 12–25. (In Russian)
- Derzhavina N. M., Pokrovskaya Z. M. 2011. Biomorfologiya sporofita i ontogenez gametofita *Adiantum capillus-veneris* L. (*Adiantaceae*) // Turczaninovia. T. 14. Issue. 3. P. 131–144. (In Russian)
- Dopp W. 1959. Über eine hemmende und eine fördernde Substanz bei der Antheridienbildung in den Prothallien von *Peridium aquilinum* // Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft. 72. S. 11–24.
- Gureeva I. I. 2006. Podkhody k izucheniiu ontogeneza ravnosporovykh paprotnikov [Approaches to the study of ontogeny of equospore ferns]. Mat. VI Vseros. shkoly-konf. po vodnym makrofitam «Gidrobotanika 2005». Rybinsk: OAO «Rybinskii Dom pechati». P. 87–96. (In Russian)
- Gureyeva I. I., Feoktistov D. S., Kuznetsov A. A. 2018. The formation of the population of the fern *Matteuccia struthiopteris* in the University Grove of Tomsk University. PeerJ Preprints 6:e27302v1
- Haufler Ch. H., Pryer K. M., Schuettpeiz E. et al. 2016. Sex and the single gametophyte: revising the homosporous vascular plant life cycle in light of contemporary research // BioScience. V. 66. № 11. P. 928–937.
- Hornych O., Testo W. L., Sessa E. B., Watkins J. E., Campany C. E., Pittermann J., Ekrt L. 2021. Insights into the evolutionary history and widespread occurrence of antheridiogen systems in ferns // New Phytologist. 229 (1). P. 607–619.
- Khrapko O. V. 1997. Ritmy sezonnogo razvitiia dal'nevostochnykh paprotnikov [The rhythm of seasonal development of Far Eastern ferns] // Komarovskie chteniia. Vladivostok: Dal'nauka. Vyp. 43. P. 245–260. (In Russian)
- Khrapko O. V., Tsarenko N. A. 2015. Adaptivnyye strategii dvukh vidov semeistva *Onocleaceae* [Adaptive strategies of two species of the family *Onocleaceae*] // Sibirskiy Ekologicheskii Zhurnal. T. 2. P. 185–192. (In Russian)
- Klekowski E. 1988. Progressive cross- and self-sterility associated with aging in fern clones and perhaps other plants // Heredity. 61. P. 247–253.
- Krasnaia kniga Kurskoi oblasti: redkie i ischezaiushchie vidy zhiivotnykh, rastenii i gribov [Red Data Book of the Kursk Region: rare and endangered species of animals, plants and fungi]. 2017. Калининград; Курск: ИД РОСТ-ДООАФК. 380 p. (In Russian)

- Lloyd R. M. 1974. Reproductive biology and evolution in the Pteridophyta // Ann. Mo. Bot. Gard. Vol. 61. № 2. P. 318–331.
- Nayar B. K., Kaur S. 1969. Types of protallian development in homosporous ferns // Phytomorphology. Vol. 19. № 2. P. 179–188.
- Nekhlyudova M. V., Filin V. R. Strausnik obyknovennyi [Common ostrich] // Biologicheskaya flora Moskovskoi oblasti. Vyp. 9. Ch. 1. 1993. Pod red. V. N. Pavlova, V. N. Tikhomirova. Moscow: Izd-vo MGU. 112 p. (In Russian)
- Poluyanov A. V., Strukov N. O. 2019. Osobennosti polovogo razmno-zheniia i razvitiia strausnika obyknovennogo (*Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod.) v usloviakh urbanizirovannoi srede [Features of sexual reproduction and development of the common ostrich (*Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod.) in an urbanized environment] // AUDITORIUM. № 4 (24). P. 41–47. (In Russian)
- Schneller J. J. 2008. Antheridiogens. In: Ranker T. A., Haufler Ch. (eds.) Biology and evolution of ferns and lycophytes. Cambridge, UK: Cambridge University Press. P. 134–158.
- Schneller J. J., Haufler Ch., Ranker T. A. 1990. Antheridiogen and natural gametophyte populations // American Fern Journ. 80. P. 143–152.
- Shorina N. I. 1994. Ekologicheskaya morfologiya i populatsionnaya biologiya predstavitelei podklasa *Polypodiidae* [Ecological morphology and population biology of representatives of the subclass *Polypodiidae*]: Avtoref. dis. ... dokt. biol. nauk. Moscow. 34 p. (In Russian)
- Shorina N. I. 2001. Populatsionnaya biologiya gametofitov ravnosporovykh *Polypodiophyta* [Population biology of gametophytes of polypodiophyta equospores] // Ekologiya. № 3. P. 182–187. (In Russian)
- Silaeva Zh. G. 2009. Ontogenez gametofitov *Polypodium vulgare* L. [Ontogenesis of gametophytes *Polypodium vulgare* L.] // Mat. mezhdunar. nauch. konf. «Rastitel'nost' Vostochnoi Evropy: klassifikatsiya, ekologiya i okhrana». Bryansk. P. 206–209. (In Russian)
- Suo J., Chen S., Zhao Q., Shi L., Dai Sh. 2015. Fern spore germination in response to environmental factors // Frontiers in Biology. 10 (4). P. 358–376.
- Tanaka J., Yano K., Aya K. et al. 2014. Antheridiogen determines sex in ferns via a spatiotemporally split gibberellin synthesis pathway // Science. V. 346. № 6208. P. 469–473.
- Zhizn' rastenii: v 6 t. T. 4. Mkh. Plauny. Khvoshchi. Paprotniki. Golosemennye rasteniia [Plant life: in 6 vol. Vol. 4. Mosses. Plauns. Horsetails. Ferns. Gymnosperms]. 1978 / Pod red. I. V. Grushvitskogo i S. G. Zhilina. Moscow: Prosveshchenie. 447 p. (In Russian)

Сведения об авторах

Полуянов Александр Владимирович
д. б. н., профессор кафедры биологии и экологии
ФГБОУ ВО «Курский государственный университет», Курск
E-mail: alex_pol_64@mail.ru

Струков Никита Олегович
студент кафедры биологии и экологии
ФГБОУ ВО «Курский государственный университет», Курск
E-mail: boss.struckov@mail.ru

Poluyanov Alexandr Vladimirovich
Sc. D. in Biological Sciences, Professor of the Dpt. of Biology and Ecology
Kursk State University, Kursk
E-mail: alex_pol_64@mail.ru

Strukov Nikita Olegovich
student of the Dpt. of Biology and Ecology
Kursk State University, Kursk
E-mail: boss.struckov@mail.ru