

БИОЛОГИЯ

УДК 582.394: 581.557.24

МИКОТРОФНЫЕ ГАМЕТОФИТЫ ПАПОРОТНИКОВ

© 2014 г.

Е.М. Арнаутова

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург

arnaoutova@mail.ru

Поступила в редакцию 12.05.2014

Дан обзор семейств папоротников, в клетках гаметофитов которых содержатся эндофитные грибы. Это явление характерно для древних и примитивных семейств, что подтверждает теорию о значении эндофитных грибов в переходе растений к наземному существованию.

Ключевые слова: папоротник, гаметофит, эндофитные грибы.

Еще в конце прошлого века было высказано предположение, что переходу водорослевого предка высших растений в условия наземного существования значительно способствовал симбиоз с грибами [1]. Подземную часть древних и примитивных наземных растений представляли корнеподобные ризоиды, которые могли служить для закрепления растения в грунте, но не для питания. Наличие гриба в тканях подземного органа, вероятно, способствовало более интенсивному использованию минеральных веществ, особенно фосфатов, заключенных в бедных питательными веществами субстратах силурийского и девонского периодов. Предполагается, что наличие гриба в тканях подземных органов могло также способствовать повышению устойчивости растений к пересыханию [2]. Первичная функция корней состояла в обеспечении симбиоза с почвенными микроорганизмами, и лишь потом корни приобрели способность самостоятельно усваивать питательные вещества из почвы. Генетические системы, обеспечивающие взаимодействие растений с микоризными грибами, в дальнейшем многократно менялись в связи с вовлечением в симбиоз новых грибов и бактерий.

Папоротники, по причине наличия своеобразного жизненного цикла с двумя независимыми фазами развития – спорофита и гаметофита – занимают особое положение в мире растений и в эволюционной истории растительного царства. У спорофитов папоротников наличие микоризы в корнях известно для представителей многих семейств, хотя исследователи в Китае (провинция Юньнань) установили, что процент мико-

ризных видов среди наземных папоротников значительно ниже, чем у цветковых растений [3, 4]. Мы провели обзор гаметофитов папоротников различных семейств на предмет наличия микоризы и установили, что микоризные грибы присутствуют только в гаметофитах примитивных семейств папоротников, при этом у более продвинутых в филогенетическом смысле семейств микориза в клетках гаметофитов не обнаружена, но может присутствовать в корнях спорофитов.

Нами отмечено наличие микоризных грибов у всех изученных представителей порядка Ophioglossales, которые по внешнему облику и строению резко отличаются от всех современных папоротников и всегда привлекают интерес ботаников. Этот порядок включает в себя наиболее архаичные современные сосудистые растения и составляет довольно изолированную группу, о происхождении и положении которой в системе папоротников не смолкают споры [5]. Открытие гаметофитов Ophioglossaceae было сделано еще в 1854 году В. Гофмейстером, который нашел и описал подземный гаметофит *Botrychium lunaria*. В 1898 году Е.С. Джеффри сумел прорастить на сфагнуме споры *Botrychium virginianum*, но на стадии 7–8 клеток все молодые гаметофиты погибли. В течение почти столетия исследователи пытались прорастить споры Ophioglossaceae на различных питательных средах, чтобы иметь возможность изучить все стадии развития гаметофитов этого необычного семейства, но чаще всего споры не прорастали вовсе или не могли сформировать гаметофит. Позднее была установлена причина гибели гаметофитов – необходимость наличия

эндоситного гриба в тканях. Было доказано, что гаметофит прекращает развиваться на стадии нескольких клеток, если мицелий микоризных грибов не внедряется в клетки проталлия. Подобная ситуация возникает у семян Орхидных, но эту проблему удачно решили, добавляя в питательные среды сахарозу. Используя сахарозу как добавку к неорганической питательной среде, после многолетних экспериментов добились прорастания и развития гаметофитов *Orhioglossaceae* в культуре на минеральных питательных средах без эндоситных грибов [6]. Позже по той же методике были выращены гаметофиты *Ophioglossum*, *Helminthostachys*, *Psilotum* и *Tmesipteris*.

Необходимо отметить, что прорастают споры *Orhioglossaceae* только в темноте. Даже кратковременного облучения светом низкой интенсивности достаточно, чтобы остановить прорастание. Возможно, молодые проталлии получают лучший шанс для заражения микоризным грибом, когда они полностью погружены в почву. Многочисленные находки молодых проталлиев в природе показали, что споры чаще прорастают на уровне расположения корней спорофитов, оказываясь в зоне досягаемости симбиотических грибов. В клетках гаметофитов *Ophioglossum* найдены, в основном, грибы рода *Fusarium*.

Зерен хлорофилла в клетках гаметофитов обычно нет, хотя имеются сообщения о хлорофилле в молодом проталлии или в старом талломе, попавшем на поверхность почвы. Незначительное количество хлорофилла, иногда найденного в молодых проталлиях, недостаточно для независимого роста, и если в природе на стадии первых клеток не происходит внедрения микоризного гриба, то в течение нескольких недель разрушается гранулированное содержимое клеток, и молодой проталлий погибает. Если заражение грибом произошло, то зерна крахмала, многочисленные в споре, постепенно исчезают из клеток, пронизанных эндоситом, и появляются обильные липидные образования.

Зрелые гаметофиты *Orhioglossaceae* описаны как подземные, клубневидные, мясистые, микоризные и бесхлорофилльные, бледно окрашенные, серые, желтоватые или буроватые. Внутреннее строение гаметофитов представителей всех родов *Orhioglossaceae* одинаково: однородная паренхиматозная ткань. Эндоситный гриб присутствует во всех гаметофитах природного происхождения, но распределен по-разному. В гаметофите *Botrychium* заражение ограничено специальной зоной, у других родов гифы найдены повсюду, кроме апикальной зоны. От гифов грибов обычно свободны мери-

стематическая апикальная зона и зона генеративных органов. Ядра клеток, инфицированных гифами гриба, кажутся крупнее и при фиксации окрашиваются ярче. Тело взрослого проталлия покрыто одним-двумя слоями клеток с толстой оболочкой, свободных от гриба, в то время как внутренние клетки обычно заражены. Клетки, которые поражены грибом, теряют крахмал, но при этом обогащаются липидами. Иногда меняется форма зараженной клетки, она варикозно расширяется.

Сходные по строению подземные гаметофиты имеют представители еще двух семейств: *Schizaeaceae* (род *Actinostachys* и частично род *Schizaea*) и *Stromatopteridaceae*.

Помимо подземных микотрофных гаметофитов, найдены и микотрофные наземные гаметофиты в семействах *Marattiaceae*, *Gleicheniaceae*, *Anemiaceae*, *Osmundaceae*, *Dipteriaceae*, *Cheilanthesaceae*. Для представителей этих семейств характерным является присутствие эндоситного гриба в тканях центральной архегонияльной подушки, у представителей *Marattiaceae* гриб определен как *Stigeosporium marattiacearum*, для большинства других семейств характерны грибы рода *Fusarium*. В отличие от гаметофитов *Orhioglossaceae*, наличие эндоситных грибов в клетках не обязательное условие для нормального развития наземного таллома. Однако для гаметофитов вышеперечисленных семейств характерно наличие большого количества зерен крахмала и в клетках центральной подушки, и в клетках архегония. Здесь прослеживается корреляция с массивностью гаметофита и длительностью его жизни. Возможно, что запасные питательные вещества в виде крахмала помогают развитию молодого спорофита. В лабораторных условиях для развития проталлия *Marattiaceae* не требовались ни эндоситные грибы, ни добавки сахаров в питательную среду, как в случае с прорастанием спор *Orhioglossaceae*. Не отмечены и так называемые «пищеварительные клетки», которые имеются у *Orhioglossaceae*, и разрушение клеток грибом. Крахмал и зерна хлорофилла в клетках, занятых мицелием, разрушены, но ядра не повреждены.

У зрелых зеленых, хлорофиллосодержащих талломов семейства *Anemiaceae* присутствие гриба обычно ограничено небольшой зоной на брюшной стороне подушки. Вероятно и в этом семействе эндоситный гриб не является обязательным условием развития проталлия, так как в лабораторных условиях в отсутствие гриба и без добавок сахарозы проталлий нормально развивается. Микоризные грибы были найдены и в тканях молодого спорофита.

Характеристики спорофита семейств Gleicheniaceae и Osmundaceae и палеоботанические находки также указывают на то, что эти семейства древние и весьма примитивные. У этих семейств эндوفитный гриб, подобный тому, что присутствует в гаметофитах Marattiaceae, найден в ризоидах и в частях старого проталлия.

Список литературы

1. Remy W., Taylor T.N., Hass H., Kerp H. Four hundred-million-year-old vesicular arbuscular mycorrhizae // PNAS. 1994. V. 91. P. 11841–11843.
2. Pirozinski K.A., Malloch D.W. The origin of land plants: a matter of mycotrophism // BioSystems. 1975. V. 6. № 3. P. 153–164.
3. Zhang Y., Guo L.-D., Liu R.-J. Arbuscular mycorrhizal fungi associated with common pteridophytes in Dujiangyan southwest China // Mycorrhiza. 2004. V. 14. P. 25–30.
4. Zhi-wei Z. The arbuscular mycorrhizas of pteridophytes in Yunnan, southwest China: evolutionary interpretations // Mycorrhiza. 2000. V. 10. P. 145–149.
5. Арнаутова Е.М. Гаметофиты равноспоровых папоротников. СПб.: Изд-во С.-Петербургского университета, 2008. 454 с.
6. Whittier D.P. Gametophytes of *Botrychium dissectum* as grown in sterile culture // Bot. Gaz. 1972. V. 133. P. 336–339.

MYCOTROPHIC FERN GAMETOPHYTES

E.M. Arnautova

This paper is an overview of the families of ferns, in which gametophyte cells contain endophytic fungi. This phenomenon is characteristic of ancient and primitive families, which supports the theory of the significance of endophytic fungi in the transition of plants to land.

Keywords: fern, gametophyte, endophytic fungi.

References

1. Remy W., Taylor T.N., Hass H., Kerp H. Four hundred-million-year-old vesicular arbuscular mycorrhizae // PNAS. 1994. V. 91. P. 11841–11843.
2. Pirozinski K.A., Malloch D.W. The origin of land plants: a matter of mycotrophism // BioSystems. 1975. V. 6. № 3. P. 153–164.
3. Zhang Y., Guo L.-D., Liu R.-J. Arbuscular mycorrhizal fungi associated with common pteridophytes in Dujiangyan southwest China // Mycorrhiza. 2004. V. 14. P. 25–30.
4. Zhi-wei Z. The arbuscular mycorrhizas of pteridophytes in Yunnan, southwest China: evolutionary interpretations // Mycorrhiza. 2000. V. 10. P. 145–149.
5. Arnautova E.M. Gametofity ravnosporovyh paporotnikov. SPb.: Izd-vo S.-Peterburgskogo un-ta, 2008. 454 s.
6. Whittier D.P. Gametophytes of *Botrychium dissectum* as grown in sterile culture // Bot. Gaz. 1972. V. 133. P. 336–339.