

ANNA PACYNA

ZARODNIKI I PRZEDROŚLA WIDŁAKÓW

W trakcie badań taksonomicznych nad sekcją *Complanata* rodzaju *Lycopodium*, wyróżnianej obecnie jako osobny rodzaj *Diphasium*, zetknęłam się z licznymi problemami związanymi z budową zarodników i przedrośli widłaków, oraz sposobem i warunkami ich rozwoju. Literatura dotycząca tych zagadnień nie jest zbyt obszerna, lecz jednak o wiele bogatsza, niżby się wydawało. Jest ona rozproszona w niemieckich i amerykańskich czasopismach, przy czym wiele z nich bardzo trudno lub wcale nie można osiągnąć w kraju. Ponieważ całość zagadnienia, a zwłaszcza wyniki ostatnich badań amerykańskich nad rozwojem przedrośli są niezmiernie ciekawe, sądzę, że pożytecznie będzie streścić je na tym miejscu. Przedstawione tu dane w dużej części ograniczać się będą do wymienionej powyżej grupy widłaków.

Zarodniki widłaków są okrągławe i posiadają charakterystyczną ornamentację, w postaci siatkowato ułożonych listewek (*muri*). W obrębie poszczególnych sekcji, zarodniki różnych gatunków są do siebie bardzo podobne, często nie do odróżnienia (Wilson 1934 sec. Wilce 1965, Wilce 1965). W sekcji *Complanata* zarodniki posiadają ornamentację na obu powierzchniach. Rzeźba występuje na całej powierzchni strony dystalnej, natomiast na stronie proksymalnej znajduje się trójpromienista blizna, a wokół niej pole pozbawione rzeźby (ryc. 1). Rzeźba występuje na tej stronie tylko w partii obwodowej. Wymiary zarodników różnych gatunków z sekcji *Complanata* są bardzo podobne, zawarte w granicach trzydziestu kilku mikronów, z 2—2,5 mikrona wysokim muri. Jedynie zarodniki *L. alpinum* różnią się nieco większą od innych średnicą. Wyniki dokładnych pomiarów wielkości zarodników podaje Wilce (1965).

Błona zarodnika posiada skomplikowaną budowę. Ona to powoduje, że kiełkowanie zarodnika jest tak długotrwałym procesem. Budowa tych błon u widłaków nie jest do dziś jeszcze całkowicie wyjaśniona, a wszelkie badania wykonywano jedynie u *L. clavatum*. Barrows (1935a) wyróżnił w ścianie zarodnika 3 warstwy. Zewnętrzna warstwą jest woskowa kutikula, odporna na działanie wody. Warstwa środkowa — najgrubsza, krzemionkowa, chroni zarodnik przed wniknięciem bakterii i grzybów. Wewnętrzna warstwa jest celulozowa. Jest to niewątpliwie ta warstwa, którą inni autorzy nazywają intyną. Trudno natomiast stwierdzić, czy pozo-

stałe 2 warstwy można określić jako egzynę, wyróżnianą przez innych badaczy. Afzelius, Erdtman i Sjöstrand (1954), badając pod mikroskopem elektronowym błonę zarodników *L. clavatum*, stwierdzili, że zbudowana jest ona przynajmniej z 3 warstw, przy czym w obrębie egzyny zaznaczają się 2 warstwy.

Jeszcze bardziej skomplikowana jest chemiczna budowa błon. Zetsche i Huggler (1928) wyróżnili w błonach zarodników *L. clavatum* sporoninę. Wobec dużego podobieństwa do polleniny zawartej w błonach pyłków, substancję wysycającą zarówno błony zarodników, jak i ziarn pyłków, określono wspólnym terminem sporopolleniny. Pomimo licznych badań (Zetsche, Huggler 1928, Zetsche, Vicari 1931, Shaw, Yeadon 1964) natura sporopolleniny nie została całkowicie wyjaśniona. Jest to substancja bardzo odporna na działanie wysokich temperatur (Zetsche, Kälén 1932) oraz czynników chemicznych. Barrows (1935a) wykazał, jak bardzo są błony zarodników odporne na działanie wody. Przez 5 miesięcy przetrzymywał jedną próbkę zarodników w wodzie, a drugą w suchym środowisku. Po tym okresie zawartość wody w zarodnikach obu próbek nie wykazywała prawie żadnej różnicy.

Zawartość sporopolleniny w zarodnikach *L. clavatum* jest dość znaczna — 23,8% wg Zetschego i Hugglera (1928) i 23,4% wg Kwiatkowskiego i Lubliner-Mianowskiej (1957). Kwiatkowski i Lubliner-Mianowska (1957) przypuszczają, że sporopollenina jest wytworem polimeryzacji terpenów.

Treść zarodnika zawiera dużo oleju występującego w postaci kropli. O oleju tym wspomina Barrows (1935a) i Wilce (1965), jednak żaden z autorów nie wypowiada się co do jego natury. Wilce (1965) uważa, że duża zawartość oleju charakteryzuje dobrze wykształcone zarodniki. Natomiast poronione, jeżeli w ogóle posiadają treść, odznaczają się brakiem w niej kropeł oleju.

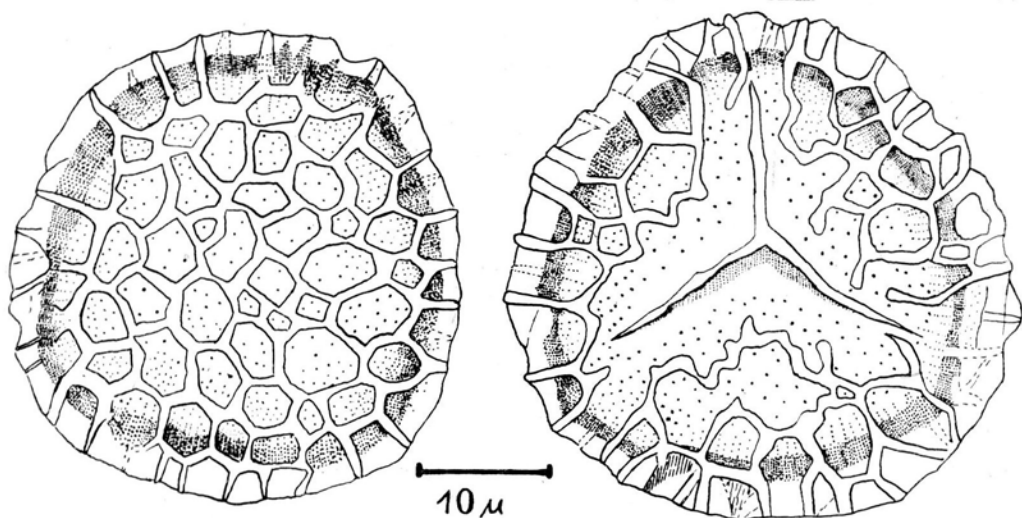
Poznanie gametofitów widłaków natrafiało na duże trudności. Zwłaszcza podziemne gametofity trudno było znaleźć w przyrodzie, a laboratoryjna ich hodowla, była do niedawna bardzo uciążliwa. Do dziś przedrośla wielu gatunków pozostały nieznane. Dotychczasowe wiadomości o przedroślach widłaków zawdzięczamy takim badaczom jak Treub (1884, 1886, 1888a, 1888b, 1890a, 1890b, 1890c — sec. Freeberg, Wetmore 1957), Goebel (1887 sec. Freeberg, Wetmore 1957), Bruchmann (1885, 1898, 1908, 1910), Lang (1899), Barows (1935a, 1935b), Eames (1942), Freeberg i Wetmore (1957) oraz Freeberg (1962).

Gametofity widłaków są dość zróżnicowane, różnią się zarówno kształtem i budową, jak i sposobem życia. Nie wszystkie widłaki są całkowicie saprofityczne. Istnieje grupa gatunków, u której część przedrośla wystaje ponad powierzchnię ziemi i zazielenia się. Bruchmann (1898) wyróżnił 5 zasadniczych typów gametofitów.

Pośród gatunków sekcji *Complanata* znamy tylko przedrośla *L. complanatum*, które badał Bruchmann (1898, 1908). Znalazł on również (Bruchmann 1898) fragment przedrośla *L. alpinum* i stwierdził, że jest tego samego typu co *L. complanatum*. Wilce (1965) sugeruje, że szereg przedrośli, które Spessard (1917), Stokey i Starr (1924) oraz Eames (1942) podają z Ameryki jako przedrośla *L. complanatum*, należą do *L. tristachyum*, które w Ameryce jest bardziej pospolite od *L. com-*

planatum. Przy rozpoznawaniu gametofitów na podstawie młodych sporofitów, które są do siebie bardzo podobne, łatwo o pomyłkę, zwłaszcza w przypadku wymienionych powyżej gatunków. Na podstawie morfologicznego podobieństwa sporofitów gatunków sekcji *Complanata*, przypuszcza się, że przedrośla ich są również do siebie bardzo podobne.

Gametofit *L. complanatum* jest bulwiasty o stożkowatym kształcie, całkowicie saprofityczny i pozbawiony chlorofilu. Długość jego wynosi przeciętnie 8 mm, a szerokość 4 mm. Największe przedrośla oglądane przez Bruchmanna (1898) miały 12 mm długości i 5 mm szerokości. Na szczycie znajduje się koronka, którą tworzą skupienia rodni i plemni. W zasadzie gametofity te są obupłciowe, ale spotyka się nieraz okazy wyłącznie ze skupieniami plemni (Bruchmann 1898). Młode



Ryc. 1. Morfologia zarodnika *Lycopodium complanatum* L. (wg Wilce 1965)

gametofity mają barwę białą, a z wiekiem żółkną. Starsze okazy są żółtawo-brunatne lub brązowe. Przedrośle rozwija się głęboko pod ziemią — 3 do 10 cm, a w skrajnych przypadkach nawet do 20 cm (Eames 1942).

W wewnętrznej budowie wegetatywnej części przedrośla zaznaczają się 4 warstwy (ryc. 2):

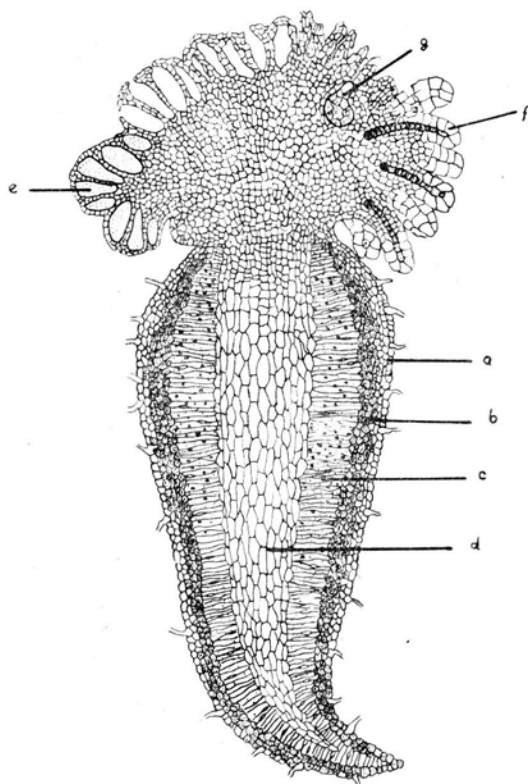
1) epiderma, o silnie skutynizowanych zewnętrznych ścianach, wytwarzająca włosniki,

2) warstwa korowa utworzona z kilku szeregów (w najszerszym miejscu 8) jajowatych komórek, charakteryzujących się dużą zawartością strzępek grzyba wewnątrz komórek,

3) warstwa palisadowa, którą tworzy jeden szereg, silnie wydłużonych w kierunku prostopadłym do powierzchni przedrośla, komórek. Spełnia ona rolę magazynującą. Grzyb występuje w tej warstwie mniej obficie i nie wnika do wnętrza komórek. Strzępki jego wciskają się pomiędzy komórki.

4) parenchymatyczny rdzeń centralny.

Brak jeszcze ostatecznych danych o przynależności systematycznej endofitycznych grzybów w przedroślach. Treub (1884 sec. Bruchmann 1898) podał u *L. cernuum* grzyba jako „przypuszczalnie *Pythium*”. Lang (1899) podał u *L. clavatum* komórczaka z *Perenosporaceae*. Bruchmann (1885) stwierdził u *L. annotinum* przedstawiciela *Phycomycetes* („Pilze aus der Klasse der Chytridien”), natomiast Goebel (1887 sec. Bruchmann 1898) również u *L. annotinum* znalazł grzyba,



Ryc. 2. Przekrój przez przedrośle *Lycopodium complanatum* L. (pow. 26×). a — epiderma, b — warstwa korowa, c — warstwa palisadowa, d — rdzeń centralny, e — plemnica, f — rodnia, g — młody zarodek (wg Bruchmanna 1898)

którym jest przypuszczalnie *Pythium*. Spessard (1922) zaobserwował w przedroślach *L. lucidulum* i *L. obscurum* var. *dendroideum* grzyba, którego organy rozmnażania przypominają *Pythium*, natomiast części wegetatywne wskazują raczej na *Ascomycetes*. Autor wątpił więc, żeby to było *Pythium*. Barrows (1935b) stwierdził u *L. obscurum* zarówno grzyba z septami (a więc raczej *Ascomycetes*), jak i bez sept, co wskazywałoby na przedstawiciela *Phycomycetes*. Freeberg (1962) podał u *L. obscurum* grzyba z septami, a więc workowca.

Wyniki badań tych kilku autorów są różne. Być może, że z przedroślami różnych gatunków współżyją różne grzyby, ale może również grzyb nie jest ściśle przywią-

zany do określonego gametofitu. Na to wskazywałyby doświadczenia Freeberga (1962), który grzybem wyizolowanym z przedrośla *L. obscurum* z dobrym wynikiem zainfekował przedrośla *L. complanatum*, *L. selago* i *L. cernuum*.

Rola grzyba nie jest dziś jeszcze w pełni wyjaśniona. Wiadomo, że gametofit czerpie z grzyba substancje odżywcze. Kiełkujący z zarodnika gametofit może żyć samodzielnie jedynie do stadium kilku komórek (Bruchmann 1910). Dalszy rozwój bez udziału grzyba jest niemożliwy.

Burgeff (1938) określił typ mikorozy endotroficznej u *L. complanatum* jako chyalofagia. Strzępki grzyba nie są w tym przypadku trawione przez gametofit, lecz grzyb ze strzępek połączonych bezpośrednio z grzybnią glebową, wydziela wprost do komórek gospodarza rozpuszczalne substancje odżywcze. Nie wiadomo jakiego typu substancje są przekazywane. Rozpuszczalnych węglowodanów, z których może korzystać przedrośle, nie ma w glebie wcale, lub są w niewystarczającej ilości. Freeberg (1962) przypuszczał, że grzyb rozszczepia znajdujące się w humusie nierozpuszczalne węglowodany na bardziej przyswajalne związki, z których korzysta gametofit. Schaede (1967) przypuszczał natomiast, że substancją przekazywaną przez grzyba jest glikogen.

Wiele nie wyjaśnionych dotąd problemów mogłyby rozstrzygnąć badania hodowanych sztucznie przedrośli. Hodowla taka była dawniej bardzo trudna ze względu na długi okres rozwoju przedrośla i współżycie z grzybem.

Do kiełkowania zarodników potrzebny jest okres kilku lat. Eames (1942) podał dla *L. obscurum*, *L. clavatum*, *L. complanatum*, *L. lucidulum* i *L. annotinum* okres 2—3 lat, a Bruchmann (1910) dla *L. clavatum* i *L. annotinum* 6—7 lat. Przez ten czas zarodniki dostają się z powierzchni ziemi w głąb gleby, wpłukiwane coraz niżej przez wodę opadową, z drugiej zaś strony przyrasta ponad nimi tworząca się z biegiem lat nowa warstwa humusu. Długotrwały okres spoczynku zarodników spowodowany jest grubością ich błon i silną kutynizacją. Utrudnia to wniknięcie wody do wnętrza zarodnika, bez czego kiełkowanie jest niemożliwe. Musi więc w jakiś sposób zostać uszkodzona błona zarodnika. Eames (1942) i Kukkonen (1967) zwrócili uwagę na liczne występowanie przedrośli na pożarzyskach. Freeberg i Wetmore (1957) sugerują, że wysoka temperatura jest w tym wypadku czynnikiem uszkadzającym błony zarodników i umożliwiającym ich kiełkowanie. Rozwój gametofitów aż do osiągnięcia dojrzałości trwa jeszcze dłużej. Eames (1942) podał okres 10—15 lat, podobnie Bruchmann (1910) 12—15 lat. Organy rozmnażania tworzą się przez kilka lat i na jednym gametoficie często spotyka więcej niż jeden sporofit. Bruchmann (1908) podał częste przypadki 2 lub 3 sporofitów na jednym gametoficie, a Eames (1942) nawet 7 na jednym okazałym przedroślu.

Ostatnio otwarła się nowa droga eksperymentalnych badań gametofitów. Freeberg i Wetmore (1957) dzięki specjalnym zabiegom (bodźce mechaniczne, chemiczne i termiczne) potrafili skrócić czas kiełkowania zarodnika do 4—6 tygodni, a otrzymane gametofity, hodowane dalej na pożywkach osiągały dojrzałość po 4—5 miesiącach. Wyniki tej hodowli były zaskakujące. Okazało się, że wyhodowane przez nich na organicznej pożywce (bez uczestnictwa grzyba) przedrośla *L. complanatum* var. *flabelliforme*, *L. obscurum* i *L. selago* wytworzyły postacie

przedrośla jednego typu — nitkowate, gęsto rozgałęzione, zazieleniające się na świetle. Wyrósł natomiast w naturze przedrośla tych gatunków różnią się między sobą barwą i kształtem. Autorzy ci przypuszczali, że mięsista struktura przedrośla typu *L. complanatum* zależna jest od obecności w jego tkankach grzyba, który dostarcza węglowodanów, gdyż przy zwiększającym się stężeniu sacharozy w pożywce, rozgałęzienia grubiały. Przypuszczenia te zostały potwierdzone przez Freeberga (1962), który wyhodował przedrośle *L. complanatum* z wprowadzonym grzybem, wyizolowanym z przedrośla *L. obscurum*. Otrzymane przedrośle było mięsiste i identyczne z przedroślami *L. complanatum* rosnącymi w naturze.

Instytut Botaniki Uniwersytetu Jagiellońskiego, Zakład Taksonomii Roślin i Fitogeografii

LITERATURA

- Afzelius B., G. Erdtman, F. Sjöstrand, 1954. *On the fine structure of the outer part of the spore wall of Lycopodium clavatum as revealed by the electron microscope*. Svensk Bot. Tidskr., 48, 1, 155—162.
- Barrows F. L., 1935a. *Propagation of Lycopodium. I. Spores, cuttings and bulbis*. Contrib. Boyce Thompson Inst., 7, 267—294.
- Barrows F. L., 1935b. *Propagation of Lycopodium. II. Endophytic fungus in gametophyte and sporophyte*. Contrib. Boyce Thompson Inst., 7, 295—309.
- Bruchmann H., 1885. *Das Prothallium von Lycopodium*. Bot. Centralbl., 21, 23—28.
- Bruchmann H., 1898. *Über die Prothallien und die Keimpflanzen mehrerer europäischer Lycopodium*. Str. 119+7 tab. Gotha, F. A. Perthes.
- Bruchmann H., 1908. *Das Prothallium von Lycopodium complanatum*. Bot. Zeit., 66, 169—181.
- Bruchmann H., 1910. *Die Keimung der Sporen und die Entwicklung der Prothallien von Lycopodium clavatum, L. annotinum, und L. selago*. Flora, 101, 220—267.
- Burgeff H., 1938. *Mycorhiza*. W: F. Verdoorn Manual of Pteridology. Str. 159—192. The Hague, Martinus Nijhoff.
- Eames A. J., 1942. *Illustrations of some Lycopodium gametophytes*. Am. Fern Journ., 32, 1—12.
- Freeberg J. A., 1962. *Lycopodium prothalli and their endophytic fungi as studied in vitro*. Am. Journ. Bot., 49, 530—535.
- Freeberg J. A., R. H. Wetmore, 1957. *Gametophytes of Lycopodium as grown in vitro*. Phytomorphology, 7, 204—217.
- Goebel K., 1887. *Über Prothallien und Keimpflanzen von Lycopodium inundatum*. Bot. Zeit., 45, 164—168; 177—190.
- Kukkonen I., 1967. *Studies on the variability of Diphasium (Lycopodium) complanatum*. Ann. Bot. Fenn., 4, 4, 441—470.
- Kwiatkowski A., K. Lubliner-Mianowska, 1957. *Badania składu chemicznego pyłku. II. Badania blon pyłkowych*. Acta Soc. Bot. Pol., 26, 3, 501—514.
- Lang W. H., 1899. *The prothallus of Lycopodium clavatum*. Ann. Bot., 13, 279—318.
- Schaefer R., 1967. *Symbiozy roślinne*. Str. VIII+311. Warszawa, PWRiL.
- Shaw G., A. Yeadon, 1964. *Chemical studies on the constitution of some pollen and spore membranes*. Grana palyn., 5, 2, 247—252.
- Spessard E. A., 1917. *Prothallia of Lycopodium in America*. Bot. Gaz., 63, 66—76.
- Spessard E. A., 1922. *Prothallia of Lycopodium in America*. Bot. Gaz., 74, 392—412.
- Stokey A. G., A. N. Starr, 1924. *Lycopodium prothallia in western Massachusetts*. Bot. Gaz., 77, 80—88.
- Treub M., 1884. *Études sur les Lycopodiacees. I. Le prothalle du Lycopodium cernuum L.* Ann. Jard. bot. Buitenz., 4, 107—138.
- Treub M., 1886. *Études sur les Lycopodiacees. II. Le prothalle du Lycopodium phlegmaria L.* Ann. Jard. bot. Buitenz., 5, 87—114.

- Treub M., 1888a. *Études sur les Lycopodiacees. IV. Le prothalle du Lycopodium salakense.* Ann. Jard. bot. Buitenz., 7, 141—146.
- Treub M., 1888b. *Études sur les Lycopodiacees. V. Les prothalles des Lycopodium carinatum, nummularifolium et hippuris.* Ann. Jard. bot. Buitenz., 7, 146—150.
- Treub M., 1890a. *Études sur les Lycopodiacees. VI. L'embryon et la plantule du Lycopodium cernuum L.* Ann. Jard. bot. Buitenz., 8, 1—15.
- Treub M., 1890b. *Études sur les Lycopodiacees. VII. Les tubercles radicaux du Lycopodium cernuum L.* Ann. Jard. bot. Buitenz., 8, 15—23.
- Treub M., 1890c. *Études sur les Lycopodiacees. VIII. Considerations theoriques.* Ann. Jard. bot. Buitenz., 8, 23—27.
- Wilce J. H., 1965. *Section Complanata of the genus Lycopodium.* Beih. z. Nova Hedwigia, 19, IX+1—123.
- Wilson L. R., *The spores of the genus Lycopodium in the United States and Canada.* Rhodora, 36, 421, 13—19.
- Zetsche F., K. Huggler, 1928. *Untersuchungen über Membran der Sporen und Pollen. I. 1. Lycopodium clavatum L.* Justus Libigs Ann. Chem., 461, 89—108.
- Zetsche F., O. Kälin, 1932. *Untersuchungen über die Membran der Sporen und Pollen. IX. Das thermische Verhalten der Sporopollenine.* Helv. Chim. Acta, 15, 670—674.
- Zetsche F., H. Vicari, 1931. *Untersuchungen über die Membran der Sporen und Pollen. II. Lycopodium clavatum L. 2.* Helv. Chim. Acta, 14, 58—62.