

GAMETOFITUL LA PTERIDOFITELE LEPTOSPORANGIATE

Liliana Cristina SOARE ¹



În grupul leptosporangiateelor (*Leptosporangiatae*) sunt incluse pteridofitele (ferigile) la care creșterea axelor, a frunzelor și dezvoltarea sporangilor se face pornind de la o singură celulă inițială (GRINȚESCU, 1985; SITTE și colab. 1999). Circa 90% din pteridofite sunt reprezentate de leptosporangiate, răspândite pe toate continentele, dintre care în România vegetează specii din genurile: *Asplenium*, *Athyrium*, *Dryopteris*, *Polypodium*, *Pteridium*, *Thelypteris* etc.

În ciclul de viață, ferigile prezintă o alternanță de două generații: un sporofit pe care se formează spori și un gametofit (protal) pe care se formează gameți. Atât în mediul natural, cât și *in vitro*, pe parcursul diferențierii, de la stadiul de spor până la stadiul de protal matur, gametofitul ferigilor leptosporangiate trece prin următoarele stadii: filament protalian, placă (lamă) protaliană spatulată și protal cordat cu organe reproducătoare masculine – anteridii și feminine - arhegoane.

Filamentul protalian. În urma germinației sporului, respectiv în urma primei diviziuni a acestuia, se formează inițial un rizoid care străbate învelișul sporal, așa cum a fost observat la *Adiantum* sp. (NAYAR, 1962), *Cheilanthes* sp. (NAYAR, 1963), *Notholaena* sp. și *Pellaea* sp. (NAYAR și BAJPAI, 1964), *Bolbitis* sp. și *Egenolfia* sp. (NAYAR și KAUR, 1965), etc și o celulă apicală. Rizoidul este hialin, de obicei lipsit de plastide. Celula apicală, rămasă încă în învelișul sporal, este de obicei bogată în incluziuni lipidice, respectiv picături lipidice de culoare galbenă (NAYAR și BAJPAI, 1964).

Celula apicală se divide și se formează un filament protalian alcătuit dintr-un număr variabil de celule: 2-3 la *Adiantum bausei* (NAYAR, 1962), 4-6 la *Adiantum* sp. (NAYAR, 1962) și *Cheilanthes* sp. (NAYAR, 1963), 4-10 la *Pellaea* sp și *Notholaena* sp. (NAYAR și BAJPAI, 1964), 3-6 la *Bolbitis* sp. și *Egenolfia* sp. (NAYAR și KAUR, 1965), etc. În condiții favorabile de creștere celulele filamentului sunt cilindrice și au numeroase cloroplaste. La unele specii, ca de exemplu la *Notholaena sinuata* celulele filamentului sunt foarte scurte. Celula bazală a filamentului poate purta doi sau mai mulți rizoizi, iar celulele următoare diferențiază de asemenea rizoizi. Rizoizii sunt hialini, lipsiți de cloroplaste și au o bază dilatată (NAYAR, 1963). La unele specii cum sunt *Notholaena sinuata*, *Pellaea doniana* celula bazală a filamentului se poate divide

¹Universitatea din Pitești.

longitudinal de timpuriu, astfel încât se formează câte două filamente protaliene dintr-un singur spor.

În condiții de densitate crescută a filamentelor rezultate în urma germinării sporilor, celulele acestora sunt mult alungite. Ramificarea filamentului a fost observată de asemenea ocazional la *Bolbitis* și *Egenolfia*, în special în culturile dense (NAYAR și KAUR, 1965). În rare cazuri, formarea filamentului protalian poate precede formarea primului rizoid sau, în unele cazuri, nu se formează rizoizi până ce filamentul nu are trei sau patru celule (NAYAR și KAUR, 1965).

Placa (lama) protaliană spatulată. După ce formarea filamentului protalian s-a încheiat începe diferențierea plăcii protaliene. La unele specii (*Cheilanthes*) formarea plăcii (lamei) protaliene este inițiată prin diviziunea longitudinală a unor celule distale ale filamentului. Celula terminală a filamentului se divide longitudinal și una din celulele fiice se divide printr-un perete oblic rezultând o celulă meristematică în formă de pană sau ic. La *Adiantum bausei*, *A. tenerum*, *A. farleyense* toate celulele filamentului, inclusiv celula bazală, se divid longitudinal, în timp ce la alte specii regiunea bazală a filamentului rămâne uniseriată (NAYAR, 1962).

Celulele regiunii anterioare devin mult mai mici decât cele din care se formează. Rizoizi superficiali se diferențiază în regiunea posterioară a plăcii protaliene, pe fața inferioară. Regiunea anterioară a protalului se extinde ulterior la o lățime de 3-4 celule, protalul devenind spatulat.

Când celula apicală se formează de timpuriu, ea are o activitate lentă și creșterea protalului este difuză fiind produsă mai ales de mărirea și creșterea tuturor celulelor plăcii protaliene. În multe cazuri nu se formează o celulă apicală, protalele fiind ameristice în stadiile timpurii de dezvoltare. În alte cazuri, celula apicală se formează, dar după o perioadă de funcționare lentă încetează treptat să fie activă și își poate pierde identitatea, făcând protalul ameristic.

Protalul cordat. Tinerele protale, ameristice sau dezvoltate din activitatea unei celule apicale meristemice, vor avea curând o regiune anterioară scobită și ulterior cordată. Când apexul protalului devine cordat celula meristematică apicală este înlocuită de un meristem multicelular. În cazul protalelor ameristice celulele care mărginesc scobitura devin meristemice constituind un meristem multicelular alcătuit din câteva celule alungite paralel cu axa longitudinală a talului, cu un conținut protoplasmatic dens. Prin activitatea zonelor laterale ale acestui meristem multicelular se vor forma părțile laterale ale protalului, numite aripi. Celulele din spatele meristemului apical se divid în plan paralel cu substratul inițiind formarea unei creste mediane pluristratificate.

Protalele mature sunt cordate, cu aripile ondulate sau sinuoase, unistratificate, și cu regiunea mediană pluristratificată. Uneori, protalele mature se pot alungi cu vârsta, ca de exemplu la *Egenolfia vivipara*, la care protalul este de 2-3 ori mai lung decât lat

(NAYAR și KAUR, 1965). Pe fața inferioară protalul prezintă gametangii masculine - anteridii, gametangii feminine - arhegoane și rizoizi. Protalele unor specii diferențiază diferite tipuri de trihomi.

Suprafața gametofitului este, în general, lipsită de cuticulă, dar prezența acesteia a fost observată de către BIERHORST (1967) la *Schizaea dichotoma*. Un înveliș lipidic (sau probabil ceară cuticulară) a fost observat pe suprafața gametofitului tânăr de *Adiantum* de către WADA și STAEHELIN (1981), iar în anul 1986 ATTREE și SHEFFIELD au raportat prezența unui strat subțire de material, aparent cuticular, pe suprafața gametofitului de *Pteridium*.

Anteridiile. Sunt superficiale și se diferențiază în treimile centrală și inferioară ale protalului. Cu unele excepții (STOKEY, 1951), majoritatea filicatelor avansate produc anteridii în care țesutul spermatogen este înconjurat de un perete alcătuit din trei celule: o celulă inel proximală sau bazală, o celulă inel distală și o celulă capac. Acest perete înconjură o celulă centrală, care prin diviziuni mitotice dă naștere unui țesut spermatogen alcătuit din celule mame ale spermatozoizilor (anterozoizilor), din care se vor forma spermatozoizii (anterozoizii).

Anteridiile au formă subhemisferică până la ovoidă la *Bolbitis* și *Egenolfia* (NAYAR și KAUR, 1965), globuloasă la *Cheilanthes* (NAYAR, 1963), etc. Celula capac este situată apical și ocazional poate fi divizată în două printr-un perete median vertical, ca de exemplu la *Adiantum* sp., *Cheilanthes* sp. În timpul deschiderii anteridiei celula capac se detașează pe o parte. Curând aceasta se zbârcește, dar rămâne atașată pentru un timp de restul anteridiei (NAYAR, 1963). Celula bazală are formă de pâlnie, disc, cilindru. Peretele bazal al celulei centrale proemină în celula bazală, dar nu până la baza acesteia, astfel încât celula bazală are formă de farfurie. Rar anteridiile sunt distinct pedicelate, ca de exemplu la *Egenolfia sinensis*, pedicelul fiind scurt, unicelular și în formă de disc (NAYAR și KAUR, 1965).

Anteridiile se deschid sub influența presiunii exercitate de celulele ineliforme (proximală și distală) mult umflate, datorită substanțelor mucilaginoase pe care le conțin. Celula capac se desprinde, celulele spermatogene ies din anteridie, ajung în apă și eliberează spermatozoizii – gameții masculini (GRINȚESCU, 1985).

Spermatozoizii (anterozoizii) sunt eliberați din anteridie spiralați și cu o membrană invizibilă fără colorare. Au formă conică și corpul răsucit în 2,5-3 spirale. În timpul rotirii spermatozoidului de-a lungul unei spirale neregulate, vezicula plasmatică este pierdută și spermatozoidul se alungește devenind 4-5 spiralat. Aparatul motor al acestuia conține 40-50 flageli.

Arhegoanele. Se diferențiază în treimea superioară a protalului, în spatele scobiturii. Prezintă o parte ventrală, cufundată în protal și un gât, care iese la suprafața protalului. Gâtul arhegonial este alcătuit din patru șiruri de celule. În partea ventrală a

arhegonului se află oosfera, iar deasupra acesteia celula ventrală. În canalul gâtului arhegonial se află o celulă a canalului care conține două sau trei nuclee. În celulele gâtului arhegonial și în cele ale protalului care formează partea ventrală a arhegonului se pot observa vacuole și cloroplaste. Odată cu maturarea oosferei celula canalului și celula ventrală se gelifică dând naștere unui mucilagiu care facilitează pătrunderea spermatozoizilor.

Rizoizii. Protalul matur prezintă numeroși rizoizi unicelulari diferențiați în treimile mijlocie și inferioară, cu rol în fixare și absorbție. Formarea rizoizilor constituie un bun exemplu al modului în care diviziunile și diferențierea au loc în acest sistem (DYER, 1979). Astfel, formarea rizoidului este precedată de migrarea nucleului și a citoplasmei într-o poziție excentrică, anterior mitozei și diviziunii inegale a citoplasmei (DYER și KING, 1979). În timpul dezvoltării timpurii a rizoidului, nucleul acestuia migrează din partea bazală a celulei în partea care se extinde. În timpul fazei de alungire activă, nucleul este situat la aproximativ 100μm în spatele apexului (PARTON și colab., 2000). Experimentele efectuate asupra gametofitelor de *Onoclea sensibilis*, care au fost crescuți în condiții variate de iluminare și ioni în mediu, au arătat că există o interdependență clară între celulele protaliene cloroplastice și funcționarea rizoizilor, astfel încât creșterea și dezvoltarea rizoizilor este complet dependentă de livrările interne de produși de fotosinteză, iar conversia filamentului unidimensional în protal bidimensional necesită cationi monovalenți care sunt furnizați prin absorbție de către rizoizi (RACUSEN, 2002). Rizoizii protalieni diferă de perii absorbantți ai cormofitelor prin faptul că sunt separați de celula care i-a produs (ȘERBĂNESCU-JITARIU și TOMA, 1980). Cercetările efectuate asupra protalelor de la *Ceratopteris* au arătat că diviziunea asimetrică a celulelor protaliene în urma căreia se formează rizoizii este indusă de iradierea continuă cu lumină albă sau de o scurtă iradiere cu lumină roșie, iar dezvoltarea ulterioară a acestora este influențată de lumina roșie sau albastră (MURATA și SUGAI, 2000).

Trihomii protalieni. Numiți și papile sau peri papilați, trihomii protalieni se formează la unele specii după stadiul de filament protalian, în timp ce la altele (*Bolbitis presliana*, *B. heteroclita*, etc) aceștia se formează în stadiul de protal cordat. Trihomii pot fi unicelulari sau pluricelulari. La *B. presliana*, ca de altfel la multe *Aspidiaceae* (STOKEY, 1951; NAYAR și KAUR, 1963, 1964; NAYAR și CHANDRA, 1963) trihomii unicelulari produc o secreție extracelulară. La *Bolbitis semicrodata* și *B. subcrenata* perii pluricelulari au formă de crosă. Aceștia sunt alcătuiți din 2-3 celule, celula apicală fiind evident umflată și cu un conținut dens, brun-închis. Uneori perii au toate celulele umflate, fiind moniliformi. La *Egenolfia sinensis* au fost observați peri pluricelulari, alcătuiți din 3-5 celule, la care celula bazală subțire a părului poartă o ramificație unicelulară subglobuloasă (NAYAR și KAUR, 1965).

Bibliografie

1. BIERHORST, D.W. 1967. The gametophyte of *Schizaea dichotoma*. Am. J.Bot.54:538-549.
2. ATTREE, S.M., SHEFFIELD, E. 1986. Protoplasts of *Pteridium* gametophytes. In Bracken. Ecology, land, use and control technology. Edited by R.T. Smith and J.A. Taylor. Parthenon Press, Nashville, Tenn, p. 315-321.
3. DYER, A.F. 1979. The experimental biology of ferns. Trans. Bot. Soc. Edinb. 43: 75-90.
4. DYER, A.F., KING, M.A.L. 1979. Cell division in fern protonemata. In The Experimental Biology of Ferns. (Ed. A.F. Dyer), p. 307-354. Academic Press, London and New York.
5. GRINȚESCU, I. 1985. Botanica. Ed. a II-a revizuită și îmbunătățită sub coordonarea dr. M. Andrei și dr. N. Rădulescu-Mitroiu, Editura Științifică și Enciclopedică, București, 477 pp.
6. MURATA, T., SUGAI, M. 2000. Photoregulation of asymmetric cell division followed by rhizoid development in the fern *Ceratopteris* prothalli. Plant and Cell Physiology, 41 (12): 1313-1320.
7. NAYAR, B.K. 1962. Studies in Pteridaceae. V. Contributions to the morphology of some species of the maidenhair ferns. J. Linn. Soc. (Bot.). 58: 185-199.
8. NAYAR, B.K. 1963. The morphology of some species of *Cheilanthes*. J. Linn. Soc. (Bot.). 58: 449-460.
9. NAYAR, B.K., BAJPAI, N. 1964. Morphology of the gametophytes of some species of *Pellaea* and *Notholaena*. J. Linn. Soc. (Bot.). 59: 63-76.
10. NAYAR, B.K., CHANDRA, P. 1963. Observations on the morphology of the gametophyte of *Cyclosorus*. J. Indian bot. Soc. 42: 392-400.
11. NAYAR, B.K., KAUR, S. 1964. Contributions to the morphology of *Tectoria*: Spores, prothalli and juvenile sporophytes. Bull. Torrey. Cl. 91: 95-105.
12. NAYAR, B.K., KAUR, S. 1965. Studies on the fern genera *Bolbitis* and *Egenolfia*. II. The gametophytes and the juvenile sporophytes. J. Linn. Soc. (Bot.). 59: 141-155.
13. PARTON, R.M., DYER, A.F., READ, N.D., TREWAVAS, A.J. 2000. Apical structure of actively growing fern rhizoids examined by DIC and confocal microscopy. Annals of Botany. 85 (2): 233-245.
14. RACUSEN, R.H. 2002. Early development in fern gametophytes. Interpreting the transition to prothallial architecture in terms of coordinated photosynthate production and osmotic ion uptake. Annals of Botany. 89: 227-240.
15. SITTE, P., ZIEGLER, H., EHRENDORFER, F., BRESINSKY, A. 1999. Strasburger – Lehrbuch der botanik. 34 Auflage. Spektrum Akademischer Verlag Heidelberg, Berlin, 1007 pp.
16. STOKEY, A.G. 1951. The contribution by the gametophyte to classification of the homosporous ferns. Phytomorphology. 1: 39-58.
17. ȘERBĂNESCU-JITARIU, G. TOMA, C. 1980. Morfologia și anatomia plantelor. Ed. Did. și Ped., București.
18. WADA, M., STAEHELIN, L.A., 1981. Freeze-fracture on the plasma membrane, the cell wall and the growing protonemata of *Adiantum capillus-venerus*. Planta. 151: 462-468.