

УДК 581.132

С.В. Олейникова
Н.А. Гаевский
Е.А. Селенина

S.V. Oleynikova
N.A. Gaevsky
E.A. Selenina

СРАВНЕНИЕ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ ГАМЕТОФИТОВ И МОЛОДЫХ СПОРОФИТОВ ТРОПИЧЕСКИХ ПАПОРОТНИКОВ В КУЛЬТУРЕ

COMPARISON OF PHOTOSYNTHETIC ACTIVITY IN GAMETOPHYTES AND YOUNG SPOROPHYTES OF TROPICAL FERNS IN CULTURE

На основании изучения содержания зеленых пигментов и показателей фотосинтетической активности дана эколого-физиологическая оценка фотосинтетического аппарата у пяти видов тропических папоротников. Установлен низкий порог светового насыщения фотосистемы 2 в сочетании с низкой скоростью транспорта электронов у гаметофитов и спорофитов. В то же время, спорофиты превосходили свои гаметофиты по исследованным фотосинтетическим показателям.

Папоротники - древняя группа споровых растений – появились в середине девонского периода палеозойской эры. Таксономическое разнообразие папоротников достигало максимума в середине каменноугольного периода и остается высоким (12000 видов) в наши дни. Наиболее разнообразны папоротники в тропическом поясе. Многие ботанические сады включают тропические папоротники в свои экспозиции, доставляя растения из их естественных мест обитания или обмениваясь посадочным материалом из своих коллекций. Культура папоротников, полученная на основе спор – относительно новое направление разведения папоротников. Споры папоротников прорастают во влажных условиях на свету, так как содержат пропластиды. Гаметофит (заросток) функционирует как автотрофный самостоятельный организм под пологом материнского растения или других растений и, вероятно, получает меньше световой энергии, чем развивающийся на его основе спорофит. Вторая причина возможных различий спорофита и гаметофита заключается в их анатомическом строении. Клетки гаметофита образуют талломные или нитчатые структуры подобно некоторым водорослям. При этом каждая фотосинтезирующая клетка контактирует с внешней средой (Fernandez-Marin et al., 2012). Спорофит формирует вайи, которые по строению близки настоящим листьям – многослойным структурам с межклетниками, устьицами и проводящими элементами. Кроме этого, в ходе развития фотосинтетического аппарата у гаметофита (гаплоидного организма) должны проявляются рецессивные мутации ядерных генов, кодирующих белки хлоропластов.

Очевидно, что знания о свойствах фотосинтетического аппарата у гаметофита и спорофита культивируемых видов папоротников имеют большое значение (Durand, Goldstein, 2001). В работе (Nagar, Freeberg, 1980) установлены различия световых кривых фотосинтетической ассимиляции CO₂ между гаметофитом и спорофитом у папоротника *Todea barbara* L. Также есть свидетельства световой акклимации у гаметофитов *Asplenium trichomanes*, *Asplenium scolopendrium* и *Ceterach officinarum* (Fernandez-Marin et al., 2012).

Доказательство закономерности полученных различий требует дополнительных исследований различных видов папоротников в культуре, когда гаметофит и спорофит развиваются в одинаковых условиях среды.

Целью данного исследования было сравнительное изучение фотосинтетических характеристик гаметофита и спорофита у пяти видов тропических папоротников в культуре, когда световой режим при прочих равных условиях может повлиять на размножение и развитие папоротника.

Исследовали *Cibotium barometz* (L.) J. Sm., *Cibotium cumingii* Kunze, *Cibotium glaucum* (Sm.) Hook. & Arn., *Cibotium regale* Verschaff. & Lem., *Dicksonia antarctica* Labill. Части вайи указанных видов с вызревшими спорами были предоставлены Ботаническим садом БИН им. В. Л. Комарова РАН. Споры высевали в стерильные стеклянные емкости 0,5 л, в которых находился стерильный субстрат (смесь листовой земли и песка – 1:0,5) (согласно Е.М. Арнаутова, (1987)). Сверху емкости были закрыты газопроницаемой прозрачной пленкой. Условия инкубации: температура 20–22 °С, относительная влажность воздуха 98 %, естественная смена дня и ночи, дневной свет не превышал 150 мкмоль фотонов × м⁻² × с⁻¹ в области ФАР. С появлением спо-

рофитов их развитие происходило совместно с гаметофитами.

Необходимые для характеристики фотосинтеза параметры, получали на приборе Image PAM Maxi (Walz, Germany) в режиме регистрации «быстрой световой кривой фотосинтеза» (Genty, Briantais, Baker, 1989): $Y(II)_{max}$ – максимальная квантовая эффективность реакционного центра ФС2; ETR_{max} – максимальная скорость фотосинтетического транспорта электронов через ФС2; I – световая облученность, при которой была достигнута ETR_{max} . Содержание хлорофиллов (Ch_a , Ch_b) ($mg \times dm^{-2}$) определяли спектрофотометрическим методом в экстракте 96 % этанола.

Результаты обработаны с помощью MS Excel. В таблицах приведены средние значения величин.

Споры были высеяны на влажный субстрат в марте 2012 г., первые заростки появились через 3–4 месяца. В течение следующих 4 месяцев стали появляться заростки. После 16 месяцев культивирования у всех представленных в работе видов в культиваторах находились молодые спорофиты, сформировавшие вайи площадью от 0,6 до 1,0 cm^2 , а также вегетирующие заростки от 0,1 до 0,3 cm^2 . Возраст этих заростков, вероятно, не превышал 3–4 месяцев.

Таблица 1

Содержание хлорофиллов у гаметофита (G) и спорофита (S) исследованных видов папоротников

Виды	Схл.а, $mg \times dm^{-2}$		Схл.а/Схл.в	
	G	S	G	S
<i>Dicksonia antarctica</i>	0,47	0,45	1,79	2,00
<i>Cibotium regale</i>	0,25	0,38	1,22	1,98
<i>Cibotium glaucum</i>	0,36	0,21	1,51	1,50
<i>Cibotium barometz</i>	0,29	0,41	1,29	2,22
<i>Cibotium cumingii</i>	0,37	0,39	1,84	2,03
Среднее по изученным видам	$0,35 \pm 0,04$	$0,37 \pm 0,04$	$1,53 \pm 0,13$	$1,95 \pm 0,12$

Содержание зеленых пигментов показано в таблице 1. По всем изученным видам средние значения концентрации хлорофилла a лежат в диапазоне 0,2–0,5 $mg \times dm^{-2}$, коэффициент вариации составил 24%, средние значения показателя у гаметофита (0,35) и спорофита (0,38) достоверно не различаются. Отношение Хл.а:Хл.в у всех гаметофов было достоверно ниже, чем у спорофитов, и не превышало 1,84, у спорофитов – 2,2. Коэффициент вариации составлял 28 и 27 % соответственно для гаметофита и спорофита.

Таблица 2

Фотосинтетические показатели гаметофитов (G) и спорофитов (S) изученных папоротников

Виды	Фотосинтетические показатели					
	$Y(II)_{max}$		ETR_{max} , $\mu mol \times m^{-2} \times s^{-1}$ электронов		I , $\mu mol \times m^{-2} \times s^{-1}$ фотонов при ETR_{max}	
	G	S	G	S	G	S
<i>Cibotium regale</i>	0,39	0,70	< 0,5	1,4	< 20	20
<i>Cibotium glaucum</i>	0,52	0,68	0,6	0,7	20	20
<i>Cibotium barometz</i>	0,55	0,72	1,0	2,5	20	55
<i>Cibotium cumingii</i>	0,45	0,73	0,5	1,2	20	20
<i>Dicksonia antarctica</i>	0,67	0,71	1,2	0,8	20	20
Среднее по изученным видам	$0,52 \pm 0,05$	$0,71 \pm 0,01$	$0,7 \pm 0,1$	$1,4 \pm 0,3$	20	27 ± 7

Показатели, характеризующие фотосинтетическую активность гаметофитов и спорофитов пяти изученных видов папоротников, приведены в таблице 2. Значения максимального квантового выхода фотосистемы 2 ($Y(II)_{max}$) у гаметофитов находились в диапазоне 0,39–0,67, у спорофитов – 0,68–0,73. При этом спорофит мог превосходить гаметофит от 1,1 (*D. antarctica*) до 1,8 (*C. regale*) раза. Максимальная скорость транспорта электронов (ETR_{max}), полученная во время регистрации световой кривой, у спорофитов была

выше, чем у гаметофитов. Различия составляли от 1,2 (*C. glaucum*) до 2,8 (*C. regale*) раз. Кратность увеличения ETRmax у спорофитов по сравнению с гаметофитами положительно коррелировала с кратностью увеличения Y(II)max ($r^2=0,45$). Различия средних значений Y(II)max и ETRmax у гаметофитов и спорофитов для пяти изученных видов достоверно различались.

Световая облученность, необходимая для достижения ETRmax, у гаметофитов четырех видов папоротников составляла 20 мкмоль фотонов \times м $^{-2}\times$ с $^{-1}$ за исключением *C. regale* (ниже 20 мкмоль фотонов \times м $^{-2}\times$ с $^{-1}$). Такие же значения световой облученности были получены для большинства видов спорофитов. В этом случае исключением был вид *C. barometz* (55 мкмоль фотонов \times м $^{-2}\times$ с $^{-1}$).

Установленные величины содержания зеленых пигментов в расчете на единицу площади фотосинтетической поверхности оказались обычными для представителей отдела Pteridophyta. Относительно низкие величины отношения Хл.а : Хл.б у гаметофитов и спорофитов изученных видов указывают на приспособленность фотосинтетического аппарата к низким интенсивностям света. Это свойство в большей степени проявилось у гаметофитов всех видов папоротников. Аналогичный вывод был сделан в работе Johnson et al. (2000).

Потенциальная фотосинтетическая активность фотосистемы 2, определяемая на основе ее максимального квантового выхода (Y(II)max), у гаметофитов заметно ниже нормы, составляющей для листьев наземных споровых растений 0,73–0,76 (Genty, Briantais, Baker, 1989), и приближается к норме у спорофитов. Межвидовые различия Y(II)max согласуются с различиями максимальной скорости транспорта электронов (ETRmax). При этом абсолютные значения ETRmax и уровни световой облученности, при которых они достигались, были крайне низкими. Этим, по-видимому, можно объяснить медленный рост гаметофитов и спорофитов папоротников в исследованных культурах (Johnson et al., 2000).

ЛИТЕРАТУРА

- Арнаутова Е.М.** Выращивание папоротников из спор // Бюллетень главного ботанического сада, 1987. – Вып. 144. – С. 65–66.
- Durand, L.Z., Goldstein G.** Photosynthesis, photoinhibition, and nitrogen use efficiency in native and invasive tree ferns in Hawaii // Oecologia, 2001. – V. 126. – P. 345–354.
- Fernandez-Marin B., Arroyo Alfaro S.J., Becerril J.M., Garcia-Plazaola J.J.** Do fern gametophytes have the capacity for irradiance acclimation? // Biologia plantarum, 2012. – 56(2). – P. 351–356.
- Genty B., Briantais J.-M., Baker N.R.** The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence // Biochim Biophys Acta. 1989. – V. 990. – P. 87–92.
- Hagar W. G., Freeberg J. A.** Photosynthetic Rates of Sporophytes and Gametophytes of the Fern, *Todea barbara* // Plant Physiol., 1980. – 65. – P. 584–586.
- Johnson G.N., Rumsey F.J., Headley A.D., Sheffield E.** Adaptations to extreme low light in the fern *Trichomanes speciosum* // New Phytol., 2000. – 148. – P. 423–431.

SUMMARY

Ecological and physiological assessment of the photosynthetic apparatus in five species of tropical ferns based on studying of the green pigments content and photosynthetic activity indicators have been given. A low threshold for light saturation of photosystem 2 in combination with a low rate of electron transport in gametophytes and sporophytes is shown. At the same time, the sporophytes were superior to their gametophytes by examined photosynthetic parameters.