

KOLONIZACJA ŁĄDU PRZEZ PIERWSZE ROŚLINY TELOMOWE

The colonisation of land by the first telome plants

Wojciech MIKOŁUSZKO

Summary. The differences between water and land environment are tremendous. Therefore the first telome plants only appeared over 400 million years ago. The most important of them, ancestral to other telome plants, are now placed into three groups: the rhyniophytes, zosterophyllophytes and trimerophytes. They survived as a result of forming water conducting tissue, rhizomes with rhizoids, epidermis covered with cuticle, stomata, spores resistant to desiccation and sporangia with special dehiscence mechanism. Their evolution had the character of adaptive radiation.

Key words: rhyniophytes, zosterophyllophytes, trimerophytes, adaptations to land environment.

Mgr Wojciech Mikołuszko, Dział Paleobotaniki, Muzeum Ziemi Polskiej Akademii Nauk, Al. Na Skarpie 27, 00–488 Warszawa

WSTĘP

Celem niniejszej pracy jest przedstawienie początkowej fazy procesu, dzięki któremu puste i niegościnne łądy zamieniły się w obszary pełne życia. Oczywiście jest, że ze względu na zdolności autotroficzne, kolonizację łądu rozpoczęły rośliny. Różnice między środowiskiem wodnym a lądowym są jednak tak duże, że wiele milionów lat upłynęło nim pojawiły się pierwsze rośliny zdolne przeżyć na lądzie. Ich organizmy uległy zmianom, dzięki którym potrafiły nie tylko przetrwać, ale także rozmnożyć się i rozprzestrzenić.

Ze względu na złożony charakter problemu zdecydowałem się na omówienie ewolucji tylko trzech najprymitywniejszych grup roślin telomowych: ryniofitów, zosterofylofitów i trymerofitów, dawniej łączonych w sztuczną jednostkę „psylofity”. Pomiąłem aspekty, które nie mogą być obserwowane na materiale kopalnym lub nie wiążą się bezpośrednio z procesem kolonizacji łądu.

ŚRODOWISKO WODNE A LĄDOWE

Życie pojawiło się na Ziemi około 3,5 miliarda lat temu. Zabójcze działanie promieniowania ultrafioletowego uniemożliwiało wówczas egzystencję poza wodą. Promieniowanie to może penetrować środowisko wodne jedynie kilka centymetrów w głąb, natomiast bez przeszkód przedostaje się przez atmosferę beztlenową [23].

Wraz z pojawieniem się pierwszych organizmów fotosyntetyzujących skład pierwotnej atmosfery ziemskiej zaczął podlegać zmianom. Najpierw sinice (3,5 do 1 mld lat temu), a następnie glony eukariotyczne (od 1,2 mld lat temu) wytwarzały wolny tlen, który pod wpływem promieniowania słonecznego i wyładowań elektrycznych przechodził w ozon O₃. Formowanie się warstewki ozonowej w stratosferze prowadziło do pochłaniania części promieniowania ultrafioletowego [23].

Po zmniejszeniu ilości docierającego do łądów ultrafioletu podstawową różnicą między

środowiskiem wodnym a lądowym stała się oczywiście dostępność samej wody – związku niezbędnego do wszystkich procesów biochemicznych i biofizycznych. Jest ona uniwersalnym rozpuszczalnikiem, w którym znajdują się zarówno substancje pobierane z zewnątrz, jak i produkowane wewnątrz rośliny. Woda stanowi surowiec w procesie fotosyntezy, jest środkiem transportu wielu substancji w roślinie, umożliwia łączność pomiędzy różnymi częściami organizmu, a jej duża bezwładność cieplna zmniejsza drastyczność zmian termicznych w organizmie [13]. Rola wody w życiu rośliny jest zatem ogromna i dlatego jej zdobycie, utrzymanie i rozprowadzenie po całym organizmie było i jest jednym z najważniejszych problemów roślin lądowych.

Różnice między środowiskiem wodnym a lądowym wynikają także z ich odmiennych właściwości fizycznych. Woda, jako ciecz, jest 775 razy gęstsza od gazowego powietrza i około 100 razy bardziej lepka [13]. Te cechy z kolei wywołują silniejsze działanie mechaniczne wody oraz jej zwiększoną wyporność. Wielokomórkowe organizmy wodne korzystają z tego wytwarzając pęcherze pławne, które umożliwiają im zachowanie prawie pionowej pozycji ciała. Na lądach bardziej zaznacza się siła ciężenia ziemskiego wymagająca masywnej struktury organizmu. Pionowa pozycja może być zachowana tylko dzięki sztywnym elementom wewnątrz pędów.

Woda charakteryzuje się bardzo dużym ciepłem właściwym. Związana z tym duża pojemność cieplna jest przyczyną bardzo wolnych przemian termicznych w tym środowisku [13]. Przeciwnie jest na lądach, gdzie skały mogą nagrząć się silnie w ciągu dnia i oziębić w nocy. Dlatego w środowisku lądowym często występują duże amplitudy temperatur, zarówno w ciągu doby, jak i pomiędzy poszczególnymi porami roku. W dawnych epokach geologicznych zjawisko to potęgował brak pokrywy roślinnej.

Środowisko wodne oddziałuje również na światło – jeden z podstawowych czynników ekologicznych. W wodzie jest mniej światła niż w powietrzu. Część padającego światła zostaje odbita od powierzchni wody, a dalsze straty powoduje absorpcja promieniowania przez częste-

czki wody oraz znajdujące się w niej różne zawiesiny. Do powierzchni lądów dociera natomiast światło o pełnym zakresie długości fal: od podczerwieni do fioletu (ultrafiolet, o czym wspomniałem wyżej, jest w przeważającej części pochłaniany przez warstwę ozonową). Działanie energii świetlnej i cieplnej jest więc dużo silniejsze, co w połączeniu z okresowymi niedoborami wody może prowadzić do przesuszenia rośliny.

Istotne znaczenie mają dla roślin znajdujące się w środowisku gazy: tlen i dwutlenek węgla. O ile bowiem procentowa zawartość CO_2 jest mniej więcej równa, to w powietrzu jest co najmniej kilkanaście razy więcej O_2 niż w wodzie. Pierwsze rośliny lądowe przeżyły więc zapewne stres tlenowy i przystosowały się do nadmiaru O_2 .

Kolejnym problemem było zdobycie soli mineralnych. Wiąże się to ściśle z pobieraniem wody z gleby, w której rozpuszczone są podstawowe związki mineralne niezbędne w życiu rośliny.

ETAPY ZASIEDLANIA LĄDU PRZEZ ROŚLINY

Rośliny telomowe (*Telomophyta*) są dziś uważane za grupę monofiletyczną, tj. pochodzącą od jednego, wspólnego przodka. Za takim poglądem przemawiają pewne wspólne im cechy biochemiczne i fizjologiczne [21]. Wydaje się więc, że wyjście na ląd i wykształcenie prymitywnych przystosowań do życia na lądzie musiało nastąpić raz, a potem dopiero uległo dalszym modyfikacjom w toku ewolucji. Niektórzy [23] uważają jednak, że rośliny lądowe powstały z różnorodnych glonów z klasy ramienicowych (*Charophyceae*) i zasiedliły środowisko suche wiele razy.

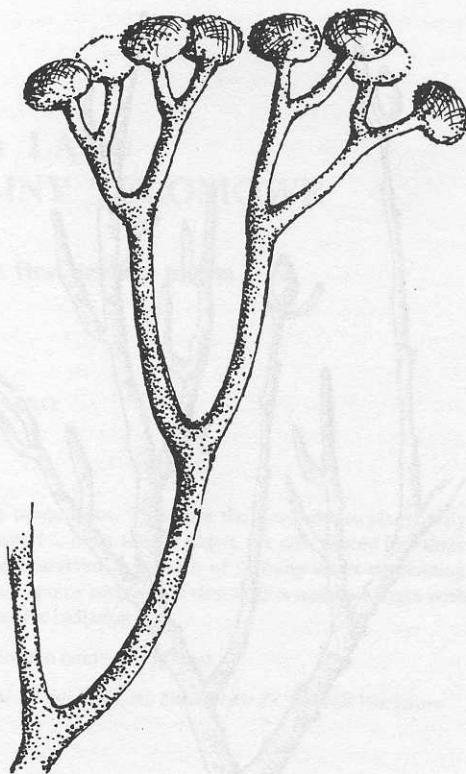
Wciąż dyskutowany jest przebieg procesu, który doprowadził do zaistnienia pierwszej rośliny lądowej. Szafer i Kostyniuk [18] podają trzy hipotezy usiłujące wyjaśnić to zagadnienie. Pierwsza z nich mówi, że morskie glony najpierw przystosowały się do życia w środowisku słodkowodnym, by z czasem wykształcić rośliny lądowe. Druga zakłada, że przodkami roślin lądowych były glony żyjące w strefie pływów. Narażone na wysychanie, stopniowo przysto-

sowywały się do okresowego braku wody i powoli rozwinęły się w rośliny typowo lądowe. Według trzeciej hipotezy przejście roślin od życia morskiego do lądowego następowało w okresach regresji oceanów, kiedy to z wielkich obszarów lądów stopniowo wycofywało się morze. Powstające wówczas śródlądowe zbiorniki ze słoną wodą powoli wysładzały się i wysychały. W takich warunkach pewne grupy glonów potrafiły obronić się przed wyginieciem, zmieniając swoją budowę i dając początek prawdziwym roślinom lądowym.

Stebbins i Hill [17] uważają jednakże, iż rośliny telomowe powstały z glonów, które już wcześniej żyły na lądzie, być może jako organizmy glebowe. W drodze ewolucji wykształciły one wielokomórkowy organizm ze skomplikowanymi tkankami i organami.

Data pojawienia się pierwszych roślin lądowych wciąż pozostaje w sferze dyskusji. Na pewno jednak proces kolonizacji lądu rozpoczął się stosunkowo późno, przed około 400 milionami lat. Życie powstało 3,5 mld lat temu, więc przez 3 miliardy lat lądy nie były zasiedlone przez żadne duże organizmy. Dopiero od środkowego ordowiku (ok. 476 mln lat temu) spotyka się rozproszone tetrady odpornych chemicznie zarodników oraz fragmenty interpretowane jako cewki lub kutykula. Ze skał ordowiku opisano również glebę kopalną, a także różne szczątki grzybów [12, 22, 23]. Interpretacja tych znalezisk jest jednak bardzo trudna i tak naprawdę nie ma pewności, pozostałościami jakich organizmów były opisane wyżej szczątki. Kenrick i Crane [12] przypuszczają, że istniała wówczas lądowa flora o cechach zbliżonych do współczesnych wątrobowców.

Skamieniałości niekwestionowanych roślin telomowych pojawiają się w górnym sylurze i wkrótce osiągają znaczną liczbę. Rośliny te były prosto zbudowane i nieduże. Większość miała pędy nagie albo pokryte drobnymi, często kolokształtnymi emergencjami, rozgałęzione dychotomicznie, pseudomonopodialnie i monopodialnie. Zarodnie były umieszczone na końcach pędów lub bocznie na pędach na krótkich trzonkach. Osiągały wysokość kilkunastu do kilkudziesięciu centymetrów, a najwyższe, jak

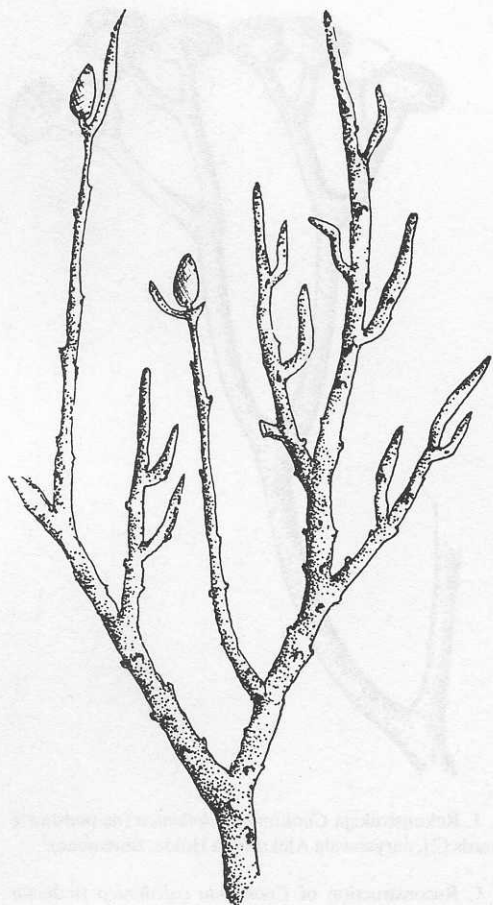


Ryc. 1. Rekonstrukcja *Cooksonia caledonica* (na podstawie Edwards [2], narysowała Aleksandra Hołda, zmienione).

Fig. 1. Reconstruction of *Cooksonia caledonica* (redrawn from Edwards [2] by Aleksandra Hołda, modified).

Pertica, nie przekraczały jednego metra. Rośliny te zalicza się dziś do trzech podgromad: ryniofitów (*Rhyniophytina*), zosterofylofitów (*Zosterophyllophytina*) i trymerofitów (*Trimerophytina*), spośród których za najprymitywniejszą uznaje się ryniofity.

Ryniofity były zbudowane z dychotomicznie rozgałęzionych, bezlistnych pędów zakończonych pojedynczymi zarodniami. Do tej podgromady należy między innymi najstarsza roślina telomowa – górnosylurska kuksonia (*Cooksonia*, Ryc. 1). Składała się ona z rozgałęziających się dychotomicznie pędów, niekiedy zakończonych kulistymi lub eliptycznymi zarodniami. Wielkość kuksonii nie przekraczała paru centymetrów. Znanych jest kilka gatunków tego rodzaju.



Ryc. 2. Rekonstrukcja nadziemnych pędów *Rhynia gwynne-vaughanii* (na podstawie Edwards [3], narysowała Aleksandra Hołda, zmienione).

Fig. 2. Reconstruction of *Rhynia gwynne-vaughanii* aerial branches (redrawn from Edwards [3] by Aleksandra Hołda, modified).

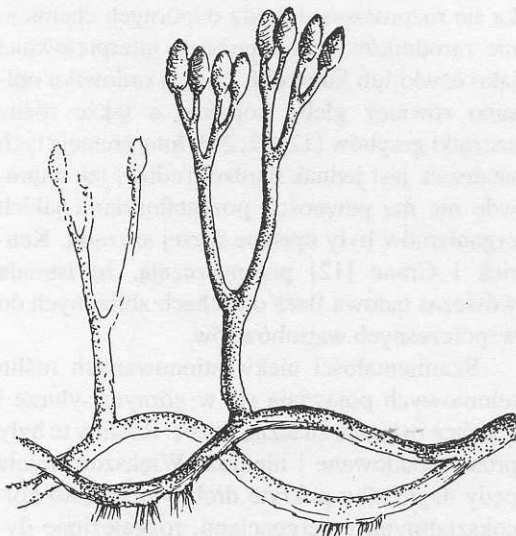
Z dolnego dewonu opisano rynię, która dała nazwę całej podgromadzie. *Rhynia gwynne-vaughanii* (Ryc. 2) była bardziej zaawansowana ewolucyjnie niż kuksonia. Rozgałęzienia pędów nie były jednostajnie dychotomiczne, lecz zbliżone do pseudomonopodialnych. Na powierzchni pędów były drobne wypukłości o niejasnej funkcji. Ryńia osiągała najprawdopodobniej około 18 cm wysokości, a średnica pędów wynosiła 2–3 mm.

Do rodzaju ryńia zaliczono pierwotnie rów-

nież innego przedstawiciela podgromady ryńiofitów, który dziś nosi nazwę *Aglaophyton major* (Ryc. 3). Najważniejszą różnicą pomiędzy nim a innymi reprezentantami tej grupy jest budowa tkanki przewodzącej – komórki u *Aglaophyton* bardziej przypominają hydroidy i leptoidy typowe dla niektórych mszaków, niż drewno roślin naczyniowych.

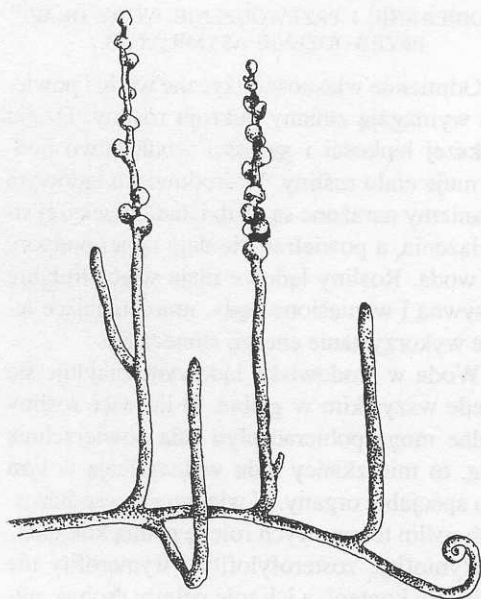
Bardziej zaawansowane w budowie pierwotne rośliny telomowe zaliczono do zosterofylofitów (*Zosterophyllophytina*). Należy tu m. in. rodzaj *Zosterophyllum* z kilkoma gatunkami (Ryc. 4). Są to bezlistne rośliny o dychotomicznie rozgałęzionych pędach, które mogły być częściowo płozące się, a częściowo wzniesione. Zarodnie na krótkich trzoneczkach były umieszczone bocznie na pędach w jednym lub kilku rzędach. Na niektórych okazach obserwuje się obecność wyrostków w postaci włosków lub kolców zwanych emergencjami.

Sawdonia ornata, również należąca do zosterofylofitów, osiągała najprawdopodobniej ok. 30 cm wysokości. Pędy wzniesione wyrastały z pędu płozącego się i rozgałęziały się pseudomonopodialnie. Boczne odgałęzienia były



Ryc. 3. Rekonstrukcja *Aglaophyton major* (na podstawie Edwards [4], narysowała Aleksandra Hołda, zmienione).

Fig. 3. Reconstruction of *Aglaophyton major* (redrawn from Edwards [4] by Aleksandra Hołda, modified).



Ryc. 4. Rekonstrukcja *Zosterophyllum myretonianum* (na podstawie Gensel i Andrews [7], narysowała Aleksandra Hołda, zmienione).

Fig. 4. Reconstruction of *Zosterophyllum myretonianum* (redrawn from Gensel and Andrews [7] by Aleksandra Hołda, modified).

charakterystycznie pastorałowato skręcone. Pędy, o średnicy 1–4 mm, pokrywały liczne kolco-kształtne emergencje. Nerkowate zarodnie były rozmieszczone bocznie w górnej części pędów.

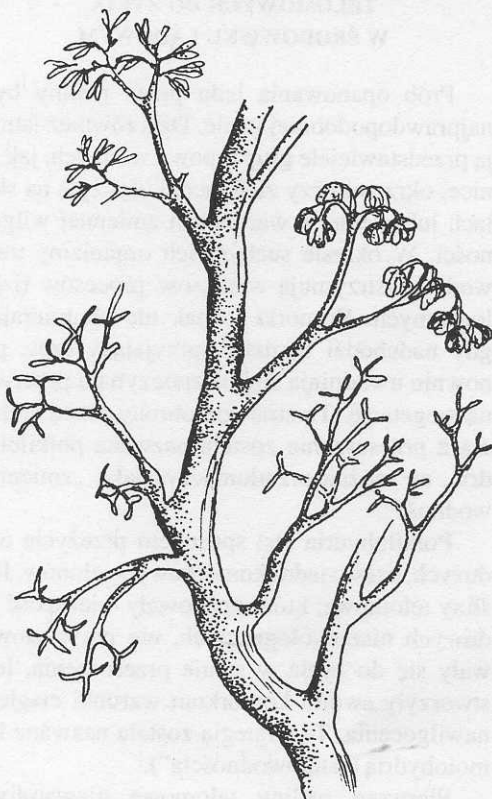
Trymerofity (*Trimerophytina*) – trzecia i najbardziej zaawansowana w budowie podgrmada pierwotnych roślin telomowych charakteryzuje się większą różnorodnością rozgałęzień i bardziej złożoną budową wewnętrzną. *Psilophyton* (Ryc. 5) wykazywał monopodialny typ rozgałęzienia. Zarodnie, zgrupowane w zespoły (np. po 32 zarodnie w zespole u *P. dawsonii*), znajdowały się na końcach specjalnych, płodnych pędów. Jedne gatunki z rodzaju *Psilophyton* posiadały gładkie pędy, a u innych powierzchnia była pokryta różnorodnymi emergencjami.

Bardziej zaawansowaną budowę morfologiczną wykazywała *Pertica*. Z głównej osi odrastały liczne, dychotomicznie rozgałęzione pędy boczne. Pędy generatywne kończyły się blisko

ułożonymi licznymi zarodniami tworzącymi pęczki. Wszystkie odgałęzienia były pokryte emergencjami w kształcie papilli [6, 21, 23].

Obok przedstawicieli wyżej wymienionych podgromad zbiorowiska roślinne wczesnego dewonu tworzyli również reprezentanci podgromady widłakowych (*Lycophytina*).

Flora dolnego dewonu jest więc już zróżnicowana. Od późnego sylunu do wczesnego dewonu, powstało wiele nowych taksonów, a powierzchnia Ziemi w pobliżu zbiorników wodnych zazieleniła się. Tego typu proces nazwano radiacją adaptatywną lub radiacją ewolucyjną [19, 21]. Może ona zachodzić m. in. po opanowaniu przez organizmy nowej, nie zajętej jeszcze przestrzeni biologicznej. Tak najprawdopo-



Ryc. 5. Rekonstrukcja pędów nadziemnych *Psilophyton dawsonii* (na podstawie Banks i inni [1], narysowała Aleksandra Hołda, zmienione).

Fig. 5. Reconstruction of *Psilophyton dawsonii* aerial branches (redrawn from Banks et al. [1] by Aleksandra Hołda, modified).

dobniej było w sylurze, kiedy grupa glonów przystosowywała się do życia na lądzie. Niezamieszkałe powierzchnie lądów były doskonałym terenem do ekspansji ewolucyjnej. Rośliny miały do dyspozycji wiele siedlisk: od słonych bagien, przez skały, piaski do zwietrzelin o różnym składzie chemicznym. Siedliska różniły się stopniem wilgotności, nasłonecznieniem, temperaturą, dostępnością soli mineralnych. Przystosowywanie się do tych warunków wywołało więc szybkie różnicowanie się taksonów. Proces zdobywania nowych nisz ekologicznych doprowadził do pokrycia Ziemi roślinnością już w dewonie.

PRZYSTOSOWANIA PIERWSZYCH ROŚLIN TELOMOWYCH DO ŻYCIA W ŚRODOWISKU LĄDOWYM

Prób opanowania lądu przez rośliny było najprawdopodobniej wiele. Dziś również istnieją przedstawiciele grup typowo wodnych, jak sinice, okrzemki czy zielenice, które żyją na skałach lub glebie w warunkach zmiennej wilgotności. W okresie suchym ich organizmy tracą wodę i wstrzymują większość procesów fizjologicznych. Komórki jednak nie obumierają i gdy nadchodzi bardziej sprzyjający czas, ponownie uwadniają się i rozpoczynają przerwaną wegetację. Ta strategia obrony przed śmiercią z przesuszenia została nazwana poikilohydrią, co można przetłumaczyć jako „zmiennowodność”.

Poikilohydria jest sposobem przeżycia niedużych, często jednokomórkowych glonów. Rośliny telomowe, które opanowały większość lądowych nisz ekologicznych, nie przystosowywały się do życia w stanie przesuszenia, lecz stworzyły swoim komórkom warunki ciągłego nawilgocenia. Ta strategia została nazwana homoiohydrią („stałowodnością”).

Pierwsze rośliny telomowe niewątpliwie możemy uznać za organizmy homoiohydyczne. Choć nie były jeszcze tak doskonale przystosowane do życia na lądzie jak współczesne rośliny nasienne, to posiadały zespół podstawowych przystosowań umożliwiających im życie poza wodą.

POBIERANIE I PRZEWODZENIE WODY ORAZ PRZEWODZENIE ASYMLATÓW

Odmienne własności fizyczne wody i powietrza wymagają zmiany pokroju rośliny. Dzięki większej lepkości i gęstości woda łatwo podtrzymuje ciało rośliny. W środowisku lądowym organizmy narażone są na działanie większej siły ciężenia, a powietrze nie daje takiej podpory jak woda. Rośliny lądowe mają więc strukturę masywną i wzniesione pędy, umożliwiające lepsze wykorzystanie energii słonecznej.

Woda w środowisku lądowym znajduje się przede wszystkim w glebie. O ile więc rośliny wodne mogą pobierać płyn całą powierzchnią ciała, to mieszkańcy lądu wykształcają w tym celu specjalne organy. U większości współczesnych roślin telomowych rolę tę pełnią korzenie.

Ryniofity, zosterofylofity i trymerofity nie posiadały korzeni, a ich rolę pełnili drobne, nitkowate chwytники wyrastające z podziemnych kłączy bądź płożących się pędów. Podziemne organy *Horneophyton* z ryniofitów były złożone z bulwiastych kłączy, od których odrastały liczne chwytniki. Płożące się pędy z chwytnikami były z kolei charakterystyczne dla *Sawdonia* oraz *Zosterophyllum* z zosterofylofitów [23].

Woda, pobrana z gleby przez chwytniki, musi być dostarczona do górnych partii organizmu, które nie mają z nią bezpośredniej styczności. W procesie przesyłania wody z części dolnych do górnych, a więc wbrew sile ciężenia, rośliny wykorzystują dziś trzy podstawowe mechanizmy. Pierwszy wynika z właściwości samej wody. Cząsteczki wody są łatwo przyciągane przez materiały o własnościach elektrostatycznych i mają tendencję do „wpełzywania” na ich powierzchnię. Jeżeli więc do wody, poniżej jej powierzchni, wstawimy ciekłą rurkę, pierścień cząsteczek wody, kontaktując się z powierzchnią szkła lub innego materiału, przemieści się ku górze pociągając za sobą inne cząsteczki. Wysokość, na jaką się wzniesie, zależy od tego jak duży jest procent cząsteczek, które stykają się z materiałem rurki. Im mniejszą średnicę ma więc rurka, tym wyżej wzniesie się słup wody [11].

Druga siła, która umożliwia transport wody, jest pochodną parowania z powierzchni rośliny. Części roślin narażone na bezpośrednie promie-

niowanie słoneczne łatwo tracą wodę w wyniku silnego parowania. Ubytek jest zastępowany wodą z wnętrza komórek. W efekcie w komórkach wzrasta procentowa zawartość soli i związków organicznych, czyli zwiększa się ciśnienie osmotyczne. Komórki z najwyższym ciśnieniem osmotycznym pobierają więc wodę od sąsiednich, a te od następnych. W ten sposób komórki znajdujące się najbliżej tkanki przewodzącej wodę zabierają ją stamtąd, wywołując jednocześnie podciąganie całego słupa wody w roślinie [11].

Oba wyżej wymienione mechanizmy oparte są na siłach przyciągania pomiędzy poszczególnymi cząsteczkami wody, dzięki którym cząsteczki wznoszące się pociągają za sobą następne. Oba też nie wymagają zużywania energii przez organizm. Inaczej jest z trzecim mechanizmem, tzw. parciem korzeniowym. W uproszczeniu polega on na aktywnym przepompowywaniu jonów z części zewnętrznej korzenia do jego środka, gdzie znajduje się tkanka przewodząca. W rezultacie powstaje ruch wody w tym samym kierunku i w takiej ilości, że wytwarza się ciśnienie hydrostatyczne zwane parciem korzeniowym. [10, 11]

Powyższe mechanizmy przewodzenia wody wymagają obecności rurek o małej średnicy. Komórki z centralnej części pędu roślin, których zadaniem jest transport wody, uległy daleko idącym przekształceniom, tworząc tkankę drewna (ksylemu). W czasie rozwoju stają się wydłużone, a ich elementy żywe obumierają. Pozostaje jedynie gruba ściana komórkowa. Ponieważ długie, puste i cienkie rurki mogą łatwo zapadać się przerywając ruch wody w tkance, zgrubiała celulozowa ściana komórkowa została inkrustowana ligniną – związkiem o dużej twardości. Ligninowe wzmocnienia przyjmują postać pierścieni, spirali, drabinek lub siatki. W typie jamkowym lignina inkrustuje niemal całą powierzchnię ściany.

Drewno (ksylem) u rośliny nie rozwija się równocześnie. Komórki najwcześniej utworzonej części drewna, tzw. protoksylem, posiadają pokłady ligniny w mniejszej powierzchni ściany niż komórki metaksylemu, czyli drewna powstałego później. Stąd zgrubienia pierścienio-

wate i spiralne są bardziej typowe dla protoksylemu, a siatkowate i jamkowe – dla metaksylemu [5].

Rośliny współczesne posiadają dwa typy komórek przewodzących wodę: wrzecionowate cewki oraz naczynia charakterystyczne dla organizmów zaawansowanych ewolucyjnie. Cewki i naczynia oprócz funkcji przewodzącej mogą też pełnić rolę wzmacniającą [10].

Mszaki odróżniają się od innych roślin telomowych brakiem ksylemu. W centrum łodyżek niektórych mchów zamiast tkanki drewna występują hydroidy – wydłużone, martwe elementy o zgrubiałych ścianach bocznych, bez ligninowych wzmocnień. Ten układ jest mało sprawny, ale, wspomagany zewnętrznymi układami kapilarnymi, wystarcza na potrzeby niewielkiej i stosunkowo prostej roślinki [14].

W pędach pierwszych roślin łądowych wyróżnia się elementy, które bez wątplenia były cewkami. Tkanka przewodząca rynii (*Rhynia gwynne-vaughanii*) składa się z cewek o pierścieniowatych zgrubieniach ścian. W komórkach centralnej części pędu *Aglaophyton* nie znaleziono ligninowych zgrubień ściany. Jednolita struktura ścian oraz specyficzny kształt tych komórek przypomina hydroidy współczesnych mszaków [23].

Sawdonia, przedstawiciel zosterofylofitów, posiadała w centrum pędu cewki o pierścieniowatych zgrubieniach [23]. W okazie tego taksonu znalezionym w Polsce opisano również cewki typu drabinkowatego i siatkowatego [24].

W tkance naczyniowej *Psilophyton dawsonii* z grupy trymerofitów można wyróżnić ksylem złożony z cewek o zgrubieniach od drabinkowatych do jamkowanych [23].

Tkanka przewodząca wodę u przedstawicieli wszystkich trzech wyżej wymienionych podgromad miała postać kolumny położonej centralnie wewnątrz pędu – tzw. protosteli. U ryniofitów i trymerofitów była to prostela endarchiczna, czyli z protoksylemem położonym wewnątrz walca, a metaksylemem – przy brzegu. Zosterofylofity zaś posiadały protostelę egzarchiczną, czyli z protoksylemem położonym na obrzeżu steli i metaksylemem – wewnątrz.

Związki organiczne, które powstają w wyni-

ku procesu fotosyntezy w górnych partiach rośliny, muszą zostać przetransportowane do podziemnych organów nieasymilujących. Głównym produktem fotosyntezy jest dwucukier sacharoza. Jego transport odbywa się na zasadzie różnicy stężeń, która powstaje w wyniku intensywnej produkcji cukru w fotosyntetyzujących komórkach w górnej części rośliny i zużywaniu go w korzeniach. Wraz ze zwiększającą się ilością sacharozy w komórkach wzrasta ciśnienie osmotyczne, co z kolei powoduje pobieranie wody i przepływ sacharozy do komórek nie asymilujących. Tam następuje odpływ sacharozy [11]. Dla potrzeb tego typu transportu rośliny lądowe wykształciły tkankę łyka. Podstawowe komórki tej tkanki charakteryzują się wydłużonym kształtem, dużą wodniczką oraz brakiem jądra. Poszczególne komórki ustawione są jedna nad drugą, a na ścianach poprzecznych występują zespoły perforacji, poprzez które przechodzą pasma cytoplazmy.

Łyko, czyli floem, źle się zachowuje w stanie kopalnym. Istnieją jednak dowody, że tkanka tego typu występowała u pierwszych roślin lądowych. Elementy interpretowane jako łyko zaobserwowano m.in. w pędach *Rhynia gwynne-vaughanii* [23].

OCHRONA PRZED PAROWANIEM

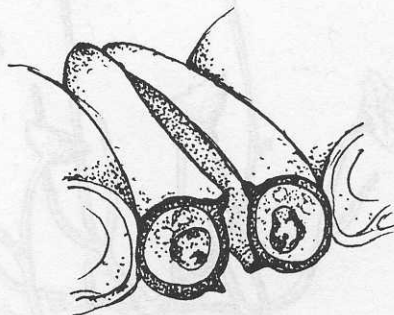
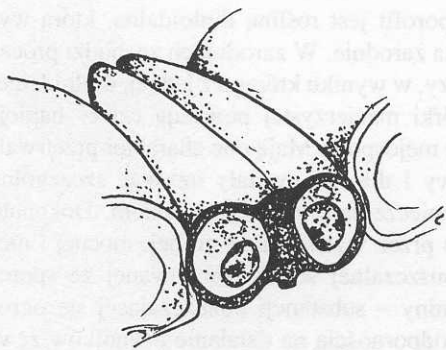
W środowisku lądowym organizmy narażone są na bezpośrednie promieniowanie słoneczne, które wywołuje silne parowanie z powierzchni rośliny. Aby utrzymać komórki w stanie uwodnienia, rośliny telomowe wykształciły struktury zabezpieczające przed nadmiernym parowaniem.

Bardzo ważną rolę przy ograniczeniu transpiracji odgrywa tkanka okrywająca, tzw. skórka (epiderma), a szczególnie jej zewnętrzna ściana komórkowa. Jest ona zwykle grubsza od pozostałych ścian i najczęściej impregnowana kutyną – hydrofobowym polimerem kwasów tłuszczowych. Kutyna tworzy również oddzielną warstwę na zewnętrznej powierzchni skóry – kutykulę. Własności kutyny oraz dodatkowo obecność wosku na powierzchni kutykuli skutecznie zabezpieczają roślinę przed parowaniem [5, 10, 23].

Działanie tkanki okrywającej nie dopuszcza do ucieczki wody, ale jednocześnie hamuje wymianę gazową oraz redukuje jedną z sił odpowiedzialnych za ruch wody z korzeni do pędów szczytowych. Wymiana gazowa oraz niezbędny proces transpiracji stają się możliwe dzięki obecności w tkance perforacji – tzw. aparatów szparkowych, które łączą system przestworów międzykomórkowych z atmosferą zewnętrzną.

Środowisko lądowe charakteryzuje się zmiennym nasłonecznieniem, a co się z tym wiąże – dużymi różnicami intensywności parowania z powierzchni rośliny. Ta sama ilość perforacji w kutykuli może doprowadzać do nadmiernego ubytku wody lub zbyt niskiego poziomu transpiracji. Dlatego współczesne rośliny telomowe posiadają aparat szparkowy złożony ze szparki oraz dwóch komórek szparkowych. Typowa komórka szparkowa oglądana z góry ma kształt nerkowaty, a na jej krawędziach wzdłuż szparki zwykle występują listewkowate zgrubienia ściany. Komórki te, w przeciwieństwie do innych komórek epidermy, posiadają chloroplasty. Podstawową funkcją komórek szparkowych jest zamykanie lub otwieranie szparki w zależności od naświetlenia rośliny. Ich działanie oparte jest na zmiennym turgorze. W pełnym oświetleniu chloroplasty przeprowadzają proces fotosyntezy, dzięki czemu wzrasta w nich ilość skrobi. Następuje też szybka akumulacja jonów potasowych i organicznych. Wzrost gęstości cytoplazmy powoduje pobór wody z komórek sąsiednich na zasadzie różnicy ciśnienia osmotycznego. Komórki szparkowe naprężają się, a ponieważ ich ściana jest nierównomiernie zgrubiała, wybrzuszą się zwiększając swoją krzywiznę, co prowadzi do poszerzenia szparki. Odwrotny mechanizm zachodzi przy braku światła – skrobia jest rozpuszczana, jony odpompowywane, a komórki szparkowe wiotczą automatycznie zamykając szparkę (Ryc. 6) [10, 11].

Innego rodzaju szparki spotyka się u wątrobowców – przedstawicieli rzędu porostnicowców (*Marchantiales*) wykształcają na grzbietowej stronie plechy aparaty szparkowe zbudowane z jednej warstwy komórek tworzących między sobą otwór, szparkę. Komórki wokół szparki mogą nie różnić się niczym od innych komór-



Ryc. 6. Aparat szparkowy. Na lewo – zamknięty, na prawo – otwarty. Rys. Aleksandra Hołda.

Fig. 6. Stoma. Left – closed, right – opened. Drawn by Aleksandra Hołda.

rek skórki lub też mają silnie zgrubiałe promieniste błony, dzięki czemu są przystosowane do zamykania i otwierania aparatu szparkowego. Aparat szparkowy może także być wyniesiony i składać się z 5–8 pierścieni komórek ułożonych współśrodkowo względem otworu. Znane są również przykłady bardziej skomplikowanych aparatów szparkowych u wątrobowców [14, 21].

Na nadziemnych pędach rynnii występuje gruba kutykula i szparki otoczone dwoma prostymi komórkami szparkowymi praktycznie bez zgrubień na ścianach. Bardziej skomplikowane aparaty szparkowe opisano u przedstawicieli zosterofylofitów – *Sawdonia* i *Zosterophyllum*. Są one zagłębione, eliptyczne, zorientowane podłużnie i mają skutynizowane zgrubienia wokół szparki i komórek szparkowych [23, 24].

Ciekawostką jest, że u plechowatego *Spongiophyton* z dolnego dewonu Polski opisano grubą kutykulę z otworami, które przypominają prymitywne szparki wątrobowców. Pozycja systematyczna tego taksonu nie jest określona [25].

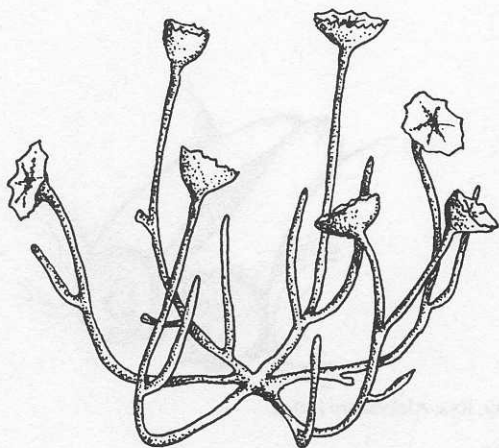
ROZMNAŻANIE I ROZPRZESTRZENIANIE SIĘ

Niezbędnym warunkiem przetrwania rośliny na lądzie jest umiejętność rozmnożenia się i rozprzestrzenienia. Jest to tym bardziej skomplikowane, że wszystkie rośliny telomowe charakteryzują się przemianą pokoleń: płciowego (haploidalny gametofit) i bezpłciowego (diploidalny sporofit). Powstanie sporofitu mogło mieć

znaczenie w procesie przystosowywania się do życia na lądzie. Jeżeli bowiem podział redukcyjny następuje tuż po zapłodnieniu, to powstają zaledwie cztery komórki potomne. Tymczasem istnienie wielokomórkowego sporofitu pozwala na przeprowadzenie wielu podziałów redukcyjnych i utworzenie licznych komórek przetrwalnikowych (mejospor), z których wyrastał gametofit. W efekcie roślina może wyprodukować liczne potomstwo. Może to nie mieć znaczenia w wodzie, gdzie ruchliwe gamety męskie łatwo mogą dotrzeć do komórki jajowej. Staje się jednak istotne w środowisku lądowym, gdzie często brakuje niezbędnej do zapłodnienia wody.

Dane paleontologiczne wskazują, że u pierwszych roślin lądowych oba pokolenia, płciowe i bezpłciowe, były sobie równe¹, niezależne i posiadały wiele wspólnych cech, takich jak wzór epidermy, tkanka przewodząca wodę czy aparaty szparkowe. Większość znajdowanych skamieniałości, w tym wszystkie opisane w poprzednim rozdziale, są sporofitami. Gametofity odkryto stosunkowo niedawno. Składały się one

¹ Zagadnieniem do dziś nie rozwiązany jest przemiana pokoleń u przodków telomowych roślin lądowych. Według teorii izomorficznej (zwanej też homologiczną) oba pokolenia były u nich morfologiczne takie same. Według przeciwstawnej teorii antytycznej (zwanej też interkalacyjną) gametofit był pokoleniem pierwotnym, a sporofit został „dodany” do cyklu w wyniku opóźnienia mejozy zygoty [23]. Zagadnienia tego nie rozwijam w niniejszej pracy.



Ryc. 7. Rekonstrukcja *Sciadophyton* – gametofitu z dolnego dewonu (na podstawie Remy i inni [16], narysowała Aleksandra Hołda, zmienione).

Fig. 7. Reconstruction of *Sciadophyton* – the gametophyte from the Lower Devonian (redrawn from Remy et al. [16] by Aleksandra Hołda, modified).

z promieniście rozłożonych osi kończących się kubkowatymi lub tarczkwatymi gametangioforami (Ryc. 7). U *Kidstonophyton* z dolnego dewonu Szkocji w strukturach tych stwierdzono obecność licznych plemni przedzielonych pasmami tkanki płonej. Z tego samego stanowiska opisano również *Langiophyton* złożony ze wzniesionych osi o długości ok. 6 mm. Na szczycie takich osi znajdowały się gametangiofory z około 30 rodniami. Każda rodnia składała się z wydłużonej szyjki i głęboko umieszczonej komory jajowej. *Sciadophyton* z kolei zbudowany był z promieniście rozmieszczonych osi zakończonych kubkowatymi gametangioforami (Ryc. 7) [12, 21, 23].

Wyda się, że proces zapłodnienia u pierwszych roślin lądowych był podobny jak u współczesnych mchów, wątrobowców czy paproci, gdzie ruchoma gameta męska (plemnik) potrzebuje wody w postaci rosy lub opadów, aby przepłynąć i zapłodnić komórkę jajową. Funkcje przetrwalnikowe, umożliwiające roślinom rozprzestrzenienie się w warunkach lądowych, musiały zatem przejść zarodniki produkowane przez osobnika bezpłciowego.

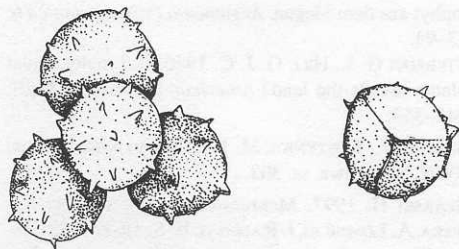
Sporofit jest rośliną diploidalną, która wytwarza zarodnie. W zarodniach zachodzi proces mejozy, w wyniku którego z jednej, diploidalnej komórki macierzystej powstają cztery haploidalne mejospori. Mają one charakter przetrwalnikowy i dlatego musiały uzyskać szczególne zabezpieczenia przed wysychaniem. Dokonało się to przez wytworzenie grubej, mocnej i nieprzepuszczalnej ściany zbudowanej ze sporopolleniny – substancji odznaczającej się ogromną odpornością na działanie czynników zewnętrznych. Ponieważ ściany te tworzą się tuż po procesie podziału mejotycznego, gdy zarodniki stykają się jeszcze czwórkami, przybierają one charakterystyczny kształt: tetraedryczny lub tetragonalny [8]. Zarodniki tetraedryczne mają na powierzchni znak Y, a tetragonalne – I (Ryc. 8). Dojrzałe zarodniki muszą wydostać się z zamkniętej przestrzeni zarodni w sprzyjającym czasie. Z tej przyczyny zarodnie większości roślin posiadają specjalne mechanizmy otwierające.

Najstarsze zarodniki ułożone w tetradach znane są ze skał środkowego ordowiku. Obecność odpornej ściany, być może zbudowanej ze sporopolleniny, oraz układ tetraedryczny wiążą te skamieniałości z roślinami lądowymi. Na podstawie ultrastruktury ściany komórkowej tych zarodników wydaje się, że rośliny je produkujące były zbliżone do współczesnych wątrobowców [12].

W skałach dolnego syluru zmniejsza się różnorodność tetrad, a wzrasta ilość pojedynczych zarodników ze znakiem Y. Od środkowego syluru znajdowane są już spory z wieloma typami ornamentacji ścian. Powiązania botaniczne większości z nich pozostają nieznane [12, 23]. Wzrost różnorodności mejospori łączy się z pojawieniem się i radiacją ewolucyjną pierwszych niewątpliwych roślin lądowych.

Przedstawiciele górnośląskiego rodzaju *Cooksonia*, uważanego za najstarszą roślinę telomową, posiadali umieszczone na końcach pędów zarodnie o kulistym lub eliptycznym kształcie (Ryc. 1). W żadnym z okazów nie zaobserwowano mechanizmów otwierających, zarodniki więc uwalniały się zapewne dopiero po rozpadzie ściany zarodni [23].

Rhynia gwynne-vaughanii (Ryc. 2) wykazy-



Ryc. 8. Dwa typy zarodników. Na górze – tetraedryczny, na dole – tetragonalny. Na lewo – zarodniki w tetradach, na prawo – pojedynczy zarodnik. Rys. Aleksandra Hołda.

Fig. 8. Two types of spores. Up – tetrahedral type, down – tetragonal type. Left – spores in tetrads, right – one single spore. Drawn by Aleksandra Hołda.

wała bardziej zaawansowaną budowę. Jej zarodnia była złożona z dwóch typów komórek – warstwy palisadowych komórek ze zgrubiałymi ścianami bocznymi, zwanej kohezyjną, oraz z grupy komórek cienkościennych. Przypuszcza się, że to zróżnicowanie grubości ściany zarodni było wczesnym typem mechanizmu otwierającego. Uwalniające się zarodniki, podobnie jak u kuksonii, były jednakowe i miały kształt tetraedryczny [23].

Wierzchołek zarodni *Aglaophyton major* (Ryc. 3) skręcał się w czasie rozwoju, co mogło być specyficznym mechanizmem uwalniającym mejospory [23].

Umieszczone na krótkich trzonkach nerkowate zarodnie *Sawdonia* i *Zosterophyllum* otwierały się wzdłuż wypukłego brzegu. Po otwarciu zarodnia dzieliła się na dwie równe

kłapy. Tetraedryczne zarodniki były jednakowe, w zarysie okrągłe do prawie trójkątnych [23].

Pędy generatywne *Psilophyton dawsonii* (Ryc. 5) zwykle były 6-krotnie rozwidlone, a na ich końcach pojawiały się grupy około 32 zarodni. Każda zarodnia, o długości 5 mm, otwierała się wzdłuż powierzchni bocznej. Zarodniki miały znak Y i z reguły gładką ścianę [23].

PODSUMOWANIE

Różnice między środowiskiem wodnym a lądowym są tak duże, że pierwsze rośliny lądowe pojawiły się najprawdopodobniej dopiero około 400 milionów lat temu. Zalicza się je dziś do trzech podgromad: ryniofitów, zosterofylofitów i trymerofitów, uważanych za grupy ancestralne dla wszystkich późniejszych roślin telomowych. Przedstawiciele tych trzech podgromad skolonizowali tereny lądowe dzięki wykształceniu podstawowych elementów umożliwiających im przeżycie poza wodą: cewek przystosowanych do transportu wody, komórek łyka przewodzących produkty fotosyntezy do podziemnych organów nieasymilujących, chwytників, których celem było pobranie wody z podłoża, tkanki okrywającej ze szparkami oraz odpornych na czynniki zewnętrzne zarodników, pełniących funkcje przetrwalnikowe i służących do rozprzestrzeniania się. Rośliny te były prosto zbudowane, ale miały już wzniesione pędy, oraz zarodnie z mechanizmem otwierającym.

LITERATURA

- [1] BANKS H. P., LECLERCQ S., HUEBER F. M. 1975. Anatomy and morphology of *Psilophyton dawsonii* sp. n., from the late Lower Devonian of Quebec (Gaspé) and Ontario, Canada. *Palaeontographica Amer.* 8: 77–127.
- [2] EDWARDS D. 1970. Fertile Rhyniophytina from the Lower Devonian of Britain. *Palaeontology* 13: 451–461.
- [3] EDWARDS D. S. 1980. Evidence for the sporophytic status of the Lower Devonian plant *Rhynia gwynnevaughanii* Kidston. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 29: 177–188.
- [4] EDWARDS D. S. 1986. *Aglaophyton major*, a non-vascular land-plant from the Devonian Rhynie Chert. *Bot. J. Linn. Soc.* 93: 173–204.
- [5] ESAU K. 1973. *Anatomia roślin*. PWRiL, Warszawa. ss. 810.
- [6] GENSEL P. G. 1986. Diversification of land plants in

- the Early and middle Devonian. W: T. W. BROADHEAD (red.), *Land plants: Notes for a Short Course organized by R. A. Gastaldo*. University of Tennessee Studies in Geology **15**: s. 64–80.
- [7] GENSEL P. G., ANDREWS H. N. 1984. *Plant life in the Devonian*. Praeger Press, New York. ss. 380.
- [8] GREBE H. 1971. A recommended terminology and descriptive method for spores. *Microfossiles organique du paleozoique* **4**: CNRS, Paris s. 9–34.
- [9] GRAY J., BOUCOTT A. J. 1977. Early vascular land plants: proof and conjecture. *Lethaia* **10**: 145–174.
- [10] HEJNOWICZ Z. 1985. *Anatomia i histogeneza roślin naczyniowych*. PWN, Warszawa. ss. 858.
- [11] KEETON W. T. 1980. *Biological Science*. Norton & Company, New York-London. ss. 1080.
- [12] KENRICK P., CRANE R. 1997. The origin and early evolution of plants on land. *Nature* **389**: 33–39.
- [13] PODBIELKOWSKI Z., PODBIELKOWSKA M. 1992. *Przystosowania roślin do środowiska*. WSiP, Warszawa. ss. 584.
- [14] PODBIELKOWSKI Z., REJMENT-GROCHOWSKA I., SKIRGIELLO A. 1986. *Rośliny zarodnikowe*. PWN, Warszawa. ss. 858.
- [15] REMY W. 1982. Lower devonian gametophytes: relation to phylogeny of land plants. *Science* **215**: 1625–1627.
- [16] REMY W., REMY R., HASS H., SCHULTKA S., FRANZMEYER F. 1980. *Sciadophyton Steinmanni* – ein Gametophyt aus dem Siegen. *Argumenta Palaeobotanica* **6**: 73–94.
- [17] STEBBINS G. J., HILL G. J. C. 1980. Did multicellular plants invade the land? *American Naturalist* **115**(3): 342–353.
- [18] SZAFAER W., KOSTYNIUK M. 1962. *Zarys paleobotaniki* PWN, Warszawa. ss. 302.
- [19] SZARSKI H. 1997. Makroewolucja. W: H. KRZANOWSKA, A. ŁOMNICKI, J. RAFIŃSKI, H. SZARSKI, J. SZYMURA. *Zarys mechanizmów ewolucji*. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa. s.323–349.
- [20] SZWEYKOWSCY A. i J. (red.). 1993. *Słownik botaniczny*. Wiedza Powszechna, Warszawa. ss. 799.
- [21] SZWEYKOWSKA A., SZWEYKOWSKI J. 1993. *Botanika*. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa. ss. 637.
- [22] TAYLOR T. N. 1988. The origin of land plants: some answers, more questions. *Taxon* **37**(4): 805–833.
- [23] TAYLOR T. N., TAYLOR E. L. 1993. *The biology and evolution of fossil plants*. Prentice Hall, New Jersey. s. 148–231,
- [24] ZDEBSKA D. 1972. *Sawdonia ornata* (= *Psilophyton princeps* var. *ornatum*) from Poland. *Acta Palaeobotanica* **13**(2): 77–98.
- [25] ZDEBSKA D. 1978. On *Spongiophyton* from the Lower Devonian of Poland. *Acta Palaeobotanica* **19**(1): 13–20.