

UDK: 630\*81:575.8

Pregledni znanstveni članek (*Preview Scientific Paper*)

# Evolucija lesnih rastlin (I.)

## Izvor in zgodovina vaskularnih rastlin brez semen in gimnosperm

### *Evolution of woody plants (I.)*

### *The origin and history of seedless vascular plants and gymnosperms*

N. Torelli<sup>1</sup>

#### Izvleček:

Predstavljeni so najvažnejši mejniki v filogeniji rastlin s posebnim poudarkom na evoluciji lesnih rastlin. Gimnospermno in cikadofitno-angiospermno razvojno linijo je mogoče slediti do progimnosperm. Likofiti pomenijo ločeno evolucijsko linijo, ki se je od linije semenk oddvojila še pred evolucijo kambija. Kambij se je razvil neodvisno v različnih skupinah. Opisan je kambij in les pomembnih fosilnih rastlinskih skupin.

**Ključne besede:** filogenija rastlin, evolucija lesnih rastlin, gimnosperme, angiosperme, progimnosperme, likofiti, kambij

#### Abstract:

*Most important highlights of plant phylogeny with the special emphasis on the evolution of woody plants are presented. The gymnosperm and the cycadophyte-angiosperm lines of evolution can be traced back to the progymnosperms. Lycophytes represent a separate line of evolution that has been distinct since before the evolution of a cambium in the seed plant line. Cambium evolved independently in the different groups. The cambium and wood in major fossil plant groups is described.*

**Key words:** plant phylogeny, evolution of woody plants, gymnosperms, angiosperms, progymnosperms, lycophytes, cambium

Tole je kratko poročilo o zelo dolgem razvoju rastlin s poudarkom na evoluciji lesnih rastlin.

Najpomembnejši evolucijski dogodki v geološki zgodovini rastlin so naslednji (Barghoorn 1964, Campbell 1996, Gray-Shear 1992):

1. Nastanek stabilnega genetskega sistema.
2. Nastanek avtotrofne fotosintezne metabolizma.
3. Cianobakterije in alge osvojijo sladko vodo na kopnem, morda v predkambriju (pred več kot 600 milijoni let).
4. Nastanek rastlin iz vodnih prednikov, zelenih alg, v poznem ordoviciju, pred pribl. 460 milijoni let. Prve kopenske prilagoditve so bile kutikula, zaščiteni gametangiji, pojav lignina in vaskularnega (pre-

vodnega) tkiva.

5. Diverzifikacija vaskularnih rastlin (cevníc) v zgodnjem devonu, pred pribl. 400 milijoni let.
6. Pojav vaskularnega kambija in s tem sekundarnega ksilema (lesa) pri progimnospermah pred pribl. 370 milijoni let (Aneurophyton).
7. Nastanek semena. Prve vaskularne rastline s semeni nastanejo nekje ob koncu devona, pred pribl. 360 milijoni let.
8. Pojav cvetnic v zgodnji kredi, pred pribl. 130 milijoni let.

Dogodka (1) in (2) sta se izgubila v geološkem zapisu življenja in o njih lahko le ugibamo s teorijami ali koncepti kemične in biokemične evolucije.

Za dogodek (3) sicer nimamo fosilnih dokazov, vendar mnogi indici pričajo, da so zelene alge in med njimi karofiti (Charophytaceae) očitno najbližji sorodniki kopenskih rastlin. Moderni karofiti in rastline imajo pomembne skupne strukturne in biokemične last-

nosti, kot so nastanek fragmoplasta med citokinezo, zadržanje zigote v gametofitu in sposobnost sintetizirati flavonoide (npr. Moore et al. 1998, str. 659). Iz tega sledi, da utegne biti skupina starodavnih karofitov skupni prednik modernih karofitov in kopenskih rastlin, tj. briofitov (mahov in traheofitov, vaskularnih rastlin, cevníc) (npr. Gray Shear 1992). Briofiti nimajo razvitih vaskularnih (prevodnih) tkiv in lignificiranih tkiv. Zato so nizki in absorbirajo vodo s kapilarnostjo. (Nekateri mahovi imajo v sredici sveženj prevodnih celic, ki so funkcionalno enakovredne ksilemu in floemu). Različno od vaskularnih rastlin, kjer je dominantna generacija sporofit, je pri mahovih dominantna generacija gametofit.

Pojav vaskularnega tkiva je pomenil evolucijski preboj pri kolonizaciji kopnega (npr. Campbell 1996, str. 555). Prvi pogoj za razvoj kompleksnega vodotransportnega sistema je bil nastanek lignina (npr. Moore et al.

<sup>1</sup> Dr., Oddelek za lesarstvo, Biotehniška fakulteta, Univerza v Ljubljani, Ljubljana, Slovenija

1998, str. 664). Domnevno je pri evoluciji lignifikacije pomembno vlogo igral problem ekskrecije (Freudenberg & Neish 1968) in nastanek L-fenilalaninamoniumliaze (PAL) in morda fenilhidrolaze oz. mutacij, ki sta ju omogočili.

Razumevanje še ne povsem znane in v mnogočem problematične filogenije rastlin, bo v nadaljevanju olajšal diagram (slika 1), ki temelji na najnovejši analizi fosilnih in recentnih rastlin (Stewart & Rothwell 1993, Taylor & Taylor 1993).

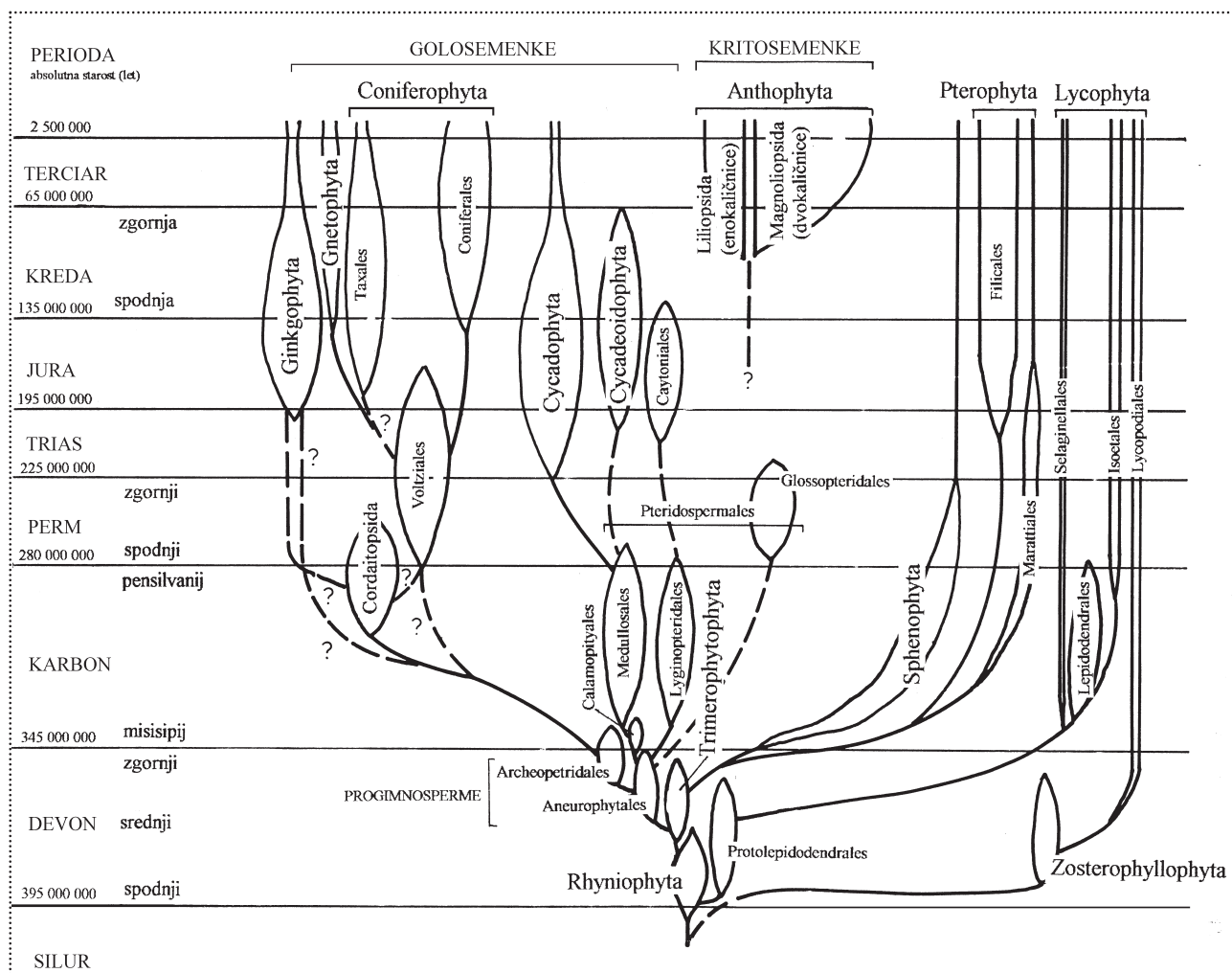
Hitrost evlucijskih sprememb v razmeroma kratkem obdobju geološkega časa med pojavom najzgodnejših pravih kopenskih rastlin na prehodu med silurom in devonom oz. v zgodnjem devonu in bogate ter raznotere flore v karbonu je edinstvena v zgo-

dovini razvoja rastlinstva. V tem času so nastale glavne skupine vaskularnih rastlin ali cevnic (Tracheophyta), t.j. rastlin s prevajalnim (vaskularnim) tkivom, ksilemom in floemom. Po hitri evoluciji in diverzifikaciji lahko s tem obdobjem primerjamo le še kenozoik.

Prve znane vaskularne rastline v devonu izkazujejo dve različni razvojni smeri: (1) Zosterofilofiti (oddelek Zosterophyllophyta, glej sliko 1) iz obdobja pred 408-370 milijoni leti (Raven 1992, str. 326) so bili dihotomno (vilasto) razraščeni homospori grmički brez sekundarne rasti, tj. brez sekundarnega ksilema, lesa. Njihov ksilem je bila eksarhna protostela, tj. s protoksilemom na periferiji in metaksilemom v sredici (Mauseth 1995, str. 644). Stržena ni bilo. Sporangiji so bili nameščeni lateralno (stransko) in ne terminalno (tj. na vrhu). Zosterofilofiti

so predniki likofitov ali mikrofilofitov (odd. Lycophyta ali Microphylophyta, "lisičjaki") in začetniki mikrofilne linije evolucije (Mauseth 1995, str. 648). (2) Riniofiti (odd. Rhyniophyta, glej sliko. 1) iz obdobja pred 420-380 milijoni leti. Cooksonia je bila le nekaj centimetrov dihotomno razraščajoča se homosporna rastlinica s terminalnimi sporangiji. Ksilem je bil endarhna protostela s protoksilemom v sredici in metaksilemom na periferiji. Tudi tu še ni bilo stržena. V to skupino sodi tudi mnogo bolj znana "prakopenska rastlina" rinija (*Rhynia*) (Mauseth 1995, str. 641).

Zosterofilofiti in riniofiti imajo veliko skupnih lastnosti in menijo, da so se razvili iz (neznane) skupnega prednika, ki utegne biti še za pribl. 15 milijonov let starejši (Raven 1992, str. 325), ta pa iz zelenih alg.



Slika 1. Filogenija rastlin (risba po Stewartu in Rothwellu 1993 in Taylorju in Taylorju 1993).

Iz riniofitov so se razvili trimerofiti (odd. Trimerophytophyta, slika 1), predniki megafilne evolucijske linije (Mauseth 1995, str. 657). Megafili so listi, ki so se razvili iz vejnih sistemov in so značilni za vse semenke, "praproti" in "preslice" (Mauseth 1995, str. 659). Evolucijo megafilov skuša pojasniti telomska teorija s procesi nadraščanja, sploščanja in zraščanja. (prim. npr. Mauseth 1995, str. 658).

Če sledimo sorodstveni shemi na sliki 1, vidimo, da so trimerofiti tudi predniki izjemno pomembnih progimnosperm (odd. Progymnospermophyta), pa tudi sfenofitov ali artrofitov (odd. Sphenophyta ali Arthrophyta, "preslice") in pterofitov (odd. Pterophyta, "praproti").

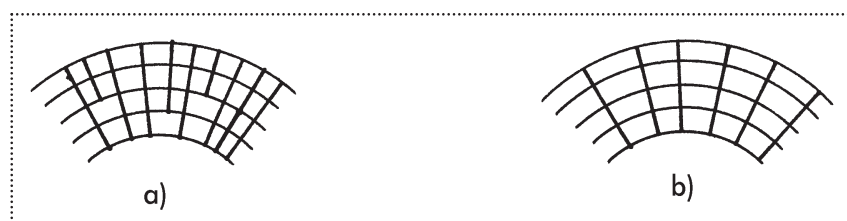
Progimnosperme so domnevno najstarejše rastline, ki so imele bifacialni vaskularni kambij in potemtakem sekundarni ksilem ali les. Uspevale so od srednjega devona do zgodnjega karbona in so bile homosporne in heterosporne. Za progimnosperme je značilna nenavadna kombinacija gimnospermskih in praprotniških značilnosti (Beck 1970; Bonamo 1975). Menijo, da so se iz njih razvile semenke (Beck 1960; Rothwell 1982). Najstarejše progimnosperme so bili predstavniki reda Aneurophytales (Aneurophyton, Protopteridium, Tetraxylopteris) iz srednjega devona izpred 360-380 milijoni let, s tridimenzionalno razvejitvijo in protostelo, tj. brez stržena (Banks 1981, Raven 1992, str. 359, Mauseth 1995, str. 676). Debelca so imela ozek valj sekundarnega ksilema iz precej širokih traheid (tang. premer 50-60  $\mu\text{m}$ ) s skupinami krožnih obokanih pikenj v radialnih in tangencialnih stenah. Trakovi so bili izključno iz parenhima in večinoma eno- in dvoredni. Sekundarni floem ("lišče" ali sekundarna skorja) je bil dokaj kompleksen. Še več sekundarnega ksilema ali lesa je imel drug predstavnik progimnosperm, *Archaeopteris*, ki pa je bil visoko masivno drevo. Olesenelo steblo arheopterisa, ki so ga dolgo časa ločeno poznali kot debelni rod *Callixylon*, je bilo do 1,5 m debelo in 20 m visoko (Beck 1970, 1981). Debla arheopterisa so imela sifonos-

telo, stržen obdan s svežnji primarnega ksilema, precej podobno kot moderne konifere in dvokaličnice. Sekundarni ksilem oz. les arheopterisa (*Callixylon*) je bil zgrajen iz podolgovatih traheid s premerom 25-35  $\mu\text{m}$ . Skupine obokanih pikenj so bile pretežno v radialnih stenah. Trakovi so bili večinoma eno- in dvoredni. Pri več vrstah so znane tudi trakovne traheide. Nasploh je bil les močno podoben lesu današnje aravkarije, manjkali so le smolni kanali! Paleontologi so bili nemalo presenečeni, ko so ugotovili, da veliki sistemi praprotnastih heterospornih listov arheopterisa pripadajo kaliksilonu. Heterosporija ima poseben pomen pri kopenskih rastlinah, ker je bila potreben prvi pogoj za razvoj semena (Mauseth 1995, str. 653). Scheckler in Banks (1971) poudarjata, da so fosilne progimnosperme z visoko razvitimi sekundarnimi tkivi le pribl. 10 milijonov let mlajše od rastlin, ki vsebujejo prvi, preprostejši vaskularni kambij. Očitno se je kambij zelo hitro razvijal, saj se kambij arheopterisa ni bistveno ločil od kambija današnjih golosemenk (Beck 1981). Na tem mestu lahko ugotovimo, da je les, kot ga najdemo pri današnjih iglavcih, zelo star devonski izum, vendar ga niso izumile golosemenke, ker jih takrat še ni bilo. Omenim naj še, da se nežni kambij v fosilnih rastlinah praviloma ni ohranil in da o njegovi zgradbi sklepamo le posredno iz pojava in zgradbe sekundarnih tkiv, ki so njegov produkt. Iz slike 1 se vidi, da so progimnosperme izhodišče gimnospermske in cikadofitno-angiospermske evolucijske linije.

Mikrofilofiti ali likofiti (odd. Microphylophyta ali Lycophyta, "lisičjaki") predstavljajo ločeno evolucijsko linijo, ki se je oddvojila pred evolucijo kambij-

ja. Kljub temu pa se je pri več predstavnikih neodvisno razvil kambij, ki je produciral les. Dokaj dobro je poznan kambij predstavnikov iz reda Lepidodendrales (luskavci) (Cichan 1985a). Bil je unifacialen, kar pomeni, da je produciral le les, navzven pa ničesar (Arnold 1960, Pigg & Rothwell 1983). Zunaj lesa je bila parenhimska regija, imenovana post-meristemski ovoj (Cichan 1985a). Ta je vsaj delno rezultat konverzije vaskularnega kambija v parenhim. Kambij je bil potemtakem končen ali determiniran (Arnold 1960) in se je, potem ko je proizvedel določeno množino lesa, disorganiziral. Cichan (1985b) je sklepal, da fuziformne inicialke niso bile sposobne multiplikativnih delitev. Ko se je kambij zaradi debelitve debla umikal navzven, se inicialke niso delile, temveč se je njihov tangencialni premer povečeval. Očitno je obstajala teoretična meja, do katere so se fuziformne inicialke tangencialno povečevale. Pri določeni velikosti je postala mitotična nemožna in meristematska aktivnost je prenehala. Les lepidodendrov je imel trakove, kar dokazuje, da je imel kambij tudi trakovne inicialke (Cichan 1985a). Med fosilnimi lesnimi likofiti je znan tudi pečatnikovec (*Sigillaria*).

Sekundarno rast so izkazovali tudi sfenofiti (odd. Sphenophyta ali Arthrophyta, "preslice") (Cichan 1985b). Imeli so unifacialni vaskularni kambij, morda celo bifacialnega, kot so mogli ugotoviti v enem primeru. Kambij je bil zgrajen iz fuziformnih in trakovnih inicialk. Pri *Sphenophyllum fossilis* niso mogli dokazati multiplikativnih delitev, s katerimi bi kambij sledil debelinski rasti. Skrbne meritve pa so pokazale, da dolžina traheid narašča v smeri navzven. Menijo, da so se po-



Slika 2. (a) Za kambij semenk so značilne multiplikativne delitve fuziformnih inicialk, ki omogočajo, da kambij sledi debelinski rasti.

(b) Pri drevesnih likofitih multiplikativnih delitev v kambiju ni in z debelitvijo debla se inicialke pasivno raztegujejo v tangencialni smeri, dokler njihova delitvena aktivnost ne zastane. (Risba po Mausethu 1995).

daljševale tudi fuziformne inicialke in se pri tem vrivale druga med drugo in tako povečevale obseg kambija. Fossilni kalamiti (red Calamitales) so prav tako imeli kambij in so tvorili sekundarni floem (ki pa je slabo ohranjen). Homosporski in heterosporski kalamiti so imeli premer do 30 cm in bili visoki do 20 m. Zanje je bila značilna prava monopodialna razrast, glavno deblo, veje, pravi listi in prave korenine. Za vse sfenofite je značilen isti "defekt" kot za likofite, pa čeprav so se razvijali ločeno: fuziformne inicialke se niso mogle deliti radialno in tako producirati več fuziformnih inicialk (multiplikativne delitve). Ko se je les odlagal in odrival kambij navzven, so fuziformne inicialke slednjič postale prevelike in sekundarna rast je zastala (prim. Mauseth 1995, str. 660).

Tudi fosilni pterofiti (odd. Pterophyta, "praproti") so domnevno imeli unifacialni kambij in omejeno sekundarno rast (Scheckler & Banks 1971), medtem ko je recentne nimajo.

Kordaiti (razr. Cordaitopsida, slika 1) so bili visoki do 30 m in so imeli do 1 m dolge in 1,5 cm široke trakaste liste. Imeli so nenavadno velik septiran stržen. Za sekundarni ksilem so bile značilne razmeroma ozke traheide in parenhimski trakovi. Krožne obokane pikenje v enem ali dveh redovih so bile v radialnih stenah. Trakovi, so eno- ali dvoredni in so lahko bili visoki do 30 celic. Zraven je tudi sekundarni floem, zato ni dvoma, da so kordaiti imeli bifacialni kambij. Fuziformne inicialke so se periodično delile antiklino in se povečevale z apikalno intruzivno rastjo. Kambij je imel povsem enake lastnosti kot kambij modernih iglavcev.

Volcije (red Voltziales) so bile podobne današnjim aravkarijam. Imele so visoka debela, veje v vretenih in iglaste liste. V številnih lastnostih so bile skoraj identične z modernimi storžnjaki oz. iglavci. Iz progimnosperm oz. njegova reda Aneurophytales so se razvile tudi pteridosperme, praproti semenke (Pteridospermales). Imele so bifacialni kambij, ki je produciral sekundarni ksilem in sekundarni floem. Les je bil precej podoben lesu progim-

nosperm, vendar se je od njega razlikoval po tem, da so imele traheide v radialnih stenah več nizov krožnih obokanih pikenj (pri današnjih koniferah le en niz). Trakovi so bili široki več celic in zelo visoki (pri današnjih koniferah praviloma enoredni). Prav tako so imele veliko aksialnega parenhima (Mauseth 1995, str. 701.) Tako je bil les mnogo bolj mehak od lesa progimnosperm in konifer. Listi praproti semenk so bili podobni listom praproti.

Iz pteridosperm so se razvili sagovci in gnetovci (odd. Cycadophyta).

Pri tvorbi premoga v karbonu pred pribl. 300 milijoni let je sodelovalo pet glavnih skupin lesnih rastlin: tri so bile vaskularne rastline brez semen - likofiti ("lisičjaki"), sfenofiti ("preslice") in pterofiti (praproti) ter praproti semenke in primitivne golosemenke.

Evolucijska transformacija gimnosperm v cvetnice ni bil enostaven proces in je vključevala številne bistvene spremembe, npr. konverzijo sporofilov v prašnike in plodne liste, s čimer je nastal cvet, dvojno oploditev in specializacijo lesnega tkiva. Eksplozivna evolucija in diverzifikacija cvetnic v kenozoiku je primerljiva le z diverzifikacijo v devonu.

## Reference:

- Arnold, C.A. 1960. A lepidodendrid stem from Kansas and its bearing on the problem of cambium and phloem in paleozoic lycopods. *Contrib. Mus. Paleontol. Univ. Mich.* 10:249-267.
- Banks, H.P. 1970. Major evolutionary events and the geological record of plants. *Biol. Rev.* 47:451-454.
- Banks, H.P. 1981. Time appearance of some plant biocharacters during Siluro-Devonian times. *Can. J. Bot.* 59:1292-1296.
- Barghorn, E.S. 1954. Evolution of cambium in geologic time. V: M.H. Zimmermann (izd.), *Formation of wood in forest trees*: 3-17. Academic Press, New York.
- Beck, C.B. 1960. The identity of Archaeopteris and Calixylon. *Brittonia* 12:351-368.
- Beck, C.B. 1970. The appearance of gymnospermous structure. *Biol. Rev.* 45:379-400.

Beck, C.B. 1981. Archaeopteris and its role in vascular plant evolution. V K.J., Niklas (izd.), *Paleobotany, paleoecology and evolution*: 193-230. Praeger Publishers, New York.

Bonamo, P.M. 1975. The Progymnospermopsida: Building concept. *Taxon*. 24:569-579.

Campbell, N.A. 1995. *Biology*. 4.izd., The Benjamin Cummings Publishing Company, Inc., menlo Park, itd.

Cichan, M.A. 1985a. Vascular cambium and wood development in carboniferous plants. I. *Lepidodendrales*. *Amer. J. Bot.* 72:1163-1176.

Cichan, M.A. 1985b. Vascular cambium and wood development in carboniferous plants. II. *Sphenophyllum pluri-foliatum* Williamson and Scott (Sphenophyllales), *Bot. Gaz.* 146: 395-403.

Cichan, M.A. & T.N. Taylor. 1990. Evolution of cambium in geologic time - A reappraisal. Y: M. Iqbal (izd.), *The vascular cambium*: 213-228. Research Studies Press Ltd., John Wiley & Sons Inc., New York, itd.

Freudenberg, K. & A.C. Neish. 1968. *Constitution and biosynthesis of Lignin*. Springer, Berlin, itd.

Gray, J. & W. Shear. 1952. Early life on land. *American Scientist* 80:456-454.

Mauseth, J.D. 1995. *Botany*. Saunders College Publishing, Philadelphia, itd.

Moore, R., W.D. Clark & D.S. Vodopich. 1998. *Botany*. WCB/ McGraw-Hill.

Pigg, K.B. & E.G.W. Rothwell. 1983. *Chaloneria* gen. nov., heterosporous lycophytes from the Pennsylvanian of North America. *Bot. Gaz.* 144:132-147.

Raven, P.H., R.F. Evert & S.E. Eichhorn. 1992. *Biology of plants*. Worth Publishers, New York.

Rothwell, G.W. 1982. New interpretations of the earliest conifers. *Rev. Paleobot. Palynol.* 37:7-28.

Scheckler, S.E. & H.P. Banks. 1971. Anatomy and relationships of some Devonian progymnosperms from New York. *Amer. J. Bot.* 58:737-751.

Stewart, W.N. & G.W. Rothwell. 1993. *Paleobotany and the evolution of plants*. Cambridge University Press, Cambridge.

Taylor, T.N. & E.L. Taylor. 1993. *An introduction to fossil plant biology*. Prentice-Hall.