

BARBARA FOJCIK

Zakład Botaniki Systematycznej
Uniwersytet Śląski
Jagiellońska 28, 40-032 Katowice
E-mail: fojci@us.edu.pl

NA POCZĄTKU BYŁY MSZAKI – CZYLI JAK TO BYŁO Z WYJŚCIEM ROŚLIN NA LĄD

WSTĘP

Odkąd teoria Darwina pozwoliła spojrzeć na świat jako na układ dynamiczny, w którym organizmy zmieniają się tworząc nieprzerwany ciąg ewolucyjny, zadajemy sobie pytanie, jak przebiegała ta ewolucja, jaki był jej porządek? W 1866 r. Ernst Haeckel wprowadził pojęcie „filogenezy”, jako drogi rozwoju rodowego, która wynika ze zmian ewolucyjnych organizmów (HAECKEL 1866). Filogenetyka, czyli nauka o filogenezie, stawia sobie za zadanie ustalenie relacji pokrewieństwa między gatunkami, zarówno istniejącymi, jak i wymarłymi. Konstruowane są coraz nowsze wersje domniemanego „drzewa życia”, obrazującego porządek ewolucji i wzajemne relacje pomiędzy poszczególnymi grupami organizmów. Dzięki rozwojowi biologii molekularnej i zaawansowaniu technik komputerowych obraz „drzewa życia” staje się coraz bardziej prawdopodobny.

Do największych zagadek w aspekcie ewolucyjnym i filogenetycznym należy kolonizacja przez rośliny siedlisk lądowych. Był to ogromny przełom w historii życia na Ziemi. Rośliny musiały wykształcić wiele adaptacji, pozwalających odnieść sukces w nowym środowisku. Dzięki strukturalnym i fizjologicznym przystosowaniom stopniowo uzyskiwały wytrzymałość na przesuszenie i inne lądowe czynniki stresowe, coraz wydajniej pozyskiwały z podłoża i transportowały wodę i substancje mineralne, skuteczniej uniezależniały cykl życiowy od wody. Z danych kopalnych wynika, że w kambrze ląd nie był jeszcze zamieszkały, z kolei w war-

stwach sylurskich odnajdowano liczne skamieniałości roślin o cechach wskazujących na ich lądowy tryb życia. Najstarsze opisywane makroskamieniałości to kilkucentymetrowe, bezlistne, dichotomicznie rozgałęzione sporofity typu *Cooksonia* (EDWARDS i FEEHAN 1980).

Od dawna zadawano sobie więc pytanie, kiedy nastąpiło to wyjście na ląd i jak ono wyglądało? Konstruowano różne schematy kolonizacji lądu przez rośliny, w których różna była też pozycja mszaków względem roślin naczyniowych; mszaki miały wyewoluować albo z glonów zielonych niezależnie od roślin naczyniowych, albo z psylofitów (jako szeroko pojętej grupy najbardziej prymitywnych roślin lądowych), albo też psylofity i inne rośliny naczyniowe miały się rozwinąć z mszaków (SZWEYKOWSKI 1960, MISHLER i CHURCHIL 1984, BLACKWELL 2003). Wiele kwestii związanych z wczesną filogenezą roślin lądowych budziło, i nadal budzi kontrowersje. Obecnie nowe światło na pochodzenie i wczesną ewolucję roślin lądowych rzuciły badania molekularne, oparte na analizie sekwencji DNA. W niniejszym artykule podsumowano aktualną wiedzę na temat wczesnej filogenezy roślin lądowych. Szukano odpowiedzi na kilka kluczowych pytań: z jakiej grupy glonów wywodzą się rośliny lądowe, kiedy i które rośliny jako pierwsze wyszły na ląd, jakie są relacje filogenetyczne między mszakami a roślinami naczyniowymi oraz jak przebiegała ewolucja przemiany pokoleń?

PRZODKOWIE ROŚLIN ŁĄDOWYCH

Początkowo życie rozwijało się jedynie w środowisku wodnym. Rośliny wodne, popularnie zwane glonami, prezentują ogromną różnorodność form i tradycyjnie zaliczane są do kilku odrębnych gromad (m.in. galukofity, tobołki, eugleniny, chryzofity, kryptofity, brunatnice, krasnorosty, zielenice) (SZWEYKOWSKA i SZWEYKOWSKI 1993). Stąd pierwsze pytanie dotyczyło wskazania grupy glonów, z której wywodzą się rośliny lądowe. Ogólna odpowiedź na to pytanie nie wzbudza kontrowersji, gdyż jedynie zielenice posiadają określone cechy biochemiczne, wskazujące na ich bliskie pokrewieństwo z roślinami lądowymi: posiadają chlorofil a i b, z innych barwników β -karoten i luteinę, materiałem zapasowym jest skrobia, a ściana komórkowa zbudowana jest głównie z celulozy.

Jednakże zielenice to grupa bardzo zróżnicowana, nie tylko pod względem morfologicznym. Ale tylko w klasie ramienicowych (Charophyceae) obserwowana jest cytokineza z trwałym wrzecionem kariokinetycznym (fragmoplastem), charakterystyczna także dla roślin lądowych; u pozostałych grup zielenic cytokineza przebiega inaczej. Na ramienicowe wskazuje także wiele cech morfologicznych, cytologicznych i biochemicznych, spotykanych także wśród roślin lądowych. Do najczęściej wymienianych należą:

- obecność w ścianie komórkowej zygoty substancji podobnej do sporopoleniny. Sporopolenina jest wyjątkowo trwałym biopolimerem, uważanym za specyficzny dla roślin lądowych, u których jest składnikiem ściany spor zabezpieczającym je przed zniszczeniem; u ramienicowych prawdopodobnie chroni zygotę przed wyschnięciem (DELWICHE i współaut. 1989);

- obecność w ścianie komórek wegetatywnych substancji podobnej do ligniny (nie występuje u innych glonów) (DELWICHE i współaut. 1989);

- obecność prymitywnych plasmodesm, umożliwiających kontakt między komórkami (GRAHAM 1982);

- podobieństwo budowy ruchliwych gamet męskich, a zwłaszcza ich aparatu wiciowego (RENZAGLIA i współaut. 2000);

- podobieństwo mechanizmów syntezy celulozy. W komórkach roślin lądowych i glonów ramienicowych mikrofibryle celulozowe syntezowane są przez kompleksy białkowe w kształcie rozety, u innych glonów

białka syntetyzujące celulozę ułożone są liniowo (OKUDA i BROWN 1992);

- wykorzystywanie w procesach np. fotooddechania czy rozkładu mocznika enzymów, które znane są wśród roślin lądowych, nie występują zaś u innych zielenic (SYRETT i AL-HOUTY 1984).

Na bliskie pokrewieństwo współczesnych glonów ramienicowych i roślin lądowych wskazują także badania molekularne, np. analiza podobieństwa sekwencji chloroplastowego genu *rbcL* (GRAHAM i współaut. 1991) oraz jądrowego genu SSU rRNA (KRANZ i i współaut. 1995). Podobne wyniki dała analiza chloroplastowego DNA pod kątem ilości i układu genów oraz intronów, a także obecności insercji i delecji w regionach kodujących (TURMEL i współaut. 2007).

Dlaczego to właśnie potomkowie glonów ramienicowych skutecznie skolonizowali ląd? Jedną z przyczyn upatruje się w ich słodkowodnym trybie życia, co sprzyjało stopniowemu wkraczaniu na siedliska wilgotne, sąsiadujące z wodą, a następnie pozwoliło na skolonizowanie suchego lądu (i uzależnienie od wody opadowej) (BECKER i MARTIN 2009).

Współczesne ramienicowe to niewielka grupa glonów, występujących głównie w wodach słodkich. Cechuje je duże zróżnicowanie morfologiczne, od jednokomórkowych, przez nitkowate, po silnie rozbudowane plechy pseudoparenchymatyczne. W obrębie ramienicowych wyróżnia się, w randze rzędów, 6 grup: mesostigmowce (Mesostigmatales), chlorokybowce (Chlorokybales), klebsormidiowce (Klebsormidiales), sprzężnicowce (Zygnematales), tarczowłosowce (Coleochaetales) i ramienicowce (Charales) (LEWIS i MCCOURT 2004). Pojawiło się więc kolejne pytanie, które z ramienicowych były bezpośrednimi przodkami roślin lądowych? Spośród wyżej wymienionych rzędów trzy ostatnie są wskazywane jako najbliższe spokrewnione z roślinami lądowymi.

W wielu artykułach szczegółowych i przeglądowych ramienice (Charales) uważane są za współczesną grupę siostrzaną dla wszystkich roślin lądowych (LEWIS i MCCOURT 2004, MCCOURT i współaut. 2004, QIU 2008, BECKER i MARTIN 2009). Wynika to m.in. z badań na poziomie molekularnym. Do najczęściej cytowanych w tej kwestii należą badania KAROLA i współaut. (2001), które objęły stosunkowo dużą liczbę taksonów i danych genowych.

Wszystkie konfiguracje drzew filogenetycznych, otrzymane na podstawie analizy 4 genów z 3 różnych genomów (jądrowy SSU rRNA, mitochondrialny *nad5* oraz chloroplastowe *rbcL* i *atpB*), wskazywały na Charales jako grupę najbliższej spokrewnioną z roślinami zarodkowymi (= lądowymi). Podobne wyniki otrzymał m.in. QIU i współaut. (2007), w oparciu o analizę sekwencji siedmiu genów: chloroplastowych (*atpB*, *rbcL* oraz SSU i LSU rDNA), mitochondrialnych (*atp1*, LSU rDNA) i jądrowego (18S rDNA).

Trzeba jednak wspomnieć, że w innych badaniach wykazywano odmienne pozycje filogenetyczne ramienic, które albo tworzą odrębną linię ewolucyjną, oddzielającą się wcześniej od grupy obejmującej inne glony ramienicowe i rośliny lądowe, albo wspólnie z tarczowłosowcami tworzą wspólną grupę siostrzaną dla zarodkowych, albo z kilkoma innymi grupami tworzą kład siostrzany dla roślin lądowych.

Zanim upowszechniły się metody analityczne na poziomie molekularnym, na potencjalnego przodka roślin lądowych najczęściej typowano tarczowłosowce (Coleochaetales). Przemawiały za nimi m.in. analizy kladystyczne cech morfologicznych i biochemicznych oraz spotykana w tej grupie tendencja do matrotrofii (GRAHAM 1982; GRAHAM i WILCOX 1983, 2000). U tarczowłosowców, np. u *Coleochaete orbicularis*, po zapłodnieniu zygota pozostaje na haploidalnej plesze, powiększa się, a następnie zostaje otoczona warstwą komórek wegetatywnych, które przypominają komórki transferowe łożyska gametofitu roślin zarodkowych (morfologią, lokalizacją i czasem rozwoju). Wykazano obecność wypustek w komórkach wegetatywnych przylegających do zygoty, a także fizjologiczne powiązanie między zygotą a gametofitem. Jest

to interpretowane jako jeden z pierwszych ewolucyjnych kroków w kierunku rozwoju matrotrofi, czyli uzależnienia od rośliny macierzystej, co prowadziłoby do wykształcenia się łożyska oraz rozwoju sporofitu.

Także wyniki niektórych badań molekularnych sugerują, że rośliny zarodkowe powstały z tarczowłosowco-podobnych glonów zielonych, np. analiza sekwencji GapC i GapCp (warunkujących strukturę białkową dehydrogenazy aldehydu 3-fosfoglicerynowego GAPDH) (PETERSEN i współaut. 2003). Podobnie wnioskuje FINET i współaut. (2010), na podstawie analizy 77 genów jądrowych u 77 taksonów roślin.

Należy wspomnieć, że swoich zwolenników ma także koncepcja, iż to sprzężnicowce (Zygnematales) stanowią grupę siostrzaną dla roślin lądowych. Wskazują na to np. analizy wszystkich sekwencji genomu plastydowego (ilość i układ genów oraz intronów, obecność insercji i delecji w regionach kodujących) kilku przedstawicieli glonów ramienicowych i wybranych roślin lądowych, opublikowane przez TURMELA i współaut. (2007). Podobne wyniki otrzymali CHANG i GRAHAM (2011), analizując 17 genów plastydowych, oraz WODNIOK i współaut. (2011), analizując jądrowe geny kodujące 129 białek (ci ostatni wskazali alternatywnie, jako siostrzany dla zarodkowych, kład obejmujący zarówno Zygnematales jak i Coleochaetales). Również TIMME i współaut. (2012), po przebadaniu 160 genów jądrowych, wskazują na sprzężnicowce jako glony najbliższej spokrewnione z roślinami lądowymi.

W świetle tych rozważań pytanie, która grupa glonów ramienicowych jest grupą siostrzaną dla roślin naczyniowych, nadal pozostaje bez jednoznacznej odpowiedzi.

KIEDY ROŚLINY WYSZŁY NA LĄD?

Odpowiedzi na to pytanie szukamy głównie w oparciu o analizy fragmentów roślin kopalnych, stąd też jeszcze nie tak dawno rynniofity (najpierwotniejsza grupa psylofitów, z przełomu syluru i dewonu) uważano za najstarsze i najprostsze rośliny (SZWEYKOWSKA i SZWEYKOWSKI 1993). Dopiero odkrycie w skałach pochodzących z ordowiku kryptospor, najstarszych skamieniałości roślin lądowych, cofnęło te kalkulacje o około 50 mln lat.

Kryptospory to pojęcie wprowadzone przez Richardsona (RICHARDSON i współaut. 1984) dla określenia bezbruzdowych mejozpor (spor powstałych w wyniku mejozy), w postaci monad, diad lub trwale połączonych tetrad, nagich albo zamkniętych w cienkiej osłonce (gładkiej lub ornamentowanej). Za tym, że kryptospory należały do roślin lądowych, przemawia kilka faktów. WELLMAN i GRAY (2000) oraz WELLMAN (2010) podkreślają, że żadna współczesna grupa glonów

nie tworzy trwałych tetrad spor i generalnie nie występują one w osadach morskich, a jeżeli tak, to ich liczba zmniejsza się wraz z odległością od lądu. STEEMANS i współaut. (2010) zwracają uwagę na podobny skład chemiczny ściany komórkowej, impregnowanej sporopoleniną. Sporopolenina, zapewniająca trwałość spor, to jedna z kluczowych innowacji i cecha adaptacyjna umożliwiających przeżycie i rozprzestrzenianie się na lądzie. Wielu autorów (GRAY 1985; EDWARDS i współaut. 1995, 1999; WELLMAN i współaut. 1998, 2003) wskazywało na podobieństwo rozmiarów, morfologii oraz ultrastruktury ściany do spor współczesnych wątrobowców, a także do spor niektórych najwcześniejszych roślin lądowych z przełomu syluru i dewonu.

Kryptosporo pojawiają się już w osadach środkowego ordowiku (475 mln lat temu) i są szeroko rozpowszechnione aż po wczesny dewon (WELLMAN i GRAY 2000). Najstarsze pochodzą z Argentyny i datowane są na wczesny środkowy ordowik (473–471 mln lat temu) (RUBINSTEIN i współaut. 2010). Do najpospolitszych należą *Tetrahedraletes medinensis* i *Dyadospora murusdensa-murusattenuata*. Różnią się morfologicznie od

występujących pojedynczo spor trójbrzdowych, charakterystycznych dla roślin naczyniowych (spory trójbrzdowe pojawiają się dopiero w osadach z późnego ordowiku). Podobne skupiska kryptospor odnajdowano na całym globie, co wskazuje, że najwcześniejsza roślinność lądowa była powszechna i kosmopolityczna.

Przyjmuje się więc obecnie, że kolonizacja lądu rozpoczęła się w ordowiku, około 475–450 mln lat temu (GRAY 1985, WELLMAN i współaut. 2003). Stopniowe zmiany w składzie skupisk skamieniałych spor (od dominacji kryptospor po dominację spor trójbrzdowych) oraz pojawienie się makroskamieniałości wskazują na to, że rośliny naczyniowe rozpoczęły swoją radiację adaptacyjną we wczesnym sylurze (STEEMANS i współaut. 2009, 2010).

Należy wspomnieć o doniesieniach budzących jednak kontrowersje, które kolonizację lądu datują jeszcze wcześniej, bo już na okres kambru (TAYLOR i STROTHER 2009 – na podstawie analizy kryptosporopodobnych skamieniałości), a nawet prekambru (HECKMANA i współaut. 2001 – na podstawie analizy 50 sekwencji białkowych).

PIERWSZE ROŚLINY LĄDOWE

Współczesne rośliny lądowe, określane również jako zarodkowe, to grupa obejmująca szeroko pojęte mszaki (wątrobowce, mchy i glewiki), paprotniki (widłaki, skrzypy, paprocie i psyloty) oraz nago- i okrytonasienne (SZWEYKOWSKA i SZWEYKOWSKI 1993, CAMPBELL i współaut. 2012). Od dawna niektórzy autorzy uważali, że to mszaki, jako najprostsze rośliny lądowe, musiały powstać z samożywnych roślin wodnych, a więc glonów. Najnowsze badania wykazały, że morfologia i ultrastruktura ściany niektórych kryptospor, najstarszych skamieniałości roślin lądowych, przypominają spory wątrobowców. Stąd też przypuszczenie, że bazalną pozycję w filogenezie roślin lądowych zajmują właśnie wątrobowce (WELLMAN i współaut. 2003). Tym bardziej, że u niektórych współczesnych wątrobowców występują trwałe tetrady spor, morfologią przypominające kryptosporo (np. u rodzaju *Sphaerocarpos*).

Na bliskie pokrewieństwo glonów ramienicowych i wątrobowców wskazuje wiele analiz molekularnych. Te dwie grupy łączy np. brak szeregu intronów II grupy w genach *cox2*, *nad1* i *nad5* genomu mitochon-

drialnego. Intryony te nie występują także u innych glonów zielonych, są natomiast obecne, jako nabytek, u pozostałych (poza wątrobowcami) grup roślin lądowych (QIU i współaut. 1998, DOMBROVSKA i QIU 2004, GROTH-MALONEK i współaut. 2005). Na wątrobowce jako grupę siostrzaną w stosunku do wszystkich pozostałych roślin zarodkowych wskazują także wyniki analizy przeprowadzonej przez QIU i współaut. (2007), dotyczącej sekwencji siedmiu genów: chloroplastowych (*atpB*, *rbcL* oraz SSU i LSU rDNA), mitochondrialnych (*atp1*, LSU rDNA) i jądrowych (18S rDNA), pochodzących z 192 roślin lądowych i ich glonowych krewniaków. Na podobną pozycję filogenetyczną wątrobowców wskazują analizy sekwencji genów wszystkich trzech genomów; badania te najczęściej dotyczyły sekwencji genów chloroplastowych oraz lokalizacji intronów II grupy w genomie mitochondrialnym (m.in. KAROL i współaut. 2001, SAMIGULLIN i współaut. 2002, KELCH i współaut. 2004, QIU i współaut. 2006, CHANG i GRAHAM 2011).

Inni autorzy wskazywali na glewiki jako grupę bazalną wśród roślin

lądowych, zarówno na podstawie analiz morfologicznych (GARBARY i RENZAGLIA 1998), jak i molekularnych (m.in. HEDDERSON i współaut. 1996, DUFF i NICKRENT 1999, NISHIYAMA i KATO 1999, DUFF i współaut. 2007). Jednakże ta koncepcja spotkała się z dużą krytyką. NICKRENT i współaut. (2000) zauważają, że jeśli to glewiki miałyby być pierwszą linią roślin lądowych, to wątrobowce musiałyby utracić wiele intronów, a te są dziedziczone w trakcie ewolucji raczej konserwatywnie (np. u okrytonasiennych są przekazywane w prawie kompletnym zestawie, charakterystycznym dla tej linii); taki scenariusz byłby sprzeczny z zasadą parsymonii (QIU i LEE 2000). Najnowsze analizy sekwencji DNA także go nie potwierdzają.

MSZAKI A ROŚLINY NACZYNIOWE

Jeżeli pierwszymi roślinami lądowymi (zarodkowymi) były formy zbliżone do współczesnych wątrobowców, to przodka roślin naczyniowych należy szukać wśród dawnych mszaków (do których należą wątrobowce). Mszaki to rośliny lądowe o stosunkowo prostej budowie i cyklu życiowym, w którym dominuje gametofit. Zaliczane są tutaj 3 grupy, w najnowszych systemach klasyfikowane w randze gromad: wątrobowce (Marchantiophyta), mchy (Bryophyta) i glewiki (Anthocerotophyta) (SHAW i współaut. 2011). Pozostałe rośliny lądowe, o odmiennym typie cyklu życiowego i w większości o bardziej skomplikowanej budowie wynikającej z coraz lepszego przystosowania do życia na lądzie, określane są zwykle jako rośliny naczyniowe (należą tu zarówno kopalne, szeroko pojęte psylofity, jak i współczesne paprotniki i rośliny nasienne).

Poszczególne gromady mszaków, pomimo ogólnych podobieństw (jak typ przemiany pokoleń czy plan budowy: w formie plechy lub ulistnionej łodyżki), znacznie się od siebie różnią (CRANDALL-STOTLER i współaut. 2009, GOFFINET i współaut. 2009, RENZAGLIA i współaut. 2009). Wątrobowce wyróżnia nietrwałość i stosunkowo prosta budowa sporofitu (bez tkanek mechanicznych i przewodzących), obecność ciał oleistych (organelle kumulujące terpenoidy), elatery obecne w zarodni. Mchy cechuje m.in. obecność trwałszego sporofitu oraz ozębni (perystomu) zamkniętej ujście zarodni. Do specyficznych cech glewików należy bazalny typ wzrostu sporofitu, niesynchroniczne dojrzewanie za-

rodników oraz pojedyncze chloroplasty z pirenoidem (cecha kiedyś przytaczana jako argument za ich bliskim pokrewieństwem z glonami) (SHAW i RENZAGLIA 2004). W świetle tych rozważań korzystniej prezentuje się i powszechnie też jest przyjmowana teza, że pierwsze rośliny lądowe przypominały współczesne wątrobowce, a mszaki należały do pierwszych kolonizatorów siedlisk terrestrycznych i są najstarszymi żyjącymi roślinami lądowymi (SHAW i RENZAGLIA 2004, KENRICK i CRANE 1997). Jednak dla niektórych teoria ta dalej pozostaje kontrowersyjna ze względu na brak makroskamieniałości; najstarsza skamieniałość o cechach typowego wątrobowca to „dopiero” śródowodowoński *Metzgeriothallus sharonae* (VANALLER HERNICK i współaut. 2008), plechowaty gametofit (dichotomicznie rozgałęziony z żebrzem środkowym) oraz zarodnia (pękająca 4 kłapami).

rodników oraz pojedyncze chloroplasty z pirenoidem (cecha kiedyś przytaczana jako argument za ich bliskim pokrewieństwem z glonami) (SHAW i RENZAGLIA 2004).

Ustalenie relacji filogenetycznych między poszczególnymi grupami mszaków a roślinami naczyniowymi, a zwłaszcza wskazanie bezpośrednich przodków roślin naczyniowych, napotkało wiele trudności. Zdania naukowców są co do tego podzielone. I znowu rozwiązania szukano w analizach molekularnych, z tym, że w zależności od rodzaju zastosowanych markerów genetycznych powstawały różne konfiguracje powiązań między głównymi grupami mszaków a roślinami naczyniowymi (wczesne analizy prowadziły wręcz do sprzecznych wniosków). Najczęściej jednak powtarzają się 2 rozwiązania, sugerujące, że przodek roślin naczyniowych wywodzi się albo z dawnych mchów (MISHLER i CHURCHIL 1984; MISHLER i współaut. 1992, 1994; NICKRENT i współaut. 2000) albo z dawnych glewików, przy czym na to ostatnie wskazuje o wiele więcej analiz. Już pierwsza (może i stąd niedoskonała i przez niektórych krytykowana), całościowa analiza kladystyczna powiązań głównych grup roślin lądowych wykonana przez PARENTIEGO (1980) wskazywała na glewiki jako grupę siostrzaną dla roślin naczyniowych.

Podobne wnioski wynikają z analiz molekularnych. Przykładowo, w pracy KELCHA i współaut. (2004) analizowano cechy genomu chloroplastowego taksonów reprezentujących główne linie roślin lądowych (porównywano zmiany w ustawieniu genów,

obecność i brak genów, obecność i brak intronów). Autorzy wykazali występowanie u glewików kilku genów genomu chloroplastowego spotykanych również u roślin naczyniowych, a nieodnotowanych dotychczas u innych mszaków. Z kolei GROTH-MALONEK i współaut. (2005) przeanalizowali układ intronów II grupy genomu mitochondrialnego w kolejnych grupach roślin lądowych. Kolejność pojawiania się i utraty poszczególnych intronów zbiega się z różnicowaniem głównych kładów roślin lądowych, a glewiki, jako ostatnie spośród mszaków, oddzielają się od roślin naczyniowych (np. intron nad5i1477 nie występuje u wątrobowców i mchów, a jest obecny u glewików i roślin naczyniowych). Wspólną cechą nabytą (synapomorfia), łączącą glewiki z roślinami naczyniowymi jest także utrata genu *ycf66* w genomie chloroplastowym (KUGITA i współaut. 2003). Podobną konfigurację, z glewikami jako grupą siostrzaną dla roślin naczyniowych, wykazują także inne analizy molekularne (m.in. NEWTON i współaut. 2000, WOLF i współaut. 2005, QIU i współaut. 2007, CHANG i GRAHAM 2011). Argumentem popierającym tę koncepcję może być także podobieństwo spor glewików do spor bazalnych grup paprotników (DOYLE 2013).

Należy jednak wspomnieć, że w wynikach niektórych analiz molekularnych stosunkowo często pojawia się jeszcze inne rozwiązanie, w postaci kładu tworzonego przez wątrobowce i mchy, który miałby być siostrzany w stosunku do roślin naczyniowych (HEDDERSON i współaut. 1996, NICKRENT i współaut. 2000, RENZAGLIA i współaut. 2000).

Ważnym argumentem przemawiającym za tym, że to jednak z dawnych glewików, a nie mchów, wywodzą się przodkowie roślin naczyniowych, jest obecność związków mikoryzopodobnych u glewików i części wątrobowców, które nie występują u mchów. A przypuszcza się, że endofityczne powiązania mszaków z grzybami dały początek mikoryzom, które odegrały bardzo ważną rolę w dalszej kolonizacji lądu przez rośliny naczyniowe.

Korzenie większości roślin lądowych (90% roślin wyższych) są kolonizowane przez symbiotyczne grzyby, tworząc struktury zwane mikoryzami (gr. „mykes” grzyb, „rhiza” korzeń) (READ i współaut. 2000). Rola mikoryz polega głównie na dostarczaniu wody i substancji mineralnych (zwłaszcza fosforu i azotu), a także pełni funkcje ochronne przed patogenami oraz czynnikami stresowymi śro-

dowiska. Grzyby tworzące mikoryzy arbuskularne (gromada Glomeromycota), to najliczniejsza grupa wśród współczesnych grzybów endomikoryzowych, tworzących mutualistyczne związki z roślinami naczyniowymi. Jeszcze do niedawna uważano je za pierwotne w stosunku do wszystkich innych endosymbioz korzeniowych.

Obecność w plechach wątrobowców strzępek różnych grzybów spowodowała zainteresowanie i rozważania związane z powstaniem i ewolucją mikoryz (RENZAGLIA i współaut. 2007). Rośliny niższe nie mają korzeni, więc trudno ich związki z grzybami nazywać mikoryzami, stąd pojęcie „związki mikoryzopodobne”. Grzybowe endofity, występujące u najbardziej pierwotnych linii współczesnych wątrobowców (rodzaje *Haplomitrium* i *Treubia*) zostały zidentyfikowane jako przedstawiciele Endogonaceae – wcześniejszej linii grzybów niż Glomeromycota (BIDARTONDO 2011). Endogonaceae tworzą między- i wewnątrzkomórkowe struktury podobne do tych, jakie opisano w skamieniałych gametofitach i sporofitach wczesnodewońskiego *Aglaophyton*. Mają one postać niesseptowanych strzępek z krzaczkowatymi arbuskulami (rozgałęzionymi strzępkami pośredniczącymi w wymianie między symbiontami). Występują także elementy podobne do pęcherzyków, różniące się jednak wyraźnie od tych tworzonych przez Glomeromycota (REMY i współaut. 1994, TYLOR i współaut. 2005). Endofity grzybowe w gametofitach ewolucyjnie później wyróżnicowanych (w stosunku do *Haplomitrium* i *Treubia*) wątrobowców oraz glewików zostały zidentyfikowane już jako należące do Glomeromycota (LIGRONE i współaut. 2007, BIDARTONDO 2011). Brak mutualistycznych związków z grzybami u mchów tłumaczy się zwykle jako wynik ich zaniku (PRESSEL i współaut. 2010).

Analiza filogenetyczna sekwencji 3 genów, których obecność jest niezbędna do formowania się mikoryzy arbuskularnej (*DMI1*, *DMI3* i *IPD3*), ogólnie potwierdza zależności filogenetyczne roślin lądowych ustalone wcześniej w oparciu o inne badania molekularne (m.in. z wątrobowcami jako grupą bazalną, a glewikami jako grupą siostrzaną dla roślin naczyniowych). Badania wykazały, że homologi tych genów, związanych z tworzeniem mikoryz u roślin okrytonasiennych, występują także u wątrobowców, mchów oraz glewików; stąd wniosek, że ich ortologiczne kopie występowały u wspólnego przodka roślin lądowych. Potwierdzałyby to znaczenie

symbiozy roślin i grzybów mikoryzowych, jako jednej z kluczowych innowacji, które pomogły roślinom zaadaptować się i kolonizować siedliska lądowe (WANG i współaut. 2010).

Tak więc, chociaż pozycja glewików, jako grupy siostrzanej dla roślin naczyniowych, wydaje się być dobrze umocowana

we współczesnej literaturze, jednak dla niektórych naukowców nadal jest wątpliwa. Sprzeczne wyniki analiz filogenetycznych mogą być skutkiem z prawie równoczesnej radiacji głównych linii mszaków i znacznej konwergencji, wynikającej z podobnego potencjału ewolucyjnego (RENZAGLIA i współaut. 2000).

JAK PRZEBIEGAŁA EWOLUCJA PRZEMIANY POKOLEŃ?

Zmiany w cyklu życiowym, towarzyszące wyjściu roślin na ląd, przebiegały od dominującego, samodzielnego, haploidalnego gametofitu (u glonów ramienicowych), do wykształcenia przemiany pokoleń z dominacją samodzielnego, diploidalnego sporofitu (u rośliny naczyniowe). Glony ramienicowe, domniemani przodkowie roślin lądowych, są haplontami, u których formą dominującą jest haploidalna plecha, zaś zygota jest jedynym stadium diploidalnym (bezpośrednio podlega podziałowi mejotycznemu). U roślin lądowych cykl życiowy łączy się z przemianą pokoleń. U mszaków pokoleniem dominującym jest haploidalny gametofit (sporofit jest od niego fizjologicznie uzależniony). Z kolei rośliny naczyniowe są diplontami, o samodzielnym sporoficie i w różnym stopniu zredukowanym gametoficie.

Jak powstały dwie tak zasadniczo różne formy przemiany pokoleń, z dominacją gametofitu (mszaki) lub z dominacją sporofitu (rośliny naczyniowe)? Od wielu lat spierają się o to dwie teorie: homologiczna (transformacji) i antytetyczna (interpolacji) (BLACKWELL 2003, HAIG 2008, GERRIENNE i GONEZ 2011). Teoria homologiczna zakłada, że początek roślinom lądowym dały glony o izomorficznej przemianie pokoleń, z których rozwinął się wspólny przodek mszaków i roślin naczyniowych (o podobnym typie przemiany pokoleń) (PRINGSHEIM 1876, 1878; SCOTT 1895; ZIMMERMANN 1930; HASKELL 1949). Dalsza ewolucja roślin zarodkowych miała przebiegać dywergentnie. Mszaki powstały na drodze redukcji sporofitu i rozbudowie gametofitu, które nastąpiły, gdy glonowi przodkowie o izomorficznej przemianie pokoleń kolonizowali ląd (tutaj sporofit miał wtórnie przejść na epifityzm na gametoficie). Z kolei rośliny naczyniowe odwrotnie, rozbudowywały sporofit i redukowały gametofit.

Współczesne analizy kladystyczne wykazują, że rośliny lądowe (zarodkowe) są grupą monofiletyczną, wywodzącą się z glonów

ramienicowych, u których nie występuje przemiana pokoleń, więc przodków roślin zarodkowych raczej nie należy szukać wśród glonów o izomorficznej przemianie pokoleń. Stąd, w nowoczesnych wersjach teorii homologicznej zakłada się, że u glonowych przodków roślin lądowych mitotyczne podziały zygoty pozwoliły na rozwój wolnożyjącego diploidalnego pokolenia, podobnego do wolnożyjących roślin haploidalnych; pierwotna więc była izomorficzna przemiana pokoleń. Następnie, w późniejszych stadiach, zygota kielkując przedwcześnie (przed uwolnieniem), rozwijała się na gametoficie w formie uzależnionego od niego sporofitu. Taka hipoteza sugeruje, że zarówno współczesne mszaki, jak i rośliny naczyniowe, pochodzą od przodka o izomorficznej przemianie pokoleń (u którego haploidalny gametofit uwalniał zygotę, która kielkowała by rozwinąć się w diploidalny sporofit) (REMY 1980, REMY i współaut. 1993). Mocnym argumentem na korzyść takiej koncepcji ma być domniemana izomorficzna forma przemiany pokoleń u wczesnodewońskich rynniofitów.

Wydaje się, że w świetle współczesnych badań korzystniej prezentuje się teoria antytetyczna (ČELAKOVSKY 1874, BOWER 1890). Zakłada ona, że początek roślinom lądowym dały haploidalne zielenice nie mające przemiany pokoleń (jak współczesne glony ramienicowe), a stopniowe opóźnianie podziału redukcyjnego i mitotyczne podziały zygoty zatrzymanej na gametoficie doprowadziły do powstania zarodka. Dalszemu rozwojowi sporofitu miała towarzyszyć sterylizacja wcześniej sporogennych komórek, które zaczęły spełniać funkcje wegetatywne. Pierwsze rośliny lądowe, czyli mszaki, odziedziczyłyby więc wielokomórkowy gametofit bezpośrednio po swoich glonowych przodkach, zaś sporofit rozwijał się stopniowo z diploidalnej zygoty jako forma uzależniona od gametofitu. Samodzielny sporofit paprotników powstał z uzależnionego od gametofitu sporofitu roślin

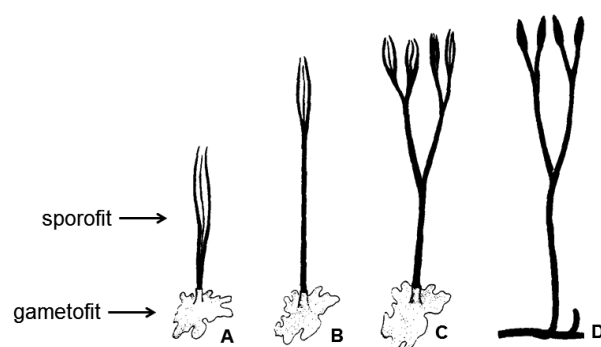
mszakopodobnych na skutek dalszych podziałów i sterylizacji, a następnie uzyskania fizjologicznej niezależności od gametofitu. Tak więc teoria antytetyczna przyjmuje ogólnie progresywny model rozwoju sporofitu u roślin lądowych; sporofit mszaków byłby najprostszy, a z niego wywodziłyby się sporofity paprotników i roślin nasiennych (HAIG 2008).

A co z izomorficzną przemianą pokoleń u rynniofitów? Istnieją spory co do formy przemiany pokoleń u tych wczesnych roślin naczyniowych. Dowodzą, że miały izomorficzną przemianę pokoleń, chociaż skamieniałości z Rhyne zwykle wykazywały zróżnicowanie wielkości między gametofitami a sporofitami (sporofity były do 10 razy większe od gametofitów), a więc nie były tak do końca izomorficzne, albo, jak to określali niektórzy autorzy, wykazywały pewien stopień podobieństwa (BOYCE 2010, GERRIENNE i GONZ 2011). QIU i współaut. (2012) twierdzą nawet, że wśród roślin lądowych, zarówno wymarłych, jak i współczesnych, nie ma dobrze udokumentowanego przykładu prawdziwie izomorficznej przemiany pokoleń. Są także autorzy sugerujący, że niektóre najbardziej pierwotne rośliny lądowe (jak *Cooksonia*, *Rhynia* czy *Zosterophyllum*) mogły już posiadać przemianę pokoleń heteromorficzną, z dominującym sporofitem (NIKLAS i KUTSCHERA 2009, 2010). Wydawałoby się to potwierdzać interpretacja skamieniałości wczesnodewońskiej *Cooksonia paranensis*, odnalezionej w Brazyli (GERRIENNE i współaut. 2006); u podstawy dichotomicznie rozgałęzionych pędów występowała bazalna struktura, która została zinterpretowana jako pozostałość plechowatego gametofitu, z którego wyrastał sporofit; byłby to więc przykład heteromorficznej przemiany pokoleń. Ponadto BOYCE (2008), analizując morfologię wczesnych osiowych sporofitów podkreśla, iż o ile ich niewielkie rozmiary pozwalały sprostać funkcjom mechanicznego podtrzymywania i fizjologicznego przewodzenia, to nie mogły być samożywne, m.in. były zbyt małe by skutecznie przewietrzyć tkankę asymilacyjną. Sporofit musiał więc być, podobnie jak u mszaków, fizjologicznie zależny od gametofitu (choć gametofity te nie zachowały się w skamieniałościach razem ze sporofitami).

W myśl teorii antytetycznej, w trakcie ewolucyjnego przejścia od mszaków do roślin naczyniowych główną zmianą było powstanie wolnożyjącego sporofitu (QIU i współaut. 2012). Jak do tego doszło? Jak

zapełnić lukę między cyklem życiowym glików (potencjalnych przodków roślin naczyniowych o drobnym, nierozgałęzionym, niesamodzielnym sporoficie) i cyklem życiowym np. *Aglaophyton* czy *Horneophyton* (pierwotnych roślin lądowych o stosunkowo już dużym, rozgałęzionym, niezależnym sporoficie). Możliwe, że istniały formy pośrednie, których nie znamy; pierwsze rośliny lądowe pojawiły się ponad 50 mln lat przed *Aglaophyton* i *Horneophyton*, był to być może wystarczająco długi okres by mogła zajść zmiana w cyklu życiowym z dominacji gametofitu do dominacji sporofitu (BOYCE 2010).

Przyjmując założenie, że przodków roślin naczyniowych należy szukać wśród glików, hipotetyczne stadia ewolucji sporofitu z glikowego przodka przedstawił SMITH już w roku 1955 (Ryc. 1). Kluczową cechą glikowych przodków roślin naczyniowych musiała być tendencja do usamodzielniania się sporofitu. Cecha ta obserwowana jest także u współczesnych glików, których sporofit może wykazywać stosunkowo dużą trwałość i niezależność od gametofitu (może żyć bez niego tygodnie a nawet miesiące). CAMPBELL (1924) odnalazł grupę osobników północnoamerykańskiego *Anthoceros fusiformis* o bardzo długich (do 16 cm) i grubych sporofitach, których mocno rozwinięte stopy w kształcie bulwek przebijały plechę gametofitu i stykały się bezpośrednio z podłożem. Występowanie archeosporu (tkanki zarodnikotwórczej) ograniczone było tylko do części



Ryc. 1. Hipotetyczne etapy ewolucji sporofitu typu *Rhynia* z gliko-podobnego przodka (wg SMITH 1955, zmienione).

A – gliko-podobny przodek; B – ograniczenie występowania tkanki zarodnikotwórczej do szczytowej części sporofitu; C – forma zbliżona do *Horneophyton* o dichotomicznie rozgałęzionym sporoficie; D – samodzielny sporofit typu *Rhynia*.

szczytowych sporofitu a seta (zwykle bardzo krótka) stała się dobrze wykształconym organem asymilacyjnym. Kolumella (centralna część zarodni) rozwinięta była bardzo silnie, a jej wydłużone komórki przypominały elementy tkanki przewodzącej. U wielu okazów gametofity były obumarłe, zaś sporofit nadal żył, doszło więc prawdopodobnie do całkowitego usamodzielnienia się tych sporofitów (CAMPBELL 1924).

Według SMITHA (1955) przesunięcie tkanki zarodnikotwórczej na koniec sporofitu było kolejnym etapem jego usamodzielnienia. Później nastąpiło dichotomiczne rozgałęzienie sporofitu i powstanie wczesnych ryńiofitów typu *Horneophyton*, ale jeszcze nie do końca samodzielnych. Ostatnim krokiem było całkowite usamodzielnienie sporofitu i rozwój sporofitu typu *Rhynia*.

W schemacie Smitha *Horneophyton* zajmuje pozycję przejściową, a jednocześnie bazalną w rozwoju wczesnych roślin naczyniowych. Pozycjonowanie go między mszakami a roślinami naczyniowymi wynika z kilku jego cech przypominających glewiki: obecność masywnego ryzomu (podobnego do płatowatej stopy glewików), zakończenie pędu pojedynczą zarodnią, obecność kolumienki w zarodni, a także anatomia pędu i sposób wzrostu sporofitu (QIU i współaut. 2007). Potwierdzeniem tej pozycji jest zaliczenie form typu *Aglaophyton* i *Horneophyton* do „pro-tracheophyta” („przednaczyniowe”), a to z racji naczyń podobnych do hydroidów mszaków, bez wyraźnych wtórnych zgrubień (KENRICK 2000, GERRIENNE i współaut. 2006).

PODSUMOWANIE

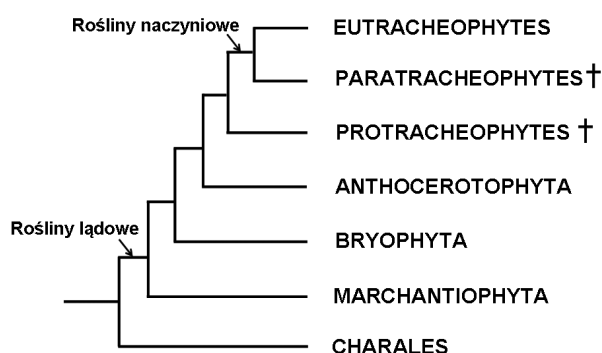
Rośliny lądowe wywodzą się z zielenic z grupy ramienicowych (klasa Charophyceae). Najbliżej spokrewnione z zarodkowymi wydają się być przedstawiciele ramienicowców (Charales), jednak wiele wskazuje na to, że mogły to być także tarczowłosowce (Coleochaetales) lub sprężnicowce (Zygnematales); w tej kwestii nie ma do tej pory jednomyślności.

Z analizy kopalnych spor (kryptospor) wynika, że „wyjście roślin na ląd” nastąpiło w środkowym ordowiku, a jako pierwsze ląd skolonizowały formy zbliżone do wątrobowców. Morfologią prawdopodobnie przypominały one współczesne wątrobowce i glewiki o grzbietobrzusznie spłaszczonych plechach, pozbawionych wyspecjalizowanych elementów przewodzących i wzmacniających. Osiowy sporofit rozwinął się później, początkowo jako forma związana z gametofitem (STROTHER 2010).

Trzy główne linie mszaków (wątrobowce, glewiki i mchy) powstały na przełomie górnego ordowiku i syluru, w początkowym okresie radiacji roślin lądowych (BATEMAN i współaut. 1998). Wiele wskazuje na to, że rośliny naczyniowe wywodzą się z glewikowych przodków, których sporofit ulegał stopniowemu usamodzielnieniu, co doprowadziło do wykształcenia niezależnego sporofitu typu *Rhynia*, formy wyjściowej dla dalszej ewolucji roślin naczyniowych. Wzrost różnorodności roślin lądowych w dolnym dewonie skłania ku hipotezie, że kilka ważnych linii roślin naczyniowych może

mieć swój początek co najmniej już w środkowym sylurze (KENRICK i CRANE 1997).

O ile pozycja mszaków w filogenezie roślin lądowych jest raczej niekwestionowana, to wiele pytań związanych z wczesną filogenezą roślin lądowych nadal pozostaje jednak bez jednoznacznej odpowiedzi. Większość analiz, zarówno morfologicznych jak i molekularnych, wykazuje, że rośliny lądowe są grupą monofiletyczną (mającą wspólnego przodka). W ich obrębie mszaki tworzą grupę parafyletyczną, od której oddziela się monofiletyczna grupa roślin naczyniowych (Ryc. 2). Wśród kopalnych najprostszych



Ryc. 2. Uproszczony schemat ilustrujący przypuszczalny porządek filogenezy roślin lądowych (wg GERRIENNE i GONEZ 2011, zmienione).

Szczegóły w tekście; † – grupa wymarła.

roślin naczyniowych (ryniofitów) jako grupę bazalną wyróżnia się „protracheophytes” („przednaczyniowe”), do których zaliczane są *Aglaphyton* i *Horneophyton* (nie mają jeszcze prawdziwych naczyń, komórki przewodzące podobne są do hydroidów mszaków, nie mają wyraźnych wtórnych zgrubień). Wymarły *Horneophyton lignieri* pozycjonowany bywa między mszakami a roślinami naczyniowymi, ponieważ posiada kilka cech przypominających glewiki, m.in. masywny płatowany ryzom (podobna do płatowatej stopy *Anthoceros*), pęd zakończony pojedynczą zarodnią, w zarodni zaś obecna jest ko-

lumienka. Bardziej rozwinięte ryniofity (jak *Rhynia*, *Huvenia* czy *Stockmansella*) zaliczane są do „paratracheophytes” („paranaczyniowe”, „pseudonaczyniowe”) ponieważ posiadają wiązkę przewodzącą ale z naczyniami o wyraźnie prostszej budowie w porównaniu z właściwymi roślinami naczyniowymi („eutracheophytes”) (GERRIENNE i GONEZ 2011).

Współczesna wersja teorii antytetycznej wydaje się być bliższa prawdy na temat powstania i ewolucji roślin lądowych oraz ewolucji ich cyklu życiowego (QIU i współaut. 2012).

NA POCZĄTKU BYŁY MSZAKI – CZYLI JAK TO BYŁO Z WYJŚCIEM ROŚLIN NA LĄD

Streszczenie

„Wyjście” rośliny na ląd to jedno z najważniejszych wydarzeń w historii życia na Ziemi, a jednocześnie jedna z największych zagadek w aspekcie ewolucyjnym i filogenetycznym. Obecnie nowe światło na pochodzenie i wczesną ewolucję roślin lądowych rzuciły badania molekularne, oparte na analizie sekwencji DNA. W niniejszym artykule podsumowano aktualną wiedzę na temat wczesnej filogenezy roślin lądowych. Przodkowie roślin lądowych wywodzą się z zielenic z klasy ramienicowych (Charophyceae), jednak trwają spory co do tego, które ramienicowe są najbliższe spokrewnione ze współczesnymi zarodkowymi (najczęściej wskazywane są rzędy ramienicowców Charales i tarczowłosowców Coleochaetales). Uważa się, że kolonizacja lądu została zapoczątkowana w ordowiku, około 475–450 mln lat temu – bo na tyle określa się wiek kryptospor, uwa-

żanych za pierwsze skamieniałe ślady występowania flory lądowej.

Pierwsze rośliny lądowe prawdopodobnie przypominały współczesne wątrobowce, a mszaki są filogenetycznie najstarszymi żyjącymi roślinami lądowymi. Wzajemne zależności filogenetyczne w obrębie mszaków – między mchami, wątrobowcami i glewikami – nie doczekały się końcowych rozstrzygnięć. Jako grupę siostrzaną w stosunku do roślin naczyniowych najczęściej wskazuje się glewiki, jednak niektóre analizy wskazują na mchy albo na kład tworzony przez mchy i glewiki.

Wyjściu roślin na ląd towarzyszyły, oprócz wielu przystosowań anatomicznych i fizjologicznych, także zmiany w cyklu życiowym. Uważa się, że ważną rolę w kolonizacji lądu odegrały także endofityczne powiązania z grzybami.

IN THE BEGINNING THERE WERE BRYOPHYTES – OR HOW IT WAS WITH THE COLONIZATION OF LAND BY PLANTS

Summary

One of the most pivotal events in history of life on Earth was colonization of land by plants. It is also one of the mysteries of evolution and phylogenesis. Nowadays due to molecular studies, based on data from different gene sequences DNA, a new light was shed on the origin and early evolution of land plants. In this paper current knowledge of early phylogeny of land plants is summarized. Alleged ancestors of land plants are believed to have evolved from Charophytes, a group of green algae, but this issue is still controversial which of charophytes are the closest relatives of modern embryophytes (generally the Charales or Coleochaetales are mentioned). It is stated, that colonization of the land began in Ordovician times, ca. 475–450 million years ago – such old are cryptospores, the earliest confirmed land plant fossils.

The first land plants probably resembled the present-day liverworts, thus bryophytes phylogenetically are the oldest plants living on land. The phylogenetic relationships among bryophytes – mosses, liverworts and hornworts – are not clearly explained. Hornworts are most frequently indicated as the sister group to tracheophytes, but some alternative analyses point at mosses as sister group to tracheophytes or a clade composed of mosses and hornworts.

Colonization of land by plants was connected with changes in their life cycle (apart from a lot of anatomical and physiological adaptations). It is believed that endophytic fungal associations played a very important role in adaptations of plants to new environment.

LITERATURA

- BATEMAN R. M., CRANE P. R., DiMICHELE W. A., KENRICK P. R., ROWE N. P., SPECK T., STEIN W. E., 1998. *Early evolution of land plants: phylogeny, physiology and ecology of the primary terrestrial radiation*. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 29, 263–292.
- BECKER B., MARIN B., 2009. *Streptophyte algae and the origin of embryophytes*. *Ann. Bot.* 103, 999–1004.
- BIDARTONDO M. I., READ D. J., TRAPPE J. M., MERCKX V., LIGRONE R., DUCKETT J. G., 2011. *The dawn of symbiosis between plants and fungi*. *Biol. Lett.* 7, 574–577.
- BLACKWELL W. H., 2003. *Two theories of origin of the land-plant sporophyte: which is left standing*. *Bot. Rev.* 69, 125–148.
- BOWER F. O., 1890. *On antithetic as distinct from homologous alternation of generations in plants*. *Ann. Bot.* 4, 347–370.
- BOYCE C. K., 2008. *How green was Cooksonia? The importance of size in understanding the early evolution of physiology in the vascular plant lineage*. *Paleobiology* 34, 179–194.
- BOYCE C. K., 2010. *The evolution of plant development in a paleontological context*. *Curr. Opin. Plant Biol.* 13, 102–107.
- CAMPBELL D. H., 1924. *A remarkable development of the sporophyte in Anthoceros fusiformis*. *Aust. Ann. Bot.* 38, 473–483.
- CAMPBELL N. A., REECE J. B., URRY L. A., CAIN M. L., WASSERMAN S. A., MINORSKY P. V., JACKSON R. B., 2012. *Biologia*. Rebis, Poznań.
- CHANG Y., GRAHAM S. W., 2011. *Inferring the higher-order phylogeny of mosses (Bryophyta) and relatives using a large, multigene plastid data set*. *Amer. J. Bot.* 98, 839–849.
- CRANDALL-STOTLER B., STOTLER R. E., LONG D. G., 2009. *Morphology and classification of the Marchantiophyta*. [W:] *Bryophyte biology*. GOFFINET B., SHAW A. J. (red.). Cambridge University Press, Cambridge, 1–54.
- ČELAKOVSKÝ L., 1874. *Ueber die verschiedenen Formen und die Bedeutung des Generationswechsels der Pflanzen*. Sitzungsberichte der königlich böhmischen Gesellschaft der Wissenschaften in Prag 1874, 21–61.
- DELWICHE C. F., GRAHAM L. E., THOMSON N., 1989. *Lignin-like compounds and sporopollenin in Coleochaete, an algal model for land plant ancestry*. *Science* 245, 399–401.
- DOMBROVSKA O., QIU Y.-L., 2004. *Distribution of introns in the mitochondrial gene nad1 in land plants: phylogenetic and molecular evolutionary implications*. *Mol. Biol. Evol.* 32, 246–263.
- DOYLE J. A., 2013. *Phylogenetic analyses and morphological innovations in land plants*. *Ann. Plant Rev.* 45, 1–50.
- DUFF R. J., NICKRENT D. L., 1999. *Phylogenetic relationships of land plants using mitochondrial small-subunit rDNA sequences*. *Amer. J. Bot.* 86, 372–386.
- DUFF R. J., VILLARREAL J. C., CARGILL D. C., RENZAGLIA K. S., 2007. *Progress and challenges toward developing a phylogeny and classification of the hornworts*. *Bryologist* 110, 214–243.
- EDWARDS D., FEEHAN J., 1980. *Records of Cooksonia-type sporangia from late Wenlock strata in Ireland*. *Nature* 287, 41–42.
- EDWARDS D., DUCKETT J. G., RICHARDSON J. B., 1995. *Hepatic characters in the earliest land plants*. *Nature* 374, 635–636.
- EDWARDS D., WELLMAN C. H., AXE L., 1999. *Tetrads in sporangia and spore masses from the Upper Silurian and Lower Devonian of the Welsh Borderland*. *Bot. J. Linn. Soc.* 130, 111–156.
- FINET C., TIMME R. E., DELWICHE C. F., MARLÉTAZ F., 2010. *Multigene phylogeny of the green lineage reveals the origin and diversification of land plants*. *Curr. Biol.* 20, 2217–2222.
- GARBARY D. J., RENZAGLIA K. S., 1998. *Bryophyte phylogeny and the evolution of land plants: evidence from development and ultrastructure*. [W:] *Bryology for the twenty-first century*. BATES J. W., ASHTON N. W., DUCKETT J. G. (red.). Maney and British Bryological Society, Leeds, UK, 45–63.
- GERRIENNE P., GONEZ P., 2011. *Early evolution of life cycles in embryophytes: a focus on the fossil evidence of gametophyte/sporophyte size and morphological complexity*. *J. Syst. Evol.* 49, 1–16.
- GERRIENNE P., DILCHER D. L., BERGAMASCHI S., MILAGRES I., PEREIRA E., RODRIGUES M. A. C., 2006. *An exceptional specimen of the early land plant Cooksonia paranensis, and a hypothesis on the life cycle of the earliest eutracheophytes*. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 142, 123–130.
- GOFFINET B., BUCK W. R., SHAW A. J., 2009. *Morphology, anatomy, and classification of the Bryophyta*. [W:] *Bryophyte biology*. GOFFINET B., SHAW A. J. (red.). Cambridge University Press, Cambridge, 55–138.
- GRAHAM L. E., 1982. *The occurrence, evolution, and phylogenetic significance of parenchyma in Coleochaete Bréb. (Chlorophyta)*. *Amer. J. Bot.* 69, 447–454.
- GRAHAM L. E., WILCOX L. W., 1983. *The occurrence and phylogenetic significance of putative placental transfer cells in the green alga Coleochaete*. *Am. J. Bot.* 70, 113–120.
- GRAHAM L. E., WILCOX L. W., 2000. *The origin of alternation of generations in land plants: a focus on matrotrophy and hexose transport*. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 355, 757–767.
- GRAHAM L. E., DELWICHE C. F., MISHLER B. D., 1991. *Phylogenetic connections between the “green algae” and the “bryophytes”*. *Adv. Bryol.* 4, 213–244.
- GRAY J., 1985. *The microfossils record of early land plants: advances in understanding of early terrestrialization, 1970–1984*. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 309, 167–195.
- GROTH-MALONEK M., PRUCHNER D., GREWE F., KNOOP V., 2005. *Ancestor of trans-splicing mitochondrial introns support serial sister group relationships of hornworts and mosses with vascular plants*. *Mol. Biol. Evol.* 22, 117–125.
- HAECKEL E., 1866. *Generelle Morphologie der Organismen*. Reimer, Berlin.
- HAIG D., 2008. *Homologous versus antithetic alternation of generations and the origin of sporophytes*. *Bot. Rev.* 74, 395–418.
- HASKELL G., 1949. *Some evolutionary problems concerning the Bryophyta*. *The Bryologist* 52, 49–57.
- HECKMANA D. S., GEISER D. M., EIDELL B. R., STAUFFER R. L., KARDOS N. L., HEDGES S. B., 2001. *Molecular evidence for early colonization of land by fungi and plants*. *Science* 293, 1129–1133.
- HEDDERSON T. A., CHAPMAN R. L., ROOTES W. L., 1996. *Phylogenetic relationships of bryophytes inferred from nuclear-encoded rRNA gene sequences*. *Plant Syst. Evol.* 200, 213–224.
- KAROL K. G., MCCOURT R. M., CIMINO M. T., DELWICHE C. F., 2001. *The closest living relatives of land plants*. *Science* 294, 2351–2353.

- KELCH D. G., DRISKELL A., MISHLER B. D., 2004. *Inferring phylogeny using genomic characters: a case study using land plant plastomes*. [W:] *Molecular systematics of bryophytes*. GOFFINET B., HOLLOWELL V., MAGILL R. (red.). Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden 98, 2–12.
- KENRICK P., 2000. *The relationships of vascular plants*. Phil. Trans. R. Soc. Lond. B 355, 847–855.
- KENRICK P., CRANE P. R., 1997. *The origin and early evolution of plants on land*. Nature 389, 33–39.
- KRANZ H. D., MIKŠ D., SIEGLER M. L., CAPELUS I., SENSEN C. W., HUSS V. A. R., 1995. *The origin of land plants: phylogenetic relationships among charophytes, bryophytes, and vascular plants inferred from complete small-subunit ribosomal RNA gene sequences*. J. Mol. Evol. 41, 74–84.
- KUGITA M., KANEKO A., YAMAMOTO Y., TAKEYA Y., MATSUMOTO T., YOSHINAGA K., 2003. *The complete nucleotide sequence of the hornwort (Anthoceros formosae) chloroplast genome: insight into the earliest land plants*. Nucleic Acids Res. 31, 716–721.
- LEWIS L. A., MCCOURT R. M., 2004. *Green algae and the origin of land plants*. Am. J. Bot. 91, 1535–1556.
- LIGRONE R., CARAFA A., LUMINI E., BIANCIOTTO V., BONFANTE P., DUCKETT J. G., 2007. *Glomeromycotean associations in liverworts: a molecular, cellular and taxonomic analysis*. Amer. J. Bot. 94, 1756–1777.
- MCCOURT R. M., DELWICHE C. F., KAROL K. G., 2004. *Charophyte algae and land plants origins*. Trends Ecol. Evol. 19, 661–666.
- MISHLER B. D., 2000. *Evolution of the major moss lineages: phylogenetic analyses based on multiple gene sequences and morphology*. Bryologist 103, 187–211.
- MISHLER B. D., CHURCHILL S. P., 1984. *A cladistic approach to the phylogeny of the "Bryophytes"*. Brittonia 36, 406–424.
- MISHLER B. D., THRALL P. H., HOPPLE J. S. J., DE LUNA E., VILGALYS R., 1992. *A molecular approach to the phylogeny of bryophytes: cladistic analysis of chloroplast-encoded 16S and 23S ribosomal RNA genes*. Bryologist 95, 172–180.
- MISHLER B. D., LEWIS L. A., BUCHHEIM M. A., RENZAGLIA K. S., GARBARY D. J., DELWICHE C. F., ZECHMAN F. W., KANTZ T. S., CHAPMAN R. L., 1994. *Phylogenetic relationships of the "green algae" and "bryophytes"*. Ann. Missouri Bot. Gard. 81, 451–483.
- NEWTON A. E., COX C. J., DUCKETT J. G., WHEELER J. A., GOFFINET B., HEDDERSON T. A. J., NICKRENT D. L., PARKINSON C. L., PALMER J. D., DUFF R. J., 2000. *Multigene phylogeny of land plants with special reference to bryophytes and the earliest land plants*. Mol. Biol. Evol. 17, 1885–1895.
- NIKLAS K. J., KUTSCHERA U., 2009. *The evolutionary development of plant body plans*. Funct. Plant Biol. 36, 682–695.
- NIKLAS K. J., KUTSCHERA U., 2010. *The evolution of the land plant life cycle*. New Phytologist 185, 27–41.
- NISHIYAMA T., KATO M., 1999. *Molecular phylogenetic analysis among bryophytes and tracheophytes based on combined data of plastid coded genes and the 18S rRNA gene*. Mol. Biol. Evol. 16, 1027–1036.
- OKUDA K., BROWN R. M. JR., 1992. *A new putative cellulose-synthesizing complex of Coleochaete scutata*. Protoplasma 168, 51–63.
- PARENTI L. R., 1980. *A phylogenetic analysis of the land plants*. Biol. J. Linn. Soc. 13, 225–242.
- PETERSEN J., BRINKMANN H., CERFF R., 2003. *Origin, evolution, and metabolic role of a novel glycolytic GAPDH enzyme recruited by land plants plastids*. J. Mol. Evol. 57, 16–27.
- PRESSEL S., BIDARTONDO M. J., LIGRONE R., DUCKETT J. G., 2010. *Fungal symbioses in bryophytes: new insights in the twenty first century*. Phytotaxa 9, 238–253.
- PRINGSHEIM N., 1876. *Über den Generationswechsel der Thallophyten und seinen Anschluss an den Generationswechsel der Moose*. Monatsberichte der königlich preussischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin 1876, 869–911.
- PRINGSHEIM N., 1878. *Ueber Sprossung der Moosfrüchte und den Generationswechsel der Thallophyten*. Jahrbuecher fuer wissenschaftliche Botanik 11, 1–46.
- QIU Y.-L., 2008. *Phylogeny and evolution of charophytic algae and land plants*. J. Syst. Evol. 46, 287–306.
- QIU Y.-L., LEE J., 2000. *Transition to a land flora: a molecular phylogenetic perspective*. J. Phycol. 36, 799–802.
- QIU Y.-L., CHO Y., COX J. C., PALMER J. D., 1998. *The gain of three mitochondrial introns identifies liverworts as the earliest land plants*. Nature 394, 671–674.
- QIU Y.-L., LIBO L., WANG B., CHEN Z., KNOOP V., GROTH-MALONEK M., DOMBROVSKA O., LEE J., KENT L., REST J., ESTABROOK G. F., HENDRY T. A., TAYLOR D. W., TESTA C. M., AMBROS M., CRANDALL-STOTLER B., DUFF R. J., STECH M., FREY W., QUANDT D., DAVIS C. C., 2006. *The deepest divergences in land plants inferred from phylogenomic evidence*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 103, 15511–15516.
- QIU Y.-L., LI L., WANG B., CHEN Z., DOMBROVSKA O., LEE J., KENT L., LI R., JOHNSON R. W., HENDRY T. A., TAYLOR D. W., TESTA C. M., AMBROS M., 2007. *A nonflowering land plant phylogeny inferred from nucleotide sequences of seven chloroplast, mitochondrial, and nuclear genes*. Int. J. Plant Sci. 168, 691–708.
- QIU Y.-L., TAYLOR A. B., MCMANUS H. A., 2012. *Evolution of the life cycle in land plants*. J. Syst. Evol. 50, 171–194.
- READ D. J., DUCKETT J. G., FRANCIS R., LIGRONE R., RUSSELL A., 2000. *Symbiotic fungal associations in "lower" land plants*. Phil. Trans. R. Soc. Lond. 355, 815–831.
- REMY W., 1980. *Der Generationswechsel der Archeogoniaten Pflanzen im Übergangsfeld von aquatischen zu terrestrischer Lebensweise*. Argumenta Palaeobotanica 6, 139–155.
- REMY W., GENSEL P. G., HASS H., 1993. *The gametophyte generation of some early Devonian plants*. Int. J. Plant Sci. 154, 35–58.
- REMY W., TAYLOR T. N., HASS H., KERP H., 1994. *Four hundred-million-year-old vesicular arbuscular mycorrhize*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 91, 11841–11843.
- RENZAGLIA K. S., DUFF R. J., NICKRENT D. L., GARBARY D. J., 2000. *Vegetative and reproductive innovations of early land plants: implications for a unified phylogeny*. Phil. Trans. R. Soc. Lond. B 355, 769–793.
- RENZAGLIA K. S., SCHUETTE S., DUFF R. J., LIGRONE R., SHAW A. J., MISHLER B. D., DUCKETT J. G., 2007. *Bryophyte phylogeny: advancing the molecular and morphological frontiers*. Bryologist 110, 179–213.
- RENZAGLIA K. S., VILLARREAL J. C., DUFF R. J., 2009. *New insights into morphology, anatomy, and systematics of hornworts*. [W:] *Bryophyte biology*. GOFFINET B., SHAW A. J. (red.). Cambridge University Press, Cambridge, 139–171.
- RICHARDSON J. B., FORD J. H., PARKER F., 1984. *Miospores, correlation and age of some Scottish Lower Old Red Sandstone sediments from the*

- Strathmore region (Fife and Angus)*. J. Micropalaeontol. 3, 109–124.
- RUBINSTEIN C. V., GERRIENNE P., DE LA PUENTE G. S., ASTINI R. A., STEEMANS P., 2010. *Early Middle Ordovician evidence for land plants in Argentina (eastern Gondwana)*. New Phytologist 188, 365–369.
- SAMIGULLIN T. K., YACENTYUK S. P., DEGTYARYEVA G. V., VALIEHO-ROMAN K. M., BOBROVA V. K., CAPE-SIUS I., MARTIN W. F., TROITSKY A. V., FILIN V. R., ANTONOV A. S., 2002. *Paraphyly of bryophytes and close relationship of hornworts and vascular plants inferred from analysis of chloroplast rDNA ITS (cpITS) sequences*. Arctoa 11, 31–43.
- SCOTT D.H., 1895. *Nathanael Pringsheim*. Nature 51, 399–402.
- SHAW J., RENZAGLIA K., 2004. *Phylogeny and diversification of bryophytes*. Amer. J. Bot. 91, 1557–1581.
- SHAW A. J., SZÖVÉNYI P., SHAW B., 2011. *Bryophyte diversity and evolution: windows into the early evolution of land plants*. Amer. J. Bot. 98, 352–369.
- SMITH G. M., 1955. *Cryptogamic botany. Vol. 1. Bryophytes and pteridophytes*. McGraw-Hill, New York.
- STEEMANS P., LE HÉRISSE A., MELVIN J., MILLER M. A., PARIS F., VERNIERS J., WELLMAN C. H., 2009. *Origin and radiation of the earliest vascular land plants*. Science 324, 353.
- STEEMANS P., LEPOT K., MARSHALL C. P., LE HÉRISSE A., JAVAUX E. J., 2010. *FTIR characterisation of the chemical composition of Silurian miospores (cryptospores and trilete spores) from Gotland, Sweden*. Rev. Palaeobot. Palynol. 162, 577–590.
- STROTHER P. K., 2010. *Thalloid carbonaceous incrustations and the asynchronous evolution of embryophyte characters during the Early Paleozoic*. Int. J. Coal Geol. 83, 154–161.
- SYRETT P. J., AL-HOUTY F. A. A., 1984. *The phylogenetic significance of the occurrence of urease/urea amidolyase and glycolate oxidase/glycolate dehydrogenase in green algae*. Brit. Phycol. J. 19, 11–21.
- SZWEYKOWSKA A., SZWEYKOWSKI J., 1993. *Botanika. Tom drugi. Systematyka*. PWN, Warszawa.
- SZWEYKOWSKI J., 1960. *Zagadnienia ewolucji wątrobowców*. Wiadomości Botaniczne 4, 197–211.
- TAYLOR T. N., KERP H., HASS H., 2005. *Life history biology of early land plants: deciphering the gametophyte phase*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 102, 5892–5897.
- TAYLOR W. A., STROTHER P. K., 2009. *Ultrastructure, morphology, and topology of Cambrian palynomorphs from the Lone Rock Formation, Wisconsin, USA*. Rev. Palaeobot. Palynol. 153, 296–309.
- TIMME R.E., BACHVAROFF T.R., DELWICHE C.F., 2012. *Broad phylogenomic sampling and the sister lineage of land plants*. PLoS ONE 7(1): e29696.
- TURMEL M., POMBERT J.-F., CHARLEBOIS P., OTIS C., LEMIEUX C., 2007. *The green algal ancestry of land plants as revealed by the chloroplast genome*. Int. J. Plant Sci. 168, 679–689.
- VANALLER HERNICK L., LANDING E., BARTOWSKI K. E., 2008. *Earth's oldest liverworts – Metzgeriothallus sharonae sp. nov. from the Middle Devonian (Givetian) of eastern New York, USA*. Rev. Palaeobot. Palynol. 148, 154–162.
- WANG B., YEUN L. H., XUE J.-Y., LIU Y., ANÉ J.-M., QIU Y.-L., 2010. *Presence of three mycorrhizal genes in the common ancestor of land plants suggests a key role of mycorrhizas in the colonization of land by plants*. New Phytologist 186, 514–525.
- WELLMAN C. H., 2010. *The invasion of the land by plants: when and where?* New Phytologist 188, 306–309.
- WELLMAN C. H., GRAY J., 2000. *The microfossil record of early land plants*. Phil. Trans. R. Soc. Lond. B 355, 717–732.
- WELLMAN C. H., EDWARDS D., AXE L., 1998. *Permanent dyads in sporangia and spore masses from the Lower Devonian of the Welsh Borderland*. Bot. J. Linn. Soc. 127, 117–147.
- WELLMAN C. H., OSTERLOFF P. L., MOHIUDDIN U., 2003. *Fragments of the earliest land plants*. Nature 425, 282–285.
- WODNIOK S., BRINKMANN H., GLÖCKNER G., HEIDEL A.J., PHILIPPE H., MELKONIAN M., BECKER B., 2011. *Origin of land plants: Do conjugating green algae hold the key?* BMC Evol. Biol. 11, 104.
- WOLF P. G., KAROL K. G., MANDOLI D. F., KUEHL J., ARUMUGANATHAN K., ELLIS M. W., MISHLER B. D., KELCH D. G., OLMSTEAD R. G., BOORE J. L., 2005. *The first complete chloroplast genome sequence of a lycophyte, Huperzia lucidula (Lycopodiaceae)*. Gene 350, 117–128.
- ZIMMERMANN W., 1930. *Die Phylogenie der Pflanzen: ein Überblick über Tatsachen und Probleme*. G. Fischer, Jena.