KOSMOS
PROBLEMY NAUK BIOLOGICZNYCH

Tom 64 2015
Numer 3 (308)
Strony 457–469

Polskie Towarzystwo Przyrodników im. Kopernika

PAWEŁ SOWIŃSKI, JAROSŁAW SZCZEPANIK

Zakład Ekofizjologii Molekularnej Roślin
Instytut Biologii Eksperymentalnej i Biotechnologii Roślin
Wydział Biologii
Uniwersytet Warszawski
Miecznikowa 1, 02-096 Warszawa
E-mail: pawes@biol.uw.edu.pl

TRANSPORT DALEKODYSTANSOWY U ROŚLIN: SZLAKI, MECHANIZMY, EWOLUCJA

WSTĘP

Niektóre współcześnie istniejące rośliny, np. drzewa, mają rozmiary sięgające dziesiątek metrów. Muszą być nie tylko wytrzymałe mechanicznie, ale także transportować wydajnie dużą ilość wody z korzeni do liści czy igieł w koronie, a z powrotem związki organiczne syntetyzowane w procesie fotosyntezy potrzebne do wzrostu innych organów. Rośliny, w przeciwieństwie do zwierząt, nie dysponują systemem transportu między organami napędzanym dzięki wykorzystaniu energii kinetycznej kurczących się i rozkurczających naczyń, np. serca. W zamian, wykorzystują energię potencjalną pochodzącą z różnicy potencjału wodnego utrzymywanej wzdłuż szlaku transportowego. Co interesujące, szybkość transportu floemowego w rurkach sitowych jest zbliżona do szybkości krwi w naczyniach włosowatych o podobnej średnicy (SOWIŃSKI 2013). Pokazuje to, jak sprawnym transportem dalekodystansowym dysponują rośliny, mimo że nie jest on oparty o system pomp mechanicznych. Ponadto, transport między organami roślin nie odbywa się, tak jak u zwierząt, w przewodach o ścianach zbudowanych z komórek, ale wewnątrz żywych komórek, których ciągi tworzą rurki sitowe (transport produktów fotosyntezy z liści do innych organów) lub wewnątrz przewodów utworzonych ze ścian komórkowych martwych komórek (transport wody z korzeni do części nadziemnej). Specyfika transportu, a także ewolucja systemu transportowego u roślin jest tematem niniejszego artykułu.

TRANSPORT DALEKODYSTANSOWY U OKRYTONASIENNYCH (ANGIOSPERMAE)

Przemieszczanie się wody, jonów, związków organicznych i nieorganicznych między organami, a więc transport dalekodystansowy odbywa się w systemie przewodzącym. W jego skład wchodzi floem (łyko) oraz ksylem (drewno). U roślin okrytonasiennych elementami przewodzącymi we floemie są rurki sitowe składające się z ułożonych szeregowo komórek przewodzących zwanych członami rurek sitowych. Komórki te są bardzo wydłużone i mogą sięgać nawet 250 μm przy średnicy ok. 20 μm. Człony rurek sitowych są przegrodzone ścianami zwanymi płytkami sitowymi, w których występują liczne pory o

Słowa kluczowe: floem, kohezja, ksylem, przepływ masowy, ruchy cytoplazmy

Praca częściowo sfinansowana z projektu Narodowego Centrum Nauki nr 5496/B/P01/2010/39

średnicy do kilkuset nanometrów. Zawartość członów rurek sitowych u roślin okrytonasiennych jest ograniczona do cienkiej warstwy cytoplazmy, nielicznych mitochondriów oraz zmodyfikowanych plastydów. Nie występuje w nich jądro, brak jest też innych organelli, w tym wakuol i rybosomów, a także cytoszkieletu. Mimo to człony rurek sitowych są żywymi komórkami, ściśle jednak zależnymi od komórek towarzyszących. Są z nimi związane nie tylko funkcjonalnie, ale i rozwojowo, bowiem pochodzą z jednej komórki macierzystej. Formalnie kompleks komórki towarzyszące/rurki sitowe stanowi element symplastu (por. artykuł K. SOKOŁOWSKIEJ w tym zeszycie KOSMOSU), chociaż często jest on izolowany od reszty rośliny (patrz poniżej). Mechanizmem odpowiedzialnym za transport dalekodystansowy jest przepływ masowy, tzn. przemieszczanie związków rozpuszczonych wraz z rozpuszczalnikiem. Przepływ masowy w rurkach sitowych napędza dodatnia różnica ciśnienia hydrostatycznego między dojrzałymi liśćmi a innymi organami. Różnica ta jest wynikiem przeciwstawnego przebiegu dwóch procesów: załadowania floemu zachodzącego w liściach zwanych donorami asymilatów i rozładowania floemu mającego miejsce w innych organach będących akceptorami asymilatów. Pierwszy proces polega na przemieszczaniu sacharozy, produktu fotosyntezy, z komórek fotosyntetyzujących do rurek sitowych, natomiast w drugim sacharoza jest z nich wycofywana do tkanek organów. Sacharoza jest związkiem osmotycznie czynnym, więc jej nagromadzenie we floemie w liściach, w tzw. strefie załadowania floemu, powoduje napływ wody z ksylemu do rurek sitowych (rurki sitowe i naczynia są położone obok siebie), a w konsekwencji wzrost ciśnienia hydrostatycznego znacznie ponad wartość w organach, w których zachodzi rozładowanie floemu. Taki mechanizm załadowania floemu, który jest zwany aktywnym, może mieć dwojaki charakter: apoplastowy i symplastowy (SOWIŃSKI 2003). W pierwszym przypadku, sacharoza powstająca w mezofilu, jest z niego wydzielana do apoplastu, a następnie pobierana aktywnie, z udziałem przenośników białkowych, do komórek towarzyszących. Energia potrzebna w tym procesie pochodzi z hydrolizy ATP przez pompę protonową (H^+ATPazę). Warunkiem sprawnego funkcjonowania takiego mechanizmu jest brak plazmodesm między komórkami towarzyszącymi a parenchymą wiązkową, czyli izolacja symplastowa kompleksu komórki towarzyszące/rurki sitowe. W drugim przypadku, sacharoza nie opuszcza symplastu na drodze do rurek sitowych. Jest przekształcana w komórkach towarzyszących w wielocukry, których cząstki są zbyt duże, aby mogły się wstecznie przemieścić przez plazmodesmy łączące komórki towarzyszące i mezofil. Natomiast wielocukry wędrują swobodnie do rurek sitowych, ze względu na duży przekrój czynny plazmodesm (SOWIŃSKI 2002) kompleksu komórki towarzyszące/rurki sitowe. W tym procesie energia jest zużywana na syntezę wielocukrów. Oprócz aktywnego załadowania floemu, u niektórych grup roślinnych występuje pasywne załadowanie floemu. Ma ono charakter symplastowy, bowiem sacharoza nie wydostaje się do apoplastu. Jednak w procesie tym nie zachodzi zużycie energii, transport z mezofilu do rurek sitowych odbywa się bądź zgodnie z gradientem stężenia sacharozy bądź dzięki różnicom ciśnienia turgorowego.

W przeciwieństwie do członów rurek sitowych, które są komórkami żywymi, naczynia i cewki, elementy przewodzące ksylemu, są martwe, a więc stanowią część apoplastu. Cewki to wąskie, wydłużone komórki o wrzecionowatym kształcie, które posiadają liczne jamki (otwory umożliwiające przepływ wody pomiędzy sąsiadującymi elementami ksylemu) na ścianach bocznych. Naczynia są z kolei większe i obszerniejsze niż cewki, posiadają skośne lub prostopadłe do osi komórki ściany poprzeczne (tu nazywane płytkami lub płytami perforacyjnymi) o dużej powierzchni i zmienną liczbę jamek lejkowatych w ścianach bocznych (ESAU 1965). W ksylemie, strumień soku poddawany jest ciśnieniu ujemnemu, bowiem jest podnoszony w naczyniach na zasadzie kohezji, dzięki istnieniu dużej różnicy potencjału wody między glebą (dodatni potencjał wody) a atmosferą (silnie ujemny potencjał wody).

Jak widać z porównania budowy anatomicznej, naczynia i cewki powinny charakteryzować się mniejszym oporem stawianym przepływowi soku ksylemowego od rurek sitowych, nie tylko ze względu na dużo większe pory w ścianach poprzecznych, ale też na brak zawartości komórkowej. W efekcie szybkość przepływu soku ksylemowego jest kilka lub nawet kilkanaście razy większa niż szybkość przepływu soku floemowego i sięga nawet 10 m/h. Przyczyną, dla której człony rurek sitowych nie są pustymi, martwymi kanałami jest konieczność obrony przed organizmami, które żywią się sokiem floemo-

wym. Należy pamiętać, że zawiera on cenne substancje, takie jak cukry, aminokwasy, czy nawet białka, a także jony. W związku z tym, rurki sitowe są częstym obiektem ataku ze strony owadów, np. mszyc, których aparat gębowy jest przystosowany do wkłuwania się do floemu. Jeszcze większym wyzwaniem dla rośliny jest odgryzienie przez roślinożercę liścia lub łodygi, bowiem powoduje to masowe uszkodzenie tkanek, w tym przecięcie systemu przewodzącego. Człony rurek sitowych, jako żywe komórki, dysponują jednak aktywnymi mechanizmami obronnymi zapobiegającymi wyciekowi soku floemowego, zarówno przez niewielki otwór utworzony przez aparat ssąco-kłujący owada, jak i duże uszkodzenie wielu rurek sitowych. Najważniejszym z tych mechanizmów jest szybkie czopowanie porów w płytkach sitowych przez materiał różnego rodzaju. Szczególnie dobrze zbadane jest odkładanie kalozy (beta-1,3-glukan) na płytkach sitowych blokujące wypływ soku floemowego. Mechanizmy te są bardzo skuteczne, a ich działanie ujawnia się już w ciągu kilkudziesięciu sekund. Inny mechanizm obrony jest powiązany z obecnością zmodyfikowanych plastydów, tzw. S-plastydów i P-plastydów. Pierwsze zawierają ziarna skrobi, a drugie białka w formie krystalicznej. Jak wykazano, zawartość modyfikowanych plastydów z członów rurek sitowych może być uwalniana w przypadku ich uszkodzenia, co zapobiega wyciekowi soku floemowego.

Z kolei przyczyną, dla której elementy ksylemu nie są komórkami żywymi jest występowanie w nich ujemnego ciśnienia wody i wynikająca z tego konieczność zwiększonej odporności na zapadanie. Takie wymagania najlepiej spełniają komórki martwe, stąd też tkanki przewodzące wodę u wszystkich roślin przechodzą w swym rozwoju przez programowaną śmierć komórki (Sperry 2003). Odporność na zapadanie wymaga z kolei wzmocnienia struktury ścian komórkowych. To również cecha wspólna dla ksylemu większości roślin. Pierwotną funkcją lignin, związków kojarzonych często z tkanką wzmacniającą lub z obroną przed roślinożercami, było najprawdopodobniej wzmacnianie elementów przewodzących ksylemu (Niklas 1994).

TRANSPORT SYGNAŁOWYCH ZWIĄZKÓW ORGANICZNYCH W KSYLEMIE I FLOEMIE

Funkcją systemu przewodzącego jest transport wody, jonów, związków organicznych i nieorganicznych między organami. Niemniej ważne jest przemieszczanie różnego typu sygnałów biochemicznych i biofizycznych, które integrują wzrost, rozwój czy reakcje obronne na poziomie całej rośliny (odpowiedź systemiczna). Szczególnie dobrze poznano komunikację między organami realizowaną w oparciu o roślinne regulatory wzrostu, związaną z sygnalizacją pojawienia się zagrożenia w środowisku. Ograniczenie lub zaburzenie funkcji życiowych organizmu przez niekorzystne warunki środowiska jest określane, jako stres, również u roślin. Może to być stres abiotyczny, kiedy zagrożenie ma charakter, np. fizyczny, czy chemiczny, lub biotyczny, kiedy czynnikiem stresowym jest inny organizm, np. patogen. I tak, w przypadku stresu związanego z deficytem wody w podłożu czynnikiem sygnalnym jest kwas abscysynowy (ABA), który za pośrednictwem ksylemu przemieszcza się z korzeni do liści, co powoduje zamykanie aparatów szparkowych (Davies i Zhang 1991). Inny stres związany z wodą, tym razem z jej nadmiarem w glebie (wynikającym np. z obfitych opadów, powodzi lub zbyt obfitego podlewania), jest sygnalizowany za pośrednictwem etylenu, prostego gazowego węglowodoru, znanego skądinąd z indukcji dojrzewania owoców. Prekursor tego hormonu, kwas 1-aminocyklo-propano-1-karboksylowy (ACC), przemieszcza się w ksylemie z korzeni do liści, gdzie zostaje przekształcony przez oksydazę ACC w etylen. Reakcje te są stosunkowo szybkie, bo zajmują zaledwie kilka godzin. Wymienione hormony biorą też udział w wolnej reakcji przystosowawczej rośliny na stres. ABA jest odpowiedzialne za indukcję licznych genów związanych z aklimatyzacją do suszy. Natomiast etylen indukuje tworzenie aerenchymy, kanałów powietrznych łączących korzenie z częścią nadziemną, przez które może dostawać się do nich tlen atmosferyczny, co warunkuje przeżycie całej rośliny. W przypadku stresu biotycznego, ważnym hormonem jest kwas jasmonowy. Powstaje on w liściu zaatakowanym przez owada i indukuje reakcje obronne. Co ważne, jasmonian, stanowiący sygnał o zagrożeniu, przemieszcza się przez floem do innych, jeszcze niezaatakowanych

liści, co wywołuje w nich uprzedzającą atak reakcję obronną (STRATMANN 2003). Trzeba zaznaczyć, że hormony roślinne mogą przemieszczać się na dłuższym dystansie poza systemem przewodzącym (MORELLI i RUBERTI 2002). Dzieje się tak w przypadku auksyn, które są odpowiedzialne za różne reakcje tropiczne (MORELLI i RUBERTI 2002). W przypadku drewna, które u roślin drzewiastych stanowi większą część pnia, istotna jest też komunikacja horyzontalna, za którą odpowiedzialne są promienie drzewne. Więcej informacji na ten temat Czytelnik znajdzie w artykule K. SOKOŁOWSKIEJ w tym zeszycie KOSMOSU.

Ostatnie lata przyniosły falę odkryć o udziale związków wielkocząsteczkowych, takich jak białka i RNA, w odpowiedzi systemicznej roślin na bodźce środowiskowe oraz systemicznej koordynacji procesów rozwojowych (KUMAR i współaut. 2013). Było to związane ze stwierdzeniem, że wiele czynników transkrypcyjnych ma zdolność przemieszczania międzykomórkowego, a także między organami za pośrednictwem floemu. Wyodrębniono wśród nich białka typu NCAP (ang. non-cell autonomous proteins), które cechują się selektywnym transportem międzykomórkowym, tzn. są kierowane do konkretnych tkanek rośliny, gdzie biorą udział w regulacji różnych procesów rozwojowych takich jak: przekształcanie merystemu wegetatywnego w generatywny, różnicowanie struktur epidermalnych, czy rozwój korzenia. Problem selektywnego transportu międzykomórkowego białek NCAP i RNA wykracza poza zakres tego artykułu, natomiast Czytelnik może znaleźć odpowiednie informacje w licznych artykułach przeglądowych z ostatniego okresu (patrz KUMAR i współaut. 2013). Tu ograniczymy się do wzmianki o kilku białkach regulacyjnych i kompleksach rybonukleinowych przemieszczających się we floemie, a więc między organami.

We floemie znaleziono do tej pory wiele białek. Część z nich, to białka związane z transportem węglowodanów do rurek sitowych, a także z metabolizmem węglowodanów. Inne, jak np. inhibitory proteinaz, są związane z obroną przed patogenami. U *Cucurbita maxima* od dawna znane są białka PP1 i PP2 (ang. phloem protein 1 i 2), choć ich funkcja nie jest dobrze poznana. Dopiero od niedawna jednak wiadomo, że część białek floemowych może się przemieszczać między organami. Pierwszym białkiem, co do którego wykazano taką zdolność było CmPP16 (XOCONOSTLE-CAZARES i współaut. 1999). Obecnie wiemy, że białka przemieszczające się we floemie, tak jak inne typu NCAP, mają zdolność otwierania kanałów transportowych plazmodesm (por. artykuł A. BILSKIEJ-KOS w tym zeszycie KOSMOSU). Białka takie często są syntetyzowane w komórkach towarzyszących, które są połączone z członami rurek sitowych licznymi plazmodesmami o zwiększonym przekroju czynnym. Wśród floemowych białek NCAP jest wiele o potencjalnych funkcjach sygnałowych. Jednym z nich jest np. białko FLOWERING LOCUS T (FT) będące mobilnym nośnikiem informacji odpowiedzialnej za indukcję kwitnienia. Od dawna wiadomo, że miejscem recepcji sygnału o długości dnia warunkującym wejście w fazą generatywną jest liść (KNOTT 1934). Wiadomo też było, że odpowiedni sygnał jest przesyłany do wierzchołka wzrostu pędu przez floem. Powstała wtedy koncepcja florigenu, ale natura czynnika kwitnienia była nieznana. Obecnie wiemy, że w szlaku transdukcji sygnału o indukcji kwitnienia są dwa białka, FT oraz CO (CONSTANS), oba syntetyzowane w liściach w komórkach towarzyszących floemu. Z nich tylko FT jest mobilny i najprawdopodobniej indukuje kwitnienie (KUMAR i współaut. 2013). Wraz z tym białkiem możliwe jest przemieszczanie jego mRNA. Obecnie przypuszcza się, że białka typu NCAP mogą tworzyć z ich własnym mRNA kompleksy rybonukleinowe (ang. ribonucleoproteins, RNP) i w takiej postaci podlegać transportowi. Wykazano, że takie mRNA mogą brać udział w regulacji rozwoju roślin. We floemie obecne są również liczne siRNA (ang. small interfering RNA) potencjalnie biorące udział w wyciszaniu transpozonów, transgenów i wirusów. Stwierdzono też obecność miRNA w soku floemowym (KUMAR i współaut. 2013), co może wskazywać na nowy, niepoznany jeszcze aspekt regulacji systemicznej rozwoju roślin.

Oprócz biochemicznych, floem i ksylem przewodzą również sygnały biofizyczne w postaci fali potencjału wodnego (THOMPSON i HOLBROOK 2003), czy fali potencjału pobudzenia (FROMM 1991) wzdłuż rośliny. Rola pierwszych nie jest jasna, choć sugerowano, że mogą mieć udział w regulacji załadowania floemu. Jak wykazano, susza glebowa powoduje stymulację załadowania floemu (SMITH i MILBURN 1980), co może mieć znaczenie dla podtrzymania wzrostu korzeni w warunkach stresowych. Impulsy elektryczne, podobne do sygnałów nerwowych zwierząt, biorą nato-

miast udział w indukcji tigmonastii i sejsmonastii mimozy, zamykaniu liści-pułapek roślin owadożernych, a także uruchamianiu mechanizmów obronnych przed owadami. Jednak rola sygnałów biofizycznych w integracji funkcji rośliny może być niedoceniona.

EWOLUCJA SYSTEMU TRANSPORTU DALEKODYSTANSOWEGO

Okrytonasienne są najbardziej zróżnicowaną grupą roślin, która zdołała wykształcić szereg wynalazków ewolucyjnych. Do innowacji tych należy wykształcenie sprawnego systemu przewodzącego, którego budowę opisano wyżej. Jak wszystko w świecie ożywionym, stan obecny jest efektem ewolucji trwającej setki milionów lat. Odległym przodkiem roślin naczyniowych (Tracheophyta) były jednokomórkowe glony, do których podobne są współczesne glaukocystofity (Glaucophyta). Pokrewne im krasnorosty (Rhodophyta) były organizmami wielokomórkowymi, u których doszło do specjalizacji pewnych stref plechy tworzących tkanki. Można u nich wyróżnić duże komórki transportujące, które mogą łączyć odległe strefy organizmu pełniąc funkcje przewodzące. Komunikację między sąsiednimi komórkami zapewniają, typowe dla krasnorostów, pory centralne, stanowiące pozostałość po niepełnej cytokinezie (BENHKE i SJÖLUND 1990). Pory centralne są najczęściej wypełnione czopami zbudowanym z białek i polisacharydów. Pory umożliwiają jednak transport symplastowy, przynajmniej u niektórych krasnorostów (UEKI i współaut. 2008).

U brunatnic (Phaeophyta) mamy do czynienia z ciekawym przykładem konwergencji. Organizmy należące do tej grupy, ewolucyjnie bardzo odległej od roślin, wykształciły tzw. komórki transportowe, które przypominają rurki sitowe roślin wyższych. Poszczególne komórki transportowe oddzielają struktury podobne do płytek sitowych (VAN BEL 1999). W omawianym przypadku czynnikiem selekcyjnym mogły być zwiększające się rozmiary plechy, co pociągało za sobą konieczność komunikacji między oddalonymi organami, takimi jak ryzoidy i tkanki asymilacyjne. Jeszcze inaczej przedstawia się sytuacja u grzybów workowych (Ascomycota) i podstawkowych (Basidiomycota). W budowie grzybów wielokomórkowych nie wyróżnia się komórek przewodzących. Grzybnie pobierają pokarm całą powierzchnią, więc nie istnieje tu potrzeba przemieszczania związków organicznych między różnymi strefami. Mimo to, bardzo długie komórki tworzące strzępki wymieniają substancje różnego typu, a nawet organelle. U podstawczaków dzieje się tak dzięki połączeniu wielojądrzastych komórek strzępek poprzez pory centralne występujące w przegrodach (MÜLLER i współaut. 1999), przypominające te u krasnorostów. Zapewne u wszystkich organizmów wielokomórkowych funkcjonują systemy wymiany informacji integrujących ich funkcje i rozwój, np. wchodzenie w fazę generatywną.

KSYLEM

Opanowanie środowiska lądowego było możliwe dzięki rozwojowi systemu przewodzącego umożliwiającego z jednej strony dostarczanie wody do pędu, a z drugiej, zaopatrywanie ryzoidów, a później korzeni w związki organiczne tworzone na drodze fotosyntezy (asymilaty) w części nadziemnej. Szczególnie ważnym osiągnięciem roślin podczas kolonizacji lądu było wykorzystanie nowych mechanizmów transportu: kohezji, w przypadku transportu wody z podłoża do części nadziemnej, oraz przepływu masowego dla transportu asymilatów.

U glonów, w większości roślin wodnych, problem przemieszczania wody między częściami plechy w ogóle nie istniał, więc odpowiedni system i mechanizm transportu u roślin lądowych musiał być dopiero „wynaleziony". Na lądzie, rośliny o rozmiarach poniżej 2 cm potrafią utrzymać względnie stałą zawartość wody, natomiast organizmy większe mają do wyboru dwie strategie: (i) przystosowanie do znacznych wahań zawartości wody w tkankach lub (ii) wytworzenie komórek zaopatrujących organizm w wodę (SPERRY 2003). Organizmy pozbawione systemu waskularnego (np. glony, mszaki) charakteryzują się znaczną tolerancją na odwodnienie (desykację) i potrafią przywrócić funkcje życiowe organizmu w momencie, kiedy wilgotność otoczenia ponownie wzrasta (OLIVER 1996). Wytworzenie systemu komórek zaopatrujących roślinę w wodę, to rozwiązanie kosztowniejsze, jednak zapewniające roślinie utrzymanie względnie stałej zawartości wody w tkankach i umożliwiające osiąganie większych rozmiarów ciała.

Jednym z pierwszych rozwiązań ewolucyjnych roślin lądowych była kutykula, która

ograniczała parowanie wody z powierzchni pędu. Stanowi ona najczęstszy, obok zarodników, roślinny materiał kopalny począwszy od okresu sylurskiego (SPERRY 2003). Kolejną innowacją były aparaty szparkowe. Choć umożliwiły one efektywne pobieranie dwutlenku węgla z atmosfery mimo nieprzepuszczalnej dla gazów powierzchni pędów, jednak przyczyniły się do powiększenia zapotrzebowania na wodę, poprzez sprzyjanie transpiracji (FRANKS i współaut. 2013). W początkowych etapach ewolucji roślin wysokie stężenie dwutlenku węgla w atmosferze łagodziło ujemny wpływ transpiracji na gospodarkę wodną rośliny, jednak już 100 milionów lat później dostępność CO_2 obniżyła się na tyle, że zwiększenie intensywności wymiany gazowej konieczne dla podtrzymania fotosyntezy powodowało powstawanie u roślin znacznego długu wodnego wobec otoczenia (BEERLING i współaut. 2001).

Aparaty szparkowe wyewoluowały najprawdopodobniej przed systemem przewodzącym, jednak ich funkcja jest nierozerwalnie związana z tym ostatnim. Obecność samych aparatów szparkowych (glewiki) wydaje się być o wiele mniej korzystna, niż jeśli roślina posiada dodatkowo komórki wyspecjalizowane w przewodzeniu wody (SPERRY 2003). Obydwie struktury zapewniły roślinom większą kontrolę zawartości wody w organizmie, co pozwoliło na osiągnięcie większych rozmiarów, jednak spowodowało z czasem utratę ancestralnej cechy, jaką jest odporność na wysychanie (LINGRONE i współaut. 2000). Pierwsze rośliny posiadające zarówno aparaty szparkowe, jak i system przewodzący znane są z okresu sylurskiego, sprzed około 420 milionów lat (EDWARDS i współaut. 1998)

Najprostsze możliwe komórki transportujące wodę na duże odległości to podłużne, martwe komórki, posiadające perforowane ściany poprzeczne, gładkie ściany boczne i zgrubiałą ścianę komórkową. Opis ten najbardziej odpowiada komórkom przewodzącym wodę (ang. water conducting cells, WCC) występujących u wątrobowców (Marchantiophyta) i jednej z grup mchów (Takaiopsida) oraz hydroidom, współcześnie spotykanym u części mchów (Polytrichopsida, Bryopsida, Tetraphidopsida). Hydroidy i WCC nie są najprawdopodobniej homologami ksylemu roślin naczyniowych (LINGRONE i współaut. 2012). Wśród Tracheophyta z kolei ewolucja systemu przewodzącego doprowadziła do powstania dwóch głównych typów komórek ksylemu: cewek i naczyń. Ich opis podano powyżej. Przyjęło się uważać, iż rośliny posiadające drewno zbudowane wyłącznie z cewek są ewolucyjnymi konserwatystami. Nie jest to stwierdzenie prawdziwe, chociażby z uwagi na fakt, że cewki spotykamy w ksylemie wielu współczesnych grup, które przeszły niezwykle dynamiczną ewolucję. Znane są także przypadki występowania naczyń u starych ewolucyjnie grup roślin (HACKE i współaut. 2007). Dziś wiadomo, iż naczynia ewoluowały wielokrotnie. Spośród współczesnych grup roślin występują one u skrzypów (Equisetopsida), widliczek (Selaginellales), części paproci (Salviniales, Polypodiales), gniotowych (Gnetophyta), u wymarłych roślin nasiennych z rzędu Gigantopteridales oraz u większości roślin okrytonasiennych (PITTERMANN i współaut. 2005). Co ciekawe, wydaje się, że naczynia ewoluowały u tych grup w podobnym czasie, w okresie permskim (około 250 milionów lat temu), a więc gdy miało miejsce spojenie superkontynentu Pangea i zwiazana z tym arydyzacja (wysychanie) znacznej części lądów.

Niezwykle ważną z punktu widzenia ewolucji częścią komórek przewodzących ksylemu są jamki lejkowate. Są to otwory w bocznych ścianach cewek i naczyń, umożliwiające komunikację pomiędzy sąsiednimi elementami ksylemu i poprzeczny przepływ wody. Dno jamki wypełnia błona stanowiąca pozostałość blaszki środkowej i ścian pierwotnych komórek ksylemu. Błona ta jest porowata i może się odkształcać. Jamki lejkowate pozwalają na wyrównanie ciśnień w sąsiednich naczyniach/cewkach, natomiast błony jamek pomagają filtrować przepływającą przez nie wodę (SCHULTE i współaut. 2015). Jednocześnie jednak jamki są miejscami, przez które wnikają do komórek ksylemu pęcherze gazu, doprowadzające do zapowietrzenia naczynia/cewki (kawitacji) i wyłączenia go z użytkowania (SPERRY i HACKE 2004). Usunięcie pęcherzy kawitacyjnych z naczynia/cewki odbywa się poprzez zwiększenie ciśnienia w elemencie ksylemu i rozpuszczenie gazu. Ciśnienie to może zostać wygenerowane przez parcie korzeniowe, parcie w obrębie pędu lub lokalnie poprzez wzrost ciśnienia osmotycznego w sąsiednich komórkach. Wydaje się, iż cewki i naczynia mają podobną podatność na kawitację, jednak różnią się tempem usuwania pęcherzy gazu: cewki, ze względu na mniejszą objętość ulegają ponownemu napełnieniu wodą szybciej. Ponadto większe naczynia, wymagają więk-

szych ciśnień do połączenia strumienia soku ksylemowego. Jednocześnie mniej korzystny stosunek objętości do powierzchni czyni je podatniejszymi na uszkodzenia mechaniczne, co pociąga za sobą konieczność wytwarzania grubszych ścian komórkowych (CHOAT i współaut. 2003). W konsekwencji drewno zbudowane z naczyń wymaga większych nakładów energii na budowę ścian komórkowych i jest dwukrotnie cięższe niż drewno rośliny korzystającej wyłącznie z cewek o takiej samej odporności na kawitację (SPERRY 2003). Podsumowując, cewki są korzystniejszym rozwiązaniem w środowisku, w którym istnieje zwiększone ryzyko powstawania pęcherzy kawitacyjnych. Tłumaczy to, dlaczego rośliny iglaste, posiadające ksylem pozbawiony naczyń, odnoszą tak duży sukces w środowiskach charakteryzujących się częstą suszą fizjologiczną (SCHULTE i współaut. 2015.). Zróżnicowana efektywność naczyń w zależności od natężenia ryzyka kawitacji wyjaśnia również, dlaczego część roślin okrytonasiennych nie posiada naczyń, a niektóre wręcz je wtórnie utraciły (HACKE i współaut. 2007).

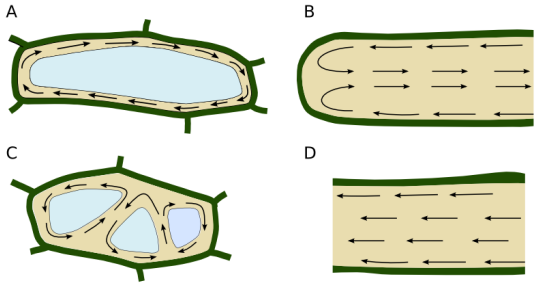
Cewki roślin iglastych są szczególnie interesujące z uwagi na wyjątkową budowę jamek lejkowatych. Ich błona ma zgrubiałą część centralną (torus, zatyczka) i luźno usieciowaną część zewnętrzną (margo). Taka budowa pozwala po pierwsze zredukować opór przepływu wody i znacznie zwiększyć szybkość jej przepływu w stosunku do błon jamek z niezgrubiałym torusem, a po drugie, ułatwia kontrolę tworzenia się pęcherzy powietrza w cewce; w przypadku spadku ciśnienia wody w komórce zatyczka przemieszcza się w kierunku wylotu jamki i blokuje swobodny dostęp gazu (PITTERMANN i współaut. 2005). Wadą torusa jest jednak spowolnienie odpowietrzania cewek (SPERRY 2003). Błony jamek lejkowatych typu torus-margo (ang. torus-margo pit membranes) są także obecne u niektórych roślin okrytonasiennych, aczkolwiek tam ich występowanie ograniczone jest do cewek i wąskich naczyń. Ksylem roślin posiadających jamki typu torus-margo charakteryzuje się wysoką efektywnością transportu wody (PITTERMANN i współaut. 2010).

Równie interesująco przedstawiają się trendy, jakie można zaobserwować w ewolucji naczyń. Powstanie tych komórek u okrytonasiennych należy zapewne wiązać z przełamaniem przez tę grupę bariery niskiej intensywności fotosyntezy, co pociągało za sobą zwiększone zapotrzebowanie na wydajny i szybki system przewodzący (CRISP i COOK 2012). Od dawna podejrzewano, że różnice w budowie płytek perforacyjnych naczyń odzwierciedlają historię ewolucji tych komórek; u najstarszych grup roślin okrytonasiennych płytki mają drabinkową perforację, natomiast u grup młodszych ewolucyjnie ściany poprzeczne w zasadzie nie występują (BAAS i WHEELER 1996). Budowa płytek ma znaczący wpływ na szybkość przewodzenia wody. Opór dla przepływu soku ksylemowego jest kilkakrotnie wyższy dla naczyń o płytkach drabinkowych w porównaniu z płytkami prostymi (ELLERBY i ENNOS 1998). Najnowsze badania wskazują jednak, iż taka budowa płytek może mieć wartość adaptacyjną. Utrzymywanie się jej w niektórych grupach roślin okrytonasiennych i ponowne pojawienie się tej cechy w innych świadczy o jej niewątpliwym znaczeniu przystosowawczym (SPERRY 2003). Wydaje się, że w naczyniach o płytkach drabinkowych dochodzi do szybszego odgazowania; podczas wzrostu ciśnienia związanego z ponownym napełnianiem naczynia wodą, pęcherz kawitacyjny przyciskany do płytki dzieli się na kilka mniejszych, co znacznie przyspiesza przywrócenie funkcjonalności naczyń (BAAS i WHEELER 1996).

Podsumowując, ewolucja ksylemu była jednym z najważniejszych wydarzeń w filogenezie roślin. Powstanie tkanki zaopatrującej komórki w wodę umożliwiło, wraz z aparatami szparkowymi, przystosowanie się do obniżającego się stężenia dwutlenku węgla w atmosferze oraz uwolniło rośliny od ograniczeń związanych z niewielkimi rozmiarami ciała. Był to proces dość szybki w geologicznej skali czasu; już pod koniec okresu dewońskiego, 100 milionów lat po wyjściu roślin na ląd, pojawiają się na Ziemi pierwsze lasy (BEERLING i współaut. 2001). Dalsza presja ewolucyjna, jakiej podlegał rozwój ksylemu, związana była z dwiema cechami: szybkością przewodzenia wody (ewolucja naczyń) oraz odpornością drewna na kawitację (wybór cewek lub naczyń w zależności od natężenia suszy fizjologicznej w otoczeniu, ewolucja błon jamek lejkowatych, płytek perforacyjnych w naczyniach).

FLOEM

U współczesnych wielokomórkowych glonów spokrewnionych z roślinami lądowymi (zielenice, krasnorosty) transport w komórkach przewodzących odbywa się na zasadzie ruchów cytoplazmy. Ruchy cytoplazmy, szczególnie łatwo widoczne w komórkach



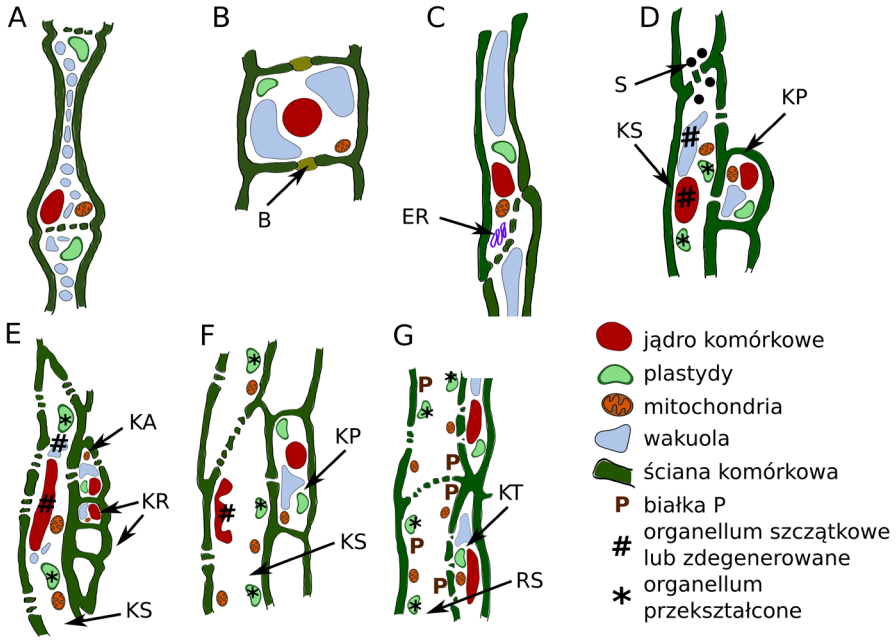
Ryc. 1. Ruchy cytoplazmy obserwowane w komórkach roślinnych.

A. Ruch rotacyjny. B. Ruch jednokierunkowy. C. Ruch cyrkulacyjny.

roślinnych oraz strzępkach grzybów (Ryc. 1), są wynikiem ukierunkowanego przepływu stref cytoplazmy w komórce i napędzane przez skoordynowane przemieszczanie pęcherzyków i innych elementów komórkowych wzdłuż cytoszkieletu. Współczesne rośliny naczyniowe wykorzystują natomiast opisany w poprzednim rozdziale mechanizm przepływu masowego. Ruchy cytoplazmy znacząco różnią się wydajnością od przepływu masowego (SOWIŃSKI 2013). U ramienic i grzybów mogą osiągać szybkość 40–100 μm s^{-1}. Dla porównania, szybkość transportu międzykomórkowego opartego na dyfuzji wynosi 1,1–8,5 μm s^{-1}. Natomiast szybkość transportu związanego z przepływem masowym może osiągać wartość 300 μm s^{-1}, a nawet więcej. Można więc przyjąć, że wykorzystanie mechanizmu przepływu masowego było warunkiem niezbędnym dla powstania w środowisku lądowym organizmów roślinnych o dużych rozmiarach, których bytowanie było zależne od szybkiej i wydajnej wymiany dużych ilości wody i asymilatów między organami.

Ewolucja elementów transportujących wodę prowadziła głównie do wytworzenia takich struktur, których wydajność przewodzenia była największa. Natomiast w przypadku transportu cukrów i innych związków do organów niefotosyntetyzujących, ewolucja komórek przewodzących polegała nie tylko na maksymalizacji efektywności ruchu, ale także doskonaleniu mechanizmów związanych z obroną przed wyciekiem przepływającego soku w razie uszkodzenia (Ryc. 2). Analiza materiałów kopalnych, jak i badania współcześnie występujących roślin pozwala prześledzić możliwy przebieg ewolucji systemu przewodzącego (SOWIŃSKI 2013). Najprostsze rośliny lądowe, takie jak glewiki (Anthocerotophyta) czy niektóre wątrobowce (Marchantiophyta), są pozbawione elementów przewodzących. U części wątrobowców (Jungermanniopsida, Haplomitriopsida) oraz u niektórych mchów (np. u torfowców, Sphagnopsida) można już wyróżnić, lecz tylko w gametoficie, wydłużone komórki z licznymi plazmodesmami w ścianach końcowych (ang. food conducting cells, FCC). W komórkach tych, w fazie dojrzałej brak jest wakuol. Natomiast u płonników (Polytrichopsida) występują leptoidy (komórki przewodzące) o długości do 500 μm i średnicy 20 μm. Również i tu w ścianach końcowych występują liczne plazmodesmy, przy czym wyróżnia je duża średnica (120–150 nm). Leptoidy posiadają jądro, jednak jest ono zdegenerowane. Nie ma w nich dużych wakuol i niektórych organelli. Cechuje je również wyraźna polaryzacja cytoplazmy; organelle są skupiane na dystalnym w stosunku do kierunku transportu końcu komórki (LINGRONE i DUCKETT 1994). Omawiane komórki znajdowane są przede wszystkim w gametoficie; sporofit, jeśli zawiera leptoidy, to są one podobne do tych z gametofitu. Zdecydowanie bardziej zaawansowane są elementy przewodzące u widłaków i paproci. U tych pierwszych występują długie i wąskie komórki przewodzące pozbawione już wakuol i mikrotubul, obecne są zmodyfikowane plastydy i mitochondria, oraz pozostałości jądra komórkowego. U widłaków, plazmodesmy w ścianach końcowych i bocznych nie różnią się średnicą. W komórkach przewodzących paproci brak jest tych samych organelli, co u widłaków, dodatkowo nie występuje tu gładkie ER. W tej grupie roślin można zauważyć duże zróżnicowanie międzygatunkowe w średnicy połączeń cytoplazmatycznych między komórkami przewodzącymi; waha się ono w przedziale 60 do 700 nm. Cechą charakterystyczną roślin naczyniowych, obserwowaną już u widłaków i paproci, a odróżniającą je od niższych roślin lądowych, jest obecność kalozy w komórkach sitowych, co warunkuje funkcjonowanie mechanizmu obronnego zapobiegającego wyciekowi zawartości komórek przewodzących.

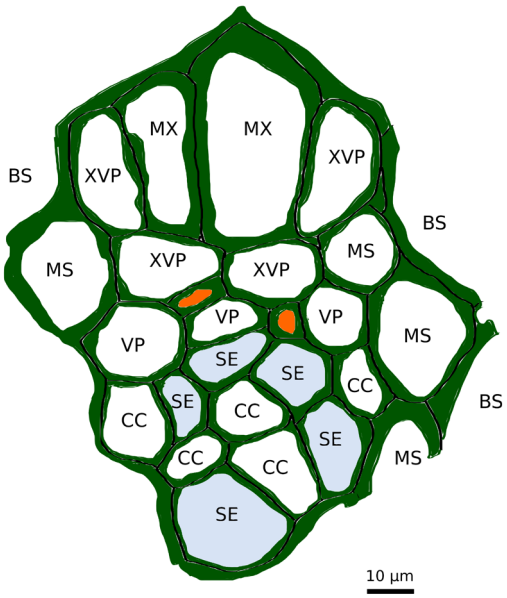
U nagonasiennych komórki przewodzące, zwane już sitowymi, są bardzo długie, a ich końcowe ściany zachodzą na siebie. Występują w nich zlokalizowane odśrodkowo nieliczne struktury komórkowe: pozostałość jądra, gładka siateczka endoplazmatyczna oraz zmodyfikowane plastydy. U iglastych, te



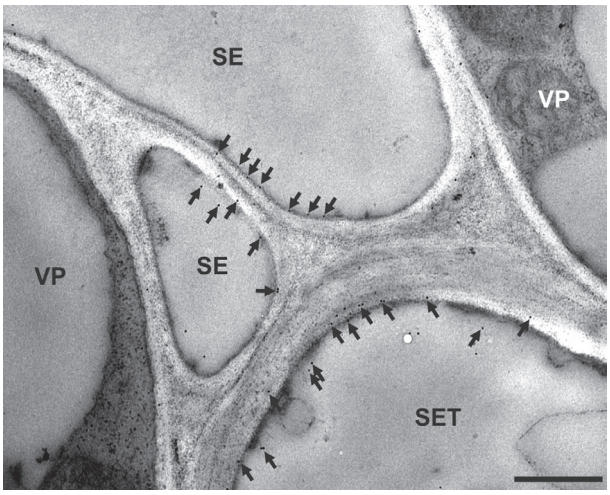
Ryc. 2. Budowa komórek transportujących asymilaty u roślin i wielokomórkowych glonów.

A. Komórki transportujące brunatnic, z płytkami sitowymi podobnymi do tych obecnych u roślin. B. Komórka transportująca krasnorostów; sąsiednie komórki oddziela białkowy czop (**B**), który, w zależności od taksonu, może być otoczony błoną komórkową lub nie. **C**. Leptoidy mszaków — komórki występujące jedynie u płonników, niehomologiczne z komórkami sitowymi roślin wyższych; w pobliżu płytek sitowych charakterystyczna, silnie pofałdowana retikulum endoplazmatyczne (ER). Widoczna jest również charakterystyczna dla leptoidów polaryzacja cytoplazmy; organelle są skupione w pobliżu dystalnego krańca komórki. **D**. Floem roślin zarodnikowych; pola sitowe występują zarówno na ścianach podłużnych jak i poprzecznych komórek sitowych (KS); komórki sitowe bywają połączone plazmodesmami z komórkami parenchymy (KP), jednak połączenie to nie wpływa na funkcjonowanie komórek sitowych; w pobliżu pól sitowych charakterystyczne białkowe sferule (S). **E**. Floem iglastych i gniotowych. Wydłużone komórki sitowe (KS), z dominacją pól sitowych w ścianach podłużnych, połączone symplastowo z komórkami Strasburgera (KA), będącymi końcowymi komórkami promienia (KR); nie wszystkie komórki sitowe mają towarzyszące im komórki Strasburgera, zaś funkcja tych ostatnich nie jest jasna. **F**. Floem sagowców. Komórki sitowe (KS) ze szczątkowym jądrem komórkowym, pozbawione wakuoli, brak komórek Strasburgera. Komórki sitowe bywają połączone symplastowo z komórkami parenchymy, jednak połączenie to nie ma najprawdopodobniej znaczenia funkcjonalnego. **G**. Floem roślin okrytonasiennych. Bezjądrzaste rurki sitowe (RS) z płytkami sitowymi w ścianach poprzecznych i rzadko występującymi polami sitowymi na ścianach podłużnych. Rurki sitowe połączone symplastowo (czasem wtórna utrata połączenia) z komórkami towarzyszącymi (KT), mającymi wspólne pochodzenie z rurkami sitowymi. Komórki towarzyszące koordynują funkcje życiowe rurek sitowych.

ostatnie mają formę S-plastydów i P-plastydów, co może świadczyć o osiągnięciu kolejnego etapu w zaawansowaniu mechanizmów obronnych w komórkach sitowych znanych u roślin okrytonasiennych i opisanych w poprzednim podrozdziale. Ważną cechą floemu iglastych (Pinophyta), miłorzębowych (Gingkophyta) i gniotowych (Gnetophyta) są komórki albuminowe, zwane też komórkami Strasburgera. Są to zmodyfikowane komórki parenchymatyczne stanowiące zakończenia promieni drzewnych. Różnią się od komórek towarzyszących z okrytonasiennych tym, że nie pochodzą z tej samej linii komórkowej, co komórki sitowe. Wydaje się, że pełnią one funkcje analogiczne do funkcji komórek towarzyszących, na co wskazuje ścisłe powiązanie strukturalne przez liczne plazmodesmy komórek albuminowych z komórkami sitowymi. Komórki te są również połączone symplastowo z sąsiednimi komórkami parenchymatycznymi. W igłach Pinophyta mamy najprawdopodobniej do czynienia z kompleksem komórek parenchymatycznych wspomagających funkcję cewek, na który oprócz komórek albuminowych składają się



Ryc. 3. Budowa wiązki przewodzącej u jednoliściennych na przykładzie traw (ryż) z uwidocznioną dychotomią rurek sitowych występujących jako cienkościenne rurki sitowe (kolor jasnoszary lub niebieski w kolorowej wersji rysunku, SE) połączone z komórkami towarzyszącymi (CC) oraz grubościenne (kolor ciemnoszary lub czerwony w kolorowej wersji rysunku) połączone z komórkami parenchymy wiązkowej (VP, XVP). W obrębie wiązki widoczne są jeszcze naczynia ksylemu (MX) oraz komórki pochwy mestomowej (MS). Wiązka otoczona jest walcem komórek pochwy okołowiązkowej (BS).



Ryc. 4. Lokalizacja plazmolemowej H^+ATPazy za pomocą specyficznych przeciwciał (Agrisera, http://www.agrisera.com/en/artiklar/hatpase-plasma-membrane-hatpase-3.html) w cienkościennej i grubościennej rurce sitowej w liściu kukurydzy. Strzałki wskazują ziarna złota lokalizujące białko. VP, parenchyma wiązkowa; SE, cienkościenna rurka sitowa; SET, grubościenna rurka sitowa; skala 500 nm.

tzw. komórki przejściowe oraz zielone komórki chloroplastowe (BENHKE i SJÖLUND 1990). U sagowców (Cycadophyta) komórki albuminowe najczęściej nie występują (BENHKE i SJÖLUND 1990).

Opis członów rurek sitowych u okrytonasiennych podano w poprzednim podrozdziale. Warto jednak zaznaczyć różnice w budowie floemu między roślinami dwuliściennymi i jednoliściennymi. U tych ostatnich, oprócz kompleksu komórki towarzyszące/rurki sitowe, występuje również inny typ rurek sitowych, tzw. grubościenne rurki sitowe, które nie mają komórek towarzyszących, natomiast są powiązane strukturalnie przez liczne plazmodesmy z sąsiednimi komórkami parenchymatycznymi (Ryc. 3). Funkcje grubościennych rurek sitowych nie są do końca jasne. Niewątpliwie są mniej aktywne fizjologiczne w porównaniu z cienkościennymi rurkami sitowymi. Jednak trzeba zaznaczyć, że również w nich może zachodzić proces załadowania floemu. U kukurydzy, ważnego przedstawiciela traw, w błonach grubościennych rurek sitowych obecna jest pompa protonowa (BILSKA I SOWIŃSKI dane niepublikowane) (Ryc. 4), co jest warunkiem aktywnego transportu sacharozy. Może to być dowodem potwierdzającym hipotezę wysuniętą w latach 70. ubiegłego wieku, że grubościenne rurki sitowe u traw są przejściowym magazynem asymilatów. Jedna z najnowszych hipotez zakłada z kolei, że zadaniem grubościennych rurek sitowych jest odzyskiwanie asymilatów, które przedostały się do ksylemu (BOTHA 2013).

O ile ewolucja struktury szlaku transportu związków organicznych z liści do innych organów jest w dużym stopniu opisana, istnieją poważne luki w zrozumieniu filogenezy mechanizmu transportu, a w szczególności procesu załadowania floemu. Jak wspomniano w podrozdziale „Transport dalekodystansowy u okrytonasiennych", przemieszczanie sacharozy do rurek sitowych może się odbywać na kilka sposobów: pasywnie bądź aktywnie, z udziałem mechanizmu symplastowego lub apoplastowego załadowania floemu. Obecnie wiemy, że pasywny transport sacharozy do rurek sitowych występuje u drzew iglastych (LIESCHE i SCHULZ 2013) oraz okrytonasien-

nych (DAVIDSON i współaut. 2011). Analizując rozmieszczenie gatunków roślin różniących się typem załadowania floemu, GAMALEI i współaut. (2007) zauważyli, że określone typy załadowania floemu są ograniczone do konkretnych rodzin roślin dwuliściennych. Według ich propozycji gatunki eksportujące sacharozę pasywnie miały się pojawić w okresie kredowym (Fagaceae, Salicaceae). Dziś wiele z tych roślin zostało zepchniętych do marginalnych środowisk, takich jak góry, tundra czy torfowiska. W paleogenie, konkurencja o światło, wynikająca z szerokiego rozprzestrzenienia lasów równikowych i braku wielkich roślinożerców, wymuszała zwiększanie wysokości roślin, co pociągało za sobą ewolucyjną presję na powstanie mechanizmu załadowania floemu zapewniającego wydajny transport asymilatów na dużym dystansie. Z uwagi na wilgotny i ciepły klimat tego okresu (paleogeńskie optimum klimatyczne), preferowany był symplastowy typ załadowania floemu, który wydaje się lepiej funkcjonować w wyższych temperaturach i przy dużej dostępności wody. Rośliny tego typu do dziś dominują w tropikach. Natomiast w neogenie, w wyniku ochłodzenia i arydyzacji klimatu, wyewoluowało apoplastowe załadowanie floemu, dominujące wśród najmłodszych rodzin roślin dwuliściennych.

Nowsze badania nie potwierdzają tego schematu. Jedyne powiązania pomiędzy typem załadowania floemu a występowaniem roślin wskazują, iż rośliny o symplastowym typie załadowania floemu dominują w tropikach, drzewa najczęściej eksportują sacharozę do floemu pasywnie, zaś byliny charakteryzują się najczęściej apoplastowym załadowaniem floemu (DAVIDSON i współaut. 2011). Trzeba jednak zauważyć, że zależność typu załadowania floemu od środowiska może mieć złożony charakter. Przykładem jest symplastowy mechanizm załadowania floemu. Konsekwencją jego funkcjonowania jest wysoki poziom cukrów rozpuszczalnych w liściu, co pociąga za sobą zwiększoną produkcję izoprenów, lotnych związków, których jedną z funkcji jest ochrona emitujących je roślin przed wysokimi temperaturami (SHARKEY i YEH 2001). Nie można więc wykluczyć, że dominacja gatunków z symplastowym załadowaniem floemu w tropikach jest jedynie pośrednio związana z procesami transportowymi. Przykład ilustruje, że luki w wiedzy o ewolucji procesu eksportu sacharozy z liści mogą wynikać z niezrozumienia zależności między fizjologią roślin a ich bytowaniem w środowisku.

PYTANIA ZAMIAST PODSUMOWANIA

U roślin, podobnie jak u zwierząt mamy do czynienia z ciągłym ruchem wody, jonów i związków organicznych o różnej strukturze i różnych funkcjach. W królestwie roślin wyewoluował system transportu oparty na zupełnie innych zasadach niż u w królestwie zwierząt. Niektóre jego cechy są zadziwiające i mogą nawet stanowić inspirację dla inżynierów. Czym bowiem, jeśli nie wynalazkiem o ogromnym potencjale byłby system transportu wody na wysokość nawet do 100 m praktycznie bez nakładów energii? Nasza wiedza o transporcie dalekodystansowym u roślin ma jednak wiele luk. Szczególnie mało wiemy o mechanizmach transportu floemowego. Ich poznanie ma ogromne znaczenie nie tylko poznawcze. Floem, którego funkcją w roślinie jest komunikacja między organami, jest też rodzajem jej „pięty Achillesa". Tą drogą wirusy i bakterie zakażają całą roślinę, powodując groźne choroby. Także we floemie są transportowane do korzeni niektóre herbicydy podawane dolistnie przez człowieka. Nierozwiązanych problemów jest wiele. Nie wiemy np. czy rurki sitowe ciągną się przez całą długość rośliny czy są łańcuchem złożonym z segmentów. W szczególności chodzi o drzewa, u których transport sacharozy do floemu odbywa się pasywnie, bowiem gradient stężenia tego cukru między liśćmi a innymi organami jest zbyt mały, aby zapewnić sprawny przepływ masowy na całej długości szlaku. Inny problem, to sposób dystrybucji w roślinie związków pełniących funkcje sygnalizacyjne i występujących w niewielkich ilościach, np. czynników transkrypcyjnych czy cząstek RNA przesyłanych między organami. Jeśli bowiem mechanizmem odpowiedzialnym za transport floemowy jest przepływ masowy, a więc ruch substancji rozpuszczonej wraz z rozpuszczalnikiem z miejsca o wyższym ciśnieniu do miejsca o niższym ciśnieniu, to wszystkie związki powinny być dystrybuowane równo w roślinie, a jednak sygnałowe są transportowane w sposób selektywny, tzn. do okre-

ślonych tkanek czy organów. Rozwiązaniem problemu byłaby nieciągłość rurek przewodzących. Kończyłyby się one w miejscach węzłowych, gdzie następowałoby rozładowanie floemu i ponowne ładowanie do kolejnej rurki. W tych miejscach zachodziłoby sortowanie związków sygnałowych do rurek kierujących je do tkanki docelowej. W takim modelu miejsca węzłowe pełniłyby rolę górek rozrządowych na kolei, gdzie odbywa się rozdział wagonów towarowych zgodnie z kierunkiem przeznaczenia. Model taki, to na razie spekulacja, bowiem nie wiemy, czy i gdzie są miejsca węzłowe w roślinie oraz jak może wyglądać list przewozowy opisujący miejsce przeznaczenia związku sygnałowego. Te i wiele innych pytań pozostają do rozwiązania dla przyszłych badaczy.

LITERATURA

BAAS P., WHEELER E. A., 1996. *Parallelism and reversibility in xylem evolution: a review*. Int. Assoc. Wood. Anat. J. 17, 351–364.

BEERLING D. J., OSBORNE C. P., CHALONER W. G., 2001. *Evolution of leaf form in land plants linked to atmospheric CO_2 decline in the late Paleozoic era*. Nature 410, 352–354.

BENHKE H.-D., SJÖLUND R. D., 1990. *Sieve elements: Comparative structure, induction and development.* Springer-Verlag, Berlin.

BOTHA C. E. J., 2013. *A tale of two neglected systems-structure and function of the thin- and thick-walled sieve tubes in monocotyledonous leaves*. Front. Plant Biol. 4, a297.

CHOAT B., BALL M., LULY J., HOLTUM J., 2003. *Pit membrane porosity and water stress-induced cavitation in four co-existing dry rainforest tree species*. Plant Physiol. 131, 41–48.

CRISP M. D., COOK L. G., 2012. *Phylogenetic niche conservatism: what are the underlying evolutionary and ecological causes?* New Phytol. 196, 681–694.

DAVIDSON A., KELLER F., TURGEON R., 2011. *Phloem loading, plant growth form, and climate.* Protoplasma 248, 153–163.

DAVIES W. J., ZHANG J., 1991. *Root signals and the development of plants growing in drying soil.* Ann. Rev. Plant Physiol. Molec. Biol. 42, 55–76.

EDWARDS D., KERP H., HAAS H., 1998. *Stomata in early land plants: an anatomical and ecophysiological approach*. J. Exp. Bot. 49, 255–278.

ELLERBY D. J., ENNOS A. R., 1998. *Resistances to fluid flow of model xylem vessels with simple and scalariform perforation plates*. J. Exp. Bot. 49, 979–985.

ESAU K., 1965. *Plant Anatomy*. 2nd Edition. McGraw-Hill, New York.

FRANKS P. J., ADAMS M., A., AMTHOR J. S., BARBOUR M. M., BERRY J. A., ELLSWORTH D. S., FARQUHAR G. D., GHANNOUM O., LLOYD J., MCDOWELL N., NORBY R. J., TISSUE D. T., VON CAEMMERER S., 2013. *Sensitivity of plants to changing atmospheric CO_2 concentration: from the geological past to the next century*. New Phytol. 197, 1077–1094.

FROMM J., 1991. *Control of phloem unloading by action potentials in Mimosa*. Physiol. Plant. 83, 529–533.

GAMALEI Y. V., POKHAMKOVA M. V., SHEREMET'EV S. N., 2007. *Ecological evolution of the phloem in dicotyledonous plants.* Doklady Biol. Sci. 416, 364–367.

HACKE U. G., SPERRY J. S., FEILD T. S., SANO Y., SIKKEMA E. H., PITTERMANN J., 2007. *Water transport in vesselless Angiosperms: conducting efficiency and cavitation safety*. Int. J. Plant Sci. 168, 1113–1126.

KNOTT J. E., 1934. *Effect of a localized photoperiod on spinach*. Proc. Soc. Horticult. Sci. 31, 152–154.

KUMAR D., KUMAR R., HYUN T. K., KIM J.-Y., 2013. *Plasmodesmata and phloem-based trafficking of macromolecules*. [W:] *Symplasmic transport in vascular plants*. SOKOŁOWSKA K., SOWIŃSKI P. (red.). Springer Science+Business Media, New York, 183–216.

LIESCHE J., SCHULZ A., 2013. *Symplasmic transport in phloem loading and unloading*. [W:] *Symplasmic transport in vascular plants*. SOKOŁOWSKA K., SOWIŃSKI P. (red.). Springer Science+Business Media, New York, 133–164.

LINGRONE R., DUCKETT J. G., 1994. *Cytoplasmic polarity and endoplasmic microtubules associated with the nucleusand organelles are ubiquitous features of food-conducting cells in bryoid mosses (Bryophyta).* New Phytol. 127, 601–614.

LINGRONE R., DUCKETT J. G., RENZAGLIA K. S., 2000. *Conducting tissues and phyletic relationships of bryophytes.* Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci. 355, 795–813.

LINGRONE R., DUCKET J.G., RENZAGLIA K.S., 2012. *Major transitions in the evolution of early land plants: a bryological perspective.* Ann. Bot. 109, 851: 871.

MORELLI G., RUBERTI I., 2002. *Light and shade in the photocontrol of Arabidopsis growth*. Trends Plant Sci. 7, 399–404.

MÜLLER W. H., HUMBEL B. M., VAN AELST A. C., VAN DER KRIFT T. P., BOEKHOUT T., 1999. *The perforate septal pore cap of Basidiomycetes*. [W:] *Plasmodesmata. Structure, function, role in cell communication.* VAN BEL A. J. E., VAN KESTEREN W. J. P. (red.). Berlin: Springer-Verlag; 1999. 120–129.

NIKLAS K. J., 1994. *The allometry of safety factors for plant height*. Am. J. Bot. 81, 345–351.

OLIVER M. J., 1996. *Desiccation tolerance in vegetative plant cells*. Physiol. Plant. 97, 779–787.

PITTERMANN J., CHOAT B., JANSEN S., STUART S. A., LYNN L., DAWSON T. E., 2010. *The relationships between xylem safety and hydraulic efficiency in the Cupressaceae: The evolution of pit membrane form and function.* Plant Physiol. 153, 1919–1931.

PITTERMANN J., SPERRY J.S., HACKE U. G., WHEELER J. K., SIKKEMA E. H., 2005. *Torus-margo pits help conifers compete with angiosperms.* Science 310, 1924.

SHARKEY T. D., YEH S., 2001. *Isoprene emission from plants.* Annu .Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 52, 407–436.

SCHULTE P., HACKE U. G., SCHOONMAKER A. L., 2015. *Pit membrane structure is highly variable and accounts for a major resistance to water flow through tracheid pits in stems and roots of*

two boreal conifer species. New Phytot. DOI: 10.1111/nph.13437 (w druku)

SMITH J. A. C., MILBURN J. A., 1980. *Water stress and phloem loading*. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 93, 269–280.

SOWIŃSKI P., 2002. *Plazmodesmy, jako element systemu komunikacji w roślinach*. Post. Biol. Kom. 29, 627–635.

SOWIŃSKI P., 2003. *Ultrastruktura wiązek przewodzących w liściu oraz załadowanie floemu a ewolucja roślin okrytonasiennych*. Wiad. Bot. 47, 19–27.

SOWIŃSKI P., 2013. *Characteristics of symplasmic transport. [W:] Symplasmic transport in vascular plants.* SOKOŁOWSKA K., SOWIŃSKI P. (red.). Springer Science+Business Media, New York, 1–40.

SPERRY J. S., 2003. *Evolution of water transport and xylem structure*. Int. J. Plant Sci. 164 (Suppl. 3), S115–S127.

SPERRY J. S., HACKE U. G., 2004. *Analysis of circular bordered pit function: I. Angiosperm vessels with homogenous pit membranes*. Am. J. Bot. 91, 369–385.

STRATMANN J., 2003. *Long distance run in the wound response jasmonic acid is pulling ahead*. Trends Plant Sci. 8, 247–250.

THOMPSON M. V., HOLBROOK N. M., 2003. *Scaling phloem transport: water potential equilibrium and osmoregulatory flow*. Plant Cell Environ. 26, 1561–77.

UEKI C., NAGASATO C., MOTOMURA T., SAGA N., 2008. *Reexamination of the pit plugs and the characteristic membranous structures in Porphyra yezoensis (Bangiales, Rhodophyta).* Phycologia 47, 5–11.

VAN BEL A. J. E., 1999. *Evolution, polymorphology and multifunctionality of the phloem system.* Perspect. Plant Ecol. Evol. Systemat. 2, 163–184.

XOCONOSTLE-CAZARES B., XIANG Y., RUIZ-MEDRANO R., WANG H. L., MONZER J., YOO B. C., et al. 1999. *Plant paralog to viral movement protein that potentiates transport of mRNA into the phloem*. Science 283, 94–98.

PAWEŁ SOWIŃSKI, JAROSŁAW SZCZEPANIK

Zakład Ekofizjologii Molekularnej Roślin

Instytut Biologii Eksperymentalnej i Biotechnologii Roślin

Wydział Biologii

Uniwersytet Warszawski

Miecznikowa 1, 02-096 Warszawa

TRANSPORT DALEKODYSTANSOWY U ROŚLIN: SZLAKI, MECHANIZMY, EWOLUCJA

Streszczenie

W artykule omówiono, w jaki sposób odbywa się wymiana różnego rodzaju związków między organami w roślinach. Na tle opisu szlaków transportowych przedstawiono mechanizmy odpowiedzialne za transport zwracając uwagę na wyjaśnienie przyczyn odmienności systemu transportu wody i jonów z korzeni do części nadziemnej oraz transportu produktów fotosyntezy z liści do innych organów. Przedyskutowano też rolę systemu przewodzącego w przesyłaniu sygnałów biochemicznych i biofizycznych w roślinie uwzględniając najnowsze informacje literaturowe o transporcie i roli sygnałowej związków wielkocząsteczkowych takich jak białka i kwasy nukleinowe (mRNA, siRNA i miRNA). Znaczną część artykułu poświęcono omówieniu ewolucji systemu przewodzącego i jego szczególnej roli podczas ekspansji roślin w środowisku lądowym.

PAWEŁ SOWIŃSKI, JAROSŁAW SZCZEPANIK

Zakład Ekofizjologii Molekularnej Roślin

Instytut Biologii Eksperymentalnej i Biotechnologii Roślin

Wydział Biologii

Uniwersytet Warszawski

Miecznikowa 1, 02-096 Warszawa

LONG-DISTANCE TRANSPORT IN PLANTS: PATHS, MECHANISMS, AND EVOLUTION

Summary

The paper presents how solutes are transported along a plant, with the special attention paid to the structure of conducting system and mechanisms of solute transport from a root system to a shoot versus photosynthate transport from leaves to other plant organs. The role of conducting system in transduction of biochemical and biophysical signals was underlined including the novel data of high molecular weight molecules, as proteins and nucleic acids (mRNAs, siRNAs, and miRNAs). Significant part of the paper is related to the evolution of phloem and xylem, in particular during the plant expansion into land environment.