

B. SZAFRAN

BIOLOGIA ROZSIĘWANIA ZARODNIKÓW U MSZAKÓW

Wszystkie żyjące rośliny starają się zająć na ziemi możliwie największe obszary, wytwarzają więc w tym celu nasiona (rośliny kwiatowe) lub zarodniki (rośliny zarodnikowe). Nasiona i zarodniki, ażeby mogły spełnić swój cel rozprzestrzenienia roślin, muszą być rozrzucone w różnych kierunkach, możliwie jak najdalej od rośliny macierzystej. Sposoby rozsiewania nasion są dość powszechnie opisywane, natomiast urządzenia umożliwiające daleki rozsiew zarodników mszaków (wątrobowców i mchów) są u nas mało znane. Zadaniem więc poniższych rozdziałów jest przedstawienie czytelnikom tych zagadnień.

Mszaki, jak wiadomo, odznaczają się charakterystyczną przemianą pokoleń, na pierwszym pokoleniu płciowym zwanym także gametofitem, po wytworzeniu plemni i rodni, wyrasta z zapłodnionego jaja drugie pokolenie zarodnikonośne, czyli sporofit.

W budowie sporofitu, chociaż różni się on w szczegółach u poszczególnych klas mszaków, wyróżniamy trzy zasadnicze części:

- 1) puszkę (zarodnię), w której mieszczą się zarodniki,
- 2) trzonek, zwany u mchów szczecinką lub setą, do którego przytwierdzona jest puszka,
- 3) stopę, rozszerzoną dolną część trzonka (sety), przy której pośrednictwem sporofit łączy się z gametofitem,

Te trzy części w stanie młodocianym pełnią funkcję bądź ochrony, bądź też pośredniczą w odżywianiu powstających zarodników. W okresie dojrzewania zarodników powstają często w budowie tych trzech części zmiany, które w rezultacie przyczyniają się w różny sposób do ułatwienia rozsiewania zarodników, w zależności od biologicznych właściwości danego gatunku. Szczegóły tych zmian opiszemy przy omawianiu poszczególnych sposobów rozsiewania zarodników, zaczynając od wątrobowców.

1. Wątrobowce

Wątrobowce, jak wiadomo, są zasadniczo bardziej wybredne na wilgotność siedliska niż mchy, rosną bowiem najczęściej na miejscach zdecydowanie wilgotnych, wyjątkowo tylko tworzą formy kserofityczne (rosnące na miejscach suchych) i dlatego nie posiadają bardziej różnorodnych i więcej skomplikowanych urządzeń do rozsiewania zarodników.

Ze specjalnych organów, służących niewątpliwie do rozsiewania za-

rodników spotykamy u wątrobowców tzw. sprężyce, czyli elatery (ryc. 1). Poznanie sposobu powstawania elater i ich czynności zawdzięczamy niemieckiemu botanikowi Goeblowi. Wykazał on, że elatery powstają tak, jak i zarodniki z komórek archesporu. (Archesporem nazywamy tkankę, z której powstają zarodniki, z każdej komórki tej tkanki powstają cztery zarodniki). Sprężyce w stanie dojrzałym przedstawiają się jako wydłużone, rurkowato-wrzecionowate, szklistej barwy twory, opatrzone wewnątrz listewkowatymi, najczęściej barwnymi, spiralnie przebiegającymi zgrubieniami. Sprężyce w młodocianym stanie służą do odżywiania powstających zarodników, po dojrzeniu zarodników przyczyniają się do ich rozsiewania, wykonując specyficzne ruchy.

Mechanizm szybkich, skręcających się ruchów elater polega według Kamerlinga na tym, że pod wpływem wysychania miejsc, w których nie ma listewek (ryc. 2a), wgłębiają się one do wnętrza (ryc. 2b) i w ten sposób skracają w różnych miejscach długość sprężyc powodując ich ruchy. Kiedy wilgotność w puszcze zwiększa się, sprężyce nasiąkają wodą, powierzchnia ich wraca z powrotem do normalnego stanu i ruchy elater ustają. Przy ich skręcających się ruchach zarodniki w puszcze zostają w swojej masie rozluźnione i łatwiej mogą być porywane przez wiatr. U niektórych gatunków, według Duina, zarodniki mogą być wyrzucane przez ruchy sprężyc na odległość 4–5 cm. Ruchy elater, jak można się spodziewać, odbywają się tylko przy mniejszym nasyceniu wilgocią powietrza na zewnątrz niż w puszcze, tzn. w pogodę, przy wyrównaniu nasycenia wilgotności tak w puszcze, jak i poza nią; np. w niepogodę ruchy sprężyc ustają natychmiast.

Bardziej skomplikowane sposoby rozsiewania zarodników spotykamy u pospolitego u nas wątrobowca mianowicie u pleszanki (*Pellia epiphylla*). U tego gatunku poza sprężycami, które tkwią luźnie między zarodnikami, znajdujemy jeszcze takie, które przyrośnięte są do krótkiego trzonka znajdującego się na dnie puszek. Wtedy po pęknięciu puszek, przy ruchu elater przytwierdzonych do trzonka, zarodniki zostają wypychane na boki puszek i stamtąd łatwiej są porywane przez wiatr (ryc. 3).

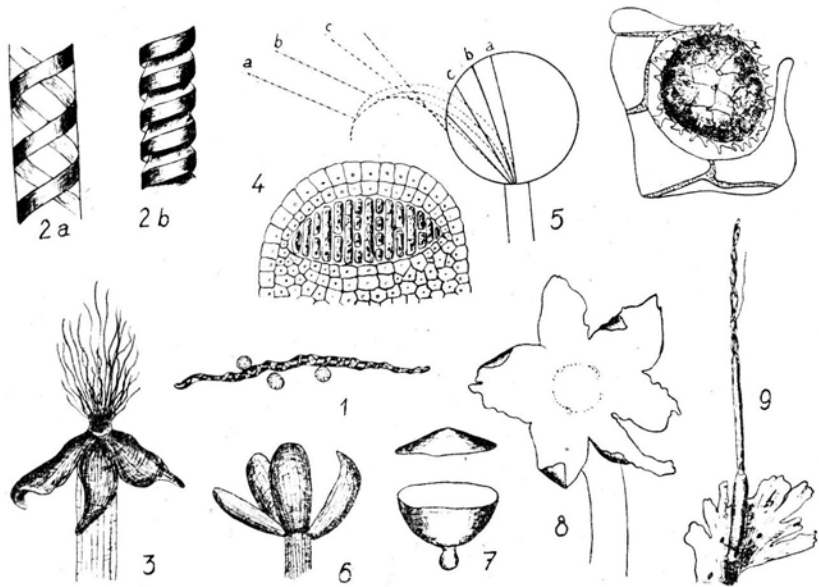
U rodzaju miedzianka (*Frullania*), w niedojrzałej jeszcze puszcze (ryc. 4), sprężyce przytwierdzone są do szczytu puszek i do jej podstawy (ryc. 5abc przy liniach ciągłych). Przy pękaniu zarodni odrywają się one tylko od podstawy, a przytwierdzone są na szczycie i wskutek tego zostają nagle podciągnięte ku górze wraz z tkwiącymi wśród nich zarodnikami, które w ten sposób zostają rozrzucone (ryc. 5abc przy liniach przerywanych, linie nieciągłe, łukowato przebiegające, oznaczają klapę pękniętej puszek).

Inaczej jest u rodzaju widlika (*Metzgeria*). Sprężyce tutaj, podobnie jak u rodzaju pleszanka (*Pellia*), stoją na trzoneczku, ale umieszczonym nie na dnie, lecz na szczycie puszek; przy pękaniu jej trzoneczek zostaje zerwany wzdłuż na cztery części i na szczycie każdego płata pękniętej puszek

widzimy przez pewien czas elatery przytwierdzone do części trzoneczka. Przyczyniają się one w ten sposób do energiczniejszego rozrzucaenia zarodników.

Jak można wywnioskować z tego co wyżej powiedziano, rozrzucanie zarodników przy pomocy sprężyc jest stosunkowo niewielkie i dlatego czynność ich polega głównie na rozluźnianiu masy zarodników oraz na zmniejszaniu możliwości rozsiania wszystkich zarodników naraz. Dlatego interesujący jest stosunek ilościowy zarodników do sprężyc. Stosunek ten jest rozmaity, zależnie od sposobu powstawania sprężyc.

Zarodniki i sprężyce są, jak wiemy, utworami homologicznymi, powstającymi z komórek archesporu. Zwyczajnie po podziale komórki macierzystej



Objaśnienie do tablicy I

Ryc. 1. Wątrobowiec *Riccardia latifrons*, sprężycy i 3 zarodniki silnie powiększone

Ryc. 2a,b. Wyjaśnienie mechanizmu działania sprężyc, szczegóły objaśnione w tekście

Ryc. 3. Wątrobowiec *Pellia epiphylla*, pęknięta puszka ze sprężycami na trzonku, silnie powiększone

Ryc. 4. Wątrobowiec *Frullania dilatata*, przekrój przez młodą puszkę, silnie pow. Między nie podzielonymi komórkami, z których powstają elatery, widać dzielące się komórki, z których rozwijają się zarodniki.

Ryc. 5. Schematyczny model działania sprężyc u *Frullania*, wyjaśnienie liter w tekście.

Ryc. 6. Wątrobowiec *Haplozia spherocarpa*, puszka po pęknięciu pow. 15×

Ryc. 7. Wątrobowiec *Grimaldia fragrans*, puszka po pęknięciu pow. 15×

Ryc. 8. Wątrobowiec *Clewea hyalina*, puszka po pęknięciu pow. 15×

Ryc. 9. Wątrobowiec *Anthoceros Husnotii* sporogon, z prawej strony widoczne kolumella, pow. 15×

Ryc. 10. Sprężycy i zarodnik tego samego gatunku co ryc. 9, pow. 15×

Ryciny 1, 4 według Goebela, 2a, b i 5 według Kamerlinga, 6, 7, 8, 9 i 10 według Müllera.

na cztery (na tetrady), z jednej komórki powstaje zarodnik, z drugiej elatera i wtedy spotykamy tyle zarodników ile sprężyc, np. u rodzaju *Targonia*. U *Frullanii* komórki macierzyste archesporu ułożone są w puszcze szeregami obok siebie, z jednej całej komórki macierzystej bez podziału na tetradę powstaje sprężyc, kiedy z drugiej komórki po podziale na tetradę tworzy się cztery zarodniki (ryc. 4). Mamy więc tutaj na jedną sprężycę 4 zarodniki. Wskutek dalszego dzielenia się komórek macierzystych zarodników, po powstaniu już sprężyc może nastąpić dalsze jeszcze powiększenie stosunku ilości zarodników do elater. Na przykład według O' Hanlona u porostnicy (*Marchantia*) na jedną sprężycę może wypadać 32 tetrady, a więc 128 zarodników.

Nie znajdujemy zupełnie sprężyc u tych gatunków wątrobowców, które rozsiewają zarodniki za pośrednictwem wody np. u wglębki (*Riccia*). Są to przeważnie formy tzw. kleistokarpne, tzn. takie których puszka bądź nie pęka w określonych miejscach, lecz zarodniki wydostają się na zewnątrz po przegnicciu ścian puszki, bądź puszka zagłębiona jest w plesze. Zjawisko kleistokarpni występuje u wątrobowców rzadko, a obserwujemy je o wiele częściej u mchów, o czym będzie jeszcze mowa później.

Niepoślednia rola przy rozsiewaniu zarodników u wątrobowców przypada w udziale trzonkowi, na którym stoi puszka. W okresie dojrzewania zarodników obserwujemy (szczególnie w rzędzie meszkowców plechowatych *Jungermanniales anacrogynae*) nagle znaczne wydłużanie się trzonka, nieraz do 10 cm (np. u *Pellii*). Szybkość wzrostu trzonka w tym okresie wynosi według Müllera około 1 mm na godzinę. Wzrost ten, gotowego już wtedy trzonka mieszczącego się wraz z puszką w okrywie plechy odbywa się nie przez podział komórek, lecz przez bardzo silne ich wydłużanie się. Jasne jest, że wyniesienie puszki ponad plechę wskutek wydłużania się trzonka sprzyja rozleglejszemu rozsiewowi zarodników przez wiatr. Po rozsianiu się zarodników trzonek z powodu wysychania traci swój turgor (sztywność) i upada na ziemię.

Sporofit w rzędzie *Jungermanniales* jest stosunkowo krótkotrwały. Dłużej utrzymuje się w rzędzie porostnikowców (*Marchantiales*); u tego rzędu trzonki puszek są przeważnie króciutkie, ponieważ umieszczone są jeszcze poza tym na specjalnych parasolowatych podpórkach, opatrzonych własnymi, kilkanaście centymetrów długimi trzonkami, np. u pospolicie znanej porostnicy (*Marchantia*) lub u stożki (*Conocephalum*).

Pewne znaczenie, choć nie wiemy dokładnie jakie, posiadają dla biologii rozsiewania zarodników wątrobowców różnice w sposobach pęknięcia samych puszek. Wyróżniamy tutaj kilka typów. U większości gatunków puszka pęka na cztery regularne, równe płaty, wzdłuż linii zaznaczonych na puszcze z góry na dół, węższymi komórkami niż inne (typ *Jungermanniales*, np. u *Haplozia* ryc. 6). U rodzaju przyziemka (*Calypogeia*), linie tych węższych komórek

przebiegają spiralnie i dlatego klapy puszki po jej pęknięciu zwijają się także spiralnie. Inny typ spotykamy u porostnikowców (*Marchantiales*). Puszka otwiera się tu przez odrzucanie, najpierw zbudowanego z kilku warstw komórek szczytu puszki, tzw. wieczka. Później dopiero reszta puszki złożona z jednej tylko warstwy komórek pęka na cztery klapy. Tak jest np. u księżyczki (*Lunularia*). U rodzaju *Grimaldia* (ryc. 7) dolna część puszki po odrzuceniu wieczka nie pęka dalej, lecz pozostaje cała w kształcie pucharu, natomiast u rodzaju *Clevea* puszka nie posiada zupełnie wielowarstwowego wieczka, lecz pęka w całości na nieregularne odcinki (ryc. 8).

W typie kleistokarpnym zarodniki znajdują się wewnątrz plechy wskutek wczesnego zaniku tak cienkiej, jednowarstwowej ściany zanurzonych w plesze rodni, jak i zaniku ścian samej puszki. Na zewnątrz wydostać się więc mogą zarodniki dopiero po przegnicciu ścian plechy. Tak jest np. u rodzaju wglębka (*Riccia*).

U wątrobowców, typ gliwika (*Anthoceros*) ryc. 9 najbardziej odbiega od innych typów pękanie puszek. U tego rodzaju sporofit nie posiada zupełnie trzonka, lecz występująca ponad stopą (interkalarna) warstwa komórek mięksiszowych powoduje dość długo wzrost puszki od dołu, mimo że górna część zarodni jest już dojrzała i wysypują się z niej zarodniki. W ten sposób powstaje długa, pałeczkowata puszka. Pęka ona dwukłapowo wzdłuż linii zaznaczających się na puszcze cienkościnnymi, silnie wydłużonymi komórkami, wyraźnie odcinającymi się od reszty grubościennych komórek puszki. Puszka pęka wskutek pęcznienia tych wydłużonych komórek (Lorber). W jaki sposób odbywa się tutaj rozsiewanie zarodników, dokładnie nie wiemy. Prawdopodobnie przy pękaniu puszki, które zaczyna się od góry i postępuje powolnie ku dołowi, duże stosunkowo zarodniki (0.040 mm średnicy) wypadają z puszki w pewnych odstępach czasu i są zapewne roznozione dalej przez wody deszczowe. Nie wiadomo też, czy współdziałają przy tym elatery. Zupełny brak elater u pewnych gatunków a także nie wrzecionowaty ich kształt (ryc. 10) wskazywałby na to, że pełnią one u tego rodzaju tylko odżywcze funkcje. Niejasne jest też współdziałanie przy rozsiewie zarodników kolumelli występującej u wątrobowców jedynie u tego rodzaju jako nitkowaty słupek wegetatywnych komórek przebiegających od nasady do szczytu puszki.

Niewątpliwie skuteczność rozsiewu zarodników zależna jest też w pewnej mierze od budowy samych zarodników. Zewnętrzna błona okrywająca zarodniki, tzw. egzina a właściwie zewnętrzna jej część (*episporium*), nie zawsze jest gładka, niekiedy powstają na niej rozmaitego rodzaju wzniesienia, brodawki (ryc. 10), siatkowato połączone listewki, igielki itp. W ten sposób zarodniki mogą łączyć się w grudki, co ma znaczenie przy rozsiewaniu u gatunków rosnących na pniach drzew, gdyż wtedy łatwiej przyczepiają się do nierówności kory.

Także wielkość zarodników pozostaje najprawdopodobniej w zależności od sposobów rozsiewania. U rodzaju *Cephaloziella*, którego zarodniki rozsiewane są przez wiatr, średnica ich wynosi 0.007 mm. U *Anthoceros* zarodniki mają 0.040 mm a u *Riccii* 0.200 mm średnicy. Zarodniki tego ostatniego rodzaju roznoszone są przez wodę.

Od wielkości zarodników zależy też ich ilość w zarodni. Według Müllera w puszcze *Riccii* mieści się ich 220, *Preissii* 800, u *Conocephalum* 5300 a u *Scapania undulata* aż 1 000 000. Gdy więc weźmiemy pod uwagę, że wątrobowce rosną najczęściej w dość dużych i gęstych darniach i wytwarzają często znaczną ilość sporofitów, to zobaczymy, że rozsiewają one przeważnie miliony zarodników. W ten sposób każde wolne a odpowiednie siedlisko ma zapewnione zawsze dostateczną ilość zarodników do zasiewu.

2. Mchy

U mchów obserwujemy już bardziej różnorodne urządzenia służące do regulacji rozsiewania zarodników, ponieważ rosną one na siedliskach o większej skali zmienności warunków zewnętrznych.

Rozsiew spór u mchów odbywa się w przyrodzie za pośrednictwem wody, głównie wiatru a wyjątkowo tylko owadów.

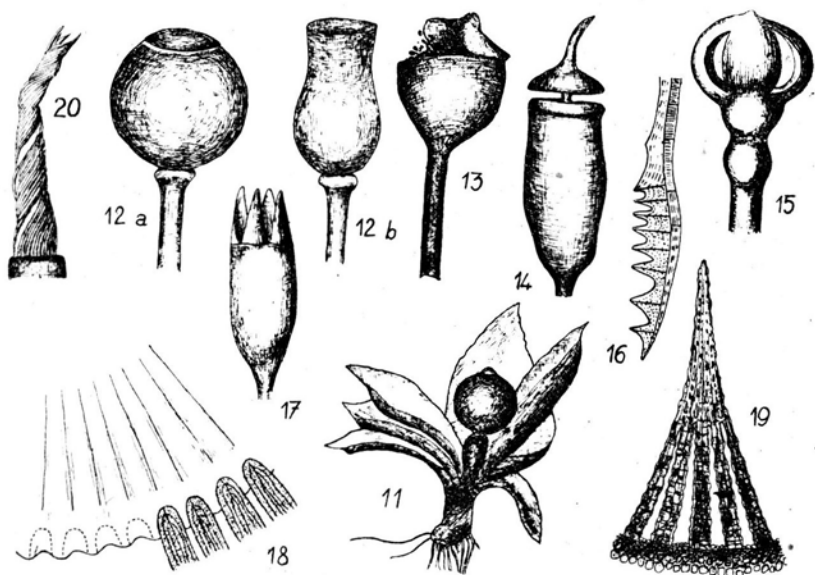
Rozsiewanie zarodników przy pomocy wody (hydrosporia)

Roznoszenie zarodników mchów przy pośrednictwie tego żywiołu odbywa się albo wyłącznie przez wodę, przy pomocy tzw. reksochecji, czyli wypadania całego sporofitu z gametofitu, albo też początkowo przez wiatr a następnie dopiero przez wodę.

a) Reksochecja

Reksochecja występuje w przyrodzie stosunkowo rzadko, odznaczają się nią wyłącznie gatunki kleistokarpiczne, tzn. te które na puszcze nie wytwarzają wieczka lub posiadają wieczko w stanie nieczynnym, a zarodniki wydostają się z puszki po przegnicciu lub nieregularnym rozdarciu jej ścian. Wśród naszej flory mchów posiadamy kilka takich pospolitych gatunków, jak brodek (*Phascum cuspidatum*), karczyk (*Pleuridium alternifolium*), osiadek (*Physcomitrella patens*, ryc. 11). Rozdarcie (przegniccie) ścian puszki u tych gatunków następuje w zasadzie dopiero po wypadnięciu sporofitu z gametofitu, kiedy puszka znajdzie się na wilgotnym podłożu. Zarodnie u wspomnianych gatunków stoją na bardzo krótkich setach, najczęściej nie dłuższych niż wynosi długość samej puszki, wskutek tego są prawie zawsze ukryte wśród górnych liści gametofitu, rozsiew więc zarodników przez wiatr jest tu utrudniony. Natomiast posiadają one wszystkie właściwość łatwego wypadania (po dojrzeniu zarodników) zarodni wraz z setą i stopą. Ułatwia im to duża, rozdęta i zaokrąglona stopa. Zjawisko to nazywamy reksochecją.

Zarodnie po wypadnięciu w ten sposób na ziemię są dalej roznoszone przez wody deszczowe. Pozostawione w mule ulegają po pewnym czasie przegnicciu i dopiero wtedy zarodniki wydostają się na zewnątrz. Gatunki te żyją nad brzegami stawów, nad rowami i na podmokłych polach. Czas dojrzewania zarodników przypada u nich na późną jesień (październik, listopad) lub wczesną wiosnę (luty, marzec) a więc na pory u nas przeważnie deszczowe. Posiadają one zarodniki stosunkowo duże (0,030—0,070 mm średnicy), grubo brodawkowane ale zato w niewielkiej ilości w puszcze (prawdopodobnie kilkanaście, dokładnych danych dla mchów nie posiadamy) i dzięki swojej dużej powierzchni mogą być łatwo unoszone przez wodę.



Objaśnienie do tablicy H.

Ryc. 11. Mech *Physcomitrella patens*, pokrój pow. 12×

Ryc. 12a. Torfowiec, *Sphagnum* sp. puszka zamknięta, 12b. puszka otwarta pow. około 15×

Ryc. 13. Mech, *Physcomitrium eurystomum* rozsiewanie spór, pow. 12×

Ryc. 14. Mech, *Pottia Heimii* puszka, między puszką a wieczkiem widać kolumellę pow. około 15×

Ryc. 15. Mech, *Andreaea petrophila* pęknięta puszka w stanie suchym pow. 20×

Ryc. 16. Mech, *Ceratodon purpureus* dolna część peristomu w przekroju podłużnym silnie pow., kreskami znacznaczo przebieg beleczek

Ryc. 17. Mech, *Tetradontium Brownianum* puszka z 4 stożkowatymi zębami peristomu, pow. 13×

Ryc. 18. Mech, *Polytrichum commune* część epibrachyllum, jasno narysowana i szczyty czterech zębów peristomu przytwierdzonych do niej, ciemniej zarysowane, silnie pow.

Ryc. 19. Mech, *Conostomum* sp. górna część puszek i zęby peristomu u dołu rozdzielone, pow. 75×

Ryc. 20. Mech, *Barbula* sp. zęby peristomu spiralnie skręcone, pow. 15×

Ryciny 11, 12a,b, 13 według Timma; 14 według Garjeanne; 15, 17 według Limprichta; 16 według Steinbricka; 18 według Van der Wijka; 19 według Brotherusa; 20 oryginalna.

Zastanówmy się teraz, jakie biologiczne znaczenie posiada reksochecja? Jak wykazują obserwacje, mchy te rosną na siedliskach mocno zmiennych, są to brzegi stawów, starych łożysk rzecznych, sadzawek, także podmokłe pola, które są w pewnych porach roku zalewane wskutek podnoszenia się poziomu wód. Z nastaniem cieplejszej i suchszej pory grozi im znowu szybkie zagłuszenie przez roślinność kwiatową, a na polach zostają zupełnie zniszczone przez zaoranie. Bronią się one albo przez wytwarzanie trwałego splątka, który jest mało wymagający i łatwiej może przeżyć nieprzyjazny okres (np. gatunki z rodziny *Ephemeraceae*), albo przez możliwie szybkie wykorzystanie siedliska i wytworzenie w krótkim czasie zarodni, w przeciągu 1—2 miesięcy, a potem giną i nieodpowiedni dla swego życia czas przebywają w formie zarodników. Zaliczamy je dlatego to tzw. mchów jednorocznych. Według zapatrywań Loeskego znajdują one niewiele odpowiednich siedlisk i dlatego rozsiewanie zarodników na dalsze przestrzenie jest dla nich niepotrzebne. Dla tych mchów staje się możliwe tylko powtórne zajęcie starego siedliska po opadnięciu wód lub po przeoraniu pól. Pożyteczne natomiast jest wypadanie zarodni w całości, jest ona bowiem dość ciężka i pozostaje mniej więcej w pobliskiej okolicy. Zarodniki zaś po pęknięciu puszek roznoszone są dalej za pośrednictwem wody. Widzimy tu, jak twierdzi Loeske, ściśle zależność między rozwojem kleistokarpji, reksochecji i nanizmu (nanizmem nazywamy wytwarzanie form drobnych) a złymi warunkami życia, ponieważ muszą one odbywać swój rozwój w chłodniejszych porach roku i zmuszone są szybko wykorzystywać siedlisko.

Warto tu jeszcze wspomnieć, że, jak wykazują doświadczenia Garjeanne, na powstawanie kleistokarpji wpływa prawdopodobnie także rozwój w okresie dłuższego zalewu wodą, otrzymał on bowiem formy kleistokarpne u *Physcomitrium* (które normalnie posiada wieczko odpadające) przez hodowlę we wodzie.

b) Rozsiewanie spór częściowo za pośrednictwem wody u mchów odznaczających się stegókarpią, a więc otwieraniem puszek przy pomocy wieczka.

Znajdujemy w naszej florze mchów gatunki wodne, u których puszki otwierają się wieczkiem, co jest zasadą u mchów, których zarodniki rozsiewa wiatr, ale roznoszenie zarodników odbywa się poza tym jeszcze często przy pośrednictwie wody. Na przykład u źródłanki (*Fontinalis antipyretica*) puszki stoją na bardzo krótkich setach, stąd są one prawie zupełnie ukryte wśród górnych liści, co nie sprzyja rozsiewaniu zarodników przez wiatr, ale nie przeszkadza w przenoszeniu ich na krótkie odległości a więc do wody potoków, w których ten gatunek żyje. Posiadanie podwójnego peristomu oraz powstawanie licznych sporofitów na miejscach czasowo wysychających wskazuje na to, że rozsiew zarodników w pogodny czas odbywa się także przy pomocy wiatru, co tłumaczy nam występowanie źródłanki nieraz

w zbiornikach odciętych od płynących wód. Zarodniki niesione przez wiatr wpadają często do wody i wodą mogą być transportowane dalej.

Także inne nasze błotne i torfowiskowe gatunki mchów (rodzajów *Meesea*, *Drepanocladus* i inne) posiadają podwójny peristom, puszki stoją u nich na długich setach, zarodniki dojrzewają w lecie. Wszystkie te urządzenia ułatwiają rozsiew zarodników przez wiatr, co nie przeszkadza wpadaniu ich do wody, przez którą są one dalej roznoszone.

Niewątpliwie przez wodę rozprzestrzeniane są zarodniki torfowców. W puszkach nie mają wprawdzie peristomu, ale odrzucanie wieczka odbywa się u nich, jak zaobserwował Nawaszin, eksplozywnie. Mianowicie puszka przy wysychaniu zmniejsza swoją objętość wzdłuż średnicy poprzecznej, z okrągłej staje się więc bardziej cylindryczna (ryc. 12a b) przy zachowaniu tej samej długości. Wskutek tego zwiększa się ciśnienie powietrza (według Nawaszina o 3–4 atmosfer) znajdującego się wewnątrz puszki pod masą zarodników, ponieważ wyschnięta ściana puszki nie przepuszcza powietrza. W końcu następuje oderwanie wieczka i wyrzucenie zarodników do wody na odległość mniej więcej 10 cm przy odgłosie dość wyraźnego trzasku.

Rozsiewanie zarodników przy pośrednictwie wiatru (anemosporia)

Ogólnie wiadomo, że zarodniki mchów roznoszone są na wszystkie strony głównie przez wiatr. Zjawisko to określamy mianem anemosporii. W ten sposób spory mogą być przenoszone na dalekie odległości prawie bez ograniczeń. Dzieje się to jednak tylko wyjątkowo, bo możliwości te według Herzoga zostają zmniejszone przez to, że po pierwsze prądy powietrza nie przebiegają nigdy prostolinijnie lecz zawsze w formie różnokierunkowych wirów, co z wielokrotnia możliwość natrafiania na rozmaite przeszkody, lasy, wzniesienia terenu, drzewa, budynki itp., po drugie duże zmniejszenie szans przenoszenia zawieszin zarodnikowych powodują krople deszczu, gdyż cała unosząca się w powietrzu zawieszina zostaje wtedy strącona na ziemię. W zasadzie istnieje więc możliwość przenoszenia zarodników przez wiatr, szczególnie w czasie burz na dalekie odległości, ale dzieje się to jednak tylko wyjątkowo dzięki podanym wyżej przeszkodom. Normalnie wiatr roznosi zarodniki tylko na ograniczone odległości, zdaje się do kilku kilometrów.

Duże znaczenie przy rozsiewaniu spór w tej grupie posiada seta. Wykonuje ona bowiem przy wysychaniu ruchy skręcające wylot, często mniej więcej poziomo ustawionej puszki, w różne strony. Gatunki mchów odznaczające się anemosporią posiadają najczęściej setę długą (7–10 cm), co zwiększa jeszcze obszar rozsiania zarodników. W czasie rozsiewu zarodników współdziała jeszcze często kolumella, która zyskując się skraca swą długość, wchodzi do wnętrza puszki i w ten sposób wypycha spory na zewnątrz.

Ażeby rozsiew zarodników był dla mchów naprawdę korzystny muszą być spełnione trzy zasadnicze warunki:

1) Zarodniki muszą być chronione przed zawilgoceniem w puszcze, by nie skielkowały za wcześnie.

2) Rozsiewanie odbywać się musi głównie w suchym powietrzu a więc w pogodę, gdyż zarodniki mogą być wtedy zaniezione daleko. Tylko dla pewnych gatunków naskalnych i nadrzewnych korzystniejszy jest rozsiew w porę deszczową.

3) Rozsiew musi być cząstkowy, ponieważ wysypanie wszystkich spór naraz jest najmniej celowe.

Z tego powodu spotykamy często u mchów i to tylko w tej grupie mszaków specjalny organ, który te sprawy reguluje, mianowicie peristom, czyli ożębnię (anemosporia właściwa). Spotykamy poza tym w przyrodzie dość znaczną ilość gatunków mchów, które peristomu nie posiadają (właściwość tą nazywamy gymnostomią), a które regulację rozsiewania spór przeprowadzają przy pomocy innych części puszek (anemosporia pierwotna). Często peristom zastępuje w jego funkcji wieczko, przy czym współdziała także kolumella (określamy to nazwą: stylostegii) lub specjalna błona powstająca z górnej części kolumelli (hymenostomia). Wyjątkowo ściana samej puszek pęka podłużnie na 4–8 płatów nie oddzielających się na szczycie i u podstawy puszek, i one mogą regulować rozsiew (schizocarpia).

Anemosporia pierwotna

a) Gymnostomia

U mchów odznaczających się gymnostomią np. u *Physcomitrium* (ryc. 13) peristom zastąpiony jest w funkcji regulowania rozsiewu zarodników przez wieczko, które nie odrywa się od razu na całej powierzchni puszek, lecz oddziela się w dwu lub trzech miejscach i zarodniki tylko tymi miejscami mogą się wysypywać. Kiedy wieczko odpadnie już zupełnie, na dnie puszek znajdujemy niewielką ilość zarodników.

U tego rodzaju występuje jeszcze inna właściwość, (według obserwacji Garjeanne) mianowicie spotykamy tu rasy rosnące na miejscach suchych, które posiadają spory kiełkujące już po kilku dniach, poza tym występują rasy o zarodnikach kiełkujących dopiero po 8–24 dniach. U tej ostatniej rasy nawet po odpadnięciu wieczka, choć krople deszczu dostaną się do puszek, nie następuje szybkie kiełkowanie, a po kilku dniach zarodniki wewnątrz puszek wysychają i są znowu przygotowane do rozsiewania.

U świetlanki (*Schistostega osmundacea*) puszka jest kulista a wieczko niewielkie, po jego odpadnięciu pozostaje maleńki otwór na szczycie puszek, który przez wysychanie i wskutek tego zmniejszenie objętości puszek zarodniki zostają z niej powoli wypychane.

b) *Stylostegia*

Niektóre gatunki mchów, jak *Pottia Heimii* (ryc. 14) i *Pottia truncatula*, odznaczają się tzw. stylostegią, czyli kolumella kurczy się słabiej niż wysychająca puszka, skutkiem tego wieczko odrywa się od puszki i sterczy ponad nią, nie odrywając się jednak od kolumelli, dlatego między wieczkiem a brzegiem puszki tworzy się szpara, którą wypadają zarodniki. Przy wilgotnej aurze puszka pęcznieje silniej niż kolumella, zbliża się więc do wieczka i zamyka puszkę, chroniąc w ten sposób zarodniki od zamoknięcia.

c) *Hymenostomia*

U gatunków rodzaju *Hymenostomium* po odpadnięciu wieczka ujście puszki zamknięte jest błoną (*Hymenium*), która powstaje z rozplaszczonej na szczycie, górnej części kolumelli. Błona ta powoduje powolne wysypywanie się zarodników w ten sposób, że po resorbcji kolumelli w środku błony tworzy się malutki, okrągły otwór, którego wypadają zarodniki lub też błona odrywa się w pewnych miejscach od brzegu puszki, a powstające wtedy szpary służą do wysypywania się spór.

d) *Schizocarpia*

U naleźliny (*Andreaea*, ryc. 15) puszka, jak już wspominałem poprzednio, pęka 4–8 podłużnymi klapami złączonymi razem u podstawy i na szczycie. Klapy, wysychając, oddalają się od siebie i tworzą szpary, przez które wysypują się dojrzałe i wyschnięte zarodniki. W czasie deszczu klapy pęcznieją i zamykają szpary, wstrzymując w ten sposób rozsiew zarodników.

Anemosporia właściwa

Anemosporią właściwą nazywamy zjawisko rozsiewania zarodników u mchów, przy pomocy mniej lub więcej rozwiniętego peristomu, organu służącego specjalnie do regulowania rozsiewu zarodników. Wśród gatunków mchów rozsiewających zarodniki przy pomocy wykształconego peristomu wyróżniamy różnorodne typy nie mające w literaturze określonej nomenklatury

a) Typ szparowy

Najprościej przedstawia się tu rozsiewanie zarodników u gatunków georgia (*Georgia pellucida*) i czworozęb (*Tetrodontium Brownianum*, ryc. 17). U nich cztery pojedyncze zęby peristomu zbudowane są z całych komórek i mają kształt trójkątnego stożka. Nie wykonują one ruchów związających się, lecz przy wysychaniu rozchylają się i tworzą między sobą szpary, którymi wysypują się drobnutkie zarodniki. Mechanizm rozchylania się zębów nie był jeszcze szczegółowo badany, nie wiemy więc dokładnie, czy przy zawilgoceniu zęby peristomu stulają się z powrotem zamykając tym samym dalszy rozsiew spór.

b) Typ makówki

Tego rodzaju urządzenia spotykamy u dobrze znanego płonnika (*Polychtrichum*). Zęby peristomu powstają u niego z całych komórek i są na szczycie połączone ze sobą błoną tzw. epifragmą (ryc. 18). Przed wniknięciem wody do środka, puszka zabezpieczona jest epifragmą, natomiast między zębami pozostają szpary, które przy zarodniki mogą być wytrząsane, jak nasiona u makówki. Zęby peristomu u płonnika nie wykonują ruchów zwijających pod wpływem wilgoci i dlatego zarodniki wysypywać się mogą także w porę deszczową. Powietrze znajdujące się w puszcze nie dopuszcza do wtargnięcia wody do wnętrza przez wąskie szpary między zębami peristomu i dlatego zarodniki nie mogą zawilgnąć, i nie kiełkują w puszcze. Osadzenie puszek na długich (10–15 cm), elastycznych setach oraz ta właściwość, że przy dojrzewaniu puszek, ustawiając się równolegle do ziemi, ułatwiają wytrząsanie zarodników.

c) Typ hygroskopijny

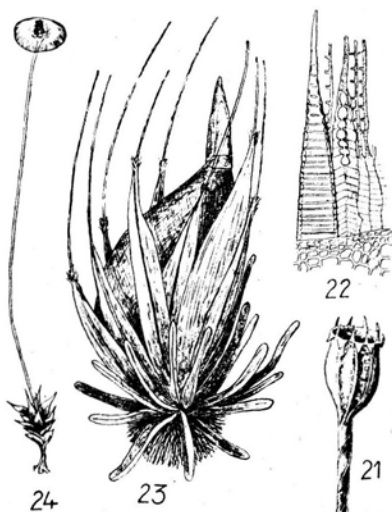
U większości mchów z podklasy prątnikowców (*Eubryales*) peristom zbudowany jest nie z całych komórek, lecz tylko z części błon komórkowych. Jest on bądź pojedynczy, bądź podwójny. Zęby peristomu zewnętrznego zbudowane są najczęściej z dwóch warstw płytek powstających ze zgrubienia błon komórkowych, przy czym protoplazma zostaje zużyta na grubienie błon. Grubienie błon odbywa się tu przez apozycję, czyli nakładanie warstw na grubiejące błony. Każda z tych warstw według Steinbricka posiada różną strukturę w stosunku do warstw sąsiednich, wskutek tego są one w różnym stopniu hygroskopijne, a więc niejednakowo wciągają wilgoć. Steinbrick wyróżnia u tych gatunków mchów, w zależności od różnej struktury poszczególnych warstw zębów, trzy rodzaje ruchów hygroskopijnych peristomu, odbywających się pod wpływem wilgotnienia i wysychania:

1) Ruchy zwijające zęby peristomu, kiedy wewnętrzna warstwa posiada poprzecznie przebiegające beleczki, zewnętrzna zaś podłużnie, tylko u nasady zębów znajdujemy stosunki odwrotne, co umożliwia wyprostowanie zębów z powrotem (ryc. 16). W tym wypadku przy wysychaniu peristomu u gatunków posiadających peristom pojedynczy, o zębach najczęściej stosunkowo długich, zęby skracają się do wnętrza puszek, pozostawiając na szczycie peristomu niewielki otwór. Tym otworem zarodniki wypadają z puszek i w rezultacie porywane są przez wiatr. Przy czym zarodniki są wyciskane przez ten otwór na zewnątrz wskutek wysychania i zmniejszania się z tego powodu objętości samej puszek. Podczas deszczu zęby wyprostowują się, przystają do siebie i zamykają w ten sposób wejście do puszek. Tak jest np. u gatunków rodzaju widłoząb (*Dicranum*), czerwонец (*Ceratodon*) i innych.

2) Ruchy odginające zęby peristomu. Struktura budowy zębów jest tu odwrotna niż u poprzedniej grupy, mianowicie wewnętrzna warstwa ma

beleczki podłużne, zewnętrzna zaś poprzeczne. U dołu zębów budowa przeciwna umożliwia ruchy odwrotne. W tym wypadku przy wysychaniu zęby peristomu odginają się na zewnątrz i zarodniki wysypują się z puszki. Po zwilżeniu zęby energicznie wyprostowują się i zamykają otwór puszki. Widzimy to u nadrzewnych lub naskalnych gatunków rodzaju *nastroszek* (*Ulota*) (ryc. 21), szurpek (*Orthotrichum*) i konarnik (*Anacamptodon splachnoides*). U nich silnie hygroskopijne zęby peristomu zewnętrznego chronią przed wtargnięciem wody do środka puszki, natomiast zęby peristomu wewnętrznego zmniejszają powierzchnię wolnego otworu, co powoduje powolne wysypywanie się zarodników. U gatunków posiadających tylko pojedynczy peristom, silnie hygroskopijne ruchy zębów wystarczają do zabezpieczenia przed wtargnięciem wilgotności do puszki, a zwężenie ujścia puszki realizuje postulat powolnego wysiewu zarodników.

3. Ruchy okrężne (oscylacyjne). Powstają one wtedy, gdy struktura różnych części zębów jest niejednakowa. Takie ruchy zębów peristomu spo-



Objaśnienie do tablicy III.

Ryc. 21. Mech, *Ulota crispula*, puszka z peristomem, w stanie suchym, zęby peristomu zewnętrznego odgięte ku dołowi i przylegające do puszki, zęby peristomu wewnętrznego sterczą ku górze, pow. 10×

Ryc. 22. Mech, *Bryum Culmannii*, część podwójnego peristomu, z lewej strony zęb peristomu zewnętrznego, z prawej zęb peristomu wewnętrznego na grzbiecie ośienkowato wycinany, z lewej jego strony 1 cilium, z prawej 2 cilia ze skierowanymi w bok wyrostkami, pow. 70×

Ryc. 23. Mech, *Diphyscium sessile* pokrój, pow. 8×

Ryc. 24. Mech, *Splachnum luteum* pokrój 1/2 wielkości naturalnej. Parasolowato rozszerzona, jaśniej narysowana, apofiza, w środku apofizy ciemniej zarysowana mała puszka

Ryciny 21, 22, 23 według Limprichta; 24 według Timma

tykamy u większości mchów, np. u gatunków rodzaju: prątnik (*Bryum*), rókiet (*Hypnum*), krótkosz (*Brachythecium*). Posiadają one najbardziej skomplikowane w swojej budowie peristomy (ryc. 22). Znajdujące się na wewnętrznym peristomie cilia przy wysychaniu wykonują ruchy oscylacyjne i w ten sposób przesuują zarodniki ku wylotowi puszek, współdziałając czynnie przy rozsiewaniu spor. Wilgotne zarodniki przylepiają się łatwo do cili i przy wyprostowywaniu się ich zostają przesunięte ku wylotowi puszek, tam wysychają i zostają powolnie rozsypane przez szpary powstałe przy rozchyłaniu się zębów peristomu zewnętrznego, gdyż poprzecznie sterzące wyrostki na ciliach oraz okienkowane wycięcia na zębach peristomu wewnętrznego nie pozwalają na wypadnięcie dużej ilości zarodników naraz. Wysypywanie się zarodników ułatwione jest tam jeszcze często zwieszającym się ku dołowi położeniem puszek powstającym wskutek przegięcia górnej części sety.

d) Typ sitowo-hygroskopijny

U rodzaju *Grimmia* zęby pojedynczego peristomu są podziurawione okrągłymi otworami jak u sita, przez te otwory wysypują się początkowo powolnie zarodniki. Po pewnym czasie zęby peristomu pod wpływem wysychania odginają się na zewnątrz, co pozwala na wypadnięcie reszty zarodników z puszek. Podobny lecz szczególny wypadek obserwujemy u tych gatunków, których zęby pojedynczego peristomu są początkowo na szczycie połączone, a tylko w dolnej części oddzielone, dlatego u dołu między zębami peristomu tworzą się szpary, przez które jak przez sito wysypują się spory. Następnie zęby na szczycie oddzielają się, odginają się i pozwalają na wypadnięcie wszystkich zarodników. Taki peristom spotykamy np. u stożkozęba (*Conostomum boreale* (ryc. 19).

Niezupełnie jasno przedstawia się sprawa rozsiewania zarodników rodzaju zwojek (*Barbula*) (ryc. 20), gdzie znajdujemy pojedynczy peristom złożony z 32, nitkowatych, spiralnie skręconych zębów. Goebel opisuje, że w czasie suchej pogody dolne części nitek rozkręcają się i wtedy powolnie jak przez sitko wysypują się zarodniki. U rodzajów zwojek (*Barbula*) i pędzlik (*Tortula*), Pfaeler obserwował, że przy pogodzie z powodu silnego skręcania zębów peristomu zarodniki nie wypadają. Rozkręcanie zębów peristomu następuje według niego w czasie deszczu i wtedy odbywa się wysypywanie zarodników. Ma to mieć takie znaczenie, że w czasie wilgotnym zarodniki łatwiej mogą się uczepić na stromych ścianach skałek, na których rosną. Pfaeler stwierdził też, że zarodniki tych rodzajów mchów toną w wodzie i z tego powodu trudniej ulegają wymyciu ze szpar i zagłębień skalnych.

Także gatunki rodzaju drabinowiec (*Cinclidium*) posiadają wewnętrzny peristom o zębach na szczycie połączonych, w dolnych zaś częściach różnego kształtu i wielkości otworki, przez które zarodniki rozsiewają się stosunkowo

powoli. Sitkowaty peristom wewnętrzny znajduje się również u skrętka (*Funaria*) i u źródłanki (*Fontinalis antipyretica*).

Tego typu rozsiewanie zarodników spotykamy u gatunków rodzaju pędzlik (*Syntrichia*). U tych mchów włosowate zęby pojedynczego peristomu zrosnięte są w dolnej części w rurkę przedłużającą cylindryczną puszkę, która wysychając zmniejsza swoją objętość i wyciska spory ku przodowi peristomu, gdzie w górnej części nie zrosnięte zęby tworzą sitko, przez które zarodniki wytrąsane są tylko powolnie.

e) Typ balonikowy

Bardzo interesujące urządzenia w kształcie balonikowych rozpylaczy znajdujemy u mchów koimka (*Diphyscium sessile*) (ryc. 23) i buksbaumii (*Buxbaumia aphylla* i *B. indusiata*). U nich stosunkowo duże puszki są grzbietobrzusne, tzn. że górna część puszek jest inaczej zbudowana, a inny nieco kształt ma część dolna. Posiadają podwójny peristom, zewnętrzny złożony jest z krótkich niepozornych nieraz zębów, nie ma on zdaje się już żadnego znaczenia przy rozsiewaniu zarodników, natomiast peristom wewnętrzny nie jest podzielony na poszczególne zęby, lecz tworzy lejek zakończony wąską rurką. Górna ściana puszek jest cienka i elastyczna, pod uderzeniem więc kropli deszczu, ziaren piasku niesionych wiatrem itp., zachowuje się jak uciskany balonik. Rurką peristomu wychodzi wtedy chmurka zarodników, które w ten sposób zostają wyrzucane z puszek i dalej roznosi je już wiatr.

3. Entomosporia

Entomosporię — rozsiewanie zarodników mchów przez owady — spotykamy u mchów, według obserwacji Bryhina tylko wyjątkowo. Występuje ona mianowicie u trzech gatunków rodzaju podsadnik (*Sphlacnum*) (ryc. 24). Są to gatunki nitrofilne, żyjące na odchodach zwierząt roślinożernych w obszarach subarktycznych i arktycznych. Odznaczają się one bardzo silnie rozwiniętą apofizą, zabarwioną na kolor żółty lub czerwony. Barwna apofiza zwabia muchy odwiedzające odchody zwierząt roślinożernych, na których te gatunki mchów rosną i one przenoszą przyklepane przy tym zarodniki na odpowiednie dla tych mchów siedliska.

Jak sądzi Goebel, przywabianie much odbywa się nie tyle barwnością apofizy ile jej błyszczącym wyglądem. Nowe światło na te zjawiska rzucają badania Wettsteina, który podaje, że apofiza tych trzech gatunków rodzaju *Sphlacnum* wydziela zapach związków indolowych, powodujących, jak wiadomo, nieprzyjemny zapach odchodów. Woń ta uchodzi szparkami znajdującymi się na apofizie i wzmacnia przywabianie much.

LITERATURA

Wybór literatury odnoszącej się do sposobów rozsiewania zarodników u mchów:

- Bryhn N., 1897, Beobachtungen über das Ausstreuen der Sporen bei den Splachnazeen. Biol. Zentralbl. XVII.
- Garjeanne A., 1901, Die Sporenausbreitung bei einigen Laubmoosen. Beih. z. Bot. Centralbl. H. 2.
- Goebel K., 1895, Über Funktion und Anlegung der Lebermooselateren. Flora 80 Bd.
- Goebel K., 1895, Über die Sporenausbreitung bei den Laubmoosen. Flora Ergänzungsband.
- Goebel K., 1896, Über Sporenausbreitung durch Regentropfen. Flora, LXXIX.
- Herzog T., 1925, Theorie und Tatsachen der Moosverbreitung und die Rolle des Peristomaparates. Flora, Bd. 118—119.
- Kamerling Z., 1898, Der Bewegungsmechanismus der Lebermooselateren. Flora, Bd. 85.
- Nawaszin, 1897, C. Über die Sporenausschleiderung bei den Torfmoosen. Flora, Bd. LXXXIII.
- Pfaeler K., 1904, Étude biologique et morphologique sur la dissémination des spores chez les mousses. Bullet. soc. Vaud. des sc. nat. XL.
- Steinbrück O., 1897, Der hygroskopische Mechanismus des Laubmoos Peristoms. Flora, Bd. LXXXIV.
- Timm R., 1909, Die Ausbreitung der Moossporen und die Zweckmässigkeit im Naturgeschehen. Verh. d. Naturw. Vereins Hamburg, XVII.
- Wettstein F., 1921, Splachnaceenstudien I. Entomophila und Spaltöffnungsapparat. Oester. Bot. Zeitschr.