

KATARZYNA TURNAU

ROLA GRZYBÓW W PROCESIE POWSTAWANIA ROŚLIN LĄDOWYCH

Świat organizmów żywych to system zbudowany z nieskończonej ilości elementów powiązanych ze sobą w dynamiczną sieć, której stabilizatorem jest stały przepływ energii. Żaden z elementów tej sieci nie może być samowystarczalny, niezależny. Połączenia między nimi są różnowartościowe. W przypadku koegzystencji organizmów wywierających na siebie wpływ (np. za pośrednictwem metabolitów), lecz nie zespolonych ze sobą, mówimy o tzw. parabiozie. Tam gdzie związki mają charakter bardziej ścisły, mówimy o symbiozie. Szczególnie interesujące przykłady symbiozy, rzadko omawiane w naszej literaturze popularnonaukowej, dotyczą grzybów. Traktuje się je coraz częściej jako grupę odrębną, której przynależność do świata zwierząt jak i do świata roślin jest dyskusyjna. Z punktu widzenia ekologicznego stanowią one trzon jednego z trzech podsystemów (obok producentów i konsumentów), a mianowicie podsystemu reducentów. To właśnie grzyby umożliwiły pozostałym grupom organizmów przejście ważnych etapów ewolucyjnych. Prawdopodobnie odegrały one także istotną rolę w trakcie powstawania roślin lądowych. Hipoteza ta została sformułowana w latach siedemdziesiątych przez Pirożyńskiego i Mallocha [47]. Na podstawie przesłanek geologicznych, cytologicznych i biochemicznych wspomniani autorzy doszli do wniosku, że rośliny lądowe powstawały w wyniku symbiozy ziemnowodnych glonów i grzybów sylurskich z klasy *Oomycetes*. Symbioza ta umożliwiła opanowanie lądu przez rośliny oraz ich dynamiczną ewolucję. Wytworzenie się ścisłych związków pomiędzy tymi organizmami miało miejsce w ciepłych i płytkich wodach przybrzeżnych, wkraczających w głąb lądu zacisznymi zatoczkami, w których żyły zwierzęta bezkręgowce, glony i inne organizmy. Skaliste i jałowe lądy, wystawiane na działanie słońca, odznaczały się dużymi różnicami temperatur. Możliwość życia istniała jedynie w wilgotnych zagłębieniach skał przybrzeżnych lub w kałużach tworzących się po opadach deszczu. Podobnie jak dziś w takich właśnie miejscach tworzyły się kożuchy glonów. Wraz z dominującymi glonami osiedlały się i inne organizmy, tworząc wspólnie zbiorowiska, których poszczególne elementy pozostawały we wzajemnej zależności zarówno w sensie fizycznym jak i biochemicznym. Uczeni zgodnie utrzymują, że prekursorami roślin wyższych były glony z grupy zielenic (linia *Coleochaetaceae-Charales*). W paleozoiku

grupa ta osiągnęła zenit różnorodności form, z których jedne były typowo wodnymi, inne zaś wykazywały pewne przystosowania do życia na lądzie (produkcja odpor-nych na wysuszanie spor, typu nie spotykanego u glonów morskich). Te ostatnie przypuszczalnie dały początek roślinom lądowym, a dowodzą tego cechy charakterystyczne zarówno dla plech glonów jak i tkanek roślin lądowych: obecność niezredukowanych oligosacharydów, chlorofilu a i b, skrobi, sporopolenin (substancji o wysokiej trwałości, występującej w ścianach zarodników i pyłku kwiatowego), celulozy, białek bogatych w hydroksypoliny (w ścianach komórkowych), oraz podobna ultrastruktura wici i chloroplastów.

Grzyby tworzyły z glonami asocjacje, podobnie jak to można obserwować u nitkowatych glonów i wodnych grzybów (*Pythium* ze *Spirogyra* lub *Vaucheria*). Brak jest kopalnych dowodów na kolejne etapy przekształcania plechowatych sporofitów glonów w rośliny telomowe. Pierwsze znane nam rośliny lądowe posiadały bezlistne, dychotomicznie rozgałęzione pędy, które wyrastały z podziemnego czy też podwodnego kłącza. Rośliny te nie posiadały korzeni. W ich częściach podziemnych paleobotanicy niejednokrotnie stwierdzali obecność strzępek grzybów wraz z charakterystycznymi pęcherzykami i arbuskulami (np. u *Rhynia* czy *Asteroxylon*) [5]. Były to więc rośliny mikotroficzne, podobnie jak większość obecnie żyjących roślin lądowych. Zarówno u kopalnych jak i współczesnych roślin struktury tworzone przez strzępki grzyba w organach podziemnych są na tyle charakterystyczne, że możemy określić przynależność grzybów tworzących te struktury do *Oomycetes*. U roślin współczesnych występują dwa główne typy mikoryzy: endo- i ektotroficzna. Grzyby tworzące mikoryzę endotroficzną wnikają do wnętrza komórek rośliny-gospodarza. Ten typ mikoryzy występuje u około 4/5 roślin naczyniowych. Był notowany w roślinach należących do 200 rodzin i ponad 1000 gatunków. Stwierdzono, że symbiozę tego typu tworzy około 30 gatunków grzybów o charakterze ubikwistycznym, o niskim stopniu specjalizacji fizjologicznej.

Grzyby tworzące mikoryzę ektotroficzną nie wnikają do wnętrza żywych komórek korzeni tylko je otaczają. Mikoryza ta jest ewolucyjnie młodsza niż typ poprzedni, a tworzące ją grzyby wykazują znacznie większą różnorodność gatunkową i są niejednokrotnie przywiązane do konkretnego gatunku rośliny [2].

Mikotrofia wczesnych roślin lądowych miała najprawdopodobniej charakter mikoryzy endotroficznej. Posiadany zasób wiadomości z tego zakresu pozwala rozważyć korzyści uzyskiwane przez najstarsze rośliny dzięki mutualistycznemu związkowi z grzybami.

Jak już wspomniano, ląd w tych odległych czasach był nagą skałą, pozbawioną nie tylko roślinności ale i gleby. Glonom brak zdolności rozpuszczania skał, a tym samym nie mogły one samodzielnie opanować lądu. Zdolność zdobycia koniecznych dla życia pierwiastków z tego typu podłoża posiadają grzyby, dzięki wydzielanym enzymom. Sylurskie rośliny były pozbawione również odpowiednio wykształconego systemu korzeniowego. Jego funkcje w zakresie pobierania składników podłoża i transportu pełniły strzępki grzybni wyrastające z części podziemnych rośliny. System ten był szczególnie ważny ponieważ wydaje się mało prawdopodobne, aby we wczesnym paleozoiku ilość azotu i fosforu, warunkująca dynamiczną ewolucję,

była większa niż obecnie. Współzycie z grzybem zapewniło większą efektywność pobierania i przyswajania wymienionych pierwiastków [4]. W środowisku, w którym doszło do powstania roślin lądowych, azot występował prawdopodobnie w postaci niedostępnej dla roślin niemikotroficznych, tj. w formie jonów NH_4^+ [6]. Rośliny te rosły w miejscach okresowo podmokłych, co hamowało procesy nityfikacji (z powodu niskiej koncentracji O_2). Analogiczną sytuację obserwuje się obecnie w glebach zbiorowisk klimaksowych, w których głównym źródłem azotu są również jony NH_4^+ . W tym przypadku procesy nityfikacji są hamowane działaniem inhibitorów polifenolowych będących wtórnymi produktami tych zbiorowisk. Związki te mogą również stać się przyczyną zakwaszenia gleby, co dodatkowo nie sprzyja rozwojowi organizmów nityfikacyjnych. W takich zbiorowiskach szczególnie ważną jest rola grzybów mikoryzowych. Samodzielne pobieranie jonów NH_4^+ przez rośliny nie jest możliwe, ponieważ proces ten wiązałby się z produkcją nadwyżki jonów H^+ ponad wartość wymaganą dla utrzymania pH cytoplazmy na poziomie bliskim neutralności. Rośliny lądowe mają zbyt słabo rozbudowany system transportu tych jonów w stosunku do ilości, która powinna przejść do roztworu glebowego. Dzięki działalności endofitów azot mógł być transportowany poprzez ksylem wchodząc w skład aminokwasów (glutaminianu, asparaginianu) oraz ich amidów (glutaminy i asparaginy), które następnie mogły być użyte przy produkcji białek lub innych związków bez uwalniania nadwyżki jonów H^+ .

Dewońskie gleby nie były jednak stale podmokłe. Cechowała je w tym względzie sezonowość. Zmieniał się poziom, a wraz z nim stopień mikotrofizmu. Periodyczne podnoszenie się poziomu wody hamowało nityfikację, a jej opadanie pozwalało na rozwój mikoryzy. Podobną sytuację obserwować można na łąkach trzęślicowych [3] należących do związku *Molinion*, gdzie również w ciągu roku występuje zmienne uwilgotnienie gleby, wywołane wahaniami wód gruntowych. Łąki te wykształcają się na glebach ubogich w podstawowe składniki pokarmowe, a zwłaszcza w fosfor. Około 85% gatunków to rośliny posiadające w swych korzeniach mikoryzę pęcherzykowo-arbuskularną (mikoryza endotroficzna). Stwierdzono ścisłą zależność pomiędzy poziomem wód gruntowych a stopniem mikotrofizmu. Endofity zapewniają tym roślinom pobieranie odpowiednich pierwiastków, w tym również i azotu.

Pierwsze rośliny lądowe były przez większą część sezonu narażone na wysuszenie. Mutualizm umożliwiał im przetrwanie niekorzystnych warunków w postaci podziemnych organów grzybożywnych, podobnie jak to się dzieje u obligatorycznie mikotroficznych paprotników o dużym podziemnym gametoficie pozbawionym chlorofilu. Chronione kutikulą, produkowały one fotosyntetyzujące sporofity, ale tylko w korzystnych warunkach, jak np. w czasie podniesienia poziomu wody. Podobnie jak u dzisiejszych fakultatywnych hydrofitów w momencie przejścia do wody ograniczona była lub całkowicie eliminowana kutikula oraz obecność mikobionta.

Fakt unaczynienia roślin lądowych związany jest również z mikotrofizmem [1]. Unaczynienie było uzależnione od warunków chemicznych siedliska eksploatowanego przez mikobionty. Siedlisko to zawierało bor uważany za niezbędny przy biosyntezie ligniny. Możliwość jego pobrania była warunkiem koniecznym ewo-

lucji ksylemu i procesu lignifikacji. Grzyby posiadają zdolność pobierania i magazynowania boru, który jednakże nie odgrywa żadnej roli w ich metabolizmie. O pośredniczeniu grzybów w pobieraniu boru przez rośliny, które samodzielnie nie posiadają tej zdolności, świadczy wysoka korelacja pomiędzy zdrewnieniem a stopniem mikotrofizmu. Są też pewne dane eksperymentalne sugerujące zależność asymilacji boru od pobierania fosforu, który jest przewodzony przez mikobionty. Bor jest wymagany tylko przez rośliny o dobrze rozwiniętym zdrewniałym ksylemie. W przypadku braku tego pierwiastka następuje osłabienie procesu lignifikacji i zróżnicowania ksylemu. W komórkach gromadzą się związki będące prekursorami ligniny oraz związki chemiczne i metaboliczne związane z nią, następują także zmiany w przepuszczalności błon. Bor zaangażowany jest również w metabolizmie hormonów. Wielu dalszych danych pozwalających wnioskować o roli grzybów w procesie powstawania roślin lądowych, dostarczyły obserwacje wczesnych stadiów zajmowania przez rośliny siedlisk skalnych, wydm nadmorskich i hałd przemysłowych. We wszystkich tych przypadkach główną funkcję pełnią grzyby mikoryzowe, a w szczególności grzyby tworzące mikoryzę endotroficzną.

Nie po raz pierwszy symbioza okazała się motorem postępu w procesie ewolucji. Warto przypomnieć o powstaniu porostów przez połączenie glonów z grzybami. W tym przypadku dzięki połączeniu metabolitów obu organizmów powstawały tzw. kwasy porostowe zapewniające roślinom tym dobrze znaną ekspansywność.

Serdecznie dziękuję doc. dr hab. B. Gumińskiej i prof. dr A. Środowiowi za cenne uwagi do niniejszego artykułu.

LITERATURA

- [1] Lewis D. H., 1980. Boron, lignification and the origin of vascular plants- a united hypothesis. *New Phytol.* 84, 209—229.
- [2] Malloch D. W., Pirożyński K. A., Raven P. H., 1980. Ecological and evolutionary significance of mycorrhizal symbioses in vascular plants. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 77, 2113—2118.
- [3] Mejsirik V. K., 1972. Vesicular-arbuscular mycorrhizas of the species of *Molinietum coeruleae* association. *New Phytol.* 71, 883—890.
- [4] Pirożyński K. A., Malloch D. W., 1975. The origin of land plants: a matter of mycotrophism. *Biosystems.* 6, 153—164.
- [5] Pirożyński K. A., 1981. Interaction between fungi and plants through the ages. *Can. J. of Bot.* 59, 1824—1827.
- [6] Raven J. A., Smith S. E., Smith F. A., 1978. Ammonium assimilation and the role of mycorrhizas in climax communities in Scotland. *Trans. Bot. Soc. Edinburgh.* 43, 1—27.

Dr Katarzyna Turnau
Instytut Botaniki Uniwersytetu Jagiellońskiego,
Zakład Taksonomii Roślin i Fitogeografii,
31-512 Kraków, ul. Lubicz 46