

JAN KRUPA

Strukturalno-funkcjonalne adaptacje mchów do lądowych warunków życia

Mszaki zaliczane są powszechnie do najpierwotniejszych lądowych roślin zielonych. Ich pierwotny charakter zaznacza się szczególnie w budowie anatomicznej i morfologii. Chociaż rośliny te zaliczane są do roślin lądowych, cykl życiowy, a przynajmniej pewne jego stadia są ściśle powiązane z wodą. Związek ze środowiskiem wodnym, morfologia poszczególnych stadiów rozwojowych, sposób rozmnażania wskazuje, że są to jedne z pierwszych roślin, które opanowały ląd.

Porównując warunki życia roślin w wodzie i na lądzie na pierwszy rzut oka różnicują je zasadniczo dwa czynniki. Pierwszy to oczywiście potencjalna możliwość zaopatrzenia w wodę, co przy możliwości jej utraty stanowi zasadniczą barierę dla funkcjonowania roślin w lądowych warunkach życia. Czynnikiem ten i pochodne aspekty jego wpływu na rośliny przy zmianie środowiska z wodnego na lądowe stanowił i stanowi o istocie adaptacji do życia na lądzie. Inaczej mówiąc sposób rozwiązania zaopatrzenia w wodę i ograniczenie jej utraty lub odporność na okresowy brak decyduje o bardziej lub mniej lądowym charakterze danej grupy roślin.

Innym czynnikiem różnicującym warunki życia w wodzie i na lądzie jest temperatura. Zbiorniki wodne charakteryzuje względna termiczna stabilność, podczas gdy na lądzie dobowe lub sezonowe wahania temperatury są znaczne. Adaptacja więc do zmiennych warunków termicznych może być również cechą lądowego charakteru roślin.

Uwzględniając te dwa czynniki przy kwalifikacji lądowości roślin, można zastanawiać się nad zdolnościami adaptacyjnymi mchów do tych warunków życia.

Mchy zaliczane do mszaków zajmują siedliska różniące się między sobą w sposób zdecydowany. Rośliny te żyją w zbiornikach wodnych, wilgotnych miejscach, pniach drzew, suchych piaskach i skałach. W trakcie całego cyklu rozwojowego mchy przechodzą przemianę pokoleń, a poszczególne stadia tego cyklu różnią się pod względem morfologicznym i wymagań życiowych. Początek gametofitowi daje zarodnik, który kiełkuje w protonemę. Rozmnażanie przez zarodniki jest typowe dla roślin lądowych. Dojrzałe zarodniki w stanie powietrzno-suchym zawierają w świeżej masie od 8 do 10% wody i mogą przetrwać nie tracąc zdolności do kiełkowania przez kilkanaście lat [32]. Proces kiełkowania zarodników jest ściśle związane z obecnością wody w stanie płynnym. Zarówno zarodnik jak wyrosły z niego

spłątek posiada chloroplasty [42]. Aktywność fotosyntetyczną chloroplasty wykazują jeszcze przed pęknięciem ściany komórkowej zarodnika. Jest to zresztą jeden z procesów, który steruje rozpoczęciem kiełkowania [32, 63]. Obecność dobrze wykształconego i sprawnego aparatu fotosyntetycznego w tym stadium rozwojowym pozwala sądzić, że są one całkowicie samożywne. Optymalna temperatura dla kiełkowania i wzrostu protonemy waha się w granicach od 15 do 25°C, chociaż proces ten może zachodzić w temperaturze znacznie niższej.

Struktura i funkcjonowanie stadiów rozwojowych mchów

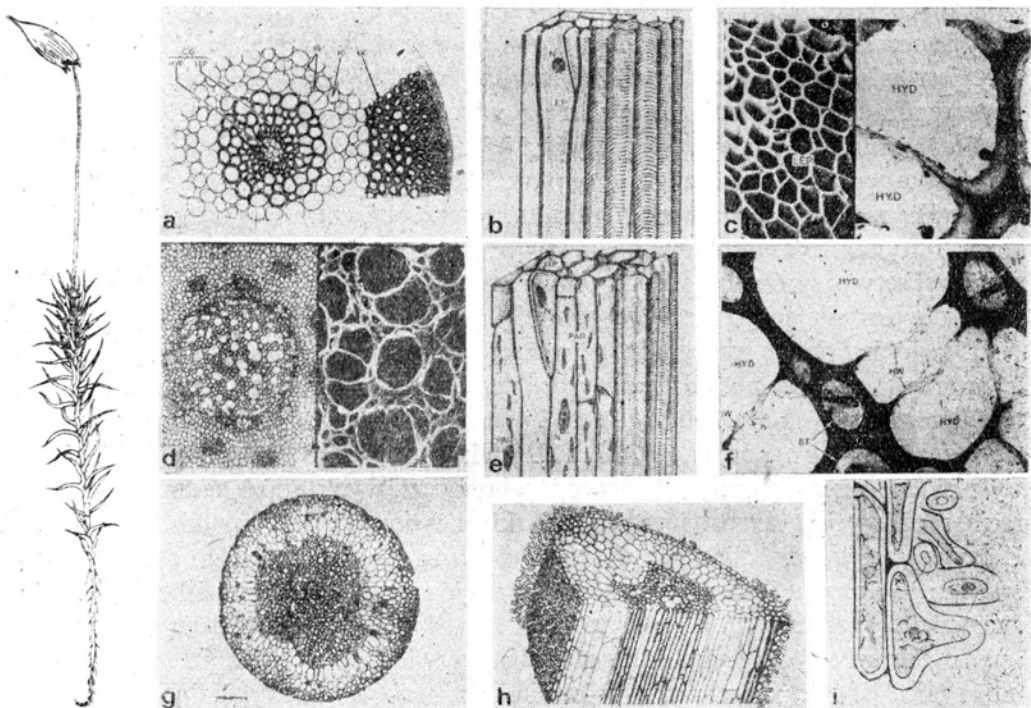
Zarodniki powstają w puszce, która jest częścią sporofitu czyli pokolenia diploidnego. Ściana zarodni pokryta jest epidermą. Komórki epidermalne posiadają zgrubiałe ściany, a u wielu gatunków mchów występuje kutykula [26, 49, 59, 61]. W epidermie puszek pojawiają się po raz pierwszy u mszaków typowe aparaty szparkowe. Ich obecność jest charakterystyczna tylko dla tego pokolenia, gdyż w gametoforach nie stwierdzono obecności aparatów szparkowych.

Występowanie szparek w puszce wiąże się z rozmieszczeniem zielonych komórek mięksiszowych. Stąd też najczęściej są spotykane w części puszek nazwanej szyją, gdzie znajdują się największe ilości mięksiszu asymilacyjnego [46, 47]. Aparaty szparkowe w swej budowie i funkcjonowaniu są podobne jak u roślin wyższych. Zamykają się w ciemności i pod wpływem kwasu abscysynowego. Mechanizm otwierania szparek jest prawdopodobnie taki sam jak u kwiatowych roślin lądowych [46, 47].

Otwieranie i zamykanie szparek stwierdzono szczególnie wtedy, gdy puszka jest młoda i wykazuje wyraźną aktywność fotosyntetyczną. W miarę jej dojrzewania, co objawia się między innymi jej żółknięciem, szparki pozostają otwarte. Z tych obserwacji można wnosić, że aparaty szparkowe pełnią istotną rolę regulatora wymiany gazowej i determinują ilość wyparowanej wody ze sporofitu. Funkcja ta staje się jeszcze bardziej zaznaczona, jeżeli weźmie się pod uwagę stwierdzoną u *Funaria* i kilku innych gatunków mchów obecność w szyi puszek rozszerzenia w kształcie kieliszka, pasemek elementów przewodzących wodę. W tej części sporofitu następuje prawdopodobnie gromadzenie i redystrybucja wody do innych struktur anatomicznych puszek. Szyjna część puszek może pełnić więc istotną rolę w produkcji fotosyntetycznej w tych sporogonach, gdzie wyraźnie jest zaznaczona, a tkanka zarodnikotwórcza zlokalizowana jest w jej górnej części. Następowaloby w ten sposób zróżnicowanie nie tylko morfologiczne ale i funkcjonalne w obrębie sporofitu.

Cała puszka lub tylko jej część pokryta jest czepkiem, który chroni ją przed wysychaniem. Ze względu na hygroskopijność czepka istnieje możliwość czerpania pewnych ilości wody pochodzącej z pary [5]. Puszka jest zaopatrywana w wodę również poprzez szczecinkę, która w górnej części łączy się z szyją puszek a dolną wrasta w gametofit. Szczecinka lub seta pokryta jest epidermą, której komórki często są skutynizowane (ryc. 1). W centralnej części sety stwierdzono obecność komórek, które nie posiadają protoplazmy lub jej zdegenerowane szczątki. Komórki te na przekroju podłużnym są wyraźnie wydłużone i tworzą ciągi na całej długości

sety (ryc. 1b.). Ponieważ ich funkcja związana jest z transportem wody nazywane są hydroidami. Zespół komórek biegnących centralnym pasemkiem (*strand*) wewnątrz sety nazywany jest hydromem lub leptoksylemem i wykazuje pewne podobieństwa do elementów przewodzących wodę u roślin wyższych [25, 26]. Transport wody odbywa się głównie poprzez hydroidy, ale w jej przepływie uczestniczą również



Ryc. 1. Budowa anatomiczna mchu (*Polytrichales*): a. przekrój poprzeczny przez szczytkę *Polytrichum juniperinum*, b. schemat budowy systemu przewodzącego w szczytkę *P. commune*, c. ultrastruktura hydroidów *Dawsonia superba*, d. przekrój poprzeczny przez ulistnioną łodyżkę *Dawsonia* pokazujący centralne pasemko przewodzące (*central stand*) i liścioslady, e. schemat budowy systemu przewodzącego w łodyżce *P. commune*, f. hydroidy i stereidy centralnego pasemka łodygi *Dawsonia superba*, g. przekrój poprzeczny przez podziemną część łodygi *Dawsonia polytrichoides*, h. schemat budowy łodygi z chwytnikami i i. chwytników *P. juniperinum*. (wg. Hebanta [26])

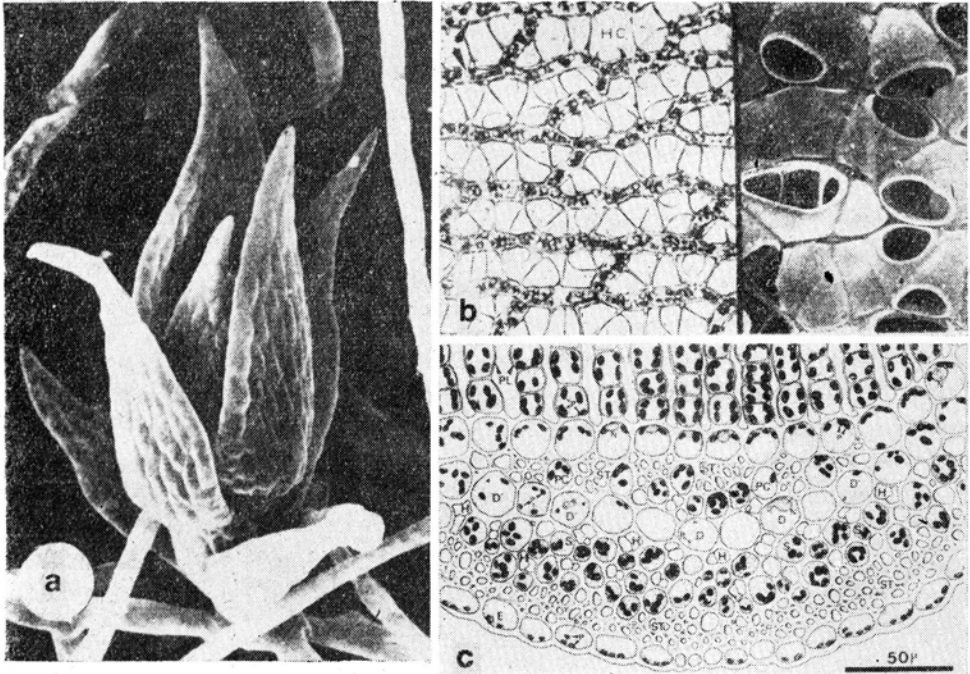
komórki miękiszowe. W centralnej części sety obok hydroidów spotykane są pasemka komórek o grubych ścianach nazywane stereidami. Komórki te są żywe i obok innych organelli posiadają plastydy z wyraźnymi ziarnami skrobi. Funkcja stereidów wynikająca z ich budowy niewątpliwie wiąże się ze wzmocnieniem całej sety, ale nie można wykluczyć ich innej roli jak np. komórek przewodzących lub magazynujących. Rolę elementów przewodzących substancje organiczne pełnią jednak głównie leptoidy. Są to komórki żywe o wyraźnie cienkich ścianach. W ścianach leptoidów (a szczególnie poprzecznych) można często stwierdzić obecność plasmodesm łączących je z sąsiednimi komórkami o tej samej budowie lub towarzyszącą im parenchymą. U wyżej zorganizowanych mchów pory w ścianach przypominają

podobne występujące w sitach roślin wyższych. Na przekroju poprzecznym sety można wyróżnić dwie lub więcej warstw tworzących nieprzerwany cylinder otaczający hydrom, określane przez różnych autorów jako leptofloem lub leptom [8, 23, 25, 53]. Wyraźnie zaznaczony system przewodzący asymilaty był stwierdzony w setach wielu gatunków mchów, ale w wypadku jego braku funkcję tę pełnią wyspecjalizowane komórki parenchymy. Jak wykazały badania przy użyciu substancji organicznych znakowanych ^{14}C , transport asymilatów może odbywać się leptoidami, ale jednocześnie funkcję tę spełniają komórki parenchymy [15, 16, 17, 26]. Budowa sety jest więc już wyraźnie zróżnicowana morfologicznie, jednak funkcjonalnie poszczególne jej elementy nie wykazują wysokiej specjalizacji.

Ważną funkcjonalnie częścią sety jest jej końcowa część nazwana stopą. Poprzez stopę sporogon łączy się z gametoforem. Stopa jest tą częścią sety, która wrasta w łądzkę mchów, ale z nią się nie zrasta. Poprzez tą część sety następuje transport wody i wymiana asymilatów między tymi dwoma pokoleniami mchu. Rolę części stopowej sety przyrównuje się do pompy, która dostarcza wody i substancji organicznych dla rozwijającego się sporogonu [10, 11, 24].

Z tego krótkiego przeglądu najważniejszych struktur anatomicznych wynika, że sporogon mchów posiada już wysoce zorganizowaną budowę. Obecność elementów przewodzących oraz budowa sety i puszki wskazują, że transport wody odbywa się wewnątrz sporogonu [7, 10, 11, 12]. Efektywność tego transportu może nie być wysoka, ale przy obecności elementów zabezpieczających przed nadmierną transpiracją możliwy jest wzrost i rozwój puszki w typowych już warunkach lądowych. Z drugiej zaś strony obecność w sporoficie dobrze wykształconego i funkcjonalnie sprawnego aparatu fotosyntetycznego wskazuje na potencjalną możliwość produkcji substancji organicznych. W sporogonach *Funaria* i innych gatunków mchów, gdzie aparat fotosyntetyczny jest dobrze rozwinięty wielkość produkcji fotosyntetycznej może mieć istotne znaczenie w pokryciu zapotrzebowania wynikającego z zużycia asymilatów do oddychania i przyrostu suchej masy [6, 34]. Pokolenie to może być w pewnych stadiach rozwoju puszki całkowicie troficznie samodzielne. Sporofit jest więc pokoleniem, które wykazuje wiele cech typowych dla roślin lądowych. U niektórych mchów jak np. *Buxbaumia* jest prawie samodzielną „rośliną” lądową, ponieważ gametofor jest słabo rozwinięty i z całą pewnością nie może być źródłem substancji organicznych. Czas życia sporogonu jest ograniczony i kończy się z chwilą wytworzenia dojrzałych zarodników. Znacznie trwalszym stadium rozwojowym mchów jest gametofor, który jest pokoleniem haploidalnym. Na splątku zakłada się pączek, z którego wyrasta ulistniona łądzka (ryc. 2). Zakładanie pączków łądgowych jest regulowane i kontrolowane poziomem hormonów roślinnych, a szczególnie cytokinin [56, 60]. Ulistniona łądzka dorasta do kilku milimetrów lub jak u *Dawsonia* do 1 metra. Rosnące w Polsce gatunki *Polytrichales* osiągają wysokość dochodzącą do 50 cm. W dolnej części pionowo wzniesionego pędu znajdują się ryzoidy. Są to komórki najczęściej żywe i wyrastają z epidermy łądzki, (ryc. 1). Ta część pędu szczególnie u *Polytrichales* ma nieco inną budowę anatomiczną niż zielono ulistniona łądzka. Epiderma na całej długości łądygi może być jedno- lub wielowarstwowa i zbudowana jest z komórek grubościennych. U niektórych

gatunków mchów morfologia komórek epidermalnych jest inna, ale nie stwierdzono w gametoforach obecności aparatów szparkowych [21, 61]. Pod epidermą znajdują się komórki parenchymatyczne tworzące korę łądygową. Ułożenie tych komórek jest dość luźne i często pojawiają się w miększu kory przestwory międzykomórkowe, których brak jest w secie. Komórki kory nie są funkcjonalnie wyspecjalizowane, gdyż obok takich, które zawierają dużo skrobi (wskazywałoby to na magazynującą funkcję), występują również komórki z chloroplastami lub przewodzące substancje



Ryc. 2. Budowa liści mchów: a. młody gametofor *Funaria hygrometrica* (wg Spiss L. D. i inni, 1977, Amer. J. Bot. 64), b. fragment liści z zielonymi komórkami otoczonymi przez bezbarwne komórki zawierające wodę oraz pory na powierzchni liści *Sphagnum palustre* (wg Fabre M. C., 1973), c. przekrój poprzeczny przez liść *P. commune* (wg Hebanta [24]).

organiczne albo wodę. W wewnętrznym transporcie wody pośredniczą jednak głównie komórki znajdujące się w centralnej części pędu. Podobnie jak w sporoficie mchów najwyżej zorganizowanych, elementy przewodzące wodę, nazwane hydroidami, tworzą nieprzerwane ciągi określane jako hydrom. Ściany poprzeczne tych wydłużonych komórek są bardzo cienkie z zaznaczonymi miejscami enzymatycznego trawienia celulozy (ryc. 1). Hydroidy pozbawione są protoplastów lub zawierają ich zdegenerowane resztki [19, 52]. Są to niewątpliwie elementy służące do przewodzenia wody, a ich morfologia przypomina analogicznie funkcjonalnie komórki u pierwotnych roślin naczyniowych. W łądkach *Polytrichales* hydroidom towarzyszą stereidy, które są komórkami z wyraźnie zaznaczonym jądrem, a plastydy zawierają ziarna skrobi. Gdy hydroidy są częściej spotykane w gametoforach mchów,

to leptoidy wyraźnie wyróżnicowane występują tylko u *Polytrichales*. Przewodzenie asymilatów częściej odbywa się za pośrednictwem komórek parenchymatycznych i stąd używa się czasem terminu parenchyma przewodząca dla określenia tych komórek. Leptoidy w gametoforach tworzą kilkukomórkowe skupienia, które łączą się przez plasmodesmy między sobą oraz z towarzyszącymi im komórkami parenchymy kory łądzykowej. Na przekroju poprzecznym łądzyki wśród komórek parenchymatycznych kory występują zgrupowania komórek określane jako liścioślady. Są to elementy przewodzące, które łączą centralną część łądzyki z liśćmi. Wśród tych komórek spotykane są hydroidy w liczbie od 1 do 8 w każdym śladzie liściowym. Liczba hydroidów jak i tworzenie połączeń między centralną częścią łądzyki a liśćmi (tzw. liścioślady prawdziwe) zależy od stosunków wodnych w czasie wzrostu pędu. Jeżeli wzrost ten odbywa się przy bardzo dobrym zaopatrzeniu w wodę, wtedy ilość hydroidów w liściośladach może ograniczyć się do jednego lub powstają tzw. liścioślady fałszywe, czyli elementy przewodzące żebra liścia nie dorastają do części centralnej łądzyki.

Z powyższego ogólnego przeglądu pewnych szczegółów anatomicznych łądzyki jak i sety, można wnosić, że u mchów występuje duże podobieństwo w funkcjonowaniu i budowie do roślin łądowych o wyższej organizacji.

Pobieranie i transport wody

Przewodzenie wody wewnątrz łądzyki jest niewątpliwie rozwiązaniem typowym dla roślin łądowych. W transporcie wody u mchów pośredniczą nie tylko wyspecjalizowane hydroidy znajdujące się w centralnej części łądzyki (*central strand*), ale również otaczające je komórki warstwy korowej. Szybkość transportu w elementach przewodzących znacznie przewyższa przemieszczanie wody w komórkach parenchymatycznych. Woda w centralnej części gametoforów *Polytrichum commune* może być transportowana z szybkością od 140 do 200 cm/h [65]. Są to więc wielkości zbliżone do stwierdzonych u niektórych roślin wyższych. Ta stosunkowo wysoka sprawność transportu wody wskazuje na potencjalne możliwości tego systemu w zaopatrzeniu rośliny w wodę. Jeżeli jednak uwzględni się, że tak wysoce sprawny system przewodzenia występuje tylko w hydroidach, których liczba w łądzyce jest niewielka, wtedy ilość przepływającej przez nie wody nie pokrywa potrzeb gametofitu i sporofitu [1,55]. Dodatkową barierą w zaopatrzeniu w wodę są ryzoidy lub chwytniki. Ich rola w przytwierdzeniu gametofitu do podłoża i udział w transporcie wody poprzez system kapilarny jest powszechnie uznawana przez briologów. Brak jest jednak zgodności co do znaczenia chwytników w aktywnym pobieraniu soli mineralnych i wody [10, 51].

Obok więc wewnętrznego transportu, u mchów częściej spotykany jest zewnętrzny system przemieszczania wody. Na powierzchni gametofitów występuje system kapilar, który umożliwia przewodzenie wody, ale na niezbyt duże odległości. Woda tym sposobem może być przetransportowana u np. *Polytrichum* na wysokość 1–6 cm od powierzchni wody przy dość wysokim niedosycie wilgotności pary wodnej

w powietrzu [1]. Znacząca dla ogólnej zawartości wody, szczególnie w liściach jest możliwość pochłaniania jej w postaci pary wodnej. Ściany komórkowe epidermy zawierają substancje pektynowe, co umożliwia im absorpcję wody we wspomnianej postaci. Wysuszone liście umieszczone w powietrzu wysyconym parą wykazują po pewnym czasie zawartość od 30 do 58% wody w przeliczeniu na jednostkę suchej masy [48]. Jednak ilość wody pobranej tym sposobem jest niewystarczająca do utrzymania pełnego turgoru i wzrostu rośliny [1, 39]. Istotnym źródłem wody dla liści mchów jest bezpośredni kontakt z wodą w postaci płynnej. W naturalnych warunkach woda ta pochodzi u lądowych mchów z opadów atmosferycznych lub rosy. Tym niemniej powyżej omówione źródła zaopatrzenia w wodę gametoforów mogą być znaczące w ogólnym bilansie tych roślin. Mchy w porównaniu z roślinami naczyniowymi nie posiadają w zasadzie urządzeń chroniących przed wyparowaniem wody z gametofitu. Istotne dla życia tych roślin jest zaopatrzenie w wodę liści, w których zachodzi proces fotosyntezy.

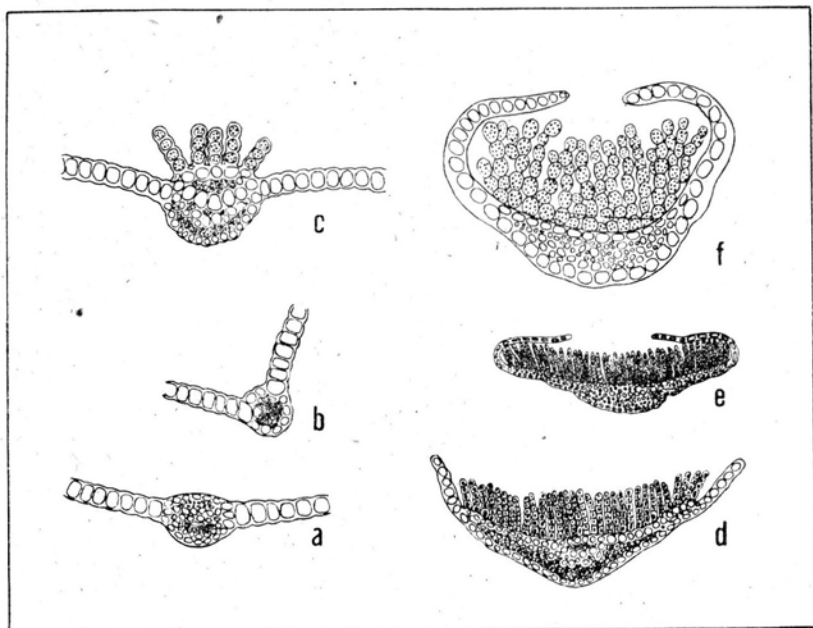
Budowa liści

Liście mchów posiadają stosunkowo prostą budowę anatomiczną. Blaszka liściowa jest w zasadzie zbudowana z jednej warstwy komórek, a znajdujący się w środkowej części liścia nerw, czyli żeberko jest wielowarstwowe. U większości mchów w żeberku można wyróżnić analogiczne rodzaje komórek, jakie spotyka się w łądźce: hydroidy, leptoidy, stereidy itd. W liściach *Polytrichum* na ich powierzchni występują lamelle, które zbudowane są z szeregu komórek rozmieszczonych wzdłuż żebra liścia. Na liściach *Catherinea* znajduje się od 3—8 rzędów komórek (ryc. 3). Pozostała część liścia jest jednowarstwowa i niezawinięta. Komórki jednowarstwowej blaszki zawierają po kilka chloroplastów. W takiej budowie anatomicznej można dopatrzeć się przejścia od liścia jednowarstwowego (*Mnium*, *Funaria*) do typu liści, jakie występują u *Polytrichum*. Szczytowe komórki lamell *Polytrichum* posiadają zgrubiałe ściany komórkowe, a zewnętrzna jej część jest czasem brodawkowana, co może stanowić ochronę przed utratą wody. Komórki lamell łączą się ze sobą poprzez plasmodesmy, co umożliwia nie tylko transport asymilatów ale wymianę innych substancji [45]. W komórkach lamell znajduje się po kilka chloroplastów spełniających zasadniczą funkcję w procesie fotosyntezy. Obecność na powierzchni liścia kilku przebiegających obok siebie szeregów komórek stanowić może o powiększeniu powierzchni asymilacyjnej. Brzeg liścia jest czasem tak podwinięty, że zasłania środkową część blaszki liściowej, co szczególnie zaznacza się przy spadku zawartości wody.

Liście *Aloina* na swej górnej powierzchni posiadają pojedyncze lub rozgałęzione nitki, które są zbudowane z komórek parenchymatycznych. Nitki te wyrastają z części żeberkowej i otoczone są przez podwinięte brzegi liścia, przez co tworzy się rodzaj komory otwartej w górnej części (ryc. 3). W ciągu tych przykładów różnej budowy anatomicznej można stwierdzić, że przy jednoczesnym wzroście powierz-

chni asymilacyjnej następuje zmniejszenie powierzchni liścia, a więc tej, która bezpośrednio kontaktuje z otaczającym je powietrzem.

Inną budowę anatomiczną można stwierdzić w liściach *Leucobryum* lub *Sphagnum* (ryc. 2). Komórki chlorofilowe otoczone są dużymi i martwymi komórkami wypełnionymi wodą i powietrzem. Ściany komórek martwych posiadają pory, przez które dostaje się woda.



Ryc. 3. Schemat budowy liści: a. *Mnium punctatum*, b. *Funaria hygrometrica*, c. *Catharinea undulata*, d. *Polytrichum juniperinum*, e. *P. piliferum*, f. *Aloina rigida*. (wg Krupa [35]).

Liście niektórych gatunków mchów wykazują obecność struktur różniących je dość zasadniczo między sobą. Różnice te w zasadzie dotyczą zmian jakościowych w budowie anatomicznej liścia i można je wiązać z powierzchnią asymilacyjną oraz wielkością blaszki liściowej. W związku z tym można się zastanawiać, czy stwierdzona różnorodność strukturalna liści mchów wiąże się z przystosowaniem do lądowych warunków życia.

Adaptacja do zmiennych warunków zaopatrzenia w wodę i temperatury

Umieszczenie liści mchów w powietrzu o wilgotności względnej poniżej 100% prowadzi do utraty przez nie wody. Intensywność parowania obliczona w procentach ogólnej ilości wody zawartej w liściach przy pełnym ich uwodnieniu pokazuje zróżnicowanie w dynamice tego procesu w zależności od gatunku mchu. Jeżeli liście pozostają w wilgotności względnej powietrza wynoszącej 83%, wówczas prawie wszystkie tracą w ciągu 30 minut 50% zawartej w nich wody, niezależnie od budowy

anatomicznej. Przedłużenie tego czasu do 2 godzin powoduje, że prawie 80% zawartej w nich wody wyparowuje [37]. Proces fotosyntezy, który może być miernikiem wrażliwości na odwodnienie, ulega zahamowaniu, gdy zawartość wody w liściach obniża się o 10–20% wartości przy pełnej turgorescencji komórek [36, 57, 62, 64]. Natomiast mniej wrażliwe jest oddychanie, proces ten przebiega z mierzalną intensywnością nawet przy znacznym odwodnieniu, gdy zawartość wody spada do 10% pierwotnej ilości znajdującej się w liściach świeżych.

Wysuszone liście mchów przy ponownym ich uwodnieniu wykazują reaktywację procesu fotosyntezy i oddychania. Stopień reaktywacji fotosyntezy zależy od ilości utraconej wody, czasu suszenia jak i odporności na wysychanie związanej z właściwościami cytoplazmy [9, 29]. W stanie wysuszonym mogą mchy przetrwać długi okres dochodzący do 14 lat [20]. Wprawdzie tak długi okres przeżycia suszy nie został w literaturze potwierdzony, tym niemniej mchy po kilku miesiącach przetrzymywania ich w stanie wysuszonym wykazują reaktywację procesów fizjologicznych. Proces wysuszania i ponownego uwodniania może być kilkakrotnie powtarzany nie powodując zmian letalnych [39, 54]. Duża odporność na wysychanie wielu gatunków mchów jest cechą charakterystyczną tych hydrolabilnych organizmów i różni je od roślin naczyniowych. Nadmierny ubytek wody wywołuje przerwanie metabolizmu lub znaczne jego ograniczenie na okres suszy, jednak nie prowadzi do zmian letalnych. Te możliwości adaptacyjne związane są z właściwościami cytoplazmy, a szczególnie zdolnością „konserwowania” w stanie nieuszkodzonym aparatu syntezy białek [13, 14]. Jest to niewątpliwie jedna z właściwości mchów umożliwiająca przetrwanie dłuższych okresów braku wody.

Mchy należą w przeważającej ilości gatunków do roślin wieloletnich i zimozielonych. Występujące u tych roślin sezonowe zmiany w aktywności fotosyntetycznej są związane ze zmianami temperatury i stosunków wodnych w ciągu roku [2, 41]. Obniżenie temperatury wywołuje spadek intensywności fotosyntezy, ale asymilacja CO_2 i oddychanie mogą zachodzić nawet w temperaturze poniżej zera [3, 31, 50]. Proces asymilacji dwutlenku węgla był stwierdzony u niektórych gatunków mchów w temperaturze powietrza wynoszącej -9°C , zaś oddychanie zachodzi jeszcze przy minus 14°C . Mchy po ochłodzeniu ich do bardzo niskich temperatur (np. -30°C w stanie uwodnionym i -169°C — wysuszone) i przetrzymywane przez dłuższy czas w tym stanie, a następnie odmrożone, wykazują w stosunkowo krótkim czasie reaktywację procesów fizjologicznych. Po odmrożeniu natężenie fotosyntezy osiąga w przeciągu 1 godziny wartość 60% pierwotnej intensywności [31]. Powyższe dane wskazujące na możliwość asymilacji CO_2 przy niskich temperaturach wyjaśniają stwierdzony wielokrotnie przyrost suchej masy w okresie późnej jesieni i zimy lub wczesnej wiosny. W tych bowiem okresach mimo niskich temperatur zaopatrzenie w wodę jest wystarczające. Znaczny wzrost temperatury w siedlisku prowadzi do wysychania liści mchów. W stanie wysuszonym rośliny te charakteryzuje również duża odporność na podwyższoną temperaturę, a np. mchy naskalne przetrzymują wzrost temperatury do 110°C [38]. W takiej reakcji mchów na temperaturę można również dopatrzeć się adaptacji do lądowych warunków życia. Adaptacja szczególnie do ekstremalnych warunków jest bardziej wielokierunkowa niż u roślin wyższych.

Istotną rolę w życiu mchów, jak już wielokrotnie podkreślano, odgrywa woda, której obecność w stanie płynnym decyduje o ich wzroście i rozprzestrzenianiu. Uzależnienie od wody wynika przede wszystkim z braku struktur anatomicznych, które chroniłyby organ asymilacyjny przed jej nadmierną utratą. Dlatego też zróżnicowanie się struktury anatomicznej liści mchów pełniących zasadniczą funkcję w produkcji fotosyntetycznej pozostaje w związku z gospodarką wodną.

Budowa anatomiczna liścia roślin naczyniowych posiada cechy, które umożliwiają w większym lub mniejszym stopniu równoczesny przebieg dwóch w pewnym sensie antagonistycznych procesów, jakimi są fotosynteza i transpiracja [66]. Obecność w liściu roślin wyższych epidermy z jej wytworami stanowi dostateczne zabezpieczenie przed wyparowaniem nadmiernych ilości wody. Z drugiej zaś strony występujące w epidermie aparaty szparkowe są główną drogą wymiany gazowej między wewnętrzną przestrzenią powietrzną a atmosferą. W anatomicznej budowie liścia jako organu asymilacyjnego istotną rolę z fizjologicznego punktu widzenia odgrywa stosunek powierzchni do objętości liścia oraz ilościowy udział tkanek asymilacyjnych w ogólnej masie liścia [44, 67]. Modyfikacje w tych stosunkach spotykane w liściach roślin lądowych wykazują dążenie do powiększenia powierzchni asymilacyjnej (przez wzrost powierzchni zewnętrznej lub wewnętrznej), co jest jednak warunkowane stosunkami świetlnymi i wodnymi panującymi w siedlisku danej rośliny [15, 44, 58, 67]. Podobnych zależności można dopatrzeć się w różnicowaniu budowy anatomicznej niektórych gatunków mchów.

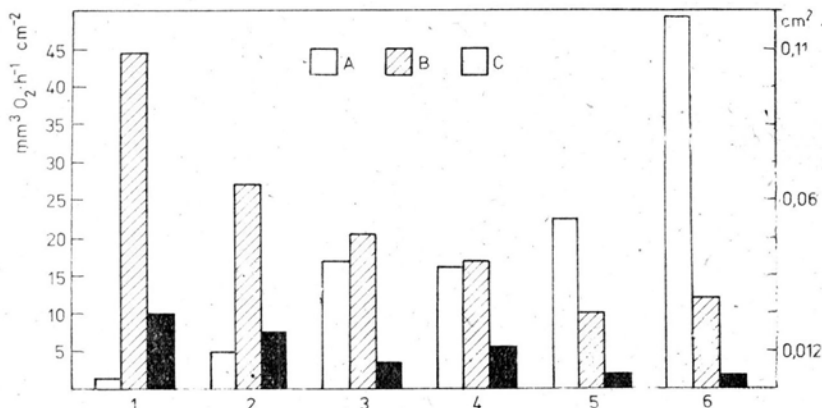
Budowa anatomiczna liści a ich aktywność fotosyntetyczna

Liście *Funaria hygrometrica* i *Mnium punctatum* charakteryzują się jednowarstwową budową, ale mimo podobnej struktury różnią się pewnymi cechami morfologicznymi. Przede wszystkim powierzchnia blaszki liściowej *Mnium* jest prawie dwukrotnie większa niż u *Funaria*. Najniższą aktywnością charakteryzują się liście *Mnium*. Natężenie fotosyntezy rzeczywiście przeliczone na jednostkę powierzchni liści tego gatunku jest prawie 4 razy mniejsze niż liści *Aloina*. W miarę zmniejszania się powierzchni 1 liścia rośnie aktywność fotosyntetyczna jednostki powierzchni. Liście *Catharinea undulata* zbudowane z jednowarstwowej blaszki i opatrzone kilkoma lamellami wykazują wyższą fotosyntezę 1 cm² powierzchni niż jednowarstwowy liść *Mnium* i *Funaria*. Dalszy wzrost natężenia fotosyntezy w przeliczeniu na jednostkę powierzchni związany jest z powiększaniem ilości lamell na górnej stronie liścia przy jednoczesnym zmniejszeniu jego powierzchni.

Przykładem tych tendencji są liście: *Catharinea*, *Polytrichum juniperinum*, *Polytrichum piliferum*.

Najmniejszą powierzchnią liścia spośród wybranych mchów charakteryzują się liście *Aloina*. Liście tego gatunku na swojej powierzchni posiadają nitki, które często się rozgałęziają, co niewątpliwie powiększa powierzchnię wymiany gazowej. Zarówno nitki asymilacyjne jak i lamelle szczególnie w liściach *P. piliferum* są częściowo osłonięte przez zawinięte brzegi liścia. Liście tych dwóch gatunków wprawdzie po dłuż-

szym okresie wysuszania tracą podobne ilości wody jak inne mchy, jednak przy założeniu stałego zaopatrzenia w wodę i mniejszym niedosycie wilgotności w powietrzu tuż nad powierzchnią wilgotnej gleby, mogą one przez czas dłuższy wykazywać aktywność fotosyntetyczną. Z drugiej zaś strony zmniejszenie średniej powierzchni liścia wpływa na obniżenie ogólnej ilości wyparowanej wody z rośliny



Ryc. 4. Natężenie przemiany gazowej przeliczone na jednostkę powierzchni liści: 1. *A. rigida*, 2. *P. piliferum*, 3. *P. juniperinum*, 4. *C. undulata*, 5. *F. hygrometrica*, 6. *M. punctatum*. A — powierzchnia liścia w cm² (skala z prawej strony diagramu), B — fotosynteza pozorna w mm³·h⁻¹·cm⁻², C — oddychanie w ciemności. (wg Krupa [35])

W związku z tym można wnosić, że zróżnicowanie w budowie anatomicznej liści mchów jest efektem adaptacji do lądowych warunków życia. Porównując jednak tendencje w przystosowaniu do lądowych warunków liści mchów z roślinami wyższymi należy pamiętać, że organy te nie są homologiczne. Liście i cały gametofit jest pokoleniem haploidalnym, zaś liście roślin naczyniowych są częścią sporofitu.

Podsumowanie

Mchy mimo swej pierwotnej budowy wykazują więc szereg cech typowych dla lądowych roślin naczyniowych. Zaopatrzenie rośliny w wodę zaczyna odbywać się przez transport wewnątrz łodygi lub liści. Obecność epidermy, a w sporoficie także aparatów szparkowych ma niewątpliwie związek z uzależnieniem od zmiennych warunków zaopatrzenia w wodę w lądowych warunkach życia. Z drugiej zaś strony zmniejszenie powierzchni transpiracji przy jednoczesnym wzroście wydajności fotosyntetycznej jednostki powierzchni liści jest również cechą roślin lądowych. Inny trend w adaptacji tych roślin jest związany z właściwościami fizjologicznymi, jak np. odporność na wysychanie, zależność procesów życiowych od temperatury itd. Ta różnorodność zdolności adaptacyjnych niewątpliwie świadczy o pierwotności tej grupy roślin. W związku z tym zdolności adaptacyjne do lądowych warunków życia mogą być podstawą oceny ich lądowości i ewolucyjnego rozwoju mchów.

LITERATURA

- [1] Anderson L. E., Bourdeau P. F., 1955. Water relations in two species of terrestrial mosses, *Ecology* 36, 206—212.
- [2] Atanasiu L., 1964. Über physiologische Erscheinungen bei einiger Nadelhölzern und Wintergetreidepflanzen während des Winters, *Rev. Roum. Biol., s. Bot.* 9, 341—359.
- [3] Atanasiu L., 1969. Photosynthesis and respiration of some lichens during winter, *Rev. Roum. Biol. s. Bot.* 16, 165—168.
- [4] Atanasiu L., 1971. Photosynthesis and respiration in some lichens in relation to winter low temperatures, *Rev. Roum. Biol. s. Bot.* 16, 105—110.
- [5] Bauer L., 1963. On the physiology of sporogonium development in mosses. *J. Linn. Soc. (Bot)* 58, 343—351.
- [6] Bazzaz B. A., Paolillo D. J., Jaglels R. H., 1970. Photosynthesis and respiration of forest and alpine populations of *Polytrichum juniperinum*, *The Bryologist* 73, 579—585.
- [7] Bayfield N. G., 1973. Notes on water relations of *Polytrichum commune*, *Hedw. J. Bryol.* 7, 607—617.
- [8] Bassi M., Favali M. A., 1974. Seta ultrastructure in *Mnium orthorynchum*, *Nova Hedwigia* 25, 337—346.
- [9] Biebl R., 1964. Austracknungsresistenz tropischer Urwaldmooseuuf Puerto Rico, *Protoplasma* 59, 278—297.
- [10] Bewley J. D., 1972. The conservation of polyribosomes in the moss *Tortula ruralis* during total desiccation, *J. Exp. Bot.* 23, 692—698.
- [11] Bopp M., Weiniger H. P., 1971. Wassertransport vom Gametophyten zum Sporophyten bei Laubmoosen, *Z. Pflanzenphysiol.* 64, 190—198.
- [12] Bowen E. J., 1931. Water conduction in *Polytrichum commune*, *Ann. Bot.* 45, 175—200.
- [13] Bowen E. J., 1935. The mechanism of water conduction in the musci considered in relation to habitat, *Ann. Bot.* 47, 401—422, 889—912.
- [14] Clausen E., 1964. The tolerance of hepatics to desiccation and temperature, *Bryologist* 67, 411—417.
- [15] Czarnowski M., 1980. Fotosynteza a produktywność roślin warzywnych, *Biul. Warzywnicy* 24, 15—83.
- [16] Eschrich W., 1970. Biochemistry and fine structure of phloem in relation to transport, *Ann. Rev. Plant. Physiol.* 21, 193—214.
- [17] Eschrich W., Steiner M., 1967. Autoradiographische Untersuchungen zum Stofftransport bei *Polytrichum commune*, *Planta* 74, 330—349.
- [18] Eschrich W., Steiner M., 1968a. Die Struktur des Leitgewebesystems von *Polytrichum commune*, *Planta* 82, 33—49.
- [19] Eschrich W., Steiner M., 1968b. Die submikroskopische Struktur der Assimilatleitbahnen von *Polytrichum commune*, *Planta* 82, 321—336.
- [20] Garjeanne A. M. 1932. *Manual of Bryology*, Ed. by Br. Verdoorn, Haque.
- [21] Garner D. L., Paolillo D. J., 1973. On the functioning of stomates in *Funaria*, *Bryologist* 76, 423—427.
- [22] Grubb P. J., 1970. Observations on the structure and biology of *Haplomitrium* and *Takakia*, hepatics with roots, *New Phytol.* 69, 303—326.
- [23] Hebant C., 1971. A new look at the conducting tissues of mosses (Bryopsida): their structure, distribution and significance, *Photomorphology* 20, 390—410.
- [24] Hebant C., 1973c. Studies on the development of the conducting tissue-system in gametophytes of some *Polytrichales*. I. Miscellaneous notes on apical segmentation, growth of gametophytes and diversity in histo-anatomical structures. *J. Hattori Bot. Lab.* 37.
- [25] Hebant C., 1973d. Diversity of structure of the water-conducting elements in Liverworts and Mosses, *J. Hattori Bot. Lab.* 37, 229—234.
- [26] Hebant C., 1977. The conducting tissues of *Bryophytes*, *J. Cramer*.
- [27] Hinshiri H. M., Proctor M. F., 1971. The effect of desiccation on subsequent assimilation and respiration of the bryophytes *Anomodon viticulosus* and *Porella platyphylla*, *New Phytol.*, 70, 527—538.

- [28] Hosokawa T., Odani N., Tagawa H., 1964. Causality of distribution of corticolous species in forest with special reference to physio-ecological approach, *Bryologist* 67, 396—411.
- [29] Irmscher E., 1912. Über die Resistenz der Laubmoose gegen Austrocknung und Kalte, *J. Wiss. Bot.* 50: 387—400.
- [30] Kahlem G., Hebant C., 1973. Elektrophoretic study of acid phosphatases in *Polytrichum commune*, *Bryologist* 76, 554—556.
- [31] Kallio P., Kärenlampi L., 1973. Photosynthetic activity of multicellular lower plants (mosses and lichenes), *Rep. Kevo. Subart. Resch.*
- [32] Krupa J., 1964. Studies on the physiology of germination od spores of *Funaria hygrometrica*. I. The influence of light on germination with respect to water balance and respiratory processes, *Acta Soc. Bot. Pol.* 33, 179—192.
- [33] Krupa J., 1965. Dependence of germination on the intensity of white light and the role of photosynthesis in this process, *Acta Soc. Bot. Pol.* 4, 687—695.
- [34] Krupa J., 1969. Photosynthetic activity and productivity of the sporophyte of *Funaria hygrometrica* during ontogenesis, *Acta Soc. Bot. Pol.* 2, 207—215.
- [35] Krupa J., 1974. Struktura anatomiczna liści mchów a ich aktywność fizjologiczna, *Wyd. Nauk. WSP Kraków.*
- [36] Krupa J., 1976. The interdependence between transpiration intensity and anatomical structure of moss leaves, *Acta Soc. Bot. Pol.* 1, 57—68.
- [37] Krupa J., 1978. Photosynthesis rate in moss leaves of various anatomical structure, *Acta Soc. Bot. Pol.* 4, 391—402.
- [38] Larcher W., 1975. *Physiological Plant Ecology*, Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, New York.
- [39] Lee J. A., Stewart G. R., 1971. Desiccation injury in mosses. I. Intraspecific differences in the effect of moisture stress on photosynthesis, *New Phytol.* 70, 1061—1068.
- [40] Mägdefrau K., 1936. Untersuchungen über die Wasserversorgung des Gametophyten und Sporophyten der Laubmoose, *Z. Bot.* 29, 337—375.
- [41] Miyata I., Hosokawa T., 1961. Seasonal variations of the photosynthetic efficiency and chlorophyll content of epiphytic mosses, *Ecology* 42, 766—775.
- [42] Młodzianowski F., 1970. Fine structure of protonema in *Funaria hygrometrica*, *Acta Soc. Bot. Pol.* 39, 45—50.
- [43] Mueller D. M., 1972. Observations on the ultrastructure of *Buxbaumia protonema*. Plasmodesmata in the cross walls, *Bryolog.* 75, 63—68.
- [44] Nobel P. S., Zaragoza L. J., Smith W. K., 1965. Relation between mesophyll surface area, photosynthetic rate, and illumination level during development for leaves of *Plectranthus parviflorus*, *Plant Physiol.* 55, 1067—1070.
- [45] Paolillo D. J., Reighard J. A., 1967. Ultrastructural features of some polytrichaceous moss leaves, *Bryologist* 70, 61—69.
- [46] Paolillo D. J., Bazzaz F. A., 1968. Photosynthesis in sporophytes of *Polytrichum* and *Funaria*, *Bryologist* 71, 335—343.
- [47] Paton J. A., Pearce J. V., 1957. The occurrence, structure and functions of the stomata in British bryophytes, *Trans. Brit. Bryol. So.* 3, 228—259.
- [48] Patterson P. M., 1946. Osmotic values of bryophytes and problems presented by refractory types, *Amer. J. Bot.* 33, 604—611.
- [49] Podbielkowski Z., Rejment-Grochowska I., Skirgiełło A., 1979. *Rośliny zarodnikowe*, PWN Warszawa.
- [50] Rastorfer J. R., 1970. Effect of light intensity and temperature on photosynthesis and respiration of two East Antarctic mosses *Bryum argenteum* and *Bryum antarcticum*, *Bryologist* 73, 544—556.
- [51] Rifot M., Barriere G., 1974. La conduction dans le thalle de l'hépatique *Conocephallum conicum* (L.) I. Etude du transit de l'aide d'une solution d'acetate de sodium ¹⁴C. *Rev. Bryol. Lichenol.* 40, 45—52.
- [52] Scheirer D. C., 1975. Anatomical studies in the *Polytrichaceae*. II. Histochemical observations on thickened lateral walls of hydroids of *Dendrologotrichum*, *Bryologist* 78, 113—123.
- [53] Schulz D., Wiencke C., 1976. Sporophytenentwicklung von *Funaria hygrometrica*. II. Differenzierung des Wasser- und Stoffleitungssystems in der Seta, *Flora* 165, 47—60.

- [54] Schulze E. D., Lange O. L., 1968. CO₂ Gaswechsel der Flechte *Hypogymnia physodes* bei tiefen Temperaturen in Freiland, Flora 158, 180—184.
- [55] Smith J. L., 1964. Water-conducting system of *Symphyogyna*, Nature 202, 617.
- [56] Spychała M., 1980. Synteza białka i RNA w splątku mchu *Ceratodon purpureus* w trakcie procesu pączkotwórczego indukowanego cytokinina, Praca doktorska, Uniwersytet im. A. Mickiewicza Poznań.
- [57] Stalfelt M. G., 1960. Flechten und Moose, Handb. der Pflanzenphysiol. t. 5. cz. II, 364—375.
- [58] Starzecki W., 1959. Dependence of photosynthesis on light intensity and thickness of leaf of *Asplenium trichomanes*, Acta Biol. Crac. s. Bot. 2, 35—42.
- [59] Szafran B., 1957. Mchy (*Musci*) t. I i II., PWN Warszawa.
- [60] Szweykowska A., 1968. Postępy badań nad cytokinami, Postępy Biochem. 14, 193—200.
- [61] Szweykowska A., Szweykowski J., 1974. Botanika, PWN Warszawa.
- [62] Tallis J. H., 1959. Studies in the biology and ecology of *Racomitrium lanuginosum*. II. Growth, reproduction and physiology, J. of Ecology 47, 325—350.
- [63] Valanne N., 1966. The germination phases of moss spores and their control by light, Ann Bot. Fenn. 3, 1—60.
- [64] Watson E. V., 1971. The structure and life of bryophytes, Hutchin. University Library, London.
- [65] Zacherl H., 1956. Physiologische und ökologische Untersuchungen über die innere Wasserleitung bei Laubmoosen, Z. Bot. 44, 409—436.
- [66] Zurzycki J., Michniewicz M., 1977, Fizjologia roślin PWRiL, Warszawa.
- [67] Żelawski W., Kucharska J., Kinelska J., 1971. Relationship between dry matter production and carbon dioxide absorption in seedlings of *Scots pine* (*Pinus silvestris* L.) in their second vegetation season, Acta Soc. Bot. Pol. 40, 243—256.

Doc. dr hab. Jan Krupa
Instytut Biologii
Wyższa Szkoła Pedagogiczna
ul. Podbrzezie 3, Kraków