

SVEUČILIŠTE U ZAGREBU
PRIRODOSLOVNO – MATEMATIČKI FAKULTET
BIOLOŠKI ODSJEK

PAPRATNJAČE PALEOFITIKA

FERNS OF PALEOPHYTIC

SEMINARSKI RAD

Filip Varga

Preddiplomski studij biologije

(Undergraduate Study of Biology)

Mentor: doc. dr. sc. Renata Šoštarić

Zagreb, 2011.

SADRŽAJ

1.	UVOD	2
2.	FORMIRANJE UVJETA ZA KOLONIZACIJU KOPNA.....	3
3.	PRILAGODBE BILJAKA NA ŽIVOT NA KOPNU.....	5
3.1.	Smanjenje reproduktivne ovisnosti o vodi	5
3.2.	Zaštita od isušivanja.....	6
3.3.	Razvoj specijaliziranih stanica za transport vode i hranjivih tvari	7
3.4.	Mehanička potpora	8
3.5.	Mehanizmi ukorjenjivanja	9
4.	PRIMJERI RANIH KOPNENIH BILJAKA	10
4.1.	<i>Cooksonia</i>	10
4.2.	<i>Aglaophyton major</i>	11
4.3.	<i>Rhynia gwynne-vaughanii</i>	11
4.4.	<i>Zosterophyllum divaricatum</i>	12
4.5.	<i>Baragwanathia longifolia</i>	12
4.6.	<i>Psilophyton dawsonii</i>	13
5.	PRVE ŠUME.....	14
5.1.	Daljnje biljne prilagodbe za život na kopnu.....	14
5.2.	Crvotočine (Lycopside)	15
5.3.	Preslice (Sphenopsida).....	16
5.4.	Prave paprati (Filicopsida).....	17
5.5.	Pragolosjemenjače (Pragymnospermatophyta)	18
5.6.	Biogeografska distribucija globalne vegetacije u karbonu.....	19
6.	OKOLIŠNE PROMJENE TIJEKOM PERMA I IZUMIRANJE RANIH PAPERATNJAČA	21
7.	LITERATURA	22
8.	SAŽETAK	23
9.	SUMMARY	23

1. UVOD

Papratnjače su jedna od skupina biljaka koja broji oko 12.000 vrsta. Za razliku od mahovina imaju ksilem i floem što ih čini vaskularnim biljkama. Kao i druge vaskularne biljke imaju korijen, stabljiku i list. Razmnožavaju se sporama i nemaju ni sjemenke ni cvijetove.

Danas su kritosjemenjače dominantna skupina biljaka, no u doba paleofitika (prije otprilike 424 – 256 milijuna godina) papratnjače su dominirale Zemljom. Papratnjače se ugrubo mogu podijeliti na: prapaprati (Psilopsida), crvotočine (Lycopsida), preslice (Sphenopsida) i paprati u užem smislu (Filicopsida). Osim prapaprati, sve su skupine zastupljene i danas.

Prapaprati su bile prve biljke koje su prešle na kopno. Za to su bile potrebne brojne prilagodbe (mehanička potpora, zaštita od isušivanja, strukture za primanje vode i plinova, strukture za ukorjenjavanje, manja ovisnost o vodi tijekom razmnožavanja itd.), ali i da se poklope određeni klimatski, geološki i geografski uvjeti. Njihovi su sačuvani ostaci najčešće petrificirani ili karbonizirani (Willis i McElwain, 2002.).

2. FORMIRANJE UVJETA ZA KOLONIZACIJU KOPNA

Paleofitik je razdoblje Zemljine prošlosti koje je trajalo otprilike od sredine silura do gornje polovice perma. Tijekom kambrija i ordovicija Zemlja je bila poprište intenzivne tektonske aktivnosti što je rezultiralo preraspodjelom kontinentalnih ploča. Superkontinent Rodinia se raspao te je došlo do sudara Istočne i Zapadne Gondwane. To je uzrokovalo zakretanje i sudar Zapadne Gondwane s Laurazijom te dovelo do stvaranja novog superkontinenta prije otprilike 300 milijuna godina – Pangee.

Tijekom tog perioda razina mora se drastično mijenjala. Krajem ordovicija javio se period glacijacije koji je doveo do drastičnog smanjenja razine mora (i do 70 m), a veliko izumiranje morskog života u tom razdoblju potvrđuje tu teoriju. U biljnim zapisima tog vremena nalazimo neopozive dokaze o početku kolonizacije kopna od strane biljaka.

Gole površine ranih kopnenih prostora nisu obilovale organskim materijalom i mineralnim elementima (N,P,Fe,S) što je dodatno ograničilo kolonizaciju kopna. Geološki nalazi ukazuju da su krajem ordovicija već postojali razni profili tla sa dokazima oksidacije organske tvari i prisutstva organizama koji su doprinosili usitnjavanju čestica tla. Razni biološki i nebiološki procesi smatraju se značajnijima u formaciji tih prvih tala, uključujući djelovanje kiselih kiša na stijene te organskih kiselina koje su proizvodili rani mikroorganizmi i lišajevi. Na temelju istraživanja današnjih ekosustava zaključeno je da su oslobođene kiseline bile zaslužne za usitnjavanje stijena i oslobađanje željeza i fosfora.

Visoka razina atmosferskog CO₂ je također igrala ulogu u formaciji tla. Procjenjuje se da je razina u kambriju i ordoviciju bila 18 puta veća od današnje. Visoka razina CO₂ djelovala je na nekoliko načina. Prvo, poticala je rast svih fotosintetskih organizama koji bi nakon raspadanja u tlo otpuštali anorganske tvari za slijedeću generaciju organizama. Drugo, viša razina CO₂ djelovala bi na to da precipitacija bude kiselija, a već je prije spomenuto da kisele kiše imaju ulogu u usitnjavanju stijena. Treće, istraživanjem današnjih ekosustava otkriveno je da visoka razina CO₂ potiče aktivnost organizama koji žive u tlu što uzrokuje povećanje udijela vode u tlu i nadalje povećanju kemijskog razaranja stijena. Takav se proces mogao odvijati u ranim okolišima.

Iako je razina CO₂ djelovala povoljno na formaciju tla, s druge strane bila je izrazito nepovoljna za razvoj biljaka izvan vodenog okoliša. Naime, visoka razina CO₂ u atmosferi uzrokovala je visoke globalne temperature. Procjenjuje se da je efekt staklenika tijekom

kambrija i ordovicija uzrokovao temperature i do 40 °C. No, postoje dokazi da je do kraja ordovicija globalna klima postala mnogo varijabilnija i da su postojala područja sa hladnijom i vlažnijom klimom. Modeli ukazuju na polagano smanjenje razine atmosferskog CO₂ zahvaljujući kombinaciji nekoliko faktora, uključujući smanjenje emisije vulkanskih plinova i povećanom zatrpavanju organskog ugljika. Ovaj zadnji proces se dogodio zahvaljujući fiksaciji CO₂ od strane fitoplanktona koji je nakon ugibanja ostao zatrpan u morskim sedimentima i time smanjio količinu raspoloživog ugljika za stvaranje CO₂ (Willis i McElwain, 2002.).

3. PRILAGODBE BILJAKA NA ŽIVOT NA KOPNU

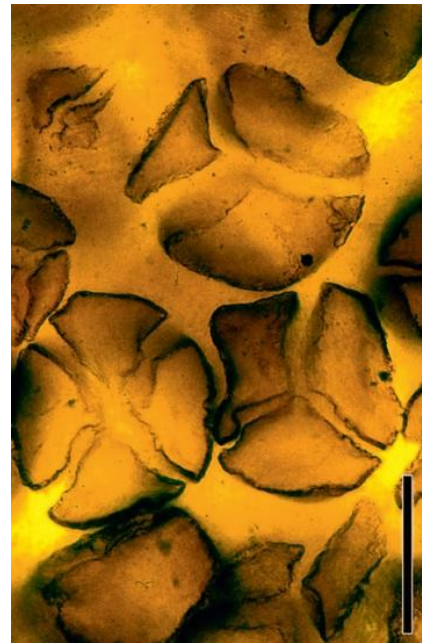
Uz promjene uvjeta okoliša, velike su evolucijske promjene u anatomiji, morfologiji i razmnožavanju biljaka bile potrebne kako bi biljke mogle opstati na kopnu. Od sredine ordovicija do ranog silura izranjaju dokazi u fosilnim nalazima o razvoju specijaliziranih stanica za transport vode i hranjivih tvari, raznih mjera zaštite od isušivanja, mehaničke potpore i načina razmnožavanja koji nije ovisio u najvećoj mjeri o vodi. Te su morfološke promjene bile esencijalni uvjeti za život biljaka na kopnu.

3.1. Smanjenje reproduktivne ovisnosti o vodi

Neke od prvih spora vidljivih u geološkim nalazima datiraju iz kasnog ordovicija i organizirane su u tetrade (Sl. 1.). Druge, koje nalazimo u nešto mlađim, silurskim stijenama su pojedinačne spore, ali sa prepoznatljivim ožiljkom u obliku slova Y. Oba oblika ukazuju na mejotičku diobu (diploidne stanice mejozom produciraju 4 spore). Slično tome, ožiljak u obliku slova Y na mlađim sporama potječe iz vremena kad su četiri spore bile međusobno povezane u piramidalni raspored. Kada su se razdvojile u pojedinačne spore, ostao je ožiljak na mjestu spoja.

Značaj ovih spora je u tome što one predstavljaju prvi dokaz o dominaciji sporofita u životnom ciklusu biljaka. U raznih vrsta ranih biljaka različiti su stadiji

životnog ciklusa bili dominantni. Neke biljke su imale dominantnu fazu gametofita (sporofit je nutritivno ovisio o gametofitu), dok su druge razvile dominantni sporofit (nutritivno neovisan sporofit o gametofitu). Dominacija gametofita povećava potrebu za vodom jer je voda neophodna za opstanak samog gametofita, prijenos spermatozoida do jajne stanice i inicijalni rast sporofitnog embrija. Dakle, u vlažnim okolišima sa malo temperaturnog stresa selekcija je preferirala dominantni gametofit. Nasuprot tome, dominantni sporofit smanjuje potrebu za vodu jer ni produkcija ni disperzija spora ne ovise o vodi tako da je u okolišima sa temperaturnim stresom selekcija preferirala dominantni sporofit.



Slika 1. Tetrade spora (iz devona). Mjerilo = 65 μm . (Taylor, Taylor i Krings, 2009.)

Diferencijacija i dominacija gametofita ili sporofita opstala je i do danas. U vaskularnih biljaka vegetativni sporofit je vidljivo „tijelo“ biljke, dok kod nevaskularnih biljaka (mahovina) vegetativni gamtofit je vidljivo „tijelo“ (Willis i McElwain, 2002.).

3.2. Zaštita od isušivanja

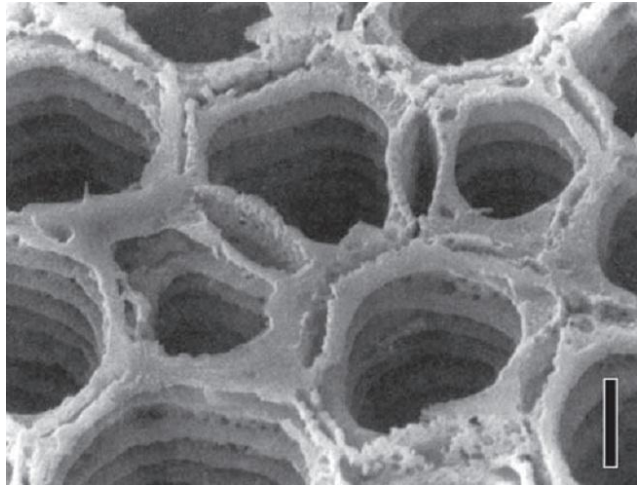
Ukazuje se na činjenicu da povećanje broja spora u fosilnom nalazu nije samo dokaz dominantnosti sporofita nego i razvoja spora otpornih na propadanje, posebice spora čije stijenke sadrže sporopolenin. Sporopolenin nalazimo u stijenkama većine recentnih polena i spora u vaskularnih i nevaskularnih biljaka, a i u nekih algi. To je kompleksni polimer koji omogućava otpornost od isušivanja, čvrstoću i zaštitu od UV-zračenja. Evolucija otpornih spora bila je izrazito važna za proces kolonizacije kopna. Omogućena je disperzija spora na veće udaljenosti vjetrom te tako uspostavljanje malih zajednica u unutrašnjosti kopna.

Dakako, nisu samo spore trebale zaštitu od isušivanja. I gametofit i sporofit bi bez zaštite bili jako neotporni na uvjete na kopnu. Kutikula je sloj voska i netopivih lipidnih polimera koja prekriva i impregnira stanične stijenke epidermalnih stanica kako bi se smanjio gubitak vode, te je prisutna na zraku okruženim dijelovima svih kopnenih biljaka. Fosilni dokazi o razvoju kutikule se javljaju već početkom silura. Iako ova prvotna kutikula nije pričvršćena za cijelu biljku, njena prisutnost ukazuje na kolonizaciju već u ranom siluru.

Iako je kutikula štitila biljku od isušivanja, napada mikroorganizama, abrazije i mehaničkih ozljeda, također je sprječavala protok plinova (posebno CO₂ i O₂) u i iz biljke. Najranije evolucijsko rješenje bio je razvoj neprobojne, ali tanke kutikule, koja bi dozvoljavala protok plinova difuzijom. Mnogo sofisticiranije rješenje za regulaciju protoka plinova i vode su puči koje se prvi put javljaju u kasnom siluru/ranom devonu. Mnogi dokazi upućuju na to da je gustoća ranih puči bila u uskoj korelaciji sa razinom CO₂ u atmosferi. Što je bila veća razina CO₂ u atmosferi to je gustoća puči bila manja i obratno (Willis i McElwain, 2002.).

3.3. Razvoj specijaliziranih stanica za transport vode i hranjivih tvari

Kada su biljke u vodenom okolišu, nemaju potrebu za specijaliziranim sustavom za transport vode, otopljenih tvari i fotosintetskih produkata jer su stanice na maloj udaljenosti od izvora vode i nutrijenata. Prelaskom na kopno biljke trebaju specijalizirano provodno tkivo za provođenje hrane i vode kroz samu biljku, pogotovo ako rastu u visinu.



Čak i mali rast u visinu od 2 cm zahtjeva posebno provodno tkivo. Od ranog silura nalazimo u fosilnim nalazima razne

Slika 2. Provodni elementi vrste *Glosslingia breconensis* (iz devona). Mjerilo = 10 μm (Taylor, Taylor i Krings, 2009.)

traheide (provodne cijevi sa ligniziranim zadebljanjima) i provodne cijevi (Sl. 2.). Ove strukture ukazuju na razvoj primitivnih provodnih sustava. S obzirom na veličinu i strukturu možemo ih podijeliti na dvije vrste. Jedne su uske (približno 8-20 μm u promjeru i 50 μm dužine) i često glatke, a druge su duže (do 200 μm dužine) sa kružno-zavojitim zadebljanjima unutrašnje površine.

U recentnih vaskularnih biljaka, stanice koje provode vodu imaju različita zadebljanja stanične stijenke (lignizirane su) što mehanički otežava kolaps stanične stijenke usred unutarnjeg negativnog tlaka koji nastaje kretanjem tekućine kroz provodne cijevi. Što je veća potreba za vodom (i rast u visinu) to je važnije zadebljanje stanične stijenke. Zbog toga se pretpostavlja da su i rane biljke imale lignizirane st. stijenke. Zanimljivo je reći da sposobnost sinteze lignina uvelike ovisi o razini atmosferskog CO_2 pa se procjenjuje da sinteza lignina nije bila moguća do kambrija (Willis i McElwain, 2002.).

3.4. Mehanička potpora

Gubitkom potpore koju je pružala voda, još je jedna adaptacija bila potrebna za kolonizaciju kopna. Iako lignin pruža neku vrstu mehaničke potpore, izračuni pokazuju da je strukturna organizacija bila također bitna. Iako ne postoji optimalna morfologija biljaka, najjednostavniji način postizanja maksimalnog omjera površine i volumena za apsorpciju svjetla, izmjenu plinova i rast je dorziventralno spljošteni oblik. Ovaj oblik se javlja u biljaka koje ne rastu u visinu, već horizontalno preko stijena ili supstrata na kojem se nalaze.

Za postizanje rasta u visinu potrebno je imati stabljiku koja omogućuje biljci rast u visinu sa samo malom redukcijom omjera površine i volumena, rezultirajući sa velikim, širokim i plosnatim vrhom i malom stabljikom. Najbolji oblik za takvu stabljiku je valjak. Nadalje stabljike koje nemaju sekundarni rast moraju biti ispunjene i/ili zadebljanih stijenki i što šire (npr. stabljike zadebljanih stijenki rastu i do 26% više u dužinu od ispunjenih stabljika). Fosilni zapisi potvrđuju ove izračune pa nalazimo primitivne stabljike koje su šire, duže i većeg unutrašnjeg promjera. S druge strane, zadebljanje staničnih stijenki bi potencijalno smanjilo stopu fotosinteze. Primitivne biljke nisu imale listove, pa je optimalno mjesto za fotosintetsko tkivo bilo ispod površine stabljike, na istom mjestu gdje je najoptimalnije mjesto za mehaničke elemente.

Biljke su taj problem rješile tako da su stanice koje su pružale potporu djelovale hidrostatski (ispunjene vodom postale bi rigidne i krute). Najbolje mjesto za takve stanice je blizu provodnih elemenata (sredina stabljike) pa tako nalazimo ostatke biljaka koje su imale kratke, široke stabljike za fotosintetskim prstenom odmah ispod površine i hidrostatskim tkivom (parenhimom) u centru. Za postizanje veće visine bilo je potrebno specijalizirano mehaničko tkivo koje bi bilo umetnuto između fotosintetskog prstena i hidrostatske jezgre. Nekolicina ranih biljaka pokazuje tu morfologiju, no za viši rast bilo je potrebno veće zadebljanje koje bi predstavljalo barijeru za fotosintezu. Rješenje za taj problem se javlja kasnije kada dolazi do kompartmentalizacije pojedinih dijelova biljke za pojedine funkcije (Willis i McElwain, 2002.).

3.5. Mehanizmi ukorjenjivanja

Uspravni položaj nije bio jedini strukturalni problem kolonizacije kopna. Rane biljke su trebale sustav koji bi im omogućio da se ukorjene u zemlju i omogući uzimanje mineralnih tvari i vode potrebnih za opstanak. Najraniji dokazi su iz ranog devona u očuvanim paleotlima. Ovi nalazi ukazuju da je korjenje bilo između 0.5 i 2 cm promjera i dužine do 90 cm. Te strukture su bile relativno nediferencirane u odnosu na nadzemne dijelove biljke. Smatra se da su donji dijelovi biljke bili prekriveni muljem i s vremenom se specijalizirali u korjenski sustav (Willis i McElwain, 2002.).

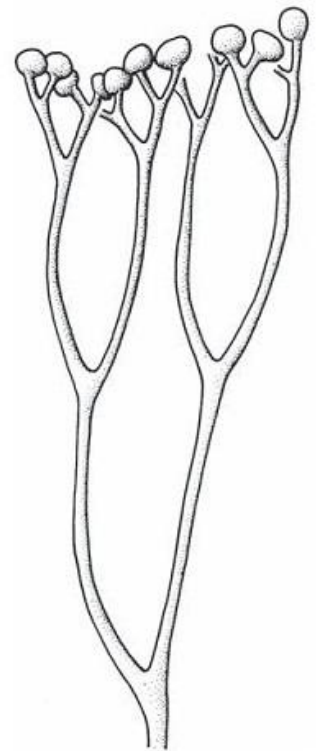
4. PRIMJERI RANIH KOPNENIH BILJAKA

Ostaci kopnenih vaskularnih biljaka (stabljika i reproduktivnih struktura) javljaju se već od ranog devona. Ovi makrofosili su pronađeni na više lokaliteta pa se može zaključiti da se kolonizacija paralelno odvijala na više područja. Opisi ranih biljaka također navode na zaključak da je postojala neka raznovrsnost u kopnenoj flori. Biokemijski, morfološki i molekularni dokazi upućuju na to da su se prve kopnene biljke razvile iz zelenih alga (Chlorophyta), točnije iz skupine Charophyceae.

Isprva se smatralo da je biogeografska raspodjela bila uniformna i kozmopolitska. No daljnjih istraživanjima utvrđeno je da je, globalno gledano, postojalo pet biogeografskih jedinica: sibirsko-sjevernolaurazijska regija, kazahstanska regija, južnolaurazijsko-kineska regija, australska regija i gondwanska regija. Svaka od ovih regija imala je svoju specifičnu floru, iako su mnoge vrste bile globalno zastupljene (Willis i McElwain, 2002.).

4.1. *Cooksonia*

Rane biljke koje su klasificirane kao *Cooksonia* javljaju se na velikom broju fosilnih nalazišta u Sjevernoj Americi i Europi. Najraniji primjerci su pronađeni u sedimentima u Irskoj datirajući iz ranog silura. Sastoje se od jednostavnih dihotomski razgranatih talusa sa sporangijima na kraju svakog ogranka (Sl. 3.). Čini se da biljke nisu rasle u visinu više od 6.5 cm i vjerojatno su formirale busene u močvarnim područjima. Puči i neke anatomske osobine su opisane, no u većini nalaza nije proučavana unutrašnja anatomija. Naslućuje se da su CO₂ uzimale kroz podzemne organe (Willis i McElwain, 2002.).



Slika 3. Rekonstrukcija vrste *Cooksonia caledonica*. (Taylor, Taylor i Krings, 2009.)

4.2. *Aglaophyton major*

Jedini nalaz ove vrste je iz Škotske i datira iz ranog devona. Morfološki je kompleksniji od roda *Cooksonia*. Sastoji se od razgranatih zračnih izdanaka koji su rasli do 20 cm visine, uzdižući se iz horizontalnog rizoma (Sl. 4.). Kao i u roda *Cooksonia*, sporangiji se nalaze na vrhovima stabljika. Postojala

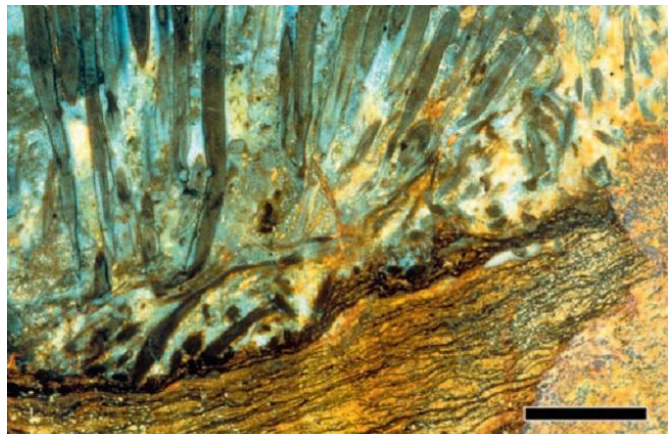


Slika 4. Model vrste *Aglaophyton major*. (Taylor, Taylor i Krings, 2009.)

je jasno definirana kutikula sa pučima u nadzemnim dijelovima biljke. Korjenski susatav se sastojao od ispruženog rizoma koji je nosio male, razgranate rizoide (Willis i McElwain, 2002.).

4.3. *Rhynia gwynne-vaughanii*

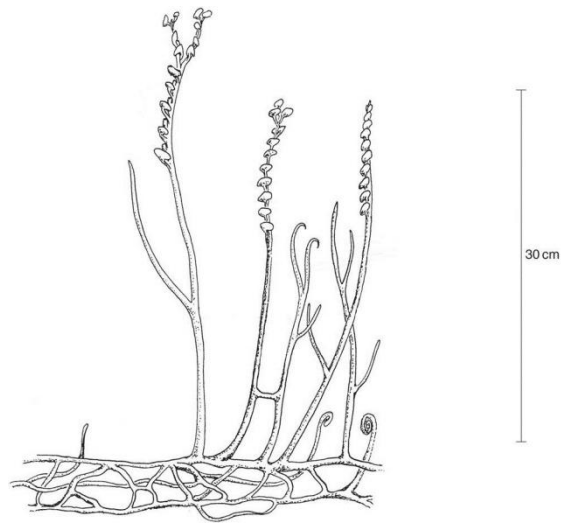
Mnogi primjerci ove vrste su pronađeni na području Škotske, a datiraju također iz ranog devona (Sl. 5.). Biljka je rasla do visine od 18 cm sa jednostavnim, dihotomski razgranjenim stabljikama. Rizom je nosio nitaste rizoide. Stabljike su bile promjera 2-3 cm te ispunjene provodnim elementima. Pojedinačni sporangiji su se nalazili na vrhovima stabljike i producirali spore u obliku tetraedarnih tetrada. Pojedinačne spore su bile promjera 40 µm, prekrivene gusto poredanim bodljama (Willis i McElwain, 2002.).



Slika 5. Dio stijene sa fosilima rinije (*Rhynia*) u uspravnom položaju (Taylor, Taylor i Krings, 2009.)

4.4. *Zosterophyllum divaricatum*

Zosterophyllum divaricatum je jedna od brojnih ranih fosilnih biljaka. Datira iz ranog devona i pokazuje prisutnost sporangija nošenih lateralno, uz stabljiku ili pričvršćenih na nju kratkom grančicom. Sporangiji su bili organizirani u dva reda i orijentirani na jednu stranu osi (Sl. 6.). Spore su bile promjera približno 55-85 μm , okrugle, glatke sa ožiljcima u obliku slova Y. Biljka je rasla do visine od 30 cm i sastojala se od ogranaka koji su rasli iz rizoma



Slika 6. Rekonstrukcija vrste *Zosterophyllum divaricatum* (preuzeto i prilagođeno s www.oup.com)

pod određenim kutom. Ti su ogranaci bili promjera 1-4 mm i prekriveni brojnim zašiljenim bodljama. Unutrašnjost stabljike bila je ispunjena traheidalnom jezgrom (Willis i McElwain, 2002.).

4.5. *Baragwanathia longifolia*

Ova je vrsta pronađena na brojnim fosilnim nalazištima u Australiji koja je u doba kolonizacije kopna bila dio superkontinenta Gondwane (Sl. 7.). Sama je biljka bila sastavljena od robusne stabljike koja je bila promjera približno 1-2 cm i gusto prekrivena dugim i uskim listovima. Fosilni nalazi pokazuju da su stabljike bile izrazito dugačke, uzdižući se od rizomske baze i do 1 m. Stabljike su



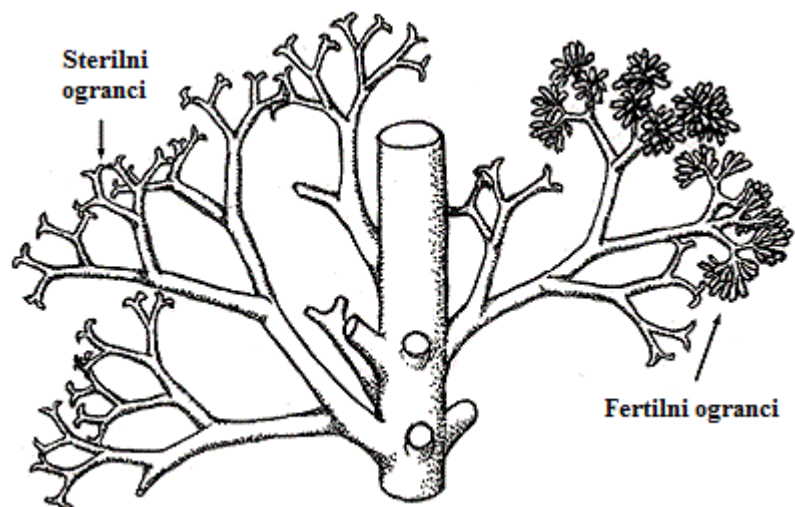
Slika 7. *Baragwanathia longifolia* (iz silura). Mjerilo = 2 cm. (Taylor, Taylor i Krings, 2009.)

sadržavale traheide sa kružnim ili zavojitim zadebljanjima i bile prekrivene listovima dužine i do 4 cm. Sporangiji su bili poredani duž stabljike, iako nije jasno jesu li bili pričvršćeni za stabljiku ili za bazu listova. Spore su bile glatke, sa ožiljcima u obliku slova Y i promjera 50 μm .

O starosti ovog nalaza vode se rasprave. Neki znanstvenici smatraju da se ova vrsta na kopnu pojavila već u kasnom siluru na temelju nalaza fosilnih beskralješnjaka u istom sedimentu što bi imalo evolucijske implikacije jer ova vrsta ima listove, kompleksnija je i veća, a pojavila se prije svih biljnih vrsta osim onih roda *Cooksonia*. Drugi znanstvenici dovode u pitanje starost tih naslaga te predlažu da je vjerojatnije da je ranodevonske starosti (Willis i McElwain, 2002.).

4.6. *Psilophyton dawsonii*

Ova vrsta je pronađena na brojnim lokalitetima i datira iz srednjeg devona. Poznato je da je rasla do visine od 60 cm, sa puno fertilnih i vegetativnih ogranaka (Sl. 8.). Fertilni su se ogranaci dihotomski granali i do šest puta, završavajući sa busenom od približno 32 sporangija. Ova je biljka imala sofisticirani vaskularni sustav od radijalno poslaganih traheida (Willis i McElwain, 2002.).



Slika 8. Rekonstrukcija sterilnih i fertilnih ogranaka vrste *Psilophyton dawsonii*. (preuzeto i prilagođeno s www.ucmp.berkeley.edu)

5. PRVE ŠUME

U razdoblju od ranog devona do kasnog karbona kopnena flora se razvila iz malih vaskularnih i nevaskularnih biljaka u vegetaciju koja je uključivala drveće visine i do preko 35 m. Tijekom ovog perioda dogodile su se značajne globalne promjene okoliša koje su omogućile taj razvoj. Mijenjanje rasporeda kontinenata uzrokovalo je promjenu globalne klime u mnogo sušu i hladniju. Usko područje uz ekvator zadržalo je vlažnu i toplu klimu tijekom cijele godine što se smatra zaslužnim za stvaranje velikih močvarnih površina, rezultirajući formacijom naslaga ugljena na području Sjeverne Amerike, zapadne Europe i dijelovima Rusije tijekom karbona.

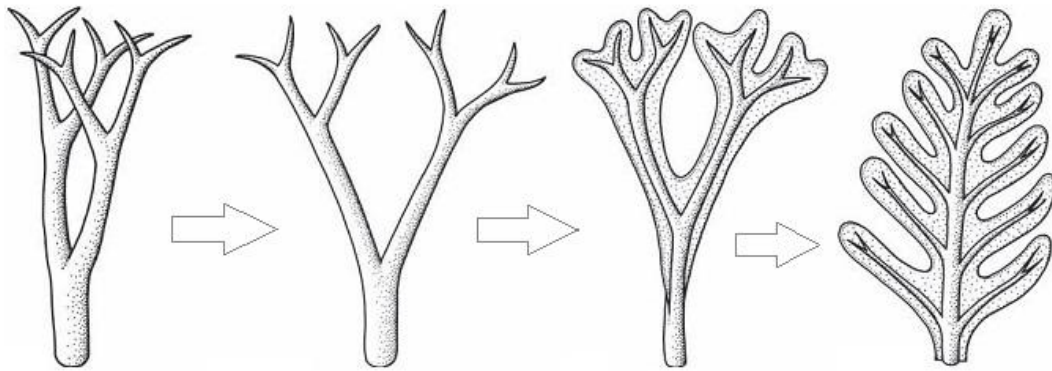
Još jedan od faktora bila je razina CO₂ koja je na početku devona bila 8-9 puta viša od današnje, a s vremenom je postepeno opadala zahvaljujući biljnoj kolonizaciji kopna (biljke su dio CO₂ iz atmosfere vezale u karbonate koji su bili ispirani u oceane i tamo prekriveni sedimentima) što je smanjilo utjecaj efekta staklenika (Willis i McElwain, 2002.).

5.1. Daljnje biljne prilagodbe za život na kopnu

Najuočljivija promjena kopnene flore u ovom razdoblju je veličina. Kako bi postigle veći rast biljke su razvile središnji provodni cilindar (stelu) za učinkovitiji transport vode i hranjivih tvari. S vremenom taj se provodni sustav sve više usložnjavao. Iz nalaza se može utvrditi da su postojala najmanje tri tipa stele: protostela, sifonostela i eustela. Kako se mijenjala kompleksnost stele tako se i povećavao promjer stabljike.

Recentne stablašice pokazuju raznolikost potpornih mehanizama; od učvršćivanja debla sa drvom i korom, do povećanog korjenskog sustava. Najuobičajenije sredstvo učvršćivanje je rastom drva. Dvo nastaje rastom sekundarnog ksilema i floema iz vaskularnog kambija. Nalazi ukazuju da se razvoj ovih struktura događao sredinom devona. Neke su vrste razvile druge načine učvršćivanja kao što su razvoj velike količine unutrašnje kore ili zadebljanih stabljika zbog velikog broja baza listova.

Rane biljke su fotosintetizirale stabljikama. Sredinom devona javljaju se listovima slične strukture i pravi listovi kao specijalizirani fotosintetski organi. Postojala su dva oblika lista, mikrofilii i megafilii, a njihove razlike možemo vidjeti i na recentnim vrstama. Mikrofilii su bili mali listovi, koji su rasli direktno iz stabljike i imali protostelu. Megafilii su imali ili sifonostelu ili eustelu, a za stabljiku su pričvršćeni peteljkom. Njihova je



Slika 9. Nastanak megafilnih listova (preuzeto i prilagođeno iz Taylor, Taylor i Krings, 2009.)

evolucija povezana sa grananjem vegetativnih ogranaka (ogranaka bez sporangija) koji su se spojili nediferenciranim tkivom (Sl. 9.). Nedavna istraživanja ukazuju na mogućnost da su megafili nastali kao odgovor na smanjenje količine atmosferskog CO₂.

Uz morfološke prilagodbe, u ovom se razdoblju pojavljuje i heterosporija. Biljke su producirale dvije vrste spora; megaspore koje su bile promjera 150-200 μm i mikrospore koje su obično bile promjera manjeg od 50 μm. Ovaj je korak bitan za daljnji razvoj sjemenjača.

Biljne vrste koju su prevladavale u ovom periodu možemo svrstati u četiri glavne skupine; crvotočine (Lycopsida), preslice (Sphenopsida), prave paprati (Filicopsida) i pragolosjemenjače (Pragymnospermatophyta). Uz njih javljaju se i dvije skupine ranih sjemenjača – papratnjače sa sjemenkama (Pteridospermatophyta) i pračetinjače (Cordaitidae) (Willis i McElwain, 2002.).

5.2. Crvotočine (Lycopsida)

Drvenasti pripadnici ove skupine prvi put se javljaju u kasnom devonu. Najučestaliji pripadnik u fosilnim zapisima je divovski *Lepidodendron* koji je dosezao visine između 10 i 35 m i imao deblo promjera i do 1 m. Gornji dio debla je bio više puta razgranat tvoreći gustu krošnju prekrivenu jednostavnim, mikrofilnim listovima bez peteljke, ostavljajući otečenu lisnu bazu nakon opadanja. Fosili debla pokazuju karakterističan rombolik uzorak kao posljedicu toga. Čak štoviše, u mnogim slučajevima na mjestu gdje su vaskularni kanali i parenhimsko tkivo ulazili u list vidljiva su tri točkasta ožiljka (Sl. 10.).

Stabljika se roda *Lepidodendron* sastojala od protosteale ili sifonosteale okružene zonama ksilema i ponekad sekundarnog ksilema. Tkivo koje je u najvećoj mjeri

doprinosilo debljini debla bilo je periderma. Korjenski sustav se sastojao od četiri ili više ogranka koji su bili obilno razgranati i iako nisu ulazili duboko u supstrat, bili su dužine i do 12 m. Ti su ogranci bili sastavljeni od velike količine sekundarnog



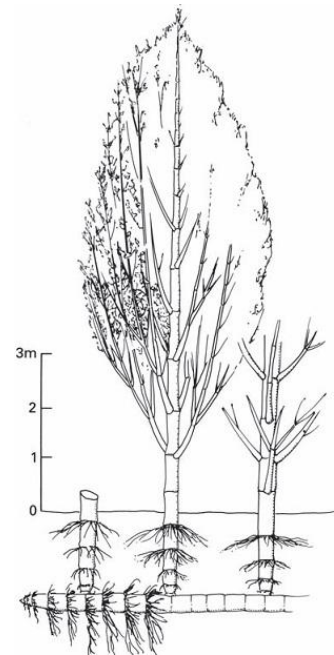
Slika 10. *Lepidodendron* - rekonstrukcija (A) i fosilni ostaci (B) baze lista. Mjerilo = 3.5 mm. (preuzeto i prilagođeno s Taylor, Taylor i Krings, 2009.)

ksilema i kortikalnog tkiva i nosili su spiralno raspoređene privjeske koji su obavljali korjensku funkciju. *Lepidodendron* je bio heterosporo drvo čiji su sporofili bili grupirani u „češere“ na krajevima grana. Ti su „češeri“ bili sastavljeni od središnje osi sa zavojito poredanim sporofilima. Njihova dužina je bila od 5 do 40 cm a širina 1 do 3.5 cm.

Na temelju organskog materijala u naslagama karbonskog ugljena koji potječe od ove vrste, pretpostavlja se da je *Lepidodendron* sačinjavao preko dvije trećine prvih svjetskih šuma. Uz njega, brojne su zeljaste i grmolike vrste iz ove skupine obitavale na kopnu. Iako su crvotočine opstale do danas, nijedna vrsta nije drvenasta (Willis i McElwain, 2002.).

5.3. Preslice (Sphenopsida)

Danas postoji približno 20 vrsta preslica koje sve pripadaju jednom rodu i sve su zeljaste. Imaju veliku rasprostranjenost u umjerenim i tropskim predjelima svijeta. Sve imaju specifičnu morfologiju, sastavljenu od kružno poredanih mikrofilnih listova i lateralnih privjesaka na centralnoj stabljici. Ove su osobine pomogle u identifikaciji izumrlih karbonskih preslica.



Najveće drvenaste preslice nalazimo u razdoblju karbona. Radi se o rodu *Calamites* (Sl. 11.). Te su biljke **Slika 11.** Rekonstrukcija roda *Calamites*, podroda *Diplocalamites*. (Taylor, Taylor i Krings, 2009.)

rasle do visine 18 m i imale puzajući rizom iz kojeg su se izdizale masivne stabljike. Listovi su imali jednu žilu koja se protezala uzduž lista. U fosilnim nalazima postoje dvije vrste listova: igličasti u ciklusima od 4 do 40 i dužine 3 mm i kopljasti dužine 8 mm u ciklusima od 5 do 32.

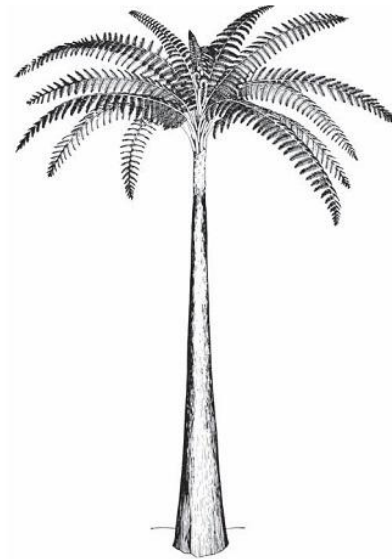
Stabljike su bile raspodijeljene u mnogo nodija iz kojih su izlazile grane i listovi. Stabljika je bila građena od sifonostele sa središnjom srži koja je bila obavijena primarnim floemom i ksilemom te sekundarnim ksilemom. Korjenski sustav je bio kompleksan i sastojao se od podzemnih rizoma koji su bili segmentirani i iz kojih su se izdizale nadzemne stabljike, korjenske grane i korjenske dlake. Neki su pripadnici ovog roda bili izosporni, no do kasnog karbona se razvija heterosporija. Slično kao u roda *Lepidodendron*, sporofili su bili organizirani u „češere“. Oni variraju od pojedinačnih, nakupina na nodijima pa do malih nakupina na fertilnim privjescima na kraju lateralnih ogranaka.

Ove su biljke uspjevale u vlažnim, močvarnim uvjetima. Vjerojatno su rasle na rubovima šuma uz vodu i čistinama. Također sačinjavaju značajan dio ugljenkih naslaga karbona (Willis i McElwain, 2002.).

5.4. Prave paprati (Filicopsida)

Fosilne paprati datiraju iz ranog karbona i mnoge od njih nalikuju na današnje oblike. Primjer za drvenasti oblik u fosilnim zapisima je *Psaronius* koji je rastao do visine od 10 m (Sl. 12.). Prevladavali su u močvarnim šumama sastavljenim pretežno od roda *Lepidodendron*, ali na sušim područjima.

Listovi su bili perasto sastavljeni megafili. Neki od tih listova su nosili sporangije na donjim stranama isperaka, slično današnjim papratima. Deblo je bilo nerazgranato i listovi su rasli na vrhu glavne osi tvoreći vršnu krunu. Kada su listovi otpali, ostavljali su specifičan kružni ožiljak koji se koristi u determinaciji raličitih vrsta. *Psaronius* je imao zvjezdastu strukturu sa malom protostelnom stabljikom sa obilnim



Slika 12. Rekonstrukcija predstavnik roda *Psaronius*. (Taylor, Taylor i Krings, 2009.)

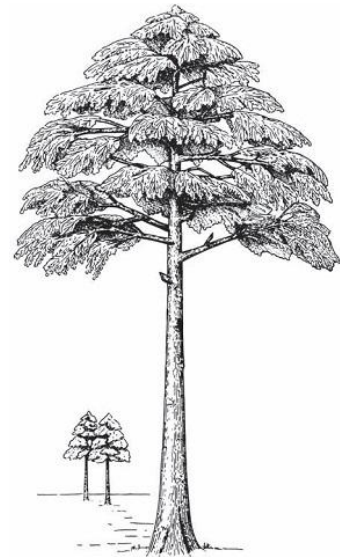
korjenskim omotačem. Korjenske su grane izlazile postranično iz debla orijentirane okomito prema dolje služeći kao sigurnosno uže učvršćujući biljku. Prema vrhu debla promjer se stabljike povećavao, a omotača smanjivao. Nije bilo sekundarnog vaskularnog tkiva u deblu. Svu mehaničku potporu je davalo adventivno korjenje koje je bilo promjera i do 1 m pri bazi stabljike. Većina izumrlih paprati je bila izosporna. Kod *Psaroniusa* sporangiji su bili veliki i sačinjavali stopljene grozdove, sinangije na donjoj strani liski fertilnih listova. Pretpostavlja se da je ovakav raspored rezultat povezivanja fertilnih grana u megafile. Životni ciklus je bio sličan današnjem redu Marattiales, oslobođanjem spora iz biljke iz kojih se razvijao slobodnoživući fotosintetski gametofit (Willis i McElwain, 2002.).

5.5. Pragolosjemenjače (Pragymnospermatophyta)

Svi su pripadnici ove skupine izumrli no pragolosjemenjače predstavljaju bitnu kariku u razvoju sjemenjača. Posebne su zbog toga što su posjedovale anatomiju sjemenjača, ali su se razmnožavale sporama, kao papratnjače. Fosilni dokazi pokazuju da su sve bile drvenaste i rasle do visine 8 m, a stabljike su im bile promjera do 1.5 m (Sl. 13.). Vremenski su bile prisutne od sredine devona do ranog karbona.

Jedno od prvih fosilnih stabala bio je *Archaeopteris*. Zavojito raspoređene grane rasle su lateralno iz gornjeg dijela stabla. Stabljika je bila građena od eustele i sastavljena od središnje jezgre oko koje je bio omotan primarni ksilem. Vanjski sloj

bio je građen od sekundarnog ksilema (u nekim slučajevima promjera i do 1 m) kojeg su gradile traheide. Morfologija samog drva izrazito je sličila današnjim četinjačama. Podzemni korjenski sustav je bio sastavljen od glavne osi i brojnih lateralnih ogranaka. *Arhaeopteris* je imao fertilne i sterilne grane, kao i grane koje su nosile i sterilne listove i sporangije. Sporangiji su bili vretenasti i do 3.5 mm dužine. Fosilni dokazi ukazuju na heterosporiju.

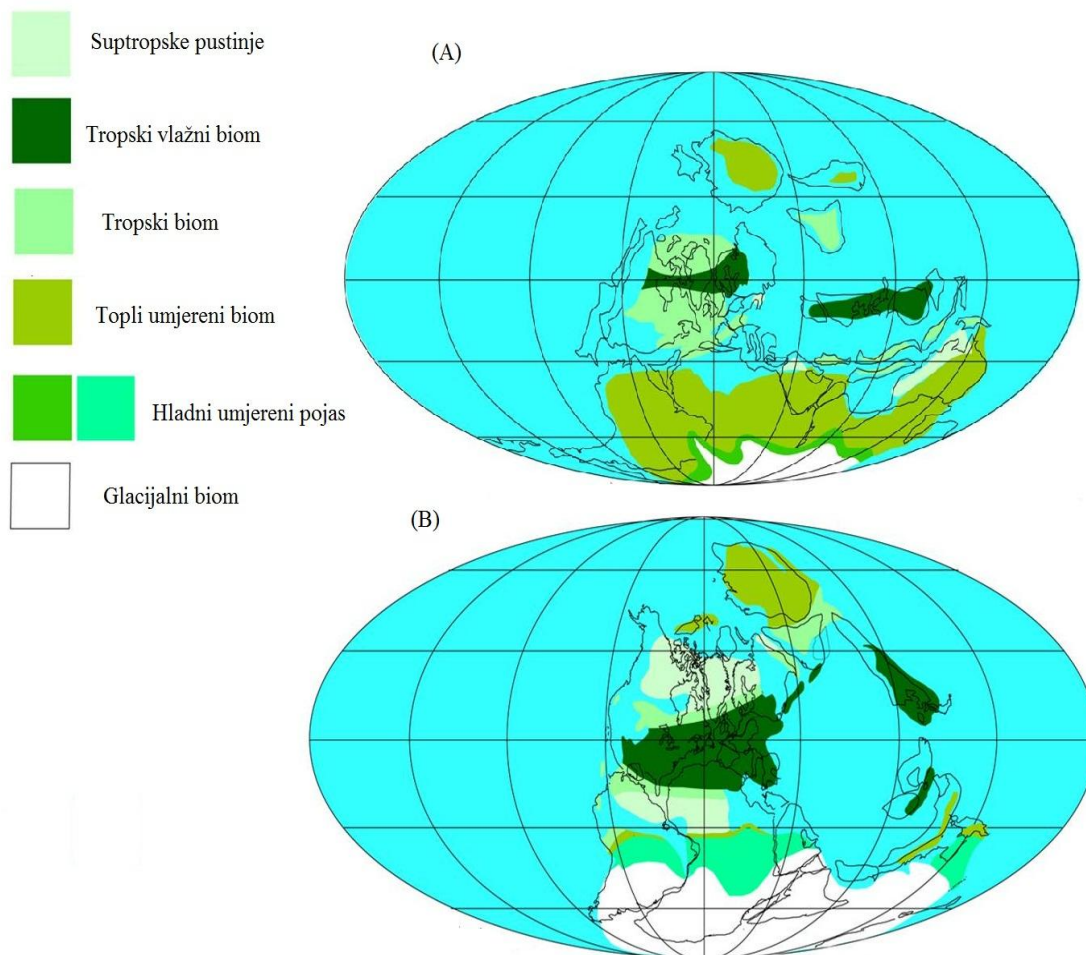


Slika 13. Rekonstrukcija predstavnika roda *Archaeopteris*. (Taylor, Taylor i Krings, 2009.)

U usporedbi s ostalim skupinama tadašnjih šuma, *Archaeopteris* je imao određene prednosti. Višegodišnje lateralne grane, dublji korjenski sustav i megafilni listovi samo su neke od karakteristika koje su omogućavale rast van nizinskih močvara i doprinijele svjetskoj dominaciji ovog roda u kasnom devonu (Willis i McElwain, 2002.).

5.6. Biogeografska distribucija globalne vegetacije u karbonu

Tijekom karbona možemo na temelju detaljnih analiza fosilne flore i klimatski osjetljivih sedimenata odrediti najmanje šest bioma (Sl. 14.). Tropski vlažni biom je u ranom karbonu zauzimao uski ekvatorijalni pojas uključujući današnju Kinu, Skandinaviju i dijelove Grenlanda i Sjeverne Amerike. Karakterizirale su ga drvenaste crtvotočine (*Lepidodendron* i *Stigmaria*), preslice (*Sphenophyllum*) i rane sjemenjače.



Slika 14. Raspodijela bioma tijekom ranog (A) i kasnog karbona (B). (preuzeto i prilagođeno sa <http://www.oup.com>)

Obilna prisutnost ugljena na tim prostorima ukazuje na vlažnu klimu. U kasnom karbonu ovaj je biom zauzimao prostor zapadnog dijela Sjeverne Amerike, zapadni dio Europe, Kinu i sjever Afrike. Vegetacijom su dominirale rane sjemenjače, crvotočine i drvenasti pripadnici pravih paprati. Raznolikost i udio crvotočina se znatno smanjio u odnosu na rani karbon.

Drugi biom bio je tropski biom koji je obuhvaćao ostatak Euroamerike od 5 do 30° g.š. i Kazahstan. Vegetacija se sastojala od drvenastih crvotočina i ranih sjemenjača dok su preslice bile zastupljene u manjoj mjeri nego u vlažnom tropskom biomu. U kasnom se karbonu povećava udio četinjača, a biom pokriva uska područja oko vlažnog tropskog bioma.

Suptropski pustinjski biom je bio ograničen na zapadu Australije i sjeverozapad Saudijske Arabije. Fosilne flore nema iz ovog bioma. U kasnom karbonu zauzima gotovo cijeli Grenland i Skandinaviju te sjever Kanade na sjevernoj polutci dok na južnoj dijelove Brazila i zapad Afrike.

Topli umjereni biom prostirao se između 30 i 70° g.š. Sibirom su dominirala niža drveća crvotočina i preslice. U odnosu na tropski biom manja je prisutnost sjemenjača. Na južnoj polutci dominiraju drvenaste crvotočine, preslice i rane sjemenjače. Unatoč tome što je sastav vegetacije bio sličan onome nižih g.š. raznolikost je bila puno manja. U kasnom karbonu došlo je do sudaranja Kazahstana i Sibira te širenja toplog bioma na to područje. Uz veliki obim, flora je postala raznolikija i mješovitija uz dominaciju preslica i ranih sjemenjača.

Što se tiče glacijalnog bioma, njegove je granice sa sigurnošću teže utvrditi. Sjeverne se granice baziraju na glacijalnim naslagama, dok se južne još istražuju. U kasnom karbonu ovaj je biom prekrivao sjevernoistočni dio Sibira na sjeveru i cijelu Gondwanu na jugu uz izuzetak obalnih predjela. Dominirale su rane sjemenjače uz znatno manji udio preslica (Willis i McElwain, 2002.).

6. OKOLIŠNE PROMJENE TIJEKOM PERMA I IZUMIRANJE RANIH PAPERATNJAČA

U ranom permu se konačno formirao superkontinent Pangea što je utjecalo na globalnu klimu mijenjajući atmosferske i oceanske struje. Početkom perma Gondvana je bila u fazi duboke glacijacije koja je trajala do sredine perma. Nakon toga smatra se da je klima postala mnogo suša u unutrašnjosti kontinenta, sa velikim sezonskim oscilacijama, ekvatorijalnom aridnošću i monsumskim uvjetima na obje polutke. Sam nastanak Pangee uzrokovao je povećanu kontinentalnost i izdizanje planinskih lanaca koji su spriječavali strujanje zraka između oceana i kontinenta.

Te su se promjene očitovale i u sastavu i distribuciji kopnene flore. Povećao se udio sjemenjača i došlo je do redukcije močvarnih crvotočina i preslica. Do kraja perma divovske su drvenaste papratnjače nestale, ostavljajući za sobom zeljaste oblike iz prizemnih slojeva tadašnjih šuma (Willis i McElwain, 2002.).

7. LITERATURA

Taylor, Thomas N., Edith L. Taylor, and Michael Krings: *Paleobotany the biology and evolution of fossil plants*. 2nd ed. Amsterdam: Academic Press, 2009. Print.

Willis, K. J., and J. C. McElwain: *The evolution of plants*. New York: Oxford University Press, 2002. 42-144. Print.

<http://www.oup.com/uk/orc/bin/9780198500650/freelecturer/biome/>

<http://www.oup.com/uk/orc/bin/9780198500650/freelecturer/figures/>

<http://www.ucmp.berkeley.edu/IB181/VPL/Osp/Osp1.html>

8. SAŽETAK

Papratnjače su najprimitivnije stablašice koje su više od 200 milijuna godina (tijekom paleofitika) vladale kopnom. Akumulacijom prilagodbi i promjenom geoloških, klimatskih i geografskih čimbenika ostvarile su prijelaz biljaka iz vode na kopno te započele kolonizaciju koju su u kasnijim razdobljima nastavile sjemenjače.

U ovom radu učinjen je kratki pregled pojedinih anatomskih i morfoloških prilagodbi potrebnih za naseljavanje kopna kao i uvjeta koji su vladali u tom razdoblju. Opisani su pojedini pripadnici svih skupina papratnjača koje su nastanjivale prvobitna kopnena staništa kao i njihova biogeografska raspodijela tokom paleofitika. Iako veliki broj papratnjača nije preživio paleofitik (prvenstveno drvenasti oblici), njihova je raznolikost i danas velika.

9. SUMMARY

Ferns are the most primitive tree plants which have over the period of 200 million years (during paleophytic) ruled the land. With the accumulation of adaptations and change in geology, climate and geography of the Earth, they have made transition from water to land and started the colonization, that in the later periods, is continued by seed plants.

In this work, a short review of anatomical and morphological adaptations needed to colonize the land is given as well as the conditions that were present in that period. The individual examples of all groups of ferns which were the first to inhabit land habitats are given as well as their biogeographical distribution during paleophytic. Although the great number of fern species did not survive paleophytic (most of all tree ferns), their diversity today is still great.