

# 7.

## ***Pan-Euphyllophyta*: makrofillumos növények**

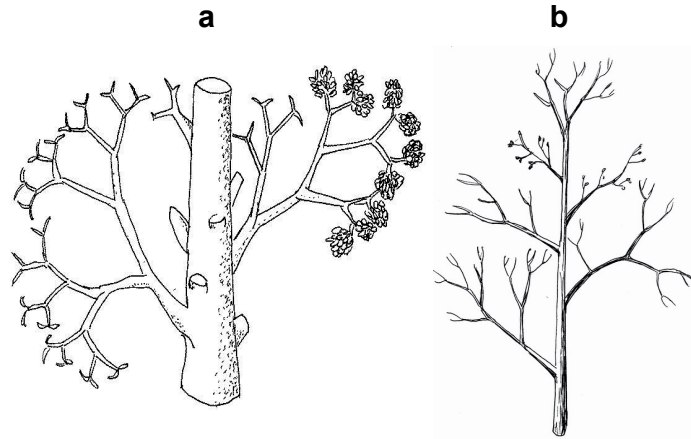
A devon flórájának gazdagságát a *Rhynia*-félék és a korpafürokonság tárgyalásával korántsem merítettük ki. Már ebben az időszakban megindult a hajtásos növények evolúciójának másik, még jelentősebb vonala, amelyben a villás elágazás fokozatosan elveszti jelentőségét, s más elágazástípusoknak adja át a helyét – párhuzamosan a makrofillum (nem túl szerencsés elnevezéssel a „valódi levél”) kialakulásával. A levél egymástól függetlenül jelent meg ezen a két fő ágon, amit fejlődéstani érvek is alátámasztanak: míg a korpafüfélék levelei interkaláris merisztémával növekednek, a makrofillum sejtömege csúcsi vagy levélszéli sejtek osztódásával gyarapodik. De, mint ahogy látni fogjuk, maga a makrofillum se tekinthető egyetlen evolúciós vonal termékének. A levélen kívül pedig sok más – a korpafüveknél már megismert – sajátosság (pl. szifonosztéle, magkezdemény) is megjelenik, és olyan evolúciós flexibilitást kölcsönöz a makrofillumos növényeknek, hogy a karbon időszak vége felé fokozatosan visszaszorítják a korpafüféléket. Közéjük tartozik a zsurlók – ma már – kicsiny, a páfrányok jelentékenyebb és a magvas növények – ma már – óriási, több százezres fajszerű csoportja, vagyis az *Euphyllophyta* korona klád növényei. A morfológiai sajátságokon túlmenően egy fontos molekuláris genetikai érv is alátámasztja közös származásukat: plasztisz genomjukban található egy 30 kb méretű, a mohákhoz és korpafüvekhez képest fordítva beépült szakasz. Ez egy olyan ritka génátrendeződési esemény, ami nemigen következhetett be többször, pontosan ugyanúgy az evolúció során.

Az *Euphyllophyta* kládot kiterjesztve a már kihalt oldalági rokonokkal (vagy ősökkel, hiszen tudjuk: a fossziliák ős/oldalági jellege nem dönthető el) a *Pan-Euphyllophyta* teljes kládot kapjuk (7.2c ábra). Első dolgunk tehát eme kihalt rokonok vizsgálata lesz.

### **7.1 Levéltelen elődök**

A devon időszak eddig megismert növényeihez képest a legfontosabb változás, hogy a hajtásrendszernek határozott főtengele van, az oldalágak pedig a hármás és a villás elágazás különféle kombinációit mutatják. Mindez annak köszönhető, hogy a csúcsi merisztéma osztódása aszimmetrikussá válik. A telómaelméletben központi jelentőségű túlnöves-redukció megnyilvánulását fedezhetjük fel ebben. A sporangiumok megőrzik hajtáscsúcsi helyzetüket, de – ellentétben a korpafüfélékkel – hosszanti hasítékkal nyílnak fel. Ez a sajátosság – egyfajta örökségként – még a zárvatermőknél is felfedezhető a pollenzsákon lévő rés formájában. Ugyanakkor nincs levelük, gyökereik pedig járulékos jellegűek. Feltehetően mindannyian izospórások voltak.

Legismertebb a *Psilophyton* nemzetség mintegy tucatnyi faja, a devon 408–393 millió éves rétegeiből. A *P. dawsonii* sok megkövesült vagy lenyomatos példánya került eddig elő



**7.1 ábra.** A makrofillumos növények elődei. **a:** *Psilophyton dawsonii* sterilis és fertilis ágai, **b:** *Psilophyton forbesi*.

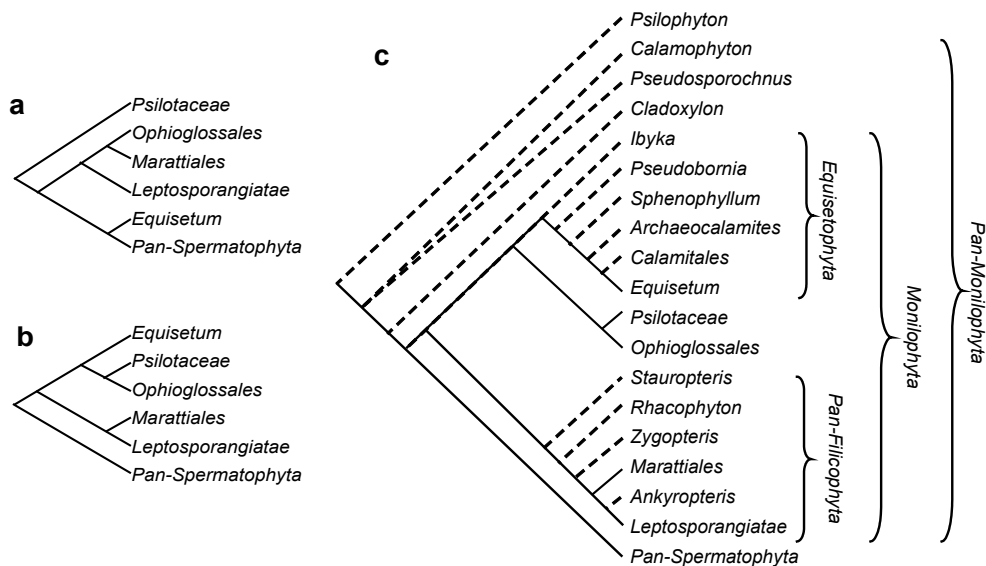
egy québeci lelőhelyről. Erőteltjes főtengeye volt, meglehetősen szabálytalan elrendeződésű, villásan elágazó oldalágakkal (7.1a ábra). Az alsó ágak sterilis telómákból tevődtek össze. A felső, sporangiumot viselő ágak sokszorosán elágaztak, és akár 128 pár sporangium is kifejlődhetett rajtuk. Egy sporangium kb. 5 mm hosszú volt. Szállítóelemei a 6. fejezetben már említett P-típust képviselték: a tracheidák falát lépcsőszerűen sorakozó vastagodások erősítették, közöttük kerek nyílásokkal. Haploisztéleje volt, vagyis a szár keresztmetszeti képén a xylem és a floem kör alakban mutatkozott. Egy másik faj, a *P. princeps* felületét apró kinövések díszítették, sporangiuma nagyobb volt az előző fajénál. A *P. forbesii* volt a legtermetesebb, feltételezések szerint elérhette a 60 cm-es magasságot is (7.1b ábra).<sup>1</sup>

### 7.1.1 Melyik a helyes Euphyllophyta kladogram?

A szakirodalom egységes abban, hogy – mai ismereteink szerint – a *Psilophyton* és a hozzá hasonló leletek képviselik a makrofillum irányába tett első lépéseket, de a továbbiakat illetően már nem teljes az egyetértés. A paleobotanikusok egy csoportja Rothwell (1999) kladisztikus elemzését veszi alapul, melyben fosszilis és ma élő páfrányok, zsurlók és magvas növények egyaránt szerepelnek. Miután molekuláris adatok a kihaltakról nem állnak rendelkezésre, Rothwell értékelése a morfológiai karakterekre épít, és a recens csoportokra a 7.2a ábra kladogramját adja eredményül. Eszerint három harasztvonal különül el: az első leágazást a villás elágazású, részben levéltelen vesszőpáfrányok (*Psilotaceae*) adják, majd a kígyónyelv-páfrányok (*Ophioglossales*), a marattiafélék (*Marattiales*) és a leptosporangiumos páfrányok (*Leptosporangiatae*) alkotta monokladisztikus csoport következik. A zsurlók (*Equisetum*) pedig a nyitvatermőket és zárvatermőket egyesítő fás növények (*Lignophyta*) testvércsoportja. Ez a kladogram lényegében összhangban van azzal a klasszikus felfogással, miszerint a vesszőpáfrányok egy igen régi, „ősi jellegű” harasztcsoport, amely „alig változott” a *Rhynia-*

<sup>1</sup> A régi, linnéi alapelveken nyugvó rendszerekben „*Trimerophytopsida*” harasztosztály néven szerepel ez a morfológiailag igen változatos csoport. A névadó faj, a *Trimerophyton robustius* már igen korán, a villás elágazású korpafűfélékkel szinte egy időben megjelent, és Kanada alsó devon időszaki rétegeiből került elő. Ágmaradványai kb. 10 cm-esek. Oldalágai spirálisan állanak, csaknem teljesen szabályosan trichotomikusak (háromszoros elágazók). A másodlagos elágazások is hármassak, majd csak ezután következnek a villás ágak. Újabb vizsgálatok szerint azonban ezek a *Pertica* ágmaradványai – amiről a következő fejezetben lesz szó.

félékhez képest, a zsurlók pedig jól elkülönülnek a páfrányoktól. Több szerző (Tomescu 2009, Hoffman és Tomescu 2013, Rothwell és Nixon 2006, Rothwell és mtsai 2014) mind a mai napig eme kladogram alapján próbálja meg értelmezni a legújabb fejlődéstani és genetikai eredményeket is. Számos gén nukleotidszekvenciája és egyéb molekuláris genetikai adatok alapján azonban már elég régóta tudjuk, hogy a vesszőspáfrányok és a kígyónyelvpáfrányok egymás testvércsoportjai: ezt támogatja például a plasztisz *rbcL* (Manhart 1994) és *atpB* (Wolf 1997), a mitokondriális *cox3* (Malek és mtsai 1966) gének nukleotid sorrendje, és rengeteg későbbi filogenetikai elemzés, ideértve teljes kloroplasztisz DNS-szekvencia és genom szerkezeti vizsgálatokat is (pl. Grewe és mtsai 2013). Azt is régen tudjuk (pl. Soltis és mtsai 1999, Pryer és mtsai 2001), hogy a zsurlók korántsem esnek olyan távol a többi haraszttól, ahogy a 7.2a ábra sugallja. Éppen ellenkezőleg, a zsurlók beékelődnek közéjük a kladogramon, s bár pontos helyzetük sokáig bizonytalan volt, Grewe és mtsai a vesszőspáfrányok és kígyónyelvpáfrányok kládjának testvércsoportjaként azonosította őket. Ezt igazolják olyan egyedi molekuláris jellegzetességek, mint az *rps16* gén és az *rps12i346* intron kiesése mindhárom csoportban. Annak a valószínűsége, hogy ezek az események egymástól függetlenül háromszor is bekövetkeztek volna az evolúció során (a 7.2a ábra kladogramjának igaz voltát feltételezve) igen kicsi, ha nem nulla. A marattiafélék és a többi páfrány testvércsoporti viszonya is egyértelműnek látszik a molekuláris eredmények összegzéséből (pl. Christenhusz és Chase 2014). Egyes intronok fordított beépülése és más szerkezeti változások a plasztisz genomban (pl. Karol és mtsai 2010) pedig a fenti öt harasztcsoport együttesének monokladisztikus jellegét, és a magvas növényekkel való testvércsoporti kapcsolatát igazolják. Így az *Euphyllophyta* szinkrón kladogramja a 7.2b ábrán látható alakot ölti. A harasztok ötös csoportosulása – más elrendezésben – régóta ismert a botanikában, hiszen morfológiai és molekuláris adatok összesítésével már Doyle 1998-as review-jában is megjelent. A korona klád neve, *Monilophyta*, pedig még korábbra eredeztethető: Kenrick és Crane 1997-ben javasolta (l. lentebb). Vannak, akik nem



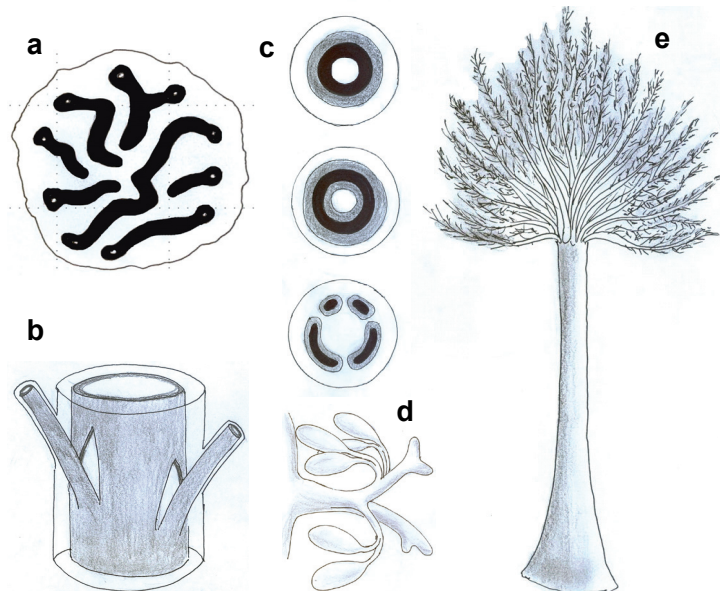
**7.2 ábra.** Az *Euphyllophyta* szinkrón kladogramja Rothwell és munkatársai szerint **(a)**, a molekuláris eredmények alapján valószínűsíthető kladisztikai mintázat **(b)** és a *Pan-Euphyllophyta* ezzel egybecsengő aszinkrón kladogramja, néhány jellegzetes kihalt csoporttal **(c)**. A *Leptosporangiatae* kladogramja a 7.8 ábrán, a *Pan-Spermatophyta* részletezése pedig a 8.1 ábrán látható.

értenek egyet ezzel az elnevezéssel, és a sokkal egyszerűbb „páfrányok” nevet ajánlják, hiszen maga Linné is egy csoportba vette a zsurlókat és a páfrányokat, *Cryptogamia filices* néven.

Talán mondanunk sem kell, hogy a kihaltaktól megfosztott morfológiai kladogram és a ma élők molekuláris/genomikai kladogramja, vagyis a 7.2a–b ábrák sugallta leszármazási viszonyok *egyidejűleg nem lehetnek igazak*. Ha a molekuláris kladogram a helyes, akkor a topológia nem változhat meg a kihaltak hozzáadásával sem oly módon, hogy a fenti három csoport egymáshoz való viszonya ennyire átalakuljon. Míután a molekuláris eredmények támogatottsága sokkal erősebb, és kevesebb feltételezésre épülnek, mint a morfológiaiak, a botanikusok túlnyomó többségének álláspontját fogadjuk el: a kihalt rokonokat úgy próbáljuk beilleszteni a molekuláris módszerekkel előállított kladogramba, hogy annak a ma élőkre vonatkozó alapváza ne változzon. Eredményül a 7.2c ábra aszinkron kladogramját kapjuk, amely persze így is csak egy hipotézis a nagylevelűek leszármazási kapcsolatairól – és hiányos is, hiszen a fosszilis növények közül csak néhány, evolúciós szempontból kiemelt fontosságú és közismert taxon szerepel benne.

### 7.1.2 A *Pan-Monilophyta* klád korai képviselői

A fent említett recens harasztcsoport, a *Monilophyta*, ősei vagy oldalági rokonai is a devon időszakban jelentek meg, s együttesen adják a *Pan-Monilophyta* kládot. Elsőként a furcsán hangzó nevet kell megmagyaráznunk: ez a klád régen kihalt tagjainak edényeire utal (*moniliformis* = lat. „gyöngysorszerű”). A szár keresztmetszeti nézetében a xylem lebenyes részekre oszlik. Minden lebeny csúcán van egy protoxylemes rész, amit metaxylem elemek vesznek körül. Ez a struktúra láncra fűzött gyöngyök sorozatára emlékeztet (7.3a ábra). A ma élő csoportokban ez a szerkezet persze már nem figyelhető meg, mert az evolúció során differenciáltabb szteletípusok váltották fel. Ennek ellenére ez az ősi forma adja a teljes és a korona



**7.3 ábra. a:** A *Cladoxylon* hajtás gyöngysorra emlékeztető keresztmetszeti képe, **b:** levélrés a szifonosztélében, **c:** a szifonosztéle különböző típusai (szürke: floem, fekete: xylem), **d:** *Calamophyton* sporangiumok, **e:** *Pseudosporonchus hueberi* habituskép.