

PRZEMYSŁAW PIOTR TOMCZYK

Katedra Geobotaniki i Ekologii Roślin
Instytut Ekologii i Ochrony Środowiska
Wydział Biologii i Ochrony Środowiska
Uniwersytet Łódzki
Banacha 12/16, 90-237 Łódź
E-mail: przemyslaw.tomczyk@biol.uni.lodz.pl

PROTOTAXITES – ZAGADKOWE ORGANIZMY KOPALNE

WSTĘP

W historii Ziemi istniały okresy kiedy, ze względu na panujące na niej warunki, oblicze naszej planety znacząco różniło się od obecnego, np. Ziemia-Snieżka (niemal cała planeta skuta lodem) (WALKER 2003) czy okresy ciepłego klimatu, kiedy w pobliżu bieguna południowego rosły ciepłolubne lasy (TOMCZYK 2016), lub ze względu na same formy istot żywych, zupełnie odmienne od współczesnych. Z jedną z takich sytuacji mieliśmy do czynienia w dewonie (419,2–358,9 mln lat temu), kiedy największymi przedstawicielami istot żywych na lądach były kilkumetrowej wysokości grzyby (prawdopodobnie grzyby zlichenizowane), o pokroju przypominającym drzewa – organizmy z rodzaju *Prototaxites*, a wszystkie żyjące wówczas rośliny rosły w ich cieniu – zasadniczo sytuacja odwrotna od obecnej (Ryc. 1). Przed bliższym opisem tych organizmów warto jednak przytoczyć historię ich odkrycia, równie interesującą jak one same.

PROBLEMATYCZNE ODKRYCIE

Odkrywanie przedstawicieli *Prototaxites* dla nauki zaczęło się w 1843 r., kiedy to ich skamieniałości, razem ze szczątkami dewońskiej roślinności, zostały zebrane przez W. E. Logana na wybrzeżach *Gaspé Bay* (prowincja Quebec, Kanada). Pozostawały jednak niezbadane aż do 1855 r., kiedy to kolekcja trafiła do J. W. Dawsona (HUEBER 2001). Jego uwagę przykuły od razu wielkie skamieniałości, zaskakujące jak na datowa-

nie geologiczne skał w jakich zostały odnalezione (występujące wówczas rośliny lądowe były niewielkie) (SELOSSE 2002). Dawson stwierdził, że są to prymitywni przedstawiciele drzew szpilkowych i stąd nazwał je *Prototaxites* (łac. *pra-cis*). Trzydzieści lat później Carruthers podważył stanowisko Dawsona; wg niego odnalezione szczątki były częścią wielkiego glonu (HUEBER 2001), podobnego np. do występującej dzisiaj lesonii, brunatnicy o pokroju przypominającym palmę, występującej w chłodniejszych, przybrzeżnych wodach półkuli południowej (PODBIELKOWSKI 1985) i zaproponował nazwę *Nematophycus*. Później sam Dawson wyparł się uznawania *Prototaxites* za iglaste i zaproponował nazwę *Nematophyton* uznając, że były to glony. Odtąd te 3 nazwy: *Nematophyton*, *Nematophycus* i *Prototaxites* funkcjonowały jako synonimy, ale w oficjalnej nomenklaturze uznaje się tylko ostatnią z nich (HUEBER 2001) pomimo tego, że sama nazwa sugeruje fałszywe powiązania filogenetyczne; w nomenklaturze jest to jednak sytuacja normalna i nierzadko spotykana. Również budowa mikroskopowa skamieniałości *Prototaxites* nie mówi jednoznacznie, z jakim organizmem mamy do czynienia – obserwuje się tutaj skomplikowany system włókien. Początkowo zostały one podzielone na 2 grupy. Większe, tzw. rurki (ang. tubes) mają od 20 do 50 μm średnicy i ściany grubości 2,6 μm . Biegna wzdłuż ciała organizmu, brak im przegród i nie są rozgałęzione. Uważa się, że rurki mogły pełnić rolę usztywniającą i podporową. Mniejsze, znacznie liczniejsze włókna mają 5–10 μm średnicy i bardzo obficie rozga-

łęziają się, w głównej mierze budując ciało *Prototaxites* (SELOSSE 2002). Później dokonano bardziej szczegółowego podziału. Część rurek dalej uważano za komórki podpierające, jednak wydzielono jeszcze dodatkowe rodzaje filamentów: strzępki generatywne (do 50 μm średnicy, podzielone częściowymi przegrodami), strzępki wiążące (najmniejsze, pozbawione przegród, niezespólone) i promienie rdzeniowe (nazwane tak przez podobieństwo do struktur anatomicznych roślin), widoczne na przekroju poprzecznym, jako promieniście rozchodzące się liniowe struktury, być może pełniące funkcję wydzielniczą) (SELOSSE 2002).

Oprócz uznawania skamieniałości *Prototaxites* jako iglastych czy glonów, rozważano także:

- ślepą uliczkę ewolucji lądowego życia, nie mającą obecnie żadnych żyjących przedstawicieli;
- rodzaj organizmu symbiotycznego na kształt porostów (również składającego się z grzyba i organizmu autotroficznego);
- lądowy organizm saprofityczny, np. grzyb;
- lub wg zupełnie odmiennej interpretacji - nie są to *stricte* szczątki konkretnego organizmu, ale rodzaj artefaktu paleontologicznego, skamieniałe „zrolowane maty wątrobowców” (ang. rolled liverwort mats) (HUBER 2001).

Ostatnie dwie interpretacje były w ubiegłych latach przedmiotem burzliwej dyskusji naukowej.

DEBATA: „ZROLOWANE MATY WĄTROBOWCÓW” – OGROMNE GRZYBY

Koncepcja interpretowania skamieniałości *Prototaxites* jako „zrolowanych mat wątrobowców”, podczas gdy inni badacze przypisywali je np. drzewom, może wydawać się zaskakująca. Kiedy jednak przyjrzymy się jej bliżej, przemawiają za nią pewne interesujące argumenty. GRAHAM i współaut. (2010b), biorąc pod uwagę pojawiające się w literaturze niejasności (i) w budowie anatomicznej: ogromne rozmiary organizmu, a ponadto brak śladów zarodników oraz brak podstawek (*basidium*) i wyraźnych przegród (sept) w obrazie mikroskopowym, których należałoby oczekiwać, gdyby to był owocnik grzyba (najprawdopodobniej podstawczaka), oraz (ii) odnośnie składu biochemicznego, czyli obecność pozostałości polimerów typowych dla roślin: ligniny, suberyny i kutyny), uznali, iż *Prototaxites* nie mogą być grzybami, a są częściowo zdegradowanymi matami niskiej roślinności, zrolowanymi w wyniku działania wody, wiatru lub grawitacji. Płaty takie zbu-

dowane były wg autorów z miksotroficznych¹ wątrobowców. Ryzoidy (odpowiedniki korzeni, m.in. u mszaków) wątrobowców oraz tubularne elementy budowy współżyjących z nimi mikroorganizmów miały być odpowiedzialne za obserwowany w skamieniałościach *Prototaxites* system rurek. GRAHAM i współaut. (2010b) przeprowadzili nawet eksperyment, podczas którego symulowali powstanie „zrolowanej maty wątrobowców” (użyto w tym celu *Marchantia polymorpha*), uzyskując efekt, który według nich samych wyglądał podobnie, do tego jak wyglądają skamieniałości *Prototaxites*. Publikacja GRAHAM i współaut. (2010b) spowodowała ożywioną reakcję środowiska naukowego. Wśród argumentów kwestionujących tę hipotezę należy wymienić następujące fakty (BOYCE i HOTTON 2010, TAYLOR i współaut. 2010):

1) większe rurkowate struktury, interpretowane jako ryzoidy, powinny być styczne do powierzchni maty wątrobowców i prostopadłe do niej, w rzeczywistości w skamielinach są one umieszczone równolegle;

2) przekrój przez zrolowaną matę powinien wyglądać jak spirala, podczas gdy ma formę koncentrycznych okręgów, takich jak słoje przyrostu rocznego u drzew;

3) grubość poszczególnych warstw zrolowanej maty powinna być ograniczona grubością pierwotnej, niezwinionej maty. Grubość pierścieni w niektórych skamieniałościach *Prototaxites* jest bliska 2 cm, prawie 10 razy więcej niż maty opisywane przez GRAHAM i współaut. (2010b), liczące 2,6 mm;

4) pomiędzy warstwami wątrobowców powinny znajdować się cząstki materii organicznej i gleby, czego jednak się nie obserwuje;

5) poszczególnych warstw zrolowanej maty nie powinny przenikać w zorganizowany, regularny sposób żadne inne struktury, natomiast zazwyczaj obserwuje się wymienione wcześniej promienie rdzeniowe nasuwające skojarzenia z promieniami drzewnymi w drewnie, co sugeruje, że mamy do czynienia z tkankami jednego organizmu;

6) wg GRAHAM i współaut. (2010b), zawartość stabilnych izotopów węgla uzyskanych podczas ich eksperymentu, zgadzała się z wartościami uzyskiwanymi przez różnych autorów ze skamieniałości *Prototaxites*. Przy głębszych analizach okazuje się jednak, że zgodność ta jest iluzoryczna - biorąc pod uwagę różnice w wartościach $\delta^{13}\text{C}$ dla powietrza w dewonie i współcześnie [$\delta^{13}\text{C}$ to zawartość izotopu węgla ^{13}C wyrażona w cząstkach na 1000 (‰)];

¹miksotroficznych, tzn. zdolnych do odżywiania się w sposób samo- lub cudzożywny w zależności od warunków środowiska; taką zdolność mają np. żyjące współcześnie wątrobowce z rodzaju *Marchantia*, a wynika ona ze związków z grzybami i cyjanobakteriami.



Ryc. 1. Artystyczna wizja dewońskiego życia na łąkach.

Pośród rozlewisk rosną prymitywne, niskie rośliny oraz dominujące nad krajobrazem *Prototaxites* – przedstawione w formie kolumnowej. Obecnie uważa się jednak, że w szczytowej części mogły być lekko rozgałęzione (grafika dzięki uprzejmości Richarda Bizleya; <http://www.bizleyart.com>).

7) bardzo mało prawdopodobne jest naturalne powstanie tak wielkich i jednocześnie regularnych rulonów.

Obecnie koncepcja zrolowanych mat wątrobowców jako interpretacja skamieniałości *Prototaxites* nie jest uznawana za wiodącą, a jej autorzy zgodzili się z większością krytycznych uwag. Pozostawili jednak jako otwarte pytanie, dlaczego w zapisie kopalnym nie obserwuje się takich struktur. W dewonie, wobec relatywnego braku konkurencji ze strony roślin naczyniowych oraz właściwości samych wątrobowców: efektywnego rozmnażania płciowego i bezpłciowego czy dużej odporności na warunki stresowe w środowisku, należałoby oczekiwać, że były niezwykle rozprzestrzenione na łąkach, przed pojawieniem się roślin naczyniowych i podczas ich wkraczania na łąki. W takich warunkach maty wątrobowców pod wpływem licznych czynników fizycznych mogłyby miejscami odrywać się od podłoża i rolować, pozostawiając w zapisie kopalnym ślady, jeśli nieidentyczne jak skamieniałości *Prototaxites*,

to przynajmniej podobne do nich (GRAHAM i współaut. 2010a).

DALSZE ARGUMENTY ZA UZNANIEM PROTOTAXITES ZA GRZYBY

Wkrótce opublikowane zostały kolejne badania, sugerujące przynależność *Prototaxites* do grzybów, m.in. doświadczenia przeprowadzone w Górach Kaskadowych w stanie Waszyngton (USA) (HOBBIE i BOYCE 2010). Przedmiotem zainteresowania badaczy było specyficzne miejsce: płytkie zbiorniki wodne powstające u czoła lodowca górskiego i ich sąsiedztwo, słabo skolonizowane przez rośliny wyższe. Siedliska takie (rozlewiska z rzadkimi i rozerwanymi płatami roślinności) uznano za analogiczne do panujących w późnym sylurze i w dewonie. Dodatkowym argumentem był fakt, iż gleba pobrana z krawędzi takich basenów wykazywała wyższe wartości $\delta^{13}\text{C}$ niż gleba z sąsiednich terenów, gdzie występowały rośliny. Różnica ta wynikała prawdopodobnie stąd, że na krawędziach zbiorników dominującym producentem materii organicznej są mikroorganizmy, a dalej – rośliny. Rosnący na takich terenach saprotroficzny grzyb *Arrhenia obscurata* wykazywał duże zróżnicowanie izotopów węgla w swoich tkankach i podwyższony poziom węgla ^{13}C , nieprzystający do zawartości izotopów węgla u współwystępujących roślin wyższych – analogicznie jak *Prototaxites*. Tłumaczyłoby to, skąd w ich skamieniałościach spotyka się taki profil izotopów węgla. Jeśli organizmy te żyły na rozlewiskach, gdzie głównym źródłem materii organicznej były osady powstałe z glonów, a same organizmy były grzybami i odżywiały się saprotroficznie wymienionymi osadami, specyficzne proporcje izotopów węgla w ich ciałach stają się wytłumaczalne, co potwierdzają badania nad współczesnymi grzybami rosnącymi w podobnych warunkach (HOBBIE i BOYCE 2010).

Nowe światło na przynależność taksonomiczną *Prototaxites* przyniosły także wykopaliska z dolnodewońskich osadów na terenie pogranicza walijsko-angielskiego (EDWARDS i AXE 2011). Opisano stamtąd nowe osobniki z gatunku *Nematasketum diversiforme*, uznawanego za blisko spokrewnionego z przedstawicielami rodzaju *Prototaxites*. Odkryte skamieniałości były pierwszymi, na których wyraźnie widać, że tego typu organizmy miały przynajmniej w części osiową organizację ciała z obwodową częścią formującą rodzaj skórki. Analizy morfologiczne wskazały, że w sposób oczywisty nie mamy tutaj do czynienia ze zrolowanymi matami wątrobowców, ciało organizmu zbudowane było z liniowych struktur przypominających

mycelium grzybów. Wyniki z 2014 r. przyniosły kolejne przesłanki przemawiające za pokrewieństwem *Prototaxites* z grzybami (RE-TALLACK i LANDING 2014). Poszlak dostarczyły badania nad słynnym okazem skamieniałego *Prototaxites loganii*: „Schunnemunk tree”. Obraz histologiczny wskazuje na przynależność wymarłego taksonu do grzybów: gromady Glomeromycota (tzw. „kłębiankowców”) lub podgromady Mucoromycotina. Podano w wątpliwość przyjmowaną przynależność *Prototaxites* do gromady Basidiomycota (podstawczaki) ze względu na brak wyraźnych cech grzybni dikariotycznej. Badania te jednocześnie przyniosły ważne poszlaki sugerujące, że *Prototaxites* nie były *stricto* grzybami.

OBECNA INTERPRETACJA

Obecnie uznajemy, że *Prototaxites* były przynajmniej w większej części grzybami. Jednak liczne przesłanki wskazują, że ich natura była bardziej złożona: prawdopodobnie były organizmami symbiotycznymi, na kształt porostów (RE-TALLACK i LANDING 2014). Głony miałyby zasiedlać zewnętrzną powierzchnię ciała grzybni. W miarę wzrostu organizmu na grubość, warstwa glonów położona głębiej obumierała (przez stopniowe odcięcie dostępu do światła), dając jednocześnie początek nowej powierzchniowej warstwie. Wskazują na to właśnie badania RETALLACKA i LANDINGA (2014). Najbardziej zewnętrzna część pnia posiadała słabo zachowane inwaginacje, powyżej korowych gniazd komórek kokoidalnych (interpretowanych jako komórki glonu) obejmowanych przez silnie rozgałęzione, rurkowate komórki (strzępki grzyba) – jest to budowa mikroskopowa charakterystyczna dla porostów. *Prototaxites* wymarły w przybliżeniu wtedy, gdy pojawiły się rośliny drzewiaste i krzewiaste. Wcześniej (400–350 mln lat temu) były one największymi organizmami lądowymi (osiągającymi nawet 8 m wysokości i 1 m średnicy), rosły na całym świecie, pośród nielicznych, prymitywnych, niskich roślin, takich jak psylofity (np. *Aglaophyton major*). *Prototaxites* posiadały powiększoną część przyziemną, co sugeruje połączenie z częściami podziemnymi, służącymi do rozkładania martwej materii organicznej (SELOSSE 2002). Źródłem tej materii prawdopodobnie tylko w mniejszej części były rośliny wyższe, główny składnik mogły stanowić szczątki drobnych organizmów glebowych oraz tych, żyjących w płytkich wodach i rozlewiskach: glonów, bakterii i grzybów (BOYCE i współaut. 2007, HOBBIIE i BOYCE 2010). Sugeruje to wspomniana wcześniej znacząca różnica w zawartościach izotopów węgla, w porównaniu do

współwystępujących w środowisku roślin telomowych.

Nadziemne części *Prototaxites* mogły pojawiać się tylko okazjonalnie (HUEBER 2001), zastanawia jednak fakt, dlaczego były aż tak wielkie. Mogła być to część organizmu odpowiedzialna za fotosyntezę. Tłumaczyłoby to jej rozmiary i wzniesioną, kolumnową formę, co pozwalałoby na większy dostęp do światła. Biorąc pod uwagę wymarcie *Prototaxites* podczas rozkwitu roślin drzewiastych, nasuwa się myśl, że powodem tej zagłady była konkurencja ze strony znacznie lepiej przystosowanych organizmów samożywnych (SELOSSE 2002).

Jako jeden z powodów wymarcia *Prototaxites* rozważano wcześniej działalność stonogów drażących ich pnie, co widać w zapisie kopalnym, jednak z tym problemem musiały mierzyć się już od wczesnego dewonu (najwcześniejsze znaleziska), a więc od początku swojego istnienia, nie mógł to więc być główny powód ich wymarcia (LABANDEIRA 2007). Nie wiadomo do tej pory, w jaki sposób *Prototaxites* rosły (sposób ich wzrostu wydaje się nieciągły) (SELOSSE 2002) ani jak się rozmnażały (TAYLOR i współaut. 2010), nigdy bowiem nie odnaleziono zarodników, ani podobnych struktur. Jeżeli organizmy te były podobne do porostów, mogły rozmnażać się przez fragmentację plechy lub lichenizację (w wyniku bezpośredniego kontaktu odpowiedniego grzyba i glonu). Dotychczasowy duży postęp w badaniach nad *Prototaxites* daje jednak nadzieję, że w przyszłości nasza wiedza na ich temat będzie coraz pełniejsza.

Streszczenie

Prototaxites to wymarły rodzaj organizmów żywych; występowały one na całym świecie od późnego syluru do późnego dewonu (420–370 mln lat temu). Wymarły jednocześnie z rozwojem roślin krzewiastych i drzewiastych. Miały cylindryczną, wzniesioną formę, przypominającą kolumnę o wymiarach nawet 8 m wysokości i 1 m szerokości, z pojedynczymi, krótkimi rozgałęzieniami w szczytowej części. W ciągu wieków kwestia interpretacji ich skamieniałości była przedmiotem ożywionej debaty naukowej. Obecnie uważa się, że najprawdopodobniej były organizmami symbiotycznymi, związkami grzyba i glonu.

LITERATURA

- BOYCE C. K., HOTTON C. L., 2010. *Prototaxites was not a taphonomic artifact*. Am. J. Bot. 97, 1073.
- BOYCE C. K., HOTTON C. L., FOGEL M. L., CODY G. D., HAZEN R. M., KNOLL A. H., HUEBER F. M., 2007. *Devonian landscape heterogeneity recorded by a giant fungus*. Geology 35, 399–402.
- EDWARDS D., AXE L., 2011. *Evidence for a fungal affinity for Nematasketum, a close ally of Prototaxites*. Bot. J. Linnean Soc. 168, 1–18.
- GRAHAM L. E., COOK M. E., HANSON D. T., PIGG K. B., GRAHAM J. M., 2010a. *Rolled liver-*

- wort mats explain major Prototaxites features: Response to commentaries. *Am. J. Bot.* 97, 1079-1086.
- GRAHAM L. E., COOK M. E., HANSON D. T., PIGG K. B., GRAHAM J. M., 2010b. *Structural, physiological, and stable carbon isotopic evidence that the enigmatic Paleozoic fossil Prototaxites formed from rolled liverwort mats.* *Am. J. Bot.* 97, 268-275.
- HOBBIE E. A., BOYCE C. K., 2010. *Carbon sources for the Palaeozoic giant fungus Prototaxites inferred from modern analogues.* *Proc. Royal Soc. B*, doi: 10.1098/rspb.2010.0201.
- HUEBER F. M., 2001. *Rotted wood-alga-fungus: the history and life of Prototaxites Dawson 1859.* *Rev. Palaeobot. Palynol.* 116, 123-158.
- LABANDEIRA C., 2007. *The origin of herbivory on land: Initial patterns of plant tissue consumption by arthropods.* *Insect Sci.* 14, 259-275.
- PODBIELKOWSKI Z., 1985. *Głony.* Wydawnictwa Szkolne i Pedagogiczne, Warszawa.
- RETALLACK G. J., LANDING E., 2014. *Affinities and architecture of Devonian trunks of Prototaxites loganii.* *Mycologia* 106, 1143-1158.
- SELOSSE M.-A., 2002. *Prototaxites: A 400 Myr old giant fossil, a saprophytic holobasidiomycete, or a lichen?* *Mycol. Res.* 106, 641-644.
- TAYLOR T. N., TAYLOR E. L., DECOMBEIX A.-L., SCHWENDEMANN A., SERBET R., ESCAPA I., KRINGS M., 2010. *The enigmatic Devonian fossil Prototaxites is not a rolled-up liverwort mat: Comment on the paper by Graham et al. (AJB 97: 268–275).* *Am. J. Bot.* 97, 1074-1078.
- TOMCZYK P. P., 2016. *Zielona Antarktyda – zmiany klimatu i szaty roślinnej Antarktydy podczas kredy i kenozoiku.* *Wszechświat* 117, 209-214.
- WALKER G., 2003. *Snowball Earth.* Bloomsbury Publishing, Londyn.

KOSMOS Vol. 67, 2, 251–255, 2018

PRZEMYSŁAW PIOTR TOMCZYK

*Department of Geobotany and Plant Ecology, Institute of Ecology and Environmental Protection, Faculty of Biology and Environmental Protection, University of Łódź,
12/16 Banacha Str., 90-237 Łódź, E-mail: przemyslaw.tomczyk@biol.uni.lodz.pl*

PROTOTAXITES – THE ENIGMATIC FOSSIL ORGANISMS

Summary

Prototaxites are an extinct genus of living organisms, the representatives of which occurred all over the world from the Late Silurian to Late Devonian Period (420–370 million years ago). They became extinct with the development of shrubby and woody plants. They had cylindrical, upright form, resembling a column up to 8 m in height and 1 m in width with single, short branches in the top part. Over the centuries, the question of interpretation of their fossils was the subject of intense scientific debate. Currently, it is considered that most likely they were symbiotic organisms, which consisted of a fungus and an alga.

Key words: Devonian, fossils, fungi, lichens, paleobiology, plant cover