# تاریخچه و شواهد پیدایش گیاهان در خشکی

**مریم محمودی، جعفر صبوری، حبیب علیمحمدیان**
کارشناسان ارشد چینه‌شناسی و فسیل‌شناسی، پژوهشکدهٔ علوم زمین، سازمان زمین‌شناسی و اکتشافات معدنی

## چکیده

بر پایهٔ مطالعات دیرینه‌شناسی و ژنوم سیتوپلاسم و میتوکندری گیاهان خشکی، دانشمندان چنین حدس می‌زنند که ردهٔ خزه‌گیان[1]، نخستین گیاهانی هستند که روی خشکی پدید آمده‌اند. خاستگاه این گیاهان ابتدایی، جلبک‌های سبز نوع کاروفیت[2] (راسته‌های کالئوچتال‌ها[3] و کارال‌ها[4]) است که در حدود ۸۰۵ میلیون سال قبل پدید آمده‌اند. احتمالاً اسپورهای اولیه (کریپتواسپور[5]) این گیاهان ابتدا در کامبرین میانی آمریکا یافت شده است. البته مطمئن‌ترین اسپورهای اولیهٔ گیاهان ابتدایی از طبقات خلانورنین[6] (اردویسین میانی، ۴۷۰ میلیون سال قبل) عربستان سعودی و لیبی گزارش شده‌اند. از نظر ریختاری[7]، اسپورهای اولیه به اشکال منفرد یا موناد[8]، دوتایی یا دیاد[9] و چهارتایی یا تتراد[10] طبقه‌بندی می‌شوند.

**کلیدواژه‌ها:** پیدایش گیاهان، خزه‌گیان، اسپورهای اولیه (کریپتواسپور)

## مقدمه

در این پژوهش برای پی بردن به چگونگی و راه‌های تکامل جلبک‌ها و تبدیل آن‌ها به اولین گیاهان خشکی در جهان و ایران به جدیدترین روش‌ها و شواهد مطالعاتی از جمله اسپورهای اولیه، داده‌های ژنتیکی و ویژگی‌های فراساختاری و بیوشیمیایی فیتوپلانکتون‌های دریایی ابتدایی و پیشرفته پرداخته شده است. گفتنی است که ظهور شواهد دیرین‌شناسی میکروفسیل‌های گیاهی بسیار زودتر از ماکروفسیل‌های گیاهی است و روش‌های گفته‌شده ابزار قدرتمندتری از دیرین‌شناسی ماکروفسیل‌های گیاهی هستند. نخستین گیاهان خشکی (گیاهان بدون آوند و آونددار) از اجداد جلبک‌های سبز کاروفیسه‌آ و احتمالاً گیاهان خزه‌مانند[11] مشتق شدند (استیمنس و همکاران[12]، ۲۰۰۹). خزه‌گیان، رده‌ای از گیاهان فاقد آوند هستند که ریشه، ساقه، برگ و بافت‌های آوندی ندارند و به همین دلیل در محل‌های مرطوب زندگی و رشد می‌کنند. این گیاهان برخلاف نهان‌زادان آوندی و گیاهان دانه‌دار که از رویش تخم حاصل می‌شوند، از رشد اسپور به‌وجود می‌آیند. خزه‌گیان خود به سه گروه تقسیم می‌شوند که عبارت‌اند از: ۱. خزه‌ها، ۲. جگرواش‌ها؛

۳. شاخوشان (قهرمان، ۱۳۸۳؛ تراورس[۱۳]، ۲۰۰۷). این گیاهان از آرکگونیات‌ها و اجداد کورموفیت‌هایی همچون سرخسیان به شمار می‌روند و ساختار آن‌ها از ساختار نهان‌زادان آوندی ساده‌تر است (قهرمان، ۱۳۸۳).

## سازش‌های اولین گیاهان خشکی

شرایط زندگی روی زمینی که اولین گیاهان خشکی اشغال کردند، بسیار دشوار بوده است به‌طوری که تابش خورشید بسیار شدید، میزان بارندگی بسیار کم بوده و خاک، خیلی کم تولید می‌شده است. از این رو گیاهانی که می‌خواستند روی این خشکی رشد و نمو کنند، می‌بایست سازگاری لازم را با این شرایط داشته باشند. بنابراین در این شرایط دشوار از بین گیاهان، خزه‌ها و شبه‌خزه‌ها اولین گیاهانی بودند که با این شرایط، البته در محیط‌های مرطوب‌تر سازش یافتند (کیان‌مهر، ۱۳۸۳).

## روند پیدایش و تکامل گیاهان خشکی

چگونگی پیدایش و تکامل گیاهان خشکی به ترتیب از پیچیده‌تر شدن جلبک‌ها تا خزه‌گیان، لیکوپودها، سرخس‌ها و گیاهان عالی امروزی (بازدانگان و نهان‌دانگان) ادامه داشته است (ادواردز[۱۴]، ۲۰۰۱). جلبک‌های سبز نوع کلروفیت از ۱۸۰۰ میلیون سال قبل پدید آمدند و اولین گیاهان خشکی (خزه‌گیان) نیز براساس شواهد پالینولوژیکی و در حدود ۴۷۰ میلیون سال پیش (اردویسین میانی) پدیدار گشتند. (ولمان وگری[۱۵]، ۲۰۰۰؛ رابینستن و همکاران[۱۶]، ۲۰۱۰؛ موچیدلوفسکا و همکاران[۱۷]، ۲۰۱۱). نهان‌زادان آوندی در ۴۲۰ میلیون سال قبل (سیلورین پسین) تنوع یافتند و در دورهٔ دونین به‌طور گسترده روی خشکی، اجتماعاتی را به‌وجود آوردند (راتول و همکاران[۱۸]، ۱۹۸۹).

تنوع تکاملی گیاهان بعد از دونین نیز ادامه یافت و اغلب بازدانگان به‌ویژه مخروطیان در کربنیفر بالایی ظاهر شدند. همچنین بیشتر گروه‌های گیاهی در پدیدهٔ انقراض پرمو- تریاس با وجود تغییر ساختار کلی، بدون آسیب باقی ماندند. پیدایش نهان‌دانگان در ژوراسیک - کرتاسه بوده و در ترشیری شکوفا شده است (تراورس، ۲۰۰۷).

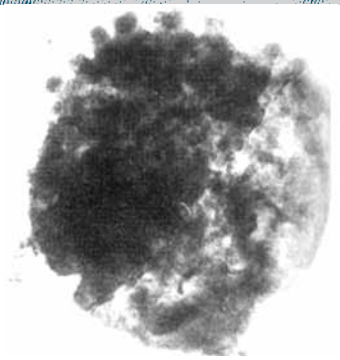
## روش‌ها و شواهد مطالعاتی در چگونگی و راه‌های ورود گیاهان به خشکی

الف) داده‌های دیرین‌شناسی ماکروسکوپی و میکروسکوپی در مورد منشأ گیاهان خشکی

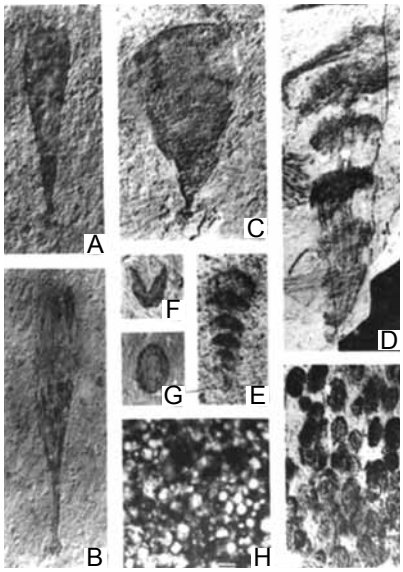
دیرین‌شناسی مربوط به جلبک‌ها: ارتباط بین جلبک سبز و گیاهان خشکی از زمان داروین و ظهور تفکر تکاملی و تبارشناختی تاکنون برای زیست‌شناسان روشن بوده است. جلبک‌ها از زمان مزوپروتروزوئیک تاکنون حضور داشتند. برای مثال می‌توان به نوعی جلبک سبز ابتدایی به نام کامپانیسفارآگیگانته[۱۹] (شکل ۱) از راستهٔ ولوکالس[۲۰] (به سن نئوپروتروزوئیک پسین) و نیز نوعی جلبک سبز پیشرفته‌تر (شاخه‌شاخه) به نام کونگیگیفیتون ارکتا[۲۱] متعلق به ۵۵۰ میلیون سال قبل از سازند دوشانتو چین (دینگ و همکاران[۲۲]، ۱۹۹۶) اشاره کرد. همچنین از یک لایهٔ سیاه فسفریتی در طبقات نئوپروتروزوئیک چین، اَشکال ماکروسکوپی مربوط به تالوفیت‌ها یا جلبک‌های مگاسکوپیک[۲۳] گزارش شده است (شکل ۲). (یوآن چون لای و همکاران[۲۳]، ۱۹۸۸).

رده‌بندی جلبک سبز و ایمبریوفیت‌ها (گیاهان بدون آوند و آوندار) هنوز به‌طور فعال در حال انجام است، اما در کل این نظریه بیشتر مورد قبول است که ایمبریوفیت‌ها[۲۴] از جلبک‌های سبز کاروفیسه‌آ (کارال‌ها) مشتق شدند (کارول و همکاران[۲۵]، ۲۰۰۱؛ کویی و همکاران[۲۶]، ۲۰۰۶). این بررسی‌ها نشان می‌دهند که جگرواش‌ها یا هپاتیک‌ها در قاعدهٔ دودمان ایمبریوفیت‌ها قرار دارند (کویی و همکاران، ۲۰۰۶) و در واقع کارال‌ها و ایمبریوفیت‌ها به ترتیب در ۸۰۵ و ۴۳۸/۸ میلیون سال قبل پدید آمدند (ماگالون و همکاران[۲۷]، ۲۰۰۹).

همانگونه که در شکل ۴ دیده می‌شود، اولین اجتماعات اسپورهای اولیه در زمان خلانورنین (اردویسین میانی) پدید آمدند. در این نمودار که توسط ولمان و همکاران (۲۰۰۰) تهیه کرده‌اند، تغییرات فراوانی انواع اسپورهای اولیه را می‌توان دید. برای مثال اسپورهای اولیهٔ موناد، دیاد و

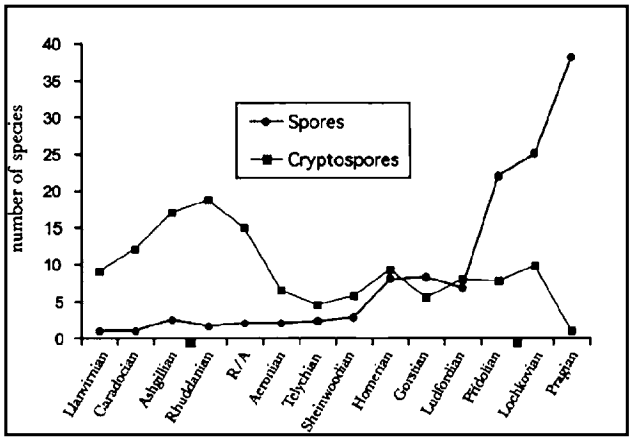


شکل ۱: جلبک سبز به نام کامپانیسفارآگیگانته آمتعلق به سازند دوشانتو به سن نئوپروتروزوئیک پسین (دینگ و همکاران، ۱۹۹۶)

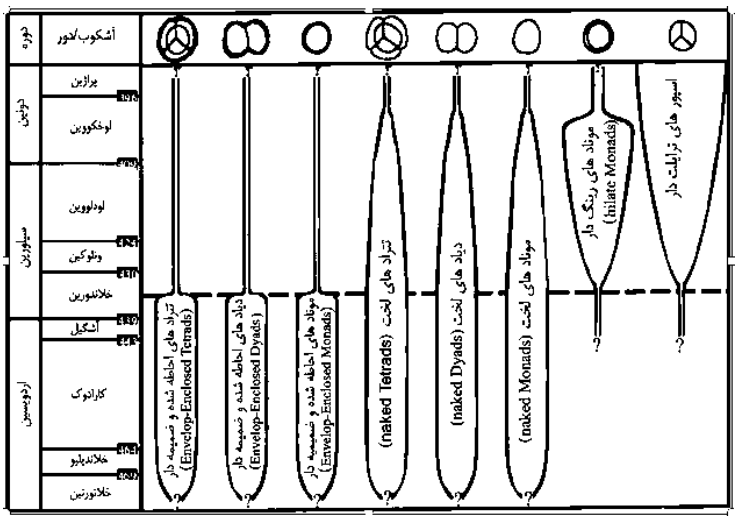



شکل ۲: مجموعه تالوفیت‌های نئوپروتروزوئیک یا جلبک‌های مگاسکوپیک از چین یوآن چون لای و همکاران، ۱۹۹۸)

**نحوهٔ پیدایش و تکامل گیاهان خشکی به ترتیب از پیچیده‌تر شدن جلبک‌ها تا خزه‌گیان، لیکوپودها، سرخس‌ها و گیاهان عالی امروزی (بازدانگان و نهان‌دانگان) ادامه داشته است**




شکل ۳: تنوع گونه‌های کریپتواسپور و اسپورهای متعلق به گیاهان خشکی (ایمبریوفیت‌ها، گیاهان آونددار و بدون آوند) در آشکوب‌های زمین‌شناسی (از اردویسین پیشین تا دونین پیشین) (آشکوب R/A تنوع این گونه‌ها در مرز رودانین - آئرونین [سیلورین پیشین] را نشان می‌دهد) (استروتر، ۲۰۰۵)




شکل ۴: گسترش چینه‌شناسی انواع اسپورهای اولیه و اسپورهای مربوط به اولین گیاهان خشکی (ولمان و گری، ۲۰۰۰)

تتراد لُخت[۲۹] و همچنین حلقه یا پوشش‌دار[۳۰] در خلانورنین (اردویسین میانی) به‌وجود آمدند و تا آشگیل[۳۱] (اردویسین پسین) رفته‌رفته بر فراوانی آن‌ها افزوده شده است. اما در خلاندورین (سیلورین پیشین) تحول عظیمی در فراوانی اسپورها رخ داده است به‌طوری که فراوانی اسپورهای اولیهٔ موناد، دیاد و تتراد پوشش‌دار به حداقل ممکن رسیده است، در حالی که فراوانی اسپورهای اولیهٔ لخت ادامه یافته تا اینکه در دونین میانی از میزان آن‌ها کاسته شده است.

ب) روند پیدایش گیاهان براساس مطالعات ژنتیکی و ویژگی‌های فراساختاری و بیوشیمیایی

کارول و همکاران (۲۰۰۱) نیز جلبک‌های کاروفیت و گیاهان خشکی را با آنالیزهای مولکولی مورد بررسی قرار دادند و دیاگرام زیر را طراحی کردند (شکل ۵).

موچیدلوفسکا و همکاران (۲۰۱۱) نیز براساس ویژگی‌های فراساختاری و بیوشیمیایی دیوارهٔ آکریتارک[۳۲]های پیشرفته (امروزی)، به خویشاوندی آن‌ها با جلبک‌های پیشرفته پی بردند (شکل ۶). در این بررسی مشخص شد که جلبک‌های سبز نوع کلروفیت در ۱۸۰۰ میلیون سال قبل پدید آمدند و سه راستهٔ پراسینوفیسه‌ها، کلروفیسه‌ها و اولوئوفیسه‌ها به ترتیب در ۱۶۵۰، ۱۴۵۰ و ۹۵۰ میلیون سال قبل ظاهر شدند. این بررسی‌ها نشان دادند که زمان به‌دست آمده به این روش با زمان‌های تعیین‌شده به روش مولکولی و شواهد فسیلی متفاوت است و آن‌ها زمان قدیمی‌تری را نشان می‌دهند.

## آشنایی با رده‌بندی ریختاری اسپورهای اولیه

ریچاردسون (۱۹۹۶) اسپورهای اولیه را براساس ریخت‌شناسی به سه دستهٔ زیر تقسیم کرد:

### ۱. مونادها

این گروه از اسپورهای اولیه به‌صورت تک هستند و به همین دلیل به آن‌ها موناد یا منفرد می‌گویند.

الف) مونادهای رینگ‌دار[۳۳] (شکل ۷، a).

ب) مونادهای بدون رینگ[۳۴] (شکل ۷، b و c).

### ۲. دیادها

این‌گونه اسپورهای اولیه از دو اسپور تشکیل شدند و به همین دلیل به آن‌ها دیاد یا دوتایی می‌گویند. این گروه از اسپورهای اولیه براساس نحوهٔ اتصال خود به انواع زیر تقسیم می‌شوند:

الف) دیادهای غیرمتصل: دیادهایی هستند که سطح اتصال بین دو اسپور تشکیل‌دهندهٔ آن وجود ندارد که به آن‌ها دیادهای دروغین نیز گفته می‌شود، مانند پسیودودیادوسپورا پتاتوس[۳۵] (شکل ۷، d).

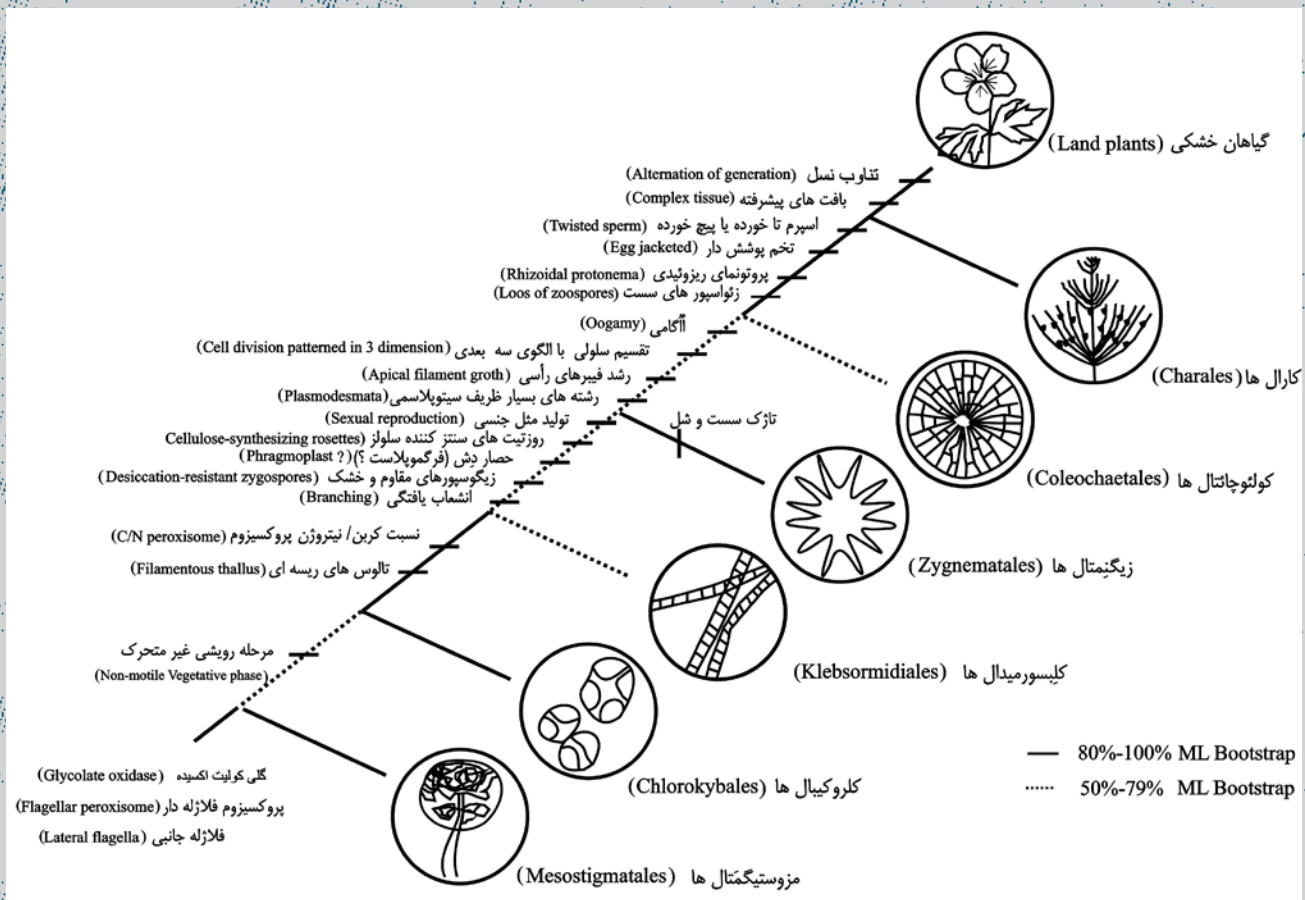
ب) دیادهای واقعی متصل: این دیادها دارای خط اتصال کاملاً مشخص و دیادهای واقعی هستند، مانند سجسترسپورا روگوسا[۳۶] (شکل ۷، e).

ج) دیادهای واقعی سست و متصل: دیادهایی هستند که خط اتصال آن‌ها ضعیف است. این‌گونه دیادها نیز واقعی هستند، مانند دیادوسپورا موروسدنسا[۳۷] (شکل ۷، f).

### ۳. تترادها

این گروه، اسپورهای اولیه‌ای را دربرمی‌گیرد که از چهار اسپور تشکیل شدند.

**برای نخستین بار در ایران به‌منظور آشنایی بهتر با رده‌بندی ریختاری اسپورهای اولیه، مطالعهٔ پالینولوژیکی سازند اَبَرسَج (هم‌ارز سازند قِلّی، اردویسین پسین) در شمال باختری شهرستان شاهرود، مورد توجه قرار گرفت**




شکل۵: تکامل جلبک‌های کاروفیت و گیاهان سبز خشکی براساس آنالیزهای مولکولی (کاول و همکاران، ۲۰۰۱).

به همین دلیل به آن‌ها تتراد یا چهارتایی می‌گویند و بر مبنای خط اتصال، به انواع زیر تقسیم می‌شوند:

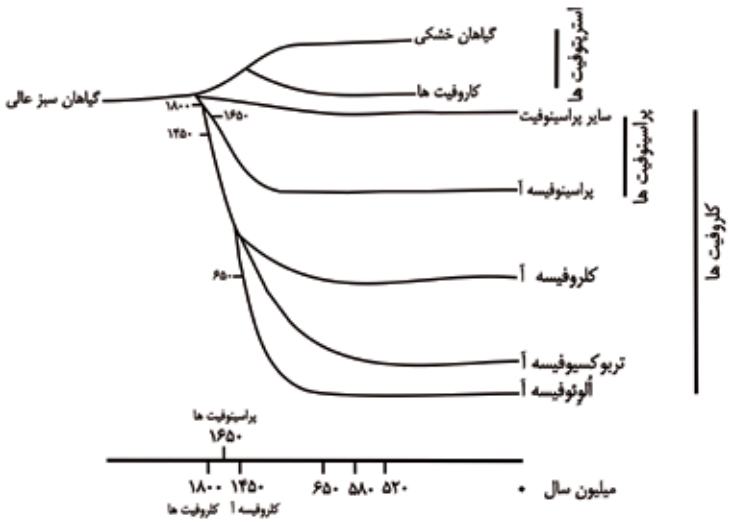
الف) تترادهای غیرمتصل: این تترادها خط اتصال ندارند، مانند چیلوتتراس کالدونیکا[38] (شکل۷،l).

ب) تترادهای کاملاً متصل: همان‌طور که از اسم آن‌ها پیداست در این نوع تترادها، اسپورها کاملاً به هم متصل‌اند و خط اتصال بسیار مشخص دارند، مانند تتراهدرالتس مدیننسیس[39] (شکل۷، h).

ج) تترادهای سست، ولی متصل: در این‌گونه تترادها، اسپورها به‌صورت ضعیف در کنار هم قرار دارند. بنابراین خط اتصال در آن‌ها ضعیف است، مانند ریموسوتتراس پرابلماتیکا[40] (شکل۷، g).

## نتایج

مطالعات دیرینه‌شناسی و ژنتیکی انجام‌شده نشان می‌دهند که نخستین گیاهان خشکی از جلبک‌های سبز نوع کاروفیت متعلق به راستهٔ کالئوچتال‌ها و کارال‌ها از زمان نئوپروتروزوئیک منشأ گرفتند. نخستین گیاهان سبزی که روی خشکی ظاهر شدند، خزه‌گیان



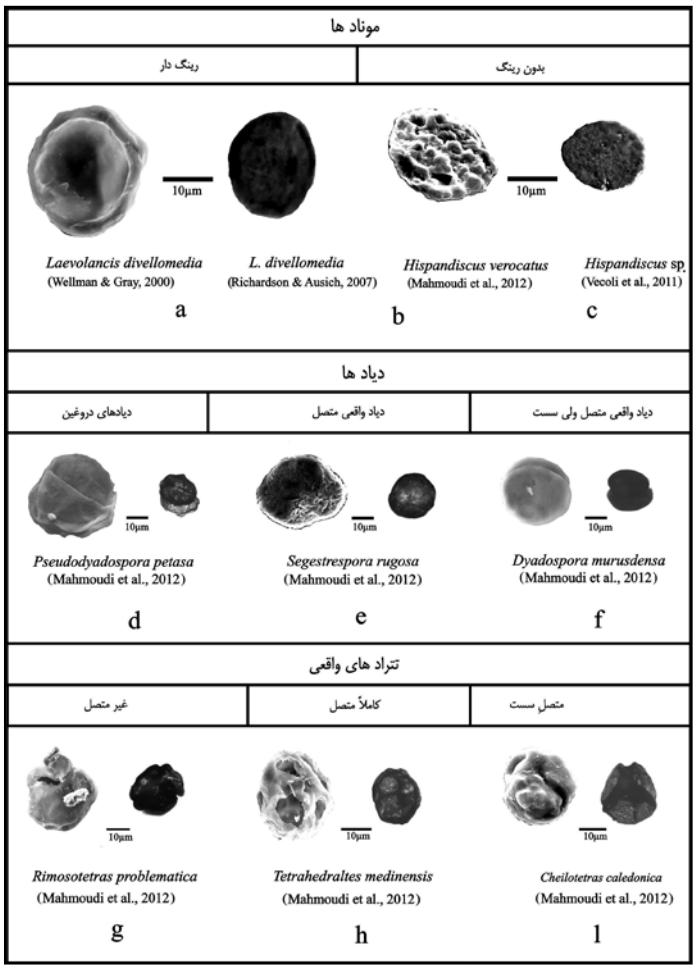

شکل۶: نمودار مربوط به روند تکامل گیاهان خشکی از جلبک‌های سبز نوع کاروفیت (موچیدلوفسکا و همکاران، ۲۰۱۱)

بودنـد. قدیمی‌تریـن اجتماع اسپورهای اولیه‌شاخص‌متعلق به این گیاهان ابتدایی، به سن

خلانورنین (اردویسین میانی) هستند. برای نخسـتین‌بار در ایران به‌منظور آشـنایی بهتر با

رده‌بندی ریختاری اسـپورهای اولیـه، مطالعـهٔ پالینولوژیکی سازند اَبَرسَج (هم‌ارز سازند قِلّی،

اردویسـین پسـین) در شـمال باختری شهرسـتان شـاهرود، مورد توجه قرار گرفت.




شکل۷: رده‌بندی ریختاری اسپورهای اولیه (ریچاردسون، ۱۹۹۶) با استفاده از تصاویر الکترونی و نوری: موناد (a، b و c) دیاد (d، e و f) و تتراد (g، h و l) از مناطق مختلف دنیا a و c از عربستان و b و d تا l از ایران)

## منابع


۱. قهرمـان. ا. (۱۳۸۳)، *کورموفیت‌هـای ایـران* (سیسـتماتیک گیاهی)، ویراسـت دوم، تهران: مرکز نشر دانشگاهی.

۲. کیان مهر، ه. (۱۳۸۳)، *تنوع وتکامل گیاهان خشکی*، مشهد: انتشارات دانشگاه فردوسی

۳. محمودی، م. (۱۳۹۰)، «بررسـی دیرین جغرافیای مغناطیسـی لایه‌های آتش‌فشـانی سازند اَبَرسَج (قِلّی) و سلطان میدان و پالینولوژی لایه‌های دربرگیرندهٔ آن در شمال خاوری شاهرود»، پایان‌نامهٔ کارشناسی ارشد، تهران: پژوهشکدهٔ سازمان زمین‌شناسی کشور.

4. Edwards, D. Wellman, C. H., 2001. “Embryophytes on land: The Ordovician to Lochkovian (Lower Devonian) Record”, p. 3–28. In: Plants Invade the Land: Evolutionary and Environmental Perspectives, P. G. Gensel and D. Edwards (eds.),. Columbia University Press, New York.

5. Magallón, S., Hill, K.W., 2009. “Land Plants (Embryophyta)”. p. 133-137, In: Hedges, S.B., and Kumar, S. (eds.), The Timetree of Life. Oxford University Press, New York.

6. Moczydlowska, M., Landing, E., Zang, W., Palacios, T., 2011. “Proterozoic phytoplankton and timing of Chlorophyte algae orgins”. Palaeontology. 54, p. 721-733.

7. Playford, G. Dettmam, M. E., 1996. “Spores”, p. 227–260, In: Jansonius, J. McGregor, D. C. (eds.), Palynology: Principles and Applications. American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation, College Station, Texas. Vol. 1.

8. Qiu, Y. L., Lia, L., Wanga, B., Chend, Z., Knoope, V., Groth-Maloneke, M., Dombrovskaa,O., Leeb, J., Kentb, L., Restf, J., Estabrooka, G. F., Hendrya, T. A., -Taylora, W. T., Testab, C. M., Ambrosb, M., Crandall-Stotlerg, B., Duffh, R. G., Stechi, M., Freyi, W., Quandtj, D., Davisk, C. C., 2006. “The deepest divergences in land plants inferred from phylogenomic evidence”, PNAS, 103: 42, p. 15511–15516.

9. Richardson, J.B., 1996. “Chapter 18A. Lower and Middle Palaeozoic records of terrestrial palynomorphs. p. 555–574, In: Jansonius, J., and McGregor, D.C. (Eds.), Palynology: Principles and Applications. American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation, Houston.

10. Rothwell, G. W., Scheckler, S. E., Gillespie, W. H., 1989. “Elkinsia gen. nov., a Late Devonian gymnosperm with cupulate ovules”. Botanical Gazette, 150: 2, p. 170–189.

11. Rubinstein, C. V., Gerrienne, P., De la Puente, G.S., Astini, R.A., Steemans, P., 2010. “Early Middle Ordovician evidence for land plants in Argentina (eastern Gondwana)”. The New Phytologist. 188: 2, p. 365–369.

12. Steemans, P., 2000. “Miospore evolution from the Ordovician to Silurian”. Review of Palaeobotany and Palynology, 113: 1-3, p. 189–196.

13. Steemans, P., Le Hérissé, A., Melvin,J., Miller, M., Paris, F., Verniers, J. Wellman, C. H., 2009. “Origin and Radiation of the Earliest Vascular Land Plants”. Scienc, 324: 5925, p. 353–353.

14. Strother, P. K., 1991. “A classification scheme for the cryptospores”. Palynology, 15, p. 219 –236.

15. Strother, P.K., Al-Hajri, S.A., Traverse, A., 1996. “New evidence for land plants from the lower Middle Ordovician of Saudi Arabia”. Geology, 24: 1, p. 55–58.

16. Strother, P.K., Beck, J.H., 2000. “Spore-like microfossils from Middle Cambrian strata: expanding the meaning of the term cryptospore”. p. 413 – 424, In: Harley, M.M., Morton, C.M., Blackmore, S. (Eds.), Pollen and Spores: Morphology and Biology. Royal Botanic Gardens, Kew.

17. Traverse, A., 2007. “Paleopalynology”. second edition, Springer, Dordrecht, The Neetherland, 813p.

18. Wellman, C.H., Gray, J., 2000. “The microfossil record of early land plants”. Phil.Trans. R. Soc. Lond., 355: 1398, p. 717-732.

19. Wellman, C.H., Habgood, K., Jenkins, G. Richardson, J.B, 2000. “A new plant assemblage (microfossil and megafossil) from the Lower Old Red Sandstone of the Anglo–Welsh Basin: its implications for the palaeoecology of early terrestrial ecosystems”.Review of Palaeobotany and Palynology, 109: 3-4, p. 161–196.

20. Yuan Xun-lai, Li, J., Gao RuiJi, 1999. “A divers metaphyte assemblage from the Neoproterozoic black shales of south China, lethaia”. 32, p. 143-155.

21. Ding Lianfang, Li Yong, Hu Xiasong Xiao Yapang, Su Chumqian, Huang Jianch., 1996. “Sinian Miaohe Biota of China, Beijing”: Geological Publishing House. 30th International Feological Congrenss. p. 1–229


## پی‌نوشت‌ها

1.Bryophyate 2.Charophyte 3.Coleochaetales 4.Charales 5.Cryptospores 6.Llanvirnian 7.Morphological 8.Monad 9.Dyad 10.Tetrad 11.Bryophyte-like 12. Steemans et al 13. Traverse 14. Edwards 15. Wellman & Gray 16. Rubinstein et al 17. Moczydlowphs Ka et al 18. Rothwell et al 19. Campanis pharea gigantea 20. Vulvocales 21. Kongligiphyton erecta 22. Ding et al 23. Yuan Xun-lai et al 24. Embryophyte 25. Karol et al 26. Qui et al 27. Magallon et al 28. Strother 29. Naked 30. Envelope-enclosed 31. Ashgill 32. Acritarch 33. Laevolancis divellomedia 34. Hispandiscos Verrucatus 35. Pseudodyadas pora Petatus 36. segestres pora rugosa 37. Dyados pora murusdensa 38. Cheilotetras Caledonica 39. Tetrahedraletes medinensis 40. Rimosotetras problematica