



# System a evoluce vyšších rostlin

## Vyšší rostliny: vznik a hlavní znaky

### Petr Bureš



INVESTICE DO ROZVOJE VZDĚLÁVÁNÍ

# **Vyšší rostliny: „laickýma očima“**

# Co k nim patří?

„land plants“ = suchozemské rostliny

## mechorosty



hlevíky  
jatrovky  
mechy

## kaprad'orosty



plavuně



nahosemenné



## krytosemenné



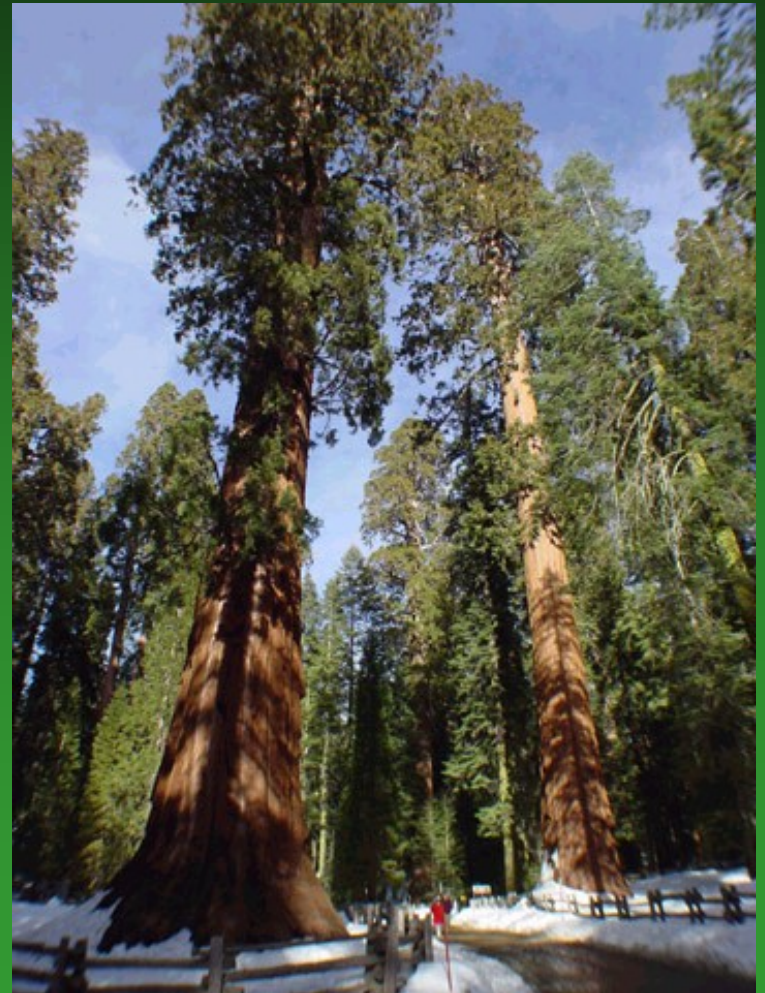
# Jak jsou velké?

**Velikostní variabilita vyšších rostlin** sahá od mm (např. u na hladině plovoucích okřehků) až po desítky metrů (např. vysoké gigantické stromy).

Wolffia arrhiza

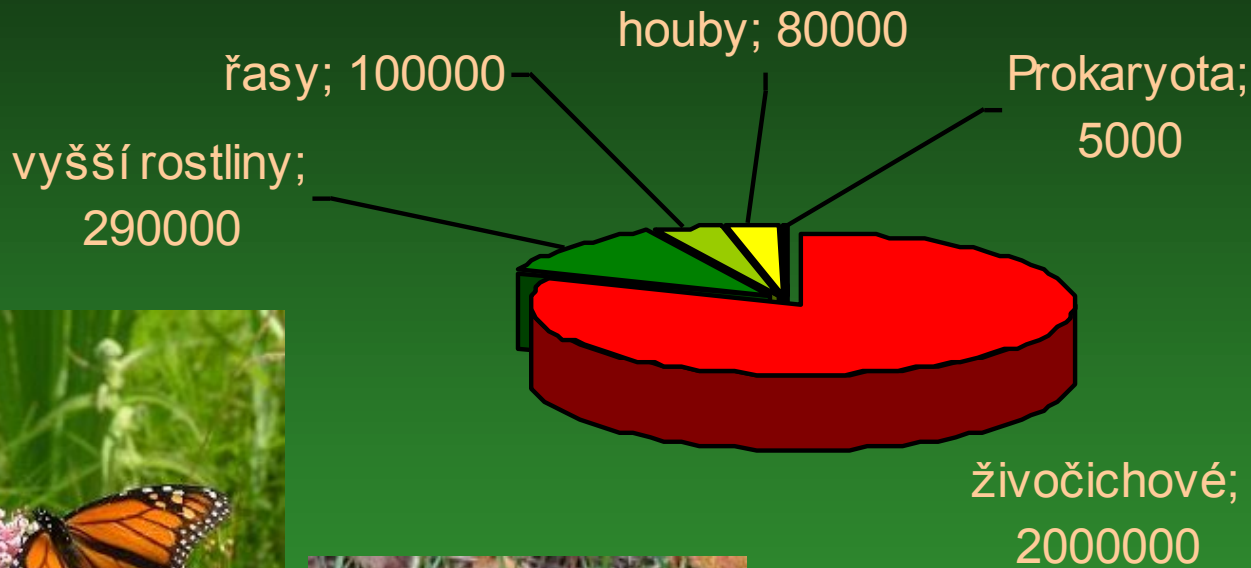


Virginia Tech Weed I.D. Guide

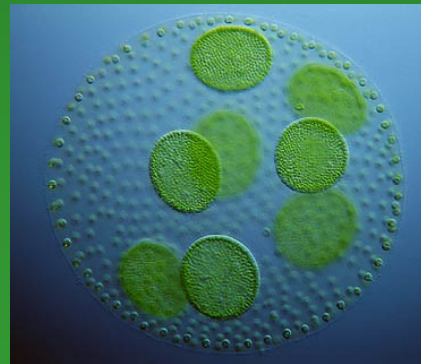


# Kolik jich je ?

Druhová diverzita vyšších rostlin: po živočiších nejbohatší  
- asi 290 tisíc druhů.



**velmi  
hrubé  
odhady,  
omezené  
úrovni  
poznání !**



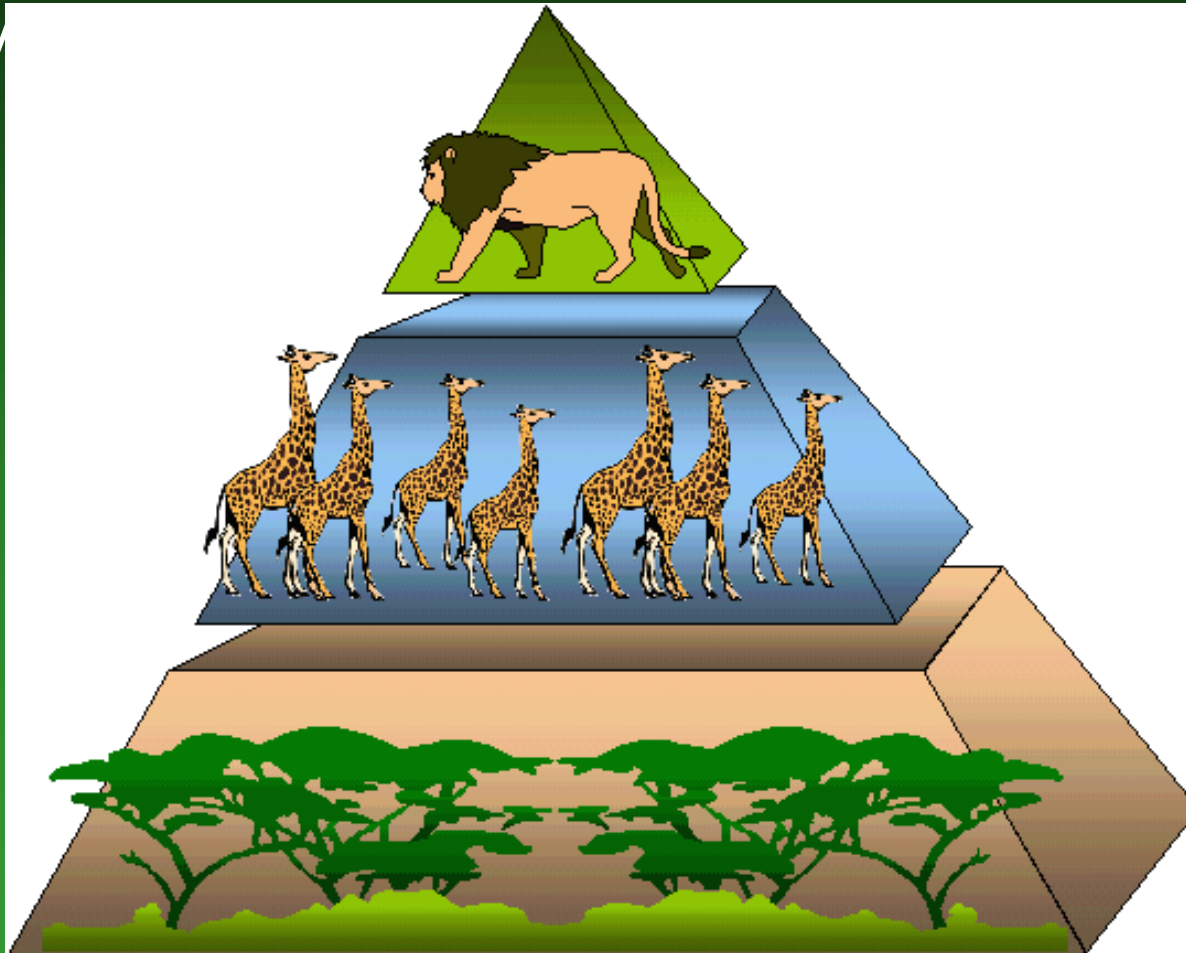
# Vztah k ostatním živým organizmům

Podíl na tvorbě biomasy: oproti živočichům mnohem vyšší. Vyšší rostliny tvoří kostru většiny ekosystémů zemského povrchu.



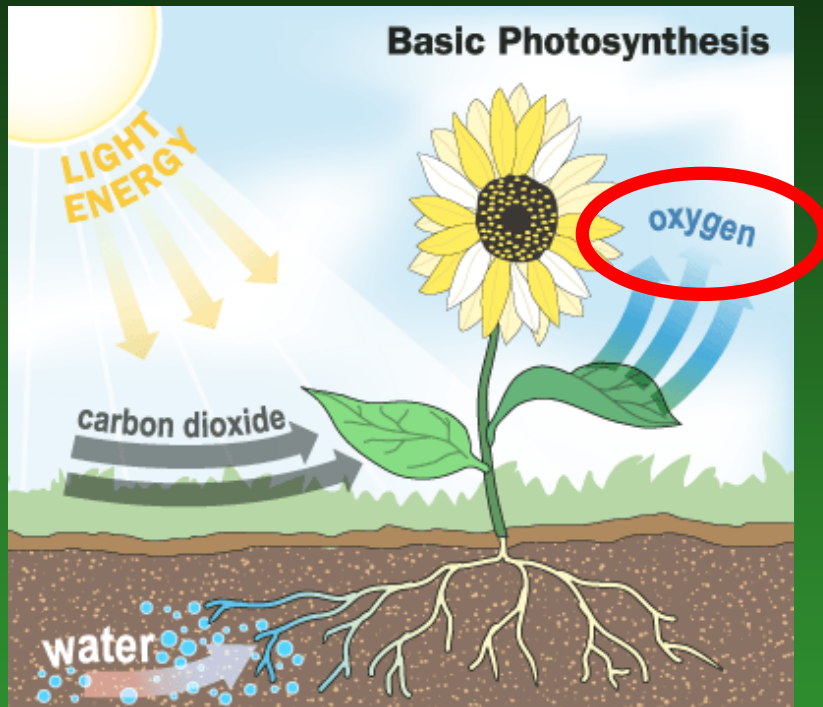
# Vztah k ostatním živým organizmům

**Základna potravní pyramidy.** Vyšší rostliny tvoří zdroje potravy býložravců, člověka a dalších členů potravní pyramidy



# Vztah k ostatním živým organizmům

Podíl vyšších rostlin na **tvorbě kyslíku** v atmosféře je zásadní.

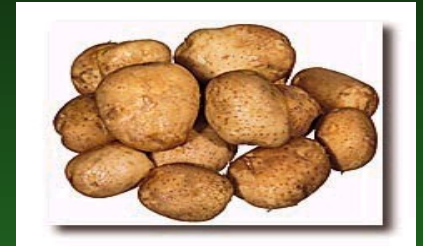


Na druhé straně vzrůst podílu kyslíku v atmosféře, vlivem řas a sinic, byl limitujícím faktorem terestrializace a tedy i vzniku vyšších rostlin a diverzifikace terestrických živočichů, především obojživelníků, plazů, savců a hmyzu.



# Význam pro člověka

V lidském životě a vývoji lidské civilizace hrají a hrály vyšší rostliny jednu ze základních rolí.



# **Vyšší rostliny: fylogenetické postavení**

# Rostliny ve stromu života

Strom života má tři imperia

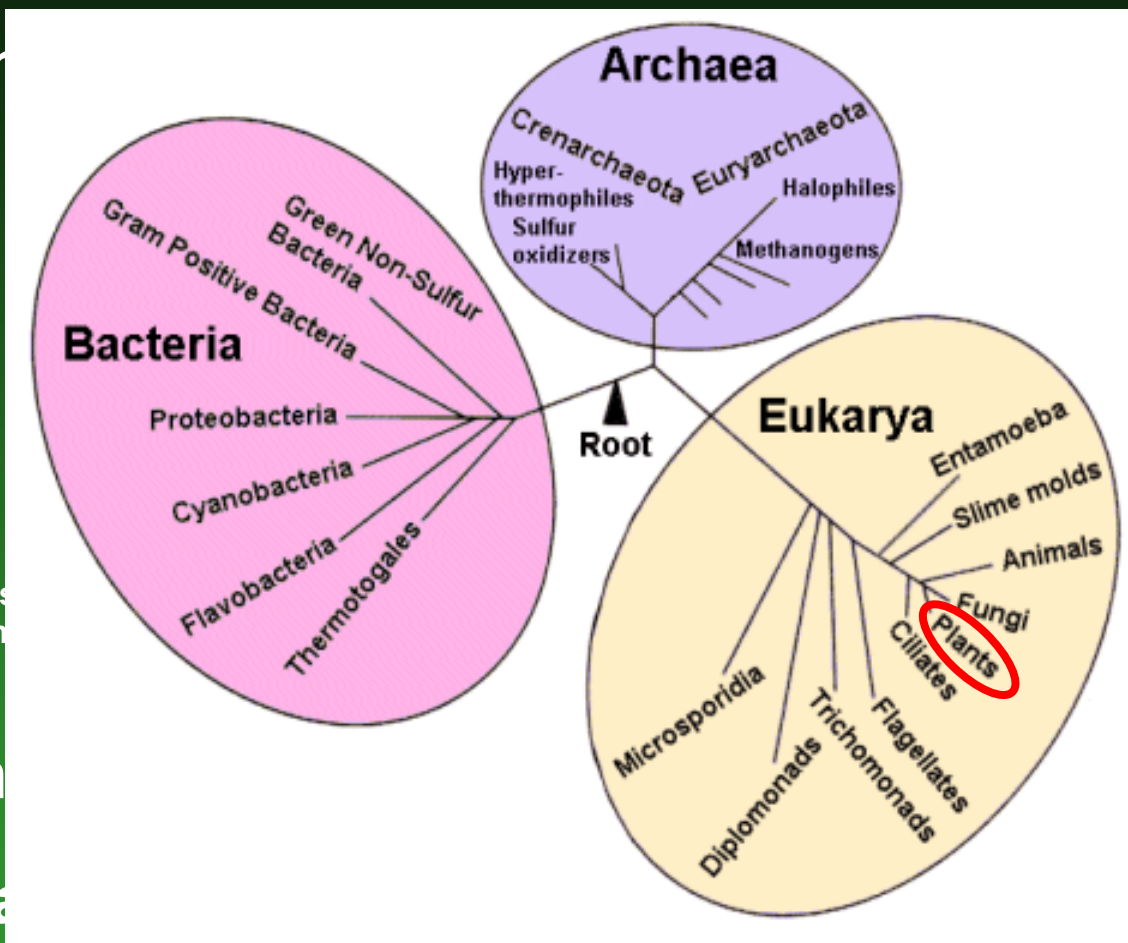
1. *Bacteria*

2. *Archaea*

3. *Eukarya*

Membránami ohraničené organely:  
mitochondrie, Golgiho aparát,  
endoplazmatické retikulum a jádro s chromosomy  
nuleoproteinovými strukturami organizujícím  
během mitózy

Rostliny (vč. vyšších  
patří do imperia *Eukarya*

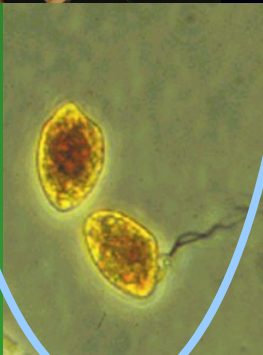
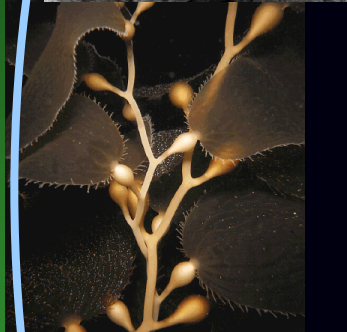
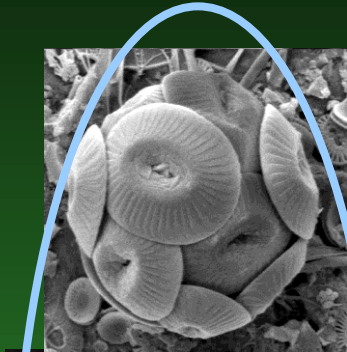
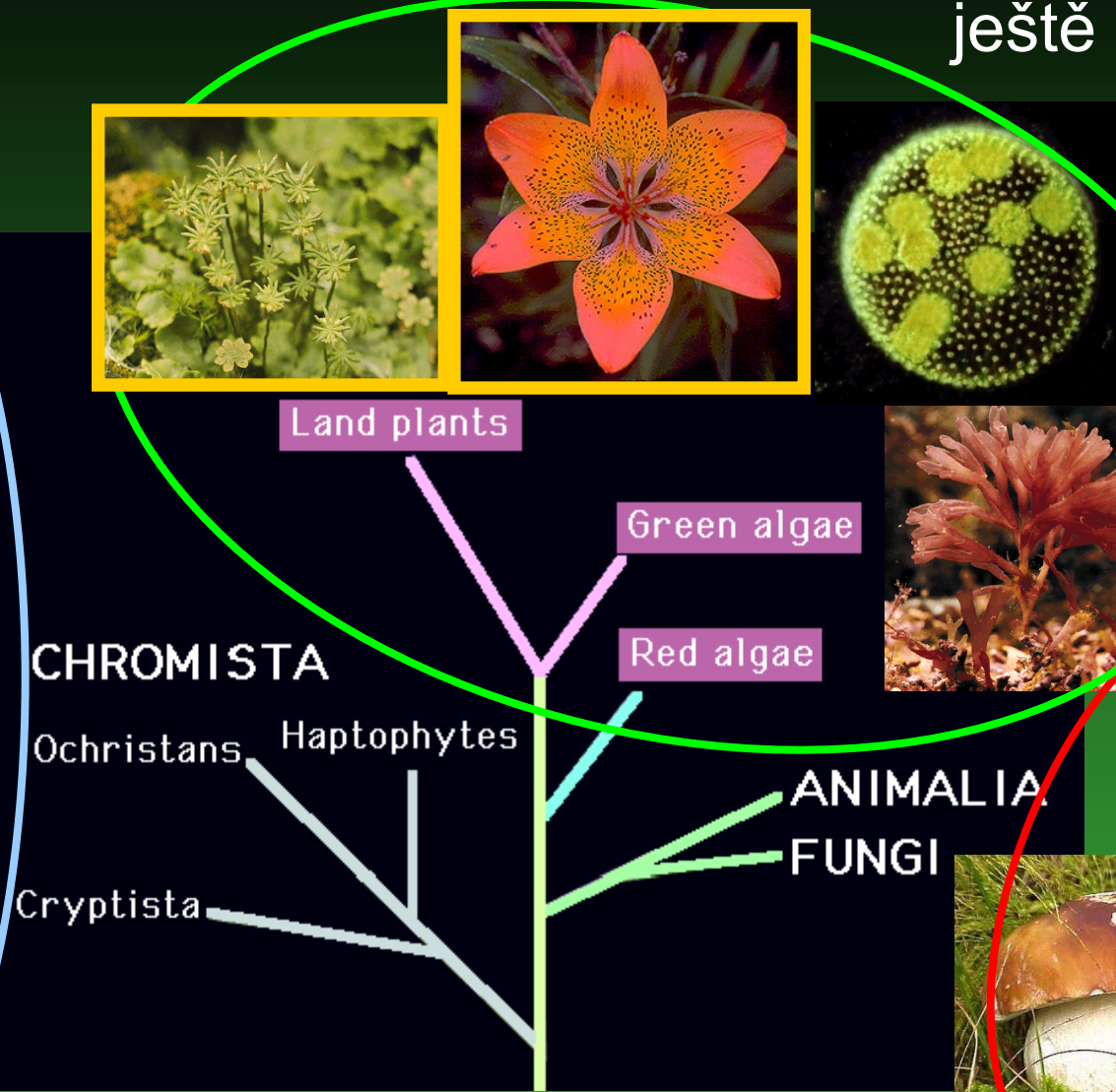


Spolu se zelenými řasami, ruduchami a glaukofyty patří vyšší rostliny do říše *Plantae*

# Imperium *Eukarya*, eukaryotní část stromu života, zahrnuje ještě další říše

## Říše *Chromista*

## Říše *Plantae*



skrytěnky, zlativky, hnědé řasy, rozsivky, ...



**Další 3 říše: Amoebozoa, Rhizaria, Excavata**

**Říše Opistoconta**

houby, živočichové

# Kdy vznikly rostliny?

Gigantické jednobuněčné řasy poprvé  
možná již před 2,1 mld. let



Science 10 July 1992:  
Vol. 257 no. 5067 pp. 232-235  
DOI: 10.1126/science.1631544

[< Prev](#) | [Table of Contents](#) | [Next >](#)

**Megascopic eukaryotic algae from the 2.1-billion-year-old neoauree iron-formation, Michigan**

TM Han and B Runnegar

*Grypania* = nejstarší fosílie řas ?



Recentní gigantické  
jednobuněčné zelené  
řasy *Acetabularia* a  
*Caulerpa*



# Kdy vznikly rostliny?

Multicelulární řasy poprvé před 1,2 mld. let

*Paleobiology*, 26(3), 2000, pp. 386–404

*Bangiomorpha pubescens* n. gen., n. sp.: implications for the evolution of sex, multicellularity, and the Mesoproterozoic/Neoproterozoic radiation of eukaryotes

Nicholas J. Butterfield

**Abstract.**—Multicellular filaments from the ca. 1200-Ma Hunting Formation (Somerset Island, arctic Canada) are identified as bangiacean red algae on the basis of diagnostic cell-division patterns. As

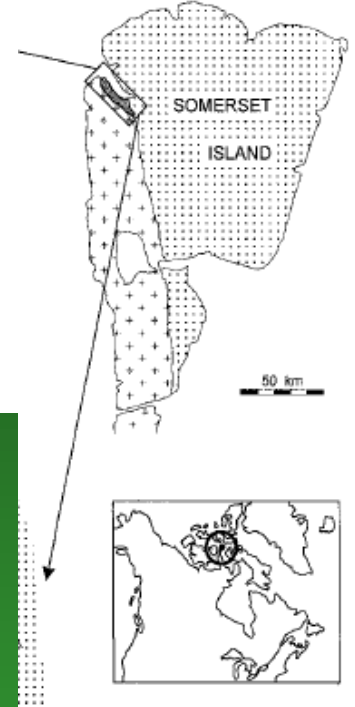


FIGURE 3. *Bangiomorpha pubescens* n. gen., n. sp. Thin-section identification and England Finder coordinates appear in parentheses. A, HUPC 63000 (HUST-1P, M-32). B, HUPC 62995 (HUST-1Q, O-45), paratype; note the hierarchically paired cells reflecting diffuse transverse intercalary cell division. C, HUPC 63001 (HUST-1Q, P-25); note the multiseriate portions of the filament, unaccompanied by filament expansion; scale as for A.

Recentní *Bangia*  
(*Rhodophyta*)

# Fylogenetický vztah k ostatním rostlinám

říše *Plantae* (*Archaeplastida*)

podříše *Biliphytobionta*

oddělení *Glaucophyta*  
oddělení *Rhodophyta*



Sesterská  
k zeleným  
rostlinám

podříše *Viridaeplantae* - zelené rostliny

vývojová linie: *Chlorophytae* - zelené řasy



vývojová linie: *Streptophytae*

vývojová větev *Charophytae* - parožnatky



vývojová větev *Bryophytae* - mechorosty



vývojová větev *Cormophytae* - cévnaté rostliny



Vyšší rostliny zahrnují dvě vývojové větve v podříši *Viridaeplantae*

# Fylogenetický vztah k ostatním rostlinám

říše *Plantae* (*Archaeplastida*)

podříše *Biliphytobionta*

**podříše *Viridaeplantae* (=Chlorobionta) - zelené rostliny**

**zelené řasy + parožnatky + vyšší rostliny**

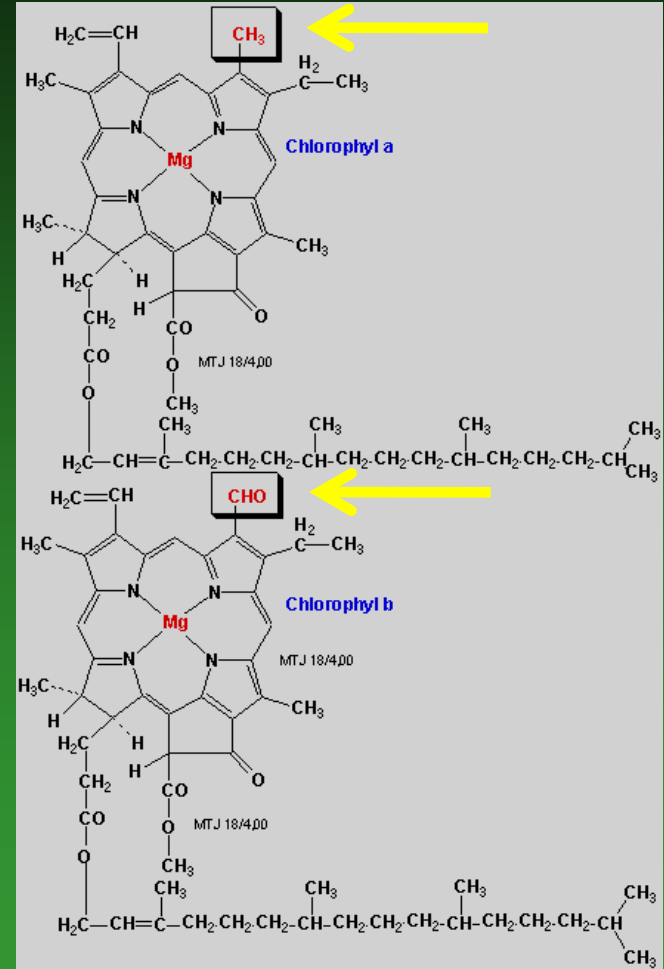
**hlavní znaky: (1) stavba chloroplastu,  
(2) zásobní a stavební polysacharidy,  
(3) rodozměna, (4) plasmodesmy**

Vyšší rostliny zahrnují dvě vývojové větve v podříši *Viridaeplantae*



# podříše *Viridaeplantae*

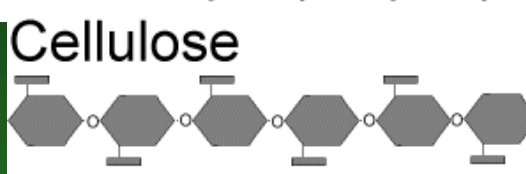
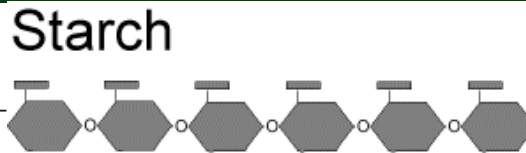
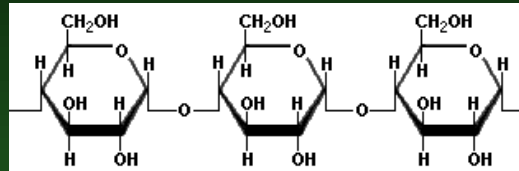
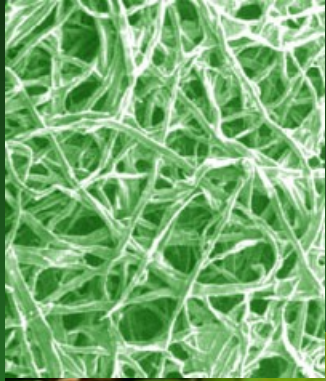
Vedle chlorofylu a navíc také (1) chlorofyl b (nikoli c, d nebo jen a)



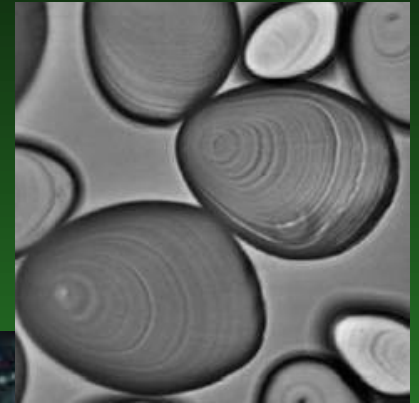
Výjimku tvoří nečetní paraziti, u nichž mohou tato barviva chybět

# podříše *Viridaeplantae*

**Polysacharidy:** (2) celulóza – tvořící mikrofibrilární strukturu (tl. 3 nm) buněčné stěny a (3) škrob – hlavní zásobní polysacharid



U škrobu glukóзовé jednotky spojeny vazbou v alfa 1,4 pozici u celulózy pak v beta 1,4 pozici



J. Orepüller

Celulózní exoskelet buňky = preadaptace na mnohobuněčnost a terrestrializaci !!!

# podříše *Viridaeplantae*

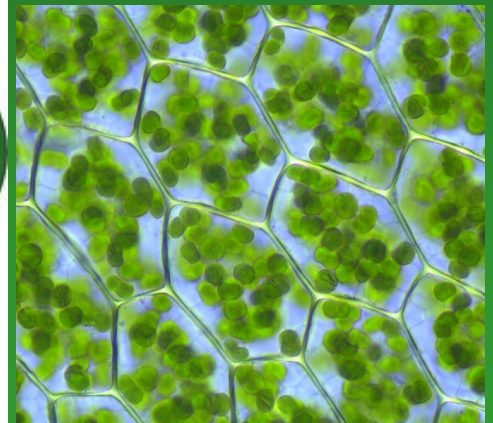
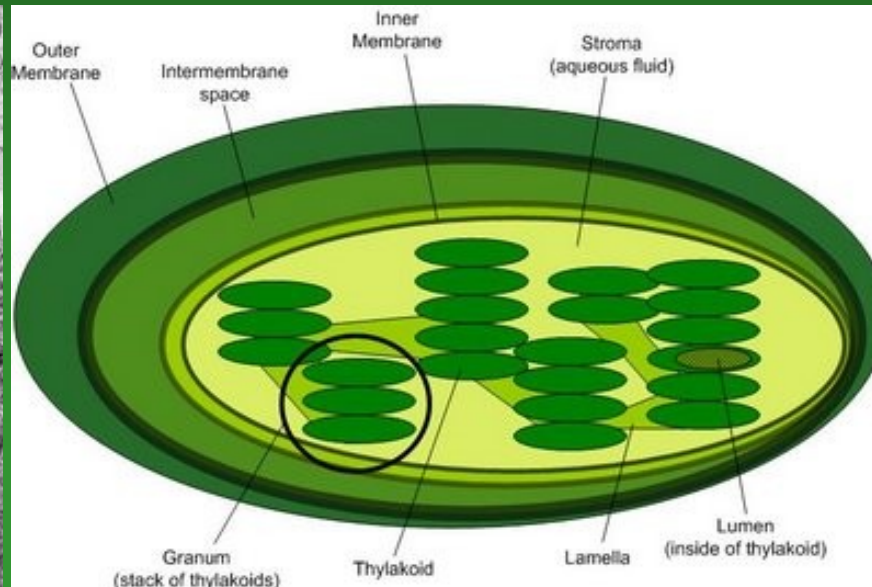
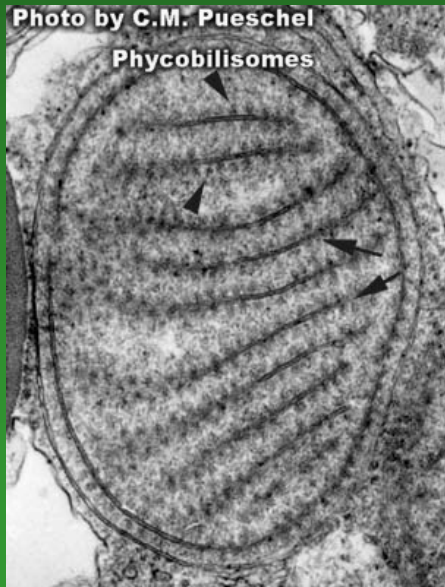
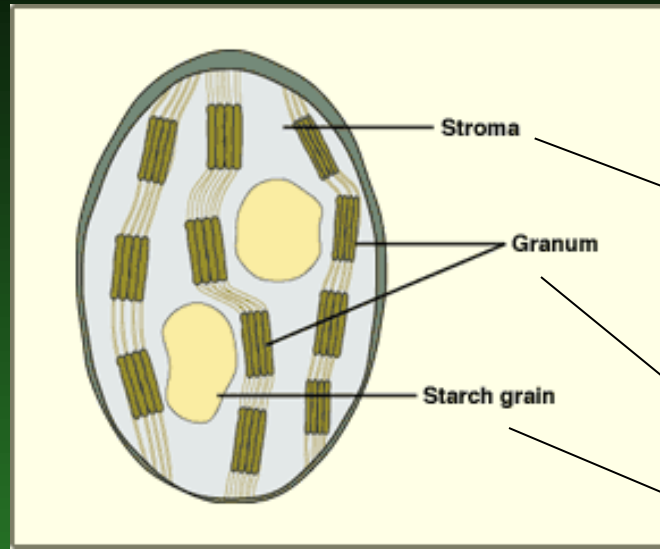
Chloroplasty obsahují

(4) škrobová zrna,

(5) tylakoidy vytvářející lamely a grana,

(6) NEmají fykobilizomy

(= kulovité bílkoviny na povrchu tylakoidů u ruduch, glaukofytů, popř. sinic)



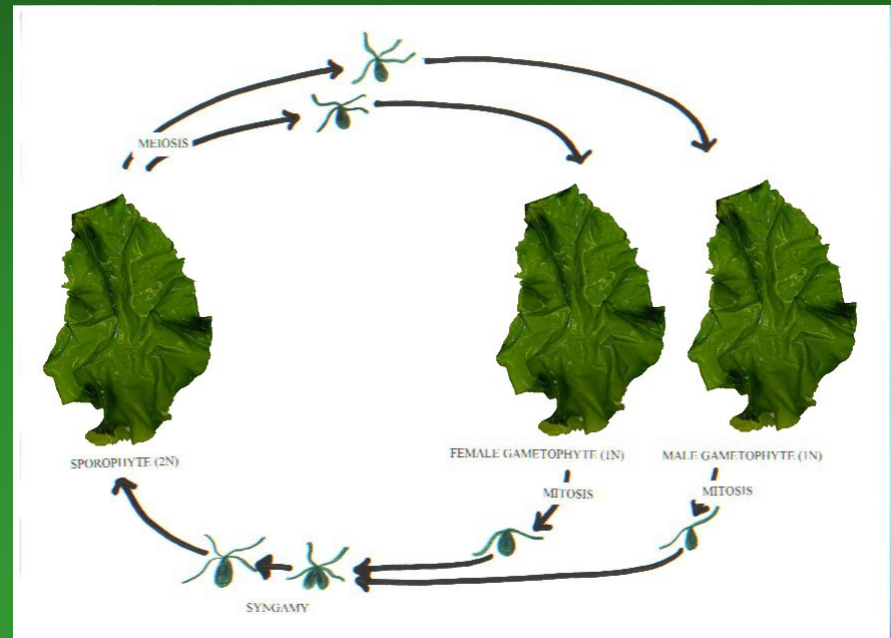
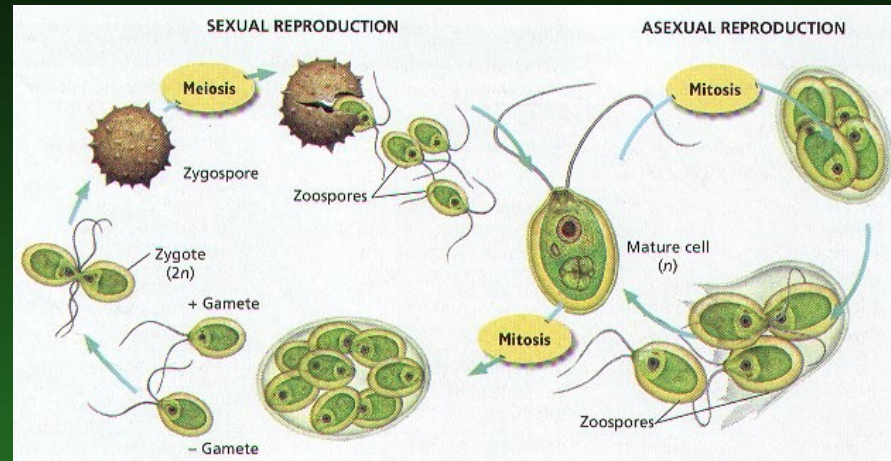
# podříše *Viridaeplantae*

## (7) Mají rodozměnu

Při které se jsou buď gamety stejnocenné nebo různé velikosti ale volné.

Zygota buď vytvoří zygospóru a pohyblivé zoospóry následnou meiozí, nebo může tvořit i diploidní stélku.

Ve streptophytní linii je oosféra chráněna v archegoniu

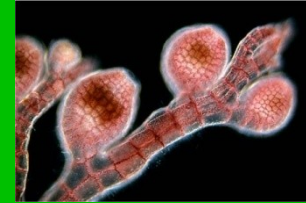


# Fylogenetický vztah k ostatním rostlinám

říše *Plantae* (*Archaeplastida*)

podříše *Biliphytobionta*

oddělení *Glaucophyta*  
oddělení *Rhodophyta*



podříše *Viridaeplantae* - zelené rostliny

vývojová linie: Chlorophytae - zelené řasy



vývojová linie: *Streptophytae*

parožnatky + vyšší rostliny

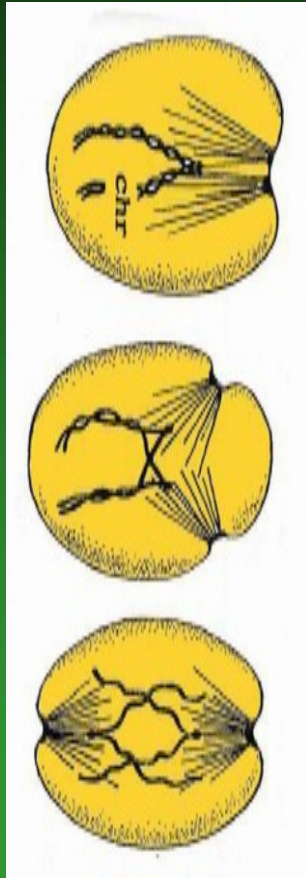
specifický průběh mitózy, cytokinéze i rodozměny

Vyšší rostliny zahrnují dvě vývojové větve v podříši *Viridaeplantae*

# vývojová linie: *Streptophytae*

## (1) Otevřená mitóza

uzavřená  
pleuromitóza

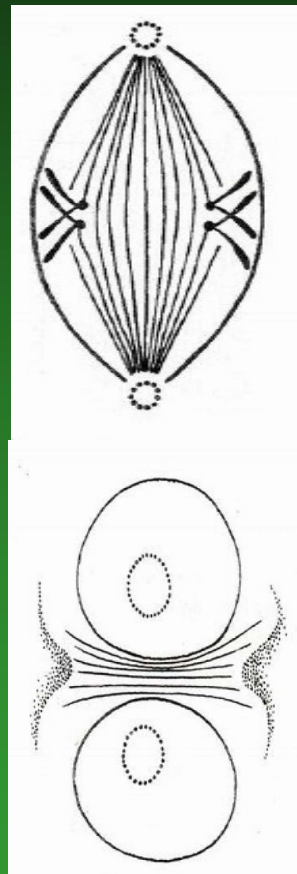


*Prasinophyceae,*  
*Ulvophyceae,*

jaderná  
membrána  
zůstává  
při mitóze  
zachovaná



částečně otevřená  
ortomitóza



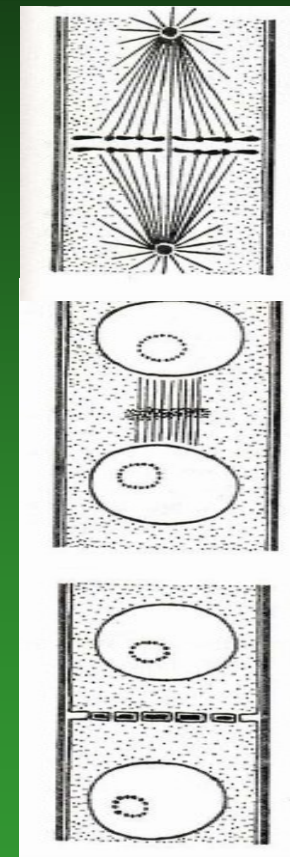
*Chlorophyta*

polární  
okénka s  
centriolami

fykoplast



otevřená  
ortomitóza



*Charophyceae* a vyšší  
rostliny

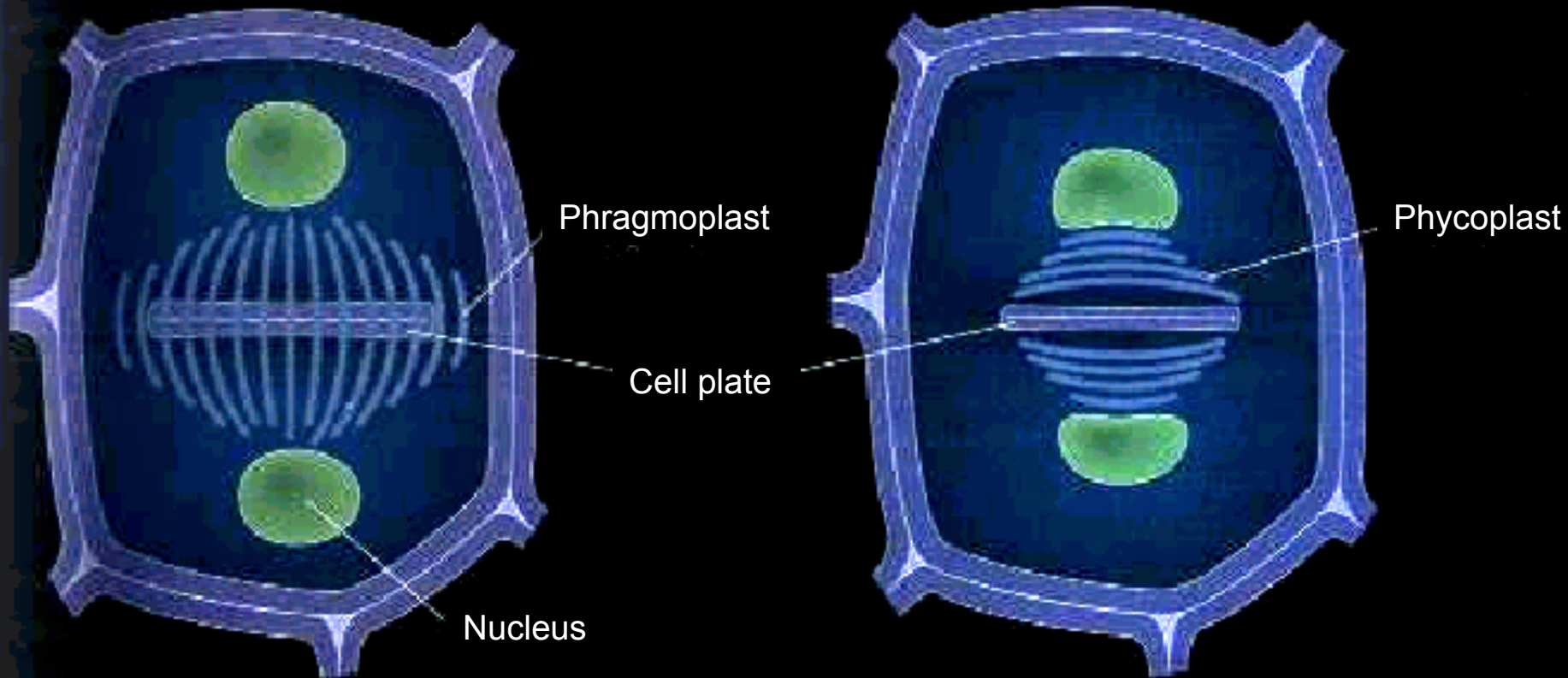
jaderná  
membrána  
se rozpouští  
na počátku  
mitózy

fragmoplast

buněčná  
destička

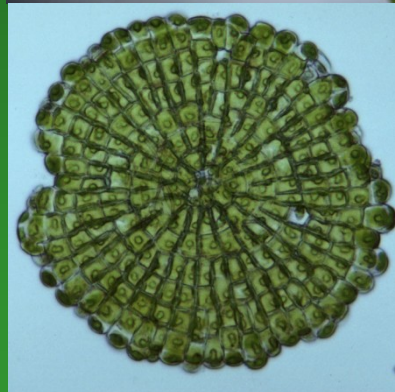
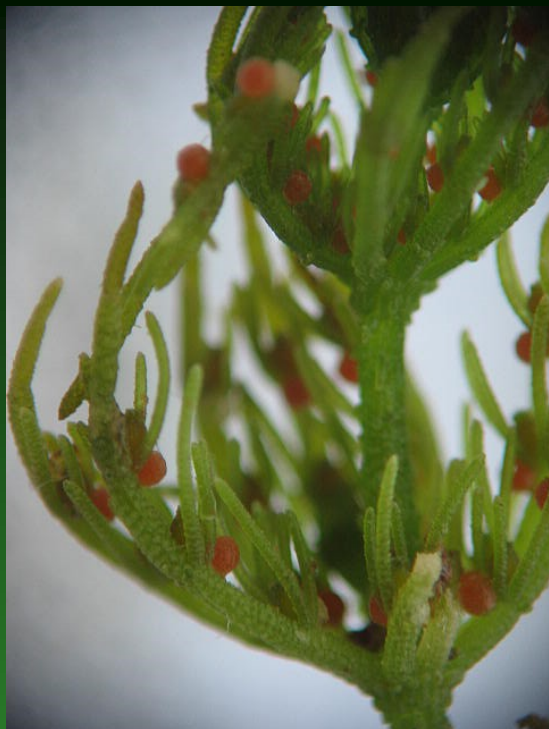
# vývojová linie: *Streptophytae*

Během cytokinézy se tvoří (2) fragmoplast



**Fykoplast a fragmoplast** = odlišně orientované mikrotubulární systémy, při cytokinězi se podílejí na vzniku buněčné stěny fykoplast - mikrotubuly kolmo na spojnici dceřinných jader; fragmoplast - mikrotubuly souběžně se spojnici dceřinných jader

# vývojová linie: *Streptophytae* (3) Mnohobuněčnost



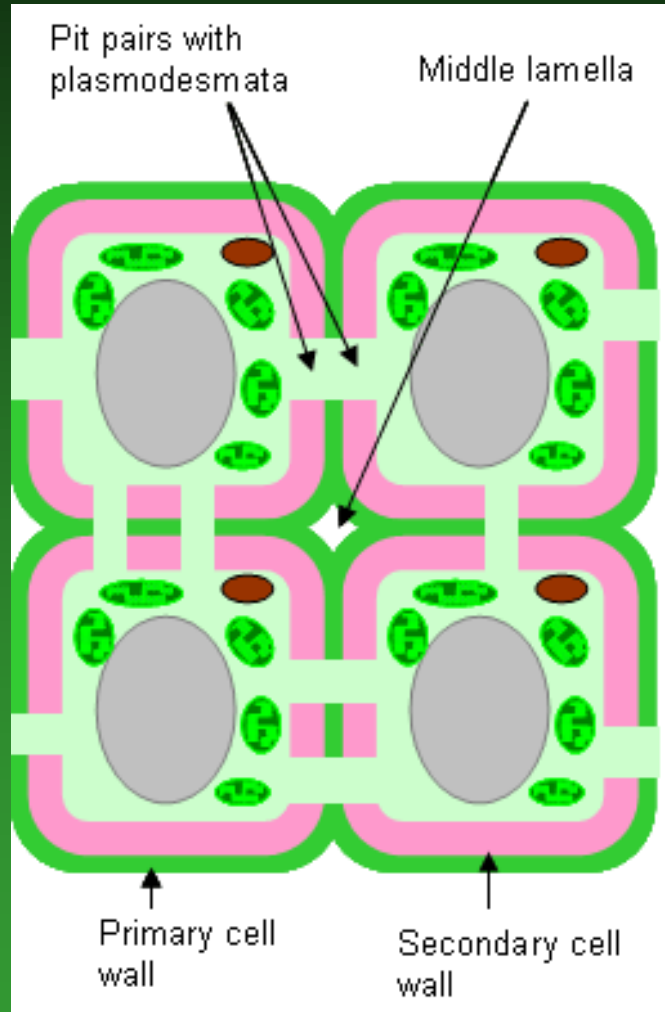
Mnohobuněčností se však vyznačují také mnozí zástupci hub či živočichů = nezávislý vícenásobný vznik mnohobuněčnosti v průběhu evoluce organismů v říších Opisthokonta, Plantae Chromista i v dalších skupinách



# vývojová linie: *Streptophytae*

## (4) plasmodesmata

Nejde jen o pasivní otvory. Průchod látek jimi je aktivně regulován. Prochází jimi také endoplazmatické retikulum. Průduchy je nemají.



# vývojová linie: *Streptophytae*

(5) Oogamie = samičí gameta - oosféra je nepohyblivá, samčí je menší a pasivně nebo aktivně se k oosféře dostává.

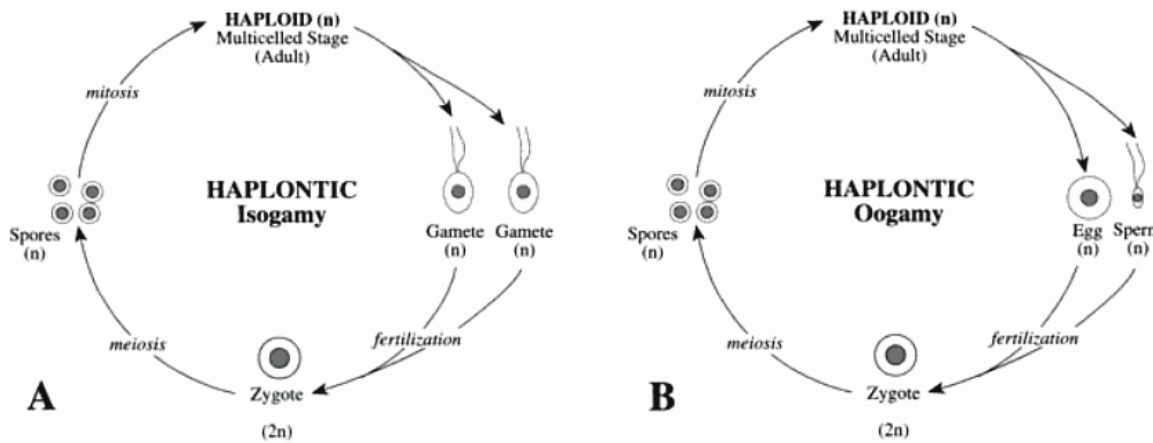
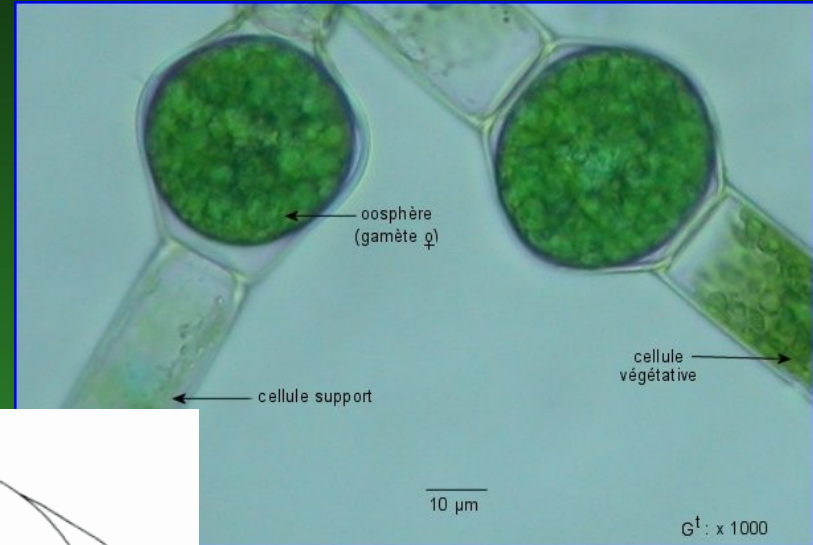
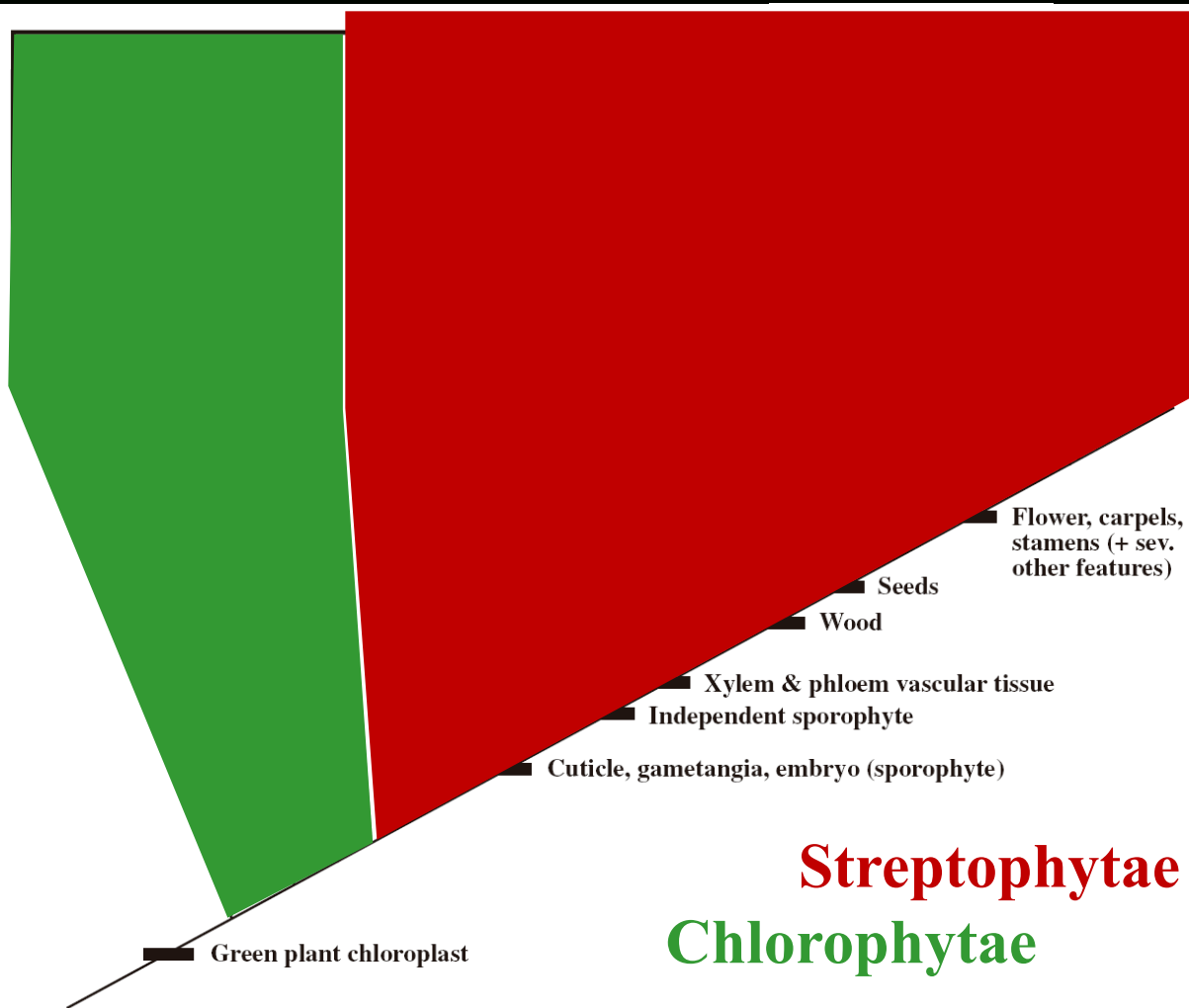


FIGURE 3.4 Haplontic life cycles in some of the green plants. A. Isogamy. B. Oogamy.

Oogamie se nezávisle vyvinula i v jiných skupinách řas nebo u živočichů

# Chlorophytae

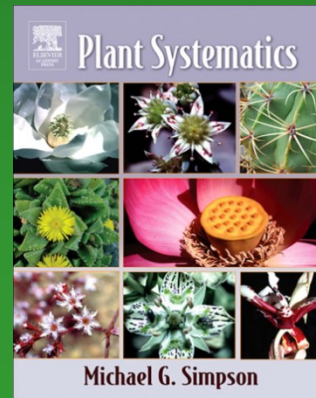
zahrnuje různorodou skupinu jednobuněčných bičíkatých i bezbičíkatých řas, řas tvořících pohyblivé i nepohyblivé kolonie, vlákna i složité stélky ve slaných i sladkých vodách popř. na vlhkých stanovištích i na souši



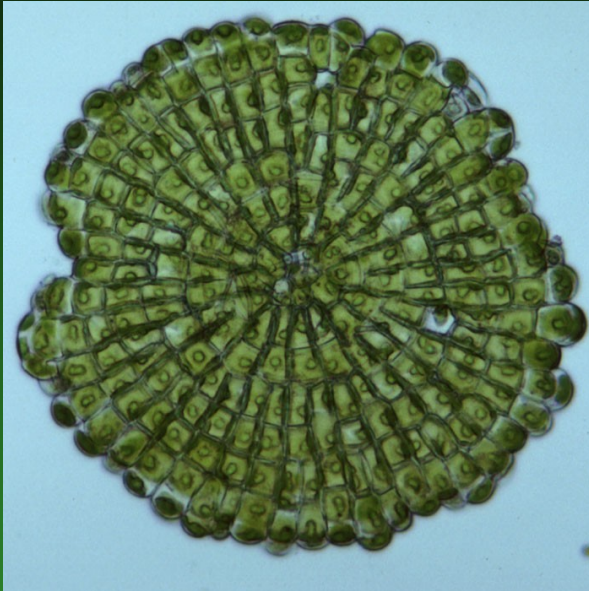
**Streptophytae**  
**Chlorophytae**

FIGURE 1.3 Simplified cladogram (evolutionary tree) of the green plants, illustrating major extant groups and evolutionary events (or apomorphies, hash marks). \*Embryophytes are treated as plants in this book.

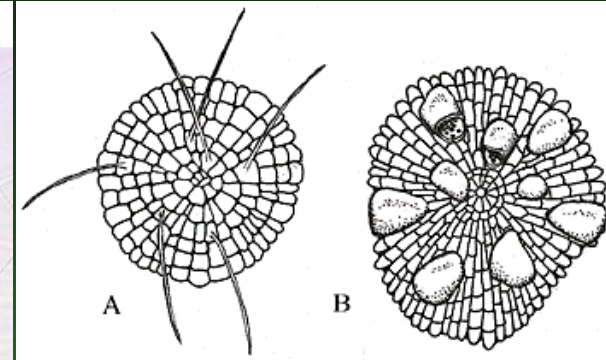
**Chlorophytae je parafyletická skupina**  
**Streptophytae je monofyletická skupina**



# Sesterská skupina vyšších rostlin = *Coleochaetales* = řád třídy *Charophyceae*



*Coleochaete*



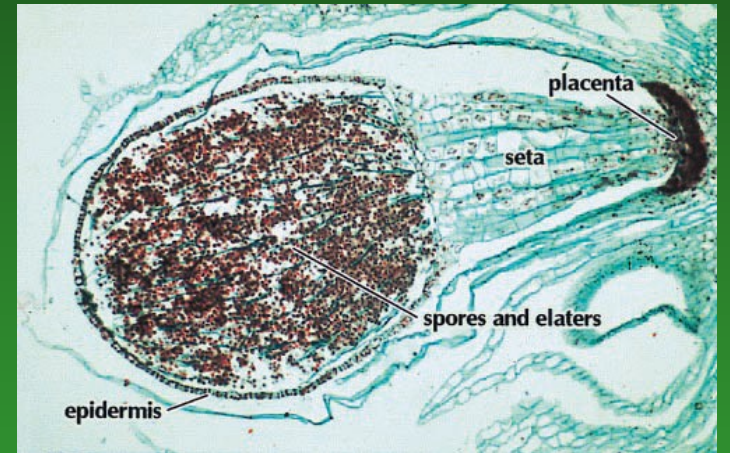
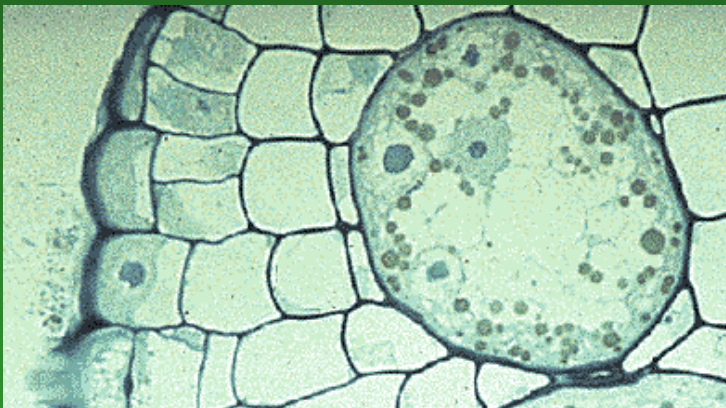
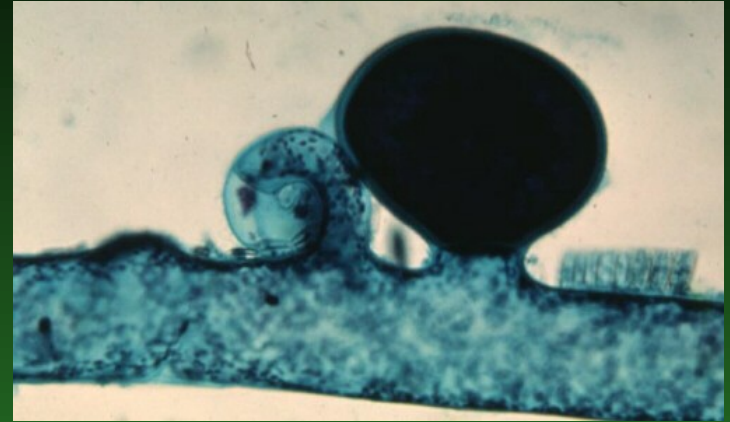
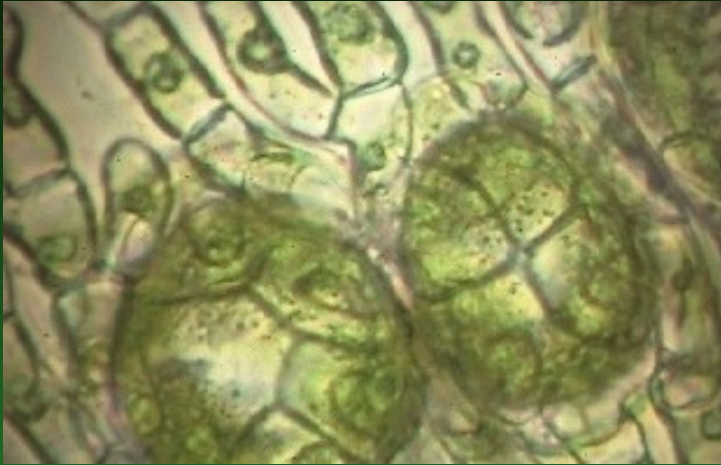
Recentní *Coleochaete* a silurská *Parka*



jatrovka *Riccia*

*Coleochaete* - ploché terčíkovité přisedlé stélky. Z vegetativních buněk trčí chlup s pomalu rotujícím chloroplastem uvnitř (jedna otočka za dvě minuty).

# Sesterská skupina = *Coleochaetales*



Dvoubičíkaté spermatozoidy z antheridií zachyceny v zúžené části lahvicovitého oogonia. Zvětšená zygota obalena vlákny z okolních buněk přezimuje jako sporokarp; na jaře se rozdělí na 16-32 zoospor a ty vyrostou do nových stélek. Připomíná to poněkud redukovaný sporofyt v životní cyklu jätrovek (vpravo dole).

# Sesterská skupina = *Coleochaetales*

V současnosti řád *Coleochaetales*

ca 15 druhů rostoucích hlavně na povrchu sladkovodních rostlin.

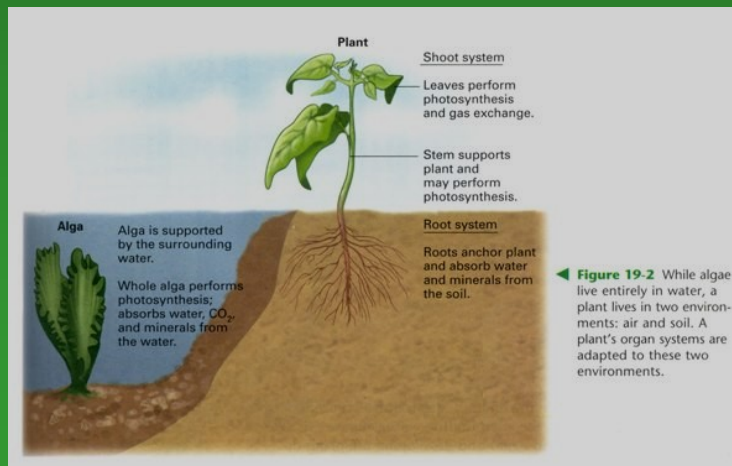
O blízkosti k vyšším rostlinám svědčí zejména:

1. Jen u *Coleochaete* v rámci *Charophyt* zůstává zygota na mateřské rostlině (ve sporokarpu) a prodělává zde následný vývoj až po vznik spór podobně jako sporofyt mechorostů
2. Morfologická podobnost ve stavbě stélky, např. u *Coleochaete orbicularis*, a stélky frondózních jätrovek
3. Sekvenční podobnost molekulárních evolučních markerů *Coleochaete* a jätrovek



vznik vyšších rostlin =  
terrestrializace =  
= rostliny se adaptovaly na  
souš

Rostliny na souš nepřešly, nýbrž  
se tam, nikoli vlastní vinou, ocitaly. K  
přežívání docházelo na stanovištích s  
periodickým zaplavováním v  
pobřežních zónách.



# Vyšší rostliny:

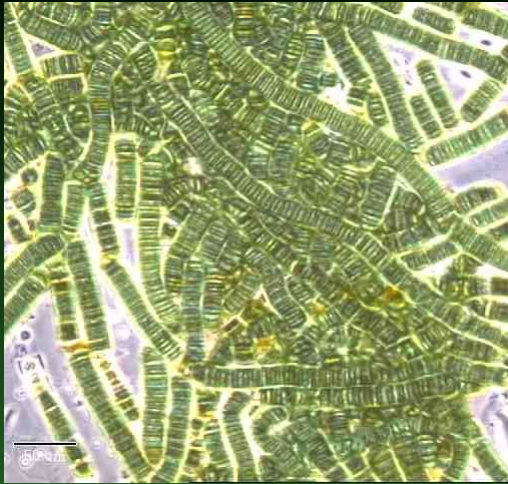
## Podmínky terestrializace

(podmínky kolonizace souše rostlinami)

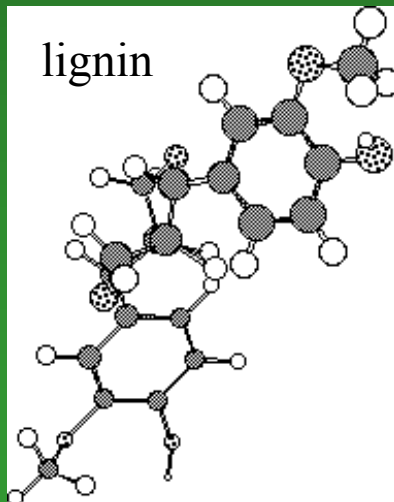


Copyright © Walter Myers





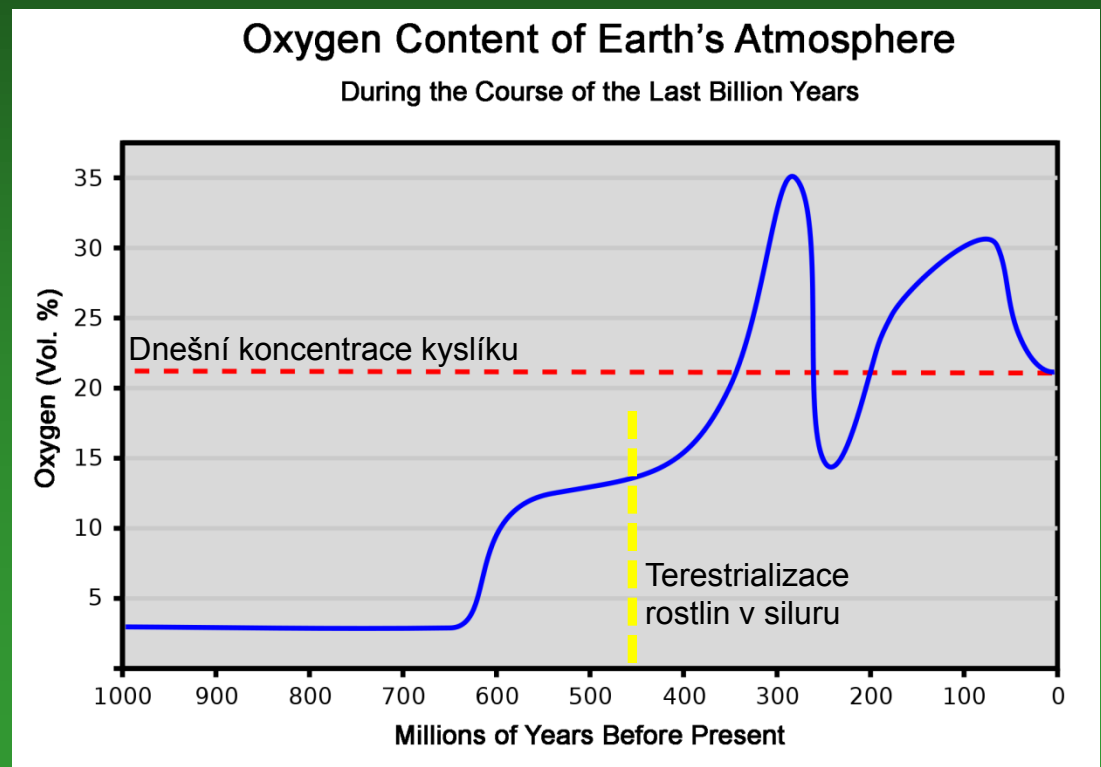
Kyslík vytvořily  
fotosyntézou  
sinice



# Podmínky terestrializace

(1) Dosažení vyšší koncentrace  
atmosférického O<sub>2</sub>

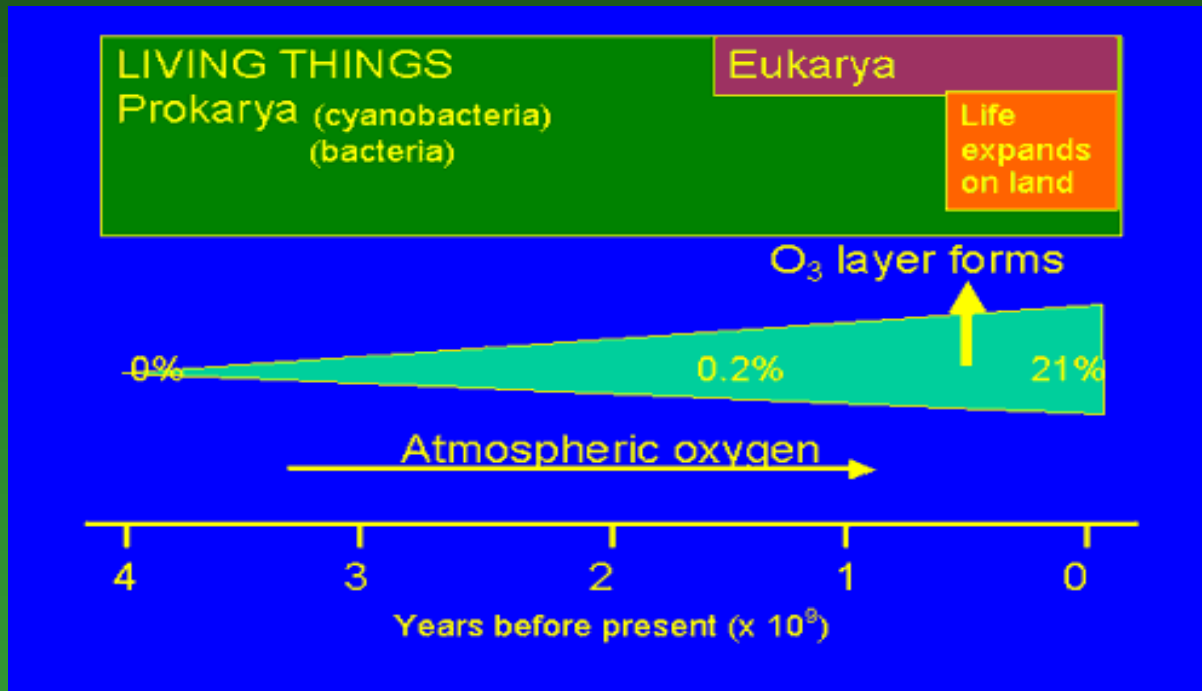
Umožnilo to biosyntézu ligninu –  
základního prvku oporných a vodivých  
pletiv rostlin



# Podmínky terestrializace

## (2) vytvoření ozónové vrstvy jako ochrany před ultrafialovým zářením

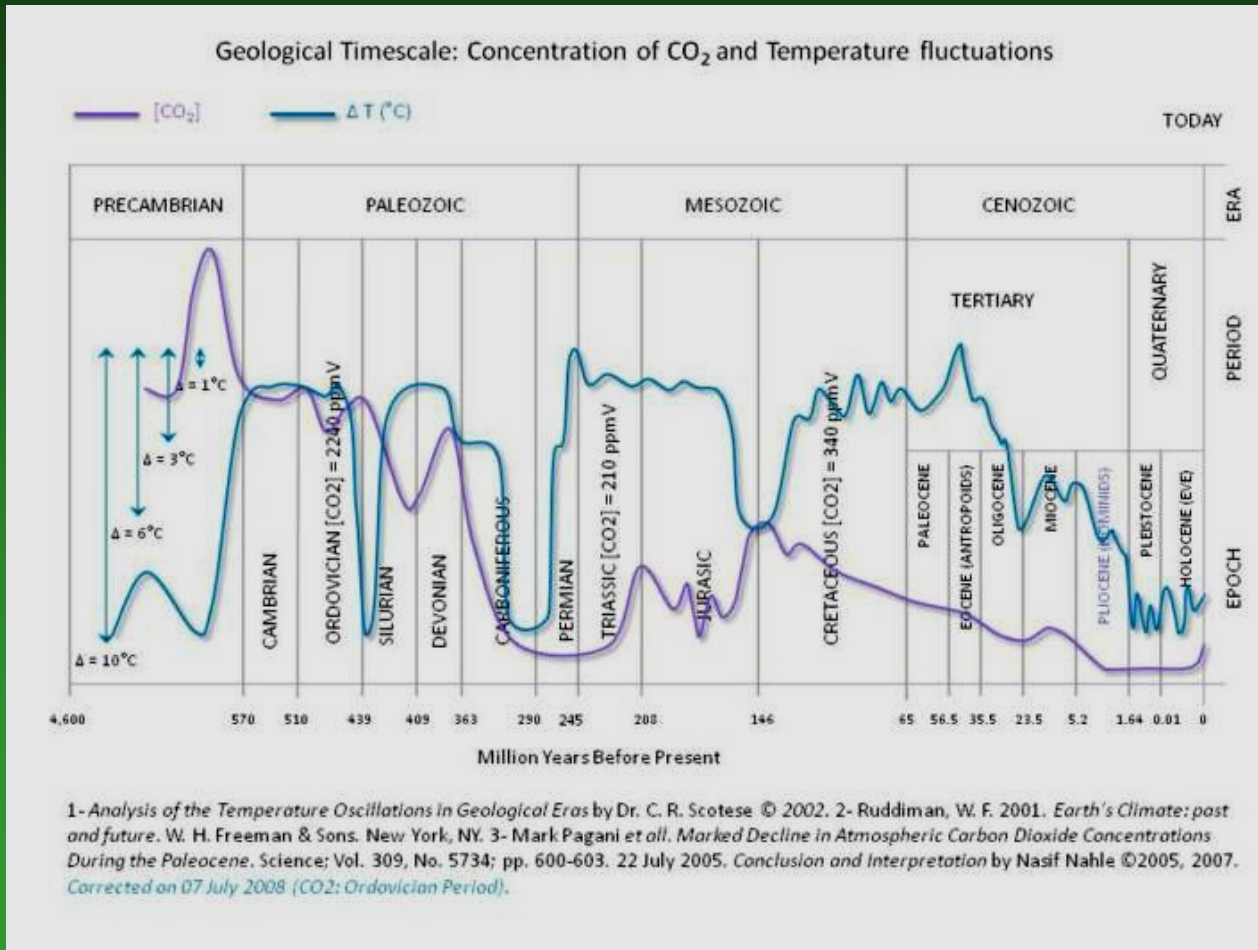
Ozón vznikl z  $O_2$  elektrickými výboji v atmosféře při bouřích



# Podmínky terestrializace

(3) Růst koncentrace atmosférického CO<sub>2</sub>  
=> vznik půd činností mikroorganismů

V kambriu a ordoviku ho bylo 18x víc než dnes !



- (i) Větší fotosyntéza = víc biomasy = víc živin po jejím rozkladu
- (ii) Kyselejší déšť = intenzivnější oxidace hornin
- (iii) Experimentálně prokázán vztah mezi aktivitou půdních organismů a vyšším CO<sub>2</sub>, při jejich vyšší aktivitě – víc vody do půdy

# Podmínky terestrializace

## (4) Vlhké klima

vysoká koncentrace atmosférického CO<sub>2</sub> podmiňoval teplé klima; avšak na J pólu byl tehdy kontinent Gondwana



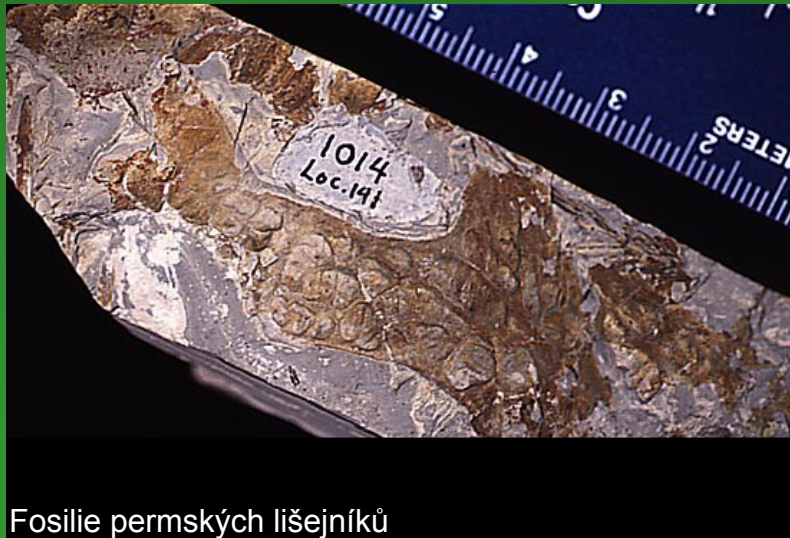
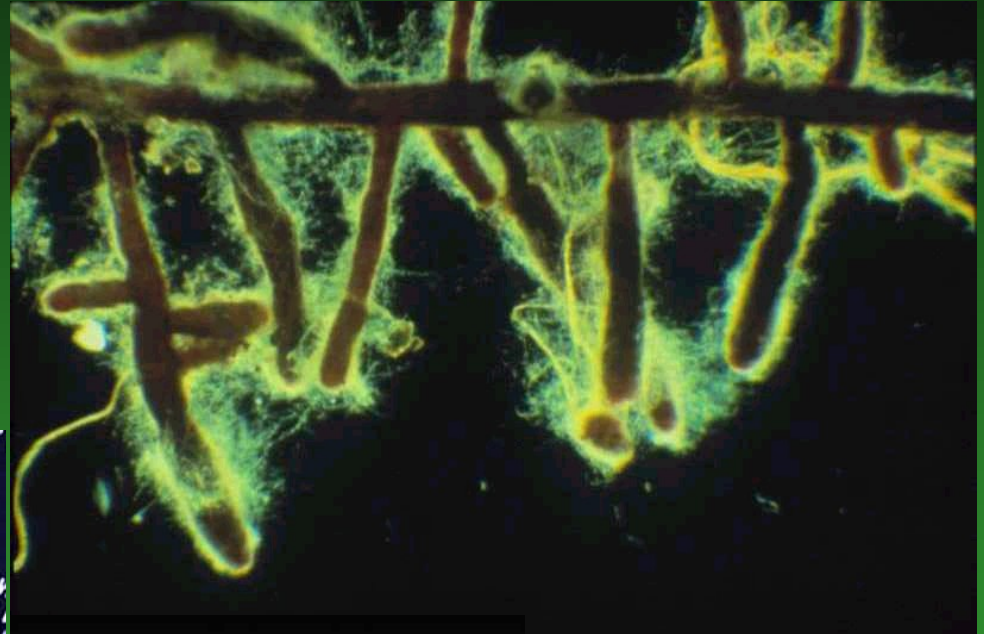
V okolí jižního polárního ledovce bylo mezi vlhkým a horkým pobřežím a chladným vnitrozemím Gondwany zřejmě monzunové klima

Dostatek srážek podporoval půdotvorbu a poskytoval vlhkost = ideální klima pro terestrializaci

# Mykorrhiza podmínkou terestrializace ???

symbióza zelených řas a některých akvatických hub, snad oomycet mohla spustit terestrializaci (houba pomáhá rostlině k živinám na souši)

Taky lichenická forma symbiózy mohla přispět k půdotvorbě a tím také k terestrializaci



Fosilie permských lišejníků

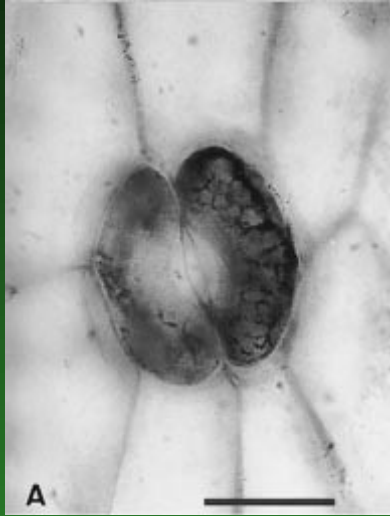


Recentní lišejník

První lišejníky již v permu před 400 mil. lety

# Terrestrializace a polyploidie ???

Aglaophyton



50 μm

Horneophyton



Crassula



Umožnil vysoký obsah CO<sub>2</sub> tolerovat velké průduchy jinak nevýhodné a tím velikost buněk poskytla prostor pro výraznou polyploidizaci nebo aktivitu retrotranspozonů ???

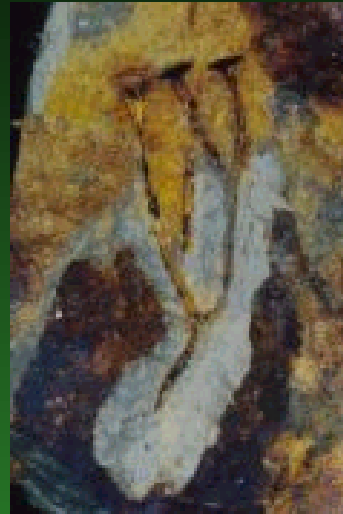
# Kdy došlo k terestrializaci ?

# Kdy došlo k terestrializaci ?

Nejstarší makrofosílie vyšších rostlin – ryniofytní rostlina

*Cooksonia* –  
rozhraní střední - svrchní silur:

**428 miliónů let**

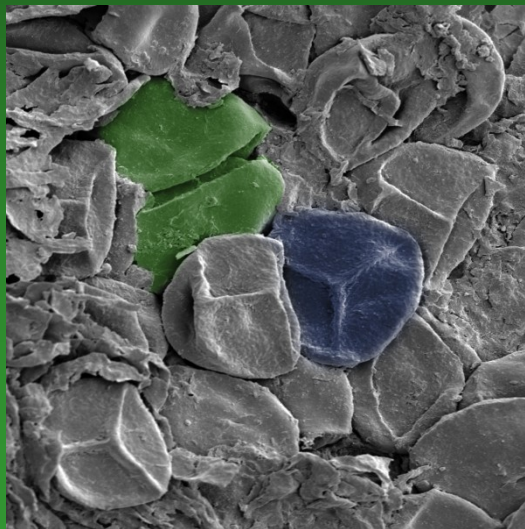




# Kdy došlo k terestrializaci ?

**Nejstarší makrofosílie** vyšších rostlin – ryniofytní rostlina *Cooksonia* – rozhraní střední - svrchní silur:

**428 miliónů let**



**Nejstarší mikrofosílie** vyšších rostlin = tetrádní spóry z rozhraní spodní - svrchní ordovik:

**470 miliónů let**



A late Silurian sporangium. **Green:** A spore tetrad. **Blue:** A spore bearing a trilete mark – the Y-shaped scar. The spores are about 30-35  $\mu\text{m}$  across

# Kolonizace souše rostlinami

aneb

Co rostliny přechodem na souš  
ztratily a jak se s tím musely  
Vyrovnat ?

# Co rostliny přechodem na souš ztratily?

(1) Ztratily oporu zajišťovanou vodním prostředím; tím byly vystaveny vlivům gravitace, větru, váze dešťové vody, sněhu, námraze ...



## Co rostliny přechodem na souš ztratily?

- (2) Byly vystaveny vysychání
- (3) Nemohly přijímat živiny celým povrchem těla



## Co rostliny přechodem na souš získaly?

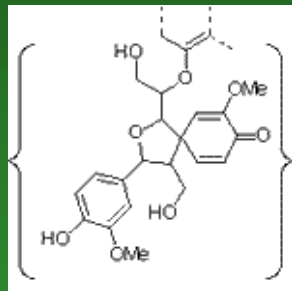
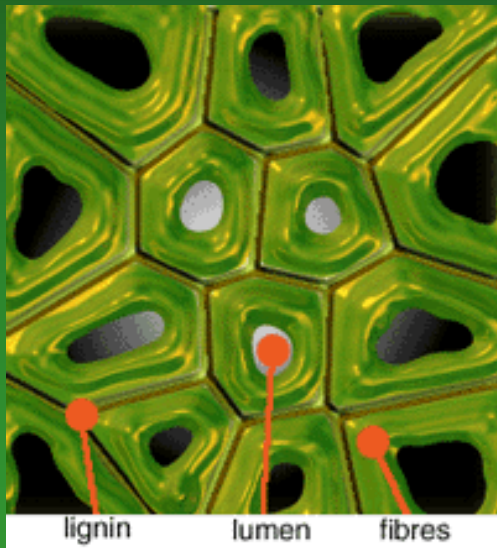
- (4) přístup ke světlu
- (5) přístup k efektivnímu využití CO<sub>2</sub>

# Jak se rostliny s podmínkami souše vyrovnaly

(1) Odolnost proti gravitaci, větru, sněhu, námraze, podmíněna zpevněním těla

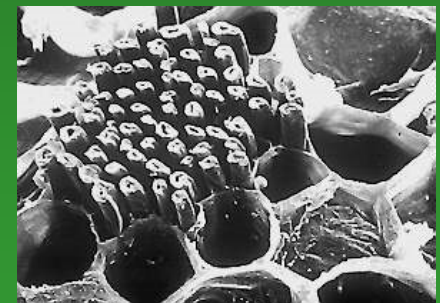
Zajišťuje to hlavně:

(1a) lignin a jeho depozice v buněčných stěnách a tím tvorba oporných pletiv popř. i pletiv chránících před býložravci



Strukturní jednotka ligninu

Sklerenchymatické provazce v listu



Tyto tvoří podstatně jak stěnu živých buněk, tak „kostru“ odumřelých pletiv

# Jak se rostliny s podmínkami souše vyrovnaly

(1) Odolnost proti gravitaci, větru, sněhu, námraze, podmíněna zpevněním těla

**Zajišťuje dále:**

(1b) fixace rostliny pomocí kořene, oddenku či úponků.



# Jak se rostliny s podmínkami souše vyrovnaly

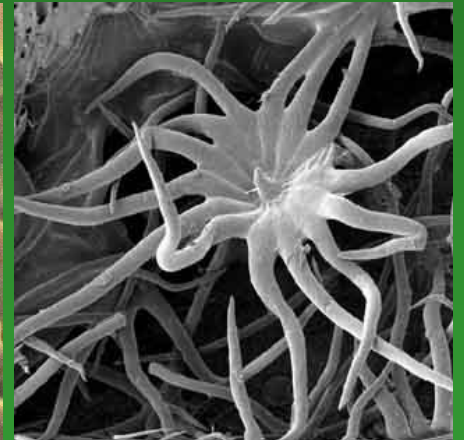
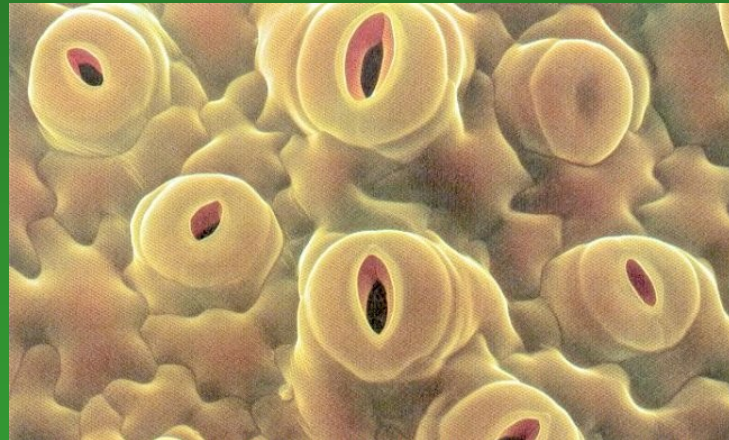
(2) ochrana před vysycháním způsobeným kontaktem rostliny se vzduchem.

Zajišťují ji:

(2a) kutikula (voskové biopolymery) , a její deriváty (voskové šupiny)

(2b) regulovatelný dýchací aparát průduchy  $\text{CO}_2 / \text{O}_2$

(2c) ochranné oděnění - trichomy



# Kutikula a průduchy

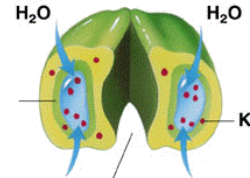


Copyright © The McGraw-Hill Companies, Inc. Permission required for reproduction or display.

Open Stoma

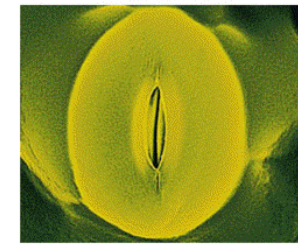


50  $\mu\text{m}$

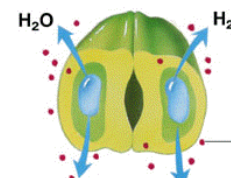


$\text{K}^+$  enters guard cells, and water follows.

Closed Stoma



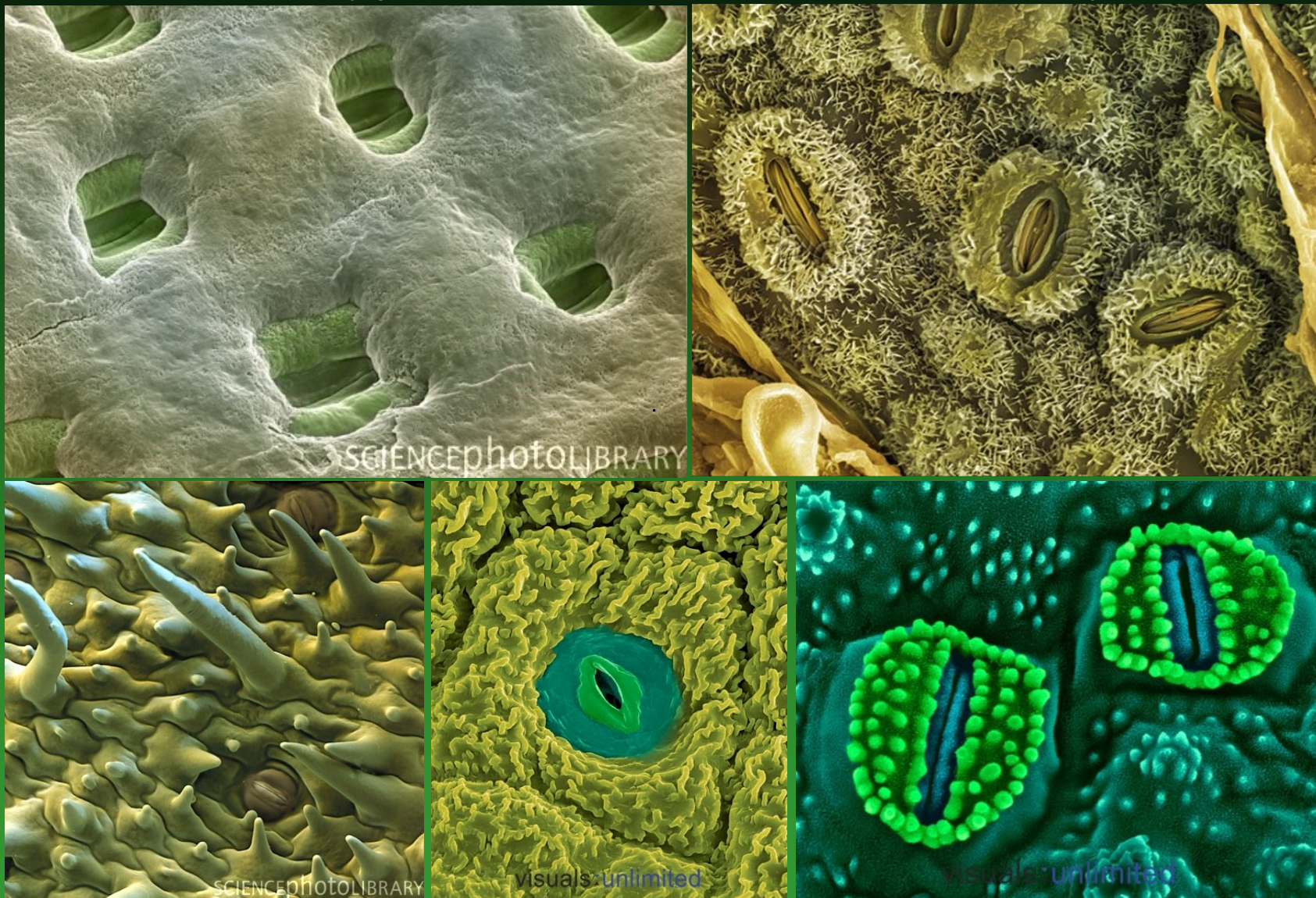
50  $\mu\text{m}$



$\text{K}^+$  exits guard cells, and water follows.



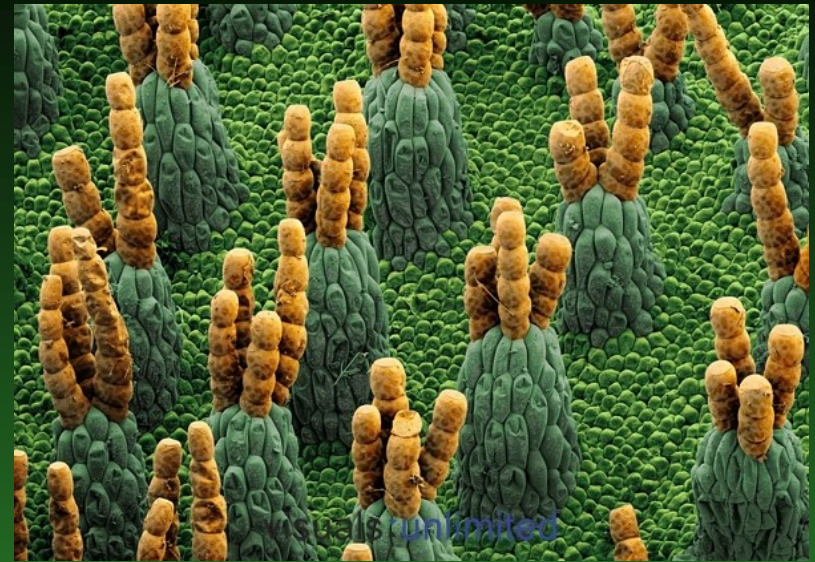
# Kutikula a průduchy jedle, dubu, opuncie, brukve a přesličky



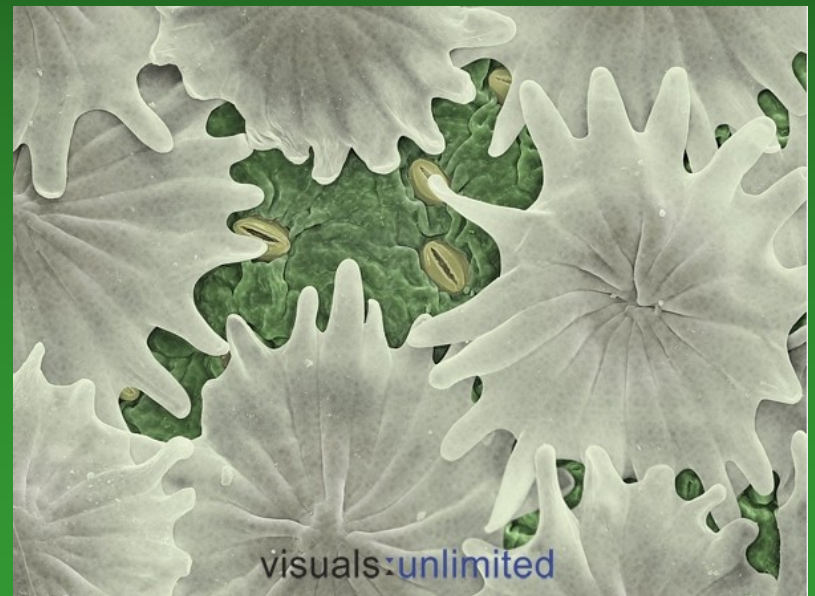
Trichomy vytvářející vyšší vrstvu nepohyblivého vzduchu „boundary layer“ nad průduchy = adaptace snižující výpar



Povrch listu epifitické rostliny *Tillandsia* (*Bromeliaceae*)



Povrch listu šalvěje (*Salvia*, *Lamiaceae*)



Povrch listu olivy (*Olea*, *Oleaceae*)

# Jak se rostliny s podmínkami souše vyrovnaly

(2) ochrana před vysycháním způsobeným kontaktem rostliny se vzduchem.

V případě gametangií zajišťuje ochranu proti suchu:

(2d) jsou obalená alespoň **jednou vrstvou buněk**, které se na tvorbě gamet ani na procesu oplození neúčastní;



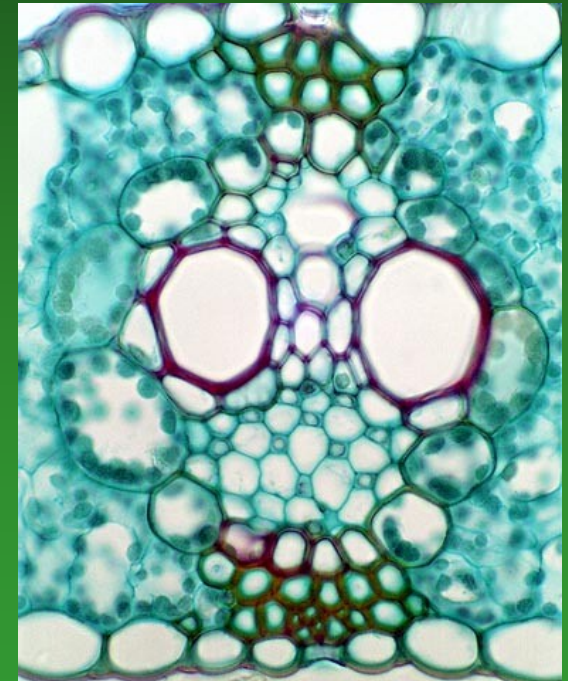
# Jak se rostliny s podmínkami souše vyrovnaly

(3) nutnost transportu látek přijímaných dále ve formě vodního roztoku z půdy

zajišťují

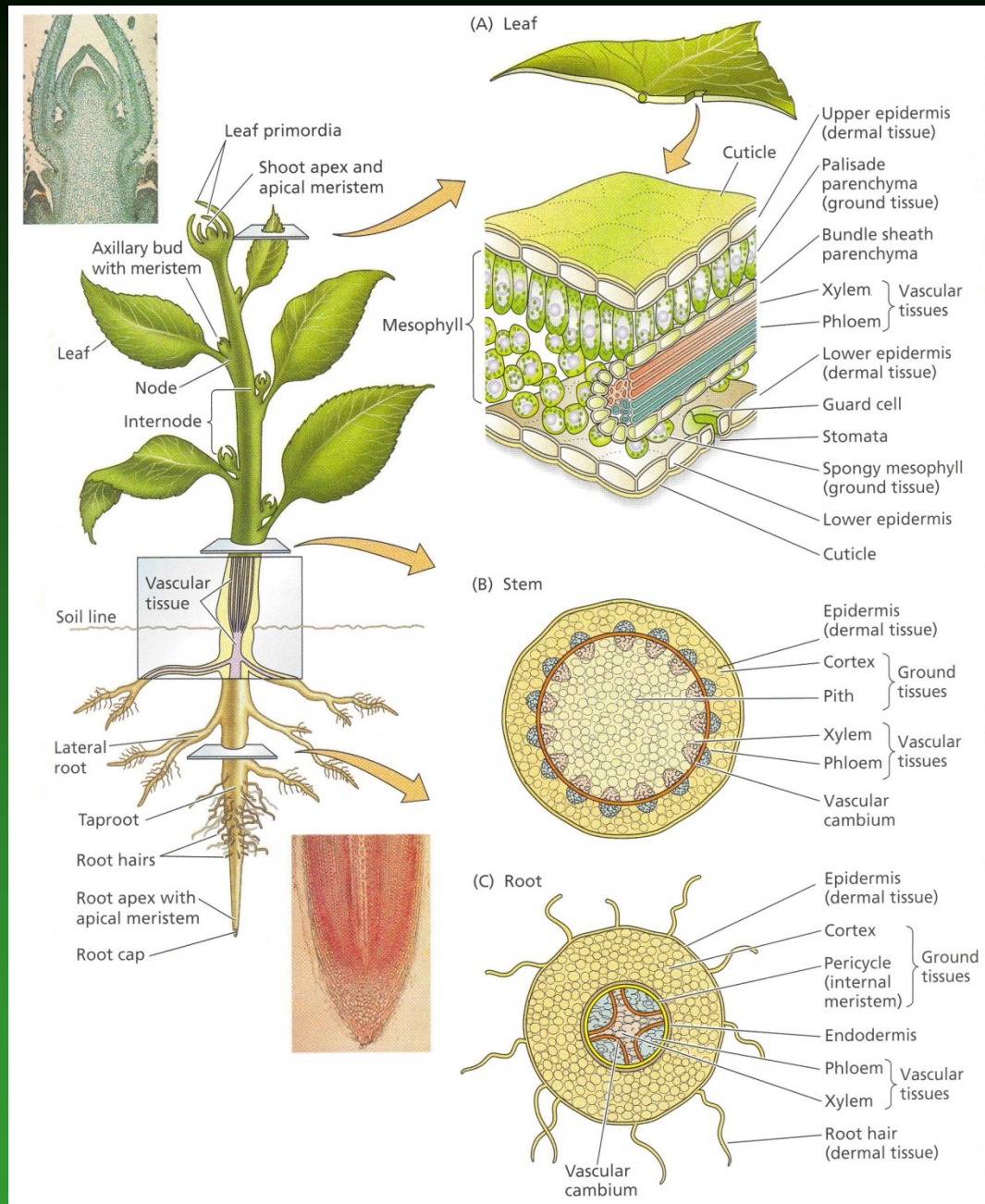
(3a) kořeny a kořenové vlášení

(3b) vodivá pletiva



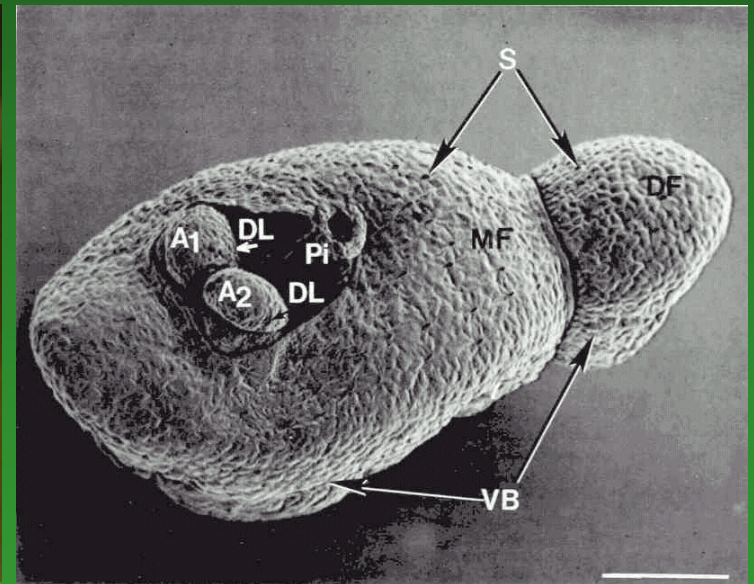
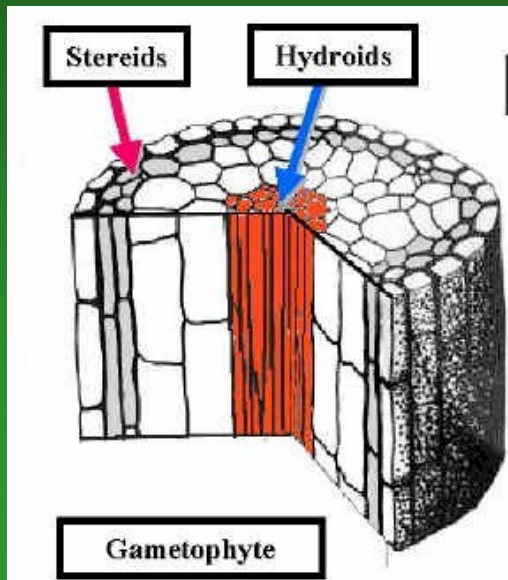
**Komplex apomorfii = jednotné funkční a tvarové členění těla (sporofytu) cévnatých rostlin na 3 základní orgány: kořen, stonek, listy, tvořené pravými pletivy**

**Bezcévnaté (mechorosty) mají stavbu jednodušší.**



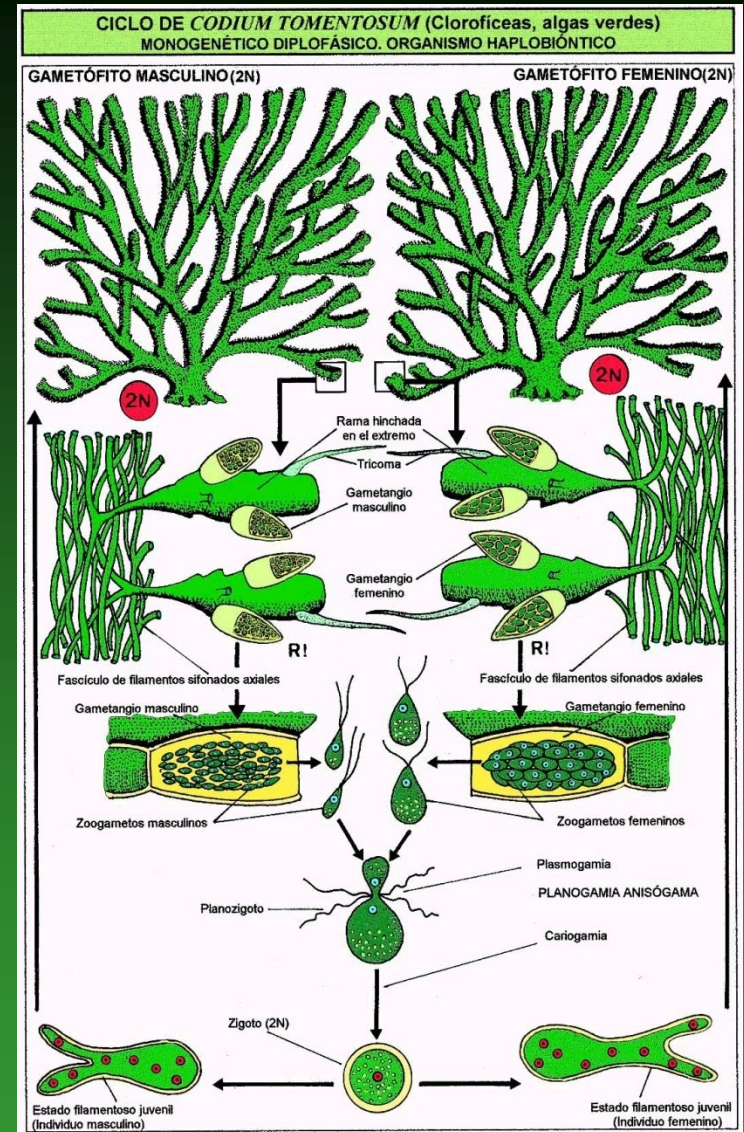
# Vztah mezi velikostí, prostředím a vnitřní stavbou

U mechů platí čím větší sporofyt, tím dokonalejší vodivé elementy. Naopak trvalé zpětné přizpůsobení cévnatých rostlin životu ve vodě vede k redukci či ztrátě cévních svazků a některých orgánů. U okřehků (čeleď *Lemnaceae*, *Magnoliophyta*) tak došlo někdy k úplné ztrátě kořenů a cévních svazků u druhu *Wolffia* (1.5 mm), který je tvořen v nekvetoucím stavu polokulovitými tělísky téměř stejnotvarého pletiva.



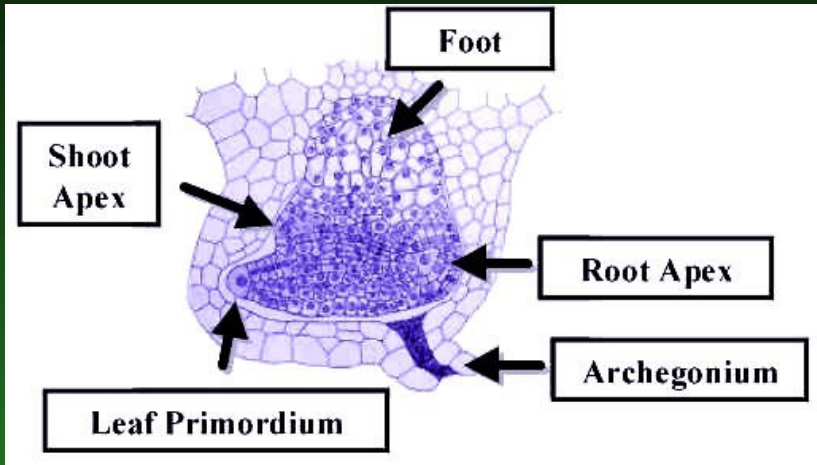
Po vzniku zygoty následuje vždy intenzivní dělení a diferenciace buněk, nikdy ne stadium zygosporického klidu, jako u pohlavně se množících nižších rostlin

Vzniká embryo = počátek sporofytu

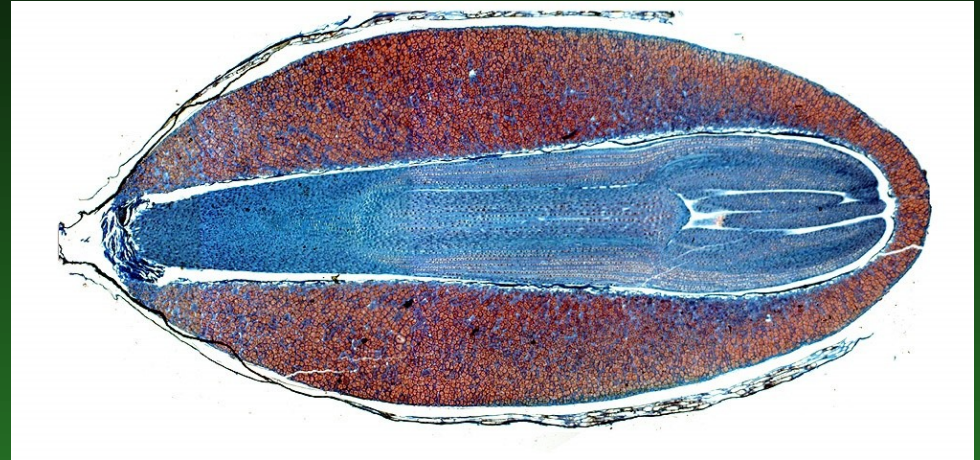


Výjimečně se s tímto jevem setkáváme u některých sifonálních zelených řas - např. *Codium tomentosum*

## Embryo kapradin



## Embryo nahosemenných



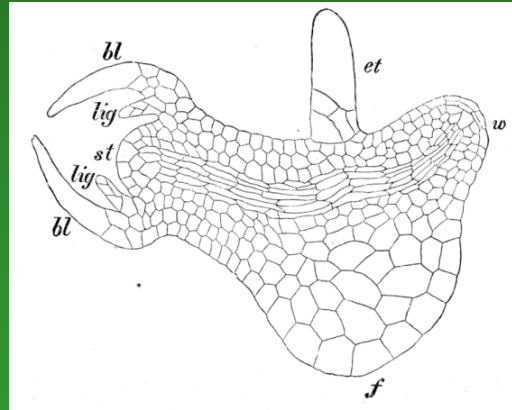
*Pinus*

## Embryo mechorostů



*Marchantia*

## Embryo plavuní



*Selaginella*

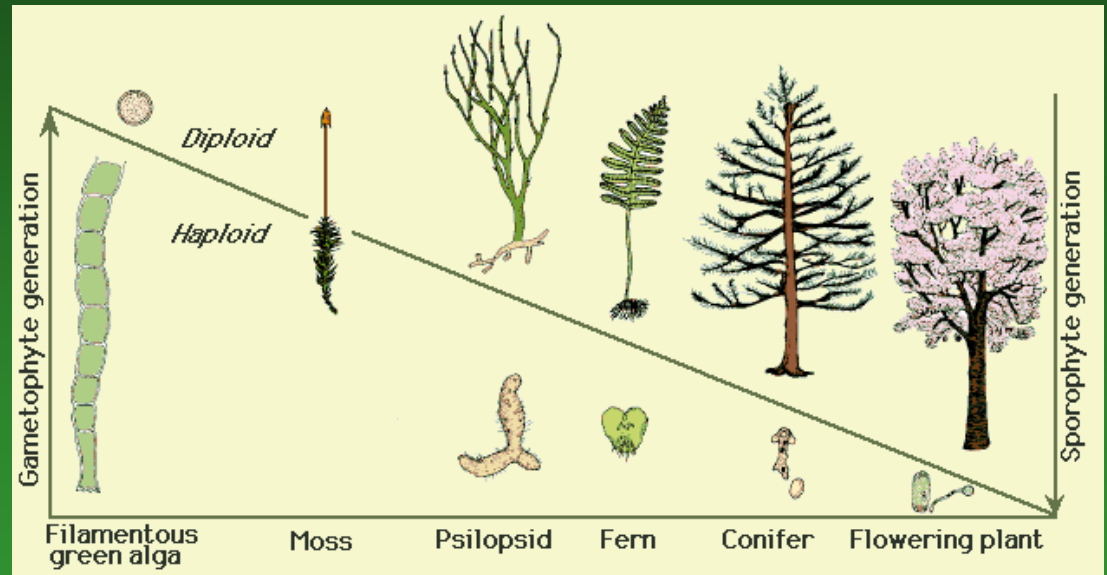
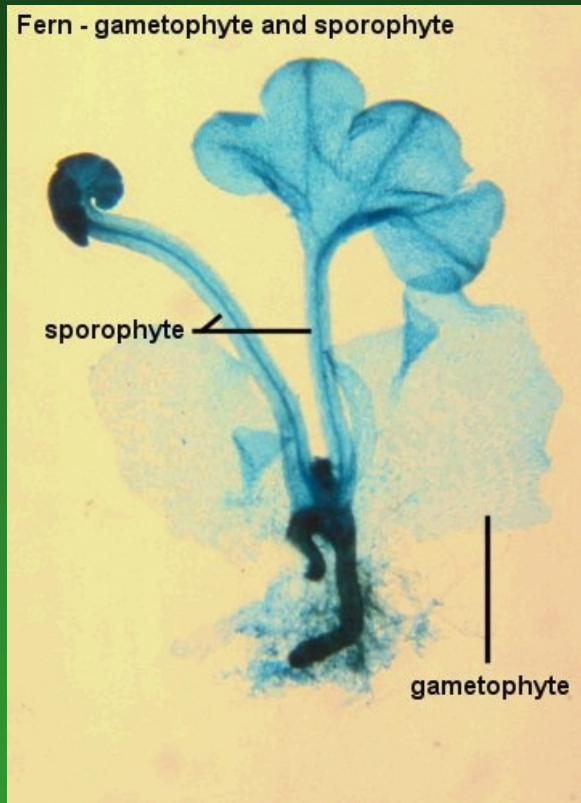
## Embryo krytosemenných



*Capsella*



**Rodozměna (metageneze), při níž se v rámci ontogenetického vývoje zřetelně nebo zastřeně střídají fáze gametofytu a sporofytu má tendenci k postupné redukci gametofytu**



Rodozměnu mají často také řasy

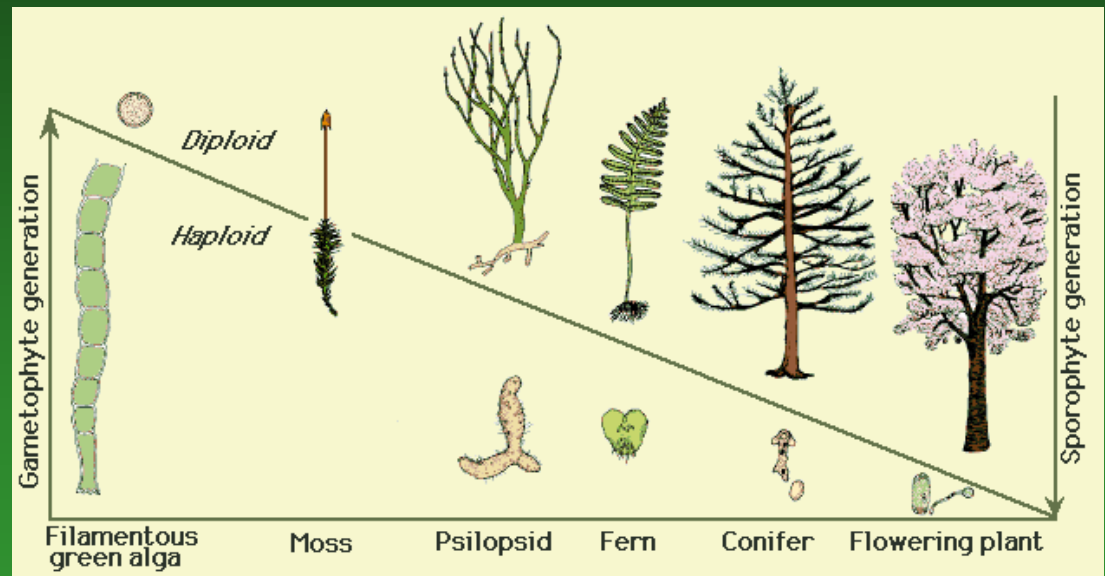
**Gametofyt** = pohlavní fáze rodozměny,

1. Finálním produktem pohlavní buňky (gamety), vznikající v pohlavních orgánech (gametangiích):

v archeconiích jediná vaječná buňka (oosféra);

v antheridiích obrvené spermatozoidy nebo nepohyblivé spermatické buňky

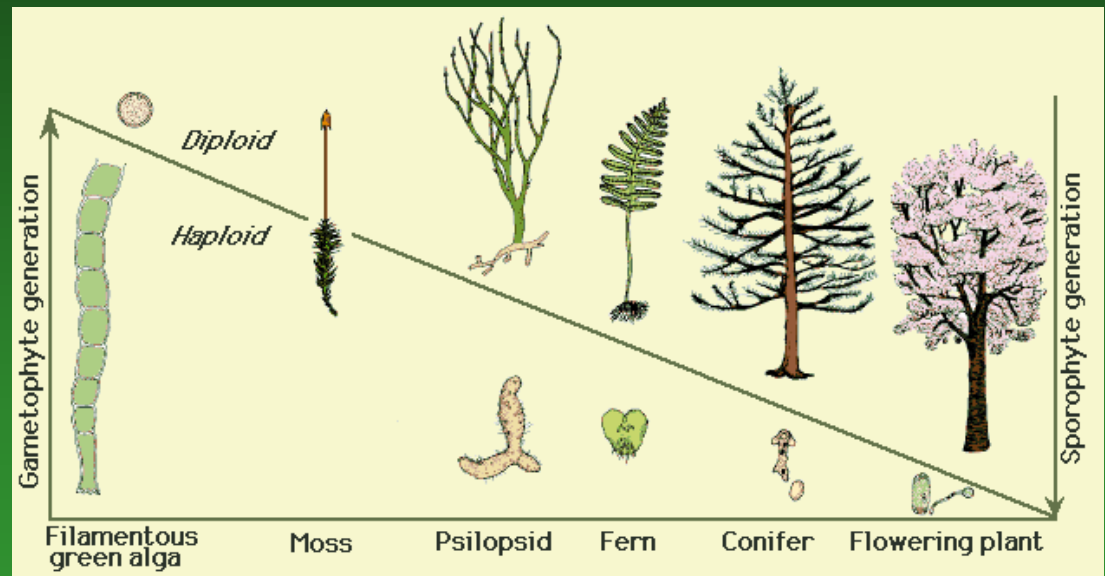
2. Jádra buněk gametofytu mají proti sporofytu poloviční obsah DNA v jádře, jsou haploidní ( $n$ ).



# Sporofyt = nepohlavní fáze rodozměny

1. Finálním produktem spory (u výtrusných vyšších rostlin) nebo vajíčka a pyl (u semenných vyšších rostlin).

2. Protože sporofyt vyrůstá ze zygoty, tj. buňky vzniklé splynutím haploidních gamet odlišného pohlaví, je fází diploidní ( $2n$ ), má oproti gametofytu dvojnásobný obsah jaderné DNA.



Diploidní sporofyt ve sporangiích (výtrusnicích) produkuje haploidní spóry, jejichž vznik je provázen redukčním dělením (meiosou), čímž se ve finále úroveň vrací zpět k haploidnímu stavu a kruh rodozměny se uzavírá.

## Spóra vers. semeno

V obou případech jde větší či menší tělíska tvořící klidové stadium rostlin odolné proti působení nepříznivých faktorů, umožňující tak přežívání rostlin v nepříznivých obdobích sezóny a zároveň je efektivním prostředkem šíření rostlin v prostoru.



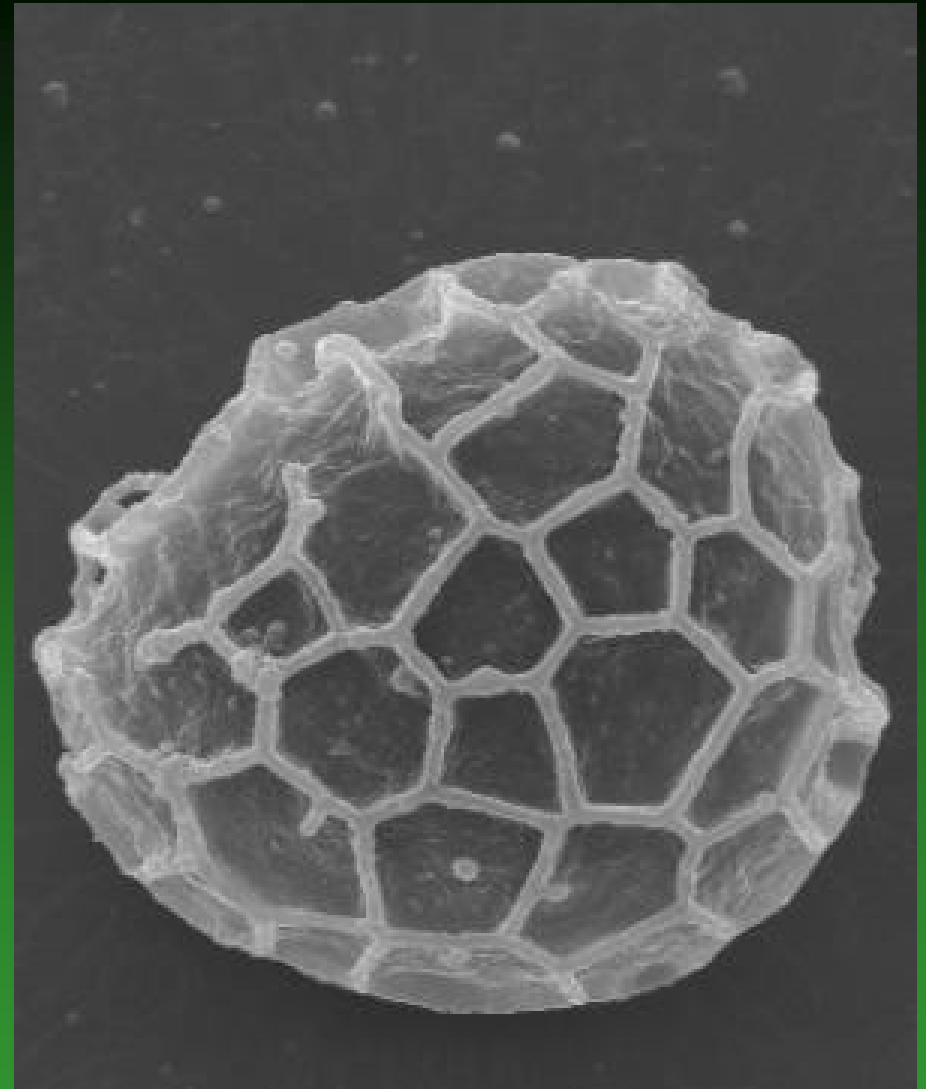
# Spóra čili výtrus

jednobuněčné rozmnožovací tělísko

vzniklé meiotickým dělením v zárodečné vrstvě sporangia

Recentními výtrusnými vyššími rostlinami jsou

1. mechorosty *Marchantiophyta*  
*Bryophyta*  
*Anthoceroophyta*
2. plavuně *Lycopodiophyta*
3. kaprad'orosty *Monilophyta*



spóra *Lycopodium clavatum*

# Semeno

mnohobuněčný rozmnožovací orgán

vzniklý z oplozeného vajíčka

na povrchu má osemení (testa)

uvnitř má živná pletiva (perisperm popř. endosperm) a zárodek (embryo).

Recentními semennými rostlinami jsou

4. nahosemenné a

5. krytosemenné.

