



# System a evoluce vyšších rostlin

## Ryniofyty

Petr Bureš



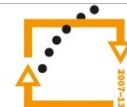
evropský  
sociální  
fond v ČR



EVROPSKÁ UNIE



MINISTERSTVO ŠKOLSTVÍ,  
MLÁDEŽE A TĚLOVÝCHOVY



OP Vzdělávání  
pro konkurenceschopnost



INVESTICE DO ROZVOJE VZDĚLÁVÁNÍ

# Ryniofyty

primitivní cévnaté rostliny



# Ryniofyty

## primitivní cévnaté rostliny



vesnička Rhynie ve Skotsku

dnes

# Ryniofyty

## primitivní cévnaté rostliny

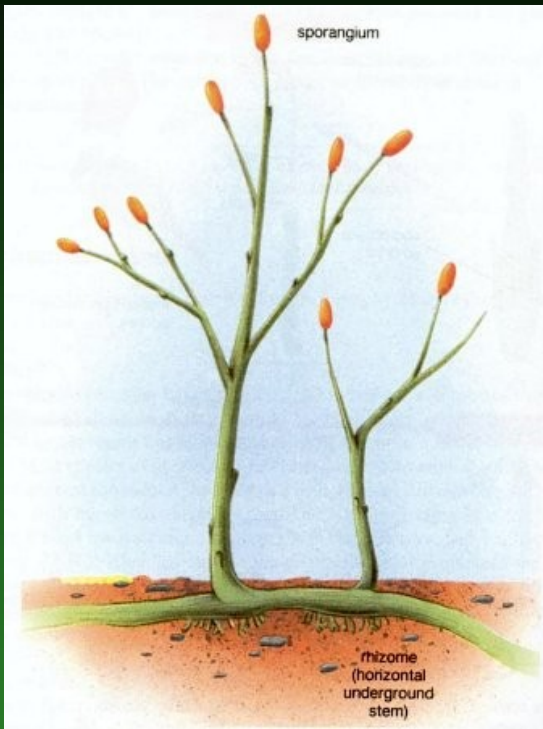


Před 420 miliony let

vesnička Rhynie ve Skotsku

dnes

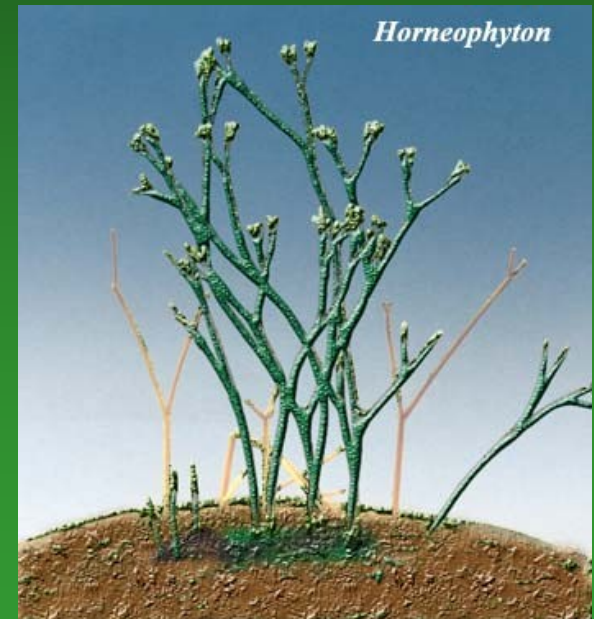




Jen fosilní, jednoduché stavby, díky větším rozměrům mají pravé vodivé elementy v jinak jednoduchém asimilujícím sporofytu.

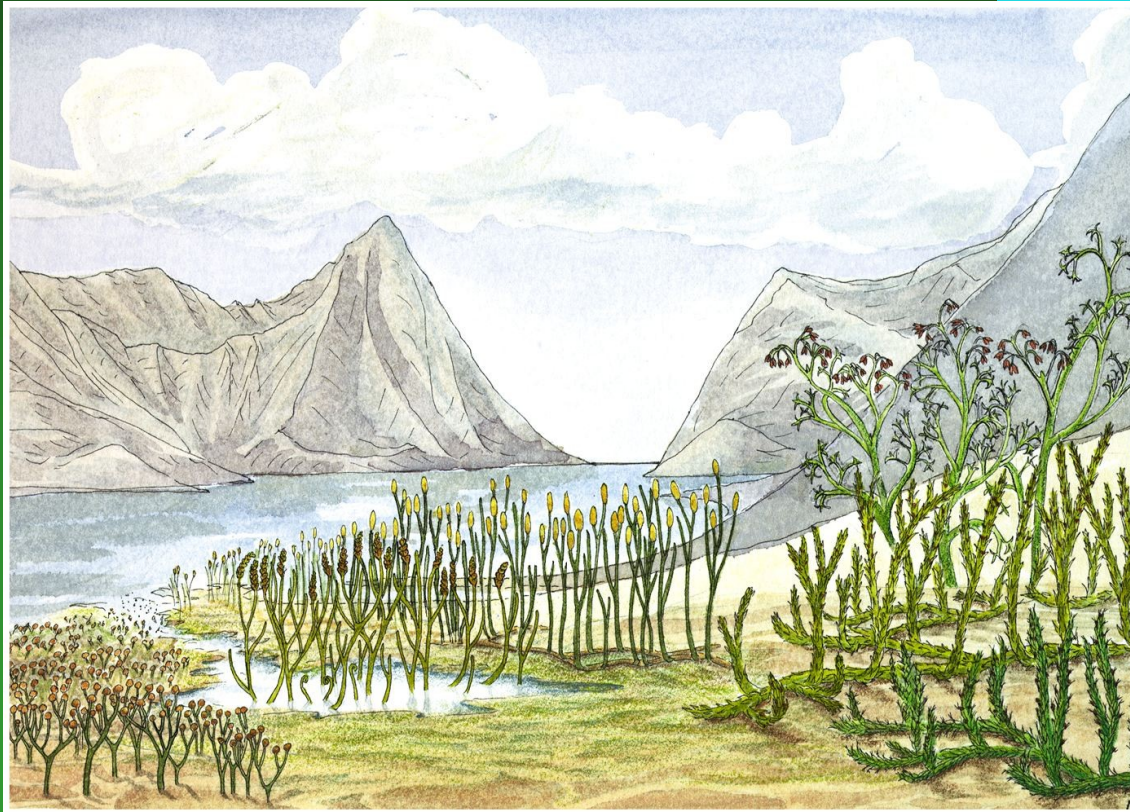
Sporofyt a gametofyt žily odděleně, vzájemně nezávisle.

Nejstarší ryniofyty ze svrchního siluru -  
424-410 miliónů let B. P.



Vyskytovaly se na rozhraní  
vodního a terestrického  
prostředí, v bahně či vlhkém  
písku na břehu vod v devonu

Několik cm – dm velké

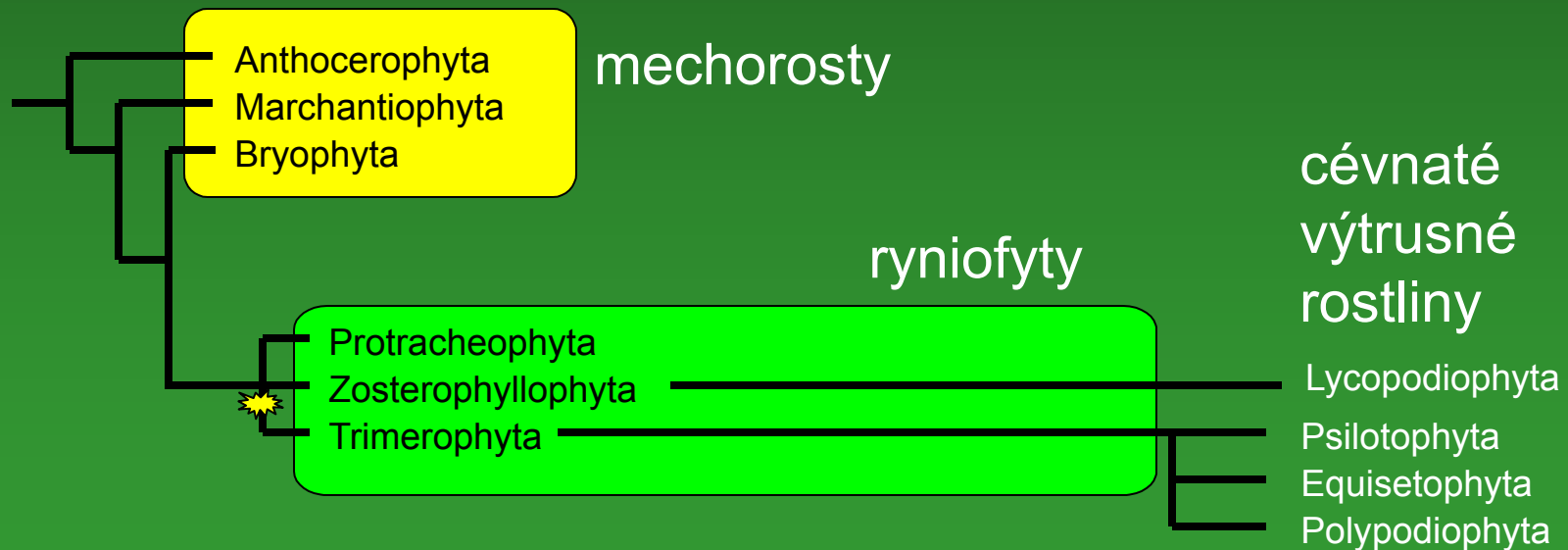


Rostly také ve vodě  
několik dm hluboké, pak  
byly ukotveny ve dně  
s asimilujícími částmi  
vznášejícími se ve  
vodním sloupci a nad  
hladinu vyčnívajícími  
jen částmi nesoucími  
výtrusnice

**ryniofyty jsou vývojový stupeň (parafyletická skupina).**

Po odštěpení mechorostů v ordoviku, se odštěpily i primitivní bezlisté ryniofyty (*Protracheophyta*); společná větev vyšších rostlin se záhy podle stavby listů rozdělila na dvě linie ryniofytů:

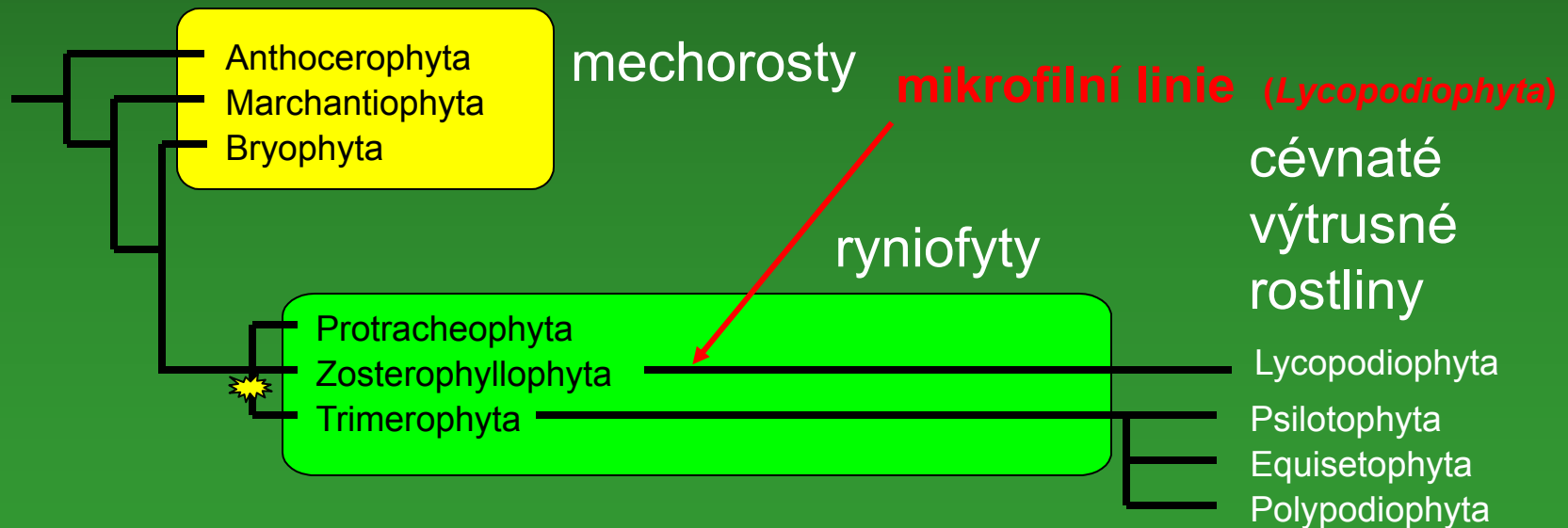
- (1) **mikrofylní linie** – směřující k plavuním,
- (2) **megafylní linie** – směřující k psilotofytům, přesličkám, kapradinám a jejich prostřednictvím i k semenným rostlinám.



**ryniofyty jsou vývojový stupeň (parafyletická skupina).**

Po odštěpení mechorostů v ordoviku, se odštěpily i primitivní bezlisté ryniofyty (*Protracheophyta*); společná větev vyšších rostlin se záhy podle stavby listů rozdělila na dvě linie ryniofytů:

- (1) **mikrofilní linie** – směřující k plavuním,
- (2) **megafylní linie** – směřující k psilotofytům, přesličkám, kapradinám a jejich prostřednictvím i k semenným rostlinám.

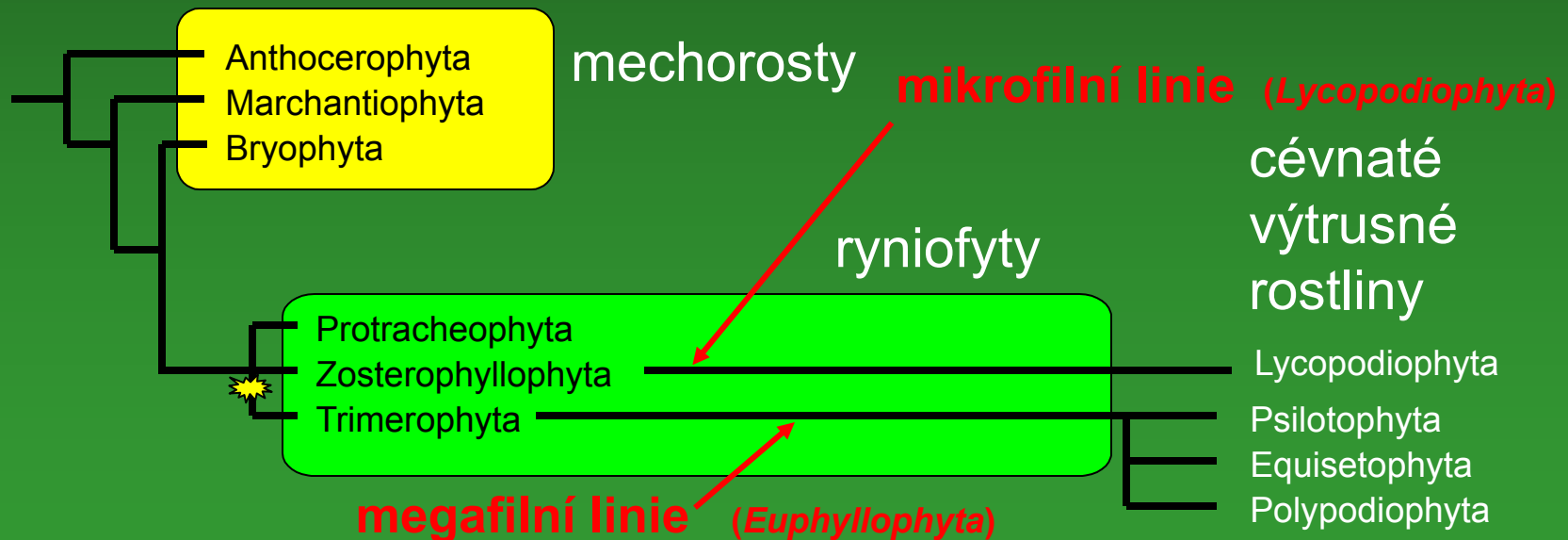




**ryniofyty jsou vývojový stupeň (parafyletická skupina).**

Po odštěpení mechorostů v ordoviku, se odštěpily i primitivní bezlisté ryniofyty (*Protracheophyta*); společná větev vyšších rostlin se záhy podle stavby listů rozdělila na dvě linie ryniofytů:

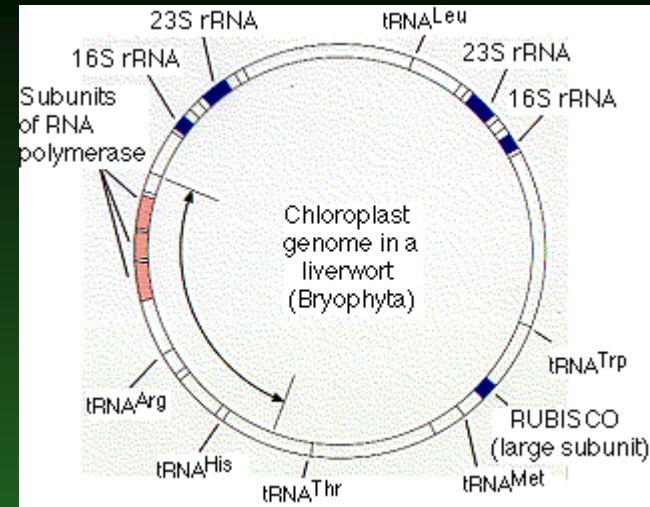
- (1) **mikrofilní linie** – směřující k plavuním,
- (2) **megafilní linie** – směřující k psilotofytům, přesličkám, kapradinám a jejich prostřednictvím i k semenným rostlinám.



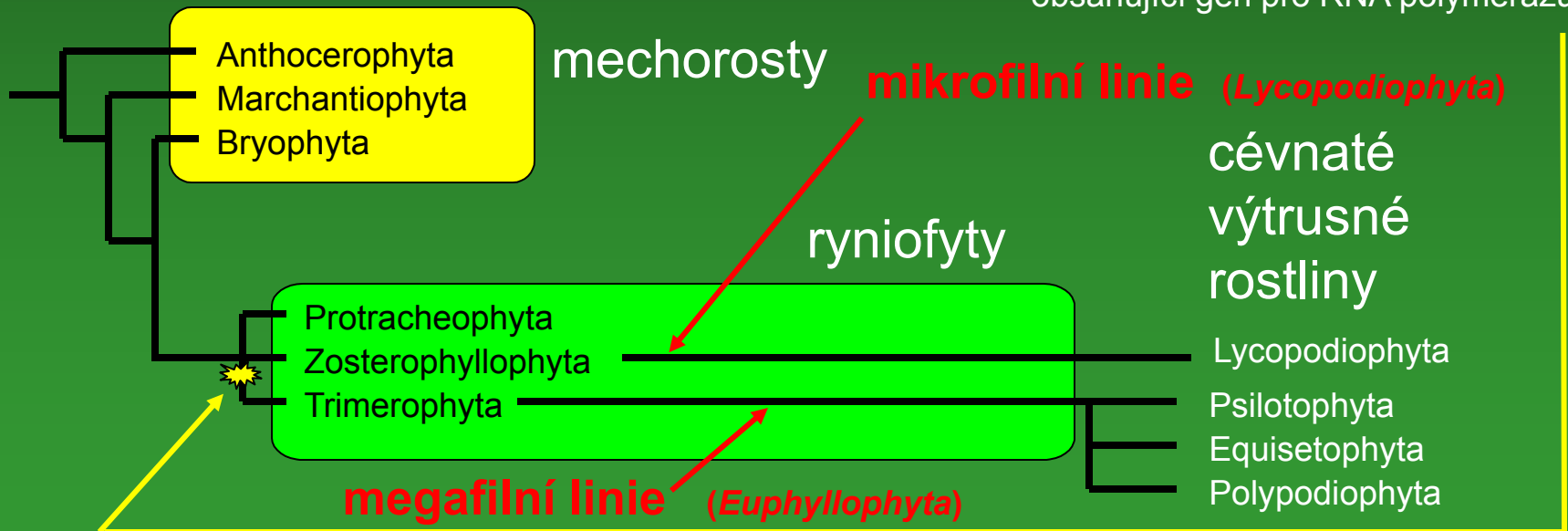
# ryniofyty jsou vývojový stupeň (parafyletická skupina).

Po odštěpení mechorostů v ordoviku, se odštěpily i primitivní bezlisté ryniofyty (*Protracheophyta*); společná větev vyšších rostlin se záhy podle stavby listů rozdělila na dvě linie ryniofytů:

- (1) **mikrofylní linie** – směřující k plavuním,
- (2) **megafylní linie** – směřující k psilotofytům, přesličkám, kapradinám a jejich prostřednictvím i k semenným rostlinám.



megafylní linie má 30 kb inverzi v chloroplastovém genomu liší se od plavuní a mechorostů (v části obsahující gen pro RNA polymerázu)

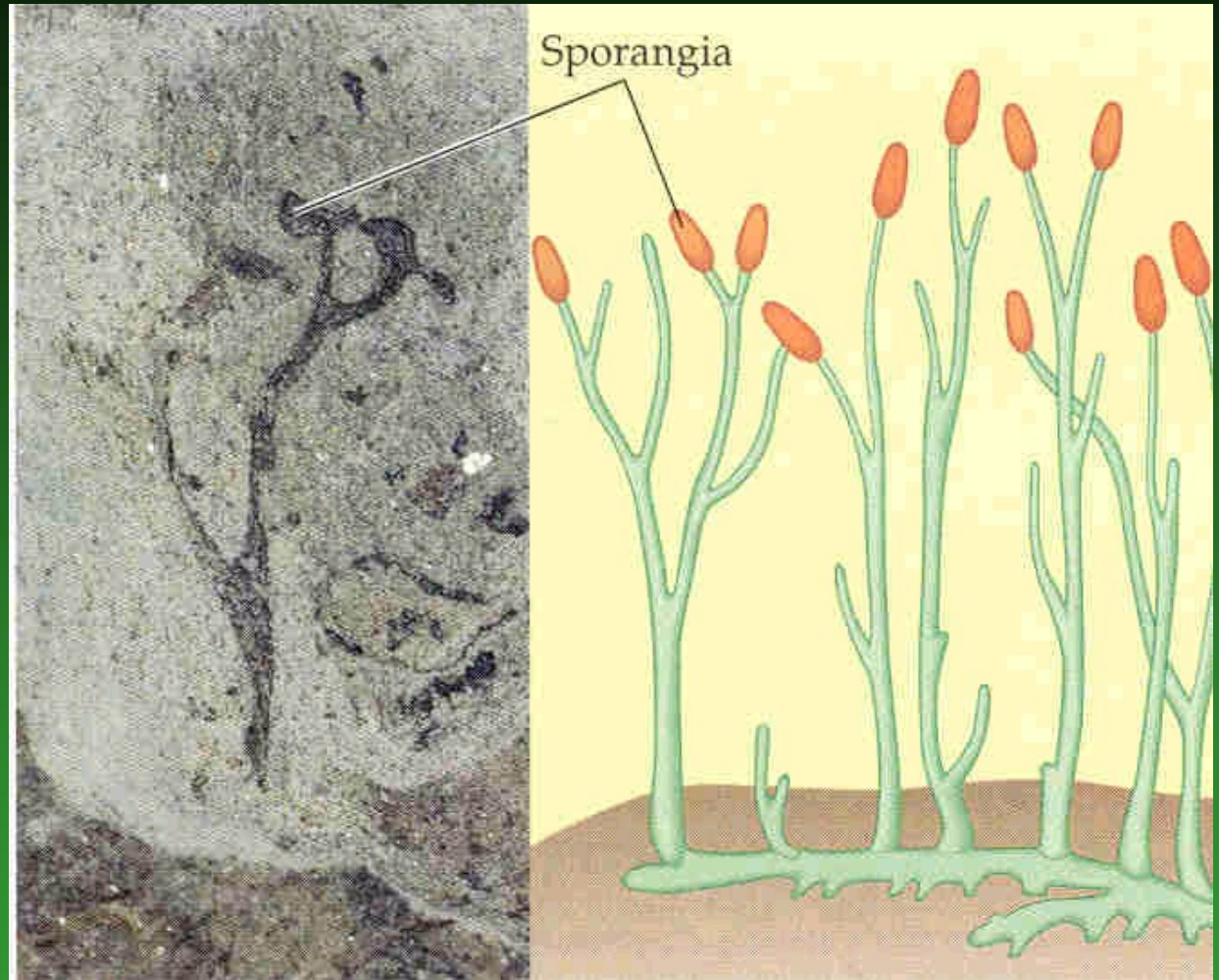


# Sporofyt vytrvalý, zelený, na gametofytu nezávislý.

vidličnatě větvené  
telomy (= stonky)

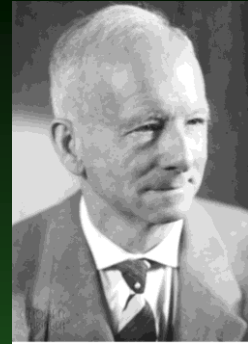
kruhového  
průřezu, někdy  
podle funkce  
rozlišitelnými na  
rhizomy, mezomy  
a fertílí telomy.

Neměly listy,  
asimilovaly  
nadzemními  
telomy

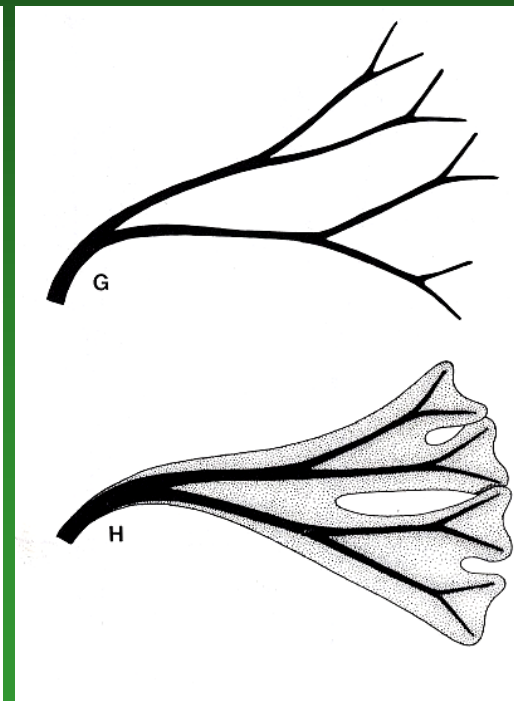
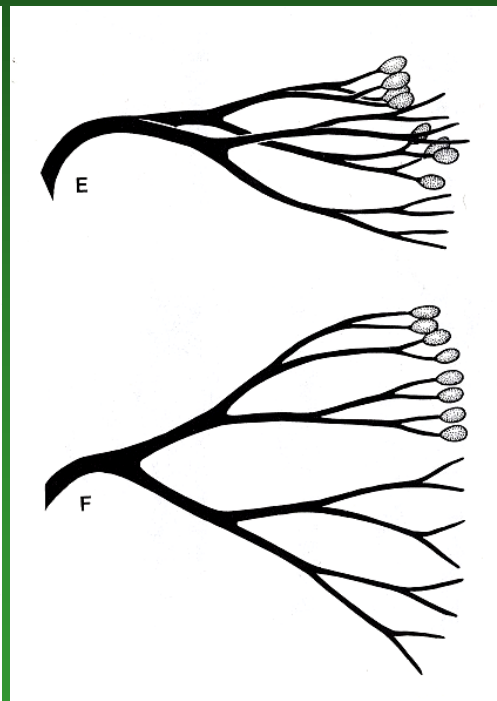
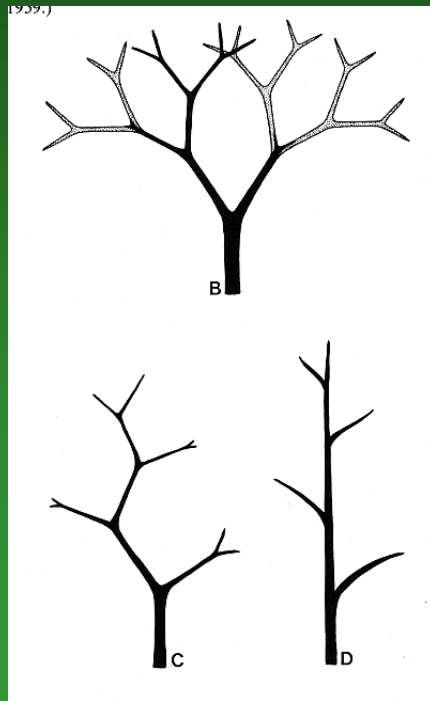
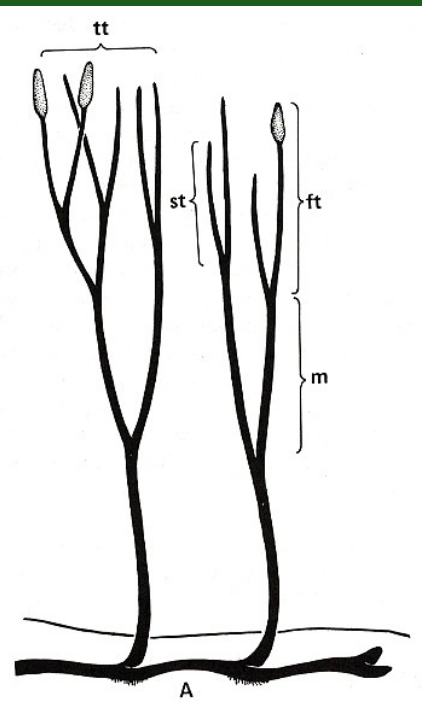


# Zimmermannova telomová teorie:

Walter Zimmermann  
1892-1980



Praorgánem je u rostlin prostorově vidličnatě větvený telom – z něj jsou odvozeny všechny ostatní orgány.  
Příklady procesů evoluce telomů: B-D převršení, E-F planace, G-H kladofikace a syntelomizace v list

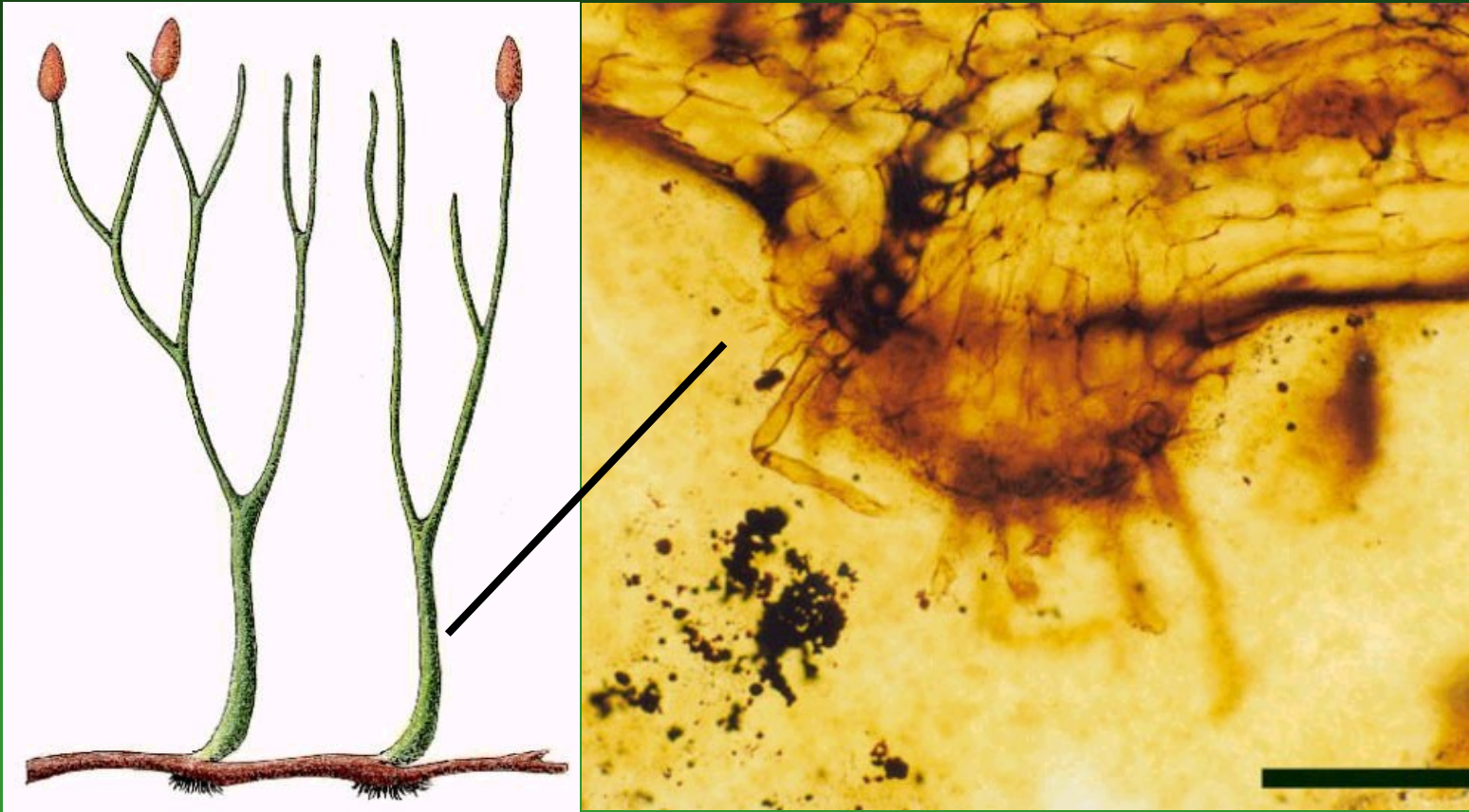




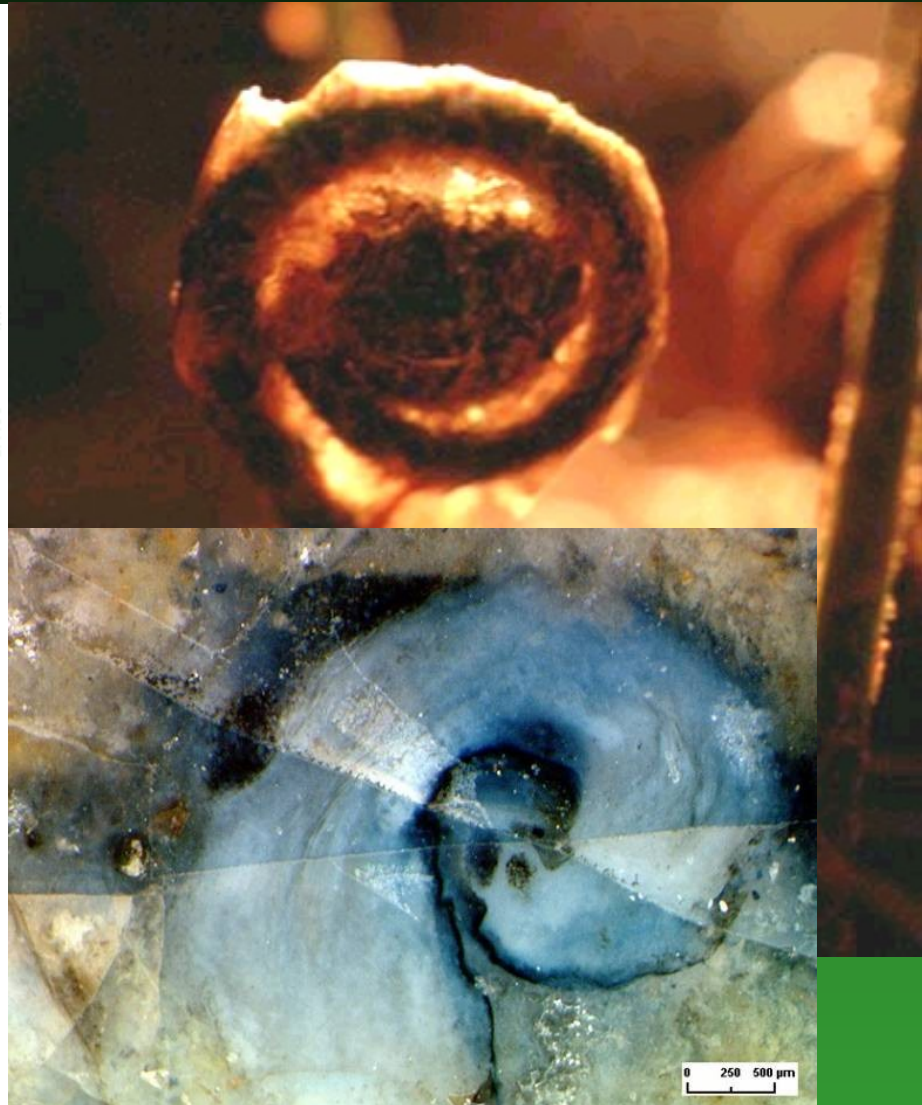
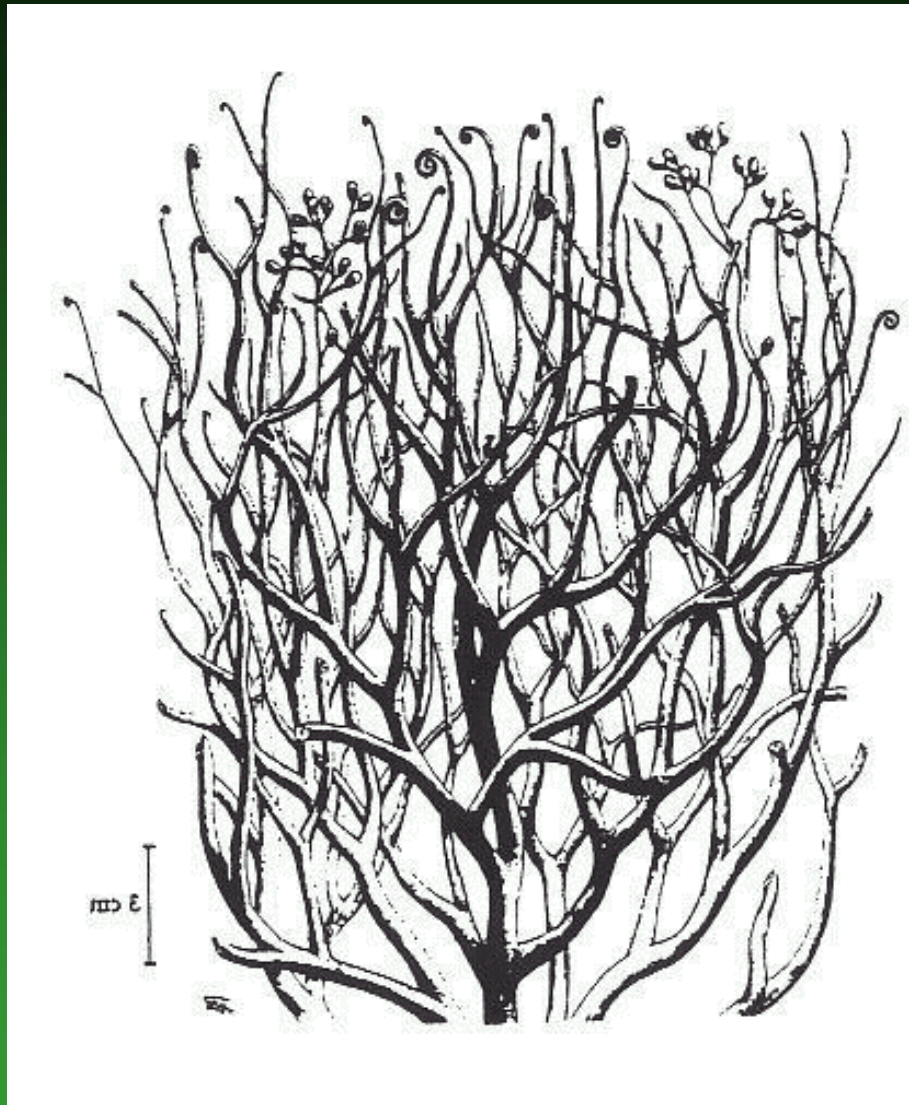
Ryniofyty **neměly kořeny.**

Ukotvení v substrátu zajišťoval rhizom – oddenek (podzemní stonek);

Příjem živin a vody zajišťoval porost **rhizoidů** na rhizomu.



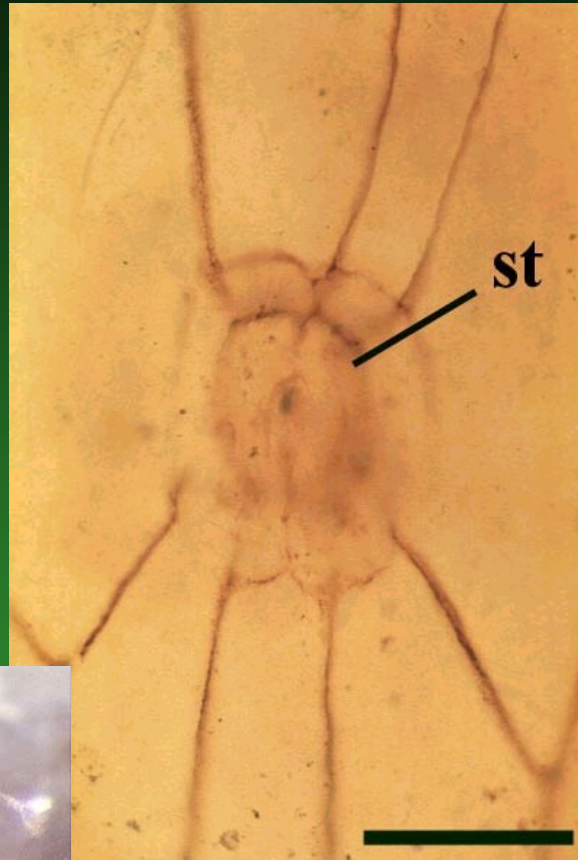
Telomy byly v mládí **circinálně stočené**.



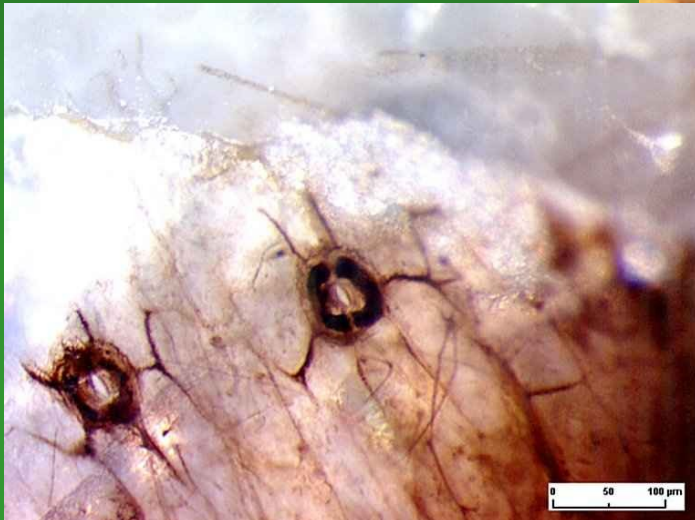


# Epidermis ryniofytů měla pravé průduchy

Průduch u *Horneophyton lignieri* (st) obklopený modifikovanými buňkami



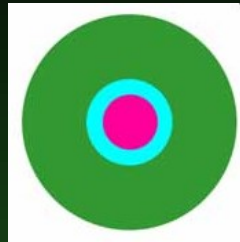
*Asteroxylon*, průduchy a epidermis (svěrací buňky s tmavým obsahem, úsečka = 0,10 mm)



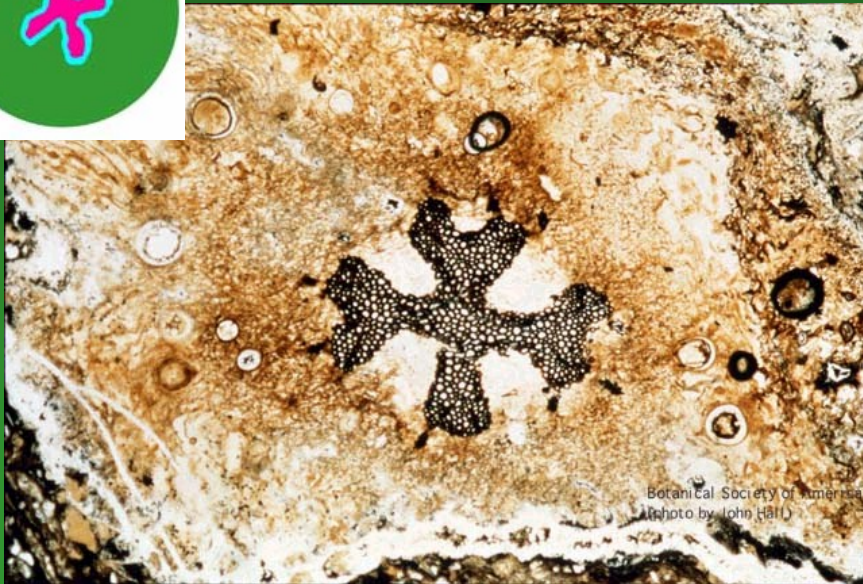
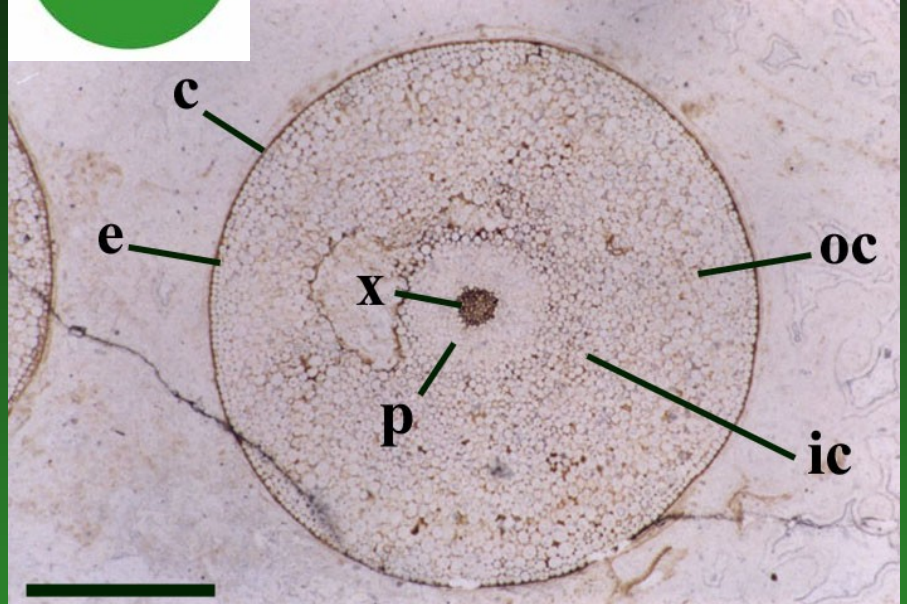
Průduch *Aglaophyton major*

Cévní svazek, pokud byl vyvinut, primitivní. Byl buď **protostélický** →  
nebo od něho odvozený **aktinostélický** ↙

xylem, floem



xylem, floem

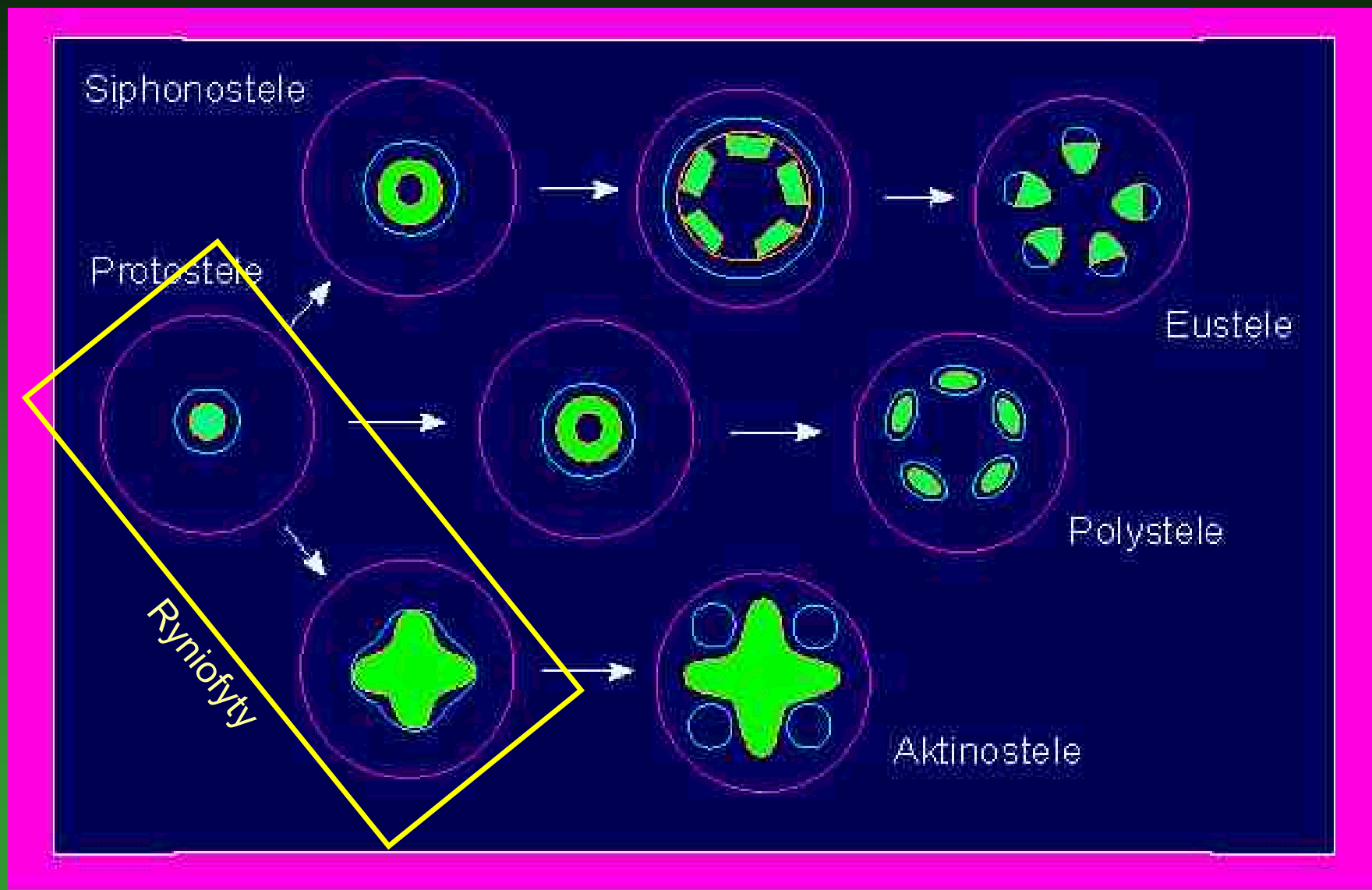


Příčný řez aktinostelickým telomem rodu *Asteroxylon*

Příčný řez protostelickým telomem ryniofyt kutikula (c), epidermis (e), vnější kůra (oc), vnitřní kůra (ic), floem (p), xylemový svazek (x) (úsečka = 2 mm)



# Stelární teorie - naznačuje evoluci vodivých svazků z původního protostélé

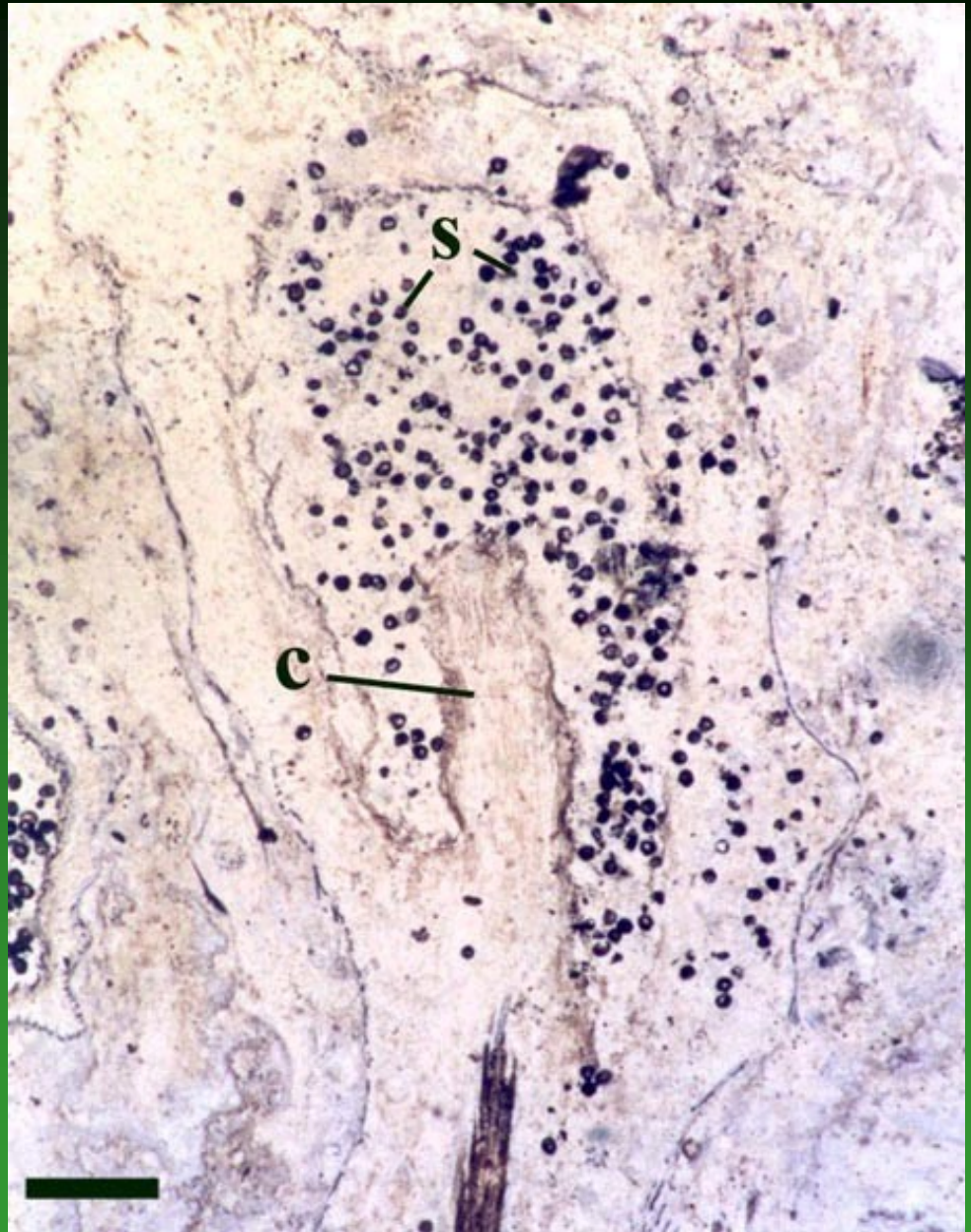


Sporangia  
eusporangiátní =  
tlustostěnná  
(stěnu tvoří víc jak jedna  
vrstva buněk),

izosporická,

někdy uvnitř se sloupkem  
- columella.

Sporangium u  
*Horneophyton lignieri*,  
c = columella



**Gametofyt ryniofytů** – frondózní s terčovými receptákuly (gametantiofory) připomíná gametofyt porostnice mnohotvárné (*Marchantia polymorpha*)

**receptakula a celé gametofyty častěji jednopohlavné jen s archegoniofory nebo antheridiofory**

**méně často receptakula oboupohlavná**



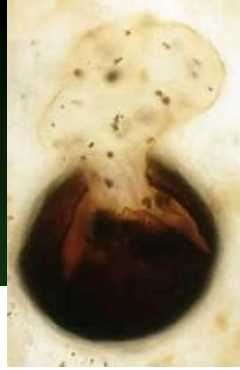
*Sciadophyton* – celkový vzhled

*Remyophyton delicatum* - má oboupohlavná receptakula nesoucí archegonia i antheridia





tetrády spór  
(*Aglaophyton major*)

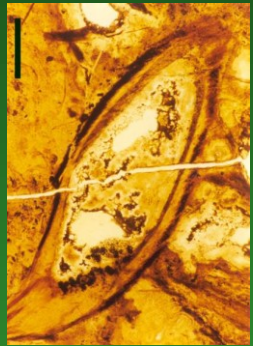


klíčící spóra  
(*Horneophyton lignieri*)

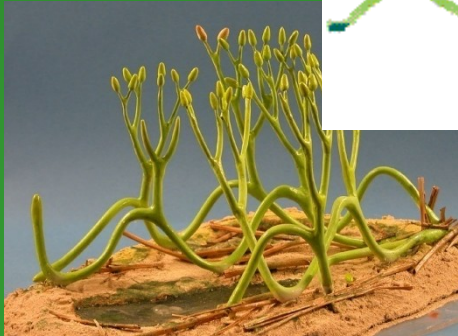
gametofyt typu  
*Sciadophyton* -  
celkový vzhled  
(rekonstrukce)



antheridiofor  
(*Lyonoophyton rhyniensis*)

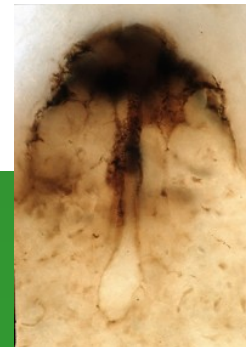


elipsoidní  
sporangium  
(*Aglaophyton major*)



sporofyt typu  
*Aglaophyton* -celkový  
vzhled (rekonstrukce)

archegonium  
(*Lyonoophyton rhyniensis*)



antheridium  
uvolňující  
spermatozoidy  
(*Remyophyton delicatum*)





Miskovité disky gametangioforů nesly na svrchní straně archegonia nebo antheridia nebo obojí.

Na gametofytu pravé průduchy; měly vodivé elementy - hydroidy.

Nahoře: podélný řez samčím gametofytem *Lyonophyton rhyniensis* nesoucím antheridia (a). (úsečka = 1mm), vpravo spermatozoidy uvolněné z antheridia



# Oddělení *Protracheophyta*

Nižší vzrůst: 5–20 cm.

Telomy hladké nebo hrboľkaté, bez šupinovitých emergencí.

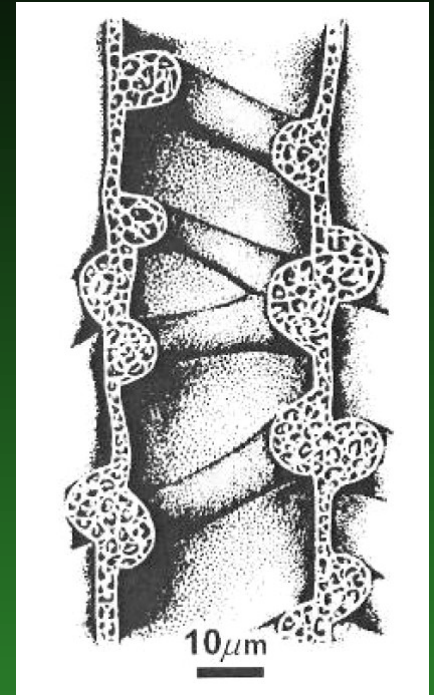
Větvení telomů prostorové (ne vícekrát za sebou v jedné rovině).

Vodivé elementy protostélické

Tracheidy neztlustlé = hydroidy, nebo se spirální výztuží typu S (obr.)

Sporangia terminální (na vrcholech telomů), jednotlivá.

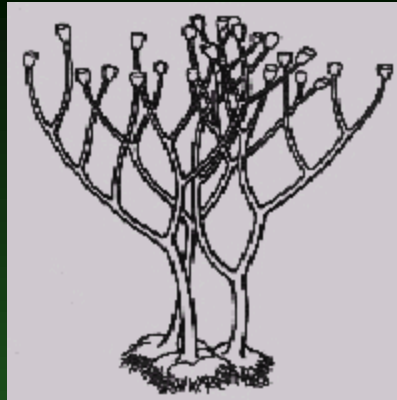
Nejstarší pocházejí ze svrchního siluru vyhynuly pravděpodobně ve středním devonu.



tracheidy s  
houbovitou  
stěnou, síťnatě  
nebo prstencovitě  
ztlusté, typu S  
(Kenrick & Crane  
1997)

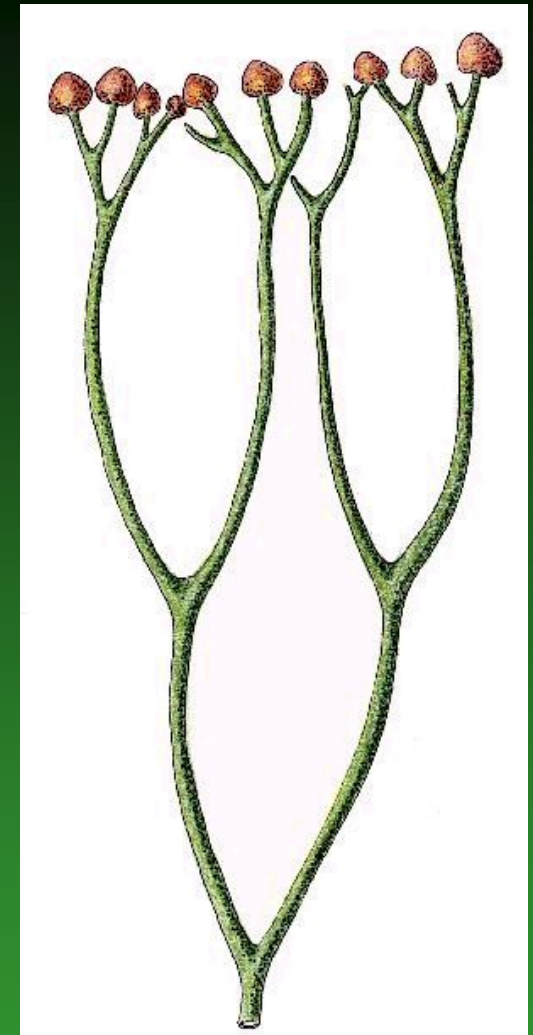
# *Cooksonia*

s apoletními spórami a  
ledvinitými sporangii  
výška do 10 cm



*Cooksonia caledonica*  
je sporofyt

*Cooksonia*  
nejstarší makrofosílie vyš.  
rostlin;  
střední - svrchní silur - **428  
milionů let.**  
Irsko, Wales, Skotsko,  
Česko (*Cooksonia  
bohémica*), Kazachstán,  
USA, Kanada, Sibiř.



Isabel Cookson  
1893-1973  
australská  
paleobotanička



*Cooksonia pertoni* je to gametofyt!



# *Aglaophyton major* (dříve *Rhynia major*)

do 15 cm vysoká (2)

rhizomy válcovité, s  
mykorrhizou (4);

v nodech „kořenující“ shluky  
jednobuněčných rhizoidů (1)

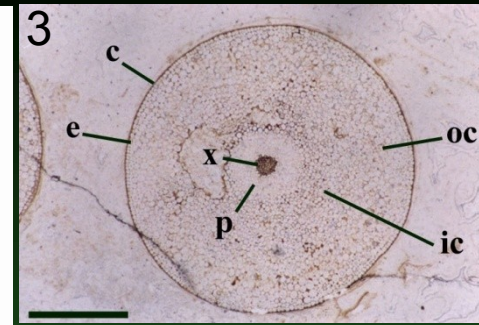
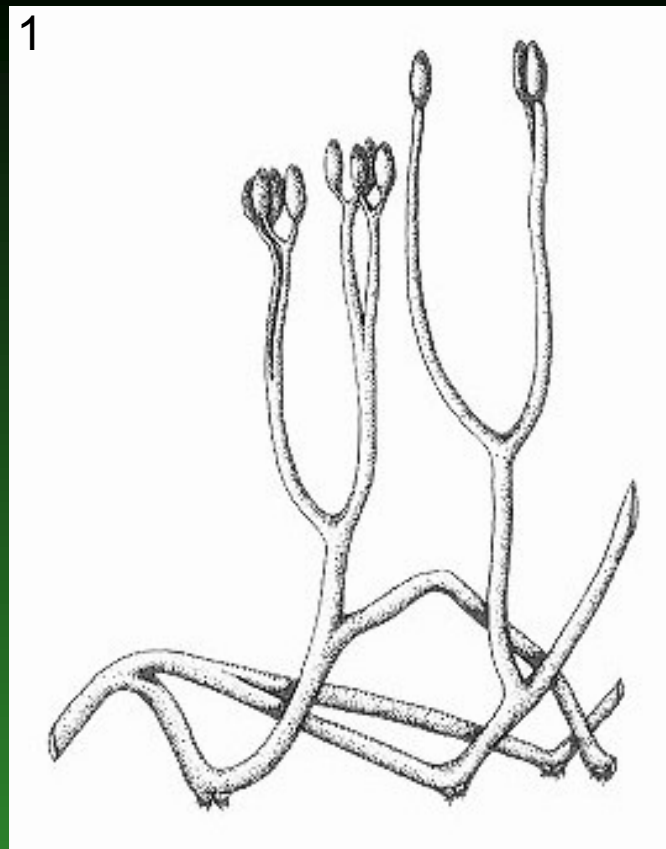
přímé vidličnaté telomy 4-6  
mm silné, s jednoduchým  
protostélé (3);

tracheidy - bez ztluštěnin  
připomínají hydroidy mechů

hladká epidermis s průduchy  
(také na aeriálních partiích  
rhizomů) (5)

elipsoidně protáhlé výtrusnice  
12x4 mm, bez dehiscencí (6)

gametofyt *Lyonophyton  
rhiniensis*



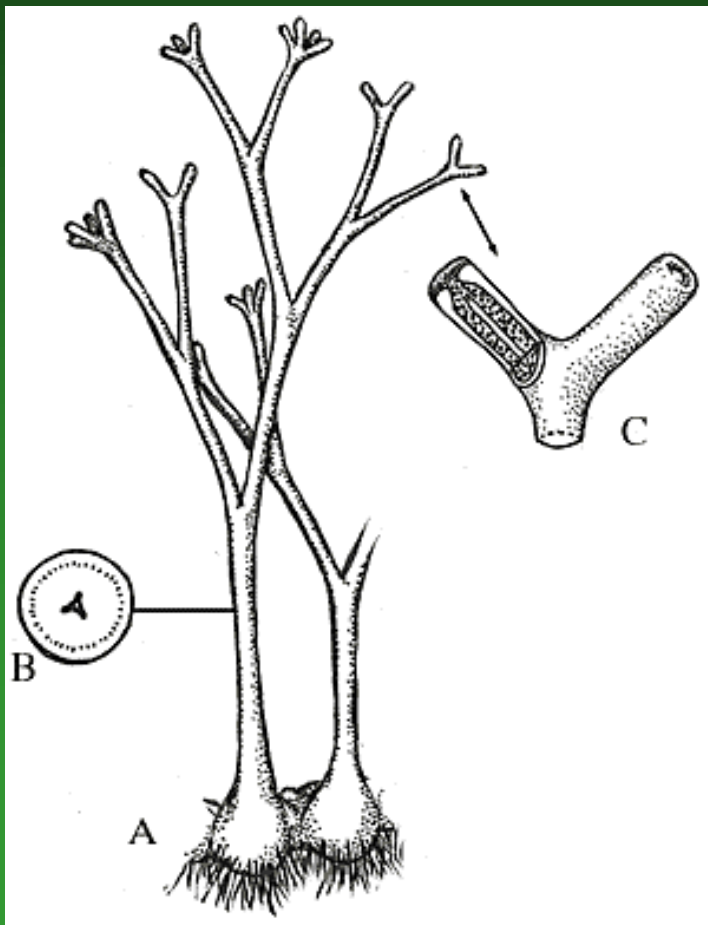
***Horneophyton lignieri*** (dříve *Hornea*),

nadzemní bezlistý, hladký stonek vidličnatě větvený, do 2 mm tlustý,

výška sporofytních rostlin do 20 cm; tracheidy - spirálně vyztužené

fertilní telomy zakončeny válcovitými sporangii

rhizom hlíznatě uzlovitý - na spodu s rhizoidy, s patrnou mykorrhizou

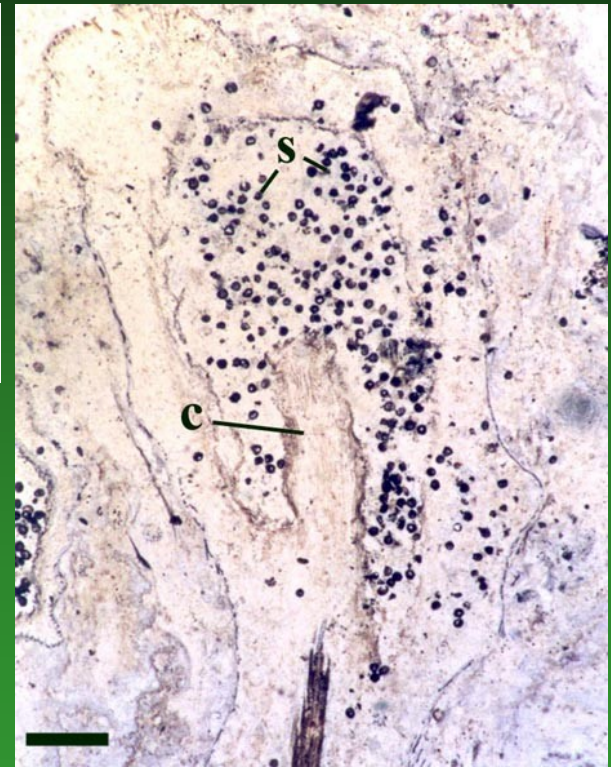
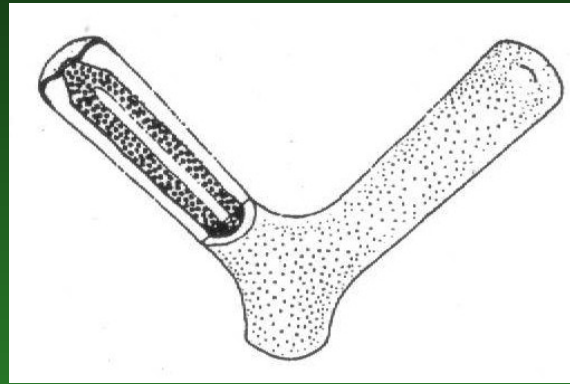
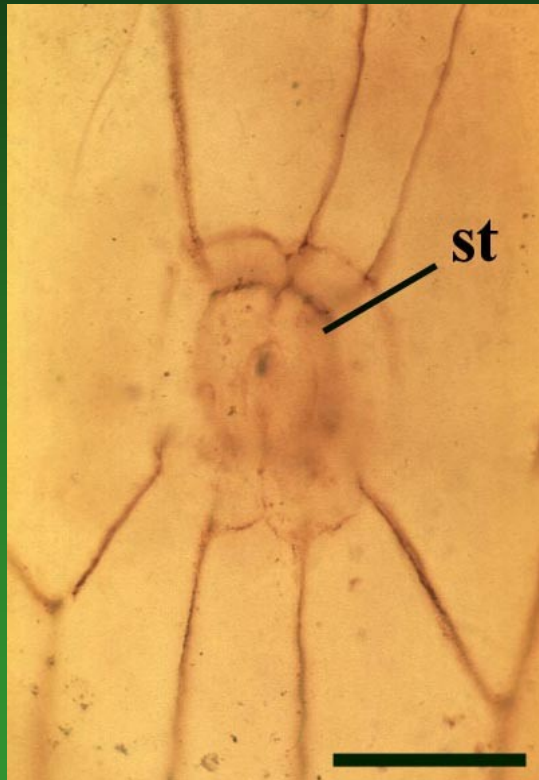




# *Horneophyton lignieri*

epidermis - s roztroušenými průduchy

sporangia – válcovitá 7,5 mm dl., vidličnatě větvená, se středním sloupkem – jako u mechů nebo hlevíků! – otvírají je však v terminální části dehiscenčním otvorem – spíše tedy jako mechy!

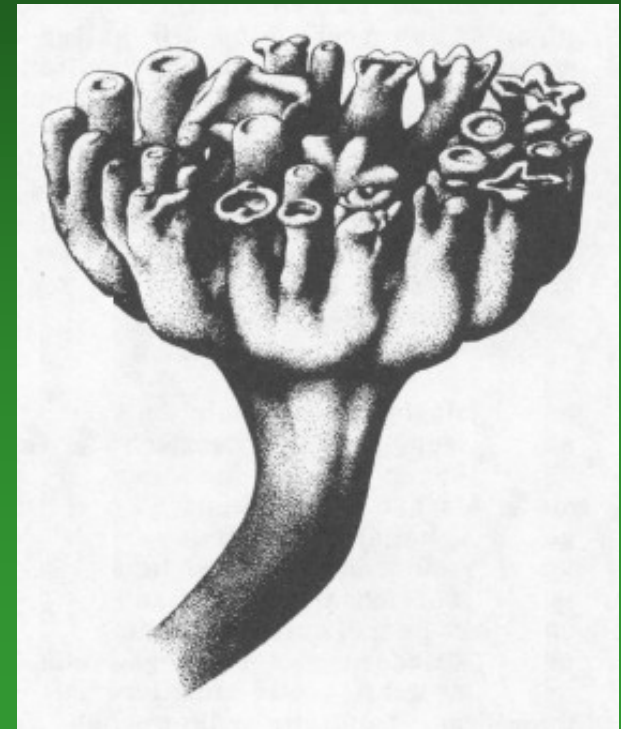
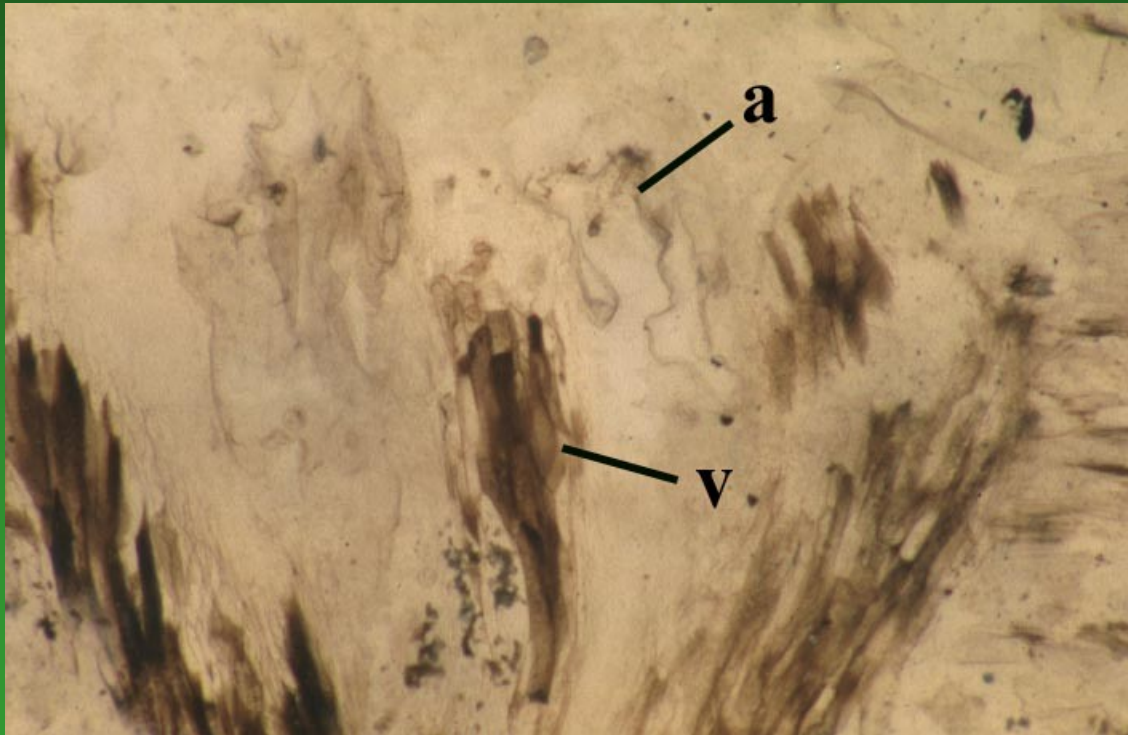




# *Horneophyton lignieri*

samičí gametofyt popsán jako *Langiophyton mackii* roste volně a je zhruba 6 cm vysoký

- Archegonia na receptákulech
- zanořená archegonia - jako u hlevíků!,
- archegonia obalena „pochvou“ - podobně jako báze sporofytu hlevíků!



# *Rhynia gwynne-vaughamii*

výška do 20 cm,

stonky do 3 mm tlusté, dichotomicky i monopodiálně větvené (3)

oddenek s jednobuněčnými rhizoidy a mykorrhizou (4)

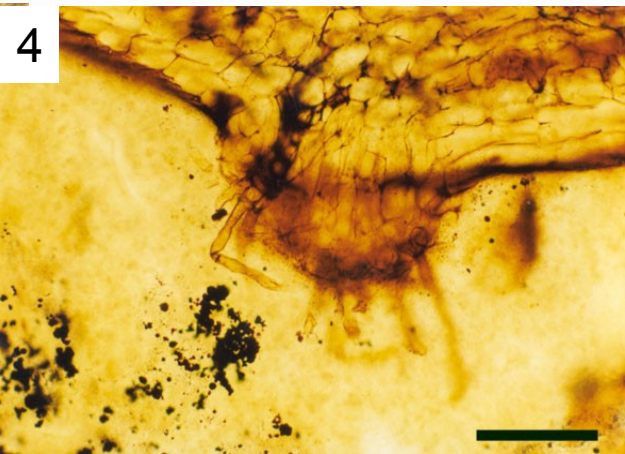
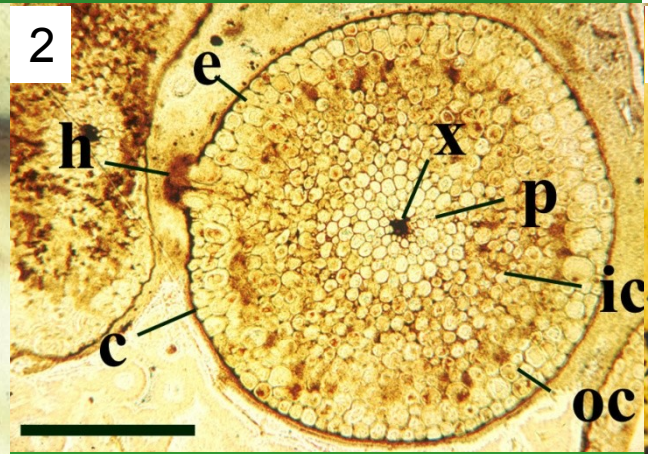
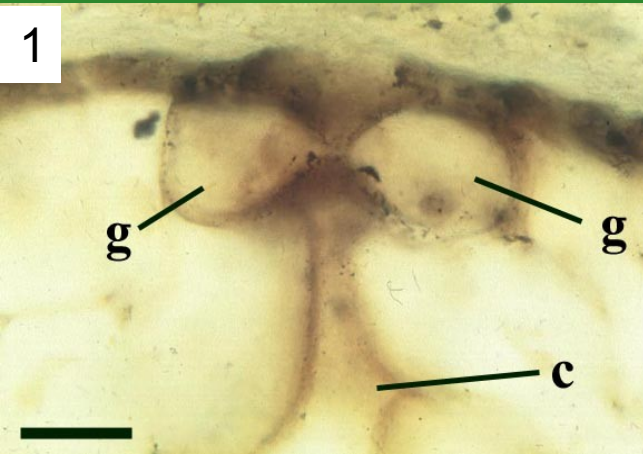
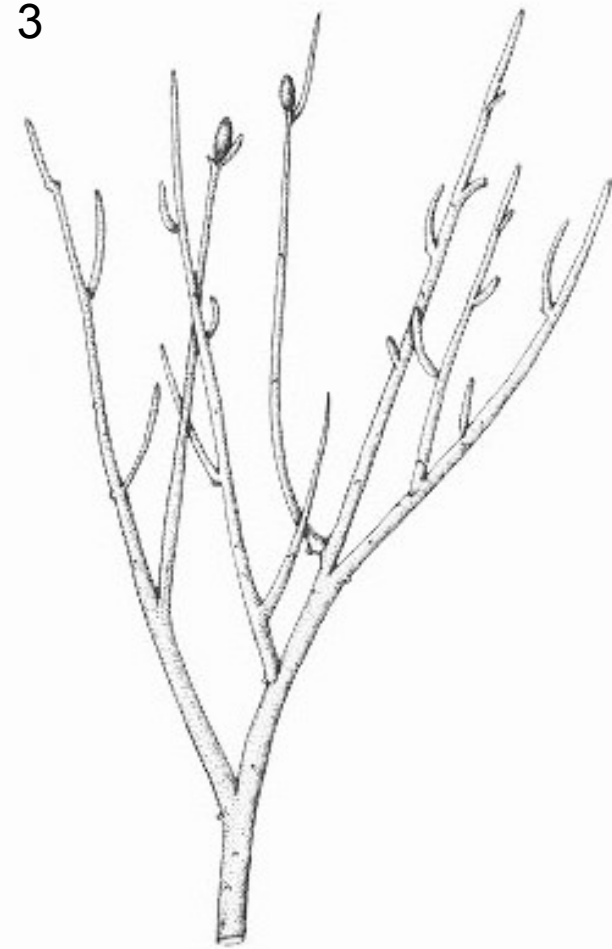
epidermis - s průduchy (1)

vodivá pletiva - protostélé (4)

tracheidy – prstencovitě vyztužené, vzácně i spirálně vyztužené

sporangia – elipsoidní; 3,6 x 2,4 mm; vyskytují se vzácně; nemají dehiscenční aparát

3

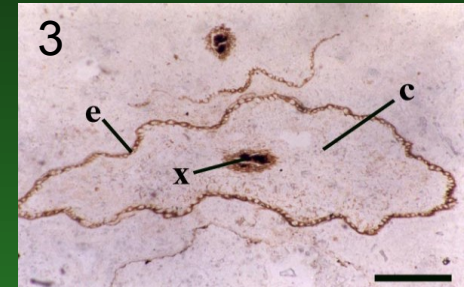
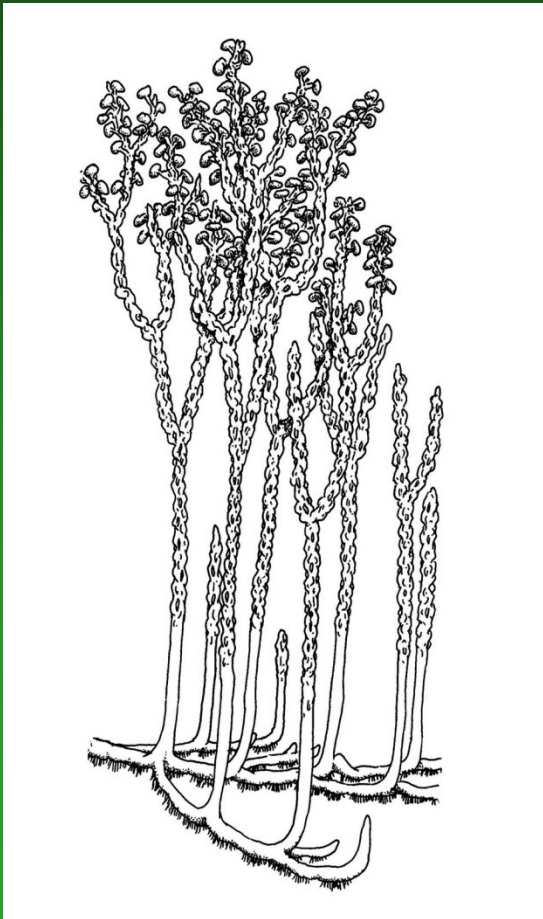




# *Nothia aphylla*

- vodorovné větvené oddenky (rhizomy) v bahně (1); na spodu oddenků podélná žebra s rhizoidy (2), výška ca 15 cm
- přímé větvené telomy, podélně rýhované s hrbolekatými emergencemi, protostélický xylem často ve 2 svazcích (3); tracheidy bez ztlustěnin (!)
- sporangia ledvinitá 3x2 mm, s příčnou dehiscencí, na krátkých stopkách po stranách telomů v terminálních shlucích (4)

- gametofyt *Kidstonophyton discoides* (5) připomíná receptákula *Marchantia*





## oddělení *Zosterophyllophyta*

Spodnodevonští předchůdci plavuní – mikrofylních rostlin.

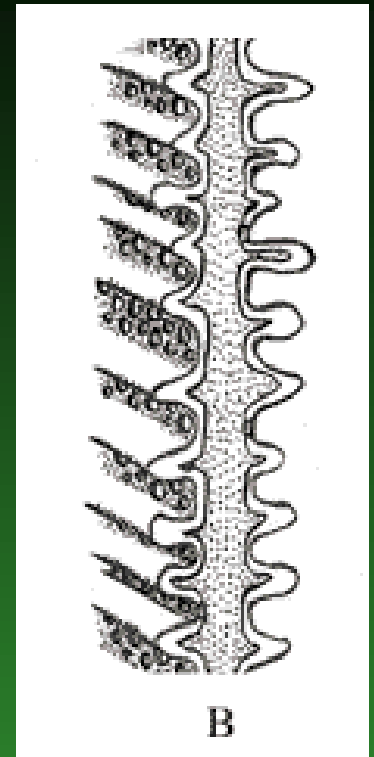
Telomy dichotomicky větvené, vysoké až 50 cm.

Na telomech vychlípeniny pokožky (emergence) šupinovitěho tvaru = něco jako drobné šupinovité listy, avšak zpravidla bez inervace (enafyly).

Vodivé elementy protostélícké nebo aktinostélícké

Tracheidy ztlustlé, typu G.

Sporangia kulovitá nebo ledvinitá, krátce stopkatá v řadách nebo spirálách po stranách telomů, popřípadě v terminálních klasech nahloučená.

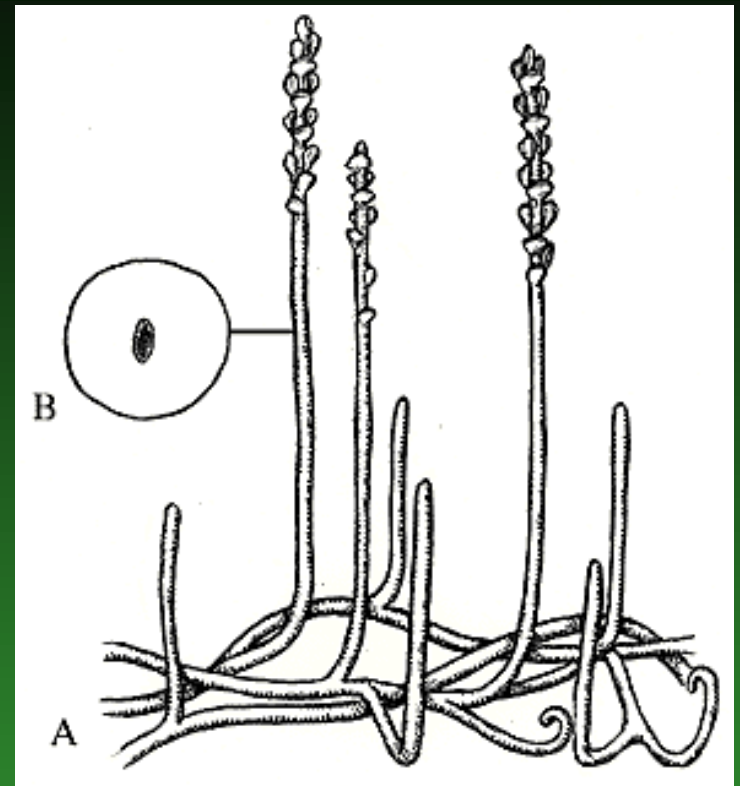
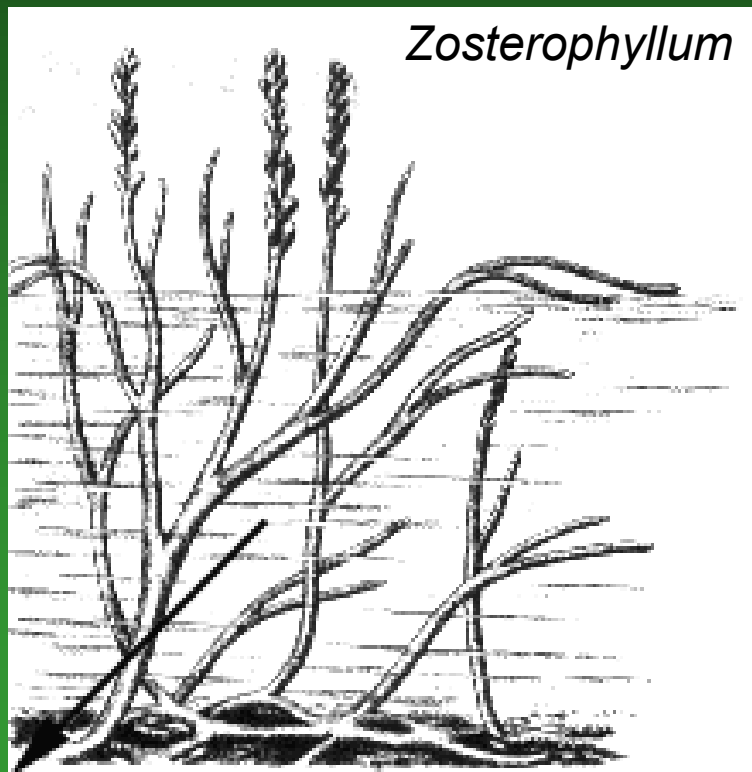


Tracheidy s dvouvrstevnou stěnou ztluštělou stěnou typu G typické pro mikrofylní linii (Kenrick & Crane 1997)

## *Zosterophyllum rhenanum*

Vysoké do 0.5 m; rostly ve vodě, kořenovaly v bahně, plodné větve nad hladinou.

Stonek vidličnatě nebo monopodiálně větvený.

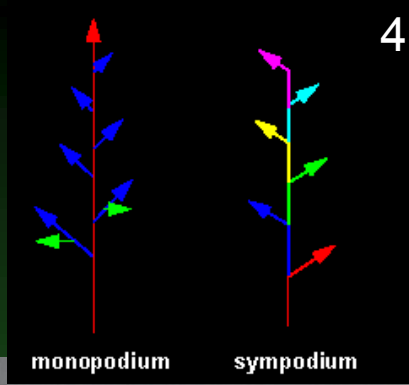


Vodivé elementy protostélické stavby.

Telomy hladké nebo s velmi drobnými (bradavčitými) bezžilnými enafyly.

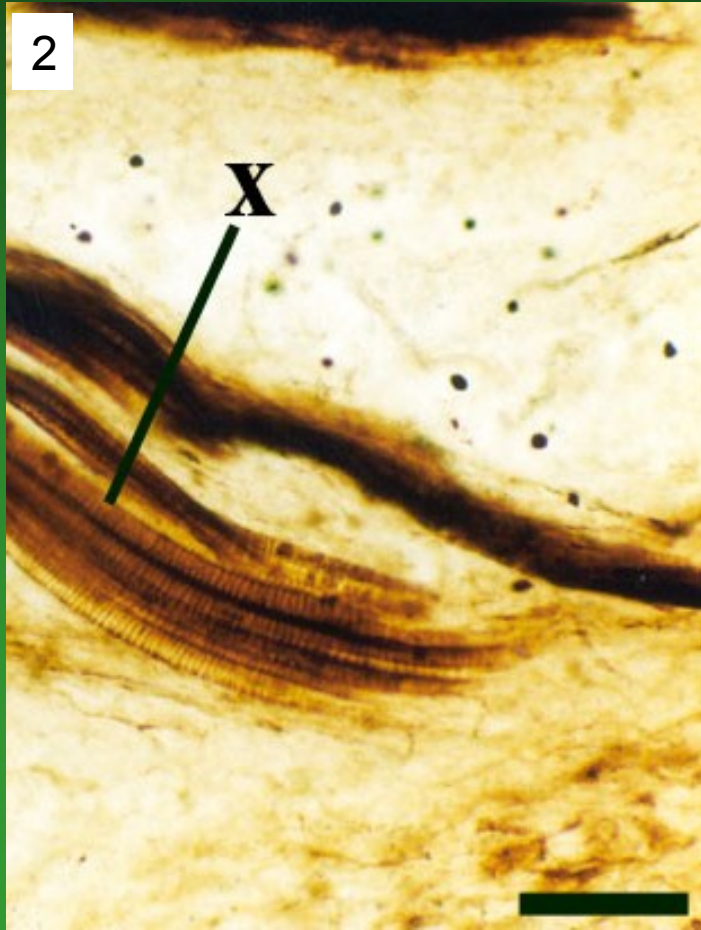
# *Asteroxylon mackei*

- robustnější nad zemí kolem 40 cm (3) , podobný plavuním
- stonek do 12 mm tl. větvený vidličnatě i monopodiálně (3, 4)
- Vodivé elementy – aktinostélé (1),
- tracheidy spirálně ztlustělé (2)
- Gametofyt není znám

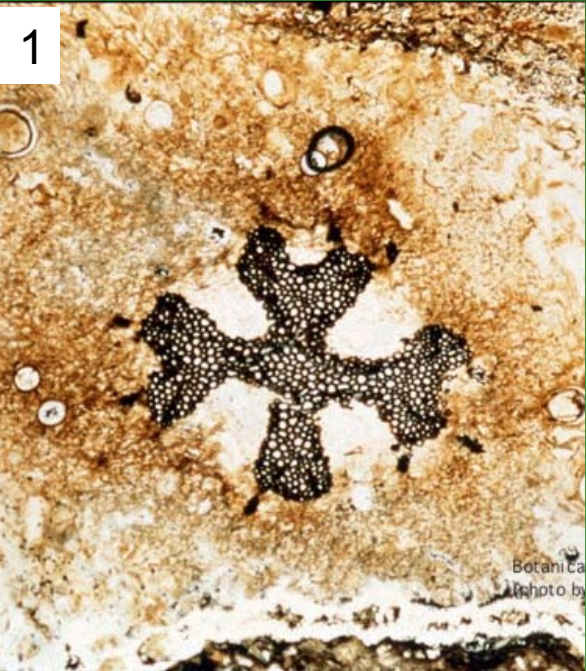


4

3



2



1

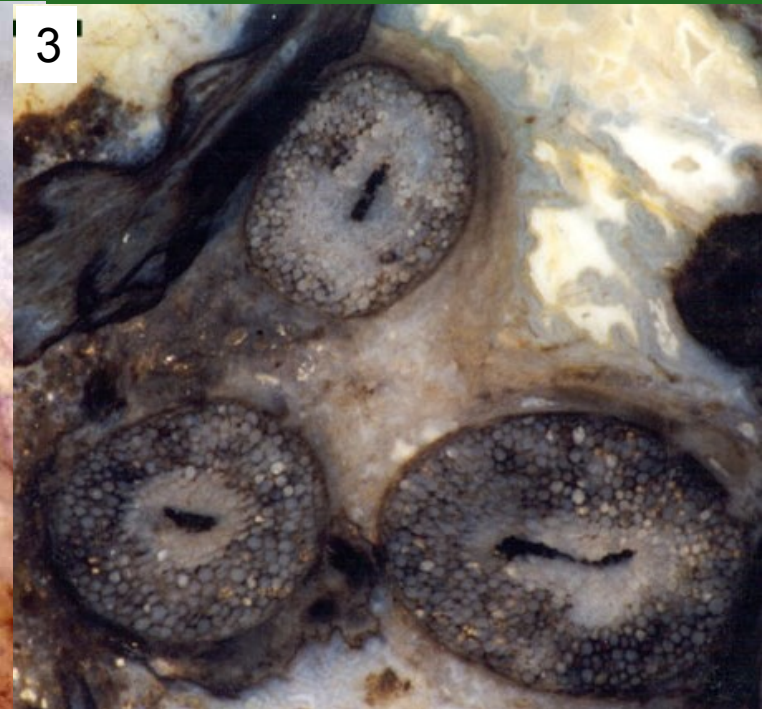
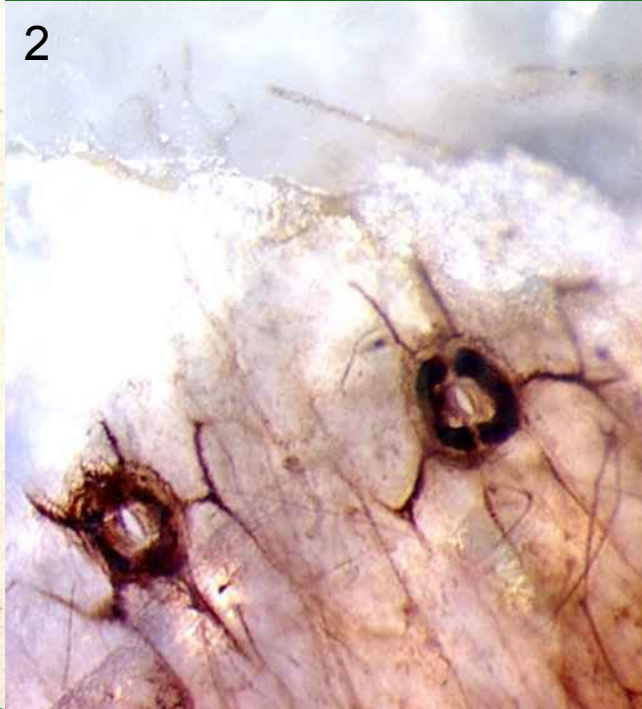
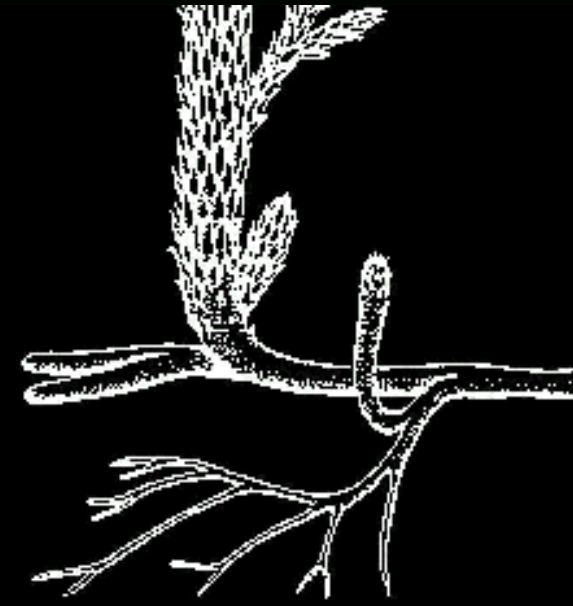
Botani.ca  
photo by



# *Asteroxylon mackei*

- ploché úzce kopinaté vychlípeniny pokožky (emergence) – enafyly – nejsou pravými listy – chybí jim cévní svazek (1) ten však vede k bázi enafyly!
- enafyly dlouhé do 5mm.
- na stonku i enafylech průduchy (2)
- oddenek ca 4 mm silný (4) rostl hluboko (až 20 cm v substrátu), bez enafylů, s cévním svazkem protostélickým (3)

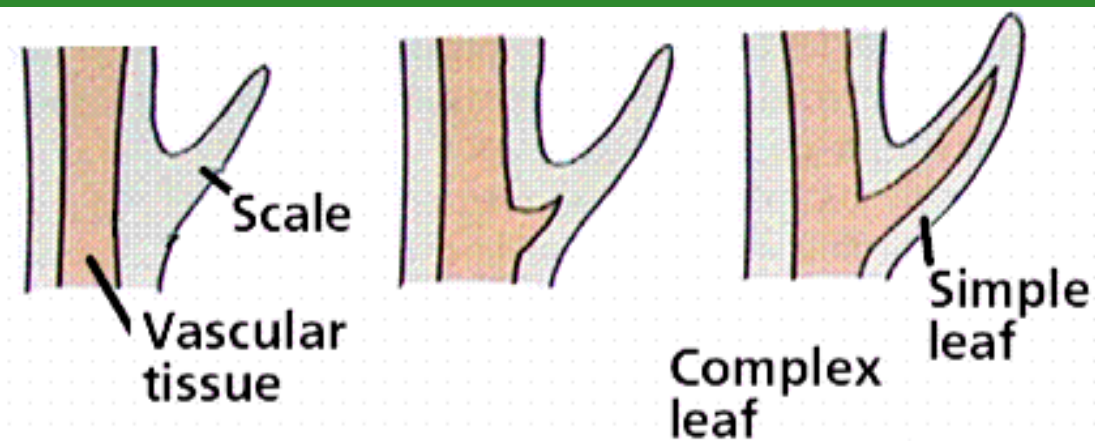
2



# *Asteroxylon mackei*

sporangia ledvinitá 7x2,5 mm, na krátkých stopečkách opatřených cévním svazkem

mezi enafyly na koncích větví, **ne** v paždí enafylů jako u plavuní.



## oddělení *Trimerophyta*

Spodnodevonští ancestoři (předchůdci) megafylních rostlin (kapradin, cykasů,...), ale i mikrofilních přesliček.

výška - několik cm až 1 m (*Pertica* až 3 m),

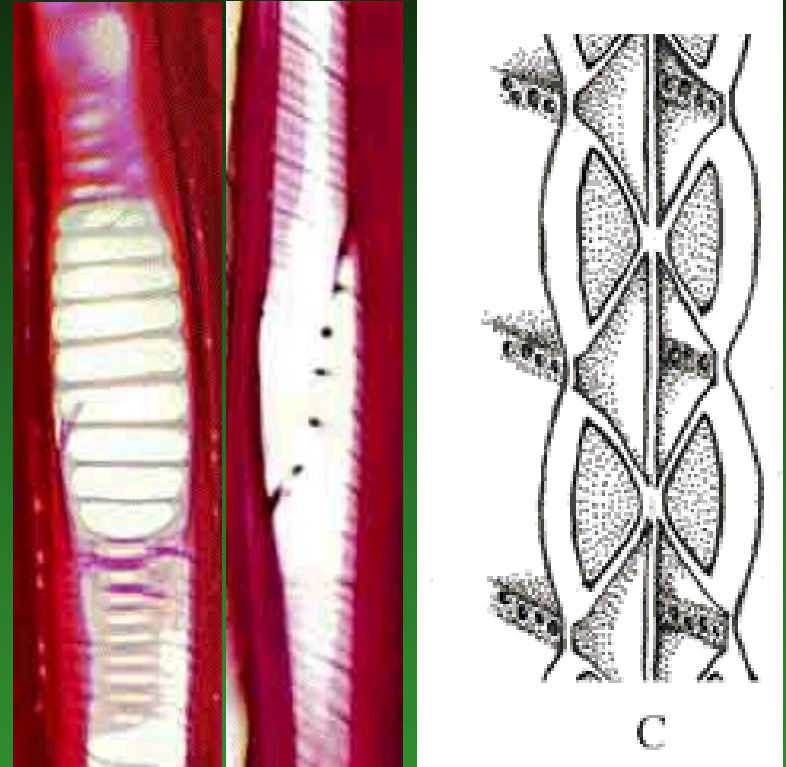
hlavní stonek - větvený monopodiálně,  
silnější než boční větve

tracheidy - zpravidla schodovitě ztlustlé –  
typu P (obr C)

střední válec - protostélé

sporangia - vřetenovitá, ve shlucích na  
koncích větví, s podélnou dehiscencí

spóry triletní

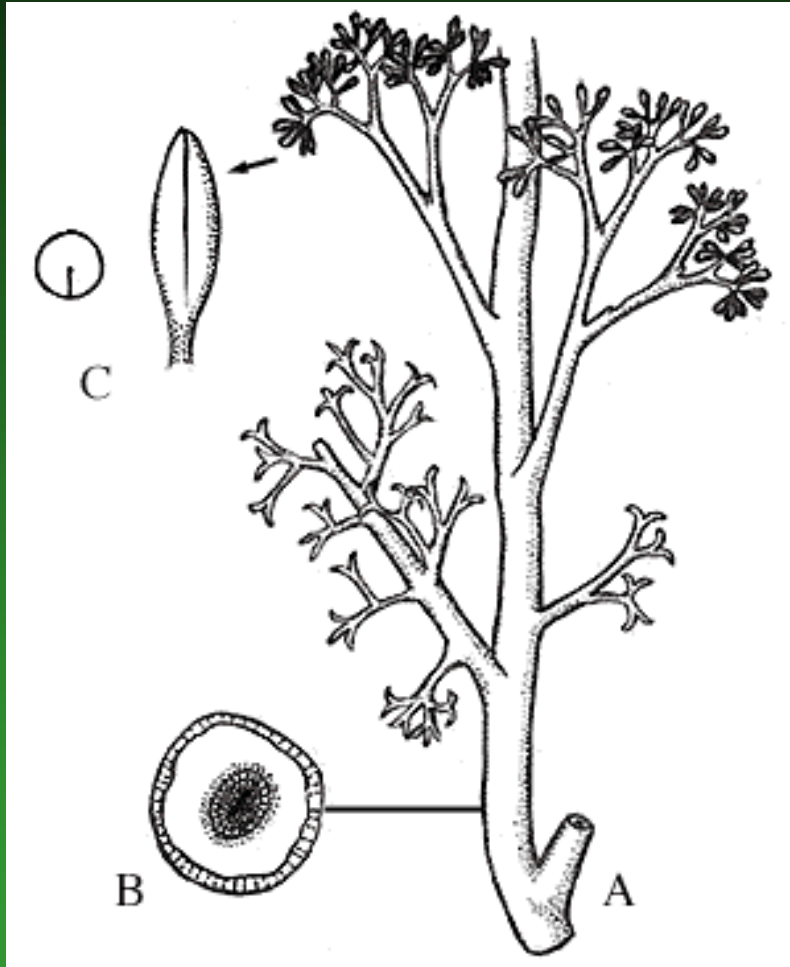


Ztluštělá, dvouvrstevná stěna  
tracheid s dutinami typu P,  
charakteristická pro megafylní linii  
(Kenrick & Crane 1997)



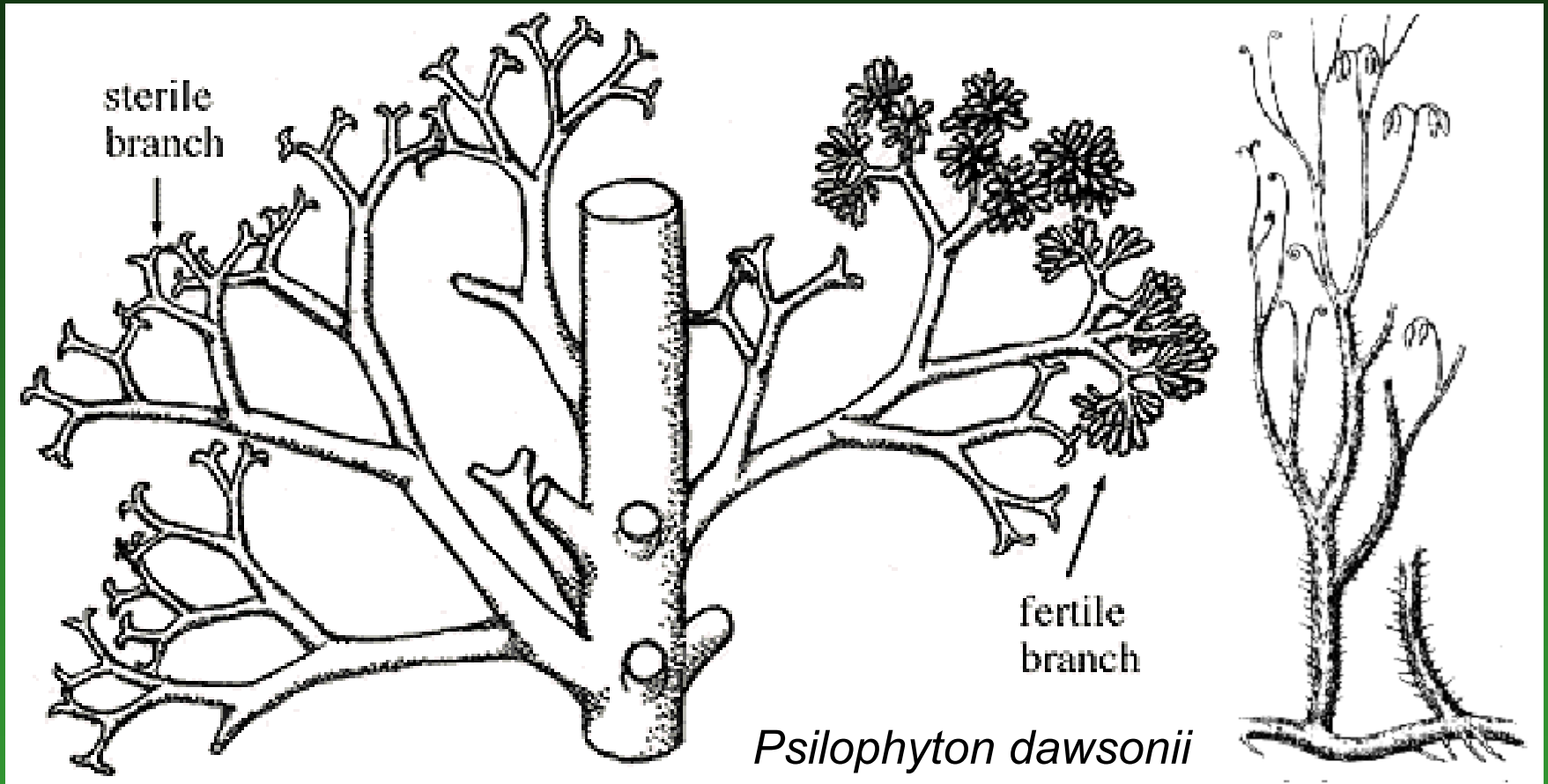
# oddělení *Trimerophyta*

Stonek i větve lysé nebo s drobnými enafyly



*Pertica  
quadrifolia*

Boční větve na koncích opakovaně dichotomicky nebo trichotomicky větvené.  
Větve dvojího typu fertillní a sterilní



Tento typ uspořádání představuje dobře fázi planační a syntelomizační, při vzniku megafylů.