



Fylogeneze a diverzita vyšších rostlin

Ryniofyty

Petr Bureš



INVESTICE DO ROZVOJE VZDĚLÁVÁNÍ

Ryniofyty

primitivní cévnaté rostliny



Ryniofyty

primitivní cévnaté rostliny



vesnička Rhynie ve Skotsku

dnes

Ryniofyty

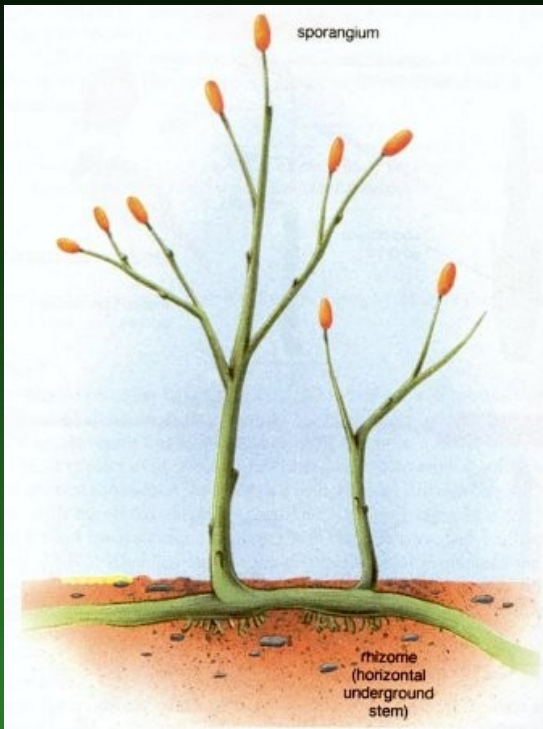
primitivní cévnaté rostliny



vesnička Rhynie ve Skotsku

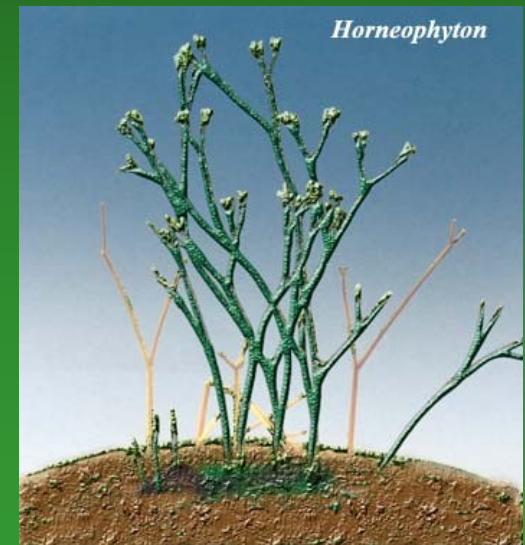
Před 420 miliony let

dnes



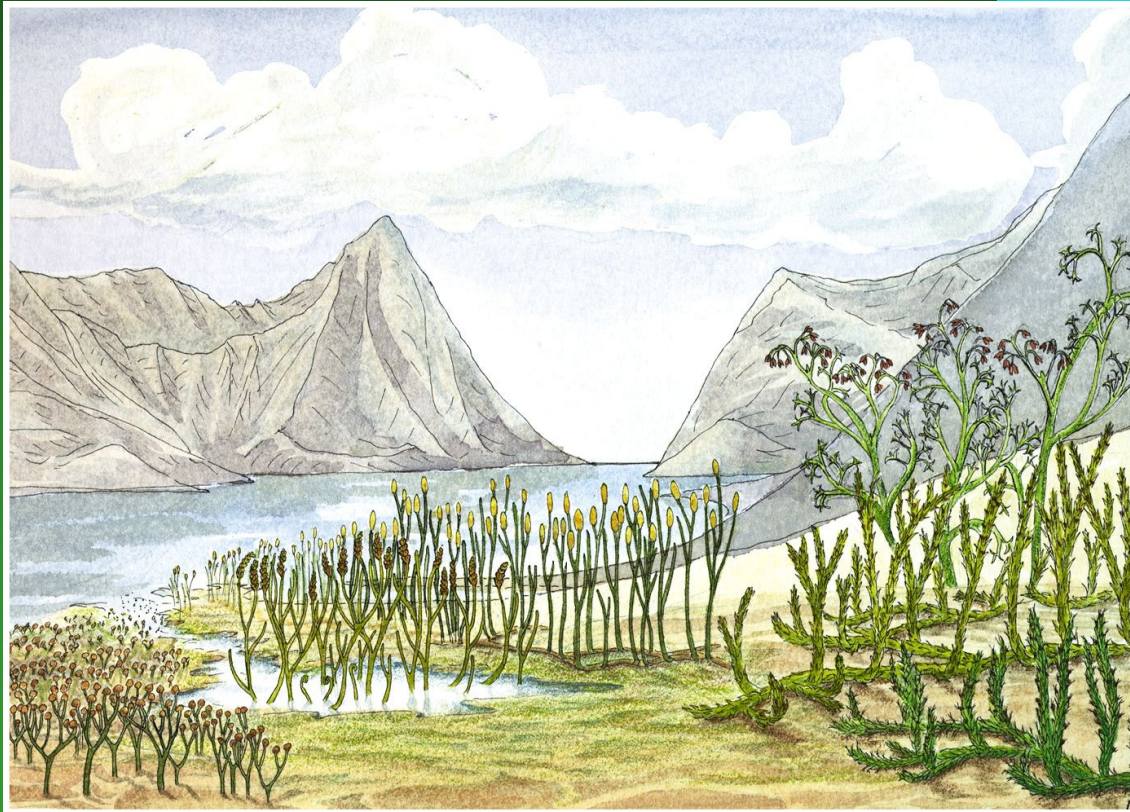
Jen fosilní, vidličnatě větvené stonky s více sporangii, bezkořenné, bezlisté
Sporofyt a gametofyt žily odděleně, vzájemně nezávisle.

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



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

Několik cm – dm velké

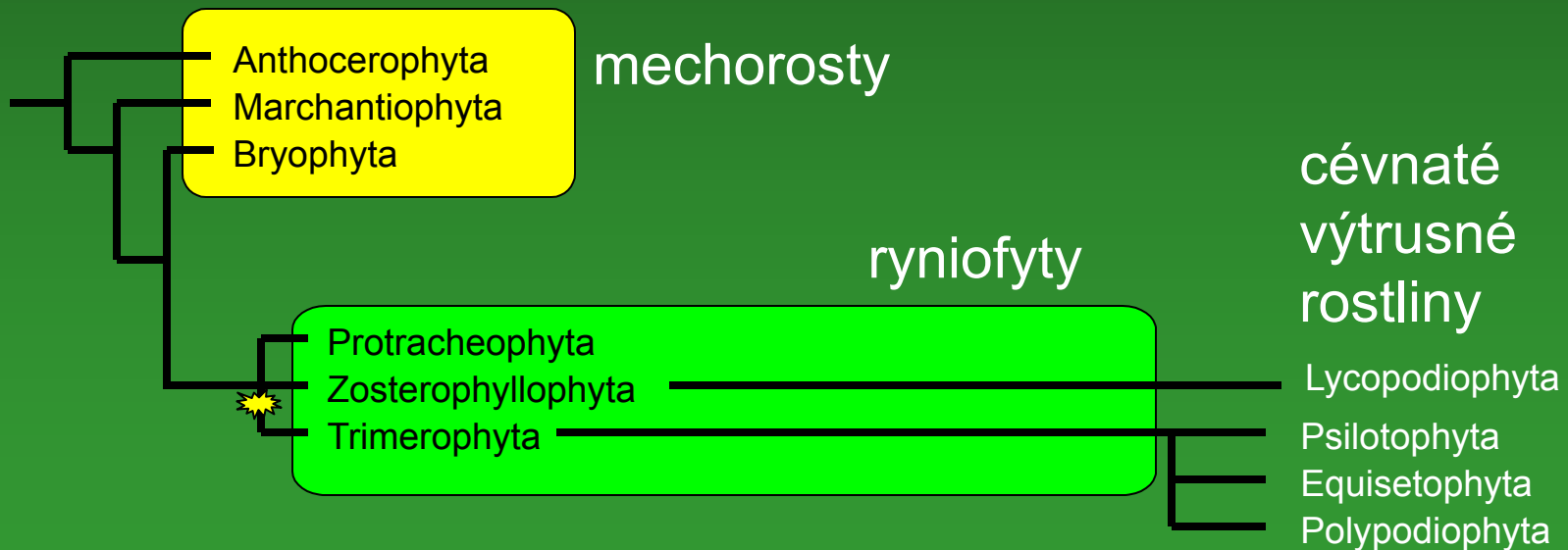


Rostly také ve vodě
několik dm hluboké, pak
byly ukotveny ve dně
s asimilujícími částmi
vznášejícími se ve
vodním sloupci a nad
hladinu vyčnívajícími
jen částmi nesoucími
výtrusnice

ryniofyty = vývojový stupeň (parafyletická skupina).

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

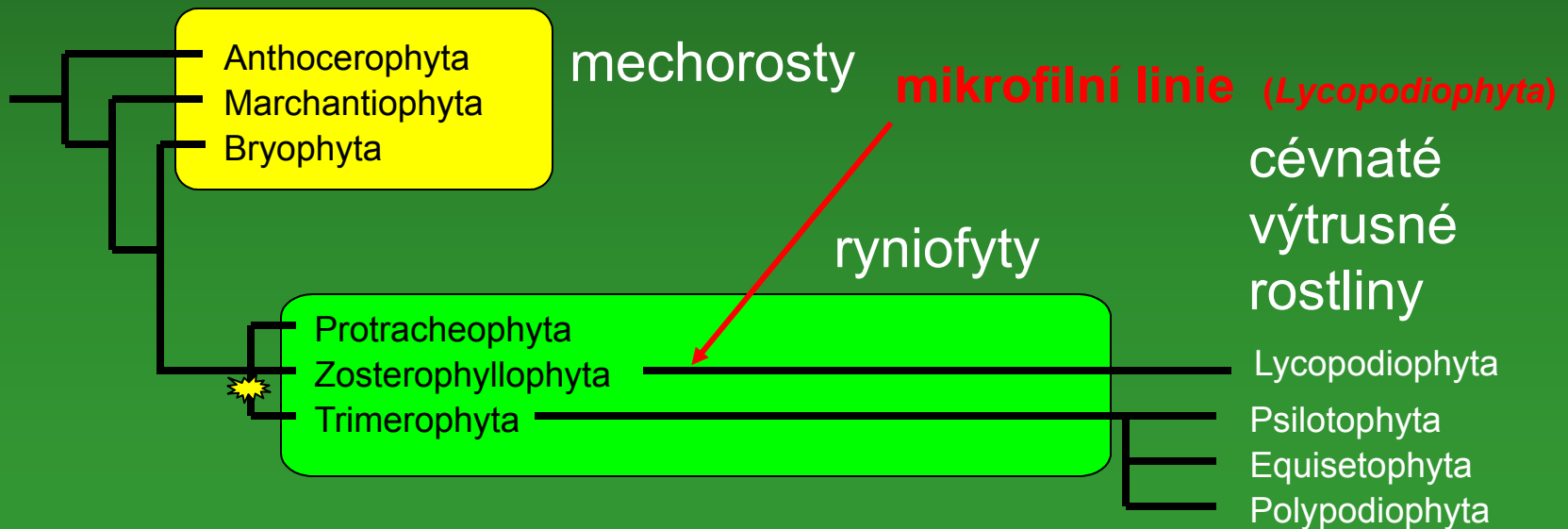
- (1) mikrofylní
- (2) megafylní



ryniofyty = vývojový stupeň (parafyletická skupina).

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

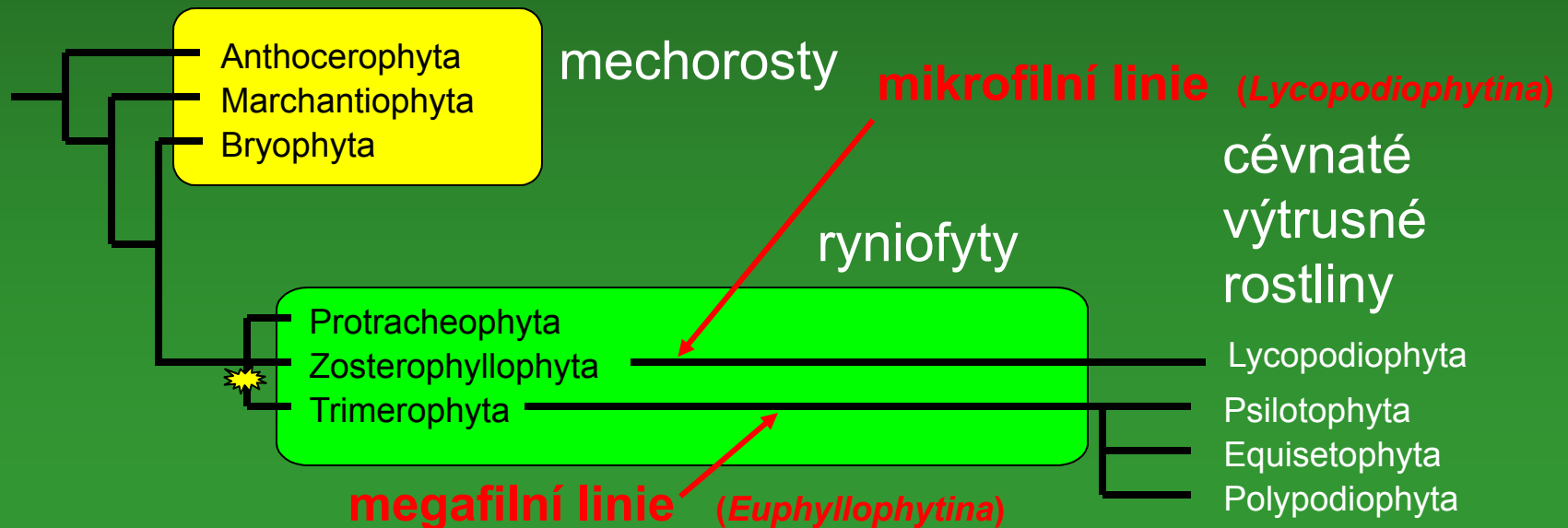
- (1) **mikrofylní**
- (2) **megafylní**



ryniofyty = vývojový stupeň (parafyletická skupina).

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

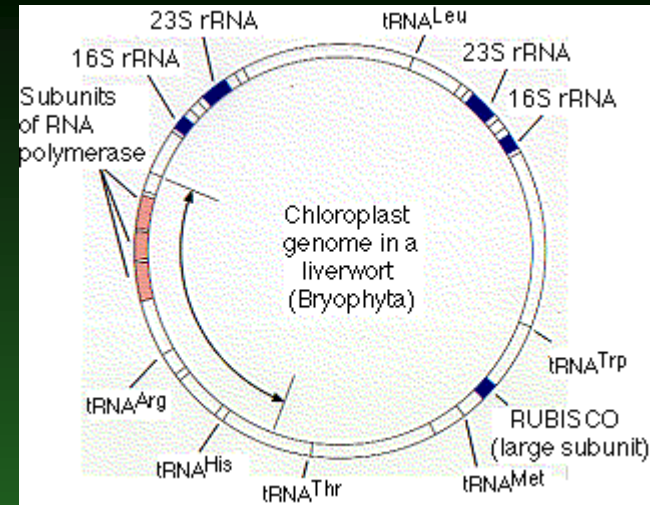
- (1) **mikrofylní**
- (2) **megafylní**



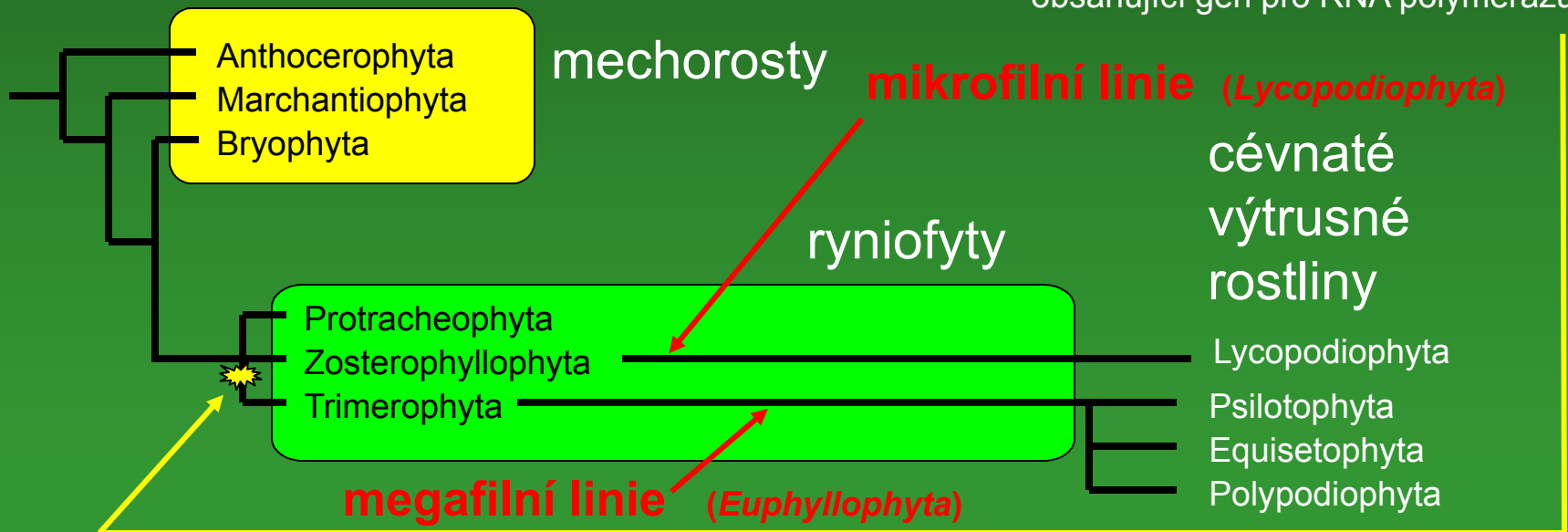
ryniofyty = vývojový stupeň (parafyletická skupina).

Po odštěpení mechorostů v ordoviku, se dále odštěpily i primitivní bezlisté rynniofyty (*Protracheophyta*); zbývající společná větev se podle stavby listů rozdělila na dvě linie:

- (1) **mikrofylní**
- (2) **megafylní**



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.

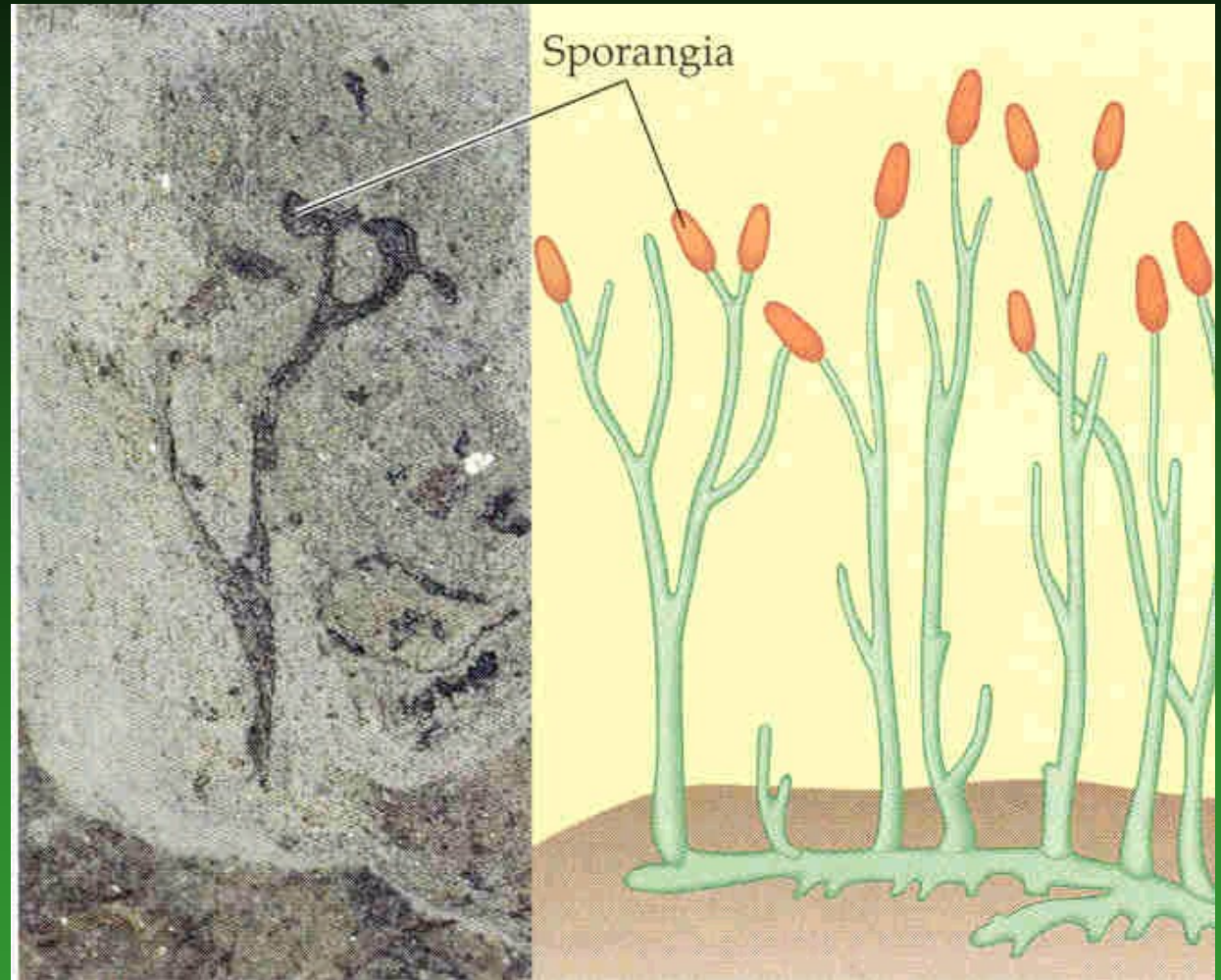
vidličnatě větvené
bezlisté telomy (= stonky)

kruhového průřezu,
dle funkce je lze
rozdělit na:

(a) podzemní
rhizomy

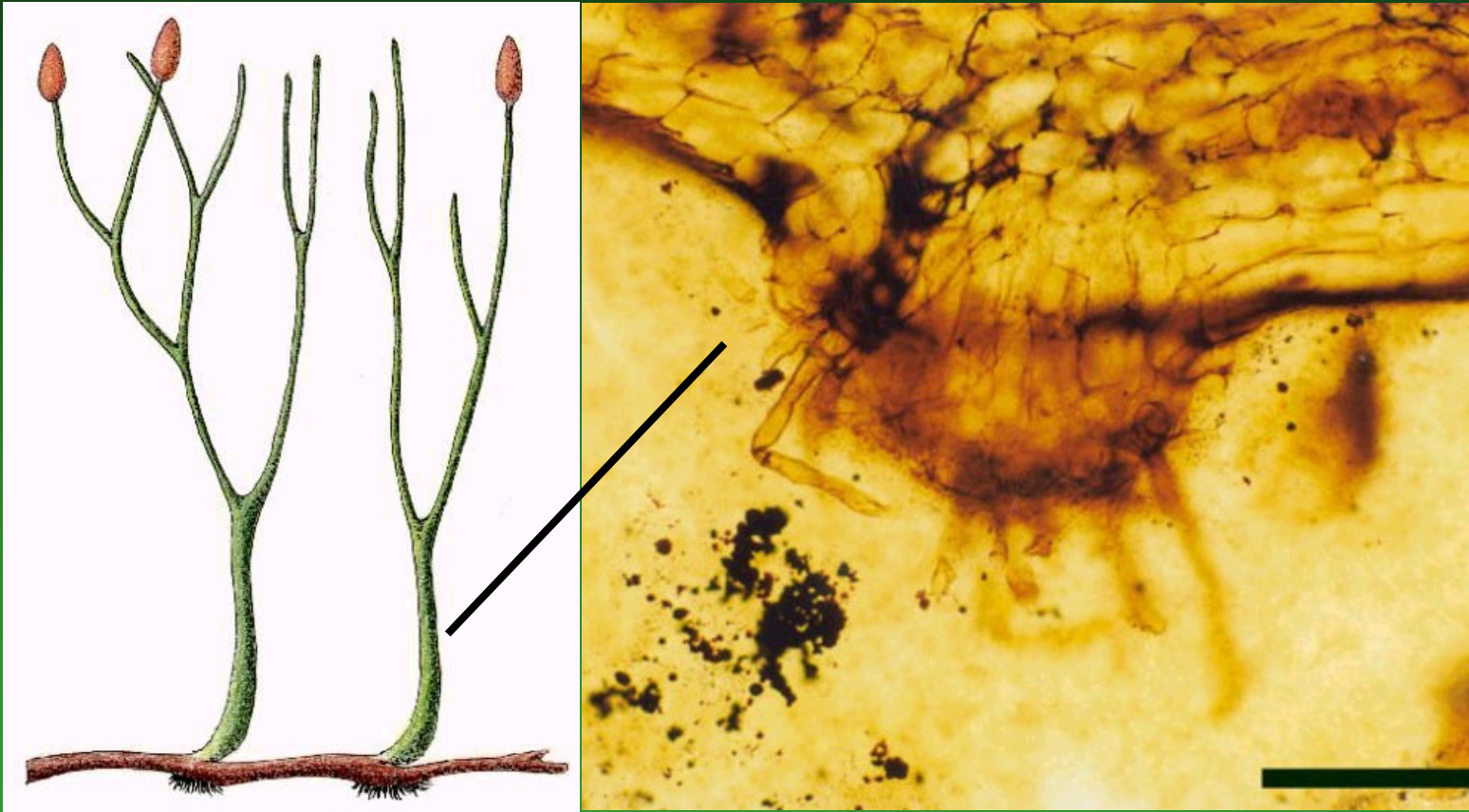
a nadzemní
(b) asimilující
telomy

(c) fertilní telomy.



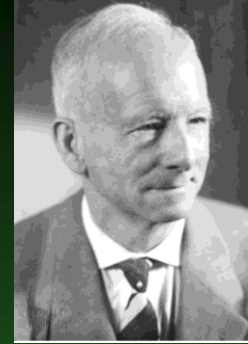
Protože **nemají kořeny**, zajišťuje ukotvení v substrátu rhizom – oddenek (podzemní stonek);

Živiny a vodu pomáhají zajistit **rhizoidy** na rhizomu.



Zimmermannova telomová teorie:

Walter Zimmermann
1892-1980



Výchozí morfologickou strukturou je u rostlin prostorově vidličnatě větvený telom.

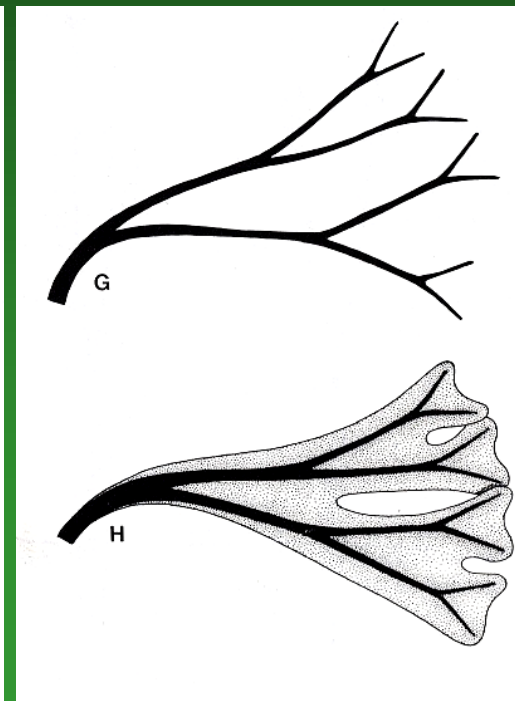
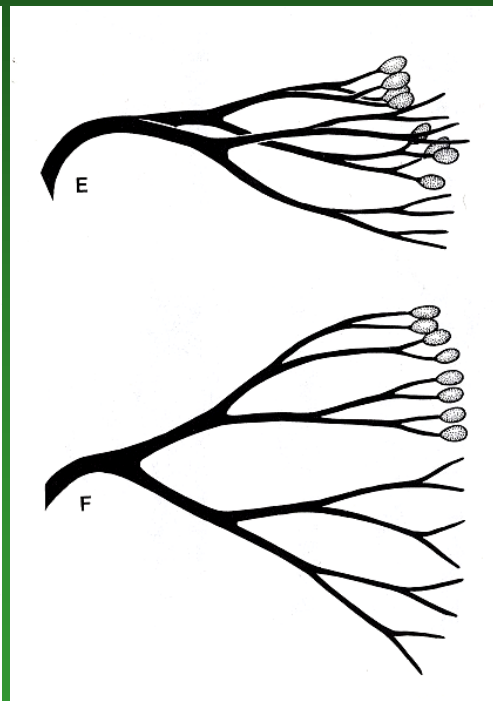
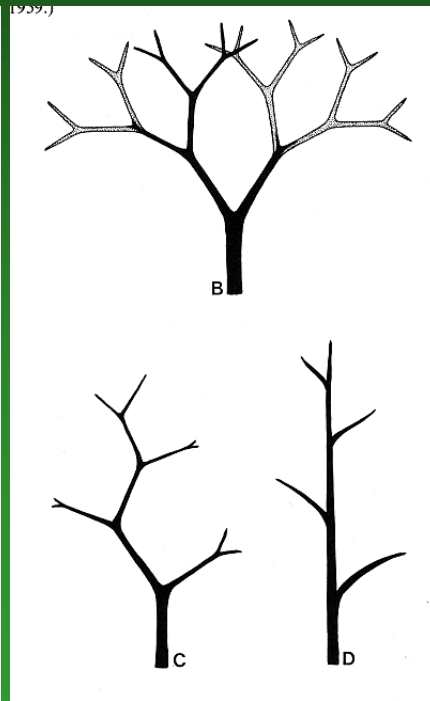
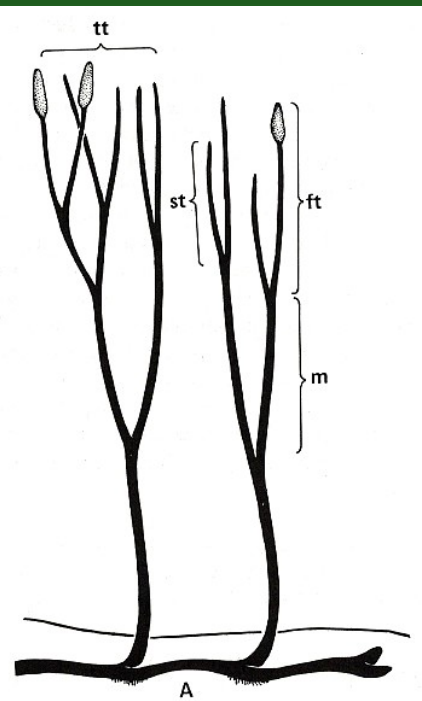
Z něj jsou evolučně odvozeny všechny ostatní orgány.

Příklady procesů evoluce telomů:

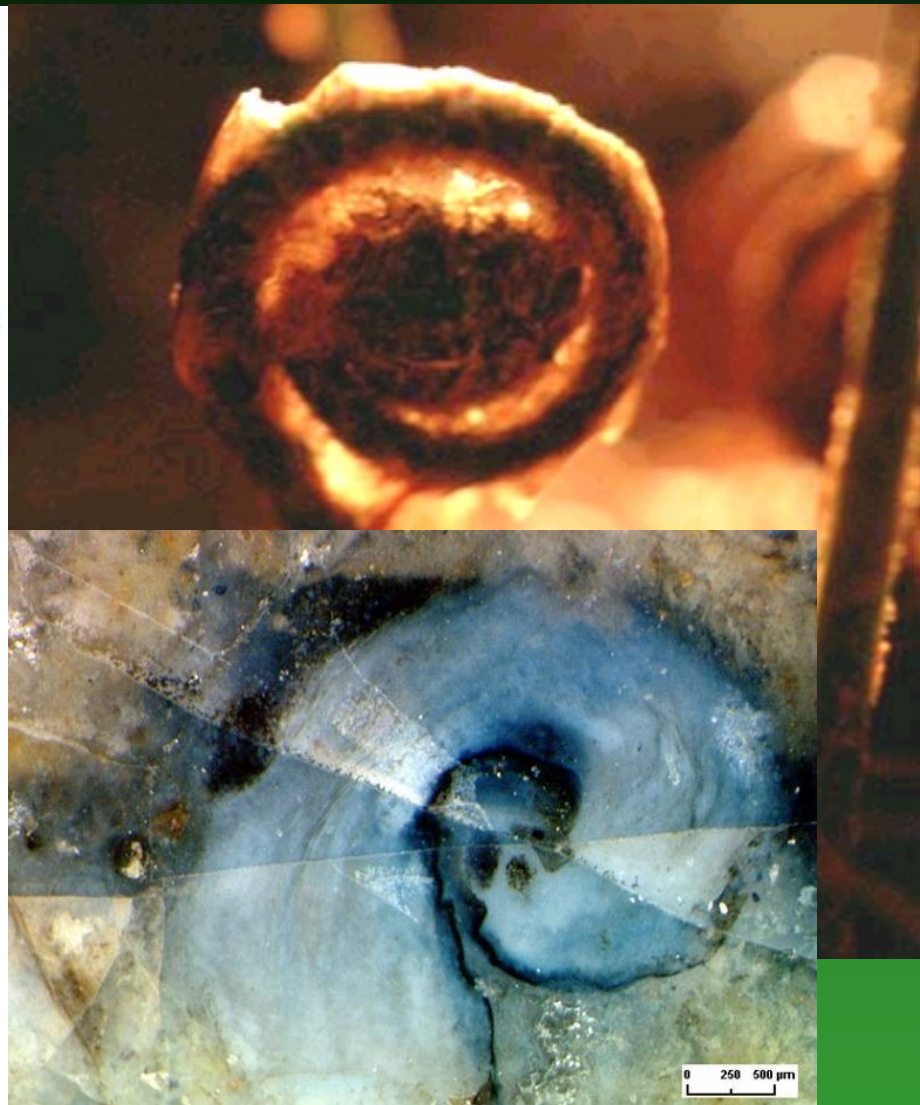
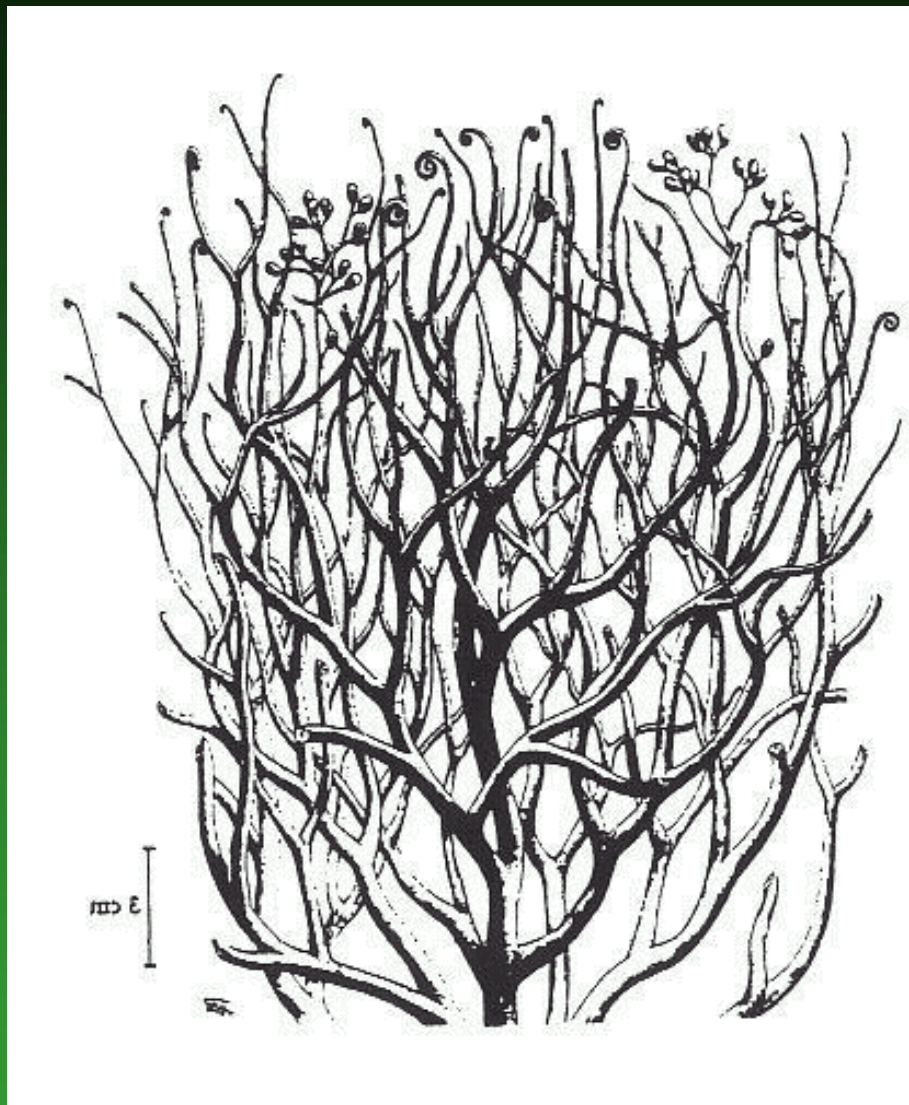
převršení

planace

kladofikace a syntelomizace v list

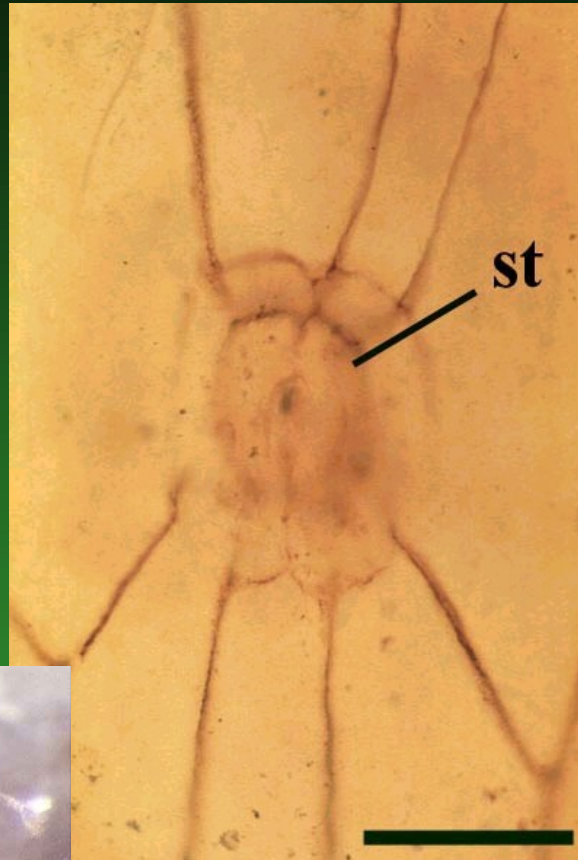


Telomy byly v mládí **circinálně stočené**.

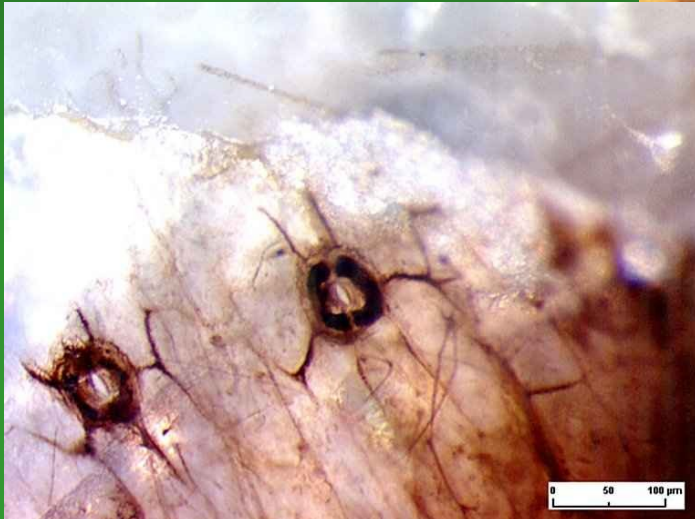


Epidermis ryniofytů měla pravé průduchy

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



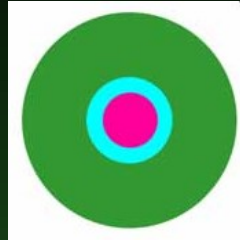
Asteroxylon, průduchy a epidermis (svěrací buňky s tmavým obsahem, úsečka = 0,10 mm)



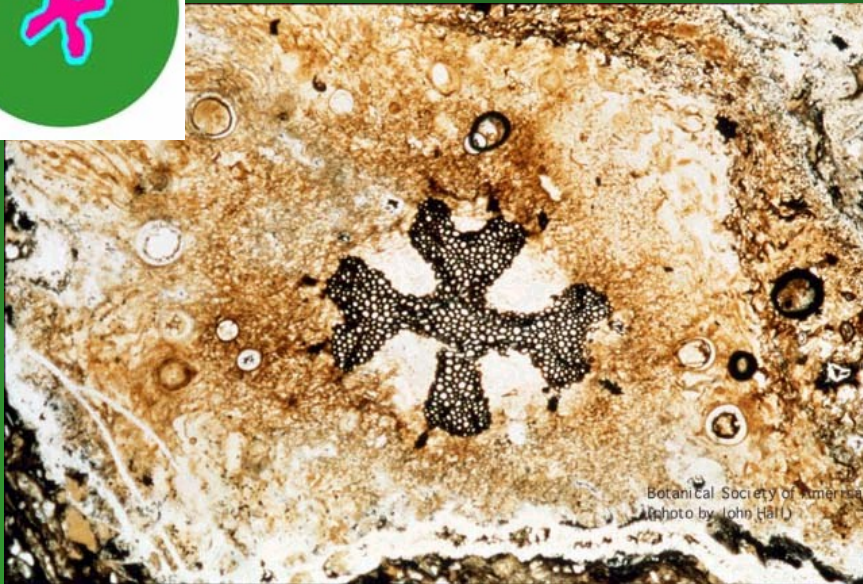
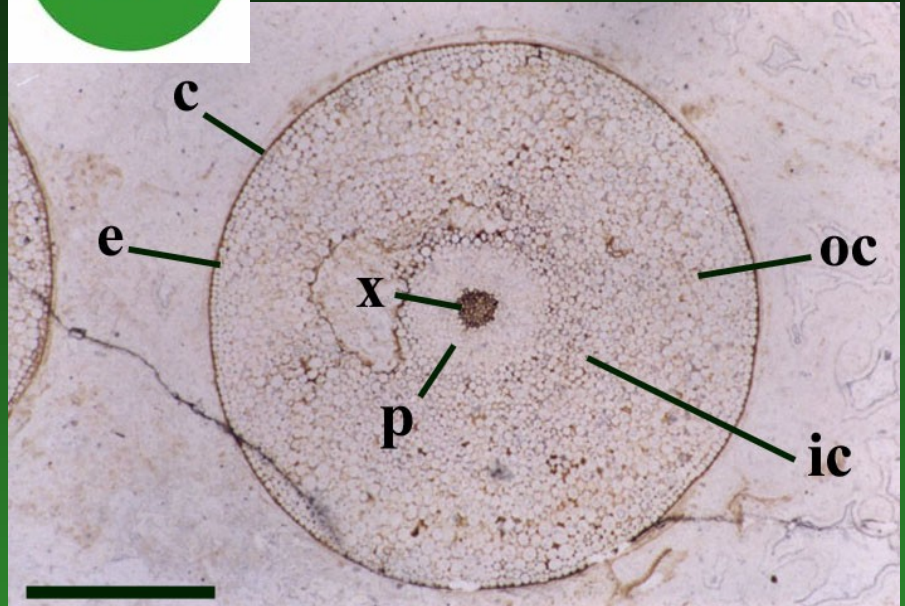
Průduch *Aglaophyton major*

Cévní svazek primitivní.
protostélický →
nebo od něho odvozený
aktinostélický

xylem, floem



xylem, floem



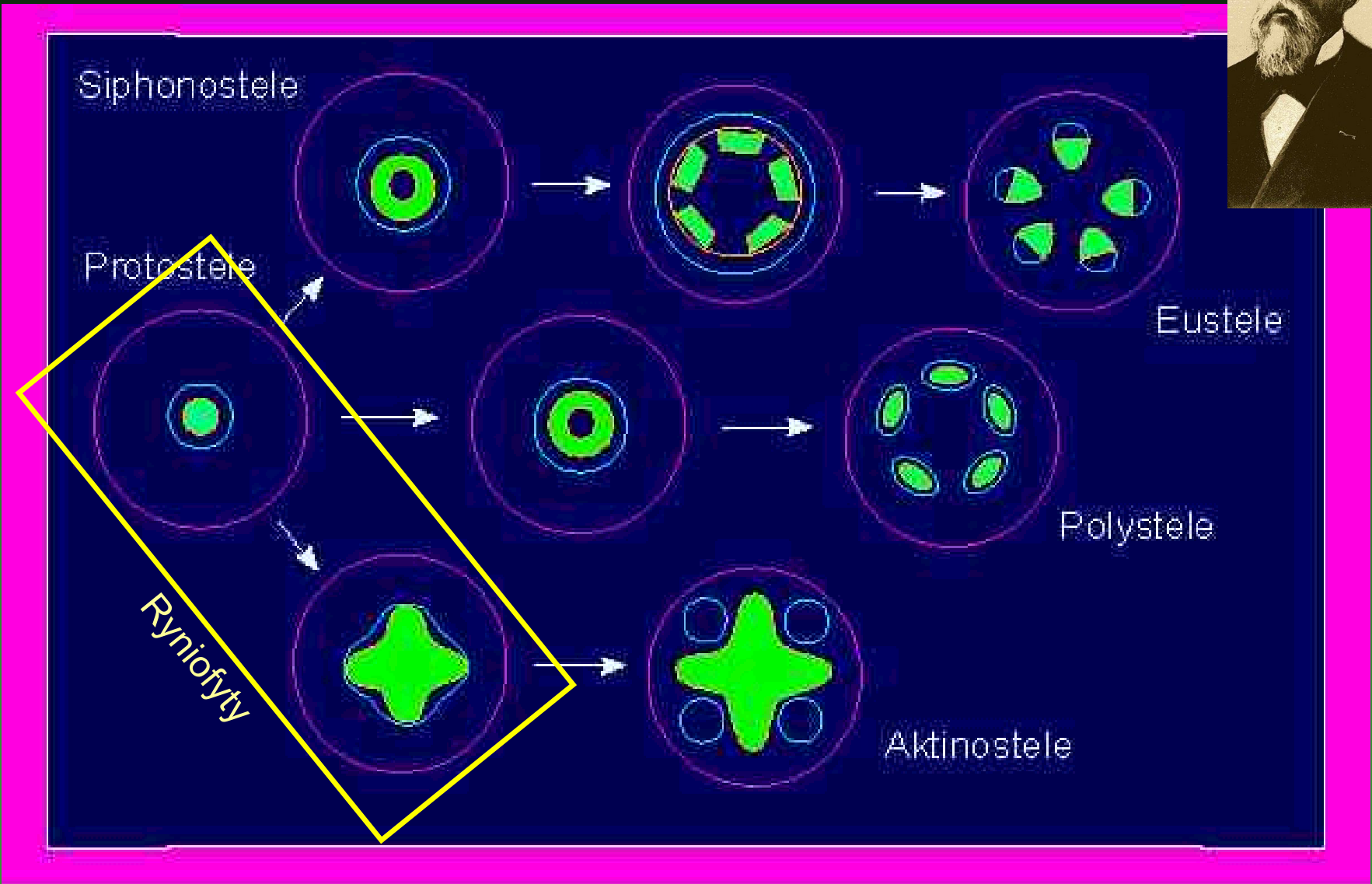
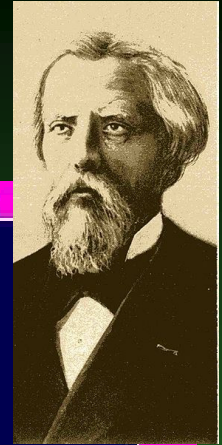
Příčný řez aktinostelickým telomem
rodu *Asteroxylon*

Příčný řez protostelickým telomem
rhyniofyt 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 ryniofytního protostélé

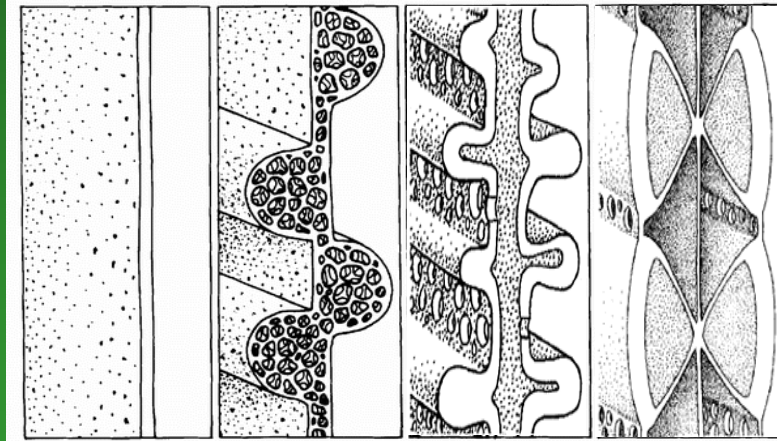
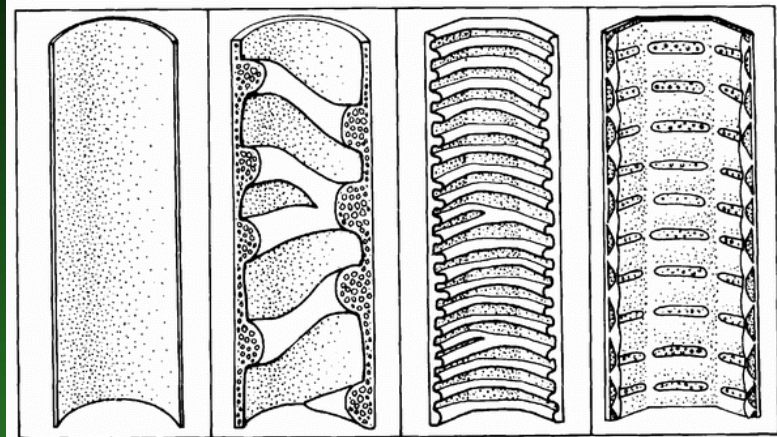
Philippe Édouard
Léon Van Tieghem

1839 – 1914



Tracheidy strukturně odlišné od jiných cévnatých rostlin

tracheidy ryniofyt



neztluštělé hydroidy tracheidy typu S tracheidy typu G tracheidy typu P

bez ligninu

s ligninem?

tracheidy jiných cévnatých rostlin

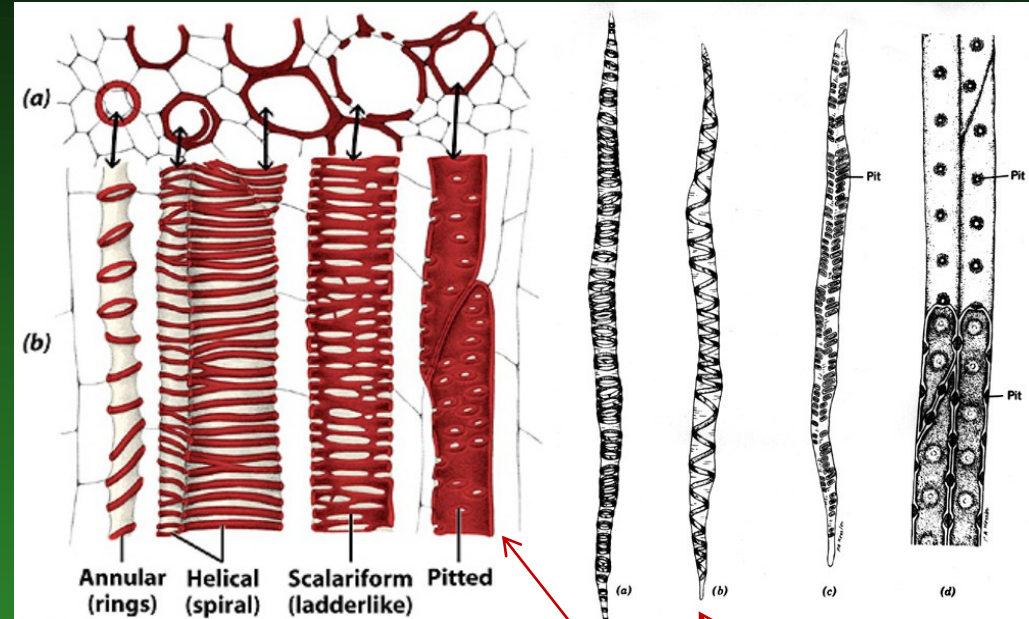
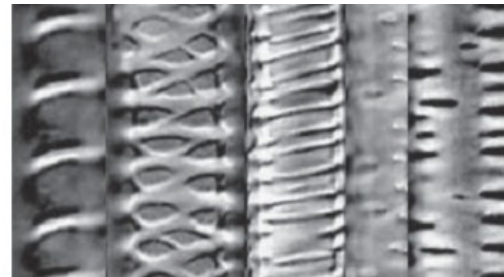


Figure 17-4
Biology of Plants, Seventh Edition
© 2005 W.H. Freeman and Company

Tracheids. A variety of patterns of wall thickening are shown: (a) annular; (b) spiral; (c) scalariform; (d) pitted.

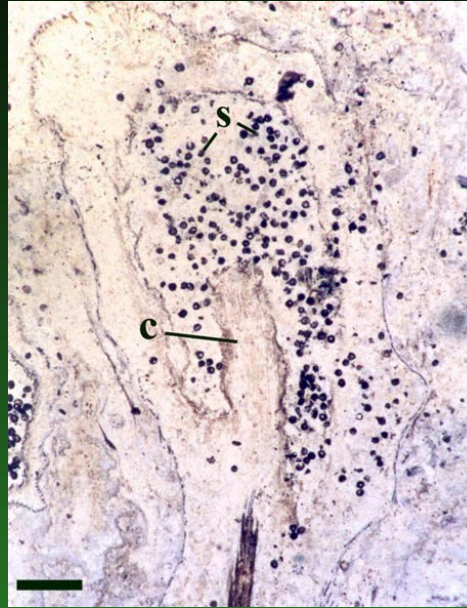


ztluštění stěn tracheid vyztužené ligninem

Sporangia
eusporangiátní =
tlustostěnná =
stěnu tvoří více vrstev
buněk

izosporická,

někdy uvnitř se sloupkem
(columella)

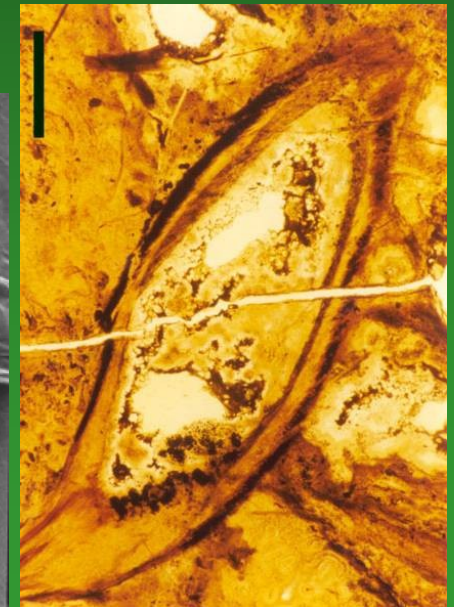
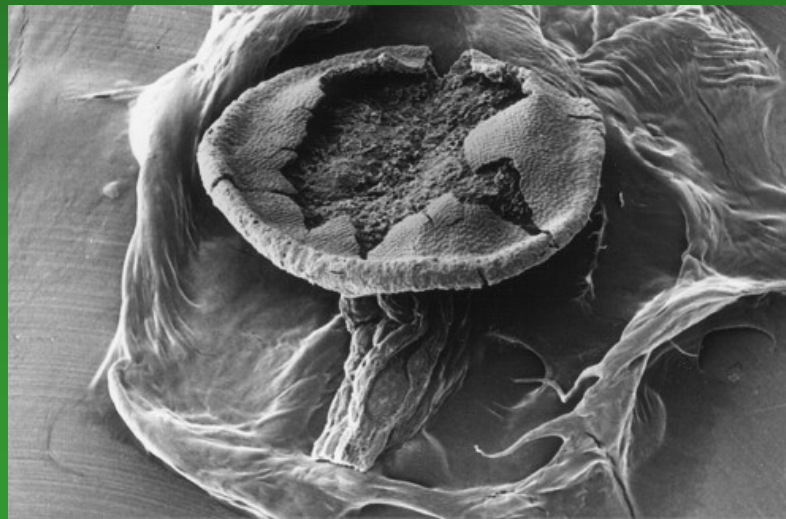


Horneophyton lignieri, c = columella



Nothia aphylla

Cooksonia pertoni



Aglaophyton major

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

receptakula a celé gametofyty častěji jednopohlavné jen s archegoniofory
nebo antheridiofory

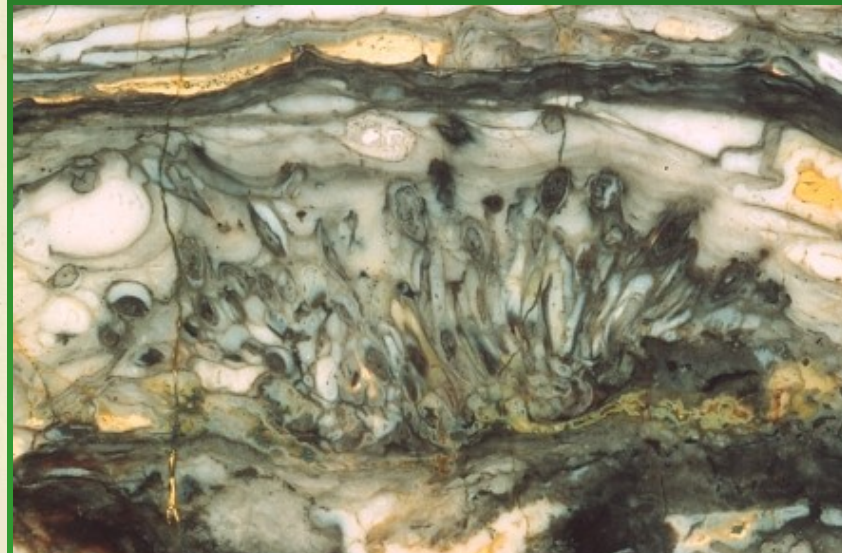
méně často receptákula oboupohlavná

vodivé elementy tvořené hydroidami

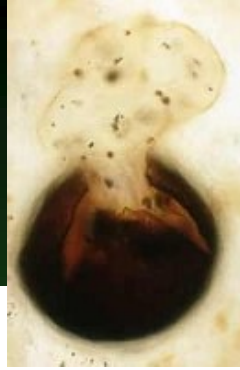


Sciadophyton – celkový vzhled

Remyophyton delicatum - má
oboupohlavná receptakula nesoucí
archegonia i antheridia



tetrády spór
(*Aglaophyton major*)



klíčící spóra
(*Horneophyton lignieri*)

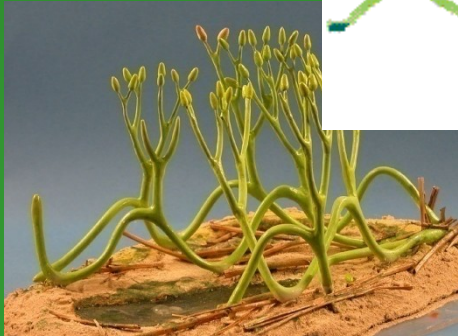
gametofyt typu
Sciadophyton -
celkový vzhled
(rekonstrukce)



antheridiofor
(*Lyonophyton rhyniensis*)

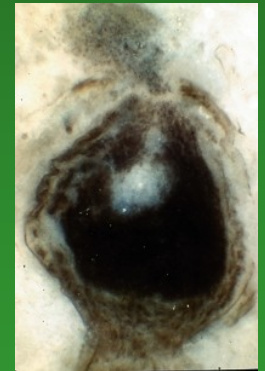
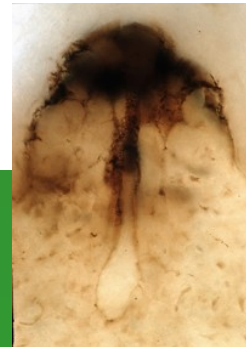


elipsoidní
sporangium
(*Aglaophyton major*)



sporofyt typu
Aglaophyton -celkový
vzhled (rekonstrukce)

archegonium
(*Lyonophyton 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.

Telomy větvené prostorově, (ne v rovině).

Vodivé elementy protostélické

Sporangia jednotlivě na koncích telomů.

Poprvé svrchní silur

vyhynuly ve středním devonu

Oddělení *Protracheophyta*

Xylem tvoří:

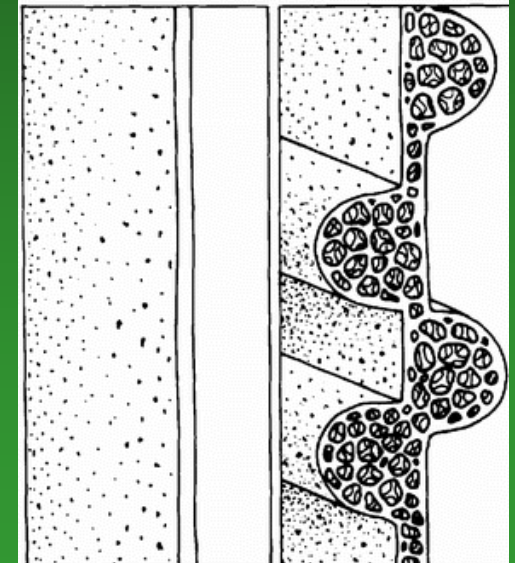
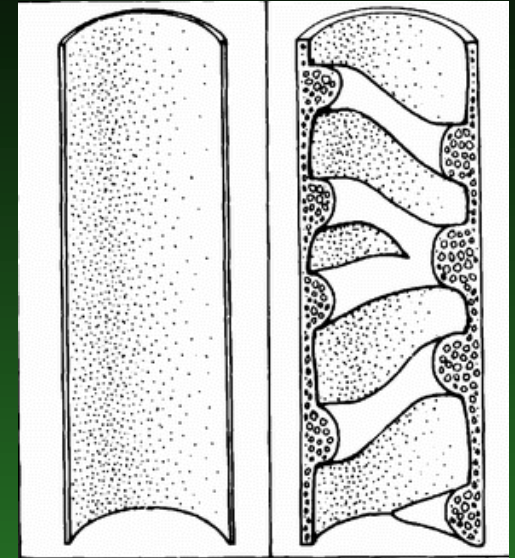
(1) Neztlustlé tracheidy = hydroidy

nebo

(2) Tracheidy typu S

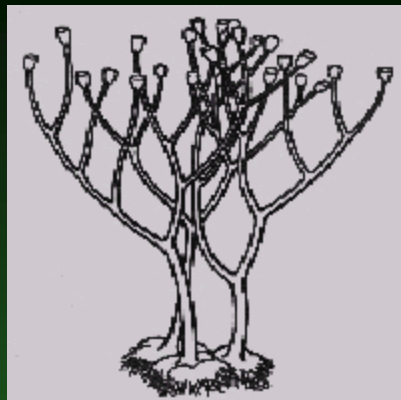
Houbovitá celulózní stěna bez ligninové výztuhy.

Mechanické zpevnění spirálními ztluštěninami



Cooksonia

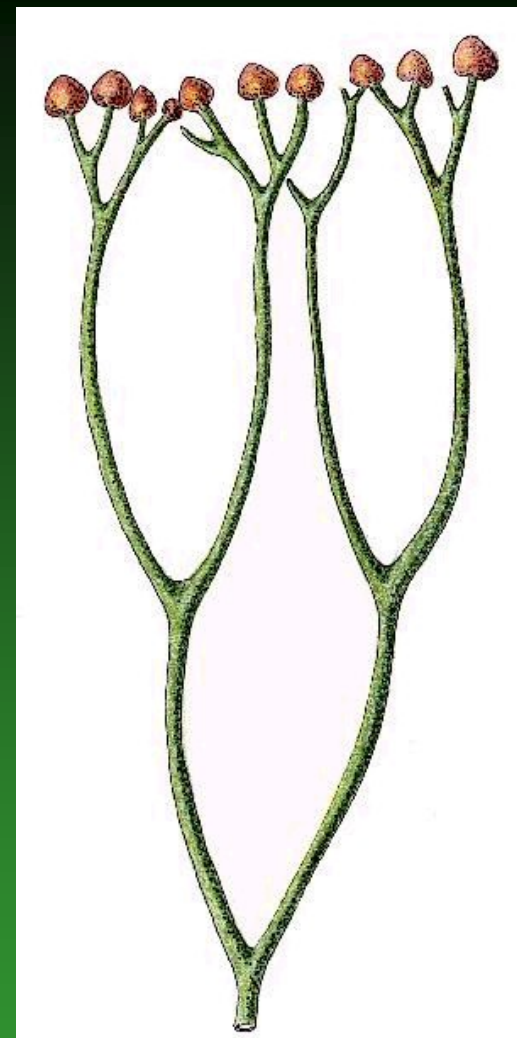
s apoletními spórami a
ledvinitými sporangii
výška do 10 cm



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!

Petr Bureš: Prezentace přednášky Fylogeneze a diverzita vyšších rostlin - ryniofyty



Aglaophyton major (dříve *Rhynia major*)

do 15 cm vysoká (2)

výběžky válcovité, s
mykorrhizou (4)

v nodech „kořenující“ shluky
jednobuněčných rhizoidů (1)

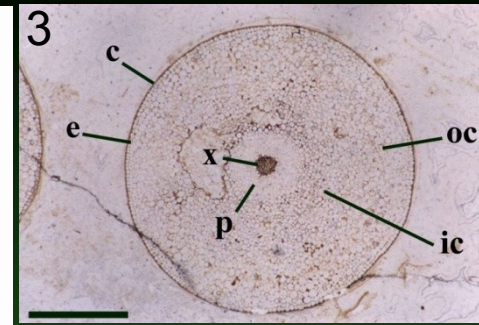
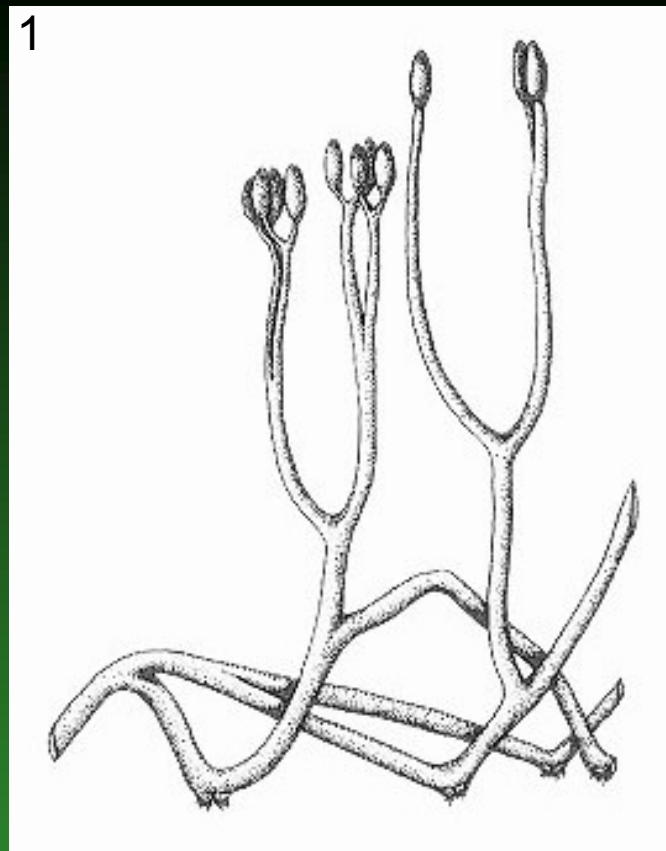
přímé vidličnaté telomy 4-6
mm silné, s jednoduchým
protostélé (3);

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*



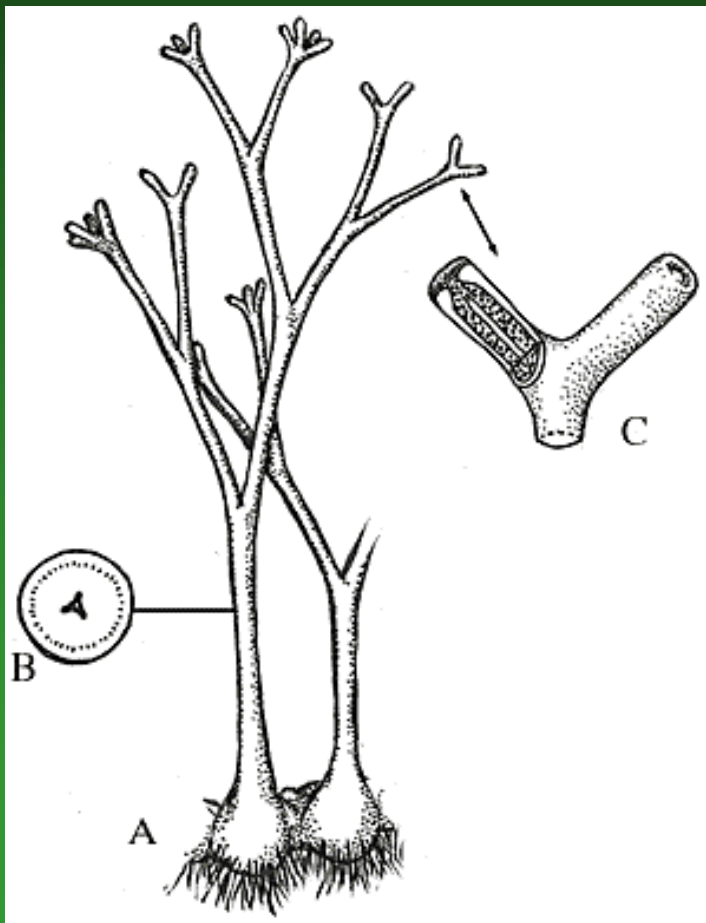
Horneophyton lignieri (dříve *Hornea*),

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

výška sporofytních rostlin do 20 cm; tracheidy - spirálně vyztužené

fertilní telomy zakončeny válcovitými sporangii

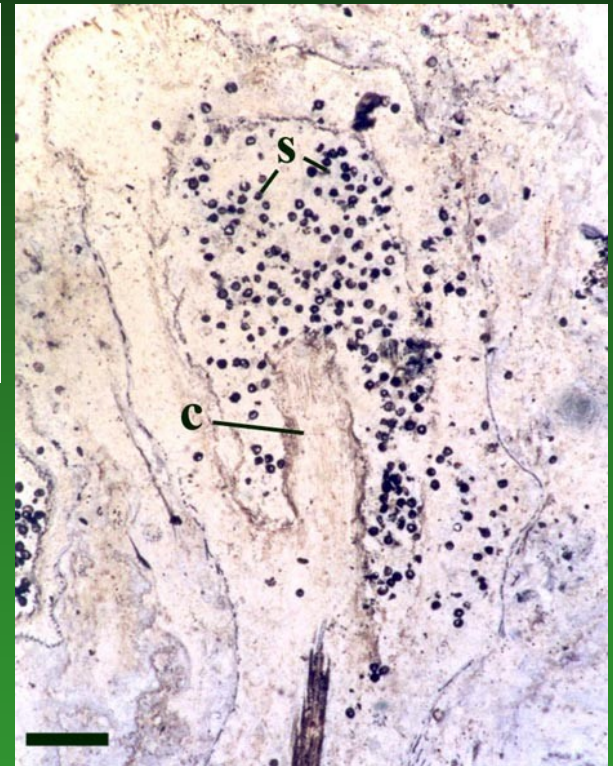
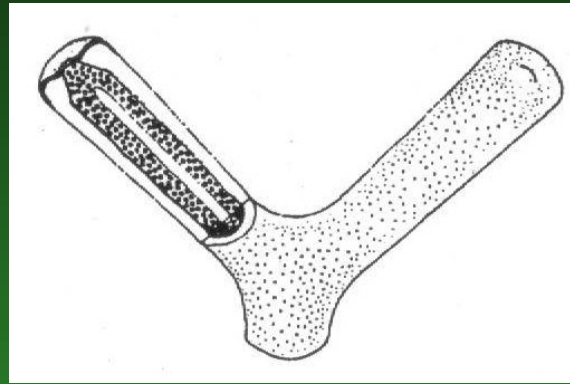
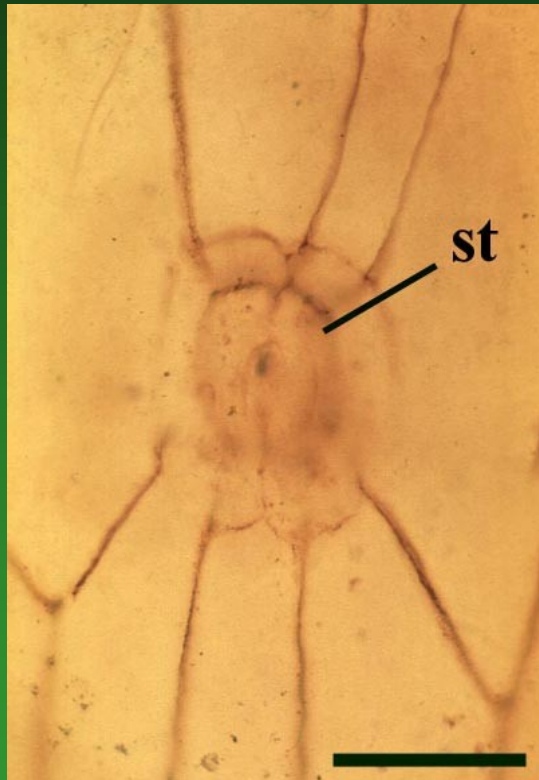
rhizom hlíznatě uzlovitý - na spodu s rhizoidy, s patrnou mykorrhizou



Horneophyton lignieri

epidermis s 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

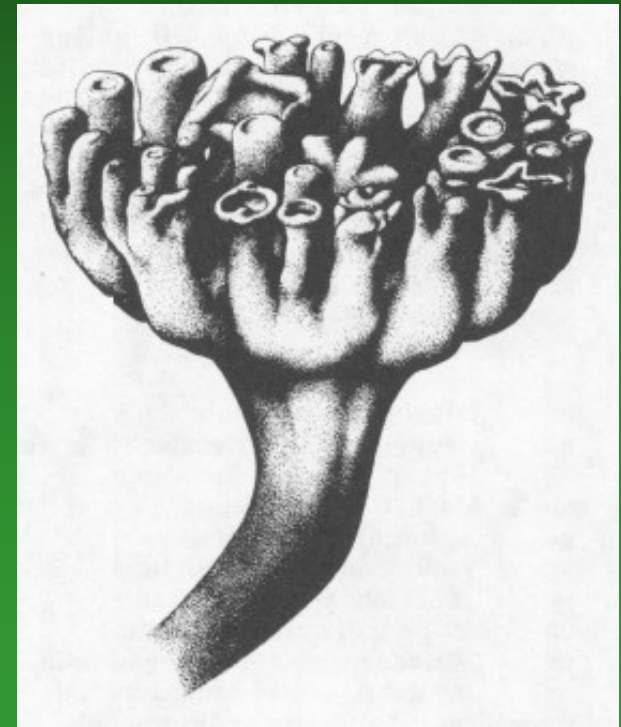
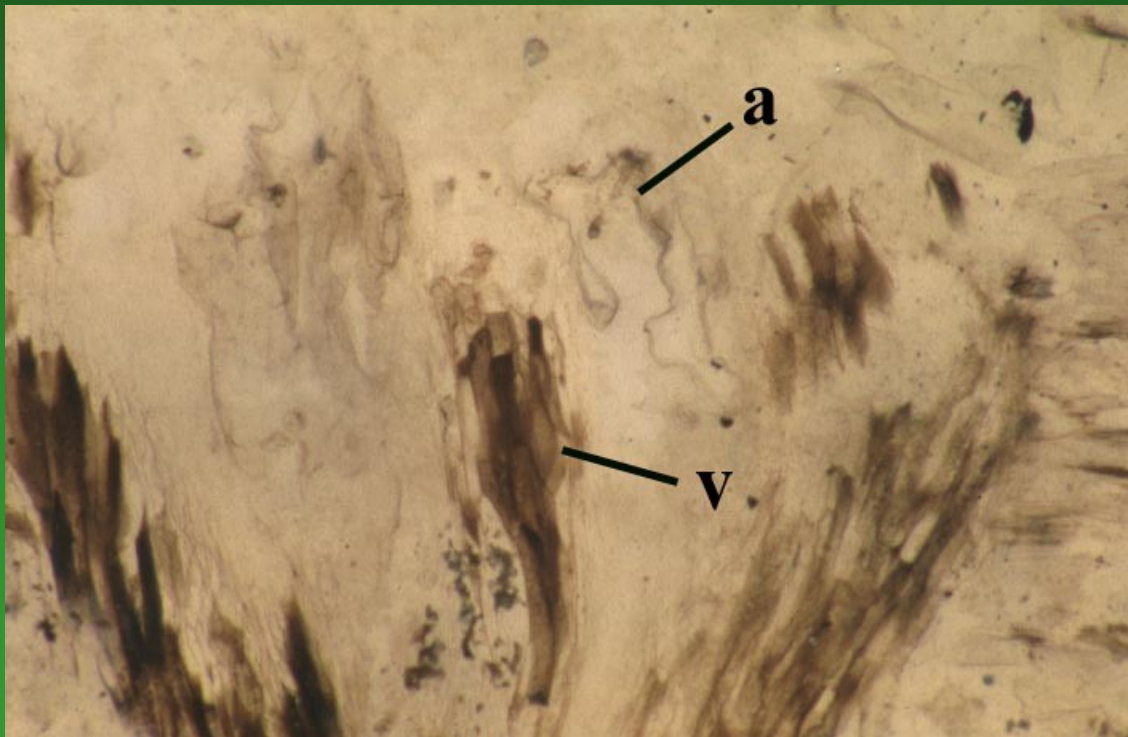
samičí gametofyt *Langiophyton mackii* roste volně, zhruba 6 cm vysoký

-Archegonia

na receptákulech

zanořená jako u hlevíků!,

obalena „pochvou“ - 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)

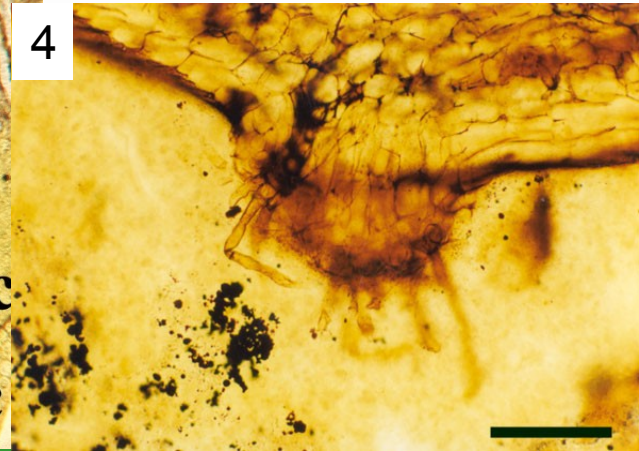
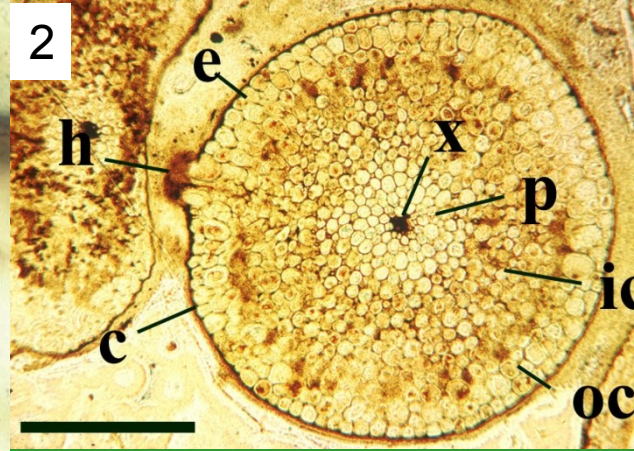
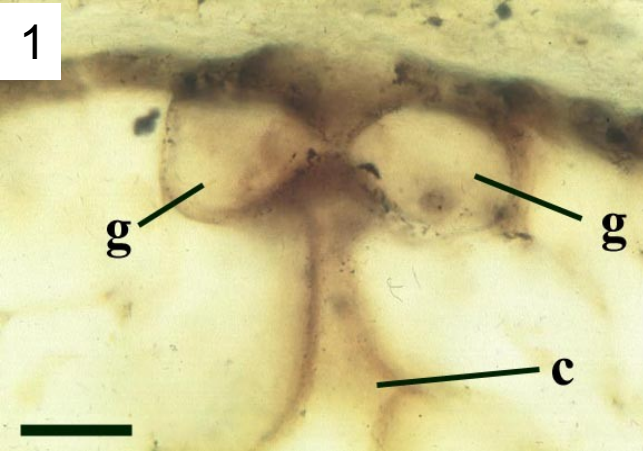
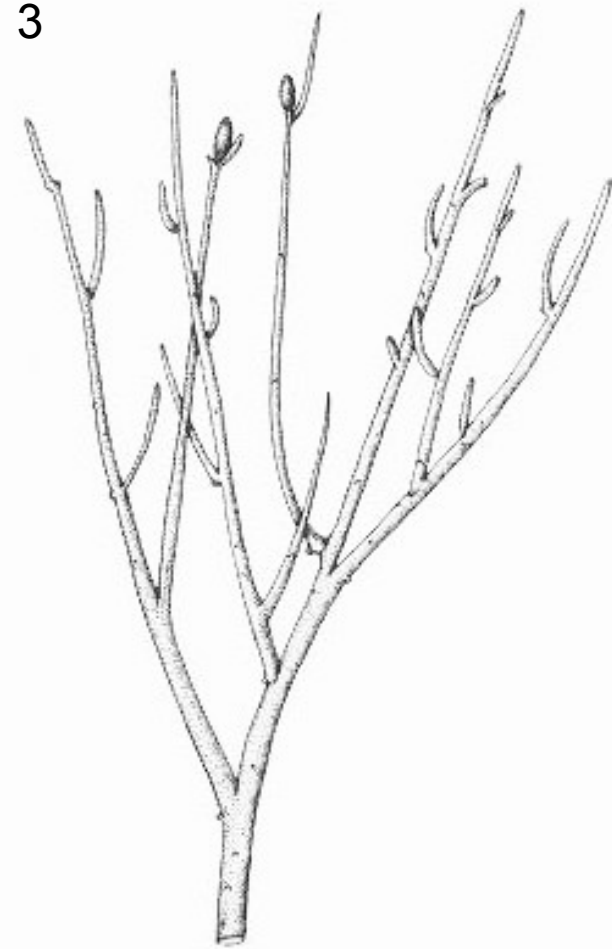
epidermis s průduchy (1)

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



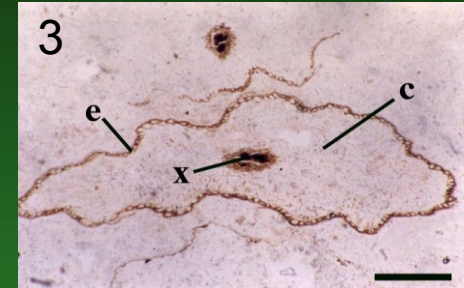
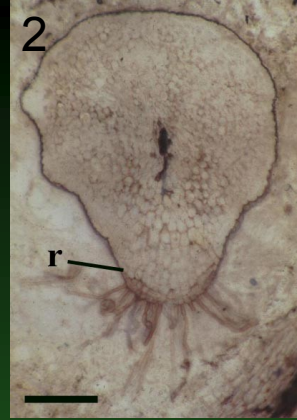
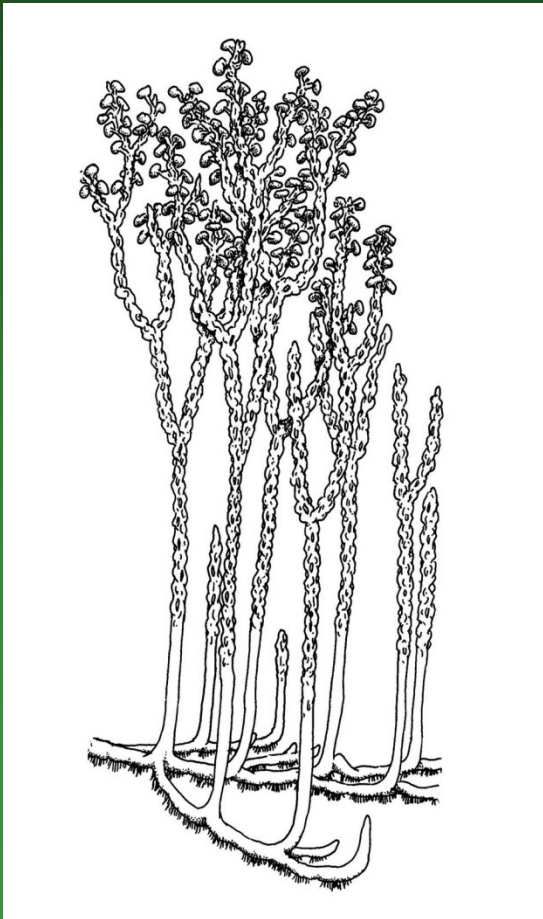
Nothia aphylla

- 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.

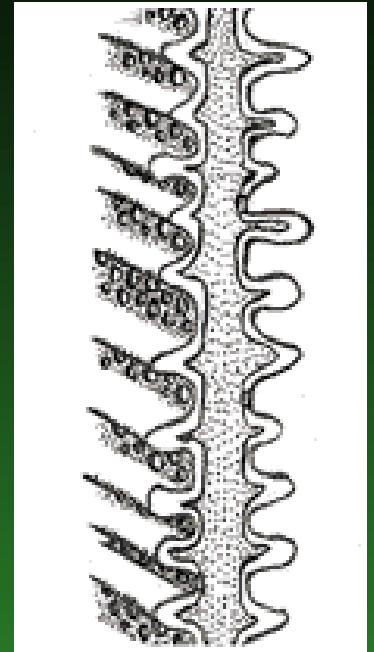
Telomy dichotomicky větvené, vysoké až 50 cm.

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

Vodivé elementy protostélé nebo aktinostélé

Tracheidy ztlustlé, typu G.

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

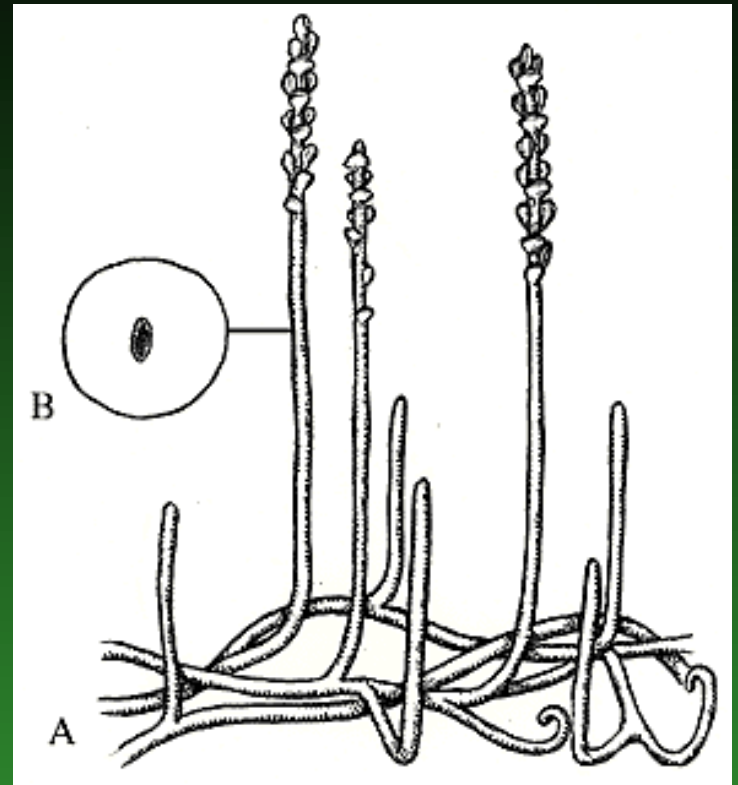
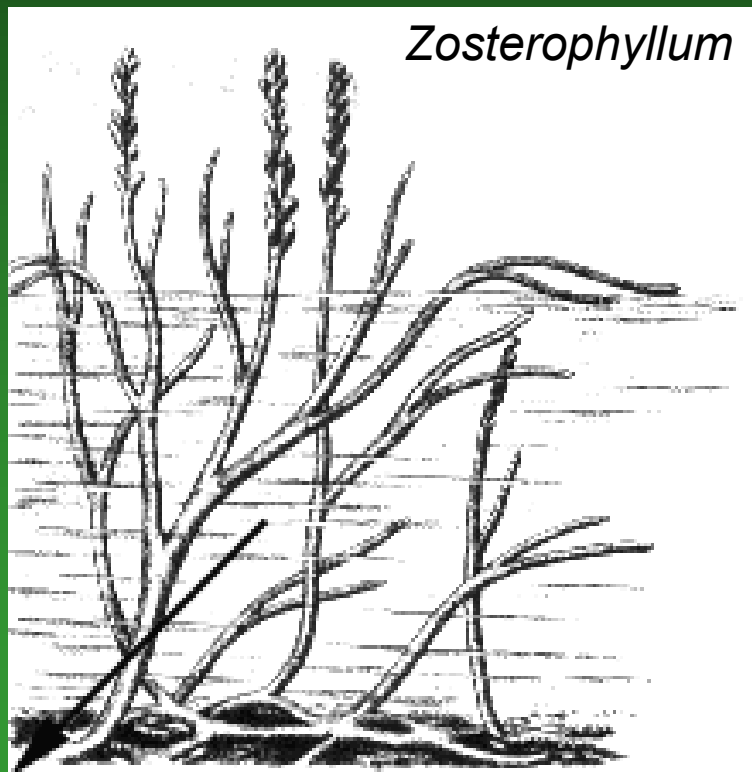


Tracheidy s dvouvrstevnou stěnou ztluštělou stěnou typu G typické pro mikrofylní linii

Zosterophyllum rhenanum

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

Stonek vidličnatě nebo
monopodiálně větvený.



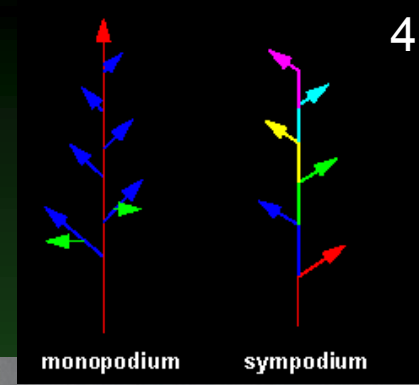
Vodivé elementy protostélické
stavby.

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



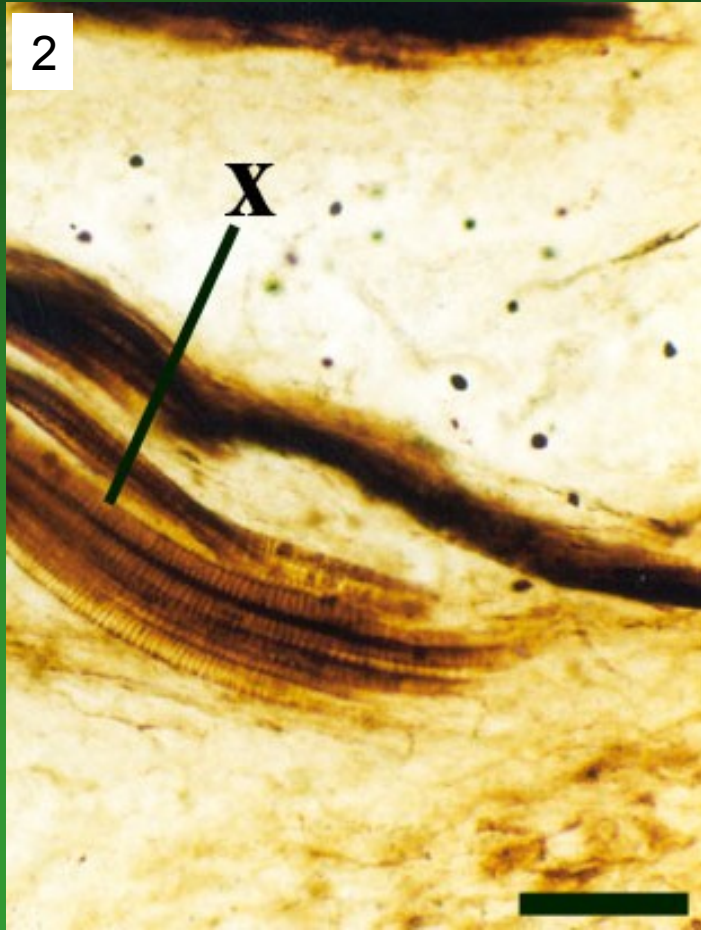
Asteroxylon mackei

- 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

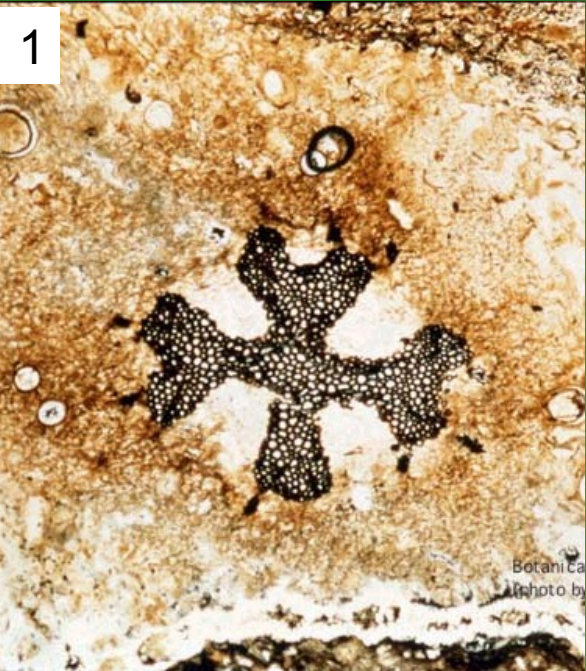


4

3



2



1

Botani.ca
photo by

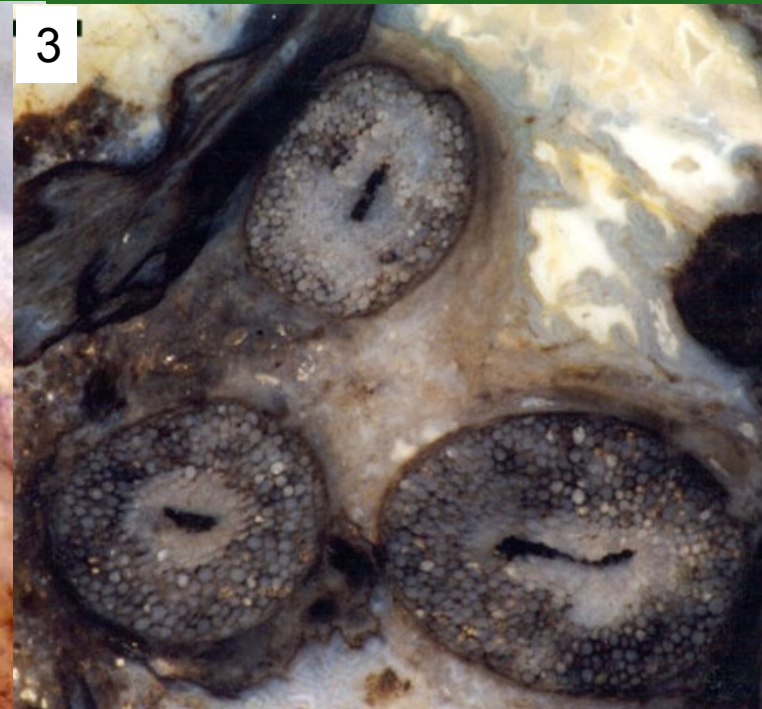
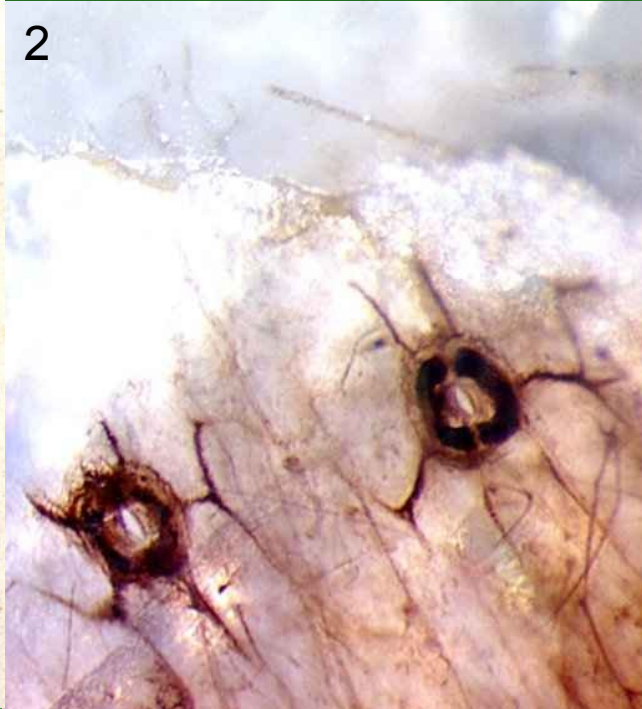
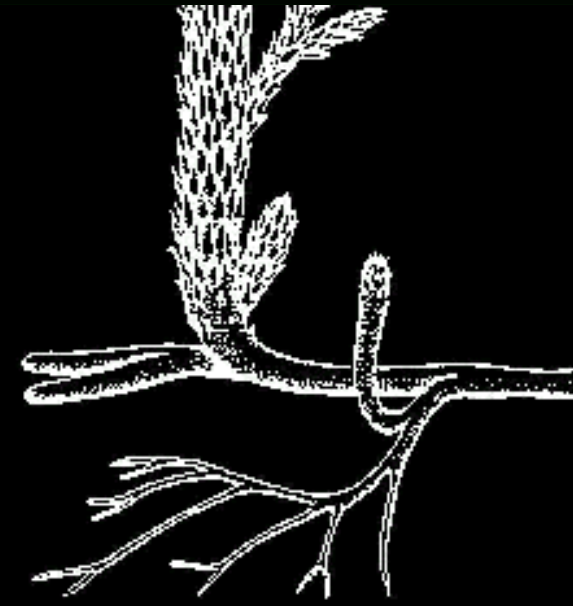
Asteroxylon mackei

- „listy“ = až 5mm dl vychlípeniny pokožky (emergence) bez cévní svazku (1) ten však vede k bázi enafylu!

- na stonku i listech průduchy (2)

- oddenek ca 4 mm silný (4) rostl hluboko (až 20 cm v substrátu), bez enafylů, s cévním svazkem protostélickým (3)

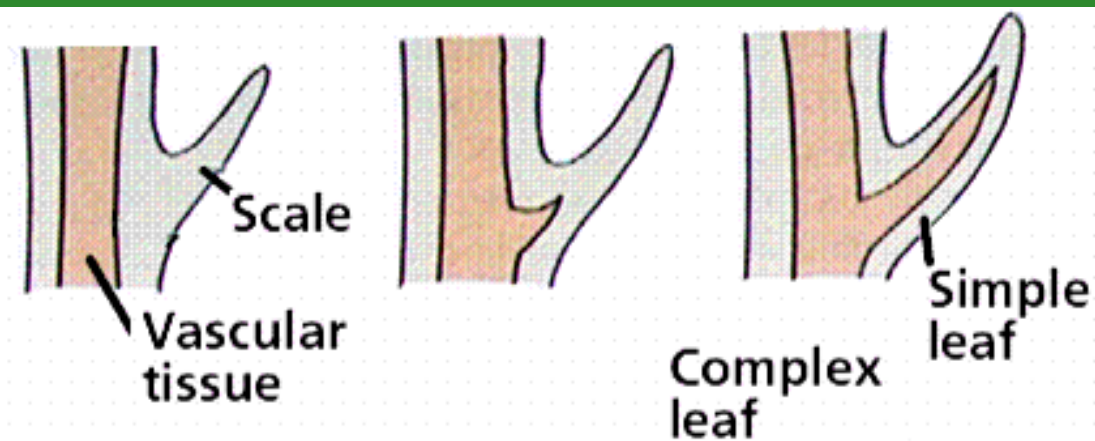
2



Asteroxylon mackei

sporangia
ledvinitá 7x2,5 mm,
krátce stopečkatá
opatřená cévním svazkem

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



oddělení *Trimerophyta*

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

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

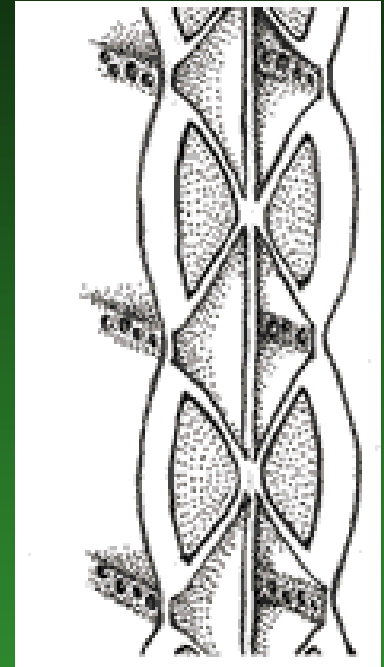
hlavní stonek - větvený monopodiálně,
silnější než boční větve

tracheidy - zpravidla typu P (obr C)

střední válec - protostélé

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

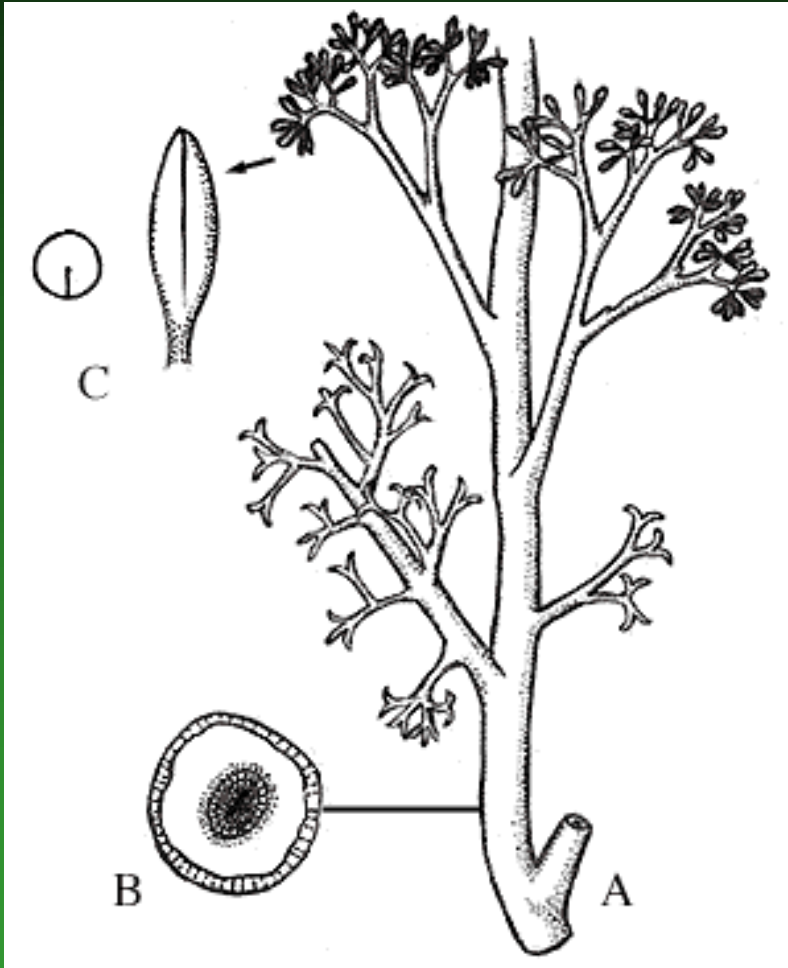
spóry triletní



Ztluštělá, dvouvrstevná
stěna tracheid s dutinami
typu P, charakteristická pro
megafylní linii

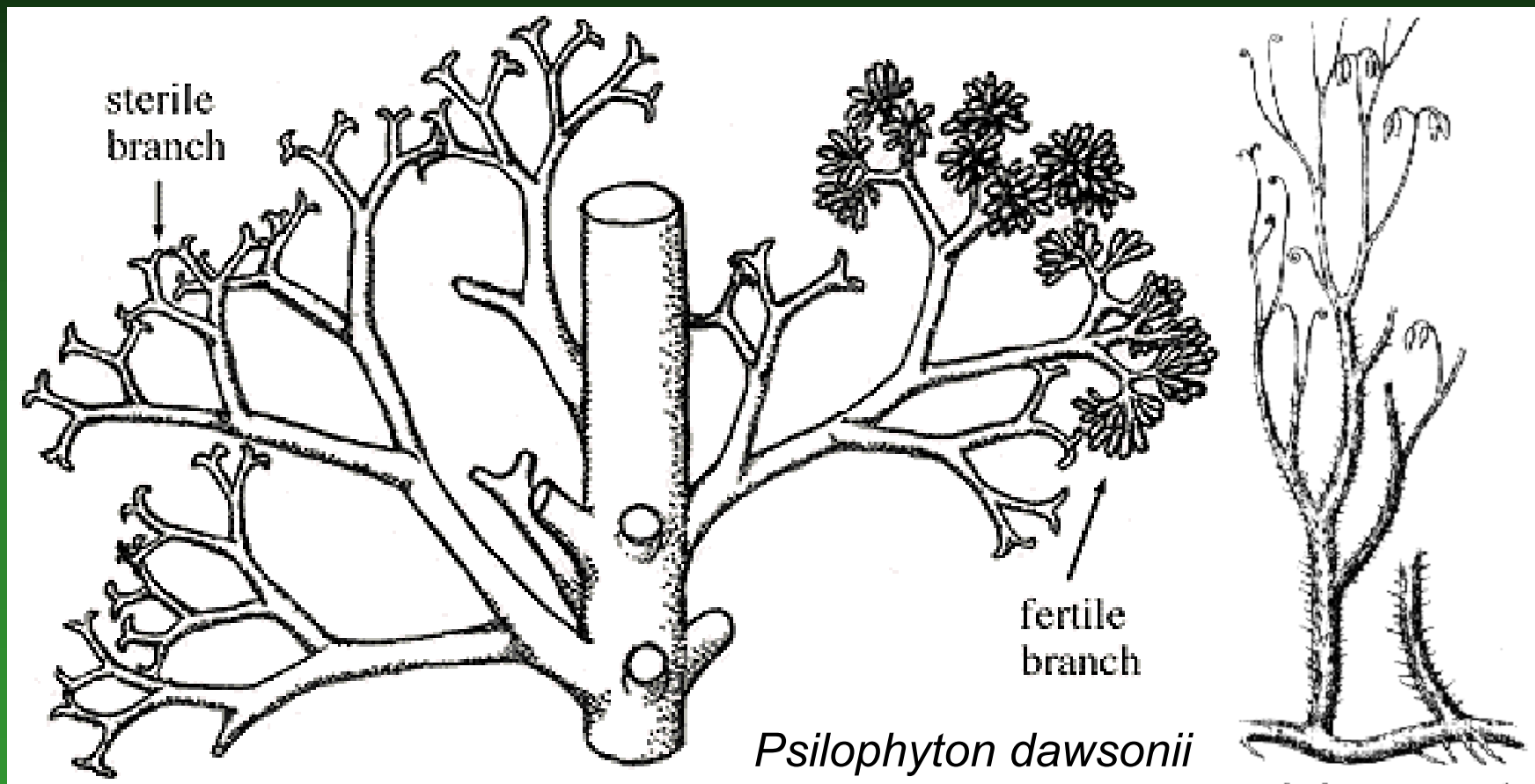
oddělení *Trimerophyta*

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.