



Fylogeneze a diverzita vyšších rostlin

Ryniofyty

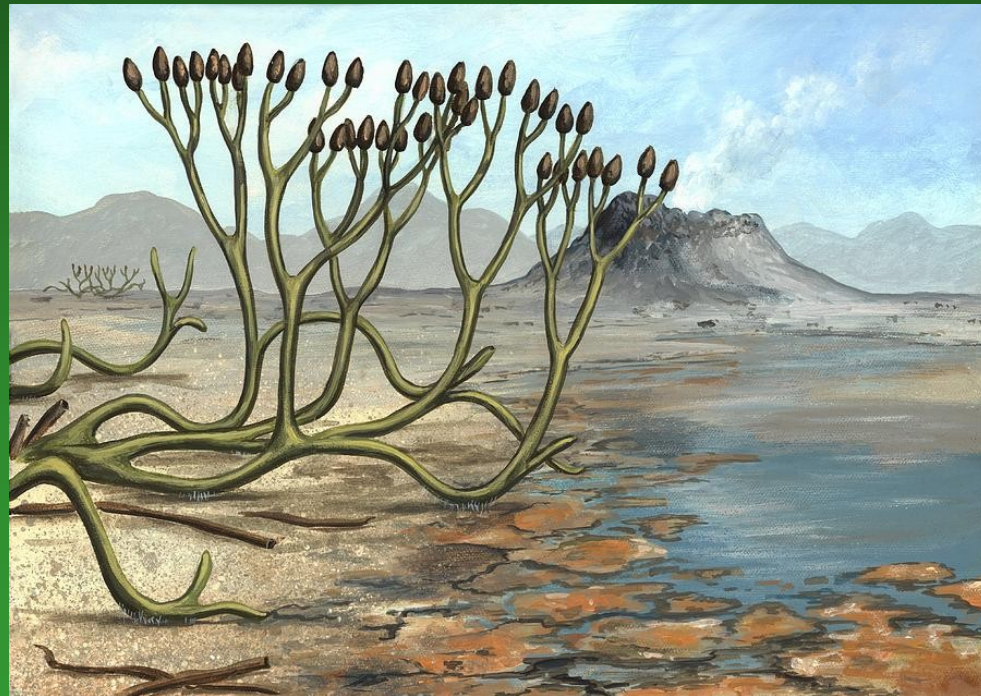
Petr Bureš



INVESTICE DO ROZVOJE VZDĚLÁVÁNÍ

Ryniofyty

primitivní cévnaté rostliny



Ryniofyty

primitivní cévnaté rostliny



vesnička Rhynie ve Skotsku

dnes

Ryniofyty

primitivní cévnaté rostliny

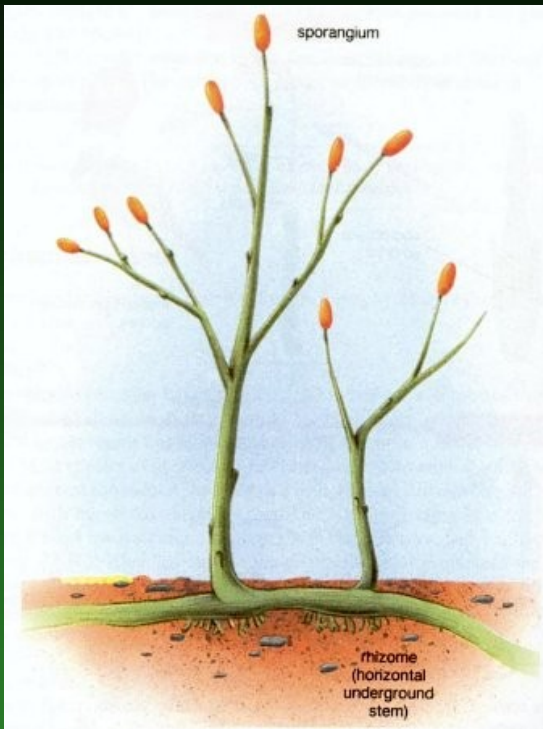


Před 420 miliony let

vesnička Rhynie ve Skotsku

unikátní podmínky: rychlá silicifikace (zkřemenění) rostlin vlivem aerosolu v okolí gejzírů dokonale zachovala ryniofytní silurskou flóru

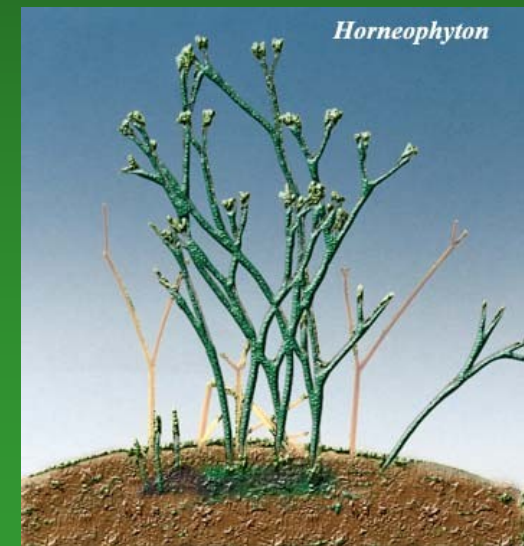
dnes



Jen fosilní, vidličnatě větvené stonky s více sporangii, bezlisté, primitivní bezkořenné,

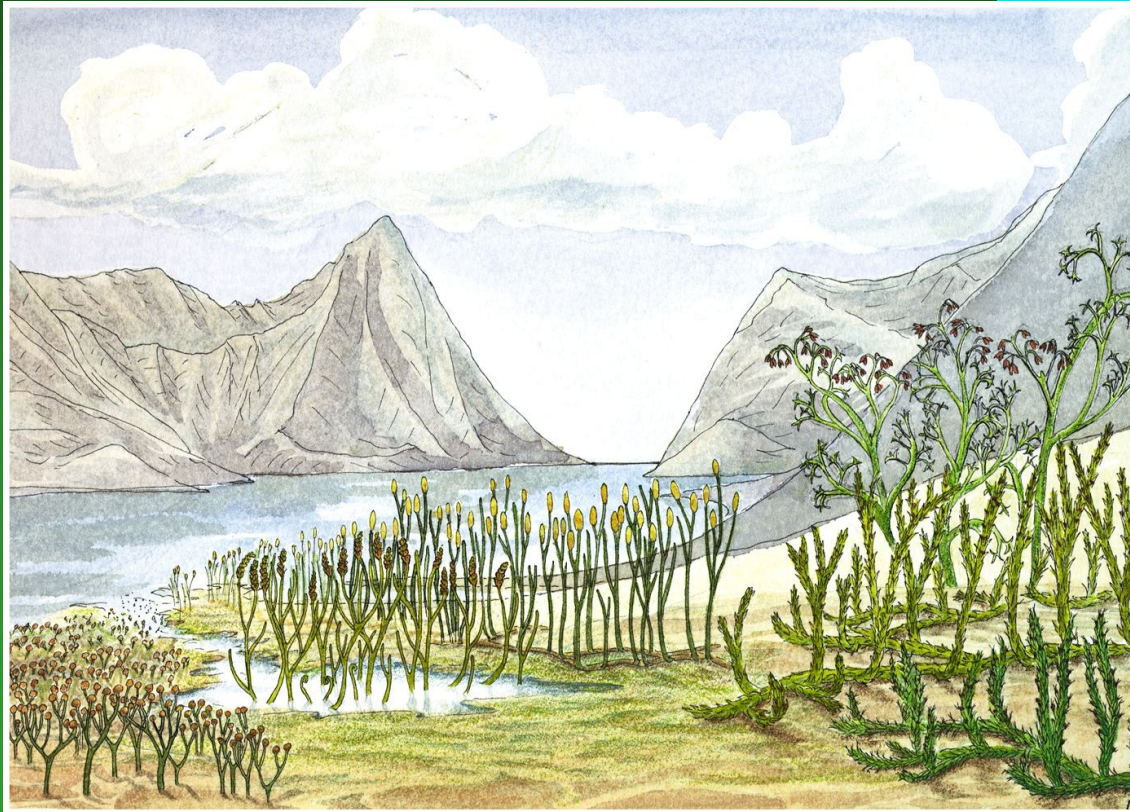
Sporofyt a gametofyt žily odděleně, vzájemně nezávisle.

Nejstarší rynniofyt 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

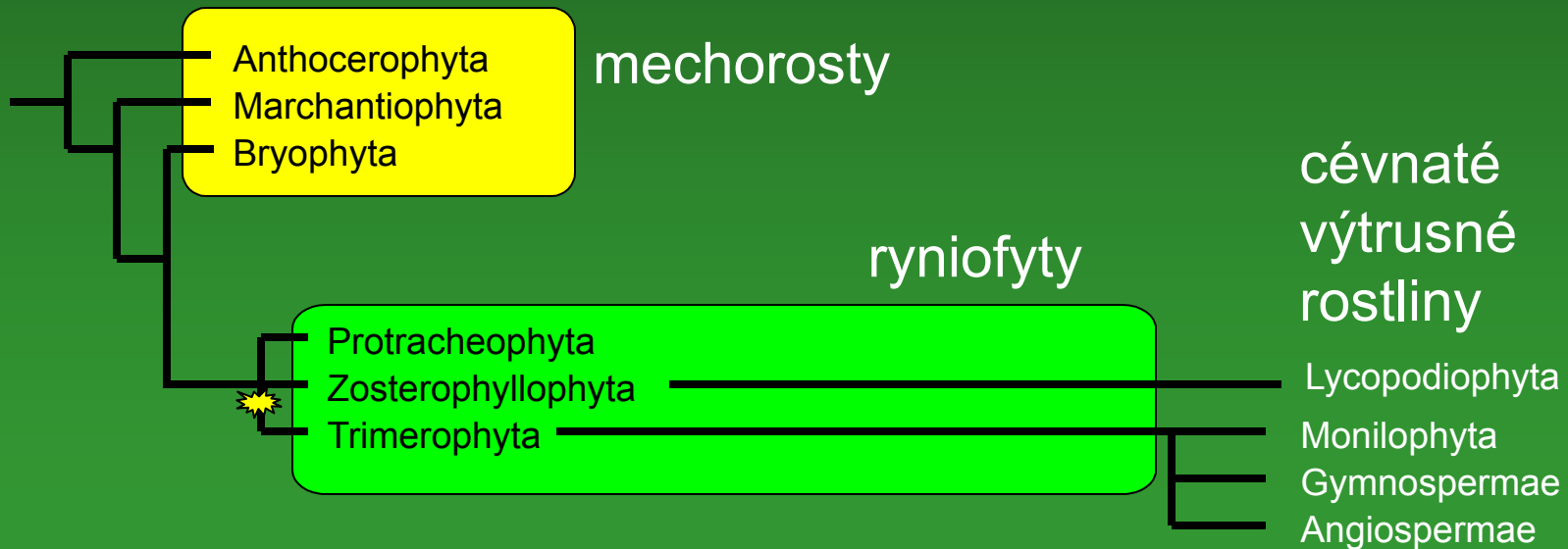


také v mělké vodě,
ukotvené ve dně
s asimilujícími částmi
vznášejícími se ve
vodním sloupci a nad
hladinu vyčnívajícími
jen částmi nesoucími
výtrusnice

ryniofyty = vývojový stupeň (parafyletická skupina).

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

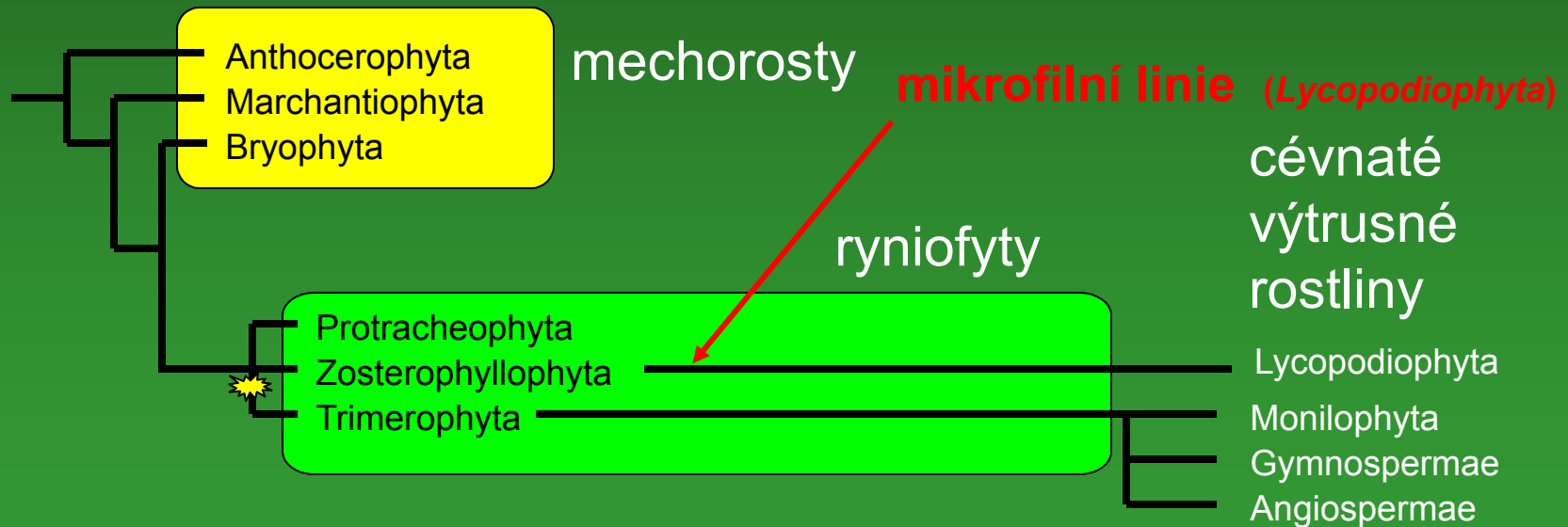
- (1) mikrofylní
- (2) megafylní



ryniofyty = vývojový stupeň (parafyletická skupina).

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

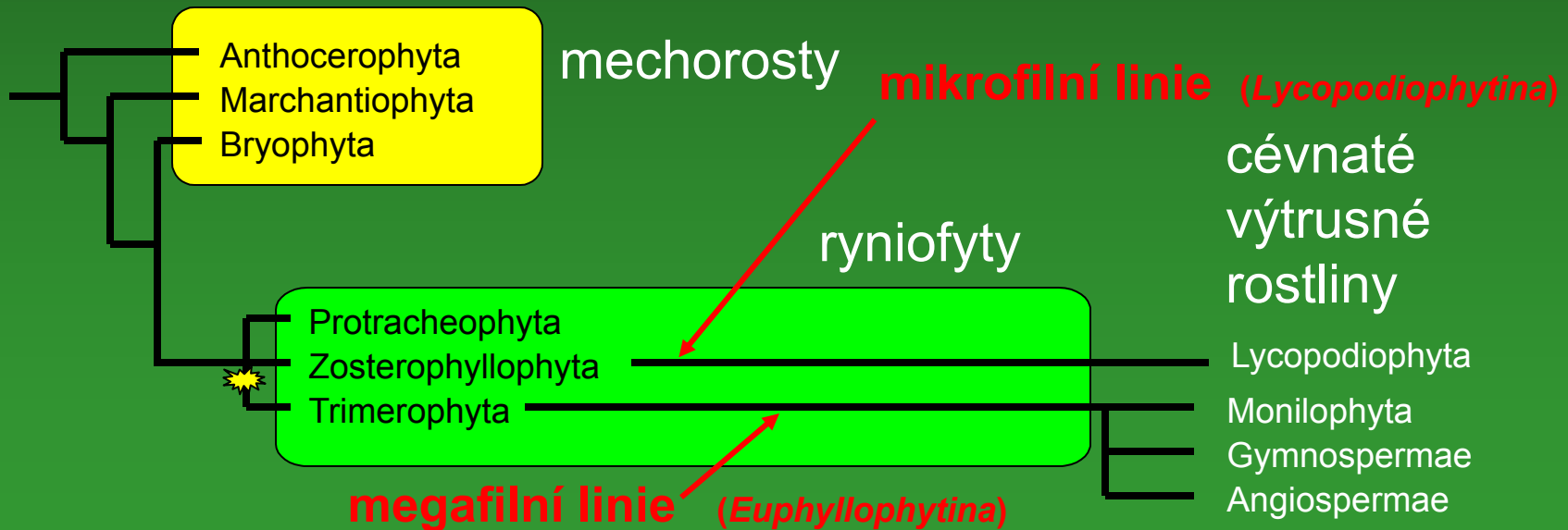
- (1) mikrofylní
- (2) megafylní



ryniofyty = vývojový stupeň (parafyletická skupina).

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

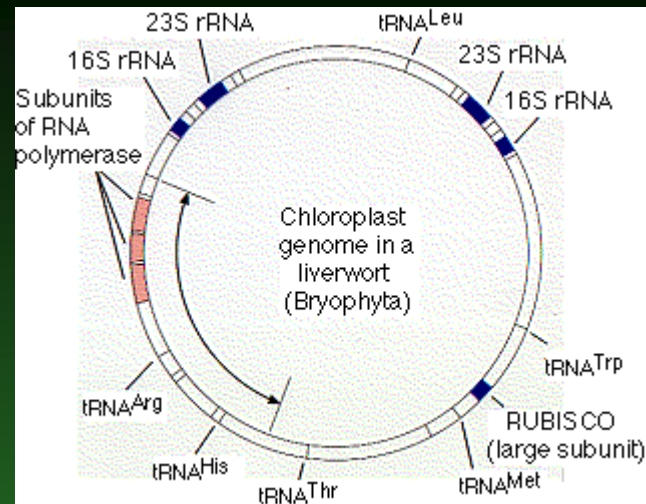
- (1) **mikrofylní**
- (2) **megafylní**



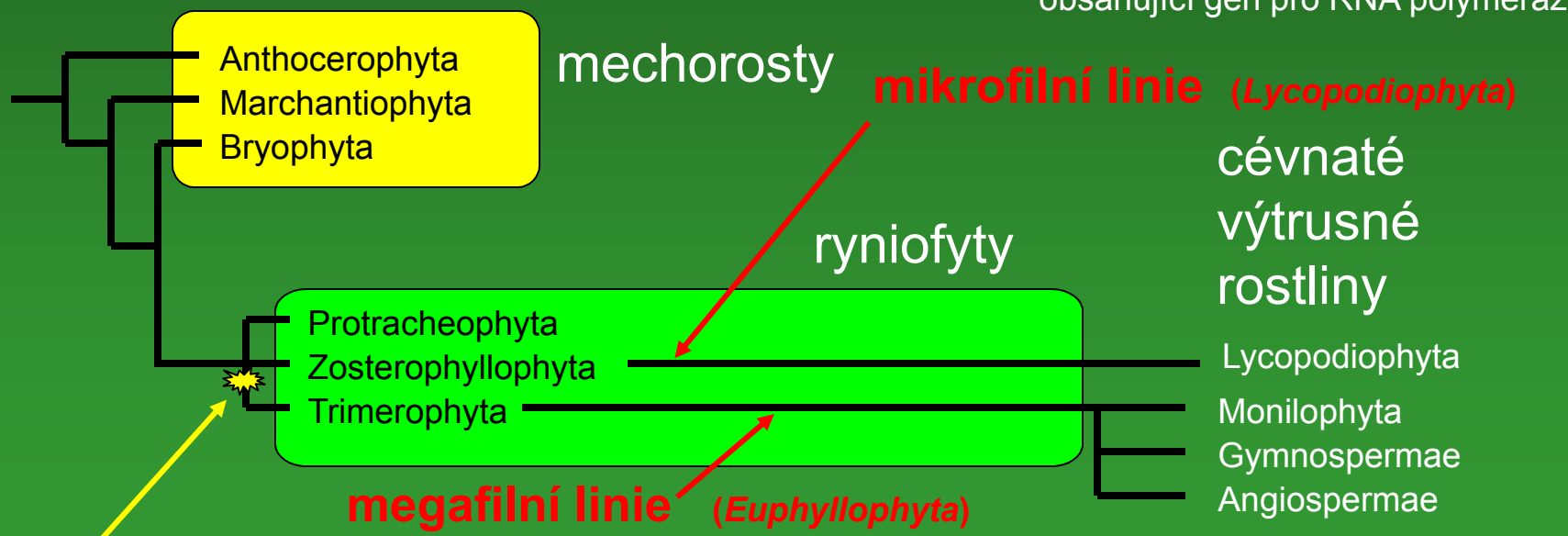
rynniofyty = vývojový stupeň (parafyletická skupina).

Po odštěpení mechorostů v ordoviku, se odštěpily 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)

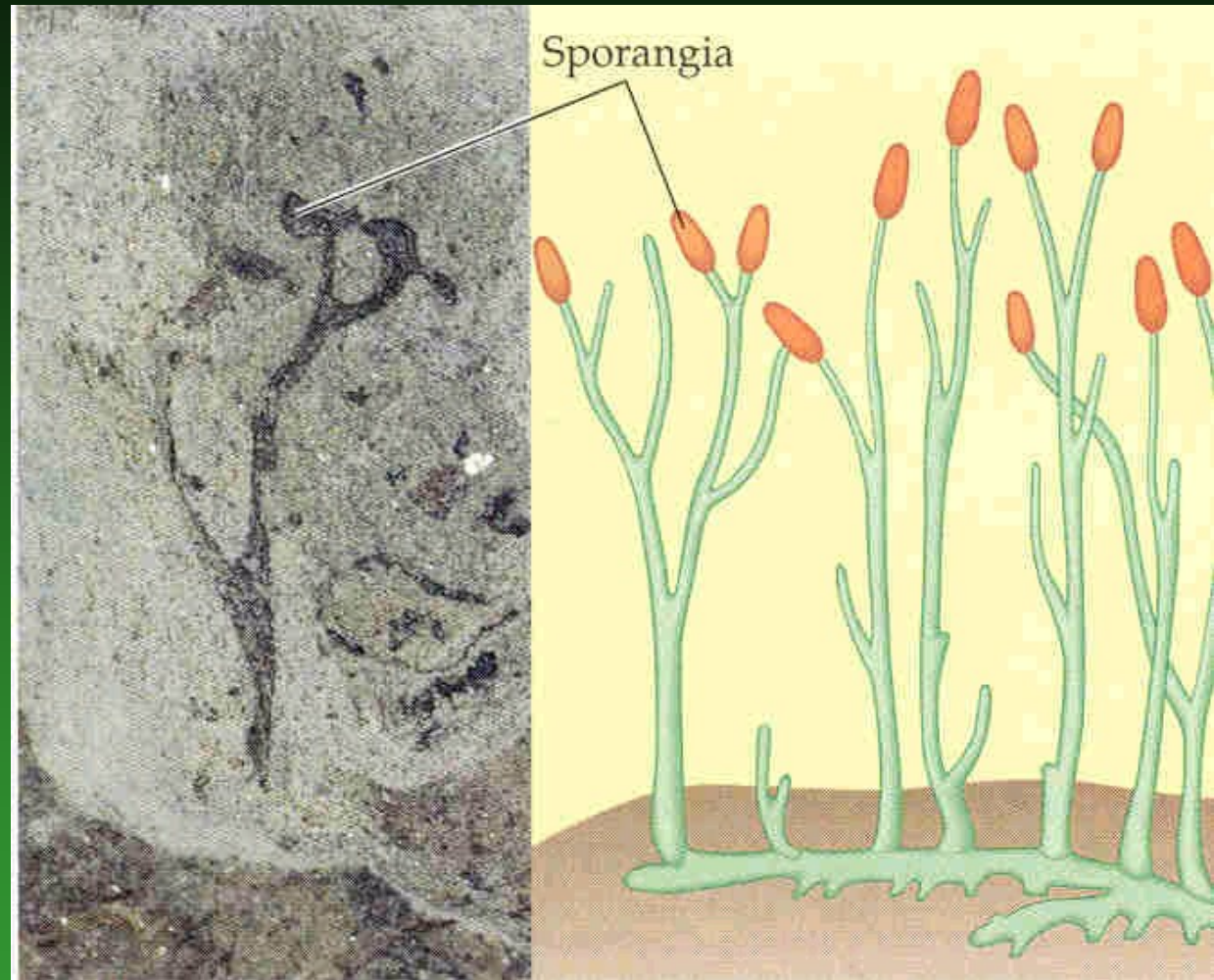
kruhového průřezu,
dle funkce je lze
rozdělit na:

(a) podzemní -
rhizomy

nadzemní

(b) asimilující
telomy

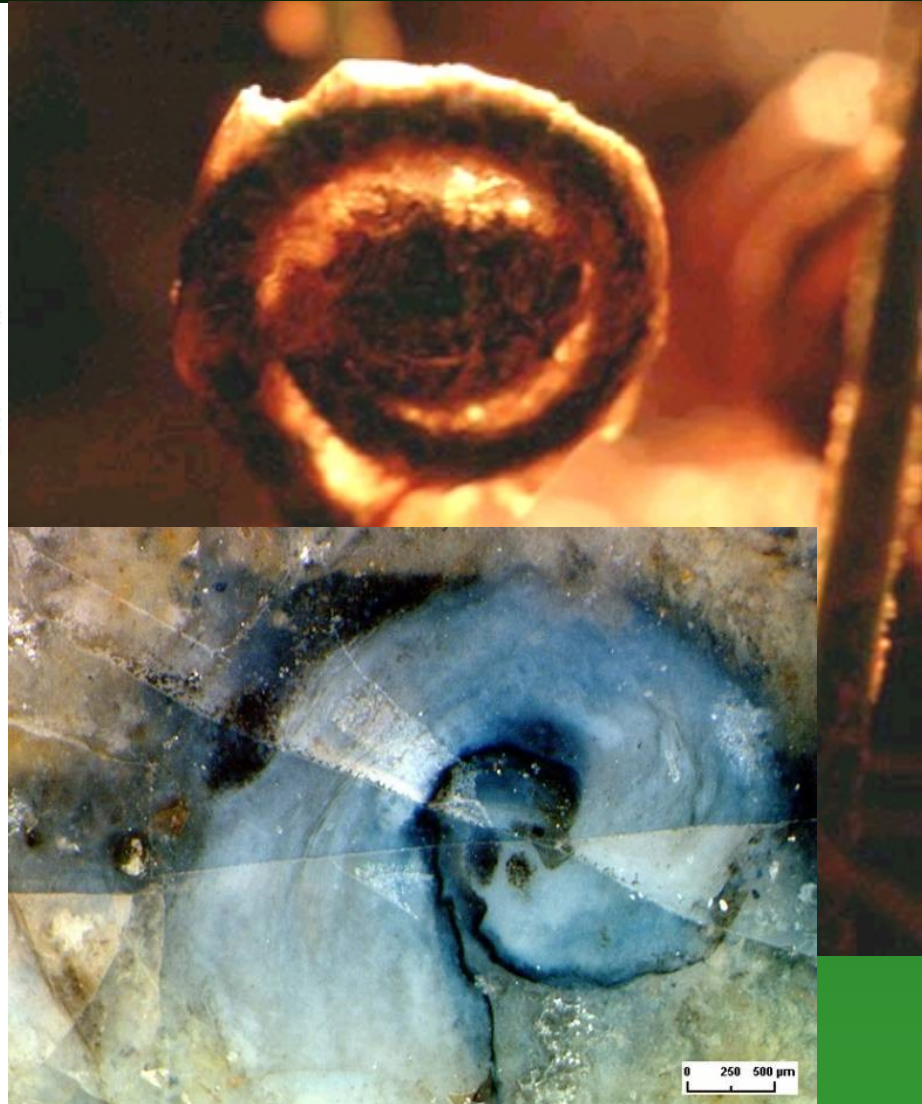
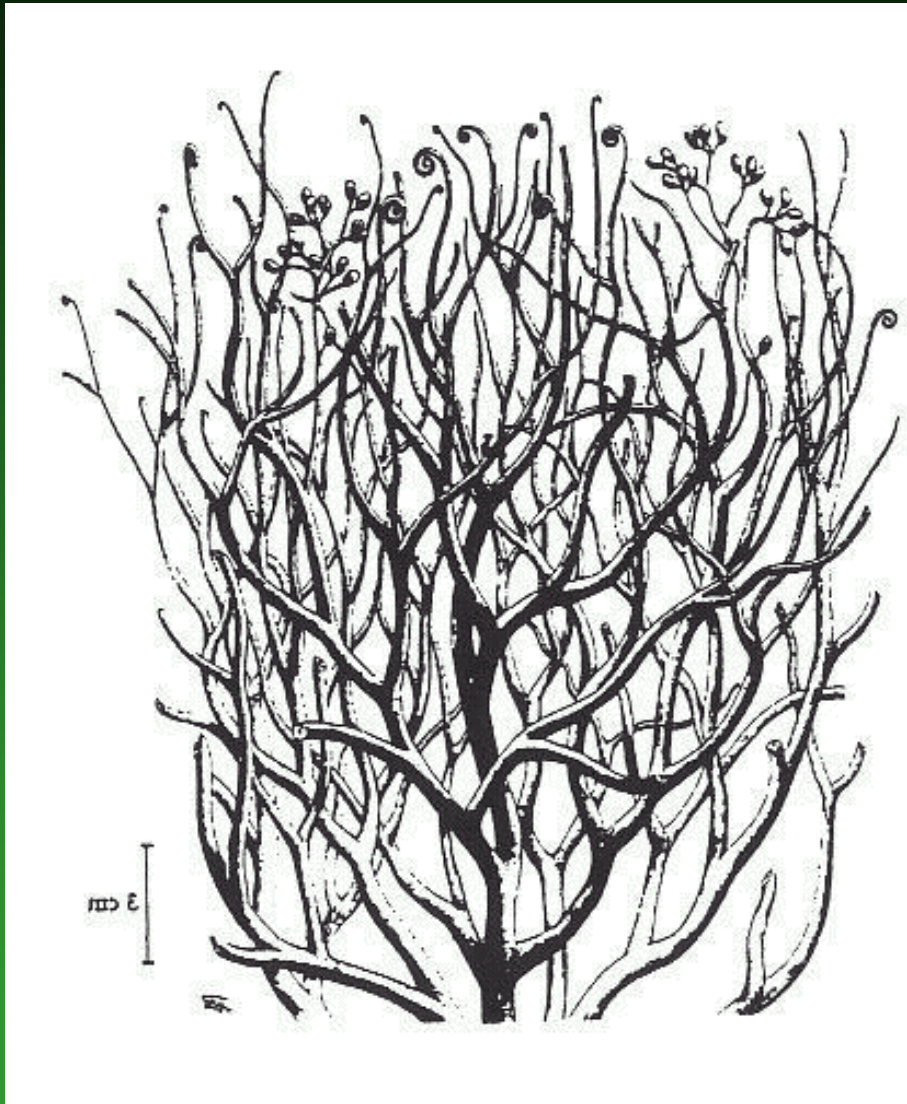
(c) fertilní telomy.



- ukotvení v substrátu zajišťuje **rhizom** (= oddenek = podzemní stonek);
- živiny a vodu zajišťují **rhizoidy** na rhizomu.

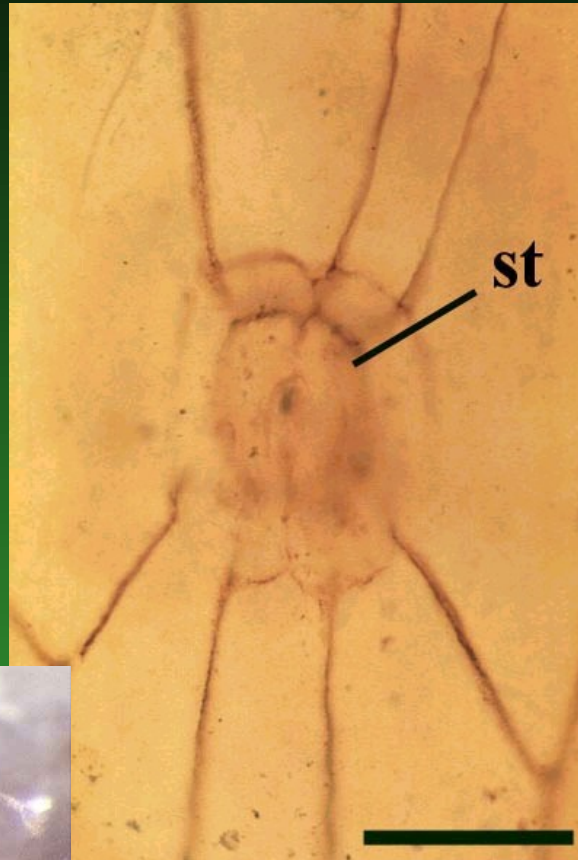


Telomy byly v mládí **circinálně stočené**.

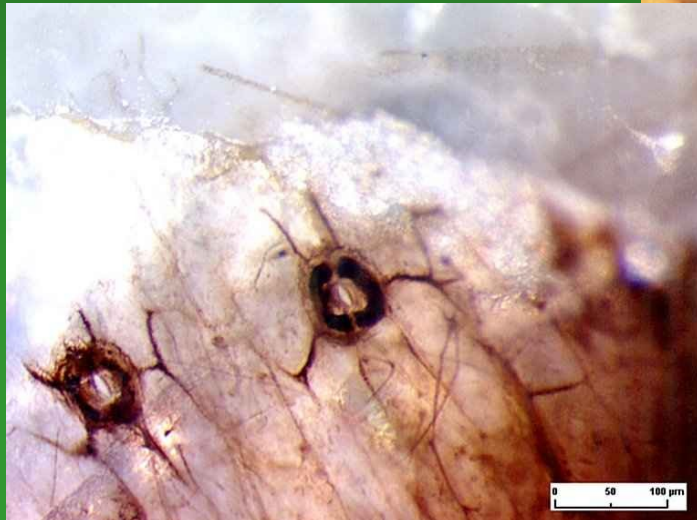


Epidermis rymiofytů měla pravé průduchy

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



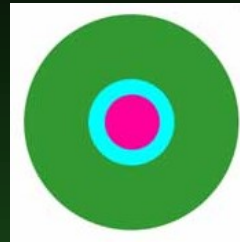
Asteroxylon, průduchy a epidermis (svěrací buňky s tmavým obsahem, úsečka = 0,10 mm)



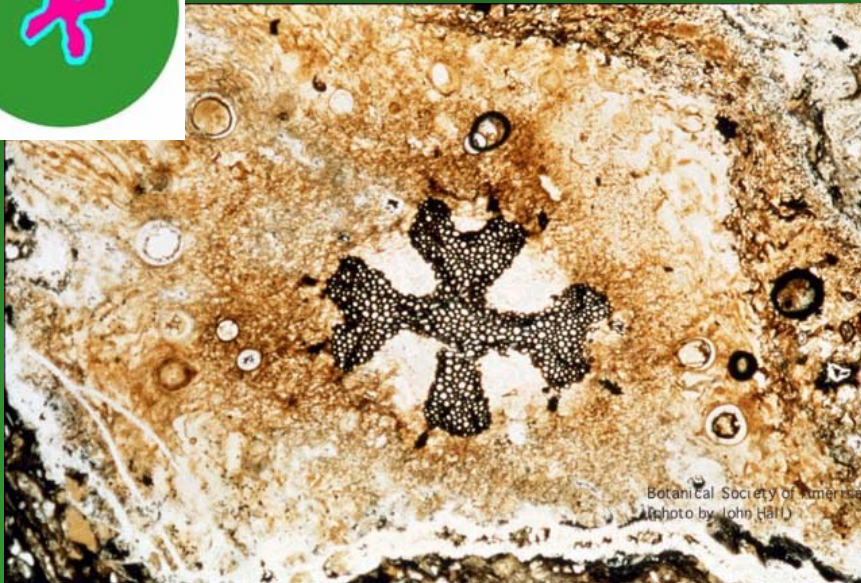
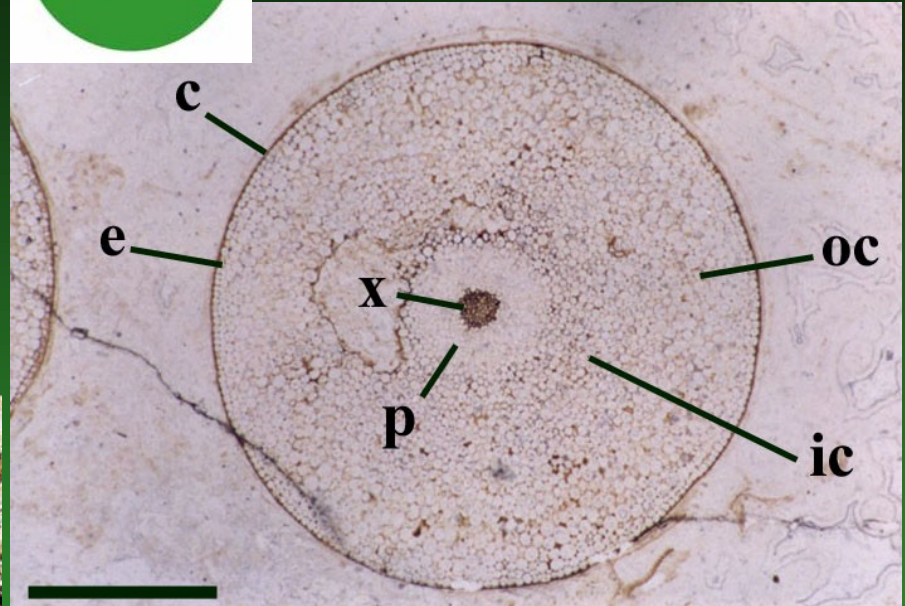
Průduch *Aglaophyton major*

Cévní svazek primitivní.
protostélický →
 nebo od něho odvozený
aktinostélický

xylem, floem



xylem, floem



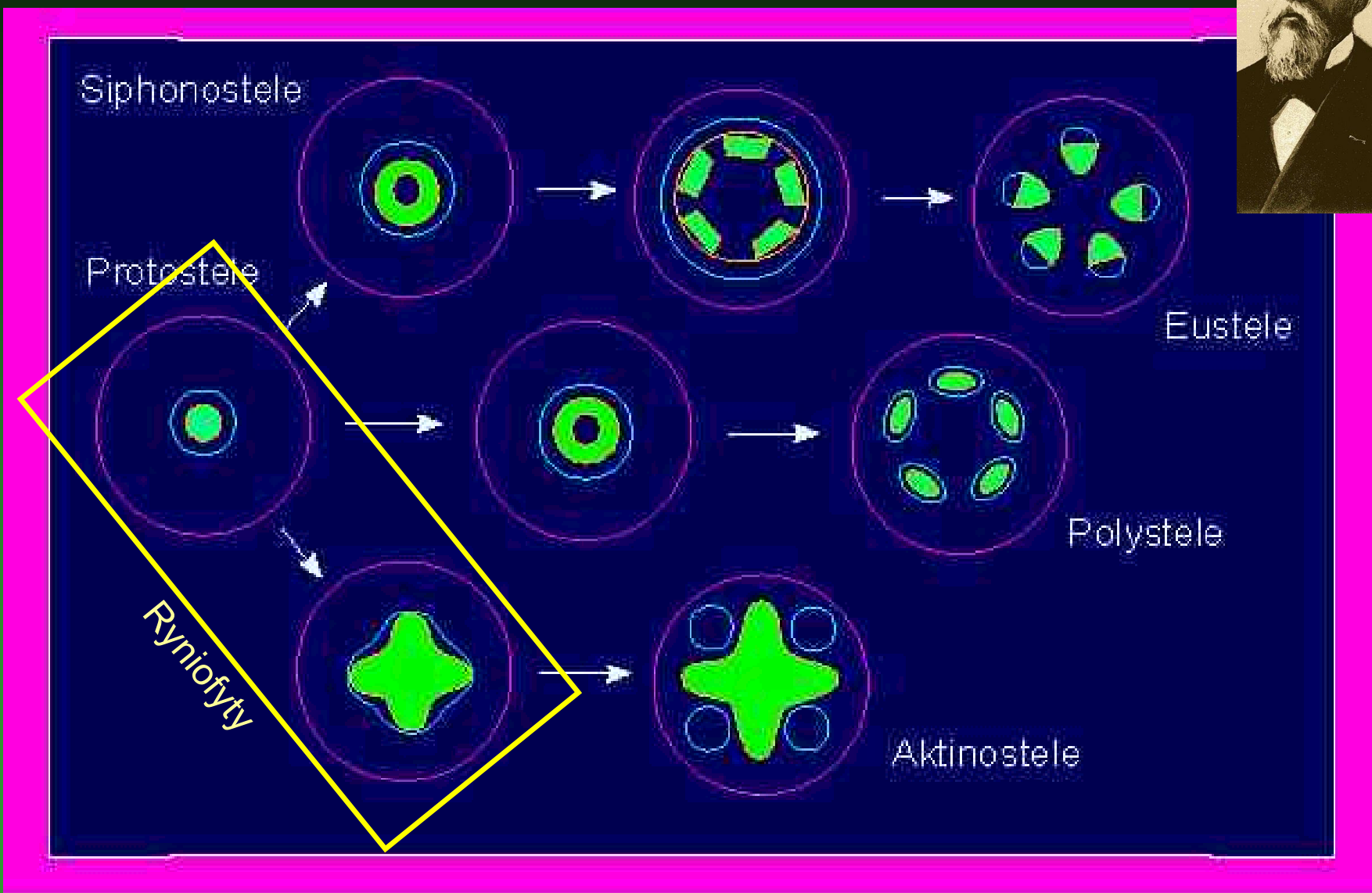
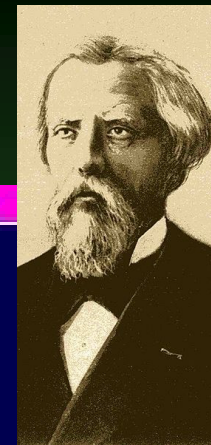
Příčný řez aktinostelickým telomem
 rodu *Asteroxylon*

Příčný řez protostelickým telomem
 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 ryniofytního protostélé

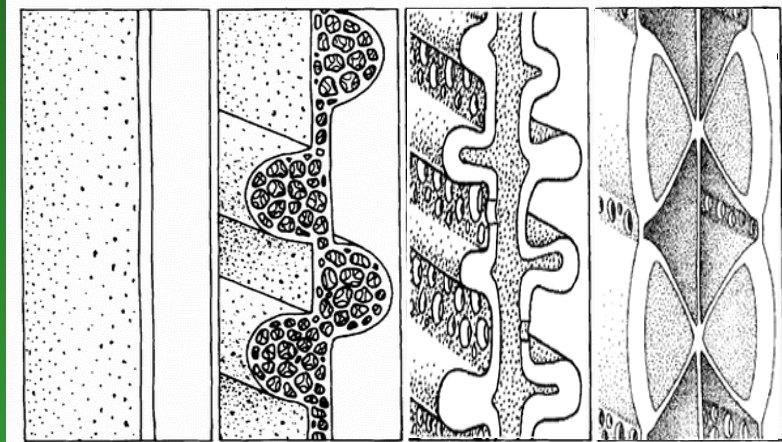
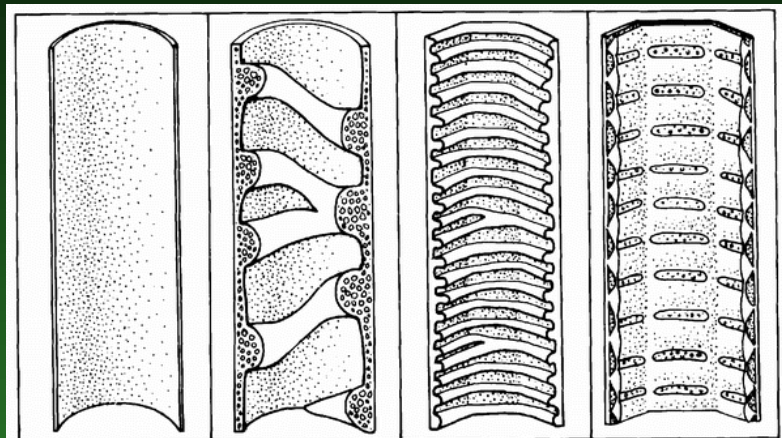
Philippe Édouard
Léon Van Tieghem

1839 – 1914



Tracheidy strukturně odlišné od jiných cévnatých rostlin

tracheidy ryniofyt

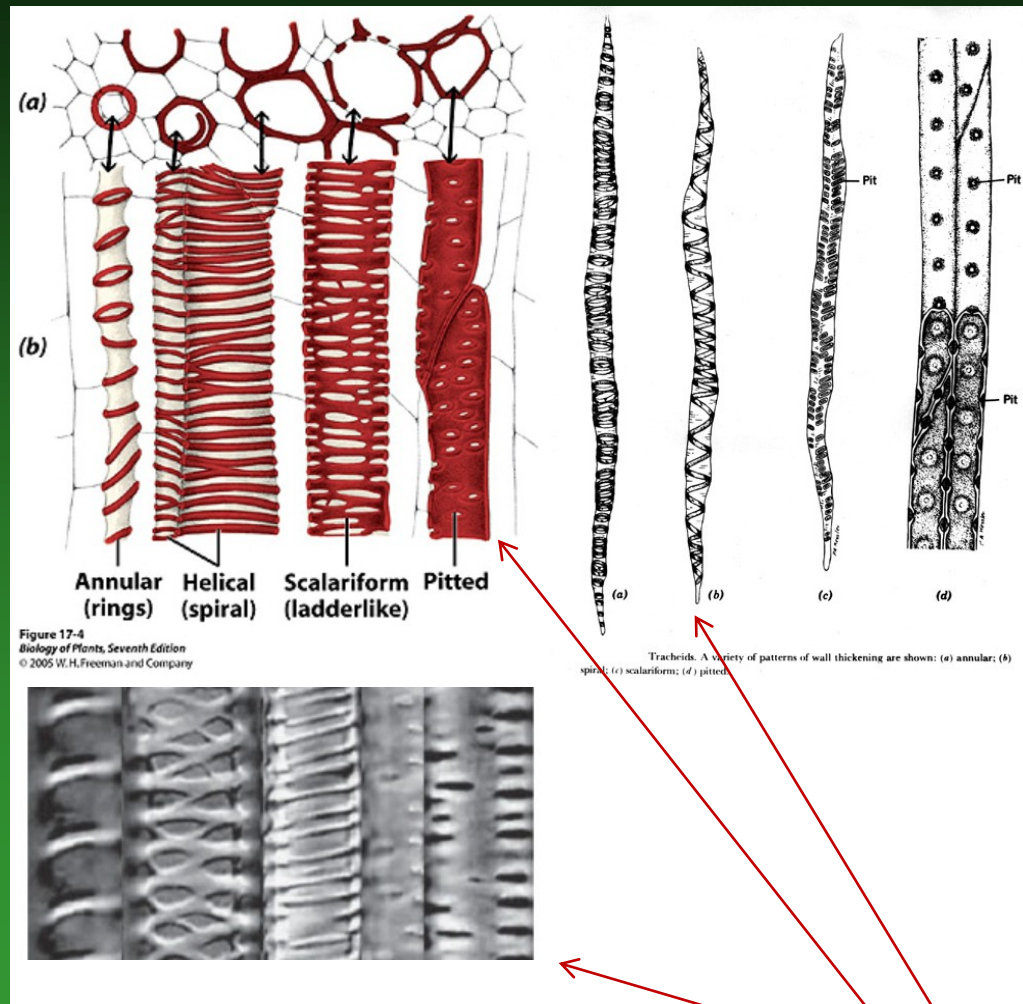


neztluštělé hydroidy tracheidy typu S tracheidy typu G tracheidy typu P

bez ligninu

s ligninem?

tracheidy jiných cévnatých rostlin

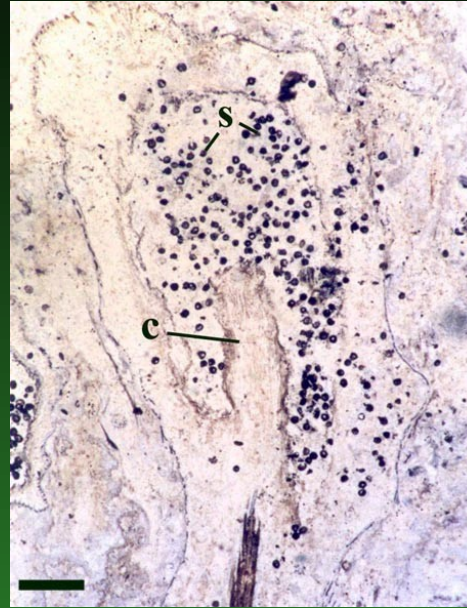


ztlustění stěn tracheid vyztužené ligninem

Sporangia
eusporangiátní =
tlustostěnná =
stěnu tvoří více vrstev
buněk

izosporická,

někdy uvnitř se sloupkem
(columella)

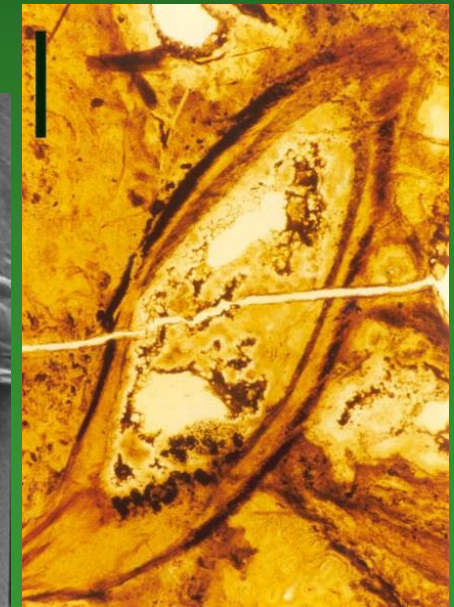
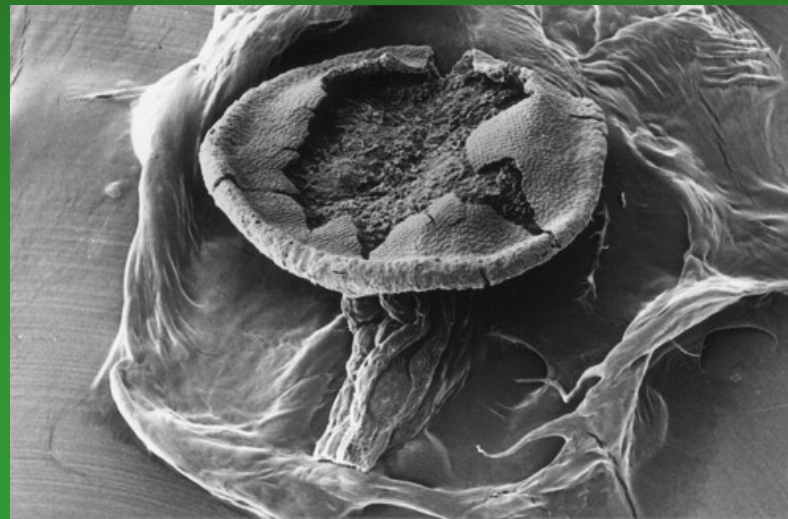


Horneophyton lignieri, c = columella



Nothia aphylla

Cooksonia pertoni



Aglaophyton major

Gametofyt ryniofytů – zelený, volně (nezávisle na sporofytu) žijící, 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

Remyophyton delicatum - má oboupohlavná receptakula nesoucí archegonia i antheridia



tetrády spór
(*Aglaophyton major*)

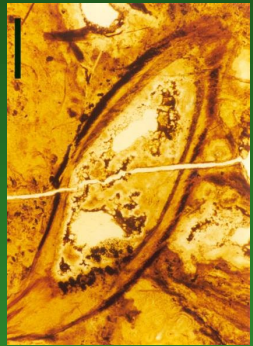
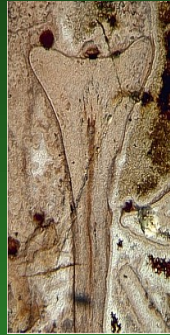


klíčící spóra
(*Horneophyton lignieri*)

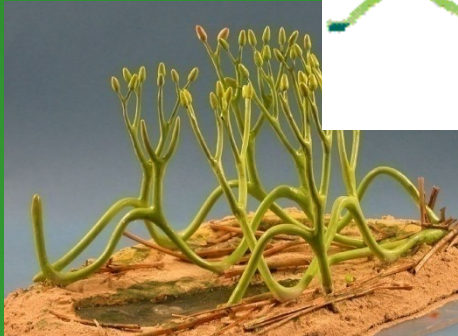
gametofyt typu
Sciadophyton -
celkový vzhled
(rekonstrukce)



antheridiofor
(*Lyonoophyton rhyniensis*)

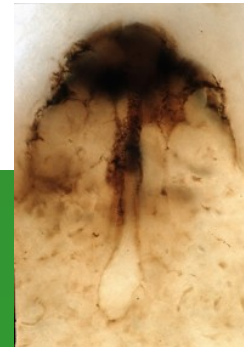


elipsoidní
sporangium
(*Aglaophyton major*)



sporofyt typu
Aglaophyton -celkový
vzhled (rekonstrukce)

archegonium
(*Lyonoophyton rhyniensis*)



antheridium
uvolňující
spermatozoidy
(*Remyophyton delicatum*)



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

Miskovité disky gametangioforů nesly na svrchní straně archegonia nebo antheridia nebo obojí.
Na gametofytu pravé průduchy; měly vodivé elementy - hydroidy.



Oddělení *Protracheophyta*

Nižší vzrůst: 5–20 cm.

- telomy hladké nebo hrboľkaté, bez šupinovitých emergencí.
- telomy větvené prostorově, (ne v rovině).
- vodivé elementy protostélé
- sporangia jednotlivě na koncích telomů.
- bez kořenů.

Poprvé svrchní silur

vyhynuly ve středním devonu

Oddělení *Protracheophyta*

Xylem tvoří:

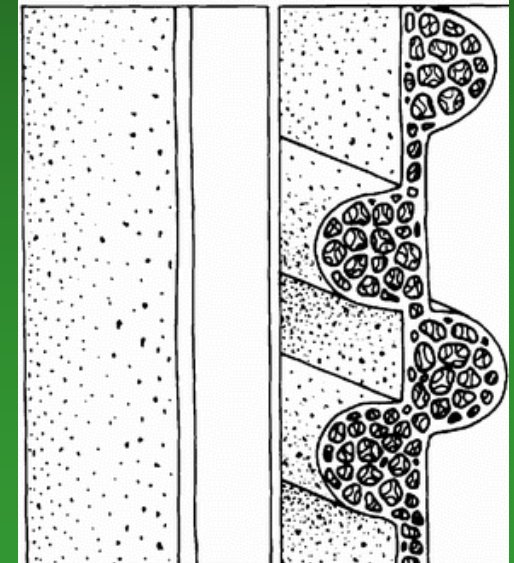
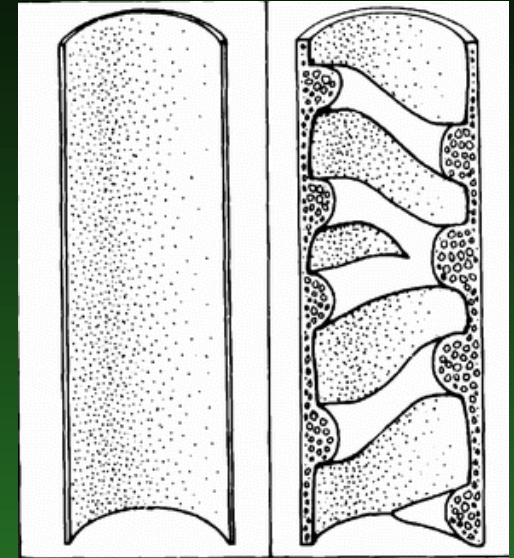
(1) Neztlustlé tracheidy = hydroidy

nebo

(2) Tracheidy typu S

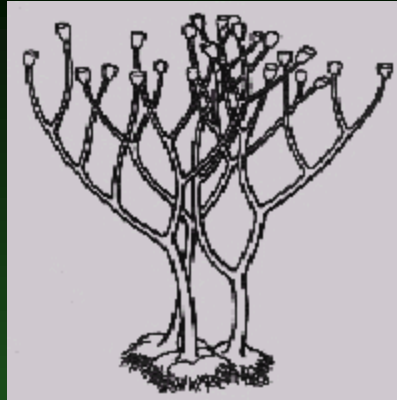
Houbovitá celulózni stěna bez ligninové výztuhy.

Mechanické zpevněné spirálními ztluštěninami



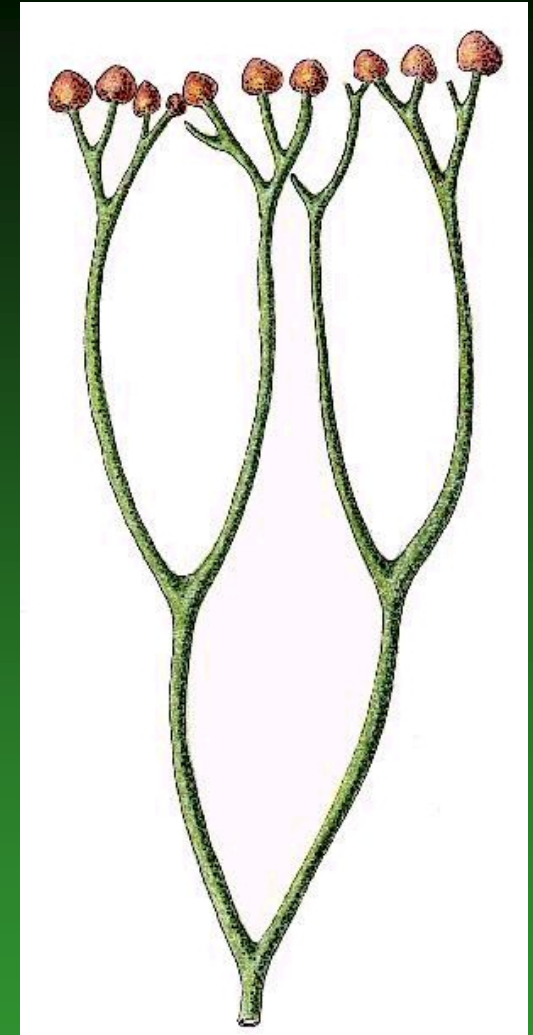
Cooksonia

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 - ryniofity



Aglaophyton major (dříve *Rhynia major*)

do 15 cm vysoká (2)

výběžky válcovité, s
mykorrhizou (4)

v nodech „kořenující“ shluky
jednobuněčných rhizoidů (1)

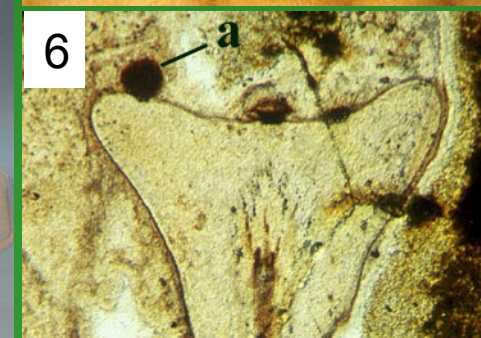
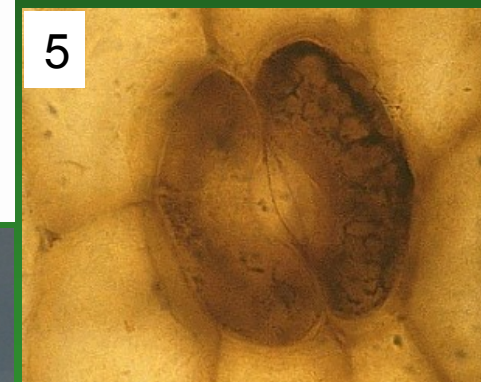
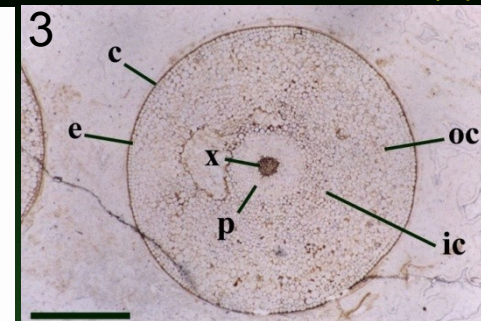
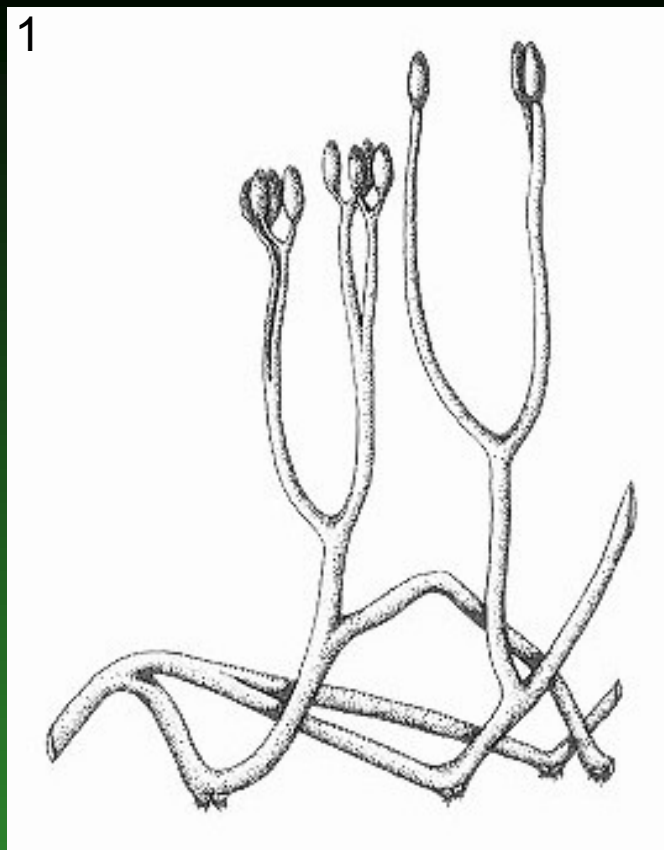
přímé vidličnaté telomy 4-6
mm silné, s jednoduchým
protostélé (3);

tracheidy - bez ztluštěnin
připomínají hydroidy mechů

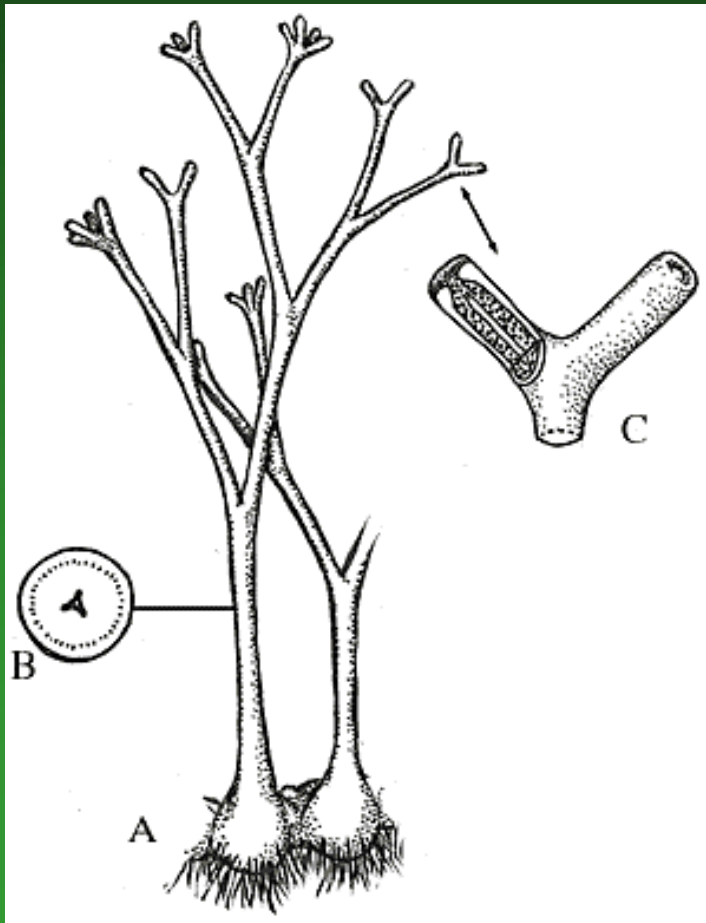
hladká epidermis s průduchy
(také na aeriálních partiích
rhizomů) (5)

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

gametofyt *Lyonophyton
rhiniensis*



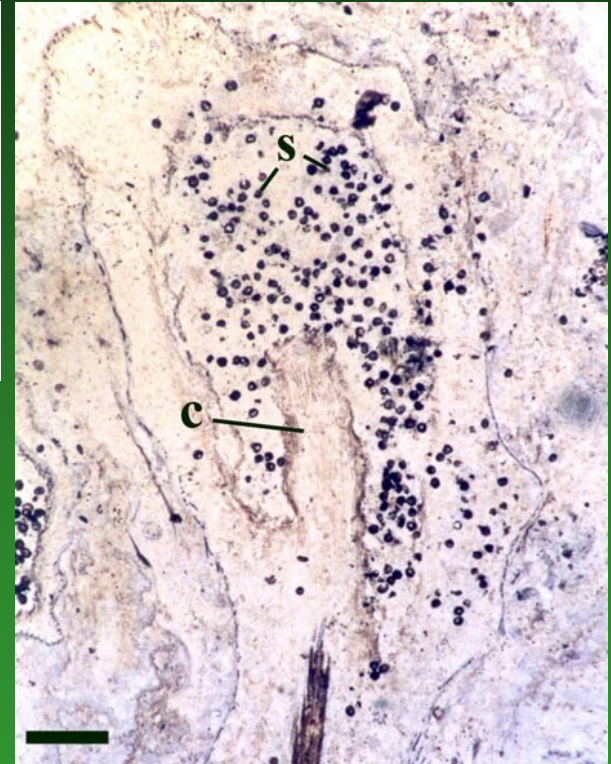
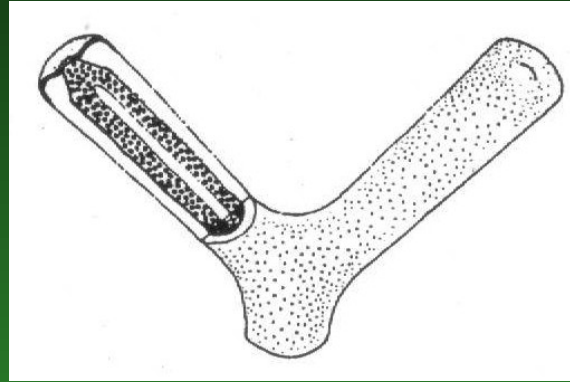
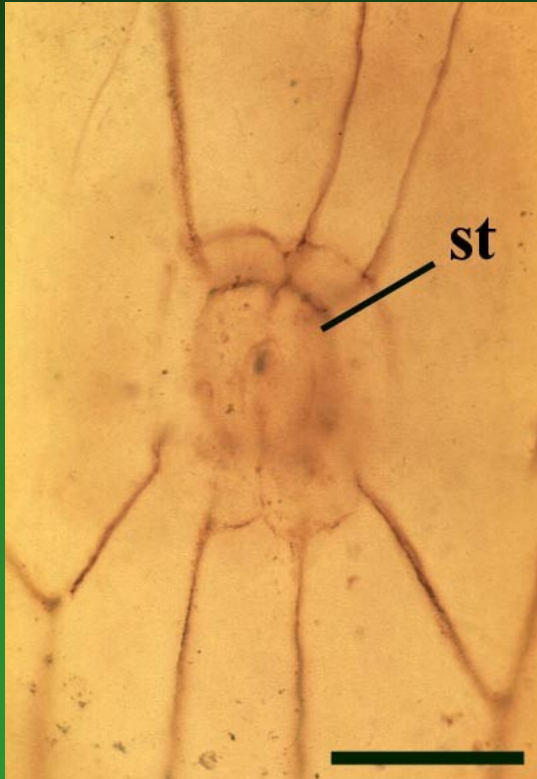
Horneophyton lignieri (dříve *Hornea*),
nadzemní bezlistý, hladký stonek vidličnatě větvený, do 2 mm tlustý,
výška sporofytních rostlin do 20 cm; tracheidy - spirálně vyztužené
fertilní telomy zakončeny válcovitými sporangii
rhizom hlíznatě uzlovitý - na spodu s rhizoidy, s patrnou mykorrhizou



Horneophyton lignieri

epidermis s průduchy

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



Horneophyton lignieri

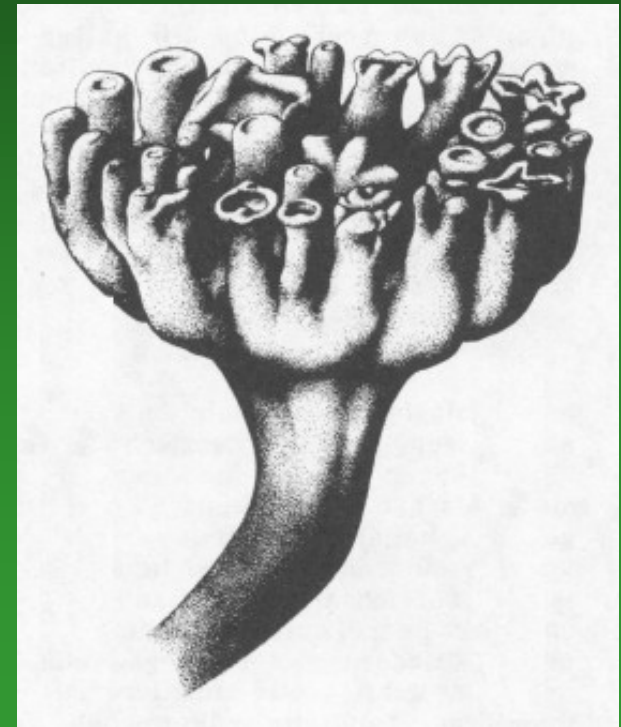
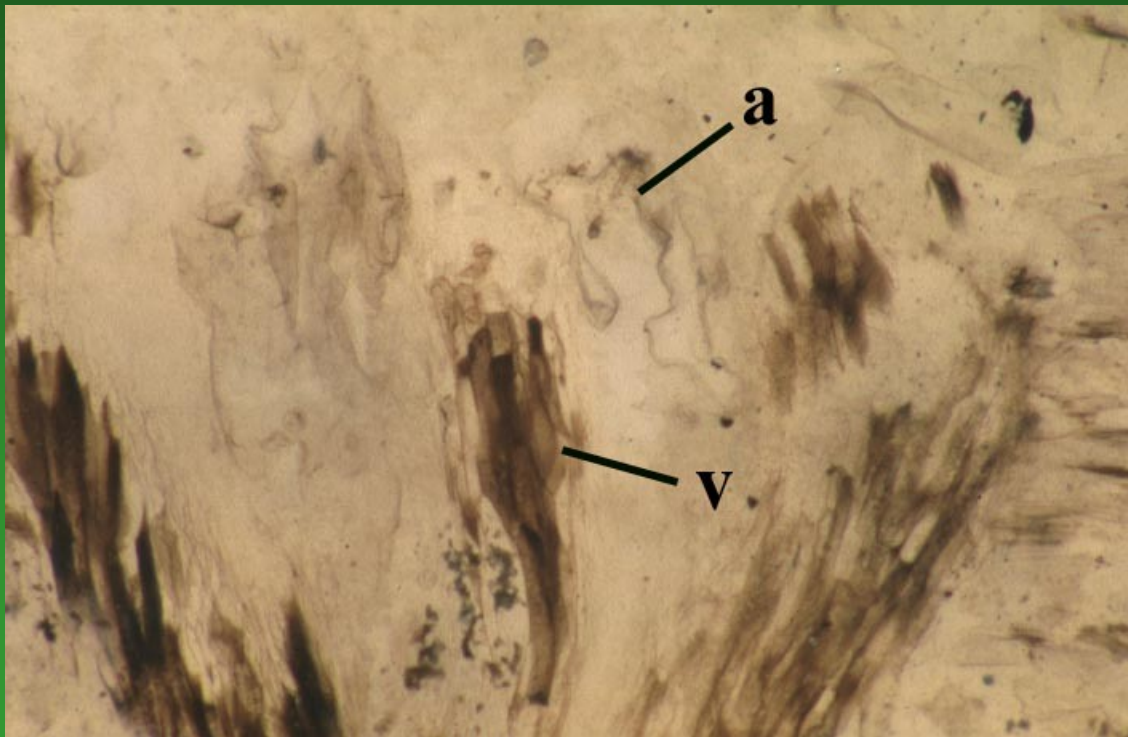
samičí gametofyt *Langiophyton mackii* roste volně, zhruba 6 cm vysoký

-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)

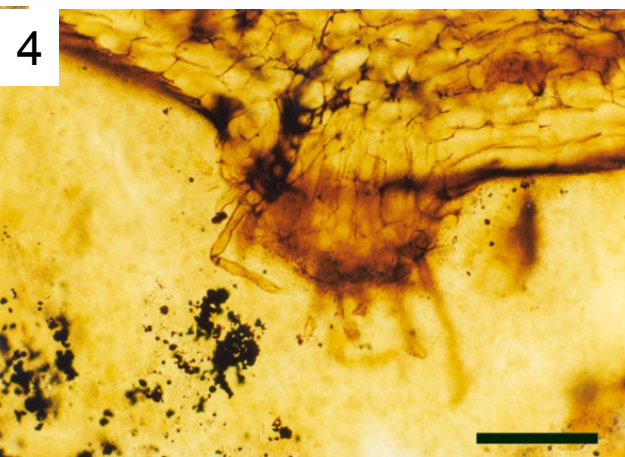
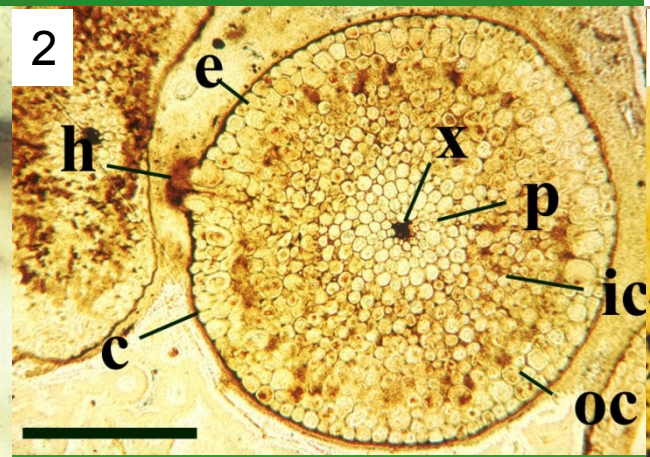
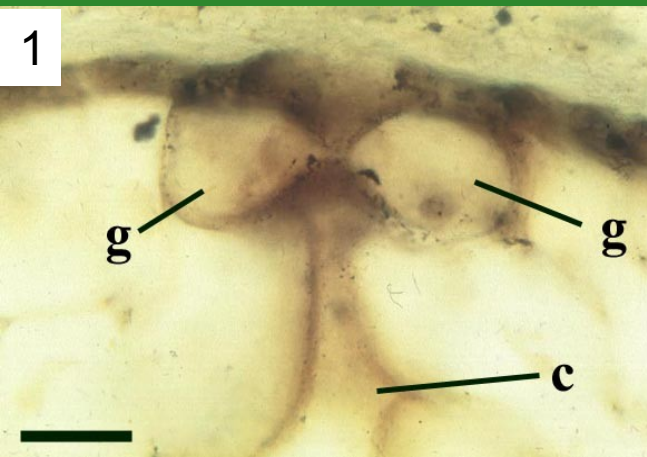
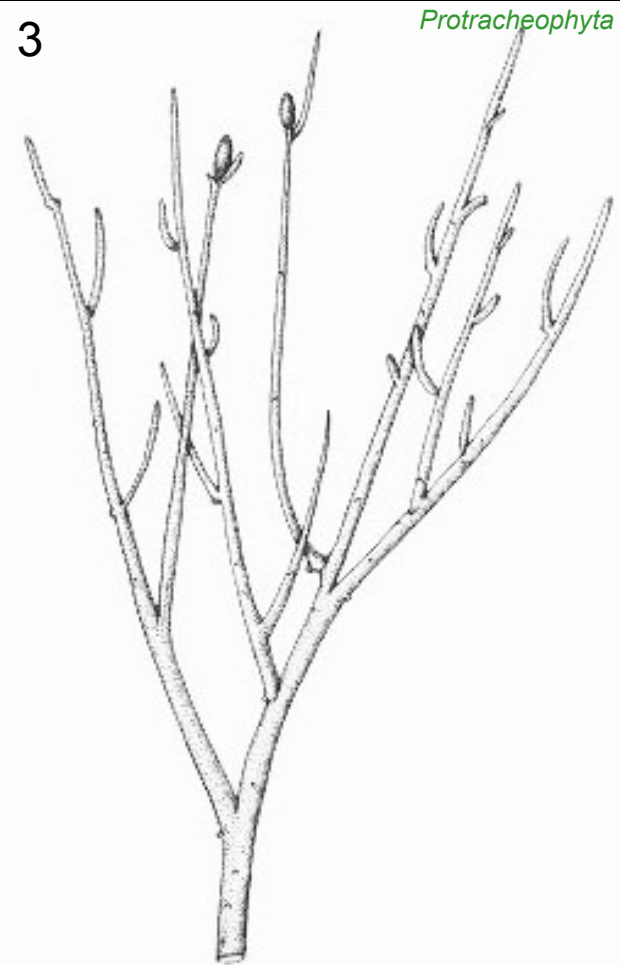
oddenek s jednobuněčnými rhizoidy a mykorrhizou (4)

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



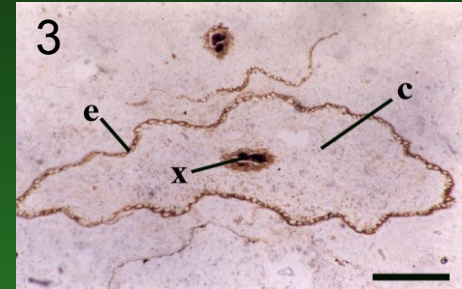
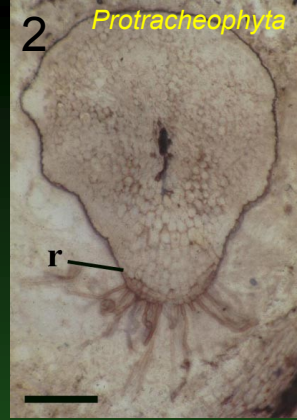
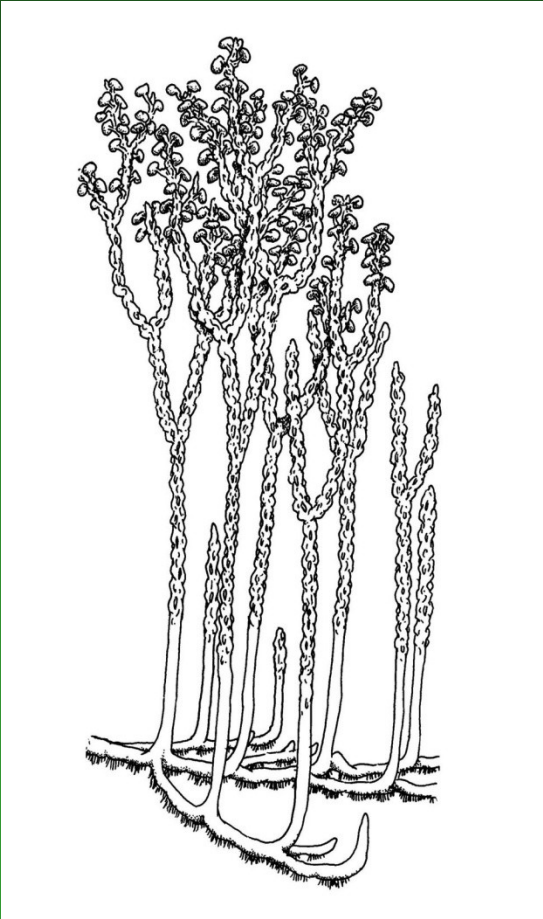
Nothia aphylla

- oddenky 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

Telomy dichotomicky větvené, vysoké až 50 cm.

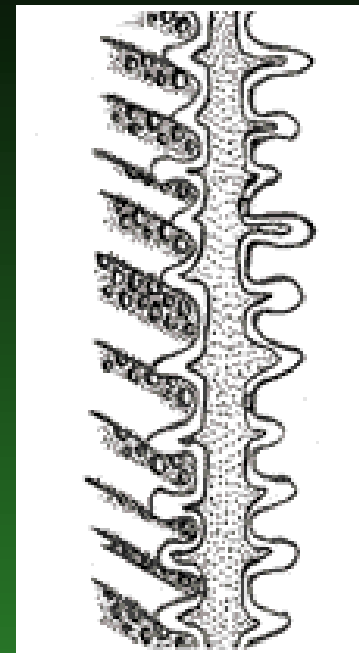
Na telomech šupinovitě vychlípeniny pokožky (emergence) bez inervace (enafyly).

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.

Strukturní přechody mezi oddenkem a kořenem – pozitivně geotropicky orientované – adventivně vyrůstající z oddenku, vidličnatě větvené

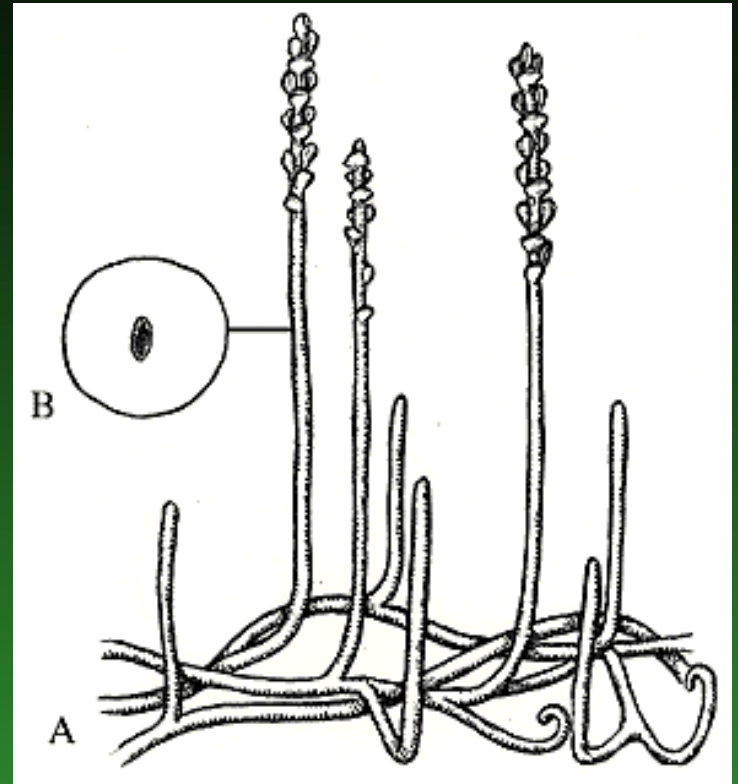
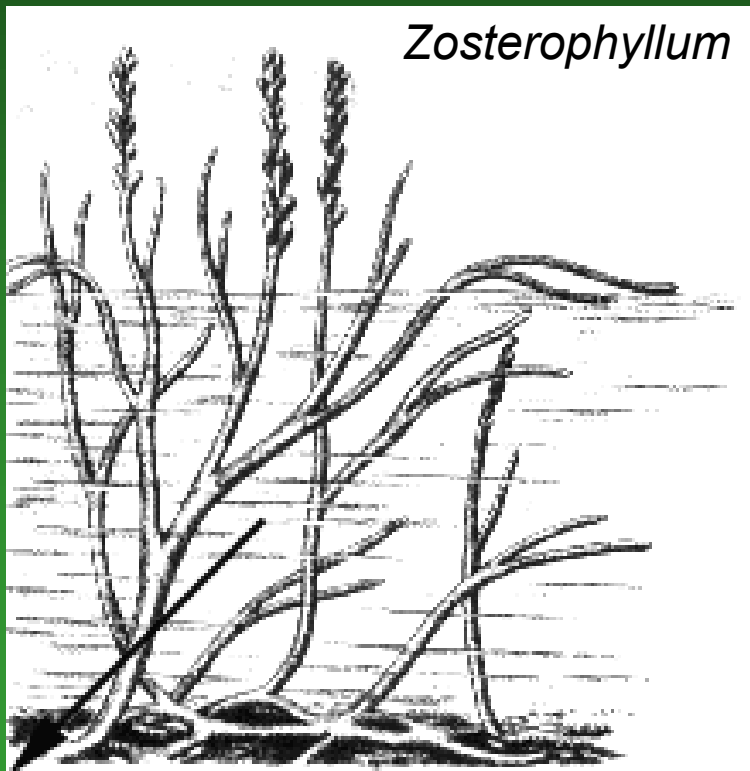


Tracheidy s dvouvrstevnou stěnou ztluštělou stěnou typu G typické pro mikrofylní linii

Zosterophyllum rhenanum

vodní, do 0,5 m vysoké,

oddenky v bahně, plodné větve nad hladinou



Vodivé elementy – protostélé

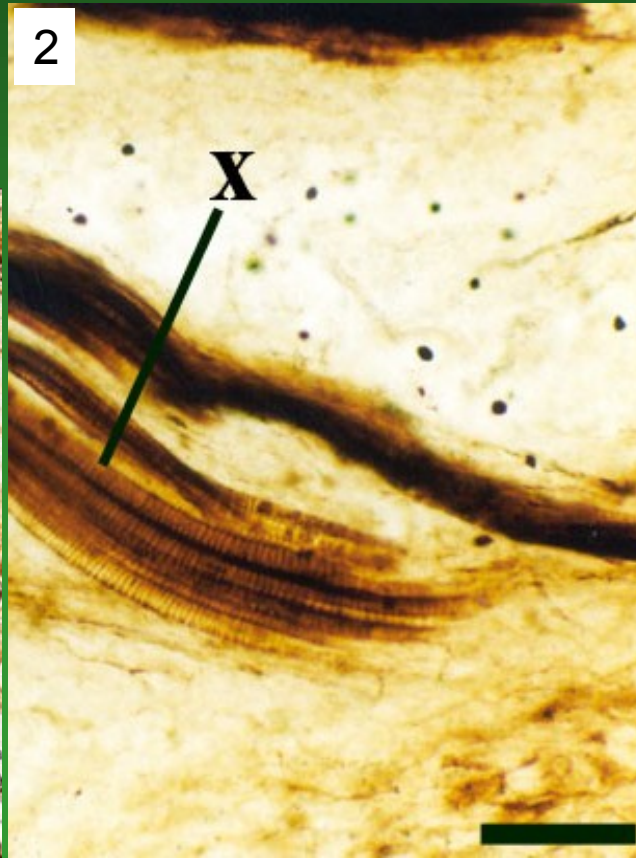
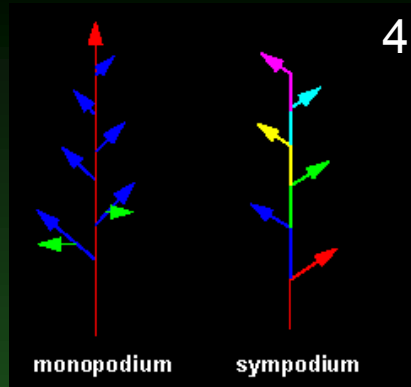
Telomy zčásti hladké, zčásti pokryté bradavčitými výchlípeninami (enafly).

Zosterophyllum rhenanum



Asteroxylon mackei

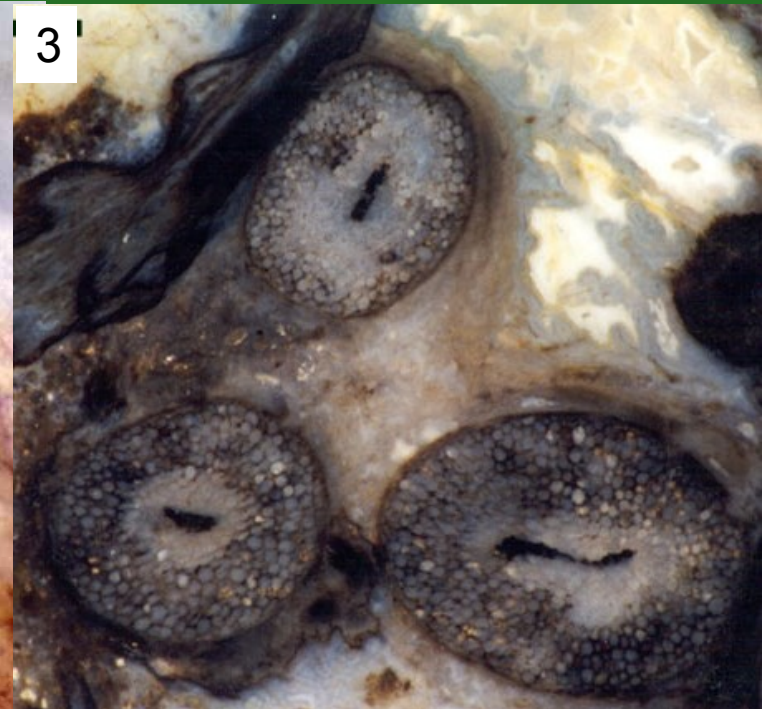
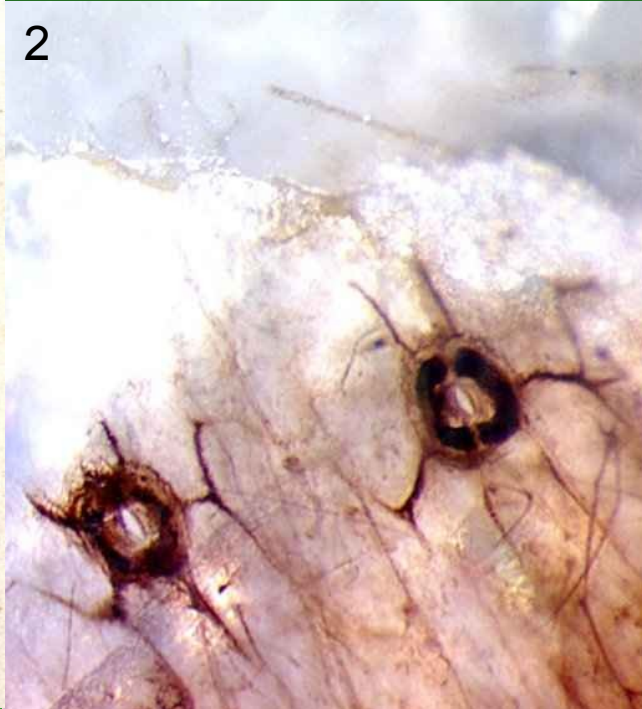
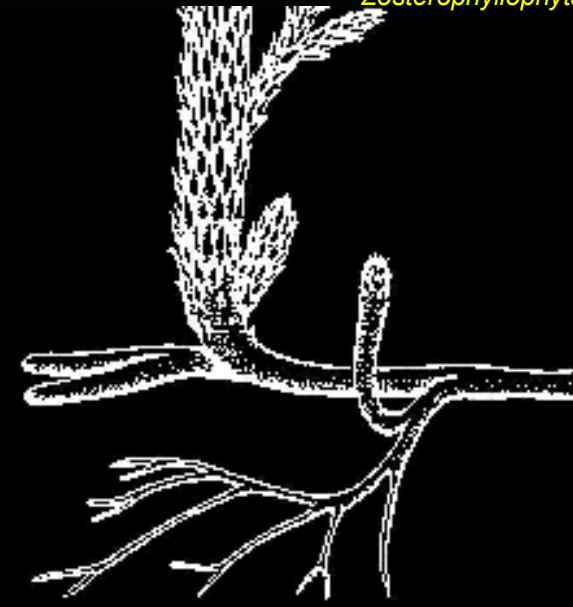
- kolem 40 cm (3), připomíná plavuně
- stonek do 12 mm tl.
- vodivé elementy stonku – aktinostélé (1),
- tracheidy spirálně ztlustělé (2)
- gametofyt není znám



Asteroxylon mackei

- bezcévné „listy“ (enafily) = až 5mm dl.
- na stonku i listech průduchy (2)
- oddenek ca 4 mm silný (4) s protostélé (3)
- vidličnatě větvené kořeny ! (4)

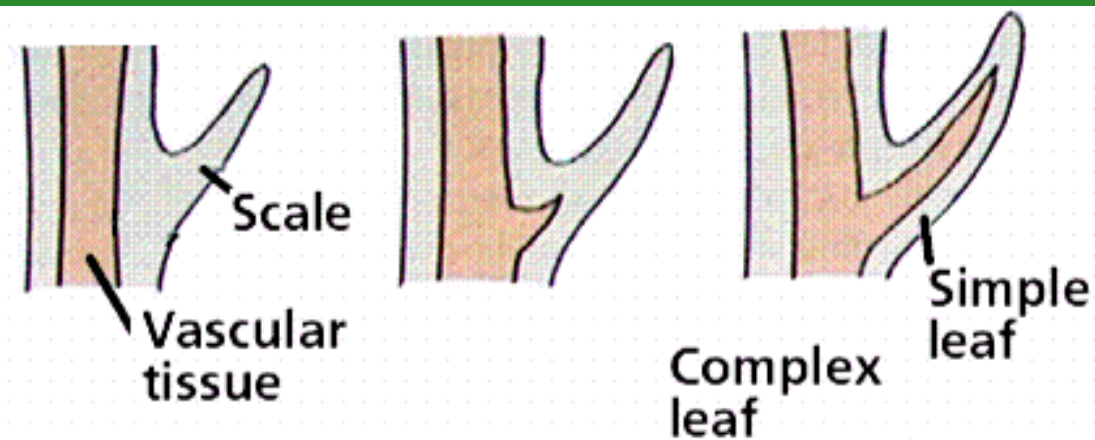
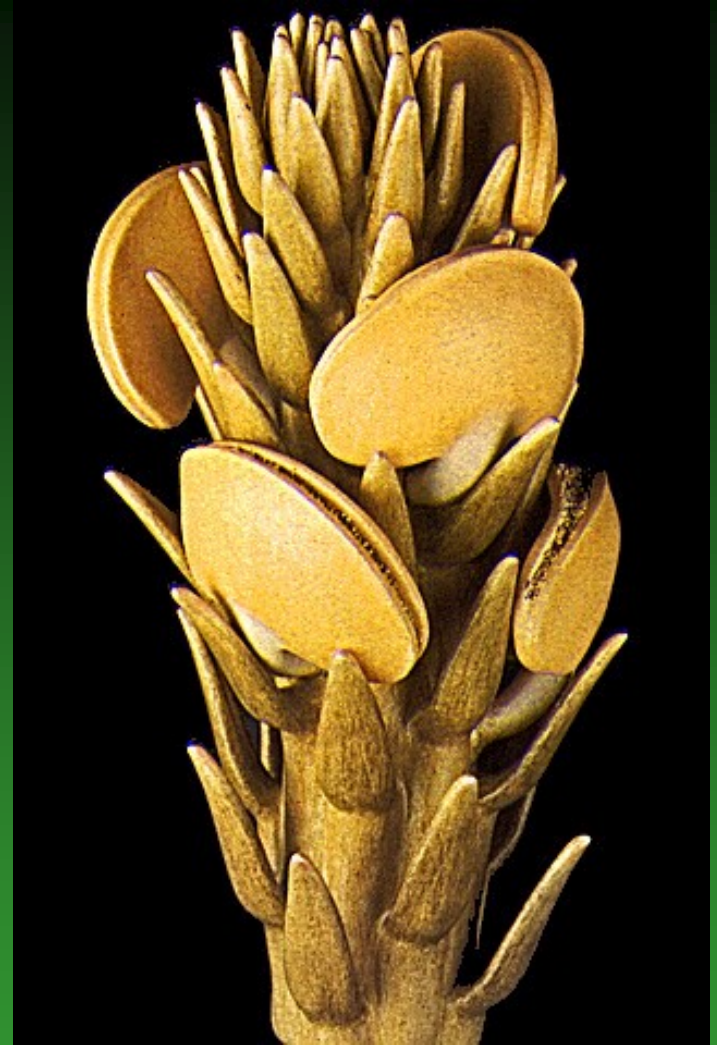
4



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.



Asteroxylon mackei



"Asteroxylon swamp"
Copyright © Walter Myers
<http://www.arcadiastreet.com>

oddělení *Trimerophyta*

Spodnovevonští ancestoři (předchůdci) megafylních rostlin – kapradin a semenných rostlin.

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

hlavní stonek - větvený monopodiálně, silnější než boční větve

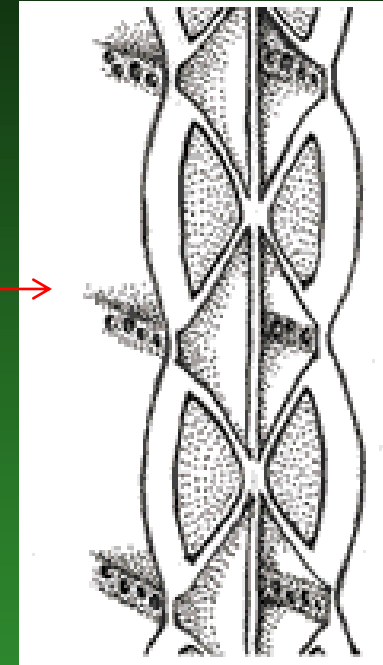
tracheidy - zpravidla typu P

střední válec - protostélé

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

spóry triletní

strukturní přechody mezi oddenkem a kořenem – pozitivně geotropicky orientované – adventivně vyrůstající z oddenku, vidličnatě větvené

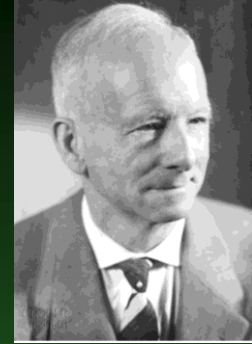


Ztluštělá, dvouvrstevná stěna tracheid s dutinami typu P, charakteristická pro megafylní linii



Zimmermannova telomová teorie:

Walter Zimmermann
1892-1980



Výchozí morfologickou strukturou je u rostlin prostorově vidličnatě větvený telom.

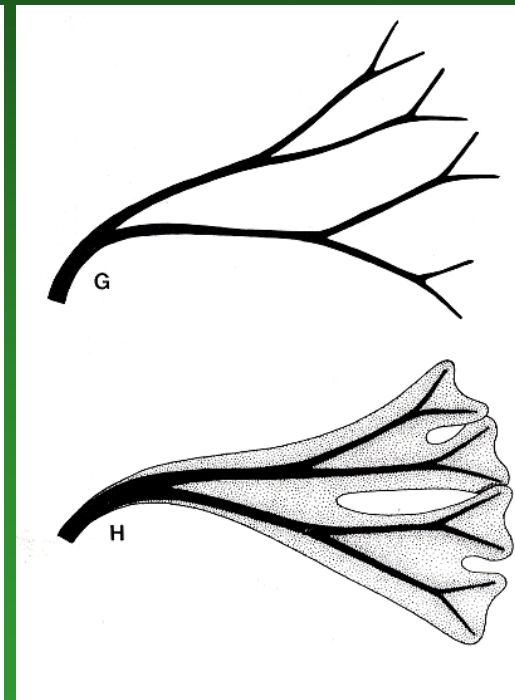
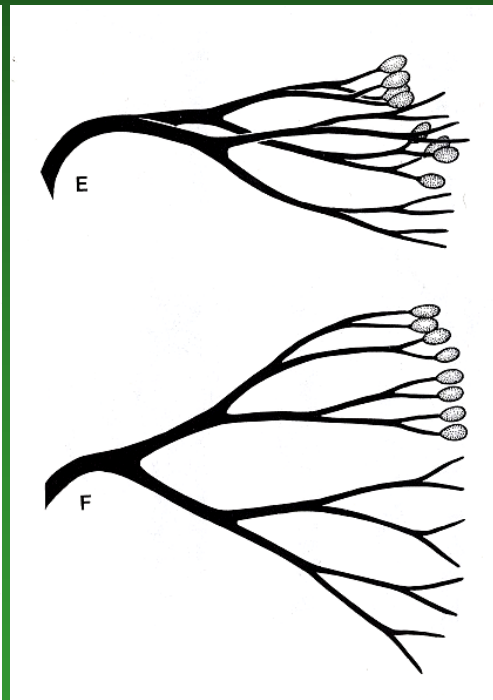
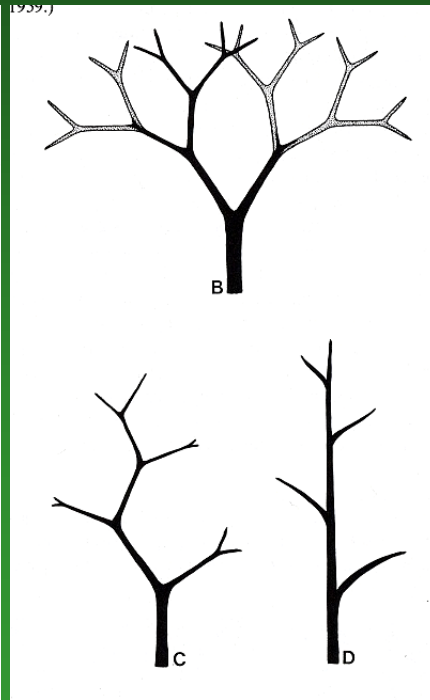
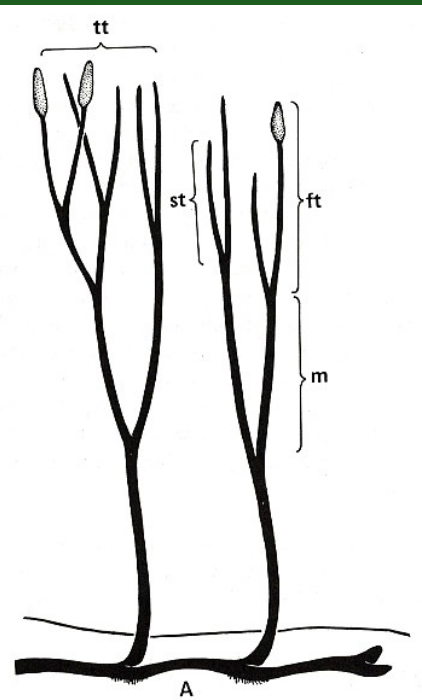
Z něj jsou evolučně odvozeny všechny ostatní orgány.

Příklady procesů evoluce telomů:

převršení

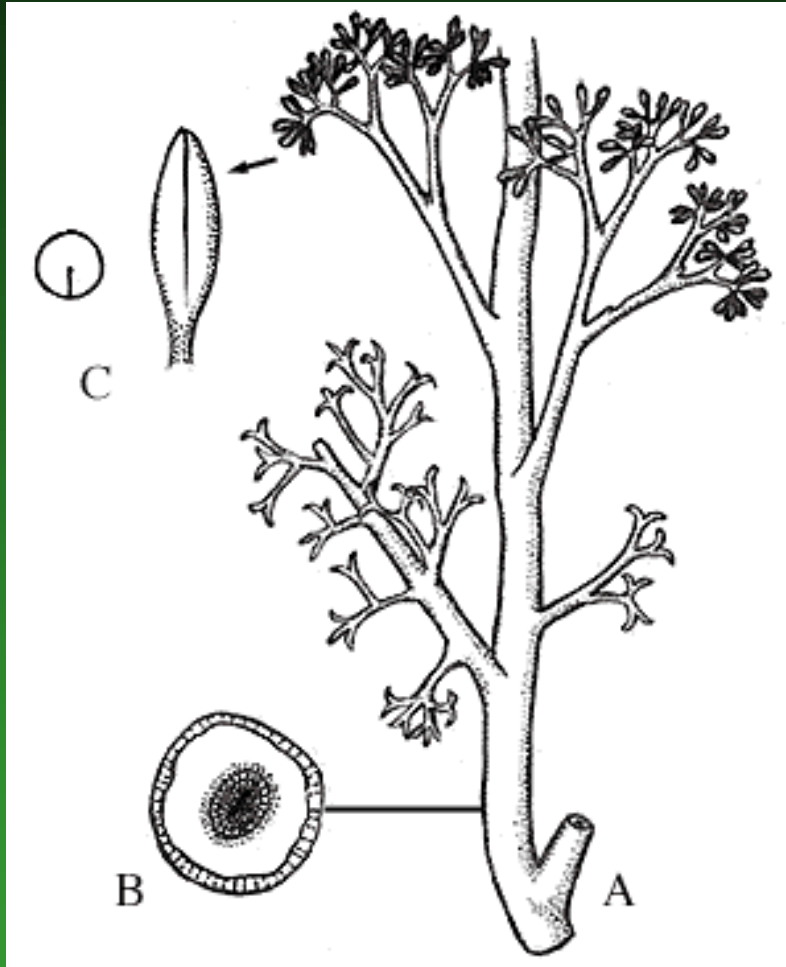
planace

kladofikace a syntelomizace v list



oddělení *Trimerophyta*

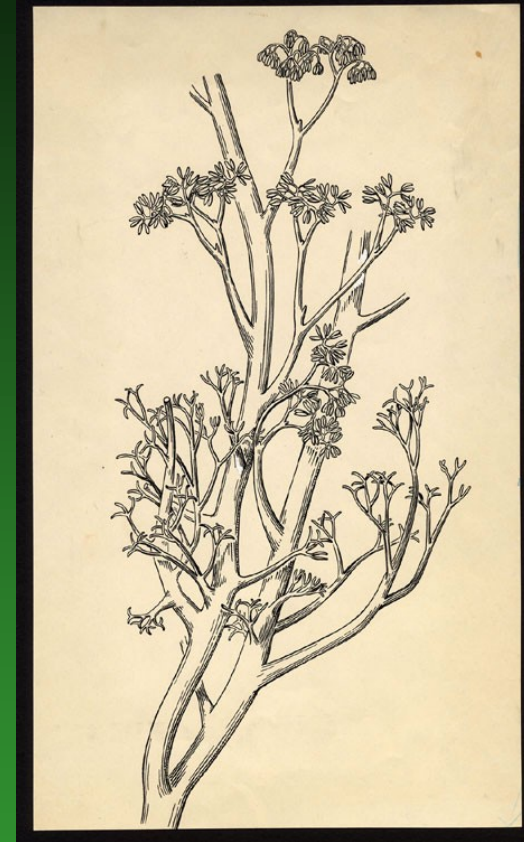
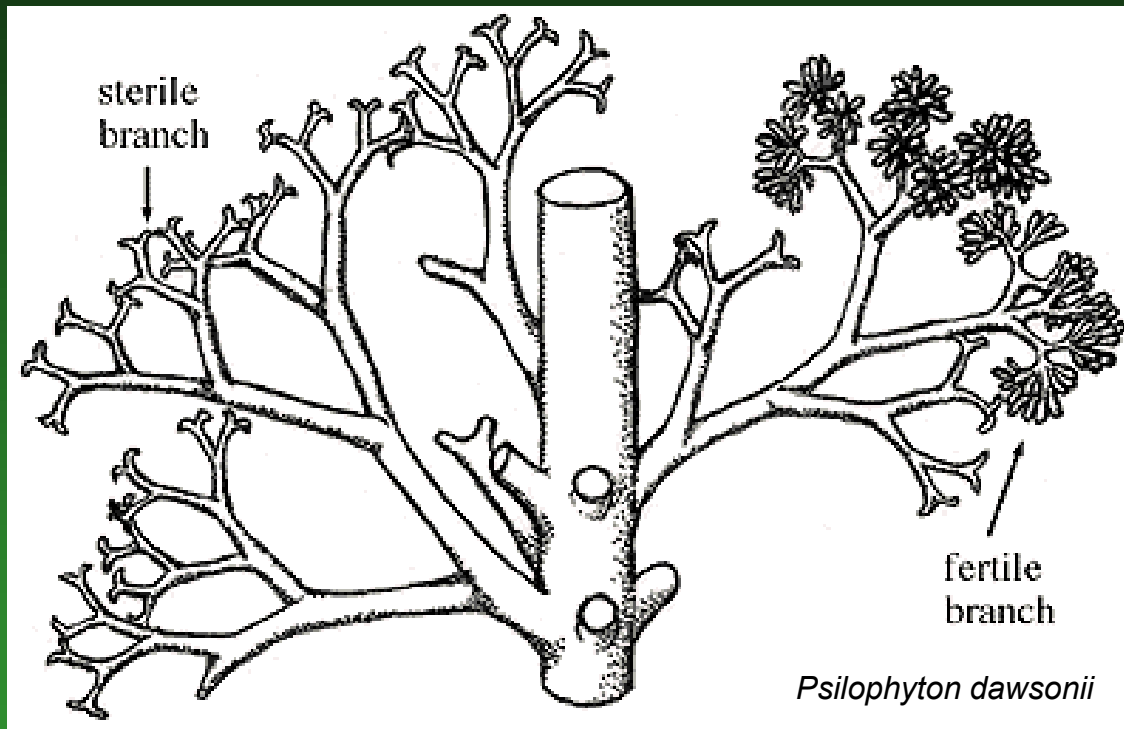
Stonek i větve lysé nebo s drobnými enafyly



*Pertica
quadrifolia*



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



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