



Fylogeneze a diverzita vyšších rostlin

Ryniofyty

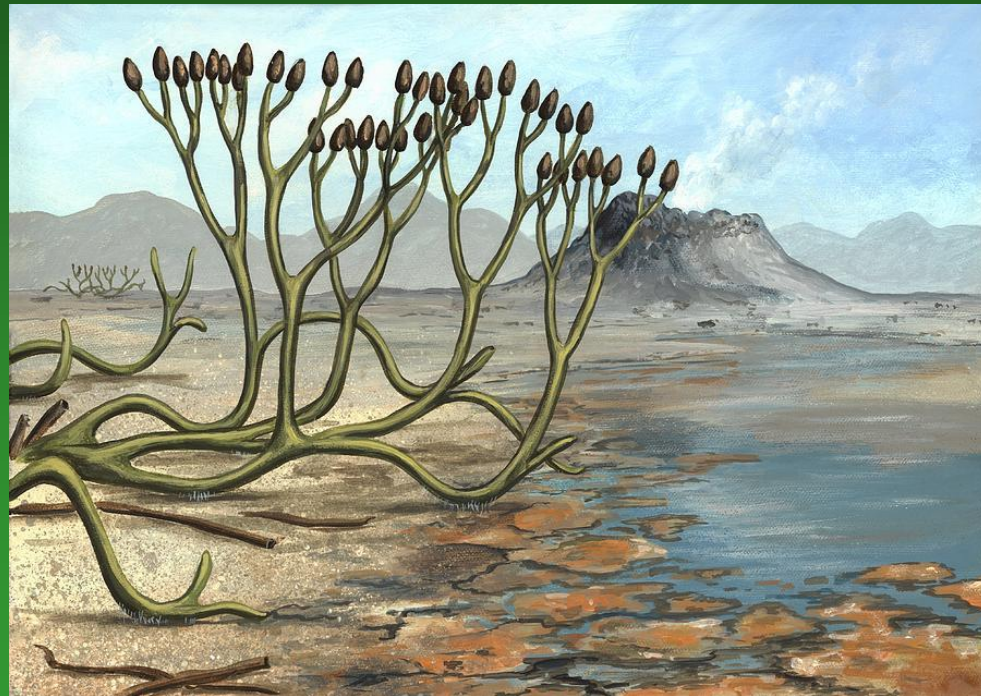
Petr Bureš



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

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

dnes

je možné dělat velmi tenké řezy a výbrusy, na kterých lze zkoumat mikroskopicky nejen povrchy, ale i anatomii

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

ryniofyty = vývojový stupeň (parafyletická skupina)

Po odštěpení mechorostů

se odštěpily primitivní bezlisté ryniofyty



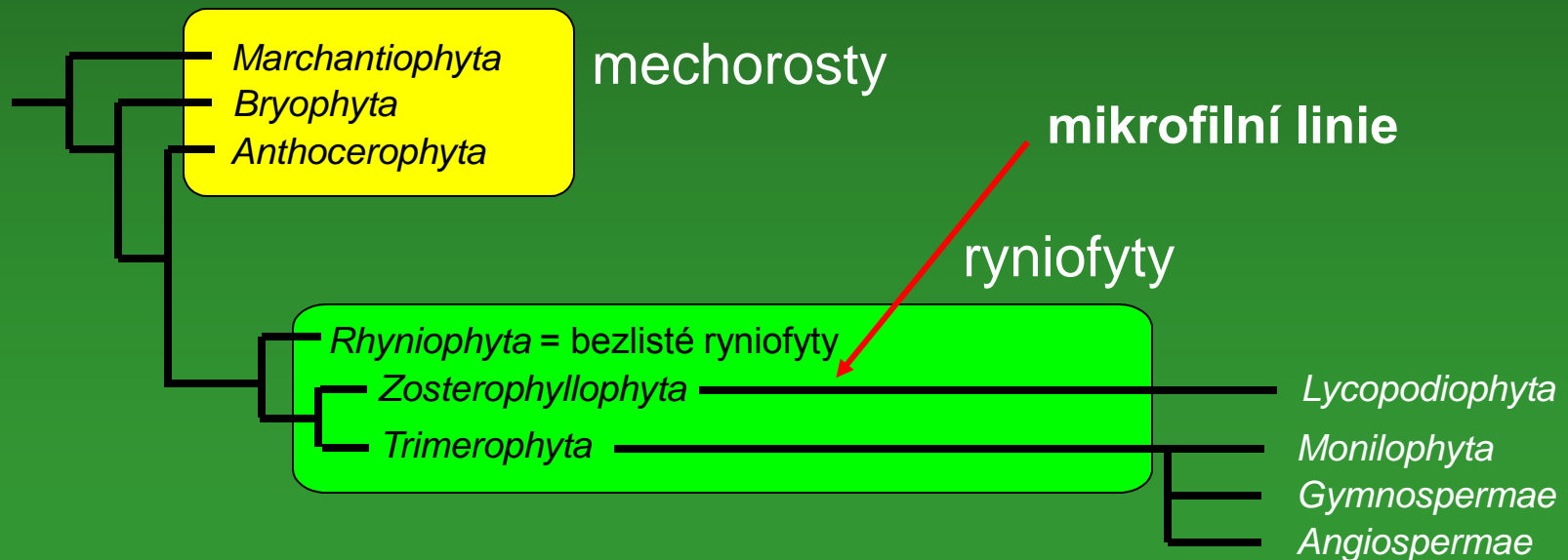
ryniofyty = vývojový stupeň (parafyletická skupina)

Po odštěpení mechorostů

se odštěpily primitivní bezlisté ryniofyty

zbývající větev se v devonu podle stavby listů rozdělila na dvě linie:

**mikrofylní
megafylní**



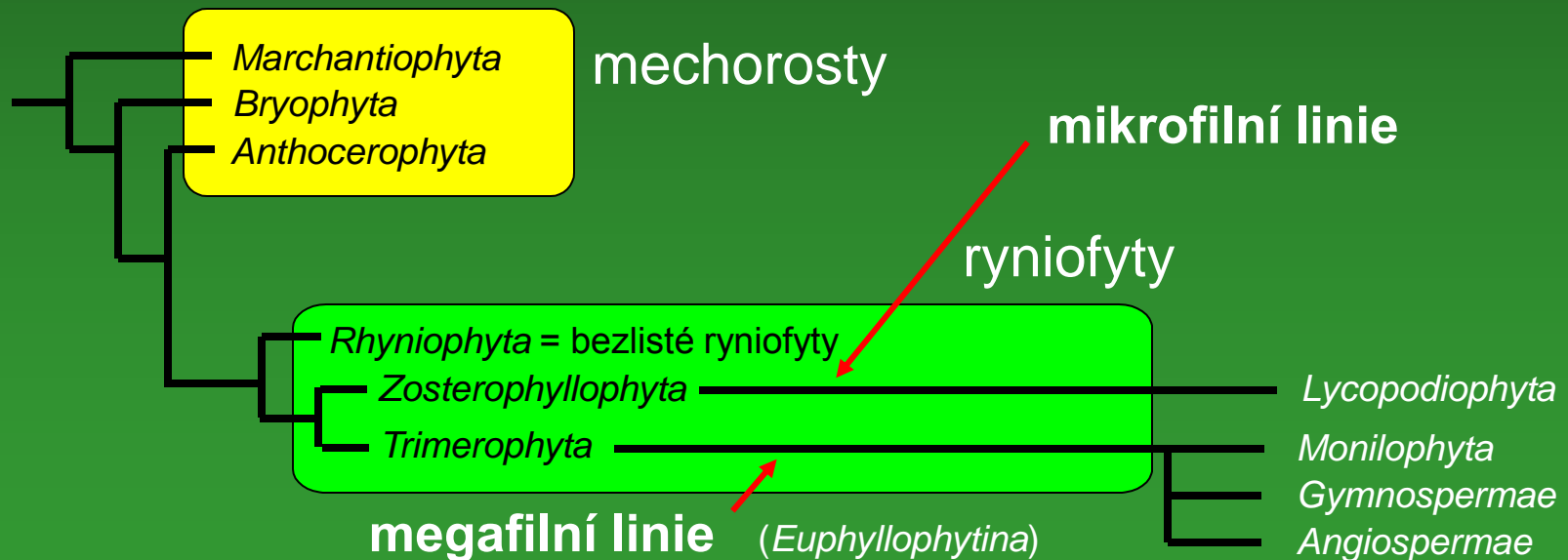
ryniofyty = vývojový stupeň (parafyletická skupina).

Po odštěpení mechorostů

se odštěpily primitivní bezlisté ryniofyty

zbývající větev se v devonu podle stavby listů rozdělila na dvě linie:

**mikrofylní
megafylní**



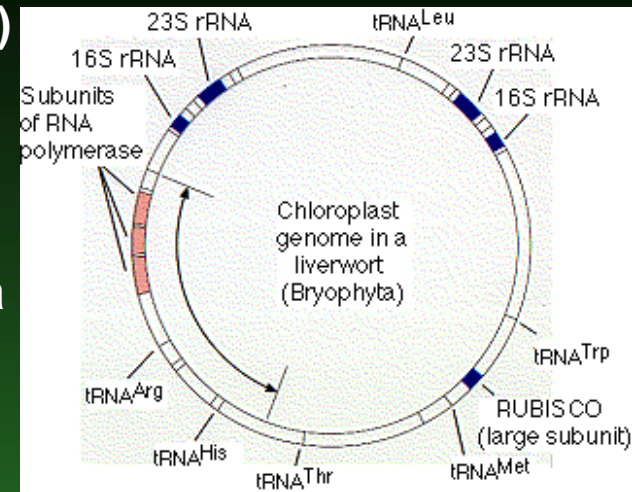
ryniofyty = vývojový stupeň (parafyletická skupina)

Po odštěpení mechorostů

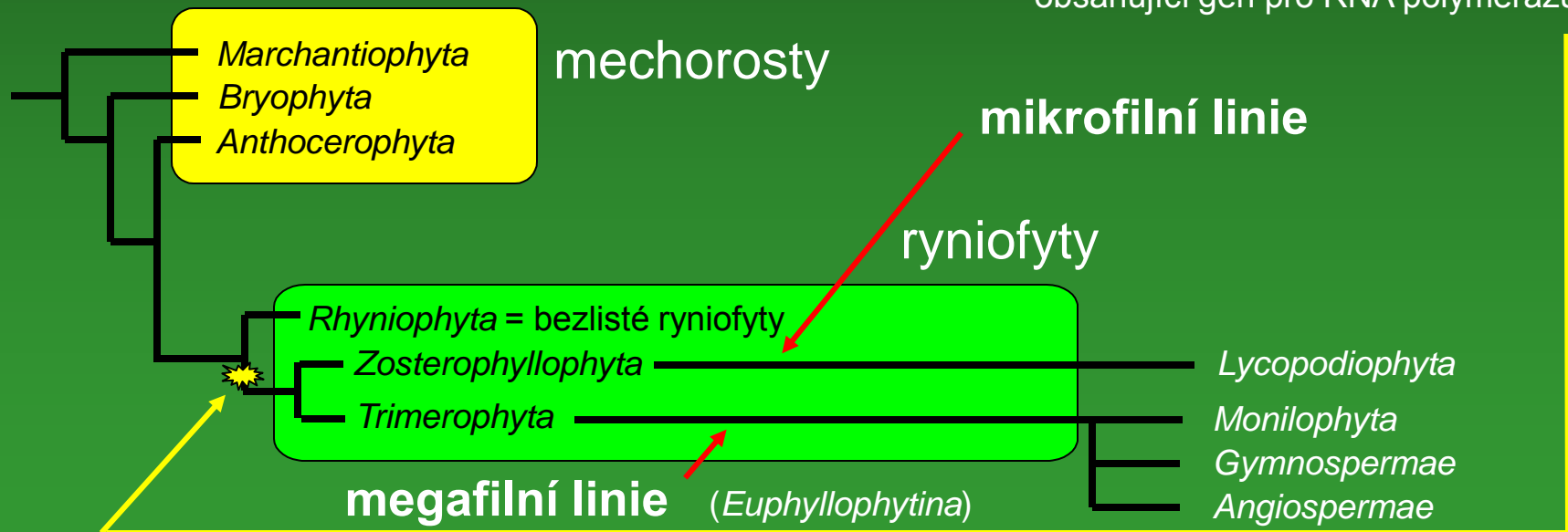
se odštěpily primitivní bezlisté ryniofyty

zbývající větve se v devonu podle stavby listů rozdělila
linie:

**mikrofylní
megafylní**



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



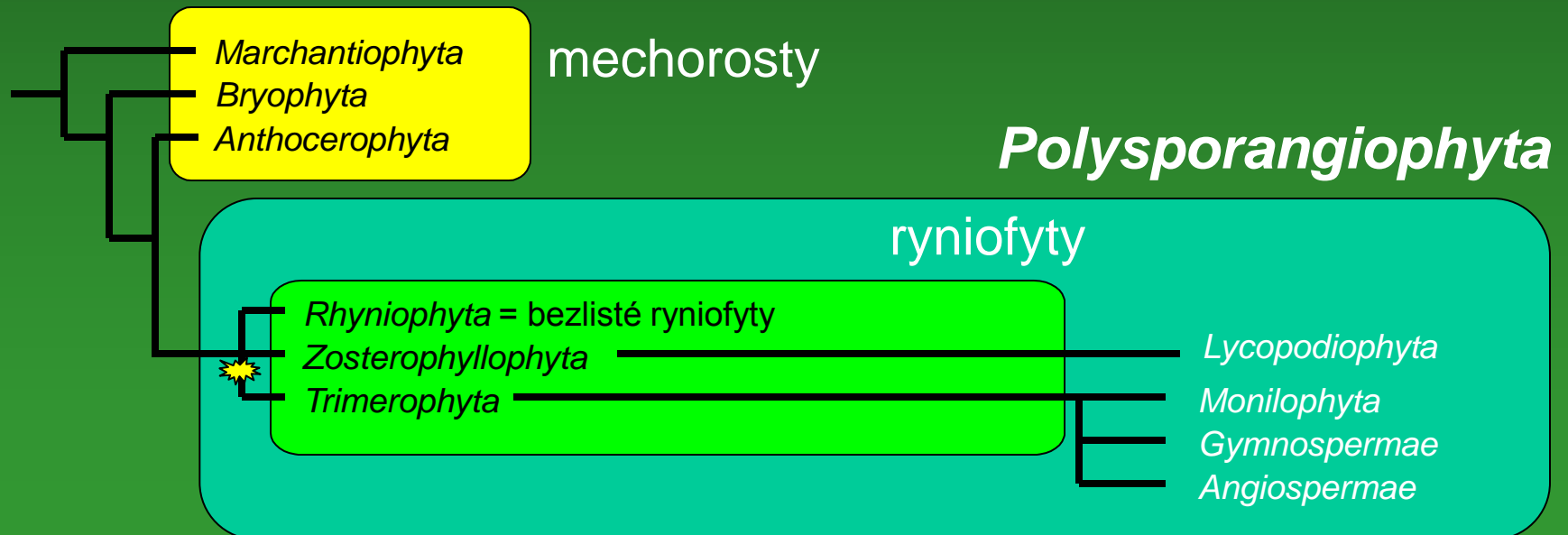
ryniofyty = vývojový stupeň (parafyletická skupina)

Po odštěpení mechorostů

se odštěpily primitivní bezlisté ryniofyty

zbývající větev se v devonu podle stavby listů rozdělila na dvě linie:

**mikrofylní
megafylní**



„oddělení“ *Rhyniophyta*

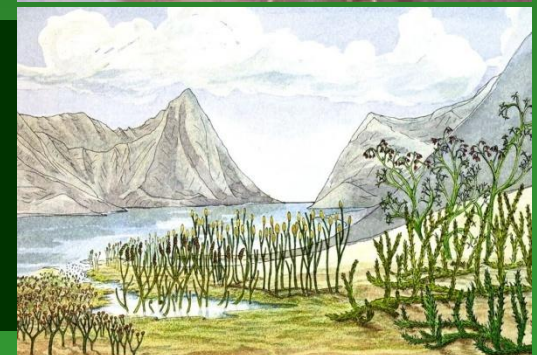
Drobné (2–20 cm) bezlisté a bezkořenné výtrusné rostliny plochých bahnitých břehů řek a jezer

Poprvé svrchní silur, vyhynuly ve středním devonu

Evoluční inovace:

- v životním cyklu dominuje sporofyt
- sporofyt má víc sporangií (ne jediné jako mechorosty)
- primitivní vodivé elementy

Bezlisté ryniofyty zahrnují jak bezcévné rostliny – rody *Horneophyton* a *Aglaophyton* (označované někdy *Protracheofyta*), tak rostliny cévnaté – rody *Rhynia* a *Cooksonia*, které se všemi pokročilejšími vyššími rostlinami tvoří stupeň cévnatých rostlin *Tracheophytina*



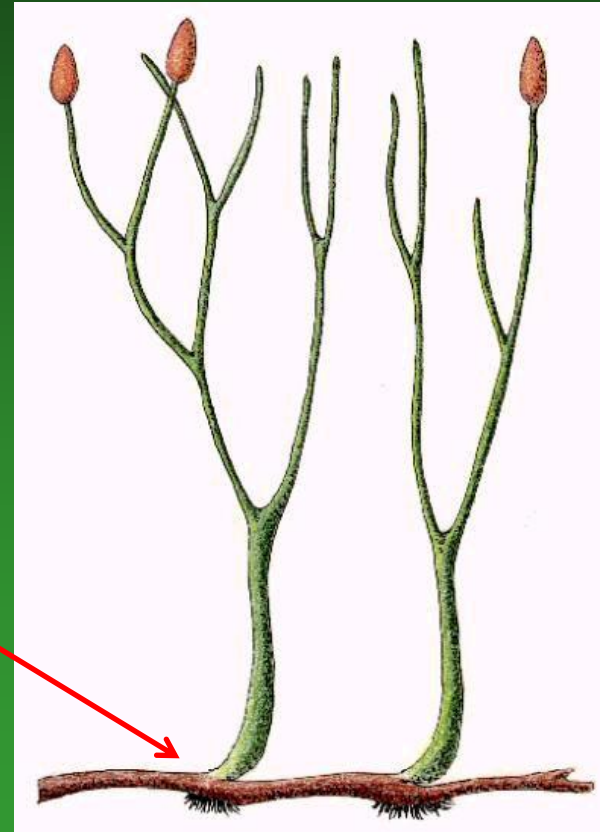
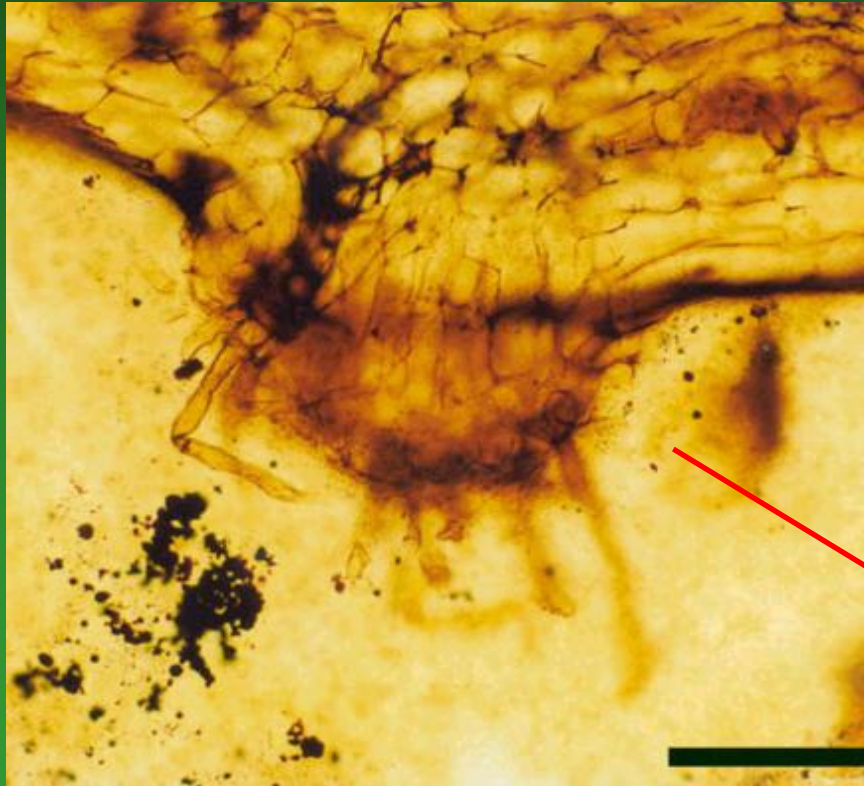
Telomy

- hladké nebo hrboľkaté, bez šupinovitých emergencí,
- vidličnatě větvené prostorově, (ne v rovině)
- s jednotlivými sporangii na koncích telomů
- sporangií na sporofytu mnoho (ne jediné jako u mechorostů)
- v mládí circinálně stočené (jako u kapradin)



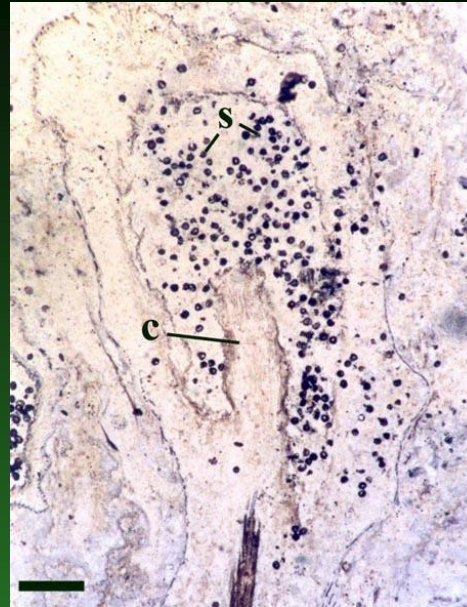
Rhizomy = podzemní stonky (oddenky)

- fixovaly sporofyt k substrátu
- s jednobuněčnými **rhizoidy** souvisle nebo ve shlucích, zajišťující příjem živin a vody (geny pro gametofytní tvorbu rhizoidů koptovány sporofytem)



Sporangia

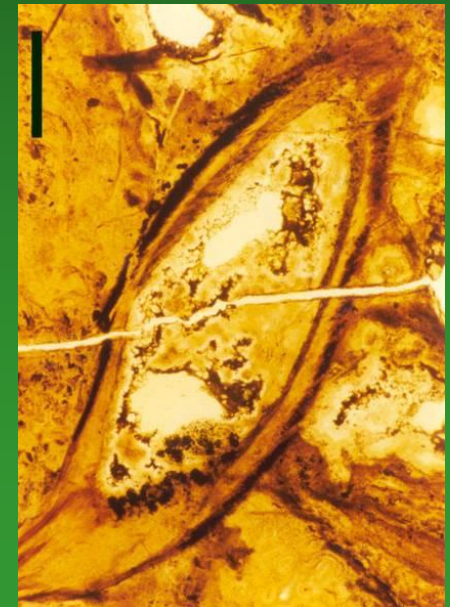
- eusporangiátní
= tlustostěnná
= stěnu tvoří více vrstev buněk
- izosporická
- někdy uvnitř se sloupkem (columella)
- **ne**mají žádnou dehiscenci = ztenčeninu otvřání rozpadem stěny, vzácně terminálním otvorem



Horneophyton lignieri, c = columella



Nothia aphylla



Aglaophyton major

Eusporangia mají nejen rynniofyty, ale i ostatní výtrusné cévnaté rostliny, kromě odvozených kapradin, které jediné mají leptosporangia. Eusporangiátní jsou i mechorosty.

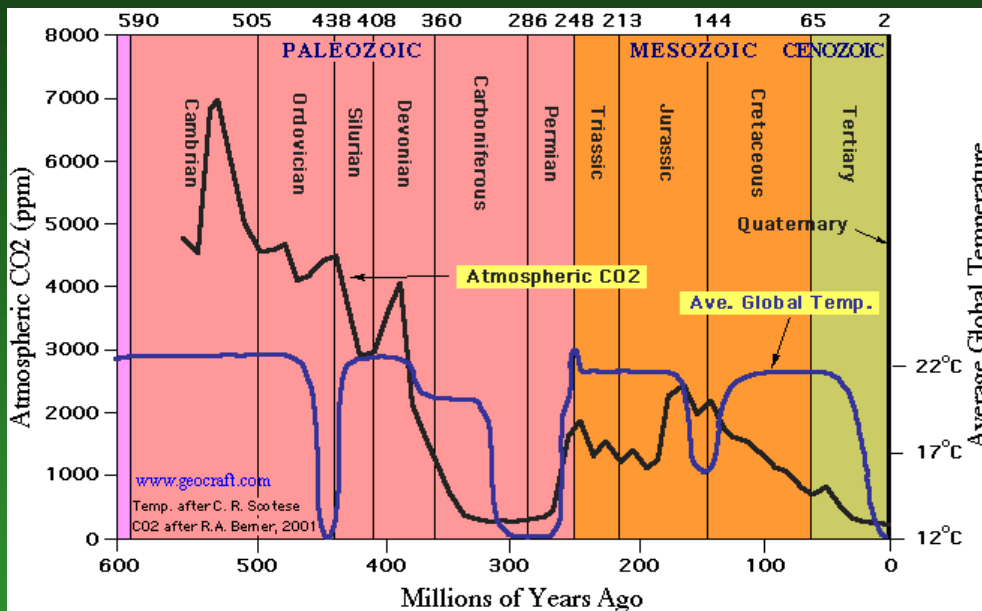
Terminální sporangia sdílejí rynniofyty s mechorosty, u plavuní jsou na bočních zkrácených větévkách a kapradin na spodní straně listů

Epidermis sporofytů – průduchy a kutikula

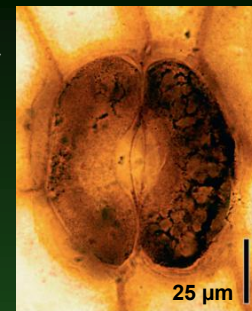
Na povrchu epidermis je tenká kutikula

Průduchy až 180 μm dl. – u současných rostlin obvykle 10–100 μm .

? důsledek vysokého atmosférického obsahu CO_2 během siluru a devonu



Aglaophyton major

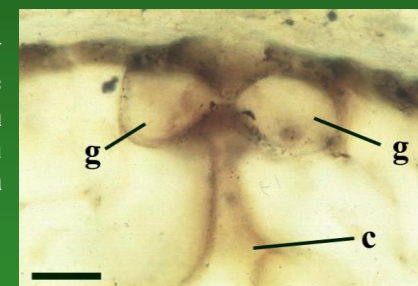


Horneophyton lignieri



Rhynia gwynne-vaughanii

průduch na příčném řezu; g = svěrací buňky; c = nálevkovitá podprůduchová dutina



Vstřebávání CO_2 pomalejší než transpirace vody / velké průduchy hůře regulovatelné a proto hůře hospodařící s vodou – to v siluru a devonu nevadilo

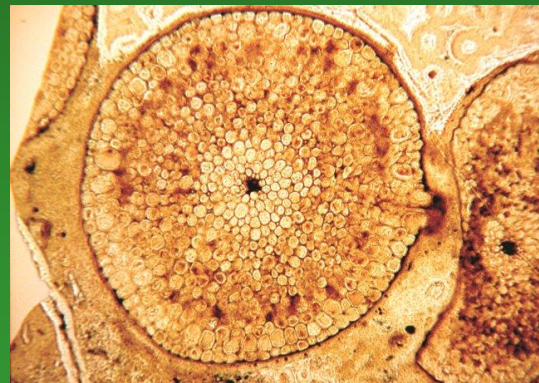
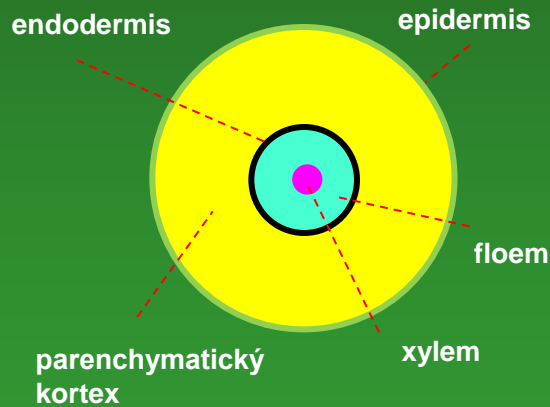
Teprve devonsko-karbonský pokles atmosférického CO_2 rozběhl terestrické adaptace na plné obrátky – hlavně evoluci vodivých pletiv kompenzujících ztráty vody

Vodivé elementy sporofytu – protostélé

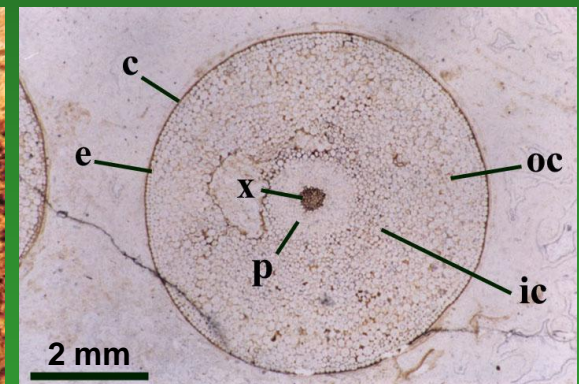
= jeden koncentrický cévní svazek ve středu stonku

xylem (bez dřeně) – uprostřed svazku

floem – vně xylemu



Rhynea gwynne-vaughanii

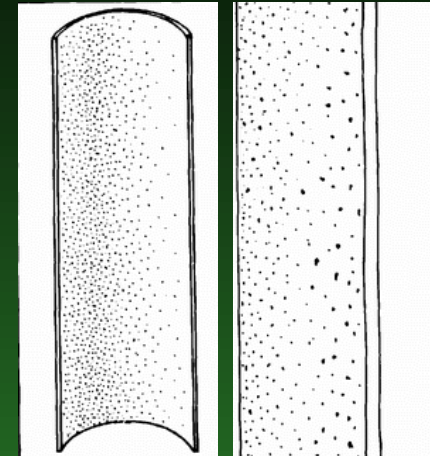


Aglaophyton major

Xylem sporofytu tvoří:

Neztlustlé tracheidy

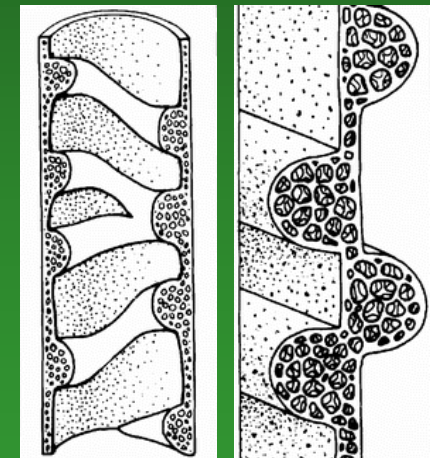
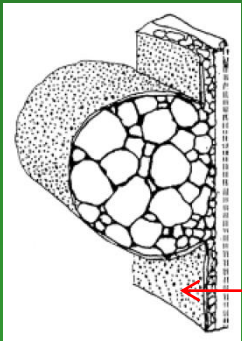
= hydroidy (jako u mechů)



nebo

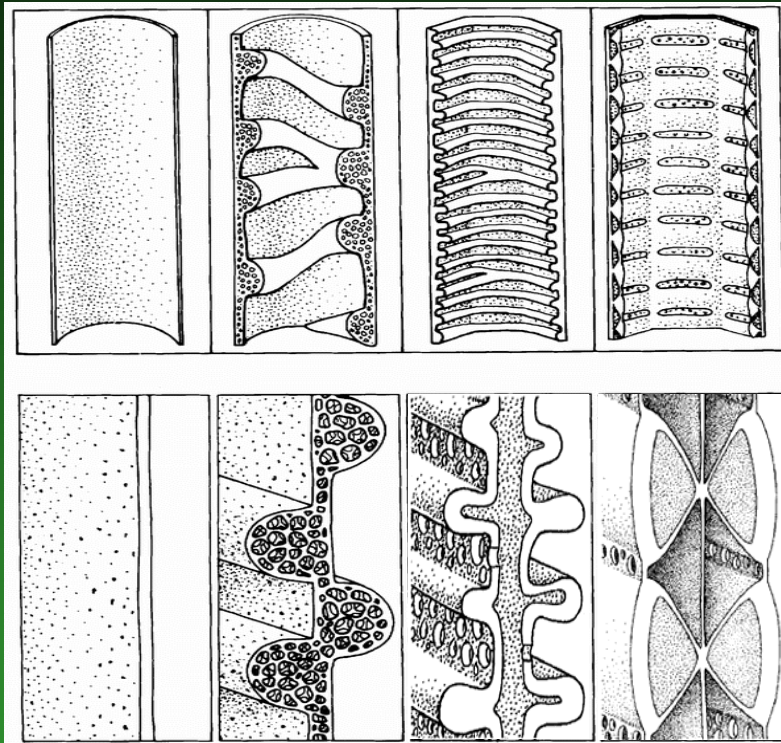
Tracheidy S-typu

- houbovitá celulózní stěna,
- mechanicky zpevněná kruhovými nebo spirálními ztluštěninami
- snad i s tenkou ligninovou výztuhou na povrchu



Tracheidy ryniofyt – strukturně odlišné od jiných cévnatých rostlin

tracheidy ryniofyt



neztluštělé
hydroidy

tracheidy
typu S

tracheidy
typu G

tracheidy
typu P

bez
ligninu

lignin jen tence "pokrývá"
ztluštěniny

tracheidy jiných cévnatých rostlin

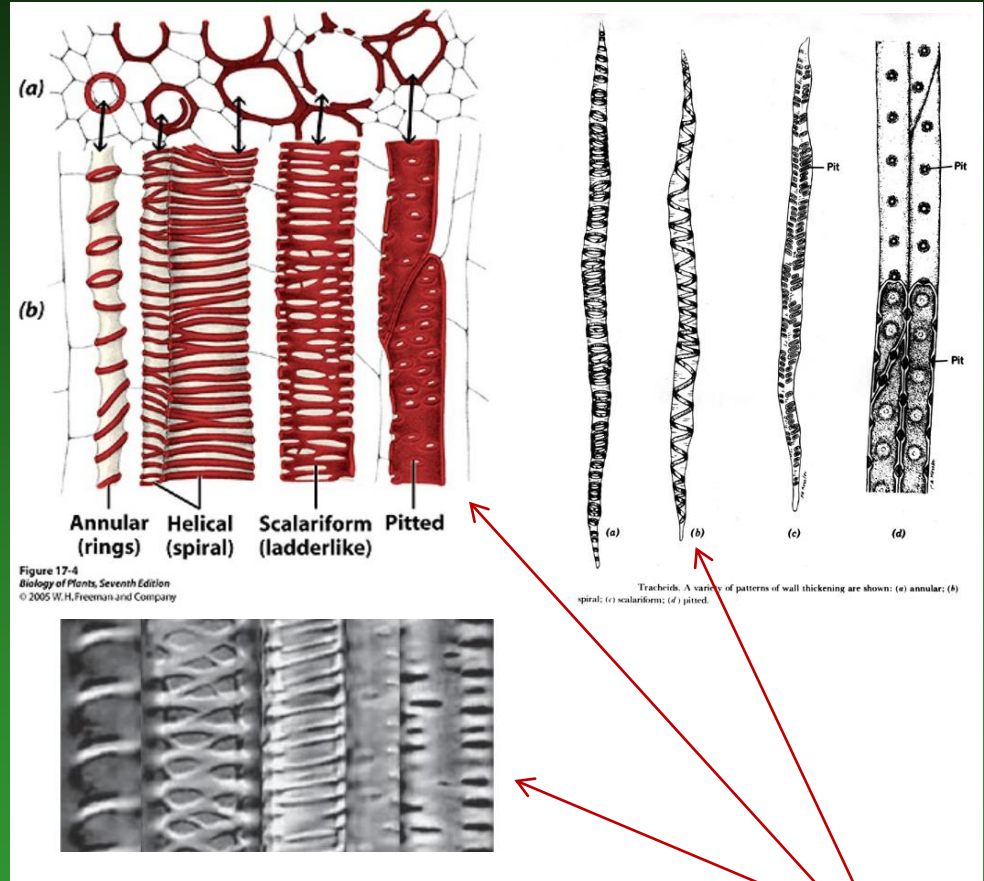
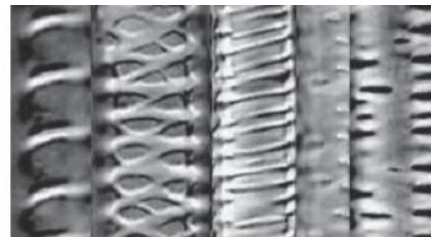


Figure 17-4
Biology of Plants, Seventh Edition
© 2005 W.H. Freeman and Company

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



ztluštěniny stěn tracheid zcela vyplněné ligninem

Vznik lignifikovaných cévních svazků umožnil vyšší vzrůst a usnadnil kompetici o světlo

Diferenciace primárního xylemu ve sporofytu – endarchní

= starší elementy (protoxylem) zůstávají ve středu xylemové části, zatímco mladší elementy (metaxylem) se vytvářejí vně (centrifugálně)

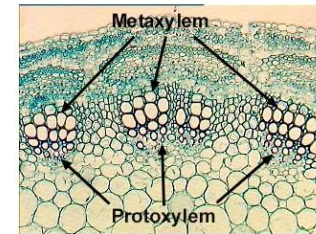
Protože je u rymiofyt cévní svazek jediný, je střed stonku zároveň i středem svazku a endarchní tvorba primárního xylemu je v tomto případě i tvorbou centrarchní

Endarchní (centrifugální) tvorba xylemu je typická pro stonky většiny rostlin, kromě plavuní

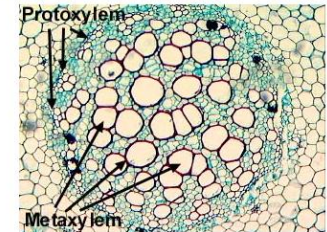
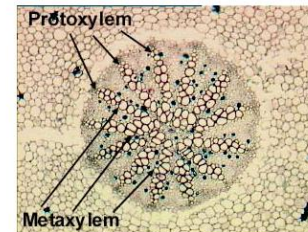
Xylem Development

by Andrew Wagner Spring
2000

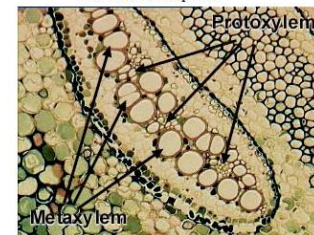
Endarch Development



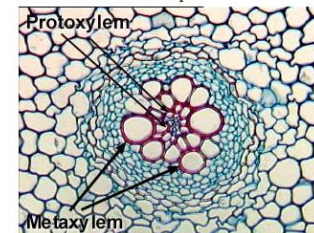
Exarch Development



Mesarch Development



Centrarch Development



Endomykorrhiza

v oddencích ryniofyt (arbuskulární = hyfy „stromečkovitě“ rostlé do buněk primární kůry)

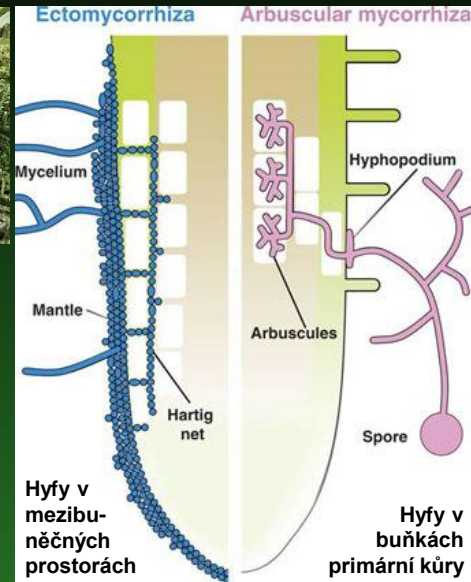
rostlina houbě – uhlíkaté látky
 houba rostlině – uvolňuje ze substrátu pro rostlinu nepřístupné anorganické živiny

rostlinám tento „houbový servis“ k dispozici od počátku terestrializace!

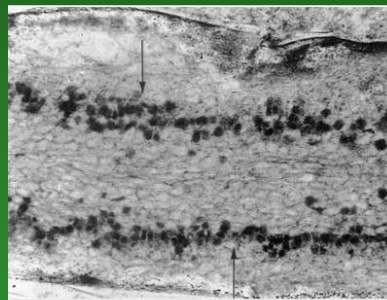
Basidiomycota



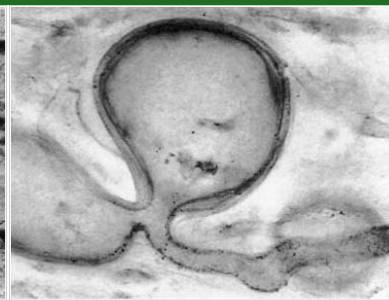
Glomeromycota



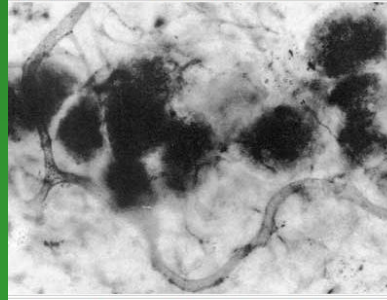
Zjištěna u *Rhynia*,
Aglaophyton,
Horneophyton,
Nothia – u všech,
 kde se zachovaly
 podzemní části.
 Výjimečně zjištěna i
 v gametofytech
 (*Lyonophyton
 rhyniensis*) tedy
 obdobně jako u
 hlevíků a játrovek



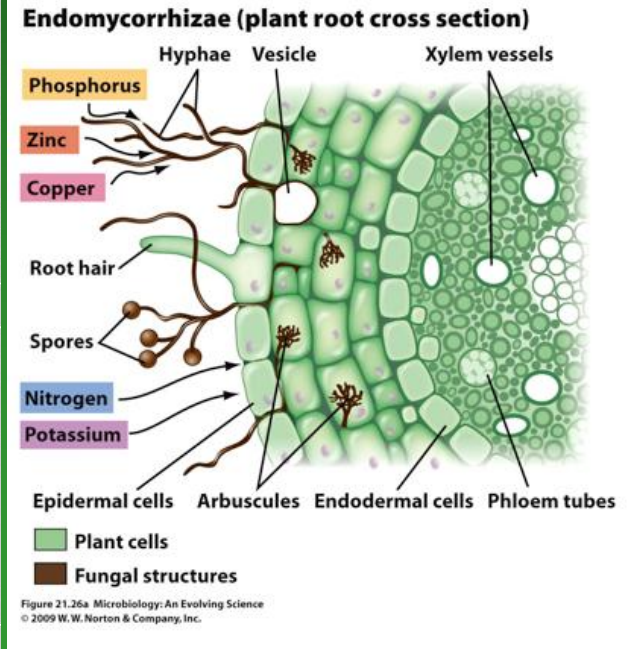
400 MY old fossil mycorrhiza-like association in *Aglaophyton major* rhizome (Taylor et al. 1995).



Vesicle-like structures in *Aglaophyton major* rhizome (Taylor et al. 1995).



Arbuscule-like structures in *Aglaophyton major* major rhizome (Taylor et al. 1995).



Rodozměna

Sporofyt a gametofyt – žily odděleně (jako u plavuní a kapradin)

Evoluce samostatného sporofytu

1. průduchy
2. apikální meristém
3. vidličnaté větvení
4. rhizoidy na sporofytu

Annals of Botany 109: 851–871, 2012

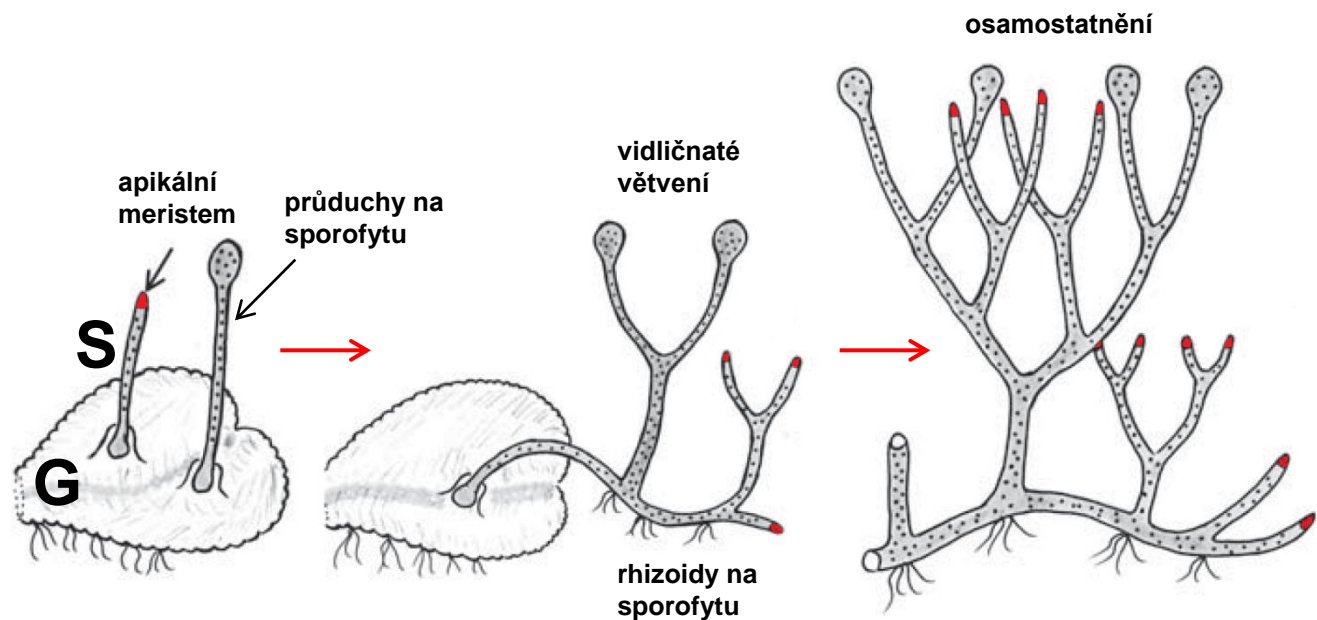
doi:10.1093/aob/mcs017, available online at www.aob.oxfordjournals.org

ANNALS OF
BOTANY
Founded 1887

REVIEW

Major transitions in the evolution of early land plants: a bryological perspective

Roberto Ligrone^{1,*}, Jeffrey G. Duckett² and Karen S. Renzaglia³



Závislý sporofyt mechorostů

bez apikálního meristému má determinovaný růst

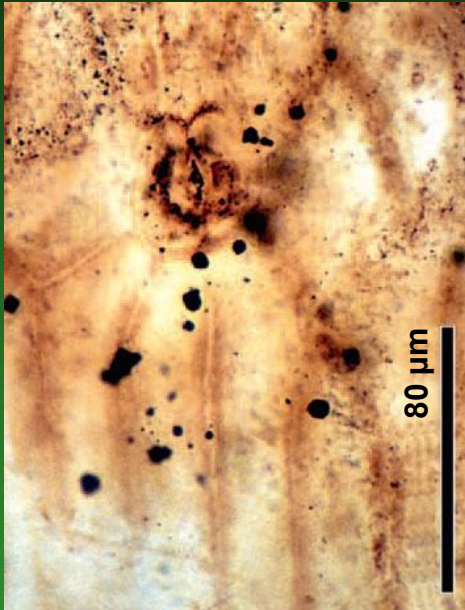
U semenných rostlin a heterosporických výtrusných rostlin s endosporickým gametofytem má determinovaný růst gametofyt



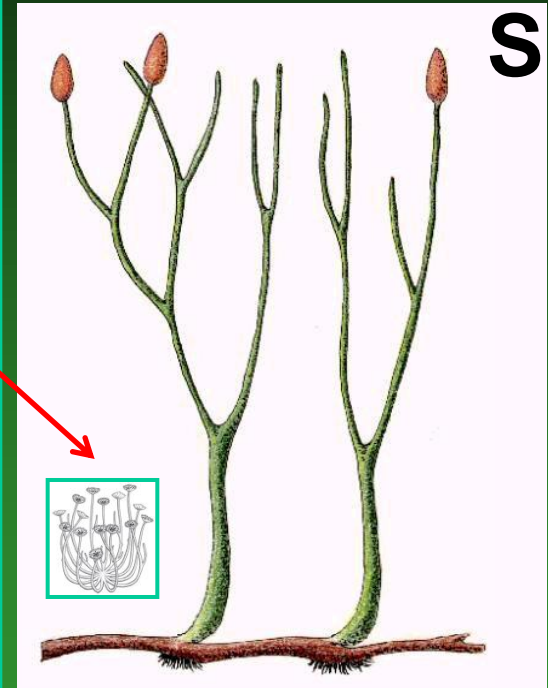
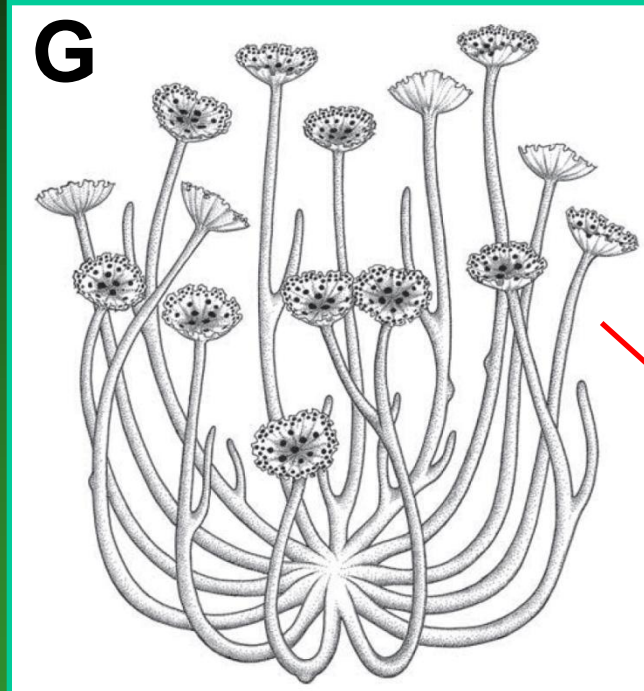
Nezávislý sporofyt protracheofyt

s apikálním meristémem má nedeterminovaný růst

Gametofyt – drobný, zelený, hvězdicovitě a vidičnatě větvený - s terčovitými receptákuly (gametantiofory) – podobnými jako má játrovka *Marchantia polymorpha*
 Oproti sporofytu řádově menší, ale měl hydroidní vodivý systém – jako mechy



Průduch na gametofytu
Lyonophyton rhyniensis

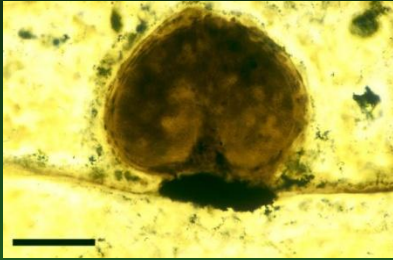


Oproti mechorostům měly gametofyty ryniofytů průduchy (a také kutikulu). Evoluce se v devonu patrně vydala k homoiohydrii gametofytu, ale nedotáhla to!

Gametofyt – talířovitá receptakula častěji jednopohlavná

– gametofyty dvoudomé i jednodomé

méně často receptákula oboupohlavná



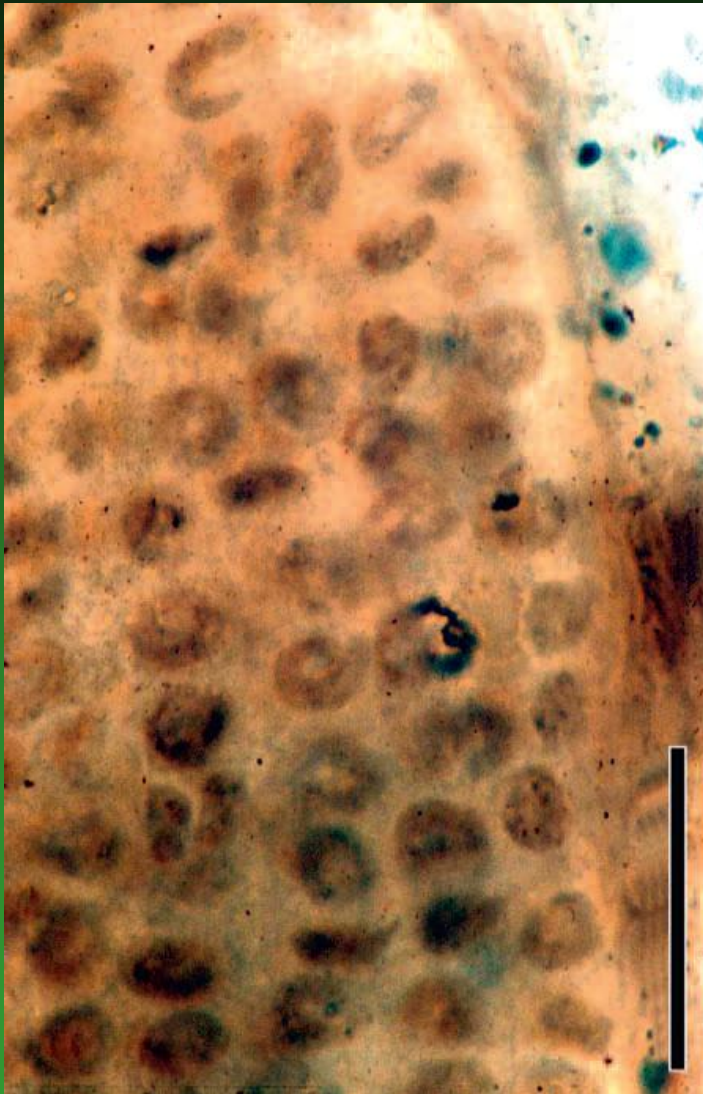
Lyonophyton rhyniensis ♂

Langiophyton mackiei ♀

Remyophyton delicatum ♀

Spermatozoidy – šroubovitě stočené (1-2 otočky – jako u mechorostů a parožnatek)

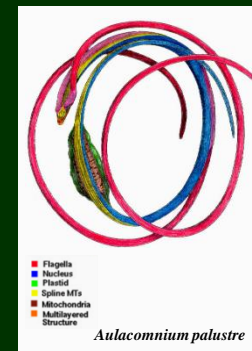
Spirálně stočené spermatozoidy v antheridiu *Lyonophyton rhyniensis*



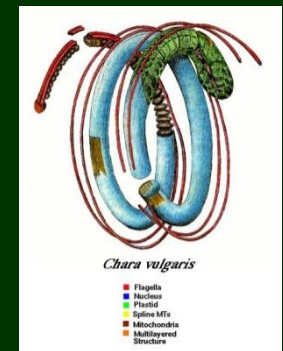
30
µm

bičíky zřejmě dva (?)

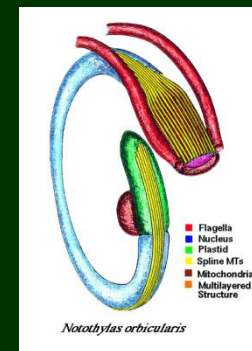
Spermatozoidy mechorostů a parožnatek



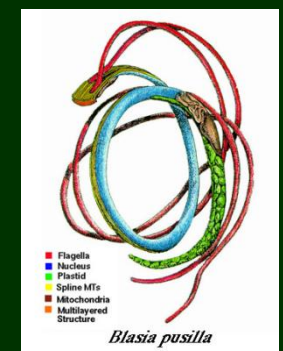
mechy



parožnatky



hlevíky



játrovky

Aglaophyton major

(dříve *Rhynia major*)

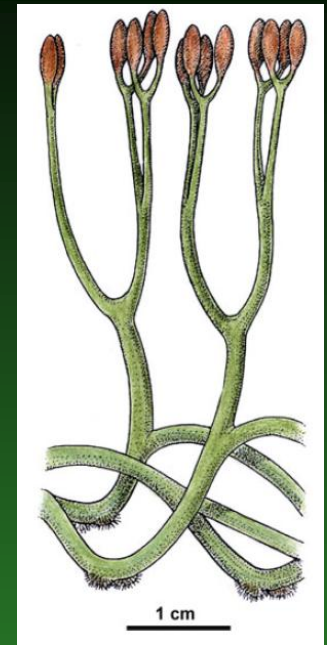
Devonská, do 18 cm vys.,

Telomy – do 6 mm silné

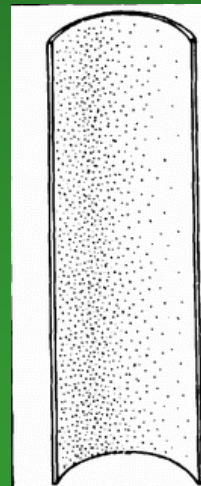
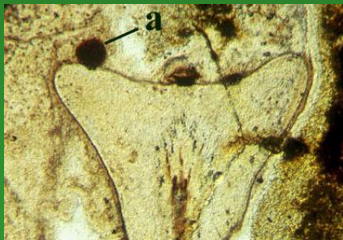
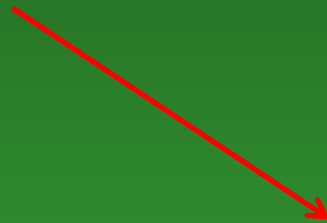
Sporangia – elipsoidní, 12x4 mm
na všech koncích telomů



Nadzemní horizontální výběžky v nodech
„kořenující“ jednobuněčnými rhizoidy



Tracheidy - bez ztluštěnin, jako hydroidy
mechů



samčí gametofyt *Lyonophyton rhyniensis*
(antheridiofory nevětvené; samičí
gametofyt měl archegoniofory vidličnatě
větvené)



Horneophyton lignieri (dříve *Hornea*),

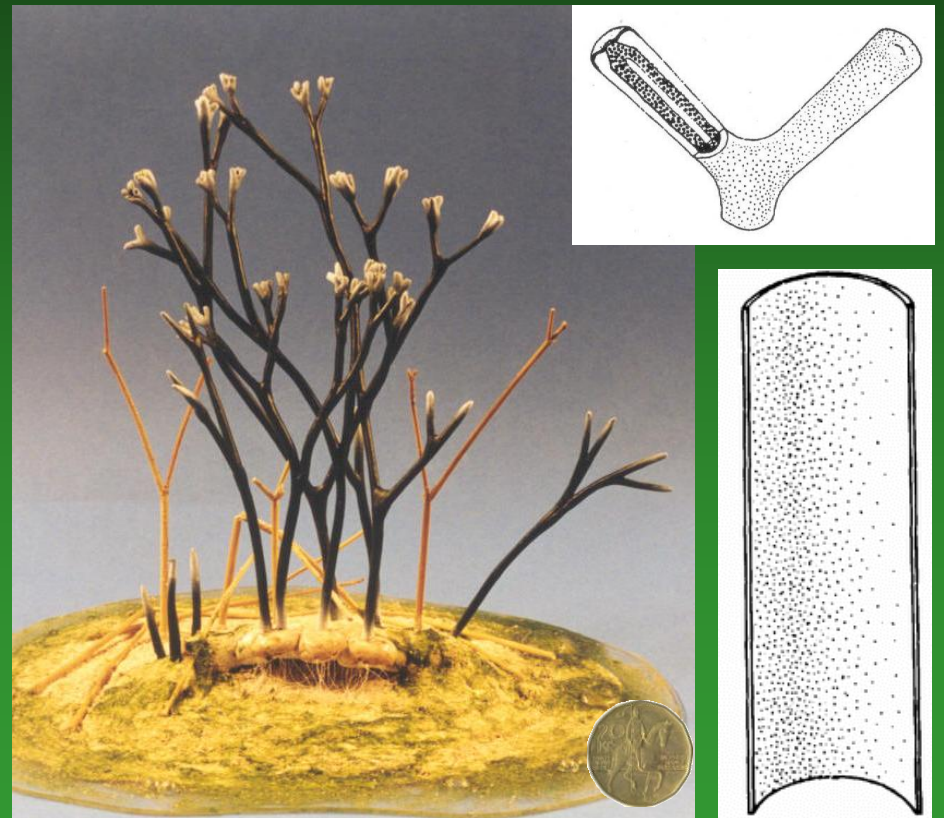
Devonský, do 20 cm vys., telomy do 2 mm tlusté

Rhizom – hlíznatě uzlovitý, „hlízy“ na spodu s rhizoidy

Tracheidy – bez ztluštěnin – jako hydroidy u mechů

Sporangia – válcovitá 7,5 mm dl.,
vidličnatě větvená, se středním
sloupkem – jako u mechů nebo
hlevíků! – terminálním otvor –
jako mechy!

Samičí gametofyt – *Langiophyton mackii*
větší – až 6 cm vys.; archegonia v receptákulech
zanořená a obalená „pochvou“ – jako u hlevíků!



Rhynia gwynne-vaughanii

Devonská, do 18 cm vys.

Telomy – 2–3 mm tlusté, větvené
dichotomicky i monopodiálně

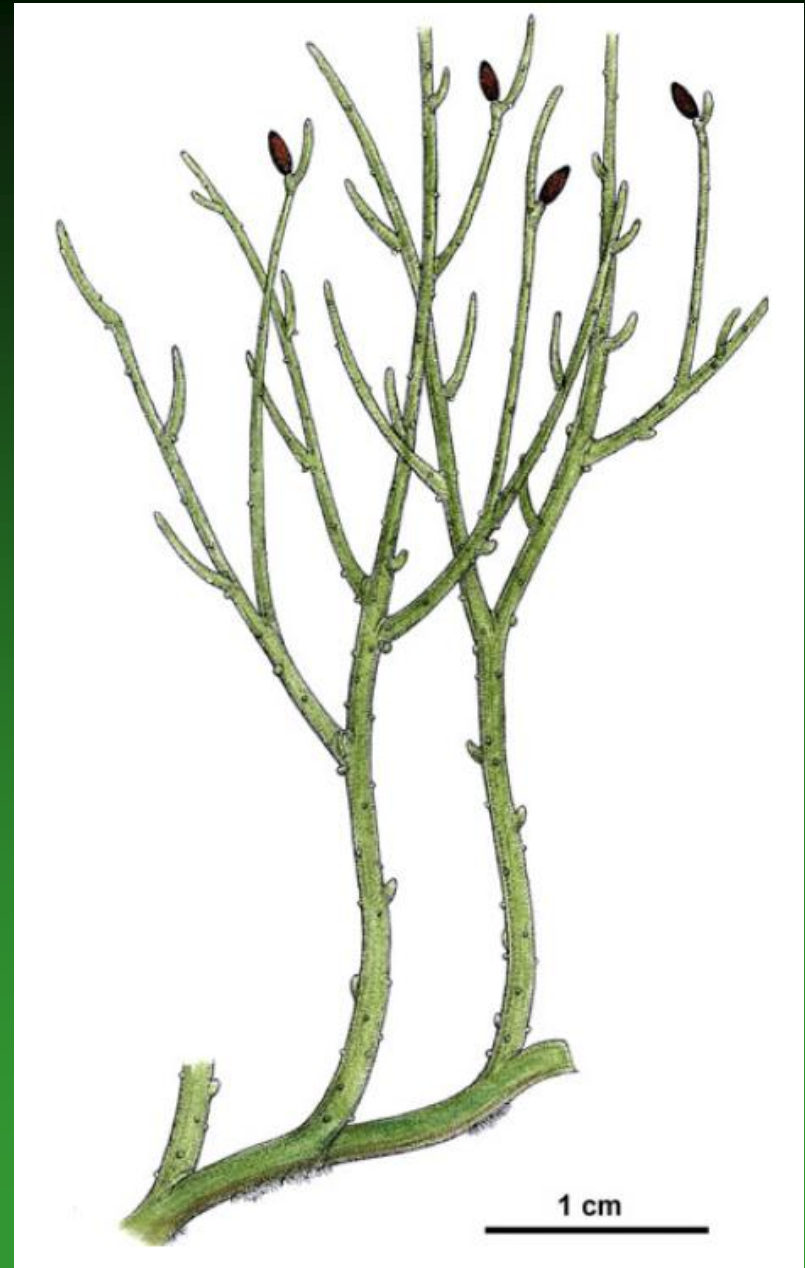
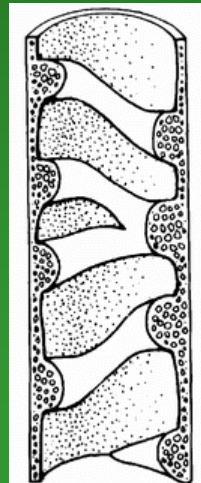
Sporangia – elipsoidní; 3,6 x 2,4 mm

Tracheidy – ztlustělé, S-typu

Emergence uprostřed s otvory –
? hydatodami nebo sekrečními žlázkami

? Vyprášená sporangia opadávala z
miskovité abscisové zóny jako opadávající
listy

? Boční větve se mohly
odlamovat a sloužit
k vegetativnímu rozmnožování



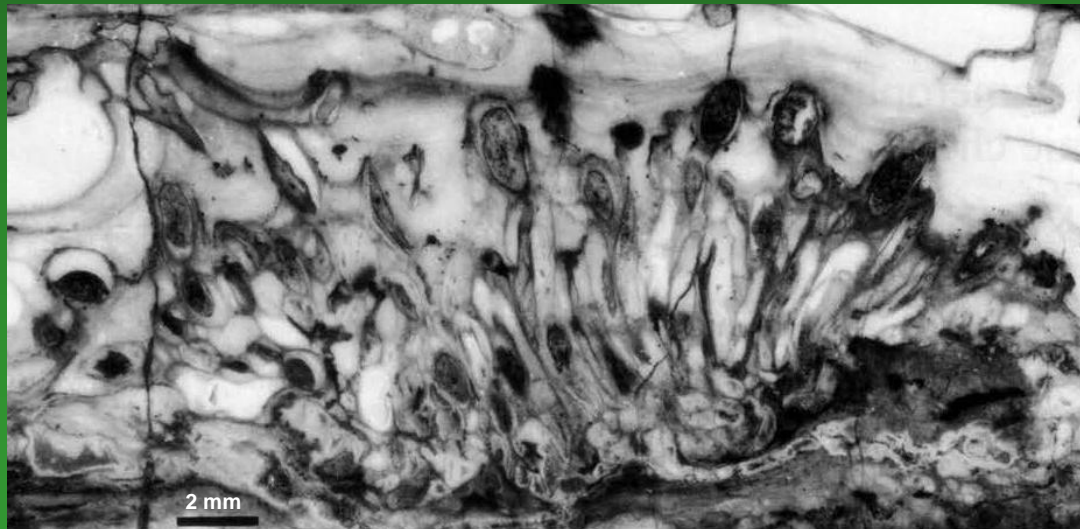
Rhynia gwynne-vaughanii

Gametofyt je *Remyophyton delicatum*

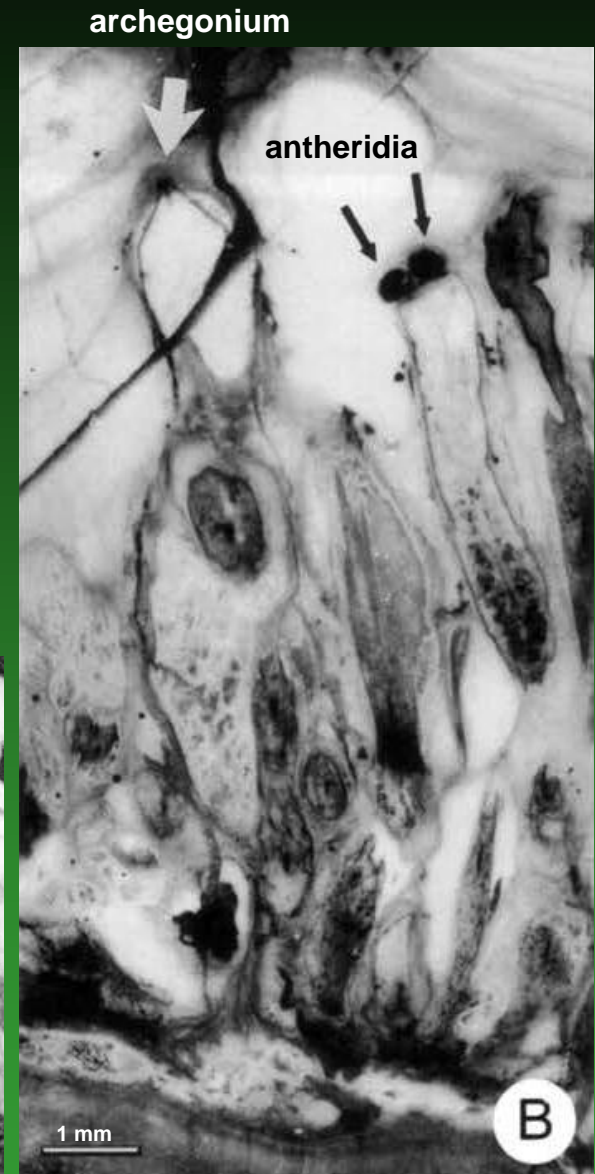
1–2 cm vys., dvoudomý. xylem – S-tracheidy. Ze střední kulovité části hvězdčovitě vyrůstá až 200 tenkých nevětvených gametangioforů;

Samčí kyjovité antheridiofory s několika stopkatými kulovitými antheridii

Samičí nevětvené silnější lodyžky se zanořenými archegonii



Remyophyton delicatum – skupinka samčích a samičích gametofytů



Cooksonia pertonii

drobné – do 2,5 cm vys., do 1 mm silné,
 nejstarší makrofosílie vyšších rostlin
 střední/svrchní silur = **428 miliónů let**
 podzemní části zatím neobjeveny
 tracheidy zřejmě S-typu
 objevena 1934 v Pertonském lomu ve
 Walesu, popsána 1937



vizualizace



trumpetkovitá sporangia

3D-model



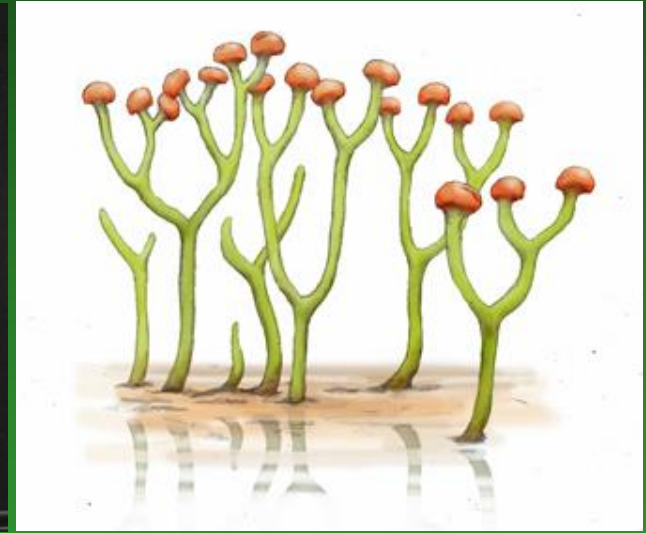
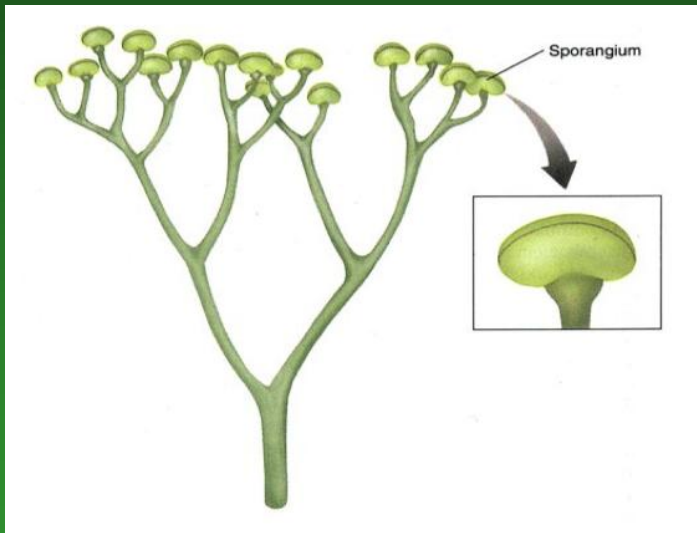
Isabel Cookson
 1893-1973
 australská paleo-
 botanička, podle níž
 je rod pojmenován

Aberlemnia (Cooksonia) caledonica

Devonská, do 10 cm vys., telomy do 1,5 mm silné

Sporangia ledvinitá terminální, 2x3 mm, s příčnou dehiscencí jako u plavuní
(? přechod k odd. *Zosterophyllophyta*)

Nazvána dle lomu Aberlemno ve Skotsku, kde byla objevena



Nothia aphylla

Devonská, do 20 cm vys.

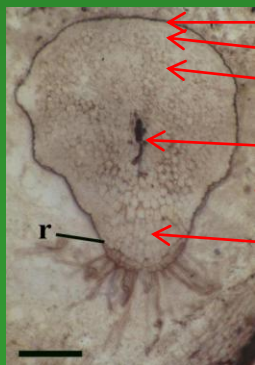
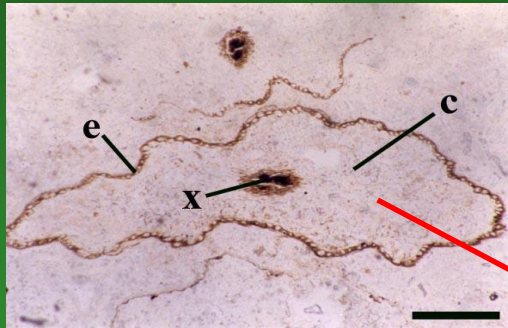
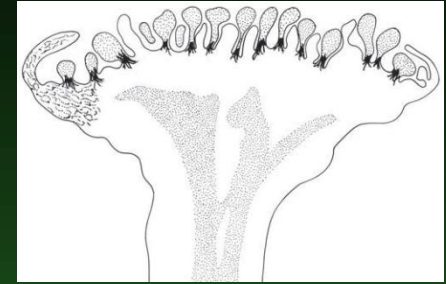
Telomy – do 2,5 mm tlusté, pokryté hrbolky (emergencemi)

Tracheidy – tlustá nestruturovaná stěna

Rhizom – na spodu podélné žebro s rhizoidy

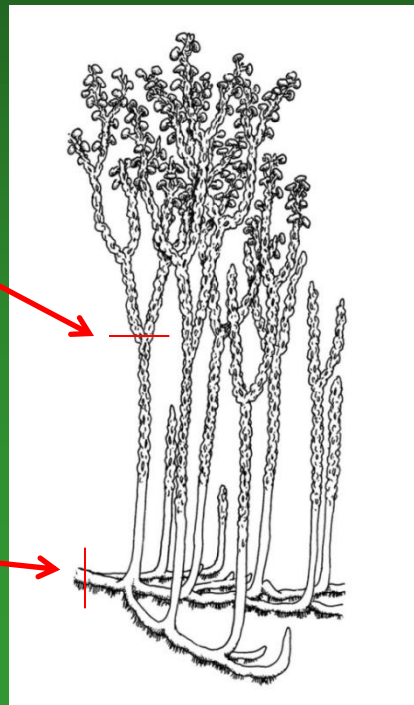
Sporangia – ledvinitá 3x2 mm, s příčnou dehiscencí, laterální, krátce stopkatá, nahloučená v terminální části telomů (přechod k odd. *Zosterophyllophyta*)

Samčí gametofyt – *Kidstonophyton discoides*



epidermis
hypodermis
kortex
žádná endodermis
protostélé

transportní pletivo
mezi rhizoidy (r) a
protostéllickým cévním
svazkem



oddělení *Zosterophyllophyta*

Spodnovevonští předchůdci plavuní

Do 50 cm vys. – 2x vyšší než bezlisté ryniofyty

Zachovaly si zčásti vidličnaté větvení i circinální vernaci telomů

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



oddělení *Zosterophyllophyta*

Na stonku i na listech průduchy

Sporangia ledvinitá, laterální, někdy v terminálních klasech (dvouřadých nebo spirálních)

Tracheidy dvouvrstevně ztlustlé – typu G – vnitřní rezistentní, pravděpodobně lignifikovaná, vrstva tvoří prstencové ztlustněiny a zároveň souvislou stěnu s mnoha drobnými otvory; vnější vrstva zřejmě bez ligninu

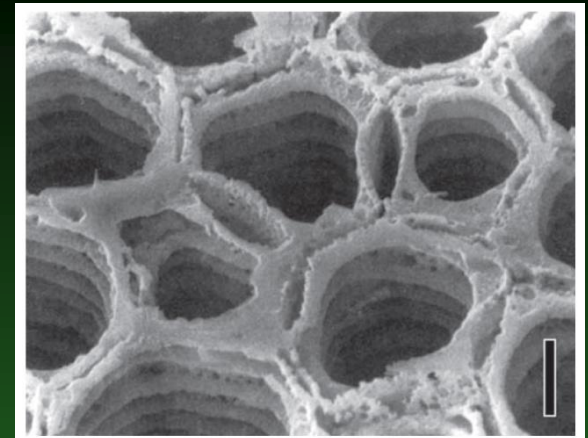
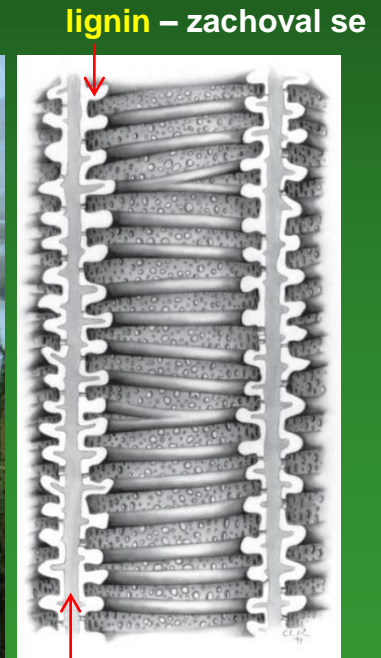


FIGURE 8.2 Oblique view of *Gosslingia breconensis* conducting elements (Devonian). Bar = 10 μ m. (From Edwards and Kenrick, 1988a.)



Asteroxylon mackei



celulóza – chybí (před fosilizací ji bakterie rozložily?)

Vodivé elementy sporofytu – aktinostélé

= jeden koncentrický cévní svazek v tenkém stonku

xylem (bez dřene) – uprostřed svazku na řezu hvězdicového tvaru

floem – mezi paprsky xylemu

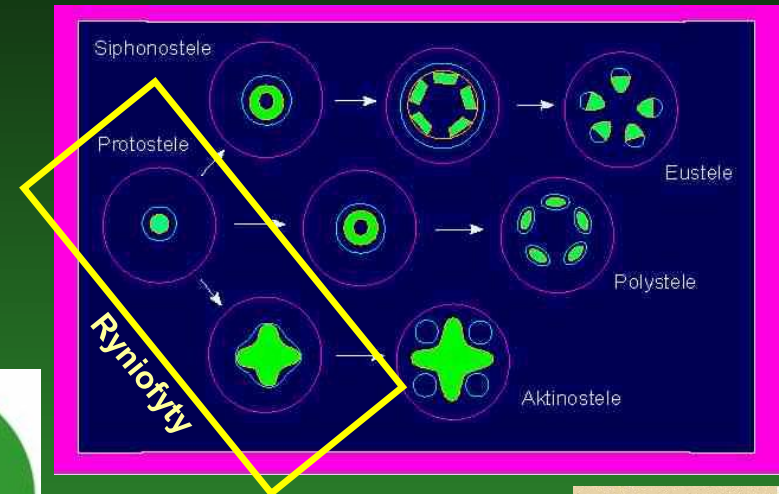


xylem

floem

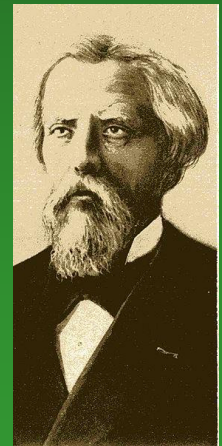
Stelární teorie

- naznačuje evoluci vodivých svazků z rymiofytního protostélé



Philippe Édouard
Léon Van Tieghem

1839 – 1914



Příčný řez aktinostelickým telomem rodu *Asteroxylon*

Diferenciace primárního xylemu ve sporofytu – exarchní

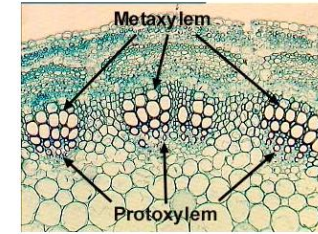
= starší elementy (protoxylem) zůstávají
na vnějších koncích xylemových
„paprsků“, zatímco mladší elementy
(metaxylem) se vytvářejí dovnitř
(centripetálně)

Exarchní (centripetální) tvorba xylemu je
typická pro stonky a kořeny plavuní a pro
kořeny ostatních rostlin

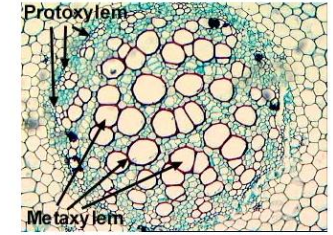
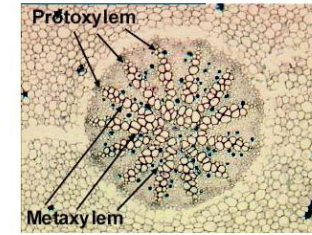
Xylem Development

by Andrew Wagner Spring
2000

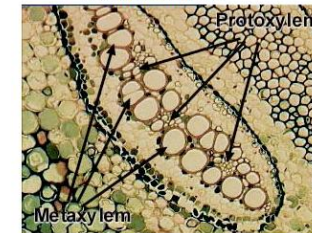
Endarch Development



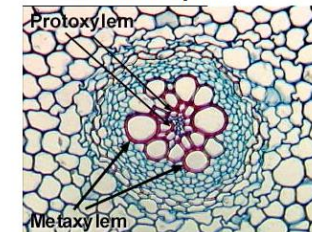
Exarch Development



Mesarch Development



Centrach Development

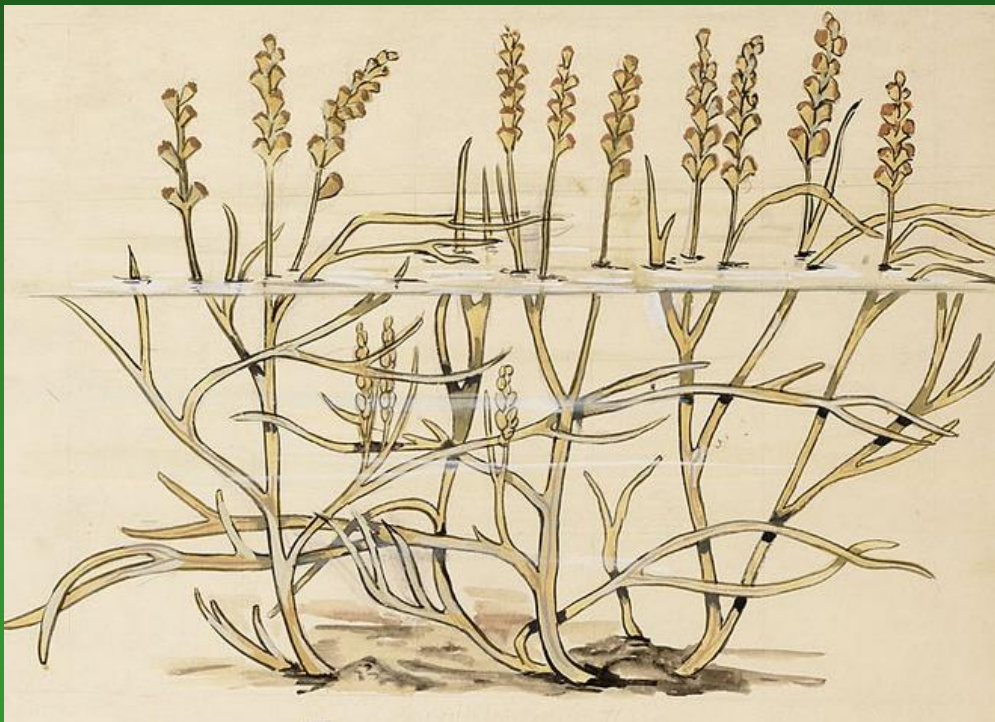


Zosterophyllum rhenanum

Vodní, do 0,5 m vys,

Oddenky v bahně (? kořeny)

Ledvinitá sporangia v terminálních klasech na koncích plodných větví nad hladinou



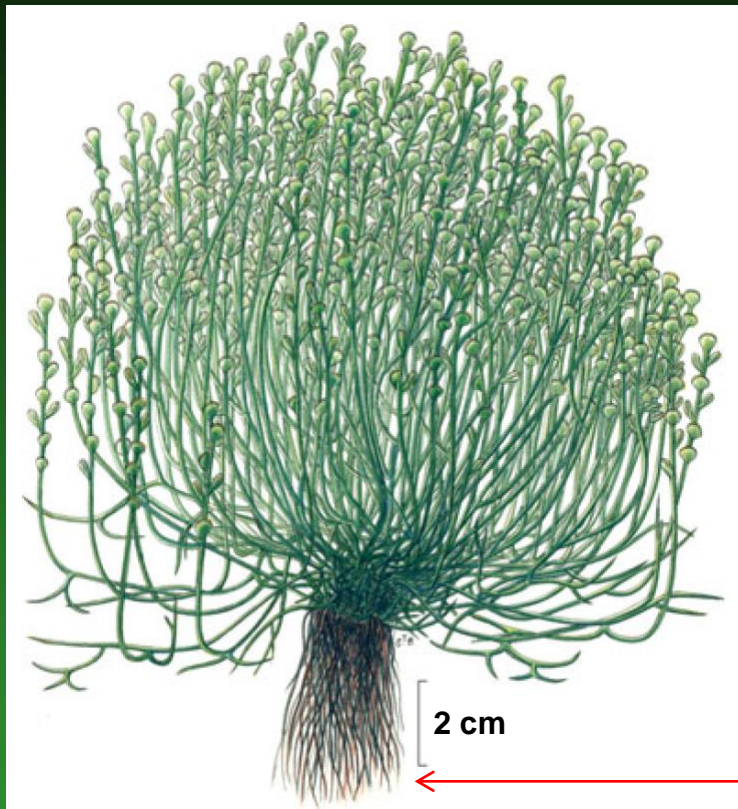
Telomy zčásti hladké, zčásti pokryté bradavčitými výchlípeninami (enafly)

Zosterophyllum rhenanum

Gametofyt = hermafroditní *Sciadophyton steinmannii* s oboupohlavnými receptákuly



Zosterophyllum shengfengense – kořeny



Dokud byly terestrické rostliny malé, obešly se bez kořenů.

Evoluce kořenů = důsledek zvětšování velikosti rostlin při kompetici o světlo

Asteroxylon mackei

Suchozemský až 50 cm vys., připomíná plavuně

Stonek – do 2 mm tlustý, monopodiálně větvený

Vedlejší větve vidličnatě větvené

Gametofyt není znám

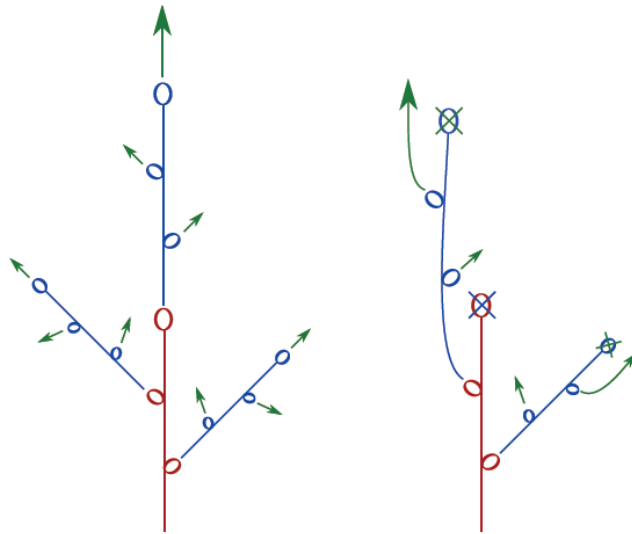


Figure 7.5: Monopodial (left) and sympodial branching. First, second and third years of growth are red, blue and green, respectively.



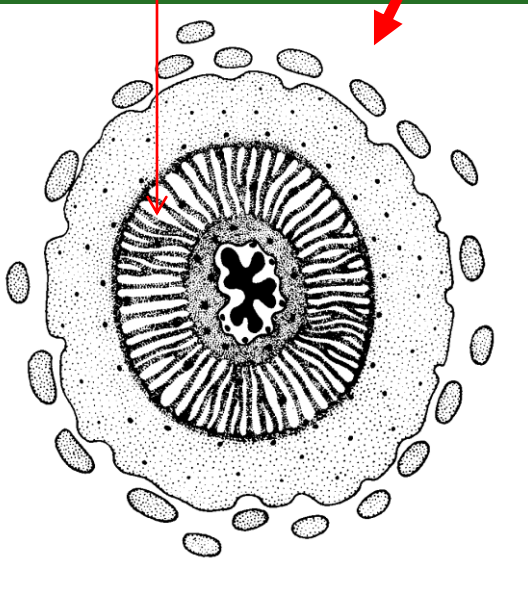
Asteroxylon

Asteroxylon mackei

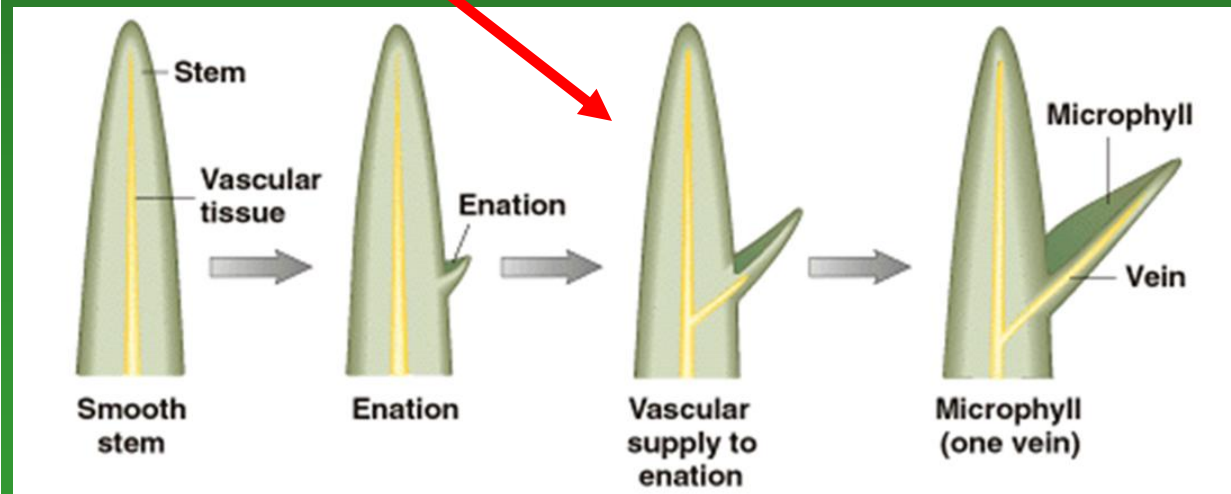
„Listy“ bezcévné = až 5 mm dl. – s průduchy

Vedlejší cévní svazky sice odvětvovaly z centrálního aktinostélé a procházely skrz primární kůru, ale do enačních listů nevstupovaly

aerenchymatické
dutiny pod
endodermis



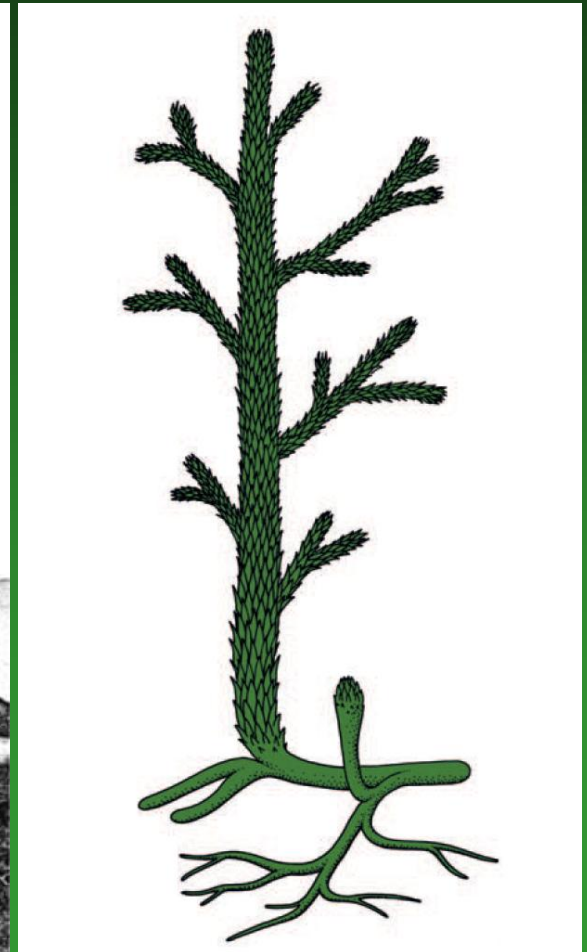
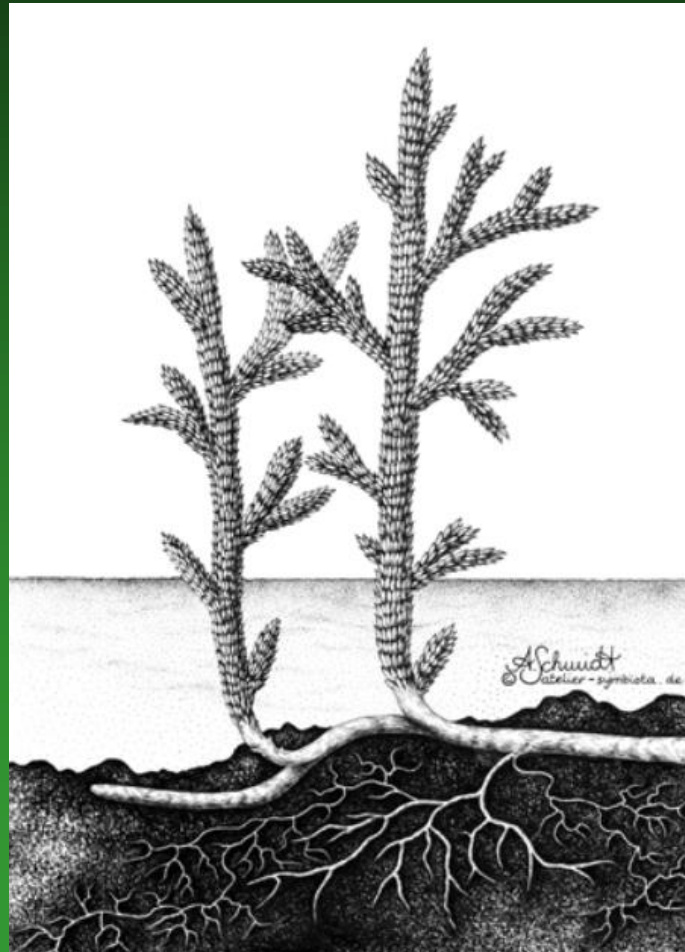
Hypotetická evoluce
mikrofylního listu



Asteroxylon mackei

Oddenek s protostélé

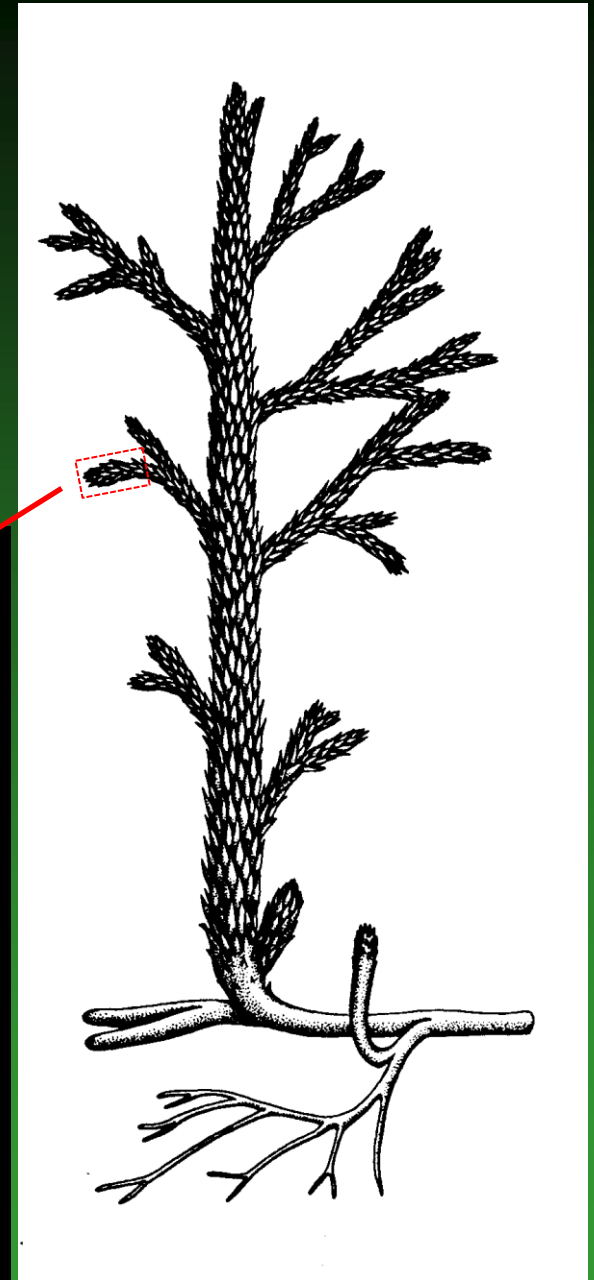
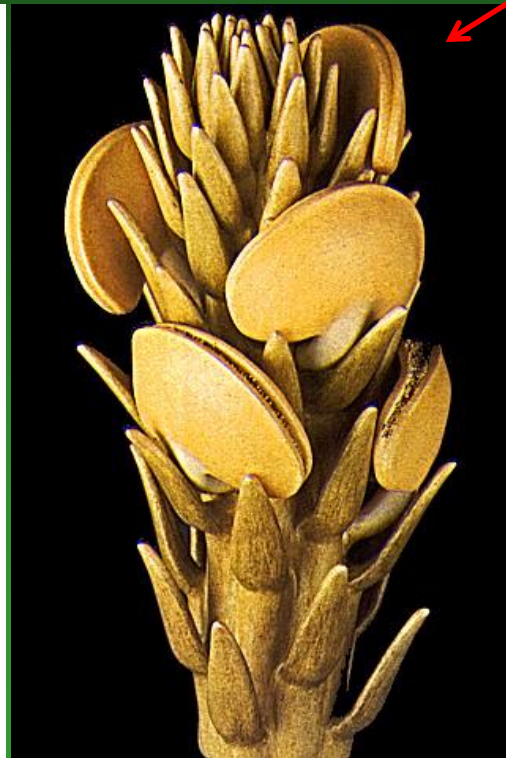
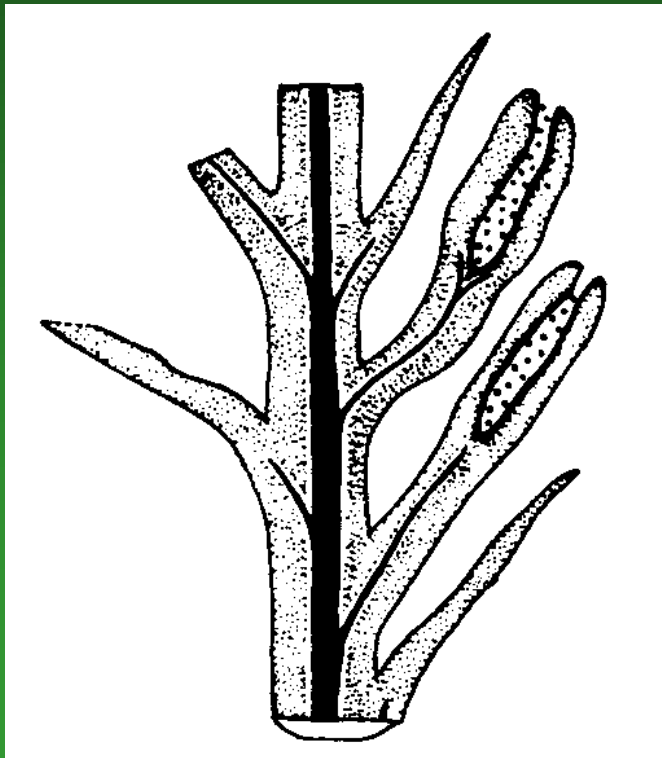
Vidličnatě větvené „kořeny“ (přechody mezi kořeny a oddenky) – adventivně z oddenku



Asteroxylon mackei

Sporangia ledvinitá – až 7 mm dl.

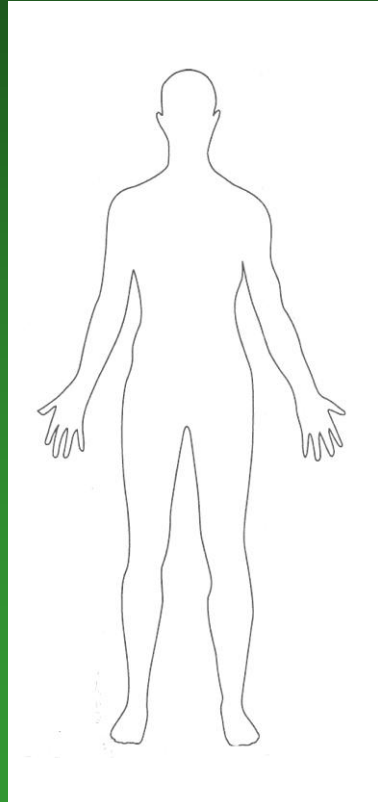
- krátce stopečkatá, stopky s cévním svazkem,
- vyrůstají mezi enafyly na koncích větví, ne v paždí enafylů jako u plavuní.



oddělení *Trimerophyta*

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

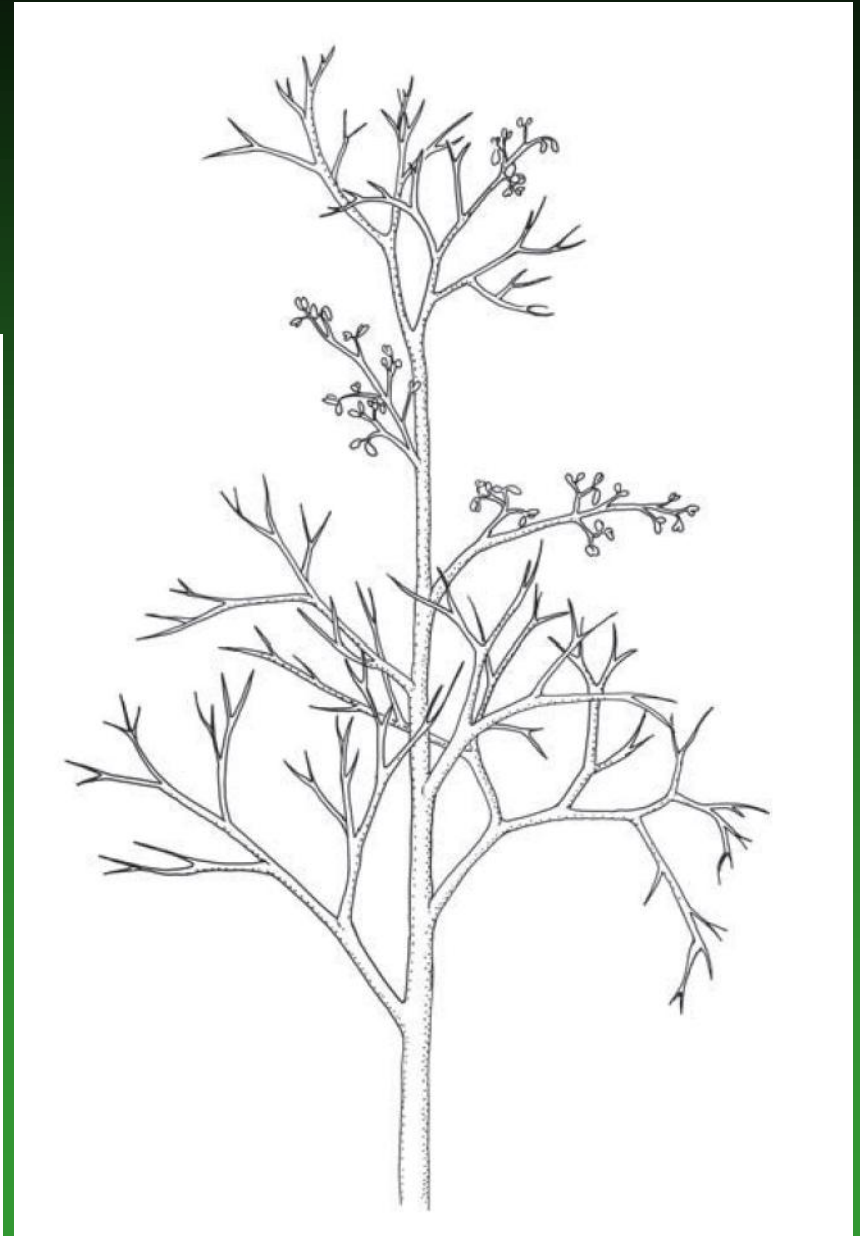
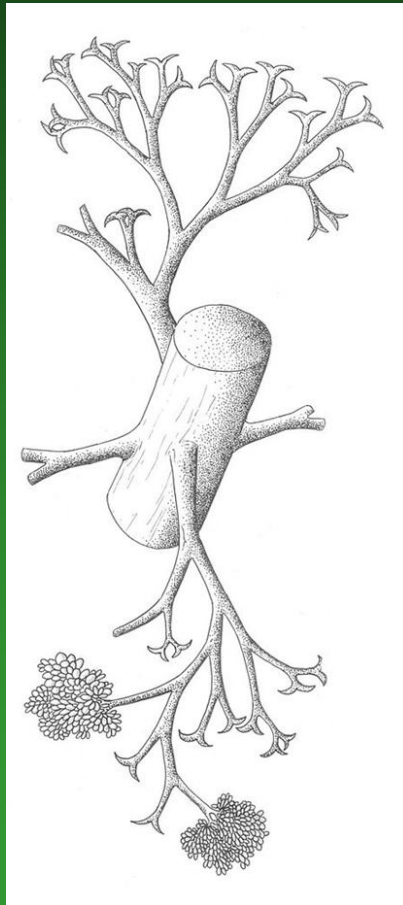
výška - několik cm až 3 m (*Pertica*),



oddělení *Trimerophyta*

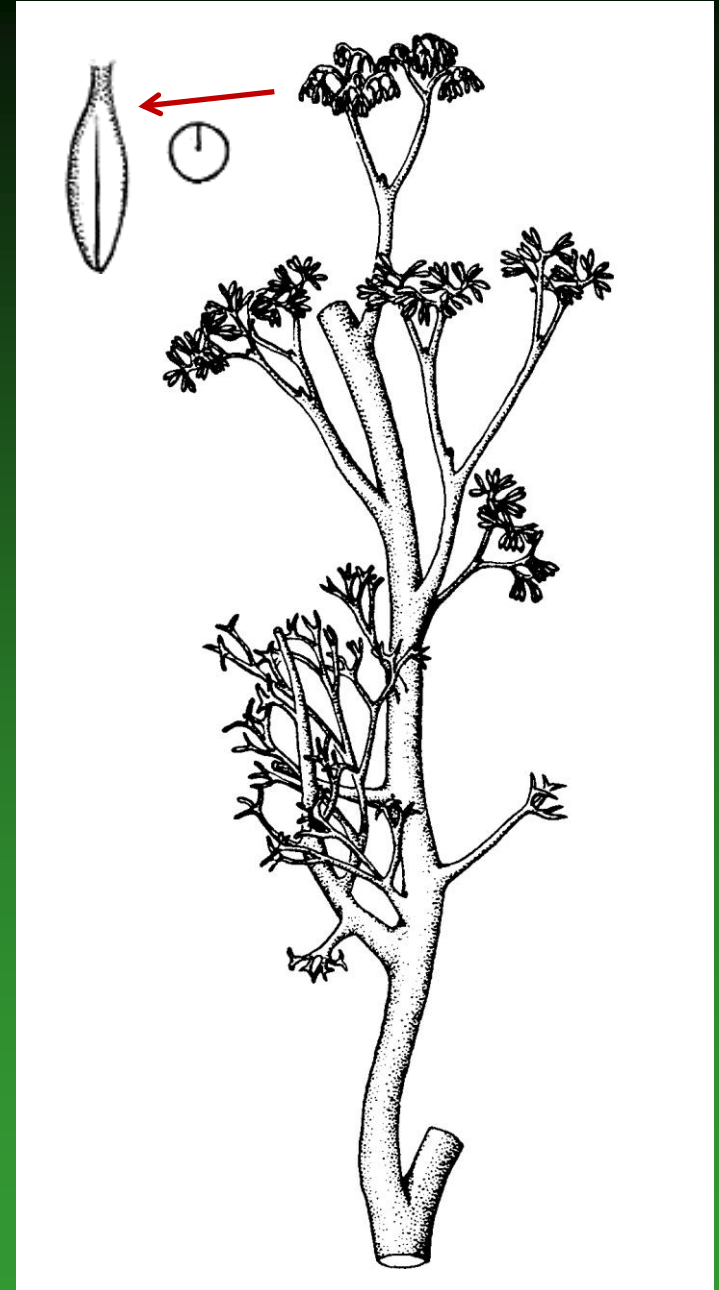
hlavní stonek - větvený monopodiálně,
silnější než boční větve

boční větve někdy ve spirále, mají
determinovaný růst



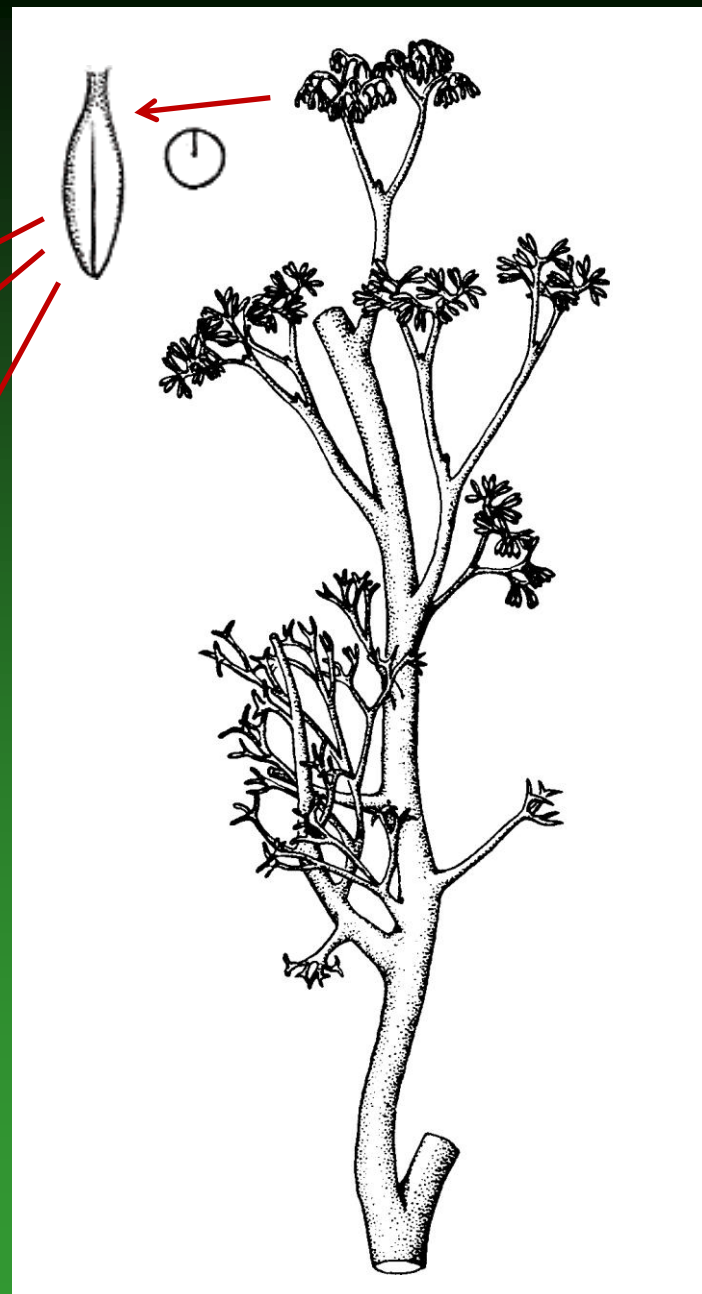
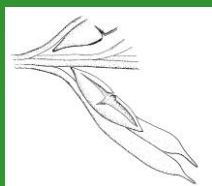
oddělení *Trimerophyta*

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



oddělení *Trimerophyta*

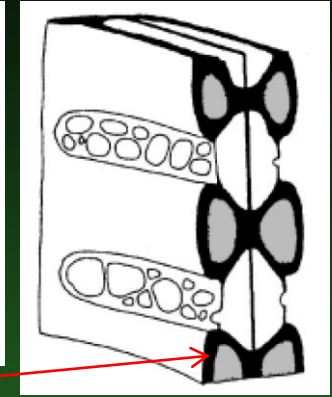
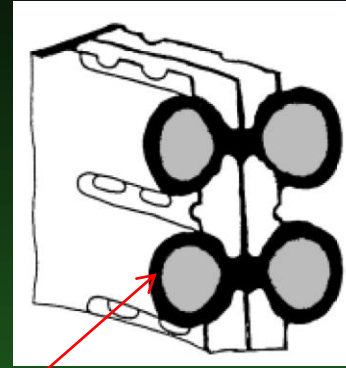
sporangia - vřetenovitá,
ve shlucích na koncích větví,
s odvozenější – podélnou – dehiscencí



oddělení *Trimerophyta*

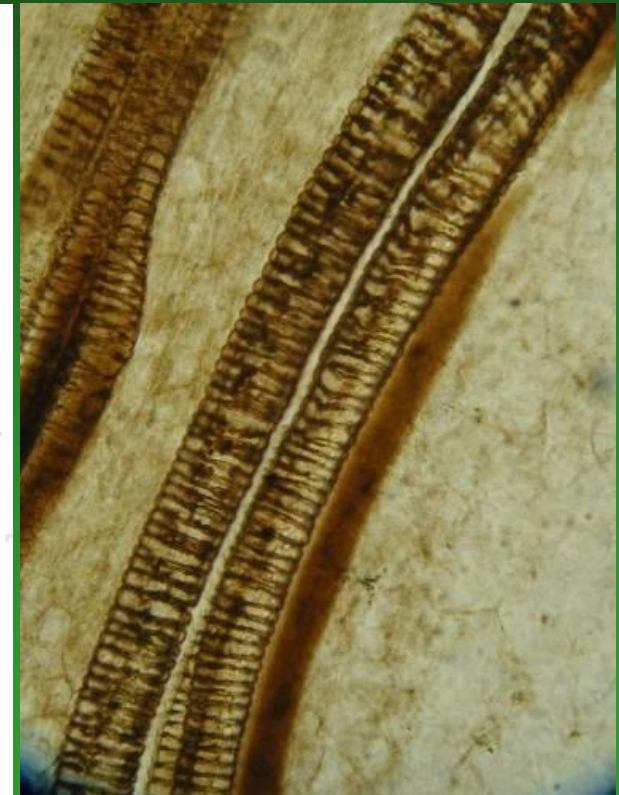
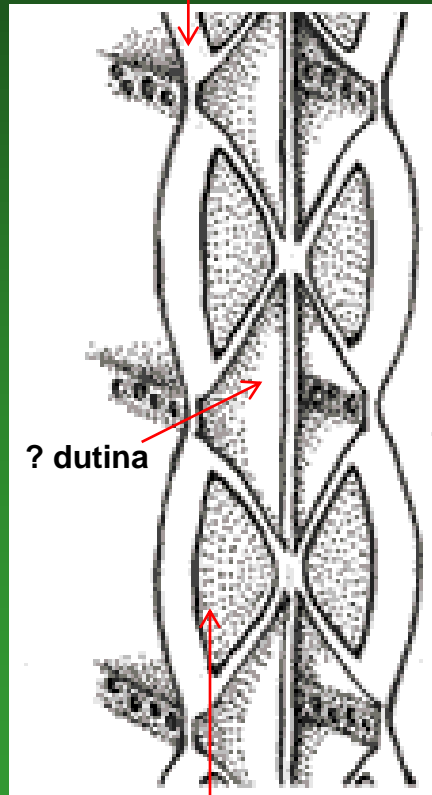
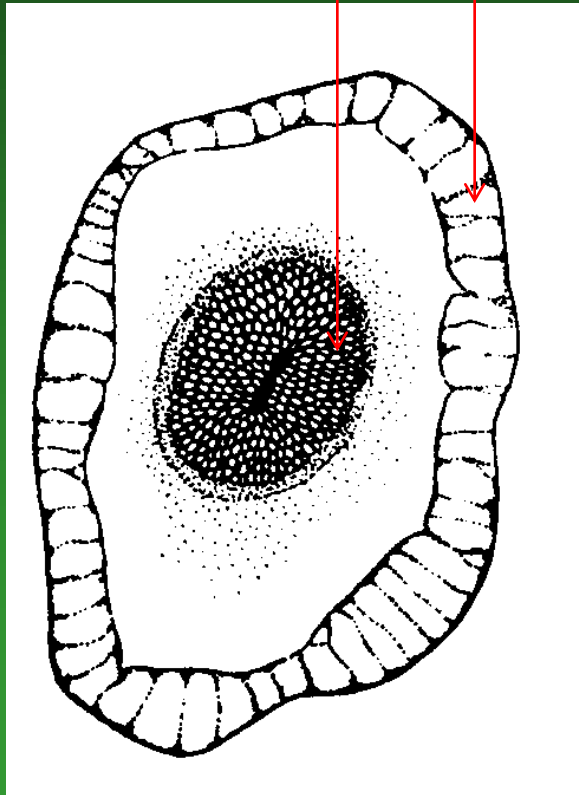
tracheidy - zpravidla **typu P** – dvouvrstevná stěna ?s dutinami a „plovákovitými“ výztuhami

střední válec - **protostélé**



aerenchymatické dutiny pod endodermis

lignin – zachoval se



celulóza – chybí (před fosilizací ji bakterie rozložily?)

oddělení *Trimerophyta*

strukturní přechody mezi oddenkem a kořenem

– pozitivně geotropicky orientované

– adventivně vyrůstající z oddenku

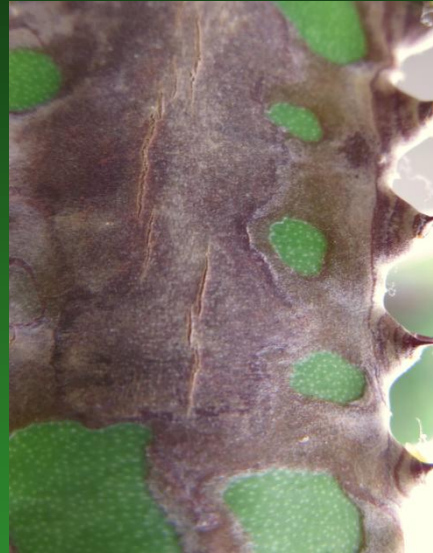
– vidličnatě větvené

na stonku zahnuté trnovité výrůstky

(? ochrana proti herbivorům)



- odd. *Trimerophyta*** – poprvé se objevuje felogen (korkové kambium), který má u silnějších stonků význam hojivý
- u odvozenějších linií pak také funkci krycí



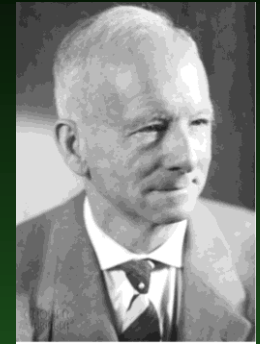
hojivá funkce felogenu u současných sukulentních pryšců



FIGURE 8.81 *Psilophyton crenulatum*. Bar = 2 mm. (Courtesy J. B. Doran.)

Zimmermannova telomová teorie:

Walter Zimmermann
1892-1980

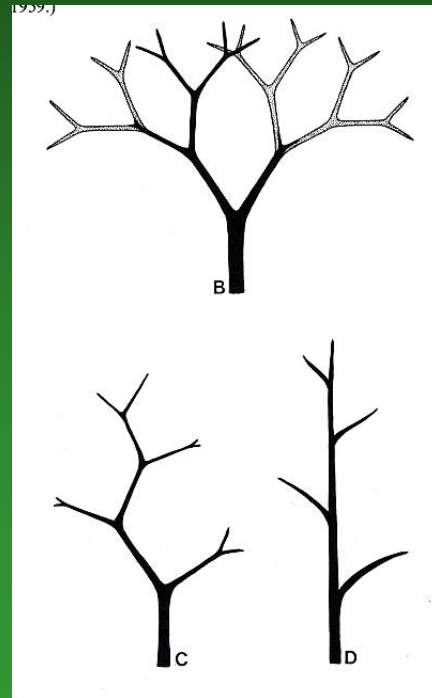
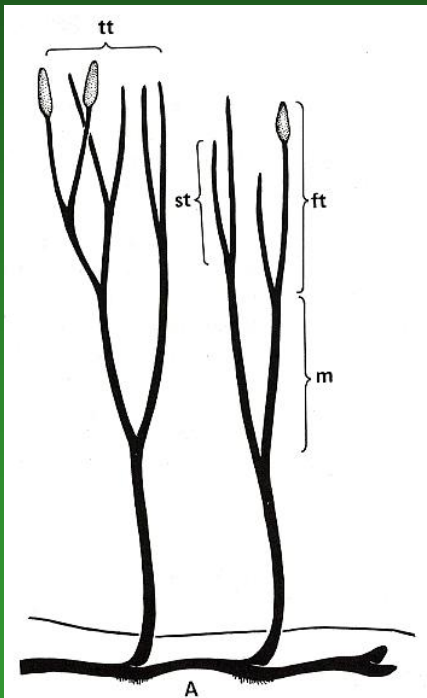


Výchozí morfologická struktura = prostorově vidličnatě větvený telom

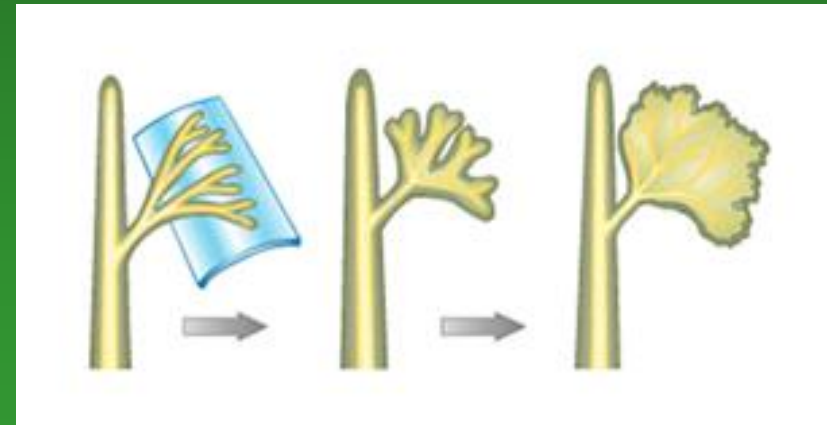
Z něj evolučně odvozeny všechny ostatní orgány

Evoluce telomů:

převršení → monopodiální stonk



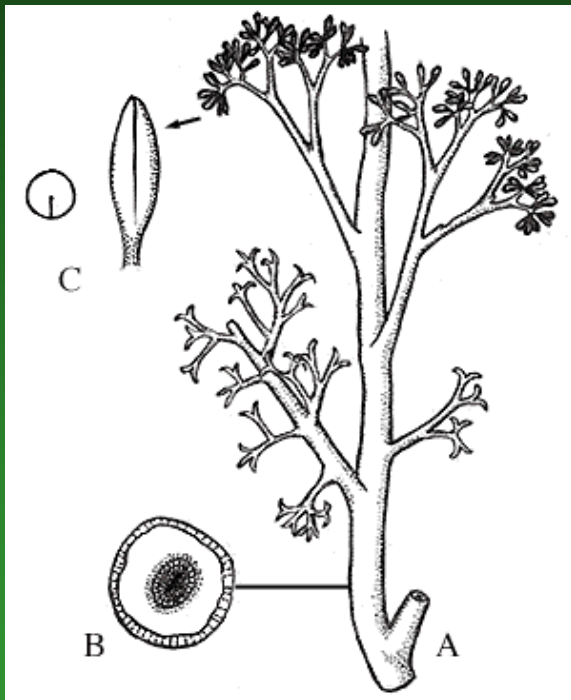
planace + kladofikace + syntelomizace → list



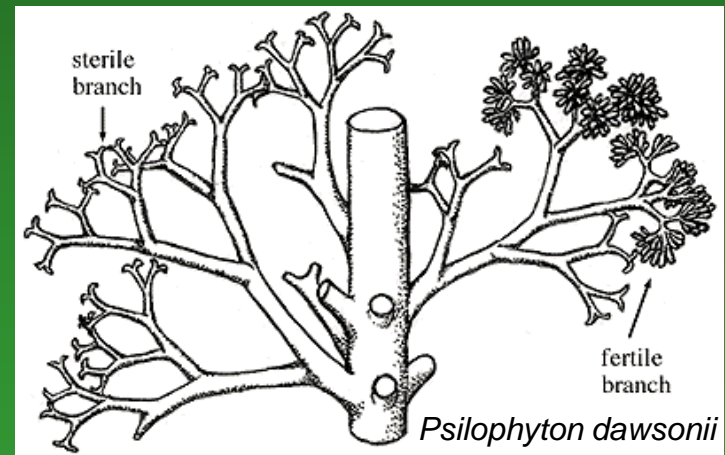
odd. *Trimerophyta*

– větve dvojího typu fertlní a sterilní, na koncích vícekrát větvené – fertlní zpravidla 6x – nesou obvykle ~32 drobných sporangií (5 mm dl.)

předstupeň megafylů = planační a kladofikační fáze



Pertica quadrifolia



Psilophyton dawsonii