



Fylogeneze a diverzita vyšších rostlin

Ryniofyty

Petr Bureš



evropský
sociální
fond v ČR



EVROPSKÁ UNIE



MINISTERSTVO ŠKOLSTVÍ,
MLÁDEŽE A TĚLOVÝCHOVY



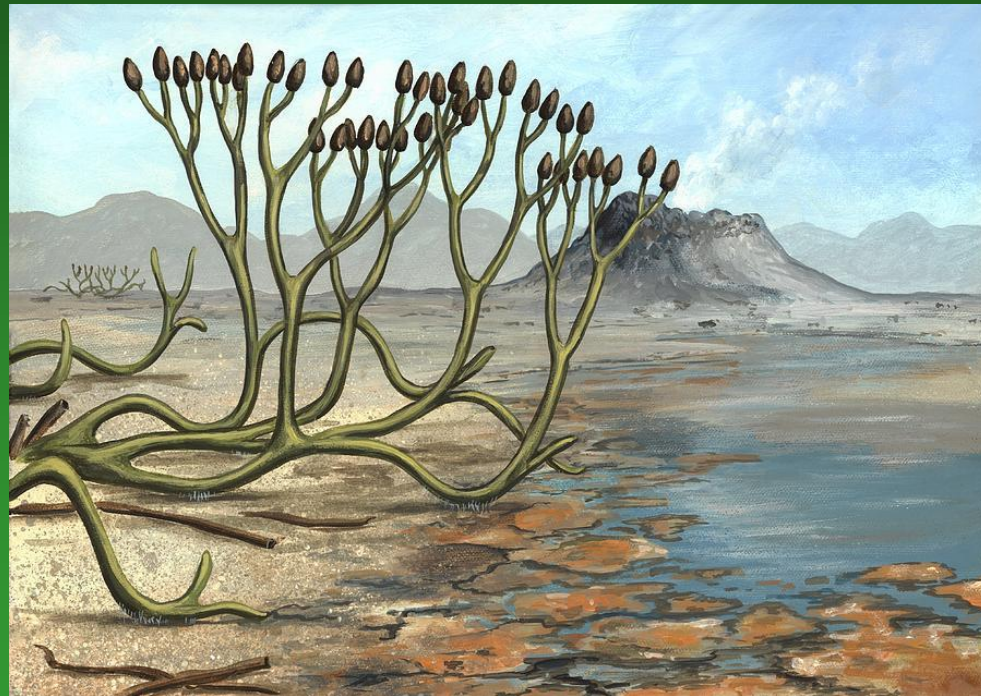
OP Vzdělávání
pro konkurenceschopnost



INVESTICE DO ROZVOJE VZDĚLÁVÁNÍ

Ryniofyty

primitivní cévnaté rostliny



Ryniofyty

primitivní cévnaté rostliny



vesnička Rhynie ve Skotsku

dnes

Ryniofyty

primitivní cévnaté rostliny



vesnička Rynie ve Skotsku

Před 420 miliony let

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

dnes

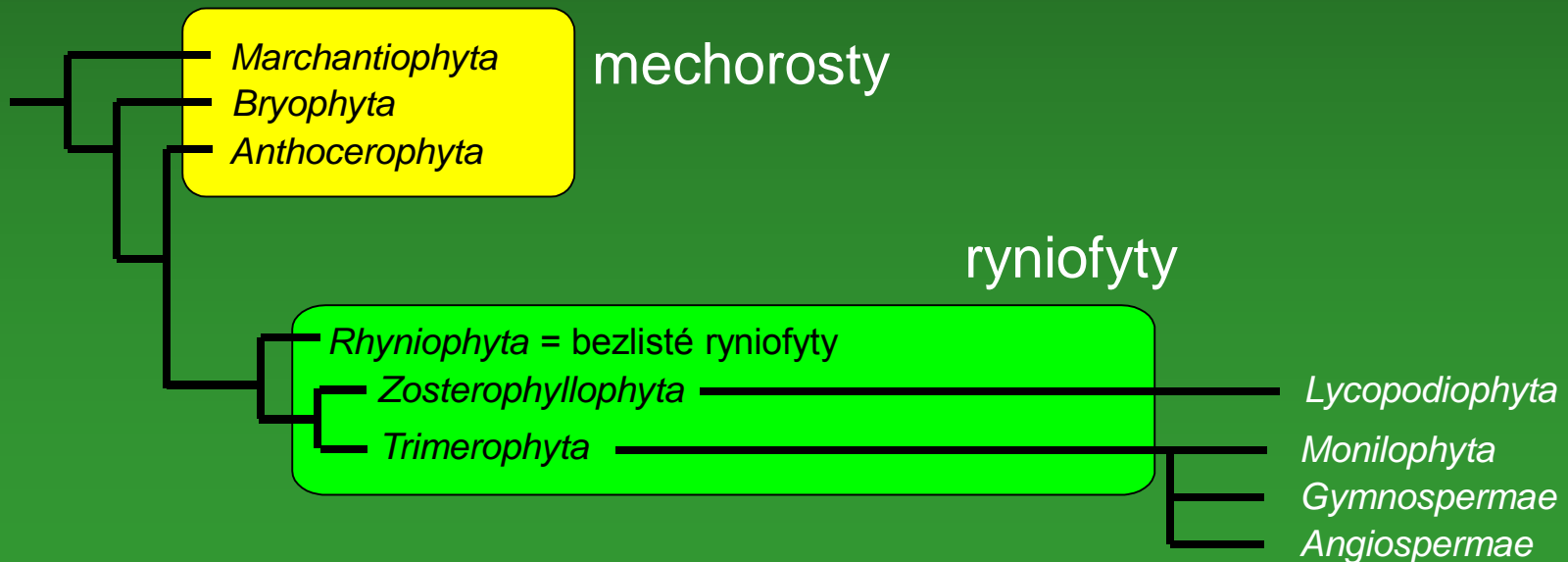
je možné dělat velmi tenké řezy a výbrusy, na kterých lze zkoumat mikroskopicky nejen povrchy, ale i anatomii

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

ryniofyty = vývojový stupeň (parafyletická skupina)

Po odštěpení mechorostů

se odštěpily primitivní bezlisté ryniofyty



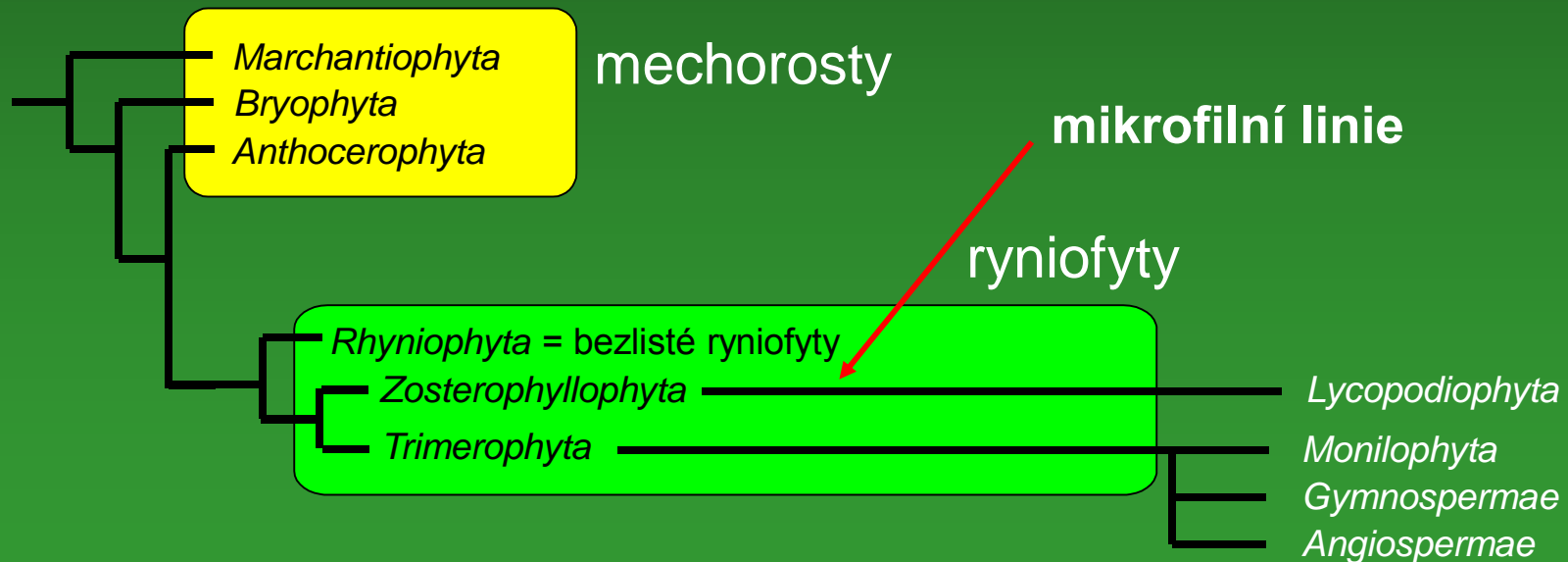
ryniofyty = vývojový stupeň (parafyletická skupina)

Po odštěpení mechorostů

se odštěpily primitivní bezlisté ryniofyty

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

**mikrofylní
megafylní**



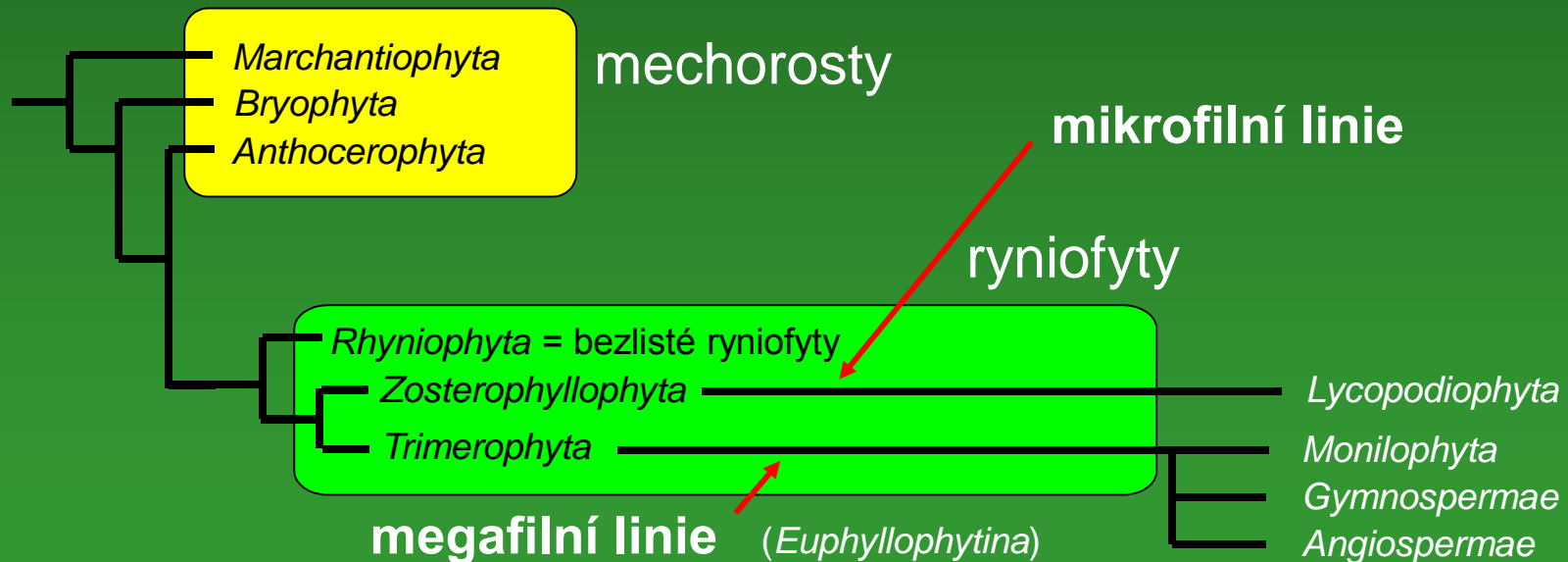
ryniofyty = vývojový stupeň (parafyletická skupina).

Po odštěpení mechorostů

se odštěpily primitivní bezlisté ryniofyty

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

**mikrofylní
megafylní**



„oddělení“ *Rhyniophyta*

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

Poprvé svrchní silur, vyhynuly ve středním devonu

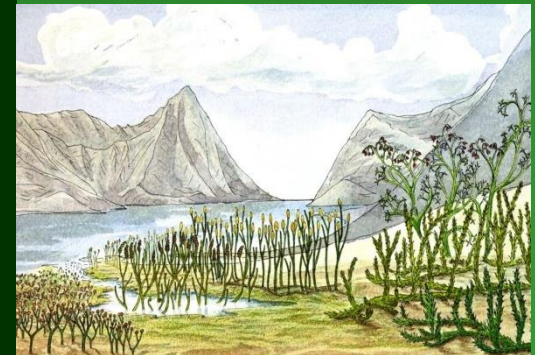
420 My BC – 390 My BC

Evoluční inovace:

- v životním cyklu dominuje sporofyt
- sporofyt a gametofyt nezávislé
- sporofyt má víc sporangií (ne jediné jako mechorosty)
- někdy vyztužené tracheidy cévních svazků

Bezlisté ryniofyty zahrnují jak rostliny bez cévních svazků – 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*



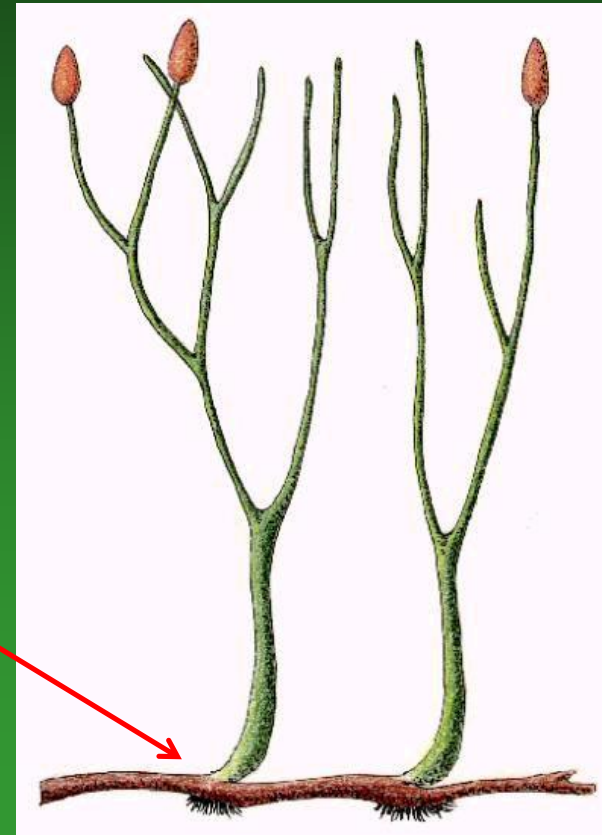
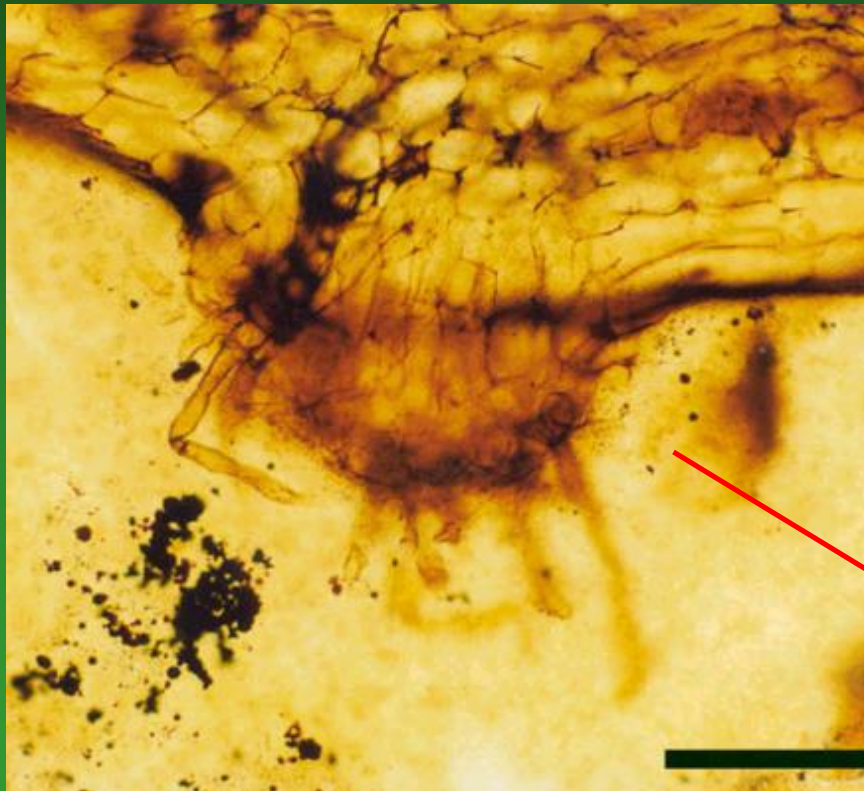
Telomy

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



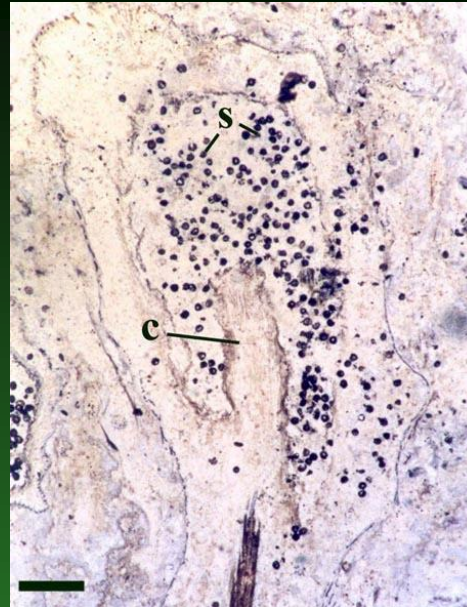
Rhizomy = podzemní stonky (oddenky)

- fixovaly sporofyt k substrátu
- s jednobuněčnými **rhizoidy** – příjem živin a vody (geny pro gametofytní tvorbu rhizoidů kooptovány sporofytem)



Sporangia

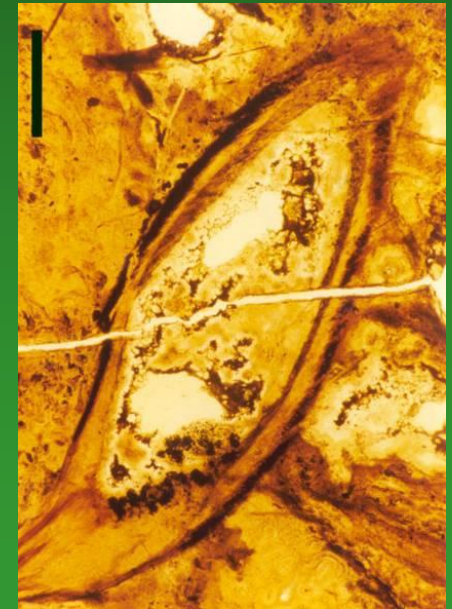
- eusporangiátní
= tlustostěnná
= stěnu tvoří více vrstev buněk
- izosporická
- někdy uvnitř sloupek
(columella)
- **ne**mají žádnou dehiscenci = ztenčeninu, otvírají se rozpadem stěny, vzácně terminálním otvorem



Horneophyton lignieri, c = columella



Nothia aphylla



Aglaophyton major

Tlustostěnná sporangia (eusporangia) mají všechny výtrusné cévnaté rostliny, kromě odvozených kapradin. Eusporangiátní jsou i mechorosty.

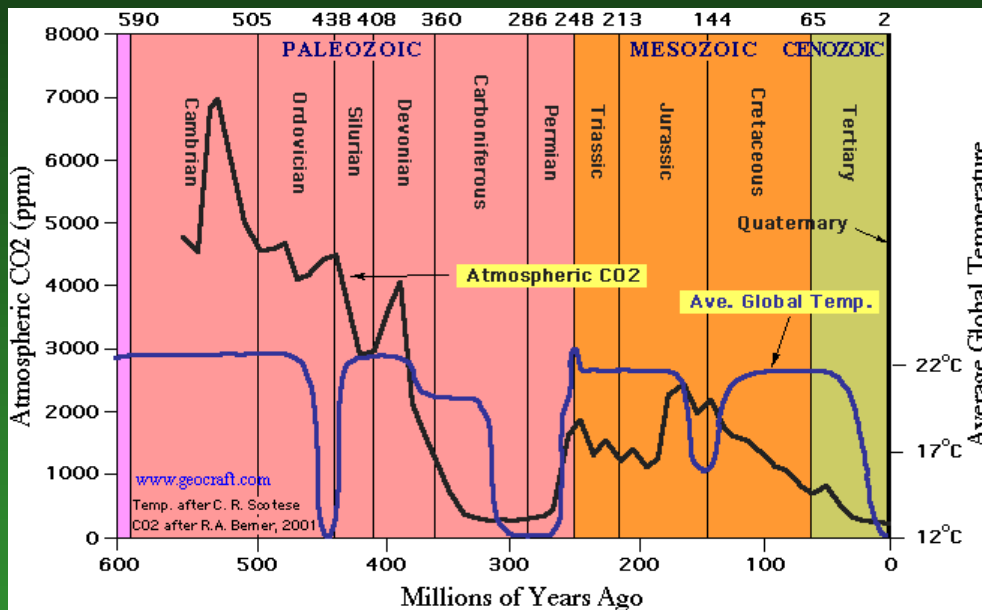
Terminální sporangia sdílejí rymiofyty s mechorosty, u plavuní jsou na bočních zkrácených větévkách a kapradin na spodní straně listů

Epidermis sporofytů – průduchy a kutikula

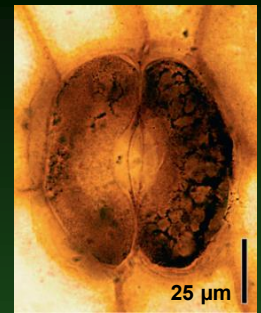
Na povrchu epidermis je tenká kutikula

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

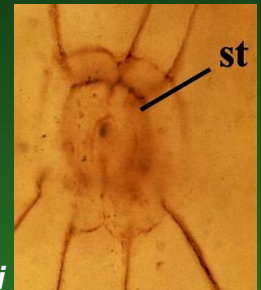
? důsledek vysokého atmosférického CO_2 v siluru a devonu



Aglaophyton major

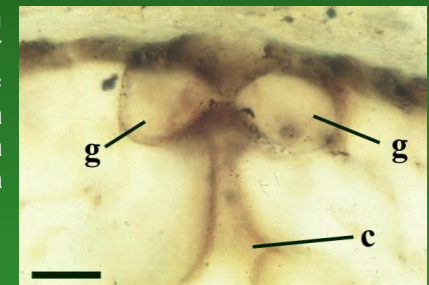


Horneophyton lignieri



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

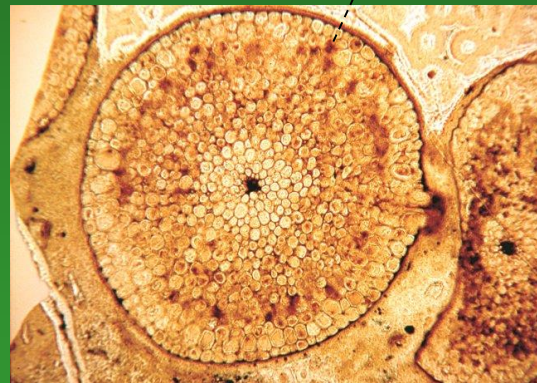
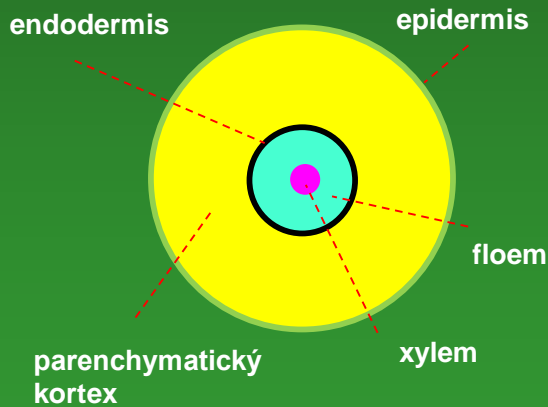
Vodivé elementy sporofytu – protostélé

= jeden koncentrický cévní svazek ve středu stonku

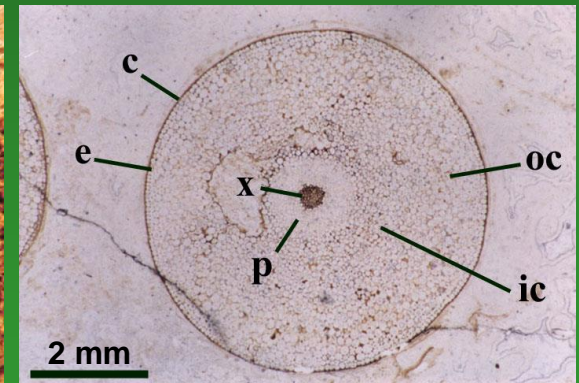
xylem (bez dřeně) – uprostřed svazku

floem – vně xylemu

jednotlivé stereidy – parenchymatické buňky se slabě ztlustlou stěnou



Rhynia gwynne-vaughanii

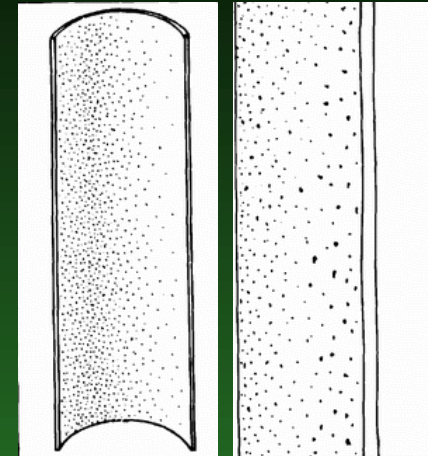


Aglaophyton major

Xylem sporofytu tvoří:

Neztlustlé tracheidy

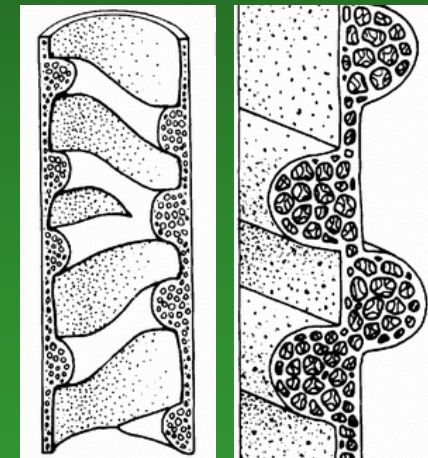
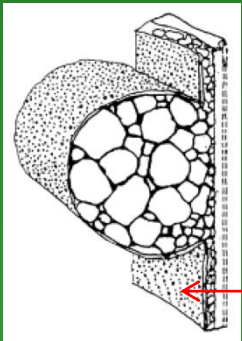
= hydroidy (jako u mechů)



nebo

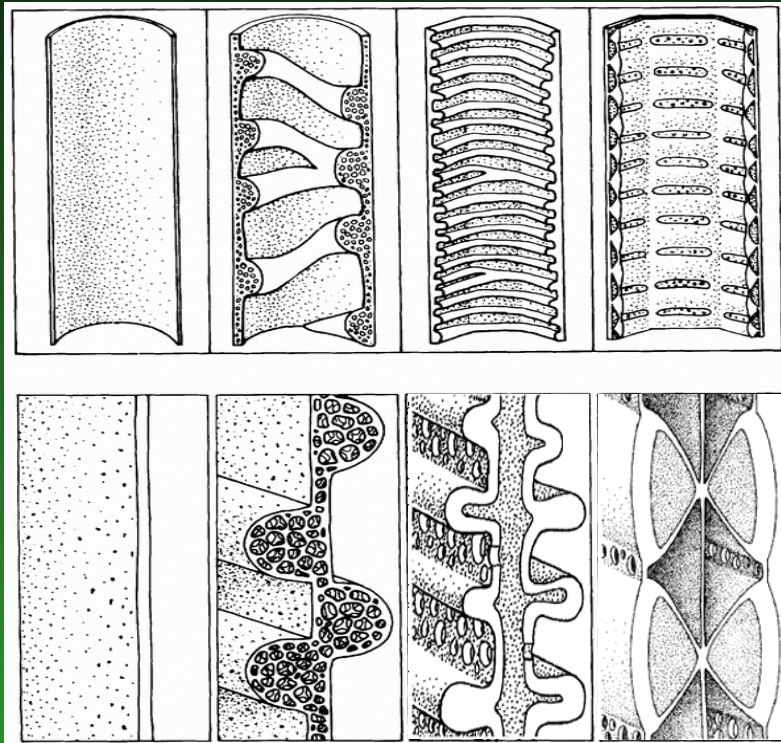
Tracheidy S-typu

- 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"
ztluštění

tracheidy jiných cévnatých rostlin

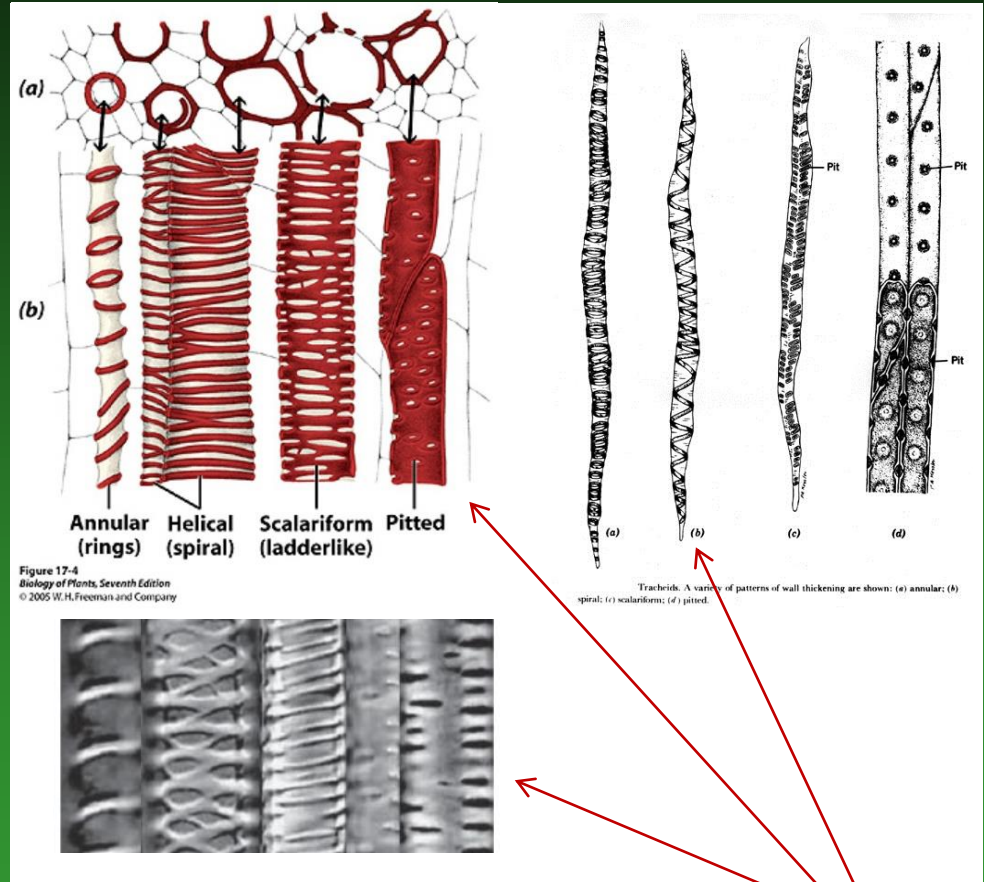


Figure 17-4
Biology of Plants, Seventh Edition
© 2005 W. H. Freeman and Company

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

ztluštění stěn tracheid zcela vyplněné ligninem

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

Diferenciace primárního xylemu ve sporofytu – endarchní

starší – protoxylem – zůstává ve středu
mladší – metaxylem – se tvoří vně
(centrifugálně)

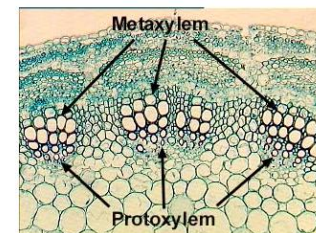
U rymiofyt cévní svazek
jediný => střed stonku je zároveň i střed
svazku => endarchní tvorba primárního
xylemu = tvorba centrarchní

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

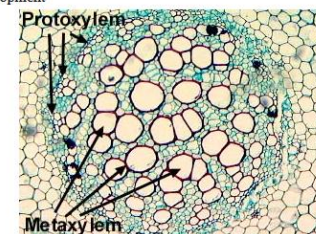
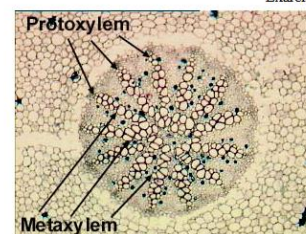
Xylem Development

by Andrew Wagner Spring
2000

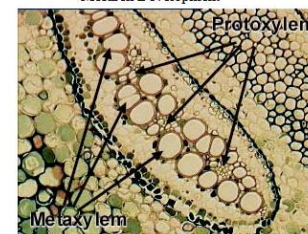
Endarch Development



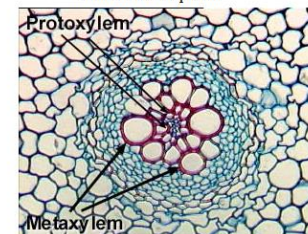
Exarch Development



Mesarch Development



Centrarch Development



Endomykorrhiza

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

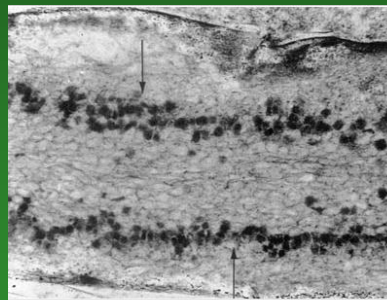
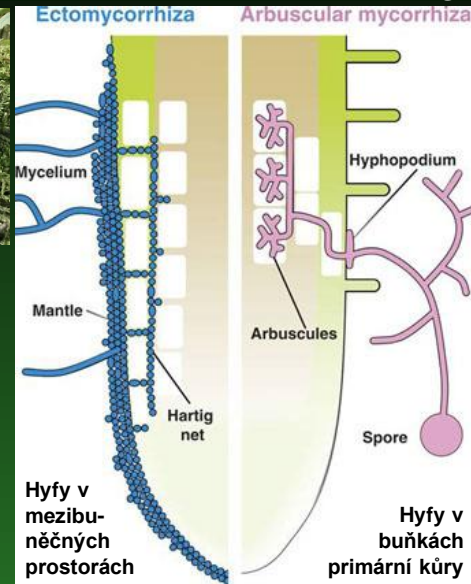
rostlina houbě – uhlíkaté látky
 houba rostlině – uvolňuje ze substrátu pro rostlinu nepřístupné anorganické živiny

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

Basidiomycota



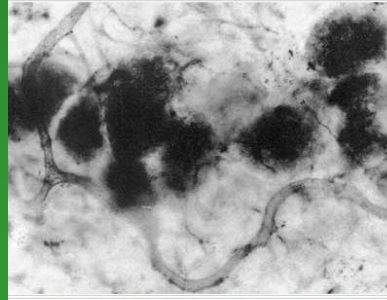
Glomeromycota



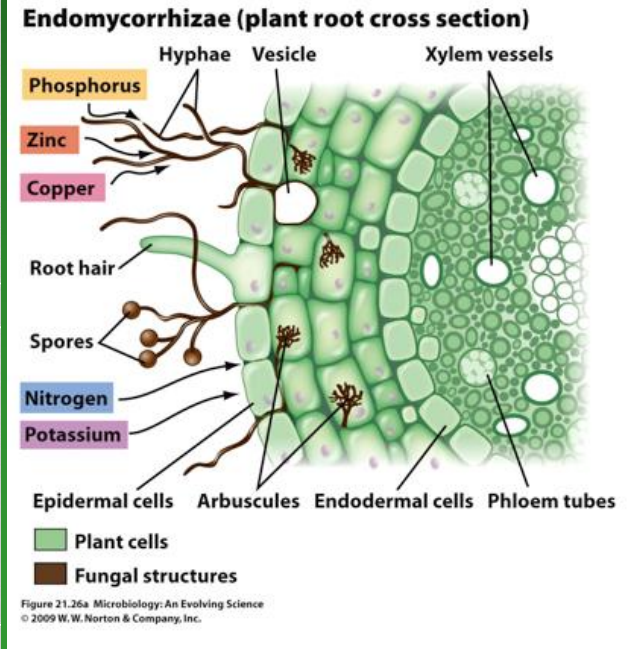
400 MY old fossil mycorrhiza-like association in *Aglaophyton major* rhizome (Taylor et al. 1995).



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



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



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

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

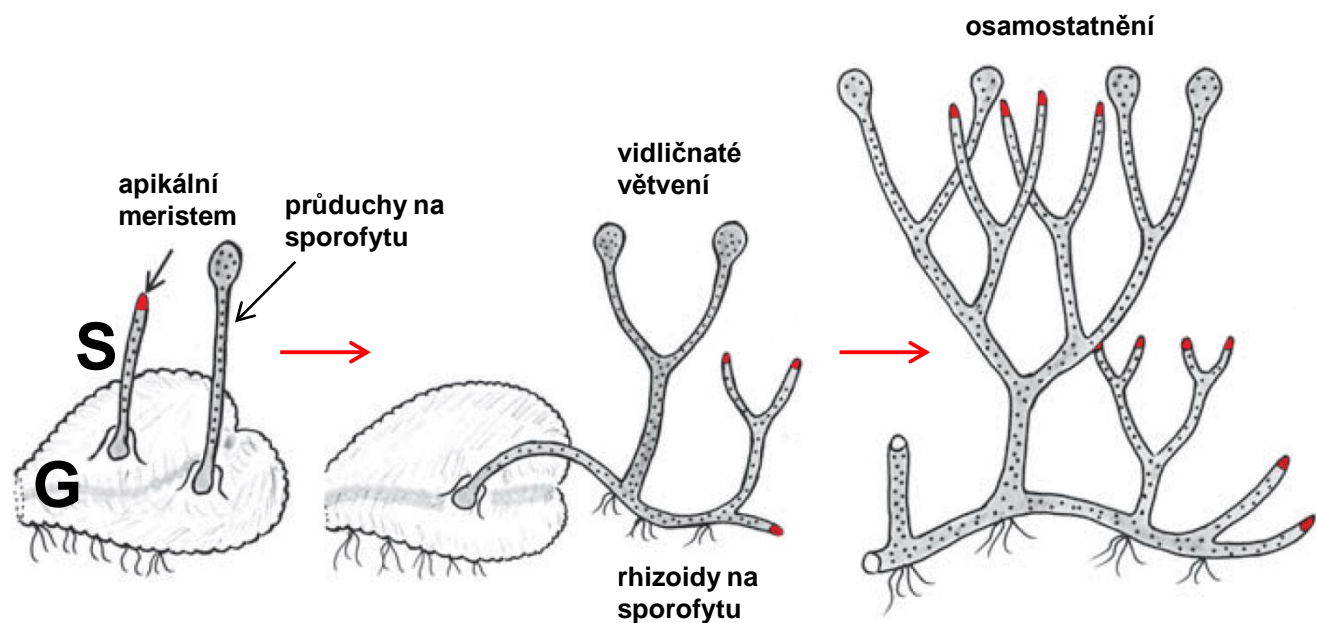
Annals of Botany 109: 851–871, 2012
doi:10.1093/aob/mcs017, available online at www.aob.oxfordjournals.org

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

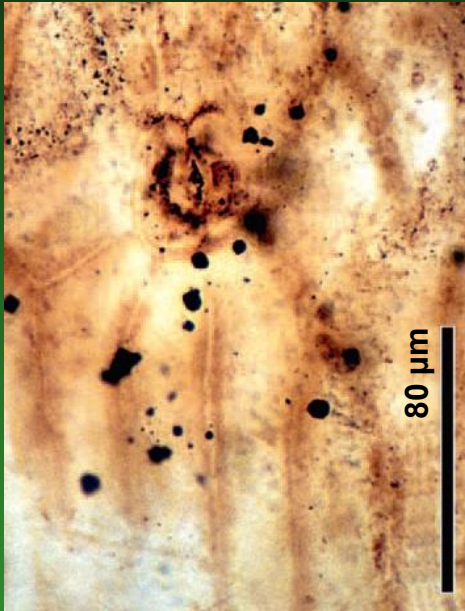
U semenných rostlin a heterosporických výtrusných rostlin s endosporickým gametofytem má determinovaný růst gametofyt



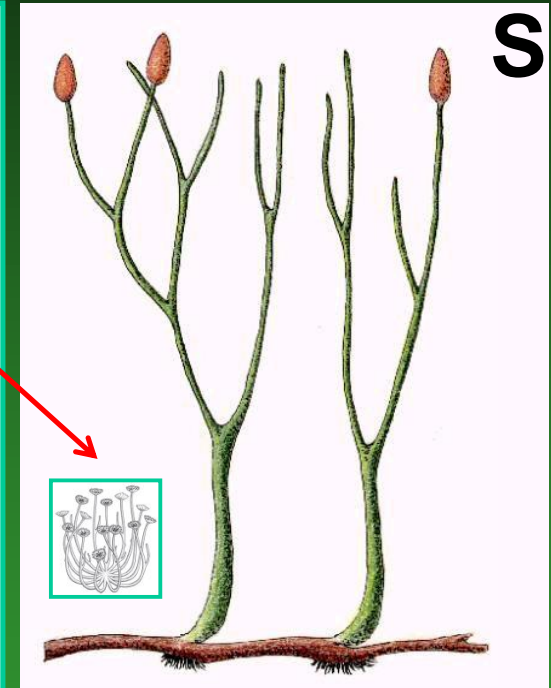
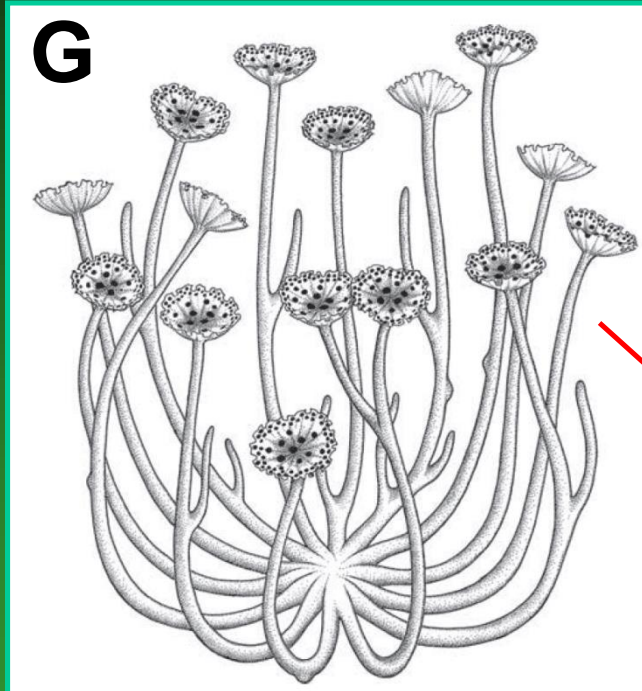
Nezávislý sporofyt protracheofyt

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



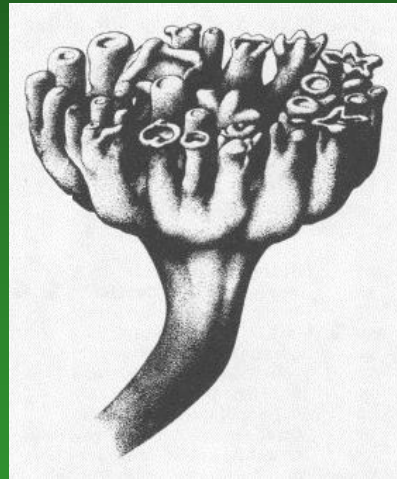
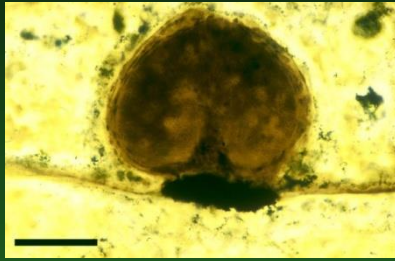
Průduch na gametofytu
Lyonophyton rhyniensis



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 jednopohlavné i oboupohlavné

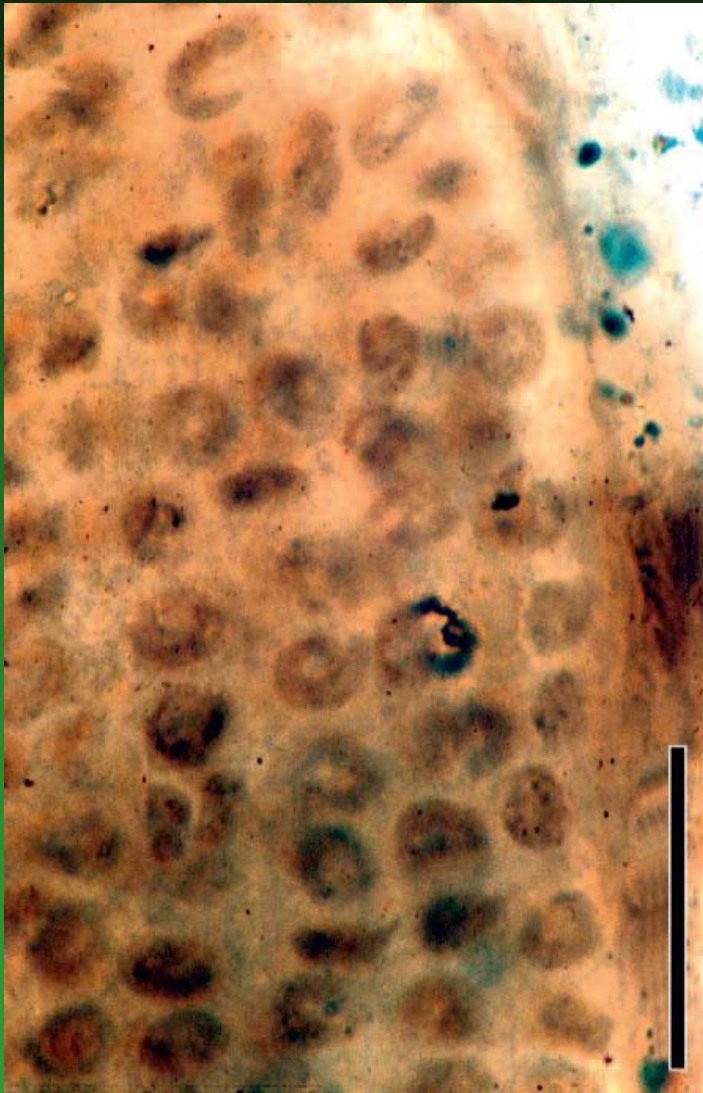


Lyonophyton rhyniensis ♂

Langiophyton mackiei ♀

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

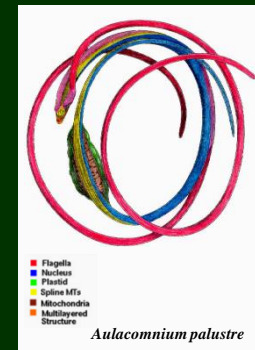
Spirálně stočené spermatozoidy v antheridiu *Lyonophyton rhyniensis*



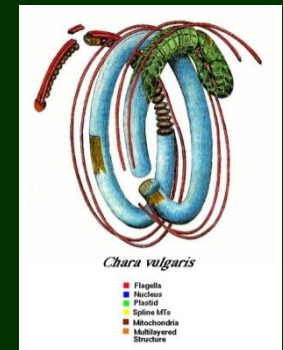
30
µm

bičíky zřejmě dva (?)

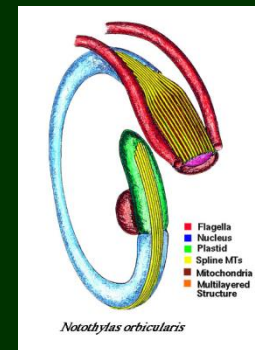
Spermatozoidy mechorostů a parožnatek



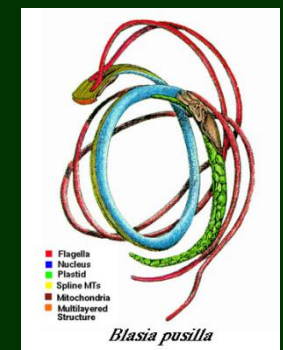
mechy



parožnatky



hlevíky



játrovky

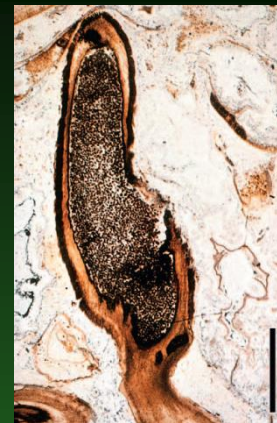
Aglaophyton major

(dříve *Rhynia major*)

Devonská, 20 cm vys.,

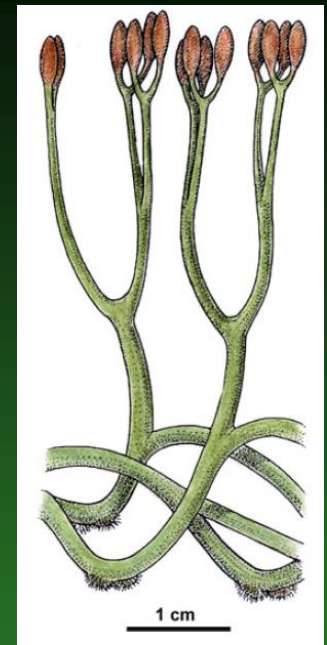
Telomy 0,5 cm silné

Sporangia – elipsoidní, 12x4 mm
na všech koncích telomů



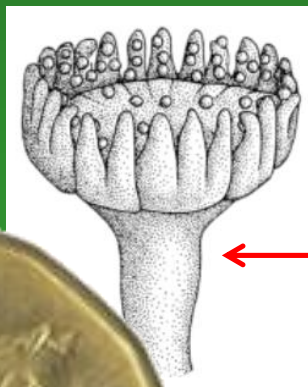
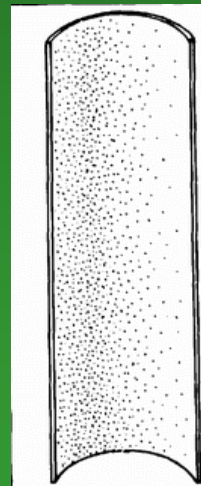
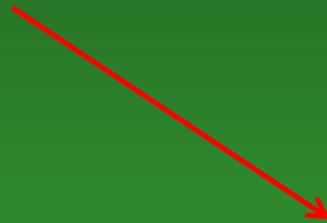
4 mm

Nadzemní horizontální výběžky v nodech
„kořenující“ jednobuněčnými rhizoidy



1 cm

Tracheidy - bez ztluštěnin, jako hydroidy
mechů



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



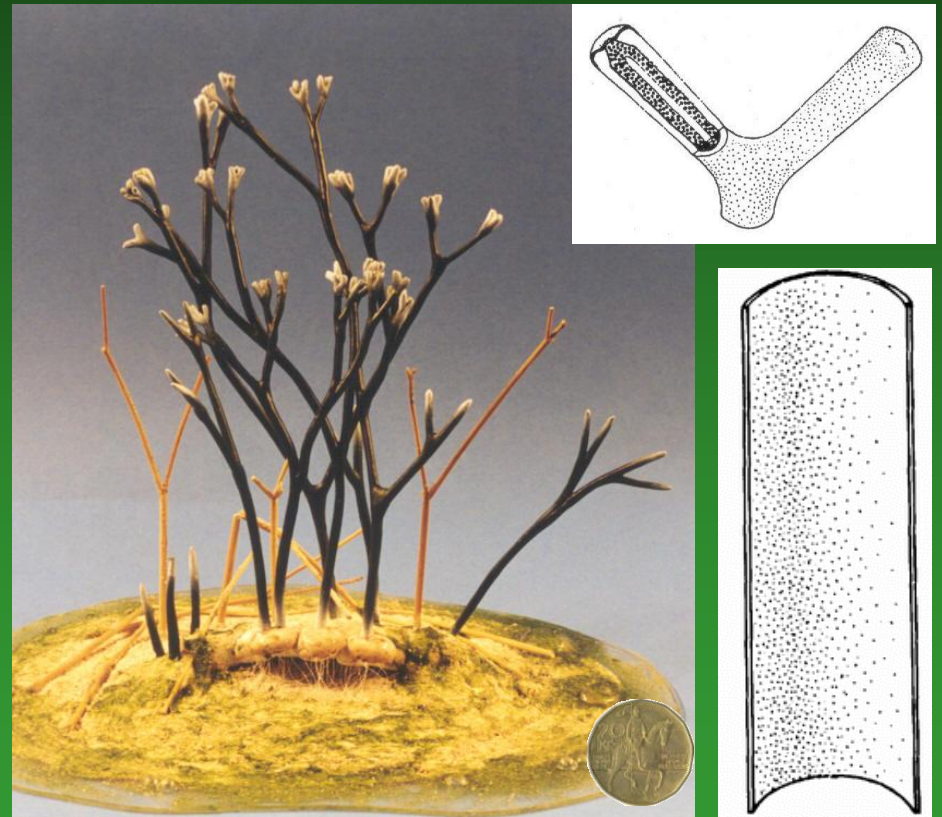
Horneophyton lignieri (dříve *Hornea*),

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

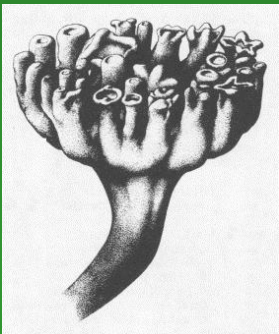
Rhizom – hlíznatě uzlovitý, „hlízy“ na spodu s rhizoidy

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

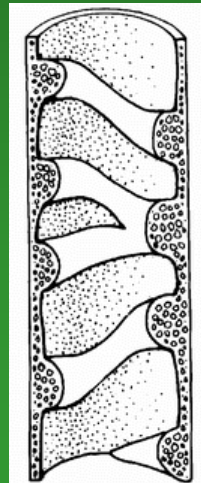
Sporangia – elipsoidní; 3,6 x 2,4 mm

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

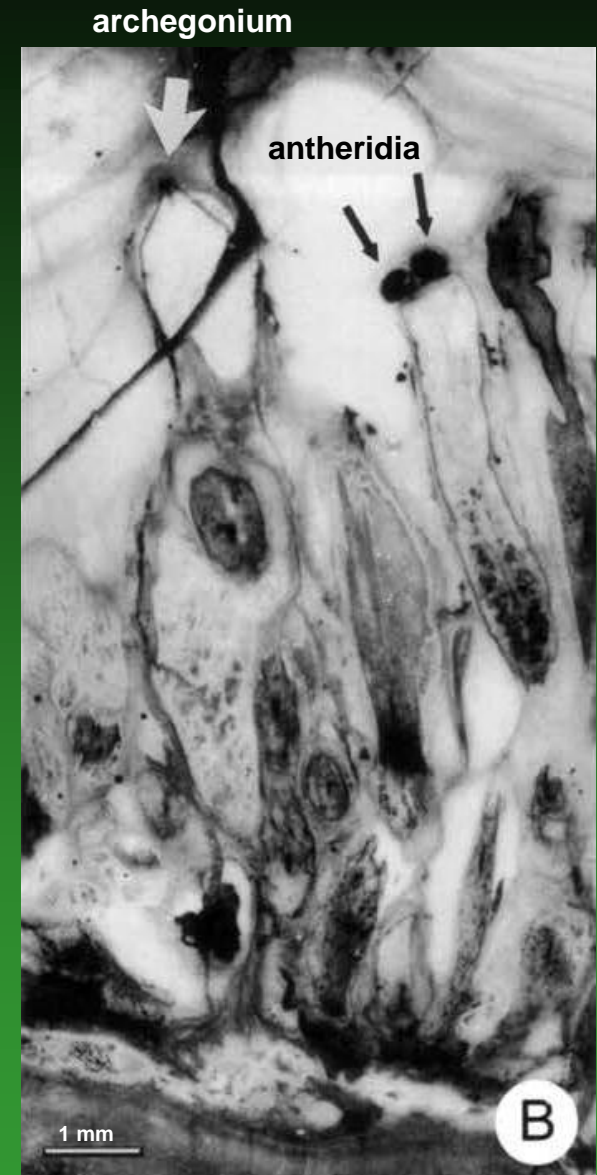
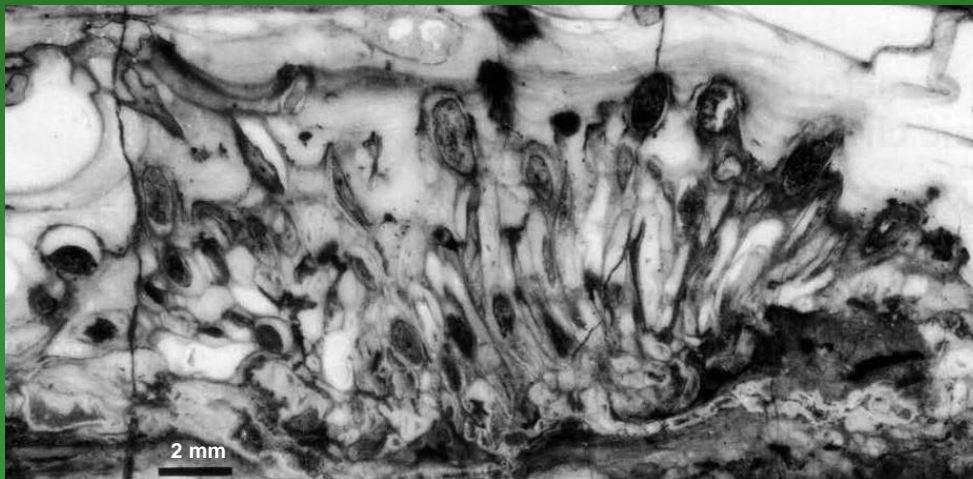
Jednoduchý a drobný gametofyt

Remyophyton delicatum

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

Samčí kyjovité antheridiofory s několika stopkatými kulovitými antheridii

Samičí nevětvené silnější lodyžky s jednotlivými zanořenými archegonii



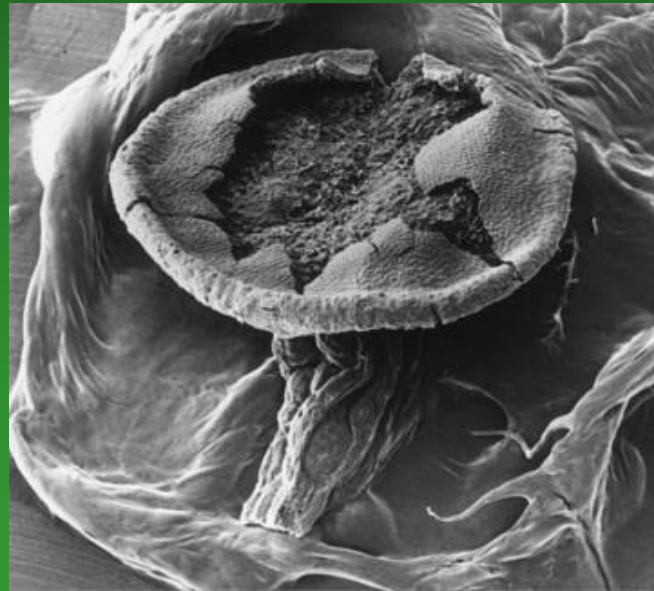
Remyophyton delicatum – skupinka samčích a samičích gametofytů

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

Cooksonia bohemica

popsaná z lomu Kosov u Berouna

v roce 1980

stonky – silnější, bohatě větvené;

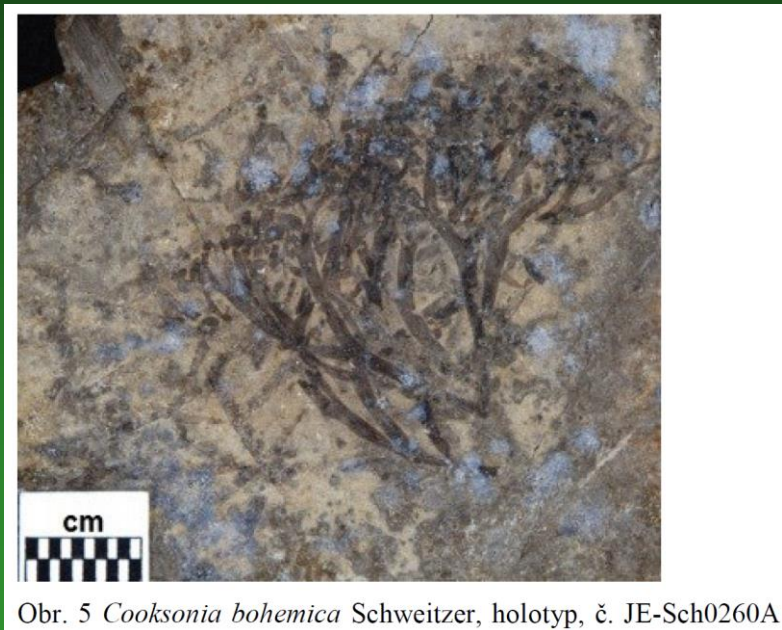
sporangia – téměř kulovitá, kratší než dlouhá

stáří svrchní silur

418 mil. BC. (báze přídolí)



detail dvojice sporangií



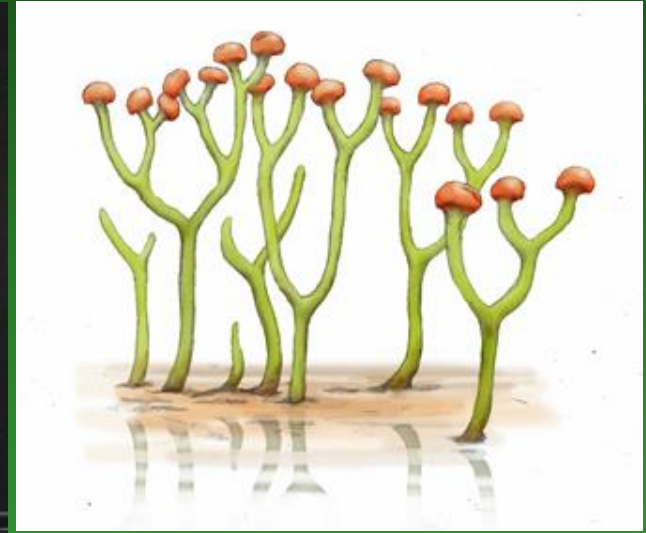
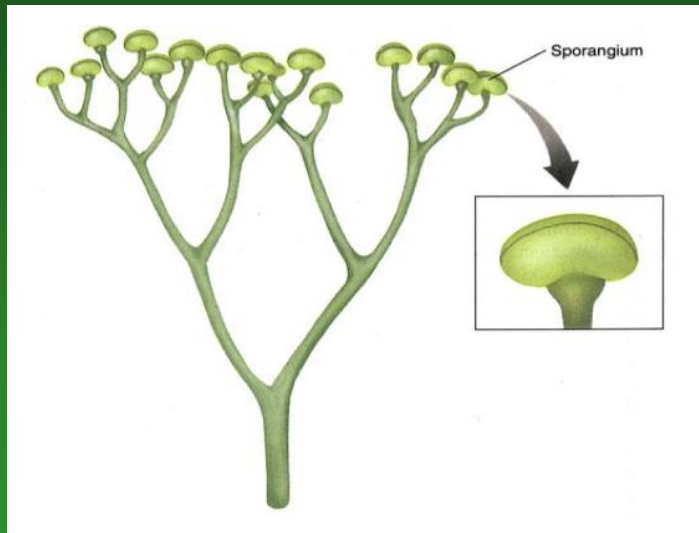
Obr. 5 *Cooksonia bohemica* Schweitzer, holotyp, č. JE-Sch0260A

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



oddělení *Zosterophyllophyta*

Spodnovevonský 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 (enafily)



oddělení *Zosterophyllophyta*

Listy (mikrofyly) s 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

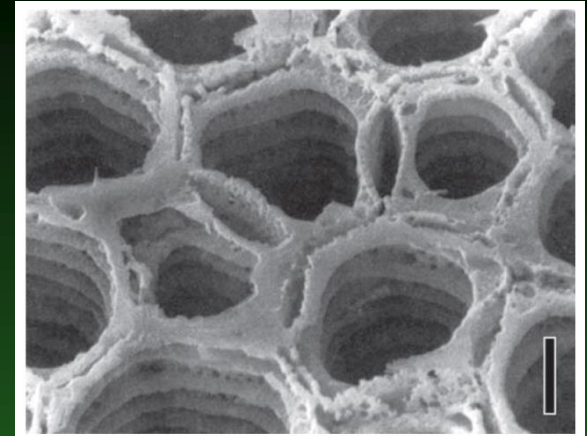
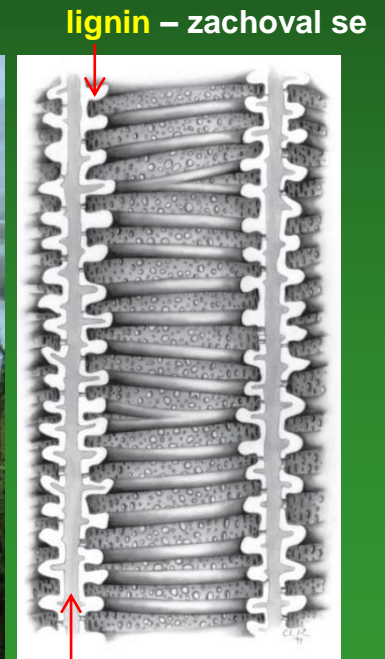


FIGURE 8.2 Oblique view of *Gosslingia breconensis* conducting elements (Devonian). Bar = 10µm. (From Edwards and Kenrick, 1988a.)



Asteroxylon mackei



Vodivé elementy sporofytu – aktinostélé

= jeden koncentrický cévní svazek v tenkém stonku

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

floem – mezi paprsky xylemu



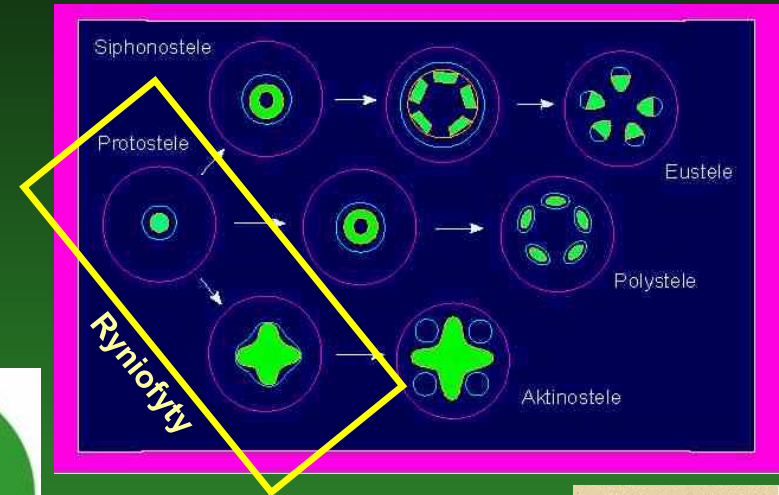
xylem

floem

hypodermální
sterom =
„sklerenchym“

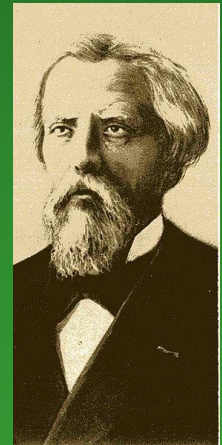
Stelární teorie

- naznačuje evoluci vodivých svazků z ryniofytního protostélé



Philippe Édouard
Léon Van Tieghem

1839 – 1914



Příčný řez aktinostelickým telomem rodu *Asteroxylon*

Diferenciace primárního xylemu ve sporofytu – exarchní

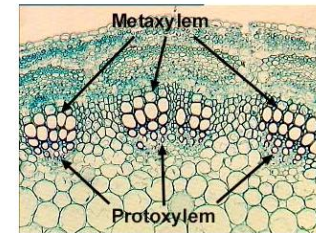
= starší elementy (protoxylem) zůstávají
na vnějších koncích xylemových
„paprsků“, zatímco mladší elementy
(metaxylem) se vytvářejí dovnitř
(centripetálně)

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

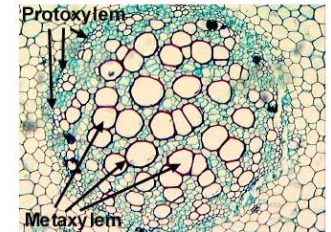
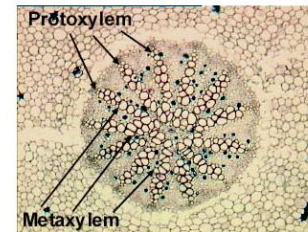
Xylem Development

by Andrew Wagner Spring
2000

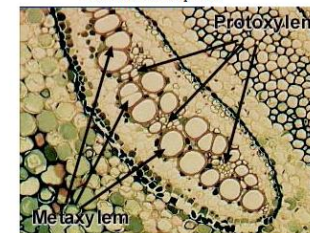
Endarch Development



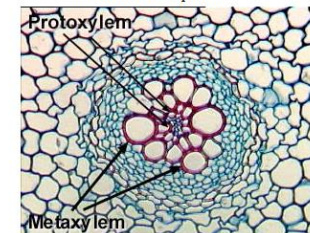
Exarch Development



Mesarch Development



Centrach Development

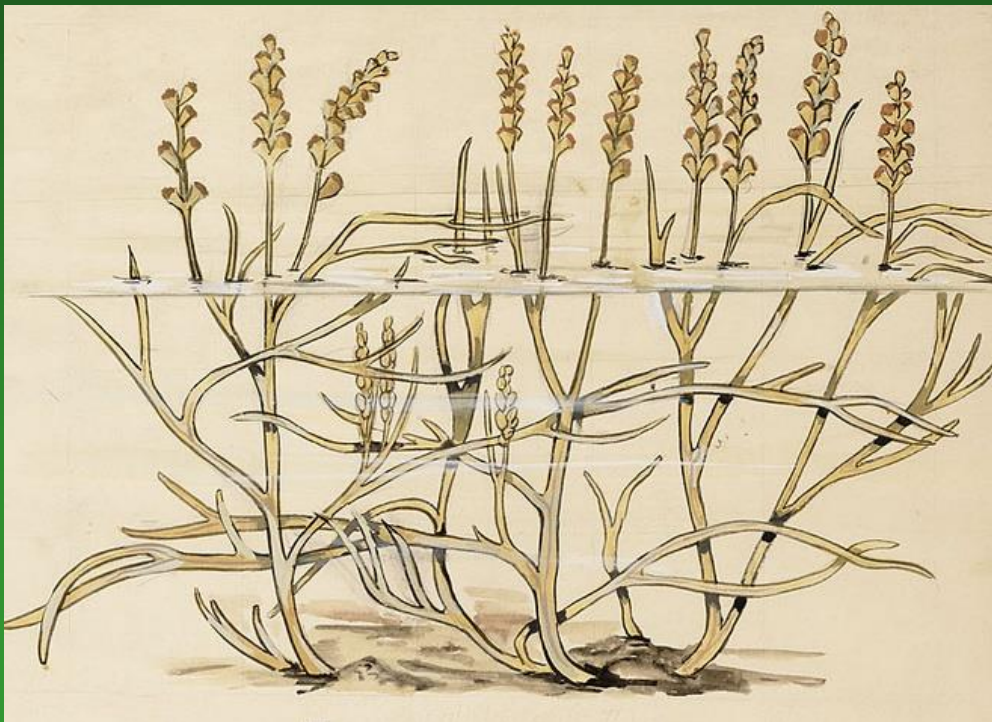


Zosterophyllum rhenanum

Vodní, do 0,5 m vys,

Oddenky v bahně (? kořeny)

Ledvinitá sporangia v terminálních klasech na koncích plodných větví nad hladinou



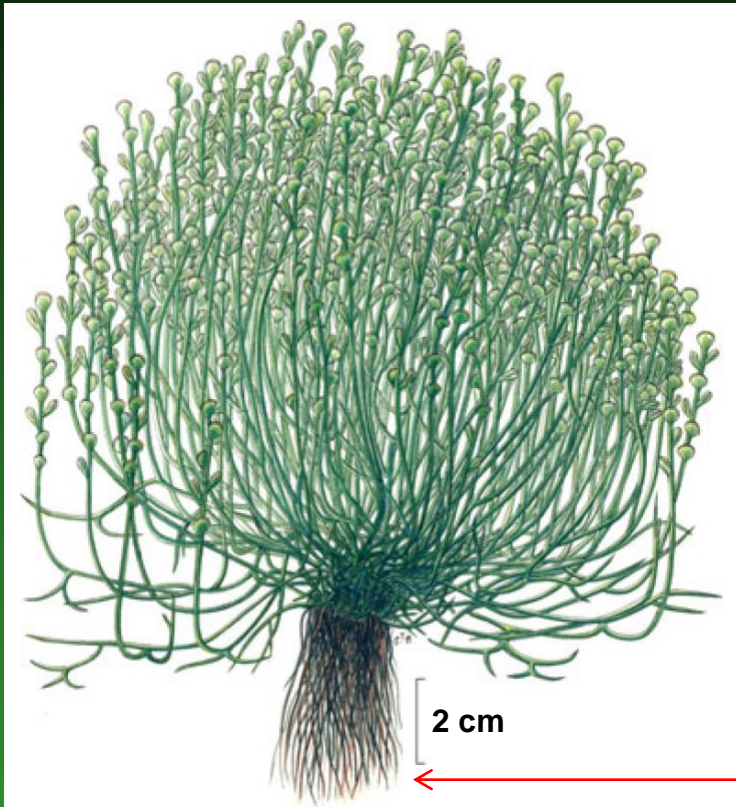
Telomy zčásti hladké, zčásti pokryté bradavčitými výchlípeninami (enafly)

Zosterophyllum rhenanum

Gametofyt = hermafroditní *Sciadophyton steinmannii* s oboupohlavnými receptákuly



Zosterophyllum shengfengense – první rostlina s 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

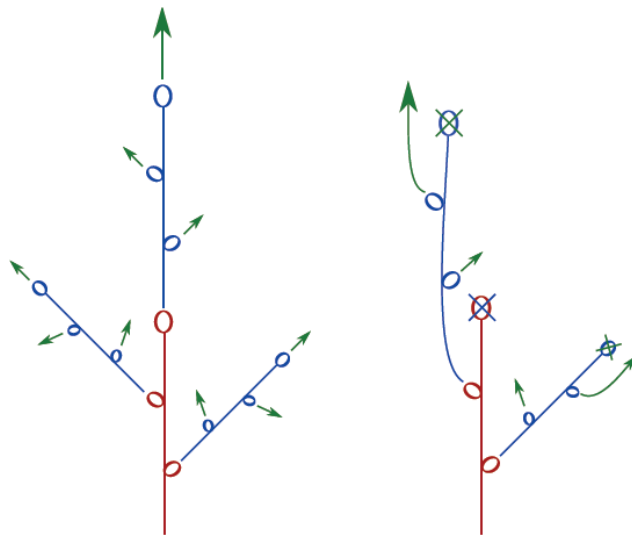


Figure 7.5: Monopodial (left) and sympodial branching. First, second and third years of growth are red, blue and green, respectively.



Asteroxylon

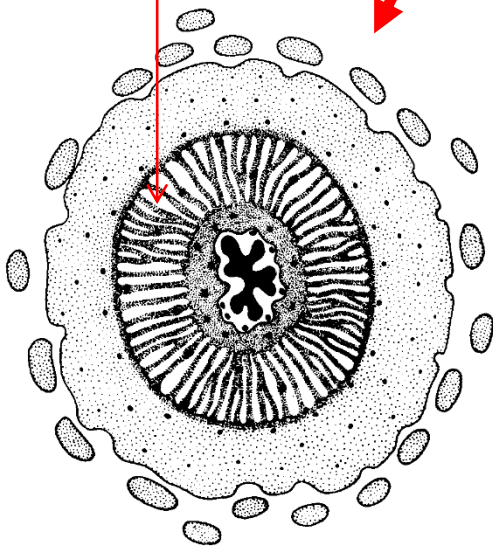
© DK 2012 www.jrhdigital.com

Asteroxylon mackei

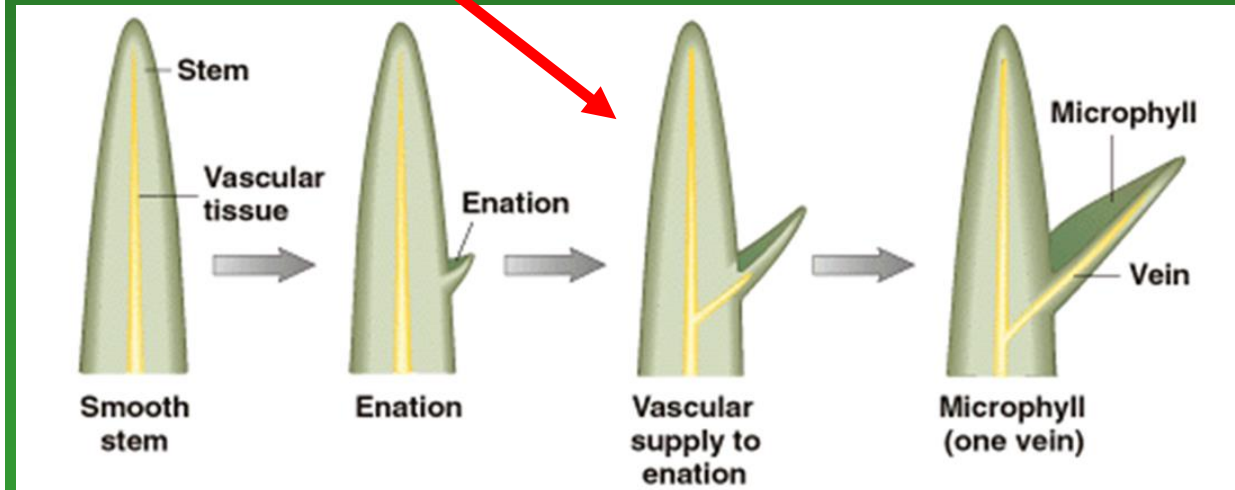
„Listy“ bezcévné = až 5 mm dl. – s průduchy

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

aerenchymatické
dutiny pod
endodermis



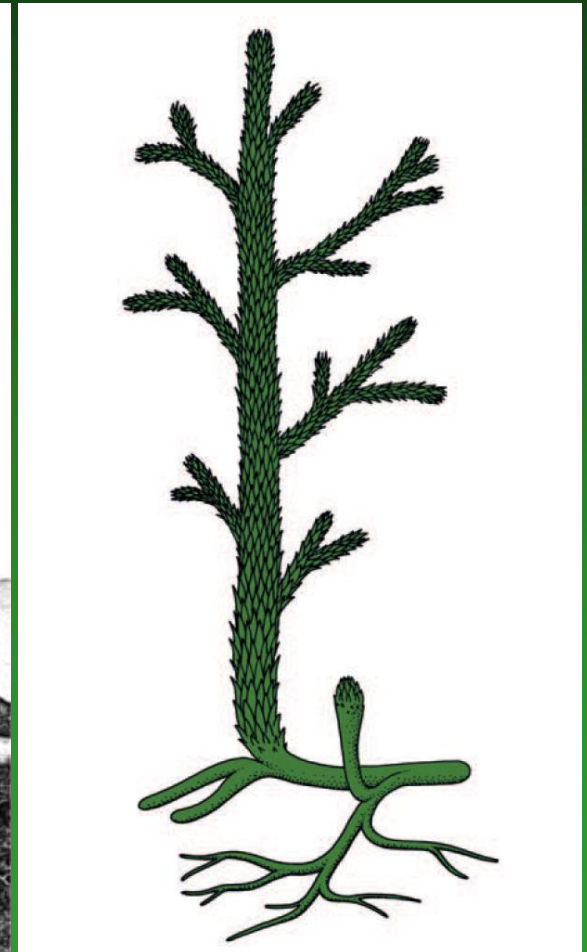
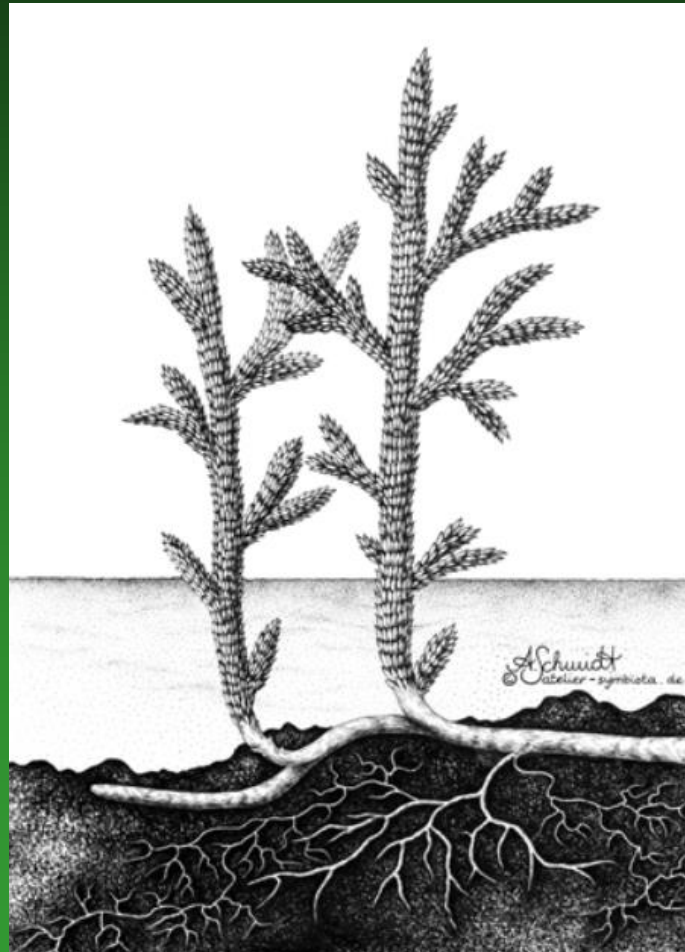
Hypotetická evoluce
mikrofylního listu



Asteroxylon mackei

Oddenek s protostélé

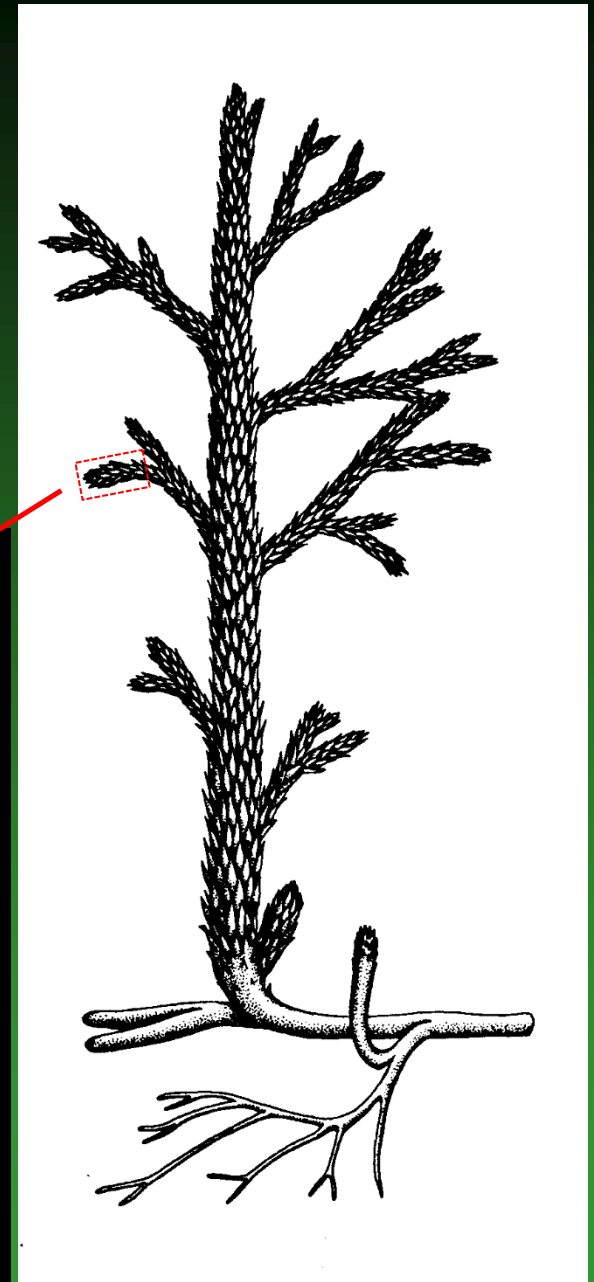
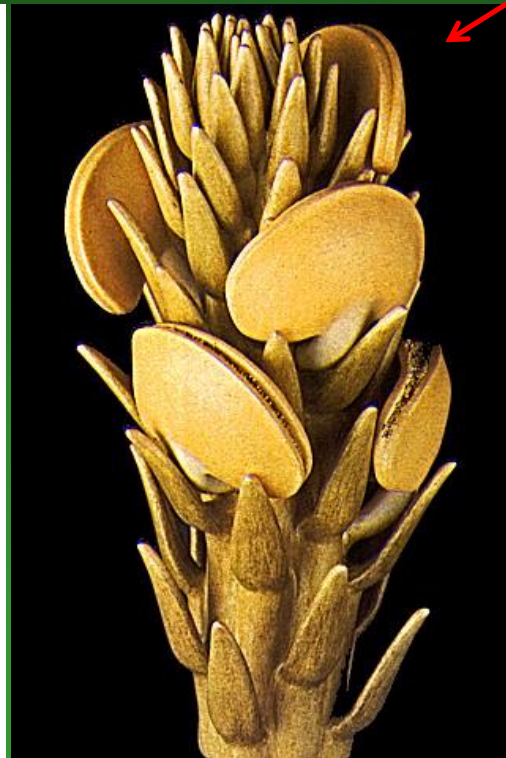
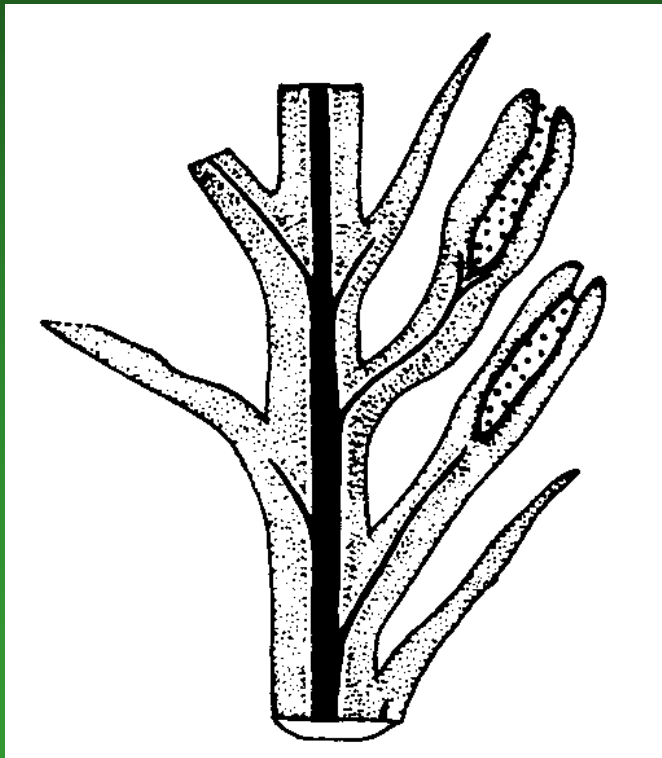
Vidličnatě větvené „kořeny“ (přechody mezi kořeny a oddenky) – adventivně z oddenku



Asteroxylon mackei

Sporangia ledvinitá – až 7 mm dl.

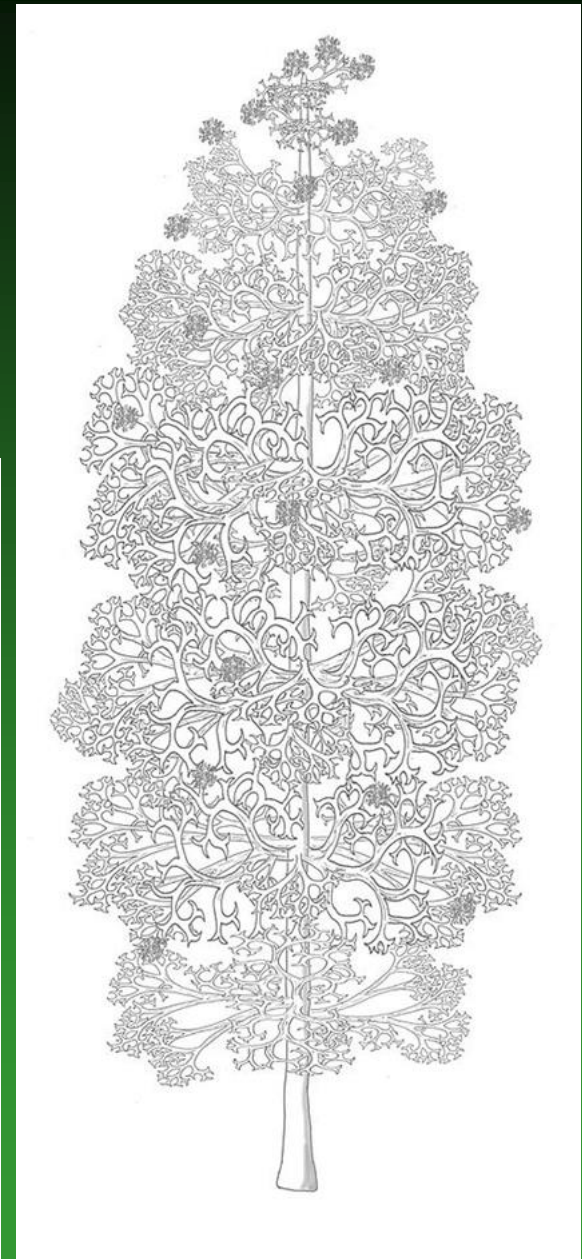
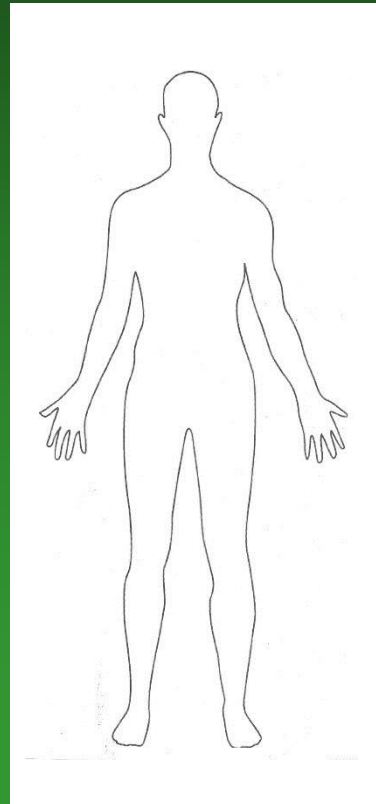
- krátce stopečkatá, stopky s cévním svazkem,
- vyrůstají mezi enafyly na koncích větví, ne v paždí enafylů jako u plavuní.



oddělení *Trimerophyta*

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

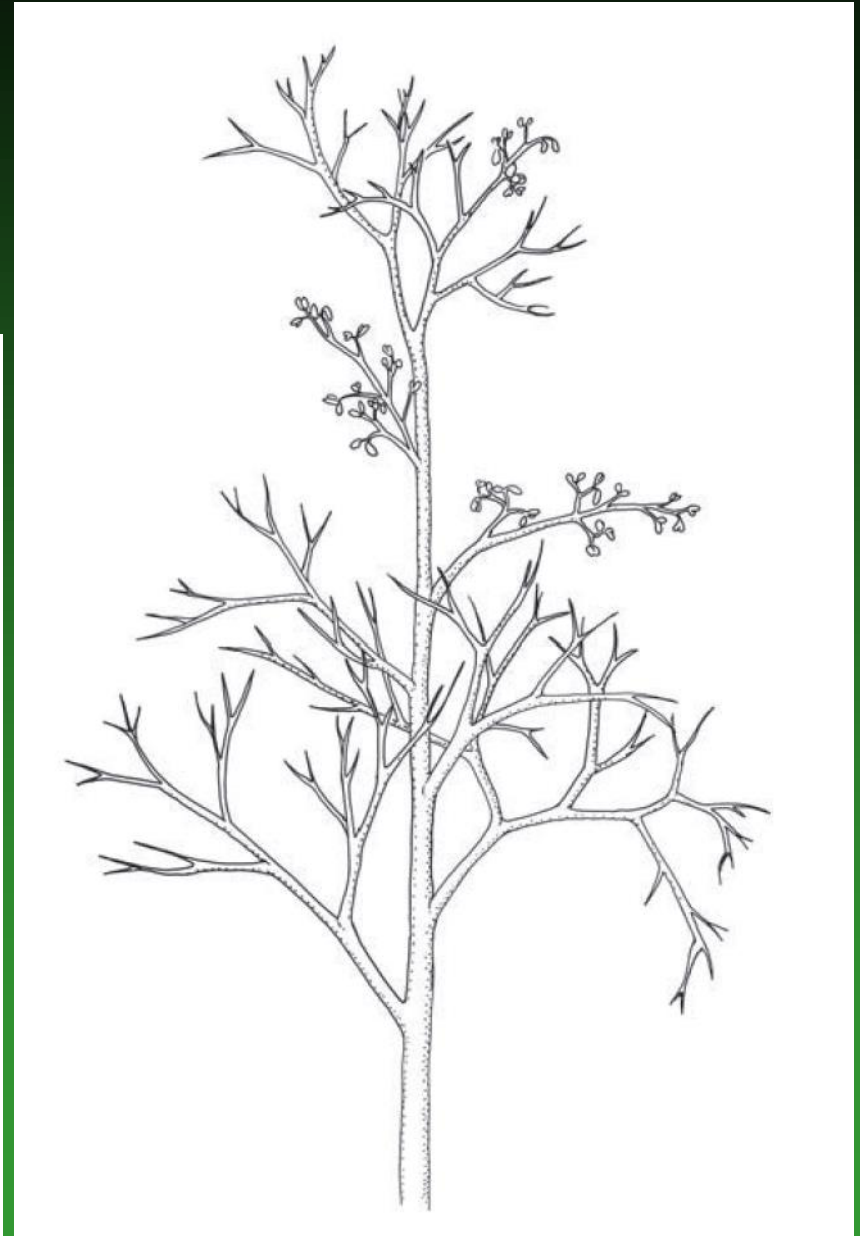
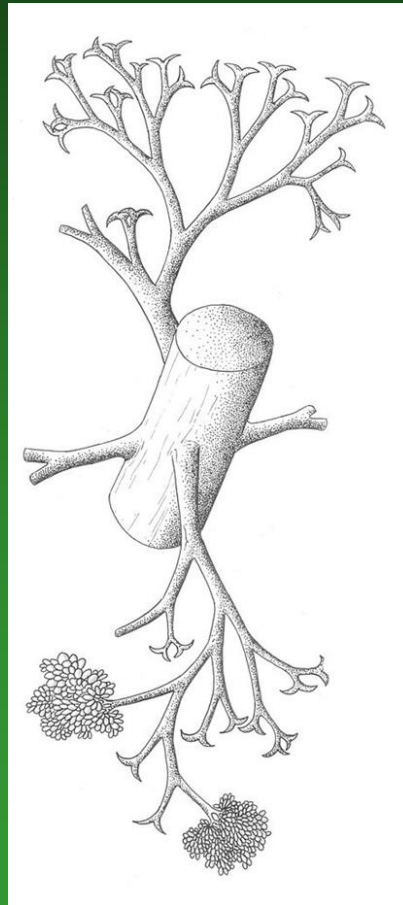
výška - několik cm až 3 m (*Pertica*),



oddělení *Trimerophyta*

hlavní stonek - větvený monopodiálně,
silnější než boční větve

boční větve někdy ve spirále, mají
determinovaný růst



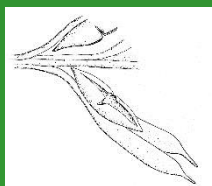
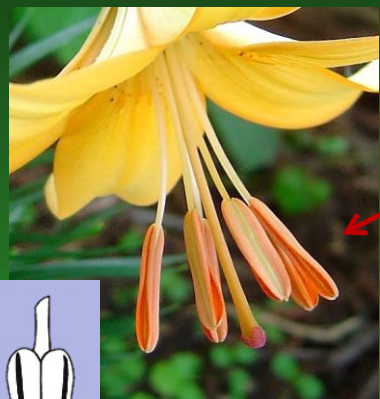
oddělení *Trimerophyta*

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



oddělení *Trimerophyta*

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



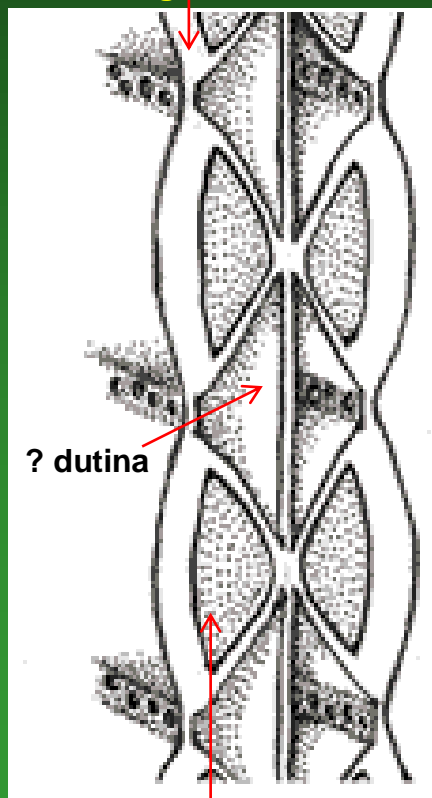
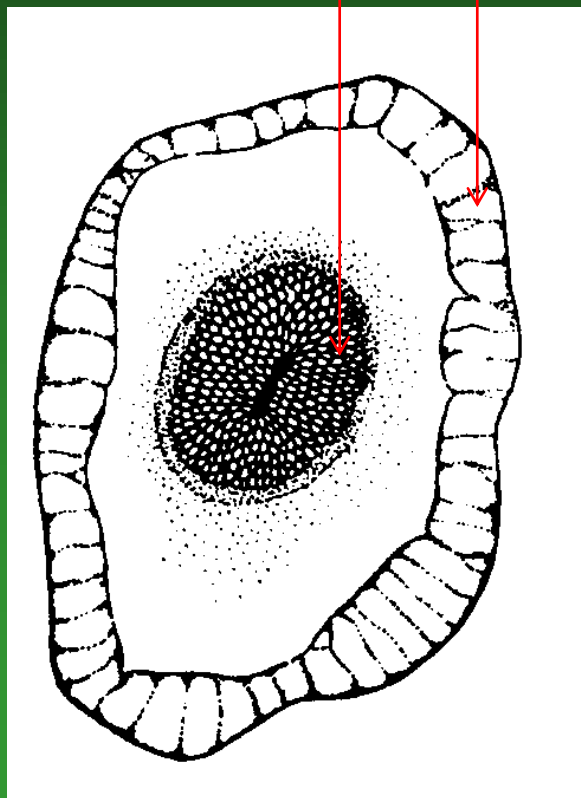
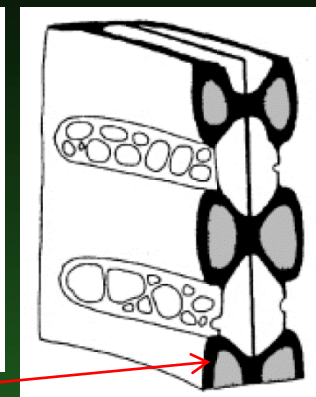
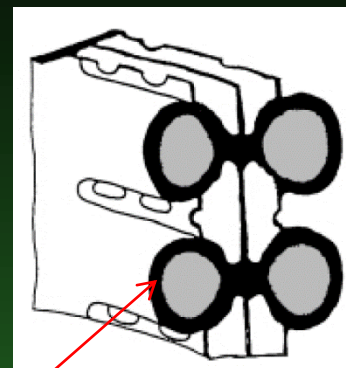
oddělení *Trimerophyta*

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

střední válec - **protostélé**

aerenchymatické dutiny pod endodermis

lignin – zachoval se



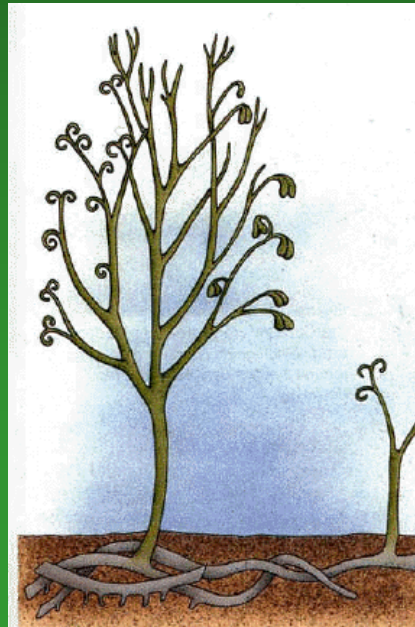
celulóza – chybí (před fosilizací ji bakterie rozložily?)

oddělení *Trimerophyta*

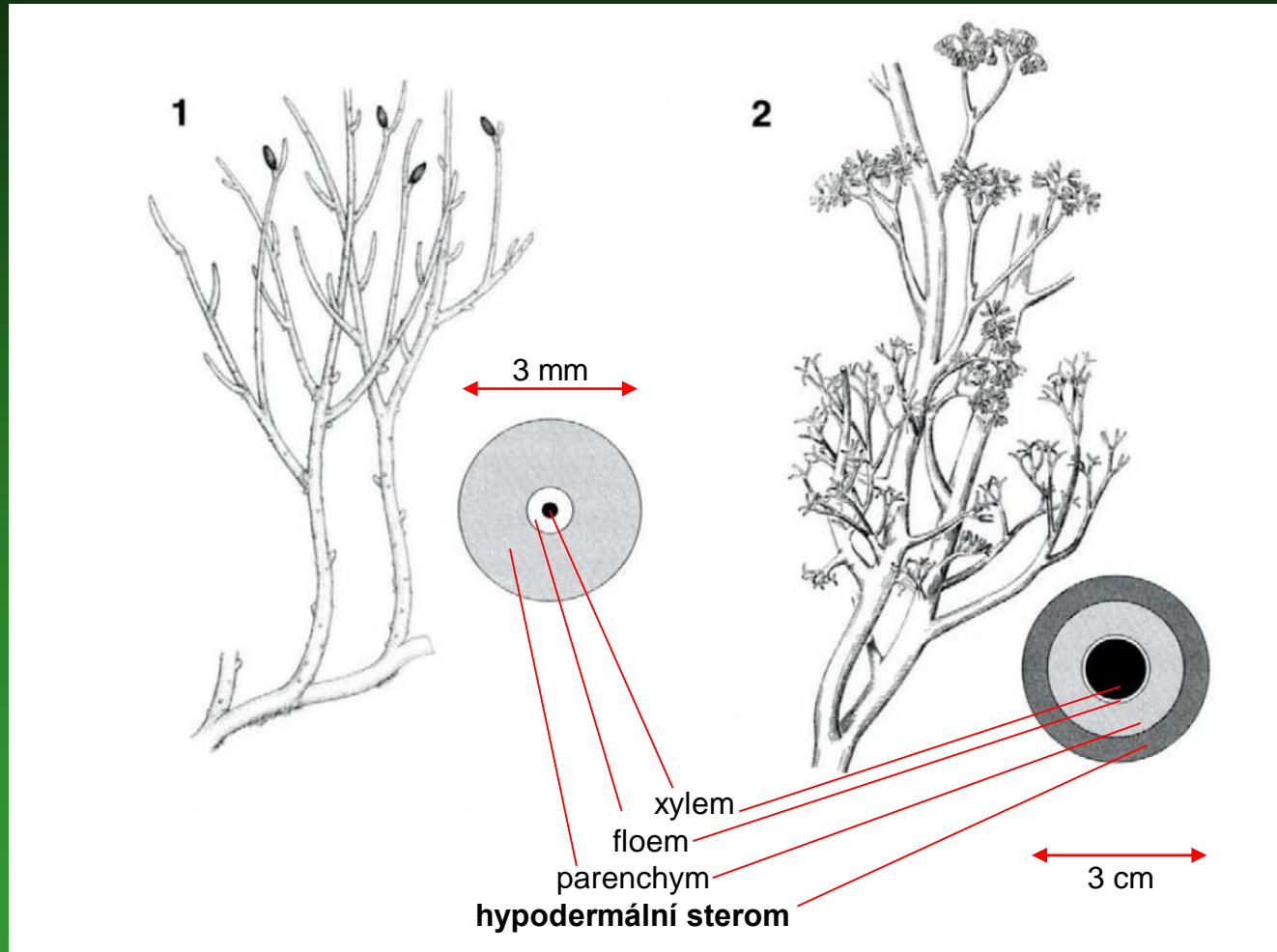
strukturní přechody mezi oddenkem a kořenem

- pozitivně geotropicky orientované
- adventivně vyrůstající z oddenku
- vidličnatě větvené

na stonku zahnuté trnovité výrůstky
(? ochrana proti herbivorům)

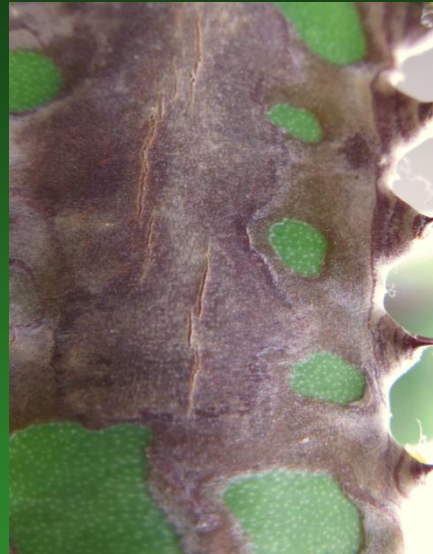


odd. *Trimerophyta* – mechanickou pevnost stonku dodávalo subepidermální sklerenchymatické pletivo (= hypodermální sterom)
ale i mohutnější a výkonnější xylem



Srovnání anatomie stonku primitivních ryniofyt a trimerofyt

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



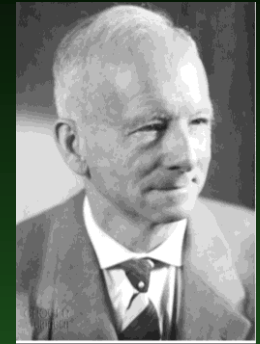
hojivá funkce felogenu u současných sukulentních pryšců



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

Zimmermannova telomová teorie:

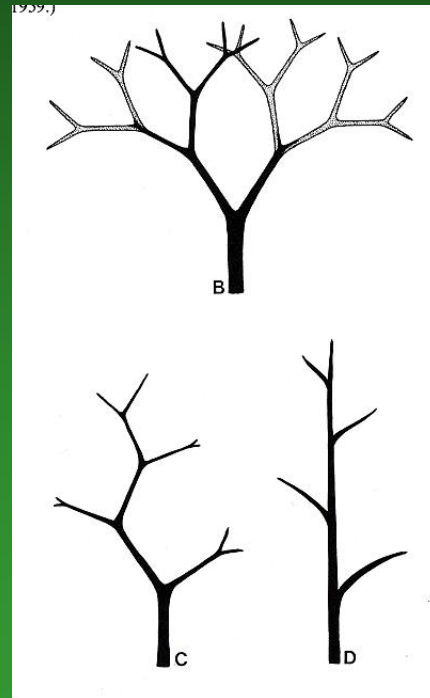
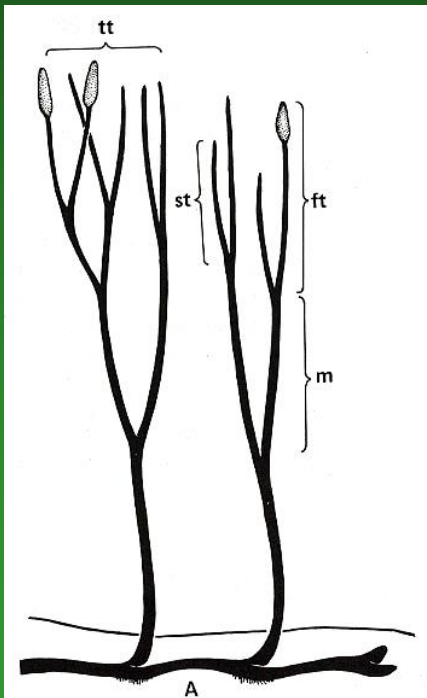
Walter Zimmermann
1892-1980



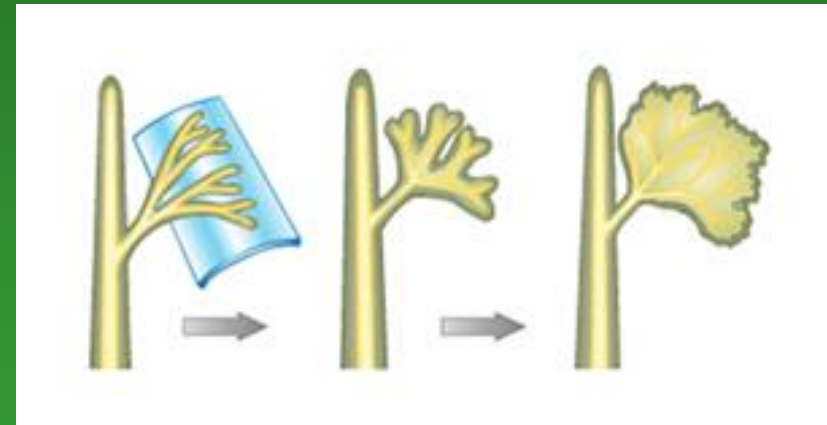
Výchozí morfologická struktura = prostorově vidličnatě větvený telom

Z něj evolučně odvozeny všechny ostatní orgány

Evoluce telomů: převršení → monopodiální stonek



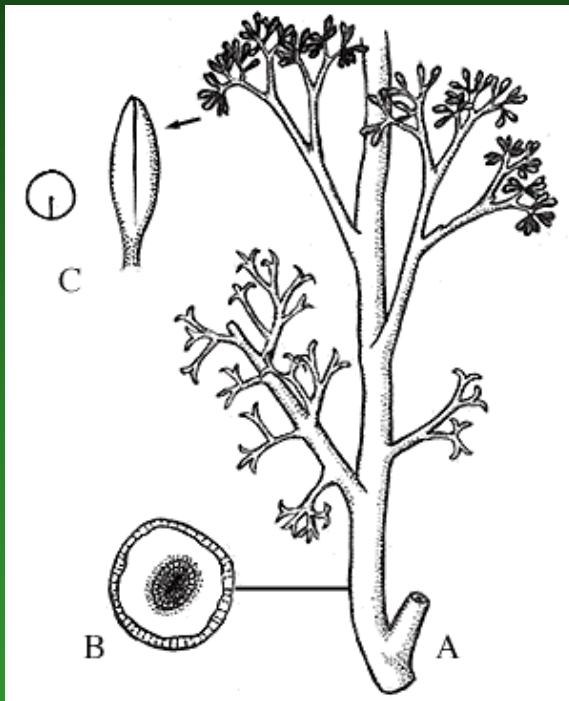
planace + kladofikace + syntelomizace → list



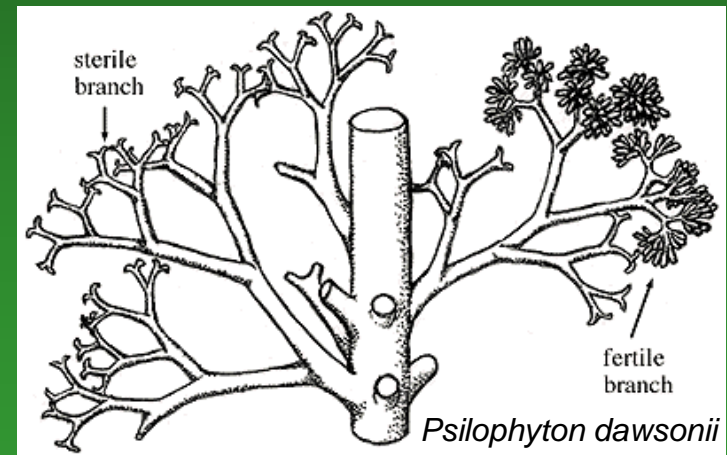
odd. *Trimerophyta*

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

předstupeň megafylů = planační a kladofikační fáze



Pertica quadrifolia



Psilophyton dawsonii