



# Fylogeneze a diverzita vyšších rostlin

## Ryniofyty

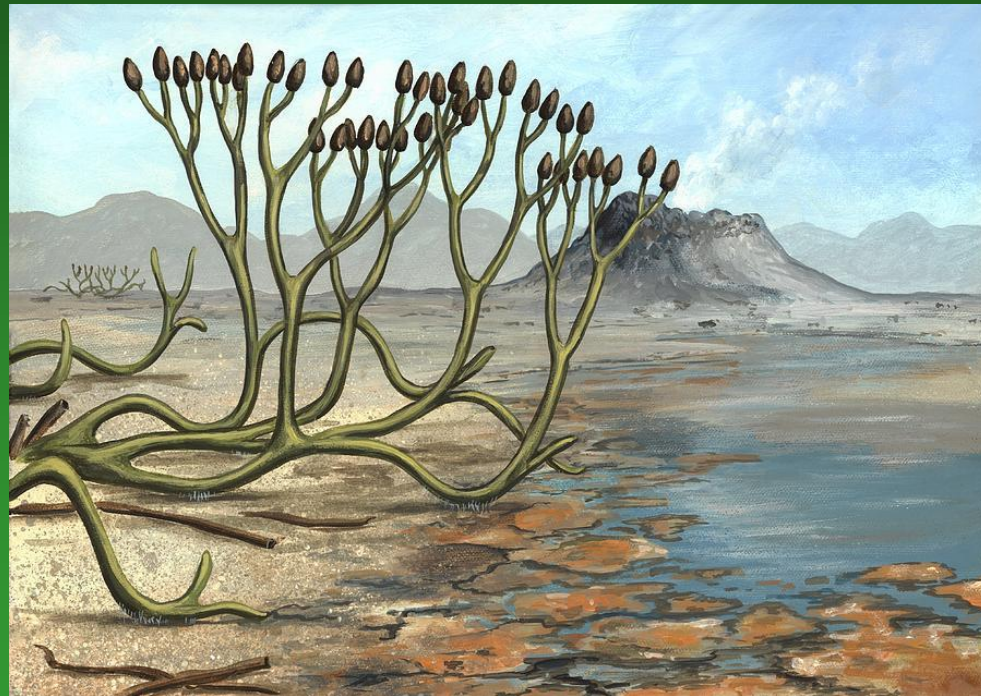
Petr Bureš



INVESTICE DO ROZVOJE VZDĚLÁVÁNÍ

# Ryniofyty

## primitivní cévnaté rostliny



# Ryniofyty

## primitivní cévnaté rostliny



vesnička Rhynie ve Skotsku

dnes

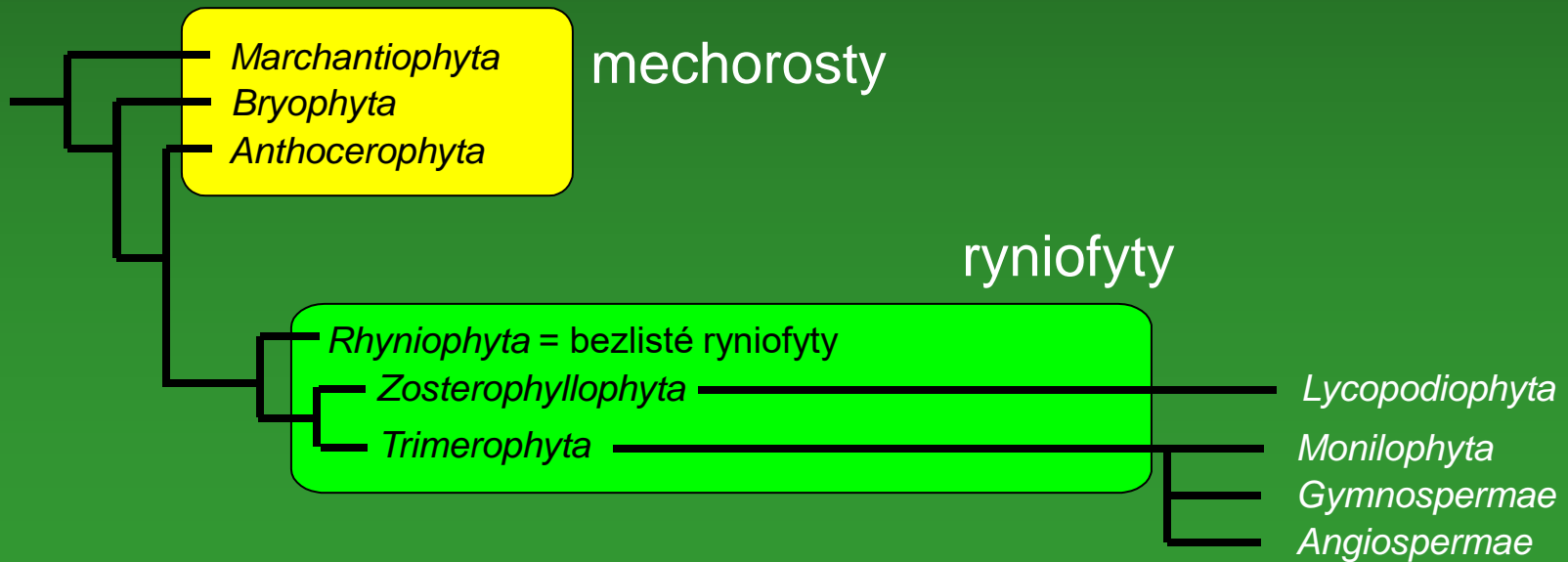




ryniofyty = vývojový stupeň (parafyletická skupina)

Po odštěpení mechorostů

se odštěpily primitivní bezlisté ryniofyty





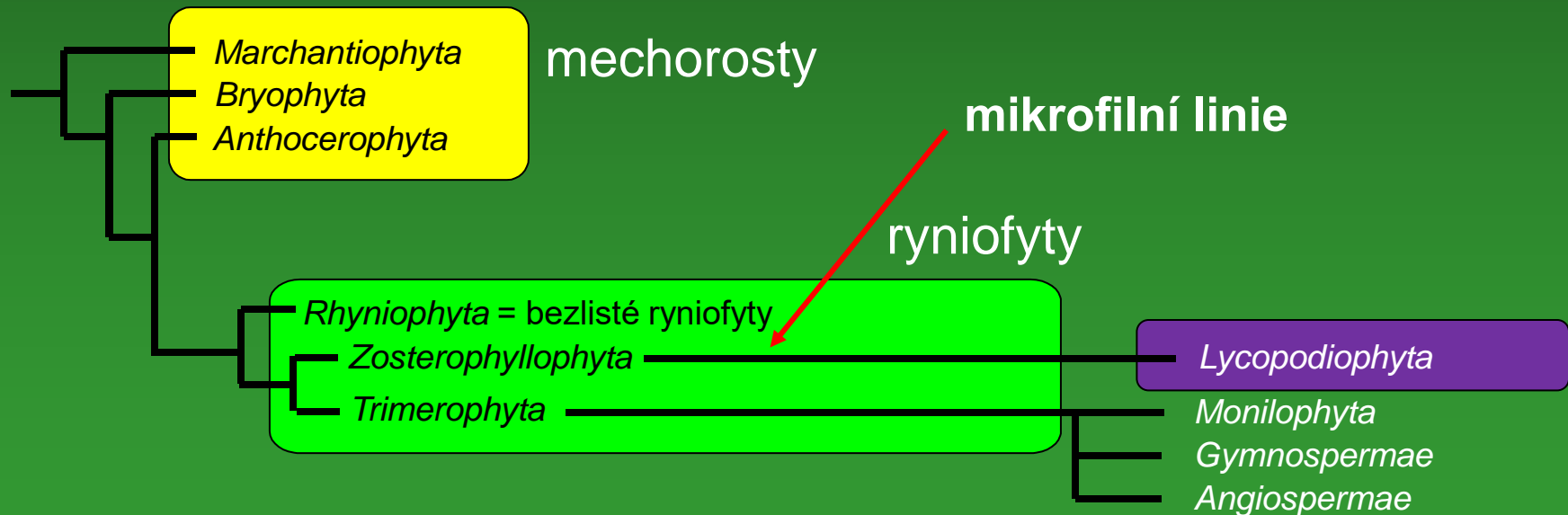
ryniofyty = vývojový stupeň (parafyletická skupina)

Po odštěpení mechorostů

se odštěpily primitivní bezlisté ryniofyty

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

mikrofylní  
megafylní



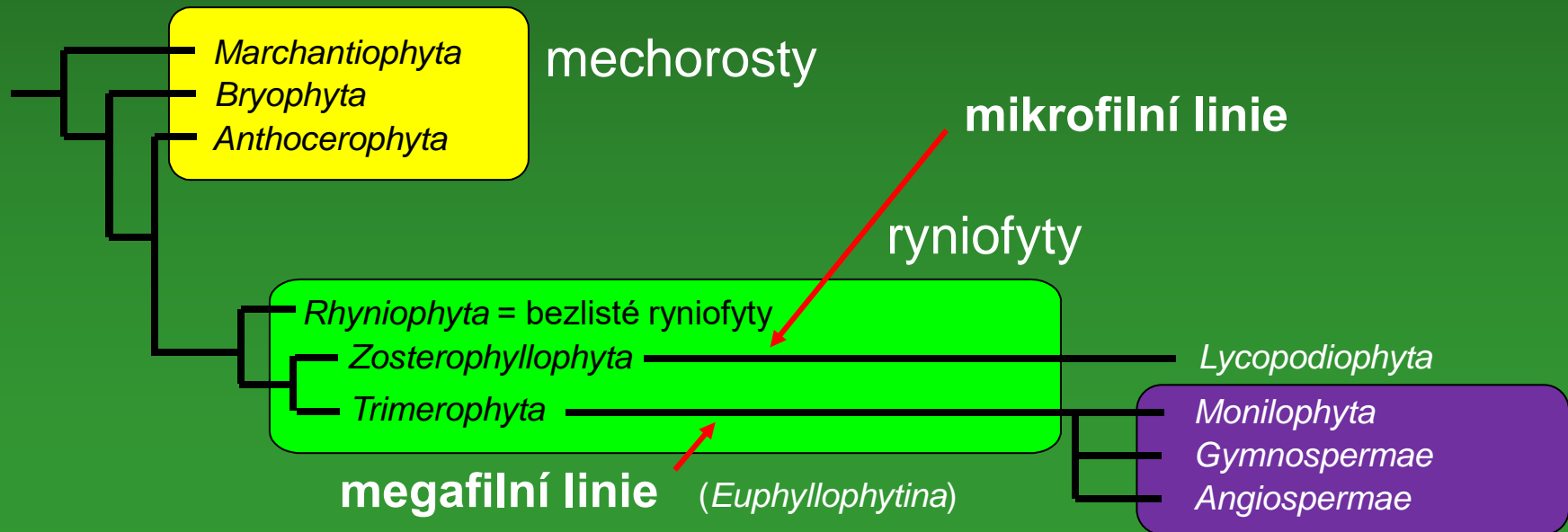
ryniofyty = vývojový stupeň (parafyletická skupina).

Po odštěpení mechorostů

se odštěpily primitivní bezlisté ryniofyty

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

mikrofylní  
megafylní



# *Rhyniophyta*

Drobnější (2–20 cm) bezlisté a bezkořenné výtrusné rostliny = jen větvené stonky

Na plochých bahnitých březích (řek nebo jezer)

|               |   |               |
|---------------|---|---------------|
| svrchní silur | – | střední devon |
| 420 My BC     | – | 390 My BC     |

Evoluční inovace:

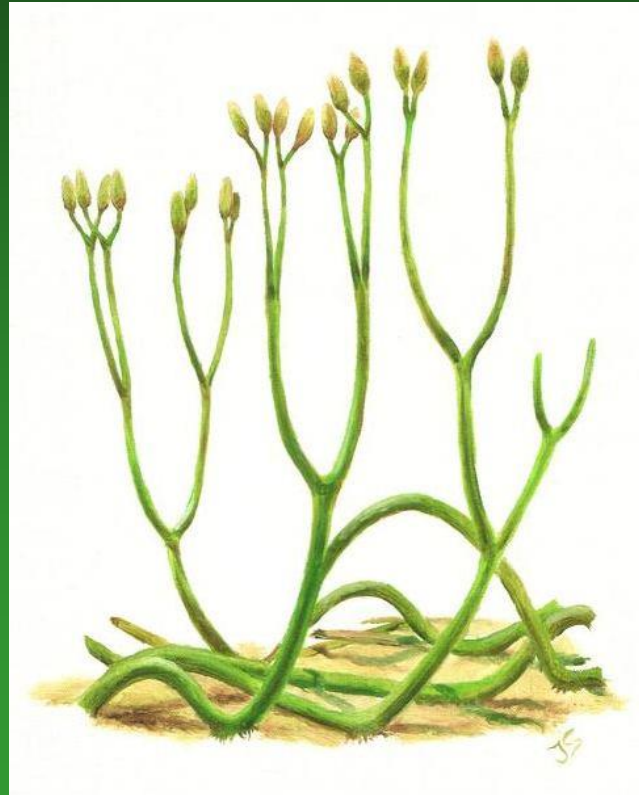
- v životním cyklu dominuje sporofyt
- sporofyt a gametofyt nezávislé
- sporofyt má více sporangií (ne jedno jako mechorosty)
- v xylemu hydroidy nebo vyztužené tracheidy





# Sporofyt – telomy

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



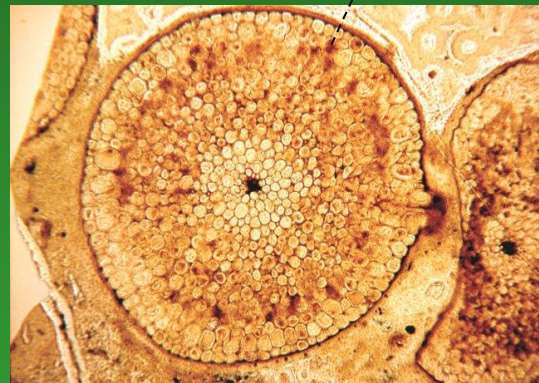
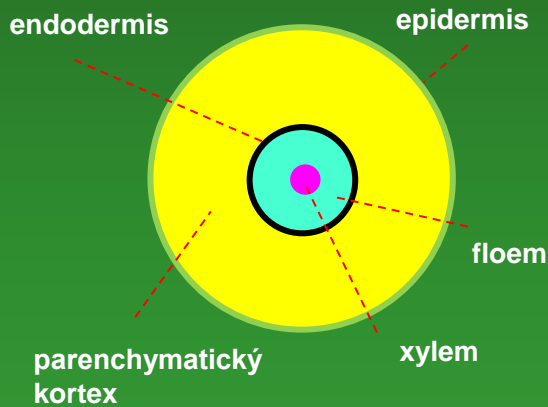
# Vodivé elementy sporofytu – protostélé

= jeden koncentrický cévní svazek ve středu stonku

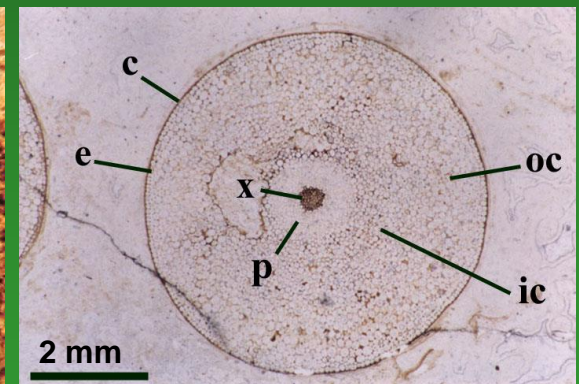
**xylem** (bez dřeně) – uprostřed svazku

**floem** – vně xylemu

Parenchym zpevnován jednotlivými  
stereidami – parenchymatickými  
buňkami se slabě ztlustlou stěnou



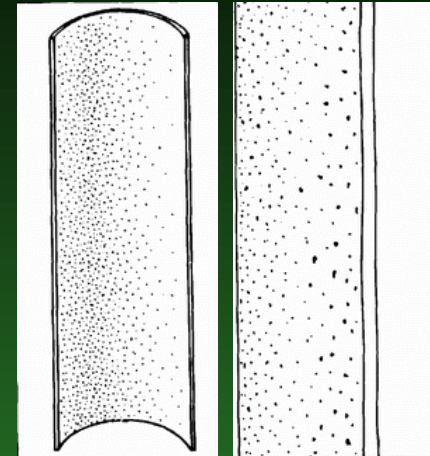
*Rhynia gwynne-vaughanii*



*Aglaophyton major*

# V xylemu neztlustlé tracheidy

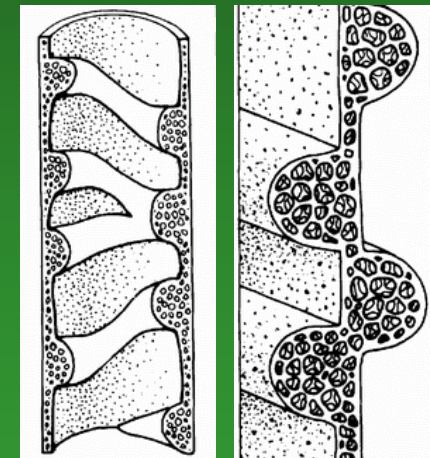
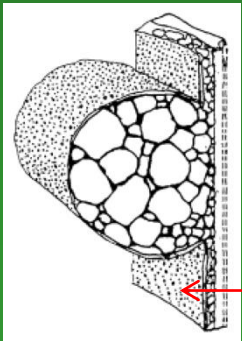
= hydroidy (jako u mechů)



nebo

## Tracheidy S-typu

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





# Protoxylem endarchní

Nejprve tvořený – protoxylem – ve středu  
(= protoxylem endarchní)

Později tvořený – metaxylem – vně  
(= vzniká centrifugálně)

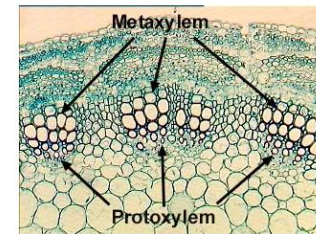
U rymiofyt cévní svazek  
jediný => střed stonku je zároveň i střed  
svazku => endarchní = centrarchní

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

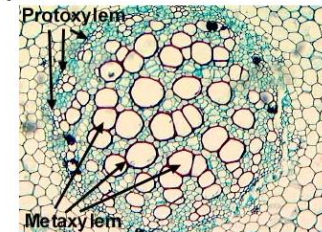
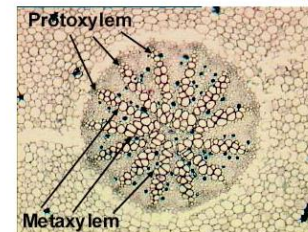
## Xylem Development

by Andrew Wagner Spring  
2000

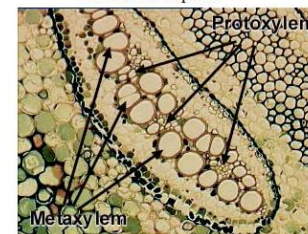
Endarch Development



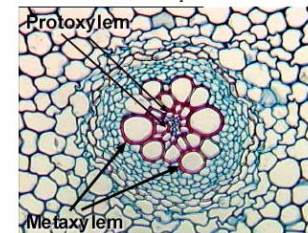
Exarch Development



Mesarch Development



Centrarch Development



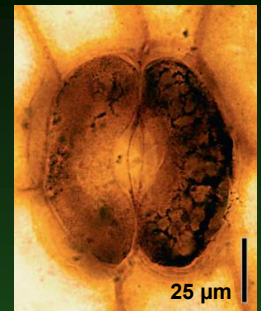
# Epidermis sporofytů – průduchy a kutikula

Na povrchu telomů tenká kutikula

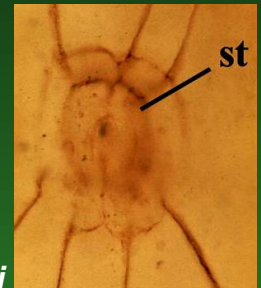
Průduchy až 180 μm dl. – současné rostliny 10–110 μm.

? důsledek vysokého atmosférického CO<sub>2</sub> v siluru a devonu

*Aglaophyton major*

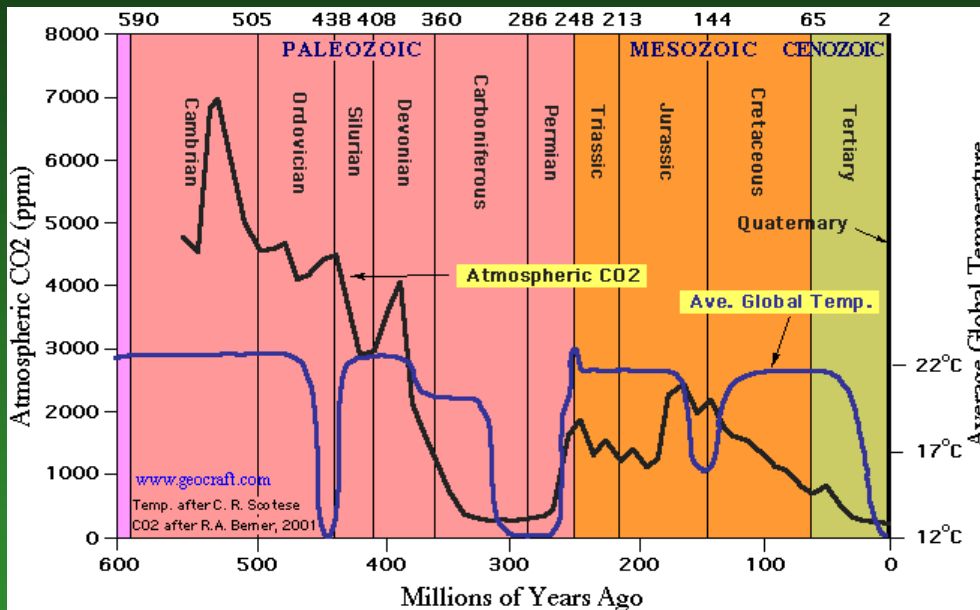
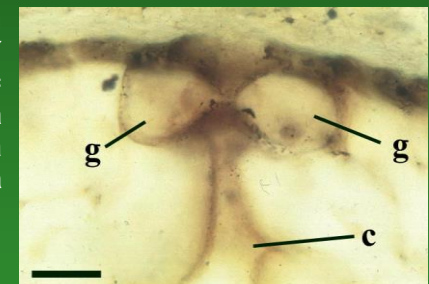


*Horneophyton lignieri*



*Rhynia gwynne-vaughanii*

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

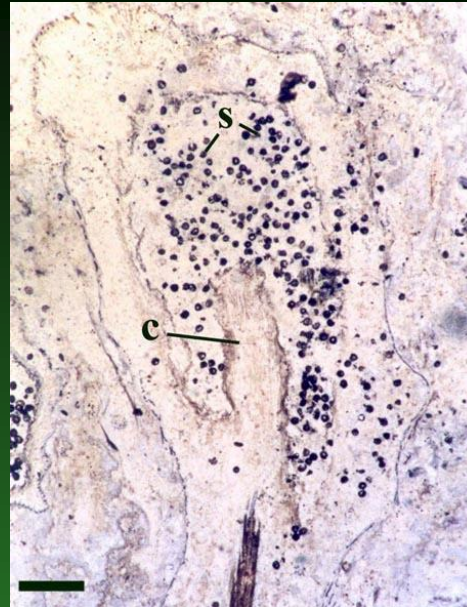


Vstřebávání CO<sub>2</sub> pomalejší než transpirace vody / velké průduchy hůře regulovatelné = hůře hospodaří s vodou – to v siluru a devonu nevadilo

Následný devonsko-karbonský pokles atmosférického CO<sub>2</sub> rozběhl evoluci vodivých pletiv kompenzujících ztráty vody

# Sporangia

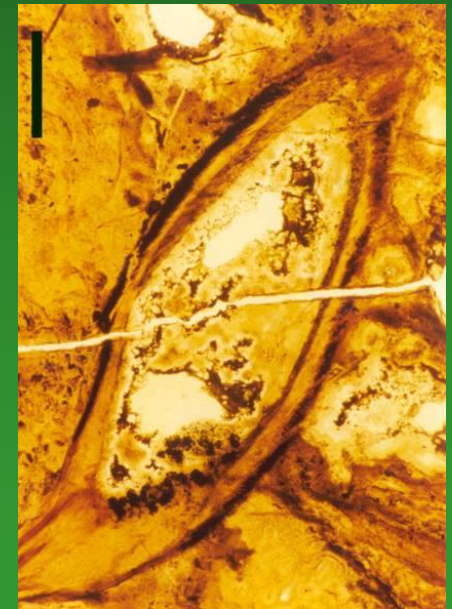
- stěna má více vrstev buněk (= sporangia eusporangiátní, = tlustostěnná)
- izosporická
- někdy uvnitř sloupek (columella)
- **ne**mají žádnou dehiscenci = ztenčeninu, otvírají se rozpadem stěny, vzácně terminálním otvorem



*Horneophyton lignieri*, c = columella



*Nothia aphylla*



*Aglaophyton major*

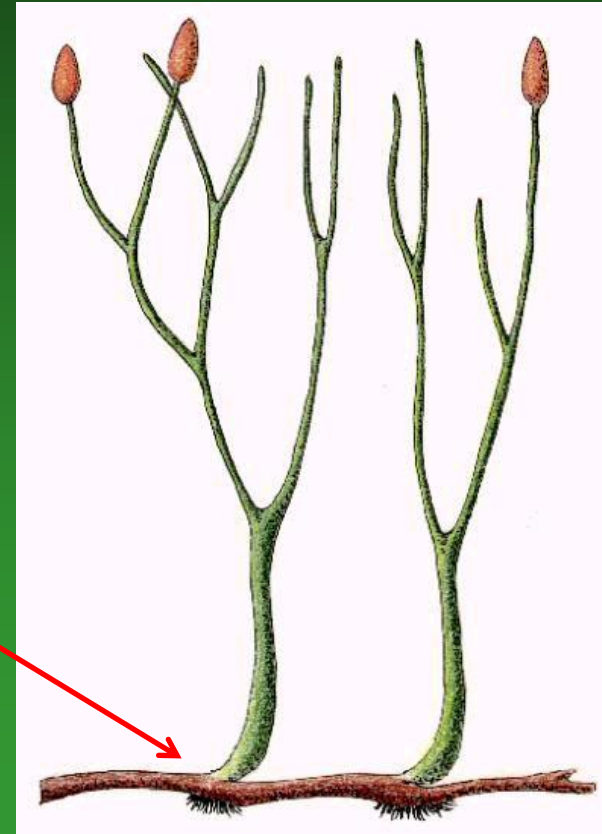
Tlustostěnná sporangia (eusporangia) mají všechny výtrusné cévnaté rostliny, kromě odvozených kapradin. Eusporangiátní jsou i mechorosty.

Terminální sporangia mají ryniofyty jako mechorosty, plavuně je mají na bočních stopkách, kapradin na listech



# Rhizomy = vodorovné (často podzemní) stonky

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



# Endomykorrhiza

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

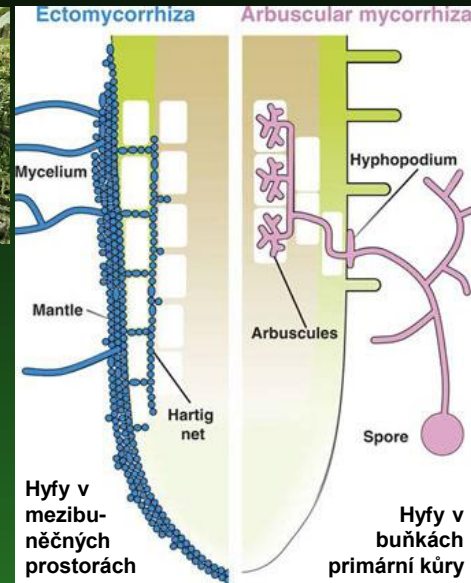
rostlina houbě – uhlíkaté látky  
 houba rostlině – uvolňuje ze substrátu pro rostlinu nepřístupné anorganické živiny

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

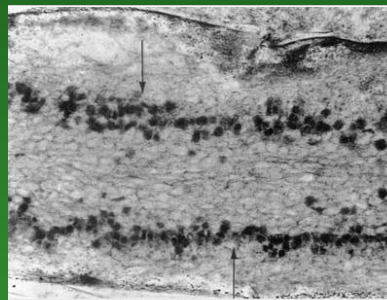
Basidiomycota



Glomeromycota



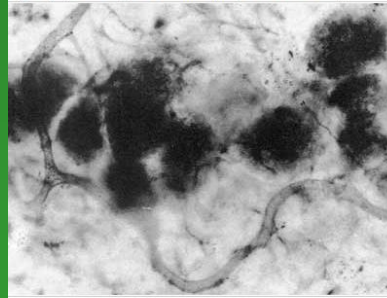
Zjištěna u *Rhynia*,  
*Aglaophyton*,  
*Horneophyton* – u všech, kde se zachovaly podzemní části. Výjimečně zjištěna i v gametofytech (*Lyonophyton rhyniensis*) tedy obdobně jako u hlevíků a játrovek



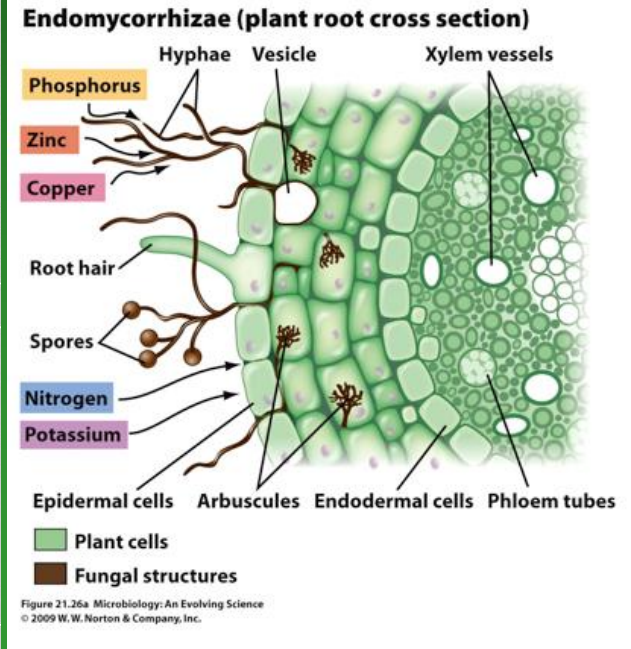
400 MY old fossil mycorrhiza-like association in *Aglaophyton major* rhizome (Taylor et al. 1995).



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

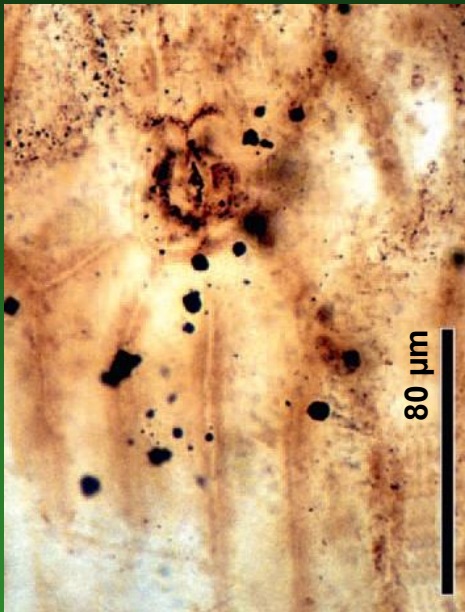


Arbuscule-like structures in *Aglaophyton major* major rhizome (Taylor et al. 1995).

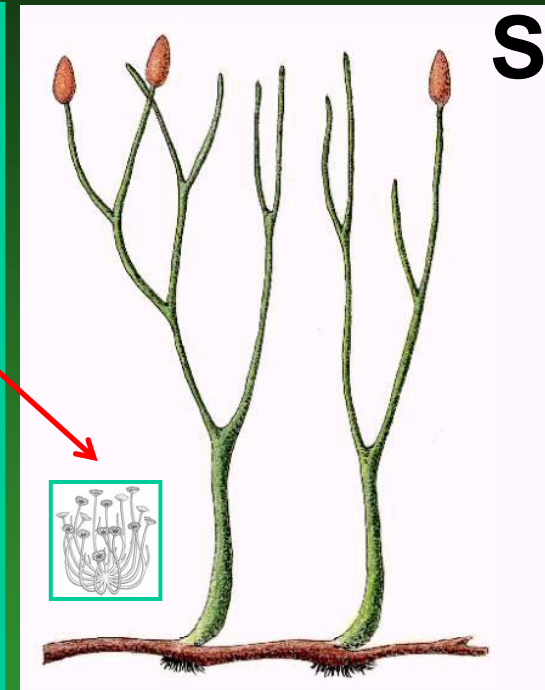
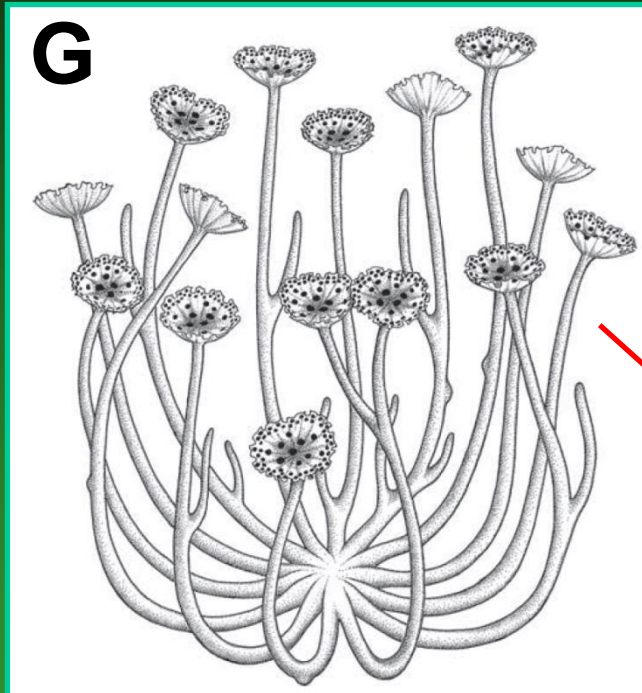




**Gametofyt** – drobný, zelený, hvězdicovitě a vidičnatě větvený - s terčovitými receptákuly (gametantiofory) – podobnými jako má játrovka *Marchantia polymorpha*  
 Oproti sporofytu řádově menší, ale měl hydroidní vodivý systém – jako mechy



Průduch na gametofytu  
*Lyonophyton rhyniensis*

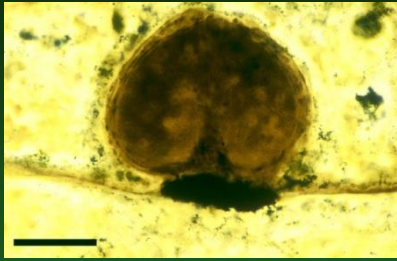


Oproti mechorostům měly gametofyty ryniofytů průduchy (a také kutikulu). Evoluce se v devonu patrně vydala k homoiohydrii gametofytu, ale nedotáhla to!



# Gametofyt – talířovitá receptakula častěji jednopohlavná

– gametofyty jednopohlavné i oboupohlavné

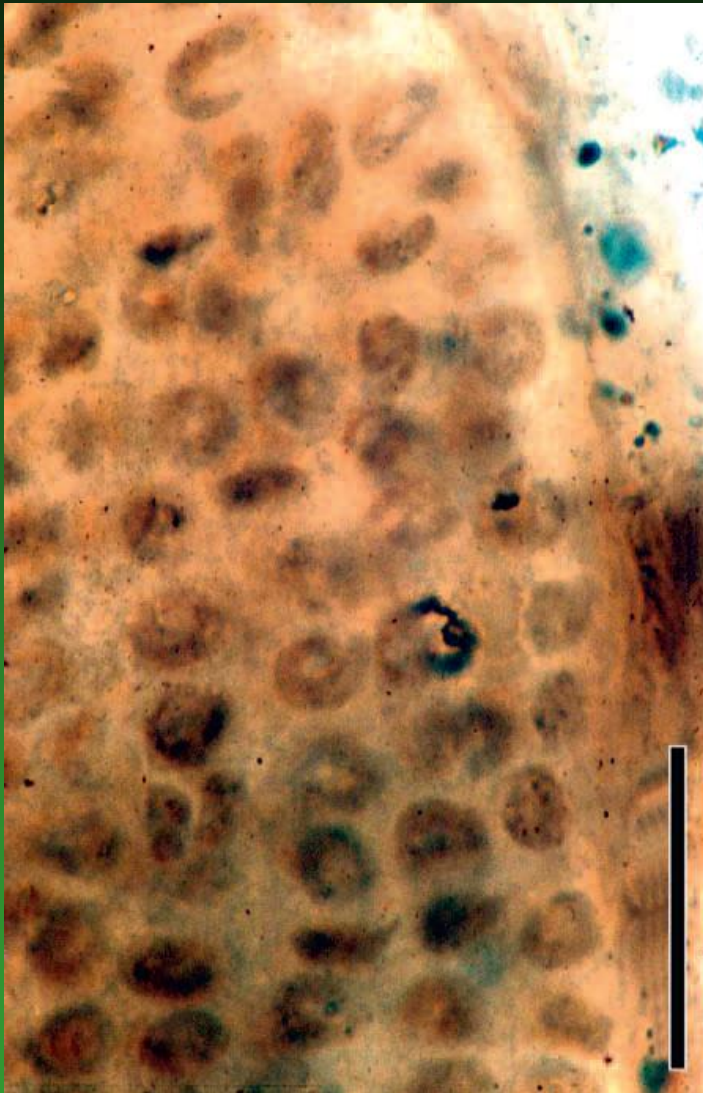


*Lyonophyton rhyniensis* ♂

*Langiophyton mackiei* ♀

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

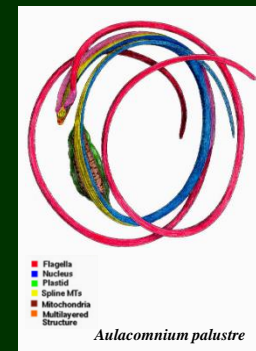
Spirálně stočené spermatozoidy v antheridiu *Lyonophyton rhyniensis*



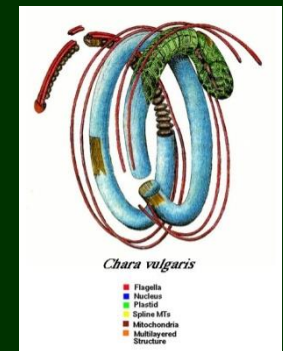
30  
µm

bičičky zřejmě dva (?)

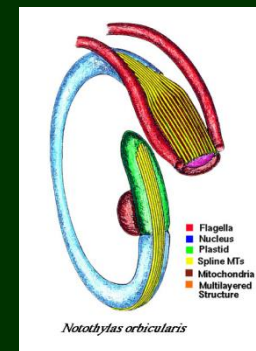
## Spermatozoidy mechorostů a parožnatek



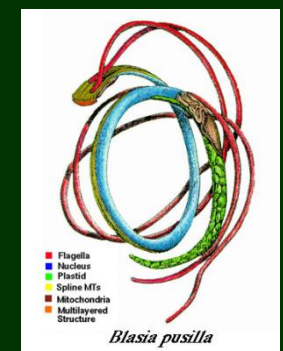
mechy



parožnatky



hlevíky



játrovky

# *Aglaophyton major*

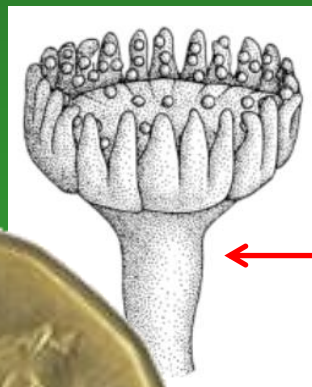
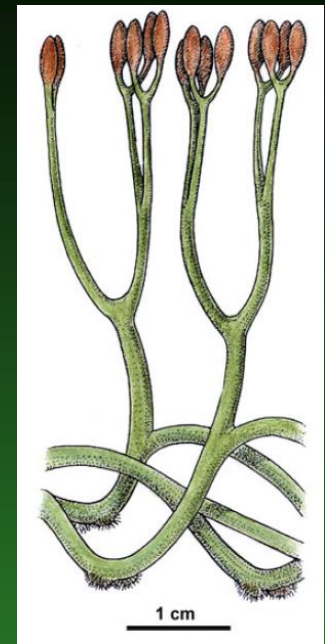
(dříve *Rhynia major*)

devon; sporofyt s telomy do 20 cm, na bázi až 5 mm silnými

Sporangia – elipsoidní, 12x4 mm na všech koncích telomů

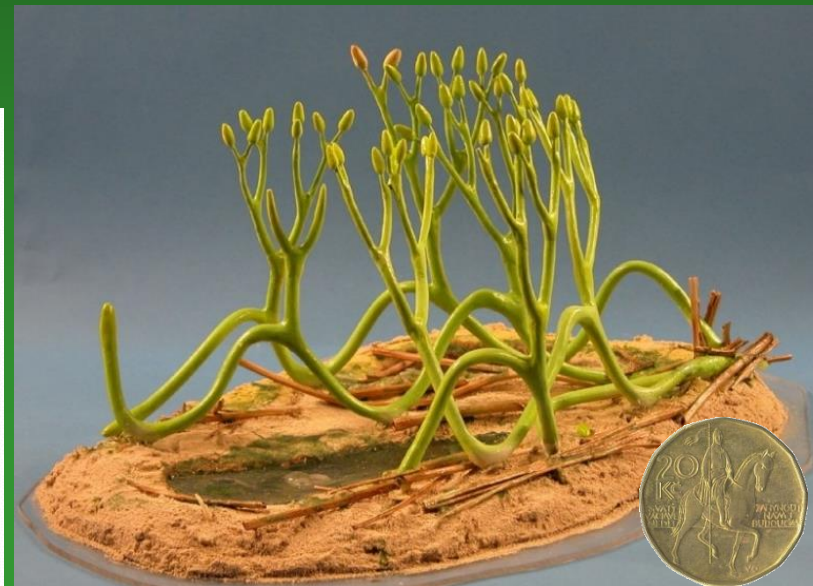
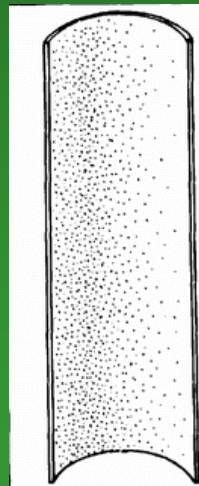
Nadzemní horizontální výběžky v nodech „kořenující“ jednobuněčnými rhizoidy

Tracheidy - bez ztluštěnin, jako hydroidy mechů



samčí gametofyt  
*Lyonophyton rhyniensis*  
antheridiofory  
nevětvené;

samičí gametofyt měl  
archegoniofory  
vidličnatě větvené





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

devon, sporofyt s telomy do 20 cm vys. do 2 mm tl.

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

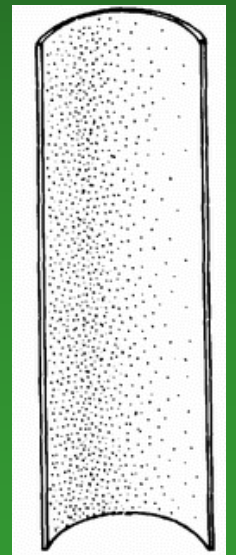
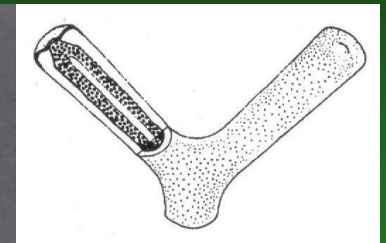
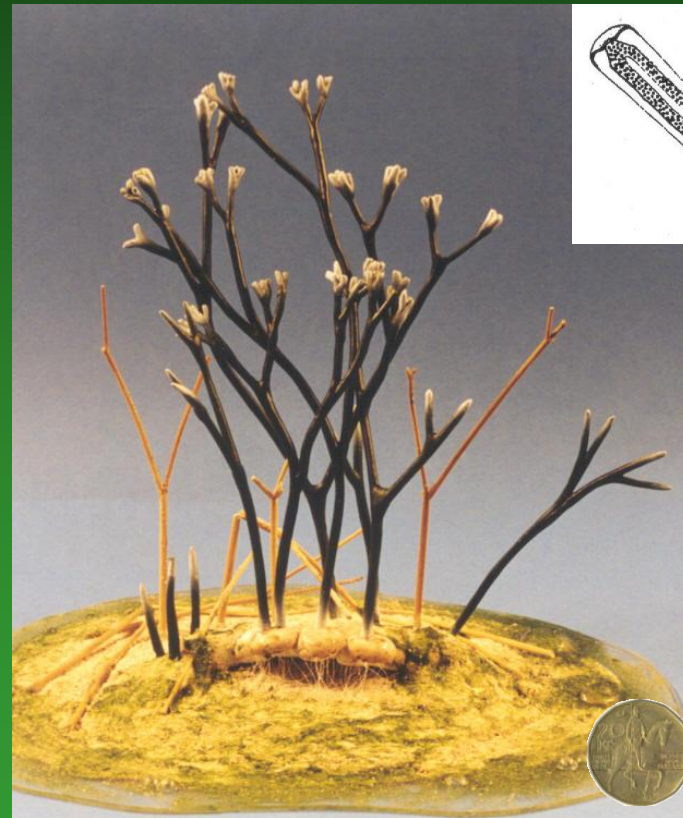
Tracheidy – bez ztlustěnin – jako hydroidy u mechů



## 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

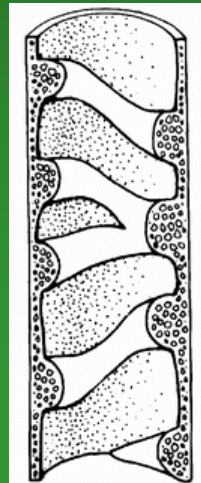
Sporangia – elipsoidní; 3,6 x 2,4 mm

Tracheidy – vyztužené

Emergence uprostřed s otvory –  
? hydatody nebo sekreční žlázky

? 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

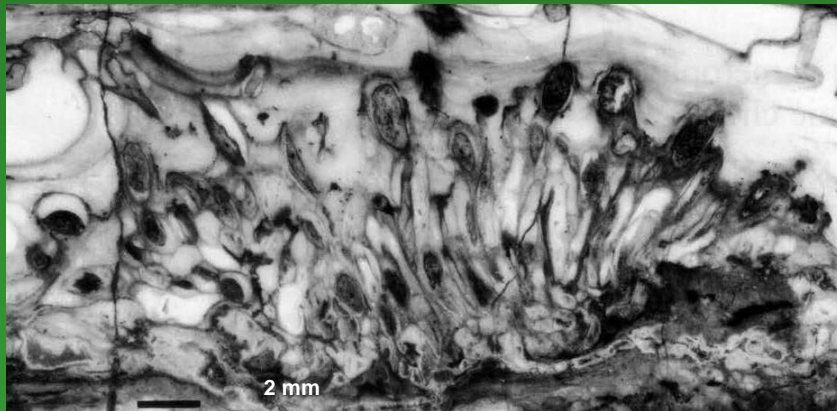
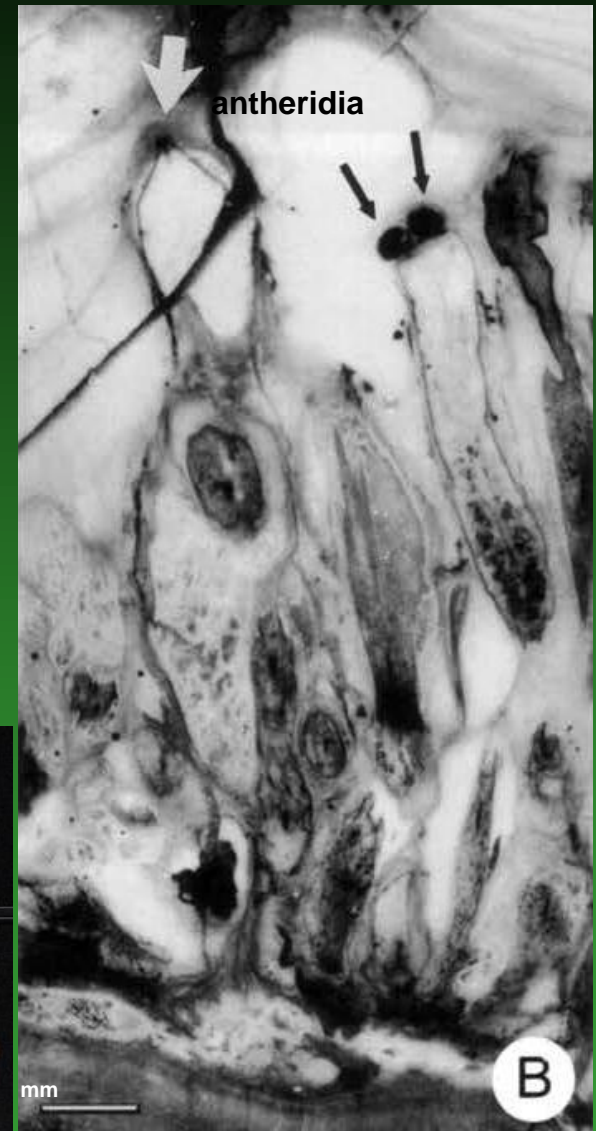
## *Remyophyton delicatum*

1–2 cm vys., dvoudomý. xylem – s vyztuženými tracheidami. Ze střední kulovité části hvězdicovitě vyrůstá až 200 tenkých nevětvených gametangioforů;

Samčí kyjovité antheridiofory s několika stopkatými kulovitými antheridii

Samičí nevětvené silnější lodyžky s jednotlivými zanořenými archegonii

archegonium



*Remyophyton delicatum* – skupinka samčích a samičích gametofytů

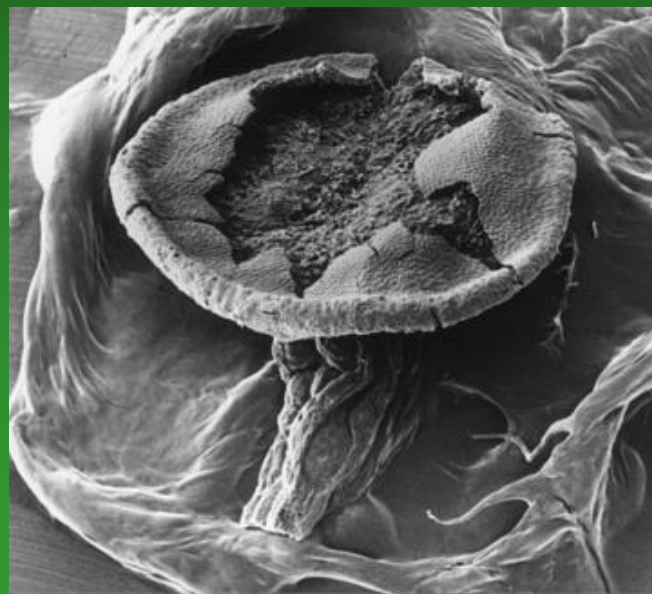


# *Cooksonia pertonii*

drobné – do 2,5 cm vys., do 1 mm silné,  
 nejstarší makrofosílie vyšších rostlin  
 střední/svrchní silur = **428 miliónů let**  
 podzemní části zatím neobjeveny  
 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

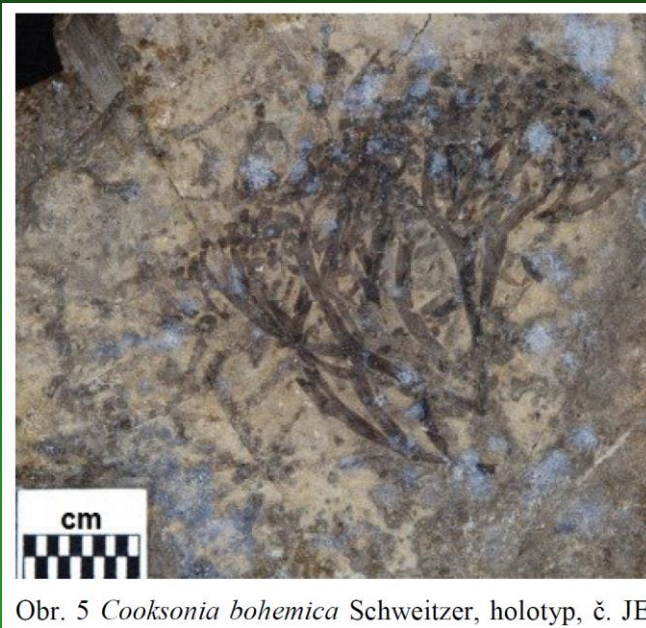
v roce 1980

stonky – silnější, bohatě větvené;

sporangia – téměř kulovitá, kratší než dlouhá



detail dvojice sporangií



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

stáří svrchní silur

418 mil. BC. (báze přídolí)



# oddělení *Zosterophyllophyta*

Spodnovevonští předchůdci plavuní - do 50 cm vys. = 2x vyšší než bezlisté ryniofyty

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





# oddělení *Zosterophyllophyta*

Listy (mikrofyly) – bez žilky, s průduchy

Sporangia ledvinitá – na krátkých bočních stopkách  
– nebo v terminálních klasech  
(dvouřadých nebo spirálních)

Tracheidy – prstencovitě ztlustlé

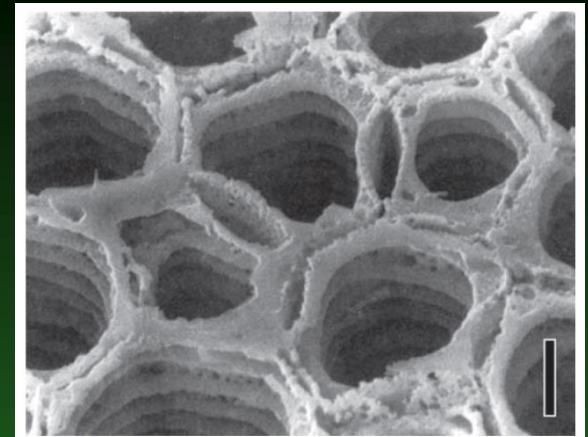


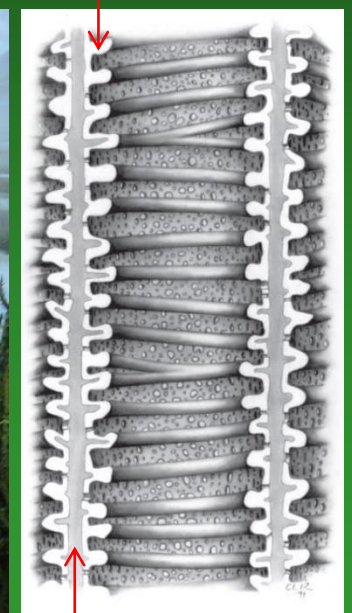
FIGURE 8.2 Oblique view of *Gosslingia breconensis* conducting elements (Devonian). Bar = 10 μm. (From Edwards and Kenrick, 1988a.)



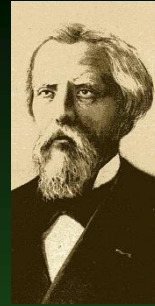
*Asteroxylon mackei*



**lignin** – zachoval se



**celulóza** – chybí (před fosilizací ji bakterie rozložily?)



# Vodivé elementy sporofytu – aktinostélé

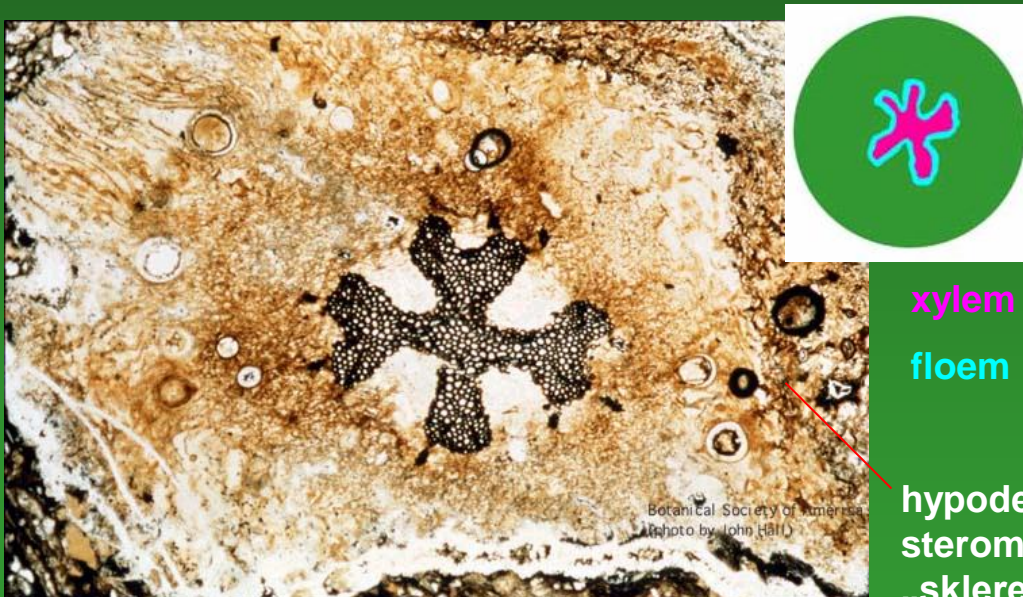
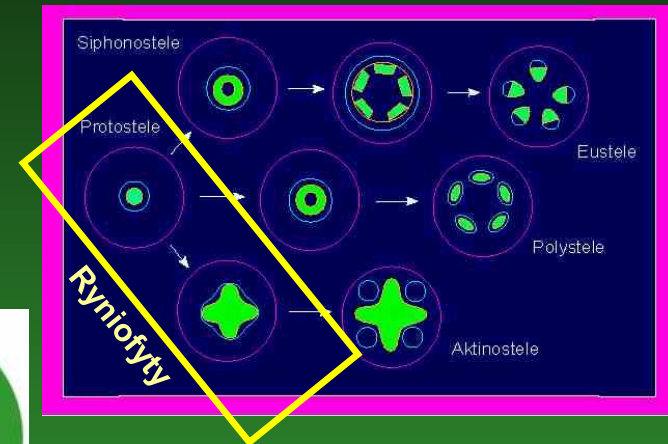
= jeden koncentrický cévní svazek v tenkém stonku

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

**floem** – mezi paprsky xylemu

## Stelární teorie

- naznačuje evoluci vodivých svazků z ryniofytního protostélé



**xylem**

**floem**

**hypodermální  
sterom =  
„sklerenchym“**

Evoluce stéle souvisí s výškou a tloušťkou, větvením stonku a tvorbou listů na něm.

Výška stonku = kompetice o světlo. Vyšší a tlustší stonky musejí být pevnější



Příčný řez aktinostelickým telomem rodu *Asteroxylon*



# Diferenciace primárního xylemu ve sporofytu – exarchní

starší – protoxylem – vně (na koncích  
xylemových „paprsků“)

mladší – metaxylem – uvnitř

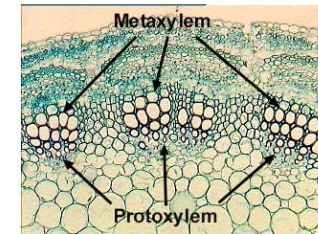
Exarchní vodivá pletiva jsou  
(kromě odd. *Zosterophyllophyta*)  
také ve stoncích plavuní + kořeny všech  
rostlin

Ostatní rostliny včetně bezlistých ryniofytů  
mají ve stoncích xylem endarchní

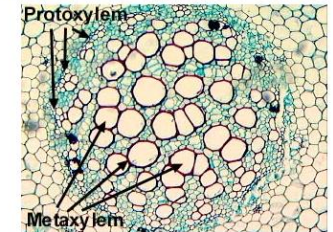
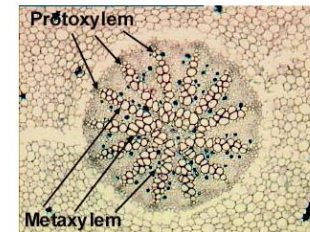
## Xylem Development

by Andrew Wagner Spring  
2000

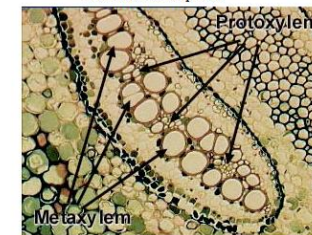
Endarch Development



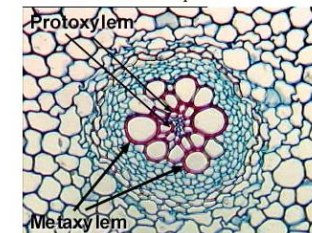
Exarch Development



Mesarch Development



Centrach Development



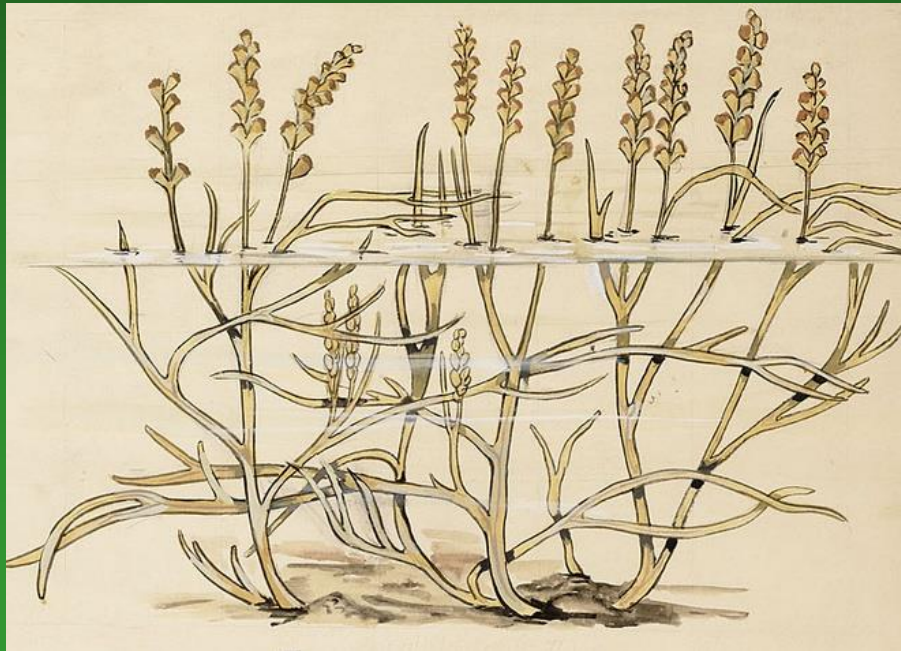


# *Zosterophyllum rhenanum*

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,  
Receptákula oboupohlavná

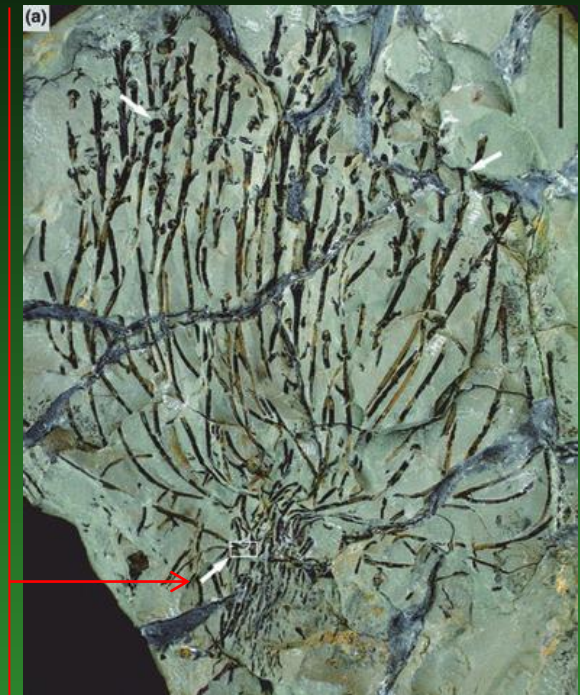
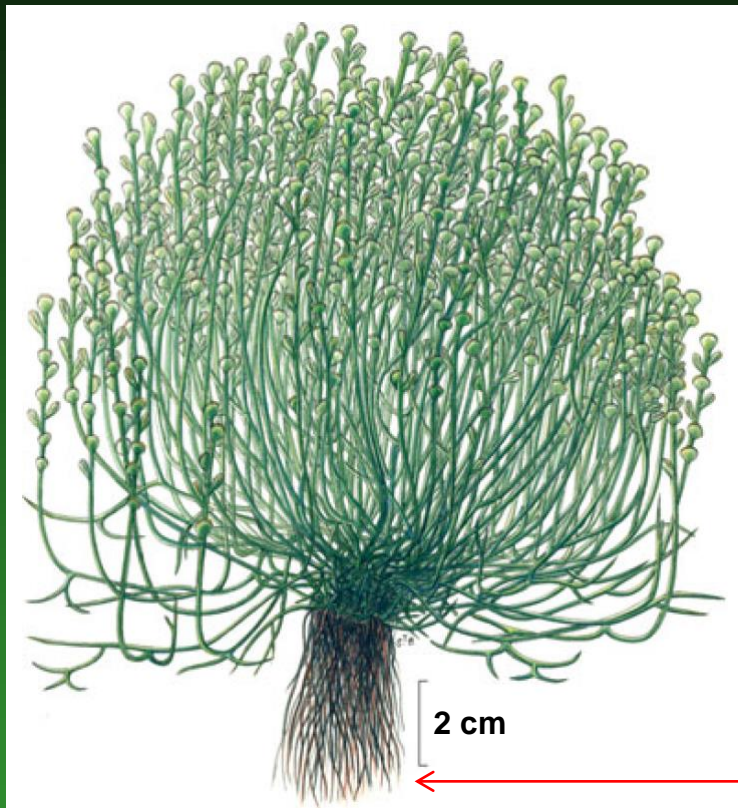


Popsán jako *Sciadophyton steinmannii*





# *Zosterophyllum shengfengense* – první rostlina s kořeny



Hao S, Xue J, Guo D, Wang D. Earliest rooting system and root : shoot ratio from a new *Zosterophyllum* plant. *New Phytol.* 185: 217-225.

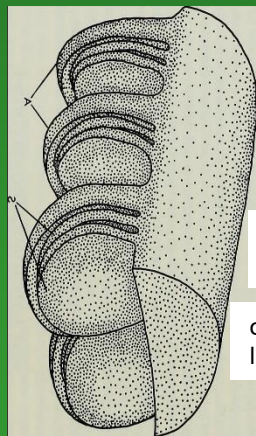
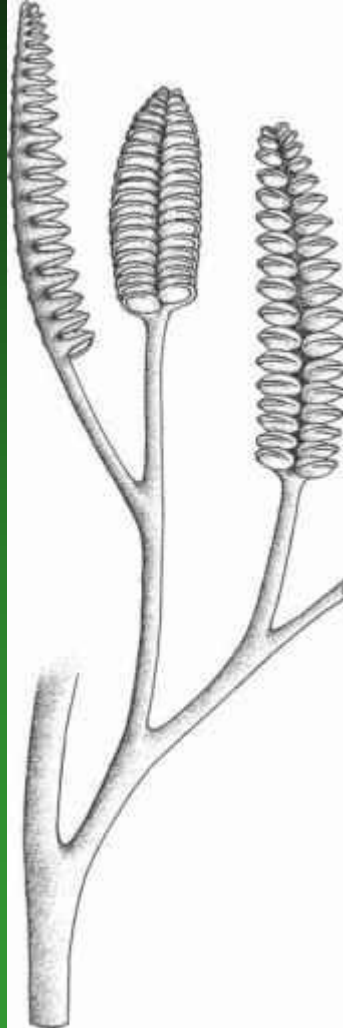
**Dokud byly terestrické rostliny malé, obešly se bez kořenů.**

**Evoluce kořenů = důsledek zvětšování velikosti rostlin při kompetici o světlo**



# *Barinophyton citrulliforme*

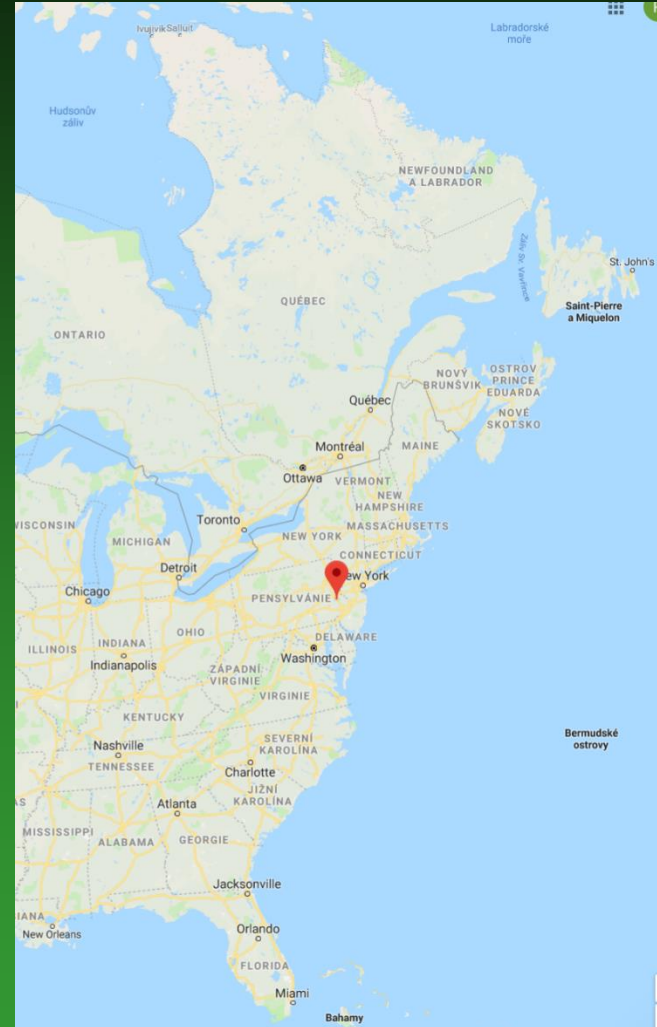
Dvouřadé výtrusnicové klasy (sporangia přisedlá na větvi = stopky zkrácené)



ledvinité sporangium

oválný podpůrný list

Lokalita Red Hill v Pensylvánii



# *Asteroxylon mackei*

Suchozemský až 50 cm vys.,

Stonek – do 2 mm tlustý, monopodiálně větvený

Vedlejší větve vidličnatě větvené

Gametofyt není znám

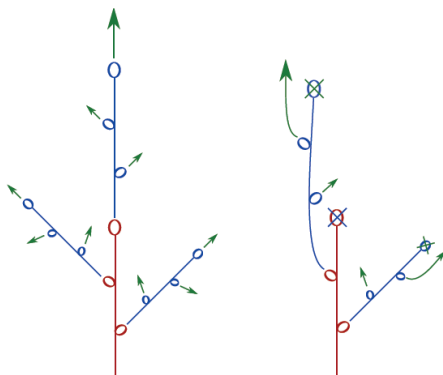
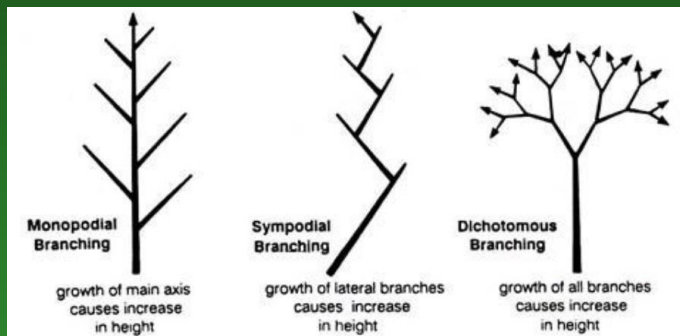


Figure 7.5: Monopodial (left) and sympodial branching. First, second and third years of growth are red, blue and green, respectively.



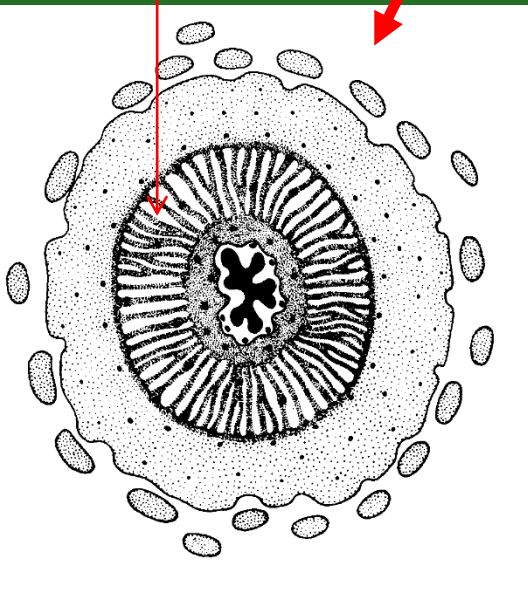


# *Asteroxylon mackei*

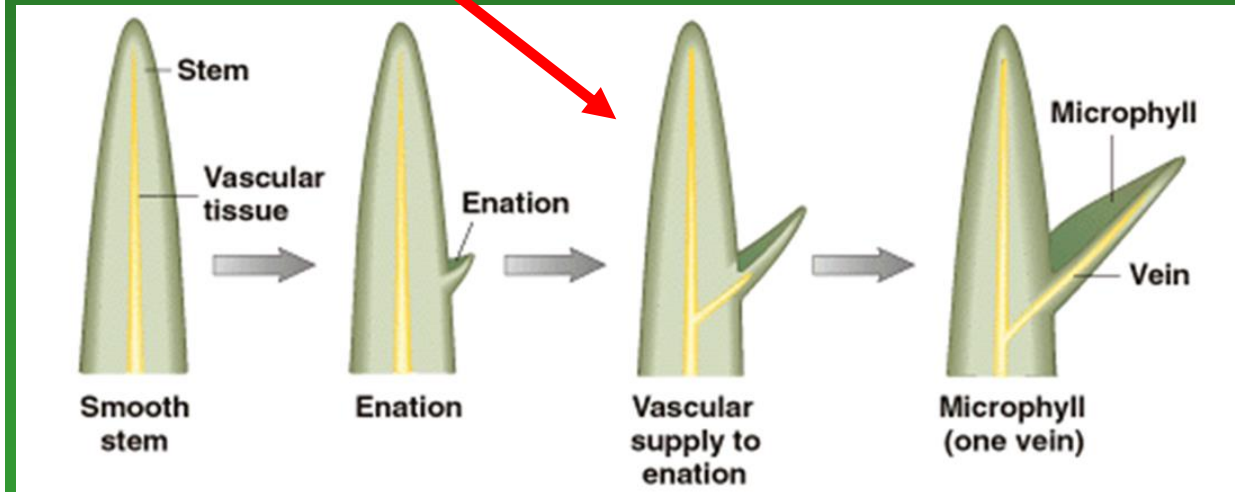
„Listy“ bezcévné = až 5 mm dl. – s průduchy

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

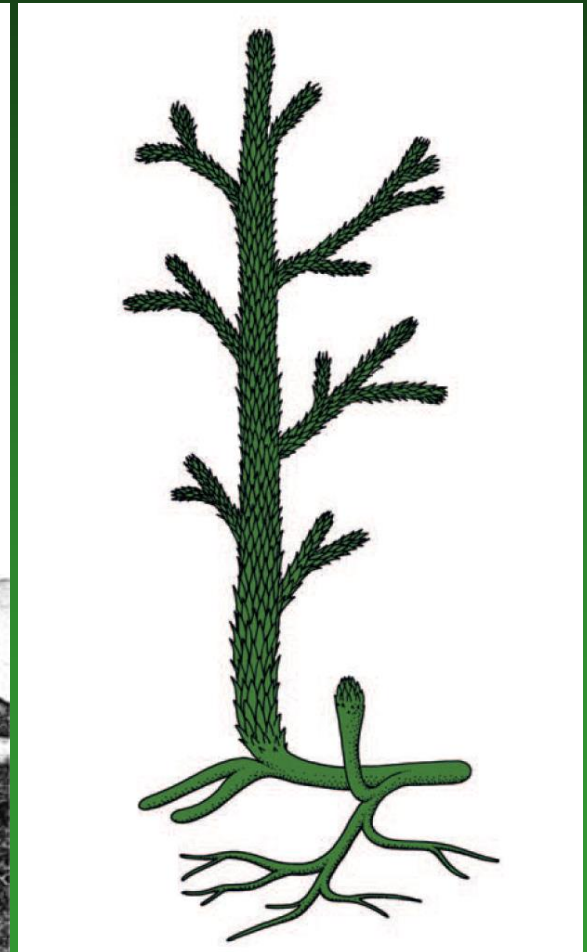
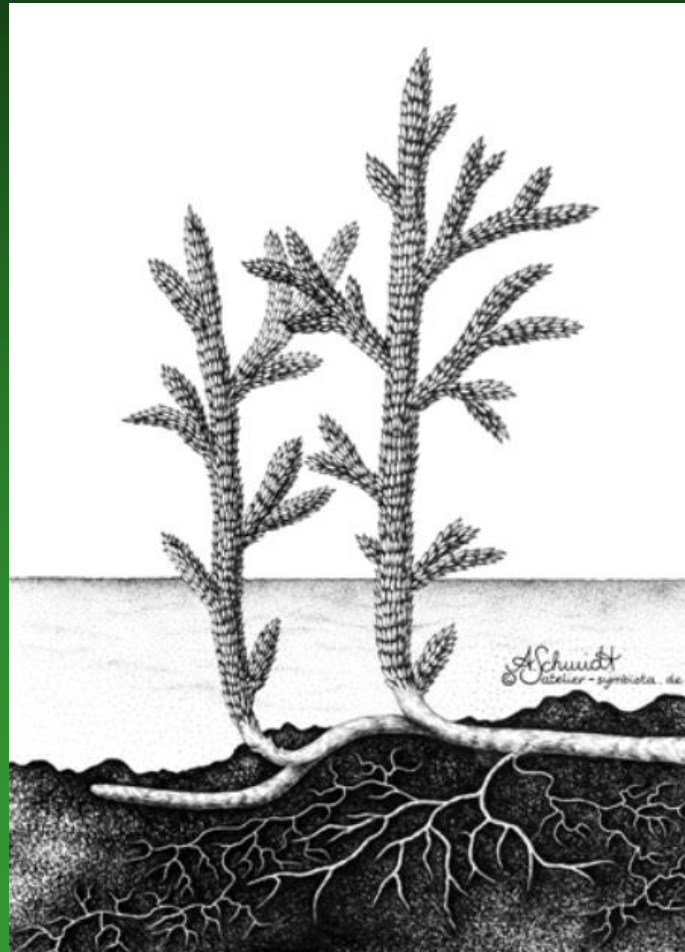




# *Asteroxylon mackei*

Oddenek s protostélé

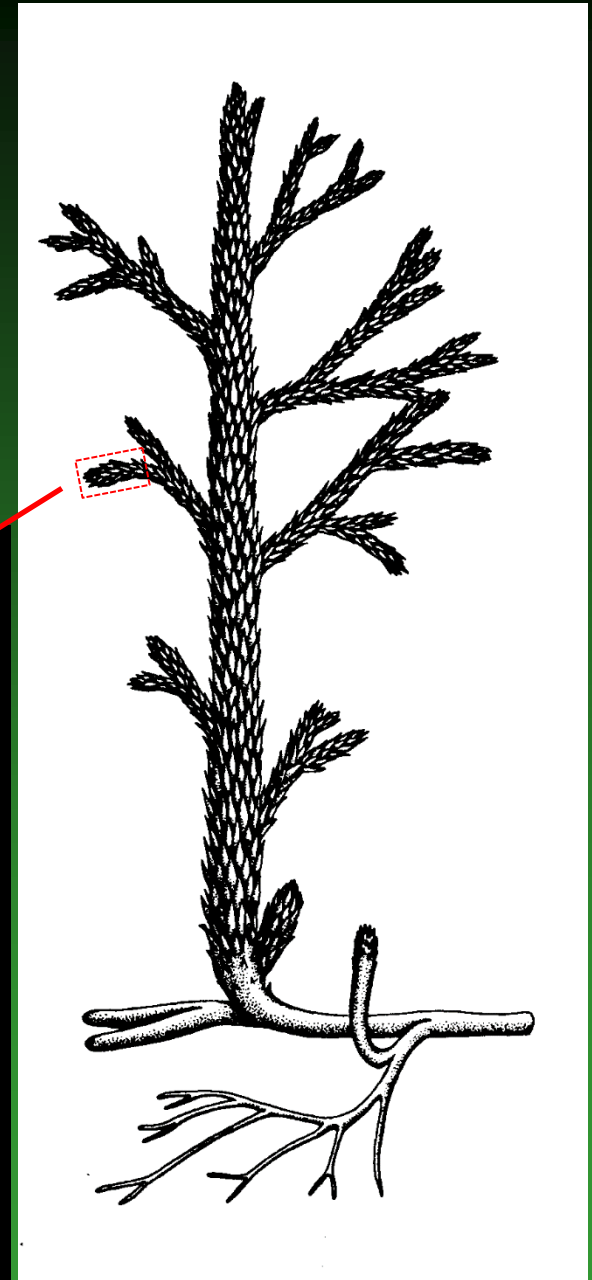
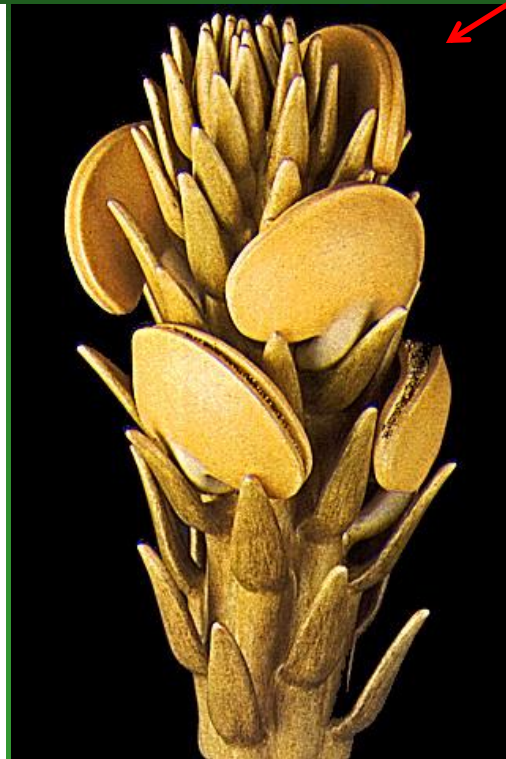
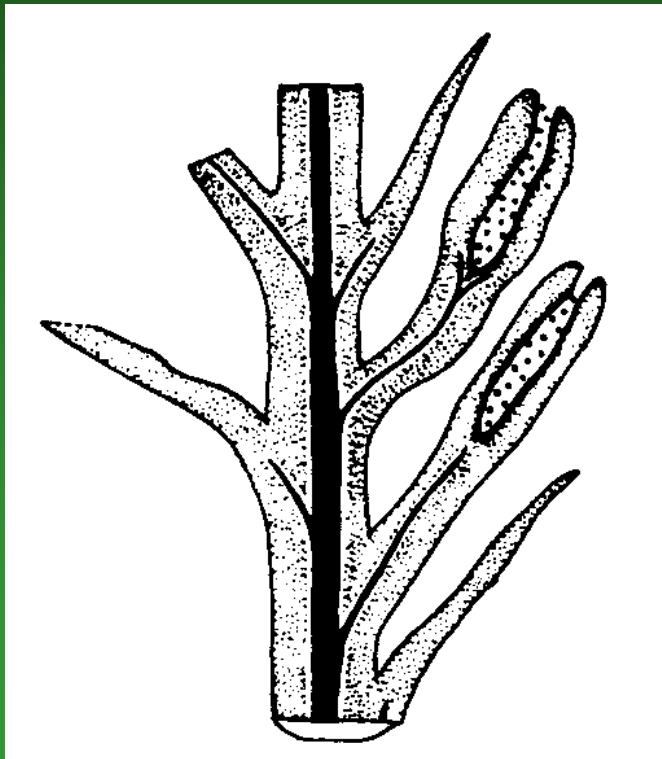
Vidličnatě větvené „kořeny“ (přechody mezi kořeny a oddenky) – adventivně z oddenku



# *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.



# Evoluce samostatného sporofytu

1. průduchy (první  
krok už u mechů a  
hlevíků)

-----

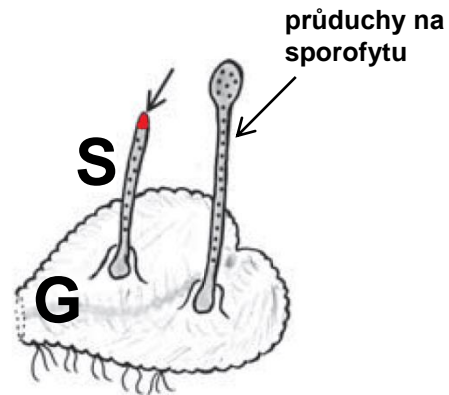
*Annals of Botany* **109**: 851–871, 2012  
doi:10.1093/aob/mcs017, available online at www.aob.oxfordjournals.org

ANNALS OF  
BOTANY  
Founded 1887

REVIEW

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

Roberto Ligrone<sup>1,\*</sup>, Jeffrey G. Duckett<sup>2</sup> and Karen S. Renzaglia<sup>3</sup>



**Závislý sporofyt mechorostů**

bez apikálního meristému, determinovaný růst



# Evoluce samostatného sporofytu

1. průduchy (první krok už u mechů a hlevíků)  
-----
2. apikální meristém

*Annals of Botany* **109**: 851–871, 2012

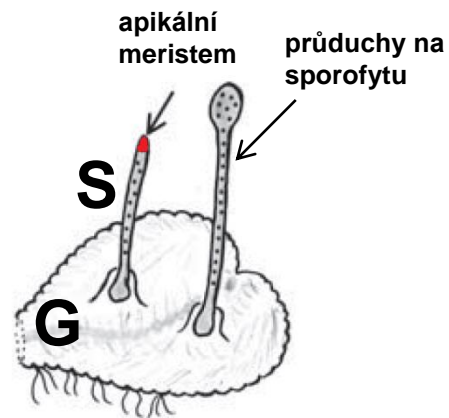
doi:10.1093/aob/mcs017, available online at [www.aob.oxfordjournals.org](http://www.aob.oxfordjournals.org)

ANNALS OF  
BOTANY  
Founded 1887

REVIEW

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

Roberto Ligrone<sup>1,\*</sup>, Jeffrey G. Duckett<sup>2</sup> and Karen S. Renzaglia<sup>3</sup>



**Závislý sporofyt mechorostů**

bez apikálního meristému, determinovaný růst

# Evoluce samostatného 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

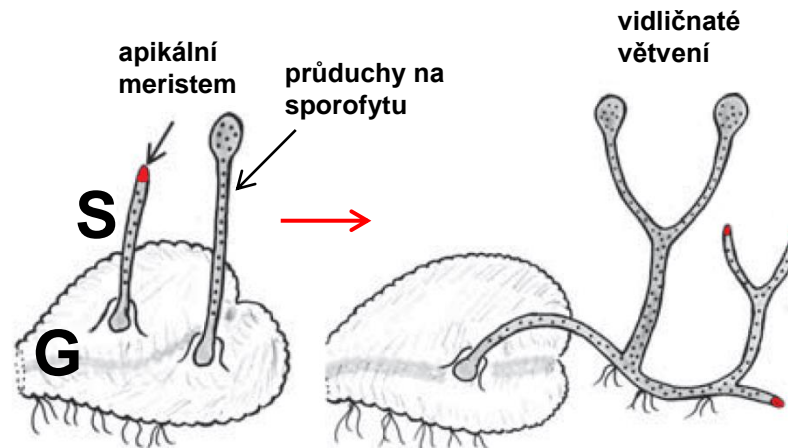
Roberto Ligrone<sup>1,\*</sup>, Jeffrey G. Duckett<sup>2</sup> and Karen S. Renzaglia<sup>3</sup>

1. průduchy (první  
krok už u mechů a  
hlevíků)

-----

2. apikální meristém

3. vidličnaté větvení



**Závislý sporofyt mechorostů**

bez apikálního meristému, determinovaný růst

# Evoluce samostatného sporofytu

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

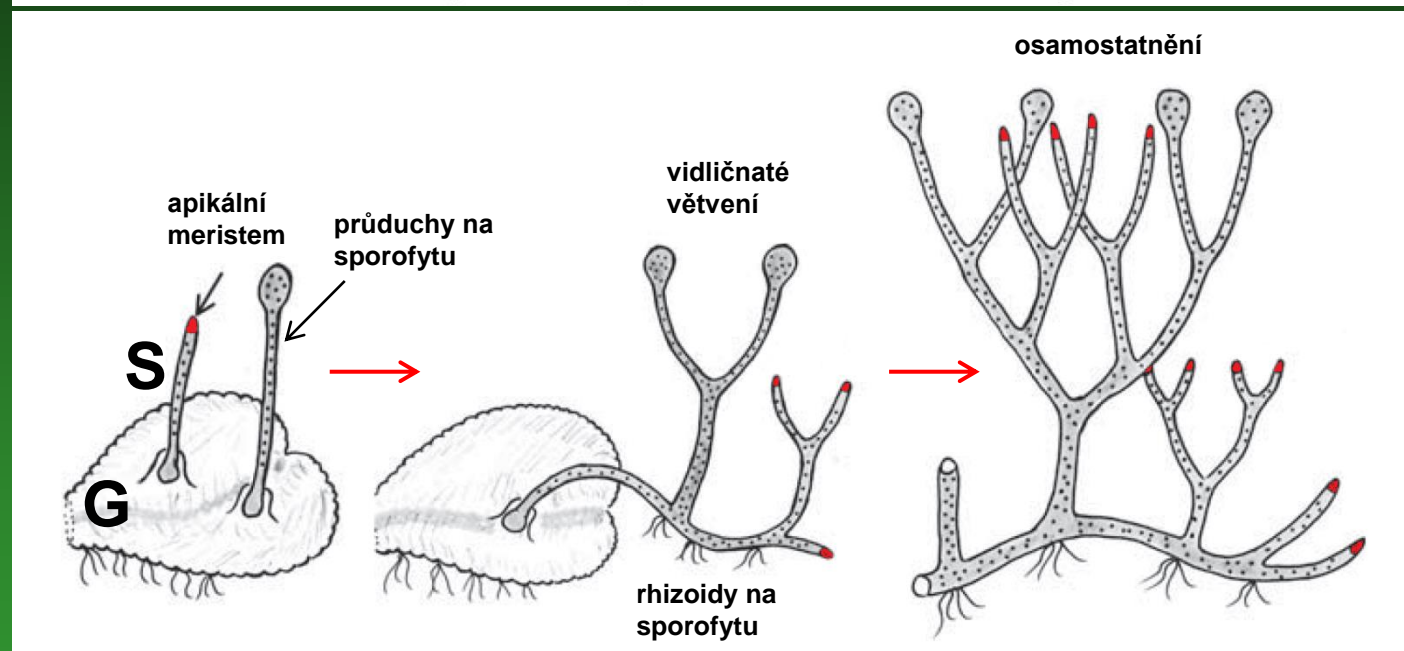
ANNALS OF  
**BOTANY**  
Founded 1887

REVIEW

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

Roberto Ligrone<sup>1,\*</sup>, Jeffrey G. Duckett<sup>2</sup> and Karen S. Renzaglia<sup>3</sup>

1. průduchy (první krok už u mechů a hlevíků)  
-----
2. apikální meristém
3. vidličnaté větvení
4. rhizoidy na sporofytu



**Závislý sporofyt mechorostů**  
bez apikálního meristému, determinovaný růst



**Nezávislý sporofyt ryniofyt**  
apikální meristém, nedeterminovaný růst



# Evoluce samostatného sporofytu

1. průduchy (první krok už u mechů a hlevíků)  
-----
2. apikální meristém
3. vidličnaté větvení
4. rhizoidy na sporofytu

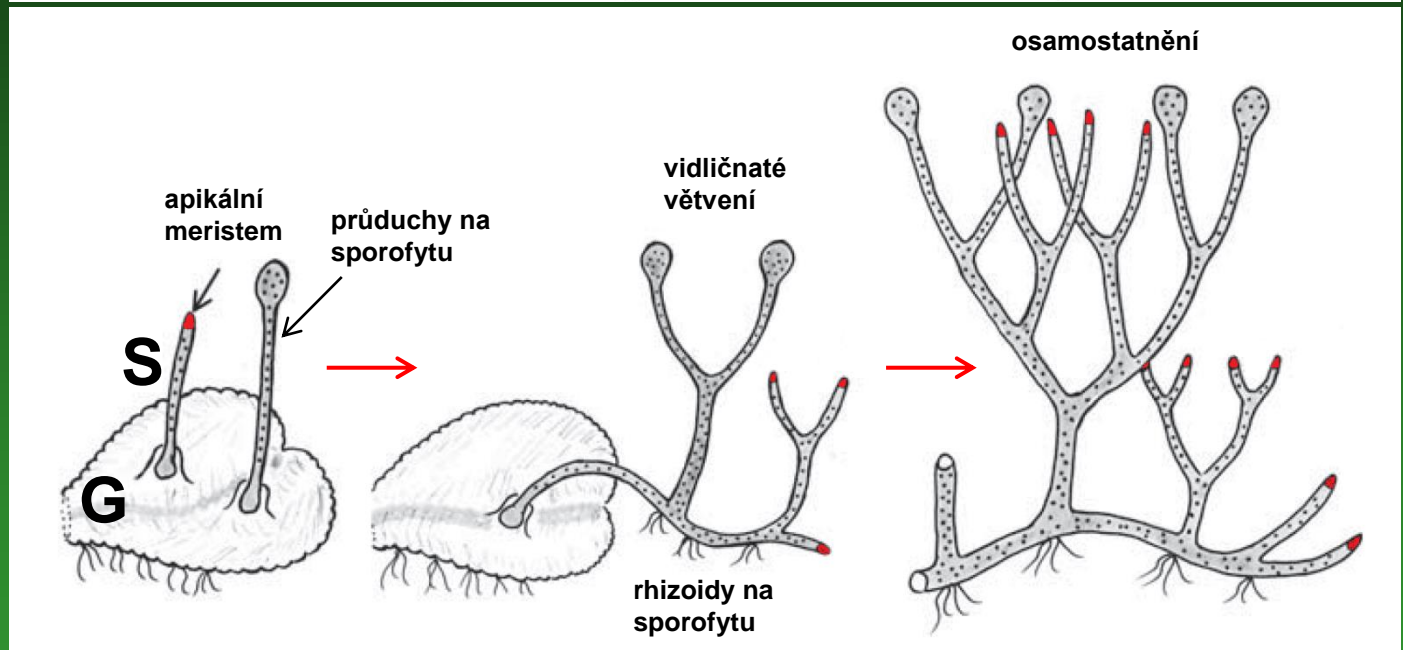
*Annals of Botany* **109**: 851–871, 2012  
doi:10.1093/aob/mcs017, available online at www.aob.oxfordjournals.org

ANNALS OF  
**BOTANY**  
Founded 1887

REVIEW

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

Roberto Ligrone<sup>1,\*</sup>, Jeffrey G. Duckett<sup>2</sup> and Karen S. Renzaglia<sup>3</sup>



Závislý sporofyt mechorostů  
bez apikálního meristému, determinovaný růst



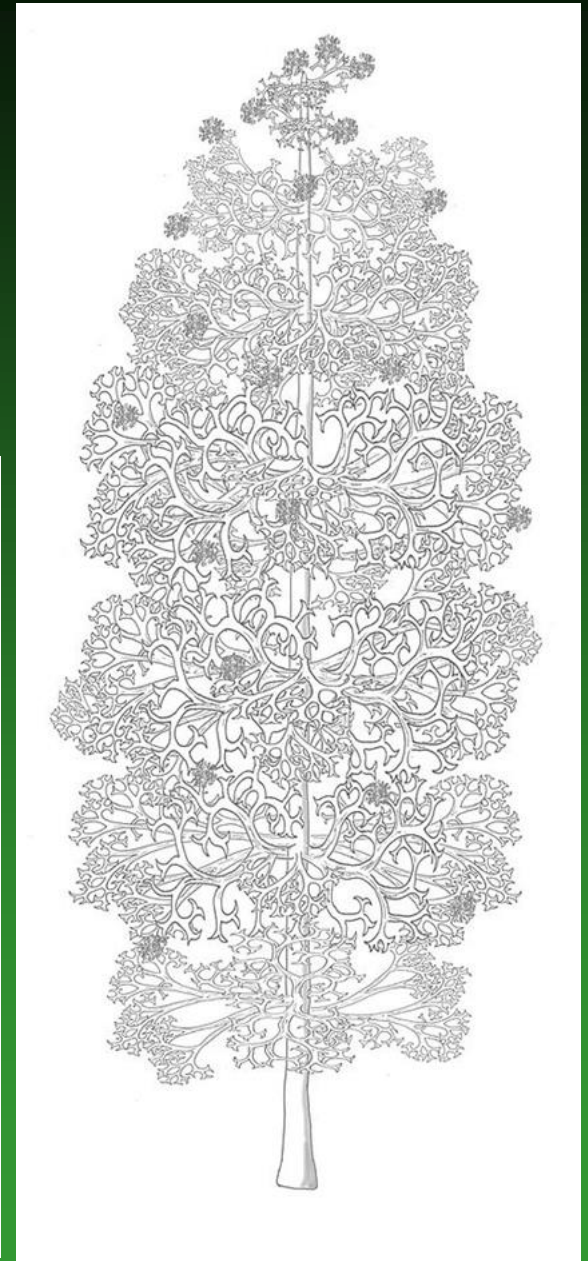
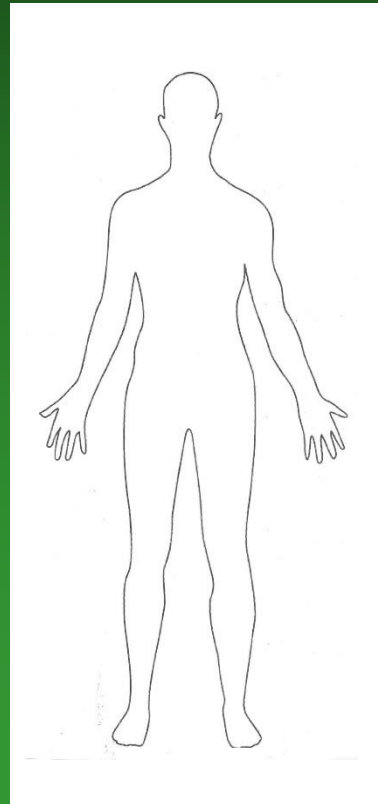
Nezávislý sporofyt ryniofyt  
apikální meristém, nedeterminovaný růst

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

# oddělení *Trimerophyta*

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

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



# oddělení *Trimerophyta*

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



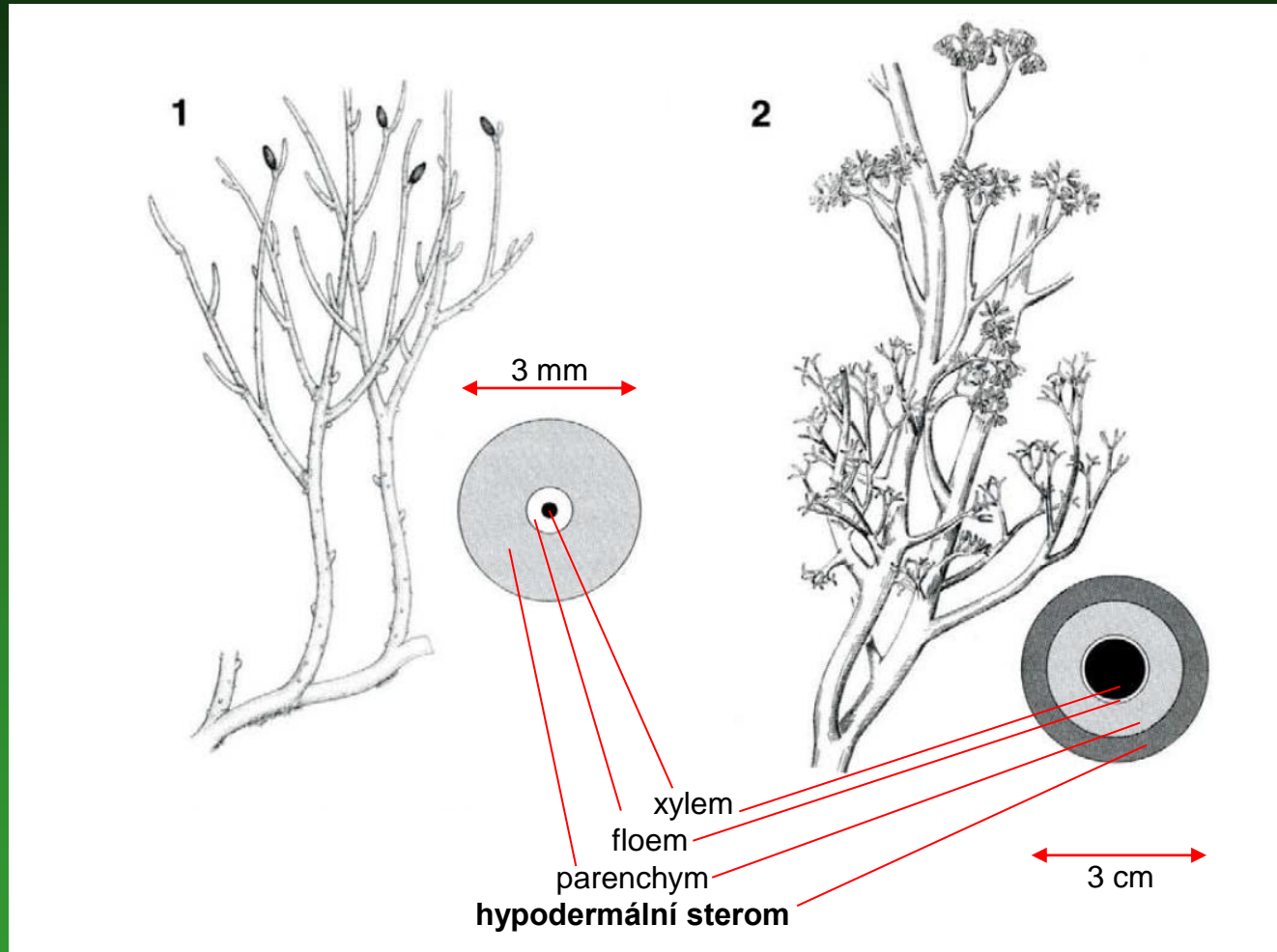


# oddělení *Trimerophyta*

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



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



Srovnání anatomie stonku primitivních ryniofyt a trimerofyt

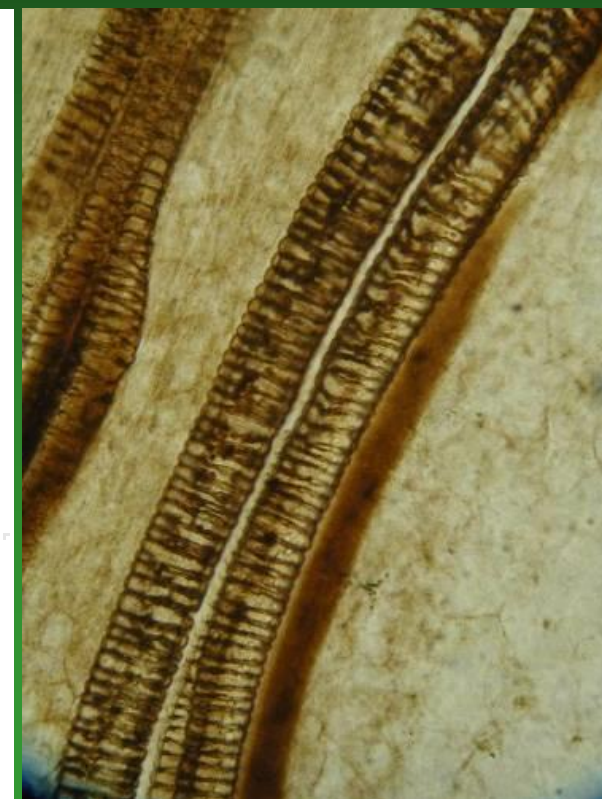
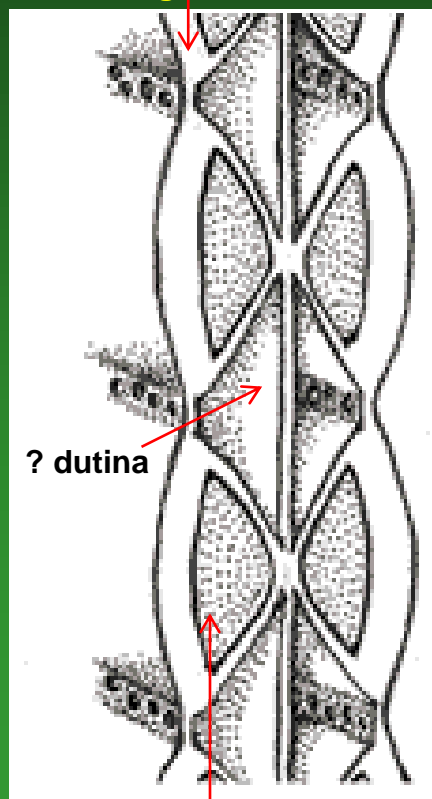
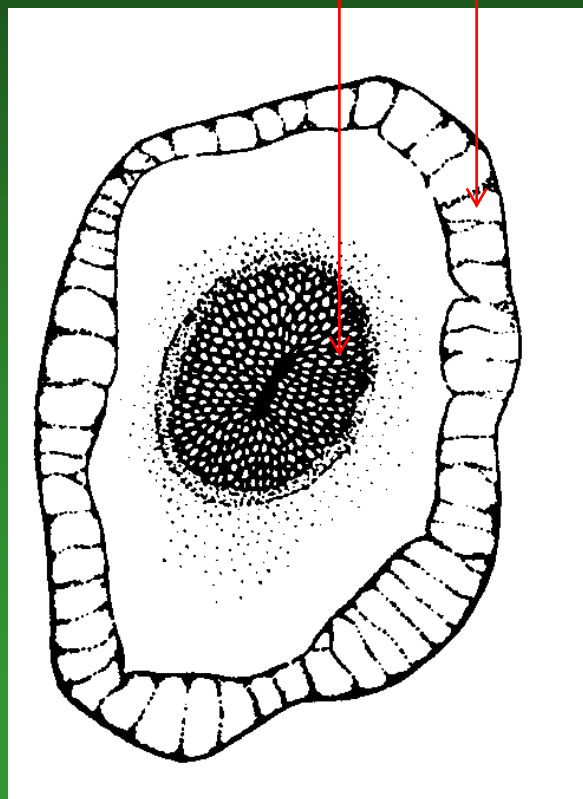
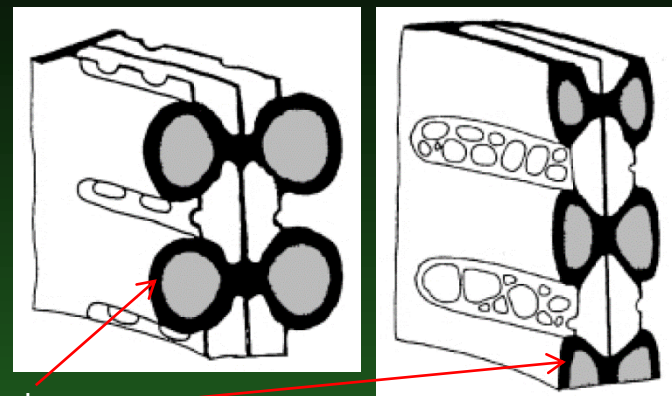
# oddělení *Trimerophyta*

tracheidy - **typu P** – s dutinami a lignifikovanými výztuhami

střední válec - **protostélé**

**aerenchymatické dutiny** pod endodermis

**lignin** – zachoval se

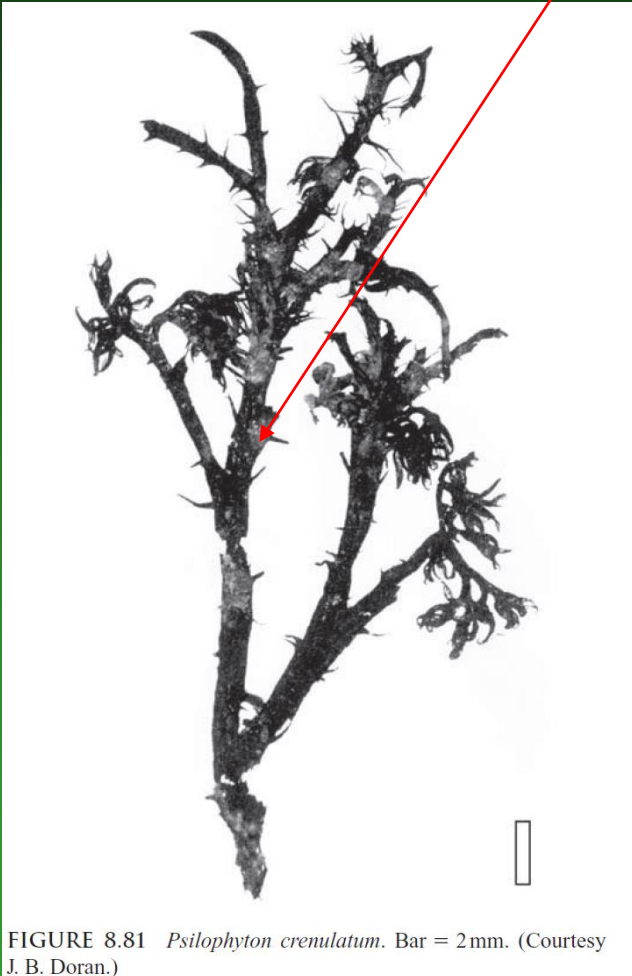


**celulóza** – chybí (před fosilizací ji bakterie rozložily?)



# oddělení *Trimerophyta*

- poprvé felogen (korkové kambium) u silnějších stonků má význam hojivý
- u odvozenějších linií pak také funkci krycí



hojivá funkce felogenu u současných sukulentních pryšců

# oddělení *Trimerophyta*

zahnuté trnovité výrůstky – na stonku

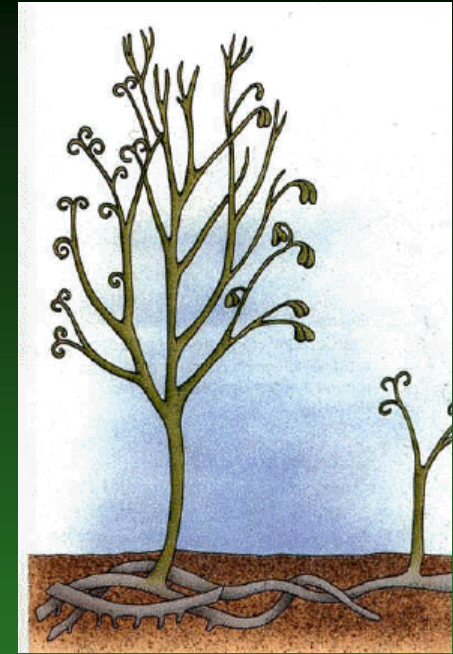
? ochrana proti herbivorům



# oddělení *Trimerophyta*

strukturní přechody mezi oddenkem a kořenem na oddenku

- pozitivně geotropicky orientované
- vidličnatě větvené

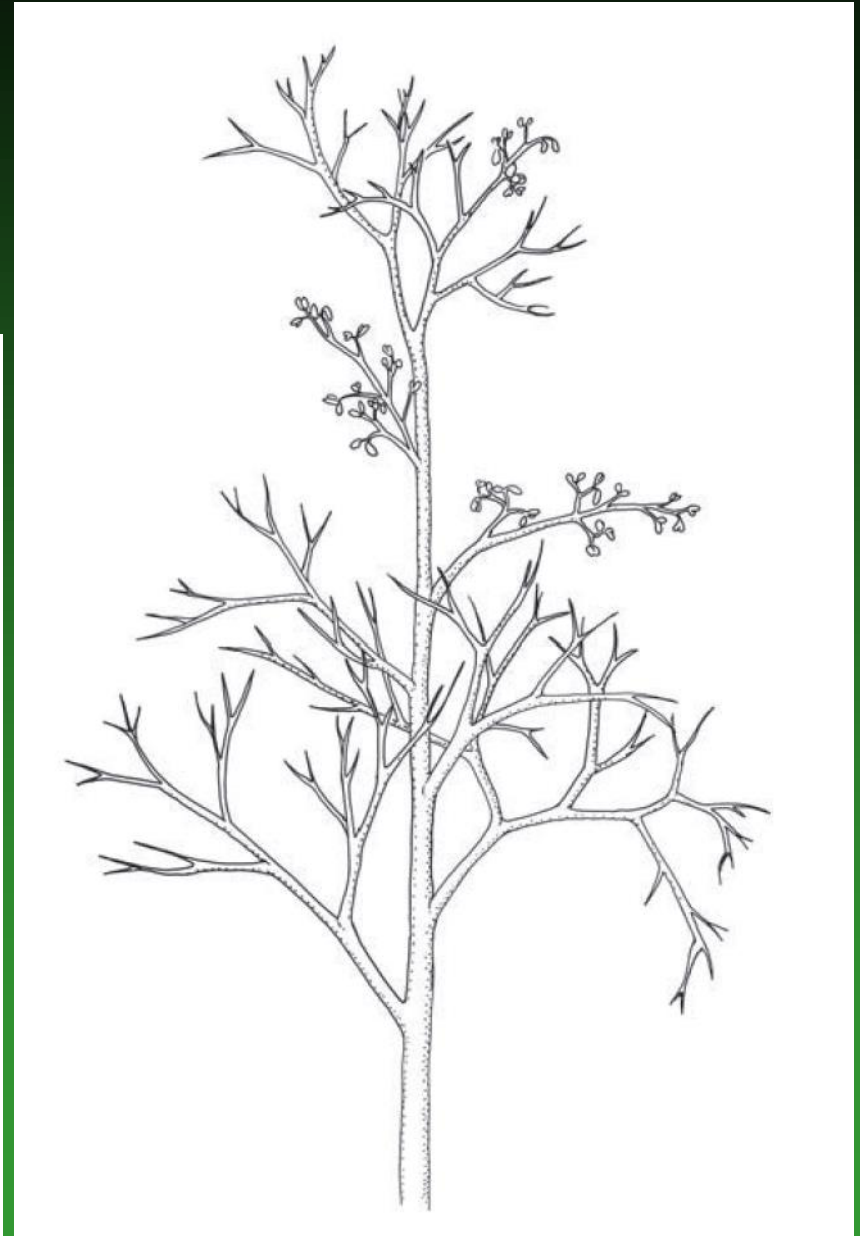
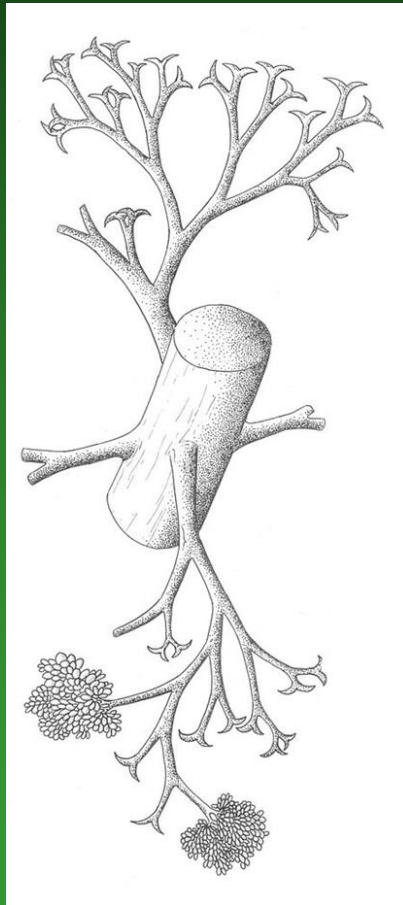




# oddělení *Trimerophyta*

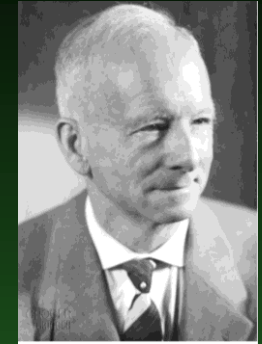
hlavní stonek - silnější než boční větve

boční větve někdy ve spirále, mají  
determinovaný růst



# Zimmermannova telomová teorie:

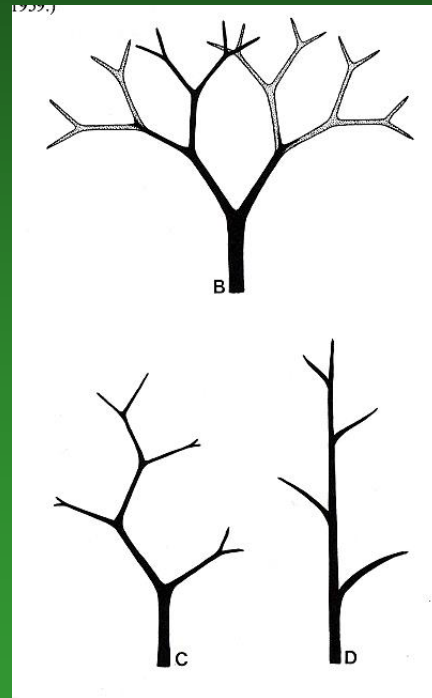
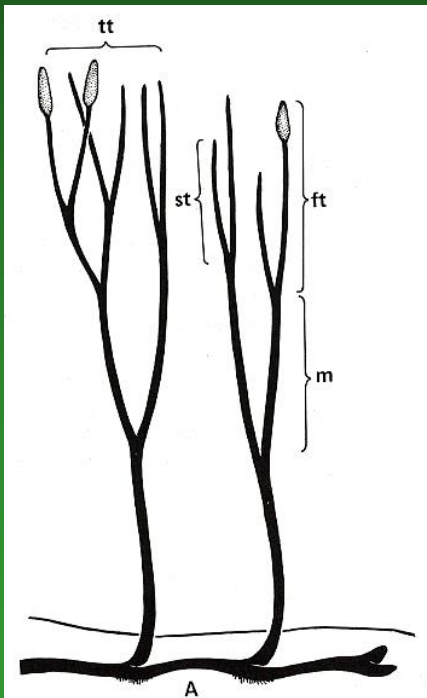
Walter Zimmermann  
1892-1980



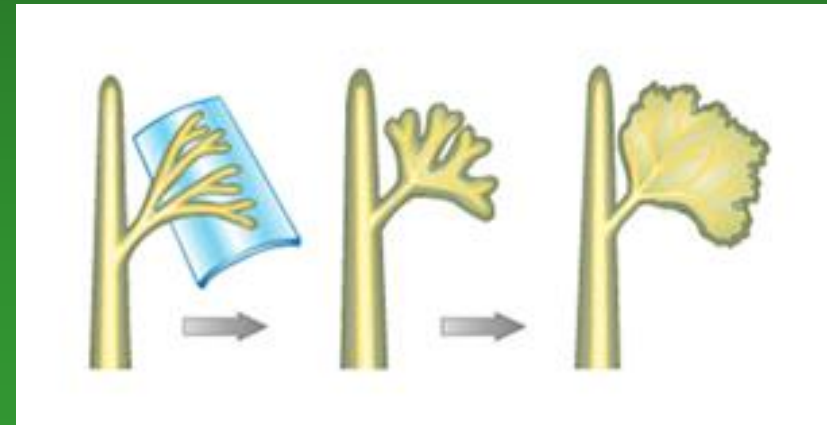
Výchozí morfologická struktura = prostorově vidličnatě větvený telom

Z něj evolučně odvozeny všechny ostatní orgány

Evoluce telomů: převršení → monopodiální stonk



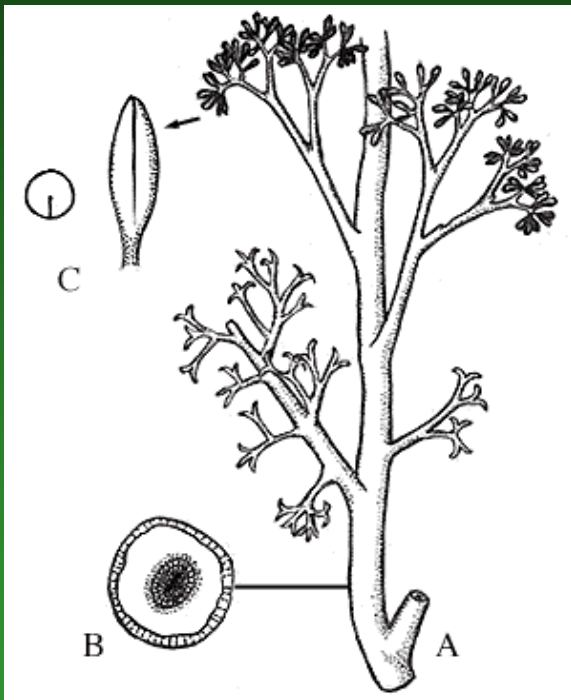
planace + kladofikace + syntelomizace → list



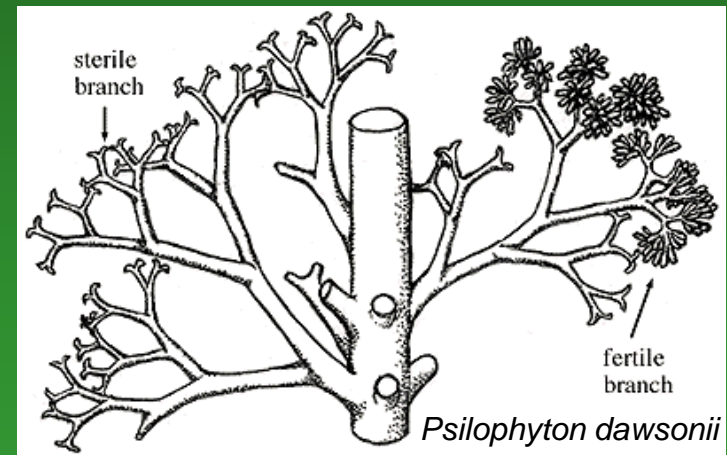
# odd. *Trimerophyta*

– 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*