



Fylogeneze a diverzita vyšších rostlin

Ryniofyty

Petr Bureš



evropský
sociální
fond v ČR



EVROPSKÁ UNIE



MINISTERSTVO ŠKOLSTVÍ,
MLÁDEŽE A TĚLOVÝCHOVY



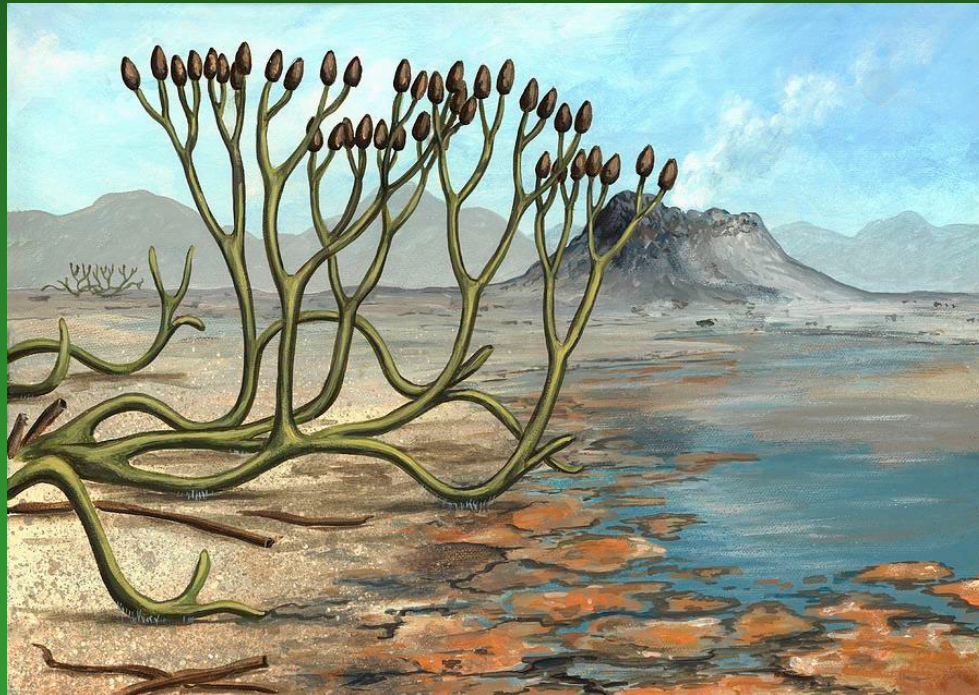
OP Vzdělávání
pro konkurenceschopnost



INVESTICE DO ROZVOJE VZDĚLÁVÁNÍ

Ryniofyty

primitivní cévnaté rostliny



Ryniofyty

primitivní cévnaté rostliny



vesnička Rhynie ve Skotsku

dnes

Ryniofyty



primitivní cévnaté rostliny



vesnička Rhynie ve Skotsku

Před 407 miliony let

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

dnes

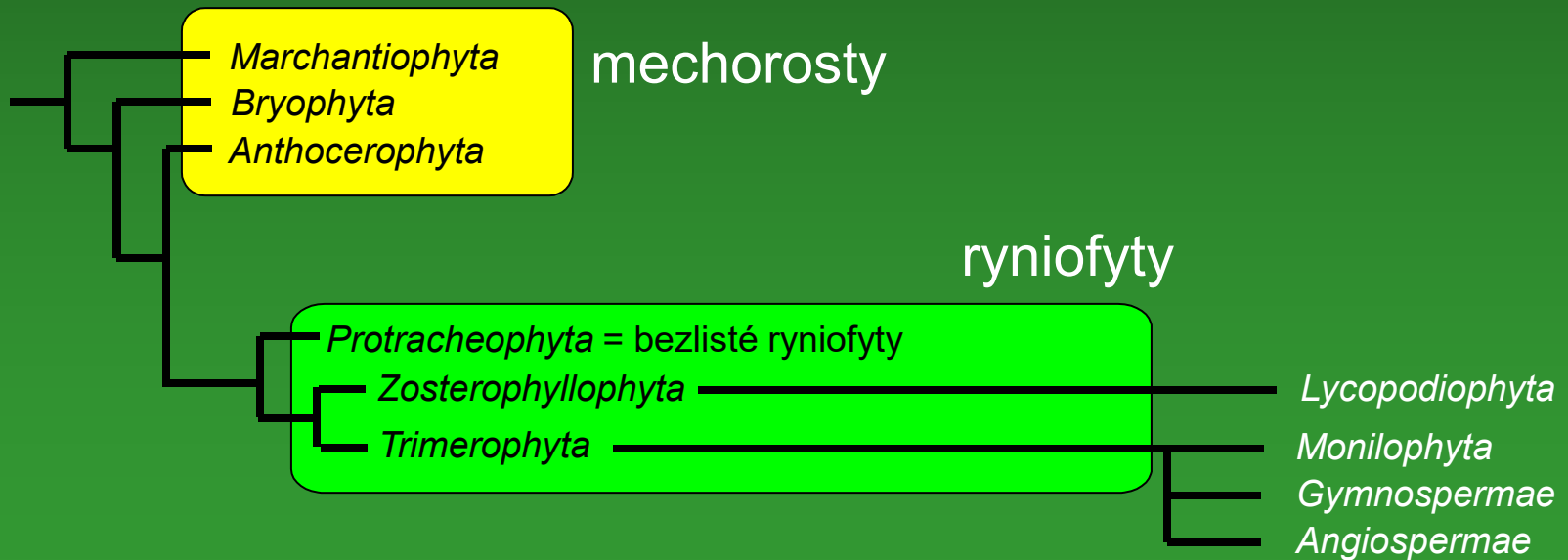
je možné dělat velmi tenké řezy a výbrusy, na kterých lze zkoumat mikroskopicky nejen povrchy, ale i anatomii

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

ryniofyty = vývojový stupeň (parafyletická skupina)

Po odštěpení mechorostů

se odštěpily primitivní bezlisté ryniofyty



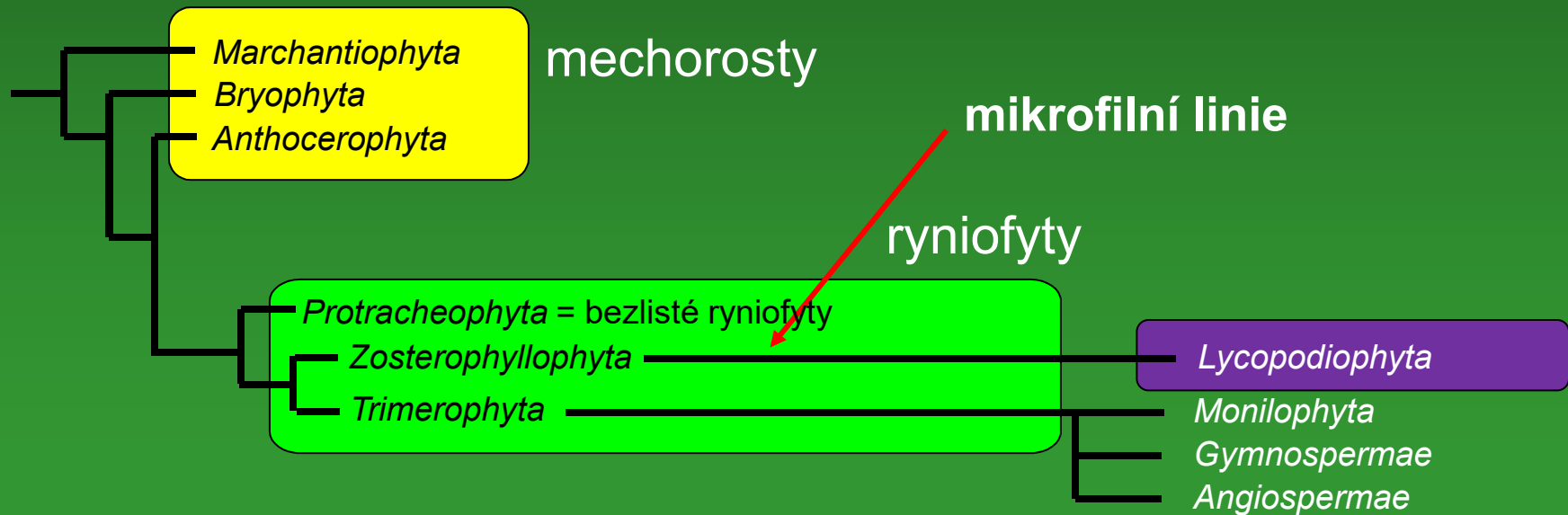
ryniofyty = vývojový stupeň (parafyletická skupina)

Po odštěpení mechorostů

se odštěpily primitivní bezlisté ryniofyty

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

mikrofylní
megafylní



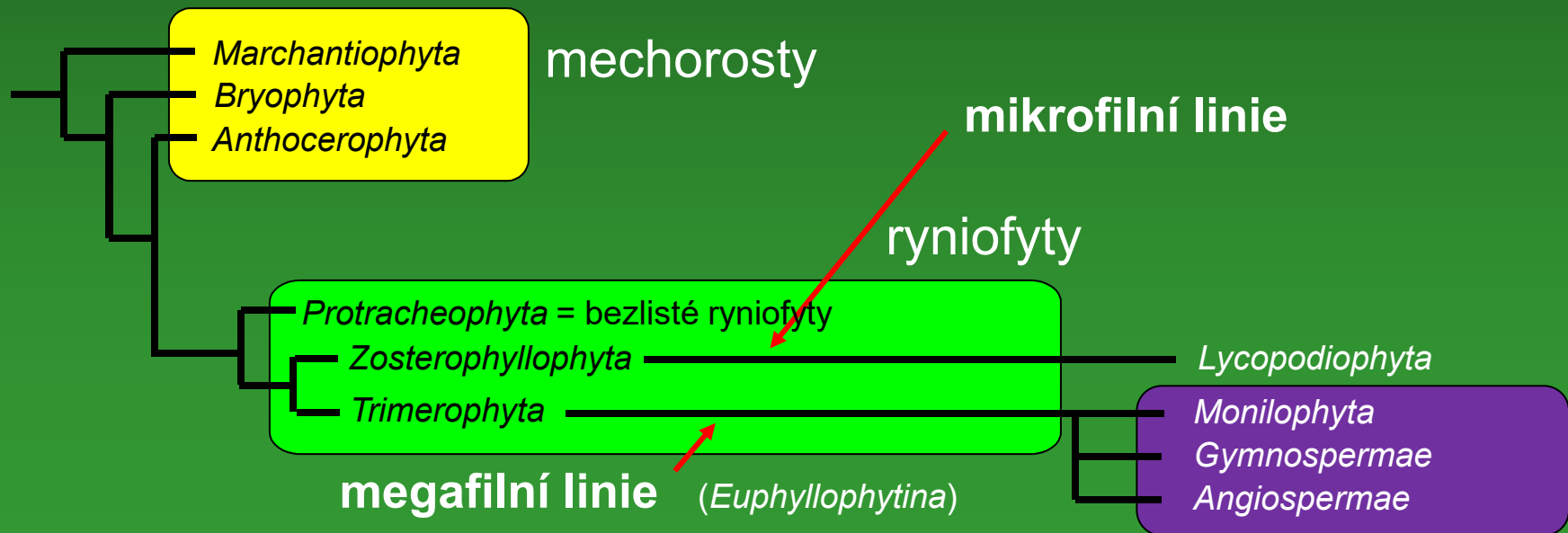
ryniofyty = vývojový stupeň (parafyletická skupina)

Po odštěpení mechorostů

se odštěpily primitivní bezlisté ryniofyty

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

mikrofylní
megafylní



Protracheophyta

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

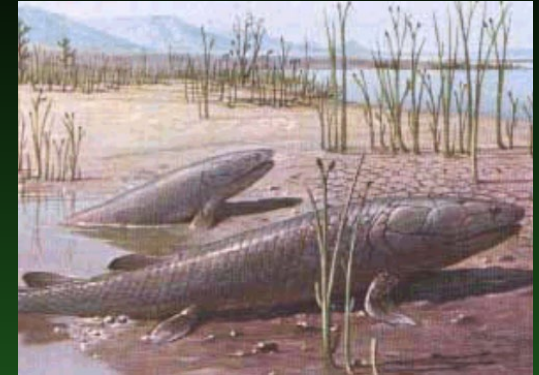
Ploché bahnité břehy řek nebo jezer

spodní silur – střední devon

432 My BP – 390 My BP

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 = stonky

– hladké nebo hrbolkaté, bez šupinovitých emergencí,



Sporofyt – telomy = stonky

- hladké nebo hrbolkaté, bez šupinovitých emergencí,
- vidličnatě větvené prostorově, (ne v rovině)



Sporofyt – telomy = stonky

- hladké nebo hrbolkaté, **bez** šupinovitých emergencí,
- vidličnatě větvené prostorově, (ne v rovině)
- v mládí circinátně stočené (jako u kapradin)



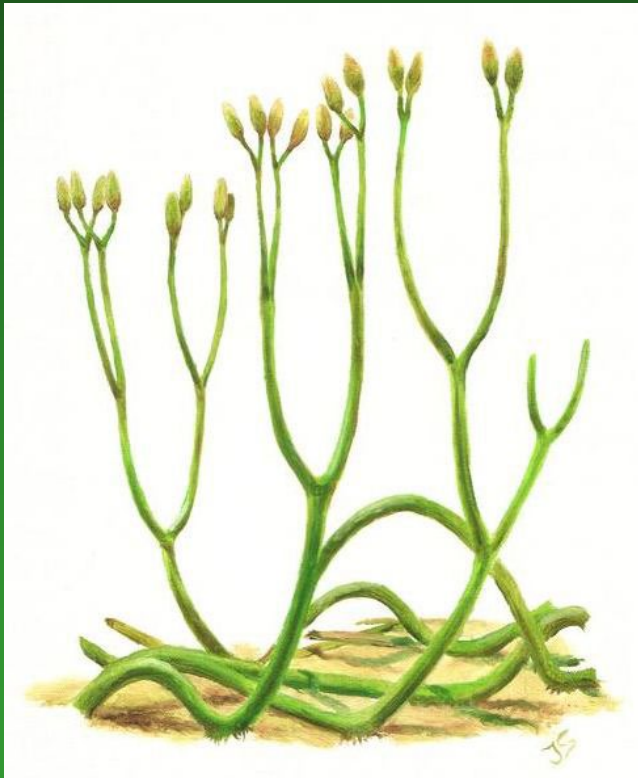
Sporofyt – telomy = stonky

- hladké nebo hrbolkaté, **bez** šupinovitých emergencí,
- vidličnatě větvené prostorově, (ne v rovině)
- v mládí circinálně stočené (jako u kapradin)
- s jednotlivými sporangii na koncích telomů (= aktivace genů pro tvorbu sporangii vede k ukončení růstu větve vytvořením determinované struktury)



Sporofyt – telomy = stonky

- hladké nebo hrbolkaté, **bez** šupinovitých emergencí,
- vidličnatě větvené prostorově, (ne v rovině)
- v mládí circinálně stočené (jako u kapradin)
- s jednotlivými sporangii na koncích telomů (= aktivace genů pro tvorbu sporangii vede k ukončení růstu větve vytvořením determinované struktury)



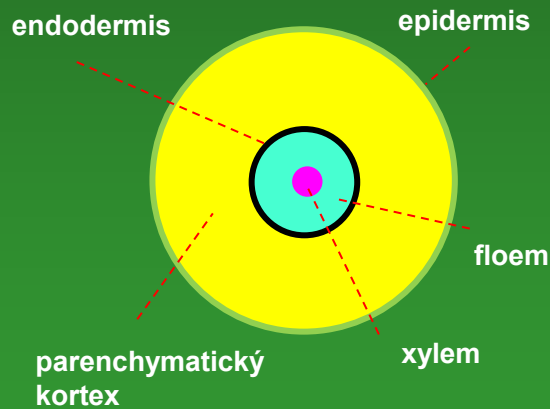
Geny pro tvorbu listů (= determinovaných struktur) se později vyvinuly z genů pro tvorbu sporangii

Vodivé elementy sporofytu – protostélé

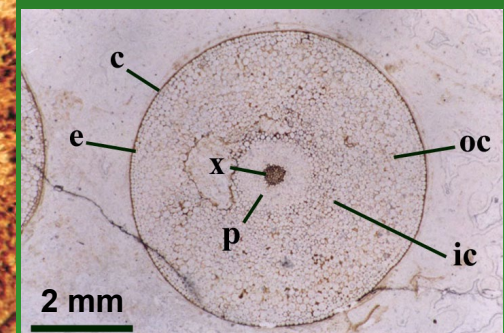
= jeden koncentrický cévní svazek ve středu stonku

xylem (bez dřeně) – uprostřed svazku

floem – vně xylemu



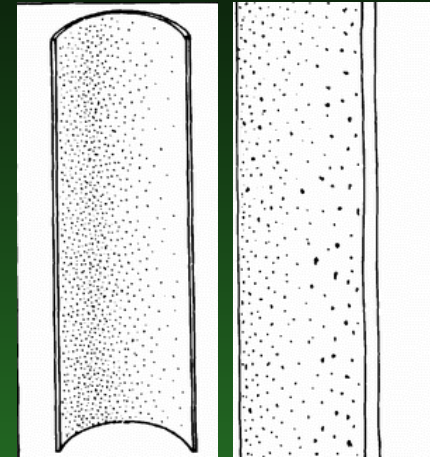
Rhynia gwynne-vaughanii



Aglaophyton major

V xylemu neztlustlé tracheidy

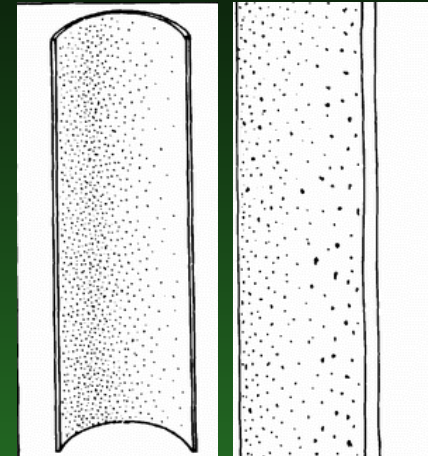
= hydroidy (jako u mechů)



nebo

V xylemu neztlustlé tracheidy

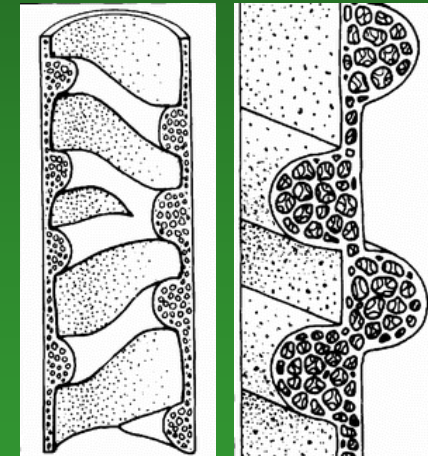
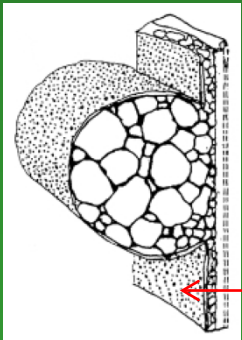
= hydroidy (jako u mechů)



nebo

Tracheidy S-typu

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



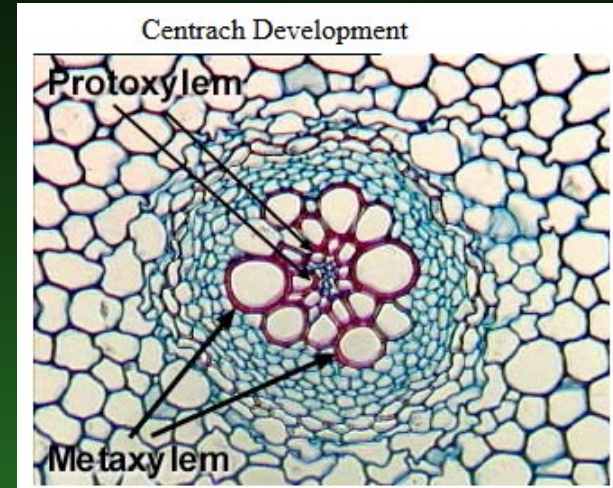
Protoxylem endarchní

Dříve tvořený – protoxylem – uvnitř

(= protoxylem endarchní)

Později tvořený – metaxylem – vně

(= vzniká centrifugálně)



U ryniofyt cévní svazek

jediný => střed stonku je zároveň i střed

svazku => endarchní = centrarchní

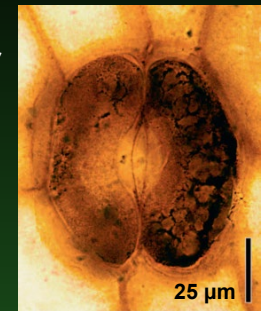


Epidermis sporofytů – průduchy a kutikula

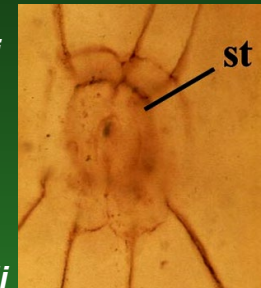
Průduchy až 180 μm dl. – současné rostliny 10–110 μm.

? důsledek vysokého atmosférického CO₂ v siluru a devonu

Aglaophyton major

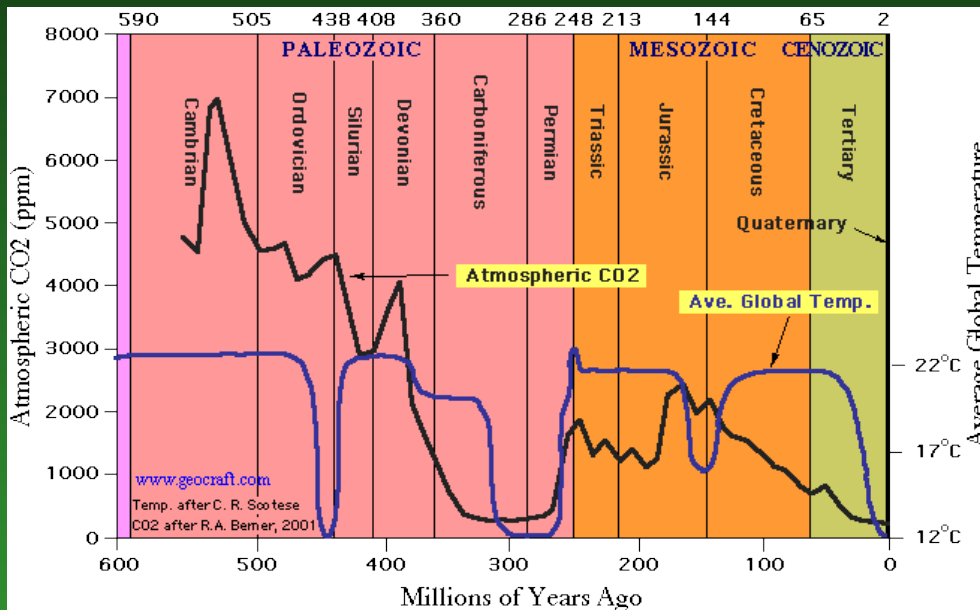
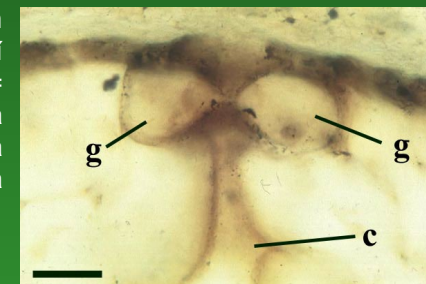


Horneophyton lignieri



Rhynia gwynne-vaughanii

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



Vstřebávání CO₂ pomalejší než transpirace vody / velké průduchy hůře regulovatelné = hůře hospodaří s vodou – to v siluru a devonu nevadilo

Následný devonsko-karbonský pokles atmosférického CO₂ rozběhl evoluci vodivých pletiv kompenzujících ztráty vody

Sporangia

– stěna více vrstev buněk
(= sporangia eusporangiální,
= tlustostěnná)

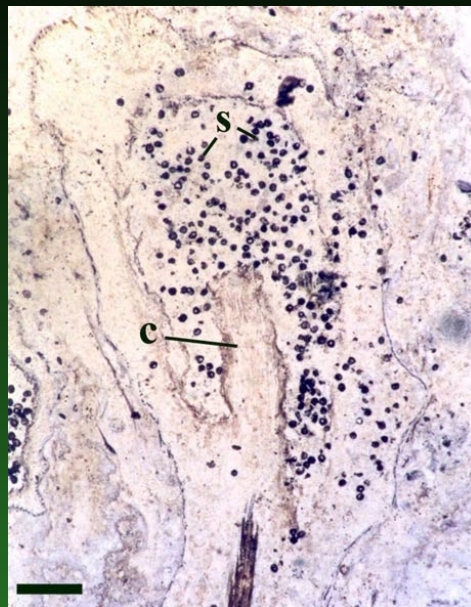
– izosporická

– někdy uvnitř sloupek
(columella)

– **ne**mají žádnou dehiscenci = ztenčeninu, otvírají se
rozpadem stěny, vzácně terminálním otvorem

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

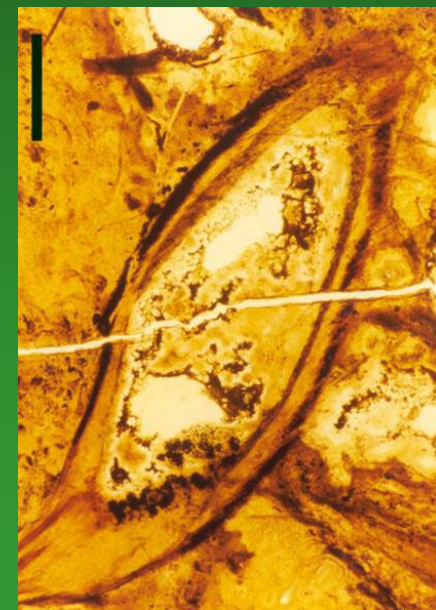
Terminální sporangia mají rymiofyty jako mechorosty,
plavuně je mají na bočních stopkách, kapradiny na listech



Horneophyton lignieri, c = columella



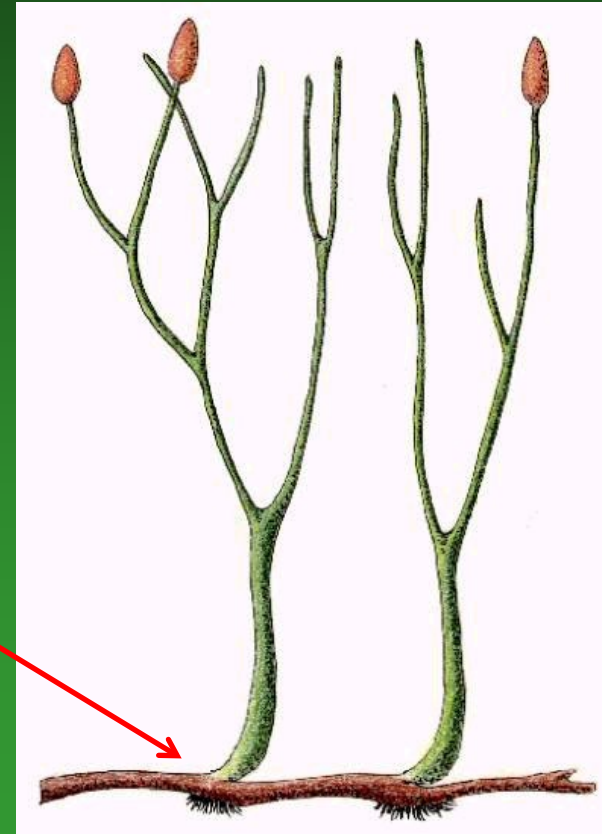
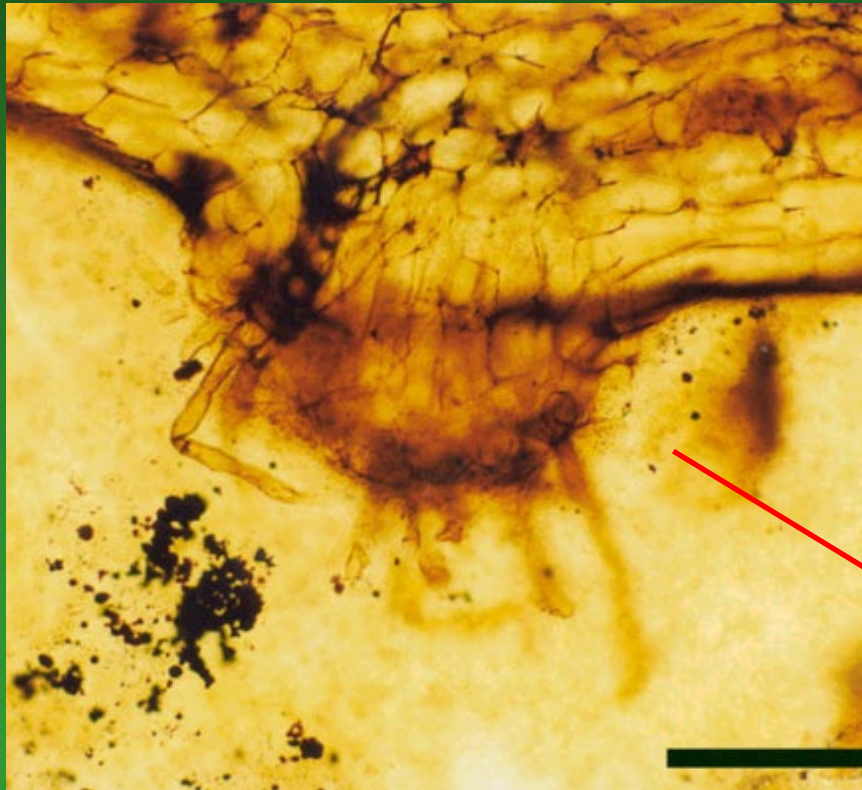
Nothia aphylla



Aglaophyton major

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 rhyňofyt (arbuskulární = hyfy „stromečkovitě“ rostlé do buněk primární kůry)

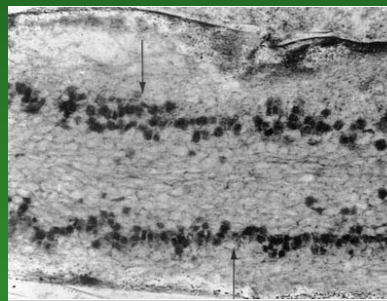
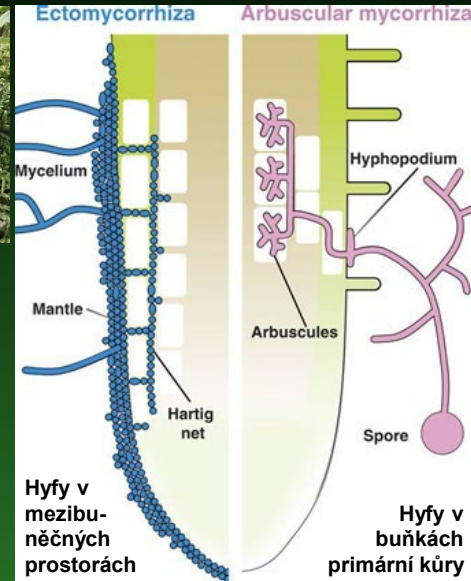
rostlina houbě – uhlíkaté látky
 houba rostlině – uvolňuje ze substrátu pro rostlinu nepřístupné anorganické živiny

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

Basidiomycota



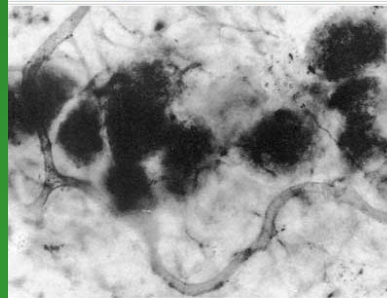
Glomeromycota



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

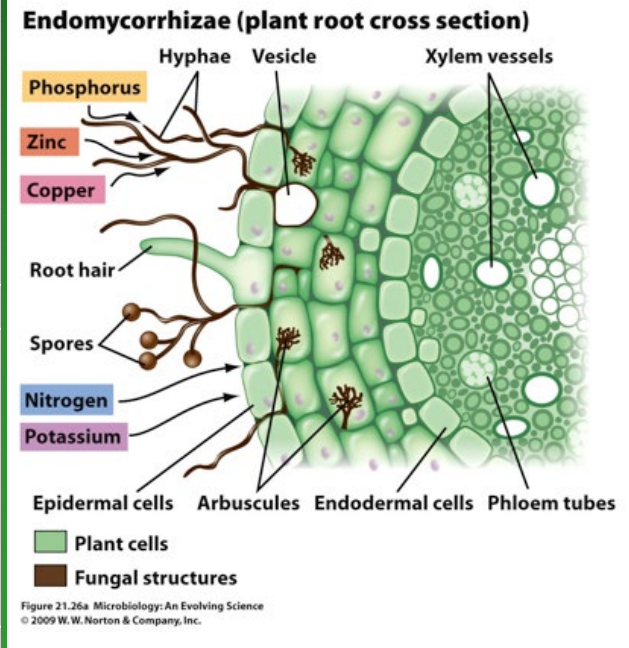


Vesicle-like structures in *Aglaophyton major* rhizome (Taylor et al. 1995).

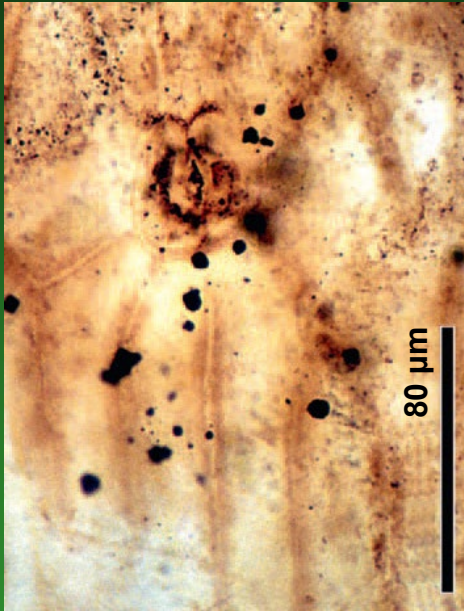


Arbuscule-like structures in *Aglaophyton major* rhizome (Taylor et al. 1995).

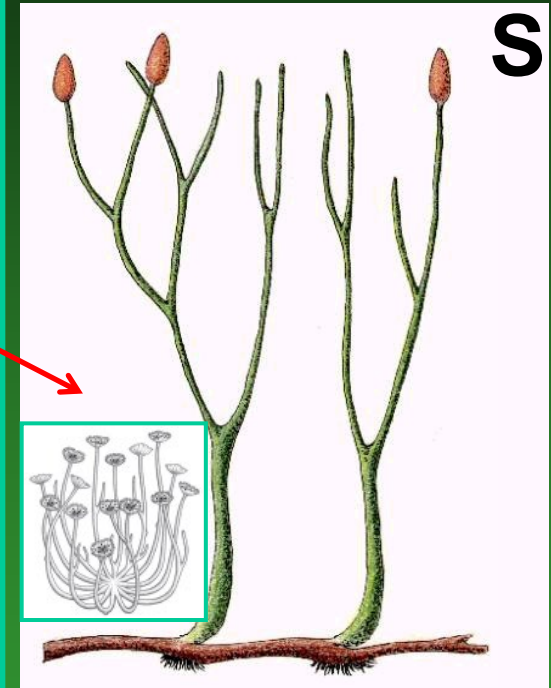
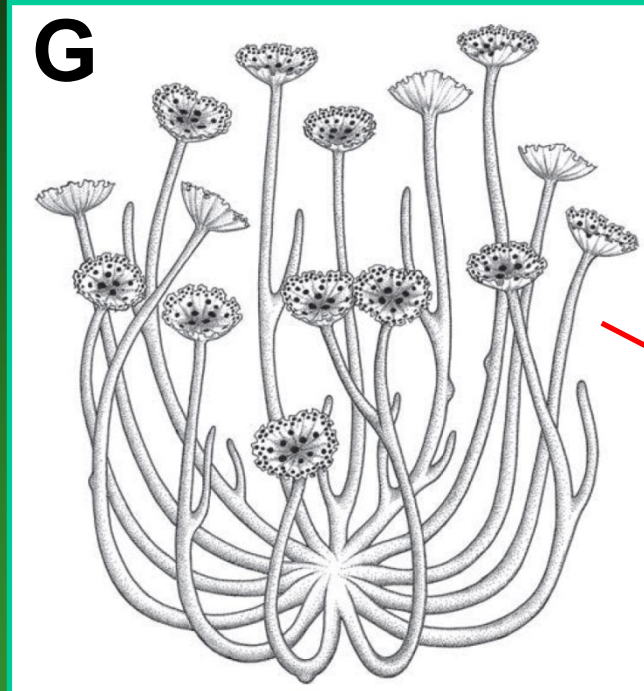
Zjištěna u všech rhyňofyt, u nichž se zachovaly podzemní části, také v gametofytech



Gametofyt – drobný, zelený, hvězdicovitě a vidičnatě větvený – často s terčovitými receptákuly (gametantiofory) – podobnými jako má játrovka *Marchantia polymorpha*. Oproti sporofytu několikrát menší (několik cm), měl hydroidní vodivý systém – jako mechy



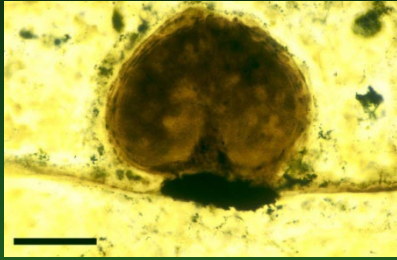
Průduch na gametofytu
Lyonophyton rhyniensis



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



antheridium



antheridiofor

Lyonophyton rhyniensis ♂



archegonium

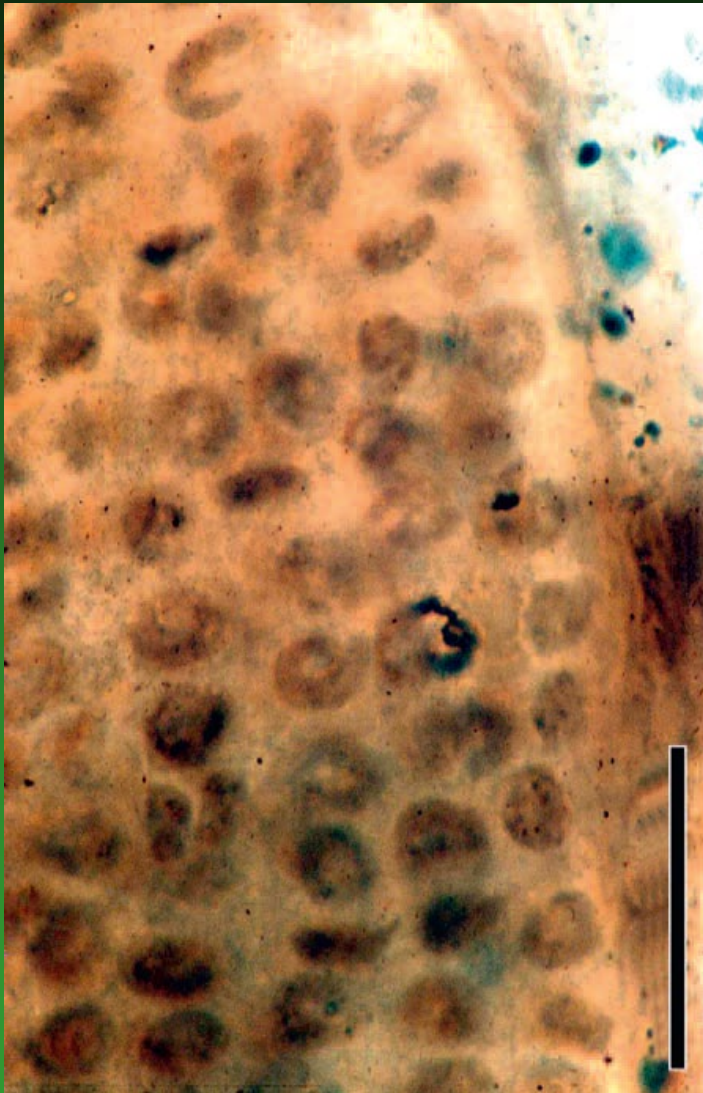


archegoniofor

Langiophyton mackiei ♀

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

Spirálně stočené spermatozoidy v antheridiu *Lyonophyton rhyniensis*

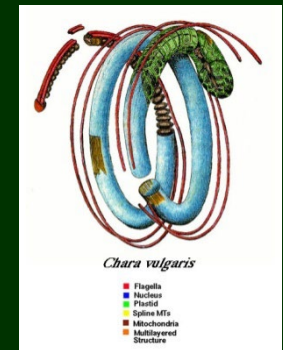


bičičky zřejmě dva (?)

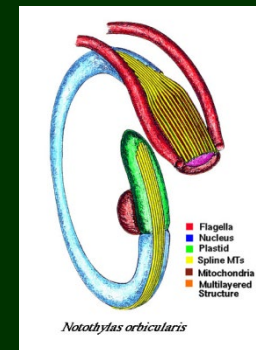
Spermatozoidy mechorostů a parožnatek



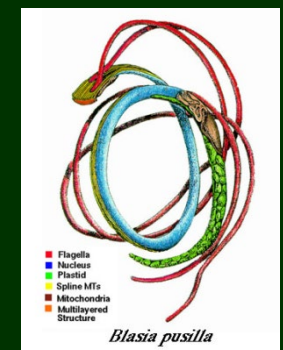
mechy



parožnatky



hlevíky



játrovky

Aglaophyton major

(dříve *Rhynia major*)

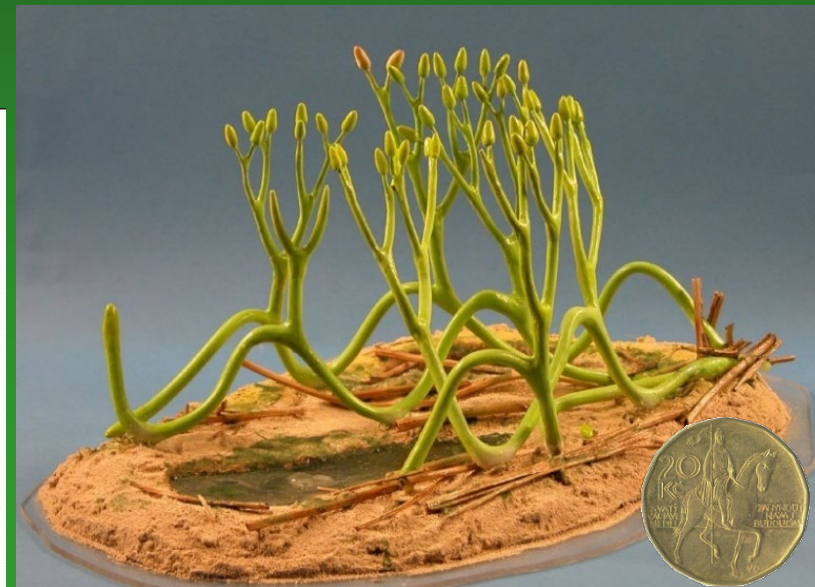
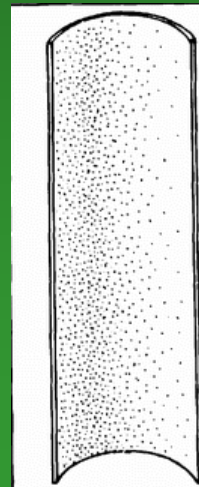
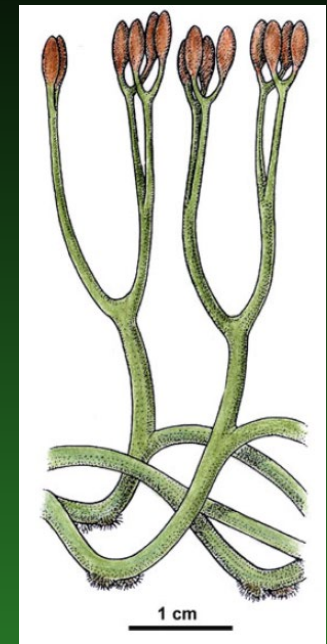
devon

Sporangia – elipsoidní

na všech koncích telomů

Nadzemní výběžky přichyceny k substrátu
shluky jednobuněčných rhizoidů

Tracheidy - bez ztluštěnin, jako hydroidy
mechů



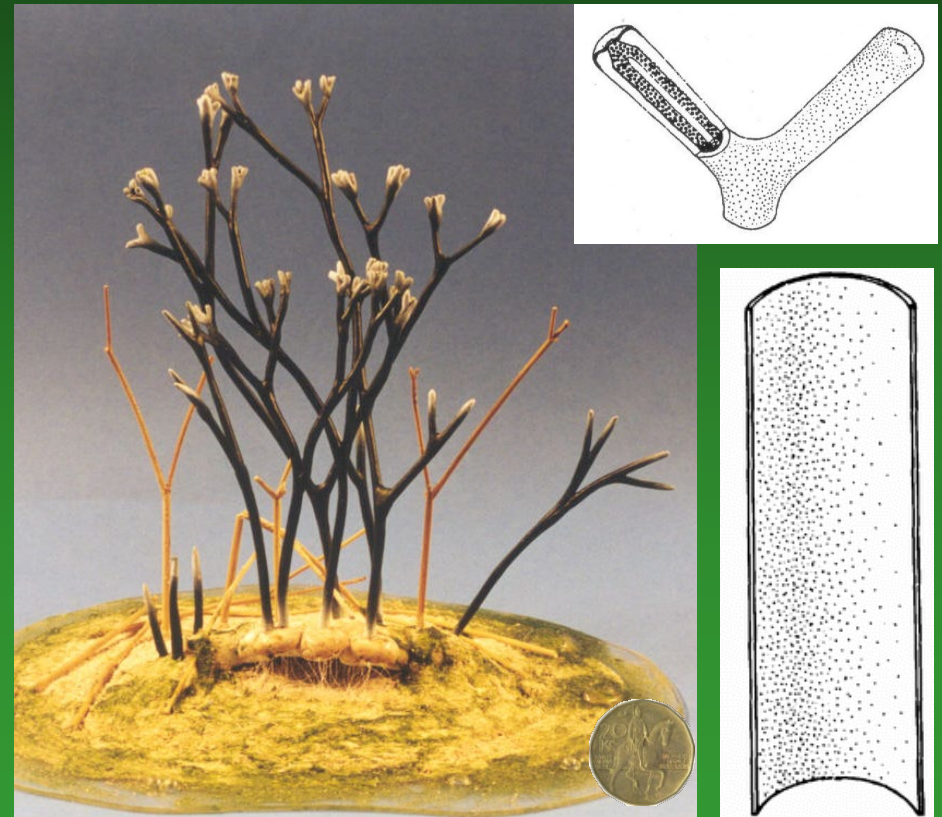
Horneophyton lignieri (dříve *Hornea*),

devon,

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

Tracheidy – **bez** ztluštěnin – jako hydroidy u mechů
Sporangia

– válcovitá, vidličnatě větvená, se středním sloupkem a terminálním otvorem – jako mechy!



Rhynia gwynne-vaughanii

devon, do 18 cm vys.

Telomy větvené dichotomicky i monopodiálně

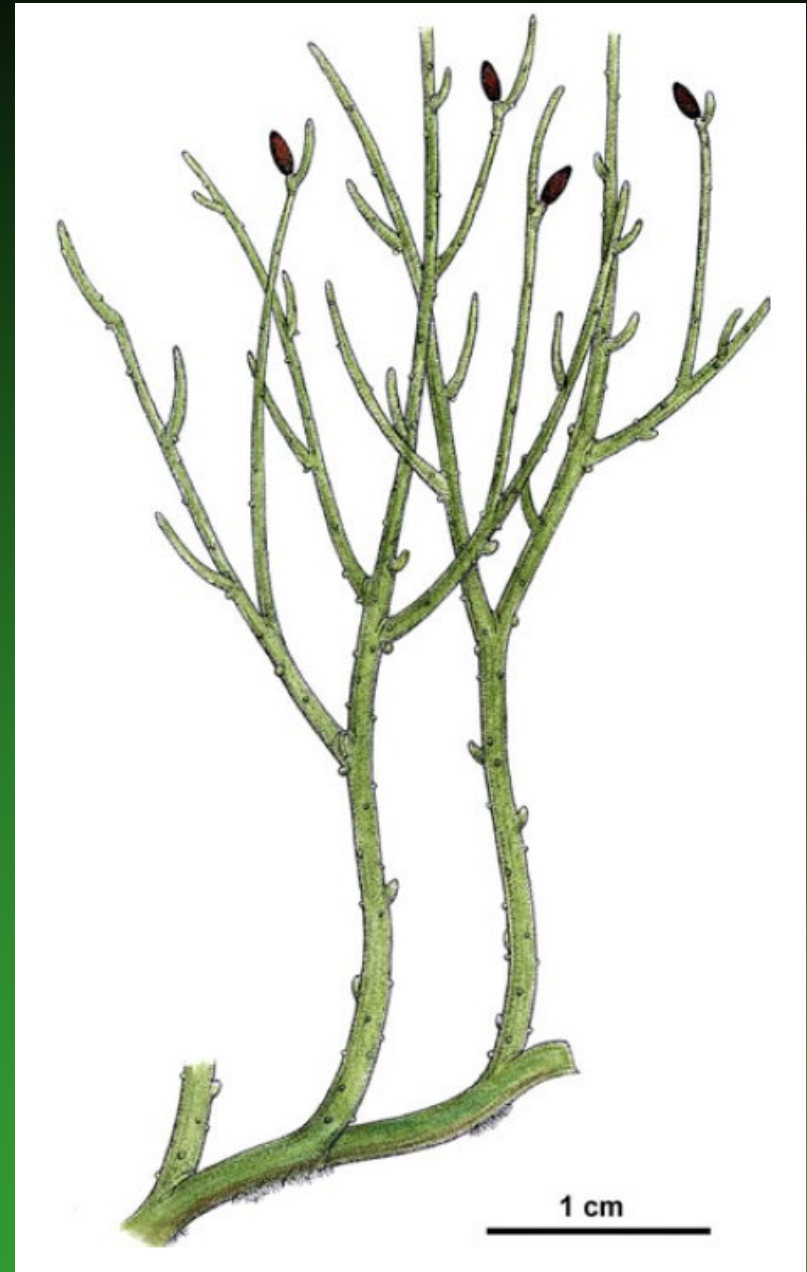
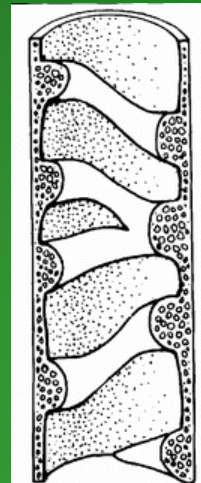
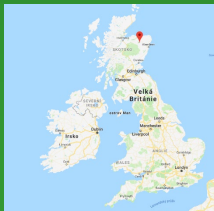
Sporangia – elipsoidní na bočních větvích

Tracheidy – vyztužené

Emergence uprostřed s otvory –
? hydrotody nebo sekreční žlázy

? Vyprášená sporangia opadávala z
miskovité abscisové zóny jako opadávající
listy

? Boční větve se mohly
odlamovat a sloužit
k vegetativnímu rozmnožování



Cooksonia pertonii

silur, drobnější

Původně nejstarší makrofosílie vyšších rostlin

428 miliónů let

objevena 1934

v Pertonském lomu

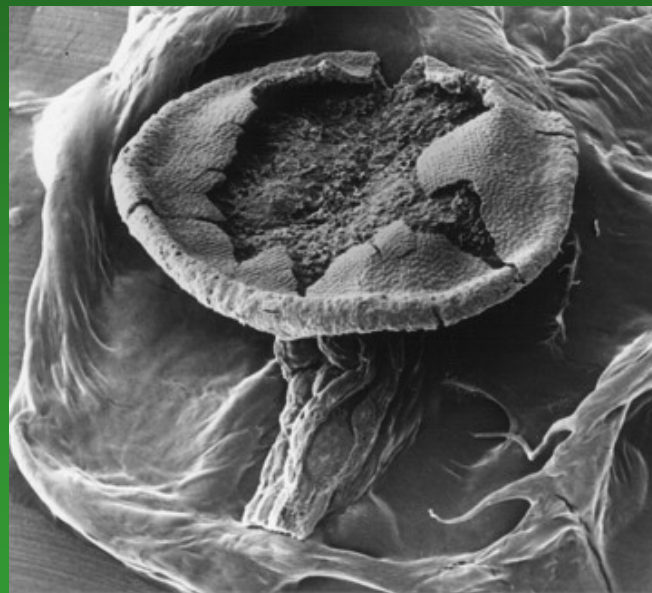
ve Walesu, popsána 1937

(nálezy od Rhyne

jsou mladší – 410-390 mya)



vizualizace



trumpetkovitá sporangia

3D-model

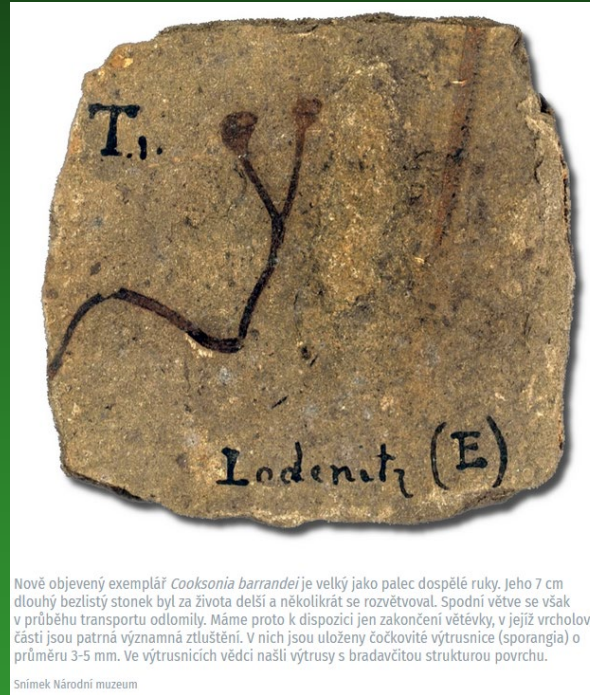
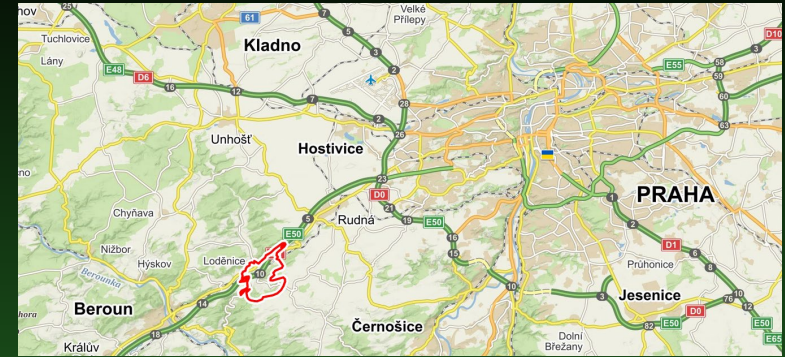


Isabel Cookson
1893-1973
australská paleo-
botanička, podle níž
je rod pojmenován

Cooksonia bohémica

popsaná od Loděnic u Berouna v r. 2018;
objevena v Barrandově materiálu až v r. 2011

vysoká až 7 cm;



Nově objevený exemplář *Cooksonia barrandei* je velký jako palec dospělé ruky. Jeho 7 cm dlouhý bezlistý stonk byl za života delší a několikrát se rozvětvoval. Spodní větve se však v průběhu transportu odlomily. Máme proto k dispozici jen zakončení větévky, v jejíž vrcholové části jsou patrná významná ztluštění. V nich jsou uloženy čočkovité výtrusnice (sporangia) o průměru 3-5 mm. Ve výtrusnicích vědci našli výtrusy s bradavčitou strukturou povrchu.

Snímek Národního muzea



Rekonstrukce původního vzhledu rostliny *Cooksonia barrandei*. Zachování českého nálezu bohužel neumožňuje studium vodivých pletí. Rostliny rodu *Cooksonia* jsou však obecně považovány za první představitele cévnatých rostlin. Rostlinu *Cooksonia barrandei* tak lze požadovat za první možnou cévnatou rostlinu. Na snímku ve srovnání s otiskem palce dospělého člověka.

Ilustrace Jiří Svoboda

nature plants LETTERS
<https://doi.org/10.1038/s41477-018-0140-y>

Sporophytes of polysporangiate land plants from the early Silurian period may have been photosynthetically autonomous

Milan Libertin¹, Jiří Kvaček^{1*}, Jiří Bek², Viktor Žárský^{1*} and Petr Štorch²

2018

stáří spodní silur

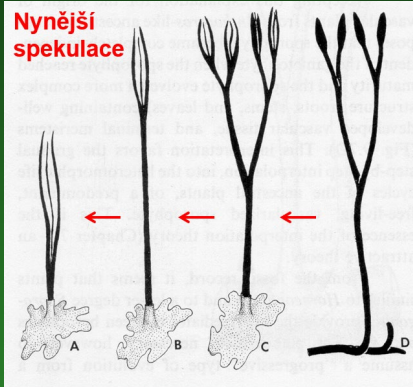
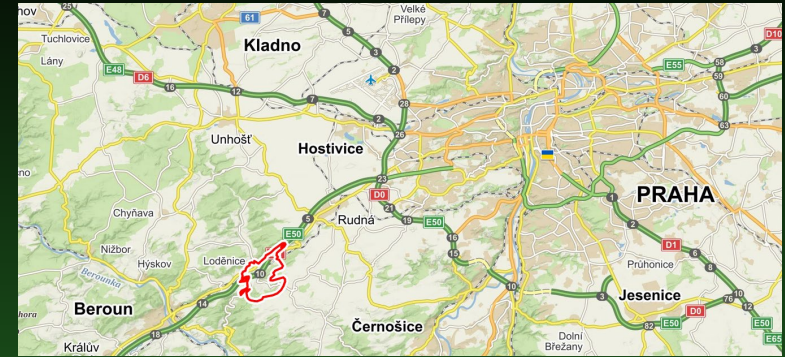
432 mil. BP. = nejstarší makrofosílie vyšších rostlin

U Rhyne byly asi ryniofyty už relikty přežívající spolu s odvozenými formami

Cooksonia bohémica

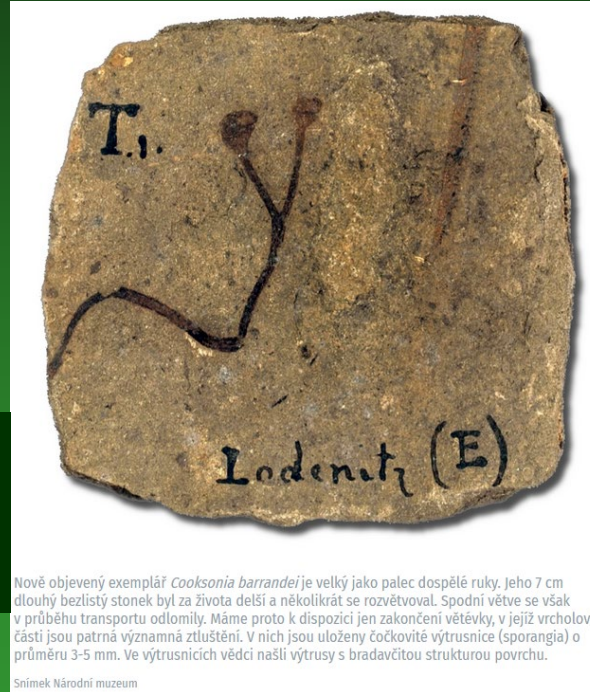
popsaná od Loděnic u Berouna v r. 2018;
objevena v Barrandově materiálu až v r. 2011

vysoká až 7 cm;



Nynější spekulace

Je možné, že *Cooksonia* je nejbližší předkovi vyšších rostlin a mechorosty jsou odvozené redukcí sporofytu



Nově objevený exemplář *Cooksonia barrandei* je velký jako palec dospělé ruky. Jeho 7 cm dlouhý bezlistý stonk byl za života delší a několikrát se rozvětvoval. Spodní větve se však v průběhu transportu odlomily. Máme proto k dispozici jen zakončení větévky, v jejíž vrcholové části jsou patrná významná ztlustění. V nich jsou uloženy čočkovité výtrusnice (sporangia) o průměru 3-5 mm. Ve výtrusnicích vědci našli výtrusy s bradavčitou strukturou povrchu.

Snímek Národního muzea



Rekonstrukce původního vzhledu rostliny *Cooksonia barrandei*. Zachování českého nálezu bohužel neumožňuje studium vodivých pletiv. Rostliny rodu *Cooksonia* jsou však obecně považovány za první představitele cévnatých rostlin. Rostlinu *Cooksonia barrandei* tak lze požadovat za první možnou cévnatou rostlinu. Na snímku ve srovnání s otiskem palce dospělého člověka.

Ilustrace Jiří Svoboda

nature plants LETTERS
<https://doi.org/10.1038/s41477-018-0140-y>

Sporophytes of polysporangiate land plants from the early Silurian period may have been photosynthetically autonomous

Milan Libertin¹, Jiří Kvaček^{1*}, Jiří Bek², Viktor Žárský^{2*} and Petr Štorch²

2018

stáří spodní silur
 432 mil. BP. = nejstarší makrofosílie vyšších rostlin
 U Rhyne byly asi ryniofyty už relikty přežívající spolu s odvozenými formami

oddělení *Zosterophyllophyta* = mikrofylní ryniofyty

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 – prstencovinně ztlustlé

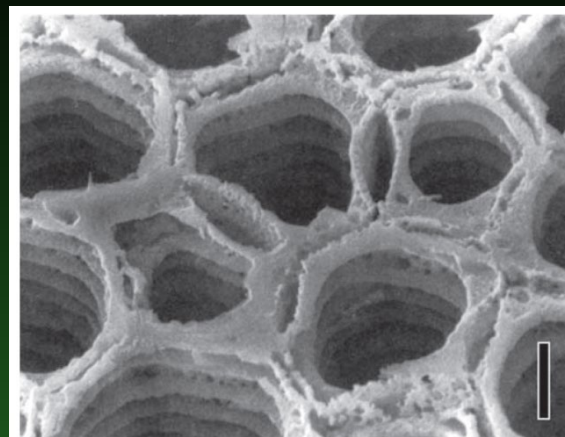
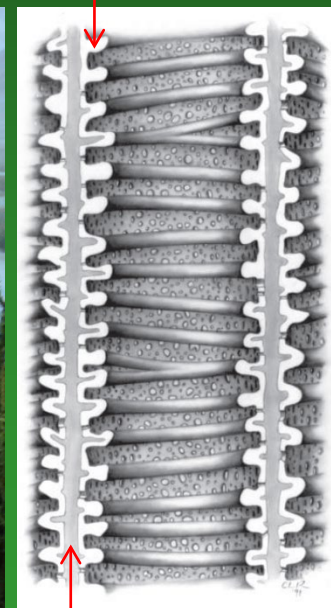
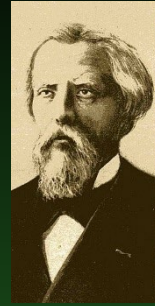


FIGURE 8.2 Oblique view of *Gosslingia breconensis* conducting elements (Devonian). Bar = 10 μ m. (From Edwards and Kenrick, 1988a.)



Asteroxylon mackei

celulóza – chybí (před fosilizací ji bakterie rozložily?)



Vodivé elementy sporofytu – aktinostélé

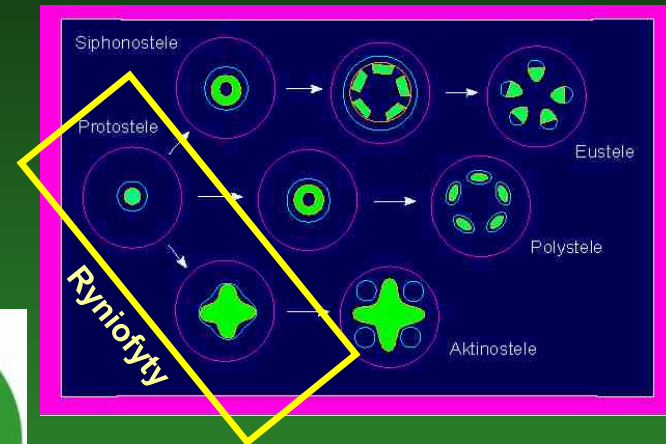
= jeden cévní svazek v tenkém stonku

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

floem – mezi paprsky xylemu

Stelární teorie (1870)

- naznačuje evoluci vodivých svazků z ryniofytního protostélé



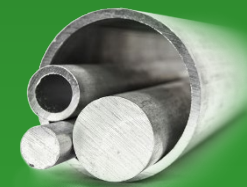
xylem

floem

**hypodermální
sterom =
„sklerenchym“**

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

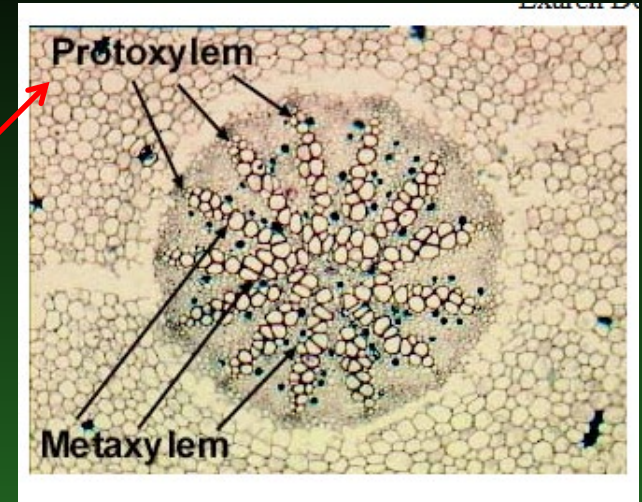
Výška stonku = kompetice
o světlo. Vyšší a tlustší
stonky musejí být pevnější



Příčný řez aktinostelickým telomem rodu *Asteroxylon*

Diferenciace primárního xylemu ve sporofytu – exarchní

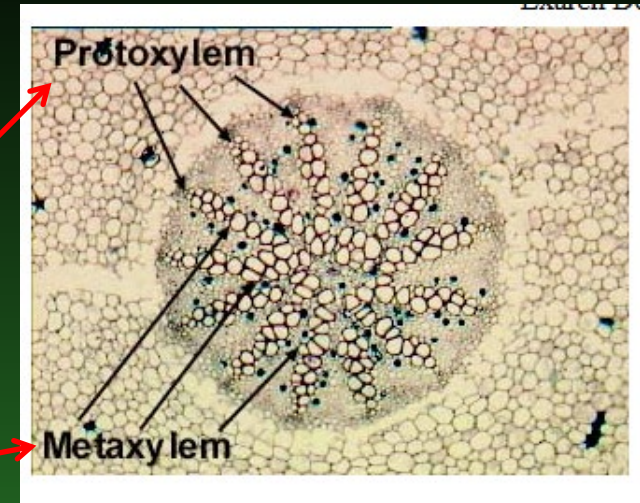
starší – protoxylem – vně (na koncích
xylemových „paprsků“) exarchní



Diferenciace primárního xylemu ve sporofytu – exarchní

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

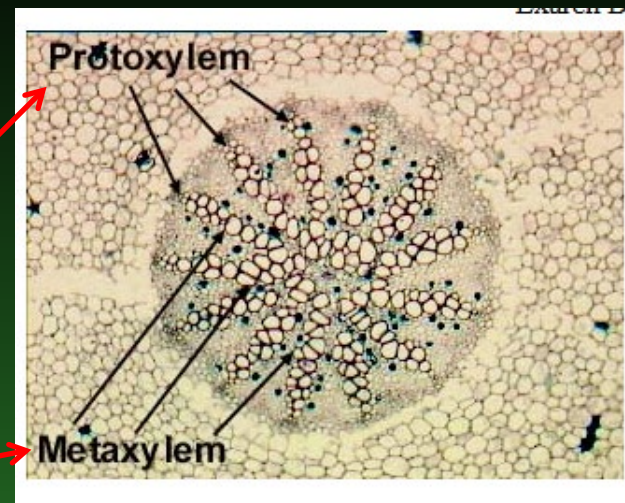
mladší – metaxylem – uvnitř



Diferenciace primárního xylemu ve sporofytu – exarchní

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

mladší – metaxylem – uvnitř

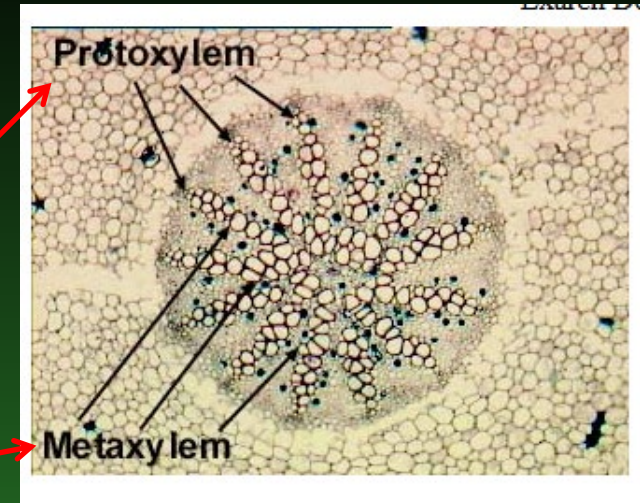


Exarchní xylem – stonky u Zosterophyllophyt a plavuní
– kořeny všech rostlin

Diferenciace primárního xylemu ve sporofytu – exarchní

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

mladší – metaxylem – uvnitř



Exarchní xylem – stonky u Zosterophyllophyt a plavuní
– kořeny všech rostlin

Endarchní xylem – stonky všech ostatních rostlin
(kromě Zosterophyllophyt a plavuní)
včetně Protracheofyt a Trimerofyt

Asteroxylon mackei 407 mya

Suchozemský až 50 cm vys.,

Stonek – do 2 mm tlustý, monopodiálně větvený

Vedlejší větve vidličnatě větvené

Gametofyt není znám

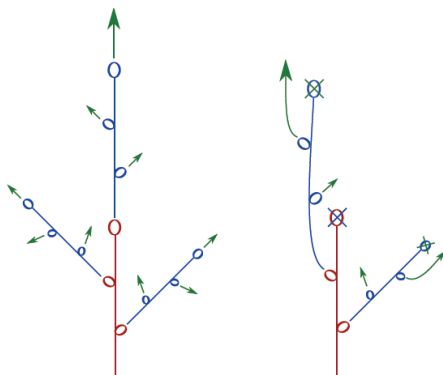
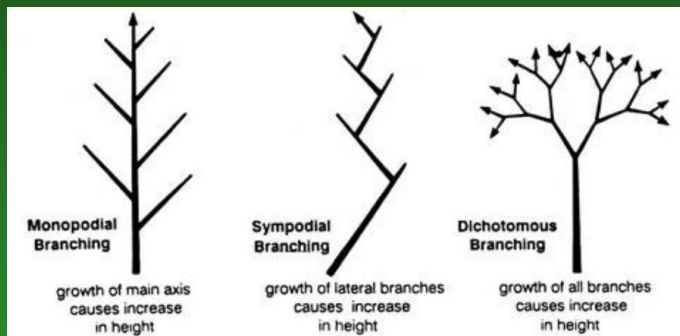


Figure 7.5: Monopodial (left) and sympodial branching. First, second and third years of growth are red, blue and green, respectively.



Asteroxylon

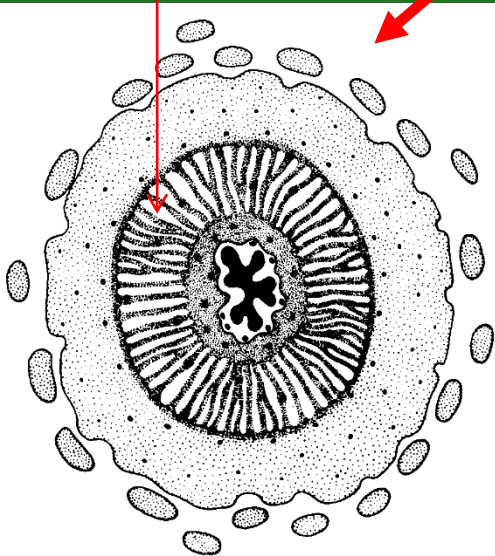
© DK 2012 www.jfhdigital.com

Asteroxylon mackei

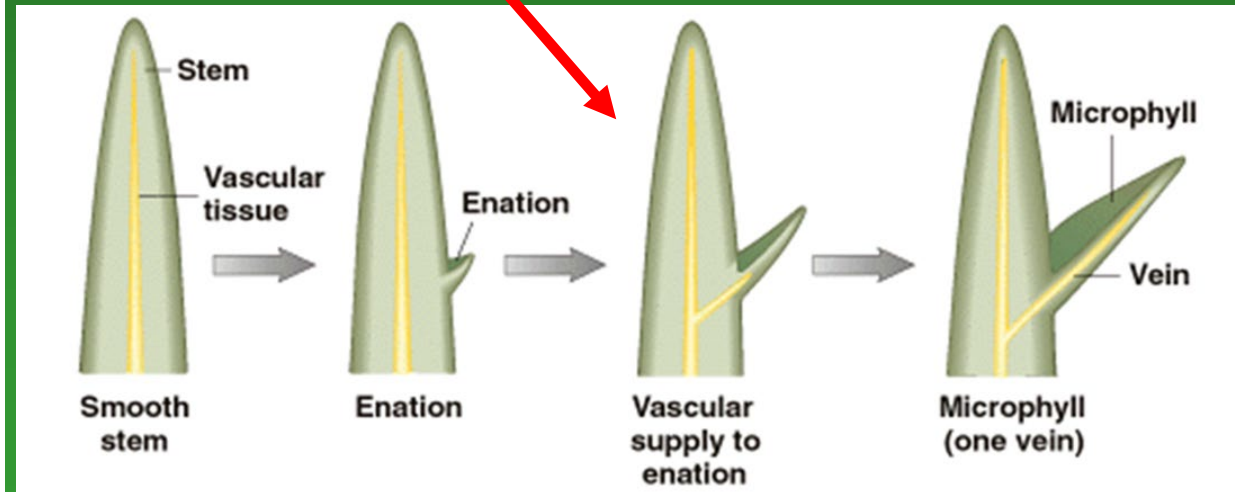
„Listy“ bezcévné = až 5 mm dl. – s průdouchy

Stonek - vedlejší cévní svazky sice odvětvovaly z centrálního aktinostélé a procházely skrz parenchymatický kortex, ale do enačních listů nevstupovaly

aerenchymatické
dutiny pod
endodermis



Hypotetická evoluce
mikrofylního listu



Asteroxylon mackei

Oddenek s protostélé

Vidličnatě větvené kořeny

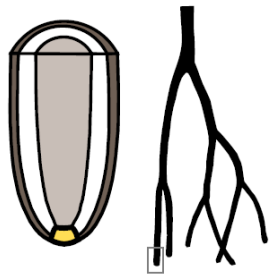
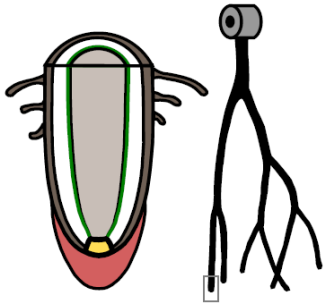
– vyrůstají adventivně z oddenku

– pravděpodobně neměly kořenové čepičky

– kořenový meristem kryla jen rhizodermis

– rhizodermis zřejmě netvořila rhizoidy

Lycophytes



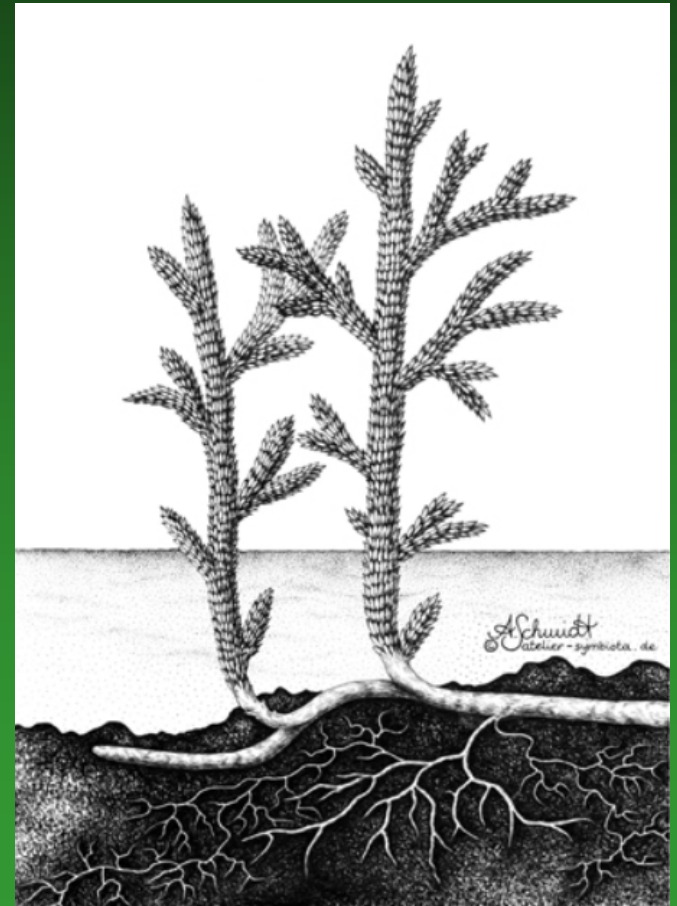
A. mackiei-type
rooting axis



NATURE | VOL 561 | 13 SEPTEMBER 2018

Stepwise and independent origins of roots among land plants

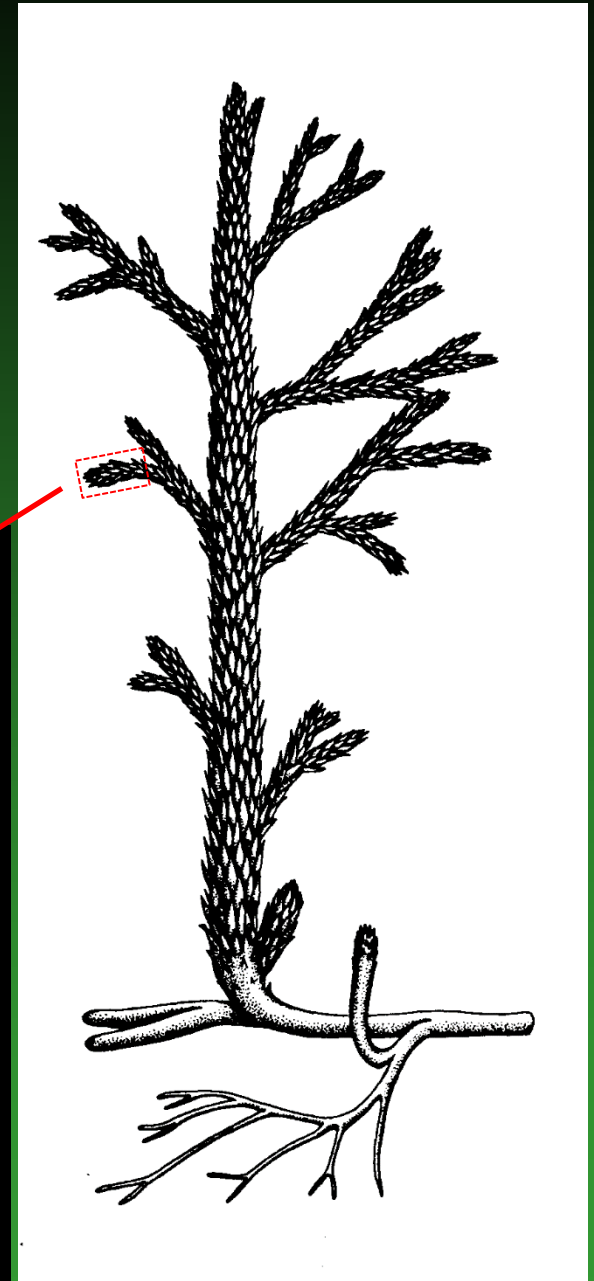
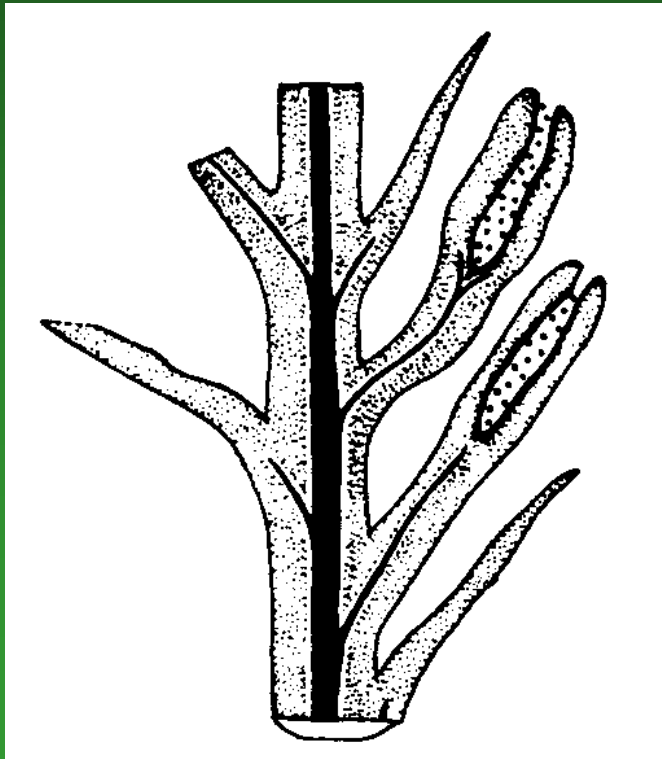
Alexander J. Hetherington¹ & Liam Dolan^{1*}



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.

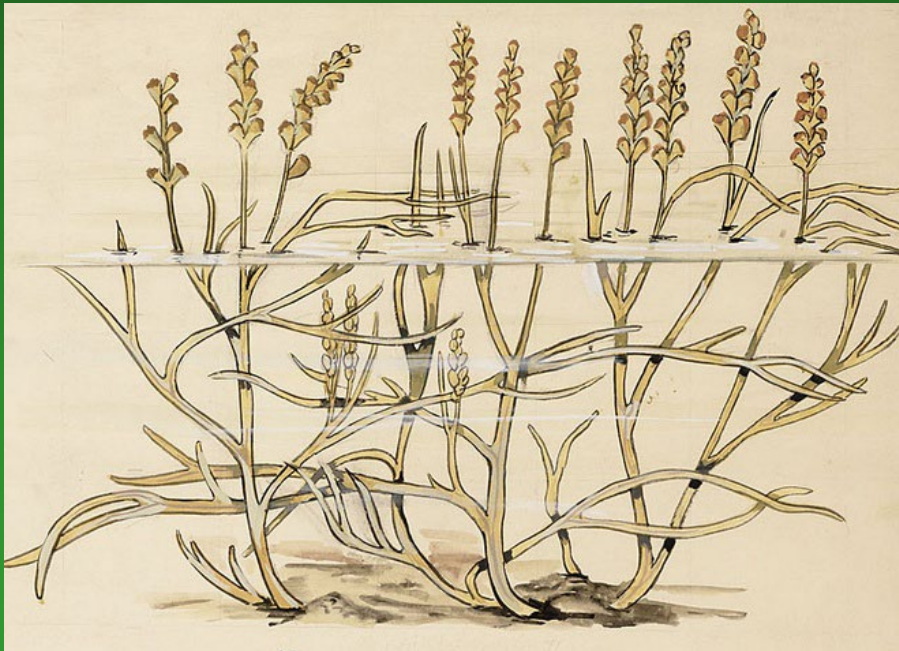


Zosterophyllum rhenanum

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

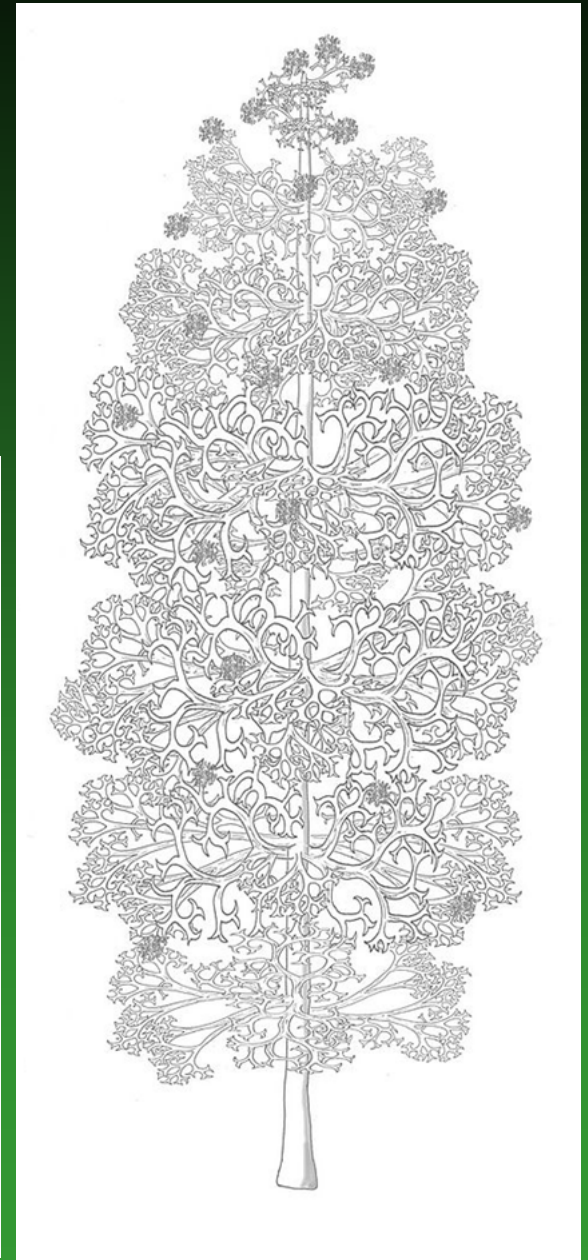
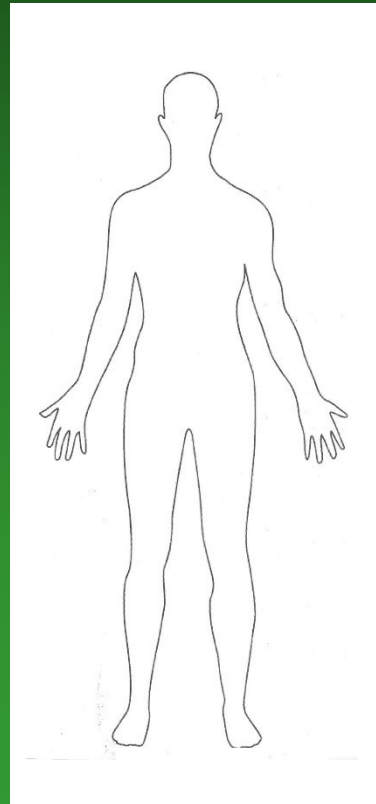


Popsán jako *Sciadophyton steinmannii*

oddělení *Trimerophyta* = mikrofylní rymiofyty

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

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



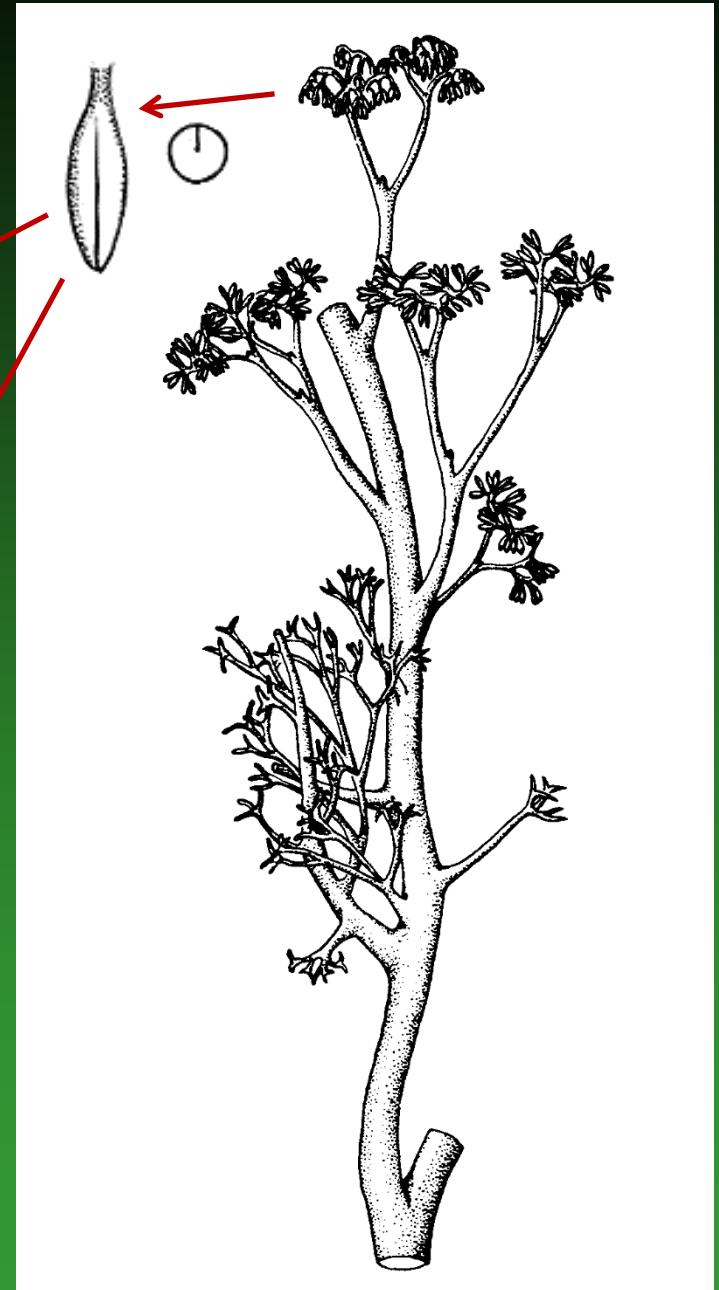
oddělení *Trimerophyta*

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

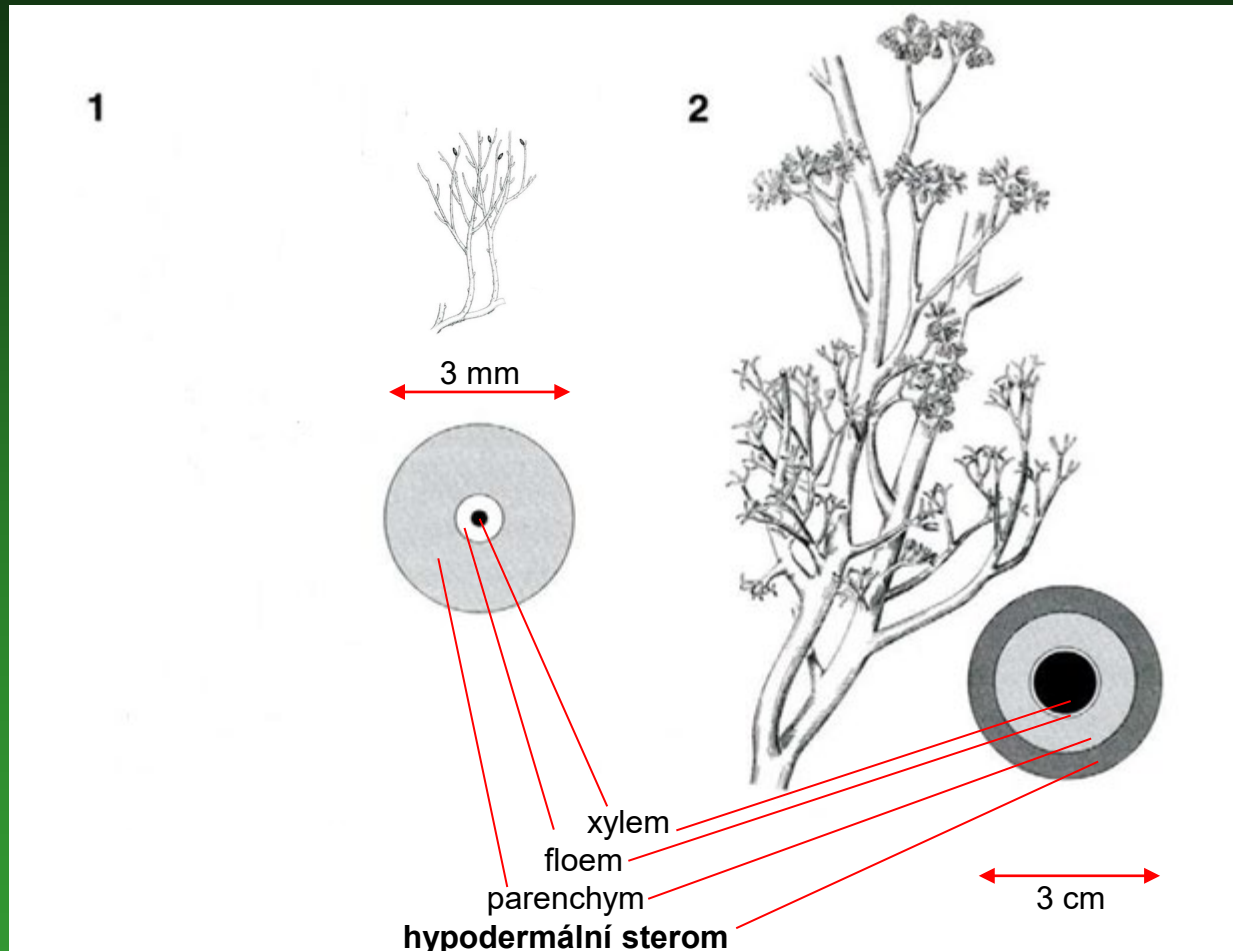


oddělení *Trimerophyta*

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 rymiofyt a trimerofyt

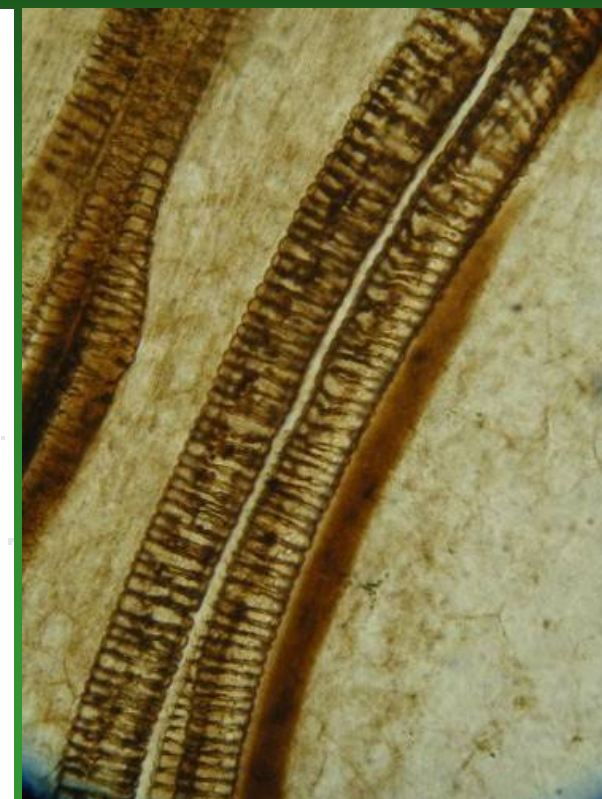
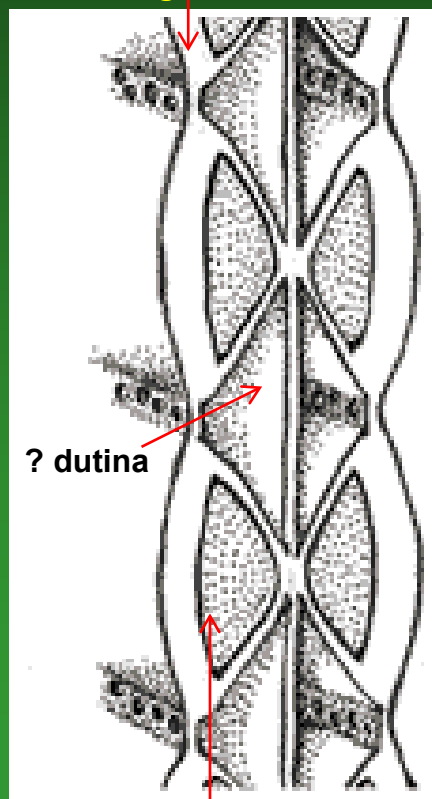
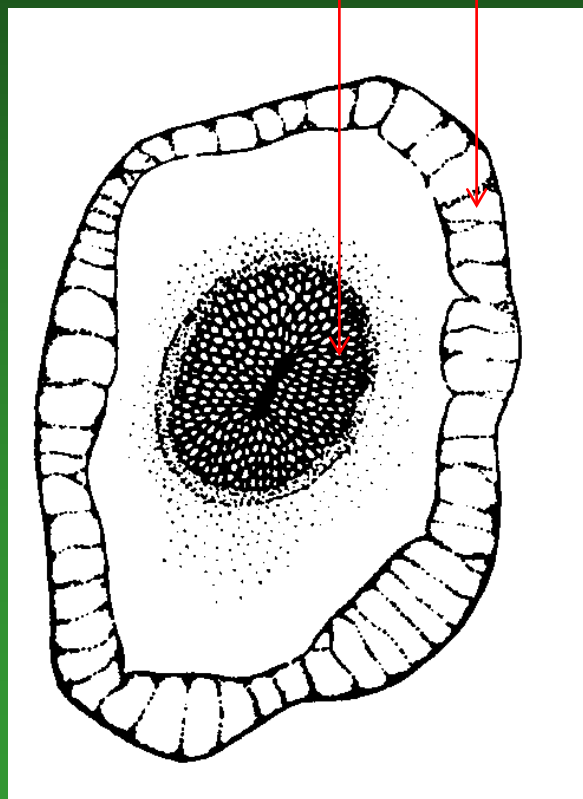
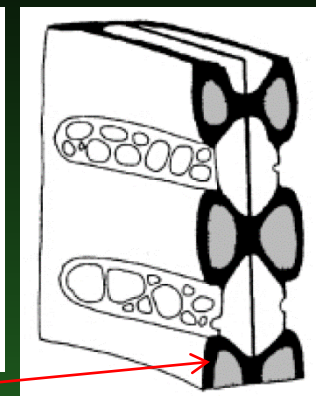
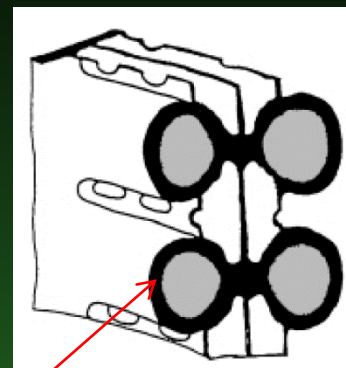
oddělení *Trimerophyta*

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

střední válec - **protostélé**

aerenchymatické dutiny pod endodermis

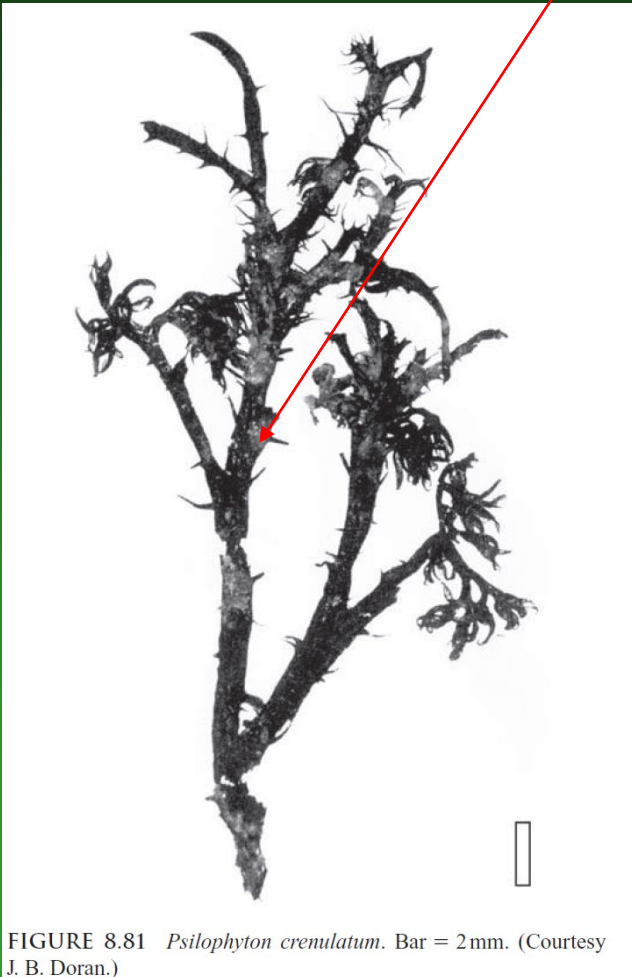
lignin – zachoval se



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



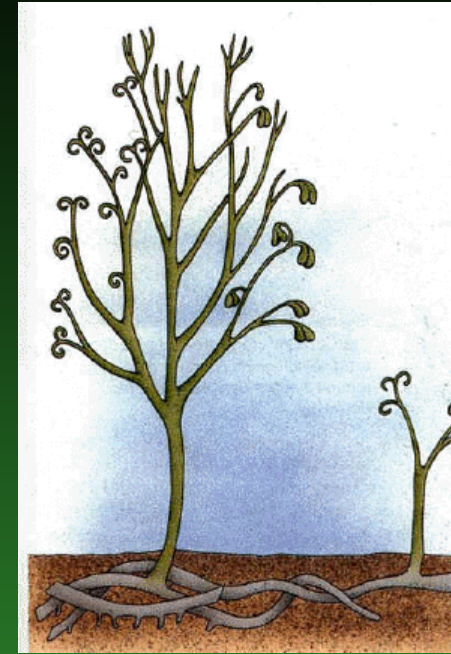
FIGURE 8.81 *Psilophyton crenulatum*. Bar = 2 mm. (Courtesy J. B. Doran.)



oddělení *Trimerophyta*

strukturní přechody mezi oddenkem a kořenem na oddenku

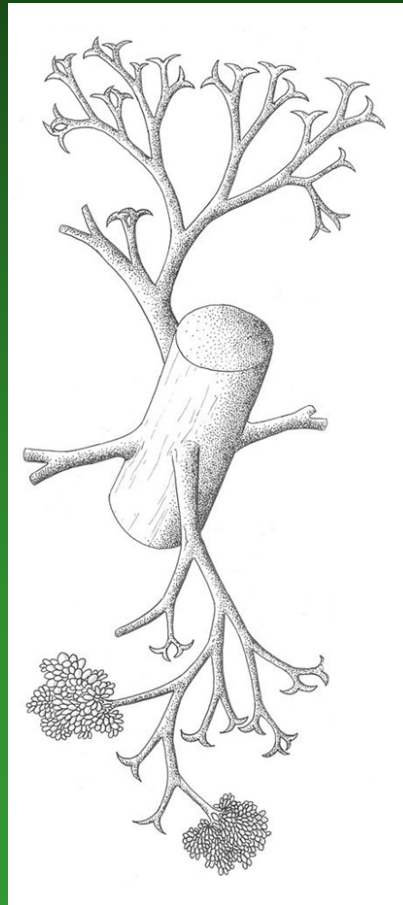
- pozitivně geotropicky orientované
- vidličnatě větvené



oddělení *Trimerophyta*

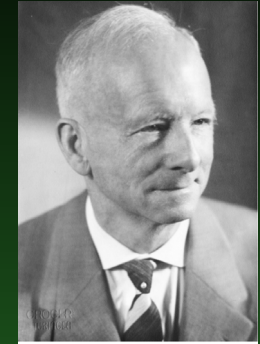
hlavní stonek - silnější než boční větve

boční větve někdy ve spirále, mají
determinovaný růst



Zimmermannova telomová teorie:

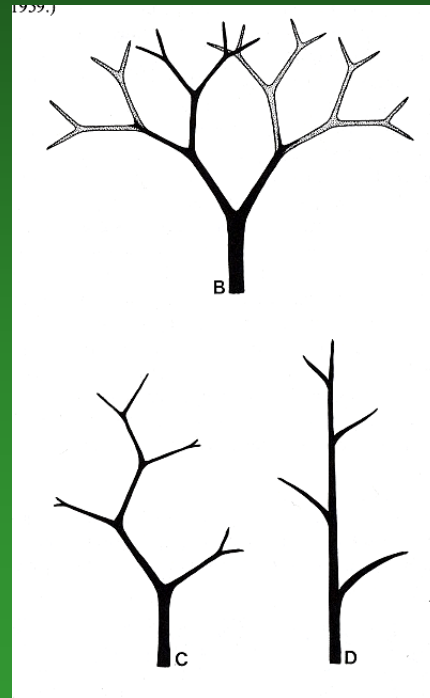
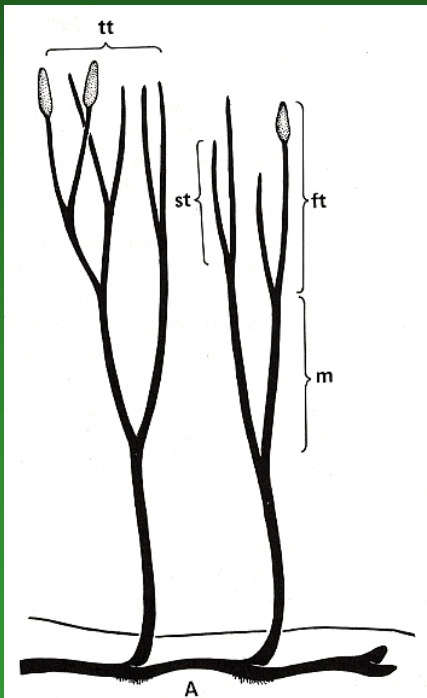
Walter Zimmermann
1892-1980



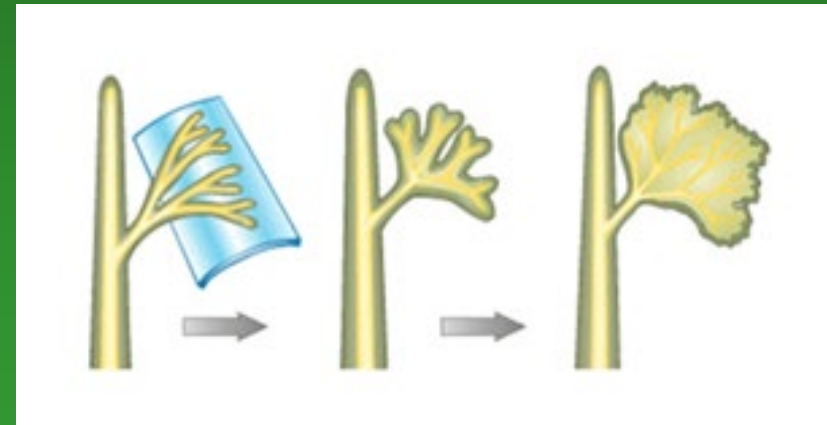
Výchozí morfologická struktura = prostorově vidličnatě větvený telom

Z něj evolučně odvozeny všechny ostatní orgány

Evoluce telomů: převršení → monopodiální stonk



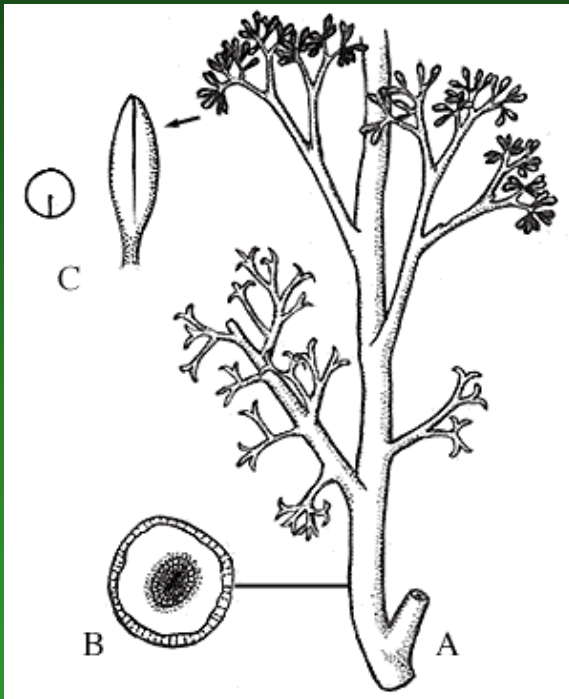
planace + kladofikace + syntelomizace → list



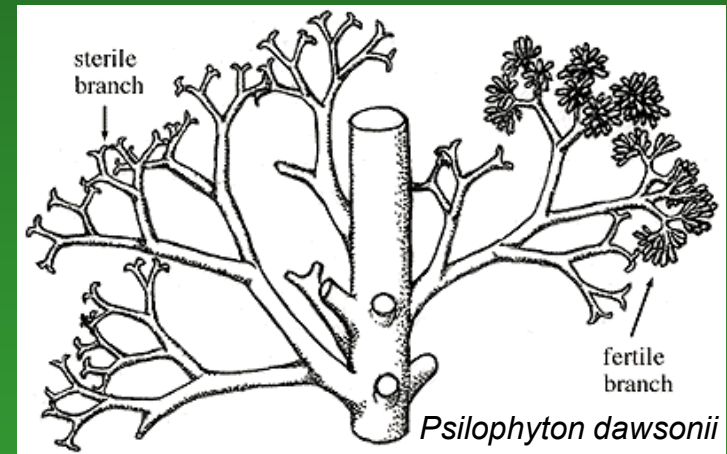
odd. *Trimerophyta*

– větve dvojího typu fertlní a sterlní, 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