



Systém a evoluce vyšších rostlin

Vyšší rostliny: vznik a hlavní znaky

Petr Bureš



INVESTICE DO ROZVOJE VZDĚLÁVÁNÍ

Vyšší rostliny: „laickýma očima“

Co k nim patří?

„land plants“ = suchozemské rostliny

mechorosty



hlevíky

jatrovky

mechy

kaprad'orosty



plavuně



krytosemenné



nahosemenné



Jak jsou velké?

Velikostní variabilita vyšších rostlin sahá od mm (např. u na hladině plovoucích okřehků) až po desítky metrů (např. vysoké gigantické jehličnany z čel. tisovcovitých *Taxodiaceae*).

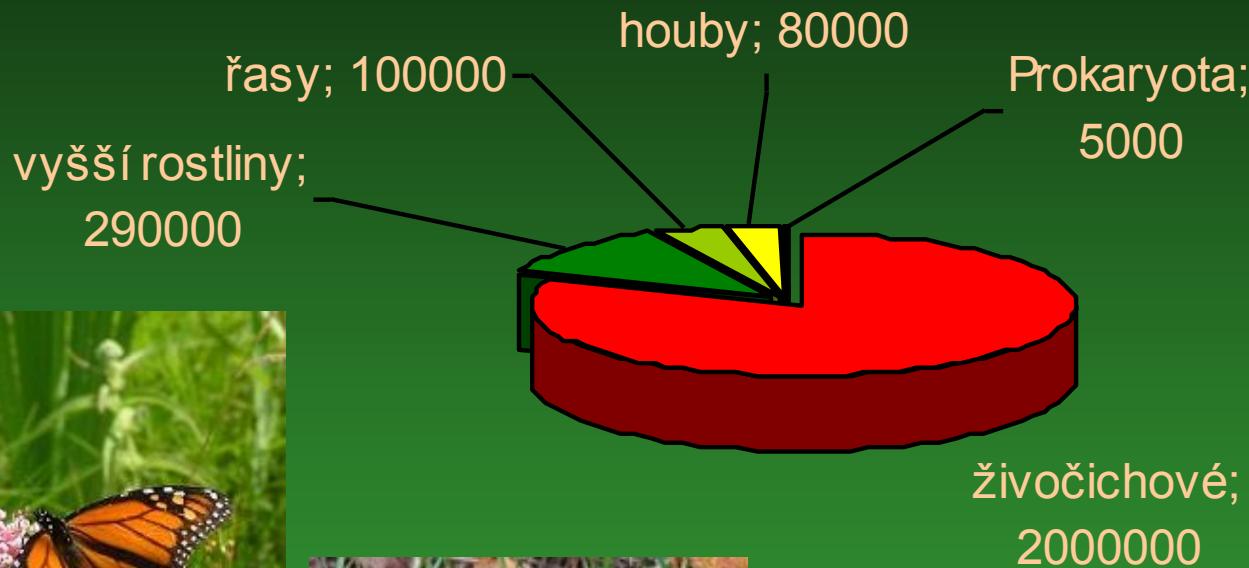
Wolffia columbiana (Araceae)

General Sherman největší sekvojový strom (*Sequoiadendron giganteum*) roste v Sequoia National Park v Kalifornii.
 $v = 83,8 \text{ m}$, průměr kmene = 7,7 m, objem = ca 1487 m^3 , věk = 2300 – 2700 let.

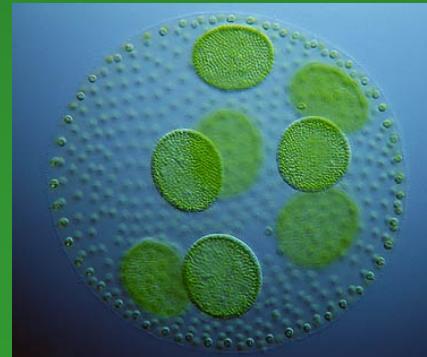


Kolik jich je ?

Druhová diverzita vyšších rostlin: po živočiších nejbohatší
- asi 290 tisíc druhů.



**velmi
hrubé
odhadů,
omezené
úrovní
poznání !**



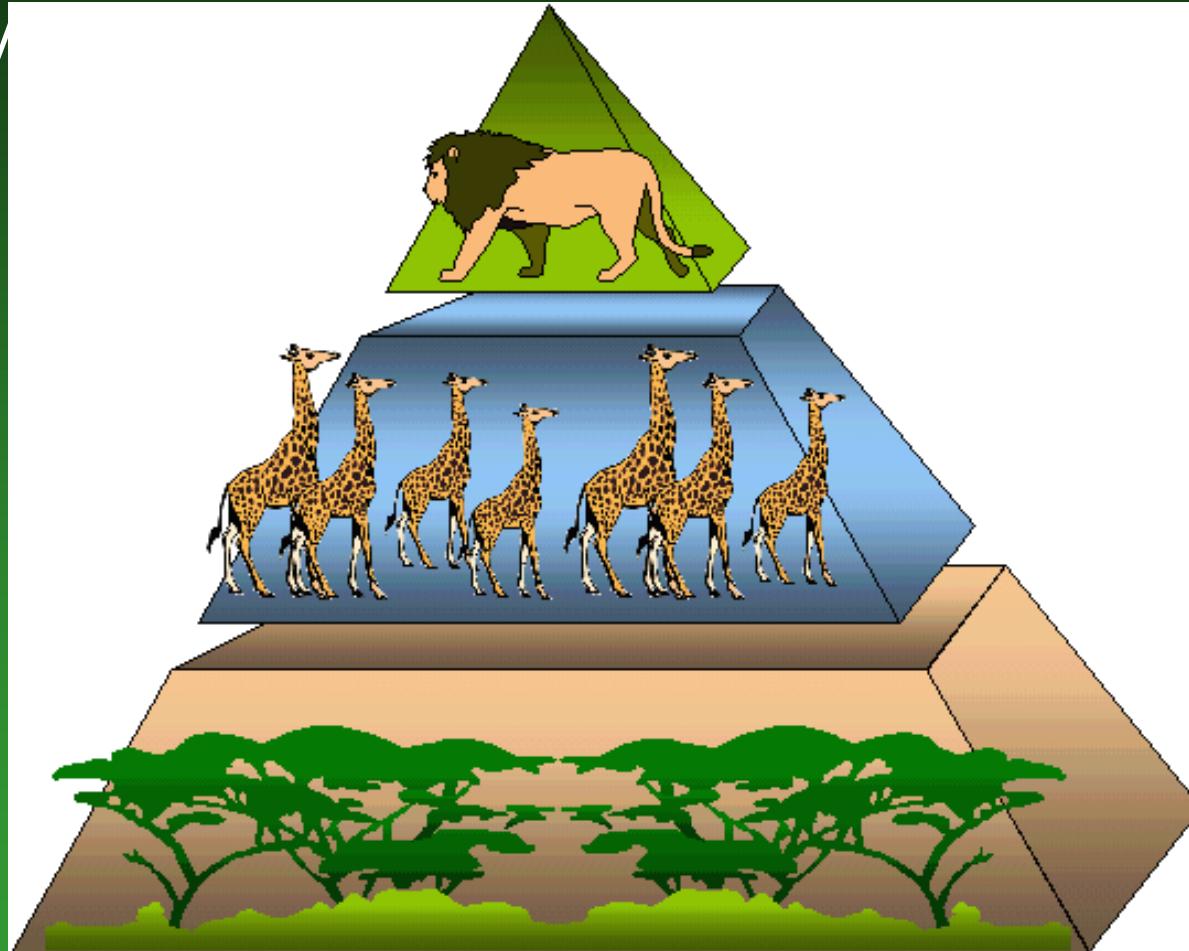
Vztah k ostatním živým organizmům

Podíl na tvorbě biomasy: oproti živočichům mnohem vyšší.
Vyšší rostliny tvoří kostru většiny ekosystémů zemského povrchu.



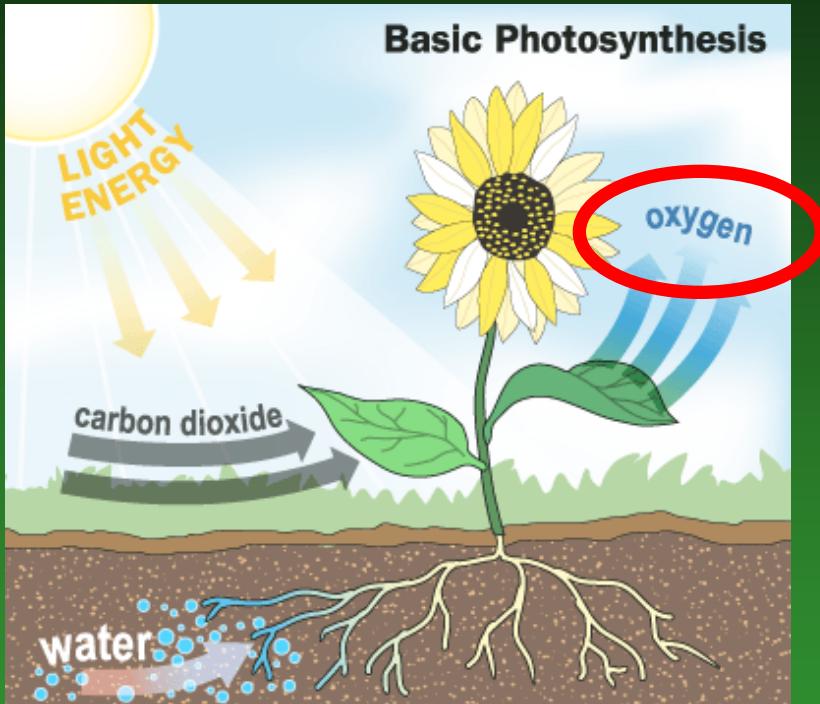
Vztah k ostatním živým organizmům

Základna potravní pyramidy. Vyšší rostliny tvoří zdroje potravy býložravců, člověka a dalších členů potravní pyramidy



Vztah k ostatním živým organizmům

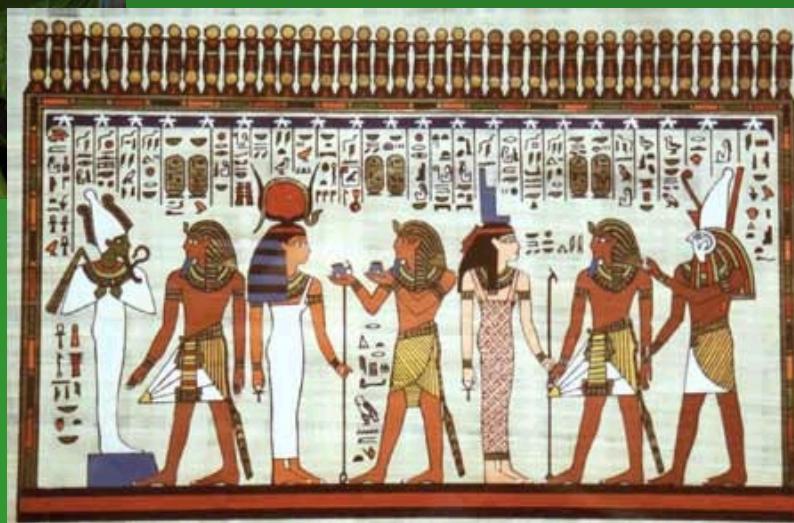
Podíl vyšších rostlin na **tvorbě kyslíku** v atmosféře je zásadní.



Na druhé straně vzrůst podílu kyslíku v atmosféře, vlivem řas a sinic, byl limitujícím faktorem terestrializace a tedy i vzniku vyšších rostlin a diverzifikace terestrických živočichů, především obojživelníků, plazů, savců a hmyzu.

Význam pro člověka

V lidském životě a vývoji lidské civilizace hrají a hrály vyšší rostliny jednu ze základních rolí.



Vyšší rostliny: fylogenetické postavení

Rostliny ve stromu života

Strom života má tři inkousty:

1. *Bacteria*

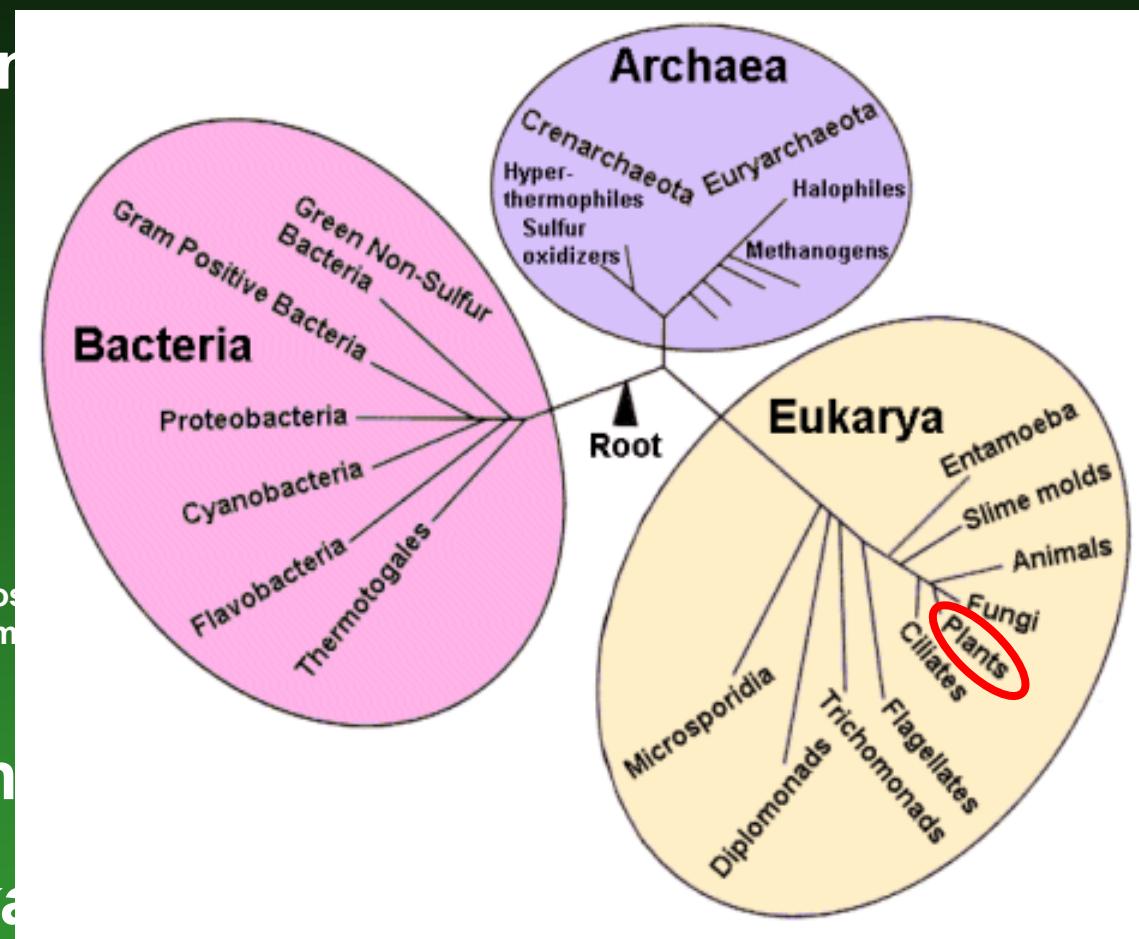
2. *Archaea*

3. *Eukarya*

Membránami ohrazené organely:
mitochondrie, Golgiho aparát,
endoplazmatické retikulum a jádro s chromosomami
nuleoproteinovými strukturami organizujícími se
během mitózy

Rostliny (vč. vyšších)

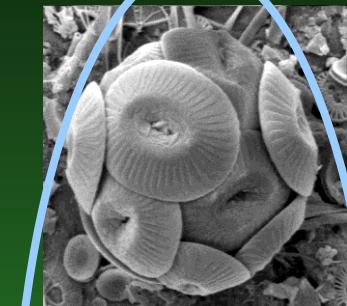
patří do imperia *Eukarya*



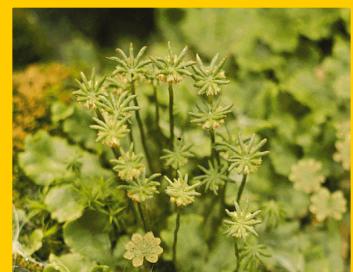
Spolu se zelenými řasami, ruduchami a glaukofytami patří vyšší rostliny do říše *Plantae*

Imperium *Eukarya*, eukaryotní část stromu života, zahrnuje ještě další říše

Říše Chromista



skryténky,
zlativky,
hnědé řasy,
rozsivky, ...



Land plants

Green algae

Red algae

CHROMISTA

Ochri-

stans

Haptophytes

Cryptista

ANIMALIA

FUNGI



Další 3 říše: *Amoebozoa*,
Rhizaria, *Excavata*

Říše
Opistoconta

Říše *Plantae*

houby,
živočichové

Kdy vznikly rostliny?



Copyright © 2005 Pearson Education, Inc. Publishing as Pearson Benjamin Cummings. All rights reserved.

Gigantické jednobuněčné řasy poprvé možná již před 2,1 mld. let

Science 10 July 1992:
Vol. 257 no. 5067 pp. 232-235
DOI: 10.1126/science.1631544

[< Prev](#) | [Table of Contents](#) | [Next >](#)

Megascopic eukaryotic algae from the 2.1-billion-year-old negaunee iron-formation, Michigan

TM Han and B Runnegar



Grypania = nejstarší fosílie řas ?

Recentní gigantické jednobuněčné zelené řasy *Acetabularia* a *Caulerpa*



A

B

C

Kdy vznikly rostliny?

Multicelulární řasy poprvé před 1,2 mld. let

Paleobiology, 26(3), 2000, pp. 386–404

Bangiomorpha pubescens n. gen., n. sp.: implications for the evolution of sex, multicellularity, and the Mesoproterozoic/ Neoproterozoic radiation of eukaryotes

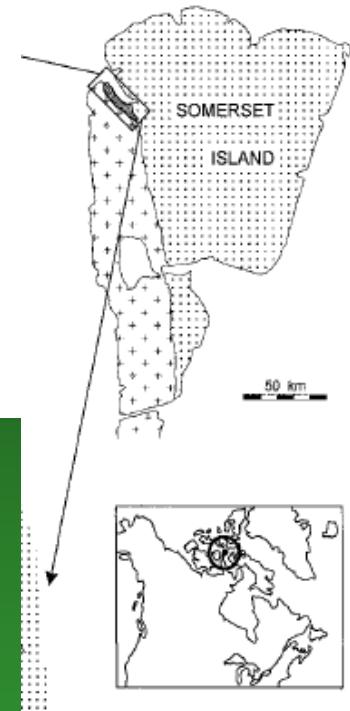
Nicholas J. Butterfield

Abstract.—Multicellular filaments from the ca. 1200-Ma Hunting Formation (Somerset Island, arctic Canada) are identified as bangiaceous red algae on the basis of diagnostic cell-division patterns. As

100 µm



FIGURE 3. *Bangiomorpha pubescens* n. gen. n. sp. Thin-section identification and England Finder coordinates appear in parentheses. A, HUPC 63000 (HUST-1P, M-32). B, HUPC 62995 (HUST-1Q, O-45), paratype; note the hierarchically paired cells reflecting diffuse transverse intercalary cell division. C, HUPC 63001 (HUST-1Q, P-25); note the multiserial portions of the filament, unaccompanied by filament expansion; scale as for A.



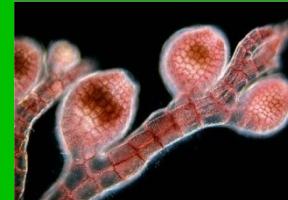
Recentní *Bangia*
(*Rhodophyta*)

Fylogenetický vztah k ostatním rostlinám

říše *Plantae* (*Archaeplastida*)

podříše *Biliphytobionta*

oddělení *Glaucophyta*
oddělení *Rhodophyta*



Sesterská
k zeleným
rostlinám

podříše *Viridaeplantae* - zelené rostliny

vývojová linie: *Chlorophytæ* - zelené řasy



vývojová linie: *Streptophytæ*

vývojová větev *Charophytæ* - parožnatky



vývojová větev *Bryophytæ* - mechorosty



vývojová větev *Cormophytæ* - cévnaté rostliny



Vyšší rostliny zahrnují dvě vývojové větve v podříši *Viridaeplantae*

Fylogenetický vztah k ostatním rostlinám

říše *Plantae* (*Archaeplastida*)

— podříše *Biliphytobionta*

— podříše ***Viridaeplanteae*** (=Chlorobionta) - zelené rostliny

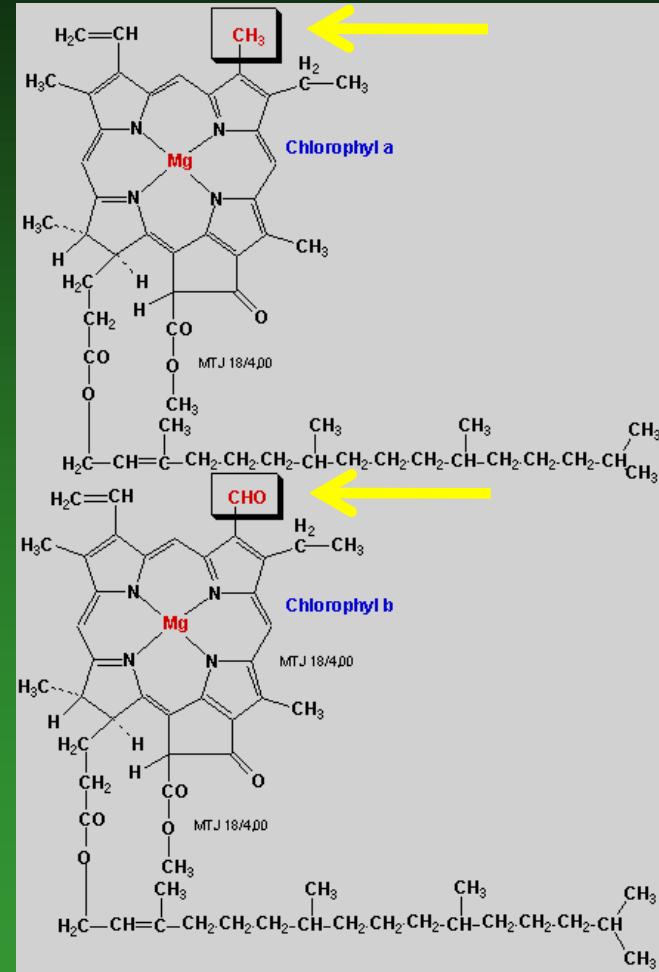
zelené řasy + parožnatky + vyšší rostliny

hlavní znaky: (1) stavba chloroplastu,
(2) zásobní a stavební polysacharidy,
(3) rodozměna, (4) plasmodesmy

Vyšší rostliny zahrnují dvě vývojové větve v podříši *Viridaeplanteae*

podříše *Viridaeplantae*

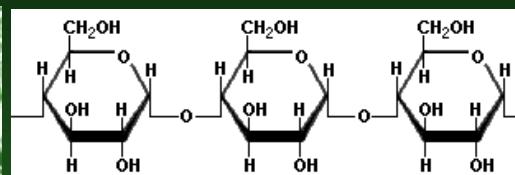
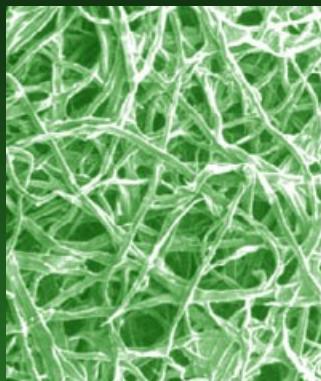
Vedle chlorofylu a navíc také (1) chlorofyl b (nikoli c, d nebo jen a)



Výjimku tvoří nečetní paraziti, u nichž mohou tato barviva chybět

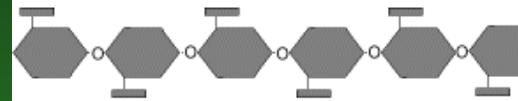
podříše *Viridaeplantae*

Polysacharidy: (2) celulóza – tvořící mikrofibrilární strukturu (tl. 3 nm) buněčné stěny a (3) škrob – hlavní zásobní polysacharid



Starch

Cellulose



Celulózní exoskelet buňky = preadaptace na mnohobuněčnost a terrestrializaci !!!

podříše *Viridaeplanteae*

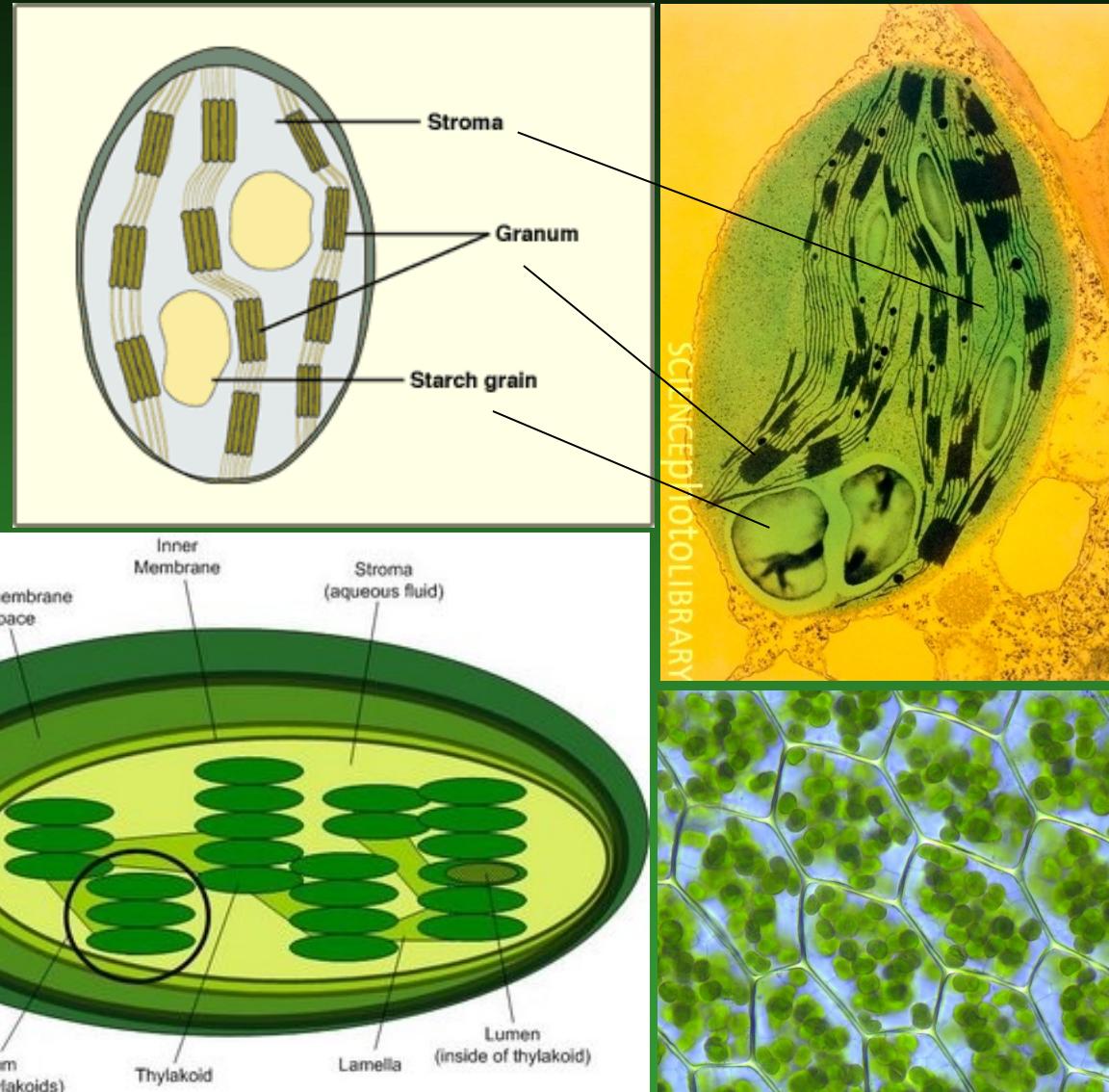
Chloroplasty obsahují

(4) škrobová zrna,

(5) tylakoidy vytvářející lamely a grana,

(6) NEmají fykobilizomy

(= kulovité bílkoviny na povrchu tylakoidů u ruduch, glaukofytů, popř. sinic)



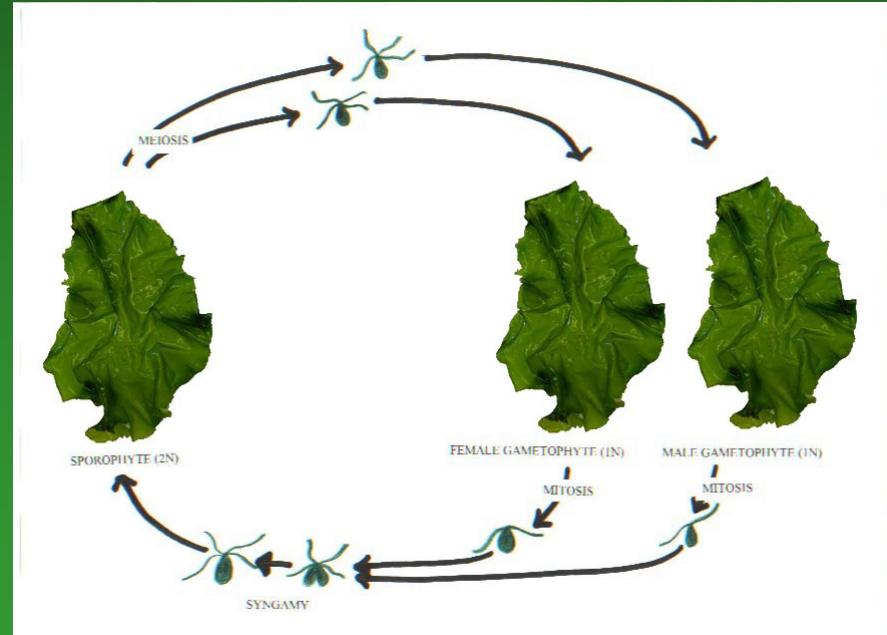
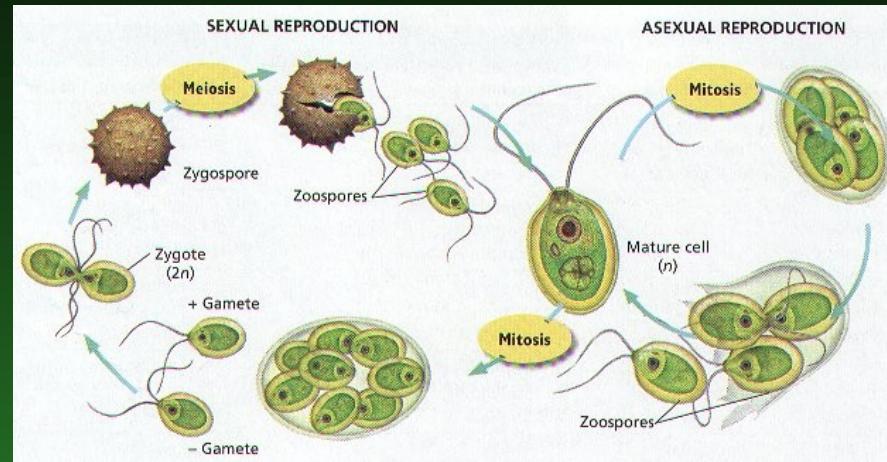
podříše *Viridaeplantae*

(7) Mají rodozměnu

Při které se jsou bud' gamety stejnocenné nebo různé velikosti ale volné.

Zygota bud' vytvoří zygosporu a pohyblivé zoospory následnou meiozí, nebo může tvořit i diploidní stélku.

Ve streptophytní linii je oosféra chráněna v archegoniu

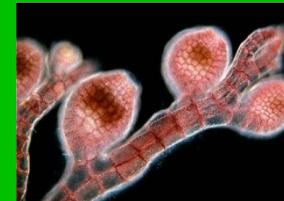


Fylogenetický vztah k ostatním rostlinám

říše *Plantae* (*Archaeplastida*)

└ podříše *Biliphytobionta*

oddělení *Glaucophyta*
oddělení *Rhodophyta*



└ podříše *Viridaeplantae* - zelené rostliny

└ vývojová linie: *Chlorophytæ* - zelené řasy



└ vývojová linie: *Streptophytæ*

parožnatky + vyšší rostliny

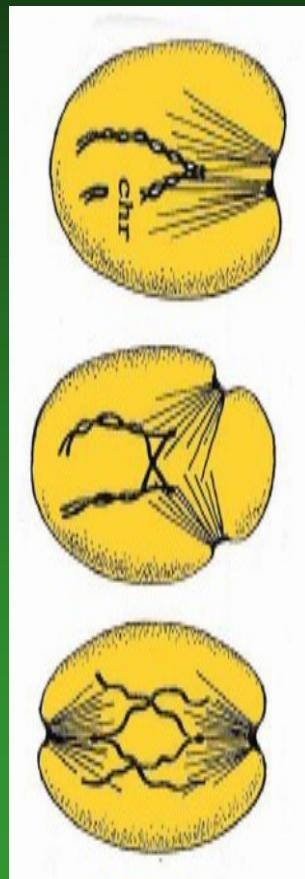
specifický průběh mitózy, cytokinéze i rodozměny

Vyšší rostliny zahrnují dvě vývojové větve v podříši *Viridaeplantae*

vývojová linie: *Streptophytæ*

(1) Otevřená mitóza

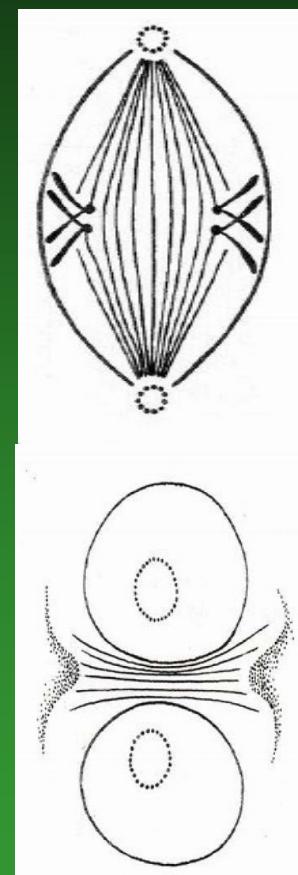
uzavřená pleuromitóza



jaderná
membrána
zůstává
při mitóze
zachovaná



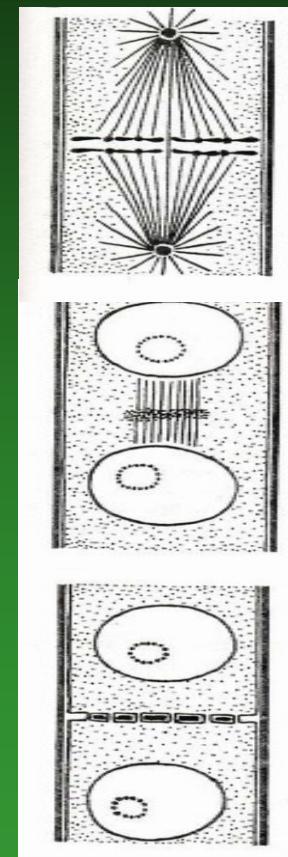
částečně otevřená ortomitóza



polární
okénka s
centriolami

fykoplast

otevřená ortomitóza



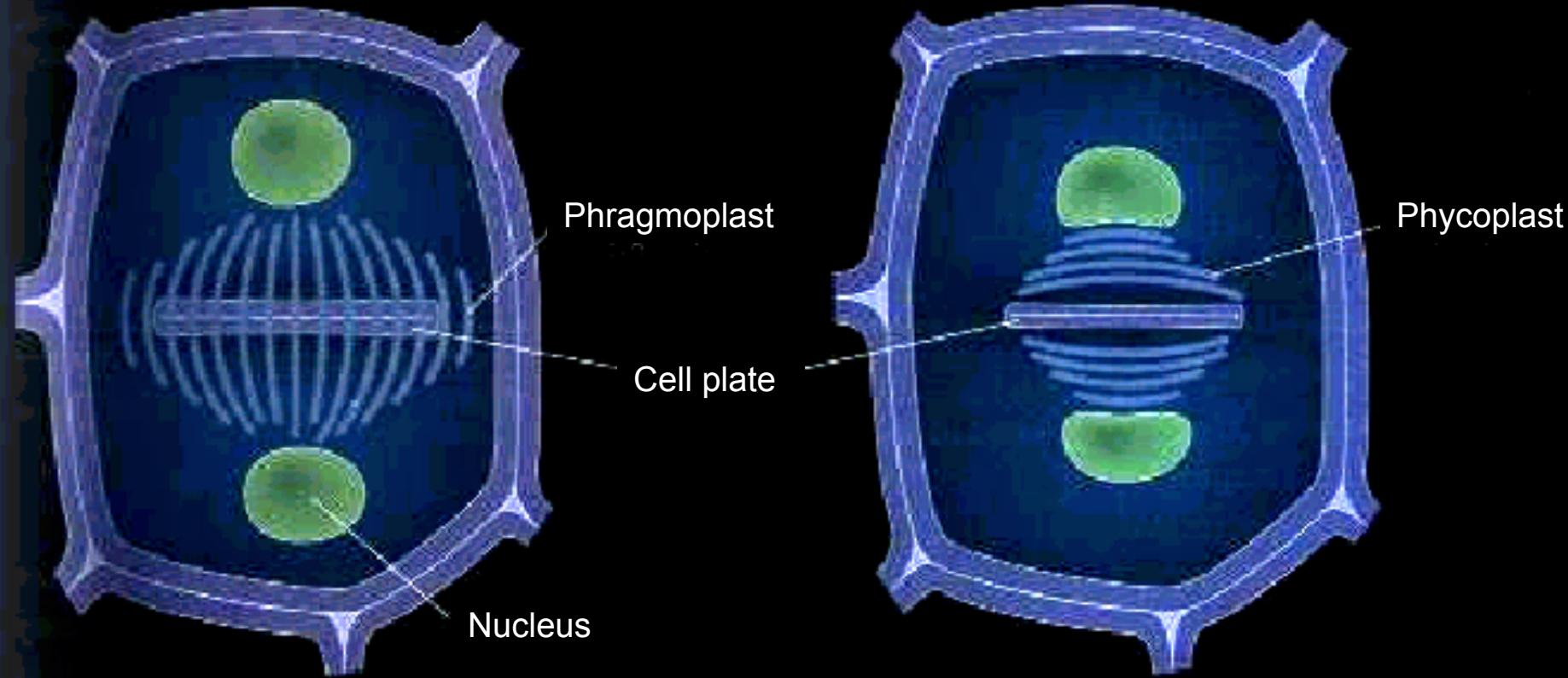
jaderná
membrána
se rozpouští
na počátku
mitózy

fragmoplast

buněčná
destička

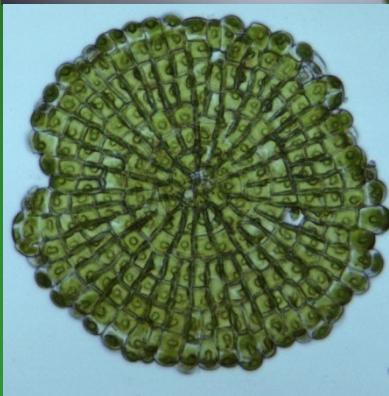
vývojová linie: *Streptophytæ*

Během cytokinéze se tvoří (2) **fragmoplast**



Fykoplast a fragmoplast = odlišně orientované mikrotubulární systémy, při cytokinezi se podílejí na vzniku buněčné stěny fykoplast - mikrotubuly kolmo na spojnici dceřinných jader; fragmoplast - mikrotubuly souběžně se spojnicí dceřinných jader

vývojová linie: *Streptophytæ* (3) Mnohobuněčnost

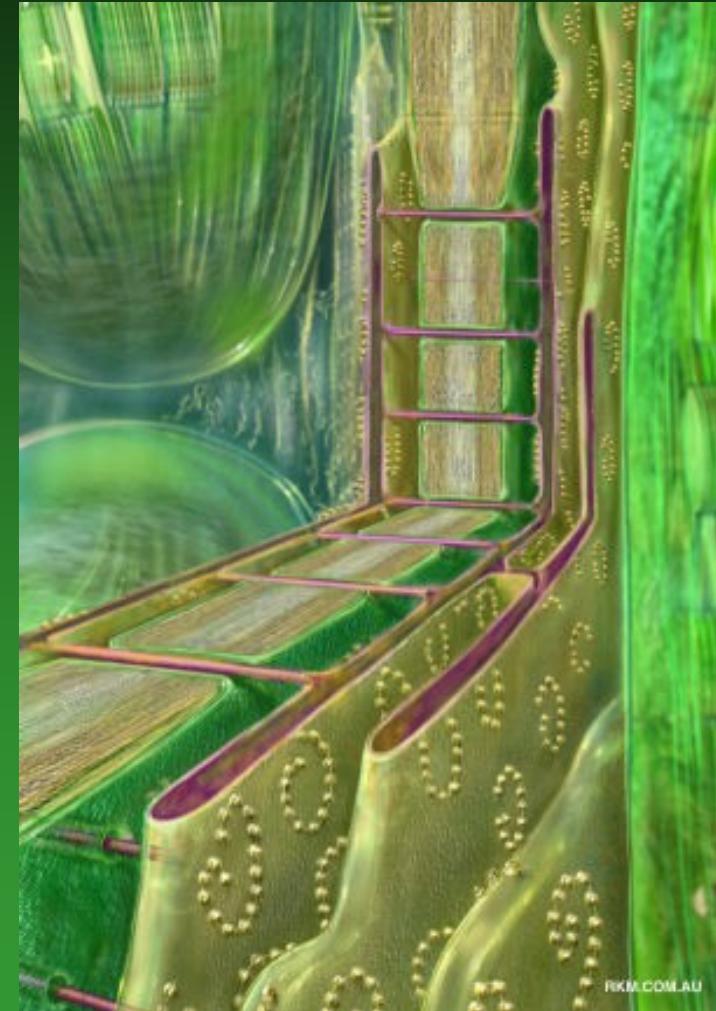
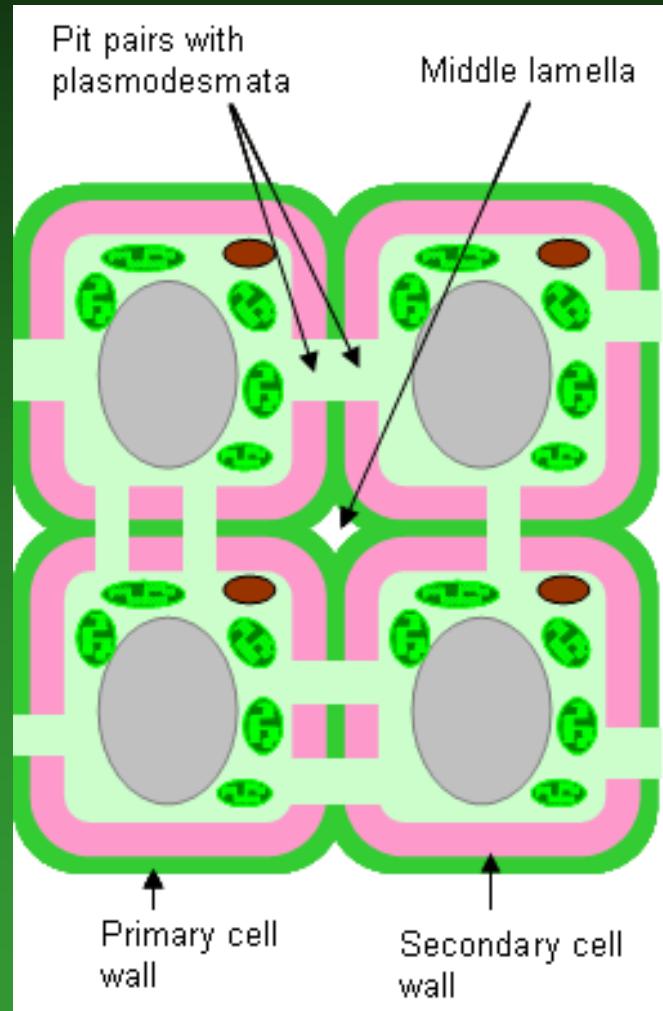


Mnohobuněčnosti se však vyznačují také mnozí zástupci hub či živočichů = nezávislý vícenásobný vznik mnohobuněčnosti v průběhu evoluce organismů v říších Opistokonta, Plantae Chromista i v dalších skupinách

vývojová linie: *Streptophytæ*

(4) plasmodesmata

Nejde jen o pasivní otvory. Průchod látek jimi je aktivně regulován.
Prochází jimi také endoplazmatické retikulum.



vývojová linie: *Streptophytæ*

(5) Oogamie = samičí gameta - oosféra je nepohyblivá, samčí je menší a pasivně nebo aktivně se k oosféře dostává.

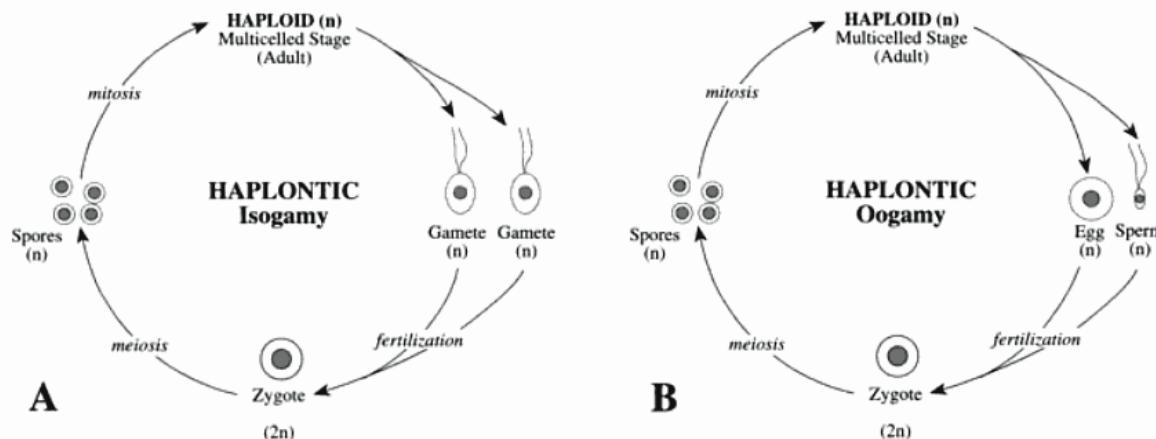
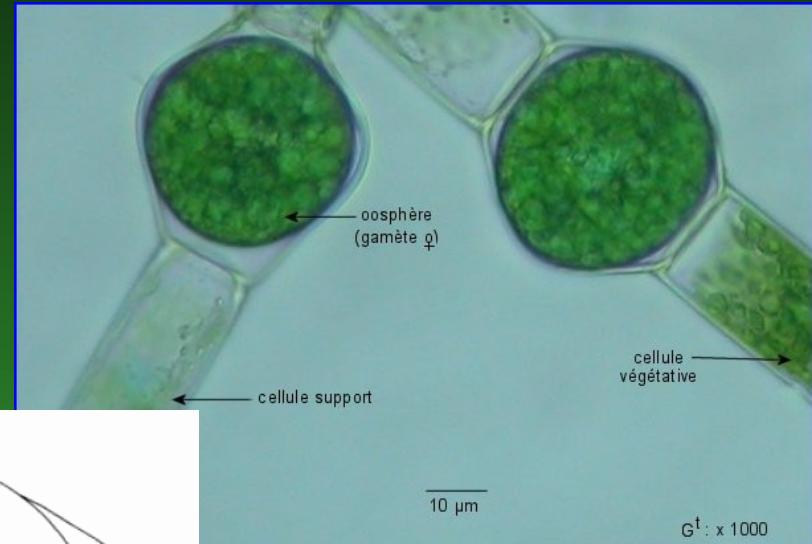


FIGURE 3.4 Haplontic life cycles in some of the green plants. A. Isogamy. B. Oogamy.

Oogamie se nezávisle vyvinula i v jiných skupinách řas nebo u živočichů

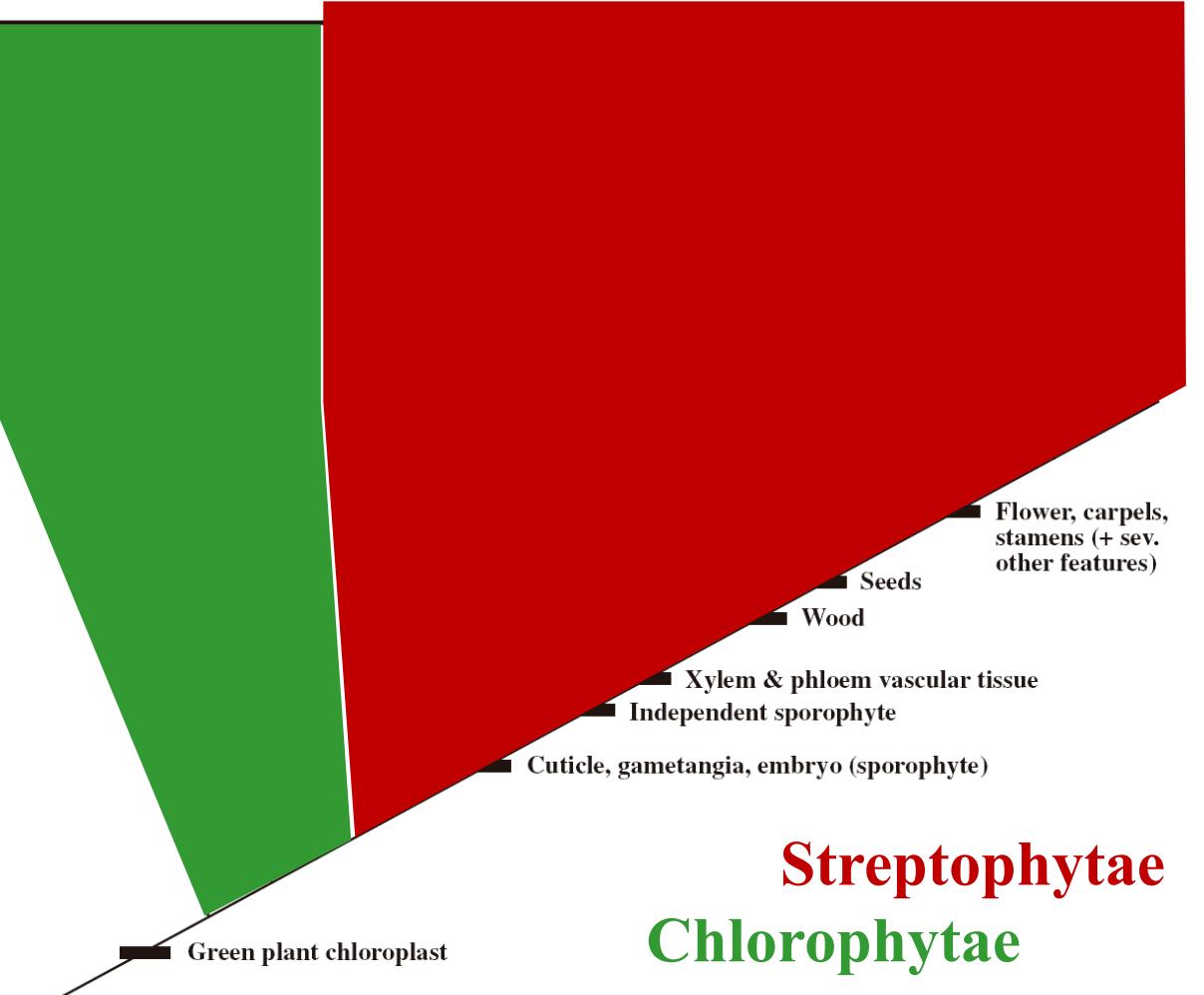
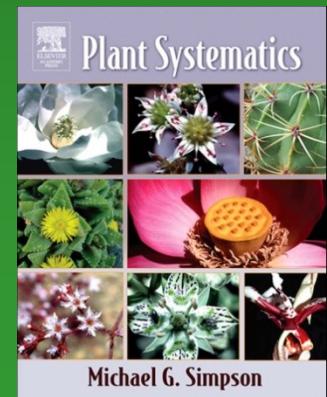


FIGURE 1.3 Simplified cladogram (evolutionary tree) of the green plants, illustrating major extant groups and evolutionary events (or apomorphies, hash marks). *Embryophytes are treated as plants in this book.

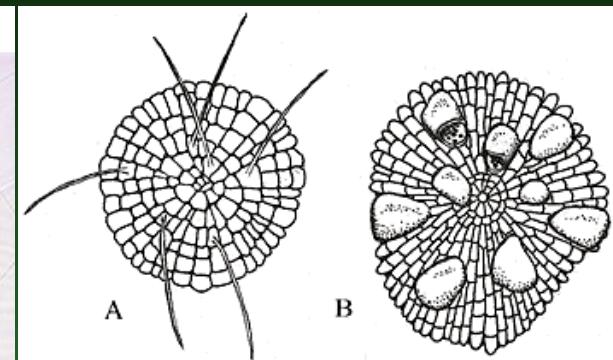
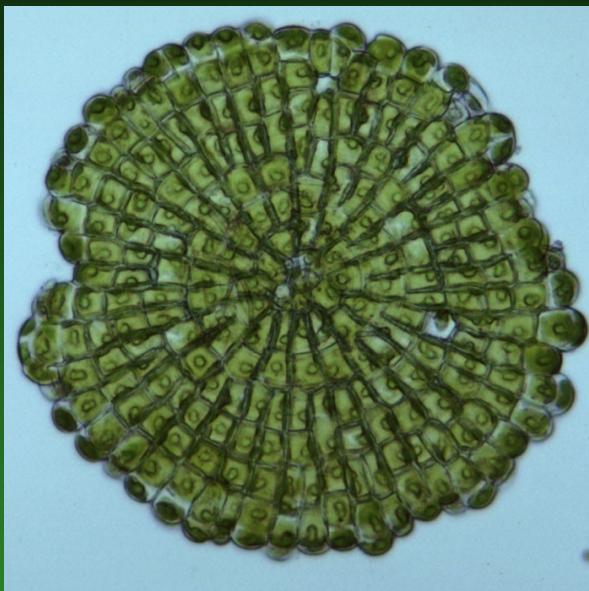
Chlorophytace je parafyletická skupina
Streptophytace je monofyletická skupina

Chlorophytace

zahrnuje různorodou skupinu jednobuněčných bičíkatých i bezbičíkatých řas, řas tovořících pohyblivé i nepohyblivé kolonie, vlákna i složité stélky ve slaných i sladkých vodách popř. na vlhkých stanovištích i na souši



Sesterská skupina vyšších rostlin = *Coleochaetales* = řád třídy *Charophyceae*

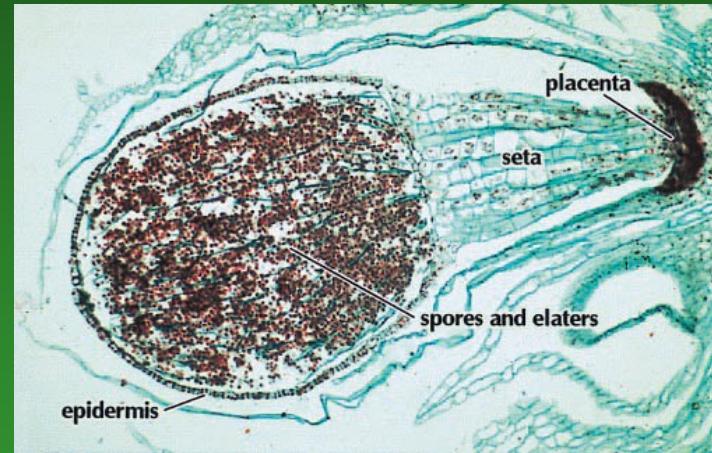
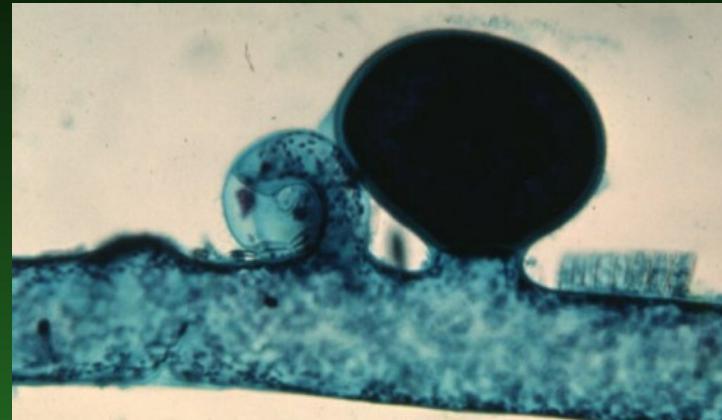
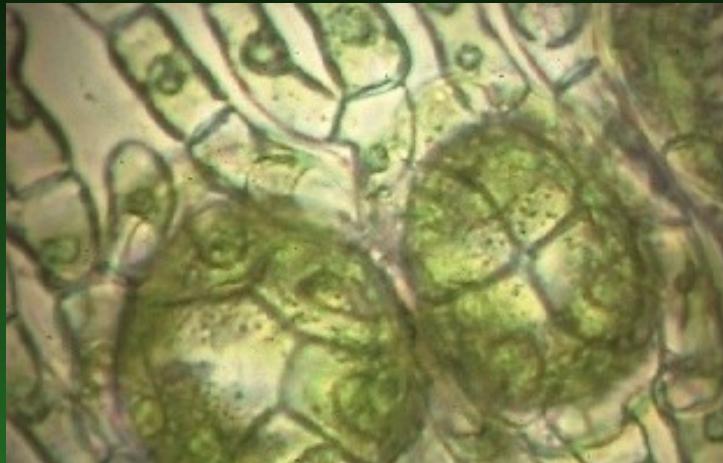


Recentní *Coleochaete* a silurská Parka



Coleochaete - ploché terčíkovité přisedlé stélky. Z vegetativních buněk trčí chlup s pomalu rotujícím chloroplastem uvnitř (jedna otočka za dvě minuty).

Sesterská skupina = Coleochaetales



Dvoubičíkaté spermatozoidy z antheridií zachyceny v zúžené části lahvicovitého oogonia. Zvětšená zygota obalena vlákny z okolních buněk přezimuje jako sporokarp; na jaře se rozdělí na 16-32 zoospor a ty vyrostou do nových stélek. Připomíná to poněkud redukováný sporofyt v životním cyklu játrovek (vpravo dole).

Sesterská skupina = Coleochaetales

V současnosti řád *Coleochaetales*

ca 15 druhů rostoucích hlavně na povrchu sladkovodních rostlin.

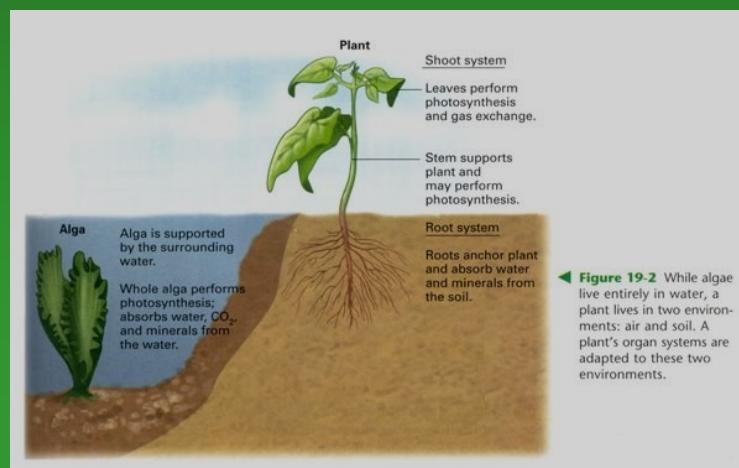
O blízkosti k vyšším rostlinám svědčí zejména:

1. Jen u *Coleochaete* v rámci *Charophyt* zůstává zygota na mateřské rostlině (ve sporokarpu) a prodělává zde následný vývoj až po vznik spór podobně jako sporofyt mechorostů
2. Morfologická podobnost ve stavbě stélky, např. u *Coleochaete orbicularis*, a stélky frondózních játrovek
3. Sekvenční podobnost molekulárních evolučních markerů *Coleochaete* a játrovek



vznik vyšších rostlin = terrestrializace = = rostliny se adaptovaly na souš

Rostliny na souš nepřecházely, nýbrž se tam, nikoli vlastní vinou, ocitaly. K přežívání docházelo na stanovištích s periodickým zaplavováním v pobřežních zónách.



◀ **Figure 19-2** While algae live entirely in water, a plant lives in two environments: air and soil. A plant's organ systems are adapted to these two environments.



Vyšší rostliny:

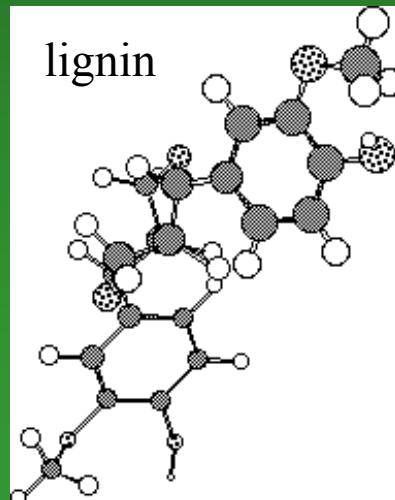
Podmínky terestrializace

(podmínky kolonizace souše rostlinami)





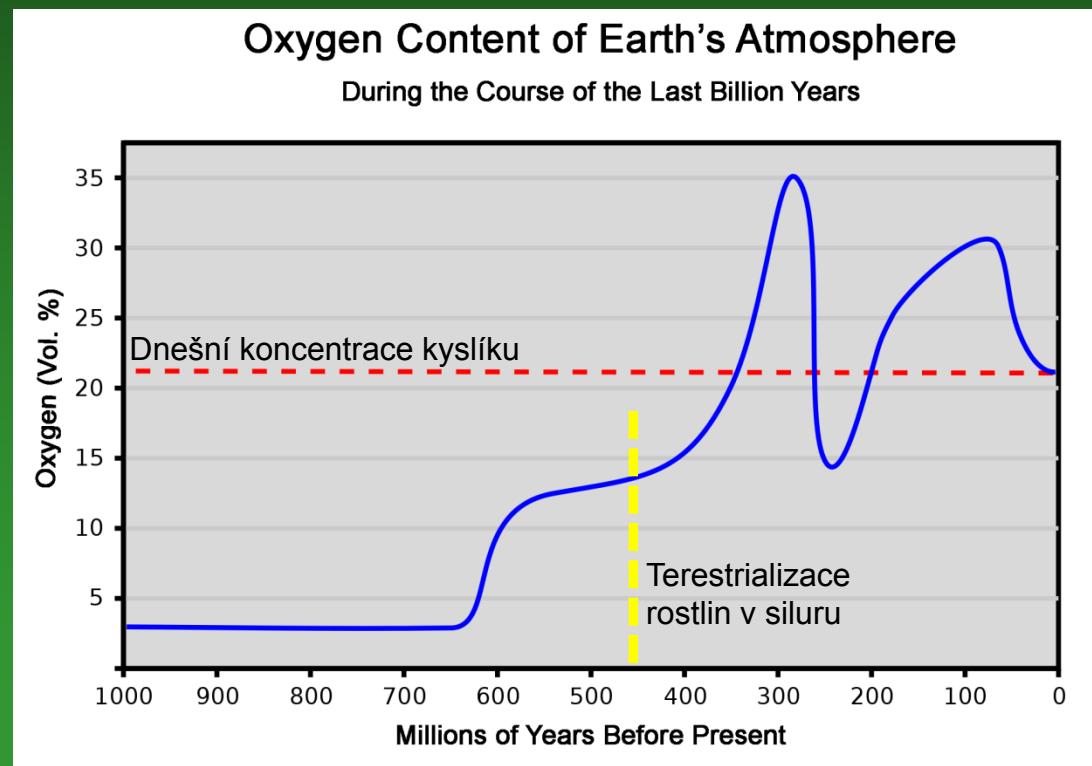
Kyslík vytvořily
OTOSYNTÉZOU
sinice

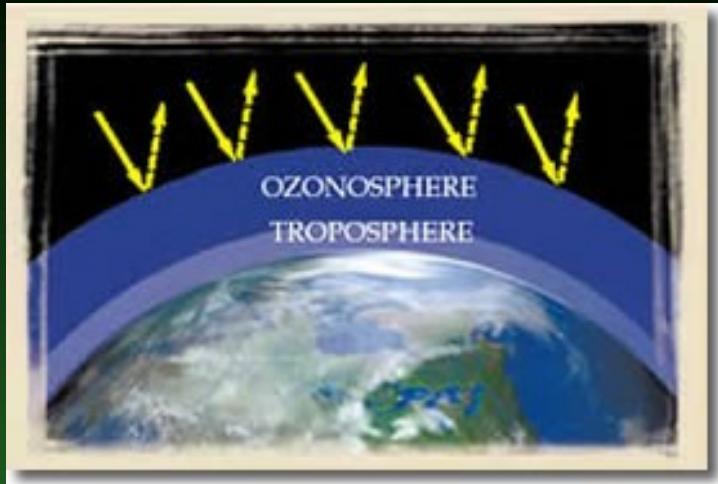


Podmínky terestrializace

(1) Dosažení vyšší koncentrace atmosférického O₂

Umožnilo to biosyntézu ligninu – základního prvku oporných a vodivých pletiv rostlin

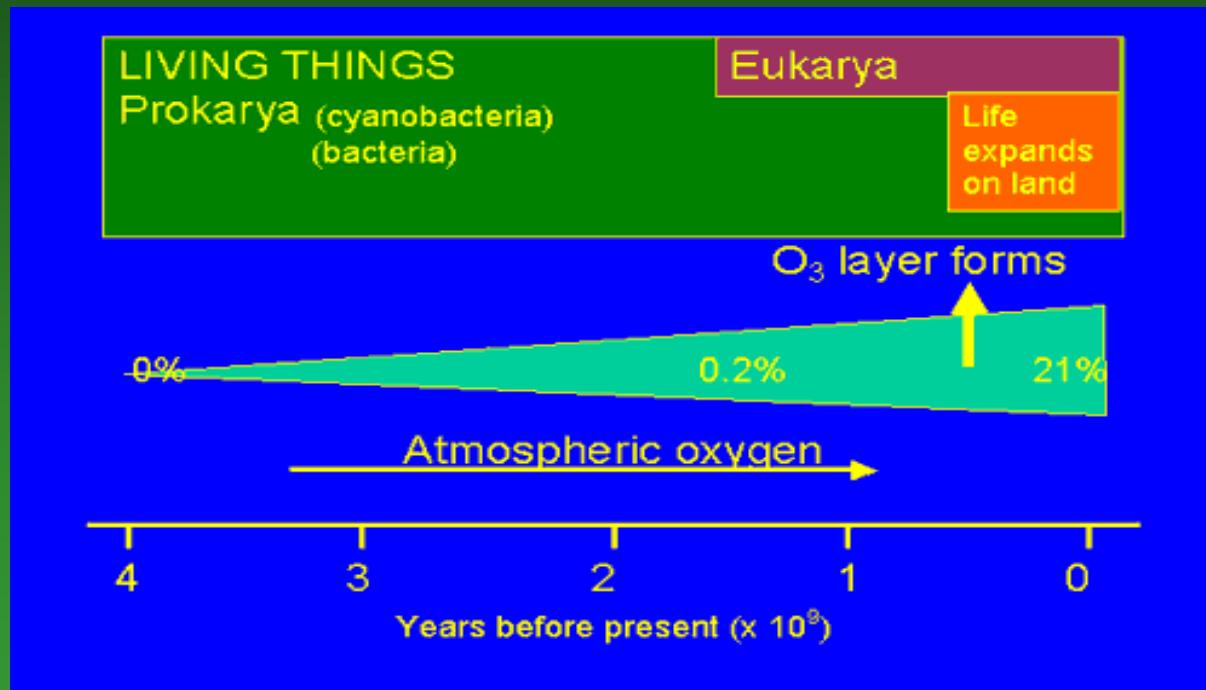




Podmínky terestrializace

(2) vytvoření ozónové vrstvy jako ochrany před ultrafialovým zářením

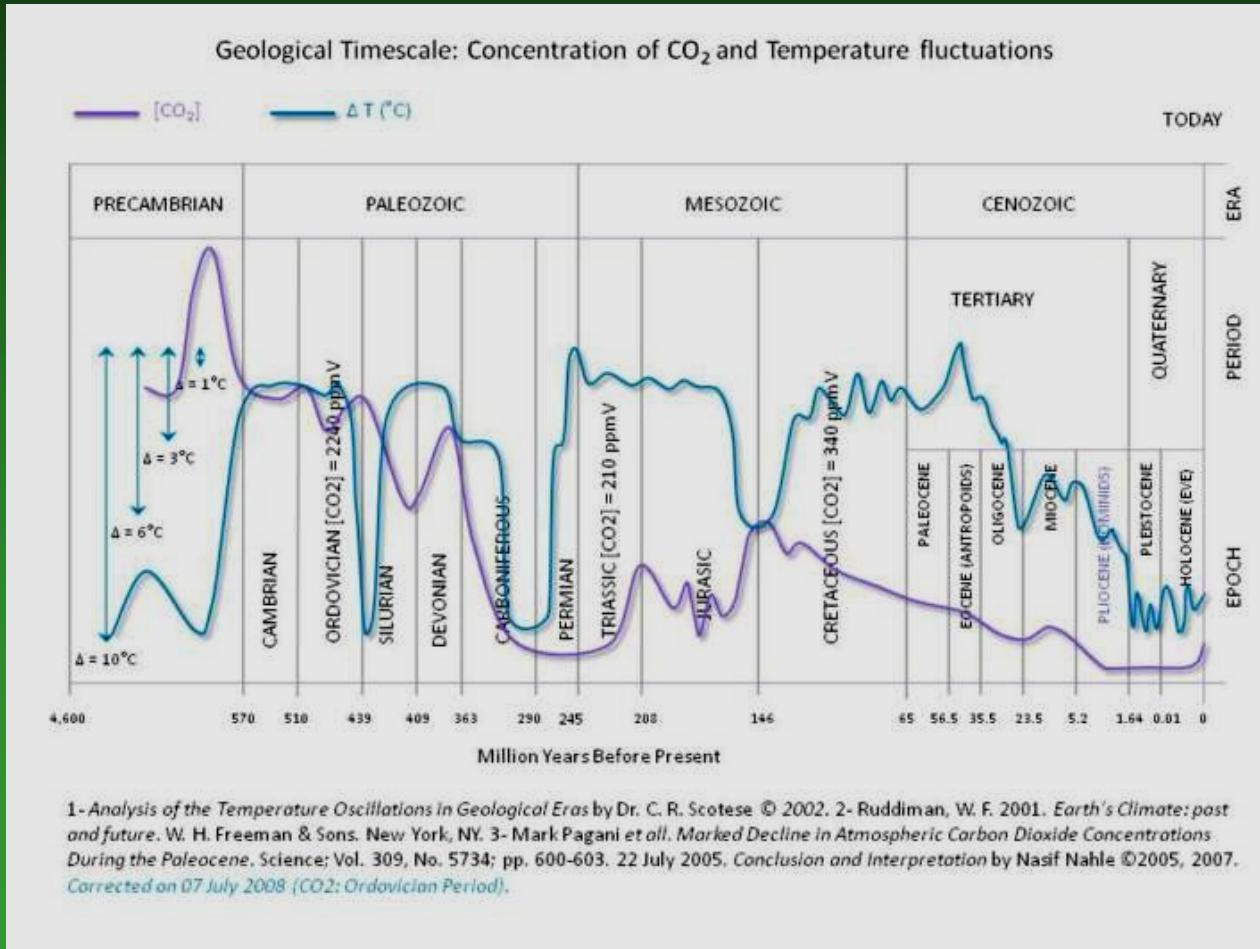
Ozón vznikl z O_2 elektrickými výboji v atmosféře při bouřích



Podmínky terestrializace

(3) Růst koncentrace atmosférického CO₂ => vznik půd činností mikroorganismů

V kambriu a ordoviku ho bylo 18x víc než dnes !



- (i) Větší fotosyntéza = víc biomasy = víc živin po jejím rozkladu
- (ii) Kyselejší déšť = intenzivnější oxidace hornin
- (iii) Experimentálně prokázán vztah mezi aktivitou půdních organismů a vyšším CO₂, při jejich vyšší aktivitě – víc vody do půdy

Podmínky terestrializace

(4) Vlhké klima

vysoká koncentrace atmosférického CO₂ podmiňovala teplé klima; avšak na J pólu byl tehdy kontinent Gondwana



V okolí jižního polárního ledovce bylo mezi vlhkým a horkým pobřežím a chladným vnitrozemím Gondwany zřejmě monzunové klima

Dostatek srážek podporoval půdotvorbu a poskytoval vlhkost = ideální klima pro terestrializaci

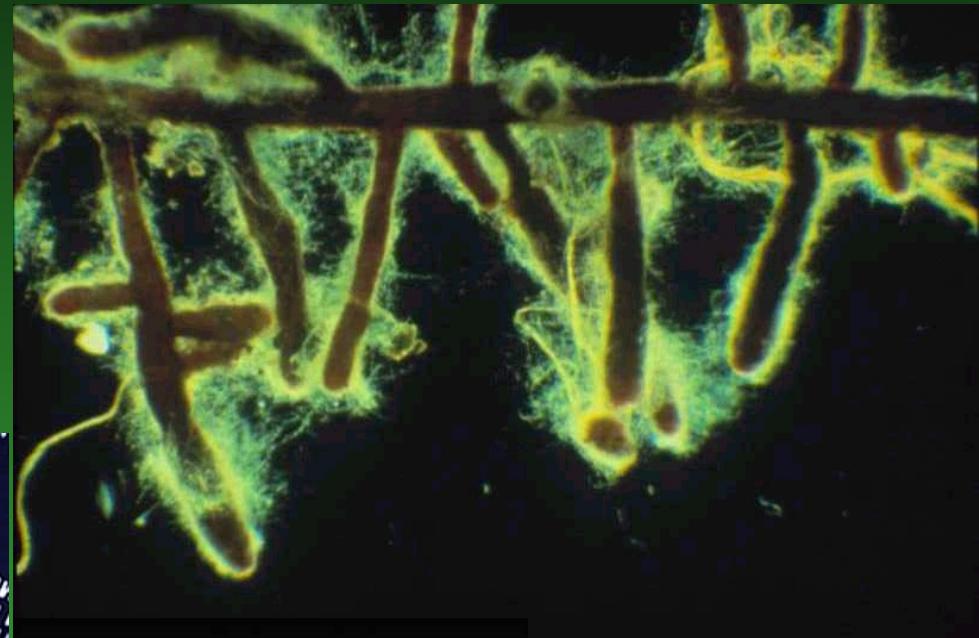
Mykorrhiza podmínkou terestrializace ???

symbioza zelených řas a některých akvatických hub, snad oomycet mohla spustit terestrializaci (houba pomáhá rostlině k živinám na souši

Taky lichenická forma symbiozy mohla přispět k půdotvorbě a tím také k terestrializaci



Fosilie permeských lišeňíků



Recentní lišeňník

První lišeňníky již v permu před 400 mil. lety

Terestrializace a polyploidie ???

Aglaophyton



50 µm

Horneophyton



Crassula



Umožnil vysoký obsah CO₂ tolerovat velké průduchy jinak nevýhodné a tím velikost buněk poskytla prostor pro výraznou polyploidizaci nebo aktivitu retrotranspozonů ???

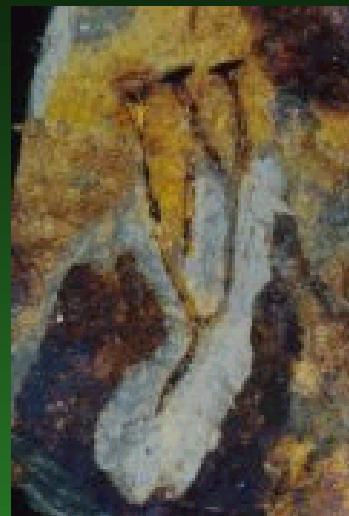
Kdy došlo k terestrializaci ?

Kdy došlo k terestrializaci ?

Nejstarší makrofosílie vyšších rostlin – ryniofytní rostlina

Cooksonia –
rozhraní střední - svrchní silur:

428 miliónů let

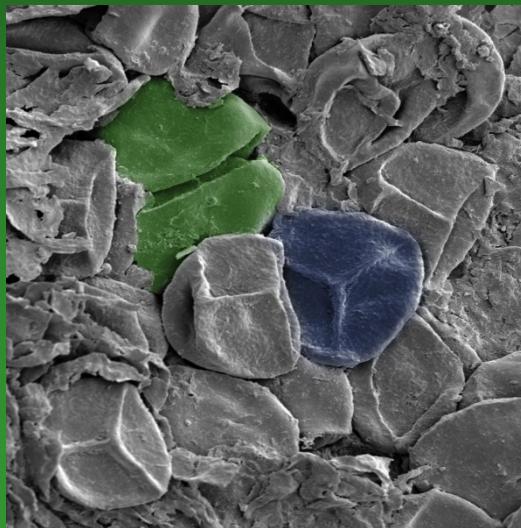
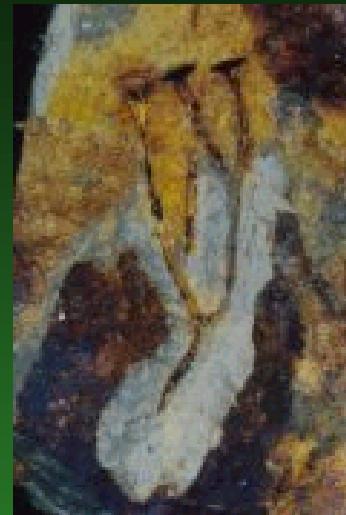


Kdy došlo k terestrializaci ?

Nejstarší makrofosílie vyšších rostlin – ryniofytní rostlina

Cooksonia –
rozhraní střední - svrchní silur:

428 miliónů let



Nejstarší mikrofosílie
vyšších rostlin = tetrádní spóry z rozhraní spodní - svrchní ordovik:

470 miliónů let

A late Silurian sporangium. **Green**: A spore tetrad. **Blue**: A spore bearing a trilete mark – the Y-shaped scar. The spores are about 30-35 µm across



Kolonizace souše rostlinami

aneb

1. Co rostliny přechodem na souš získaly?
2. Jak se vyrovnaly s tím, co oproti vodnímu prostředí ztratily?

Co rostliny přechodem na souš získaly?

- (1) přístup ke světlu
- (2) přístup k efektivnímu využití CO_2
- (3) větší diverzitu prostředí a opylovačů (ale i herbivorů a parazitů)

Co rostliny přechodem na souš ztratily?

(1) Ztratily oporu zajišťovanou vodním prostředím; tím byly vystaveny vlivům gravitace, větru, váze dešťové vody, sněhu, námraze ...



Co rostliny přechodem na souš ztratily?

(2) Byly vystaveny vysychání



(3) Nemohly přijímat živiny celým povrchem těla

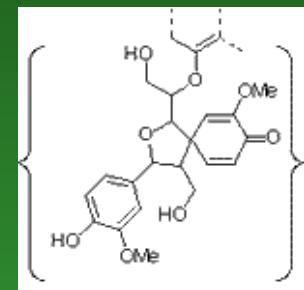
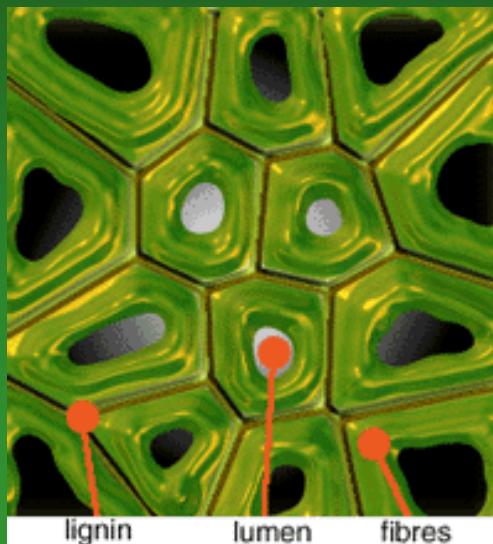


Jak se rostliny s podmínkami souše vyrovnaly

(1) Odolnost proti gravitaci, větru, sněhu, námraze,

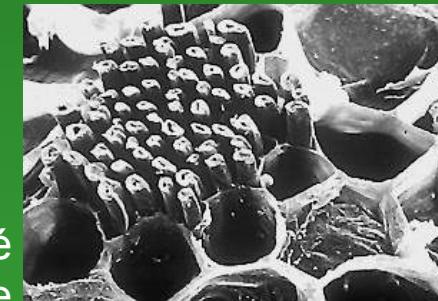
Zvýšení konstrukční pevnosti:

(1a) lignin a jeho depozice v buněčných stěnách a tím tvorba oporných pletiv popř. i pletiv chránících před býložravci



Strukturní jednotka ligninu

Sklerenchymatické provazce v listu bromélie



Tyto tvoří podstatně jak stěnu živých buněk, tak „kostru“ odumřelých pletiv

Jak se rostliny s podmínkami souše vyrovnaly

(1) Odolnost proti gravitaci, větru, sněhu, námraze,

Zajišťuje dále:

(1b) fixace rostliny pomocí kořene, oddenku či úponků.



Jak se rostliny s podmínkami souše vyrovnaly

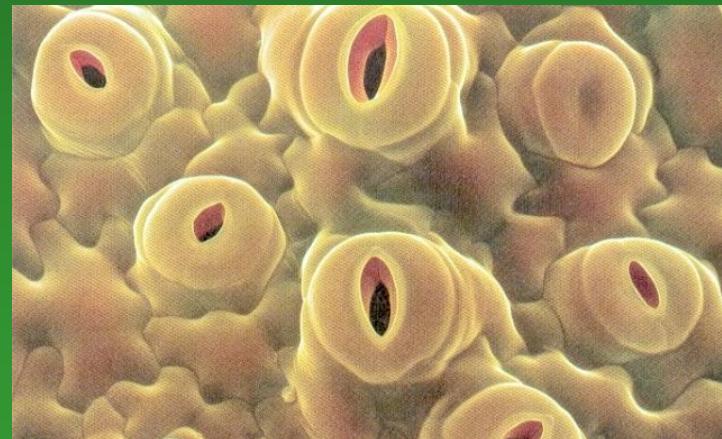
(2) ochrana před vysycháním způsobeným kontaktem rostliny se vzduchem.

Zajišťují ji:

(2a) kutikula (voskové biopolymery) a její deriváty (voskové šupiny)

(2b) regulovatelný dýchací aparát průduchy CO_2 / O_2

(2c) ochranné odění - trichomy

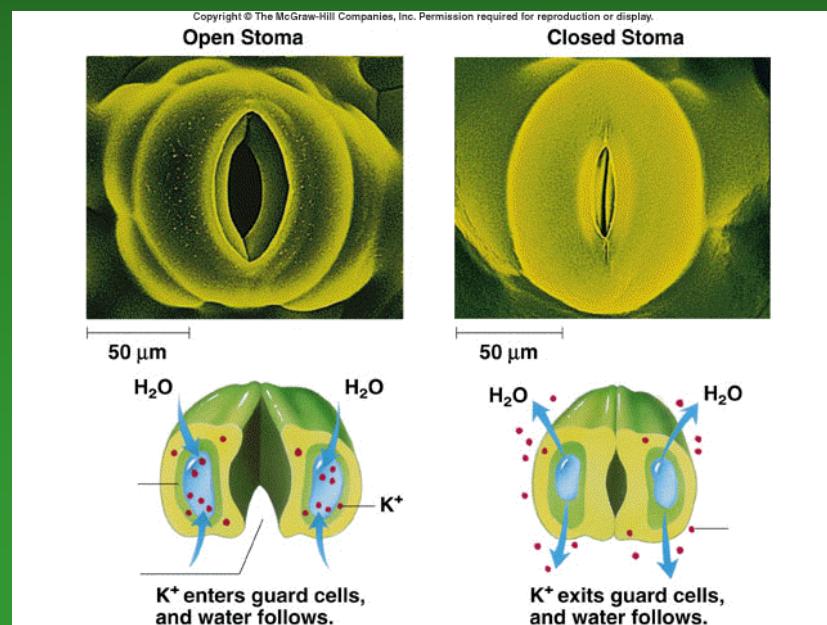


Jak se rostliny s podmínkami souše vyrovnaly

(2) ochrana před vysycháním

Průduchy:

nekomunikují s okolními buňkami přes plasmodesmy,
mají chloroplasty, zbytek pokožky nezelený
otvírání a zavírání pomocí turgoru
mechanismem protonové pumpy K^+ iontů

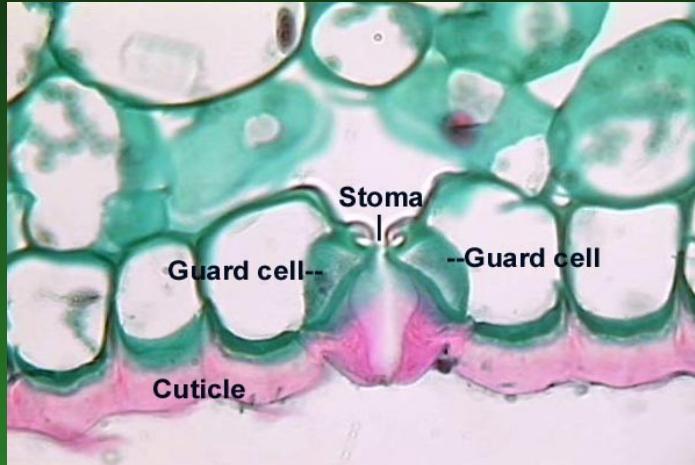


Jak se rostliny s podmínkami souše vyrovnaly

(2) ochrana před vysycháním

Kutikula

tenká vosková blanka bránící výparu z pokožkových buněk.
jsou v ní otvory nad průduchovou štěrbinou.



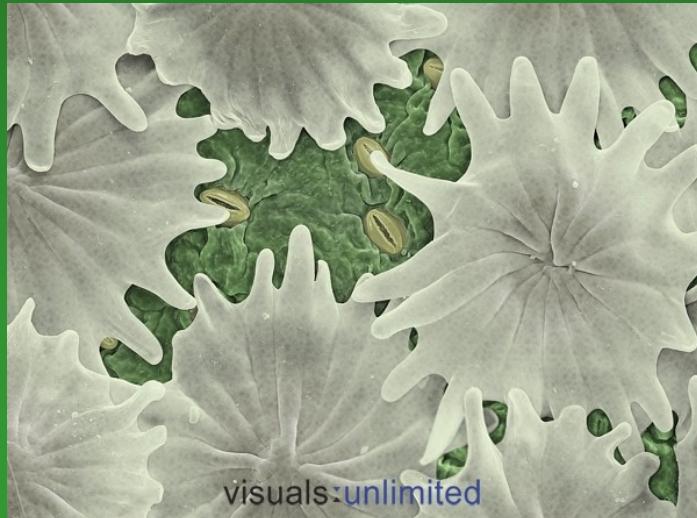
Jak se rostliny s podmínkami souše vyrovnaly

(2) ochrana před vysycháním **Trichomy**

vytvářející vyšší vrstvu nepohyblivého vzduchu „boundary layer“ nad průduchy = adaptace snižující výpar



Povrch listu šalvěje (*Salvia*, Lamiaceae)

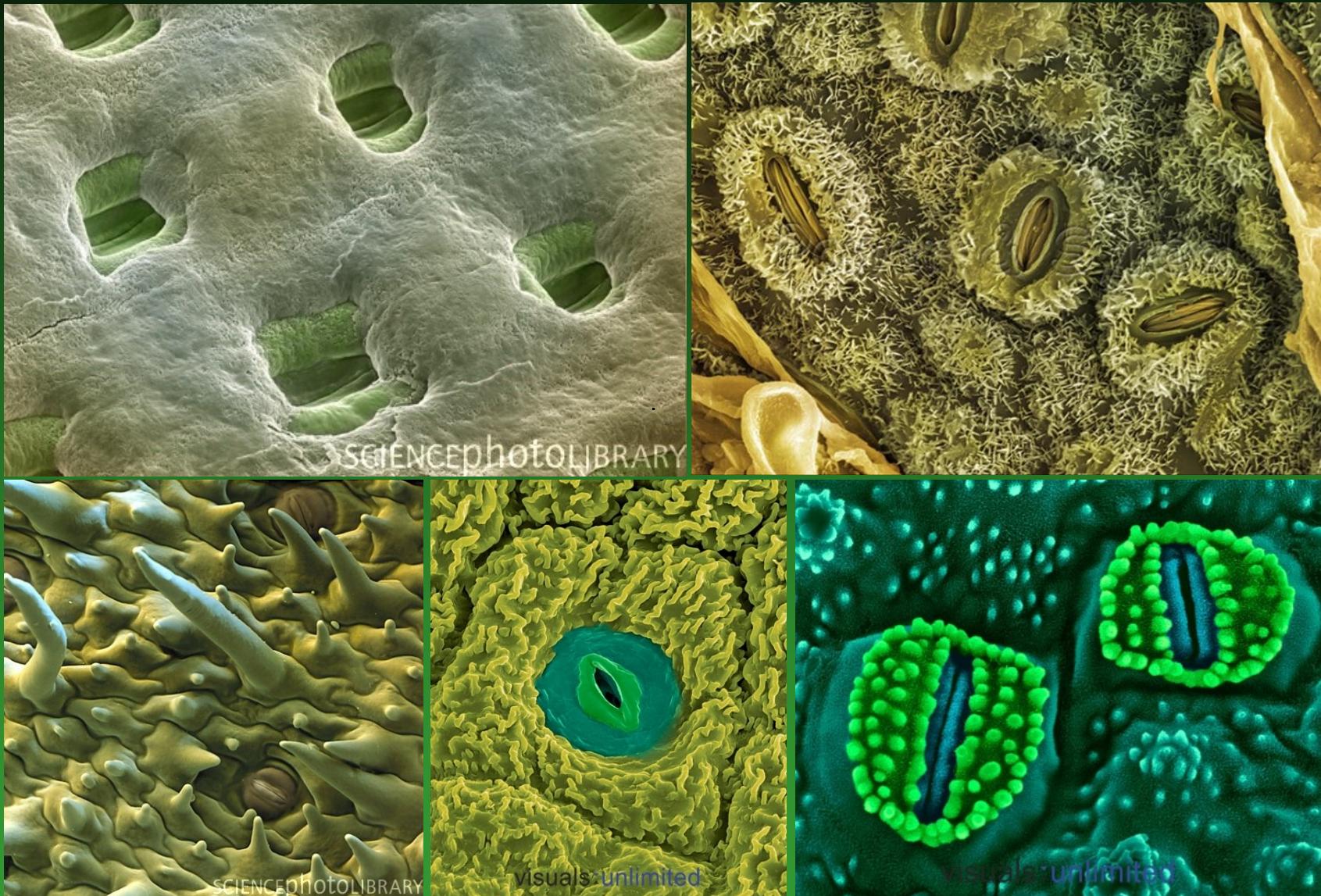


Povrch listu olivy (*Olea*, Oleaceae)



Povrch listu epifitické rostliny *Tillandsia* (Bromeliaceae)

Kutikula a průduchy jedle, dubu, opuncie, brukve a přesličky



Jak se rostliny s podmínkami souše vyrovnaly

(2) ochrana před vysycháním

V případě gametangií zajišťuje ochranu proti suchu:

(2d) obal z alespoň **jedné vrstvy buněk**, které se na tvorbě gamet ani na procesu oplození neúčastní;



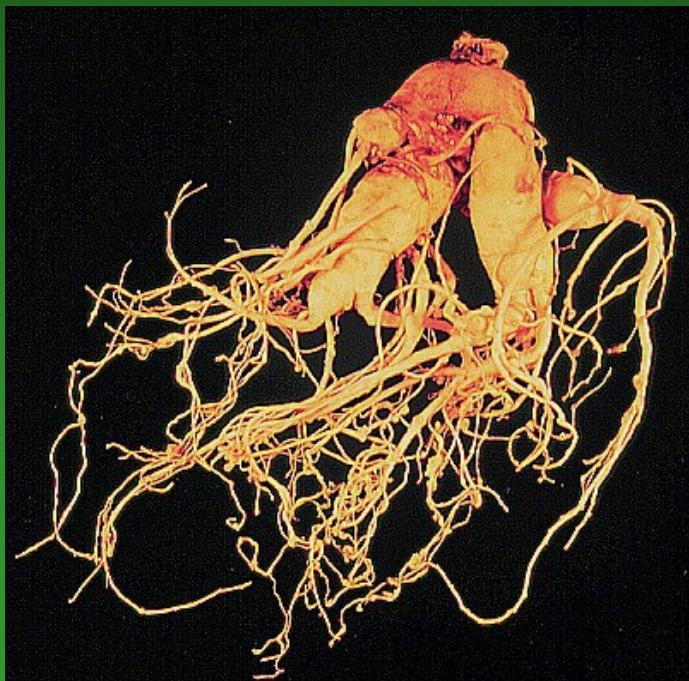
Jak se rostliny s podmínkami souše vyrovnaly

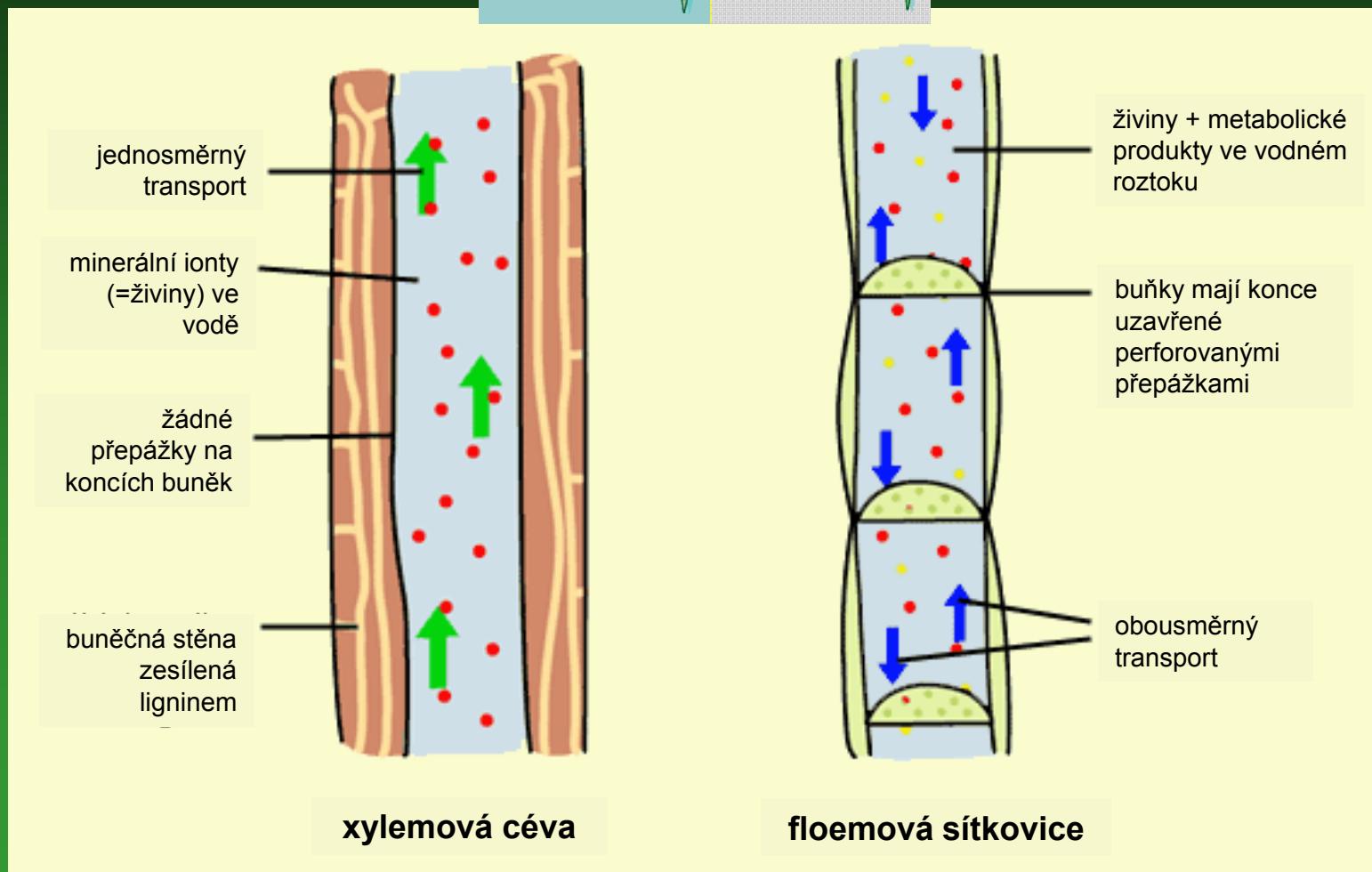
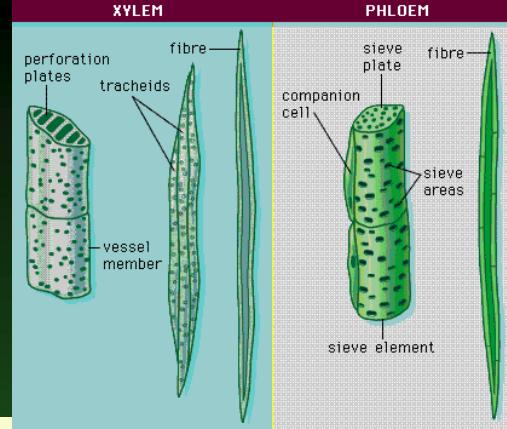
(3) nutnost transportu látek přijímaných dále ve formě vodního roztoku z půdy

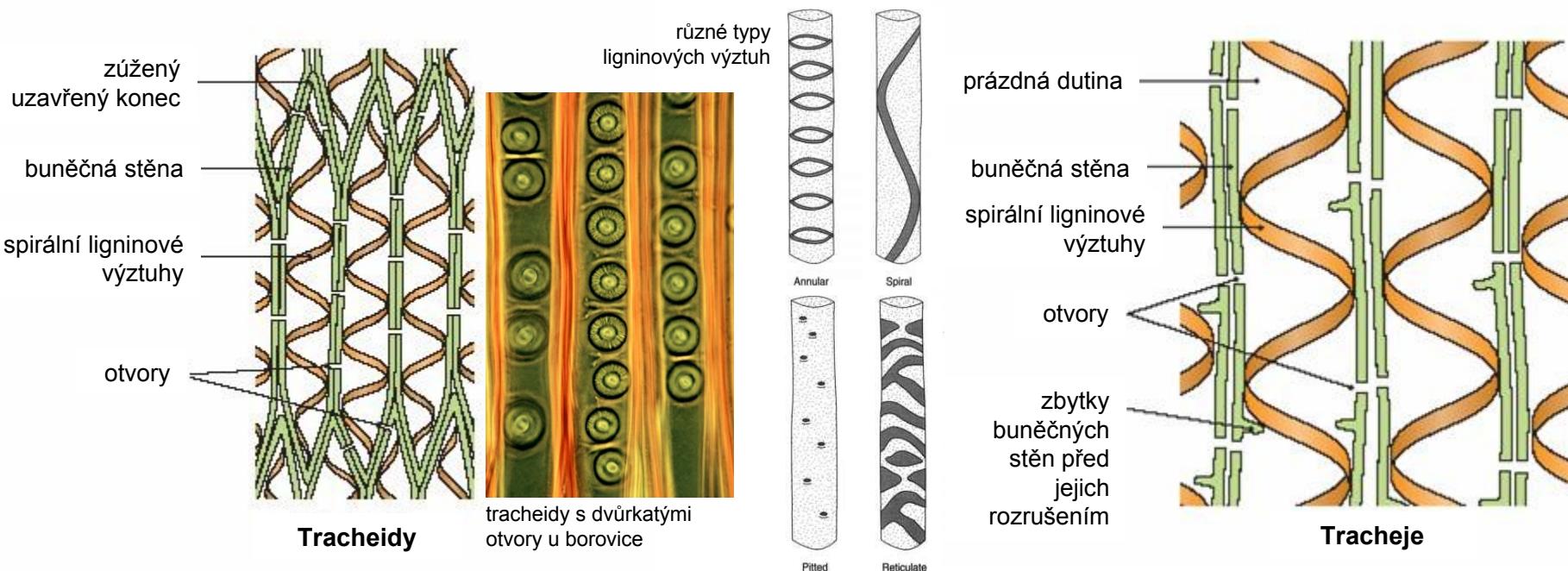
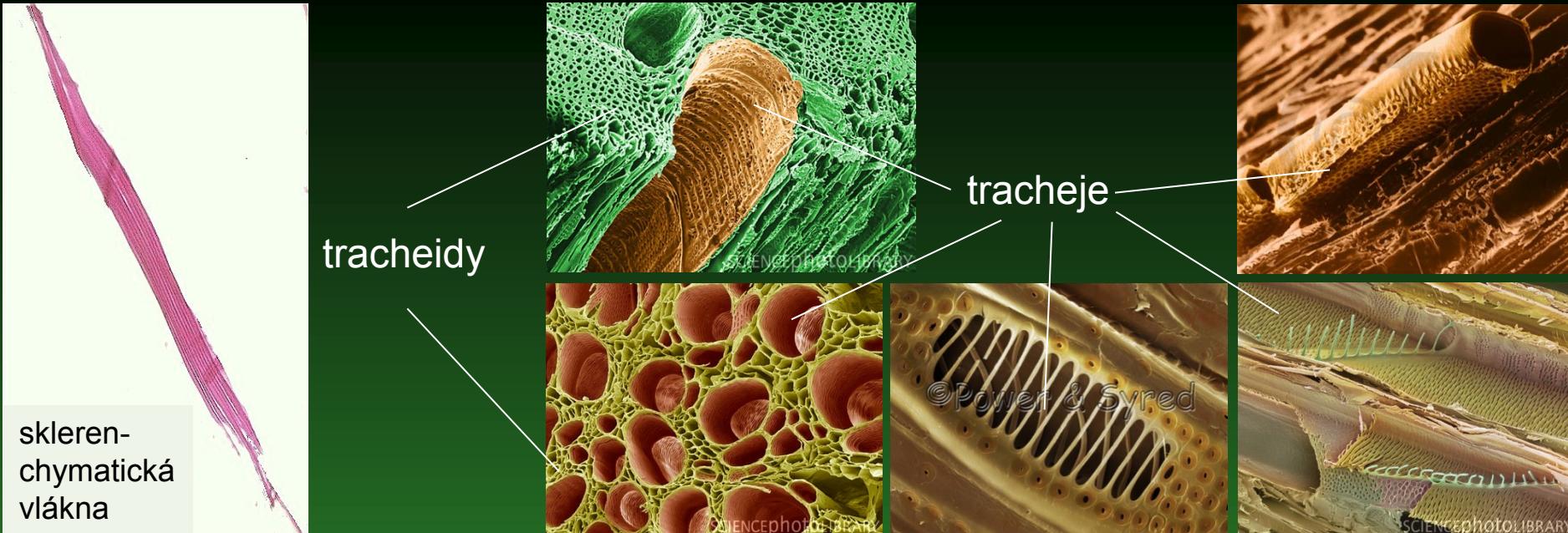
zajišťují

(3a) kořeny a kořenové vlášení (nemají kutikulu)

(3b) vodivá pletiva







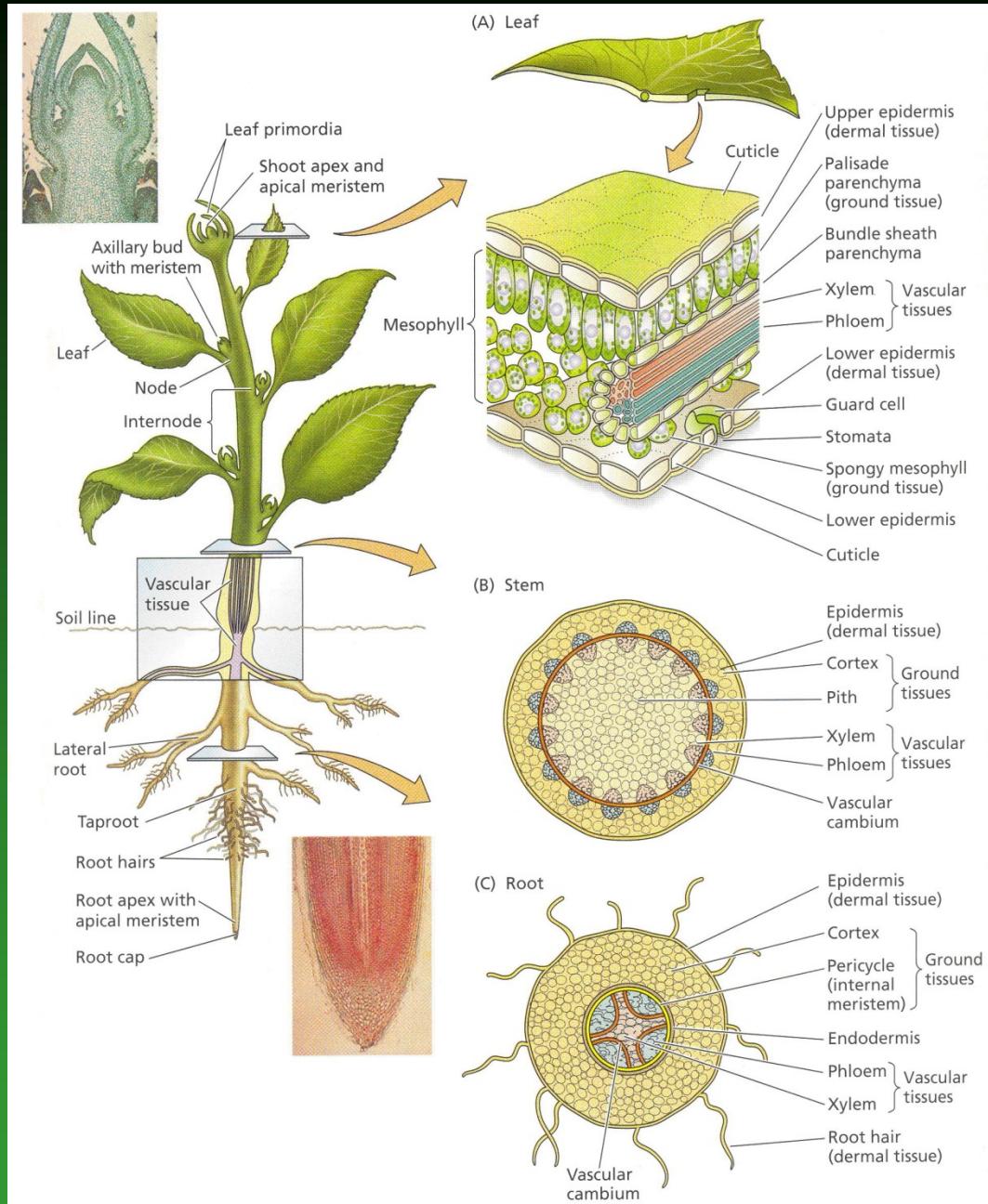
Důsledek terestrializace je tak:
komplex apomorfií, tvořících funkční a tvarové členění těla
(cormus) cévnatých rostlin na 3 základní orgány:

1. kořen,
2. stonek,
3. listy,

tvořené pravými pletivy

Bezcévnaté (mechorosty) mají stavbu jednodušší.

Proto vyšším rostlinám říkáme někdy ***Cormophyta***



Vztah mezi velikostí, prostředím a vnitřní stavbou

Mechy: čím větší sporofyt, tím dokonalejší vodivé elementy.

Cévnaté rostliny s velmi redukovanou velikostí: redukce či ztráta cévních svazků, popř. dalších orgánů.

U některých okřehků (čeleď *Lemnaceae*, *Magnoliophyta*) tak došlo až k úplné ztrátě kořenů a cévních svazků u druhu *Wolffia* (1.5 mm), který je tvořen v nekvetoucím stavu polokulovitými tělisky téměř stejnotvarého pletiva.

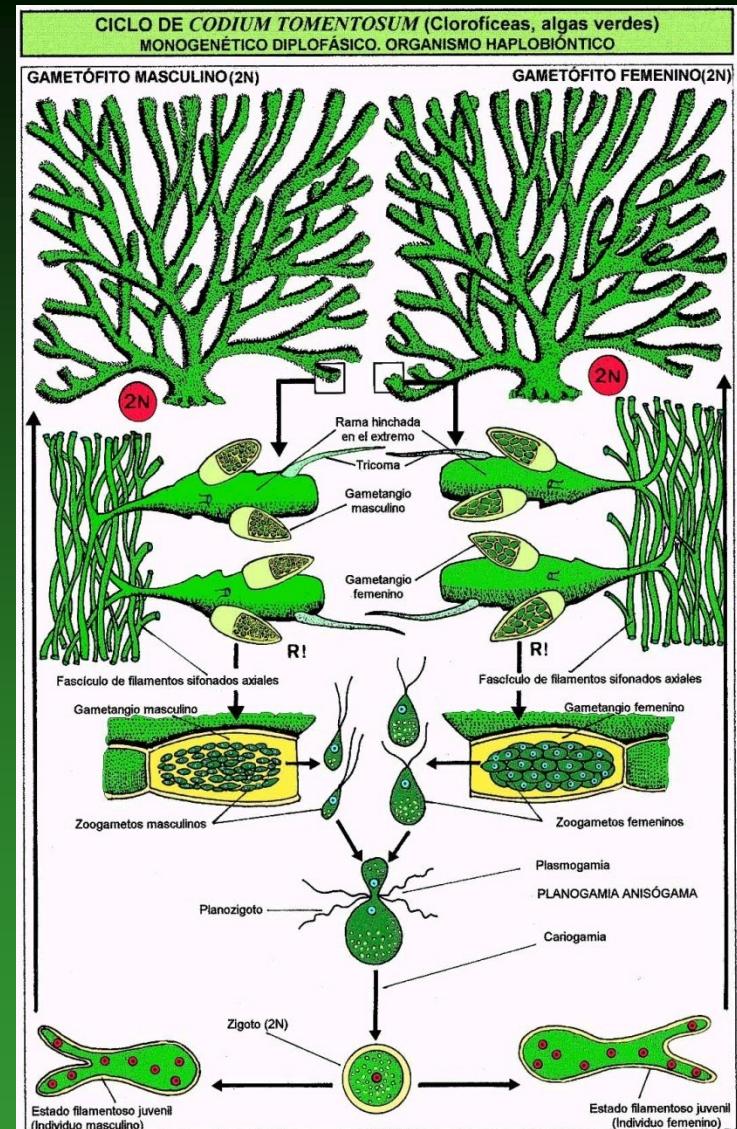


Po vzniku zygoty následuje u vyšších rostlin

vždy intenzivní dělení a diferenciace buněk,

nikdy ne stadium zygosporického klidu, jako u pohlavně se množících nižších rostlin

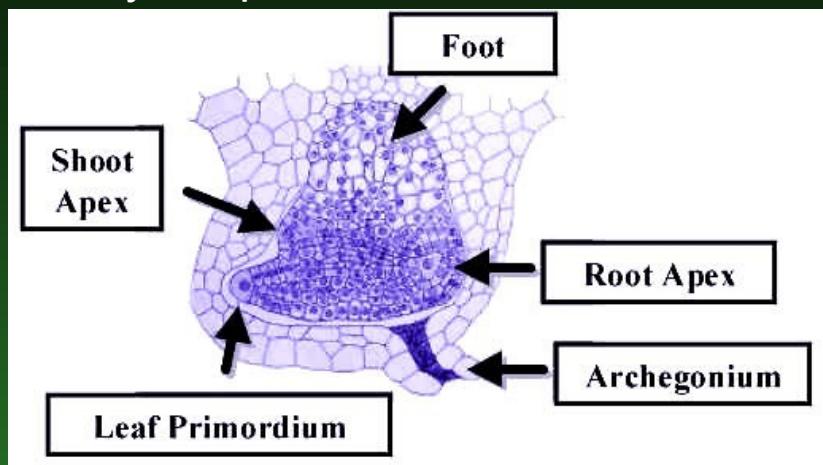
Vzniká embryo = počátek sporofytu



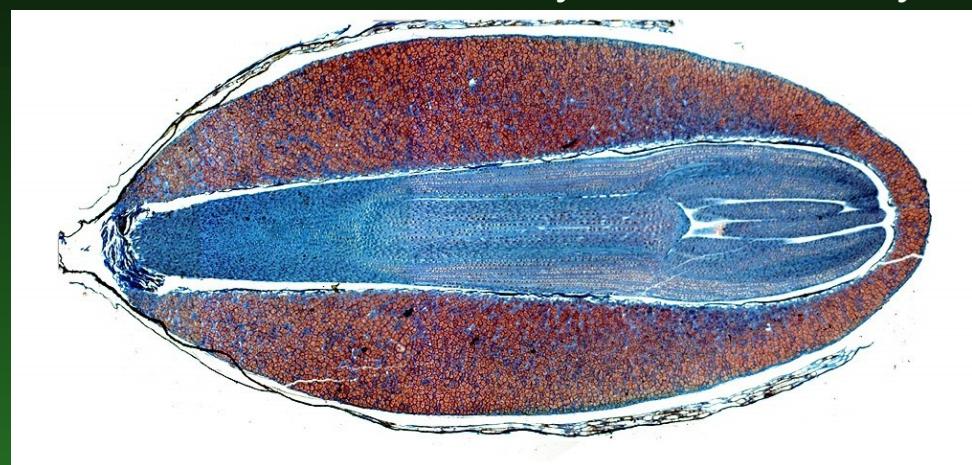
Výjimečně se s tímto jevem setkáváme u některých sifonálních zelených řas - např. *Codium tomentosum*

Všechny vyšší rostliny tak ve své ontogenezi procházejí fází embrya

Embryo kapradin



Embryo nahosemenných

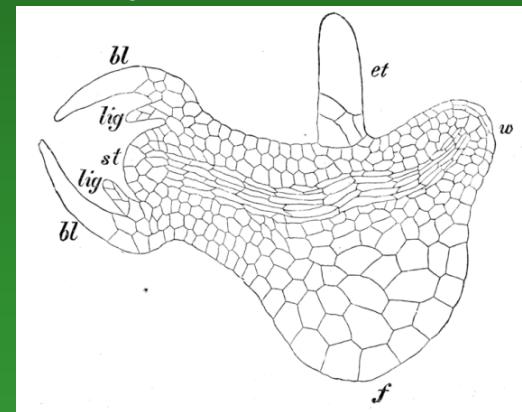


Embryo mechrostů



Marchantia

Embryo plavuní



Selaginella

Pinus

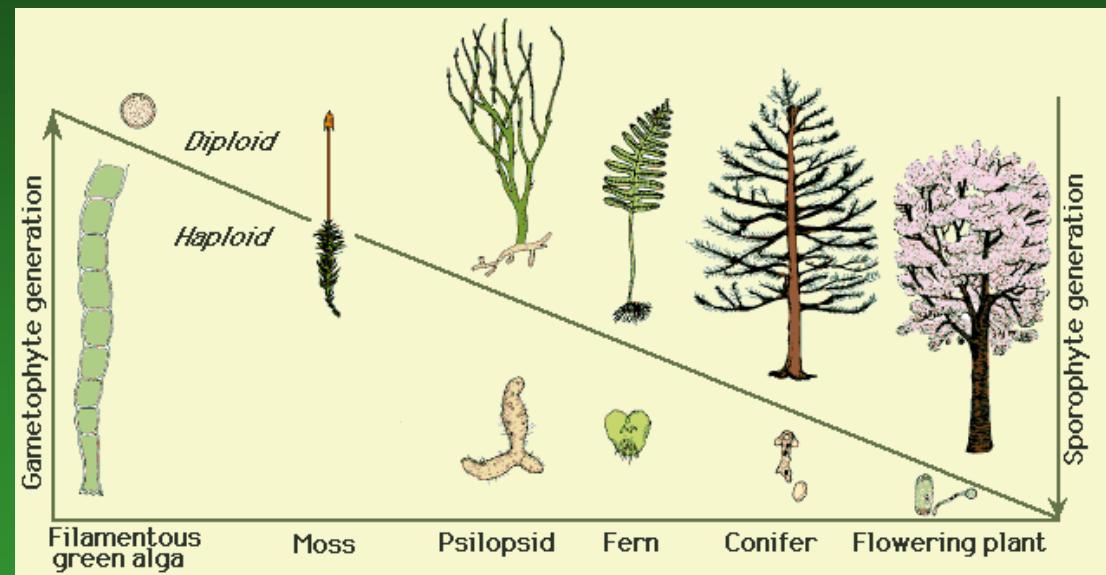
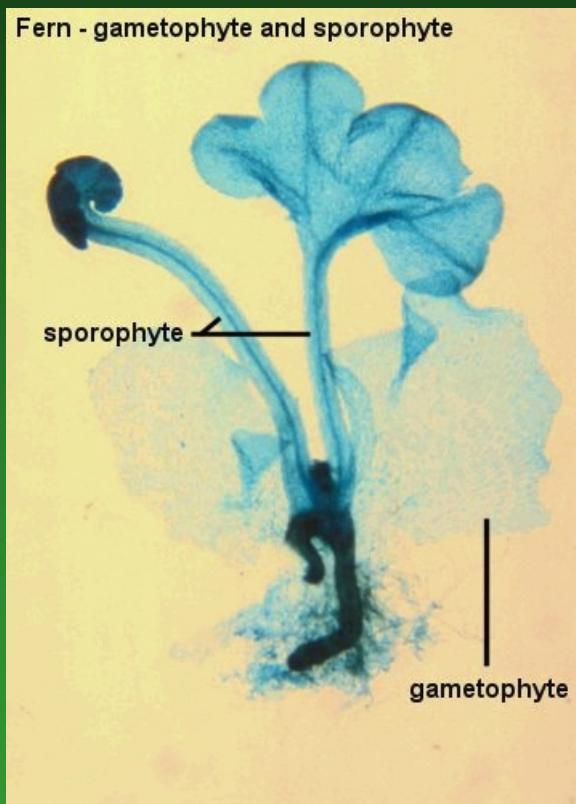
Embryo krytosemenných



Capsella

Vzhledem k této apomorfii se vyšší rostliny někdy nazývají ***Embryobionta***

Rodozměna (metageneze), při níž se v rámci ontogenetického vývoje zřetelně nebo zastřeně střídají fáze gametofytu a sporofytu má tendenci k postupné redukci gametofytu



Rodozměnu mají často také řasy

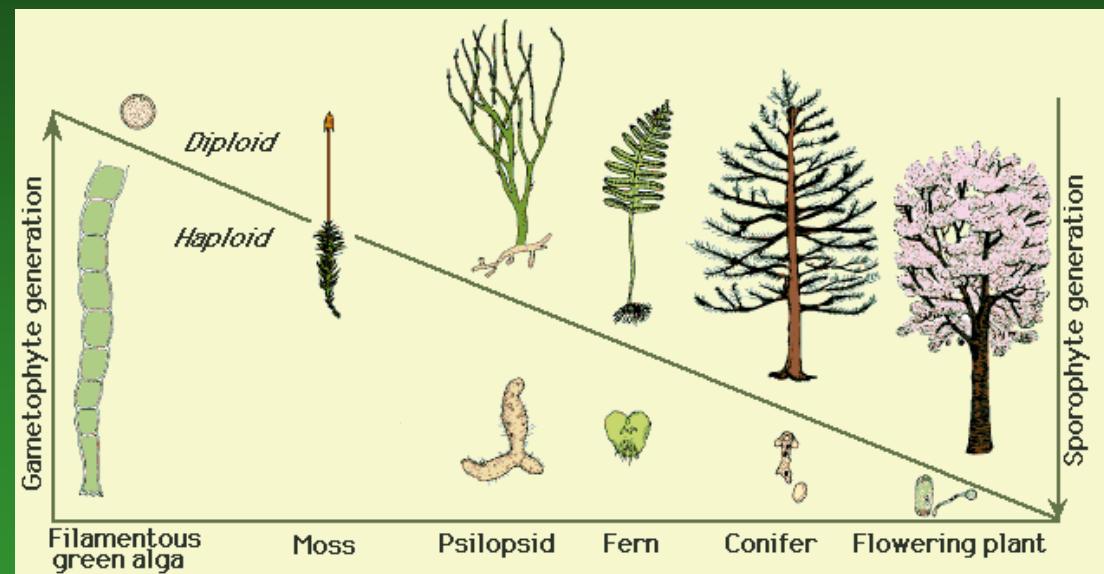
Gametofyt = pohlavní fáze rodozměny,

1. Finálním produktem pohlavní buňky (gamety), vznikající v pohlavních orgánech (gametangiích):

v archegoniích jediná vaječná buňka (oosféra);

v antheridiích obrvené spermatozoidy nebo nepohyblivé spermatické buňky

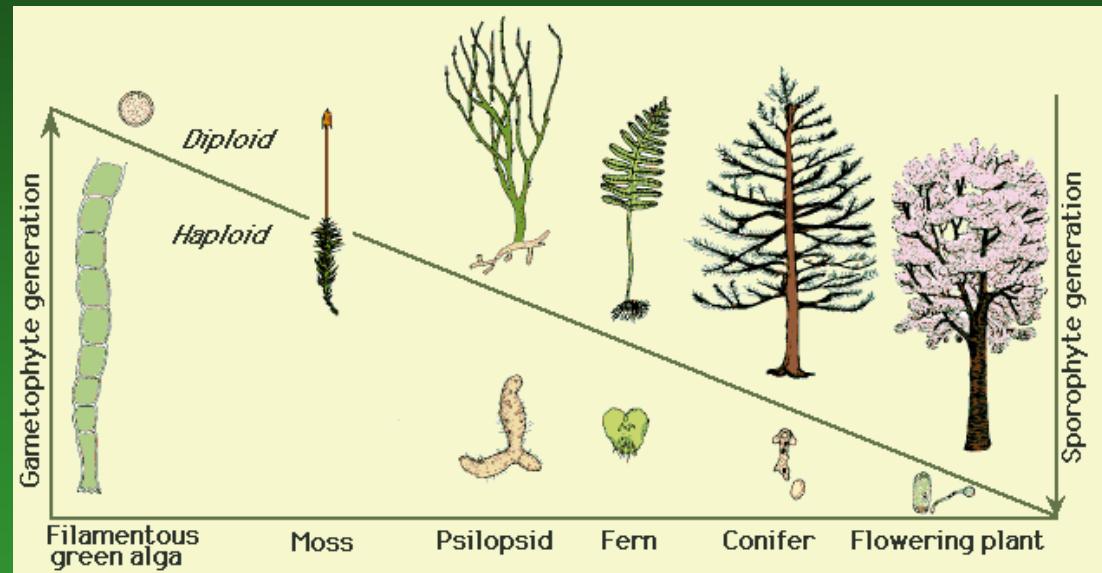
2. Jádra buněk gametofytu mají proti sporofytu poloviční obsah DNA v jádře, jsou haploidní (n).



Sporofyt = nepohlavní fáze rodozměny

1. Finálním produktem spory (u výtrusných vyšších rostlin) nebo vajíčka a pyl (u semenných vyšších rostlin).

2. Protože sporofyt vyrůstá ze zygoty, tj. buňky vzniklé splynutím haploidních gamet odlišného pohlaví, je fází diploidní ($2n$), má oproti gametofytu dvojnásobný obsah jaderné DNA.



Diploidní sporofyt ve sporangiích (výtrusnicích) produkuje haploidní spory, jejichž vznik je provázen redukčním dělením (meiosou), čímž se ve finále úroveň vrací zpět k haploidnímu stavu a kruh rodozměny se uzavírá.

Spóra vers. semeno

V obou případech jde větší či menší tělíska tvořící klidové stadium rostlin odolné proti působení nepříznivých faktorů, umožňující tak přežívání rostlin v nepříznivých obdobích sezóny a zároveň je efektivním prostředkem šíření rostlin v prostoru.



Spóra čili výtrus

jednobuněčné rozmnožovací tělíska

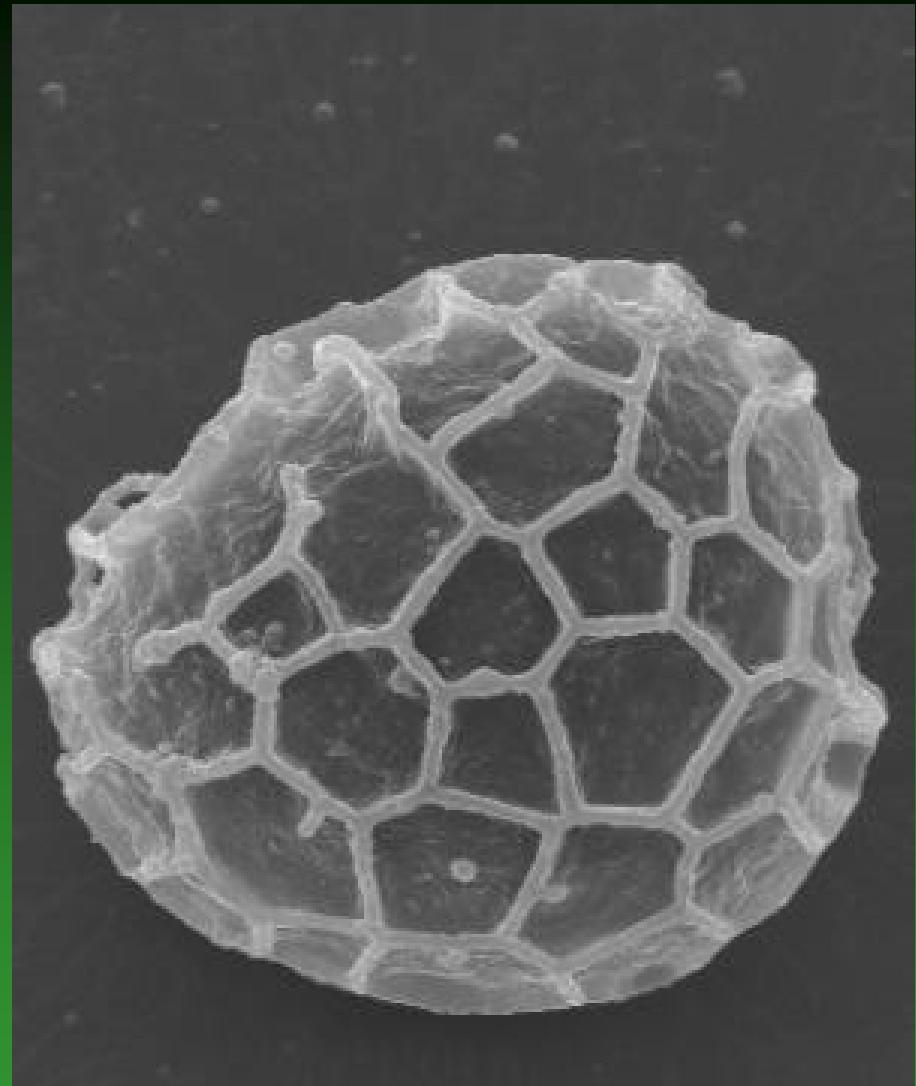
vzniklé meiotickým dělením v zárodečné vrstvě sporangia

Recentními výtrusnými vyššími rostlinami jsou

1. mechorosty *Marchantiophyta*
Bryophyta
Anthocerophyta

2. plavuně *Lycopodiophyta*

3. kapraďorosty *Monilophyta*



spóra *Lycopodium clavatum*

Semeno

mnohobuněčný rozmnožovací orgán

vzniklý z oplozeného vajíčka
na povrchu má osemení (testa)
uvnitř má živná pletiva
(perisperm popř. endosperm) a
zárodek (embryo).

Recentními semennými
rostlinami jsou

4. nahosemenné a
5. krytosemenné.

