



Fylogeneze a diverzita vyšších rostlin

Vyšší rostliny: vznik a hlavní znaky

Petr Bureš



INVESTICE DO ROZVOJE VZDĚLÁVÁNÍ

Co patří k vyšším rostlinám?

Vyšší rostliny = „land plants“ = suchozemské rostliny

mechorosty



hlevíky

jatrovky

mechy

kapradorosty



plavuně



včetně
přesliček



nahosemenné

krytosemenné



Jak vysoké jsou vyšší rostliny?

< 1 mm – na hladině plovoucí *Wolffia* příbuzná okřehků

> 100 m – gigantické jehličnany čel. *Taxodiaceae*

Nejvyšší Sequoia sempervirens): 115,72 m

*General Sherman objemem největší sekvojový strom (*Sequoiadendron giganteum*)*

roste v Sequoia National Park v Kalifornii.

výška = 83,8 m, průměr kmene = 7,7 m, objem = ca 1487 m³, věk = 2300 – 2700 let

Wolffia columbiana (Araceae)



Vyšší rostliny: jejich vznik a postavení ve fylogenetickém stromu života na Zemi

Vyšší rostliny ve stromu života

S řasami, živočichy a houbami patří k doméně *Eukarya*

3 domény stromu života:

1. *Bacteria*

2. *Archaea*

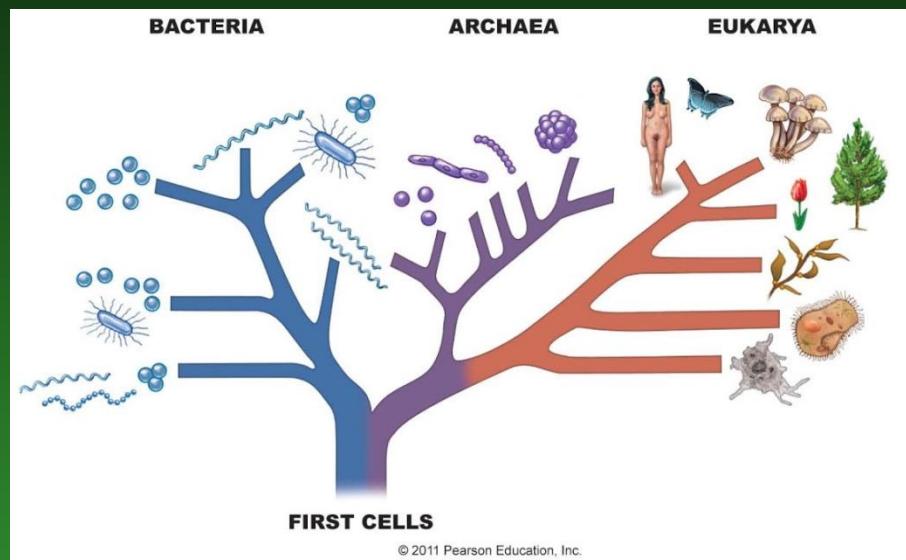
3. *Eukarya* – membránami
ohraničené organely:

mitochondrie,

Golgiho aparát,

endoplasmatické retikulum a

jádro s chromosomy (= nuleoproteinovými
strukturami organizujícími se během mitózy



Vyšší rostliny ve stromu života

S řasami, živočichy a houbami patří k doméně *Eukarya*

3 domény stromu života:

1. *Bacteria*

2. *Archaea*

3. *Eukarya* – membránami
ohraničené organely:

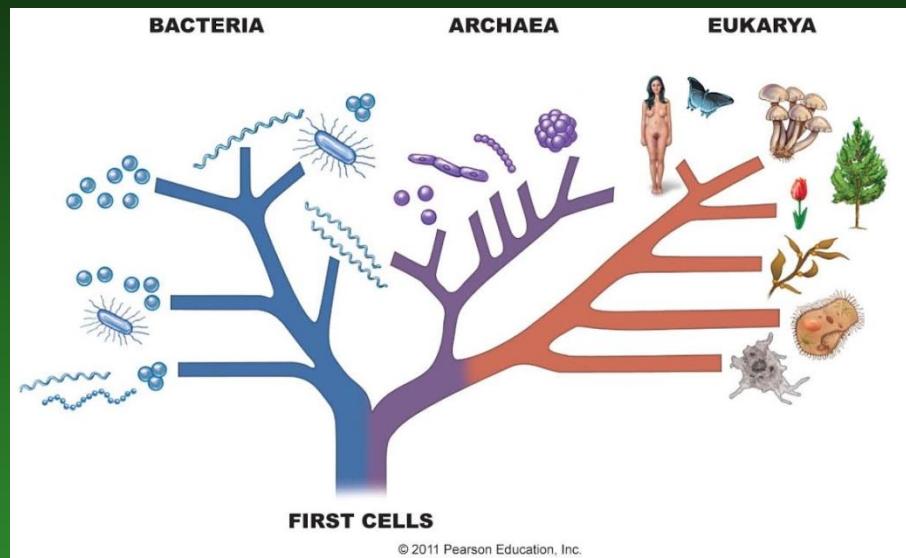
mitochondrie,

Golgiho aparát,

endoplasmatické retikulum a

jádro s chromosomy (= nuleoproteinovými
strukturami organizujícími se během mitózy

Život vznikl před 3,5 mld. let
? u termálních vývěrů



Jak a kdy se vyvinula eukaryotní linie ?

započala před 2,5 mld. let ??? – základní kroky

- **evoluce mitochondií = archeální buňka fagocyticky uchvátila α-proteobakterii**

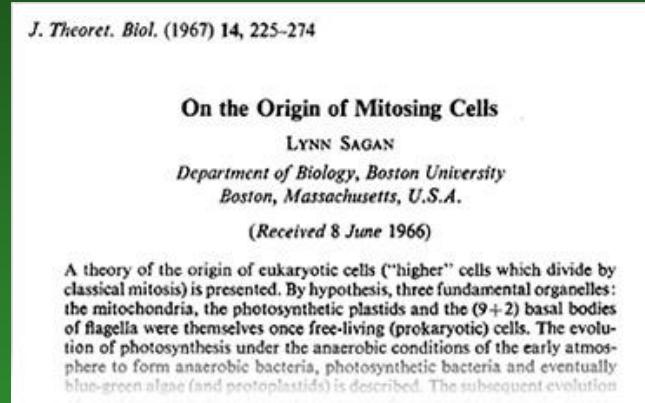
Jak a kdy se vyvinula eukaryotní linie ?

započala před 2,5 mld. let ??? – základní kroky

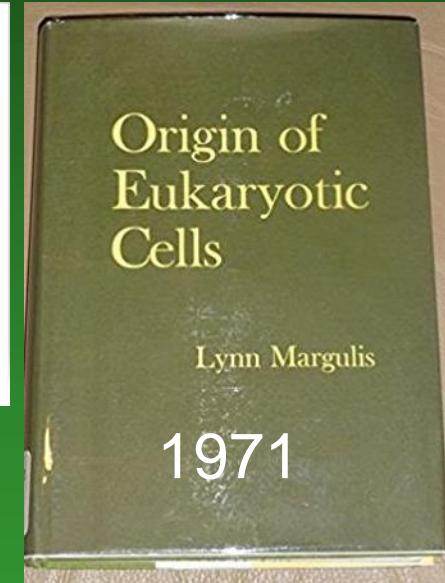
- **evoluce mitochondií = archeální buňka fagocyticky uchvátila α-proteobakterii**



Lynn Margulis (1938–2011)



Americká bioložka, která přesvědčila vědeckou komunitu o tom, že sériová endsymbioza byla základními kroky v evoluci eukaryot



1971

Eukaryotické buňky si ani plastidy ani mitochondrie „nestaví“, ale tyto vznikají pouze dělením mitochondrií nebo plastidů již existujících

Jak a kdy se vyvinula eukaryotní linie ?

započala před 2,5 mld. let ??? – základní kroky

- **evoluce mitochondií = archeální buňka fagocyticky uchvátila α-proteobakterii** (mohla být počátečním impulzem mohla nastat i později)

Jak a kdy se vyvinula eukaryotní linie ?

započala před 2,5 mld. let ??? – základní kroky

- **evoluce mitochondií = archeální buňka fagocyticky uchvátila α-proteobakterii** (mohla být počátečním impulzem mohla nastat i později)

Všechna eukaryota mají mitochondrie stejného typu, nebo je přeměnily nebo je ztratily !!!

Genom mitochondrií se v evoluci redukoval na 1/10 až 1/100 !!! – Geny většinou přeneseny do jádra „hostitele“ – proto mnoho genů eukaryot je příbuzných α-proteobakteriím

Naopak **proteom** mitochondrií zahrnuje řadu proteinů eukaryotického původu !!! – Vznikají přepisem genomu „hostitelské buňky“

Jak a kdy se vyvinula eukaryotní linie ?

započala před 2,5 mld. let ??? – základní kroky

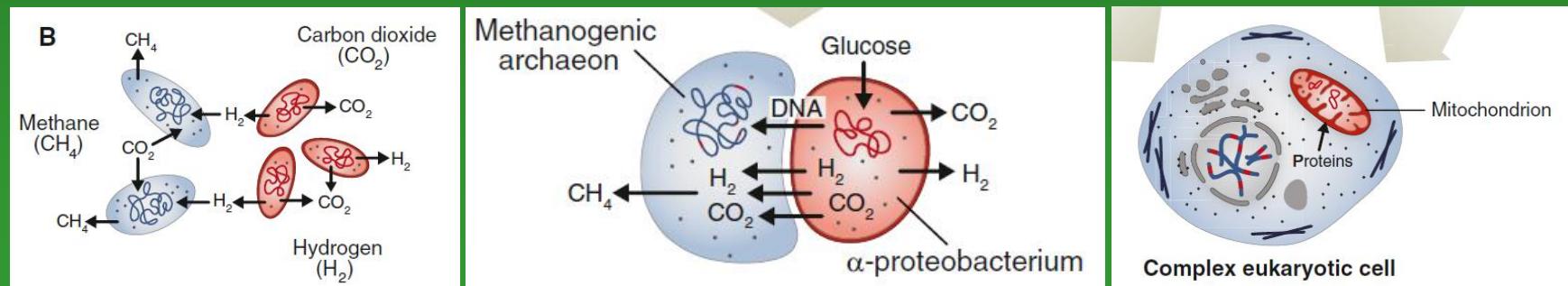
- **evoluce mitochondií = archeální buňka fagocyticky uchvátila α-proteobakterii** (mohla být počátečním impulzem mohla nastat i později)

Všechna eukaryota mají mitochondrie stejného typu, nebo je přeměnily nebo je ztratily !!!

Genom mitochondrií se v evoluci redukoval na 1/10 ač 1/100 !!! – Geny většinou přeneseny do jádra „hostitele“ – proto mnoho genů eukaryot je příbuzných α-proteobakteriím

Naopak **proteom** mitochondrií zahrnuje řadu proteinů eukaryotického původu !!! – Vznikají přepisem genomu „hostitelské buňky“

Pohlcení mohla předcházet symbioza při které se prohloubily metabolické vztahy



Jak a kdy se vyvinula eukaryotní linie ?

započala před 2,5 mld. let ??? – základní kroky

- **evoluce mitochondií** = archeální buňka fagocyticky uchvátily α-proteobakterii
- **evoluce cytoskeletu** = tubuliny, aktin, myosin

Jak a kdy se vyvinula eukaryotní linie ?

započala před 2,5 mld. let ??? – základní kroky

- **evoluce mitochondií** = archeální buňka fagocyticky uchvátily α-proteobakterii
- **evoluce cytoskeletu** = tubuliny, aktin, myosin (z podobných proteinů přítomných u některých prokaryot)

Jak a kdy se vyvinula eukaryotní linie ?

započala před 2,5 mld. let ??? – základní kroky

- **evoluce mitochondií** = archeální buňka fagocyticky uchvátily α-proteobakterii
- **evoluce cytoskeletu = tubuliny, aktin, myosin** (z podobných proteinů přítomných u některých prokaryot)
- **evoluce eukaryotického bičíku = 9x2+2**

Jak a kdy se vyvinula eukaryotní linie ?

započala před 2,5 mld. let ??? – základní kroky

- **evoluce mitochondií** = archeální buňka fagocyticky uchvátily α-proteobakterii
- **evoluce cytoskeletu = tubuliny, aktin, myosin** (z podobných proteinů přítomných u některých prokaryot)
- **evoluce eukaryotického bičíku = 9x2+2** (jednotná struktura přetvořením senzorické či jiné organely, přetvořením centriolu, prokaryotické bičíky mají zcela jinou strukturu)

Jak a kdy se vyvinula eukaryotní linie ?

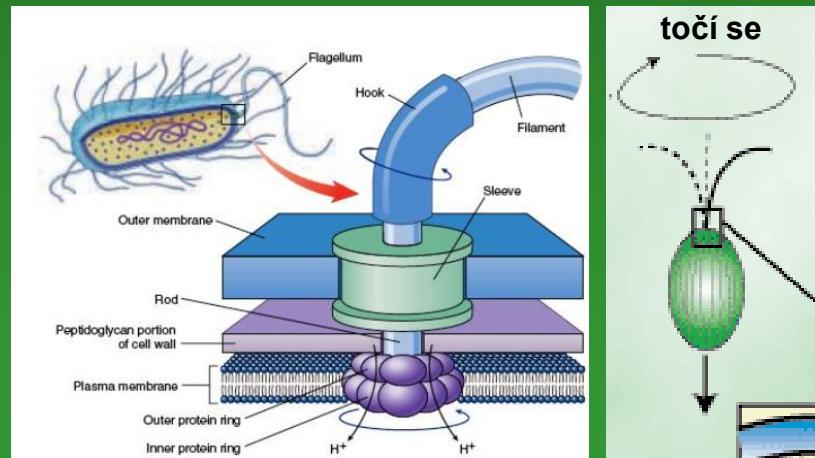
započala před 2,5 mld. let ??? – základní kroky

- **evoluce mitochondií** = archeální buňka fagocyticky uchvátily α-proteobakterii
- **evoluce cytoskeletu = tubuliny, aktin, myosin** (z podobných proteinů přítomných u některých prokaryot)
- **evoluce eukaryotického bičíku = 9x2+2** (jednotná struktura přetvořením senzorické či jiné organely, přetvořením centriolu, prokaryotické bičíky mají zcela jinou strukturu)

Jak a kdy se vyvinula eukaryotní linie ?

započala před 2,5 mld. let ??? – základní kroky

- **evoluce mitochondrií** = archeální buňka fagocyticky uchvátily α-proteobakterii
- **evoluce cytoskeletu** = tubulin, aktin, myosin (z podobných proteinů přítomných u některých prokaryot)
- **evoluce eukaryotického bičíku** = $9 \times 2 + 2$ (jednotná struktura přetvořením senzorické či jiné organely, přetvořením centriolu, prokaryotické bičíky mají zcela jinou strukturu)

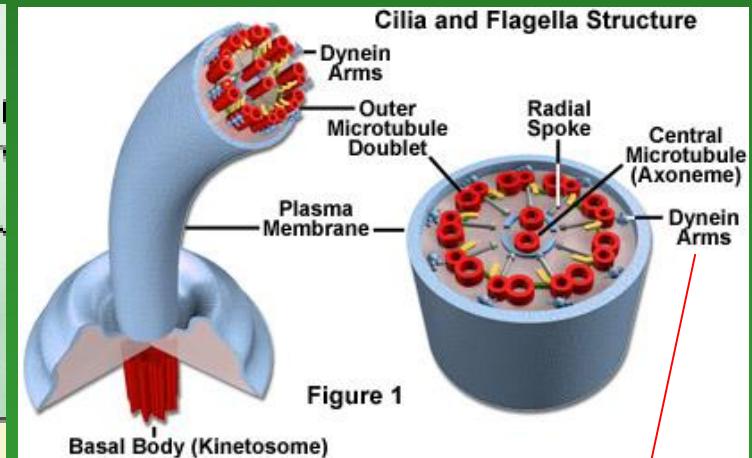
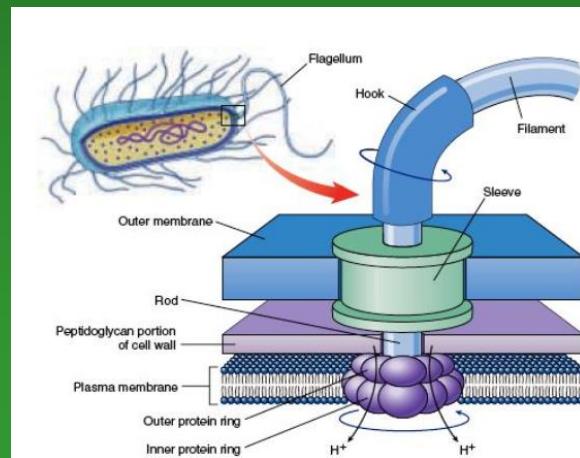


točí se

Jak a kdy se vyvinula eukaryotní linie ?

započala před 2,5 mld. let ??? – základní kroky

- **evoluce mitochondrií** = archeální buňka fagocyticky uchvátily α-proteobakterii
- **evoluce cytoskeletu** = tubulin, aktin, myosin (z podobných proteinů přítomných u některých prokaryot)
- **evoluce eukaryotického bičíku** = $9 \times 2 + 2$ (jednotná struktura přetvořením senzorické či jiné organely, přetvořením centriolu, prokaryotické bičíky mají zcela jinou strukturu)



Dyneinové motory šplhají po mikrotubulech

Jak a kdy se vyvinula eukaryotní linie ?

započala před 2,5 mld. let ??? – základní kroky

- **evoluce mitochondrií** = archeální buňka fagocyticky uchvátily α-proteobakterii
- **evoluce cytoskeletu** = tubuliny, aktin, myosin (z podobných proteinů přítomných u prokaryot)
- **evoluce eukaryotického bičíku** = $9 \times 2 + 2$ (jednotná struktura přetvořením senzorické či jiné organely, přetvořením sentriolu, prokaryotické bičíky mají zcela jinou strukturu)
- **evoluce endomembránových struktur (GA, ER, ... jádra, lineárních chromosomů a mitózy** = také endosymbioticky nebo zapouzdřením genomu do váčku odštěpeného z cytoplazmatické membrány

Jak a kdy se vyvinula eukaryotní linie ?

započala před 2,5 mld. let ??? – základní kroky

- **evoluce mitochondií** = archeální buňka fagocyticky uchvátily α-proteobakterii
- **evoluce cytoskeletu** = tubuliny, aktin, myosin (z podobných proteinů přítomných u prokaryot)
- **evoluce eukaryotického bičíku** = $9 \times 2 + 2$ (jednotná struktura přetvořením senzorické či jiné organely, přetvořením sentriolu, prokaryotické bičíky mají zcela jinou strukturu)
- **evoluce endomembránových struktur (GA, ER, ... jádra, lineárních chromosomů a mitózy** = také endosymbioticky nebo zapouzdřením genomu do váčku odštěpeného z cytoplazmatické membrány
- **evoluce meiózy a tím i sexu**

Jak a kdy se vyvinula eukaryotní linie ?

započala před 2,5 mld. let ??? – základní kroky

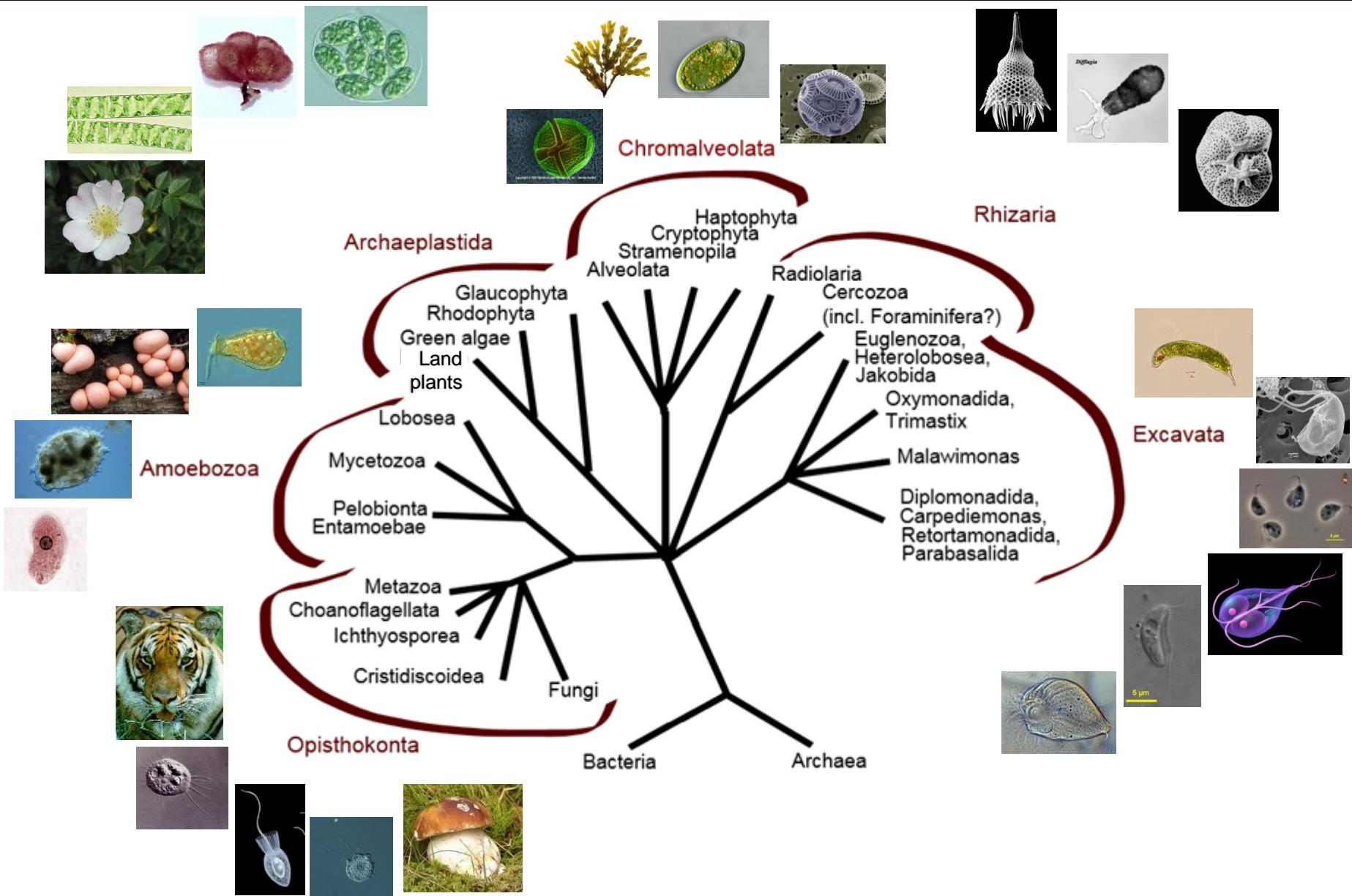
- **evoluce mitochondií** = archeální buňka fagocyticky uchvátily α-proteobakterii
- **evoluce cytoskeletu** = tubuliny, aktin, myosin (z podobných proteinů přítomných u prokaryot)
- **evoluce eukaryotického bičíku** = $9 \times 2 + 2$ (jednotná struktura přetvořením senzorické či jiné organely, přetvořením sentriolu, prokaryotické bičíky mají zcela jinou strukturu)
- **evoluce endomembránových struktur (GA, ER, ... jádra, lineárních chromosomů a mitózy** = také endosymbioticky nebo zapouzdřením genomu do váčku odštěpeného z cytoplazmatické membrány
- **evoluce meiózy a tím i sexu**
- **teprve pak „divergence“ eukaryot** (možná už před tím, ale extinkce „neúspěšných linií“)

Jak a kdy se vyvinula eukaryotní linie ?

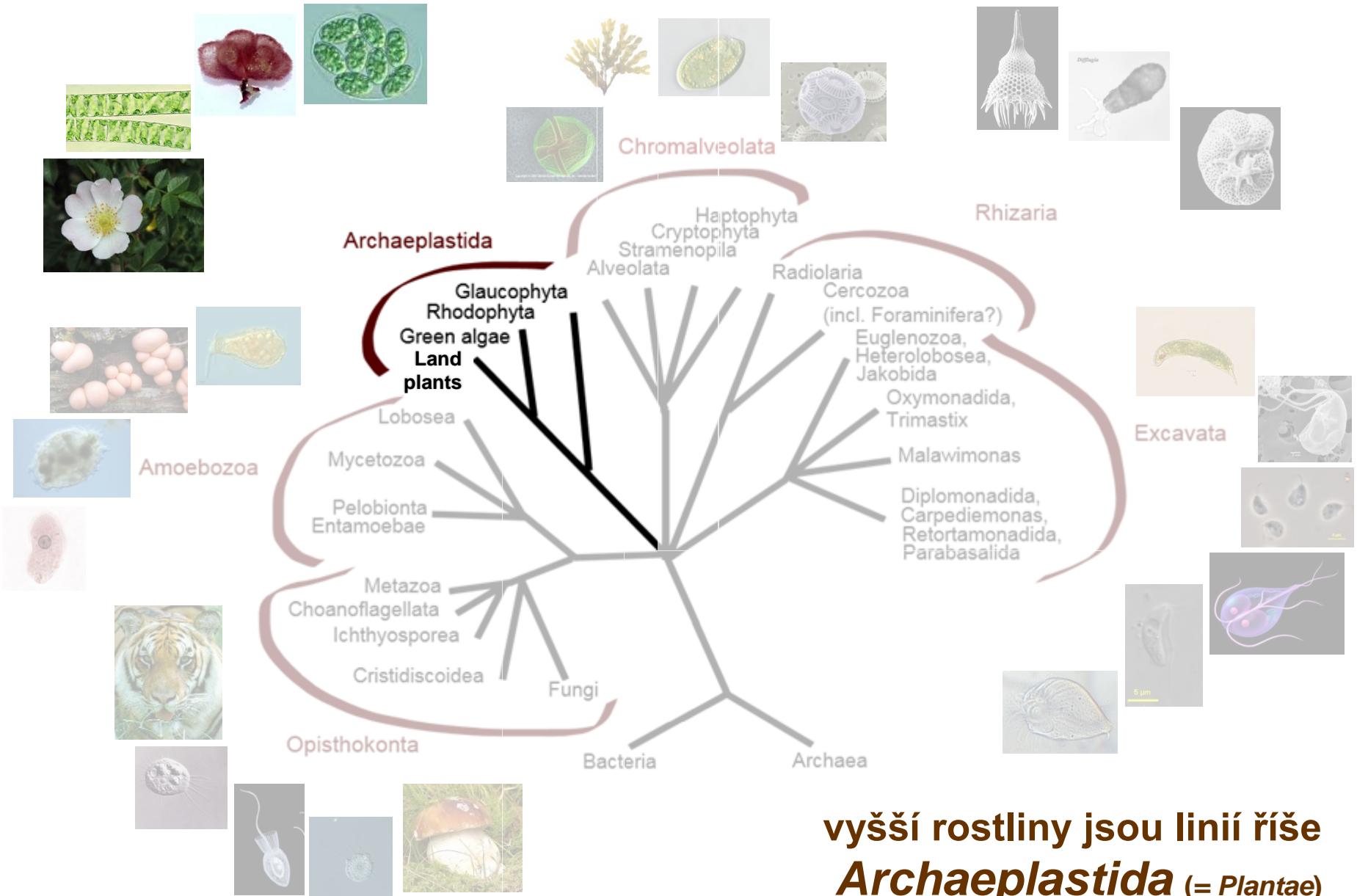
započala před 2,5 mld. let ??? – základní kroky

- **evoluce mitochondrií** = archeální buňka fagocyticky uchvátily α-proteobakterii
- **evoluce cytoskeletu** = tubuliny, aktin, myosin (z podobných proteinů přítomných u prokaryot)
- **evoluce eukaryotického bičíku** = $9 \times 2 + 2$ (jednotná struktura přetvořením senzorické či jiné organely, přetvořením sentriolu, prokaryotické bičíky mají zcela jinou strukturu)
- **evoluce endomembránových struktur (GA, ER, ... jádra, lineárních chromosomů a mitózy** = také endosymbioticky nebo zapouzdřením genomu do váčku odštěpeného z cytoplazmatické membrány
- **evoluce meiózy a tím i sexu**
- **teprve pak „divergence“ eukaryot** (možná už před tím, ale extinkce „neúspěšných linií“)

Ve všech liniích současných eukaryot tyto znaky najdeme – tyto kroky musely předcházet poslednímu společnému předku všech eukaryot – Pořadí a doba kroků však nejsou jisté



Dominium *Eukarya* divergovalo do šesti říší



vyšší rostliny jsou linií říše
Archaeplastida (= *Plantae*)

Dominium Eukarya divergovalo do šesti říší

Evoluce „chloroplastu“

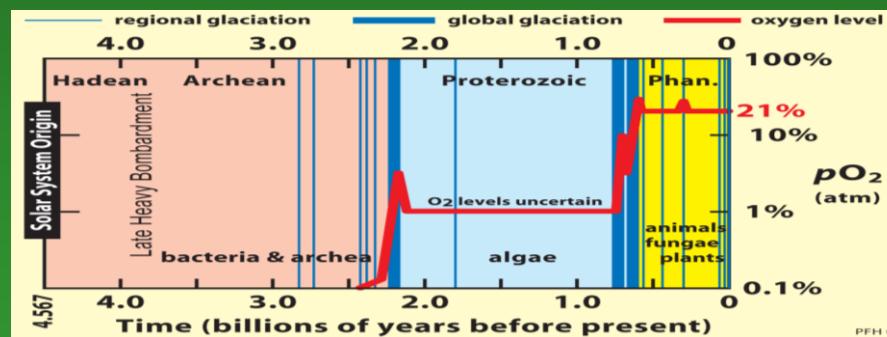
= Velká kyslíková katastrofa – 2.4 bya

= důsledek evoluce (oxygenní) fotosyntézy u sinic



reduktivní atmosféra

archea → metan
extrémní teploty,
radiace, pH, salinita ...



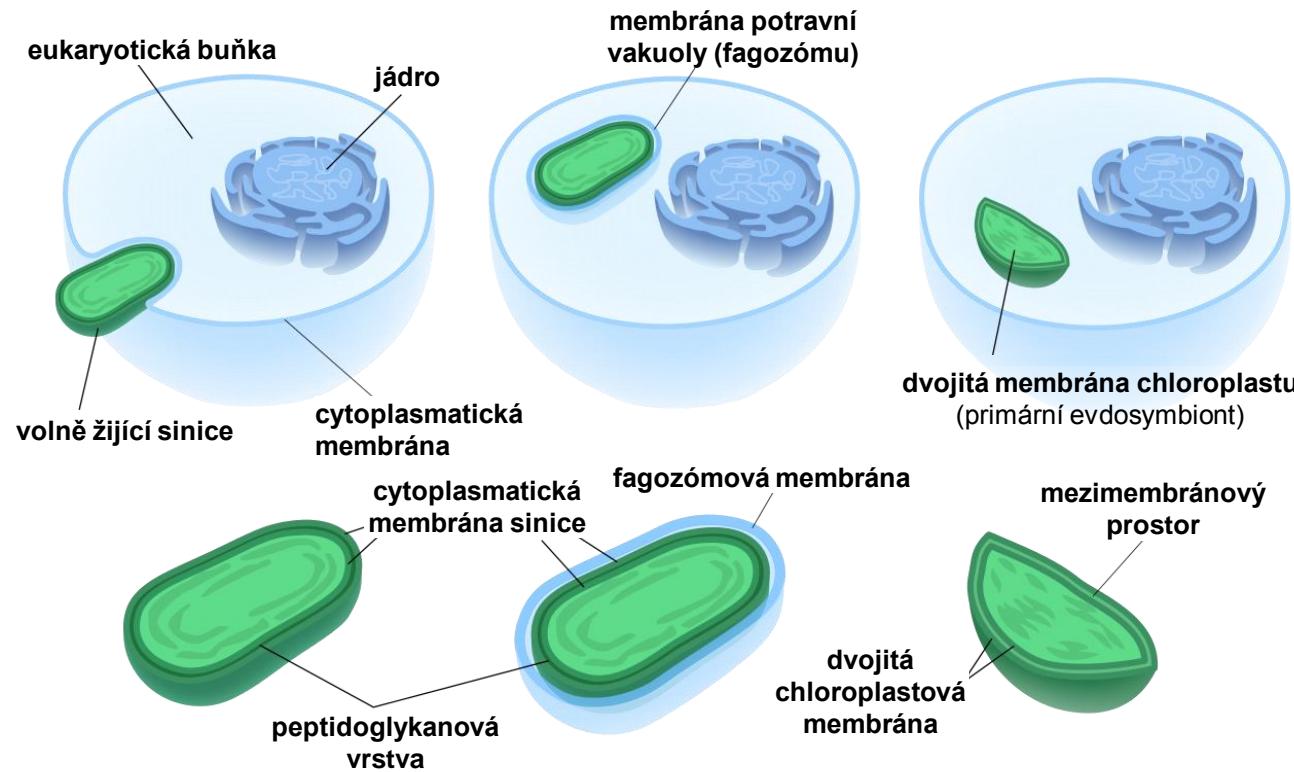
oxydativní atmosféra

sinice → kyslík
toxický pro anaerobní archaea
rozkládá metan na H₂O a CO₂

Fotosyntéza vznikla u sinic před 2,5 mld. let – syntéza uhlovodíků pomocí Slunce úspěšně přežila v nezměněné formě dodnes. Kyslík = odpad fotosyntézy se srážel oxydací (např. v hematitových sedimentech). Když došly ionty železa, síry, ... ve vodě i na souši, začal O₂ unikat do atmosféry. Zabíjel konkurenční anaerobní archaea, rozkládal skleníkově působící metan. Nastalo ochlazení, zalednění, masové vymírání. Koncentrace O₂ nepřesáhla 3%.

Vznik archeplastid – ? 1.8 bya

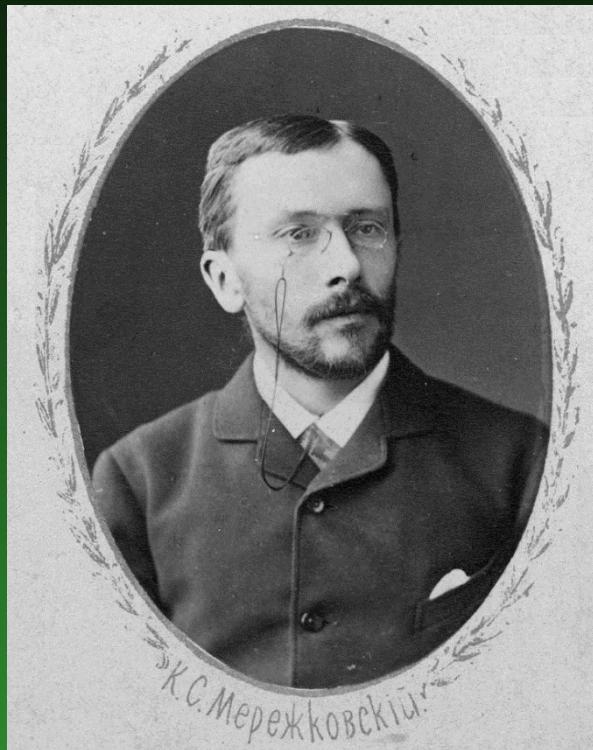
= **Vznik chloroplastu** s dvojitou membránou primárně endosymbioticky (= fagocytickým uchvácením sinice eukaryotickou protozoální heterotrofní buňkou)



Chloroplast krásnooček a obrněnek – vznikl sekundární endosymbiózou = fagocytickým uchvácením buňky zelené řasy protozoální buňkou

Chloroplast chaluh, rozsivek, ... – vznikl také sekundární endosymbiózou = fagocytickým uchvácením buňky červené řasy protozoální buňkou

Vznik archeplastid – ? 1.8 bya



Konstantin Sergeevich Mereschkowski
Константин Сергеевич Мережковский
(1855–1921)

Poprvé chápě chloroplasty
sinicové endosymbionty

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von
Dr. K. Goebel und **Dr. R. Hertwig**
Professor der Botanik Professor der Zoologie
in München,
herausgegeben von
Dr. J. Rosenthal
Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vergl. Anatomie und Entwicklungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

XXV. Bd. 15. September 1905. № 18.

Inhalt: Mereschkowsky, Über Natur und Ursprung der Chromatophoren im Pflanzenreiche. — Boecker, Über das Vorkommen von *Lianocelium* im Münchener botanischen Garten. — Huber, Über die Koloniegründung bei *Atta sexdens*. — Frühwirth, Die Züchtung der landwirtschaftlichen Kulturpflanzen. — Wasmann, Wissenschaftliche Beweisführung oder Intoleranz?

Über Natur und Ursprung der Chromatophoren im Pflanzenreiche.
Von C. Mereschkowsky,
Privatdozent an der Kais. Universität in Kasan.

I. Einleitung.
Der jetzt allgemein herrschenden Ansicht nach sind die Chromatophoren der Pflanzen als Organe aufzufassen, d. h. als Gebilde, die sich in irgendeiner uns unbekannten Weise allmählich aus dem farblosen Plasma des Zelleibes differenziert haben. So sagt Wilson (1902): „In the plants the plastids are almost certainly to be regarded as differentiations of the protoplasmic substance.“ Und dieselbe Behauptung findet man in fast jedem Lehrbuche der Botanik oft in noch viel entschiedener Form ausgedrückt.

Dass diese Anschauung keinenfalls eine auf direkte Beobachtungen begründete Tatsache ist, sondern nur als eine Theorie angesehen werden kann, leuchtet von selbst ein. Denn es ist bis jetzt wohl noch keinem gelückt, eine solche Differenzierung des farblosen Plasmas in grüne Chromatophoren oder überhaupt in Plastiden zu beobachten.

Fragt man sich, wie dennoch diese allgemeine Überzeugung entstehen konnte, so finden wir eine ganz natürliche Erklä-

XXV. 38

Vznik archeoplastid – ?1.8 bya

Podobně jako v případě mitochondriálního genomu se geny z původního genomu sinice postupně přestěhovaly z chloroplastu do jádra.

Vznik archeoplastid – ?1.8 bya

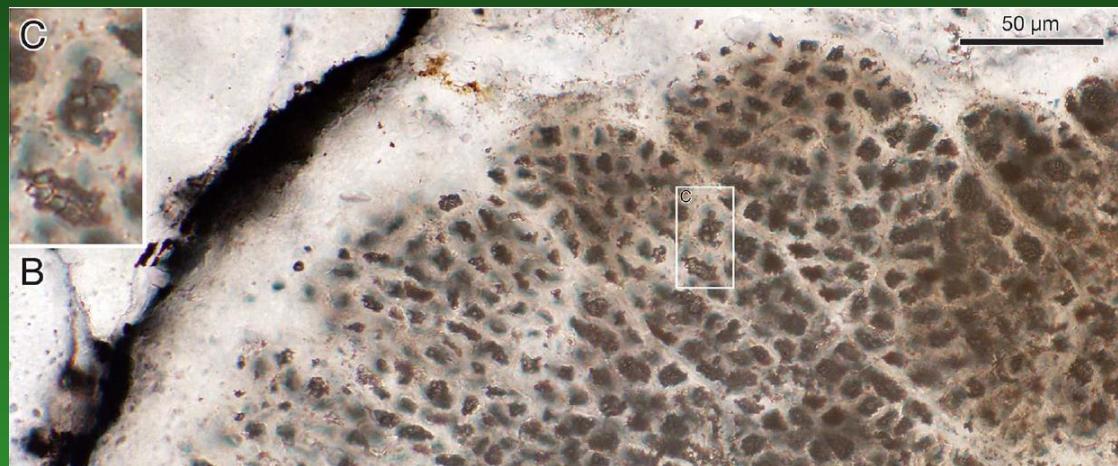
Výsledný genom dnešních Viridaeplantae je tak chimérou tří genomů:

- 1. genom původní archeobakterie, která pohtila „budoucí mitochondrii“**
- 2. genom α-proteobakterie, jenž dala vzniknout budoucí mitochondrii**
- 3. genom cyanobakterie (sinice), která dala vzniknout budoucímu chloroplastu**

Multicelularita archeplastid – 1.6 bya

nejstarší fosílie mnobuněčných vláknitých i laločnatých (pseudoparenchymatických) ruduch objevené v Indii pomocí synchrotronní rentgenové tomografické mikroskopie (SRXTM) ve zkamenělých stromatolitech, starých 1,6 mld. let.

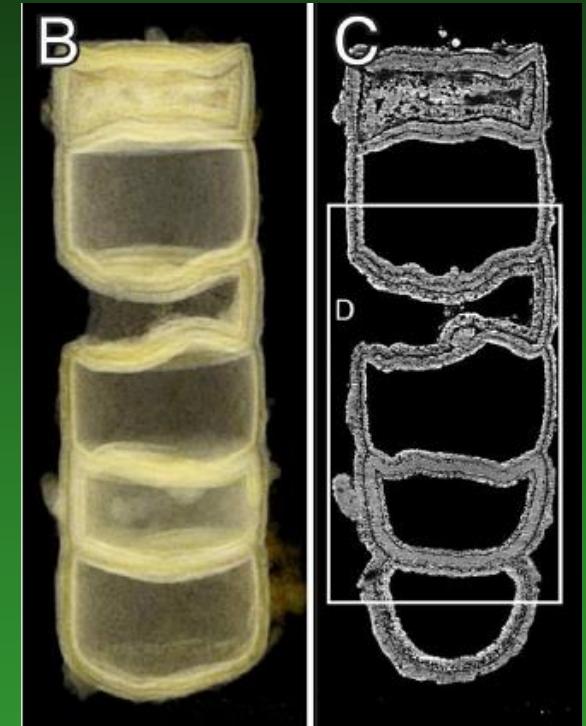
Ramathallus lobatus



Lokalita nálezu
na rozhraní
indických států
Uttar Pradesh
a Madhya Pradesh



Rafatazmia chirakootensis



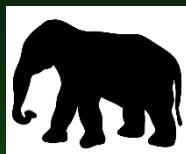
Three-dimensional preservation of cellular and subcellular structures suggests 1.6 billion-year-old crown-group red algae

Stefan Bengtson^{1,2*}, Therese Sallstedt^{1,2}, Veneta Belivanova^{1,2}, Martin Whitehouse^{2,3}

1 Department of Palaeobiology, Swedish Museum of Natural History, Stockholm, Sweden, 2 Nordic Center for Earth Evolution (NordCEE), Odense, Denmark; Copenhagen, Denmark; Stockholm, Sweden,
3 Department of Geosciences, Swedish Museum of Natural History, Stockholm, Sweden

PLOS Biology | DOI:10.1371/journal.pbio.2000735 March 14, 2017

Důsledek multicelularity a sexu – evoluce životních cyklů



Živočichové
také třeba
Ciliata nebo některé
hnědé řasy (Fucales)



Houby
také např.
Charophyta a
Chlorophyta



Vyšší rostliny
také např.
hnědé řasy
Phaeophyceae

„mimimesy–mimimesy“

diploidní fáze multicelulární,
časově převažuje,

haploidní jen jediná buňka =
gameta

jediná funkce gamet =
syngamie

meióza → gamety

2n unisexuální

„mimisyme–mimisyme“

haploidní fáze multicelulární,
časově převažuje

diploidní jen jediná buňka =
zygota

jediná funkce zygoty =
podstoupit meiózu

meióza → spóry

n unisexuální

dikaryotická fáze je už
vlastně skoro diploidní

„mimisy–mimime“

diploidní i haploidní fáze jsou
multicelulární

haploidní spóra i diploidní
zygota se dále dělí mitoticky

meióza → spóry

pokud n nebo 2n v cyklu
dominantní, často bisexualní
vzácněji unisexuální

Vznik podříše *Viridaeplantae* – 1.2–1.0 bya

říše *Archaeplastida* (=*Plantae*)

— podříše *Biliphytobionta*

— podříše *Viridaeplantae* - zelené rostliny

Vznik podříše *Viridaeplantae* – 1.2–1.0 bya

říše *Archaeplastida* (=*Plantae*)

podříše *Biliphytobionta*

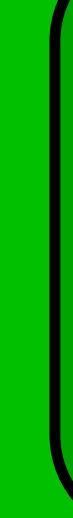
Sesterská
k zeleným
rostlinám

podříše *Viridaeplantae* - zelené rostliny



vývojová linie: *Chlorophytace* - zelené řasy

vývojová linie: *Streptophytace*



Vznik podříše *Viridaeplantae* – 1.2–1.0 bya

říše *Archaeplastida* (=*Plantae*)

podříše *Biliphytobionta*

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



Vznik podříše *Viridaeplantae* – 1.2–1.0 bya

říše *Archaeplastida* (=*Plantae*)

podříše *Biliphytobionta*

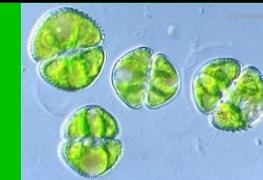
oddělení *Glaucophyta*
oddělení *Rhodophyta*



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



Vznik podříše *Viridaeplantae* – 1.2–1.0 bya

říše *Archaeplastida* (=*Plantae*)

— podříše *Biliphytobionta*

oddělení *Glaucophyta*
oddělení *Rhodophyta*

podříše *Glaucophyta* - zelené rostliny

Jednobuněčné; chloroplasty
ještě s původní sinicovou
peptidoglykanovou vrstvou!
~10 druhů – sladkovodní, v
moři zatím neobjevený větev *Charophytinae*



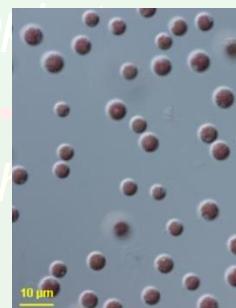
Cyanophora



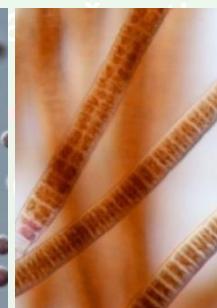
Glauco cystis
autospory v obalu
mateřské buňky

podříše *Rhodophyta*

Jednobuněčné, vláknité až
parenchymatické
~6100 druhů – hlavně mořské, vzácně
sladkovodní nebo terestrické



Porphyridium



Bangia



Antithamnion



Porphyra

Sexualita není známa

Sexualita častá, životní cykly
různorodé

Vznik podříše *Viridaeplatae* – 1.2–1.0 bya

říše *Archaeplastida* (=*Plantae*)

— podříše *Biliphytobionta*

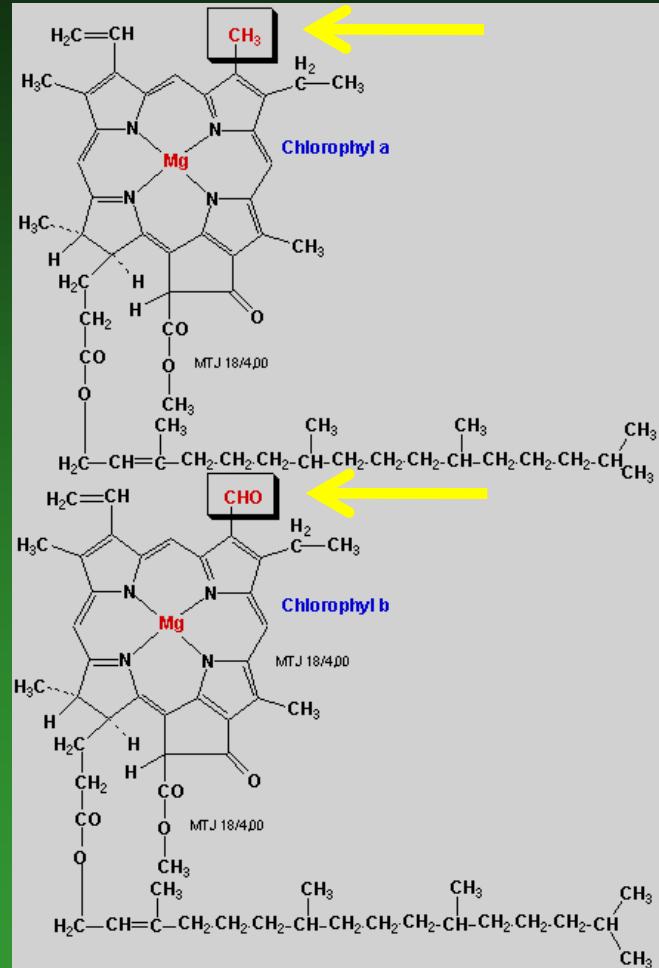
— podříše *Viridaeplatae* (=*Chlorobionta, Chloroplastida*) — zelené rostliny = zelené řasy + parožnatky + vyšší rostliny

hlavní znaky:

1. fotosyntetická barviva,
2. zásobní a stavební polysacharidy,
3. stavba chloroplastu,
4. struktura bičíků

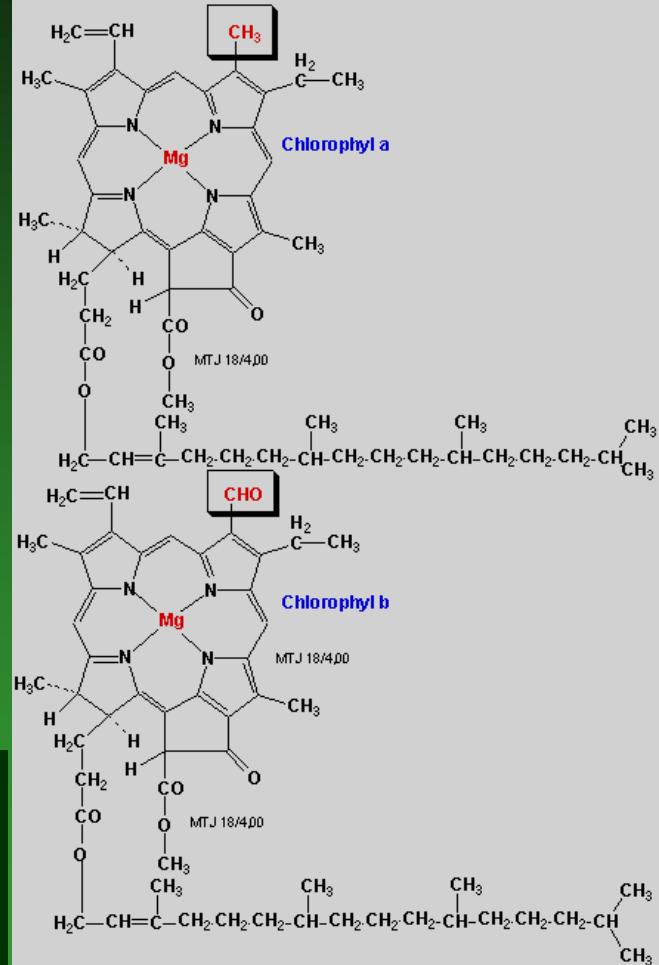
Vznik podříše *Viridaeplante* – 1.2–1.0 bya

Vedle chlorofylu **a** mají také (1) **chlorofyl b** (nikoli jen a)



Vznik podříše *Viridaeplante* – 1.2–1.0 bya

Vedle chlorofylu a ještě (1) chlorofyl b (nikoli jen a)



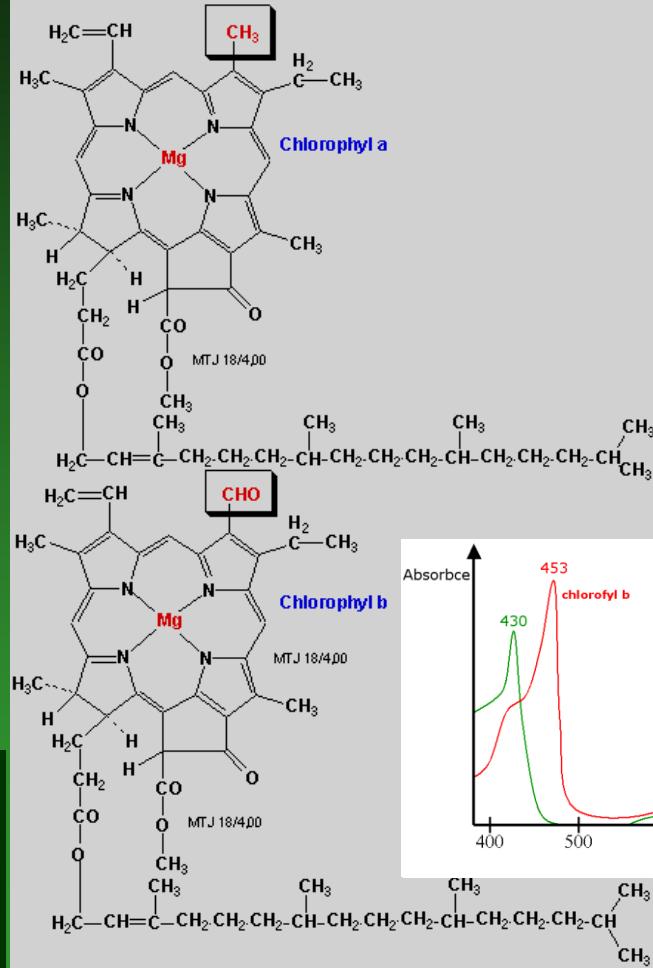
***Glaucophyta* a *Rhodophyta* – chlorofyl a**

(dříve uváděný chlorofyl d u ruduch byla kontaminace sinicemi)

– navíc mají i sinicové fykobiliny

Vznik podříše *Viridaeplante* – 1.2–1.0 bya

Vedle chlorofylu a ještě (1) chlorofyl b (nikoli jen a)



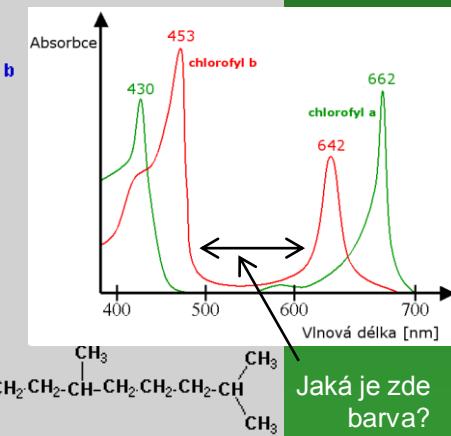
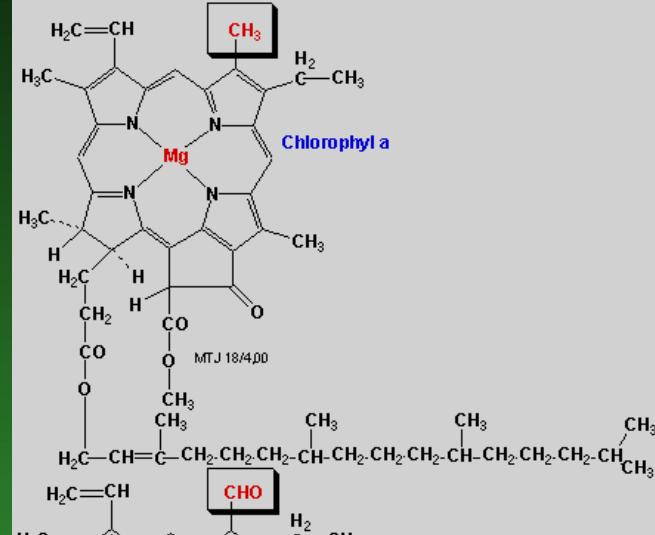
Glaucophyta a *Rhodophyta* – chlorofyl a

(dříve uváděný chlorofyl d u ruduch byla kontaminace sinicemi)

– navíc mají i sinicové fykobiliny

Vznik podříše *Viridaeplante* – 1.2–1.0 bya

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



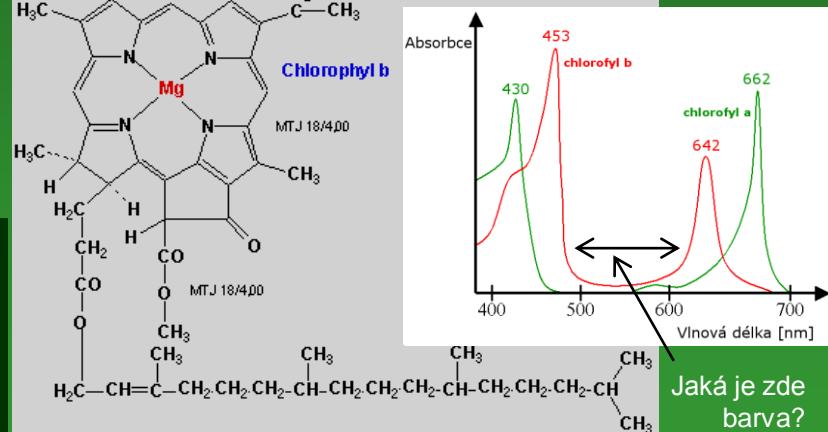
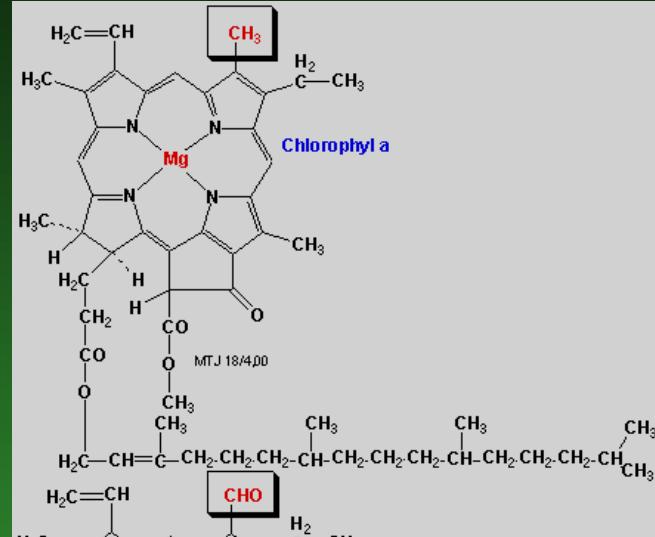
Glaucophyta a *Rhodophyta* – chlorofyl a

(dříve uváděný chlorofyl d u ruduch byla kontaminace sinicemi)

– navíc mají i sinicové fykobiliny

Vznik podříše *Viridaeplanteae* – 1.2–1.0 bya

Vedle chlorofylu a ještě (1) chlorofyl b (nikoli jen a)



Glaucophyta a *Rhodophyta* – chlorofyl a

(dříve uváděný chlorofyl d u ruduch byla kontaminace sinicemi)

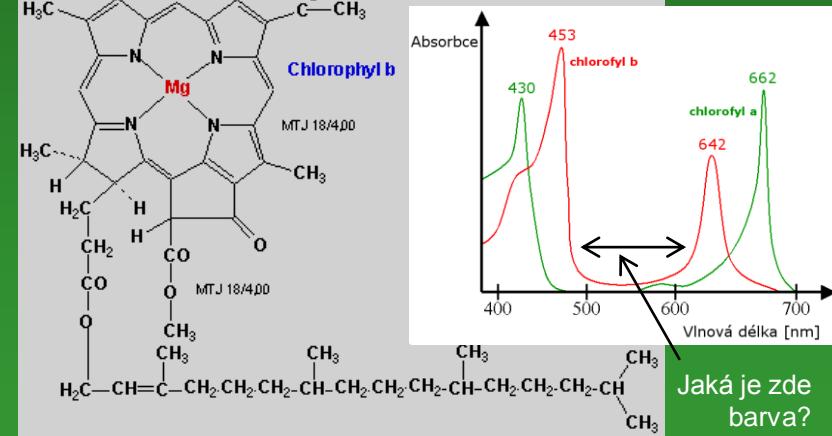
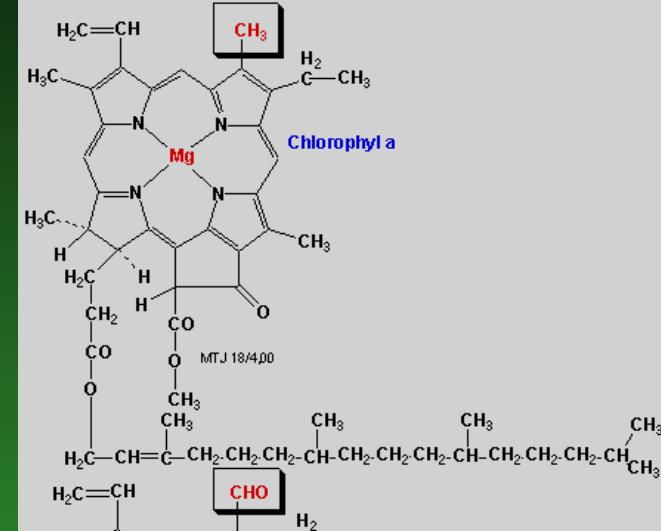
– navíc mají i sinicové fykobiliny

Jaká je zde barva?

Ta, kterou chlorofyl nepohlcuje, ale odráží!

Vznik podříše *Viridaeplante* – 1.2–1.0 bya

Vedle chlorofylu a ještě (1) **chlorofyl b** (nikoli jen a)

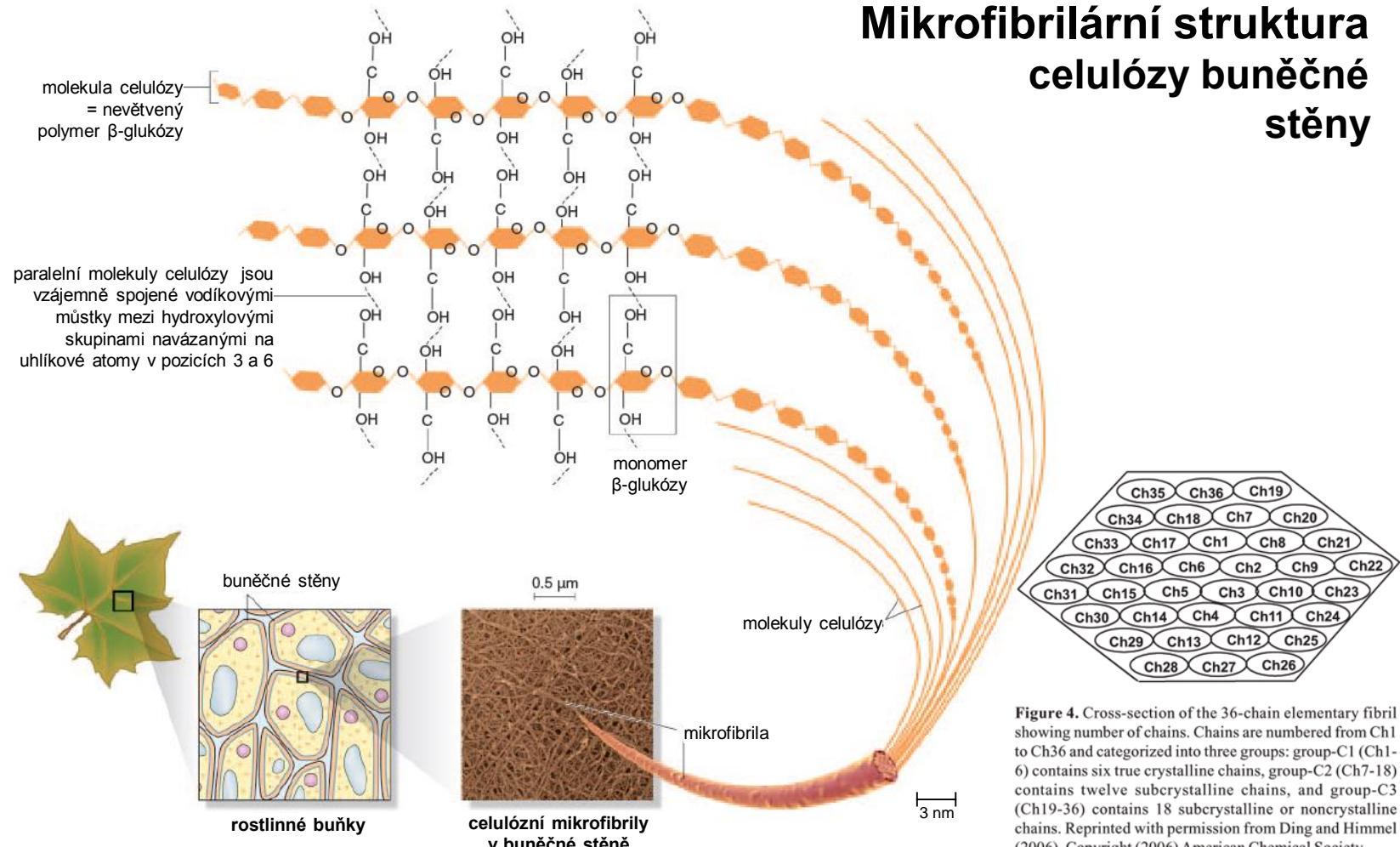


Chlorofyl chybí u parazitů a mykotrofně vyživovaných druhů

Ta, kterou chlorofyl nepohlcuje, ale odráží!

Vznik podříše *Viridaeplanteae* – 1.2–1.0 bya

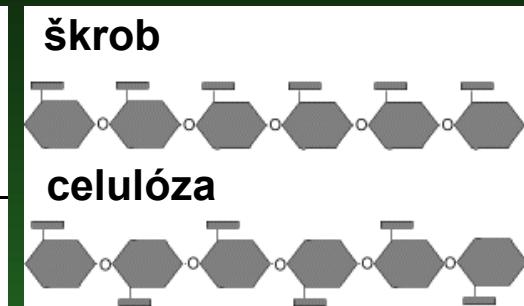
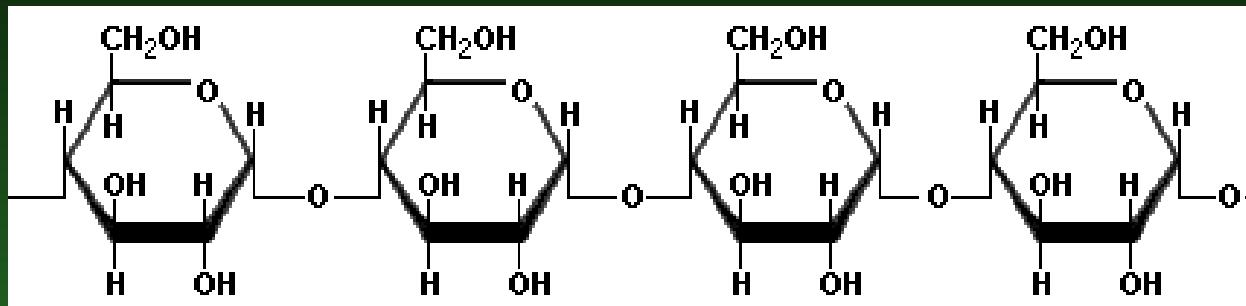
Stavební polysacharid = (2) celulóza – tvoří buněčnou stěnu



Celulózní exoskelet buňky = preadaptace na mnohobuněčnost a terestrializaci

Vznik podříše *Viridaeplantae* – 1.2–1.0 bya

Zásobní polysacharid = (2) škrob



Škrob – glukózové jednotky spojeny vazbou v alfa 1,4 pozici; celulóza v beta 1,4 pozici

Škrob mají i glaukofyty nebo obrněnky; ruduchy mají florideový škrob

Vznik podříše *Viridaeplanteae* – 1.2–1.0 bya

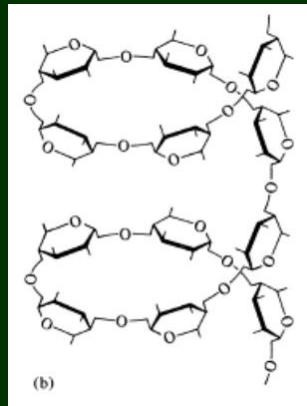
Zásobní polysacharid = (2) škrob = směs dvou typů molekul:

Škrob mají i glaukofyty nebo obrněnky; ruduchy mají florideový škrob

Vznik podříše *Viridaeplantae* – 1.2–1.0 bya

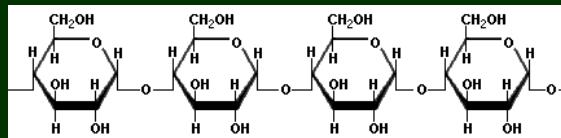
Zásobní polysacharid = (2) **škrob** = směs dvou typů molekul:

nevětvená = **amylóza**

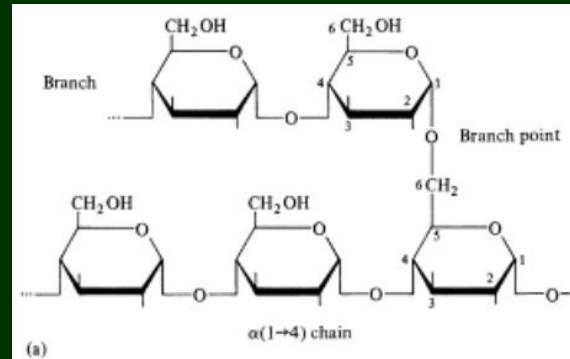


šroubovitá

lineární



větvená = **amylopektin**



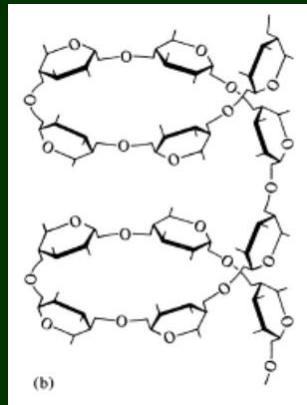
Jsou v hmotnostním poměru: 1 : 4 až 1 : 3

Škrob mají i glaukofyty nebo obrněnky; ruduchy mají florideový škrob

Vznik podříše *Viridaeplantae* – 1.2–1.0 bya

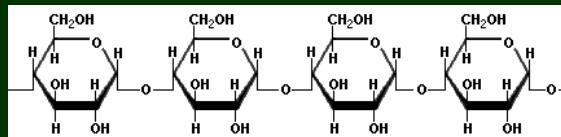
Zásobní polysacharid = (2) **škrob** = směs dvou typů molekul:

nevětvená = **amylóza**

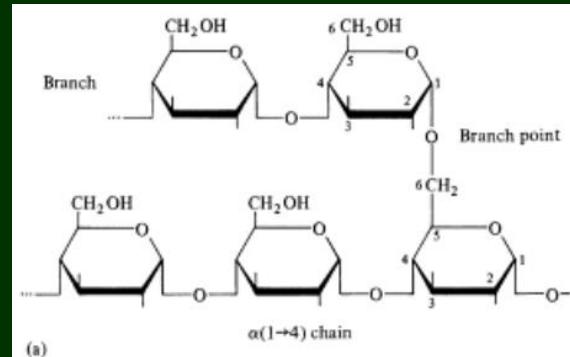


šroubovitá

lineární



větvená = **amylopektin**



Jsou v hmotnostním poměru: 1 : 4 až 1 : 3

Florideový škrob ruduch = téměř výhradně amylopektin

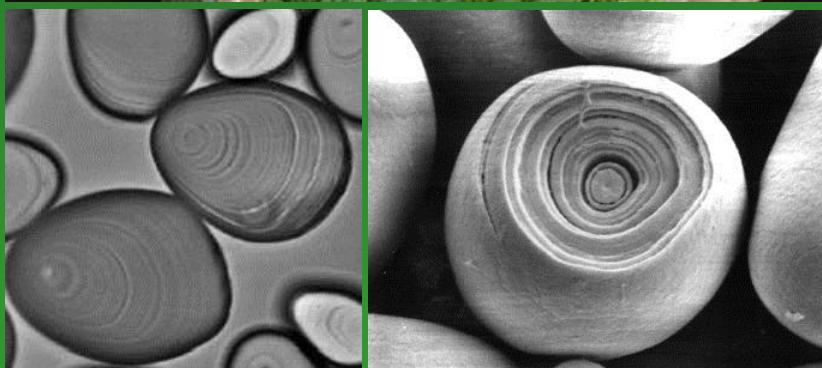
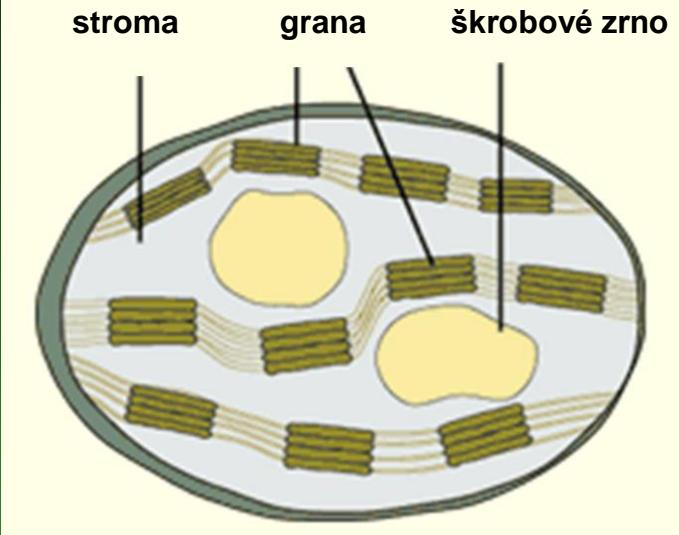
Vznik podříše *Viridaeplantae* – 1.2–1.0 bya

(3) chloroplasty obsahují škrobová zrna

chloroplasty rulíku zlomocného s jednotlivými škrobovými zrny



chloroplast



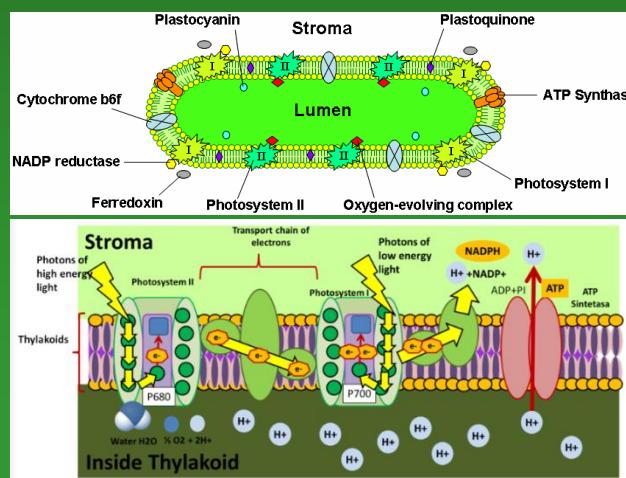
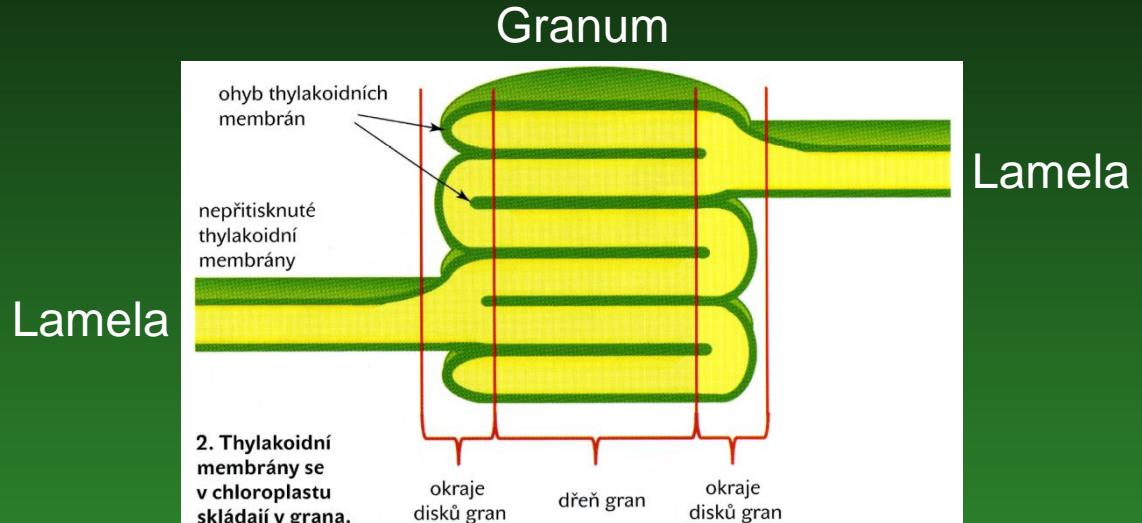
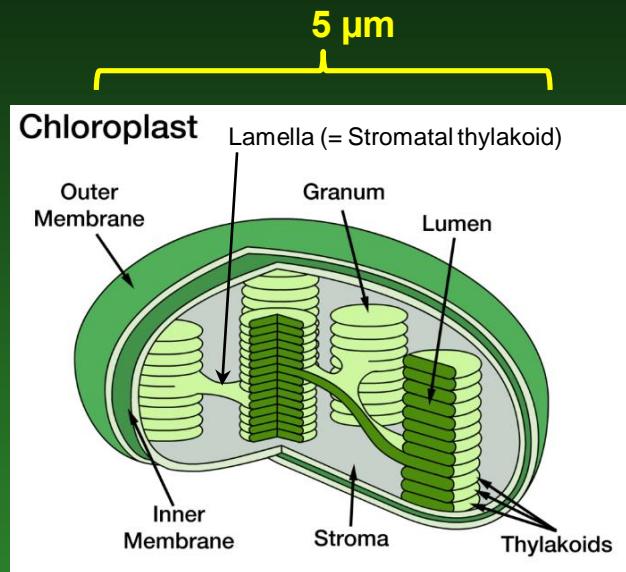
Zrna mají vrstevnatou strukturu

Škrob glaukofytů ani florideový škrob ruduch se v chroplastech neukládají

Vznik podříše *Viridaeplanteae* – 1.2–1.0 bya

(3) tylakoidní (nejvnitřnější) membrána tvoří lamely a grana ($10\text{--}100/\text{chloroplast}$)

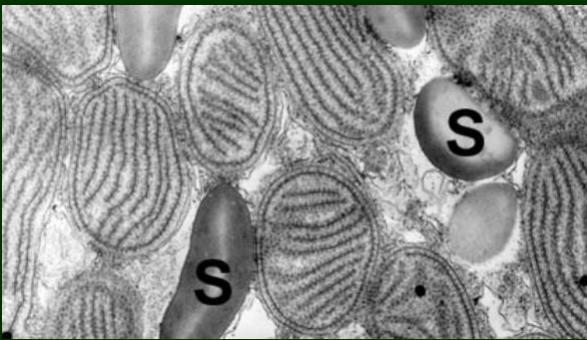
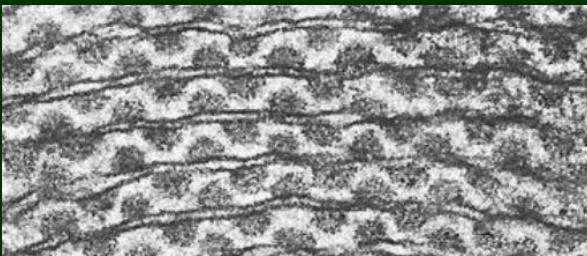
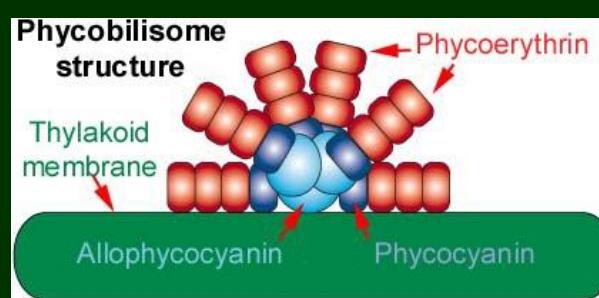
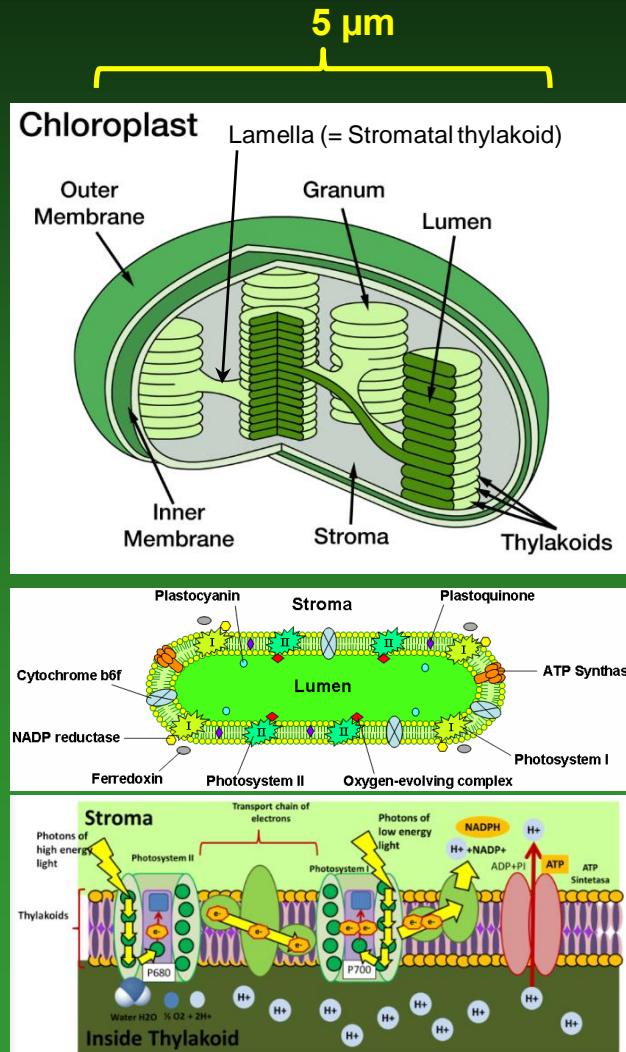
– membrány tylakoidů vážou chlorofyl



Vznik podříše *Viridaeplanteae* – 1.2–1.0 bya

(3) tylakoidní (nejvnitřnější) membrána tvoří lamely a grana ($10\text{--}100/\text{chloroplast}$)

– membrány tylakoidů vážou chlorofyl



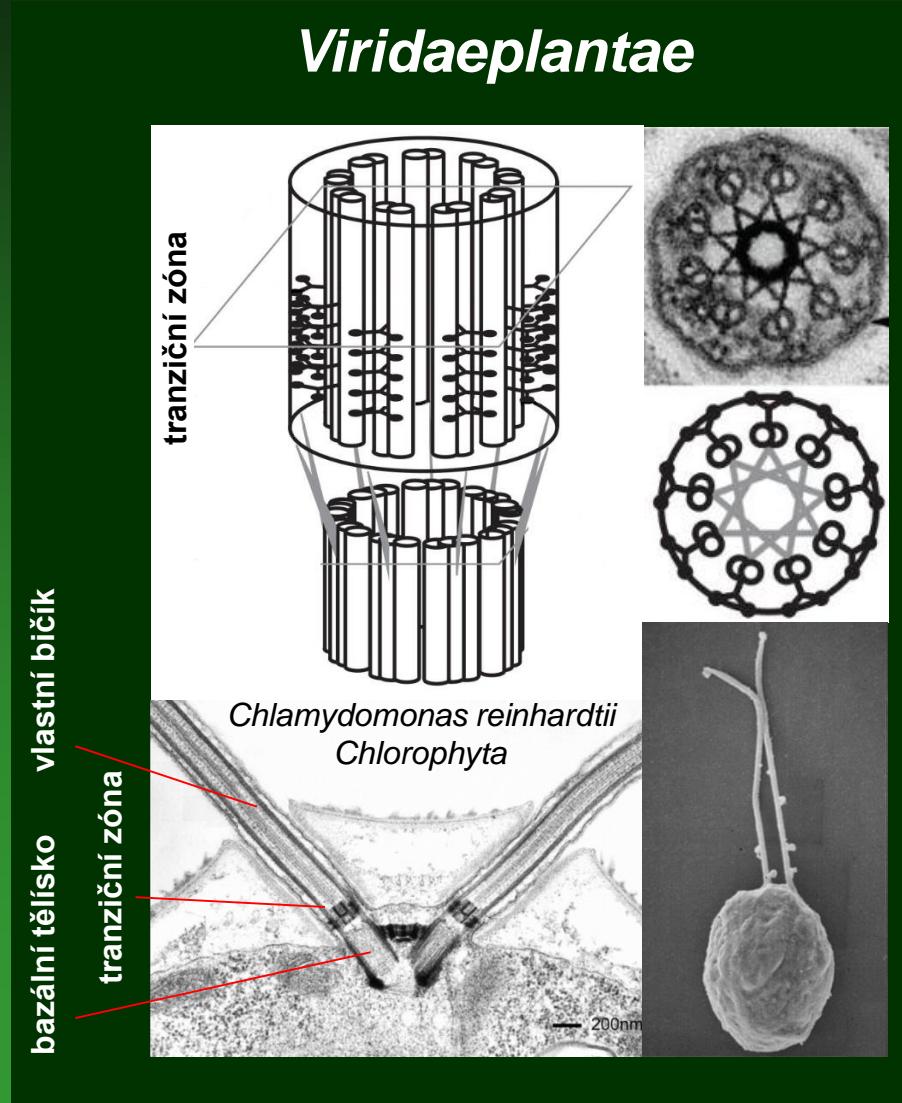
glaukofyty a ruduchy:

tylakoidy grana netvori, jsou však hustě pokryté fykobilisomy, které u *Viridaeplantae* chybí

S = škrobová zrna v cytoplazmě mezi chloroplasty

Vznik podříše *Viridaeplanteae* – 1.2–1.0 bya

(4) Tranziční zóna bičíků = tvar devíticípé hvězdy



Vznik podříše *Viridaeplantae* – 1.2–1.0 bya

(4) Tranziční zóna bičíků = tvar devíticípé hvězdy

Viridaeplantae

The diagram illustrates the flagellar apparatus of *Chlamydomonas reinhardtii*, a member of the Chlorophyta. It shows two rows of flagella originating from a basal body. A central vertical cylinder, labeled 'tranziciční zóna' (transition zone), connects the basal bodies. Red lines point to this zone in both the diagram and a corresponding electron micrograph below. The micrograph shows the flagellar rootlet system and the transition zone at 200nm scale.

Chlamydomonas reinhardtii
Chlorophyta

Biliphytobionta

A schematic diagram of a circular cell with a central dark core and a surrounding layer of smaller structures, representing a biliphytobiont cell.

Nemají
bičíky

Glaucophyta

Rhodophyta

Vznik podříše *Viridaeplantae* – 1.2–1.0 bya

(4) Tranziční zóna bičíků = tvar devíticípé hvězdy

Viridaeplantae

The diagram illustrates the flagellar apparatus of *Chlamydomonas reinhardtii* from a side perspective. It shows two rows of flagella originating from a central basal body. The region where the flagella are attached is labeled "tranziční zóna". Below the diagram is an electron micrograph of the cell, with red lines pointing to the same "tranziční zóna" area. The label "vlastní bičík" is placed vertically next to the electron micrograph. The species name *Chlamydomonas reinhardtii* and its class *Chlorophyta* are written below the diagram.

Biliphytobionta

Schematic diagram of a Glaucophyta cell showing a star-shaped arrangement of flagella around the basal body.

Nemají
bičíky

Glaucophyta

Rhodophyta

jiné řasy

Schematic diagram of a Dinophyta cell showing a star-shaped arrangement of flagella.

Dinophyta

Euglenophyta

Animalia

Schematic diagram of a Nematoda cell showing a star-shaped arrangement of flagella.

Nematoda

Mammalia

Z moře do sladkých vod = vznik streptofytnej linie – 950–725 mya

Chlorophytæ

= parafyletická skupina zahrnující:

1. jednobuněčné řasy



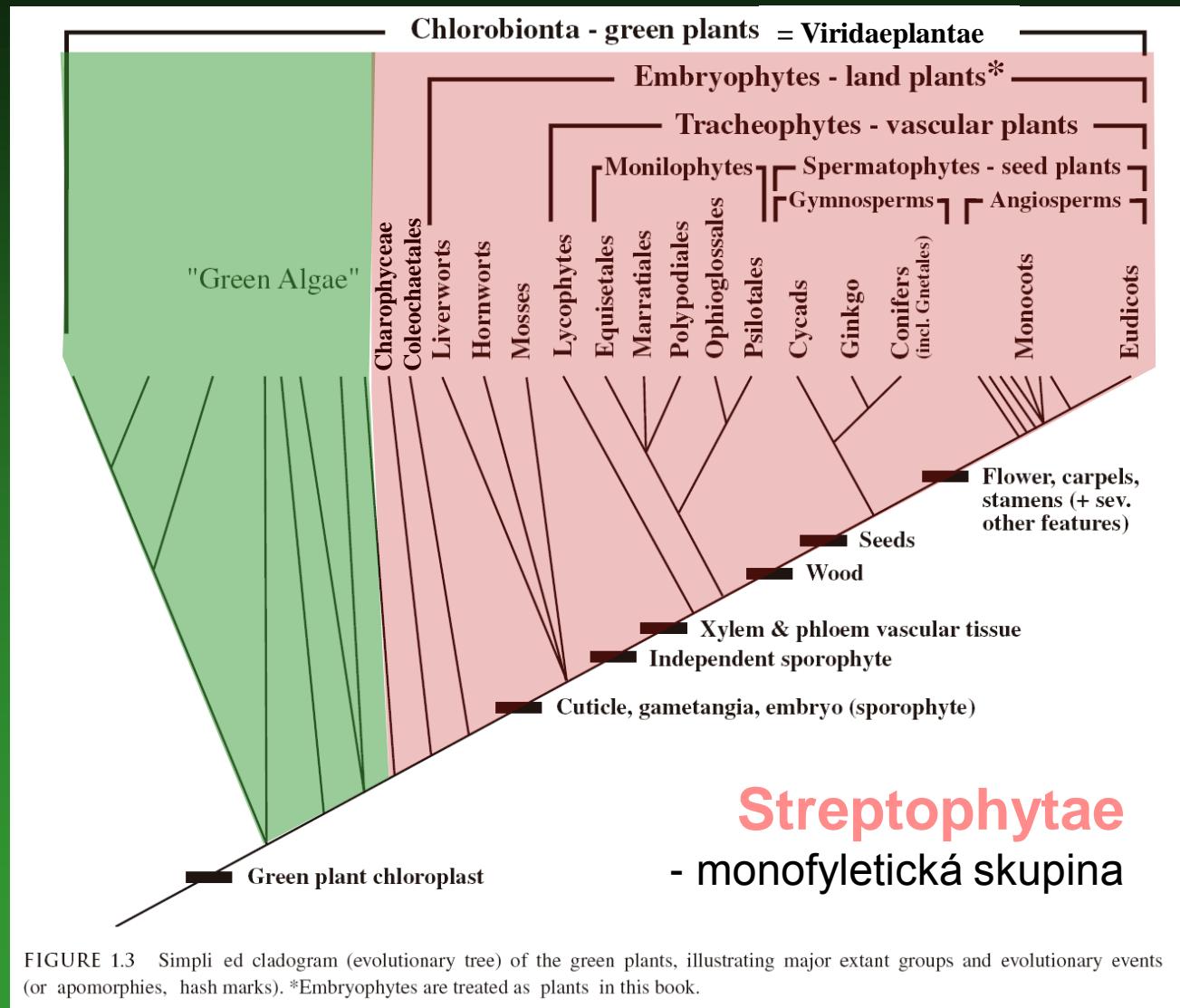
Ostreococcus tauri = nejmenší známý eukaryot – 0,8 µm – mořský planktonní, objevený 1994. (Prasinophyceae)

2. řasy tvořící pohyblivé i nepohyblivé kolonie

3. vláknité řasy

4. řasy se složitějšími (3D) stélkami (Ulvophyceae)

- ve slaných i sladkých vodách, popř. i na souši (aerofytické zelené řasy)



Z moře do sladkých vod = vznik streptofytnej linie – 950–725 mya

říše *Archaeplastida* (=*Plantae*)

— podříše *Biliphytobionta*

— podříše *Viridaeplantae* - zelené rostliny

— vývojová linie: *Chlorophytæ* - zelené řasy

**vývojová linie: *Streptophytæ*
= parožnatky + vyšší rostliny**

specifický průběh (1) mitózy,

(2) cytokinéze,

(3) rodozměny;

(4) plasmodesmy

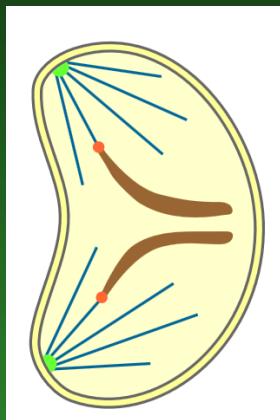
mají

Vyšší rostliny zahrnují dvě vývojové linie v podříši *Viridaeplantae*

Vznik streptofytní linie – 950–725 mya

(1) Otevřená ortomitóza

Uzavřená pleuromitóza

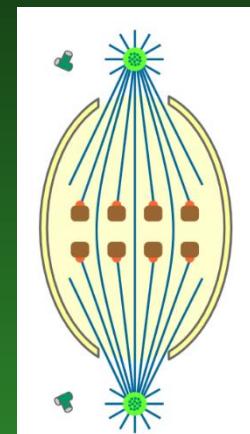


U zelených řas jen v bazální třídě *Prasinophyceae*

Pleuro = vřeténka nejsou kolmo na ekvatoriální rovinu dělení

Uzavřená = jaderná membrána neporušená

Částečně otevřená ortomitóza

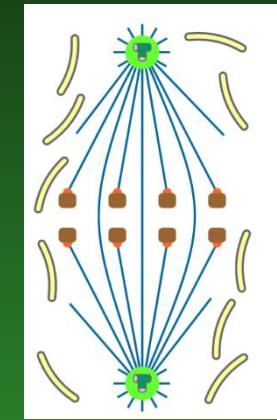


Ostatní
Chlorophyta

Orto = vřeténka kolmo na ekvatoriální rovinu dělení

Částečně otevřená = v jaderné membráně polární okénka s centriolami

Otevřená ortomitóza

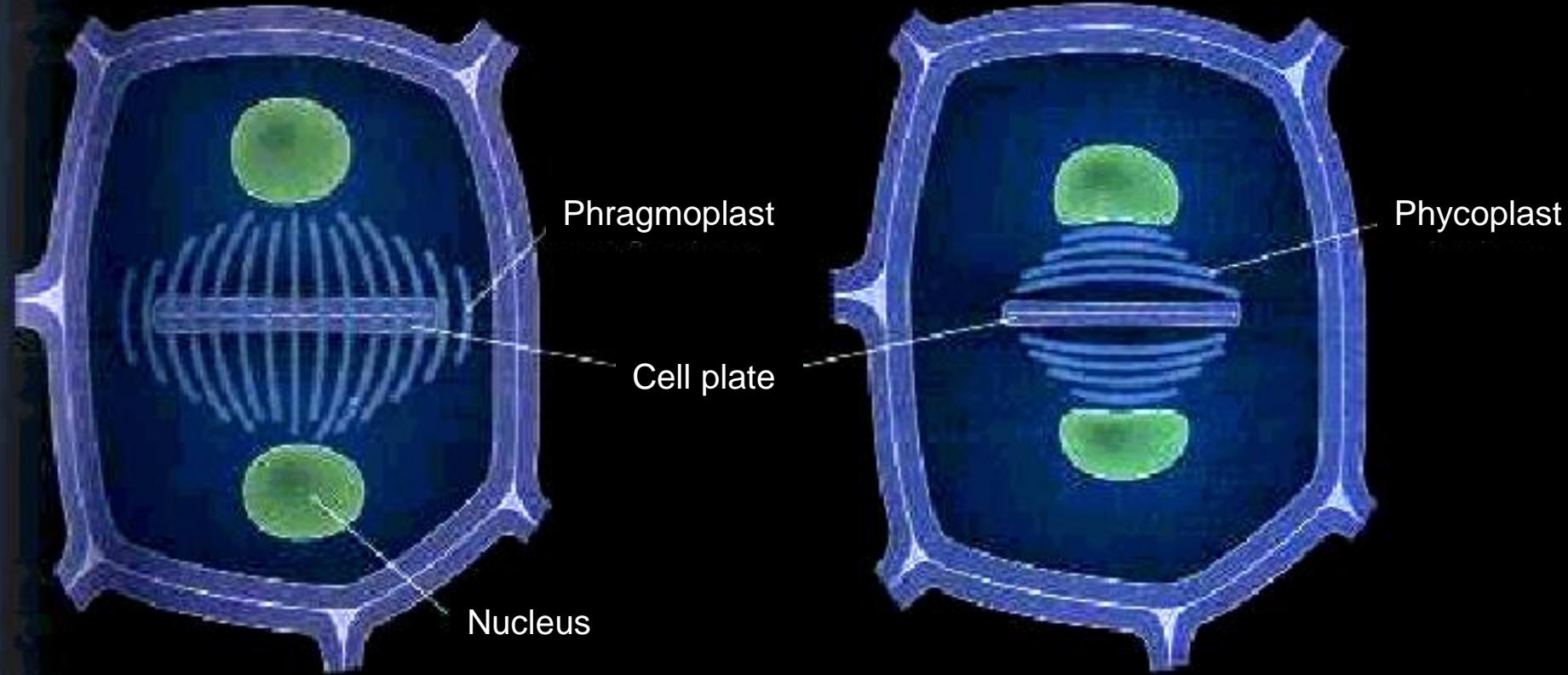


Streptophytæ

Jaderná membrána se rozpuští na počátku mitózy

Vznik streptofytní linie – 950–725 mya

Během cytokinéze se tvoří (2) fragmoplast



Fykoplast a fragmoplast = přechodné mikrotubulární systémy cytoskeletu; při cytokinezi přisouvají polysacharidy do centrifugálně vznikající střední lamely mezi dceřinými buňkami.

Fykoplast – mikrotubuly dělícího vřeténka kolabují, orientují se kolmo na spojnice dceřinných jader

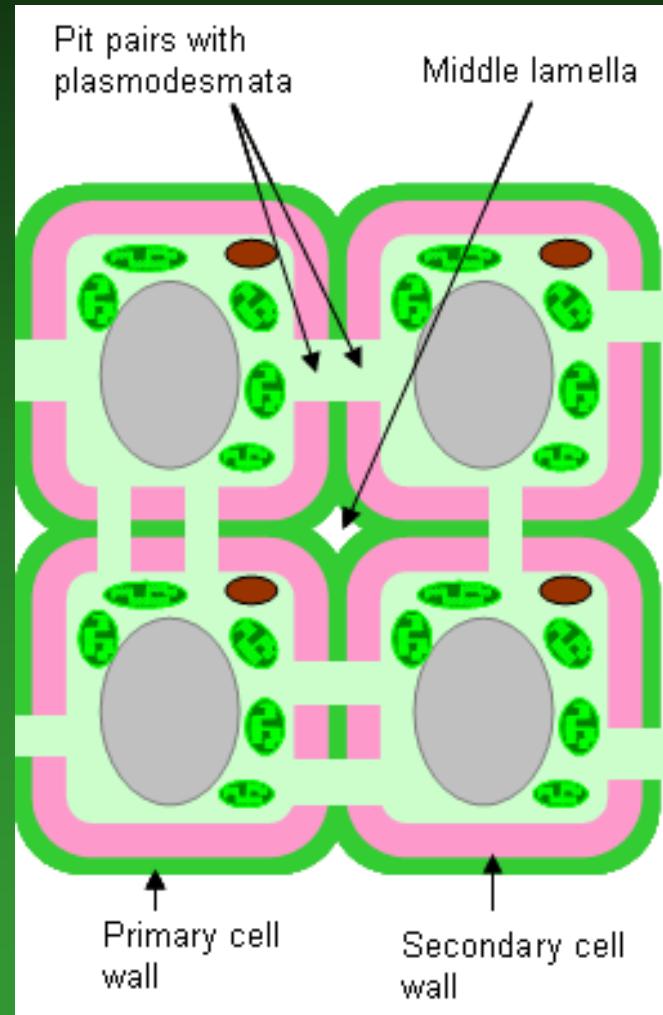
Fragmoplast - mikrotubuly se zachovávají souběžně se spojnicí dceřinných jader

Vznik streptofytní linie – 950–725 mya

(3) plasmodesmy primární plasmodesmy jsou otvory (40–60 nm) po mikrotubulech vřeténka (fragmoplastu) ve střední lamele, sekundární vznikají později. Prochází jimi endoplasmatické retikulum, jsou ohraničeny membránou.

Kompenzovaly nedokonalost vodivých pletiv prvních rostlinných kolonizátorů souše

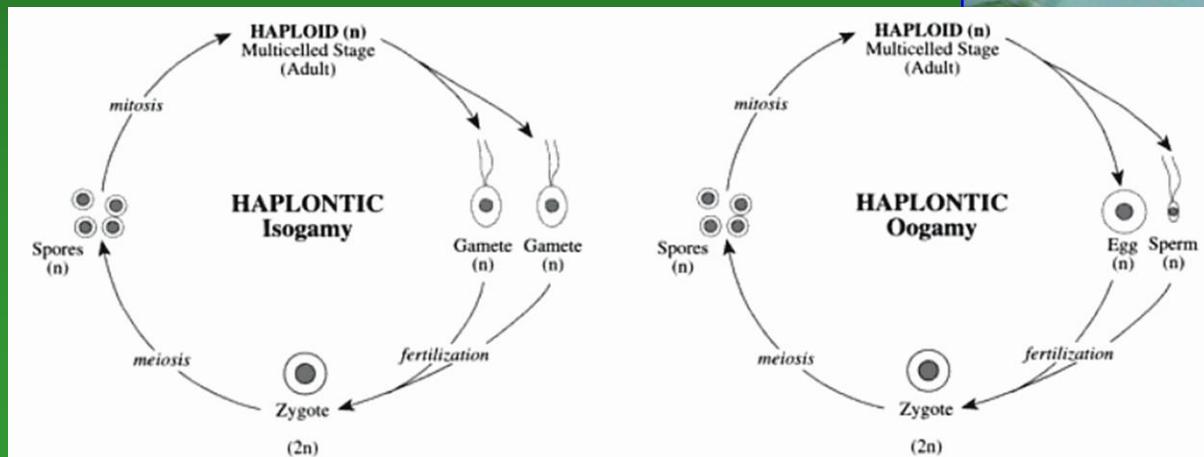
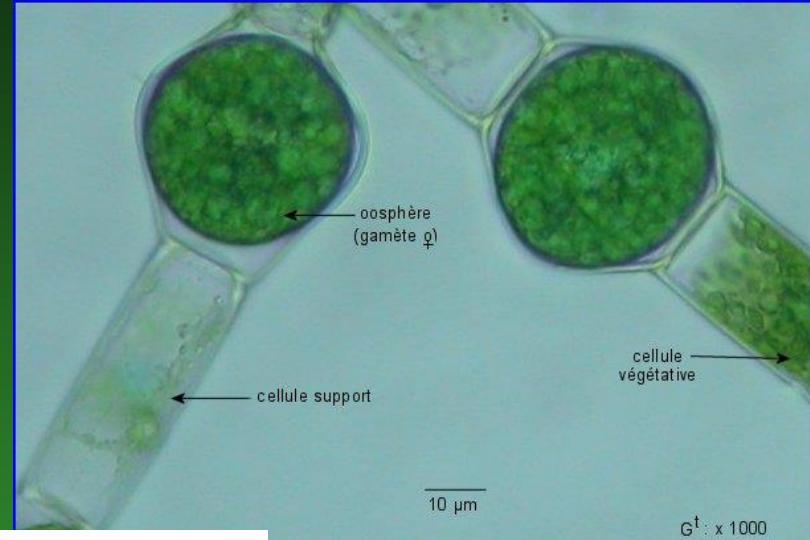
Transport bílkovin a fytohormonů je jimi aktivně regulován a nebyla by tedy bez nich diferencovaná mnohobuněčnost a funkční regulace



Vznik streptofytní linie – 950–725 mya

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

parožnatky mají sterilní obal gametangií !



Oogamie – nezávisle se vyvinula i v jiných skupinách řas. Je taky u živočichů

Vznik streptofytní linie – 950–725 mya

(5) gravitropní růst

Vyšší rostliny



Photo copyright Henriette Kress
<http://www.henriettesherbal.com>



Parožnatky



Pergamon

Adv. Space Res. Vol. 21, No. 8/9, pp. 1183–1189, 1998
©1998 COSPAR. Published by Elsevier Science Ltd. All rights reserved
Printed in Great Britain
0273-1177/98 \$19.00 + 0.00

STATOLITH POSITIONING BY MICROFILAMENTS IN CHARA RHIZOIDS AND PROTONEMATA

Dieter Hödicke, Brigitte Buchen and Andreas Sievers
Botanisches Institut, Universität Bonn, Venusbergweg 22, D-53115 Bonn, Germany

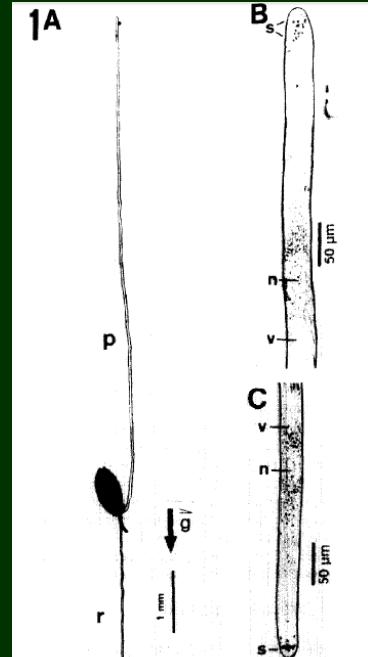


Fig. 1: An oospore of *Chara fragilis* Desv. (Fig. 1A) 3d after germination in darkness with a protonema (p) growing negatively gravitropic and a rhizoid (r) growing positively gravitropic. At higher magnifications of the tips of the protonema (Fig. 1B) and rhizoid (1C) the vacuole (v), nucleus (n) and statoliths (s) are discernible.

Vznik streptofytní linie – 950–725 mya

(6) rhizoidy a jejich homology (? tvorba řízena stejnými geny)

Rhizoidy a jejich homology u vyšších rostlin

játrovka *Chiloscyphus polyanthos*



mech *Physcomitrella patens*



fossilní *Rhynia gwynne-vaughanii*

kořenové vlásky
Arabidopsis thaliana



Rhizoidy parožnatek

Spirogyra, Zygnematales



Chara braunii



Chara baltica



Vznik streptofytní linie – 950–725 mya

(7) Rozetovitý celulózo-syntetizující komplex

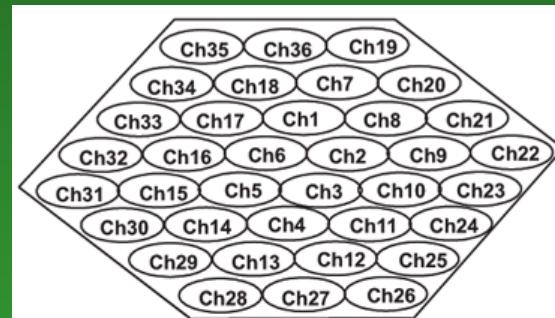
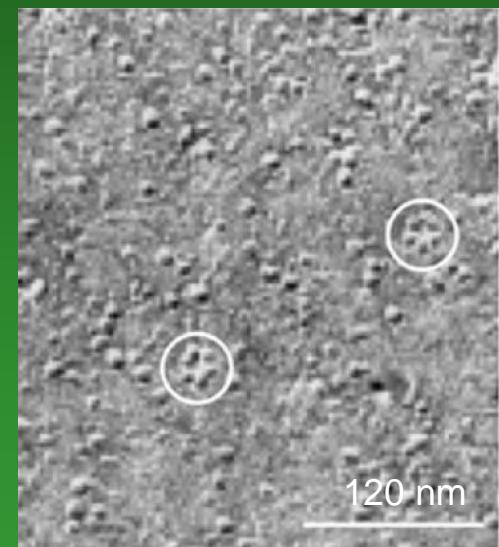
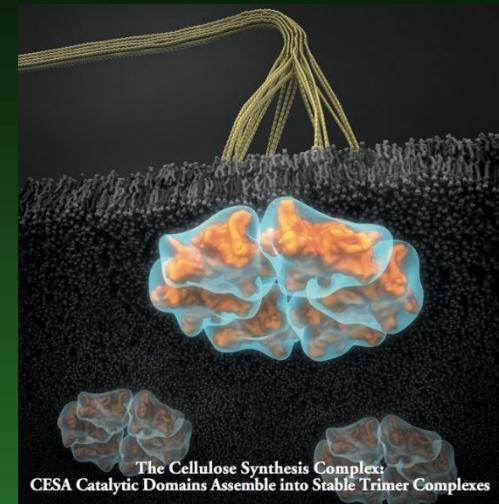
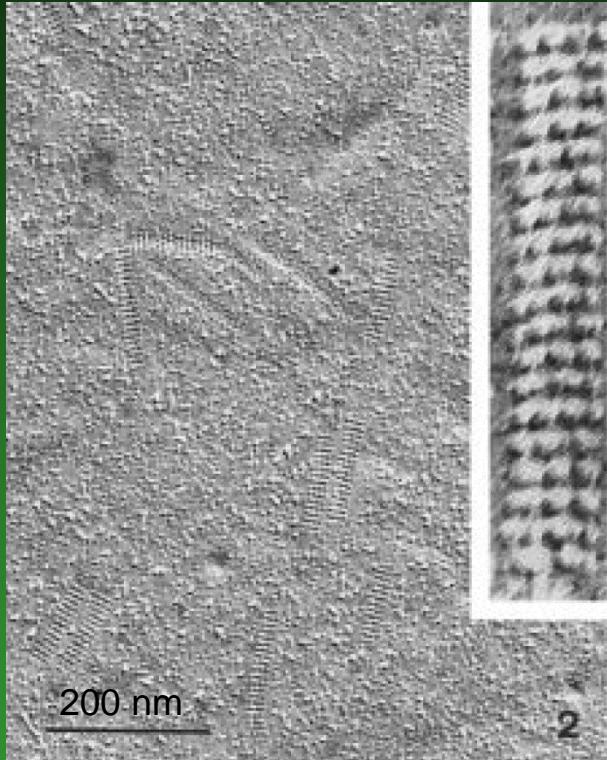


Figure 4. Cross-section of the 36-chain elementary fibril showing number of chains. Chains are numbered from Ch1 to Ch36 and categorized into three groups: group-C1 (Ch1-6) contains six true crystalline chains, group-C2 (Ch7-18) contains twelve subcrystalline chains, and group-C3 (Ch19-36) contains 18 subcrystalline or noncrystalline chains. Reprinted with permission from Ding and Himmel (2006). Copyright (2006) American Chemical Society.

Rozetovitý celulózo-syntetizující komplex na cytoplazmatické membráně *Arabidopsis thaliana* – na snímku z elektronového mikroskopu

Vznik streptofytní linie – 950–725 mya

(7) Rozetovitý celulózo-syntetizující komplex



Cytoplasmatická membrána
Erythrocaldia subintegra (Rhodophyta)
Several randomly oriented linear TCs
are visible. Scale bar 5.0.2

Chlorophyta a některá
Rhodophyta mají
celulózo-syntetizující
komplex uspořádaný
lineárně

Rozetovitý vznikla až u
streptofyt

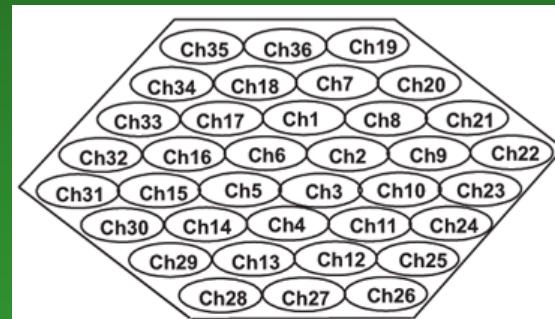
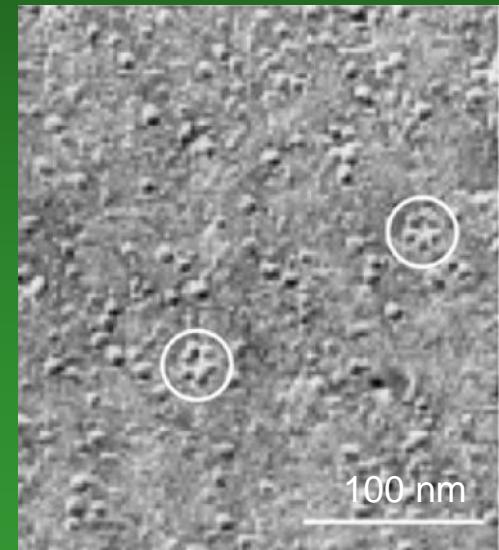
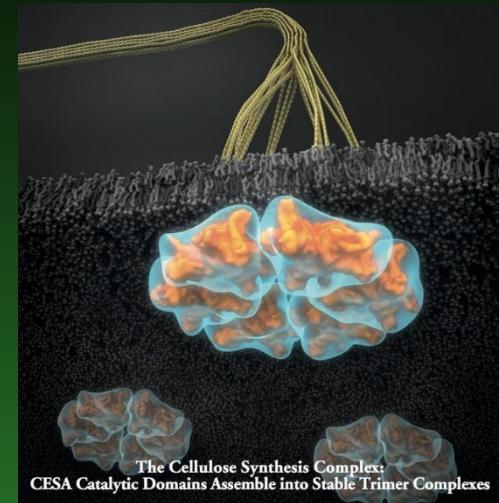


Figure 4. Cross-section of the 36-chain elementary fibril showing number of chains. Chains are numbered from Ch1 to Ch36 and categorized into three groups: group-C1 (Ch1-6) contains six true crystalline chains, group-C2 (Ch7-18) contains twelve subcrystalline chains, and group-C3 (Ch19-36) contains 18 subcrystalline or noncrystalline chains. Reprinted with permission from Ding and Himmel (2006). Copyright (2006) American Chemical Society.

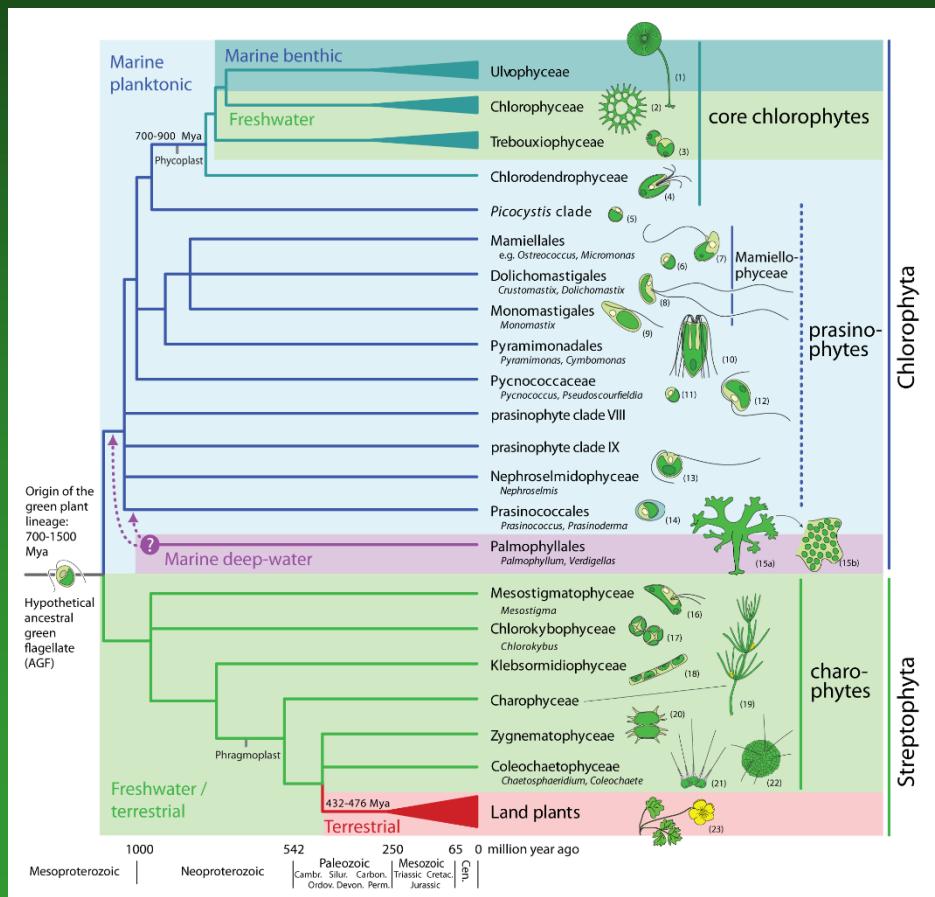


Rozetovitý celulózo-syntetizující
komplex na cytoplazmatické membráně
Arabidopsis thaliana – na snímku z
elektronového mikroskopu

Současné molekulární studie naznačují, že bezprostředně sesterskou linií vyšších rostlin by mohly být

spíše *Zygnematophyceae*

než dříve podezívané *Coleochaetophyceae*



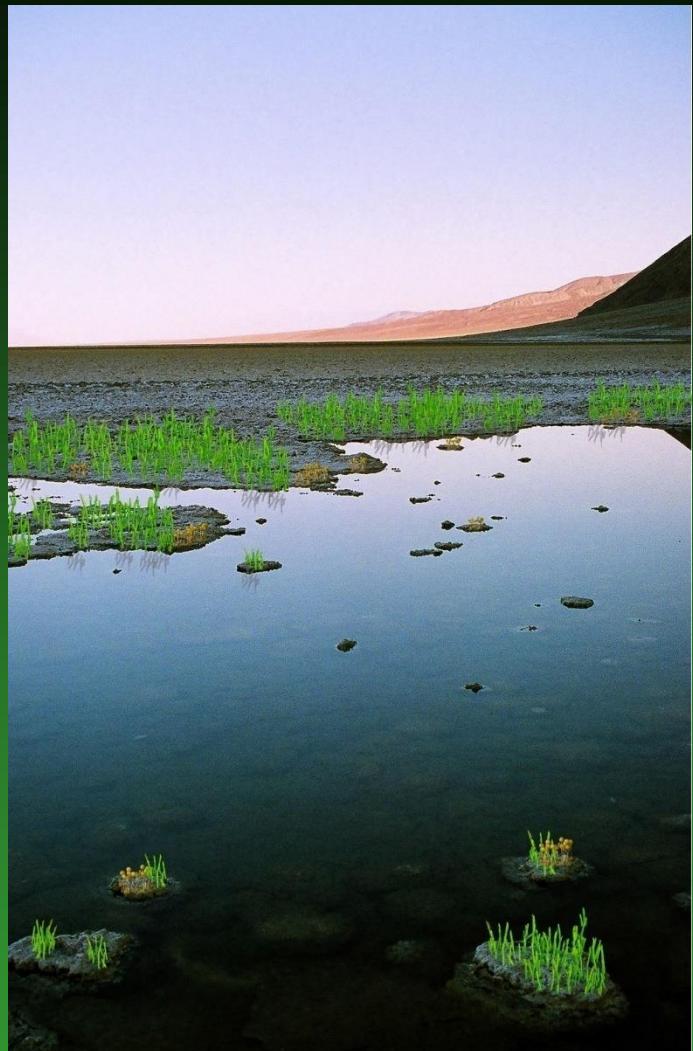
Vznik vyšších rostlin =

terestrializace =

**= soubor adaptací k životu na
souši**

**První kolonizovaný biotop =
periodicky zaplavované pobřežní
zóny sladkých vod**

**? delty řek – byla tam dostatečná
vrstva půdy – díky náplavům**



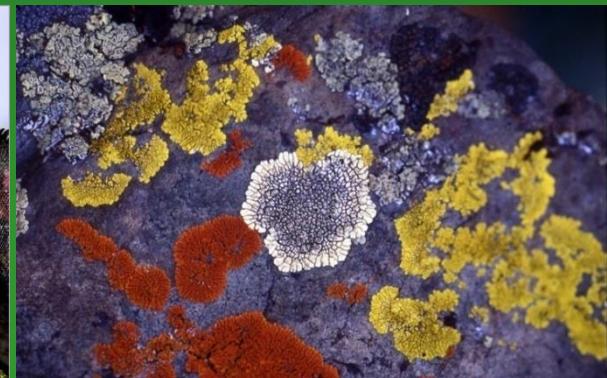
Vznik vyšších rostlin

Mořské břehy nebyly kvůli velkým osmotickým výkyvům vznikajícím při vysychání slané vody ke kolonizaci vhodné



Před vyššími rostlinami kolonizovaly souš

- sinice + bakterie
- aerofytické zelené řasy
- lišejníky



Kdy začala terestrializace ?

Kdy začala terestrializace ?

Před 500–450 mya

Kdy začala terestrializace ?

Nejstarší makrofosílie vyšších
rostlin – ryniofytní rostlina

Cooksonia –
rozhraní střední - svrchní silur:

428 mya



Kdy začala terestrializace ?

Nejstarší makrofosílie

vyšších rostlin
= ryniofytní *Cooksonia*
střední / svrchní silur

428 mya

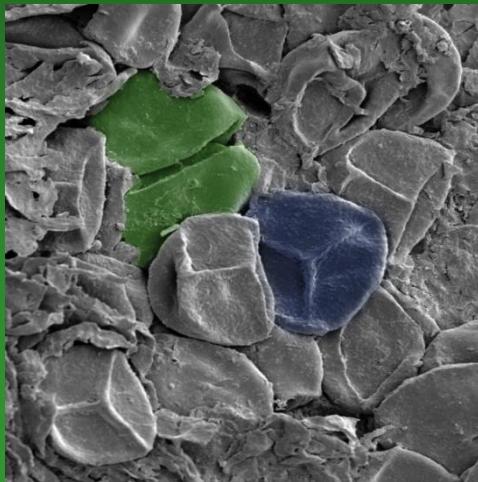


H 2014

Nejstarší mikrofosílie

vyšších rostlin
= tetrádní spóry se
sporopoleninem
spodní / svrchní ordovik:

470 mya



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



život v mořích ordoviku

Kdy skončila terestrializace ?

Kdy skončila terestrializace ?

Nelze jednoznačně říct – snad koncem karbonu, kdy vrcholila éra plavuní, přesliček a kapradin?

Kdy skončila terestrializace ?
Nelze jednoznačně říct – snad koncem karbonu, kdy
vrcholila éra plavuní, přesliček a kapradin?

**Trvala tedy skoro 200 milionů let a ještě pak intenzivně
pokračovala**

Kdy skončila terestrializace ?
Nelze jednoznačně říct – snad koncem karbonu, kdy
vrcholila éra plavuní, přesliček a kapradin?

Trvala tedy skoro 200 milionů let a ještě pak intenzivně
pokračovala

**Podobně významná evolučně divergentní událost =
kambrická exploze (542 mya)**
**= vznik většiny mnohobuněčných živočišných linií v
kambrickém oceánu trvala
jen několik desítek milionů let**

Co muselo předcházet terestrializaci?

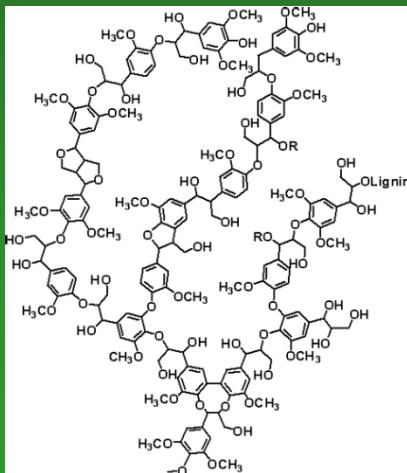
(= podmínky kolonizace souše vyššími rostlinami)



Copyright © Walter Myers



Kyslík vytvořily fotosyntézou sinice

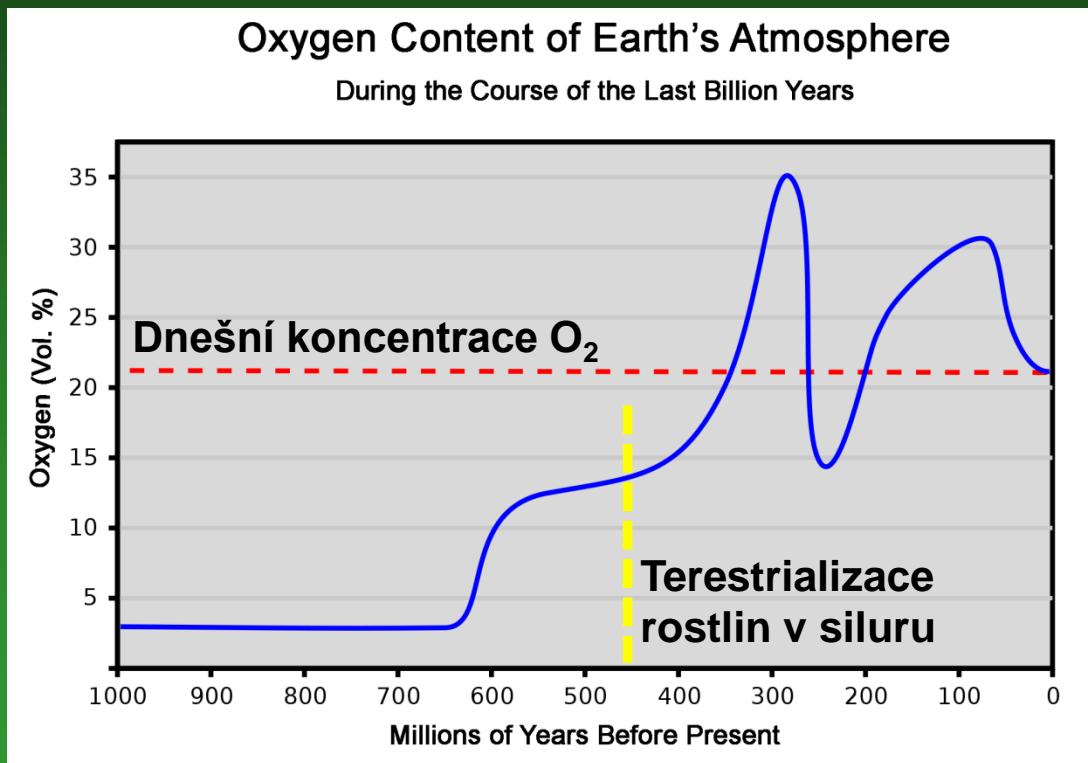


lignin

= polyfenolický biopolymér

(1) Vyšší koncentrace O₂ v atmosféře

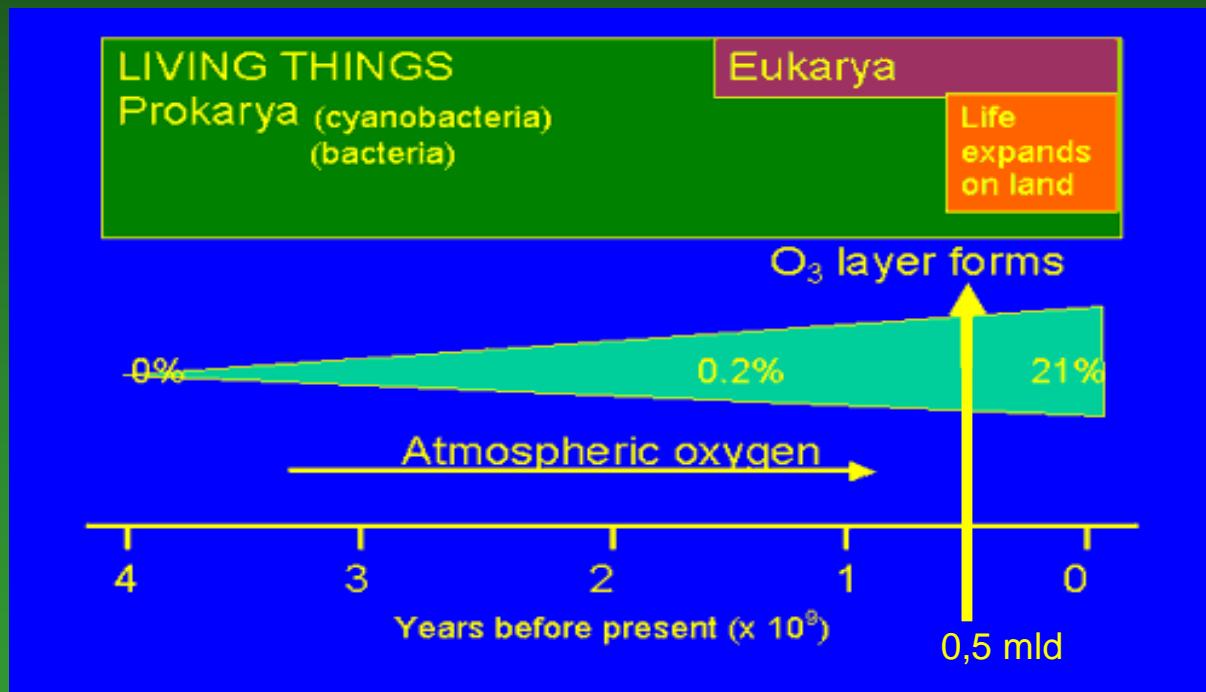
umožnila biosyntézu ligninu = základní strukturní složky stěn buněk oporných a vodivých pletiv



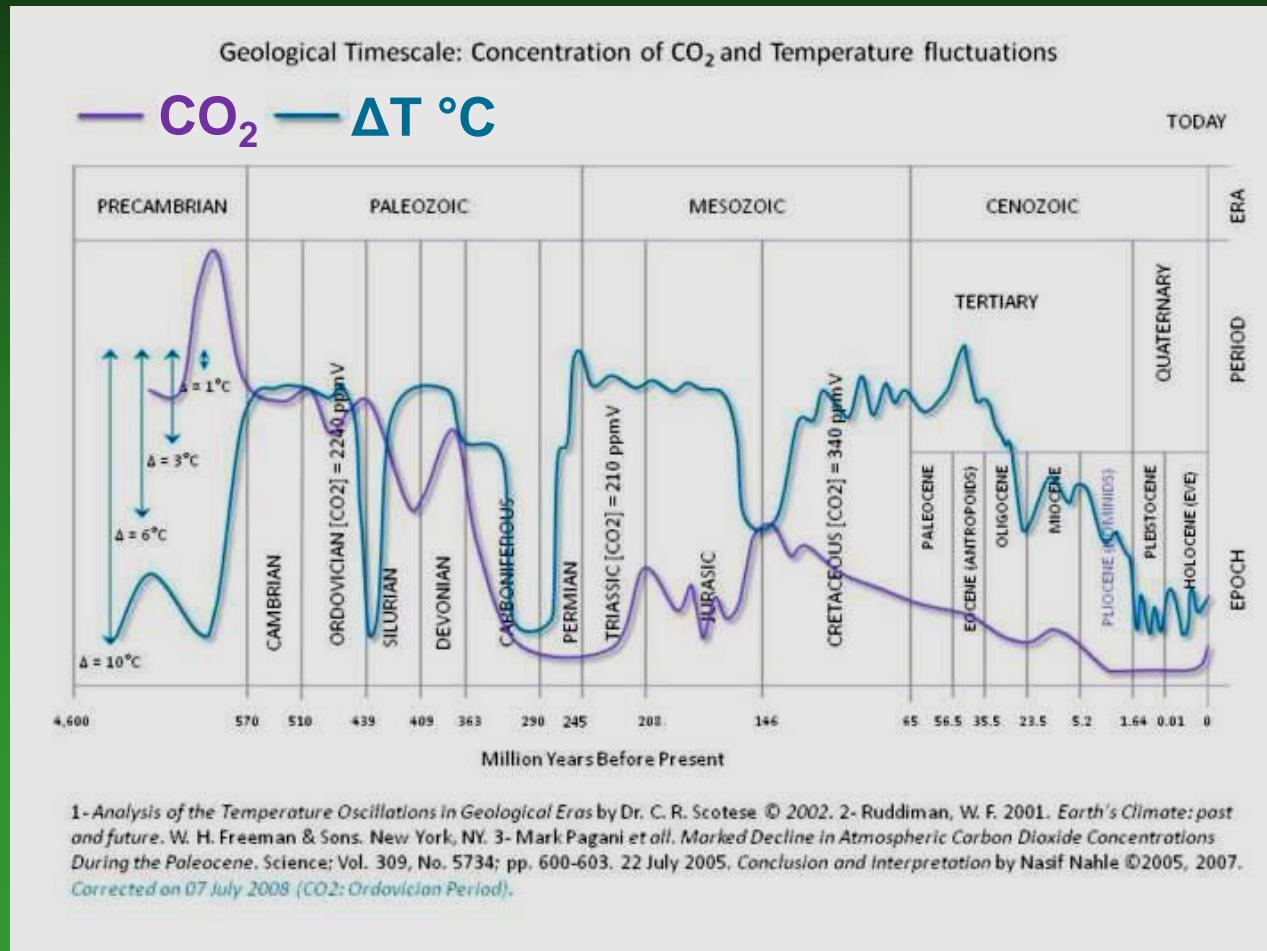


(2) vytvoření ozónové vrstvy = ochrany před UV zářením

$O_2 \rightarrow O_3$ elektrickými výboji v atmosféře při bouřích



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



V kambriu až siluru
bylo CO₂ 18x víc
než dnes !

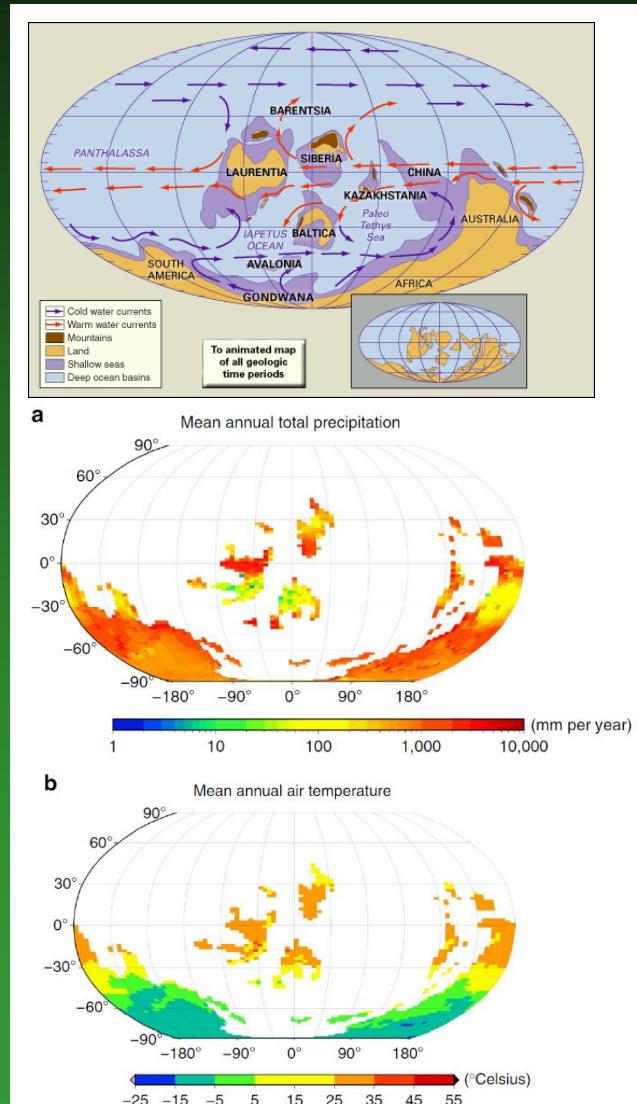
=> Větší fotosyntéza
= víc biomasy =
víc živin po jejím
rozkladu

=> Kyselejší déšť =
intenzivnější
oxydace hornin

(4) Vlhké klima

skleníkový efekt CO₂ = celkově teplejší a vlhčí klima

na J pólu velký kontinent Gondwana = na pólu velký ledovec



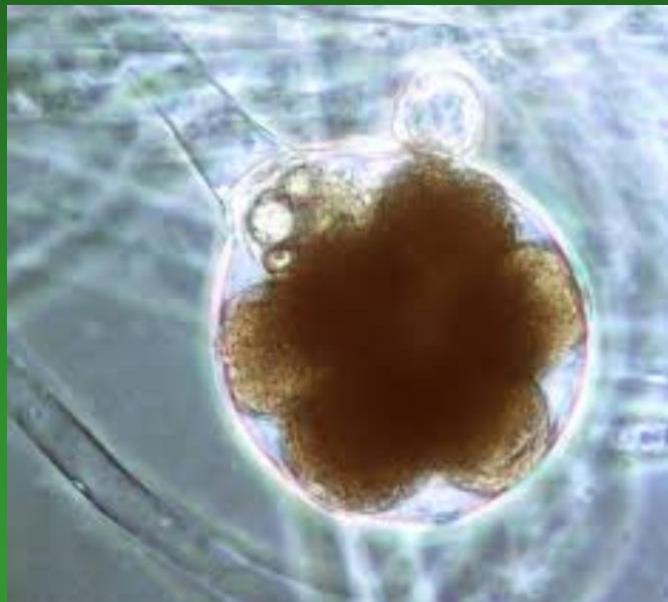
Mezi chladným ledovcem a horkým + vlhkým pobřežím = monzunové klima

Dostatek srážek = zvětrávání hornin = půdotvorba

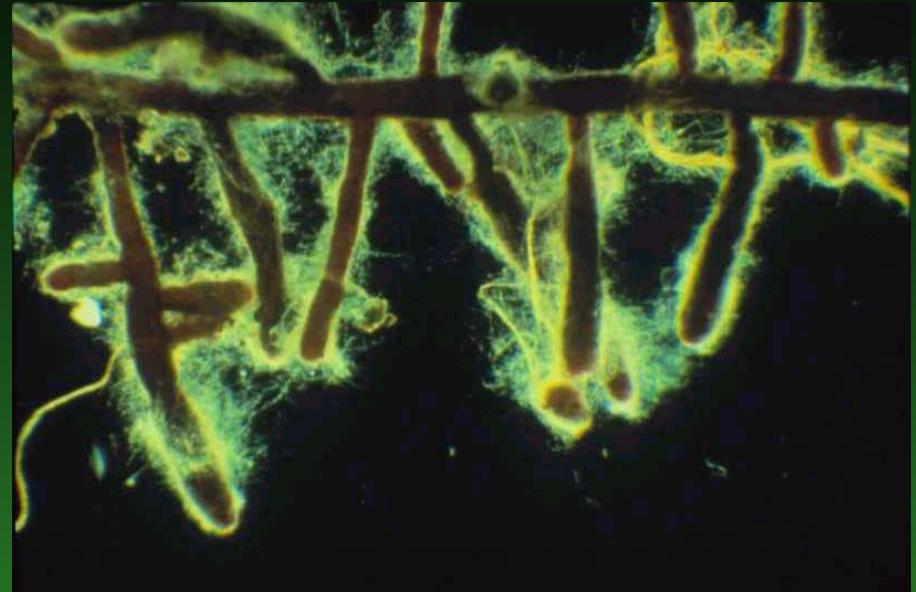
Vlhkost = ideální klima pro terestrializaci

(5) Symbióza řas s houbami

Geny zelených řas pro symbiózu s akvatickými oomycetami = prerekvizita prvních terestrických rostlin s nedokonalými kořeny v přístupu k živinám a k vodě na souši prostřednictvím mycelia endomykorhizních hub.



vodní Oomycota



Mykorhiza však provází všechny linie terestrických rostlin.

Vedle nutričních vztahů byla v r. 2013 prokázána i poněkud kuriózní funkce, kde síť mykohoznitého mycelia slouží jako „internetové“ varování pro rostliny o napadení mšicemi, o kterém se dozvědí touto cestou i jiné rostliny, které s předstihem aktivují vylučování obranných látek.

(5) Symbióza řas s houbami

Jiná forma řasové a houbové symbiózy – lišejníky – také úspěšně kolonizovaly souš. Pomohly velmi při tvorbě půdy – prostředí – z něhož rostliny dovedou živiny získávat.

Zemi kolonizovaly Charophyta, resp. jednobuněčné nebo vláknité Zygematophyceae. To, co z těchto terestrických forem „zbylo“, jsou dnešní vyšší rostliny.
Dnešní Zygematophyceae jsou ty, co zůstaly ve vodě, nebo se do ní vrátily.



Fosilie permanských lišejníků



Recentní lišejník

Symbióza řas s živočichy nebo prvky? = zotročení rostliny

Nezmaři, živočišné houby, trepky a slunivky v sobě mají endosymbiotické zelené řasy. Jak taková symbióza končí vidíme u krásnoočka: zelenou řasu „sežralo“ a udělalo si z ní chloroplast

Cnidaria
Opistokonta



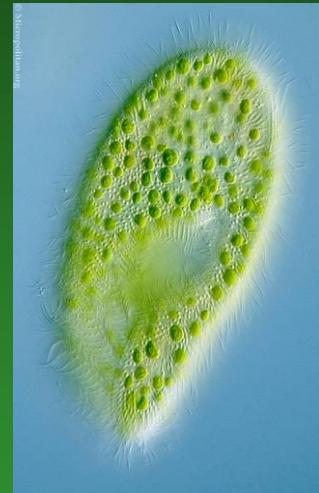
nezmar
(*Hydra*)

Porifera
Opistokonta



houba rybniční
(*Spongilla lacustris*)

Ciliata
Chromalveolata



trepka
(*Paramecium*)

Heliozoa
Rhizaria



osténka
(*Acanthocystis turfacea*)

Euglenozoa
Excavata



krásnoočko
(*Euglena gracilis*)

Řasa žije v živočichovi = „opak“ endomykorrhizy – kdy žije houba v rostlině, ale z části i volně vně v kontaktu se substrátem, z něhož zpřístupňuje anorganické živiny rostlině, a rostlina jí za to dává látky uhlíkaté

Dvě základní otázky terestrializace:

Dvě základní otázky terestrializace:



1. Co rostliny přechodem na souš získaly?

Dvě základní otázky terestrializace:



1. Co rostliny přechodem na souš získaly?



2. Co oproti vodnímu prostředí ztratily a jak se s tím vyrovnaly?

Co rostliny přechodem na souš získaly?

-  přístup ke světlu
-  snadnější přístup k CO₂
-  staly se klíčovým faktorem při evoluci diverzity vlastního prostředí, opylovačů, ale i herbivorů a parazitů
-  možnost využívat vítr jako efektivní vektor šíření (dia)spór na velké vzdálenosti a nástroj kolonizace v „boji o životní prostor“

Co rostliny přechodem na souš ztratily?



Ztratily stabilitu nasycení vodou – vystaveny vysychání a UV



Co rostliny přechodem na souš ztratily?



Ztratily stabilitu nasycení vodou – vystaveny vysychání a UV



Ztratily možnost přijímat živiny celým povrchem těla



Co rostliny přechodem na souš ztratily?

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



Jak se rostliny s podmínkami souše vyrovnaly?

= Adaptace rostlin na podmínky souše

Jak se rostliny s podmínkami souše vyrovnaly?



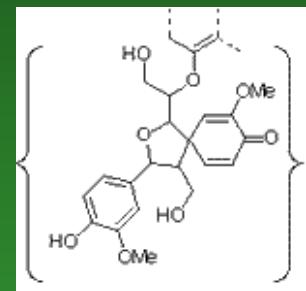
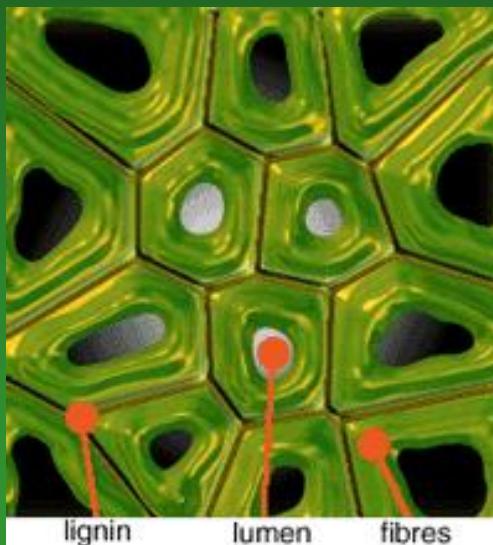
Působení gravitace, větru, sněhu, námrazy, býložravců

Jak se rostliny s podmínkami souše vyrovnaly?

 Působení gravitace, větru, sněhu, námrazy, býložravců

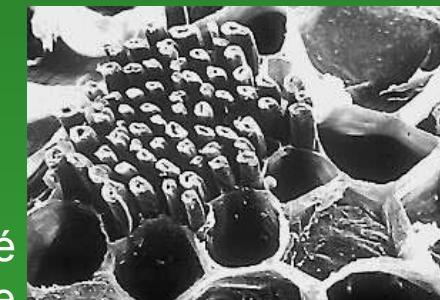
 Zvýšení konstrukční pevnosti

(1a) lignin deponován v buněčných stěnách = oporné a ochranné struktury



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?



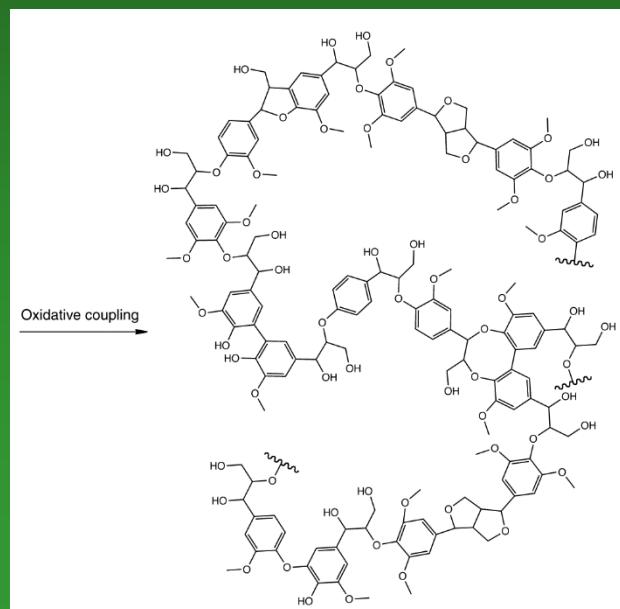
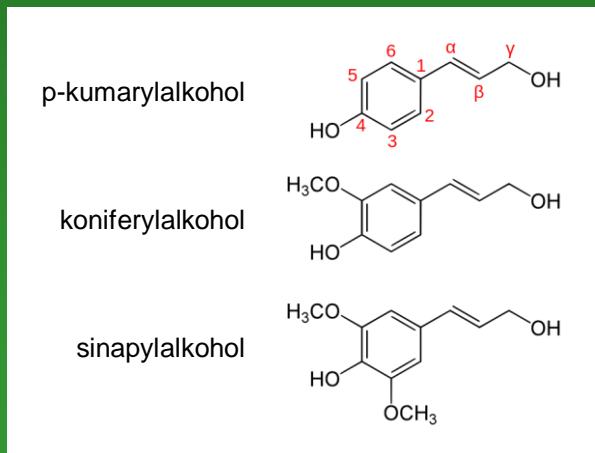
Působení gravitace, větru, sněhu, námrazy, býložravců



Zvýšení konstrukční pevnosti

(1a) lignin – jeho biosyntéza vychází z metabolických drah na jejichž počátku je L-fenylalanin katalyzován phenylalanine ammonia-lyázou (PAL)

Fenylpropanoidy
= deriváty fenylpropanu
= prekurzory ligninu



Lignin

Z těchto metabolických drah se u streptofyt vyvinuly:

– biosyntéza flavonoidů
= ochrana před UV

– biosyntéza sporopoleninu
= ochrana spór
před vysycháním

genová duplikace
→ modifikace
→ nová funkce

– biosyntéza ligninu

Adaptace rostlin na podmínky souše



Působení gravitace, větru, sněhu, námrazy

Adaptace rostlin na podmínky souše



Působení gravitace, větru, sněhu, námrazy



Orgány fixující rostlinu k zemi nebo jiným rostlinám

(1b) Kořeny, oddenky či úponky.



Jak se rostliny s podmínkami souše vyrovnaly?



Sucho

Jak se rostliny s podmínkami souše vyrovnaly?



Sucho



Dvojí funkce = dovnitř CO_2 + ven H_2O

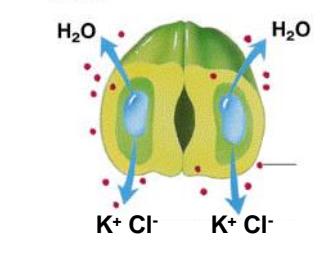
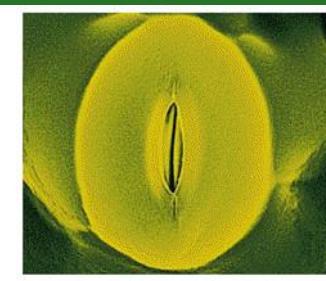
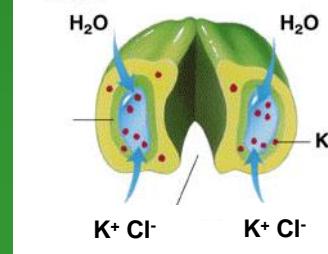
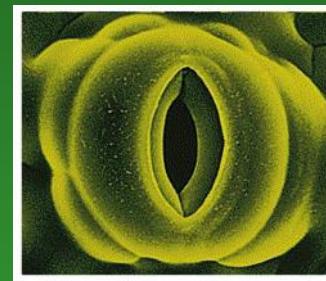


Průduchy:

Nemají plasmodesmy = nekomunikují s okolními buňkami

Mají chloroplasty (jiné epidermální buňky zpravidla ne)

Otvírají a zavírají se turgorem řízeným protonovou pumpou K^+ a Cl^- iontů



Jak se rostliny s podmínkami souše vyrovnaly?

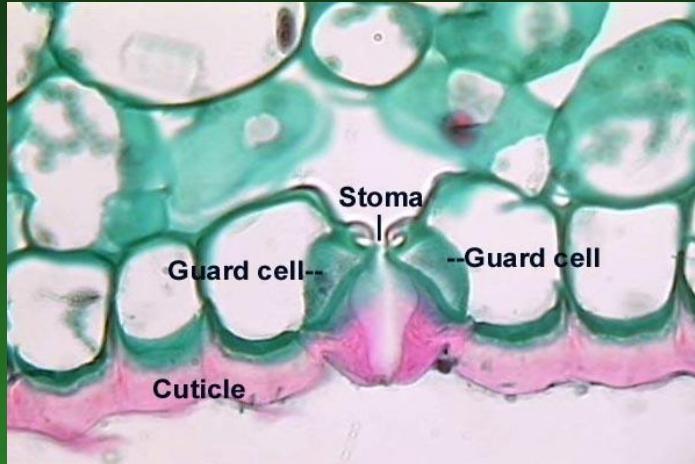


Sucho

Jak se rostliny s podmínkami souše vyrovnaly?



Sucho



Kutikula

tenká (1–15 μm) vosková blanka – brání výparu z pokožkových buněk. Přerušena jen otvory nad průduchovými štěrbinami. Má i odrazivou funkci = ochrana před přehřátím. Vododpudivost = za deště samočistící schopnost listového povrchu.



Jak se rostliny s podmínkami souše vyrovnaly?



Sucho

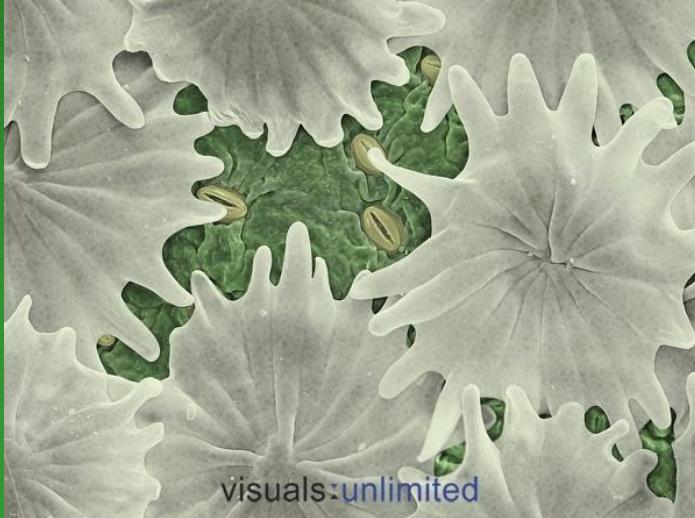
Jak se rostliny s podmínkami souše vyrovnaly?



Sucho



Povrch listu šalvěje (*Salvia, Lamiaceae*)



Povrch listu olivy (*Olea, Oleaceae*)

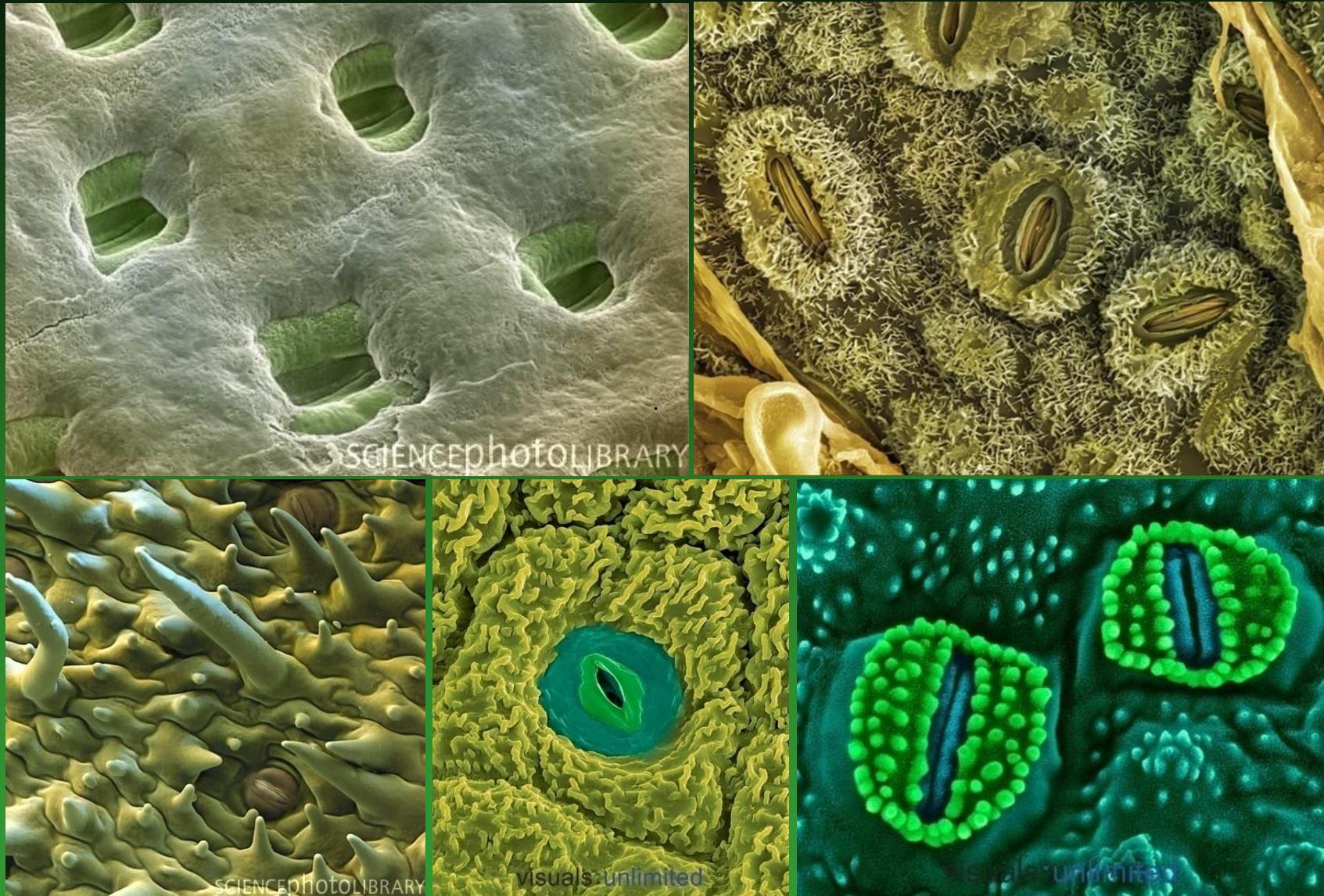


Trichomy – vytvářejí vyšší vrstvu nepohyblivého vzduchu „boundary layer“ nad průduchami = adaptace snižující výpar



Povrch listu epifitické rostliny *Tillandsia* (*Bromeliaceae*)

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



Jak se rostliny s podmínkami souše vyrovnaly?



Sucho

Jak se rostliny s podmínkami souše vyrovnaly?



Sucho



Ochranný obal gametangií

z aspoň jedné vrstvy buněk, které se vytvory gamet ani oplození neúčastní – obal gametangií je homologický s epidermis;



antheridium



archegonium



Poprvé už u parožnaték



Jak se rostliny s podmínkami souše vyrovnaly?



Sucho

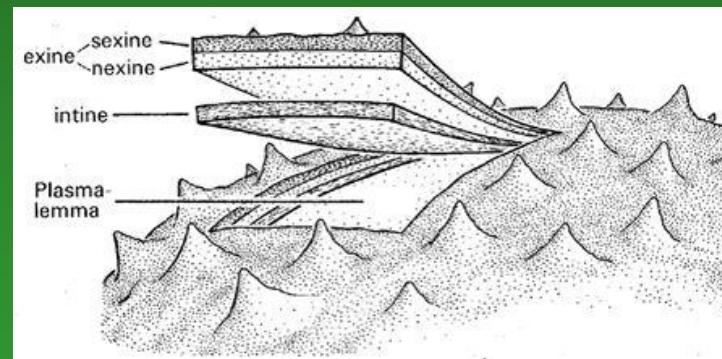
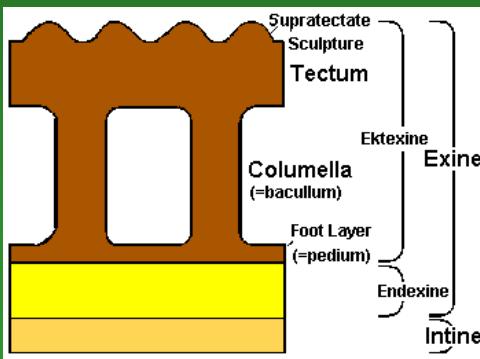
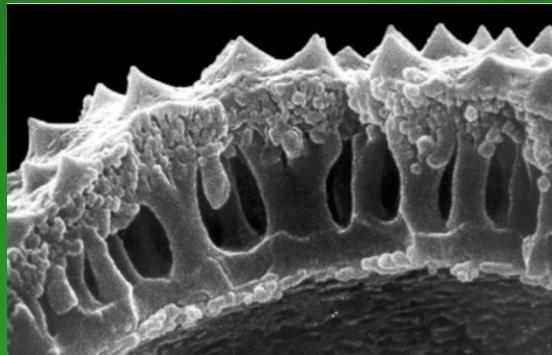


Rezistentní obal spór / pylu

– dvouvrstevný

vnější vrstva – exina u pylu / exospor u spór
– impregnovaná **sporopolleninem**

vnitřní vrstva – intina u pylu / endospor u spór – celulóza + hemicelulóza + kalóza



U řas je sporopollenin vzácně např. u rodů *Phycopeltis* nebo *Chlorella*

Jak se rostliny s podmínkami souše vyrovnaly?

 ztráta možnosti přijímat živiny celým povrchem těla

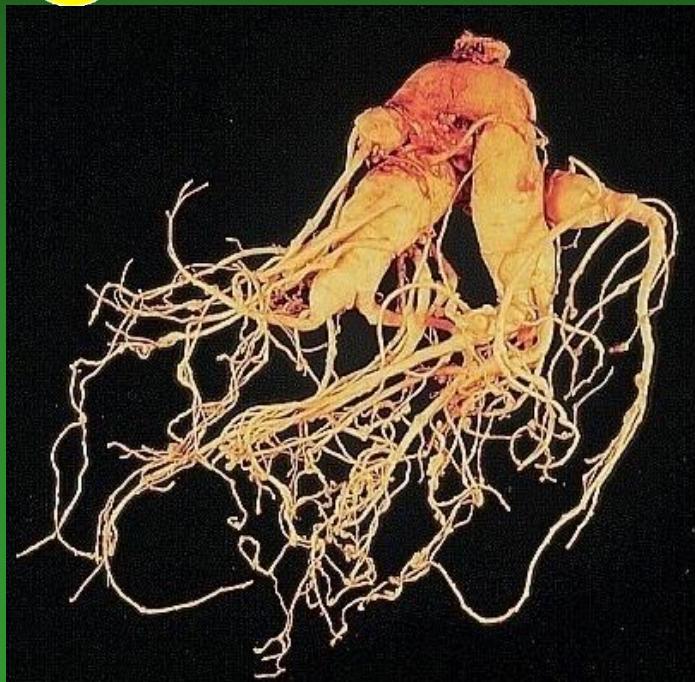
Jak se rostliny s podmínkami souše vyrovnaly?

 ztráta možnosti přijímat živiny celým povrchem těla

příjem a vedení živin ve vodním roztoku z půdy zajišťují

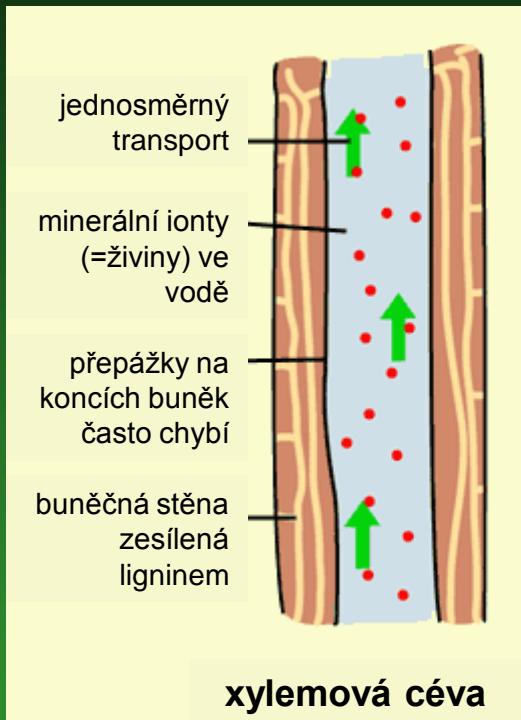
 kořeny a kořenové vlášení (nemají kutikulu) / rhizoidy

 vodivá pletiva



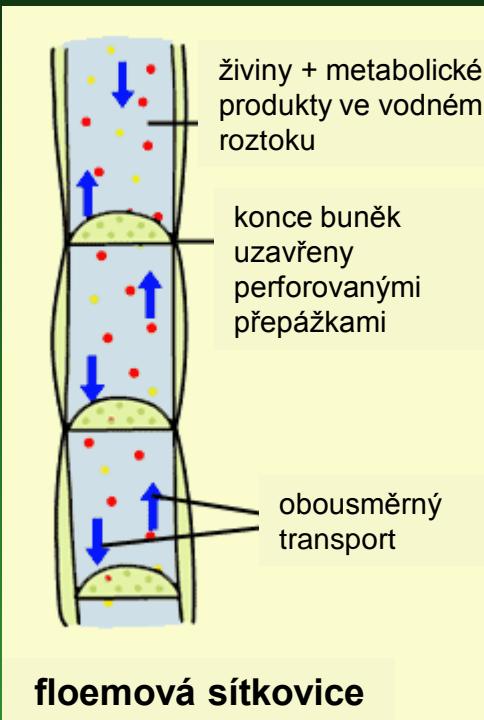
Dvě části cévních svazků

dřevní



xylem

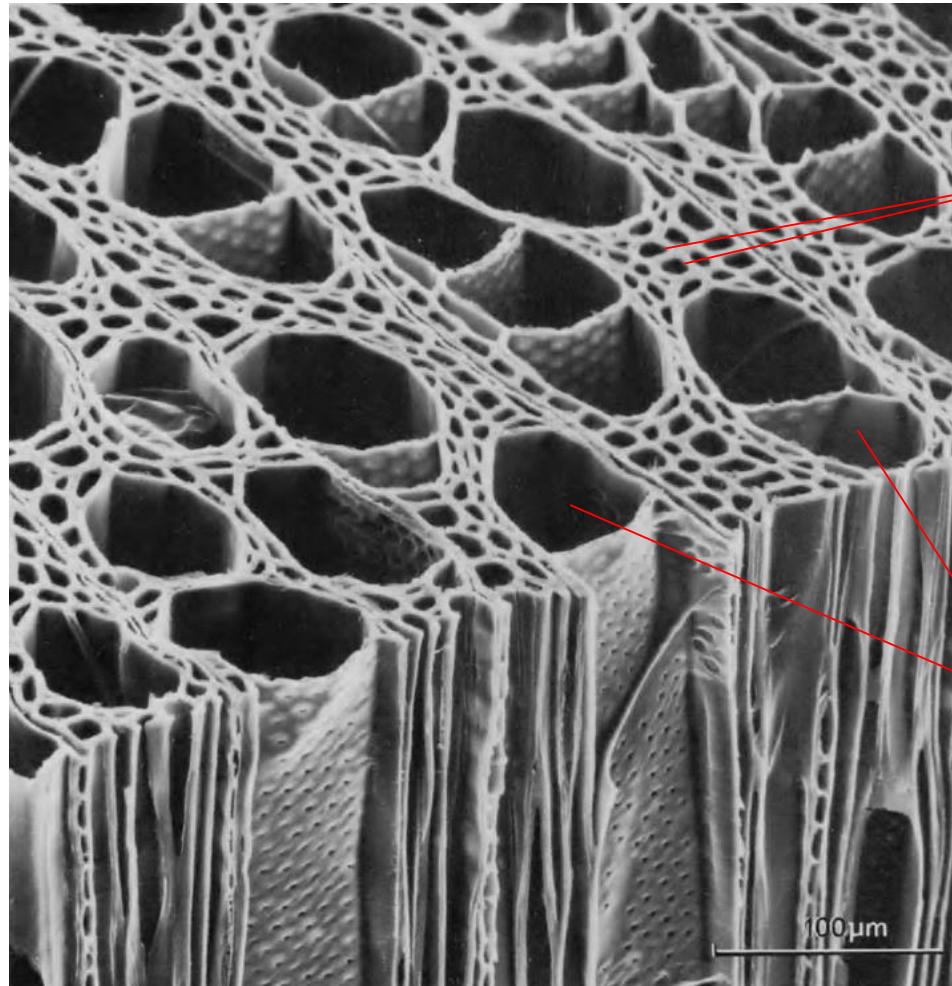
lýková



floem

Tracheidy (cévice) i tracheje (cévy) jsou buňky mrvé, u nichž došlo po dokončení výzvuže stěny k autolýze protoplastu, jsou však vyplňeny vodním roztokem. Pokud by došlo k jejich zavzdušnění (vzduchové embolii), stávají se nefunkčními. Naproti tomu sítkovice mají zbytek protoplastu.

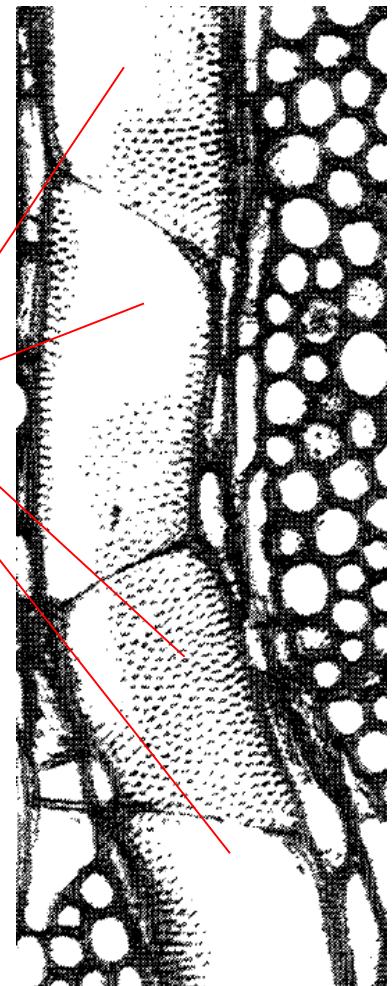
Struktura xylemu



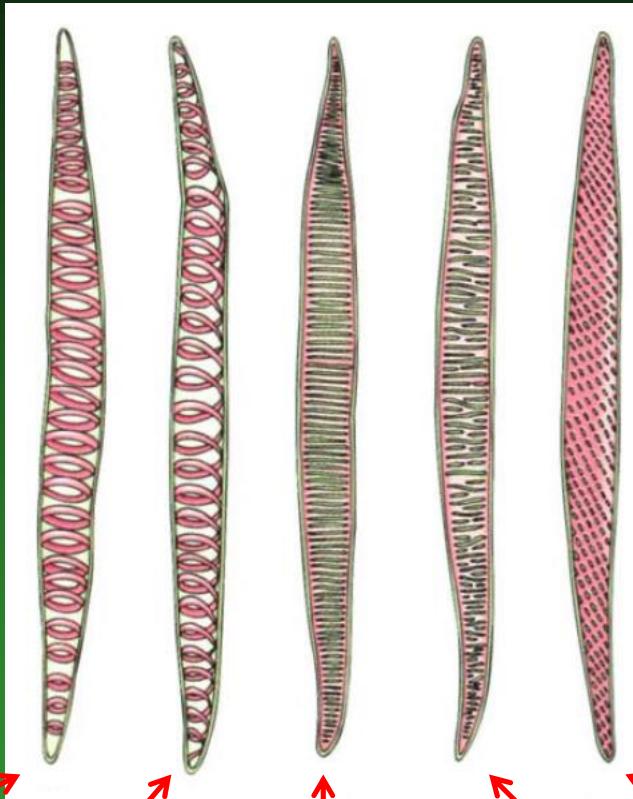
tracheidy

tracheální
články
tvořící
tracheu

trachey
(tracheje)



Typy sekundární výztuže tracheid / trachejí



Prstencová

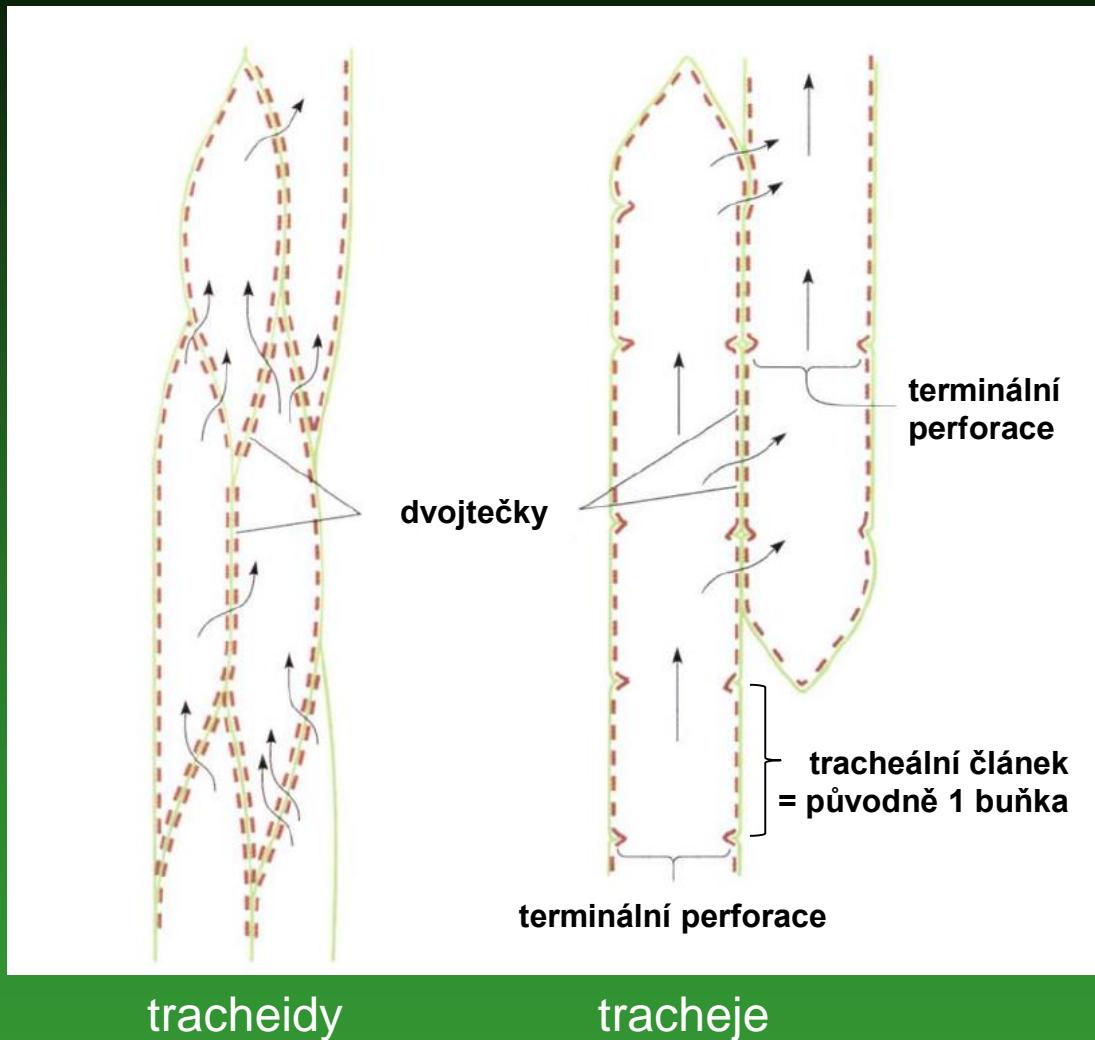
Spirální

Žebříčková

Sítnatá

Perforovaná

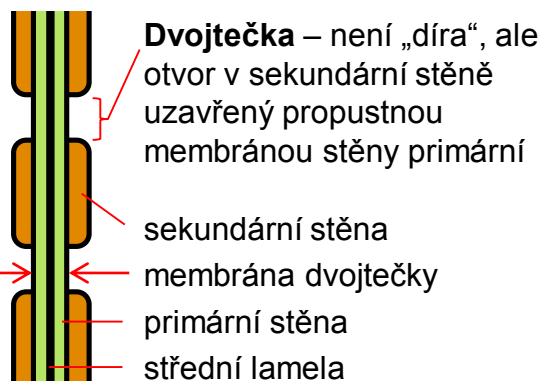
Struktura xylemu



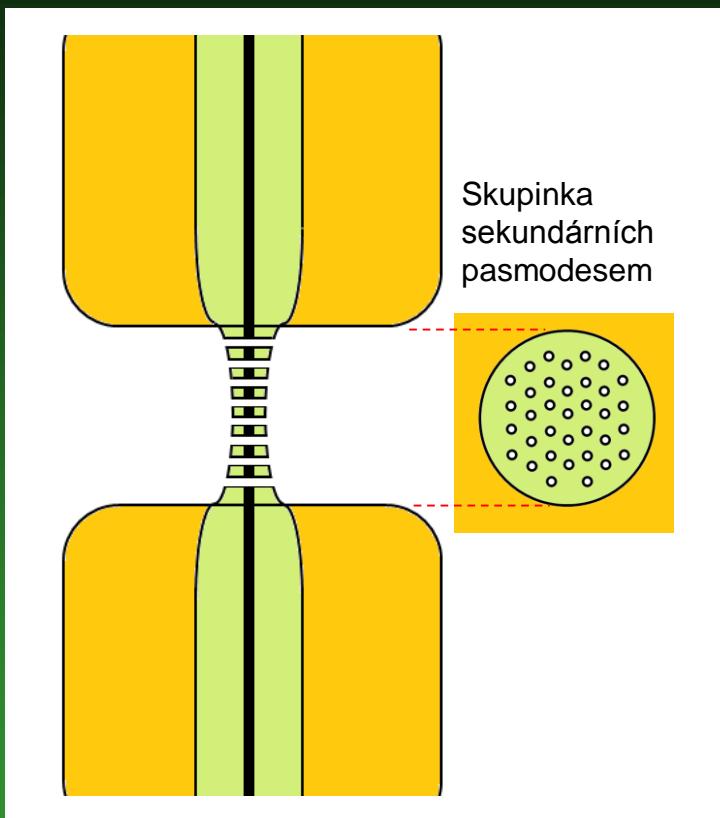
Při výšce rostliny 1 m a délce tracheidy 1 mm musí roztok minimálně 1000x přes membránu

1. **Tracheidy** – tím jak nemají koncové napojení musí to jít i **vzestupně přes dvojtečky**.
Bočně přes dvojtečky.

2. **Tracheje** „za sebou“ tvoří dlouhé „roury“, ale ne přes celou rostlinu. Chvíli může jít roztok **vzestupně přes koncové perforace**, ale čas od času i přes dvojtečky.
Bočně jen přes dvojtečky.



Struktura xylemu

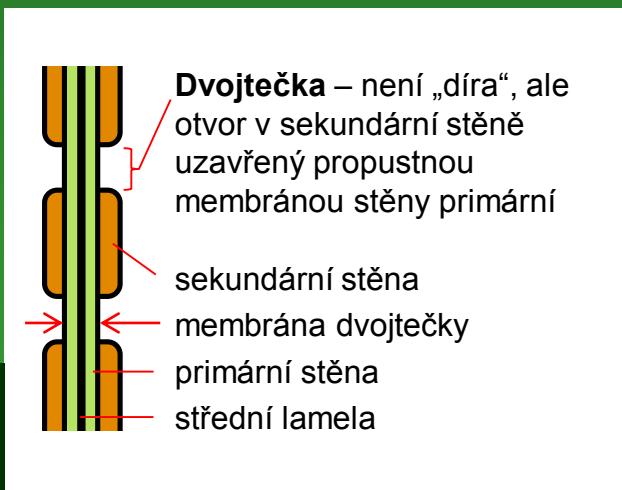


Při výšce rostliny 1 m a délce tracheidy 1 mm musí roztok minimálně 1000x přes membránu

Primární stěna – celulózní – tvoří se po mitotickém vzniku buňky

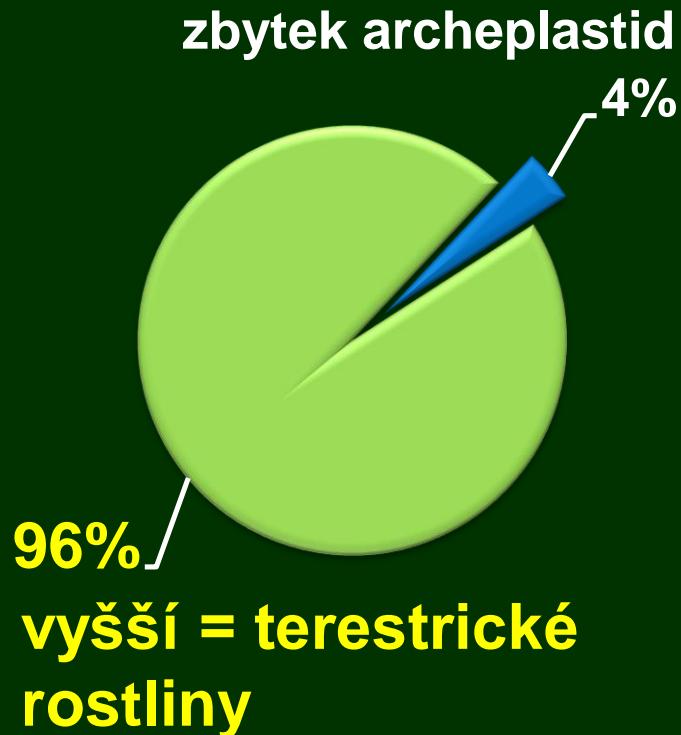
Sekundární stěna – lignifikovaná – ukládá se na primární stěnu buňky důsledkem metabolických procesů v buňce

Dvoječky – vznikají naproti sobě v sousedních buňkách



Fylogenetický důsledek úspěšné terestrializace = velká druhová divergence vyšších rostlin

Rozložení druhové diverzity v
říši *Archaeplastida*



Počty popsaných druhů v hlavních
liniích říše *Archaeplastida*

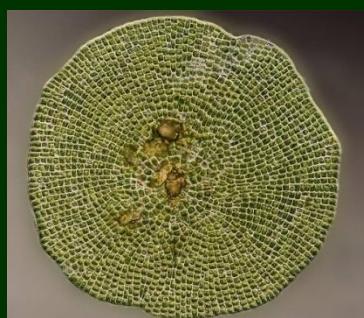
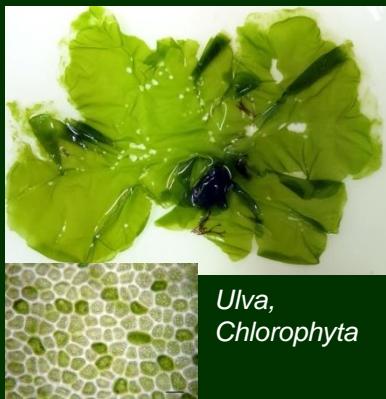
<i>Glaucophyta</i>	10
<i>Rhodophyta</i>	6100
<i>Chlorophyta</i>	4050
<i>Charophyta</i>	2150

vyšší rostliny 298000

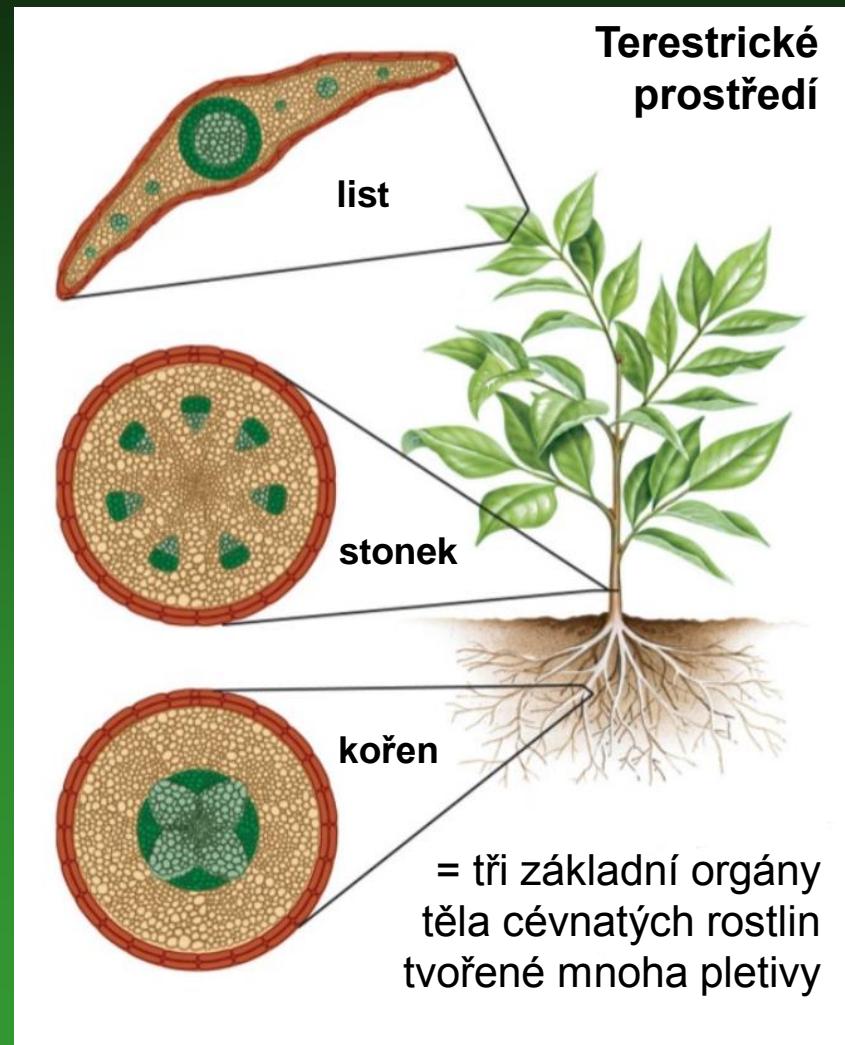
Důsledek terestrializace – evoluce komplexity a 3D

= „zesložitění“ struktury = vznik pletiv a orgánů tvořících tělo (cormus)
vyšší rostliny proto nazývány též **Cormophyta**

Vodní prostředí = strukturně homogenní
stélka řas



Terestrické
prostředí



Důsledek terestrializace – evoluce komplexity

Vztah mezi velikostí a komplexitou rostlinné stavby

Největší bezcévné

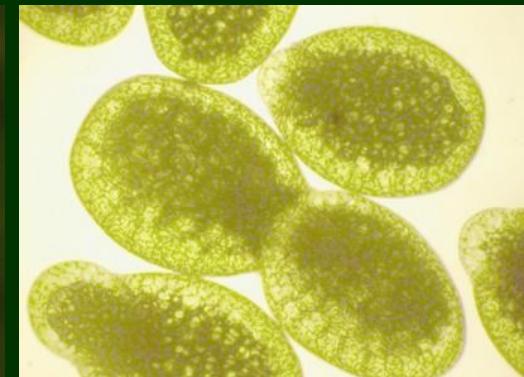
Drobné mechy ve vlhkém „nepotřebují“ složitější anatomii. Avšak čím jsou větší, tím mají anatomickou stavbu složitější.



U největších mechů – ploníků – se vyvinuly „cévní svazky“ s „xylemem“ s hydroidami a „floemem“ s leptoidami.

Nejmenší cévnaté

Rozměrnější plavuně, kapraďorosty a semenné rostliny složitější vnitřní stavbu potřebují. Ve vodním prostředí však mohou velikost zmenšit a jejich vnitřní stavba se pak může zjednodušit.



Nejmenší „cévnaté“ rostliny – okřehky se ve vodě zmenšily natolik, že zredukovaly nebo ztratily kořeny a cévní svazky. Nejmenší z nich *Wolffia microscopica* je tvořena v neketoucím stavu jen polokulovitými bezkořennými tělesky téměř stejnocenného pletiva bez cévních svazků.



Důsledek terestrializace – evoluce životního cyklu

Kromě vyšších (terestrických) rostlin mají všechny ostatní streptofyty haplo(bio)ntní životní cyklus:
jen zygota je diploidní, vše ostatní v cyklu je haploidní

Haplodiplontní životní cyklus vznikl i u ruduch nebo zelených řas nebo u hnědých řas, u streptofytů, ale jen jednou při tetrestrializaci to sehrálo klíčovou roli

V evoluci je důležitá i náhoda !

Důsledek terestrializace – evoluce životního cyklu



dominace sporofytu v životním cyklu u odvozenějších linií roste
= role fází rodozměny se v evoluci postupně „překlápí“!

Důsledek terestrializace – evoluce životního cyklu



dominace sporofytu v životním cyklu u odvozenějších linií roste

= role fází rodozměny se v evoluci postupně „překládí“!



Důsledek terestrializace – evoluce životního cyklu



dominace sporofytu v životním cyklu u odvozenějších linií roste
= role fází rodozměny se v evoluci postupně „překládí“!

		mechorosty	plavuně	semenné
			kapradiny	rostliny
opakovaně na sobě tvoří sporofyt	A	N		N
gametofyt dlouhověkost / nezávislost výživy	A	A		N
sporofyt				

Důsledek terestrializace – evoluce životního cyklu



dominace sporofytu v životním cyklu u odvozenějších linií roste

= role fází rodozměny se v evoluci postupně „překládí“!

		mechorosty	plavuně kapradiny	semenné rostliny
gametofyt	opakovaně na sobě tvoří sporofyt dlouhověkost / nezávislost výživy nedeterminovaný růst	A	N	N
		A	A	N
		A	A	N
sporofyt				

Důsledek terestrializace – evoluce životního cyklu



dominace sporofytu v životním cyklu u odvozenějších linií roste
= role fází rodozměny se v evoluci postupně „překládí“!

		mechorosty	plavuně	semenné
		kapradiny	rostliny	
gametofyt	opakovaně na sobě tvoří sporofyt dlouhověkost / nezávislost výživy nedeterminovaný růst může být oboupohlavný	A	N	N
sporofyt		A	A	N

Důsledek terestrializace – evoluce životního cyklu



dominace sporofytu v životním cyklu u odvozenějších linií roste

= role fází rodozměny se v evoluci postupně „překládí“!

		mechorosty	plavuně kapradiny	semenné rostliny
gametofyt	opakovaně na sobě tvoří sporofyt dlouhověkost / nezávislost výživy nedeterminovaný růst může být oboupohlavný nedeterminovaný růst	A A A A	N A A A	N N N N
sporofyt		N	A	A

Důsledek terestrializace – evoluce životního cyklu



dominace sporofytu v životním cyklu u odvozenějších linií roste
= role fází rodozměny se v evoluci postupně „překládí“!

		mechorosty	plavuně kapradiny	semenné rostliny
gametofyt	opakovaně na sobě tvoří sporofyt dlouhověkost / nezávislost výživy nedeterminovaný růst může být oboupohlavný	A	N	N
sporofyt	nedeterminovaný růst dlouhověkost / nezávislost výživy	A	A	A
		N	A	A

Důsledek terestrializace – evoluce životního cyklu



dominace sporofytu v životním cyklu u odvozenějších linií roste
= role fází rodozměny se v evoluci postupně „překládí“!

		mechorosty	plavuně	semenné
			kapradiny	rostliny
gametofyt	opakovaně na sobě tvoří sporofyt dlouhověkost / nezávislost výživy nedeterminovaný růst může být oboupohlavný	A	N	N
sporofyt	nedeterminovaný růst dlouhověkost / nezávislost výživy může být jednopohlavný	A	A	A

Důsledek terestrializace – evoluce životního cyklu



dominace sporofytu v životním cyklu u odvozenějších linií roste
= role fází rodozměny se v evoluci postupně „překládí“!

		mechorosty	plavuně	semenné
			kapradiny	rostliny
gametofyt	opakovaně na sobě tvoří sporofyt	A	N	N
	dlouhověkost / nezávislost výživy	A	A	N
	nedeterminovaný růst	A	A	N
	může být oboupohlavný	A	A	N
sporofyt	nedeterminovaný růst	N	A	A
	dlouhověkost / nezávislost výživy	N	A	A
	může být jednopohlavný	N	N	A
	opakovaně na sobě tvoří gametofyt	N	N	A

Důsledek terestrializace – evoluce životního cyklu



dominace sporofytu v životním cyklu u odvozenějších linií roste
= role fází rodozměny se v evoluci postupně „překládí“!

		mechorosty	plavuně kapradiny	semenné rostliny
gametofyt	opakovaně na sobě tvoří sporofyt dlouhověkost / nezávislost výživy nedeterminovaný růst může být oboupohlavný	A A A A	N A A A	N N N N
sporofyt	nedeterminovaný růst	N	A	A
	dlouhověkost / nezávislost výživy	N	A	A
	může být jednopohlavný opakovaně na sobě tvoří gametofyt	N	N	A

I nejvíce redukovaný gametofyt krytosemenných je však tvořen více buňkami!

Důsledek terestrializace – evoluce životního cyklu



dominace sporofytu v životním cyklu u odvozenějších linií roste
= role fází rodozměny se v evoluci postupně „překládí“!

		mechorosty	plavuně	semenné
			kapradiny	rostliny
gametofyt	opakovaně na sobě tvoří sporofyt	A	N	N
	dlouhověkost / nezávislost výživy	A	A	N
	nedeterminovaný růst	A	A	N
	může být oboupohlavný	A	A	N
sporofyt	nedeterminovaný růst	N	A	A
	dlouhověkost / nezávislost výživy	N	A	A
	může být jednopohlavný	N	N	A
	opakovaně na sobě tvoří gametofyt	N	N	A

I nejvíce redukovaný gametofyt krytosemenných je však tvořen více buňkami!
Směřuje evoluce k protipólu rodozměny koleochét a parožnatek, kde byla sporofytem
jen zygota?

Důsledek terestrializace – evoluce životního cyklu



dominace sporofytu v životním cyklu u odvozenějších linií roste
= role fází rodozměny se v evoluci postupně „překládí“!

		mechorosty	plavuně kapradiny	semenné rostliny
gametofyt	opakovaně na sobě tvoří sporofyt dlouhověkost / nezávislost výživy nedeterminovaný růst může být oboupohlavný	A A A A	N A A A	N N N N
sporofyt	nedeterminovaný růst	N	A	A
	dlouhověkost / nezávislost výživy	N	A	A
	může být jednopohlavný opakovaně na sobě tvoří gametofyt	N	N	A

I nejvíce redukovaný gametofyt krytosemenných je však tvořen více buňkami!

Směřuje evoluce k protipólu rodozměny koleochét a parožnatek, kde byla sporofytem jen zygota?

Je jejím cílem, aby gametofytem byly jen samotné gamety, jako u živočichů?

Důsledek terestrializace – evoluce životního cyklu



dominace sporofytu v životním cyklu u odvozenějších linií roste
= role fází rodozměny se v evoluci postupně „překládí“!

		mechorosty	plavuně kapradiny	semenné rostliny
gametofyt	opakovaně na sobě tvoří sporofyt dlouhověkost / nezávislost výživy nedeterminovaný růst může být oboupohlavný	A A A A	N A A A	N N N N
sporofyt	nedeterminovaný růst	N	A	A
	dlouhověkost / nezávislost výživy	N	A	A
	může být jednopohlavný opakovaně na sobě tvoří gametofyt	N	N	A

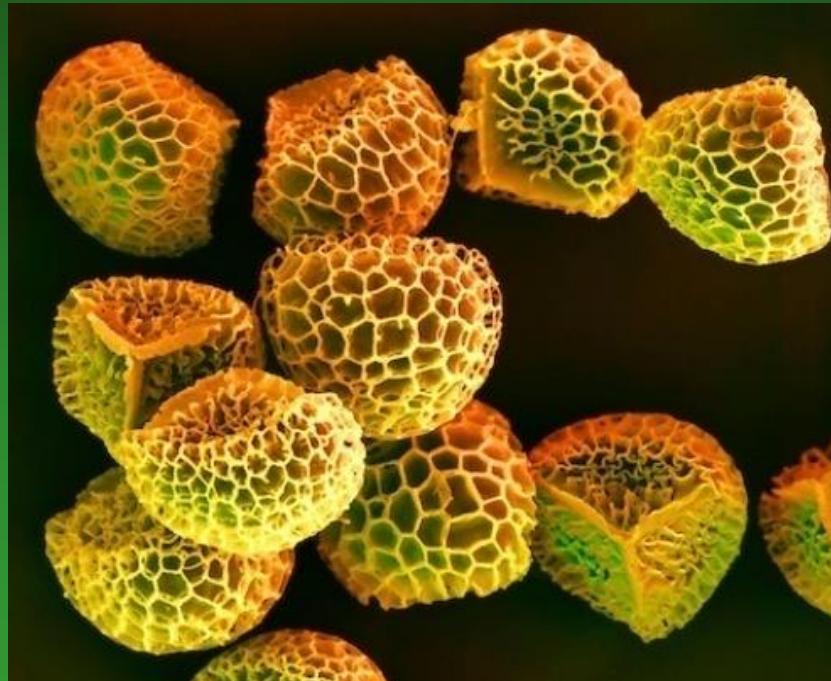
**Ne, evoluce žádný cíl nemá, ale její trajektorie mají svou příčinu!
Budoucí příčiny však nelze predikovat!**

Důsledek terestrializace – evoluce semennosti

Spóra vers. semeno

Obojí jsou tělíska představující klidové stadium, umožňující:

1. dobře přežít nepříznivé období

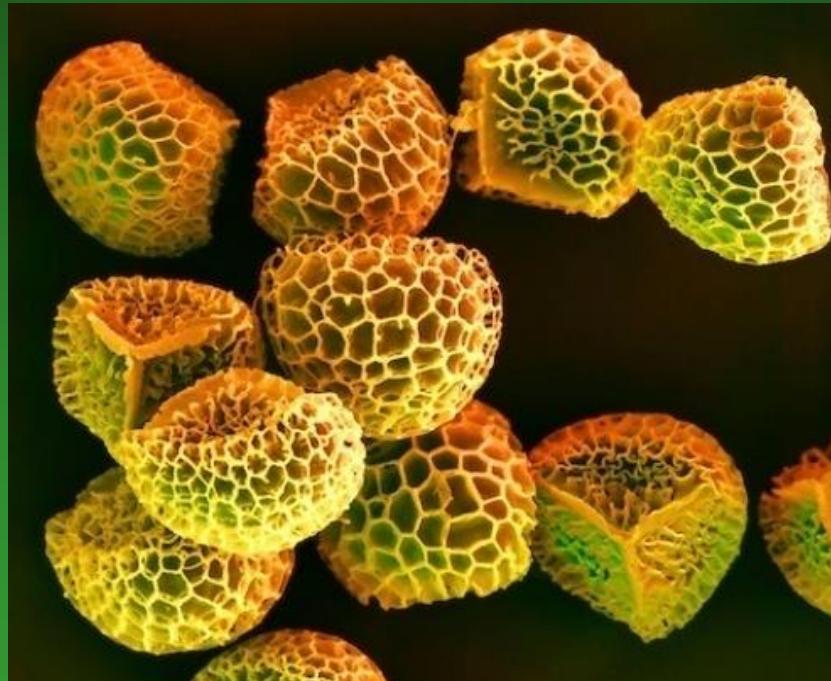


Důsledek terestrializace – evoluce semennosti

Spóra vers. semeno

Obojí jsou tělíska představující klidové stadium, umožňující:

1. dobře přežít nepříznivé období
2. efektivně se šířit v prostoru



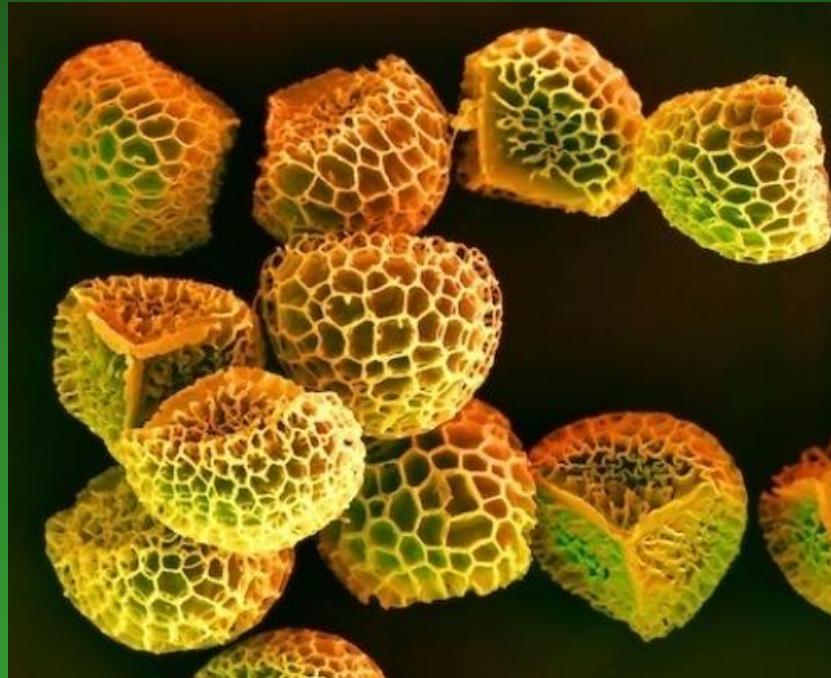
Důsledek terestrializace – evoluce semennosti

Spóra vers. semeno

Obojí jsou tělíska představující klidové stadium, umožňující:

1. dobře přežít nepříznivé období
2. efektivně se šířit v prostoru

Po klidové fázi semene následuje sporofyt, po klidové fázi spóry následuje gametofyt



Důsledek terestrializace – evoluce semennosti

Spóra čili výtrus

= jednobuněčné rozmnožovací tělíska, vzniká meiózou ve sporangiu

Recentními výtrusnými vyššími rostlinami jsou

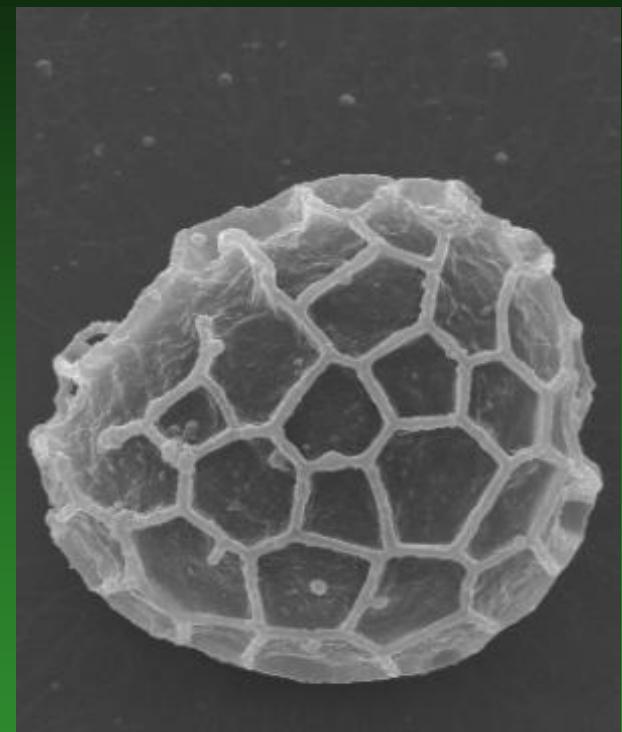
1. mechorosty *Marchantiophyta*

Bryophyta

Anthocerophyta

2. plavuně *Lycopodiophyta*

3. kapraďorosty *Monilophyta*



spóra *Lycopodium clavatum*

Důsledek terestrializace – evoluce semennosti

Spóra čili výtrus

= jednobuněčné rozmnožovací tělíska, vzniká meiózou ve sporangiu

Recentními výtrusnými vyššími rostlinami jsou

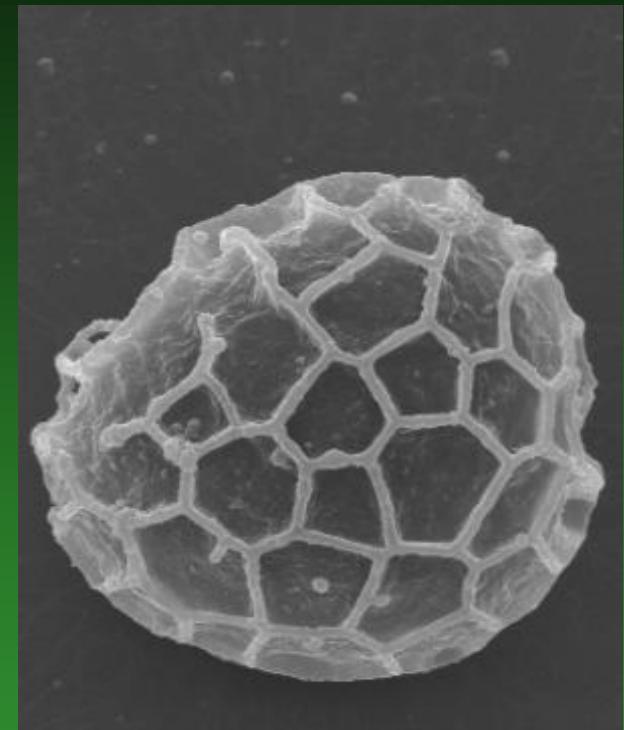
1. mechorosty *Marchantiophyta*

Bryophyta

Anthocerophyta

2. plavuně *Lycopodiophyta*

3. kapraďorosty *Monilophyta*



spóra *Lycopodium clavatum*

„Gametofyt může ve spóře počkat na správný okamžik!“

Důsledek terestrializace – evoluce semennosti

Spóra čili výtrus

= jednobuněčné rozmnožovací tělíska, vzniká meiózou ve sporangiu

Recentními výtrusnými vyššími rostlinami jsou

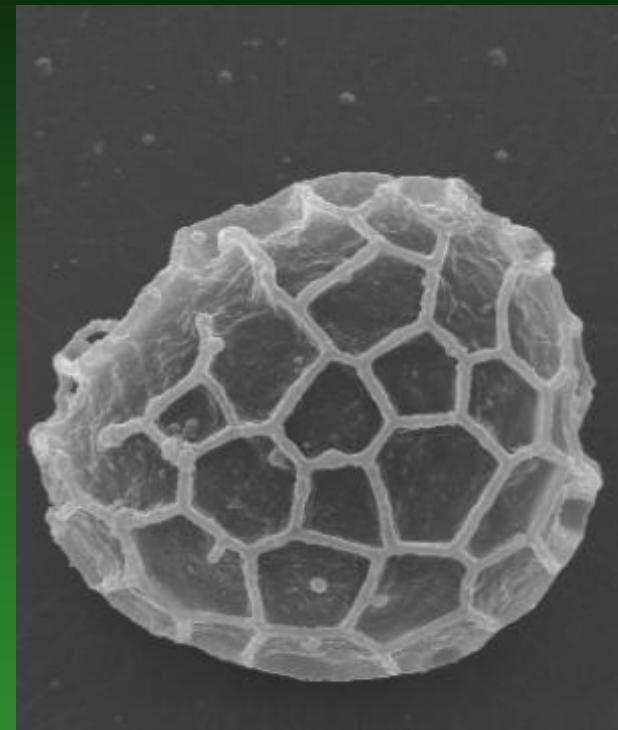
1. mechorosty *Marchantiophyta*

Bryophyta

Anthocerophyta

2. plavuně *Lycopodiophyta*

3. kapraďorosty *Monilophyta*



spóra *Lycopodium clavatum*

„Gametofyt může ve spóře počkat na správný okamžik!“

Spóry vyšších rostlin jsou uzpůsobeny k šíření vzduchem = mají obal impregnovaný sporopoleninem (tím se liší od spór řas).

Důsledek terestrializace – evoluce semennosti

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



Důsledek terestrializace – evoluce semennosti

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

„Sporofyt může v semeni počkat na správný okamžik!“



Důsledek terestrializace – evoluce semennosti

Semeno

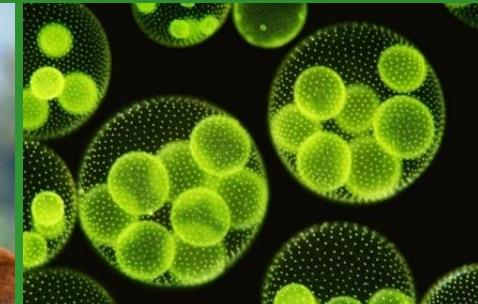
= konglomerát čtyř genomů tří generací:

1. osemení = obal vajíčka = „babička“ ($2n$) = sporofyt mateřské rostliny
2. perisperm = nucellus = „partenogenetická dcera“ (n) = gametofyt mateřské rostliny
- 3-4. embryo a endosperm = „vnouče“ ($2n$) a jeho „dvojče“ ($3n$) = nová generace, dceřiná rostlina a sekundární živné pletivo



Důsledek terestrializace – druhová divergence

> 298 tisíc popsaných druhů – po živočiších nejbohatší evoluční linie
~ 16 % globální druhové diverzity



Počty popsaných druhů

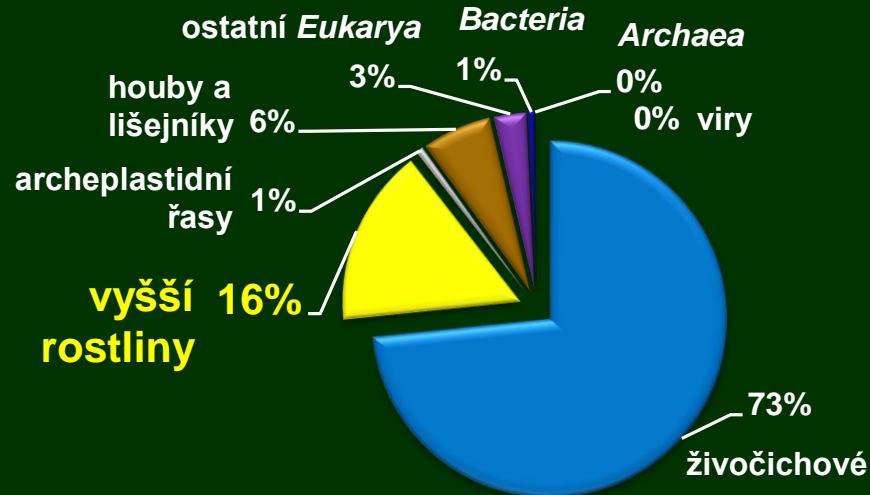
živočichové	1 360 000
vyšší rostliny	298 000
archeoplastidní řasy	12 300
houby a lišejníky	116 000
ostatní <i>Eukarya</i>	54 000
<i>Bacteria</i>	10 300
<i>Archaea</i>	500
viry	2 100

Důsledek terestrializace – druhová divergence

> 298 tisíc popsaných druhů – po živočiších nejbohatší evoluční linie
~ 16 % globální druhové diverzity

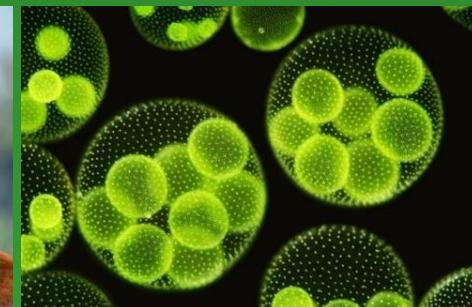
Chapman A.D.: Numbers of Living Species in Australia and the World, Canberra, 2009.

Podíl na globální diverzitě druhů



Počty popsaných druhů

živočichové	1 360 000
vyšší rostliny	298 000
archeoplastidní řasy	12 300
houby a lišeňíky	116 000
ostatní Eukarya	54 000
<i>Bacteria</i>	10 300
<i>Archaea</i>	500
viry	2 100

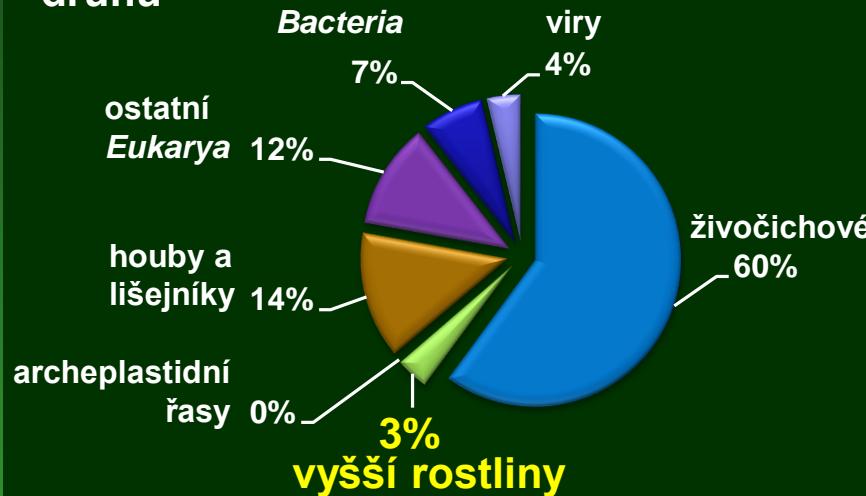


Důsledek terestrializace – druhová divergence

> 391 tisíc odhadovaných druhů
~ 3 % odhadnuté globální diverzity

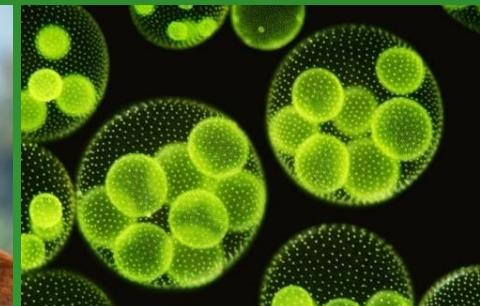
Chapman A.D.: Numbers of Living Species in Australia and the World, Canberra, 2009.

Podíl na odhadnuté globální diverzitě druhů



Odhad existujících druhů

živočichové	6 566 000
vyšší rostliny	391 000
archeoplastidní řasy	27 500
houby a lišejníky	1 525 000
ostatní Eukarya	1 271 500
Bacteria	750 000
Archaea	???
viry	400 000



Důsledek terestrializace – terestrické ekosystémy

Vyšší rostliny tvoří jejich kostru

Biomasa – terestrické ekosystémy

rostliny : živočichové

1000 : 1



Biomasa – mořské ekosystémy:

rostliny : živočichové

1 : 30



Důsledek terestrializace – terestrické ekosystémy

Vyšší rostliny tvoří jejich kostru

Biomasa – terestrické ekosystémy

rostliny : živočichové

1000 : 1



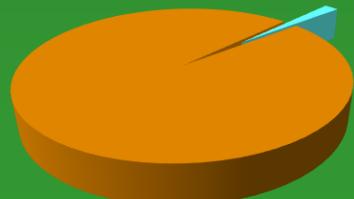
Biomasa – mořské ekosystémy:

rostliny : živočichové

1 : 30



**Terestrická biomasa
550 miliard tun**



**Oceanická biomasa
10 miliard tun**

Důsledek terestrializace – terestrické ekosystémy

Vyšší rostliny tvoří jejich kostru

Biomasa – terestrické ekosystémy

rostliny : živočichové

1000 : 1



Biomasa – mořské ekosystémy:

rostliny : živočichové

1 : 30



**Terestrická biomasa
550 miliard tun**

Biomasa bakterií není započítána!



**Oceanická biomasa
10 miliard tun**

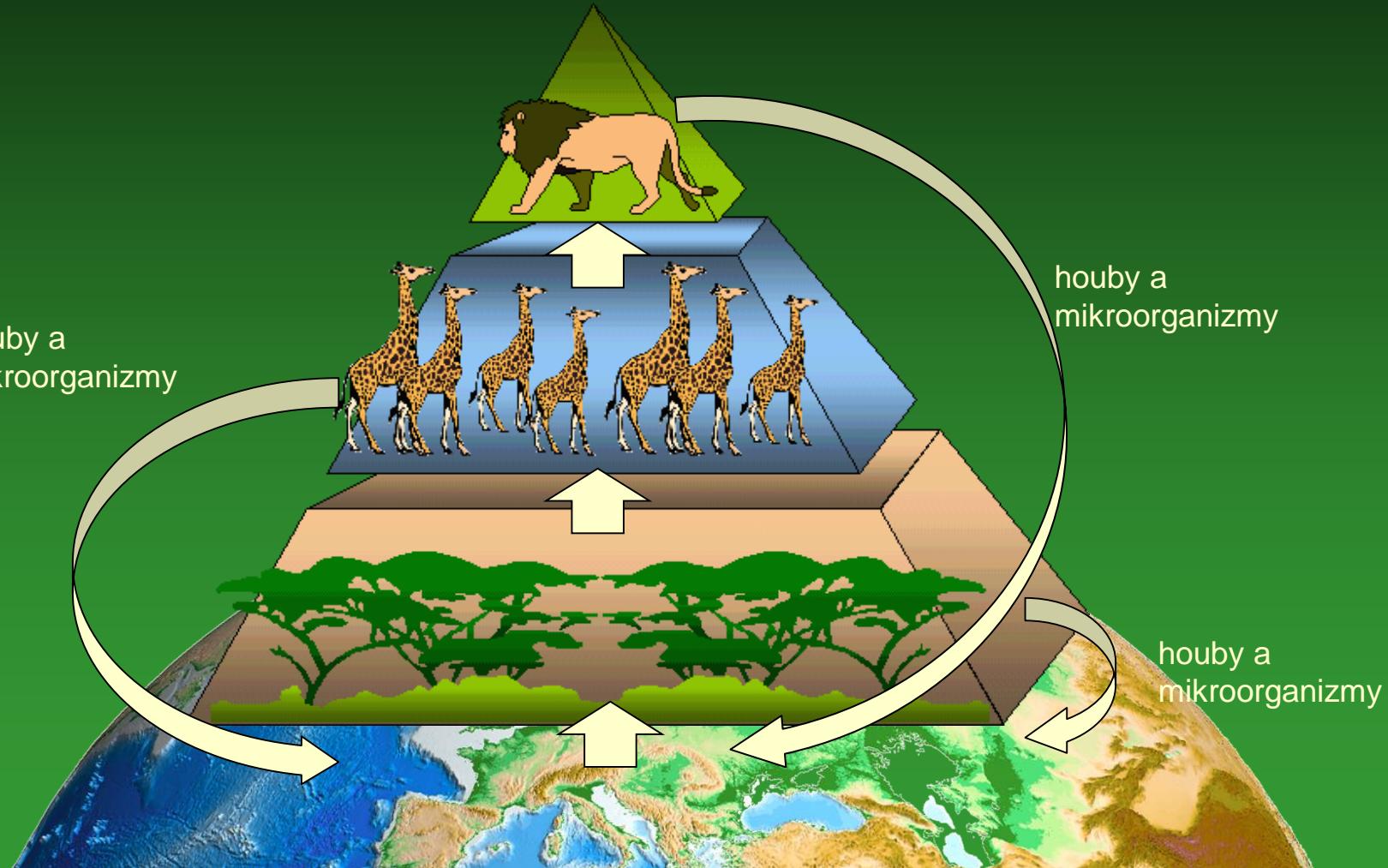
Důsledek terestrializace – terestrické ekosystémy

Jsou základnou potravní pyramidy = zdrojem potravy býložravců, predátorů a člověka

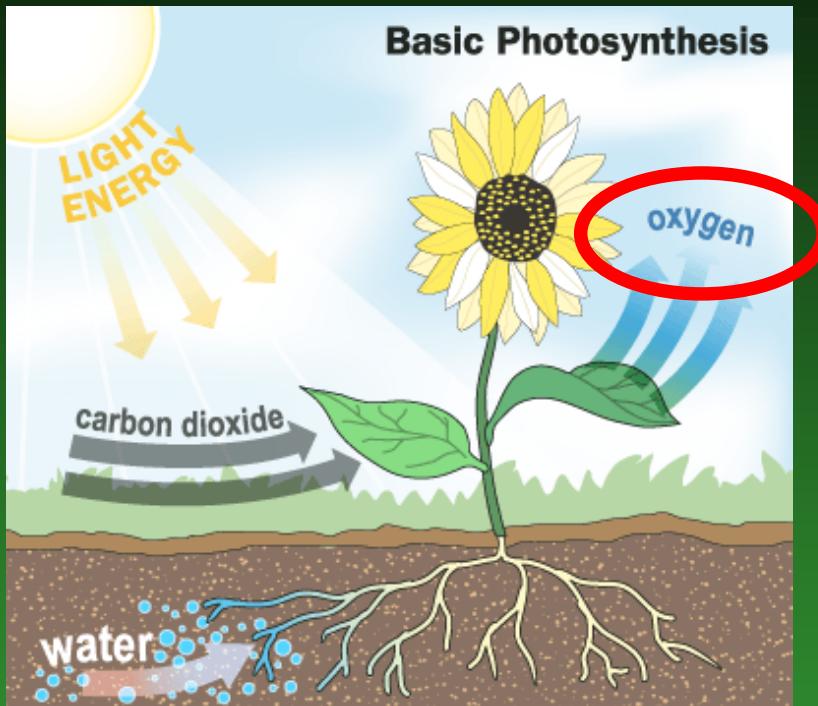


Důsledek terestrializace – terestrické ekosystémy

Vyšší rostliny = základna potravní pyramidy = zdroj potravy býložravců, predátorů a člověka



Důsledek terestrializace – stabilita atmosféry

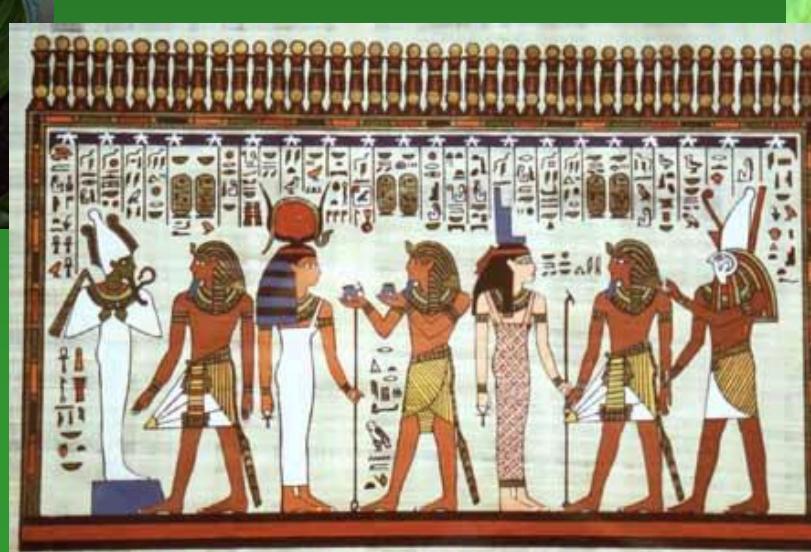
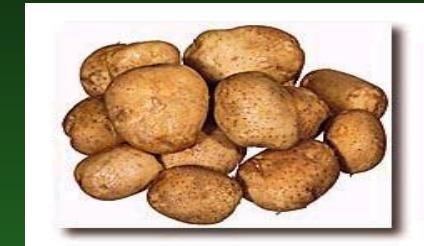
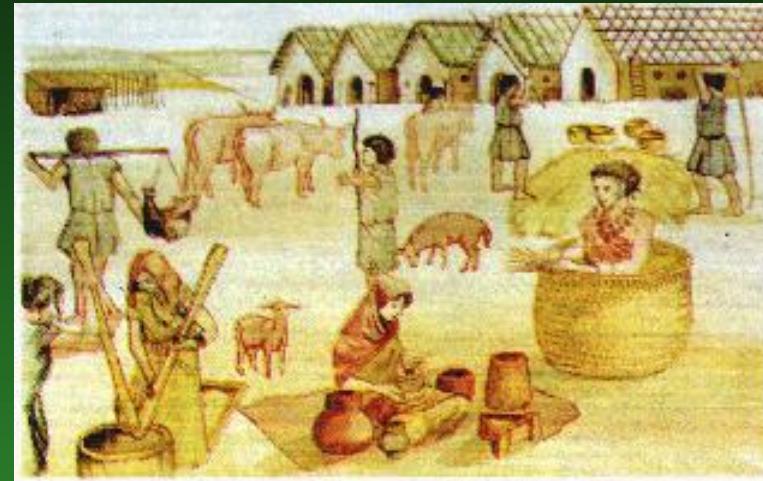


Mají zásadní podíl na tvorbě kyslíku v atmosféře

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.

Vyšší rostliny ve vztahu k člověku

Měly klíčovou roli ve vývoji lidské civilizace



Shrnutí na časové škále: věk Země 4,5 mld. let = 24 hodin



terestrializace
rostlin

21:30

vyšší rostliny 480 mil. BC.

Shrnutí na časové škále: věk Země 4,5 mld. let = 24 hodin



2:40

zemská kúra

4 mld. BC.

terestrializace
rostlin

21:30

vyšší rostliny 480 mil. BC.

Shrnutí na časové škále: věk Země 4,5 mld. let = 24 hodin



terestrializace
rostlin

2:40

zemská kůra

4 mld. BC.

5:20

vznik života

3,5 mld. BC.

21:30

vyšší rostliny 480 mil. BC.

Shrnutí na časové škále: věk Země 4,5 mld. let = 24 hodin



terestrializace
rostlin

2:40	zemská kůra	4 mld. BC.
5:20	vznik života	3,5 mld. BC.
10:40	<i>Eukarya</i>	2,5 mld. BC.
21:30	vyšší rostliny	480 mil. BC.

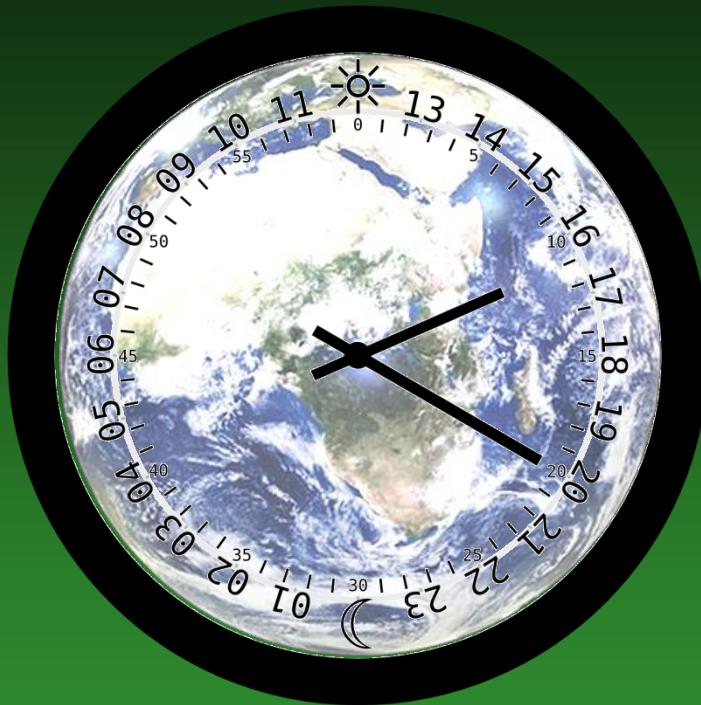
Shrnutí na časové škále: věk Země 4,5 mld. let = 24 hodin



terestrializace
rostlin

2:40	zemská kůra	4 mld. BC.
5:20	vznik života	3,5 mld. BC.
10:40	<i>Eukarya</i>	2,5 mld. BC.
11:12	kyslíková atmosféra	2,4 mld. BC.
21:30	vyšší rostliny	480 mil. BC.

Shrnutí na časové škále: věk Země 4,5 mld. let = 24 hodin



terestrializace
rostlin



2:40	zemská kůra	4 mld. BC.
5:20	vznik života	3,5 mld. BC.
10:40	<i>Eukarya</i>	2,5 mld. BC.
11:12	kyslíková atmosféra	2,4 mld. BC.
14:20	<i>Archaeplastida</i>	1,8 mld. BC.
21:30	vyšší rostliny	480 mil. BC.

Shrnutí na časové škále: věk Země 4,5 mld. let = 24 hodin



terestrializace
rostlin

2:40	zemská kůra	4 mld. BC.
5:20	vznik života	3,5 mld. BC.
10:40	<i>Eukarya</i>	2,5 mld. BC.
11:12	kyslíková atmosféra	2,4 mld. BC.
14:20	<i>Archaeplastida</i>	1,8 mld. BC.
17:40	<i>Viridaeplantae</i>	1,2 mld. BC.
21:30	vyšší rostliny	480 mil. BC.

Shrnutí na časové škále: věk Země 4,5 mld. let = 24 hodin



terrestrializace
rostlin

2:40	zemská kůra	4 mld. BC.
5:20	vznik života	3,5 mld. BC.
10:40	<i>Eukarya</i>	2,5 mld. BC.
11:12	kyslíková atmosféra	2,4 mld. BC.
14:20	<i>Archaeplastida</i>	1,8 mld. BC.
17:40	<i>Viridaeplantae</i>	1,2 mld. BC.
21:30	vyšší rostliny	480 mil. BC.
23:59:56	<i>Homo sapiens</i>	200 tis. BC.