



Fylogeneze a diverzita vyšších rostlin

Ryniofyty

Petr Bureš



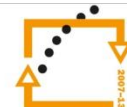
evropský
sociální
fond v ČR



EVROPSKÁ UNIE



MINISTERSTVO ŠKOLSTVÍ,
MLÁDEŽE A TĚLOVÝCHOVY



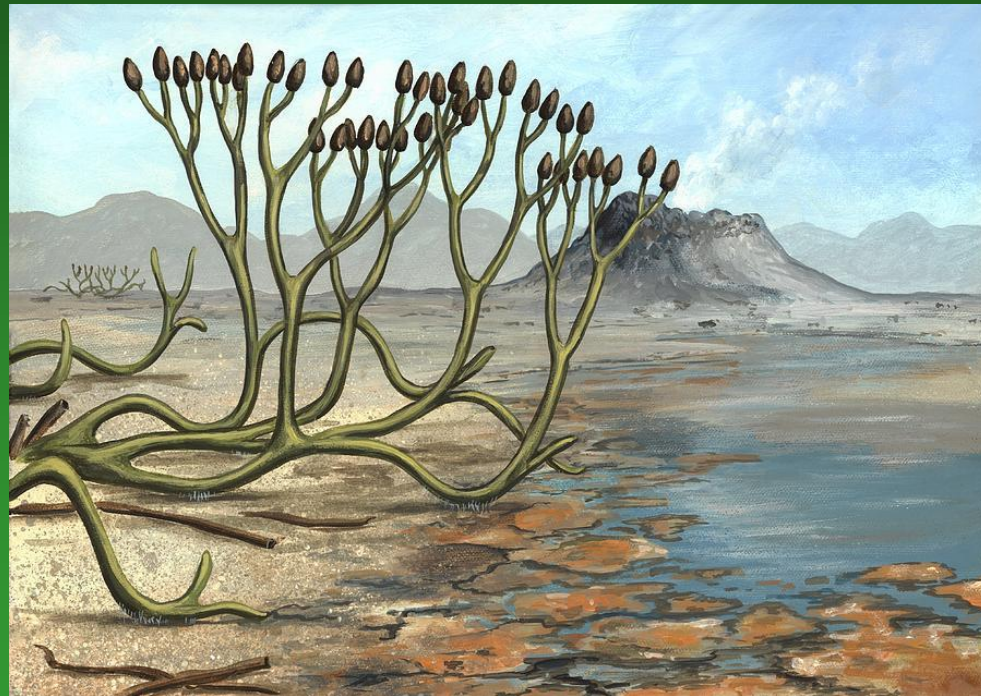
OP Vzdělávání
pro konkurenceschopnost



INVESTICE DO ROZVOJE VZDĚLÁVÁNÍ

Ryniofyty

primitivní cévnaté rostliny



Ryniofyty

primitivní cévnaté rostliny



vesnička Rhynie ve Skotsku

dnes

Ryniofyty

primitivní cévnaté rostliny



vesnička Rhynie ve Skotsku

Před 410 miliony let

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

dnes

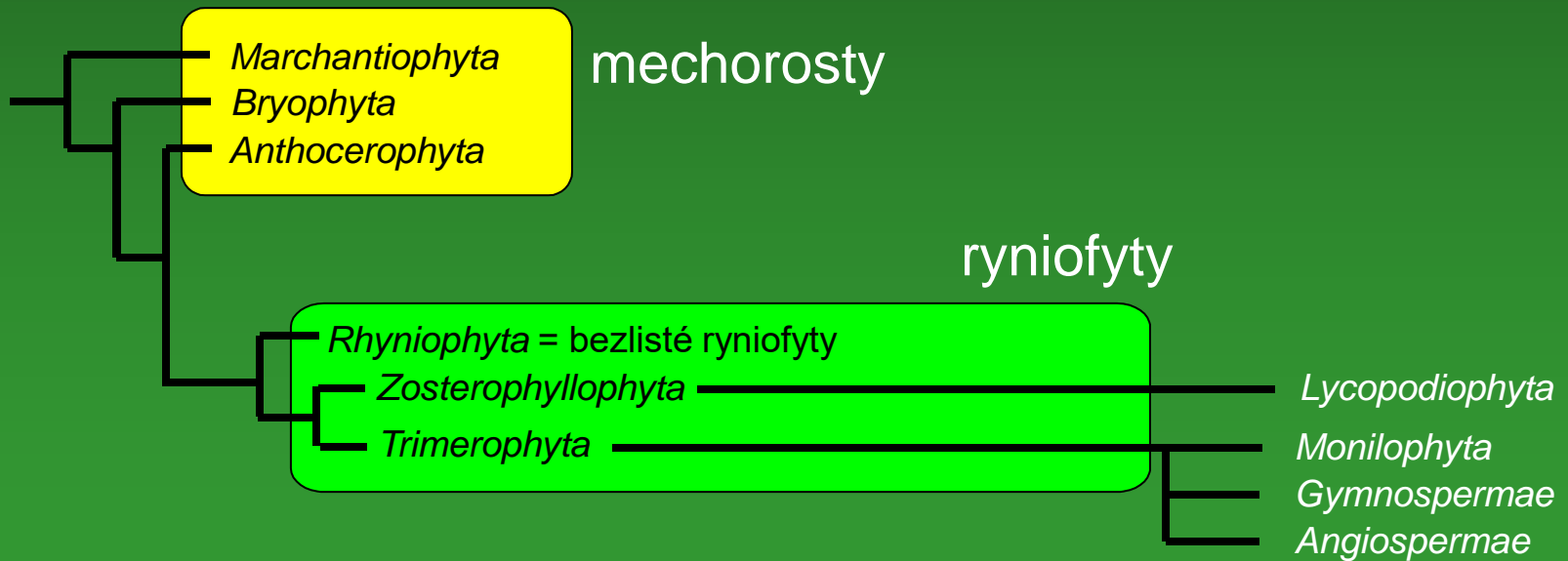
je možné dělat velmi tenké řezy a výbrusy, na kterých lze zkoumat mikroskopicky nejen povrchy, ale i anatomii

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

ryniofyty = vývojový stupeň (parafyletická skupina)

Po odštěpení mechorostů

se odštěpily primitivní bezlisté ryniofyty



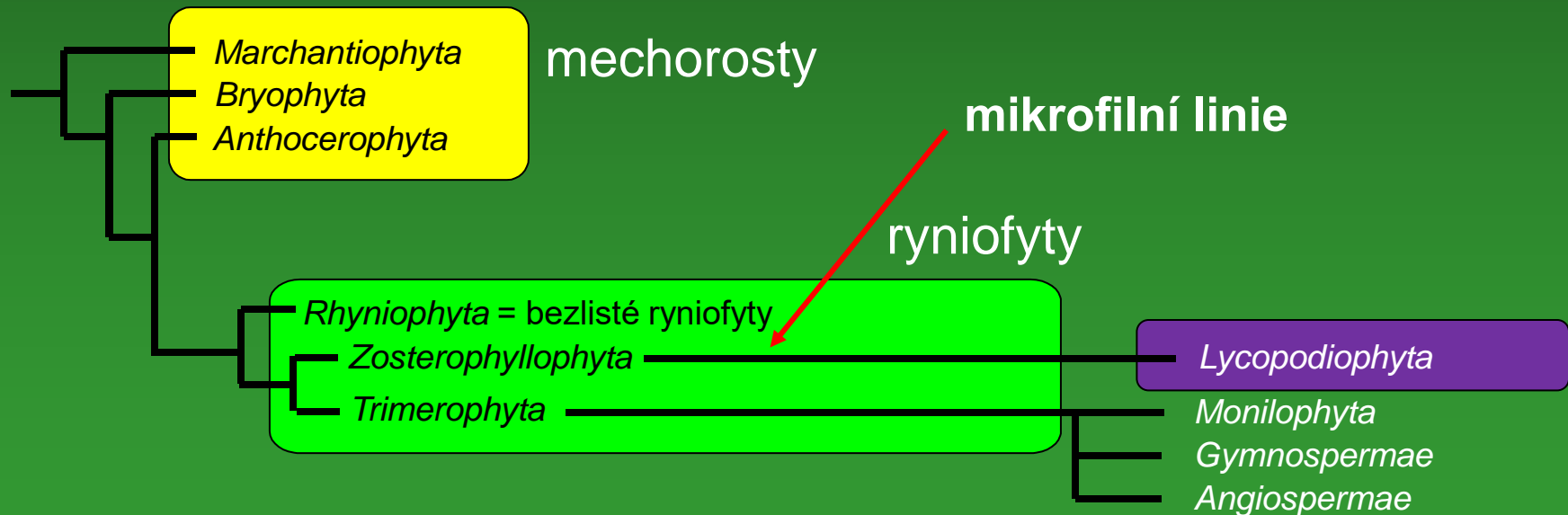
ryniofyty = vývojový stupeň (parafyletická skupina)

Po odštěpení mechorostů

se odštěpily primitivní bezlisté ryniofyty

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

mikrofylní
megafylní



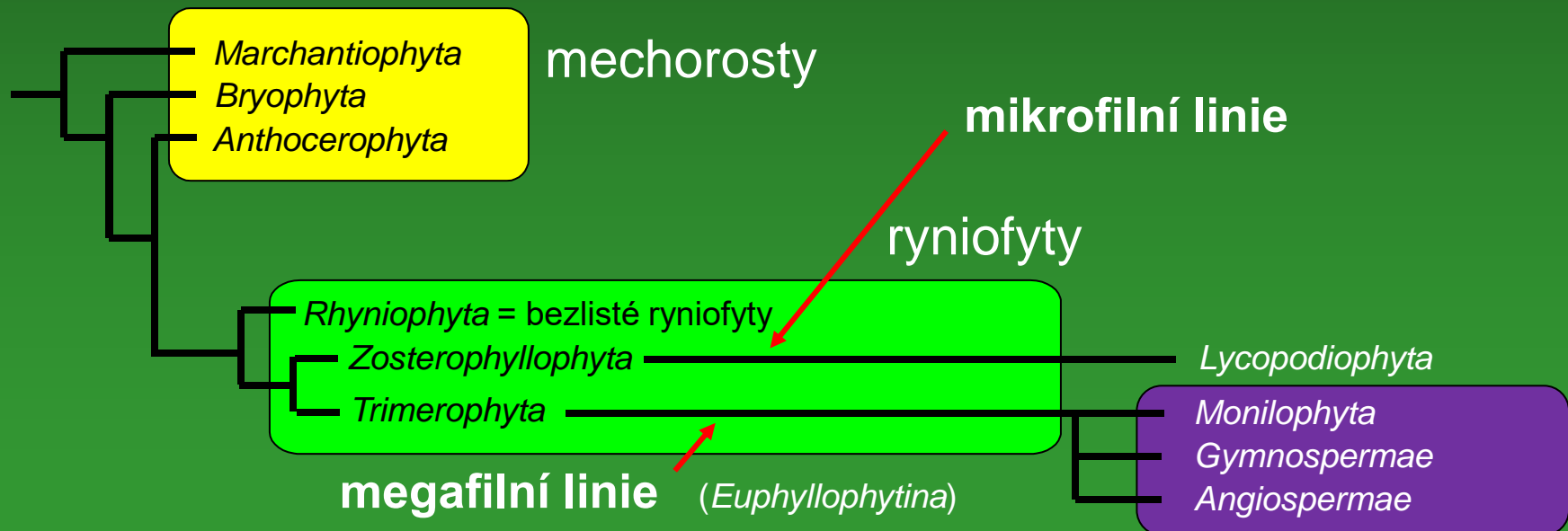
ryniofyty = vývojový stupeň (parafyletická skupina).

Po odštěpení mechorostů

se odštěpily primitivní bezlisté ryniofyty

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

mikrofylní
megafylní



Rhyniophyta

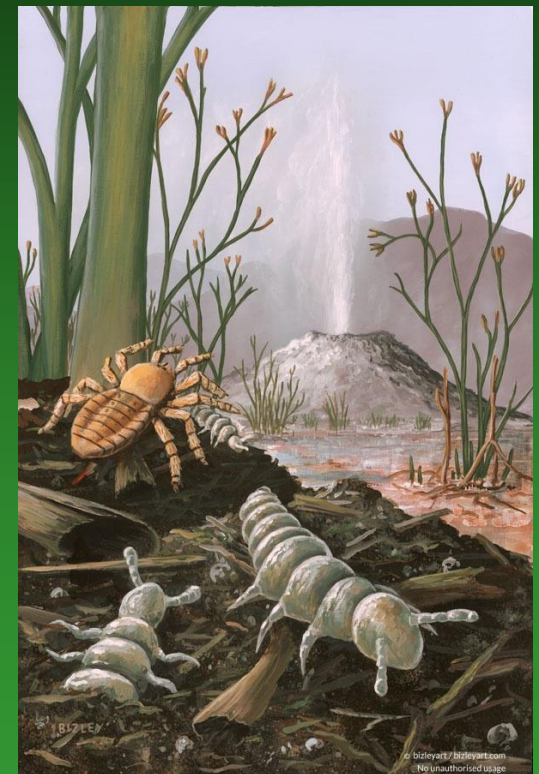
Drobnější (2–20 cm) bezlisté a bezkořenné výtrusné rostliny = jen větvené stonky

Ploché bahnité břehy řek nebo jezer

spodní silur	–	střední devon
432 My BP	–	390 My BP

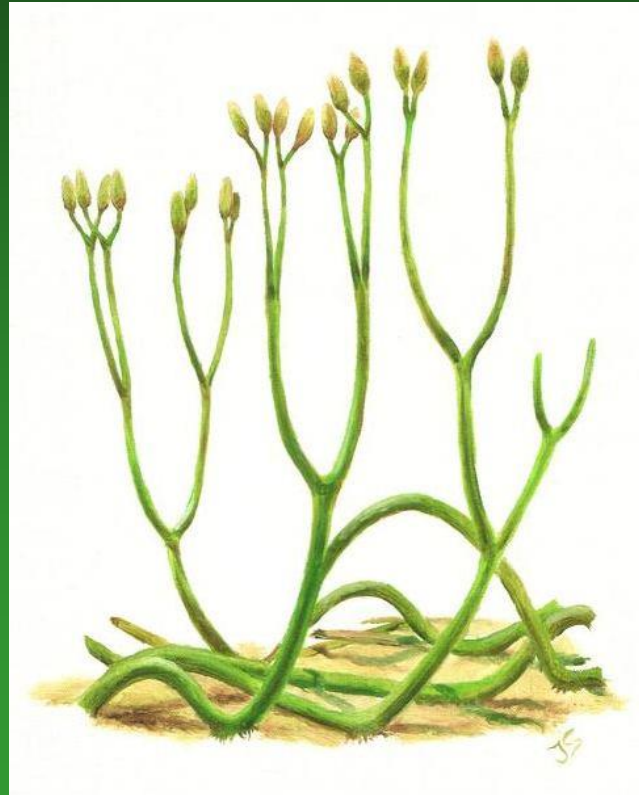
Evoluční inovace:

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



Sporofyt – telomy = stonky

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



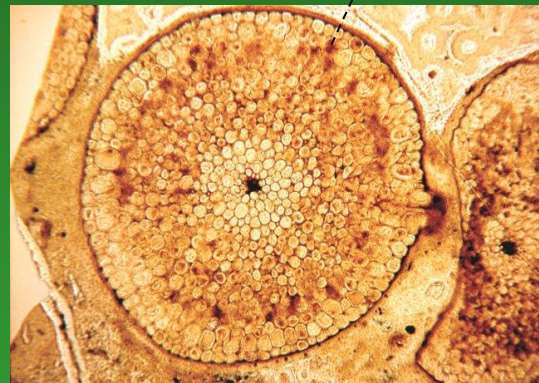
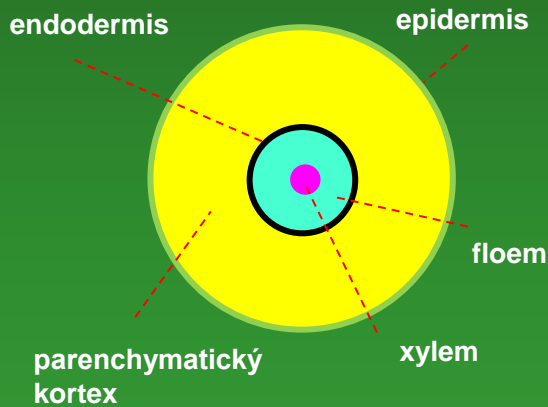
Vodivé elementy sporofytu – protostélé

= jeden koncentrický cévní svazek ve středu stonku

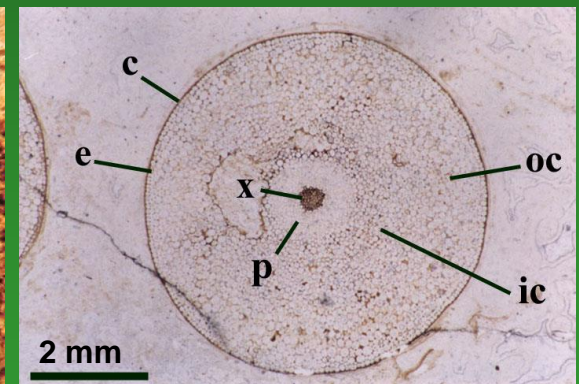
xylem (bez dřeně) – uprostřed svazku

floem – vně xylemu

Parenchym zpevnován jednotlivými
stereidami – parenchymatickými
buňkami se slabě ztlustlou stěnou



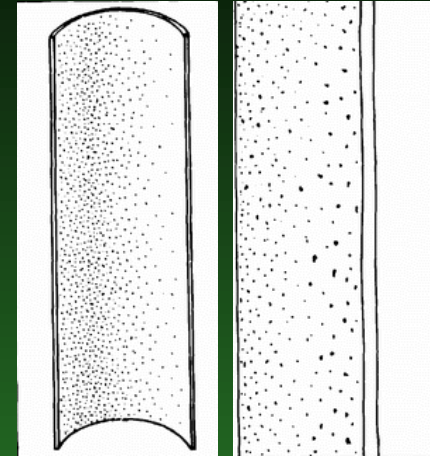
Rhynia gwynne-vaughanii



Aglaophyton major

V xylemu neztlustlé tracheidy

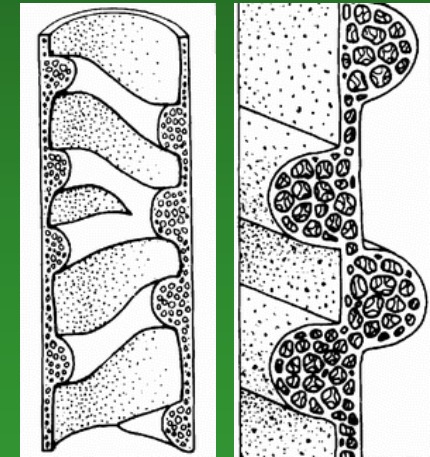
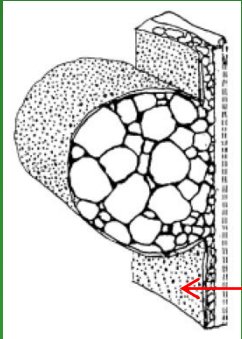
= hydroidy (jako u mechů)



nebo

Tracheidy S-typu

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



Protoxylem endarchní

Dříve tvořený – protoxylem – uvnitř

(= protoxylem endarchní)

Později tvořený – metaxylem – vně

(= vzniká centrifugálně)

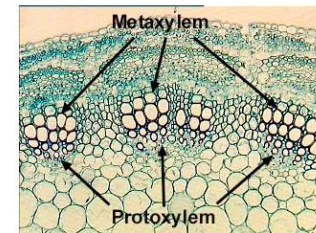
U rymiofyt cévní svazek
jediný => střed stonku je zároveň i střed
svazku => endarchní = centrarchní

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

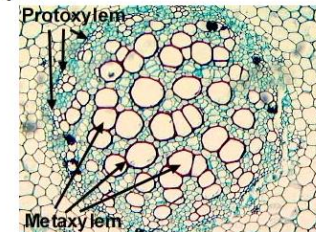
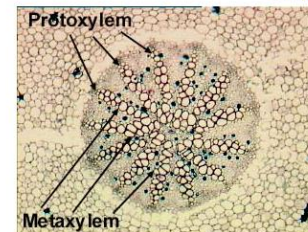
Xylem Development

by Andrew Wagner Spring
2000

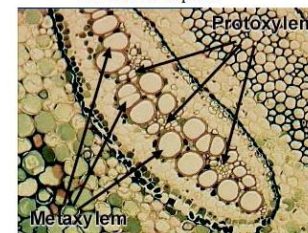
Endarch Development



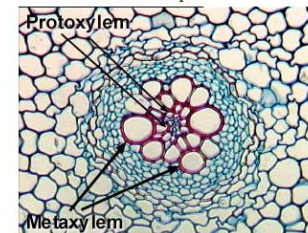
Exarch Development



Mesarch Development



Centrarch Development



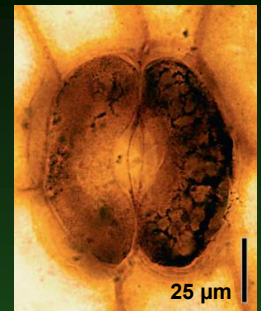
Epidermis sporofytů – průduchy a kutikula

Na povrchu telomů tenká kutikula

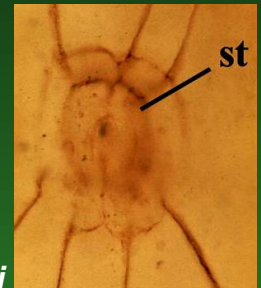
Průduchy až 180 μm dl. – současné rostliny 10–110 μm.

? důsledek vysokého atmosférického CO₂ v siluru a devonu

Aglaophyton major

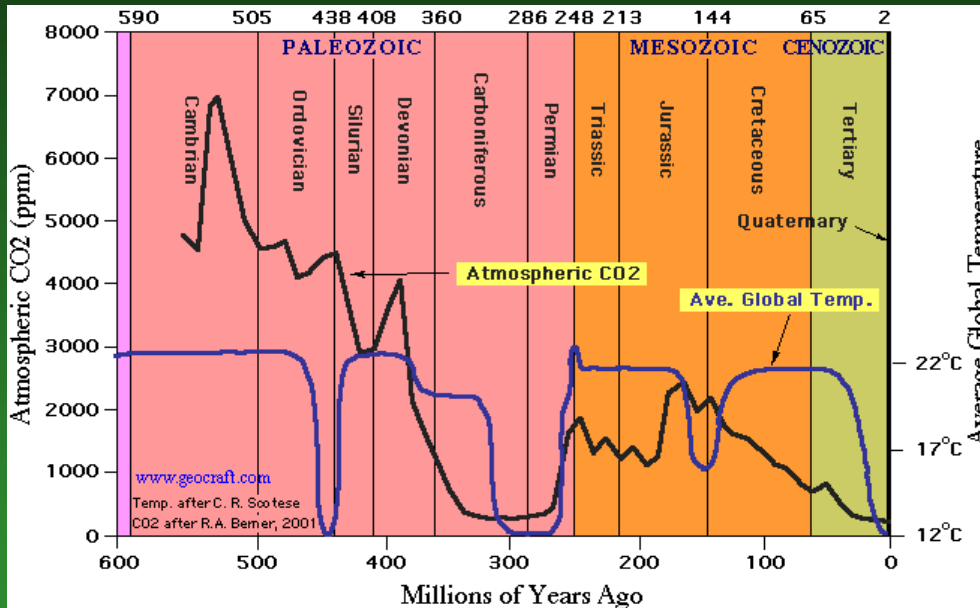
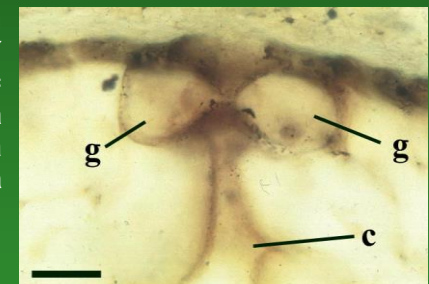


Horneophyton lignieri



Rhynia gwynne-vaughanii

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

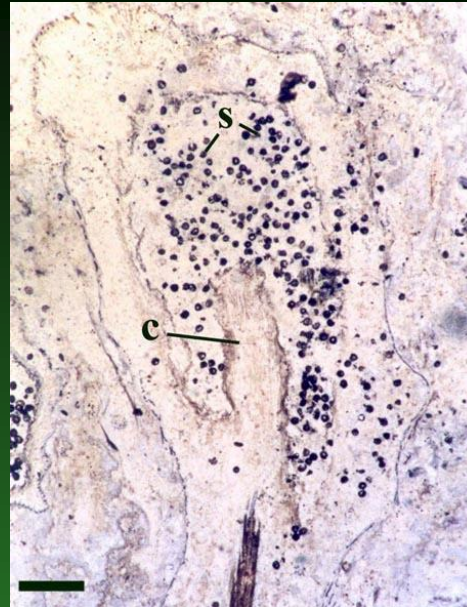


Vstřebávání CO₂ pomalejší než transpirace vody / velké průduchy hůře regulovatelné = hůře hospodaří s vodou – to v siluru a devonu nevadilo

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

Sporangia

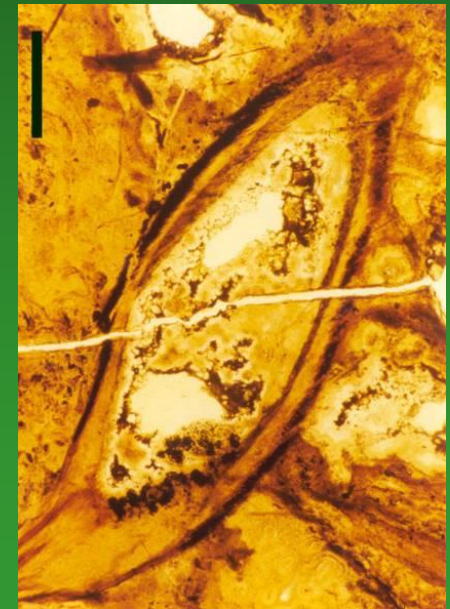
- stěna má více vrstev buněk (= sporangia eusporangiátní, = tlustostěnná)
- izosporická
- někdy uvnitř sloupek (columella)
- **ne**mají žádnou dehiscenci = ztenčeninu, otvírají se rozpadem stěny, vzácně terminálním otvorem



Horneophyton lignieri, c = columella



Nothia aphylla



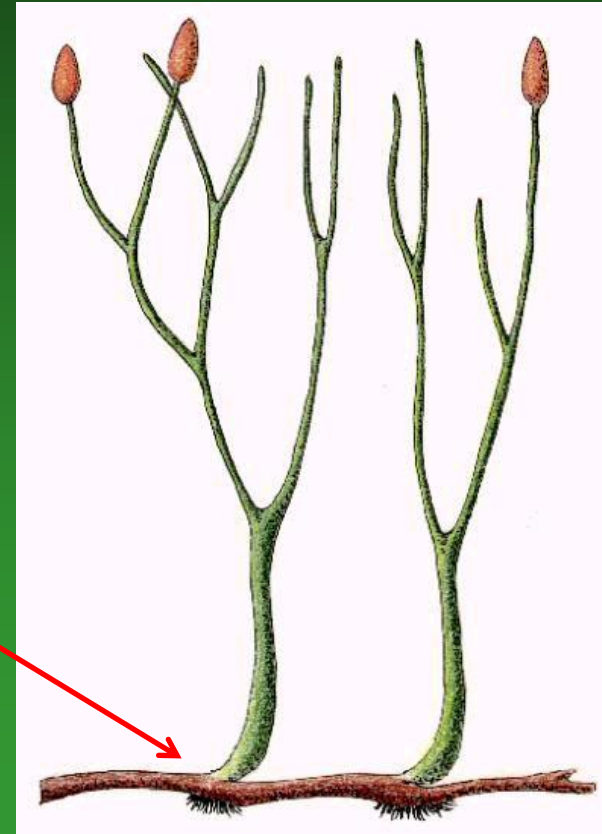
Aglaophyton major

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

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

Rhizomy = vodorovné (často podzemní) stonky

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



Endomykorrhiza

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

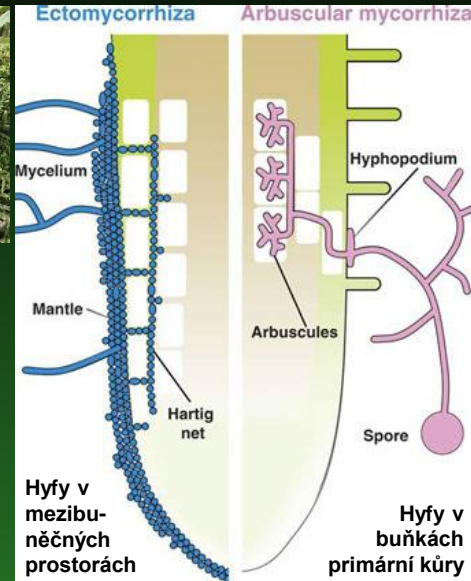
rostlina houbě – uhlíkaté látky
 houba rostlině – uvolňuje ze substrátu pro rostlinu nepřístupné anorganické živiny

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

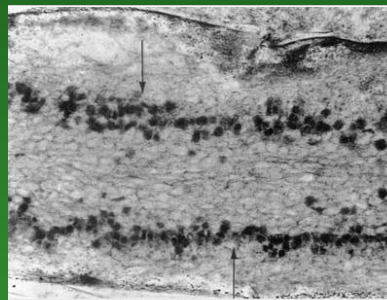
Basidiomycota



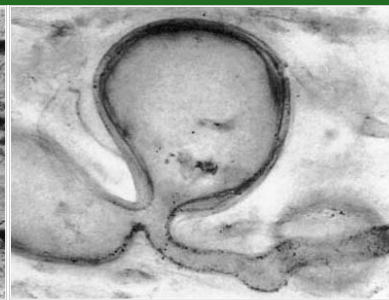
Glomeromycota



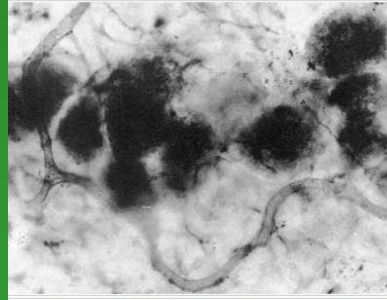
Zjištěna u *Rhynia*,
Aglaophyton,
Horneophyton – u všech, kde se zachovaly podzemní části. Výjimečně zjištěna i v gametofytech (*Lyonophyton rhyniensis*) tedy obdobně jako u hlevíků a játrovek



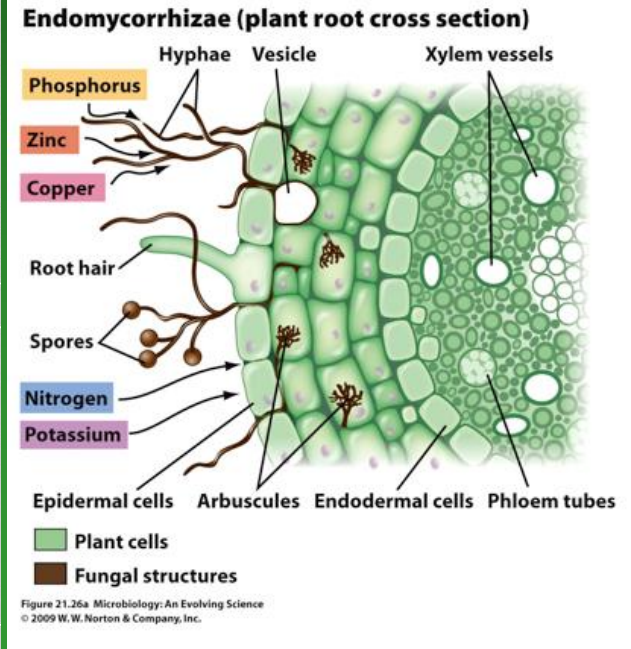
400 MY old fossil mycorrhiza-like association in *Aglaophyton major* rhizome (Taylor et al. 1995).



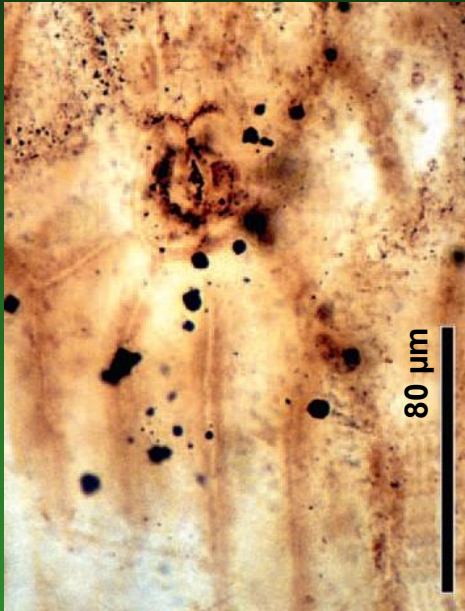
Vesicle-like structures in *Aglaophyton major* rhizome (Taylor et al. 1995).



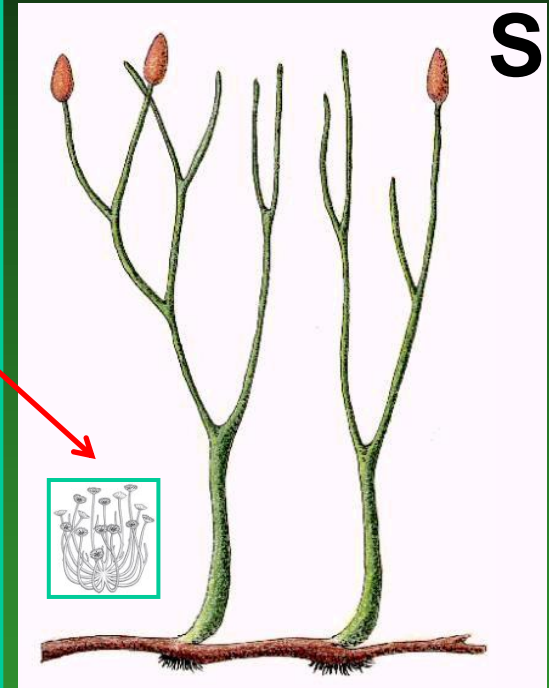
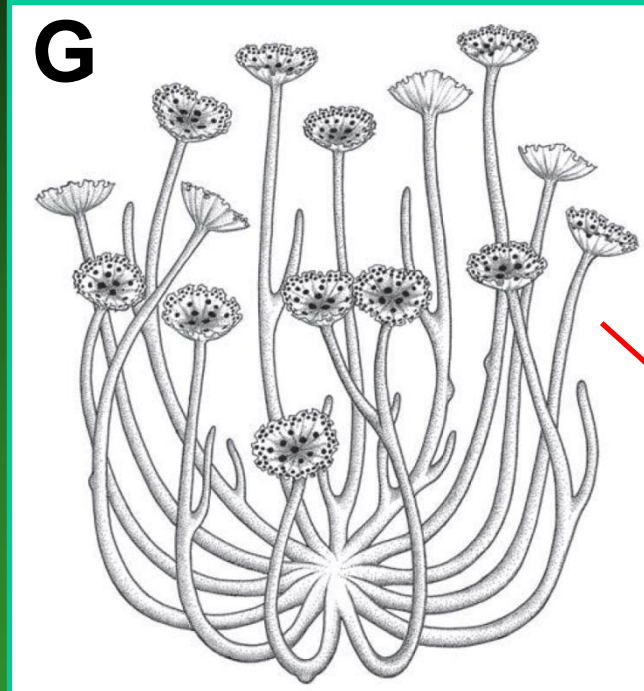
Arbuscule-like structures in *Aglaophyton major* major rhizome (Taylor et al. 1995).



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



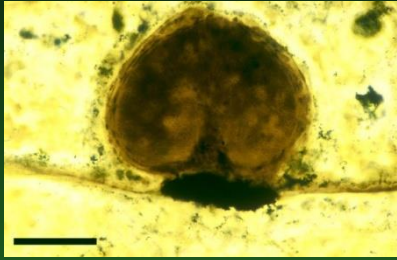
Průduch na gametofytu
Lyonophyton rhyniensis



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

Gametofyt – talířovitá receptakula častěji jednopohlavná

– gametofyty jednopohlavné i oboupohlavné



antheridium



antheridiofor

Lyonophyton rhyniensis ♂



archegonium



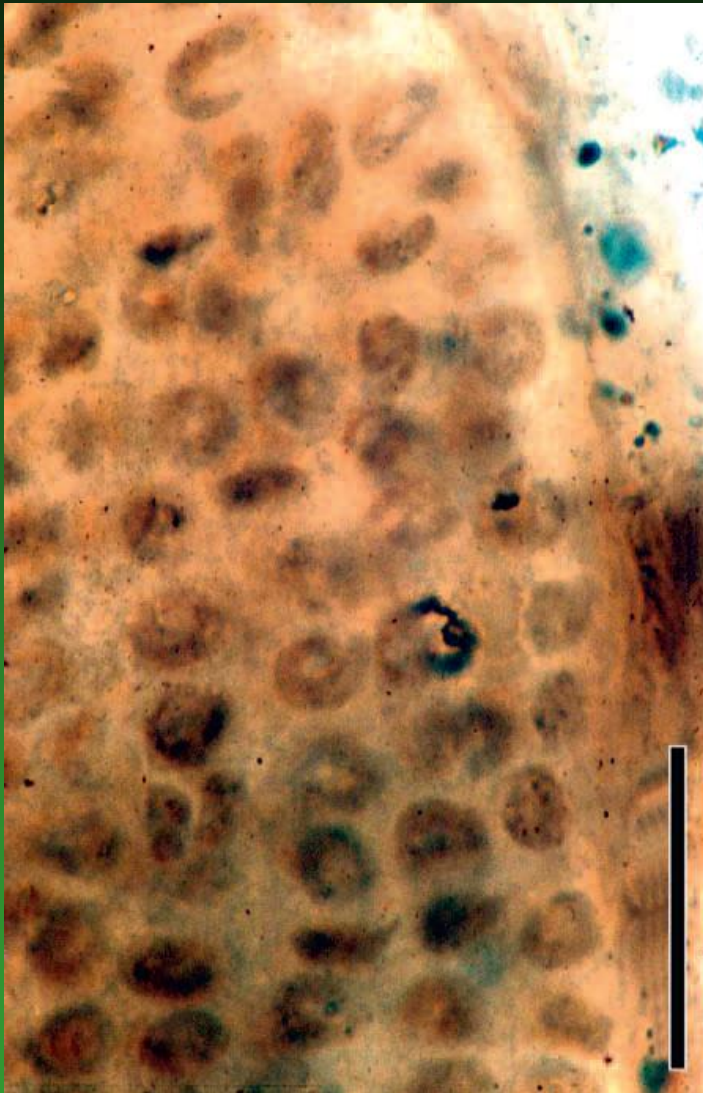
archegoniofor

Langiophyton mackiei ♀



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

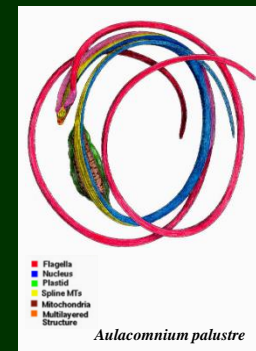
Spirálně stočené spermatozoidy v antheridiu *Lyonophyton rhyniensis*



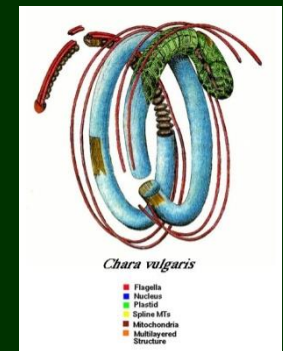
30
µm

bičičky zřejmě dva (?)

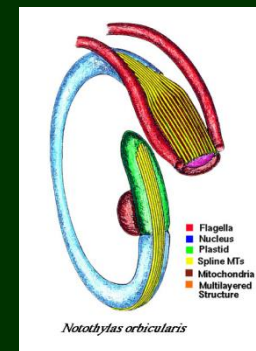
Spermatozoidy mechorostů a parožnatek



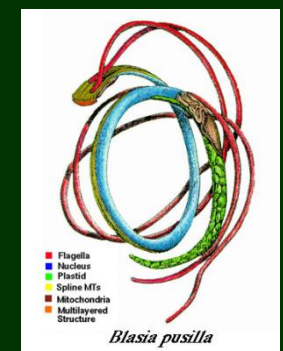
mechy



parožnatky



hlevíky



játrovky

Aglaophyton major

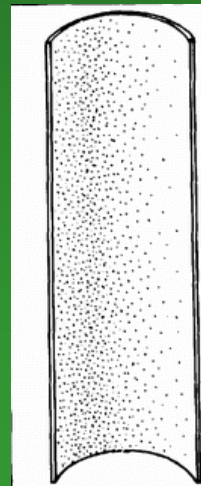
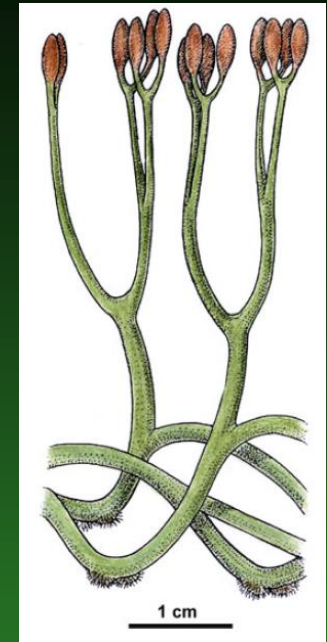
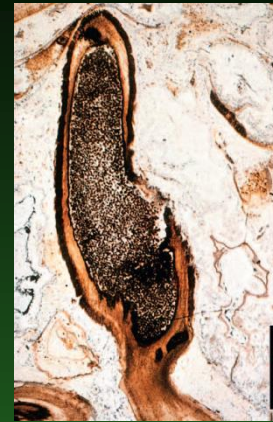
(dříve *Rhynia major*)

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

Sporangia – elipsoidní, 12x4 mm na všech koncích telomů

Nadzemní výběžky přichyceny k substrátu shluky jednobuněčných rhizoidů

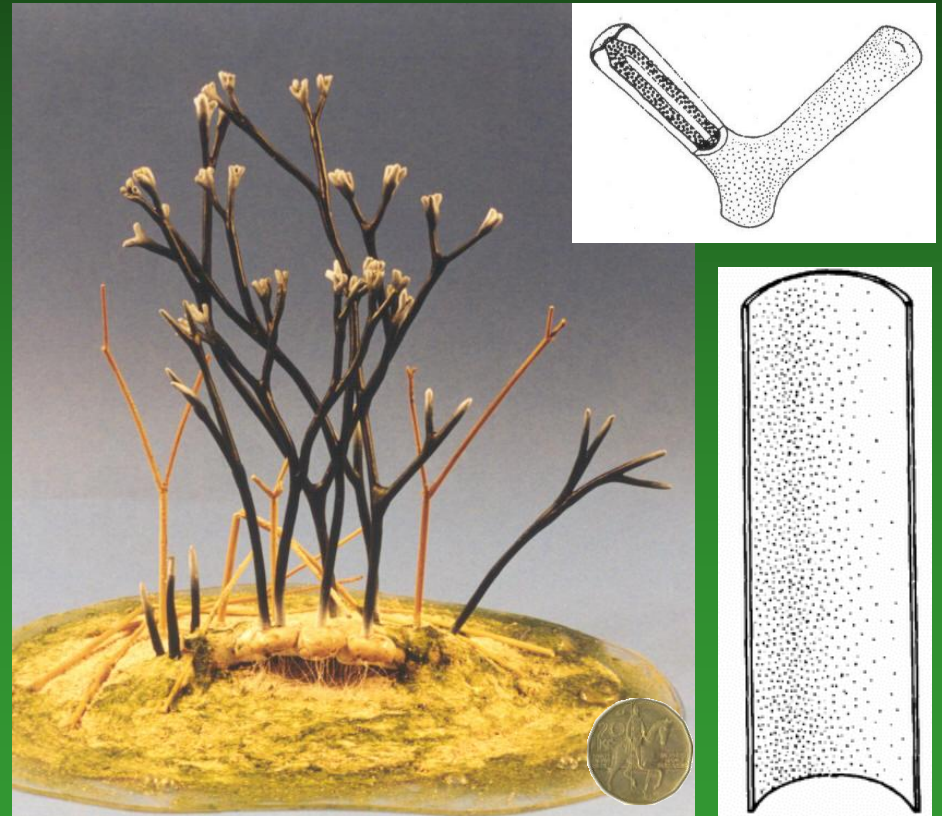
Tracheidy - bez ztluštěnin, jako hydroidy mechů



Horneophyton lignieri (dříve *Hornea*),
 devon, sporofyt s telomy do 20 cm vys. do 2 mm tl.
 Rhizom – hlíznatě uzlovitý, „hlízy“ na spodu s rhizoidy
 Tracheidy – bez ztlustěnin – jako hydroidy u mechů

Sporangia

– válcovitá 7,5 mm dl., vidličnatě
 větvená, se středním sloupkem –
 jako u mechů nebo hlevíků! –
 terminálním otvor – jako mechy!



Rhynia gwynne-vaughanii

Devonská, do 18 cm vys.

Telomy – 2–3 mm tlusté, větvené
dichotomicky i monopodiálně

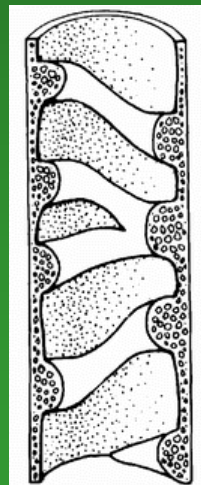
Sporangia – elipsoidní; 3,6 x 2,4 mm

Tracheidy – vyztužené

Emergence uprostřed s otvory –
? hydrotody nebo sekreční žlázy

? Vyprášená sporangia opadávala z
miskovité abscisové zóny jako opadávající
listy

? Boční větve se mohly
odlamovat a sloužit
k vegetativnímu rozmnožování

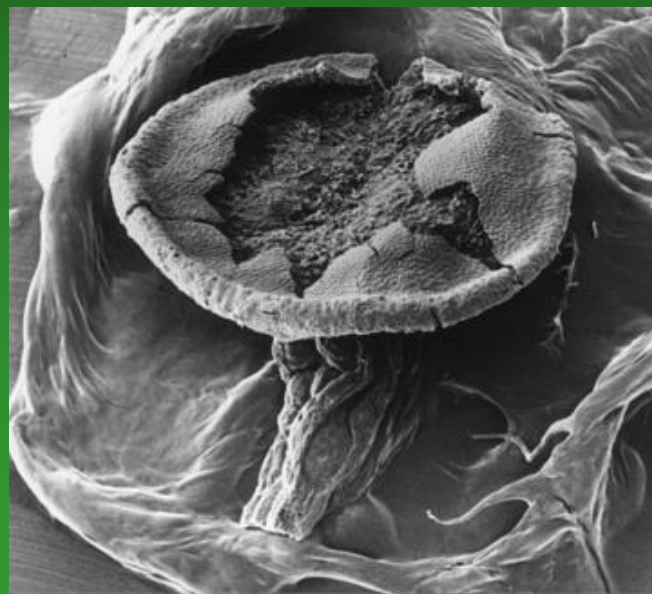


Cooksonia pertonii

drobné – do 2,5 cm vys., do 1 mm silné,
 Původně nejstarší makrofosílie vyšších rostlin
 střední/svrchní silur = **428 miliónů let**
 objevena 1934
 v Pertonském lomu
 ve Walesu, popsána 1937
 (nálezy od Rhyňie
 jsou mladší – 410-390 mya)



vizualizace



trumpetkovitá sporangia

3D-model

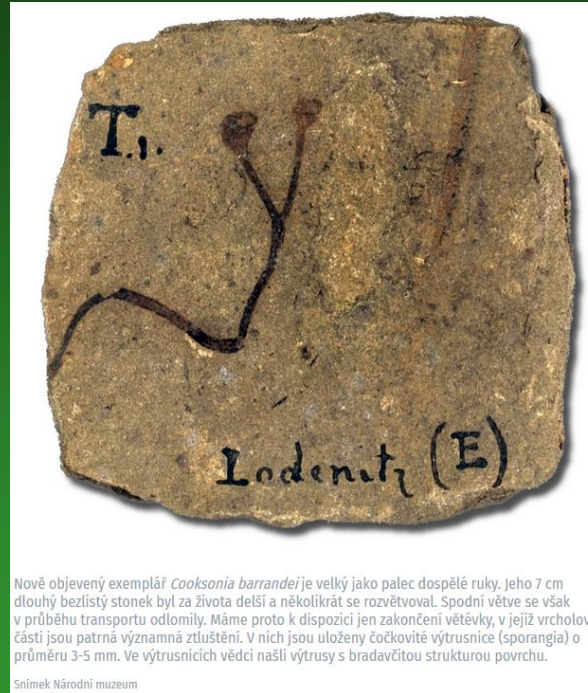


Isabel Cookson
 1893-1973
 australská paleo-
 botanička, podle níž
 je rod pojmenován

Cooksonia bohemica

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

vysoká až 7 cm;



nature
plants

LETTERS

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

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

2018

Milan Libertin¹, Jiří Kvaček²*, Jiří Bek², Viktor Žárský²* and Petr Štorch²

stáří spodní silur

432 mil. BP. = nejstarší makrofosílie vyšších rostlin

oddělení *Zosterophyllophyta* = mikrofylní ryniofyty

Spodnodevonští předchůdci plavuní

(parafyletické linie, z nichž nejpozději divergující jsou sesterské k plavuním)

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

- na telomech šupinovitě vychlípeniny pokožky (emergence) bez inervace (enafyly)



oddělení *Zosterophyllophyta*

Listy (mikrofyly) – bez žilky, s průduchy

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

Tracheidy – prstencovitě ztlustlé

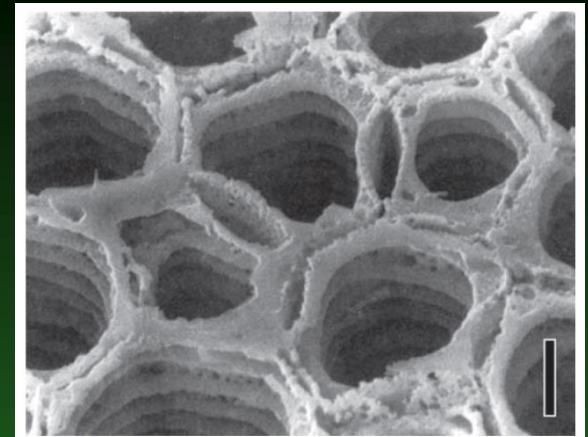
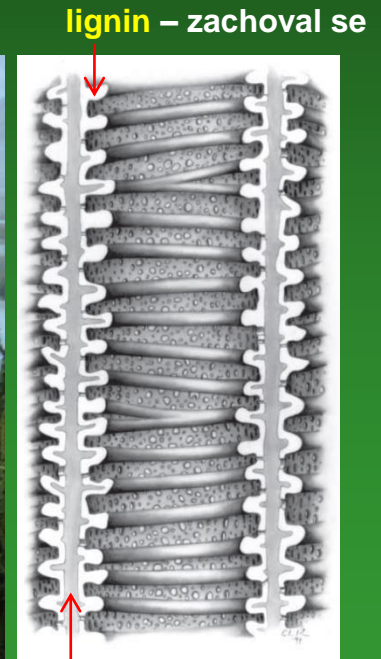


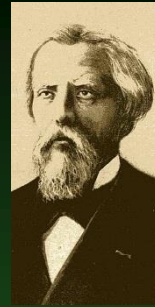
FIGURE 8.2 Oblique view of *Gosslingia breconensis* conducting elements (Devonian). Bar = 10 μ m. (From Edwards and Kenrick, 1988a.)



Asteroxylon mackei



celulóza – chybí (před fosilizací ji bakterie rozložily?)



Vodivé elementy sporofytu – aktinostélé

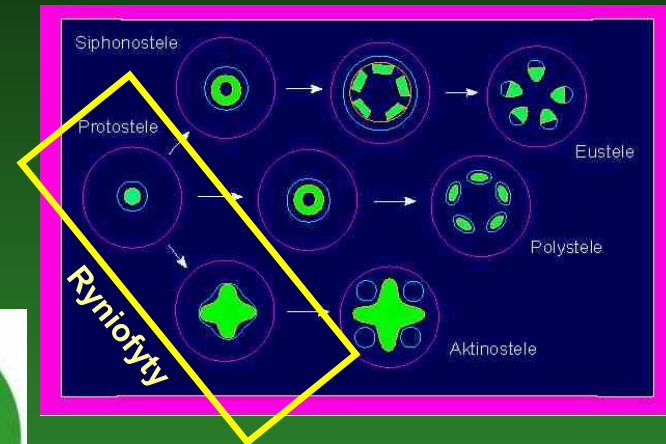
= jeden cévní svazek v tenkém stonku

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

floem – mezi paprsky xylemu

Stelární teorie (1870)

- naznačuje evoluci vodivých
svazků z ryniofytního protostélé



xylem

floem

**hypodermální
sterom =
„sklerenchym“**

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

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



Příčný řez aktinostelickým telomem rodu *Asteroxylon*

Diferenciace primárního xylemu ve sporofytu – exarchní

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

mladší – metaxylem – uvnitř

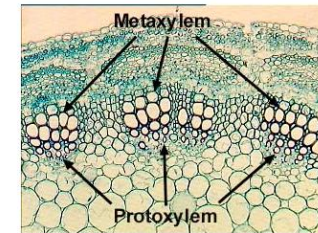
Exarchní vodivá pletiva jsou
(kromě odd. *Zosterophyllophyta*)
také ve stoncích plavuní + kořeny všech
rostlin

Ostatní rostliny včetně bezlistých rynniofytů
mají ve stoncích xylem endarchní

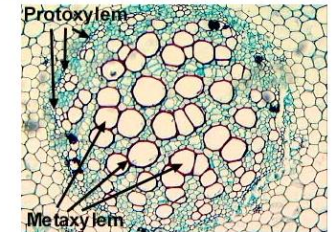
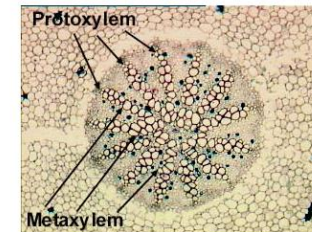
Xylem Development

by Andrew Wagner Spring
2000

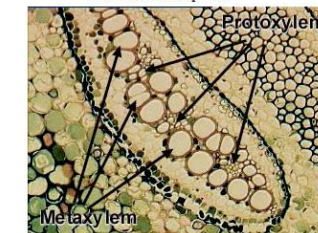
Endarch Development



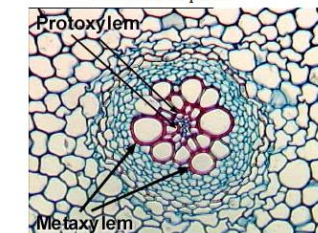
Exarch Development



Mesarch Development



Centrach Development

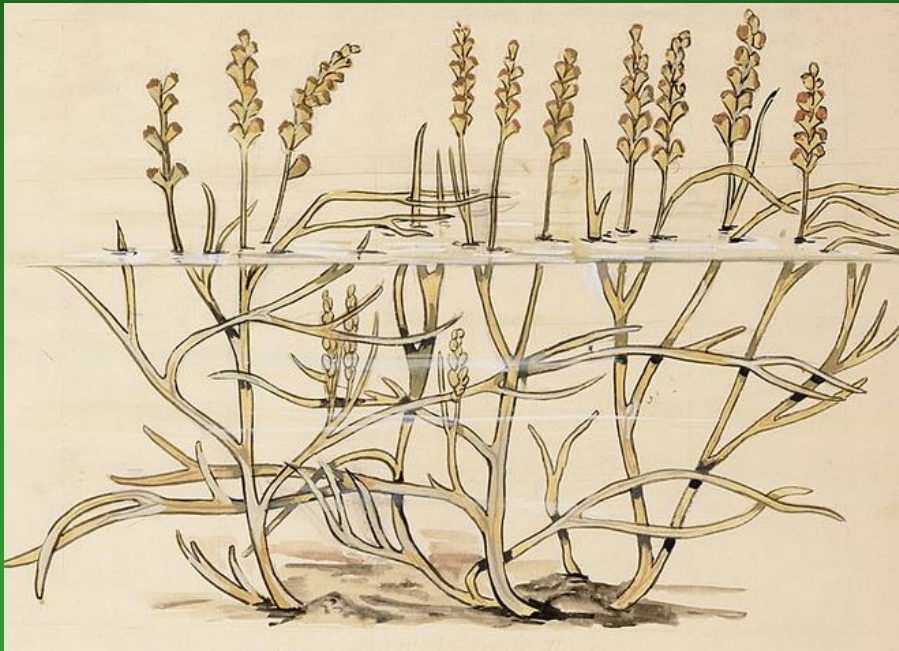


Zosterophyllum rhenanum

Vodní, do 0,5 m vys,

Oddenky v bahně (? kořeny)

Ledvinitá sporangia v terminálních klasech na koncích plodných větví nad hladinou



Telomy zčásti hladké, zčásti pokryté bradavčitými výchlípeninami (enafly)

Zosterophyllum rhenanum

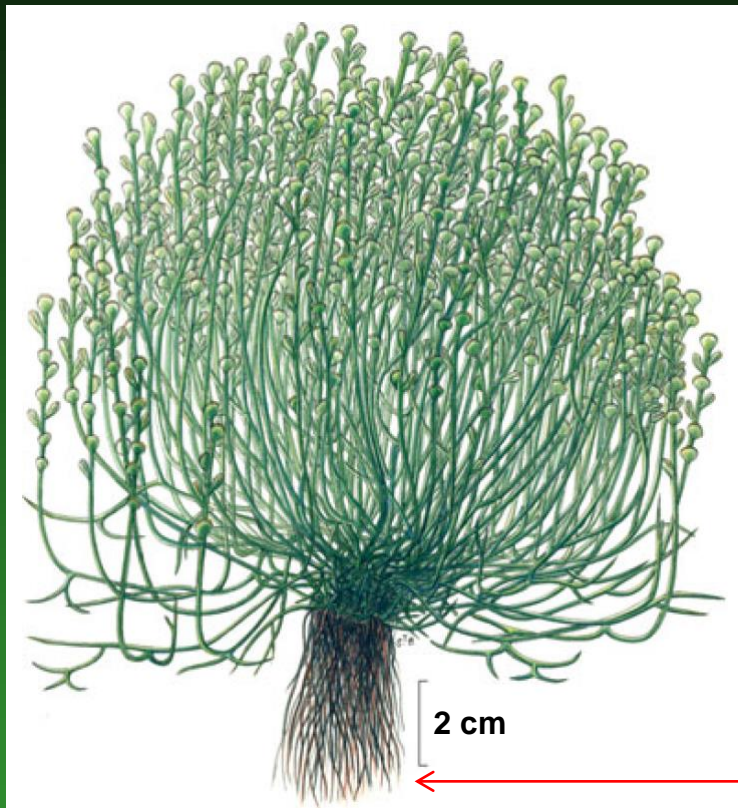
Gametofyt hermafroditní,
Receptákula oboupohlavná



Popsán jako *Sciadophyton steinmannii*



Zosterophyllum shengfengense – první rostlina s kořeny



413 mya
(spodní devon)



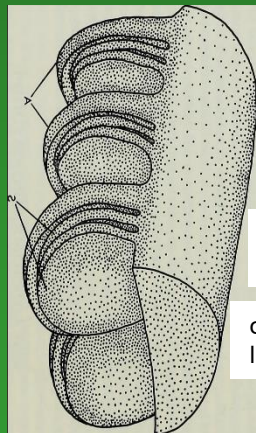
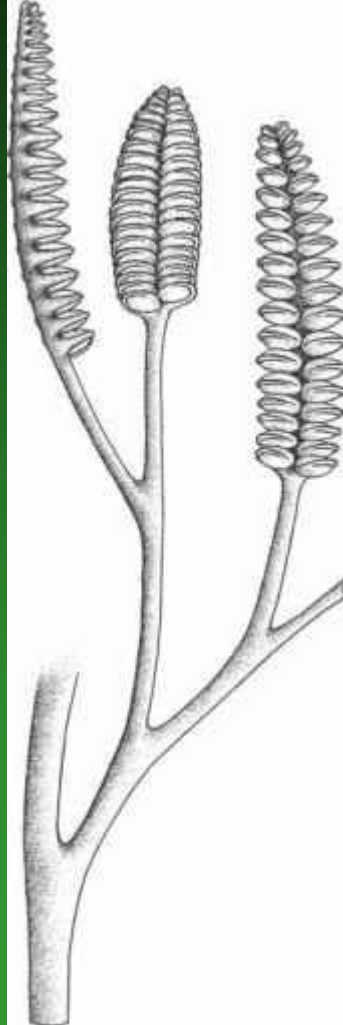
Hao S, Xue J, Guo D, Wang D. 2010. Earliest rooting system and root : shoot ratio from a new *Zosterophyllum* plant. *New Phytol.* 185: 217-225.

Dokud byly terestrické rostliny malé, obešly se bez kořenů.

Evoluce kořenů = důsledek zvětšování velikosti rostlin při kompetici o světlo

Barinophyton citrulliforme

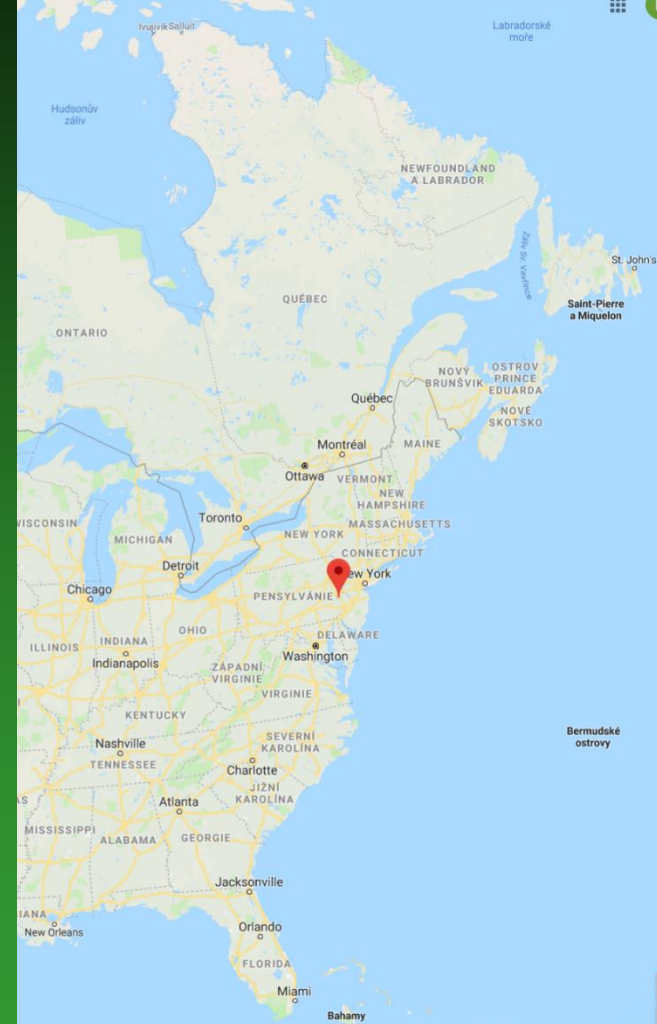
Dvouřadé výtrusnicové klasy (sporangia přisedlá na větveni = stopky zkrácené)



ledvinité sporangium

oválný podpůrný list

Lokalita Red Hill v Pensylvánii



Asteroxylon mackei

Suchozemský až 50 cm vys.,

Stonek – do 2 mm tlustý, monopodiálně větvený

Vedlejší větve vidličnatě větvené

Gametofyt není znám

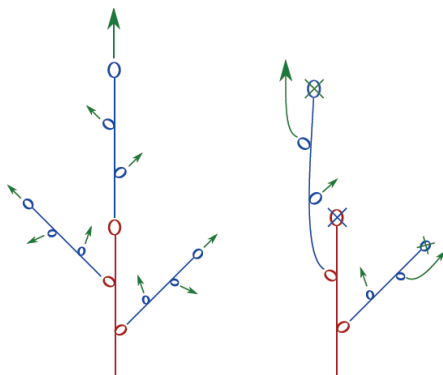
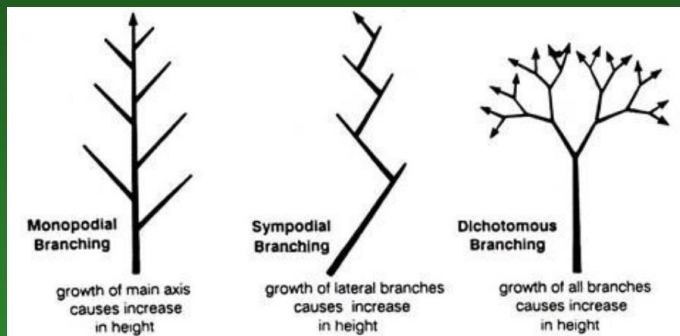


Figure 7.5: Monopodial (left) and sympodial branching. First, second and third years of growth are red, blue and green, respectively.

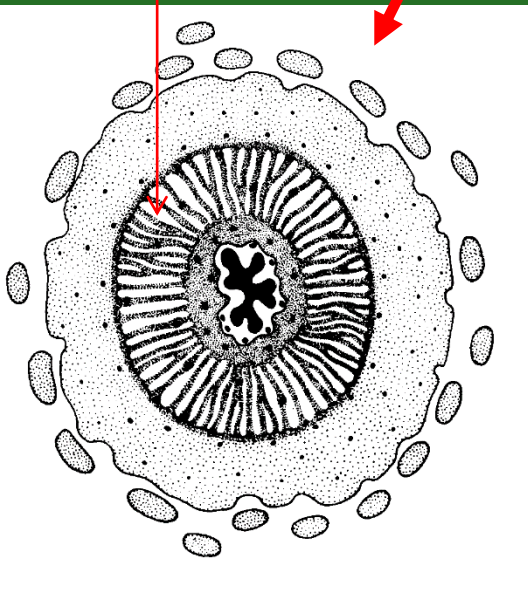


Asteroxylon mackei

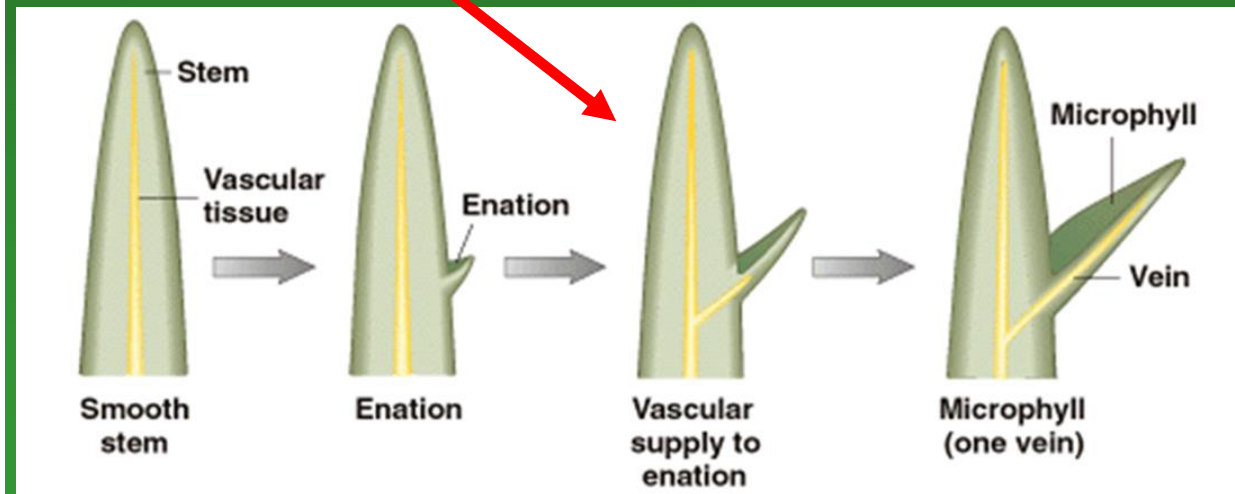
„Listy“ bezcévné = až 5 mm dl. – s průduchy

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

aerenchymatické
dutiny pod
endodermis



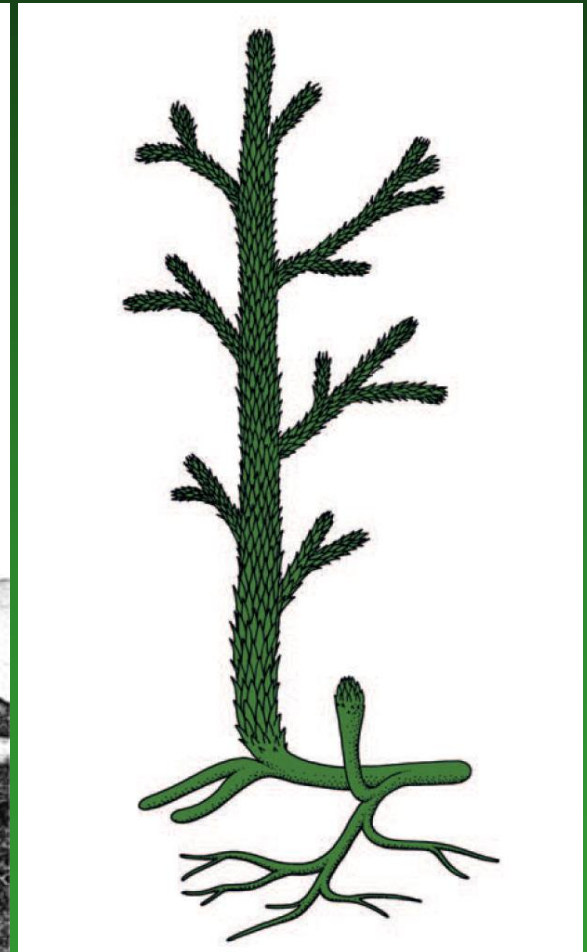
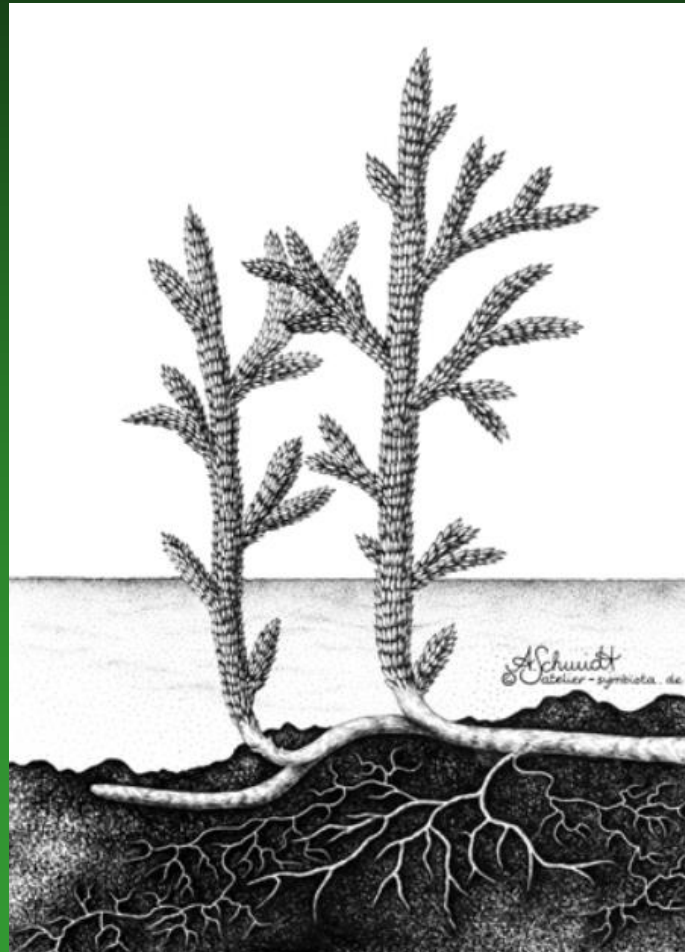
Hypotetická evoluce
mikrofylního listu



Asteroxylon mackei

Oddenek s protostélé

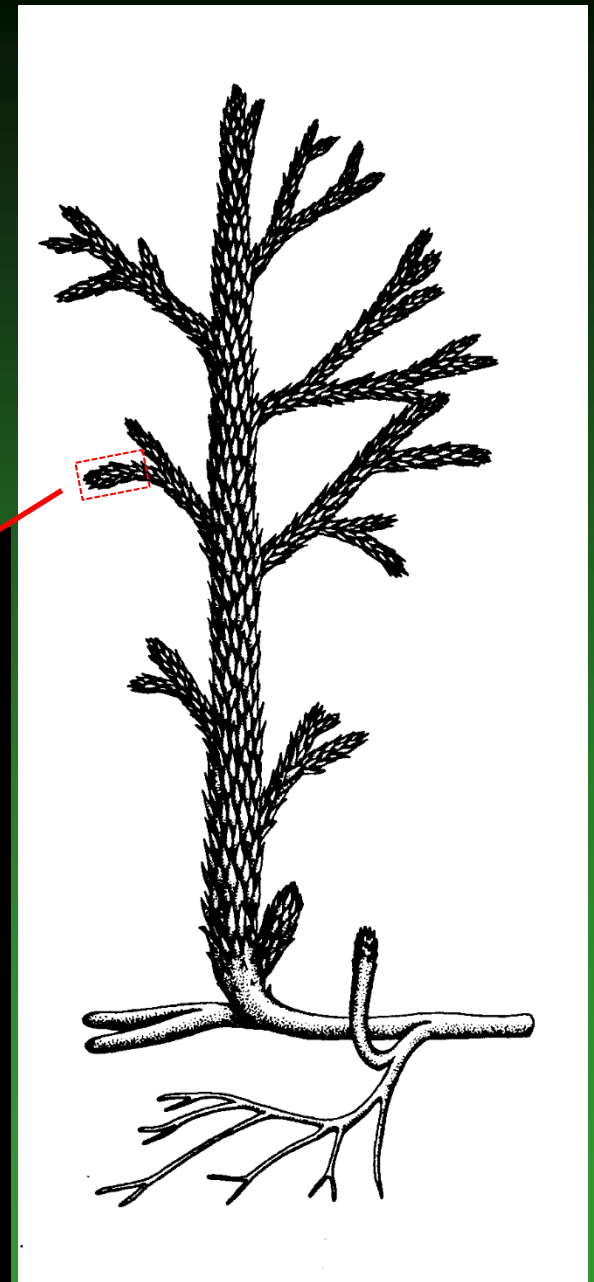
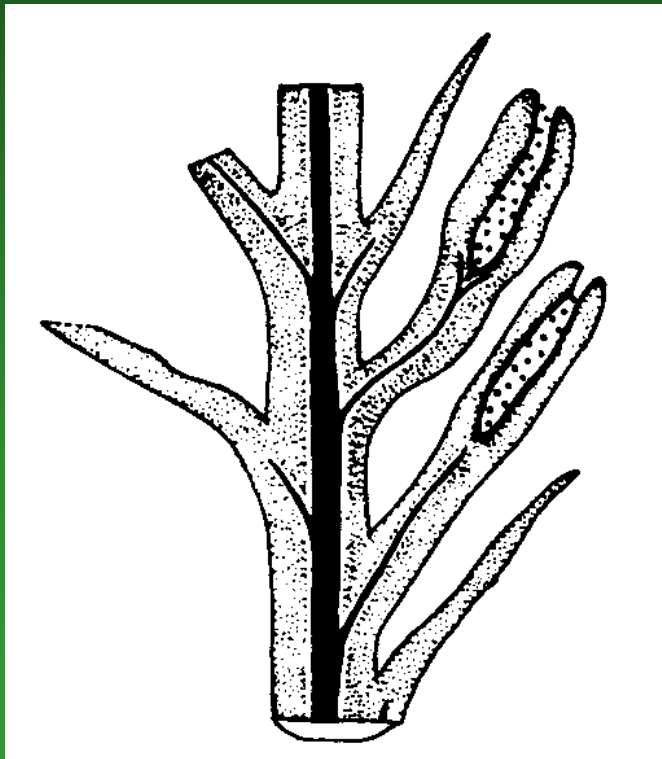
Vidličnatě větvené „kořeny“ (přechody mezi kořeny a oddenky) – adventivně z oddenku



Asteroxylon mackei

Sporangia ledvinitá – až 7 mm dl.

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



Evoluce samostatného sporofytu

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

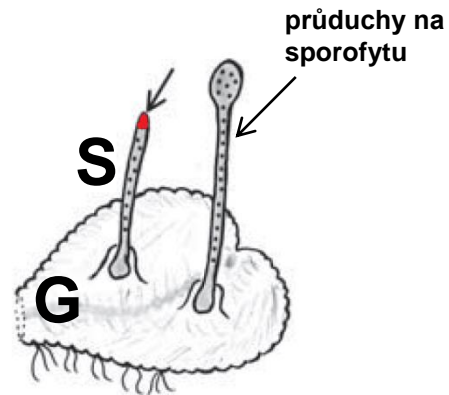
Annals of Botany **109**: 851–871, 2012
doi:10.1093/aob/mcs017, available online at www.aob.oxfordjournals.org

ANNALS OF
BOTANY
Founded 1887

REVIEW

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

Roberto Ligrone^{1,*}, Jeffrey G. Duckett² and Karen S. Renzaglia³



Závislý sporofyt mechorostů

bez apikálního meristému, determinovaný růst

Evoluce samostatného sporofytu

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

2. apikální meristém

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

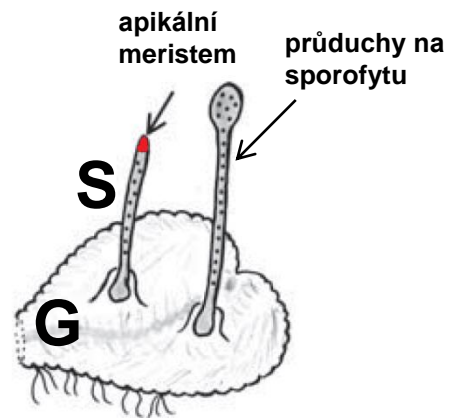
doi:10.1093/aob/mcs017, available online at www.aob.oxfordjournals.org

ANNALS OF
BOTANY
Founded 1887

REVIEW

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

Roberto Ligrone^{1,*}, Jeffrey G. Duckett² and Karen S. Renzaglia³



Závislý sporofyt mechorostů

bez apikálního meristému, determinovaný růst

Evoluce samostatného sporofytu

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

ANNALS OF
BOTANY
Founded 1887

REVIEW

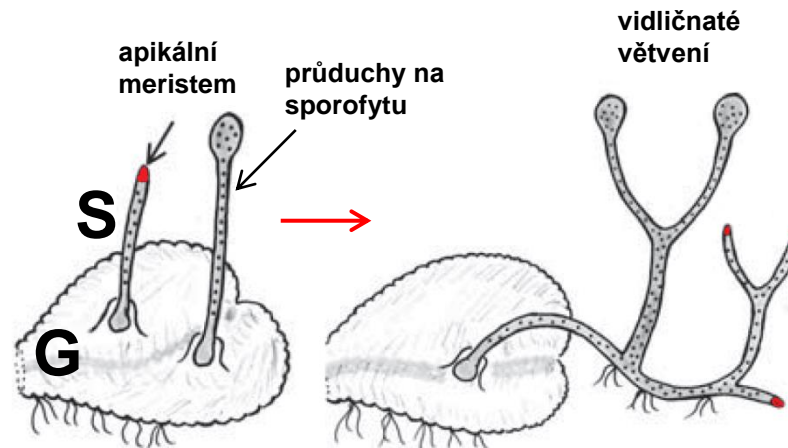
Major transitions in the evolution of early land plants: a bryological perspective

Roberto Ligrone^{1,*}, Jeffrey G. Duckett² and Karen S. Renzaglia³

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

2. apikální meristém

3. vidličnaté větvení



Závislý sporofyt mechorostů

bez apikálního meristému, determinovaný růst

Evoluce samostatného sporofytu

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

ANNALS OF
BOTANY
Founded 1887

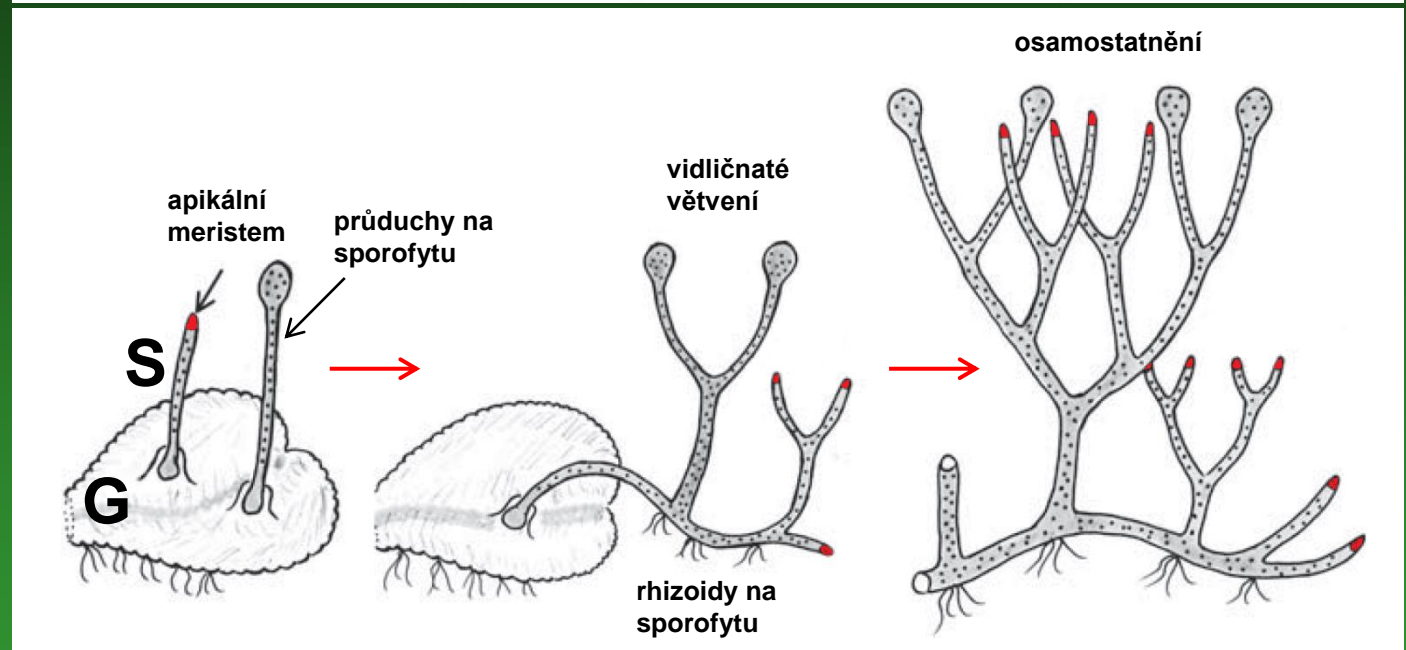
REVIEW

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

Roberto Ligrone^{1,*}, Jeffrey G. Duckett² and Karen S. Renzaglia³

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

2. apikální meristém
3. vidličnaté větvení
4. rhizoidy na sporofytu



Závislý sporofyt mechorostů
bez apikálního meristému, determinovaný růst



Nezávislý sporofyt ryniofyt
apikální meristém, nedeterminovaný růst

Evoluce samostatného sporofytu

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

2. apikální meristém
3. vidličnaté větvení
4. rhizoidy na sporofytu

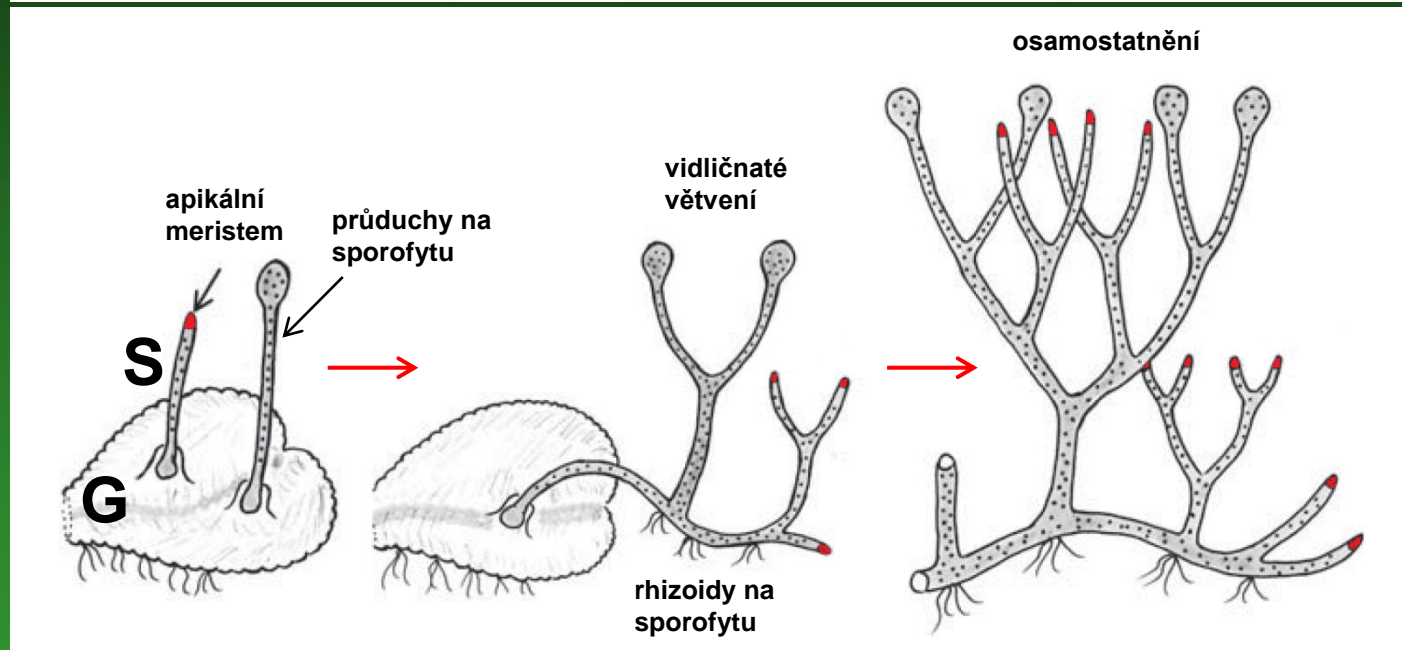
Annals of Botany **109**: 851–871, 2012
doi:10.1093/aob/mcs017, available online at www.aob.oxfordjournals.org

ANNALS OF
BOTANY
Founded 1887

REVIEW

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

Roberto Ligrone^{1,*}, Jeffrey G. Duckett² and Karen S. Renzaglia³



Závislý sporofyt mechorostů
bez apikálního meristému, determinovaný růst



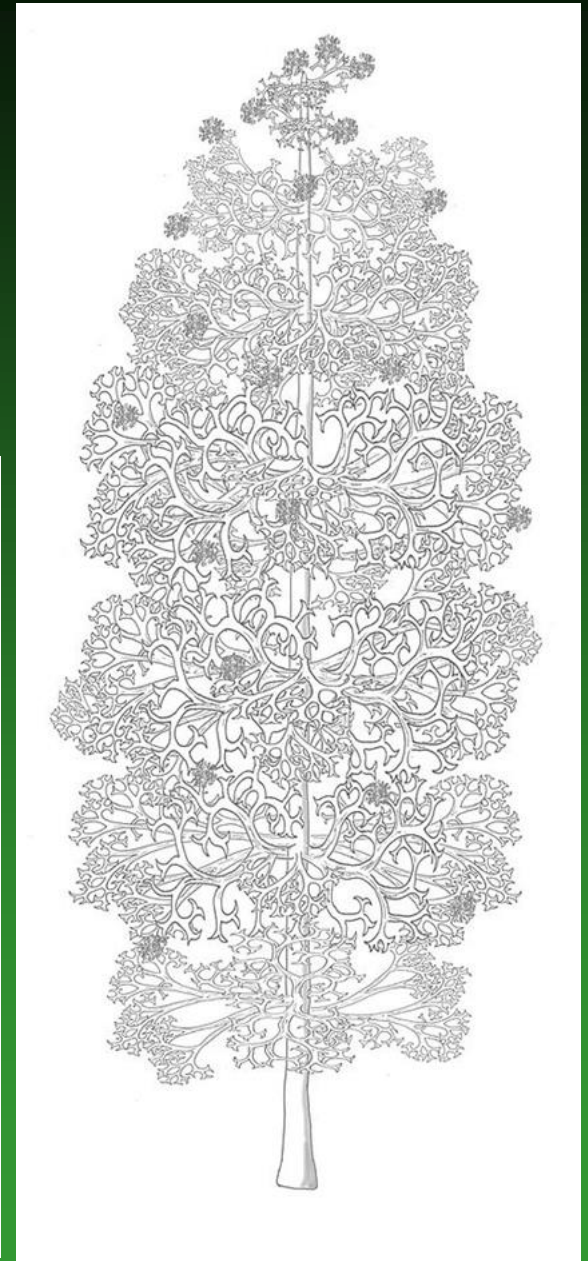
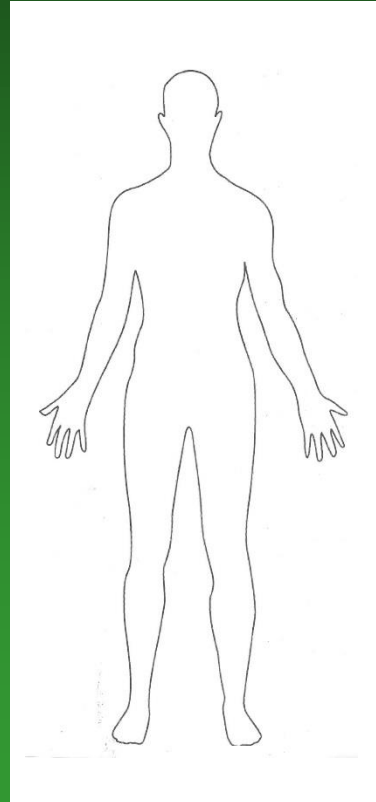
Nezávislý sporofyt rynniofyt
apikální meristém, nedeterminovaný růst

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

oddělení *Trimerophyta* = mikrofylní rymiofyty

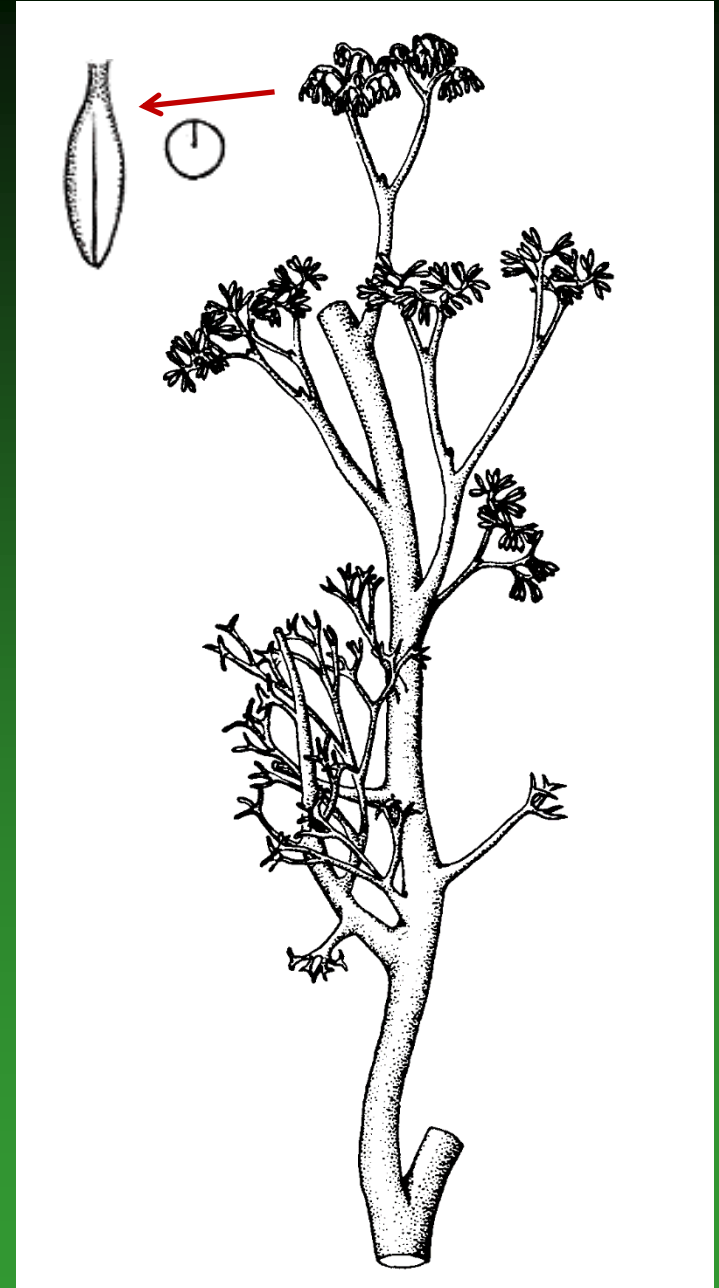
Spodnodevonští ancestoři (předchůdci)
megafylních rostlin – kapradin a semenných
rostlin.

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



oddělení *Trimerophyta*

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

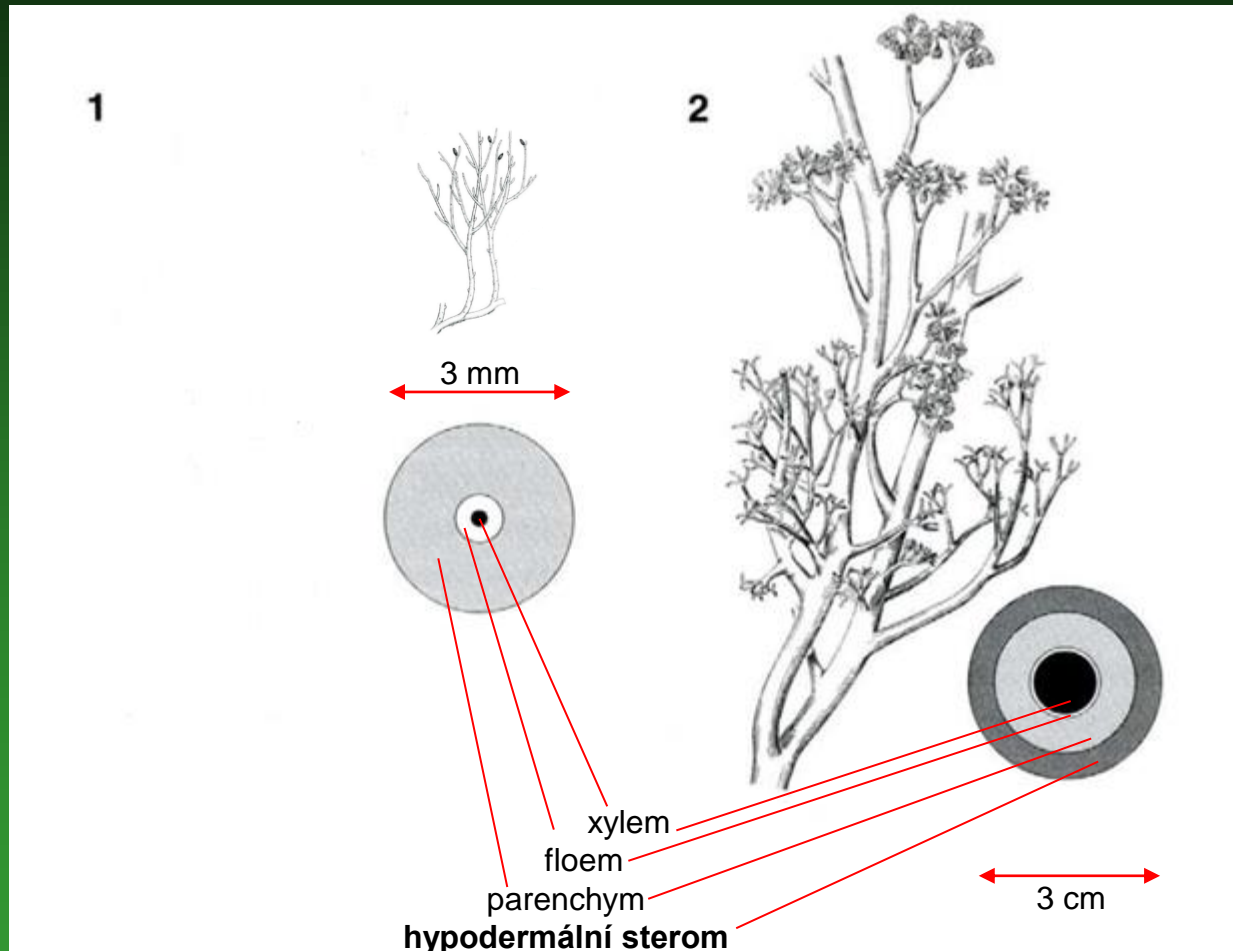


oddělení *Trimerophyta*

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



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



Srovnání anatomie stonku primitivních rymiofyt a trimerofyt

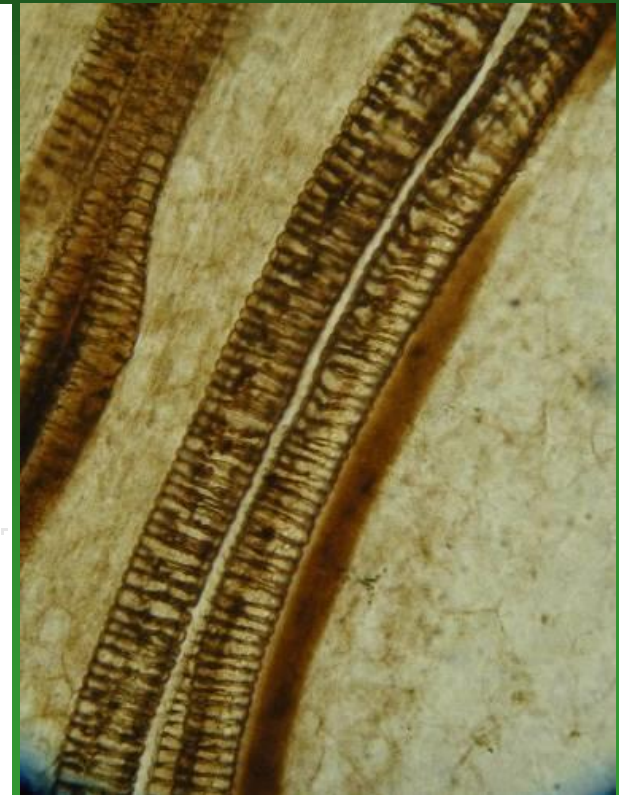
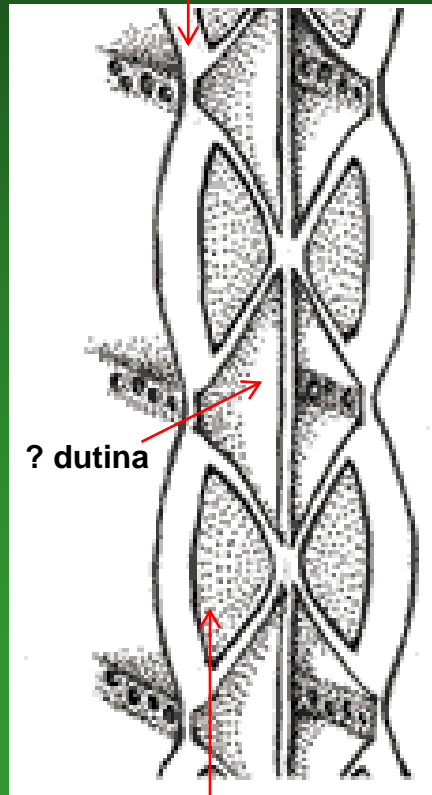
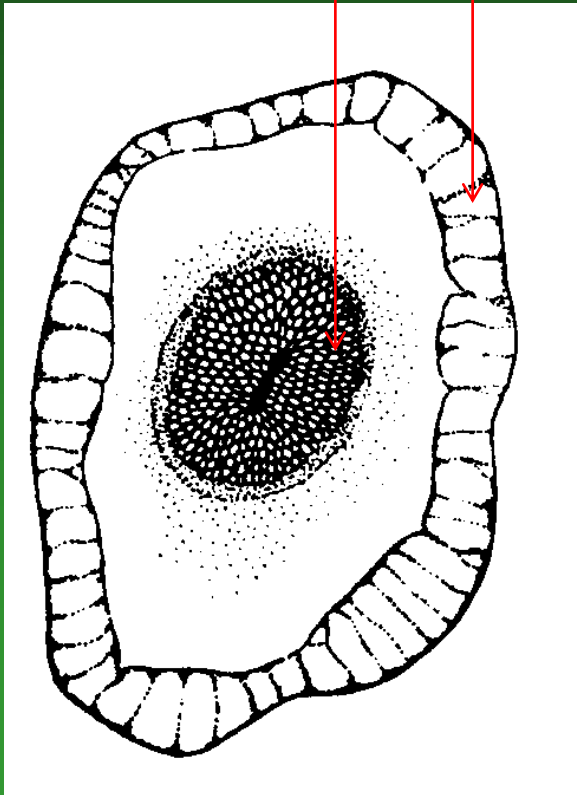
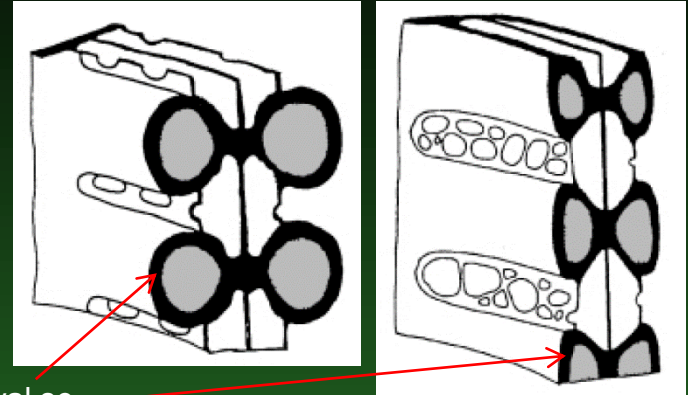
oddělení *Trimerophyta*

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

střední válec - **protostélé**

aerenchymatické dutiny pod endodermis

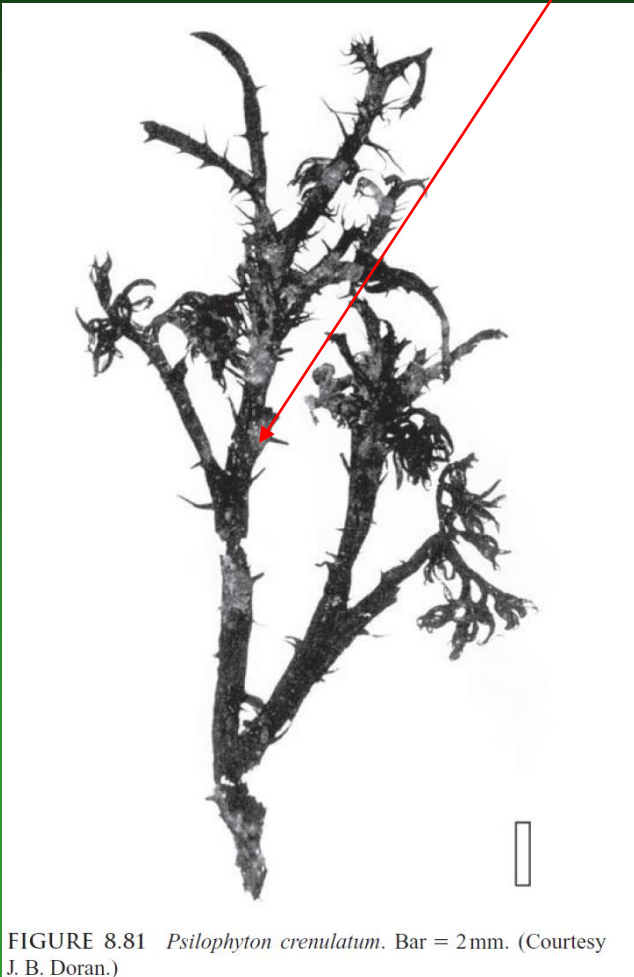
lignin – zachoval se



celulóza – chybí (před fosilizací ji bakterie rozložily?)

oddělení *Trimerophyta*

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



hojivá funkce felogenu u současných sukulentních pryšců

oddělení *Trimerophyta*

zahnuté trnovité výrůstky – na stonku

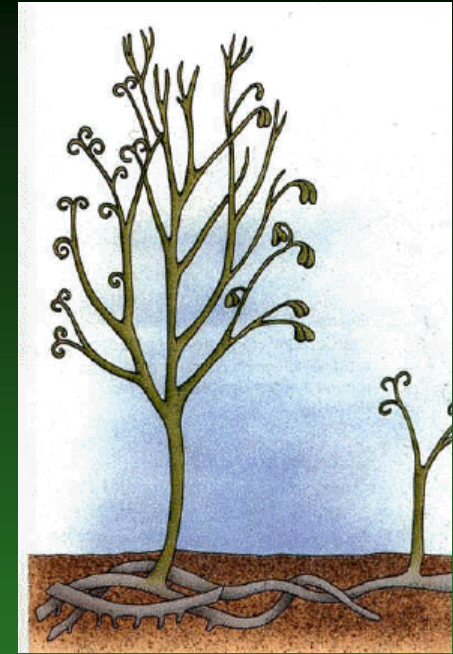
? ochrana proti herbivorům



oddělení *Trimerophyta*

strukturní přechody mezi oddenkem a kořenem na oddenku

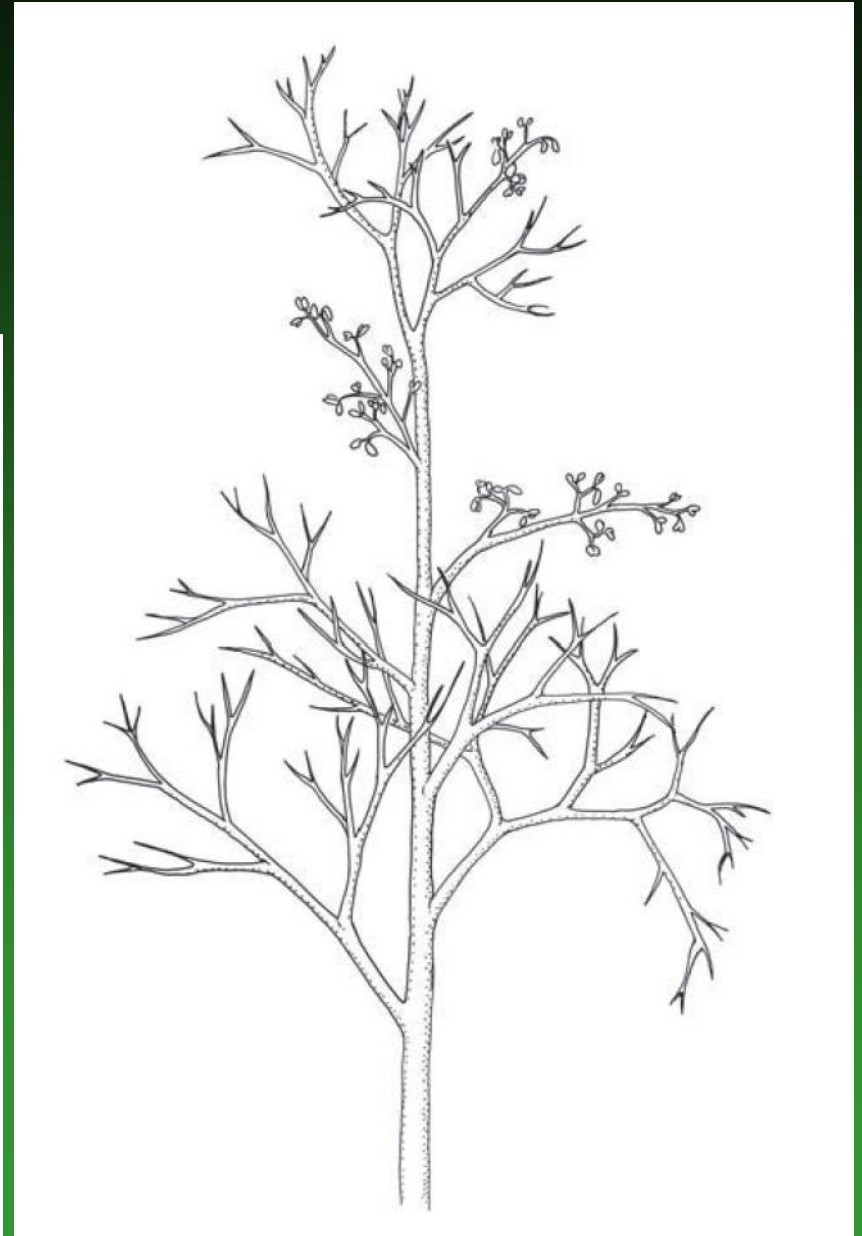
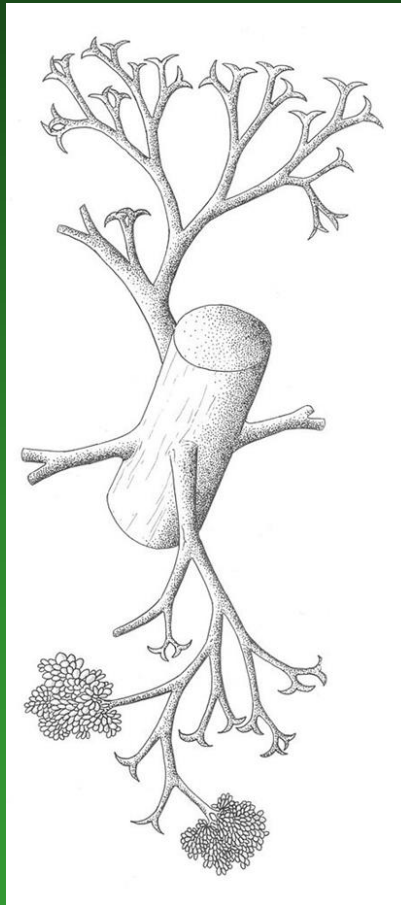
- pozitivně geotropicky orientované
- vidličnatě větvené



oddělení *Trimerophyta*

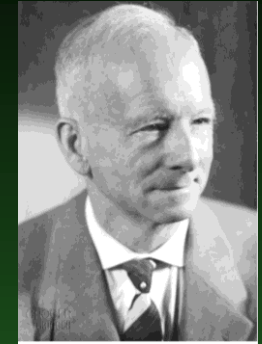
hlavní stonek - silnější než boční větve

boční větve někdy ve spirále, mají
determinovaný růst



Zimmermannova telomová teorie:

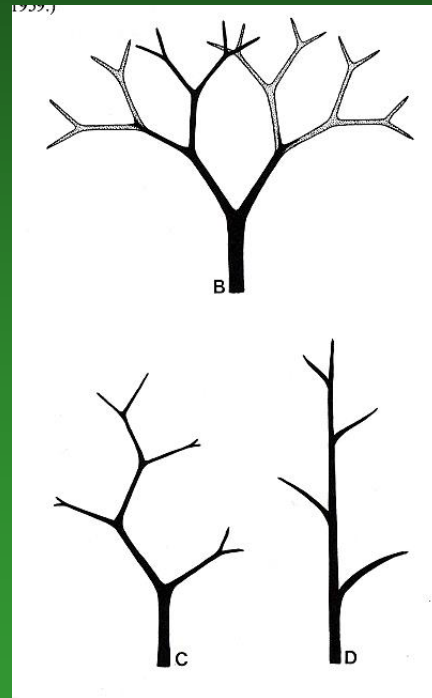
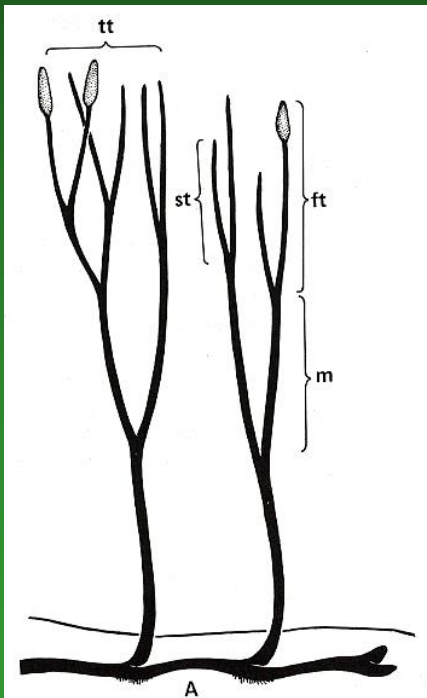
Walter Zimmermann
1892-1980



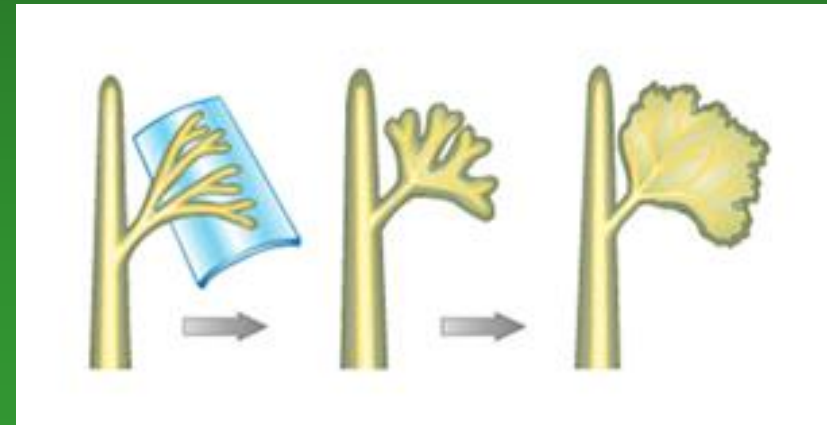
Výchozí morfologická struktura = prostorově vidličnatě větvený telom

Z něj evolučně odvozeny všechny ostatní orgány

Evoluce telomů: převršení → monopodiální stonk



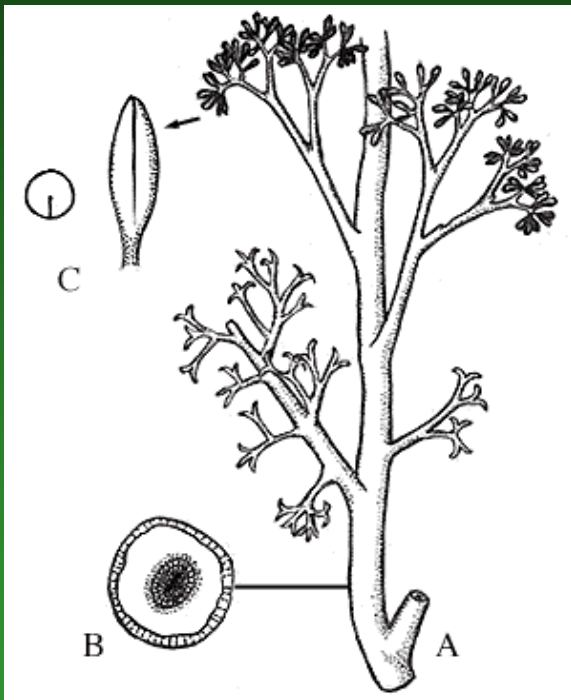
planace + kladofikace + syntelomizace → list



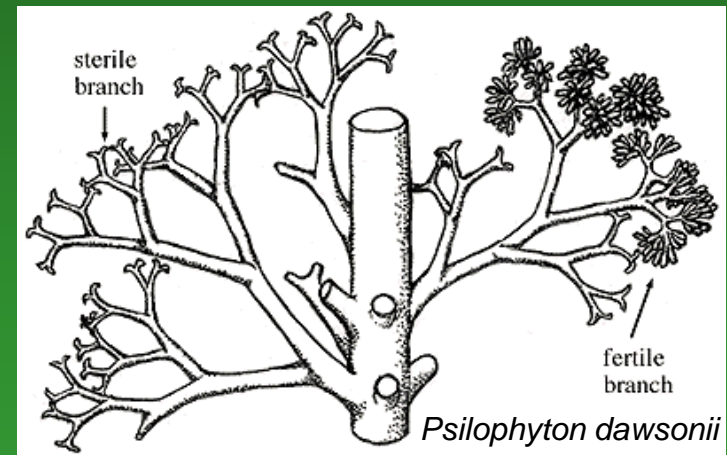
odd. *Trimerophyta*

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

předstupeň megafylů = planační a kladofikační fáze



Pertica quadrifolia



Psilophyton dawsonii