

System a evoluce vyšších rostlin

Vyšší rostliny: vznik a hlavní znaky

Petr Bureš



evropský
sociální
fond v ČR



EVROPSKÁ UNIE



MINISTERSTVO ŠKOLSTVÍ,
MLÁDEŽE A TĚLOVÝCHOVY



OP Vzdělávání
pro konkurenceschopnost



INVESTICE DO ROZVOJE VZDĚLÁVÁNÍ

Vyšší rostliny: „laickýma očima“

Co k nim patří?

„land plants“ = suchozemské rostliny

mechorosty



hřivky
jatrovky
mechy



plavuně

kaprad'orosty



nahosemenné

krytosemenné



Jak jsou velké?

Velikostní variabilita vyšších rostlin sahá od mm (např. u na hladině plovoucích okřehků) až po desítky metrů (např. vysoké gigantické stromy).

Wolffia arrhiza

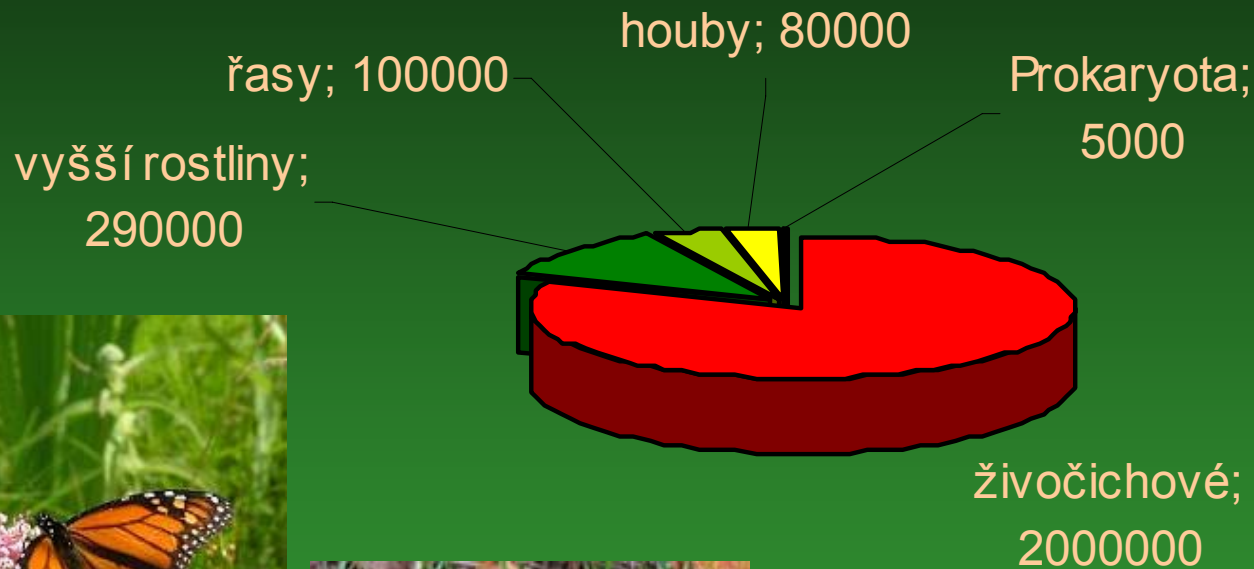


Virginia Tech Weed I.D. Guide

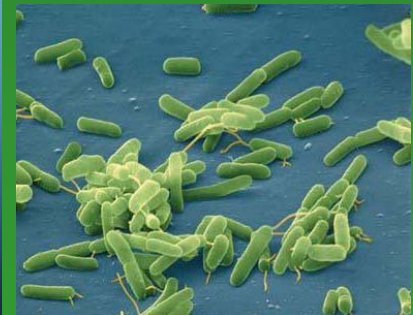
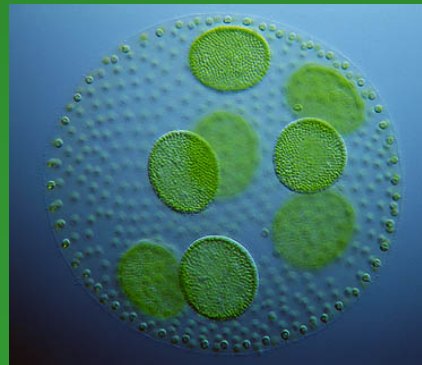


Kolik jich je ?

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



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



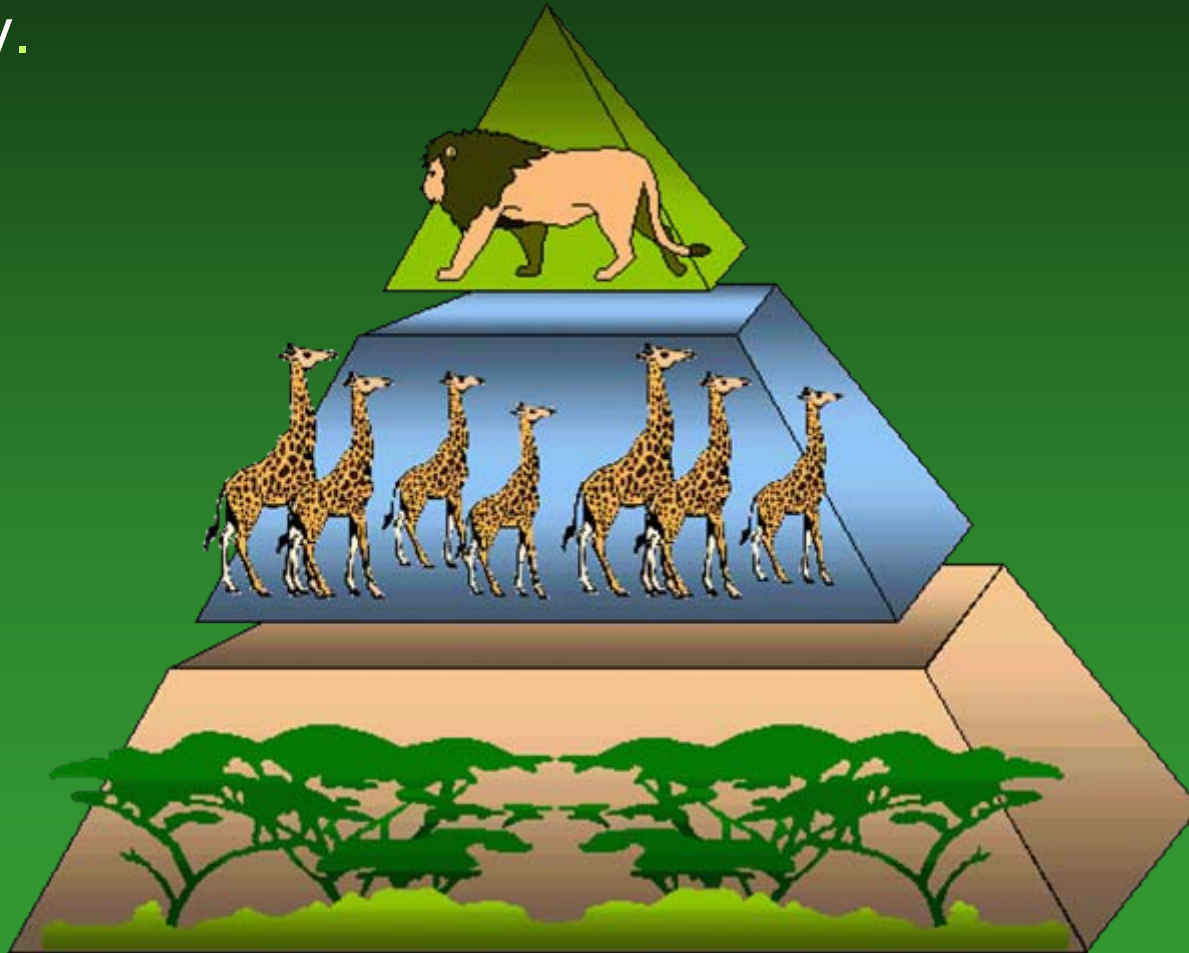
Vztah k ostatním živým organizmům

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



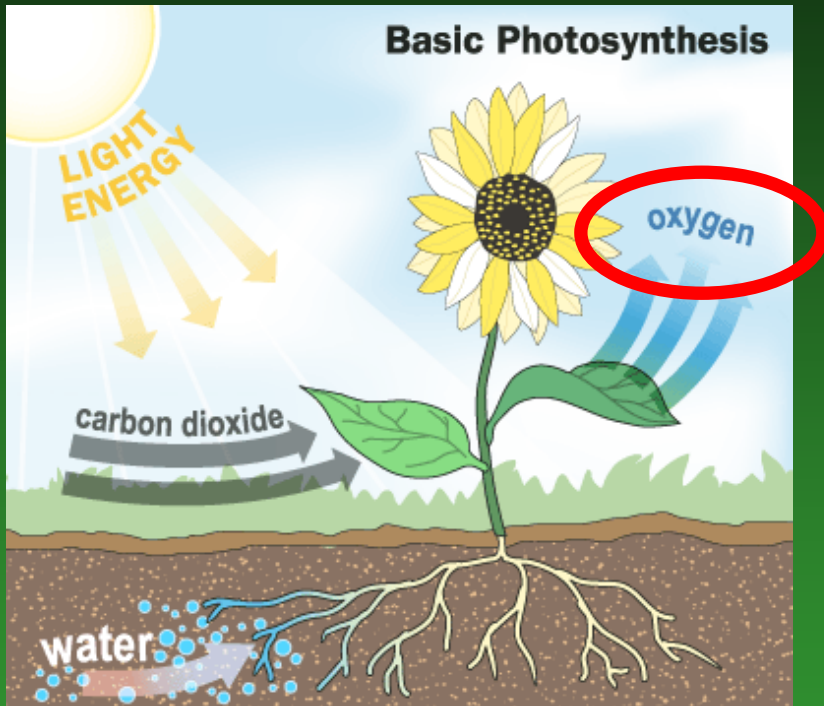
Vztah k ostatním živým organizmům

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



Vztah k ostatním živým organizmům

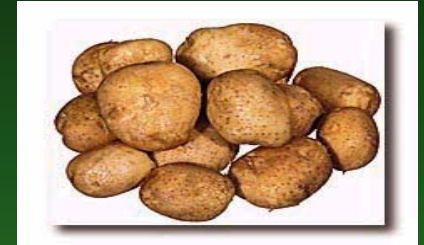
Podíl vyšších rostlin na **tvorbě kyslíku** v atmosféře je zásadní.



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

Význam pro člověka

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



Vyšší rostliny: fylogenetické postavení

Rostliny ve stromu života

Strom života má tři imperia:

1. *Bacteria*

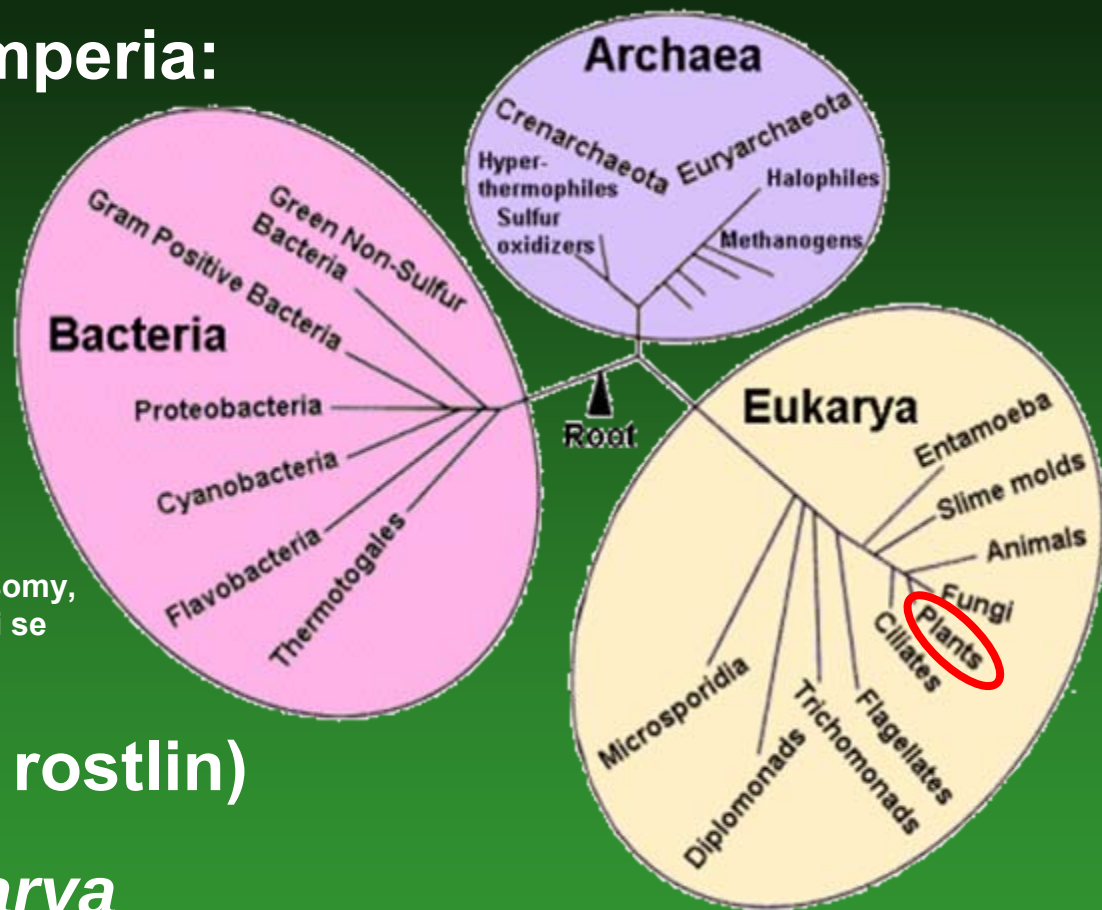
2. *Archaea*

3. *Eukarya*

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

Rostliny (vč. vyšších rostlin)

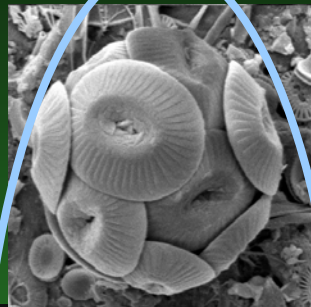
patří do imperia *Eukarya*



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

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

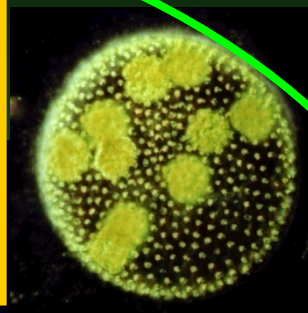
Říše *Chromista*



skrytěnky,
zlativky,
hnědé řasy,
rozsivky, ...



Land plants



Říše *Plantae*

Green algae

Red algae



ANIMALIA

FUNGI



houby,
živočichové

CHROMISTA

Ochistans

Haptophytes

Cryptista

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

Říše
Opistoconta

Kdy vznikly rostliny?

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



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

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

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

TM Han and B Runnegar



Grypania = nejstarší fosílie řas ?

Recentní gigantické
jednobuněčné zelené
řasy *Acetabularia* a
Caulerpa



Kdy vznikly rostliny?

Multicelulární řasy poprvé před 1,2 mld. let

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

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

Nicholas J. Butterfield

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

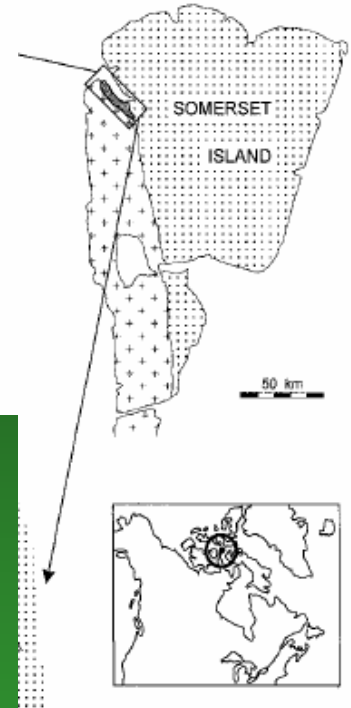


FIGURE 3. *Bangiomorpha pubescens* n. gen., n. sp. Thin-section identification and England Finder coordinates appear in parentheses. A, HUPC 63000 (HUST-1P, M-32). B, HUPC 62995 (HUST-1Q, O-45), paratype; note the hierarchically paired cells reflecting diffuse transverse intercalary cell division. C,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

Recentní *Bangia*
(*Rhodophyta*)

Fylogenetický vztah k ostatním rostlinám

říše *Plantae* (*Archaeplastida*)

podříše *Biliphytobionta*

oddělení *Glaucophyta*
oddělení *Rhodophyta*



Sesterská
k zeleným
rostlinám

podříše *Viridaeplantae* - zelené rostliny

vývojová linie: *Chlorophytae* - zelené řasy



vývojová linie: *Streptophytae*

vývojová větev *Charophytae* - parožnatky



vývojová větev *Bryophytae* - mechorosty



vývojová větev *Cormophytae* - cévnaté rostliny



Vyšší rostliny zahrnují dvě vývojové větve v podříši *Viridaeplantae*

Fylogenetický vztah k ostatním rostlinám

říše *Plantae* (*Archaeplastida*)

podříše *Biliphytobionta*

podříše *Viridaeplantae* (=Chlorobionta) - zelené rostliny

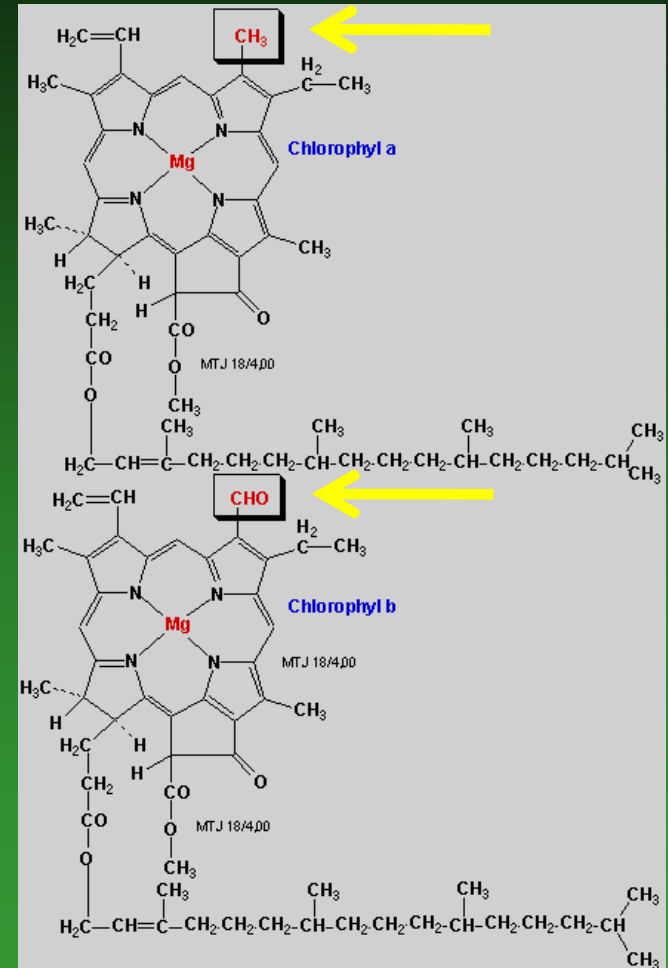
zelené řasy + parožnatky + vyšší rostliny

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

Vyšší rostliny zahrnují dvě vývojové větve v podříši *Viridaeplantae*

podříše *Viridaeplantae*

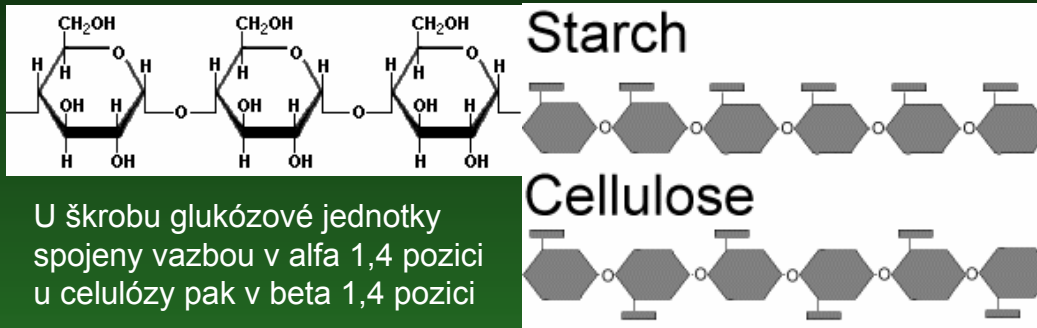
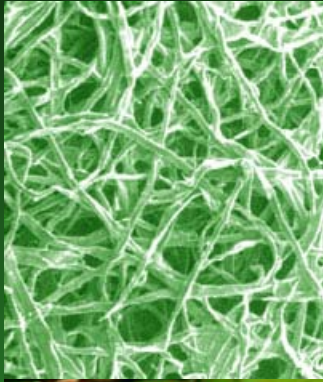
Vedle chlorofylu a navíc také (1) chlorofyl b (nikoli c, d nebo jen a)



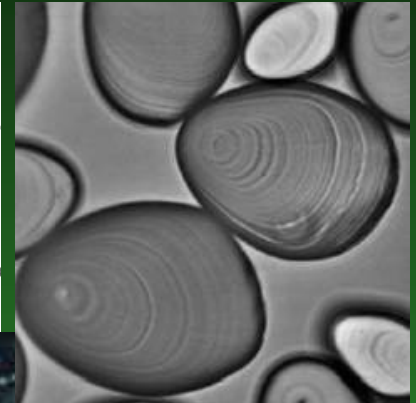
Výjimku tvoří nečetní paraziti, u nichž mohou tato barviva chybět

podříše *Viridaeplantae*

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



U škrobu glukóзовé jednotky spojeny vazbou v alfa 1,4 pozici u celulózy pak v beta 1,4 pozici



J. Orepüller

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

podříše *Viridaeplantae*

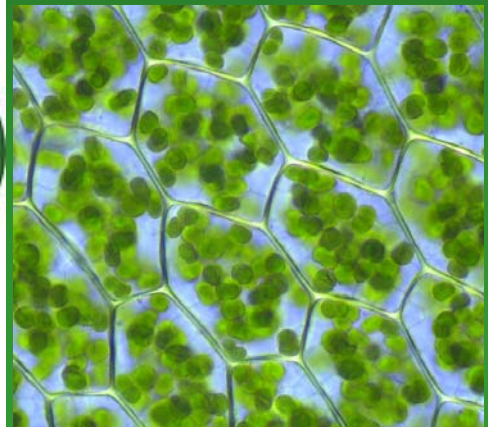
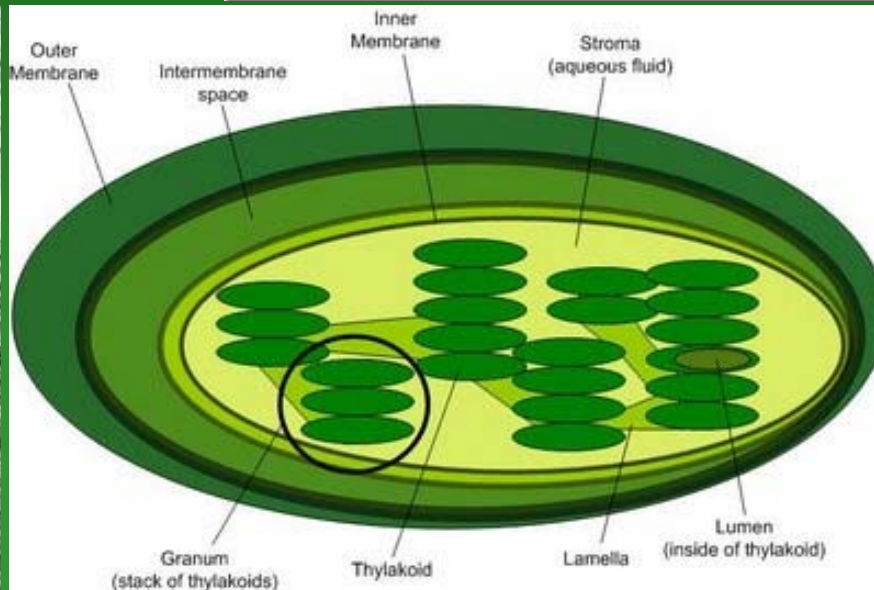
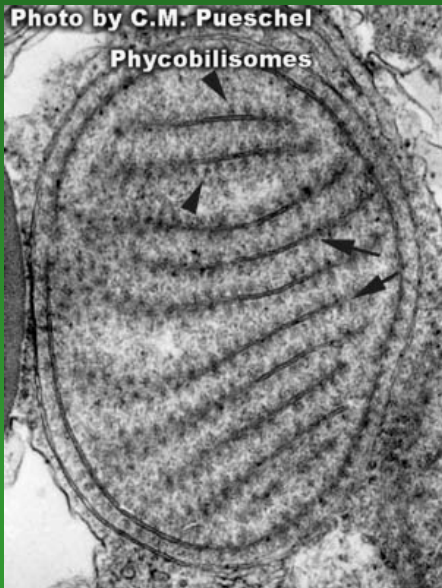
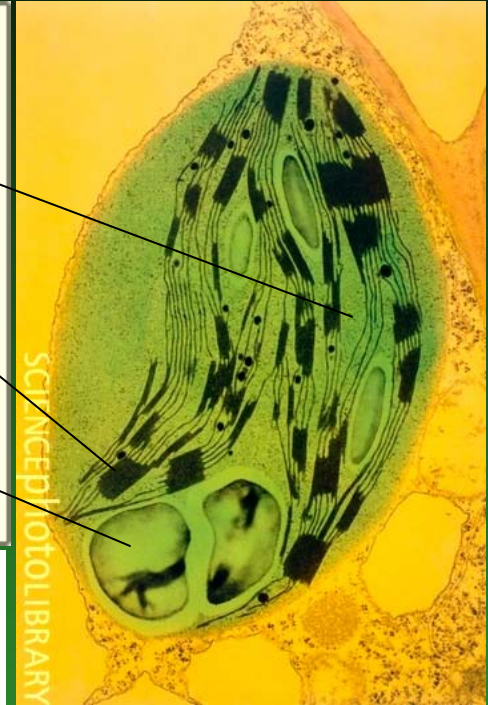
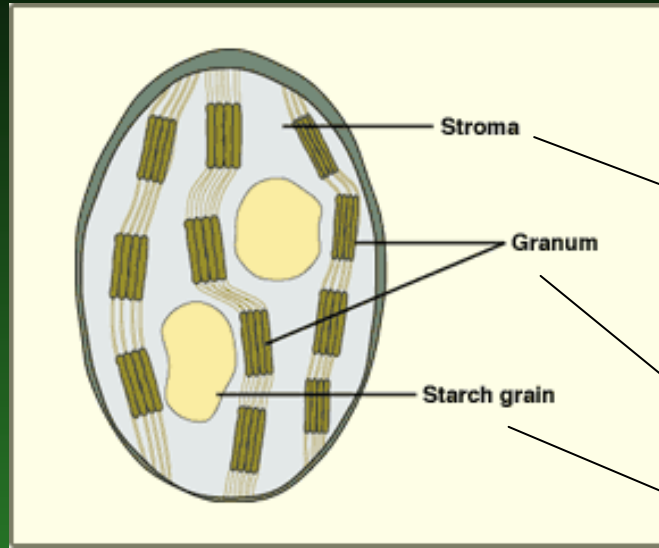
Chloroplasty obsahují

(4) škrobová zrna,

(5) tylakoidy vytvářející lamely a grana,

(6) NEmají fykobilizomy

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



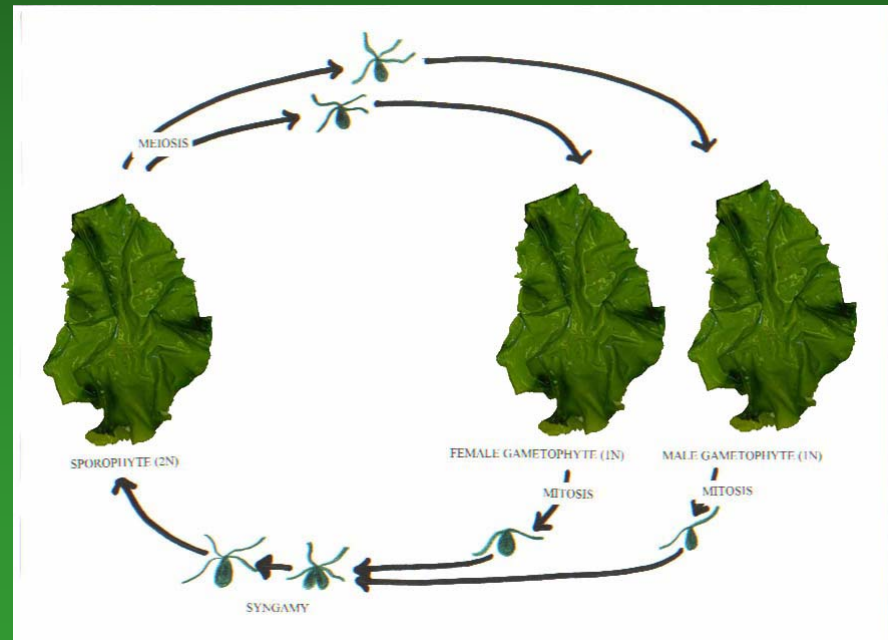
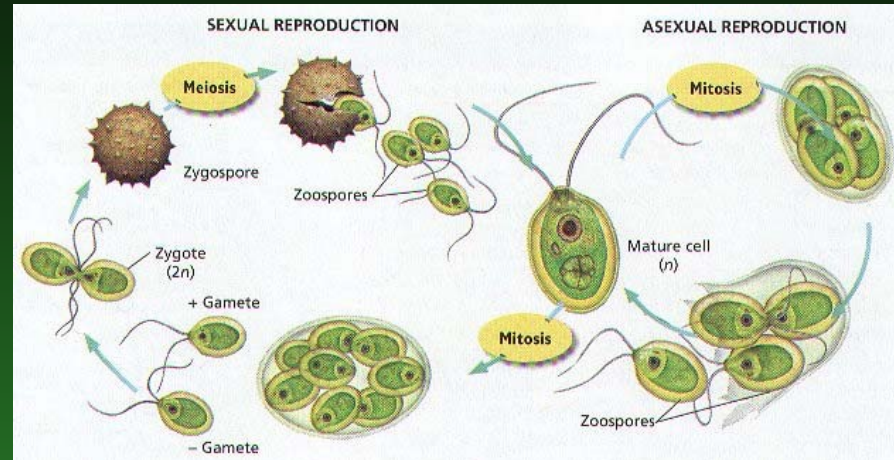
podříše *Viridaeplantae*

(7) Mají rodozměnu

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

Zygota buď vytvoří zygospóru a pohyblivé zoospóry následnou meiozou, nebo může tvořit i diploidní stélku.

Ve streptophytní linii je oosféra chráněna v archegoniu

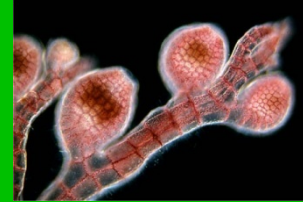


Fylogenetický vztah k ostatním rostlinám

říše *Plantae* (*Archaeplastida*)

podříše *Biliphytobionta*

oddělení *Glaucophyta*
oddělení *Rhodophyta*



podříše *Viridaeplantae* - zelené rostliny

vývojová linie: Chlorophytae - zelené řasy



vývojová linie: *Streptophytae*

parožnatky + vyšší rostliny

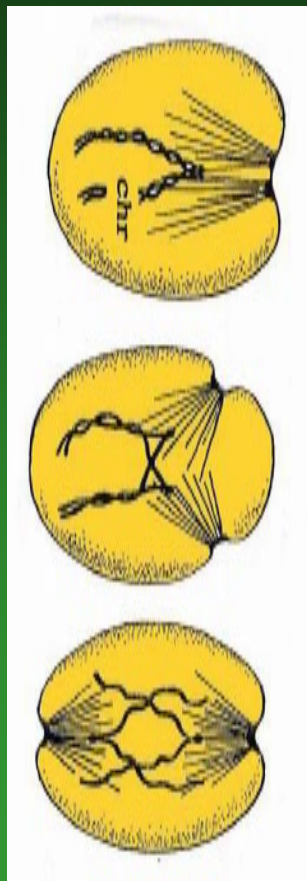
specifický průběh mitózy, cytokinéze i rodozměny

Vyšší rostliny zahrnují dvě vývojové větve v podříši *Viridaeplantae*

vývojová linie: *Streptophytae*

(1) Otevřená mitóza

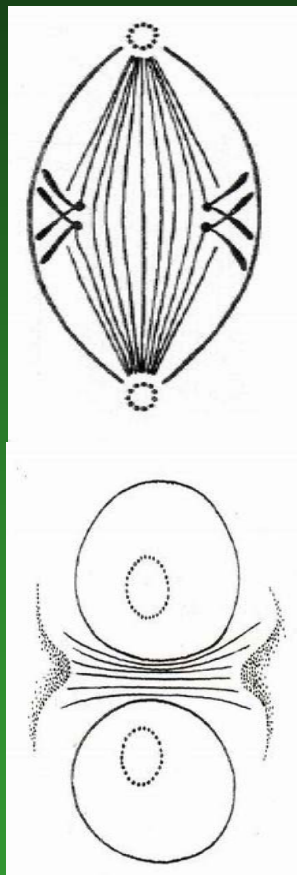
uzavřená pleuromitóza



jaderná
membrána
zůstává
při mitóze
zachovaná



částečně otevřená ortomitóza

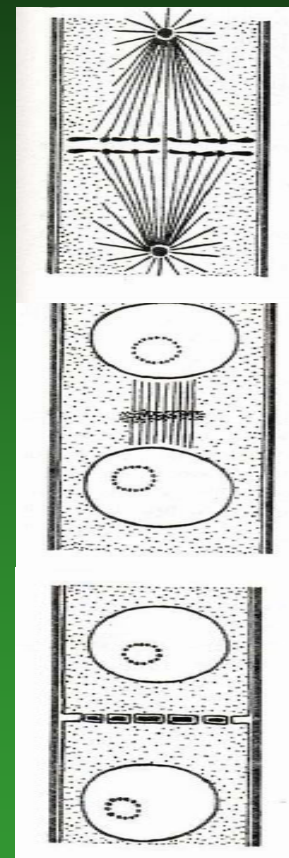


polární
okénka s
centriolami

fykoplást



otevřená ortomitóza



jaderná
membrána
se rozpouští
na počátku
mitózy

fragmoplast

buněčná
destička

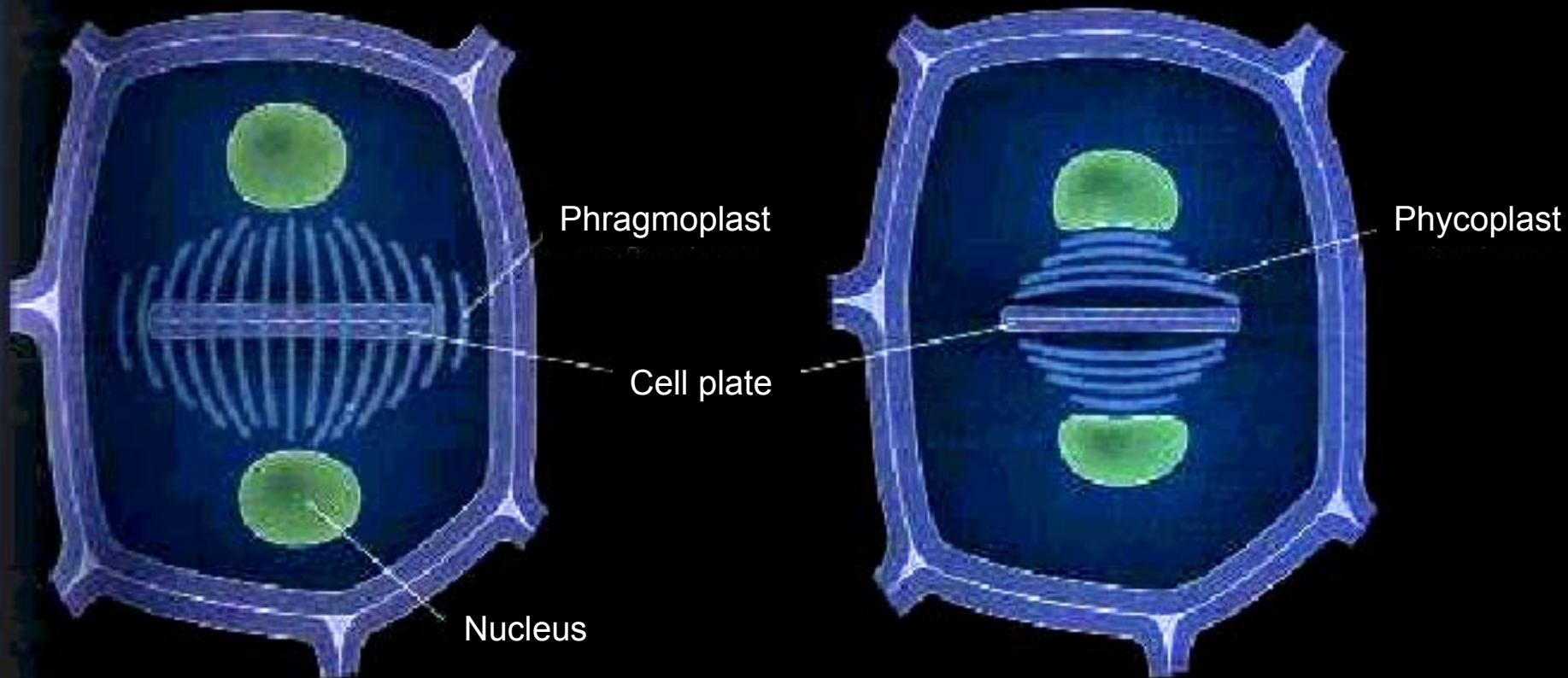
Prasinophyceae,
Ulvophyceae,

Chlorophyta

Charophyceae a vyšší
rostliny

vývojová linie: *Streptophytae*

Během cytokinézy se tvoří (2) fragmoplast



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

vývojová linie: *Streptophytae*

(3) Mnohobuněčnost

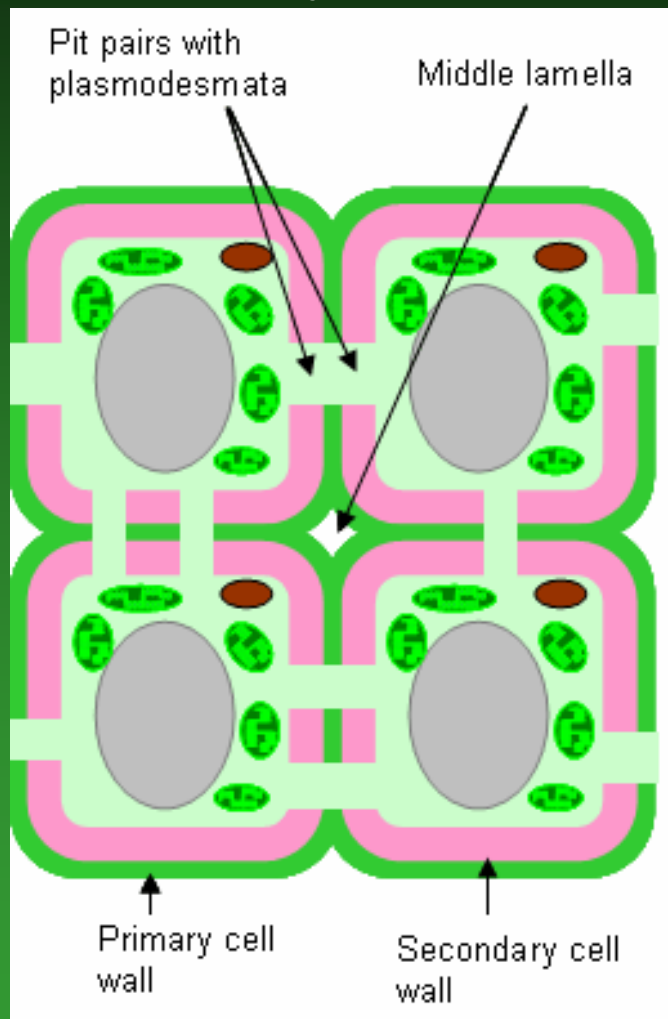


Mnohobuněčností se však vyznačují také mnozí zástupci hub či živočichů = nezávislý vícenásobný vznik mnohobuněčnosti v průběhu evoluce organismů v říších Opisthokonta, Plantae Chromista i v dalších skupinách

vývojová linie: *Streptophytae*

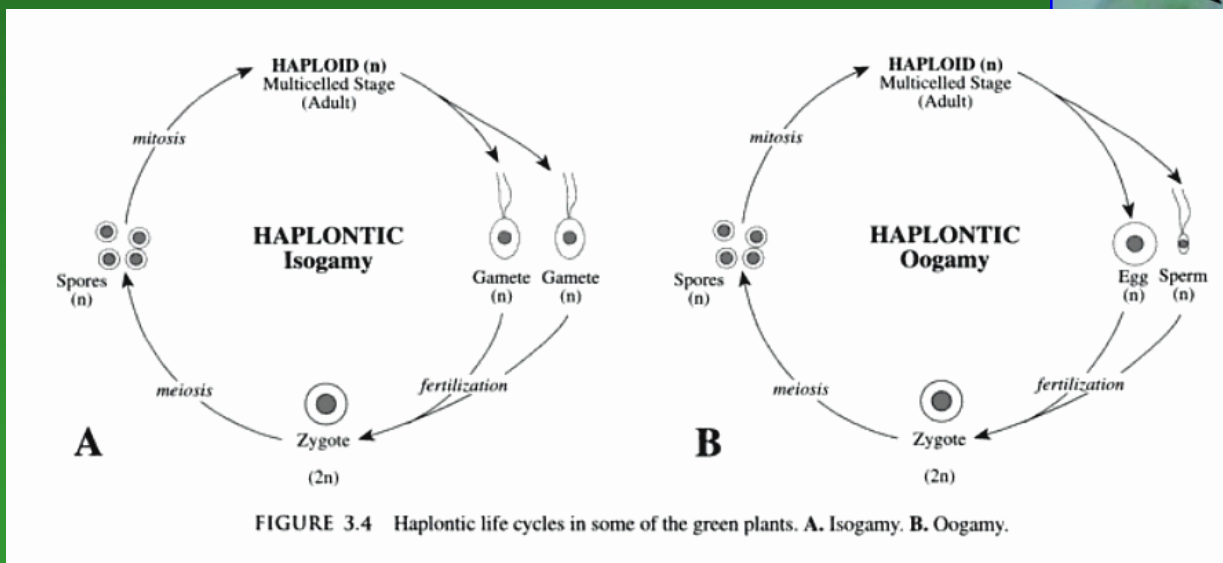
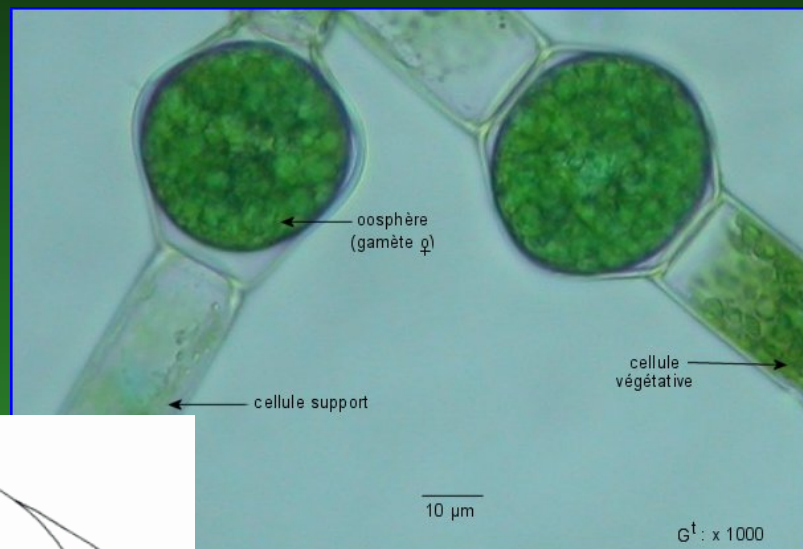
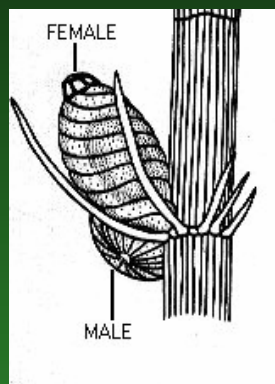
(4) plasmodesmata

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

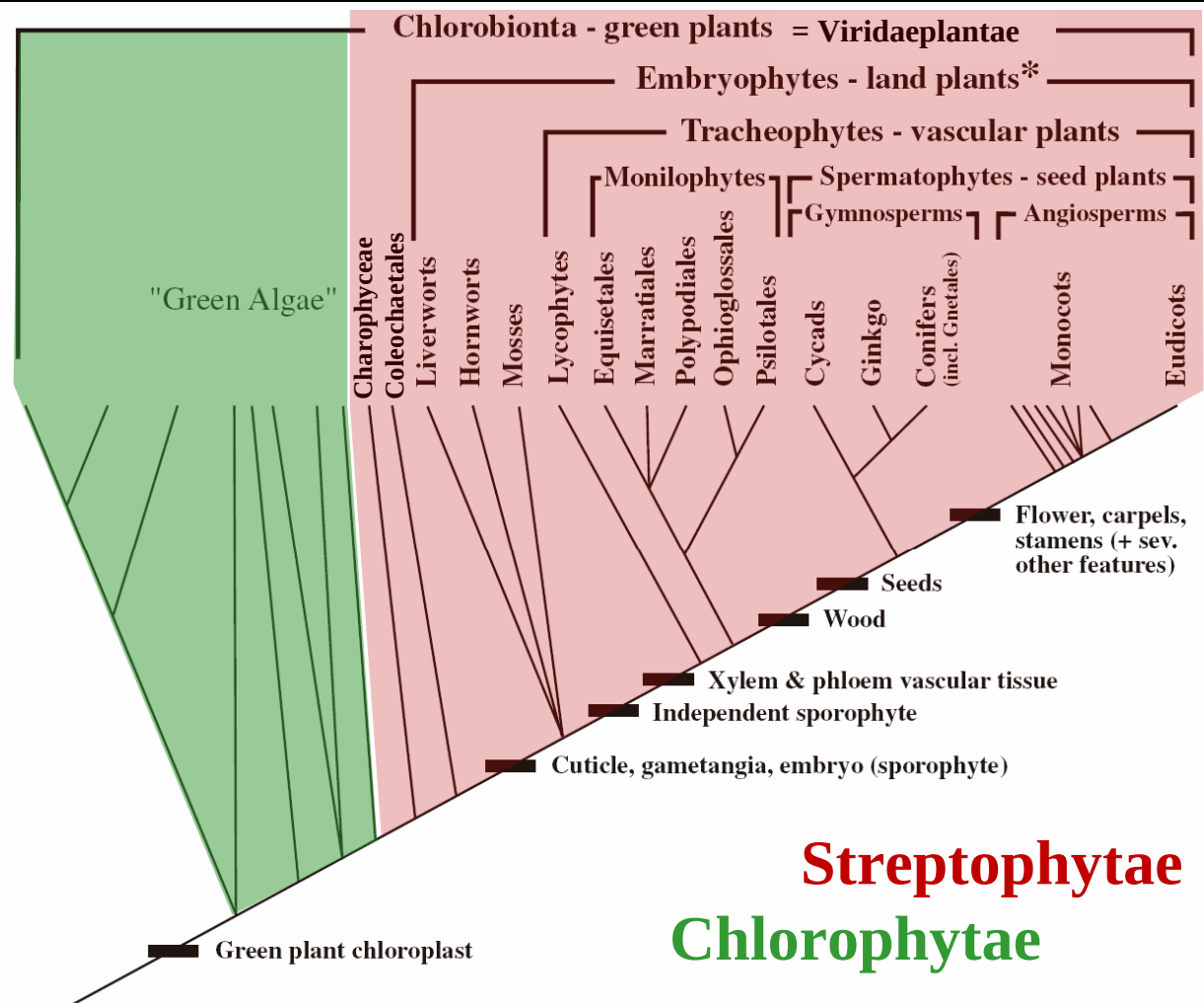


vývojová linie: *Streptophytae*

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

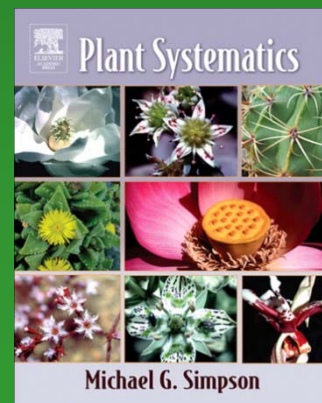


Oogamie se nezávisle vyvinula i v jiných skupinách řas nebo u živočichů



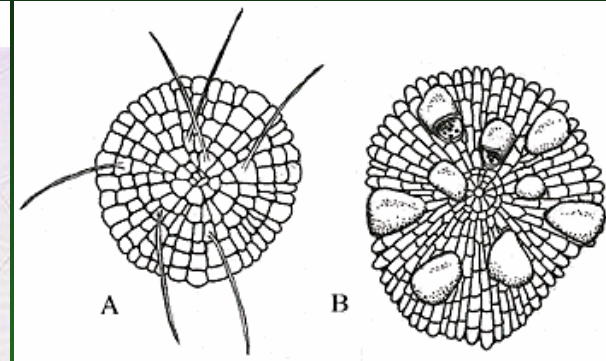
Chlorophytae

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



Chlorophytae je parafyletická skupina
Streptophytae je monofyletická skupina

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



Recentní *Coleochaete* a silurská *Parka*

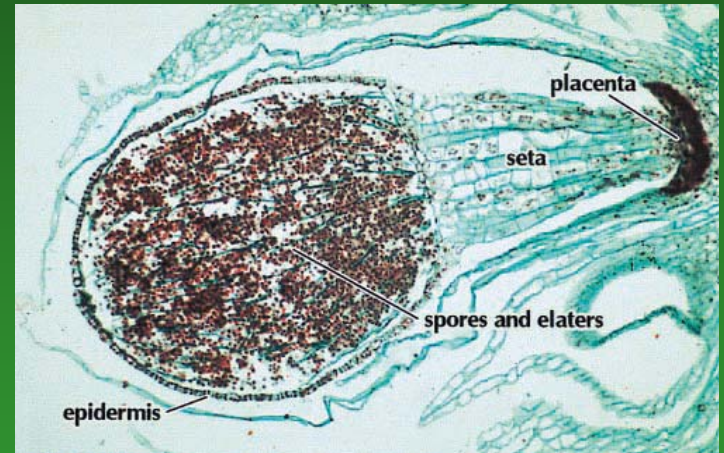
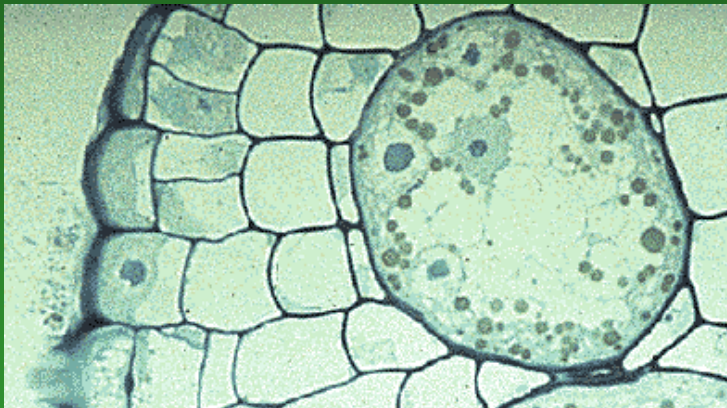
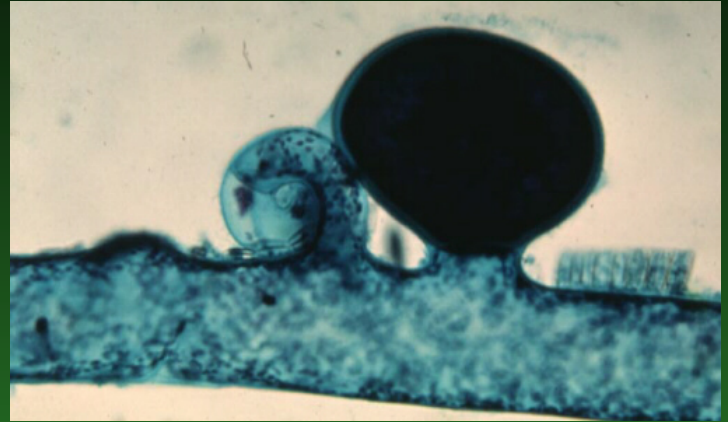
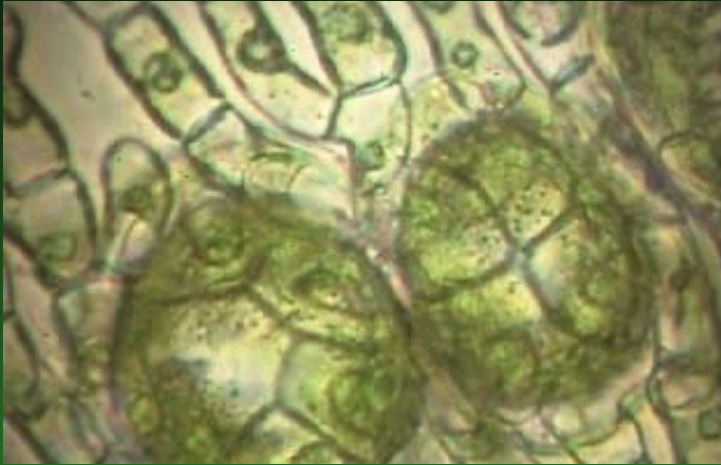


Coleochaete

játrovka *Riccia*

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

Sesterská skupina = *Coleochaetales*



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

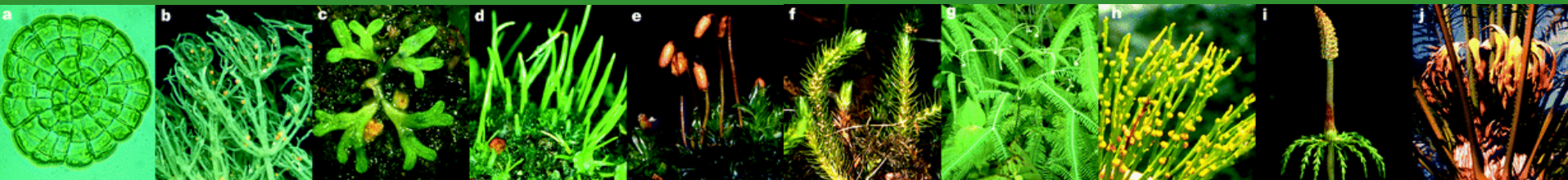
Sesterská skupina = *Coleochaetales*

V současnosti řád *Coleochaetales*

ca 15 druhů rostoucích hlavně na povrchu sladkovodních rostlin.

O blízkosti k vyšším rostlinám svědčí zejména:

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



**vznik vyšších rostlin =
terestrializace =
= rostliny se adaptovaly na
souš**

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

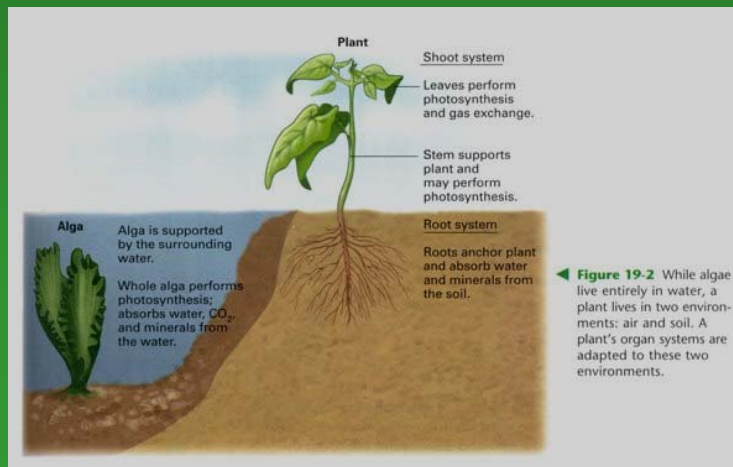


Figure 19-2 While algae live entirely in water, a plant lives in two environments: air and soil. A plant's organ systems are adapted to these two environments.



Vyšší rostliny:

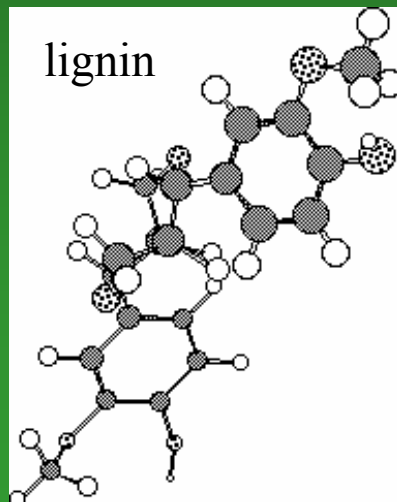
Podmínky terestrializace

(podmínky kolonizace souše rostlinami)





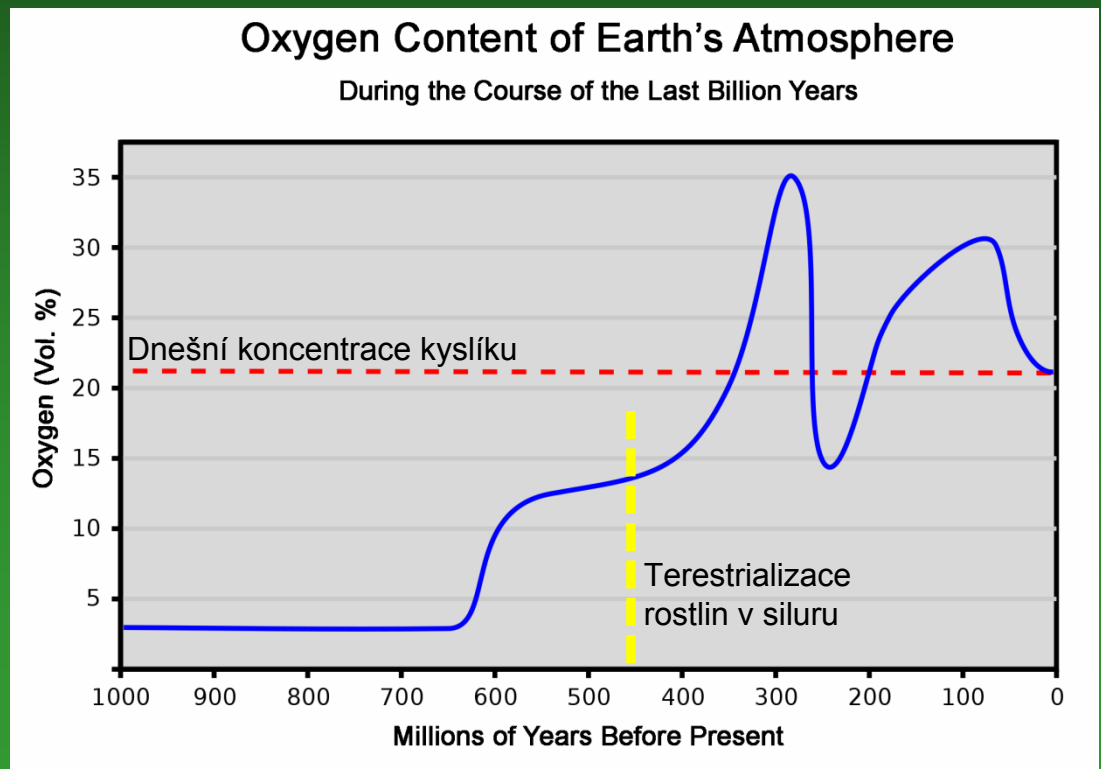
Kyslík vytvořily
fotosyntézou
sinice



Podmínky terrestrializace

(1) Dosažení vyšší koncentrace
atmosférického O_2

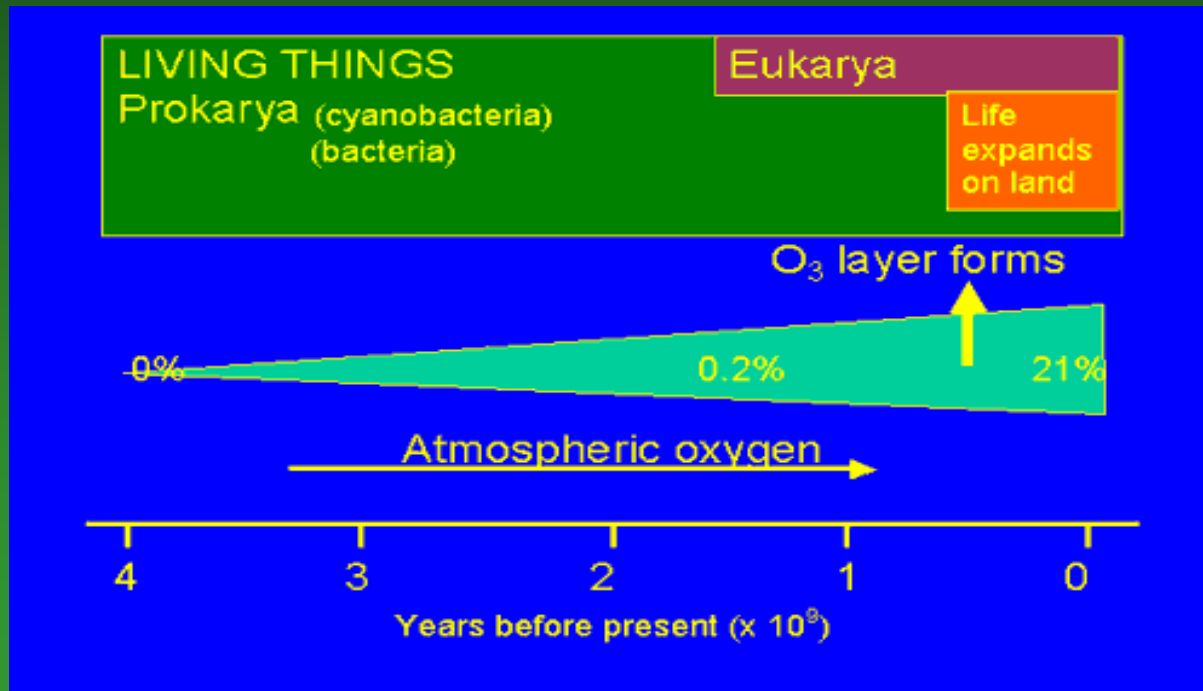
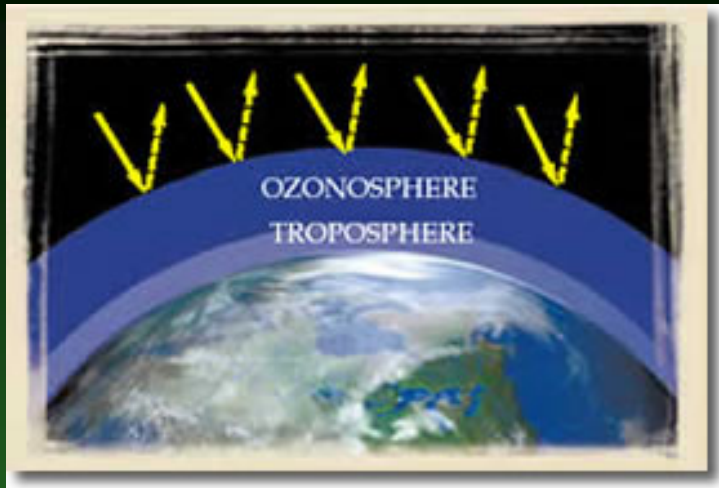
Umožnilo to biosyntézu ligninu –
základního prvku oporných a vodivých
pletiv rostlin



Podmínky terestrializace

(2) vytvoření ozónové vrstvy jako ochrany před ultrafialovým zářením

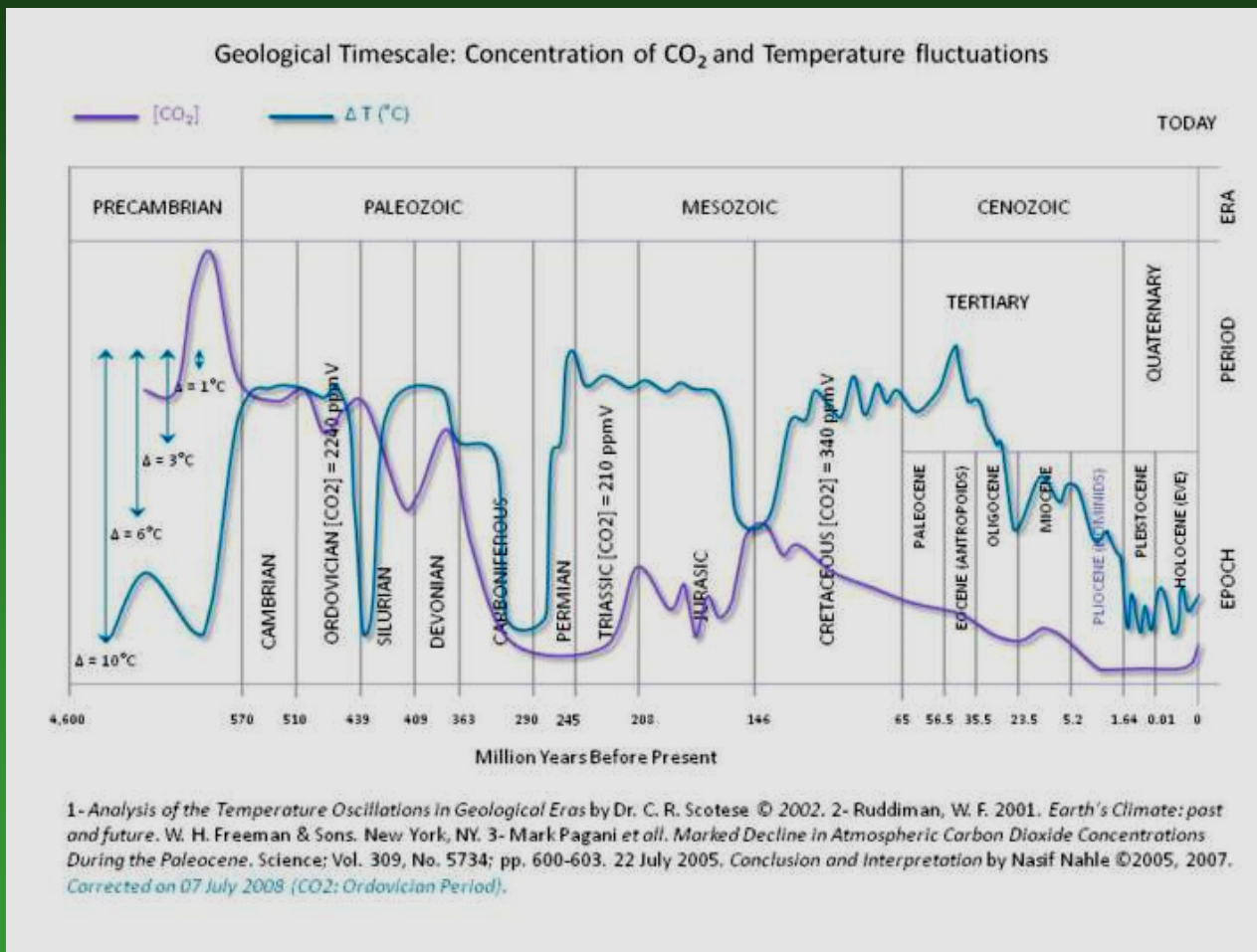
Ozón vznikl z O_2 elektrickými výboji v atmosféře při bouřích



Podmínky terestrializace

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

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



(i) Větší fotosyntéza = víc biomasy = víc živin po jejím rozkladu

(ii) Kyselejší déšť = intenzivnější oxidace hornin

(iii) Experimentálně prokázán vztah mezi aktivitou půdních organismů a vyšším CO₂, při jejich vyšší aktivitě – víc vody do půdy

Podmínky terestrializace

(4) Vlhké klima

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



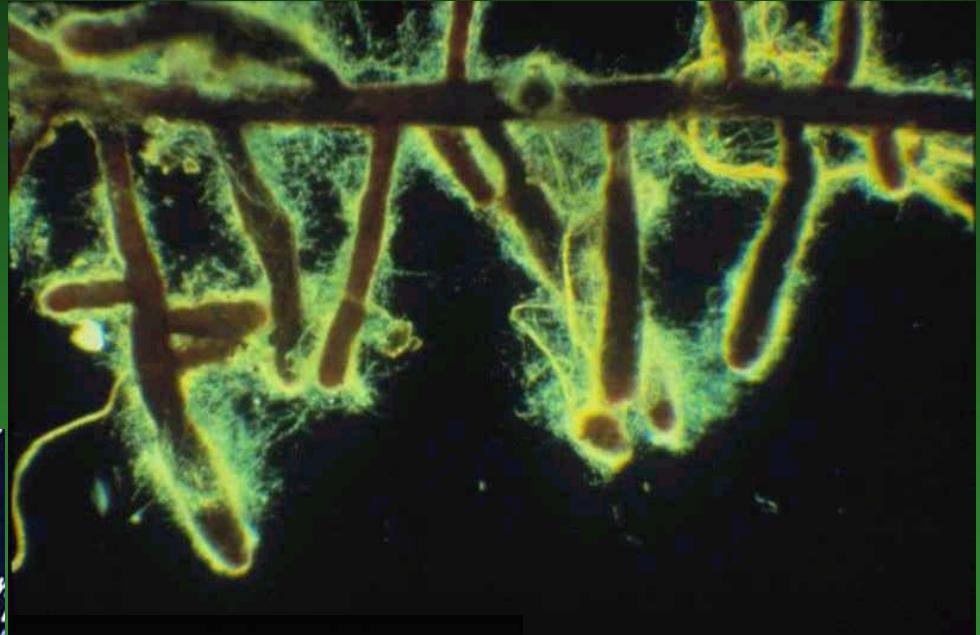
V okolí jižního polárního ledovce bylo mezi vlhkým a horkým pobřežím a chladným vnitrozemím Gondwany zřejmě monzunové klima

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

Mykorrhiza podmínkou terrestrializace ???

symbióza zelených řas a některých akvatických hub, snad oomycet mohla spustit terrestrializaci (houba pomáhá rostlině k živinám na souši)

Taky lichenická forma symbiózy mohla přispět k půdotvorbě a tím také k terrestrializaci



Fosilie permských lišejníků

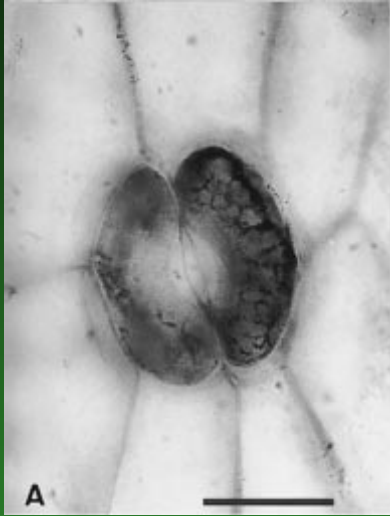


Recentní lišejník

První lišejníky již v permu před 400 mil. lety

Terrestrializace a polyploidie ???

Aglaophyton

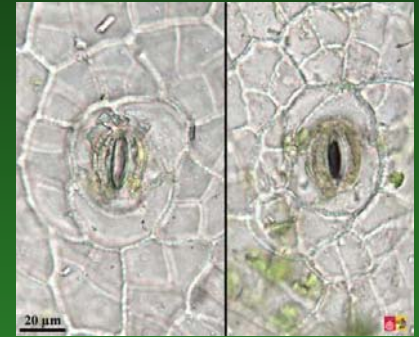


50 μm

Horneophyton



Crassula



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

Kdy došlo k terestrializaci ?

Kdy došlo k terrestrializaci ?

Nejstarší makrofosílie vyšších
rostlin – rymnofytní rostlina

Cooksonia –

rozhraní střední - svrchní silur:

428 miliónů let



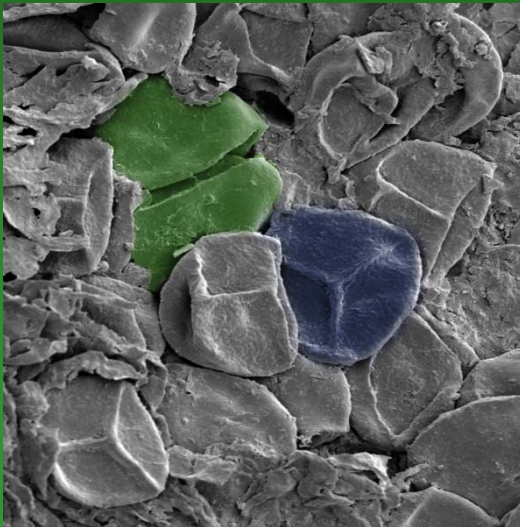
Kdy došlo k terrestrializaci ?

Nejstarší makrofosílie vyšších rostlin – rymofytní rostlina

Cooksonia –

rozhraní střední - svrchní silur:

428 miliónů let



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

470 miliónů let



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

Kolonizace souše rostlinami

aneb

Co rostliny přechodem na souš
ztratily a jak se s tím musely
Vyrovnat ?

Co rostliny přechodem na souš ztratily?

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



Co rostliny přechodem na souš ztratily?

- (2) Byly vystaveny vysychání
- (3) Nemohly přijímat živiny celým povrchem těla



Co rostliny přechodem na souš získaly?

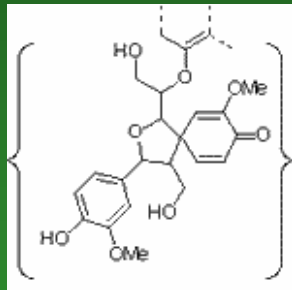
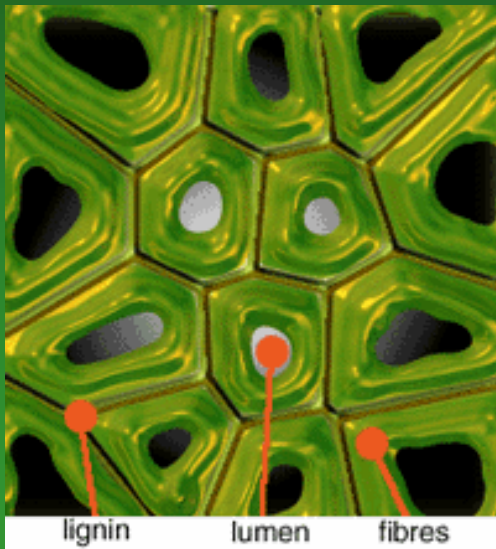
- (4) přístup ke světlu
- (5) přístup k efektivnímu využití CO₂

Jak se rostliny s podmínkami souše vyrovnaly

(1) Odolnost proti gravitaci, větru, sněhu, námraze, podmíněna zpevněním těla

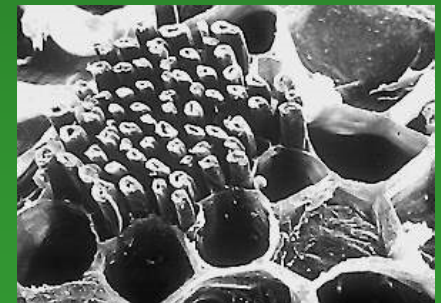
Zajišťuje to hlavně:

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



Strukturní jednotka
ligninu

Sklerenchymatické
provazce v listu



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

Jak se rostliny s podmínkami souše vyrovnaly

(1) Odolnost proti gravitaci, větru, sněhu, námraze, podmíněna zpevněním těla

Zajišťuje dále:

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



Jak se rostliny s podmínkami souše vyrovnaly

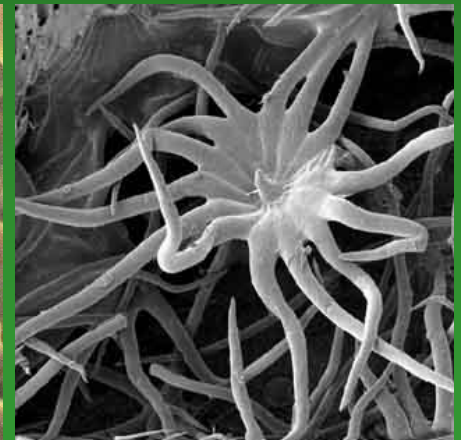
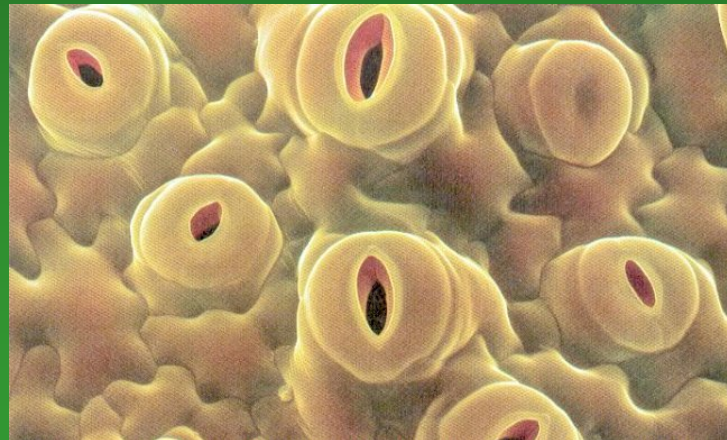
(2) ochrana před vysycháním způsobeným kontaktem rostliny se vzduchem.

Zajišťují ji:

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

(2b) regulovatelný dýchací aparát průduchy CO_2 / O_2

(2c) ochranné odění - trichomy



Kutikula a průduchy

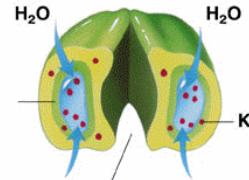


Copyright © The McGraw-Hill Companies, Inc. Permission required for reproduction or display.

Open Stoma

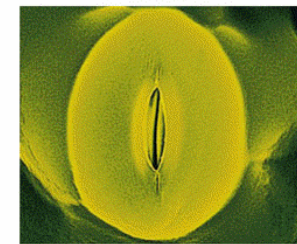


50 μm

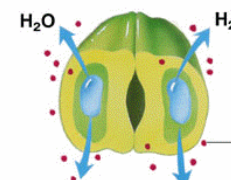


K^+ enters guard cells, and water follows.

Closed Stoma

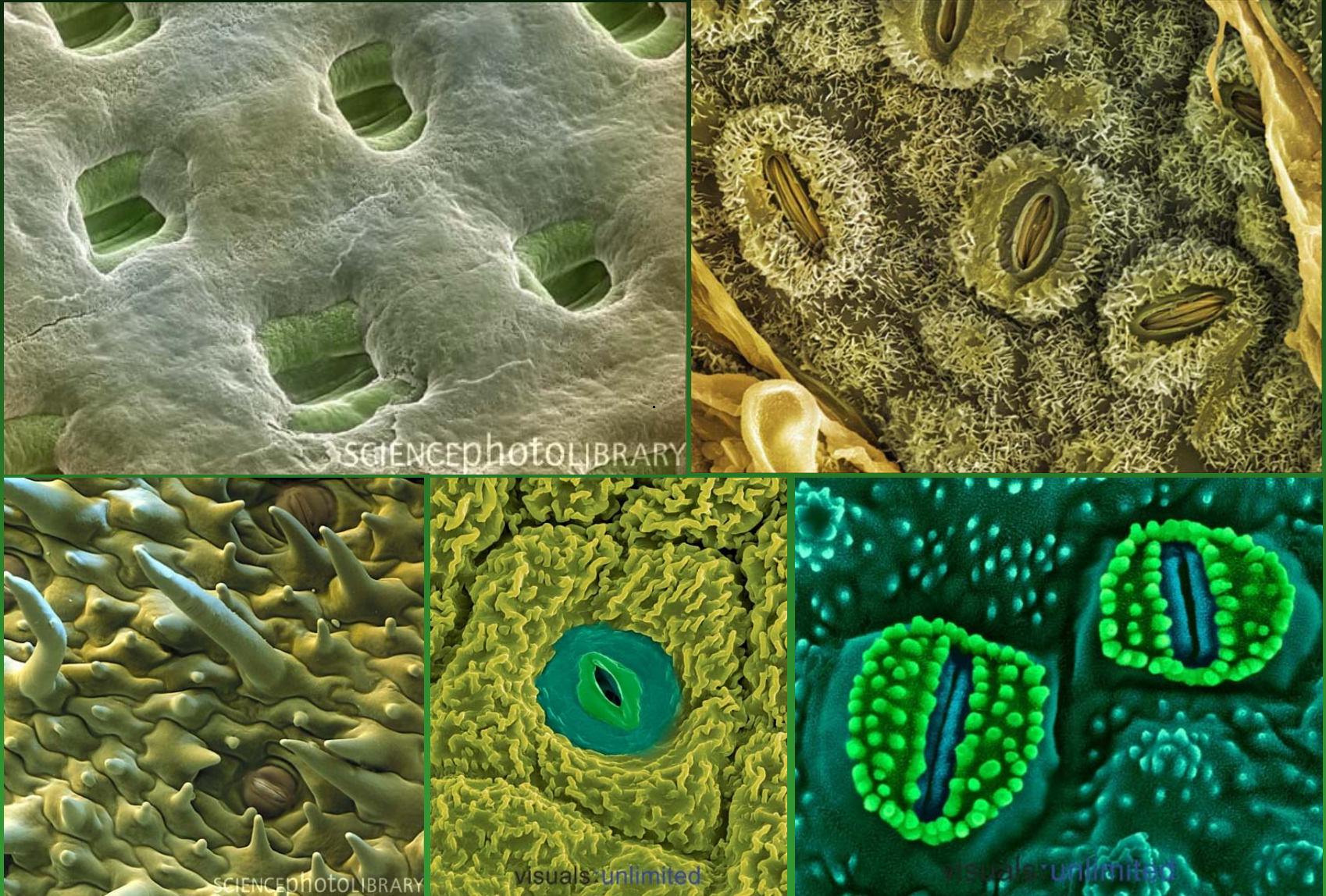


50 μm



K^+ exits guard cells, and water follows.

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



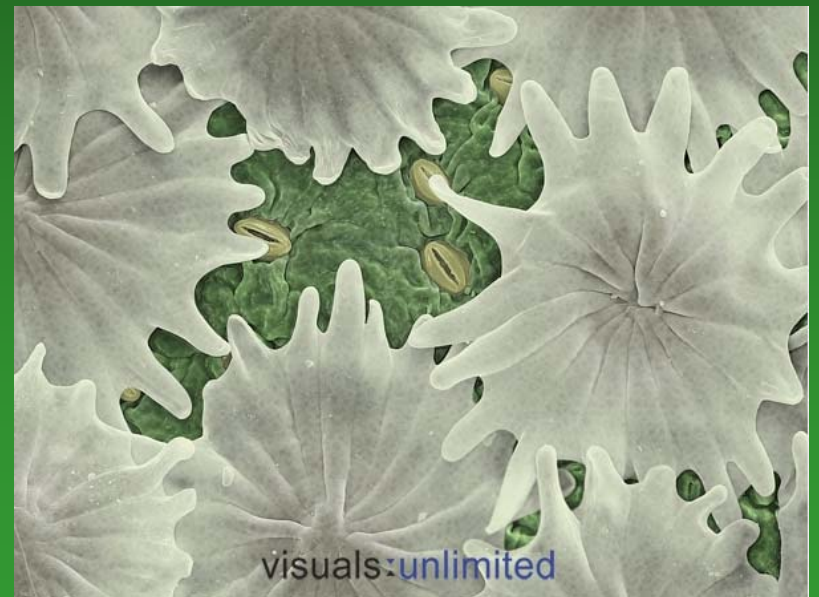
Trichomy vytvářející vyšší vrstvu
nepohyblivého vzduchu
„boundary layer“ nad průduchy =
adaptace snižující výpar



Povrch listu epifitické rostliny *Tillandsia* (Bromeliaceae)



Povrch listu šalvěje (*Salvia*, Lamiaceae)



Povrch listu olivy (*Olea*, Oleaceae)

Jak se rostliny s podmínkami souše vyrovnaly

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

V případě gametangií zajišťuje ochranu proti suchu:

(2d) jsou obalená alespoň **jednou vrstvou buněk**, které se na tvorbě gamet ani na procesu oplození neúčastní;



Jak se rostliny s podmínkami souše vyrovnaly

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

zajišťují

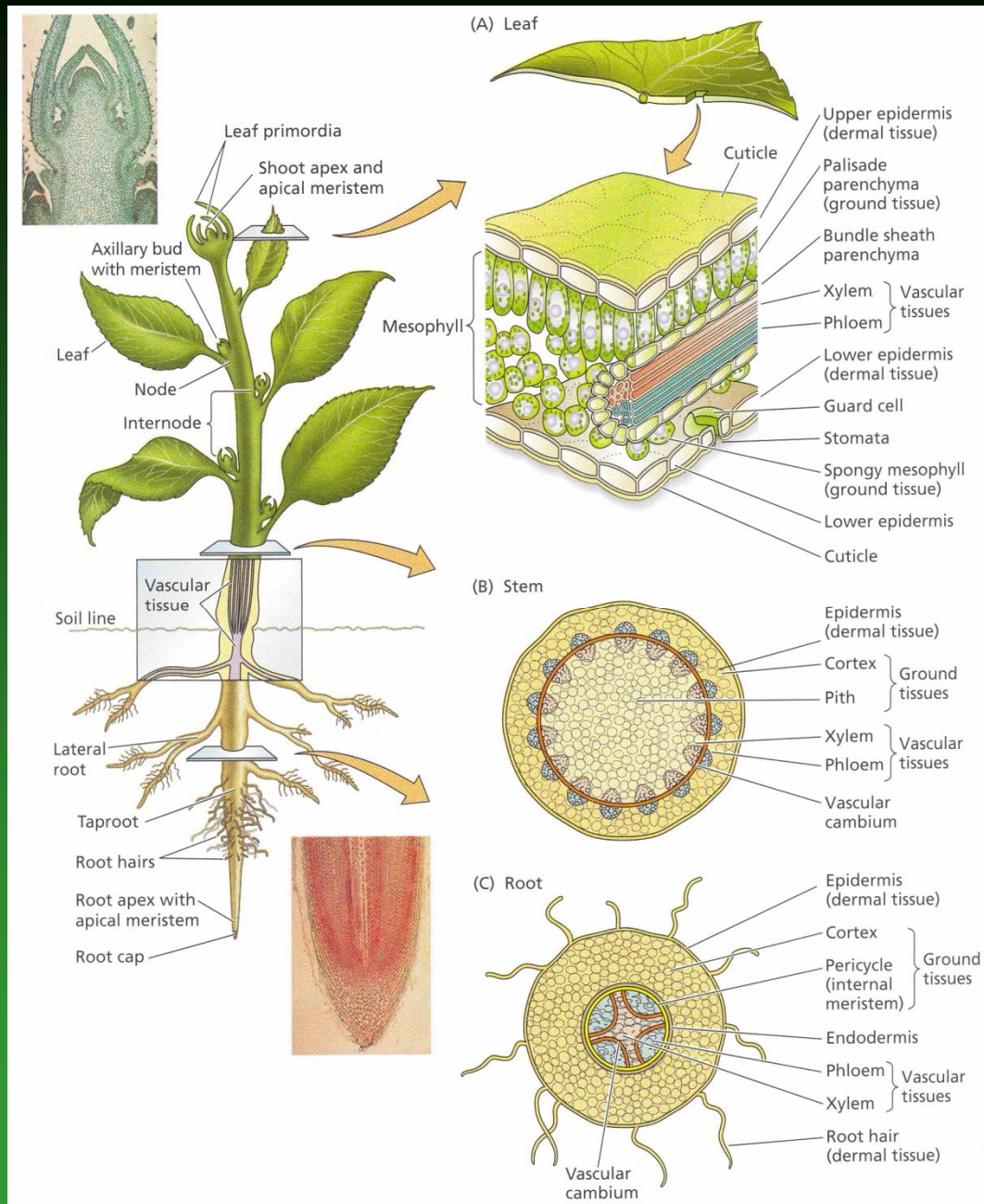
(3a) kořeny a kořenové vlášení

(3b) vodivá pletiva



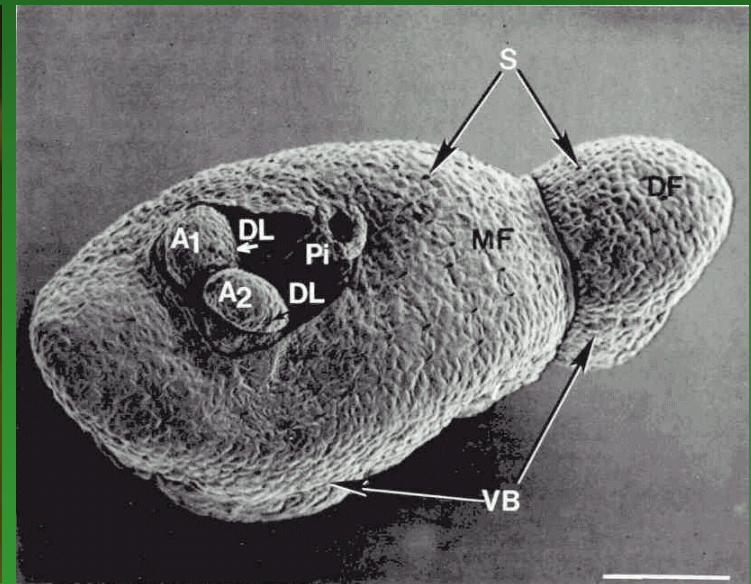
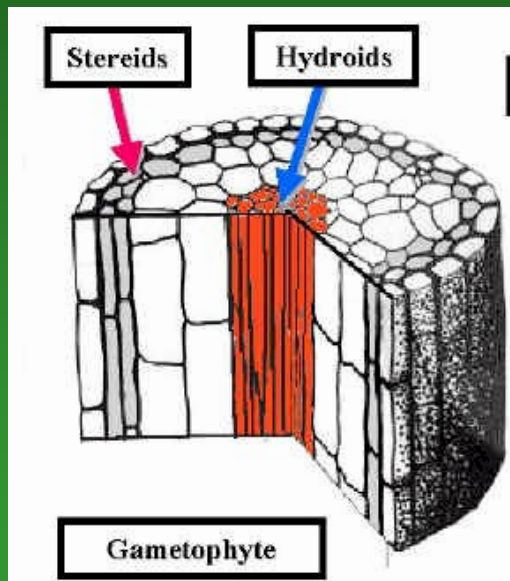
Komplex apomorfii = jednotné funkční a tvarové členění těla (sporofytu) cévnatých rostlin na 3 základní orgány: kořen, stonek, listy, tvořené pravými pletivy

Bezcévnaté (mechorosty) mají stavbu jednodušší.



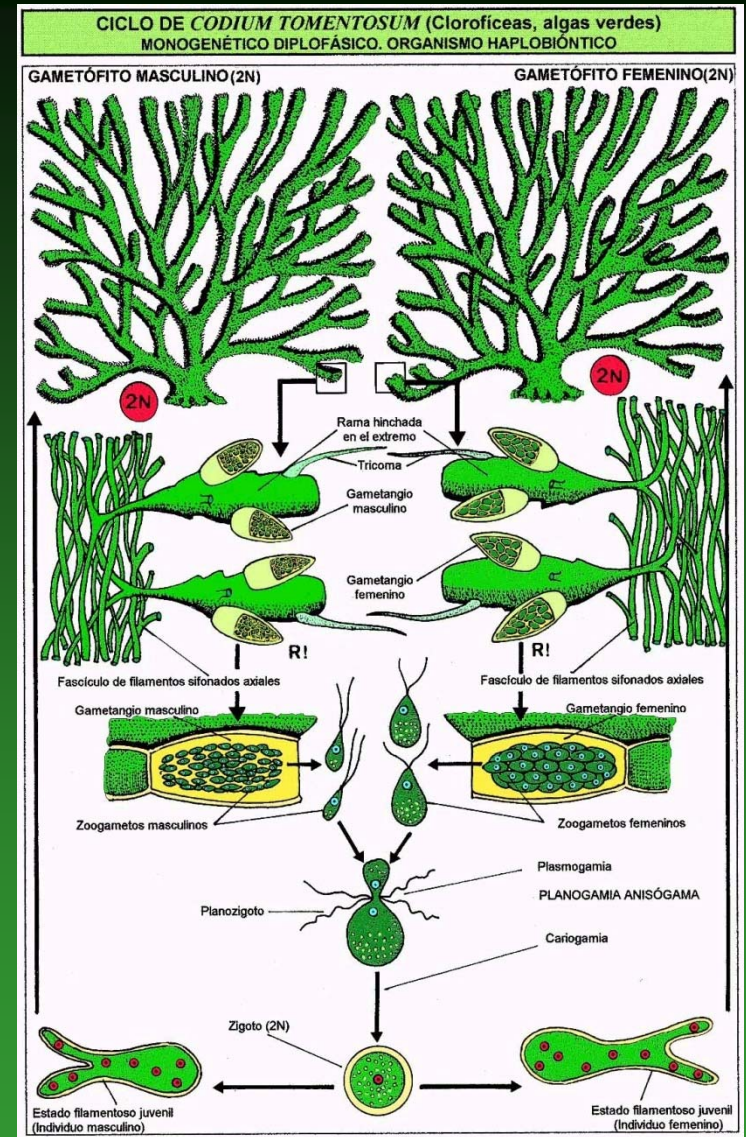
Vztah mezi velikostí, prostředím a vnitřní stavbou

U mečů platí čím větší sporofyt, tím dokonalejší vodivé elementy. Naopak trvalé zpětné přizpůsobení cévnatých rostlin životu ve vodě vede k redukci či ztrátě cévních svazků a některých orgánů. U okřehků (čeleď *Lemnaceae*, *Magnoliophyta*) tak došlo někdy k úplné ztrátě kořenů a cévních svazků u druhu *Wolffia* (1.5 mm), který je tvořen v nekvetoucím stavu polokulovitými tělísky téměř stejnotvarého pletiva.



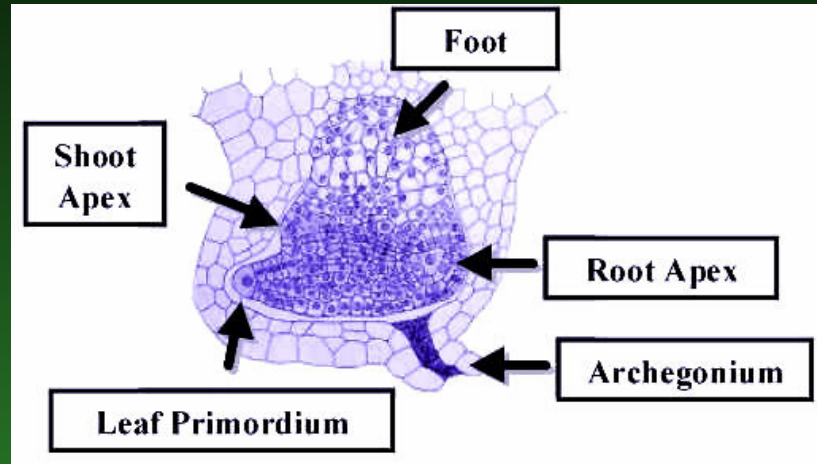
Po vzniku zygoty následuje vždy intenzivní dělení a diferenciace buněk, nikdy ne stadium zygosporického klidu, jako u pohlavně se množících nižších rostlin

Vzniká embryo = počátek sporofytu

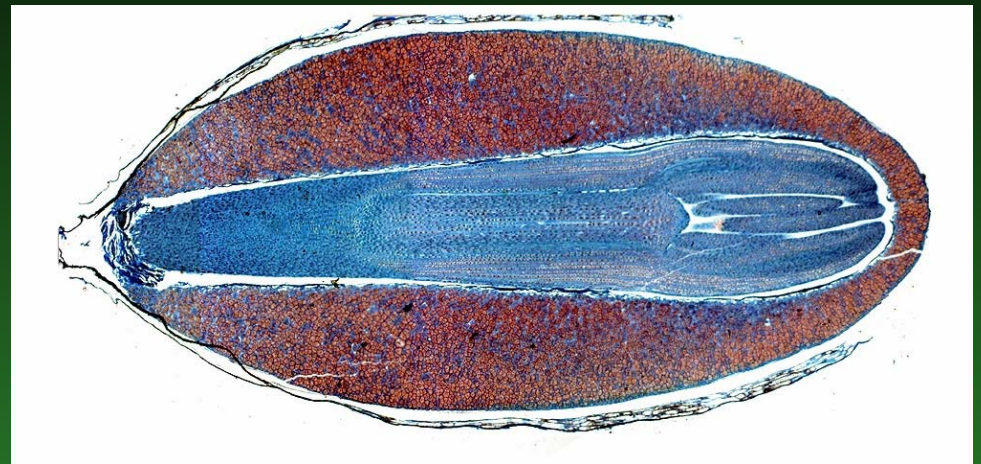


Výjimečně se s tímto jevem setkáváme u některých sifonálních zelených řas - např. *Codium tomentosum*

Embryo kapradin



Embryo nahosemenných



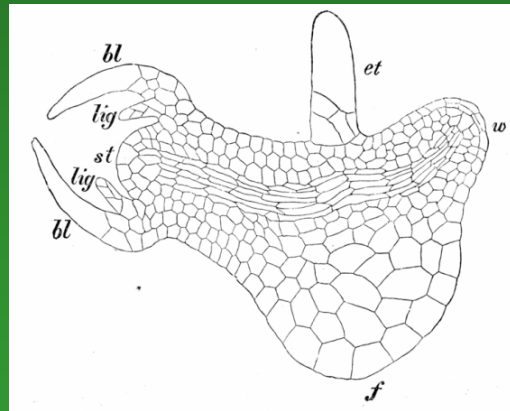
Pinus

Embryo mechorostů



Marchantia

Embryo plavuní



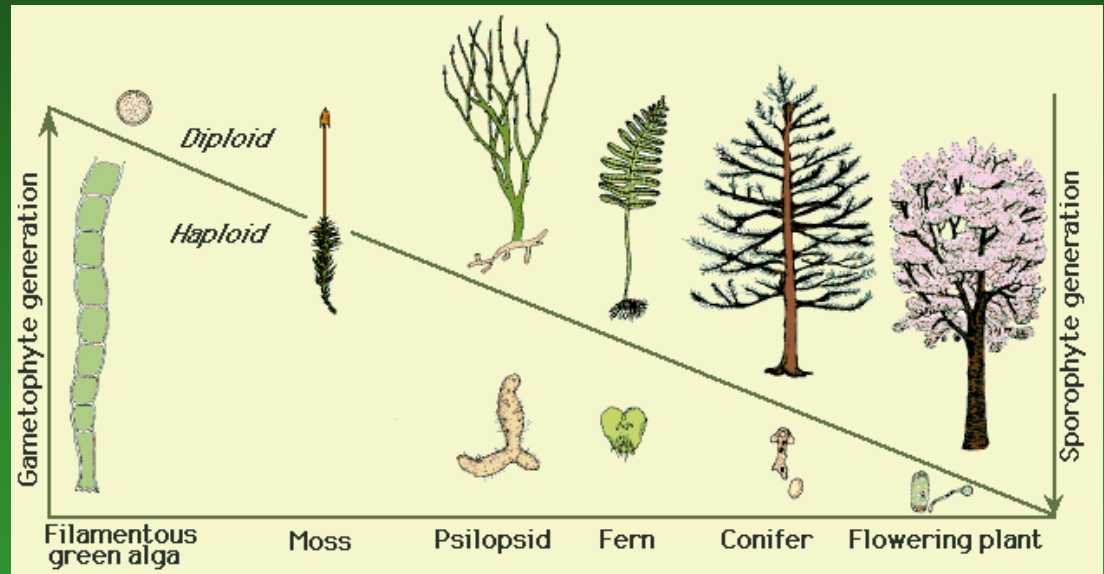
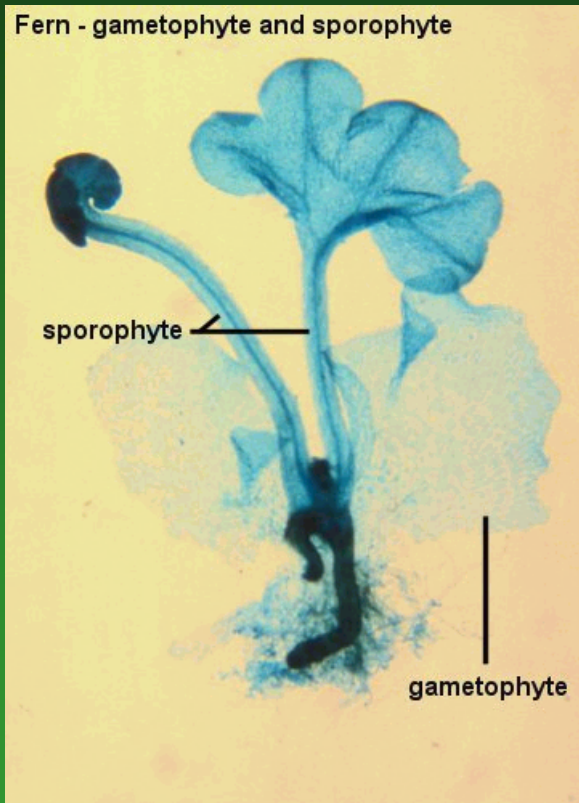
Selaginella

Embryo krytosemenných



Capsella

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



Rodozměnu mají často také řasy

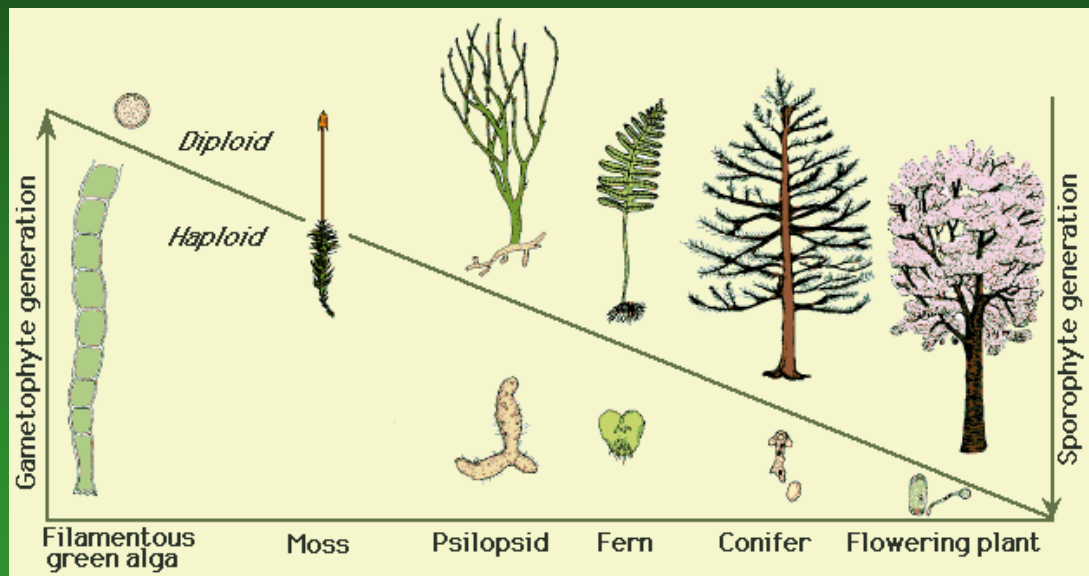
Gametofyt = pohlavní fáze rodozměny,

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

v archegoniích jediná vaječná buňka (oosféra);

v antheridiích obrvené spermatozoidy nebo nepohyblivé spermatické buňky

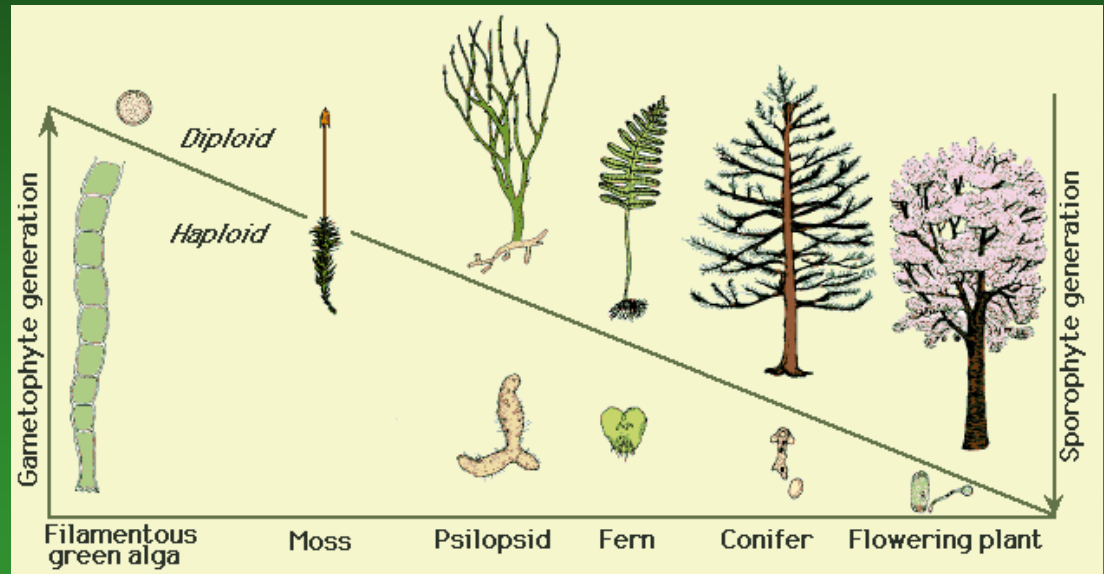
2. Jádra buněk gametofytu mají proti sporofytu poloviční obsah DNA v jádře, jsou haploidní (n).



Sporofyt = nepohlavní fáze rodozměny

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

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



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

Spóra vers. semeno

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



Spóra čili výtrus

jednobuněčné rozmnožovací
tělísko

vzniklé meiotickým dělením v
zárodečné vrstvě sporangia

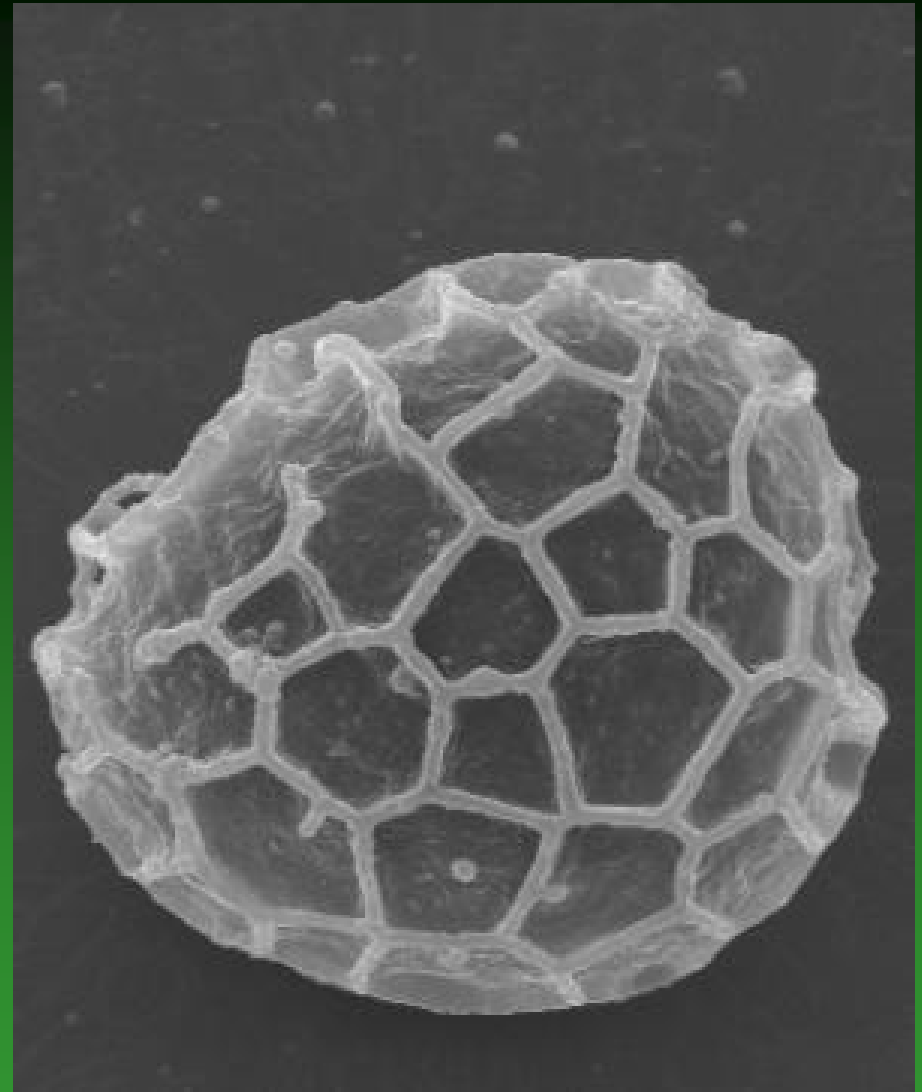
Recentními výtrusnými
vyššími rostlinami jsou

1. mechorosty *Marchantiophyta*
Bryophyta

Anthoceroophyta

2. plavuně *Lycopodiophyta*

3. kaprad'orosty *Monilophyta*



spóra *Lycopodium clavatum*

Semeno

mnohobuněčný rozmnožovací orgán

vzniklý z oplozeného vajíčka

na povrchu má osemení (testa)

uvnitř má živná pletiva (perisperm popř. endosperm) a zárodek (embryo).

Recentními semennými rostlinami jsou

4. nahosemenné a

5. krytosemenné.

