



System a evoluce 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 Rynie ve Skotsku

dnes

Ryniofyty

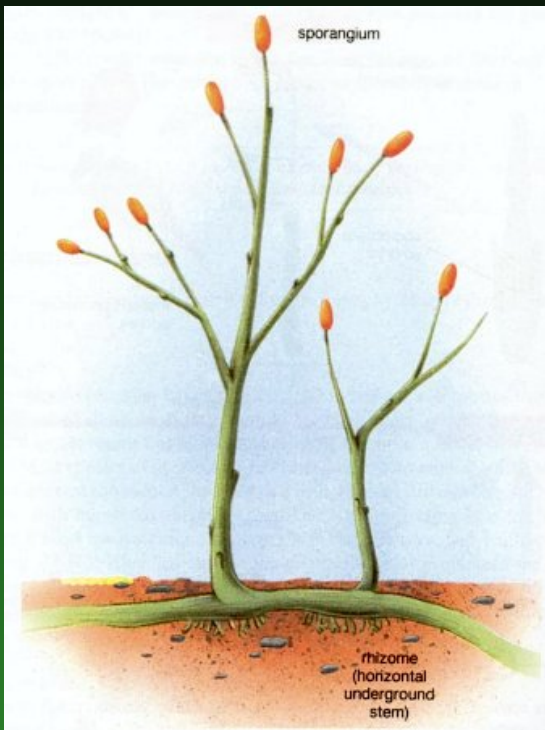
primitivní cévnaté rostliny



vesnička Rynie ve Skotsku

Před 420 miliony let

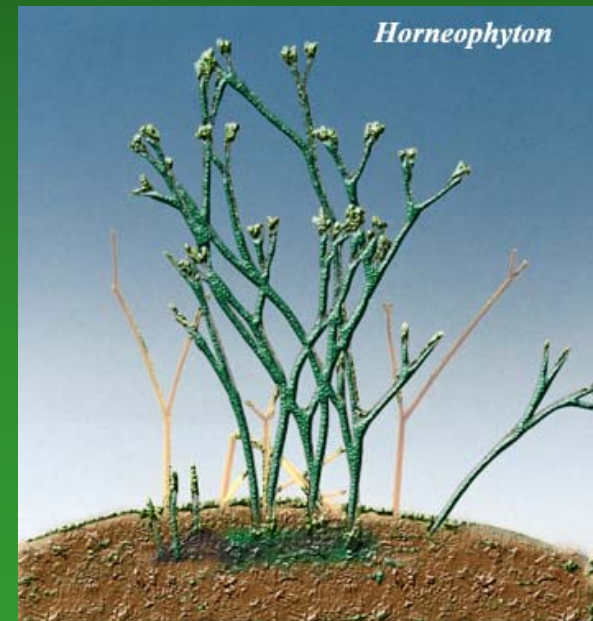
dnes



Jen fosilní, jednoduché stavby, díky větším rozměrům mají pravé vodivé elementy v jinak jednoduchém asimilujícím sporofytu.

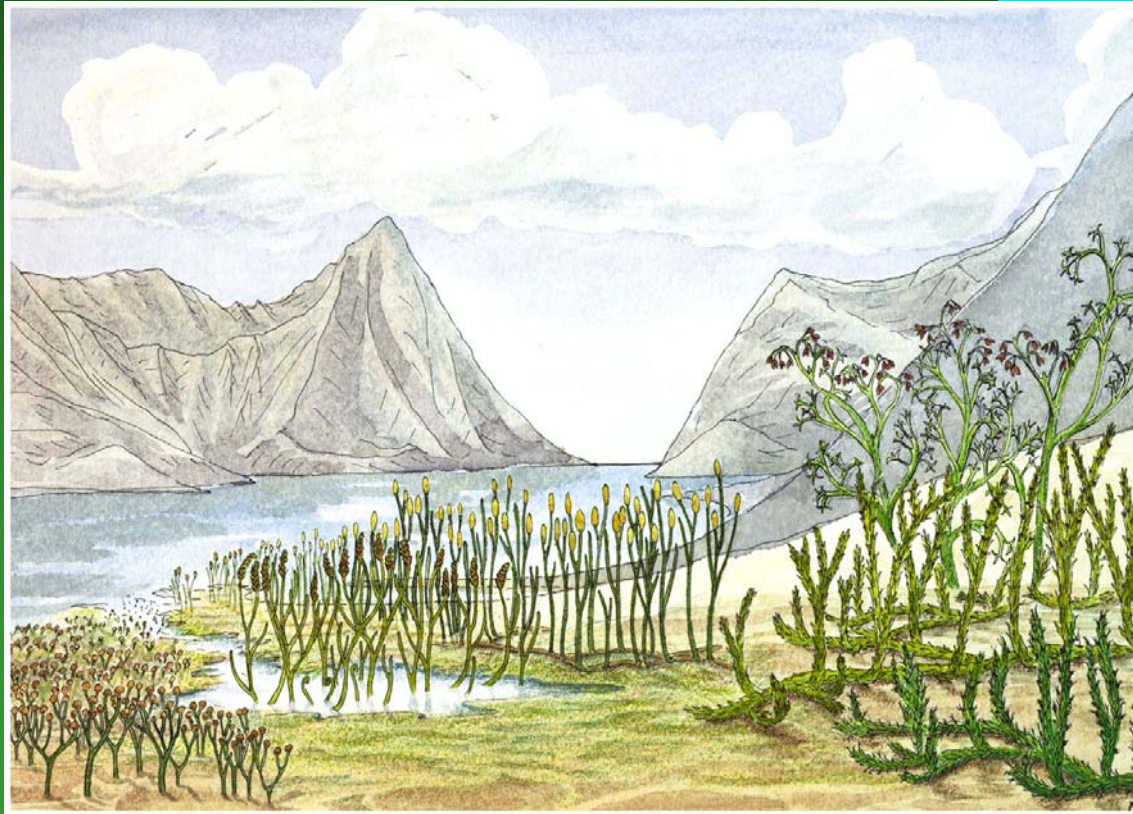
Sporofyt a gametofyt žily odděleně, vzájemně nezávisle.

Nejstarší ryniofyty ze svrchního siluru -
424-410 miliónů let B. P.



Vyskytovaly se na rozhraní
vodního a terestrického
prostředí, v bahně či vlhkém
písku na břehu vod v devonu

Několik cm – dm velké

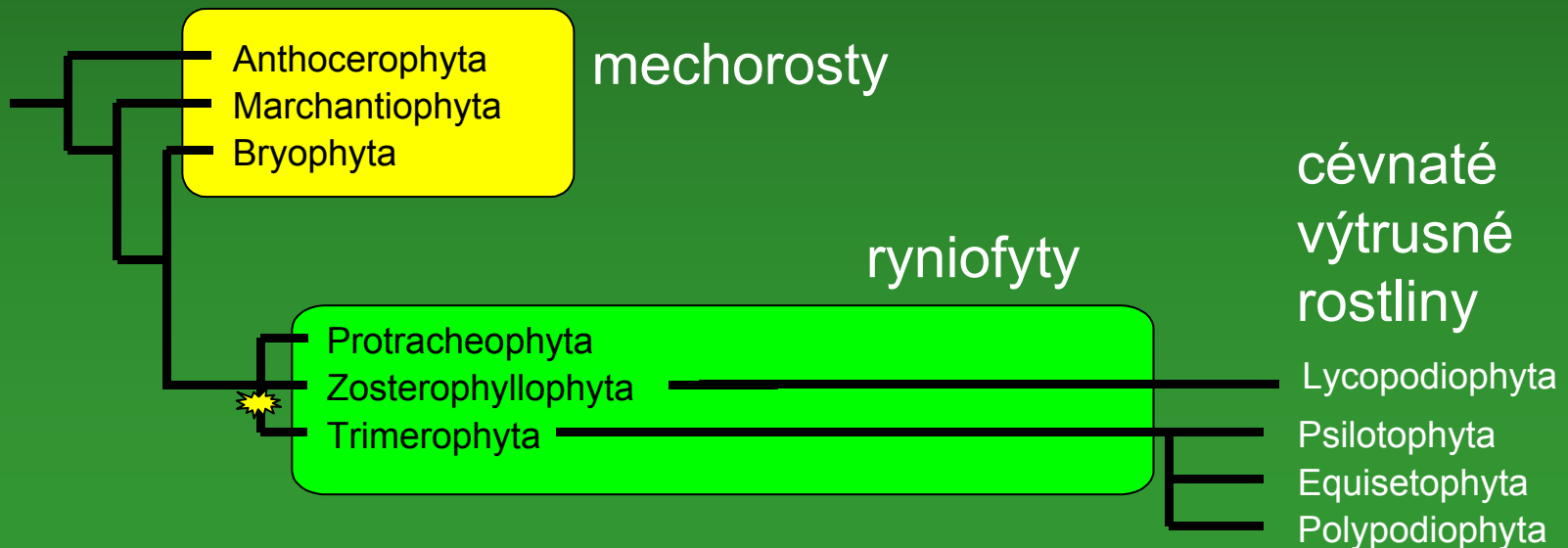


Rostly také ve vodě
několik dm hluboké, pak
byly ukotveny ve dně
s asimilujícími částmi
vznášejícími se ve
vodním sloupci a nad
hladinu vyčnívajícími
jen částmi nesoucími
výtrusnice

ryniofyty jsou vývojový stupeň (parafyletická skupina).

Po odštěpení mechorostů v ordoviku, se odštěpily i primitivní bezlisté ryniofyty (*Protracheophyta*); společná větev vyšších rostlin se záhy podle stavby listů rozdělila na dvě linie ryniofytů:

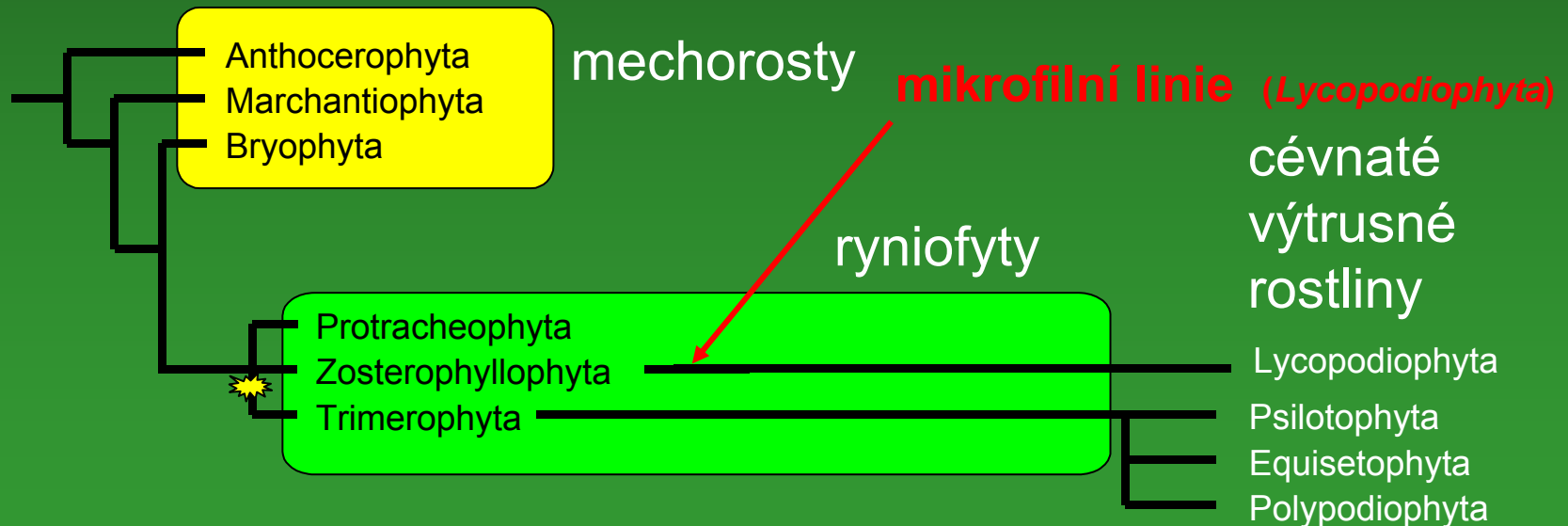
- (1) **mikrofylní linie** – směřující k plavuním,
- (2) **megafylní linie** – směřující k psilotofytům, přesličkám, kapradinám a jejich prostřednictvím i k semenným rostlinám.



ryniofyty jsou vývojový stupeň (parafyletická skupina).

Po odštěpení mechorostů v ordoviku, se odštěpily i primitivní bezlisté ryniofyty (*Protracheophyta*); společná větev vyšších rostlin se záhy podle stavby listů rozdělila na dvě linie ryniofytů:

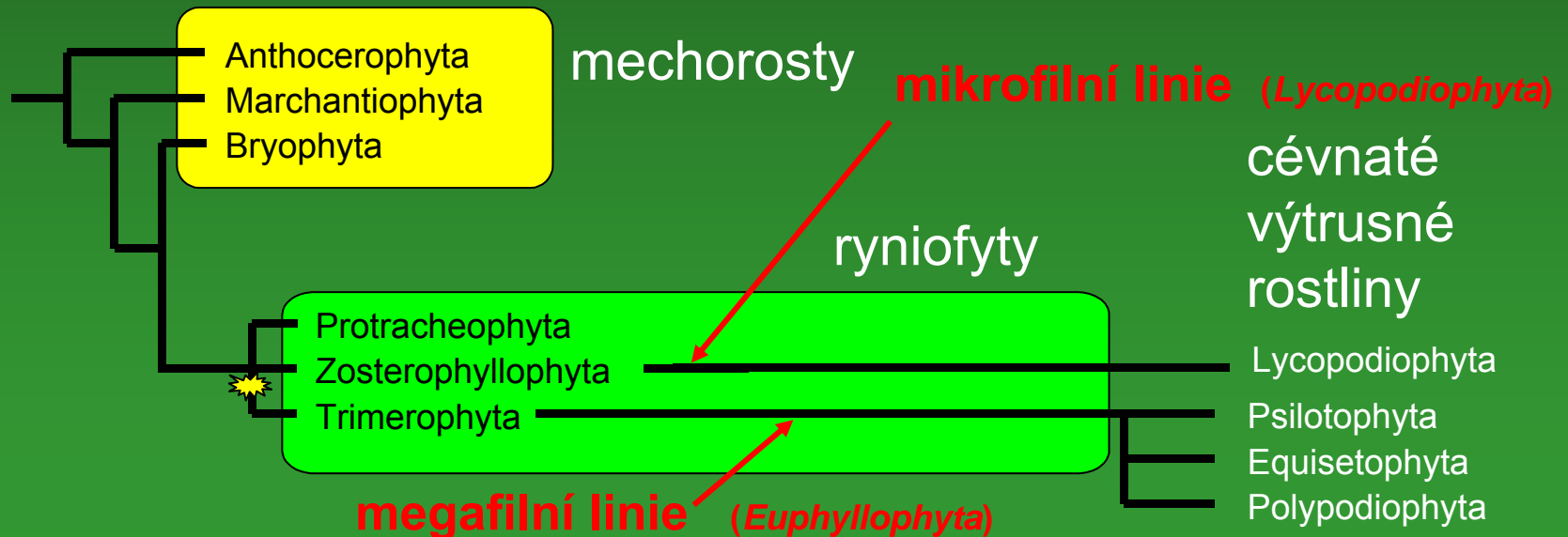
- (1) **mikrofilní linie** – směřující k plavuním,
- (2) **megafylní linie** – směřující k psilotofytům, přesličkám, kapradinám a jejich prostřednictvím i k semenným rostlinám.



ryniofyty jsou vývojový stupeň (parafyletická skupina).

Po odštěpení mechorostů v ordoviku, se odštěpily i primitivní bezlisté ryniofyty (*Protracheophyta*); společná větev vyšších rostlin se záhy podle stavby listů rozdělila na dvě linie ryniofytů:

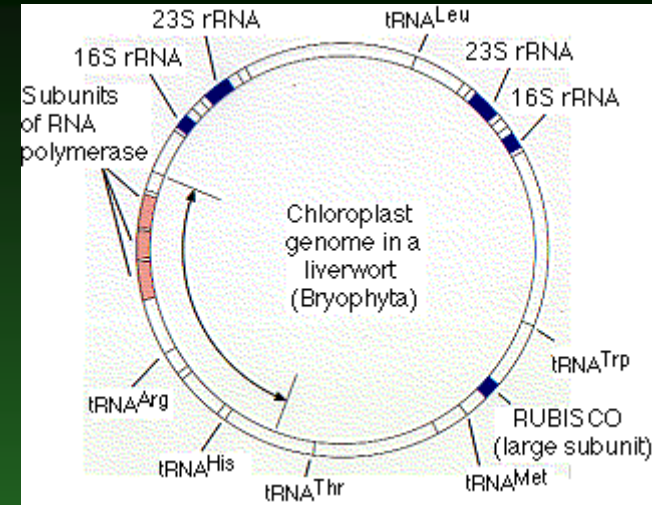
- (1) **mikrofilní linie** – směřující k plavuním,
- (2) **megafilní linie** – směřující k psilotofytům, přesličkám, kapradinám a jejich prostřednictvím i k semenným rostlinám.



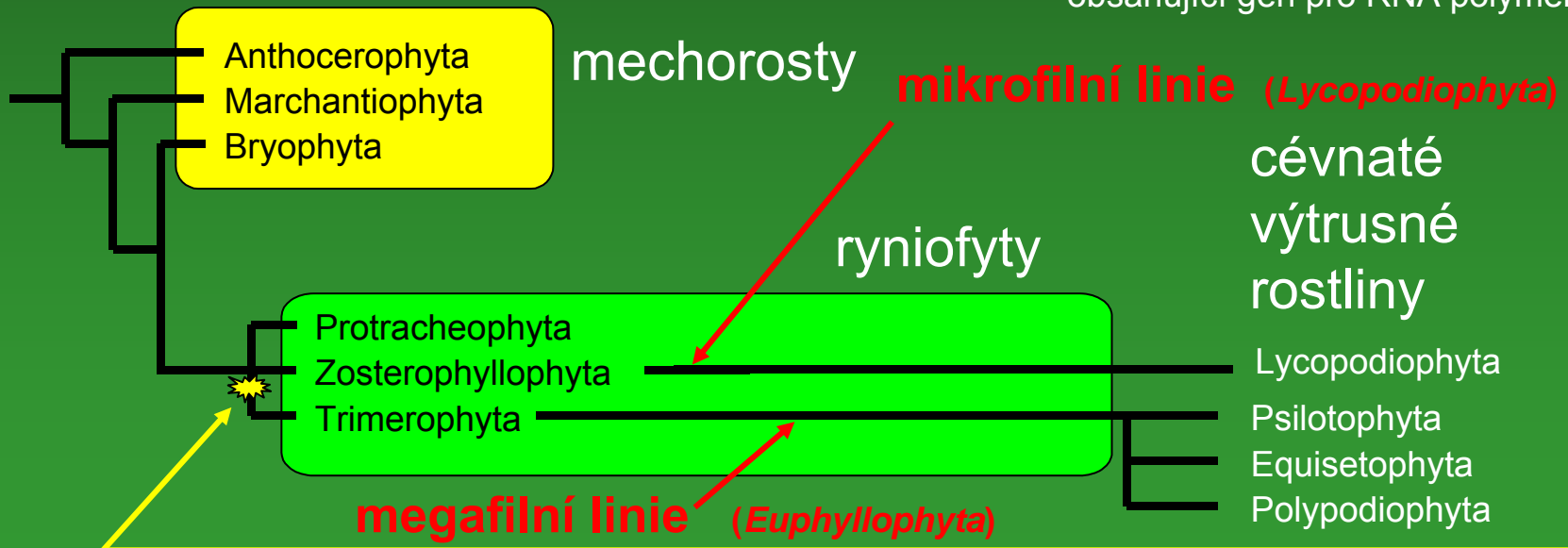
ryniofyty jsou vývojový stupeň (parafyletická skupina).

Po odštěpení mechorostů v ordoviku, se odštěpily i primitivní bezlisté ryniofyty (*Protracheophyta*); společná větev vyšších rostlin se záhy podle stavby listů rozdělila na dvě linie ryniofytů:

- (1) **mikrofilní linie** – směřující k plavuním,
- (2) **megafilní linie** – směřující k psilotofytům, přesličkám, kapradinám a jejich prostřednictvím i k semenným rostlinám.



megafilní linie má 30 kb inverzi v chloroplastovém genomu liší se od plavuní a mechorostů (v části obsahující gen pro RNA polymerázu)

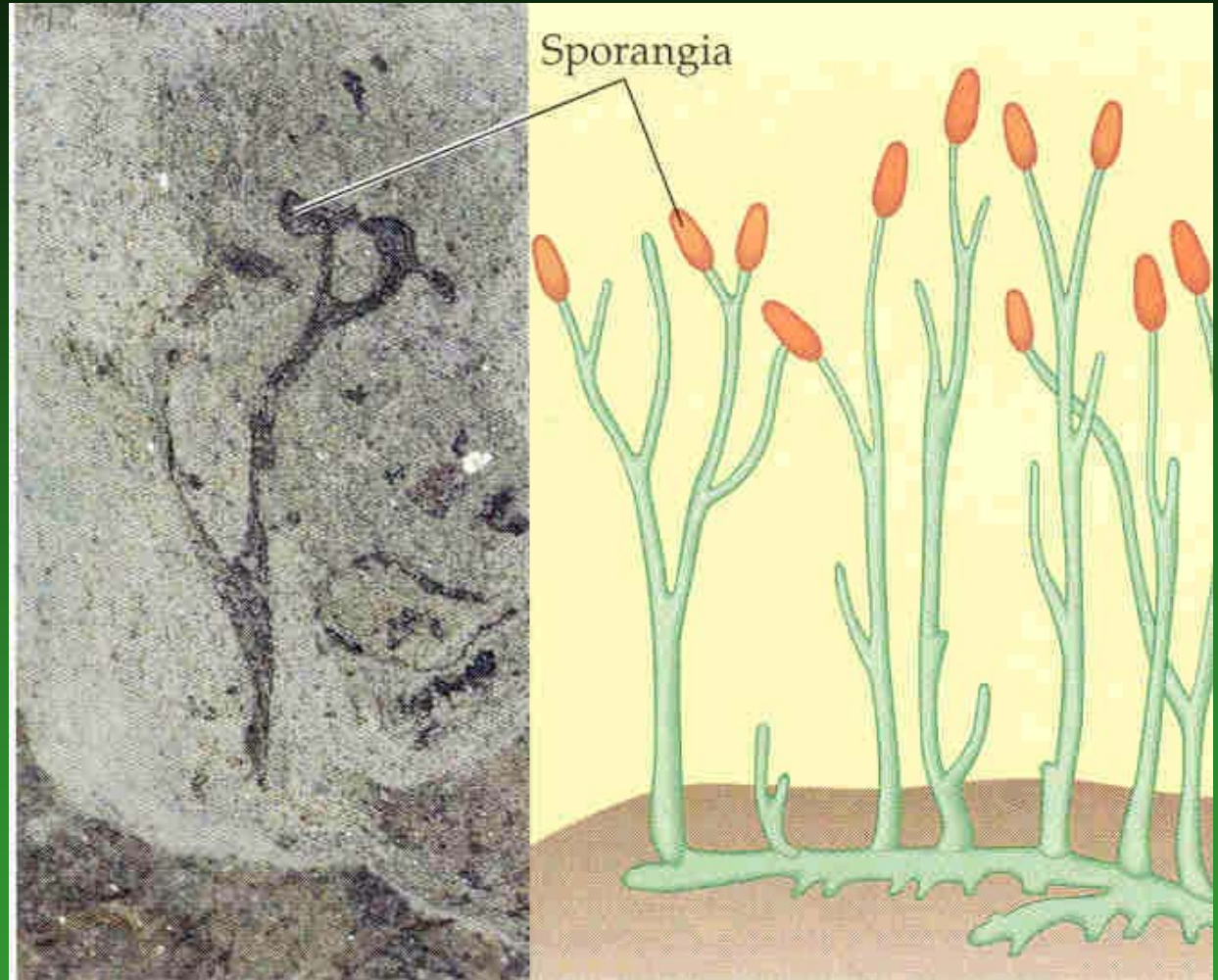


Sporofyt vytrvalý, zelený, na gametofytu nezávislý.

vidličnatě větvené telomy (= stonky)

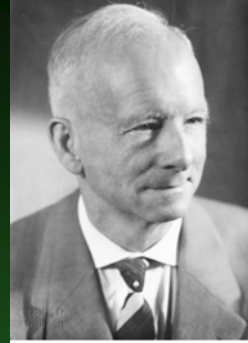
kruhového průřezu, někdy podle funkce rozlišitelnými na rhizomy, mezomy a fertillní telomy.

Neměly listy, asimilovaly nadzemními telomy

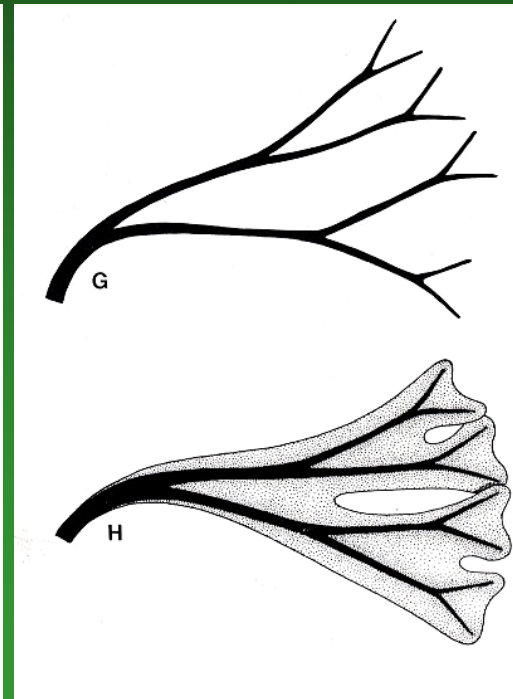
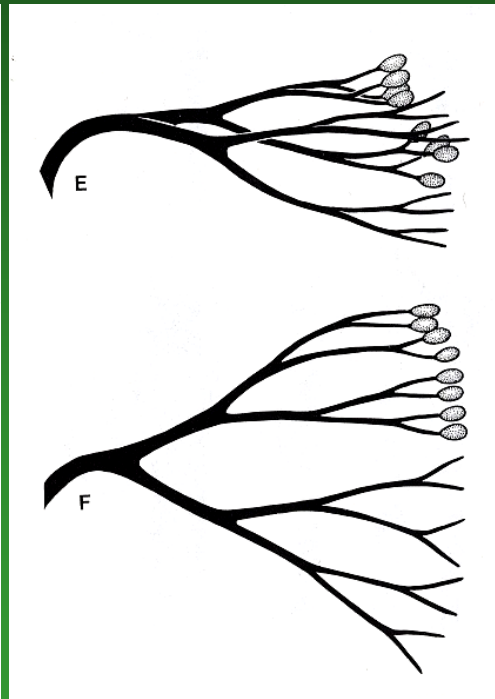
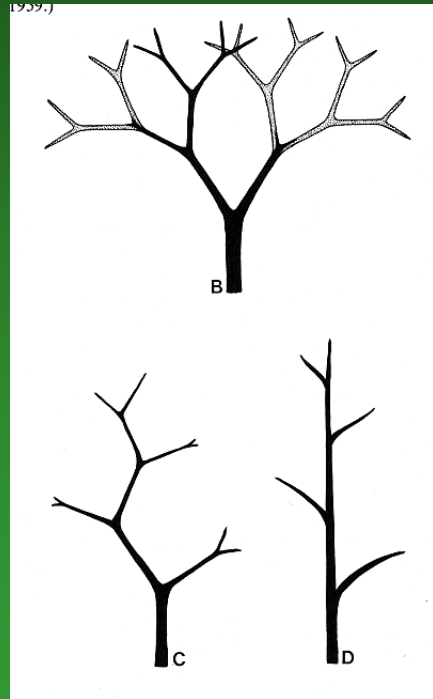
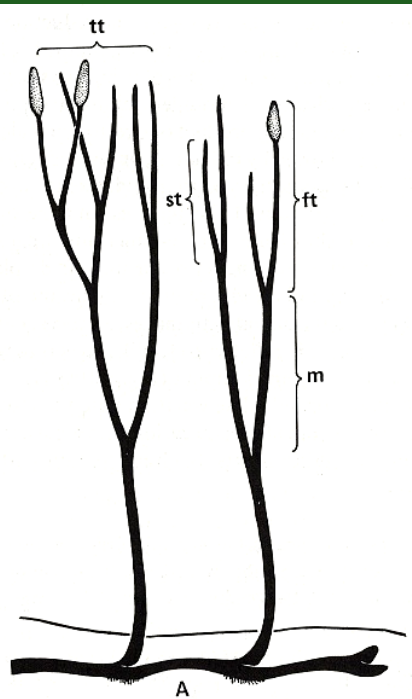


Zimmermannova telomová teorie:

Walter Zimmermann
1892-1980



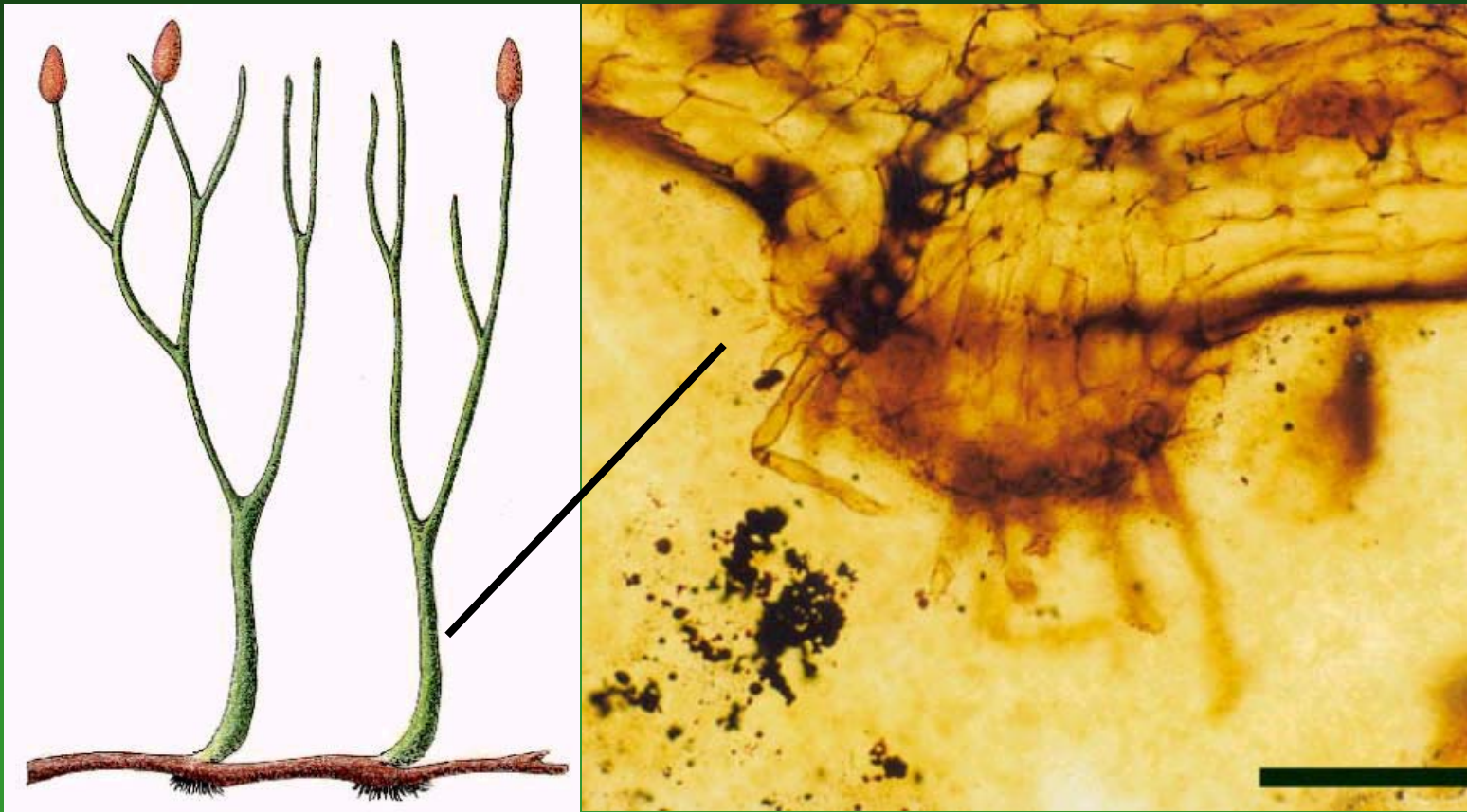
Praorgánem je u rostlin prostorově vidličnatě větvený telom – z něj jsou odvozeny všechny ostatní orgány.
Příklady procesů evoluce telomů: B-D převršení, E-F planace, G-H kladofikace a syntelomizace v list



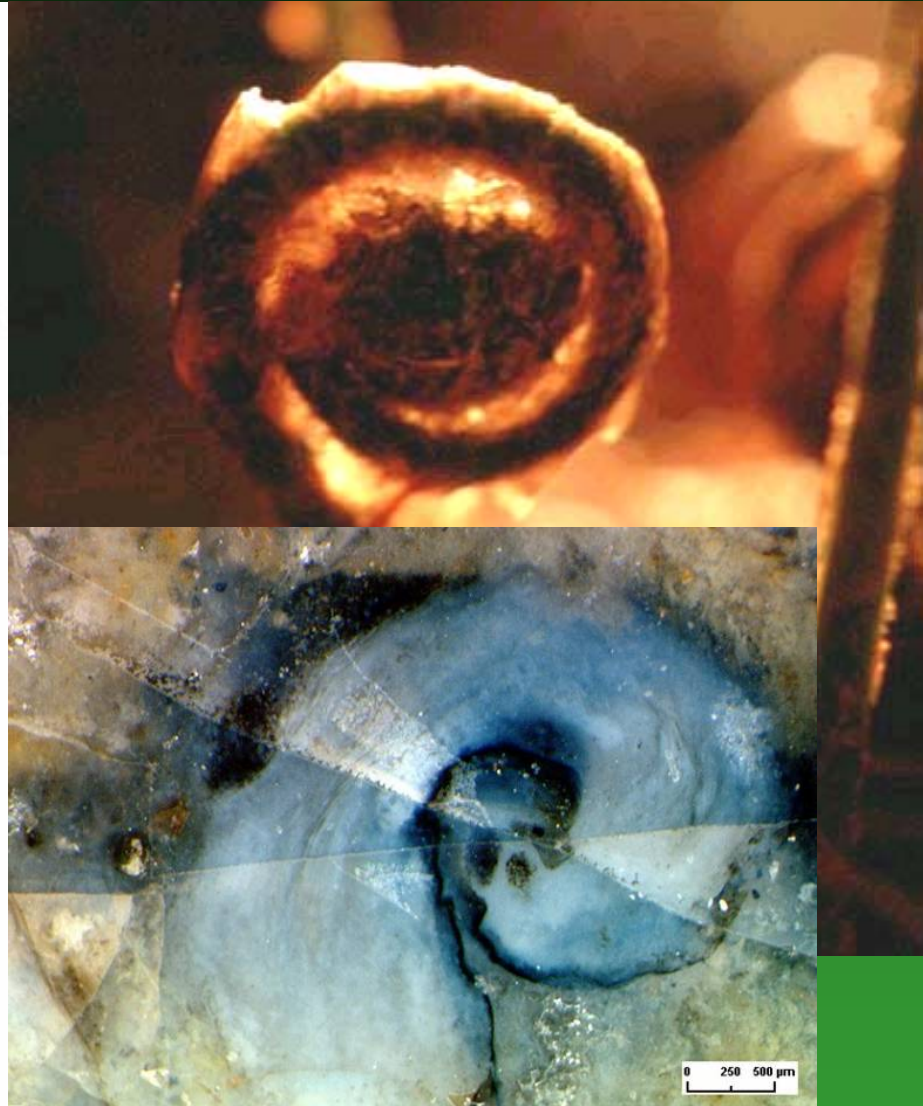
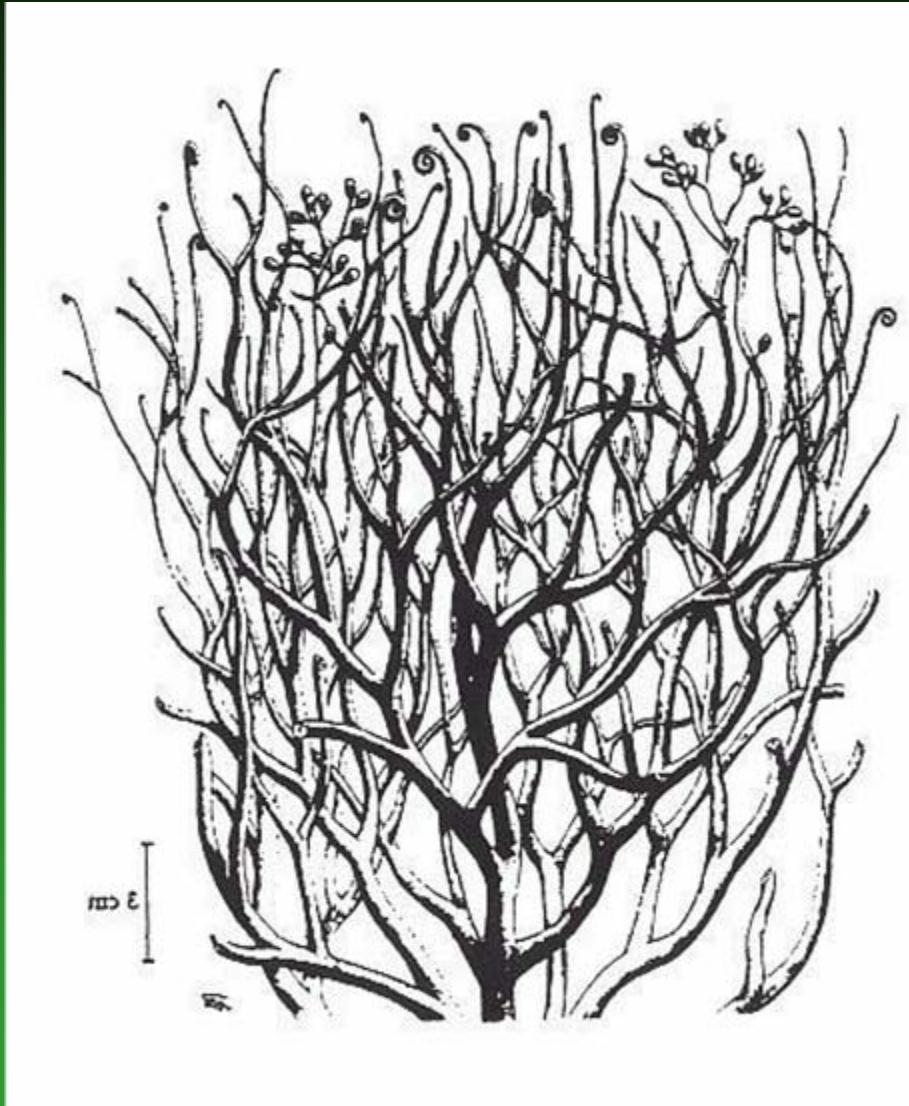
Ryniofyty **neměly kořeny.**

Ukotvení v substrátu zajišťoval rhizom – oddenek (podzemní stonek);

Příjem živin a vody zajišťoval porost **rhizoidů** na rhizomu.

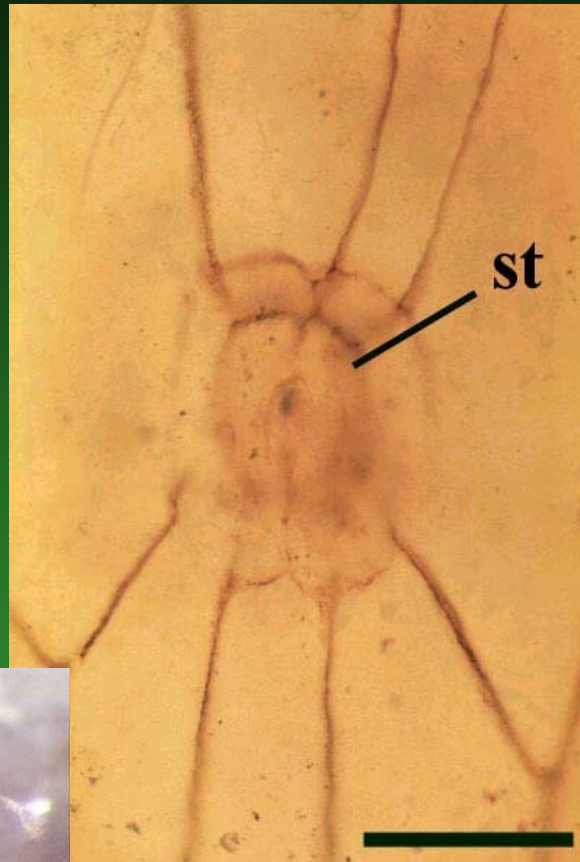


Telomy byly v mládí **circinálně stočené**.



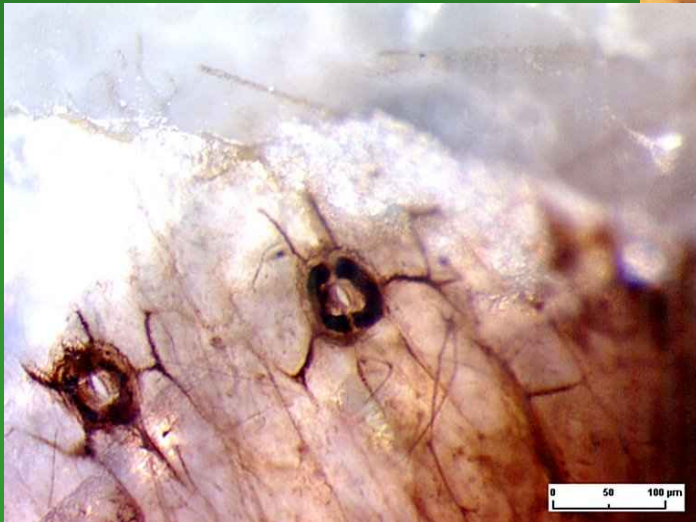
Epidermis ryniofytů měla pravé průduchy

Průduch u *Horneophyton lignieri* (st) obklopený modifikovanými buňkami



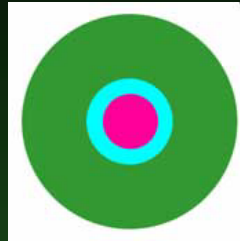
Průduch *Aglaophyton major*

Asteroxylon, průduchy a epidermis (svěrací buňky s tmavým obsahem, úsečka = 0,10 mm)

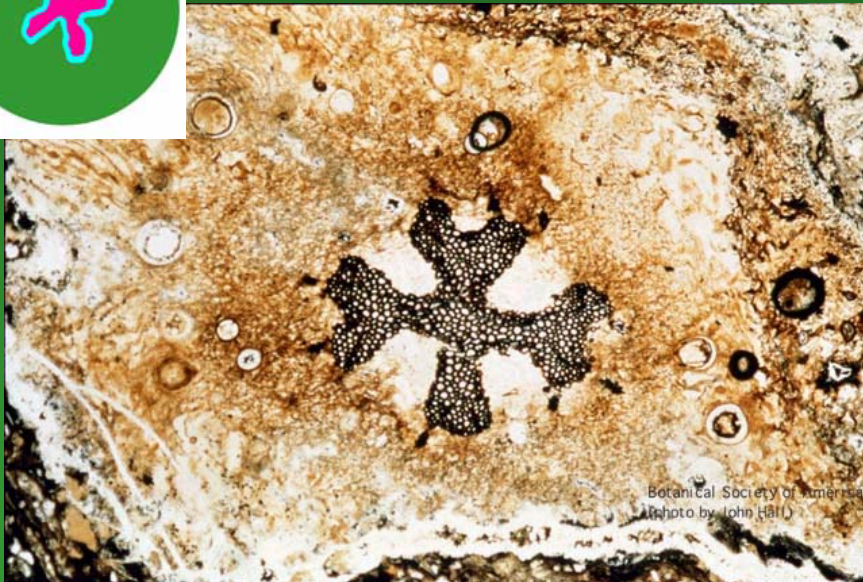
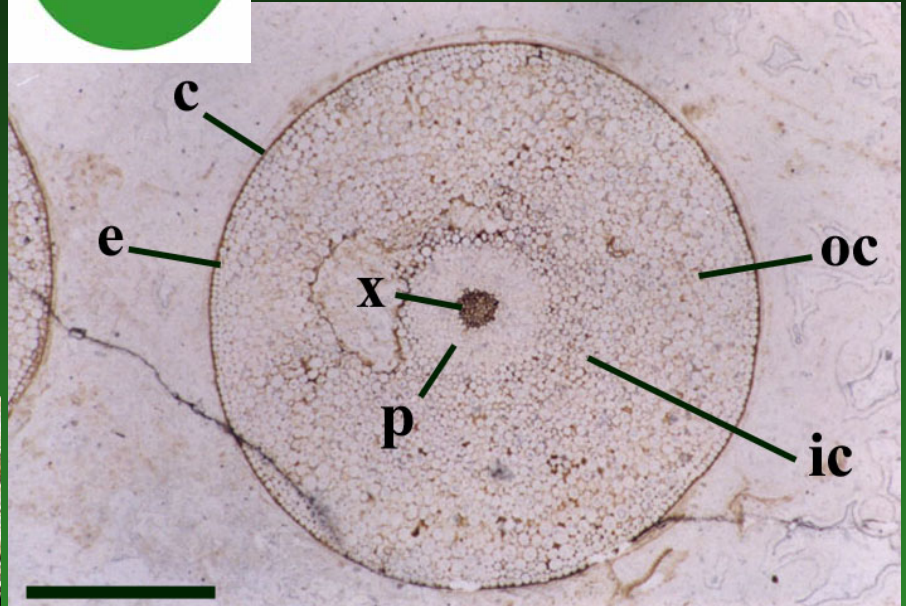
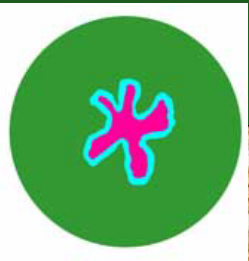


Cévní svazek, pokud byl vyvinut, primitivní. Byl buď **protostélický** →
nebo od něho odvozený **aktinostélický** ↙

xylem, floem



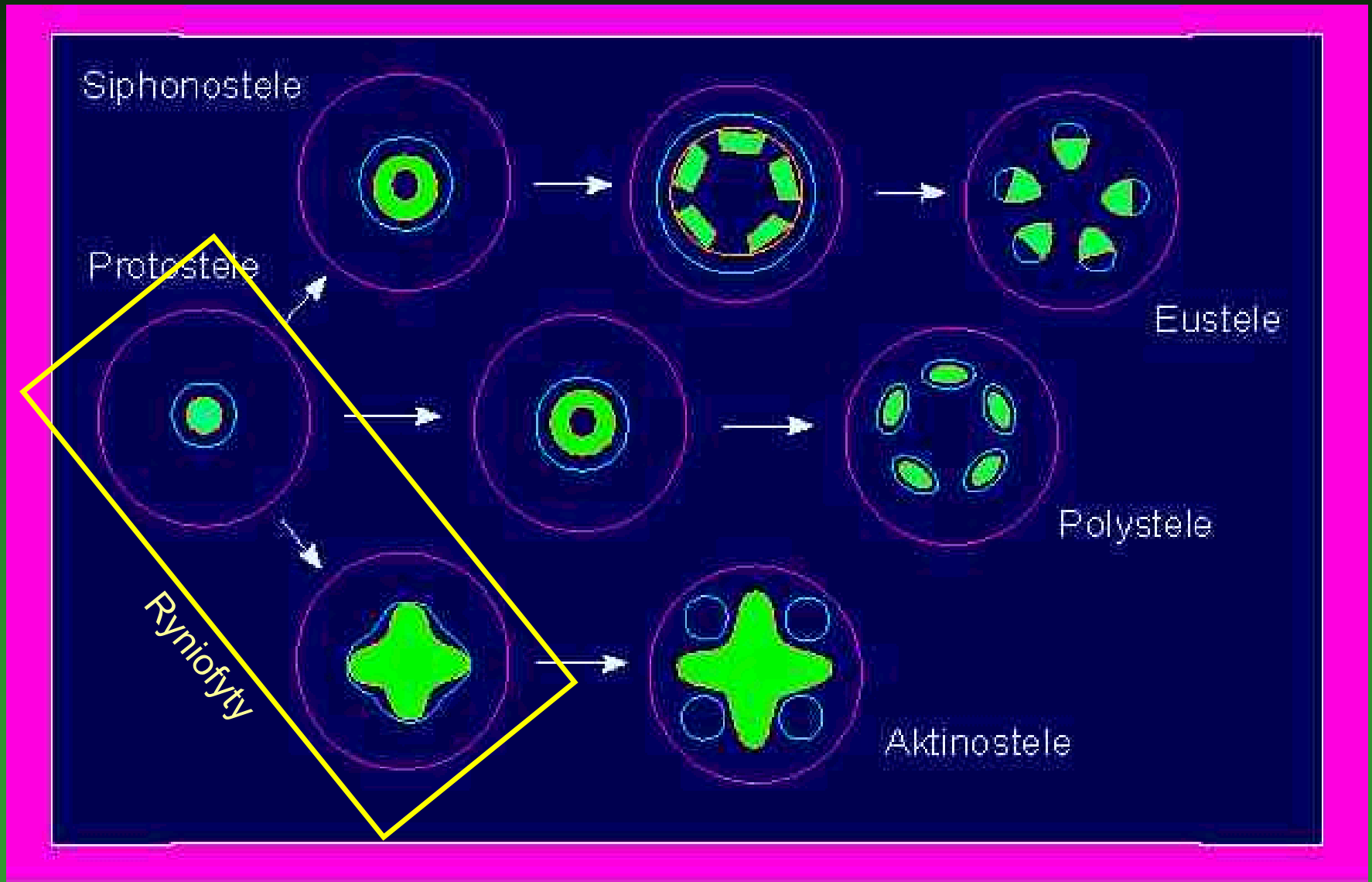
xylem, floem



Příčný řez protostelickým telomem ryniofyt kutikula (c), epidermis (e), vnější kůra (oc), vnitřní kůra (ic), floem (p), xylemový svazek (x) (úsečka = 2 mm)

Příčný řez aktinostelickým telomem rodu *Asteroxylon*

Stelární teorie - naznačuje evoluci vodivých svazků z původního protostélé

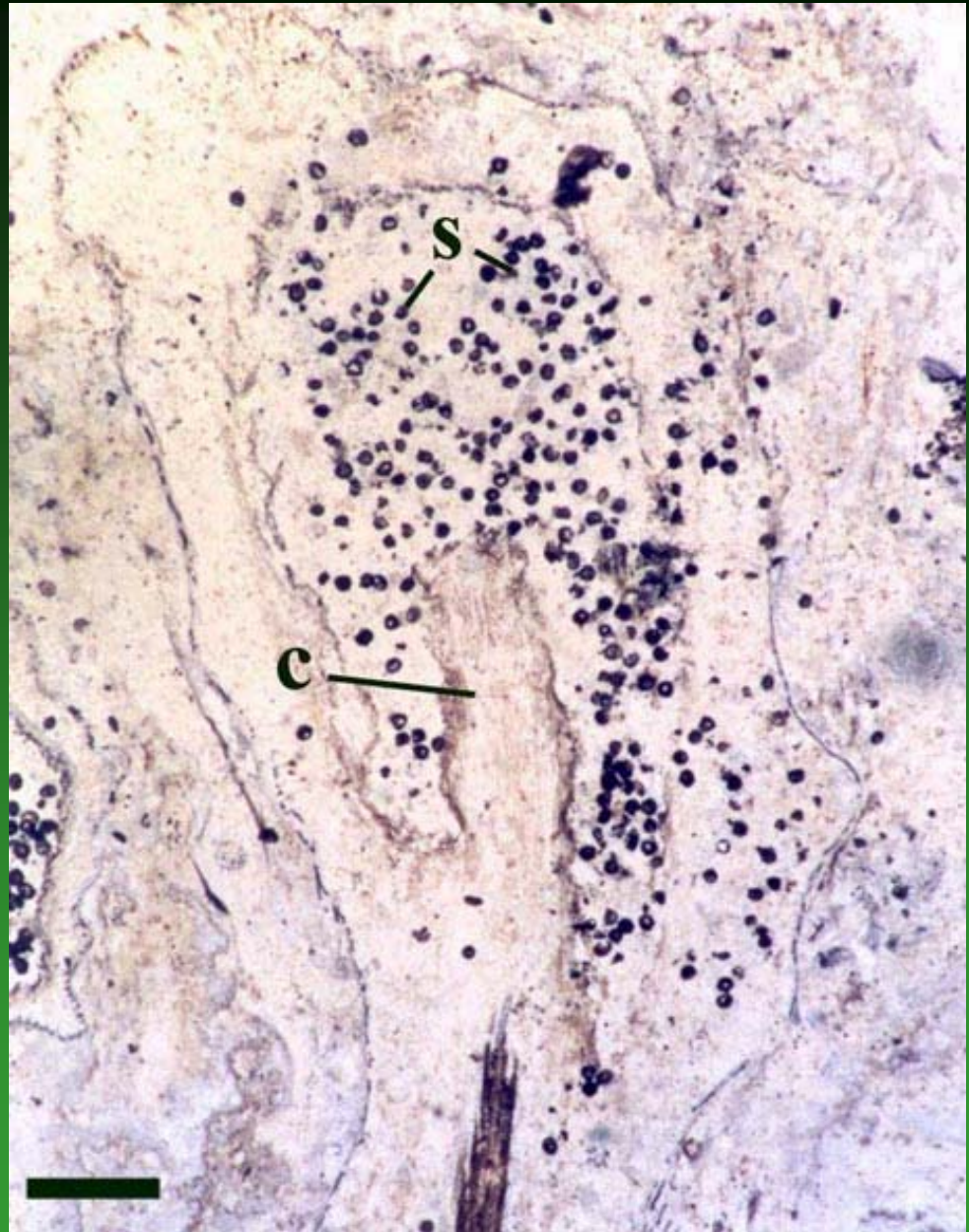


Sporangia
eusporangiátní =
tlustostěnná
(stěnu tvoří víc jak jedna
vrstva buněk),

izosporická,

někdy uvnitř se sloupkem
- columella.

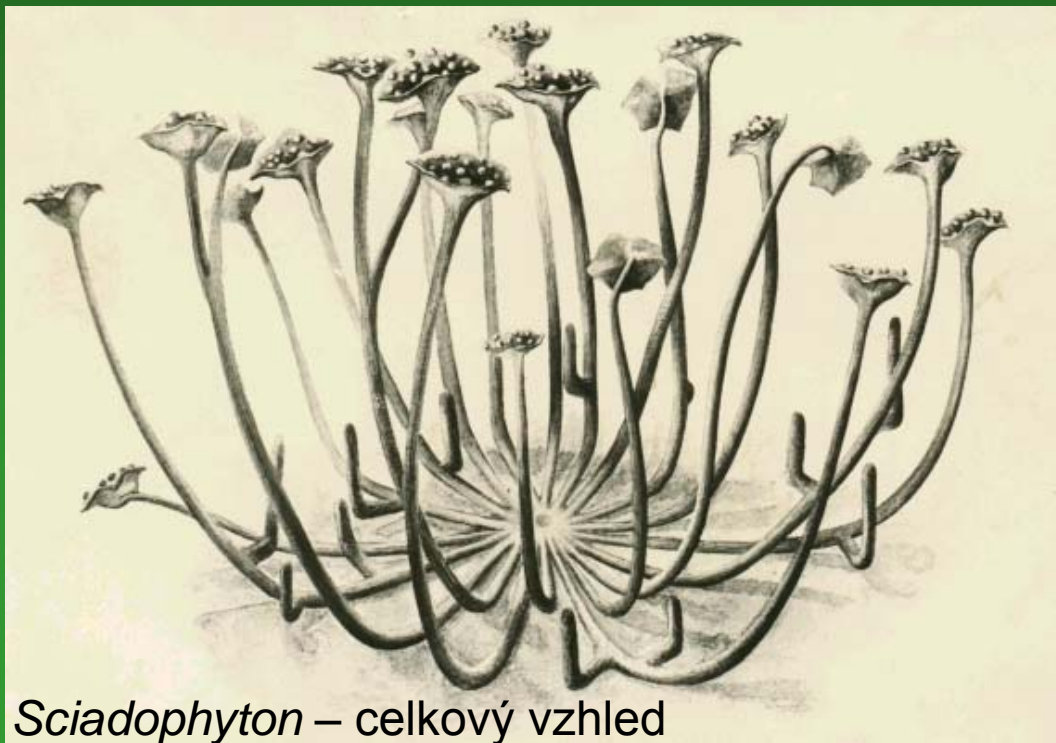
Sporangium u
Horneophyton lignieri,
c = columella



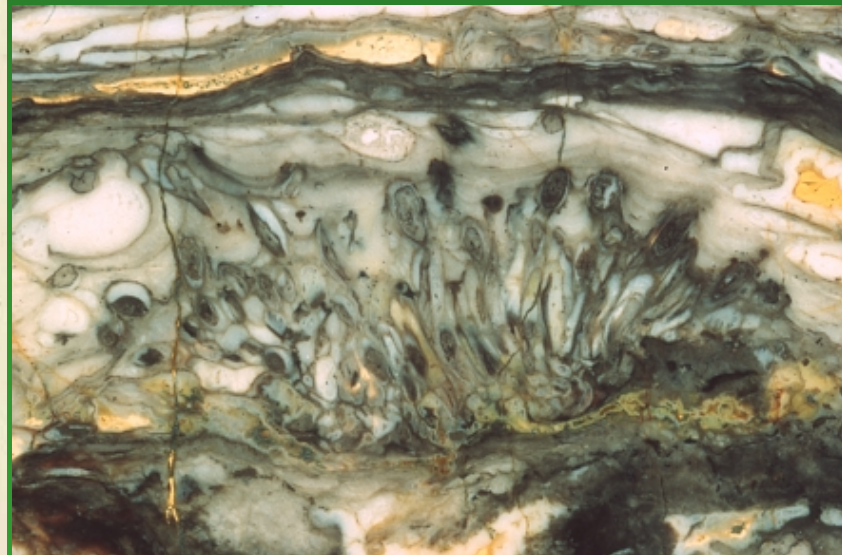
Gametofyt ryniofytů – frondózní s terčovými receptákuly (gametantiofory) připomíná gametofyt porostnice mnohotvárné (*Marchantia polymorpha*)

receptakula a celé gametofyty častěji jednopohlavné jen s archegoniofory nebo antheridiofory

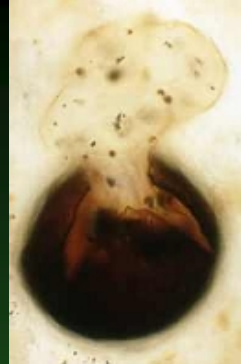
méně často receptákula oboupohlavná



Remyophyton delicatum - má oboupohlavná receptakula nesoucí archegonia i antheridia



tetrády spór
(*Aglaophyton major*)

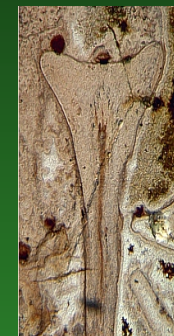


klíčící spóra
(*Horneophyton lignieri*)

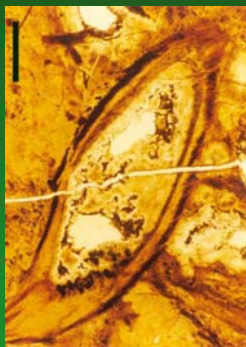
gametofyt typu
Sciadophyton -
celkový vzhled
(rekonstrukce)



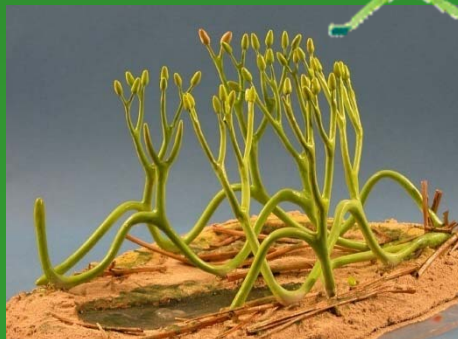
antheridiofor
(*Lyonophyton rhyniensis*)



Rodozměna ryniofyt

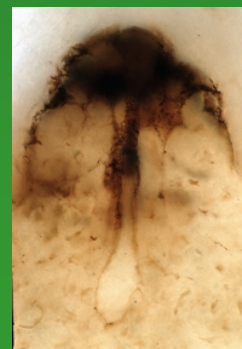


elipsoidní
sporangium
(*Aglaophyton major*)

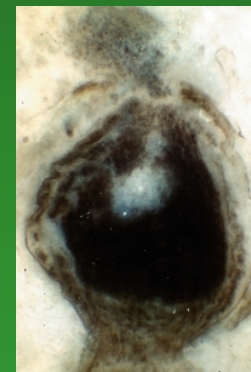


sporofyt typu
Aglaophyton -celkový
vzhled (rekonstrukce)

archegonium
(*Lyonophyton rhyniensis*)



antheridium
uvolňující
spermatozoidy
(*Remyophyton delicatum*)





Miskovité disky gametangioforů nesly na svrchní straně archegonia nebo antheridia nebo obojí.

Na gametofytu pravé průduchy; měly vodivé elementy - hydroidy.



Nahoře: podélný řez samčím gametofytem *Lyonophyton rhyniense* nesoucím antheridia (a). (úsečka = 1mm), vpravo spermatozoidy uvolněné z antheridia

Oddělení *Protracheophyta*

Nižší vzrůst: 5–20 cm.

Telomy hladké nebo hrbolkaté, bez šupinovitých emergencí.

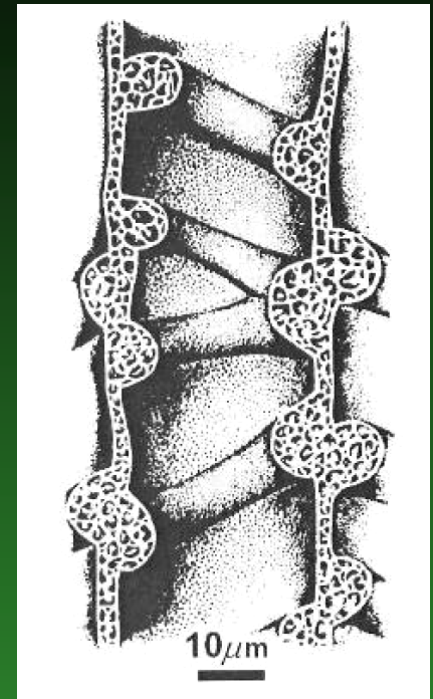
Větvení telomů prostorové (ne vícekrát za sebou v jedné rovině).

Vodivé elementy protostélické

Tracheidy neztlustlé = hydroidy, nebo se spirální výztuží typu S (obr.)

Sporangia terminální (na vrcholech telomů), jednotlivá.

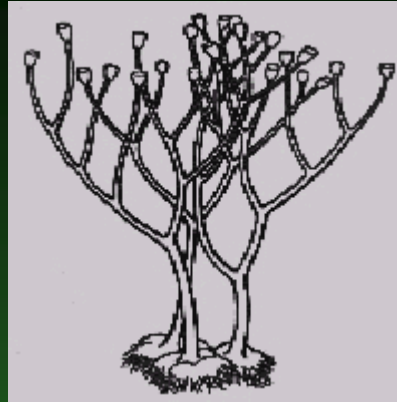
Nejstarší pocházejí ze svrchního siluru vyhynuly pravděpodobně ve středním devonu.



tracheidy s
houbovitou
stěnou, síťnatě
nebo prstencovitě
ztlusté, typu S
(Kenrick & Crane
1997)

Cooksonia

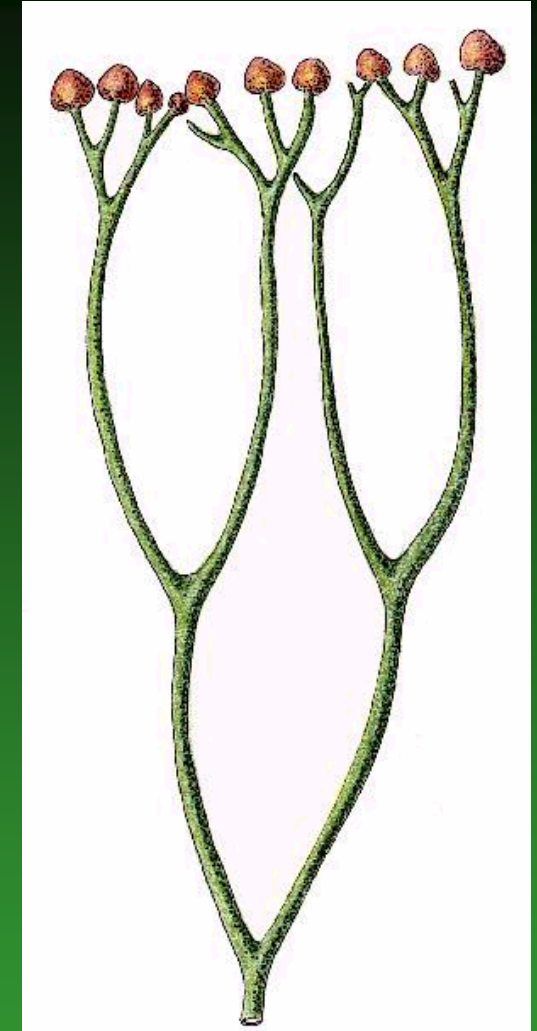
s apoletními spórami a
ledvinitými sporangii
výška do 10 cm



Cooksonia caledonica
je sporofyt

Cooksonia
nejstarší makrofosílie vyš.
rostlin;
střední - svrchní silur - **428
milionů let.**

Irsko, Wales, Skotsko,
Česko (*Cooksonia
bohémica*), Kazachstán,
USA, Kanada, Sibiř.



Isabel Cookson
1893-1973
australská
paleobotanička



Cooksonia pertoni je to gametofyt!

Aglaophyton major (dříve *Rhynia major*)

do 15 cm vysoká (2)

rhizomy válcovité, s
mykorrhizou (4);

v nodech „kořenující“ shluky
jednobuněčných rhizoidů (1)

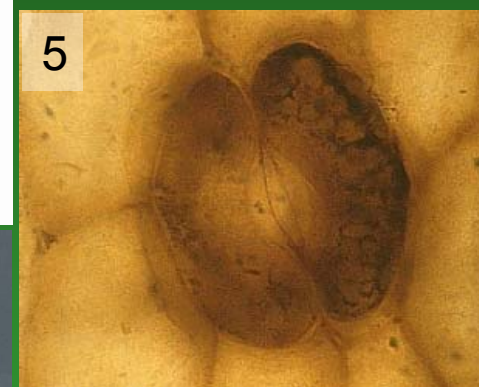
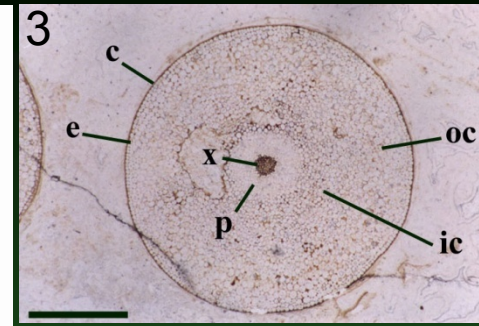
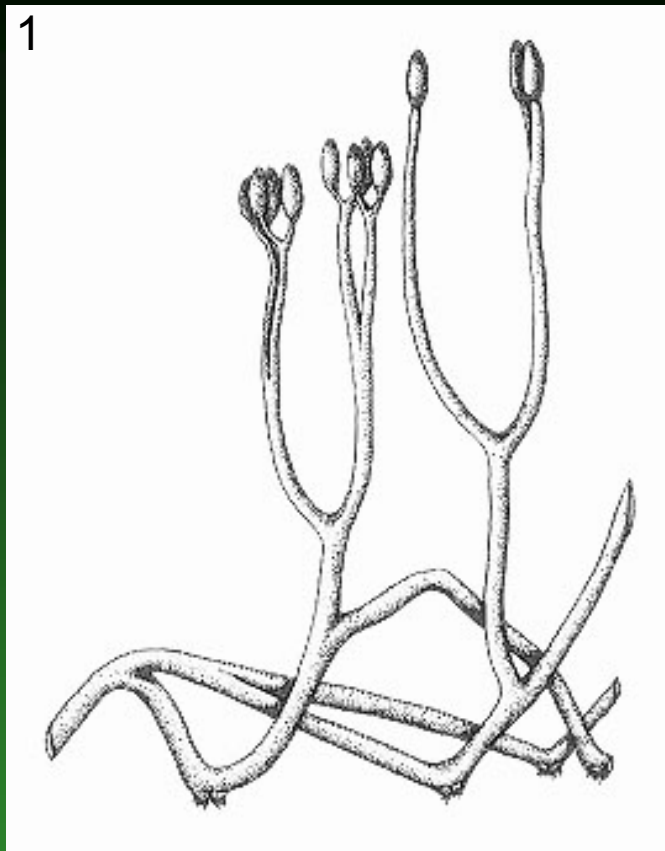
přímé vidličnaté telomy 4-6
mm silné, s jednoduchým
protostélé (3);

tracheidy - bez ztluštěnin
připomínají hydroidy mechů

hladká epidermis s průduchy
(také na aeriálních partiích
rhizomů) (5)

elipsoidně protáhlé výtrusnice
12x4 mm, bez dehiscencí (6)

gametofyt *Lyonophyton
rhiniensis*



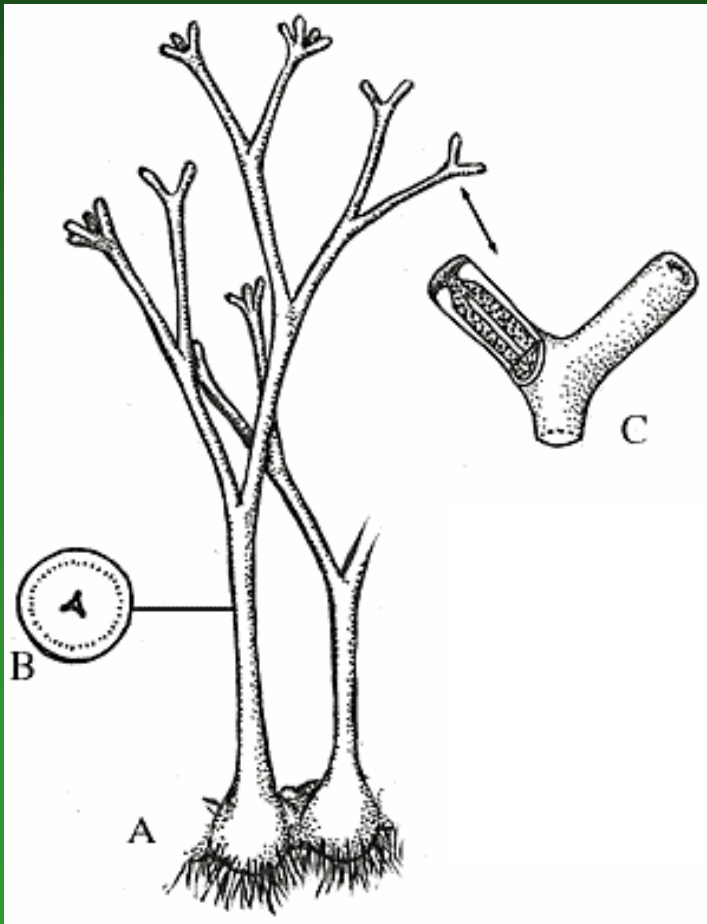
Horneophyton lignieri (dříve *Hornea*),

nadzemní bezlistý, hladký stonek vidličnatě větvený, do 2 mm tlustý,

výška sporofytních rostlin do 20 cm; tracheidy - spirálně vyztužené

fertilní telomy zakončeny válcovitými sporangii

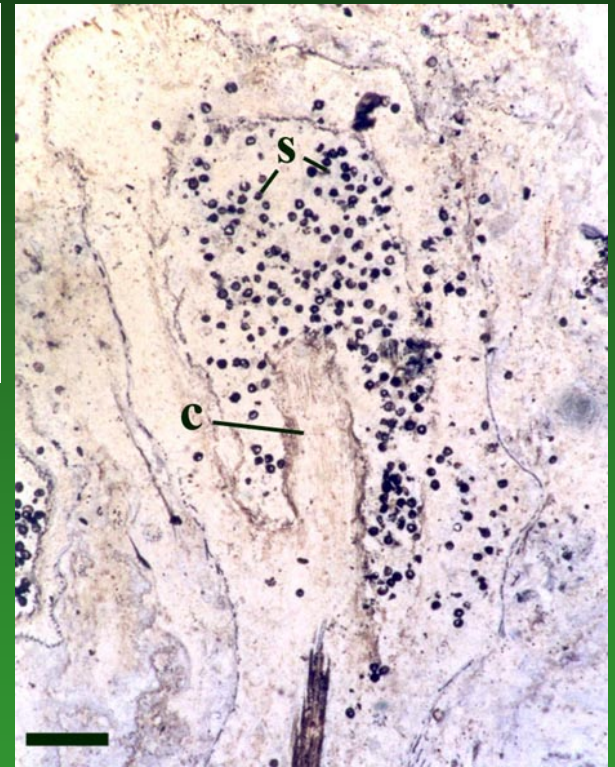
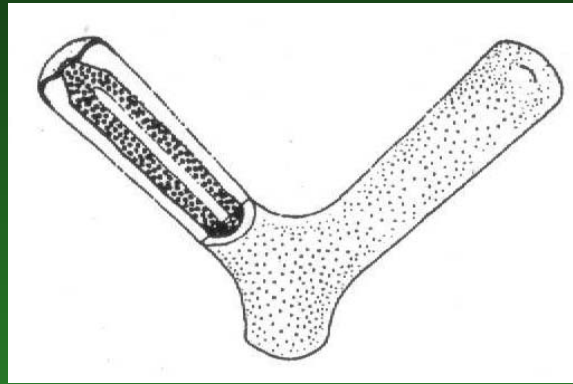
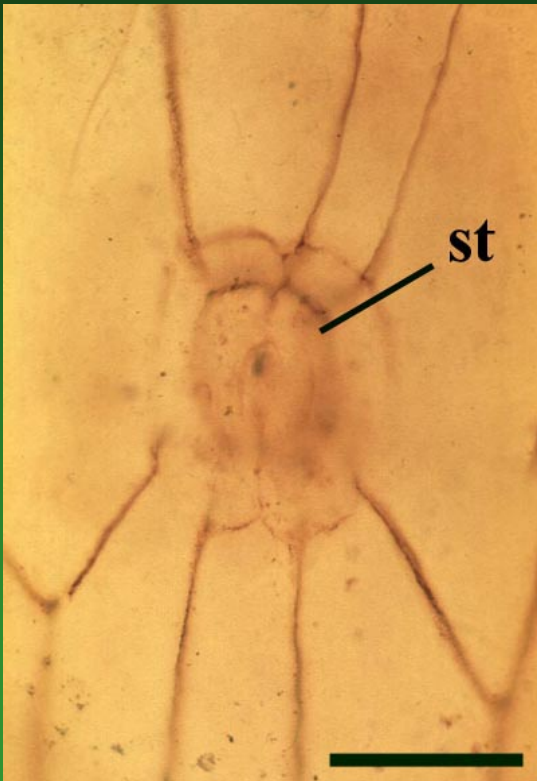
rhizom hlíznatě uzlovitý - na spodu s rhizoidy, s patrnou mykorrhizou



Horneophyton lignieri

epidermis - s roztroušenými průduchy

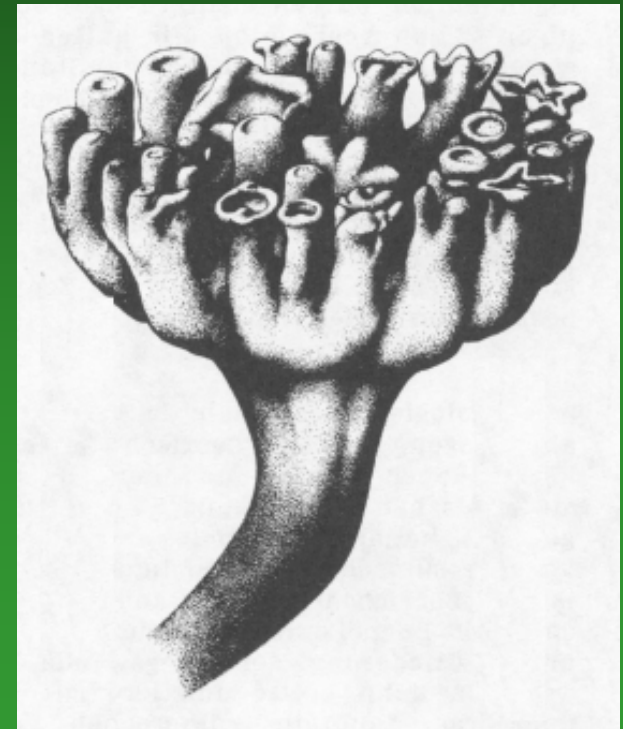
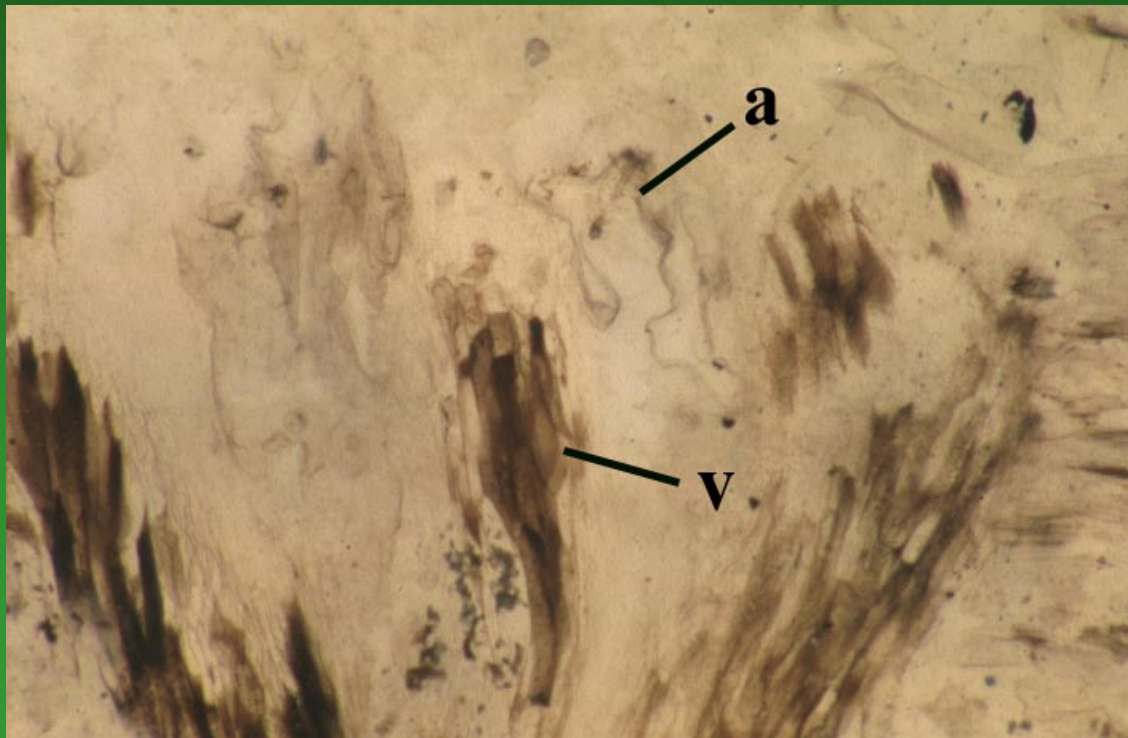
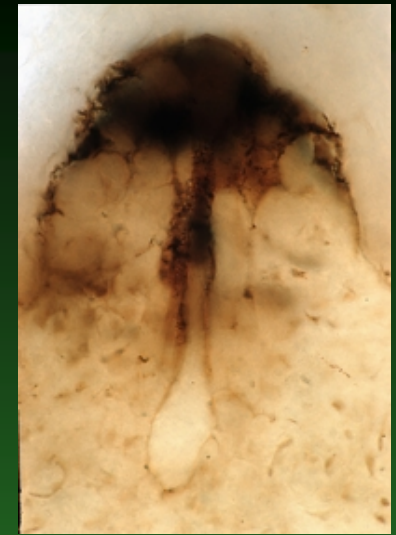
sporangia – válcovitá 7,5 mm dl., vidličnatě větvená, se středním sloupkem – jako u mechů nebo hlevíků! – otvírají je však v terminální části dehiscenčním otvorem – spíše tedy jako mechy!



Horneophyton lignieri

samičí gametofyt popsán jako *Langiophyton mackii* roste volně a je zhruba 6 cm vysoký

- Archegonia na receptákulech
- zanořená archegonia - jako u hlevíků!,
- archegonia obalena „pochvou“ - podobně jako báze sporofytu hlevíků!



Rhynia gwynne-vaughamii

výška do 20 cm,

stonky do 3 mm tlusté, dichotomicky i monopodiálně větvené (3)

oddenek s jednobuněčnými rhizoidy a mykorrhizou (4)

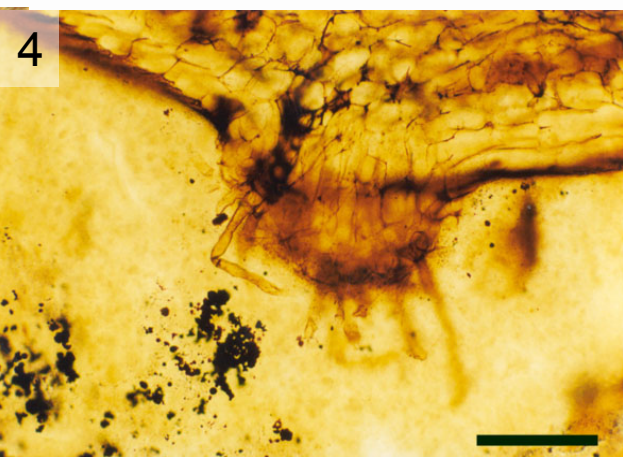
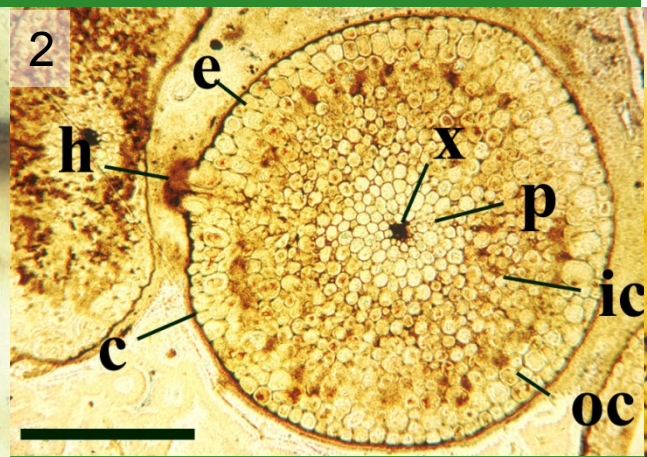
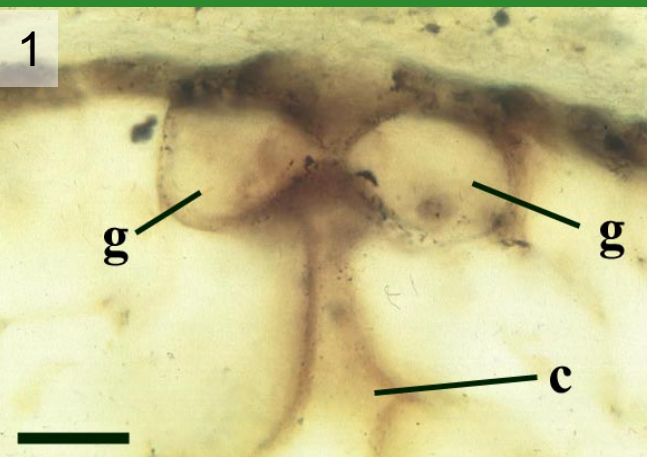
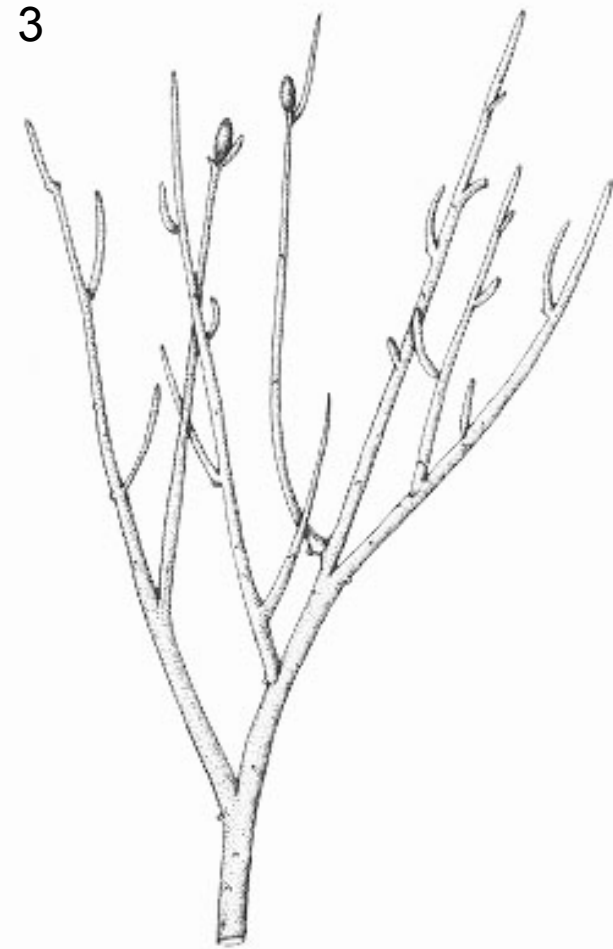
epidermis - s průduchy (1)

vodivá pletiva - protostélé (4)

tracheidy – prstencovitě vyztužené, vzácně i spirálně vyztužené

sporangia – elipsoidní; 3,6 x 2,4 mm; vyskytují se vzácně; nemají dehiscenční aparát

3



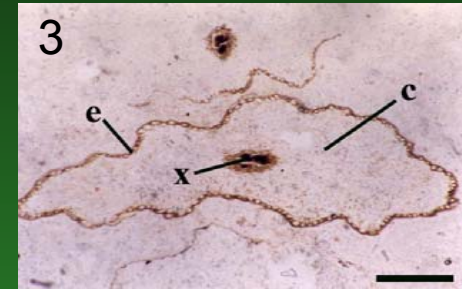
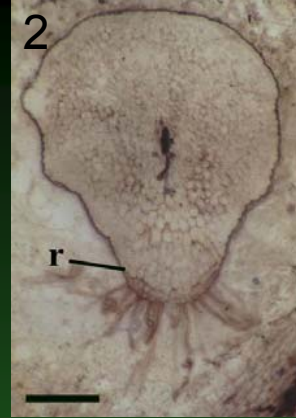
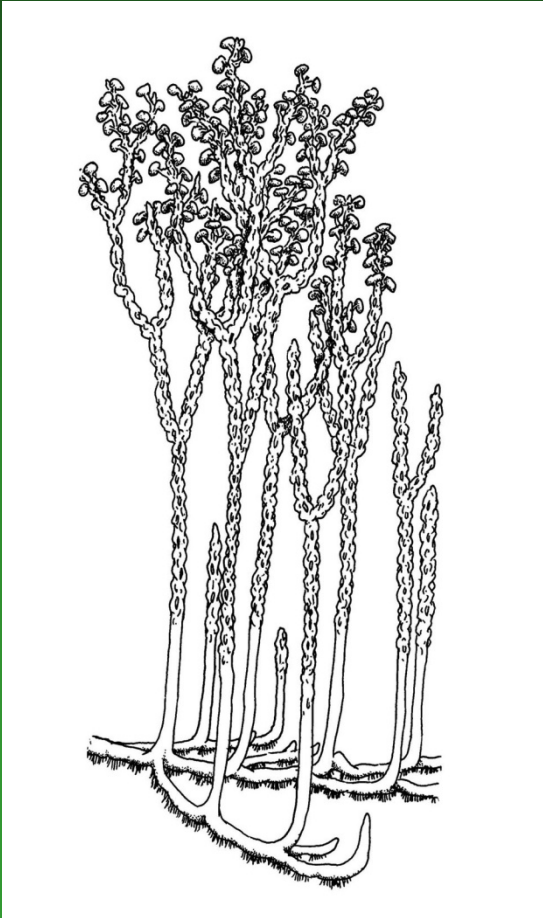
Nothia aphylla

- vodorovné větvené oddenky (rhizomy) v bahně (1); na spodu oddenků podélná žebra s rhizoidy (2), výška ca 15 cm

- přímé větvené telomy, podélně rýhované s hrbolekatými emergencemi, protostélický xylem často ve 2 svazcích (3); tracheidy bez ztlustěnin (!)

- sporangia ledvinitá 3x2 mm, s příčnou dehiscencí, na krátkých stopkách po stranách telomů v terminálních shlucích (4)

- gametofyt *Kidstonophyton discooides* (5) připomíná receptákula *Marchantia*



oddělení *Zosterophyllophyta*

Spodnodevonští předchůdci plavuní – mikrofylních rostlin.

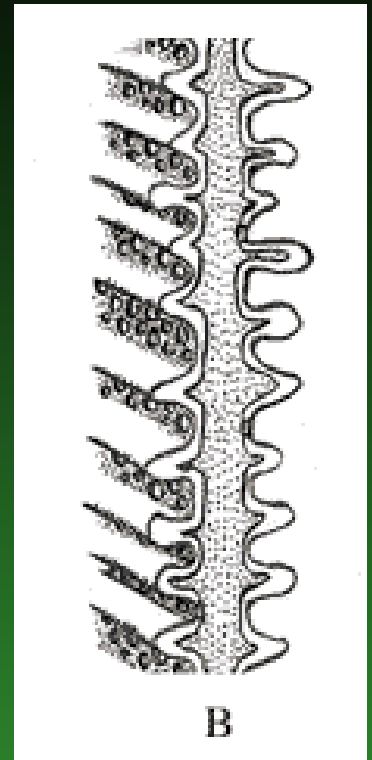
Telomy dichotomicky větvené, vysoké až 50 cm.

Na telomech vychlípeniny pokožky (emergence) šupinovitého tvaru = něco jako drobné šupinovité listy, avšak zpravidla bez inervace (enafyly).

Vodivé elementy protostélické nebo aktinostélické

Tracheidy ztlustlé, typu G.

Sporangia kulovitá nebo ledvinitá, krátce stopkatá v řadách nebo spirálách po stranách telomů, popřípadě v terminálních klasech nahloučená.

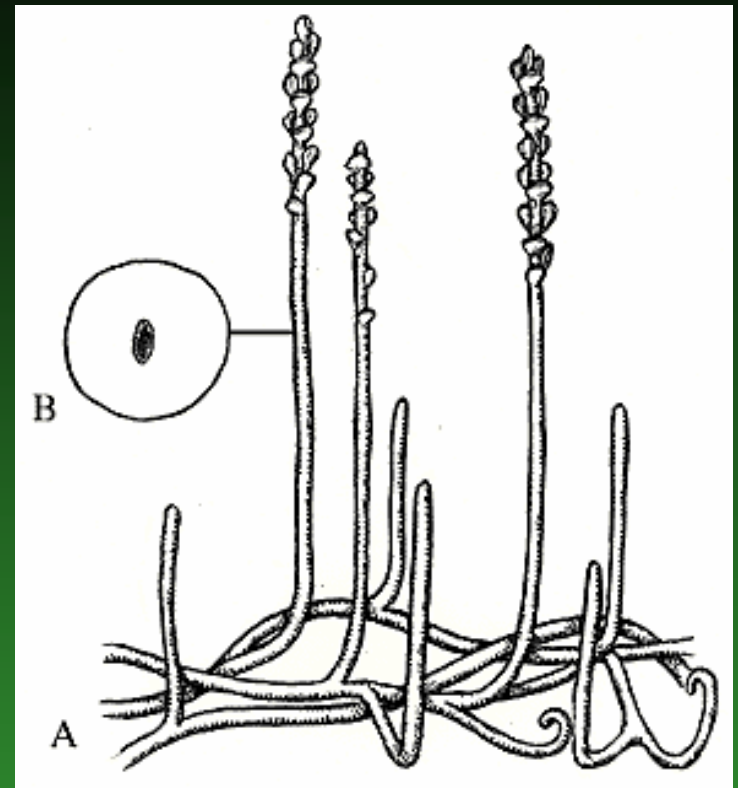
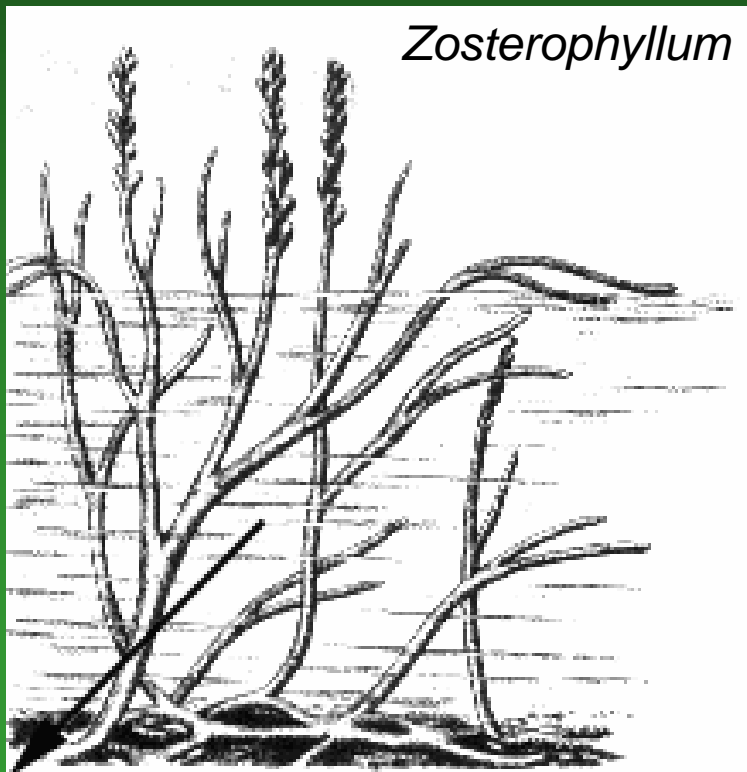


Tracheidy s dvouvrstevnou stěnou ztluštělou stěnou typu G typické pro mikrofylní linie (Kenrick & Crane 1997)

Zosterophyllum rhenanum

Vysoké do 0.5 m; rostly ve vodě,
kořenovaly v bahně, plodné větve
nad hladinou.

Stonek vidličnatě nebo
monopodiálně větvený.



Vodivé elementy protostélické
stavby.

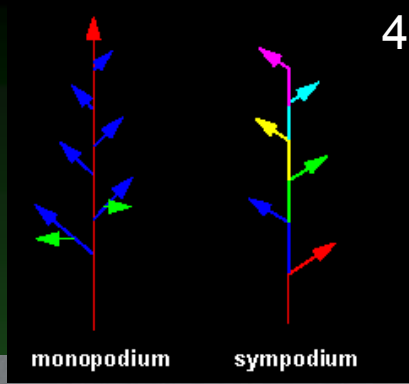
Telomy hladké nebo s velmi
drobnými (bradavčitými) bezžilnými
enafyly.

Asteroxylon mackei

- robustnější nad zemí kolem 40 cm (3) , podobný plavuním
- stonek do 12 mm tl. větvený vidličnatě i monopodiálně (3, 4)

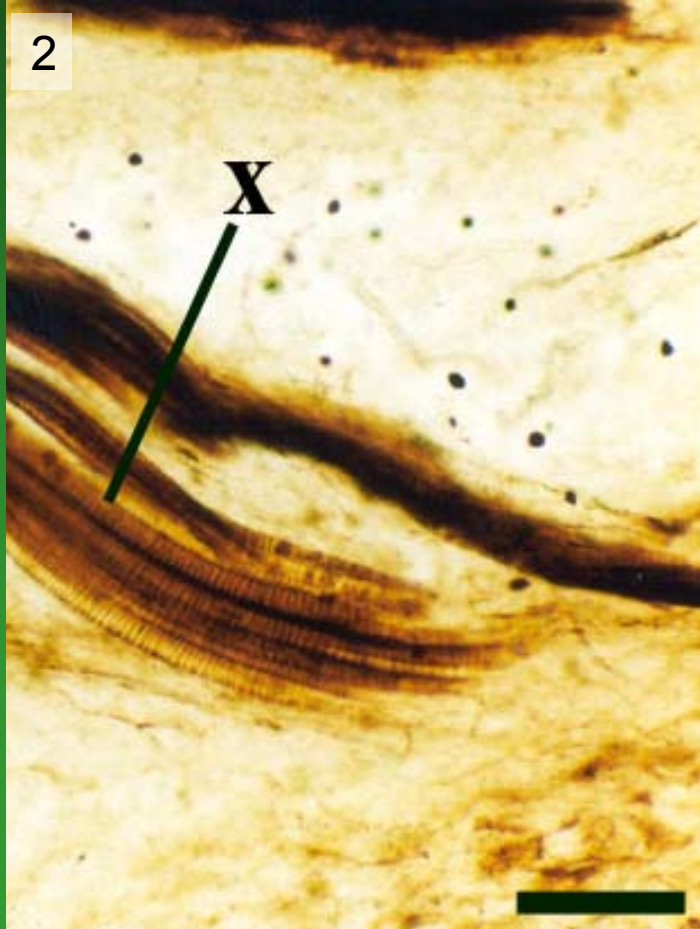
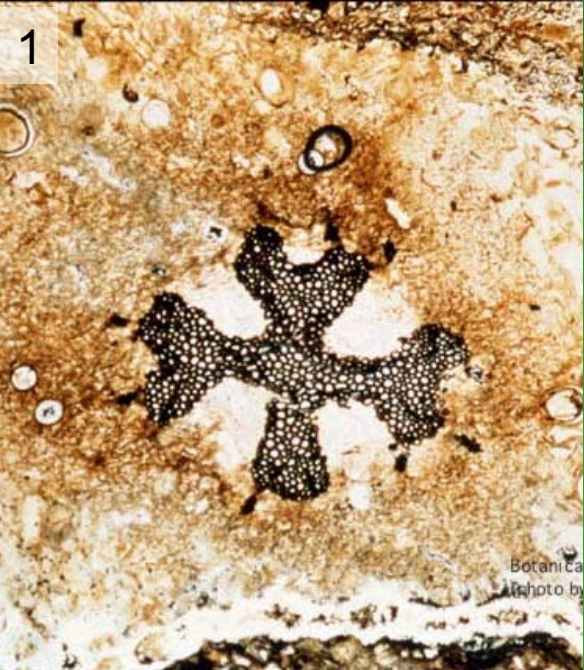
Vodivé elementy – aktinostélé (1),
tracheidy spirálně ztlustělé (2)

Gametofyt není znám



4

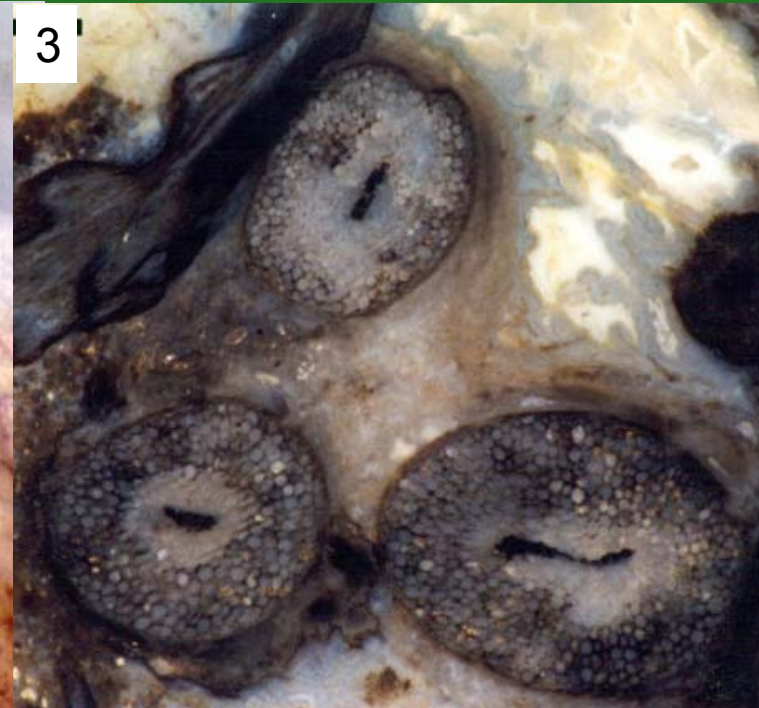
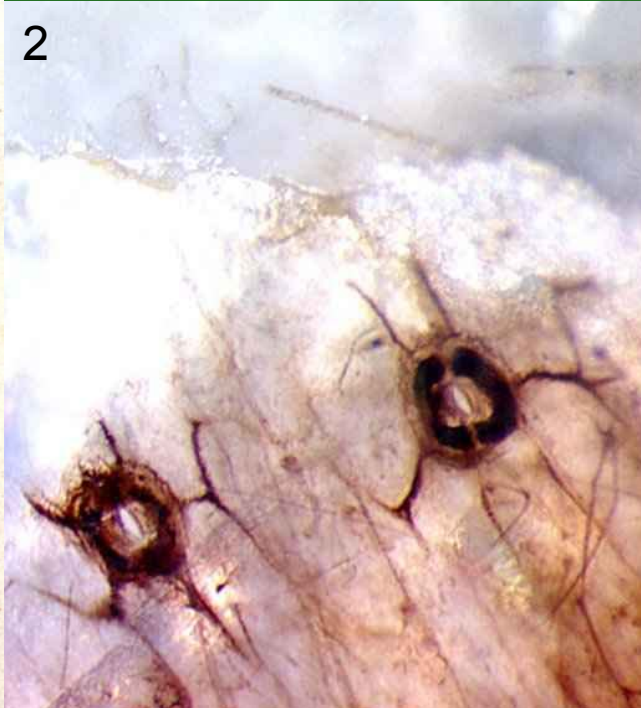
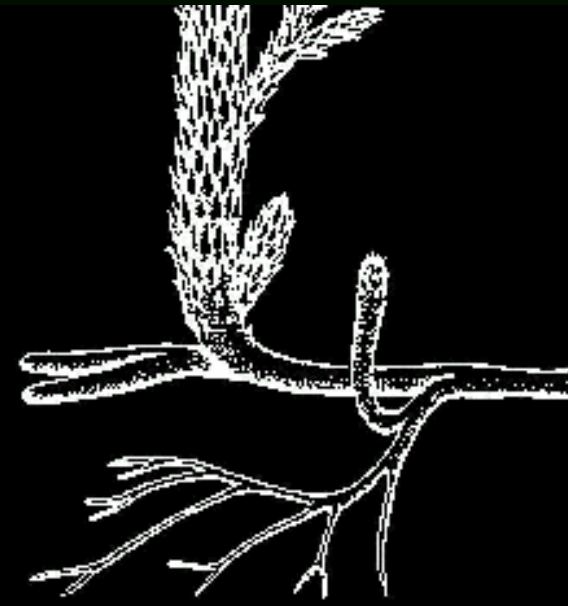
3



Asteroxylon mackei

- ploché úzce kopinaté vychlípeniny pokožky (emergence) – enafyly – nejsou pravými listy – chybí jim cévní svazek (1) ten však vede k bázi enafyly!
- enafyly dlouhé do 5mm.
- na stonku i enafylech průduchy (2)
- oddenek ca 4 mm silný (4) rostl hluboko (až 20 cm v substrátu), bez enafylů, s cévním svazkem protostélickým (3)

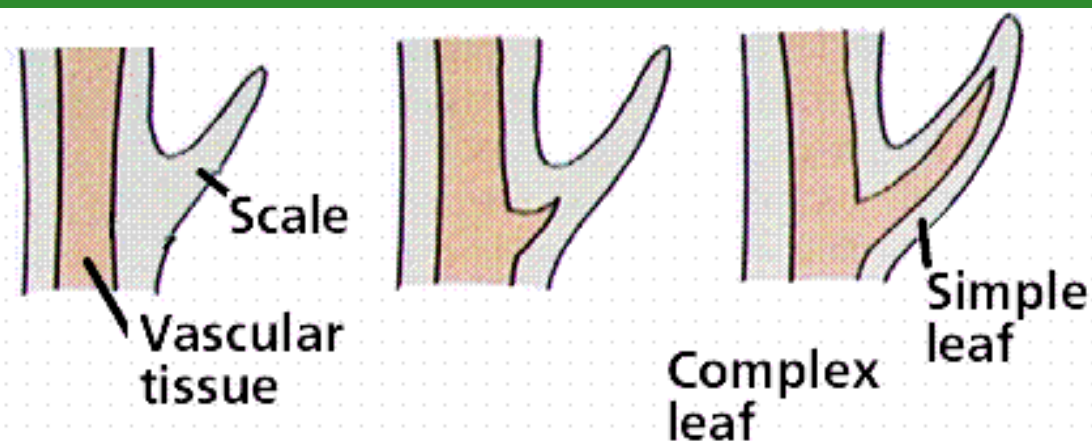
2



Asteroxylon mackei

sporangia ledvinitá 7x2,5 mm, na krátkých stopečkách opatřených cévním svazkem

mezi enafyly na koncích větví, **ne** v paždí enafylů jako u plavuní.



oddělení *Trimerophyta*

Spodnodevonští ancestoři (předchůdci) megafylních rostlin (kapradin, cykasů,...), ale i mikrofilních přesliček.

výška - několik cm až 1 m (*Pertica* až 3 m),

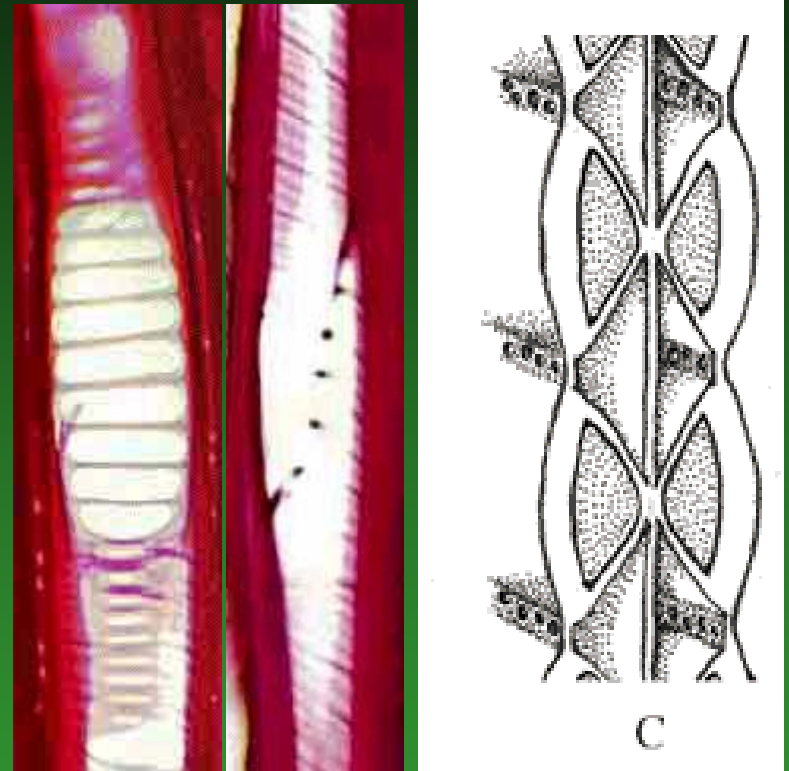
hlavní stonek - větvený monopodiálně,
silnější než boční větve

tracheidy - zpravidla schodovitě ztlustlé –
typu P (obr C)

střední válec - protostélé

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

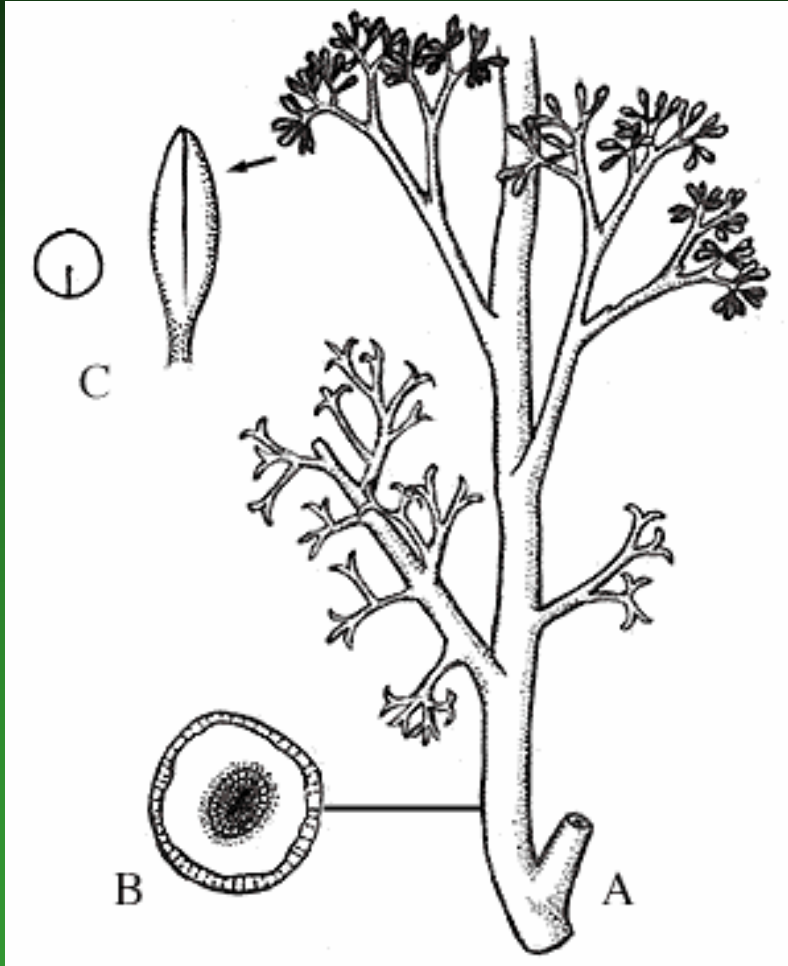
spóry triletní



Ztluštělá, dvouvrstevná stěna
tracheid s dutinami typu P,
charakteristická pro megafylní linii
(Kenrick & Crane 1997)

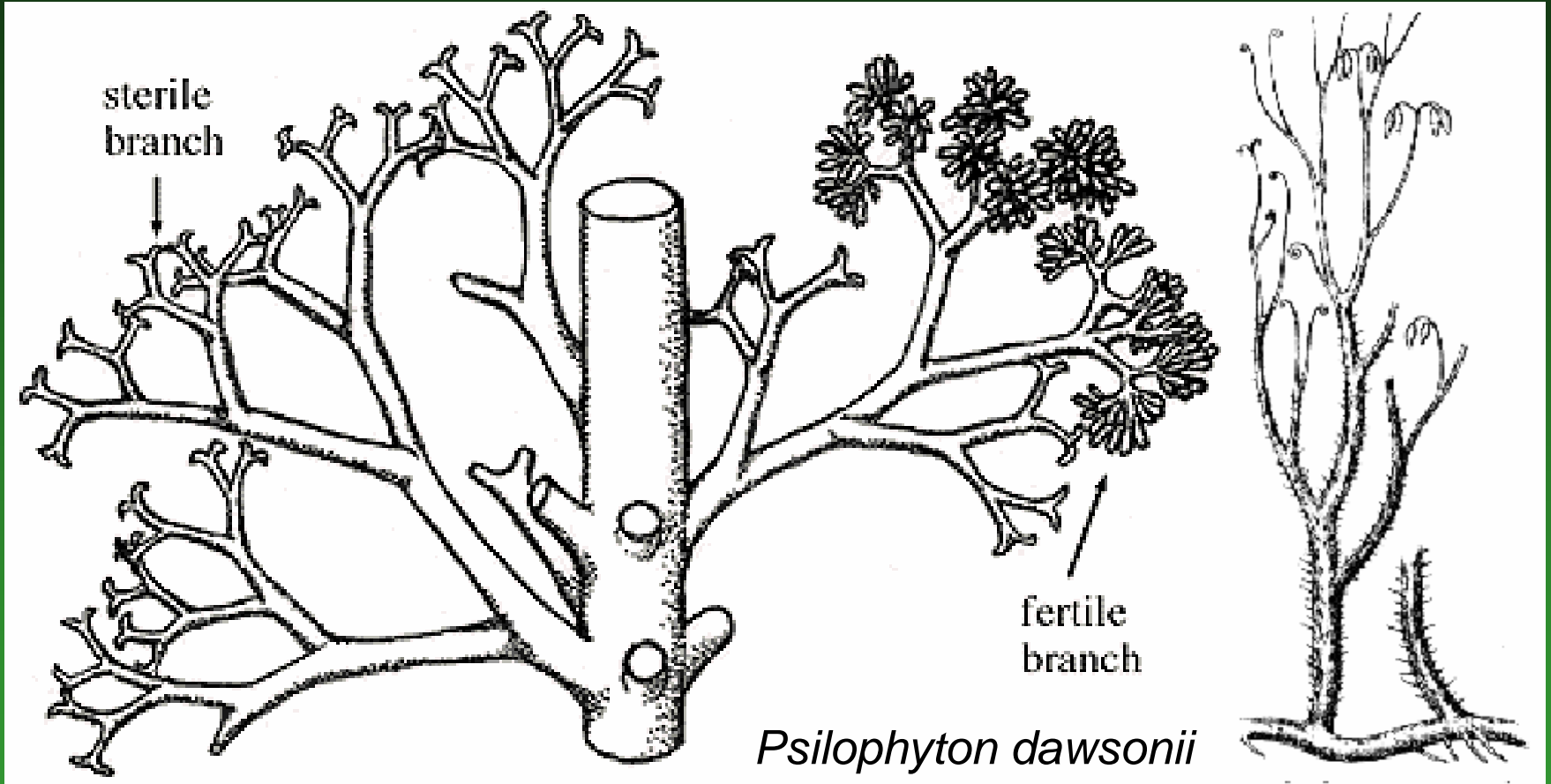
oddělení *Trimerophyta*

Stonek i větve lysé nebo s drobnými enafly



*Pertica
quadrifolia*

Boční větve na koncích opakovaně dichotomicky nebo trichotomicky větvené.
Větve dvojího typu fertilní a sterilní



Tento typ uspořádání představuje dobře fázi planační a syntelomizační, při vzniku megafylů.