

Příběh čtvrtý: Vynález dřeva

Ordovická krajina



Paleozoic (Pz)				
Paleozoic (Pz)	Permian (P)	Lopingian	251.0 ±0.4	
		Guadalupian	260.4 ±0.7	
		Cisuralian	270.6 ±0.7	
	Carboniferous (C)	Pennsylvanian (P)	Upper / Late	299.0 ±0.8
			Middle	306.5 ±1.0
			Lower / Early	311.7 ±1.1
		Mississippian (M)	Upper / Late	318.1 ±1.3
			Middle	326.4 ±1.6
			Lower / Early	345.3 ±2.1
	Devonian (D)	Upper / Late	359.2 ±2.5	
		Middle	385.3 ±2.6	
		Lower / Early	397.5 ±2.7	
	Silurian (S)	Pridoli	416.0 ±2.8	
		Ludlow	418.7 ±2.7	
		Wenlock	422.9 ±2.5	
Llandovery		428.2 ±2.3		
Ordovician (O)	Upper / Late	443.7 ±1.5		
	Middle	460.9 ±1.6		
	Lower / Early	471.8 ±1.6		
Cambrian (Є)	Upper / Late	488.3 ±1.7		
	Middle	501.0 ±2.0		
	Lower / Early	513.0 ±2.0		
		542.0 ±1.0		

Mechy už v kambriu...?

Čínská propaganda....

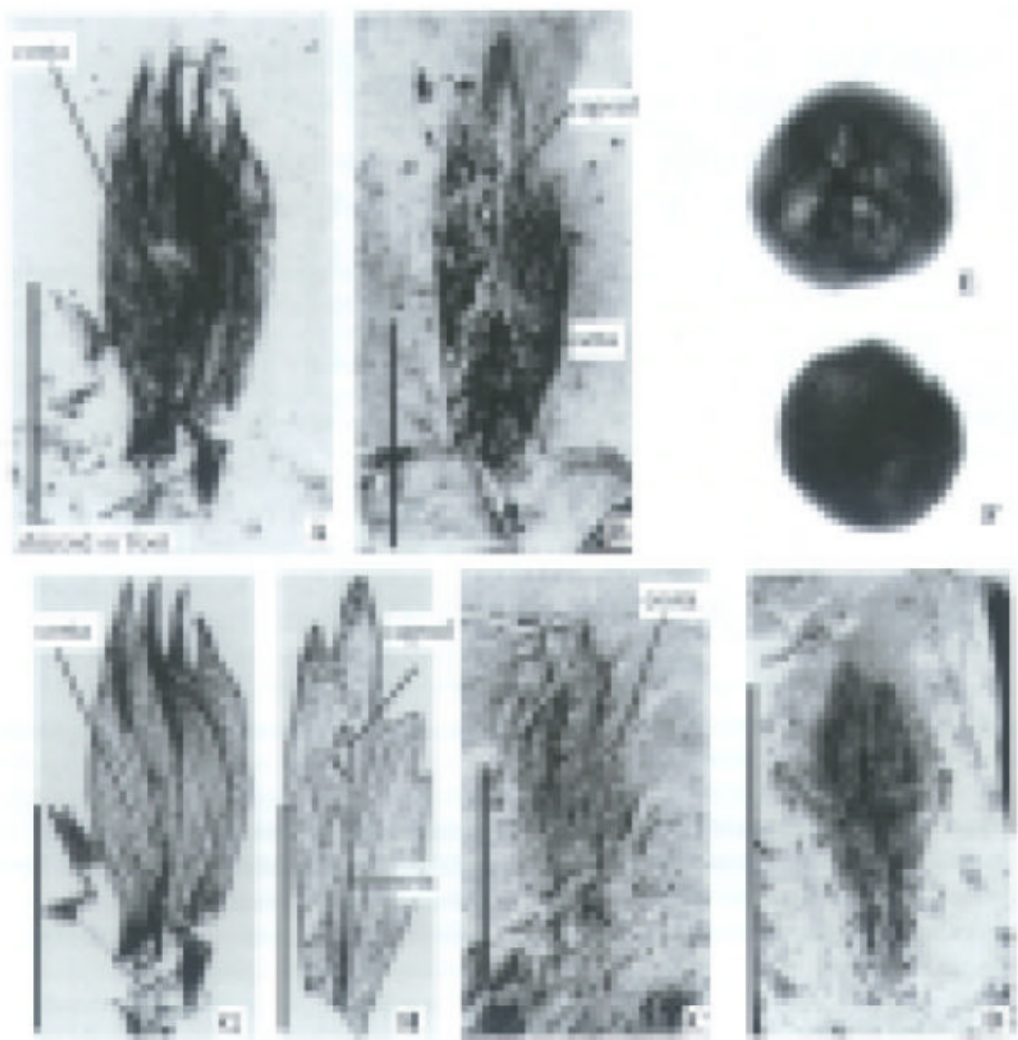


Fig.2. The bryophyte-like fossil *Parafunaria sinensis* and cryptospore fossils from the Kaili Formation of the Middle Cambrian, Guizhou Province, China. **A.** *P. sinensis*, with complete rhizoid, veins; specimen No. GTM-9-2-113. **B.** type species: *P. sinensis*, with the feature of capsule and seta, specimen No. GTM-9-1-168. **C.** *P. sinensis*, with costa, specimen No. GTM-9-1-136. **D.** *P. sinensis*, specimen No. GTM-9-5-123. **E.** *Nodospora* sp., specimen No. P-6, X800. **F.** *Dyadospora* sp., specimen No. P-6, X800. **G** and **H.** structural sketch of the specimens No. GTM-9-2-113 and No. GTM-9-1-168. Scale in A, B, C, D, G, H for 1 cm.

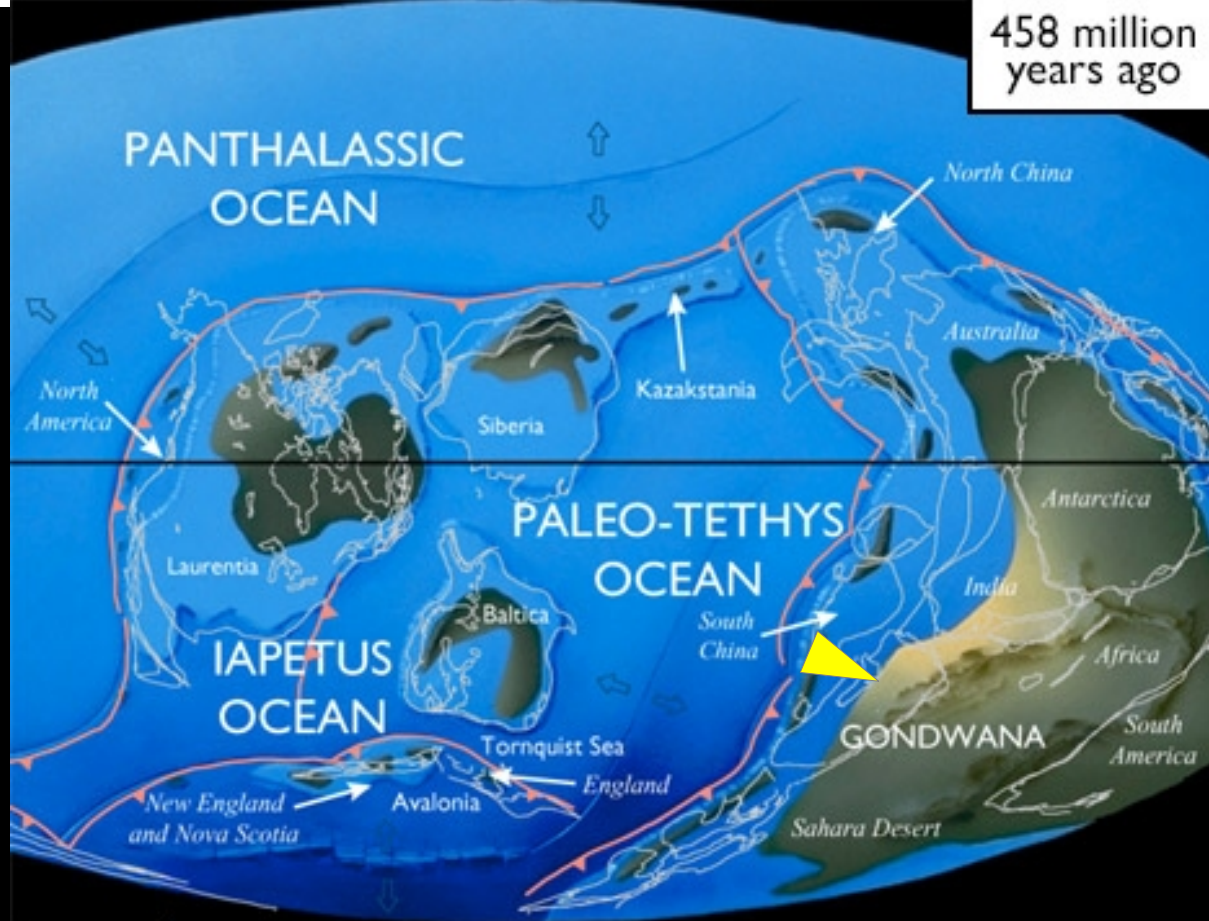
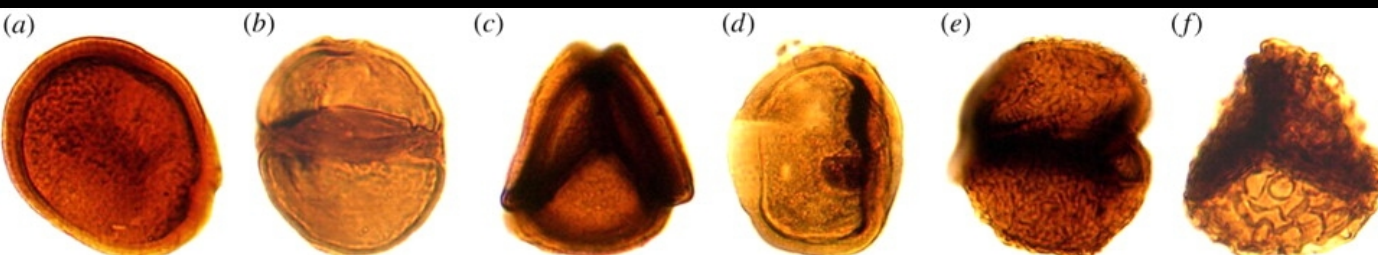
Paul Kenric:

“*Parafunaria sinensis* from the Early–Middle Cambrian Kaili Formation of Guizhou Province, China [37] is in our opinion not sufficiently well-documented to substantiate the features recognized.”

Paleozoic (Pz)	Carboniferous (C)	Mississippian (M)	Upper / Late	251.0 ±0.4
			Middle	260.4 ±0.7
			Lower / Early	318.1 ±1.3
	Devonian (D)		Upper / Late	326.4 ±1.6
			Middle	345.3 ±2.1
			Lower / Early	359.2 ±2.5
	Silurian (S)		Pridoli	385.3 ±2.6
			Ludlow	397.5 ±2.7
			Wenlock	416.0 ±2.8
			Llandovery	418.7 ±2.7
	Ordovician (O)		Upper / Late	422.9 ±2.5
			Middle	428.2 ±2.3
			Lower / Early	443.7 ±1.5
	Cambrian (Є)		Upper / Late	460.9 ±1.6
			Middle	471.8 ±1.6
Lower / Early			488.3 ±1.7	
			Upper / Late	501.0 ±2.0
			Middle	513.0 ±2.0
			Lower / Early	542.0 ±1.0

Důvěryhodné nálezy spor

Kosmopolitní nálezy tetrad, např. z Arábie



458 million years ago

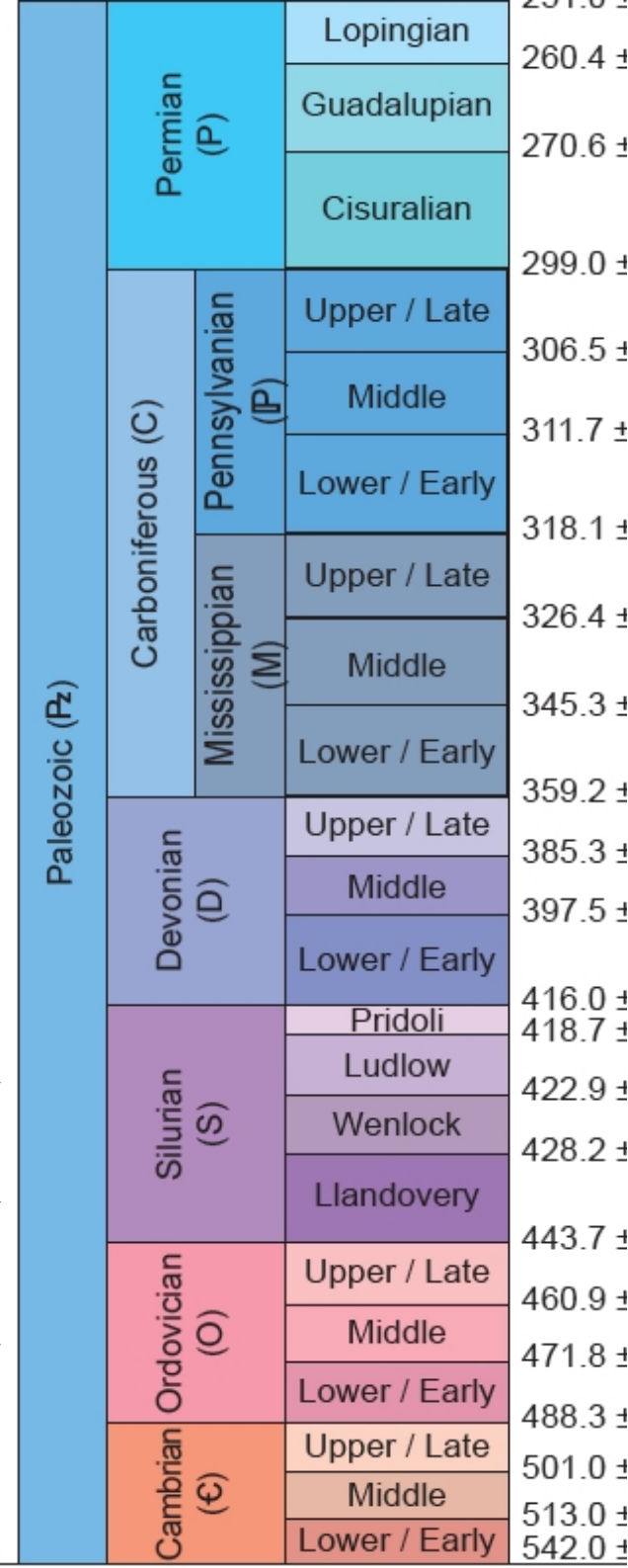
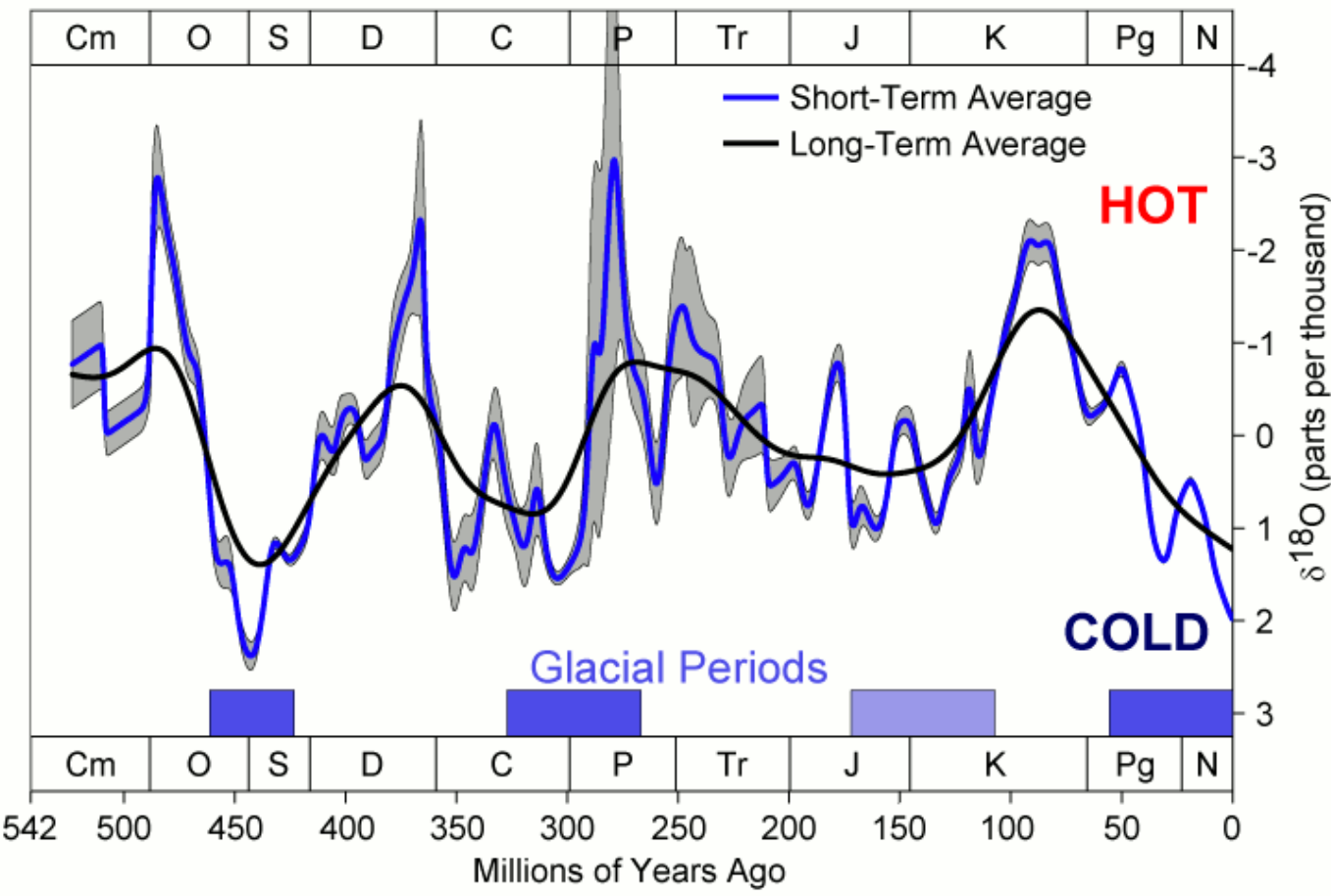


Paleozoic (Pz)	Permian (P)	Lopingian	251.0 ± 0.4	
		Guadalupian	260.4 ± 0.7	
		Cisuralian	270.6 ± 0.7	
	Carboniferous (C)	Pennsylvanian (P)	Upper / Late	299.0 ± 0.8
			Middle	306.5 ± 1.0
			Lower / Early	311.7 ± 1.1
		Mississippian (M)	Upper / Late	318.1 ± 1.3
			Middle	326.4 ± 1.6
			Lower / Early	345.3 ± 2.1
	Devonian (D)	Upper / Late	359.2 ± 2.5	
		Middle	385.3 ± 2.6	
		Lower / Early	397.5 ± 2.7	
	Silurian (S)	Pridoli	416.0 ± 2.8	
		Ludlow	418.7 ± 2.7	
		Wenlock	422.9 ± 2.5	
		Llandovery	428.2 ± 2.3	
	Ordovician (O)	Upper / Late	443.7 ± 1.5	
		Middle	460.9 ± 1.6	
Lower / Early		471.8 ± 1.6		
Cambrian (Є)	Upper / Late	488.3 ± 1.7		
	Middle	501.0 ± 2.0		
	Lower / Early	513.0 ± 2.0		
		542.0 ± 1.0		

Ordovické vymírání

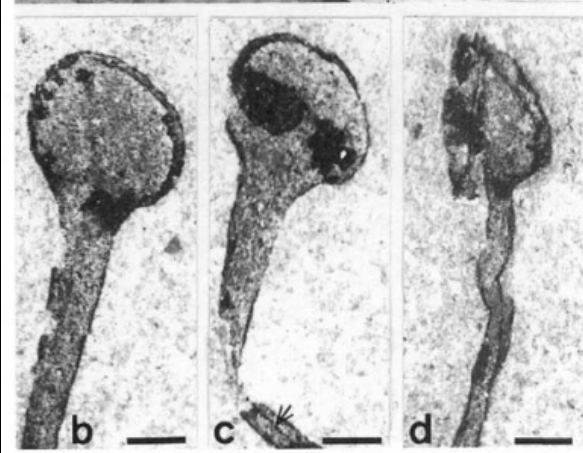
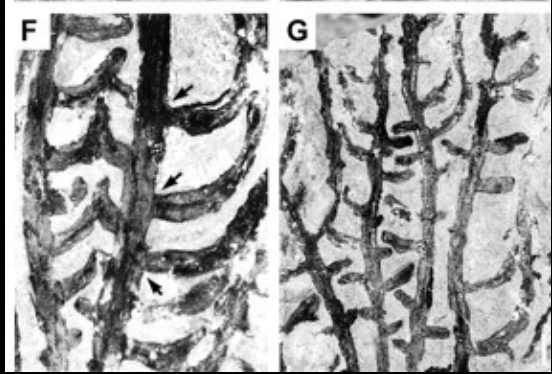
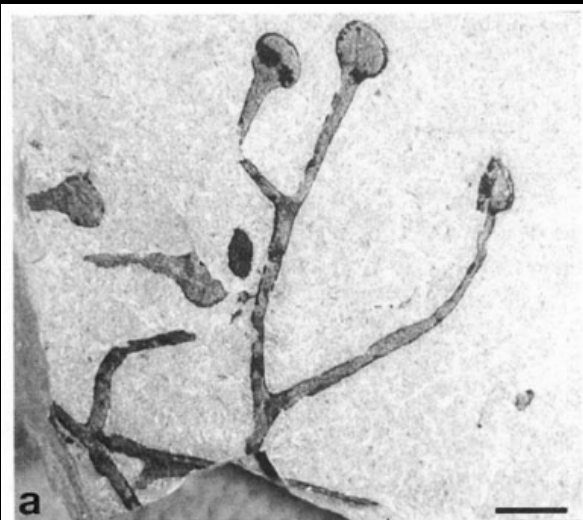
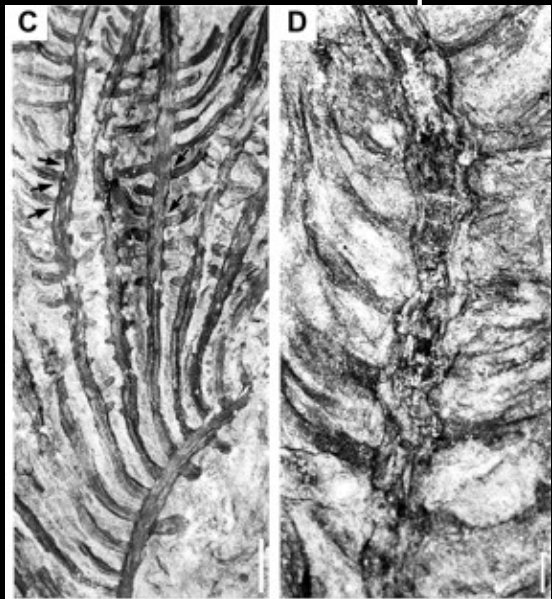
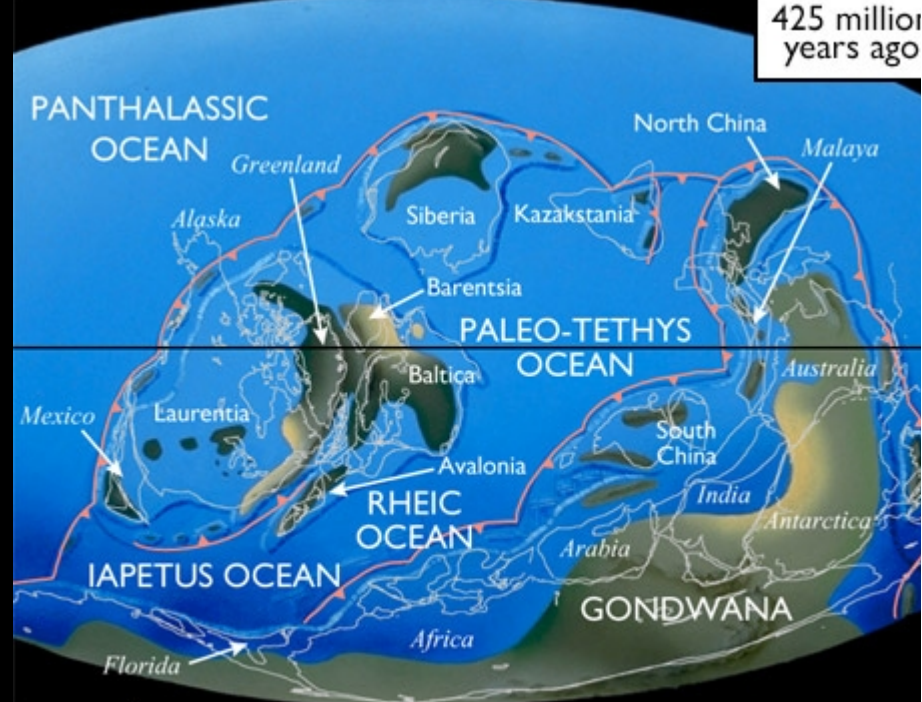
- Druhé nejhorší vymírání v historii
- Způsobeno dobou ledovou
- Nejjižnější rozložení pevnin
- Zamrzlá Gondwana
- Sopečná činnost

Phanerozoic Climate Change



Silurské nálezy

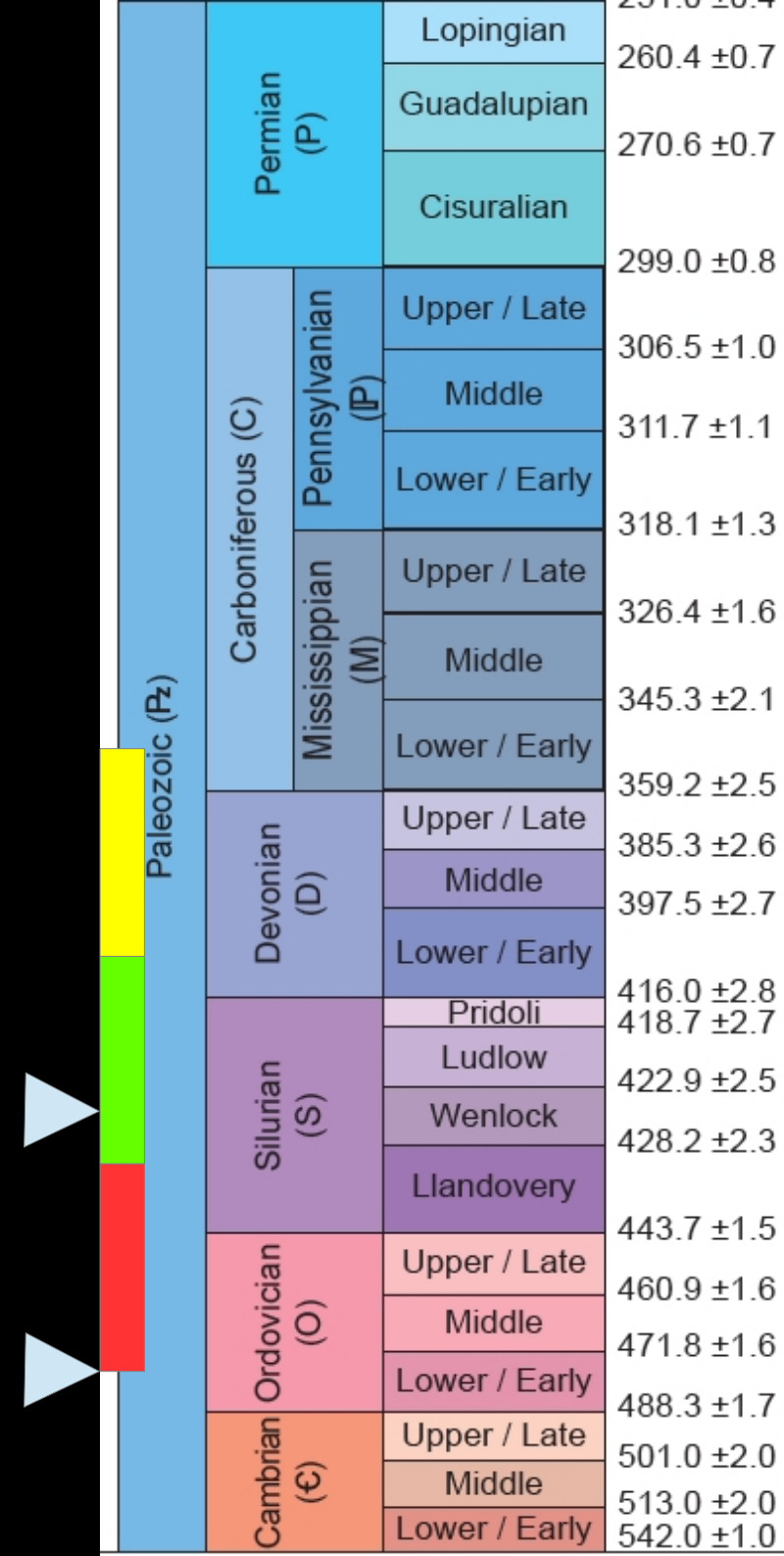
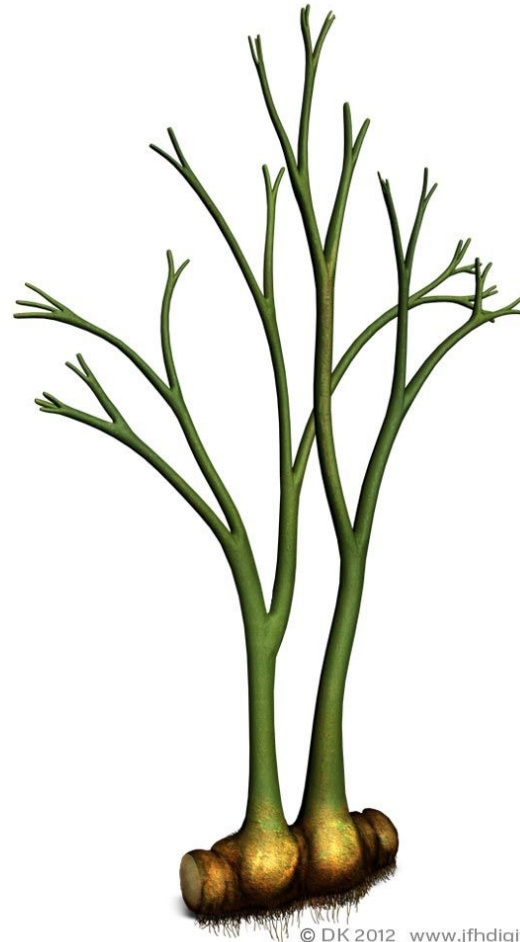
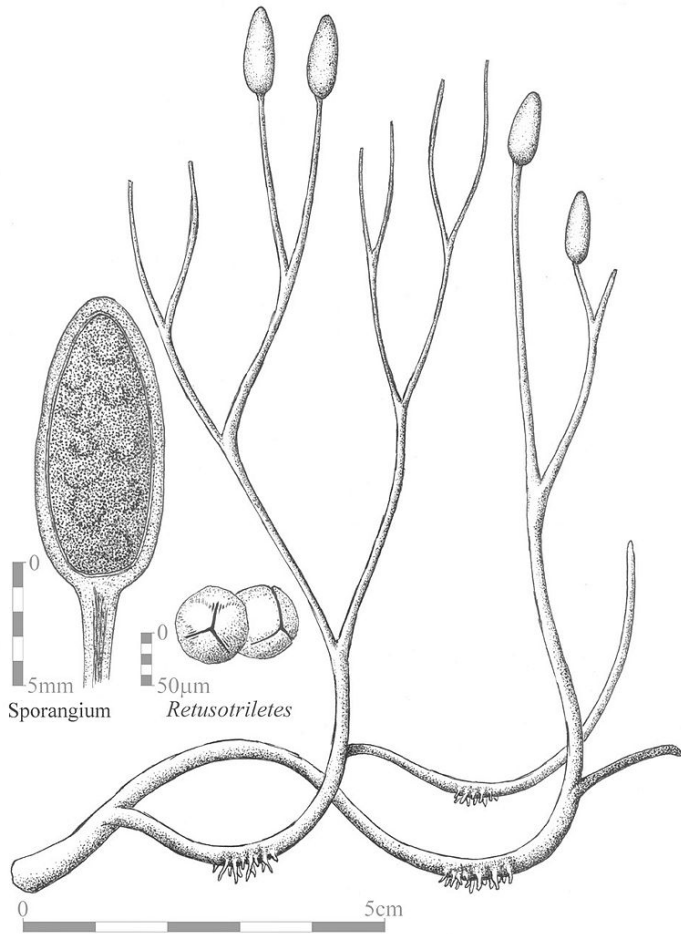
- Převládají nálezy jednotlivých spor nad tetradami
 - *Pinnatoramosus*, China
 - *Cooksonia*, Irsko, Bolivia
- asi 35 lokalit po celém světě



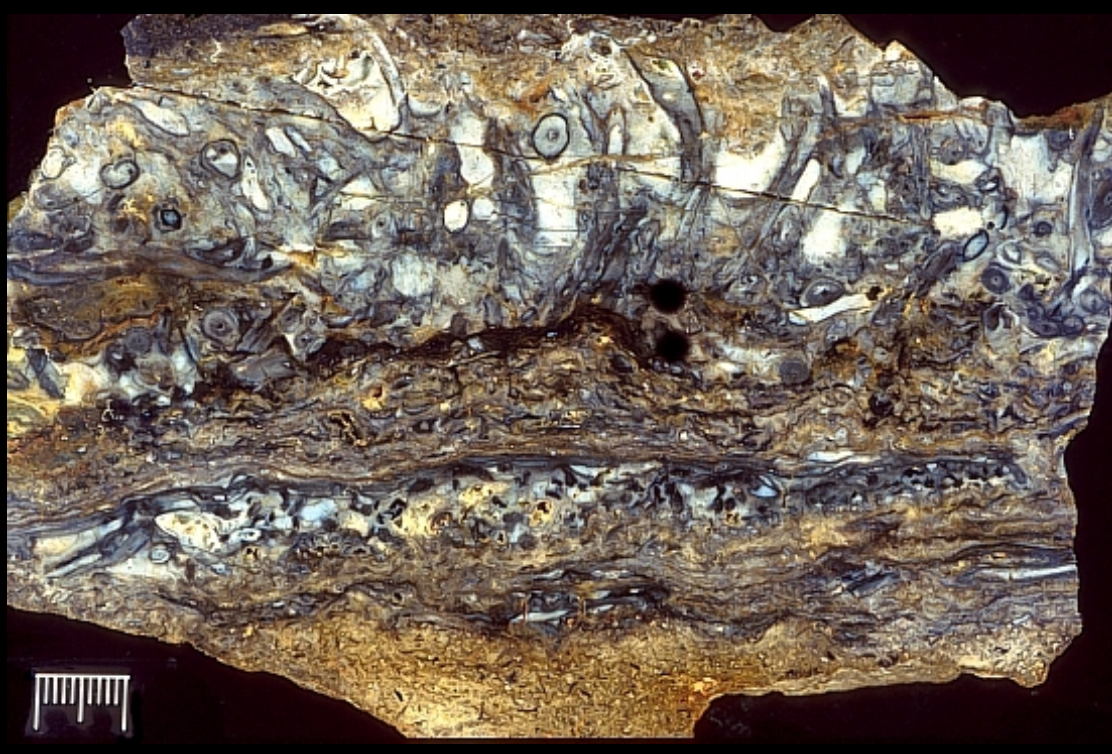
Period	Sub-period	Age (Ma)
Devonian (D)	Upper / Late	385.3 ± 2.6
	Middle	397.5 ± 2.7
	Lower / Early	416.0 ± 2.8
Silurian (S)	Pridoli	418.7 ± 2.7
	Ludlow	422.9 ± 2.5
	Wenlock	428.2 ± 2.3
	Llandovery	443.7 ± 1.5
Ordovician (O)	Upper / Late	460.9 ± 1.6
	Middle	471.8 ± 1.6
	Lower / Early	488.3 ± 1.7
Cambrian (Є)	Upper / Late	501.0 ± 2.0
	Middle	513.0 ± 2.0
	Lower / Early	542.0 ± 1.0

Devonské rostliny

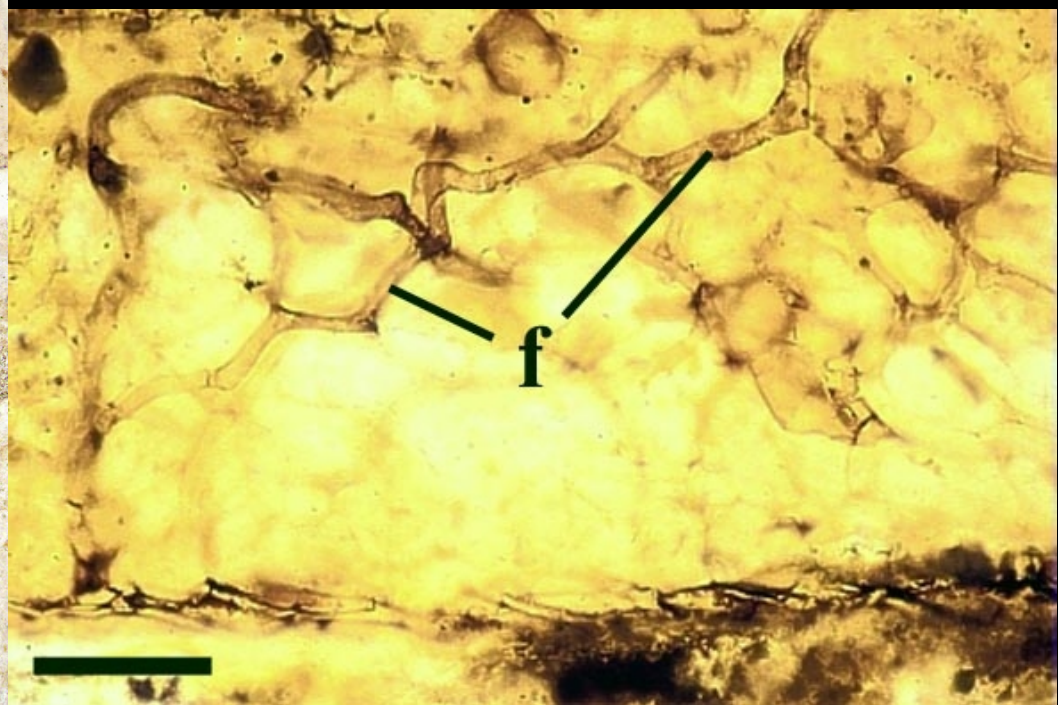
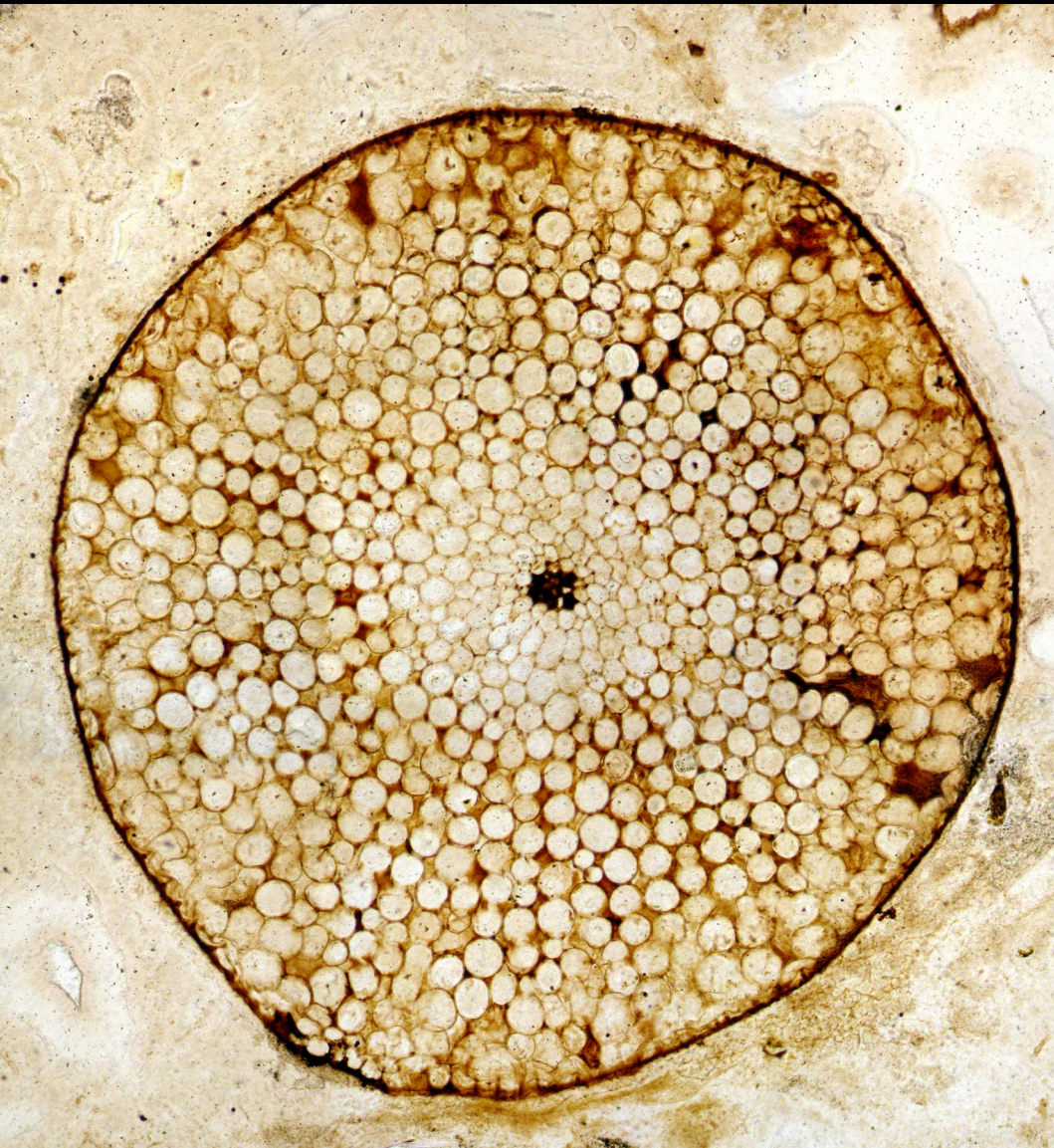
- Významné nálezy “*Rhyniophyt*”
- Stovky nalezišť
- *Aglayophyton*, *Horneophyton*
→ klasifikované jako *protracheophyta*



Tajemství skotské Rhynie



Mikroskopie rhyniophyt



Co vše odhalí fosilie?

g-i) triletí spory rhyňí

j) kutikula

k-l) pyritizované cévy

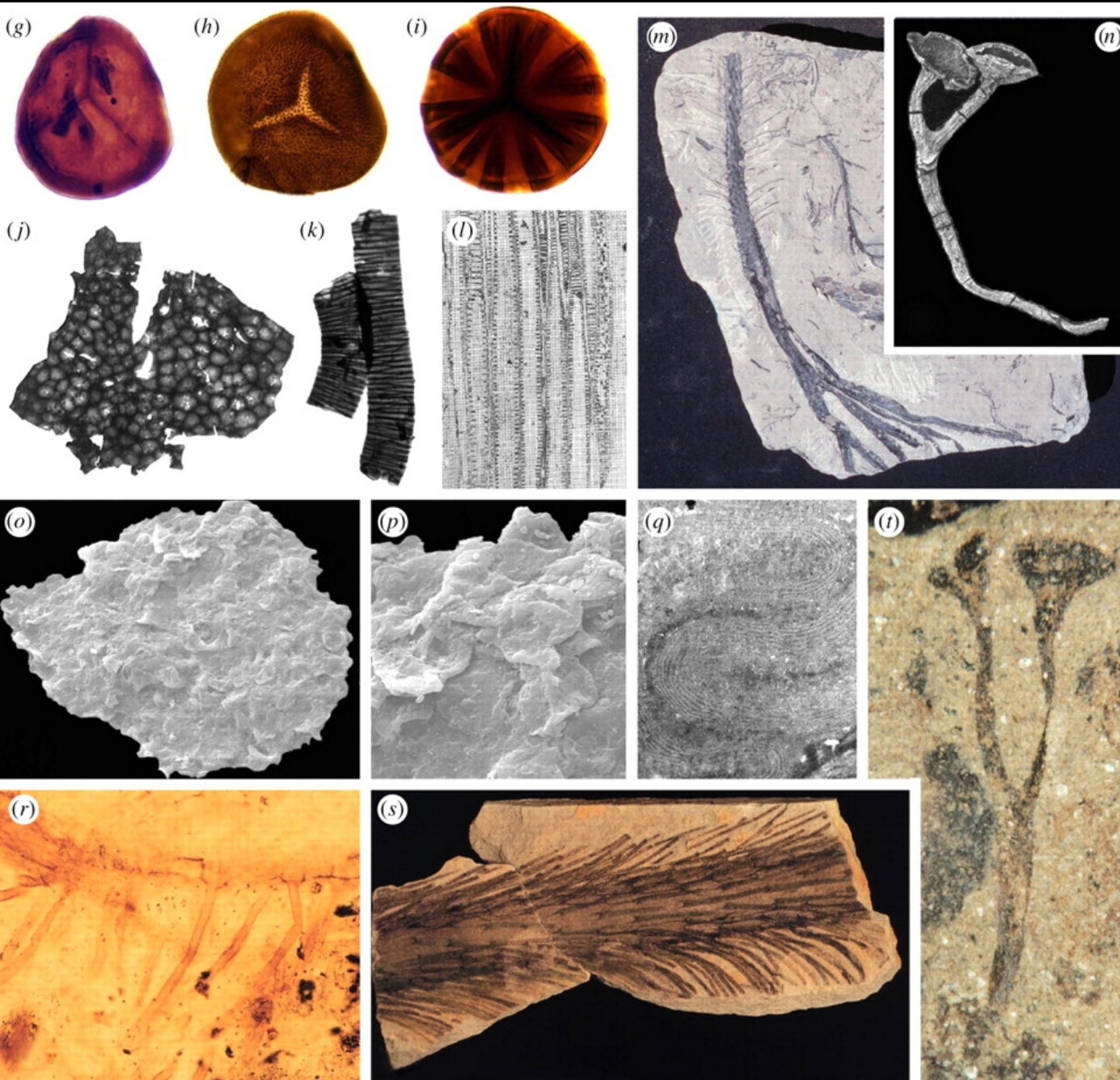
m) kořeny

n,t) Cooksonia

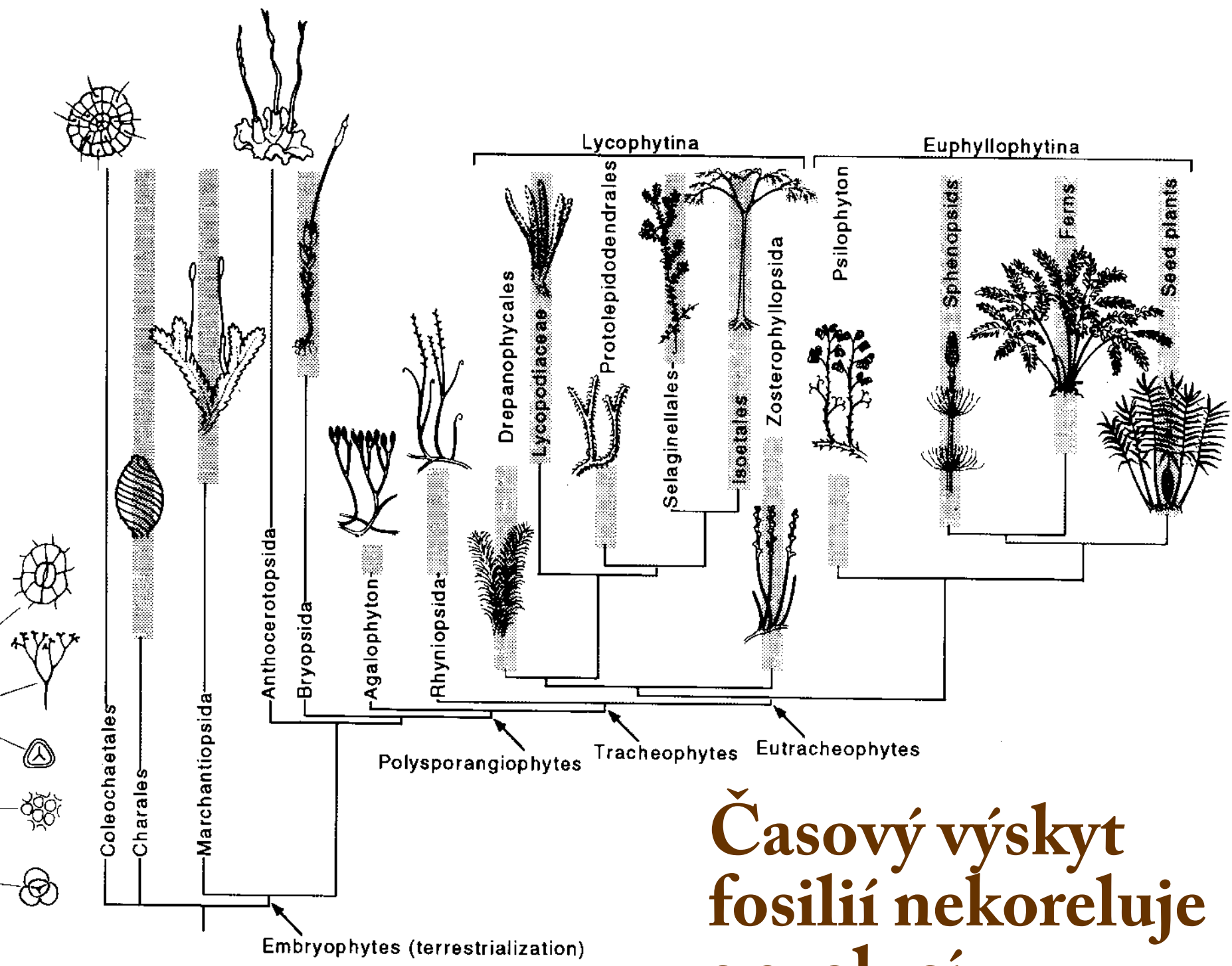
o-q) Sporangia

r) vlášení *Horneophytonu*

s) *Baragwanathia*, silurská plavuň, naleziště Brecon Beacons ve Walesu

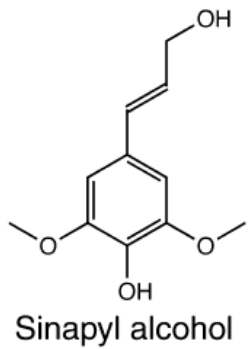
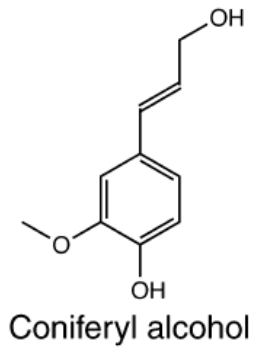
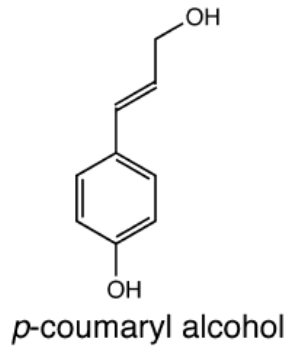


Eoembryophytic	Ordovician	Tre		
		Arg		
		Lln		
		Llo		
		Crd		
		Ash		
		Lly		
		Wen		
		Lud		
		Pri		
Eotracheophytic	Silurian	Lok		
		Prg		
		Ems		
		Eif		
		Giv		
		Frs		
		Fam		
		Eutracheophytic	Carboniferous	Tou
				Vis
				Spk
Bsh				
Mos				
Kas				
Gze				
290				

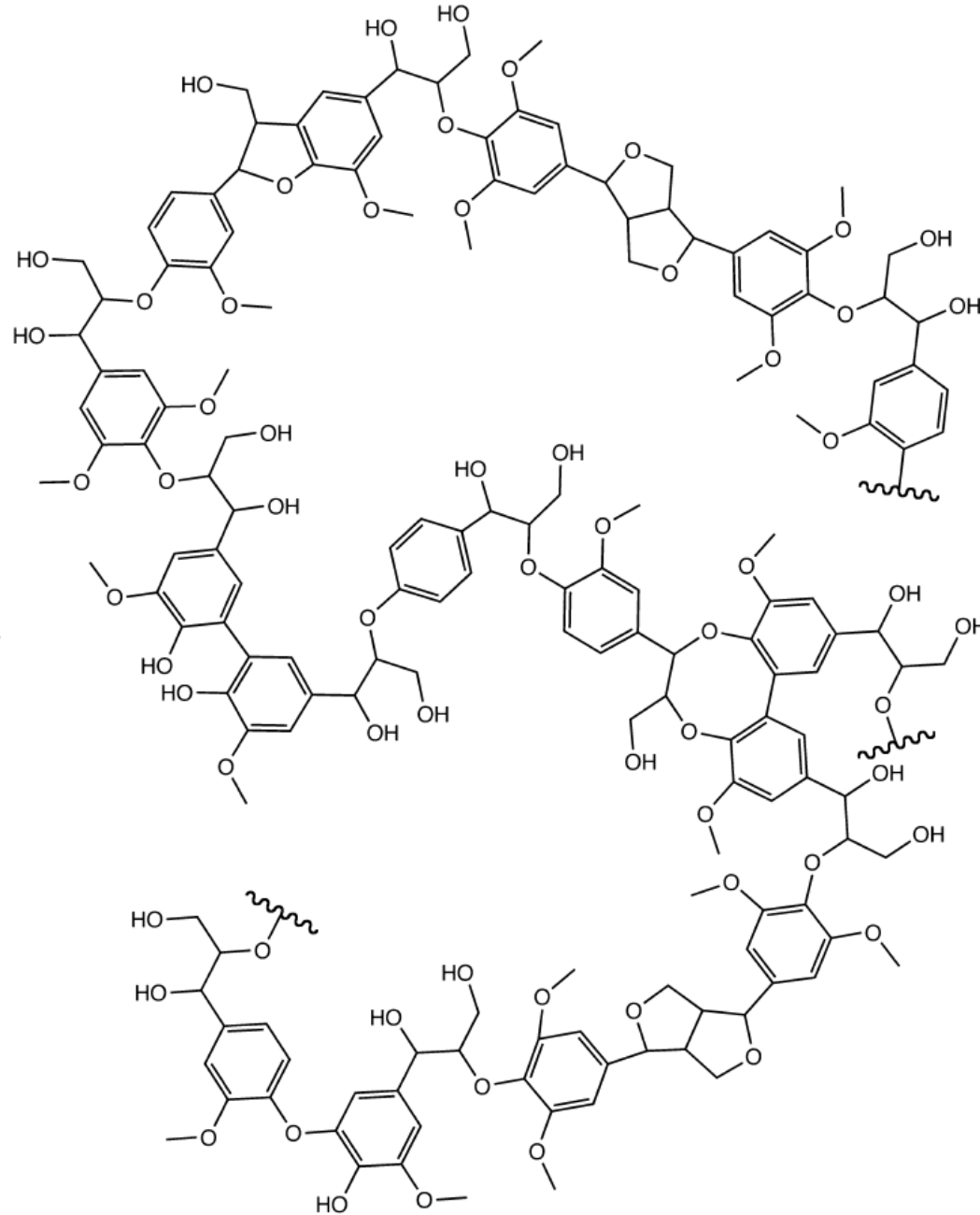


Časový výskyt fosilií nekoreluje s evolucí

Kde se vzal lignin?



Oxidative coupling



Lignin

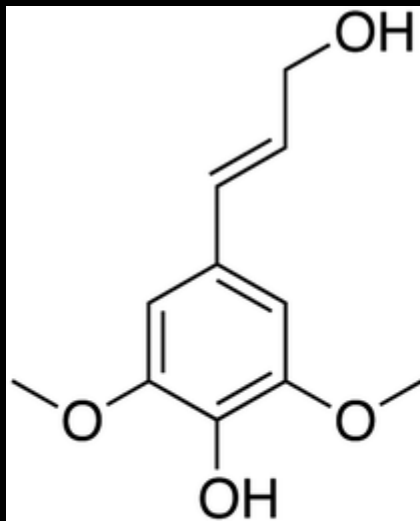
Fenolycké látky -lignany

Primární funkce = obrana před UV

→ umožňují výstup na souš

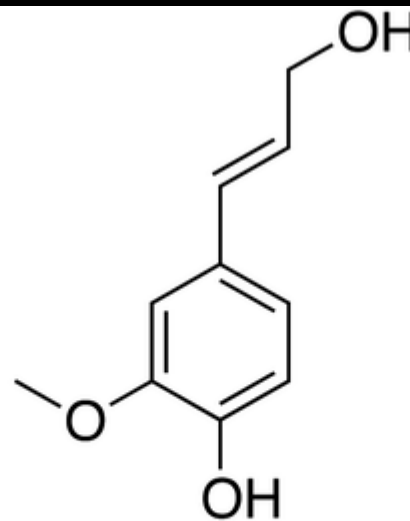
Mechorosty:

- Obsahují rozpustné fenyylpropanoidy, flavonoidy, lignany
- *Physcomitrella*: všechny geny biosyntézy prekurzorů ligninu
- *Chlamydomonas*: geny nenalezeny
- O přítomnosti ligninových látek u charofytních řas se diskutuje...



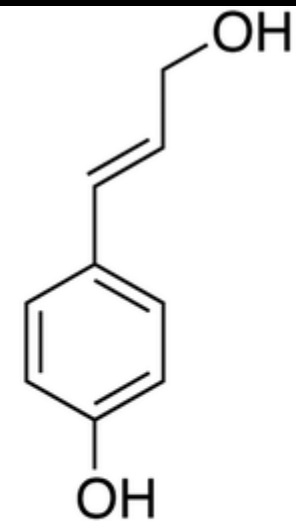
sinapyl alcohol

(S)



coniferyl alcohol

(G)

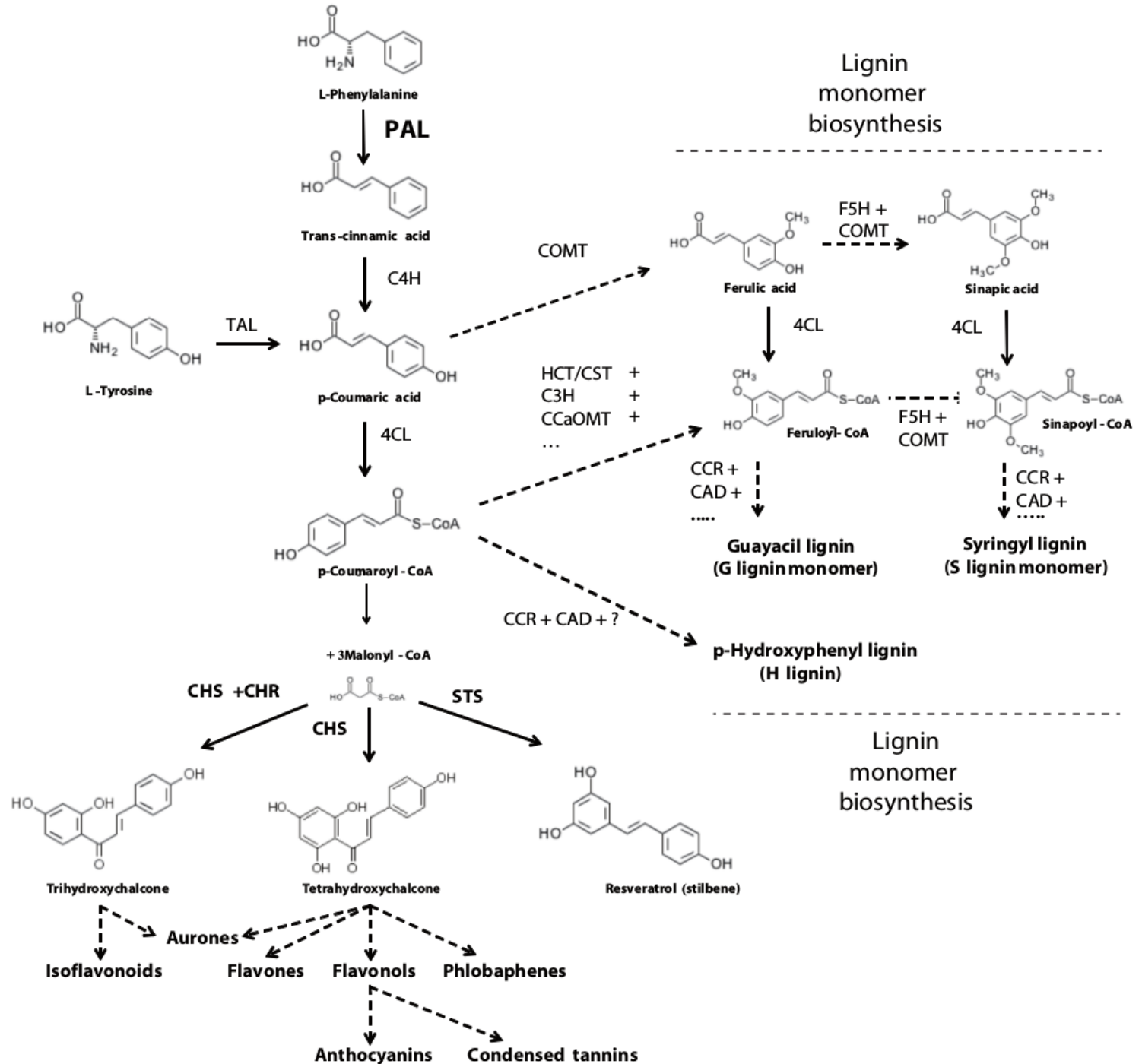


p-coumaryl alcohol

(H)

Fenolycké látky -lignany

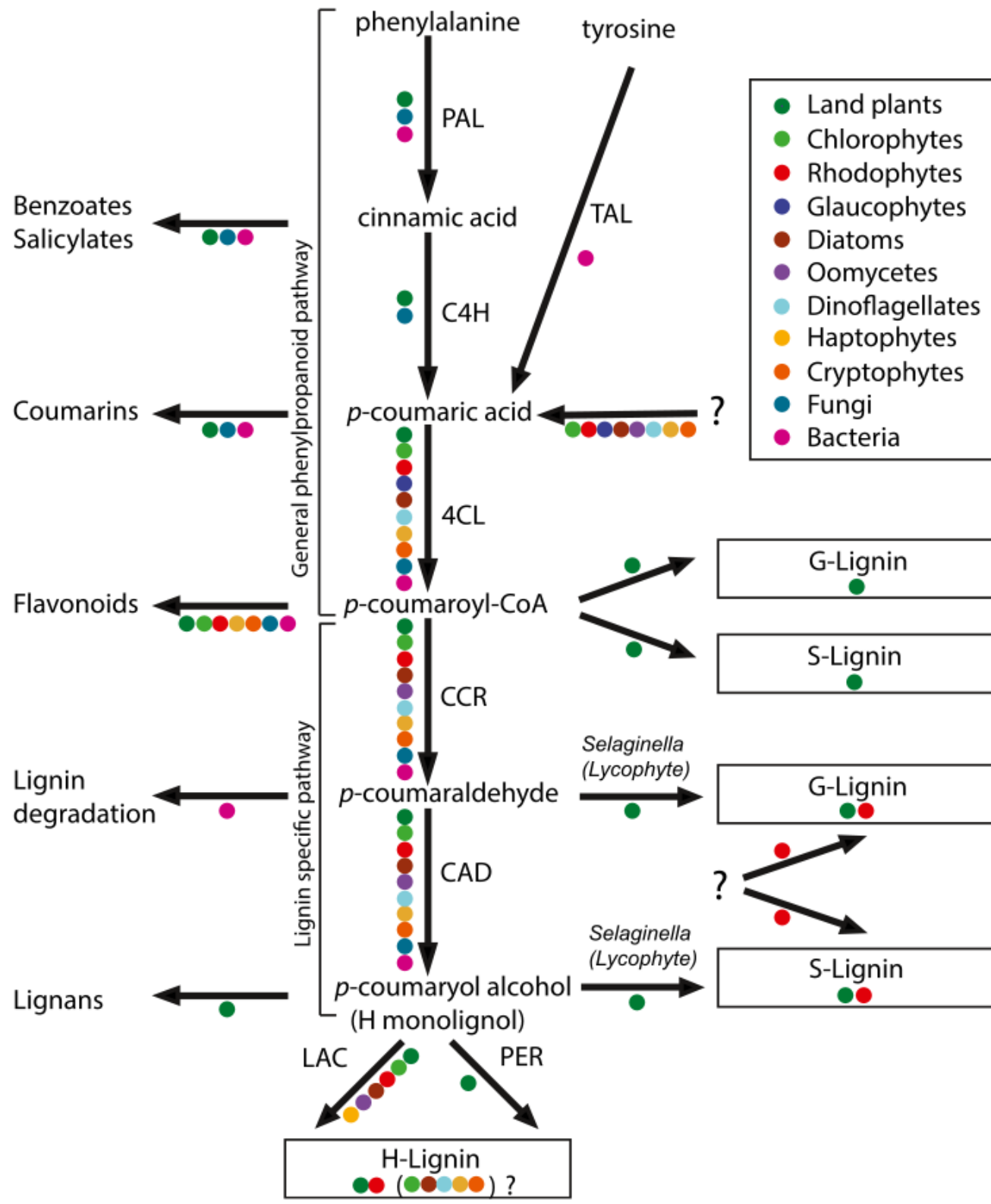
General phenylpropanoid pathway



Flavonoid biosynthesis

Možné cesty k lignifikaci

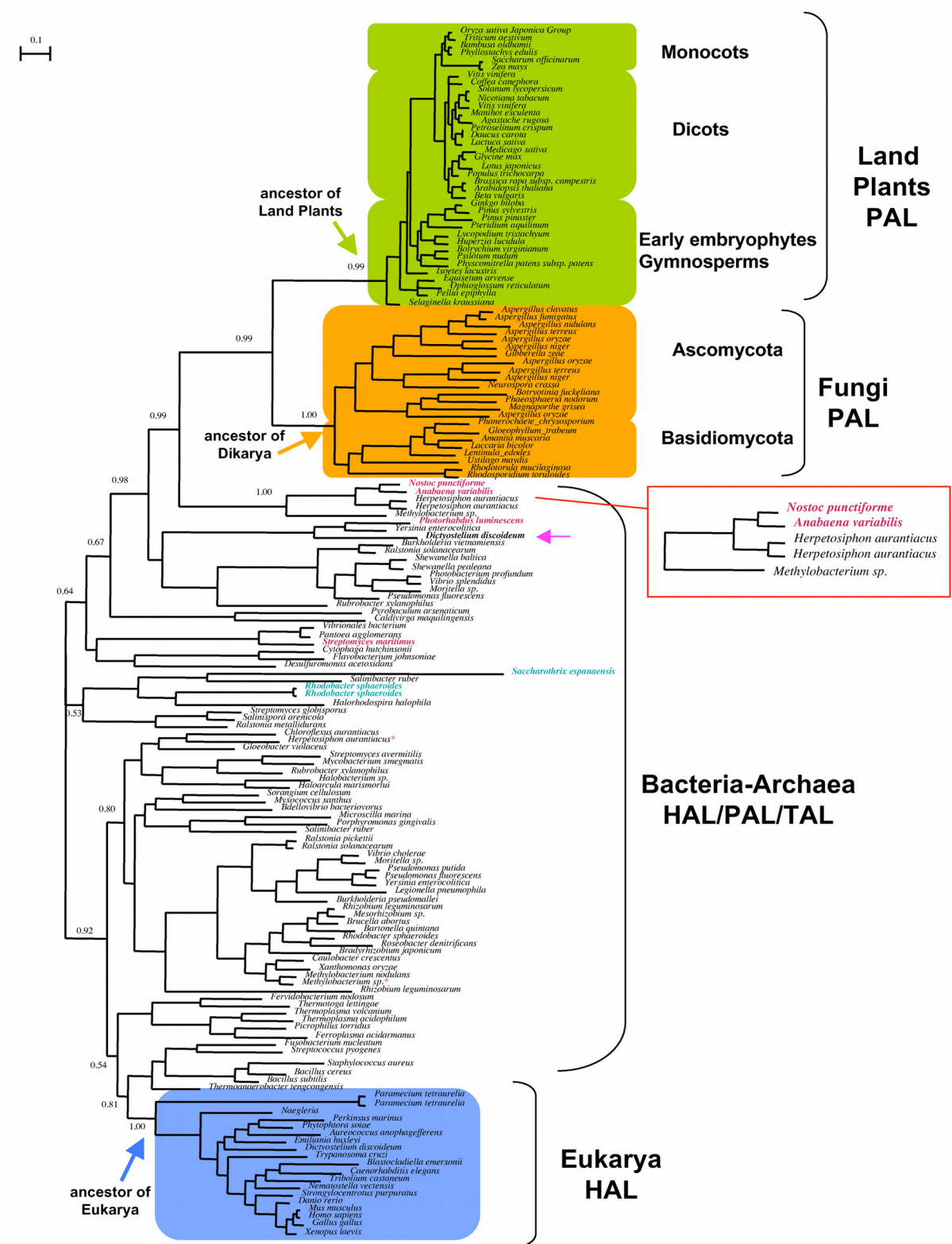
- Sekrece fenylypropanoidů je odvozena z tvorby sporopoleninu
- Fenylypropanoidy se ukládají do buněčné stěny jako redukční činidlo → obrana před rostoucím O₂ v atmosféře na začátku prvohor
- Předpokládá se, že existence kyslíku byla klíčová pro terestrialisaci



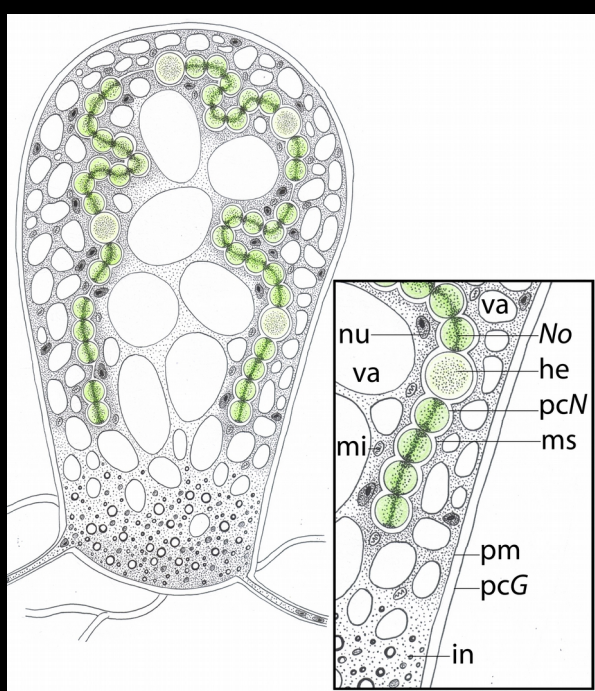
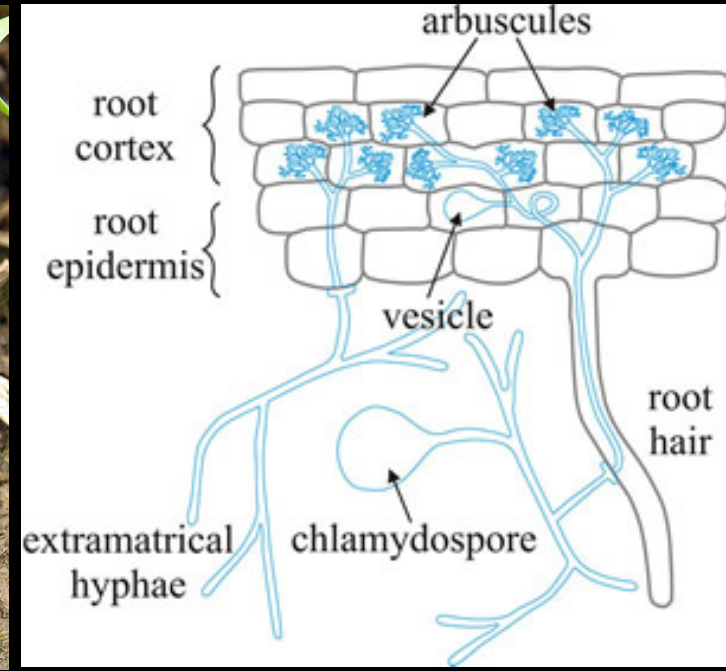
Původ enzymu PAL

- Phenylalanine ammonia lyase
- Homolog HAL (histidin ...)
- První krok syntesy fenylypropanoidů
- Přítomen u rostlin a hub
- Zřejmě odvozen z horizontálního genového transferu od bakterií!!
- *Nostoc* → *Geosiphon* → rostliny skrze AM...?
- A pak že houby a kytky nejsou příbuzné organismy...

Emiliani (2009)



Mystérium mykorhizy



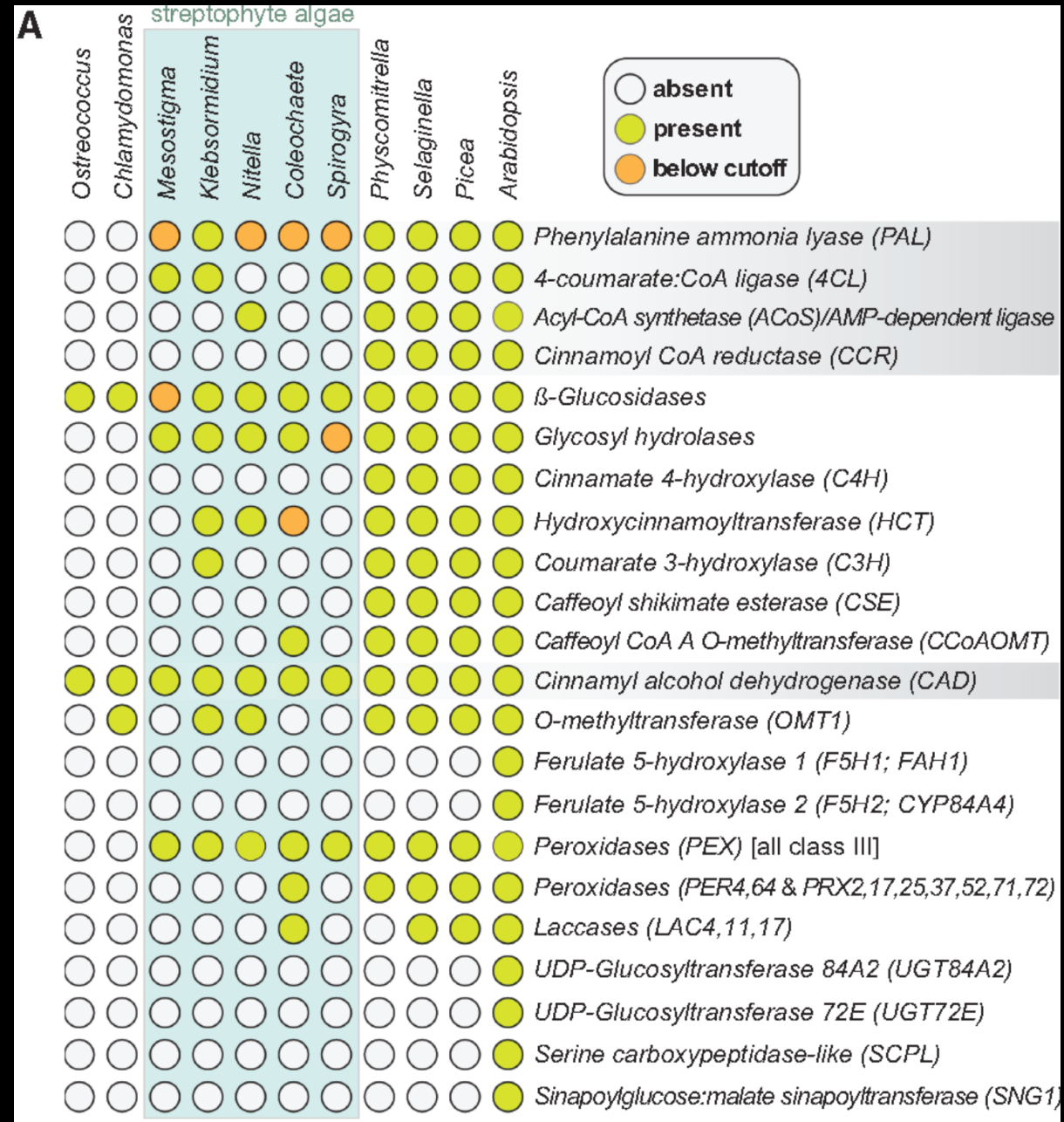
Nostoc

Geosiphon piriformis

Arbuskulární
mykorhiza

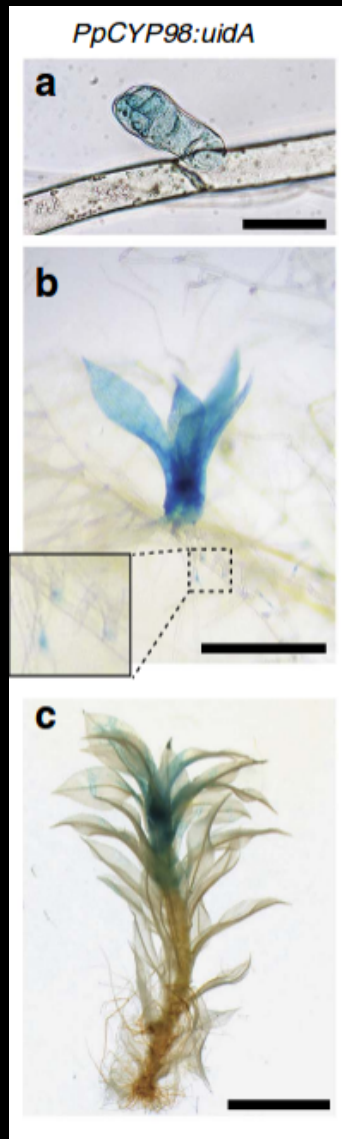
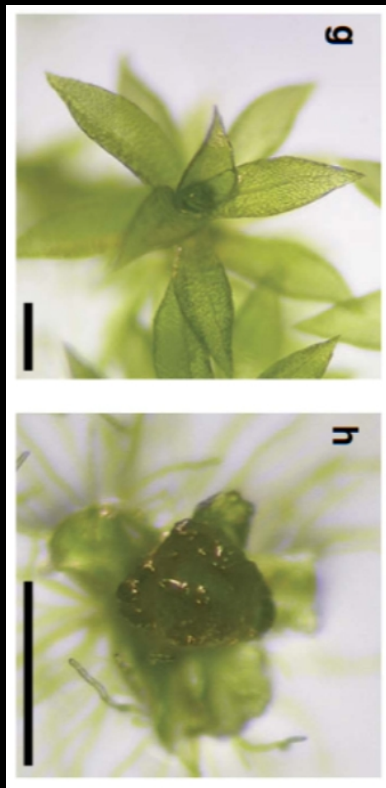
Evoluce fenylpropanoidové dráhy

- Analýzy nových genomů ukazují, že většina enzymů ligninové dráhy je už u řas.
- Dokonce i PAL je u *Klebsormidia*
- Evoluce PAL se ukazuje mnohem složitější
- Zřejmě u řas dráhy sloužila k syntéze obranných látek...

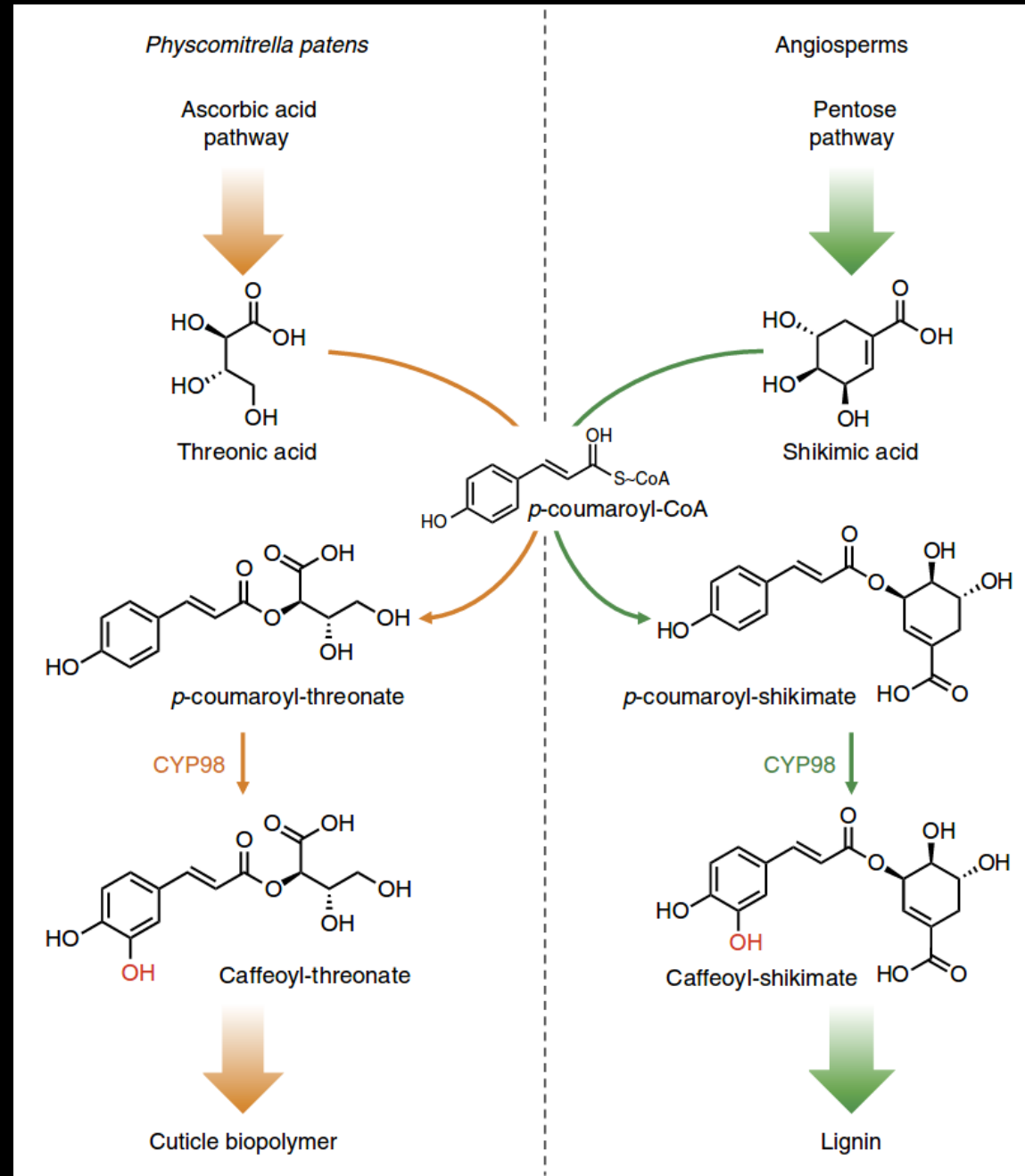


Finále syntézy ligninu je odvozeno ze syntézy kutikuly

- Pro syntézu ligninu u hůseničku je nezbytný cytochrom CYP98
- Mutace *CYP98* má dramatické projevy u mechu
- Způsobuje poškození kutikuly a srůsty orgánů



Renault (2017) Nature Comm



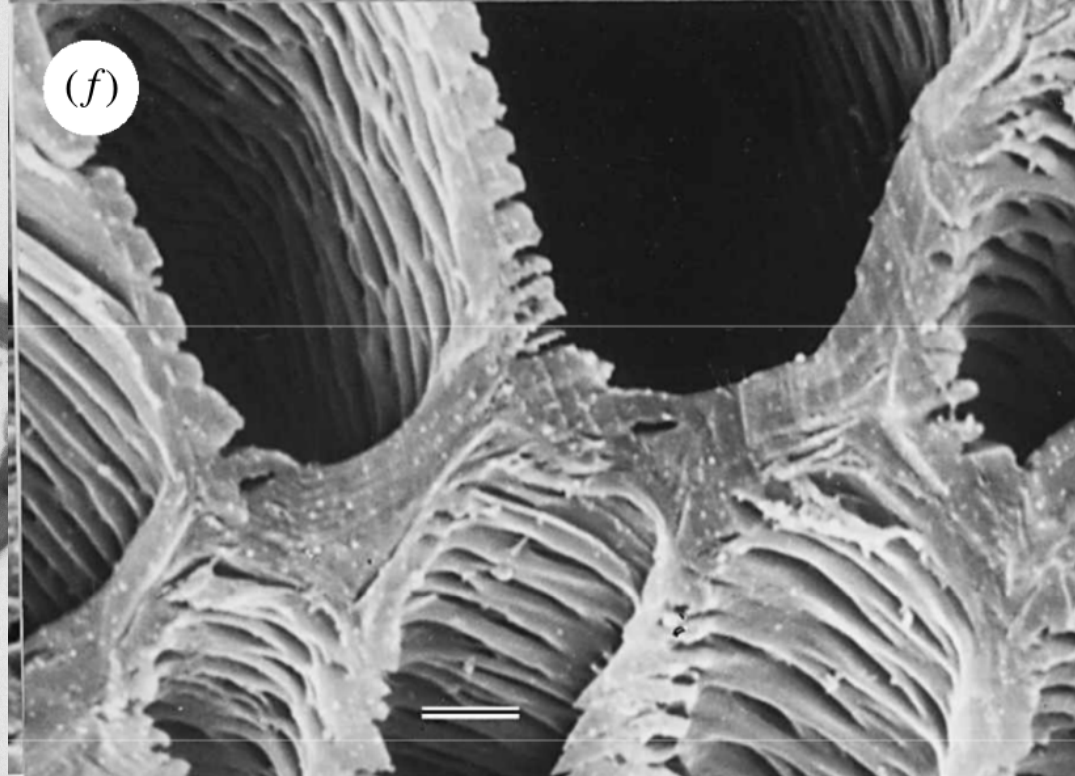
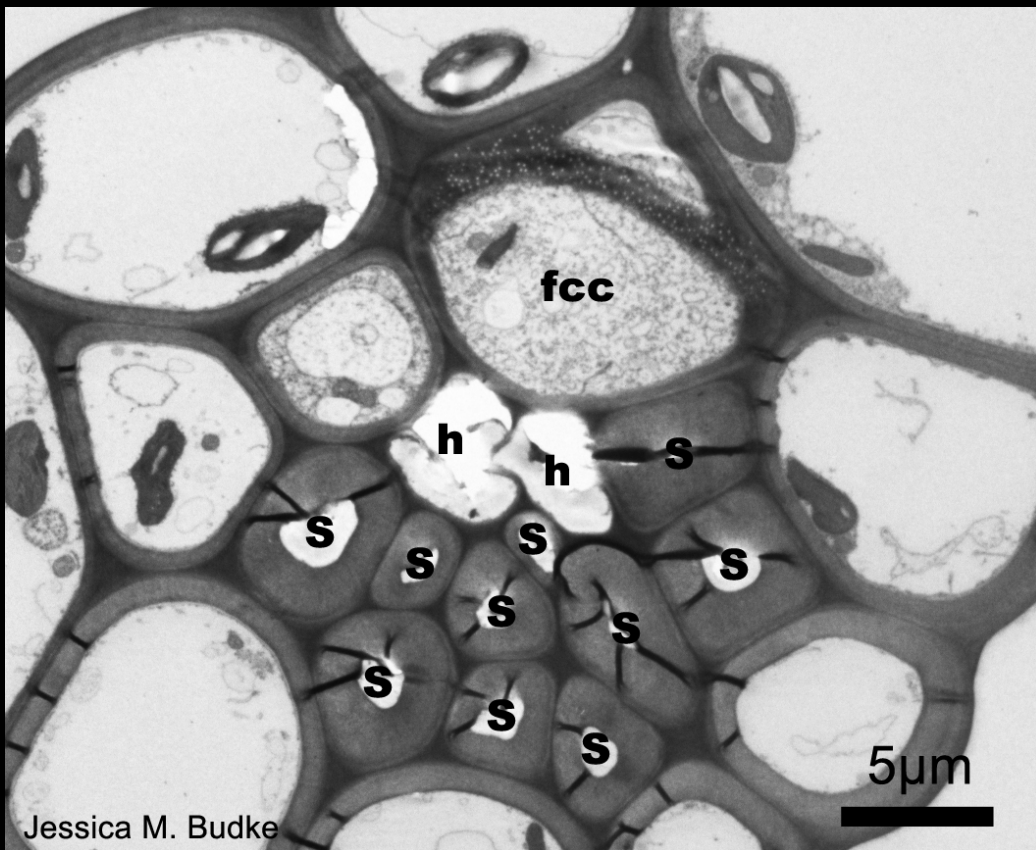
Lignifikace byla vynalezena dvakrát

Calliathron – korálová ruducha, u které byl objeven lignin



Hydroidy mechů: homologie či analogie?

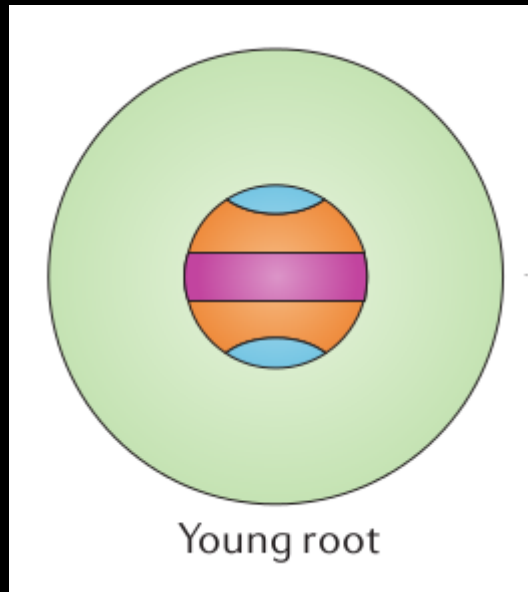
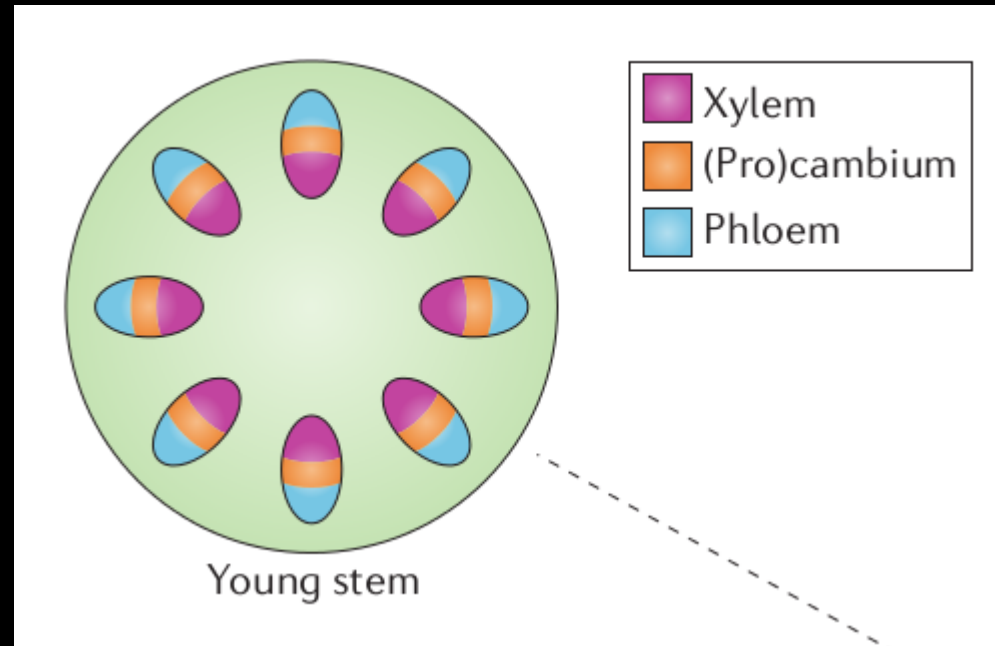
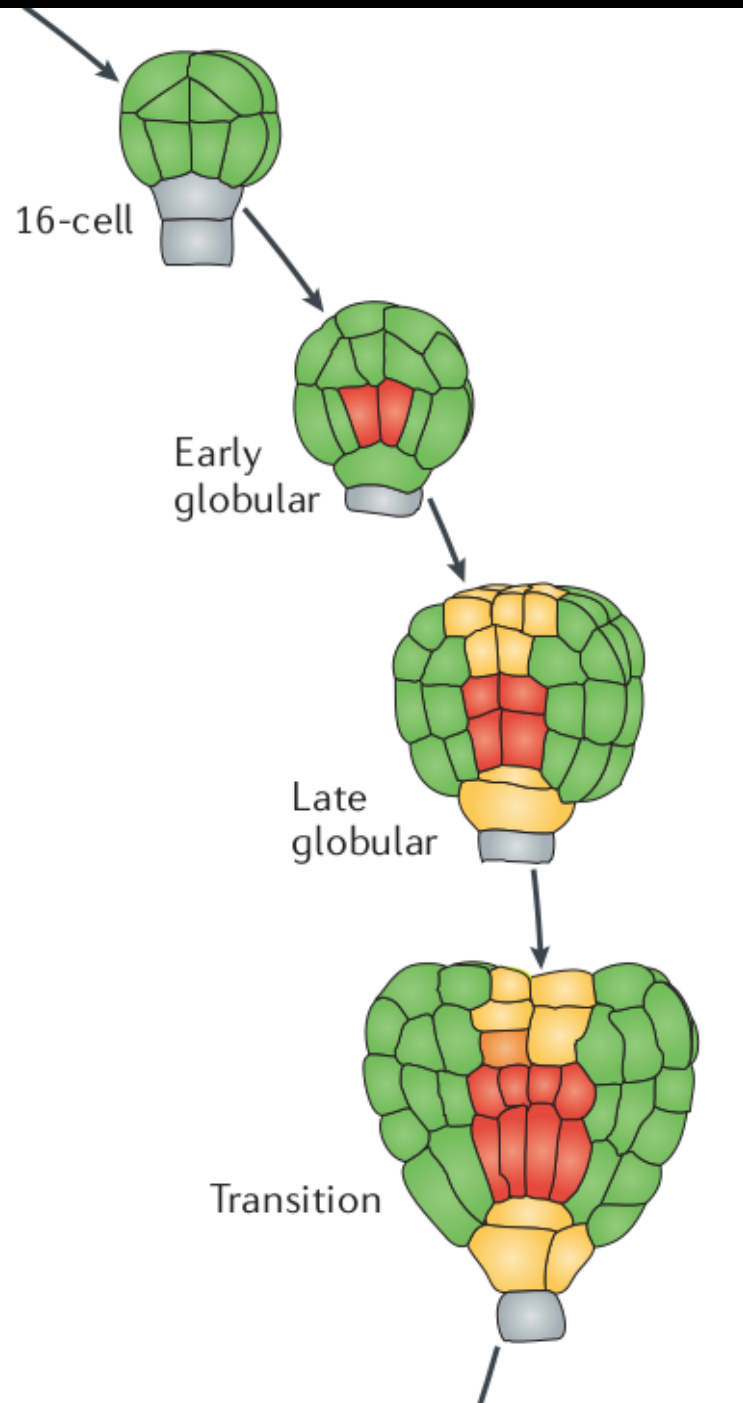
- ♦ Hydroidy, stereidy, food conducting cells; nejsou u hlevíků
- ♦ Nemají nikdy lignin!
- ♦ Hydroidy druhotně netloustnou, ale jsou mrtvé
- ♦ Některé druhy játrovek mají i sekundární tloustnutí



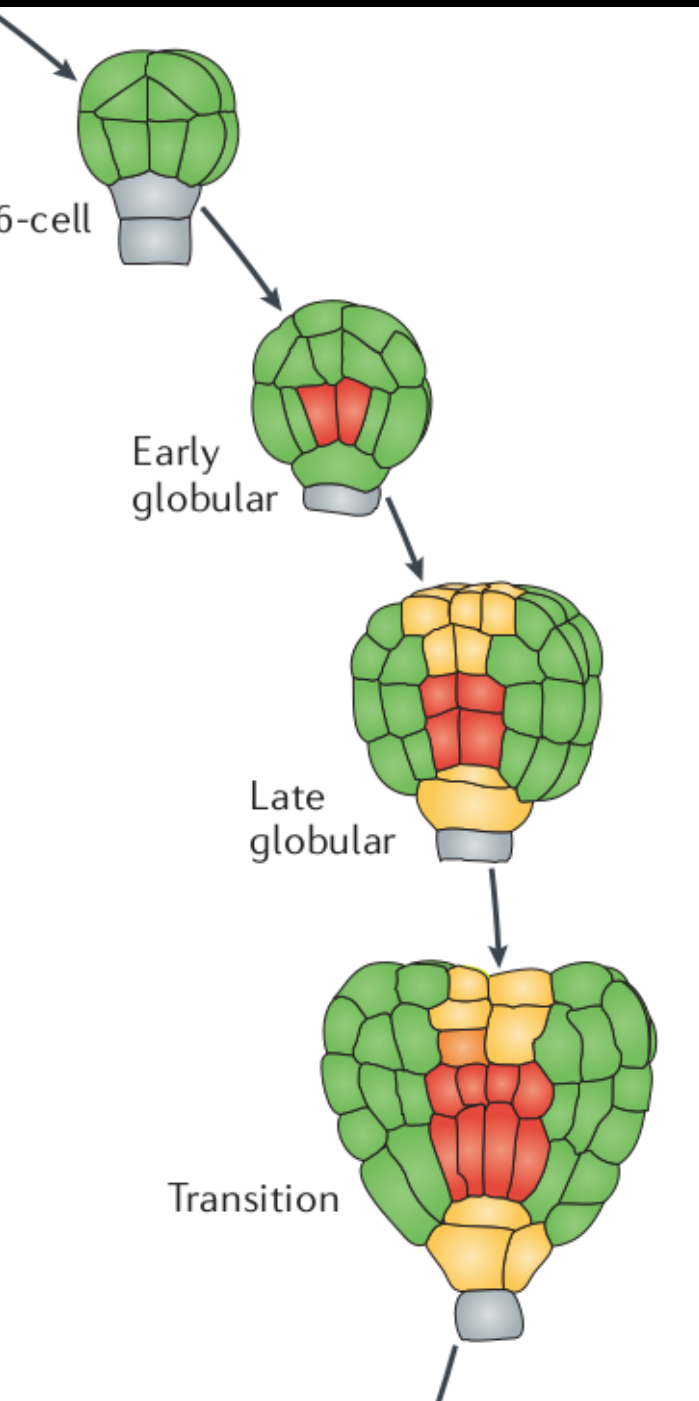
← *Funaria*

Symphiogyna

Zakládání dřeva u *Arabidopsis*



Specialisace a diferenciaci prokambia



1) Akumulace auxinu uprostřed embrya

2) Signalisace TIR → AUX/IAA → ARF

- ARF = AUXIN RESPONSE FACTOR

- ARF5 (MONOPTEROS) auxinem regulovaný TF

3) MONOPTEROS → TMO5

- TMO5 = TARGET OF MONOPTEROS

- Další TF, který je spouštěný pomocí ARF5

4) TMO5 tvoří dimery s LHW

- LHW = LONESOME HIGHWAY

- Oba ze skupiny bHLH transkr. faktorů

5) Aktivuje se periklinální dělení buněk

6) Interakce s cytokininy (AHK4)

- Cytokininy stimulují dělení, ale zároveň brání, aby nedošlo k předčasné diferenciaci kambia v xylém

7) Inhibice cytokininové signalisace

- MONOPTEROS spouští ARABIDOPSIS PHOSPHOTRANSFER PROTEIN 6, který blokuje receptci AHK4

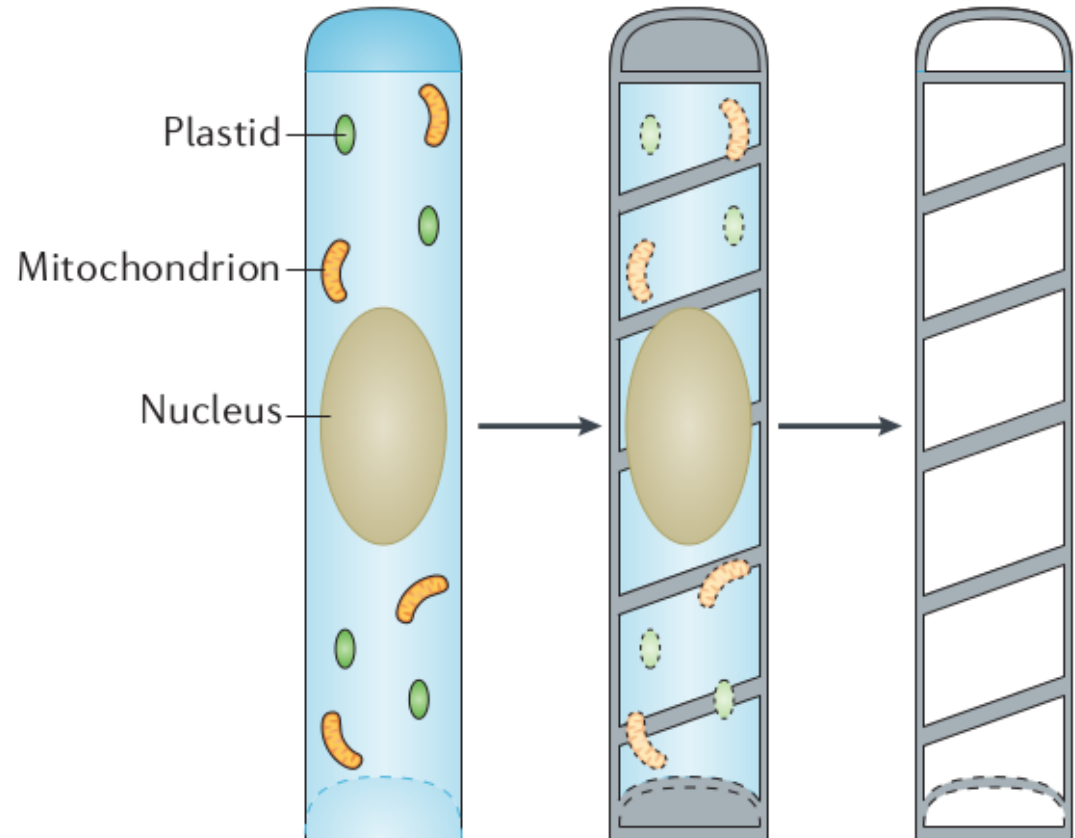
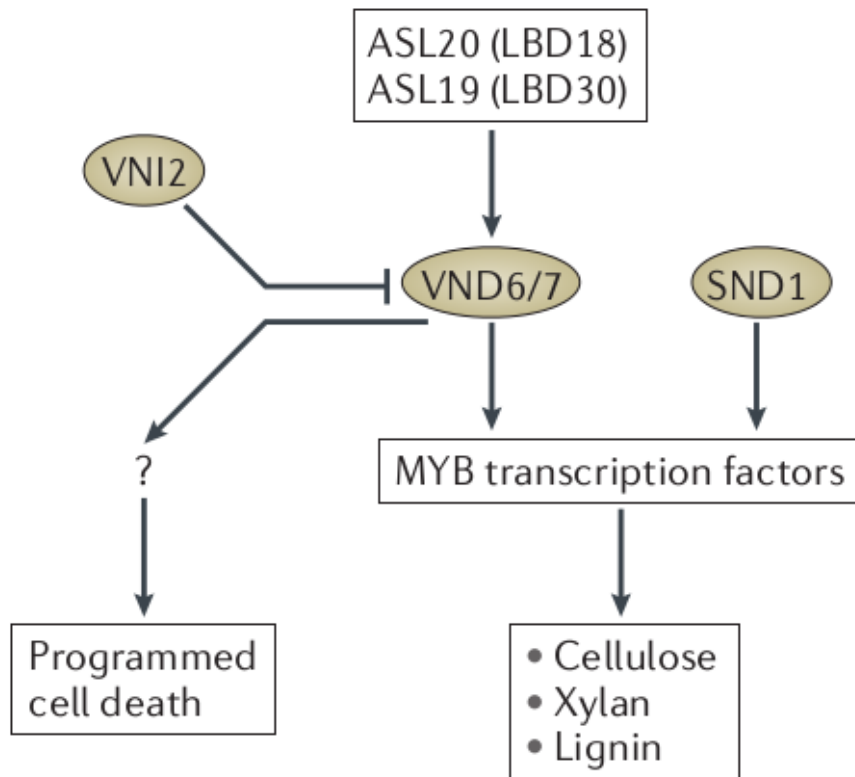
- Ale TMO5 a LHW zároveň spouští lokální produkci CK přes LONELY GUY

- Výsledkem je vznik ostrého rozhraní xylem/kambium

Finální diferenciaci xylémové buňky

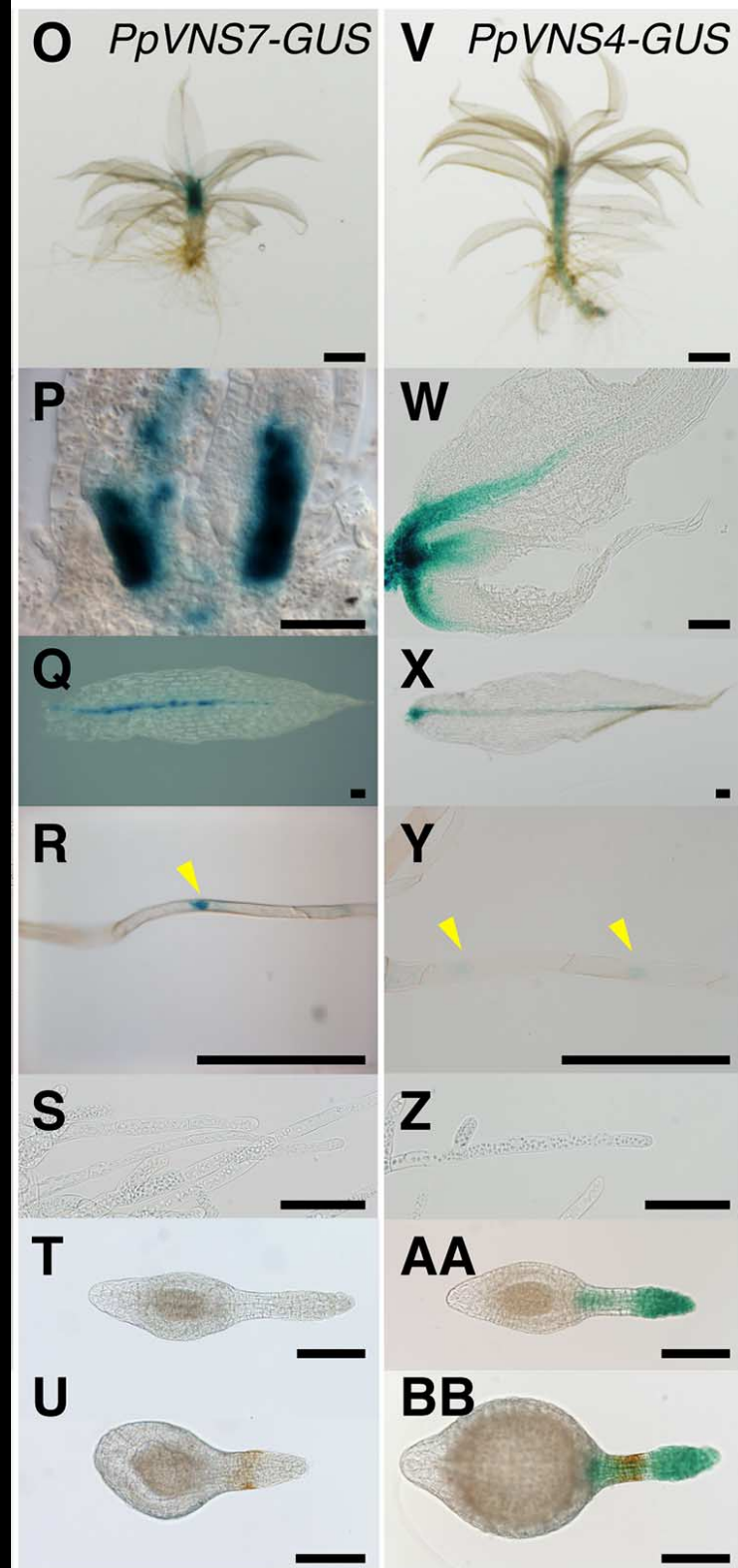
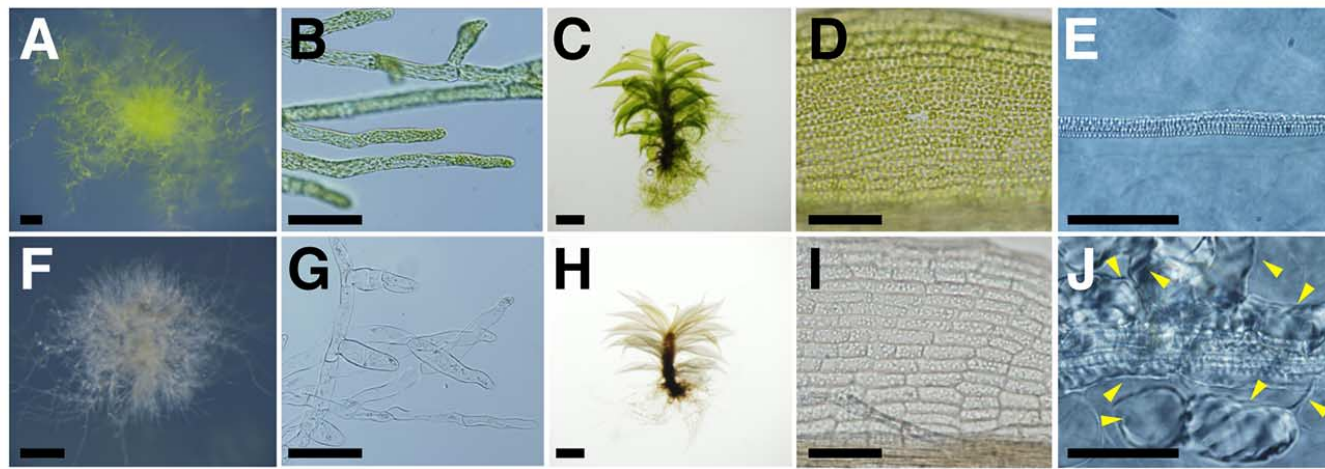
- VND transkripční faktory ze skupiny NAC
VASCULAR-RELATED-NAC DOMAIN
- Spouští ukládání sekundární buněčné stěny a PCD

a Xylem differentiation network



Gen *VNS* u *Physcomitrelly*

- 8 genů u *Physcomitrelly*
 - Expresse specificky v hydroidách
 - Mutanti vedou hůře vodu
- Overexpresse způsobuje buněčnou smrt a neobvyklé ukládání sek. BS
- Stejný projev i u *Arabidopsis*
- Vodivý aparát je zřejmě homologický



Co jsou to transkripční faktory NAC?

NAC = *NAM* + *ATAF* + *CUC*, okolo 100 genů u dvouděložných

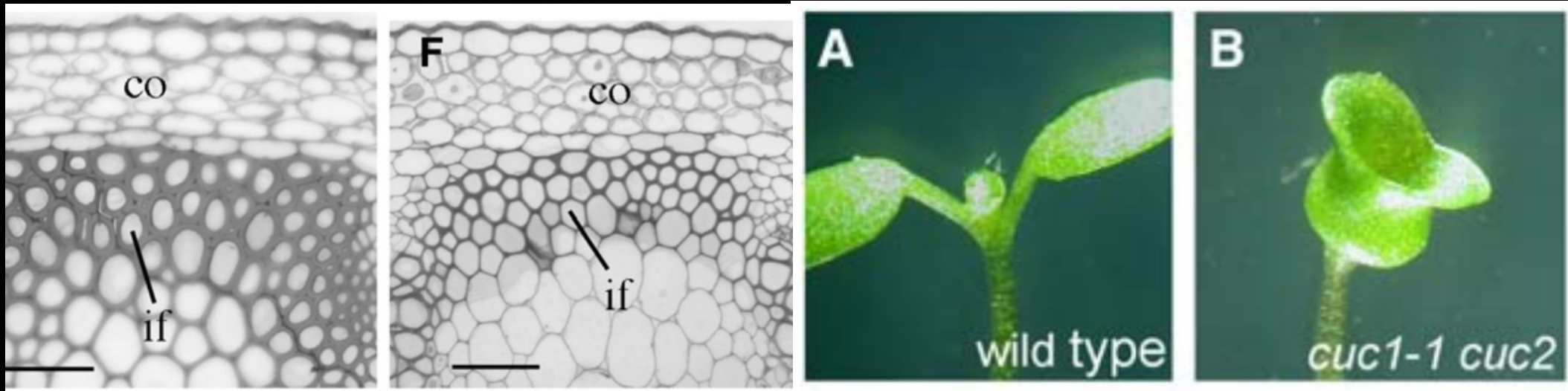
NAM = *NO APICAL MERISTEM*

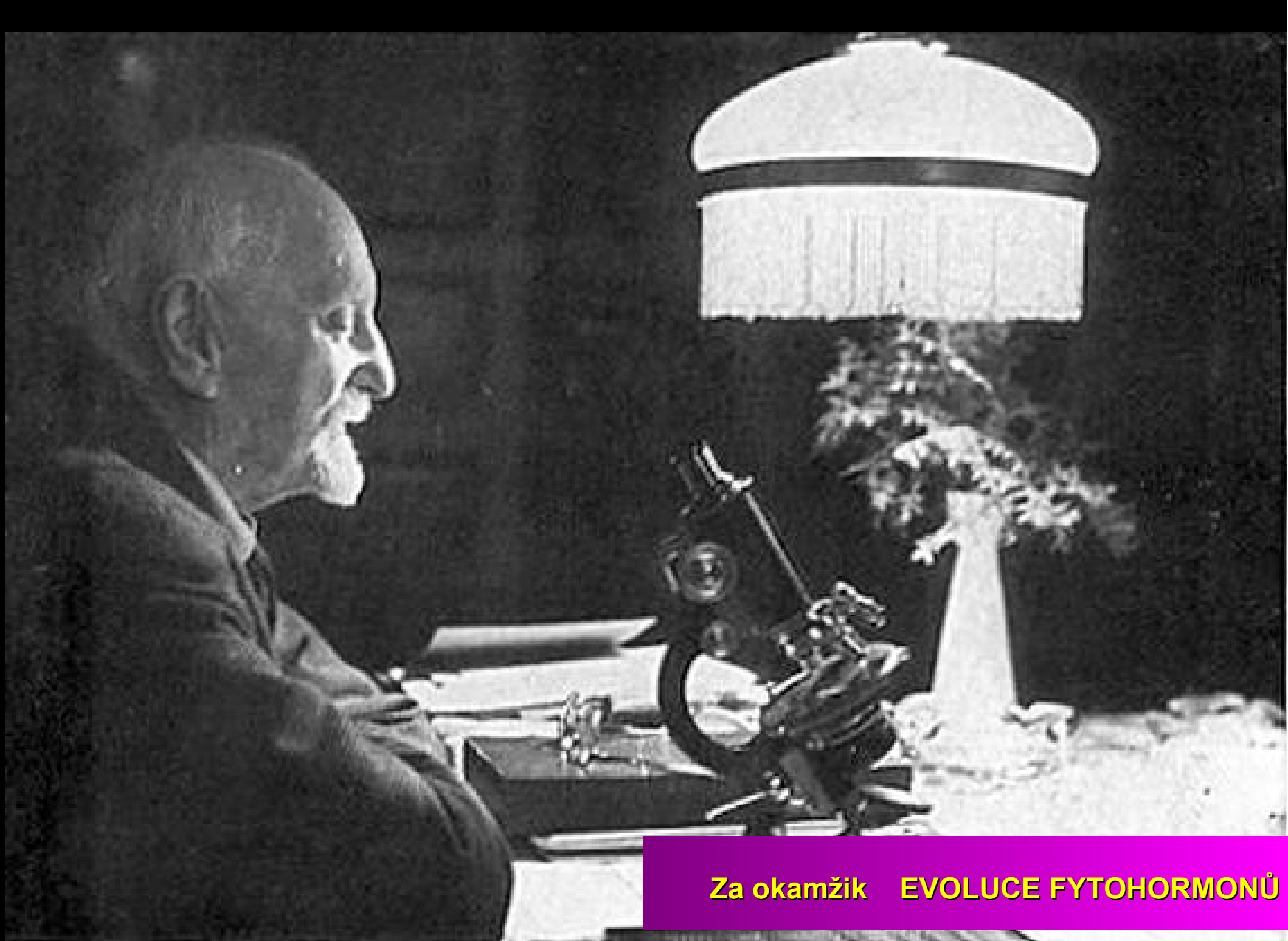
ATAF = *ARABIDOPSIS TRANSCRIPTION ACTIVATION FACTOR*

CUC = *CUP-SHAPED COTYLEDON*

Vznik: není v lini *Chlorophyta*, prý je u *Chary* a *Coleochaete*

Funkce: regulace apikálního meristému → definuje rozhraní
zakládání xylému
dřevnatění
stresové reakce (většina genů)





Za okamžik EVOLUCE FYTOHORMONŮ