



Fylogeneze a diverzita vyšších rostlin

Nahosemenné – 1. část

Petr Bureš



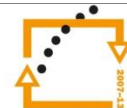
evropský
sociální
fond v ČR



EVROPSKÁ UNIE



MINISTERSTVO ŠKOLSTVÍ,
MLÁDEŽE A TĚLOVÝCHOVY



OP Vzdělávání
pro konkurenceschopnost



INVESTICE DO ROZVOJE VZDĚLÁVÁNÍ

Společné znaky semenných rostlin, (nahosemenných i krytosemenných)

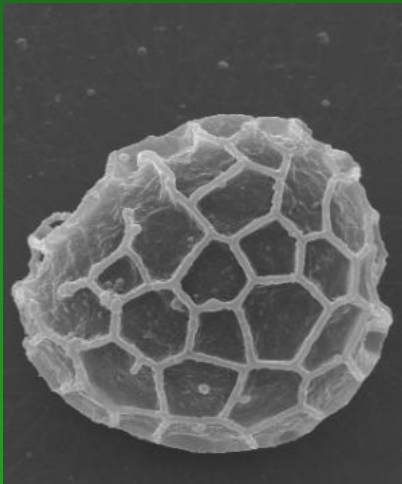
odlišující je od

výtrusných vyšších rostlin (jätrovek, mechů, hlevíků, plavuní, kapradin a jejich příbuzných)

1. Spora vers. semeno

Spora čili výtrus

- 1 rozmnožovací buňka,
- vzniká meiózou v zárodečné vrstvě sporangia
- krytá rezistentním obalem ze sporopoleninu



spóra *Lycopodium clavatum*

Semeno

- mnohobuněčný rozmnožovací orgán
- vzniklý z oplozeného vajíčka,
- krytý osemením (testou) = přeměněný integument

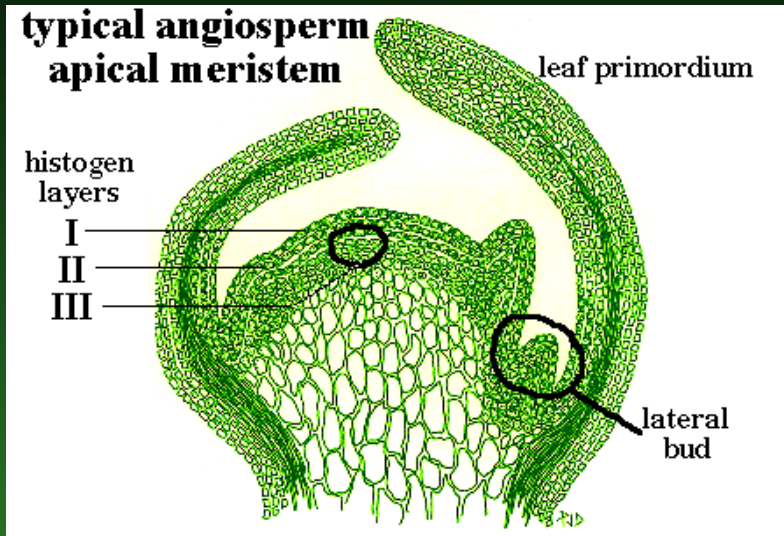


uvnitř: zárodek (embryo) + živné pletivo

– **primární** ž.p. (perisperm) = zbytek megaprothalia **u nahosemenných**

+ **sekundární** ž.p. (endosperm) **u krytosemenných**

2. Vzrostný vrchol stonku



semenné: mnohobuněčný

krytosemenné: zpravidla třívrstevný

2 horní vrstvy = tunika její buňky se dělí antiklinálně (výjimka zakládání listových primordií a postranních pupenů)

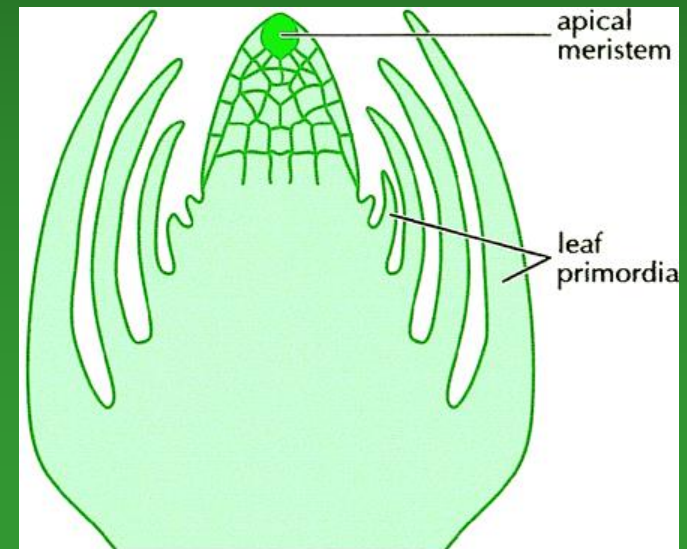
3. vrstva – korpus jeho buňky se dělí jak antiklinálně tak periklinálně

nahosemenné: zpravidla jednovrstevný

jeho buňky se dělí jak anti- tak periklinálně

výtrusné (mechorosty,
plavuně a monilofyty)

– zpravidla jediná buňka



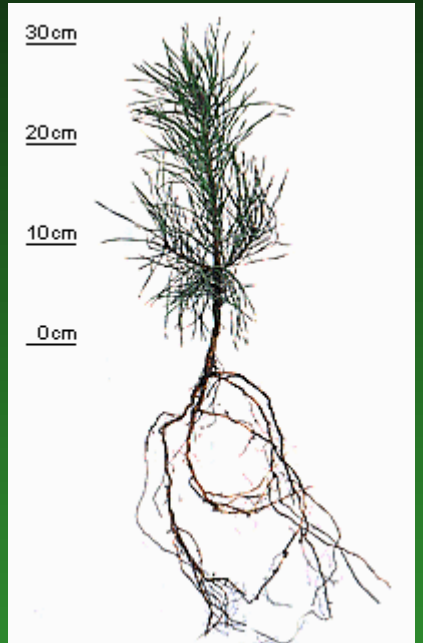
3. Pravé kořeny

Nepravé kořeny výtrusných



Pravé kořeny semenných rostlin

semenáček borovice



klíčící cykas



klíčící jinan



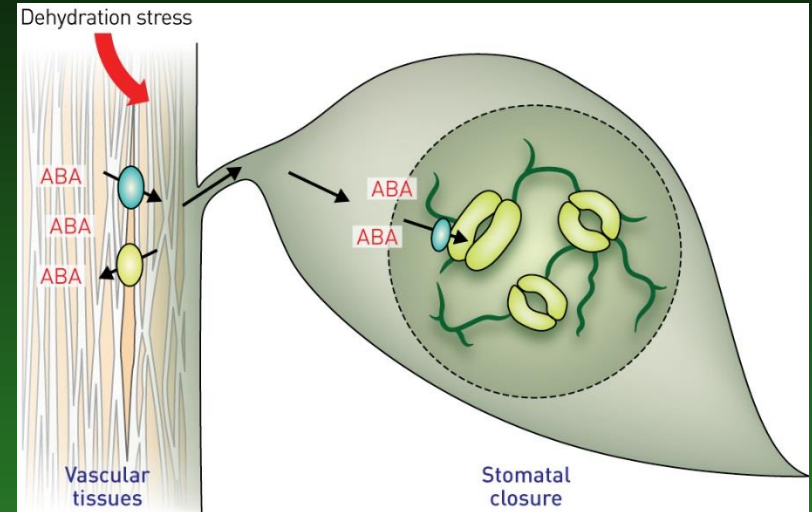
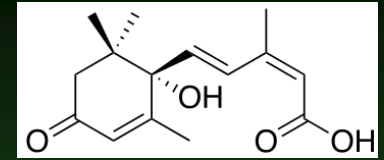
klíčící hrách



4. Zavírání průduchů

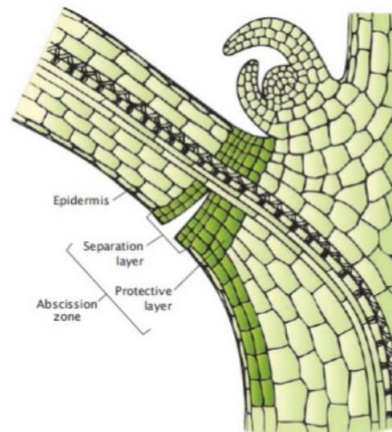
semenné rostliny –
efektivnější regulace se
zapojením kyseliny abscisové
(ABA)

výtrusné rostliny – méně
efektivní regulace, bez ABA



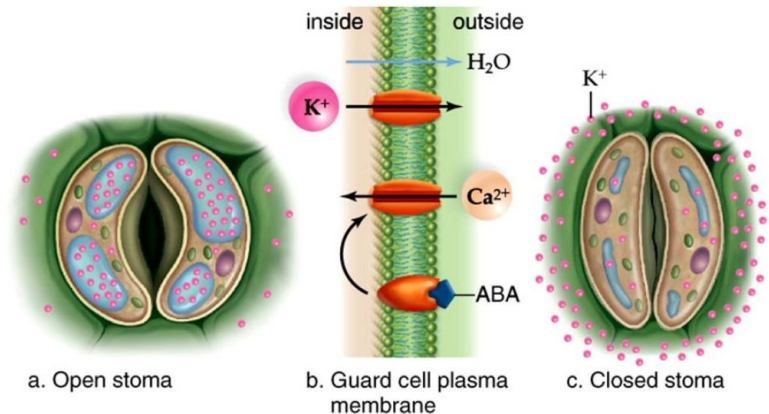
Abscisic Acid

- Inhibits growth and closes stomata in fruit and leaves about to fall
- Also used to close stomata in very hot conditions
- Stomata closed by inhibition of potassium / sodium import in to guard cells
- Before falling (called abscission), abscission zone is formed to form a protective layer against environment and bacterial infestation



Abscisic Acid: Control of Stoma Opening

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



ABA binding leads to influx of Ca^{2+} & the opening of K^+ channels. Water exits guard cells & stoma closes.

5. Vodivé elementy stonku = eustélé nebo ataktostélé



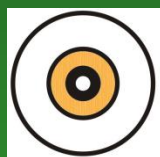
Plektostélé – plavuně



Aktinostélé – plavuně,
eusporangiální kapradiny



Protostélé – nejpůvodnější typ
ryniofyty, plavuně,
vz. kapradiny



Sifonostélé – ve středu stéle dutina
nebo dřeň (sifon), (*Osmunda*)



Solenostélé – dutina, lýko, dřevo,
lýko, *Adiantum*, *Dicksonia*,
Marsilea

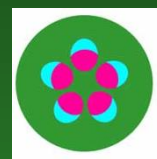


Diktyostélé – síť dřevostředných
cévních svazků v oddencích
kapradin



Arthrostélé – do kruhu uspořádané uzavřené
cévní svazky ve stoncích přesliček

Semenné rostliny



Eustélé – souvislé válce lýka a dřeva
rozdělené radiálně procházejícími
dřevnými paprsky na větší počet
cévních svazků kolaterálních, které jsou
kruhovitě uspořádány

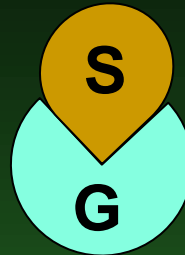
**nahosemenné, bazální
krytosemenné a
dvouděložné**



Ataktostélé – cévní svazky se nepravidelně
rozložily v parenchymu, není zde
kambium a tyto rostliny nemohou proto
druhotně tloustnout klasickým způsobem
**(jednoděložné, *Piperaceae*, některé
Amaranthaceae)**

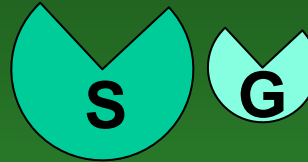
6. Konec samostatnosti gametofytu

Mechorosty
(játrovky, mechy, hlevíky)



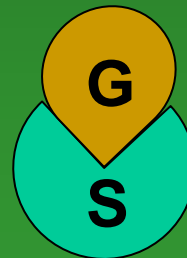
Sporofyt závislý na gametofytu, jen gametofyt se může množit vegetativně.

Výtrusné cévnaté rostliny
(ryniofyty, plavuně, monilofyty)



Gametofyt i sporofyt samostatné (někdy ze zásob – *Selaginella*, *Isoëtes*, *Salviniales*), ale jen sporofyt se může množit vegetativně

Semenné rostliny
(nahosemenné, krytosemenné)

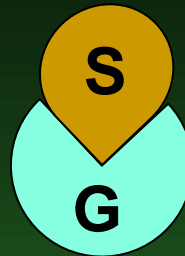


Gametofyt závislý na sporofytu, jen sporofyt se může množit vegetativně

Oplození přestane být závislé na vodě

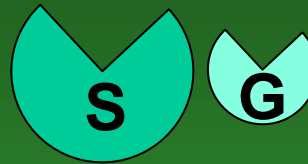
6. Konec samostatnosti gametofytu

Mechorosty
(játrovky, mechy, hlevíky)



Sporofyt závislý na gametofytu, jen gametofyt se může množit vegetativně.

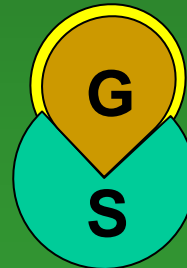
Výtrusné cévnaté rostliny
(ryniofyty, plavuně, monilofyty)



Gametofyt i sporofyt samostatné (někdy ze zásob – *Selaginella*, *Isoëtes*, *Salviniales*), ale jen sporofyt se může množit vegetativně

vajíčko → semeno

Semenné rostliny
(nahosemenné, krytosemenné)

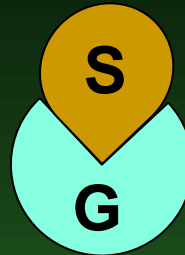


Gametofyt závislý na sporofytu, jen sporofyt se může množit vegetativně

Oplození přestane být závislé na vodě

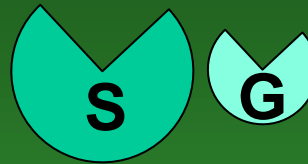
6. Konec samostatnosti gametofytu

Mechorosty
(játrovky, mechy, hlevíky)



Sporofyt závislý na gametofytu, jen gametofyt se může množit vegetativně.

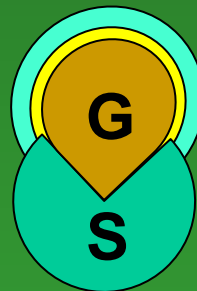
Výtrusné cévnaté rostliny
(ryniofyty, plavuně, monilofyty)



Gametofyt i sporofyt samostatné (někdy ze zásob – *Selaginella*, *Isoëtes*, *Salviniales*), ale jen sporofyt se může množit vegetativně

pestík → plod

Semenné rostliny
(nahosemenné, krytosemenné)



Gametofyt závislý na sporofytu, jen sporofyt se může množit vegetativně

Oplození přestane být závislé na vodě

7. Pohlavnost fází životního cyklu se „přepne“

Výtrusné	Gametofyt Sporofyt	hermafroditní nebo jednopohlavný vždy bezpohlavní
Semenné	Gametofyt Sporofyt	vždy jednopohlavný hermafroditní nebo jednopohlavný

Oplození přestane být závislé na vodě

7. Genetické a evoluční důsledky rozdílů v pohlavnosti

Výtrusné **Selfing hermafroditního gametofytu může vést ke vzniku totálně homozygotního sporofytu**

Šance homologních chromosomů dostat se do další generace jsou stochastické = není o co soutěžit

Semenné **Totální homozygot nemůže vzniknout, selfing (jednopohlavného) gametofytu není možný a selfing sporofytu vede „jen“ ke zvýšení homozygosity (a příp. inbrední depresi), nikdy ne k homozygositě úplné.**

7. Genetické a evoluční důsledky rozdílů v pohlavnosti

Výtrusné **Selfing hermafroditního gametofytu může vést ke vzniku totálně homozygotního sporofytu**

Šance homologních chromosomů dostat se do další generace jsou stochastické = není o co soutěžit

Semenné **Totální homozygot nemůže vzniknout, selfing (jednopohlavného) gametofytu není možný a selfing sporofytu vede „jen“ ke zvýšení homozygotity (a příp. inbrední depresi), nikdy ne k homozygotitě úplné.**

Jen jeden produkt ze 4 přežívá v samičí meióze = jen jeden z homologních chromosomů každého páru se dostane do další generace – to může vyústit v „boj o přežití“ tehdy, když je polaritou a asymetrií meiotického mikrotubulárního vřeténka šance přežít nějak determinována = meiotický tah

8. Pokročilá redukce gametofytu semenných rostlin

Mikroprothalamium (desítky μm ; 5–3 buňky)

- (1) v mikrosporangiu \rightarrow mnoho mikrospor
- (2) mikrospora endosporicky \rightarrow 2-3 buněčné pylové zrno
- (3) pylové zrno (nezralý gametofyt) opouští mikrosporangium

P G

8. Pokročilá redukce gametofytu semenných rostlin

Mikroprothalamium (desítky μm ; 5–3 buňky)

- (1) v mikrosporangiu \rightarrow mnoho mikrospor
- (2) mikrospora endosporicky \rightarrow 2-3 buněčné pylové zrno
- (3) pylové zrno (nezralý gametofyt) opouští mikrosporangium



8. Pokročilá redukce gametofytu semenných rostlin

Mikroprothalamium (desítky μm ; 5–3 buňky)

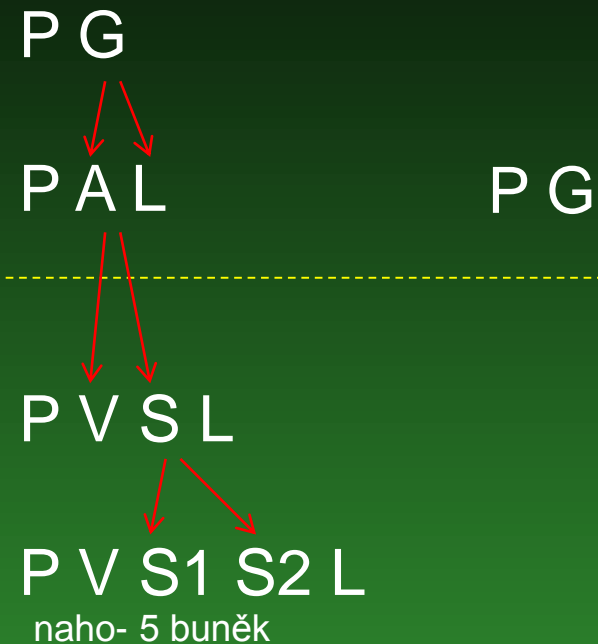
- (1) v mikrosporangiu \rightarrow mnoho mikrospor
- (2) mikrospora endosporicky \rightarrow 2-3 buněčné pylové zrno
- (3) pylové zrno (nezralý gametofyt) opouští mikrosporangium



8. Pokročilá redukce gametofytu semenných rostlin

Mikroprothalamium (desítky μm ; 5–3 buňky)

- (1) v mikrosporangiu \rightarrow mnoho mikrospor
 - (2) mikrospora endosporicky \rightarrow 2-3 buněčné pylové zrno
 - (3) pylové zrno (nezralý gametofyt) opouští mikrosporangium
-
- (4) dostává se na samičí orgán (= polinační kapku nebo bliznu)
 - (5) blána mikrospory praská \rightarrow **pylová láčka** vyživovaná u nahosemenných pletivem nucellu u krytosemenných pletivy pestíku
 - (6) na konci láčky \rightarrow 2 spermatozoidy nebo 2 spermatické buňky.



Pylová láčka = samčí gametofyt závislý na otcovském jedinci se stává závislý i na jedinci mateřském

Interakce mezi láčkou a pletivy nucellu resp. pestíků \rightarrow evoluce geneticky řízené self-inkompatibility = ? jeden z klíčů evolučního úspěchu semenných rostlin

8. Pokročilá redukce gametofytu semenných rostlin

Mikroprothalamium (desítky μm ; 5–3 buňky)

- (1) v mikrosporangiu \rightarrow mnoho mikrospor
 - (2) mikrospora endosporicky \rightarrow 2-3 buněčné pylové zrno
 - (3) pylové zrno (nezralý gametofyt) opouští mikrosporangium
-
- (4) dostává se na samičí orgán (= polinační kapku nebo bliznu)
 - (5) blána mikrospory praská \rightarrow **pylová láčka** vyživovaná u nahosemenných pletivem nucellu u krytosemenných pletivy pestíku
 - (6) na konci láčky \rightarrow 2 spermatozoidy nebo 2 spermatické buňky.

P G

P A L

P V S L

P V S1 S2 L
nahosemenné - 5 buněk

P G

P S1 S2

krytosemenné - 3 buňky

nahosemenné

krytosemenné

8. Pokročilá redukce gametofytu semenných rostlin

Mikroprothalamium (desítky μm ; 5–3 buňky)

- (1) v mikrosporangiu \rightarrow mnoho mikrospor
- (2) mikrospora endosporicky \rightarrow 2-3 buněčné pylové zrno
- (3) pylové zrno (nezralý gametofyt) opouští mikrosporangium

-
- (4) dostává se na samičí orgán (= polinační kapku nebo bliznu)
 - (5) blána mikrospory praská \rightarrow **pylová láčka** vyživovaná u nahosemenných pletivem nucellu u krytosemenných pletivy pestíku
 - (6) na konci láčky \rightarrow 2 spermatozoidy nebo 2 spermatické buňky.

P G

P A L

P V S L

P V S1 S2 L

nahosemenné - 5 buněk

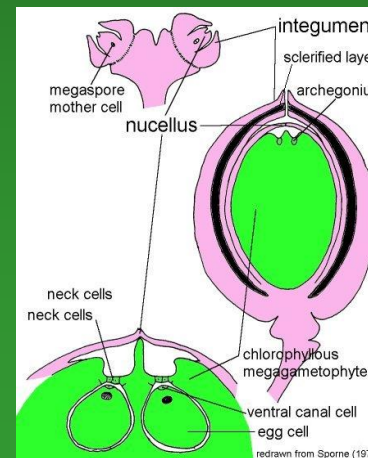
P G

P S1 S2

krytosemenné - 3 buňky

Megaprothalamium (mm– μm ; mnoho–8 buněk)

- (1) v megasporangiu \rightarrow jediná megaspóra (nikdy jej neopustí)
- (2) z megaspóry \rightarrow megaprothalamium uvnitř vajíčka = megaprothalamium obaleno jak stěnou megasporangia, tak integumentem (u nahosemenných je megaprothalamium mnohobuněčné zpravidla ještě s archegonií)
- (3) u krytosemenných je megaprothalamium jen zárodečný vak obsahující zpravidla jen osm jader/buněk



nahosemenné

krytosemenné

8. Pokročilá redukce gametofytu semenných rostlin

Mikroprothalamium (desítky μm ; 5–3 buňky)

- (1) v mikrosporangiu \rightarrow mnoho mikrospor
 - (2) mikrospora endosporicky \rightarrow 2-3 buněčné pylové zrno
 - (3) pylové zrno (nezralý gametofyt) opouští mikrosporangium
-
- (4) dostává se na samičí orgán (= polinační kapku nebo bliznu)
 - (5) blána mikrospory praská \rightarrow **pylová láčka** vyživovaná u nahosemenných pletivem nucellu u krytosemenných pletivy pestíku
 - (6) na konci láčky \rightarrow 2 spermatozoidy nebo 2 spermatické buňky.

P G

P A L

P V S L

P V S1 S2 L

nahosemenné - 5 buněk

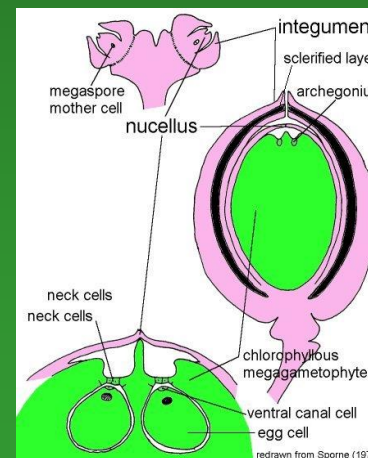
P G

P S1 S2

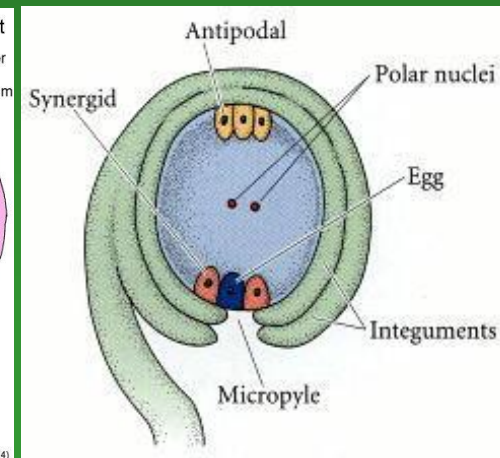
krytosemenné - 3 buňky

Megaprothalamium (mm– μm ; mnoho–8 buněk)

- (1) v megasporangiu \rightarrow jediná megaspóra (nikdy jej neopustí)
- (2) z megaspóry \rightarrow megaprothalamium uvnitř vajíčka = megaprothalamium obaleno jak stěnou megasporangia, tak integumentem (u nahosemenných je megaprothalamium mnohobuněčné zpravidla ještě s archegonií)
- (3) u krytosemenných je megaprothalamium jen zárodečný vak obsahující zpravidla jen osm jader/buněk



nahosemenné



krytosemenné

9. Evoluce parazitismu a myko-heterotrofie

- Výtrusné autotrofní rostliny (řasy, mechorosty, plavuně a kaprad'orosty) nevytvářejí parazitické formy (výjimečně jen myko-heterotrofní gametofyty plavuní, a tř. *Psilotopsida*)
- U semenných rostlin vznikl parazitismus v řadě nezávislých linií opakovaně!



Hydnora, Hydnoraceae



Lathraea, Orobanchaceae

Parasitaxus usta, Podocarpaceae
(nahosemenný parazit nahosemenných rostlin)



Hyobanche, Orobanchaceae



Cuscuta, Convolvulaceae



Monotropa hypopitys, Ericaceae



Sarcodes sanguinea, Ericaceae



Neottia nidus-avis, Orchidaceae



Viscum, Santalaceae



Rafflesia, Rafflesiaceae

Mykoheterotrofní paraziti hub = „analogy“ prothalií u *Lycopodium, Psilotum, Ophioglossum, ...*

9. Evoluce parazitismu a mykoheterotrofie

– holoparazitismus se vyvinul 11x v 9 liniích

celkem 390 druhů
je holoparazitických
≈ 0,13 %



Hydnoraceae 2/16–18 holoparazitní celá čeleď

Cynomoriaceae 1/2 holoparazitní celá čeleď

Rafflesiaceae 3/20 holoparazitní celá čeleď

Apodanthaceae 3/23 holoparazitní celá čeleď

Cytinaceae 2/7 holoparazitní celá čeleď

Balanophoraceae 17/43–44 holoparazitní celá čeleď

Mitrastemonaceae 1/2 holoparazitní celá čeleď

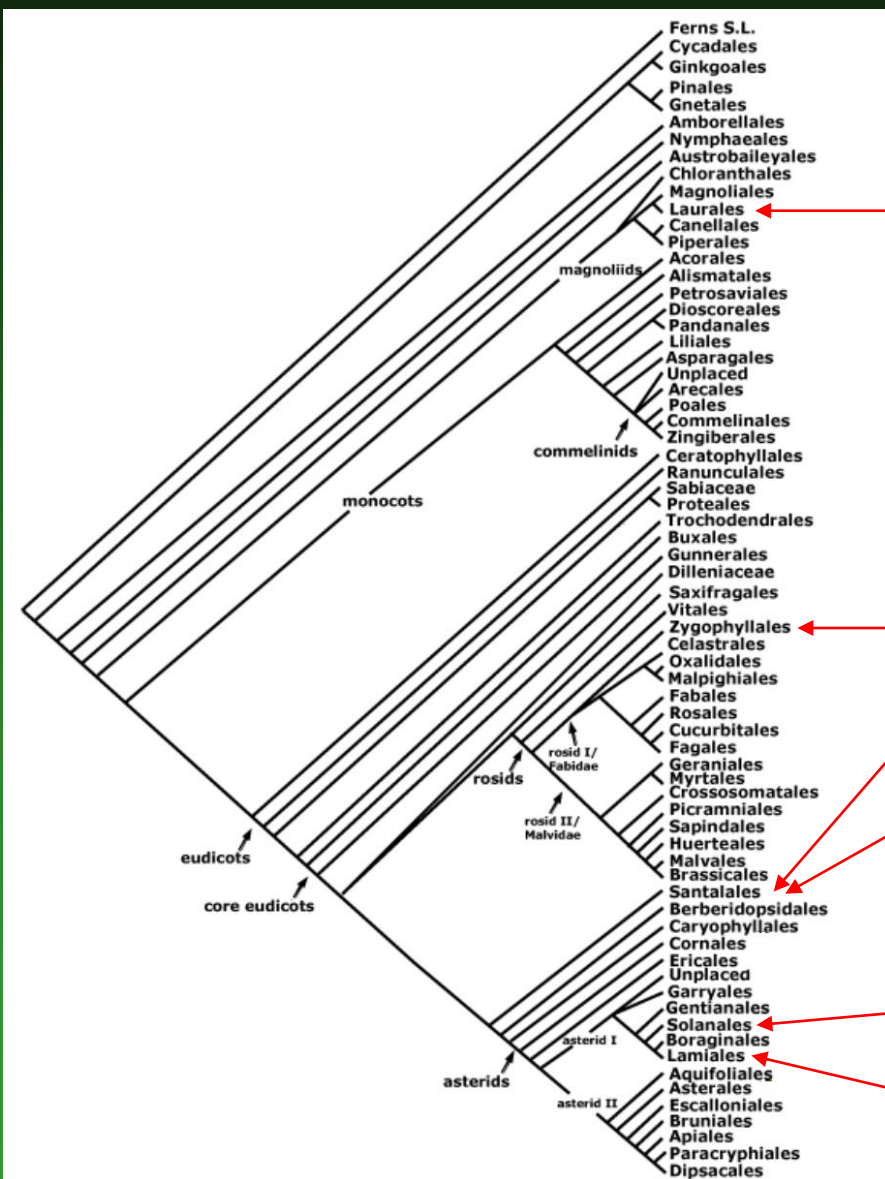
Ehretiaceae z celé čeledi (9 rodů/150 druhů) parazitní jen rody
Lennea a Pholisma, zahrnující celkem 5 druhů

Orobanchaceae – holoparazitická je jen část čeledi – 17 rodů s
ca. 270 druhy, dalších 88 rodů hemiparazitických s ca. 1800 druhy
v čel. Orobanchaceae se holoparazitismus vyvinul nezávisle 3x

9. Evoluce parazitismu a mykoheterotrofie

– hemiparazitismus se vyvinul 6x v 10 čeledích

celkem 4100 druhů
je hemiparazitických
≈ 1,4 %



Lauraceae z celkem 50 rodů hemiparazitní
jen rod *Cassytha* (1/16)

Cynomoriaceae 1/2 holoparazitní celá čeleď

Oleaceae 14/ca.100 hemiparazitická celá čeleď, nejbližší
sesterské čeledi nikoli

Schoepfiaceae + Misodendraceae + Loranthaceae + Opiliaceae +
Santalaceae – celý klad patrně hemiparazitický, zatímco
sesterská čel. Octonemaceae patrně nikoli. Schoepfiaceae 1/30,
Misodendraceae 1/8-10, Loranthaceae 73/ca.910 (jedině rod
Nyctusia možná neparazitický), Opiliaceae 10/ca.30, Santalaceae
hemiparazitická téměř celá čeleď zahrnující 45/ca.1040

Convolvulaceae (Solanales) – z celé čeledi 57 rodů/1880 druhů
hemiparazitický jen rod *Cuscuta* (ca. 145 druhů)

Orobanchaceae – 88 rodů s ca. 1800 druhy je hemiparazitických,
zbývajících 17 rodů s ca. 270 druhy je holoparazitických

9. Evoluce parazitismu a mykoheterotrofie

– **obligátní mykoheterotrofie se vyvinula v 10 čeledích**

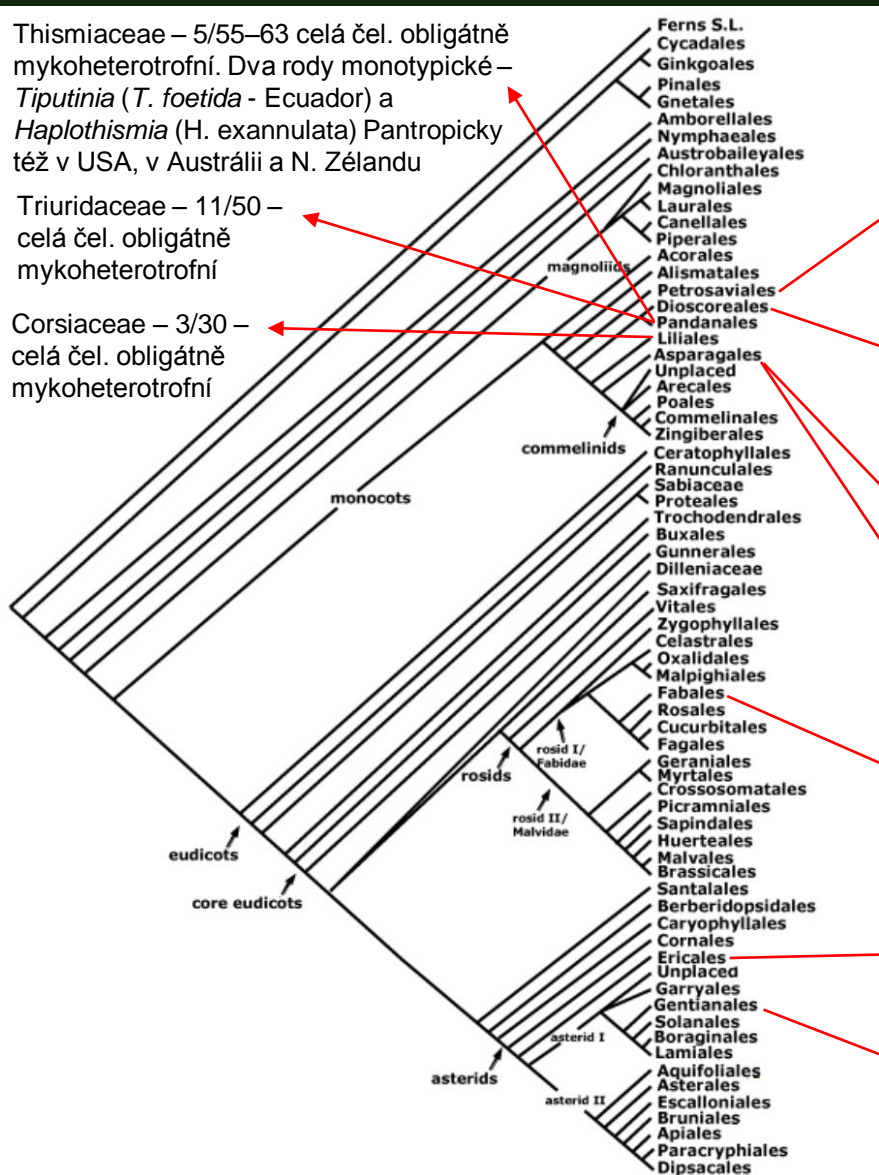
celkem 515 druhů je obligátně mykoheterotrofních

≈ 0,18 %

Thismiaceae – 5/55–63 celá čel. obligátně mykoheterotrofní. Dva rody monotypické – *Tiputinia* (*T. foetida* - Ecuador) a *Haplothismia* (*H. exannulata*) Pantropicky též v USA, v Austrálii a N. Zélandu

Triuridaceae – 11/50 – celá čel. obligátně mykoheterotrofní

Corsiaceae – 3/30 – celá čel. obligátně mykoheterotrofní



Petrosaviaceae – celá čeleď = dva rody, obligátně mykoheterotrofní je *Petrosavia* (3 druhy), fakultativně mykoheterotrofní je *Japonolirion* (monotypický). JV Asie (Japonsko, Čína, Z Malajsie). Jediná čel. řádu Petrosaviales.

Burmaniaceae – 9 rodů (některé monotypické) s mykoheterotrofií. *Burmannia* – 19 obligátně mykoheterotrofních druhů (hlavně druhy deštných lesů) ostatní mají chlorofyl (hlavně druhy otevřených stanovišť); *Campylosiphon* několik obligátně mykoheterotrofních druhů v J Americe další v Z Africe. Celkově čeleď pantropicky rozšířená.

Orchidaceae – řada rodů obligátně mykoheterotrofní, jiné fakultativně

Iridaceae – 66/2035 – mykoheterotrofní jen rod *Geosiris* (2 druhy – Madagaskar, Mayotte)

Polygalaceae – 21/965 – mykoheterotrofní jen rod *Epirixanthes* (6 druhů v tropické JV Asii)

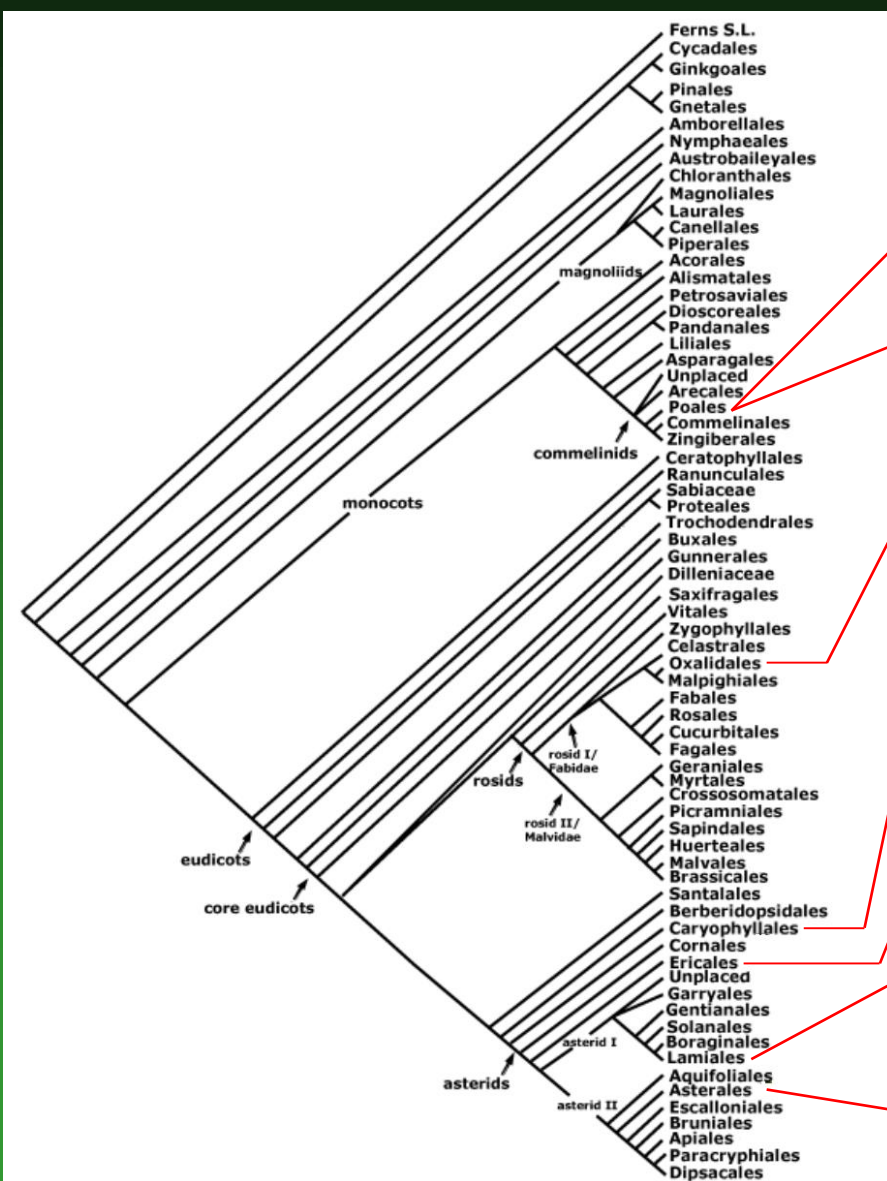
Ericaceae – 126/4010 – obligátně mykoheterotrofní je podčel. Monotropoideae (10/15)

Gentianaceae – 99/1740 – mykoheterotrofní jen rod *Voyria* (18 druhů většinou v tropické Americe vz. i v Z Africe)

9. Evoluce masožravosti

– karnivorie se vyvinula 10x ve 14 čeledích, zhruba 800

druhů je masožravých
≈ 0,26 %



Bromeliaceae – 69/3540 – masožravost jen v rodech Brocchinia (z ca. 20 druhů, tři masožravé) a Catopsis (z ca 20 druhů je masožravý *C. berteroniana*)

Eriocaulaceae – 7/1160 – z masožravosti podezřelý jen druh *Paepalanthus bromelioides*

Cephalotaceae – 1/1 – *Cephalotus folicularis* JZ Austrálie

Masožravý celý klad, zahrnující čeledi Droseraceae (3/205), Nepenthaceae (1/150), Drosophyllaceae (1/1), Ancistrocladaceae (1/12) a Dioncophyllaceae (3/3)

Masožravé čeledi Sarraceniaceae (3/32) a Roridulaceae (1/2)

Masožravost se nezávisle vyvinula v čeledích Lentibulariaceae (3/350), Byblidaceae (1/8) a také v rodu *Philcoxia* z čel. Plantaginaceae zahrnujícím 5 druhů omezených na Brazílii)

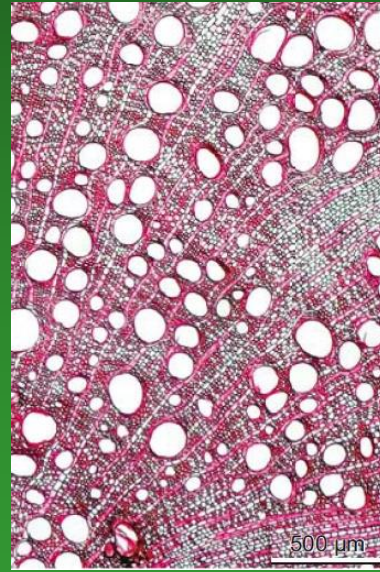
Stylidaceae – 6/245 – některé druhy australského rodu *Stylidium* mají žláznaté trichomy na listech a stvolech

Xylem nahosemenných – většinou tvoří **jen tracheidy a parenchym**; jen *Gnetopsida* mají i tracheje; krytosemenné mají navíc tracheje a libriformní fibrily

Floem nahosemenných – jen **sítkové buňky** (+ buňky Strassburgerovy); krytosemenné mají sítkovice (+ přidružené buňky)



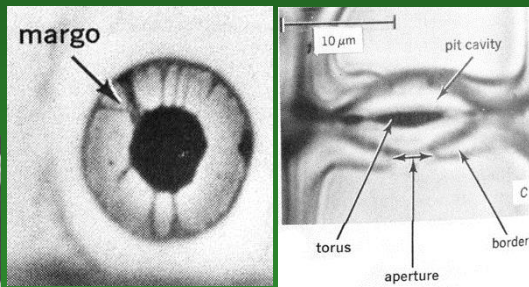
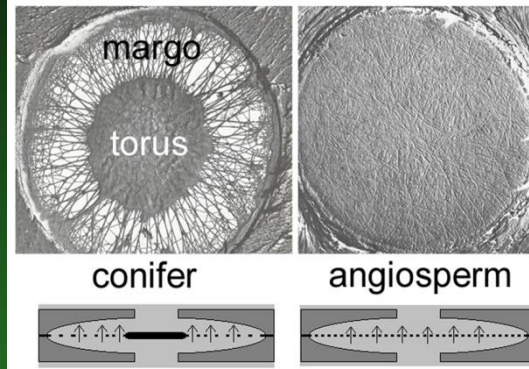
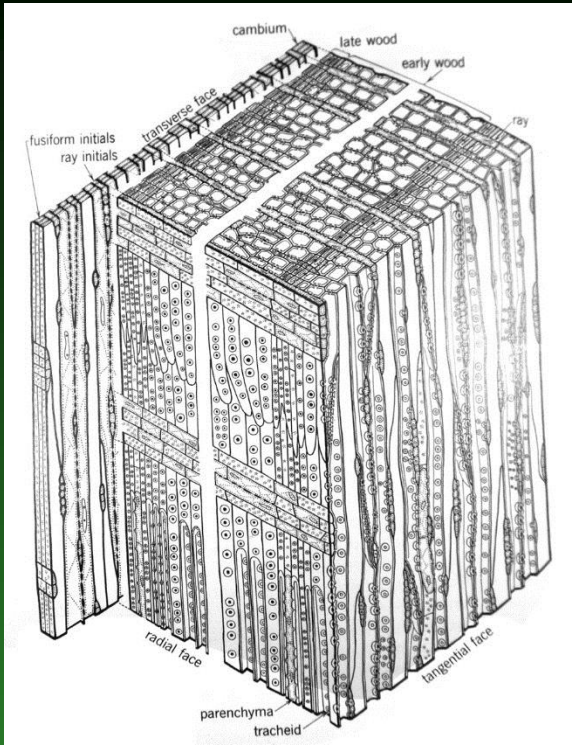
Picea abies



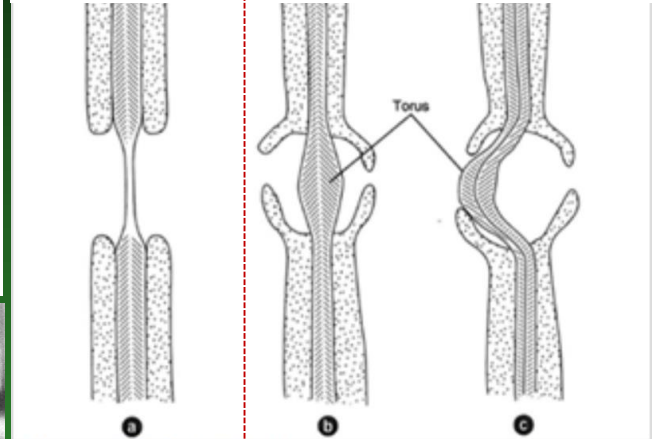
Quercus petraea

Dvůrkaté dvojtečky propojující tracheidy

(opačně orientované „děravé“ vyklenutí buněčných stěn sousedních buněk umožňuje zavírání a otvírání „ventilu“ pomocí pohybů „zátky“ ze střední lamely)
 Efektivní obrana proti kavitaci

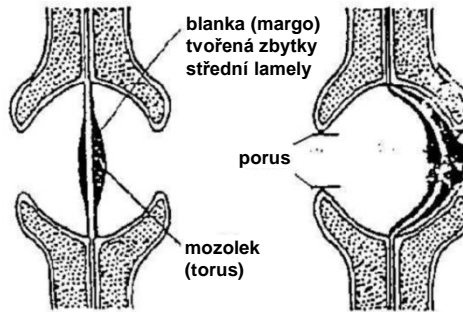
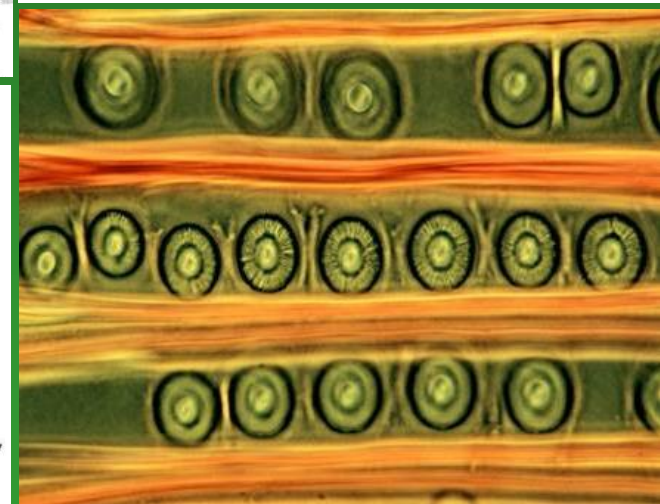


Ztenčiny na tracheidách



Krytosemenné

Nahosemenné



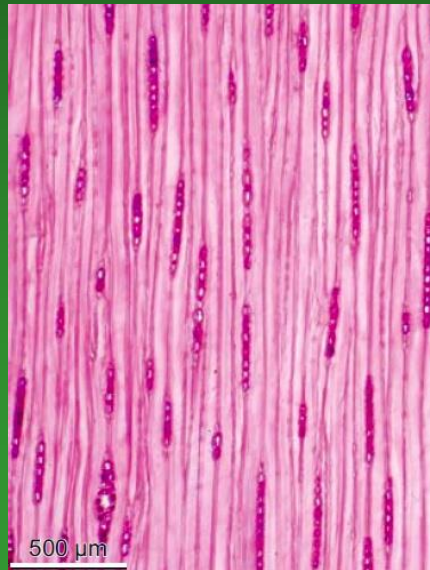
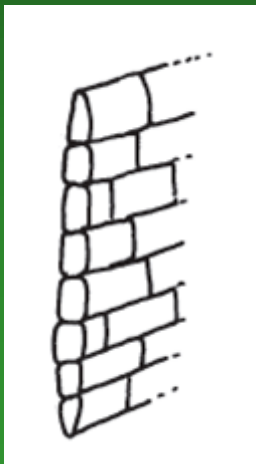
Dvůrkatá ztenčeninina

Dvůrkatá ztenčeninina, kdy otvor (porus) je uzavřen torusem

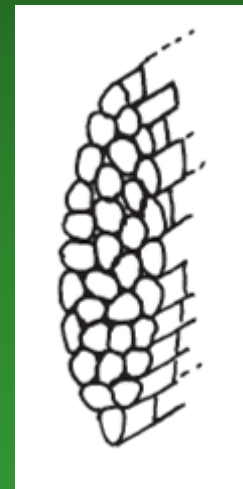
Parenchymatické paprsky

ve dřevě nahosemenných – většinou **uniseriátní**

krytosemenné mají multiseriátní



Juniperus communis

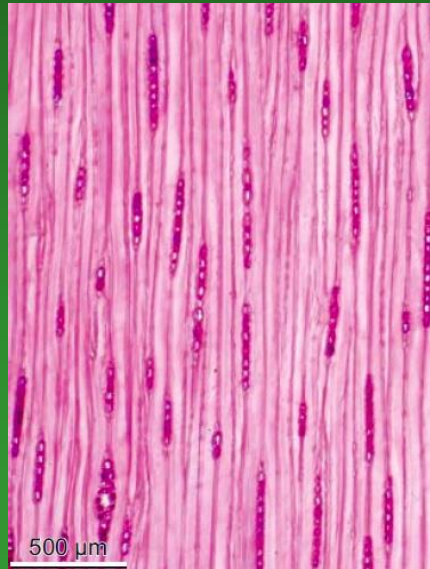
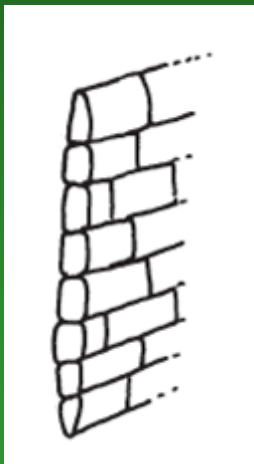
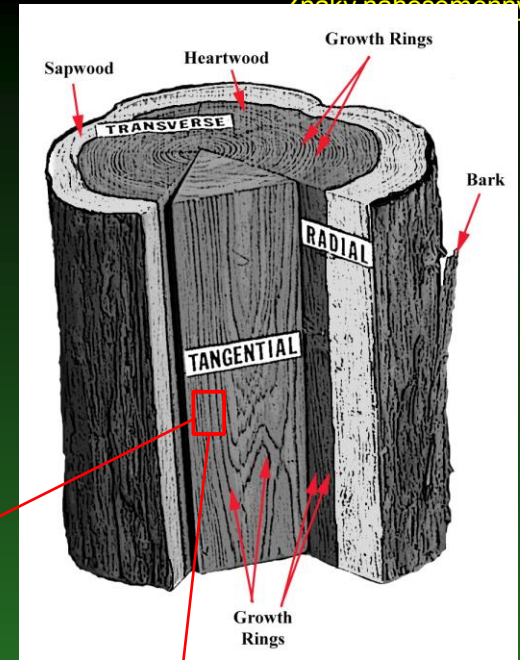


Robinia pseudacacia

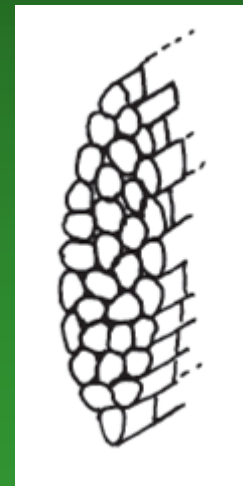
Parenchymatické paprsky

ve dřevě nahosemenných – většinou **uniseriátní**

krytosemenné mají multiseriátní



Juniperus communis



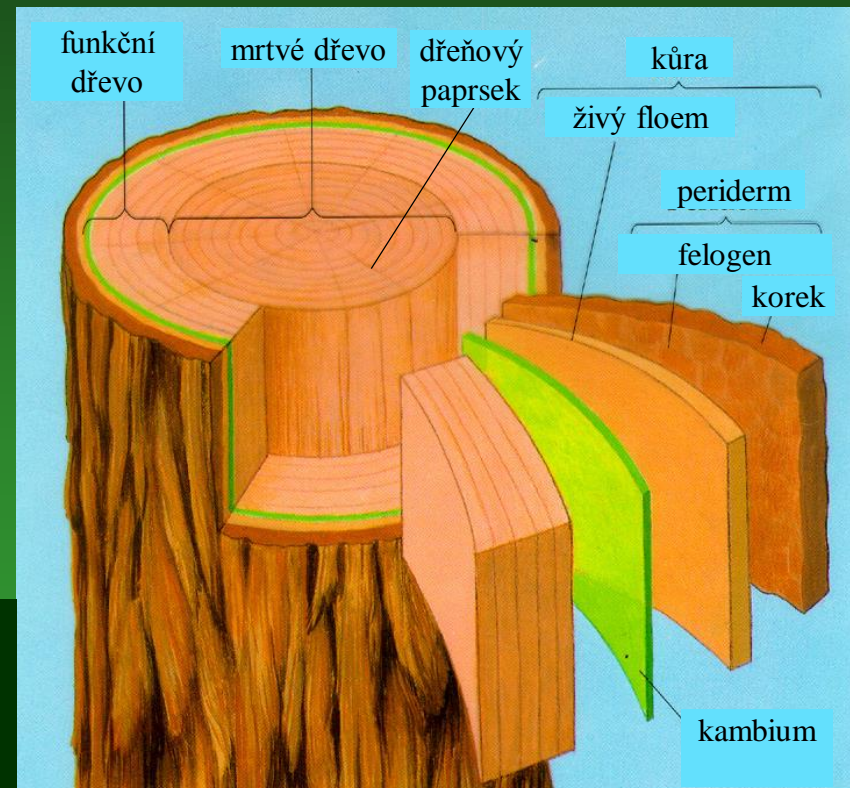
Robinia pseudacacia

Sekundární tloustnutí

– trvalou aktivitou interkalárních meristémů:

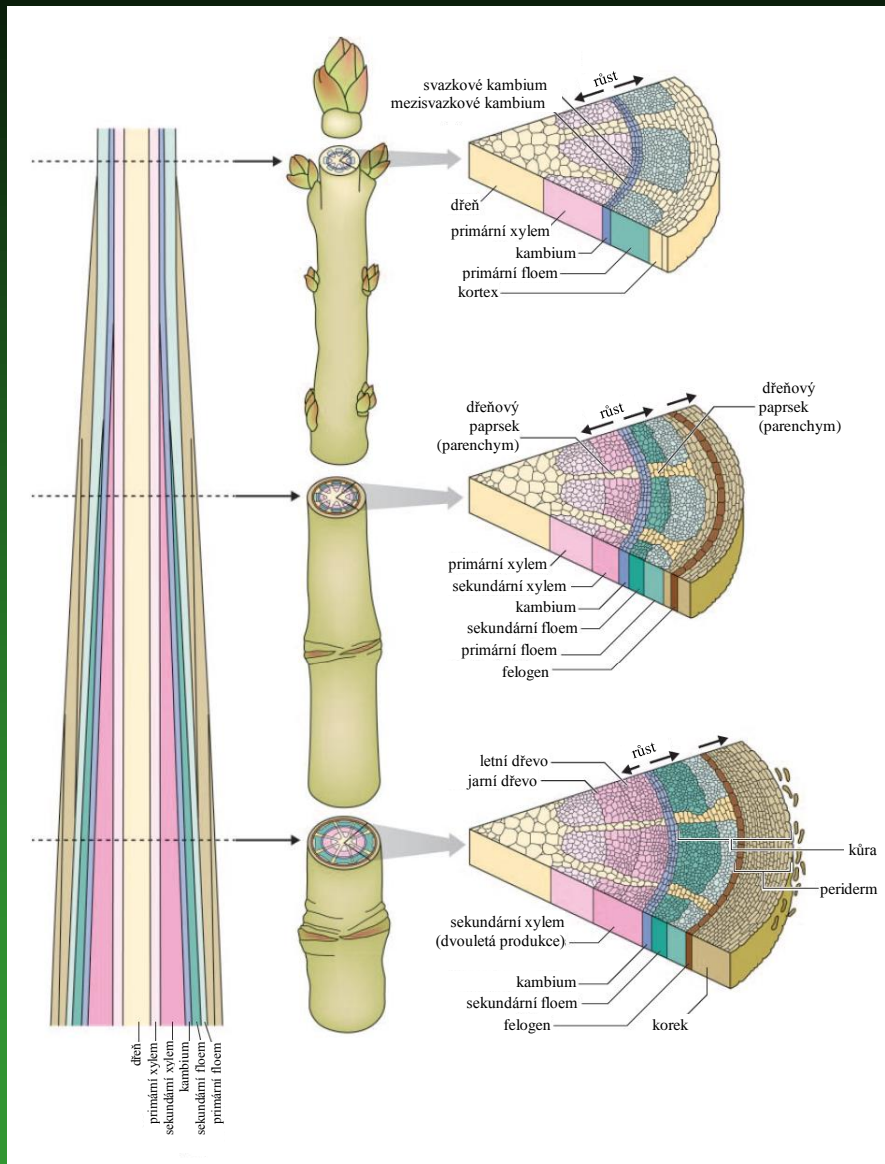
kambium – růst objemu

felogen – zacelování povrchu rostoucího v závislosti na objemu

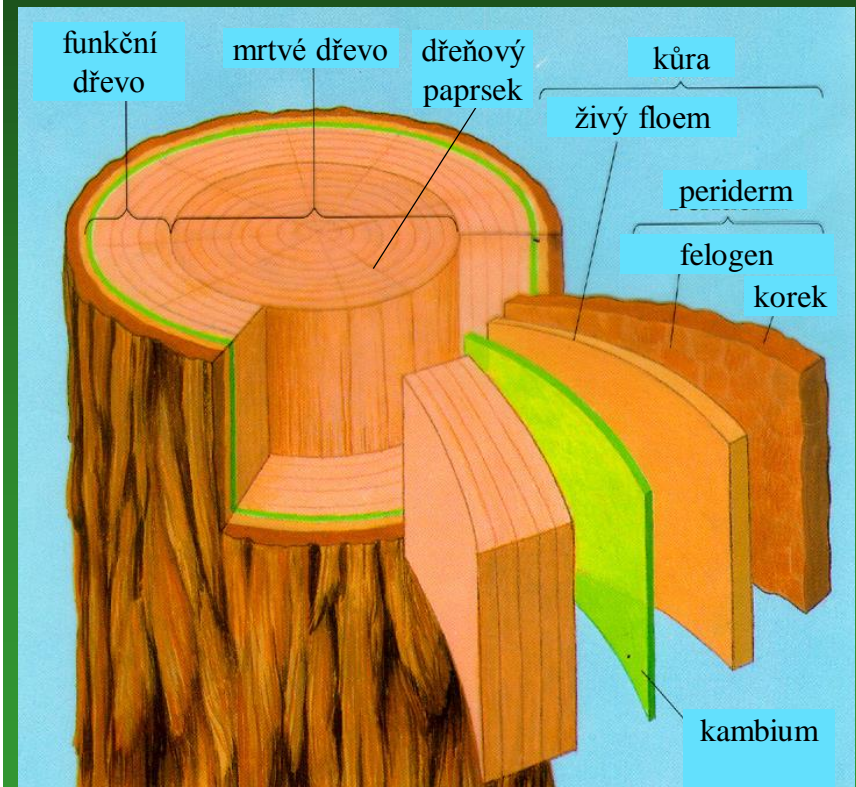


Primární tloustnutí – zprostředkováno diferenciací buněk, zejména cévních svazků

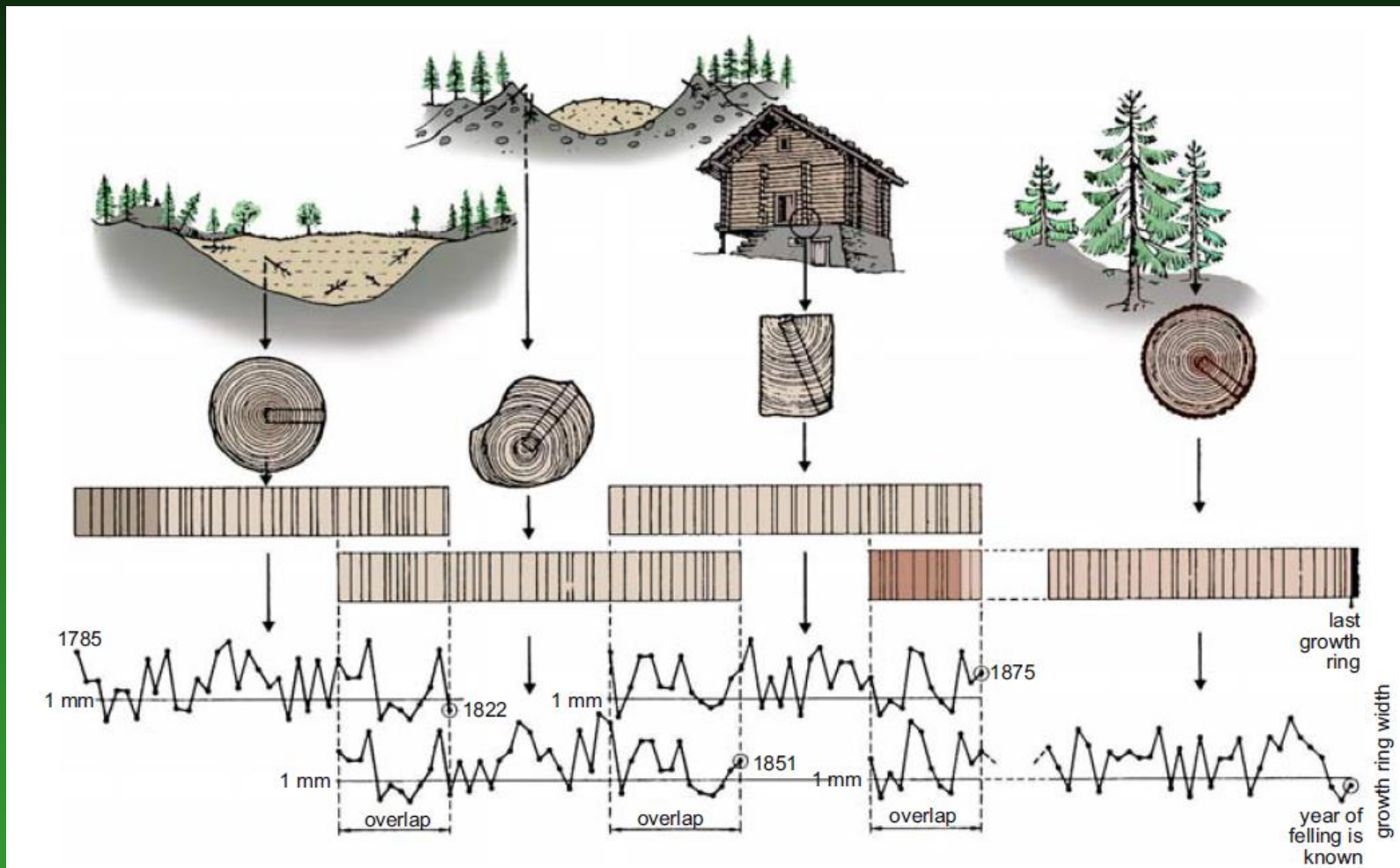
Sekundární tloušťnutí



– pozice svazků původního eustélé je v kmeni jen sotva znatelná – tvoří ji „díly“ dortu oddělené dřevnými paprsky (původně parenchymatickou dřeví mezi jednotlivými svazky); mezi tyto „původní paprsky“ se směrem k obvodu kmene vkládají činnosti kambia další dřevové paprsky



Sekundární tloušťnutí – analýza šířky letokruhů – dendrochronologické datování ze zbytků dřeva

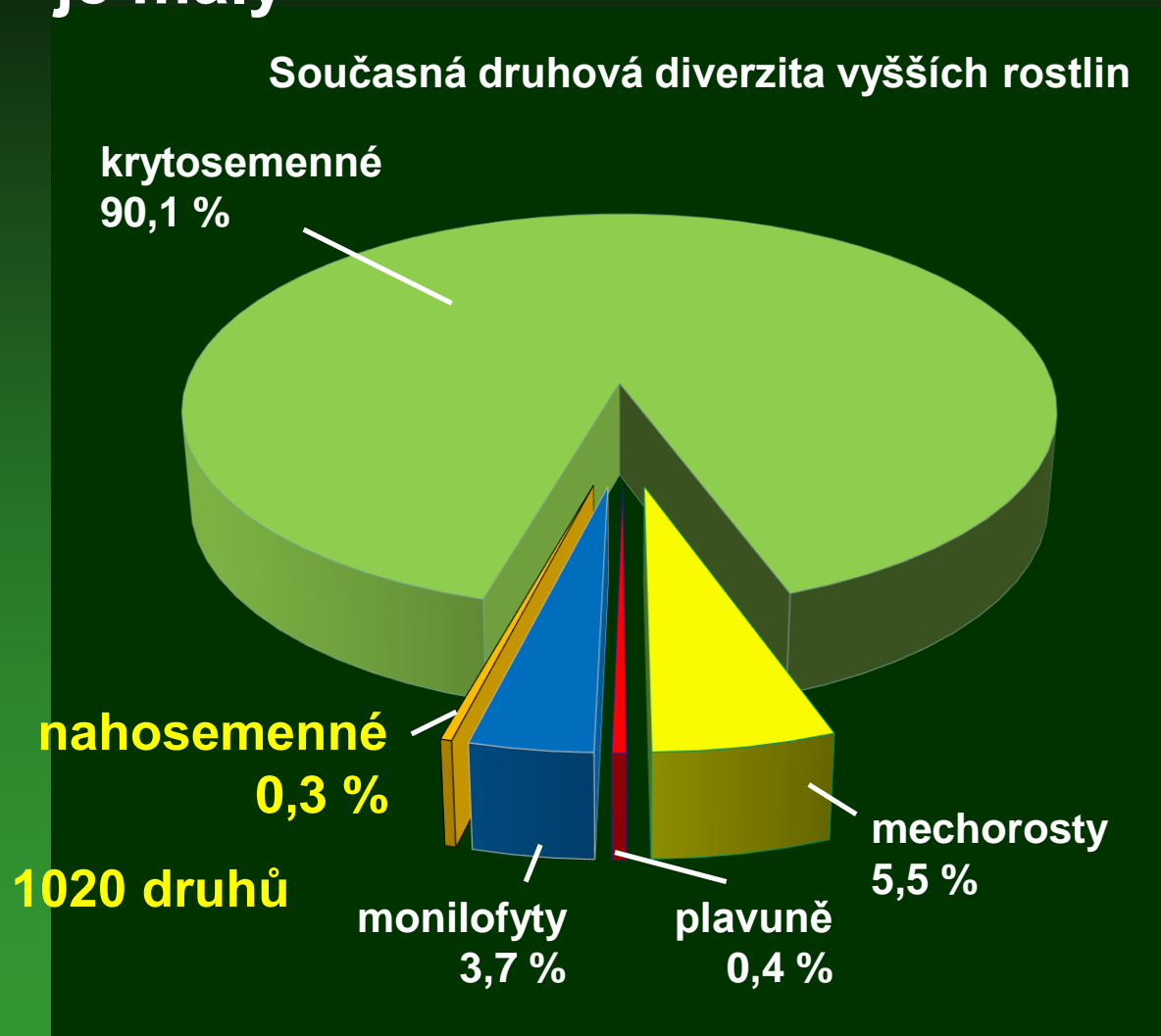


oddělení *Gymnospermy* = nahosemenné

má šest tříd:

1. tř. *Cordaitopsida* – kordaity
2. tř. *Cycadopsida* – cykasy
3. tř. *Cycadeoideopsida* – benetity
4. tř. *Ginkgoopsida* – jinany
5. tř. *Pinopsida* – jehličnany
6. tř. *Gnetopsida* – liánovce

Podíl na recentní druhové diverzitě vyšších rostlin je malý



1. tř. *Cordaitopsida* (kordaity)



Fosilní nahosemenné dřeviny s páskovitými listy a složenými šiškami
? Předchůdci jehličnanů

Jméno řádu je odvozeno od rodu *Cordaites*, pojmenovaného podle našeho mykologa a paleontologa z první poloviny 19. stol. Augusta Josefa Cordy (1809-1849).



Až 30 m vys. stromy

Vodivé elementy – eustélické, kmen
druhotně tloustne (na bázi až 1 m v průměru)

Dřevo – husté pyknoxylické, jako recentní
jehličnany; střed kmene – dřev, na povrchu borka

Větve koruny – monopodiálně větvené



Xylem – podobný recentním jehličnanům z čel. *Araucariaceae* – tracheidami hustě spirálně dvojtečkovanými, parenchymové paprsky jednovrstevné (uniseriální) jako u jehličnanů

Fosilní kordaity

Dadoxylon



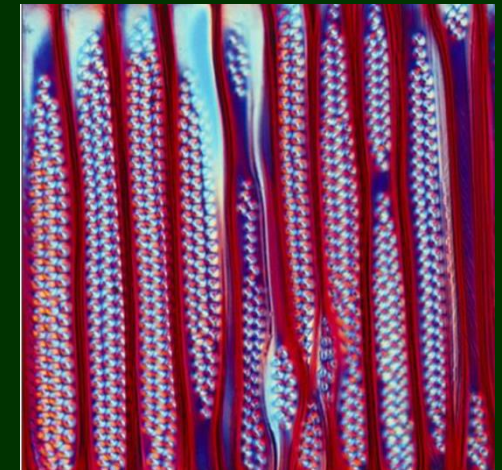
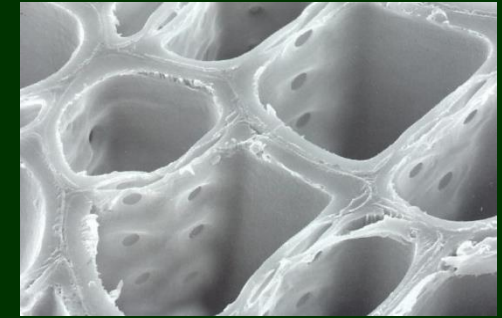
tracheidy a uniseriální paprsky

tracheidy hustě spirálně dvojtečkované



Recentní *Araucariaceae*

Wollemia – tracheidy



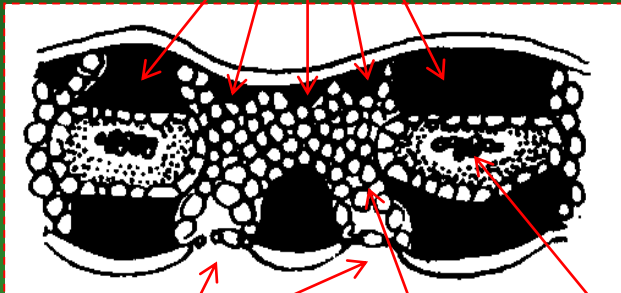
Araucaria – tracheidy

Kořeny – často chůdovité
– jako stromy v záplavových zónách
s dlouho stagnující vodou
(např. mangrove)



Listy

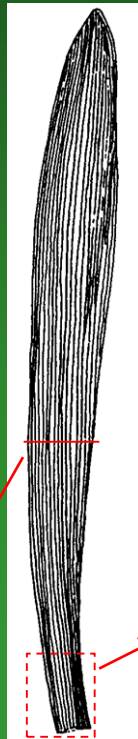
- 20-70 cm dlouhé,
- přisedlé
- spirálovitě uspořádané
- kopinaté se souběžnou hustou žilnatinou,
- se sklerenchymovými výztužemi mezi žilkami



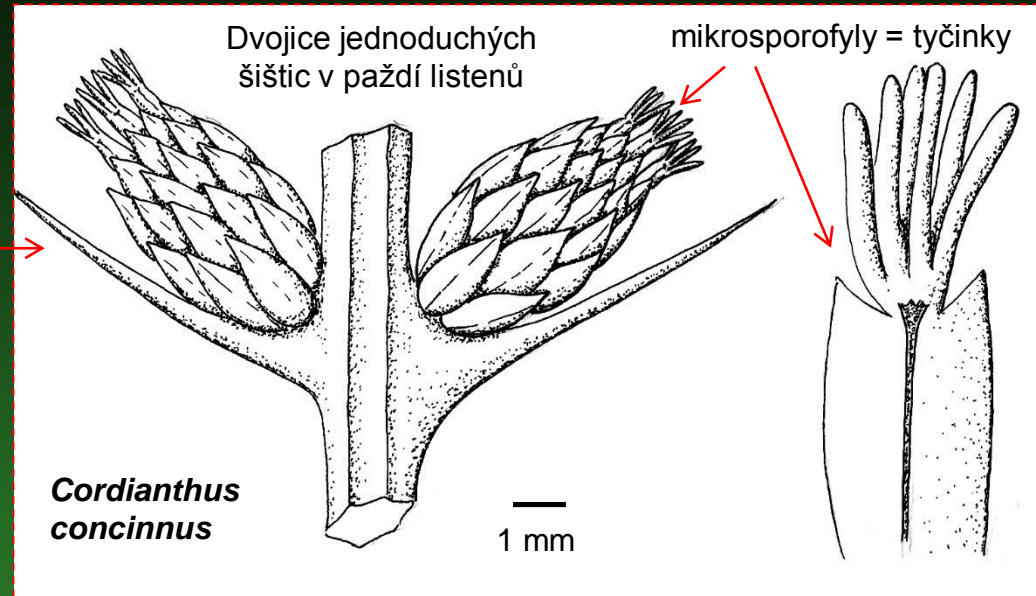
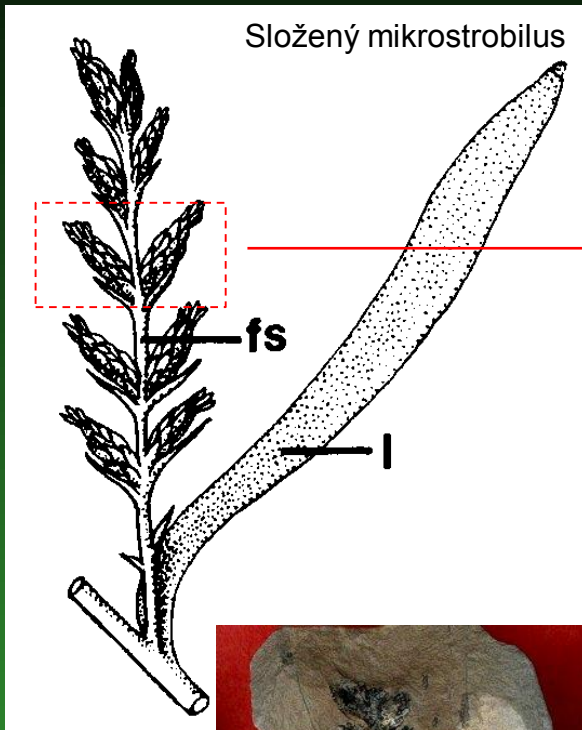
průduchy
v řadách
na spodu
listu

mezofyl

cévní
svazek



Mikrostrobily – složené strobily = šišky drobných šišek v paždí listenů

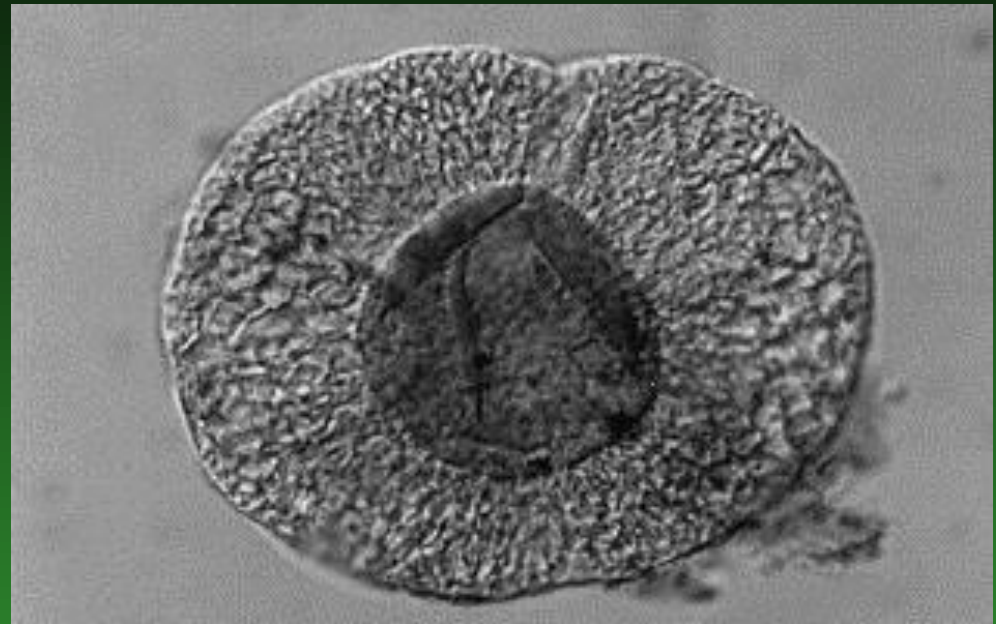
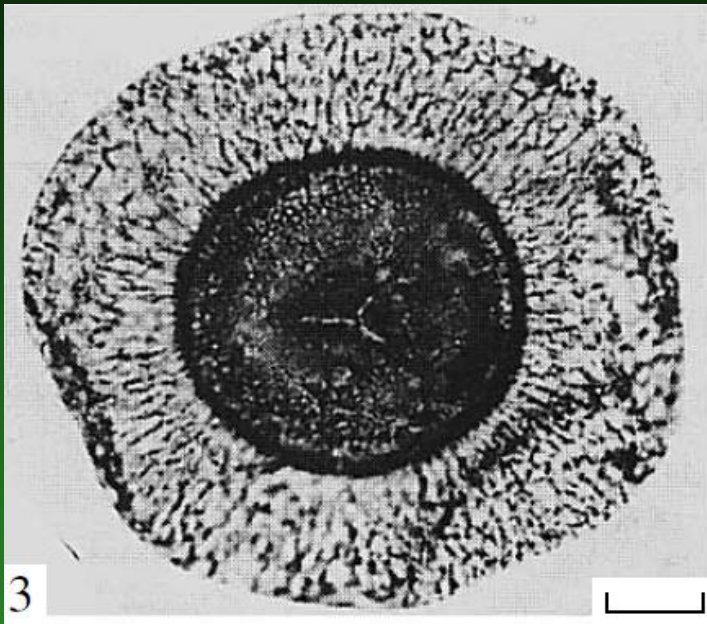


Mikrosporofyly = „tyčinky“ – v paždí fertlních šupin (listenů) tvořících drobné jednoduché šišky

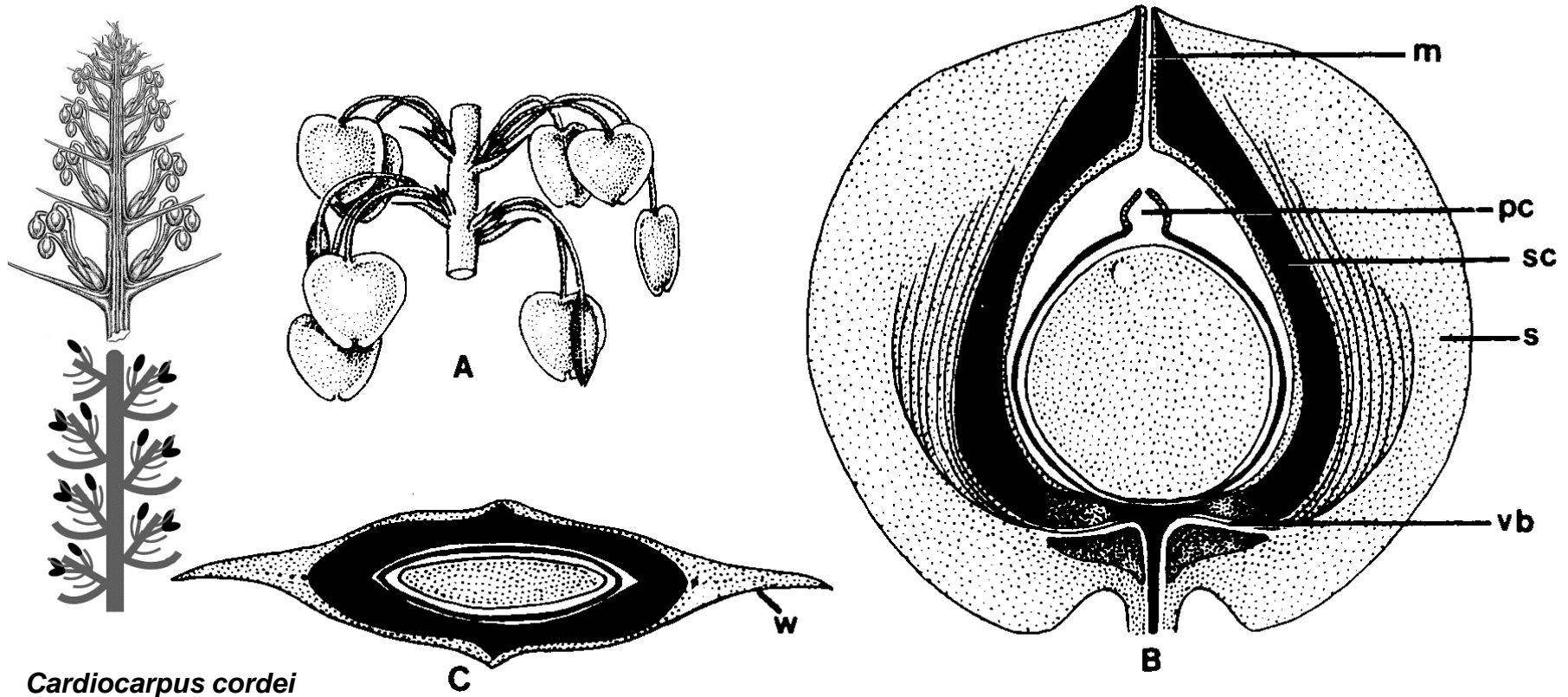
Tyto drobné jednoduché šišky, vyrůstající v paždí listenů, skládají dohromady jehnědovitě nebo klasovitě uspořádaný složený mikrostrobilus.



Pyl – většinou s jedním obvodovým vzduchovým vakem

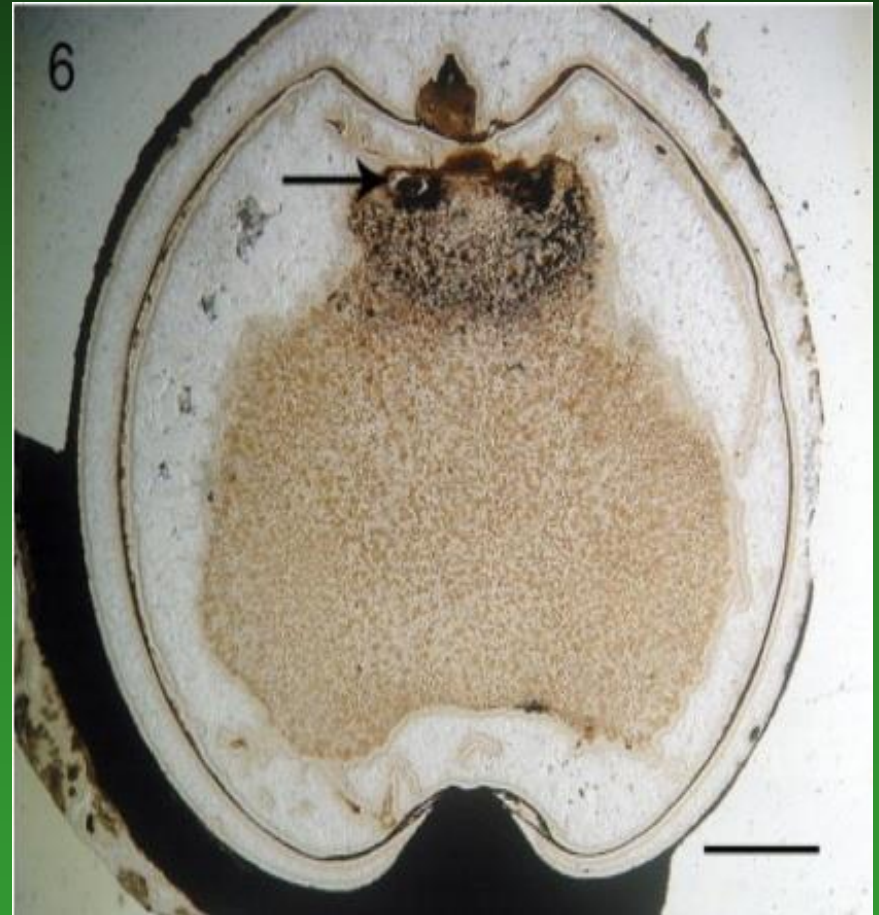
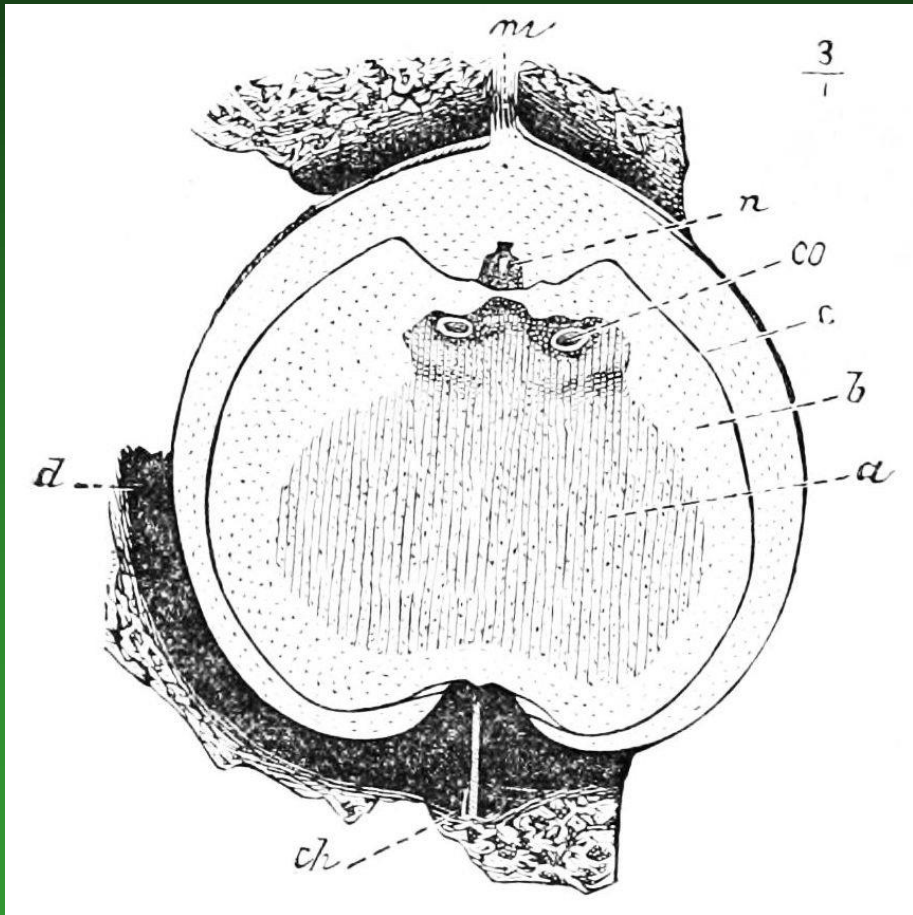


- Megastrobily** – stejně jako mikrostrombily jsou to „šišky složené ze šišek“
- jehnědovitě nebo klasovitě uspořádané jednoduché šišky
 - stopkatá plochá srdčitá vajíčka v paždí listenů jednoduchých šišek
 - semena drobná plochá „okřídlená“



Vajíčka

- s pylovou a archegoniální komorou
- se dvěma archegonii



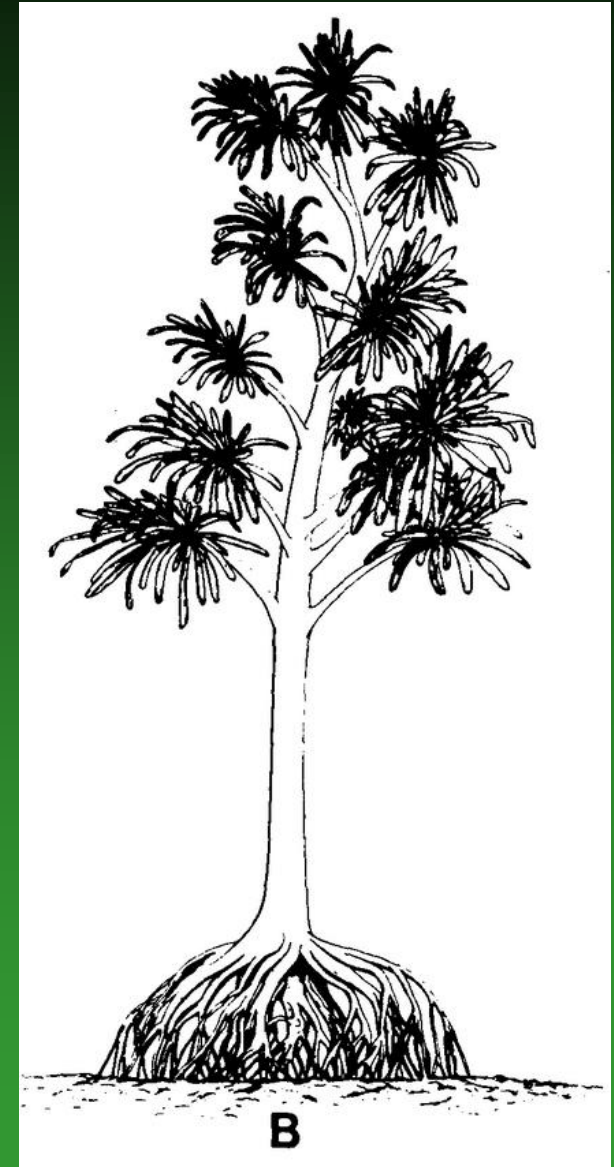
Cardiocrarpus sclerotesta

Historie

- poprvé svrchní karbon (307 mya)
- vrchol přelomu karbonu a permu, kdy tvořily dominanty lesní vegetace
- vymírají ve svrchním permu (250 mya)

Zástupci - *Cordaites principalis*

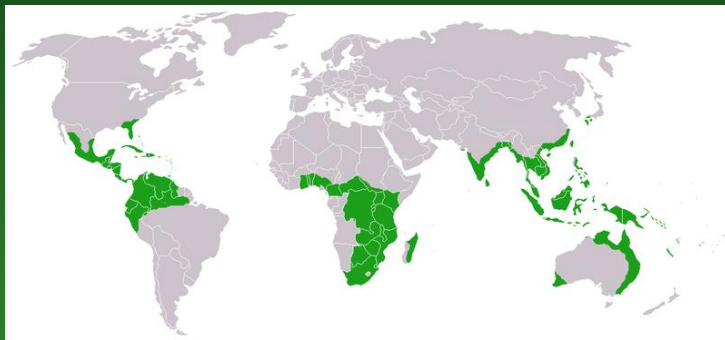
Naleziště: Německo, Belgie



2. tř. *Cycadopsida* (cykasy)

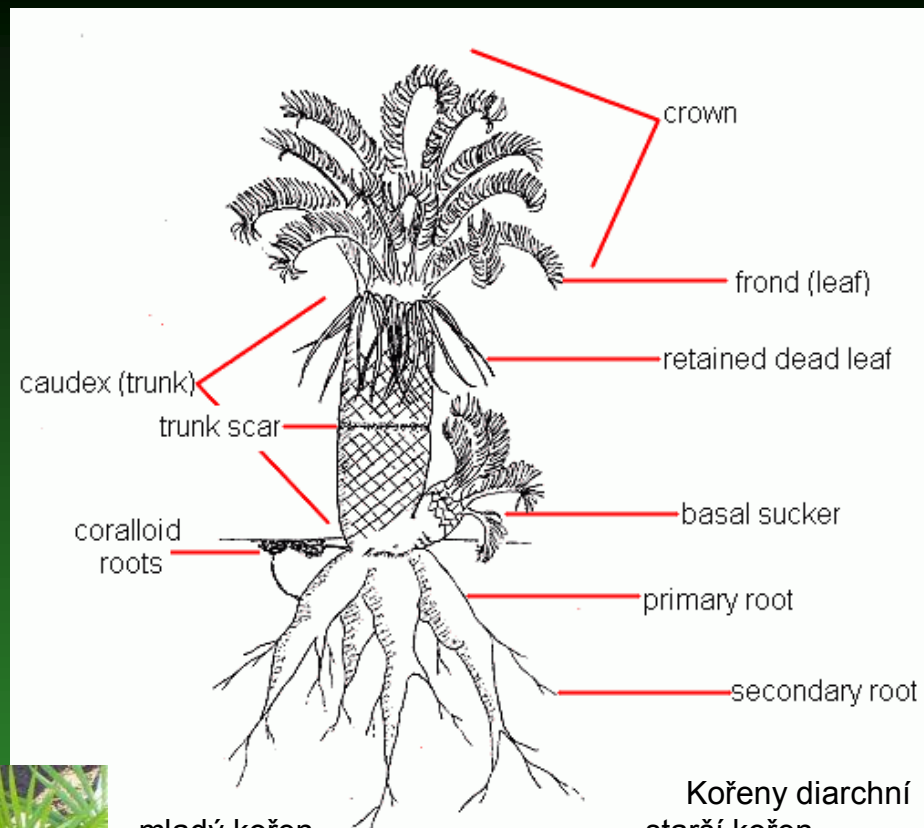


Stálezelené recentní i fosilní dvoudomé (pohlavní chromosomy)
dlouhověké dřeviny, vzhledem připomínající palmy;
recentně ~300 druhů.
Hlavně tropy,
spíše sušší stanoviště

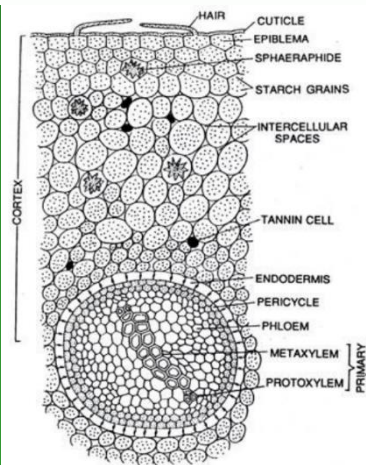


hlavní kořen kůlovitý, s
četnými postranními,
dichotomicky větvenými

při ohni se může kořen i
kmen smrštit tak, že se
část kmene zasune pod
zem.



mladý kořen



Kořeny diarchní
starší kořen

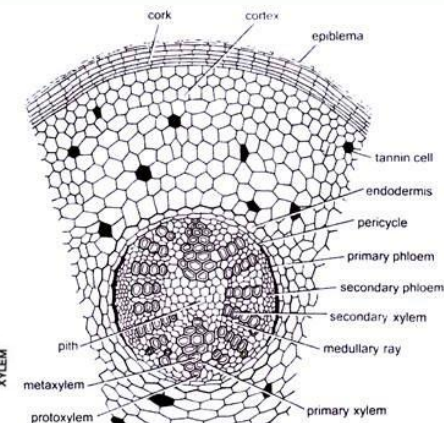
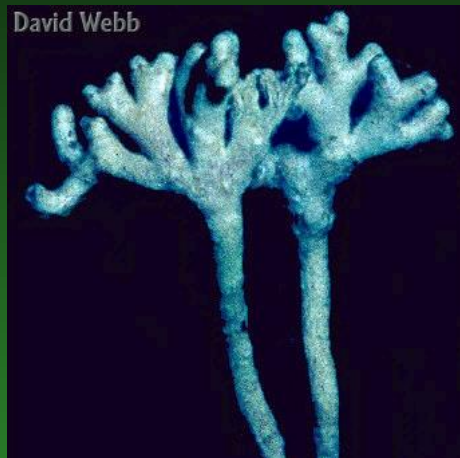


Fig. 8.17. *Cycas revoluta*. T.S. normal root (old).



www.cactus-art.biz

Vedle pozitivně geotropních normálních kořenů mají i **korálovité kořeny** (hlízkovité), horizontálně rostoucí. V hlízkách vrstva buněk se symbiotickými sinicemi (*Nostoc*, *Anabaena* nebo *Trichormus*, popř. bakterie rodu *Azotobacter*), fixujícími vzdušný dusík do biologicky využitelné formy - např. dusičnanů.



tmavá vrstva se sinicemi

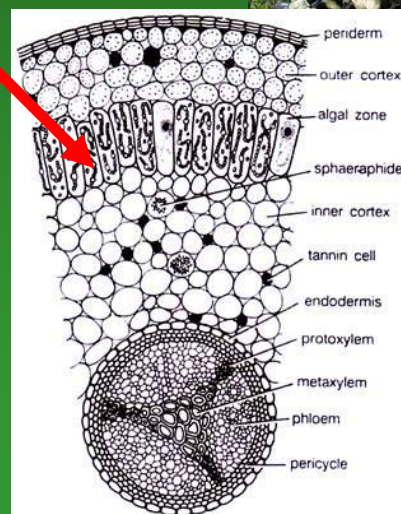
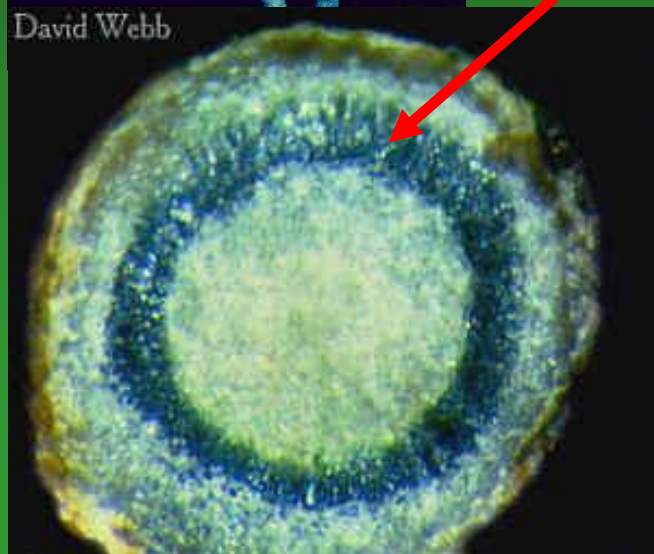


Fig. 8.18. *Cycas revoluta* T S coralloid root.

Kromě fixovaného dusíku produkují sinice také neurotoxin beta-N-methylamino-L-alanin. Ten transportován do megastrobilů, kde je během vývoje vajíček vylučován z idioblastů jako obrana proti herbivorům.

Vodivé pletivo korálovitých kořenů je triarchní

Kmen štíhlý, válcovitý nebo kulovitý, většinou nevětvený vysoký až 15 m (tu dosahuje australská *Lepidozamia hopei*)



V kmeni je kromě xylemu vysoký podíl parenchymu = „řídka“ manoxylická struktura => nemůže odolávat mrazu a neunesl by těžké boční větve

Soustředná kambia – při tloušťnutí kmene se vně zakládají nové kruhy kambia, vnitřní ale zůstávají ještě několik let dál aktivní = kmen tvořen soustřednými vodivými válci xylemu a floemu

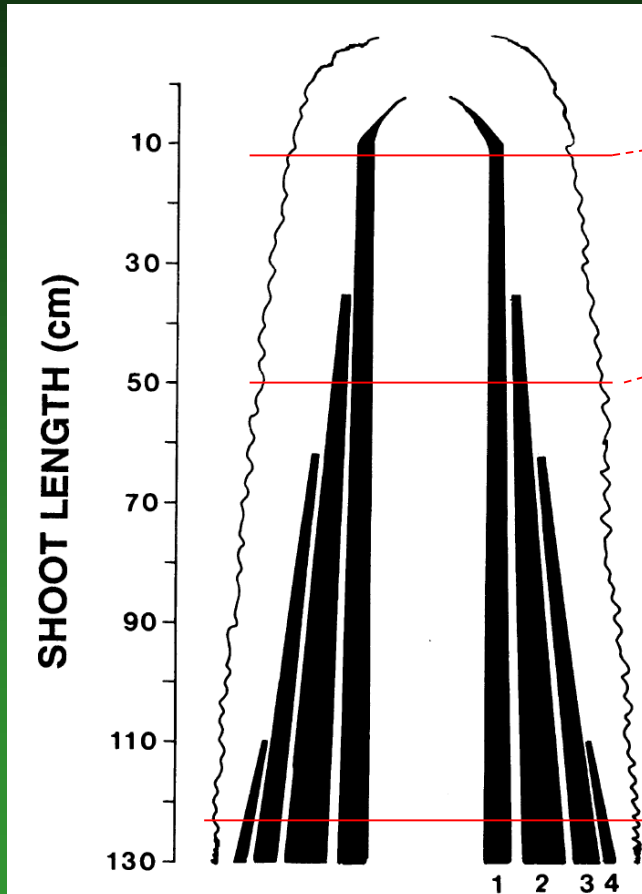
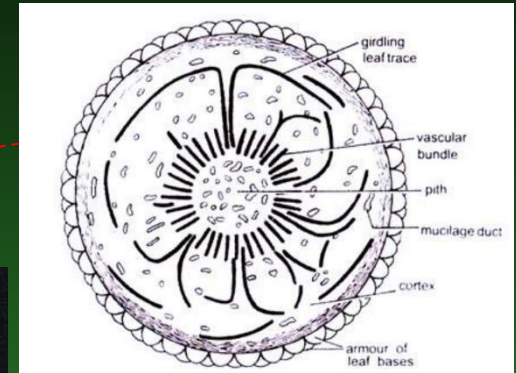
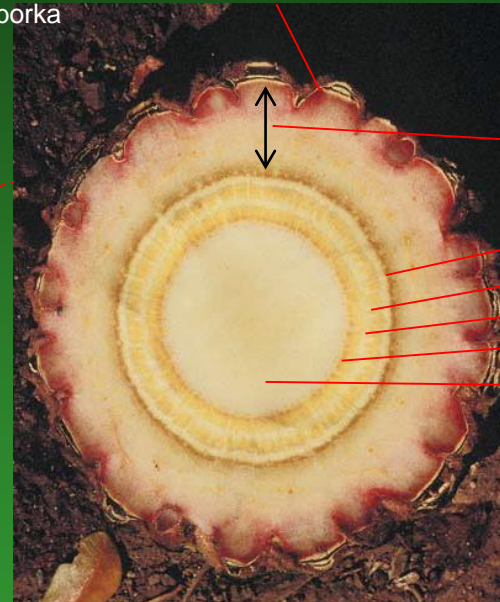


Fig. 1. Diagrammatic representation of the occurrence and maturation of the successive concentric vascular cylinders in *Cycas*. 1 = first vascular cylinder, 2-4 = successive vascular cylinders.

sekundární kůra + korkové kambium + borka



parenchymatická primární kůra

floem + kambium + xylem

floem + kambium + xylem

dřev (parenchym)

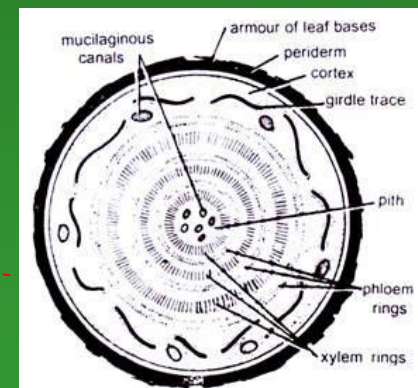


Fig. 8.22. *Cycas*. T.S. old stem (diagrammatic)



Ságo (nepravé) = škrobnatá opalizující kaše, která se suší a drtí na mouku. Získává se z parenchymatické kůry, dřeně a mezisvazkových parenchymatických paprsků kmene některých cykasů.



Listy v růžici na vrcholu kmene, řapíkaté, až 7 m dlouhé, tuhé, kožovité, zpravidla 1x zpeřené (velmi vz. 2x zpeřené nebo jednoduché).



Cycas micholitzii
s vidličnatě
dělenými
lístky



Macrozamia stenomera
s vícenásobně vidličnatě
dělenými lístky / úkrojky

Fosilní cykas *Bjuvia simplex*
s jednoduchými listy



Vedle zpeřených asimilujících listů mají také nezelené trojúhelníkovité, často hrotité, ochranné šupiny (katafyly), porostlé trichomy, Katafyly chrání vzrostný vrchol kmene.



Kolaterální cévní svazky v řapíku a vřetení listu cykasů uspořádány do tvaru obráceného písmene omega Ω

Jednotlivý svazek floem svazková pochva

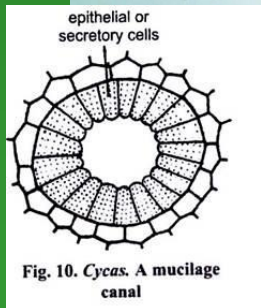
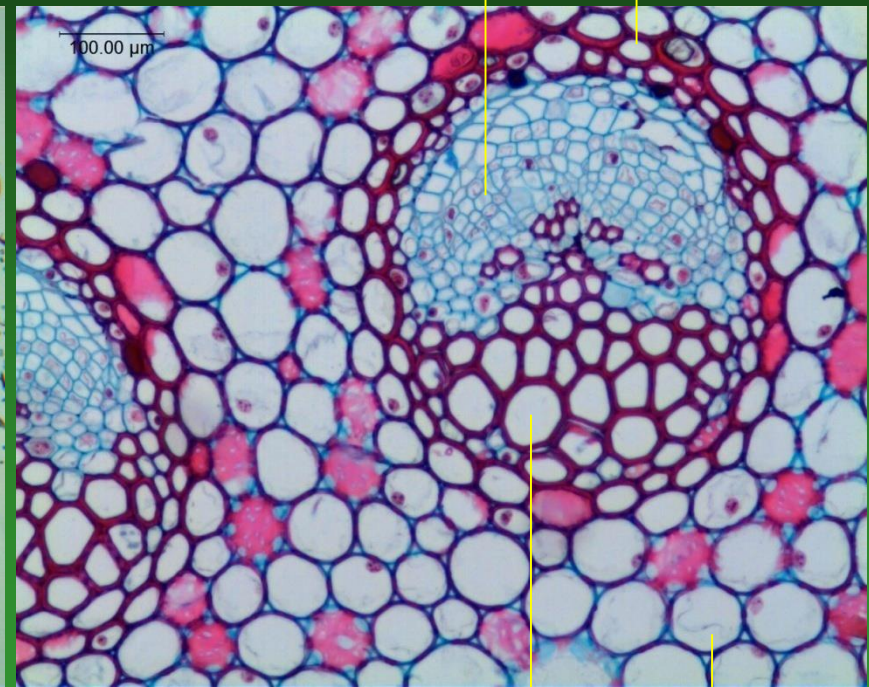
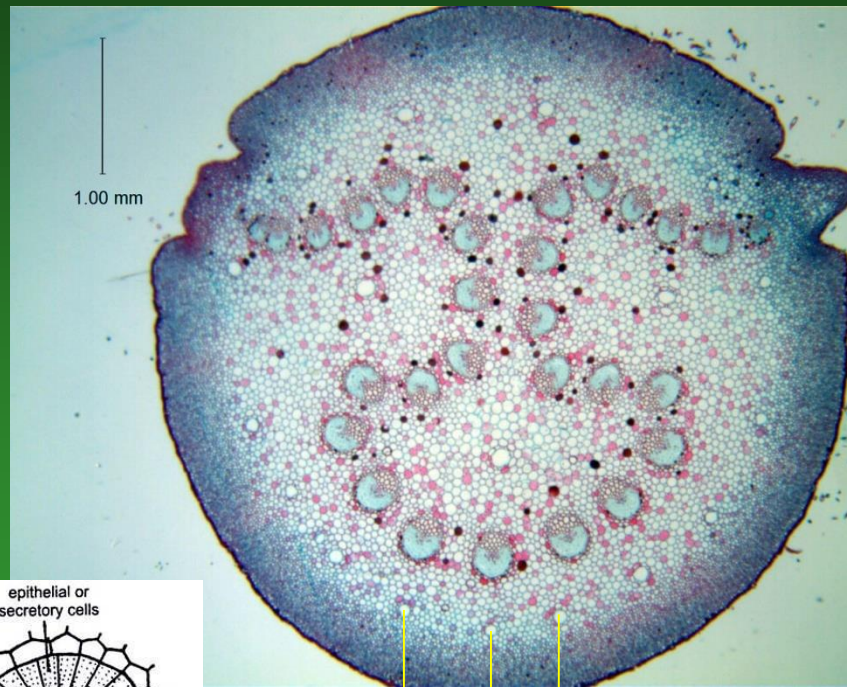


Fig. 10. *Cycas*. A mucilage canal

slizové kanálky – jsou ve všech parenchymatických částech listů i kmene

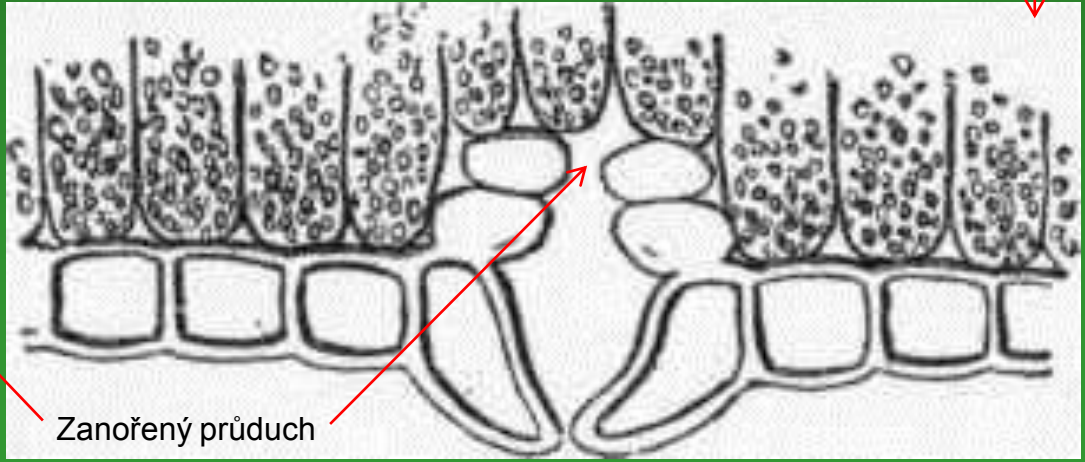
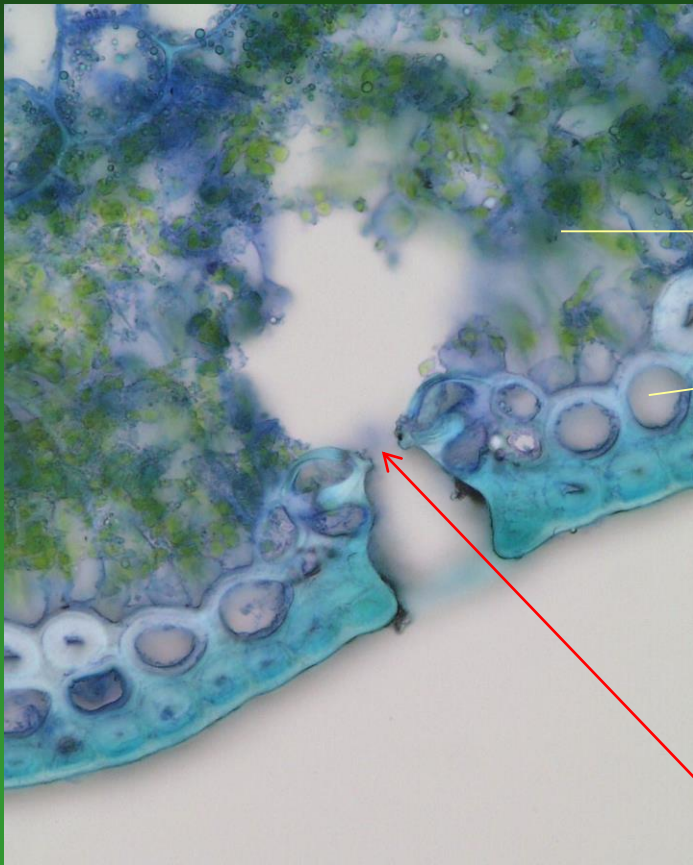
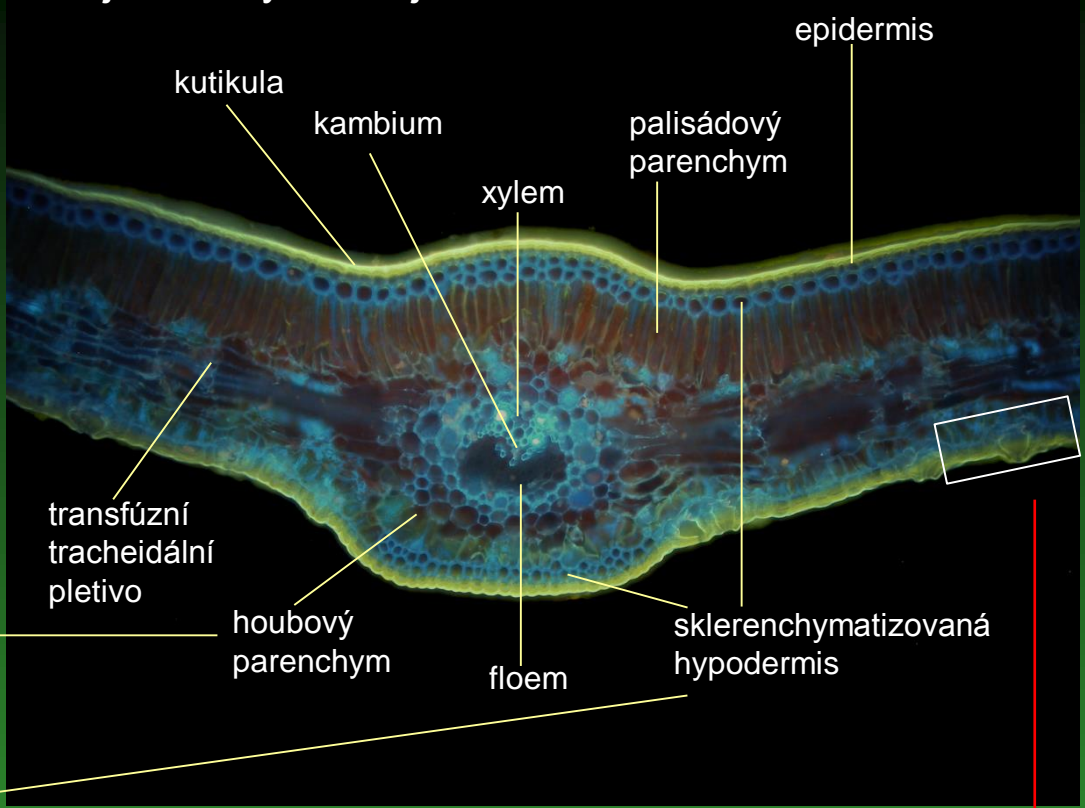
xylem s tracheidami

parenchym

Řez jednotlivým úkrojkem s kolaterální střední žilkou

Kutikula - silná

Průduchy – často hluboce zanořené



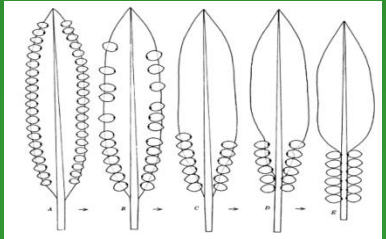
Úkrojky listů - v mládí circinálně svinuté, v dospělosti často s hrotitou špičkou



Sporofyly často v šišticích (strobilech), nebo ve spirálovitém terminálním chocholu. Reprodukční orgány mohou vznikat každý rok, u některých druhů však jejich tvorba může být jen jednou za 10–15 let; u některých druhů je tvorba šištic inicializovaná požárem.



Na jednom sporofylu většinou 2 vajíčka (někdy až 8)



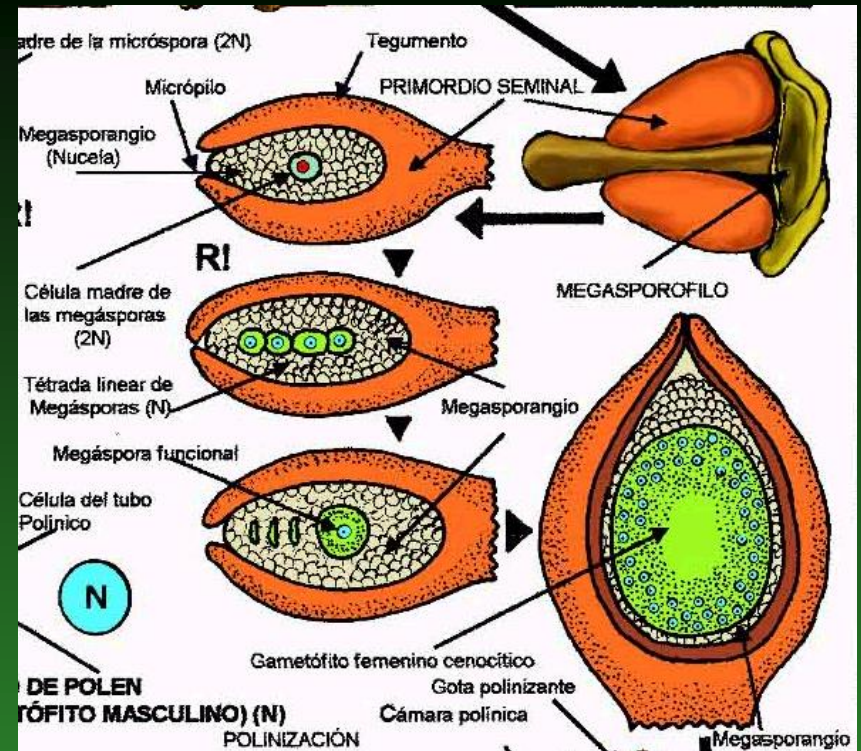
Vajíčko (= homolog
megasporangia)

Pletivo uvnitř vajíčka = nucellus
= (homolog archesporia)

(1) Jedna z buněk nucellu se
meiózou rozdělí na 4 haploidní
spóry;

(2) Tři z nich zaniknou

(3) Zbude 1 megaspóra, která dělením vyplní vnitřek vajíčka
megaprothaliem (= samičím gametofytem) s archegonii.

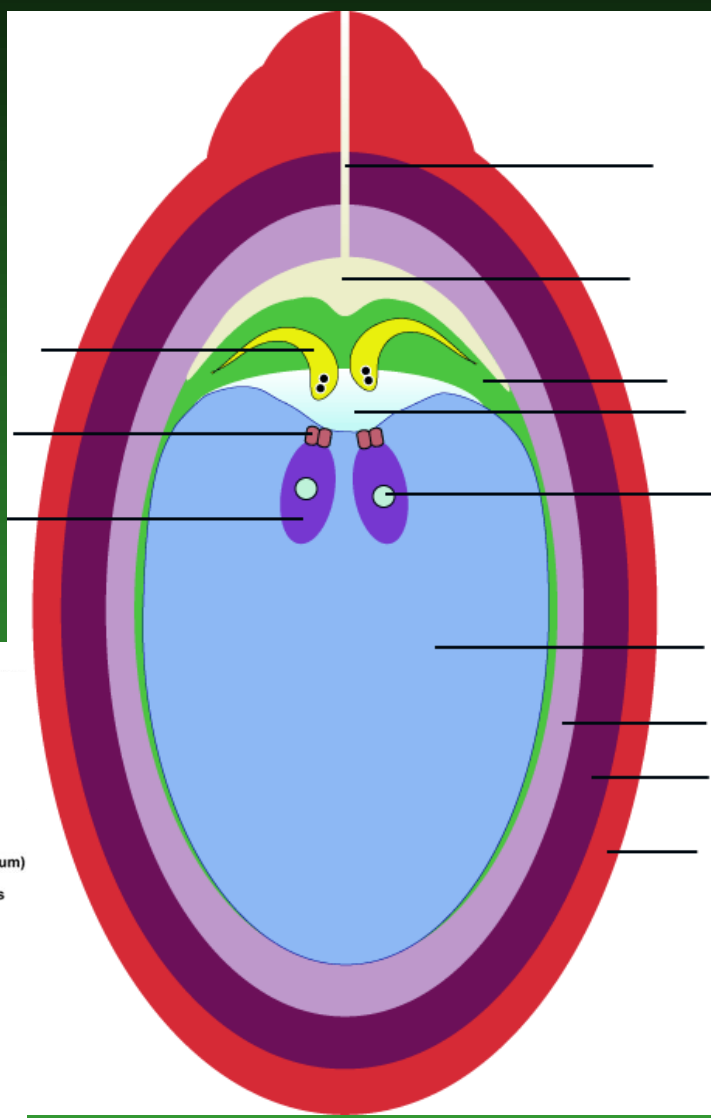


Vajíčka mají 1 trojvrstevný obal + obal nucelární

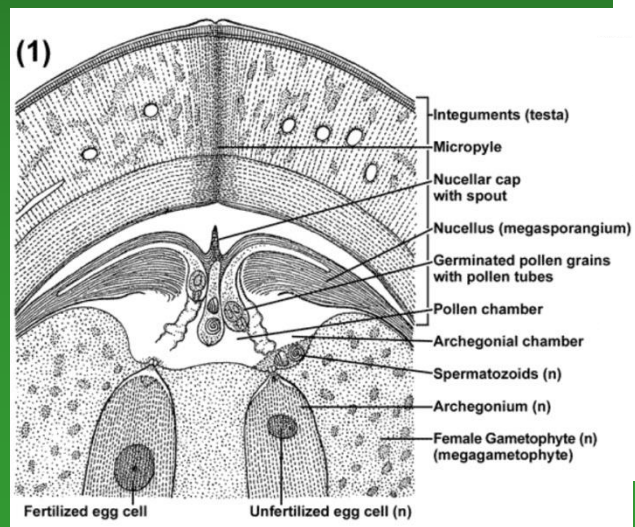
láčka pylová = mikroprothalamium
= samčí gametofyt

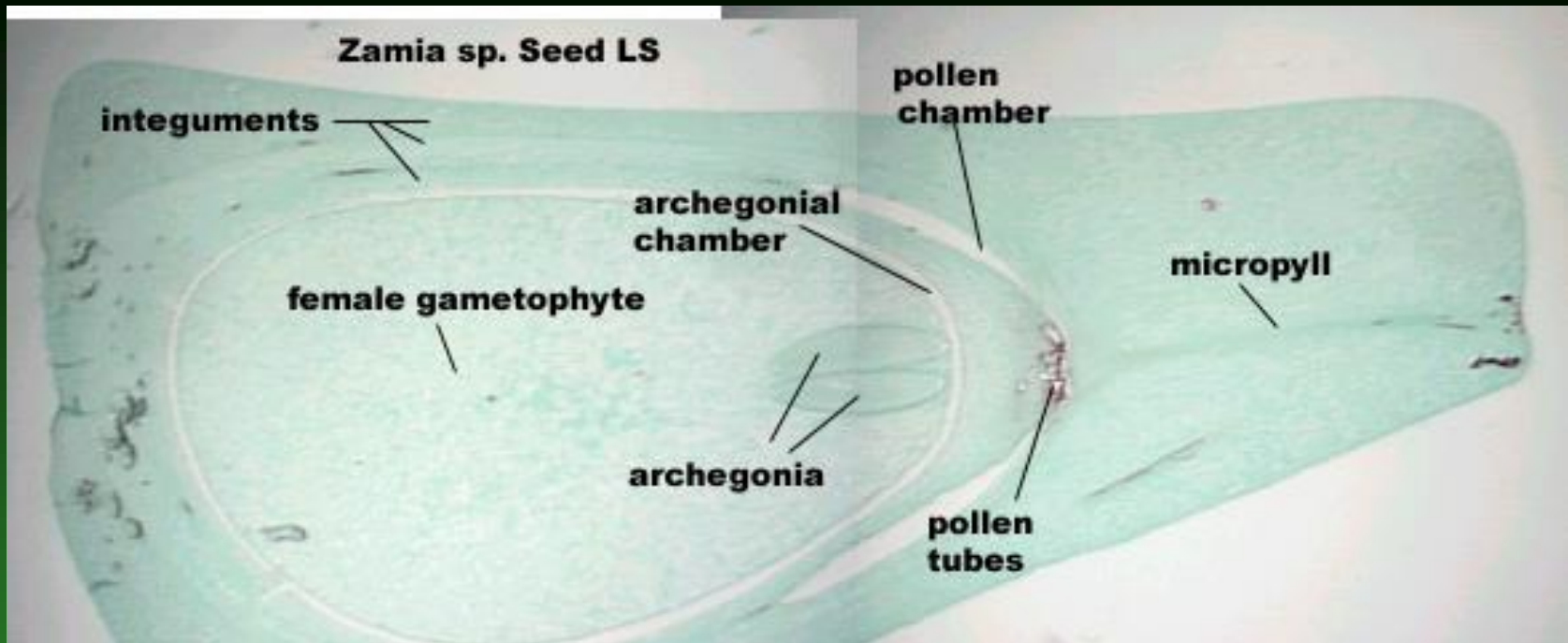
krček archegonia

archegonium

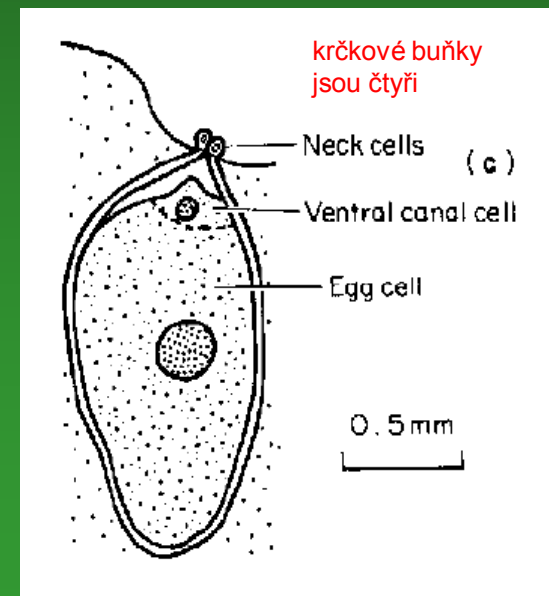


mikropyle
pylová komora
nucellus
archegoniální komora
oosféra
samičí gametofyt = megaprothalamium
\ (→ vnitřní blanité osemení)
– integument (→ sklerotesta)
/ (→ sarkotesta)

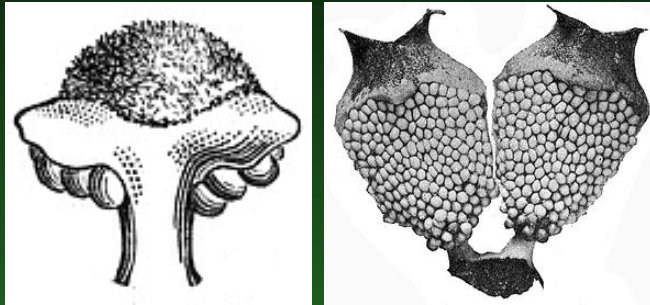




archegonia poměrně jednoduché stavby 6 buněk



Mikrosporofyly – štítkovité nebo šupinovitě

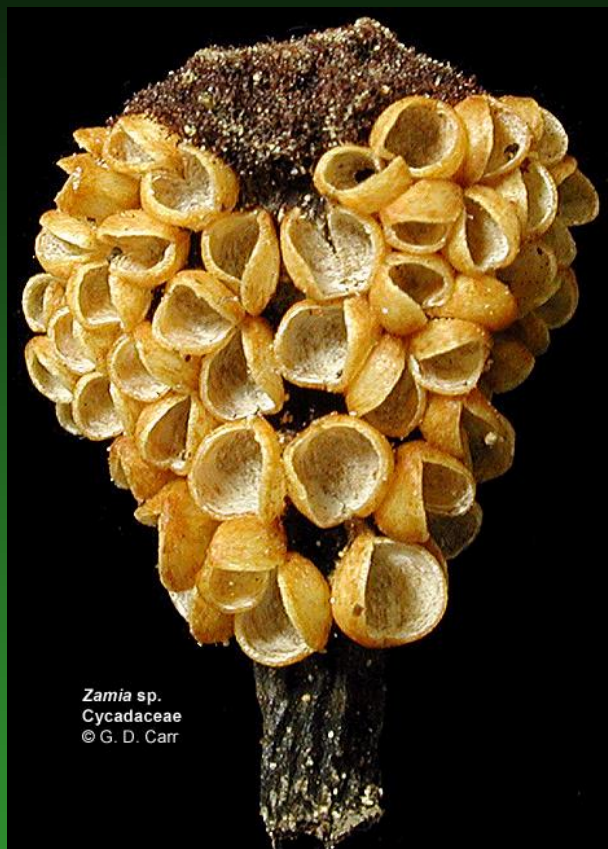


vždy ve strobilech

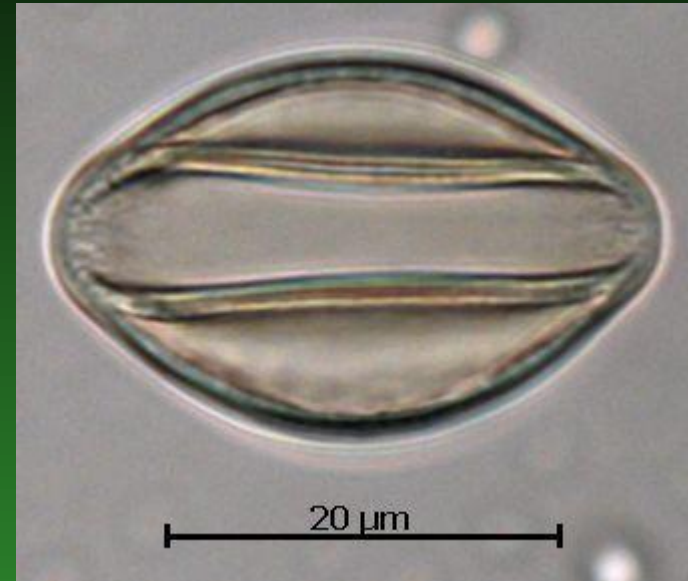
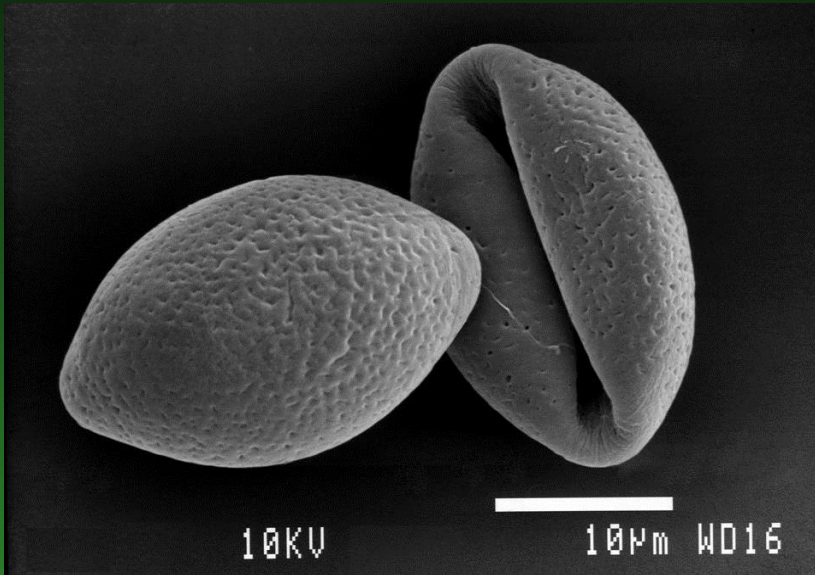
Zamia sp.
Cycadaceae
© G. D. Carr



Mikrosporangia — ve velkém množství na abaxiální ploše mikrosporofylu



Pyli – monokolpátní bez vzdušných vaků



Přenos pylových zrn – větrem



Přenos pylových zrn třásněnkami

Třásněnky žerou pyl cykasů

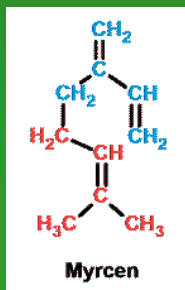
slabá koncentrace myrcenu přiláká třásněnky do mikrostrombilů

mikrostrombily s třásněnkami metabolicky zvýší teplotu až o 25 °C

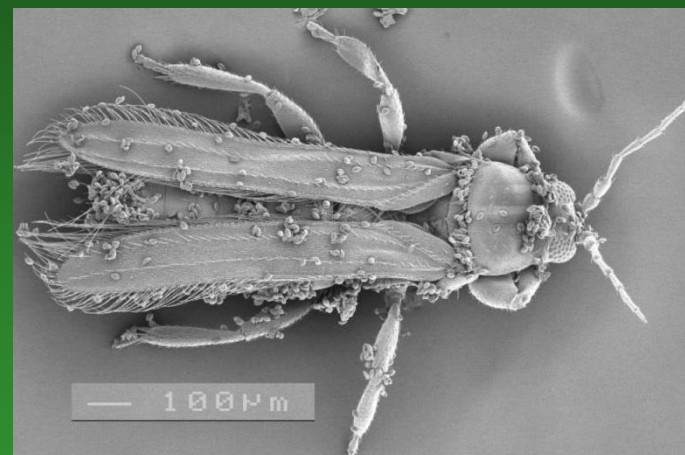
uvolní se myrcen a jeho vysoká koncentrace vypudí třásněnky

vypuzené třásněnky hledají pyl v podobně vonících megastrobilech

Zahřívání se cyklicky opakuje => přenos pylu mezi pohlavími.



Myrcen (nazýván dle myrtovitých, u nichž byl poprvé detekován. Surovina v parfumní výrobě.



třásněnka *Cycadothrips chadwicki*
pokrytá mikrospórami
Macrozamia lucida

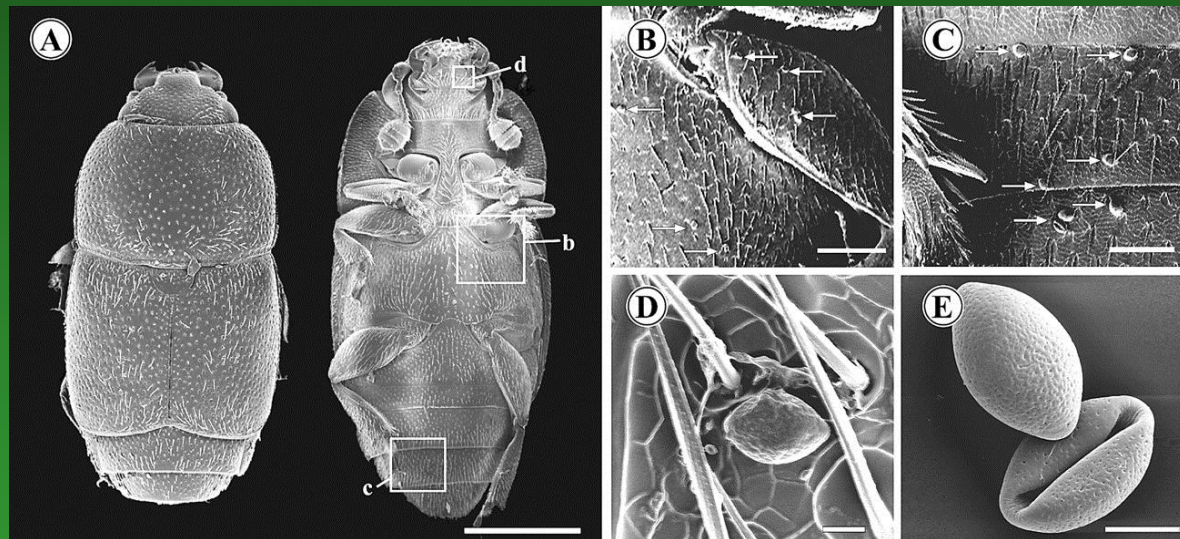
Podobně se přenášejí pyl zamií i brouci



Pharaxonotha zamiae
larvy se živí pylem dospělci také
přenos pylu nastane při
nechtěných návštěvách
samičích šištic

Samčí strobily – bez toxinů = brouci je mohou
žrát a při tom se kontaminovat pylem

Samičí šištice – s toxiny z kořenových sinic =
brouci po nalétnutí do samičí šištice zjistí, že
se díky toxinům žrát nedá = kontaminují
vajíčka pylem ale nesežerou je!



**Konzervativní morfologie cykasů = kantarogamie u nich může být stará
až 300 mil. let – právě z té doby pocházejí nejstarší fosílie brouků!**

Vznik pylu v mikrosporangiu

1. Meióza → tetráda haploidních mikrospór

2. Každá mikrospóra se mitózou rozdělí ve dvoubuněčné pylové zrno:

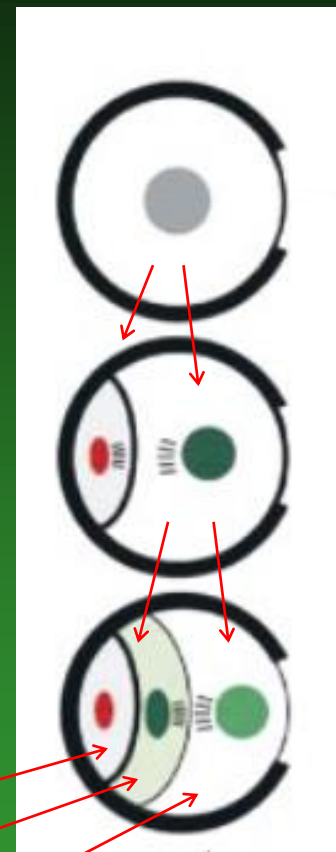
– menší buňka prothaliová

– velká buňka generativní

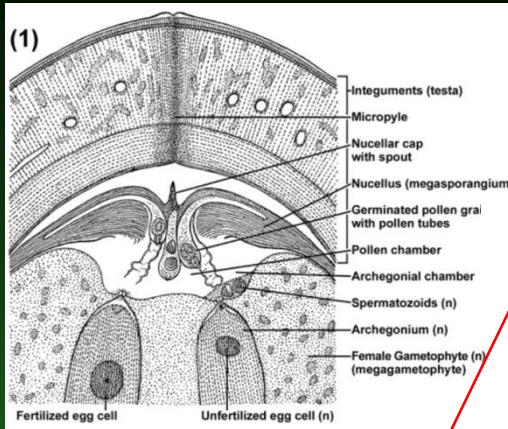
3. Generativní buňka se rozdělí na buňku antheridiovou a láčkovou.

Zralé pylové zrno cykasů je tak trojbuněčné a obsahuje buňky:

prothaliovou, antheridiovou a láčkovou

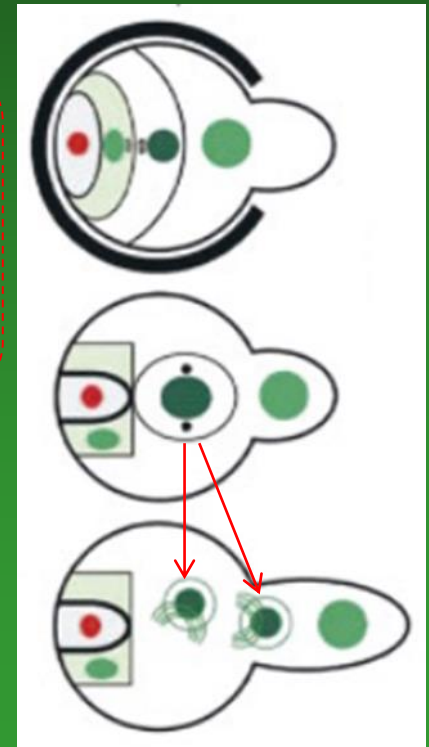


Dozrání pylu v samčím gametofytu

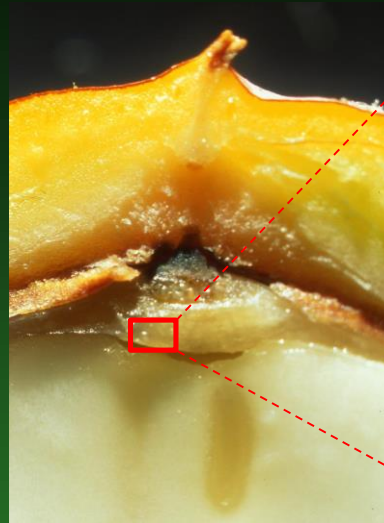
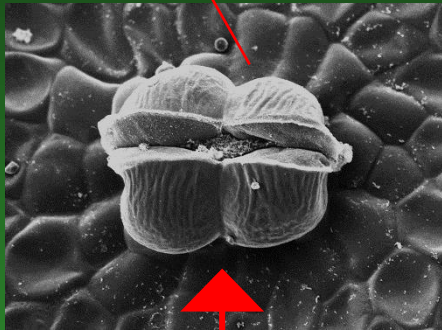
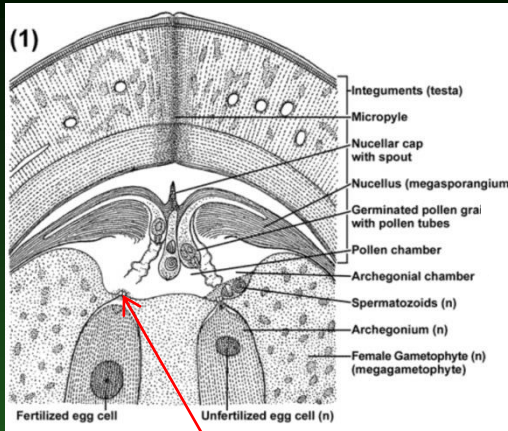


1. 3-jaderný pyl zachycen polinační kapkou
2. Zachycení pylu vyvolá vysychání kapky
3. Vysycháním kapky pyl vtažen do pylové komory
4. V pylové komoře vyklíčí pylová láčka

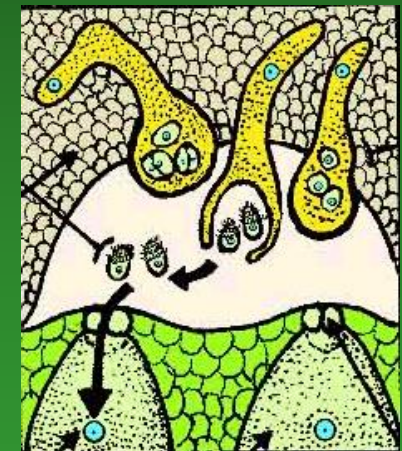
- 4a. Antheridiová buňka se rozdělí na spermatickou a vegetativní
- 4b. Spermatická buňka se rozdělí na dva polyciliátní spermatozoidy
- 4c. Zralý samčí gametofyt má tedy 5 buněk/jader (prothaliová, vegetativní, dva spermatozoidy a láčková)



Oplození



1. Láčka proroste skrz nucellus do archegoniální komory
2. Průnik láčky do archegoniální komory vyvolá **otevření krčků archegonií** a vyloučení tekutiny do archegoniální komory
3. Spermatozoidy se uvolní z láčky do zvlhlé archegoniální komory
4. Pomocí bičků doplavou spermatozoidy tekutinou v archegoniální komoře až k oosféře v archegoniu
5. Jeden z nich splyne s oosférou



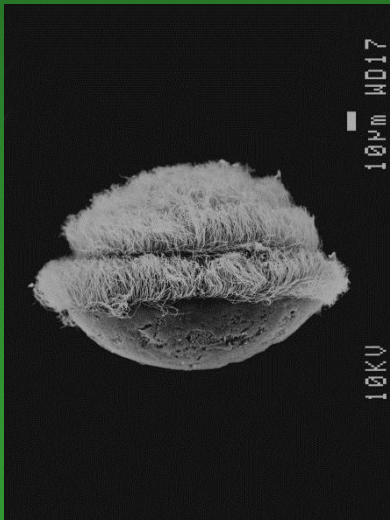
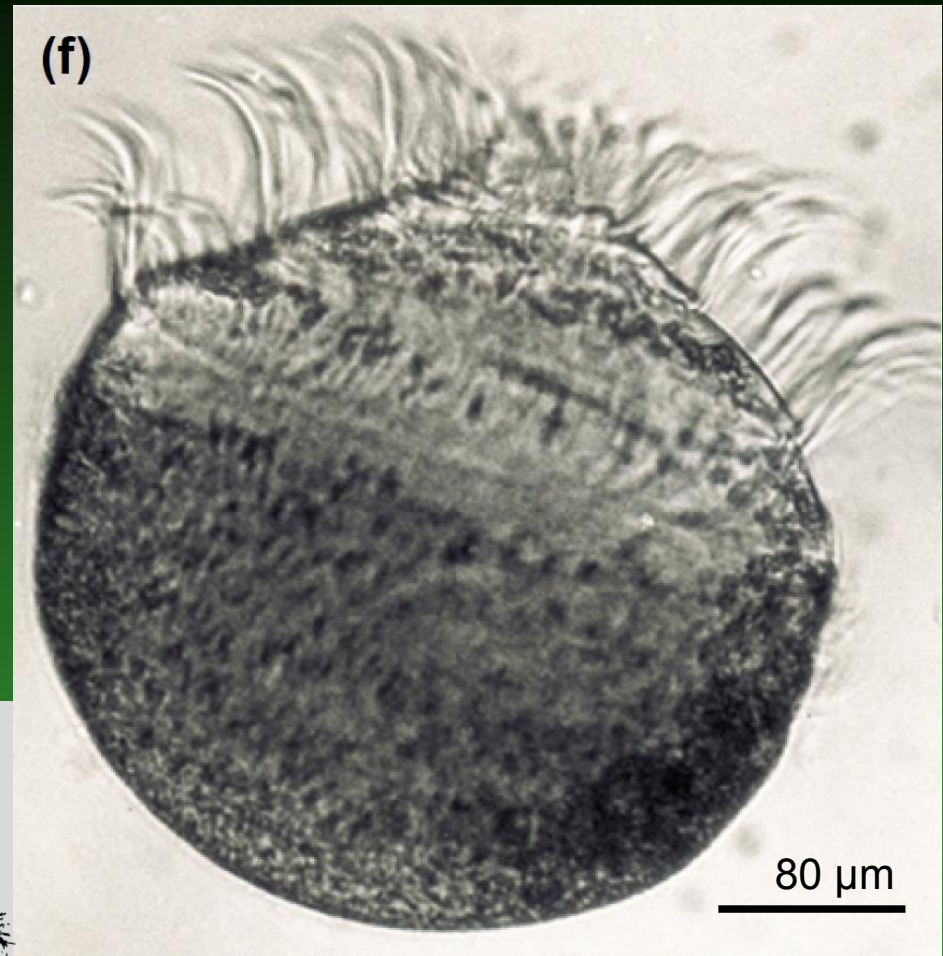
Cycadaceae – láčky větvené
Zamiaceae – láčky nevětvené

Spermatozoidy

obrovské – až 500 μm velké

Největší samčí pohlavní buňky v rámci rostlinné i živočišné říše

spirálovitě uspořádané bičíky
(bičků je na spermatozoidu až 25 000)

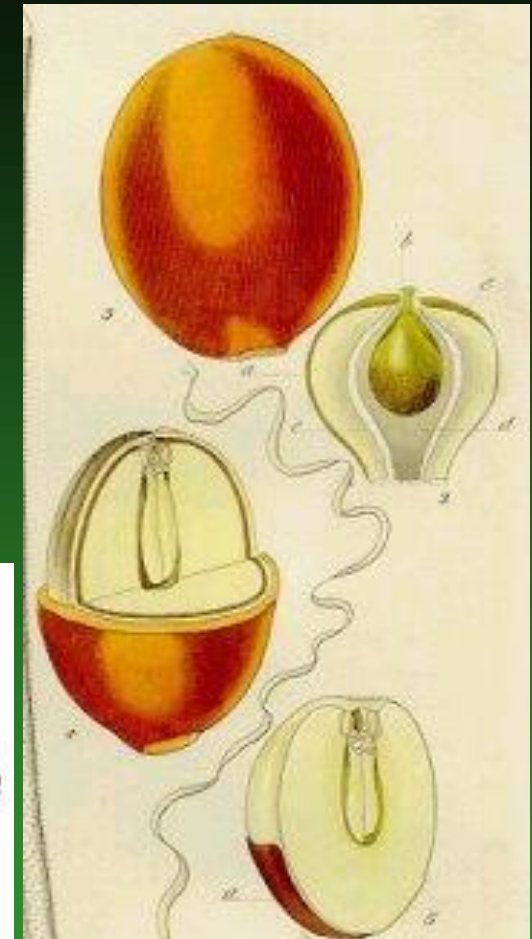


Oplozené vajíčko zraje v semeno

vnější obal = dužnatá sarkotesta (endozoochorie)

střední obal = dřevnatá sklerotesta

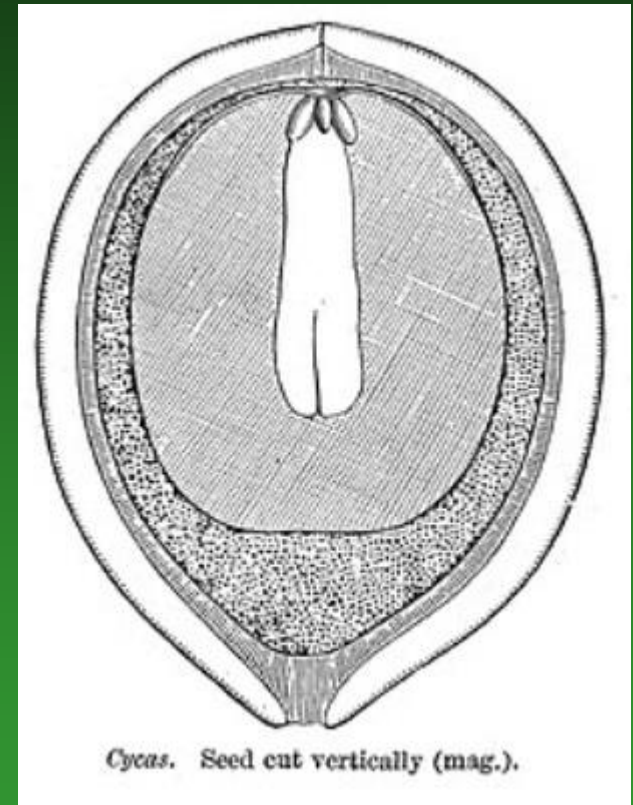
vnitřní obal blanitý.



Změna barvy zralé sarkotesty = jasná adaptace na endozoochorii

Z oplozené oosféry vzniká embryo s
2-6 dělohami

Embryo vyživováno pletivem
megaprothalia = primárním živným
pletivem



Historie

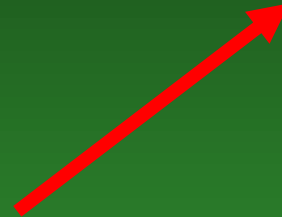
poprvé v permu,

vrchol v juře,

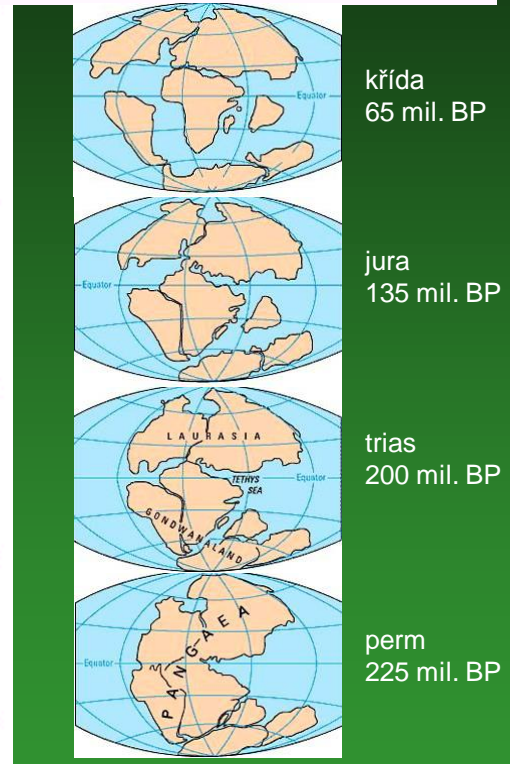
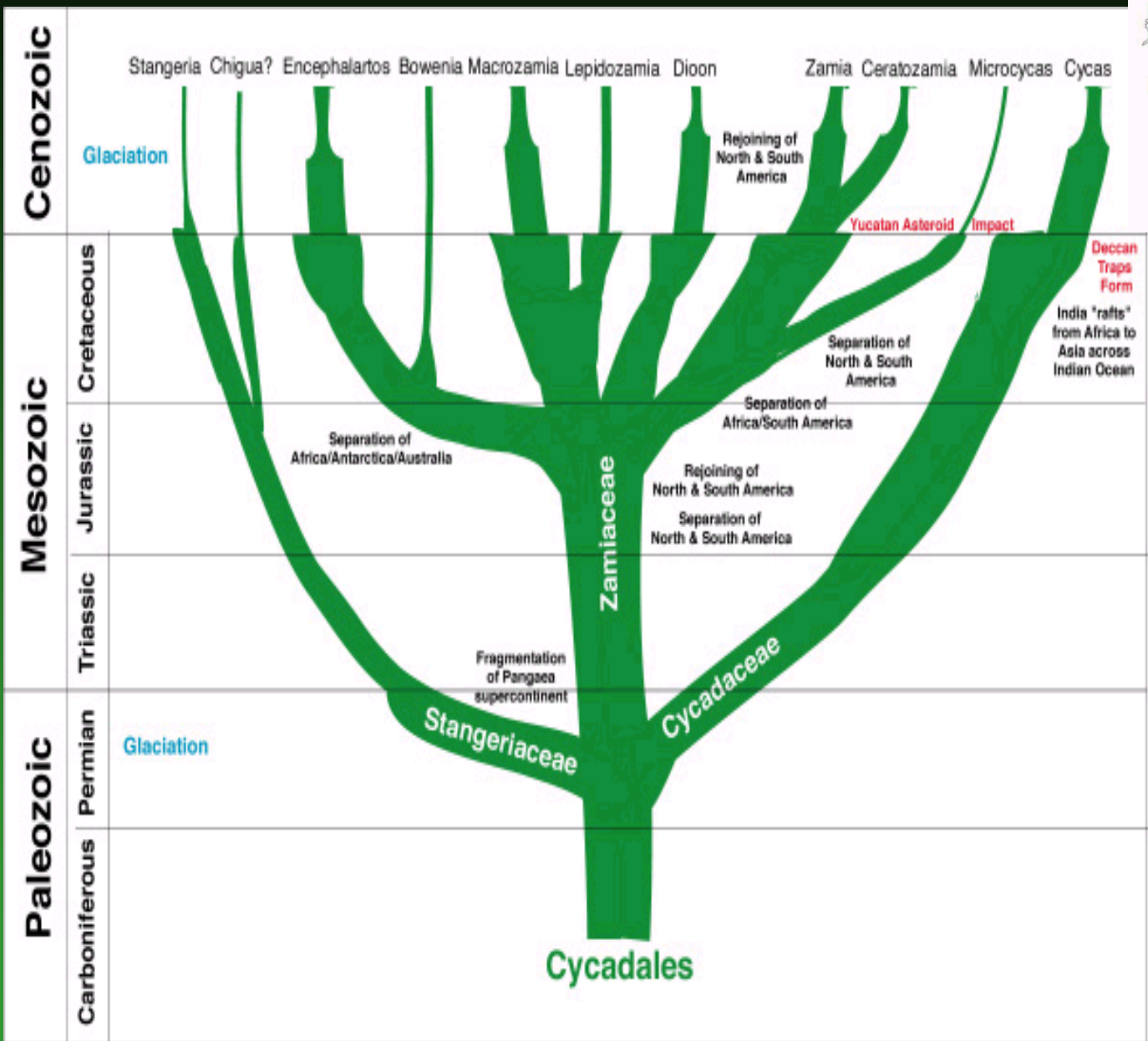
nyní 10 rodů se zhruba 300 druhy



Fylogeneticky navazují *Cycadopsida*
na semenné monilofyty ze tř.
Pteridospermopsida

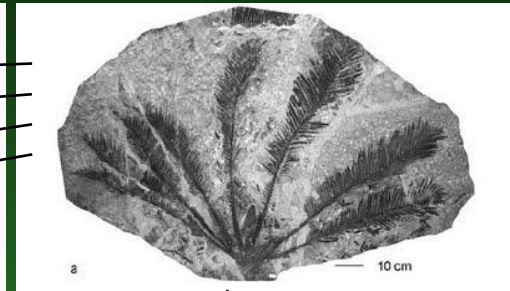
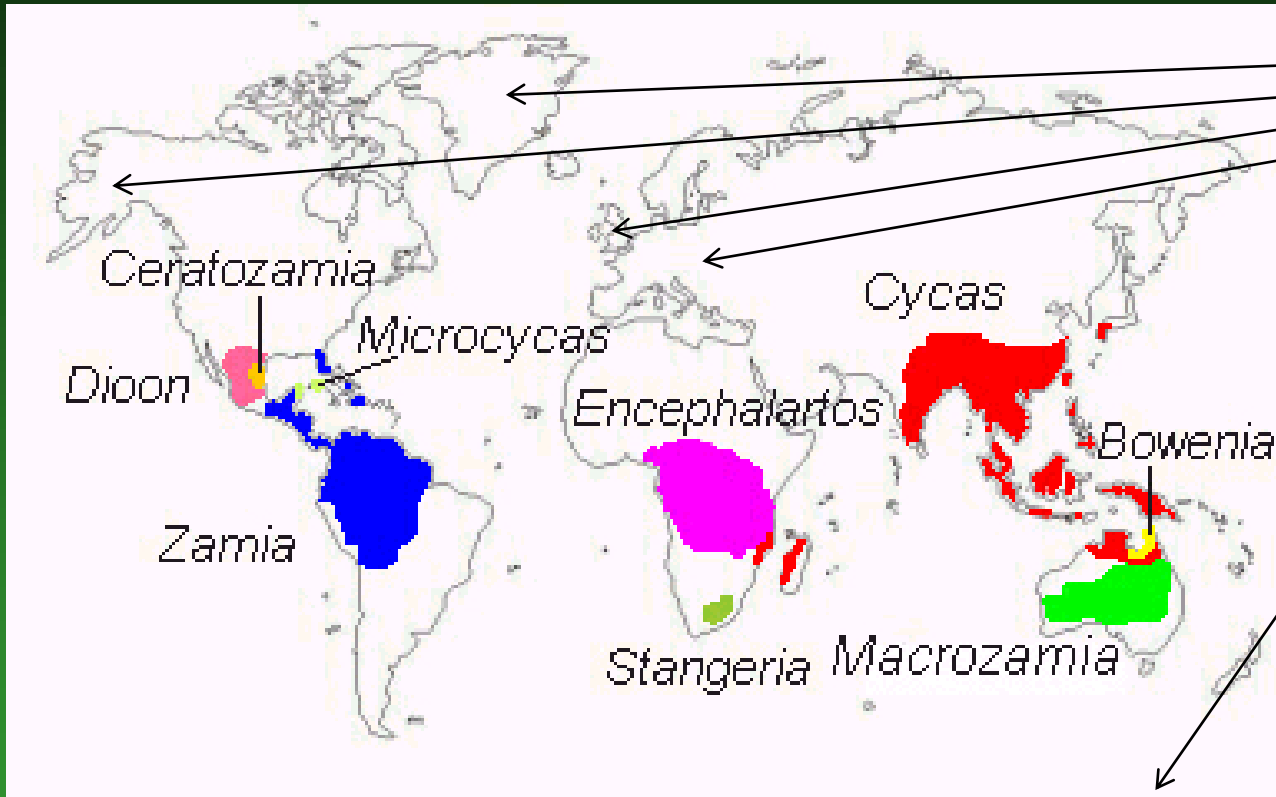


Tři hlavní linie cykasů divergovaly v permu, na evoluci se projevil kontinentální drift



1. čel. *Cycadaceae* jediný rod *Cycas*.

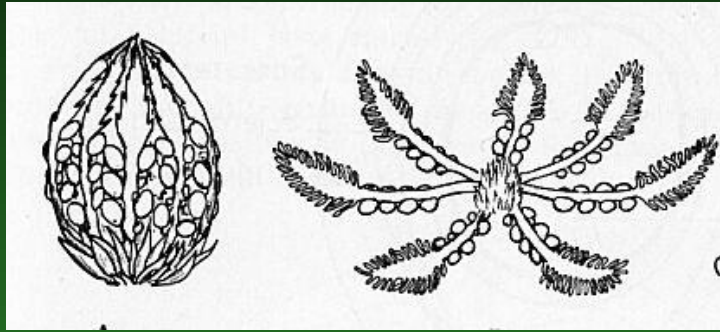
Převážně jihovýchodní Asie, jediný druh na Madagaskaru a pobřeží východní Afriky.



Fosilní doklady
cykasů jsou po
celém světě – mj.
Aljaška,
Antarktida,
Evropa, Grónsko,
...

Geografické rozšíření současných cykasovitých.

Cycas = nejprimitivnější zástupce - ploché megasporofyty - připomínají 1x zpeřené trofofyty, spirálně uspořádané tak jako trofofyty



Zpravidla více než dvě (4-8) vajíčka (semena) na jednom megasporofylu



úkrojky listů jednožilné

Cycas revoluta má pohlavní chromosomy

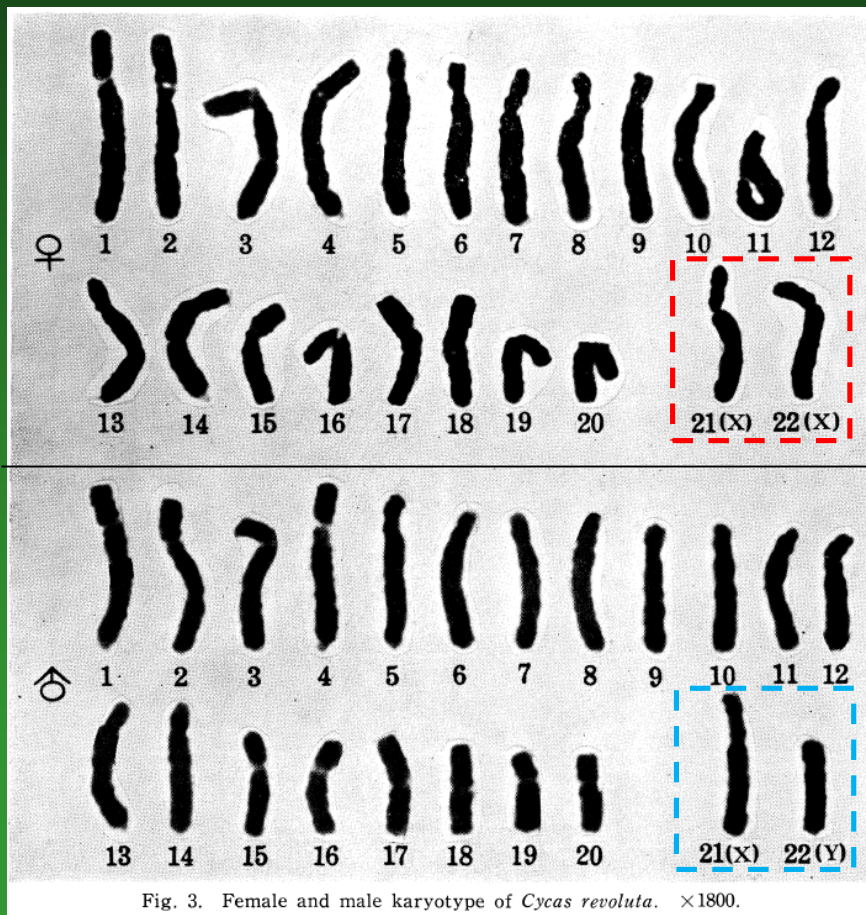
system podobný jako u člověka XX = samice; XY = samec;

chromosom Y kratší než X

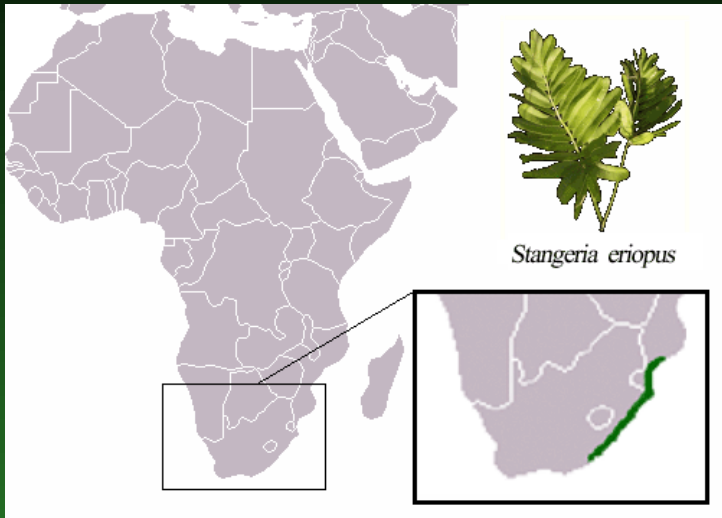
JAPAN. J. GENETICS Vol. 46, No. 1: 33-39 (1971)

SEX CHROMOSOMES OF CYCAS REVOLUTA

MICHIHARU SEGAWA*, SEKIKO KISHI** AND SEIZI TATUNO***



2. čel. *Stangeriaceae*

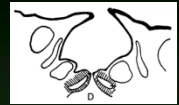


Sporofyly – ve strobilech

Průduchy

– nezapuštěné

Cycadaceae



Stangeriaceae

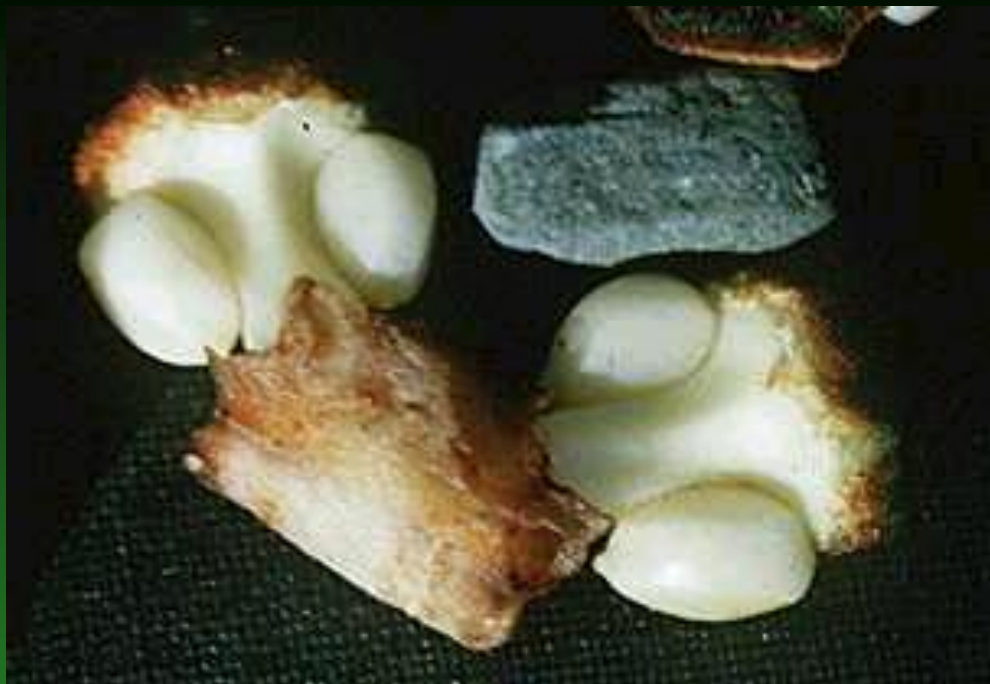


Zamiaceae



Úkrojky listů – s 1 centrální žilkou a mnoha bočními (transverzálními) žilkami rovnoběžnými resp. zčásti vidličnatě větvenými





3. čel. *Zamiaceae*

- megasporofyty se 2 vajíčky

- úkrojky listů vícežilné, v mládí ploché nebo konduplikátně svinuté

Čeleď zahrnuje 8 rodů

Kmen často hladký (na obr. *Encephalartos*)



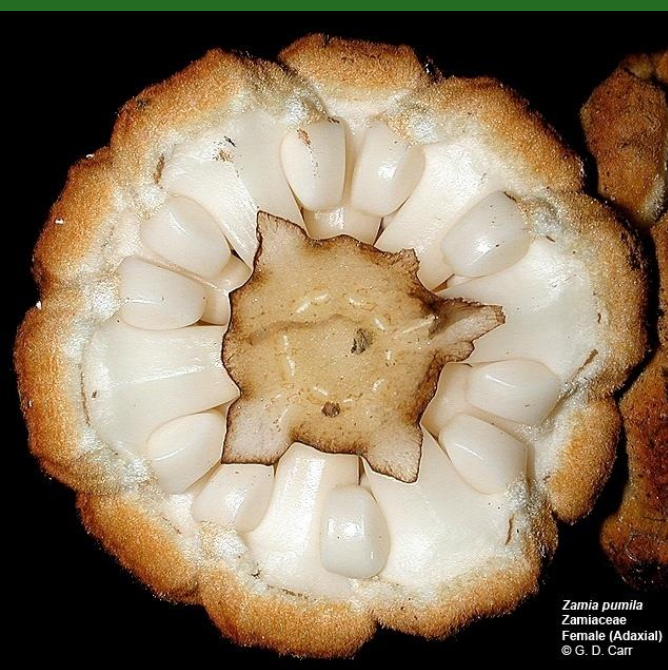
Zamia

Florida, Mexiko J. Amerika, též Kuba, megastrobily
drobnější





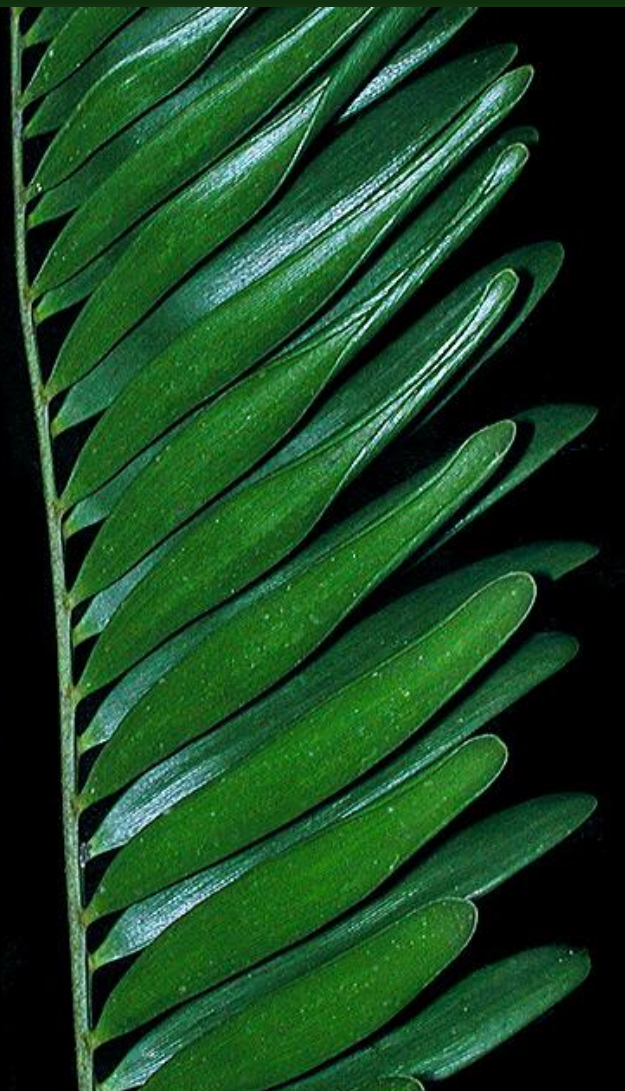
Zamia pumila
Zamiaceae
Male (Abaxial)
© G. D. Carr



Zamia pumila
Zamiaceae
Female (Adaxial)
© G. D. Carr



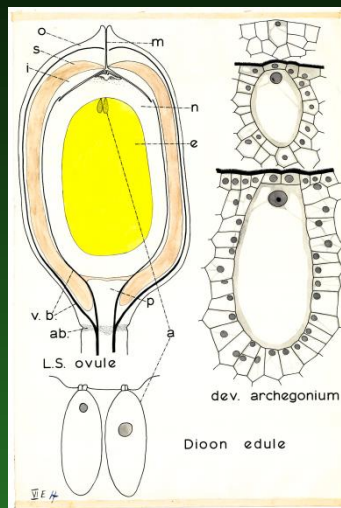
Zamia pumila
Zamiaceae
© G. D. Carr



Microcycas calocoma - endemit Kuby, strobily až 90 cm



Dioon - Stř. Amerika, má obrovské oosféry - až 6 mm!



jméno *Dioon edule* je podle toho, že mouka ze škrobnatých semen se využívá k přípravě tortilly v některých částech Mexika



Ceratozamia - Mexiko



Počet jedinců v populacích může snadno klesnout pod kritickou mez.

Celá řada druhů ohrožena např. *Encephalartos*.



Encephalartos
(Presly nazývaný píchoš)
roste v Jižní Africe,



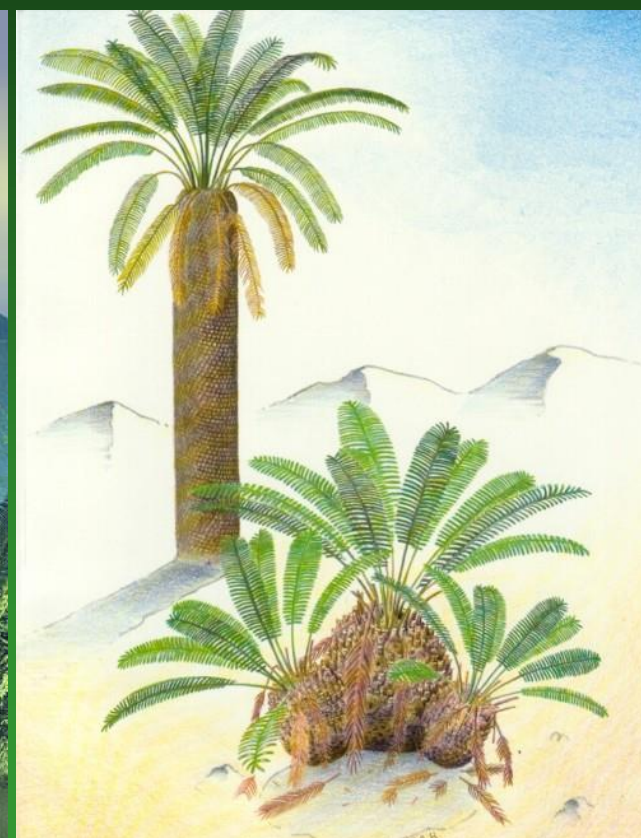
strobily až 45 kg
těžké

3. tř. *Cycadeoideopsida*



Fosilní dřeviny, vzhledem připomínající současné cykasy.

Liší se oboupohlavnými strobily!



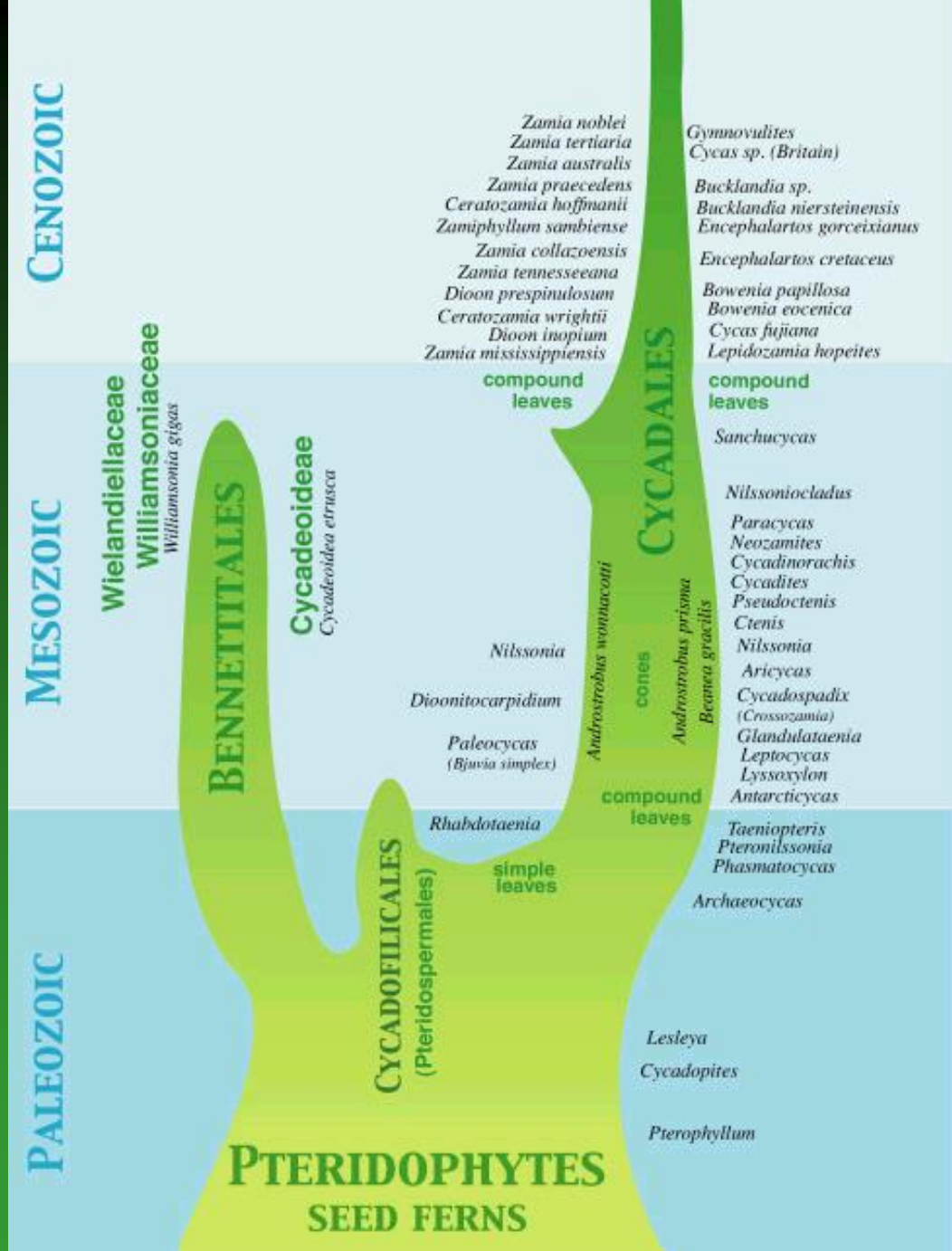
Historie

Původ není zcela jasný -
navazují zřejmě na
kaprad'osemenné
Pteridospermopsida

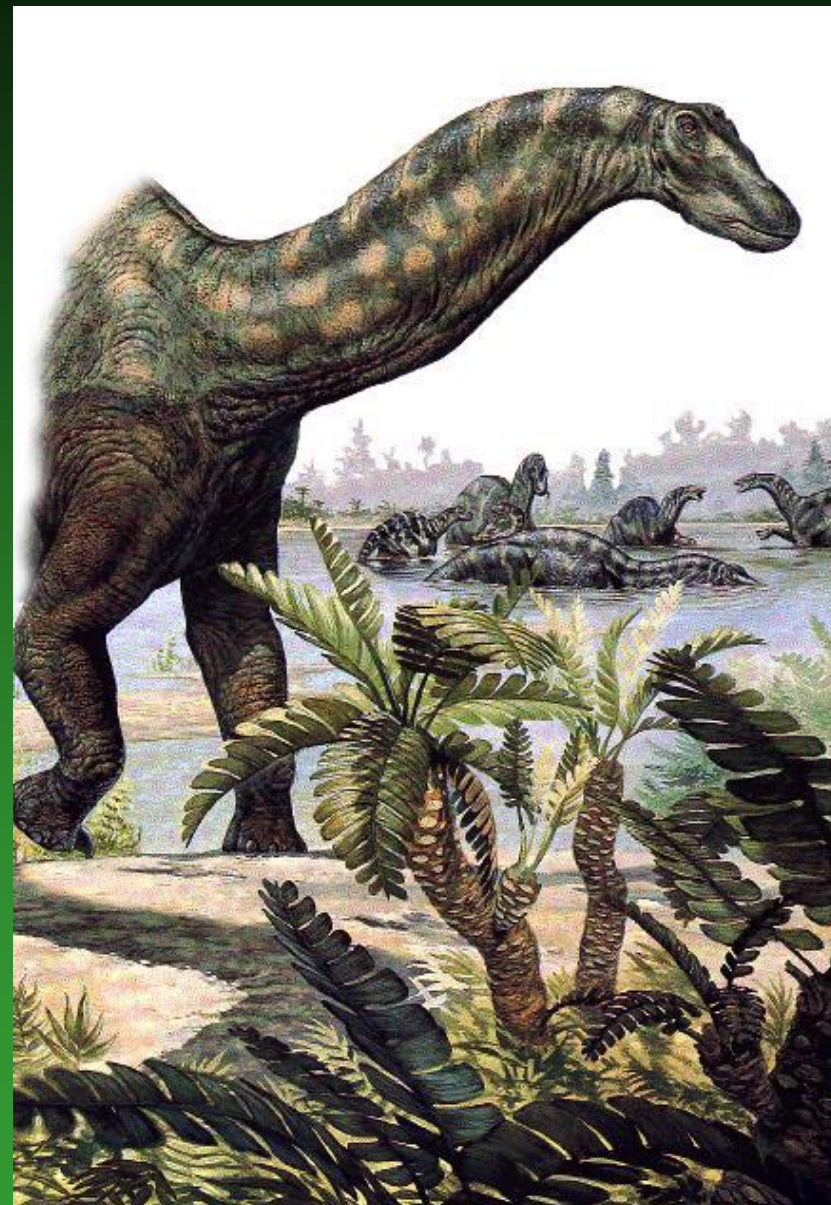
poprvé – trias

divergence – křída

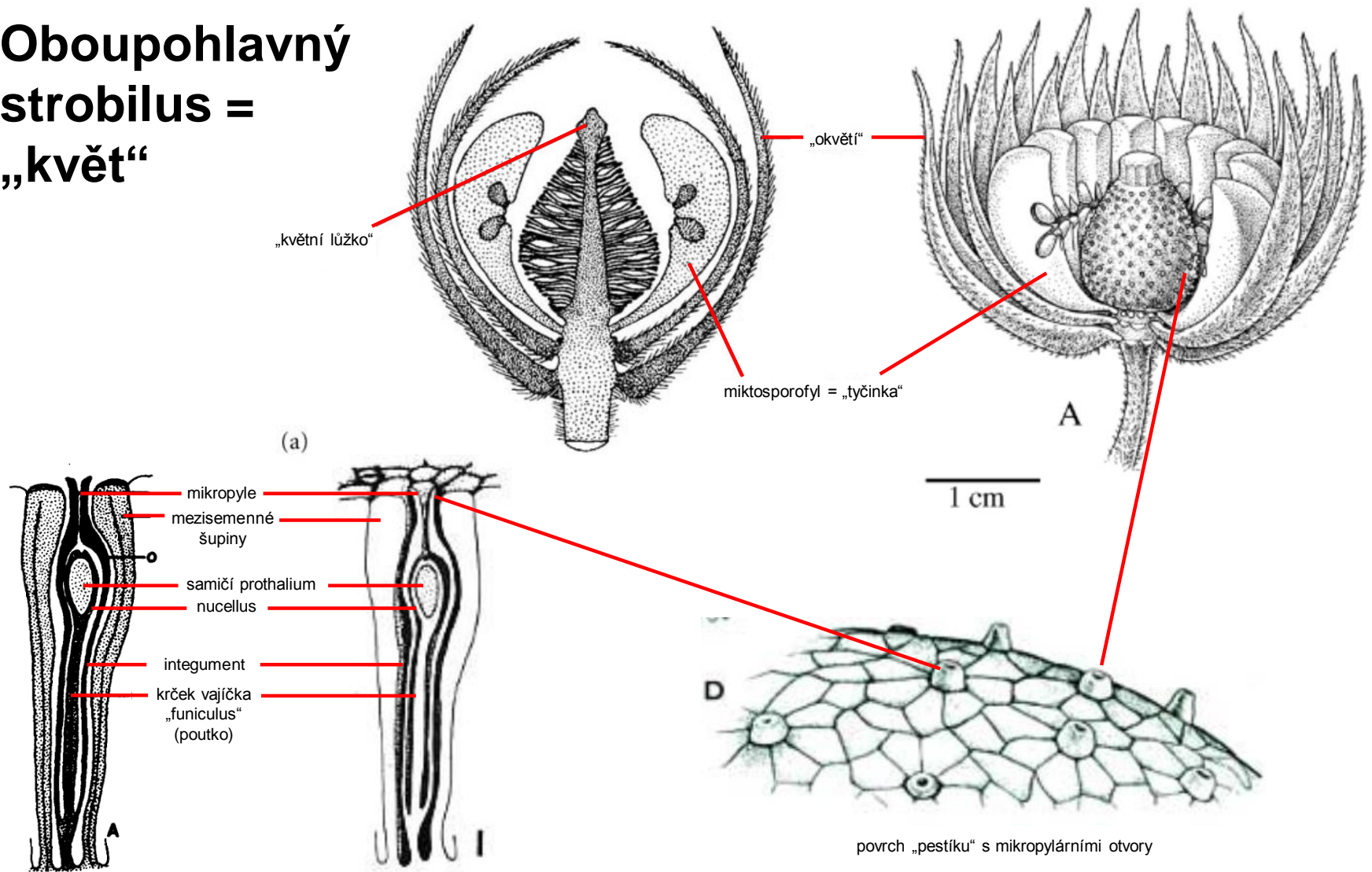
vymření – horní křída



Dominovaly v druhohorách a byly proto pravděpodobně složkou potravy dinosaurů

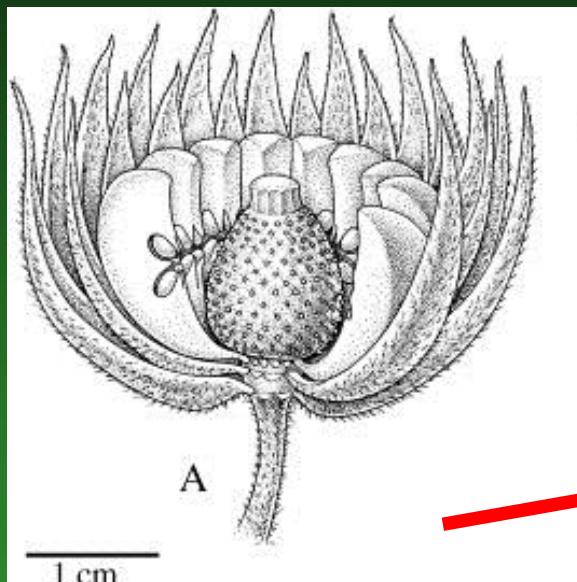


Oboupohlavný strobilus = „květ“



Oboupohlavný strobilus připomíná uspořádáním, vzhledem a funkcí oboupohlavný květ krytosemenných (*Magnoliophyta*).

Williamsonia



Magnolia

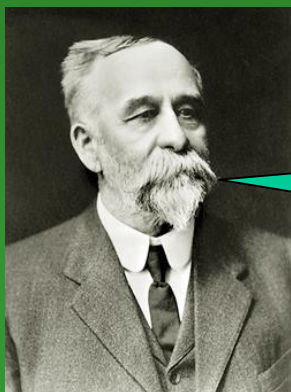


Lilium



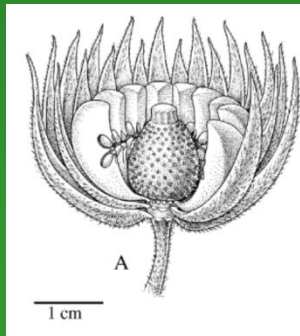
Z toho vychází
tzv. **teorie strobilární (=euanthiové)**

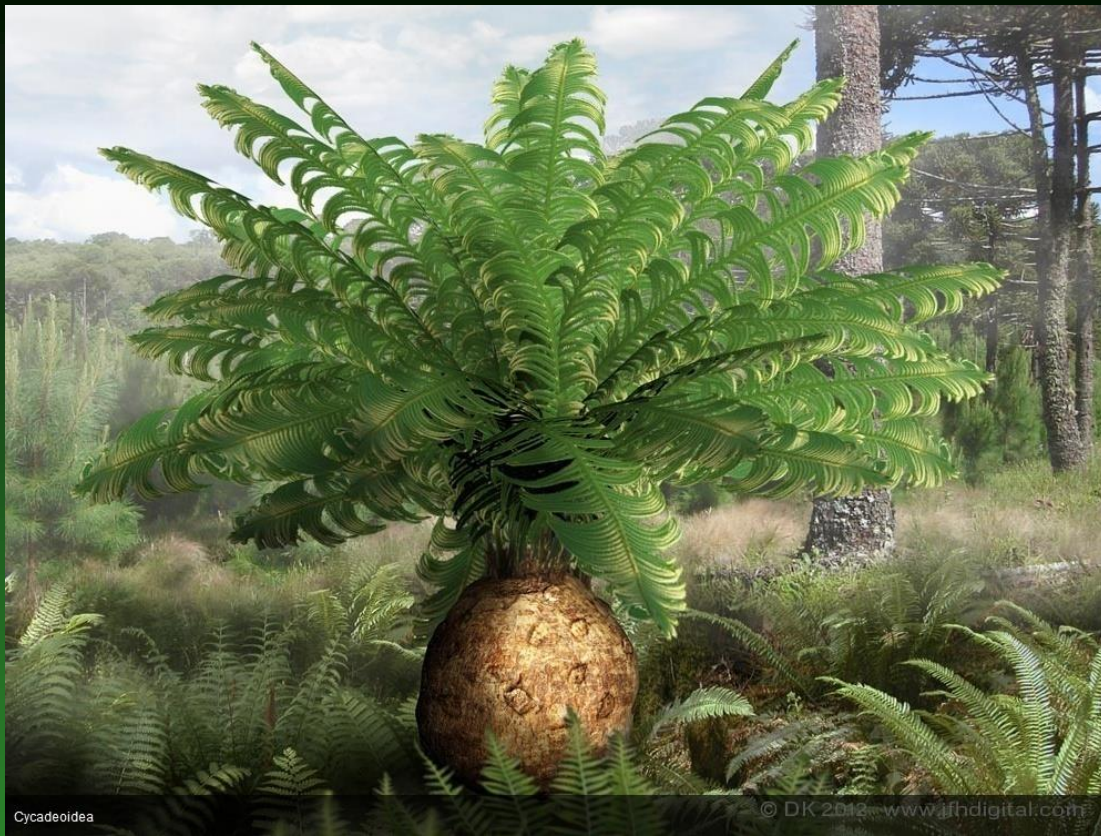
Květ vznikl z jednoduchého oboupohlavného strobilu bennetitů: Cycadeoideopsida ancestoři krytosemenných



Charles Edwin Bessey
(1845–1915)

Williamsonia - válcovitý kmen, několik m vysoký, již ve svrchním triasu, strobily na koncích větví, semena oválná,





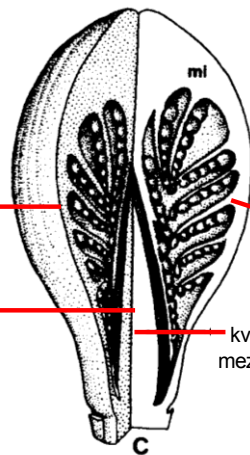
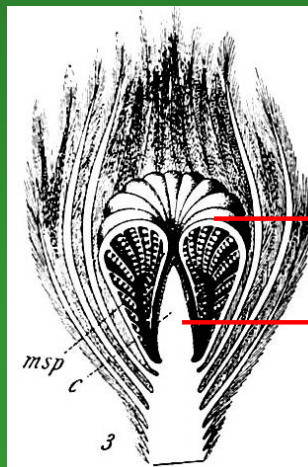
Cycadeoidea

© DK 2013 www.fhdigital.com



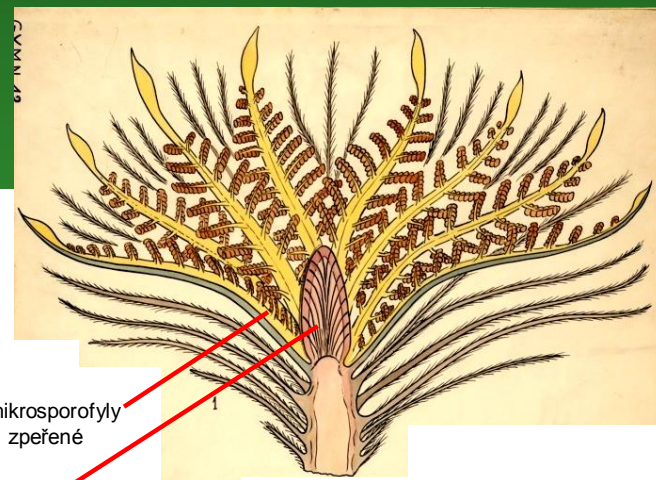
Cycadeoidea

- kulovitý kmen
- strobily - přisedlé na kmeni
- semena - žebernatá až křídlatá



mikrosporofyty
zpeřené

květní lůžko s vajíčky s
mezisemennými šupinami



„poupě“ a otevřený „květ“

4. tř. *Ginkgopsida* (jinany)



Opadavé druhotně tloustnoucí dřeviny



Fosilní, s jediným
recentním zástupcem

Ginkgo biloba
penum
jinanem dvoulaločný



Historie

poprvé - svrchní perm
divergence - jura a křída
ústup - třetihory



V současnosti jediný druh - *Ginkgo biloba* - živoucí fosílie (200 mil. let), jeden z nejstarších existujících rostlinných druhů na Zemi.

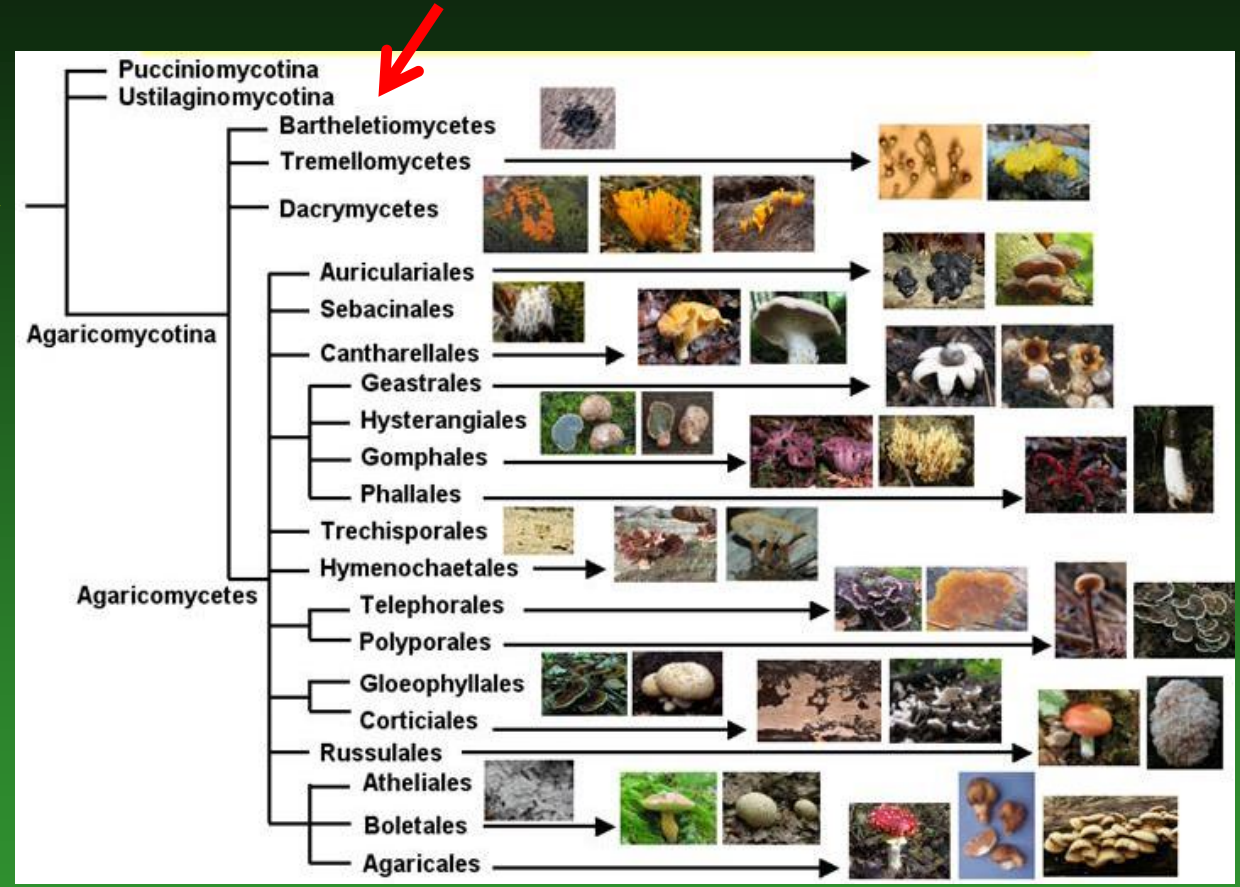
Někteří odborníci soudí, že také jinany byly podstatnou složkou potravy a tedy i jednou z podmínek expanze dinosaurů



Listy jinanů v současnosti však nežerou skoro žádní hmyzí herbivoři !

Starobylost a izolovanost jinanů dokresluje jejich specifický houbový parazit *Bartheletia paradoxa*, tvořící bazální linii agaricomycotin v rámci bazidiomycet

Basidiomycota →



Evolučně navazují jinany pravděpodobně na kordaity

Ginkgo biloba

fosilní *Ginkgo*

Cordaites



Jinan je
dvoudomý
strom s
pohlavními
chromosomy



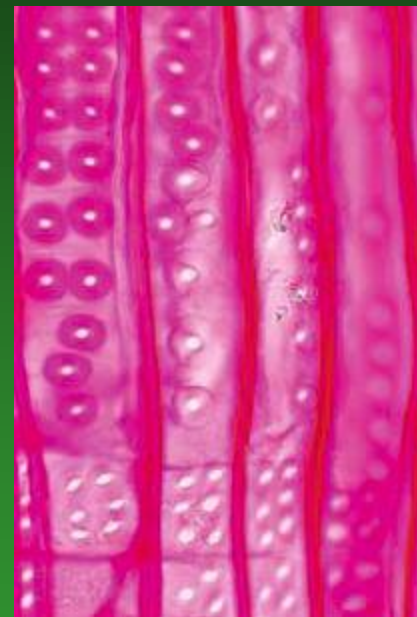
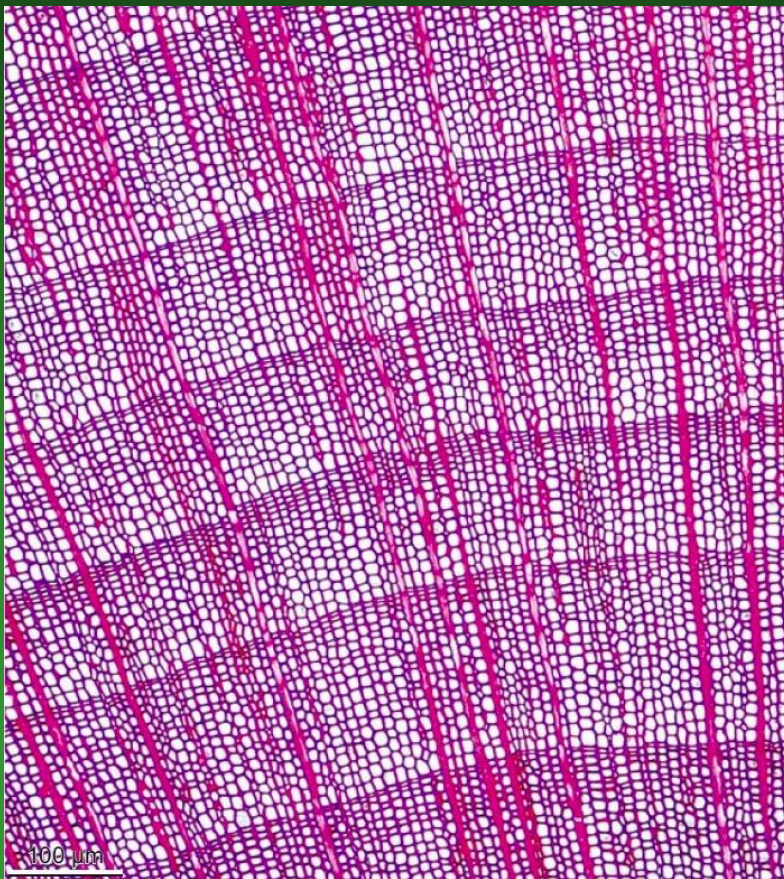
má tedy samčí a samičí
jedince

system určeni pohlaví je
ZW typu (ZZ = samec;
ZW = samice); $W > Z$

Dřevo kmene – pyknoxylické (málo parenchymu)

Xylem – jen s tracheidami (žádné tracheje, žádné fibrily)

Tracheidy – s gymnospermními dvůrkatými dvojtečkami



Listy

jednoduché, vějířovité, ve
dva laloky rozdělené

žilnatina vějířovitá, žilky
stejnocenné

u fosilních vějířovitě dřípené
v tenké úkrojky



spirálovitě ve svazečcích na koncích
brachyblastů, na zimu opadávají



na mladých
nezkrácených
větvičkách jednotlivě

Větve - téměř vorovně odstálé,
- s výraznými brachyblasty



Kmen

- až 30 m vys., na bázi v obvodu až 9 m

Borka kmenu

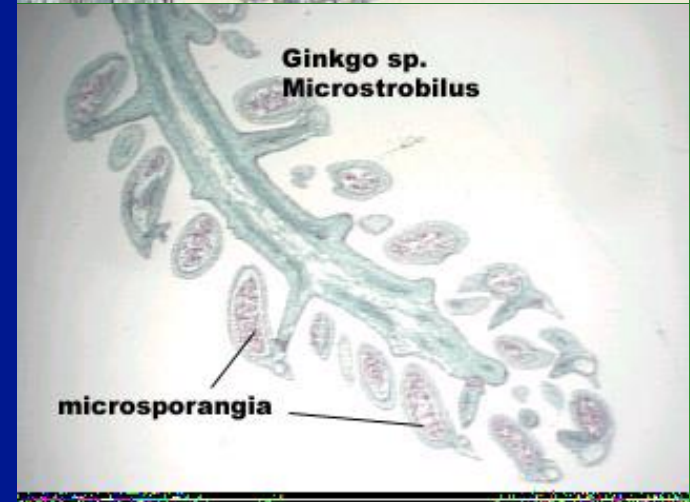
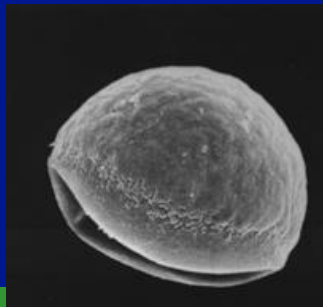
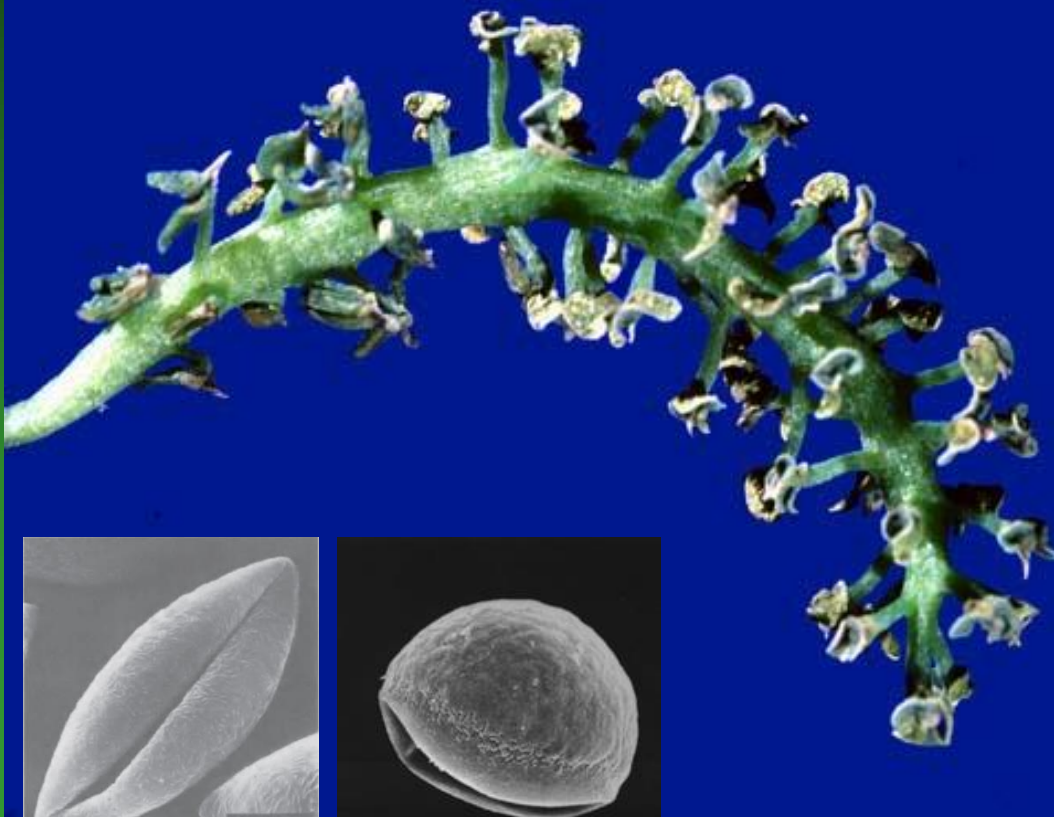
- silná, záhy nahrazuje epidermis

- obsahuje taninové buňky, stejně jako borka jehličnanů

Mikrosporofyly (mikrosporangiofory) - stopka se dvěma sporangii,
- spirálovitě v jehnědách

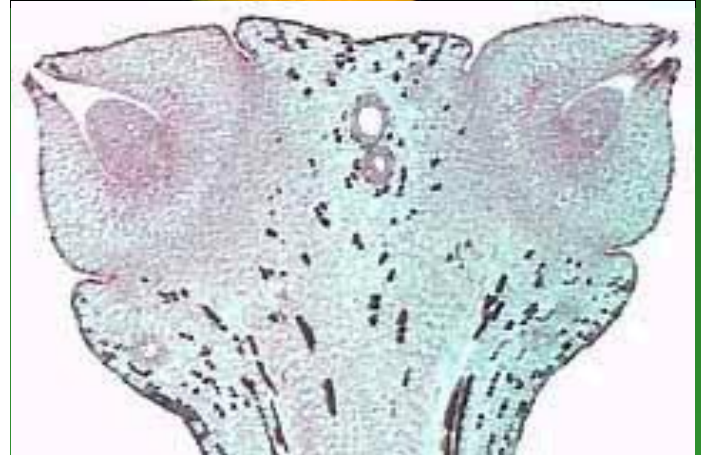
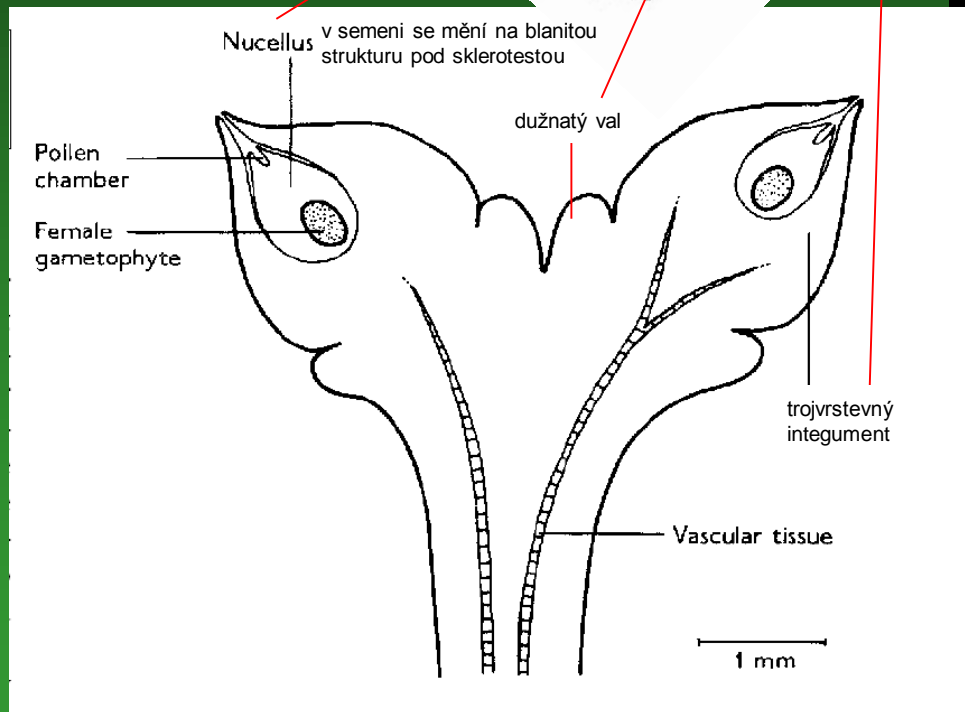
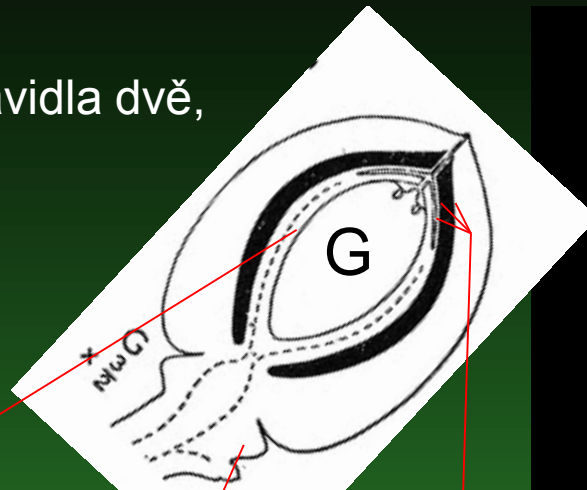
Pyl - bez vzdušných vaků, monosulkátní

- tvoří se na jaře
- zralý pyl je 3-buněčný

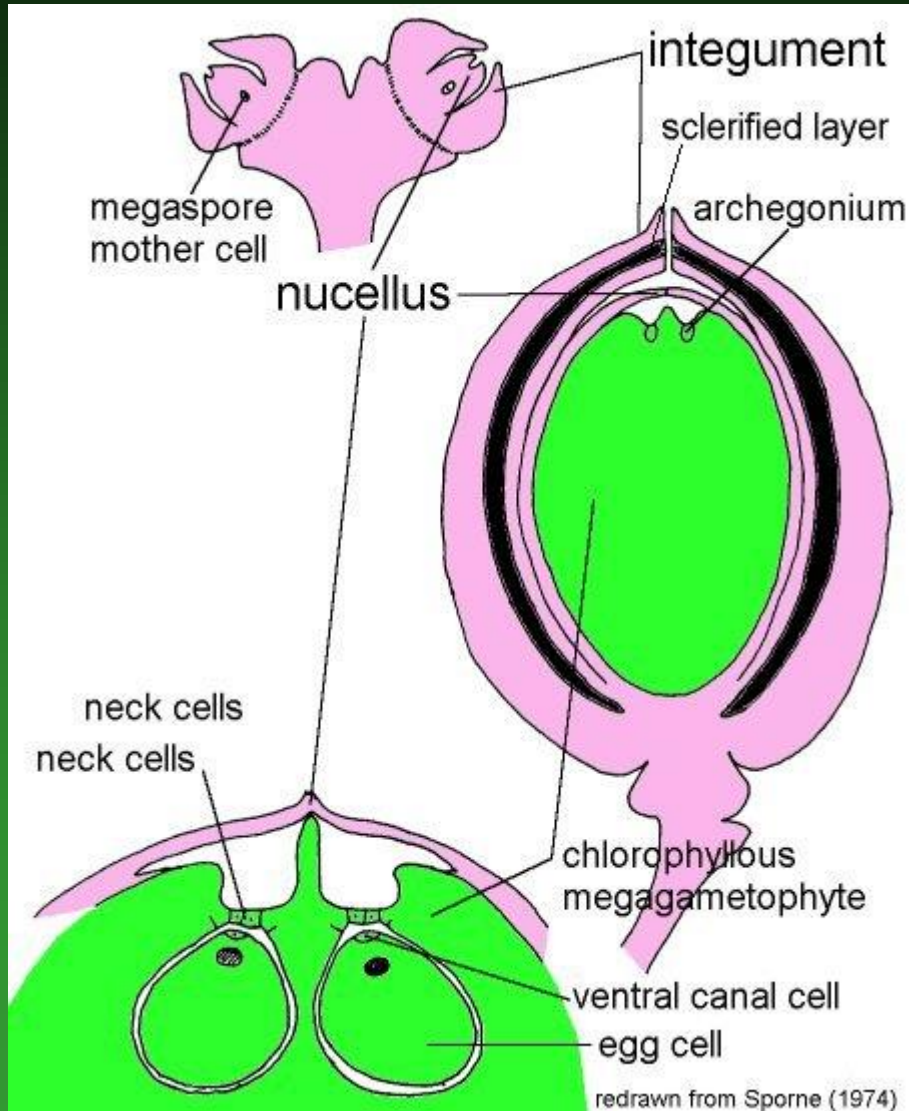


Vajíčka - nahá,

- na stopkách zpravidla dvě,
- transverzálně postavená



Archegonia zjednodušené stavby jen ze 6 buněk =
 = čtyři buňky krčkové + kanálková ventrální buňka + oosféra



Opylení

1. Pyl přenesen větrem ze samčích stromů na polynační kapku vajíček



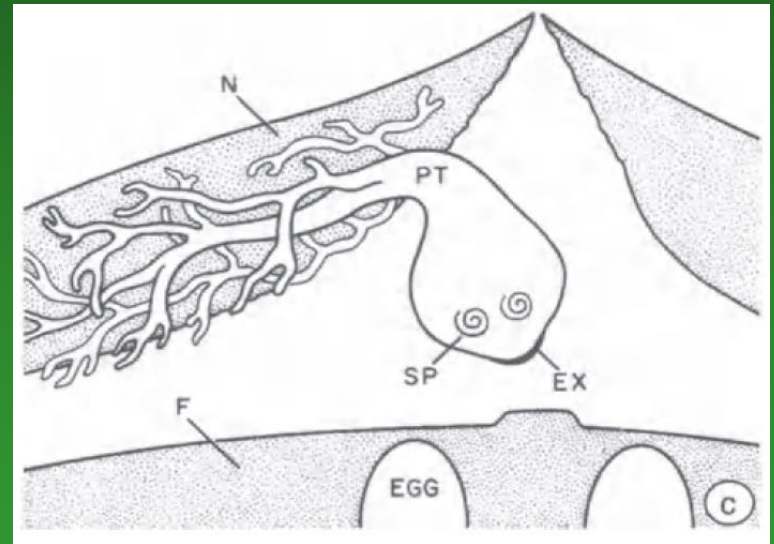
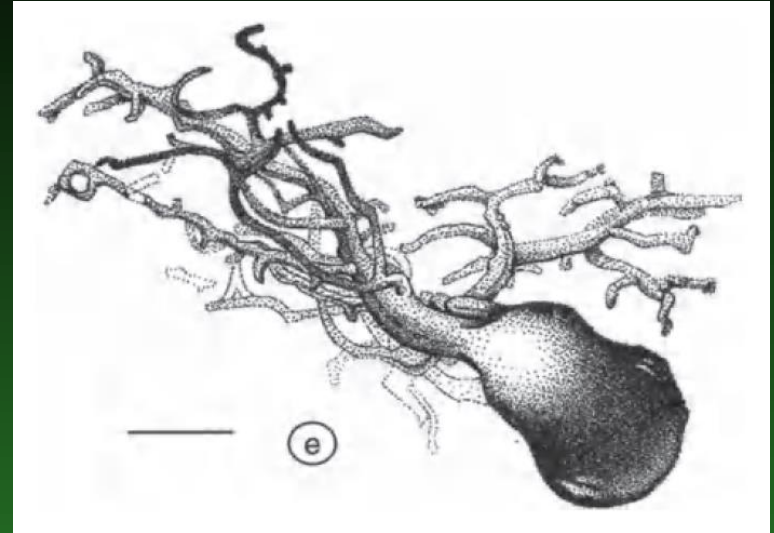
2. Přítomnost pylu v polynační kapce vyvolá její vysychání

3. Vysycháním kapky pyl vtažen do pylové komory

Oplození

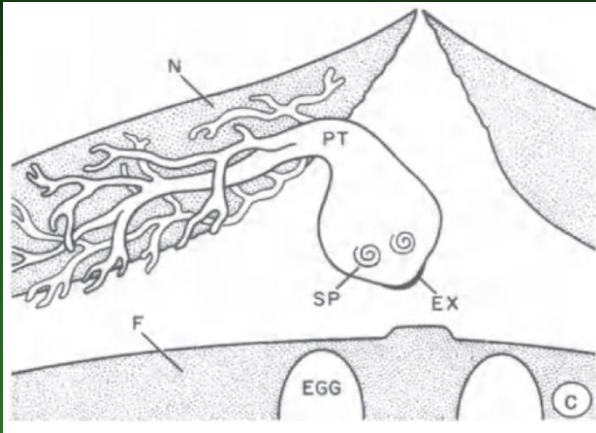
1. V pylové komoře vyklíčí z pylu láčka
2. Láčka (samčí gametofyt) roste a větví se v nucellu, který ji vyživovuje několik měsíců
3. Po opadu semen ze stromu proroste láčka (její hlízovitá část = „antheridium“) skrz stěnu nucellu do archegoniální komory

Prorůstání se děje produkcí enzymů (hlavně proteáz)



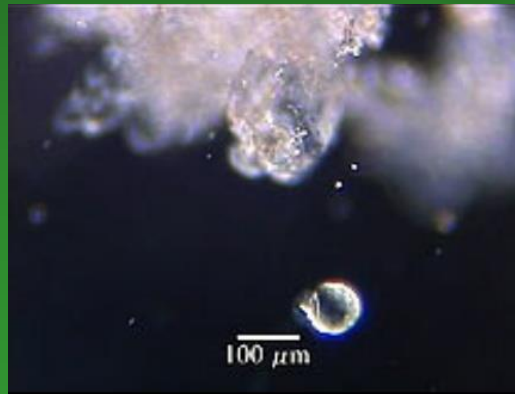
Oplození

4. Hlízovitý konec láčky („antheridium“) nese dva polyciliátní spermatozoidy

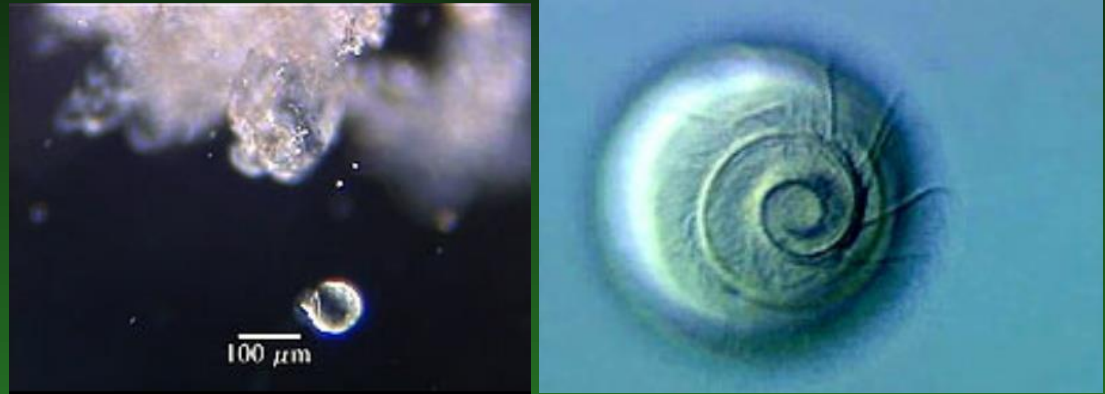


5. Spermatozoid (70–90 μm) oplodní vaječnou buňku (4–7 měsíců po opylení)

Bičků je na spermatozoidu zhruba tisíc



Jinany = poslední fylogenetická linie s bičíkatými spermatozoidy



Oplození vyšších rostlin v dalších liniích se tak definitivně odpoutalo od vodního prostředí

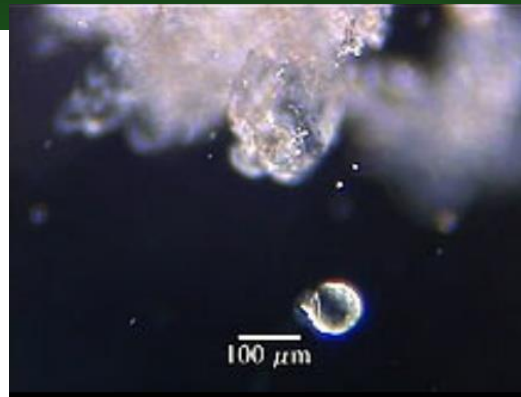
Příjmem a vedením anorganických živin z půdního roztoku jsou však vyšší rostliny k vodnímu prostředí připoutány trvale

Jinany = poslední fylogenetická linie s bičíkatými spermatozoidy

jejich objev v r. 1896 byl botanickou senzací

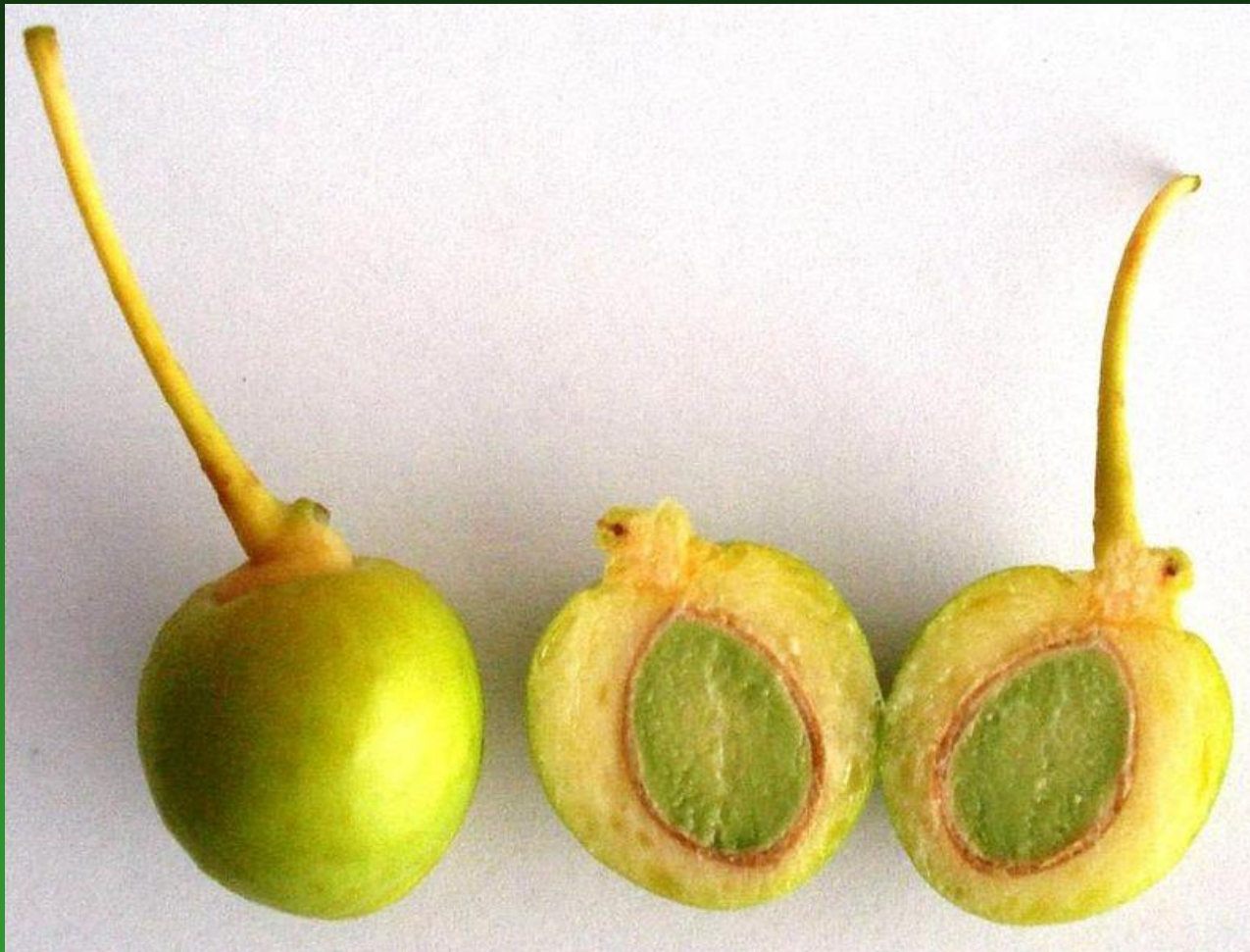


FIG. 1. Sakugoro Hirase in 1912 (age 56)

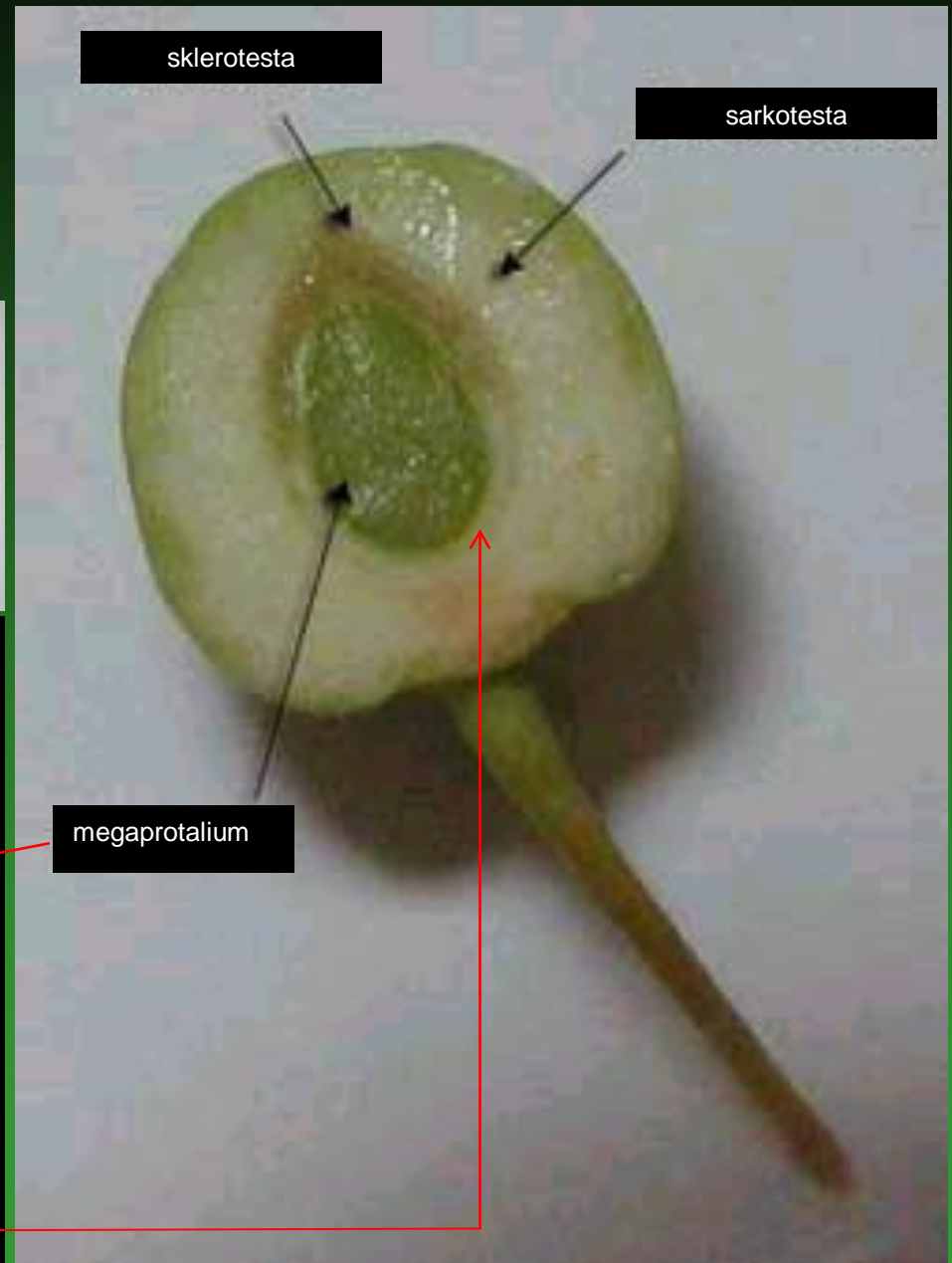
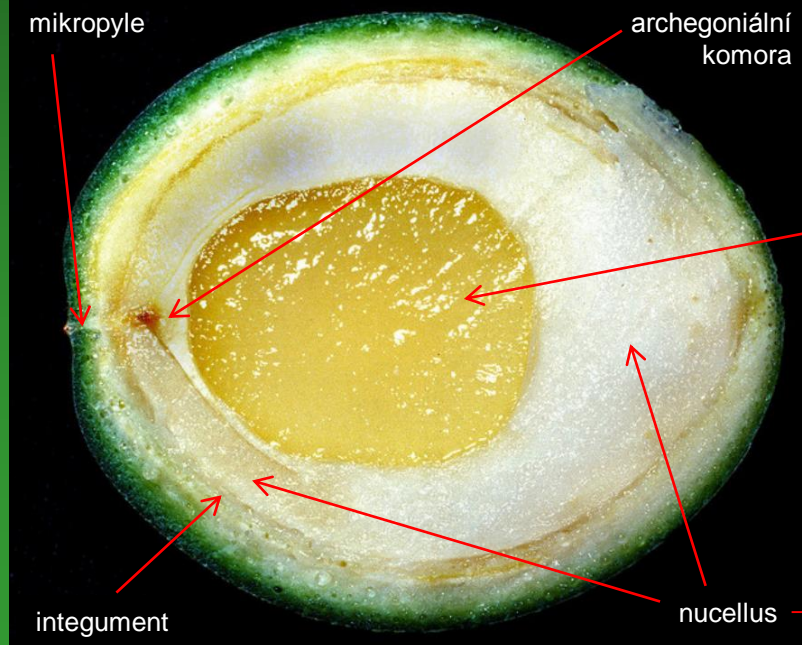


Hirase S (1896) Spermatozoids of *Ginkgo biloba* (in Japanese). Bot Mag Tokyo 10:367–368

V semeno se vyvíjí zpravidla jen jedno z dvojice vajíček, druhé zakrňuje



Semeno – až 3 cm v průměru -
 na povrchu dužnatá sarkotesta,
 uvnitř tuhá sklerotesta, pod ní je
 škrobnaté živné pletivo s
 dvouděložným embryem.



Semena nejprve zelené
barvy.

Po opadu na zem žloutnou a
odporně páchnou.

Zdrojem zápachu je kyselina
máselná.

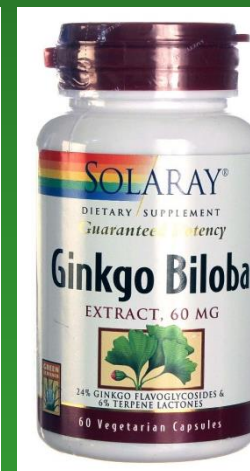
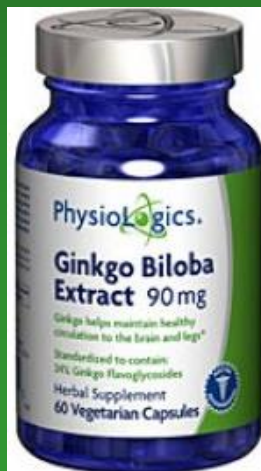
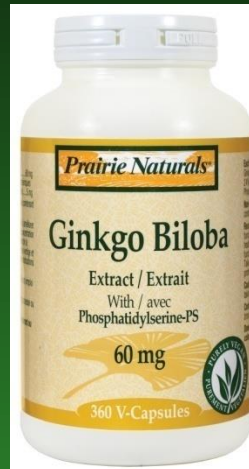


V Číně a Japonsku se semena zbavená sarkotesty máčí ve slané vodě,



poté se praží a prodávají pod názvem pehko nebo se přidávají do dezertů.

V posledních letech je z jinanu vyráběna nesčetná řada potravinových doplňků s potenciálně léčivým účinkem



Samotná rostlina se za příhodných podmínek dožívá až 2000 let stáří.



V Číně je podle rukopisů od 7. stol. pěstován jako chrámový strom.

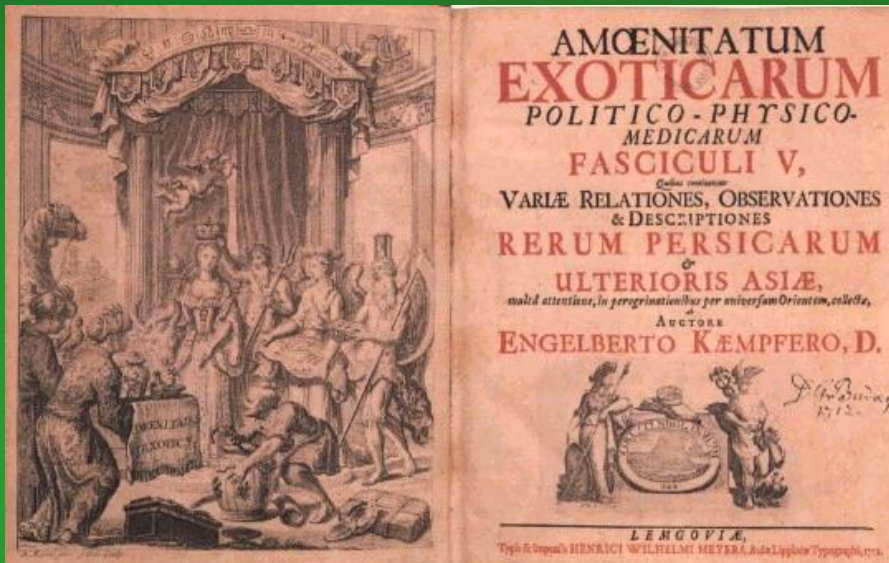
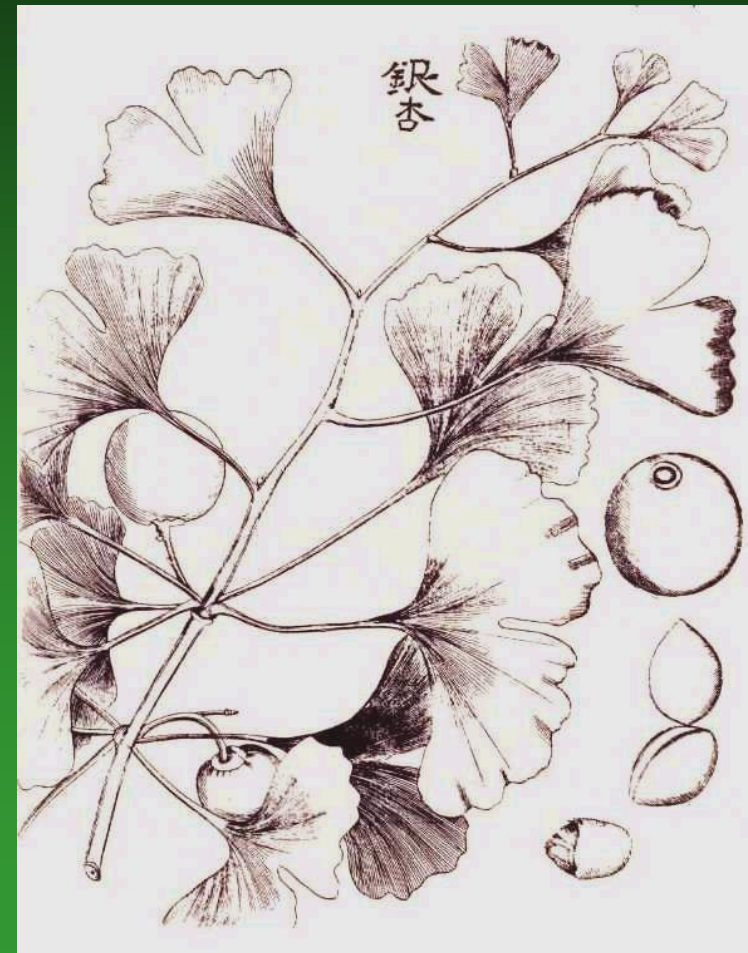


Odsud byl přenesen i do Japonska a Koreje ke stejnému účelu.



Prvním Evropanem, který jej objevil byl lékař holandského velvyslanectví Engelbert Kaempfer v roce 1690 v jap. městě Nagasaki. Jméno gink-go znamená v překladu stříbrný plod nebo také stříbrná meruňka. V roce 1730 přivezl Kaempfer tento strom do milánské bot. zahrady.

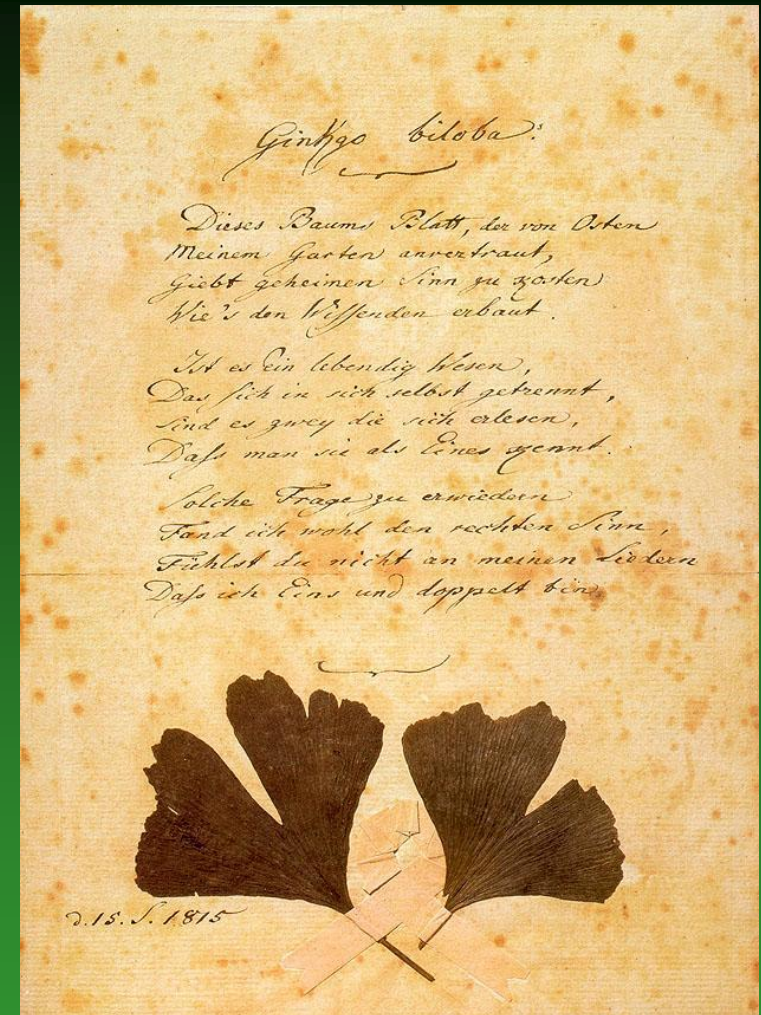
白果



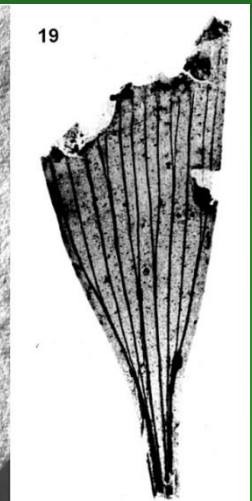
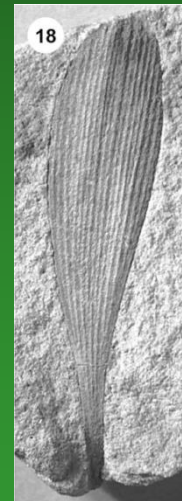
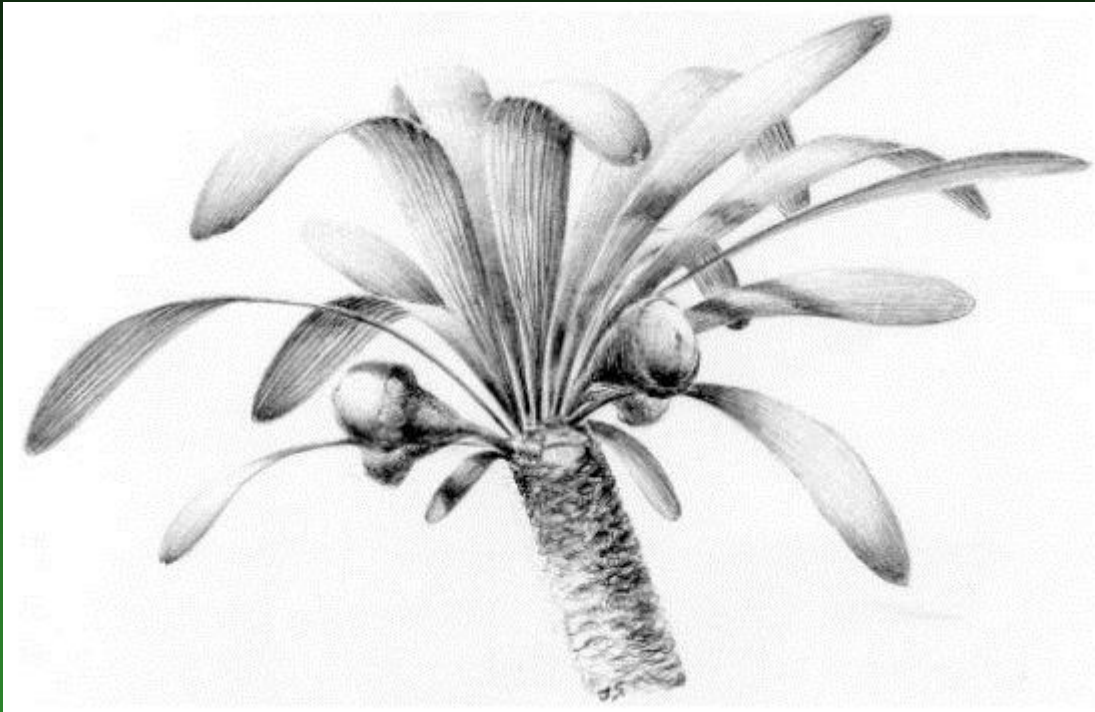
Teprve v roce 1956 bylo objeveno refugium v JV Číně - v horách Tien Mu Shan mezi provinciemi Zhejiang a Anhwei. Třetihorní areál zabíral téměř celou severní polokouli.



Zářez rozdělující list ve dvě stejné části symbolizoval pro velkého německého básníka a přírodovědce J. W. Goetheho přátelství a jednotu dvou milujících se lidí, což vyjádřil v básni Ginkgo biloba



Nehvizdyella bipartita = fosilní rod jinanovitých – nižší stromy s jednotlivými vajíčky a kopinatými listy (do 11 cm délky) na brachyblastech.



Popsaný z křídových sedimentů u Nehvizd a Hloubětína SV od Prahy v r. 2005 paleobotanikem Jiřím Kvačkem a jeho spolupracovníky.