



Fylogeneze a diverzita vyšších rostlin

Plavuně

Petr Bureš



evropský
sociální
fond v ČR



EVROPSKÁ UNIE



MINISTERSTVO ŠKOLSTVÍ,
MLÁDEŽE A TĚLOVÝCHOVY



OP Vzdělávání
pro konkurenceschopnost



INVESTICE DO ROZVOJE VZDĚLÁVÁNÍ

Oddělení *Lycopodiophyta* (plavuně)



- výtrusné byliny nebo dřeviny
- recentní – plavuně, šídlatky a vranečky – drobné (několik cm, vzácně až 0,5 m)
- fosilní –byliny až 50 m vysoké stromy
- sporofyt zelený samostatný, v ontogenezi převládá
- gametofyt zpravidla nezelený, samostatný (= volně, mimo sporofyt rostoucí), může být
 - (1) dlouhověký, podzemní, vyživovaný mykotrofně – u izosporických plavuní
 - (2) krátkověký, endosporický (= vyvíjí se uvnitř obalu spóry), vyživovaný ze zásob uložených ve spóře – u heterosporických plavuní (vranečky a šídlatky)



Fosilní záznam



poprvé – devon – 410 mya

vrchol rozmanitosti a podílu na biomase – karbon – plavuně tvořily 50%
druhovú diverzitu a >75 % biomasy suchozemských rostlin

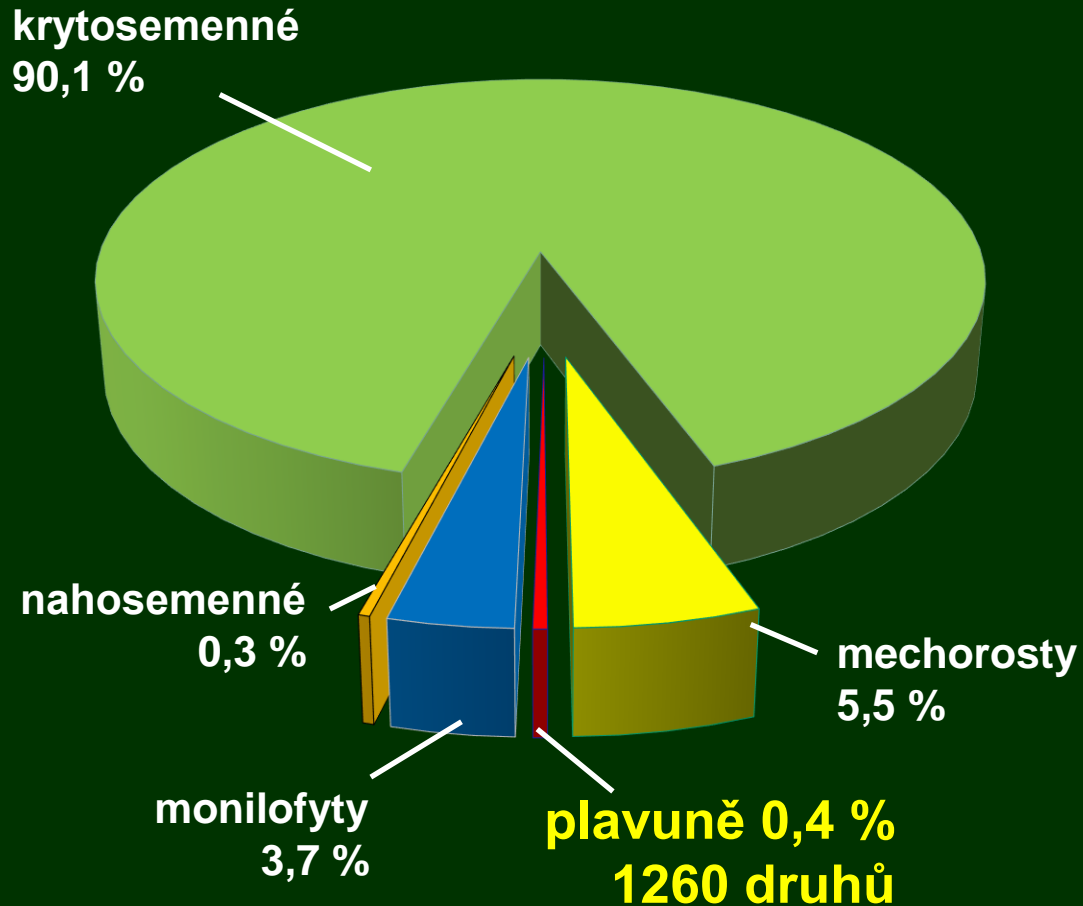
perm – vytlačovány nahosemennými

poslední stromové plavuně vyhynuly v druhohorách

dnes 1260 bylinných druhů \approx 0,4 % dnešního druhového bohatství vyšších
rostlin

Podíl na diverzitě vyšších rostlin malý

Druhová diverzita vyšších rostlin

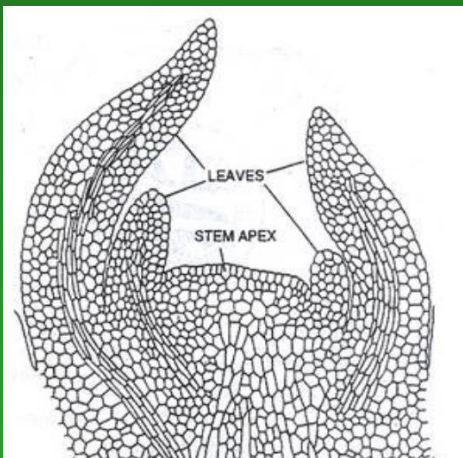


Stonek

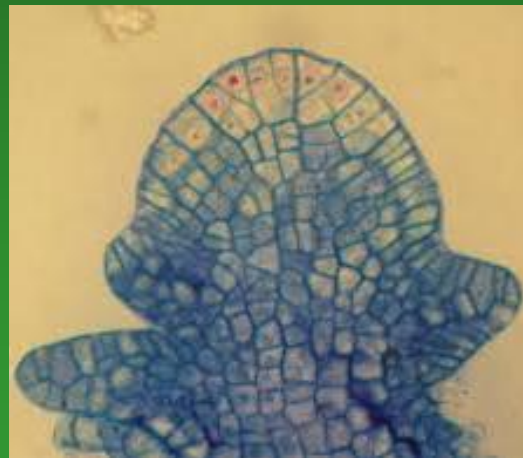
- nečláňovaný
- vidličnatě až monopodiálně větvený

Vzrostlý vrchol

- jediná terminální iniciála – plavuně a vranečky
- vícebuněčný meristém – šídlatky



Lycopodium

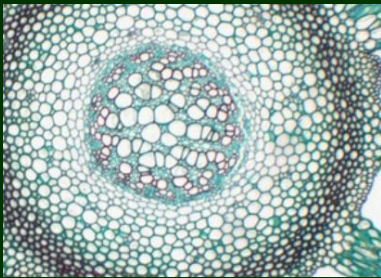


Selaginella kraussiana

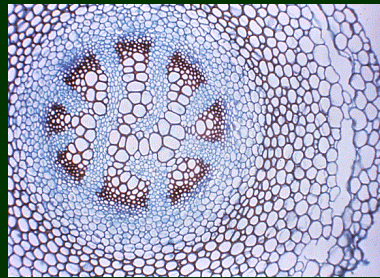
Vodivé elementy stonku – jiná ontogeneze u bylin a dřevin

Bylinné plavuně

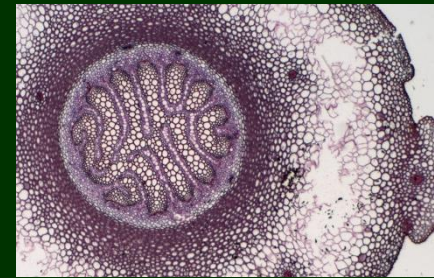
nejmladší stoněk
exarchní protostélé



mladý stoněk
exarchní aktinostélé



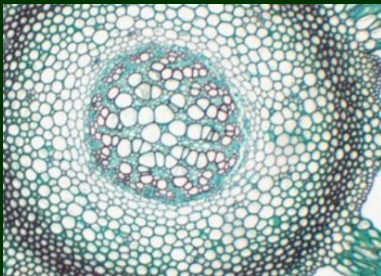
dospělý stoněk
plektostélé



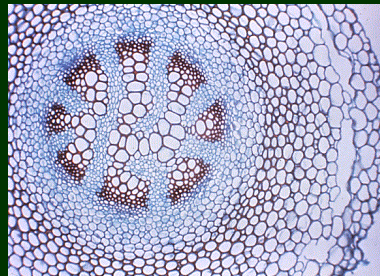
Vodivé elementy stonku – jiná ontogeneze u bylin a dřevin

Bylinné plavuně

nejmladší stoněk
exarchní protostélé



mladý stoněk
exarchní aktinostélé

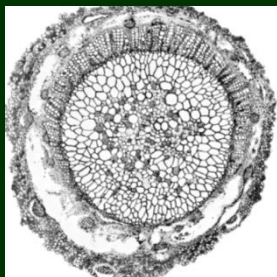


dospělý stoněk
plektostélé



Stromové plavuně

mladý kmen
protostélé



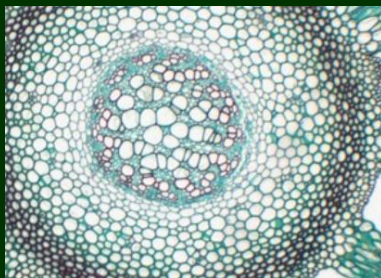
dospělý kmen
sifonostélé



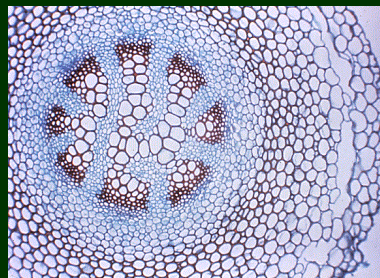
Vodivé elementy stonku – jiná ontogeneze u bylin a dřevin

Bylinné plavuně

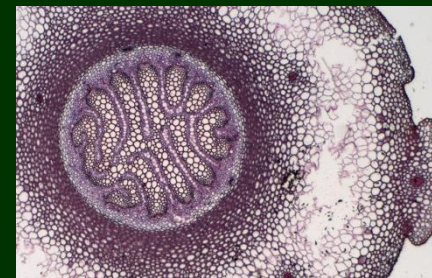
nejmladší stoněk
protostélé



mladý stoněk
exarchní aktinostélé

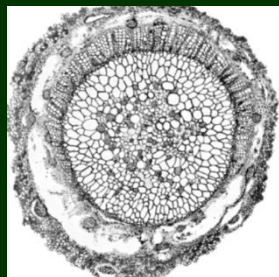


dospělý stoněk
plektostélé



Stromové plavuně

mladý kmen
protostélé



dospělý kmen
sifonostélé



**Haeckelův zákon
rekapitulace:**

**ontogeneze =
zkrácená
fylogeneze**

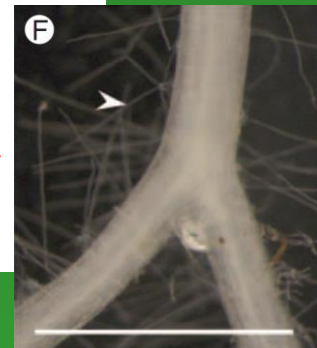
Kořeny

- vyrůstají adventivně ze stonku (oddenku)



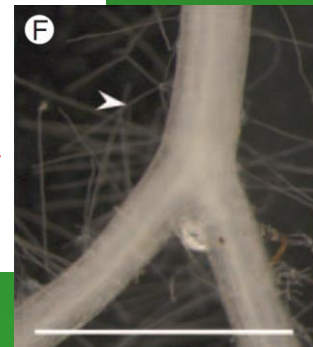
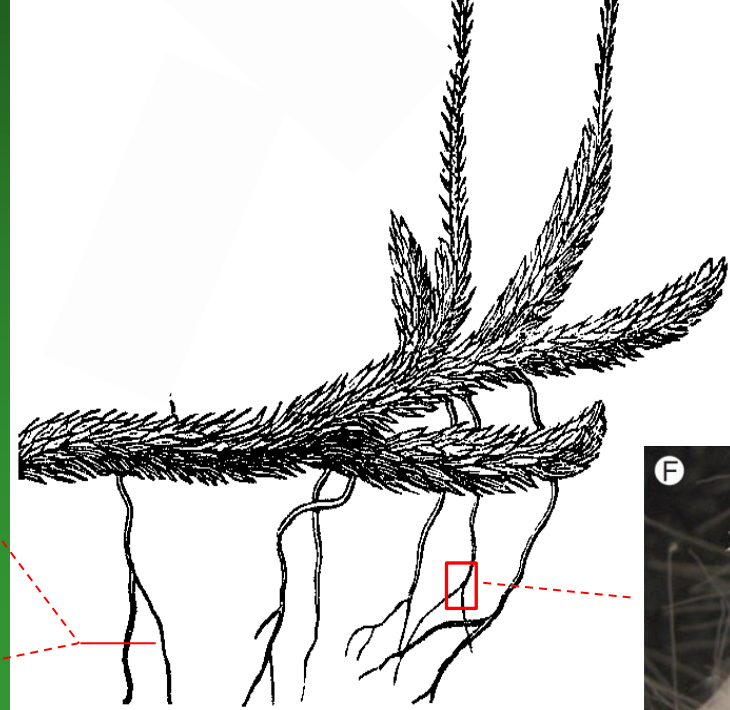
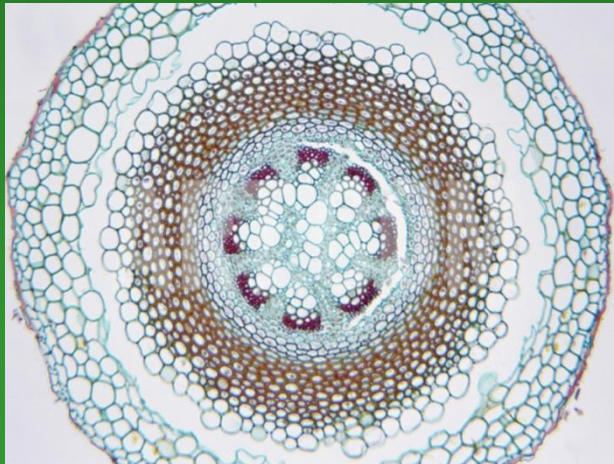
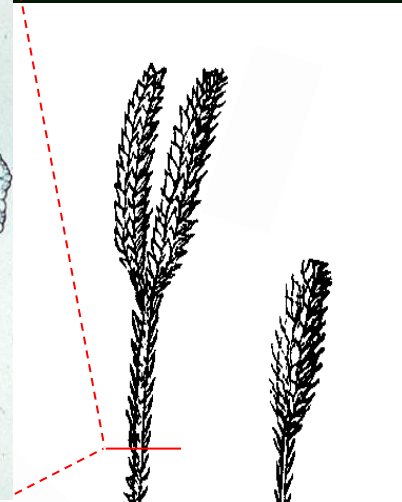
Kořeny

- vyrůstají adventivně ze stonku
- **vodivé elementy jako ve stonku**



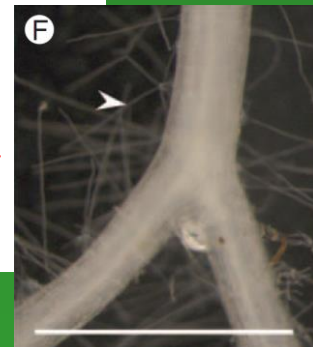
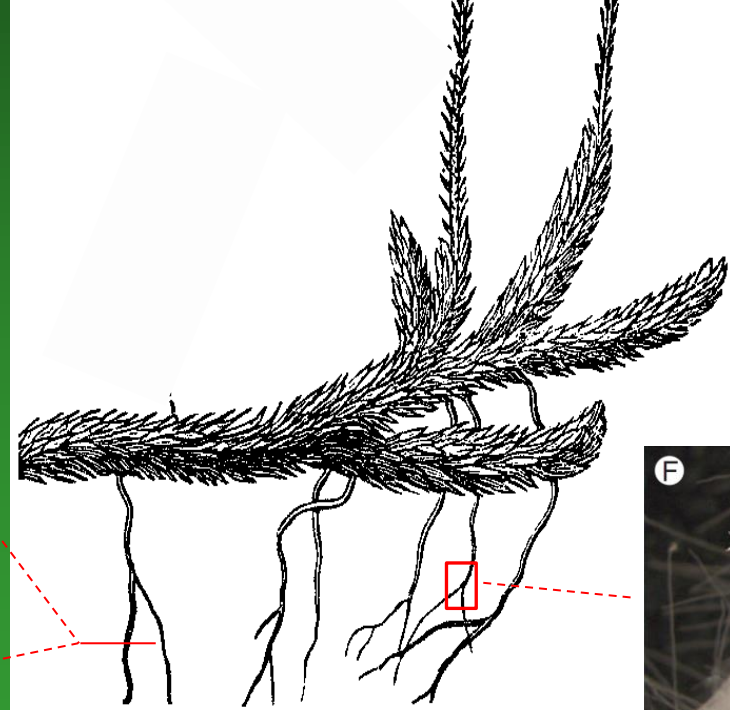
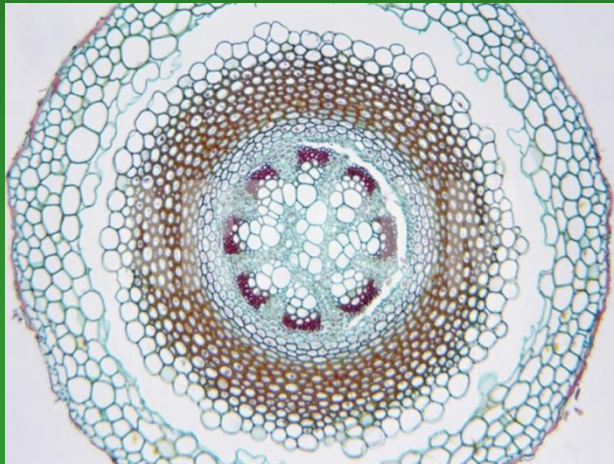
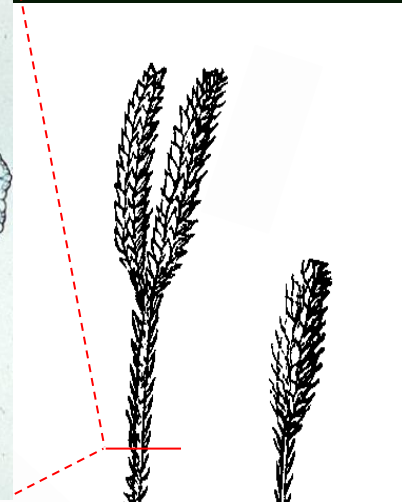
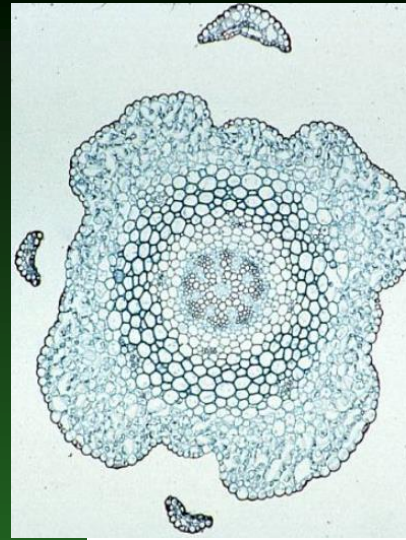
Kořeny

- vyrůstají adventivně ze stonku
- vodivé elementy jako ve stonku
- mají kořenové vlásky



Kořeny

- vyrůstají adventivně ze stonku
- vodivé elementy jako ve stonku
- mají kořenové vlásky
- **vidličnatě, někdy i nepravidelně větvené (geneze bočních kořenů odlišná od megafylní linie)**

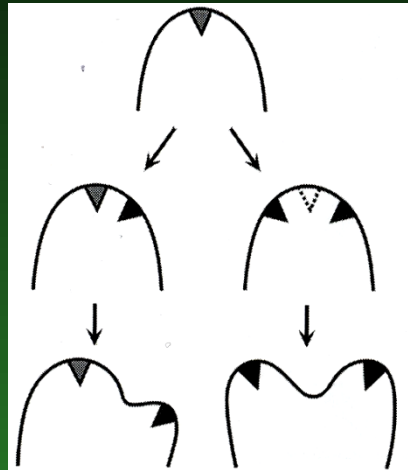


Kořeny: Nezávislá evoluce v mikrofylní a megafylní linii

Zatímco větvení stonku vždy exogenní (byť třeba jen jako spící postranní pupen)

jediná vrcholová terminála

plavuně, vranečky,
kapradiny, přesličky



boční

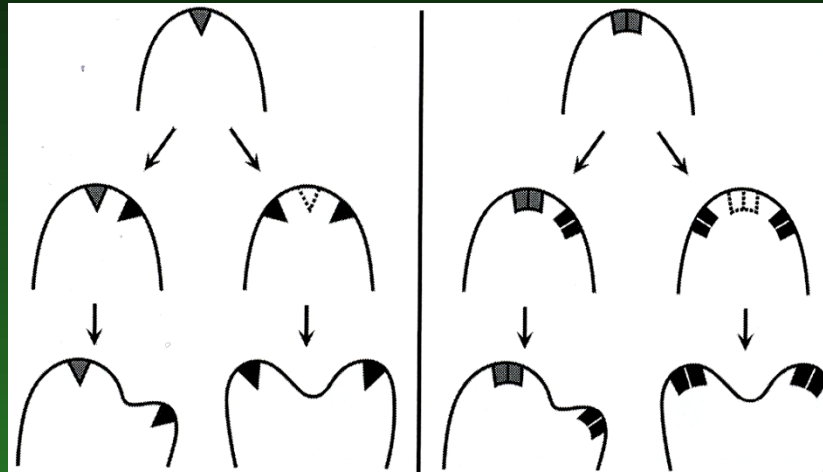
dichotomické

Kořeny: Nezávislá evoluce v mikrofylní a megafylní linii

Zatímco větvení stonku vždy exogenní (byť třeba jen jako spící postranní pupen)

jediná vrcholová terminála

plavuně, vranečky,
kapradiny, přesličky



vrcholový meristém

šídlatky,
semenné rostliny

boční

dichotomické

boční

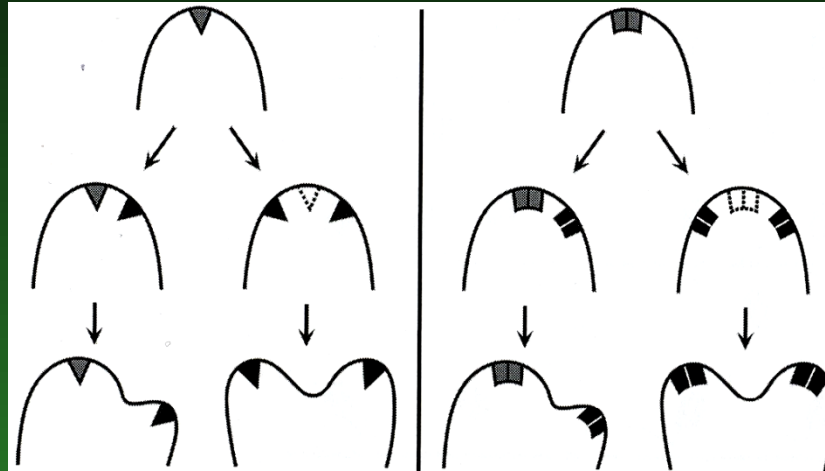
dichotomické

Kořeny: Nezávislá evoluce v mikrofylní a megafylní linii

Zatímco větvení stonku vždy exogenní (byť třeba jen jako spící postranní pupen)

jediná vrcholová terminála

plavuně, vranečky,
kapradiny, přesličky



boční

dichotomické

boční

dichotomické

vrcholový meristém

šídlatky,
semenné rostliny

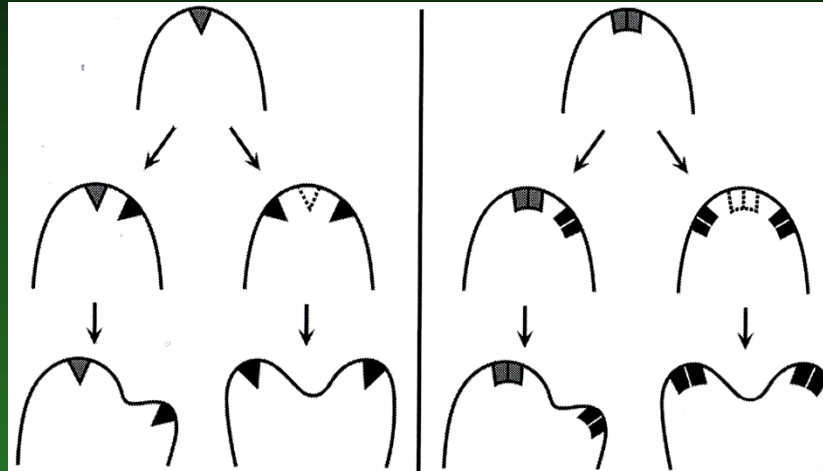
Větvení kořene ne !

Kořeny: Nezávislá evoluce v mikrofylní a megafylní linii

Zatímco větvení stonku vždy exogenní (byť třeba jen jako spící postranní pupen)

jediná vrcholová terminála

plavuně, vranečky,
kapradiny, přesličky



vrcholový meristém

šídlatky,
semenné rostliny

boční

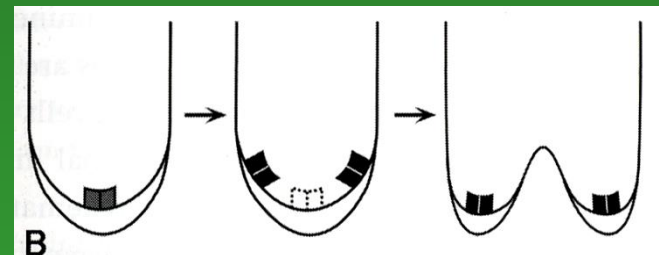
dichotomické

boční

dichotomické

Mikrofylní linie:

plavuně, vranečky, šídlatky



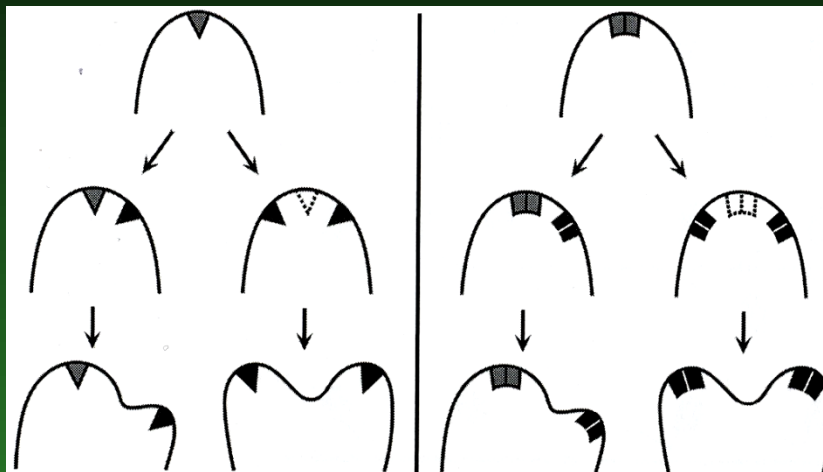
Větvení kořene exogenní

Kořeny: Nezávislá evoluce v mikrofylní a megafylní linii

Zatímco větvení stonku vždy exogenní (byť třeba jen jako spící postranní pupen)

jediná vrcholová terminála

plavuně, vranečky,
kapradiny, přesličky



boční

dichotomické

boční

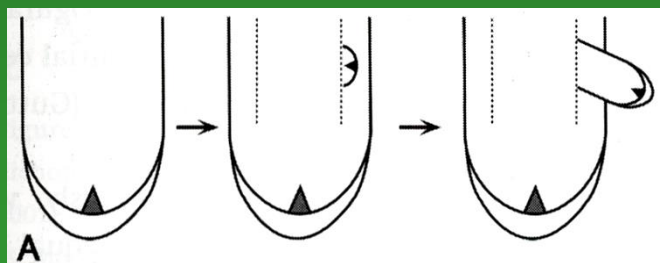
dichotomické

vrcholový meristém

šídlatky,
semenné rostliny

Megafylní linie:

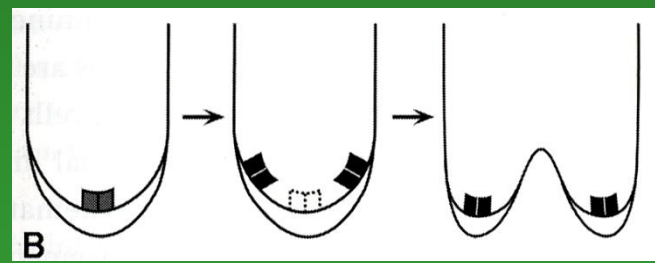
kapradiny, přesličky, semenné rostliny



Větvení kořene endogenní

Mikrofylní linie:

plavuně, vranečky, šídlatky



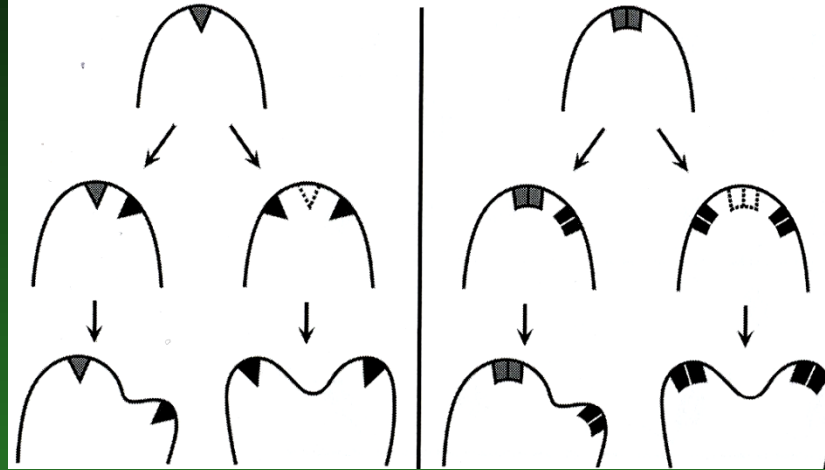
Větvení kořene exogenní

Kořeny: Nezávislá evoluce v mikrofylní a megafylní linii

Zatímco větvení stonku vždy exogenní (byť třeba jen jako spící postranní pupen)

jediná vrcholová terminála

plavuně, vranečky,
kapradiny, přesličky



boční

dichotomické

boční

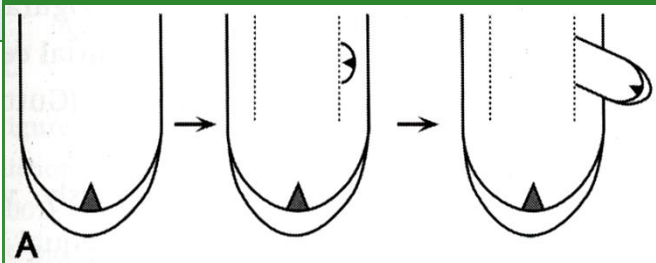
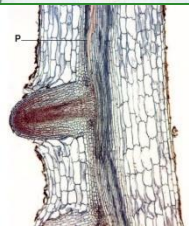
dichotomické

vrcholový meristém

šídlatky,
semenné rostliny

Megafylní linie:

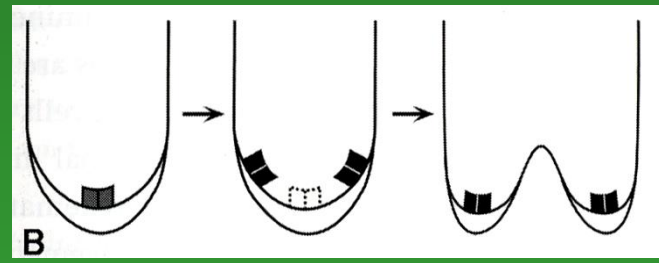
kapradiny, přesličky, semenné rostliny



Větvení kořene endogenní

Mikrofylní linie:

plavuně, vranečky, šídlatky



Větvení kořene exogenní

Boční kořen se zakládá v pericyklu (= jednotkové vrstvě buněk mezi endodermis a floemem, která si udržela dělivou schopnost)

Kořeny: Nezávislá evoluce v mikrofylní a megafylní linii

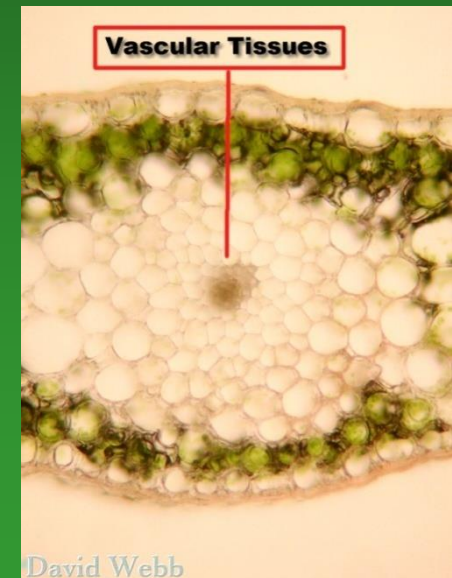
– Hagemannova teorie

(1) v megafylní linii – vznikl jako hlízkovitý zásobní orgán v hloubce stonku, který posléze prorazil na povrch

(2) v mikrofylní linii (u plavuní) – vznikl přeměnou stonku

Listy (mikrofyly = listy plavuní)

- drobné, čárkovité, jednožilné,
- ve spirále nebo ve 4 řadách
- funkčně je lze dělit na:
 - (1) sporofyly (chrání =podpírají výtrusnice),
 - (2) trofofyly (asimilují)
- sporofyly často tvoří šištici (strobillus)



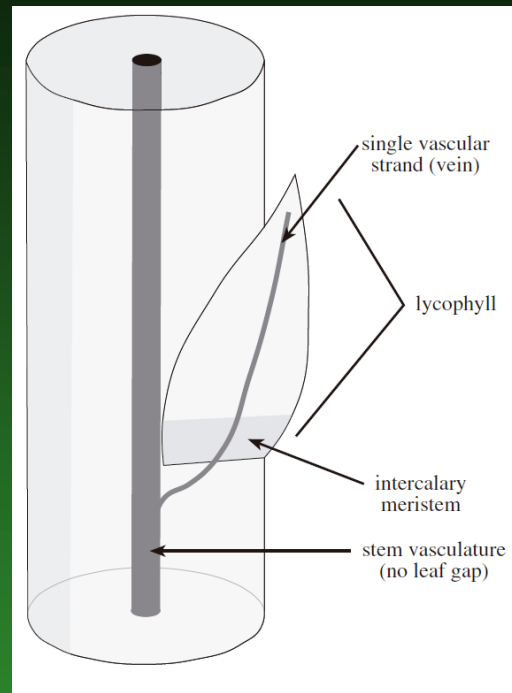
Listy: nezávislá evoluce v mikrofylní a megafylní linii

Mikrofyly

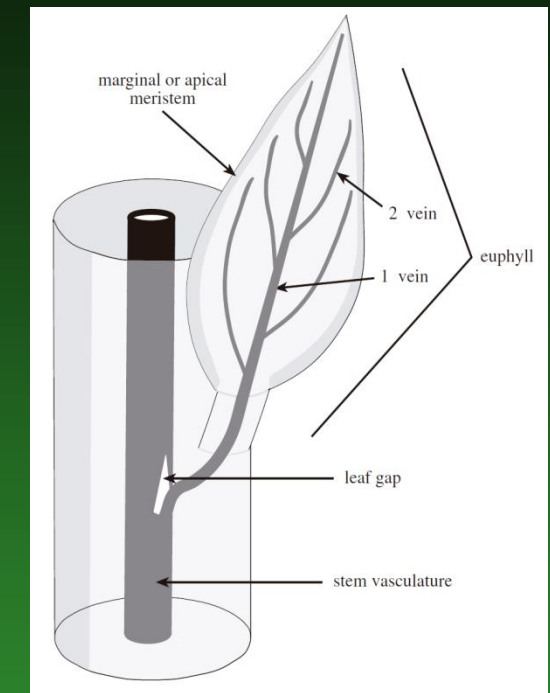
- na bázi s interkalárním meristémem,
- listová žilka nevytváří hiát ve stonkovém cévním svazku

Rozdíly: mikrofyl vers. megafyl

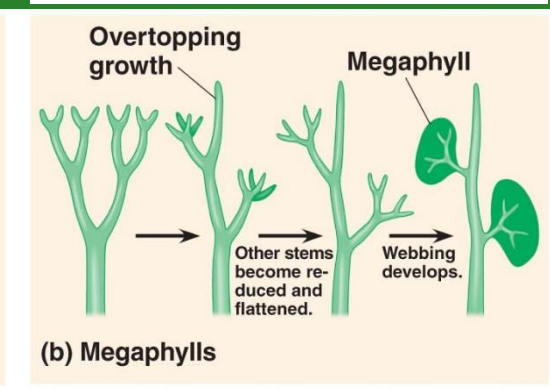
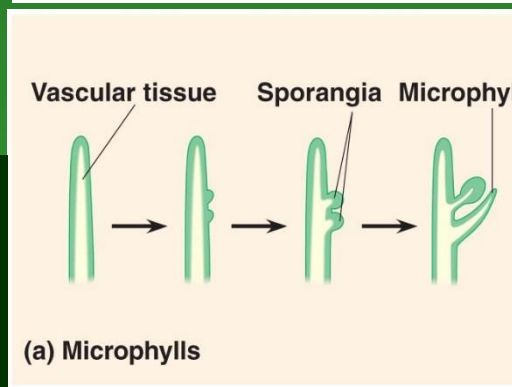
plavuně



kapradiny a semenné rostliny



Auxiny produkované listovými primordii řídí dozrávání xylemu a floemu ve stonku



Copyright © 2008 Pearson Education, Inc., publishing as Pearson Benjamin Cummings.

Výtrusnice (sporangia)

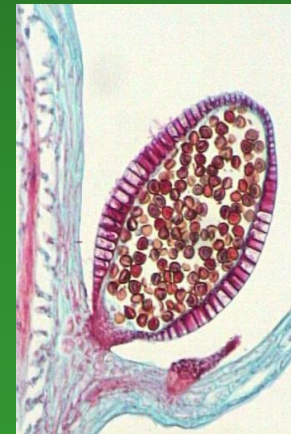
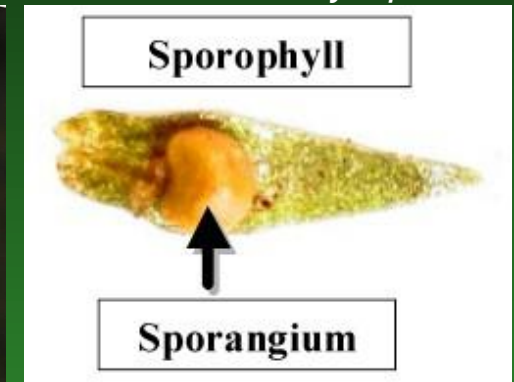
- vícevrstevná stěna = eusporangiátní sporangia
- v paždí nebo na bázi adaxiální (svrchní) strany sporofylů



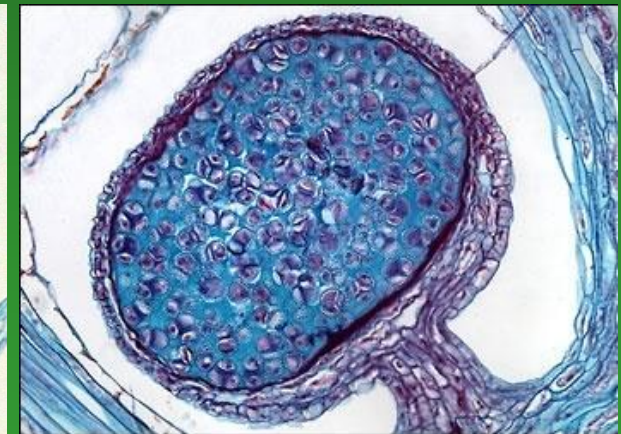
Isoetes



Lycopodium



Selaginella

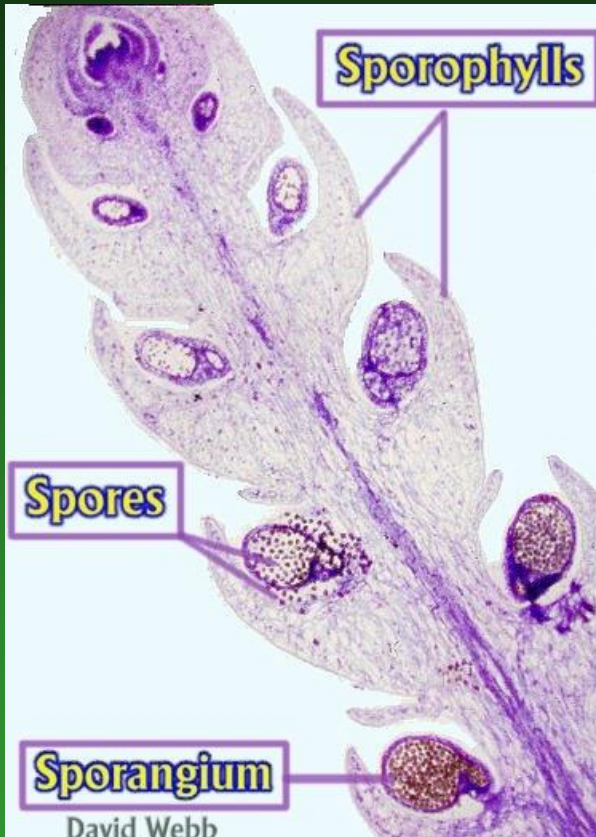


Lycopodium

Podle diferenciace spor mohou být plavuně

izosporické
vlastní plavuně

heterosporické
vranečky a šídlatky



Heterosporie = předstupeň evoluce semennosti

Klasifikace plavuní

oddělení *Lycopodiophyta* má 3 třídy:

Lycopodiopsida – plavuně (angl. clubmosses)
– recentně 380 druhů

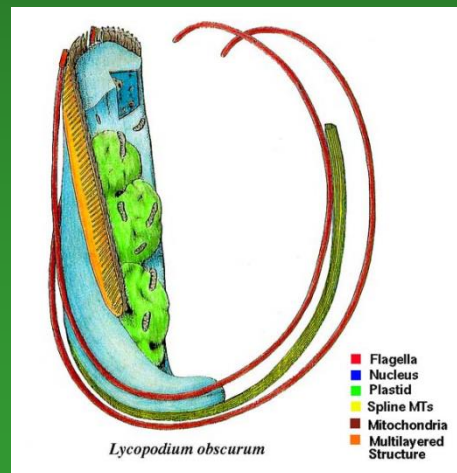
Selaginellopsida – vranečky (angl. spikemosses)
– recentně 750 druhů

Isoëtopsida – šídlatky (angl. quillworts)
– recentně 130 druhů



1. Třída *Lycopodiopsida*

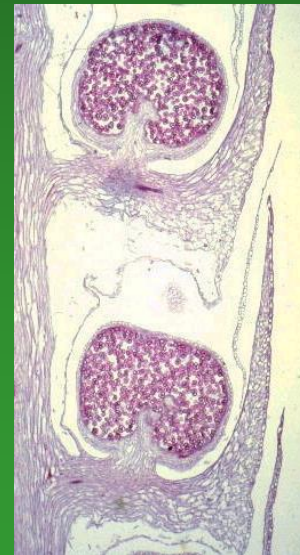
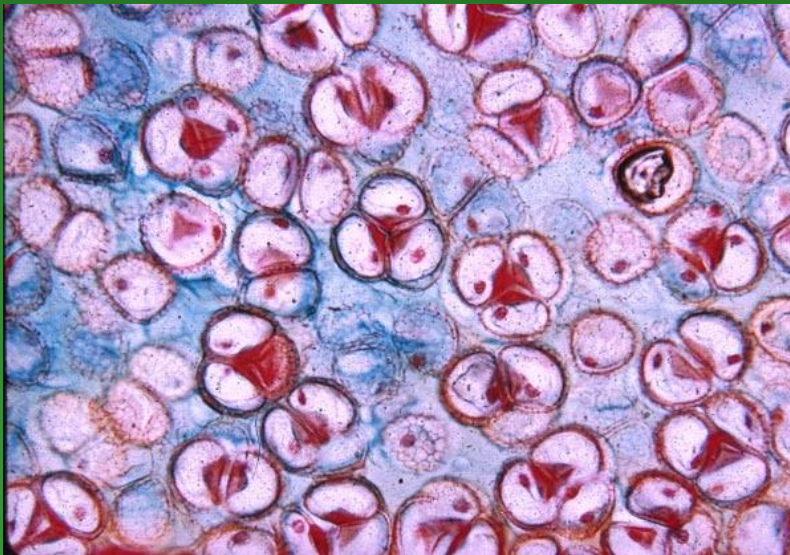
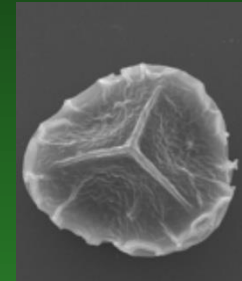
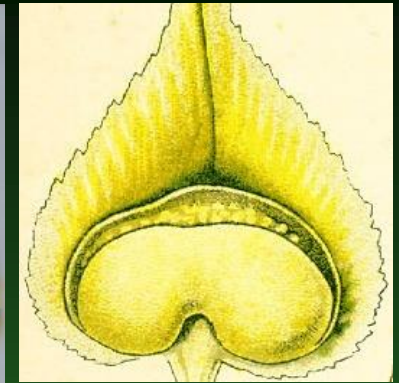
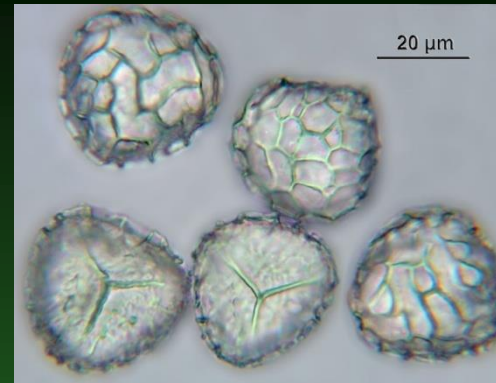
- byliny
- listy bez liguly (jazýčku), neopadávají
- spermatozoidy biciliární (polyciliární jen u *Phylloglossum*)
- poprvé spodní devon (410 mya), dnes 380 druhů



1. Třída *Lycopodiopsida*

Sporangia

- izosporická
- ledvinitá,
- pukají příčnou dehiscencí, rozdělující sporangium na dvě valvy
- spóry triletní



Třída *Lycopodiopsida*

má 3 řády:

Drepanophycales



Lycopodiales



Phylloglossales



Řád *Drepanophycales*

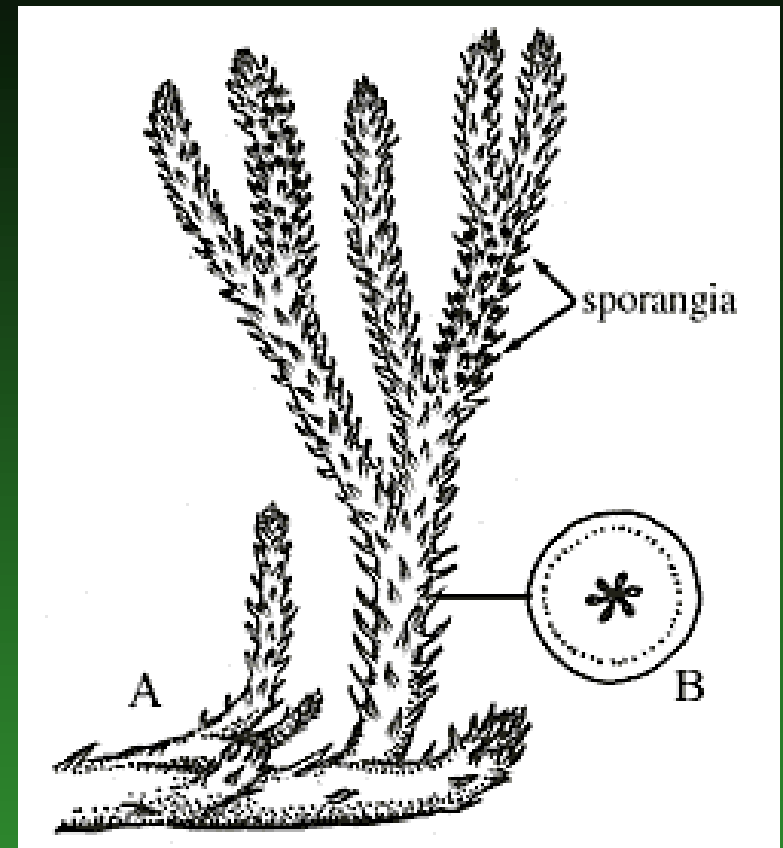
devonské nejstarší plavuně -
blízké ryniofytům

stonky silné

vodivé elementy - aktinostélé

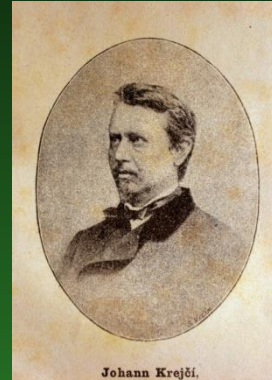
listy ve spirále,

nemají strobily,

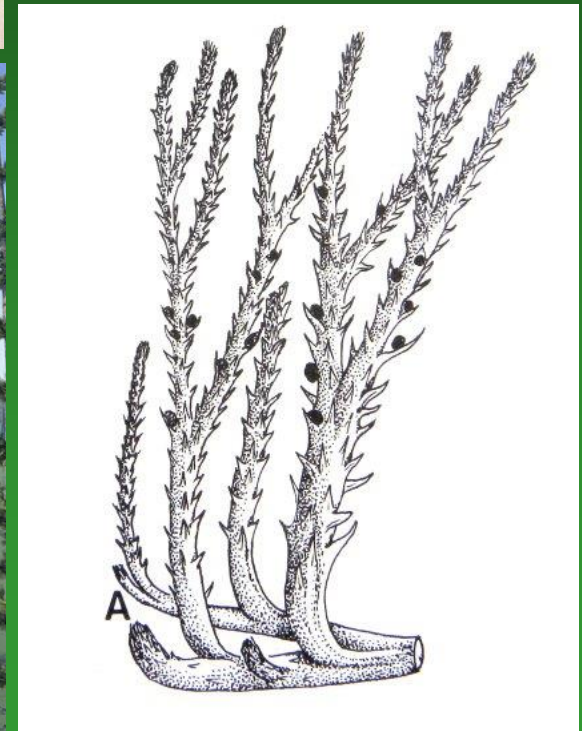
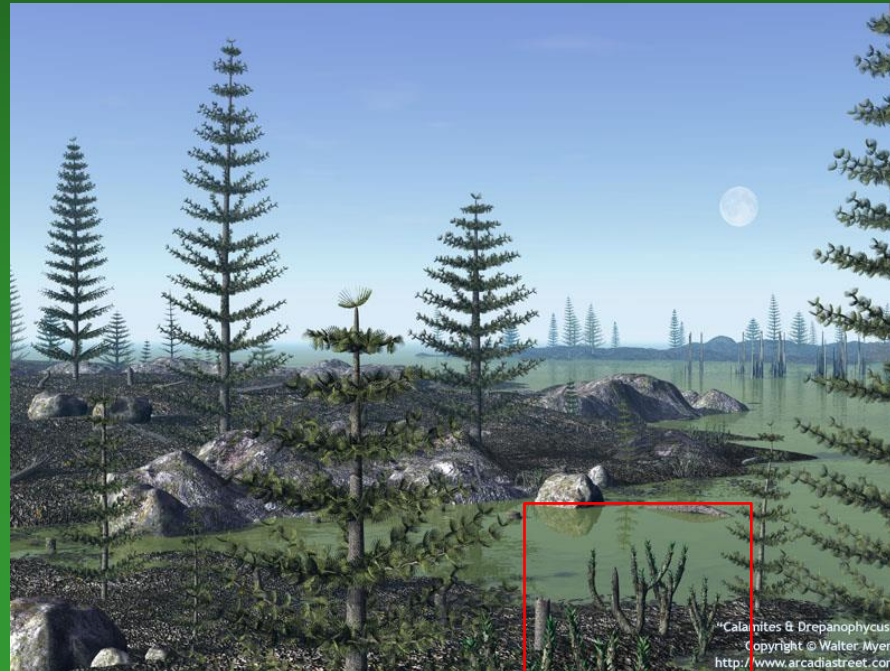


Drepanophycus spinaeformis

- spodní devon (před 400-415 mil. let)
- stonek až 4 cm silný, 50 cm vys.
- listy - krátké, tuhé, srpovitě zahnuté.
- sporangia - ledvinitá na kratičkých stopečkách na svrchní straně listů

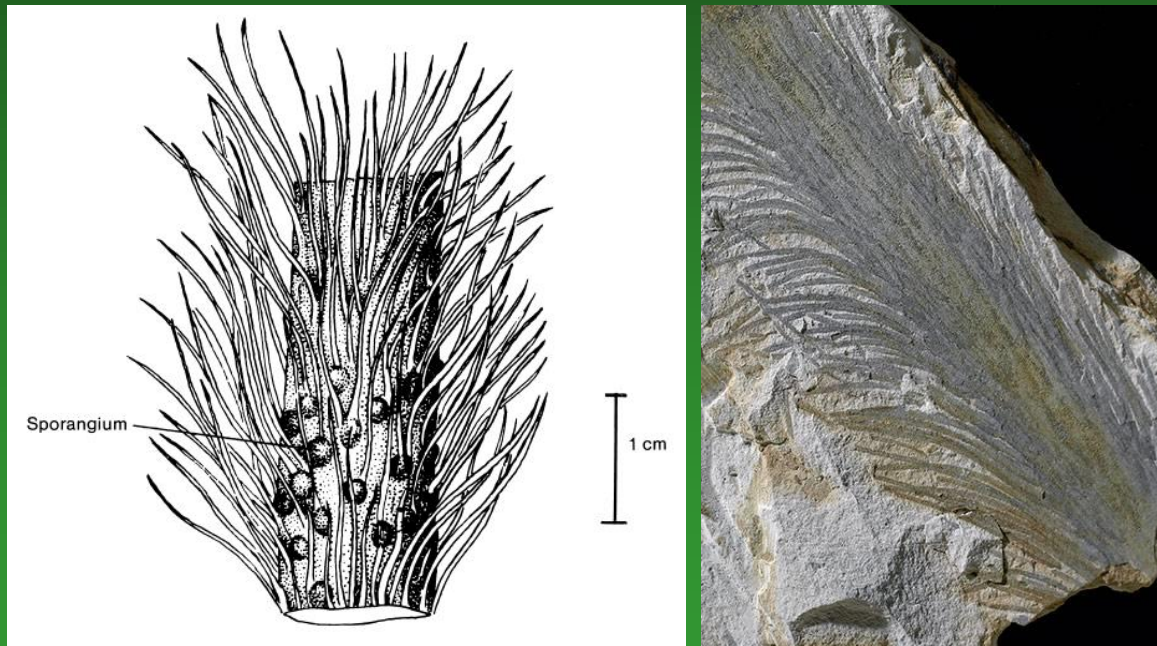


objeven českým paleobotanikem
Janem Krejčím 1881 na našem území



Baragwanathia longifolia

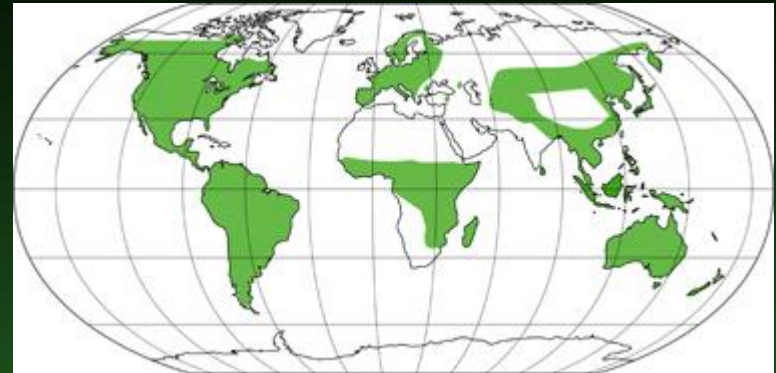
- stonky až 6,5 cm silné
- spodní devon
- listy dlouhé, tenké (až 4 cm dl., 0,5 mm šir.)
- sporangia - v paždí trofosporofylů



Řád *Lycopodiales* (plavuňotvaré)

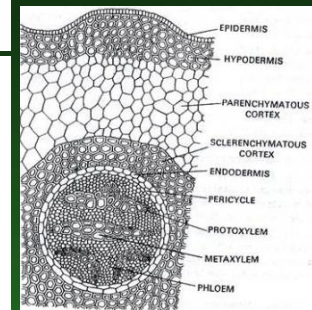
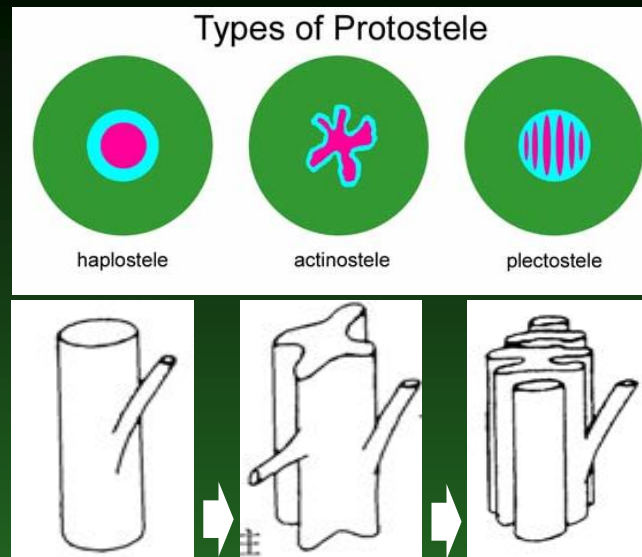
Zahrnuje recentní (≈ 380 převážně tropické) i fosilní zástupce

u nás rody *Lycopodium* a *Huperzia*



Vodivé elementy stonku nebo kořene

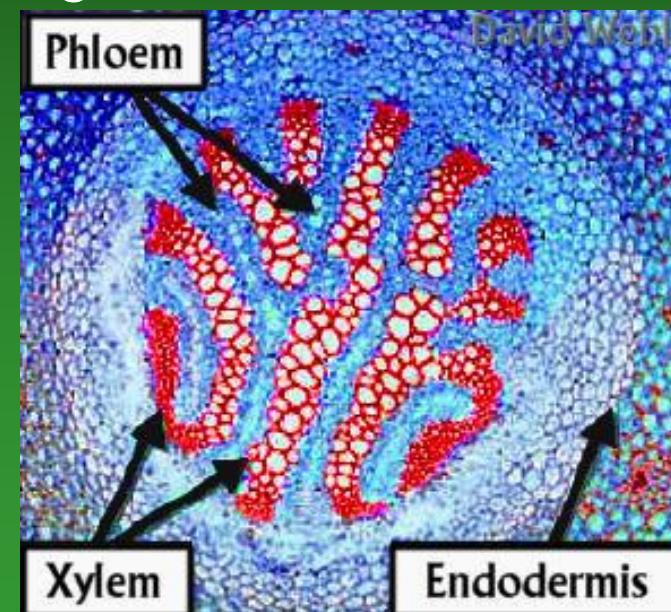
- protostélé (haplostélé)
- aktinostélé
- plektostélé



ontogeneze



aktinostélé

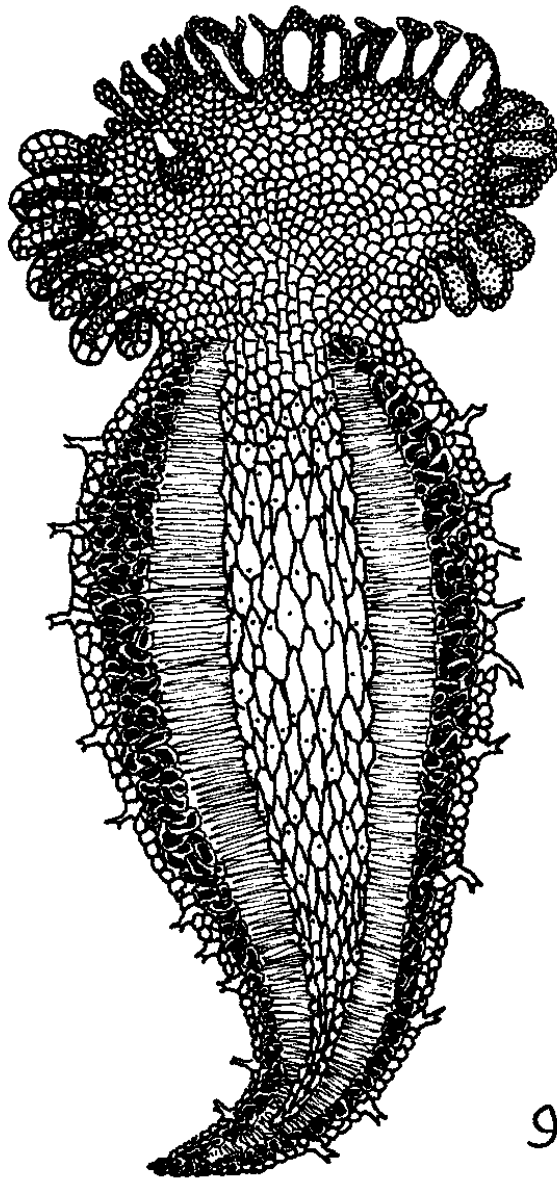


plektostélé

Gametofyt

- drobný,
- často řepovitý tvar (nebo diskovitý, válcovitý, ...)
- často dlouhověký (až 20 let)
- nezelený s mykorrhizou, vzácně i fotosyntetizující

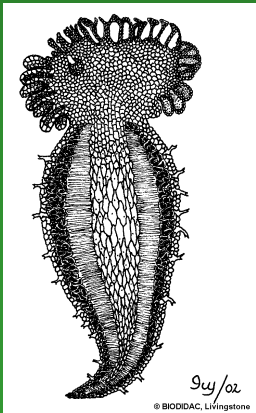
Pohlavní orgány (antheridia a archegonia) – v horní části prothalia, stavba je podobná jako ryniofytů a mechorostů



© BIODIDAC, Livingstone



Gametofyt – ontogeneze mladého sporofytu



Huperzia

- převážně tropické epifyty, často převislé, také trsnaté terestrické typy
- stonek vidličnatě větvený
- kořeny v nodech ve spodní části stonků

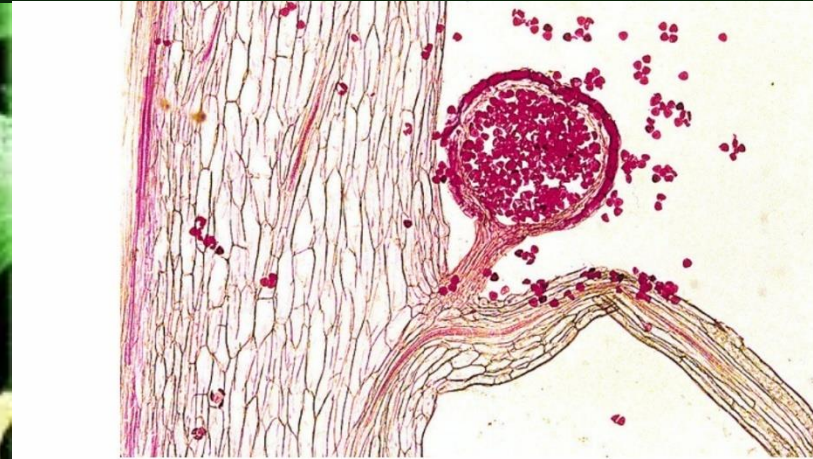


Huperzia squarrosa



Huperzia selago

Huperzia



Huperzia - section of sporangium

- u našeho *Huperzia selago* trofosporofyly netvoří strobily
- tvarově se neliší od trofofylů
- sporangia krátce stopečkatá

Huperzia

- U nás jen vranec jedlový (*Huperzia selago*), suť a skály v horách nad horní hranicí lesa, v nižších polohách vzácně na skalách.
- Zasahuje daleko na sever v Grinnellově zemi roste až k 80° s. š. je i na Špicberkách



Huperzia

vegetativní množení - pupeny v paždí listů

Obchází tak haploidní fázi, která může trvat až 12 let!



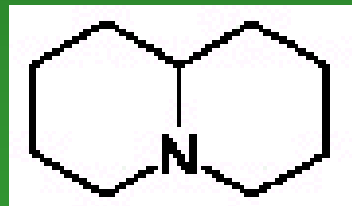
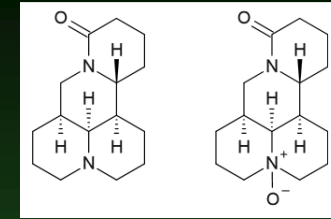
modifikovaná větev produkující
rozmnožovací pupen



rozmnožovací pupen

Huperzia

- obsahuje chinolizidinové alkaloidy – (např. selagin)
- v kombinaci s alkoholem → úporné zvracení
- v Rusku při léčbě alkoholismu (vyvolání reflexního odporu k alkoholu)



chinolizidin



Lycopodium

poléhavý a vystoupavý habitus, vzácněji přímé - u *Lycopodium cernuum* až 150 cm vysoký stonek.

- silnější větve rostou stále horizontálně v jednom směru

- slabší větve odbočují ve směru vertikálním a dále se vidličnatě větví



Lycopodium cernuum –
Havajské ostrovy

Lycopodium



Sporofyly se tvarem liší od trofofylů sporofyly jsou uspořádané do **strobilů** sporangia na adaxiální straně sporofylů přisedlá



Foto: Lars Hedenäs

Lycopodium

převážně v tropech

rozšíření rodu má kosmopolitní charakter.

U nás 9 dosti vzácných druhů.

Nejhojnější a nejznámější je:

Lycopodium clavatum – pensum plavuň vidlačka

– na vřesovištích a na světlínách v
jehličnatých lesích



*Lycopodium
annotinum* –
plavuň pučivá



*Lycopodium
innundatum*

– plavuň zaplavovaná – spóry rychleji klíčí v
zelený nadzemní gametofyt



Lycopodium complanatum –
plavuň zploštělá

Lycopodium

Spory *Lycopodium clavatum*

- vysoký obsah tuku
- vysoce hořlavé - užívaly se divadelním efektem (bleskový prášek).
- hygroskopické - užívaly se jako zásyp pro děti
- v daktyloskopii
- v metalurgii - k vyprašování odlitkových forem



Lycopodium

Byly využívány také k explozivnímu vymetání komínů.
Byl dokonce vyvinut spalovací motor (jeden z prvních)
kde tyto spory sloužily jako palivo

http://wn.com/lycopodium?orderby=relevance&upload_time=all_time



Řád *Phylloglossales*

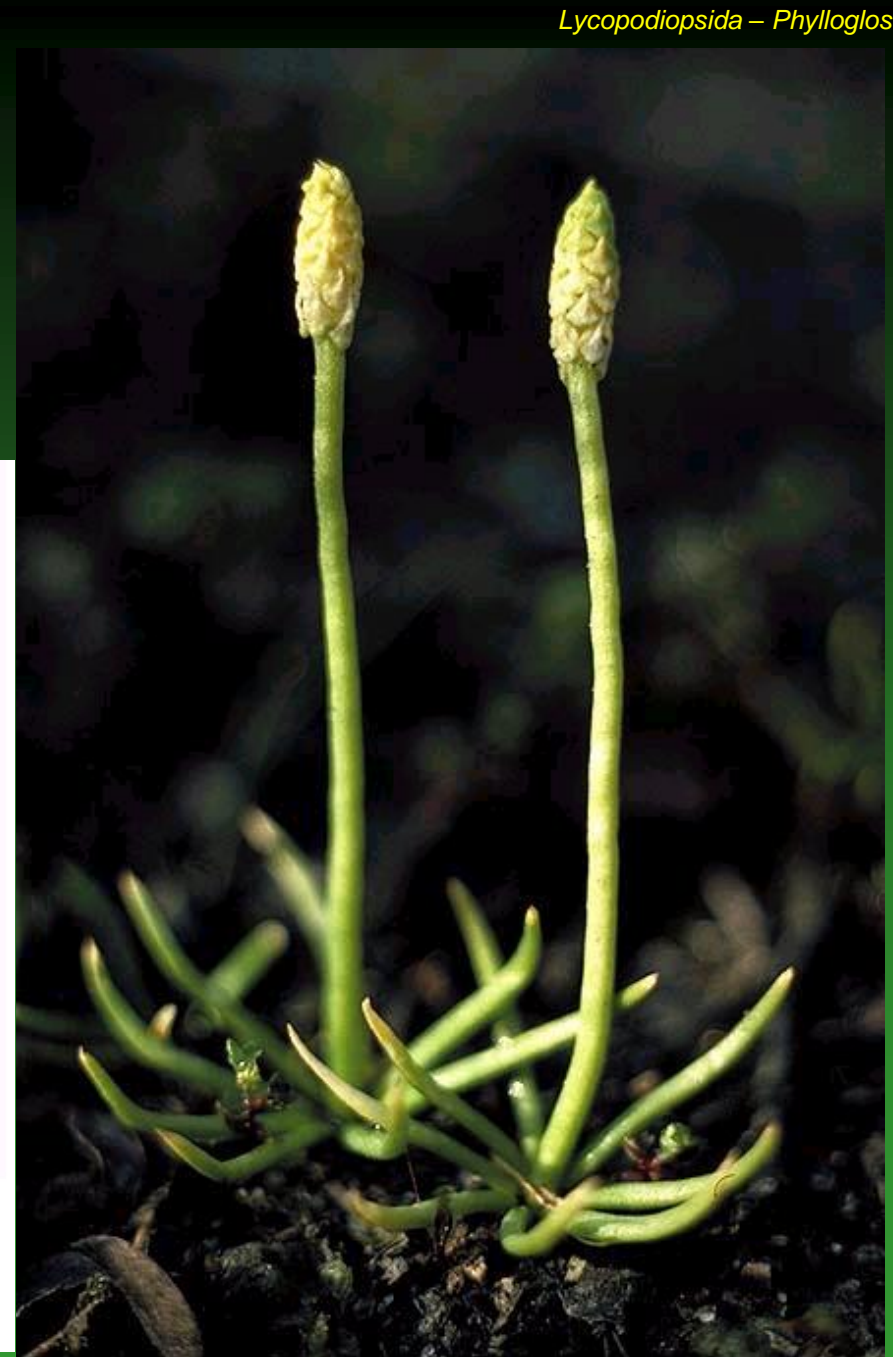
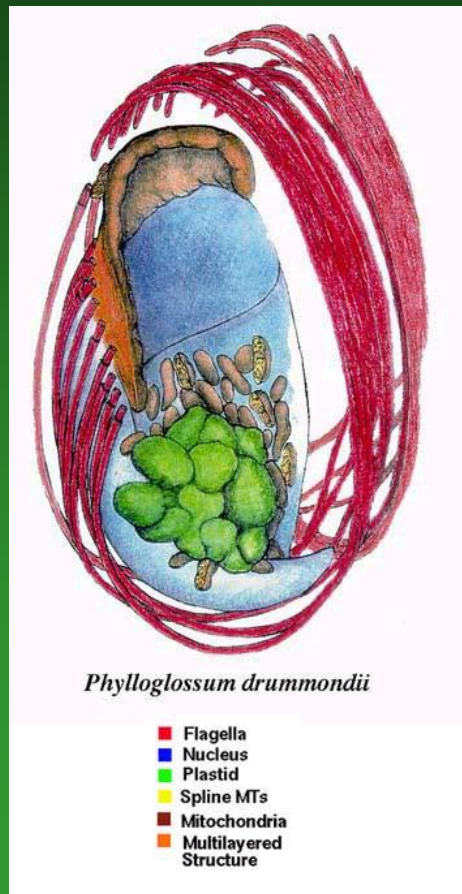
jediná čeleď, jediný druh *Phylloglossum drummondii*

Austrálie, Tasmánie, Nový Zéland

přízemní růžice
šídlovitých listů

stvol s krátkým
klasovitým
strobilem

polyciliátní
spermatozoidy!



Phylloglossum drummondii

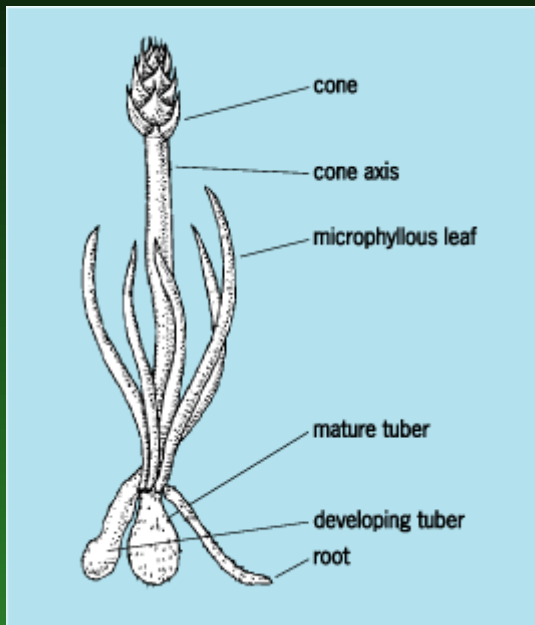
Jen 3–5 cm vysoký

Vznikl neotenizací?

Doložen i fosilně



Phylloglossum drummondii



Hlízky = adaptace na sucho – periodicky zaplavovaná stanoviště – období sucha přežívají jen podzemní hlízký



Třída *Selaginellopsida* (vranečky)

- drobné byliny
- vzhledem připomínají statnější mech
- listy spirálně nebo ve 4 řadách, neopadávají
- boční větve někdy uspořádané do plochy jako čepel listu kapradin
- strobily na koncích větví
- recentně ~ 750 druhů v tropech až mírném pásmu
- fosilně poprvé svrchní karbon



Kořenonoši (rhizofory)

- = nahé větévky zakončené kořeny (jen u některých druhů)
- vyrůstají pozitivně geotropicky z úhlu větví

rhizofor

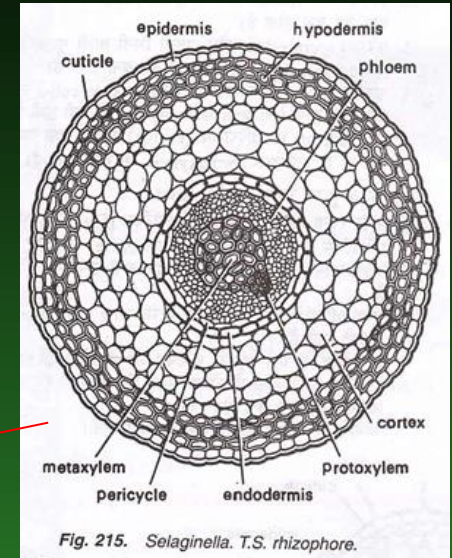


kořen



Kořeny

- vidličnatě větvené
- s jednoduchým protostélickým svazkem (někdy až aktinostélickým – tetrarchním)

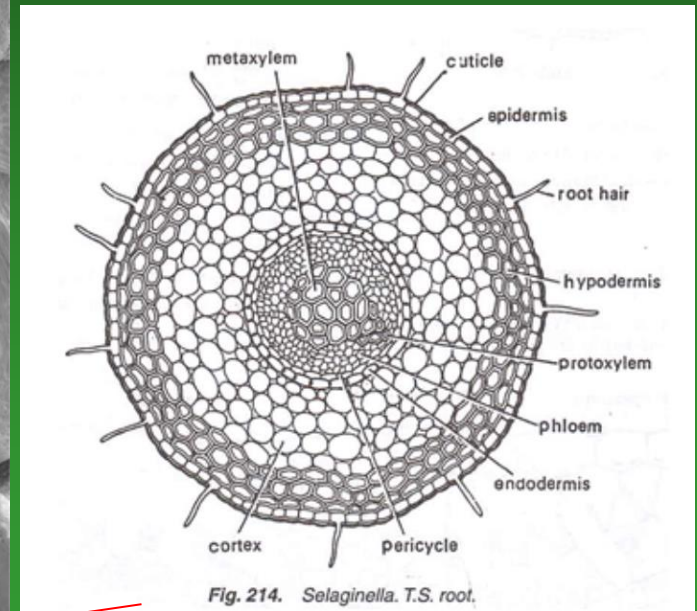


rhizofor



stejnocenné dichotomické větvení kořene

kořen



Stonky

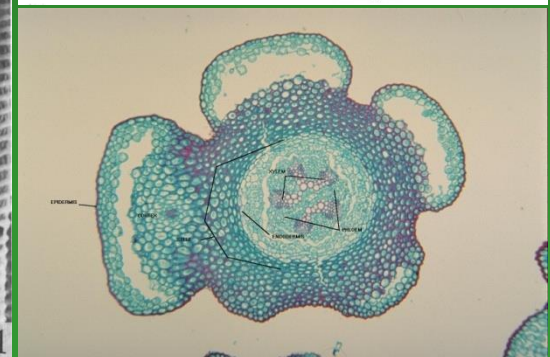
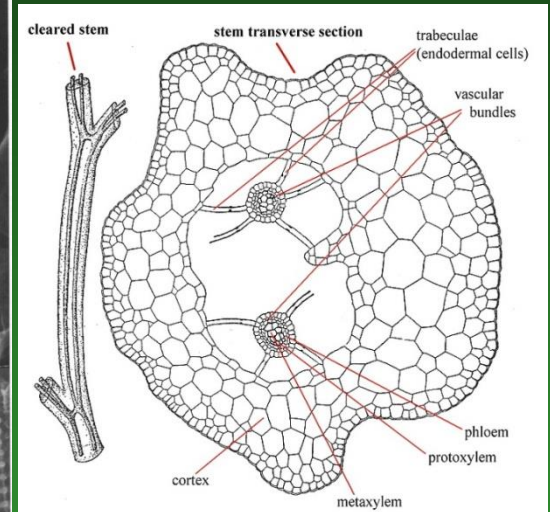
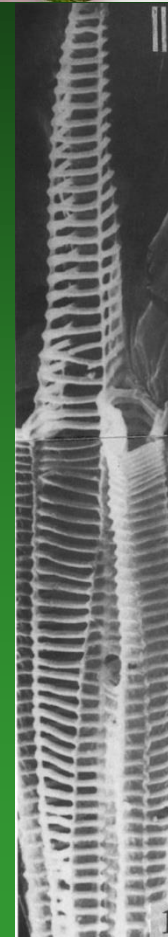
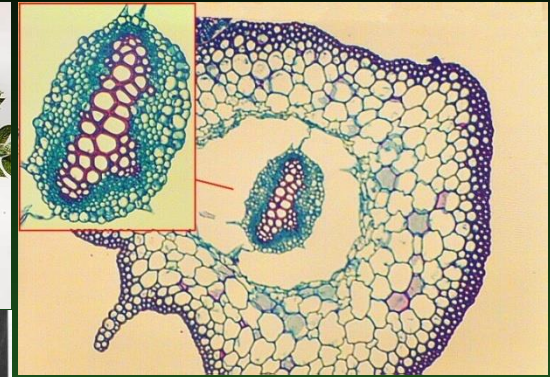
- vidličnatě větvené
- často s centrální dutinou s podélnými přepážkami

Takové dutiny jsou typické pro vodní rostliny – vranečky jsou ale terestrické, proto není význam jasný.
? mohou souviset s metabolismem CO₂

Vodivé elementy stonku

- jeden protostélický svazek (druhy s radiálně uspořádanými listy)
- někdy dva paralelní protostélické svazky (druhy s bisymetricky uspořádanými listy)
- nebo plektostélé

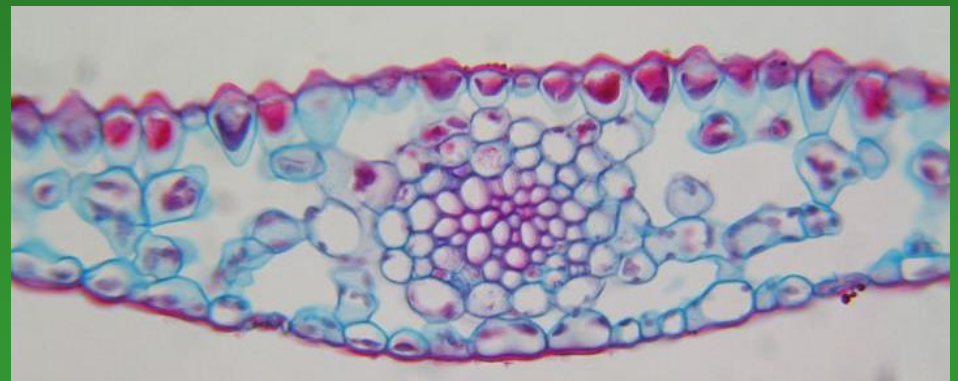
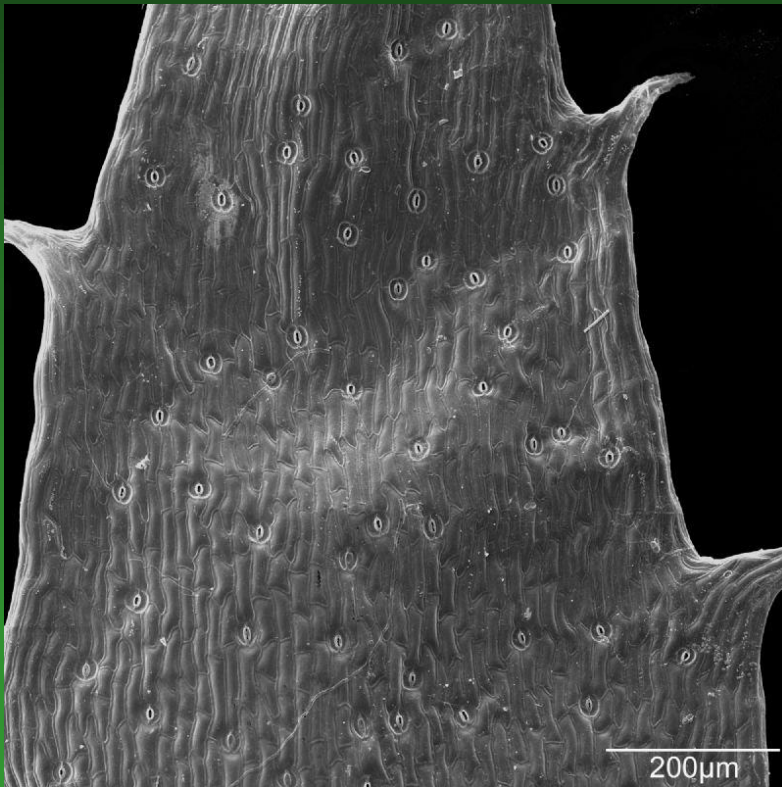
Některé druhy v xylemu „tracheje“ (*S. arbuscula*, *S. lepidophylla*) – tyto „tracheje“ navazují sice jedna na druhou, ale rozdíly mezi boční a terminální perforací nejsou výrazné



List – průsvitností se sice podobá lístkům mechů, ale má:



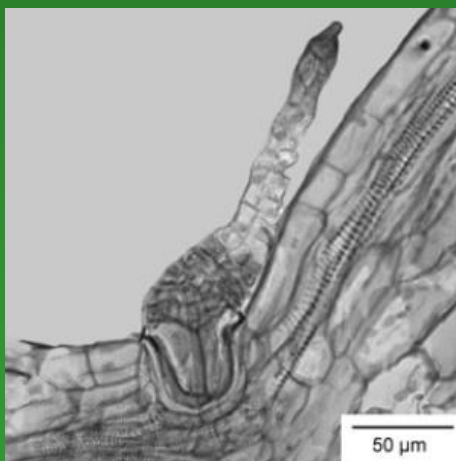
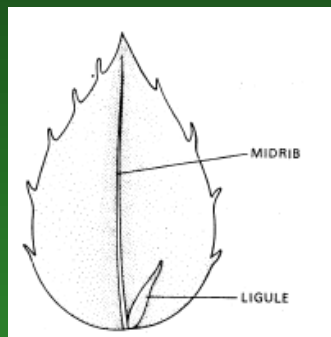
List – průsvitností se sice podobá lístkům mechů, ale má:
diferencovanou anatomii,
epidermis s průduchy
cévní svazek



Jazyček (ligula)

= bezžilný šupinovitý výrůstek v paždí listu

– zřejmě absorpční funkce – ? příjem dešťové vody
(je blízko cévního svazku)

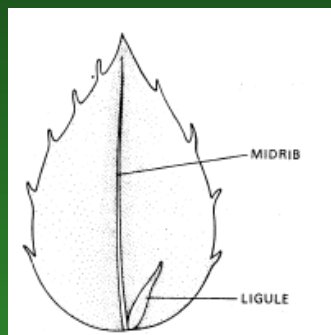


Jazyček (ligula)

= bezžilný šupinovitý výrůstek v paždí listu

– zřejmě absorpční funkce – ? příjem dešťové vody (je blízko cévního svazku)

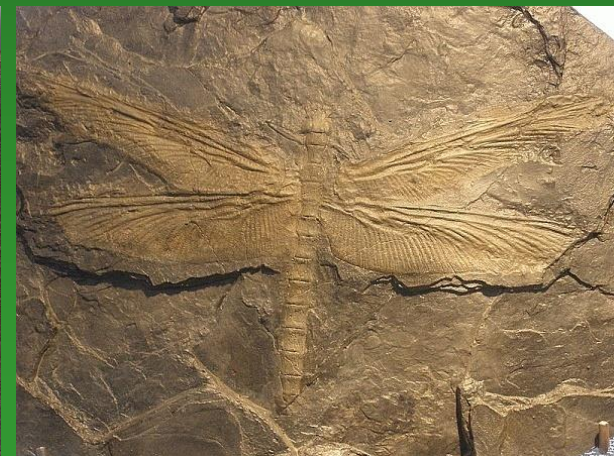
– u fosilních možná i žlaznatá funkce – lákání karbonského hmyzu – roznášení spór



karbonský šváb

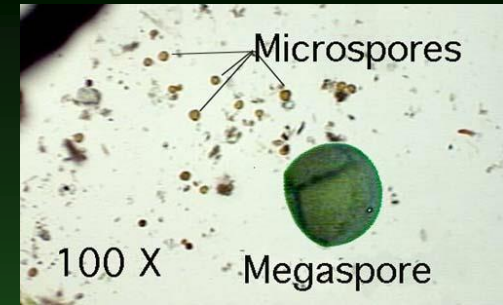


karbonská vážka



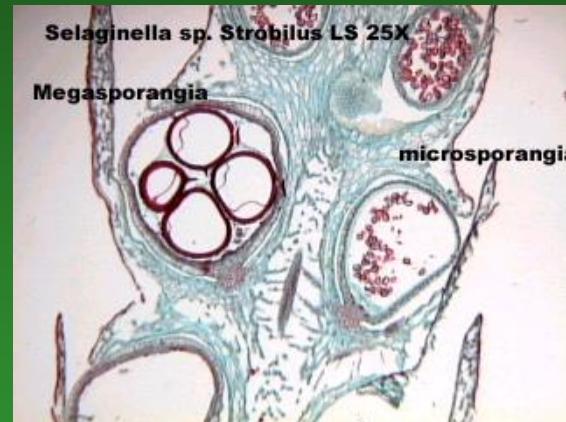
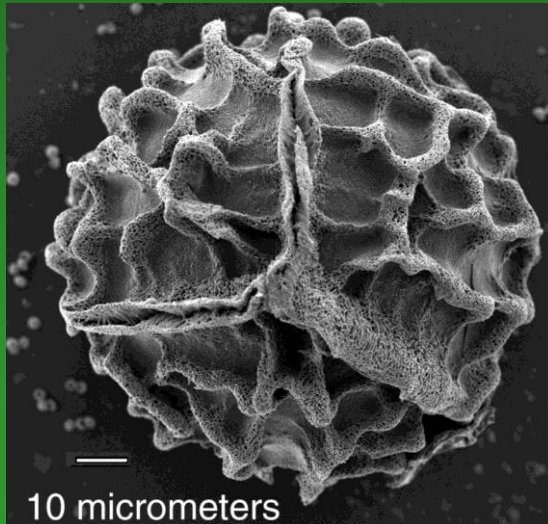
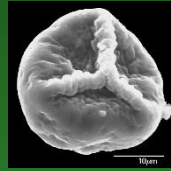
Sporangia / strobily / spóry

- sporangia kulovitá až ledvinitá, heterosporická,
- strobily často oboupohlavné,
- mikrosporangia v horní části stobilu,
- megasporangia v dolní části stobilu, se 4 megaspórami
- mikro- i megaspóry triletní



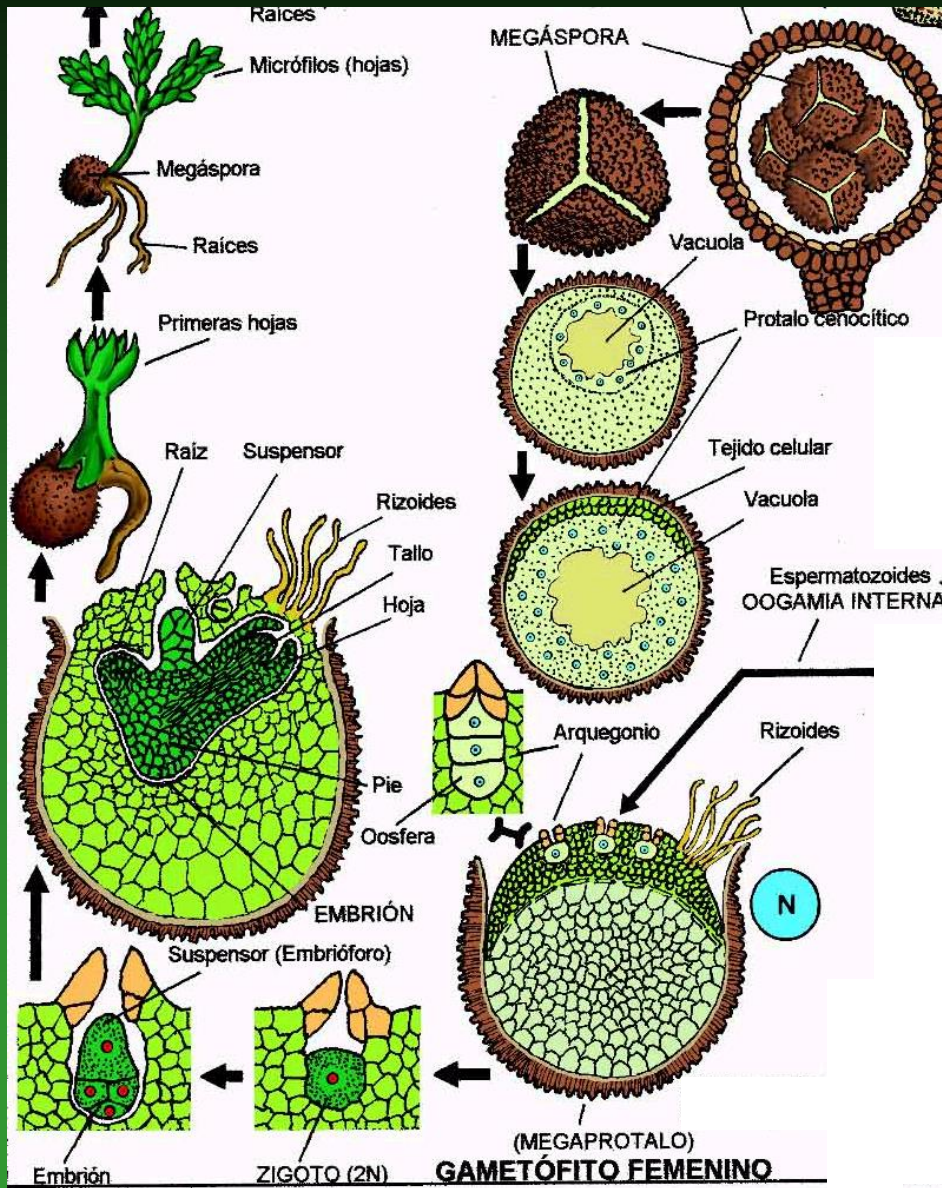
mikrospóry 20–60 μm

megaspóry 200–600 μm



- vývoj mikro- i megaprothalia začíná ve spóře ještě na mateřské rostlině
- šíří se vícebuněčná prothalia ve spórových obalech

Samičí gametofyt (= Megaprothalamium)



endosporický (roste v obalu původní spóry) uvnitř megasporangia,

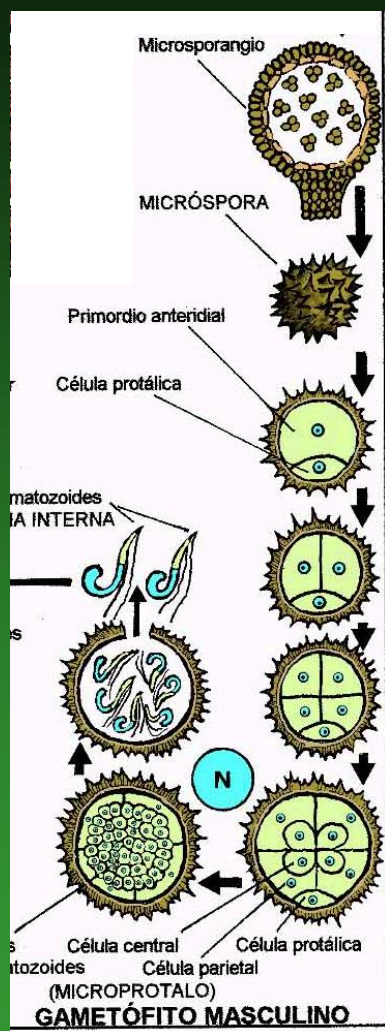
vyživuje se ze zásobních látek, uložených v megaspoře

po vytvoření archegonií obal spóry praskne působením vlhkosti

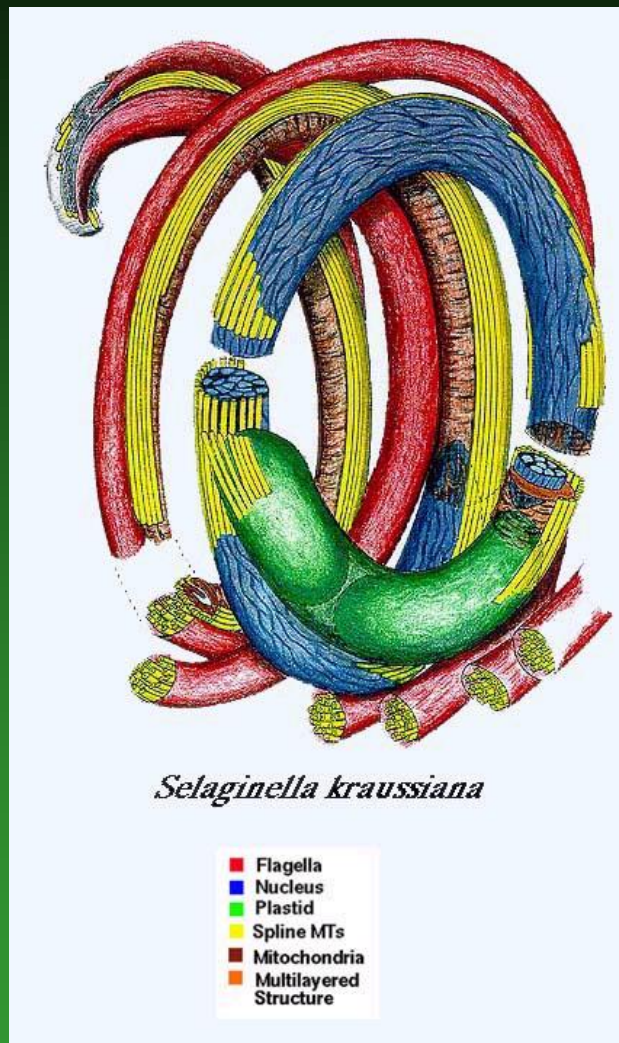
megaprothalamium pak vyčnívá z megaspoře - obnažuje archegonia a svazky rhizoidů, které poutají vodu nutnou k pohybu spermatozoidů

Oplození zpravidla mimo mateřskou rostlinu, u některých druhů naopak ještě na mateřské rostlině.

Samčí gametofyt = Mikroprotalium

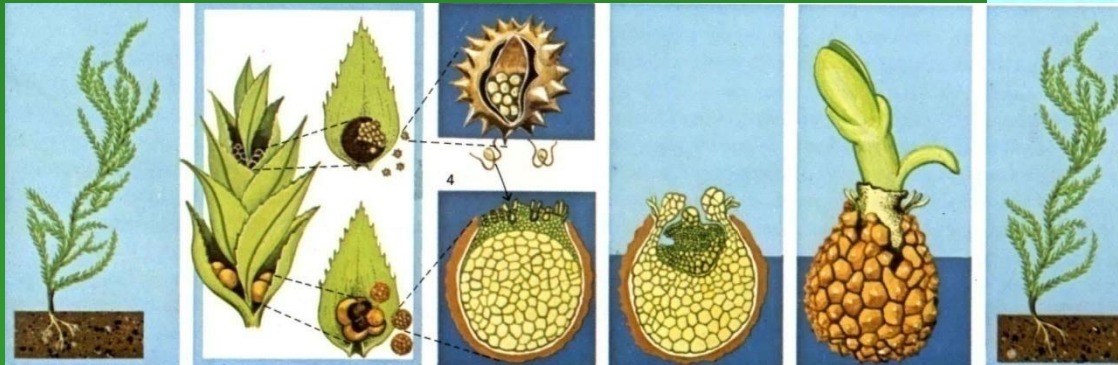


- výživou závislé na zásobních látkách v mikrospóře
- „roste“ dělením uvnitř obalu mikrospóry
- jediné antheridium s mnoha spermatozoidy
- spermatozoidy – biciliární, oplodňují oosféru často ještě na mateřské rostlině



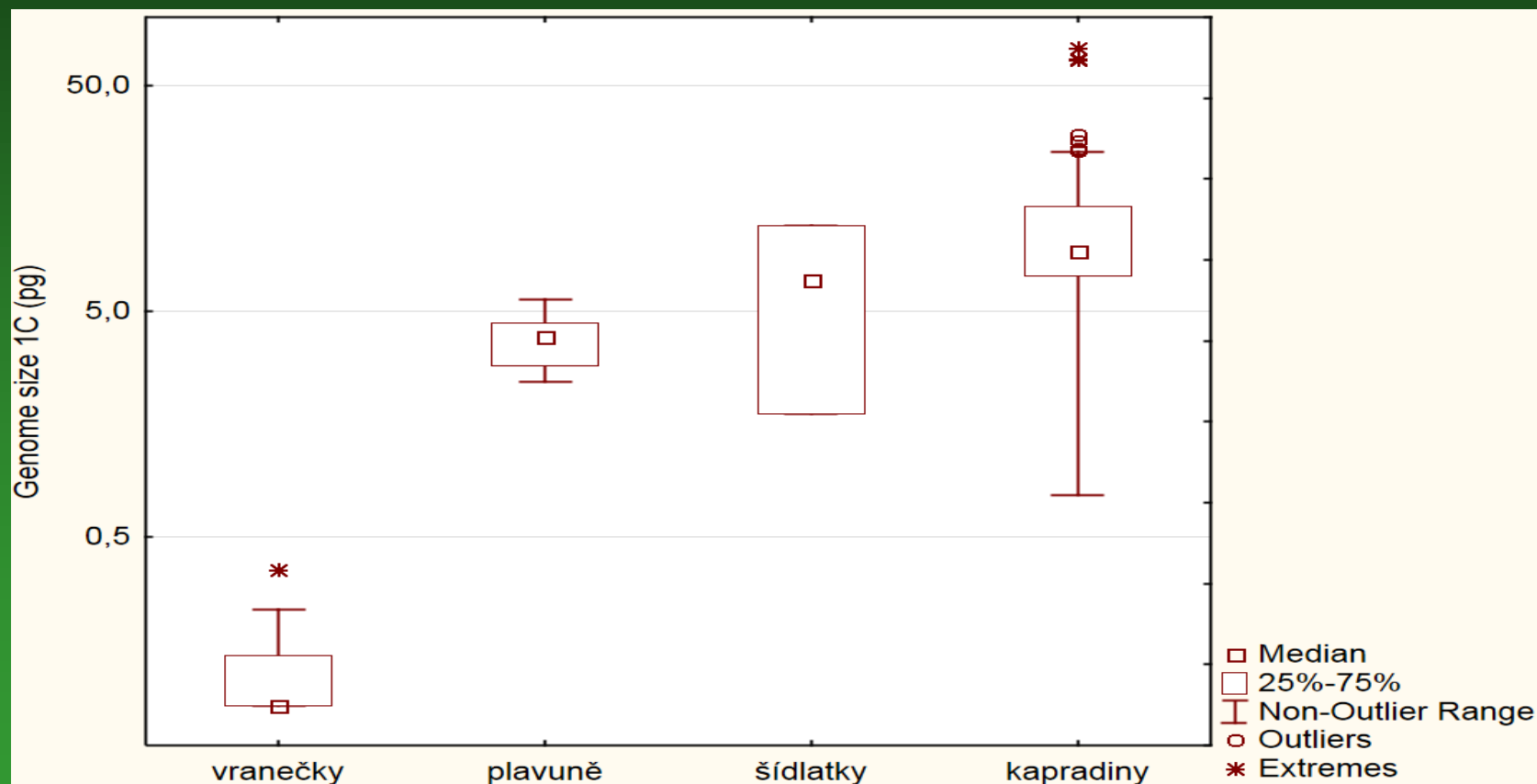
Megaprotalium s embryem = „semeno“

- zpravidla mimo mateřskou rostlinu ze zygoty dělením embrya
- jakoby ze semene vyklíčí z megaprotaliového embrya nový sporofyt



Extrémně malé genomy vranečků

- genomy šídlatek i vlastních plavuní jsou velké, stejně jako genomy kapradin a přesliček
- genomy vranečků výrazně menší než 0,5 pg



tř. *Selaginellopsida* – klasifikace

jediný řád *Selaginalles* (vranečkotvaré)

se 2 čeleděmi:

Selaginellaceae

Miadesmiaceae

Čel. *Selaginellaceae* (vranečkovité)

2 rody v tropech a subtropech / 750 druhů
vzácně v chladnějším oblastech

podrost
tropických
pralesů

většinou malé
druhové areály



Rod vraneček (*Selaginella*)

listy ve spirále

150 druhů

u nás vzácně v horách jen
vraneček brvitý –
Selaginella selaginoides



Rod vranečka (*Lycopodioides*)

listy ve 4 řadách

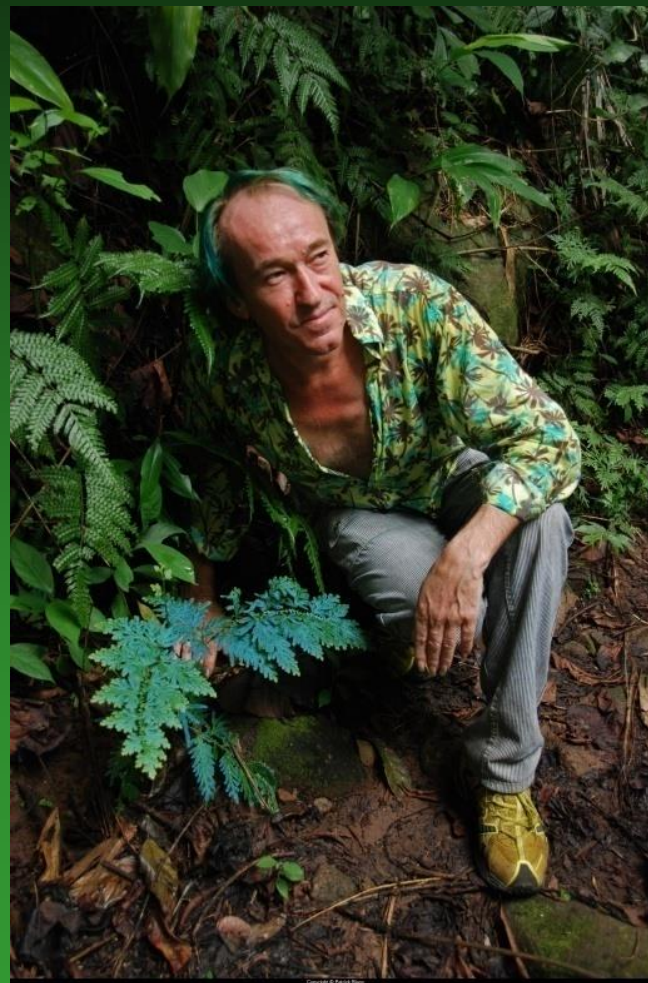
~ 600 druhů, hlavně tropy a subtropy

U nás velmi vzácně jen
vranečka švýcarská
Lycopodioides helvetica





Duhově zbarvená
Lycopodioides willdenowii z
východní Asie



„Kovová barva“ = opalizující rozklad světla odrazem se v přírodě vyskytuje spíše vzácně (? adaptivní význam)

Lucilia caesar,
Diptera



kolibřík *Calypte costae*

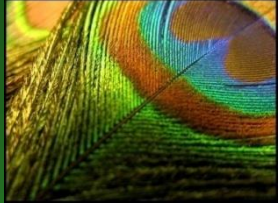


perlorodka, Mollusca

Chrysops relictus, Diptera



kapradina Microsorium thailandicum



ryba Neon tetra



Pollia condensata,
Commelinaceae



Chrysis ignita, Hymenoptera



Margaritaria nobilis, Euphorbiaceae

Zicrona caerulea,
Heteroptera

Chrysolina fastuosa, Coleoptera



Calopteryx virgo, Odonata



ušeň mořská, Mollusca



batolec duhový, Lepidoptera

Vranečky se „semeny“

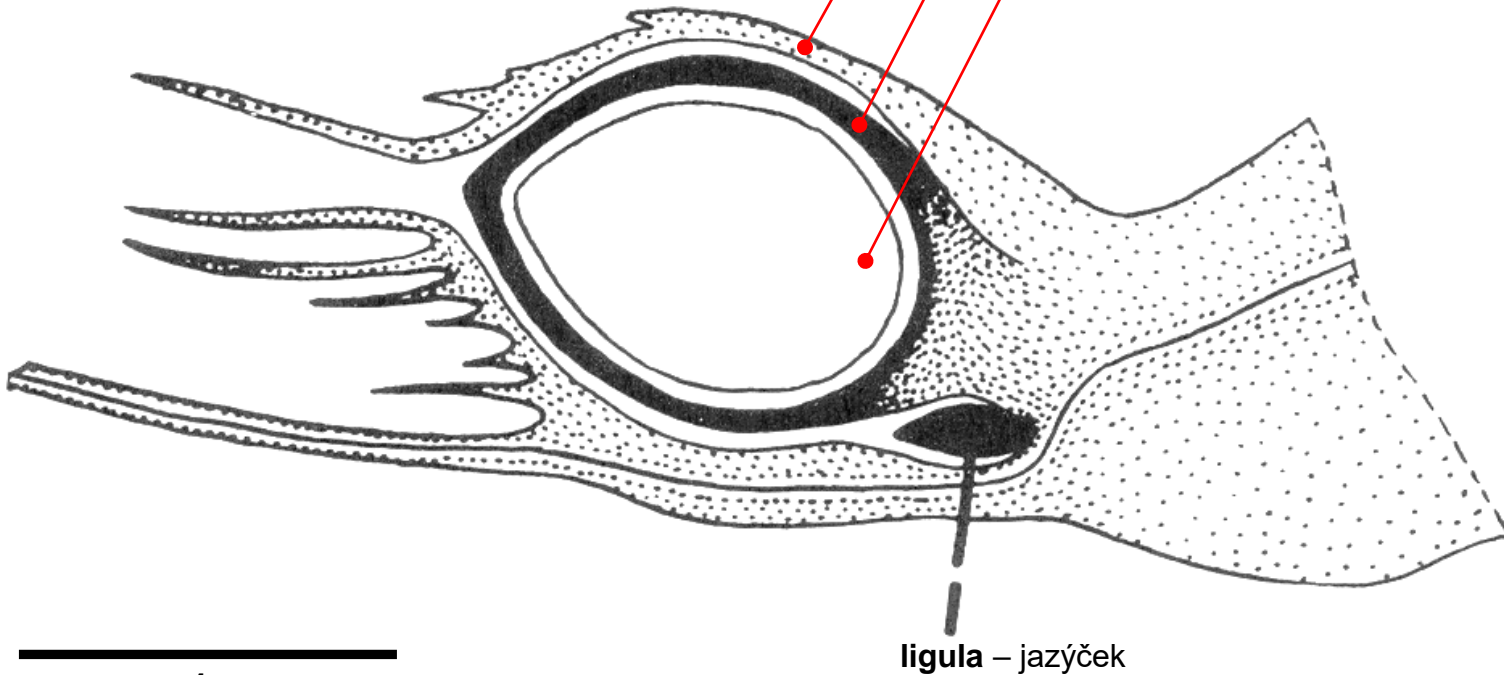
karbonská *Maadesmia membranacea*

nalezeny jen strobily stavbou blízké vranečkům
 megasporangium má však jen jedinou megaspóru
 obalenou výrůstky megasporofylu = primitivní
 semeno

brvitá vychlípenina čepele sporofylu
 chránící megasporangium

obal megasporangia

megaspóra – uvnitř obalu megaspóry
 se uvnitř megasporangia vyvine samičí
 prothalamium



1 cm

ligula – jazýček

Třída *Isoëtopsida* (šídlatky)

recentní byliny, fosilní i dřeviny až 50 m vysoké - první stromy v karbonu

listy – s ligulou, duté, spirálovitě uspořádané

kořeny – duté, spirálovitě uspořádané

sporangia – heterosporická

spermatozoidy – polyciliátní

třída *Isoëtopsida* má dva řády

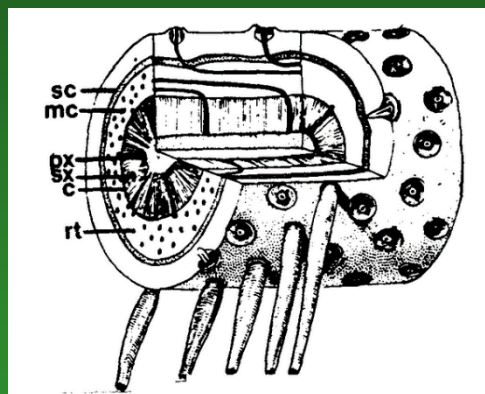
Lepidodendrales (lepidodendrony)

Isoëtales (vlastní šídlatky)

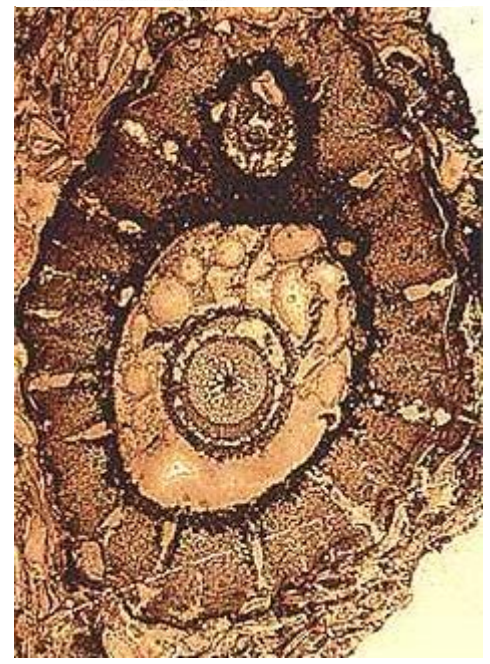
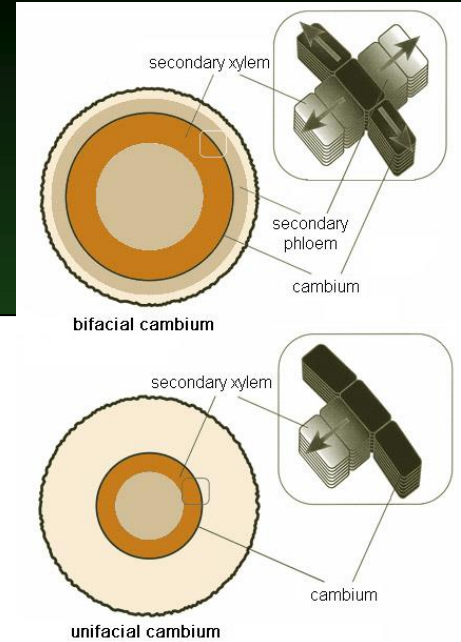
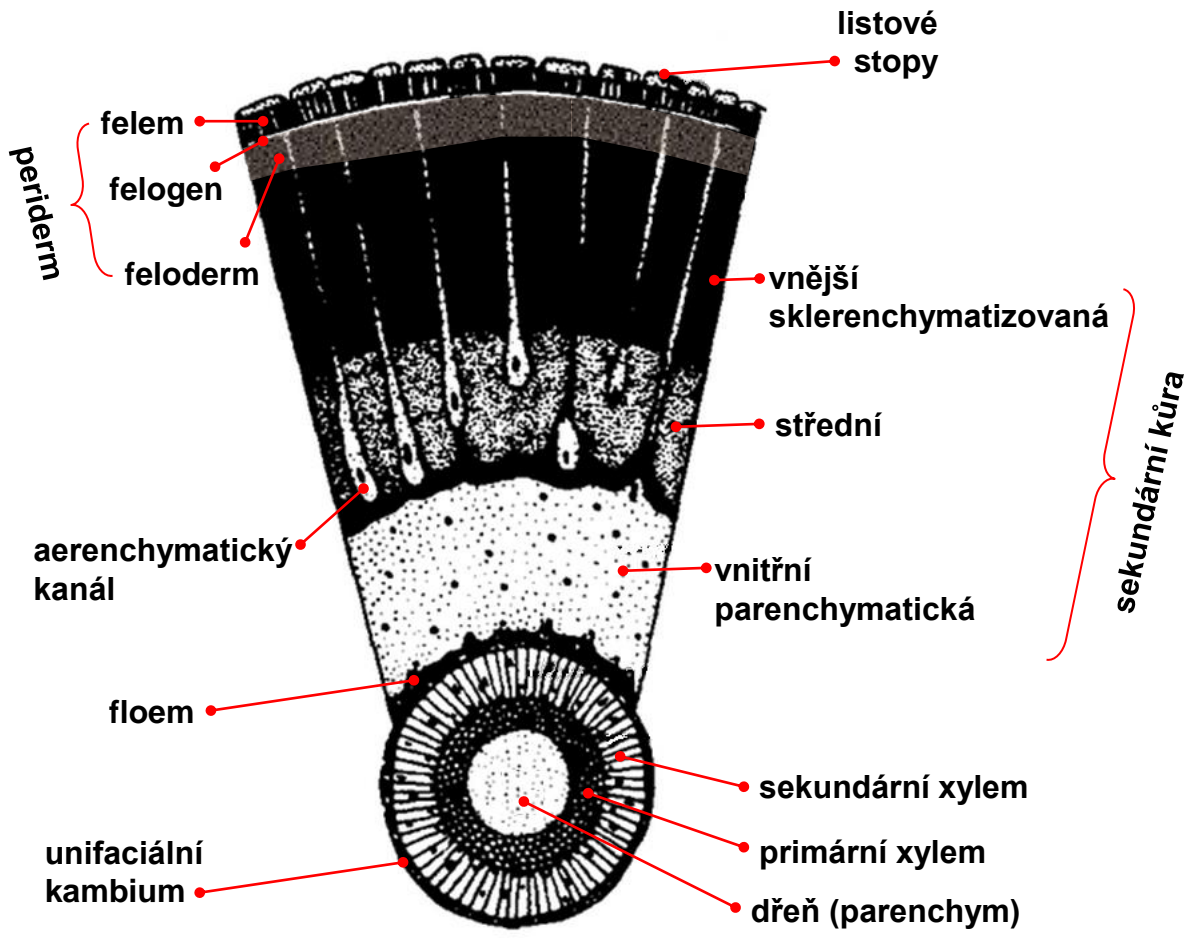


Řád *Lepidodendrales* – lepidodendrony

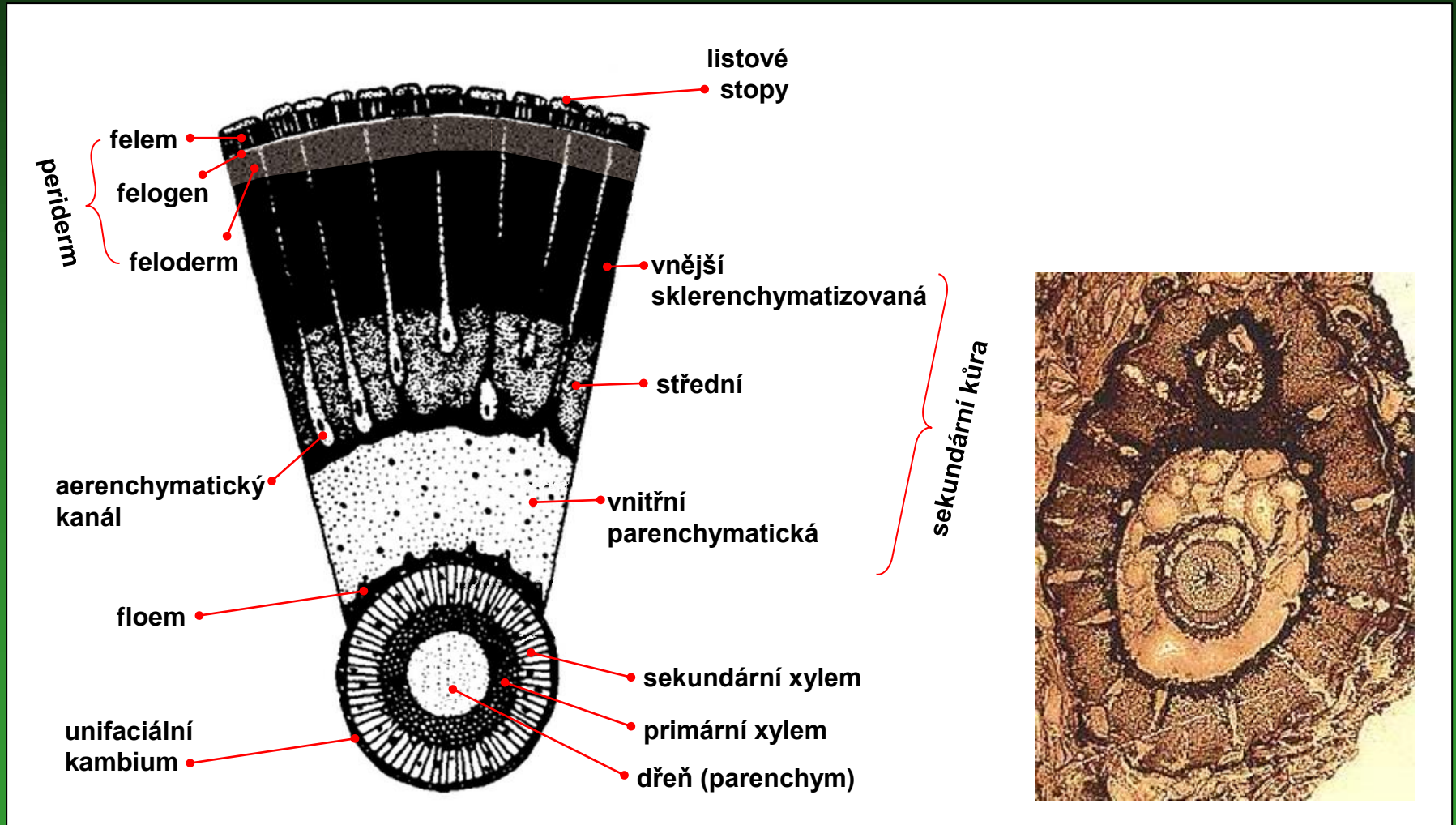
- mohutné karbonské stromové plavuně až 50 m vysoké
- **oddenek** - masivní, tvoří vidličnatě větvený mohutný oporný podzemní systém
- **kořeny** – nevětvené, ve spirále (jako mikrofyly), na starších oddencích opadávaly a zanechávaly kruhové jizvy (popsané jako *Stigmaria*); střední část aerenchymatizovaná



Kmen – silný (při výšce přes 40 m musel mít u báze min. 2 m v průměru)

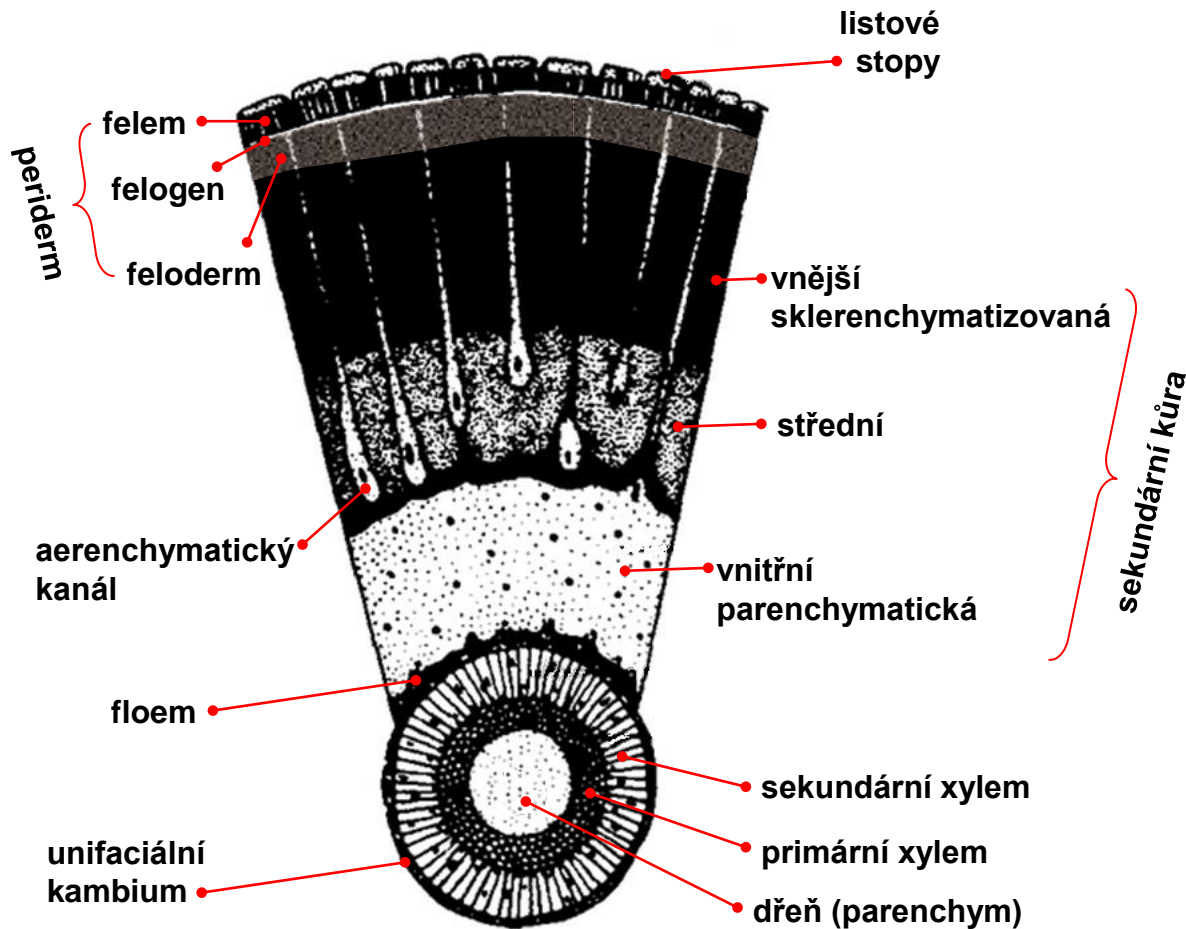


Kůra = mohutný trojvrstevný periderm s opornou funkcí (produkovaný felogenem)



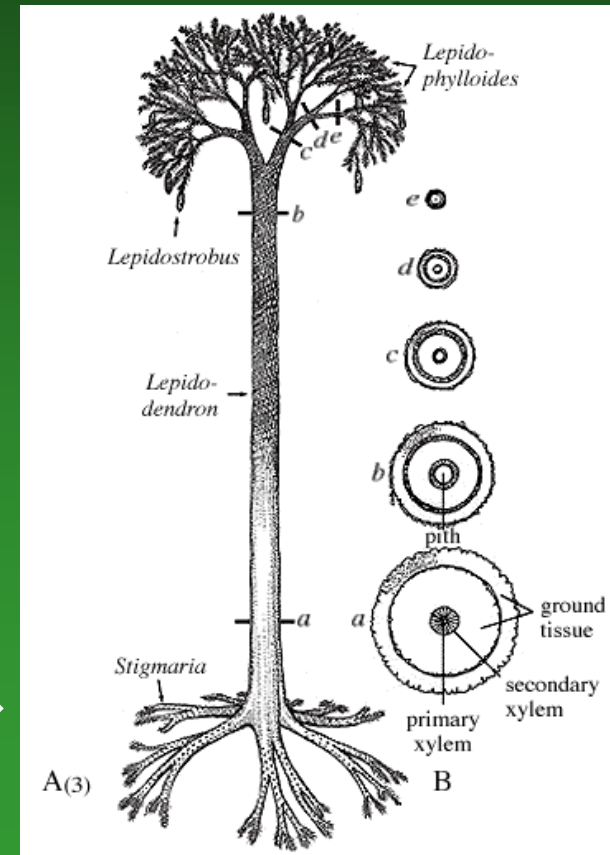
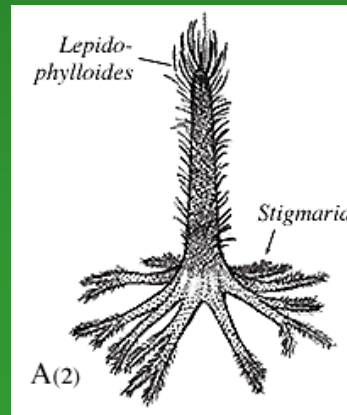
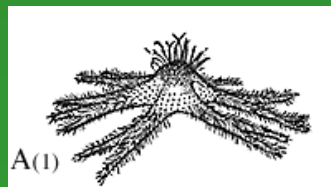
Vodivý systém – centrální sifonostélický, uvnitř s dřevem, zabíral jen ~1/6 průřezu kmene

Unifaciální kambium – produkuje jen sekundární xylem dovnitř (semenné rostliny mají kambium vždy bifaciální)



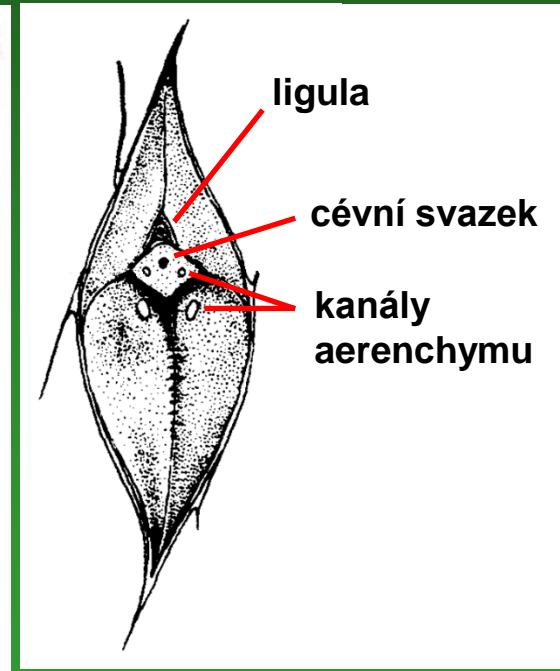
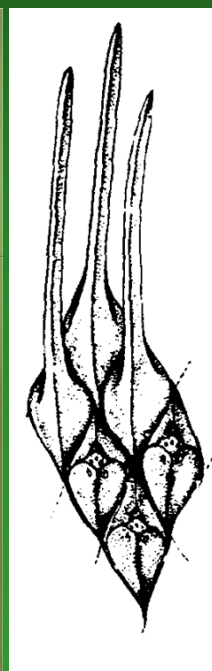
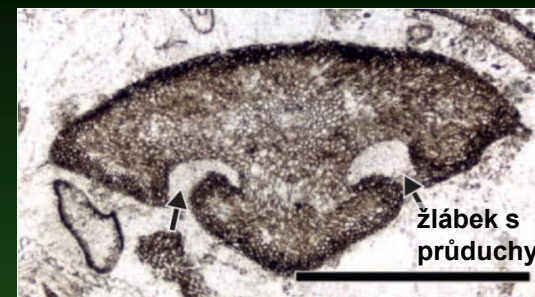
Determinovaný růst

- Nejprve růst „opory“ = podzemní systém oddenků, jejichž vidličnaté větve vznikaly v pravidelných úsecích a byly vždy proporčně tenčí
- Během růstu „opory“ fotosyntéza omezena na listy na nízkém nevětveném asimilujícím kmeni
- Vytvořená opora tak předem „definovala“ hmotnost velikost celého stromu = růst determinovaný (u současných stromů je nedeterminovaný!)
- Růst byl determinován také omezenou kapacitou vodivého systému a jeho nedostatečným sekundárním tloušťnutím a také omezenou konstrukční pevností hlavního nosného prvku „peridermální roury“
- Determinace růstu znamenala, že větve dalších řádů vznikaly v pravidelných úsecích a byly tenčí až po určitém počtu kroků skončily terminálním strobilem, koruna proto nebyla velká.
- Většina druhů monokarpických s délkou života 10-15 let

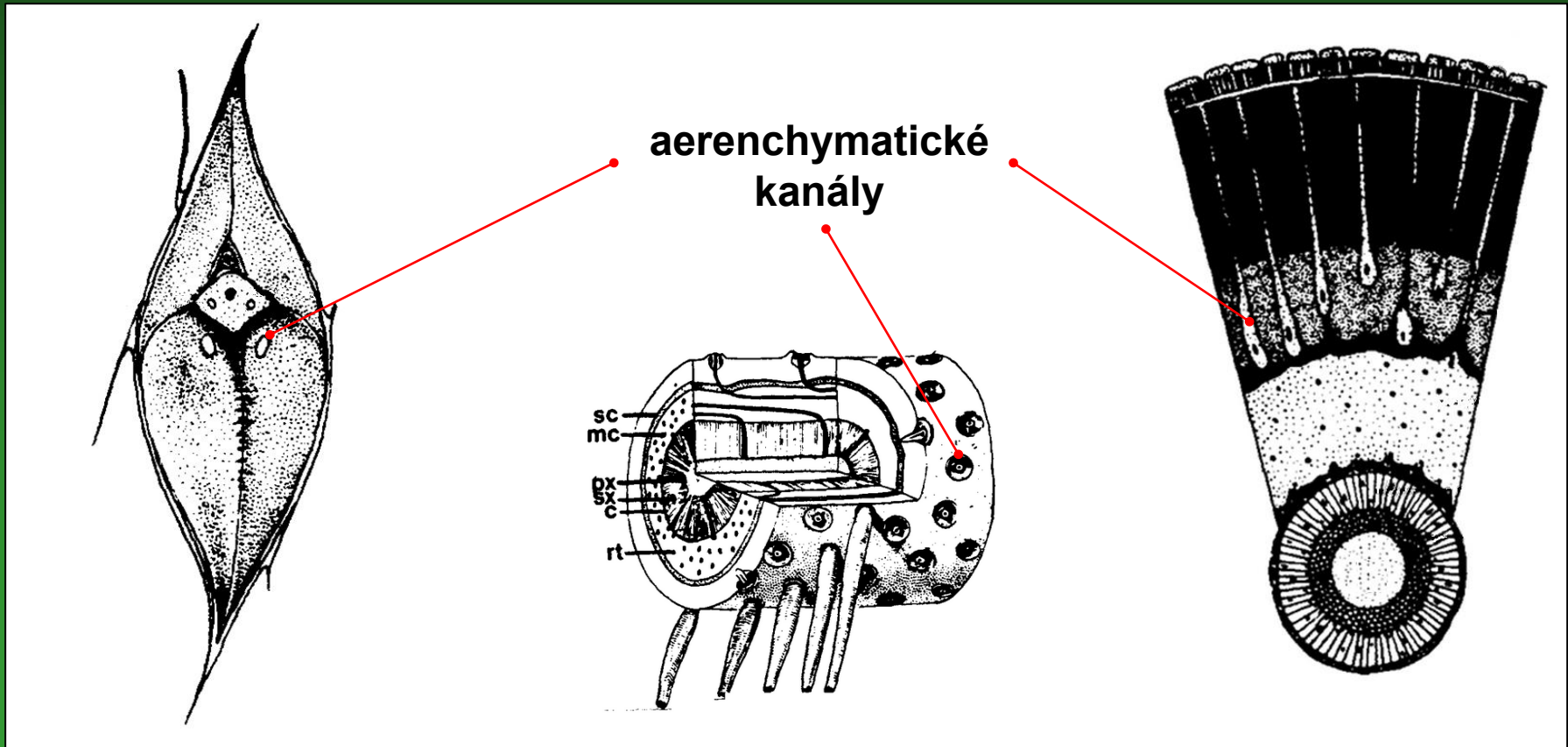
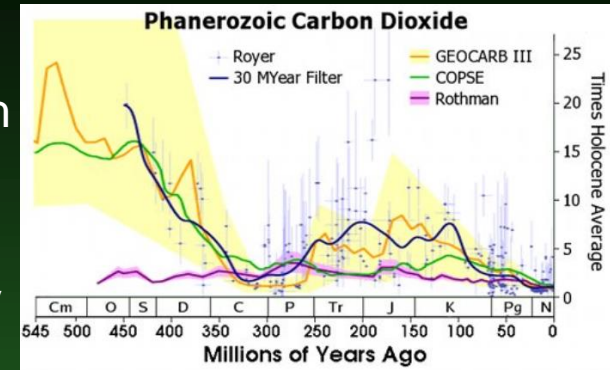


Listy

- jednožilné, až 1 m dlouhé,
- polštářkovitě přisedající
- na starších částech opadavé
- po opadu zanechávaly výrazné jizvy
- uvnitř se 4 aerenchymatickými kanály
- naspodu se 2 podélnými žlábkami, v nichž byly průduchy

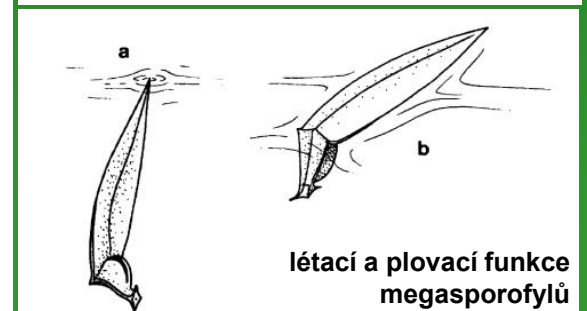
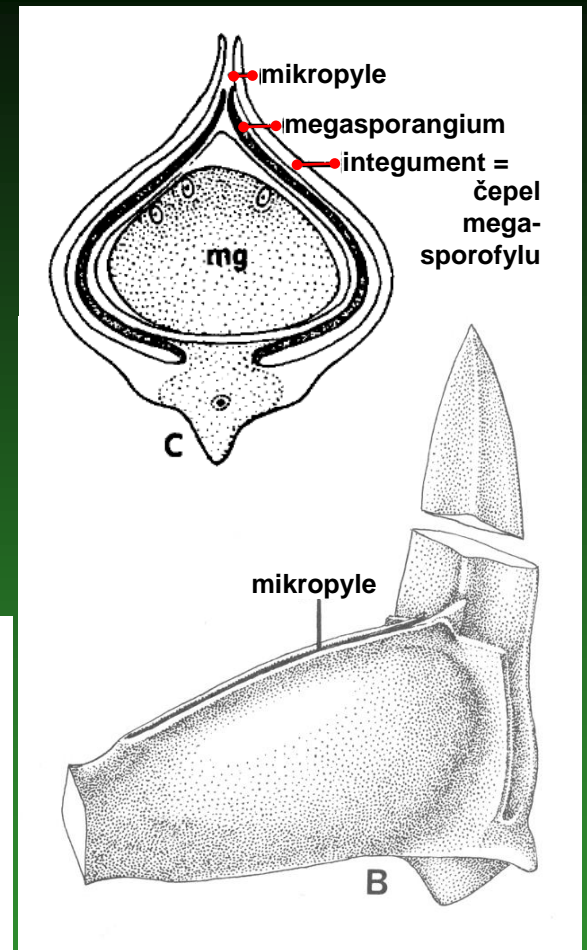
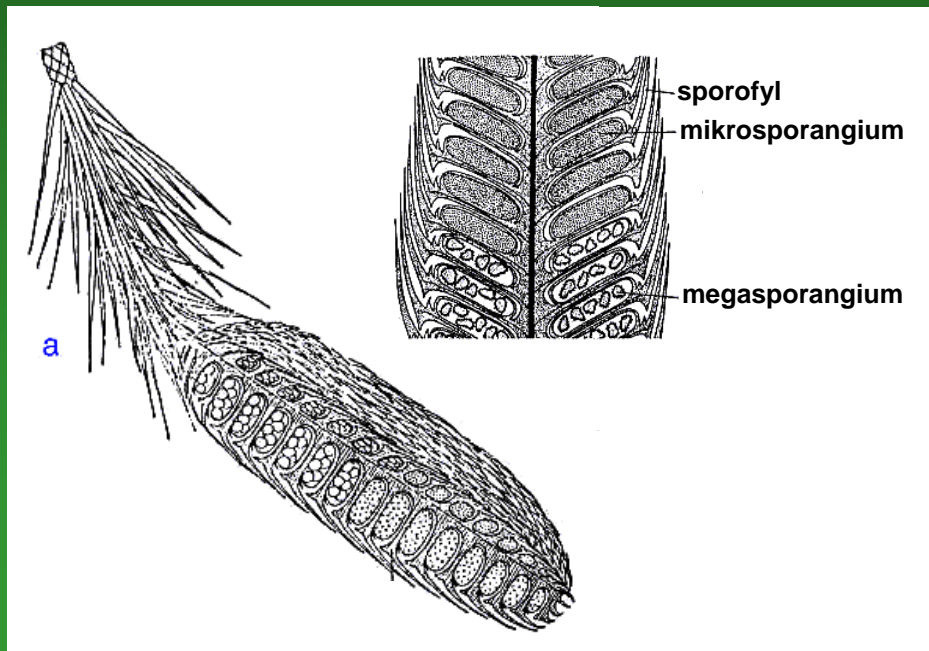


Aerenchymatické kanály – procházely celou rostlinou od kořenů peridermem do listů – vedly vzduch obohacený o CO₂, získaný z uhlíkatých sedimentů substrátu z kořenů do listů – mají i dnešní šidlatky!
 (? adaptace na pokles atmosférického CO₂ na hodnoty blízké dnešním, k němuž došlo během karbonu)



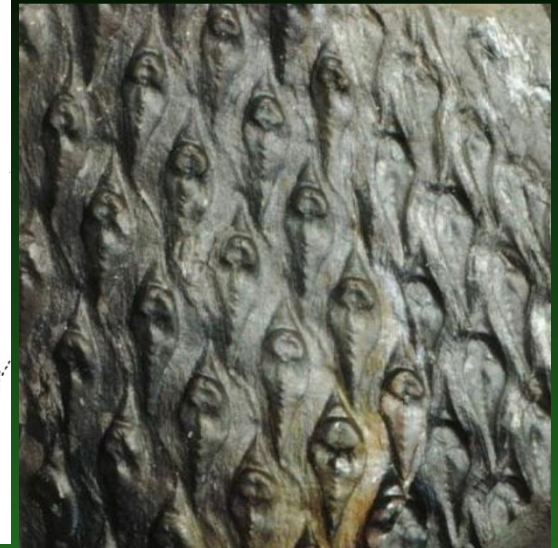
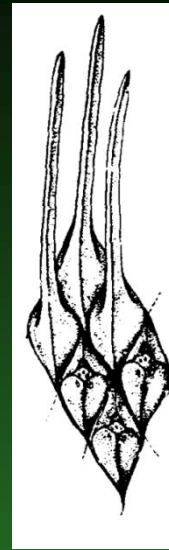
Strobily / sporangia / gametofyt

- **strobily** - oboupohlavné na koncích větví
- **megasporangia** - s 4-jedinou megaspórou, bočně zploštělá, obalená vychlípenou částí listové čepele, s štěrbinovitým mikropylárním otvorem = primitivní semennost (plovací semena)
- **gametofyt** - endosporický



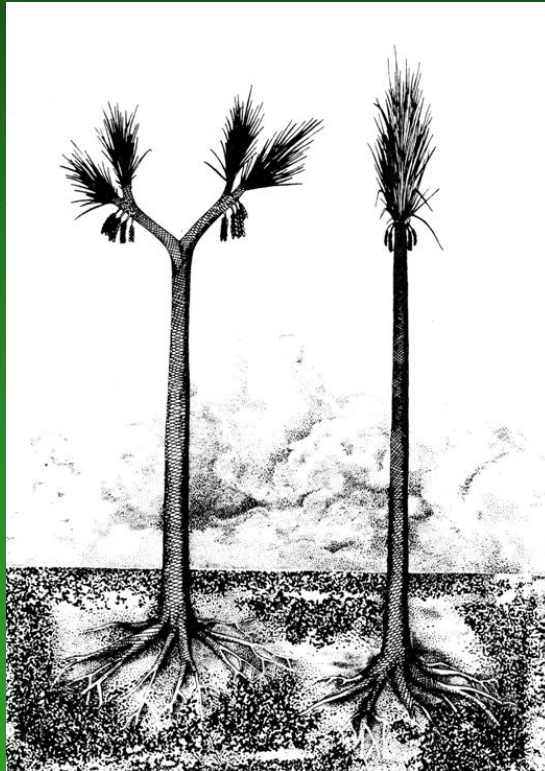
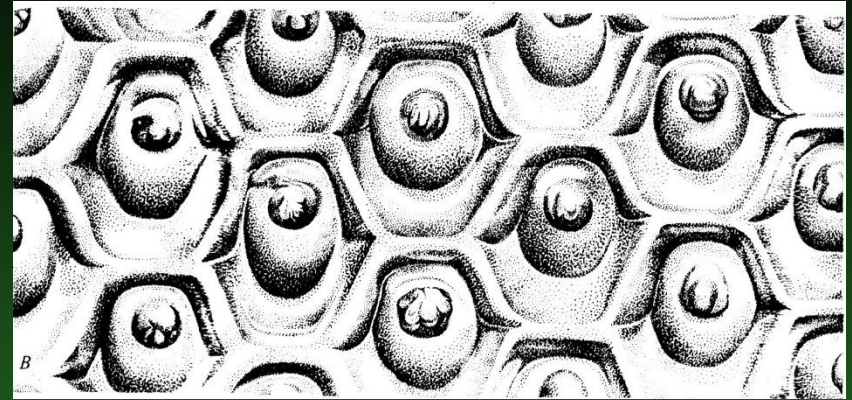
Lepidodendron

- i přes 40 m vys., s nevelkou korunou vidličnatých větví
- listové jizvy kosočtverečné
- strobily na koncích větví

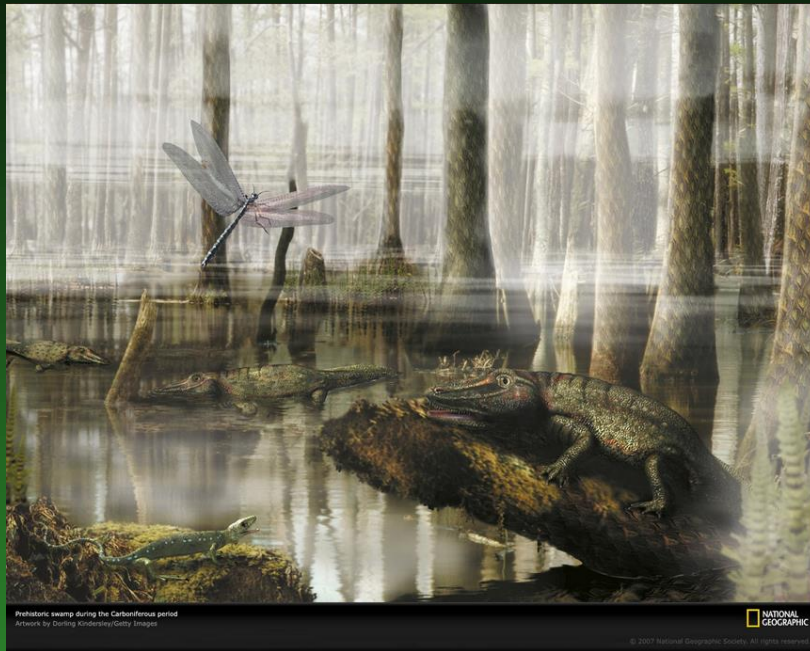


Sigillaria

- do 20 m vys., téměř bez koruny
- listové jizvy šestiúhelníkovité
- strobily na kmeni „kauliflorické“



Vznik erného uhlí



Lepidodendrony + jiné stromové plavuně, přesličky a kapradiny = bažinaté lesy v karbonu

Jejich kmeny → anaerobní prostředí → karbonizace → erné uhlí

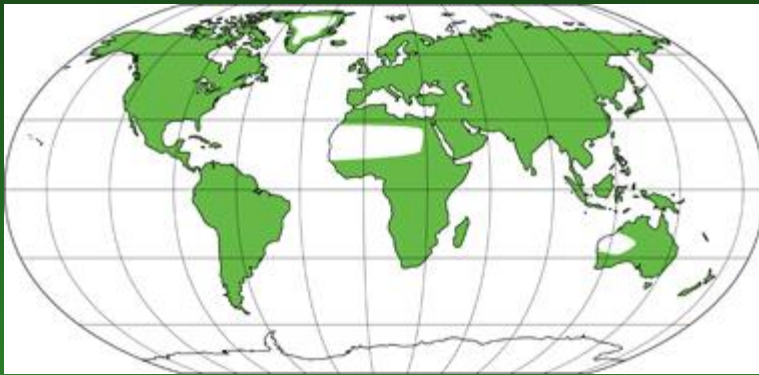
V karbonu až 70% karbonské biomasy = lepidodendrony. Již v permu však vyhynuly – asi důsledkem aridizace klimatu

Řád *Isoëtales* (šídlatkotvaré)

trsnaté „byliny“

fosilní i recentní (≈ 130 druhů hlavně tropy až mírné pásmo)

vyvinuly se z *Lepidodendrales* redukcí kmene ve vodním prostředí



nejstarší nálezy
ze spodní křídy - *Nathorstiana arborea*



Lepidodendrales



Pleuromeiales



Isoëtales

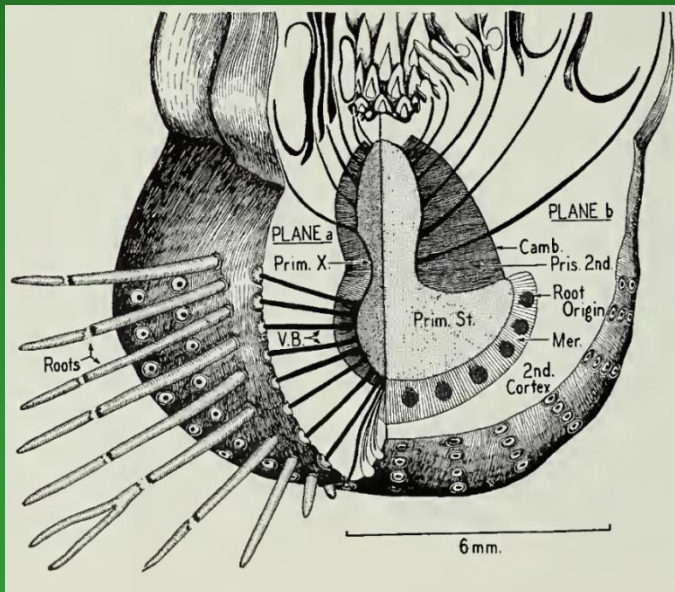


dnešní šídlatka



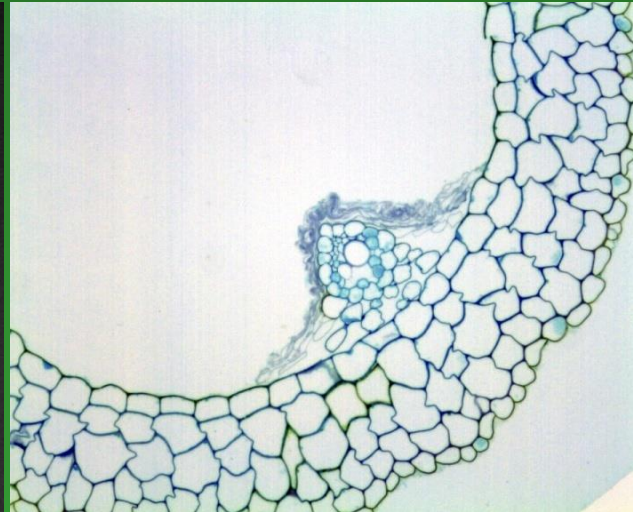
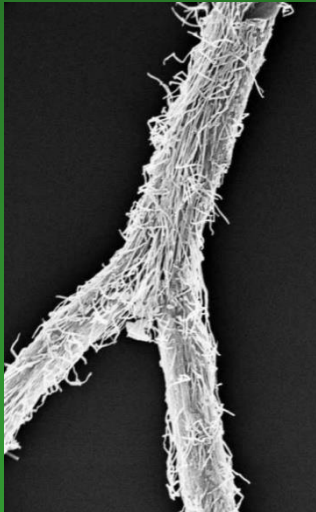
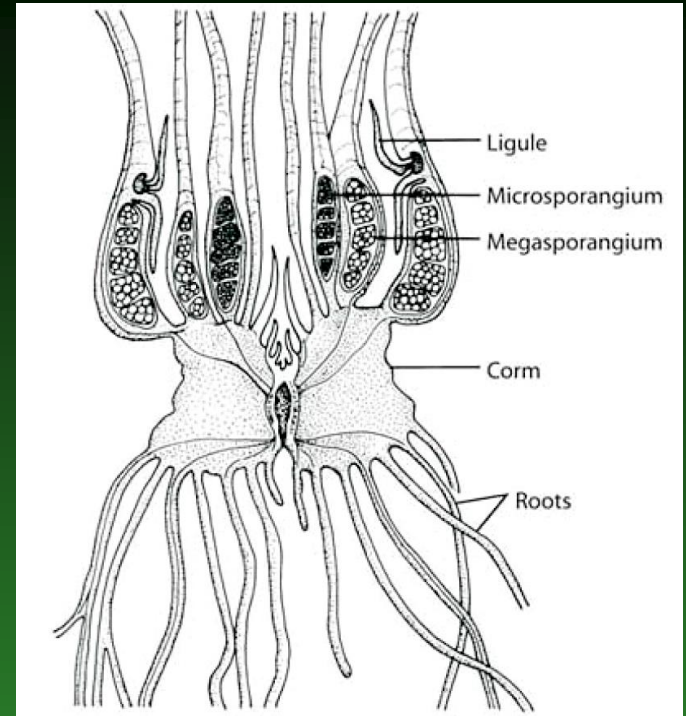
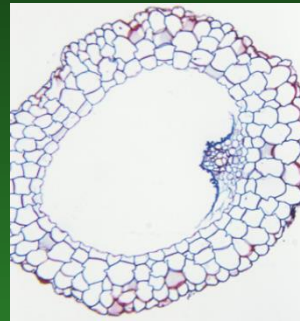
Stonek

- vznikl redukcí kmene
- kulovitý později dvoulaločný
- zásobní škrobnatý parenchym
- vrcholový meristem !
- protostélé vně s kambiem
- kambium dovnitř xylem i floem,
ven parenchymatickou kůru
- žije pravděpodobně desítky let



Kořeny

- duté (po opadu kruhové jizvy jako u lepidodendronů)
- přijímají CO_2 ze substrátu a vedou ho přes stonek aerenchym až do dutin v listech
- s protostélickým cévním svazkem
- vidličnatě větvené
- i pod vodou mají mykorrhizu !



Listy

- vyrůstají spirálovitě ze středu kulovitého stonku
- pochvitě rozšířené na bázi (ochrana stonku)
- nejvnitřnější zpočátku sterilní,
- později vnější buď s mega nebo mikrosporangii,
- listy vytrvávají 1–3 roky, pak opadávají.



Isoetes gunnii Photo © Greg Jordan

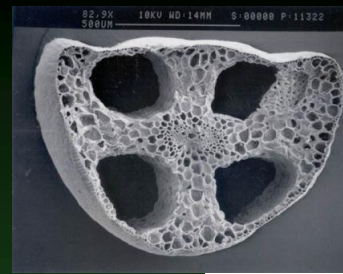
mikrosporangium



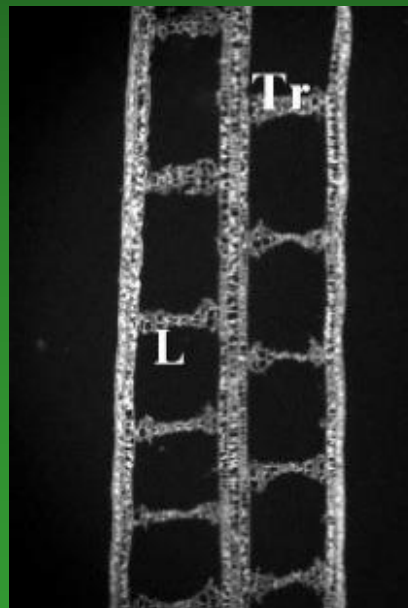
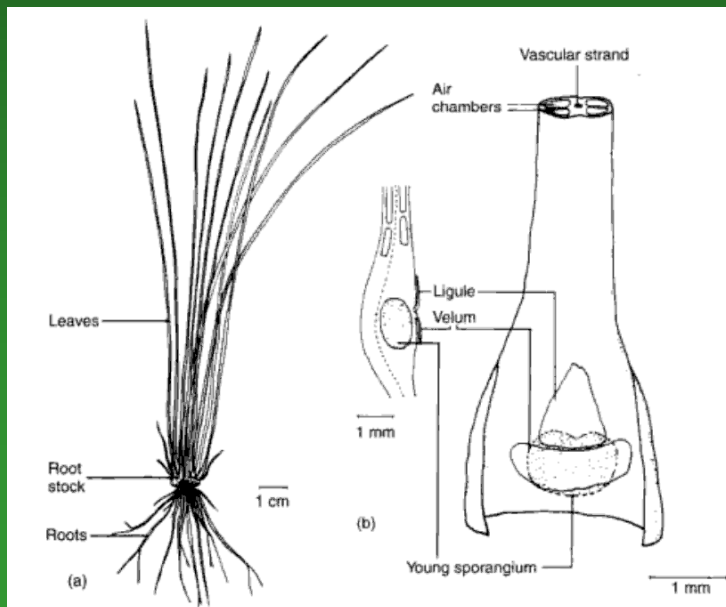
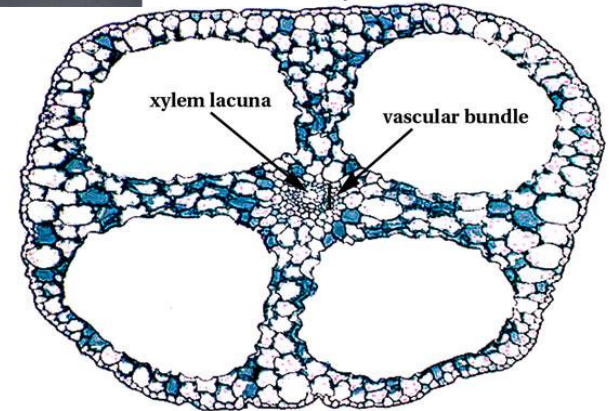
megasporangium

Stavba listů

- se 4 podélnými vzdušnými dutinami a příčnými přepážkami,
- přesto, že jsou pod vodou, mají často kutikulu bránící difúzi CO₂ do vody,
- často nemají průduchy,
- CO₂ ukládán do jablečné kyseliny – CAM - metabolismus – jako sukulenty

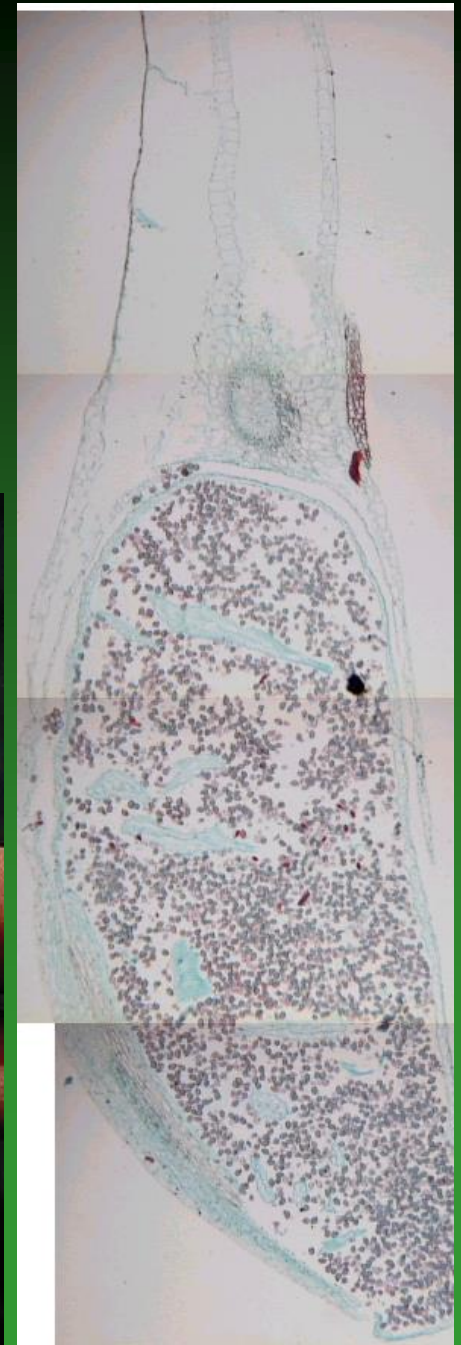


Isoetes Leaf c.s.
with Lacunal System



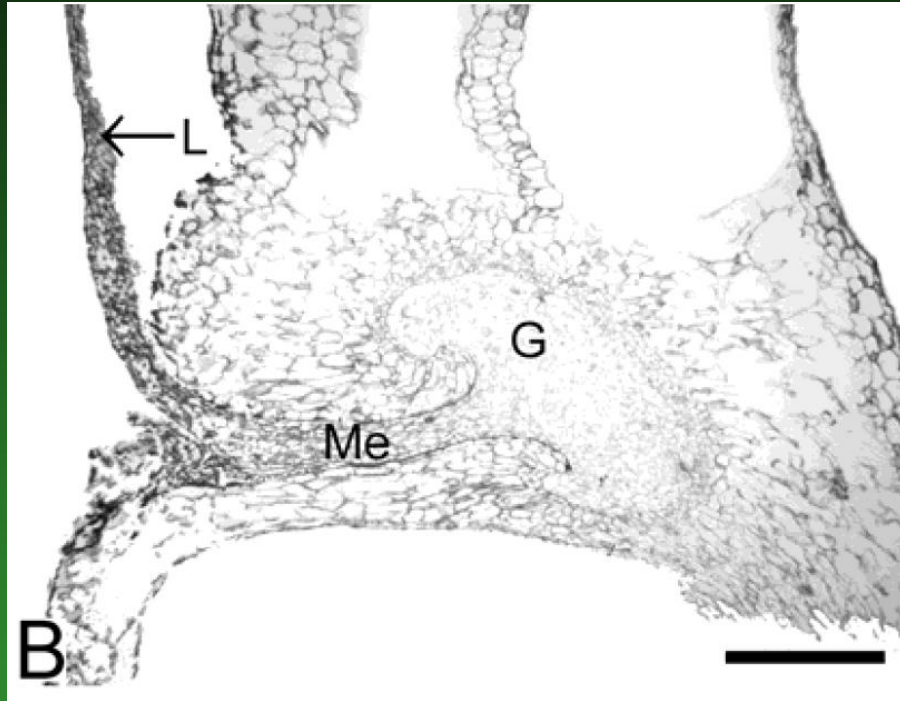
Sporangia

- ponořená v jamce (fovea) na bázi listu
- uvnitř s přepážkami,
- zčásti krytá ostěrou,
- nemají dehiscenci, spóry se uvolní macerací stěny



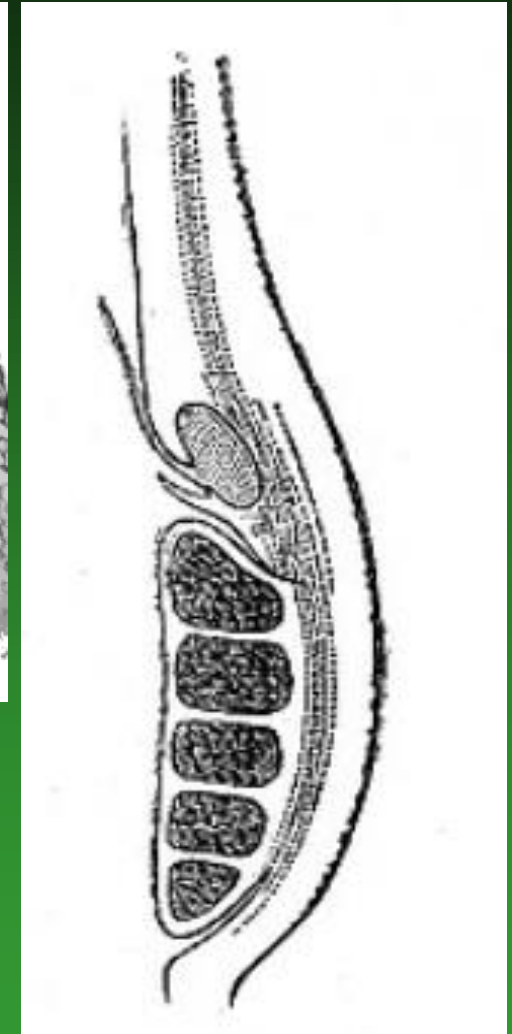
Ligula = jazýček listů (dříve nazývaný lingula, pajazyček)

- nad foveou (sporangiólní jamkou) malá jamka ligulární s blanitým jazýčkem (ligula)



ligula (L) ukotvena v listu glossopodiem (G)

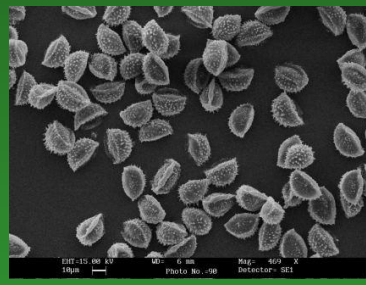
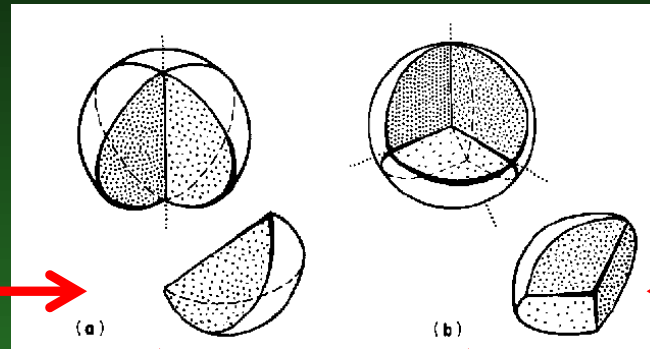
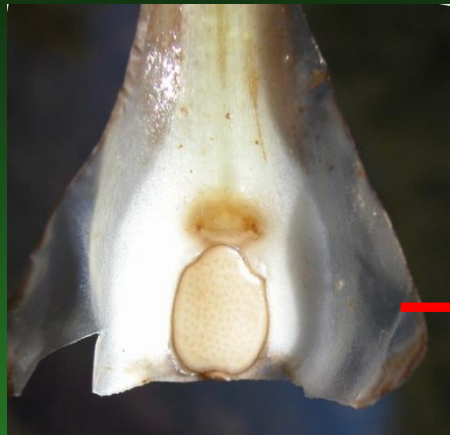
? transport absorbované vody u suchozemských šídlatek



Spóry

- megaspóry triletní
- mikrospóry monoletní

orientace buněk v meióze



mikrospóry 20-40 µm



megaspóra - 250-800 µm

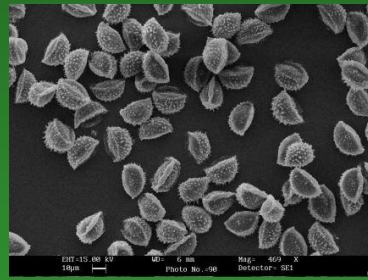
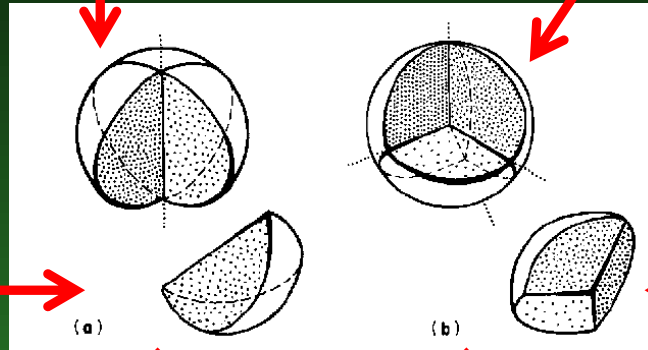
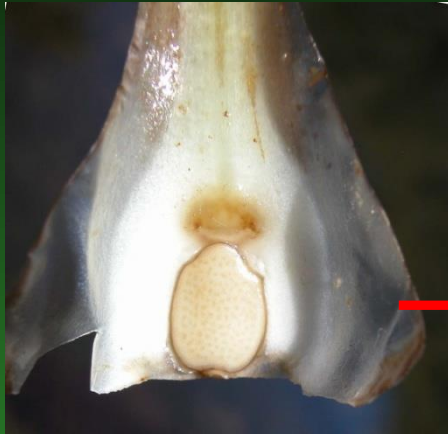
Spóry

- megaspóry triletní
- mikrospóry monoletní

2 karyo + 2 cyto
kinéze

2 karyo + 1 cyto
kinéze

orientace buněk v meióze



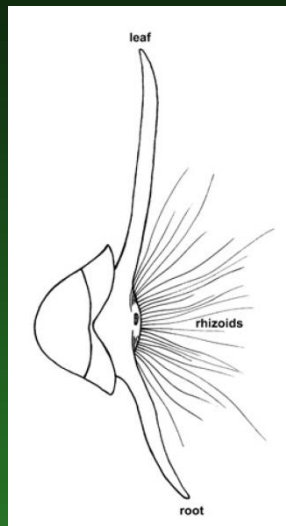
mikrospóry 20-40 µm



megaspóra - 250-800 µm

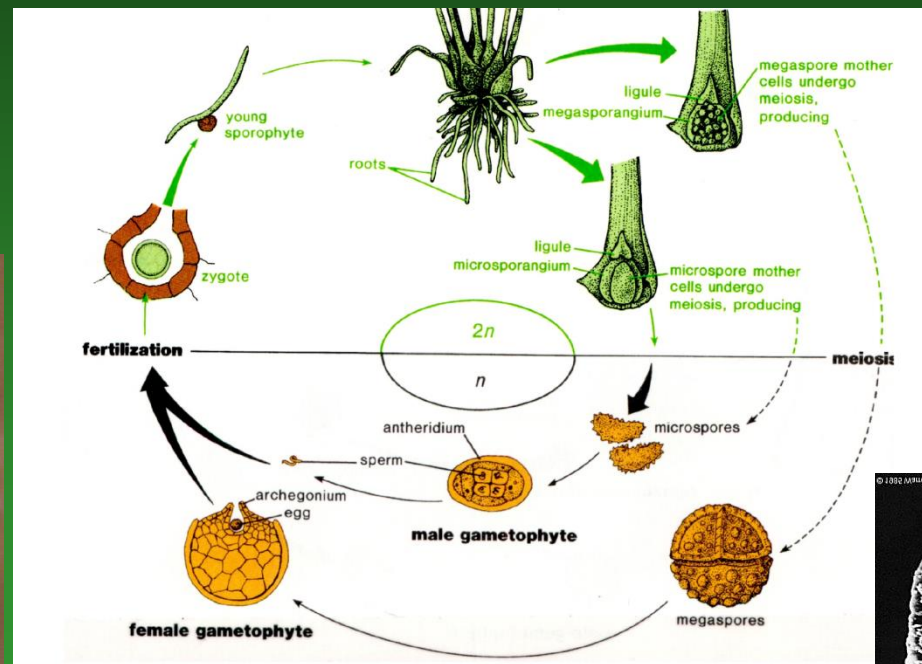
Gametofyt (prothalamium)

- samičí endosporický (= vyvíjí se uvnitř obalu megaspóry, vyživován zásobními lipidy) (může žít i déle než jednu sezónu! – ? vyživován mykorrhizou)
- samčí rovněž endosporický, s jediným antheridiem se 4 spermatozoidy (žije krátce: dny-týdny?)

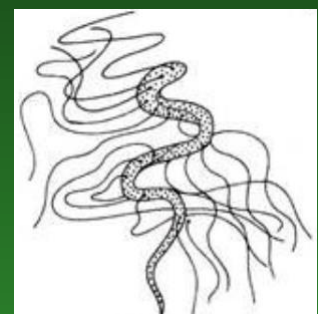


megaprothalamium = megagametofyt

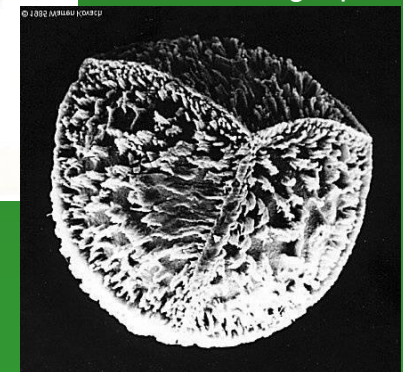
houbová vlákna



spermatozoid se zhruba 15 bičičky



megaspóra



mikroprothalamium se 4 spermatozoidy v antheridiu



Zástupci:

- Recentně zahrnuje řád *Isoëtales* jen dva rody:

1. *Isoëtes*

~130 druhů v mírných páslech, méně v tropech a subtropích

2. *Stylites*

jediný druh *Stylites andicola* objevena 1954 na březích sněžných jezírek v Andách stř. Peru 5000 m n. m.

Od šídlatek se liší vidličnatě rozvětveným stonkem a širokými listy.

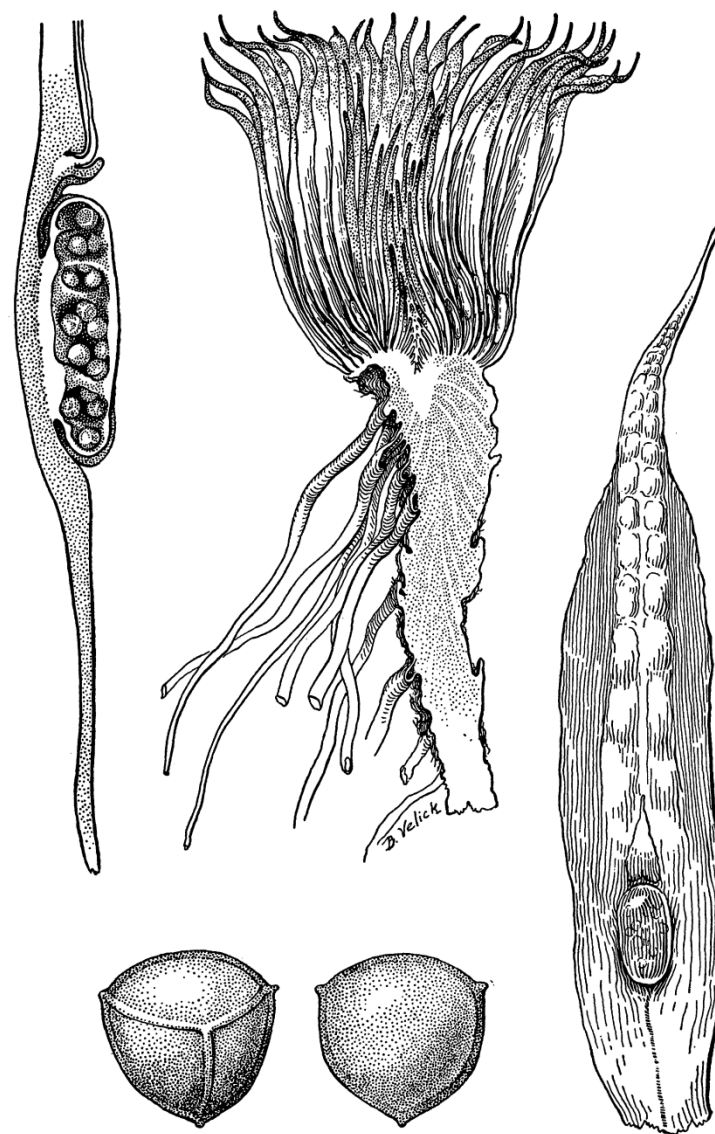


Figure 1. *Stylites andicola*

Zástupci:

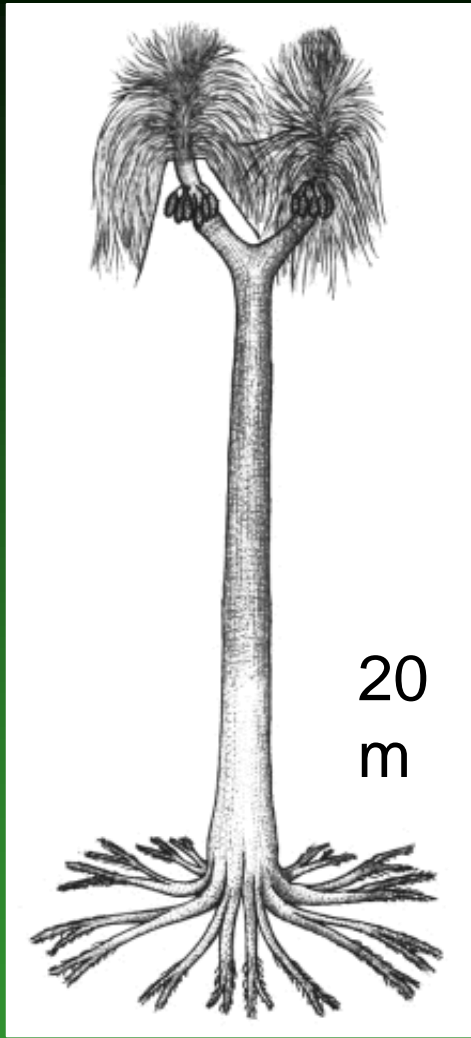
Většina druhů má malé areály. Naše dva druhy od Skandinávie po J Evropu - mají v důsledku glaciálu areály poněkud větší.

- **šídlatka jezerní** (*Isoëtes lacustris*; v hloubce 1-5 m v Černém jez. ve vodě bez planktonu)

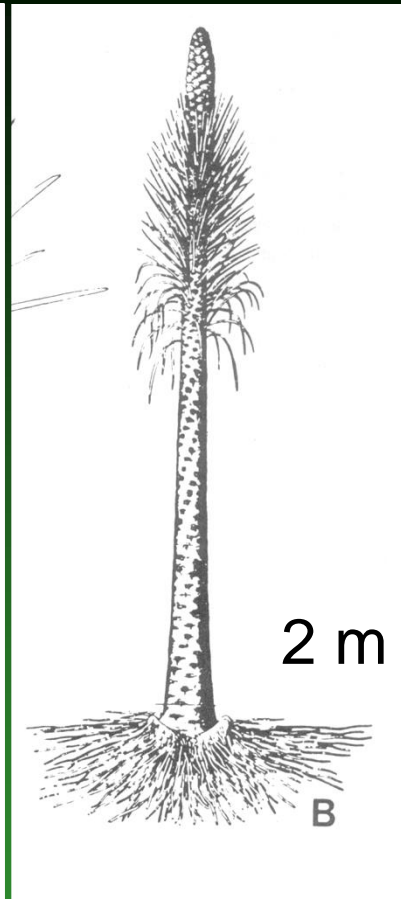
- **šídlatka ostnovýtrusá** (*Isoëtes echinospora*; do 1m hloubky v Plešném jez. – v zakalené vodě).

Celosvětově ca 130 druhů / v Evropě 14.

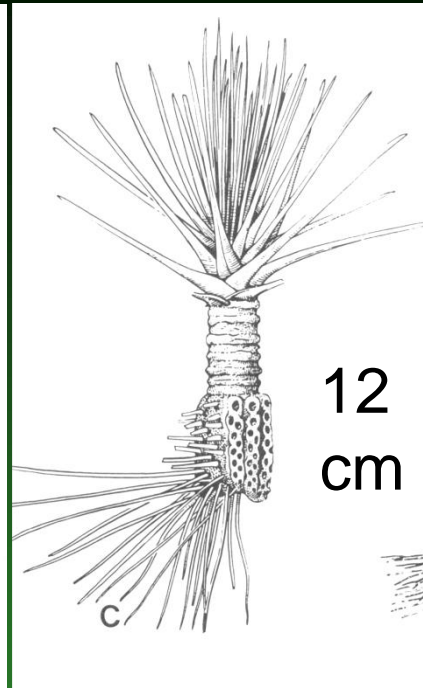




Sigilaria
(karbon)



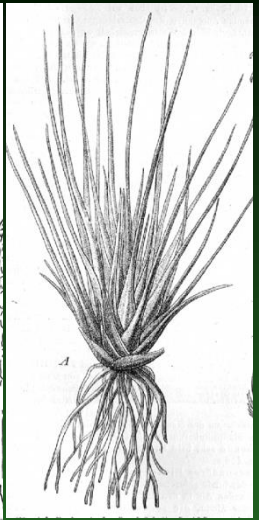
Pleuromeia sternbergi
(trias)



Nathorstiana arborea
(spodní křída)



Stylites andicola
(recent)



Isoetes lacustris
(recent)

Evoluční spojovací články mezi recentní *Isoetes* a karbonskými stromovými sigilariemi