



Fylogeneze a diverzita vyšších rostlin Ryniofyta + plavuně (Lycopodiophyta)

výtah z přednášek prof. Petra Bureše, drobné úpravy P. Šmarda 2023



INVESTICE DO ROZVOJE VZDĚLÁVÁNÍ

Ryniofyty

primitivní cévnaté rostliny



vesnička Rhynie ve Skotsku

Před 410 miliony let

unikátní podmínky: rychlá silicifikace (zkřemenění, permineralizace) rostlin vlivem aerosolu v okolí gejzírů dokonale zachovala ryniofytní devonskou flóru

dnes

je možné dělat velmi tenké řezy a výbrusy, na kterých lze zkoumat mikroskopicky nejen povrchy, ale i anatomii

Petr Bureš: Prezentace přednášky Fylogeneze a diverzita vyšších rostlin - ryniofyty

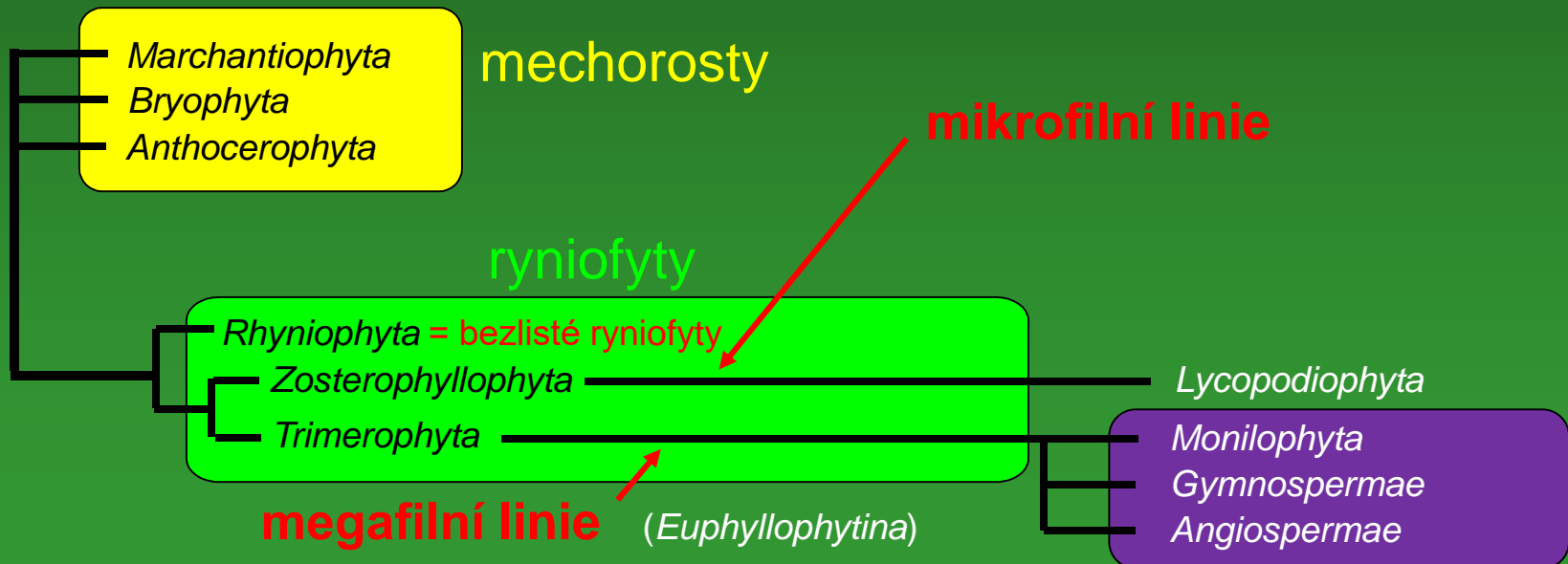
ryniofyty = vývojový stupeň (parafyletická skupina).

Po odštěpení mechorostů

se odštěpily primitivní bezlisté ryniofyty

zbývající větev se v devonu podle stavby listů rozdělila na dvě linie:

mikrofylní
megafylní



Rhyniophyta

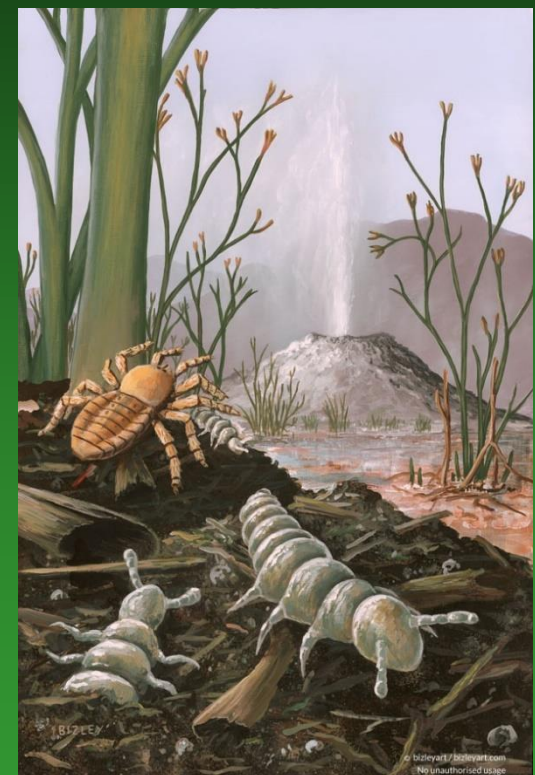
Drobnější (2–20 cm) bezlisté a bezkořenné výtrusné rostliny = jen větvené stonky

Ploché bahnité břehy řek nebo jezer

spodní silur	–	střední devon
432 My BP	–	390 My BP

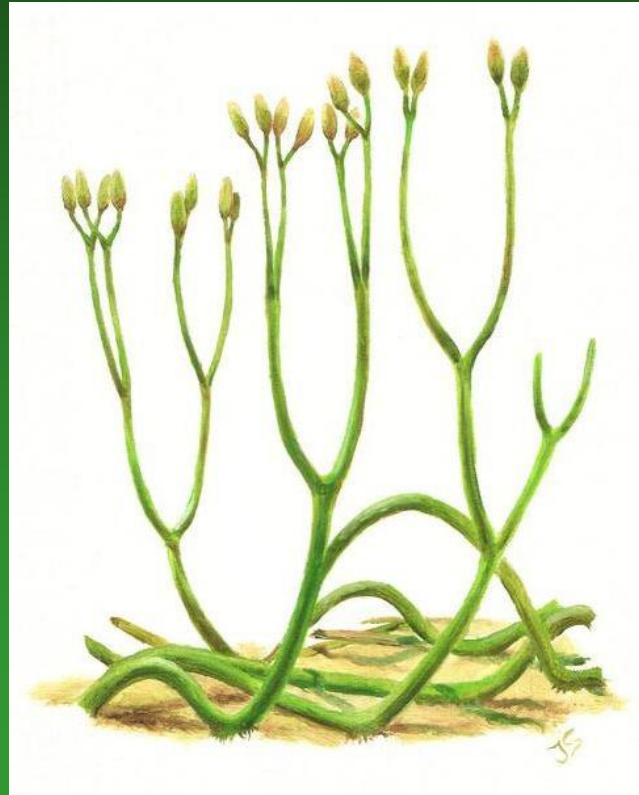
Evoluční inovace:

- v životním cyklu dominuje sporofyt
- sporofyt a gametofyt nezávislé
- sporofyt má více sporangií (ne jedno jako mechorosty)
- v xylemu hydroidy nebo vyztužené tracheidy



Sporofyt – telomy = stonky

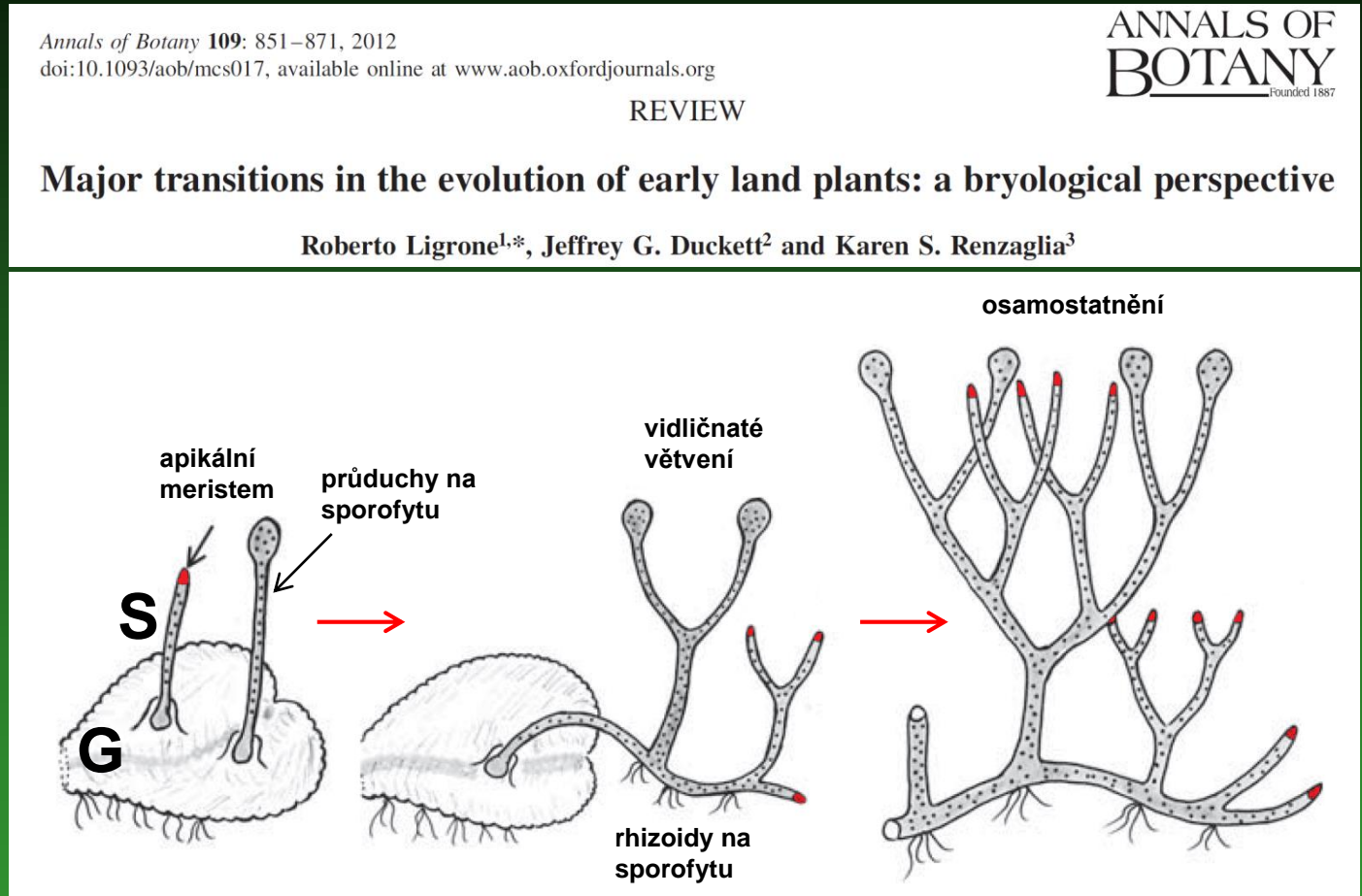
- hladké nebo hrboľkaté, bez šupinovitých emergencí,
- v mládí circinálně stočené (jako u kapradin)
- vidličnatě větvené prostorově, (ne v rovině)
- s jednotlivými sporangii na koncích telomů



Evoluce samostatného sporofytu

1. průduchy (první krok už u mechů a hlevíků)

2. apikální meristém
3. vidličnaté větvení
4. rhizoidy na sporofytu



U semenných rostlin a heterosporických výtrusných rostlin s endosporickým gametofytem má determinovaný růst gametofyt

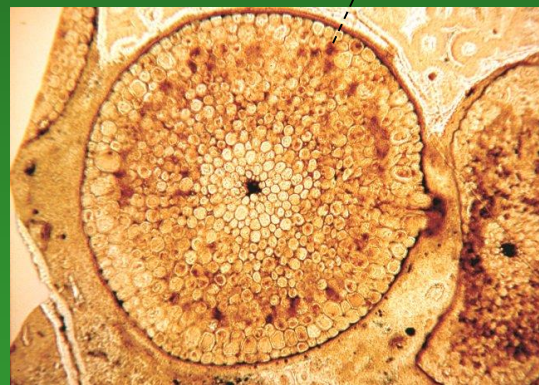
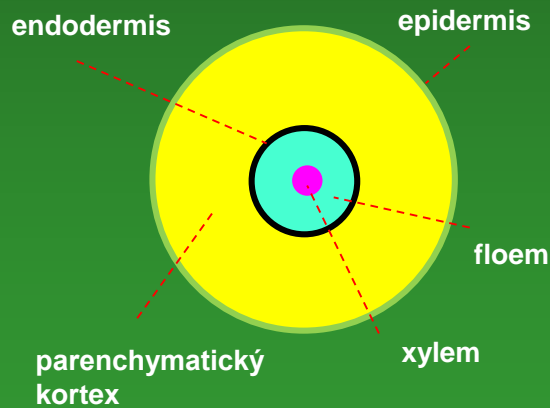
Vodivé elementy sporofytu – protostélé

= jeden koncentrický cévní svazek ve středu stonku

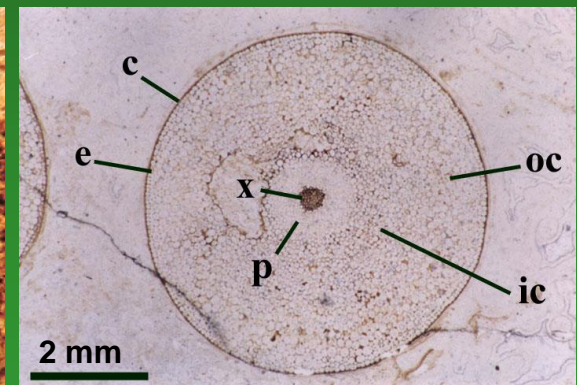
xylem (bez dřeně) – uprostřed svazku

floem – vně xylemu

Parenchym zpevňován jednotlivými
stereidami – parenchymatickými
buňkami se slabě ztlustlou stěnou



Rhynia gwynne-vaughanii



Aglaophyton major

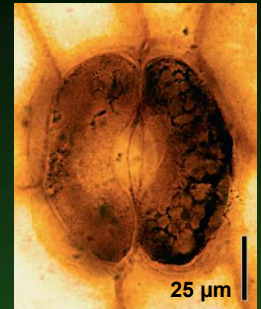
Epidermis sporofytů – průduchy a kutikula

Na povrchu telomů tenká kutikula

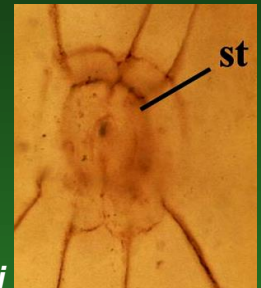
Průduchy až 180 μm dl. – současné rostliny 10–110 μm.

? důsledek vysokého atmosférického CO₂ v siluru a devonu

Aglaophyton major

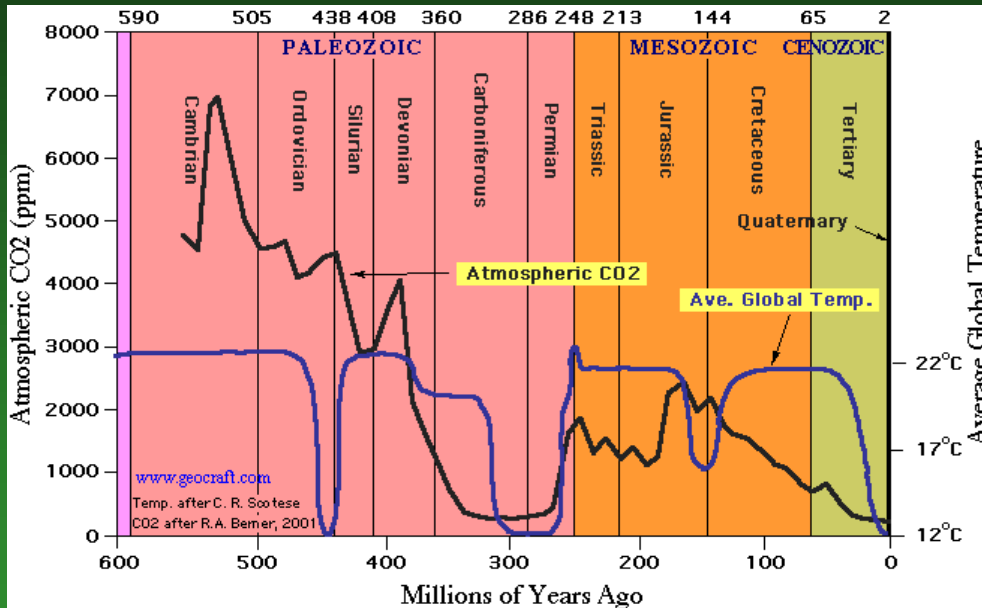
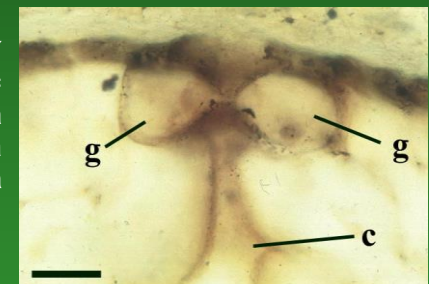


Horneophyton lignieri



Rhynia gwynne-vaughanii

průduch na příčném řezu; g = svěrací buňky; c = nálevkovitá podprůduchová dutina



Vstřebávání CO₂ pomalejší než transpirace vody / velké průduchy hůře regulovatelné = hůře hospodaří s vodou – to v siluru a devonu nevadilo

Následný devonsko-karbonský pokles atmosférického CO₂ rozběhl evoluci vodivých pletiv kompenzujících ztráty vody

Sporangia

– stěna má více vrstev buněk (= sporangia eusporangiátní, = tlustostěnná)

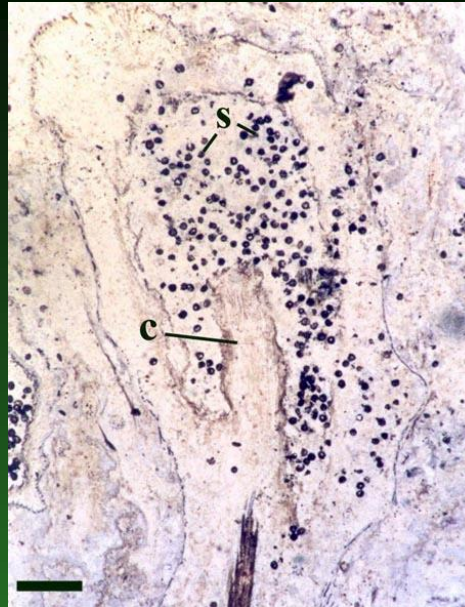
– izosporická

– někdy uvnitř sloupek (columella)

– **ne**mají žádnou dehiscenci = ztenčeninu, otvírají se rozpadem stěny, vzácně terminálním otvorem

Tlustostěnná sporangia (eusporangia) mají všechny výtrusné cévnaté rostliny, kromě odvozených kapradin. Eusporangiátní jsou i mechorosty.

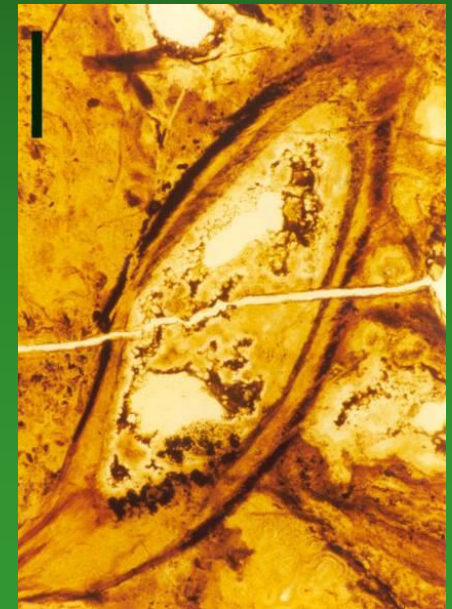
Terminální sporangia mají ryniofyty jako mechorosty, plavuně je mají na bočních stopkách, kapradin na listech



Horneophyton lignieri, c = columella



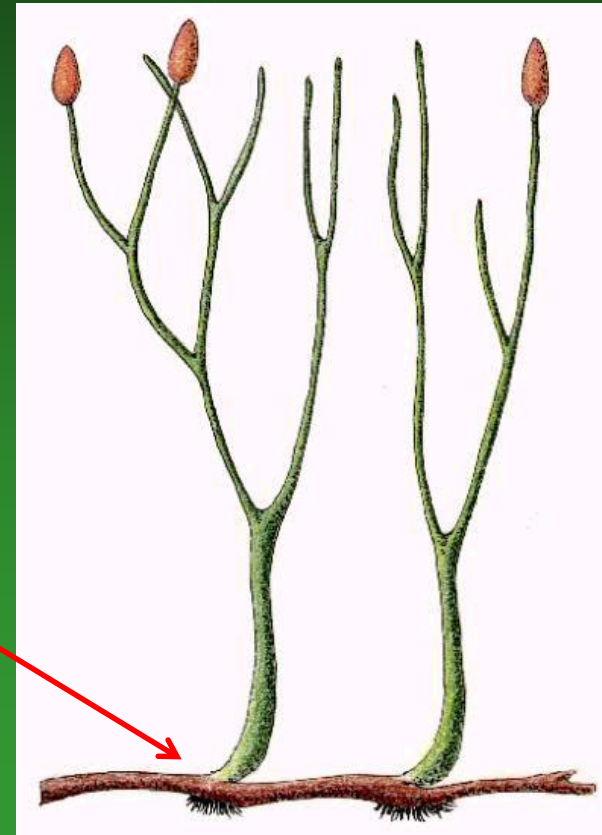
Nothia aphylla



Aglaophyton major

Rhizomy = vodorovné (často podzemní) stonky

- fixují nadzemní sporofyt k substrátu
- s jednobuněčnými **rhizoidy** – příjem živin a vody (geny pro gametofytní tvorbu rhizoidů kooptovány sporofytem)



Endomykorrhiza

v oddencích ryniofyt (arbuskulární = hyfy „stromečkovitě“ rostlé do buněk primární kůry)

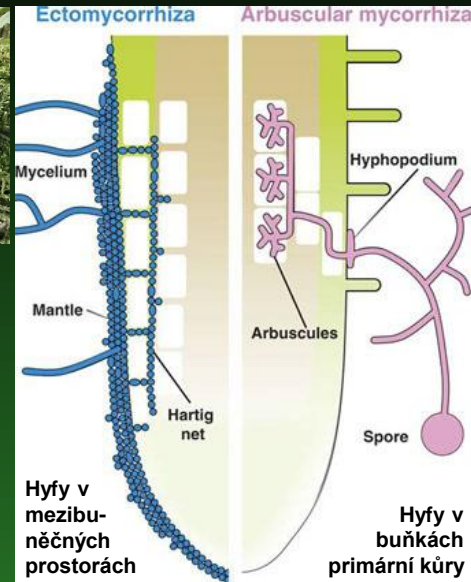
rostlina houbě – uhlíkaté látky
 houba rostlině – uvolňuje ze substrátu pro rostlinu nepřístupné anorganické živiny

rostlinám tento „houbový servis“ k dispozici od počátku terestrializace!

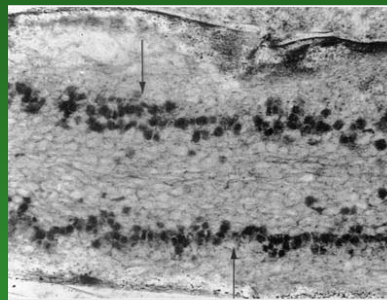
Basidiomycota



Glomeromycota



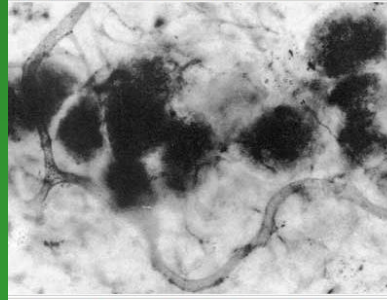
Zjištěna u *Rhynia*,
Aglaophyton,
Horneophyton – u všech, kde se zachovaly podzemní části. Výjimečně zjištěna i v gametofytech (*Lyonophyton rhyniensis*) tedy obdobně jako u hlevíků a játrovek



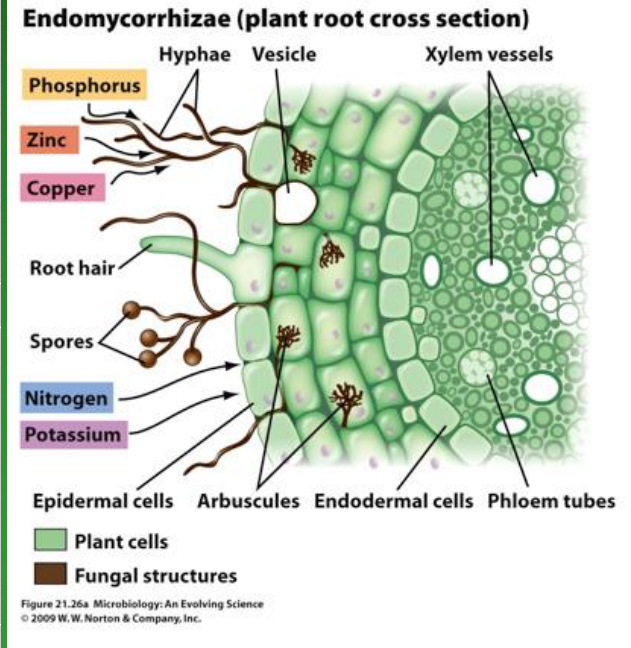
400 MY old fossil mycorrhiza-like association in *Aglaophyton major* rhizome (Taylor et al. 1995).



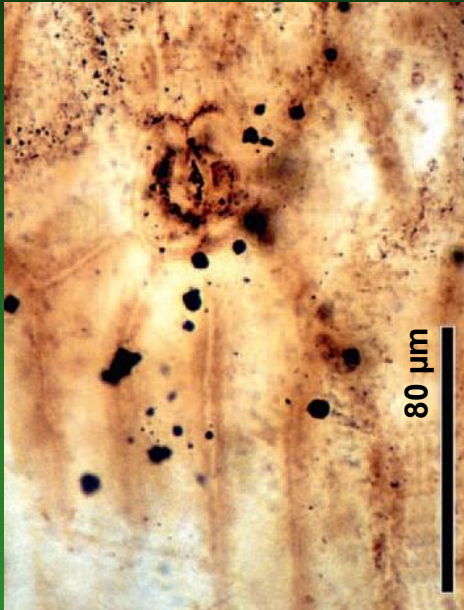
Vesicle-like structures in *Aglaophyton major* rhizome (Taylor et al. 1995).



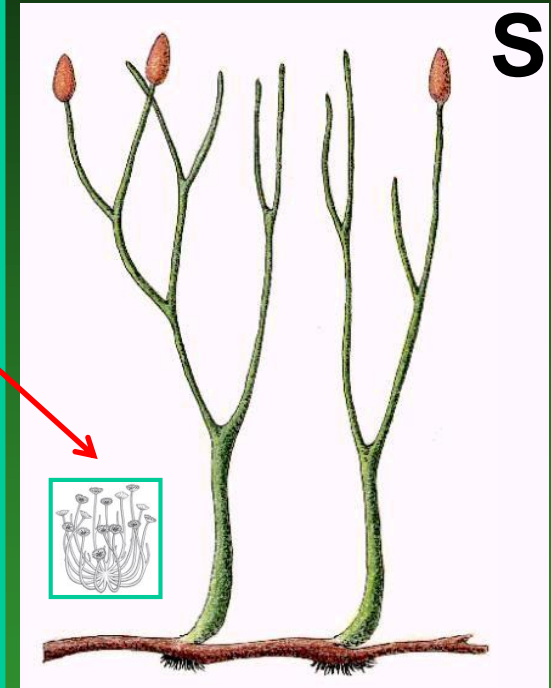
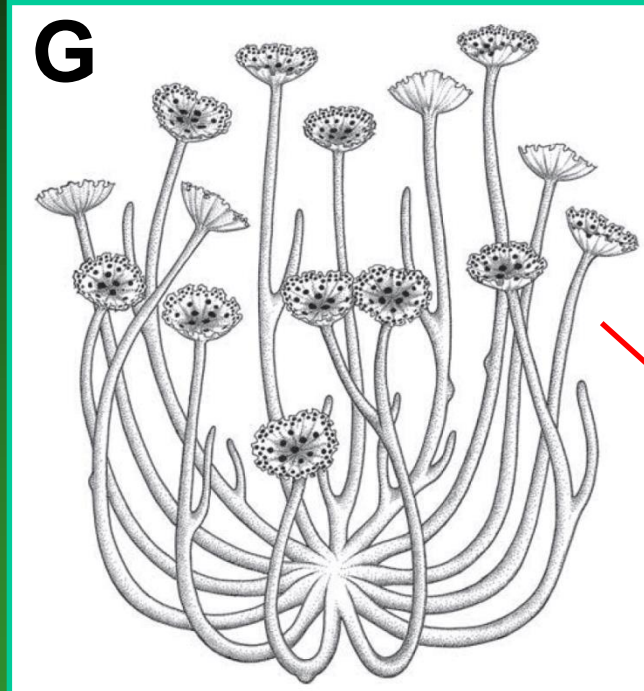
Arbuscule-like structures in *Aglaophyton major* major rhizome (Taylor et al. 1995).



Gametofyt – drobný, zelený, hvězdicovitě a vidičnatě větvený – často s terčovitými receptákuly (gametantiofory) – podobnými jako má játrovka *Marchantia polymorpha*. Oproti sporofytu několikrát menší (několik cm), měl hydroidní vodivý systém – jako mechy



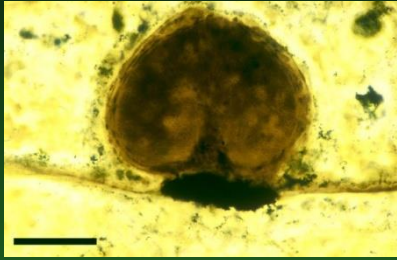
Průduch na gametofytu
Lyonophyton rhyniensis



Oproti mechorostům měly gametofyty ryniofytů průduchy (a také kutikulu). Evoluce se v devonu patrně vydala k homoiohydrii gametofytu, ale nedotáhla to!

Gametofyt – talířovitá receptakula častěji jednopohlavná

– gametofyty jednopohlavné i oboupohlavné



antheridium



antheridiofor

Lyonophyton rhyniensis ♂



archegonium



archegoniofor

Langiophyton mackiei ♀



Aglaophyton major

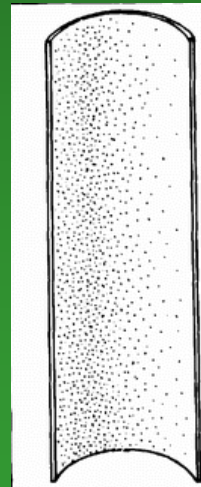
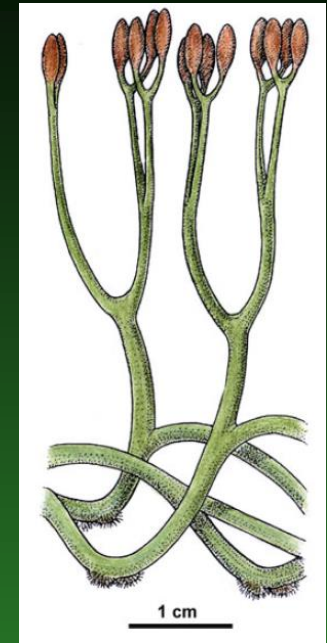
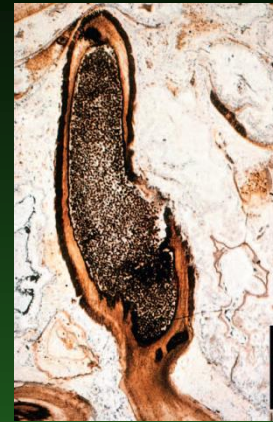
(dříve *Rhynia major*)

devon; sporofyt do 20 cm, telomy na bázi až 5 mm silné

Sporangia – elipsoidní, 12x4 mm na všech koncích telomů

Nadzemní výběžky přichyceny k substrátu shluky jednobuněčných rhizoidů

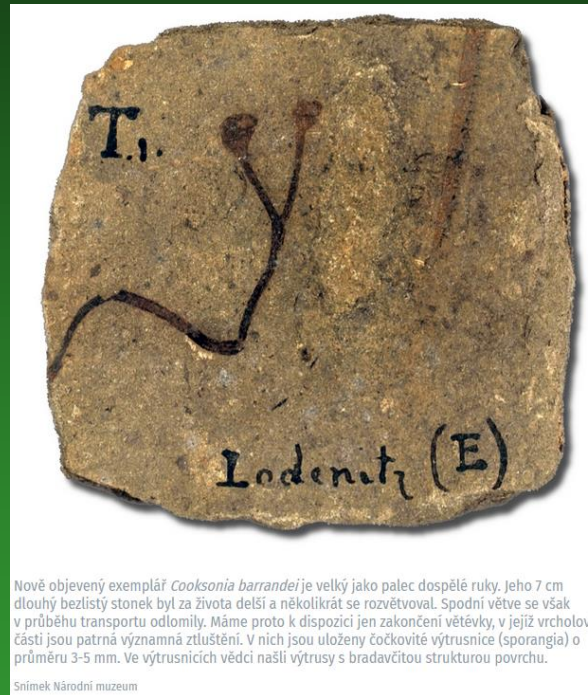
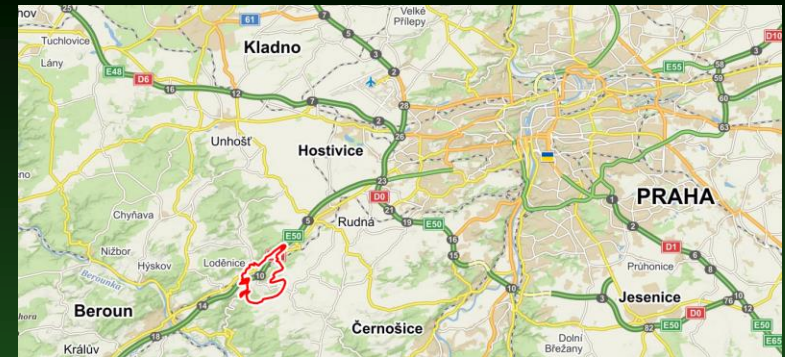
Tracheidy - bez ztluštěnin, jako hydroidy mechů



Cooksonia bohemica

popsaná od Loděnic u Berouna v r. 2018;
objevena v Barrandově materiálu až v r. 2011

vysoká až 7 cm;



nature
plants

LETTERS

<https://doi.org/10.1038/s41477-018-0140-y>

Sporophytes of polysporangiate land plants
from the early Silurian period may have been
photosynthetically autonomous

2018

Milan Libertin¹, Jiří Kvaček^{1*}, Jiří Bek², Viktor Žárský^{1*} and Petr Štorch²

stáří spodní silur

432 mil. BP. = nejstarší makrofosílie vyšších rostlin

oddělení *Zosterophyllophyta* = mikrofylní ryniofyty

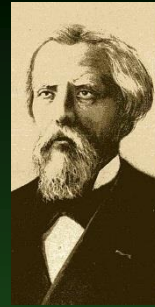
Spodnovevonští předchůdci plavuní

(parafyletické linie, z nichž nejpozději divergující jsou sesterské k plavuním)

- do 50 cm vys. = 2x vyšší než bezlisté ryniofyty

- na telomech šupinovitě vychlípeniny pokožky (emergence) bez inervace (enafyly)





Vodivé elementy sporofytu – aktinostélé

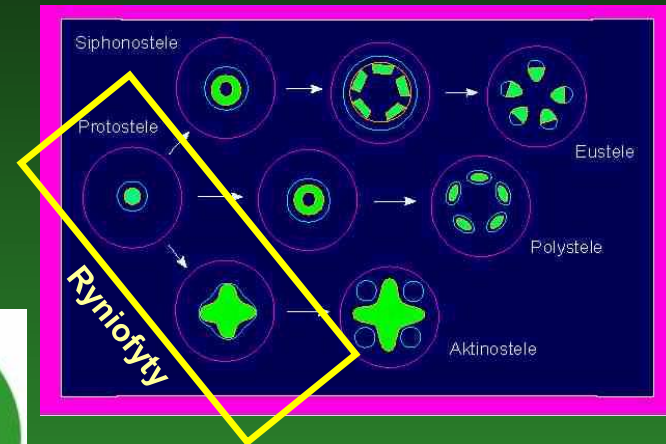
= jeden cévní svazek v tenkém stonku

xylem (bez dřeně) – uprostřed svazku
na řezu hvězdicového tvaru –
konstrukční pevnost

floem – mezi paprsky xylemu

Stelární teorie (1870)

- naznačuje evoluci vodivých
svazků z ryniofytního protostélé



xylem

floem

**hypodermální
sterom =
„sklerenchym“**

Evoluce stéle souvisí s
výškou a tloušťkou,
větvením stonku a tvorbou
listů na něm.

Výška stonku = kompetice
o světlo. Vyšší a tlustší
stonky musejí být pevnější



Příčný řez aktinostelickým telomem rodu *Asteroxylon*

Zosterophyllum rhenanum

Gametofyt hermafroditní,
Receptákula oboupohlavná

Sporofyt



Popsán jako *Sciadophyton steinmannii*

Asteroxylon mackei

Suchozemský až 50 cm vys.,

Stonek – do 2 mm tlustý, monopodiálně větvený

Vedlejší větve vidličnatě větvené

Gametofyt není znám

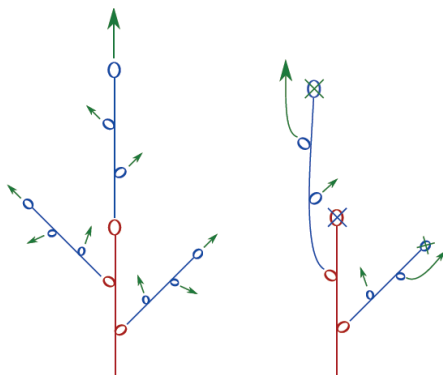
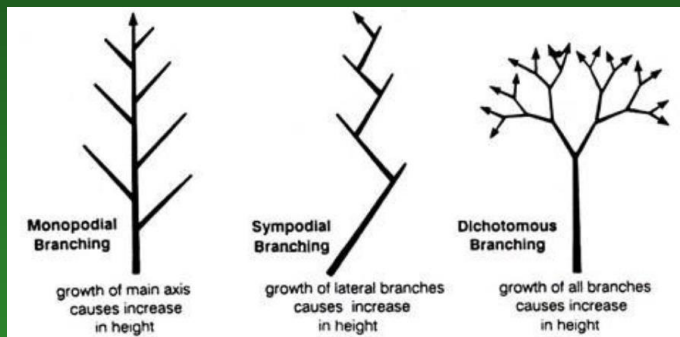


Figure 7.5: Monopodial (left) and sympodial branching. First, second and third years of growth are red, blue and green, respectively.

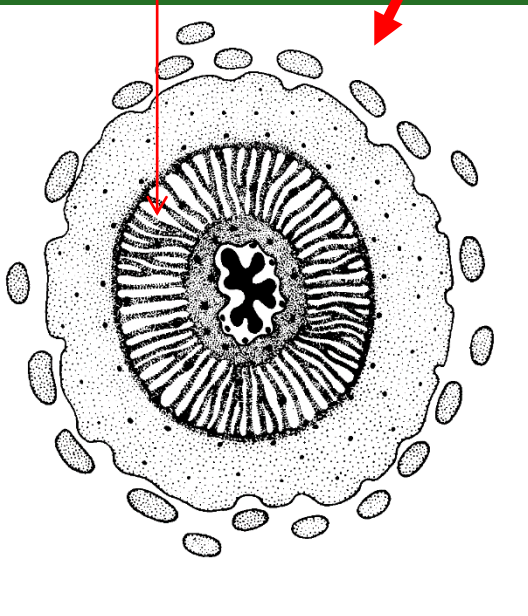


Asteroxylon mackei

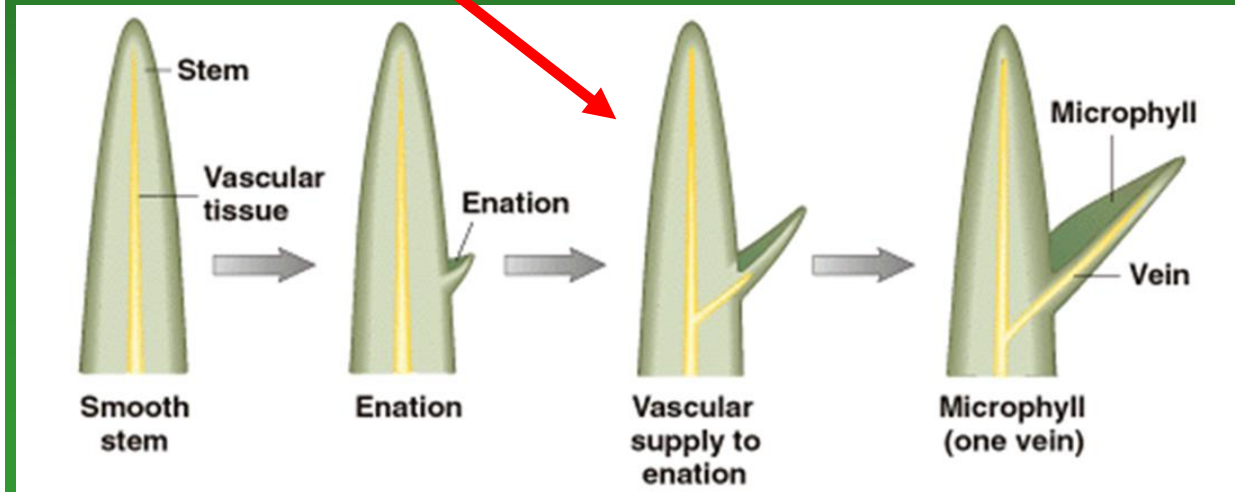
„Listy“ bezcévné = až 5 mm dl. – s průduchy

Vedlejší cévní svazky sice odvětvovaly z centrálního aktinostélé a procházely skrz parenchymatický kortex, ale do enačních listů nevstupovaly

aerenchymatické
dutiny pod
endodermis



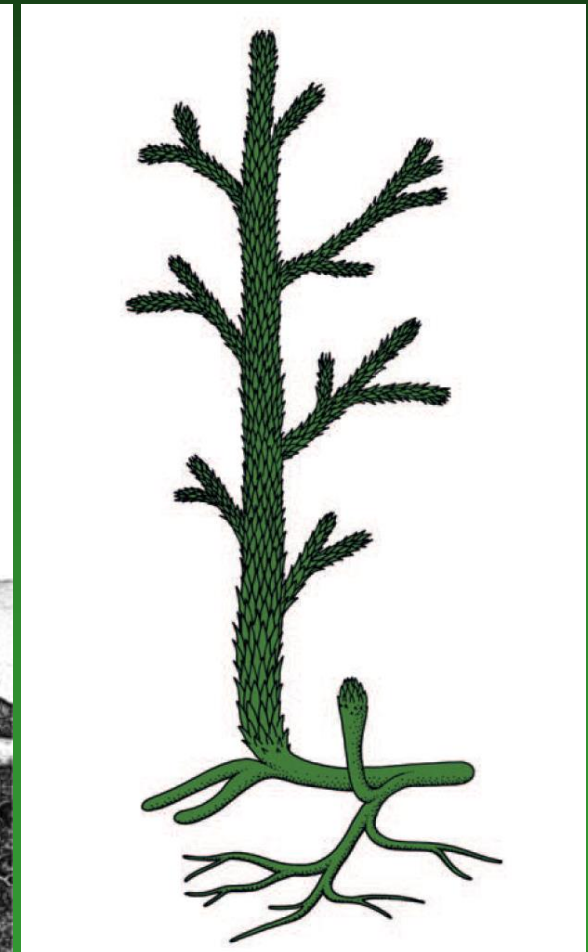
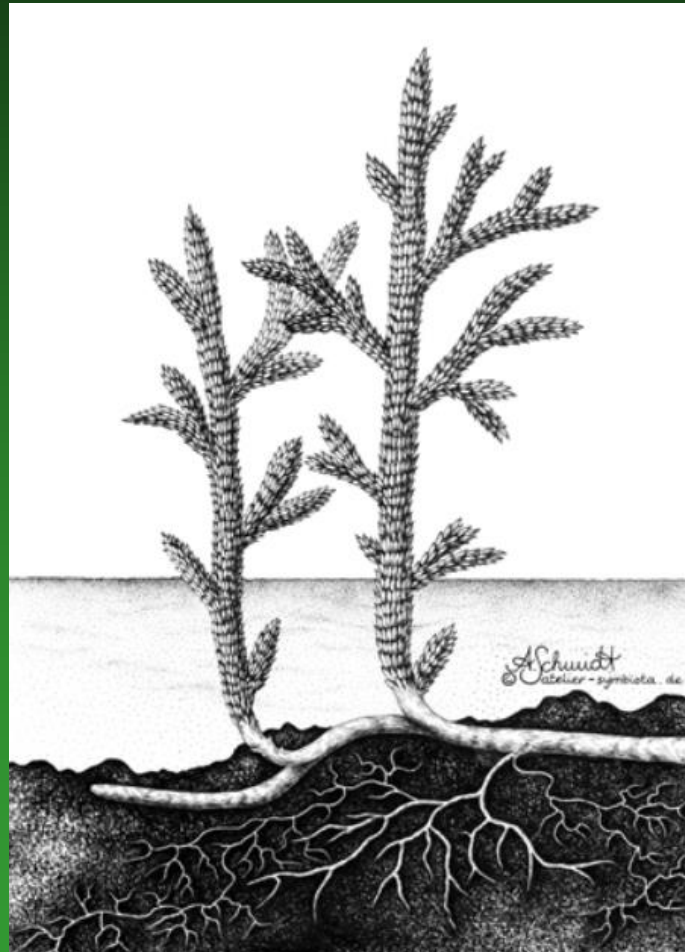
Hypotetická evuce
mikrofylního listu



Asteroxylon mackei

Oddenek s protostélé

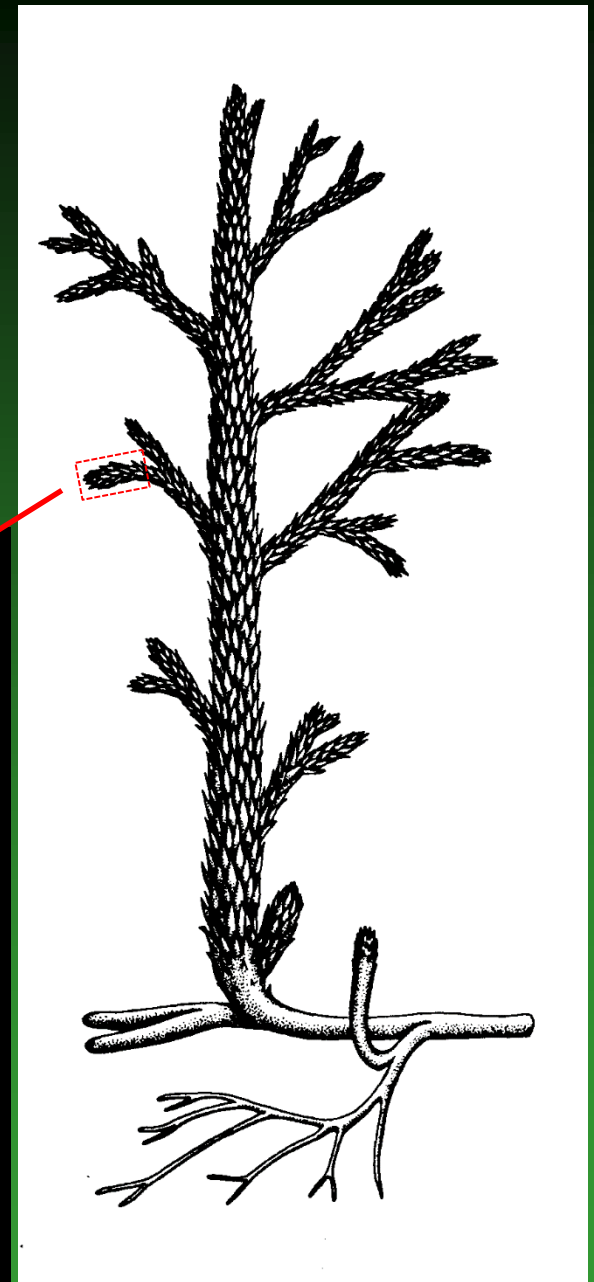
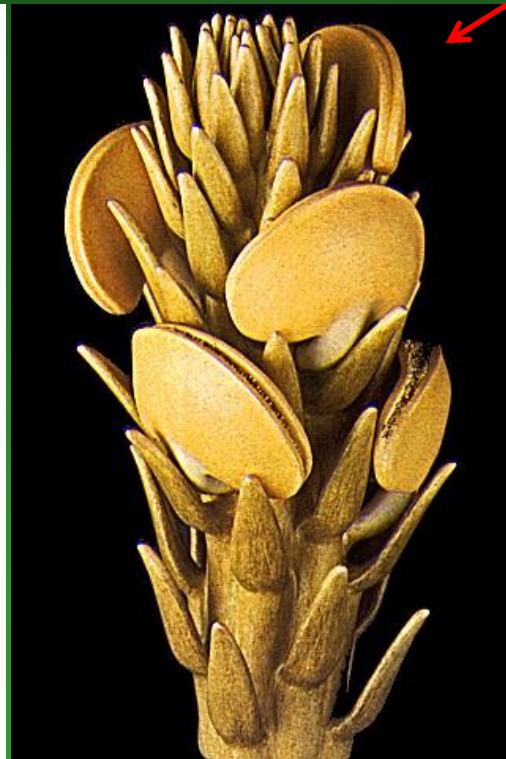
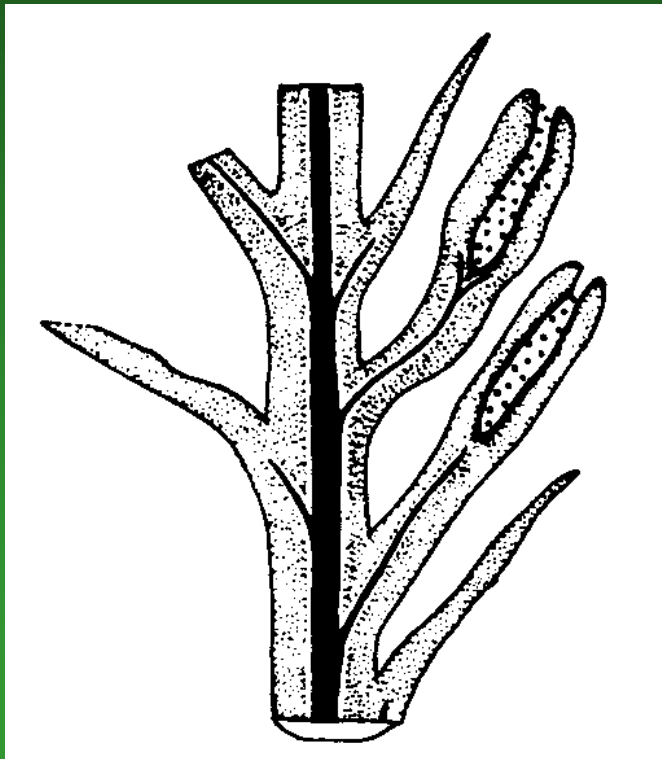
Vidličnatě větvené „kořeny“ (přechody mezi kořeny a oddenky) – adventivně z oddenku



Asteroxylon mackei

Sporangia ledvinitá – až 7 mm dl.

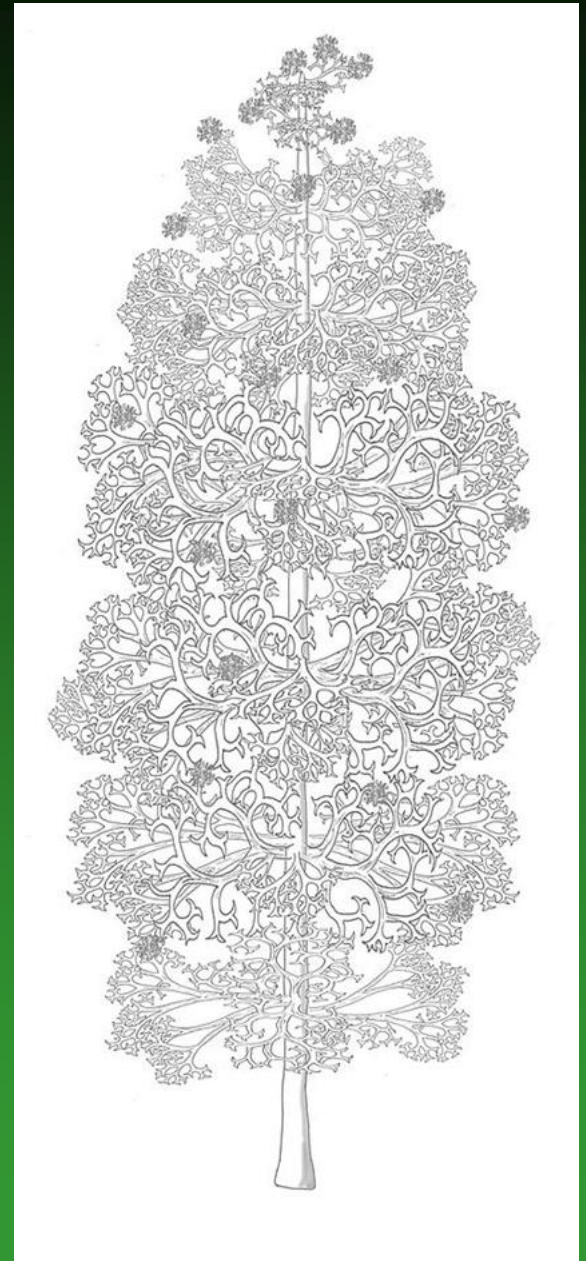
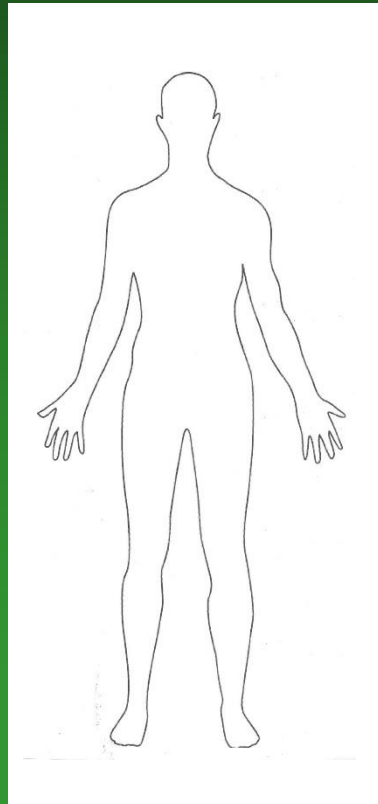
- krátce stopečkatá, stopky s cévním svazkem,
- vyrůstají mezi enafyly na koncích větví, ne v paždí enafylů jako u plavuní.



oddělení *Trimerophyta* = mikrofylní rymiofyty

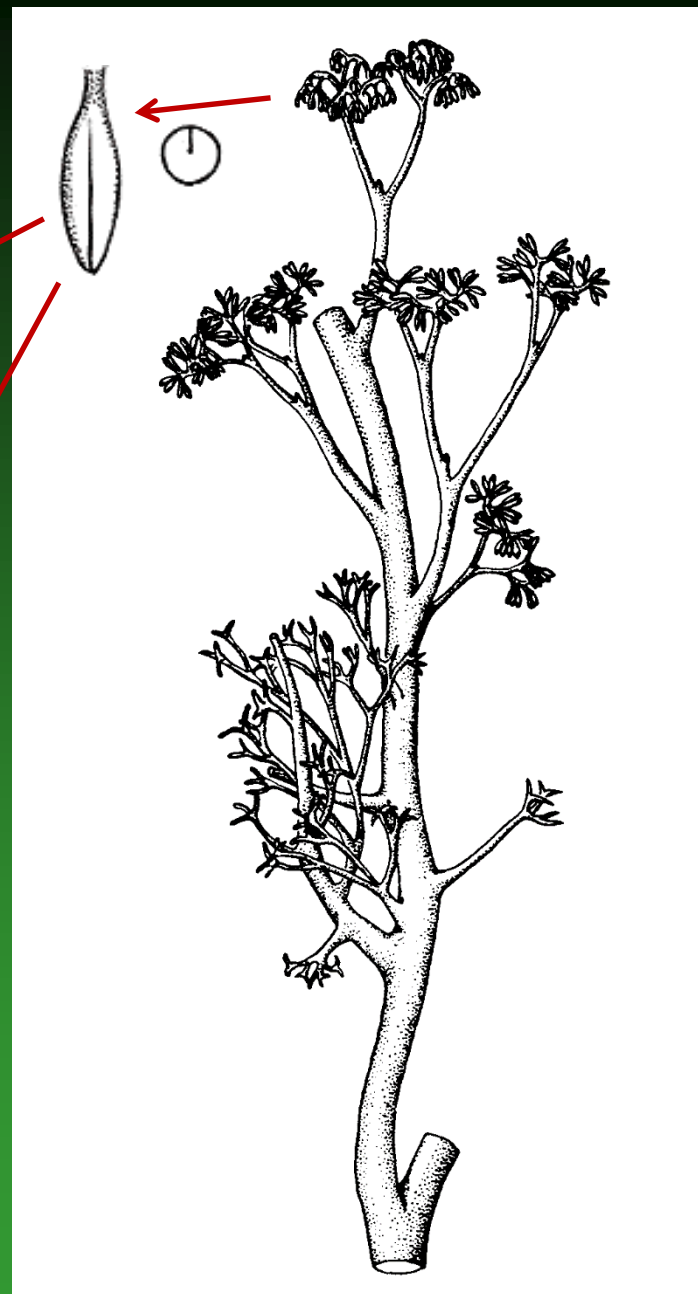
Spodnodevonští ancestoři (předchůdci)
megafylních rostlin – kapradin a semenných
rostlin.

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



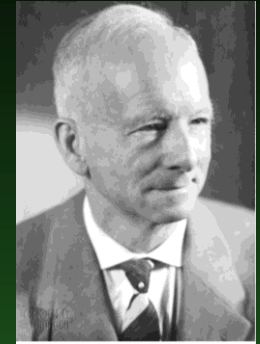
oddělení *Trimerophyta*

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



Zimmermannova telomová teorie:

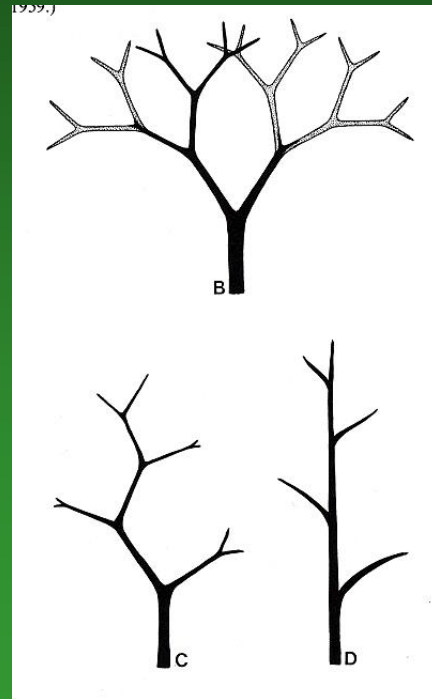
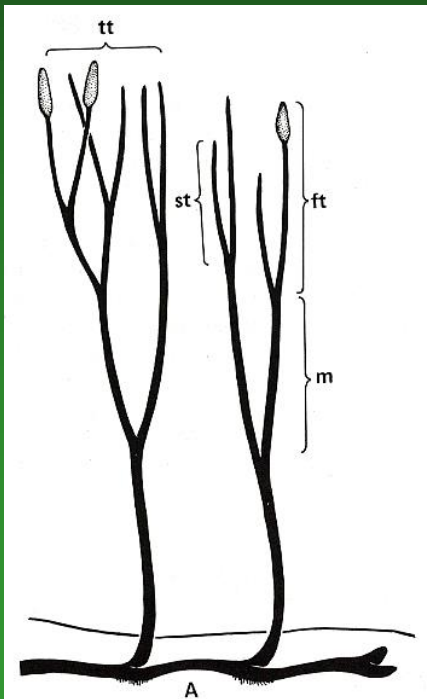
Walter Zimmermann
1892-1980



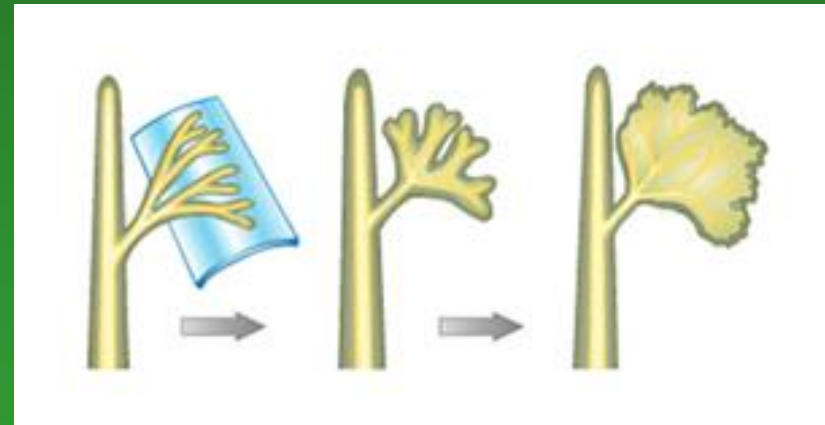
Výchozí morfologická struktura = prostorově vidličnatě větvený telom

Z něj evolučně odvozeny všechny ostatní orgány

Evoluce telomů: převršení → monopodiální stonk



planace + kladofikace + syntelomizace → list



Plavuně

mikrofilní nástupci rynniofytů

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)



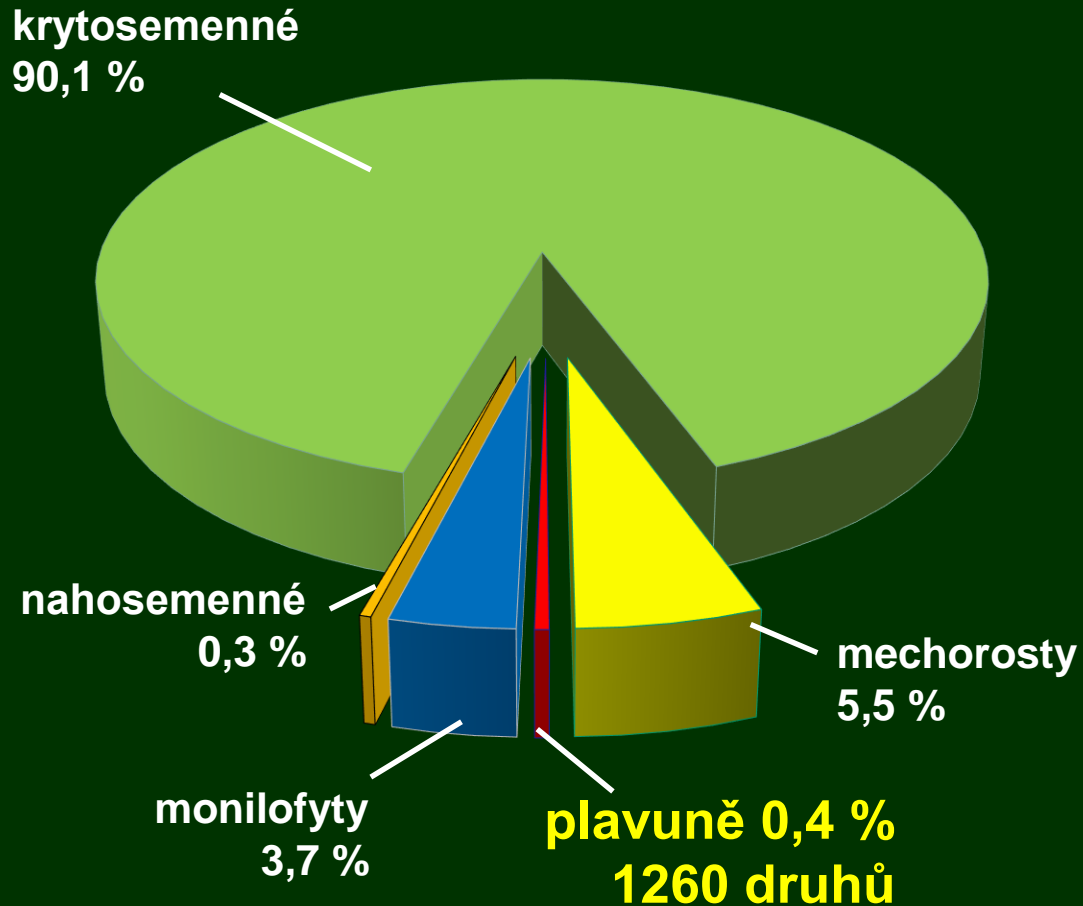
Fosilní záznam



- poprvé – devon – 410 mya
- vrchol rozmanitosti a podílu na biomase – karbon – plavuně tvořily 50% druhové diverzity a >75 % biomasy suchozemských rostlin
- perm – vytlačovány nahosemennými
- poslední stromové plavuně vyhynuly v druhohorách
- Vytvořily nový druh biotopu (les), ochrana před extrémní klimatu a UV

Dnešní podíl plavuní na diverzitě vyšších rostlin malý

Druhová diverzita vyšších rostlin

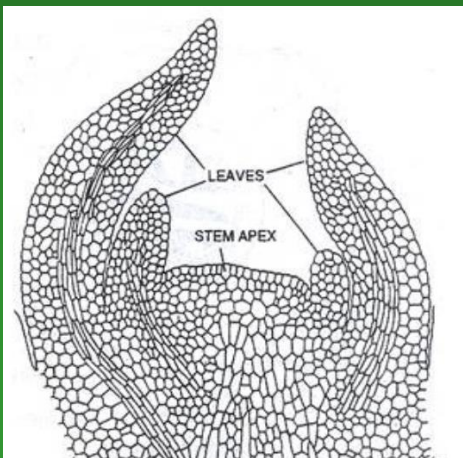


Stonek

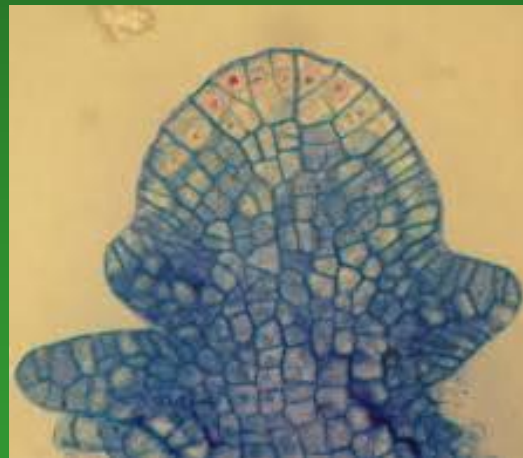
- nečlánkovaný (oproti přesličkám)
- vidličnatě až monopodiálně větvený

Vzrostlý vrchol

- jediná terminální iniciála – plavuně a vranečky
- vícebuněčný meristém – šídlatky (obecně stromové typy)



Lycopodium

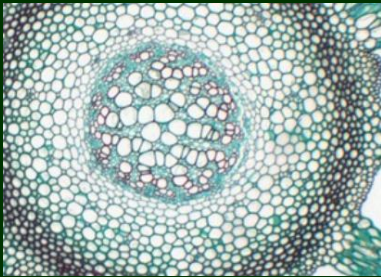


Selaginella kraussiana

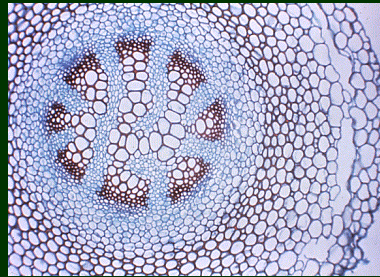
Vodivé elementy stonku – jiná ontogeneze u bylin a dřevin

Bylinné plavuně

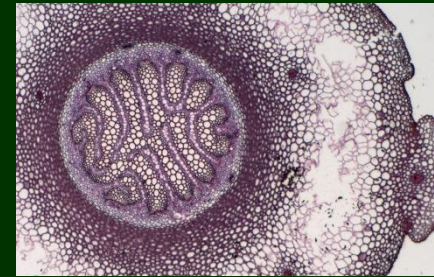
nejmladší stoněk
exarchní protostélé



mladý stoněk
exarchní aktinostélé



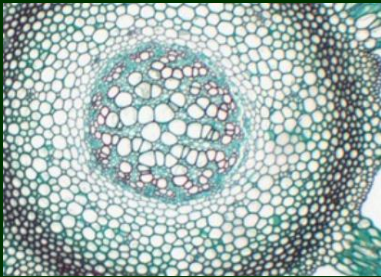
dospělý stoněk
plektostélé



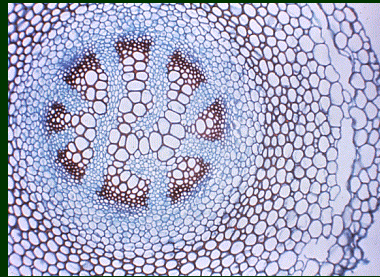
Vodivé elementy stonku – jiná ontogeneze u bylin a dřevin

Bylinné plavuně

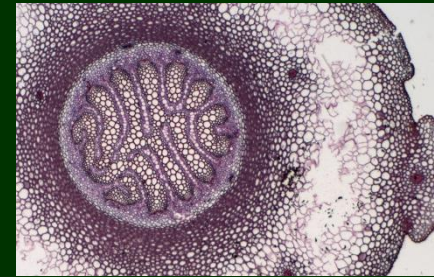
nejmladší stoněk
exarchní protostélé



mladý stoněk
exarchní aktinostélé

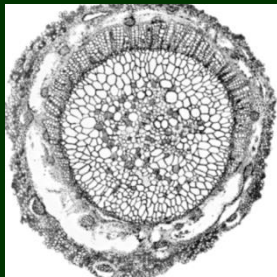


dospělý stoněk
plektostélé



Stromové plavuně

mladý kmen
protostélé



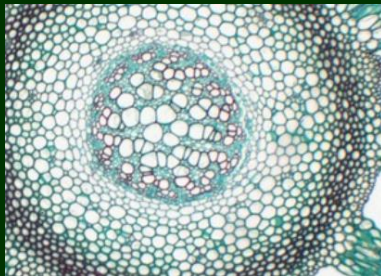
dospělý kmen
sifonostélé



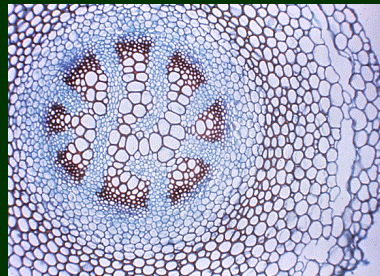
Vodivé elementy stonku – jiná ontogeneze u bylin a dřevin

Bylinné plavuně

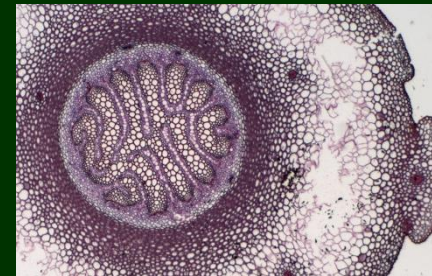
nejmladší stoněk
protostélé



mladý stoněk
exarchní aktinostélé

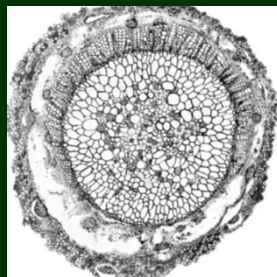


dospělý stoněk
plektostélé



Stromové plavuně

mladý kmen
protostélé

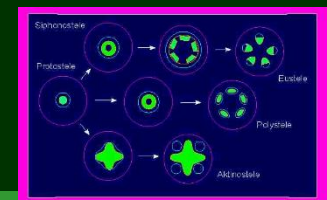


dospělý kmen
sifonostélé



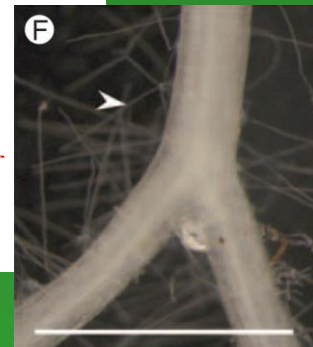
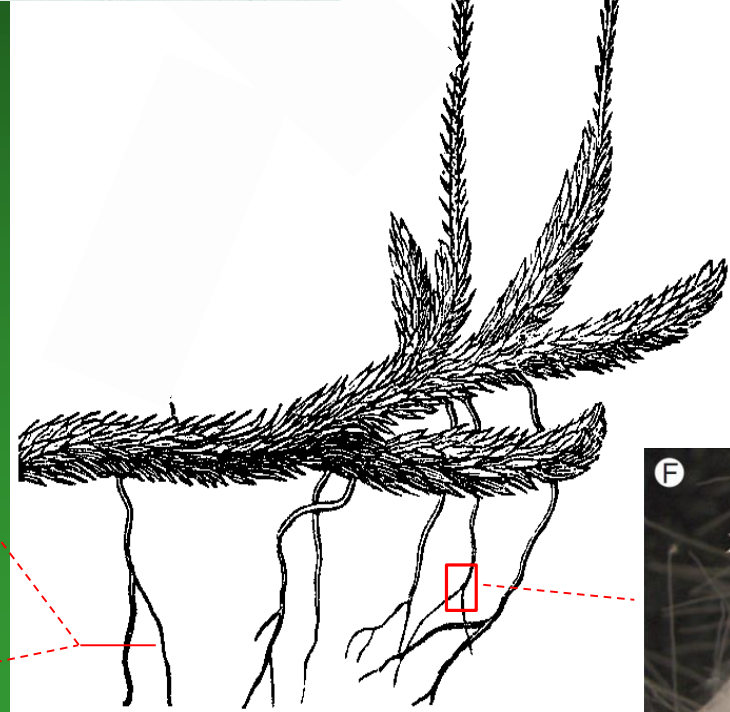
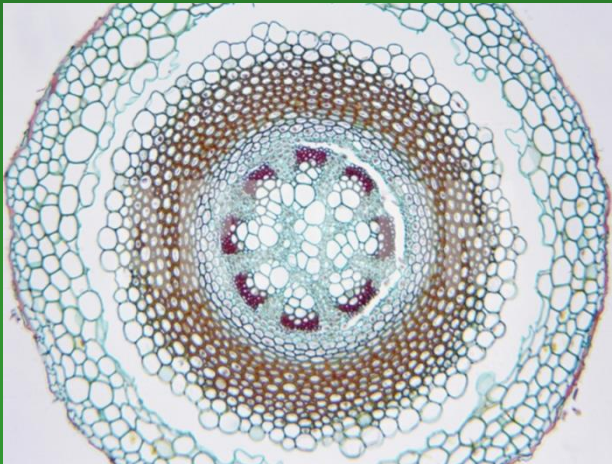
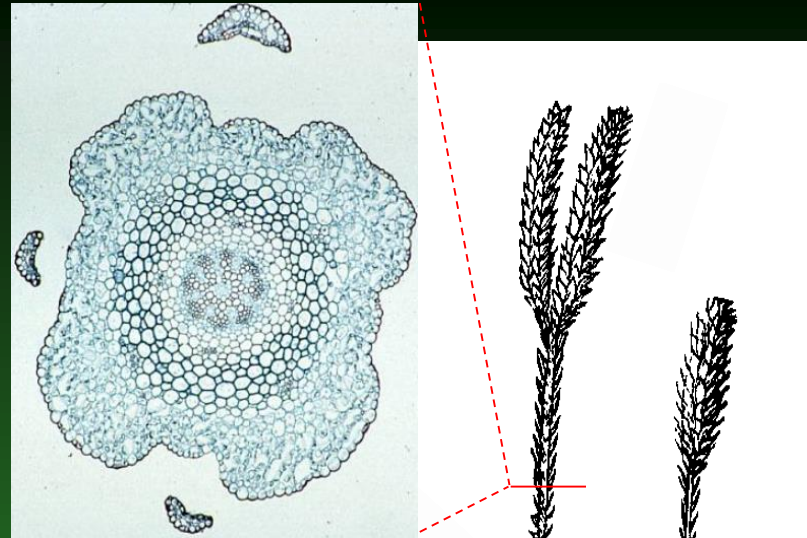
**Haeckelův zákon
rekapitulace:**

**ontogeneze =
zkrácená
fylogeneze**



Kořeny

- vyrůstají adventivně ze stonku
- vodivé elementy jako ve stonku
- mají kořenové vlásky
- vidličnatě, někdy i nepravidelně větvené – stavba podobná jako u stonku (na rozdíl od geneze bočních kořenů odlišná od megafylní linie)

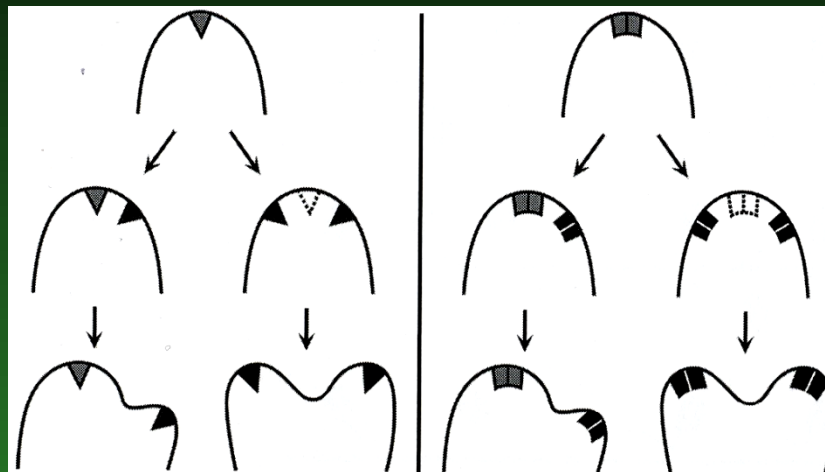


Kořeny: Nezávislá evoluce v mikrofylní a megafylní linii

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

jediná vrcholová terminála

plavuně, vranečky,
kapradiny, přesličky



vrcholový meristém

šídlatky,
semenné rostliny

boční

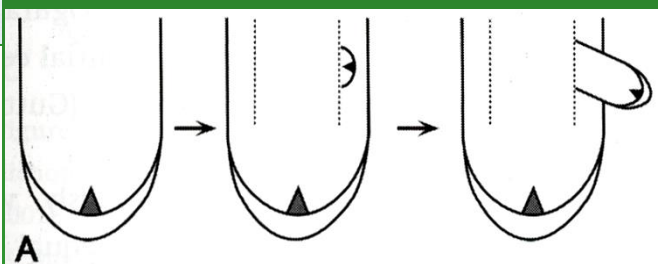
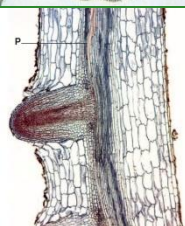
dichotomické

boční

dichotomické

Megafylní linie:

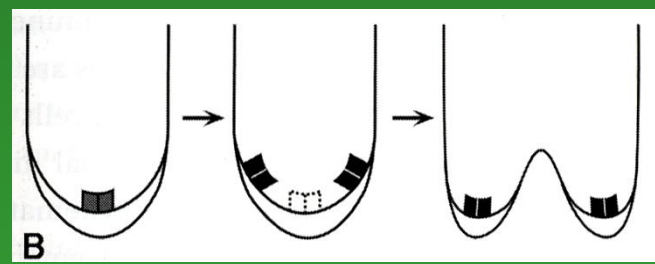
kapradiny, přesličky, semenné rostliny



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

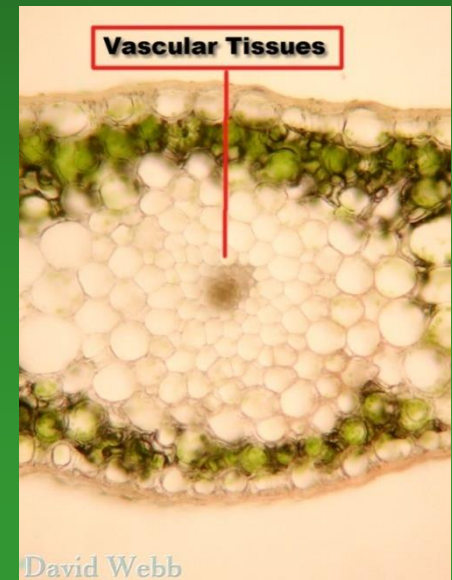
– Hagemannova teorie

(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)



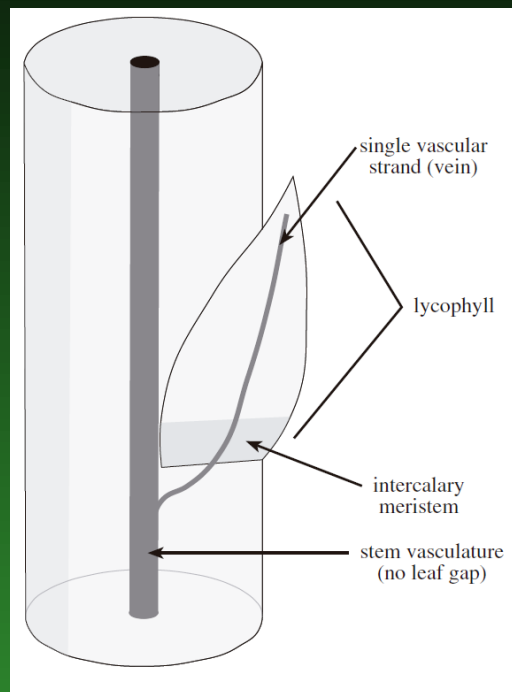
Listy: nezávislá evoluce v mikrofylní a megafylní linii

Mikrofyly

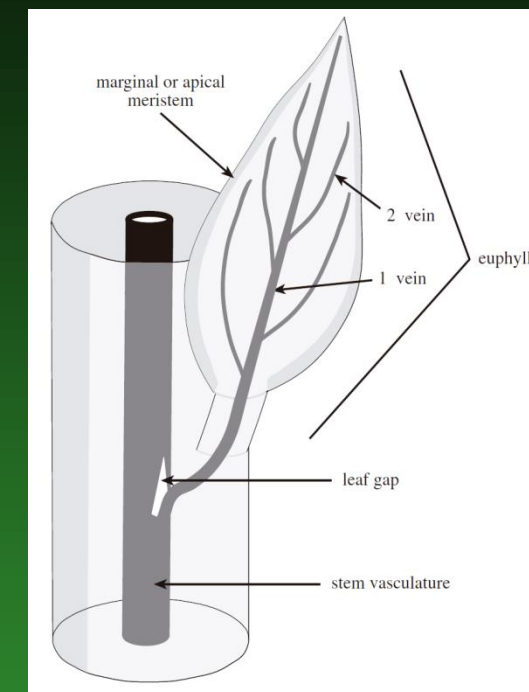
- na bázi s interkalárním meristémem,
- listová žilka nevytváří hiát ve stonkovém cévním svazku

Rozdíly: mikrofyl vers. megafyl

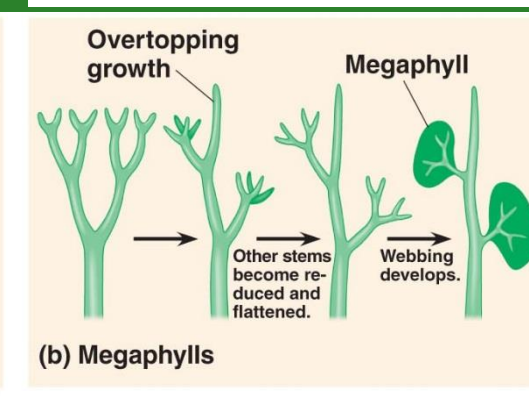
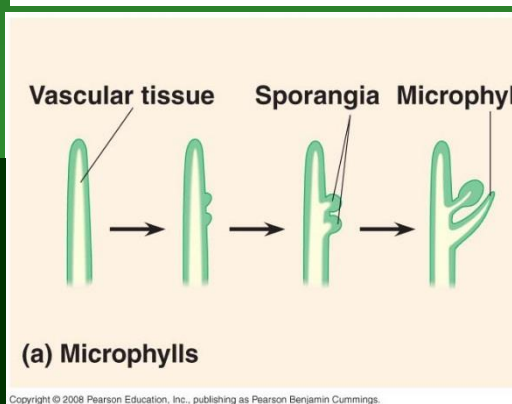
plavuně



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)

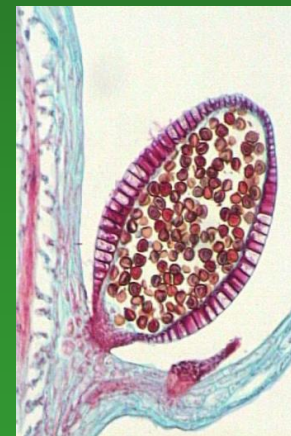
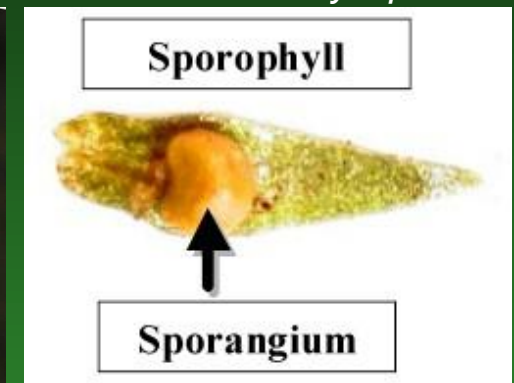
- vícevrstevná stěna = eusporangiátní sporangia
- v paždí nebo na bázi adaxiální (svrchní) strany sporofylů



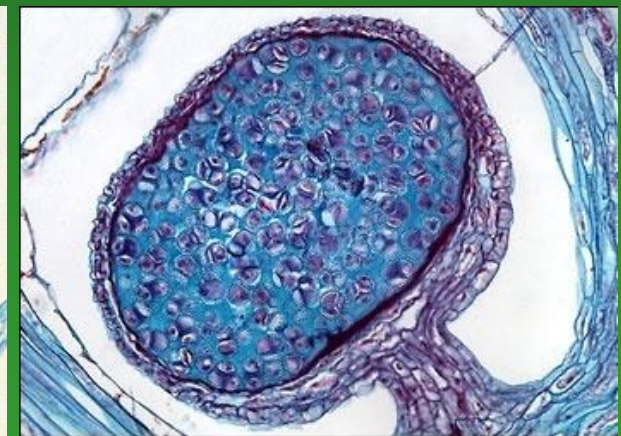
Isoetes



Lycopodium



Selaginella

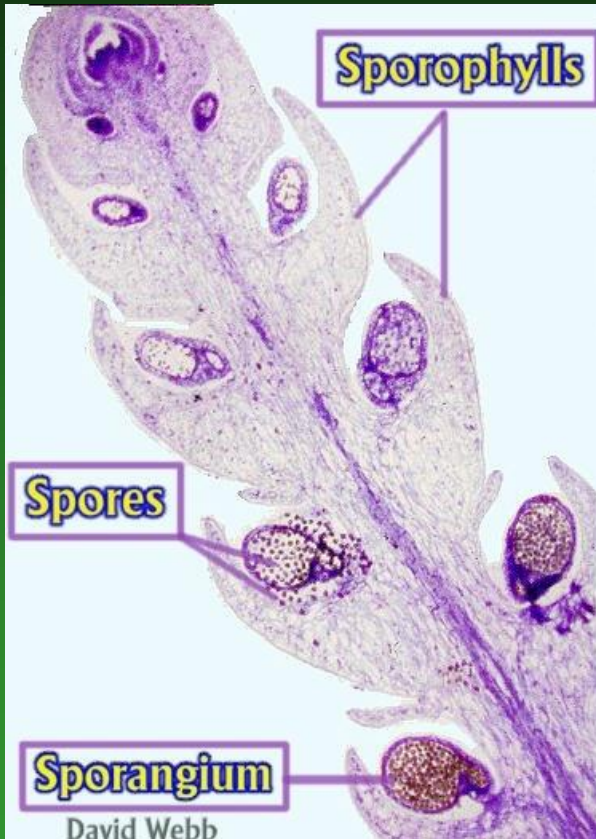


Lycopodium

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

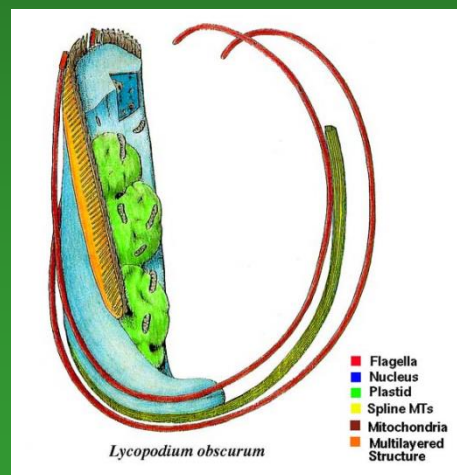
Selaginellopsida – vranečky (angl. spikemosses)
– recentně 750 druhů

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



1. Třída *Lycopodiopsida*

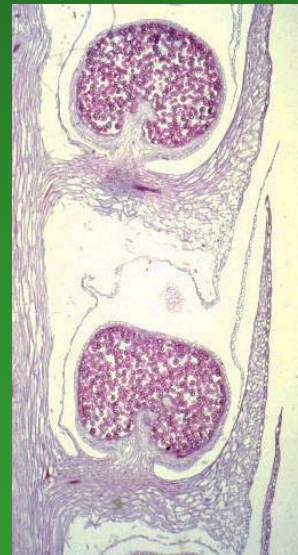
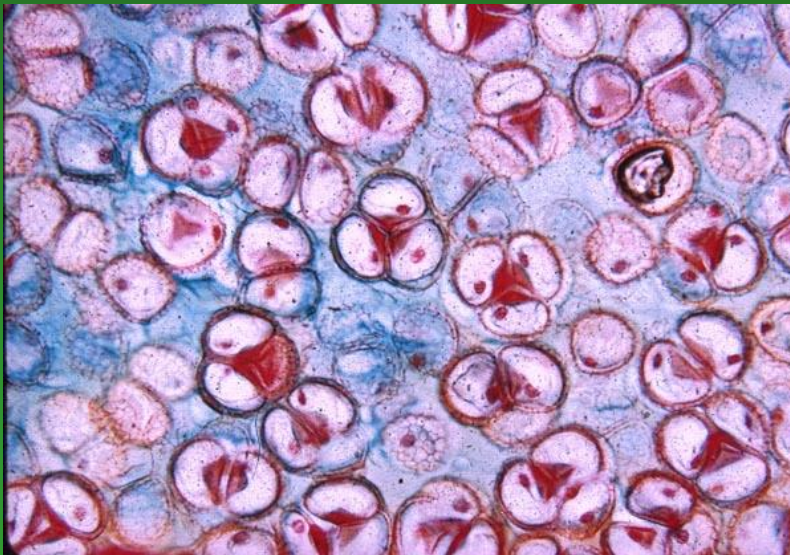
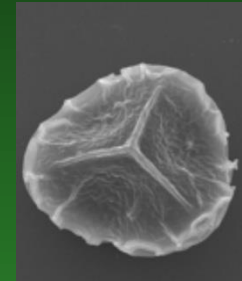
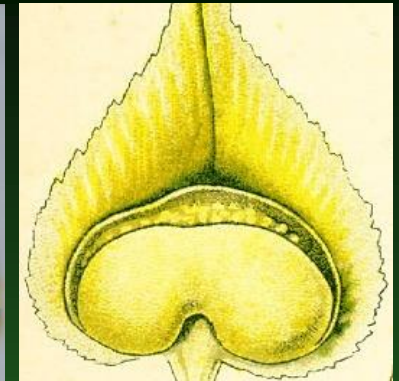
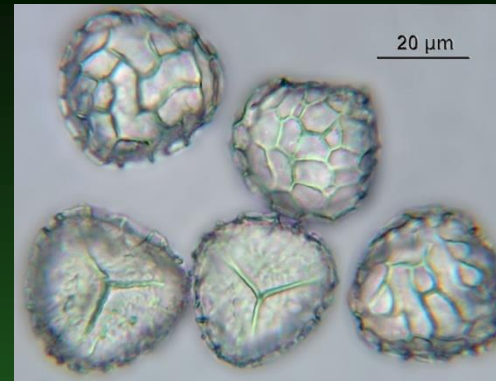
- byliny
- listy bez liguly (jazýčku), neopadávají
- spermatozoidy biciliární (polyciliární jen u *Phylloglossum*)
- poprvé spodní devon (410 mya), dnes 380 druhů



1. Třída *Lycopodiopsida*

Sporangia

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



Třída *Lycopodiopsida*

má 3 řády:

Drepanophycales



Phylloglossales

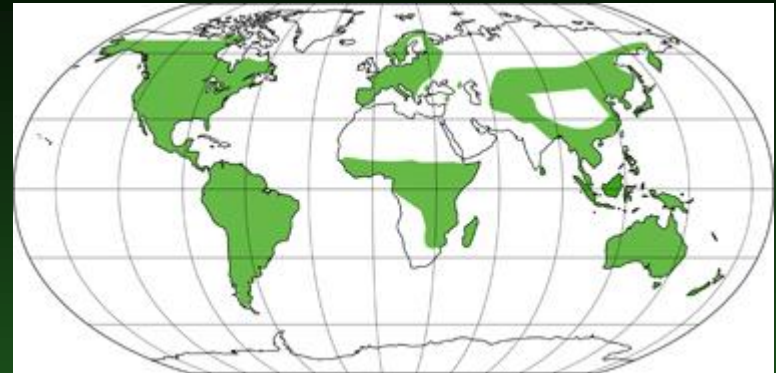
Lycopodiales



Řád *Lycopodiales* (plavuňotvaré)

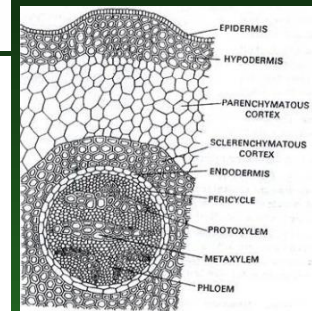
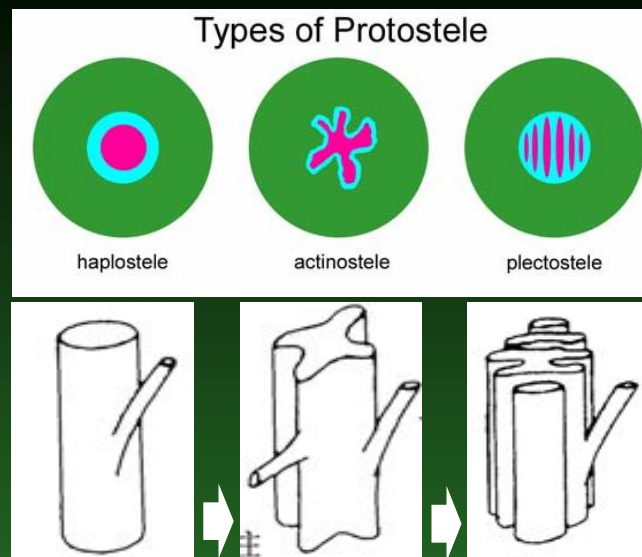
Zahrnuje recentní (≈ 380 převážně tropické) i fosilní zástupce

u nás rody *Lycopodium* a *Huperzia*

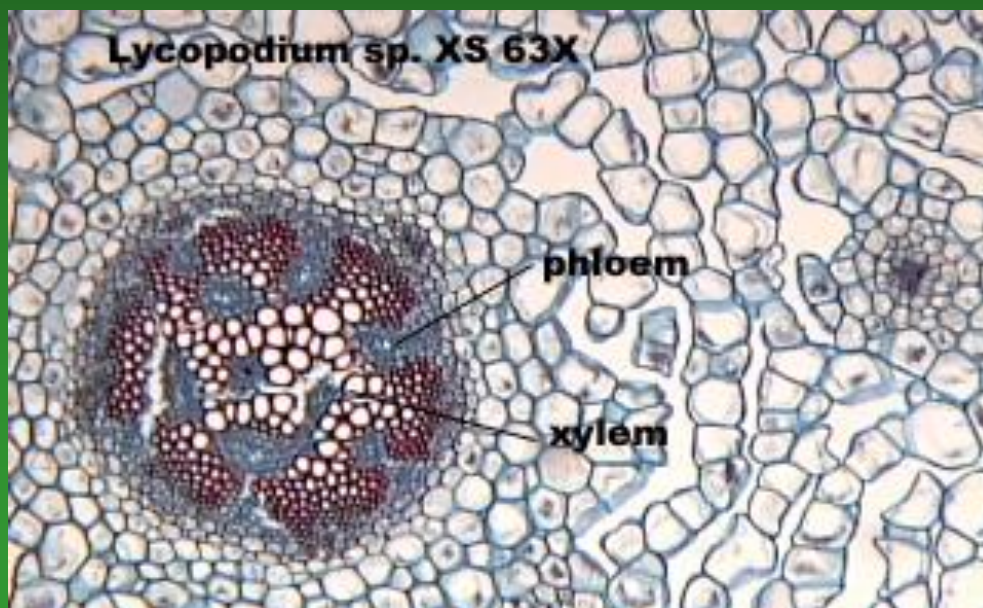


Vodivé elementy stonku nebo kořene

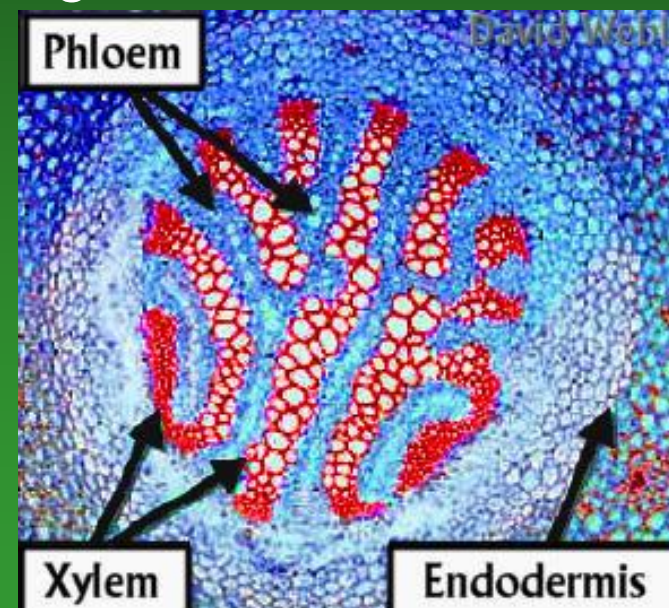
- protostélé (= haplostélé)
- aktinostélé
- plektostélé



ontogeneze



aktinostélé

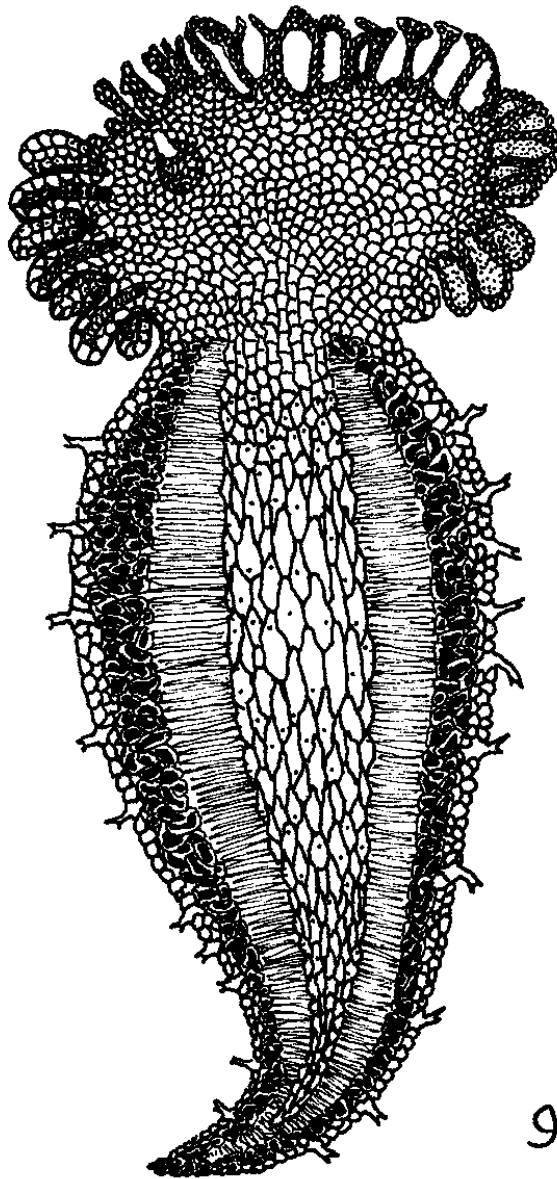


plektostélé

Gametofyt

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

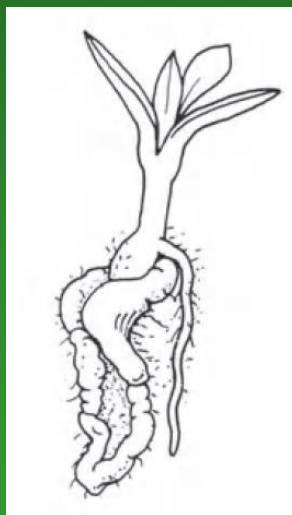
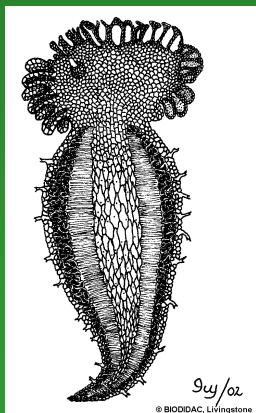
Pohlavní orgány (antheridia a archegonia) – v horní části prothalia, stavba je podobná jako ryniofytů a mechorostů



© 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

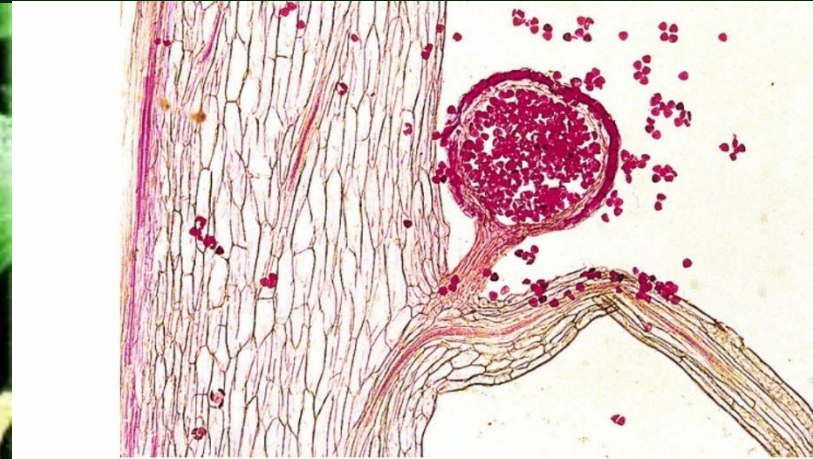


Huperzia squarrosa



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!



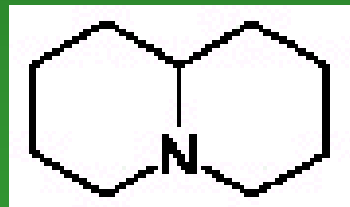
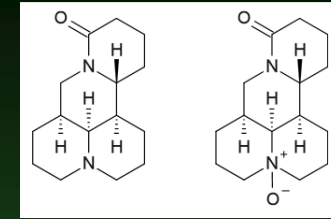
modifikovaná větev produkující
rozmnožovací pupen



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 – plavuň vidlačka

– na vřesovištích a na světlinách 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



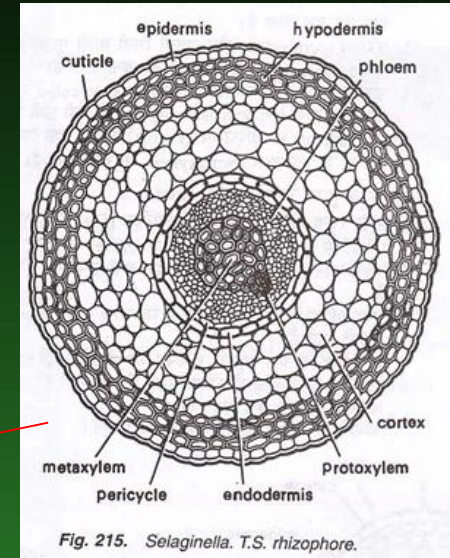
Třída *Selaginellopsida* (vranečky)

- 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

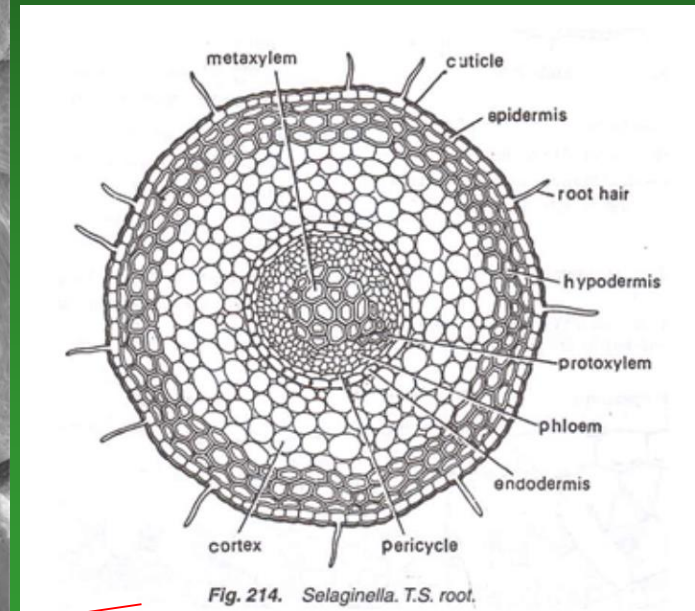


Kořeny

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



rhizofor



stejnocenné dichotomické větvení kořene

kořen

Kořenonoši (rhizofory)

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

rhizofor



kořen



Stonky

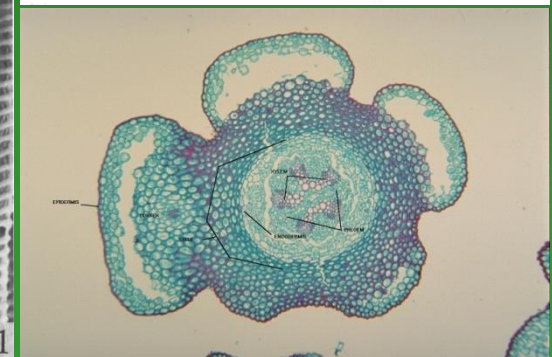
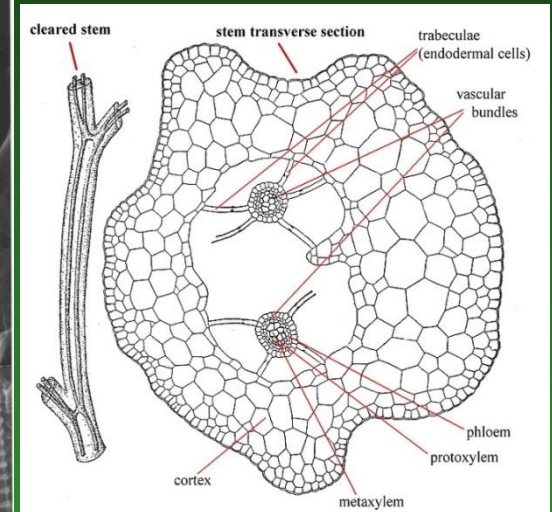
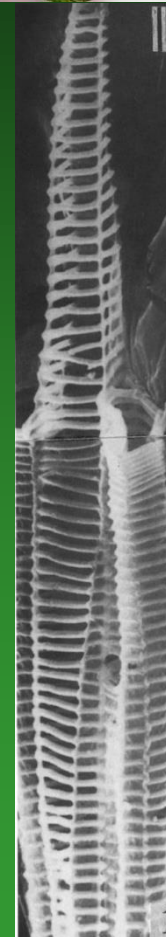
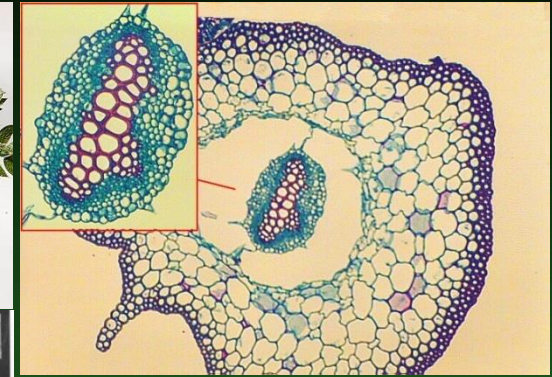
- vidličnatě větvené
- často s centrální dutinou s podélnými přepážkami

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

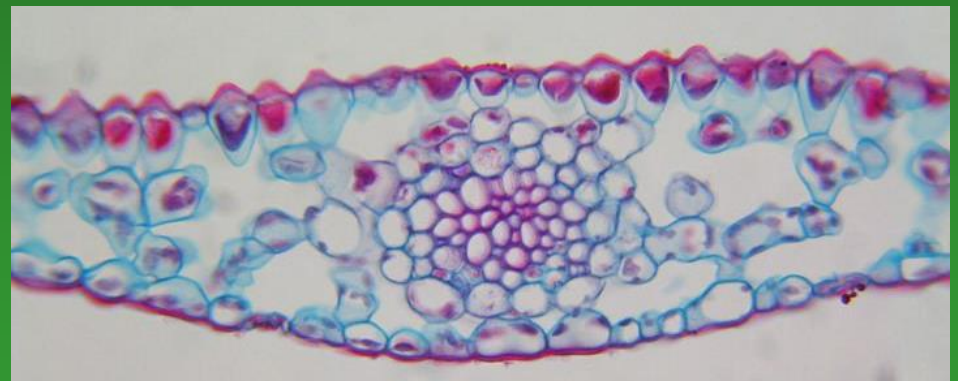
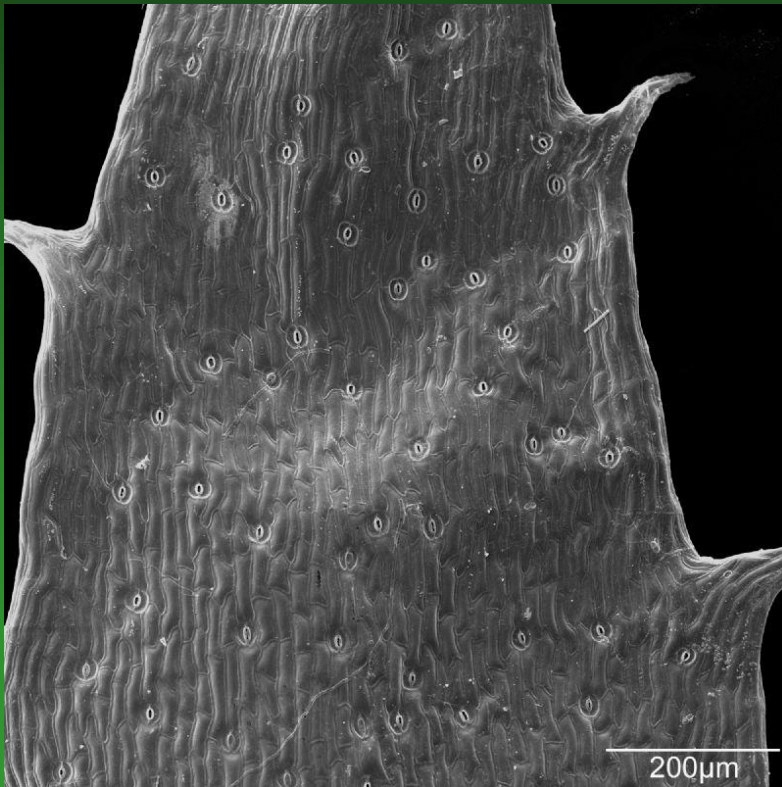
Vodivé elementy stonku

- jeden protostélkový svazek (druhy s radiálně uspořádanými listy)
- někdy dva paralelní protostélkové 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:
diferencovanou anatomii,
epidermis s průduchy
cévní svazek

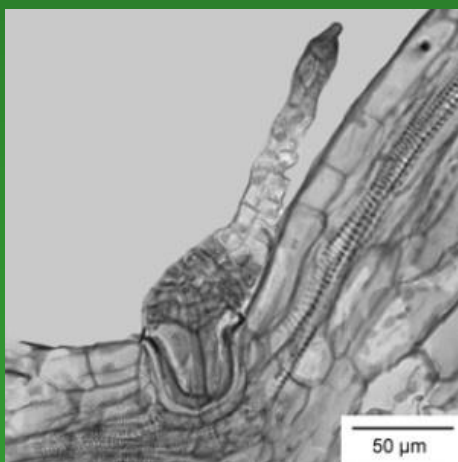
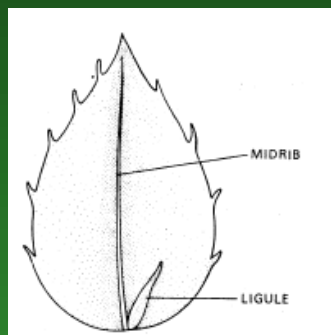


Jazyček (ligula)

= bezžilný šupinovitý výrůstek v paždí listu

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

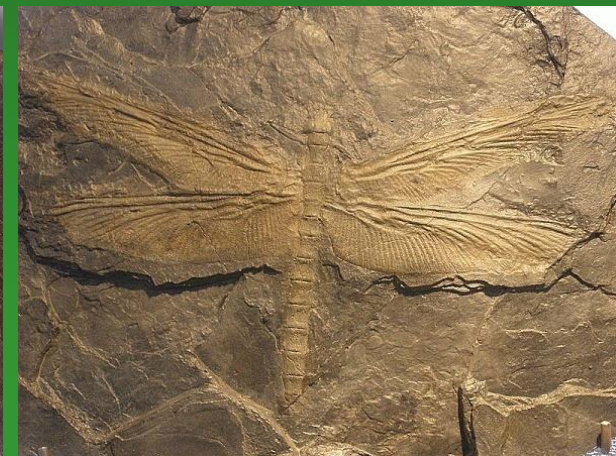
– u fosilních možná i žlaznatá funkce – lákání karbonského hmyzu – roznášení spór



karbonský šváb

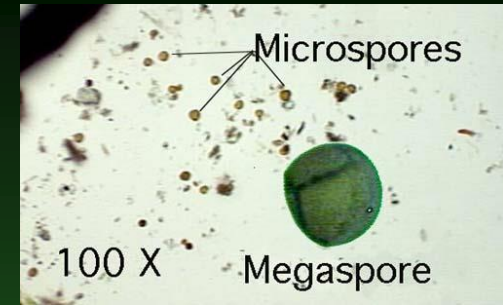


karbonská vážka

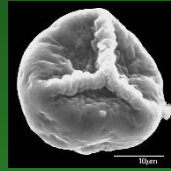


Sporangia / strobily / spóry

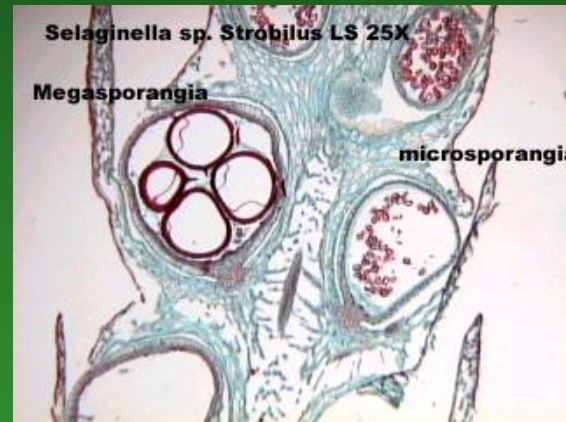
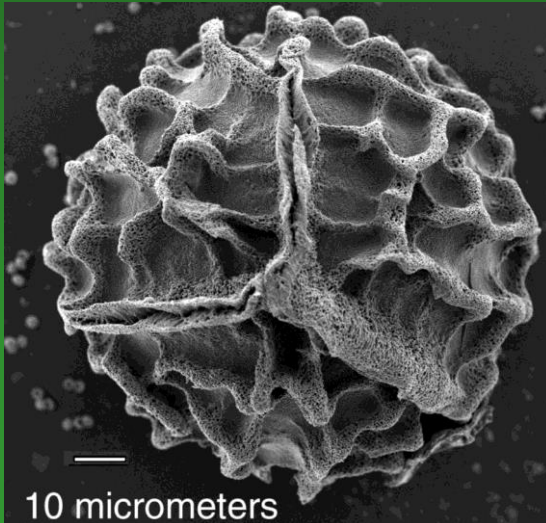
- sporangia kulovitá až ledvinitá, heterosporická,
- strobily často oboupohlavné,
- mikrosporangia v horní části stobilu,
- megasporangia v dolní části stobilu, se 4 megaspórami
- mikro- i megaspóry triletní



mikrospóry 20–60 μm

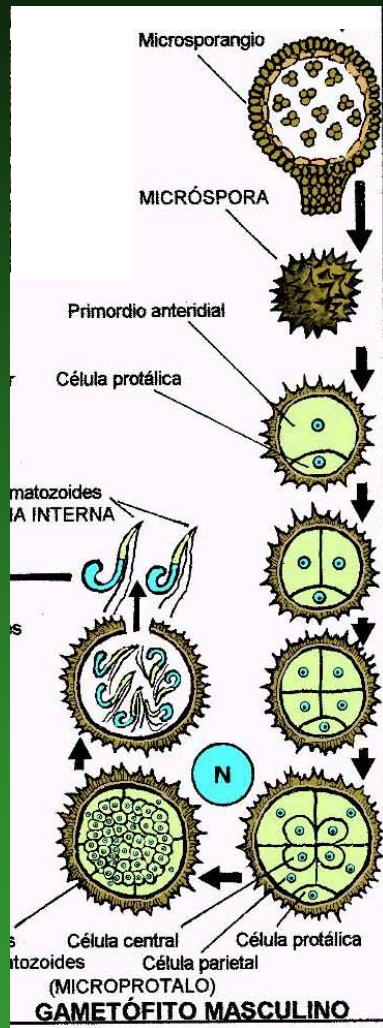


megaspóry 200–600 μm



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

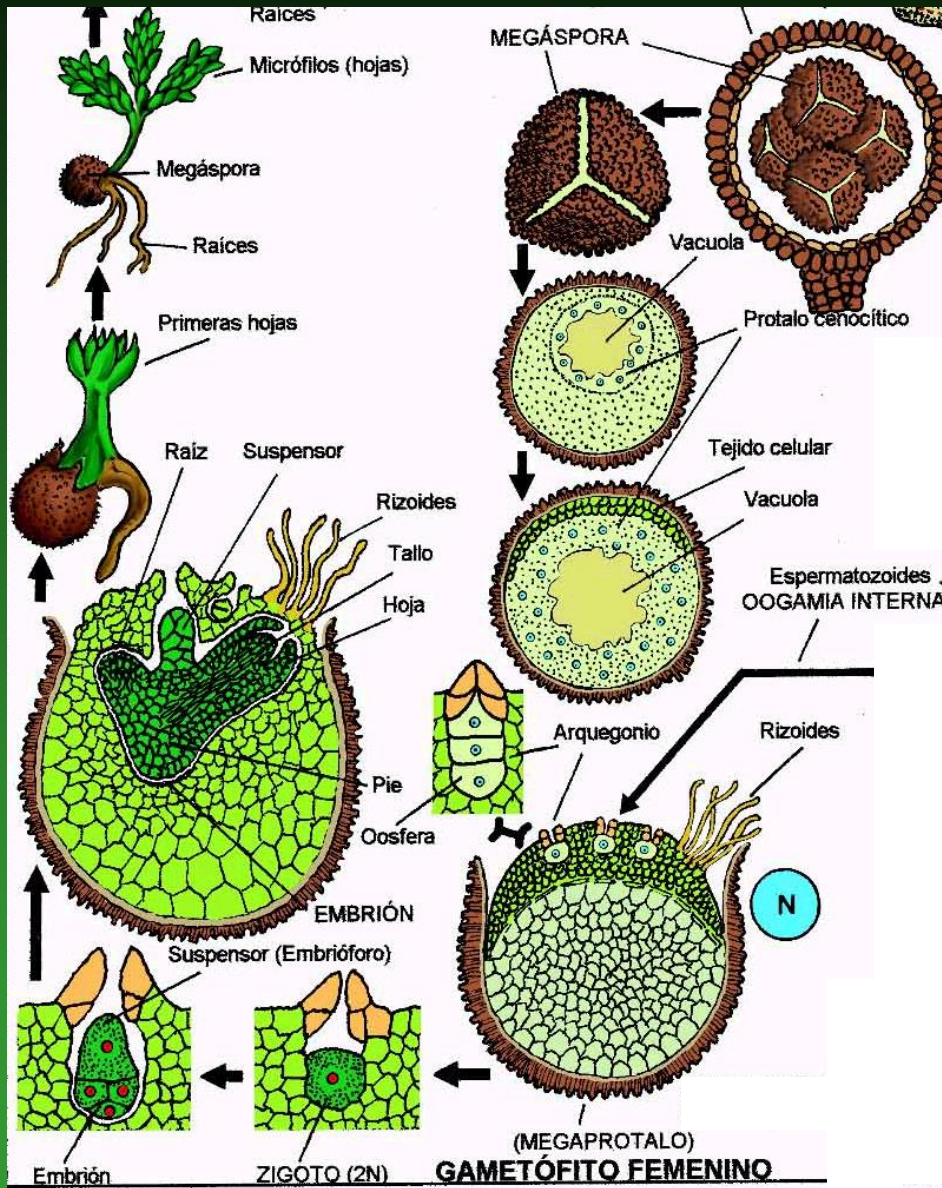
Samčí gametofyt



= Mikroprotalium

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

Samičí gametofyt (= Megaprothalamium)



endosporický (roste v obalu původní spóry) uvnitř megasporangia,

vyživuje se ze zásobních látek, uložených v megaspoře

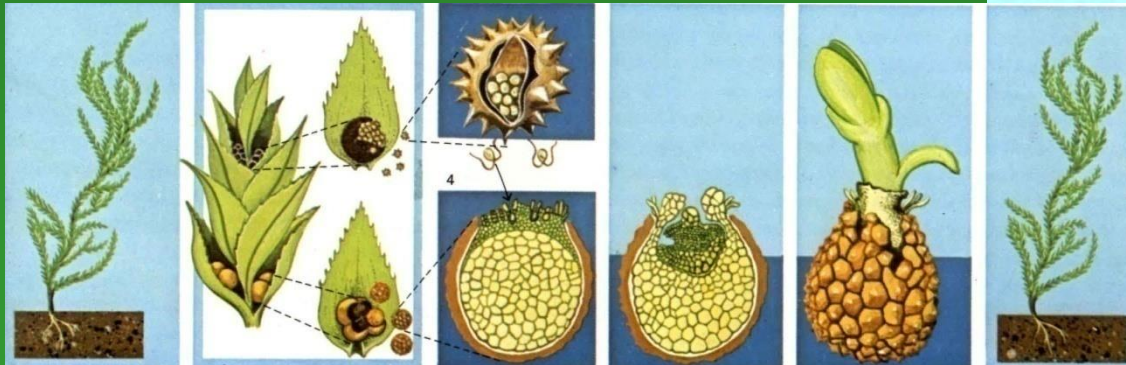
po vytvoření archegonií obal spóry praskne působením vlhkosti

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.

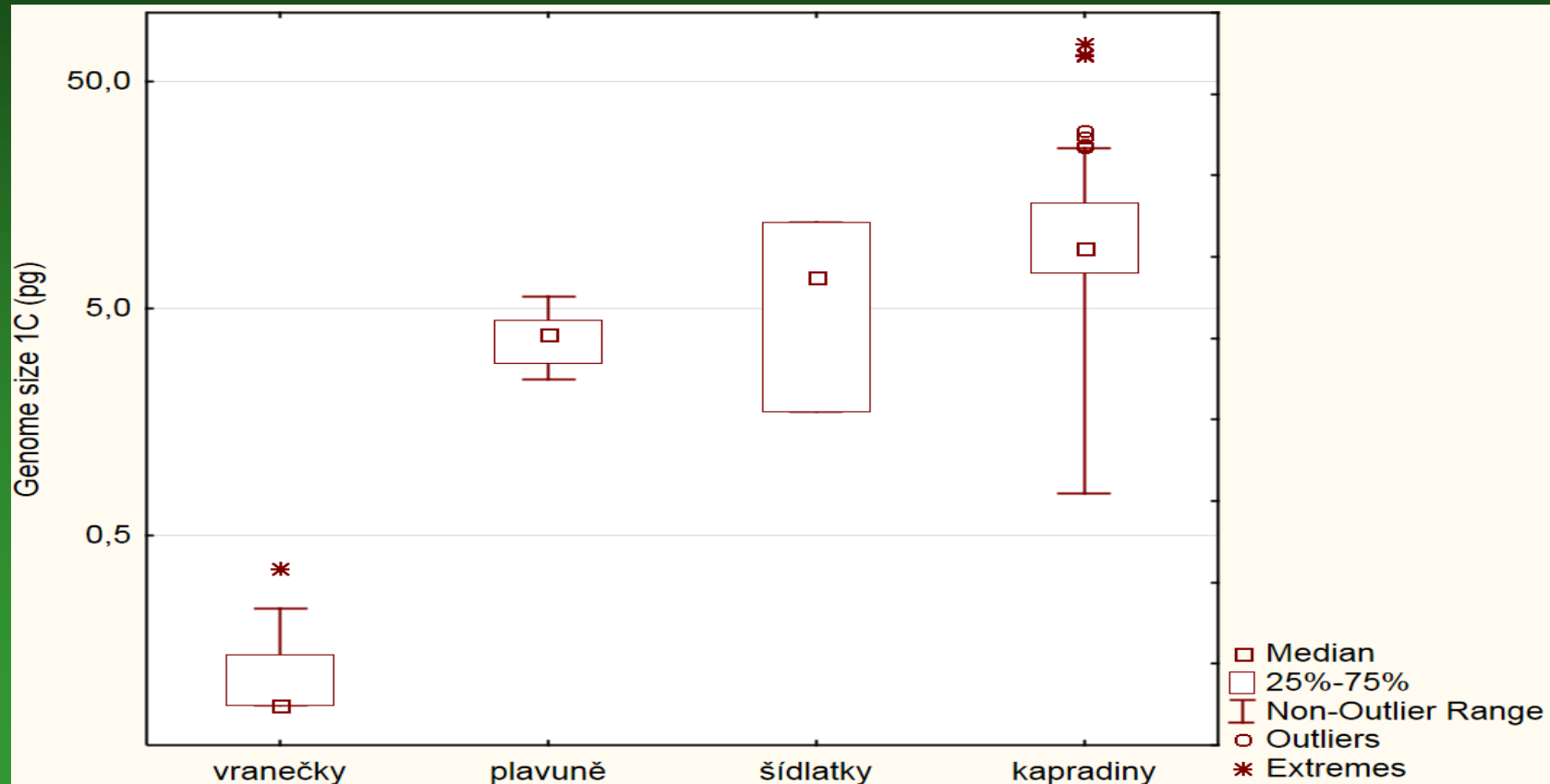
Megaprotalium s embryem = „semeno“

- 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 – možná omezení díky nutnosti vyvíjet gametofyt uvnitř spor (byly by jinak hrozně velké)



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



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

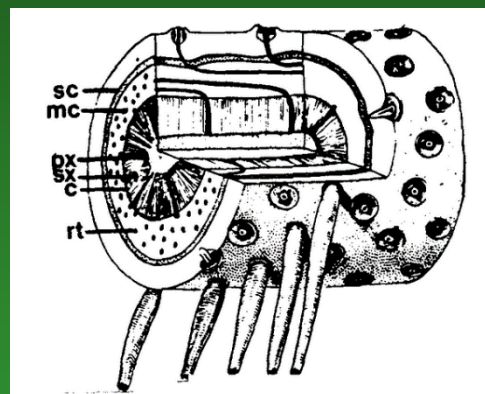
Lepidodendrales (lepidodendrony)

Isoëtales (vlastní šídlatky)

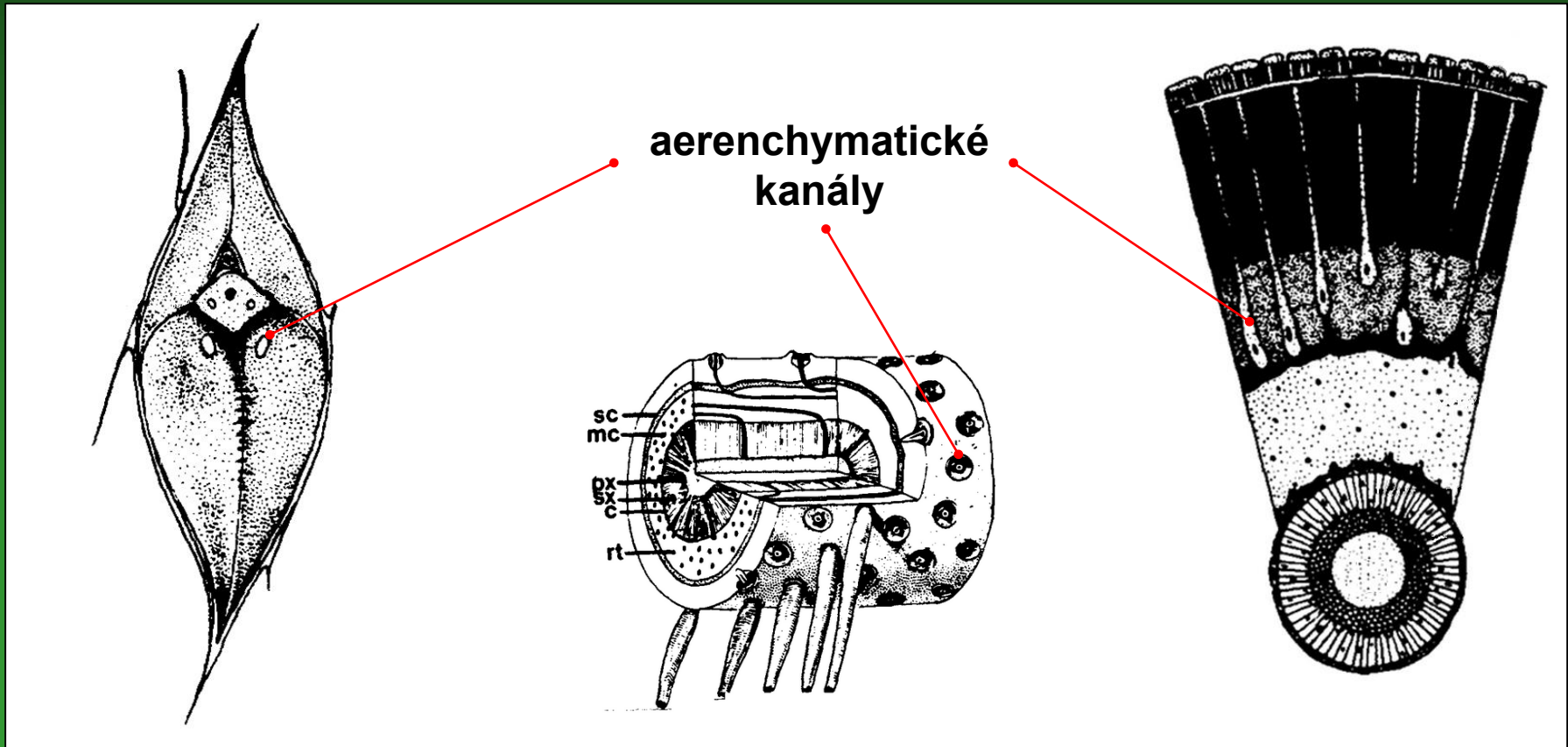
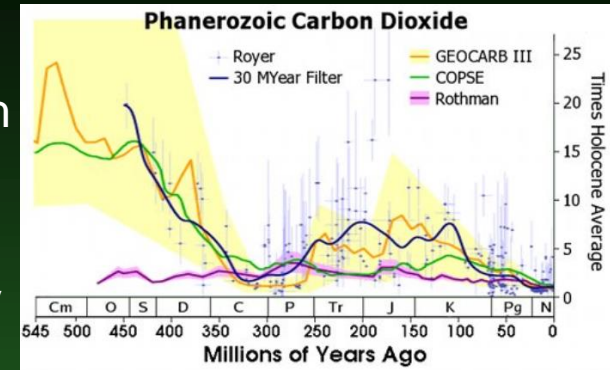


Řád *Lepidodendrales* – lepidodendrony

- 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

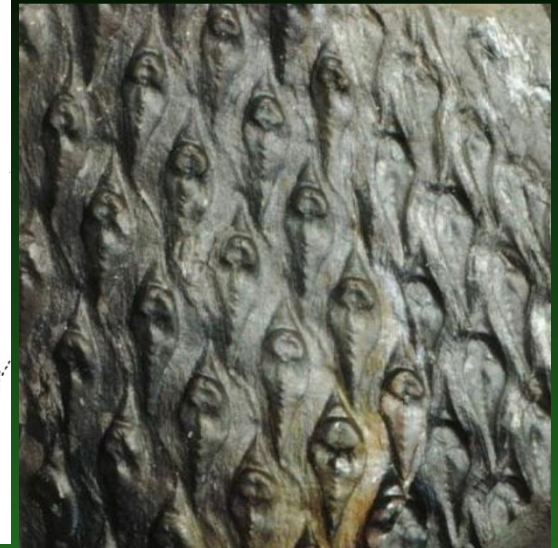
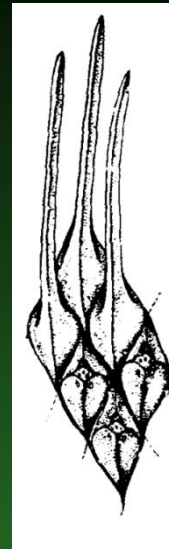


Aerenchymatické kanály – procházely celou rostlinou od kořenů peridermem do listů – vedly vzduch obohacený o CO₂, získaný z uhlíkatých sedimentů substrátu z kořenů do listů – mají i dnešní šidlatky!
 (? adaptace na pokles atmosférického CO₂ na hodnoty blízké dnešním, k němuž došlo během karbonu)



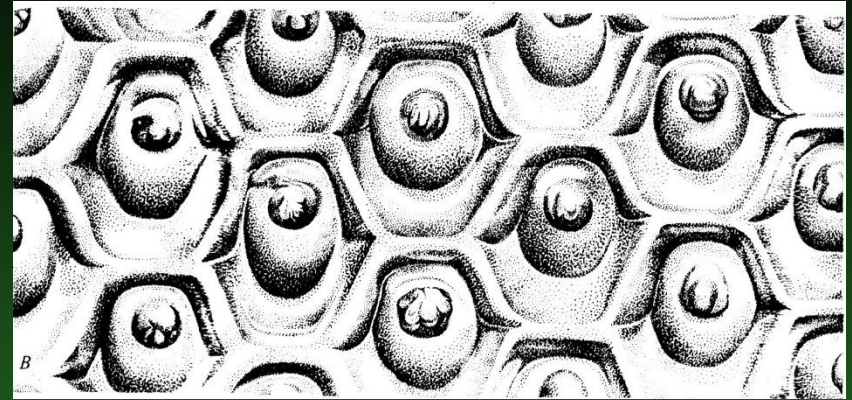
Lepidodendron

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

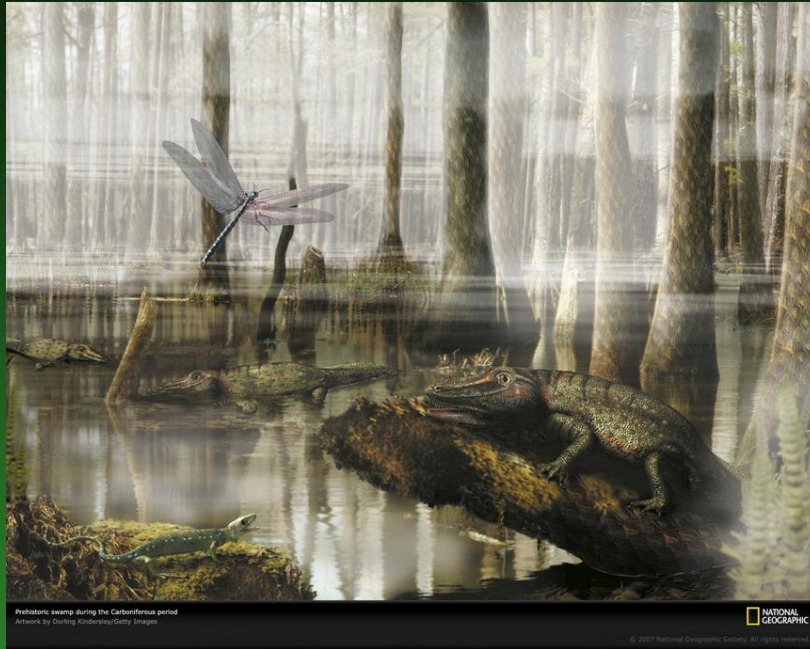


Sigillaria

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



Vznik černého uhlí



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

Jejich kmeny → anaerobní prostředí → karbonizace → černé uhlí

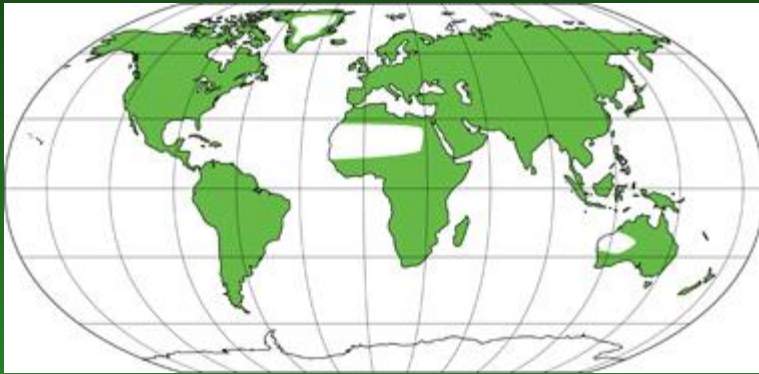
V karbonu až 70% karbonské biomasy = lepidodendrony. Již v permu však vyhynuly – asi důsledkem aridizace klimatu

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

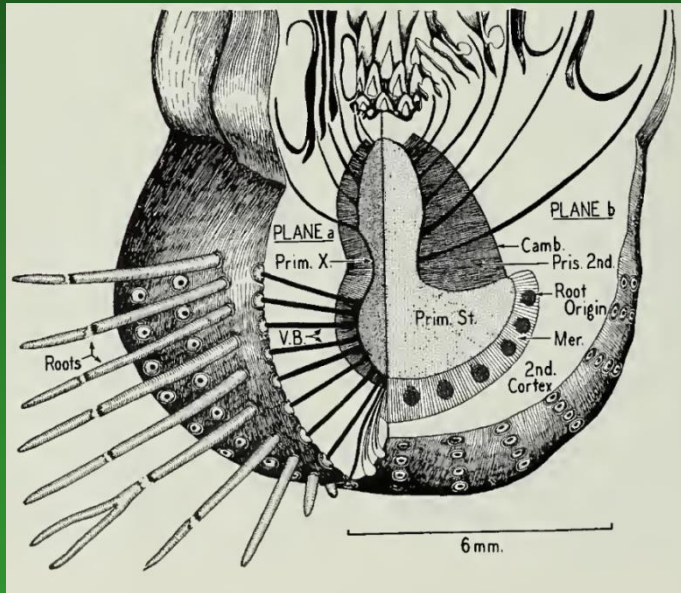


dnešní šídlatka



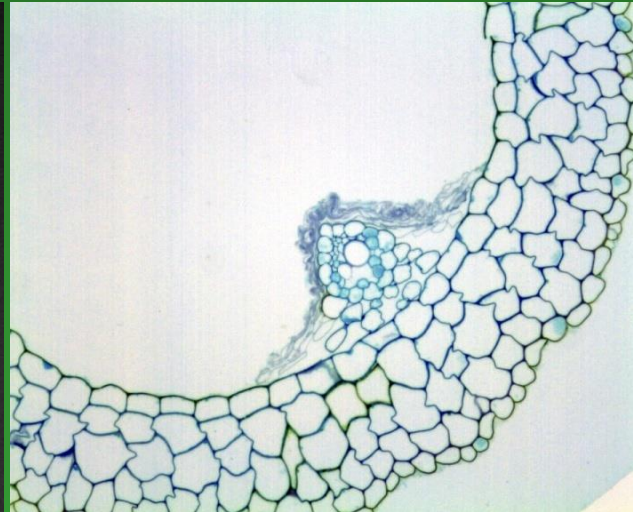
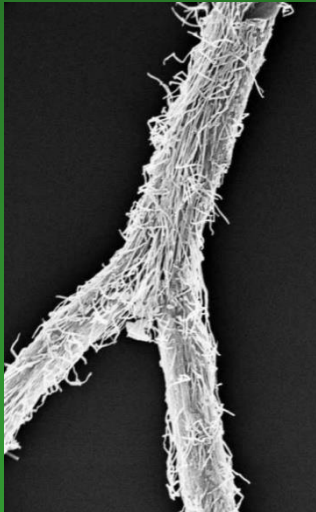
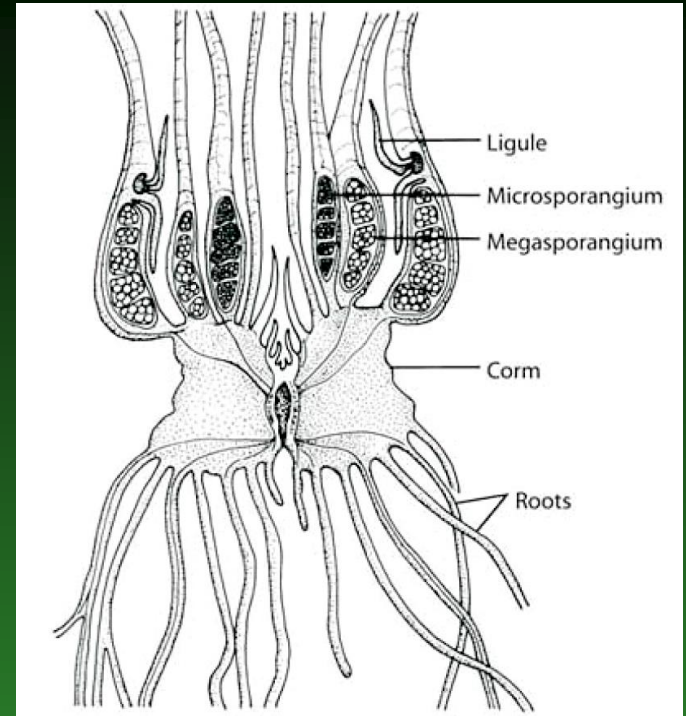
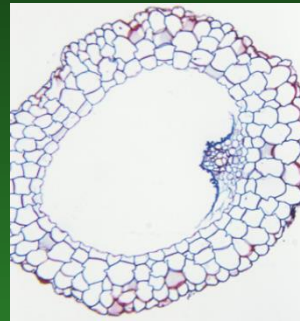
Stonek

- vznikl redukcí kmene
- - žije pravděpodobně desítky let



Kořeny

- duté (po opadu kruhové jizvy jako u lepidodendronů)
- vedou CO₂ ze substrátu přes stonkový 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

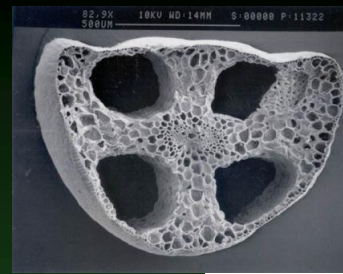
mikrosporangium



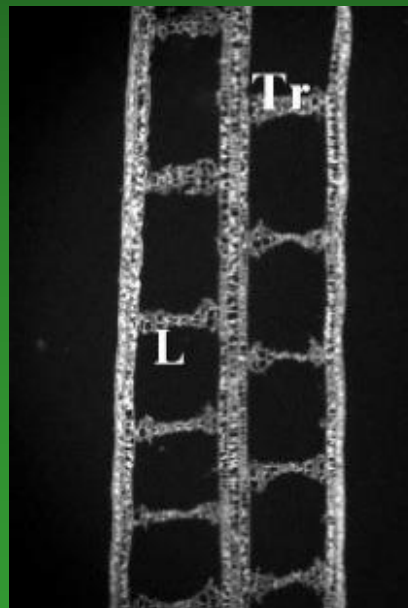
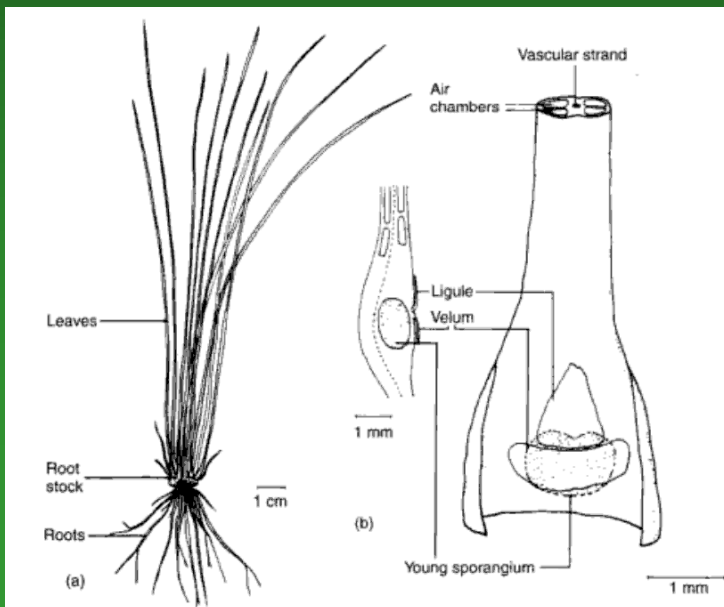
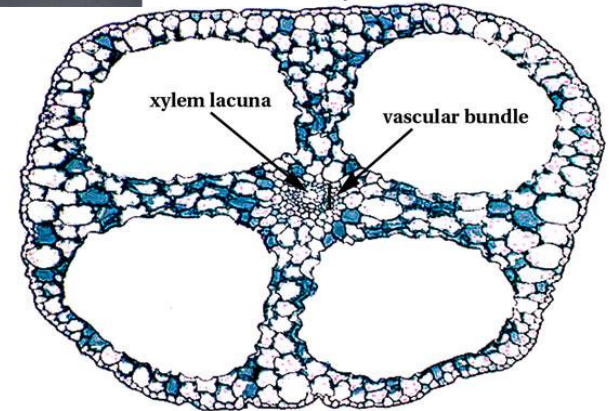
megasporangium

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

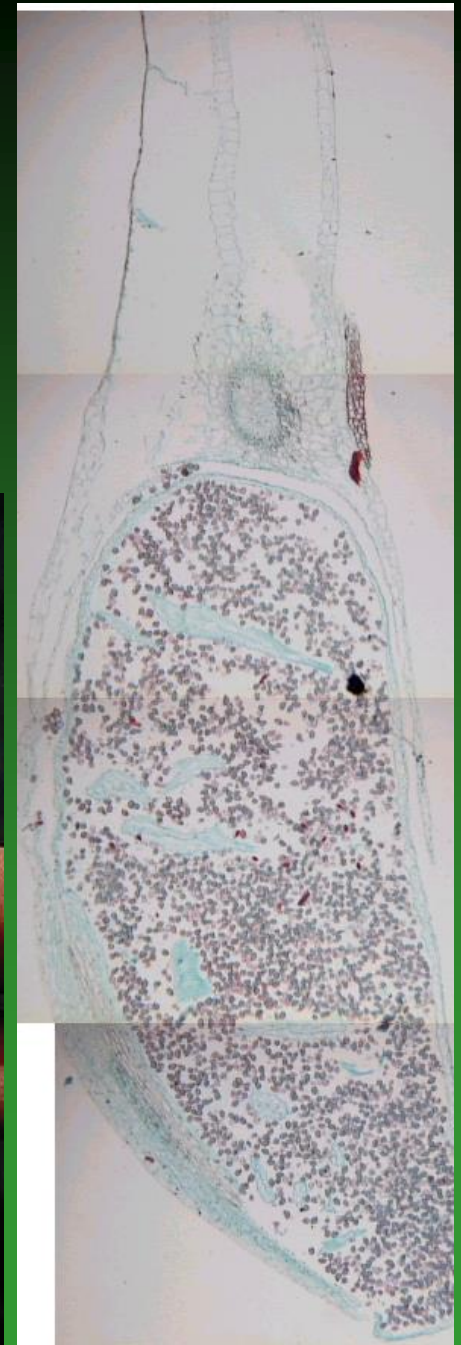


Isoetes Leaf c.s.
with Lacunal System



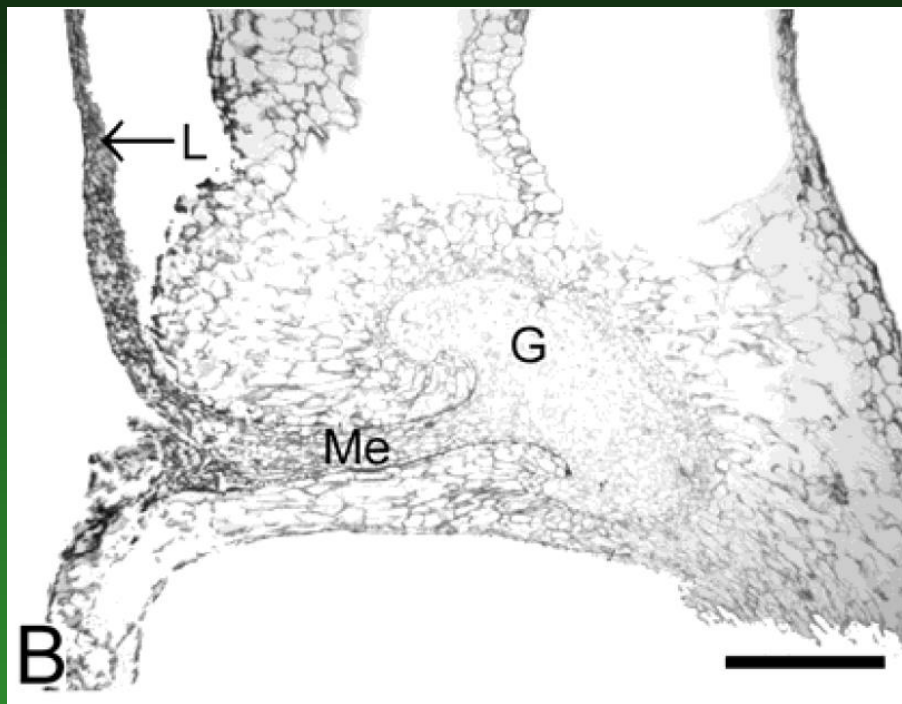
Sporangia

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



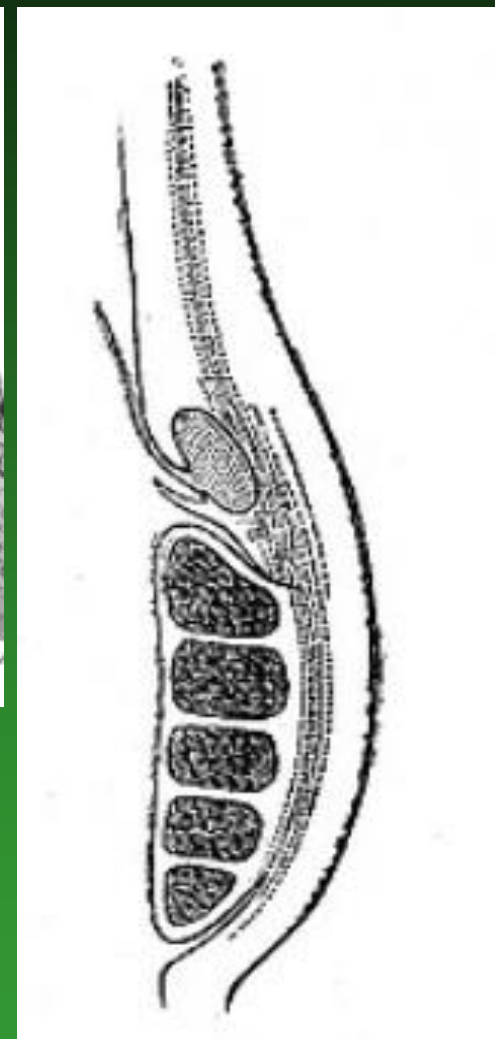
Ligula = jazýček listů (dříve nazývaný lingula, pajazýček)

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



ligula (L) ukotvena v listu glossopodiem (G)

? transport absorbované vody u suchozemských šídlatek



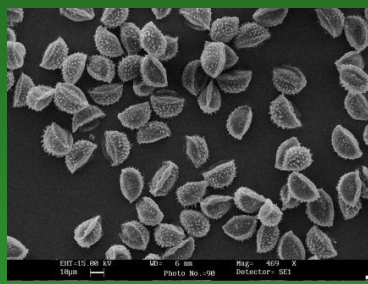
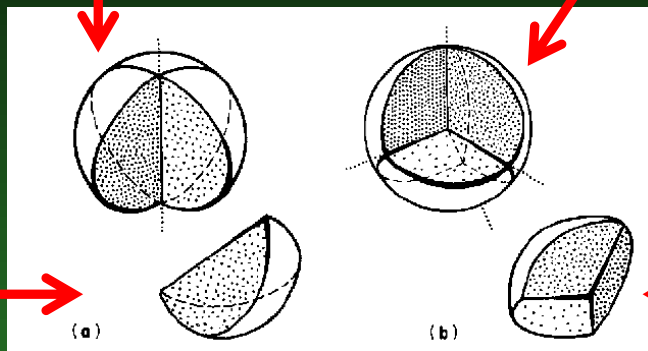
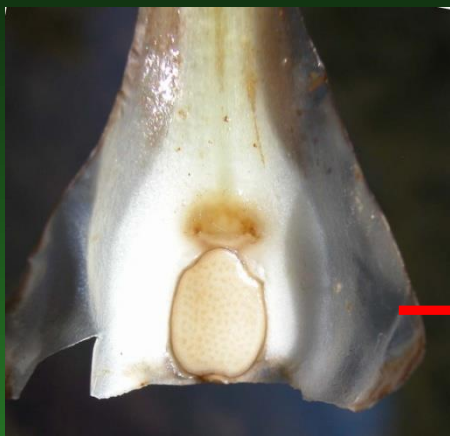
Spóry

- megaspóry triletní
- mikrospóry monoletní

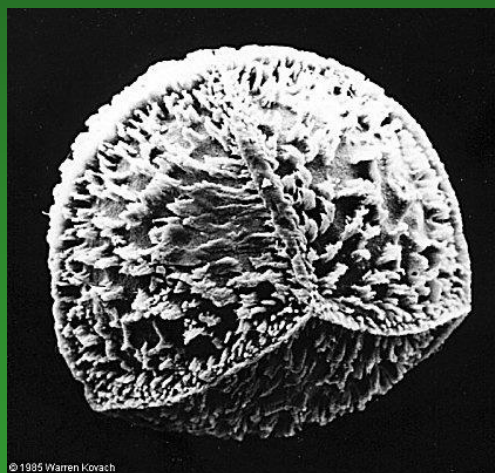
2 karyo + 2 cyto
kinéze

2 karyo + 1 cyto
kinéze

orientace buněk v meióze



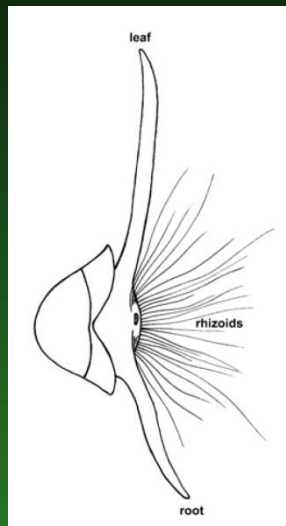
mikrospóry 20-40 µm



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?)

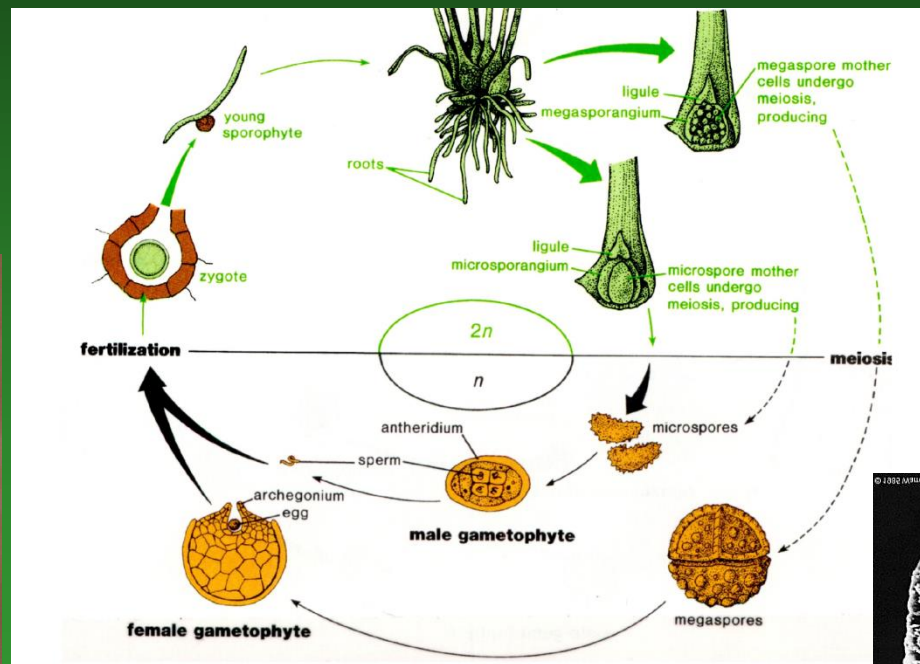


mladý sporofyt = první list

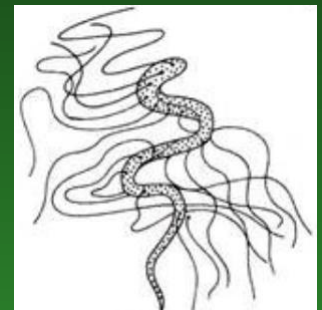


megaprothalamium = megagametofyt

houbová vlákna



spermatozoid s 15–20 bičíky



megaspóra



mikroprothalamium se 4 spermatozoidy v antheridiu



Zástupci:

- Recentně zahrnuje řád *Isoëtales* jen dva rody:

1. *Isoëtes*

~130 druhů v mírných pásech, 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.

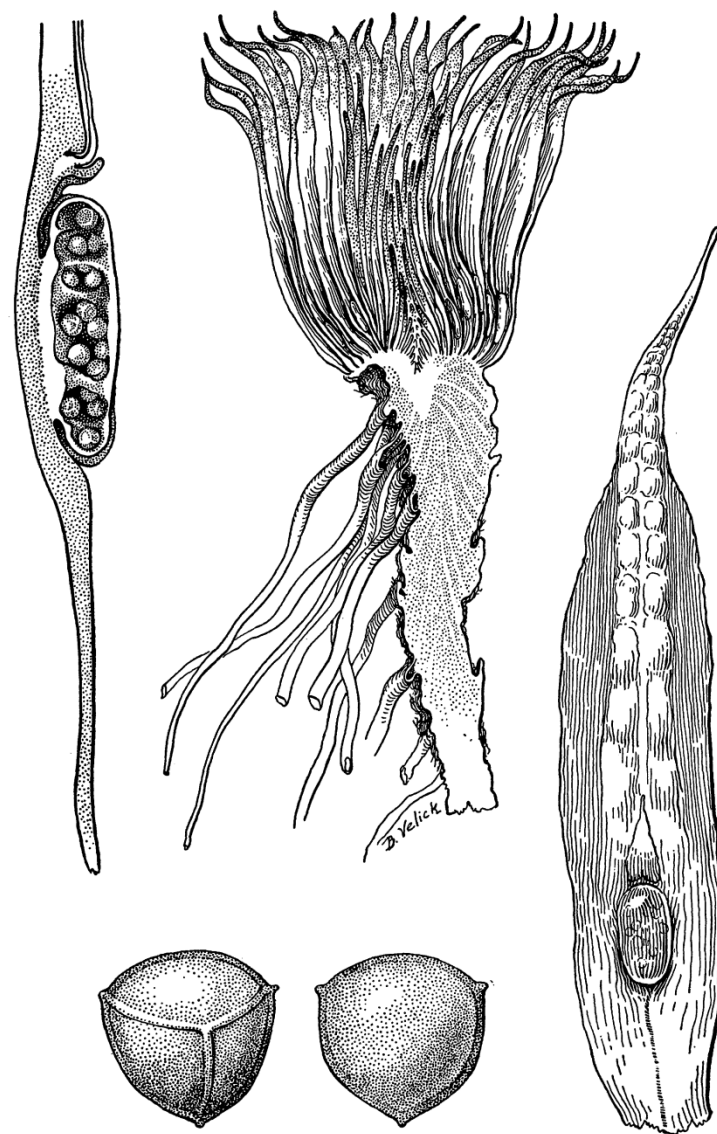


Figure 1. *Stylites andicola*

Zástupci:

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



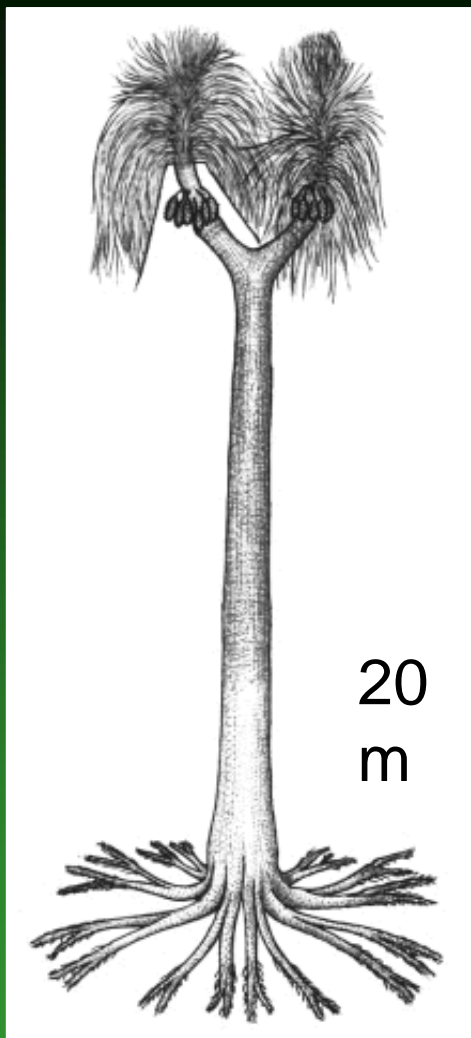
© Martina Čtvrtlíková

šídlatka ostnovýtrusá (*Isoëtes echinospora*; do 1m hloubky v Plešném jez. – v zakalené vodě).
Celosvětově ca 130 druhů / v Evropě 14.

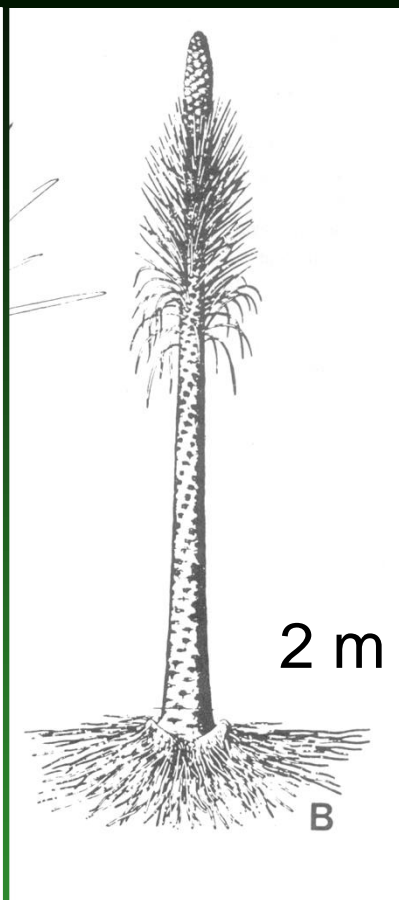


Většina druhů má malé areály. Naše dva druhy od Skandinávie po J Evropu - mají v důsledku glaciálu areály poněkud větší.

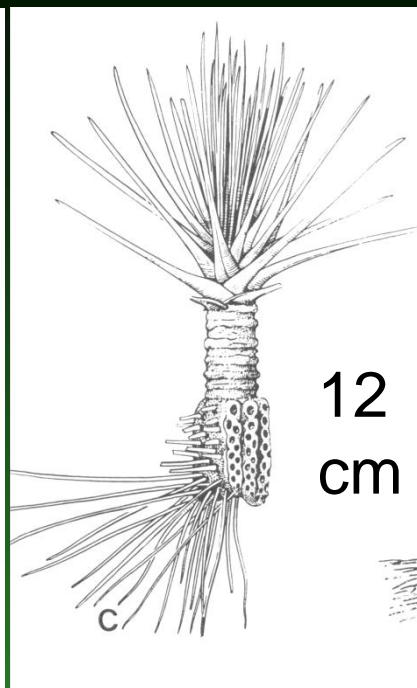
Celosvětově ca 130 druhů / v Evropě 14



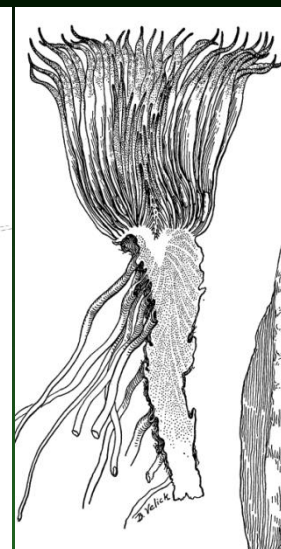
Sigilaria
(karbon, 350 mya)



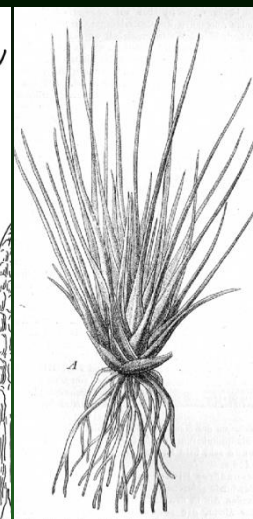
Pleuromeia sternbergi
(trias, 250 mya)



Nathorstiana arborea
(spodní křída, 125 mya)



Stylites andicola
(recent)



Isoetes lacustris
(recent)

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