



# Fylogeneze a diverzita vyšších rostlin

## Nahosemenné

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



INVESTICE DO ROZVOJE VZDĚLÁVÁNÍ

# Společné znaky semenných rostlin, (nahosemenných i krytosemenných)

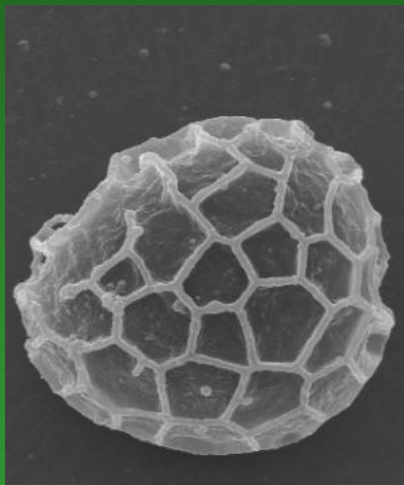
odlišující je od

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

# 1. Spora vers. semeno

## Spora čili výtrus

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



spóra *Lycopodium clavatum*

## Semeno

- mnohobuněčný rozmnožovací orgán
- vzniká z oplozeného vajíčka,
- krytý osemením (testou) = přeměněným integumentem

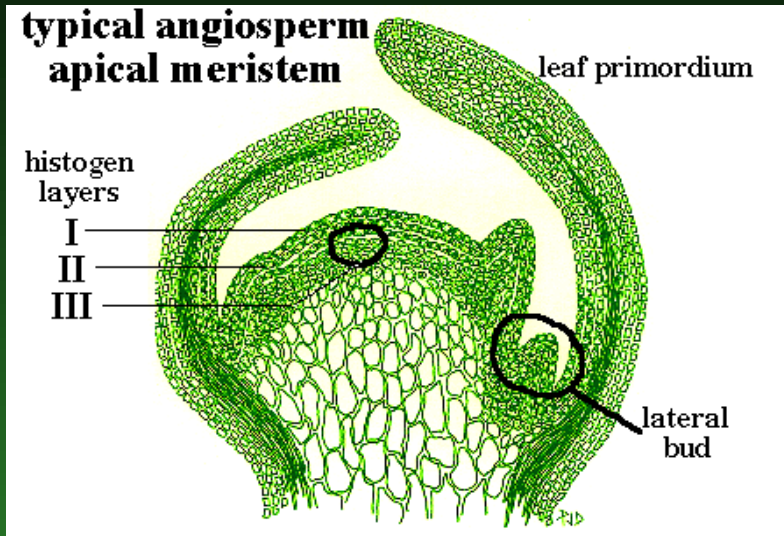


uvnitř: zárodek (embryo) + živné pletivo

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

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

## 2. Vzrostný vrchol stonku



### semenné: mnohobuněčný

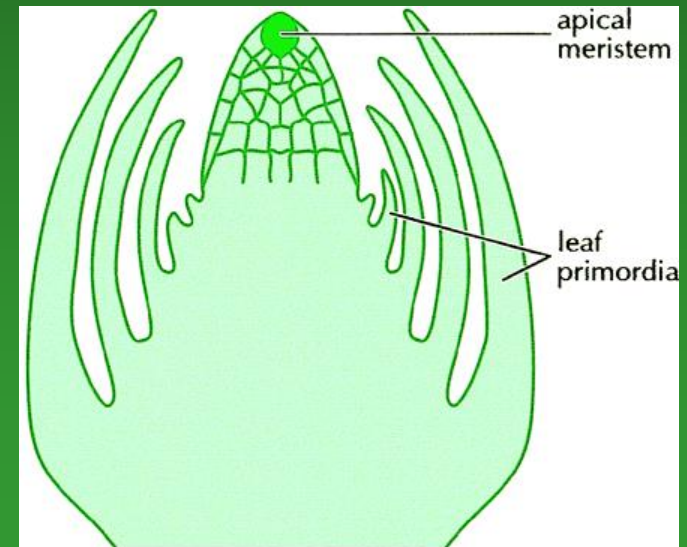
Vícevrstevný u krytosemenných

- vnější vrstvy = tunika dělí buňky antiklinálně (kolmo k povrchu)
- vnitřní vrstvy – korpus jeho buňky se dělí jak antiklinálně tak periklinálně

U nahosemenných zpravidla jednovrstevný jeho buňky se dělí jak anti- tak periklinálně

výtrusné (mechorosty, plavuně a monilofyty)

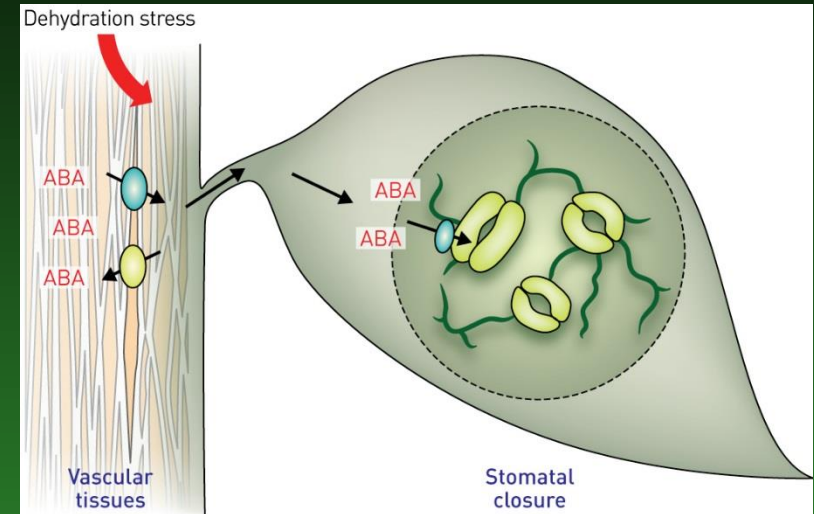
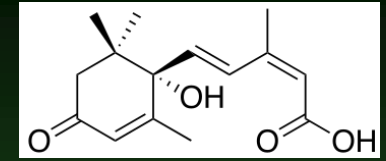
– zpravidla jediná buňka



### 3. Zavírání průduchů

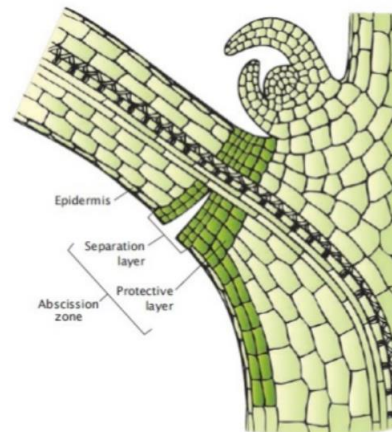
semenné rostliny –  
efektivnější regulace se  
zapojením kyseliny abscisové  
(ABA)

výtrusné rostliny – méně  
efektivní regulace, bez ABA



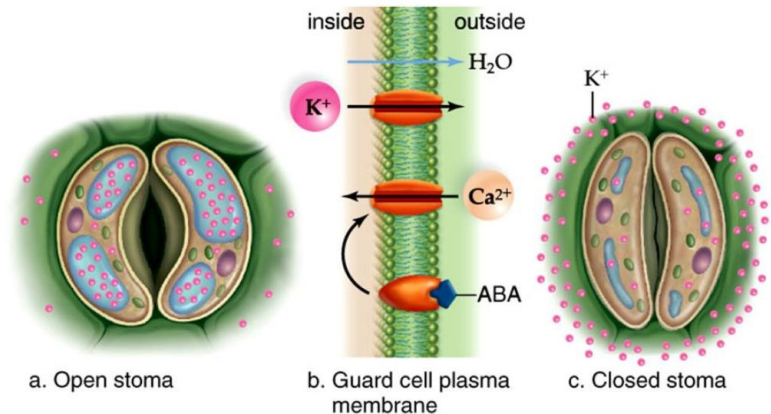
#### Abscisic Acid

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



#### Abscisic Acid: Control of Stoma Opening

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



ABA binding leads to influx of Ca<sup>2+</sup> & the opening of K<sup>+</sup> channels. Water exits guard cells & stoma closes.

# 4. Vodivé elementy stonku = eustélé nebo ataktostélé



Plektostélé – plavuně



Aktinostélé – plavuně,  
eusporangiální kapradiny



Protostélé – nejpůvodnější typ  
ryniofyty, plavuně,  
vz. kapradiny



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



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



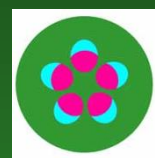
Diktyostélé – síť dřevostředných  
cévních svazků v oddencích  
kapradin



Arthrostélé – do kruhu uspořádané uzavřené  
cévní svazky ve stoncích přesliček

## Semenné rostliny

**Eustélé** – souvislé válce lýka a dřeva



rozdělené radiálně procházejícími  
dřeňovými paprsky na větší počet  
cévních svazků kolaterálních, které jsou  
kruhovitě uspořádány

**nahosemenné, bazální  
krytosemenné a  
dvouděložné**

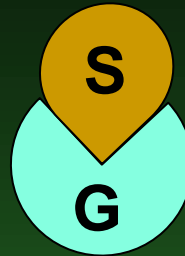
**Ataktostélé** – cévní svazky se nepravidelně



rozložily v parenchymu, není zde  
kambium a tyto rostliny nemohou proto  
druhotně tloustnout klasickým způsobem  
**(jednoděložné, *Piperaceae*, některé  
*Amaranthaceae*)**

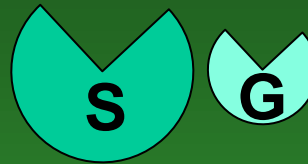
## 7. Konec samostatnosti gametofytu

**Mechorosty**  
(játrovky, mechy, hlevíky)



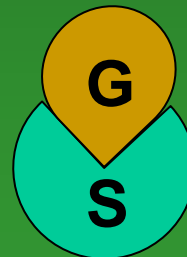
Sporofyt závislý na gametofytu, jen gametofyt se může množit vegetativně.

**Výtrusné cévnaté rostliny**  
(ryniofyty, plavuně, monilofyty)



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

**Semenné rostliny**  
(nahosemenné, krytosemenné)



Gametofyt závislý na sporofytu, jen sporofyt se může množit vegetativně

Oplození přestane být závislé na vodě

## 8. Pohlavnost fází životního cyklu se „přepne“

<b>Výtrusné</b>	<b>Gametofyt Sporofyt</b>	<b>hermafroditní nebo jednopohlavný vždy bezpohlavní</b>
<b>Semenné</b>	<b>Gametofyt Sporofyt</b>	<b>vždy jednopohlavný hermafroditní nebo jednopohlavný</b>

Oplození přestane být závislé na vodě



## 9. Genetické a evoluční důsledky rozdílů v pohlavnosti

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

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

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

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

# 10. Pokročilá redukce gametofytu semenných rostlin

## Mikroprothalamium (desítky $\mu\text{m}$ ; 5–3 buňky)

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

P G

P A L

P V S L

P V S1 S2 L

nahosemenné - 5 buněk

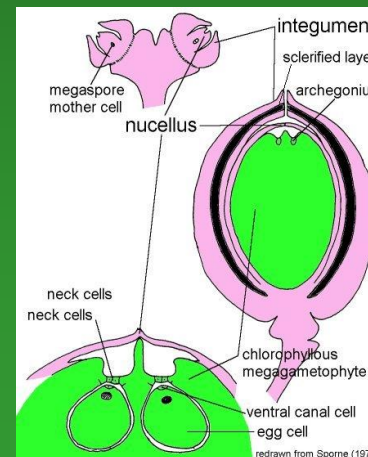
P G

P S1 S2

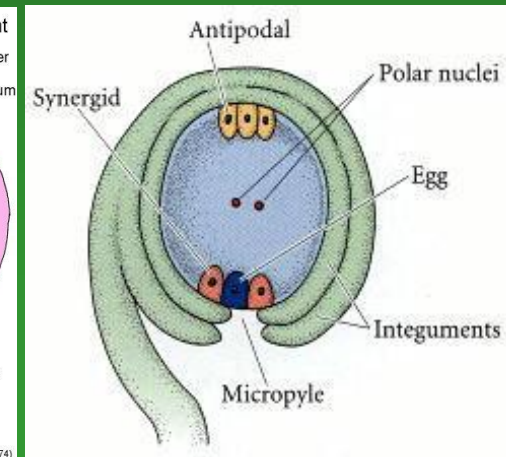
krytosemenné - 3 buňky

## Megaprothalamium (mm– $\mu\text{m}$ ; mnoho–8 buněk)

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



nahosemenné



krytosemenné

# 11. Evoluce parazitismu a myko-heterotrofie

- Výtrusné autotrofní rostliny (řasy, mechorosty, plavuně a kapradňorosty) nevytvářejí parazitické formy (výjimečně jen myko-heterotrofní gametofyty plavuní, a tř. *Psilotopsida*). U semenných rostlin obligátně mykoheterotrofních 10 čeledí.

- U semenných rostlin vznikl parazitismus v řadě nezávislých linií opakovaně ! (11x holoparazitismus, 6x hemiparazitismus)



*Hydnora, Hydnoraceae*



*Lathraea, Orobanchaceae*

Parasitaxus usta, Podocarpaceae (nahosemenný parazit nahosemenných rostlin)



*Hyobanche, Orobanchaceae*



*Cuscuta, Convolvulaceae*



*Monotropa hypopitys, Ericaceae*



*Sarcodes sanguinea, Ericaceae*



*Neottia nidus-avis, Orchidaceae*



*Viscum, Santalaceae*



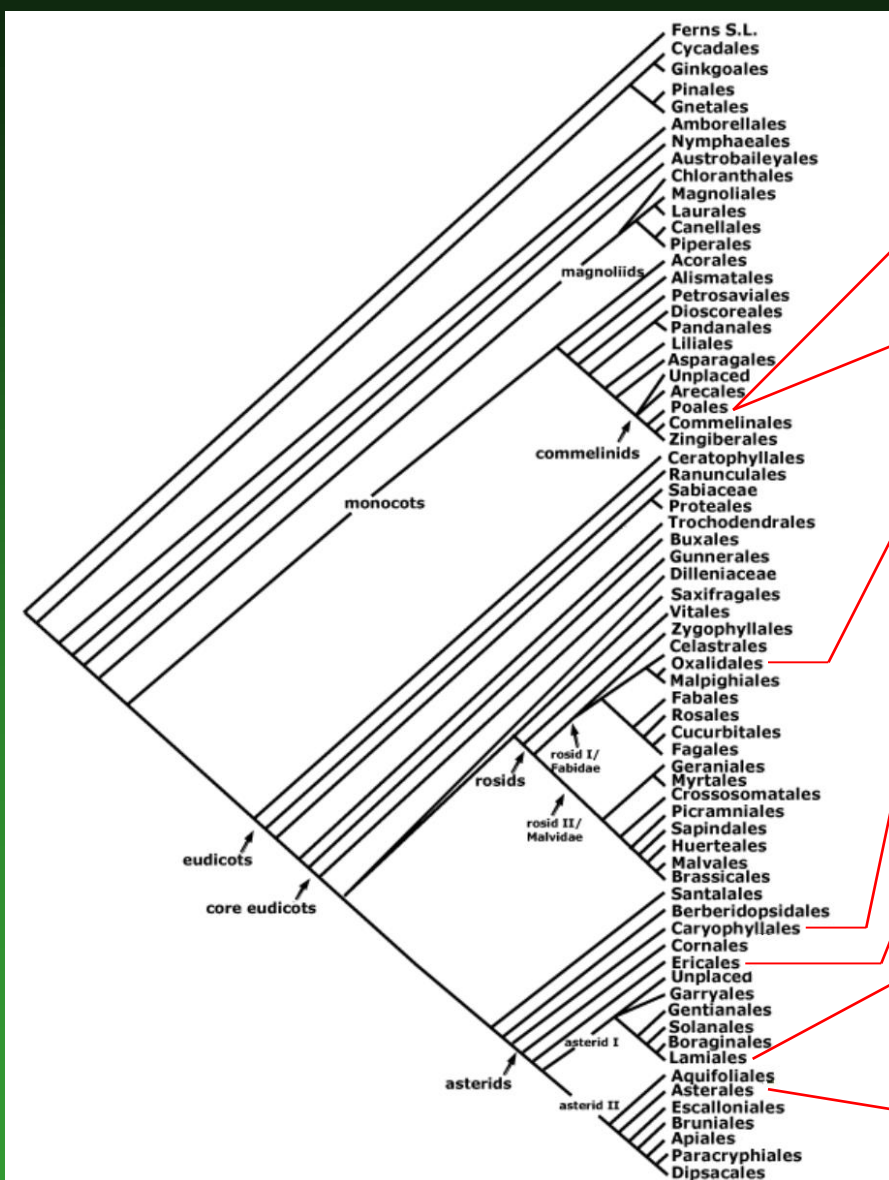
*Rafflesia, Rafflesiaceae*

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

# 12. Evoluce masožravosti

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

druhů je masožravých  
≈ 0,26 %



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

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

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

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

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

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

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

# Specifické znaky nahosemenných

odlišující je od

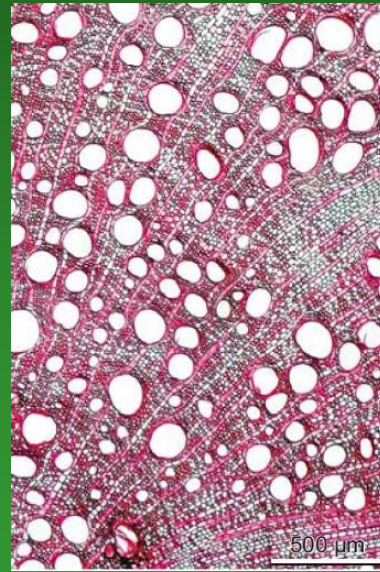
# rostlin krytosemenných

# 1. Buňky cévních svazků

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



*Picea abies*

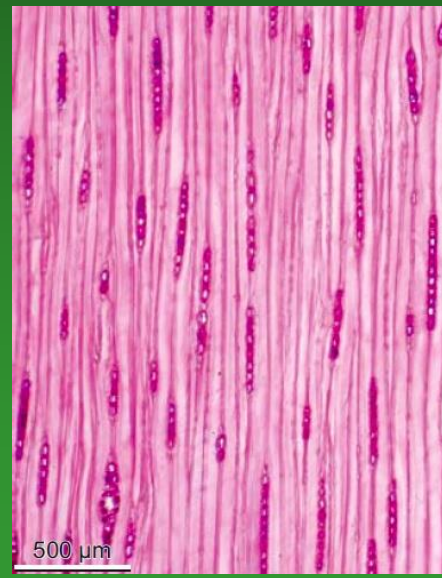
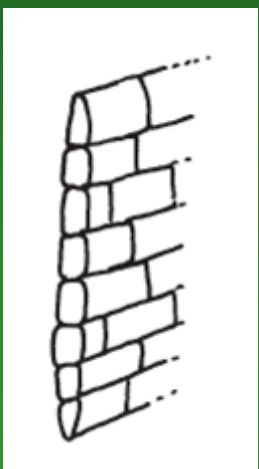
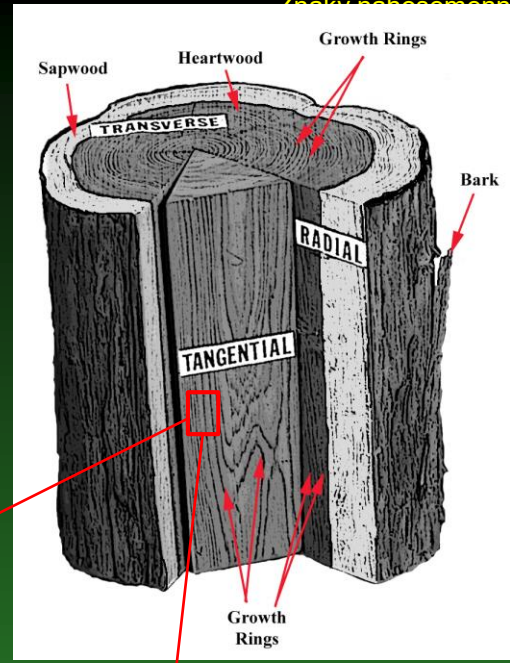


*Quercus petraea*

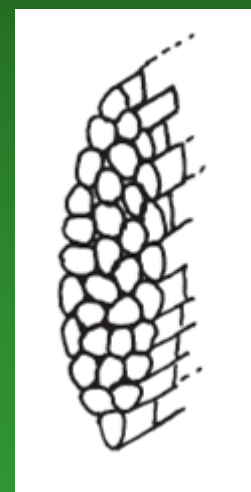
### 3. Parenchymatické paprsky

ve dřevě nahosemenných – většinou **uniseriátní**

krytosemenné mají multiseriátní



*Juniperus communis*



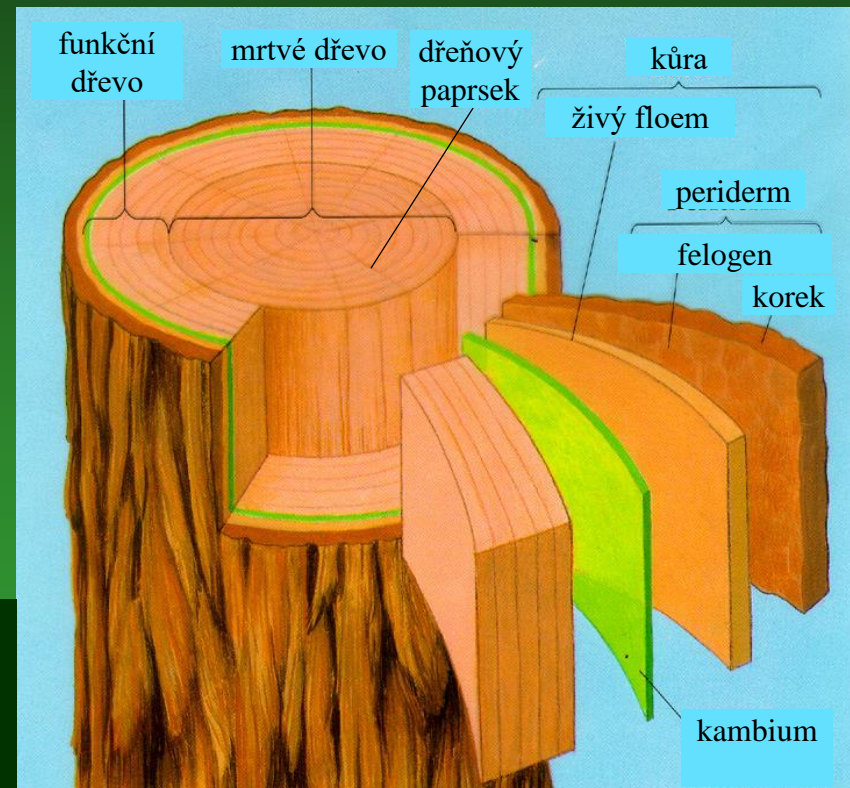
*Robinia pseudacacia*

# Sekundární tloustnutí

– trvalou aktivitou interkalárních meristémů:

**kambium** – růst objemu

**felogen** – zacelování povrchu rostoucího v závislosti na objemu

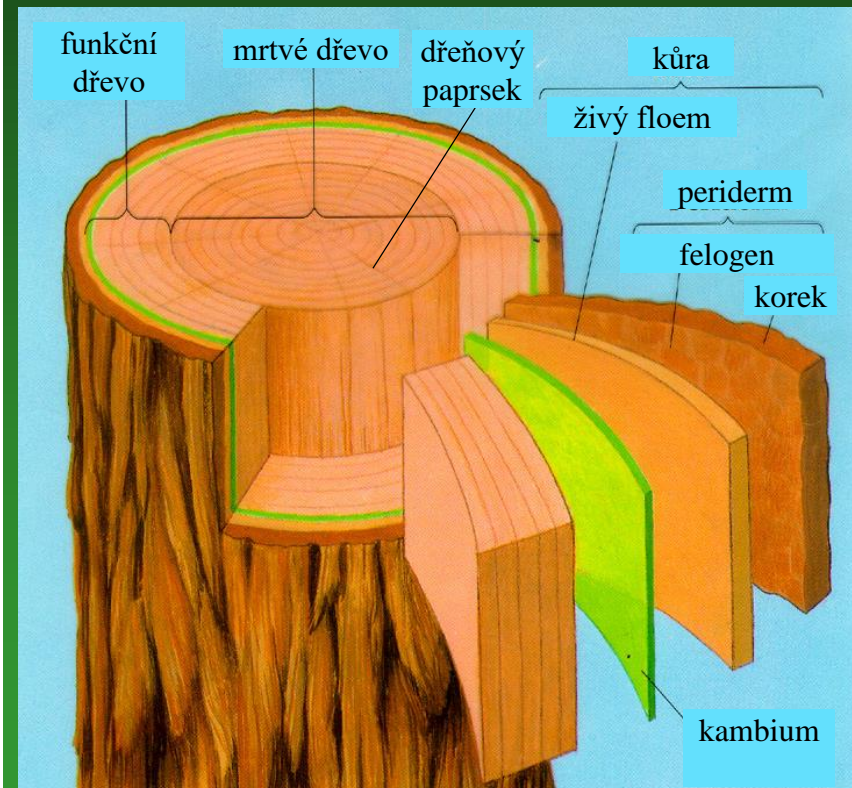
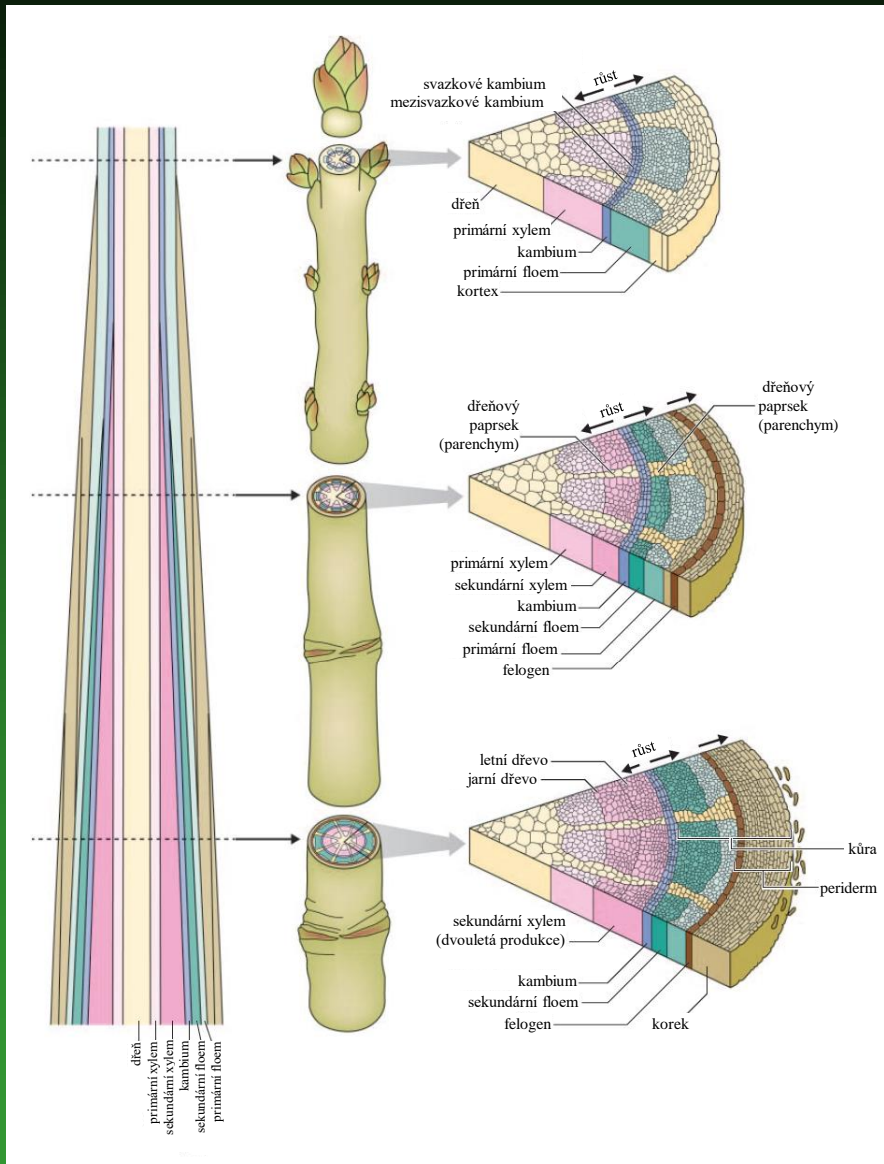


**Primární tloustnutí – zprostředkováno diferenciací buněk, zejména cévních svazků**

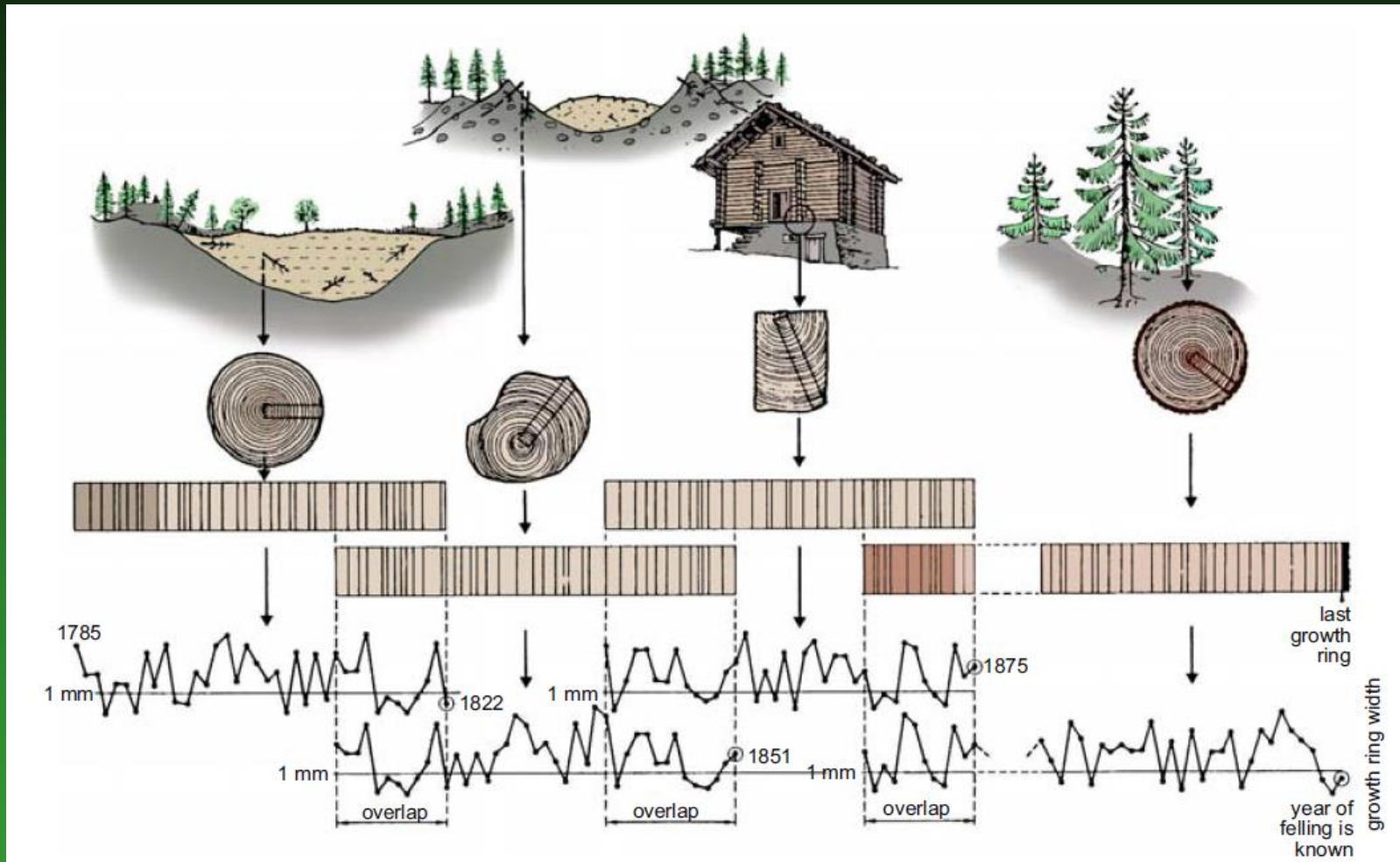


# Sekundární tloustnutí

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



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

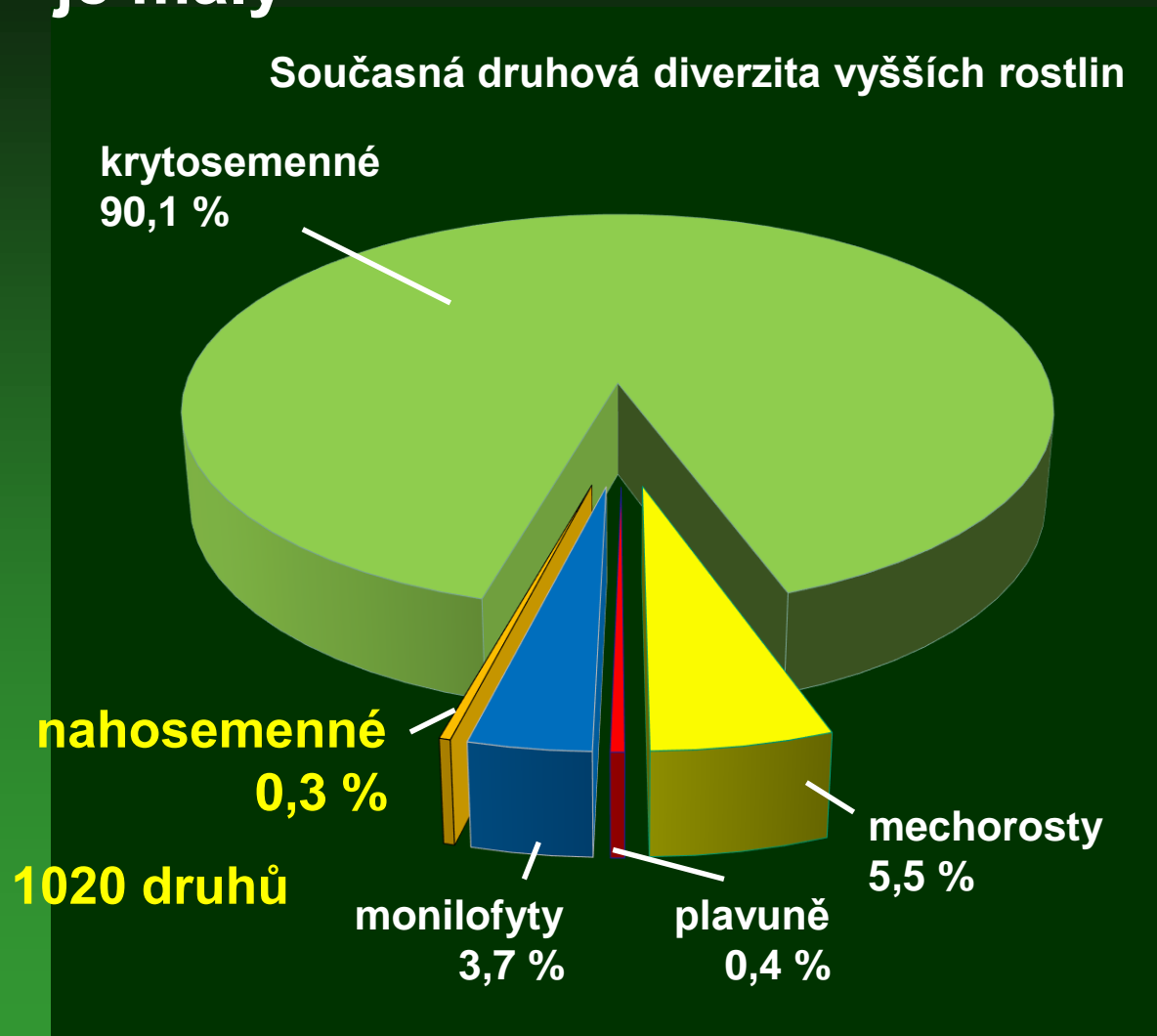


**oddělení *Gymnospermy*** = nahosemenné

**má šest tříd:**

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

# Podíl na recentní druhové diverzitě vyšších rostlin je malý



# 1. tř. *Cordaitopsida* (kordaity)



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

Až 30 m vys. stromy

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

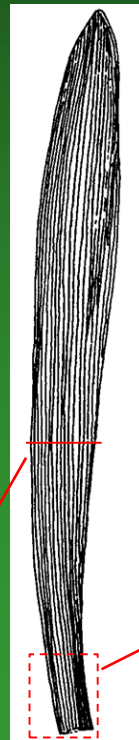
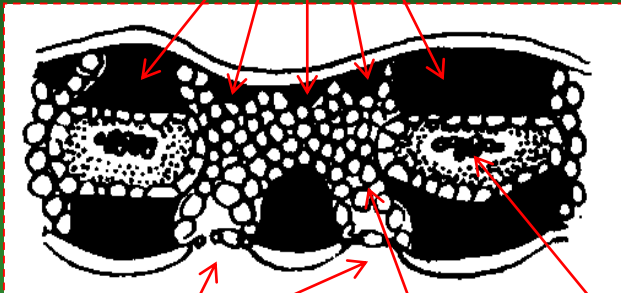
**Dřevo** – husté pyknoxylické, jako primitivní recentní jehličnany; střed kmene – dřeň, na povrchu borka

Kořeny často chůdovité – asi rostly v zaplavovaných oblastech (mangrove)



# Listy

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

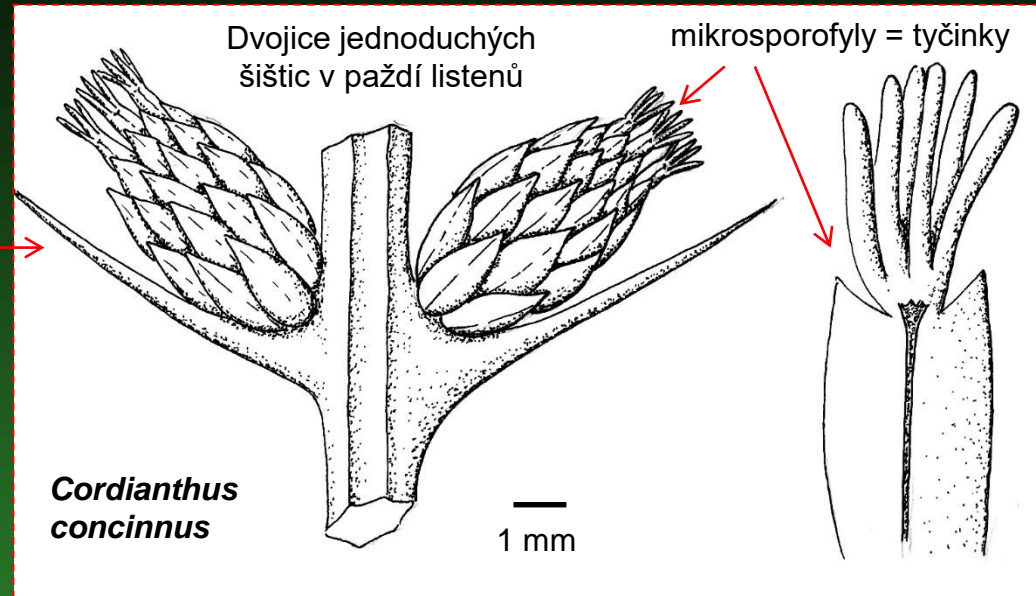
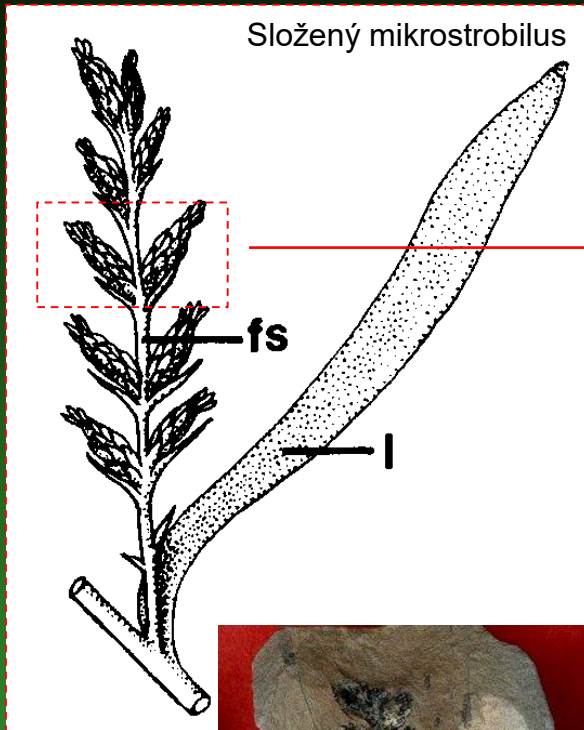


průduchy  
v řadách  
na spodu  
listu

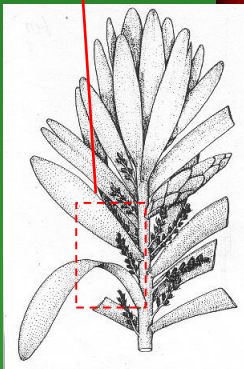
mezofyl

cévní  
svazek

# Mikrostrobily – složené strobily = šišky drobných šišek v paždí listenů



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



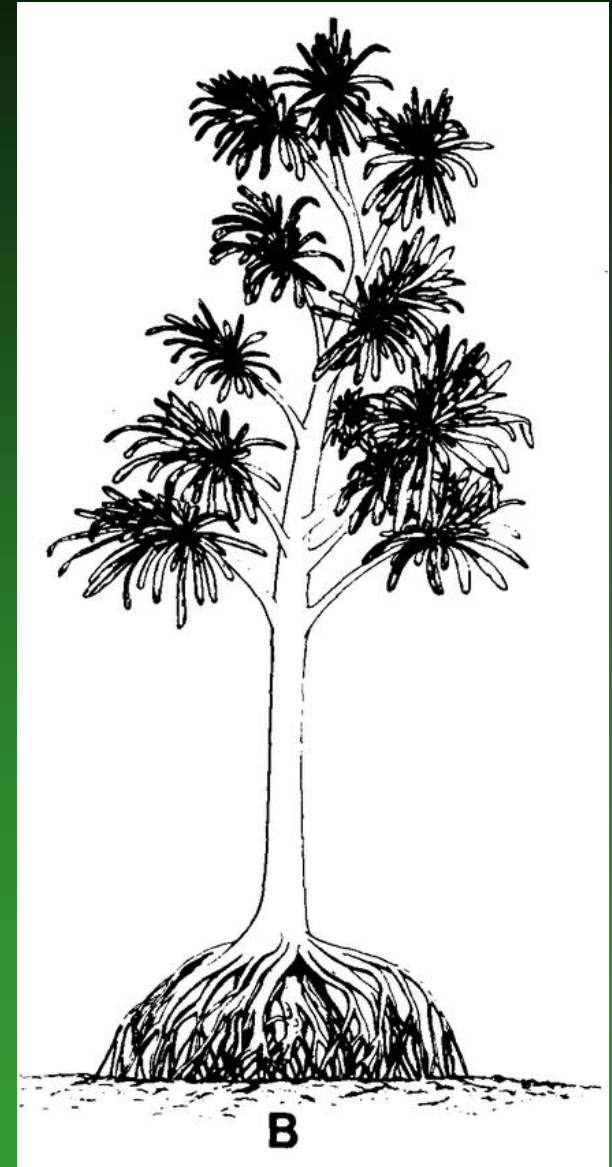


# Historie

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

**Zástupci** - *Cordaites principalis*

**Naleziště:** Německo, Belgie



## 2. tř. *Cycadopsida* (cykasy)

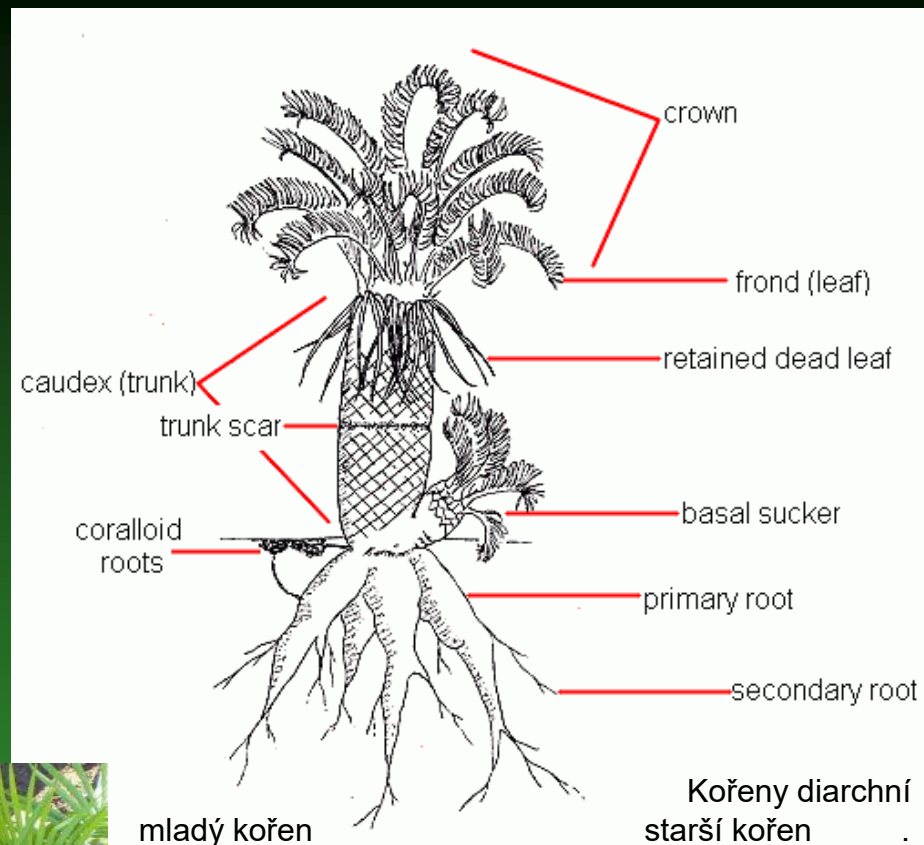


Stálezelené recentní i fosilní dvoudomé dřeviny,  
vzhledem připomínají palmy  
recentně ~300 druhů  
Hlavně tropy,  
spíše sušší stanoviště

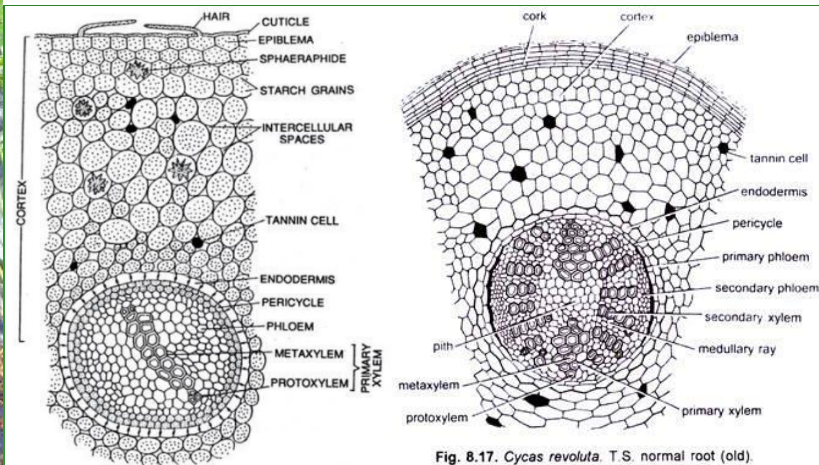


hlavní kořen křulovitý, s  
četnými postranními,  
dichotomicky větvenými

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

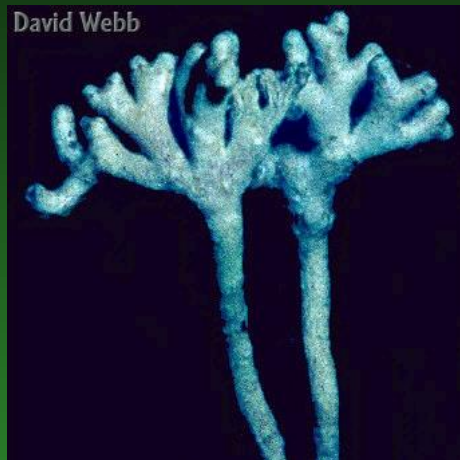


mladý kořen

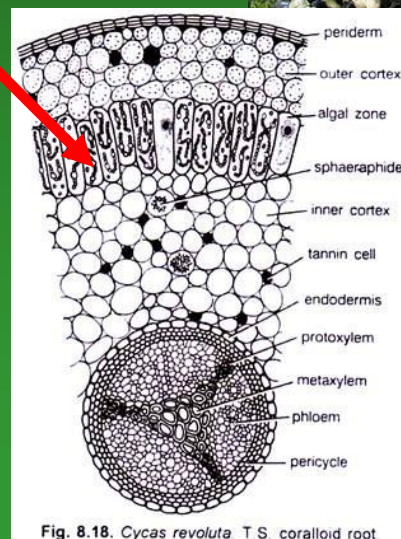
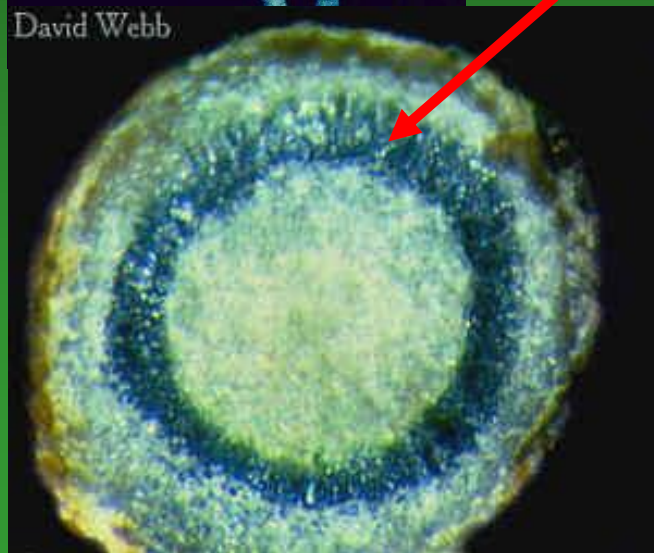
Kořeny diarchní  
starší kořenFig. 8.17. *Cycas revoluta*. T.S. normal root (old).

www.cactus-art.biz

Na bázi kmene adventivní **korálovité kořeny** (hlízkovité), horizontálně rostoucí. V hlízkách vrstva buněk se symbiotickými sinicemi (*Nostoc*, *Anabaena* nebo *Trichormus*, popř. bakterie rodu *Azotobacter*), fixujícími vzdušný dusík do biologicky využitelné formy - např. dusičnanů.



tmavá vrstva se sinicemi



Kromě fixovaného dusíku produkují sinice také neurotoxin beta-N-methylamino-L-alanin (BMAA). Transportován do megastobilů, kde je během vývoje vajíček vylučován z idioblastů jako obrana proti herbivorům.

Vodivé pletivo korálovitých kořenů je triarchní

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



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

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



*Cycas micholitzii*  
s vidličnatě  
dělenými  
lístky



*Macrozamia stenomera*  
s vícenásobně vidličnatě  
dělenými lístky / úkrojky

Fosilní cykas *Bjuvia simplex*  
s jednoduchými listy



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





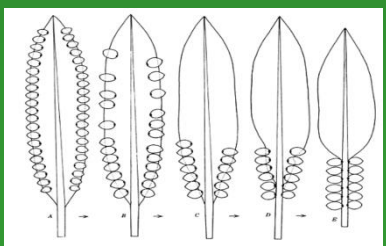
Úkrojky listů - v mládí circinálně svinuté, v dospělosti často s hrotitou špičkou



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



Na jednom sporofylu většinou 2 vajíčka (někdy až 8)



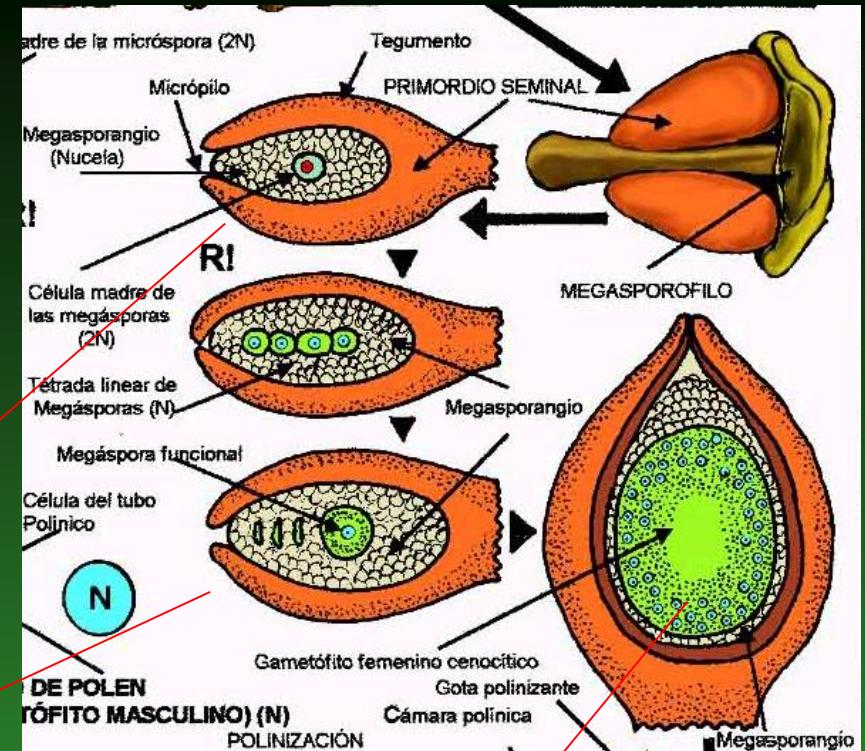
Vajíčko (= homolog  
megasporangia)

Pletivo uvnitř vajíčka = nucellus  
= (homolog archesporia)

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

(2) Tři z nich zaniknou

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

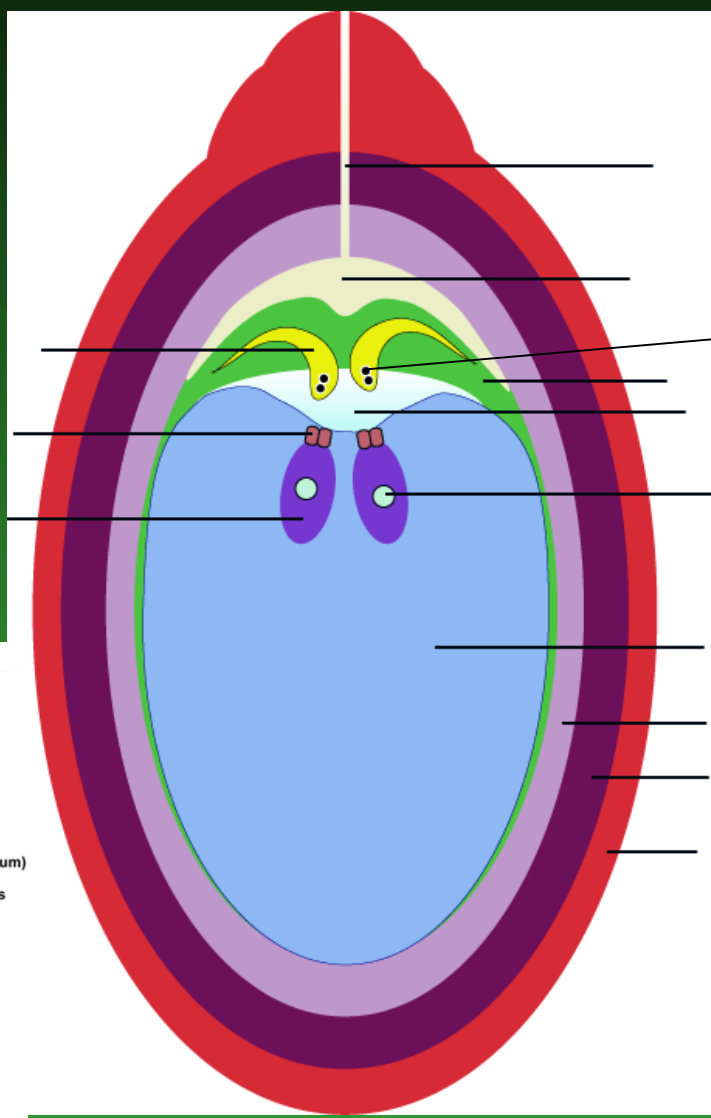


# Vajíčka mají 1 trojvrstevný obal + obal nucelární

láčka pylová = mikroprothalamium  
= samčí gametofyt

krček archegonia

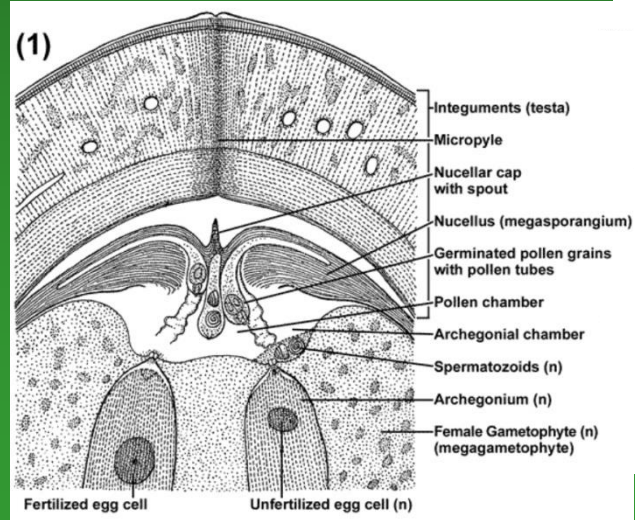
archegonium



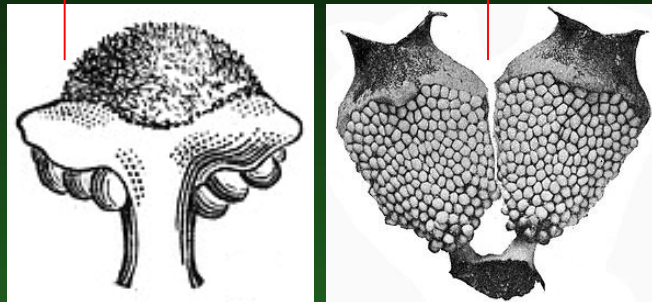
mikropyle  
pylová komora  
**spermatozoidy**  
nucellus  
archegoniální komora  
oosféra

samičí gametofyt  
= megaprothalamium

\ (→ vnitřní blanité osemení)  
- integument (→ sklerotesta)  
/ (→sarkotesta)



# Mikrosporofyly – štitkovité nebo šupinovitě

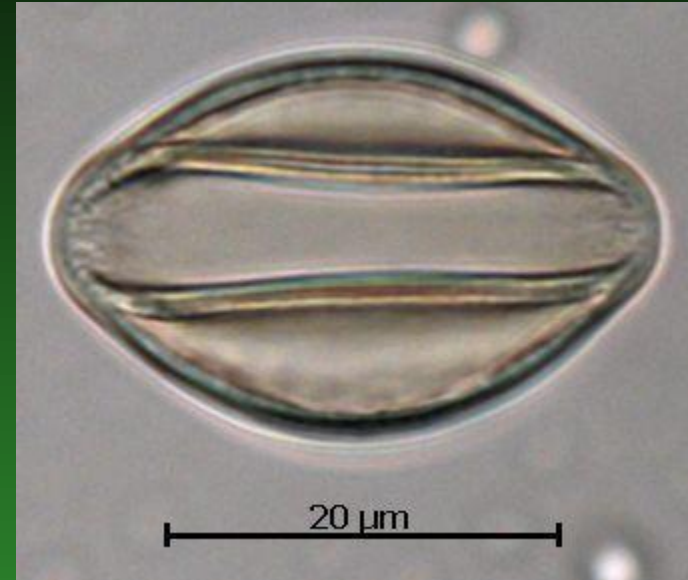
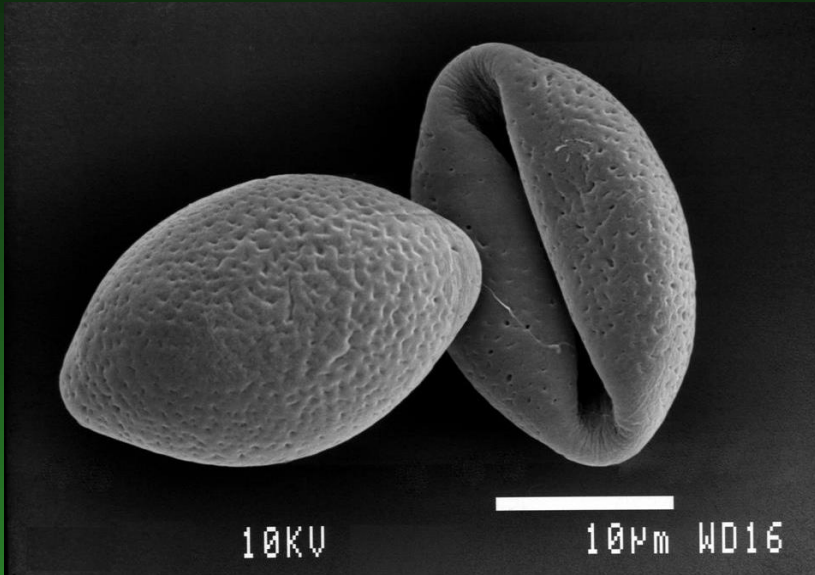


vždy ve strobilech

*Zamia* sp.  
Cycadaceae  
© G. D. Carr

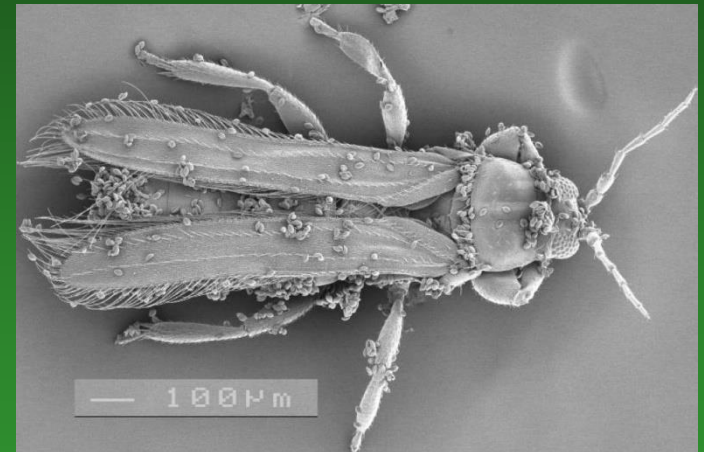


# Pyli – monokolpátní bez vzdušných vaků



# Přenos pylových zrn

- větrem
- třásněnkami nebo brouky



třásněnka *Cycadothrips chadwicki*  
pokrytá mikrospórami  
*Macrozamia lucida*



# Vznik pylu v mikrosporangiu

1. Meióza → tetráda haploidních mikrospór

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

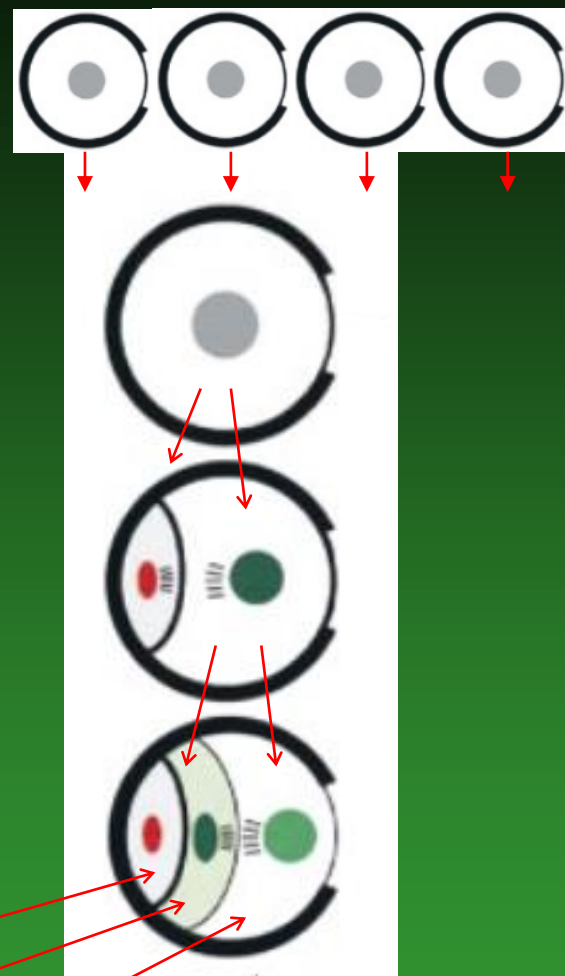
– menší buňka prothaliová

– velká buňka generativní

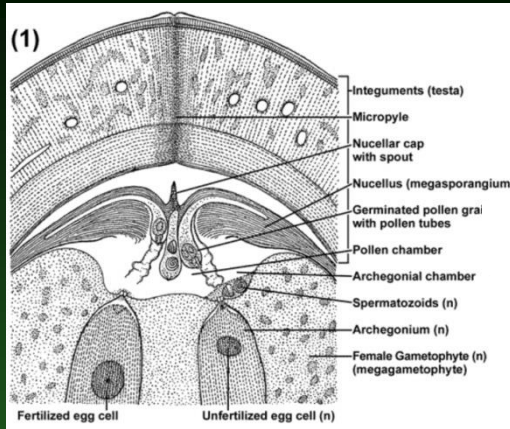
3. Generativní buňka se rozdělí na buňku antheridiovou a láčkovou.

Zralé pylové zrno cykasů je tak trojbuněčné a obsahuje buňky:

prothaliovou, antheridiovou a láčkovou



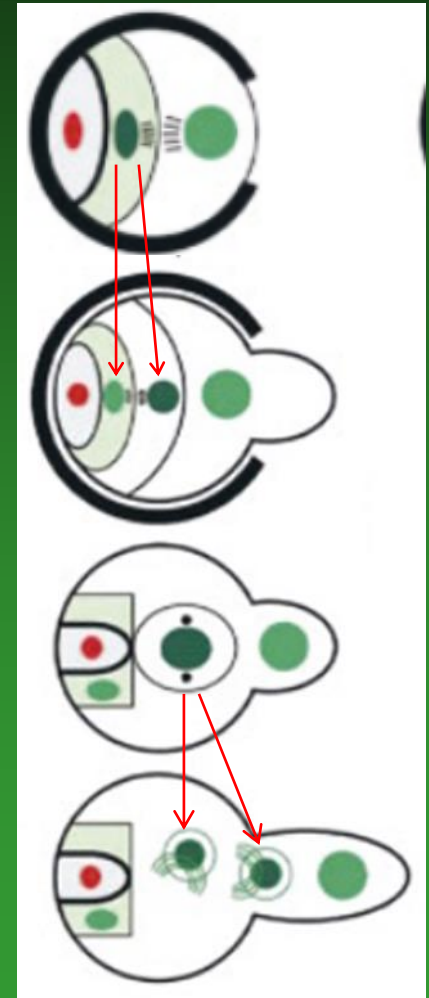
# Dozrání pylu v samčí gametofyt



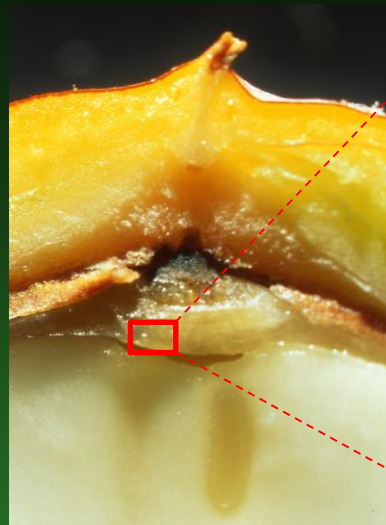
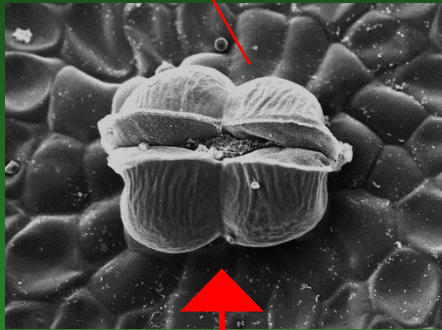
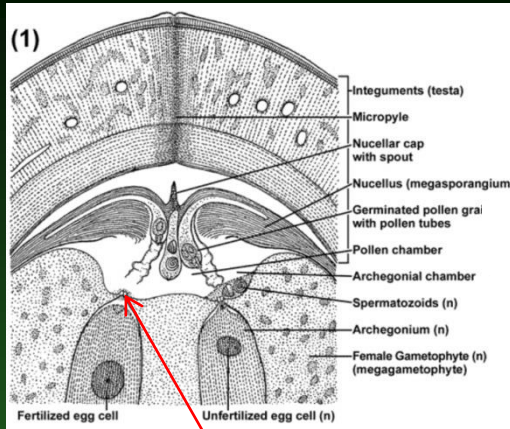
1. 3-jaderný pyl zachycen polinační kapkou
2. Zachycení pylu vyvolá vysychání kapky
3. Vysycháním kapky pyl vtažen do pylové komory
4. V pylové komoře vyklíčí pylová láčka



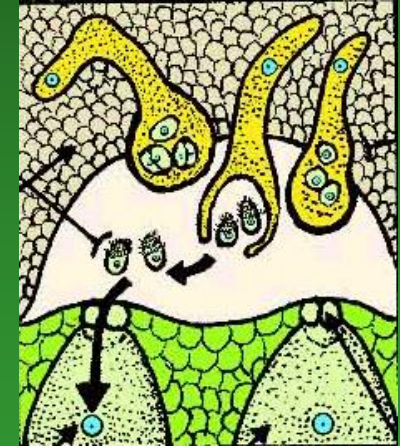
- 4a. Antheridiová buňka se rozdělí na spermatickou a vegetativní
- 4b. Spermatická buňka se rozdělí na dva polyciliální spermatozoidy
- 4c. Zralý samčí gametofyt má tedy 5 buněk/jader (prothaliová, vegetativní, dva spermatozoidy a láčková)



# Oplození



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



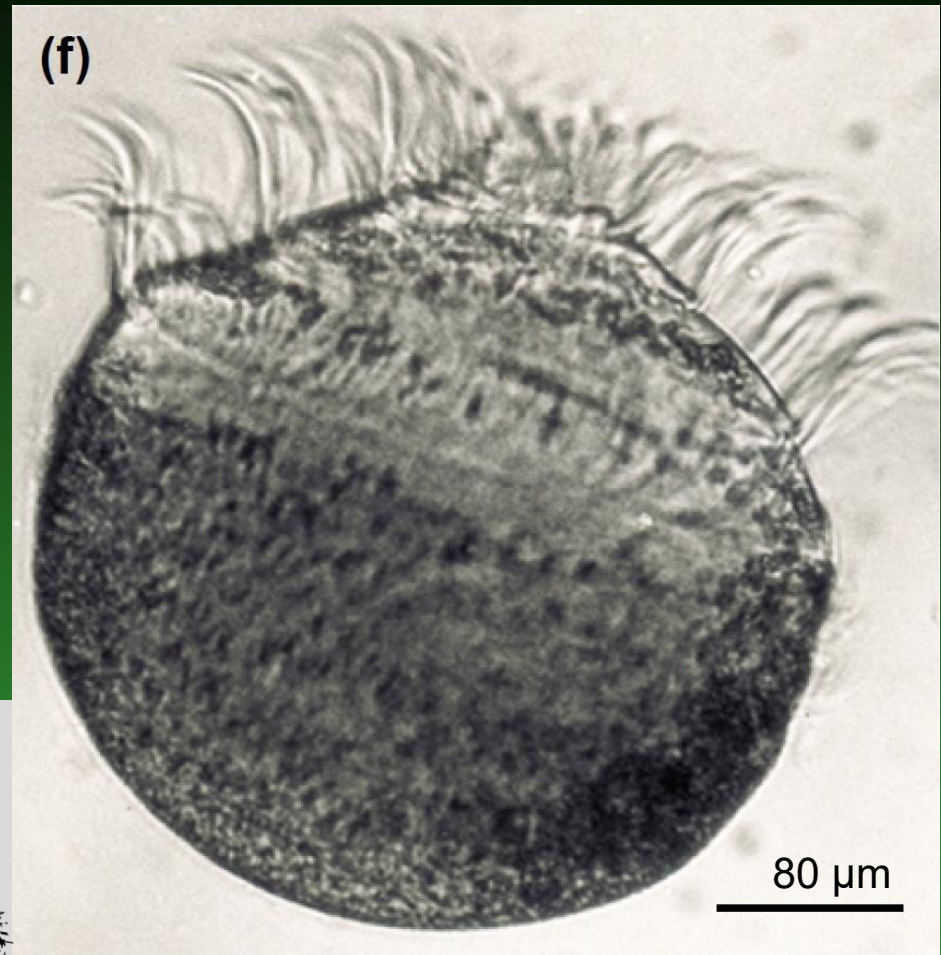
*Cycadaceae* – láčky větvené  
*Zamiaceae* – láčky nevětvené

# Spermatozoidy

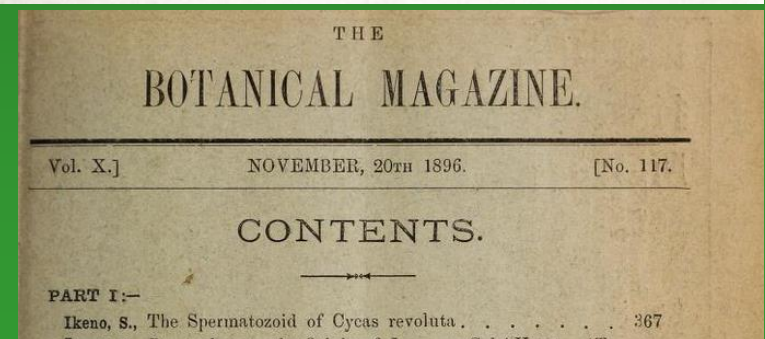
obrovské – až 500  $\mu\text{m}$  velké

Největší samčí pohlavní buňky v rámci rostlinné i živočišné říše

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



Objevil je Japonec  
Seiichiro Ikeno (1866-1943)  
v roce 1896

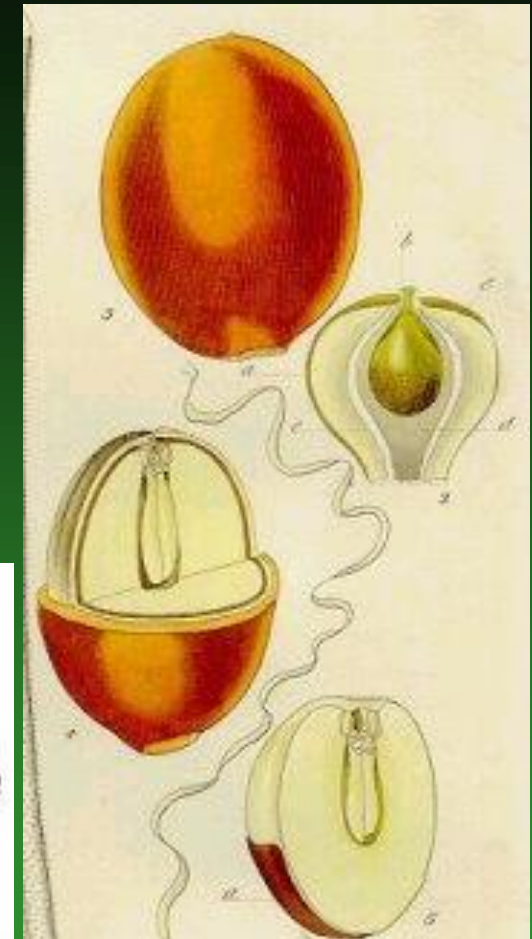


# Oplozené vajíčko zraje v semeno

vnější obal = dužnatá sarkotesta (endozoochorie)

střední obal = dřevnatá sklerotesta

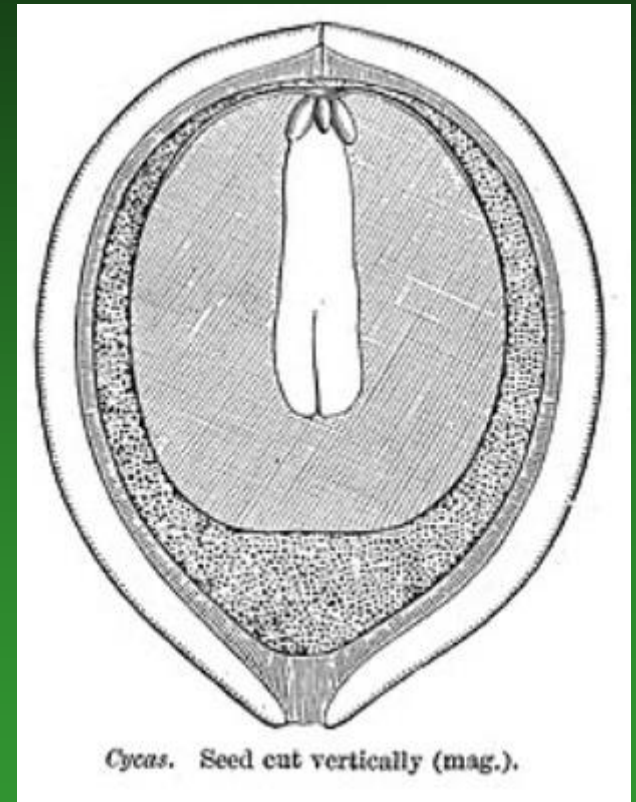
vnitřní obal blanitý.



**Změna barvy zralé sarkotesty = jasná adaptace na endozoochorii**

Z oplozené oosféry vzniká embryo s  
2-6 dělohami

Embryo vyživováno pletivem  
megaprothalia = primárním živným  
pletivem



# Historie

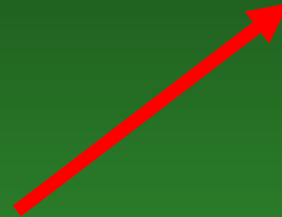
poprvé v permu,

vrchol v juře,

nyní 10 rodů se zhruba 300 druhy

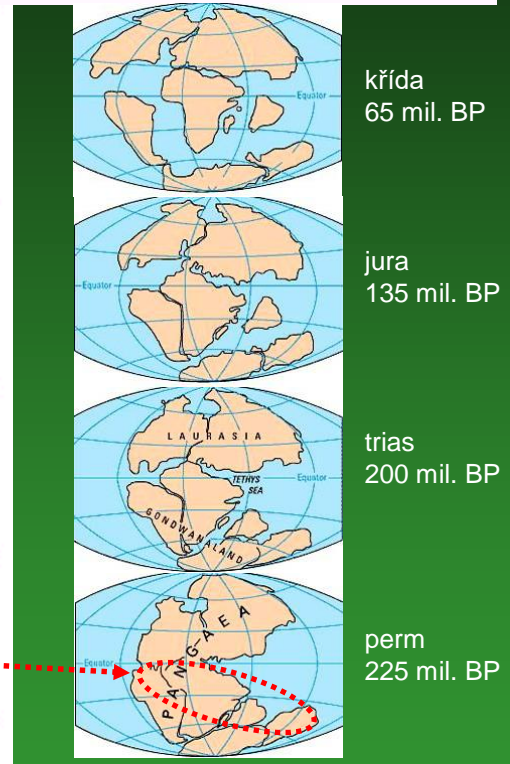
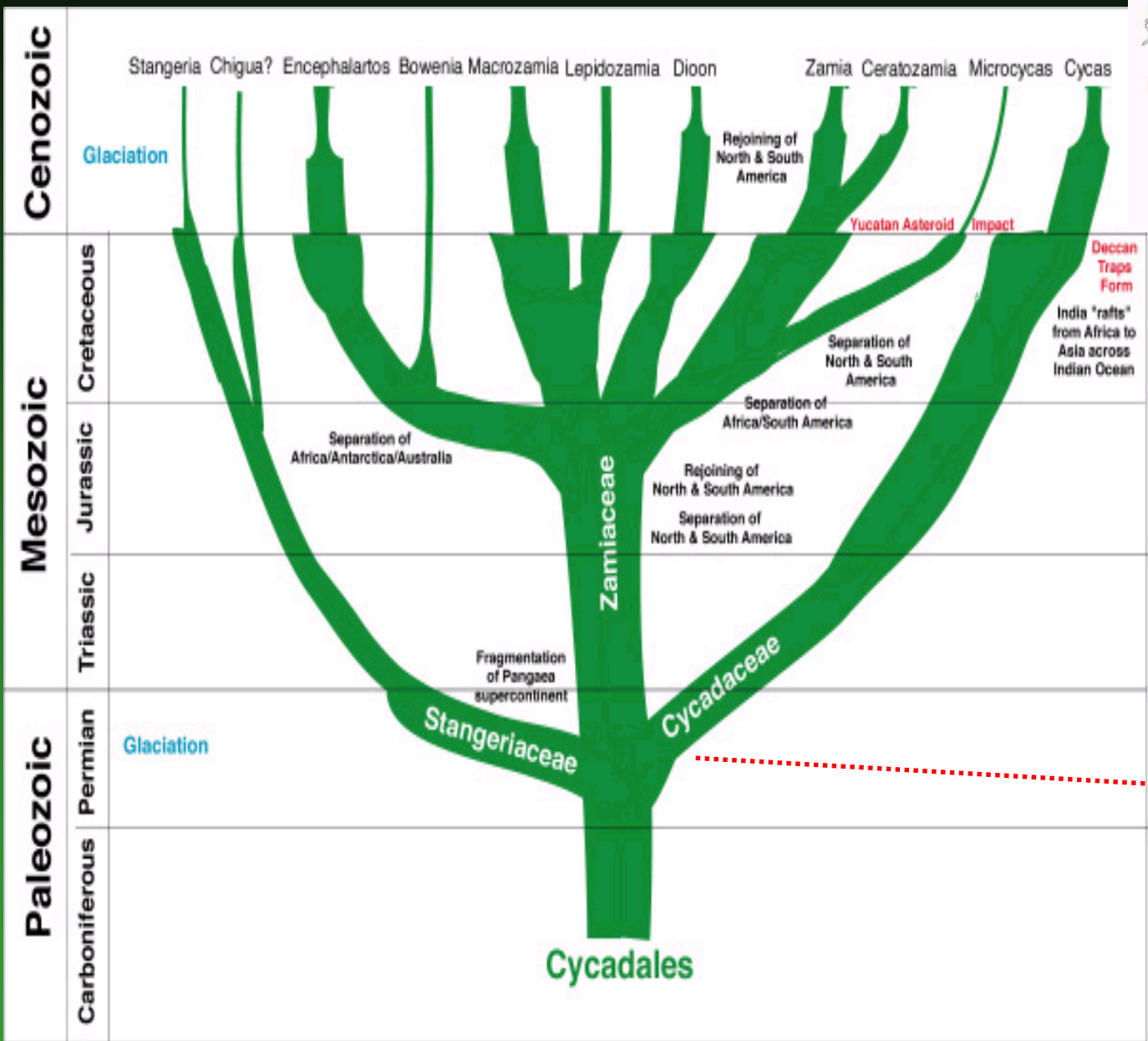


Fylogeneticky navazují *Cycadopsida*  
na semenné monilofyty ze tř.  
*Pteridospermopsida*



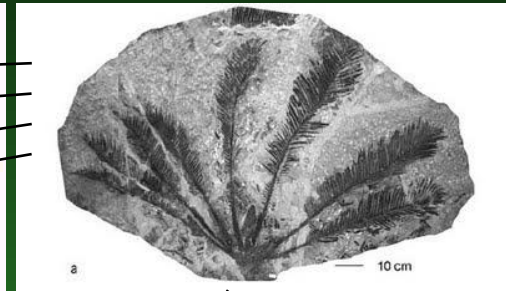
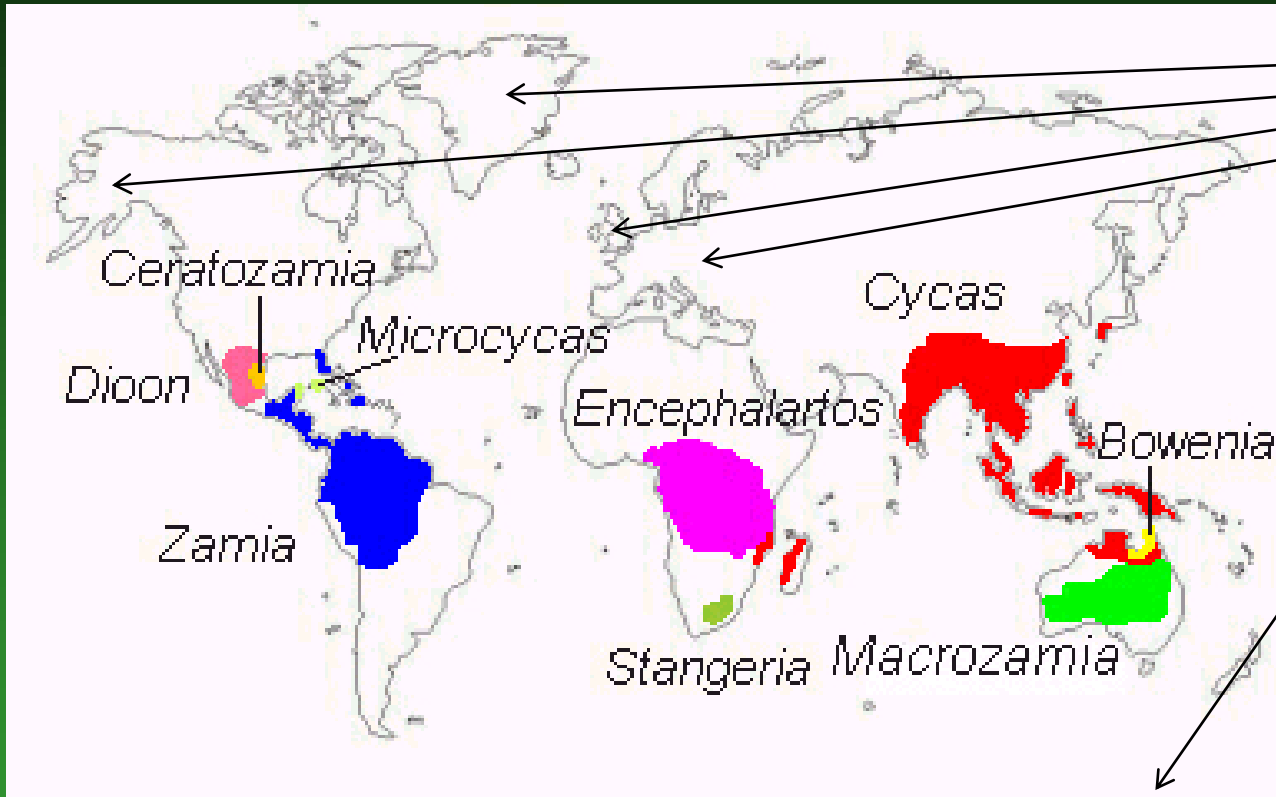


Tři hlavní linie cykasů divergovaly v permu, na evoluci se projevil kontinentální drift



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

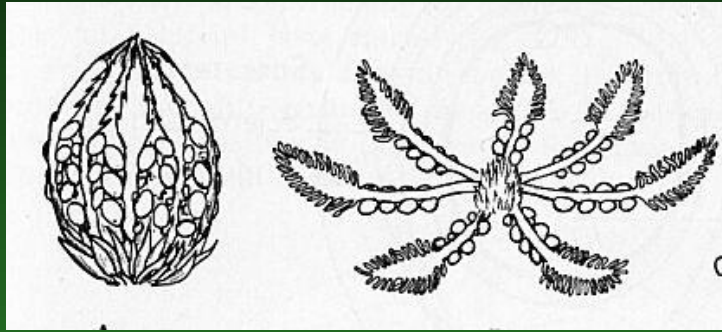
Převážně jihovýchodní Asie, jediný druh na Madagaskaru a pobřeží východní Afriky.



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

Geografické rozšíření současných cykasovitých.

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



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



úkrojky listů jednožilné

# *Cycas revoluta* má pohlavní chromosomy

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

chromosom Y kratší než X

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

## SEX CHROMOSOMES OF CYCAS REVOLUTA

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

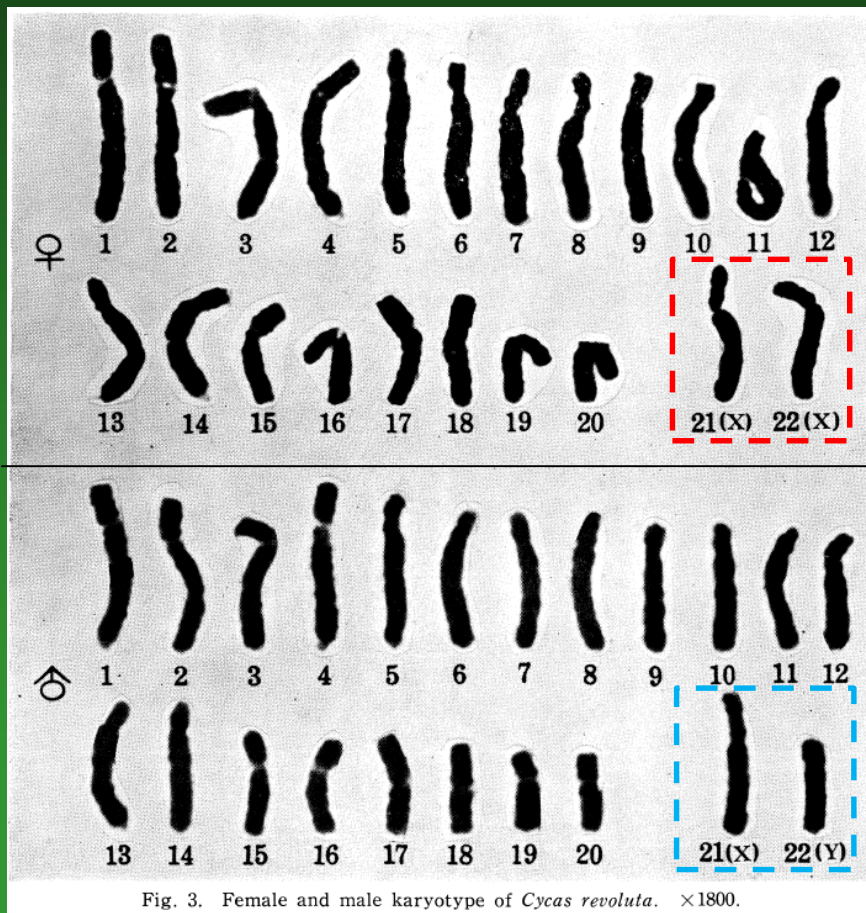
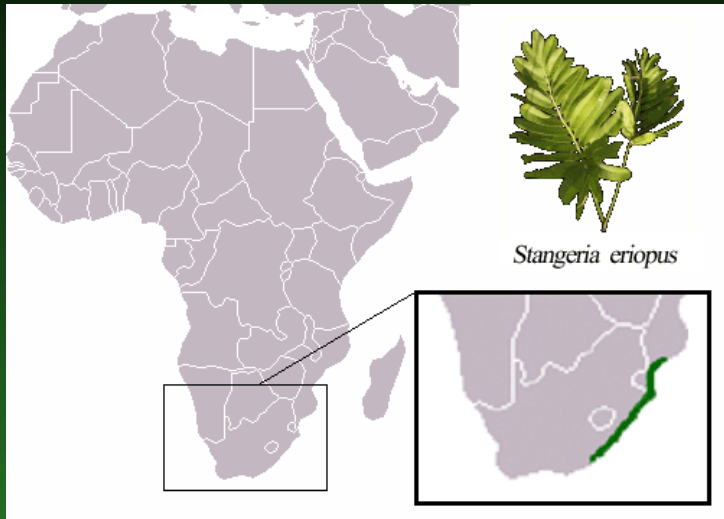


Fig. 3. Female and male karyotype of *Cycas revoluta*.  $\times 1800$ .



© Yonatan Matalon, www.ColorfulNature.com

## 2. čel. *Stangeriaceae*



**Megasporofyly** – ve strobilech

**Průduchy**  
– nezapuštěné

*Cycadaceae*



*Stangeriaceae*

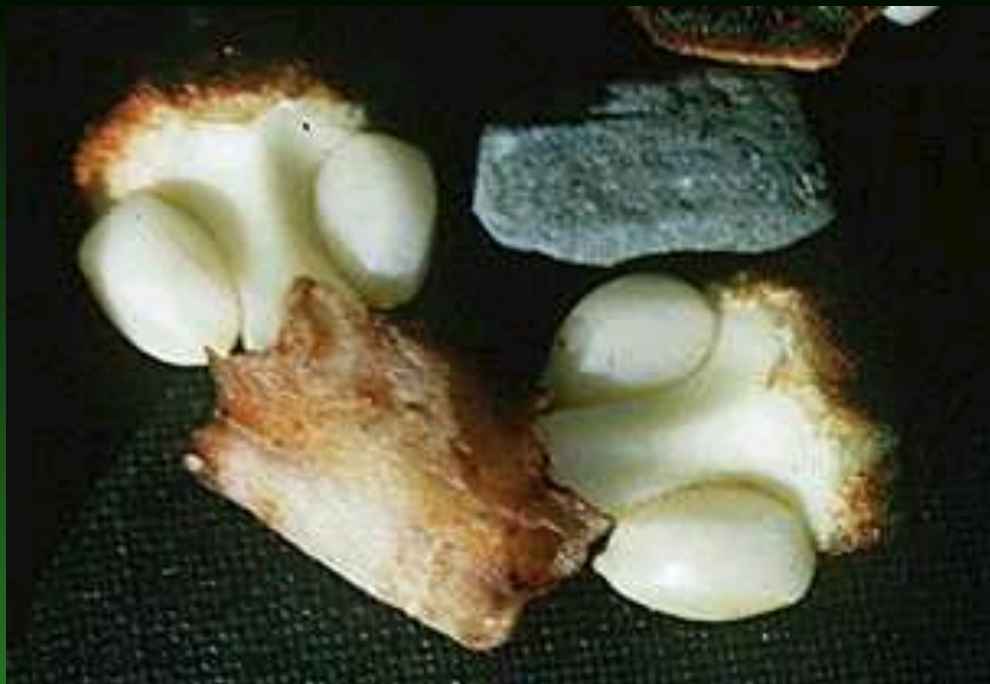


*Zamiaceae*



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





### 3. čel. *Zamiaceae*

- megasporofyly se 2 vajíčky
- úkrojky listů vícežilné, v mládí ploché nebo konduplikátně svinuté
- samčí i samičí sporofyly tvoří strobily

Čeleď zahrnuje 8 rodů

Kmen často hladký (na obr. *Encephalartos*)



# *Zamia*

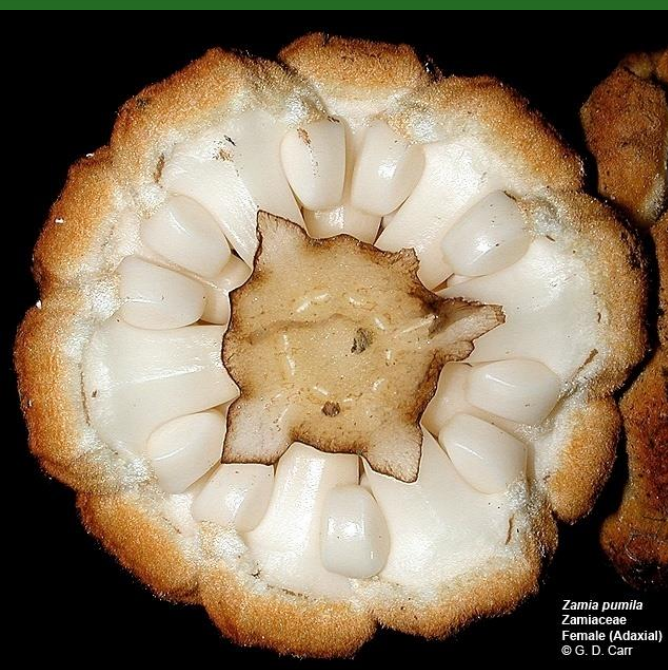
Florida, Mexiko J. Amerika, též Kuba, megastrobily  
drobnější



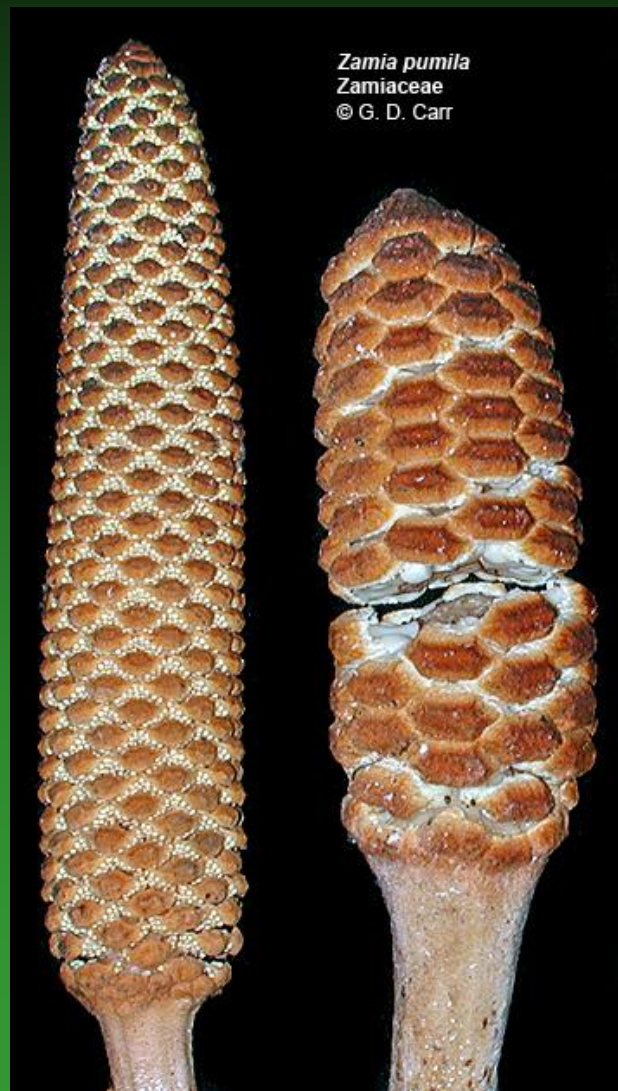




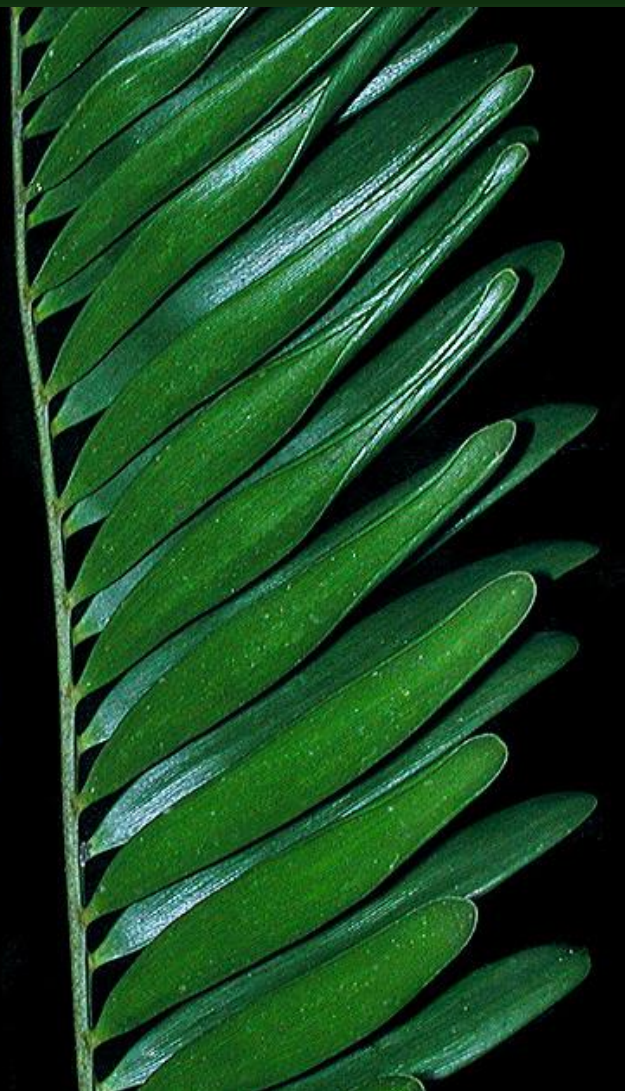
*Zamia pumila*  
Zamiaceae  
Male (Abaxial)  
© G. D. Carr



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



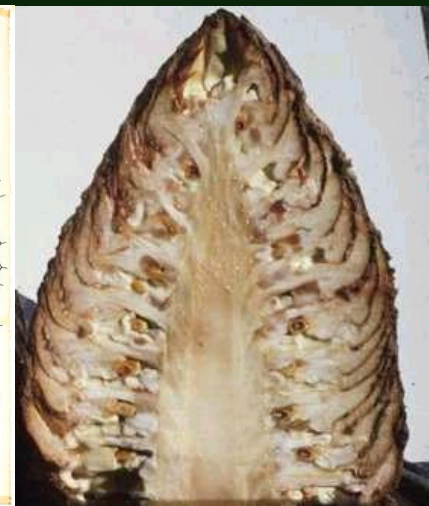
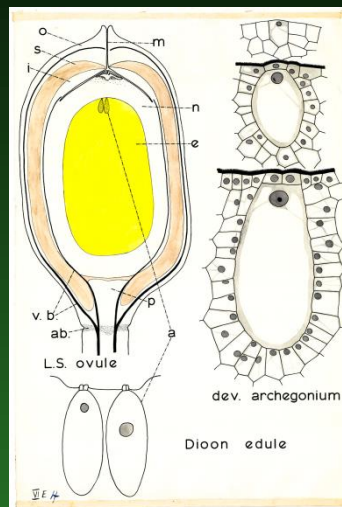
*Zamia pumila*  
Zamiaceae  
© G. D. Carr



# *Microcycas calocoma* - endemit Kuby, strobily až 90 cm



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



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



*Encephalartos*  
(Presly nazývaný píchoš)  
roste v Jižní Africe,



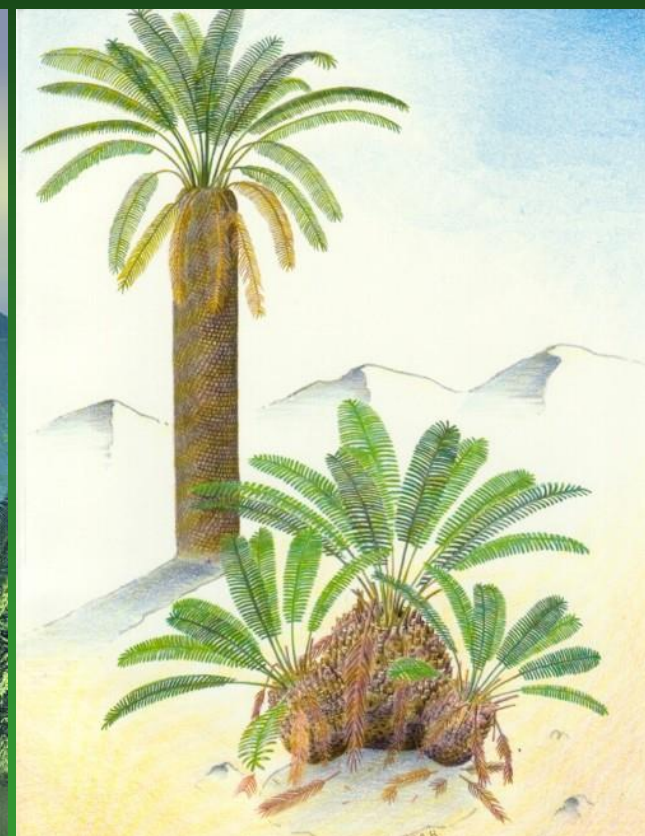
strobily až 45 kg  
těžké

# 3. tř. *Cycadeoideopsida*



Fosilní dřeviny, vzhledem připomínající současné cykasy.

Liší se oboupohlavnými strobily!



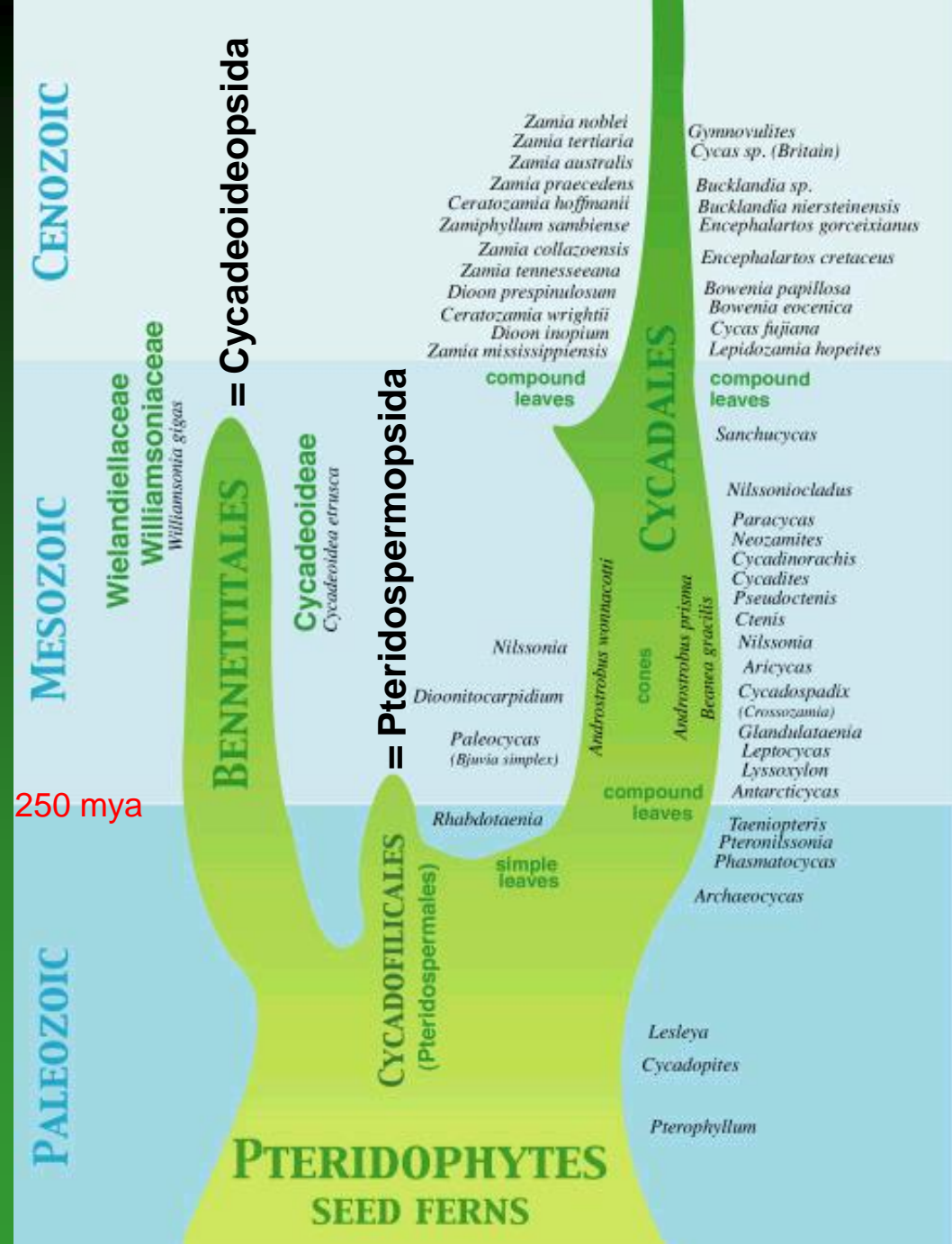
# Historie

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

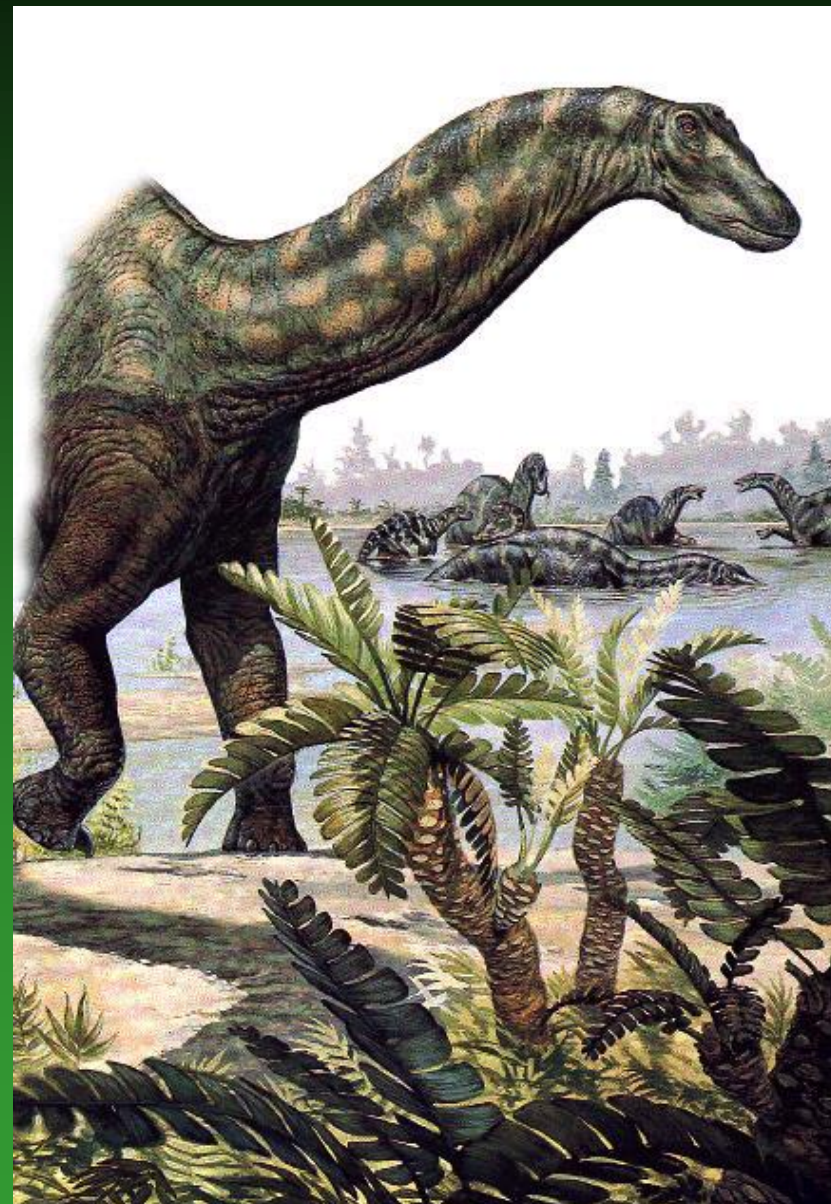
poprvé – trias

divergence – křída

vymření – horní křída

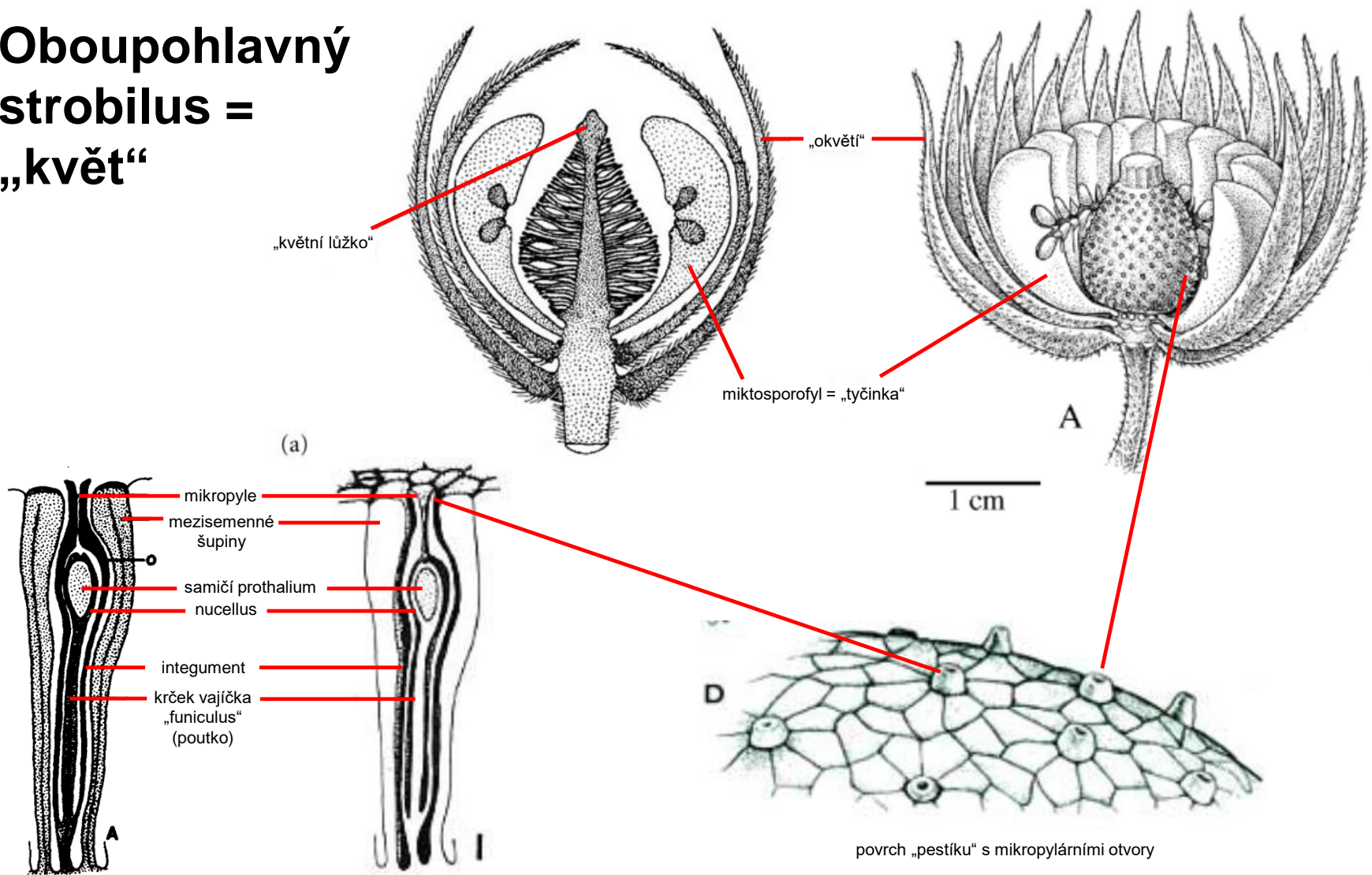


# Dominovaly v druhohorách a byly proto pravděpodobně složkou potravy dinosaurů



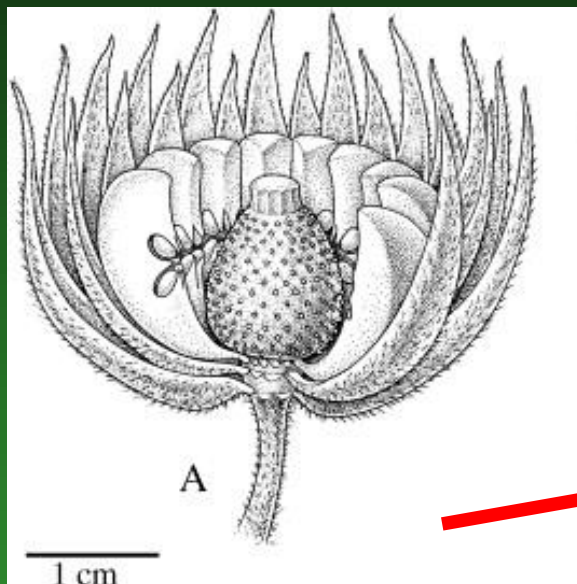


# Oboupohlavný strobilus = „květ“



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

*Williamsonia*



*Magnolia*



*Lilium*



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

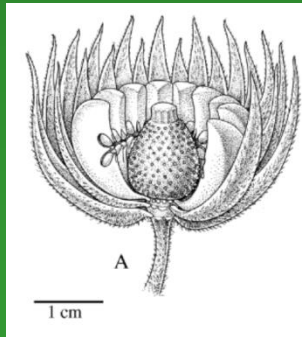
Květ vznikl z jednoduchého oboupohlavného strobilu bennetitů: Cycadeoideopsida ancestoři krytosemenných



Charles Edwin Bessey  
(1845 – 1915)

**Dnes méně pravděpodobná teorie – viz pseudanthiová teorie dále**

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



# 4. tř. *Ginkgopsida* (jinany)



# Opadavé druhotně tloustnoucí dřeviny



Fosilní, s jediným  
recentním zástupcem

***Ginkgo biloba***  
jinanem dvoulaločný



# Historie

poprvé - svrchní perm

divergence - jura a křída; hlavně

temperátní lesy na severní polokouli

ústup - třetihory



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

Také u jinanů se soudí, že byly podstatnou složkou potravy a tedy i jednou z podmínek expanze dinosaurů



Listy jinanů v současnosti však nežerou skoro žádní hmyzí herbivoři !

Nejstarší stromy až 3500 let

# Evolučně navazují jinany pravděpodobně na kordaity

*Ginkgo biloba*

fosilní *Ginkgo*

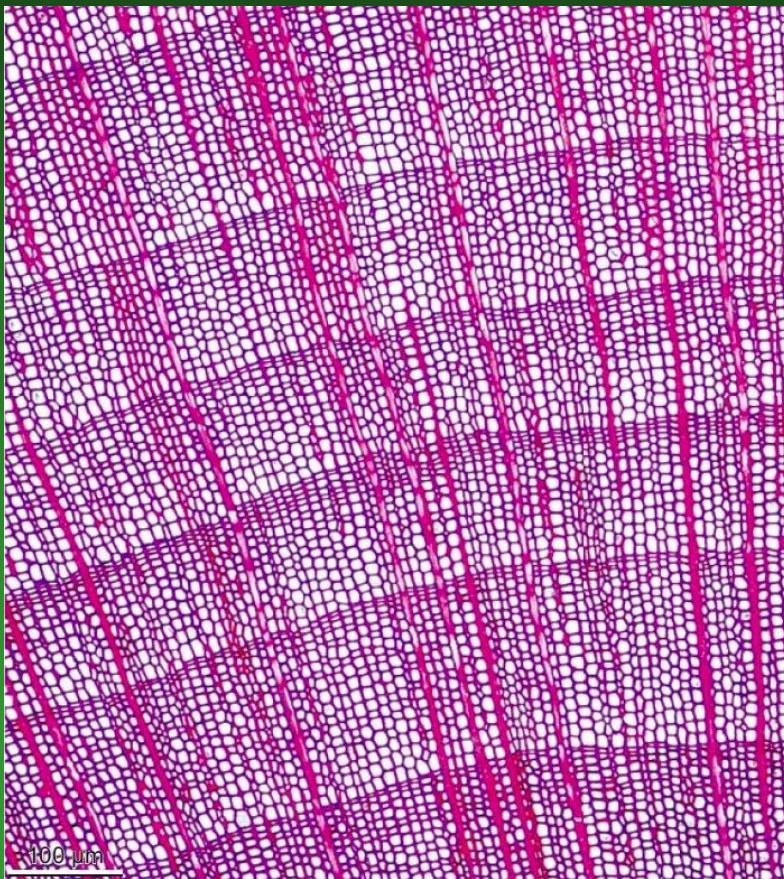
Cordaites





**Dřevo kmene** – pyknoxylické (málo parenchymu)

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



**Větve** - téměř vodorovně odstálé,  
- s výraznými brachyblasty



**Kmen**

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

**Borka kmenu**

- silná, záhy nahrazuje epidermis

# Listy

jednoduché, vějířovité, ve  
dva laloky rozdělené

žilnatina vějířovitá, žilky  
stejnocenné

u fosilních vějířovitě dřípené  
v tenké úkrojky



spirálovitě ve svazečcích na koncích  
brachyblastů, na zimu opadávají



na mladých  
nezkrácených  
větvičkách jednotlivě

Jinan je  
dvoudomý,



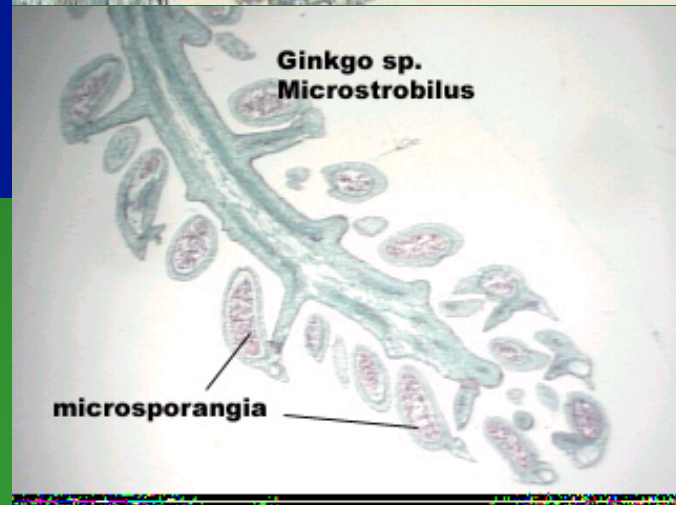
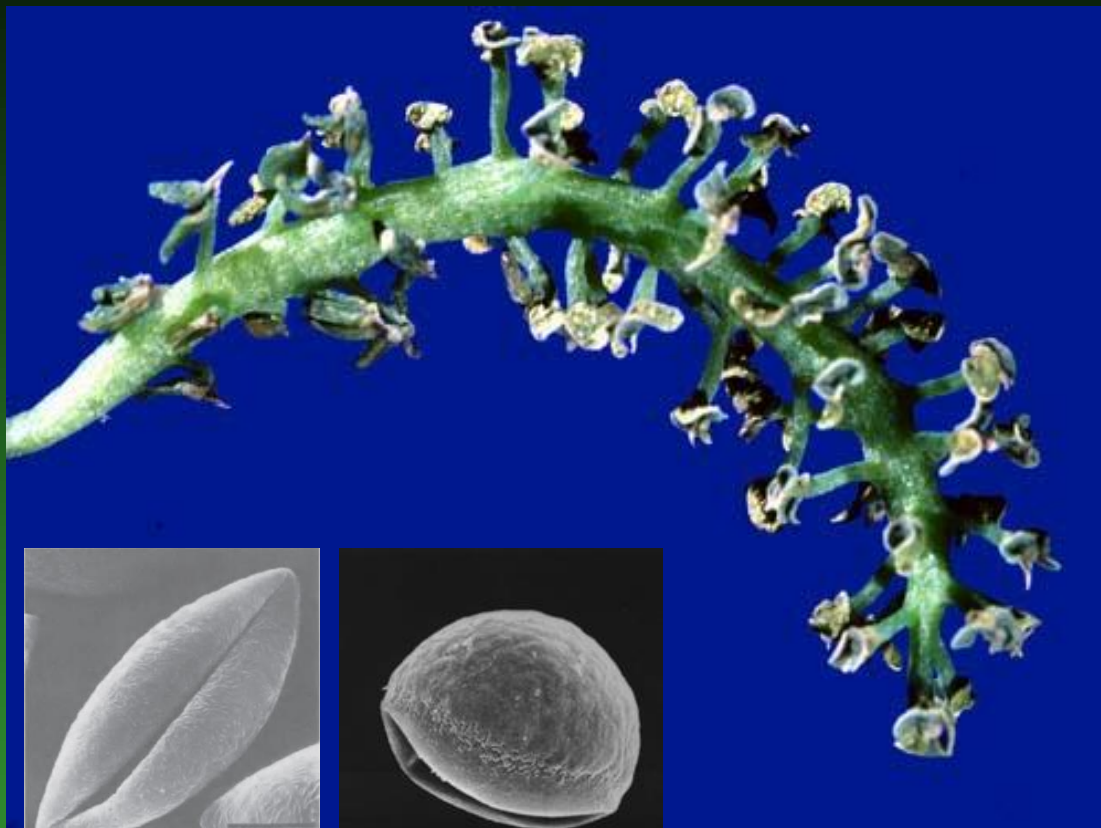
pohlavní chromosomy

ZW typu

ZZ = samec;

ZW = samice);  $W > Z$

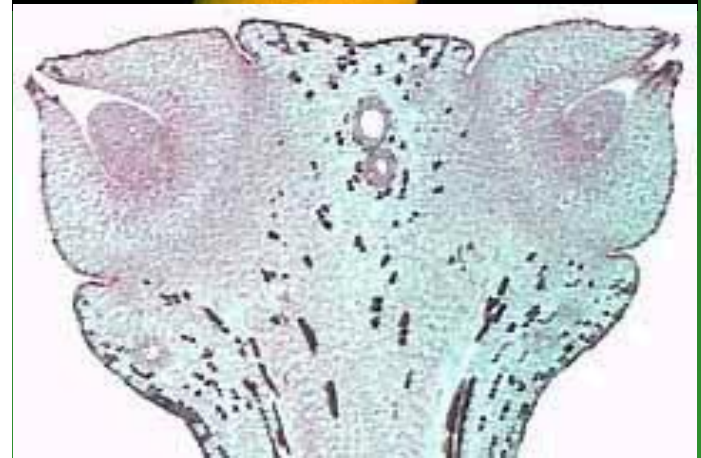
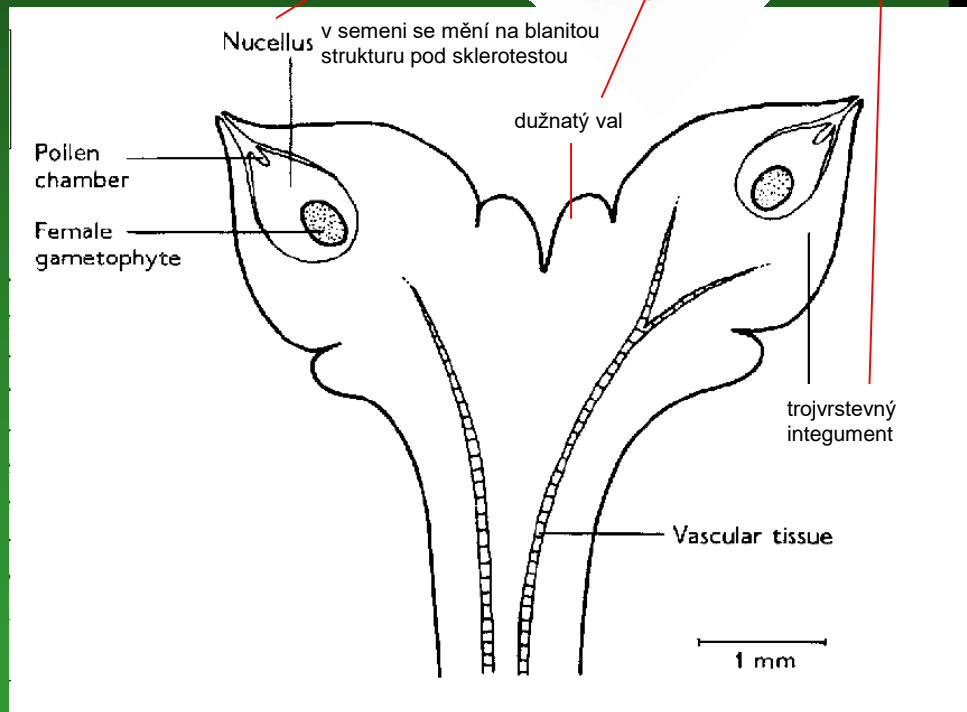
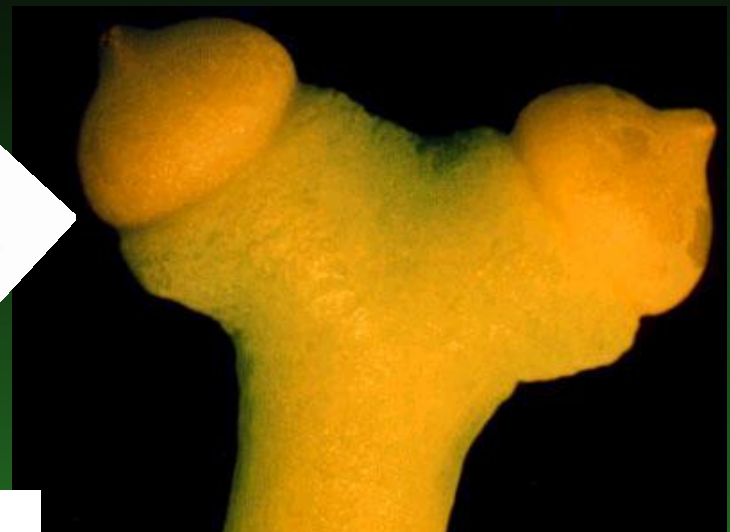
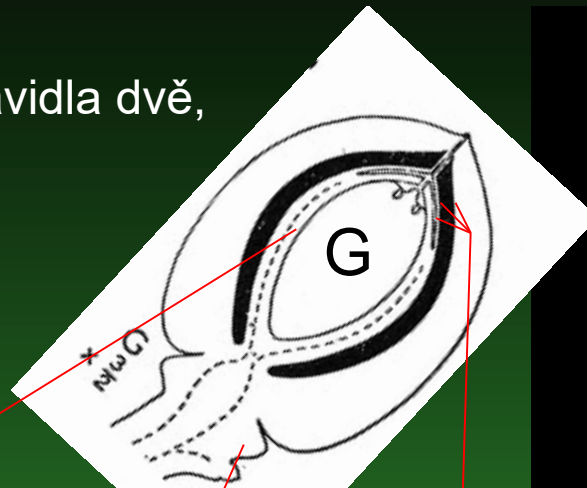
# Mikrosporofyly (mikrosporangiofory) - stopka se dvěma sporangii, - spirálovitě v jehnědách



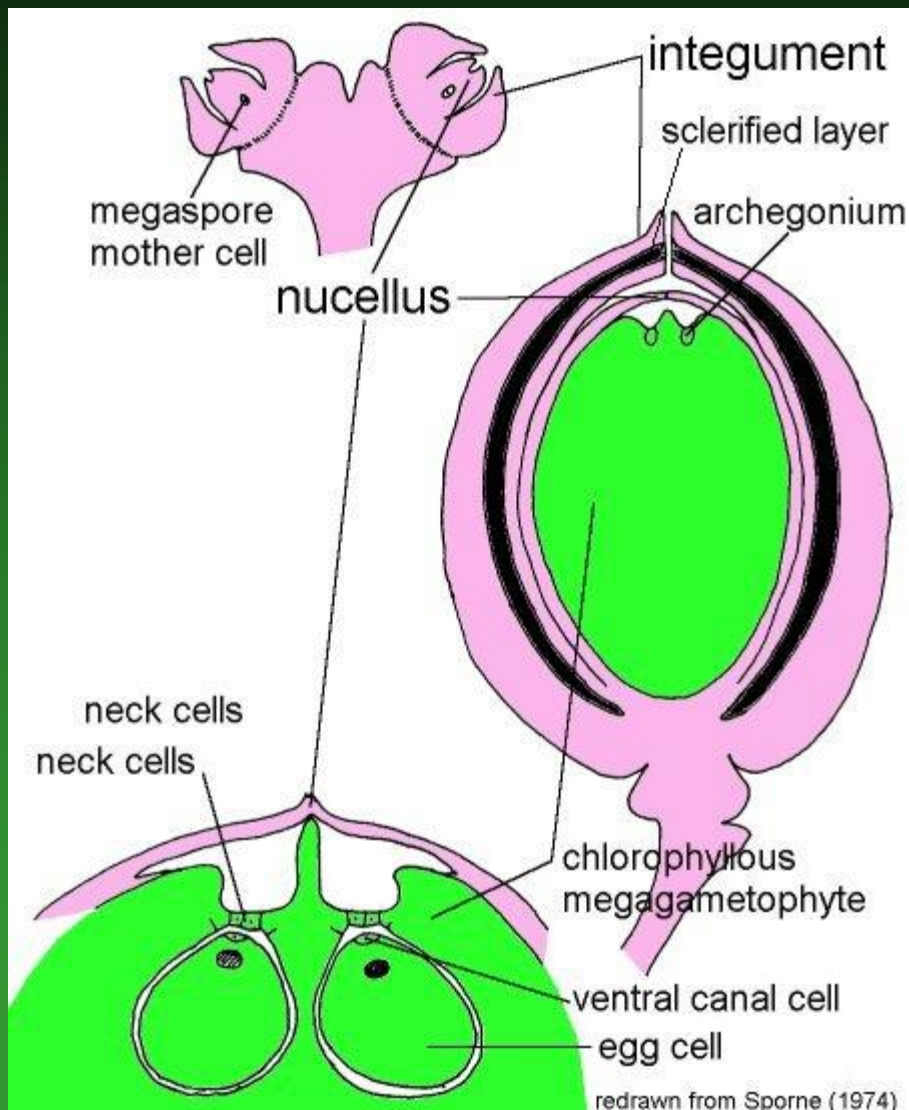
- Pyl** - bez vzdušných vaků, monosulkátní
- tvoří se na jaře
  - zralý pyl je 3-buněčný

# Vajíčka - nahá,

- na stopkách zpravidla dvě,
- transverzálně postavená



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



# Opylení

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



2. Přítomnost pylu v polynační kapce vyvolá její vysychání

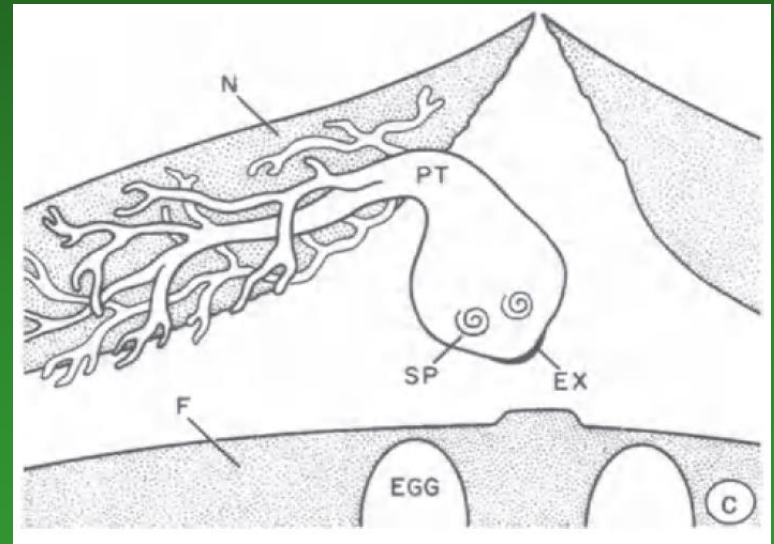
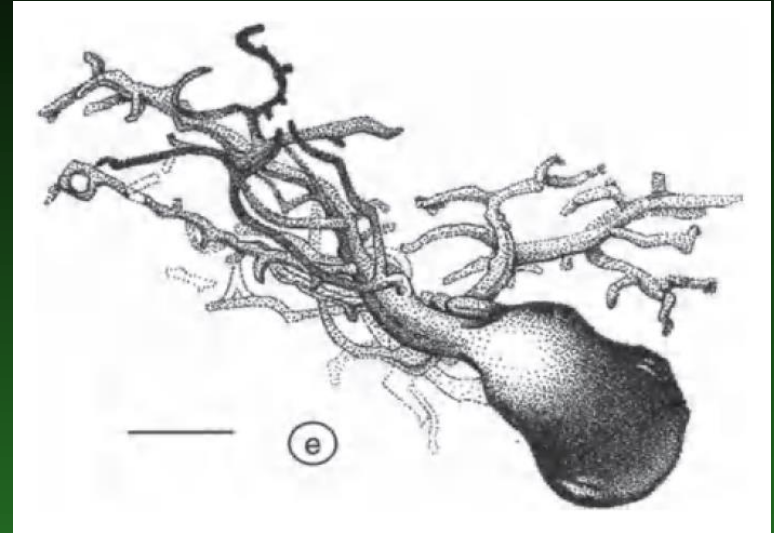
3. Vysycháním kapky pyl vtažen do pylové komory



# Oplození

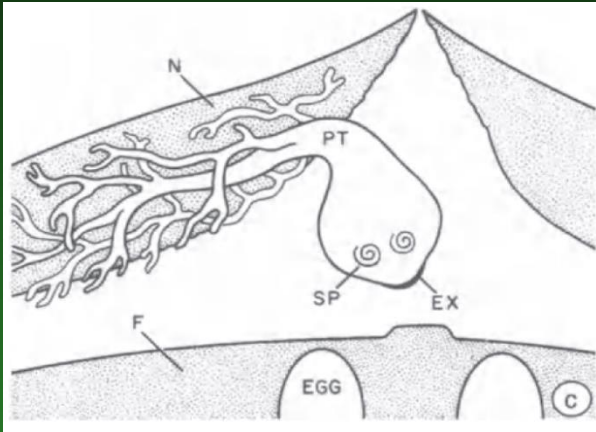
1. V pylové komoře vyklíčí z pylu láčka
2. Láčka (samčí gametofyt) roste a větví se v nucellu, který ji vyživovuje několik měsíců
3. Po opadu semen ze stromu proroste láčka (její hlízovitá část = „antheridium“) skrz stěnu nucellu do archegoniální komory

Prorůstání se děje produkcí enzymů (hlavně proteáz)



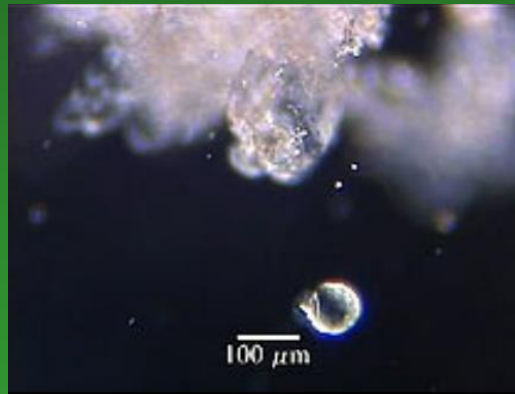
# Oplození

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

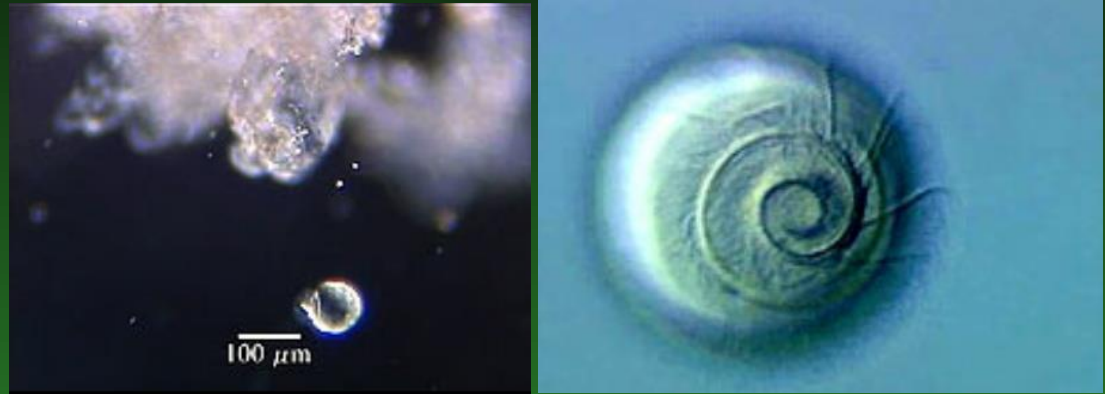


5. Spermatozoid (70–90  $\mu\text{m}$ ) oplodní vaječnou buňku ( $\pm 4$  měsíce po opylení)

Bičků je na spermatozoidu zhruba tisíc



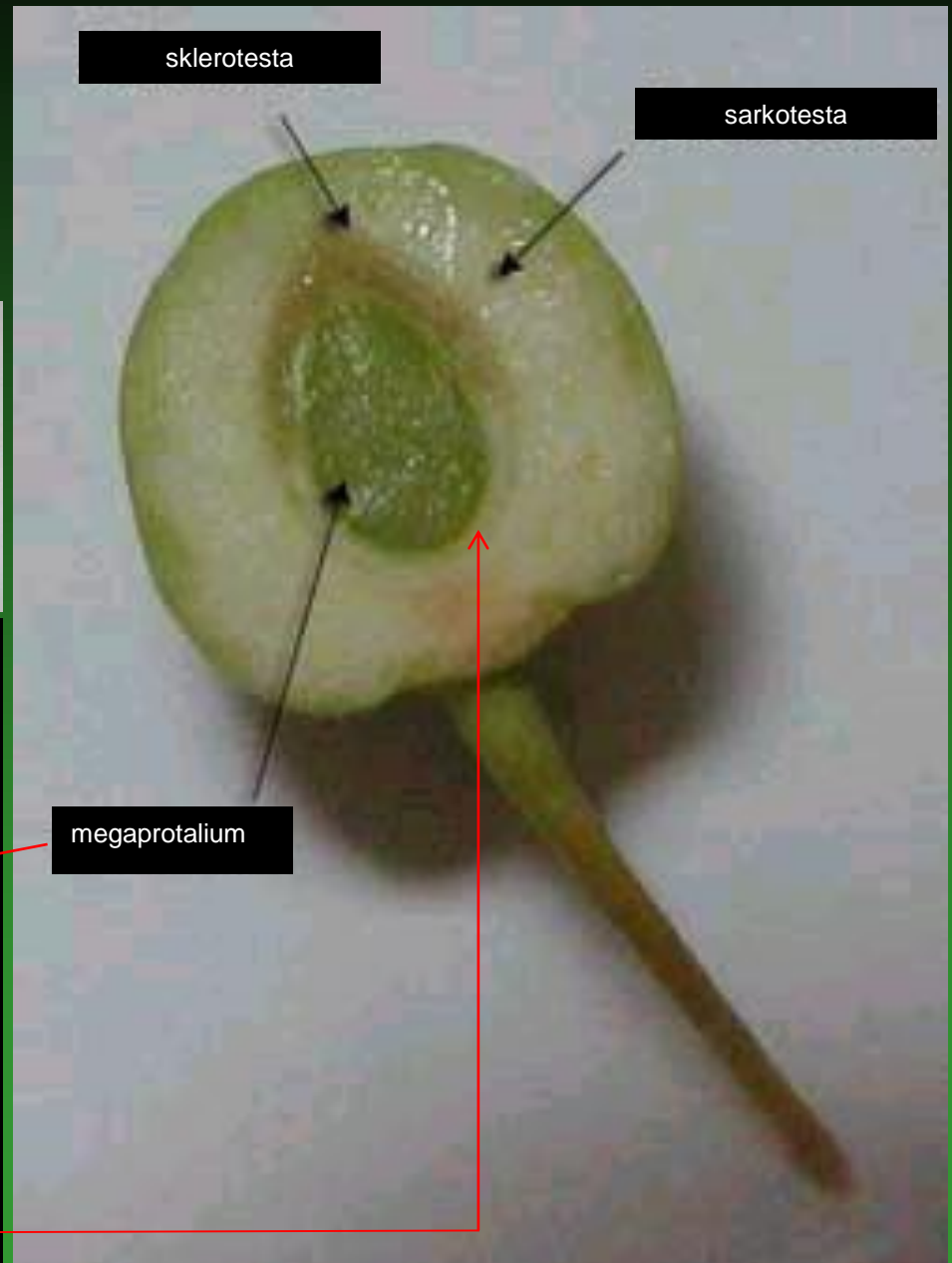
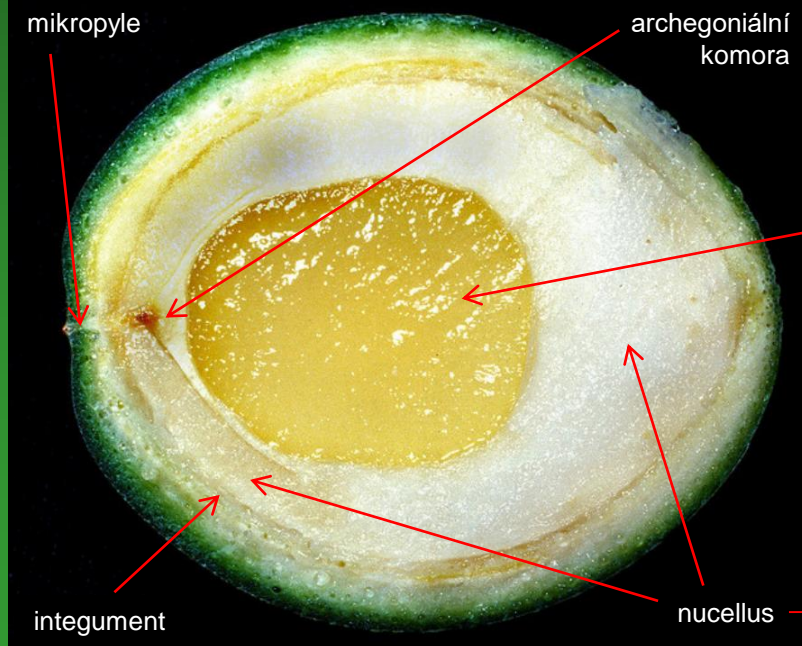
**Jinany = poslední fylogenetická linie s bičíkatými spermatozoidy**



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

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

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



Semena nejprve zelená

Po opadu na zem žloutnou a

postupně odporně páchnou.  
Zdrojem zápachu je kyselina  
máselná.

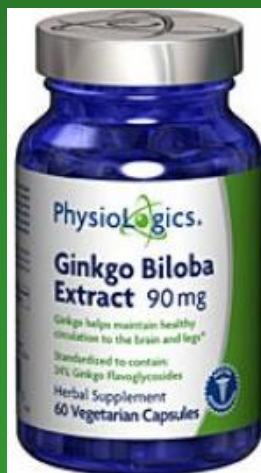
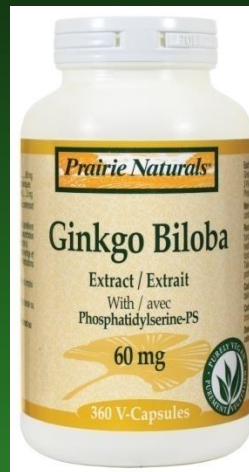


V Číně a Japonsku se semena zbavená sarkotesty máčí ve slané vodě,



poté se praží a prodávají pod názvem pehko nebo se přidávají do dezertů. Špatně upražená nebo ve větším množství ale mohou způsobovat otravy

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

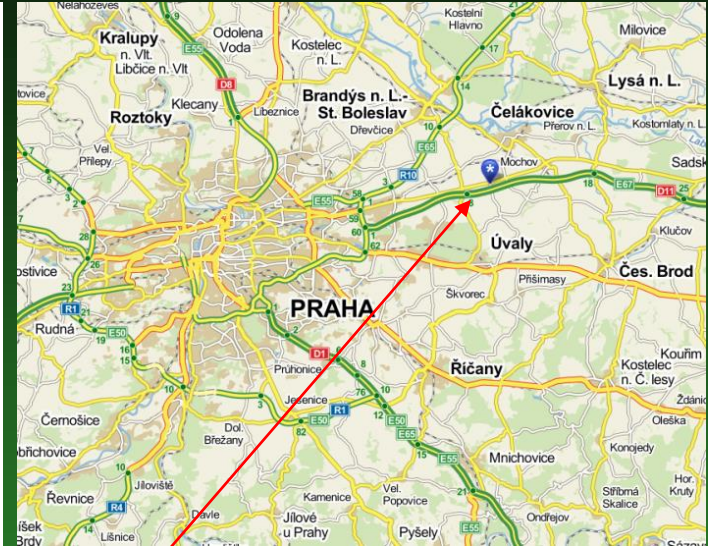


Teprve v roce 1956 bylo objeveno refugium v JV Číně - v horách Tien Mu Shan mezi provinciemi Zhejiang a Anhwei. Třetihorní areál jinanu zabíral téměř celou severní polokouli, v Evropě je znám fosilně ještě krátce po poslední době ledové.





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



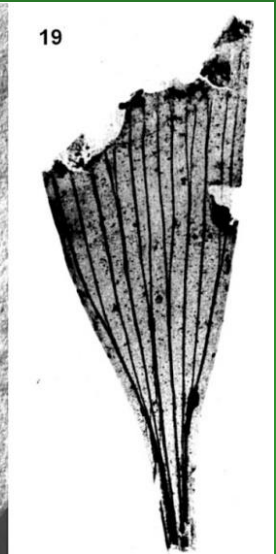
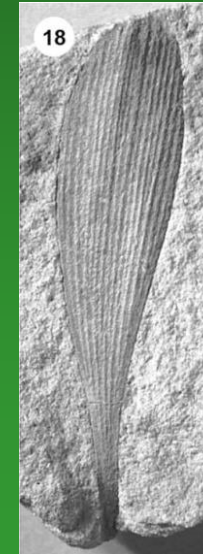
Popsaný z křídových sedimentů u Nehvizd a Hloubětína SV od Prahy v r. 2005 paleobotanikem Jiřím Kvačkem a jeho spolupracovníky.

American Journal of Botany 92(12): 1958–1969, 2005.

**A NEW LATE CRETACEOUS GINKGOALEAN  
REPRODUCTIVE STRUCTURE *NEHVIZDIELLA* GEN. NOV.  
FROM THE CZECH REPUBLIC AND ITS  
WHOLE-PLANT RECONSTRUCTION<sup>1</sup>**

JIRÍ KVAČEK,<sup>2,5</sup> HOWARD J. FALCON-LANG,<sup>3</sup> AND JIRINA DAŠKOVÁ<sup>4</sup>

<sup>1</sup>National Museum, Prague, Václavské nám. 68, 115 79 Praha 1, Czech Republic; <sup>2</sup>Department of Earth Sciences, University of Bristol, Bristol BS8 1RJ, UK; and <sup>4</sup>Academy of Sciences, Rozvojová 135, 165 00 Praha 6, Lysolaje, Czech Republic



# 5. tř. *Pinopsida* (jehličnany)



Jméno konifery se do češtiny obvykle překládá jako jehličnany, ve skutečnosti ale jeho doslovný překlad zněl šiškonůši (conus = šiška)



# Řád zahrnuje fosilní i recentní dřeviny

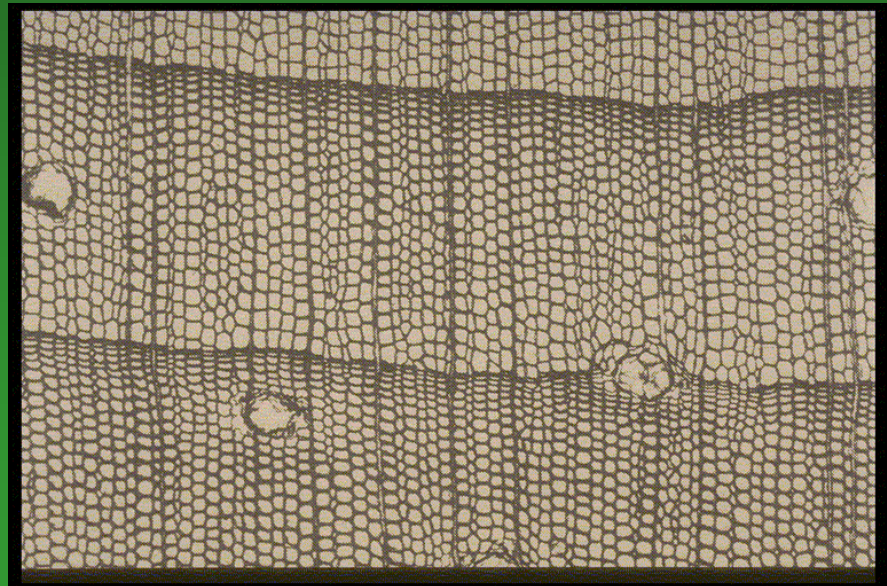
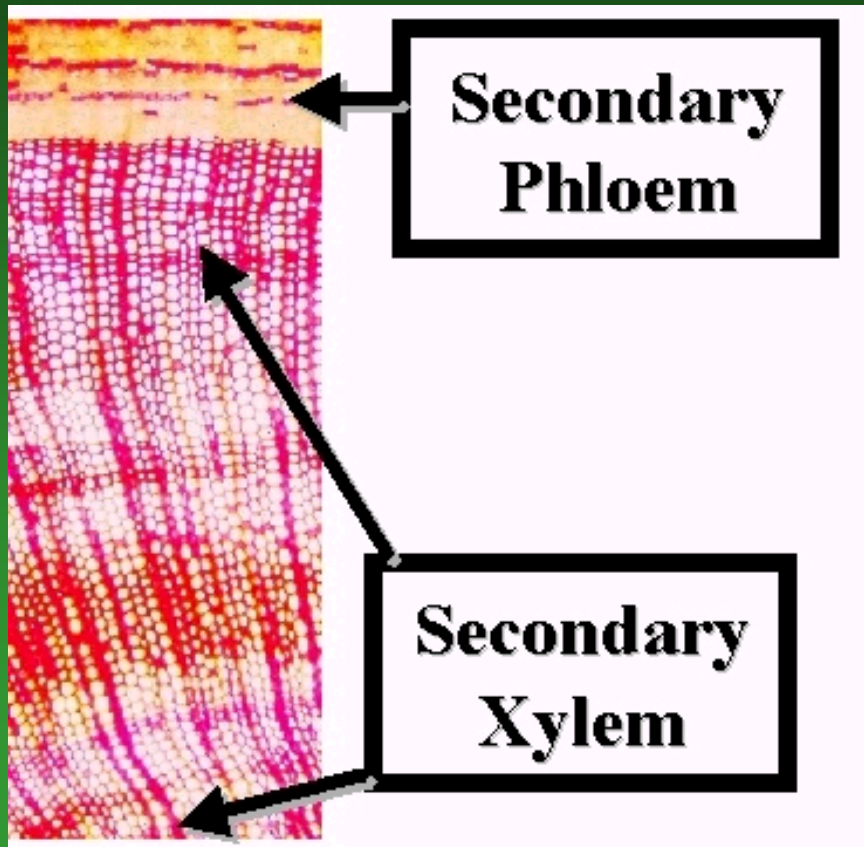
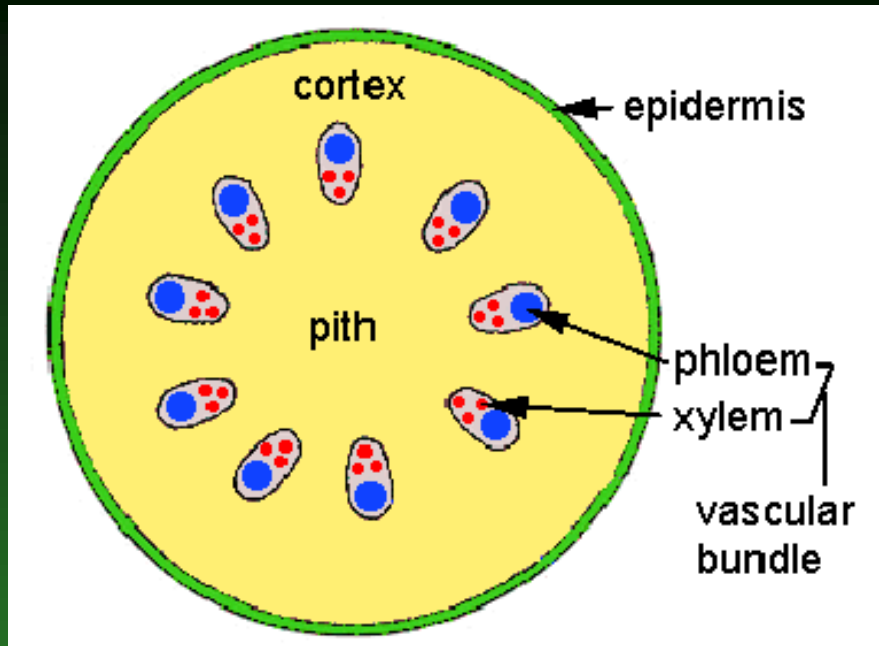


# Morfologie výhradně dřeviny převážně stromy (řidčeji keře)



Vodivé elementy eustélické stavby.

Kmen s druhotným tloušťnutím s letokruhy, pyknoxylické struktury (bez parenchymatické dřevě, dobře odolává mrazu)

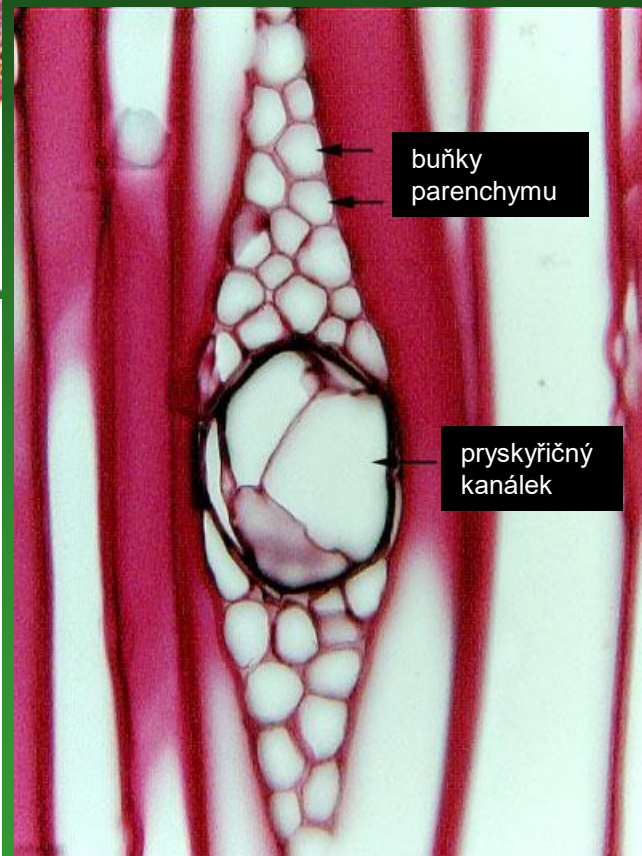


# Dřevo i listy často s pryskyřičnými kanálky = ochrana před herbivorním hmyzem a druhotnými infekcemi (bakterií a hub)



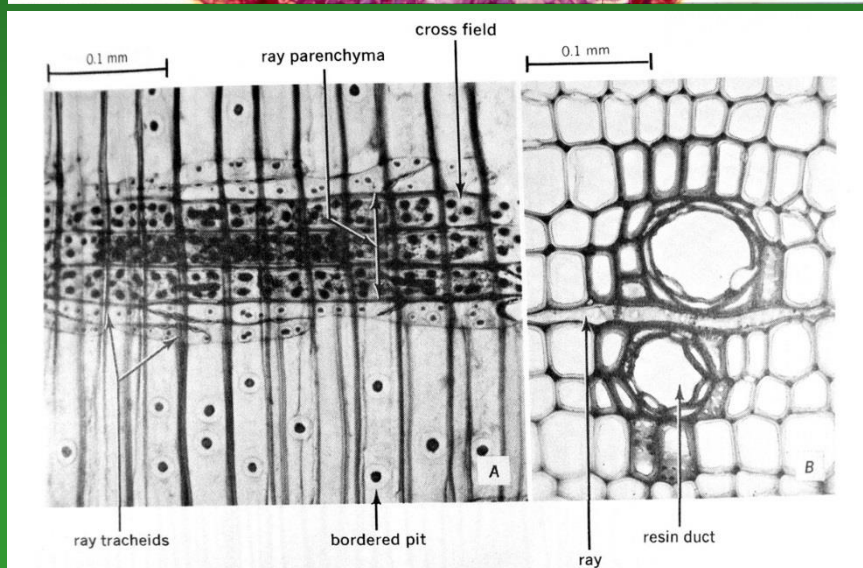
buňky parenchymu

pryskyřičný kanálek



buňky parenchymu

pryskyřičný kanálek



0.1 mm ray parenchyma cross field 0.1 mm

ray tracheids bordered pit ray resin duct

Průduchy hluboce  
zanořené pod povrch  
kutikuly a epidermis



Kutikula často silná



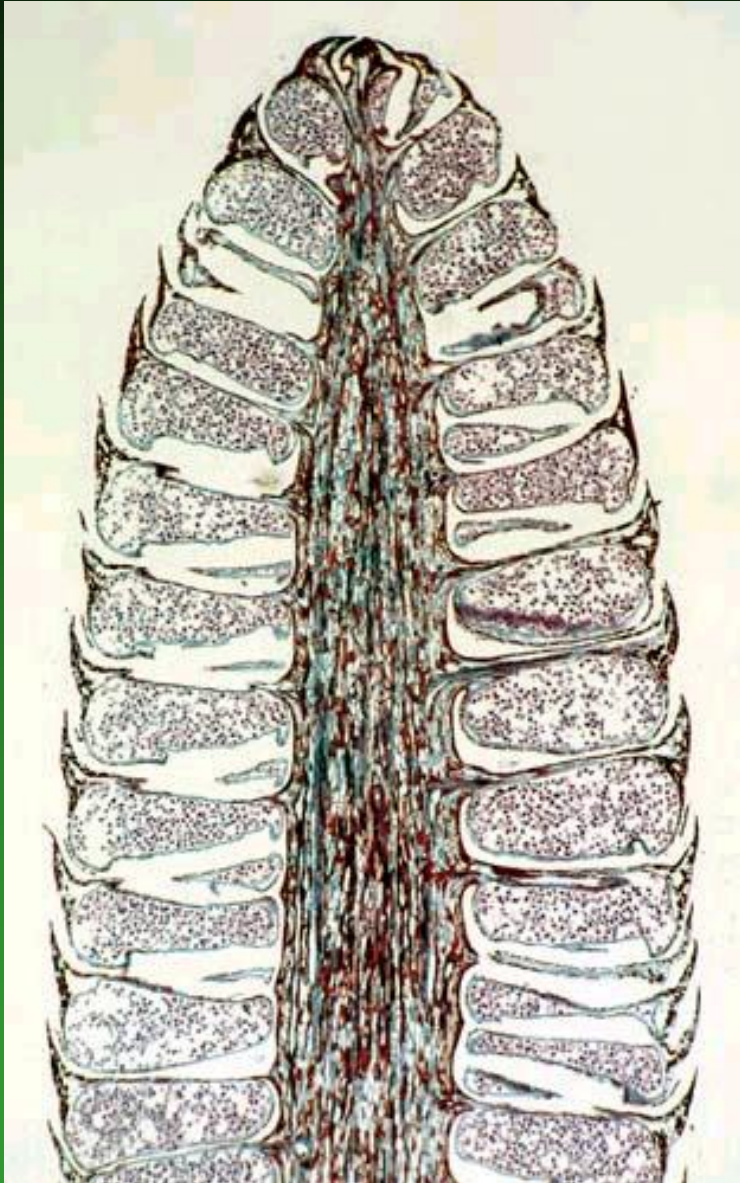
# Větve často s brachyblasty (nejvýraznější u modřínu)



Listy většinou malé, jehlicovité nebo šupinovitě, většinou jednožilné

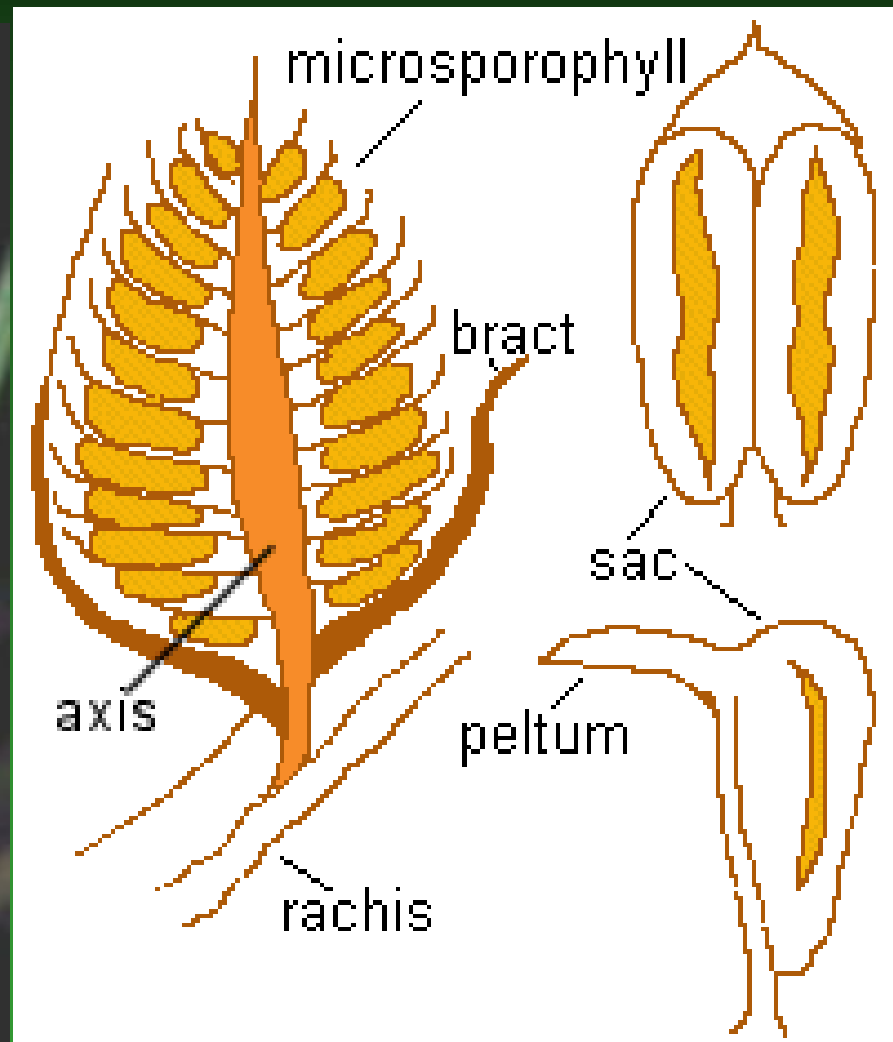


# Sporofyly šupinové, ve strobilech

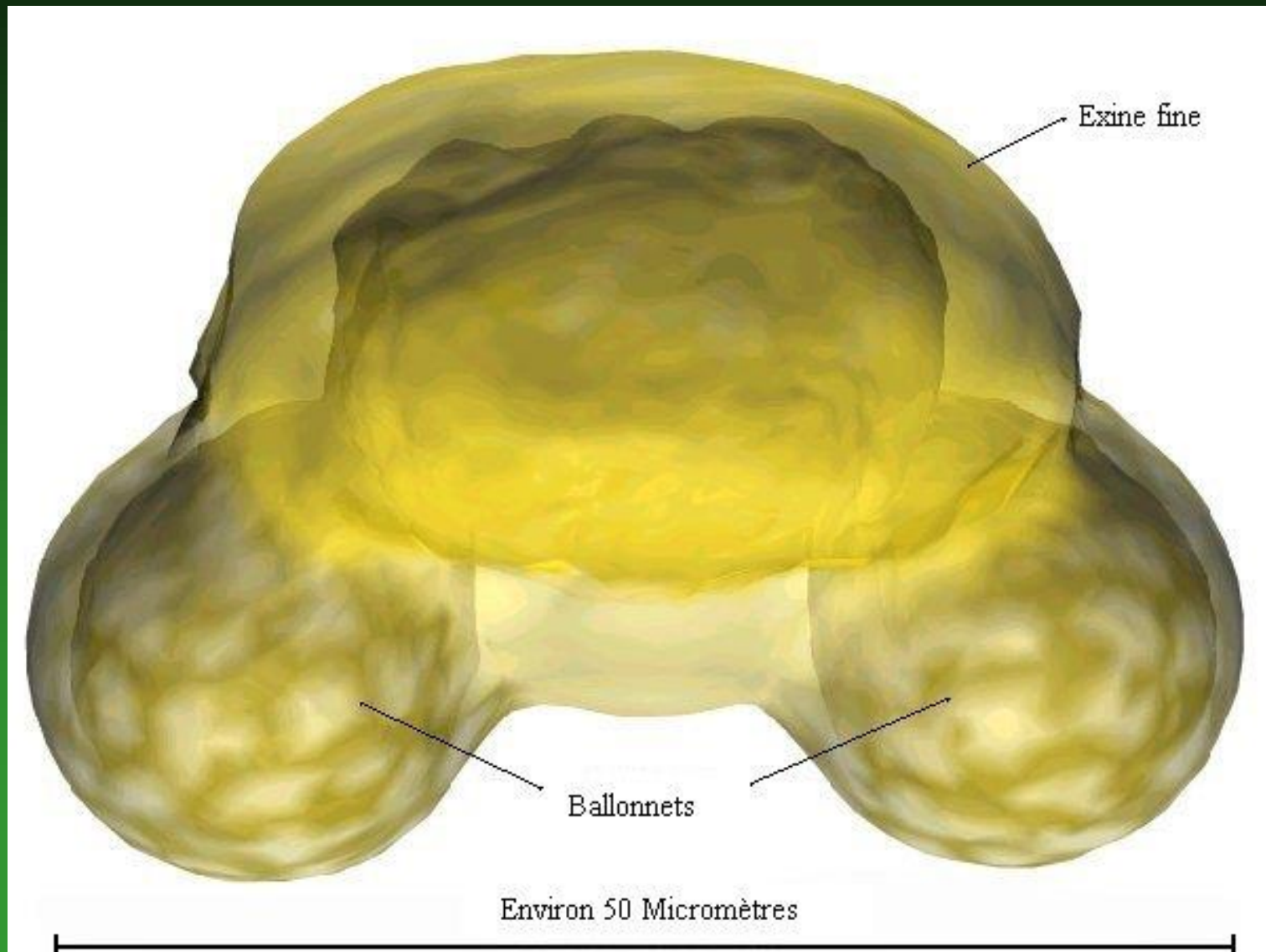


**Mikrostrombily** – na bázi s několika sterilními šupinami

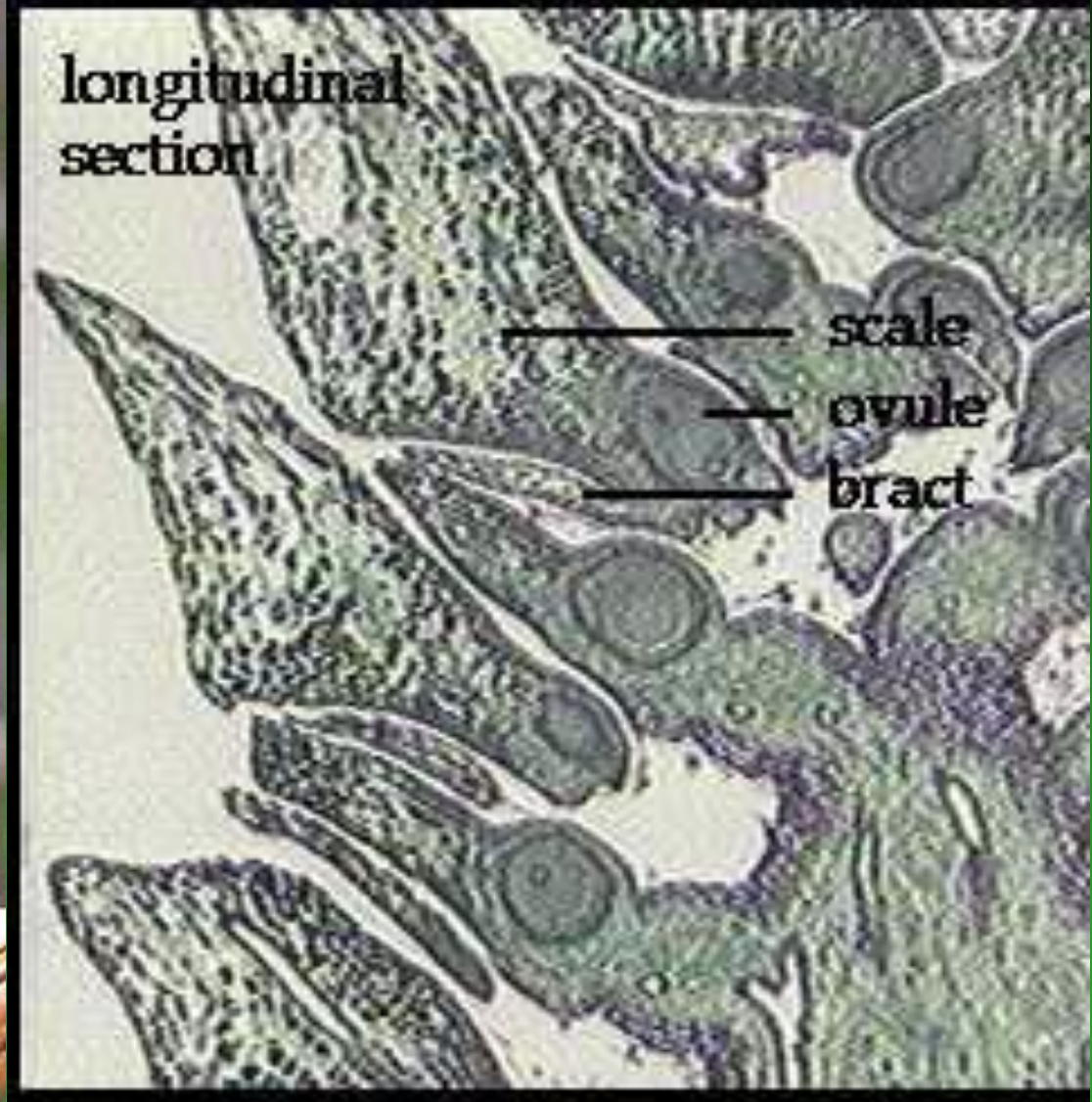
**Mikrosporofyly** – se 2 až mnoha mikrosporangií (= prašnými pouzdry) na spodní (abaxiální) straně



U Pinaceae a Podocarpaceae má pyl často 2 vzduchové postranními vaky (opylení výhradně anemogamní)



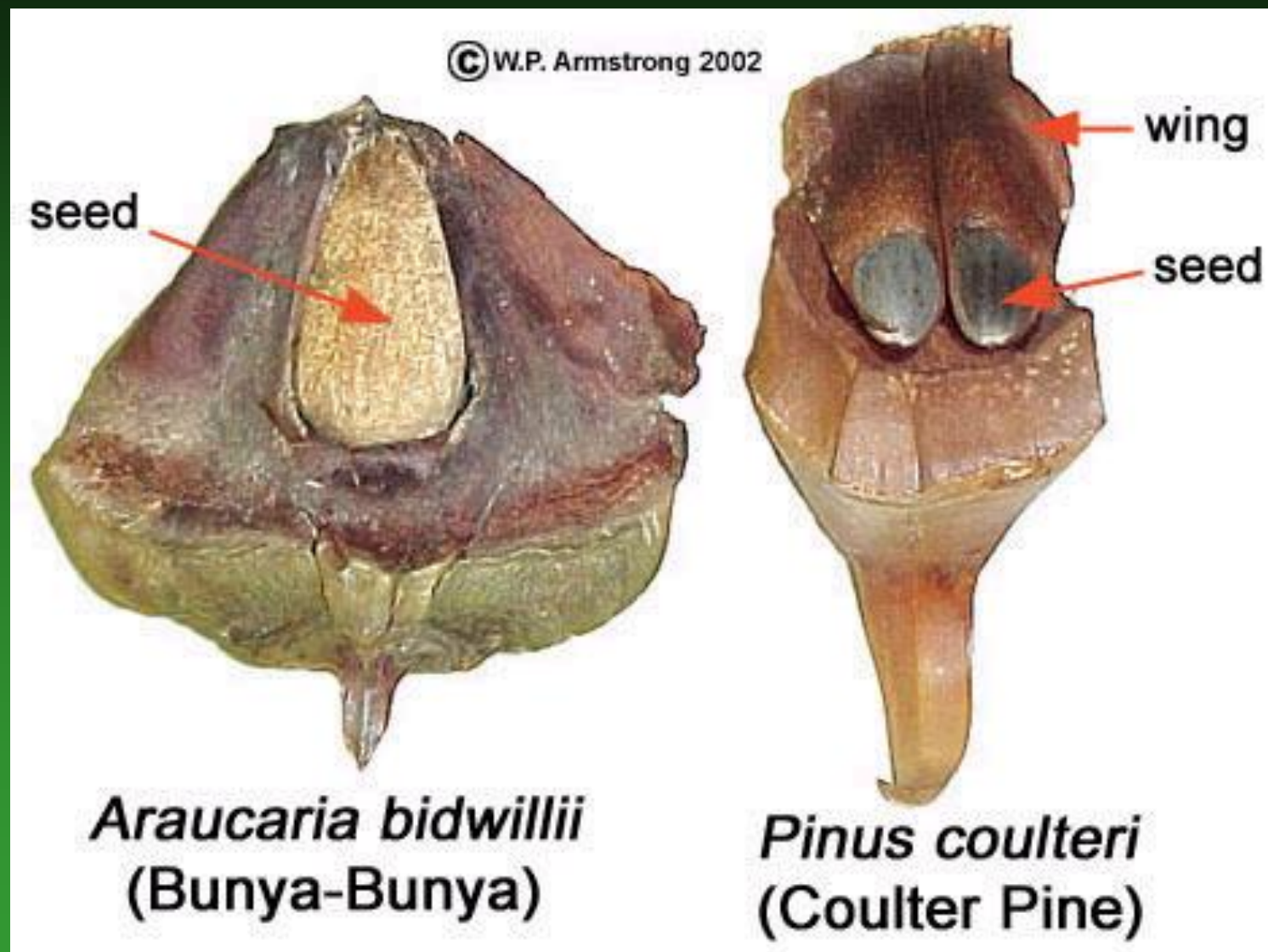
Megastrobily jsou tvořené 2 typy šupin - semennými a podpůrnými



Semenné šupiny jsou stonkového původu vzniklé srůstem úžlabních větví,  
podpůrné šupiny jsou původu listenového

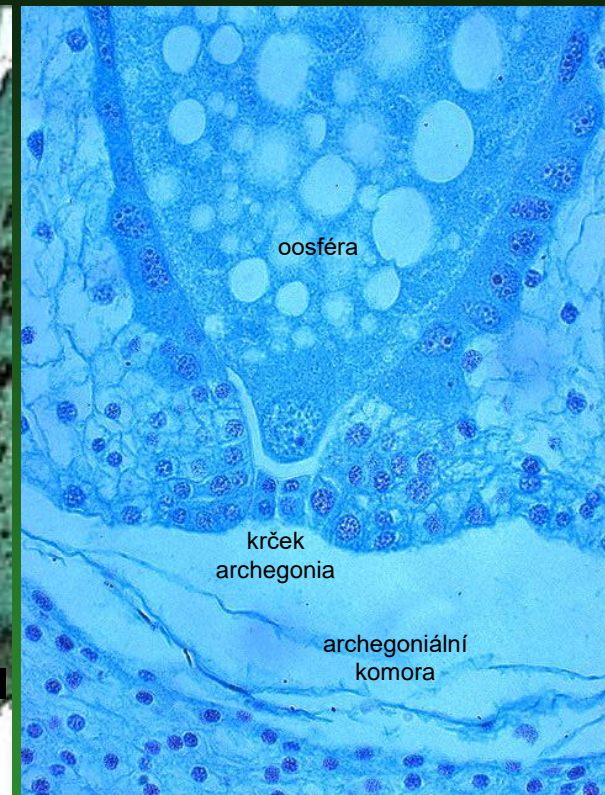
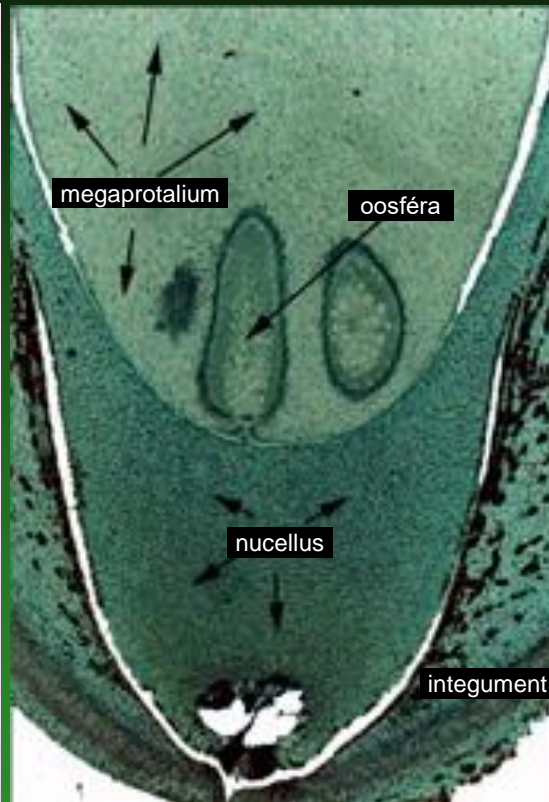
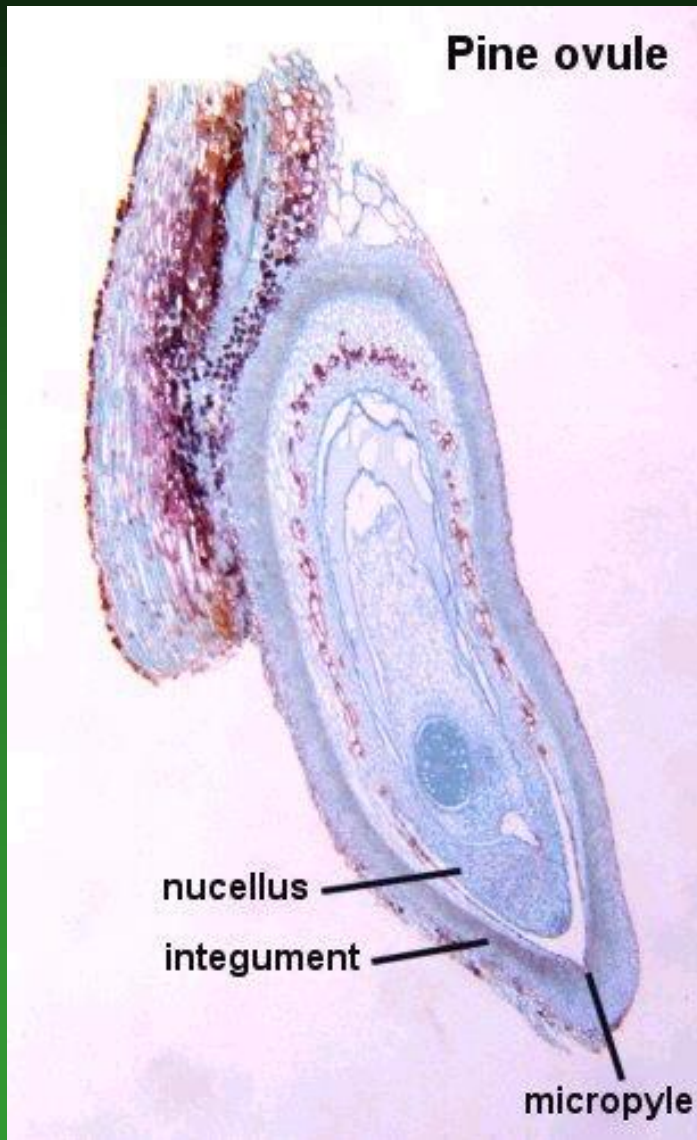


Vajíčka obvykle 2 (vzácně jedno nebo víc než 2) na svrchní (adaxiální) straně semenných šupin



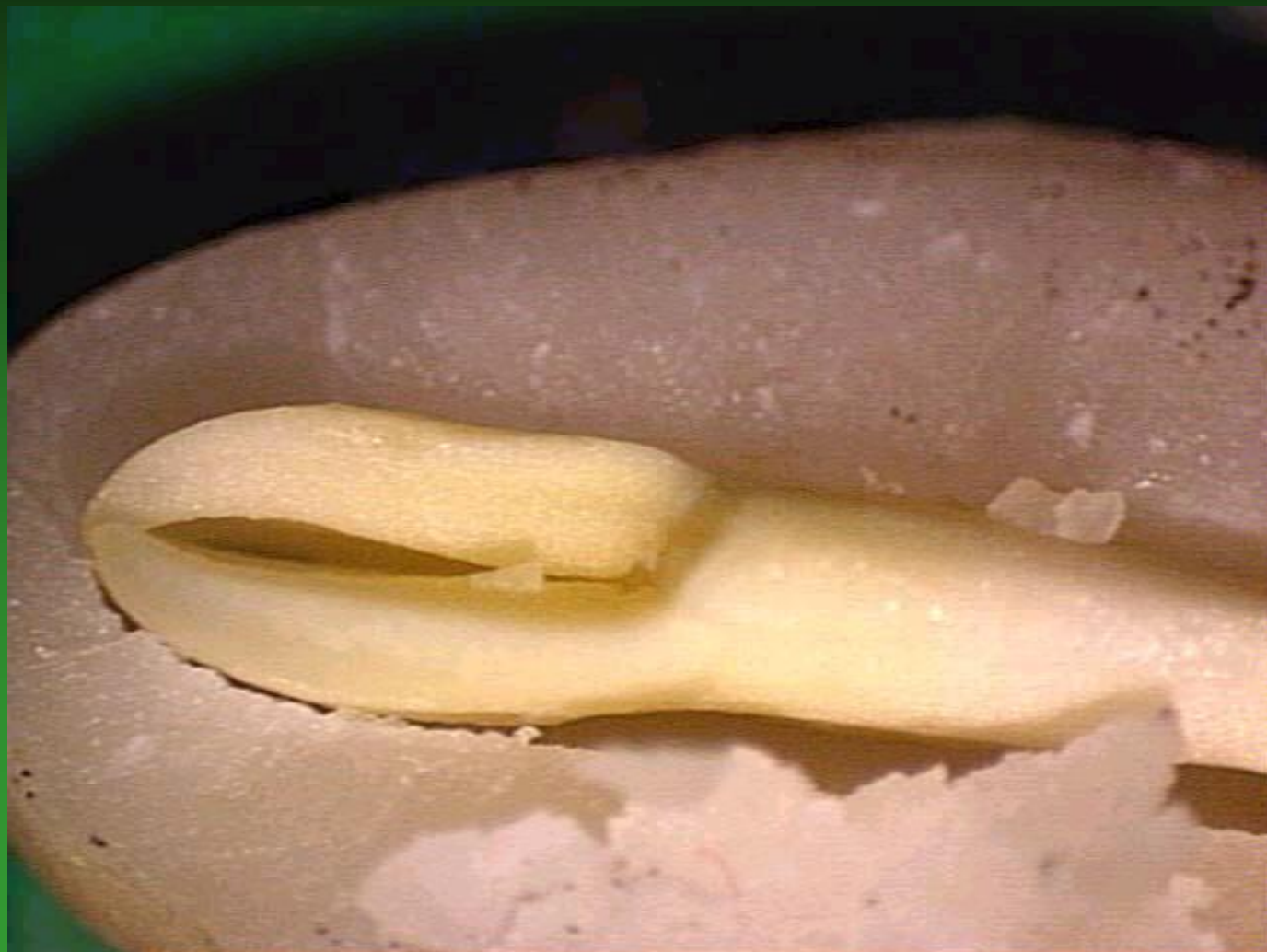


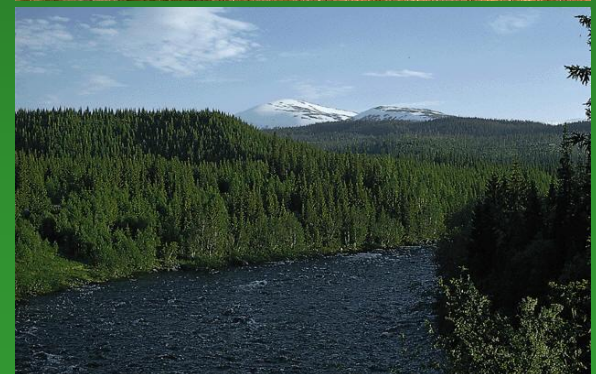
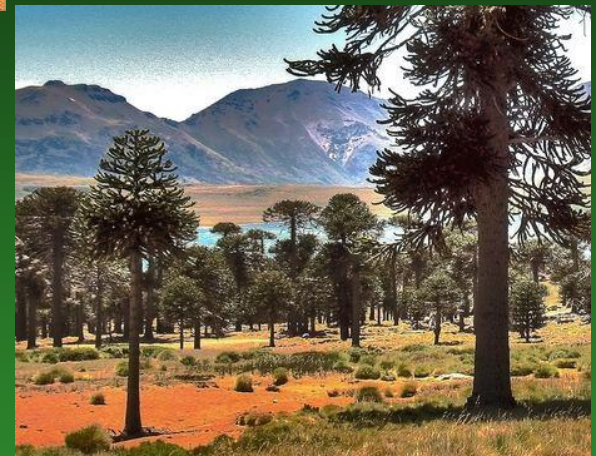
# Vajíčka s jedním integumentem, s archegonii ještě vyvinutými



Vývoj vajíčka a mikrospóry obdobný jako u cykasů, s tím rozdílem, že ze spermatogenní buňky vznikají 2 neobrvené (!) buňky spermatické (jedna oplozuje oosféru, druhá zaniká)

Embryo má  
2–14 děloh.





## Historie

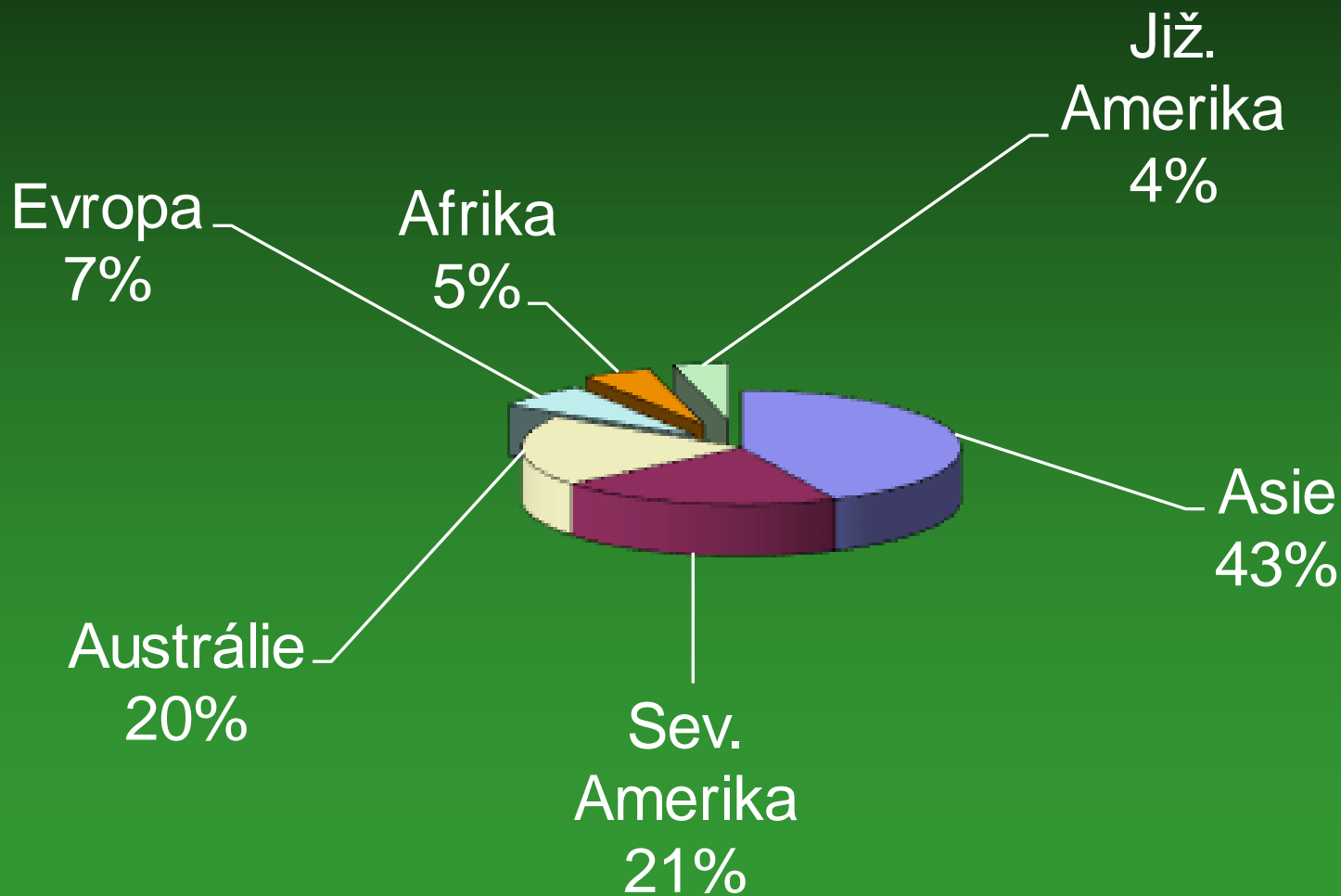
poprvé - konec karbonu

divergence – jura-křída

V současnosti - 60/600 – přesto významná dominancí v lesích především chladnějších klimatických pásem a horských oblastí

## Recentní geografické distribuce jehličnanů:

- nejvíce druhů v Asii, Sev. Americe a Austrálii,
- v Evropě, Africe a jižní Americe je relativně málo druhů



# 1. čel. *Araucariaceae* – araukáriovité 3/40

Fosilní i recentní dvoudomé (*Araucaria*) nebo jednodomé (*Agathis*) stromy dosahující 60, 70 i více metrů výšky

Dožívají se až 2000 let;

Fosilně doloženy již z Triasu



v třetihorách byly kosmopolitně rozšířené

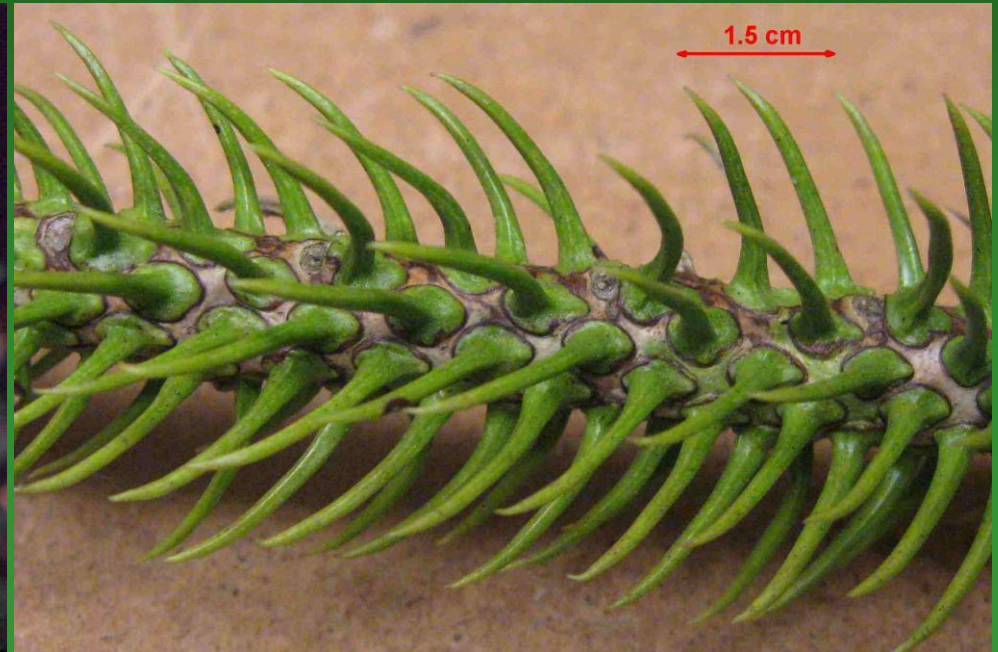
# Větve – v symetrických přeslenech

pravidelná koruna působí dojmem pravěkých přesliček



# Listy – neopadávají

- často ploché
- vícežilné
- spirálně uspořádané
- někdy nasedají ploškou



U nás častá pokojová dřevina  
*Araucaria excelsa* - blahočet ztepilý,  
 původní na ostrově Norfolk u Nového  
 Zélandu





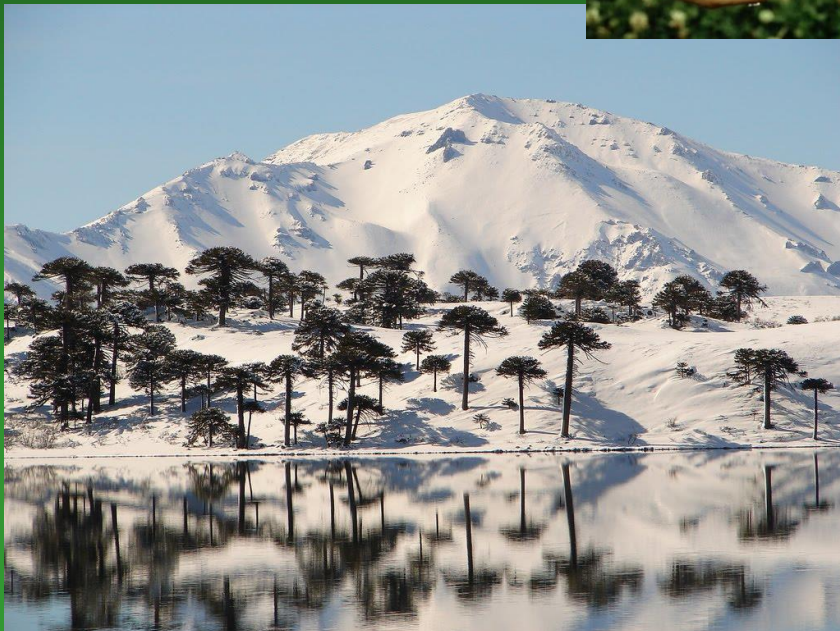
# *Araucaria araucana*

- až 4 cm dlouhá semena nazývaná v Chile pinoni;

potrava indiánů kmene Araucos v J Chile, podle kmene dostala název tato provincie i samotná rostlina

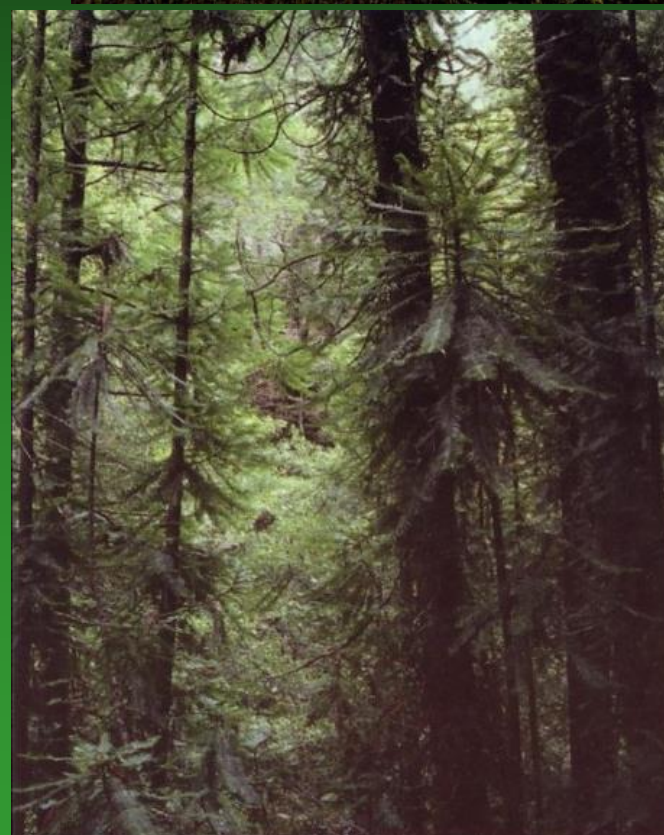
ze všech druhů araukárií (19) tento vystupuje nejvýše

dožívá se až 2000 let





*Wollemia nobilis*, třetí rod, objeven až 1994 v jednom z kaňonů nár. parku Wollemi v JV Austrálii

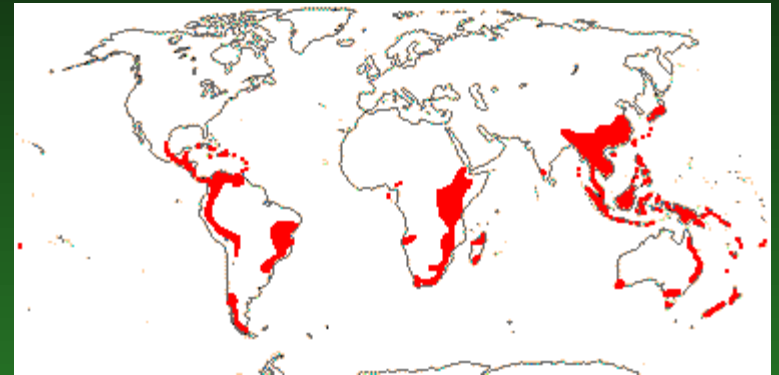


# *Podocarpaceae* – podokarpovité 18/173

recentní i fosilní převážně stromové jehličnany s často širšími listy a semeny s dužnatým míškem a zdužnatělou stopkou

poprvé – svrchní trias

dnes – hlavně hory tropů a subtropů  
jižní polokoule





*Podocarpus amarus*

- Listy - často i značně široké, vejčité, kopinaté nebo čárkovité
- s výraznou střední žilkou, popř. s mnoha paralelními žilkami
- zpravidla spirálně uspořádané

*Podocarpus neriifolius*



Dřevo zástupců rodu *Podocarpus* je ceněné - např. v Africe tvoří až polovinu celkové průmyslově zpracovávané dřevní produkce.



*Podocarpus falcatus*



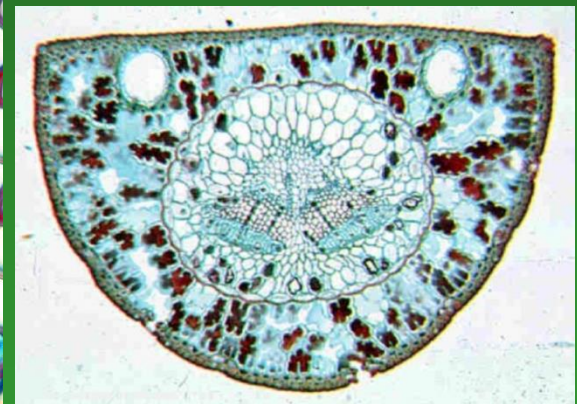
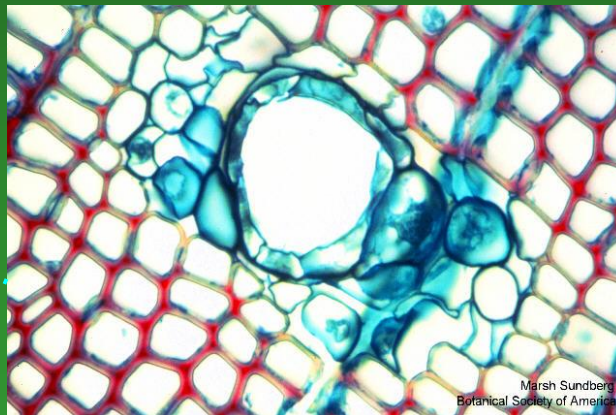
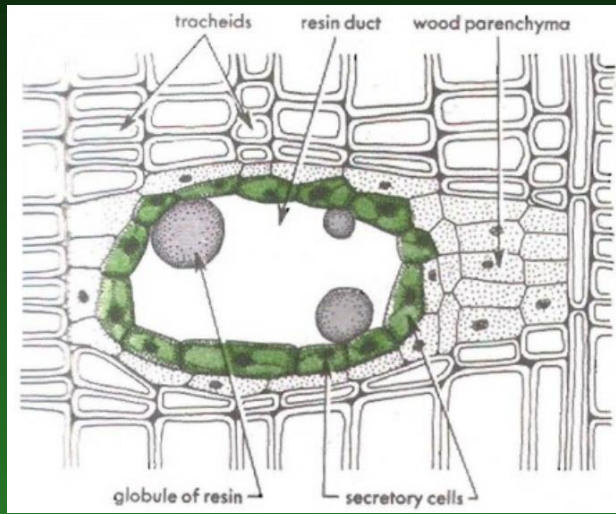
# *Pinaceae* – borovicovité

jednodomé stromy s  
vytrvávajícími jehlicemi (výjimka  
modřín)

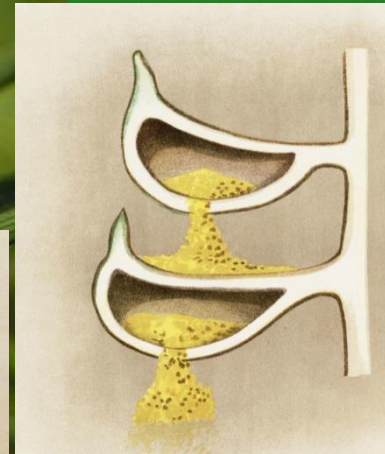
11/232 sev. polokoule, hlavně  
boreální zóna - tajga



# Pryskyřičné (balzámové) kanálky – ve všech vegetativních částech

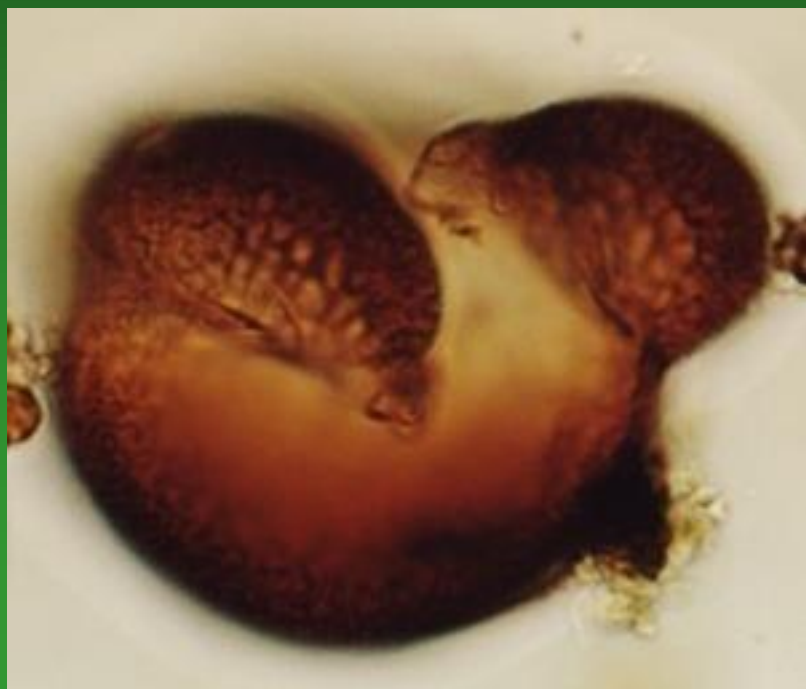
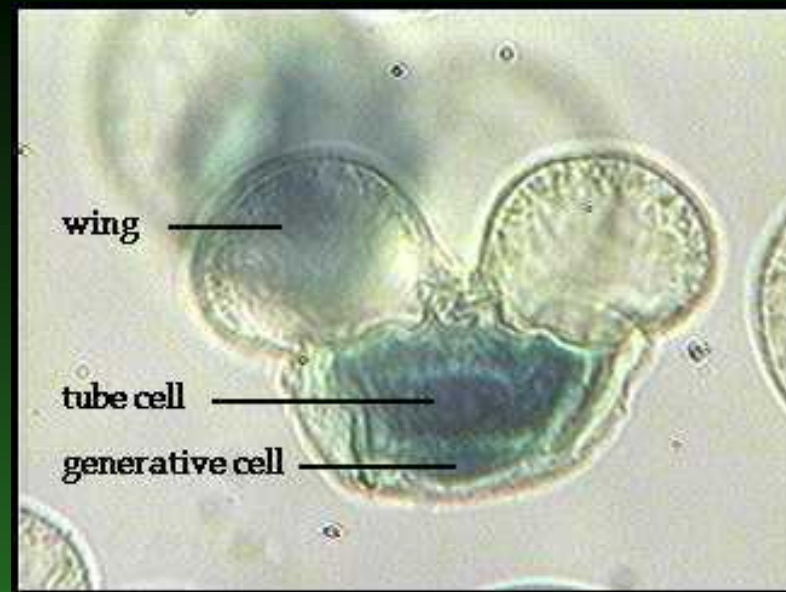


**Samčí šišky** – drobnější, někdy složené (u borovice), 2 prašná pouzdra naspodu šupin





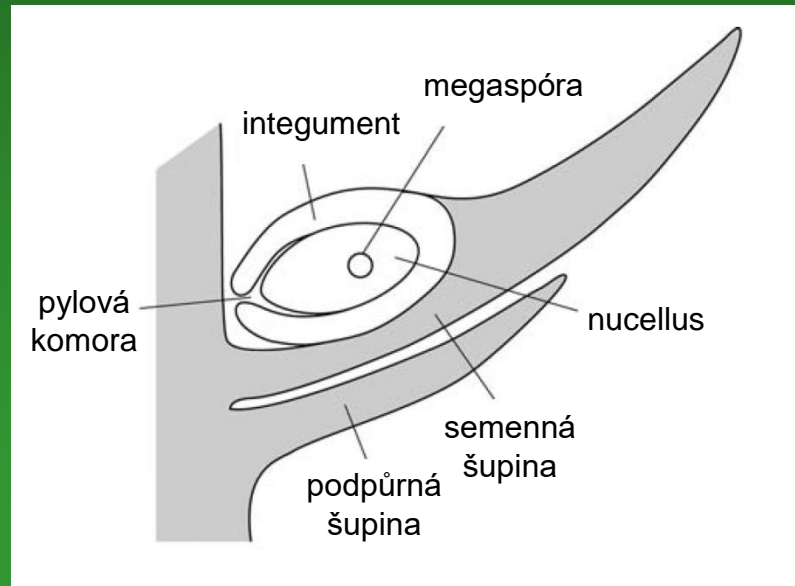
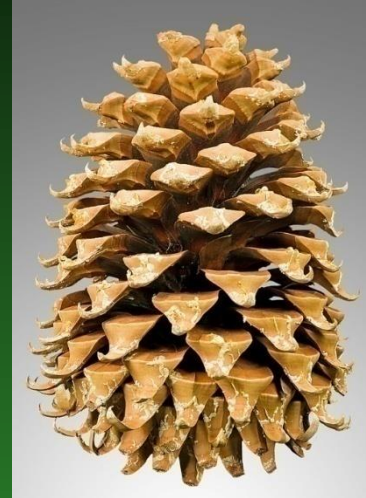
**Pyl** – často dva vzdušné vaky



# Samičí šišky – střední velikosti, v době zralosti dřevnatí

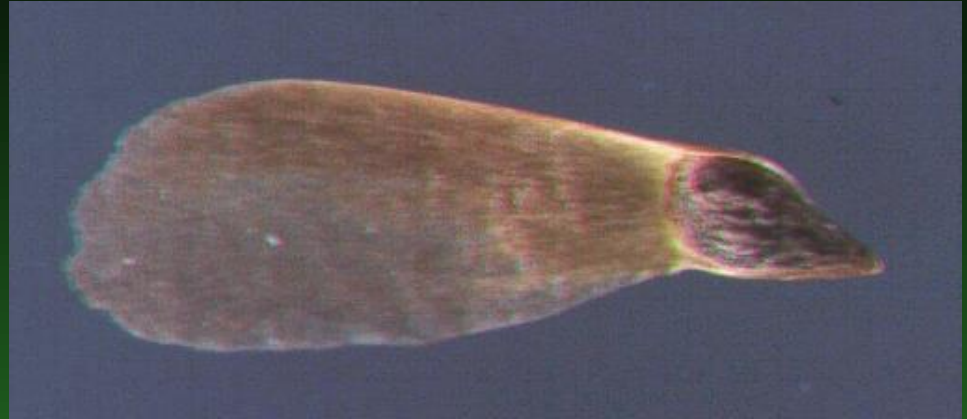


# Vajíčka – po dvou na svrchní straně semenné šupiny



# Semeno

- s jednostranným blanitým křídlem, vznikajícím z povrchových pletiv semenné šupiny (slouží k anemochorii)
- embryo s větším počtem děloh



# Historie



*Compsostrobus  
brevirostratus*

poprvé – trias

divergence – křída

recenně – největší čeleď nahosemenných - zhruba 11/232

U nás původních 6 druhů, patřících ke 4 rodům:

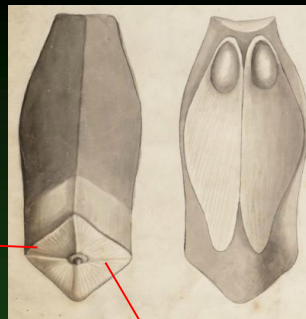
- borovice (*Pinus*),
- smrk (*Picea*),
- jedle (*Abies*)
- modřín (*Larix*)

ale ještě dalších 21 nepůvodních druhů smrků a borovic,  
popř. z dalších rodů (*Tsuga*, *Pseudotsuga*)

## *Pinus* – borovice

Semenná šupina má kosočtverečný štítek.

Jehlice ve svazečcích (po 2, 3, 5) - naši tři zástupci mají jehlice po dvou



## *Pinus sylvestris* borovice lesní

U nás součást řídké vegetace na konci glaciálu, pak ustoupila na „nevýhodné“ substráty (písky, skály, rašeliniště), kde tvoří reliktní bory a kde jediné odolala konkurenci jiných dřevin.

Často i sekundárně vysazovaná;

Za příhodných podmínek dosahuje výšky až 50 m a stáří až 500 let.





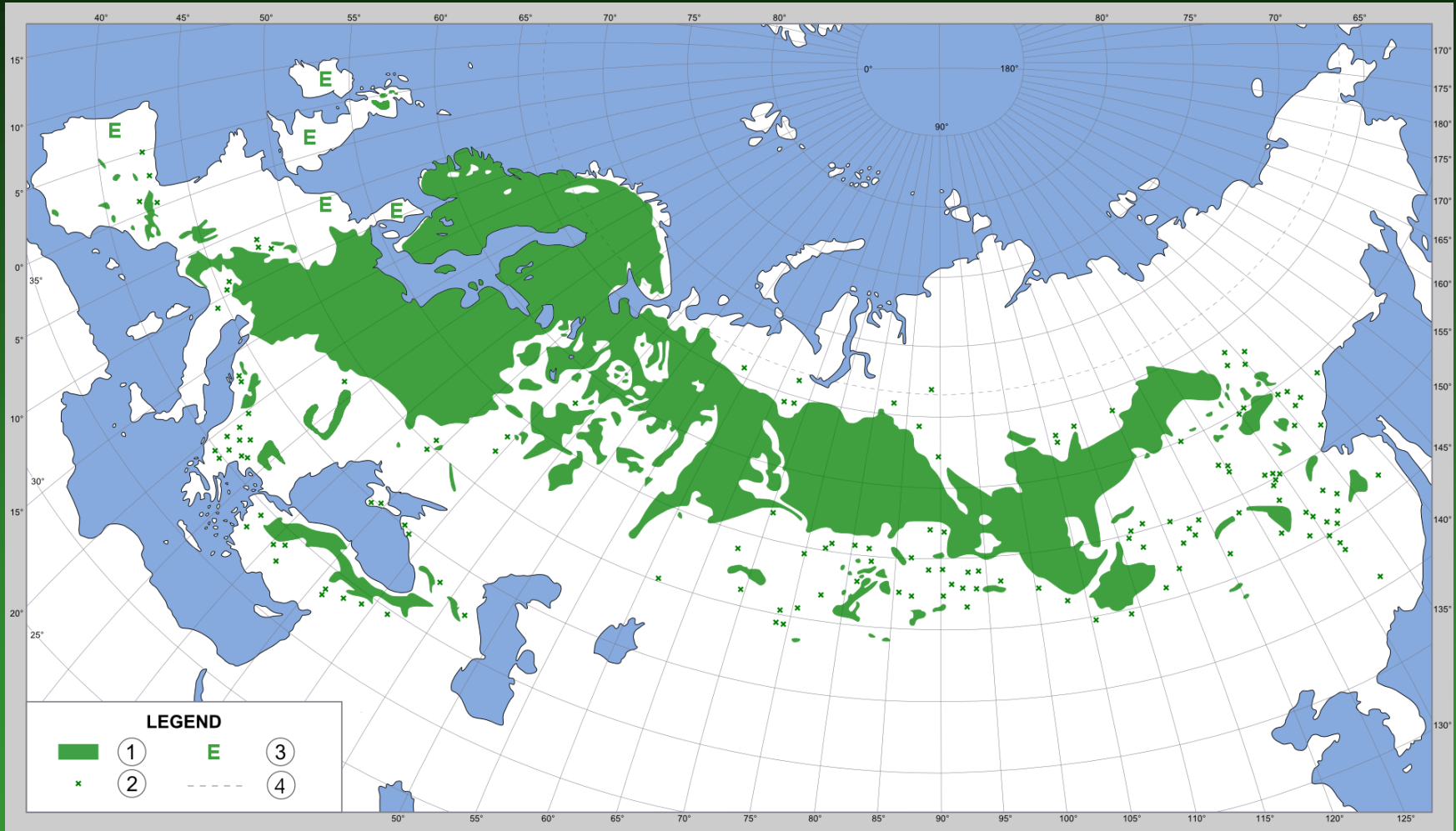
© Jan Divíšek



*Pinus silvestris* L.

W.M.

# *Pinus sylvestris* borovice lesní – roste v temperátní a boreální zóně Eurasie na jihu jen v horách





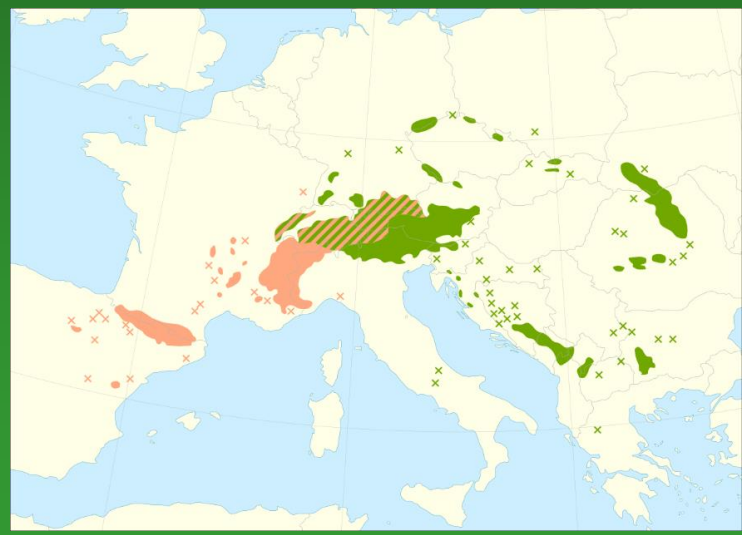
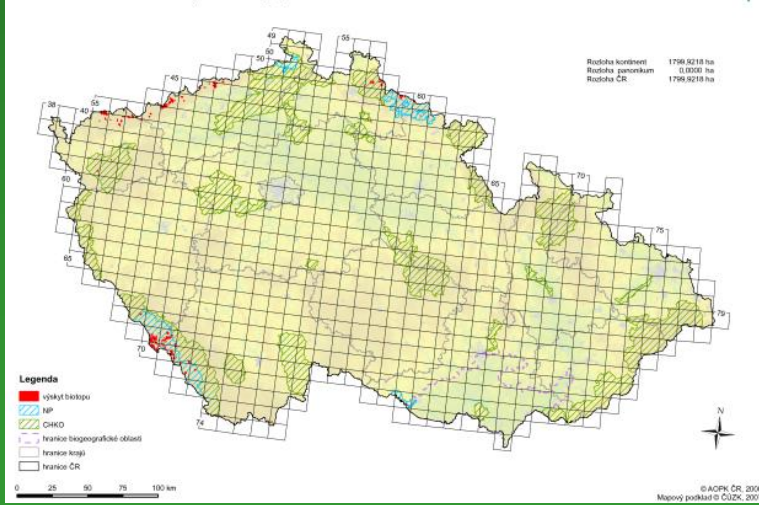
# *Pinus mugo* – borovice kleč

- tvoří klečové pásmo nad horní hranicí lesa v Evropě

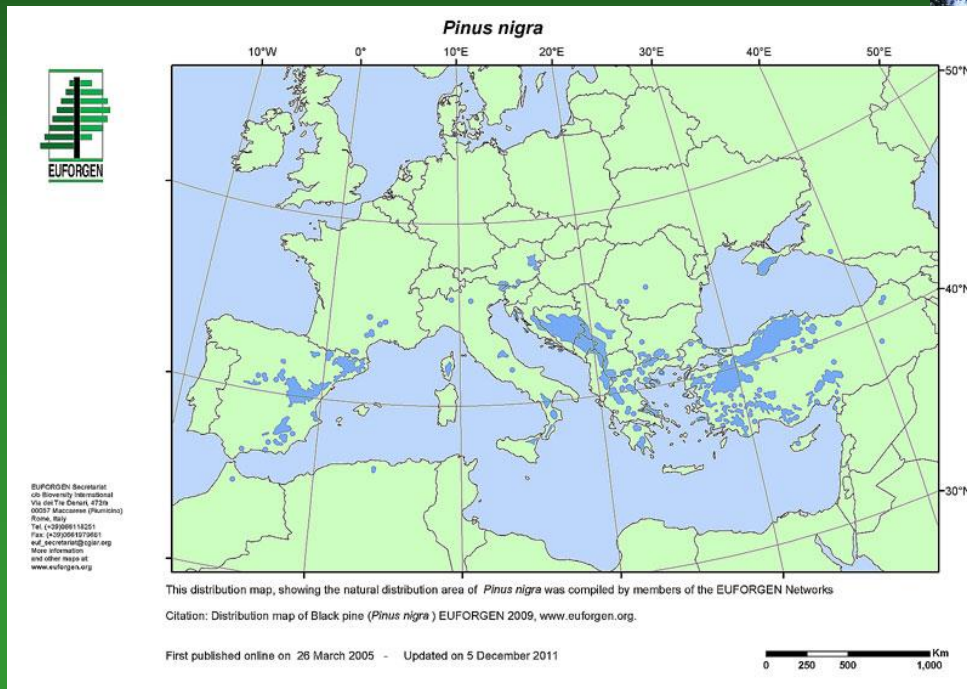
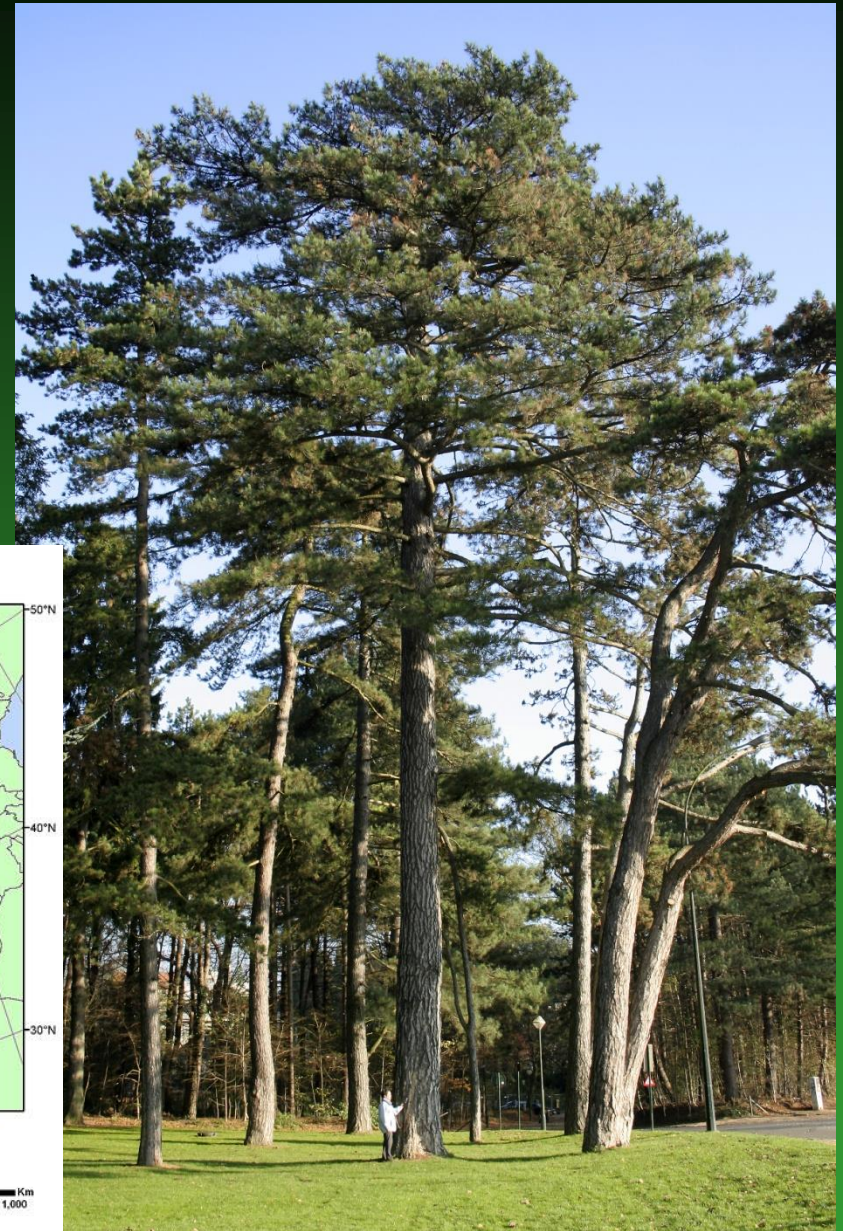


<http://botanika.wendys.cz>

R3.2 - Vrchoviště s klečí (*Pinus mugo*)



Často se vysazuje i u nás  
nepůvodní *Pinus nigra* -  
borovice černá - má taky  
2četné svazečky jehlic.  
Původně roste v Alpách, v pohořích  
Balkánu, Anatólie, na Apeninském a  
Iberském poloostrově.



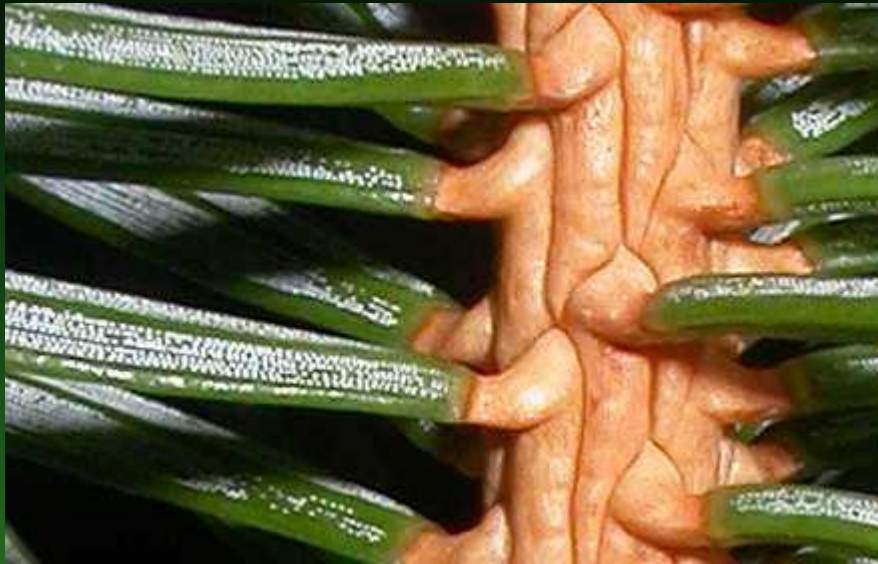
Středomoří – *Pinus pinea* –  
borovice pinie – taky 2četné svazečky  
semena = piniové „oříšky“; rozložitá  
deštníkovitá koruna, Středozeemí.



Severoamerický  
druh *Pinus strobus*  
- vejmutovka se  
často vysazuje  
– jehlice v 5četných  
svazečcích



## *Picea* – smrk



Samčí šištice jednoduché

Brachyblasty nenápadné,  
téměř zakrnělé s jednotlivými  
jehlicemi

Jehlice uspořádané víceméně  
všesměrně



U nás jen

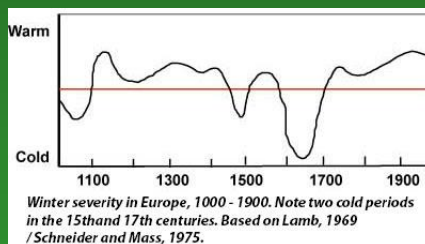
## *Picea abies* - smrk ztepilý (= *P. excelsa*)

Dnes hlavní produkční dřevina, dorůstá až 50 m výšky.

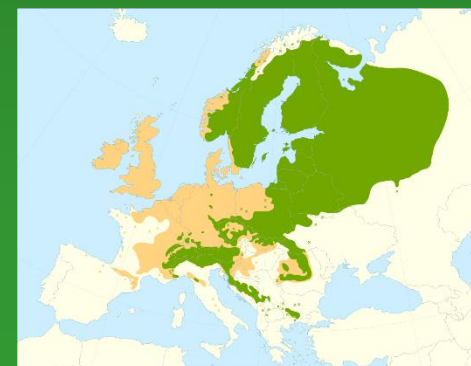
V postglaciálu se k nám vrátil zhruba před 8 tis. lety

Před lesní kolonizací ve 13. stol. nebyl hojný, pak ale nabyl na dominanci v důsledku:

1. „malé doby ledové“,
2. holosečí,
3. skelných a železných hutí,
4. výsadby



Vznikly monokultury s drasticky jinými podmínkami než pův. smíšené lesy ve vyš. polohách.



## *Abies* – jedle

- bez brachyblastů
- jednotlivé jehlice přisedají ploškou, často dvouřadě uspořádané
- samčí šištice jednoduché, s téměř štítkovitými šupinami
- samičí šištice rozpadavé



© Jana Janáková



Slíchter 2005



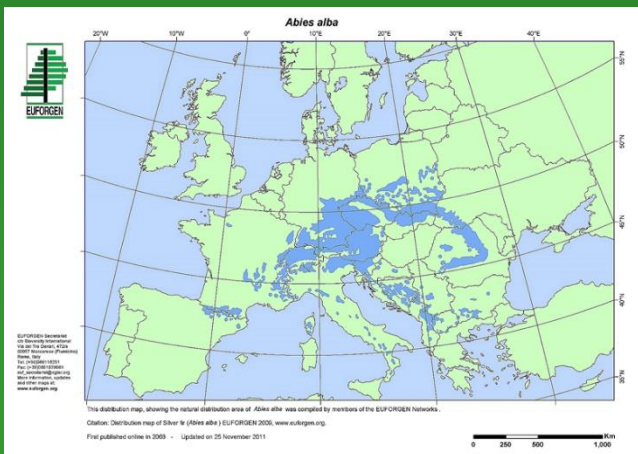
U nás jen

## *Abies alba* - jedle bělokorá

Až 65 m vysoká.  
Může žít až 500 let.

Na konci glaciálu byla v refugiích  
na jihu Evropy odkud se k nám  
vrátila zhruba před 8.000 lety

Ve středověku dominantní  
dřevina (tzv. černé lesy), dnes na  
ústupu.



*Abies alba* Miller.



U nás jen

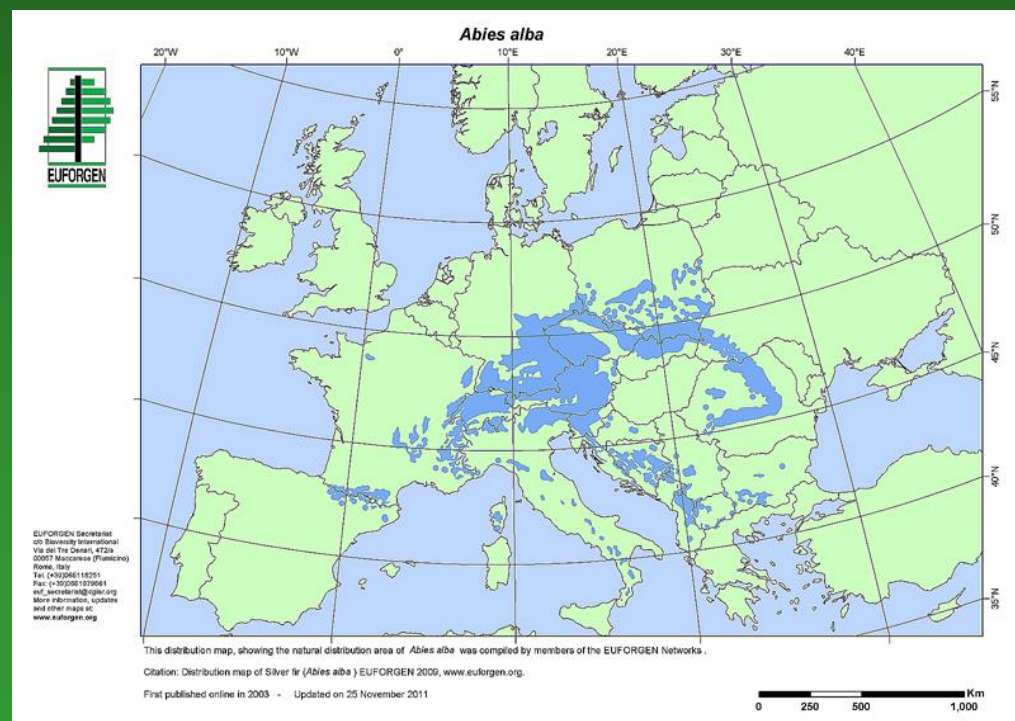
## *Abies alba* jedle bělokorá

Až 65 m vysoká.

Může žít až 500 let.

Na konci glaciálu byla v refugiích  
na jihu Evropy odkud se k nám  
vrátila zhruba před 8.000 lety

Ve středověku dominantní  
dřevina, dnes na ústupu.



# *Larix decidua* – modřín opadavý

výrazné brachyblasty – svazečky 30-50 jehlic – na zimu opadávají (výmladky mají jehlice ve spirále)

Často vysazován – původní jen v Jeseníkách – domácí v Karpatech a v Alpách.

Kůra – vysoký obsah tříslovin – využívána v koželužnictví; dřevo dobře odolává hnilobě

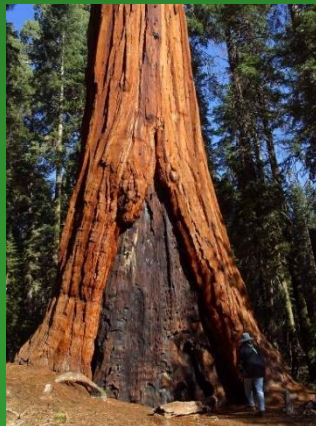
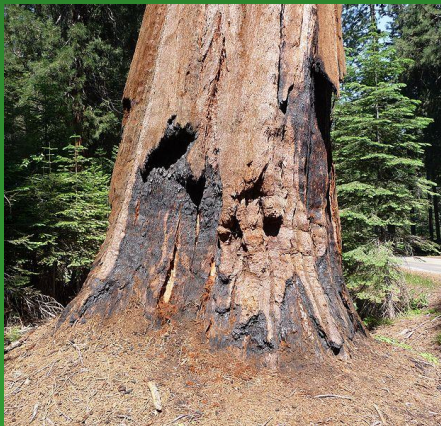
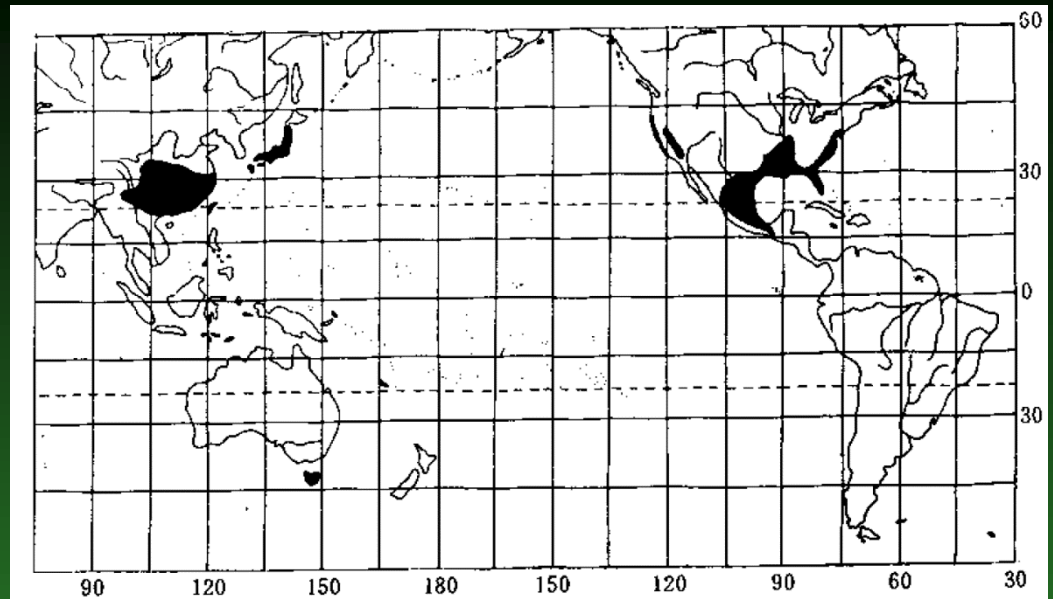


Na pilotech z modřínů stojí Benátky a stavěl se na nich i Petrohrad.

# *Taxodiaceae* – tisovcovité

9/15, u nás 0;

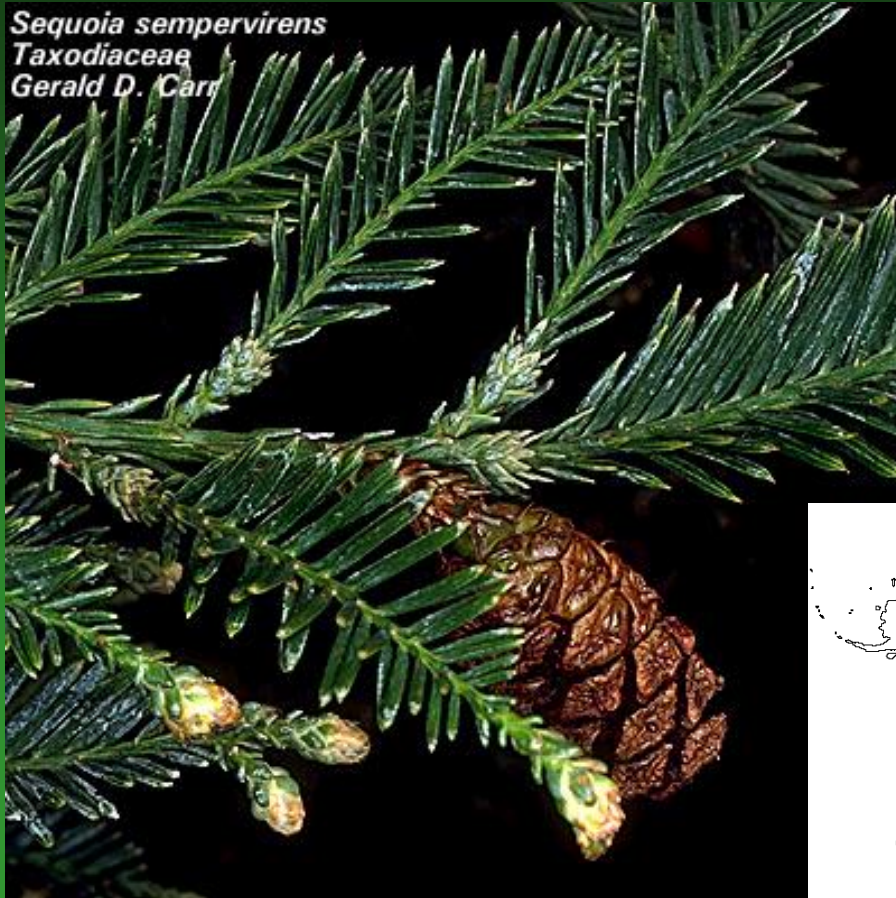
obrovské stromy;  
drobné jehlice až šupiny,  
mikrosporofyly s 2-9 praš.  
pouzdry,  
pyl bez vaků,  
semena bez křídel  
borka až 1 m silná chrání  
stromy před požáry, které jsou  
důležité pro obnovu



*Sequoiadendron gigantea*  
*Taxodiaceae*  
Gerald D. Carr

***Sequoia sempervirens*** -  
sekvoje vždyzelená - až 110 m  
vysoká původní v Kalifornii, stejně  
jako následující druh.

*Sequoia sempervirens*  
Taxodiaceae  
Gerald D. Carr



# *Sequiadendron gigantea* - sekvoja obrovská

výška - až 100 m

stáří - až 4.000 let

objev - náš botanik Tadeáš Haenke 1791

Sierra Nevada - národní park (zal. 1890)



# *Taxodium distichum*

- tisovec dvouřadý
- dole silný kmen
- vertikální dýchací kořeny – pneumatofory (až 30 m vys.)

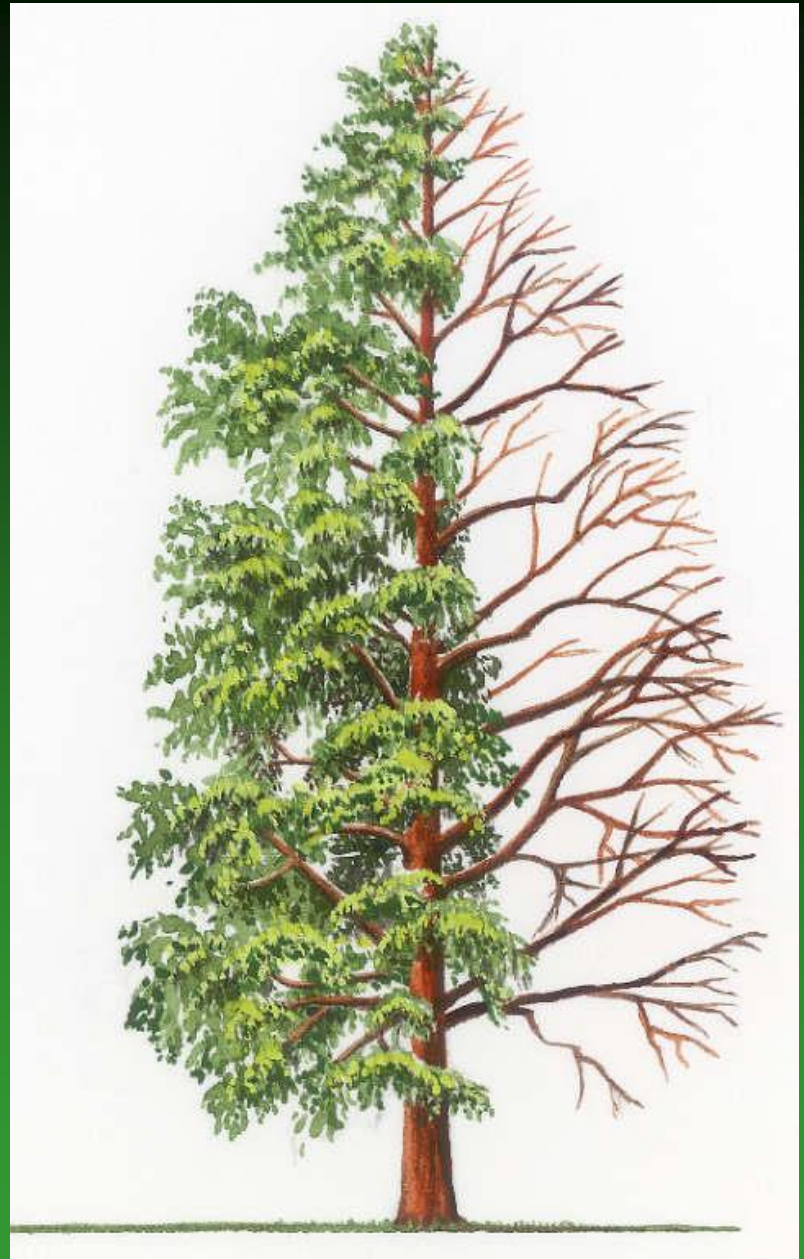
Původní v Golfském zálivu - od Floridy po Mexiko



# *Metasequoia glyptostroboides*

Střední Čína - objevená až roku 1941 v prov. Hubei a Hunan, do té doby známá jen z fosilních dokladů.

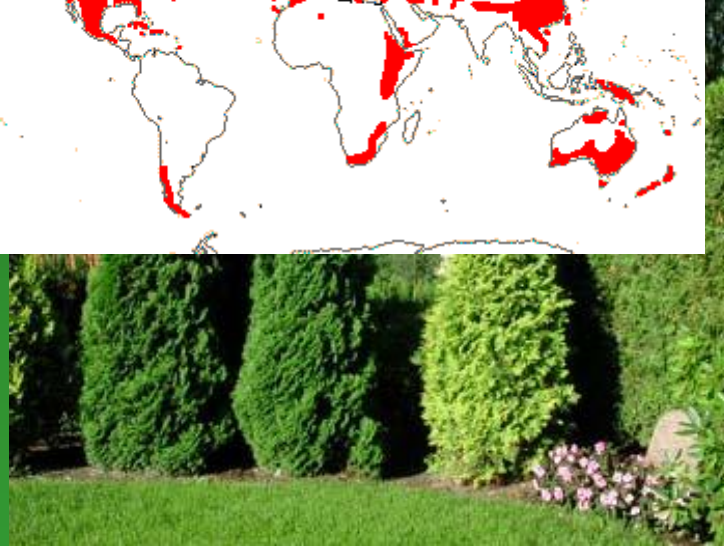
- křížmostojně 4řadé strobily
- dvouřadé jehlice



# *Cupressaceae* – cypřišovité

stromy a keře pryskyřičné kanálky jen v primární kůře

20/130 – u nás 1/1 (*Juniperus*),  
ale řada se pěstuje (*Thuja*, *Chamaecyparis*)





Listy – často šupinovitě, vstřícné

Strobily – drobné

Megastrobily – semenné a  
podpůrné šupiny srůstají

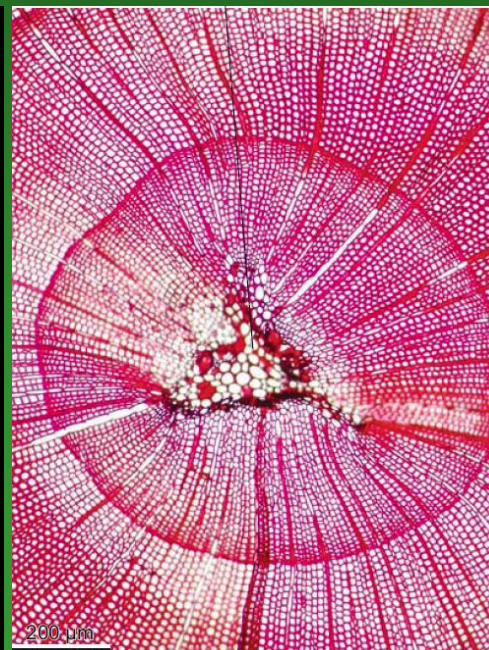
Semena – bez křídel



U nás jen ***Juniperus communis*** -  
jalovec obecný - dříve zvláště na pastvinách  
rozšířen, dnes na ústupu, zpravidla dvoudomý

Jehlice – v trojčetných přeslenech

Centrální dřev – trojúhelníkového průřezu



# *Juniperus communis* jalovec obecný

– megastrobily s křížmostojnými šupinami  
na vrcholu 3 vajíčka,  
každé v paždí semenné šupiny,  
tyto tři terminální šupiny zdužnatí a srostou v  
galbulus vypadající jak bobule



Jalovčinky *Juniperus communis* = koření na maso a sýry; výroba Ginu a Borovičky.



# U nás se často pro okrasu a v živých plotech pěstují **cypřišky** (*Chamaecyparis*)



# ... nebo zeravy (*Thuja*)



# *Taxaceae* – tisovité

5/20 u nás jen 1/1,

## *Taxus baccata* - tis červený

V minulosti častější, dnes velmi vzácný a ohrožený strom.

Roste hlavně na skálách (= stanovištích pro jiné dřeviny nevýhodných)

Mírný až tropický pás S polokoule.

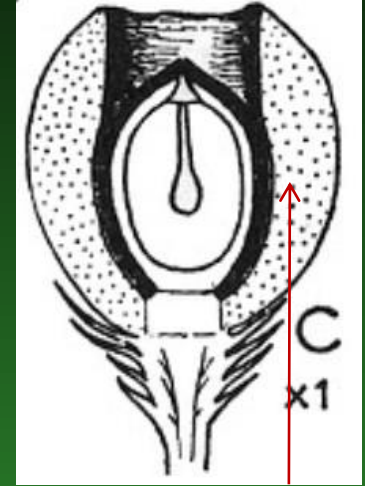
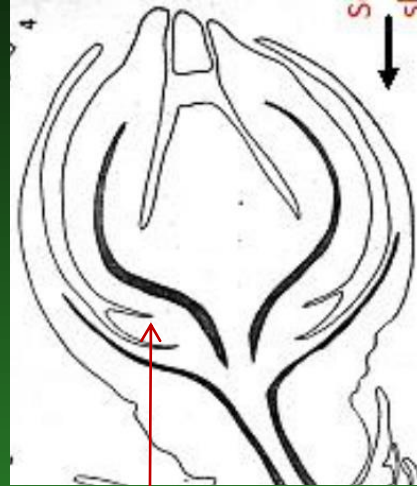
Listy jehlicovité, vytrvalé, dvouřadě uspořádané;



Zpravidla dvoudomý, ale někdy i jednodomý.



**Megastrobily** – drobné, jakoby pupeny v paždí jehlic s několika páry křížmostojných šupin na bázi, s jediným vajíčkem na vrcholu; mají dobře patrný mikropylární otvor s polynační kapkou



základ míšku se mění v prstencovitý val



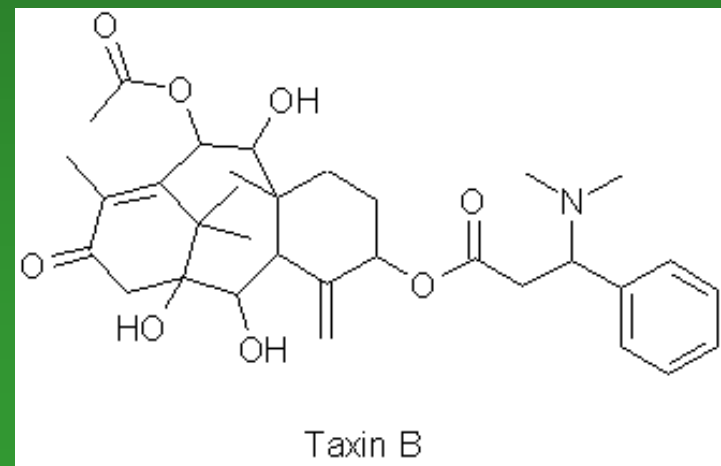
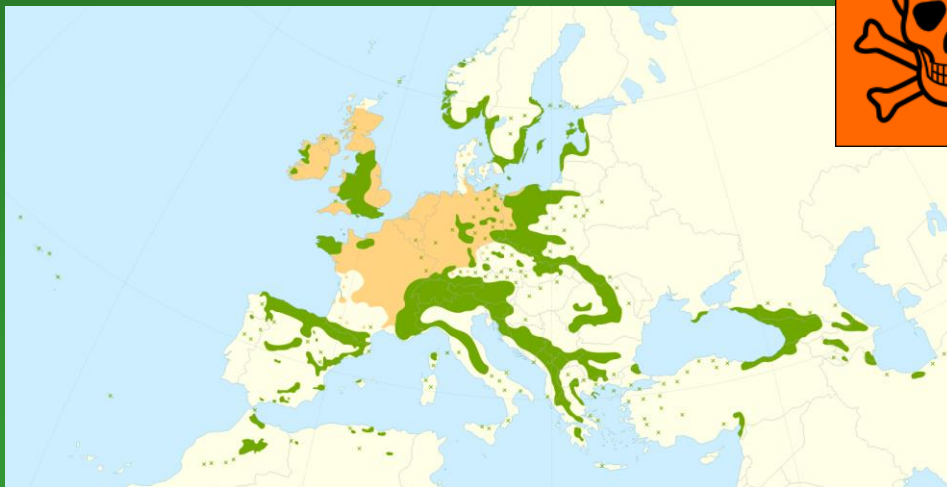


## Dřevo pružné – výrob luků

Celá rostlina s výjimkou dužnatého míšku je smrtelně jedovatá

alkaloid taxin – ochrnutí dýchacího svalstva, mozkové edémy, smrt).  
glykosid taxatin

Míšek sladký nejedovatý, semena prudce jedovatá.



# 6. tř. *Gnetopsida* (liánovce)



Bizarní linie nahosemenných kombinující znaky jehličnanů, krytosemenných i znaky zcela unikátní

# Dvoudomé dřeviny rozmanitého vzhledu, spíše nižšího vzrůstu



# *Gnetopsida* – evoluční historie a rozšíření

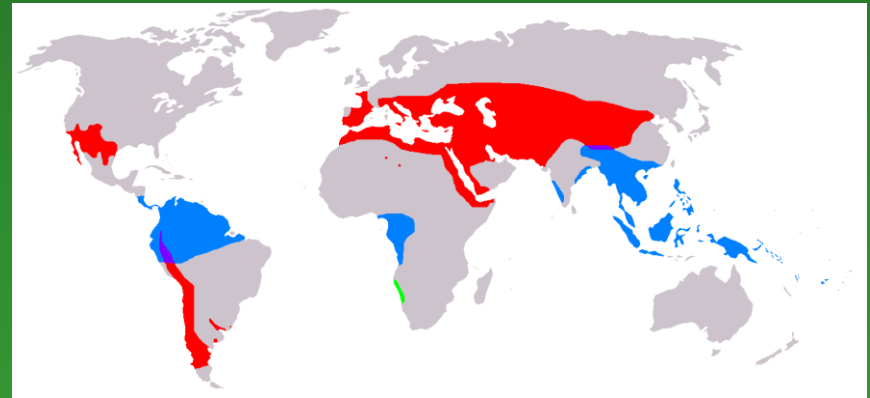
poprvé - trias

divergence – křída

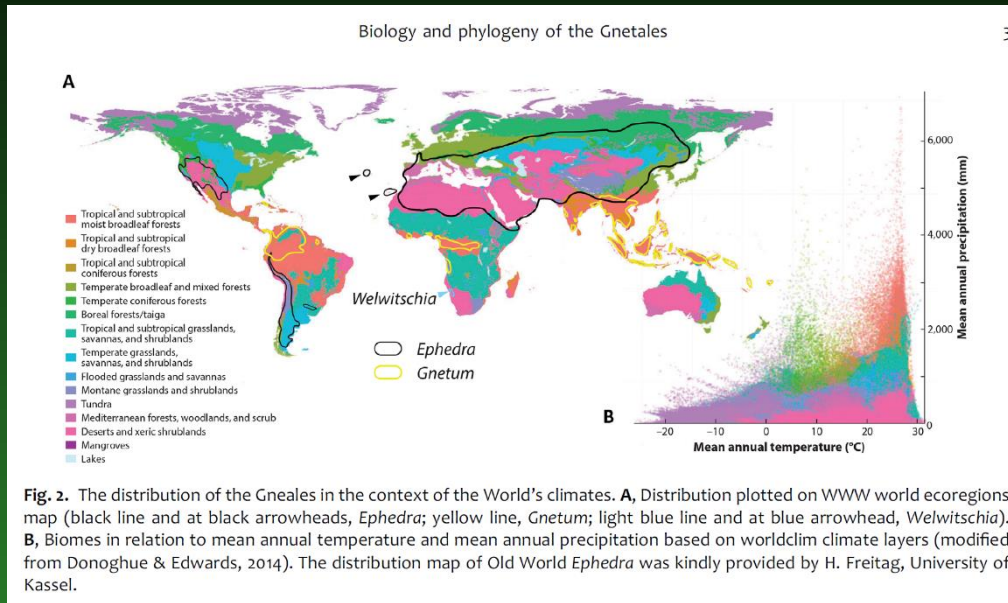
naprostá většina forem vyhynula

Dodnes přežily - 3 velmi vzdálené izolované rody - ve 3 samostatných podtřídách:

1. *Ephedridae* – *Ephedra* – 1/40
2. *Gnetidae* – *Gnetum* – 1/30
3. *Welwitschiidae* – *Welwitschia* – 1/1



# Gnetopsida – rozšíření a ekologie



1. *Ephedridae* – *Ephedra* – 1/40 – hlavně pouště, savany, stepi

2. *Gnetidae* – *Gnetum* – 1/30 – hlavně tropické deštné lesy

3. *Welwitschiidae* – *Welwitschia* – 1/1 – poušť Namib



# Xylem – tracheidy + fibrily + **tracheje**

- bez pryskyřičných kanálků
- multiseriátní parenchym

*Gnetum gnemon* – dřevo  
s tracheidami a trachejemi



*Welwitschia mirabilis* – příčný řez



**Oproti ostatním nahosemenným má xylem s trachejemi efektivnější vodivost**

**Listy** – jednoduché, rozmanitého tvaru, **vstřícně postavené**



*Ephedra*



*Gnetum*



*Welwitschia*

# Mikrosrobily

vstřícné křížmostojné šupiny

nebo přeslenité límečky



*Ephedra*



*Welwitschia*

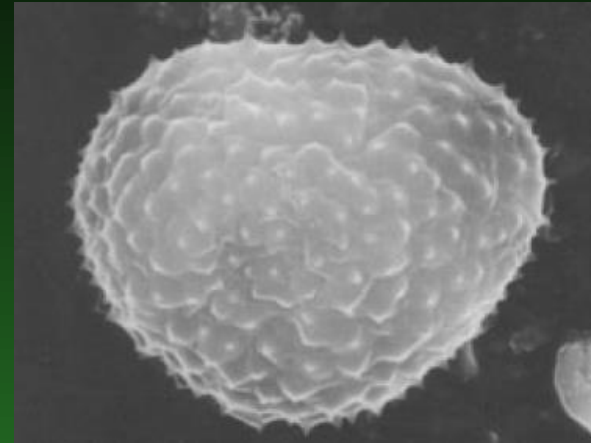


*Gnetum*

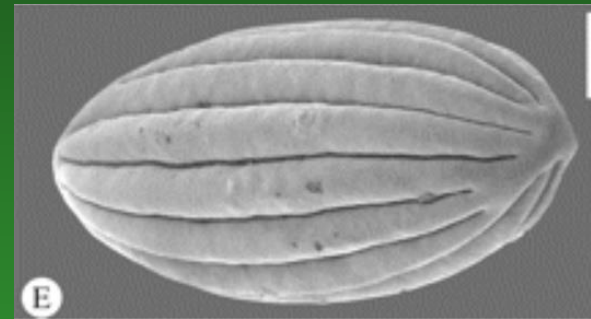
- Mikrostrobily často obsahují reziduální vajíčka často obklopená tyčinkami a spolu s nimi chráněná ve společných obalech ! = tvoří morfologicky „oboupohlavné květy“.
- Samičí květy ale sterilní, produkují hlavně polinační kapku, která láká opylovače - entomogamie.
- Přestože samčí rostliny jsou morfologicky hermafroditní, jejich funkce je jen samčí: Strukturní hermafroditismus x funkční dvoudomost !



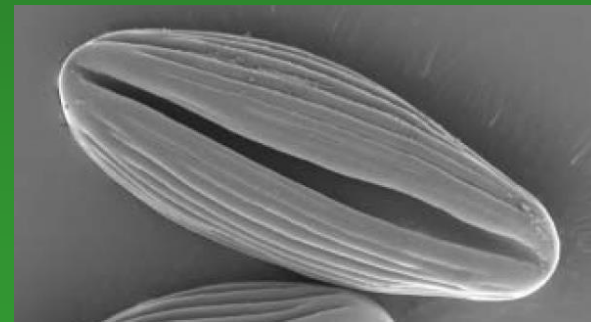
# Pyl - bez vzdušných vaků



*Gnetum*



*Ephedra*



*Welwitschia*

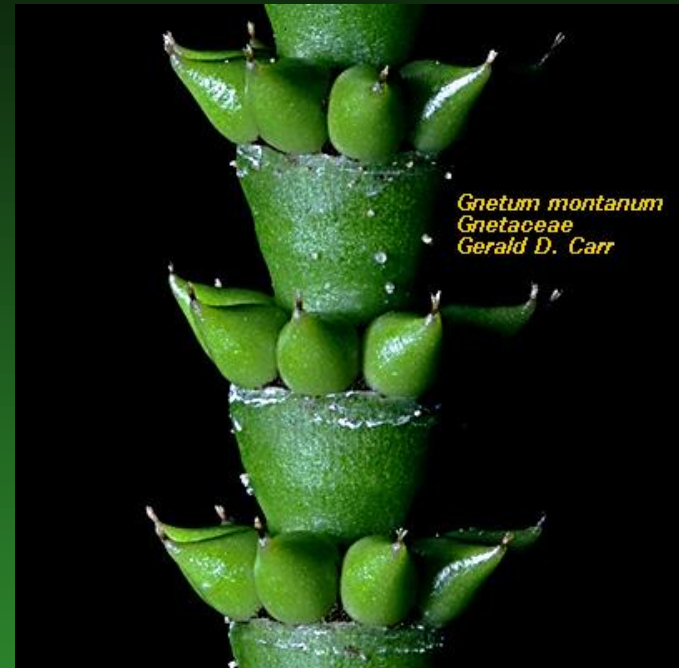
# Megastrobily – s křížmostojnými šupinami nebo límečky



*Welwitschia*



*Ephedra*

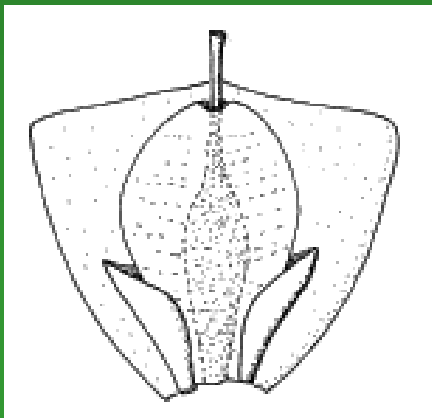
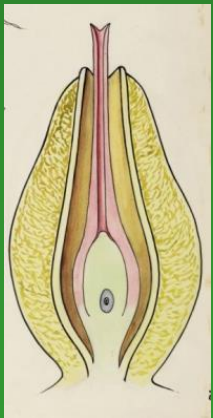
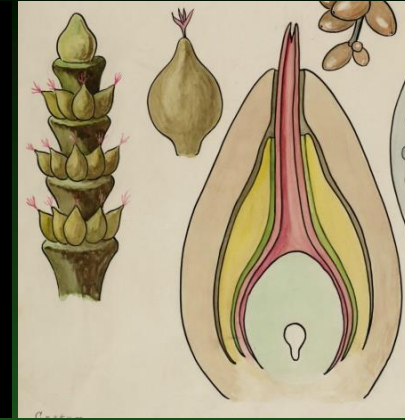


*Gnetum montanum*  
Gnetaceae  
Gerald D. Carr

*Gnetum*

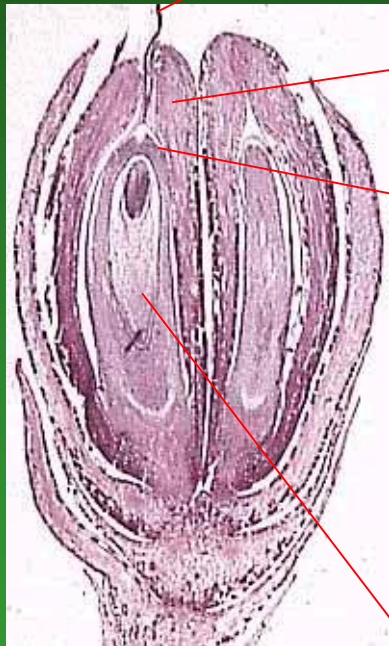
# Vajíčka

- oproti jiným nahosemenným chráněná dalšími 1–2 obaly
- chráněna také šupinami strobilů
- integument protažen v dlouhou polinační trubku vyčnívající z vaječných obalů nebo ze strobilu



- Samičí gametofyt** – archegonia jen u *Ephedra*, chybí u *Gnetum* a *Welwitschia*
- polyploidní živné pletivo – tvoří se bez konfluace (*Welwitschia*, *Gnetum*)
  - obě spermatická jádra z pylové láčky oplodňují – „dvojí oplození“ (*Ephedra*, *Gnetum*)

## Megastrobilus



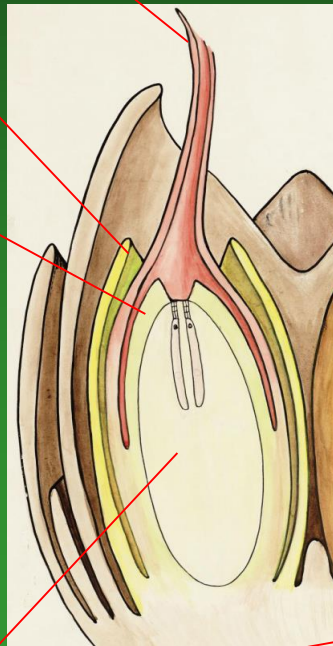
polinační trubička  
= vnitřní integument  
vajíčka

vnější  
integument  
vajíčka

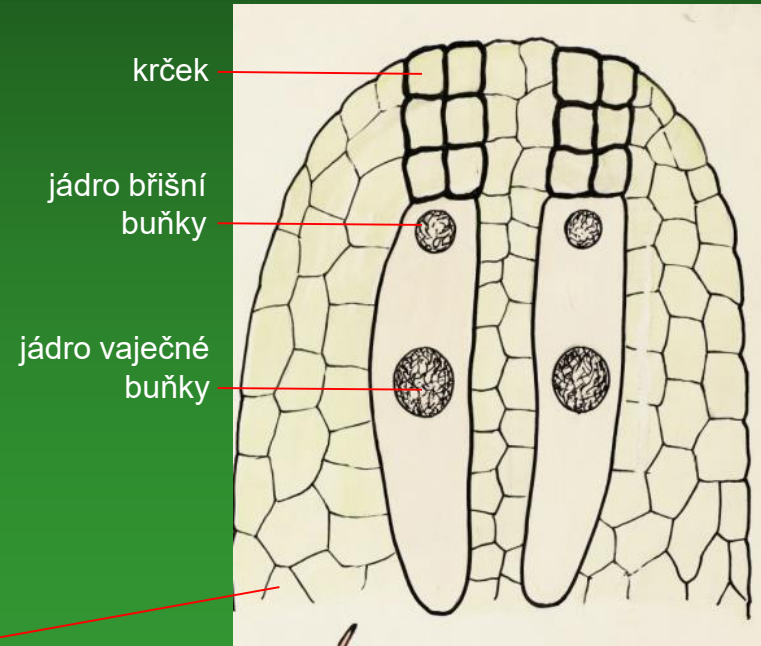
nucellus

megagametofyt  
= megaprothalam

## Vajíčko



## Archegonia



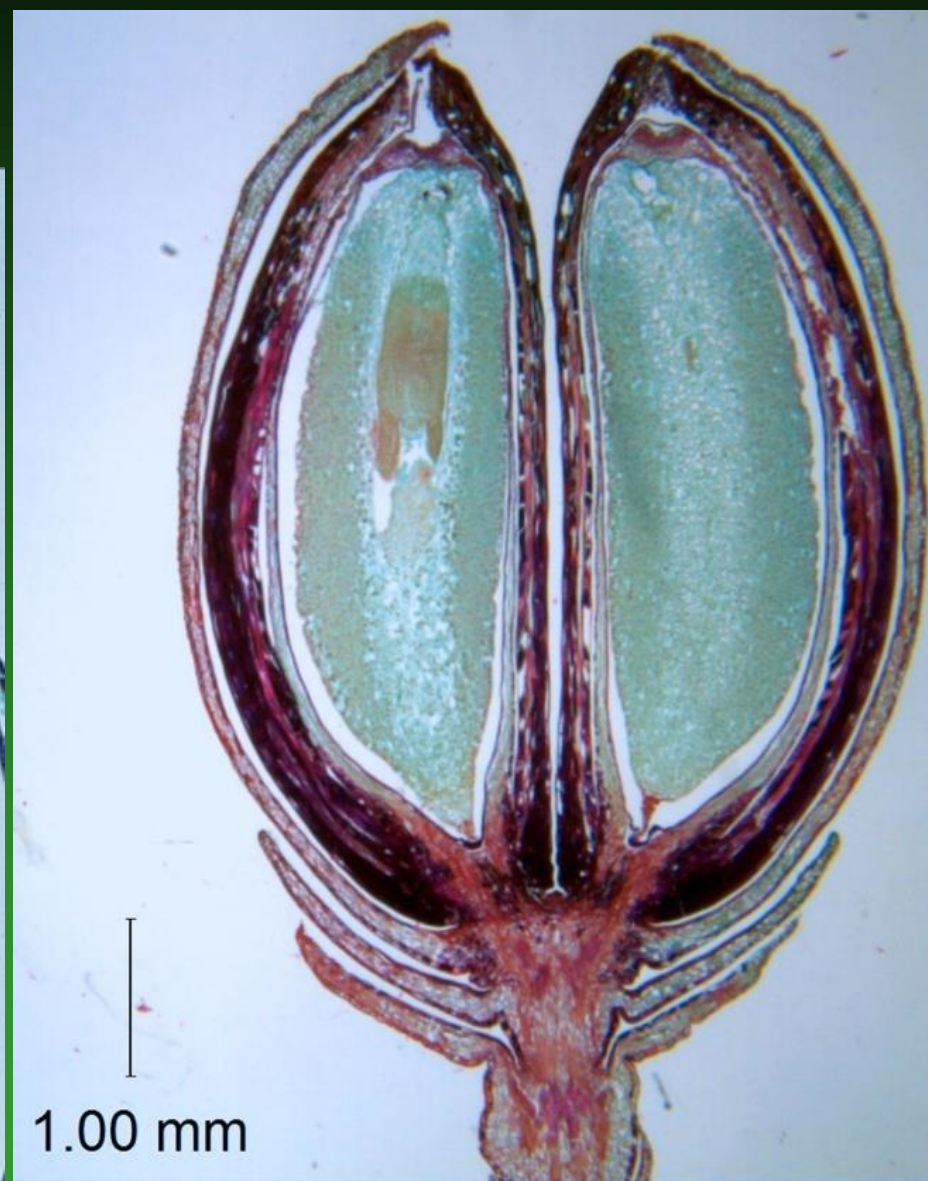
krček

jádro břišní  
buňky

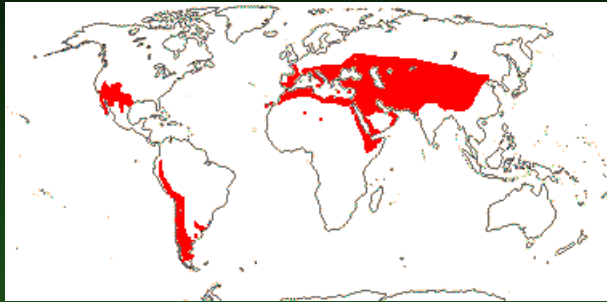
jádro vaječné  
buňky

# Embryo - se 2 dělohami

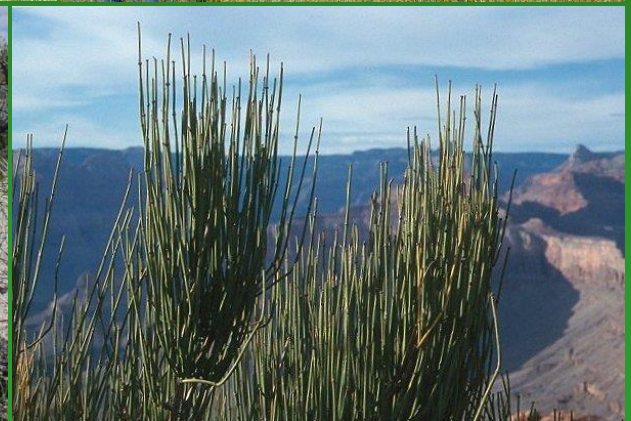
*Ephedra*



# *Ephedraceae* – chvojníkovité – *Ephedra* 1/54



„Košťatovitě větvené dvoudomé keře suchých oblastí Evropy, Středozeří, Stř. Asie, Sev. a Již. Ameriky. Pouště, polopouště, stepi, savany, mediteránní trnitá křovinná vegetace. Na Slovensku ojediněle u Štúrova. Od extrémně horkých sníženin (Údolí smrti, okolí Mrtvého moře) až po 5000 m n. m. (Andy, Himálaj).



# Stonky - nejmladší asimilující (zelené)

- morfologií připomínají přesličky
- článkované, jemně podélně rýhované
- později dřevnatí a tvoří rozpukané brázdité pokroucené kmínky

anatomie mladého stonku

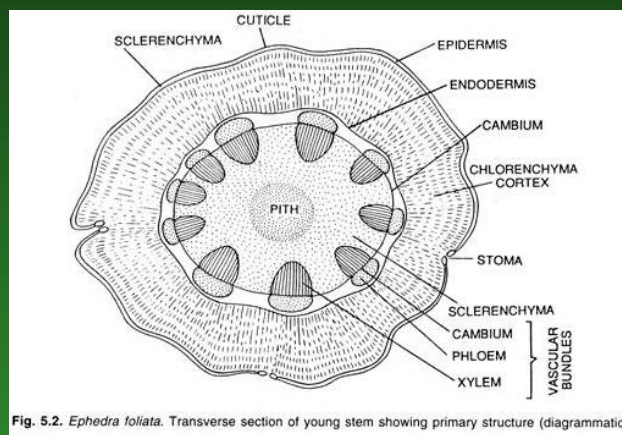
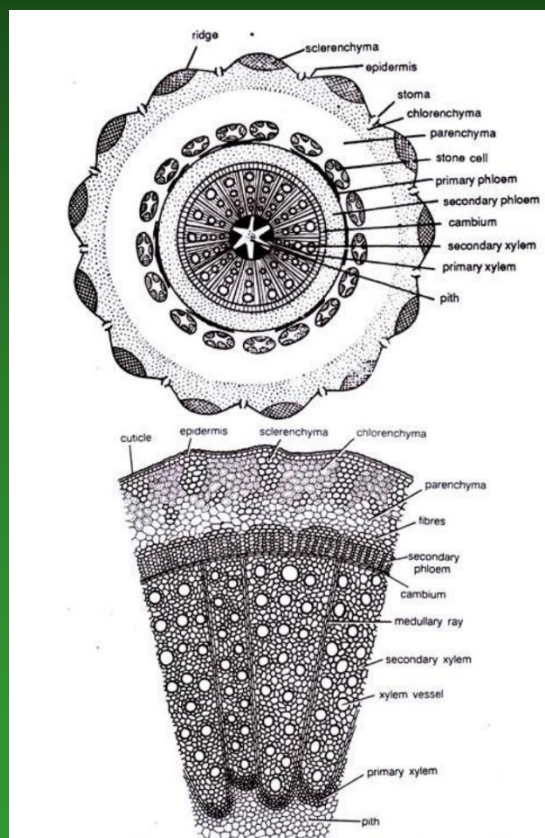
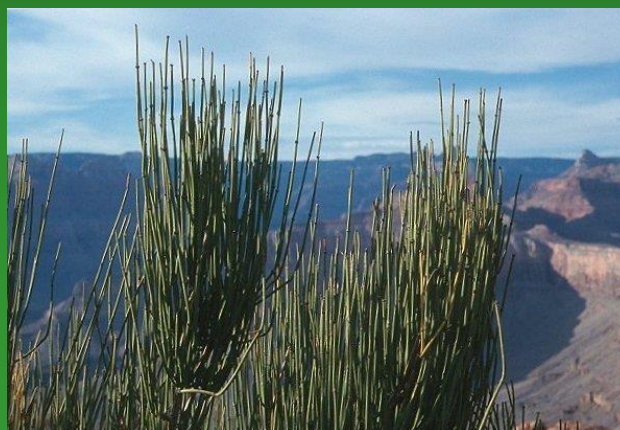
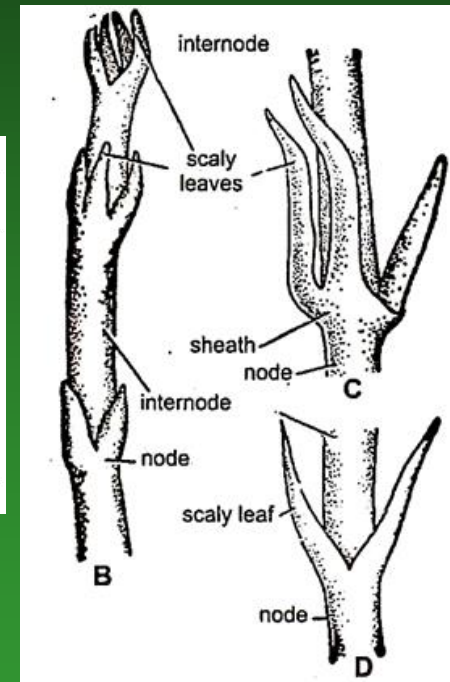
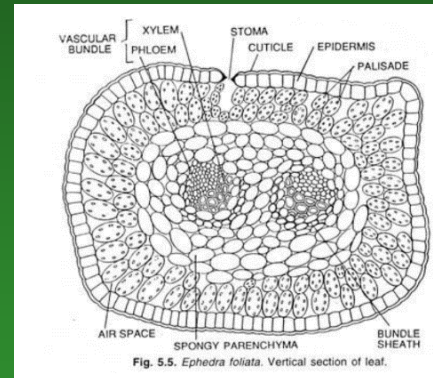


Fig. 5.2. *Ephedra foliata*. Transverse section of young stem showing primary structure (diagrammatic).



sekundárně tloustnoucí starší stoněk

- Listy** - drobné - 2–15 mm (vzácně až 40 mm)
- šupinovitě
  - 1 střední žilka (se 2 kolaterálními svazky)
  - vstřícně, křížmostojně postavené  
(vzácně ve vícečetných přeslenech)
  - spodními částmi srostlé v pochvy, konce však volné
  - často blanité bez chlorofylu
  - vytrvalé, časem se třepící a rozpadající

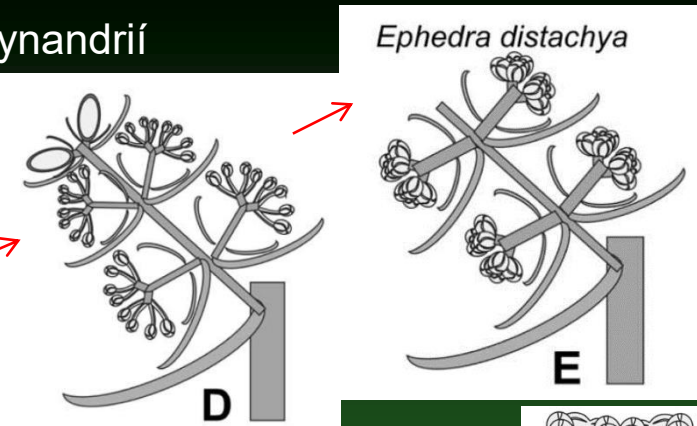
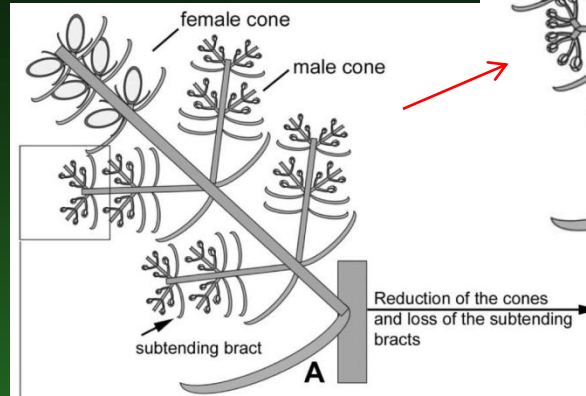




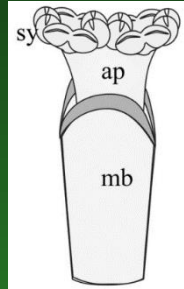
# Mikrostrobily – vyrůstají v paždí listů, mají 8–12 synandrií (= mikrospoangioforů) - připomíná květy v klasu



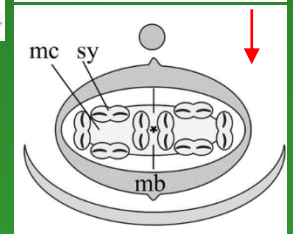
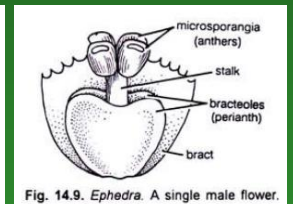
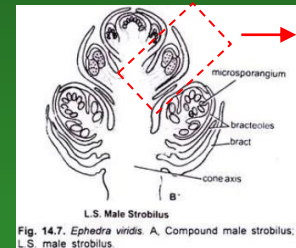
## Hypotetická evoluce mikrostrobilu



Synandrium vzniklo srůstem 4 nebo 8 tyčinek = každé nese 4 nebo 8 dvoupouzdrých synganií

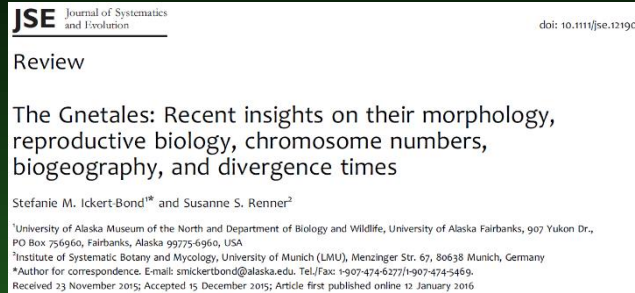
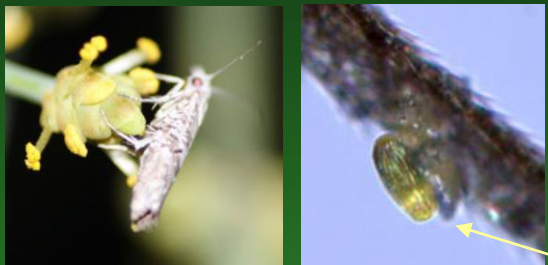


Ancestor nahosemenných se složenými oboupohlavnými šišťicemi

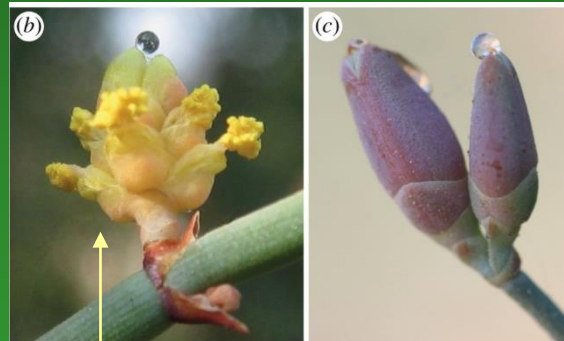
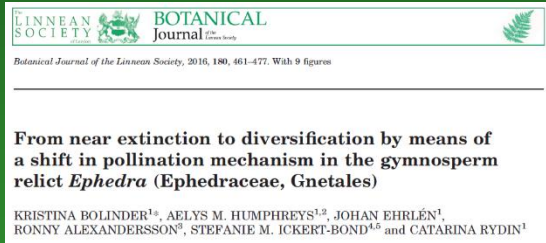


Synandrium chráněno dvěma srostlými vstříčnými listenci (= „okvětím“) Tento „květ“ sedí v paždí šupiny (listenu). Mikrostrobilus chvojníků má podobnou strukturu jako klas

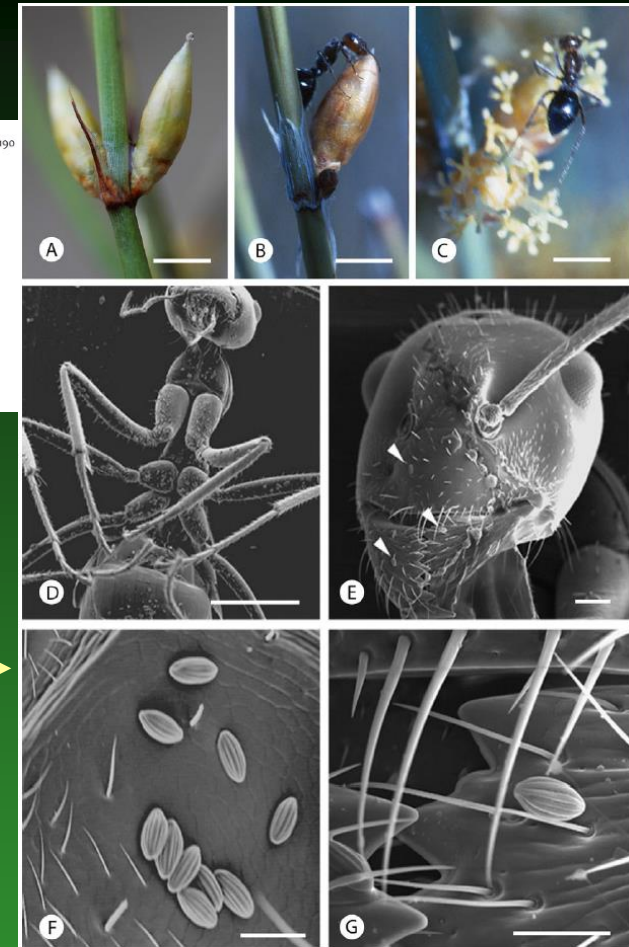
# Opelení – hlavně větrem, některé druhy i hmyzem



Hmyz pyl přeneše při „pití“ polinační kapky, pokud před tím sbíral pyl. Pyl hmyzosubných druhů je lepkavý



Stejně jako vajíčka strobilů samičích, produkují abortovaná vajíčka samčích strobilů entomofilních druhů polinační kapky se zvýšeným obsahem cukrů, zejména během anthesy (uvolňování pylu). Vajíčka tak mají funkci nektarií.



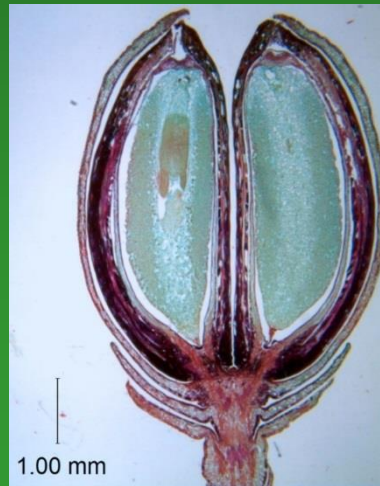
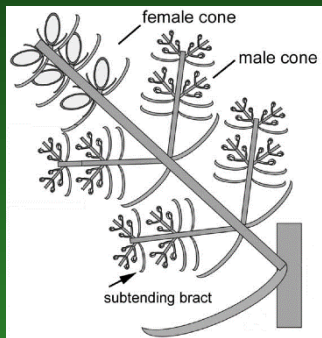
**Fig. 7.** Ant visitation on *Ephedra trifurca* in the Sonoran Desert, Arizona. **A**, Ovulate strobilus with pollination drop formation at the micropylar tube. **B**, Ant of *Myrmecocystus* cf. *mimicus* Wheeler, 1908 feeding on pollination droplet of ovulate cone in *E. trifurca*. **C**, *Myrmecocystus* cf. *mimicus* foraging in staminate cones of *E. trifurca*. **D**, *Myrmecocystus* cf. *mimicus* covered in *Ephedra* pollen. **E**, Detail of *Myrmecocystus* cf. *mimicus* head with *Ephedra* pollen grains indicated by arrowheads near the mandibles. **F**, **G**, Close-up of **E** showing details of characteristically polyplicate pollen grains of *Ephedra* and setae on *Myrmecocystus* cf. *mimicus*. Scale bars: A–C = 10 mm; D = 1 mm; E = 200  $\mu$ m; F, G = 50  $\mu$ m.

**Megastrobily** - drobné, 2–8 párů šupin, stejně jako mikrostrombilus  
vyrůstá v paždí listu

- šupiny dužnatí, nebo zůstanou blanité
- obsahuje obvykle jen 2 vajíčka

Ancestor nahosemenných  
se složenými  
oboupohlavnými šišticemi

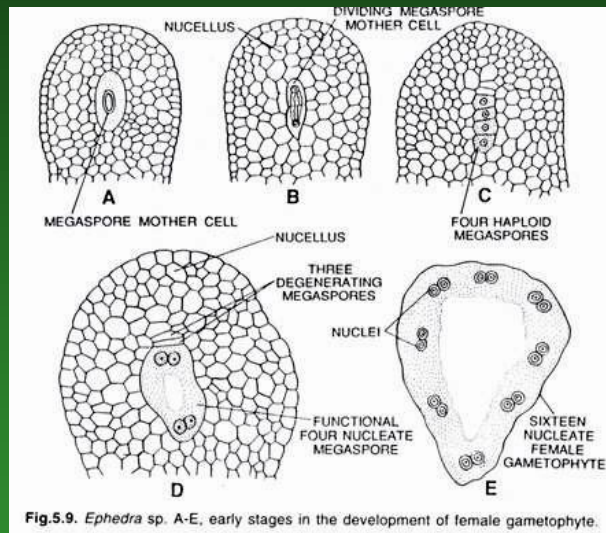
Hypotetická evoluce megastrobilu chvojníků



**Vajíčko** – archegonia (zde ve fylogezi naposledy!), dvojí oplození! ca 12 hodin od opylení. U jiných nahosemenných se oplození zpožďuje za opylením v řádu týdnů nebo měsíců !

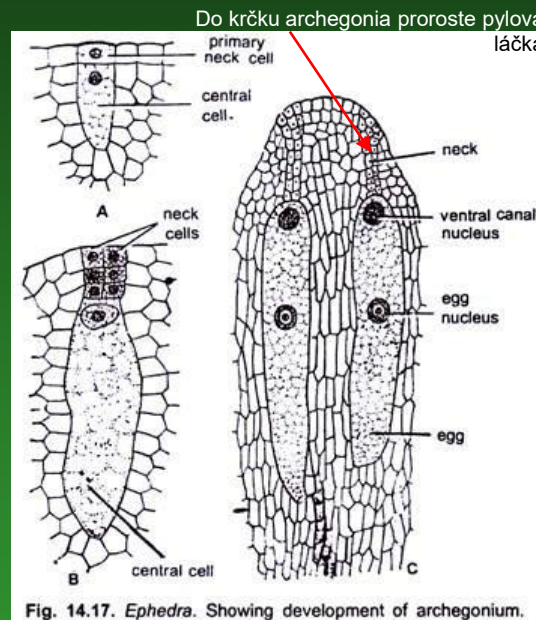
Zralé vajíčko a oplození

Mladé samičí prothalamium

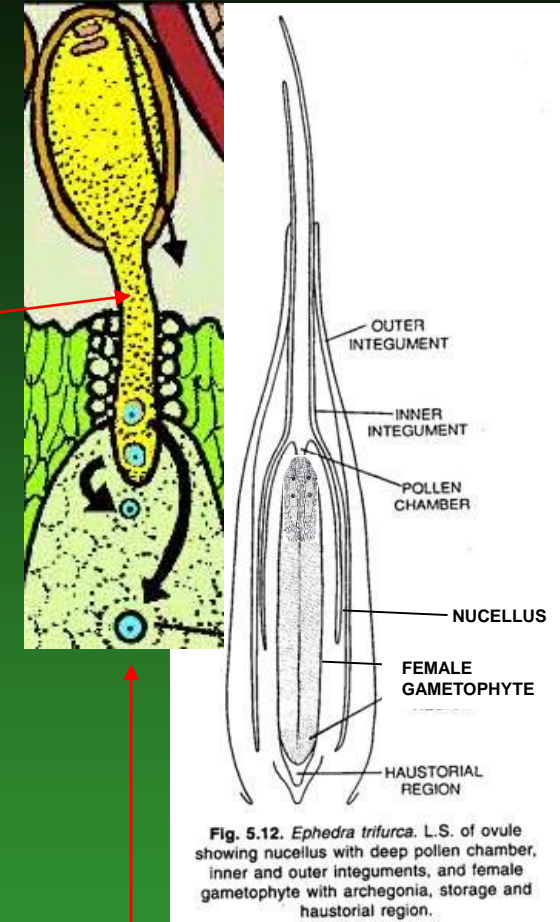


**Nucellus** - diploidní pletivo vyplňující vajíčko  
**Meióza** jedné z buněk nucellu = **4 megaspóry**  
**3 zaniknou** (rozdíl proti *Gnetum* a *Welwitschia*!)  
**Jádro zbylé megaspóry:** 12x mitóza  
 --> 1024 jaderné coenocytické megaprothalamium  
 Kompartimentalizace --> prothalamium celulární

Diferenciace archegonií



Na mikropylárním konci celulárního prothalia 2 archegonia (vzácně až 6).  
 Krček 30-40 buněk – tak velké archegoniální krčky nemají žádné nahosemenné.  
 Pod krčkem: ventrální jádro + vaječné jádro

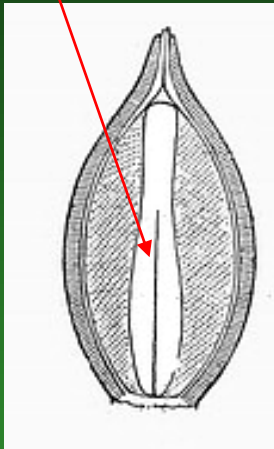


Láčka se 2 spermatickými jádry proroste krčkem  
 Dvojí oplození: jak ventrální, tak vaječné jádro oplozeny = 2 zygoty.  
 Ventrální zygota se může několikrát rozdělit a podporovat růst embrya, pak zaniká.

# Semena - hnědá až černá, jedovatá



- většinou obalená zdužnatělými šupinami megastobilu (několik druhů má šupiny blanité)
- zdužnatělé šupiny červené až bělavé barvy
- embryo se 2 dělohami



*Ephedra aphylla*



*Ephedra frustillata*



*Ephedra aphylla*



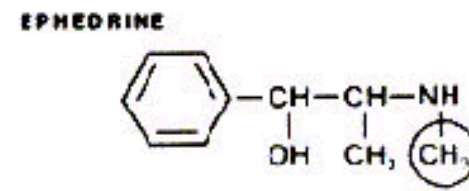
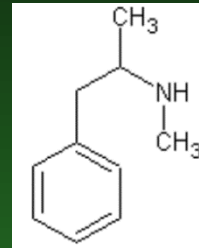
*Ephedra aphylla*



*Ephedra ciliata*



pervitin



Alkaloid ephedrin  
součást antitusik

Vyrábí se však  
synteticky

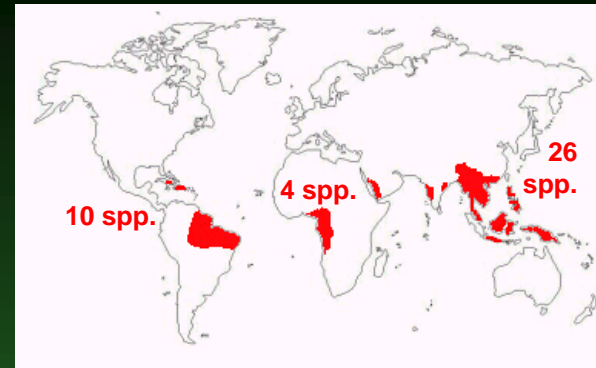


Používán také jako surovina při výrobě pervitinu

# Gnetaceae – ljánovcovité – *Gnetum*

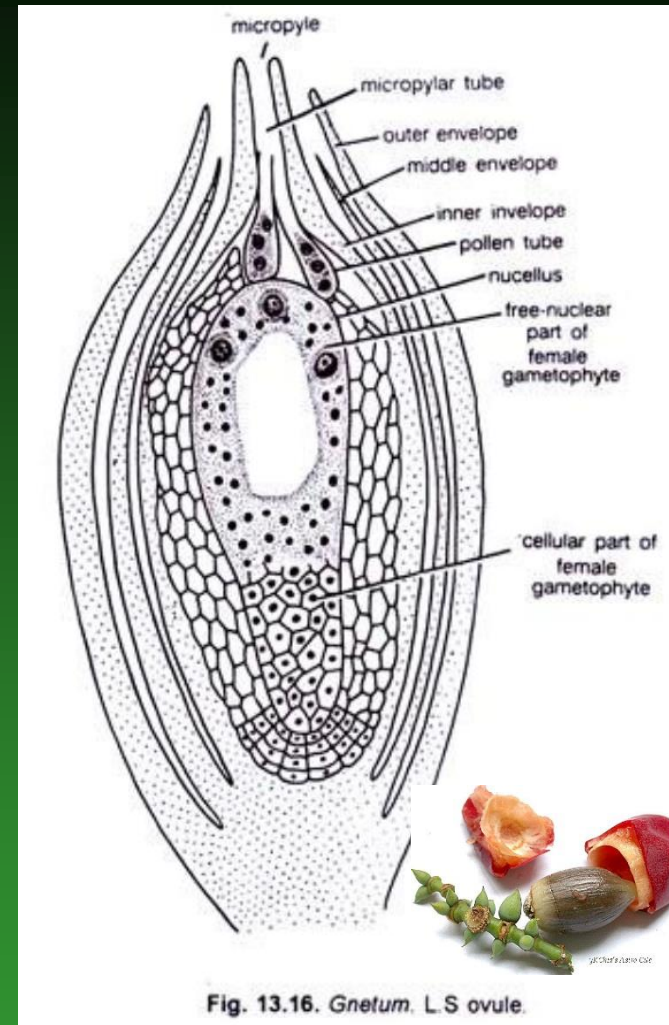
1/40

- dvoudomé
- liány / nižší stromky
- *G. gnemon* a *G. costatum* - stromovité až keřovité)
- s kožovitými, velkými listy
- v tropických deštných lesích



**Vajíčko** – tři obaly = 2 integumenty + vnější obal, strukturou připomínající zdužnatělé okvětí nebo „semeník“

- přežijí všechna 4 meiotická jádra → 4-jaderné coenocytium
- 4-jaderné cenocytium → 8 mitóz → 1024-jaderné coenocytické prothaliu; archegonia ani oosféry nemá
- pylová láčka proroste do cenocytického megaprothalia
- obě spermatická jádra dané láčky oplodňují = „dvojitě oplození“
- po oplození → kompartmentalizace → dvě domény prothalia:
  - (1) mikropylární (větší, zůstává cenocytická, s centrální vakuolou)
  - (2) chalazální (menší, celulární ale se skupinkami jader každé buňce);
- zároveň se buněčnou stěnou obalí i zygotická jádra
- skupinky jader v buňkách chalazální domény → fúze → polyploidní buňky → mitóza → polyploidní živné pletivo → vyplní semeno = obdoba endospermu krytosemenných



**Coenocytickou (nukleární) část mají ve zralém samičím prothaliu jen *Gnetum* a *Welwitschia* (ne ostatní nahosemenné), helobiální endosperm (zčásti cenocytický a zčásti celulární) je však typický pro bazální linie krytosemenných**



# *Gnetum gnemon* pěstuje se v JV Asii jako ovoce



# Welwitschiaceae – *Welwitschia* – 1/1

*Welwitschia mirabilis*

JZ Afrika – poušť Namib v Angole



Objevil ji tam v 19.  
století německý  
botanik Friedrich  
Welwitsch



Dvoudomá rostlina - z dálky připomíná habitem hromadu odpadků - není to ani keř, ani strom ani bylina.





Kmen - nízký (0,5 m vysoký a až 1,2 m široký) řepovitého tvaru, hypokotylního původu; kořen křulovitý, ca 3 m dlouhý



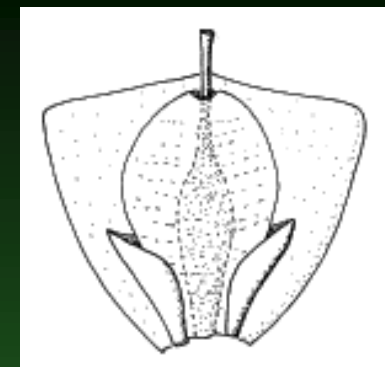
## Listy - jen dva na vrcholu kmene,

- na bázi stále rostou, na koncích se působení větru třepí a odumírají
- obrovské (až 6 m dlouhé, široké až 1,5 m), pentlicovité, žebnaté
- silně sklerenchymatizované, takže připomínají spíše dřevo,
- rovnoběžná žilnatina, zanořené průduchy,
- CO<sub>2</sub> přijímá a ukládá v noci, fotosyntetizuje ve dne jako CAM sukulenty

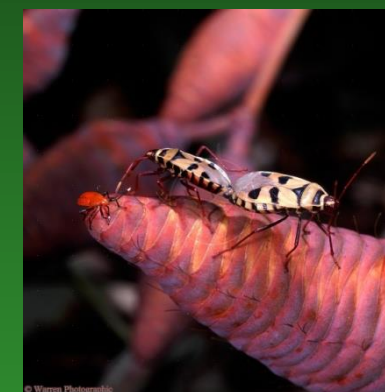


# Samičí šištice

- 4-řadé
- v paždí každé šupiny po jednom vajíčku

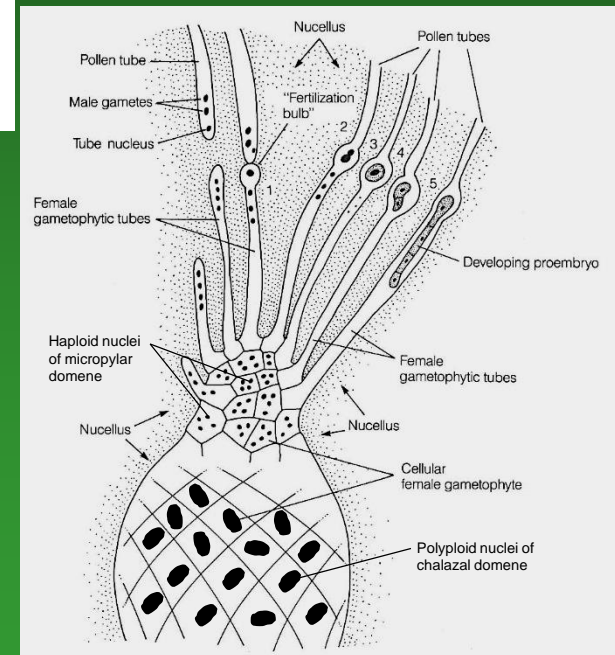
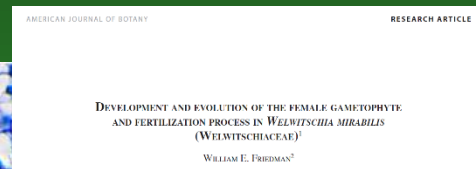
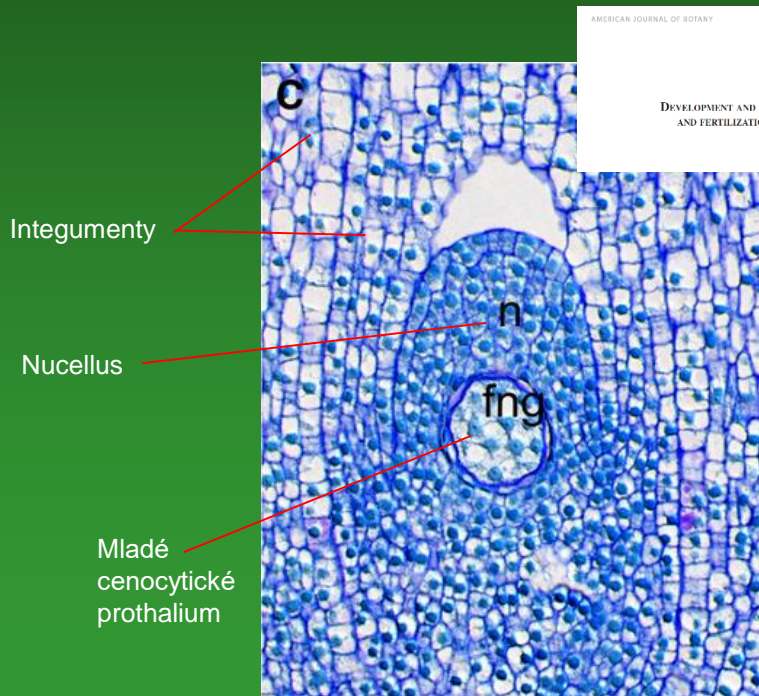


Opylení větrem nebo  
plošticemi *Probergrothius  
sexpunctatus*



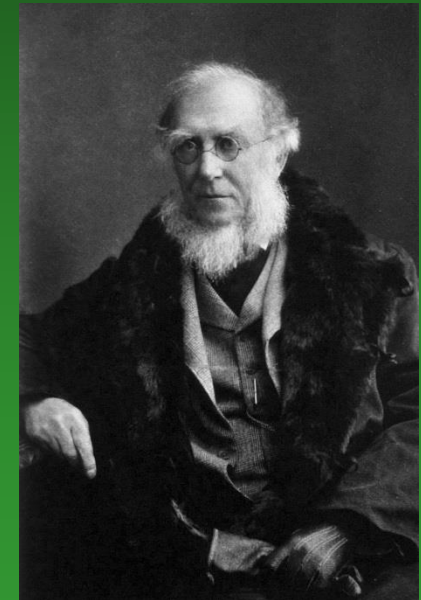
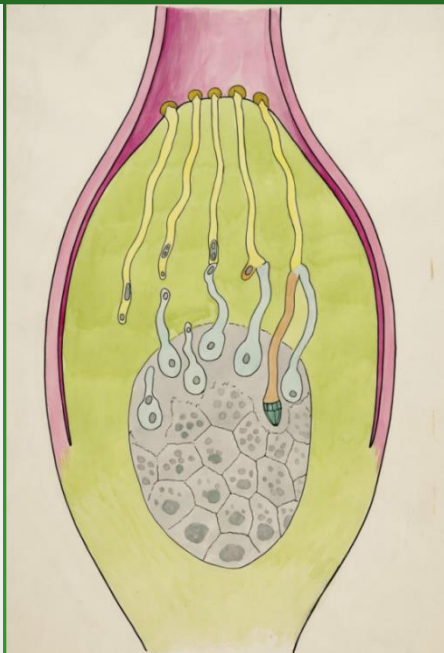
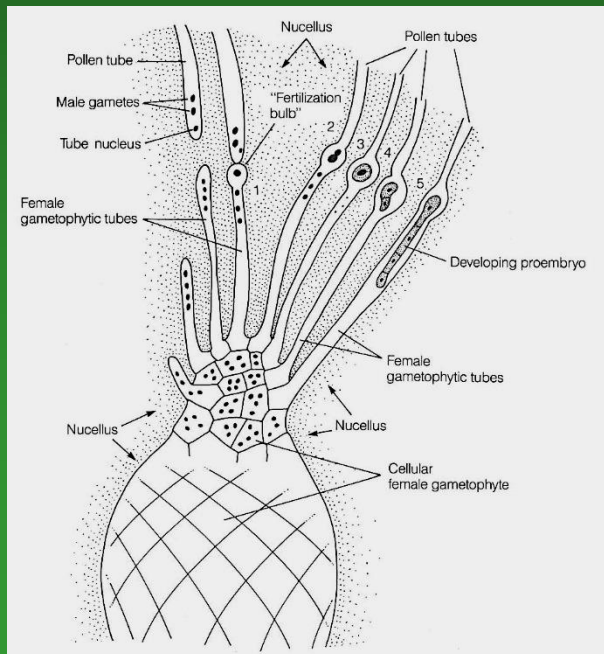
# Vývoj vajíčka – zpočátku podobný jako u *Gnetum*

- přežijí všechny 4 meiotická jádra → 4-jaderné cenocytium
- 4-jaderné cenocytium → 8 mitóz (ca 10 dní) → 1024-jaderné coenocytické prothalamium; archegonia ani oosféry nemá
- kompartmentalizace (= kolem skupin jader se vytvářejí buněčné stěny) → 2 domény:
  - (1) menší mikropylární (3-6 jaderné kompartmenty)
  - (2) větší chalazální (vyživovací, mnohojaderné kompartmenty)
- v chalazální doméně splynutím → vysoce polyploidní jádra → mitóza → polyploidní živné pletivo → vyplní semeno = obdoba endospermu krytosemenných



# Oplození – „potkají se láčky“

- v mikropylární doméně jádra nefúzíjí většina cenocytů začne tvořit „prothaliové láčky“ rostoucí do nucellu, ten je podporuje v růstu směrem k pylové komoře;
- haploidní jádra migrují do konců prothaliových láček
- z pylové komory do nucellu naproti „prothaliovým“ láčkám rostou láčky pylové, každá na konci se 2 spermatickými jádry
- pylová a prothaliová láčka se setkají a propojí v nucellu
- kontakt spermatického jádra s haploidní samičí buňkou → vytvoří se kolem ní membrána, do které spermatické jádro pronikne → zygota
- embryo roste směrem do megaprothalia



Prothaliové láčky u *Welwitschia* objevil již v roce 1863 britský botanik Joseph Dalton Hooker (1817–1911)



# Semena okřídlená - anemochorie

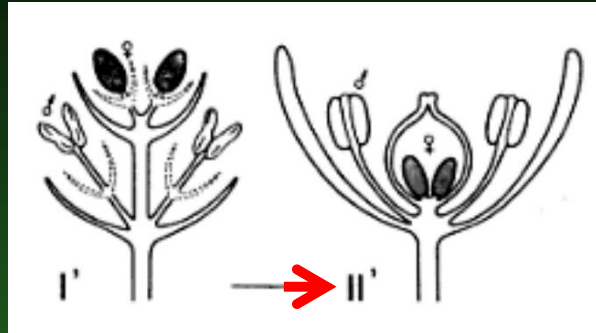


V místech, kde se vyskytuje, neprší. Vláhu získává z husté mlhy pronikající od pobřeží do vnitrozemí. Najdeme ji proto až 100 km od pobřeží. radiokarbonovou metodou bylo zjištěno, že se dožívá stáří až 2.000 let



# Pseudanthiová teorie evoluce květu

*Ephedra*



„Květní obaly“

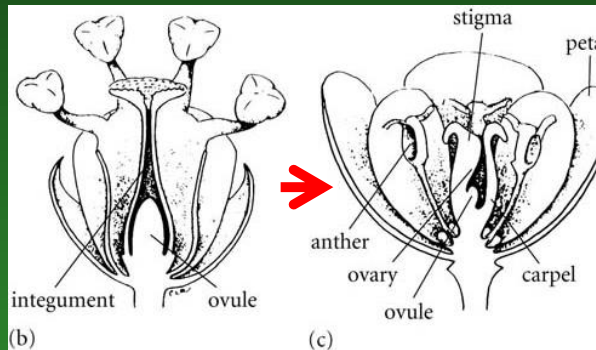


„Čnělka“ + „Nektar“

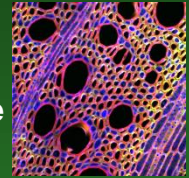


„Entomogamie“

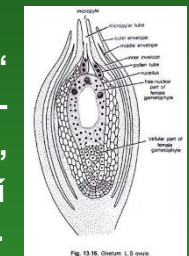
*Welwitschia*



Tracheje  
„Dvojí oplození“



„Helobiální“  
mega-  
prothallium,  
vymizení  
archegonií ...



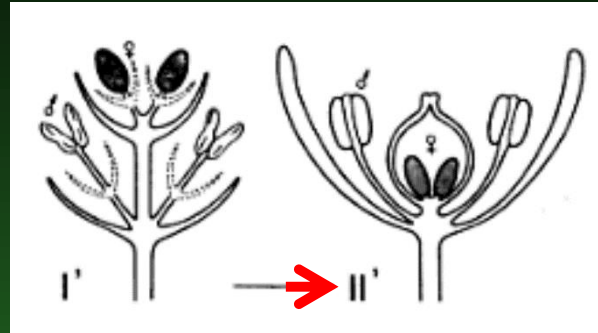
**Květ vznikl z oboupohlavného složeného strobilu nahosemenných: Liánovce předchudci krytosemenných**

August Wilhelm Eichler  
(1839-1887)



# Pseudanthiová teorie evoluce květu

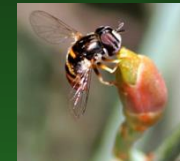
*Ephedra*



„Květní obaly“

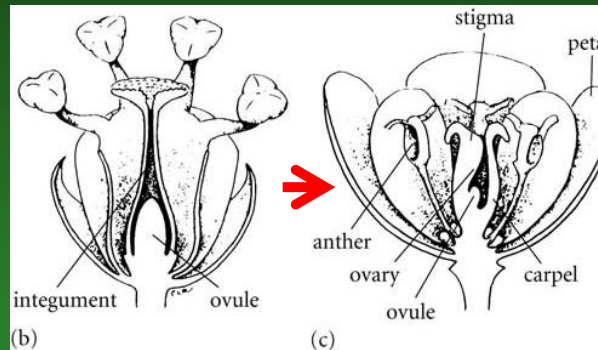


„Čnělka“ + „Nektar“

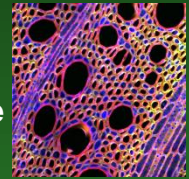


„Entomogamie“

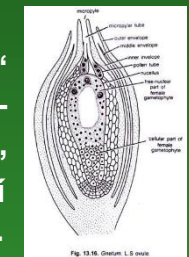
*Welwitschia*



Tracheje  
„Dvojitá oplození“

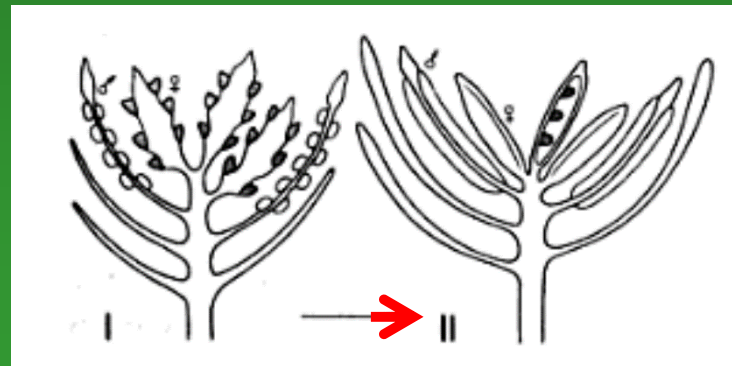


„Helobiální“  
mega-  
prothallium,  
vymizení  
archegonií ...



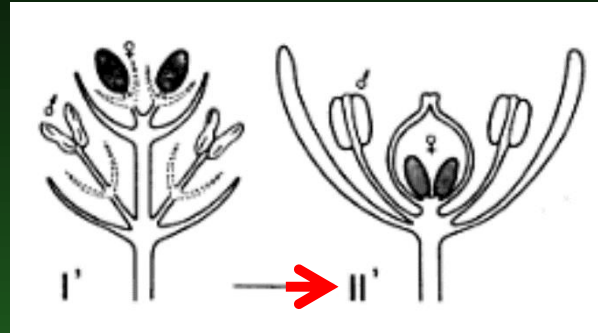
Euanthiová teorie evoluce květu

*Cycadeoideopsida*



# Pseudanthiová teorie evoluce květu

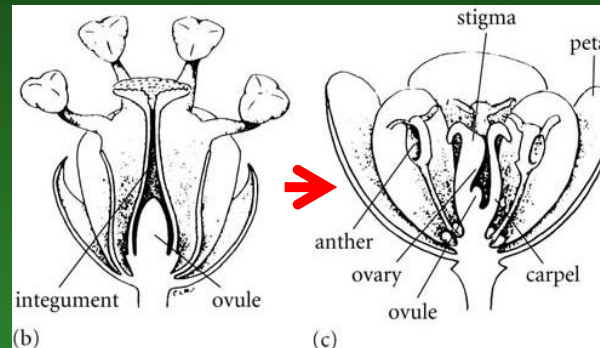
*Ephedra*



**Hermafroditismus**

„květů“ liánovců  
není odvozený,  
ale **původní!**  
(acestrální)

*Welwitschia*



**Opylení hmyzem**

liánovců = znak  
**původní,**

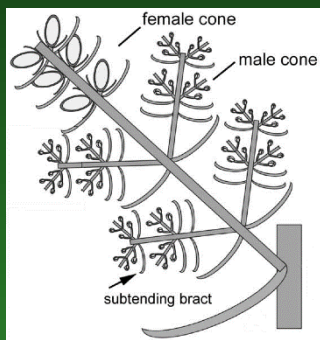
anemofilie = znak  
odvozený

**Liánovce nejsou „předstupněm“ krytosemenných, ale paralelní linií, vzniklou ze společného předka nahosemenných a krytosemenných**

# Pseudanthiová teorie evoluce květu

## Ancestor nahosemenných i krytosemenných

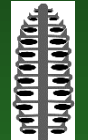
měl složené oboupohlavné  
šišky (strobily)



kordaity



jinany



cykasy (vč. Cycadeopsida)  
jehličnany



liánovce (*Ephedra*, *Gnetum*,  
*Welwitschia* a vyhynulé)



krytosemenné

## V současnosti preferovaná hypotéza

Geny exprimované v oboupohlavném květu krytosemenných se podobají těm, exprimovaným v samčích strobilech, nikoli těm v samičích (jak by to mělo být v případě platnosti euanthiové teorie)

**Shrnutí: unikátní znaky nahosemenných rostlin**

odlišující je od

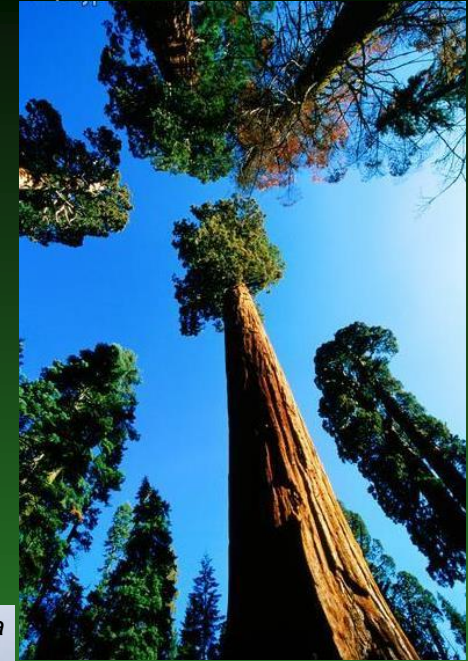
**krytosemenných rostlin**

# 1. Dřevinný charakter

často stromy, zřídka keře, nikdy byliny  
sekundární tloušťnutí umožňuje:

- (1) úspěšný boj o světlo převýšením kompetitorů
- (2) dlouhověkost, podmíněnou opakovaným nahrazováním nefunkčních cévních svazků novými (nahosemenné = nejdlouhověčejší a nejtěžší živé organismy),
- (3) dlouhověkost však znamená i zpomalení mutačního tempa, molekulární studie prokazují, že nahosemenné jsou organismy s velmi pomalým evolučním tempem

*Sequoiadendron*



*Zamia*



*Ephedra*



*Juniperus*



*Ginkgo*



**Dominantně dřevinný charakter je dán  
evoluční novinkou semenných rostlin:**

# **bifaciálním kambiem**

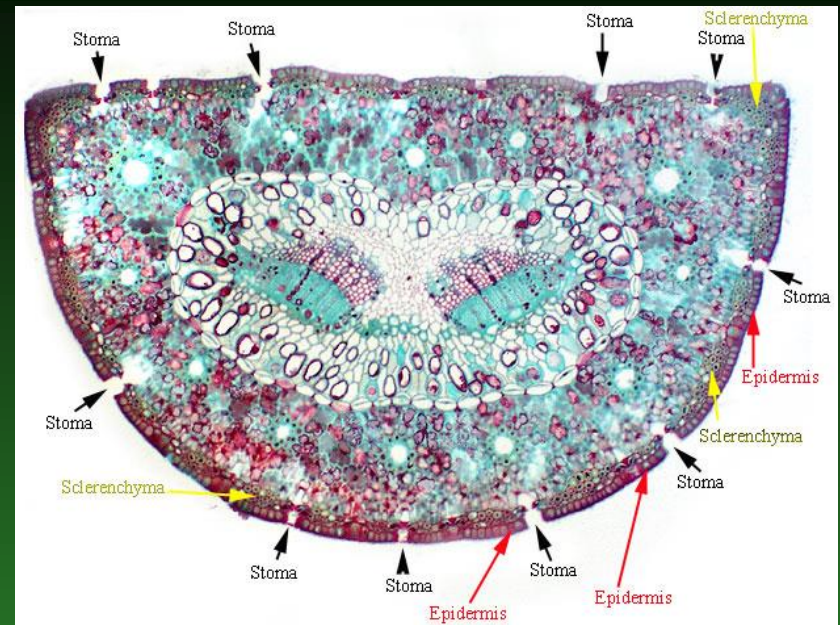
**Regulovat funkci kambia (= vypínat jeho aktivitu) však dokážou jen  
krytosemenné !!!**

**Dominantně dřevinný charakter je dán také  
adaptací na suché klima**

**Většina linií nahosemenných  
se objevila a stala dominantními  
v klimaticky suchém permu**

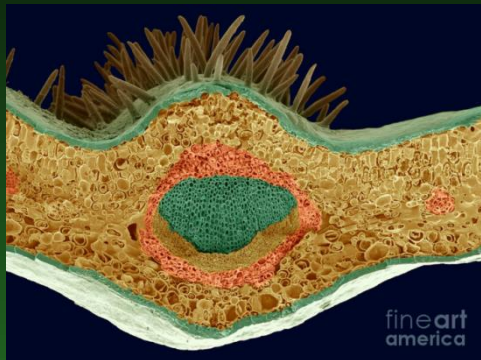
## 2. Xeromorfní adaptace listů

- tlustá kutikula
- zanořené průduchy
- sklerenchymatické svazky
- je to i dobrá ochrana proti herbivorům a kompenzuje to menší efektivitu vodivého systému



### 3. Jednoduchá žilnatina listů

*Cycas* jediná centrální žilka v listovém úkroju



*Stangeria* zpeřená žilnatina s rovnoběžnými bočními žilkami



*Pinus* dvě žilky jehlicovitém úkroju listu



*Zamia* – souběžná žilnatina listových úkrojků



*Ginkgo* – vějířovitá žilnatina listů

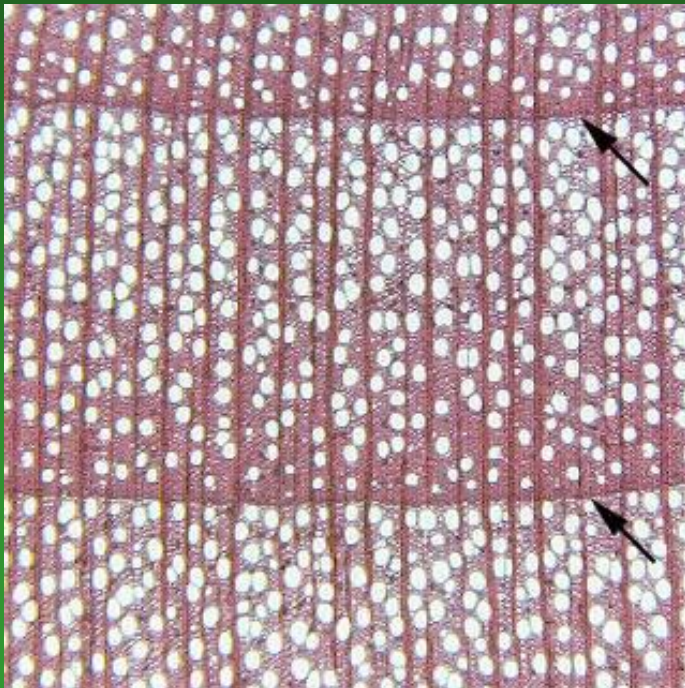


*Picea* jedna žilka jehlicovitém listu



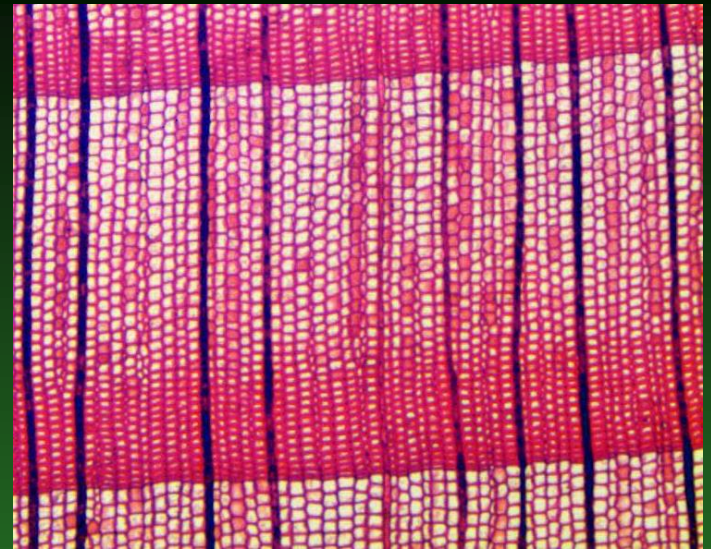
## 4. Homoxylární dřevo

- = xylem bez trachejí
- vodivě sice méně efektivní
- zato s menším rizikem vzduchové embolie = lépe odolává opakovanému zamrznání



hrušeň (*Pyrus*)  
příčný řez

dřevo s trachejemi  
= transpirační proud **desítky m / h**



zerav (*Thuja*)  
příčný řez

dřevo bez trachejí  
= transpirační proud  
**jednotky m / h**

**Dominantně dřevinný charakter je dán také  
adaptací na přenos pylu větrem**

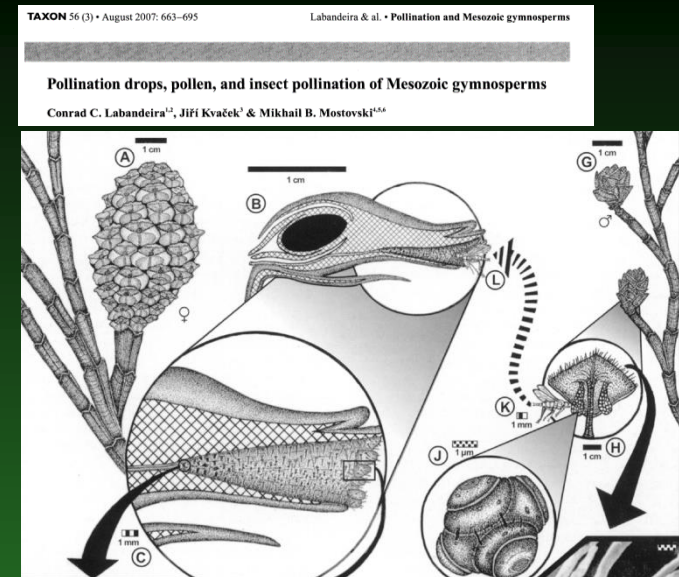
## 6. Dominující anemogamie

při vzniku  
nahosemenných asi  
chyběli hmyzí  
opylovači



# 7. Častá (původní?) entomogamie

zejména u linií divergujících v křídě!  
krytosemenné to ale dokázaly lépe!



*Pinopsida – Cheirolepidiaceae - křída*

*Cycadopsida*



*Cycadeoideopsida*



*Gnetum*



*Welwitschia*





## 8. Generativní orgány v šišticích

(megastrobilech a mikrostrombylech) = také xeromorfní adaptace

často dvoudomé nebo jednodomé, oboupohlavné strobily výjimečně = snaha vyhnout se selfingu a s ním spojené inbrední depresi

při dlouhověkosti si na partnera mohly počkat, na druhé straně patrná synchronizace kvetení

tendence k redukci počtu vajíček a mikrosporangii na sporofylech



# 9. Polinační kapka

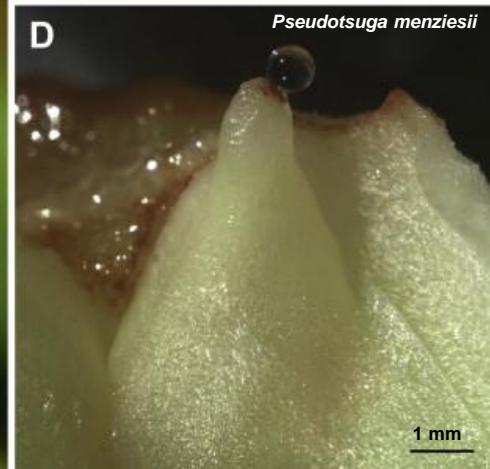
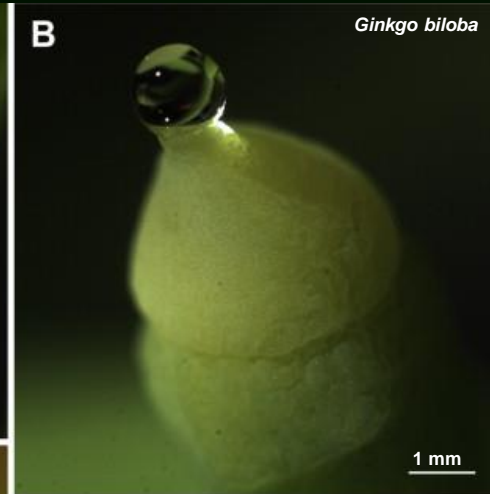
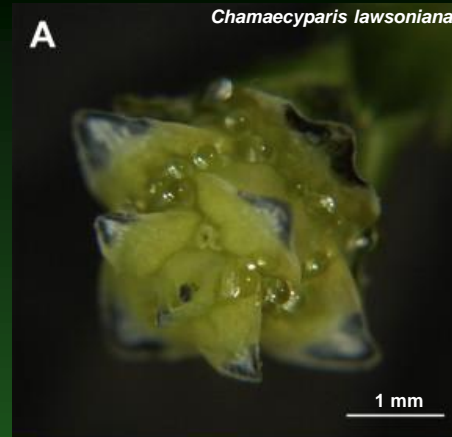
= „blizna“/„nektar“ nahosemenných

Polinační tekutina = produkt nucellu

Stimuluje pyl vlastního druhu, potlačuje pyl jiných druhů a zabíjí bakterie a spory hub

Láká hmyzí opylovače, kteří ji konzumují

U jinanu vydrží na vajíčku až 240 hodin, avšak poté co absorbuje vlastní pyl, mizí do 36 hodin



## 10. Samčí gametofyt často redukovaný často jen na 5 buněk, spermatozoidy velké

pylové zrno = endosporicky vzniklý nezralý samčí gametofyt = 3 buňky

Zralý samčí gametofyt = 5 buněk = prothaliiová buňka + láčkové jádro + vegetativní buňka + 2 spermatické buňky

tendence ke ztrátě bičíků

tendence k dvojímu oplození (*Ephedra*, *Gnetum*)

# 11. Jednotná vnitřní stavba vajíček

velká vajíčka

mohutný integument

pylová komora

archegoniální komora

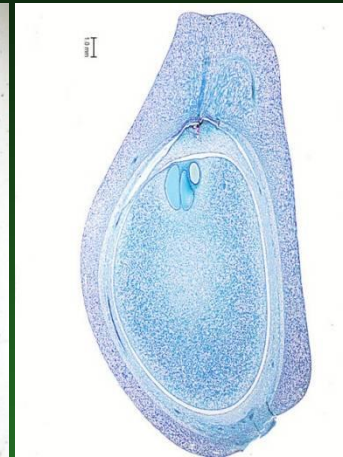
tendence od  
jednoduchých archegonií  
k „nahým“ oosférám

primární živné pletivo

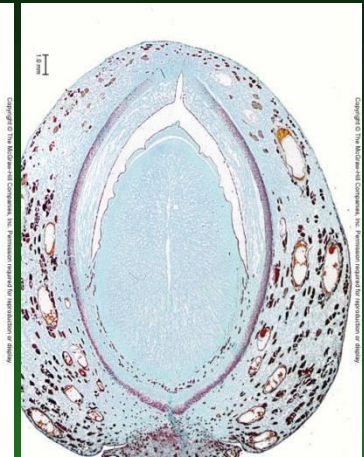
1. *Cordaites*



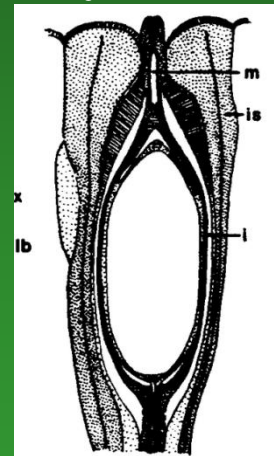
2. *Cycas*



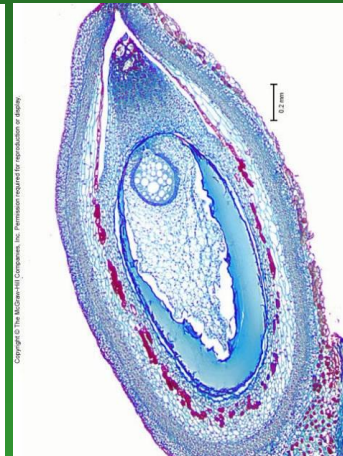
3. *Ginkgo*



4. *Cycadeoidea*



5. *Pinus*



6. *Ephedra*

