



Fylogeneze a diverzita vyšších rostlin

Nahosemenné

výtah z přednášek prof. Petra Bureše, drobné úpravy P. Šmarda 2024



INVESTICE DO ROZVOJE VZDĚLÁVÁNÍ

Společné znaky semenných rostlin, (nahosemenných i krytosemenných)

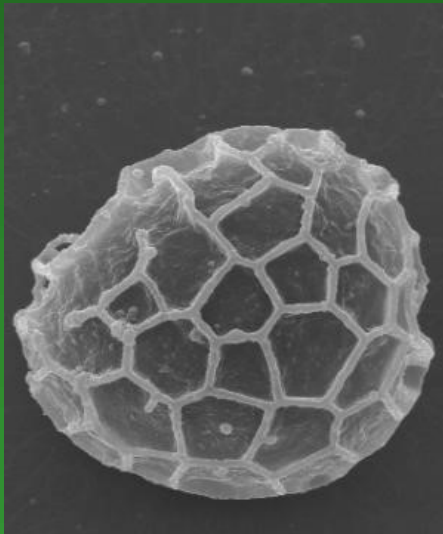
odlišující je od

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

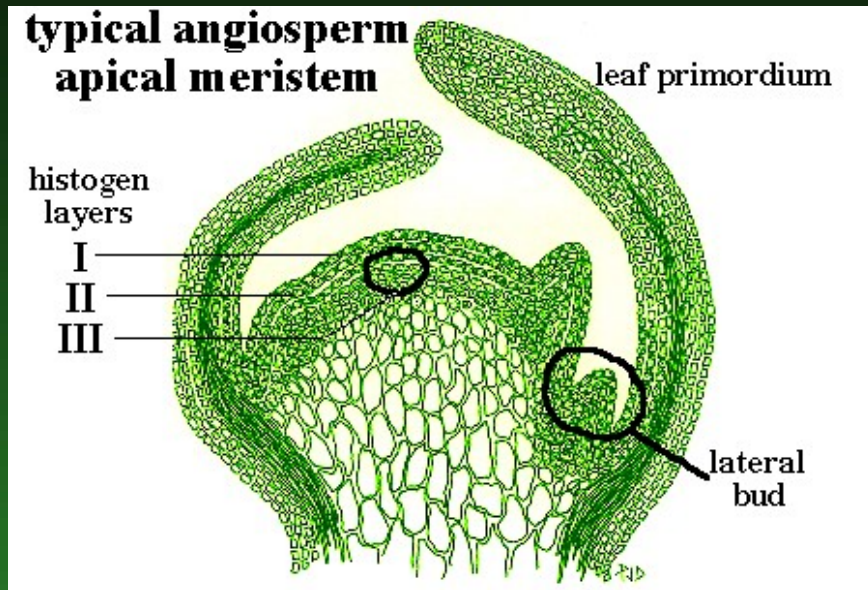


uvnitř: zárodek (embryo) + živné pletivo

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

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

2. Vzrostný vrchol stonku



semenné: mnohobuněčný

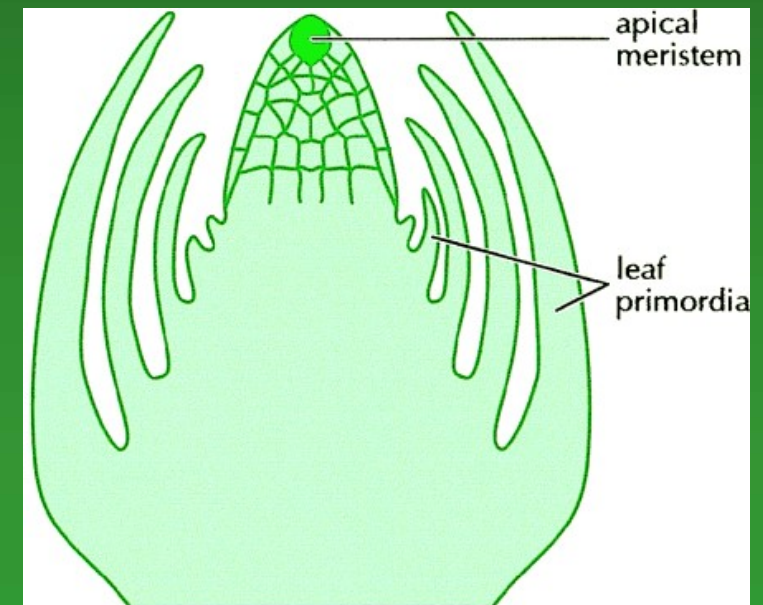
Vícevrstevný u krytosemenných

- 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)

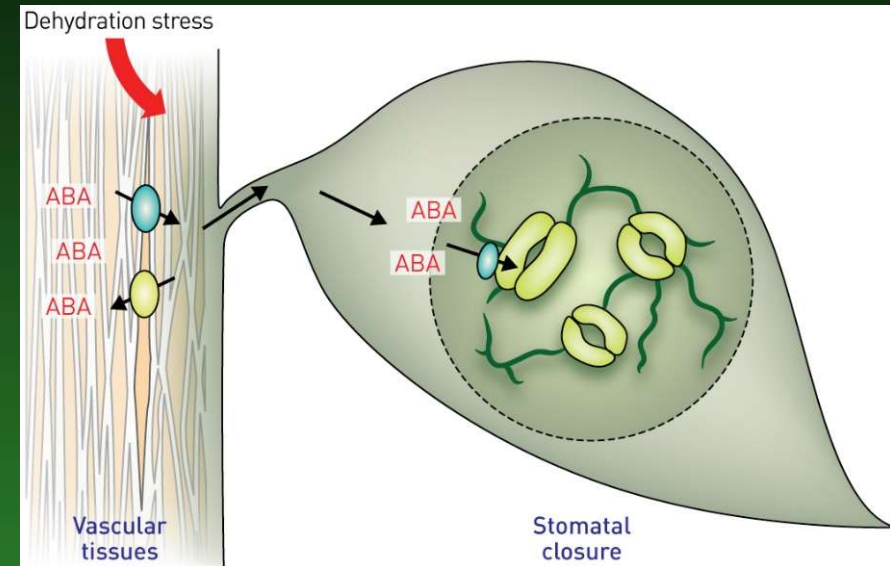
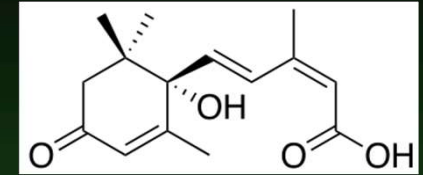
– zpravidla jediná buňka



3. Zavírání průduchů

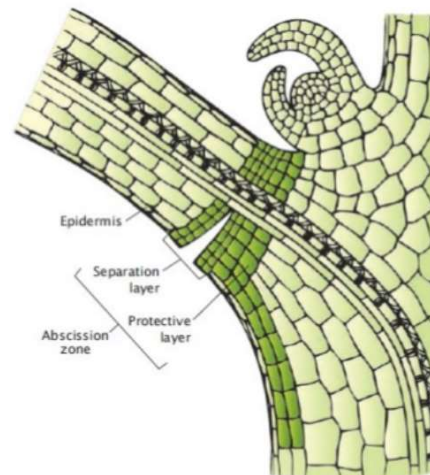
semenné rostliny –
efektivnější regulace se
zapojením kyseliny abscisové
(ABA)

výtrusné rostliny – méně
efektivní regulace, bez ABA



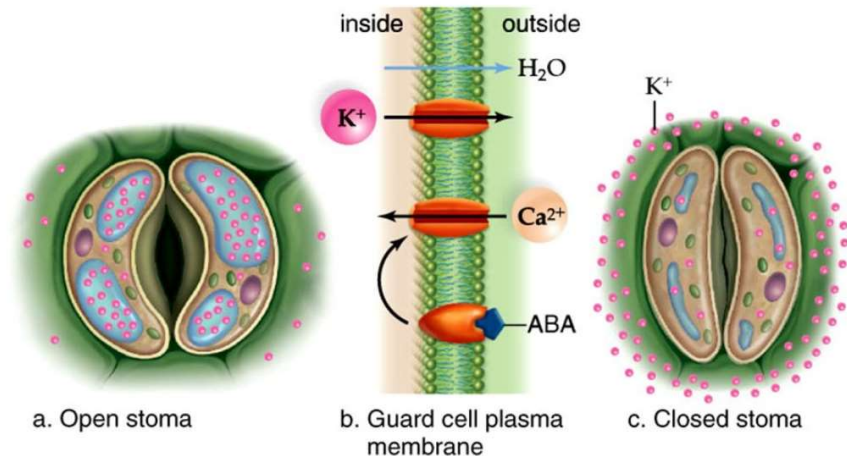
Abscisic Acid

- 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 Ca²⁺ & the opening of K⁺ channels. Water exits guard cells & stoma closes.

4. Vodivé elementy stonku = eustélé nebo ataktostélé

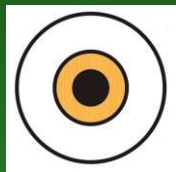
plavňová větev



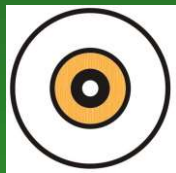
Plektostélé – plavuně



Aktinostélé – plavuně,
eusporangiální kapradiny



Protostélé – nejpůvodnější typ
ryniofyt, plavuně,
vz. kapradiny



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

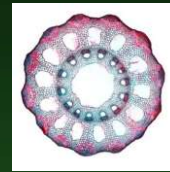


Solenostélé – dutina, lýko, dřevo,
lýko, *Adiantum*, *Dicksonia*,
Marsilea



Diktyostélé – síť dřevostředných
cévních svazků v oddencích
kapradin

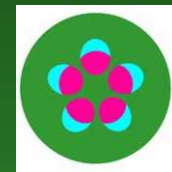
přesličková větev



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**

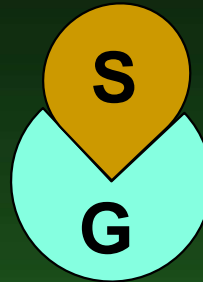
Ataktostélé – cévní svazky se nepravidelně



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

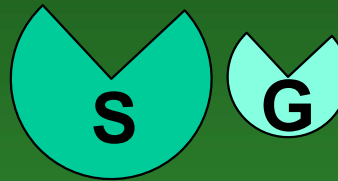
7. Konec samostatnosti gametofytu

Mechorosty
(játrovky, mechy, hlevíky)



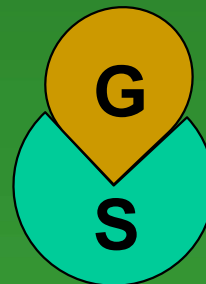
Sporofyt závislý na gametofytu, jen gametofyt se může množit vegetativně.

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“

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

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 homozygotity (a příp. inbrední depresi), nikdy ne k homozygotitě úplné.**

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

10. Pokročilá redukce gametofytu semenných rostlin

Mikroprothalamium (desítky μm ; 5–3 buňky)

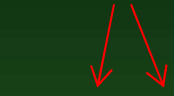
- (1) v mikrosporangiu \rightarrow mnoho mikrospor
- (2) mikrospora endosporicky \rightarrow 2-3 buněčné pylové zrno
- (3) pylové zrno (nezralý gametofyt) opouští mikrosporangium

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

Megaprothalamium (mm– μm ; mnoho–8 buněk)

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

P G



P V S L

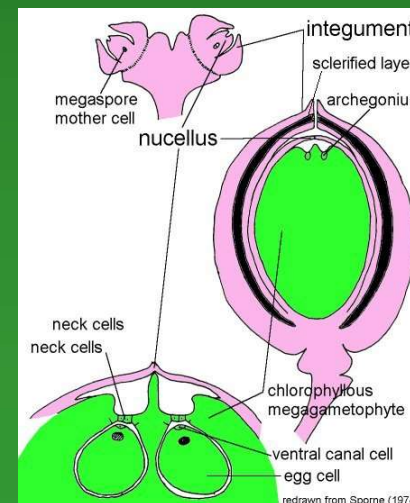
P V S1 S2 L

naho- 5 buněk

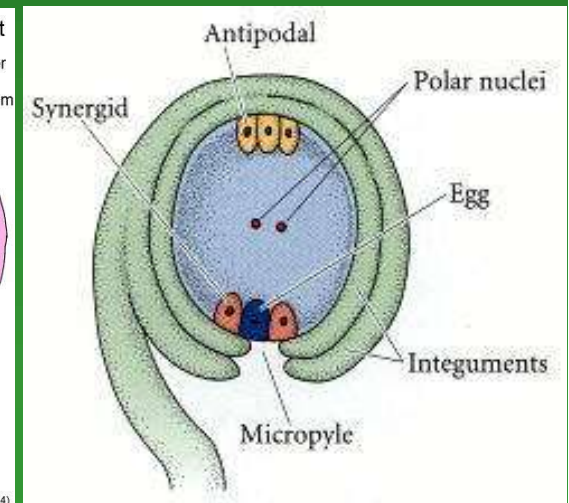
P G

P S1 S2

kryto- 3 buňky



nahosemenné



krytosemenné

11. Evoluce parazitismu a myko-heterotrofie

- Výtrusné autotrofní rostliny (řasy, mechorosty, plavuně a kaprad'orosty) nevytvářejí parazitické formy (výjimečně jen myko-heterotrofní gametofyty plavuní, a tř. *Psilotopsida*). U semenných rostlin 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



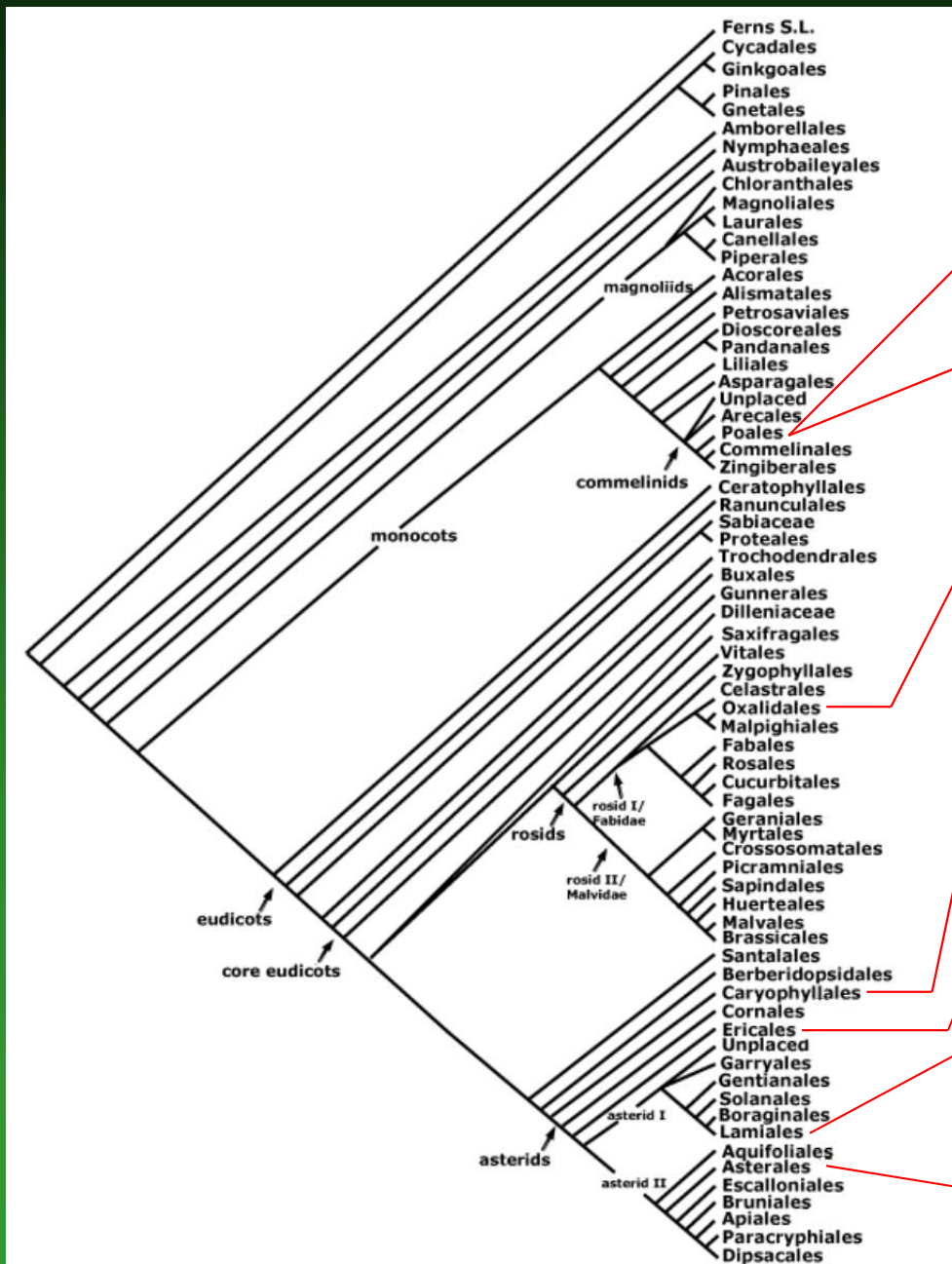
Rafflesia, Rafflesiaceae

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), **Diosphyllaceae** (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

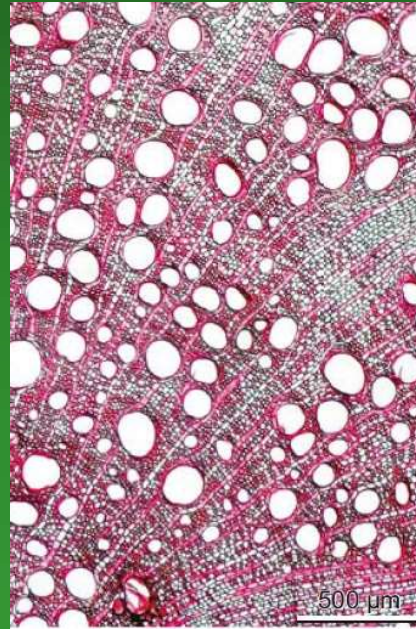
rostlin krytosemenných

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

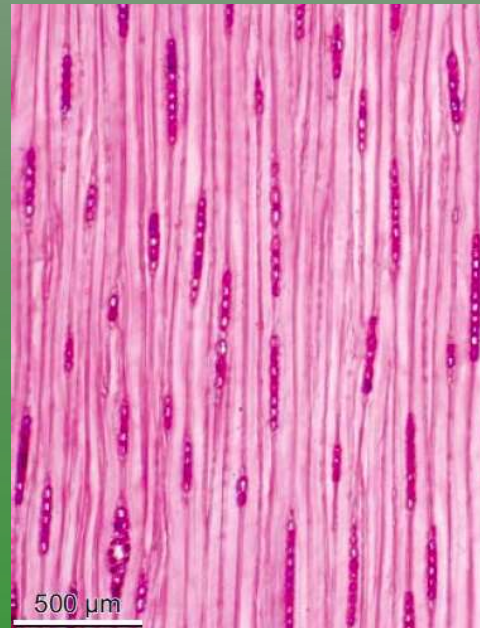
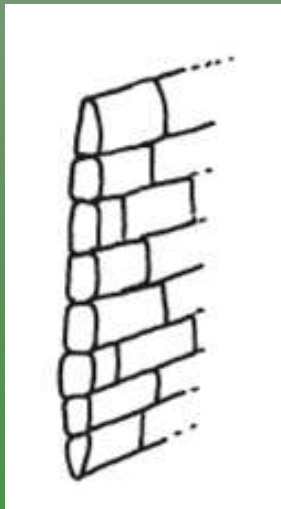
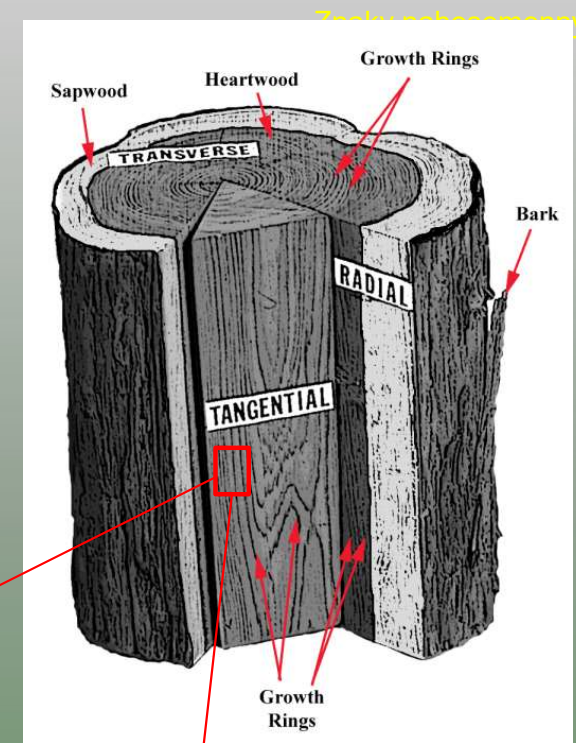


Quercus petraea

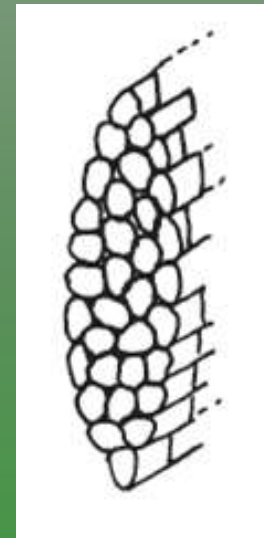
3. Parenchymatické paprsky

ve dřevě nahosemenných – většinou **uniseriální**

krytosemenné mají multiseriální



Juniperus communis



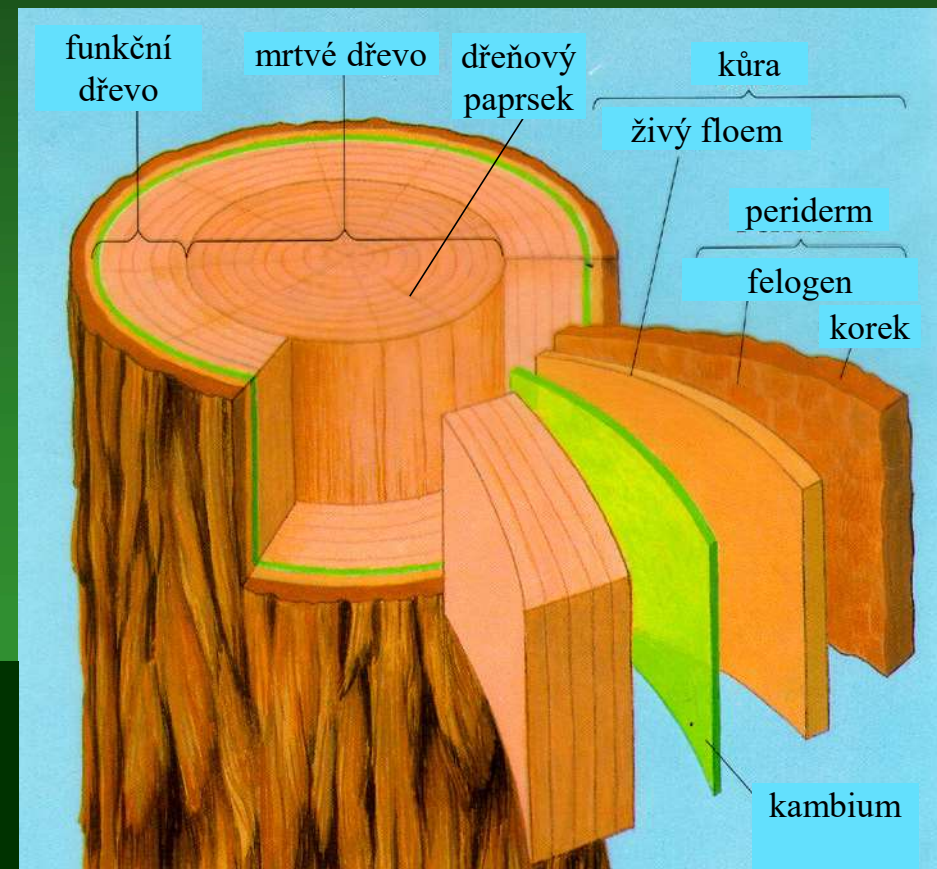
Robinia pseudacacia

Sekundární tloustnutí

– trvalou aktivitou interkalárních meristémů:

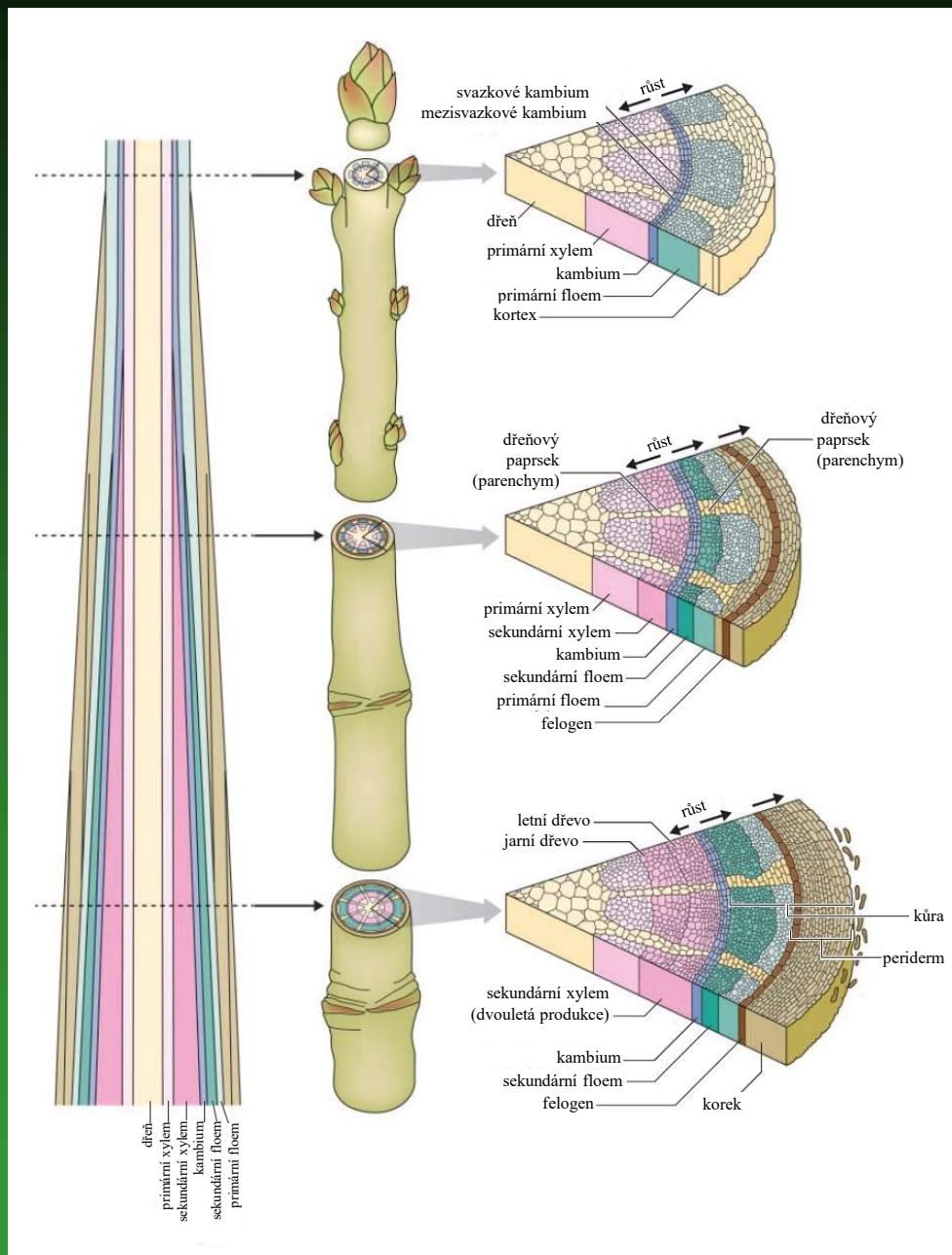
kambium – růst objemu

felogen – zacelování povrchu rostoucího v závislosti na objemu

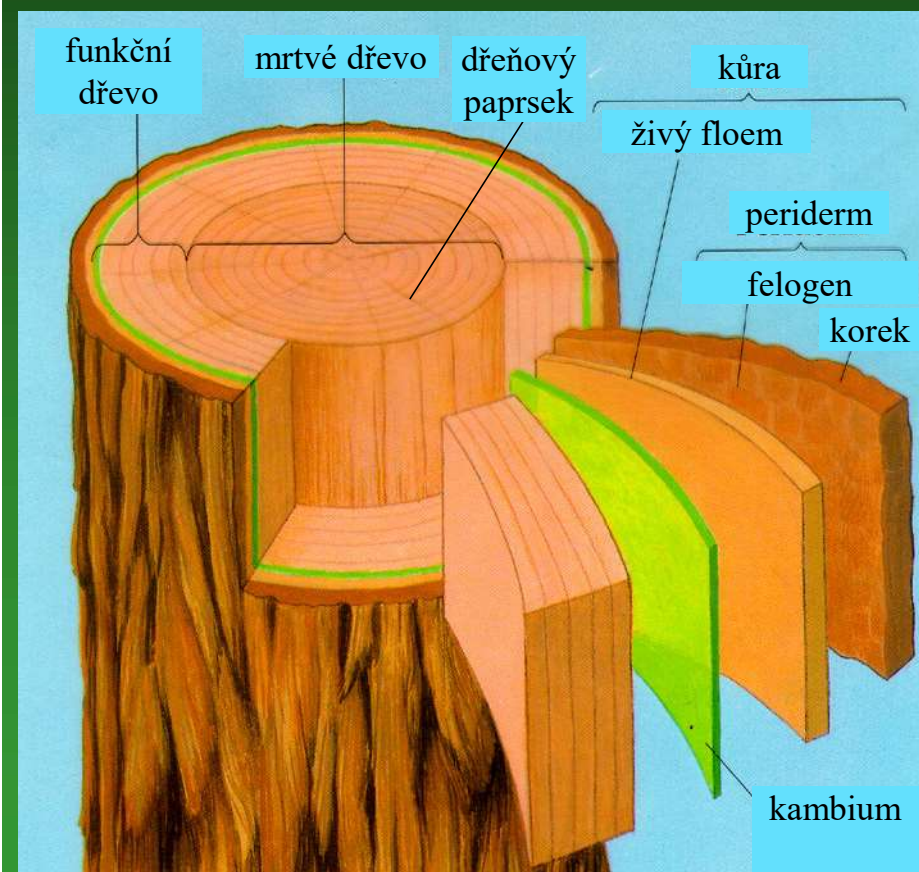


Primární tloustnutí – zprostředkováno diferenciací buněk, zejména cévních svazků

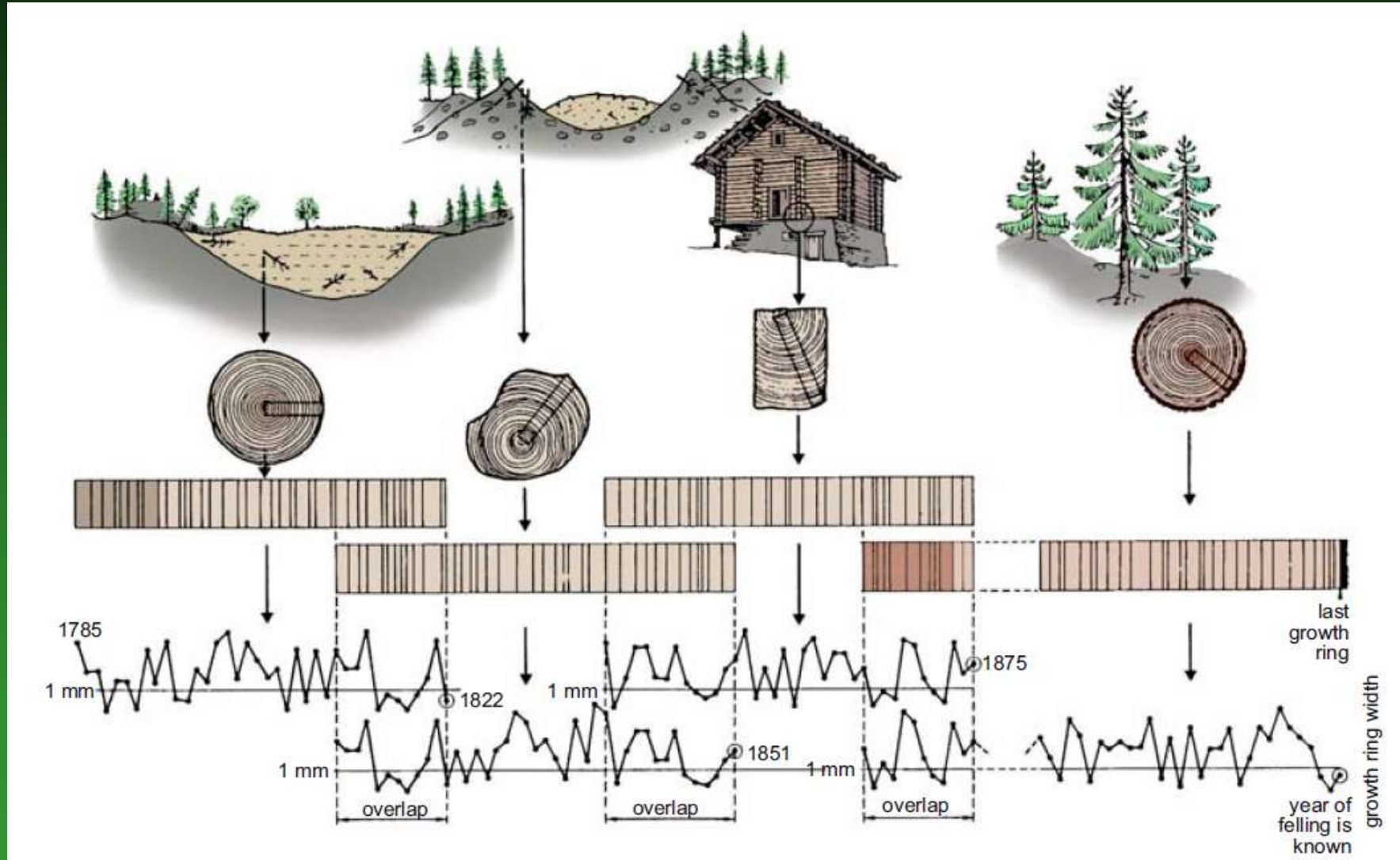
Sekundární tloustnutí



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



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

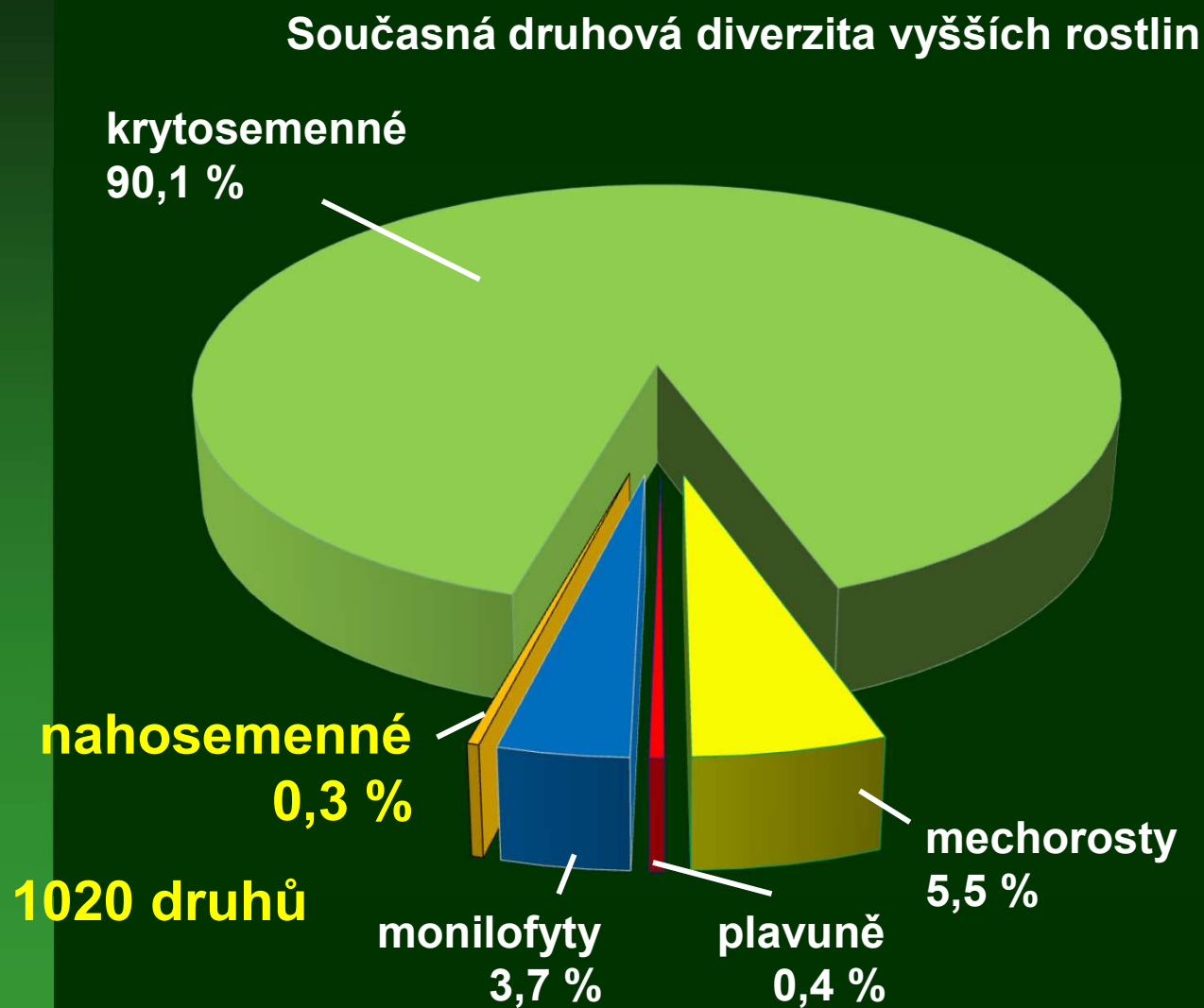


oddělení *Gymnospermophyta* = nahosemenné

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)

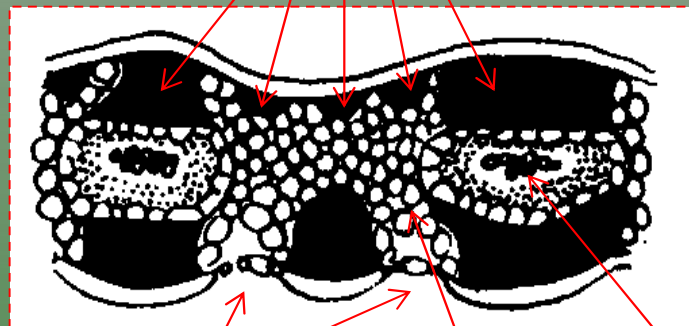
Dřevo – husté pyknoxylické, jako primitivní recentní jehličnany; střed kmene – dřeň, na povrchu borka

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



Listy

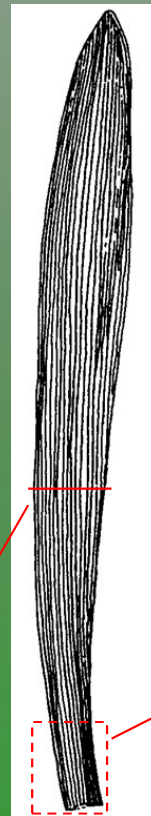
- kopinaté se souběžnou hustou žilnatinou
- 20-70 cm dlouhé,
- přisedlé
- spirálovitě uspořádané, tuhé,
- se sklerenchymovými výztužemi mezi žilkami



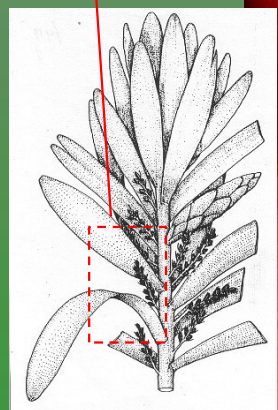
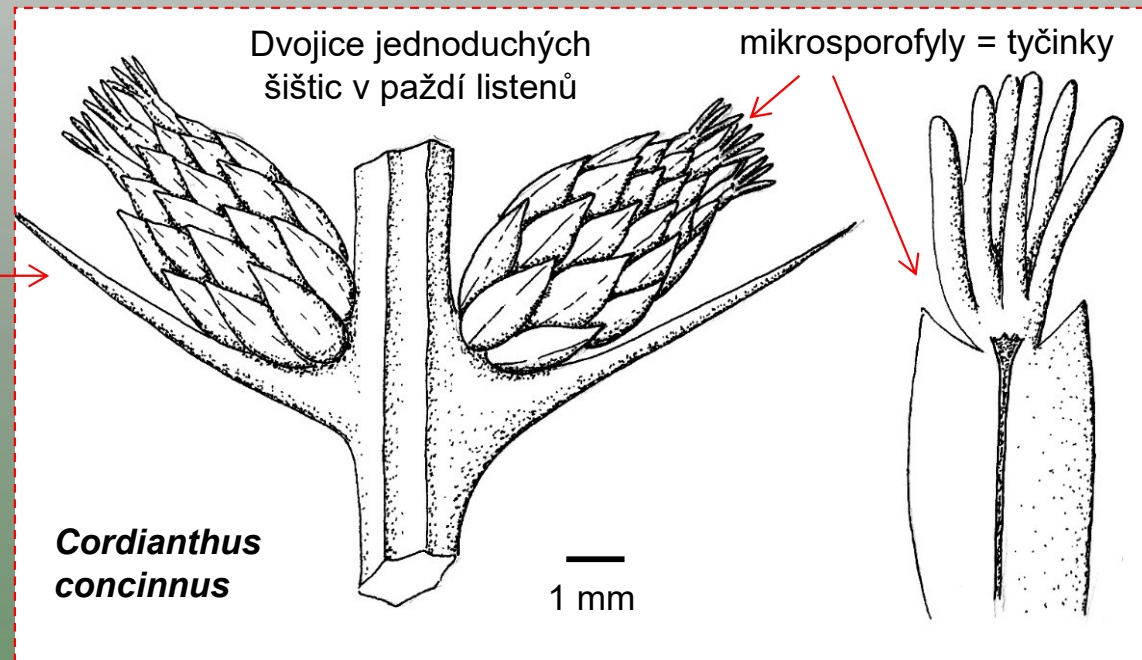
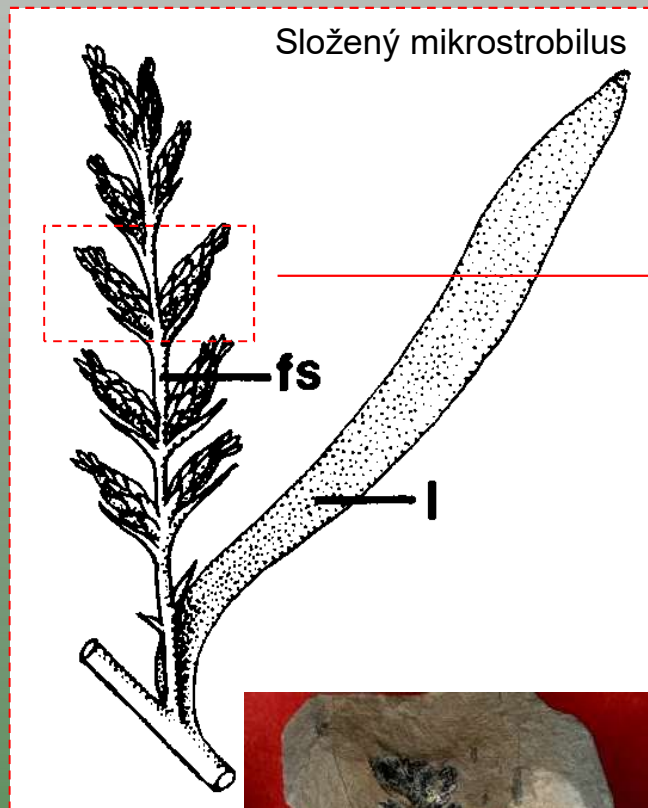
průduchy
v řadách
na spodu
listu

mezofyl

cévní
svazek



Mikrostrobily – složené strobily = šišky drobných šišek v paždí listenů



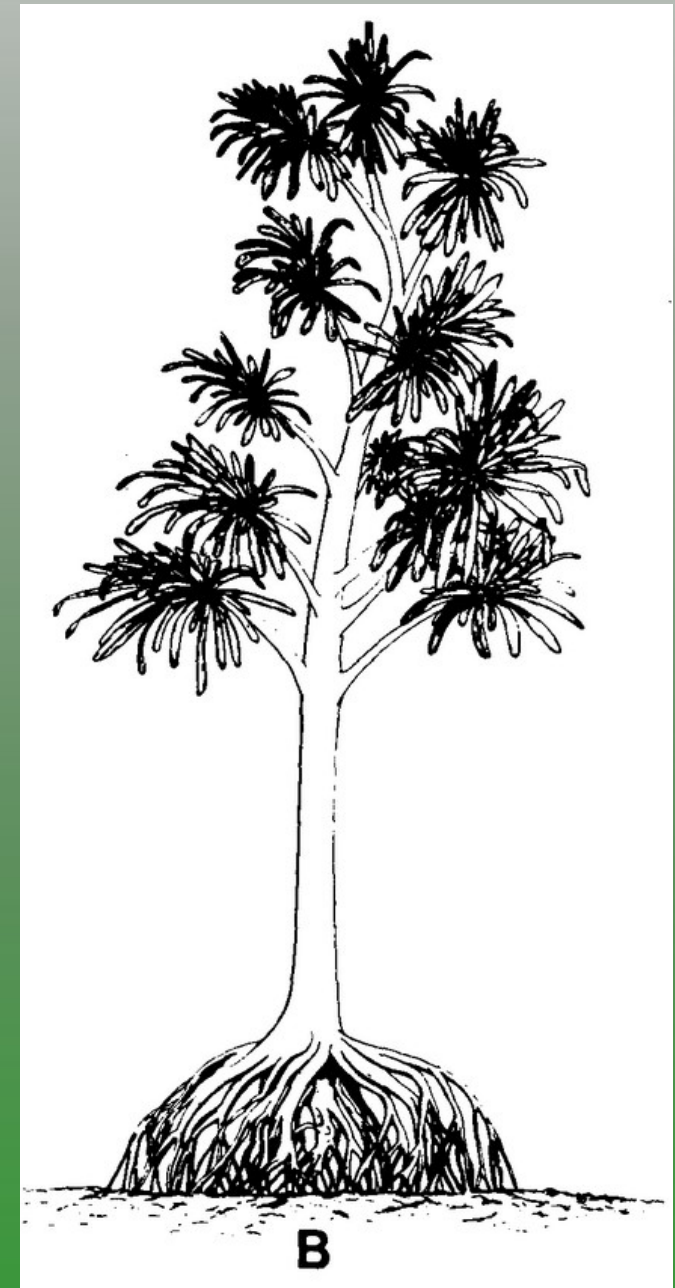
Mikrosporofyly = „tyčinky“ – v paždí fertálních šupin (listenů) tvořících drobné jednoduché šišky

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)

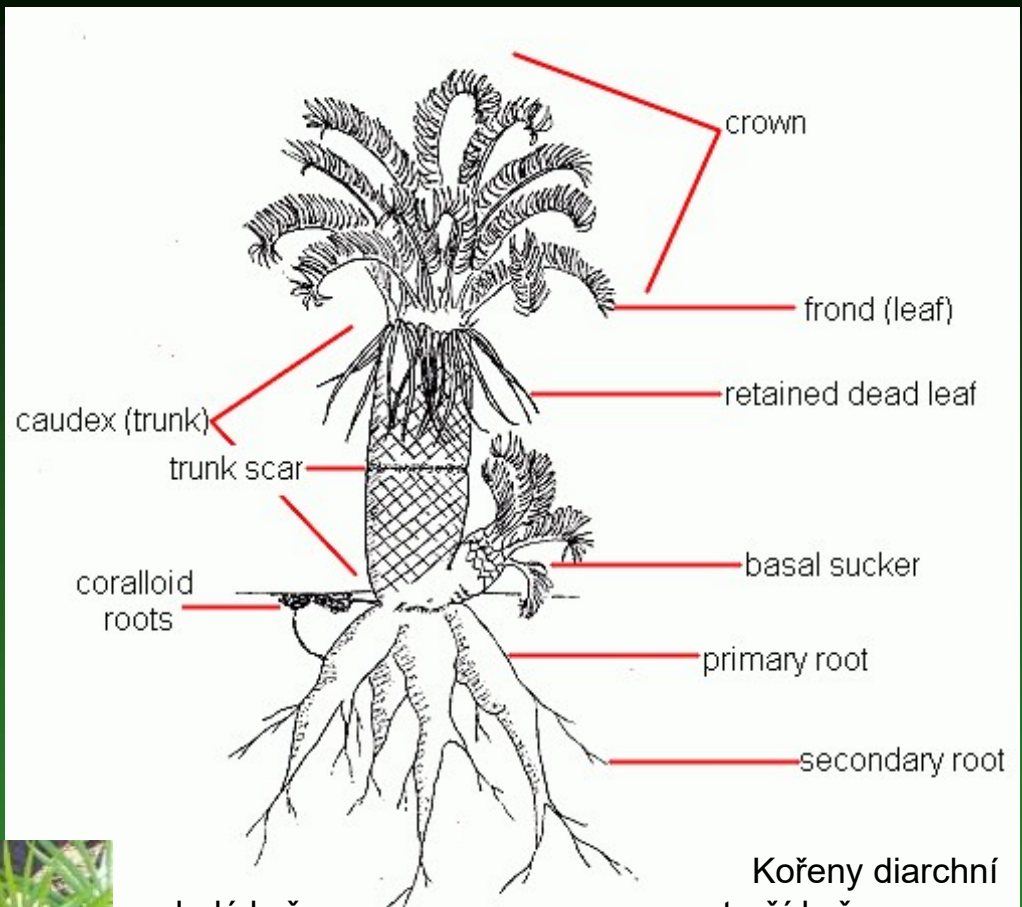


Stálezelené recentní i fosilní dvoudomé dřeviny,
vzhledem připomínají palmy
recentně ~300 druhů
Hlavně tropy,
spíše sušší stanoviště

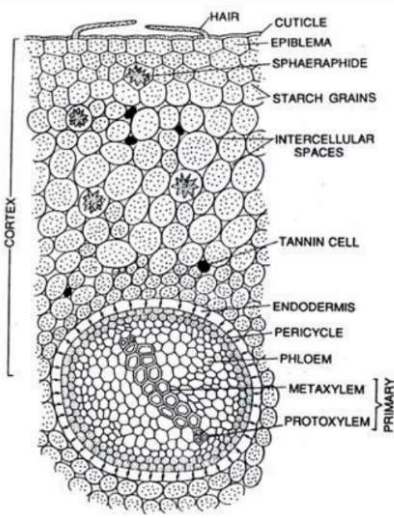


hlavní kořen křulovitý, s četnými postranními, dichotomicky větvenými

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



mladý kořen



Kořeny diarchní starší kořen

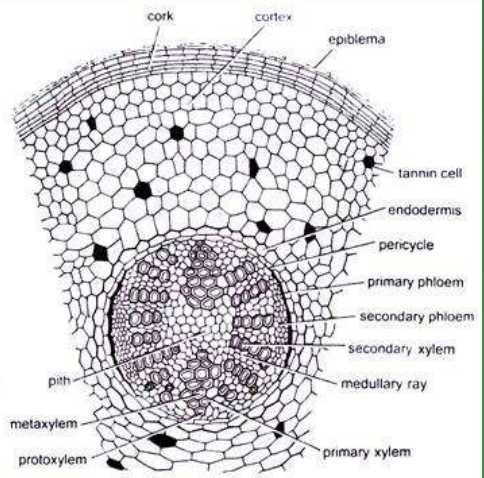
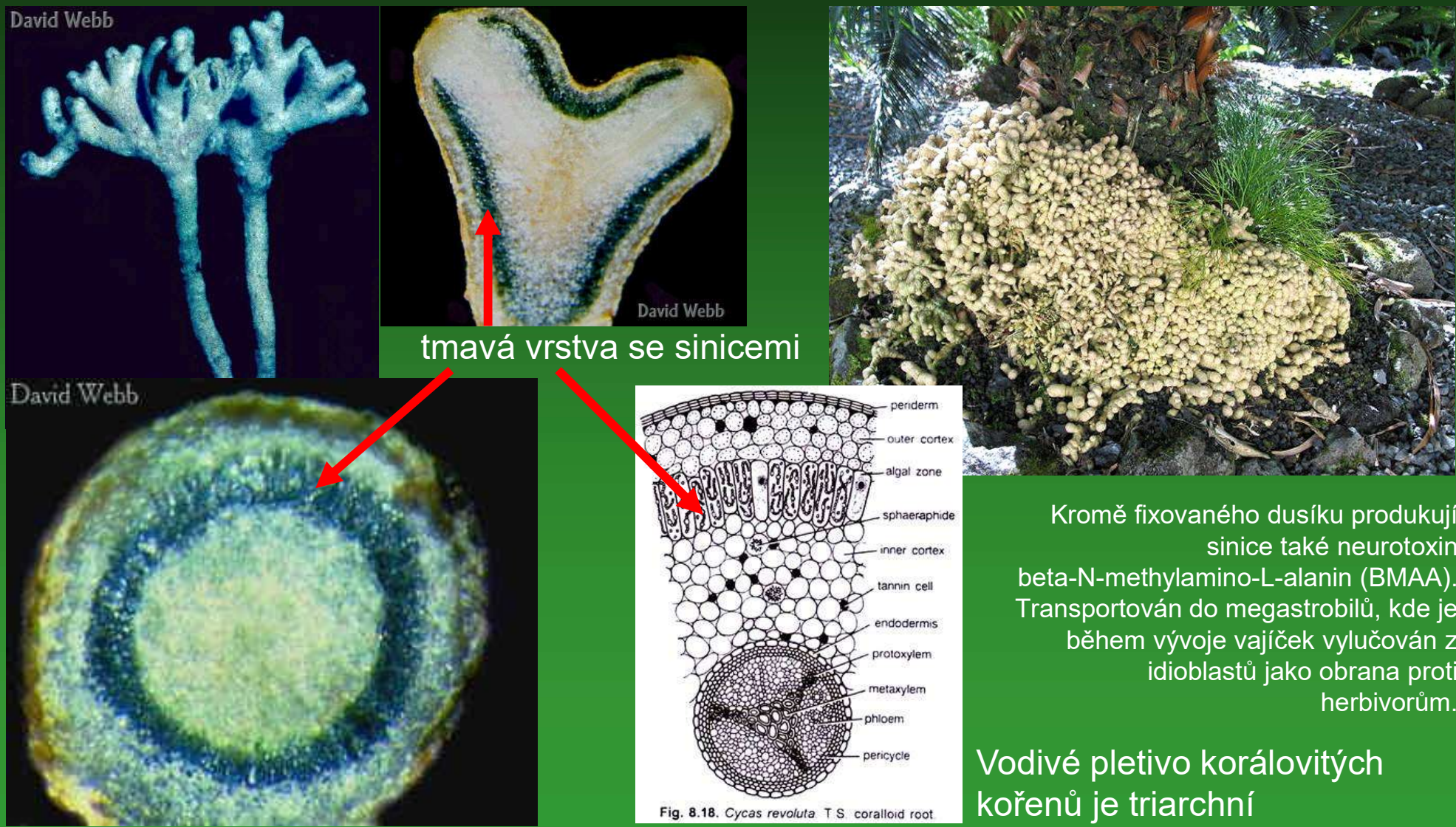


Fig. 8.17. *Cycas revoluta*. T.S. normal root (old).

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 megastrobilů, kde je během vývoje vajíček vylučován z idioblastů jako obrana proti herbivorům.

Vodivé pletivo korálovitých kořenů je triarchní

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

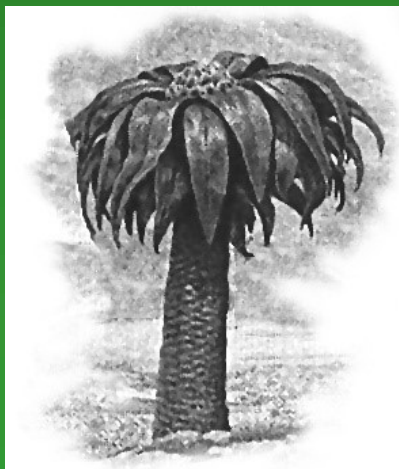


V kmeni je kromě xylemu vysoký podíl parenchymu = „řídká“ manoxylická struktura => nemůže odolávat mrazu a neunesl by těžké boční větve

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
více násobně 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.



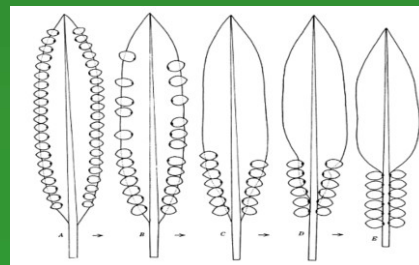
Úkrojky listů - v mládí circinálně svinuté, v dospělosti často s hrotitou špičkou



Sporofyly často v šištících (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)



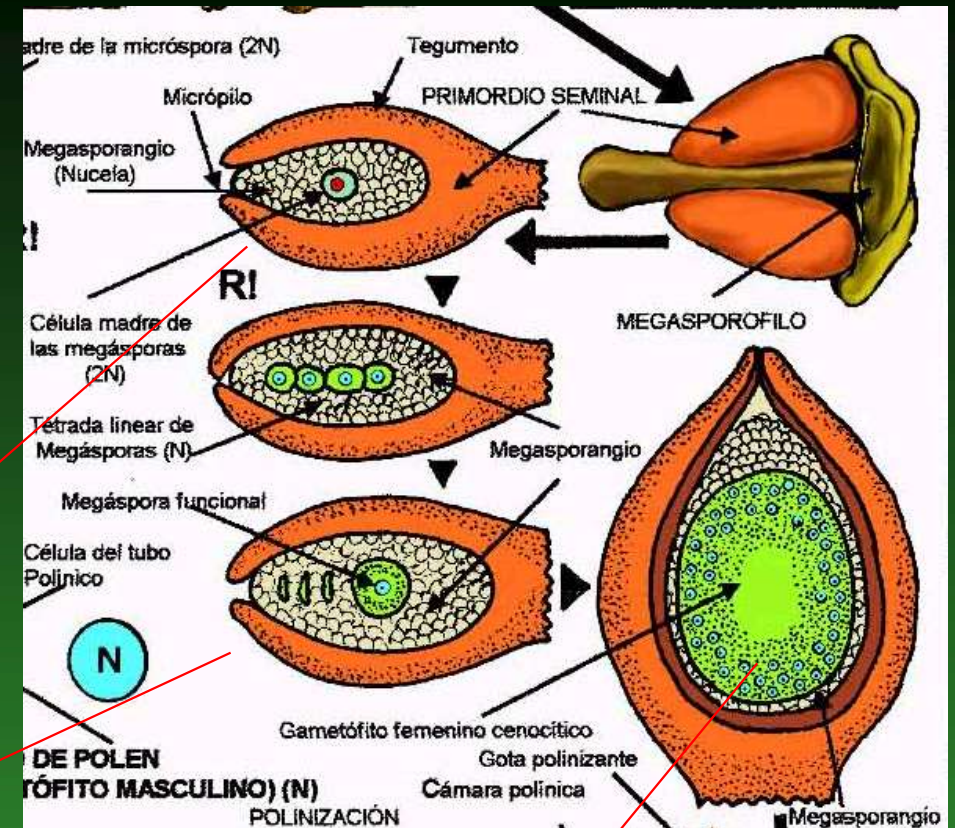
Vajíčko (= homolog
megasporangia)

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.

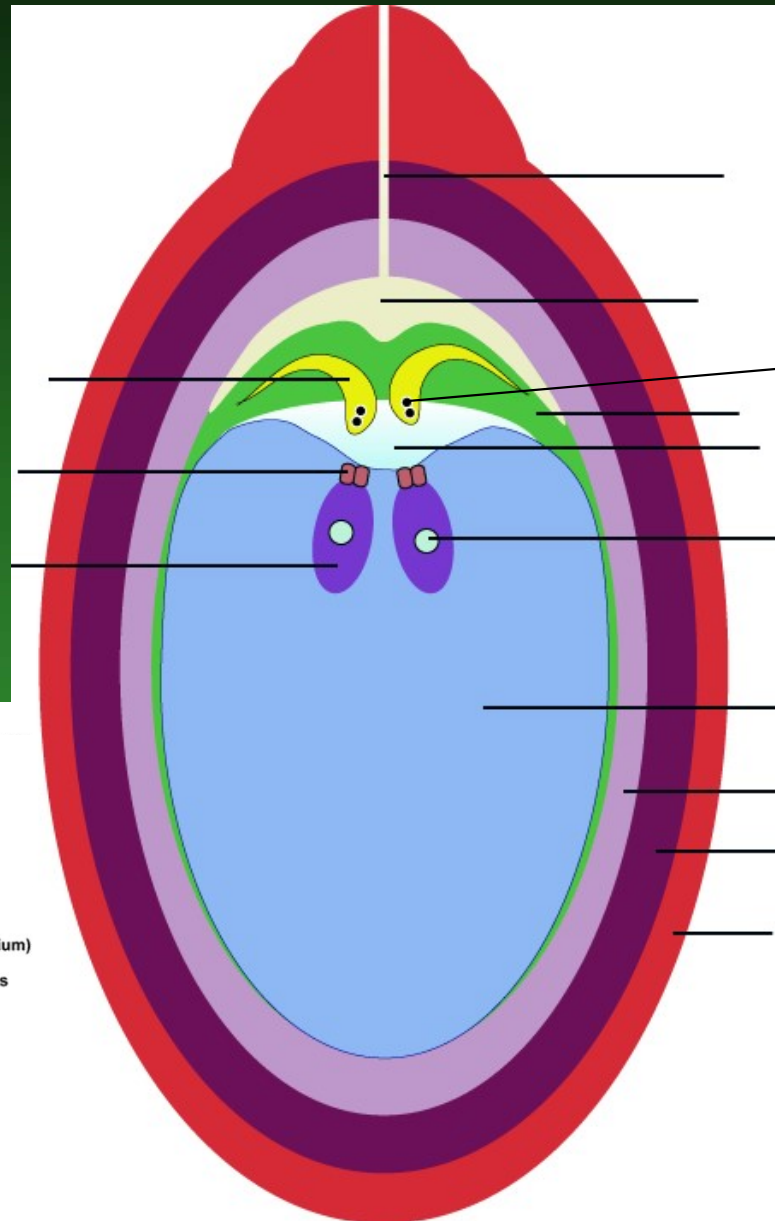
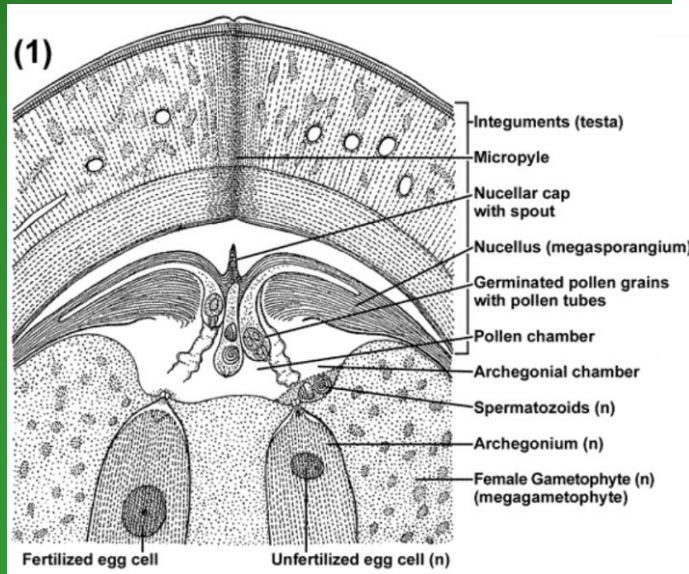


Vajíčka mají 1 trojvrstevný obal + obal nucelární

láčka pylová = mikroprothalamium
= samčí gametofyt

krček archegonia

archegonium



mikropyle

pylová komora

spermatozoidy

nucellus

archegoniální komora

oosféra

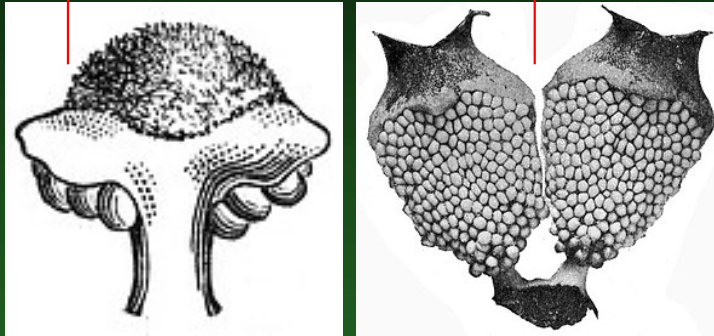
samičí gametofyt
= megaprothalamium

\ (→ vnitřní blanité osemení)

– integument (→ sklerotesta)

/ (→sarkotesta)

Mikrosporofyly – štítkovité nebo šupinovitě

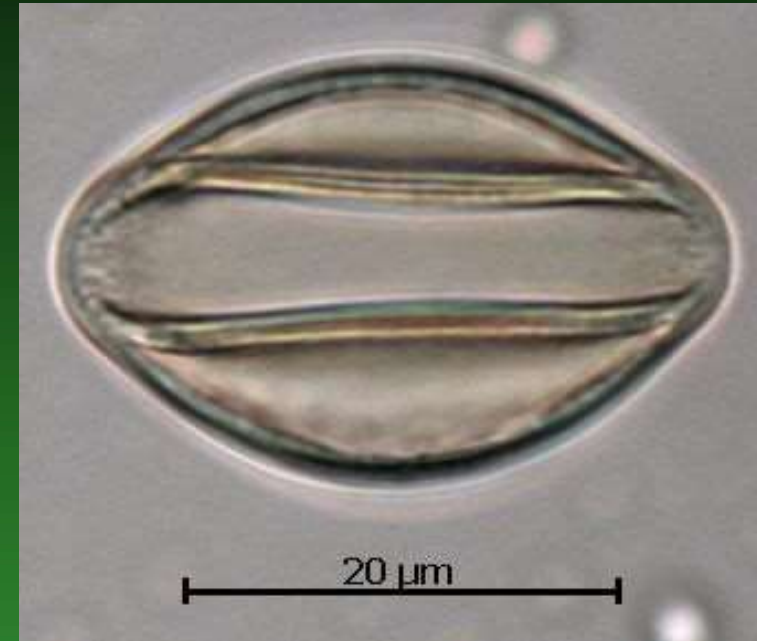
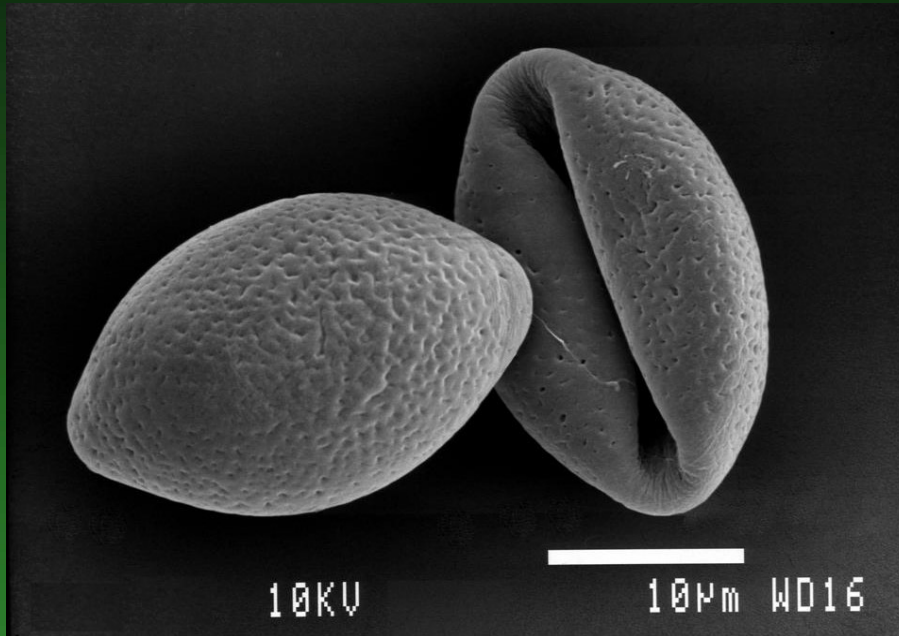


vždy ve strobilech

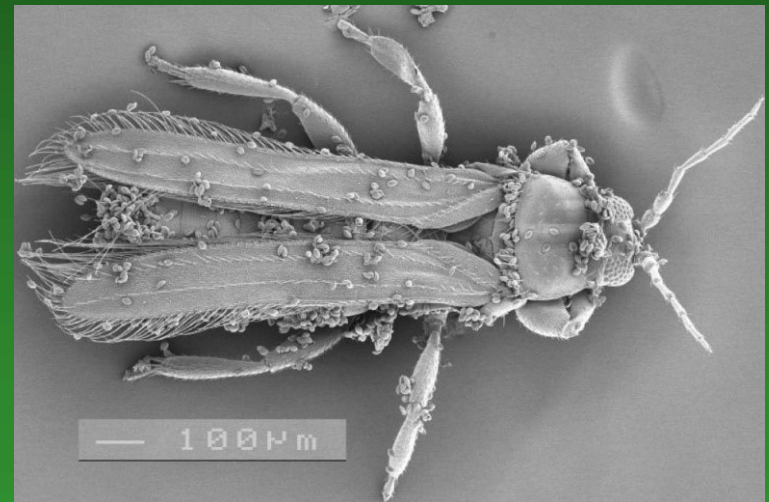
Zamia sp.
Cycadaceae
© G. D. Carr



Pyl – monokolpátní bez vzdušných vaků



- # Přenos pylových zrn
- větrem
 - třásněnkami nebo brouky



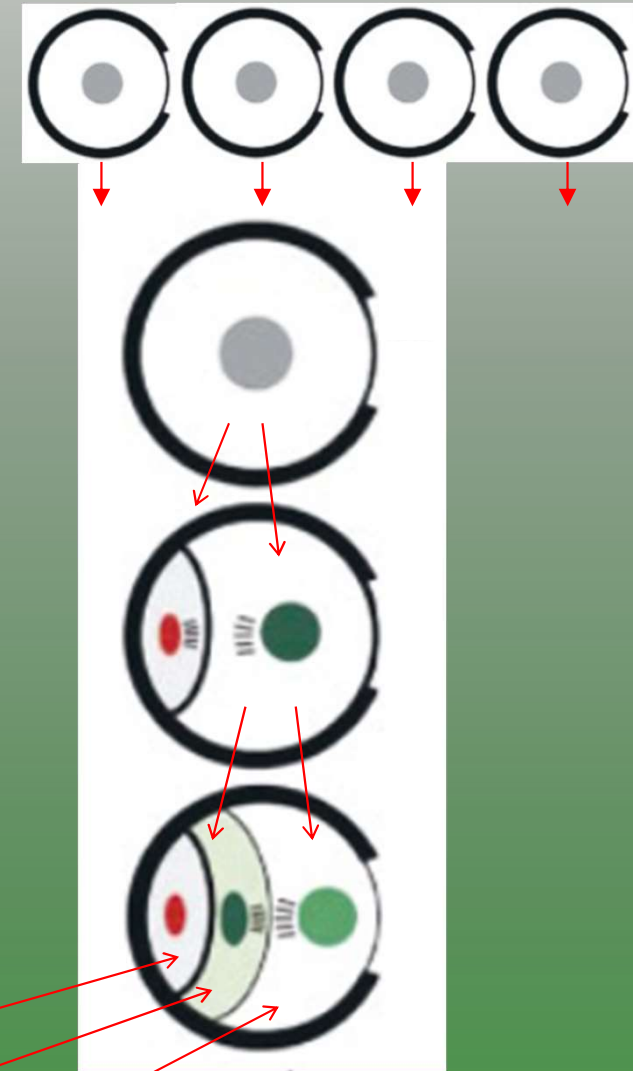
třásněnka *Cycadothrips chadwicki*
pokrytá mikrospórami
Macrozamia lucida

Vznik pylu v mikrosporangiu

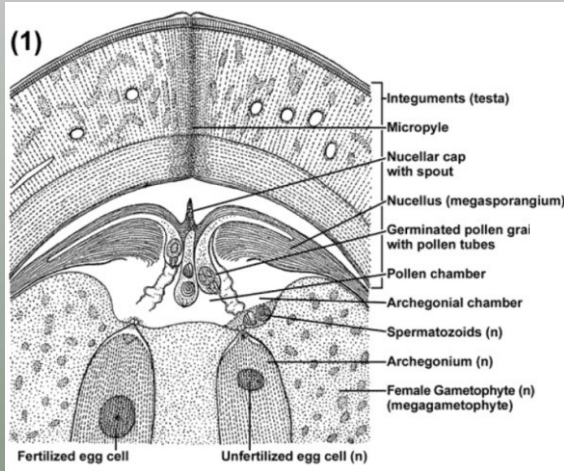
1. Meióza → tetráda haploidních mikrospór
2. Každá mikrospóra se mitózou rozdělí ve dvoubuněčné pylové zrno:
 - menší buňka prothaliová
 - velká buňka generativní
3. Generativní buňka se rozdělí na buňku antheridiovou a láčkovou.

Zralé pylové zrno cykasů je tak trojbuněčné a obsahuje buňky:

prothaliovou, antheridiovou a láčkovou



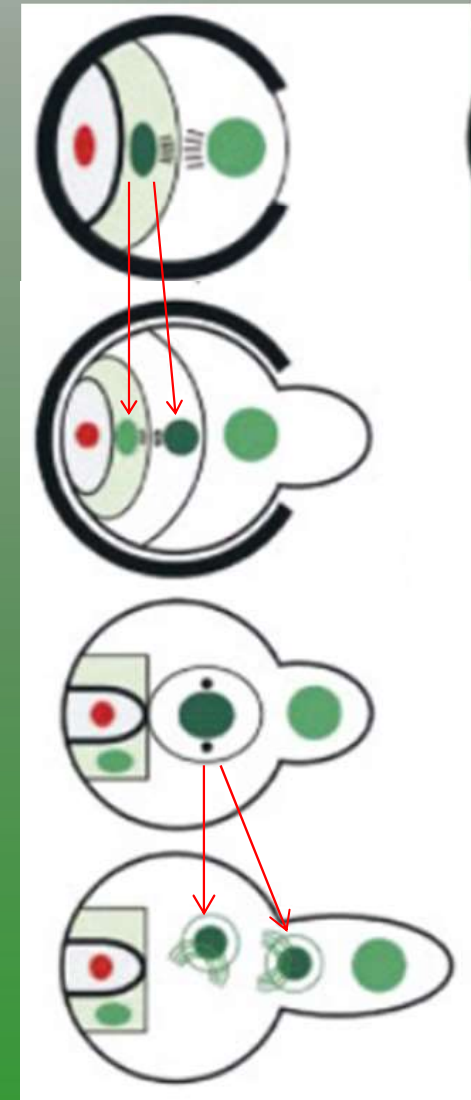
Dozrání pylu v samčí gametofyt



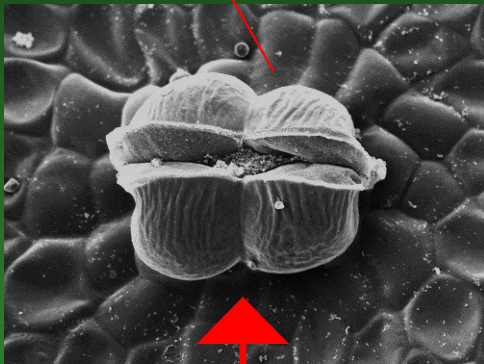
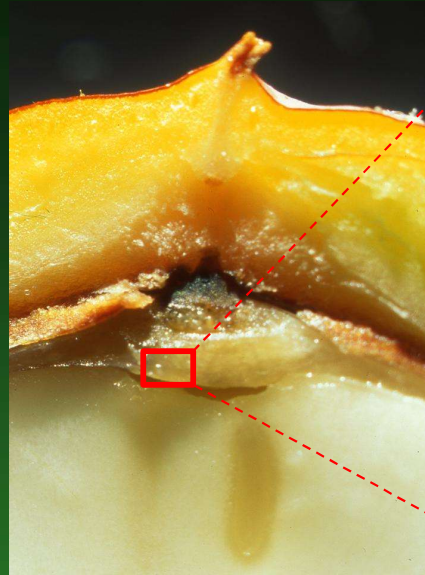
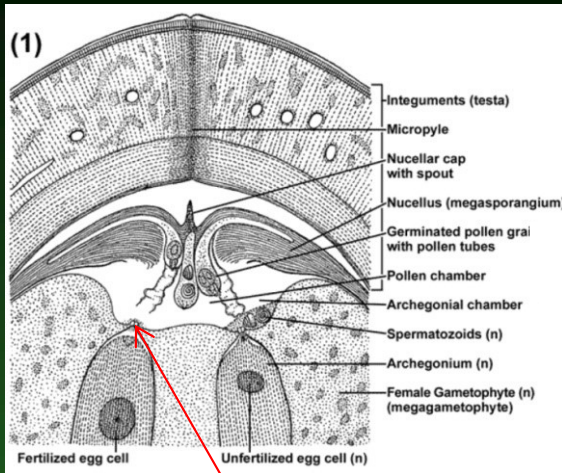
1. 3-jaderný pyl zachycen polinační kapkou
2. Zachycení pylu vyvolá vysychání kapky
3. Vysycháním kapky pyl vtažen do pylové komory
4. V pylové komoře vyklíčí pylová láčka



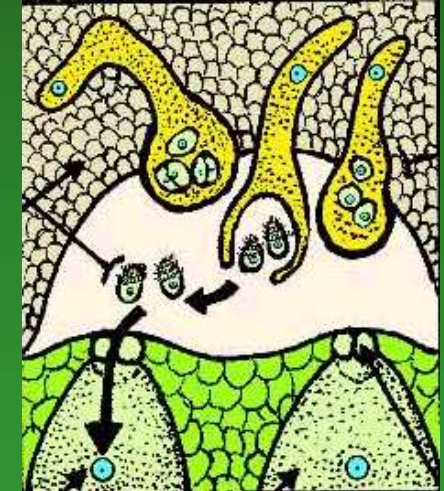
- 4a. Antheridiová buňka se rozdělí na spermatickou a vegetativní
- 4b. Spermatická buňka se rozdělí na dva polyciliální spermatozoidy
- 4c. Zralý samčí gametofyt má tedy 5 buněk/jader (prothaliová, vegetativní, dva spermatozoidy a láčková)



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 bičičků doplavou spermatozoidy tekutinou v archegoniální komoře až k oosféře v archegoniu
5. Jeden z nich splyne s oosférou

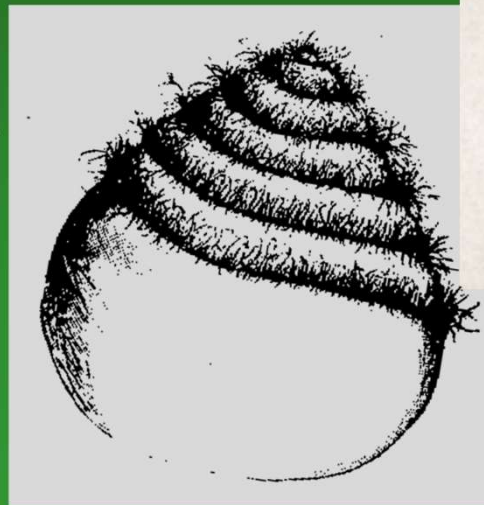
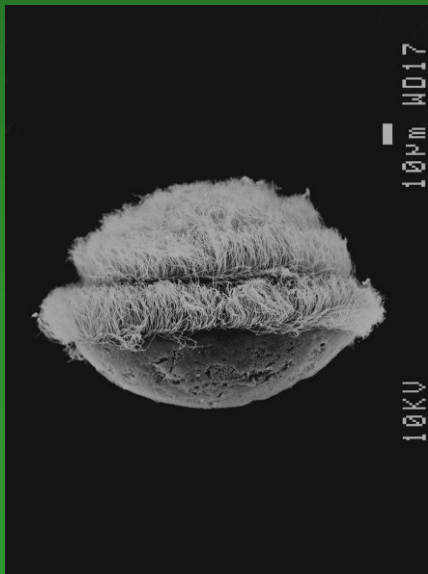
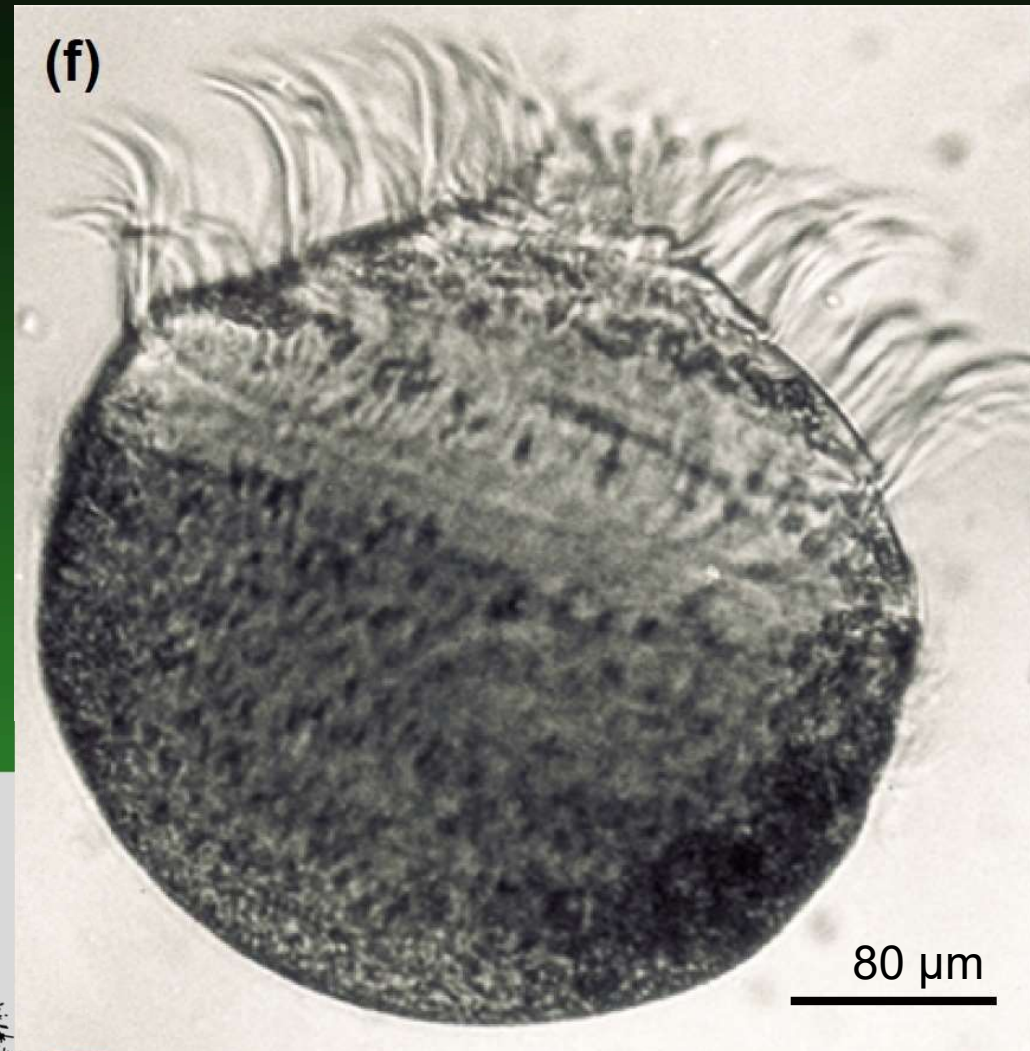
Cycadaceae – láčky větvené
Zamiaceae – láčky nevětvené

Spermatozoidy

obrovské – až 500 μm velké

Největší samčí pohlavní buňky v rámci rostlinné i živočišné říše

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



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

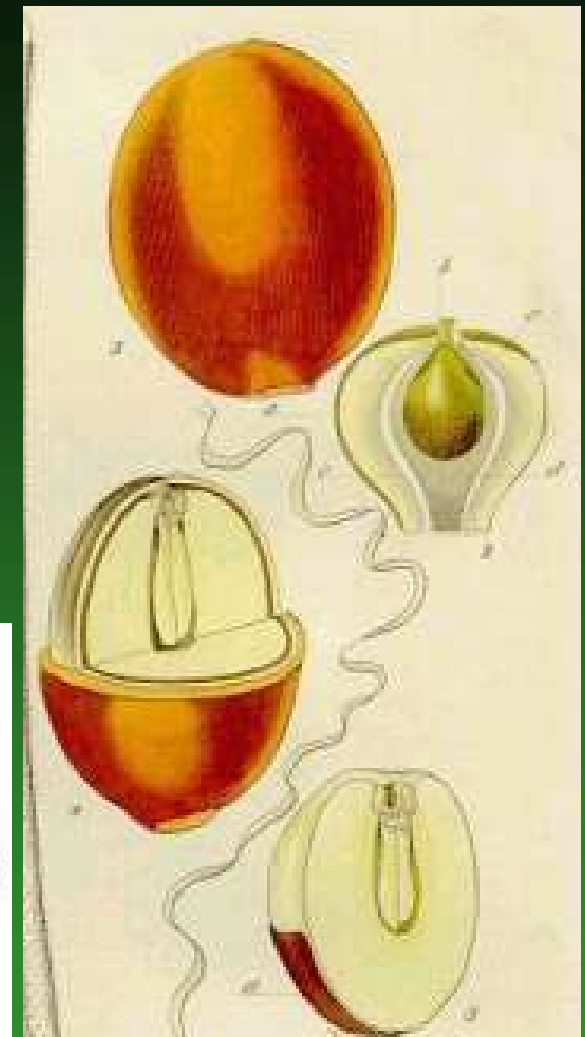


Oplozené vajíčko zraje v semeno

vnější obal = dužnatá sarkotesta (endozoochorie)

střední obal = dřevnatá sklerotesta

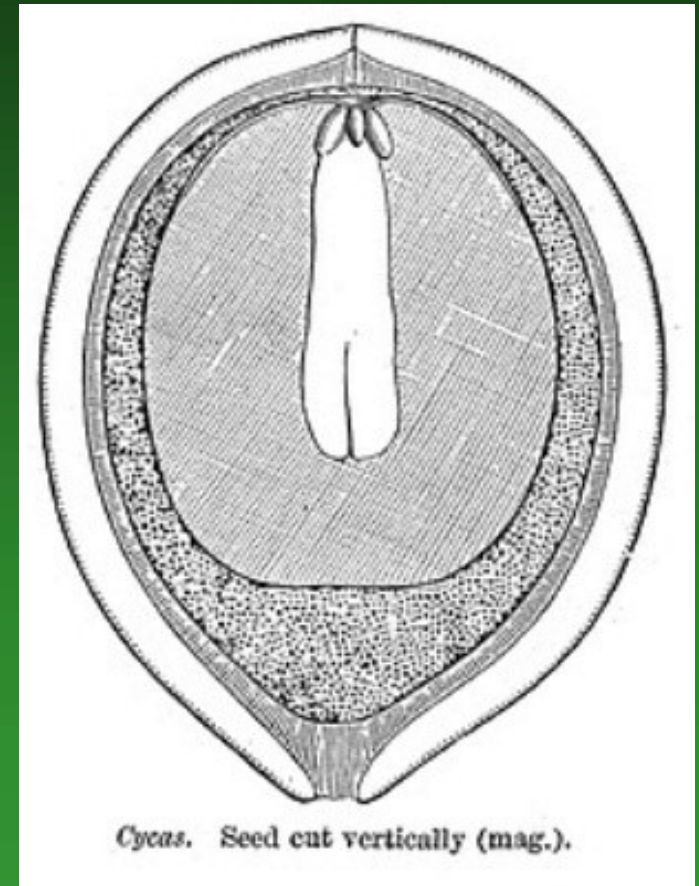
vnitřní obal blanitý.



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

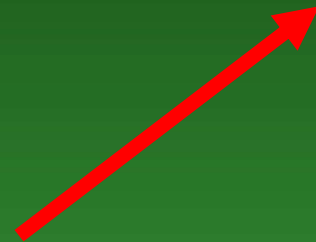
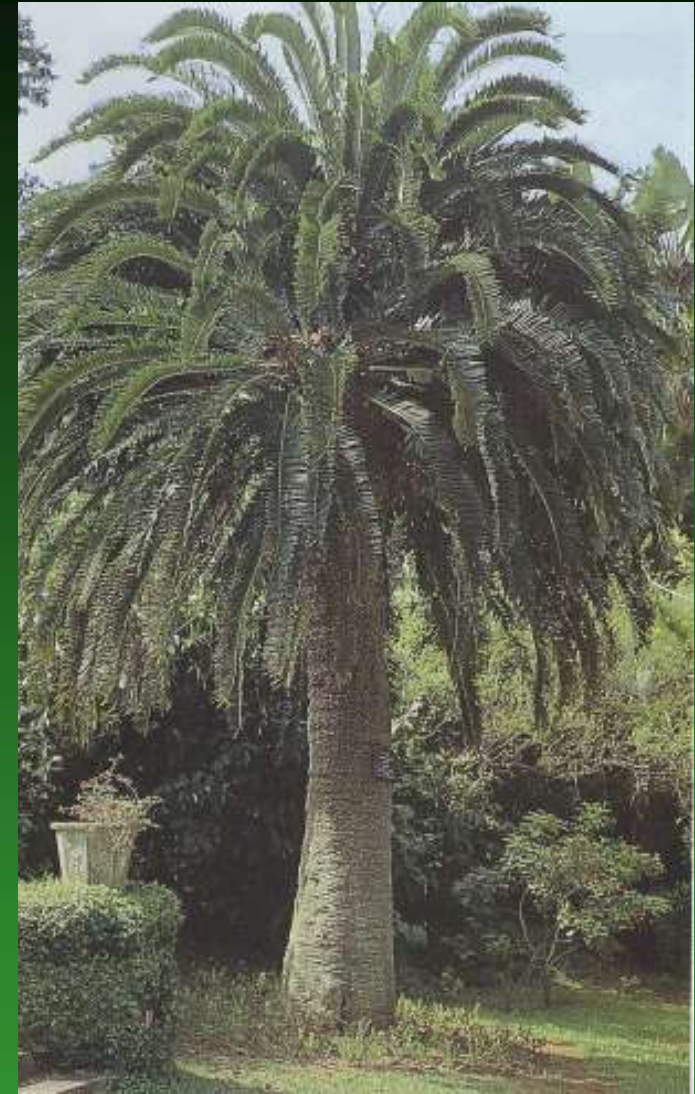
poprvé v permu,

vrchol v juře,

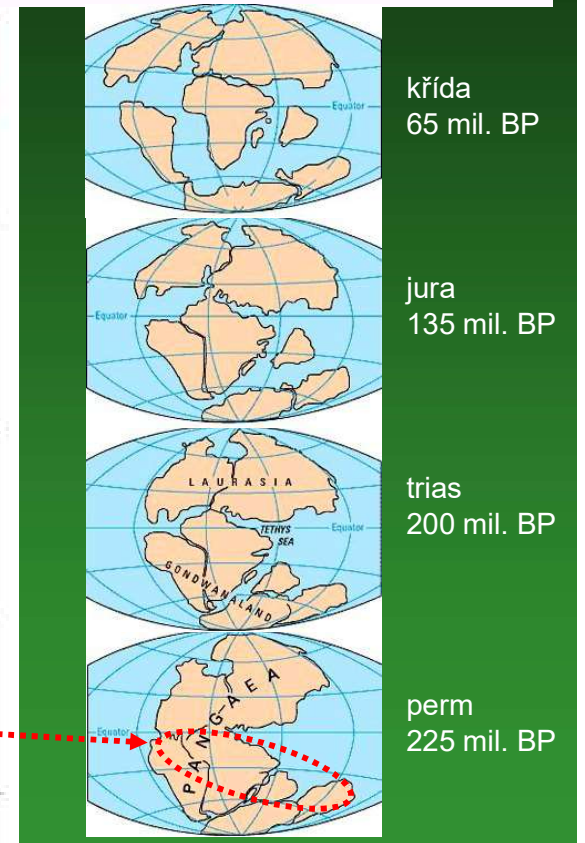
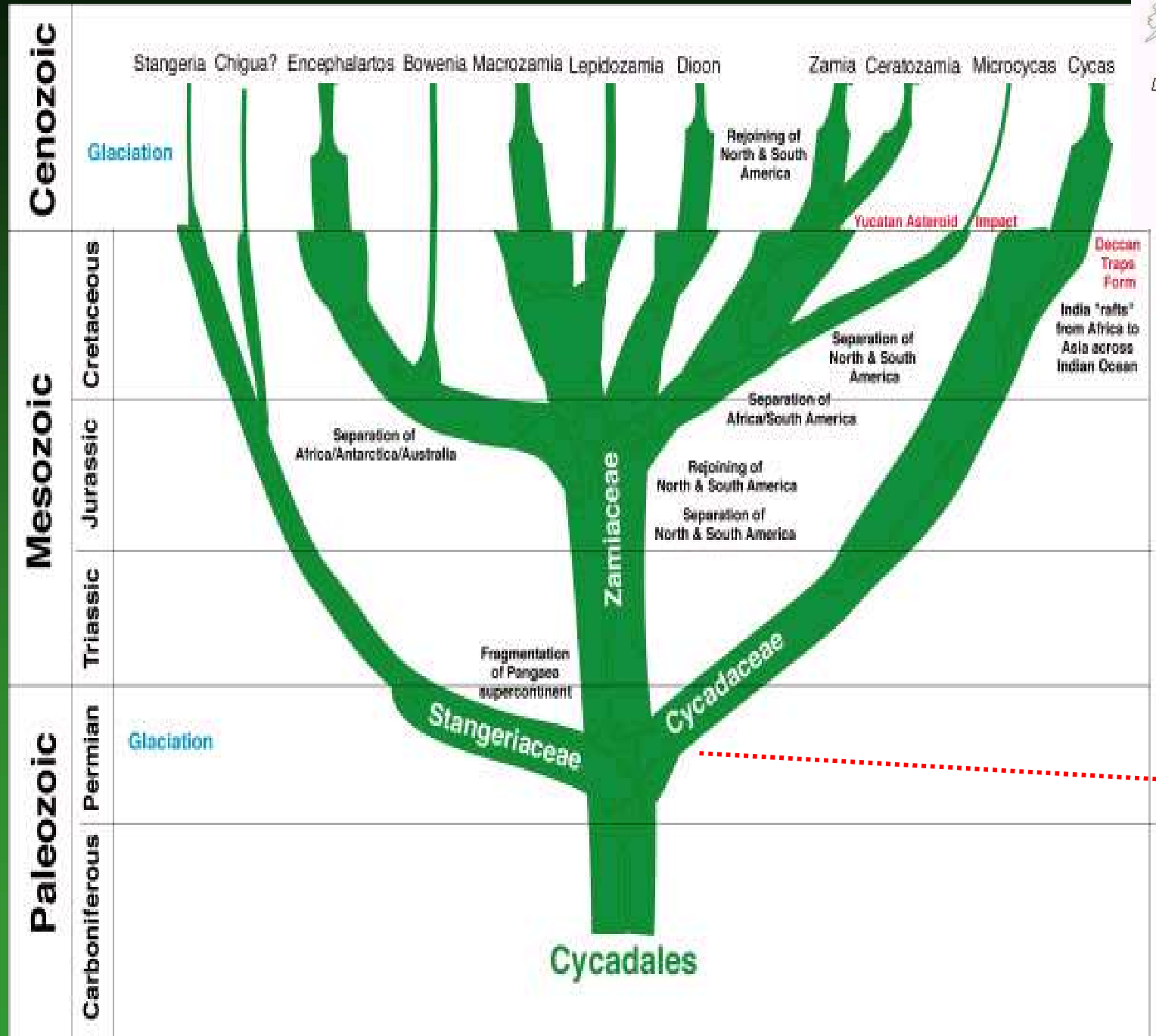
nyní 10 rodů se zhruba 300 druhy



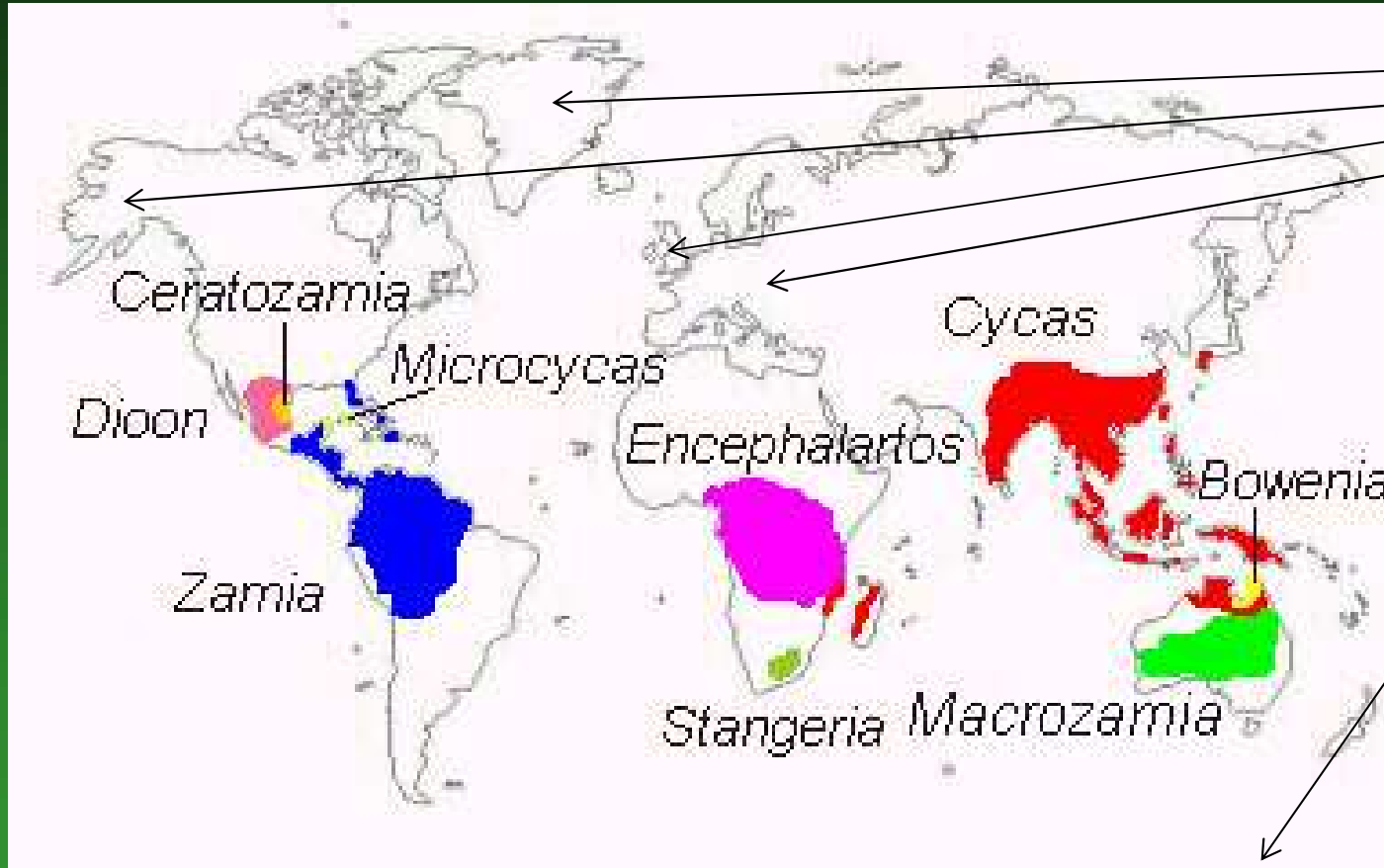
Fylogeneticky navazují *Cycadopsida*
na semenné monilofyty ze tř.
Pteridospermopsida



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



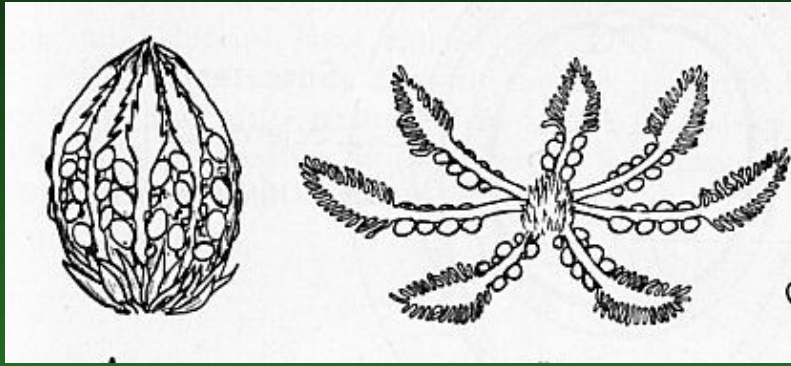
1. čel. **Cycadaceae** jediný rod *Cycas*.
Převážně jihových. Asie, jediný druh na Madagaskaru a
pobřeží vých. Afriky.



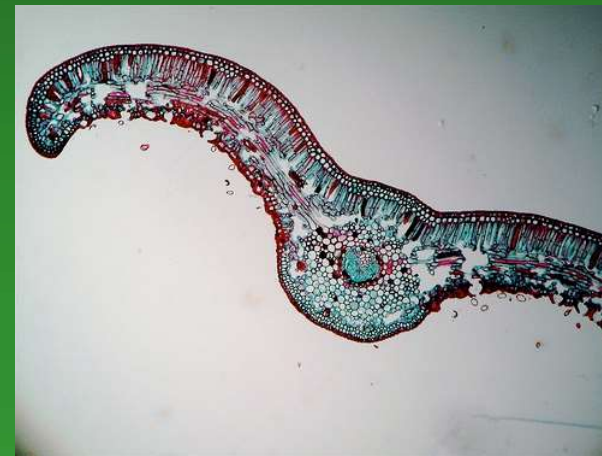
Fosilní doklady
cykasů jsou po
celém světě – mj.
Aljaška,
Antarktida,
Evropa, Grónsko,
...

Geografické rozšíření současných cykasovitých.

Cycas = nejprimitivnější zástupce - ploché megasporofyly - připomínají 1x zpeřené trofofyly, spirálně uspořádané tak jako trofofyly



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*, SEIKIKO KISHI** AND SEIZI TATUNO***

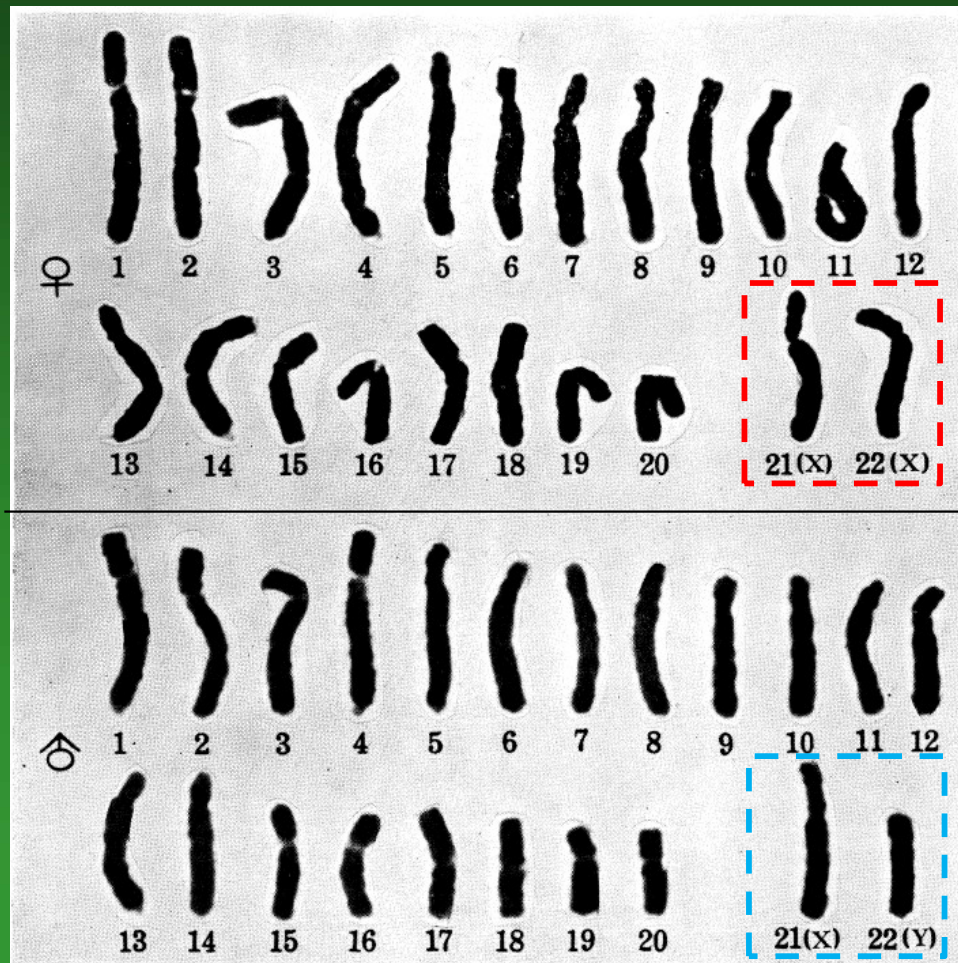
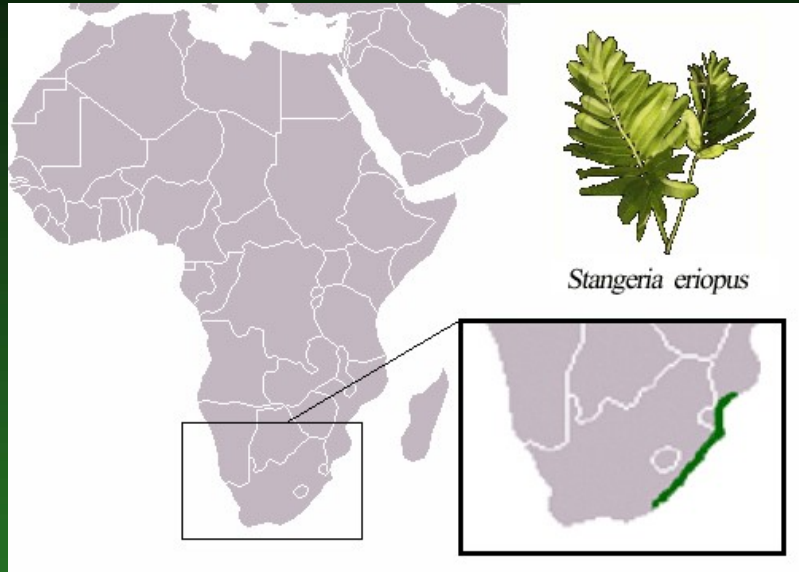


Fig. 3. Female and male karyotype of *Cycas revoluta*. $\times 1800$.



2. čel. *Stangeriaceae*

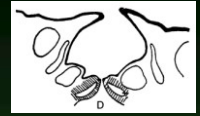


Megasporofyly – ve strobilech

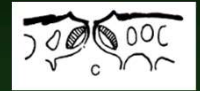
Průduchy

– nezapuštěné

Cycadaceae



Stangeriaceae

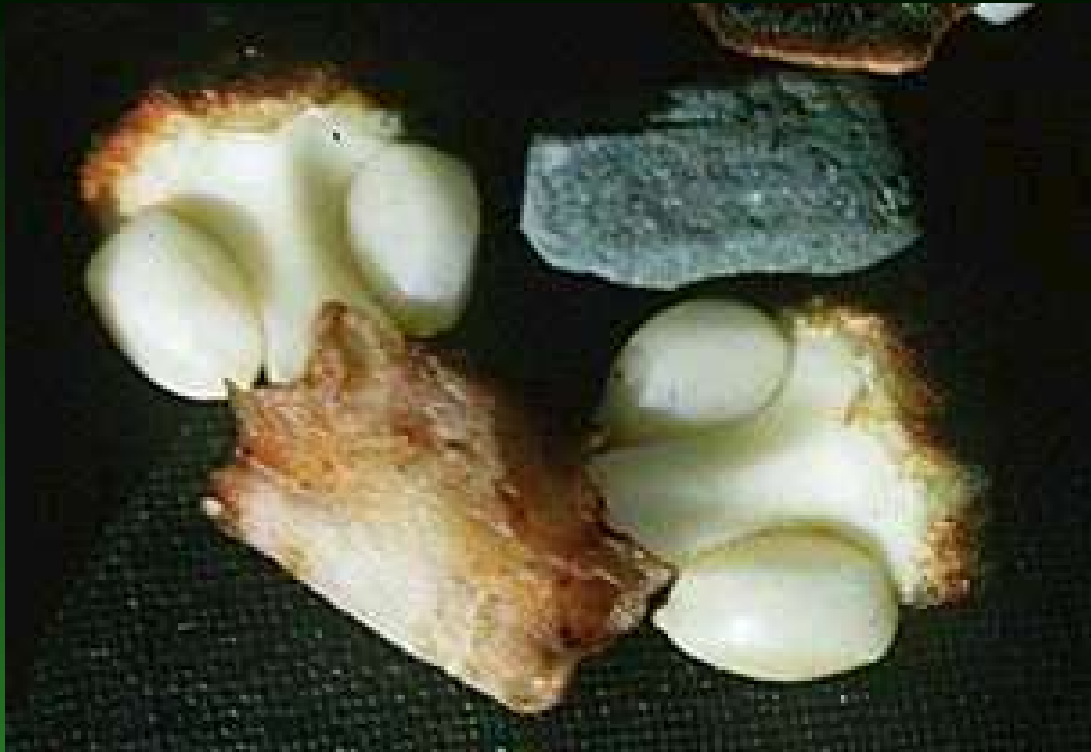


Zamiaceae



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

Čeľad' zahrnuje 8 rodů

Kmen často hladký (na obr. *Encephalartos*)



Zamia

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

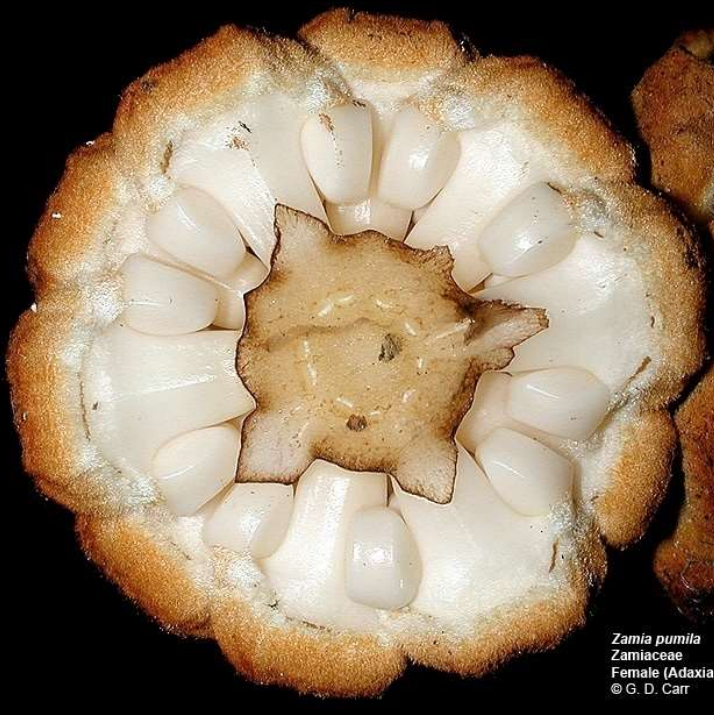




Zamia pumila
Zamiaceae
Male (Abaxial)
© G. D. Carr



Zamia pumila
Zamiaceae
© G. D. Carr

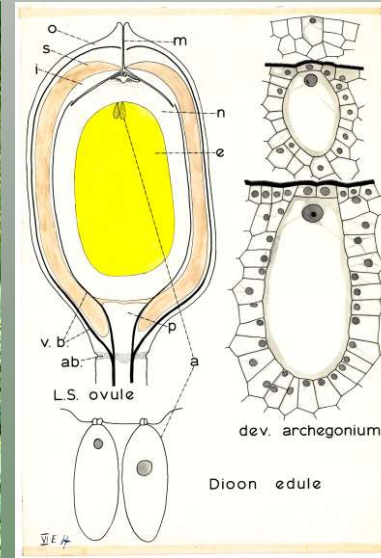


Zamia pumila
Zamiaceae
Female (Adaxial)
© G. D. Carr

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!



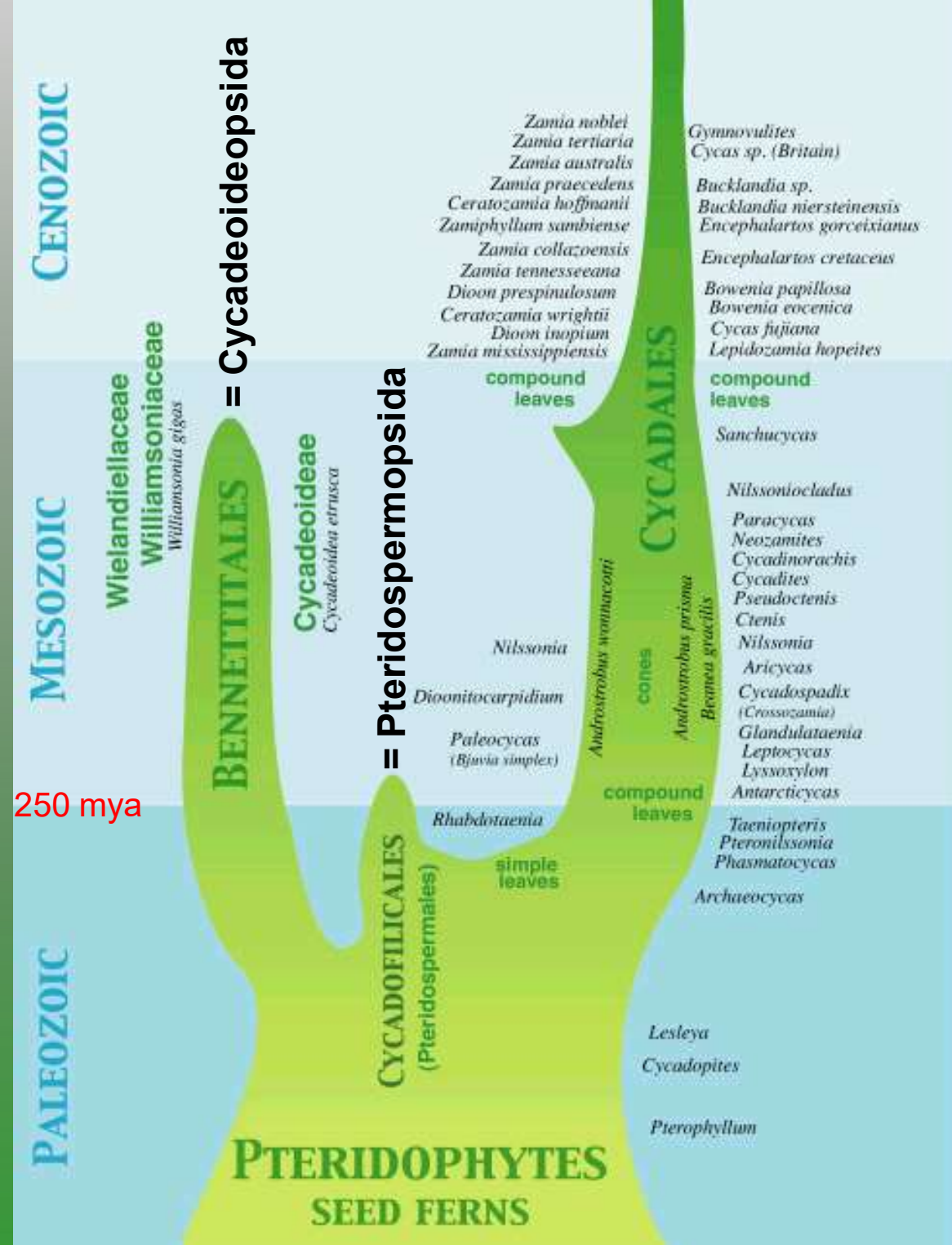
Historie

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

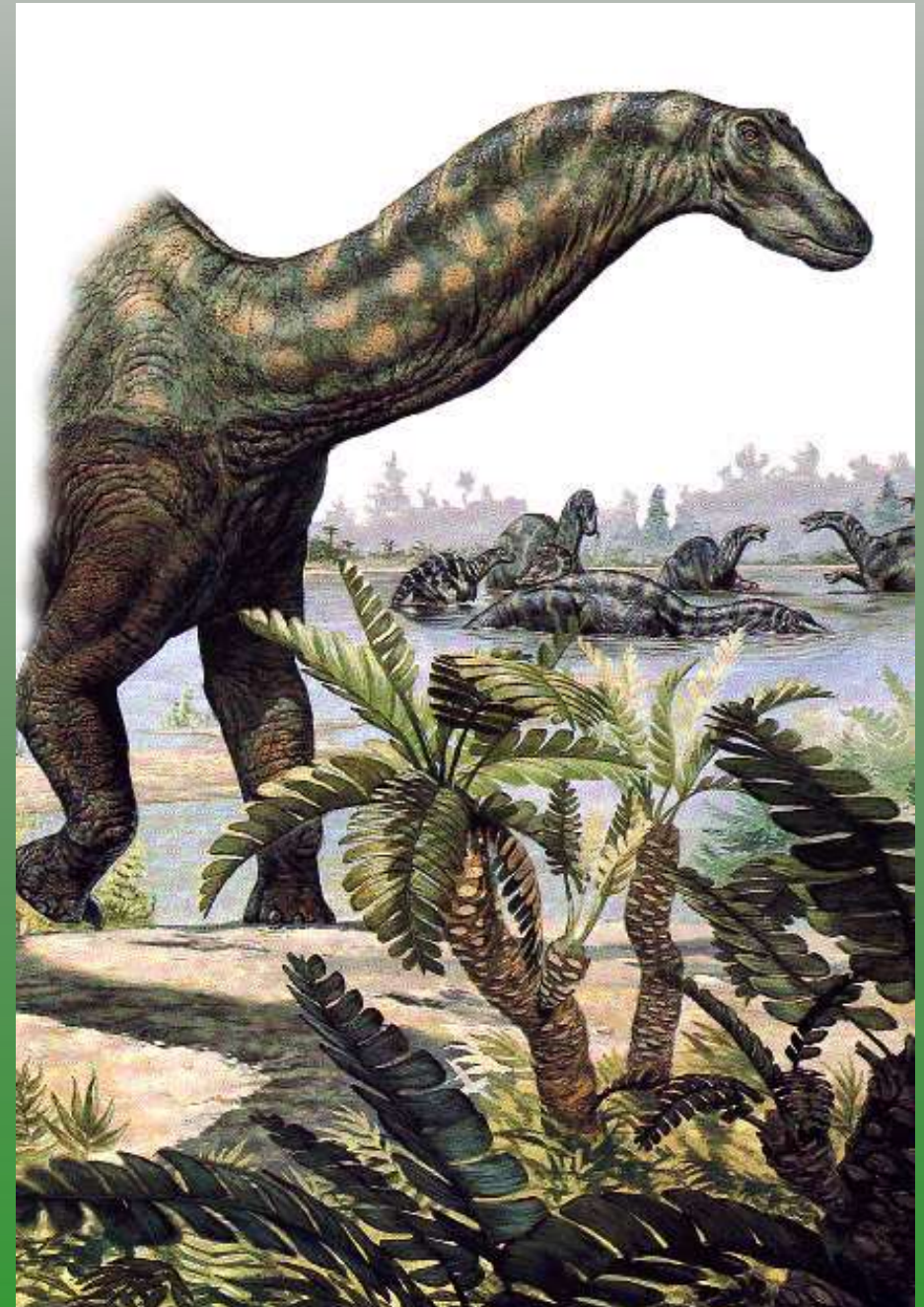
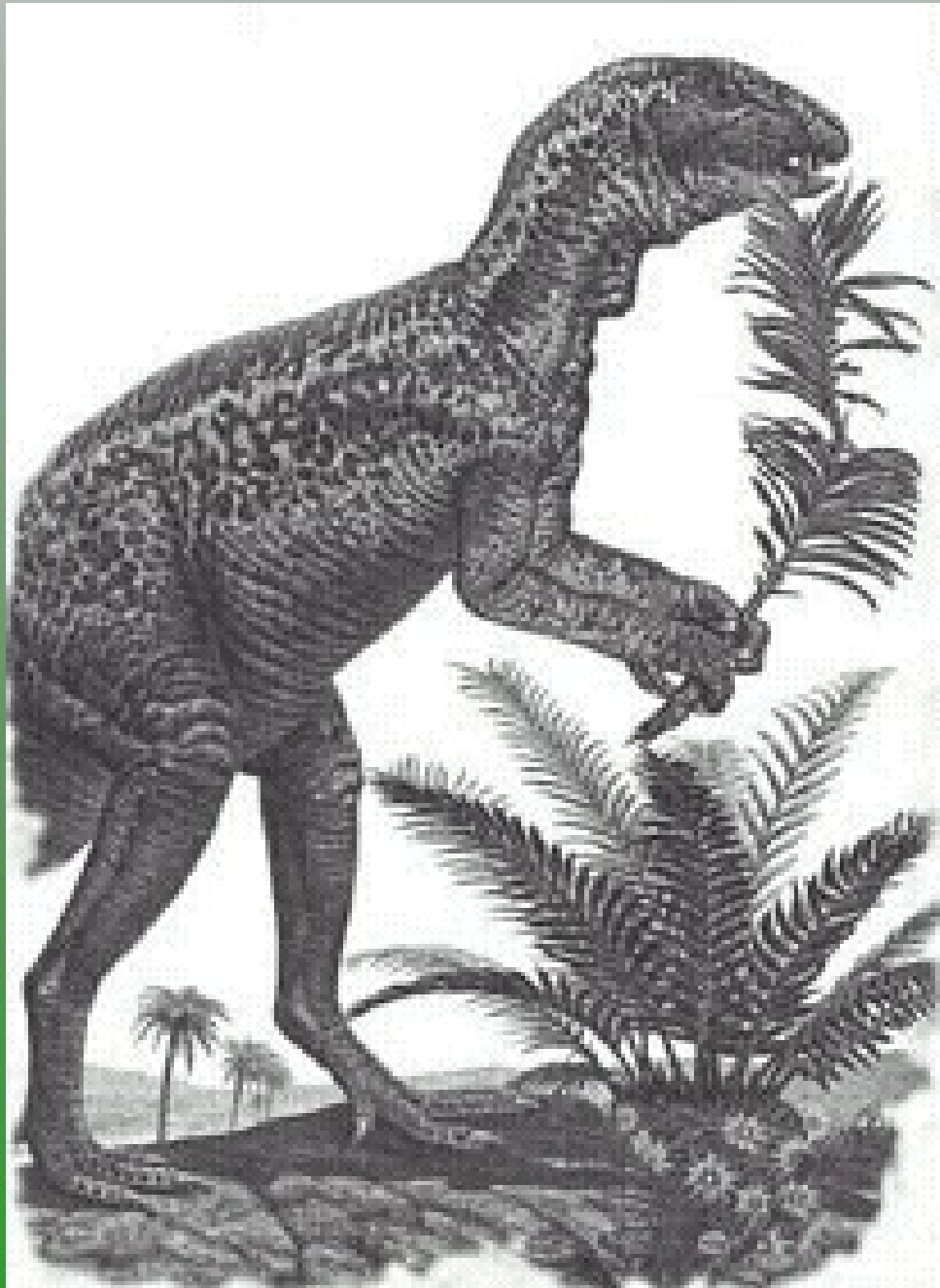
poprvé – trias

divergence – křída

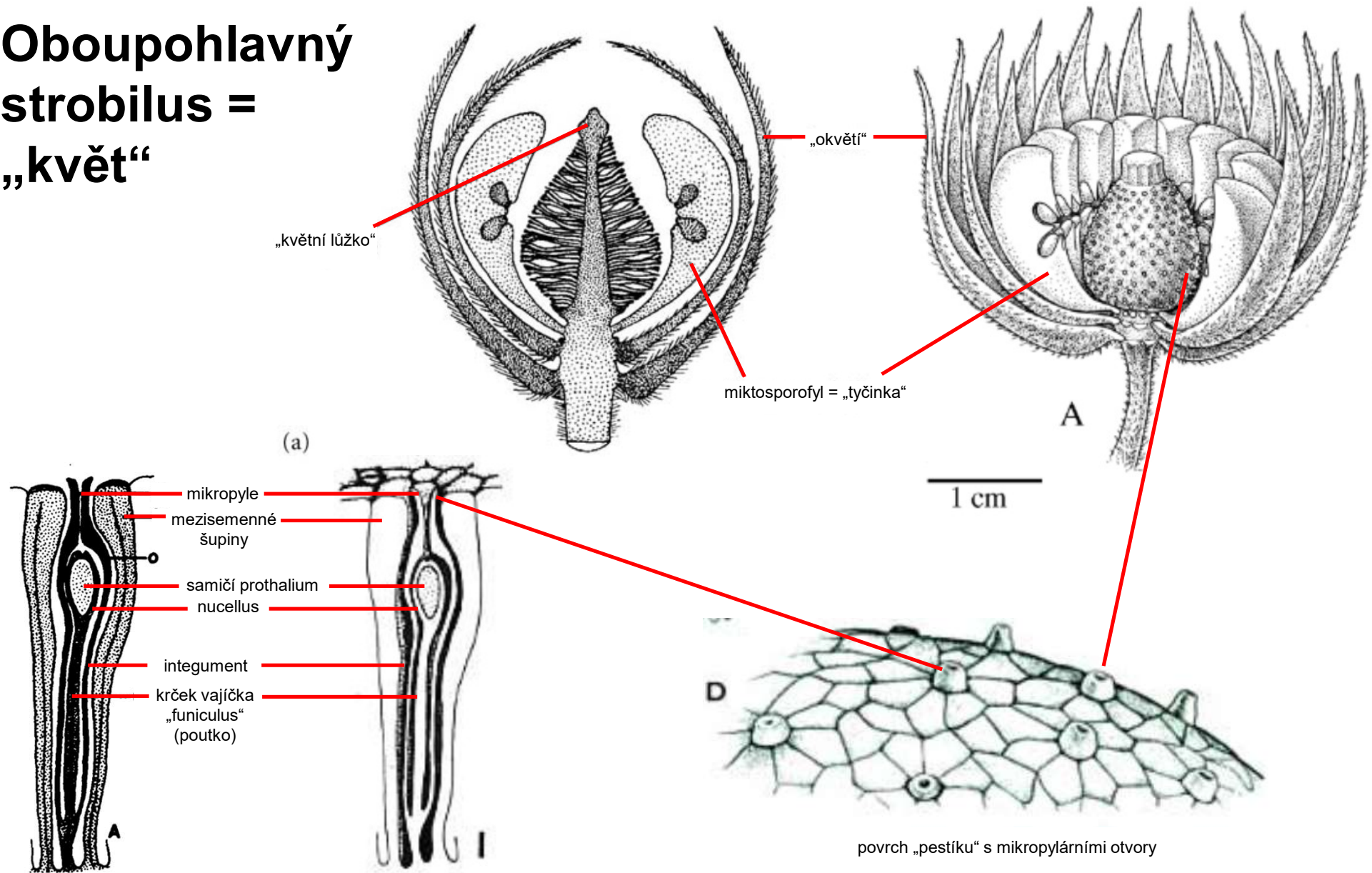
vymření – horní křída



Dominovaly v druhohorách a byly proto pravděpodobně složkou potravy dinosaurů

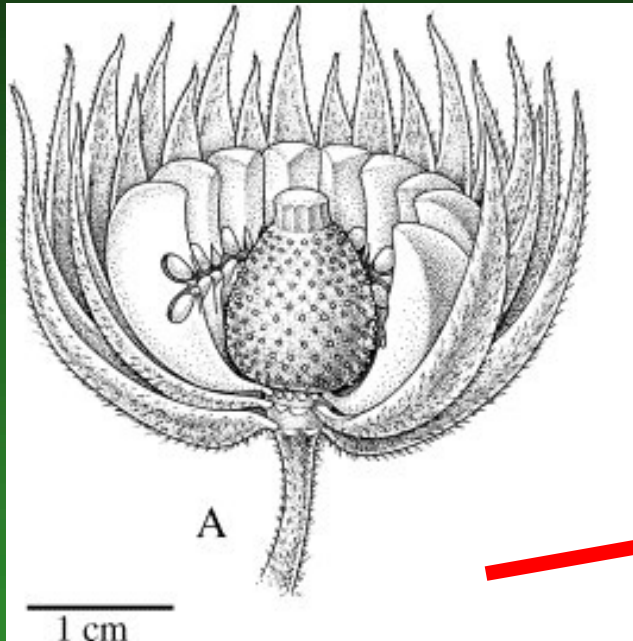


Oboupohlavný strobilus = „květ“

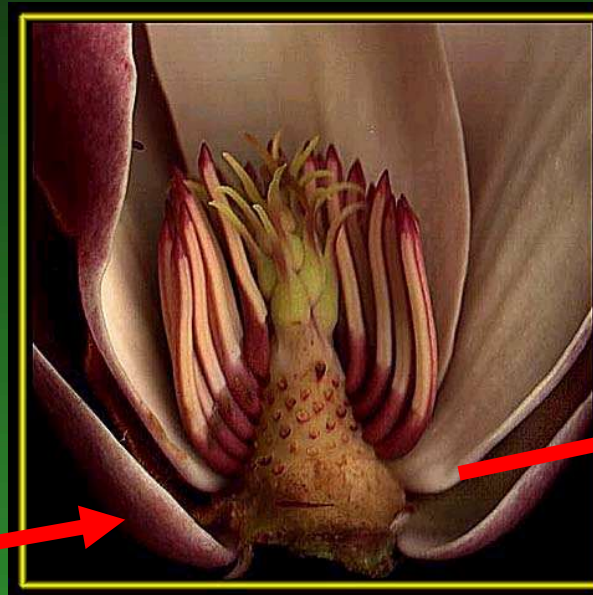


Oboupohlavný strobilus připomíná uspořádáním, vzhledem a funkcí oboupohlavný květ krytosemenných (*Magnoliophyta*).

Williamsonia



Magnolia



Lilium



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

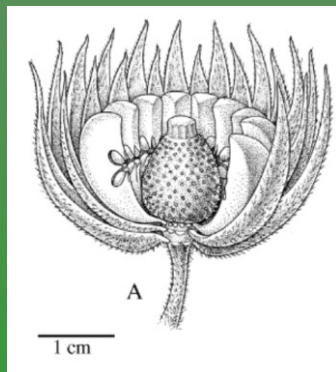


Charles Edwin Bessey
(1845 –1915)

Květ vznikl z jednoduchého oboupohlavného strobilu bennetitů: Cycadeoideopsida ancestoři krytosemenných

Dnes méně pravděpodobná teorie – viz pseudanthiová teorie dále

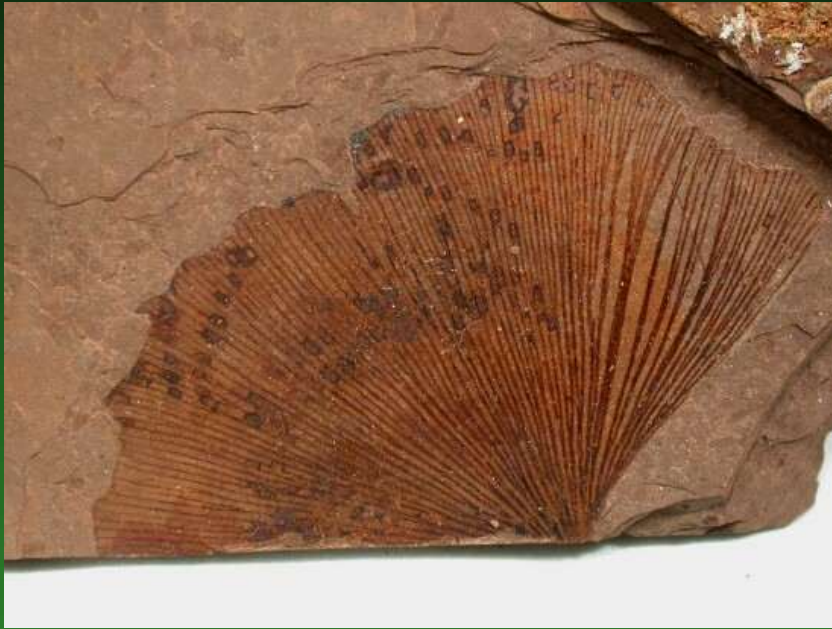
Williamsonia - válcovitý kmen, několik m vysoký, již ve svrchním triasu, strobily na koncích větví, semena oválná



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 – aktivita kambia s věkem neklesá jako u jiných stromů – stromy zničí až okolní faktory/poškození.

Evolučně navazují jinany pravděpodobně na kordaity

Ginkgo biloba

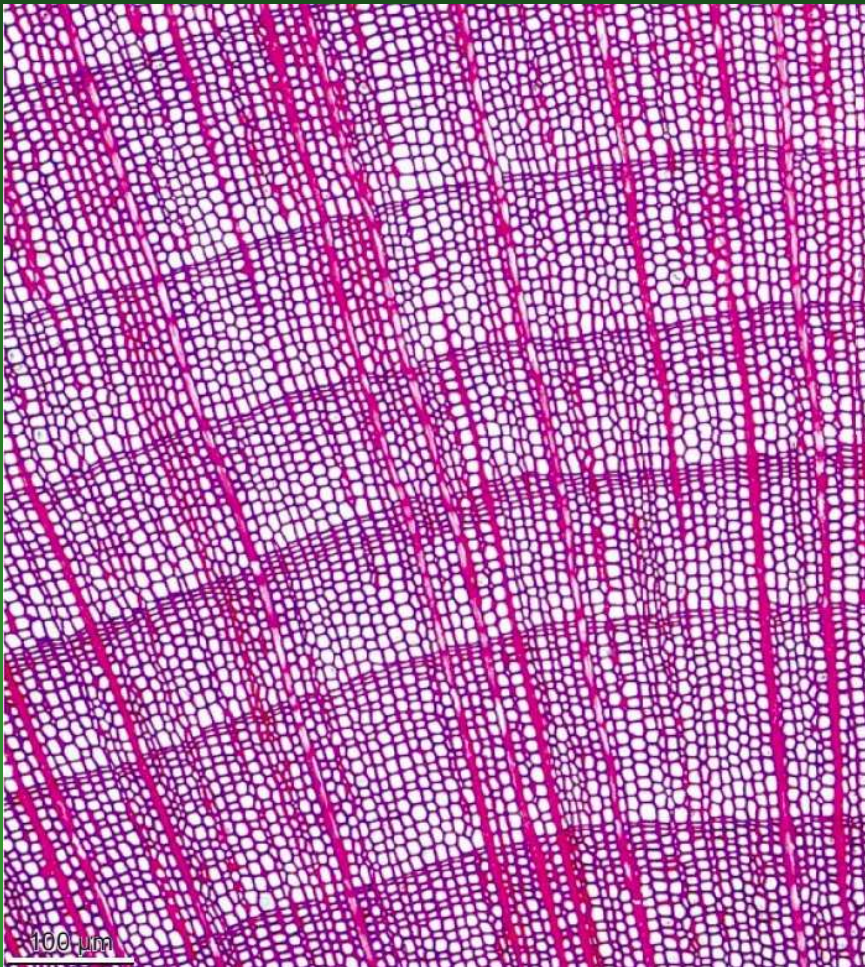
fosilní *Ginkgo*

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
větvích jednotlivě

Jinan je
dvoudomý,



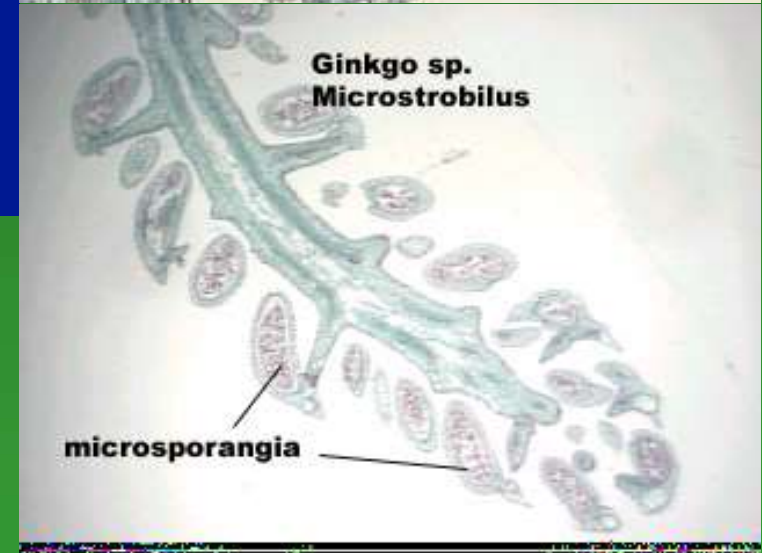
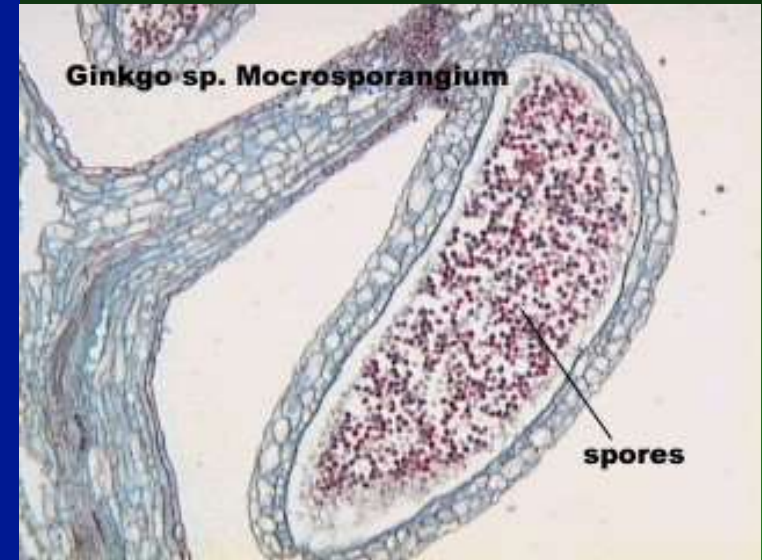
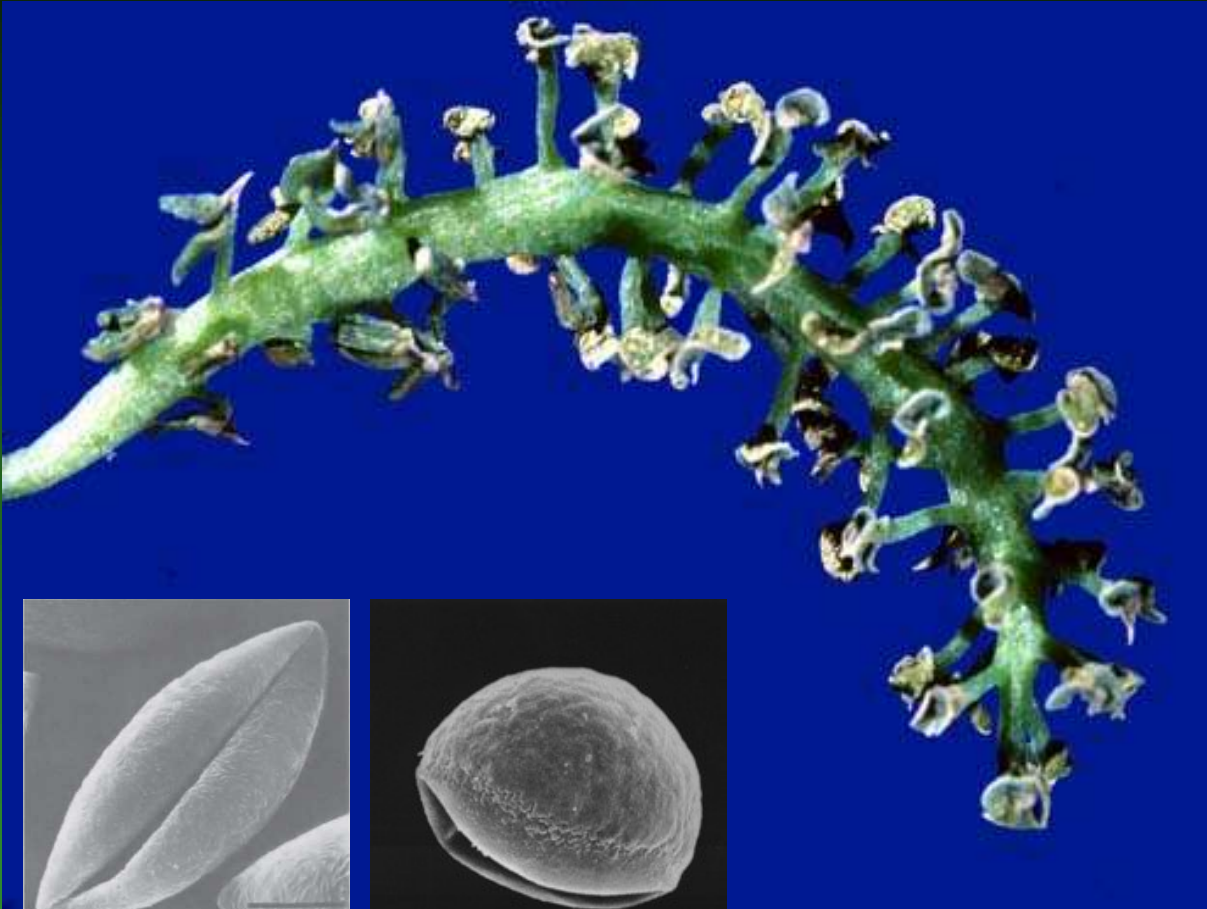
pohlavní chromosomy

ZW typu

ZZ = samec;

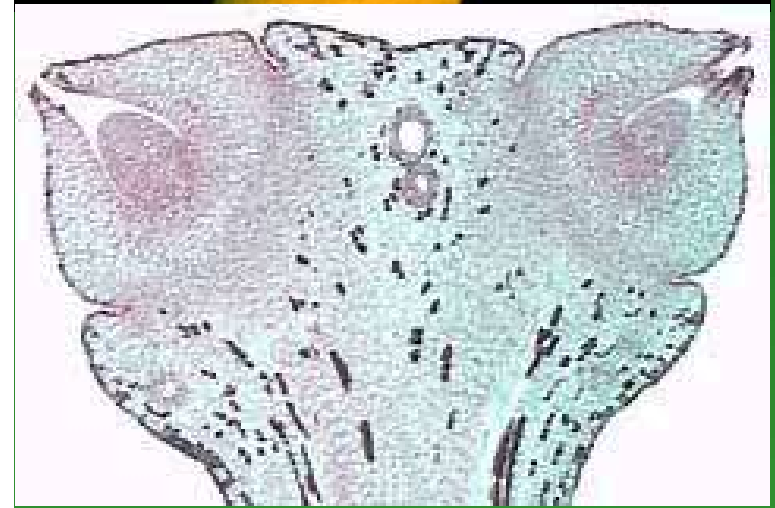
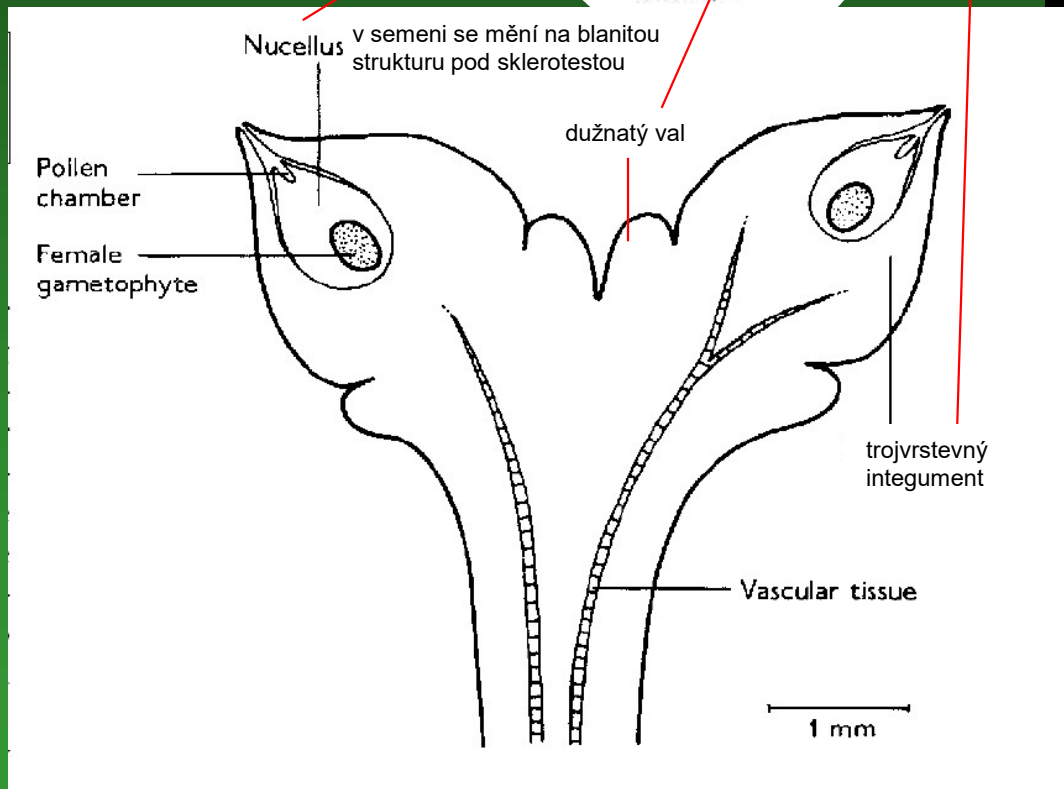
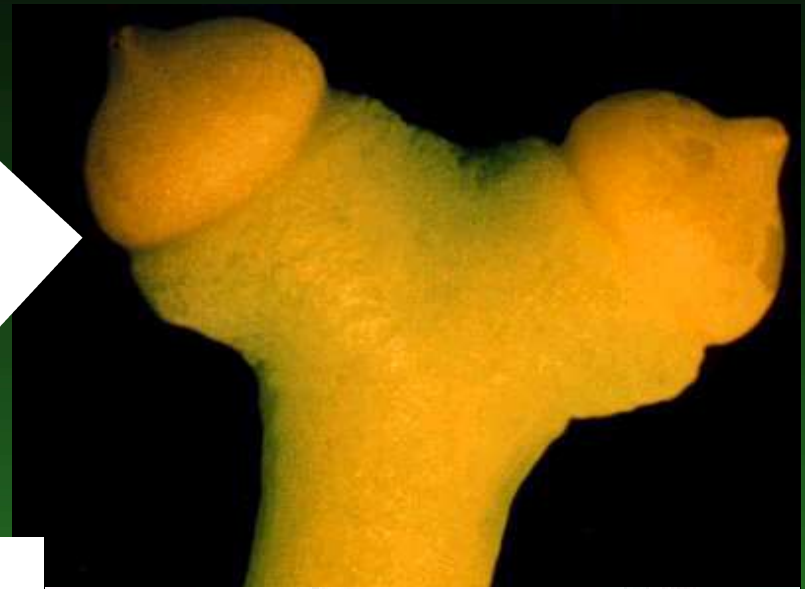
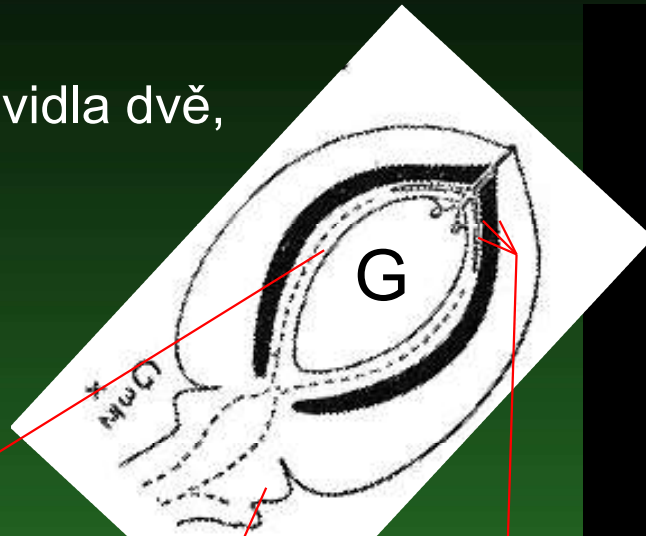
ZW = samice); $W > Z$

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

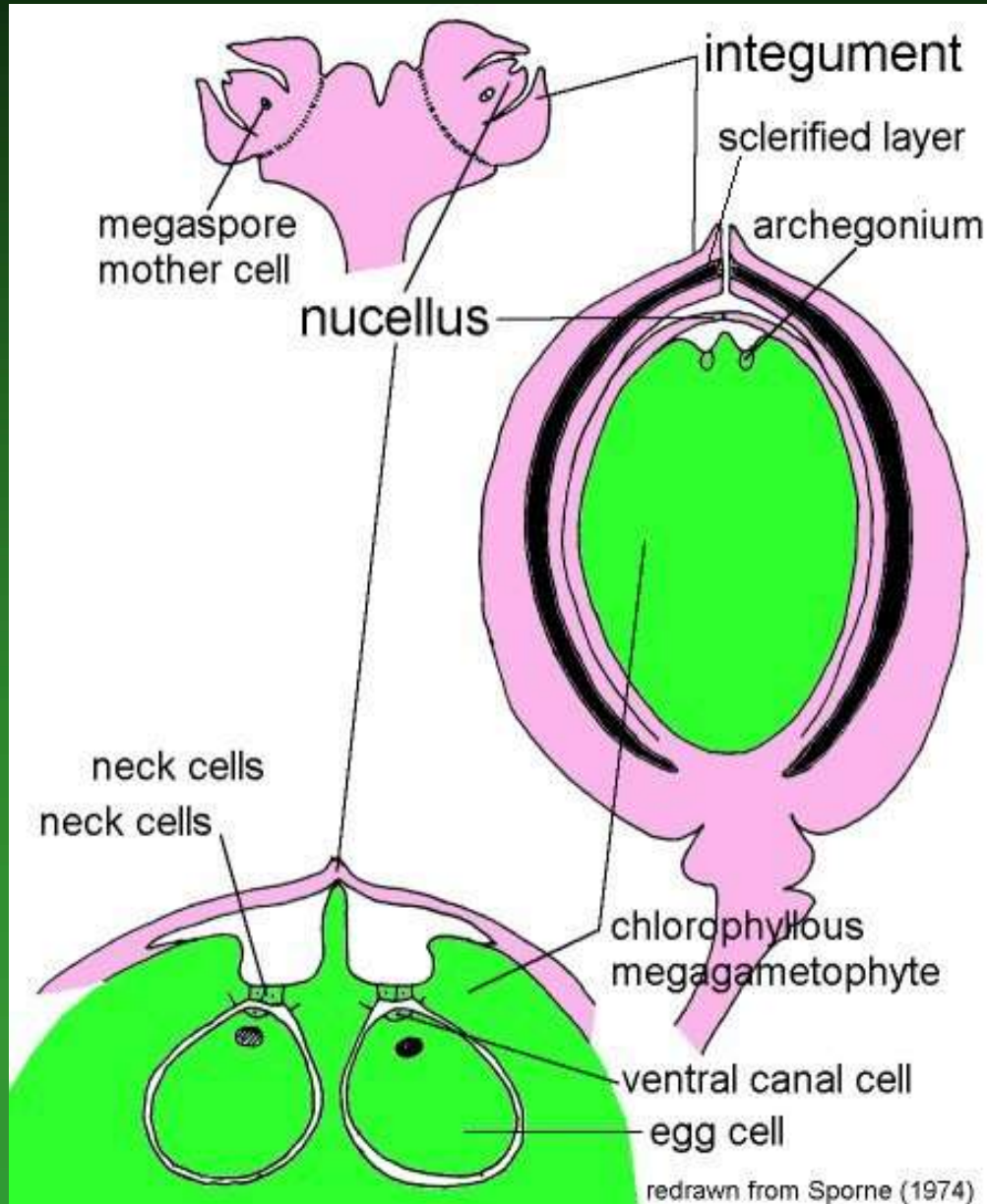


- Pyl** - bez vzdušných vaků, monosulkátní
- tvoří se na jaře
 - zralý pyl je 3-buněčný

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



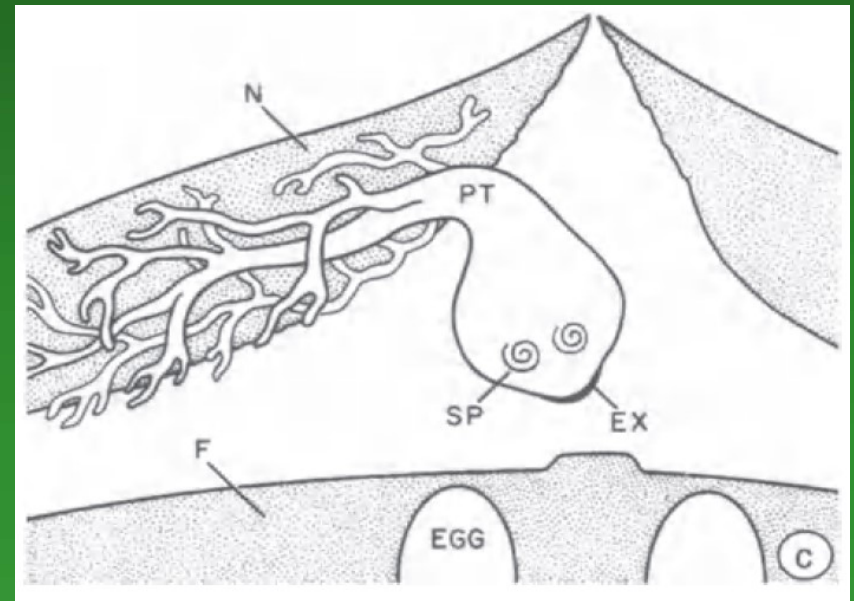
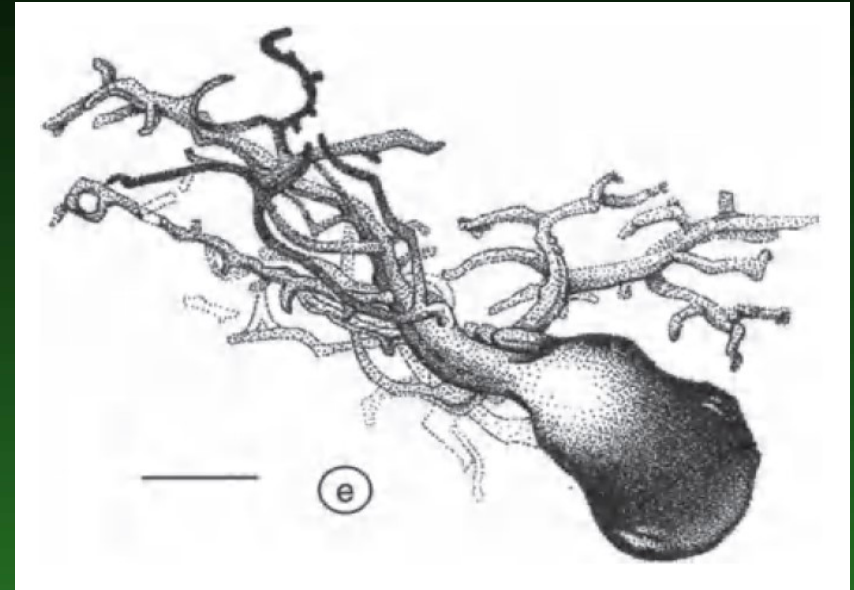
2. Přítomnost pylu v polynační kapce vyvolá její vysychání

3. Vysycháním kapky pyl vtažen do pylové komory

Oplození

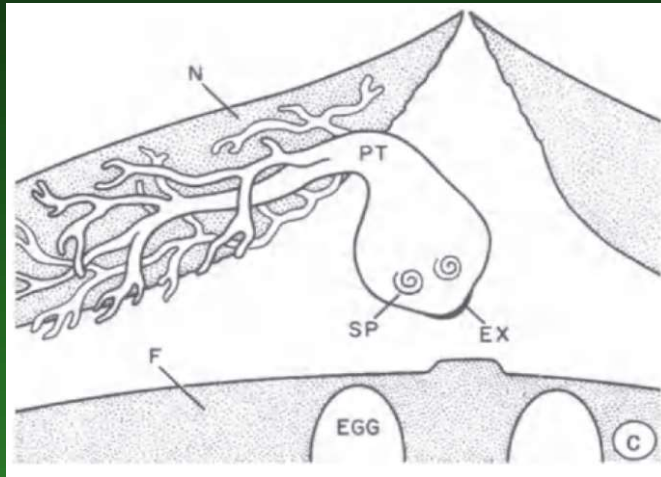
1. V pylové komoře vyklíčí z pylu láčka
2. Láčka (samčí gametofyt) roste a větví se v nucellu, který ji vyživuje několik měsíců
3. Po opadu semen ze stromu proroste láčka (její hlízovitá část = „antheridium“) skrz stěnu nucellu do archegoniální komory

Prorůstání se děje produkcí enzymů
(hlavně proteáz)



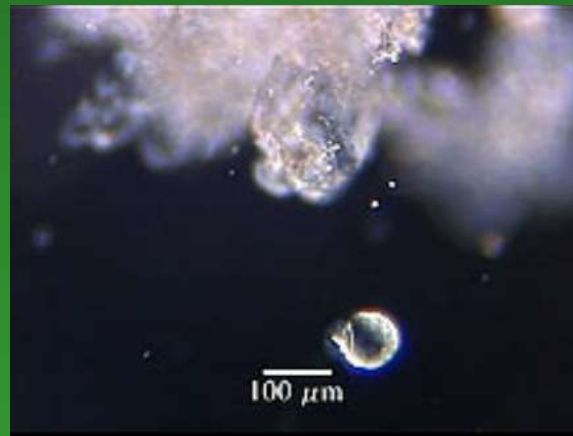
Oplození

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

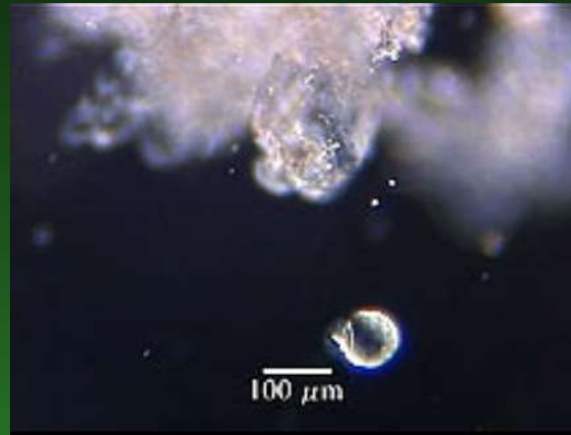


5. Spermatozoid (70–90 μm) oplodní vaječnou buňku (± 4 měsíce po opylení)

Bičků je na spermatozoidu zhruba tisíc



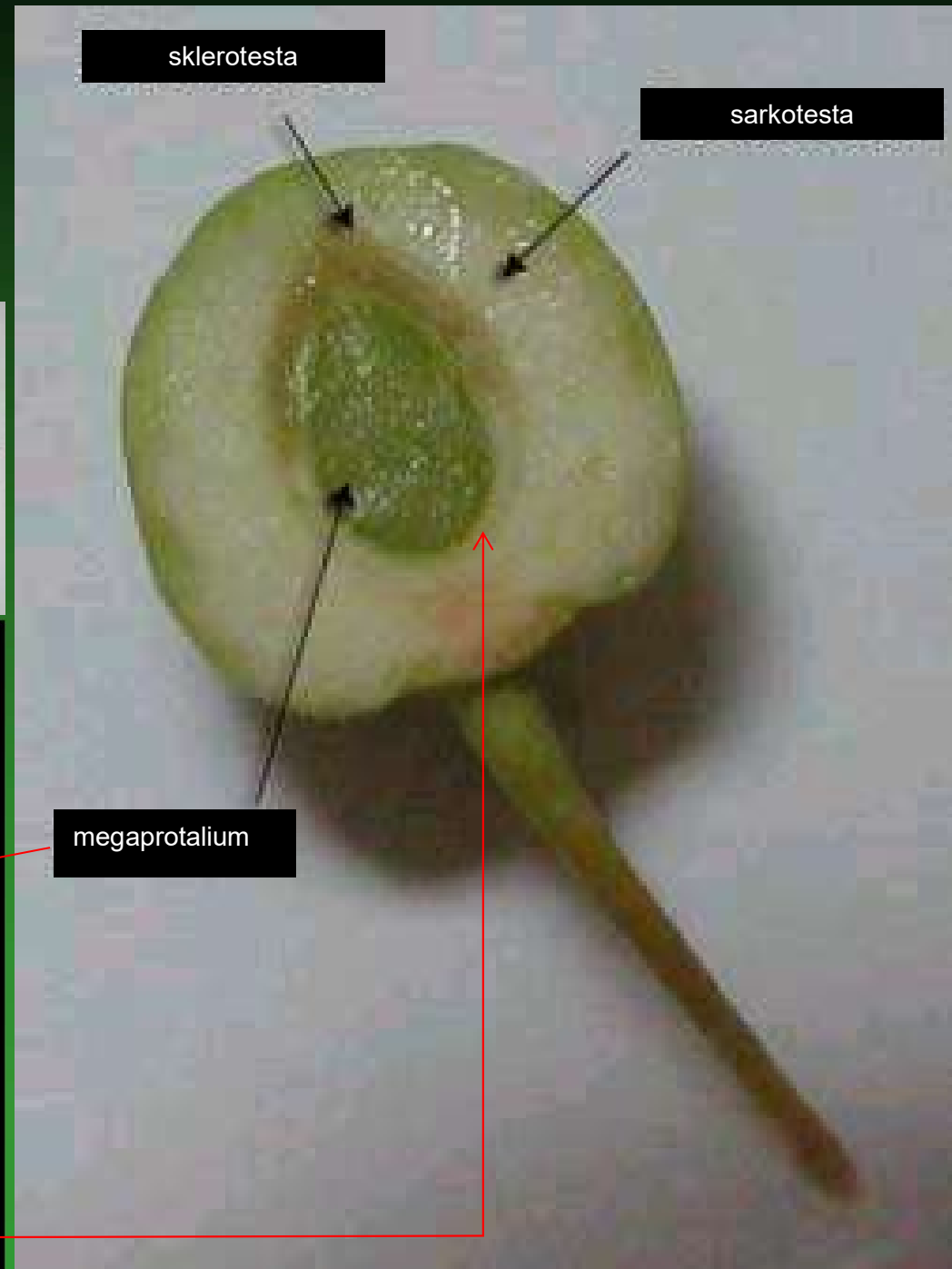
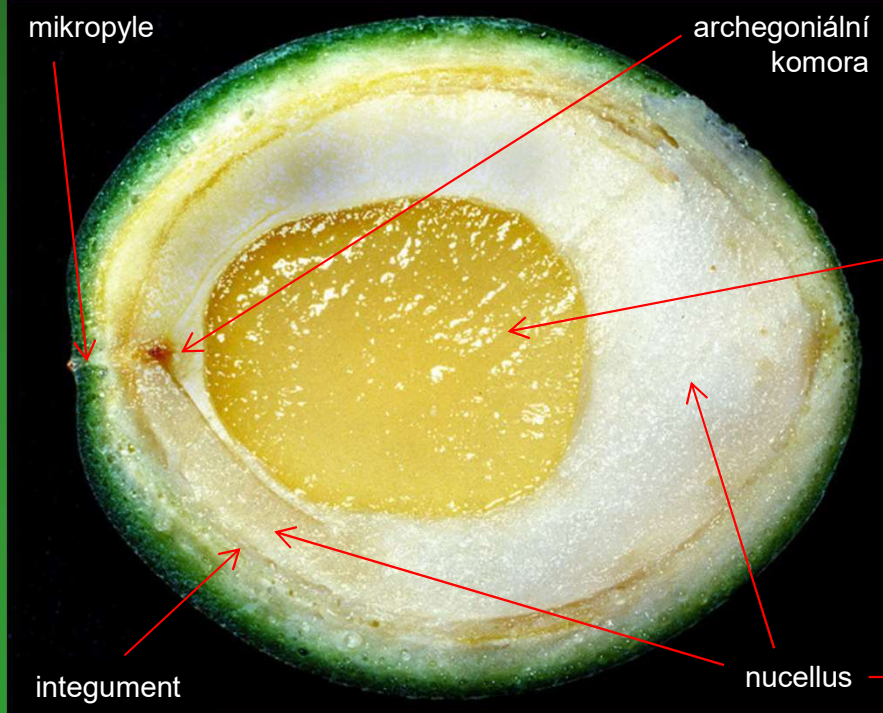
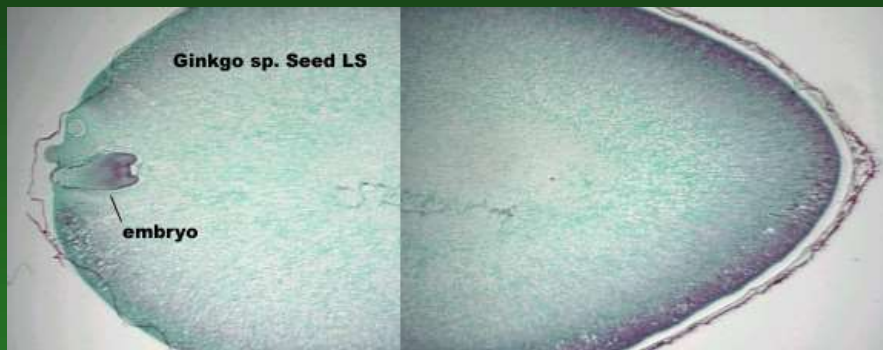
Jinany = poslední fylogenetická linie s bičíkatými spermatozoidy



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



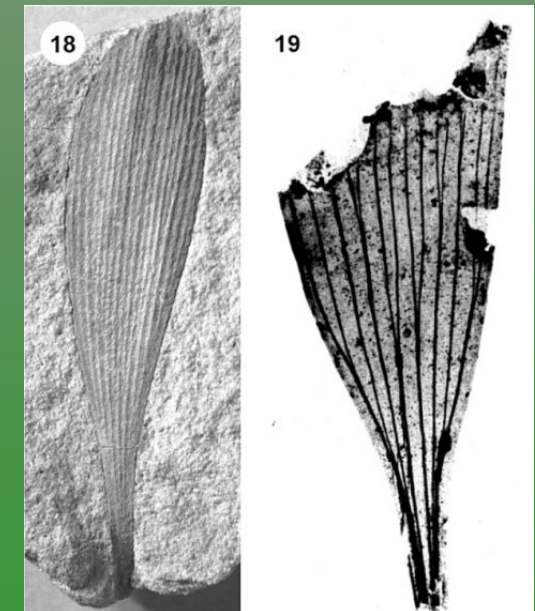
Teprve v roce 1956 bylo objeveno refugium v JV Číně - v horách Tien Mu Shan mezi provinciemi Zhejiang a Anhwei. Třetihorní areál jinanu zabíral téměř celou severní polokouli, v Evropě je znám fosilně ještě krátce po poslední době ledové.



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 *NEHVIZDYELLA* GEN. NOV. FROM THE CZECH REPUBLIC AND ITS WHOLE-PLANT RECONSTRUCTION¹

JIŘÍ KVAČEK,^{2,3} HOWARD J. FALCON-LANG,³ AND JIŘINA DAŠKOVÁ⁴

¹National Museum, Prague, Václavské nám. 68, 115 79 Praha 1, Czech Republic; ²Department of Earth Sciences, University of Bristol, Bristol BS8 1RJ, UK; and ⁴Academy 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 šiškonoši (conus = šiška)



Řád zahrnuje fosilní i recentní dřeviny

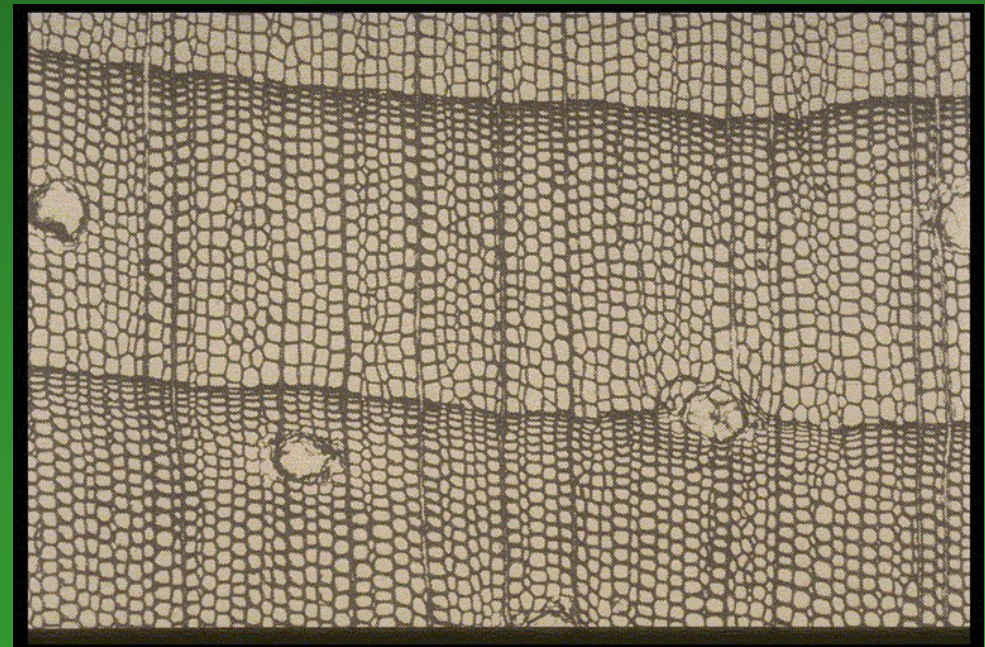
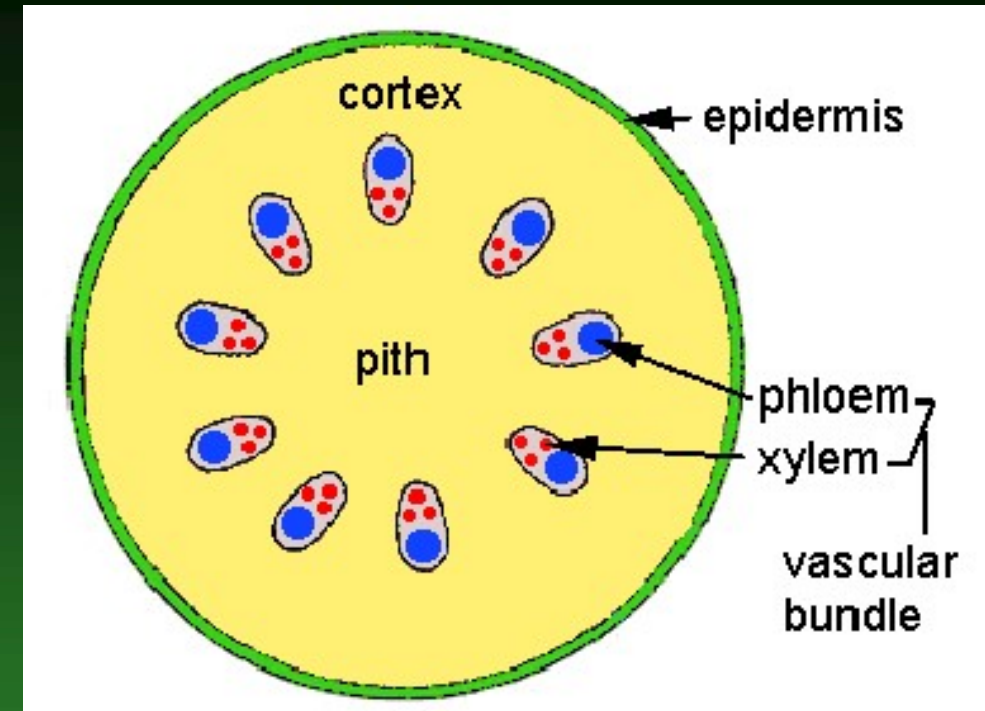
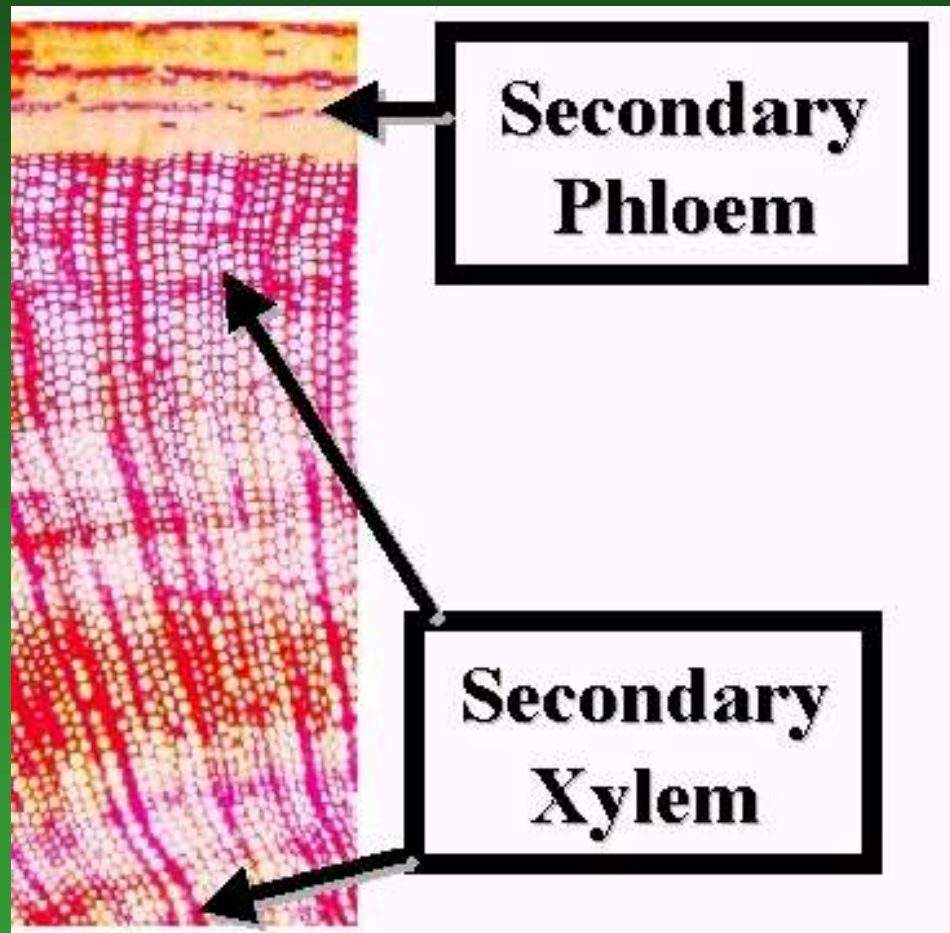


Morfologie výhradně dřeviny převážně stromy (řidčeji keře)

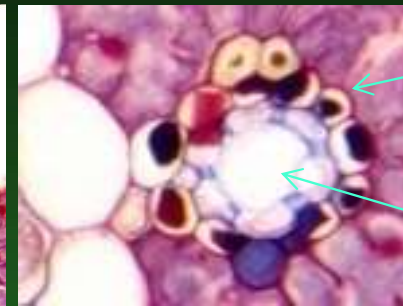


Vodivé elementy eustélické stavby.

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

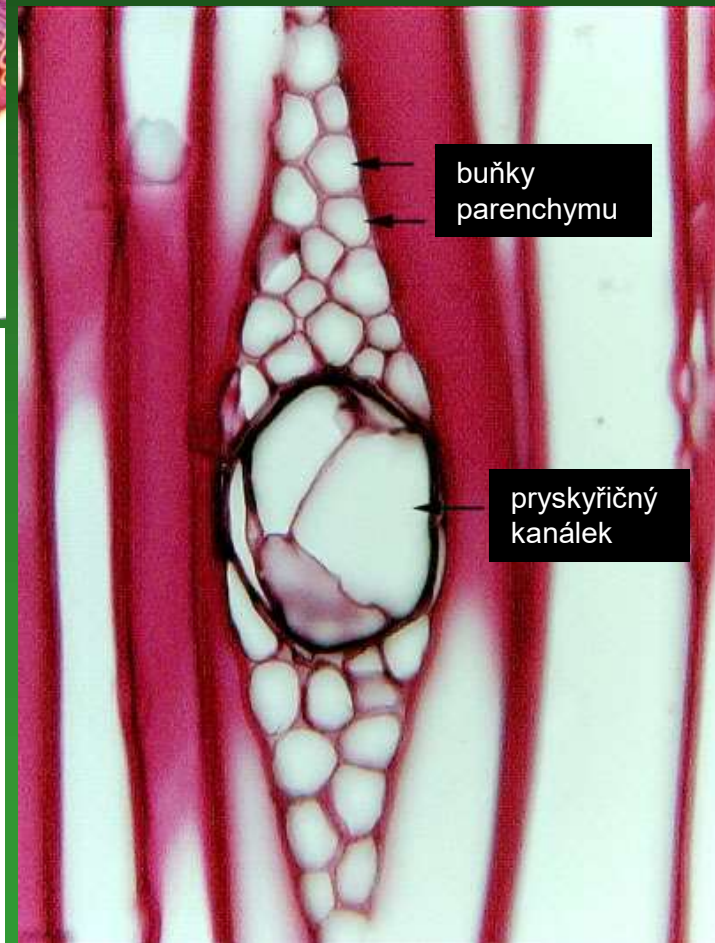


Dřevo i listy často s pryskyřičnými kanálky = ochrana před herbivorním hmyzem a druhotnými infekcemi (bakterií a hub)



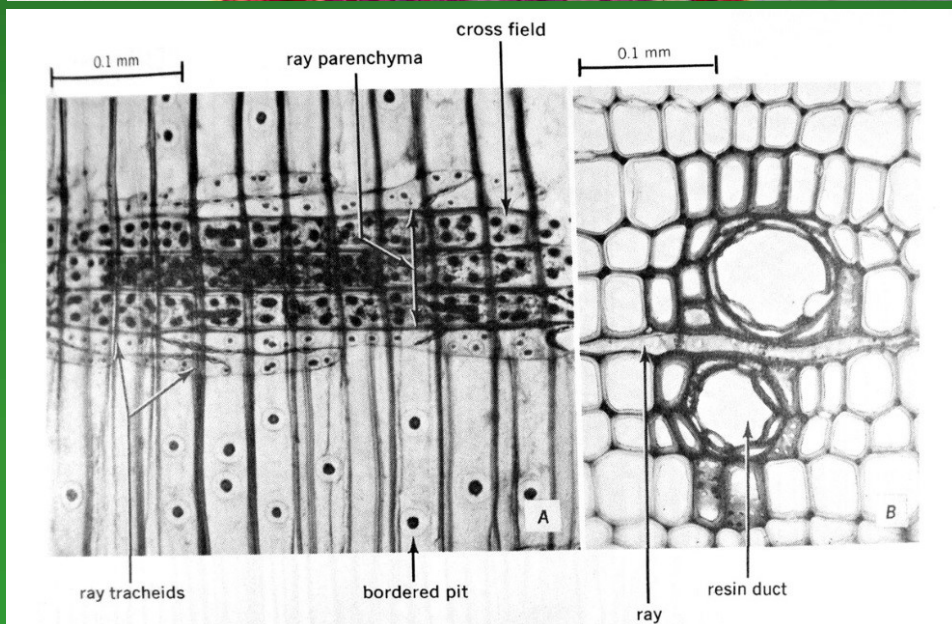
buňky
parenchymu

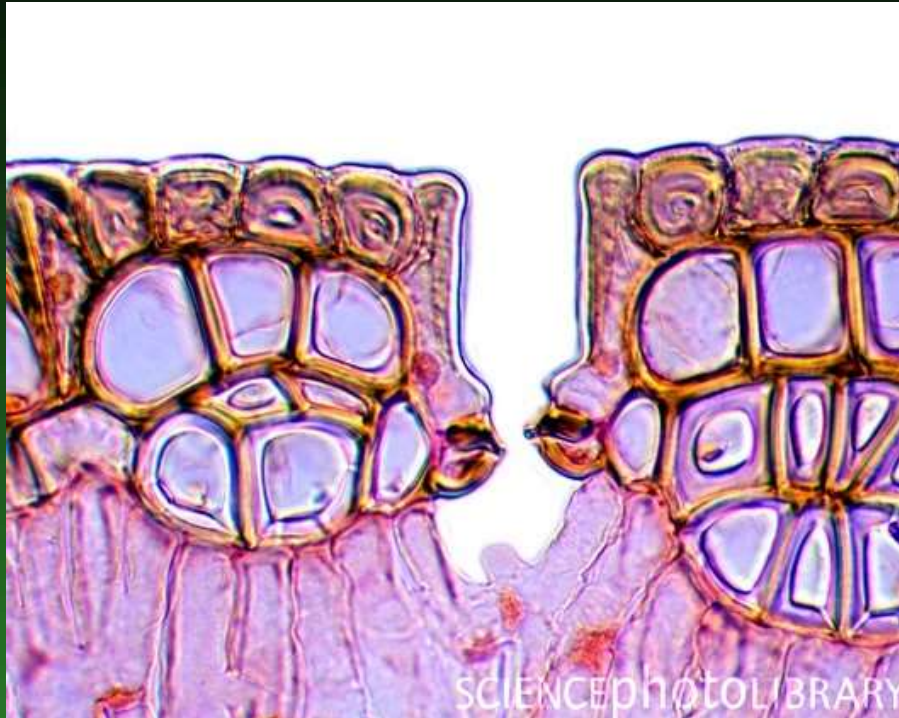
pryskyřičný
kanálek



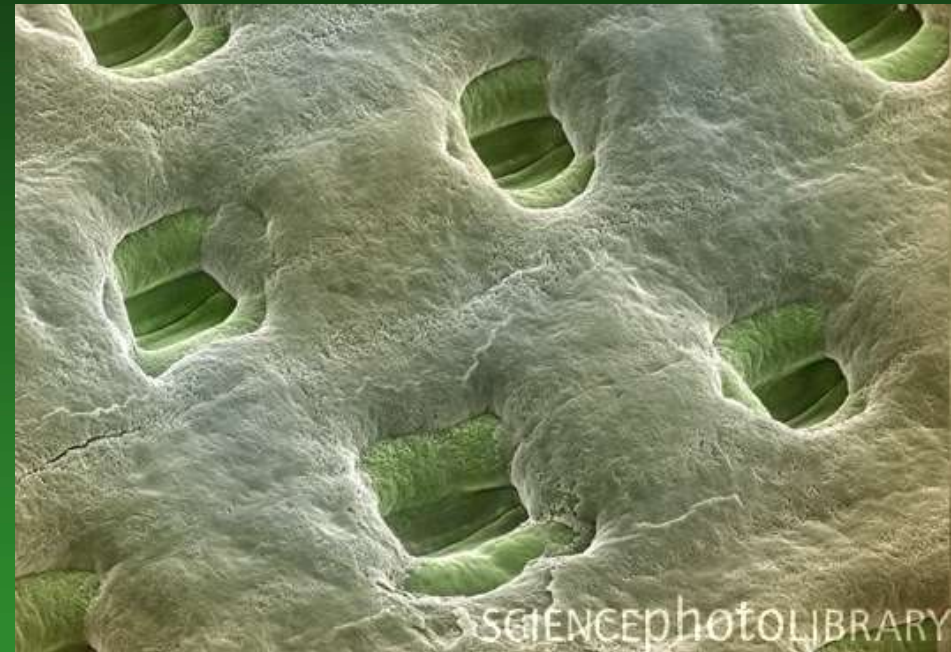
buňky
parenchymu

pryskyřičný
kanálek





Průduchy hluboce
zanořené pod povrch
kutikuly a epidermis

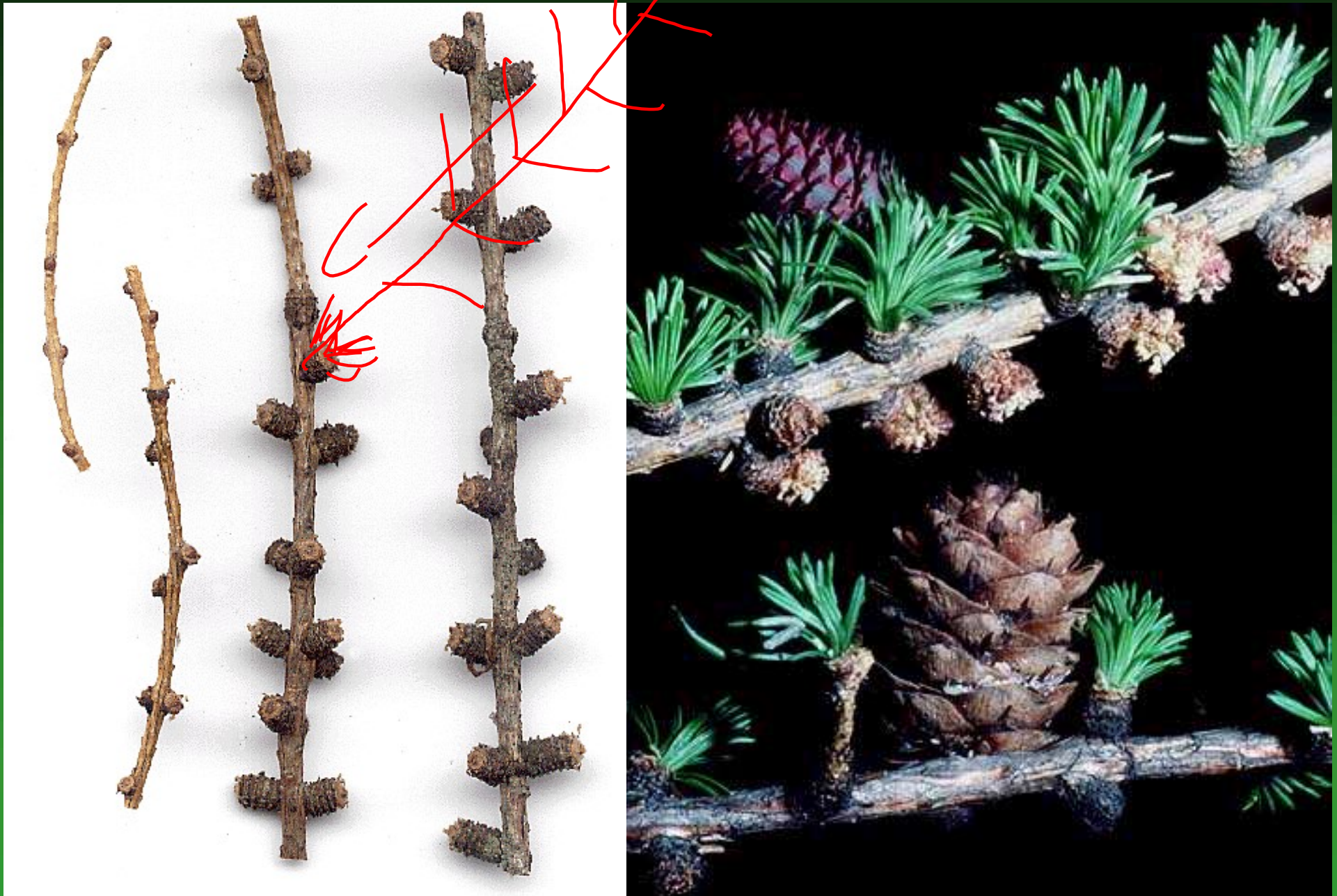


Kutikula často silná

Q: co je dobrého a špatného na zanořených průducších?

Q: V jakém prostředí byste hledali druhy s takovými průdouchy?

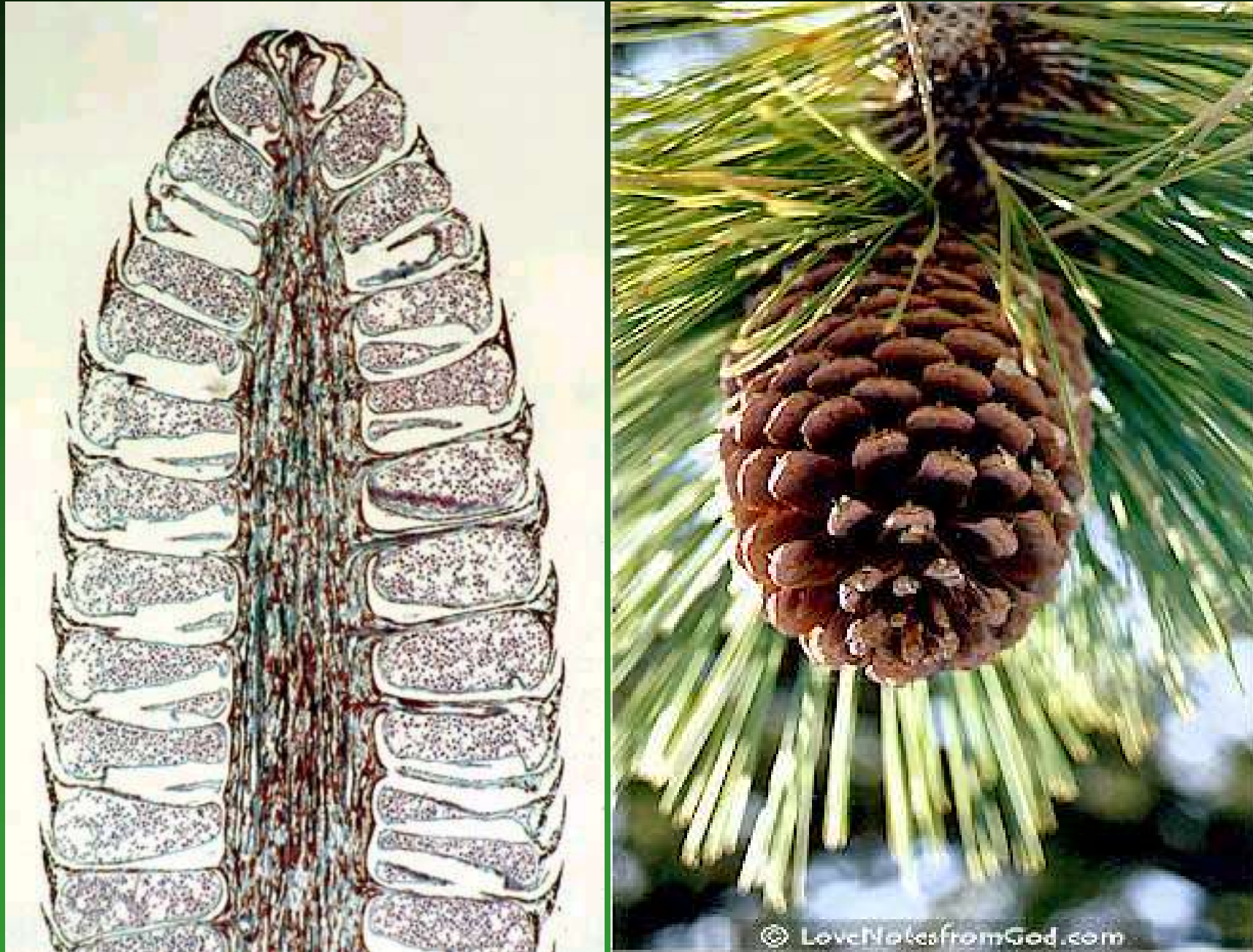
Větve často s brachyblasty (nejvýraznější u modřínu)



Listy většinou malé, jehlicovité nebo šupinovitě, většinou jednožilné

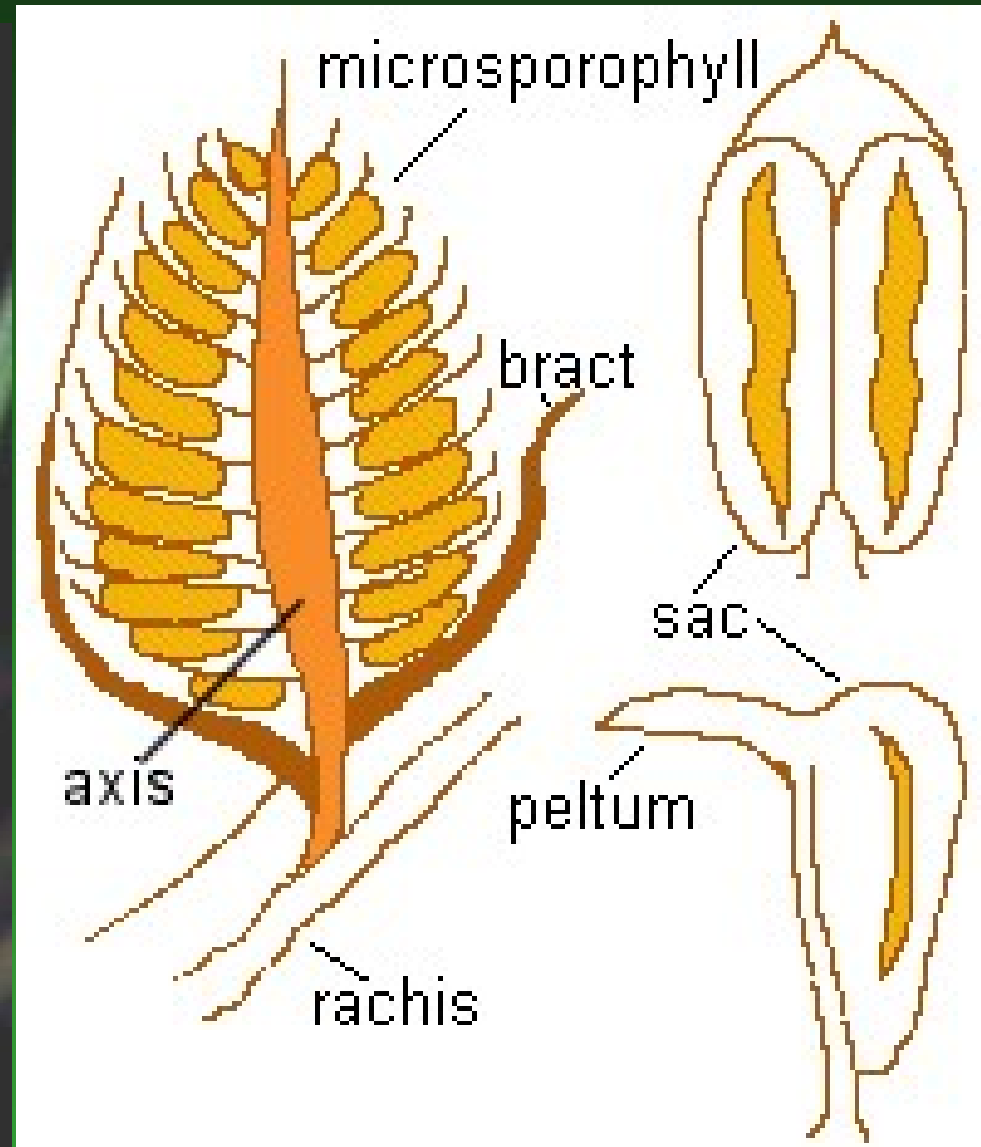


Sporofyly šupinovitě, ve strobilech

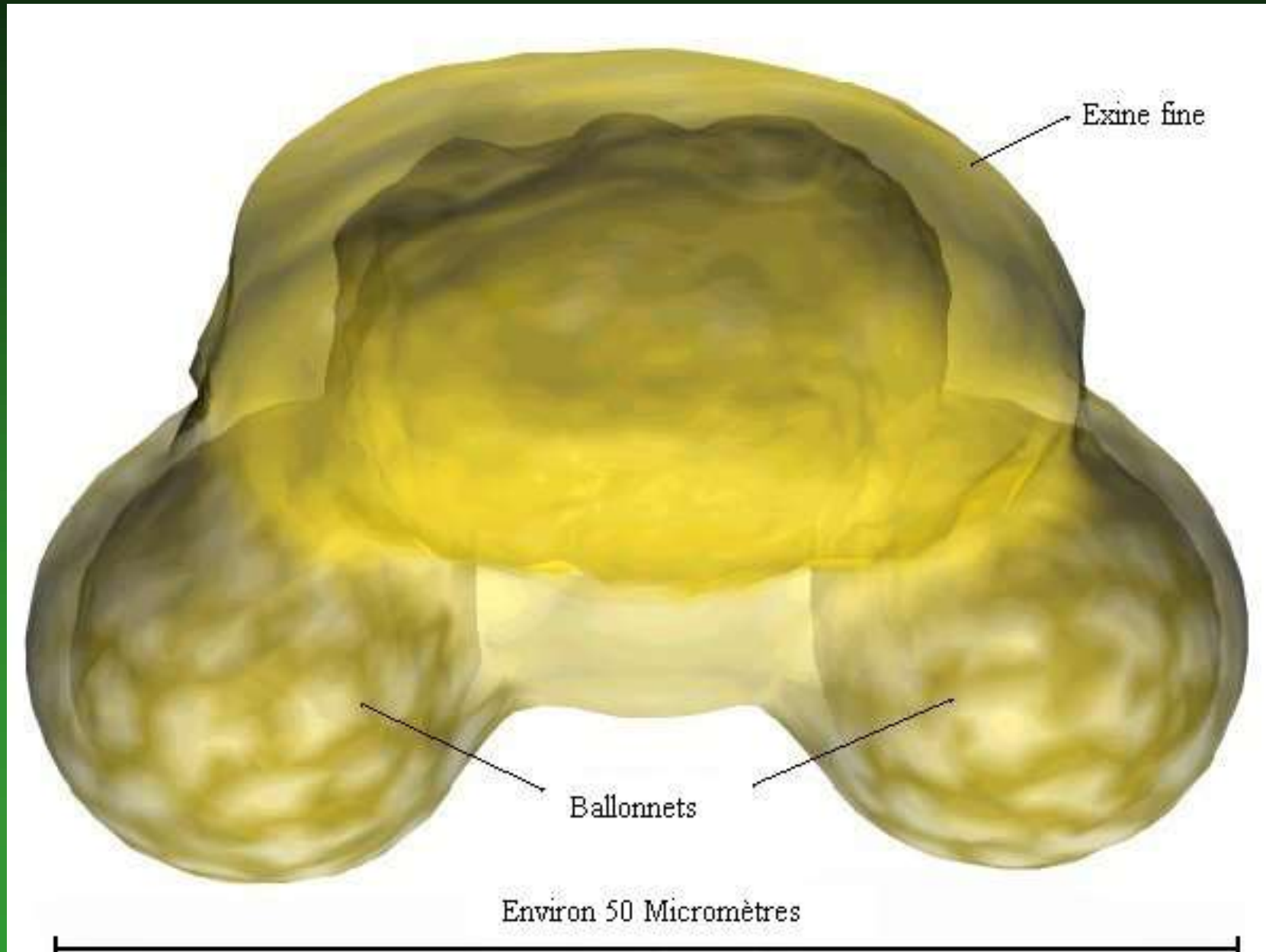


Mikrostrobily – na bázi s několika sterilními šupinami

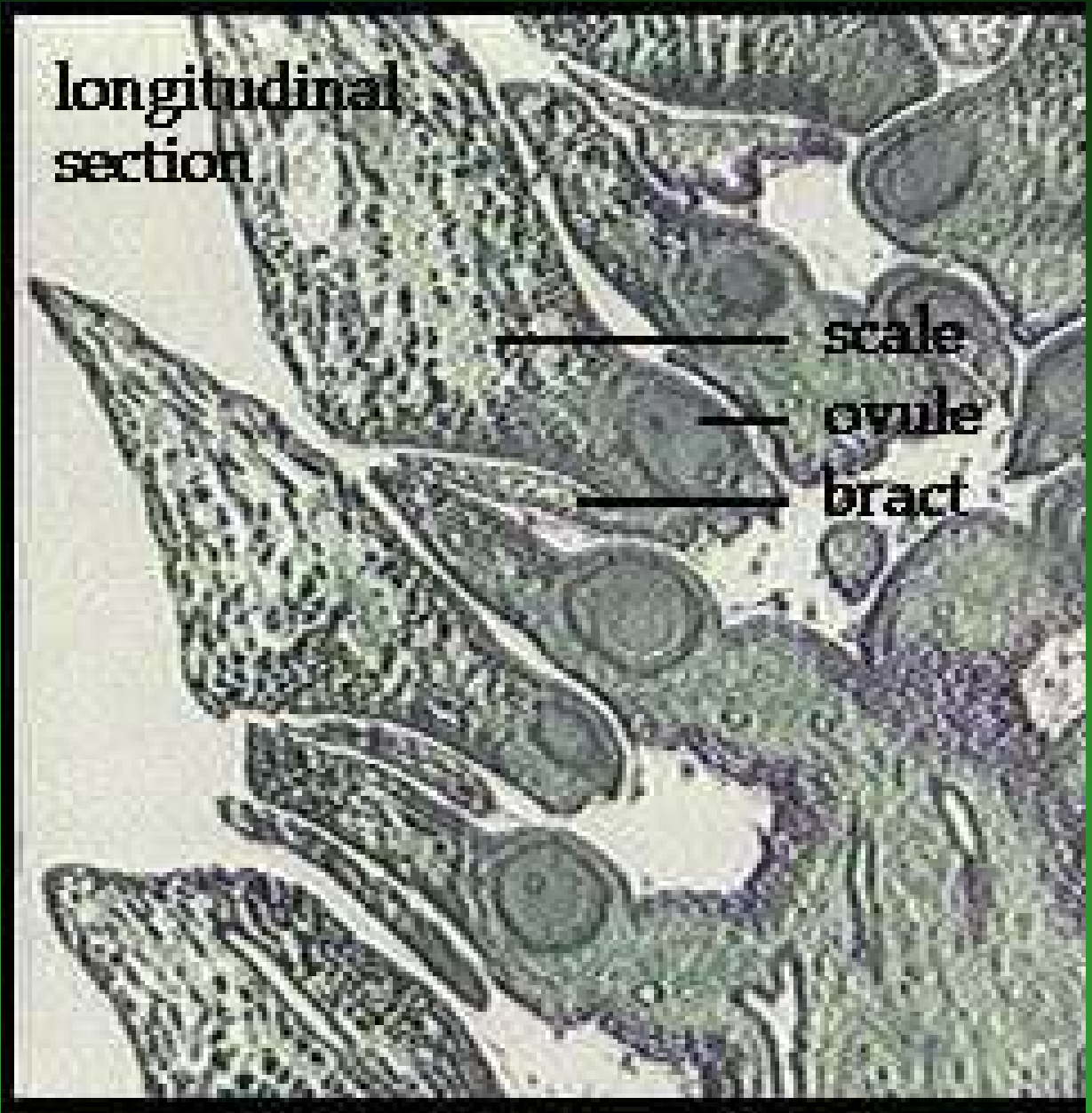
Mikrosporofyly – se 2 až mnoha mikrosporangii (= prašnými pouzdry) na spodní (abaxiální) straně



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



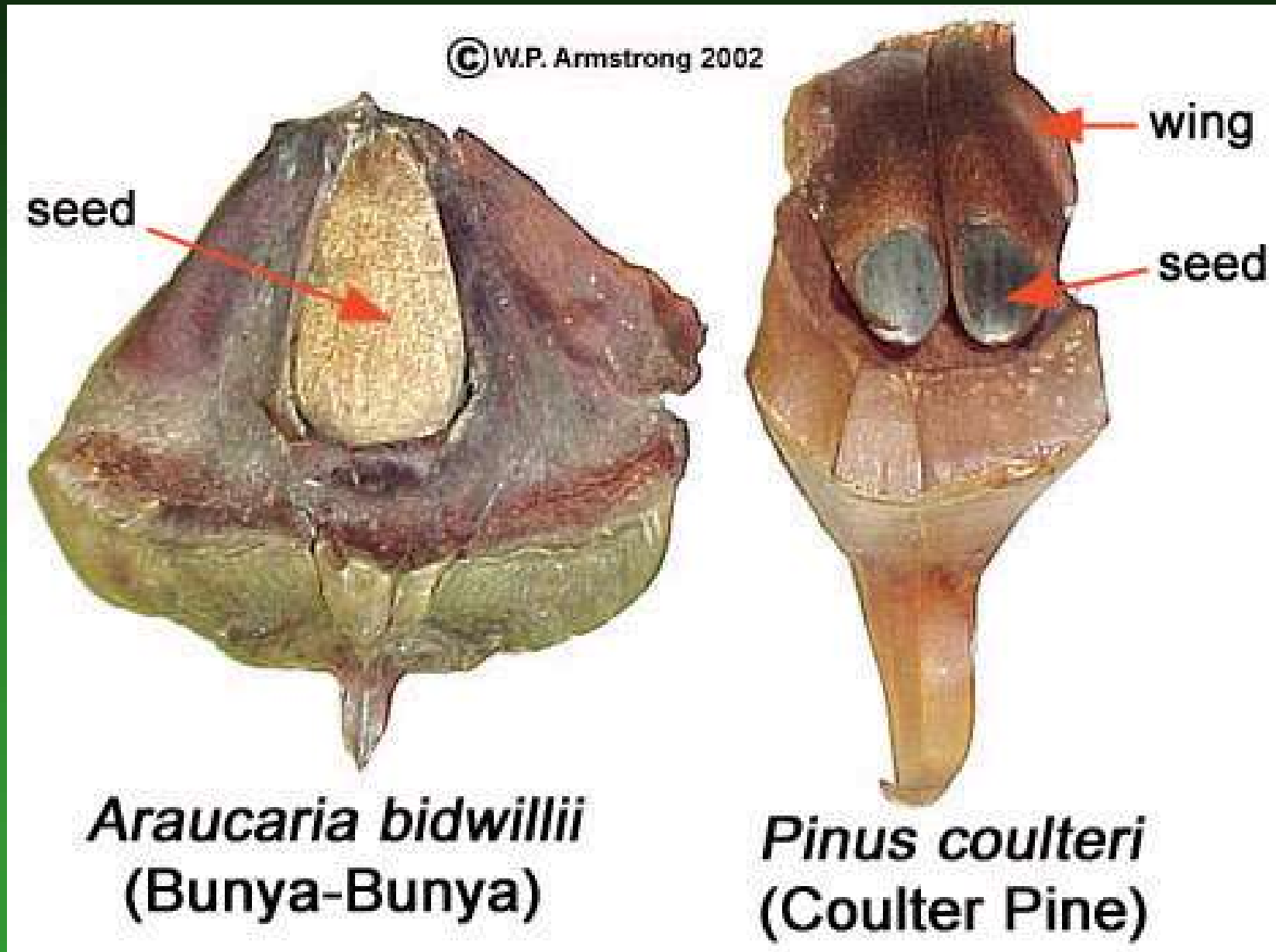
Megastrobily jsou tvořené 2 typy šupin - semennými a podpůrnými



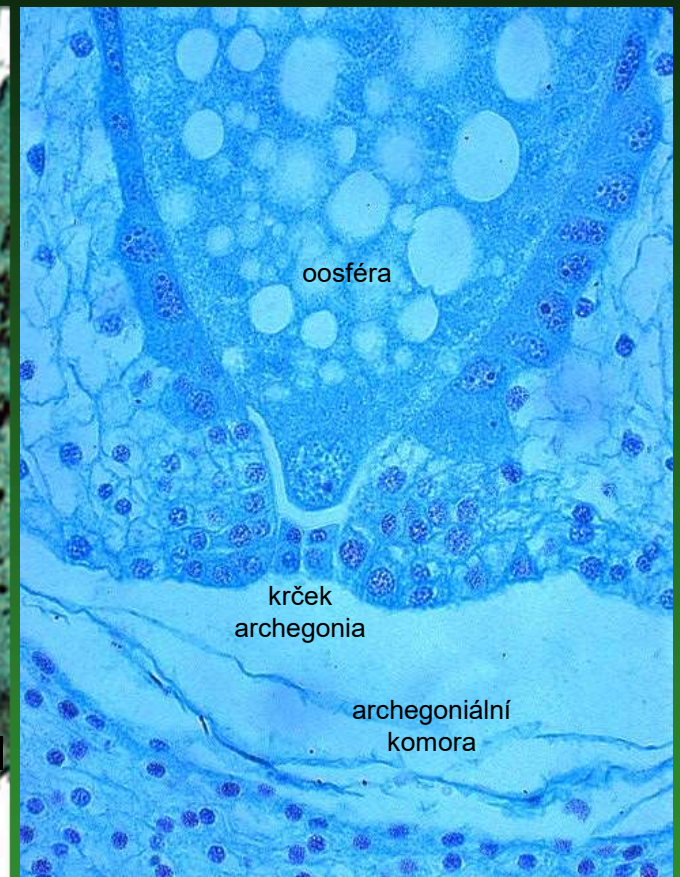
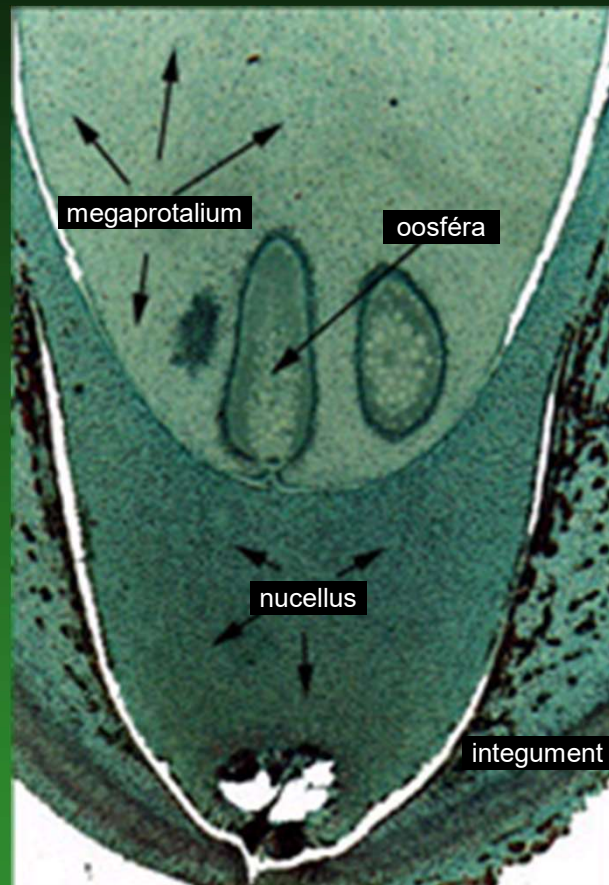
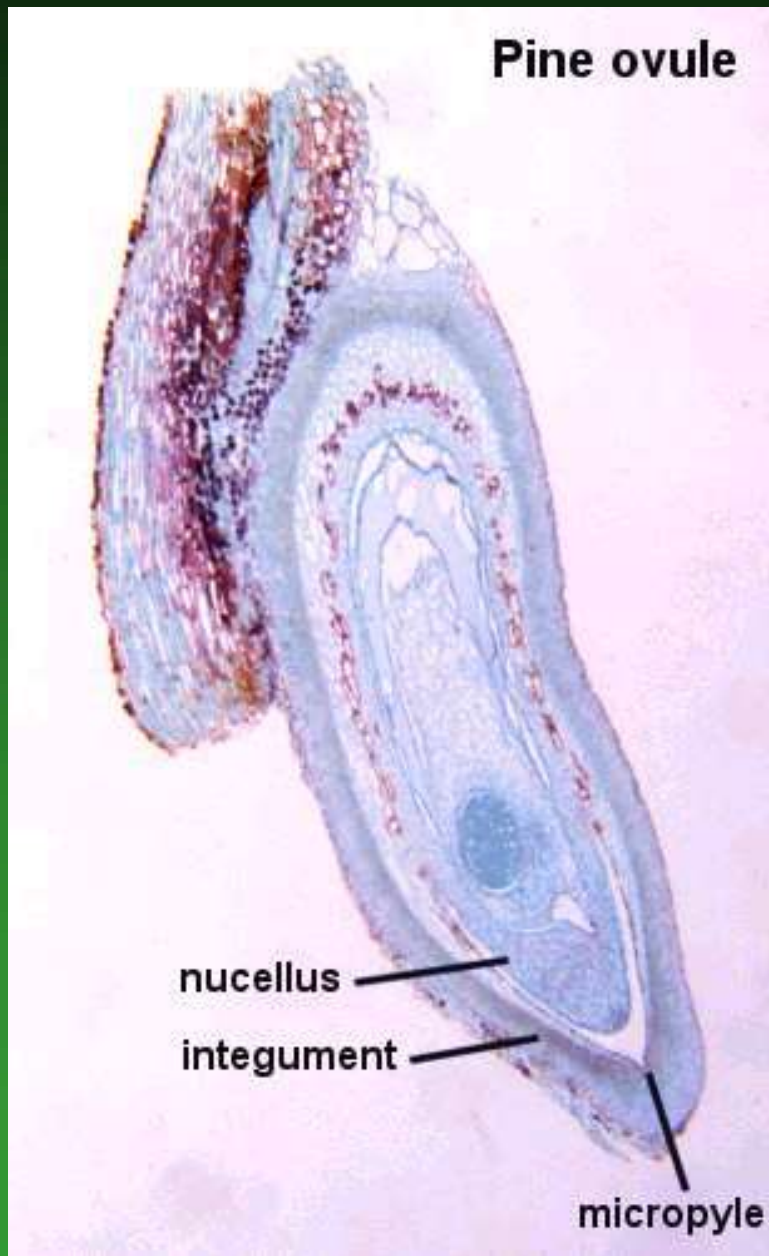
Semenné šupiny jsou stonkového původu vzniklé srůstem úžlabních větví,
podpůrné šupiny jsou původu listenového



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

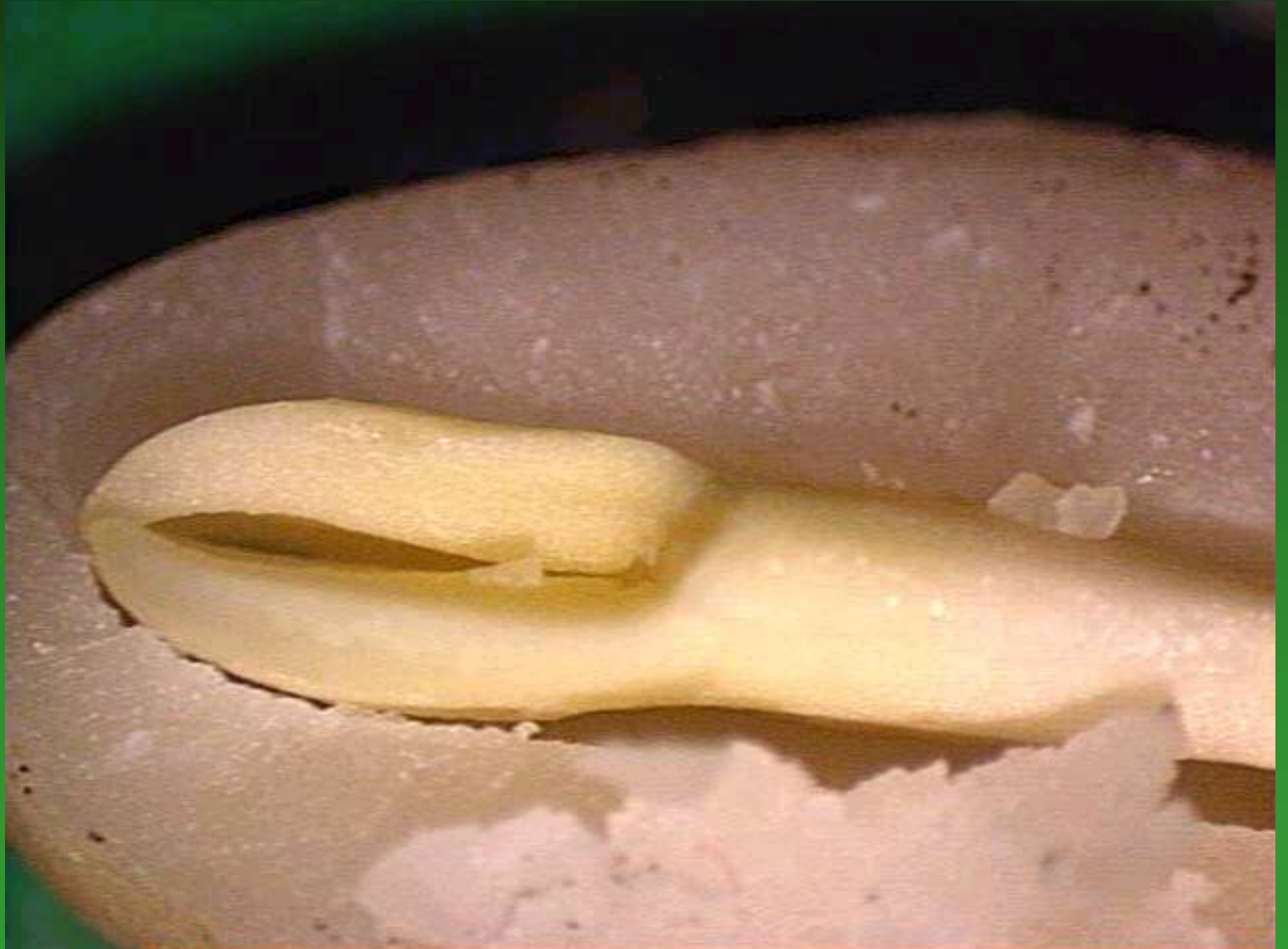


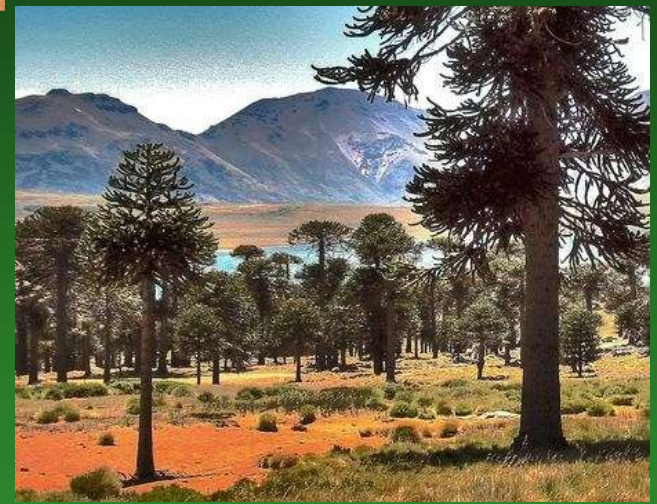
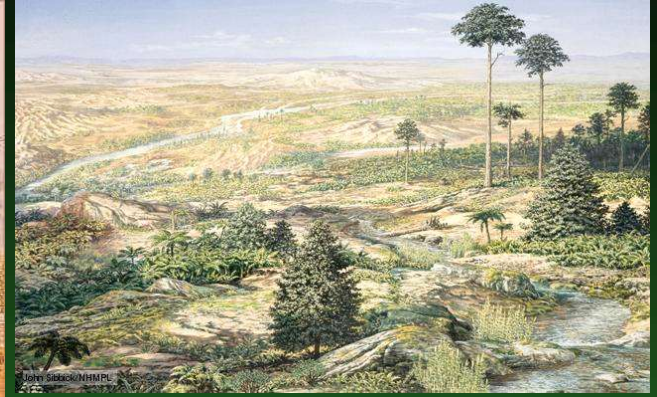
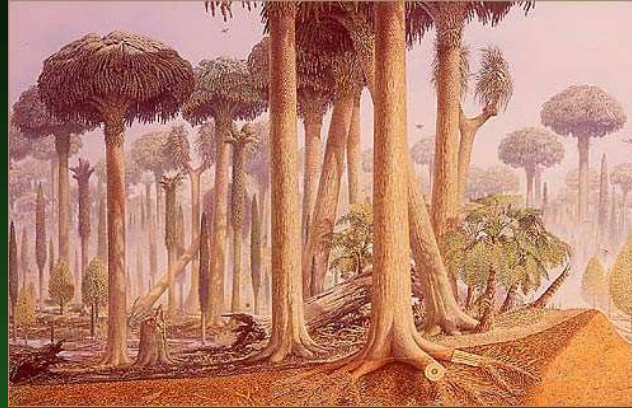
Vajíčka s jedním integumentem, s archegonií ještě vyvinutými



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

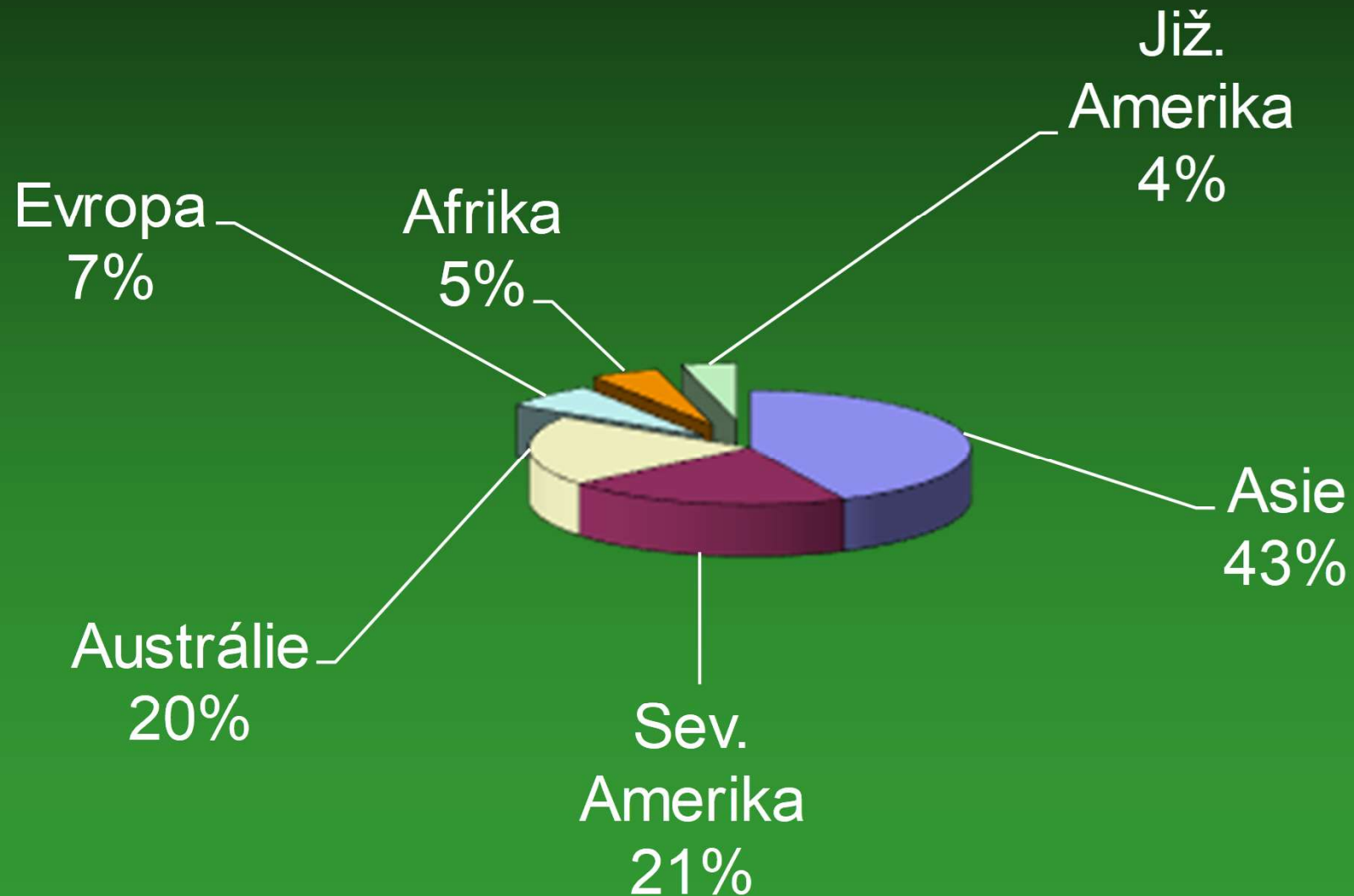
poprvé - konec karbonu

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* – araukariovité 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



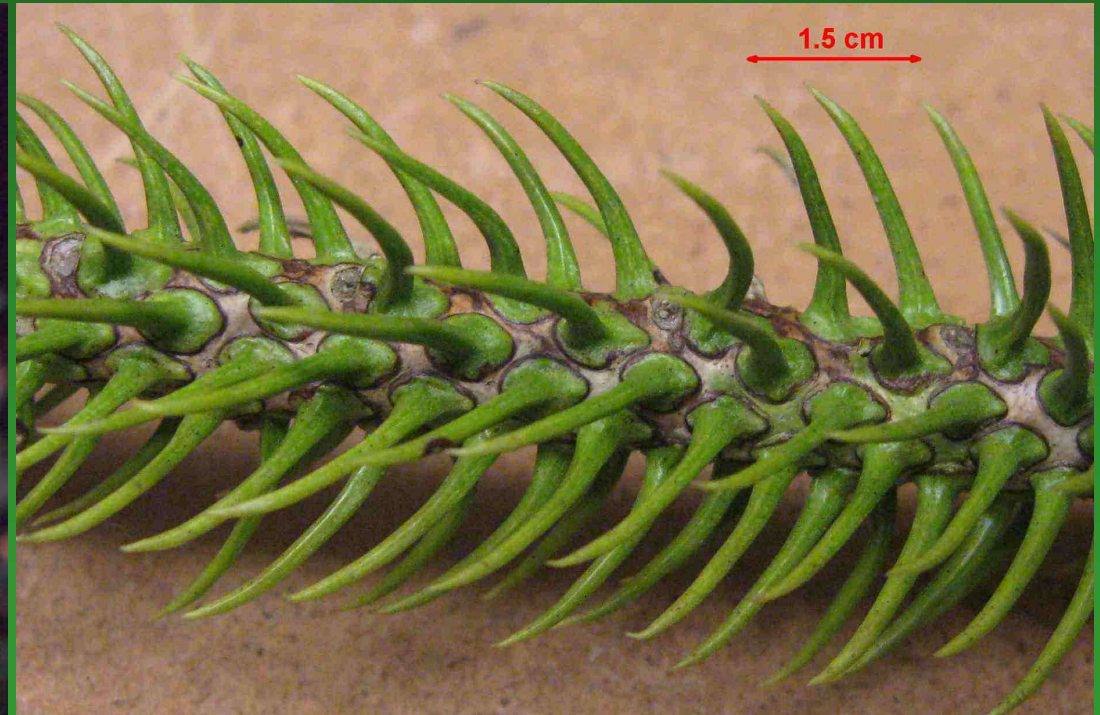
Větve – v symetrických přeslenech

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

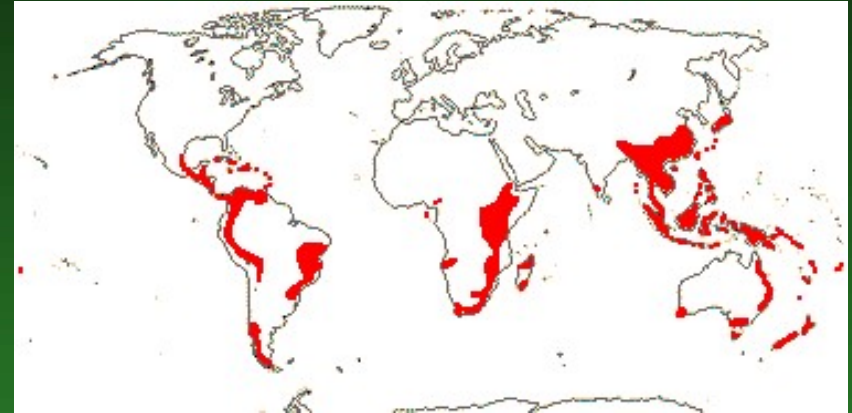


Podocarpaceae – podokarpovité 18/173

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



Copyright Aljos Farjon



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.



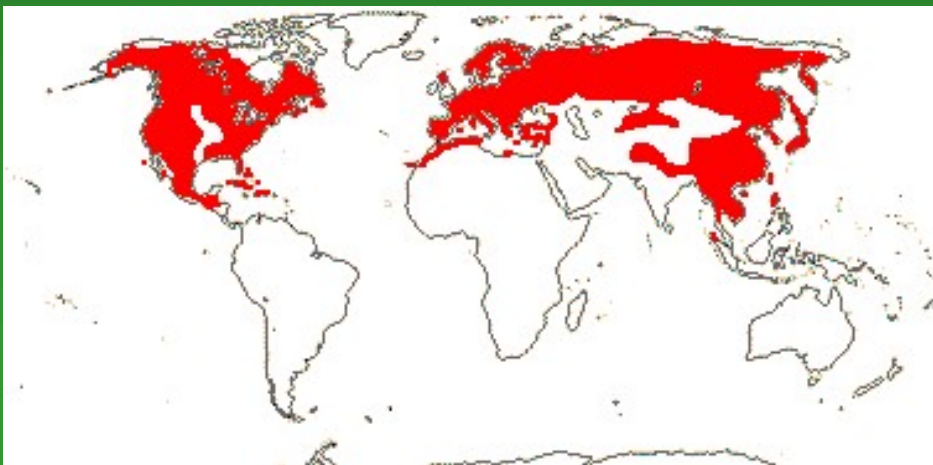
Podocarpus falcatus



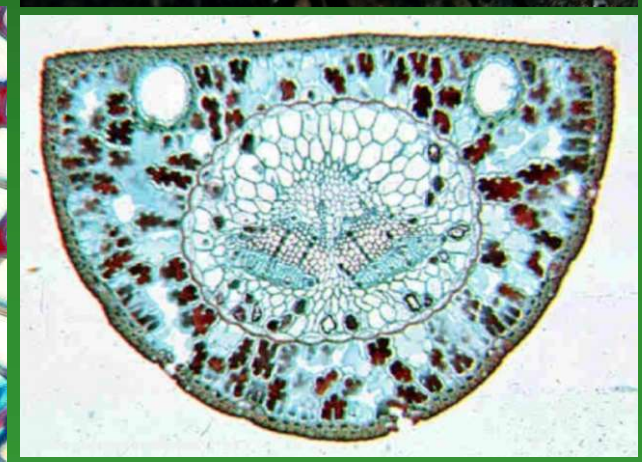
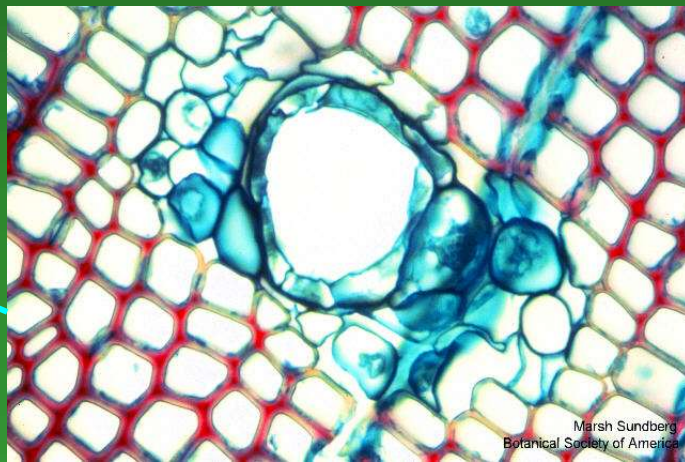
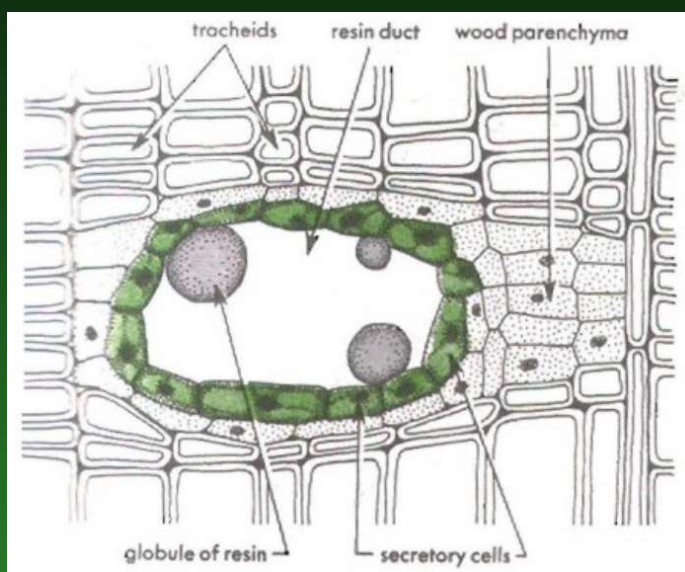
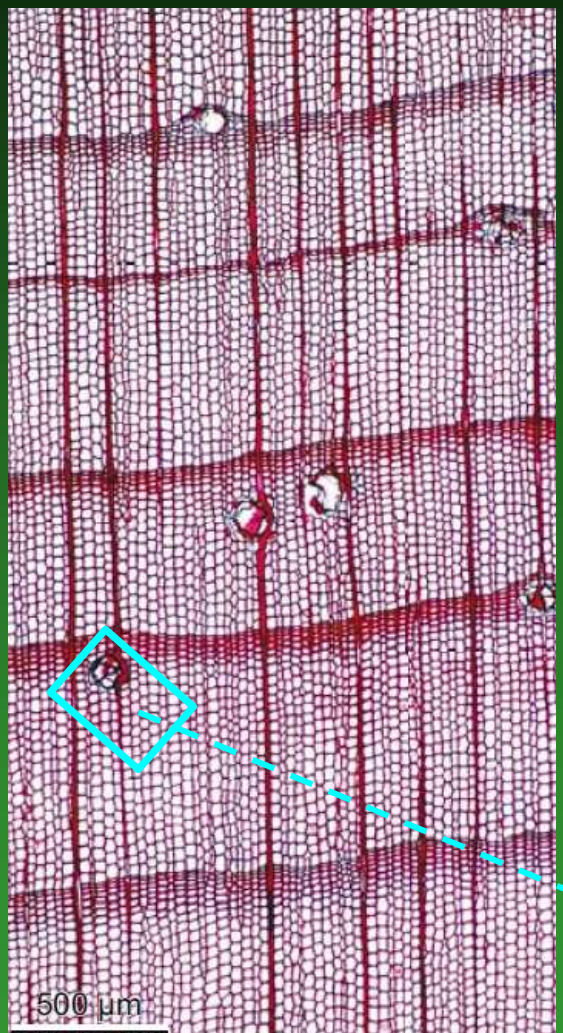
Pinaceae – borovicovité

jednodomé stromy s
vytrvávajícími jehlicemi (výjimka
modřín)

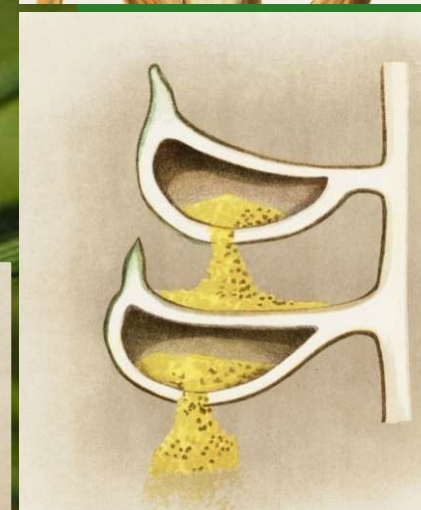
11/232 sev. polokoule, hlavně
boreální zóna - tajga



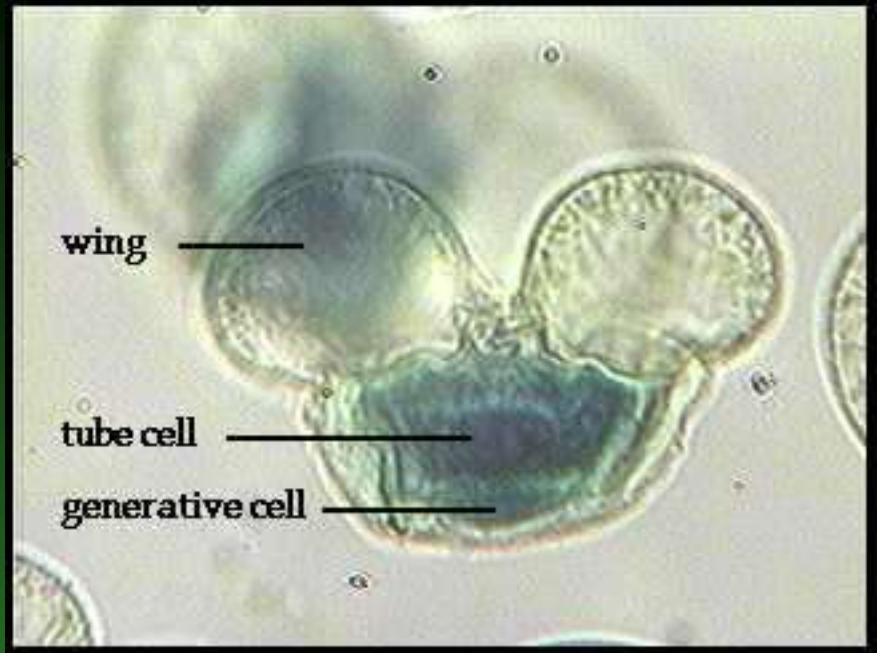
Pryskyřičné (balzámové) kanálky – ve všech vegetativních částech



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



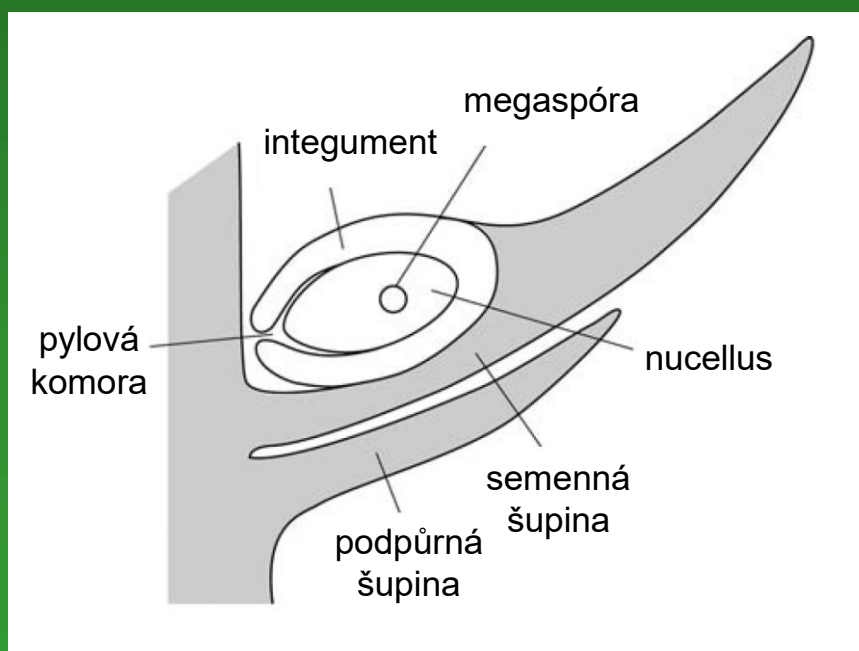
Pyl – často dva vzdušné vaky



Samičí šišky – střední velikosti, v době zralosti dřevnatí

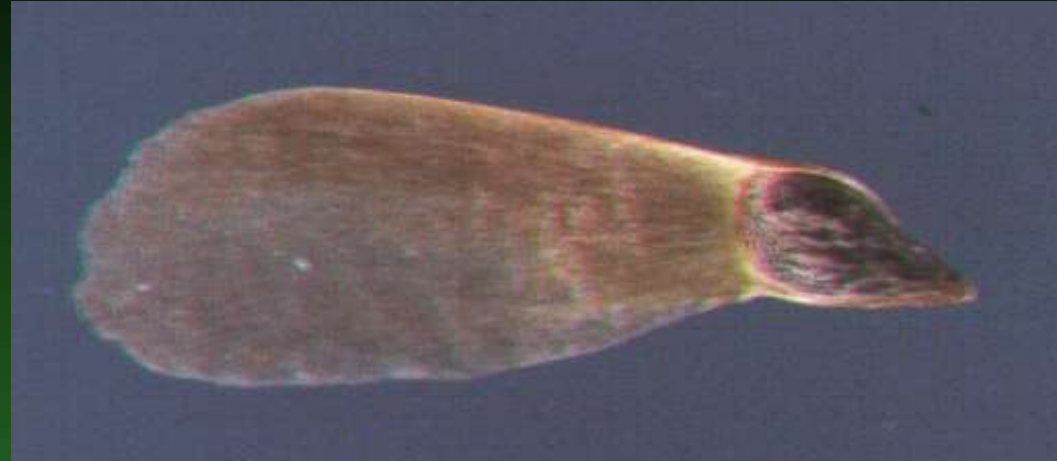


Vajíčka – po dvou na svrchní straně semenné šupiny



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:

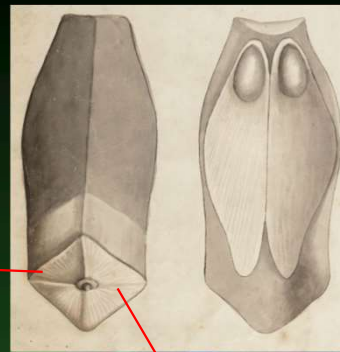
- borovice (*Pinus*),
- smrk (*Picea*),
- jedle (*Abies*)
- modřín (*Larix*)

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



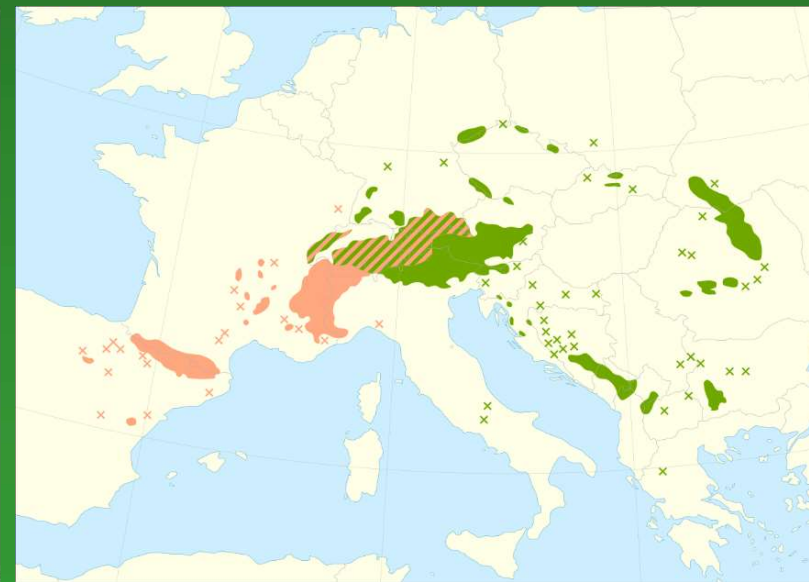
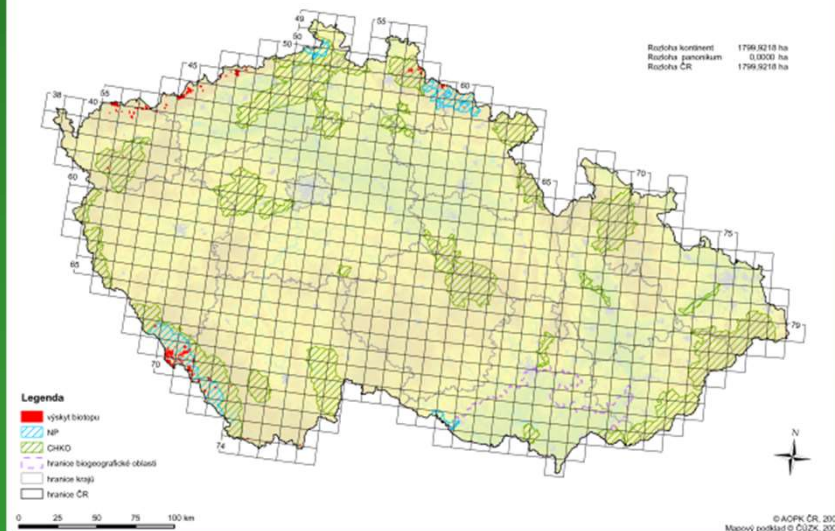
Pinus mugo – borovice kleč

- tvoří klečové pásmo nad horní hranicí lesa v Evropě

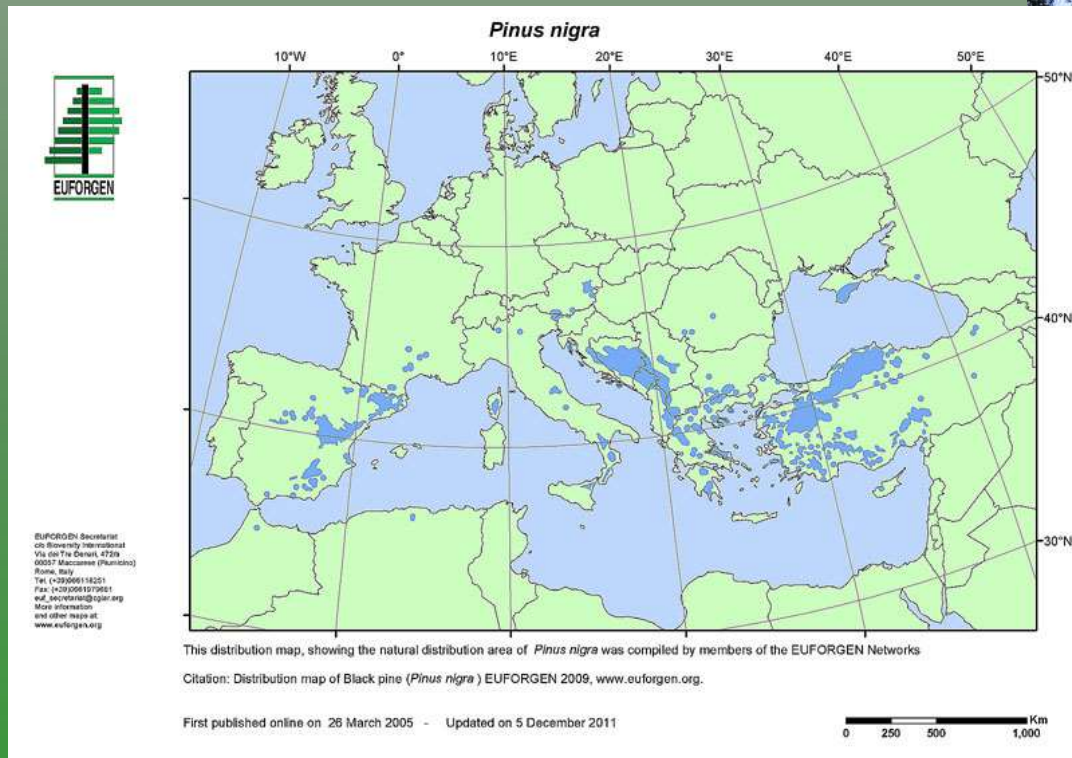


<http://botanika.wendys.cz>

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.



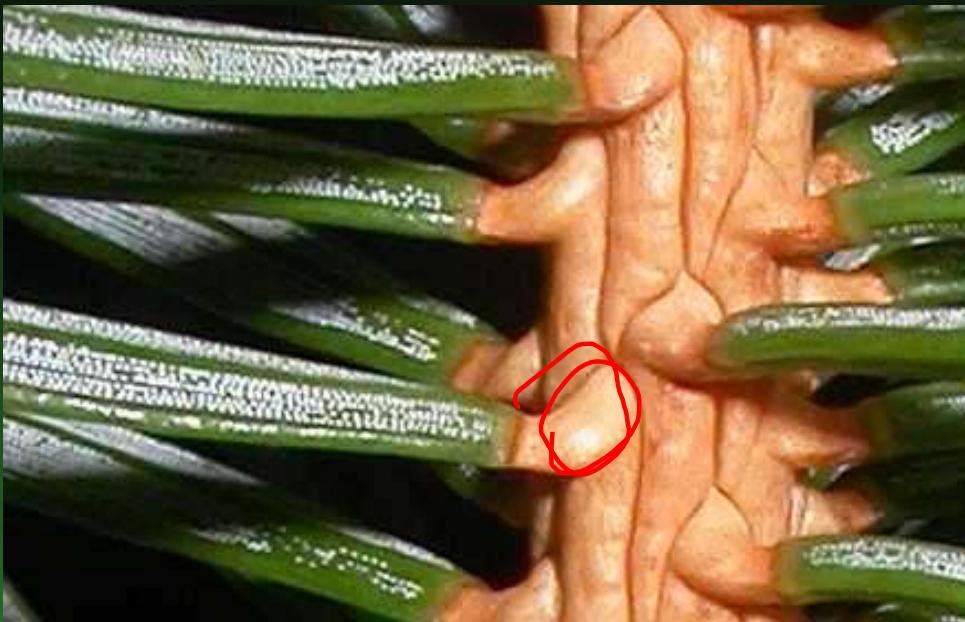
Středomoří – *Pinus pinea* –
borovice pinie – taky 2četné svazečky
semena = piniové „oříšky“; rozložitá
deštníkovitá koruna, Středozeří.



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

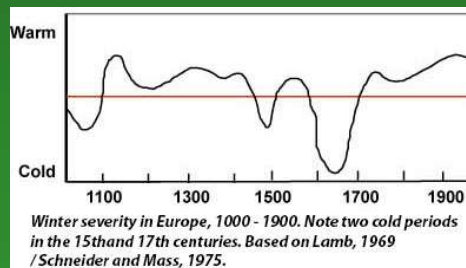
Picea abies - smrk ztepilý (= *P. excelsa*)

Dnes hlavní produkční dřevina, dorůstá až 50 m výšky.

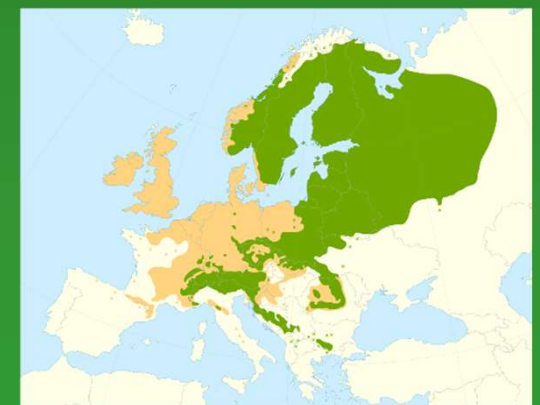
V postglaciálu se k nám vrátil zhruba před 8 tis. lety

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



Slichter 2005

© Jana Janáková

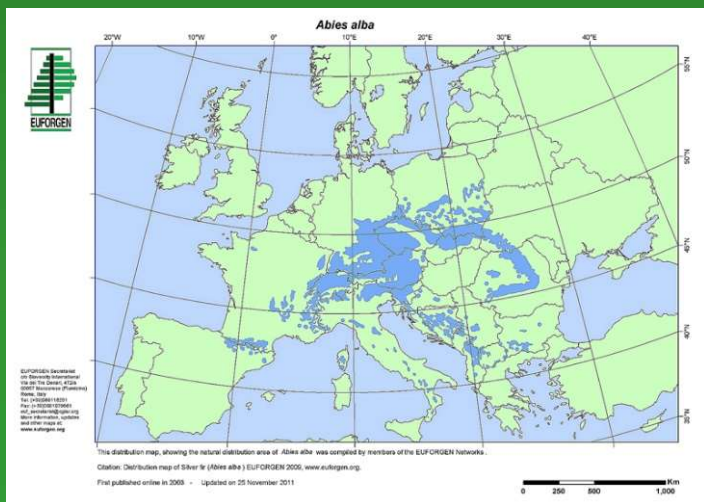
U nás jen

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.



U nás jen

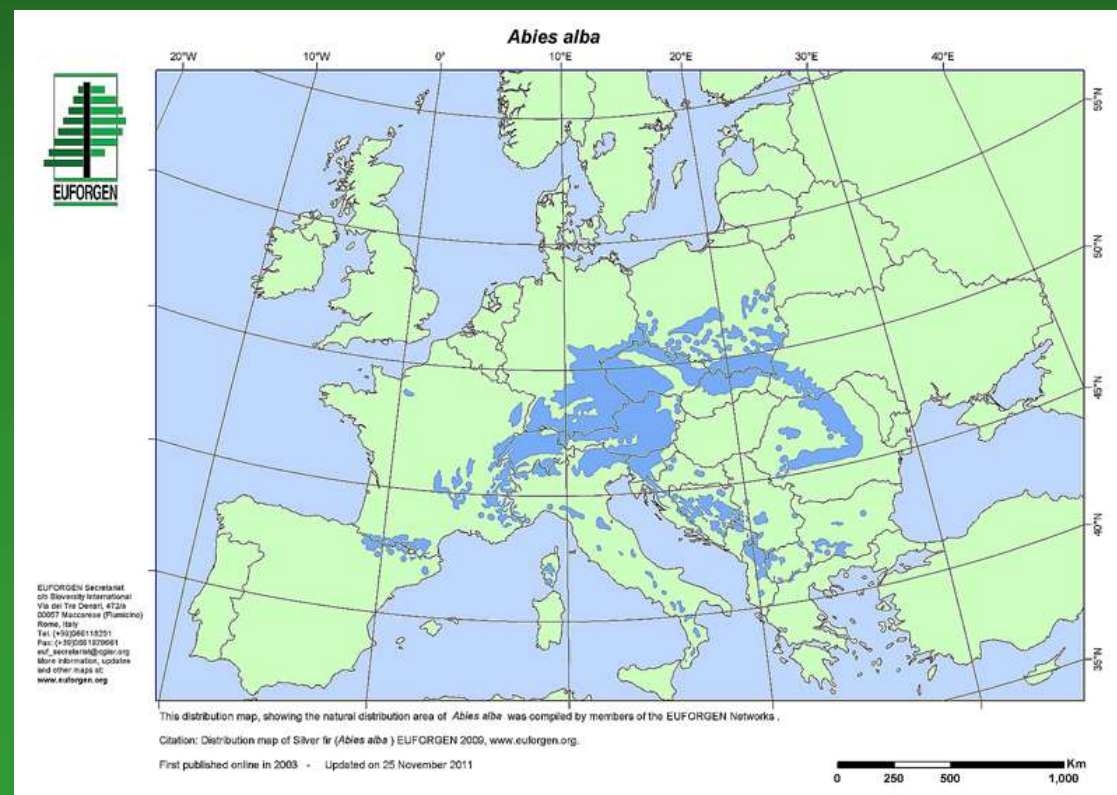
Abies alba jedle bělokorá

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.

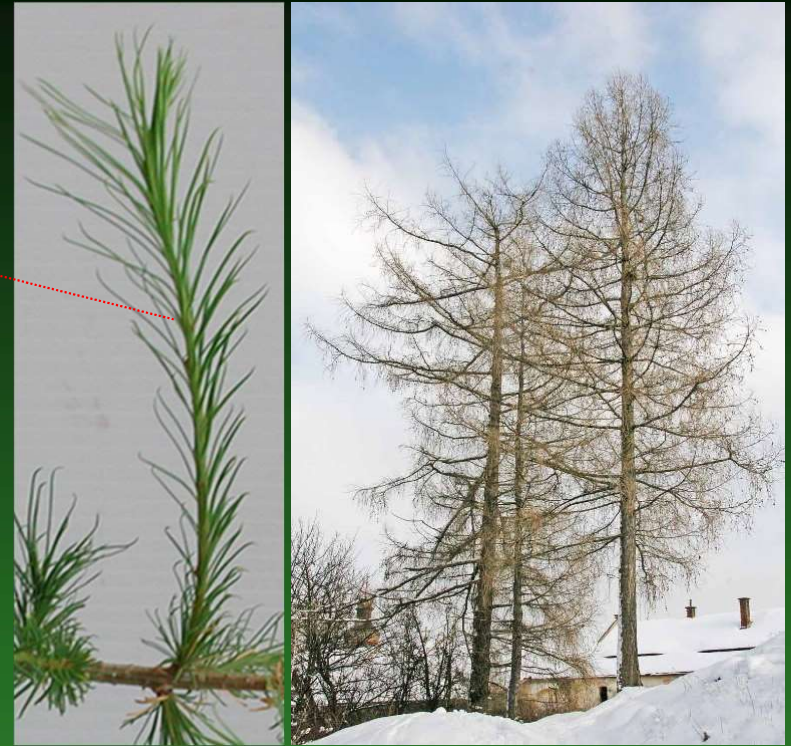


Larix decidua – modřín opadavý

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

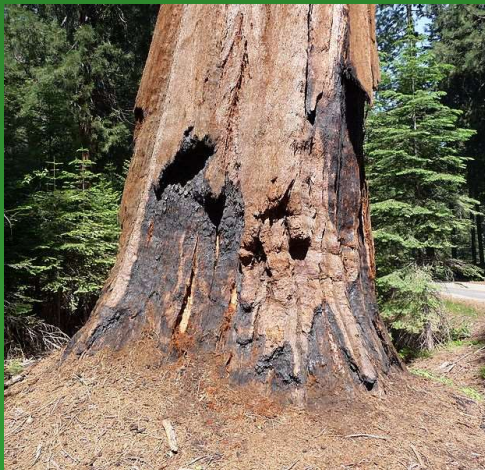
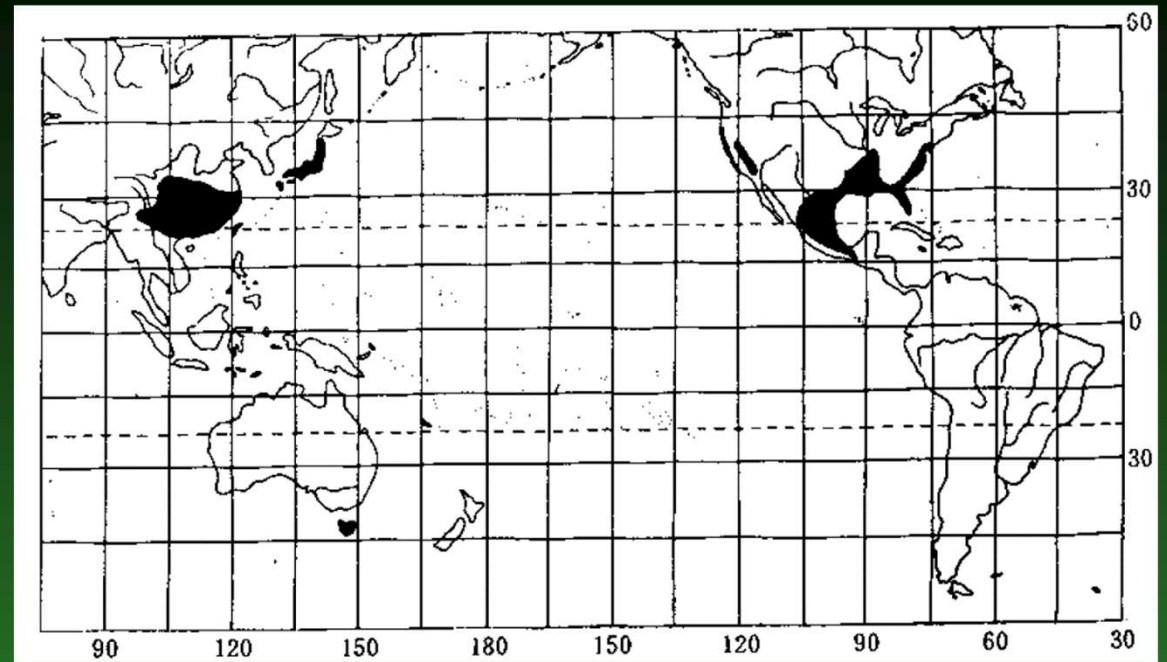


Na pilotech z modřínů stojí Benátky a stavěl se na nich i Petrohrad.

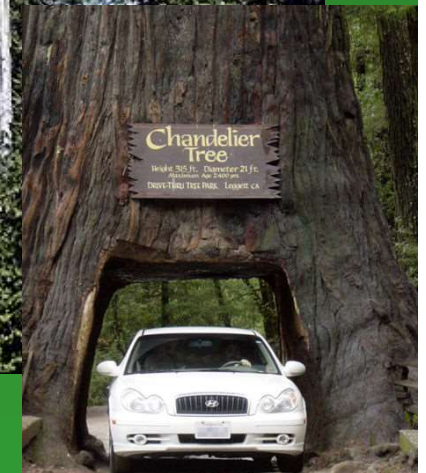
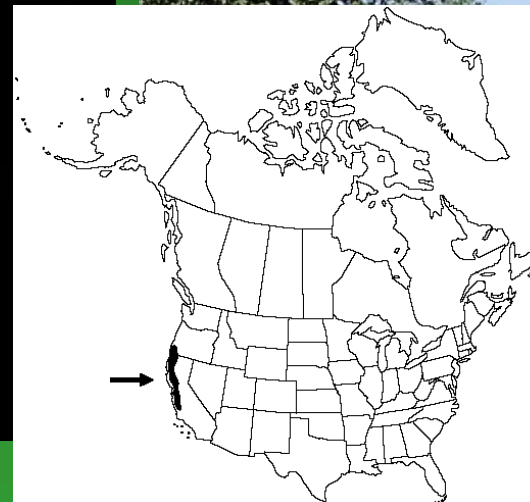
Taxodiaceae – tisovcovité

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



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



Sequoiadendron 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.)

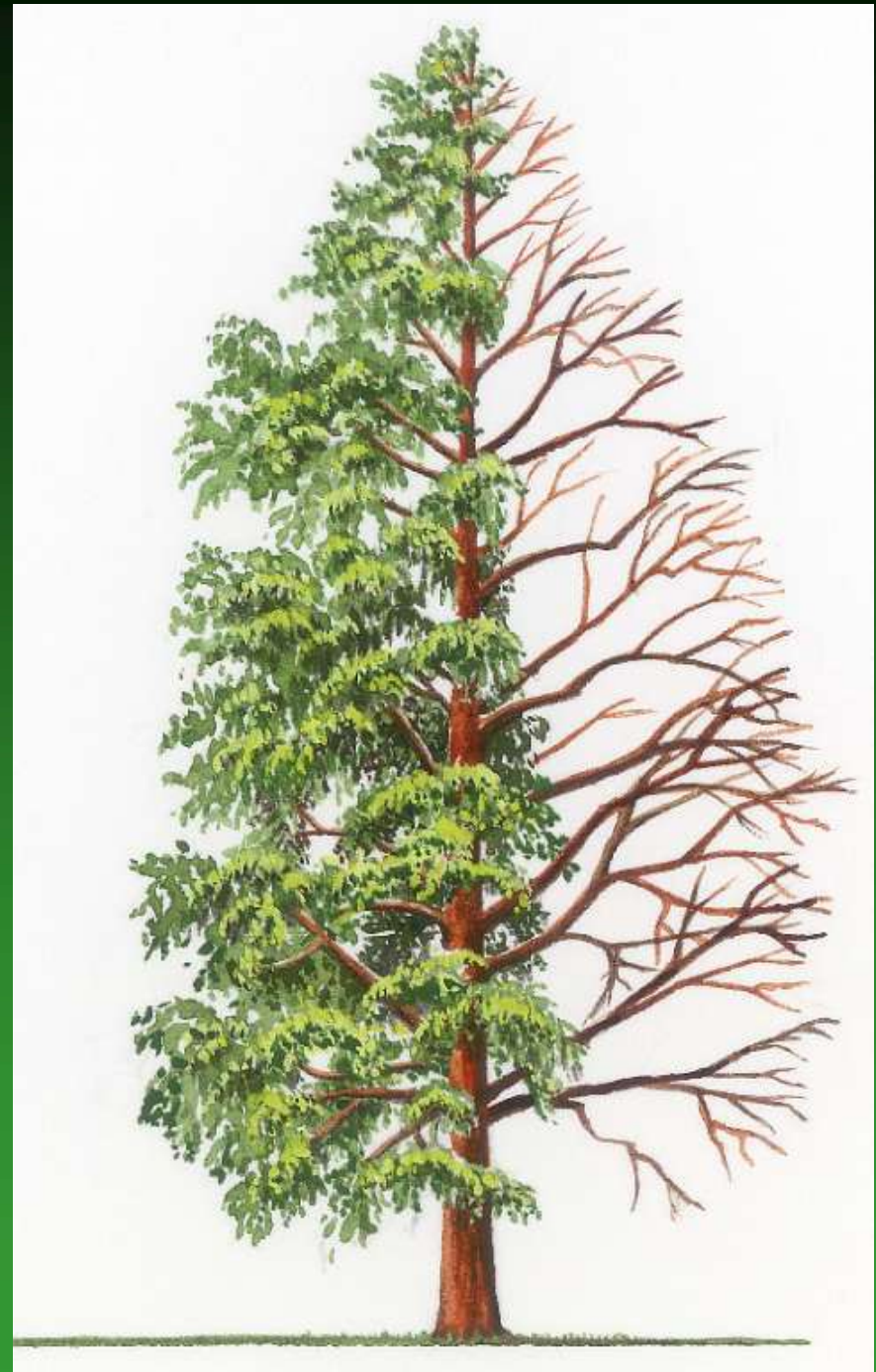
Původní v Golfském zálivu - od Floridy po Mexiko



Metasequoia glyptostroboides

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

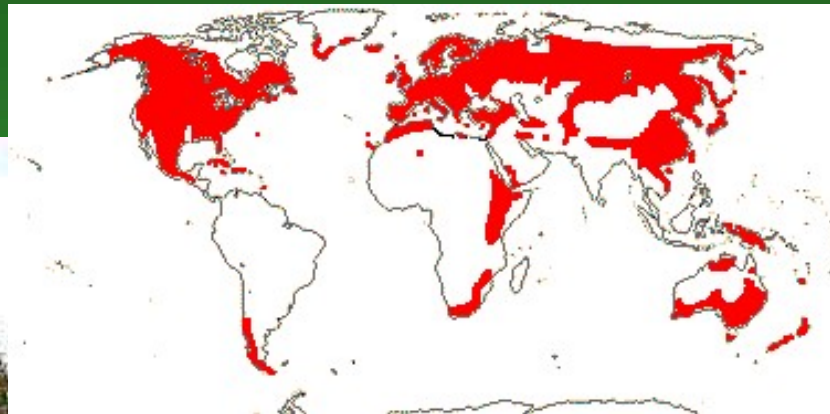
- křížmostojně 4řadé strobily
- dvouřadé jehlice



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

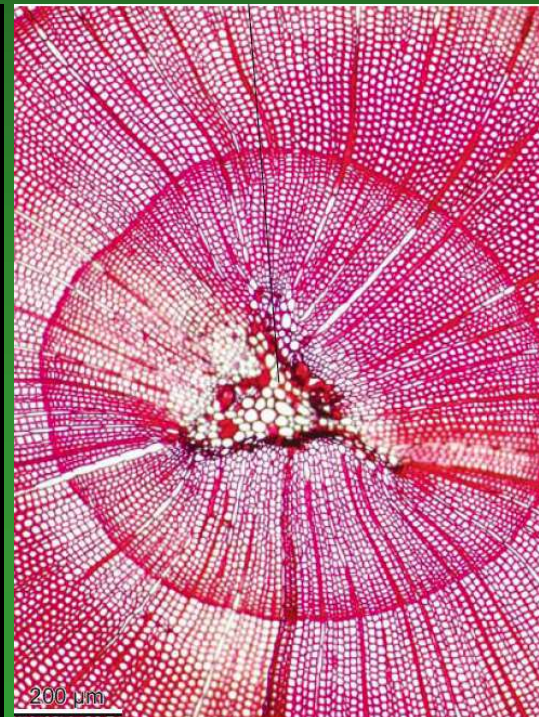
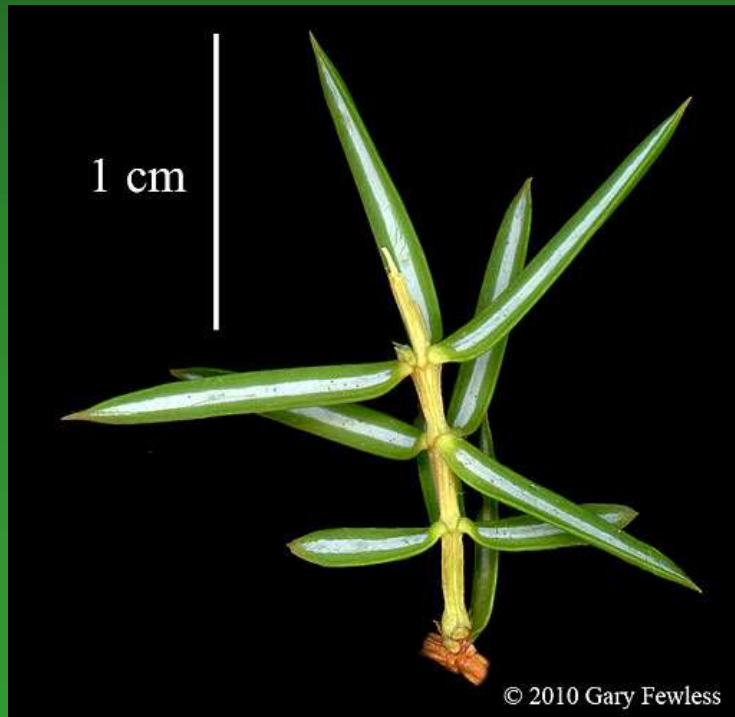
Semena – bez křídel



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

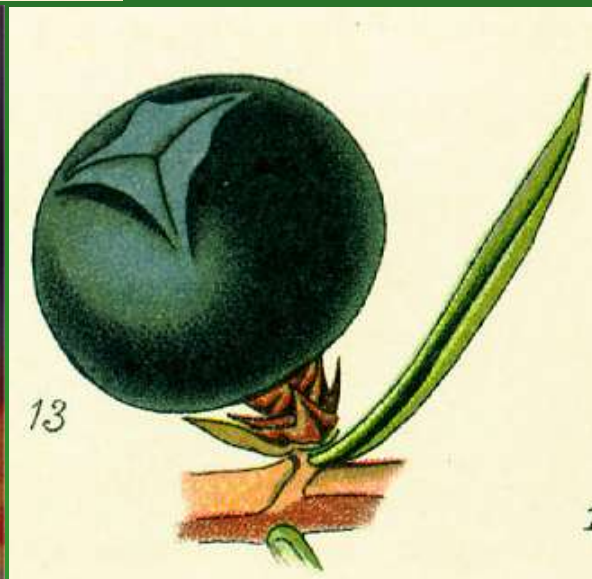
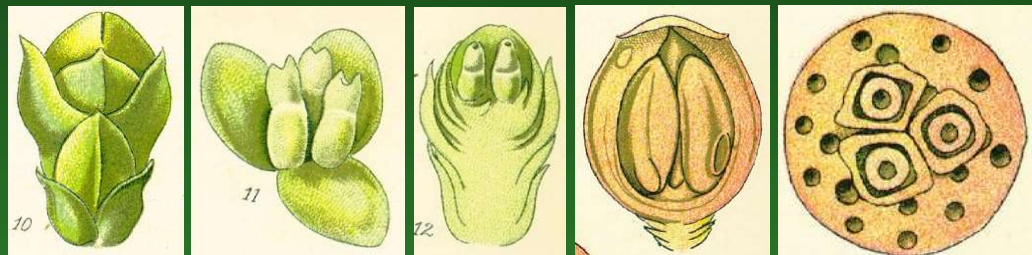
Jehlice – v trojčetných přeslenech

Centrální dřeň – 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.

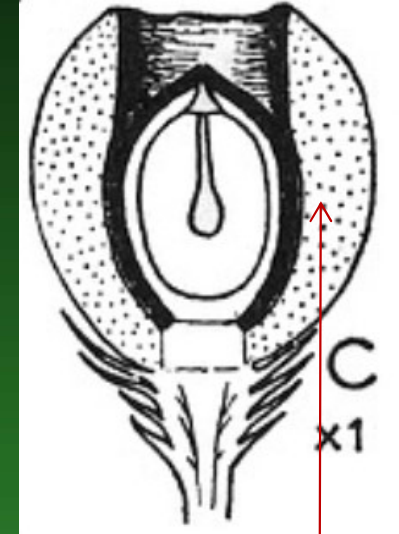
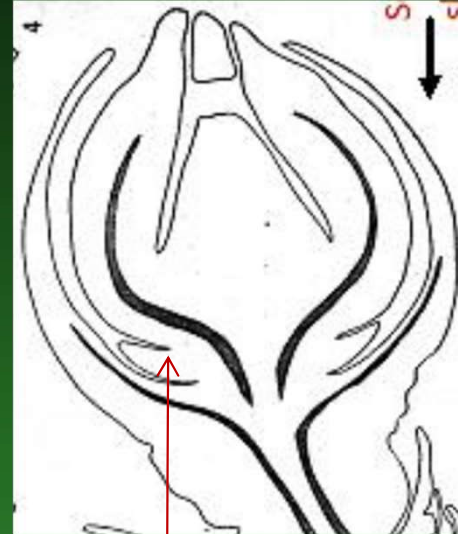
Listy jehlicovité, vytrvalé, dvouřadě uspořádané;



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

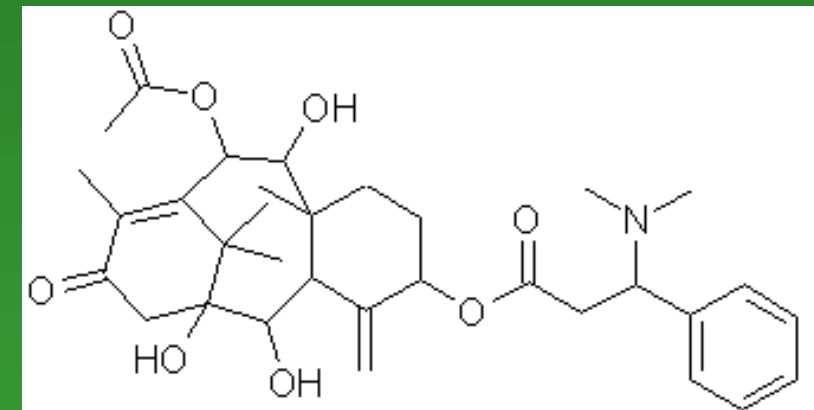
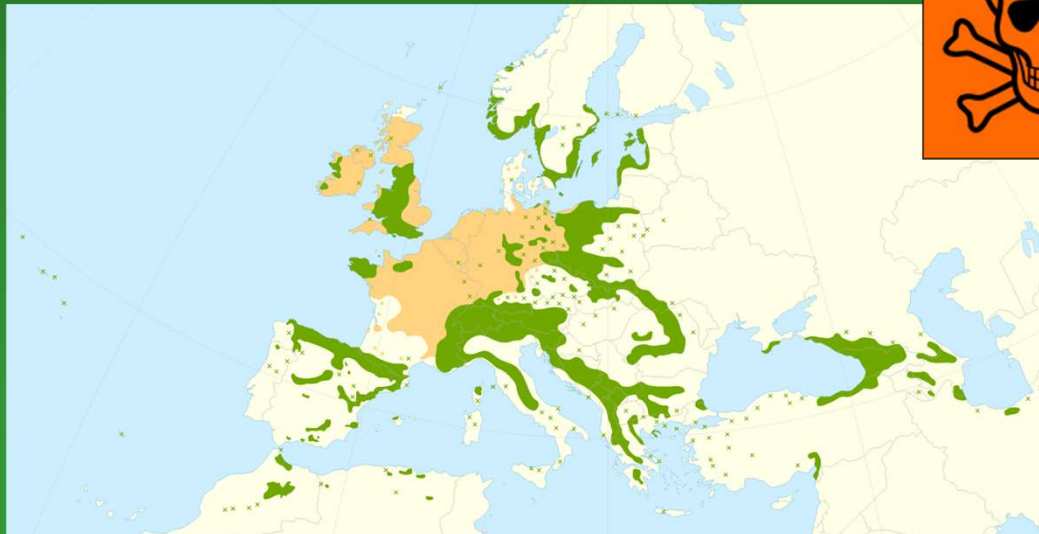


Dřevo pružné – výrob luků

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.



Taxin B

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

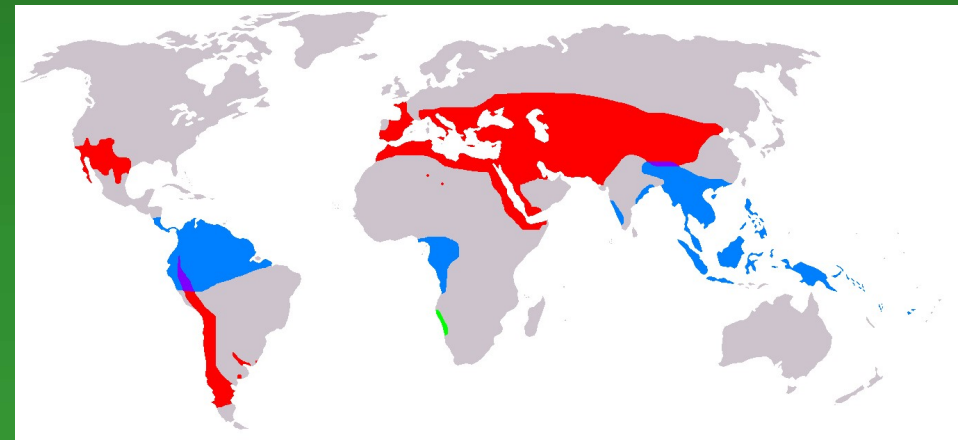
naprostá většina forem vyhynula

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

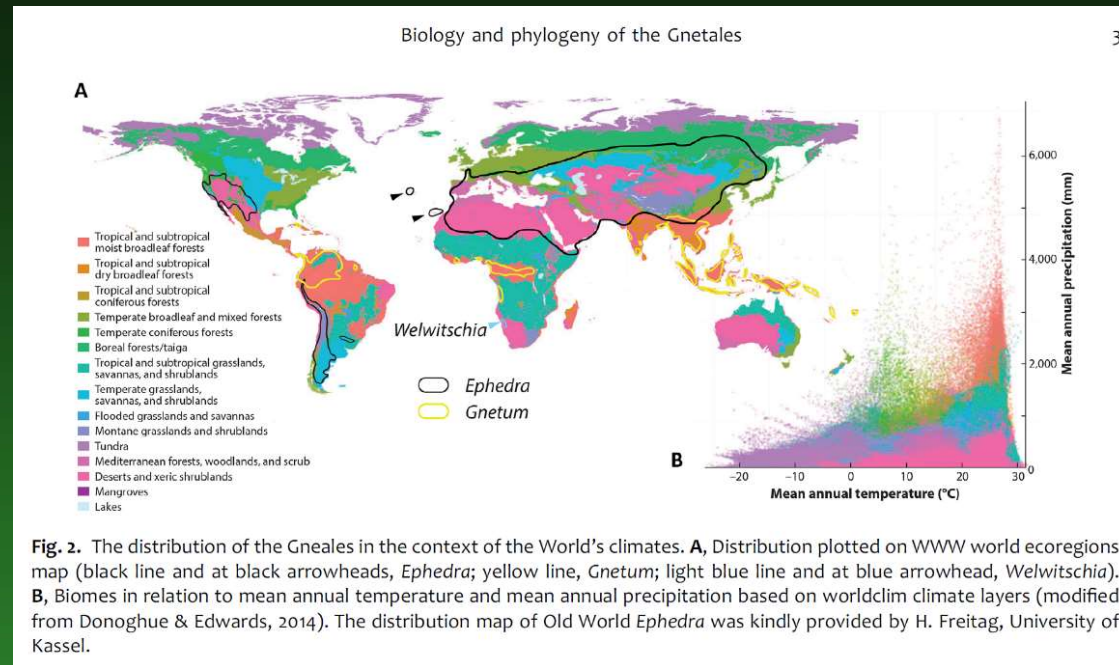
1. *Ephedridae* – *Ephedra* – 1/54

2. *Gnetidae* – *Gnetum* – 1/40

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



Gnetopsida – rozšíření a ekologie



1. *Ephedridae* – *Ephedra* – 1/54 – hlavně pouště, savany, stepi

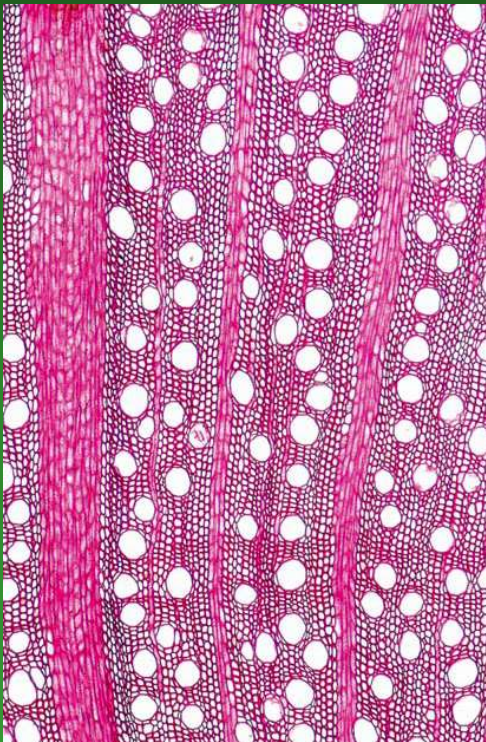
2. *Gnetidae* – *Gnetum* – 1/40 – hlavně tropické deštné lesy

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

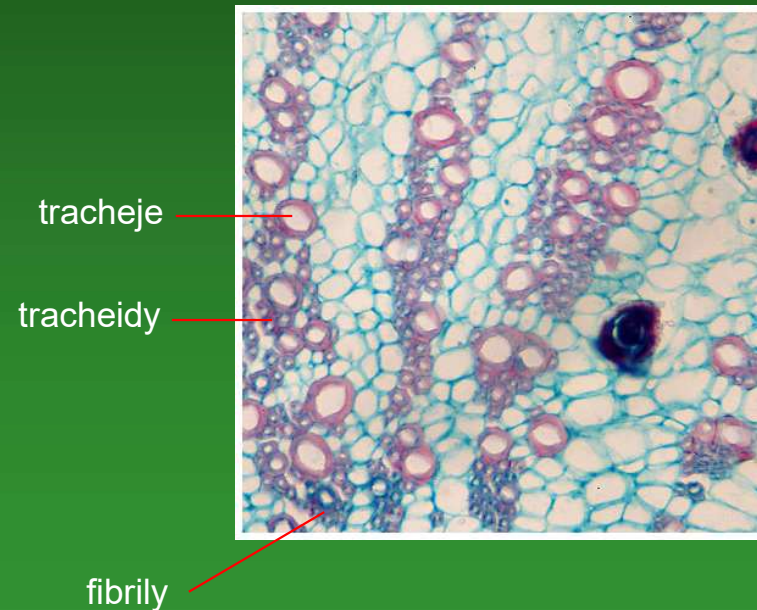
Xylem – tracheidy + fibrily + **tracheje**

- 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

Mikrostrobily

vstřícné křížmostojné šupiny



Ephedra



Welwitschia

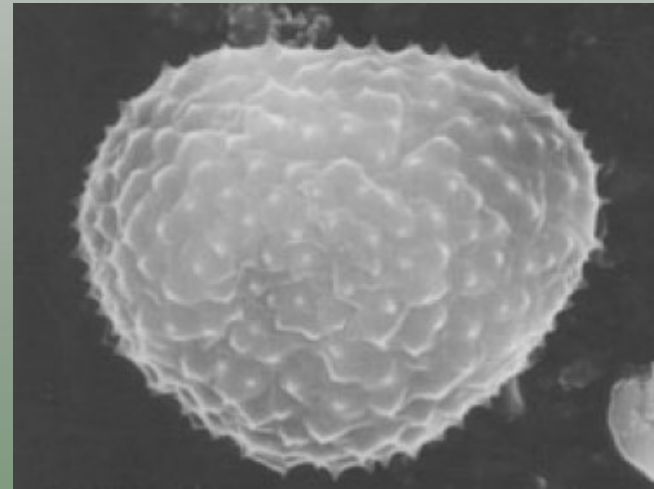
nebo přeslenité límečky



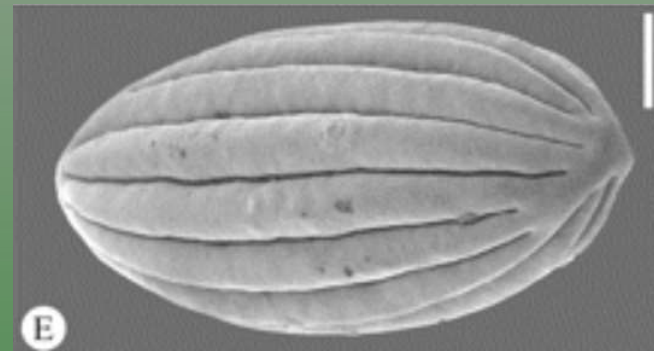
Gnetum

- Mikrostrobily často obsahují reziduální vajíčka často obklopená tyčinkami a spolu s nimi chráněná ve společných obalech ! = tvoří morfologicky „oboupohlavné květy“.
- Samičí květy v mikrostrobilech 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 !

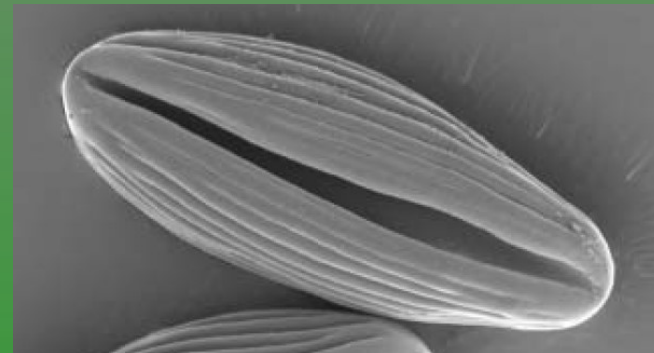
Pyl - bez vzdušných vaků



Gnetum



Ephedra



Welwitschia

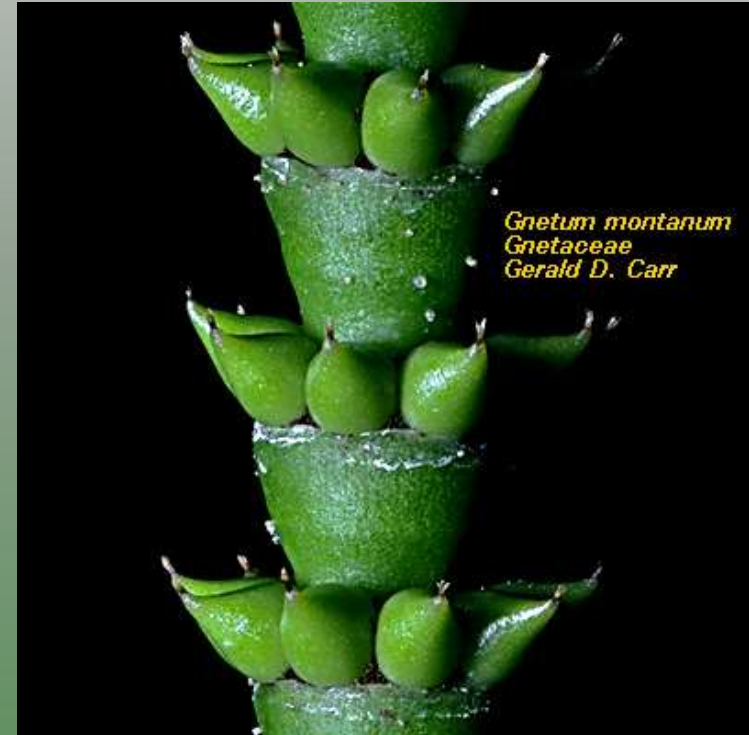
Megastrobily – s křížmostojnými šupinami nebo límečky



Welwitschia



Ephedra

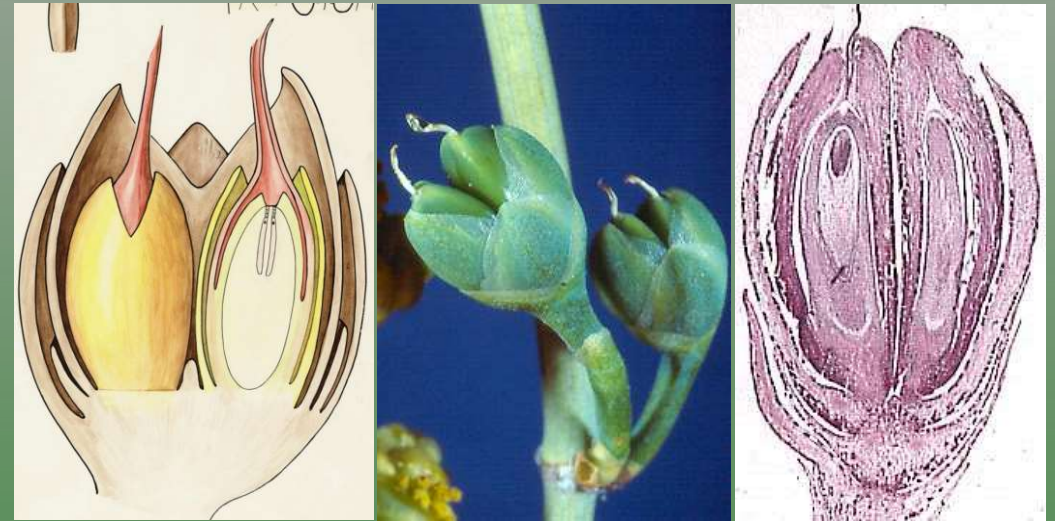


Gnetum montanum
Gnetaceae
Gerald D. Carr

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



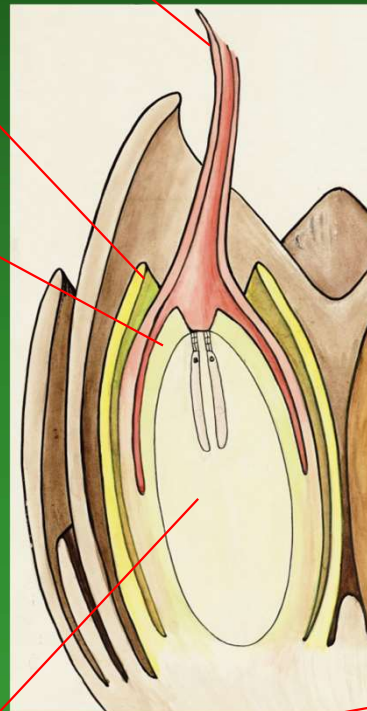
polinační trubička
= vnitřní integument
vajíčka

vnější
integument
vajíčka

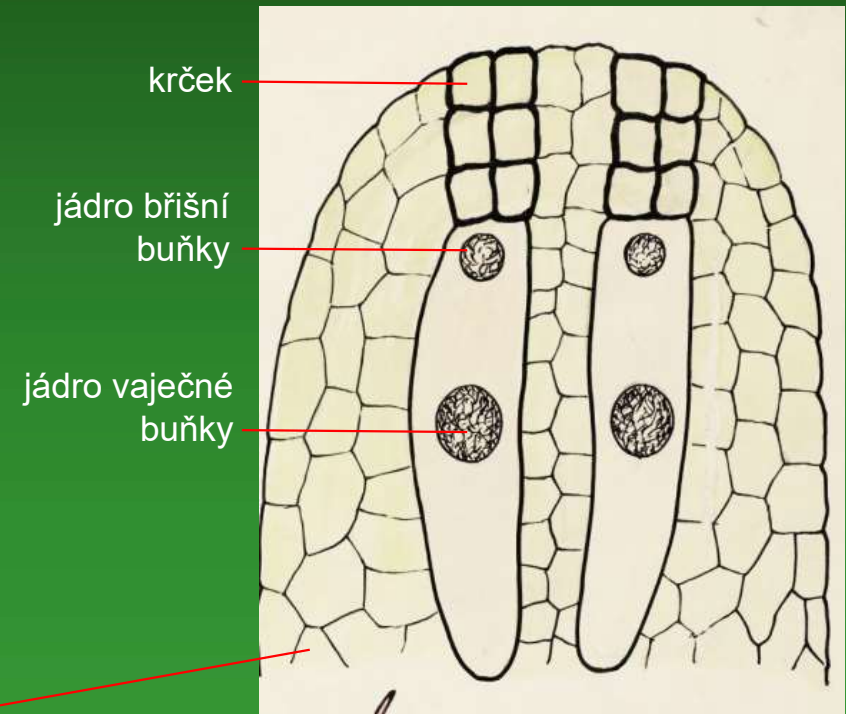
nucellus

megagametofyt
= megaprothalam

Vajíčko



Archegonia



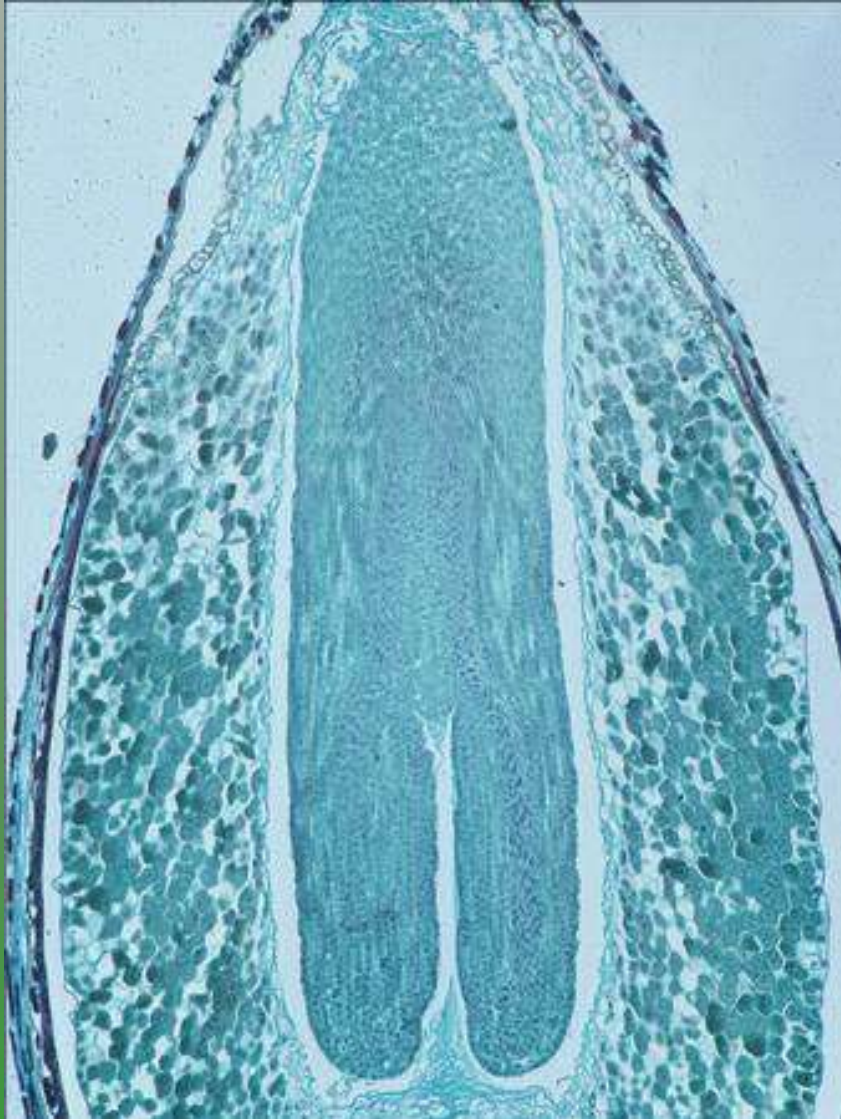
krček

jádro břišní
buňky

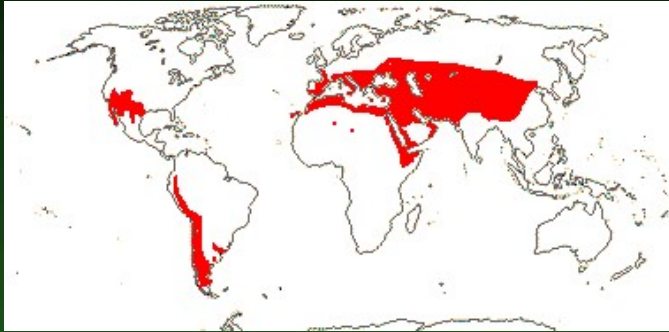
jádro vaječné
buňky

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).

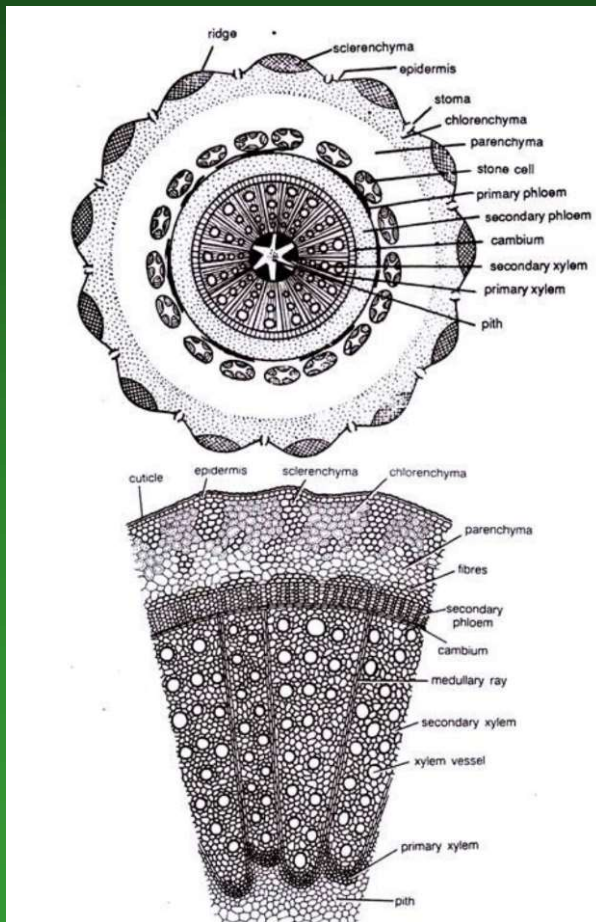


Stonky - nejmladší asimilující (zelené)

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



anatomie mladého stonku



sekundárně tloustnoucí starší stoněk

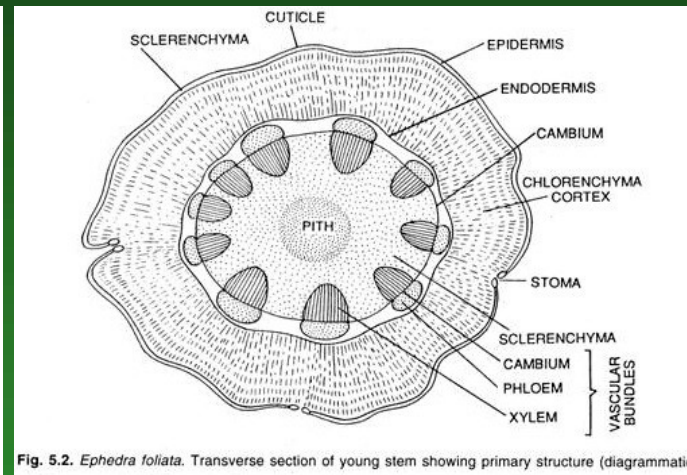
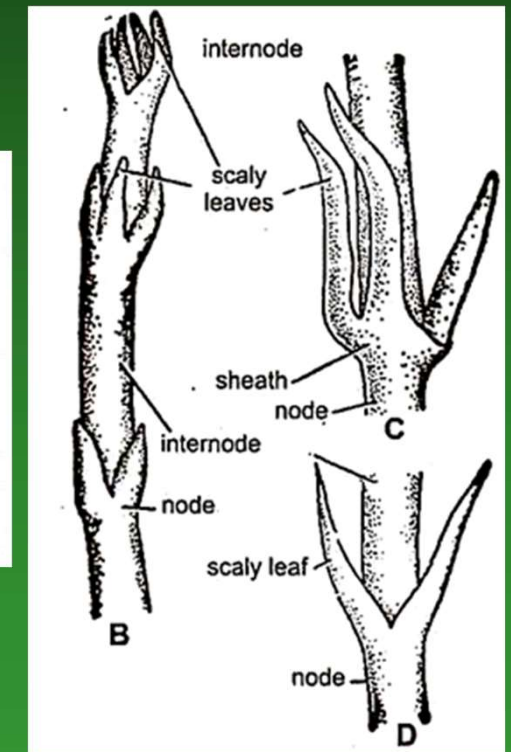
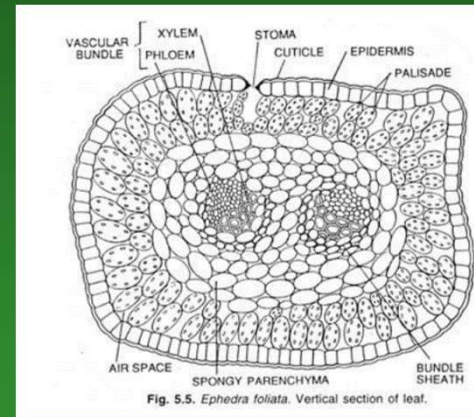


Fig. 5.2. *Ephedra foliata*. Transverse section of young stem showing primary structure (diagrammatic).



E. boelckeii

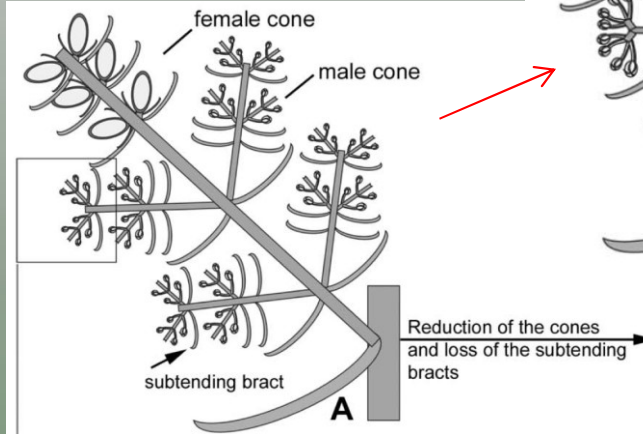
- Listy**
- drobné - 2–15 mm (vzácně až 40 mm)
 - šupinovitě
 - 1 střední žilka (se 2 kolaterálními svazky)
 - vstřícně, křížmostojně postavené
(vzácně ve vícečetných přeslenech)
 - spodními částmi srostlé v pochvy, konce však volné
 - často blanité bez chlorofylu
 - vytrvalé, časem se třepící a rozpadající



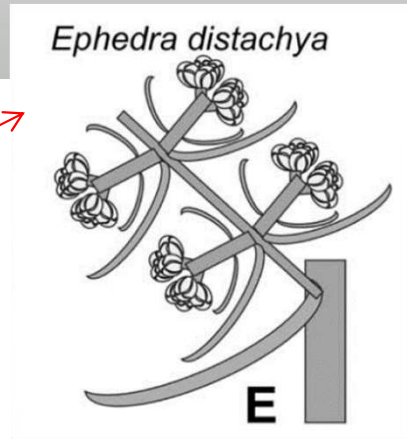
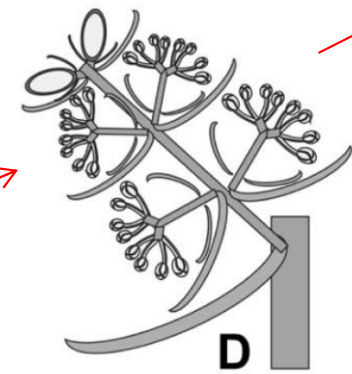
Mikrostrobily – vyrůstají v paždí listů, mají 8–12 synandrií (= mikrospoangioforů) - připomíná květy v klasu



Hypotetická evoluce mikrostrobilu



Ancestor nahosemenných se složenými oboupohlavnými šišticemi



Synandrium vzniklo srústem 4 nebo 8 tyčinek = každé nese 4 nebo 8 dvoupouzdrých syngií

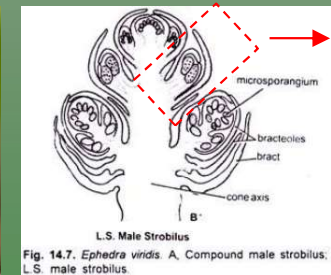
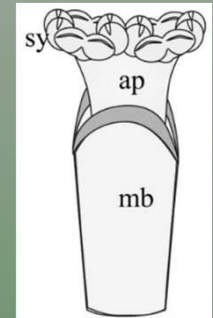


Fig. 14.7. *Ephedra viridis*. A. Compound male strobilus. B. L.S. male strobilus.

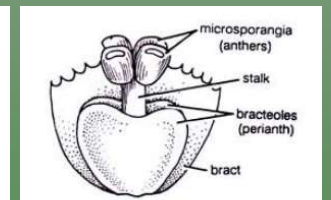
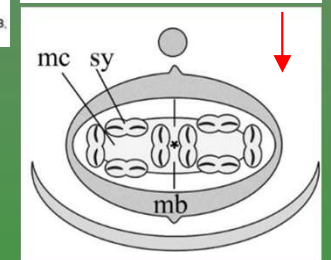


Fig. 14.9. *Ephedra*. A single male flower.



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

Opylení – hlavně větrem, některé druhy i hmyzem



JSE Journal of Systematics and Evolution doi: 10.1111/jse.12190

Review

The Gnetales: Recent insights on their morphology, reproductive biology, chromosome numbers, biogeography, and divergence times

Stefanie M. Ickert-Bond^{1*} and Susanne S. Renner²

¹University of Alaska Museum of the North and Department of Biology and Wildlife, University of Alaska Fairbanks, 907 Yukon Dr., PO Box 756960, Fairbanks, Alaska 99775-6960, USA
²Institute of Systematic Botany and Mycology, University of Munich (LMU), Menzinger Str. 67, 80638 Munich, Germany
 *Author for correspondence. E-mail: smickertbond@alaska.edu. Tel./Fax: 1-907-474-6277/1-907-474-5469.
 Received 23 November 2015; Accepted 15 December 2015; Article first published online 12 January 2016

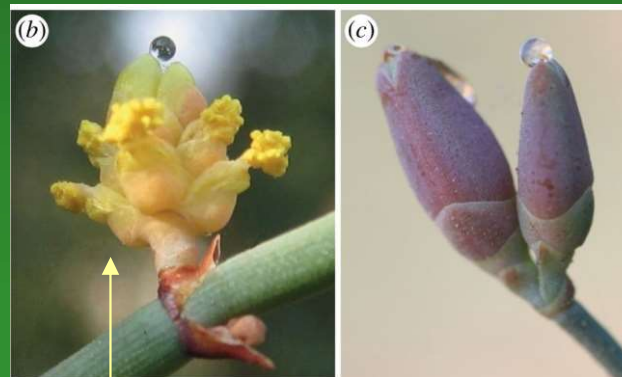
Hmyz pyl přeneše při „pití“ polinační kapky, pokud před tím sbíral pyl. Pyl hmyzosnubných druhů je lepkavý

LINNEAN SOCIETY BOTANICAL Journal

Botanical Journal of the Linnean Society, 2016, 180, 461–477. With 9 figures

From near extinction to diversification by means of a shift in pollination mechanism in the gymnosperm relict *Ephedra* (Ephedraceae, Gnetales)

KRISTINA BOLINDER^{1*}, AELYS M. HUMPHREYS^{1,2}, JOHAN EHRLÉN¹, RONNY ALEXANDERSSON¹, STEFANIE M. ICKERT-BOND^{1,5} and CATARINA RYDIN¹



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.

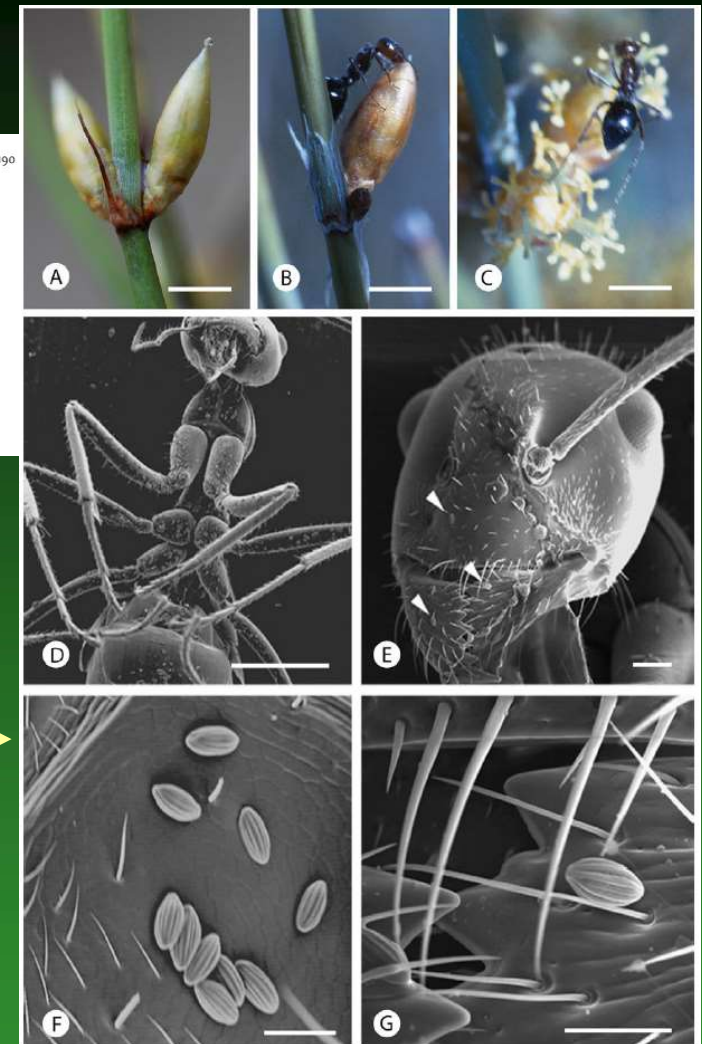


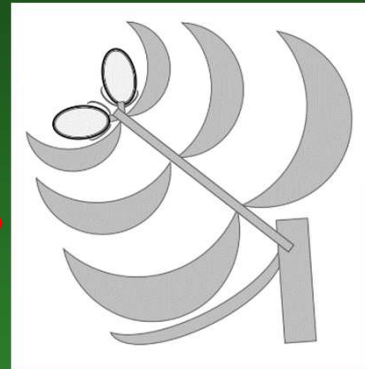
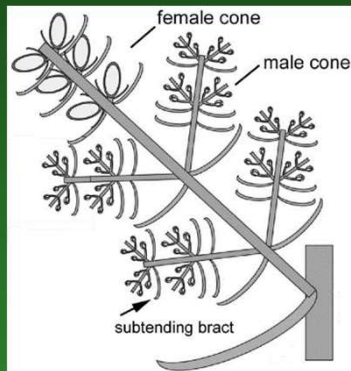
Fig. 7. Ant visitation on *Ephedra trifurca* in the Sonoran Desert, Arizona. **A**, Ovulate strobilus with pollination drop formation at the micropylar tube. **B**, Ant of *Myrmecocystus* cf. *mimicus* Wheeler, 1908 feeding on pollination droplet of ovulate cone in *E. trifurca*. **C**, *Myrmecocystus* 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 μ m; F, G = 50 μ 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

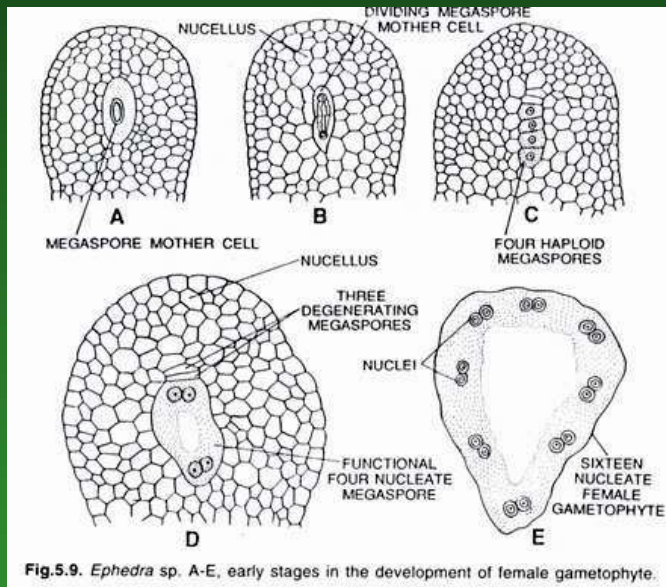
Hypotetická evoluce megastrobilu chvojníků



Vajíčko – **archegonia** (zde ve fylogenzi 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

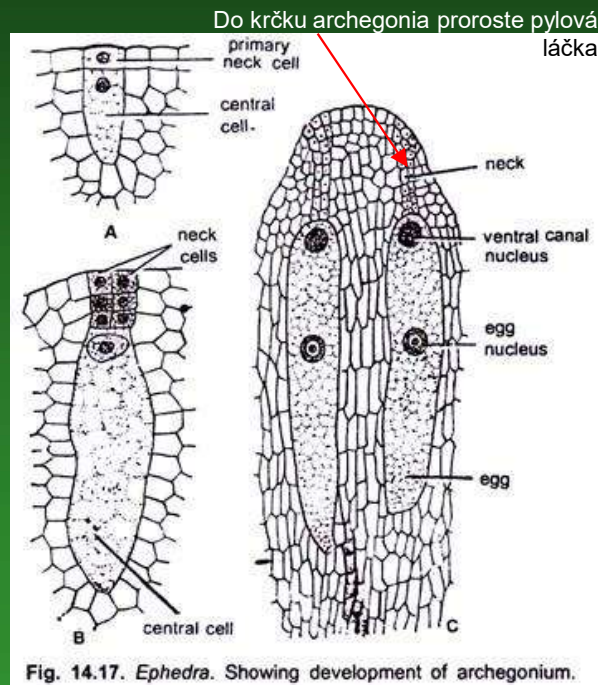
Meióza jedné z buněk nucellu = **4 megaspóry**
3 zaniknou (rozdíl proti *Gnetum* a *Welwitschia*!)

Jádro zbylé megaspóry: 12x mitóza

--> 1024 jaderné coenocytické megaprothalamium

Kompartimentalizace --> prothalamium celulární

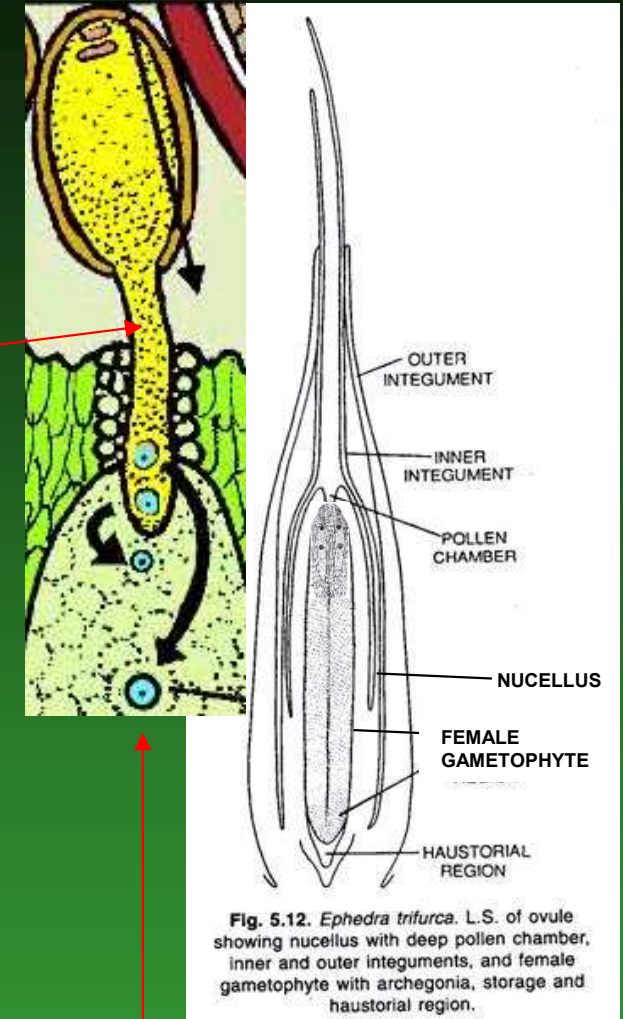
Diferenciace archegonií



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

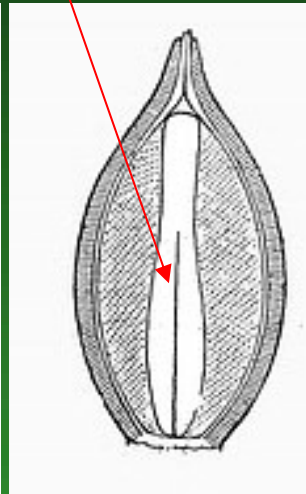
Dvojí oplození: jak ventrální, tak vaječné jádro
oplozeny = 2 zygoty.

Ventrální zygota se může několikrát rozdělit a
podporovat růst embrya, pak zaniká.

Semena - hnědá až černá, jedovatá

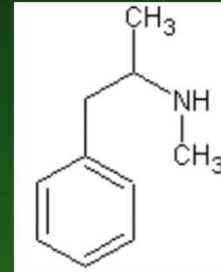


- většinou obalená zdužnatělými šupinami megastrobilu (několik druhů má šupiny blanité)
- zdužnatělé šupiny červené až bělavé barvy
- embryo se 2 dělohami

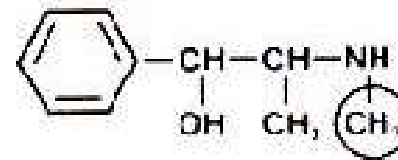
Ephedra frustillata*Ephedra aphylla**Ephedra aphylla**Ephedra aphylla**Ephedra ciliata*



pervitin



EPHEDRINE



Alkaloid ephedrin
součást antitusik

Vyrábí se však
synteticky

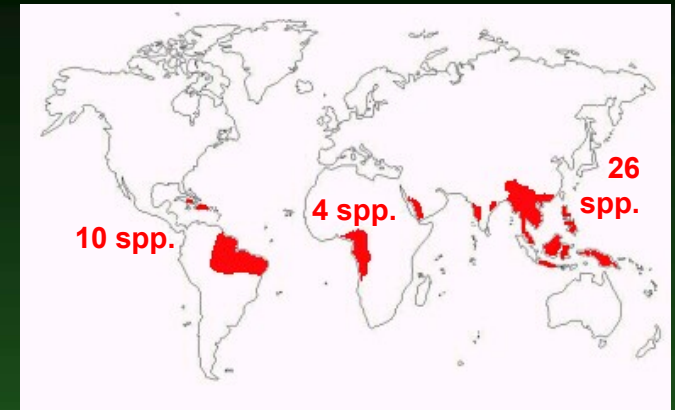


Používán také jako surovina při výrobě pervitinu

Gnetaceae – liánovcovité – *Gnetum*

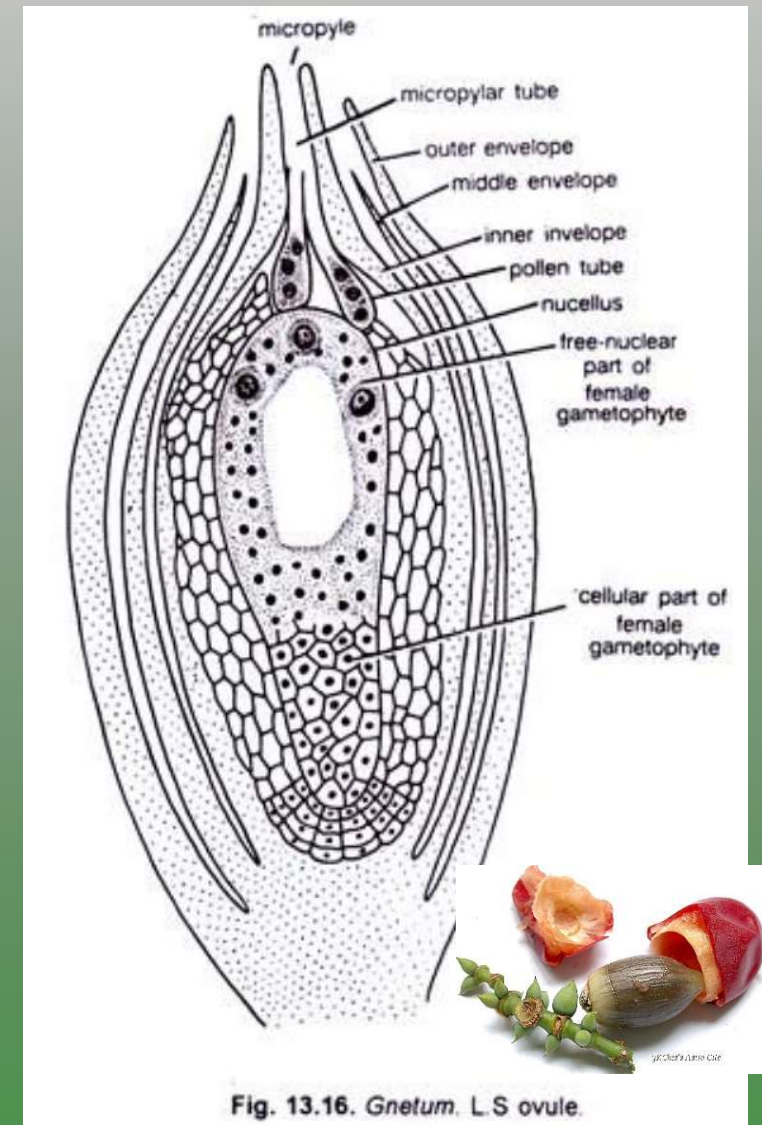
1/40

- 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 prothallium; **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

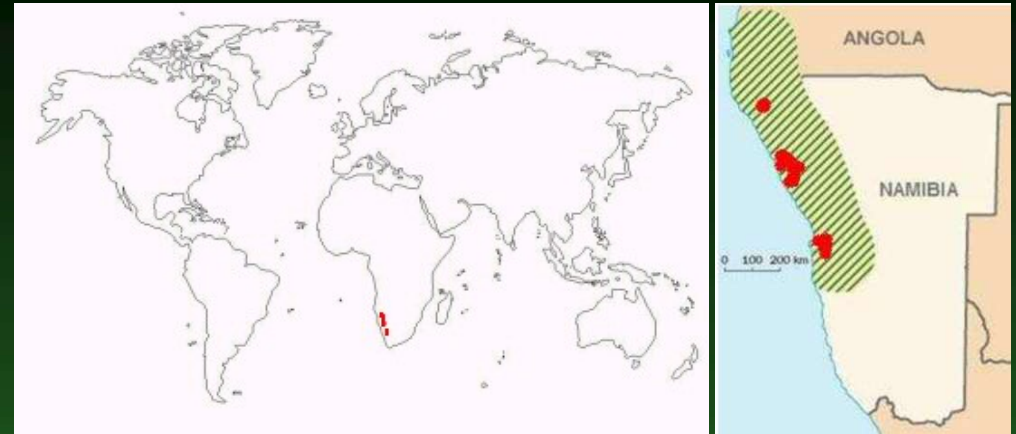
Gnetum gnemon pěstuje se v JV Asii jako ovoce



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



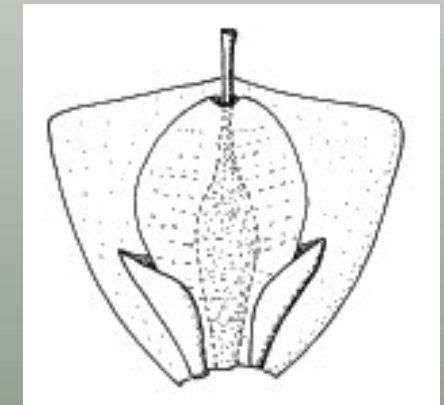
Listy - jen dva na vrcholu kmene,

- na bázi stále rostou, na koncích se působením větru třepí a odumírají
- obrovské (až 6 m dlouhé, široké až 1,5 m), pentlicovité, žebernaté
- silně sklerenchymatizované, takže připomínají spíše dřevo,
- rovnoběžná žilnatina, zanořené průduchy,
- CO₂ přijímá a ukládá v noci, fotosyntetizuje ve dne jako CAM sukulenty

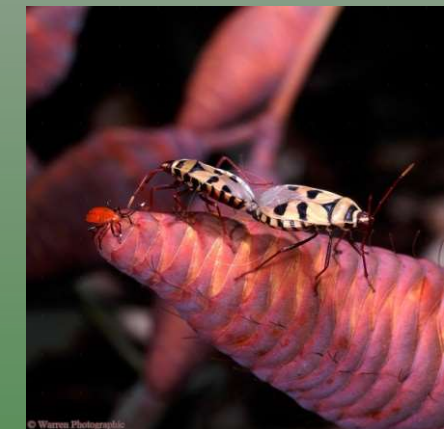
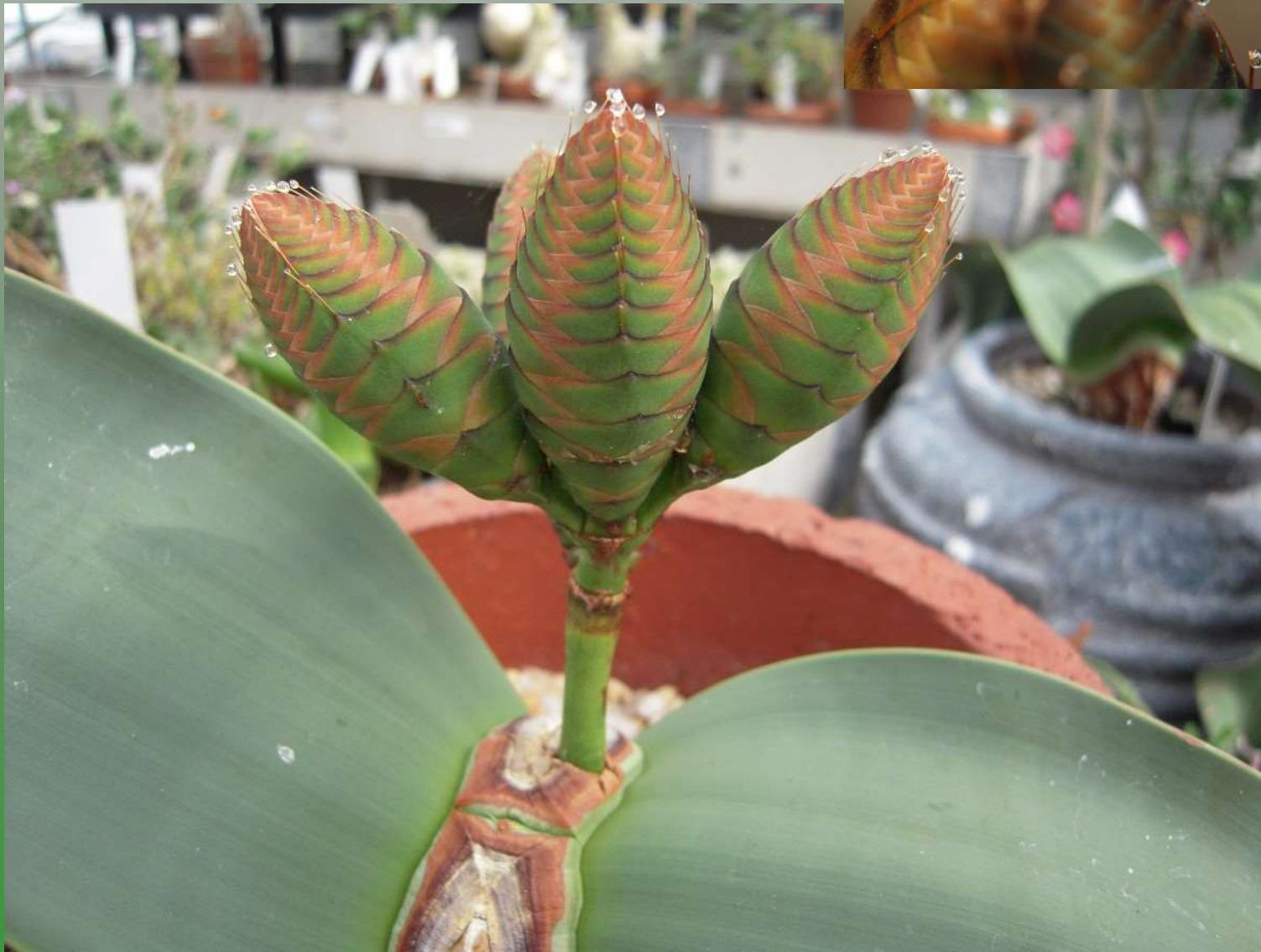


Samičí šištice

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

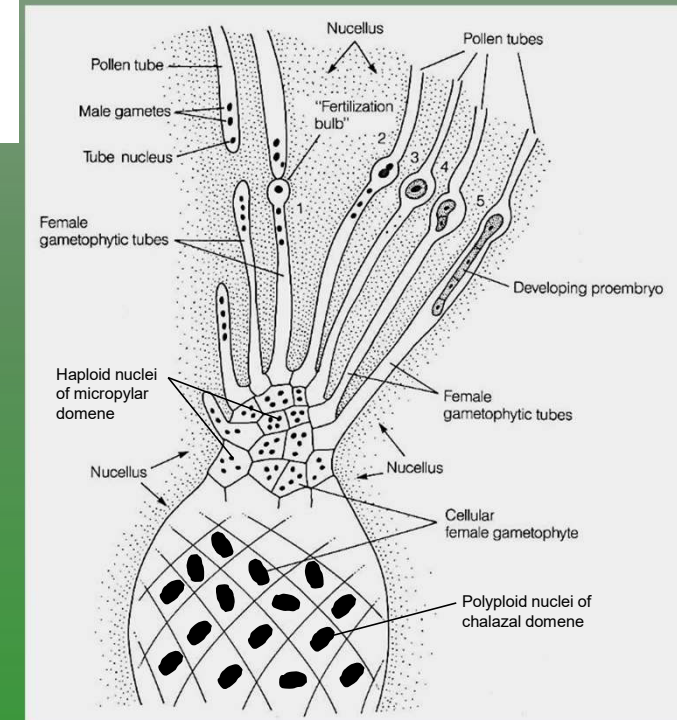
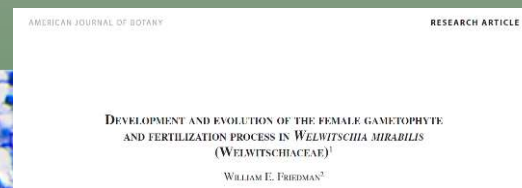
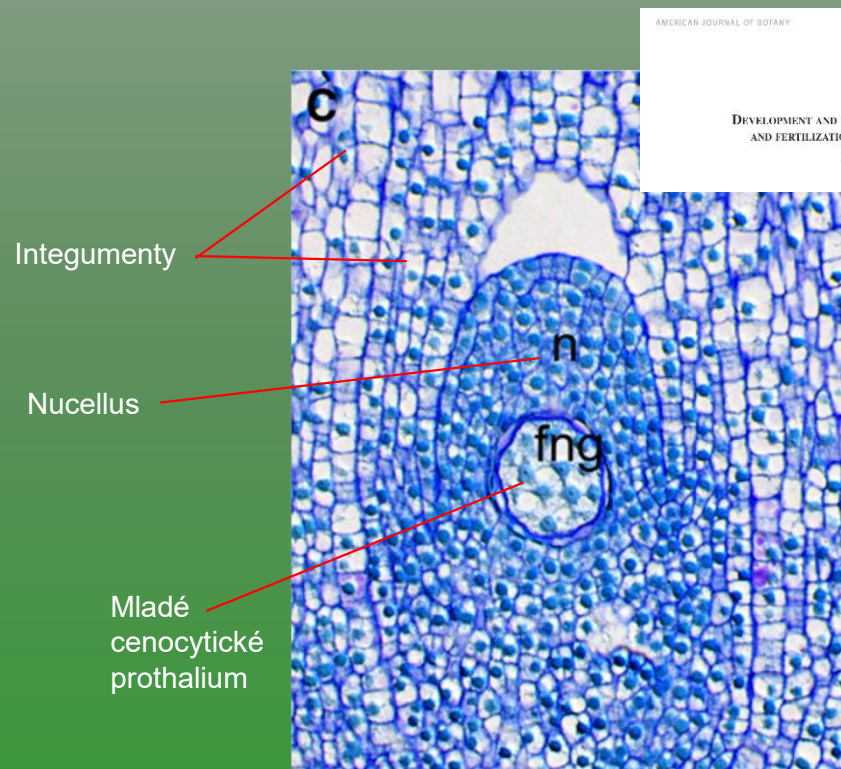


Opylení větrem nebo plošticemi *Probergrothius sexpunctatus*



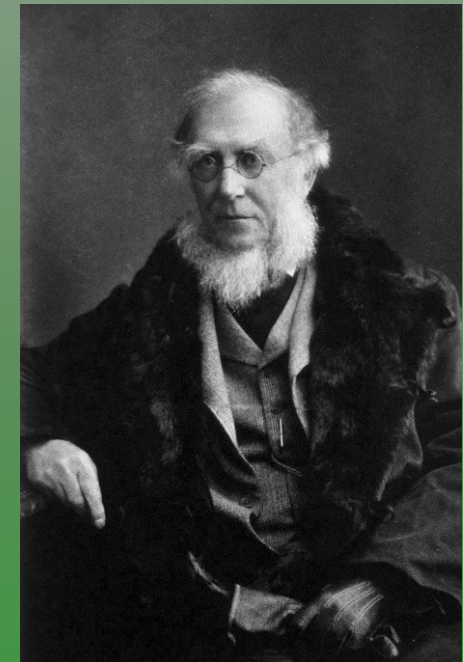
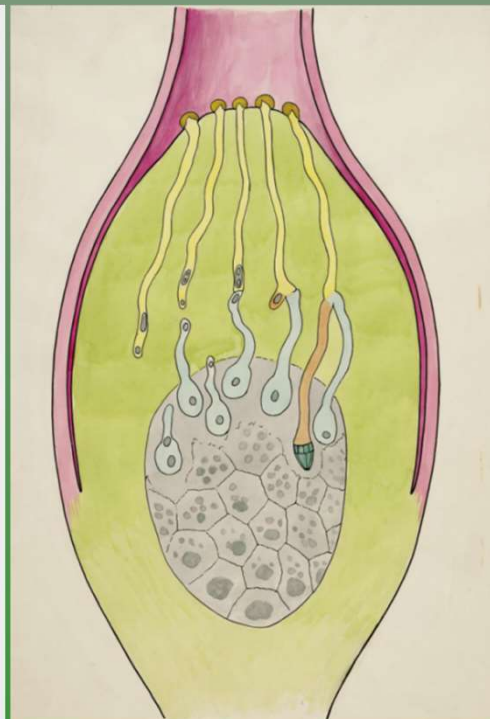
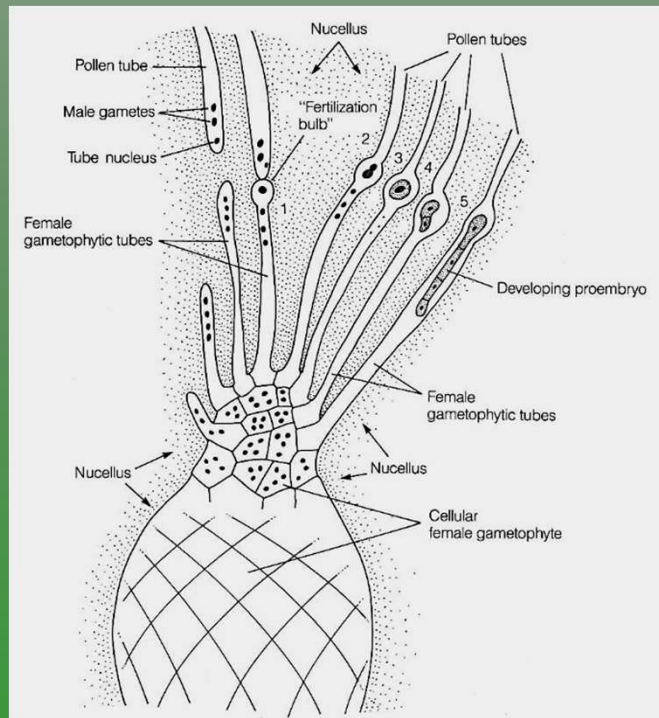
Vývoj vajíčka – zpočátku podobný jako u *Gnetum*

- 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 nefúzují 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

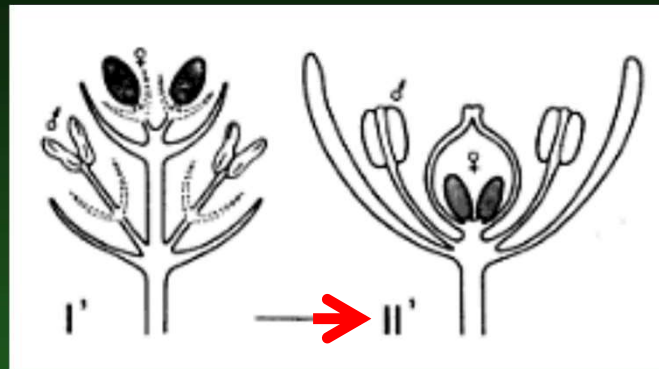


V místech, kde se vyskytuje, neprší. Vláhu získává z husté mlhy pronikající od pobřeží do vnitrozemí. Najdeme ji proto až 100 km od pobřeží. radiokarbonovou metodou bylo zjištěno, že se dožívá stáří až 2.000 let



Pseudanthiová teorie evoluce květu

Ephedra



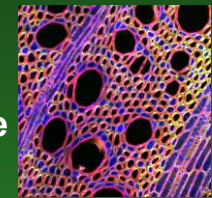
„Květní obaly“



„Čnělka“ + „Nektar“



„Entomogamie“



Tracheje

„Dvojitá oplodnění“



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

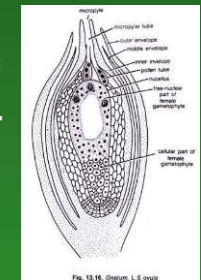
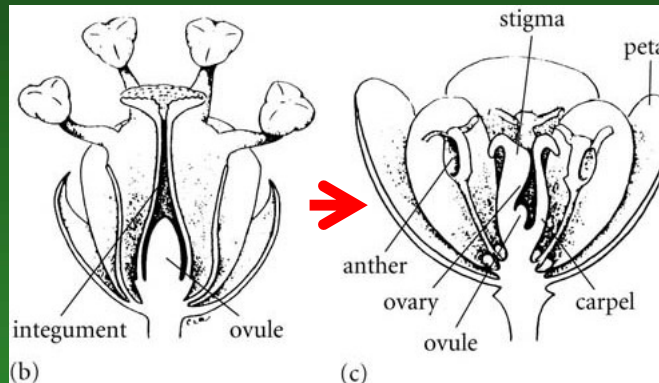


Fig. 13.16. Oostem. L. 8 ovule

Welwitschia



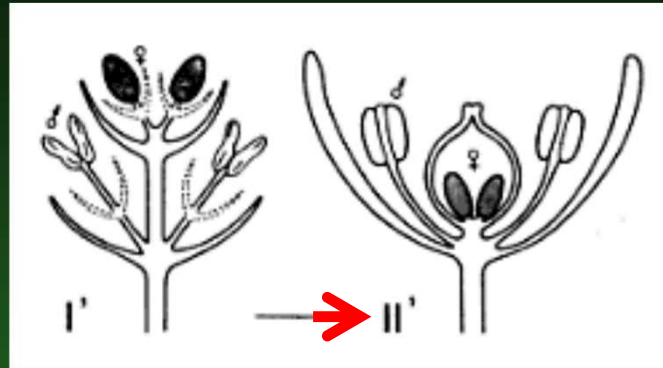
Květ vznikl z oboupohlavného složeného strobilu nahosemenných: Liánovce předchudci krytosemenných

August Wilhelm Eichler (1839-1887)



Pseudanthiová teorie evoluce květu

Ephedra



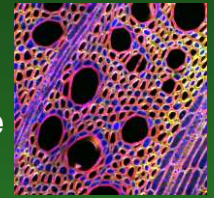
„Květní obaly“



„Čnělka“ + „Nektar“



„Entomogamie“



Tracheje

„Dvojitá oplození“



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

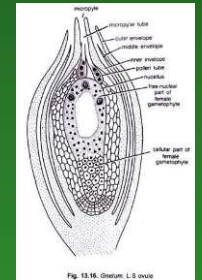
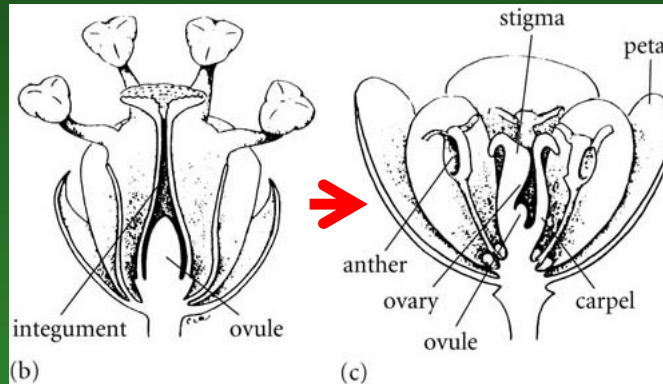


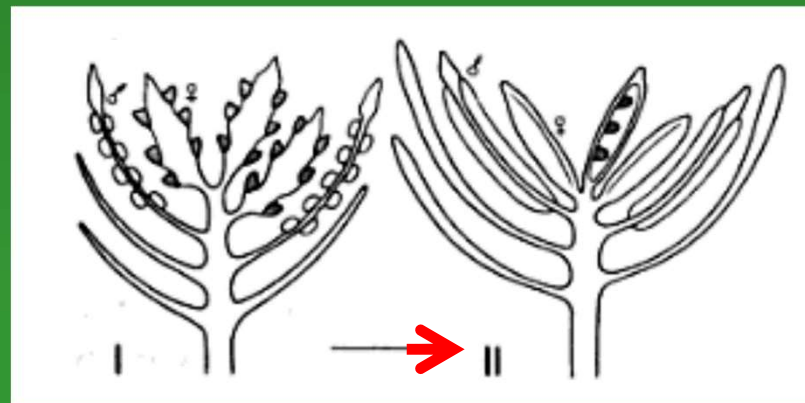
Fig. 13.16. *Gnetum*, L.S. ovule

Welwitschia



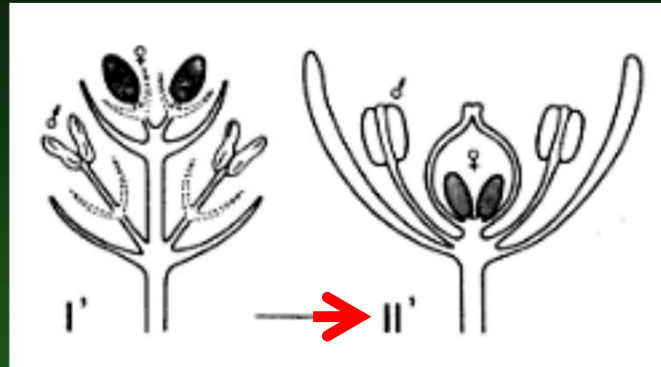
Euanthiová teorie evoluce květu

Cycadeoideopsida



Pseudanthiová teorie evoluce květu

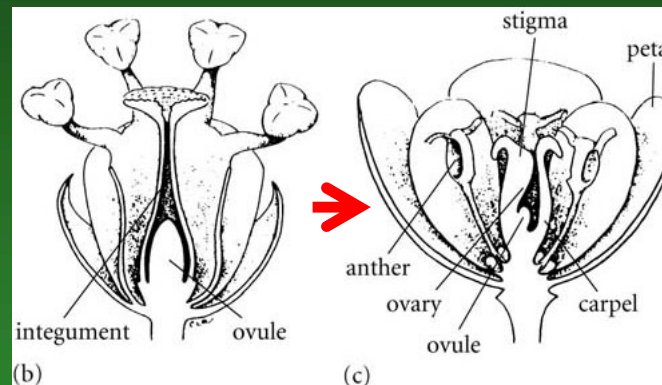
Ephedra



Hermafroditismus

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

Welwitschia



Opylení hmyzem
liánovců = znak
původní,

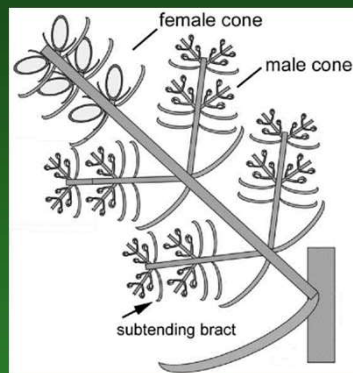
anemofilie = znak
odvozený

**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

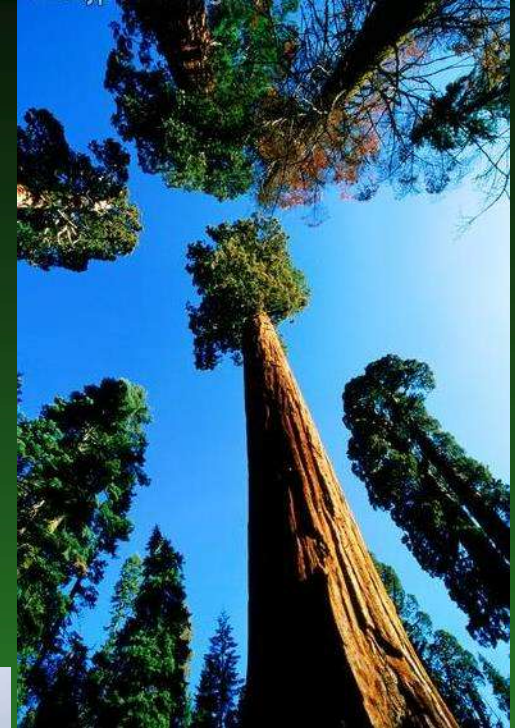
krytosemenných rostlin

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 = nejdouhovější 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



Ephedra



Ginkgo



Juniperus



Zamia

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

bifaciálním kambiem

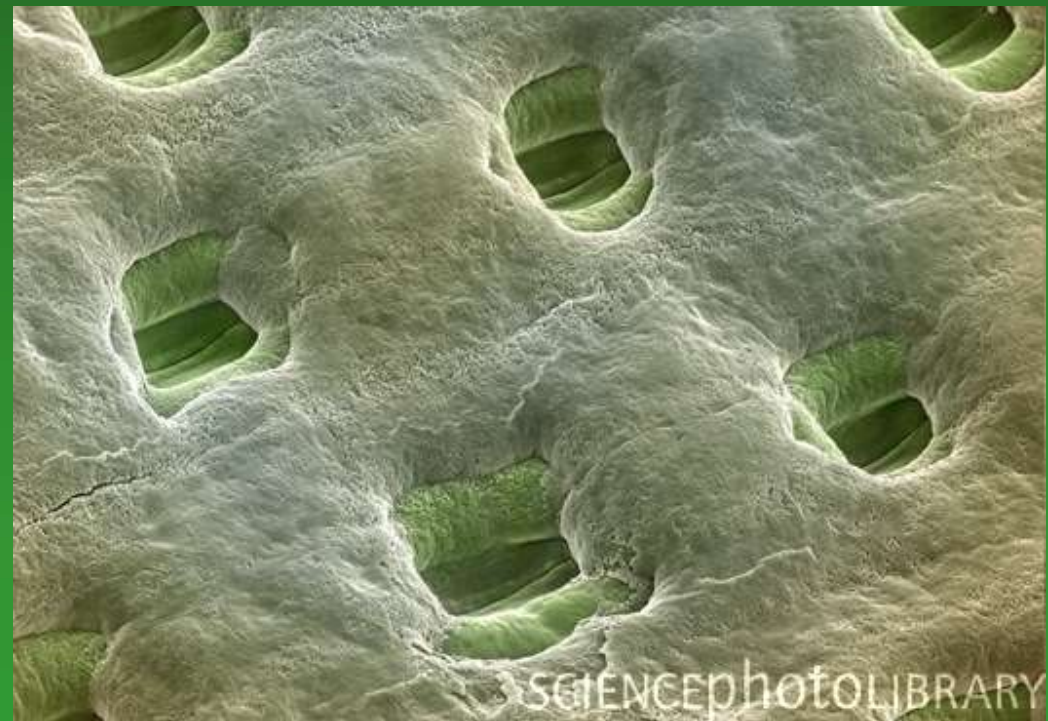
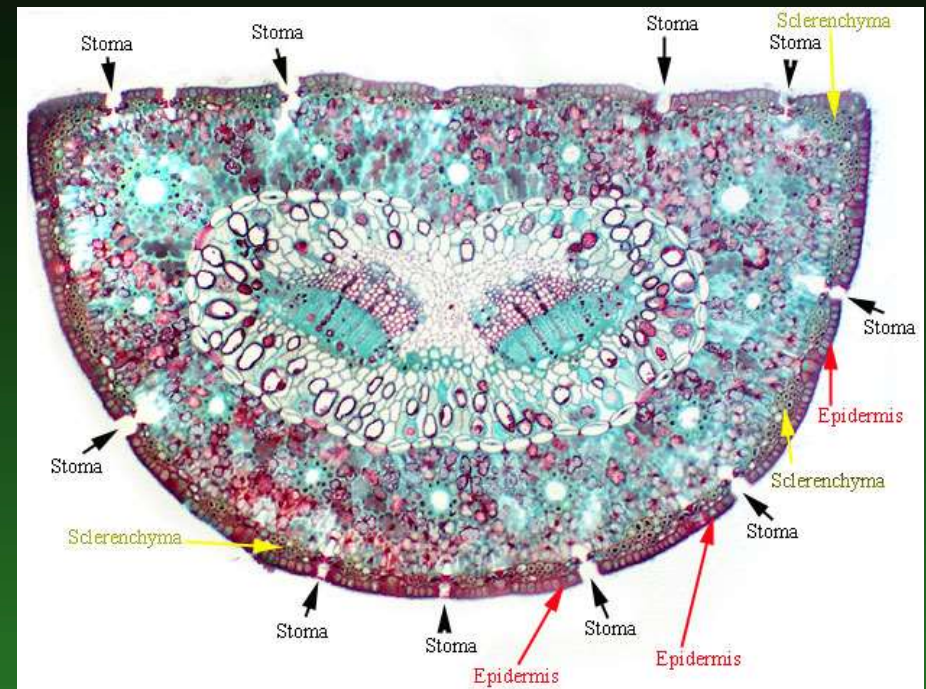
**Regulovat funkci kambia (= vypínat jeho aktivitu) však dokážou jen
krytosemenné !!!**

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

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

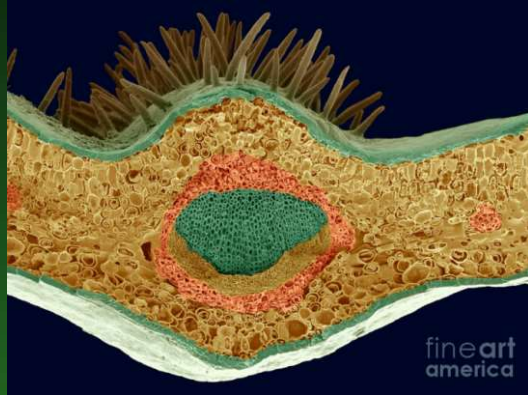
2. Xeromorfní adaptace listů

- 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 úkrojků



Stangeria zpeřená žilnatina s rovnoběžnými bočními žilkami



Pinus dvě žilky jehlicovitým úkrojků listu



Zamia – souběžná žilnatina listových úkrojků



Ginkgo – vějířovitá žilnatina listů

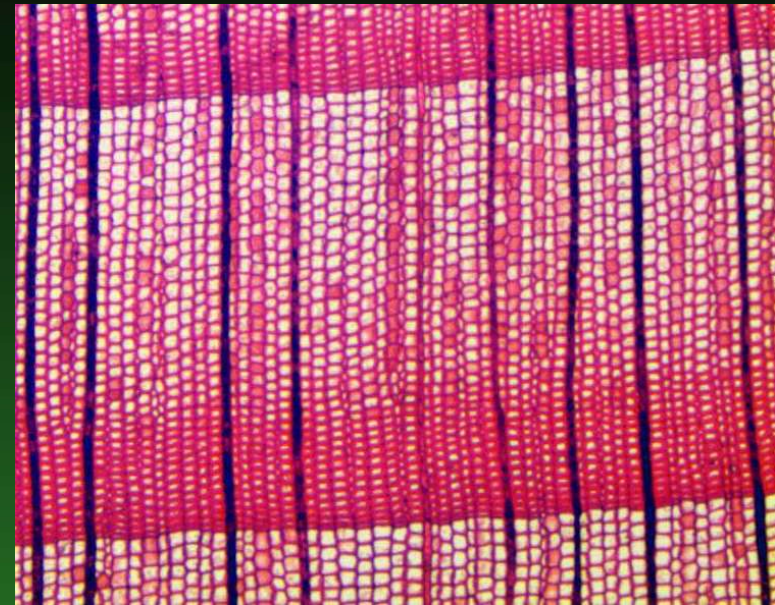


Picea jedna žilka jehlicovitým listu



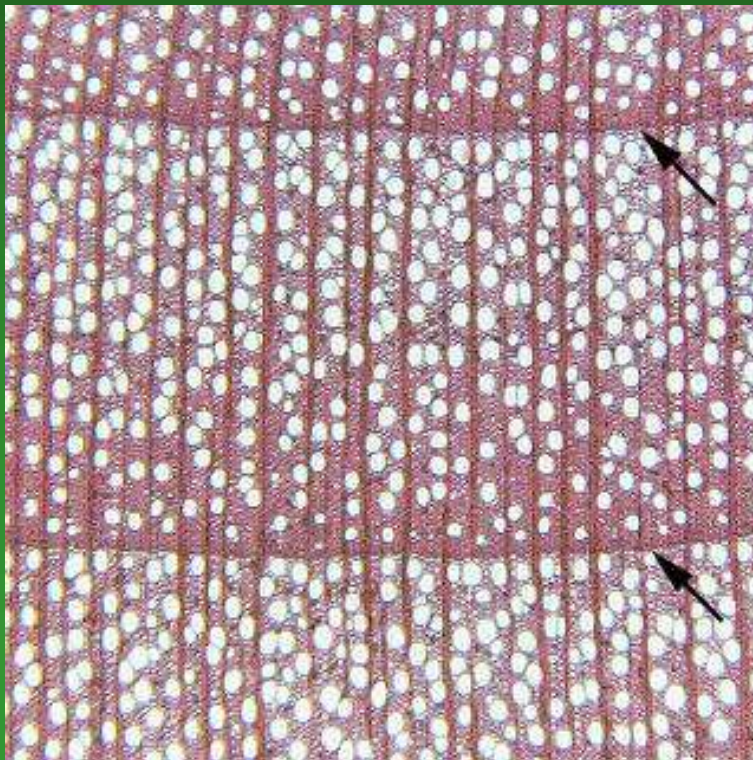
4. Homoxylární dřevo

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



zerav (*Thuja*)
příčný řez

dřevo bez trachejí
= transpirační proud
jednotky m / h



hrušeň (*Pyrus*)
příčný řez

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

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

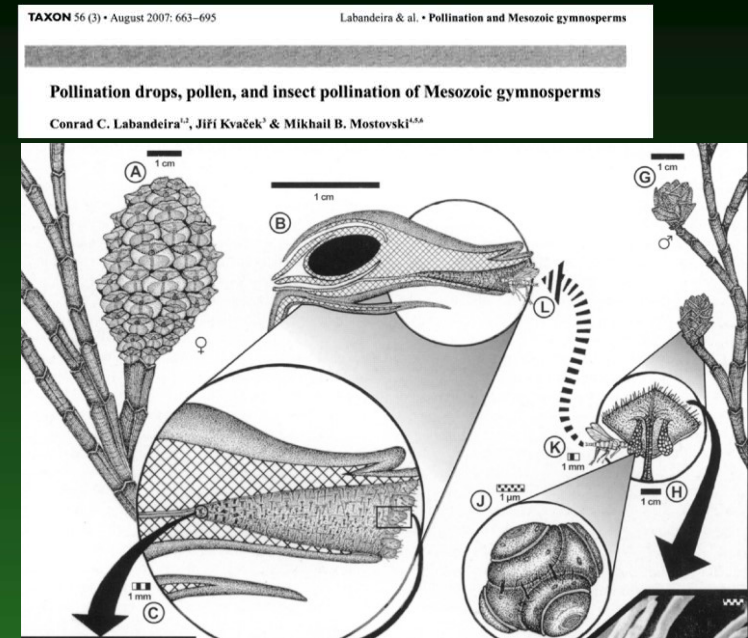
6. Dominující anemogamie

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 mikrostrombilech) = 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 mikrosporangií na sporofylech



9. Polinační kapka

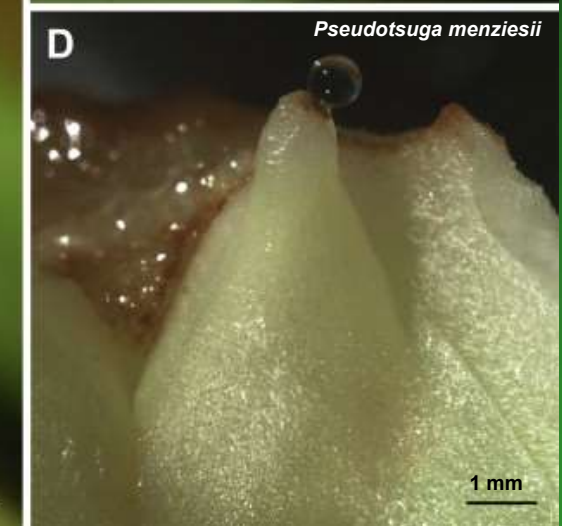
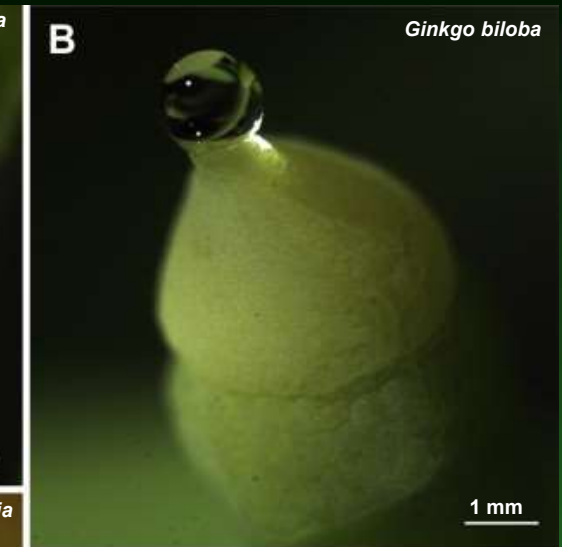
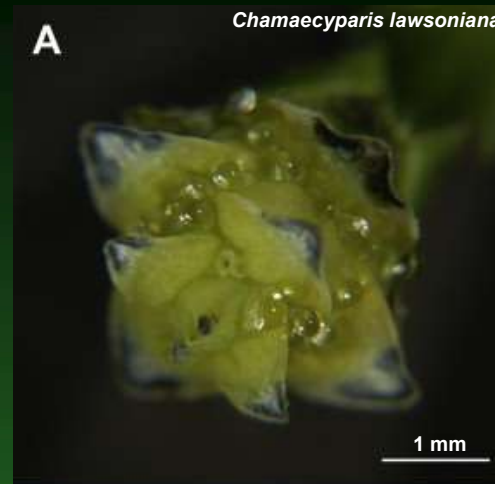
= „blizna“/„nektar“ nahosemenných

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 = prothaliová 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

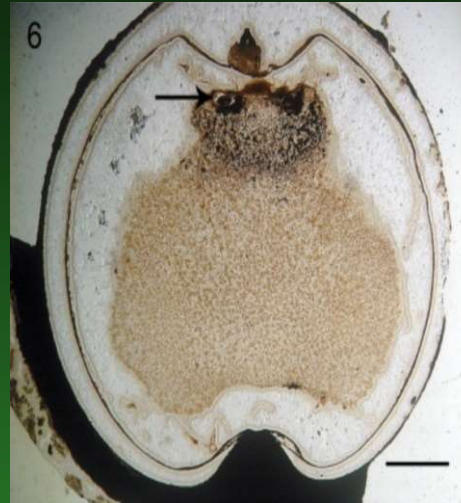
pylová komora

archegoniální komora

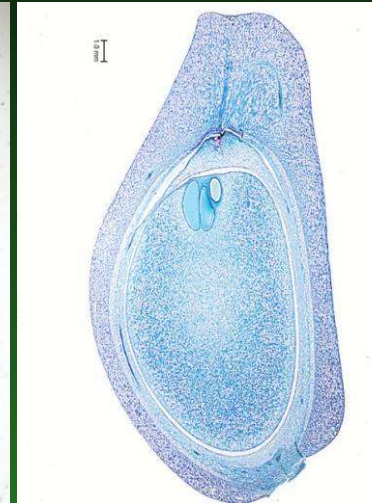
tendence od
jednoduchých archegonií
k „nahým“ oosférám

primární živné pletivo

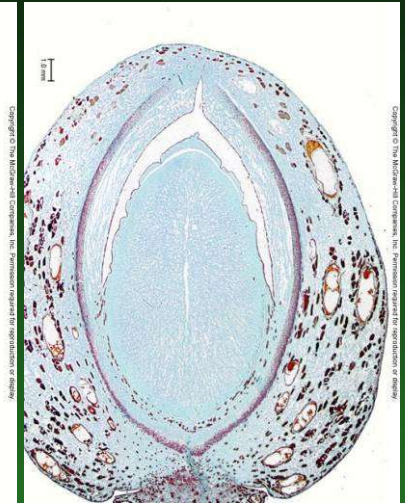
1. *Cordaites*



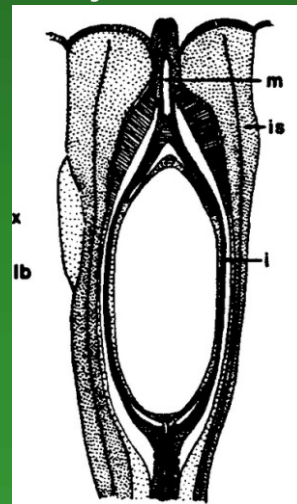
2. *Cycas*



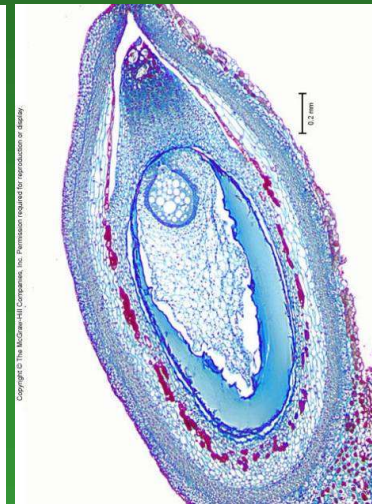
3. *Ginkgo*



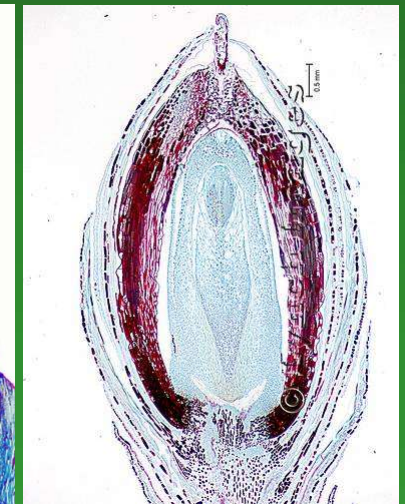
4. *Cycadeoidea*



5. *Pinus*



6. *Ephedra*



Příklady testových otázek

1. Mikroprotháliu nahosemenných (Gymnospermophyta) se říká:
 - a) thalloid
 - b) protonema
 - c) pylová láčka
 - d) zárodečný vak

2. Bylinami v rámci nahosemenných (Gymnospermophyta) jsou/byly:
 - a) *Microcycas calocoma*
 - b) *Cordaites principalis*
 - c) *Gnetum gnemon*
 - d) nahosemenné byliny nevytváří

3. Listy na starších větvích jinanu (*Ginkgo biloba*) jsou uspořádané:
 - a) dvouřadě
 - b) trojřadě
 - c) spirálně na brachyblastech
 - d) střídavě

4. Jen jedno ze čtyř vajíček přežívá s samčí meióze u:
 - a) Selaginellopsida – vranečky
 - b) Isoetopsida – šídlatky
 - c) Cycadopsida – cykasy
 - d) Psilotopsida - prutníky

Příklady testových otázek

1. Mikroprotháliu nahosemenných (Gymnospermophyta) se říká:
 - a) thalloid
 - b) protonema
 - c) **pylová láčka**
 - d) zárodečný vak

2. Bylinami v rámci nahosemenných (Gymnospermophyta) jsou/byly:
 - a) *Microcycas calocoma*
 - b) *Cordaites principalis*
 - c) *Gnetum gnemon*
 - d) **nahosemenné byliny nevytváří**

3. Listy na starších větvích jinanu (*Ginkgo biloba*) jsou uspořádané:
 - a) dvouřadě
 - b) trojřadě
 - c) **spirálně na brachyblastech**
 - d) střídavě

4. Jen jedno ze čtyř vajíček přežívá v samčí meióze u:
 - a) Selaginellopsida – vranečky
 - b) Isoetopsida – šídlatky
 - c) **Cycadopsida – cykasy**
 - d) Psilotopsida - prutníky