



# Fylogeneze a diverzita vyšších rostlin

## Plavuně

Petr Bureš



evropský  
sociální  
fond v ČR



EVROPSKÁ UNIE



MINISTERSTVO ŠKOLSTVÍ,  
MLÁDEŽE A TĚLOVÝCHOVY



OP Vzdělávání  
pro konkurenceschopnost



INVESTICE DO ROZVOJE VZDĚLÁVÁNÍ

# Oddělení *Lycopodiophyta* (plavuně)

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



# Fosilní záznam



poprvé – devon – 410 mil. B.P.

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

perm – vytlačovány nahosemennými

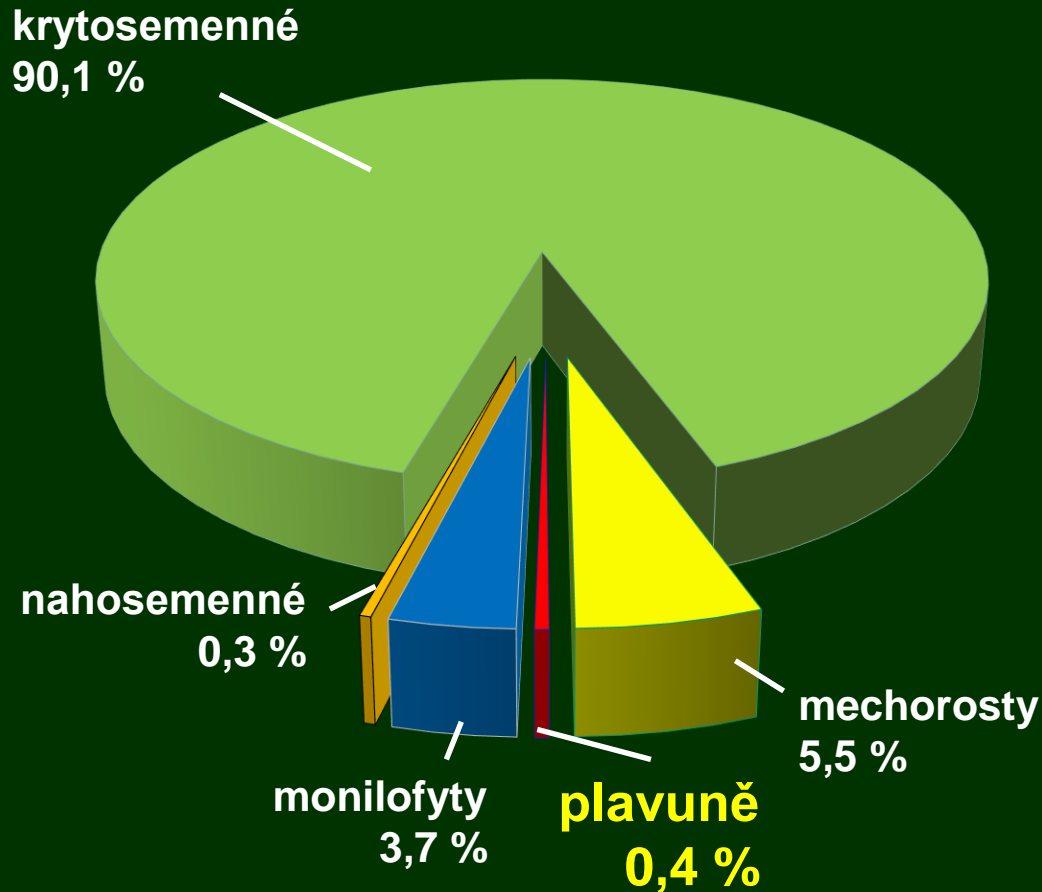
poslední stromové plavuně vyhynuly v druhohorách

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



# Podíl na diverzitě vyšších rostlin malý

## Druhová diverzita vyšších rostlin

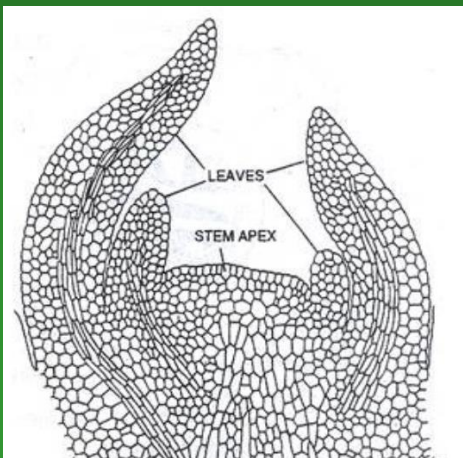


# Stonek

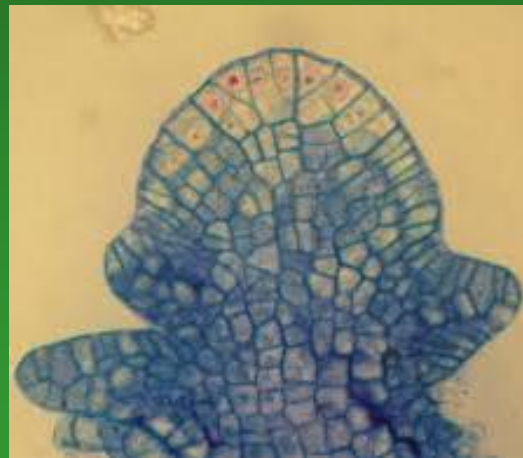
- nečláňovaný
- vidličnatě až monopodiálně větvený

## Vzrostlý vrchol

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



*Lycopodium*

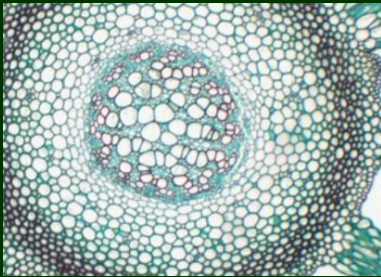


*Selaginella kraussiana*

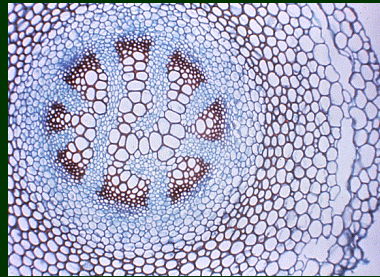
# Vodivé elementy stonku – jiná ontogeneze u bylin a dřevin

## Bylinné plavuně

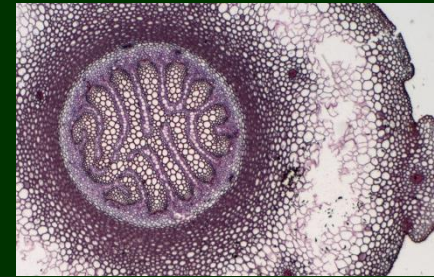
nejmladší stoněk  
exarchní protostélé



mladý stoněk  
exarchní aktinostélé



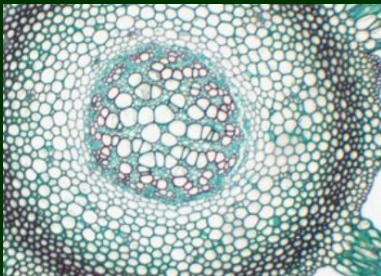
dospělý stoněk  
plektochéilostélé



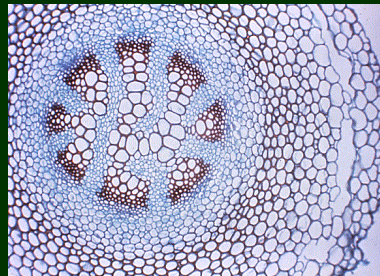
# Vodivé elementy stonku – jiná ontogeneze u bylin a dřevin

## Bylinné plavuně

nejmladší stoněk  
exarchní protostélé



mladý stoněk  
exarchní aktinostélé

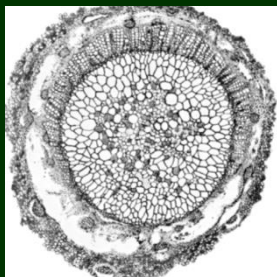


dospělý stoněk  
plektostélé



## Stromové plavuně

mladý kmen  
protostélé



dospělý kmen  
sifonostélé

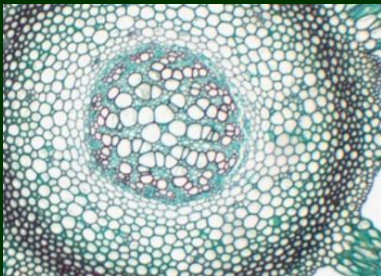




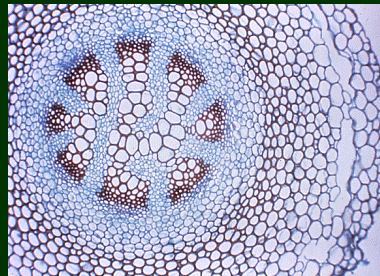
# Vodivé elementy stonku – jiná ontogeneze u bylin a dřevin

## Bylinné plavuně

nejmladší stoněk  
protostélé



mladý stoněk  
exarchní aktinostélé

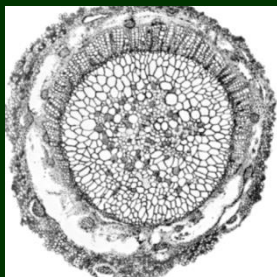


dospělý stoněk  
plektostélé



## Stromové plavuně

mladý kmen  
protostélé



dospělý kmen  
sifonostélé



**Haeckelův zákon  
rekapitulace:**

**ontogeneze =  
zkrácená  
fylogeneze**



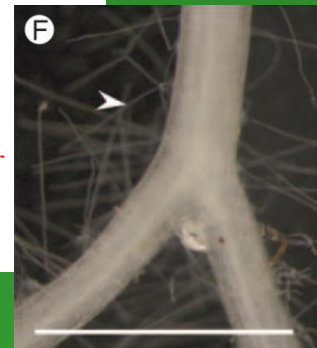
# Kořeny

- vyrůstají adventivně ze stonku (oddenku)



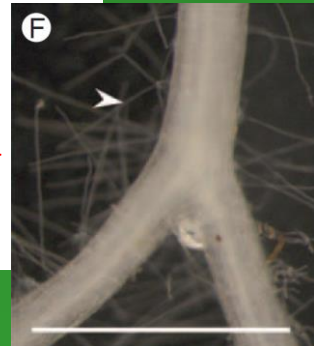
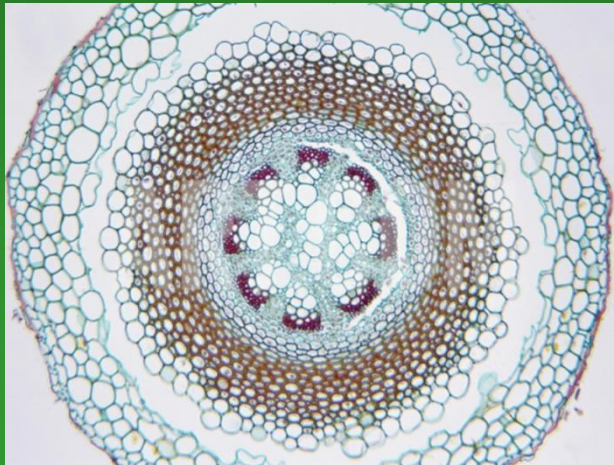
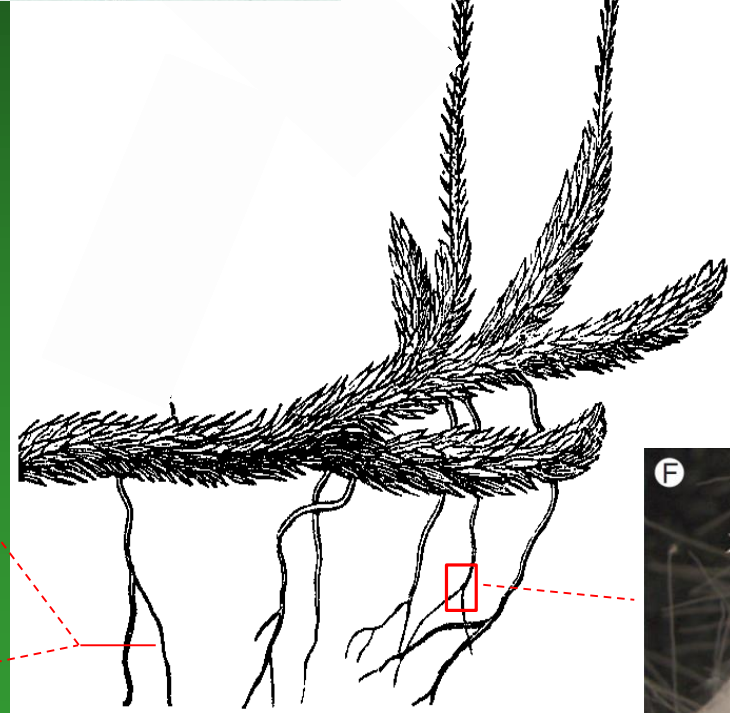
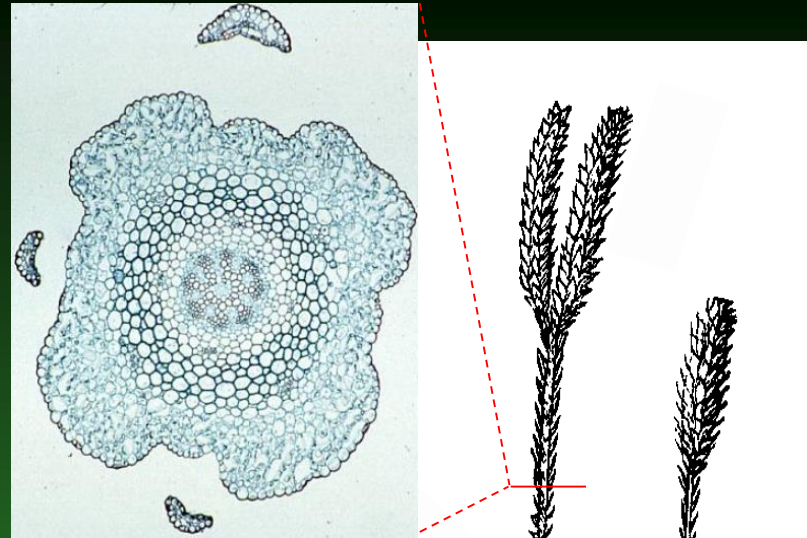
# Kořeny

- vyrůstají adventivně ze stonku
- mají kořenné vlásky



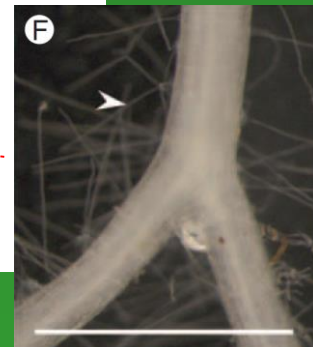
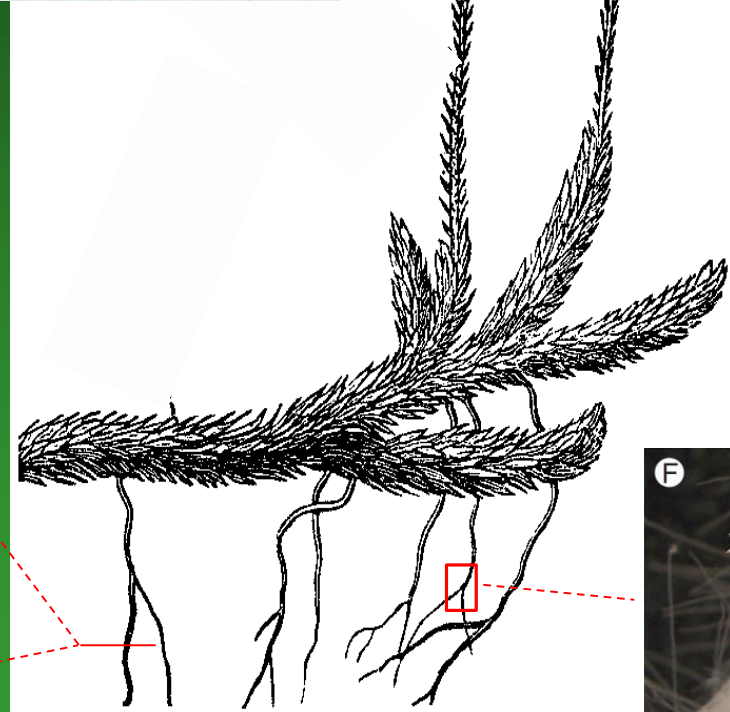
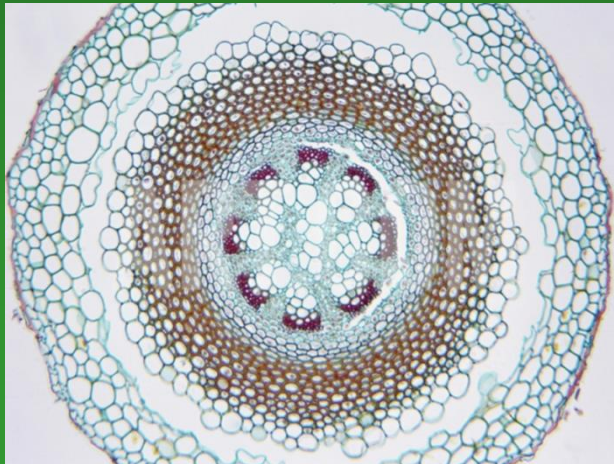
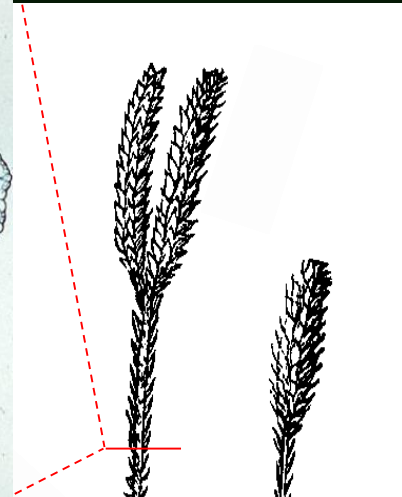
# Kořeny

- vyrůstají adventivně ze stonku
- mají kořenné vlásky
- **vodivé elementy jako ve stonku**



# Kořeny

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

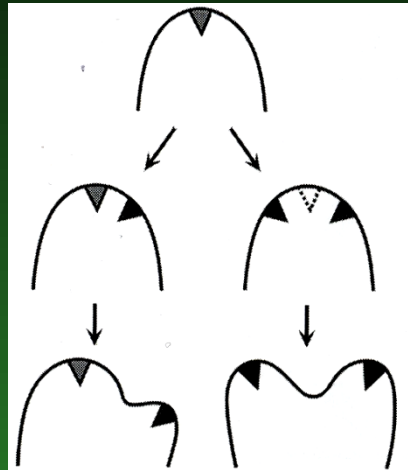


# Kořeny: Nezávislá evoluce v mikrofylní a megafylní linii

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

jediná vrcholová terminála

plavuně, vranečky,  
kapradiny, přesličky



boční

dichotomické

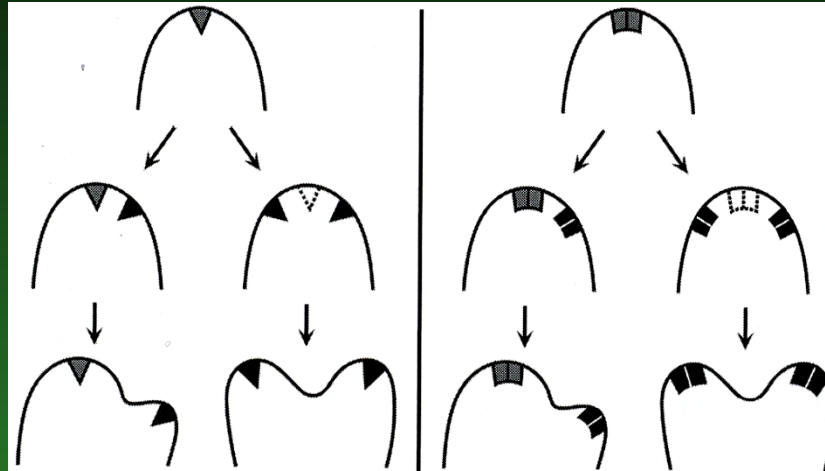


# Kořeny: Nezávislá evoluce v mikrofylní a megafylní linii

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

jediná vrcholová terminála

plavuně, vranečky,  
kapradiny, přesličky



vrcholový meristém

šídlatky,  
semenné rostliny

boční

dichotomické

boční

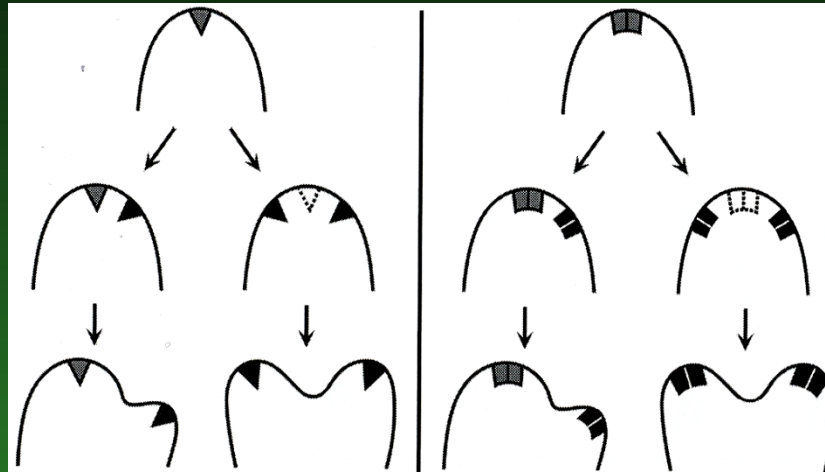
dichotomické

# Kořeny: Nezávislá evoluce v mikrofylní a megafylní linii

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

jediná vrcholová terminála

plavuně, vranečky,  
kapradiny, přesličky



boční

dichotomické

boční

dichotomické

vrcholový meristém

šídlatky,  
semenné rostliny

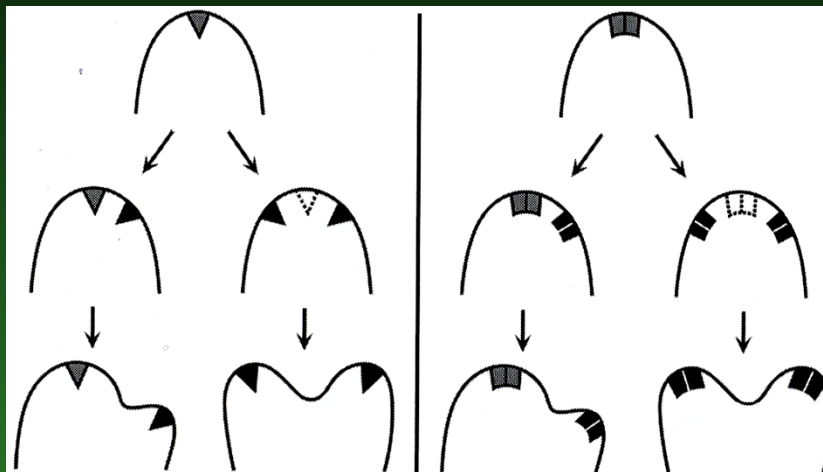
**Větvení kořene ne !**

# Kořeny: Nezávislá evoluce v mikrofylní a megafylní linii

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

jediná vrcholová terminála

plavuně, vranečky,  
kapradiny, přesličky



vrcholový meristém

šídlatky,  
semenné rostliny

boční

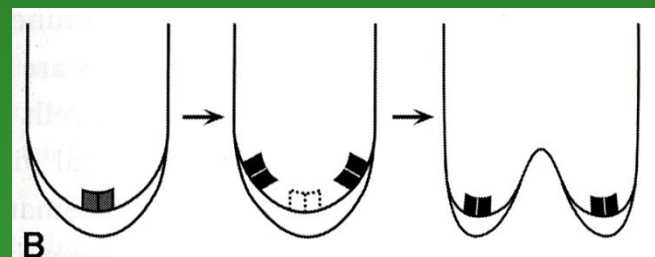
dichotomické

boční

dichotomické

## Mikrofylní linie:

plavuně, vranečky, šídlatky



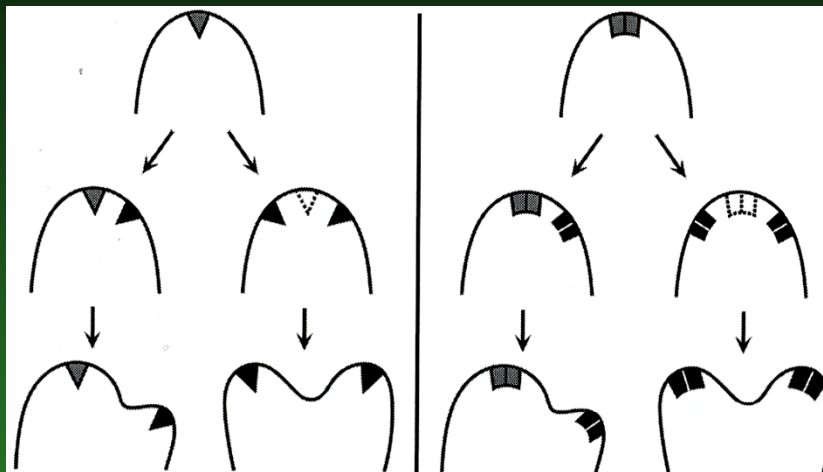
Větvení kořene exogenní

# Kořeny: Nezávislá evoluce v mikrofylní a megafylní linii

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

jediná vrcholová terminála

plavuně, vranečky,  
kapradiny, přesličky



boční

dichotomické

boční

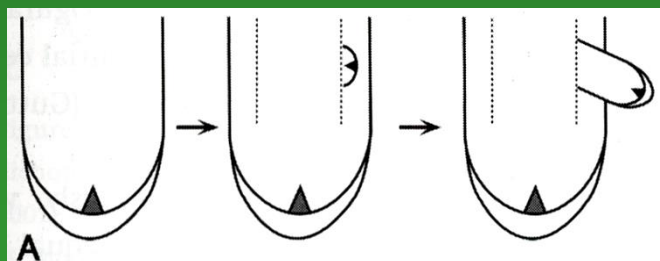
dichotomické

vrcholový meristém

šídlatky,  
semenné rostliny

## Megafylní linie:

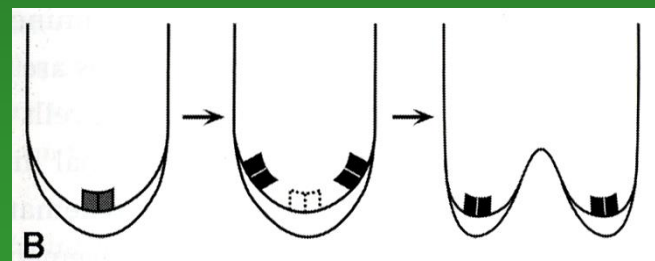
kapradiny, přesličky, semenné rostliny



**Větvení kořene endogenní**

## Mikrofylní linie:

plavuně, vranečky, šídlatky



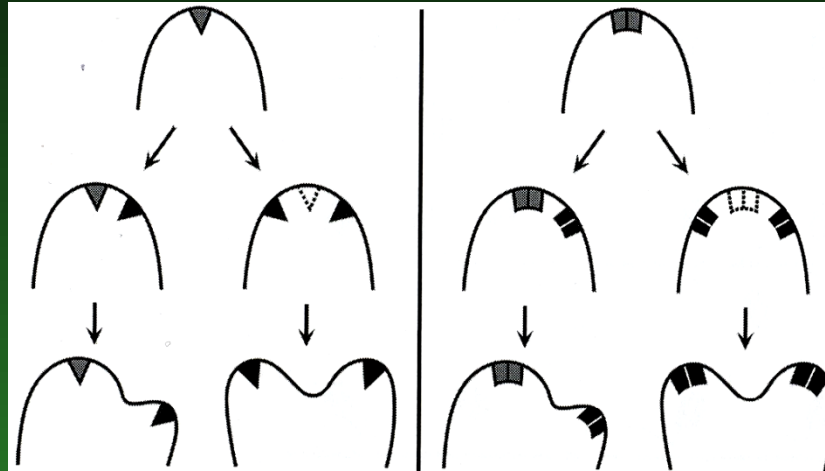
**Větvení kořene exogenní**

# Kořeny: Nezávislá evoluce v mikrofylní a megafylní linii

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

jediná vrcholová terminála

plavuně, vranečky,  
kapradiny, přesličky



boční

dichotomické

boční

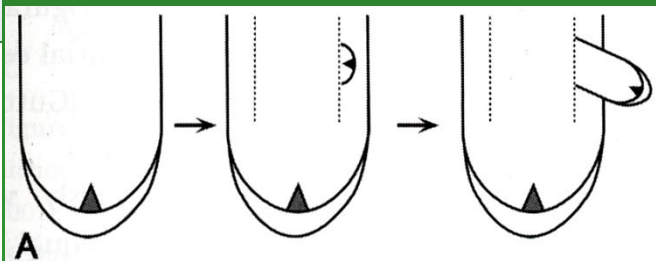
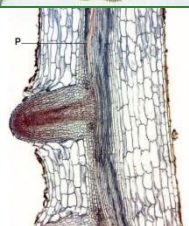
dichotomické

vrcholový meristém

šídlatky,  
semenné rostliny

## Megafylní linie:

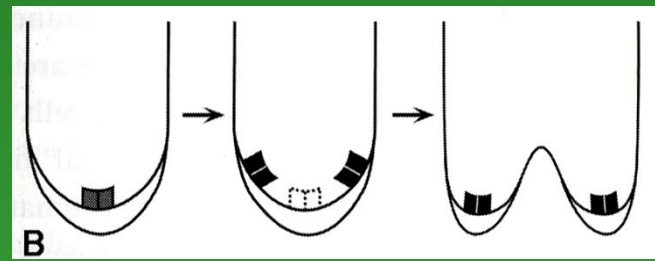
kapradiny, přesličky, semenné rostliny



## Větvení kořene endogenní

## Mikrofylní linie:

plavuně, vranečky, šídlatky



## Větvení kořene exogenní

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



# Kořeny: Nezávislá evoluce v mikrofylní a megafylní linii

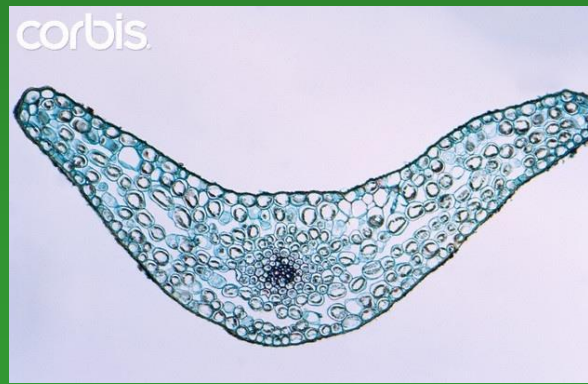
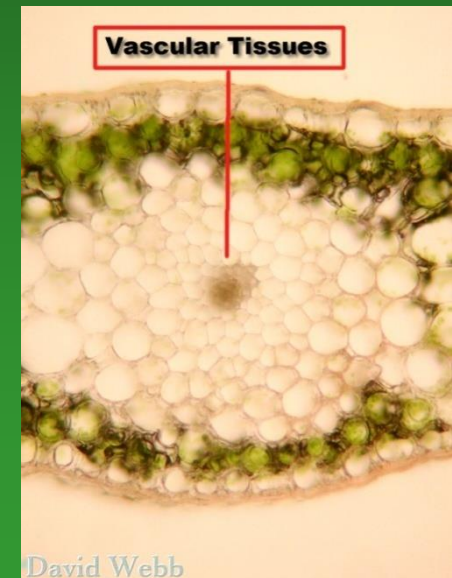
## – Hagemannova teorie

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

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

## Listy (mikrofyly = listy plavuní)

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



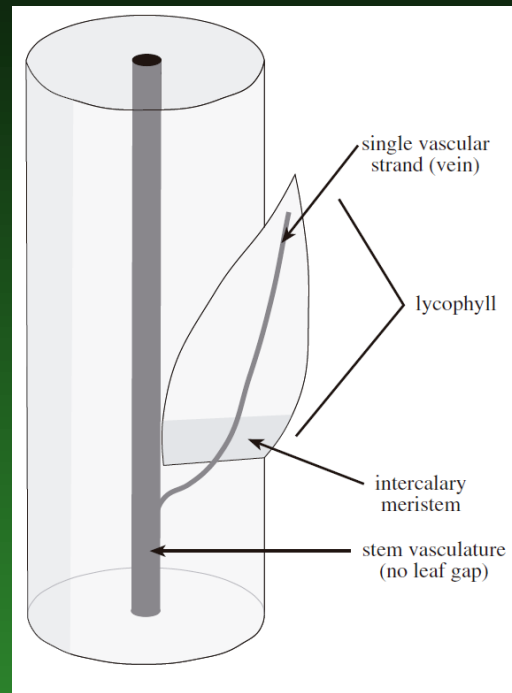
# Listy: nezávislá evoluce v mikrofylní a megafylní linii

## Mikrofyly

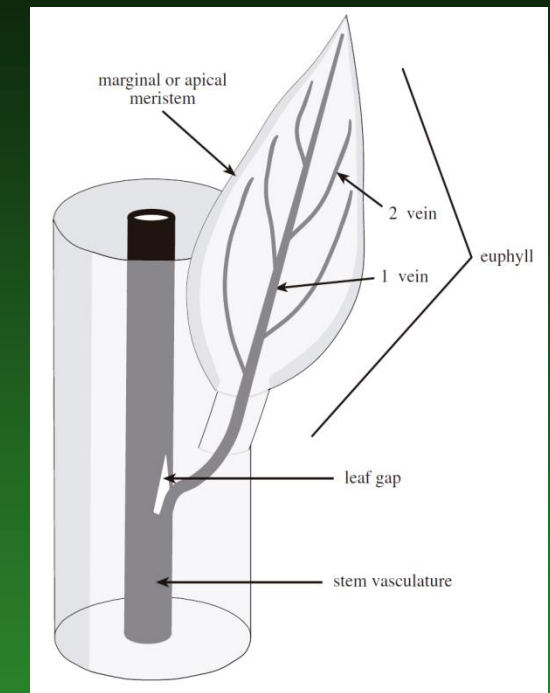
- na bázi s interkalárním meristémem,
- listová žilka nevytváří hiát ve stonkovém cévním svazku

## Rozdíly: mikrofyl vers. megafyl

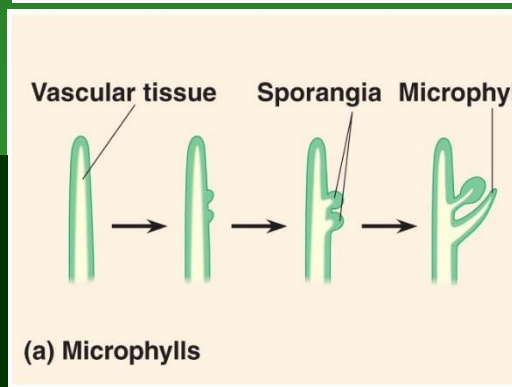
plavuně



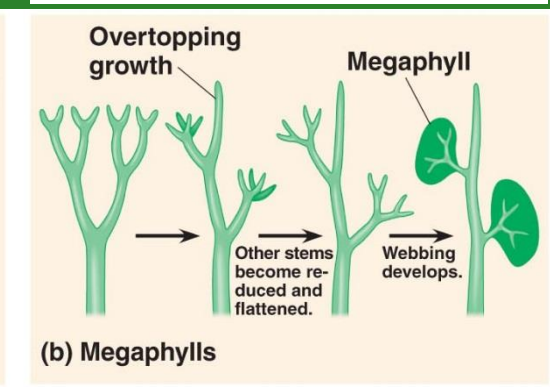
kapradiny a semenné rostliny



**Auxiny produkované listovými primordii řídí dozrávání xylemu a floemu ve stonku**



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





# Výtrusnice (sporangia)

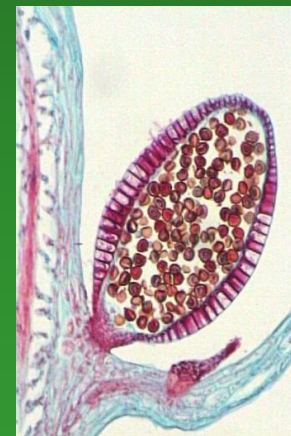
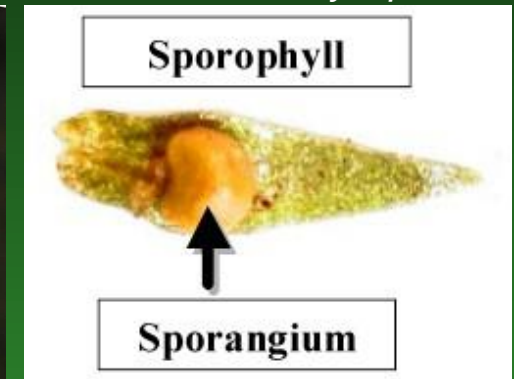
- vícevrstevná stěna = eusporangiátní sporangia
- v paždí nebo na bázi adaxiální (svrchní) strany sporofylů



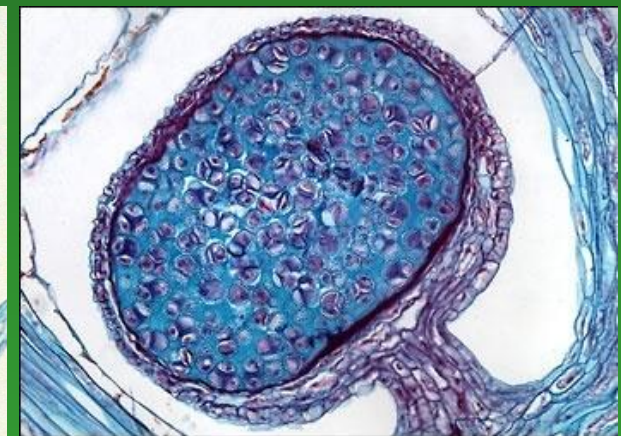
*Isoetes*



*Lycopodium*



*Selaginella*



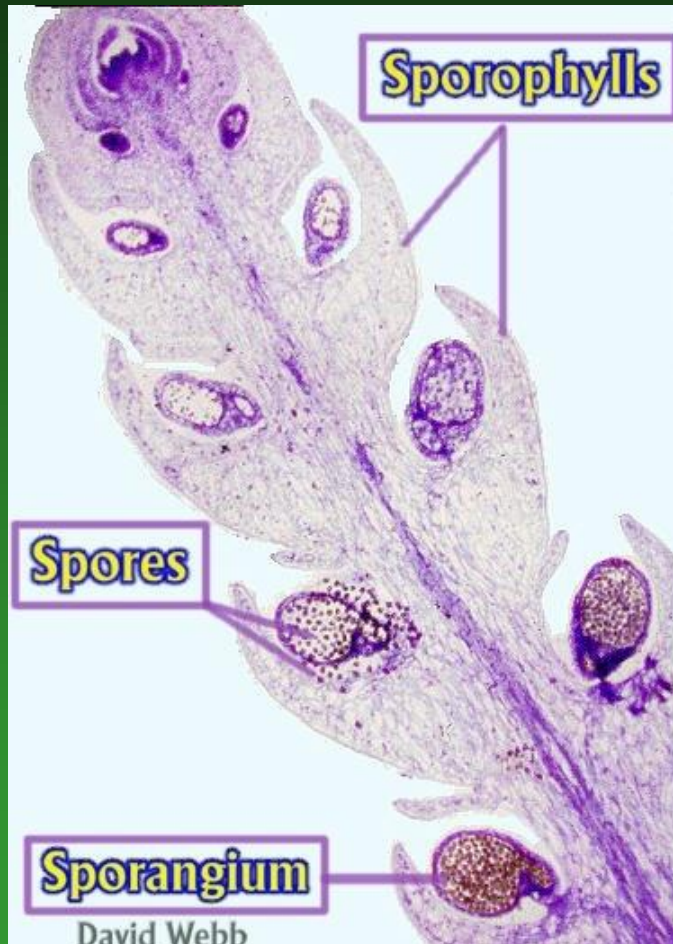
*Lycopodium*



Podle diferenciace spor mohou být plavuně

**izosporické**  
vlastní plavuně

**heterosporické**  
vranečky a šídlatky





# Klasifikace plavuní

oddělení *Lycopodiophyta* má 3 třídy:

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

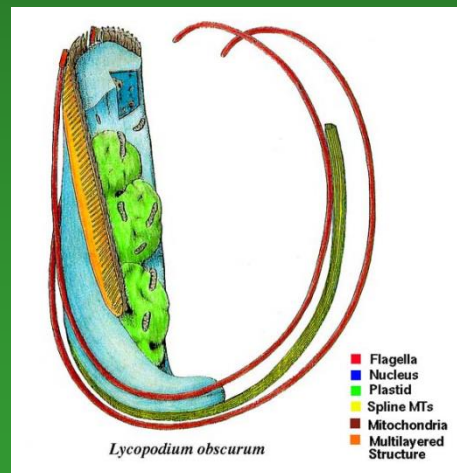
*Selaginellopsida* – vranečky (angl. spikemosses)  
– recentně 750 druhů

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



# 1. Třída *Lycopodiopsida*

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

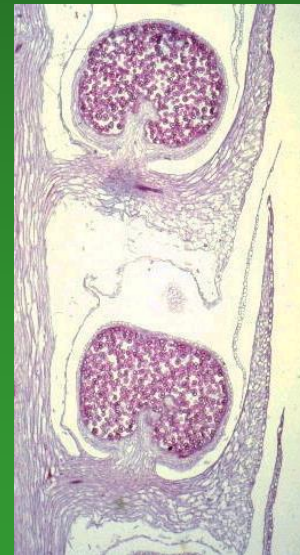
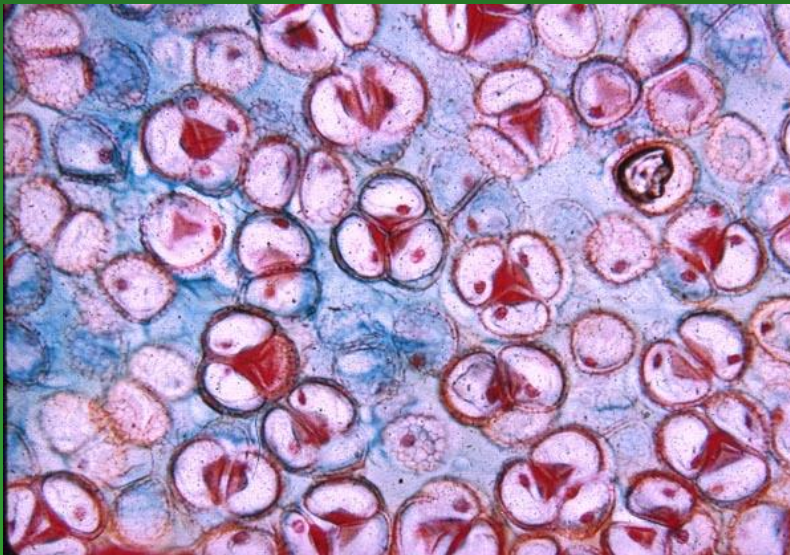
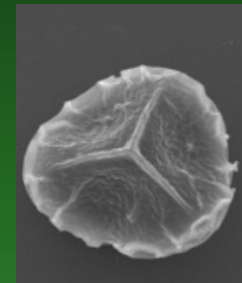
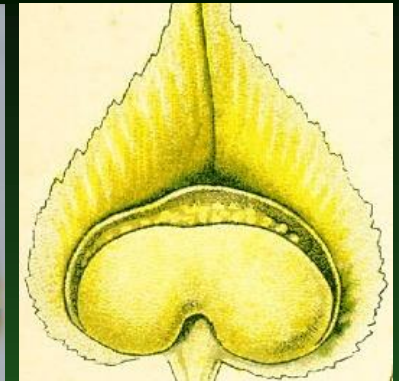
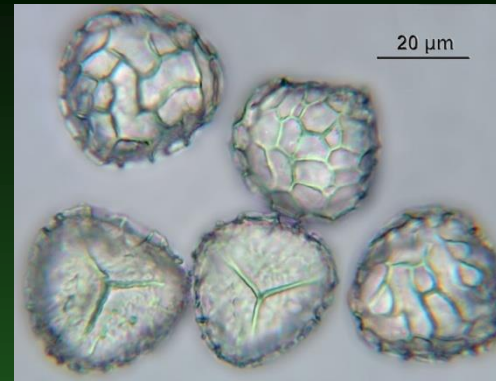




# 1. Třída *Lycopodiopsida*

## Sporangia

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



# Třída *Lycopodiopsida*

má 3 řády:

## *Drepanophycales*



## *Lycopodiales*



## *Phylloglossales*



## Řád *Drepanophycales*

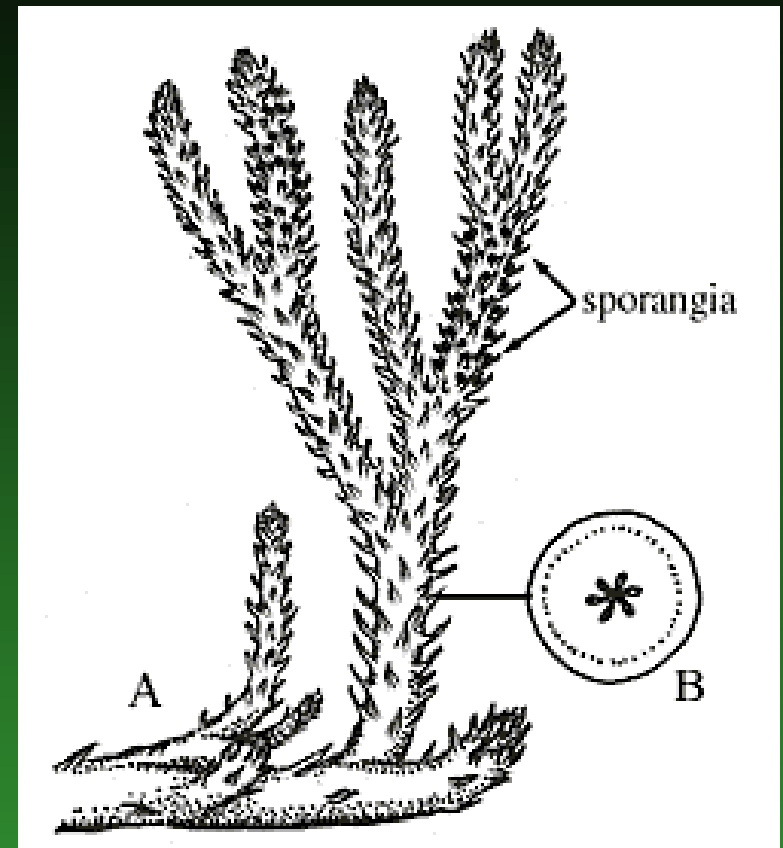
devonské nejstarší plavuně -  
blízké ryniofytům

stonky silné

vodivé elementy - aktinostélé

listy ve spirále,

nemají strobily,

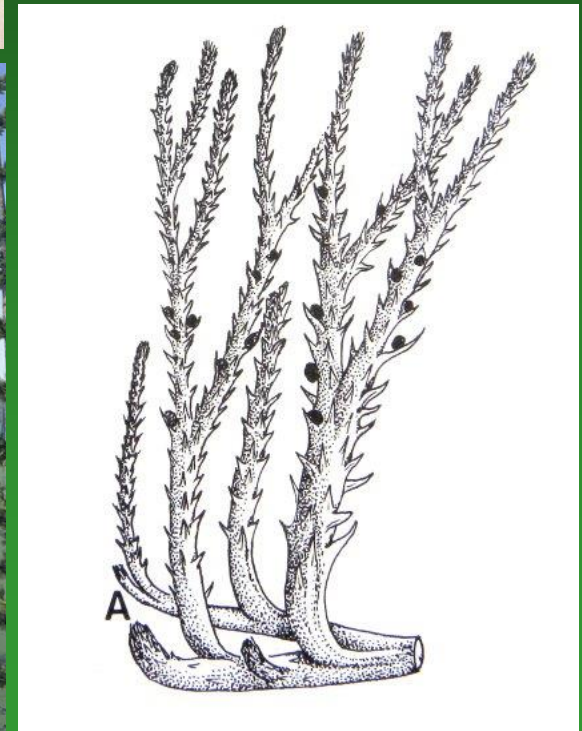
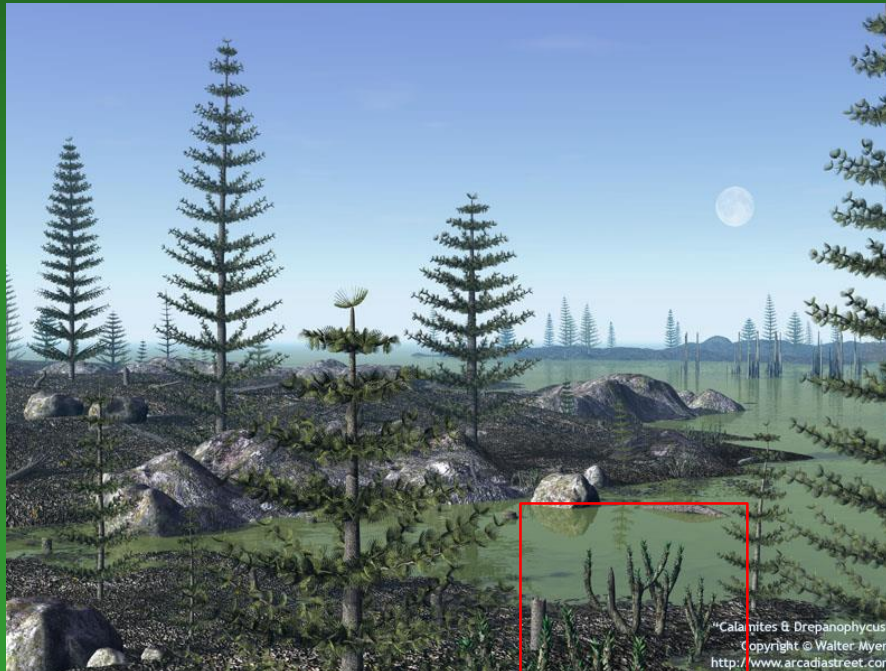
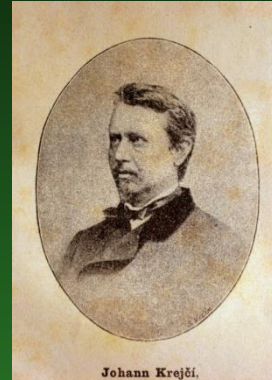




# *Drepanophycus spinaeformis*

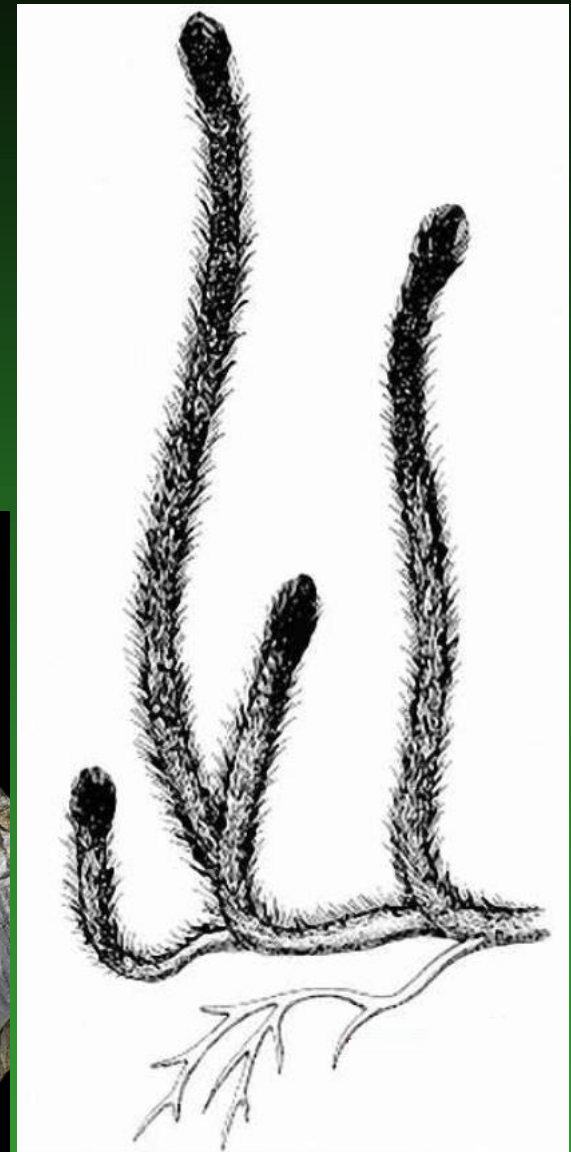
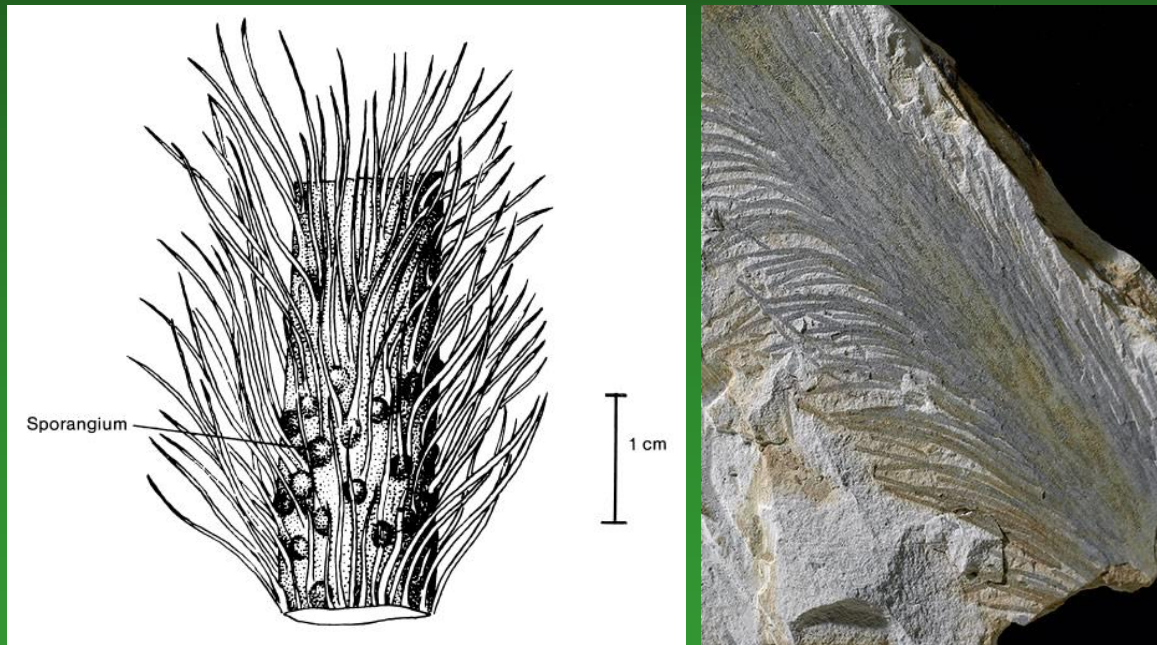
- spodní devon
- stonek až 4 cm silný, 50 cm vys.
- listy - tuhé, ostré, srpovitě zahnuté.
- sporangia - ledvinitá na kratičkých stopečkách na svrchní straně listů

objeven českým paleobotanikem  
Janem Krejčím 1881 na našem území



## *Baragwanathia longifolia*

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

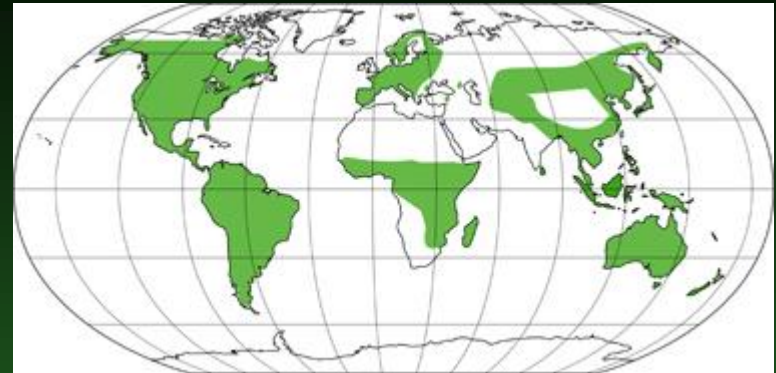




# Řád *Lycopodiales* (plavuňotvaré)

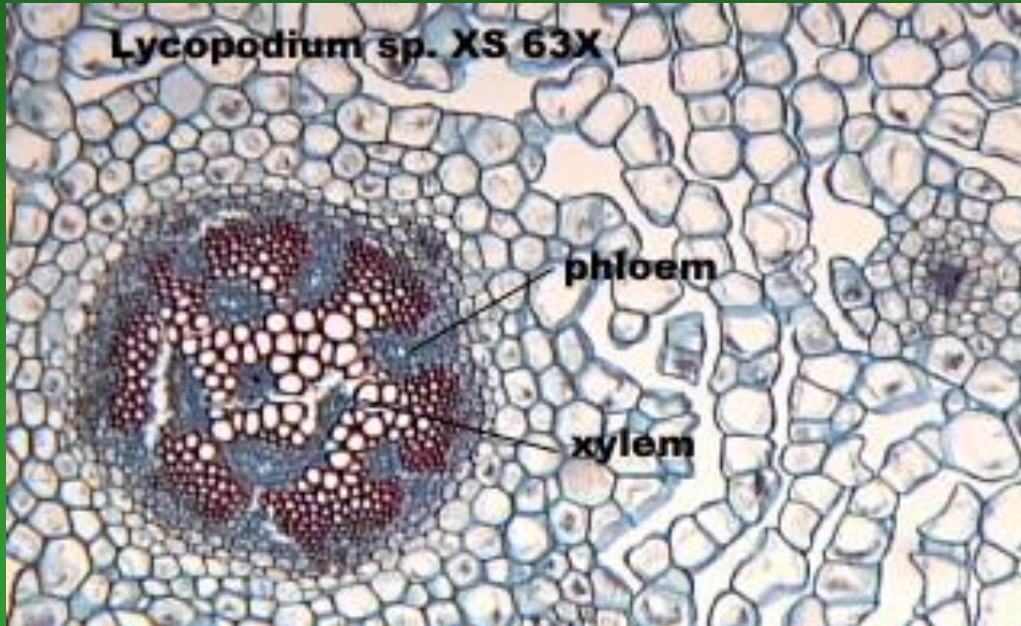
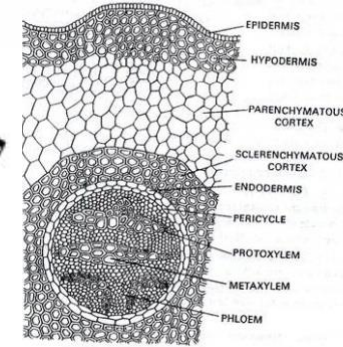
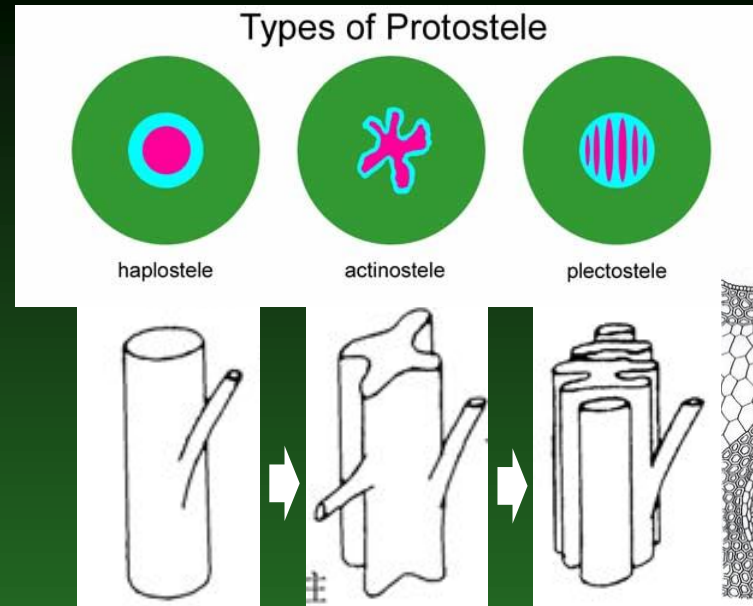
Zahrnuje recentní (≈ 380 převážně tropické) i fosilní zástupce

u nás rody *Lycopodium* a *Huperzia*

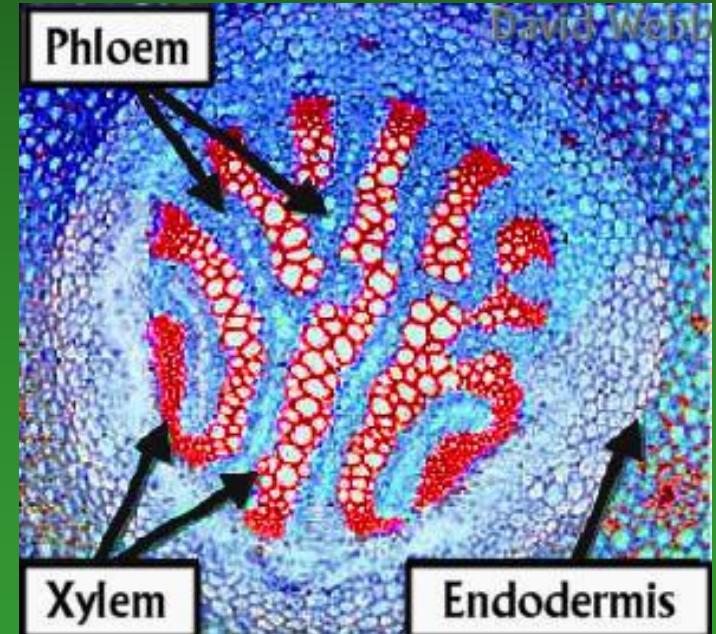


# Vodivé elementy stonku nebo kořene

- protostélé (haplostélé)
- aktinostélé
- plektostélé



aktinostélé



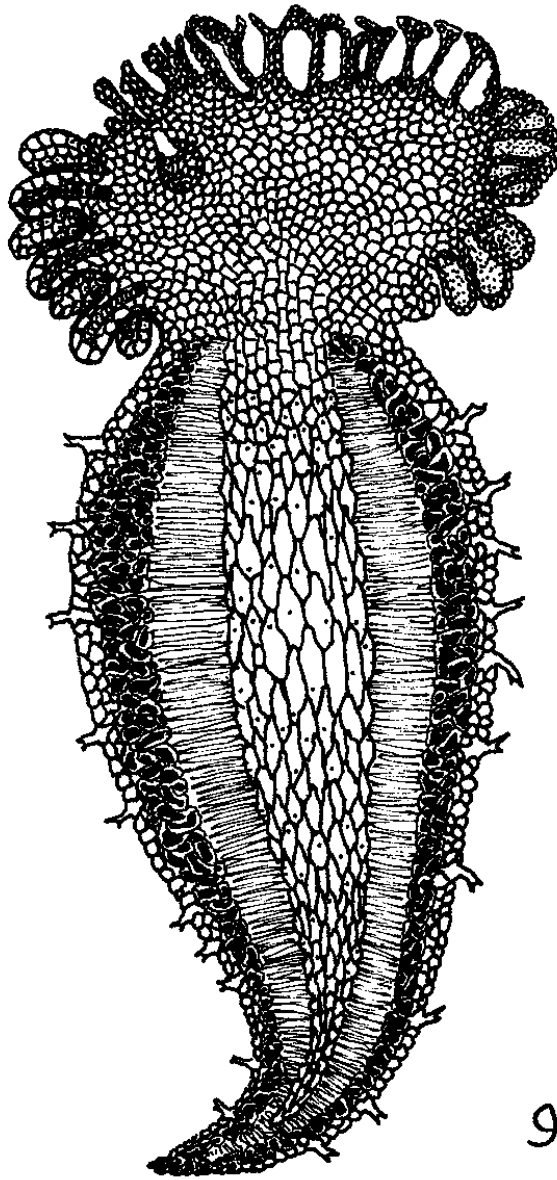
plektostélé



## Gametofyt

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

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



© BIODIDAC, Livingstone



# Huperzia

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

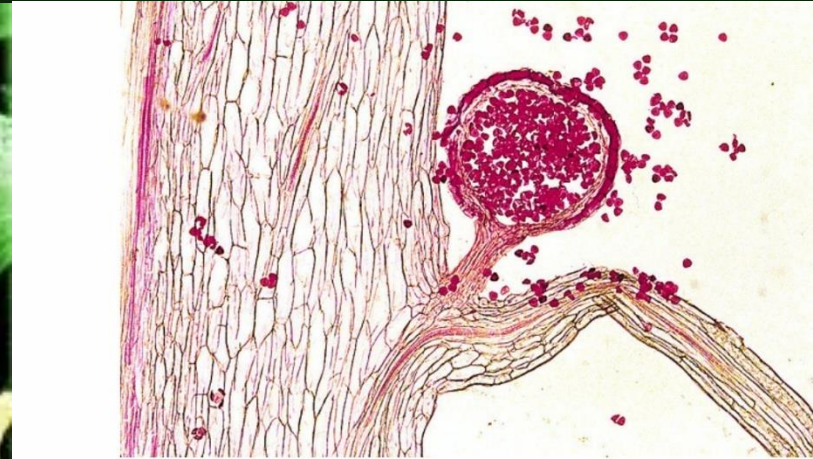
*Huperzia squarrosa*



*Huperzia selago*



# Huperzia



Huperzia - section of sporangium

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



# Huperzia

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





# Huperzia

vegetativní množení - pupeny v paždí listů

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



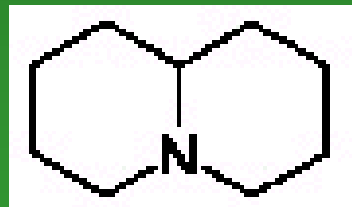
modifikovaná větev produkující  
rozmnožovací pupen



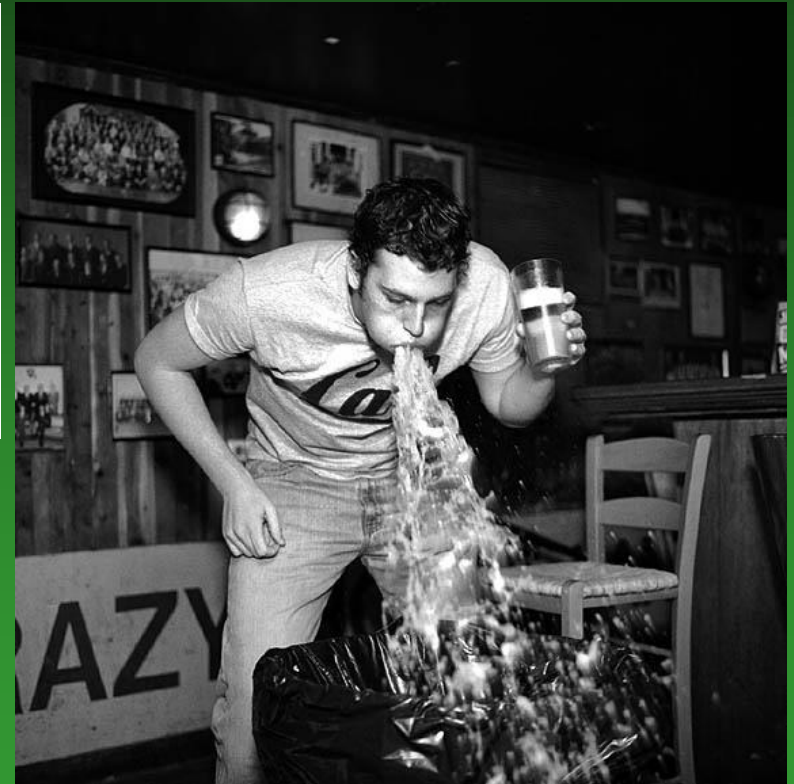
rozmnožovací pupen

# Huperzia

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



chinolizidin





# *Lycopodium*

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

- silnější větve rostou stále horizontálně v jednom směru

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



*Lycopodium cernuum* – Havajské ostrovy



# Lycopodium



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



Foto: Lars Hedenäs



# Lycopodium

převážně v tropech

rozšíření rodu má kosmopolitní charakter.

U nás 9 dosti vzácných druhů.

Nejhojnější a nejznámější je:

## *Lycopodium clavatum* – pensum plavuň vidlačka

– na vřesovištích a na světlinách v  
jehličnatých lesích





*Lycopodium  
annotinum* –  
plavuň pučivá



*Lycopodium  
innundatum* –  
plavuň zaplavovaná



*Lycopodium complanatum* –  
plavuň zploštělá



# Lycopodium

Spory *Lycopodium clavatum*

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



# *Lycopodium*

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

[http://wn.com/lycopodium?orderby=relevance&upload\\_time=all\\_time](http://wn.com/lycopodium?orderby=relevance&upload_time=all_time)





# Řád *Phylloglossales*

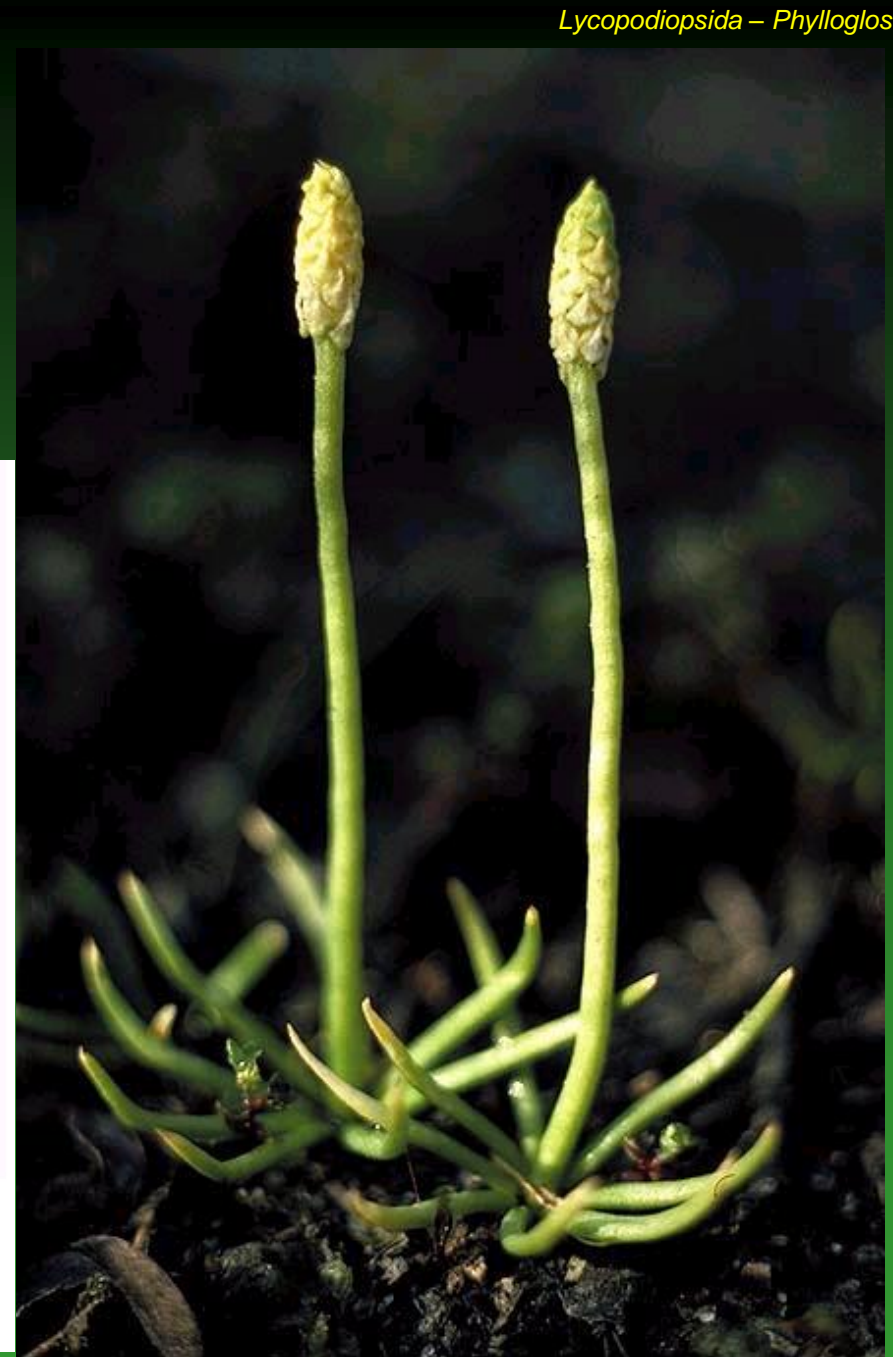
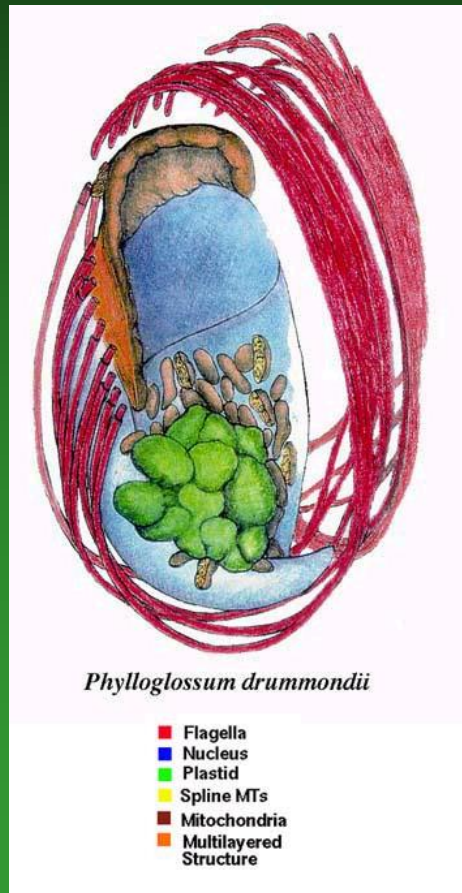
jediná čeleď, jediný druh *Phylloglossum drummondii*

Austrálie, Tasmánie, Nový Zéland

přízemní růžice  
šídlovitých listů

stvol s krátkým  
klasovitým  
strobilem

polyciliální  
spermatozoidy!



# *Phylloglossum drummondii*

Jen 3–5 cm vysoký

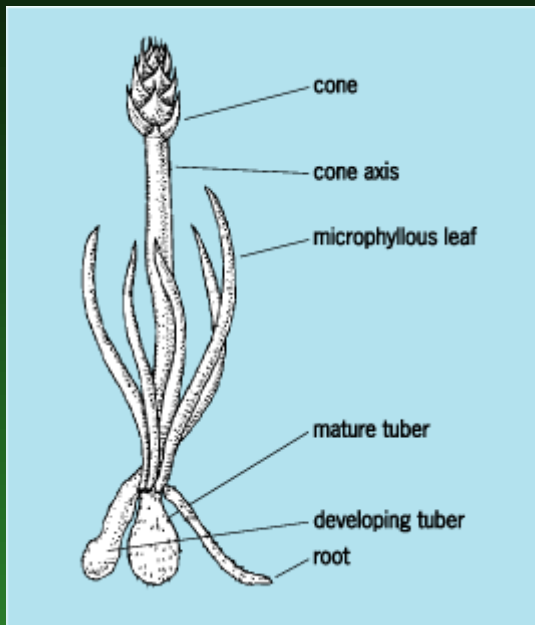
Vznikl neotenizací?

Doložen i fosilně





# *Phylloglossum drummondii*



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





# Třída *Selaginellopsida* (vranečky)

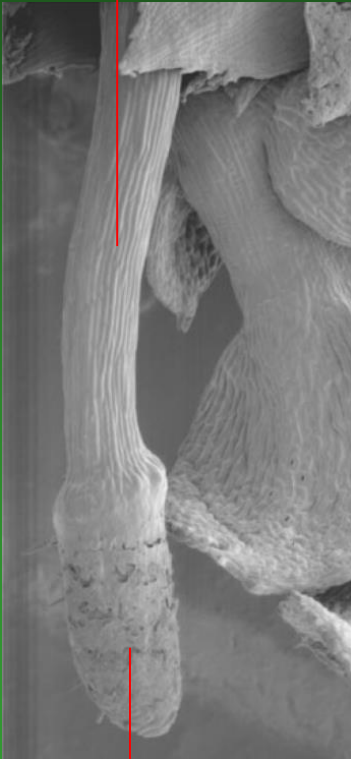
- drobné byliny
- vzhledem připomínají statnější mech
- listy spirálně nebo ve 4 řadách, neopadávají
- boční větve někdy uspořádané do plochy jako čepel listu kapradin
- strobily na koncích větví
- recentně ~ 750 druhů v tropech až mírném pásmu
- fosilně poprvé svrchní karbon



# Kořenonoši (rhizofory)

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

rhizofor



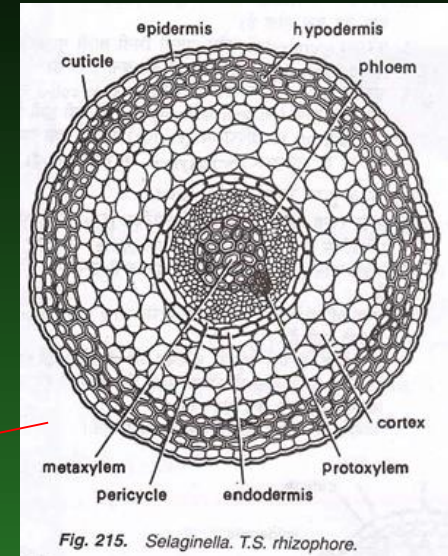
kořen





# Kořeny

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

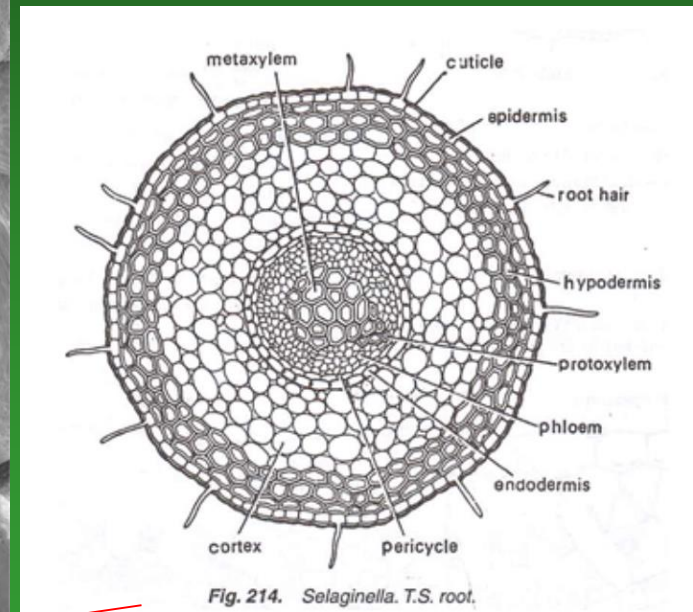


rhizofor



stejnocenné dichotomické větvení kořene

kořen





# Stonky

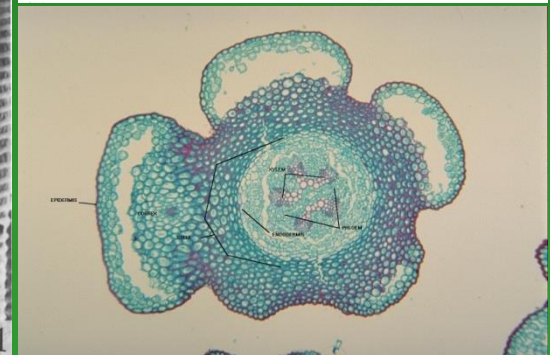
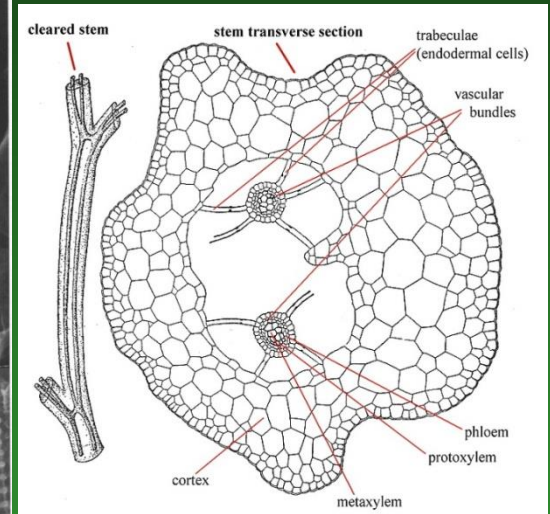
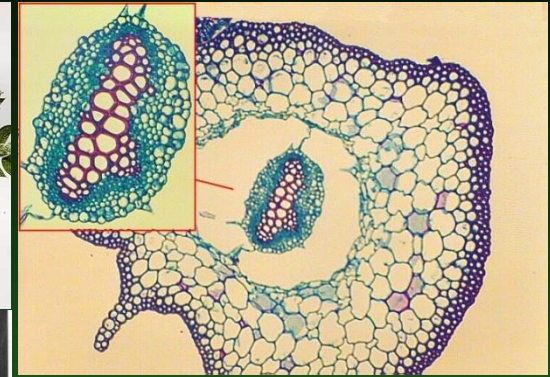
- vidličnatě větvené
- často s centrální dutinou s podélnými přepážkami

Takové dutiny jsou typické pro vodní rostliny – vranečky jsou ale terestrické, proto není význam jasný.  
? mohou souviset s metabolismem CO<sub>2</sub>

## Vodivé elementy stonku

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

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

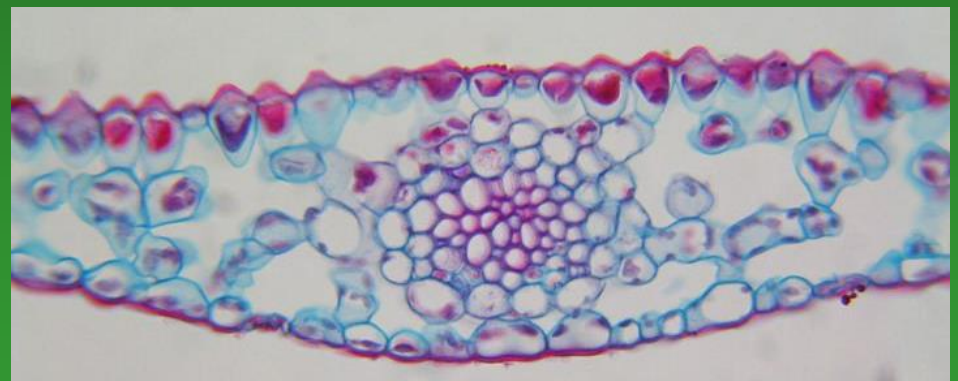
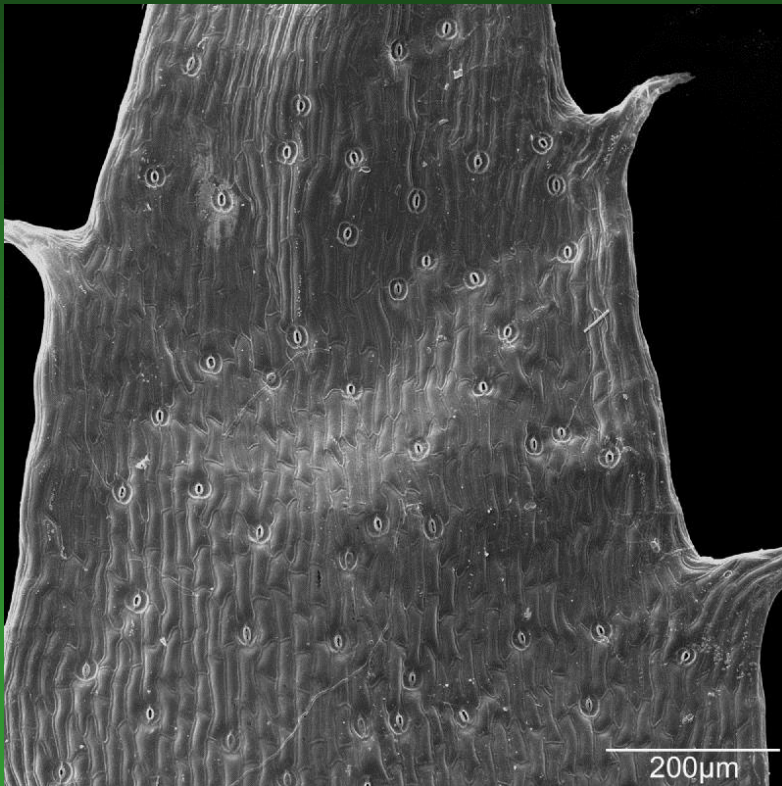


**List** – průsvitností se sice podobá lístkům mechů, ale má:





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

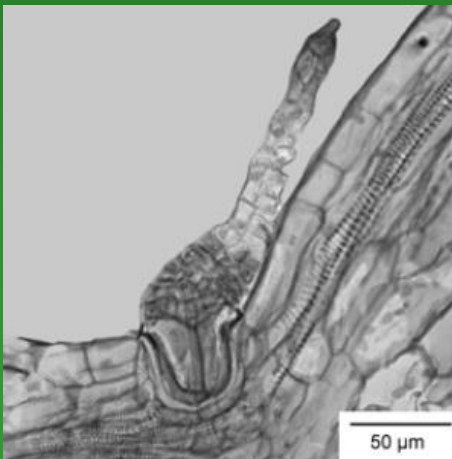




## Jazyček (ligula)

= bezžilný šupinovitý výrůstek v paždí listu

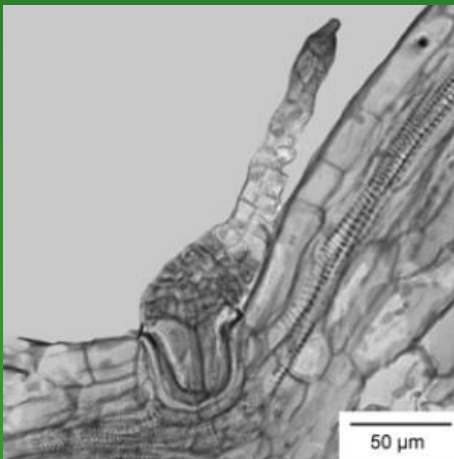
– zřejmě absorpční funkce – ? příjem dešťové vody  
(je blízko cévního svazku)



# Jazyček (ligula)

= bezžilný šupinovitý výrůstek v paždí listu

- zřejmě absorpční funkce – ? příjem dešťové vody (je blízko cévního svazku)
- u fosilních možná i žlázatá funkce – lákání karbonského hmyzu – roznášení spór



karbonský šváb

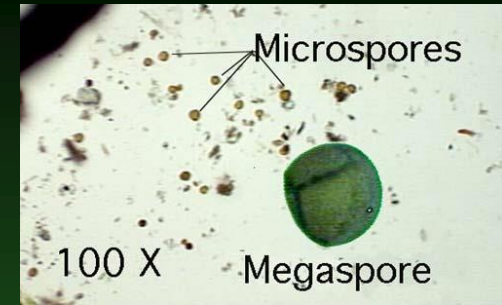


karbonská vážka

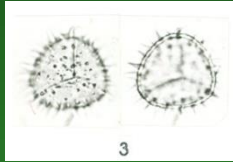


# Sporangia / strobily / spóry

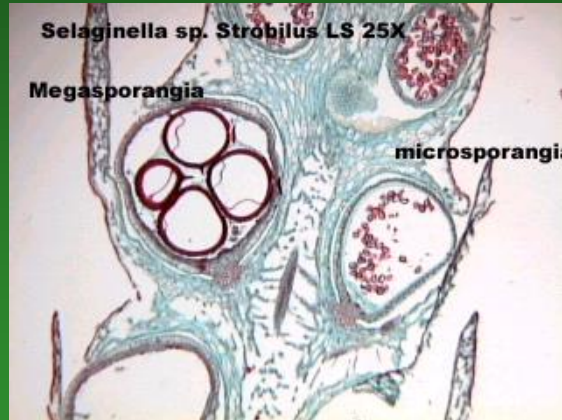
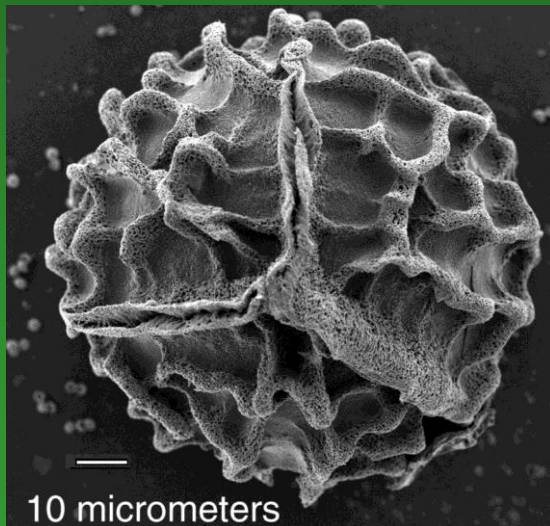
- sporangia kulovitá až ledvinitá, heterosporická,
- strobily často oboupohlavné,
- mikrosporangia v horní části stobilu,
- megasporangia v dolní části stobilu, se 4 megaspórami
- mikro- i megaspóry triletní



mikrospóry 20–60  $\mu\text{m}$



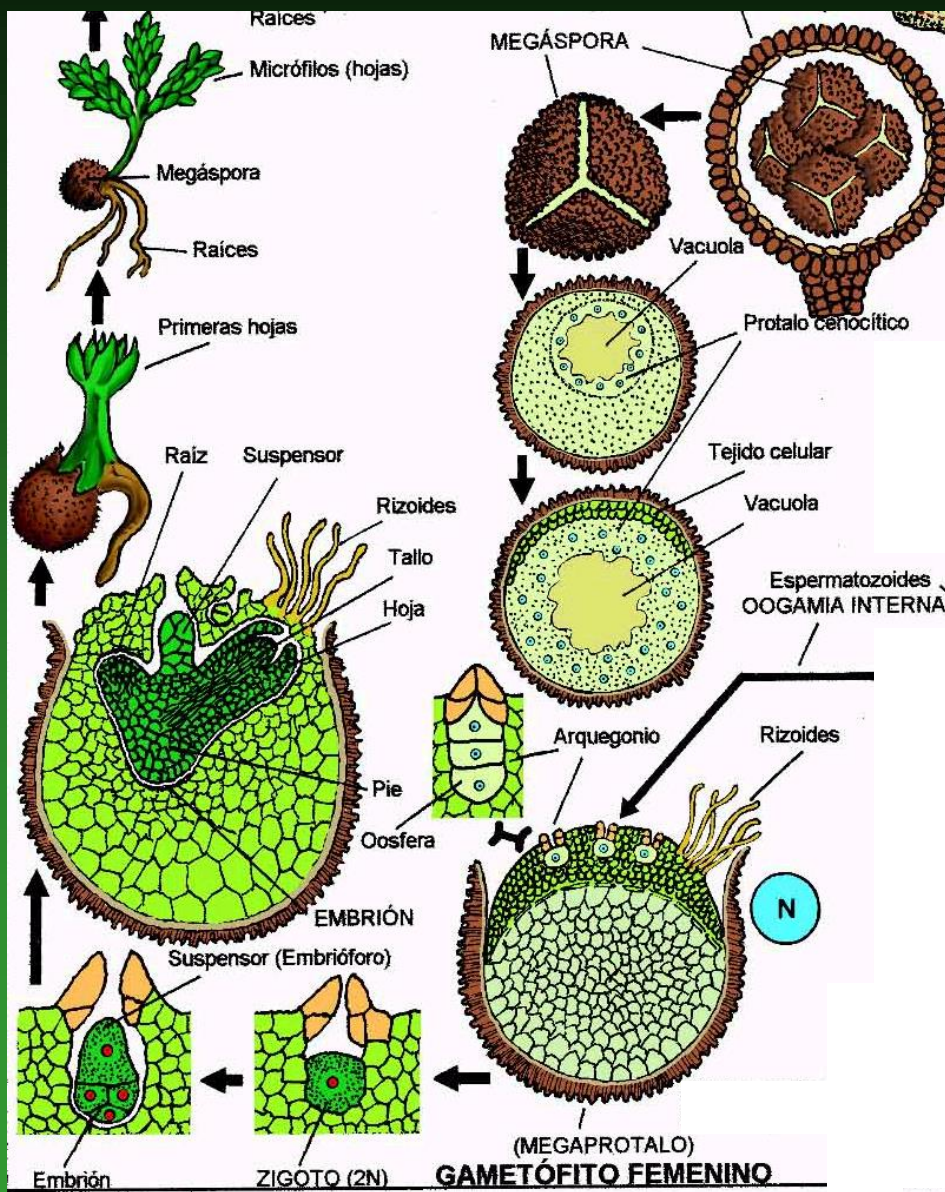
megaspóry 200–600  $\mu\text{m}$



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



# Samičí gametofyt



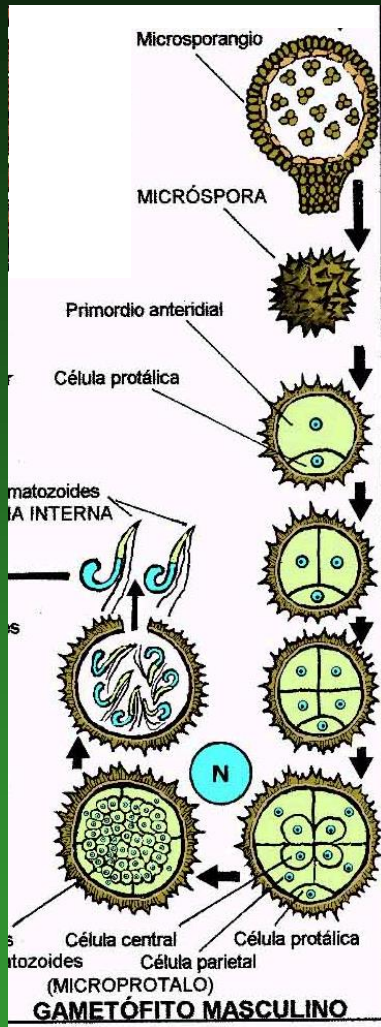
endosporický (roste v obalu původní spóry) uvnitř megasporangia,

po vytvoření archegonií obal spóry praskne působením vlhkosti

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

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

# Samčí gametofyt

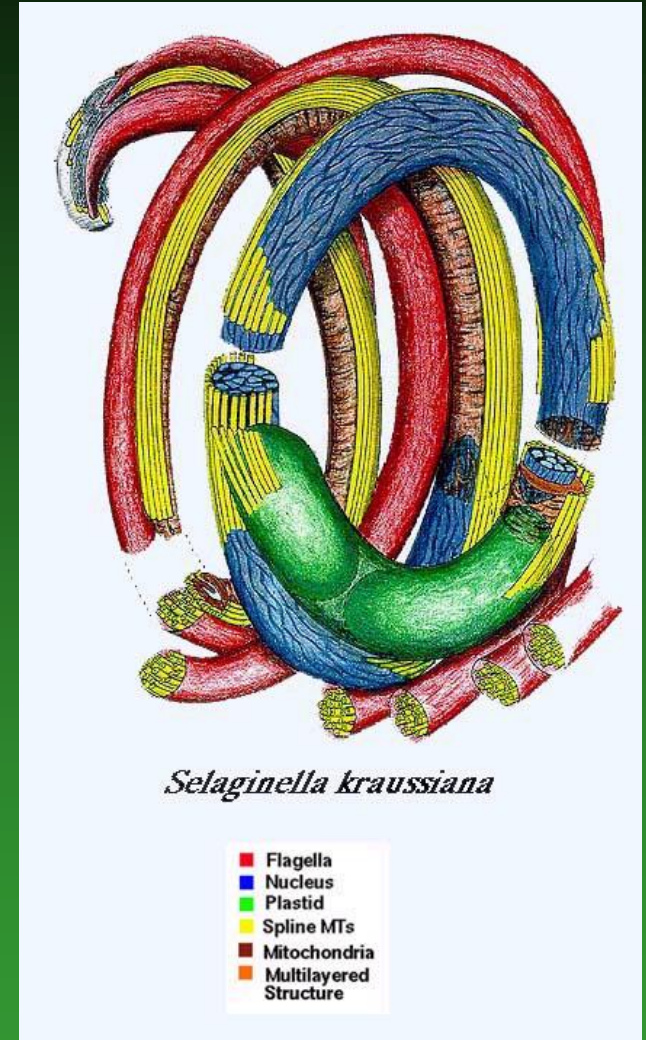


= Mikroprotalium

- uvnitř obalu mikrospóry

- jediné antheridium s mnoha spermatozoidy

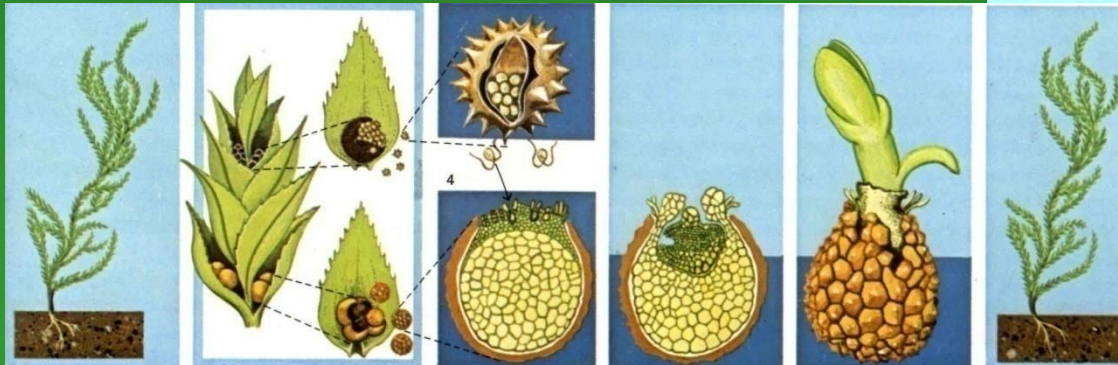
- spermatozoidy – biciliátní, oplodňují oosféru často ještě na mateřské rostlině





# Megaprotalium s embryem = „semeno“

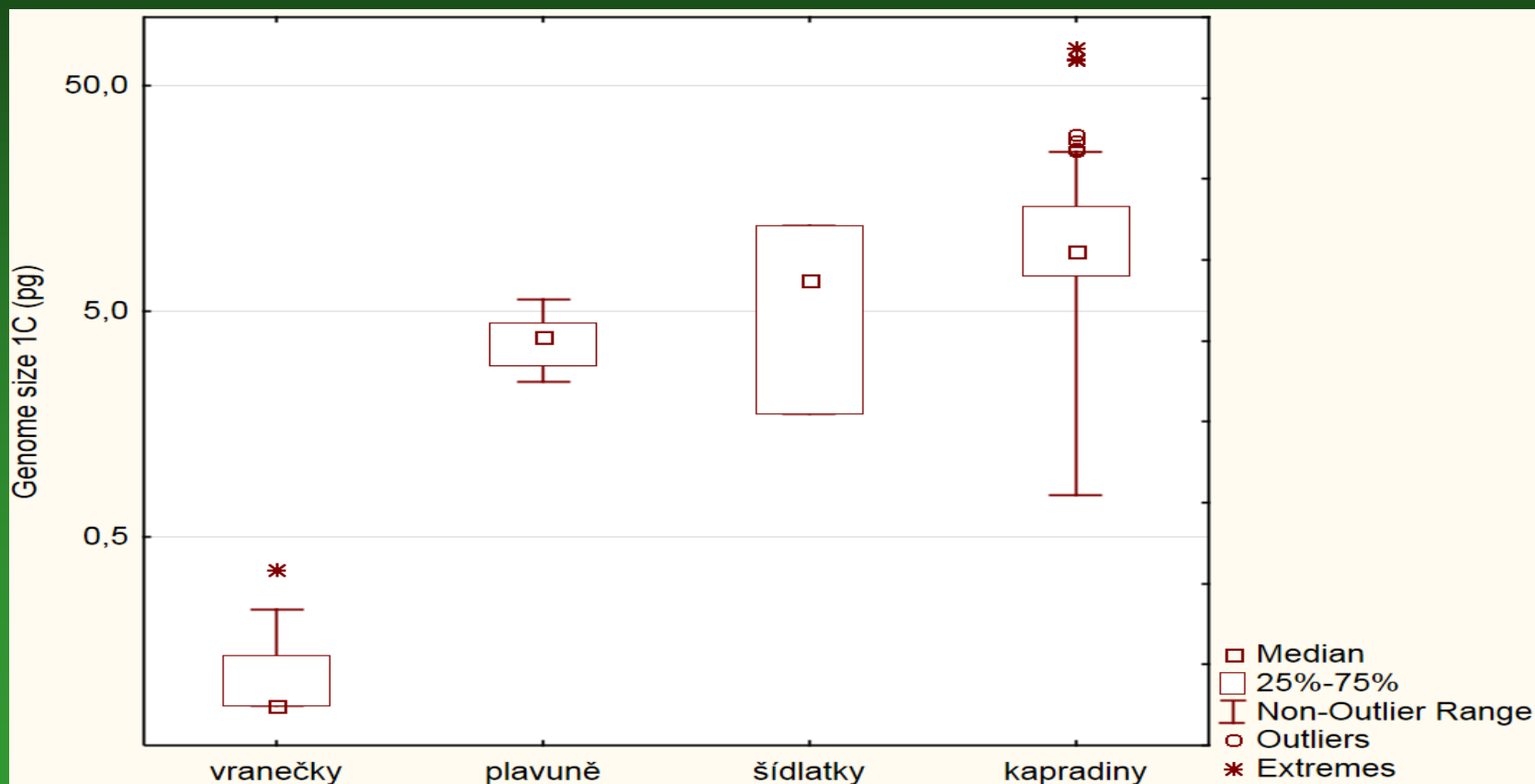
- zpravidla mimo mateřskou rostlinu ze zygoty dělením embrya
- jakoby ze semene vyklíčí z megaprotaliového embrya nový sporofyt





# Extrémně malé genomy vranečků

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



## tř. *Selaginellopsida* – klasifikace

jediný řád *Selaginalles* (vranečkotvaré)

se 2 čeleděmi:

*Selaginellaceae*

*Miadesmiaceae*

## Čel. *Selaginellaceae* (vranečkovité)

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

podrost  
tropických  
pralesů

většinou malé  
druhové areály





Rod vraneček (*Selaginella*)

listy ve spirále

150 druhů

u nás vzácně v horách jen  
vraneček brvitý –  
***Selaginella selaginoides***



Rod vranečka (*Lycopodioides*)

listy ve 4 řadách

~ 600 druhů, hlavně tropy a subtropy

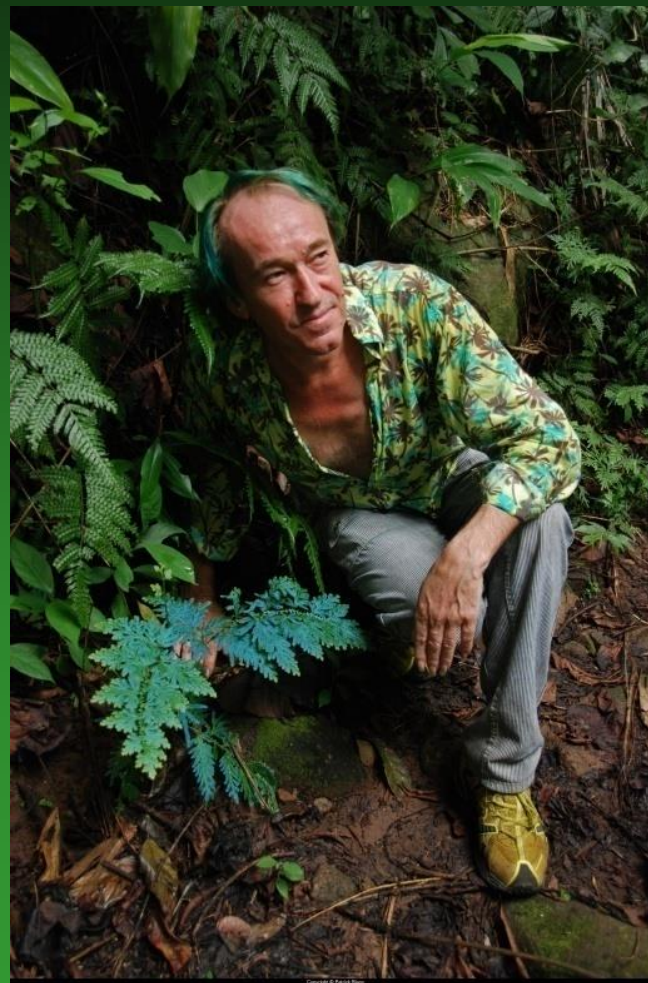
U nás velmi vzácně jen  
vranečka švýcarská  
*Lycopodioides helvetica*







Duhově zbarvená  
*Lycopodioides willdenowii* z  
východní Asie





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

*Lucilia caesar*,  
Diptera



kolibřík *Calypte costae*



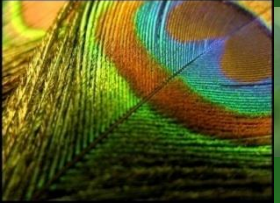
perlorodka, Mollusca



*Chrysops relictus*, Diptera



*kapradina Microsorium thailandicum*



*Chrysis ignita*, Hymenoptera



ryba *Neon tetra*



*Zicrona caerulea*,  
Heteroptera

*Pollia condensata*,  
Commelinaceae



*Margaritaria nobilis*, Euphorbiaceae

*Chrysolina fastuosa*, Coleoptera



*Calopteryx virgo*, Odonata



ušeň mořská, Mollusca



*batolec duhový*, Lepidoptera

# Vranečky se semeny

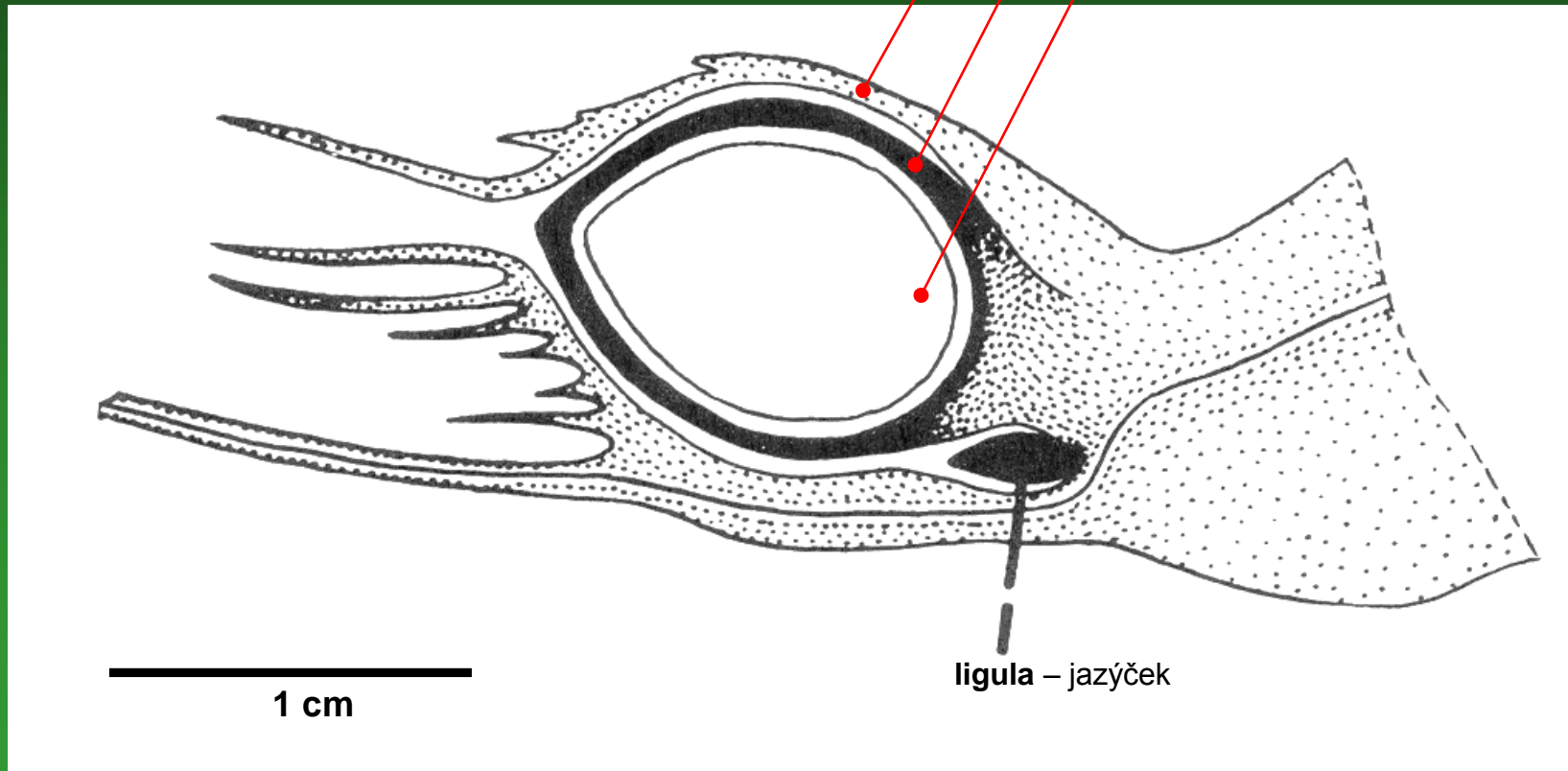
karbonská *Maadesmia membranacea*

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

brvitá vychlípenina čepele sporofylu  
 chránící megasporangium

obal megasporangia

megaspóra – uvnitř obalu megaspóry  
 se uvnitř megasporangia vyvine samičí  
 prothalamium



## Třída *Isoëtopsida* (šídlatky)

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

listy – s ligulou, duté, spirálovitě uspořádané

kořeny – duté, spirálovitě uspořádané

sporangia – heterosporická

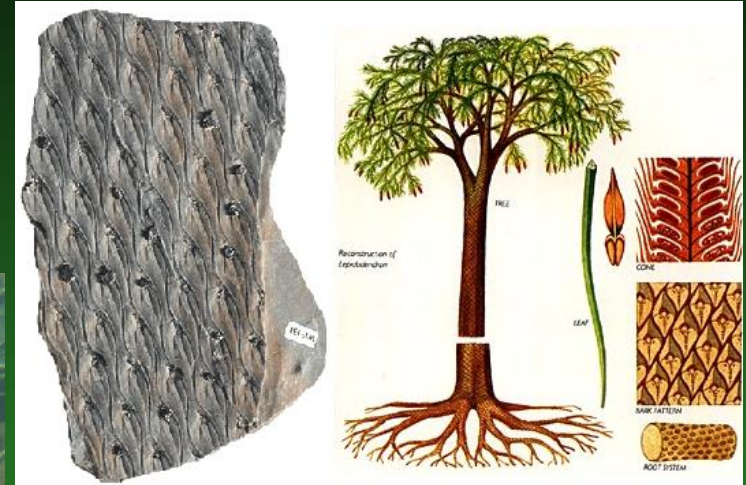
spermatozoidy – polyciliátní



třída *Isoëtopsida* má dva řády

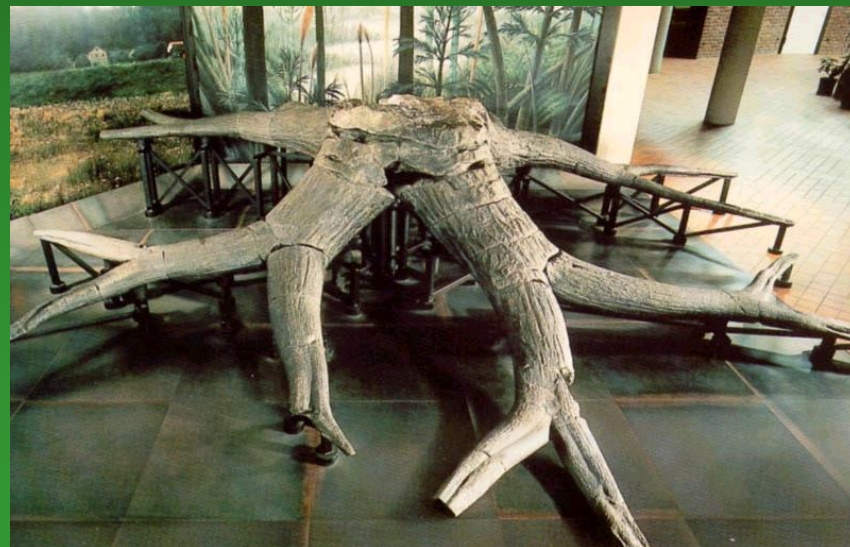
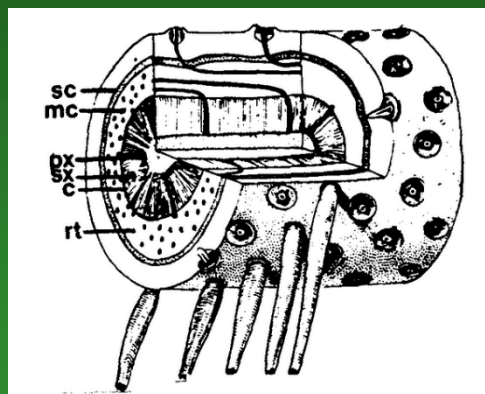
*Lepidodendrales* (lepidodendrony)

*Isoëtales* (vlastní šídlatky)



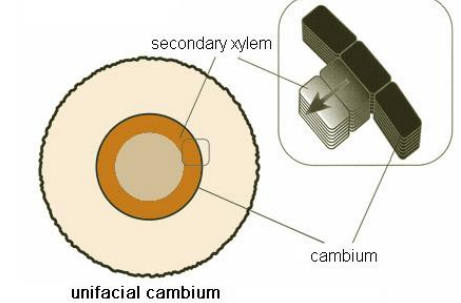
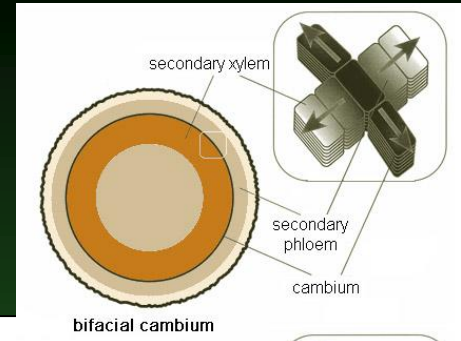
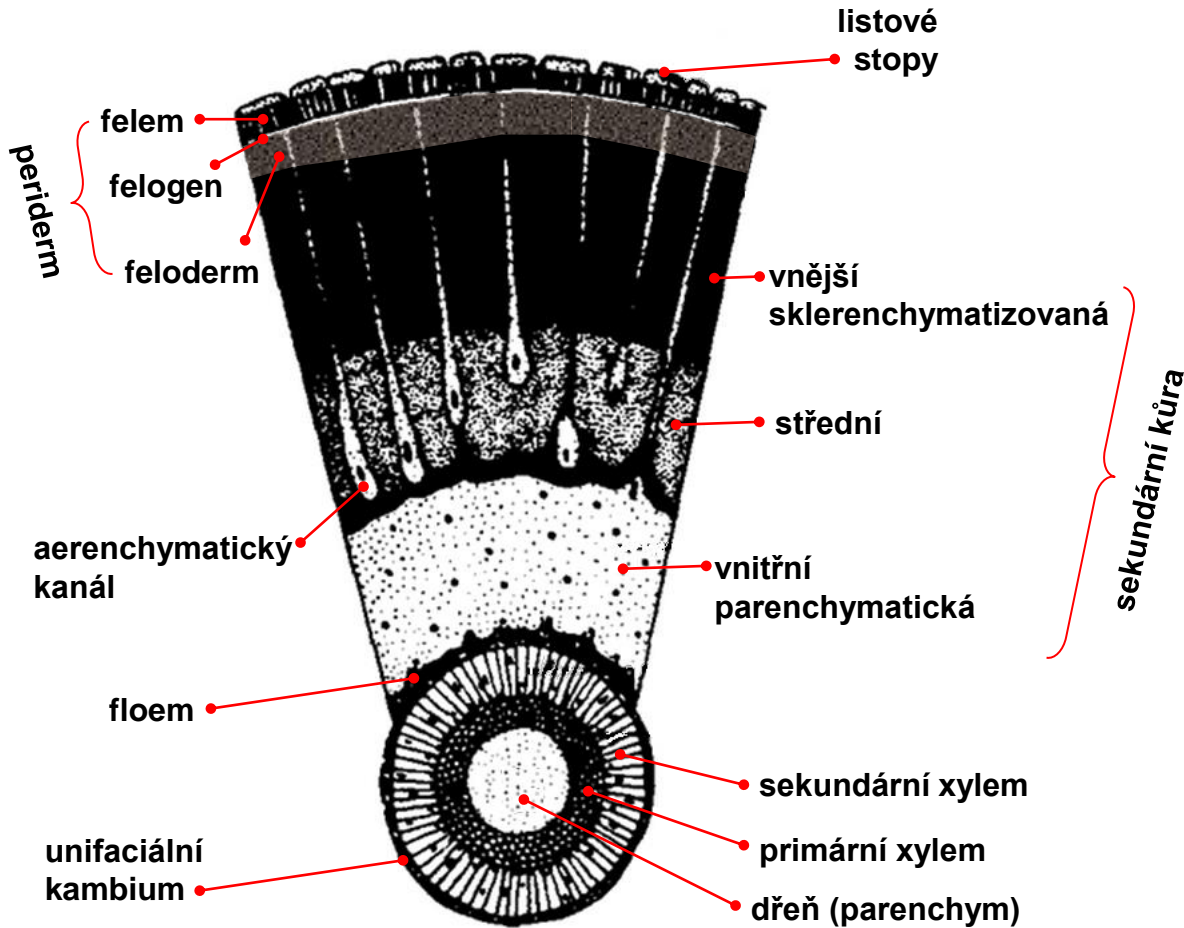
# Řád *Lepidodendrales* – lepidodendrony

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



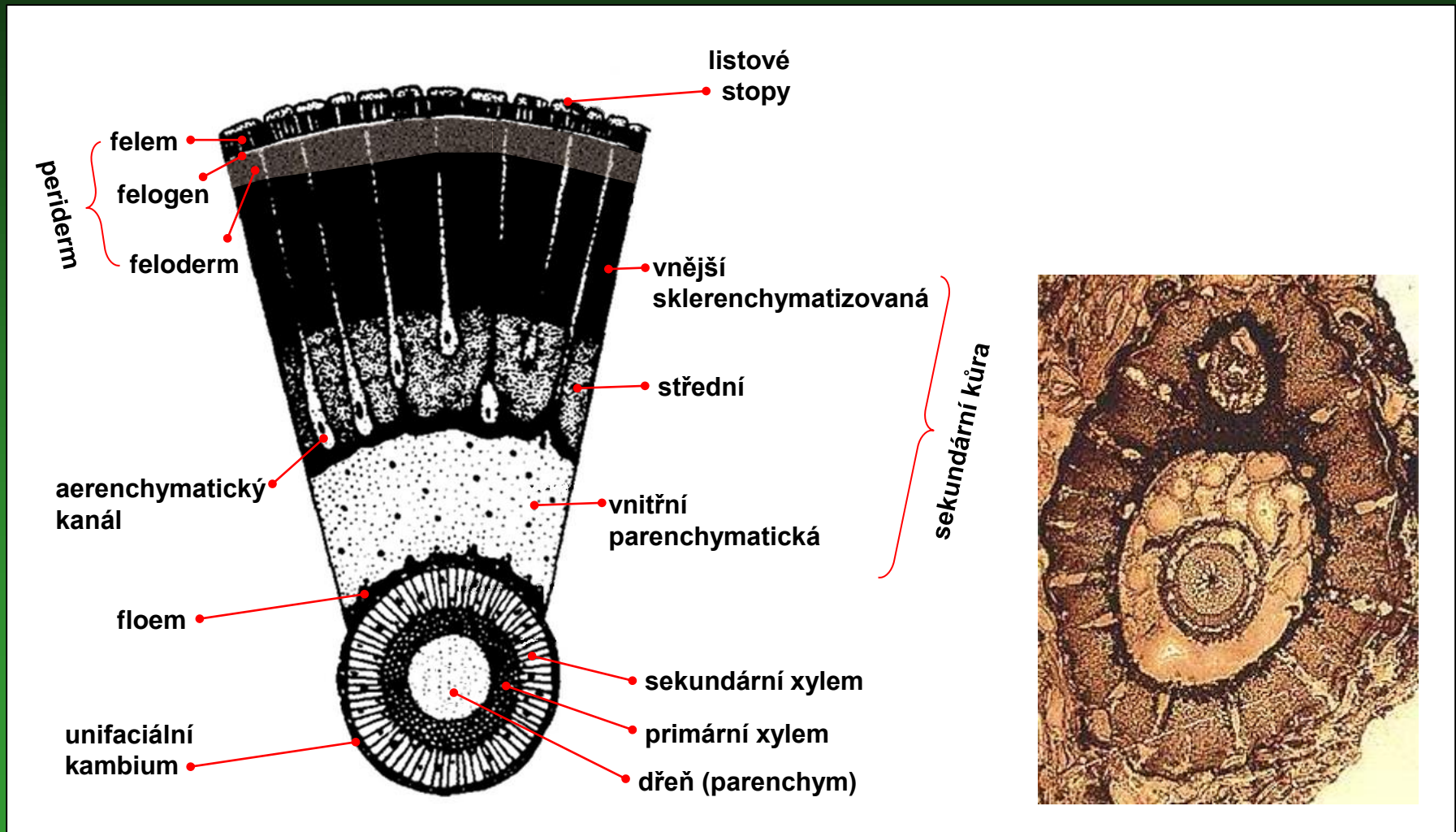


**Kmen** – silný (při výšce přes 40 m musel mít u báze min. 2 m v průměru)



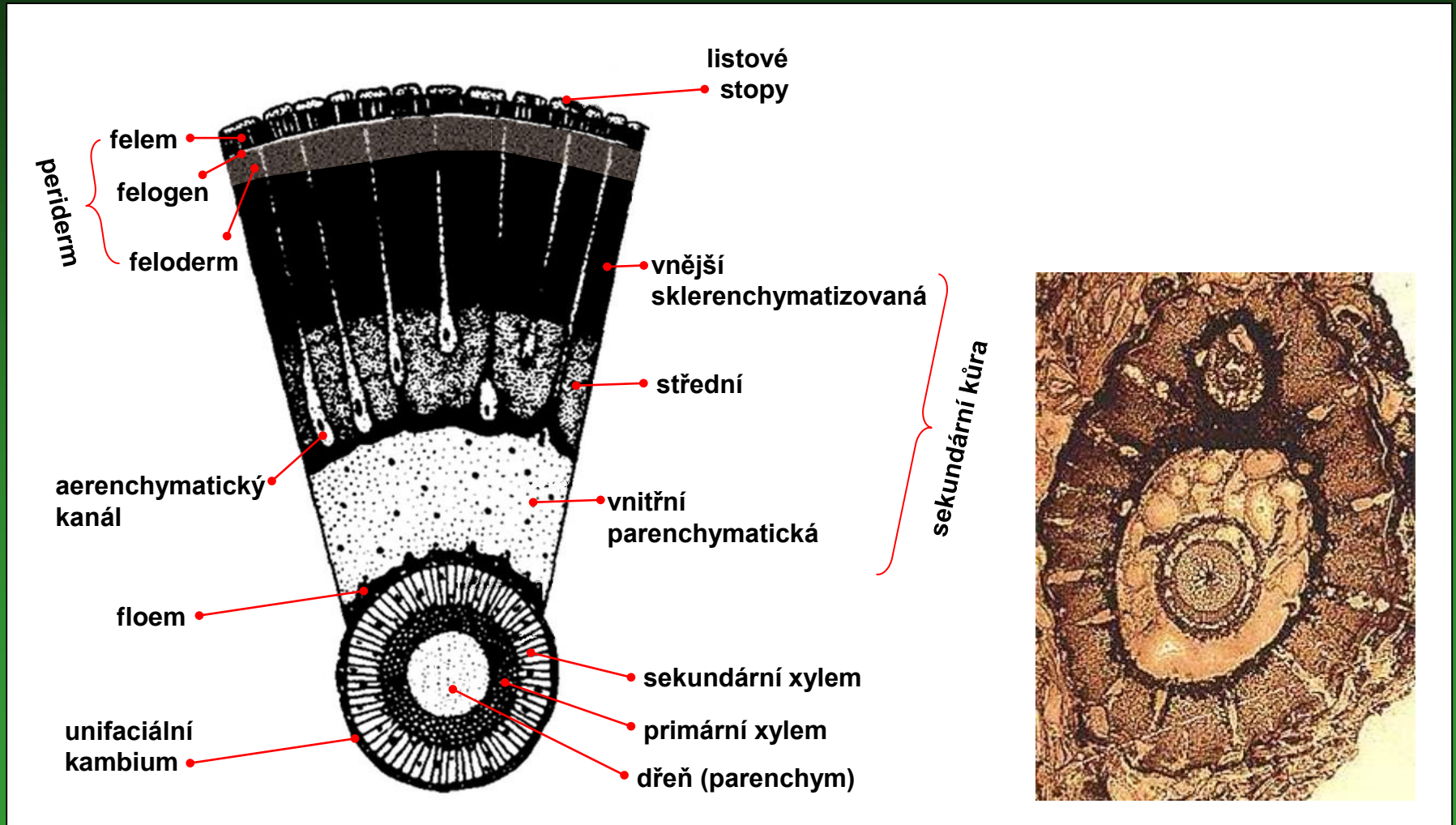


**Kůra** = mohutný trojvrstevný periderm s opornou funkcí (produkovaný felogenem)



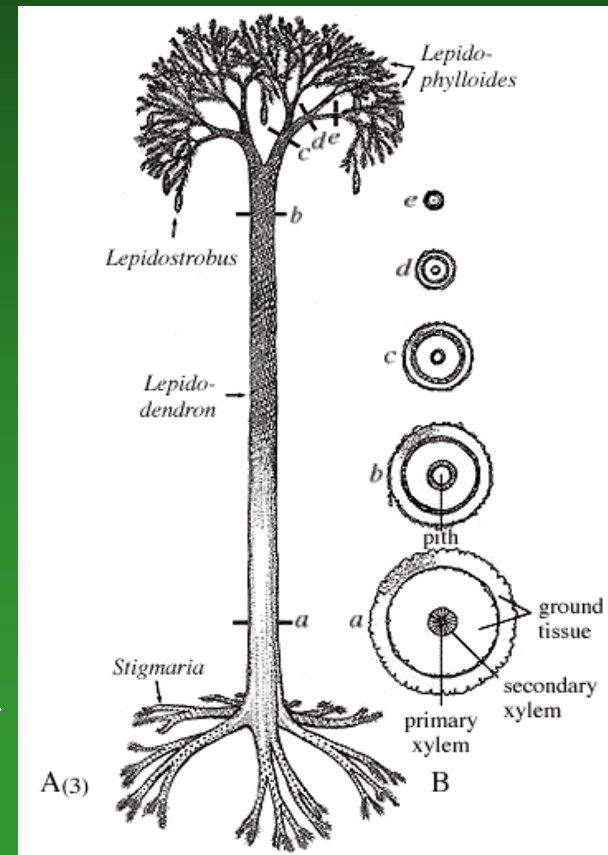
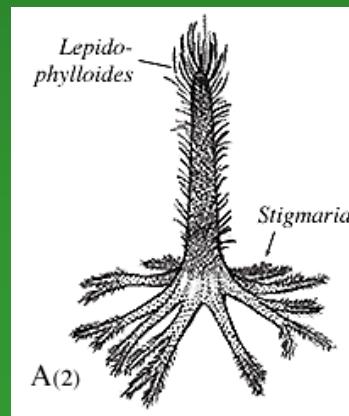
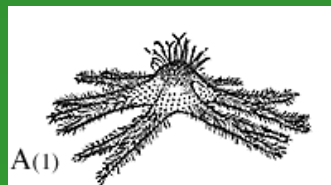
**Vodivý systém** – centrální sifonostélický, uvnitř s dřevem, zabíral jen ~1/6 průřezu kmene

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



# Determinovaný růst

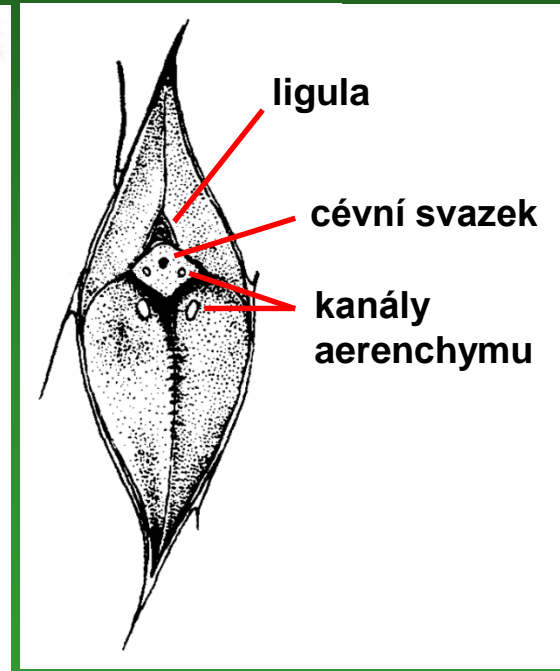
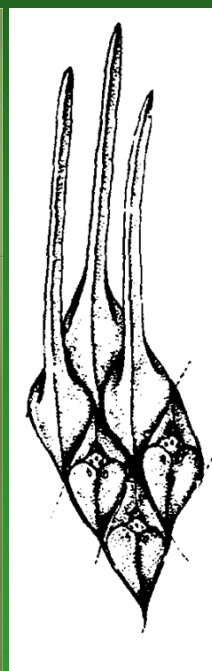
- Nejprve růst „opory“ = podzemní systém oddenků, jejichž vidličnaté větve vznikaly v pravidelných úsecích a byly vždy proporčně tenčí
- Během růstu „opory“ fotosyntéza omezena na listy na nízkém nevětveném asimilujícím kmeni
- Vytvořená opora tak předem „definovala“ hmotnost velikost celého stromu =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



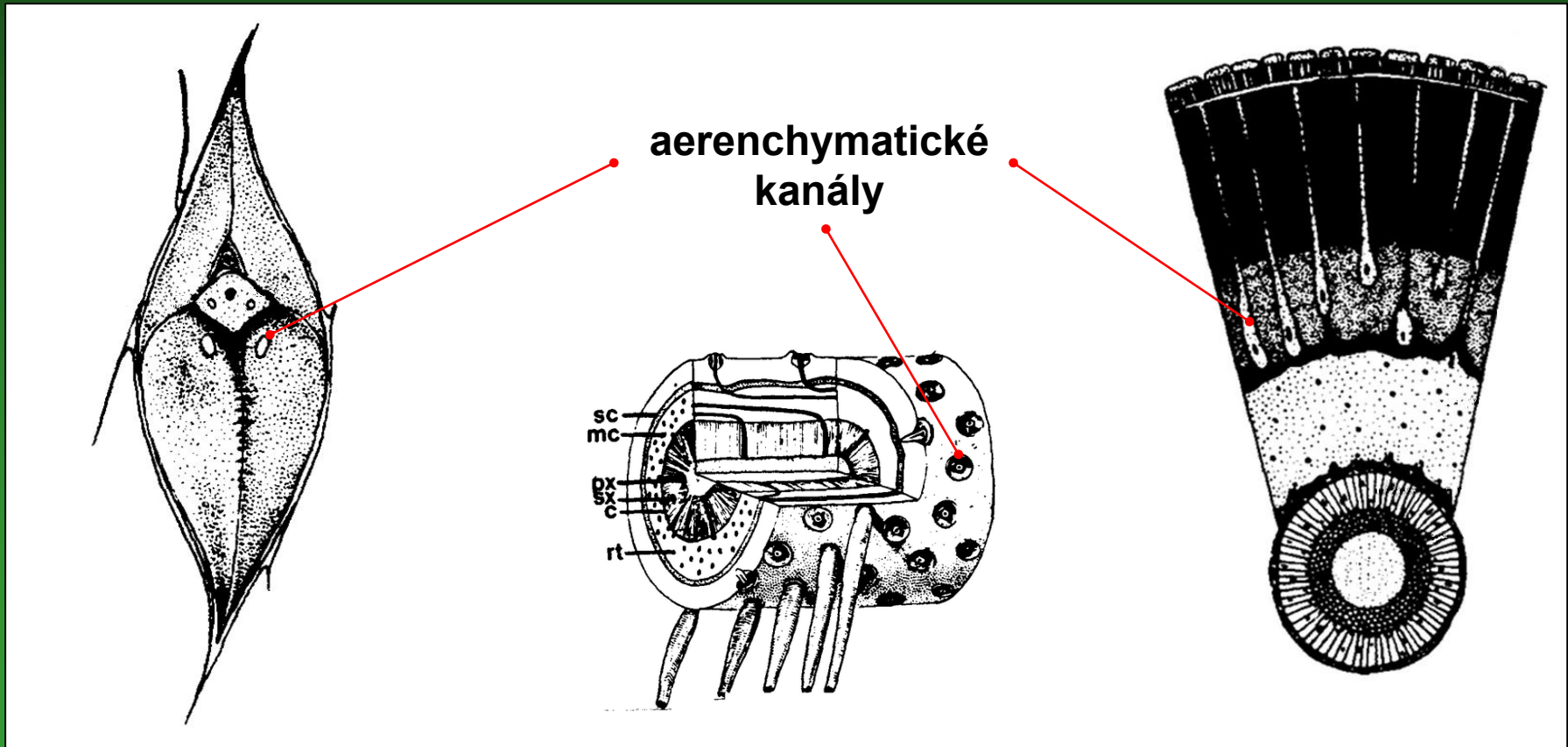
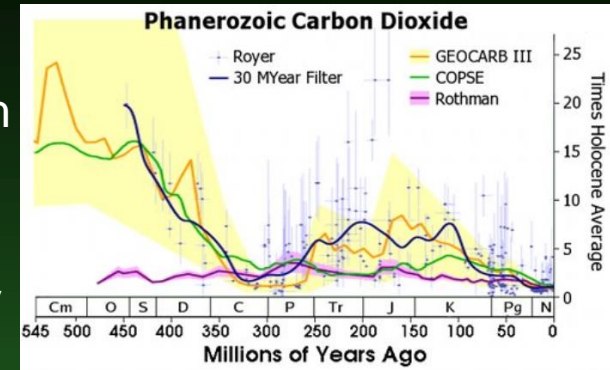


# Listy

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

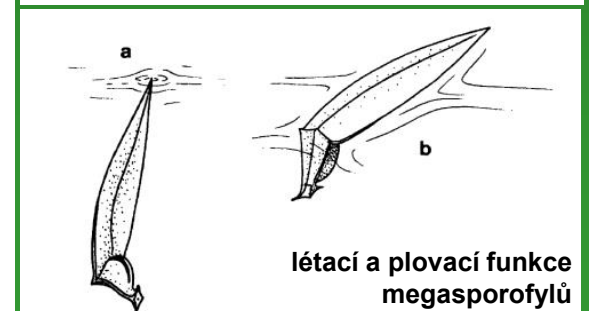
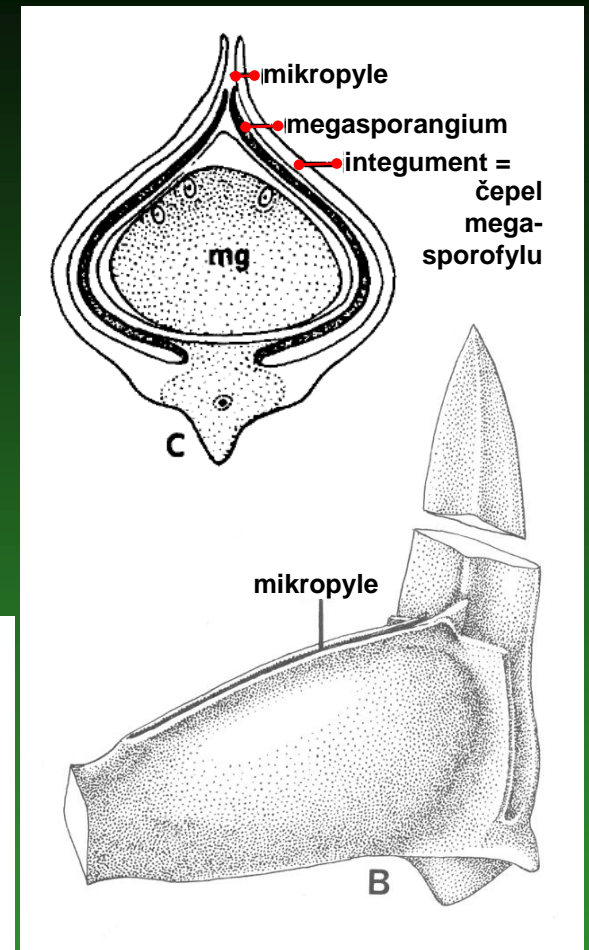
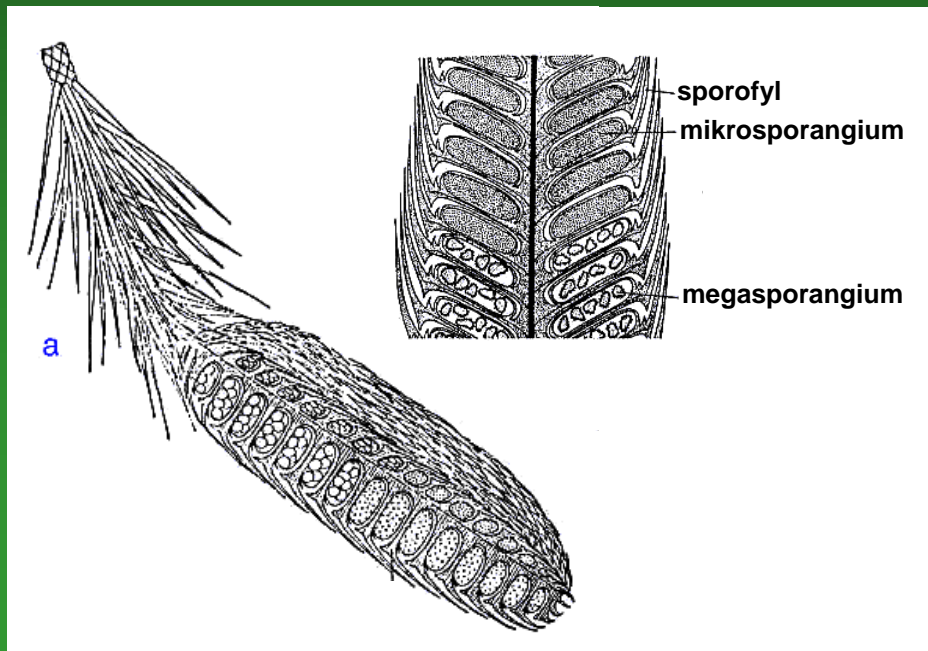


**Aerenchymatické kanály** – procházely celou rostlinou od kořenů peridermem do listů – vedly vzduch obohacený o CO<sub>2</sub>, získaný z uhlíkatých sedimentů substrátu z kořenů do listů – mají i dnešní šidlatky!  
 (? adaptace na pokles atmosférického CO<sub>2</sub> na hodnoty blízké dnešním, k němuž došlo během karbonu)



# Strobily / sporangia / gametofyt

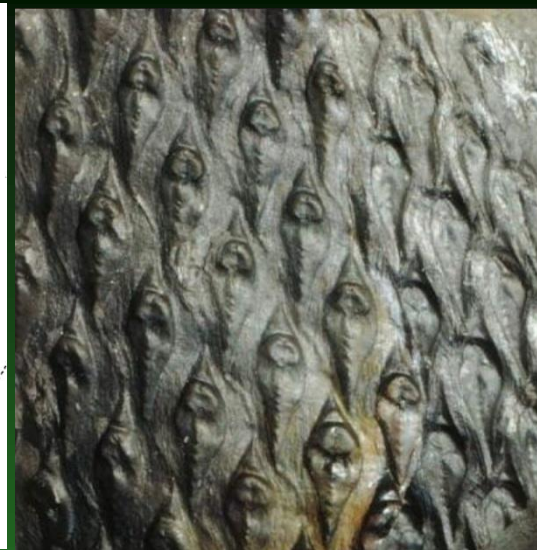
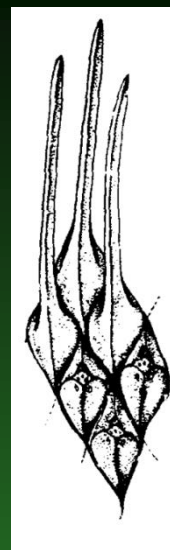
- **strobily** - oboupohlavné na koncích větví
- **megasporangia** - s 4-jedinou megaspórou, bočně sploštělá, obalená vychlípenou částí listové čepele, s štěrbinovitým mikropylárním otvorem = primitivní semennost (plovací semena)
- **gametofyt** - endosporický





# *Lepidodendron*

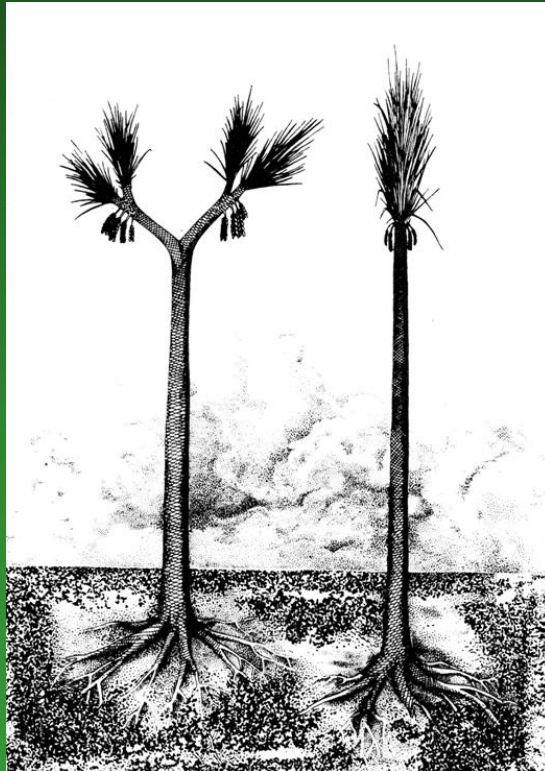
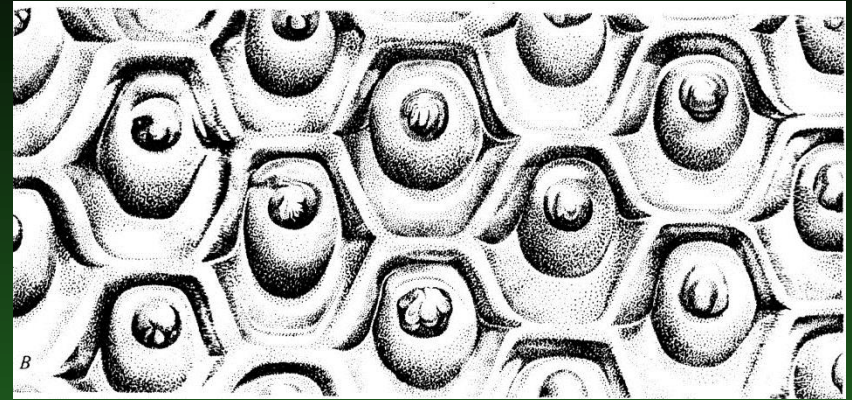
- i přes 40 m vys., s nevelkou korunou vidličnatých větví
- listové jizvy kosočtverečné
- strobily na koncích větví





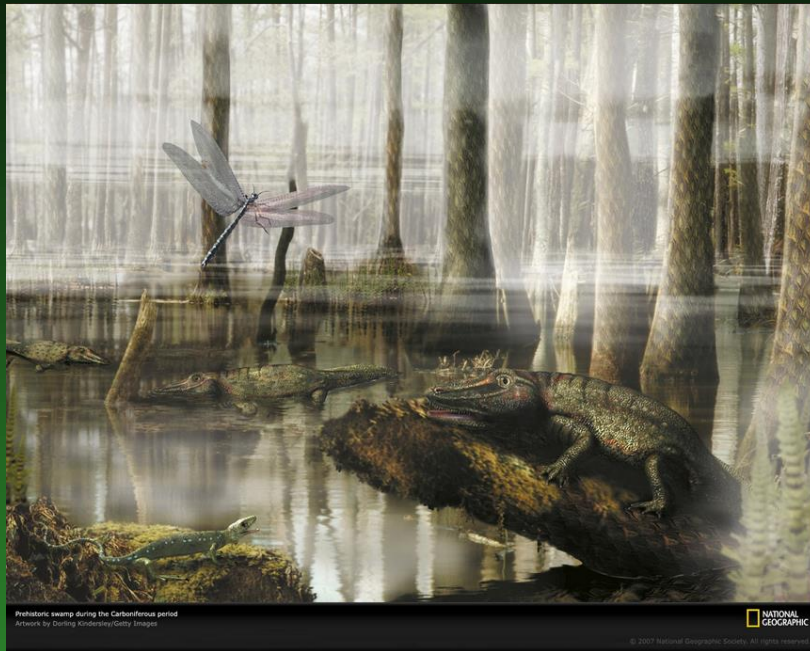
## *Sigillaria*

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





# Vznik erného uhlí



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

Jejich kmeny → anaerobní prostředí → karbonizace → erné uhlí

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

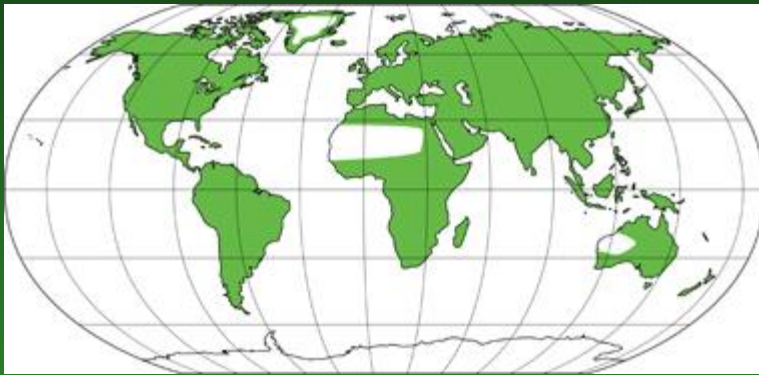


# Řád *Isoëtales* (šídlatkotvaré)

trsnaté „byliny“

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

vyvinuly se z *Lepidodendrales* redukcí kmene ve vodním prostředí



nejstarší nálezy  
ze spodní křídy - *Nathorstiana arborea*



*Lepidodendrales*



*Pleuromeiales*



*Isoëtales*

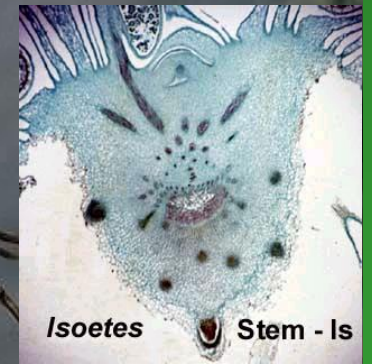
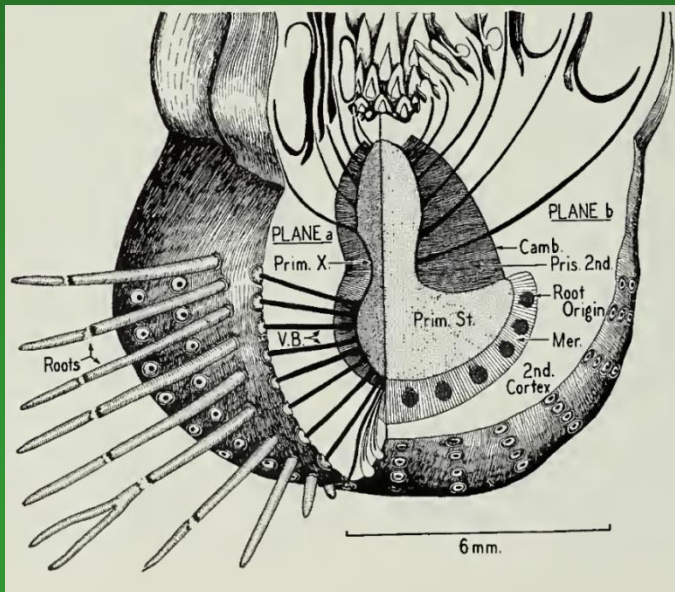


dnešní šídlatka



# Stonek

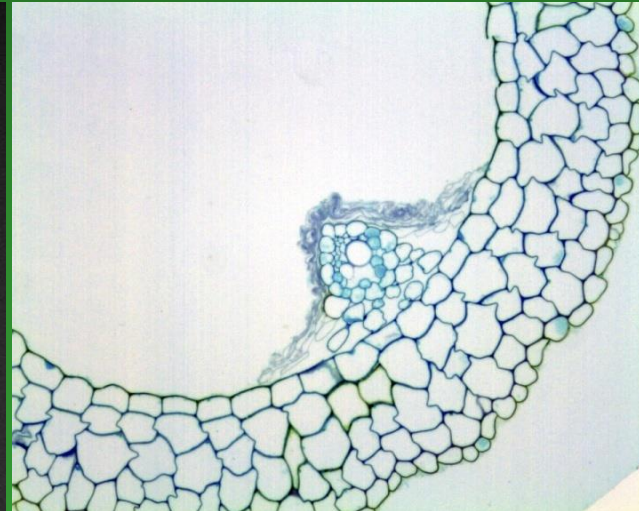
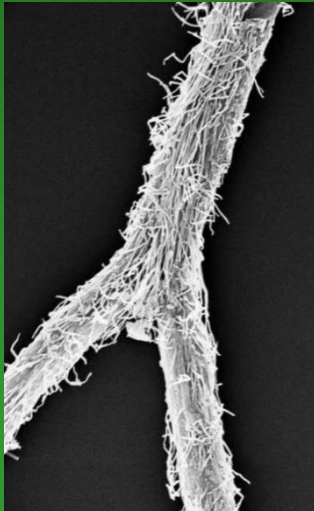
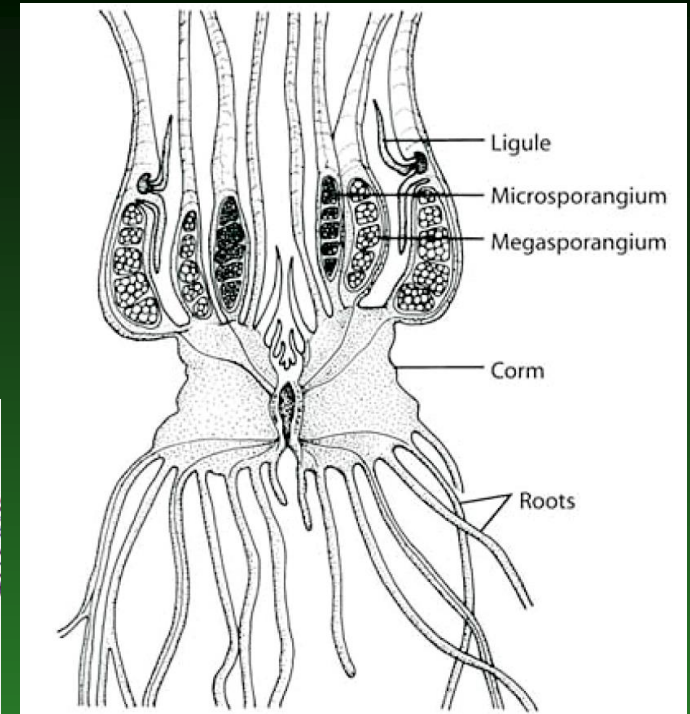
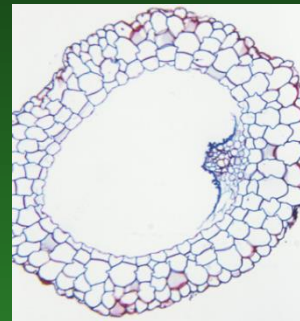
- vznikl redukcí kmene
- kulovitý později dvoulaločný
- zásobní škrobnatý parenchym
- vrcholový meristem !
- protostélé vně s kambiem
- kambium dovnitř xylem i floem,  
ven parenchymatickou kůru
- žije pravděpodobně desítky let





# Kořeny

- duté (po opadu kruhové jizvy jako u lepidodendronů)
- přijímají  $\text{CO}_2$  ze substrátu a vedou ho přes stonek aerenchym až do dutin v listech
- s protostélickým cévním svazkem
- vidličnatě větvené
- i pod vodou mají mykorrhizu !



# Listy

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



*Isoetes gunnii* Photo © Greg Jordan

mikrosporangium

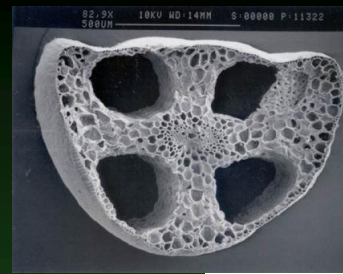


megasporangium

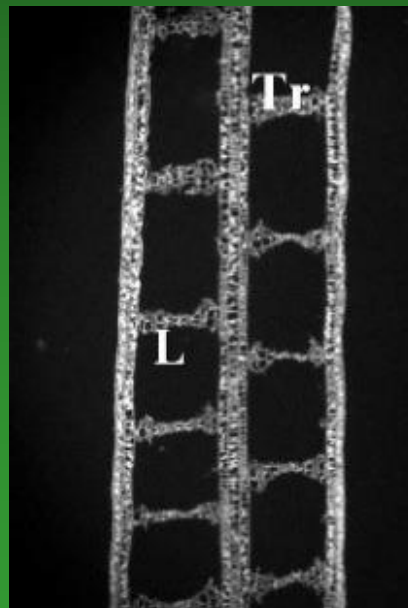
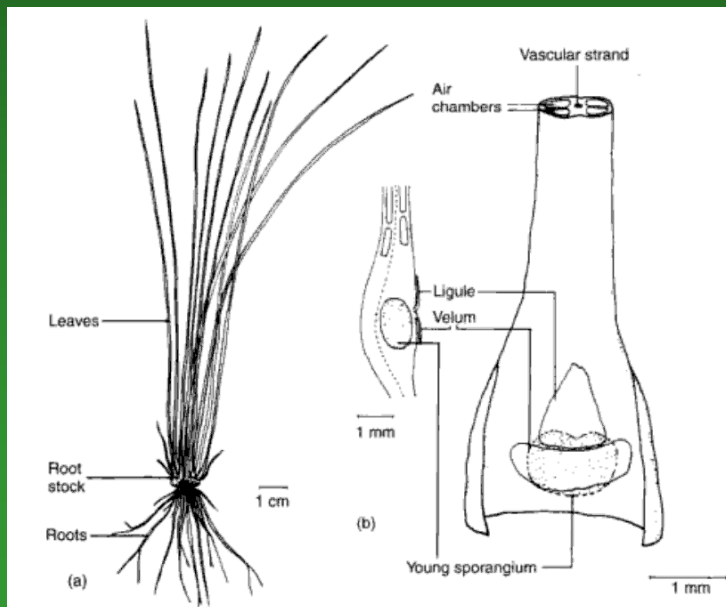
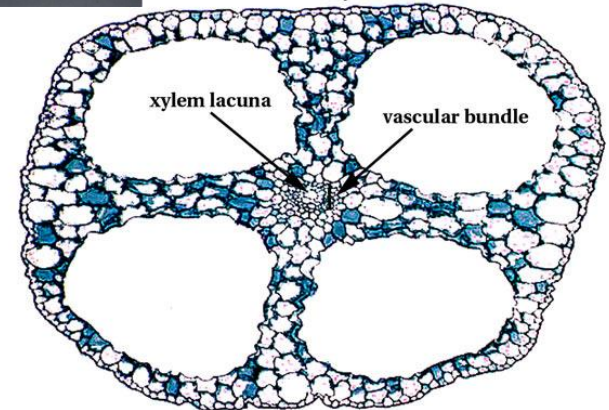


# Stavba listů

- se 4 podélnými vzdušnými dutinami a příčnými přepážkami,
- přesto, že jsou pod vodou, mají často kutikulu bránící difúzi CO<sub>2</sub> do vody,
- často nemají průduchy,
- CO<sub>2</sub> ukládán do jablečné kyseliny – CAM - metabolismus – jako sukulenty

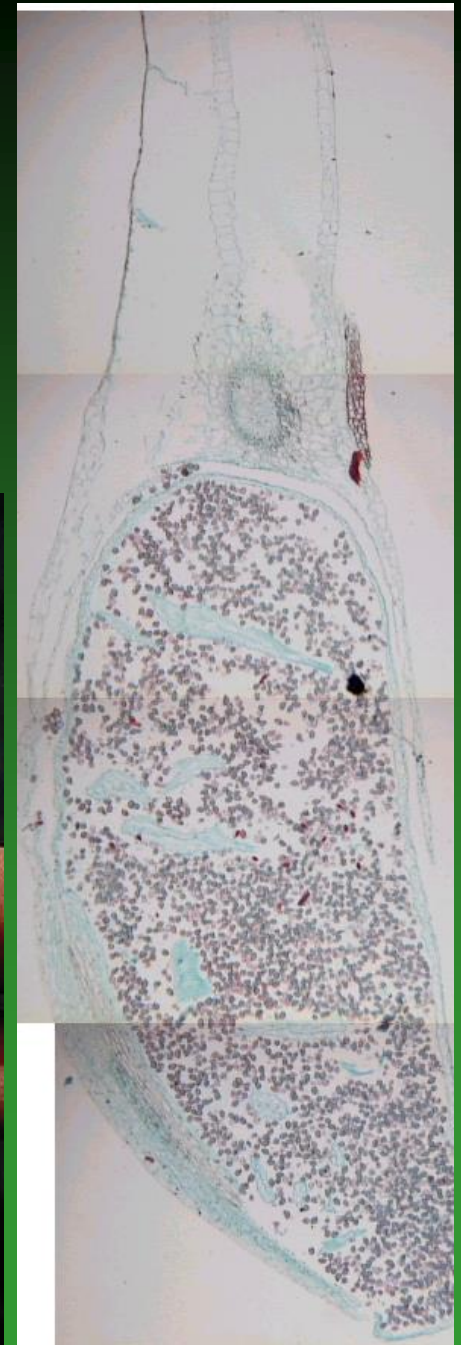


*Isoetes* Leaf c.s.  
with Lacunal System



# Sporangia

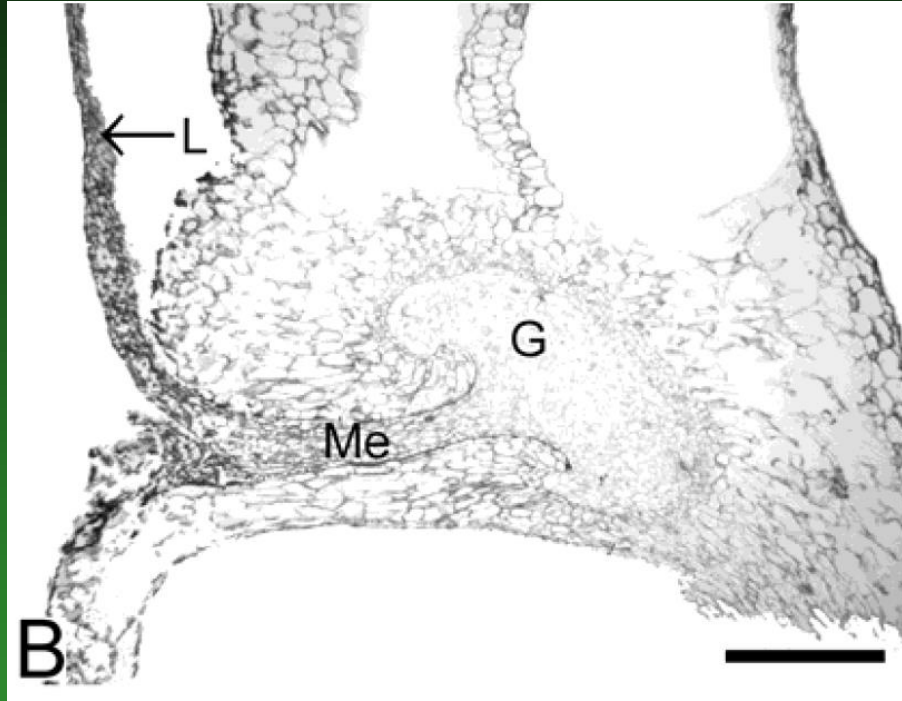
- ponořená v jamce (fovea) na bázi listu
- uvnitř s přepážkami,
- zčásti krytá ostěrou,
- nemají dehiscenci, spóry se uvolní macerací stěny





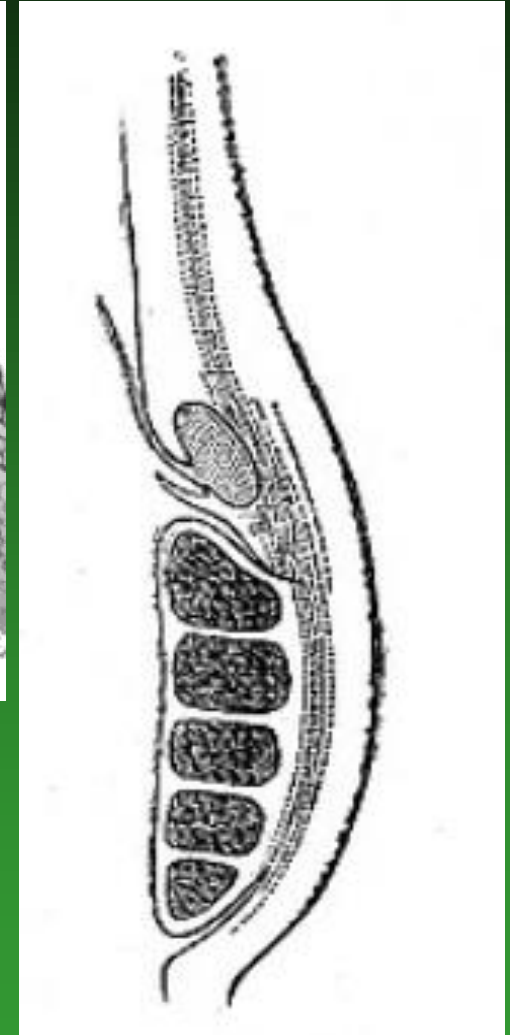
# Ligula = jazýček listů (dříve nazývaný lingula, pajazýček)

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



ligula (L) ukotvena v listu glossopodiem (G)

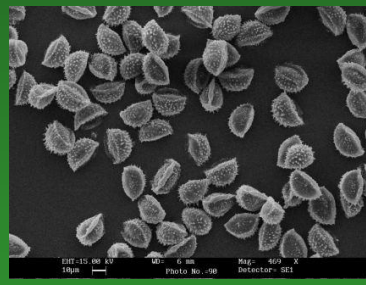
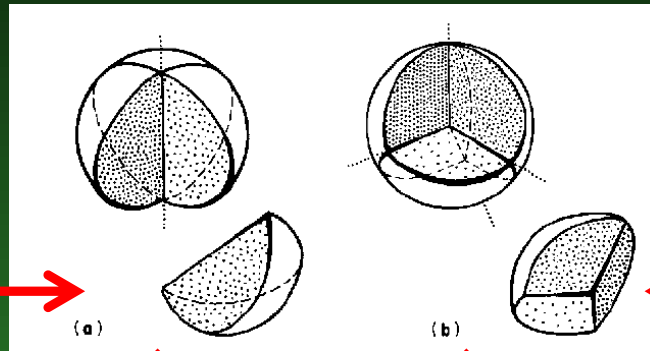
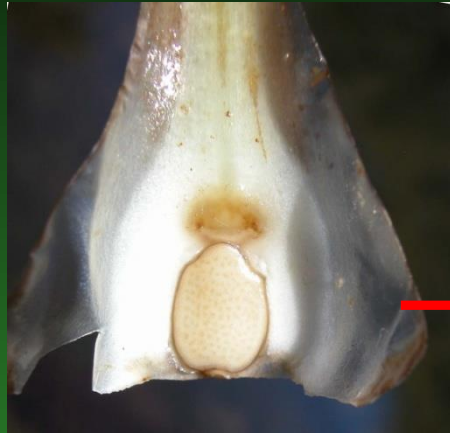
? transport absorbované vody u suchozemských šídlatek



# Spóry

- megaspóry triletní
- mikrospóry monoletní

orientace buněk v meióze



mikrospóry 20-40 µm



megaspóra - 250-800 µm



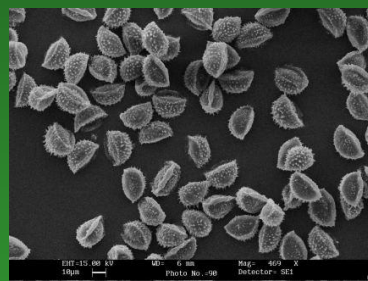
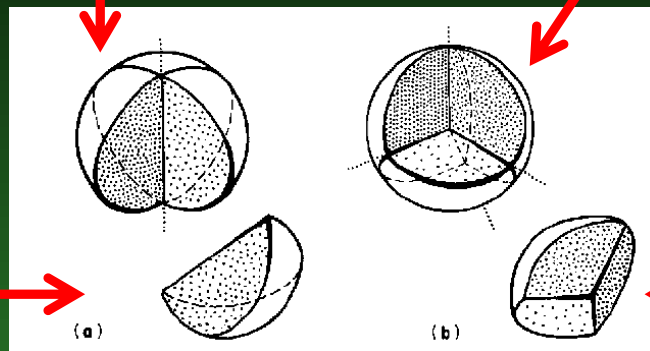
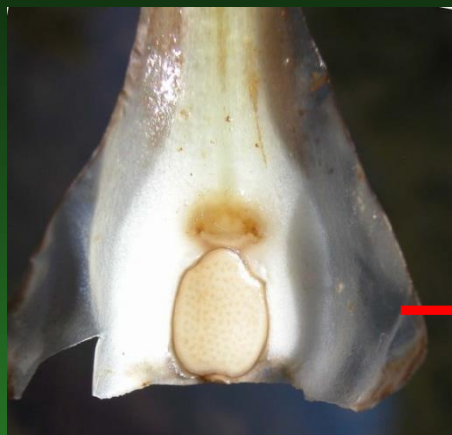
# Spóry

- megaspóry triletní
- mikrospóry monoletní

2 karyo + 2 cyto  
kinéze

2 karyo + 1 cyto  
kinéze

orientace buněk v meióze



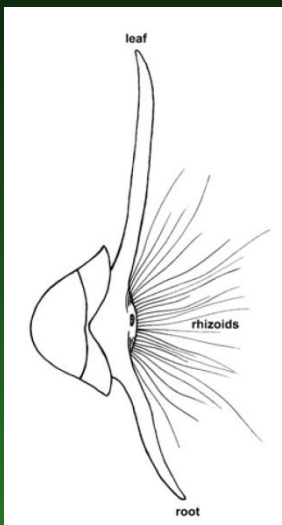
mikrospóry 20-40 µm



megaspóra - 250-800 µm

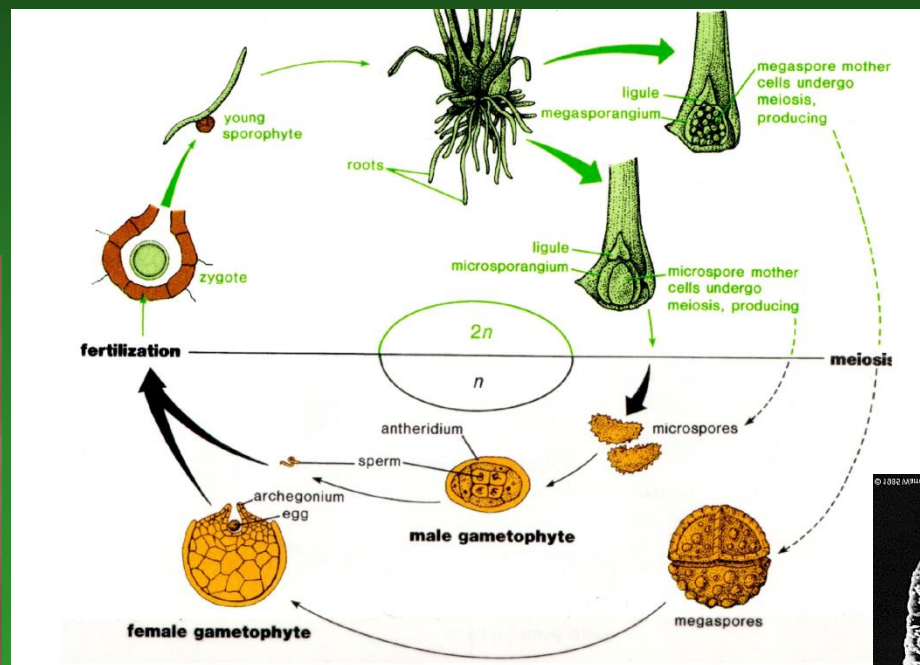
# Gametofyt (prothalamium)

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



megaprothalamium = megagametofyt

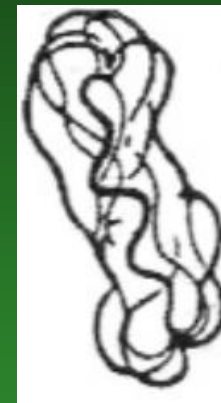
houbová vlákna



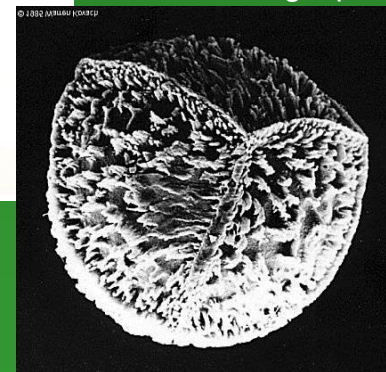
mikroprothalamium se 4 spermatozoidy v antheridiu



spermatozoid se zhruba 15 bičíky



megaspóra





# Zástupci:

- Recentně zahrnuje řád *Isoëtales* jen dva rody:

## 1. *Isoëtes*

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

## 2. *Stylites*

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

Od šídlatek se liší vidličnatě rozvětveným stonkem a širokými listy.

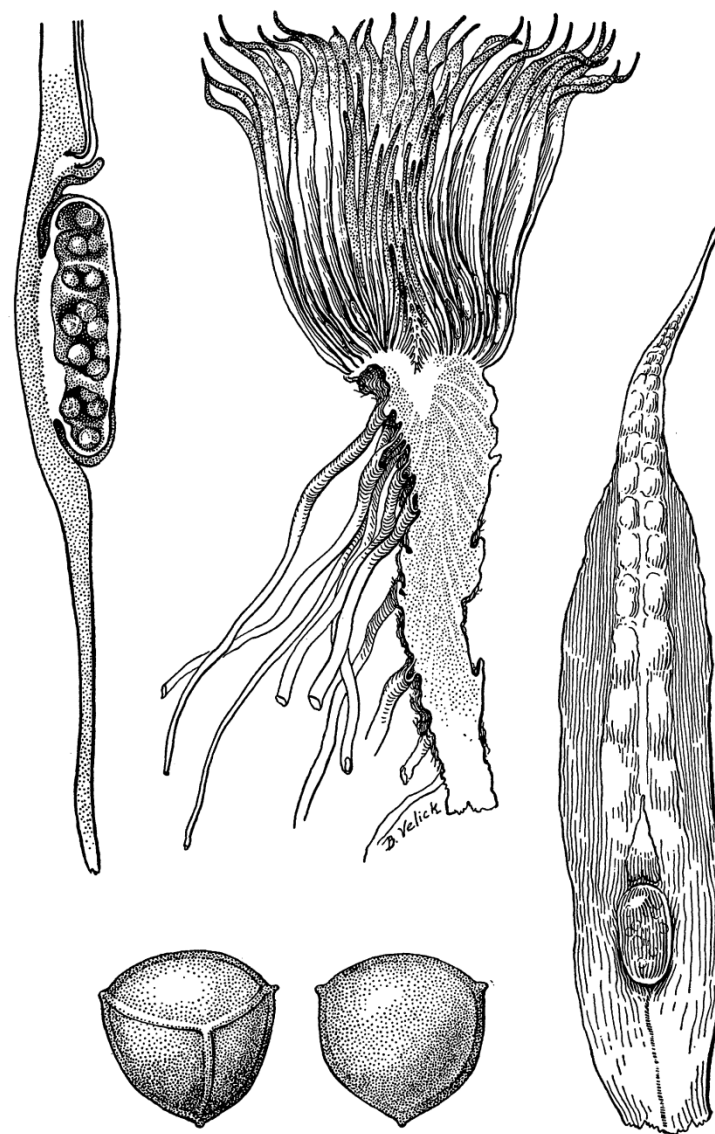


Figure 1. *Stylites andicola*

## Zástupci:

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

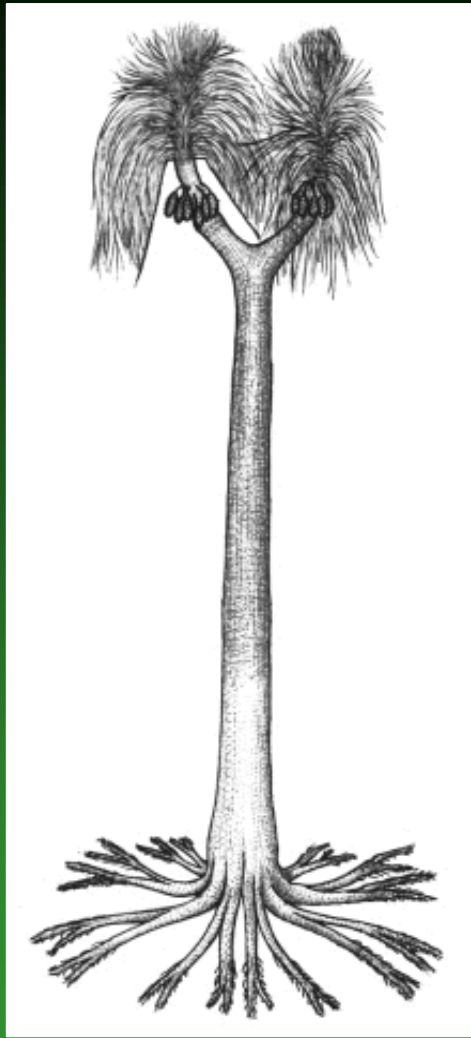
- **šídlatka jezerní** (*Isoëtes lacustris*; v hloubce 1-5 m v Černém jez. ve vodě bez planktonu)

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

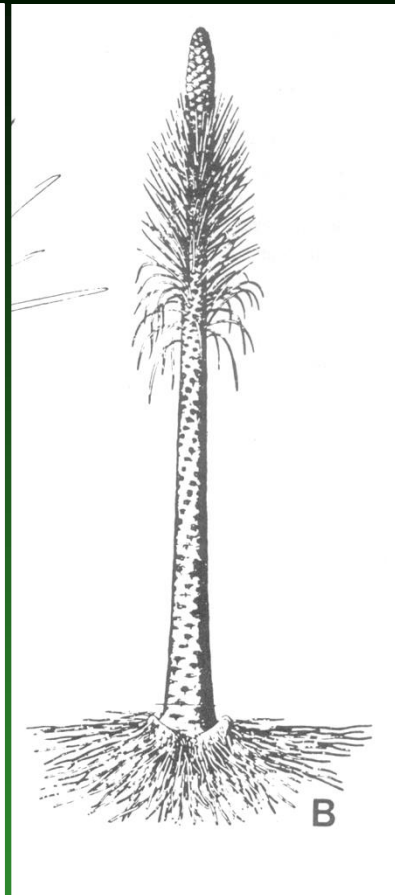
Celosvětově ca 130 druhů / v Evropě 14.



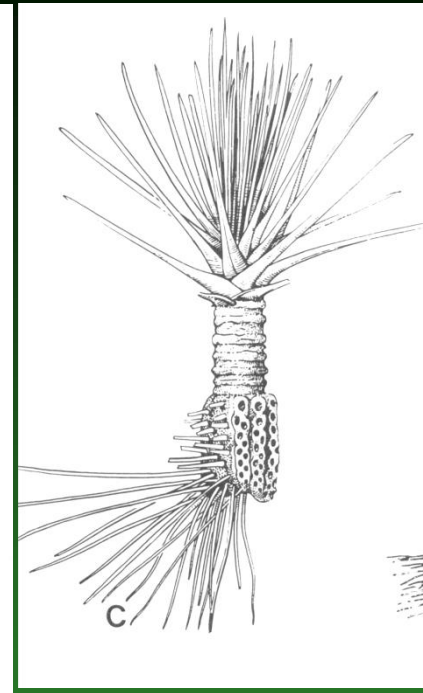




*Sigilaria*  
(karbon)



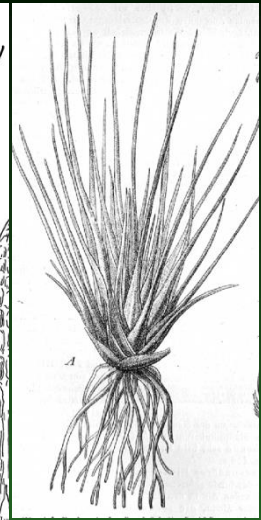
*Pleuromeia sternbergi*  
(trias)



*Nathorstiana arborea*  
(spodní křída)



*Stylites andicola*  
(recent)



*Isoetes lacustris*  
(recent)

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