



Fylogeneze a diverzita vyšších rostlin

Kaprad'orosty

Petr Bureš



evropský
sociální
fond v ČR



EVROPSKÁ UNIE



MINISTERSTVO ŠKOLSTVÍ,
MLÁDEŽE A TĚLOVÝCHOVY



OP Vzdělávání
pro konkurenceschopnost



INVESTICE DO ROZVOJE VZDĚLÁVÁNÍ

Oddělení *Monilophyta*



psilotum nudum
Psilotaceae
© G. D. Carr



Botrychium lunaria (L.) Sw.
© Thomas Schoepke
www.plant-pictures.com



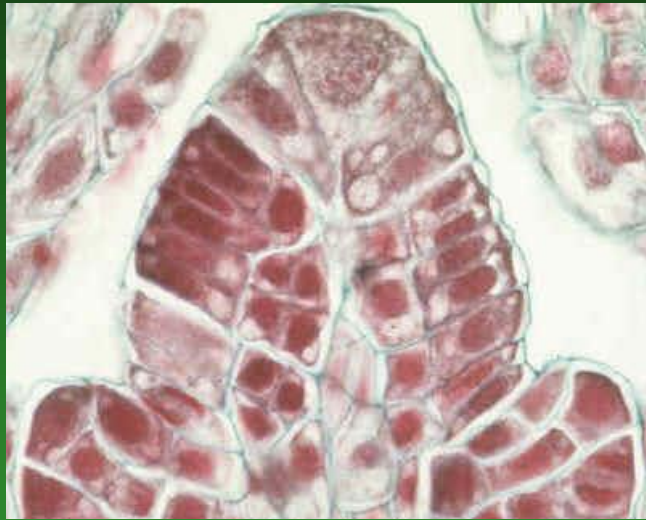
© Arnold
www.awi.ch



© Bruce G. Marcot



Vzrostný vrchol prýtu tvoří jediná apikální buňka



Equisetum

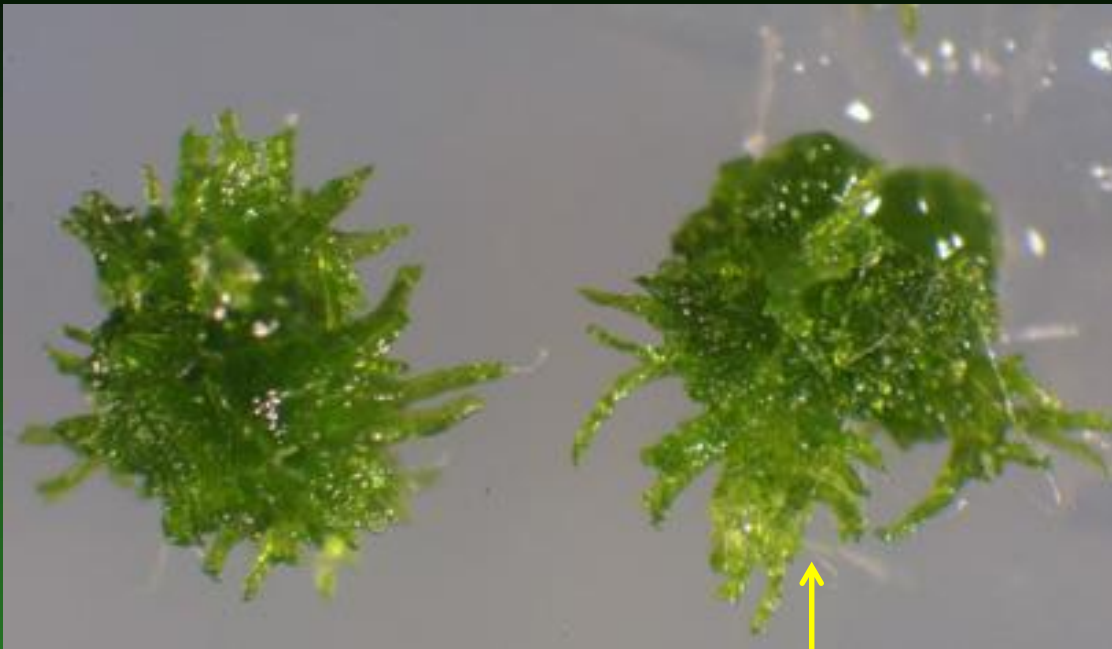


Azola



Nephrolepis

Sporofyt - zelený v ontogenezi převládá



Gametofyt - žije volně, mimo sporofyt, podporuje vznikající sporofyt. Je buď:

krátkověký, zelený, nadzemní, bilaterálně souměrný (připomínající frondózní játrovky), nebo

dlouhověký, nezelený, podzemní, radiálně souměrný, mykorrhiticky vyživovaný

Oddělení *Monilophyta* = kaprad'orosty

má 5 tříd

1. *Psilotopsida* - prutníky

2. *Equisetopsida* - přesličky

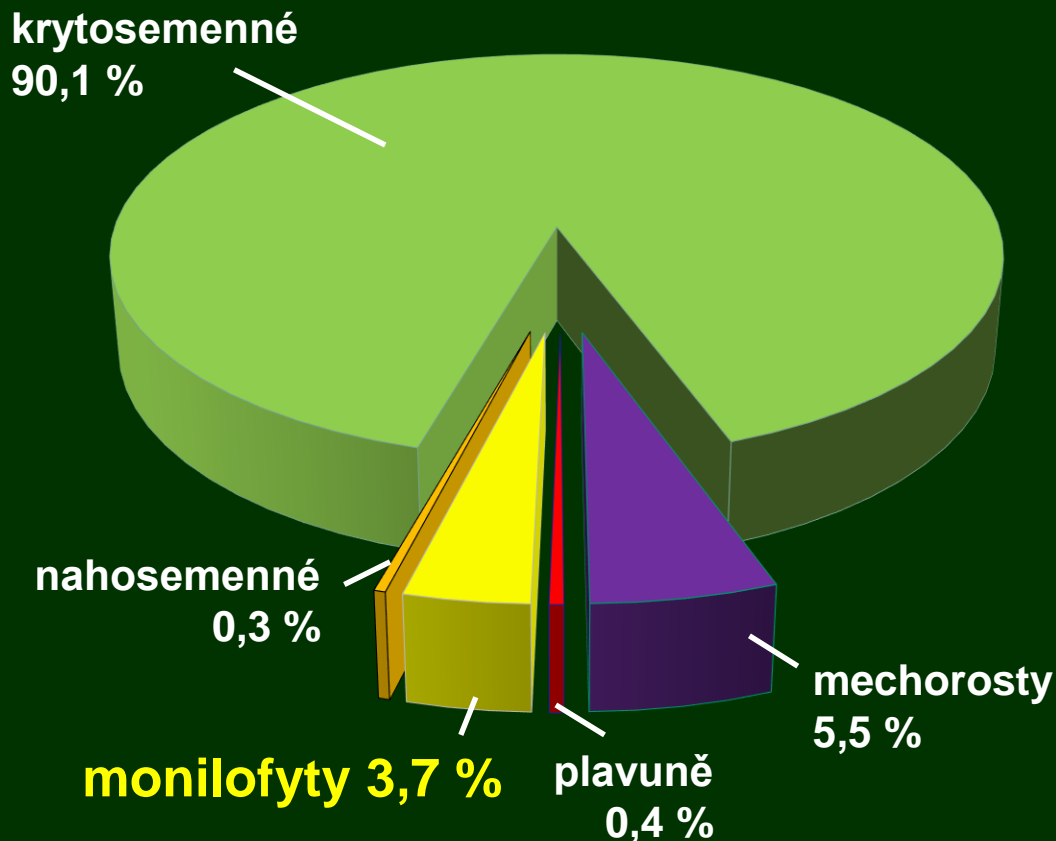
3. *Marattiopsida*

4. *Polypodiopsida* – kapradiny

5. *Pteridospermopsida* – kaprad'osemenné

Druhová diverzita monilofytů – v kontextu ostatních linií vyšších rostlin = 11 000 druhů (~ 3,7 %)

Podíl monilofytů na druhové diverzitě vyšších rostlin



Počty popsanych druhů

mechorosty	16 240
plavuně	1 260
monilofyty	11 000
nahosemenné	1 020
krytosemenné	268 600

1. třída *Psilotopsida*



Zelené výtrusné vytrvalé byliny, menších rozměrů, s tendencí k vidličnatému větvení

Mají obří genomy (jádra somatických buněk váží víc než 70 pg)

2 řády: *Psilotales* a *Ophioglossales*

1. řád *Psilotales* (prutníky)

whisk ferns



Zelené, suchozemské (epifytické nebo epilittické), bezkořenné, jen 2 rody: *Psilotum* (2 druhy) a *Tmesipteris* (10 druhů)

Psilotum triquetrum

(= *Psilotum nudum*)

- tropy a subtropy

- na skalách (= epiliticky)



V Evropě nalezeno r. 1965 v J Španělsku, v provincii Cadiz

Nadzemní stonek - 20-30 cm (maximálně 1 m);
zelený, pravidelně dichotomicky větvený



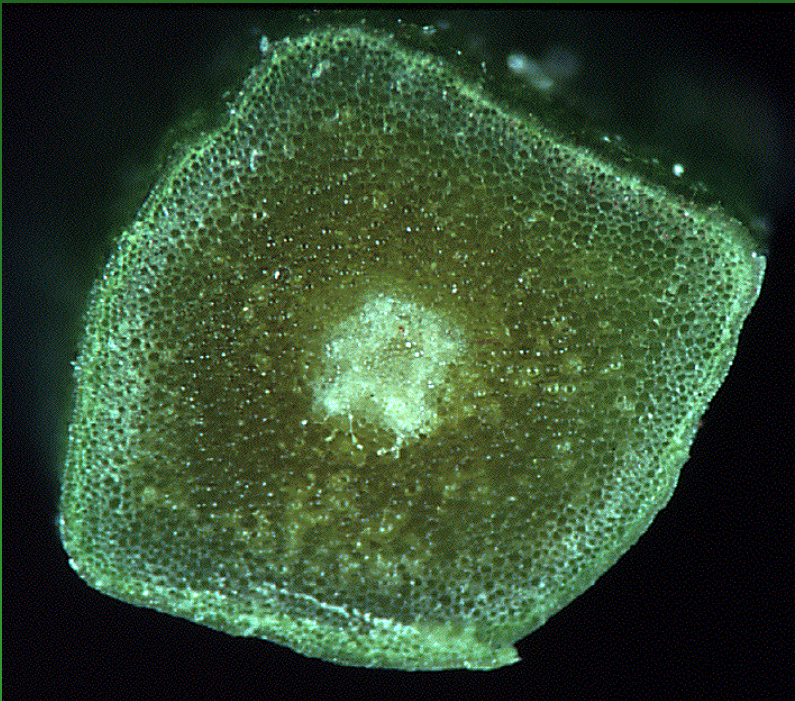
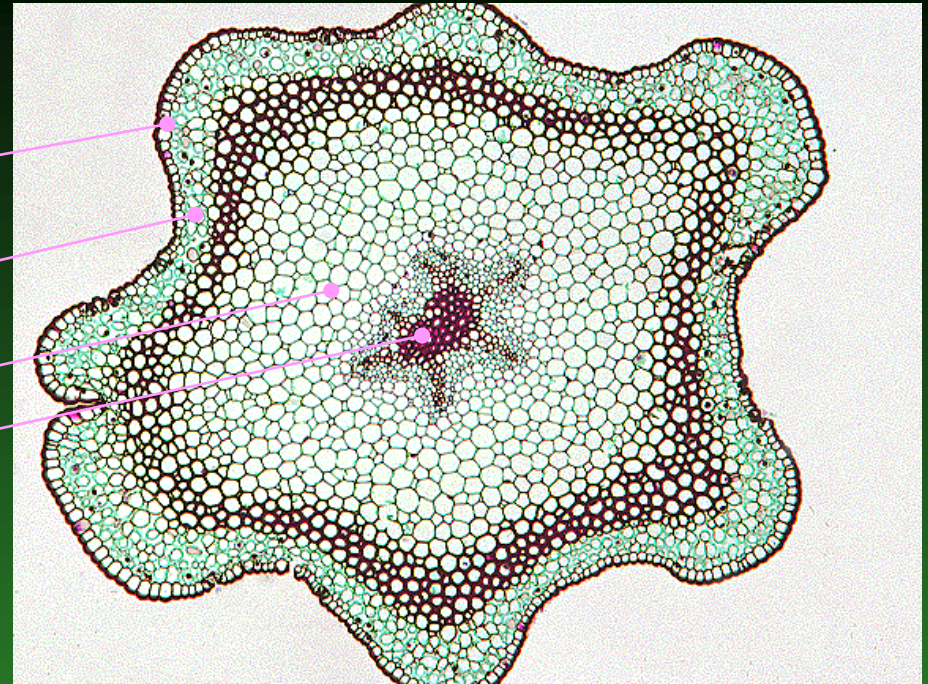
Vodivé elementy nadzemního stonku

epidermis

asimilující chlorenchym,

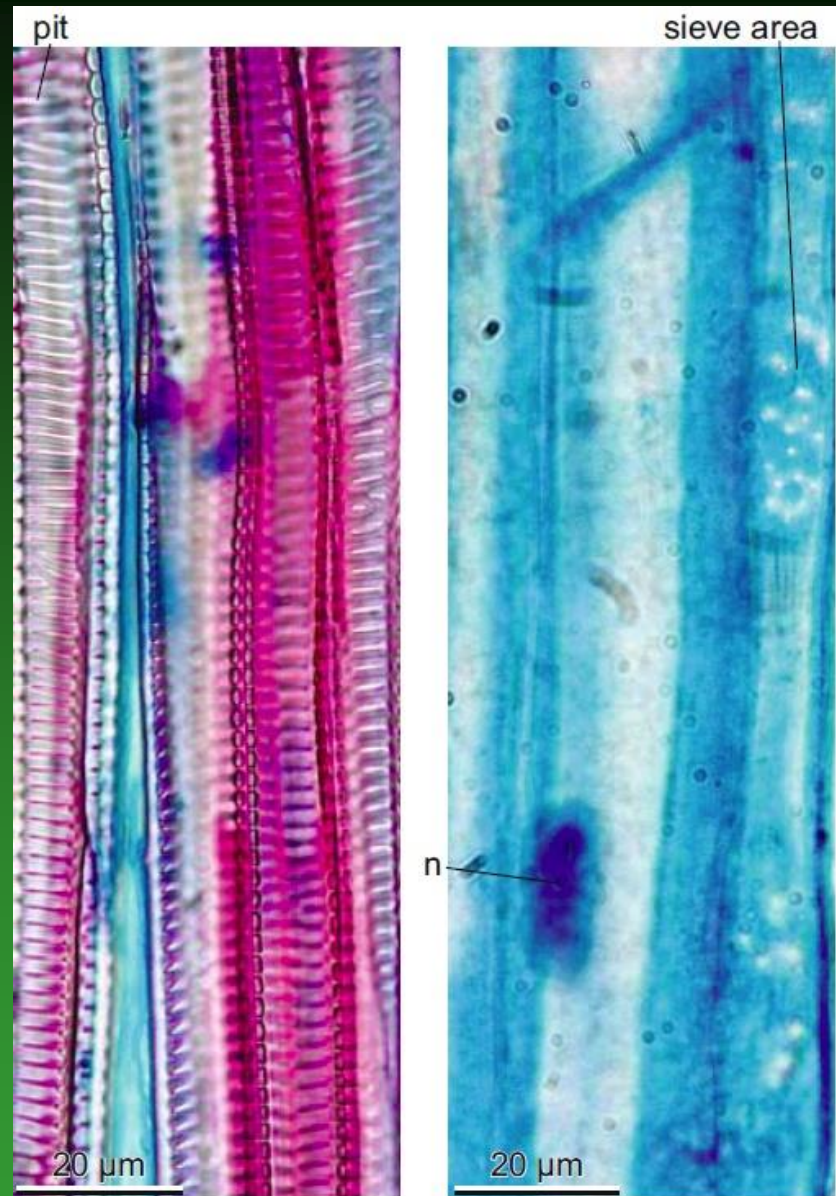
mohutná vrstva parenchymu

exarchní aktinostélé



Xylém – kruhovitě nebo šroubovitě nebo ztlustlé tracheidy (tenčí a delší než tracheje)

Floém – sítkové buňky (tenčí a delší než sítkovice; s šikmými „sítky“)





Listy

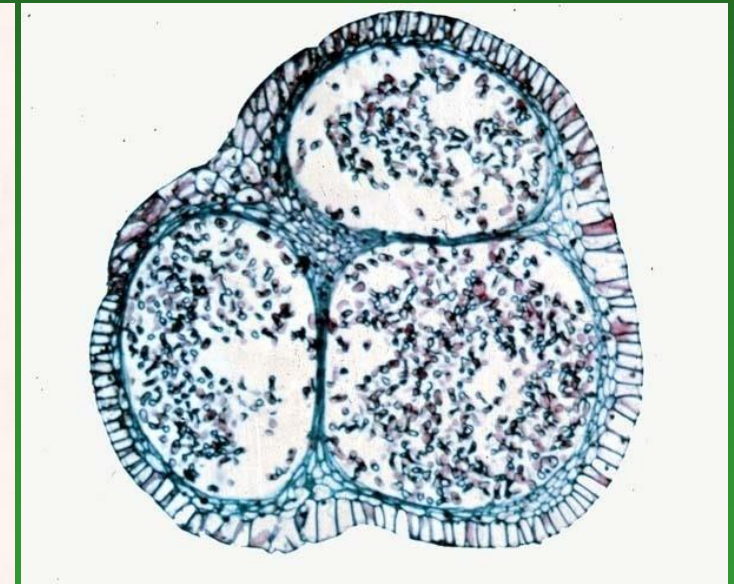
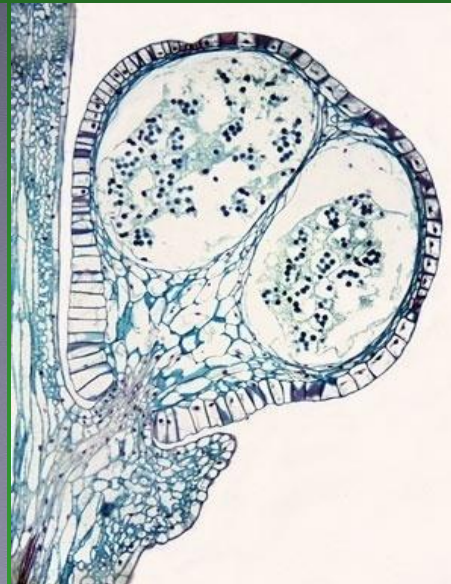
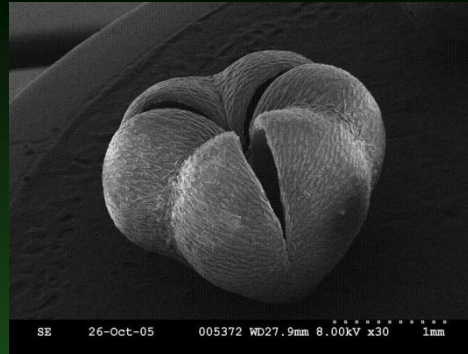
- drobné
- šupinovitě
- vidličnatě rozvětvené
- bezžilné (enafyly)
- střídavě postavené



bez průduchů

Sporangia

eusporangiátní,
 izosporická,
 v paždí vidličnatých listů,
 po třech srostlá v
 synangia.
 každé ze 3 pouzder s
 vlastní dehiscencí



Spory
monoletní
fazolovitého tvaru
bez chlorofylu

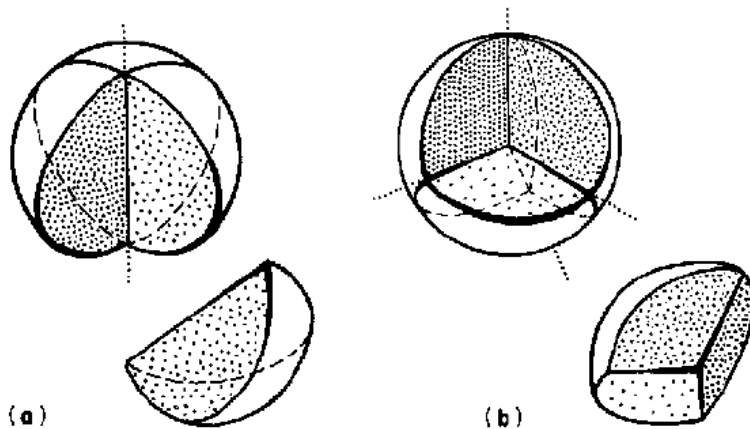
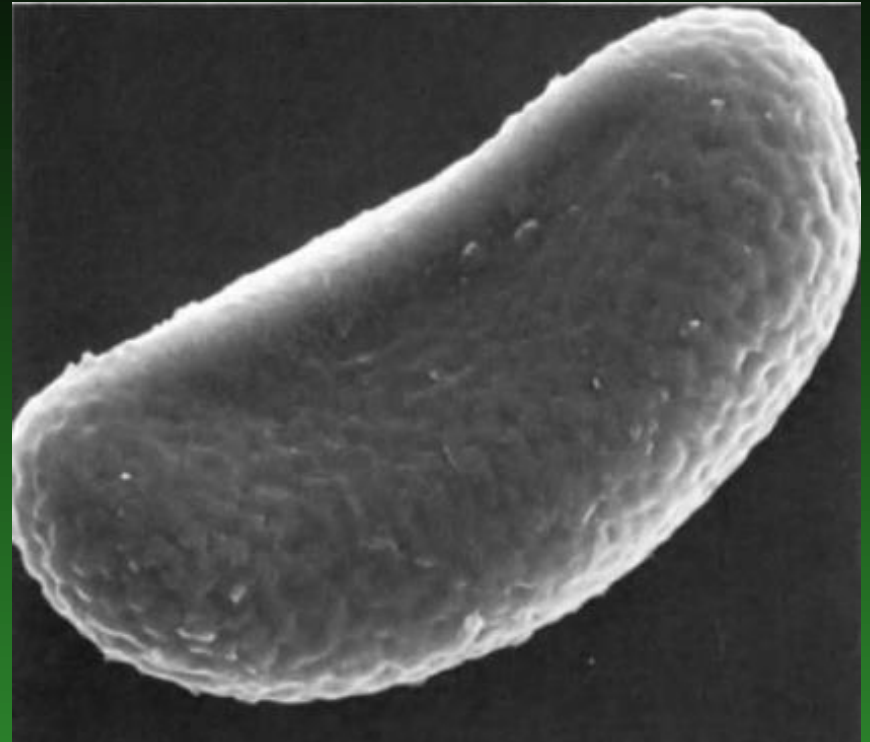
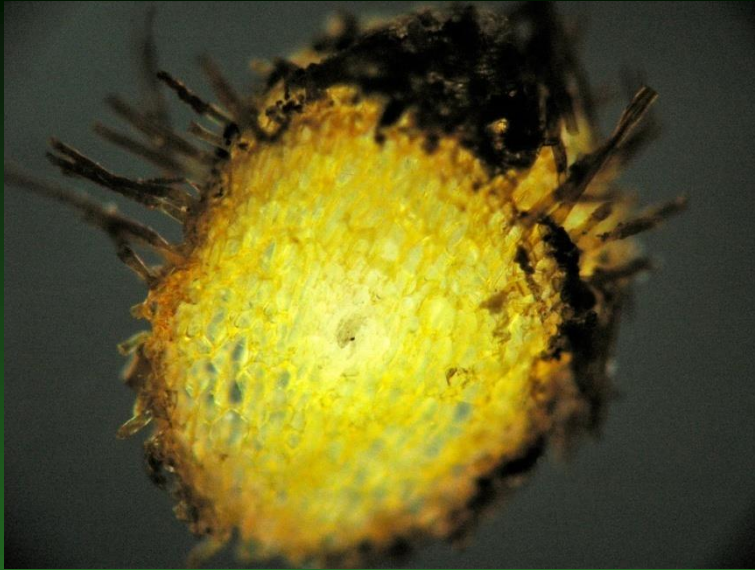


Figure 6.31 Diagrammatic representation of manner of formation of (a) monoleté and (b) triletní spores.

Vznikají také v tetrádách, ale v jiném prostorovém uspořádání, než spóry triletní

Většina kapradin má spóry fazolovité, menší část triletní



Rhizom (= podzemní stonek = oddenek) nahrazuje chybějící kořeny - nezelený, nepravidelně větvený, pokrytý rhizoidy a protkaný mykorrhizou

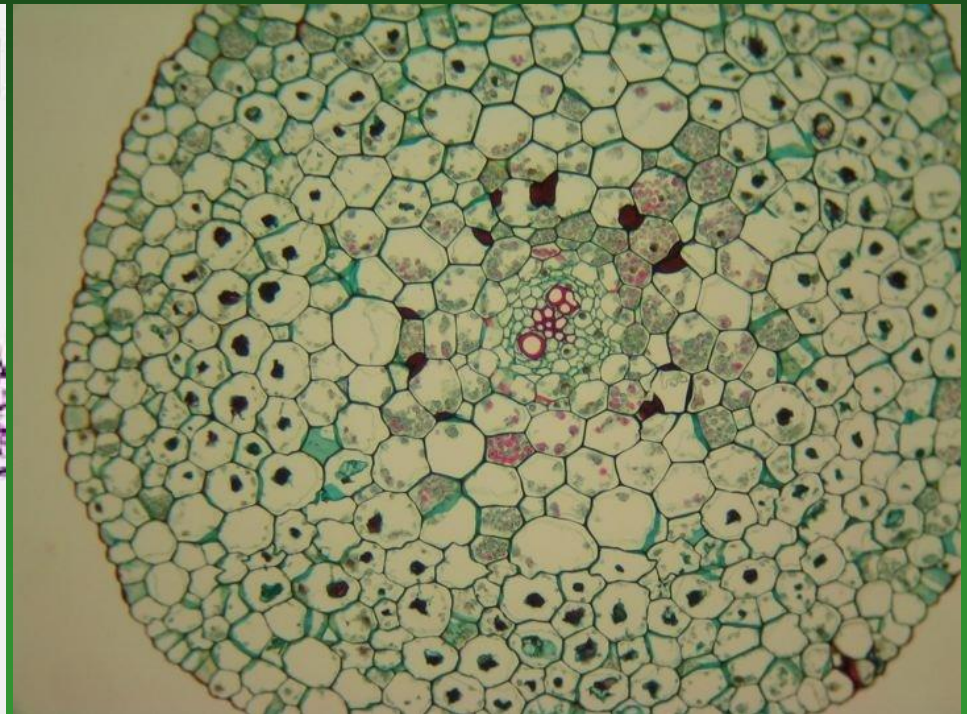
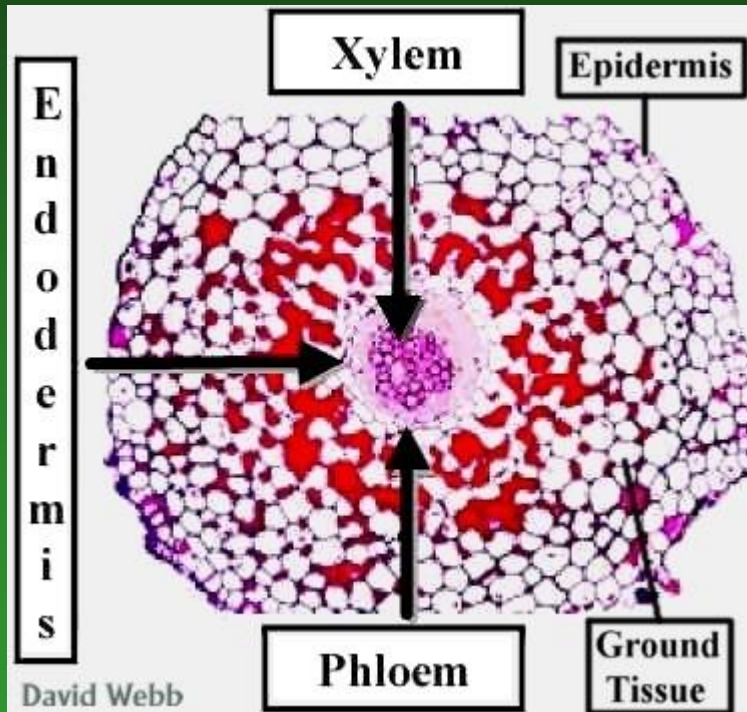
Ke ztrátě kořenů došlo druhotnou redukcí v důsledku epilitismu / epifytismu



Absence kořenů není archaický znak spojující psilotofyty s rymiofyty, jak se dříve předpokládalo, podobně ztratily kořeny i některé další epilitické kapradiny

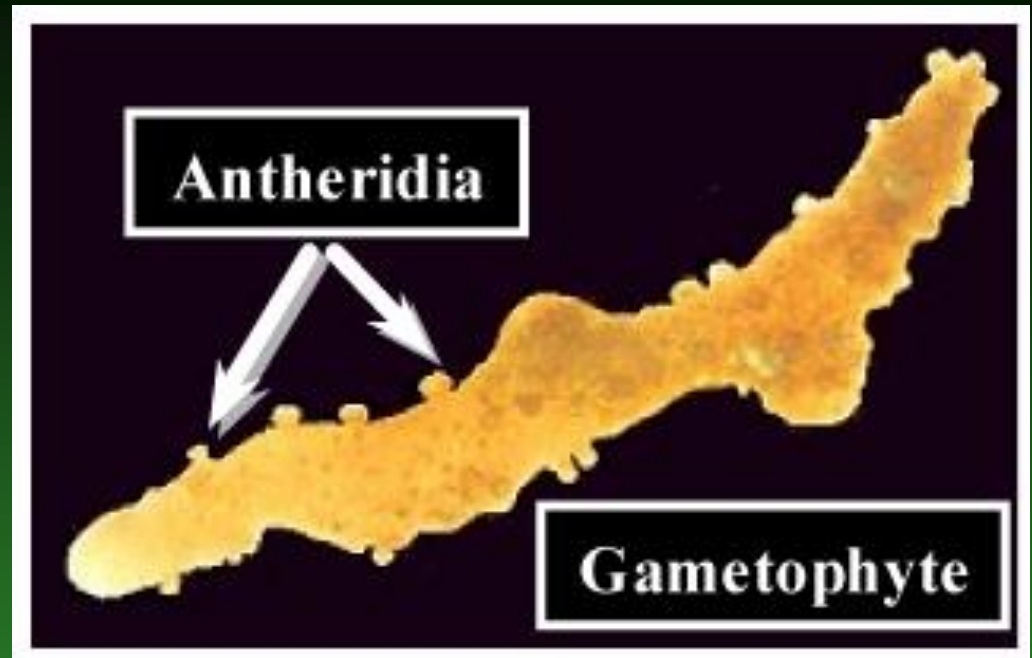
Rhizom

- vodivé elementy protostélé (později až aktinostélé)
- výživa mykotroficky (často i víc let bez tvorby nadzemní zelené části)

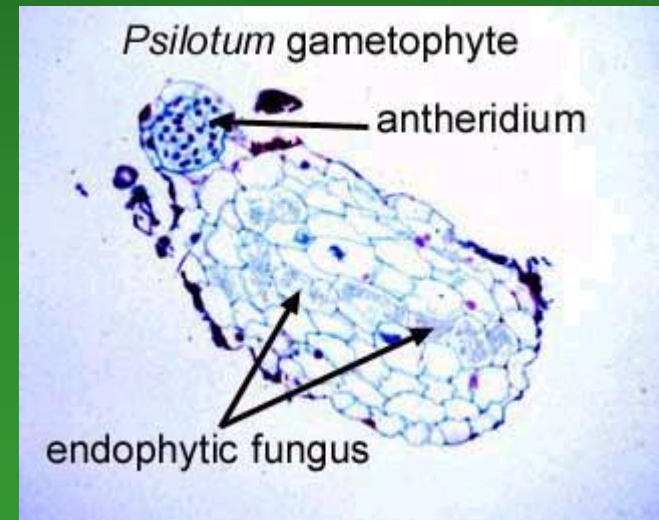


tmavé tečky = hyfy mykosymbionta

Gametofyt - podzemní,
nezelený, dlouhověký,
válcovitý nebo vidličnatý
2-10 cm,
s cévním svazkem



Má mykorrhizu,
roste na kmenech
stromových
kapradin, ve
štěrbínách skal
naplněných
humusem, či pod
zemí.



Gametofyt – na povrchu kutikula (u obou rodů čel. *Psilotaceae*)

American Fern Journal 100(1):27–31 (2010)

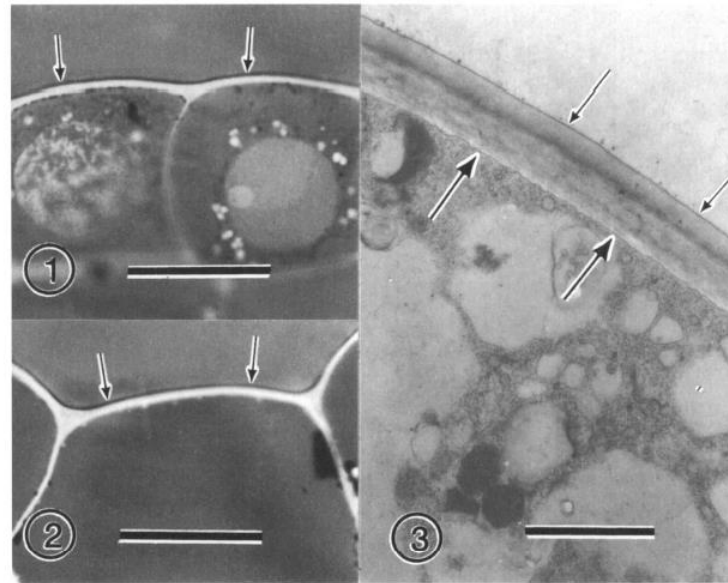
The Cuticle on Gametophytes of *Tmesipteris sigmatifolia*

DEAN P. WHITTIER

Department of Biological Sciences, Box 1634, Vanderbilt University, Nashville, TN 37235-1634

WHITTIER: THE CUTICLE OF *TMESIPTERIS SIGMATIFOLIA* GAMETOPHYTES

29

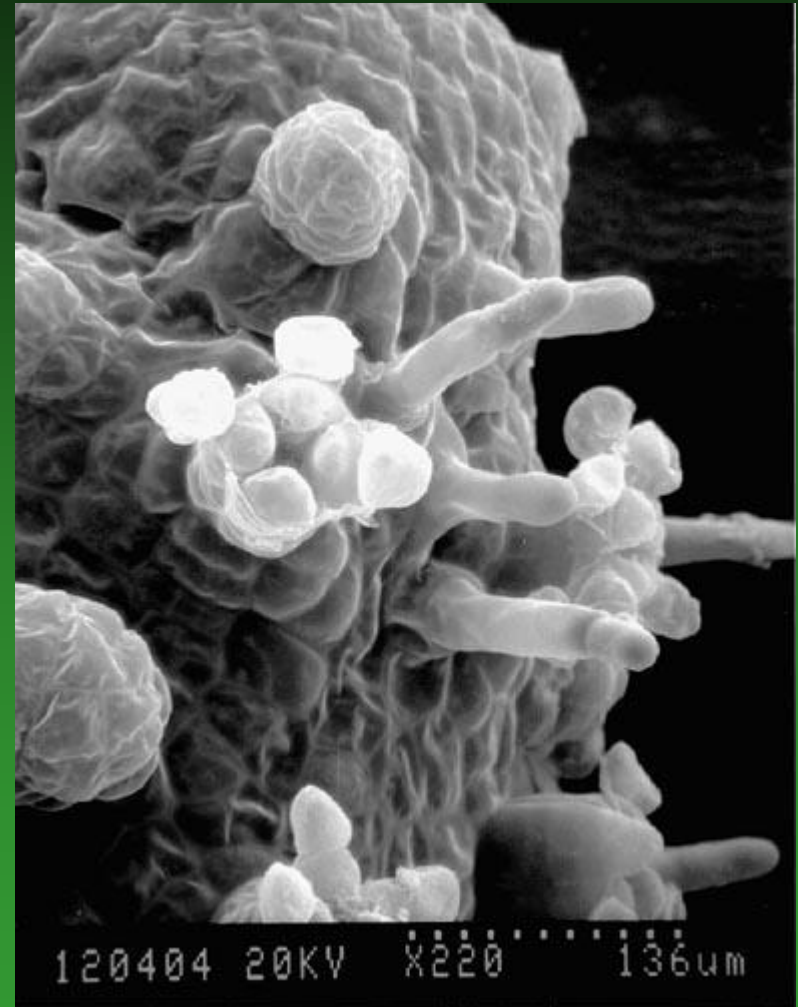


FIGS. 1–3. Light and electron microscopy of the surface of *Tmesipteris* gametophytes. **1.** Sudan Black B staining of the gametophyte surface (arrows) and small lipid droplets in the cells. The polysaccharide portion of the surface wall and starch grains in the cells are unstained and white. **2.** Sudan Black B staining of the gametophyte surface (arrows) and the unstained portion of the surface wall. **3.** The two-layered gametophyte surface, as demonstrated with electron microscopy, having an outer electron-lucent layer (small arrows) and an inner polysaccharide layer (large arrows). Scale bars in Figs. 1–2 = 30 μm and Fig. 3 = 2 μm .

Antheridia - četná, na povrchu gametofytu nebo jen slabě ponořená

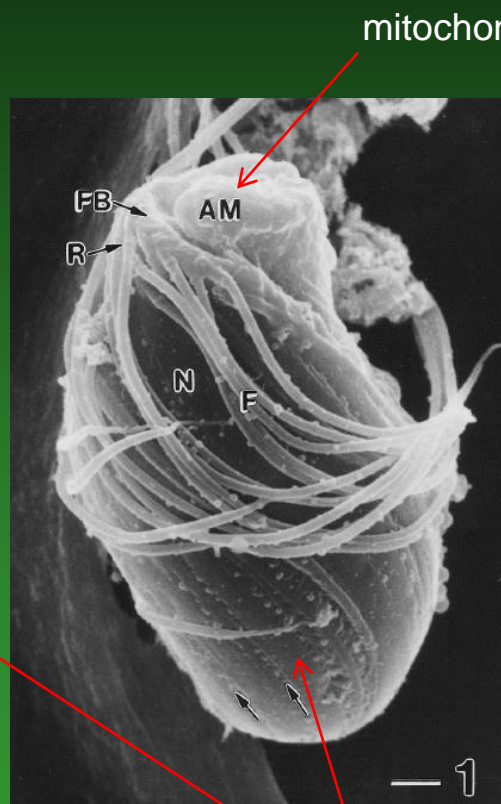
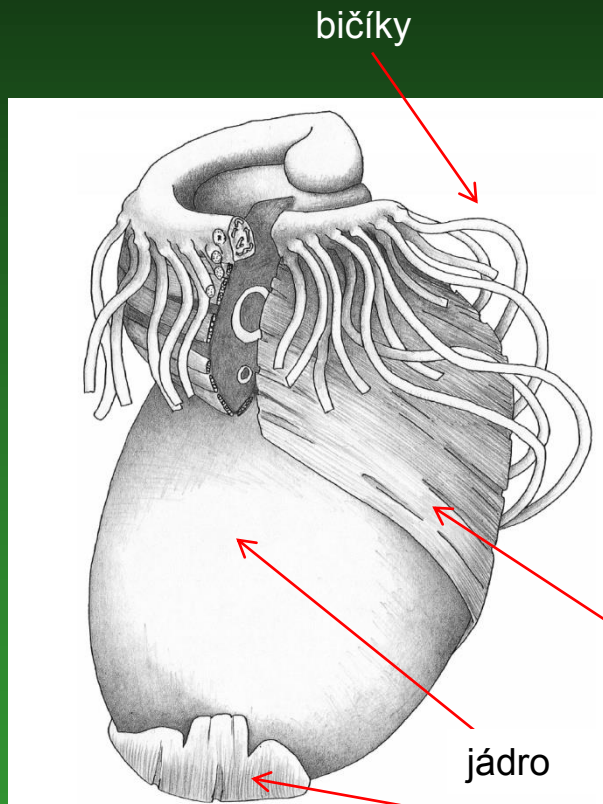


Archegonia - ponořená, s krčky (stylidium) vyčnívajícími



Spermatozoidy

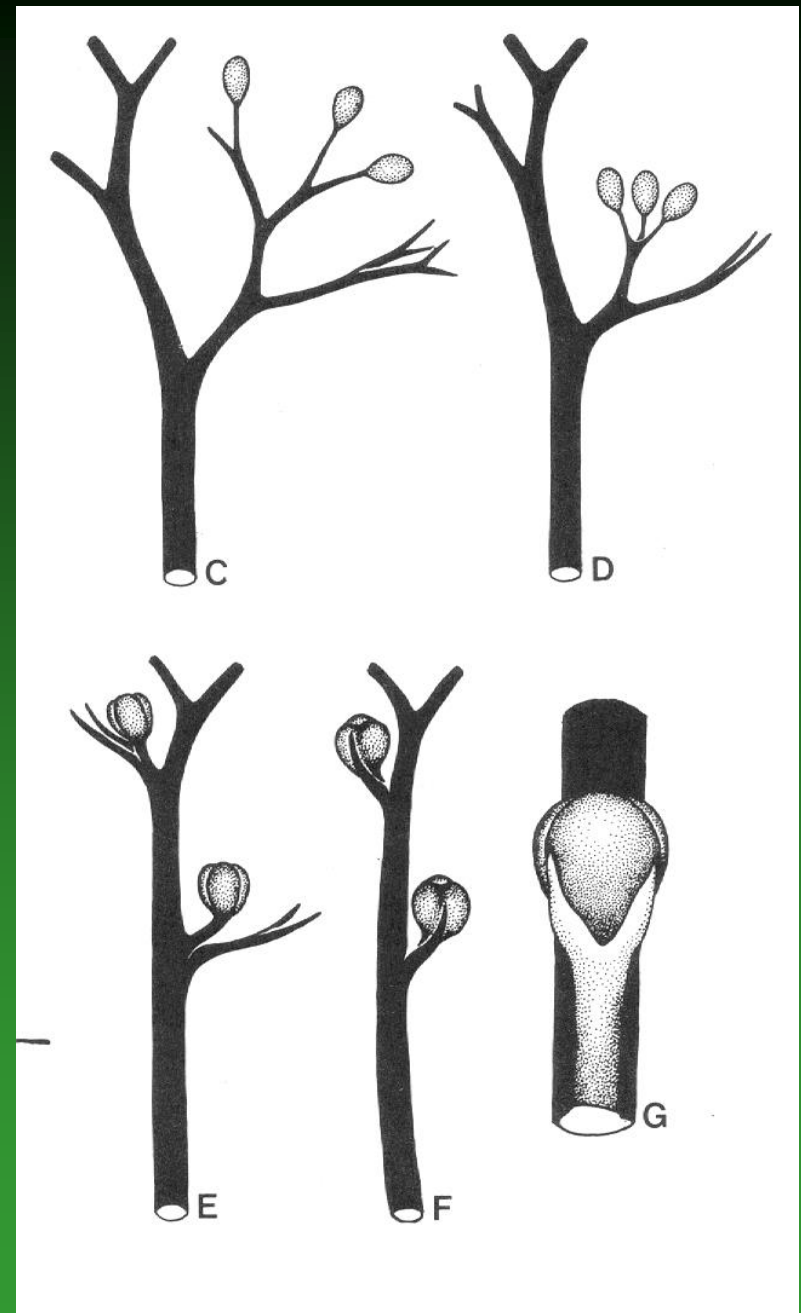
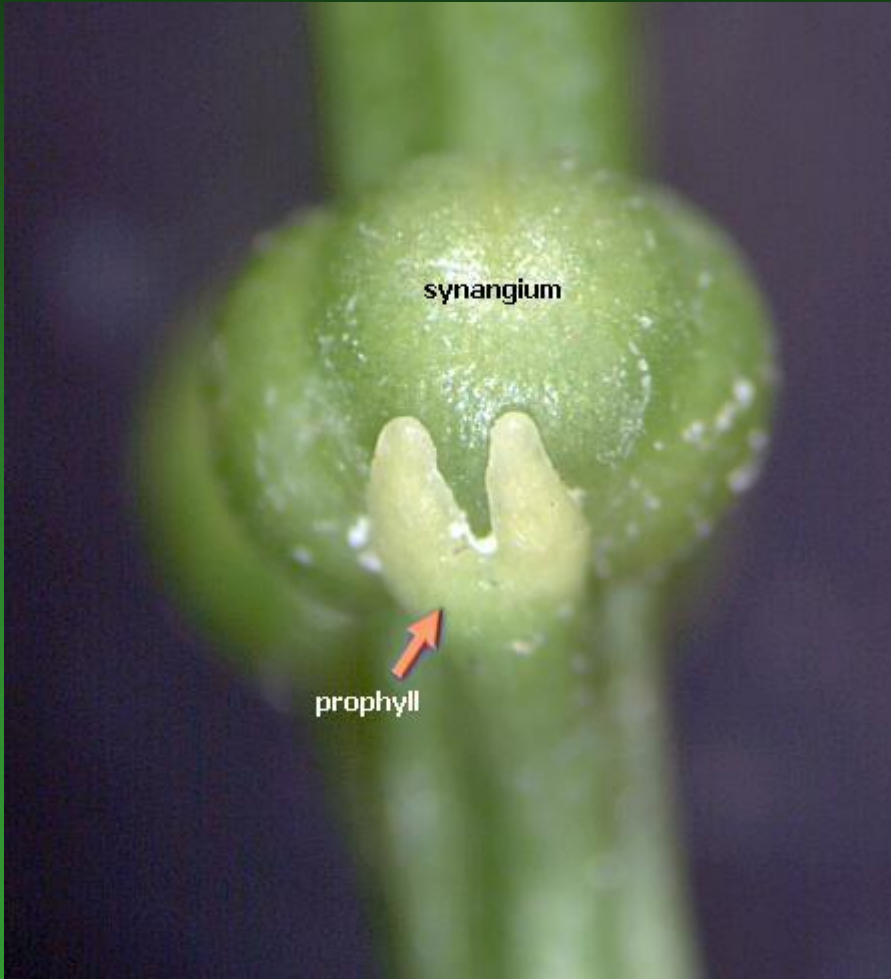
- **polyciliární** (jako u šídlatek či přesliček) ~36 bičků
- **spirálně stočené** (jako u přesliček) – 2 závit



Gametofyt *Psilotum* pěstovaný *in vitro*

mikrotubulární výztuha

Hypotetická morfogeneze psilotofyt z ryniofyt podle telomové teorie

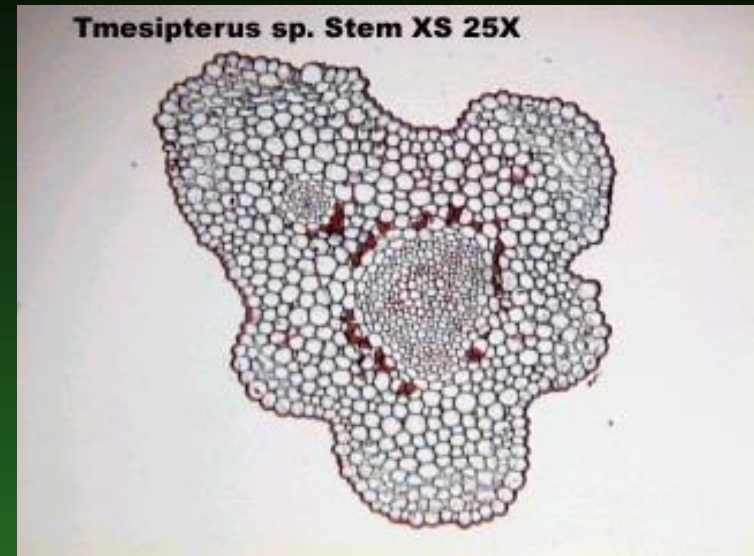


2. *Tmesipteris*

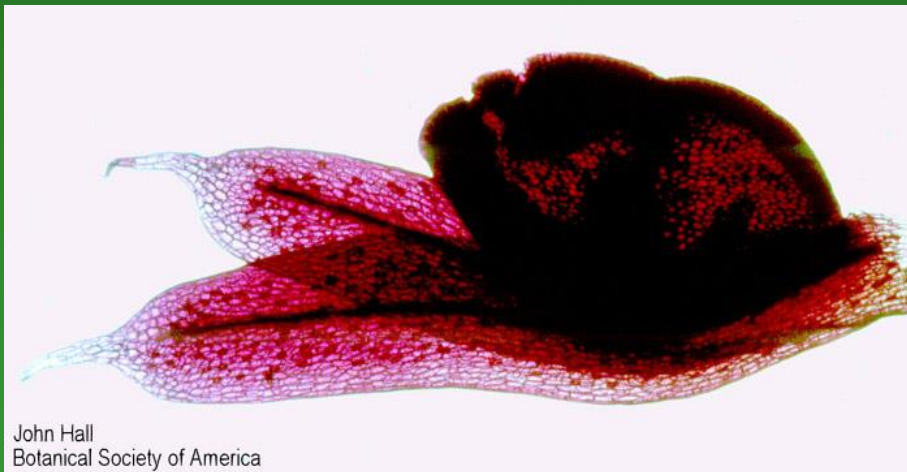
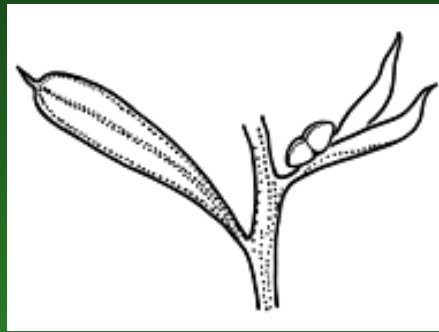
lodyhy jednoduché, nebo vzácně jednou
dichotomicky větvené

střední válec protostélé až polystélé

Tmesipteris tannensis, až 4 dm dlouhý
epifyt v Austrálii a Indo-malajské oblasti.

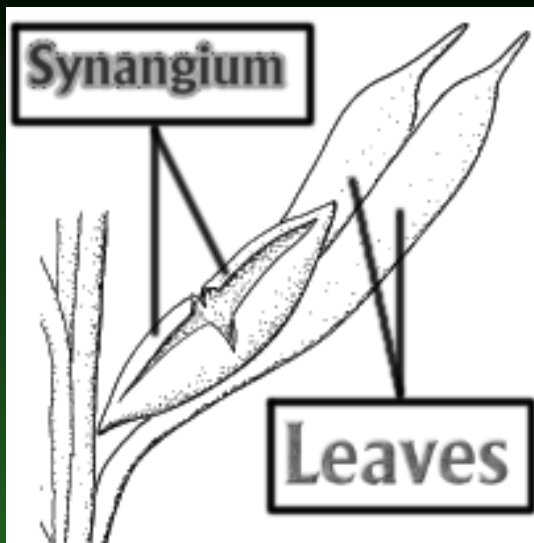


Listy - ploché dvojího typu: (i) kopinaté jednožilné trofofyly (ii) vidličnatě rozeklané sporofyly; listy *Tmesipteris* jsou možná jen zploštělé větve stonku
Mají průduchy



John Hall
Botanical Society of America





Synangia - dvoupouzdrá na adaxiální straně sporofylů,



2. řád *Ophioglossales* moonworts



Drobného vzrůstu nadzemní část (list) rozdělená na plochou sterilní čepel (trofofor) a fertilní sporofor hustě posetý sporangii

Příklady obdobné dvojtvárnosti listů u dalších, zcela nepříbuzných kapradin



Osmunda regalis



Anemia phyllitidis



Marsilea quadrifolia



Ophioglossum vulgatum

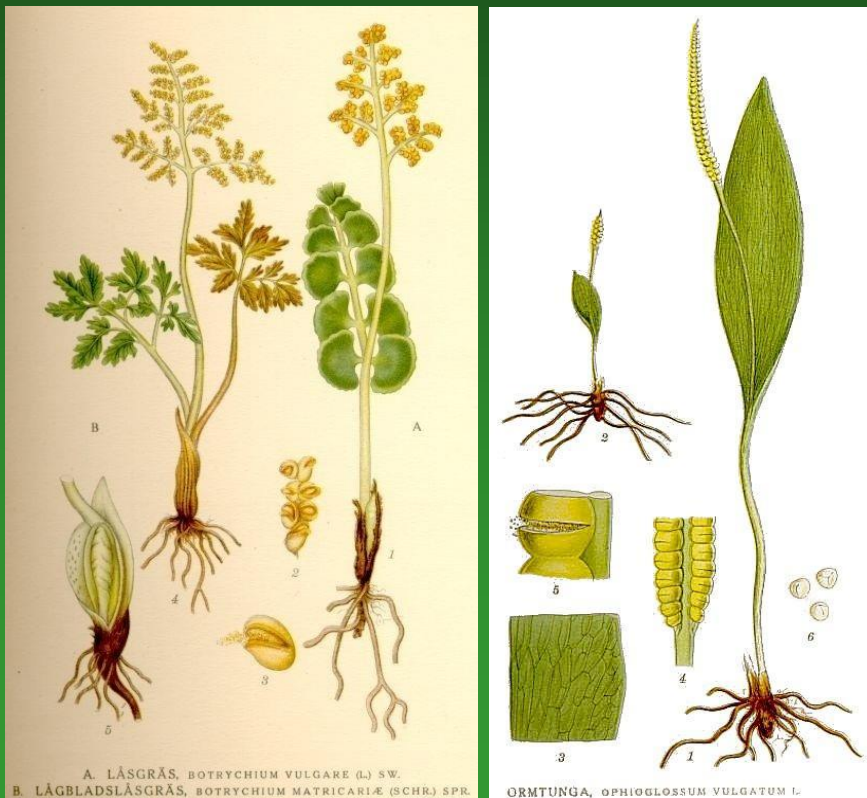
Ophioglossaceae 4/90 – od tropů po mírné pásmo



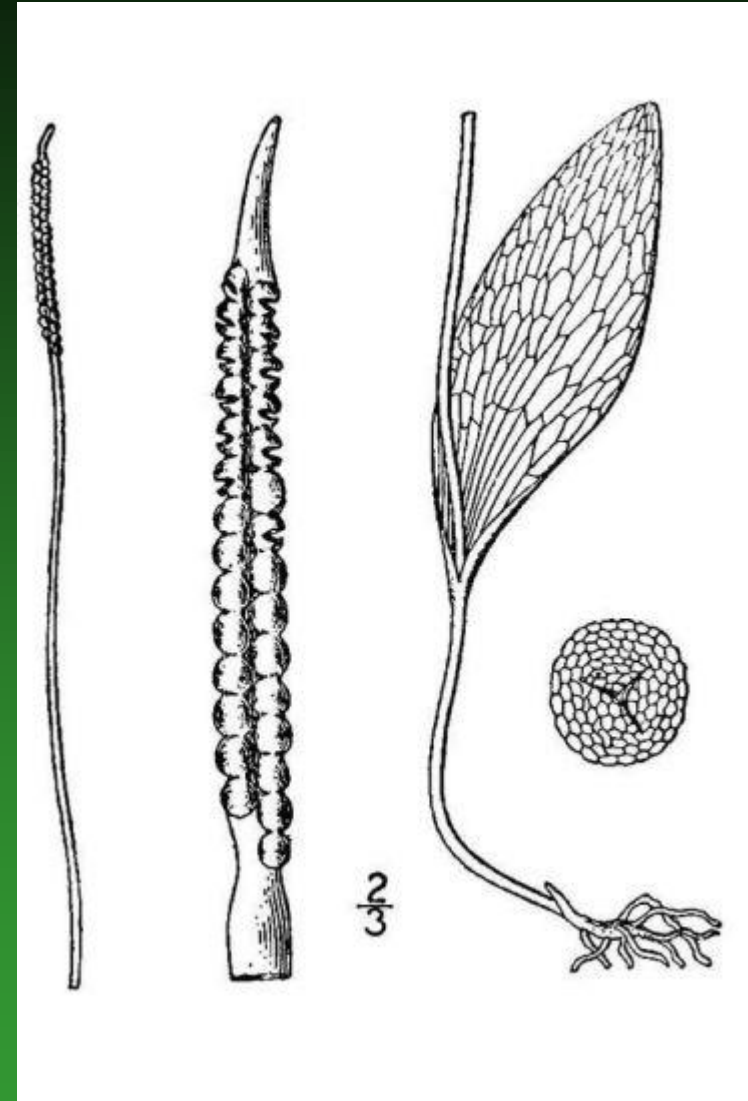
List u našich zástupců je jediný, u tropických jsou až 4.

Listy nejsou v mládí circinálně svinuté

častá je shoda v charakteru členění sterilní čepele a sporoforu



žilnatina čepele - vidličnatá až síťnatá



Rostou terestricky nebo epifytně





oddenek hlízovitý nebo
krátký plazivý

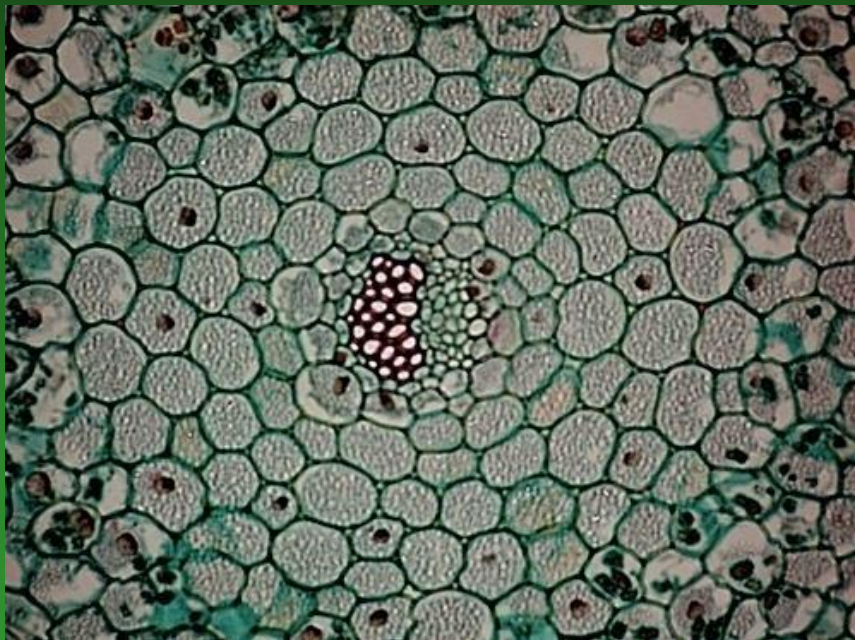
kořeny jen chudě vidličnatě
větvené

hladké bez rhizoidů

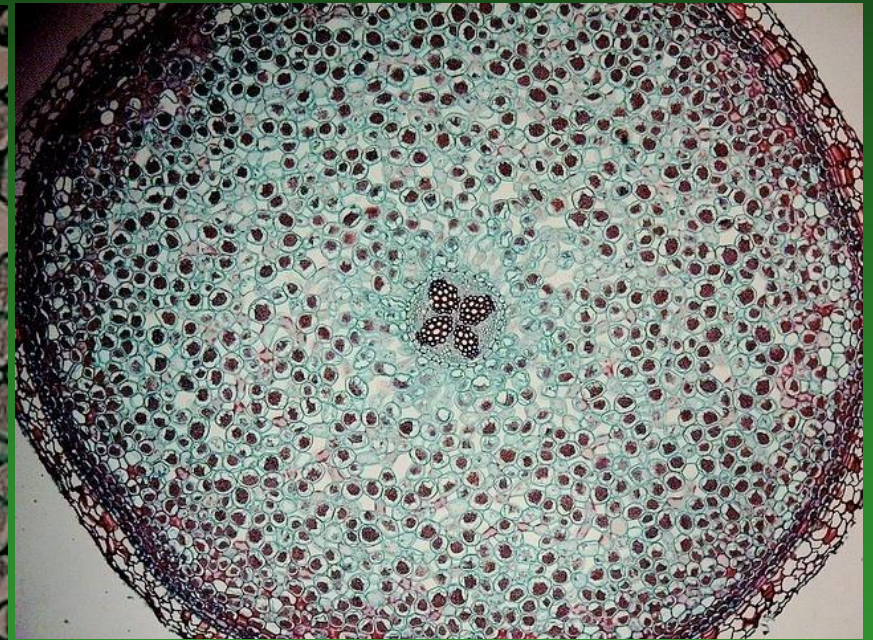


Kořenové vlášení nahrazuje mykorrhiza
(mykorrhizická vlákna = tmavé fialové tečky na snímcích)

Cévní svazek v kořeni aktinostélé – monoarchní
(*Ophioglossum*) nebo tetrarchní (*Botrychium*)



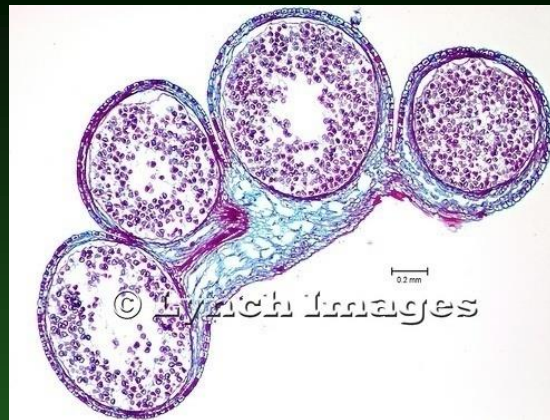
Ophioglossum - monoarchní cévní svazek

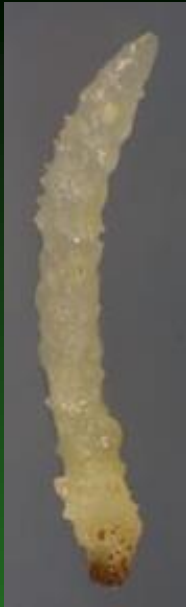


Botrychium - tetrarchní cévní svazek

Sporangia -
eusporangiátní, izosporická

Spóry - triletní, bez
chlorofylu





Gametofyt (= prothalamium), nezelený, podzemní, mykotrofně vyživovaný dlouhověký, (až 10 let, než vzniknou gametangia) kulovitý, válcovitý nebo vidličnatě větvený až 6 cm dlouhý

Gametangia ponořená do pletiva

Embryo může několik let žít v gametofytu, ten tak vyživuje sporofytní mladou rostlinku

gametofyt
Ophioglossum engelmannii



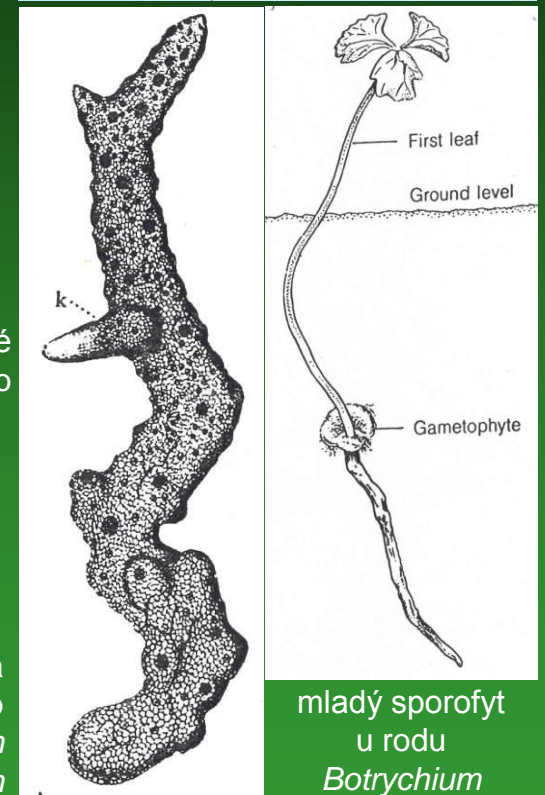
© Lynch Images



gametofyt rodu
Botrychium
pěstovaný *in vitro*

gametofyt a
embryo
Ophioglossum vulgatum

mladé
embryo

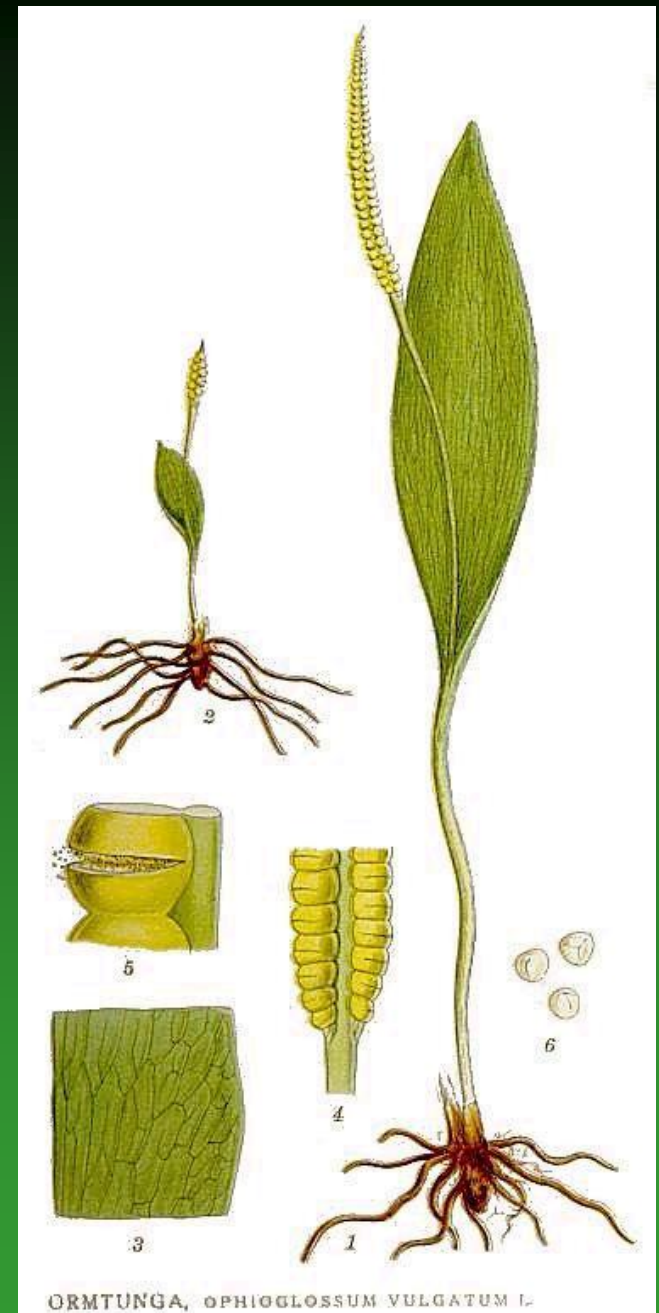


mladý sporofyt
u rodu
Botrychium

rod *Ophioglossum*,

(ca 30 převážně tropických druhů)
u nás jediný, velmi vzácný druh
Ophioglossum vulgatum

Sterilní čepel celokrajná, často vejčité
kopinatá.



rod *Ophioglossum*,

Eusporangiátní sporangia ponořená do pletiva sporoforu ve 2 řadách.



rod *Botrychium*

(ca 50 druhů po celém světě)
u nás vzácně 4 druhy relativně
nejhojněji *Botrychium lunaria*
sporangia pukají příčnou
štěrbinou

Sterilní čepel laločnatá, s
vidličnatou žilnatinou

Sporofor s přisedlými
výtrusnicemi zpeřený.





*Helminthostachys
zeylandicum*

Polynézie a Indomalajská oblast.

Dlanitě dělené čepele

Sporangia ve spirále.

Sporangia pukají podélnou štěrbinou.

Domorodci konzumován spařený
jako chřest.

Bratři Preslové mu proto říkali
hlízelka sladká. (monotypický rod)

Podobná je

Mankyua chejuense

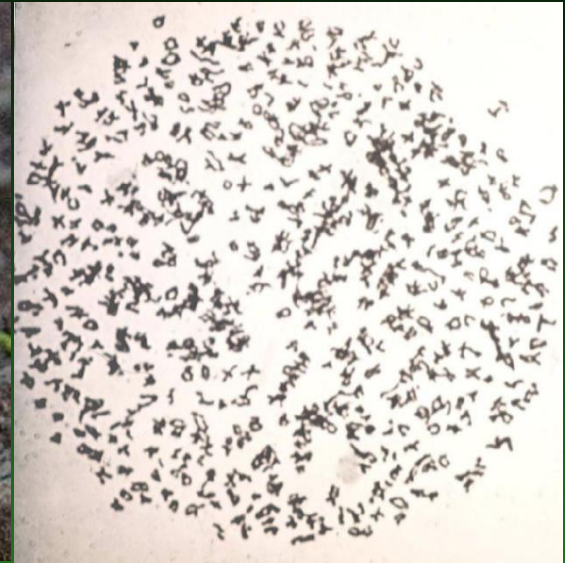
na ostrově Cheju při pobřeží Korejského
poloostrova



Rekordní počty chromosomů

Ophioglossaceae mají vysoké počty chromosomů –

Ophioglossum reticulatum má dosud největší zjištěný počet chromosomů na světě
 $2n = \text{ca } 1260$



(nejmenší počty - 4 dosahují americký *Haplopappus gracilis* z čeledi *Asteraceae* a tráva *Zingiber biebersteiniana*)

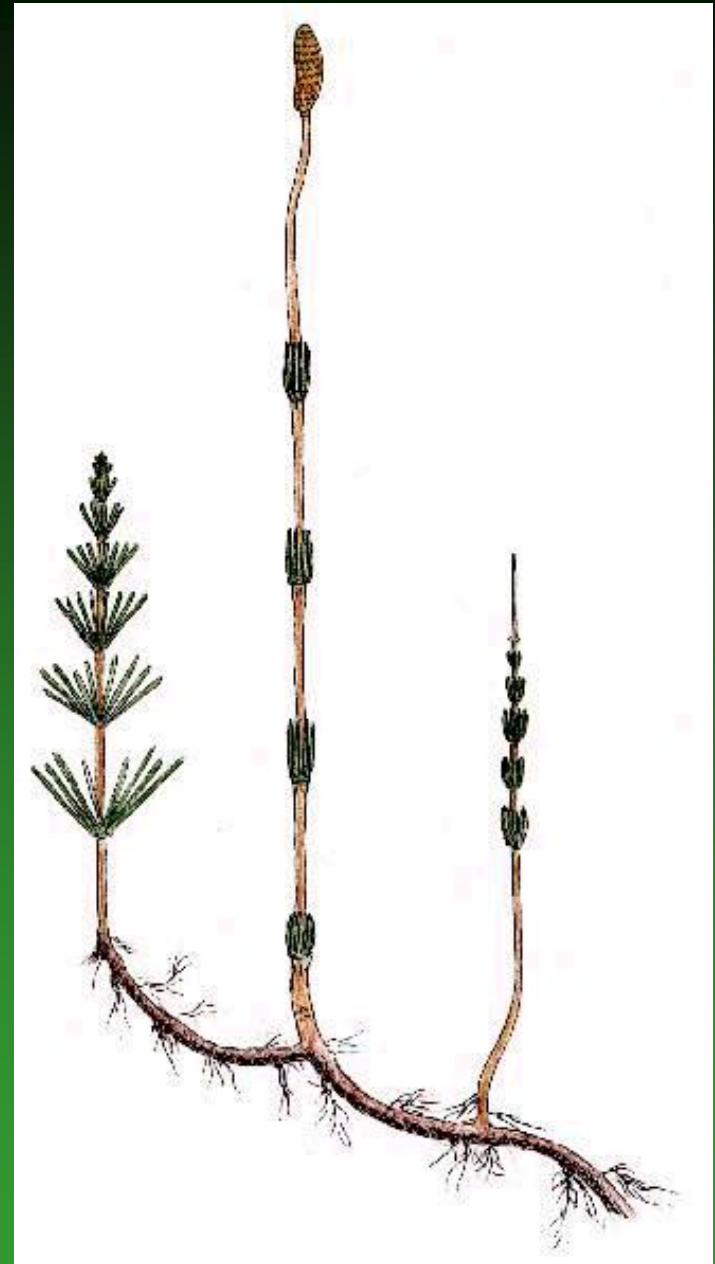
2. třída *Equisetopsida* (přesličky)

horsetails



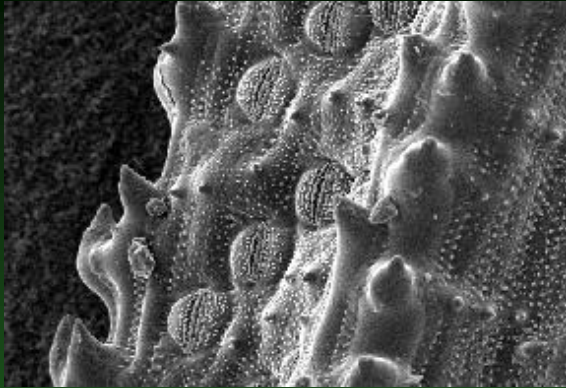
Podzemní orgány – kořeny a oddenek

adventivní, vyrůstají na oddenku



Listy - drobné, jednožilné (sfenopsidní mikrofyly), odvozené redukcí od megafylů *Trimerophyt*, bočně srůstají v zoubkovaný límeček nad přeslenem větví (i na bočních větvích!)

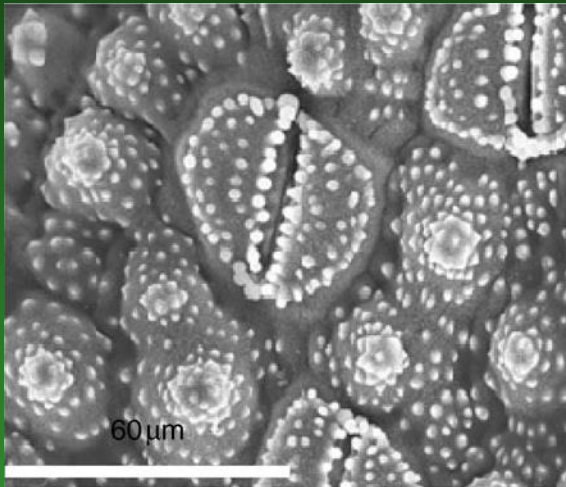




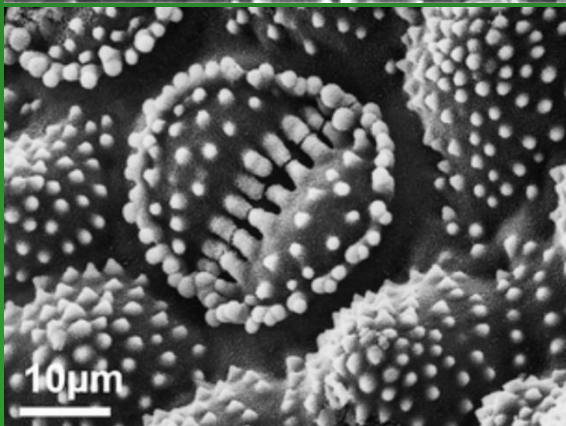
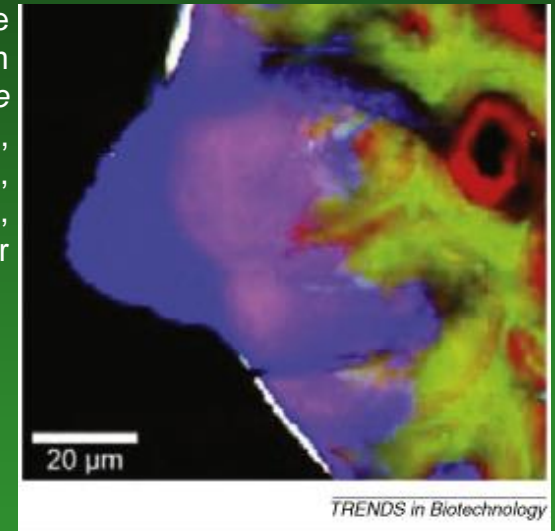
Epidermis - silně inkrustovaná SiO_2 .

Hroty křemičitých tělísek vyčnívají nad epidermis, která je proto drsná = ochrana proti herbivorům

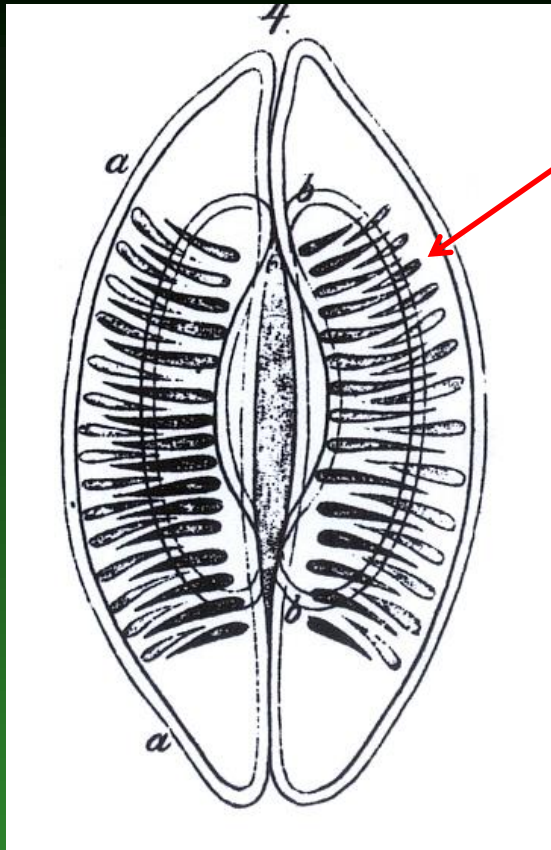
Popelem přesliček bohatým na křemičitá tělíska se čistilo nádobí a leštily se kovové předměty



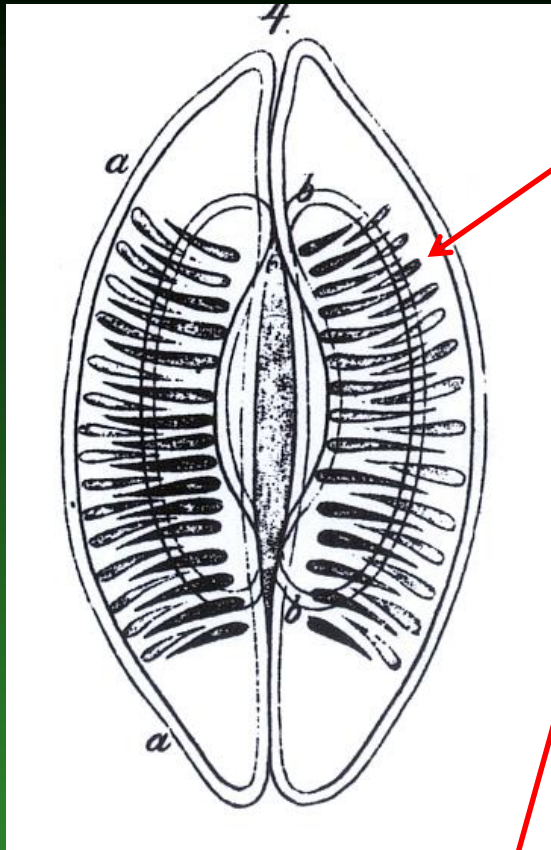
Konfokální Ramanova mikroskopie
příčný řez křemičtým tělískem
Equisetum hyemale
blue = silica,
green = pectin,
red = cellulose,
white = cuticular layer



Přesličky = jediné rostliny, pro které je křemík nezbytnou, nikoli jen prospěšnou, živinou



Průduchy unikátní stavby
subsidiární buňky na tangenciální straně
s 7–24 žebry



Průduchy unikátní stavby

subsidiární buňky na tangenciální straně
s 7–24 žebry

svěrací buňky pod

subsidiárními buňkami – u jiných rostlin jsou
obojí v jedné rovině součástí povrchu epidermis

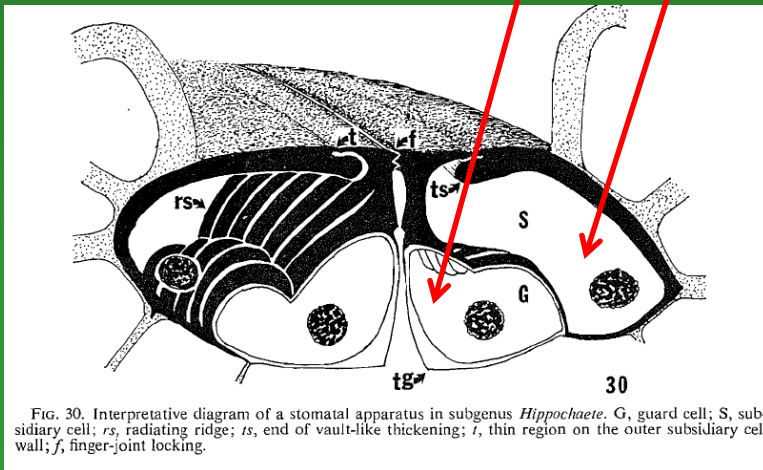


FIG. 30. Interpretative diagram of a stomatal apparatus in subgenus *Hippochaete*. G, guard cell; S, subsidiary cell; rs, radiating ridge; ts, end of vault-like thickening; t, thin region on the outer subsidiary cell wall; f, finger-joint locking.

Průduchy unikátní stavby
 subsidiární buňky na tangenciální straně
 s 7–24 žebry
 svěrací buňky pod

subsidiárními buňkami – u jiných rostlin jsou
 obojí v jedné rovině součástí povrchu epidermis

Druhy podrodu *Hipochaete* mají průduchy
 zanořené, druhy typového podrodu (*Equisetum*
 subgen. *Equisetum*) nikoli

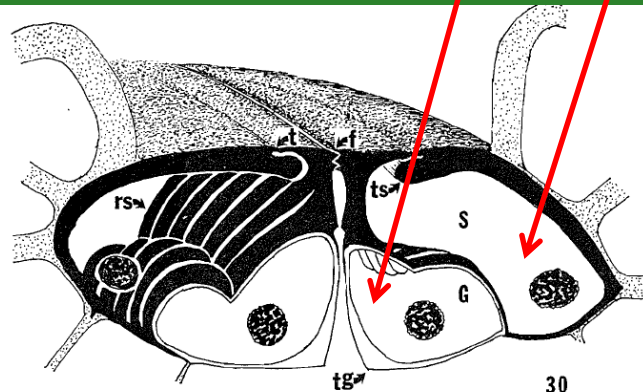
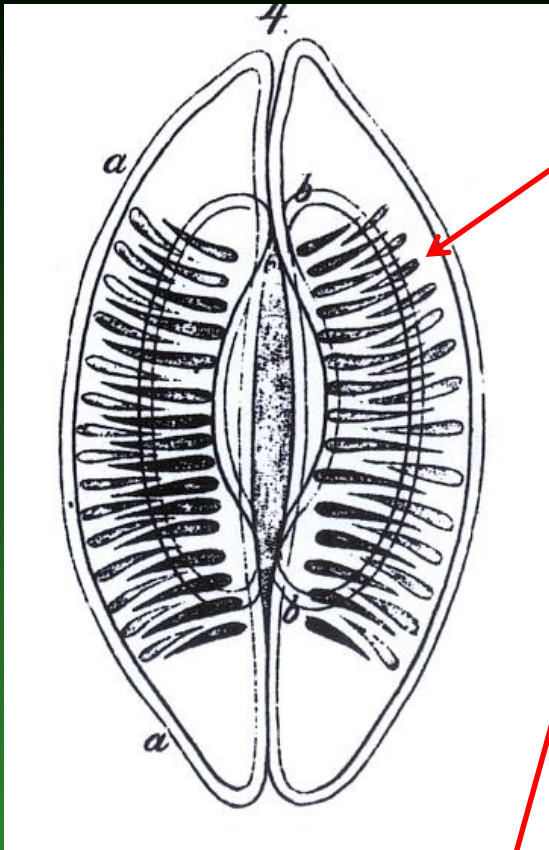
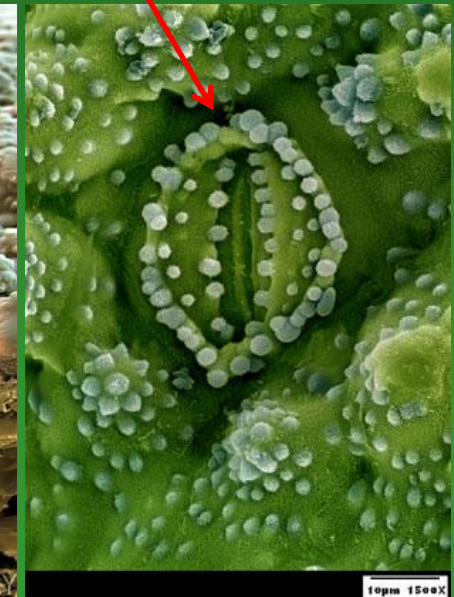
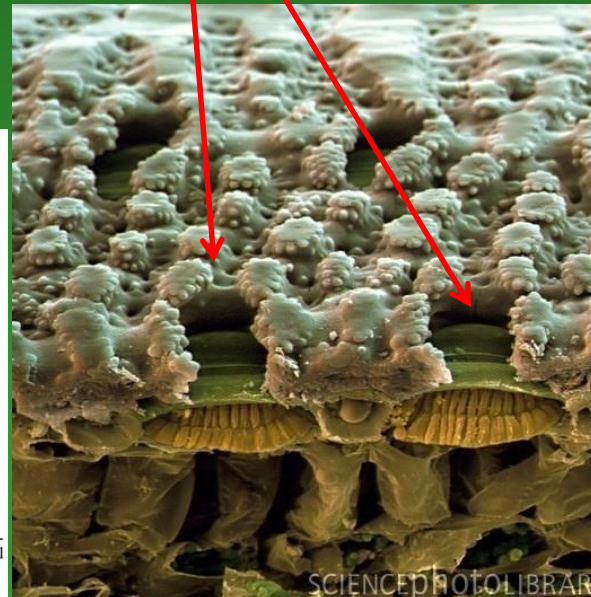
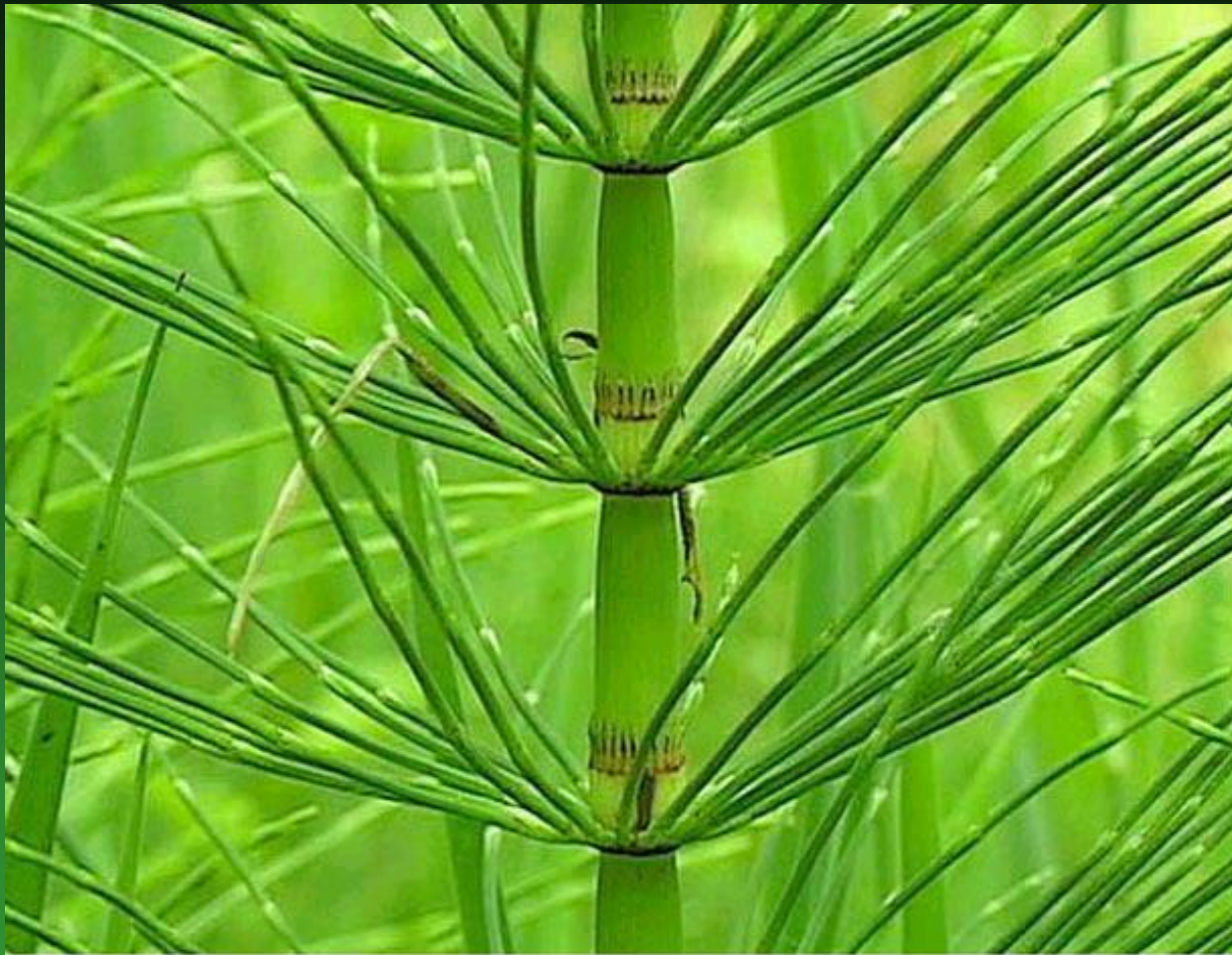


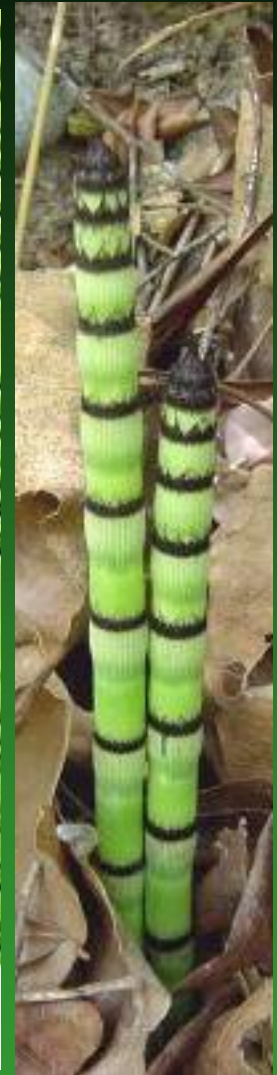
FIG. 30. Interpretative diagram of a stomatal apparatus in subgenus *Hipochaete*. G, guard cell; S, subsidiary cell; rs, radiating ridge; ts, end of vault-like thickening; t, thin region on the outer subsidiary cell wall; f, finger-joint locking.



Stonek článkovaný, přeslenitě větvený, podélně rýhovaný

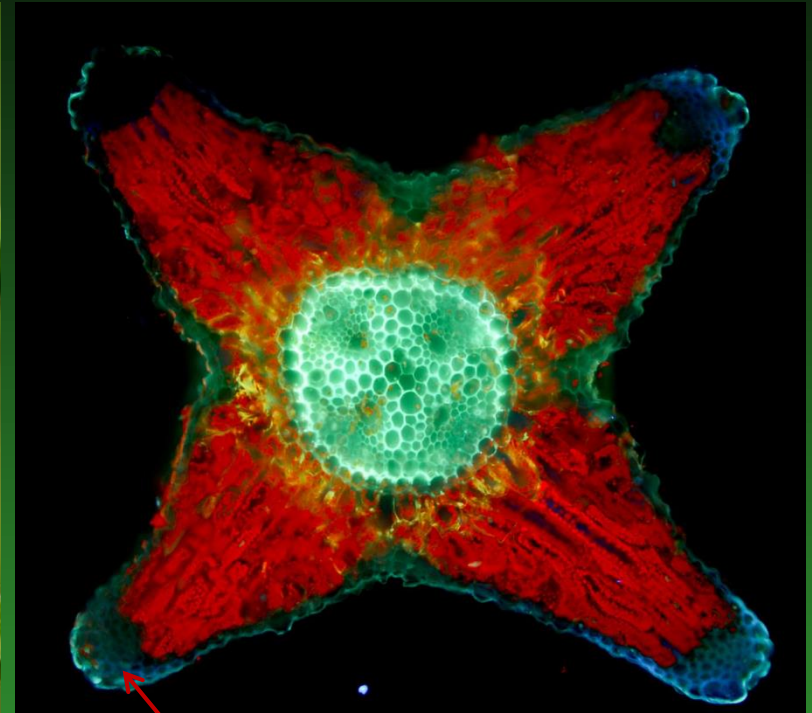


(C) 1999 Dr. Heather Poe. All Rights Reserved. P.O. Box 509, Redmond, WA. 98073
Digital photographs were either taken near Bear Creek or of species observed near Bear Creek.

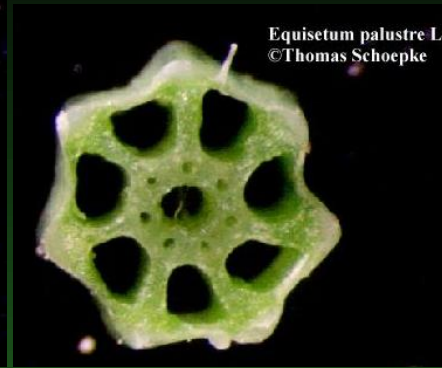
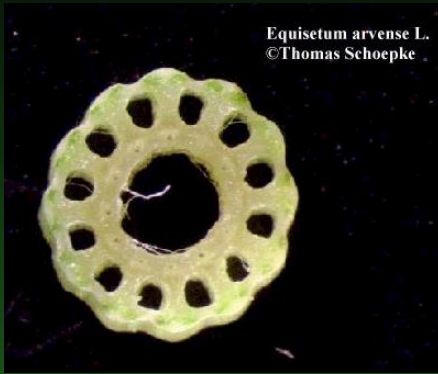


Boční větve vyrůstají mezi listy, zatímco u semenných rostlin v paždí listů

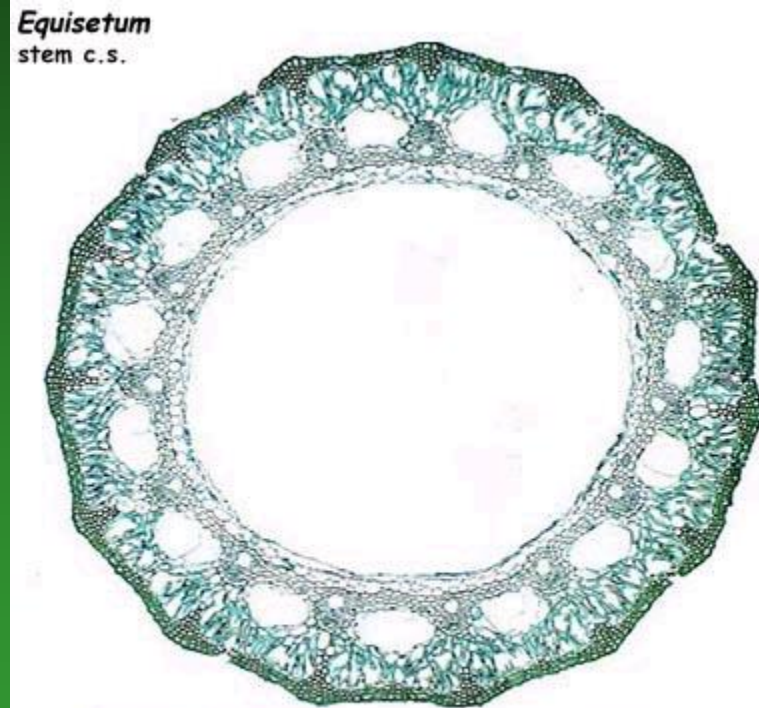
Boční větve již méně žeber (4 u *Equisetum arvense*)



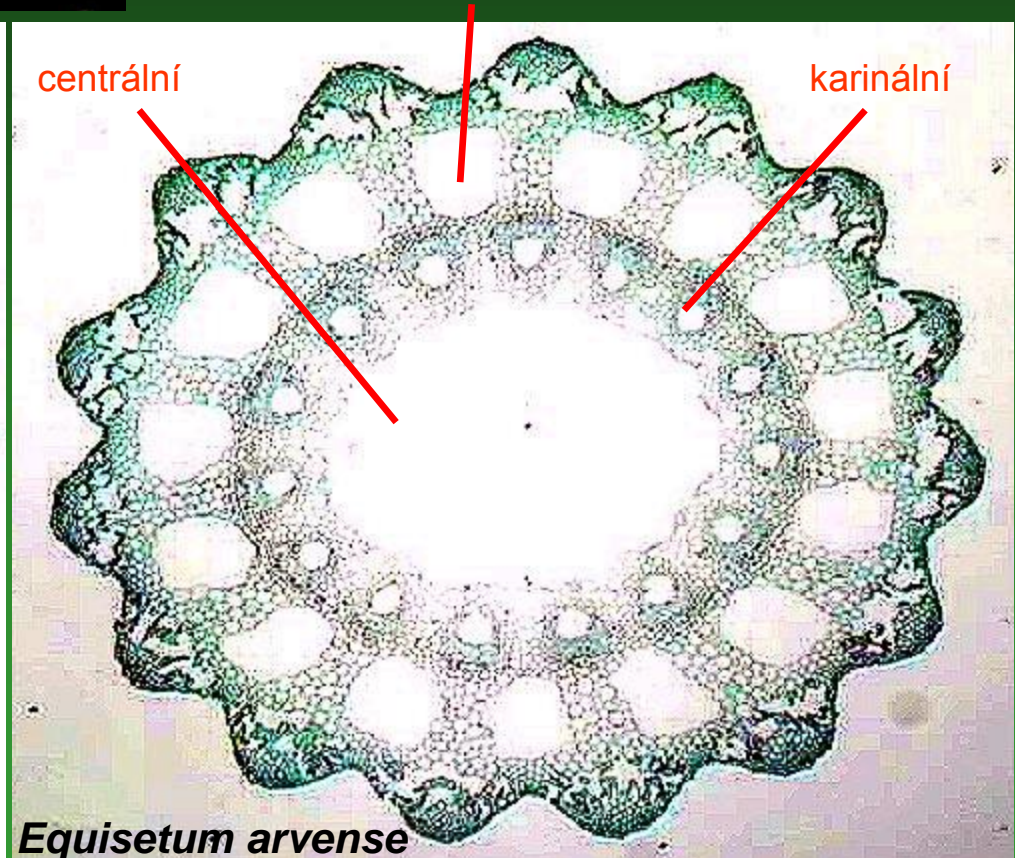
sklerenchym



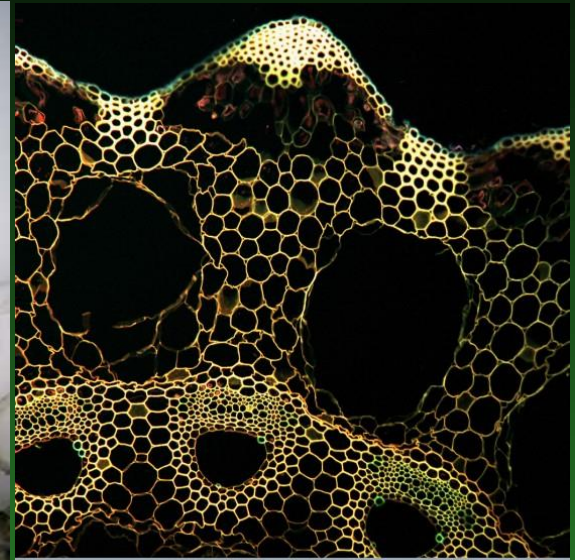
Rýhy (= valemulae) se střídají s žebry (= carinae), uvnitř stonku 3 typy dutin: (i) centrální (lysigenní), (ii) valemkulárními a (iii) karinálními
Dutiny přerušené přepážkami v nodech



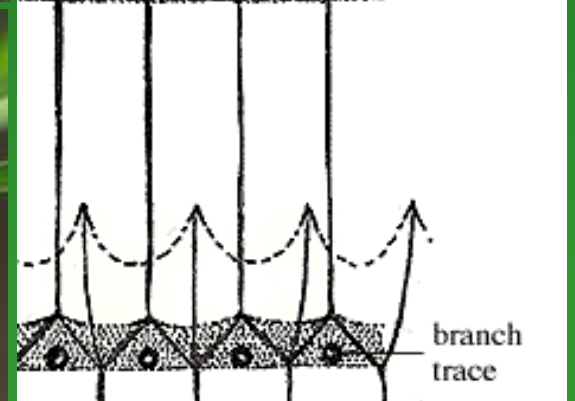
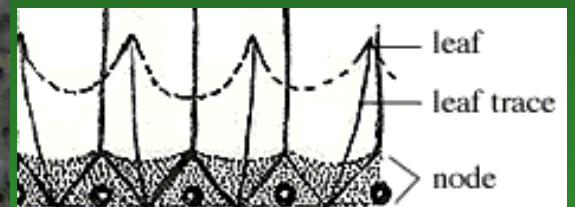
From Multimedia Toolkit for Educators in the Plant Sciences
Produced by Michael Clayton
Used with permission



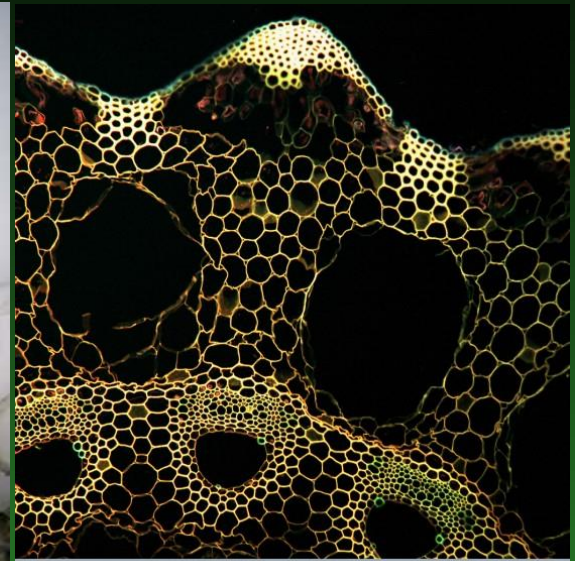
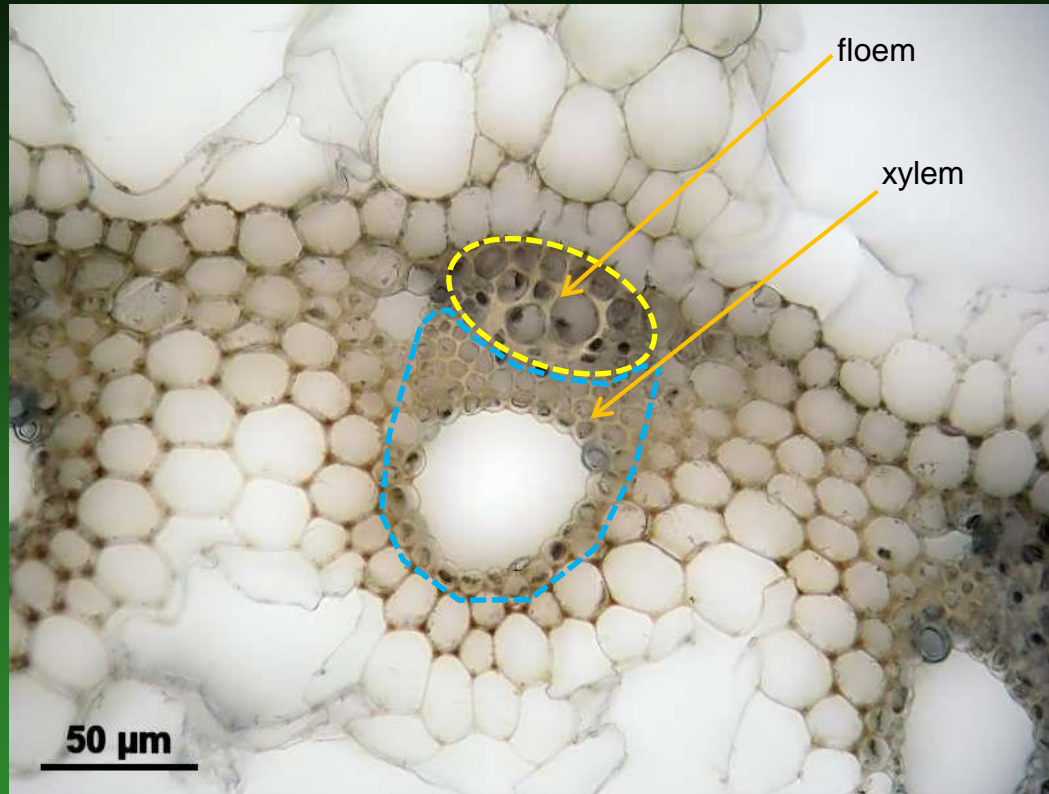
Vodivá pletiva – arthrostélé s „trachejemi“ (= dutinami karinálními)



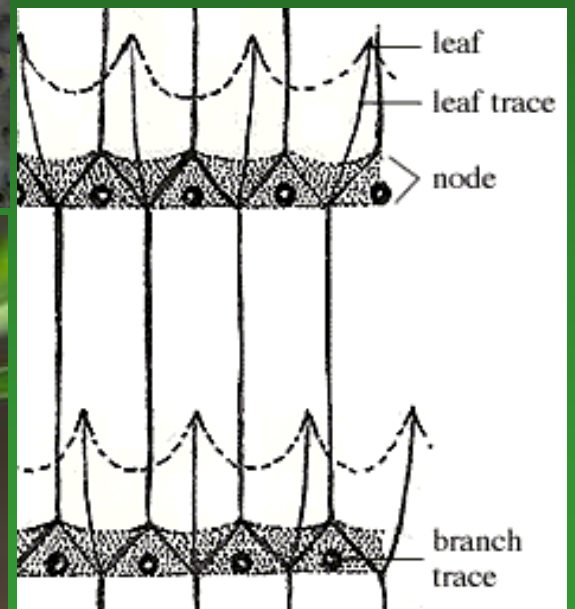
Wellcome Images



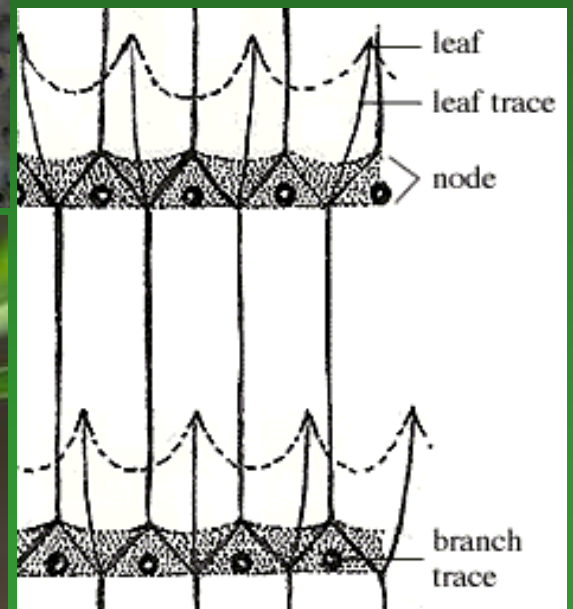
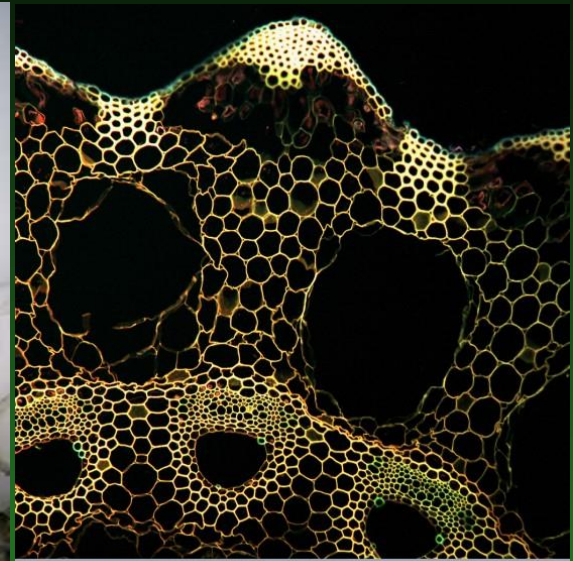
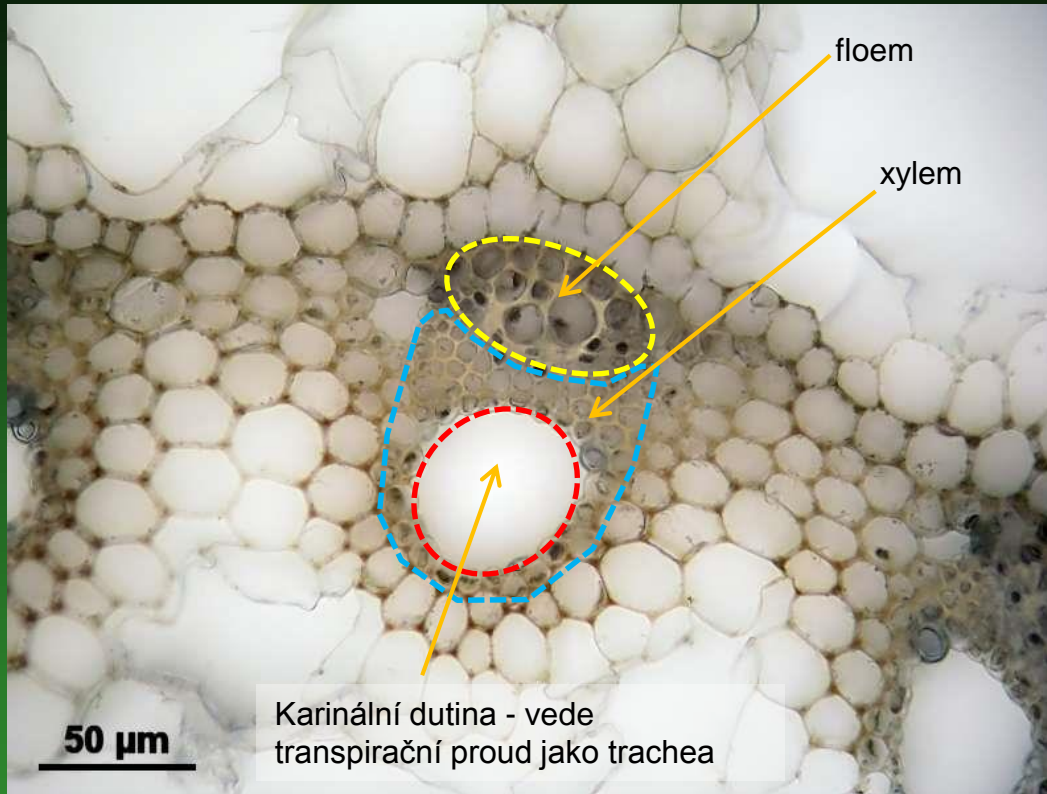
Vodivá pletiva – arthrostélé s „trachejemi“ (= dutinami karinálními)



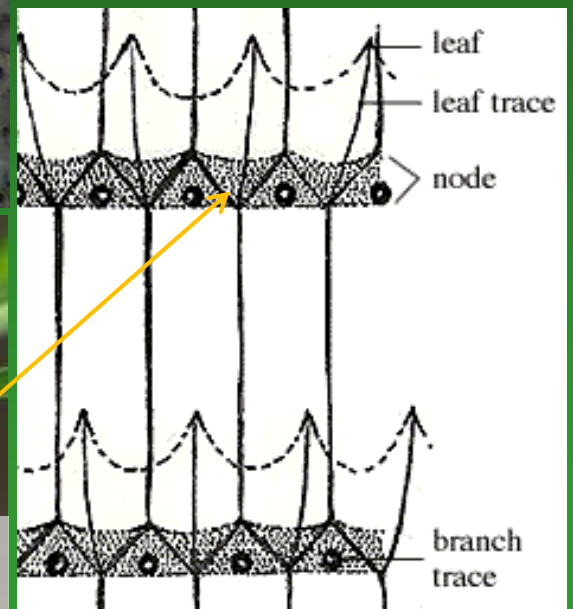
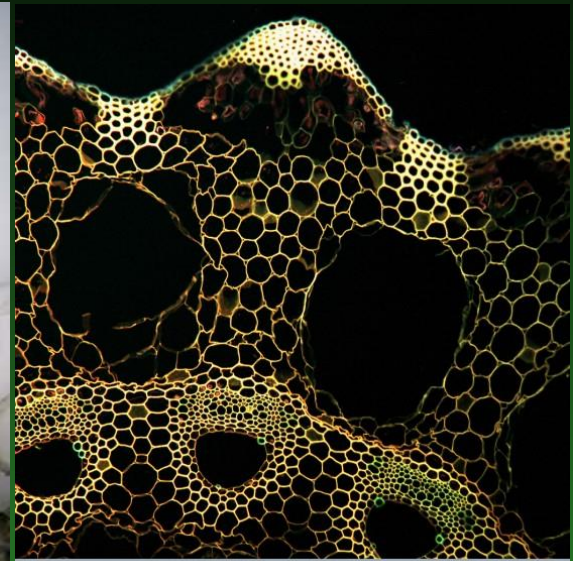
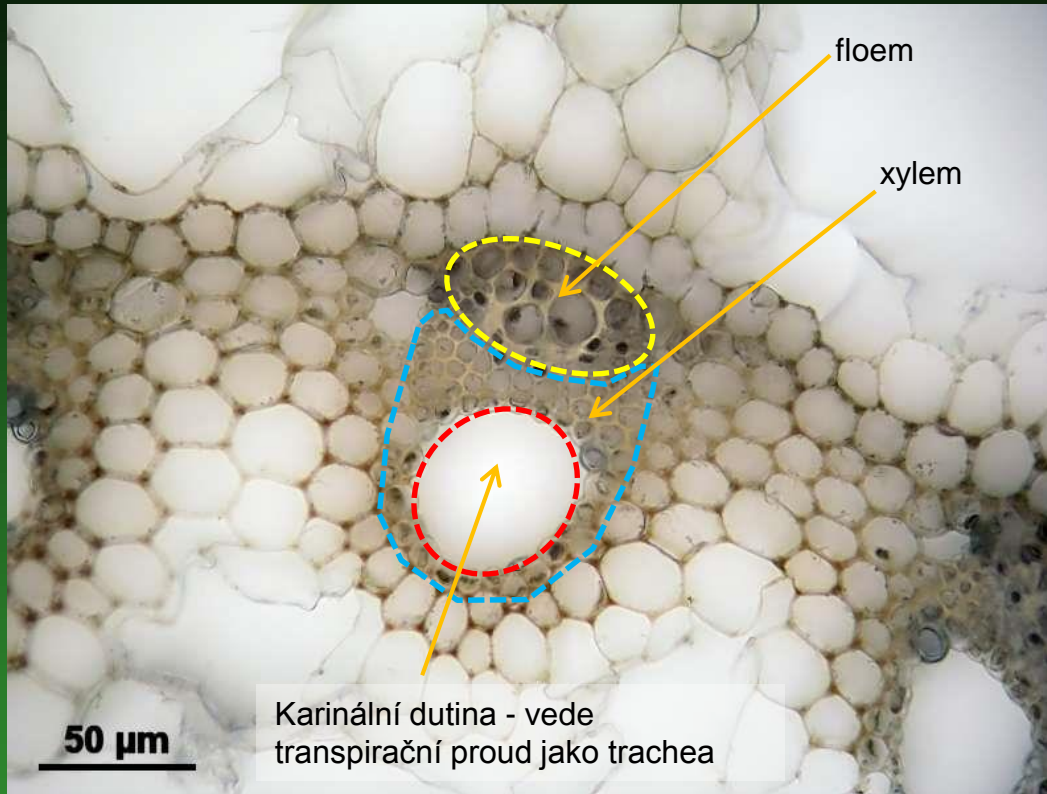
Wellcome Images



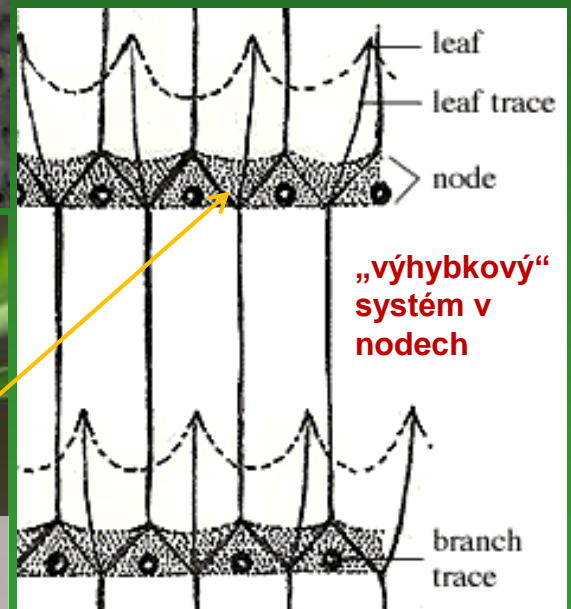
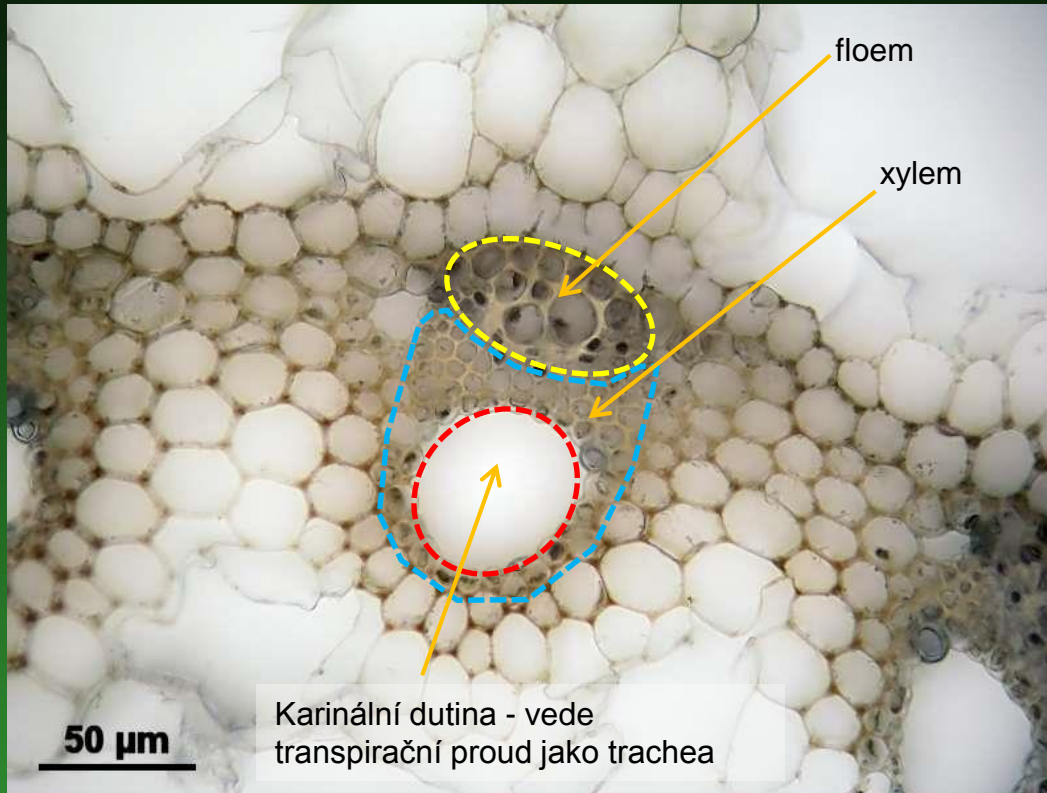
Vodivá pletiva – arthrostélé s „trachejemi“ (= dutinami karinálními)



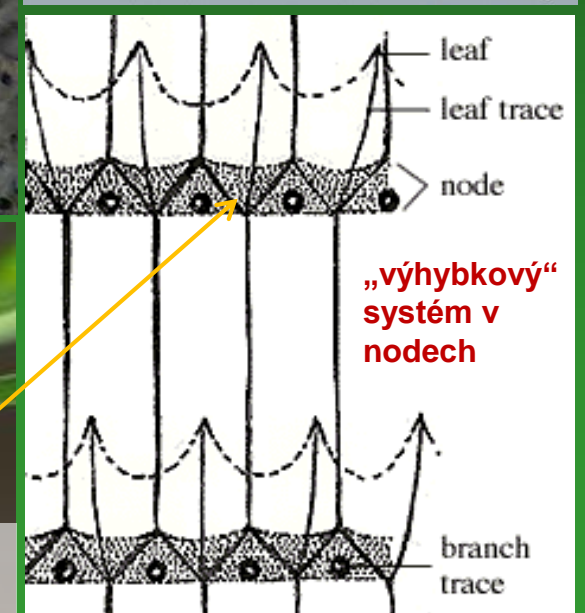
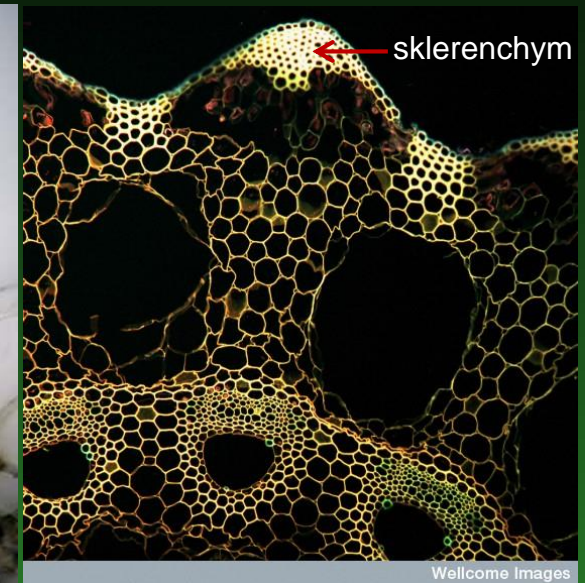
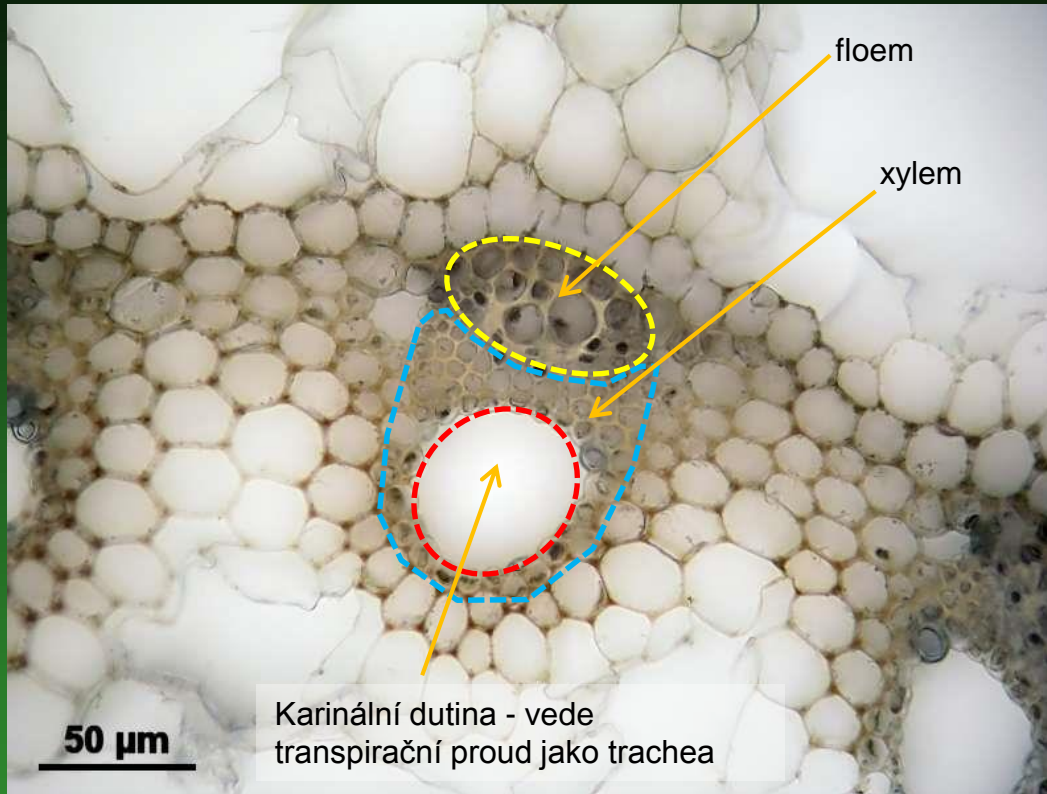
Vodivá pletiva – arthrostélé s „trachejemi“ (= dutinami karinálními)



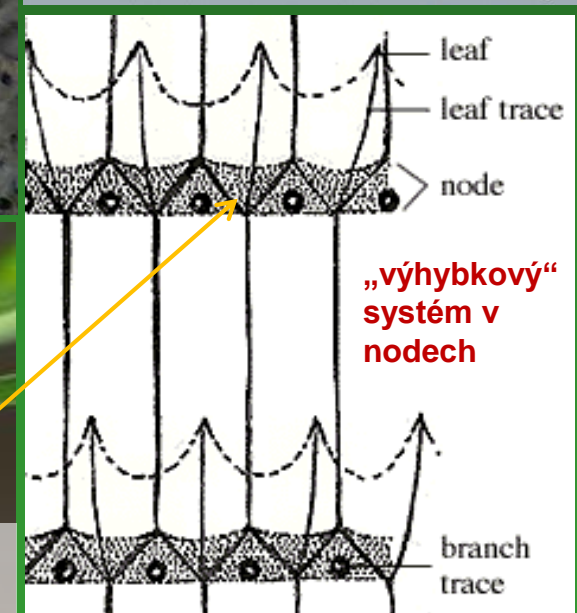
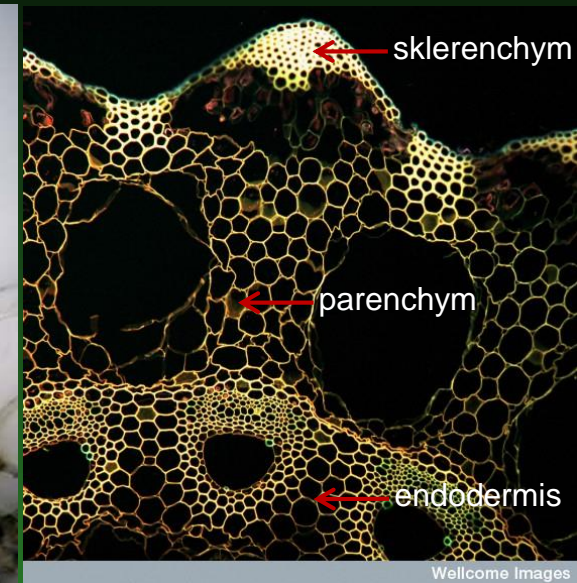
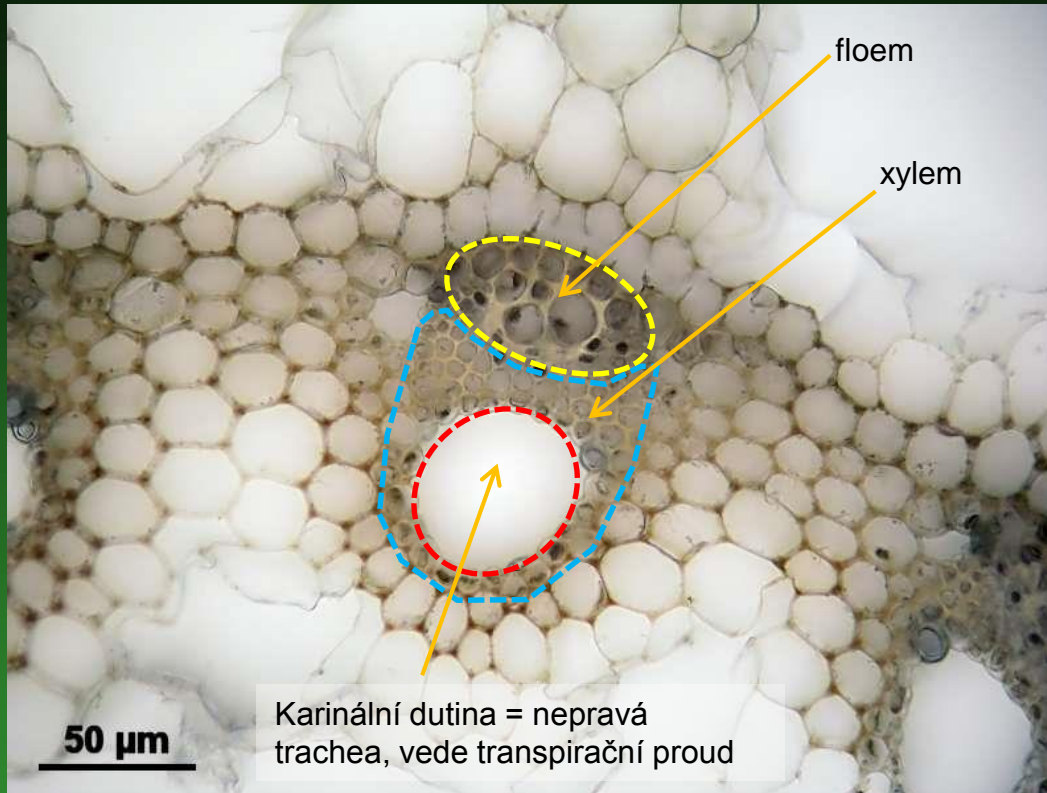
Vodivá pletiva – arthrostélé s „trachejemi“ (= dutinami karinálními)

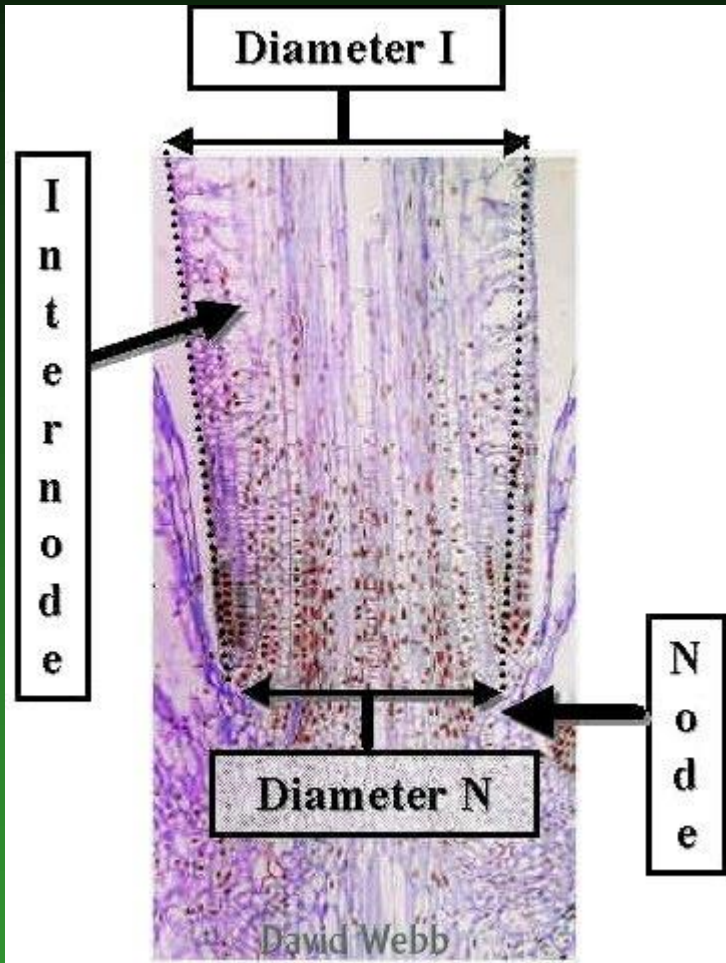


Vodivá pletiva – arthrostélé s „trachejemi“ (= dutinami karinálními)



Vodivá pletiva – arthrostélé s „trachejemi“ (= dutinami karinálními)





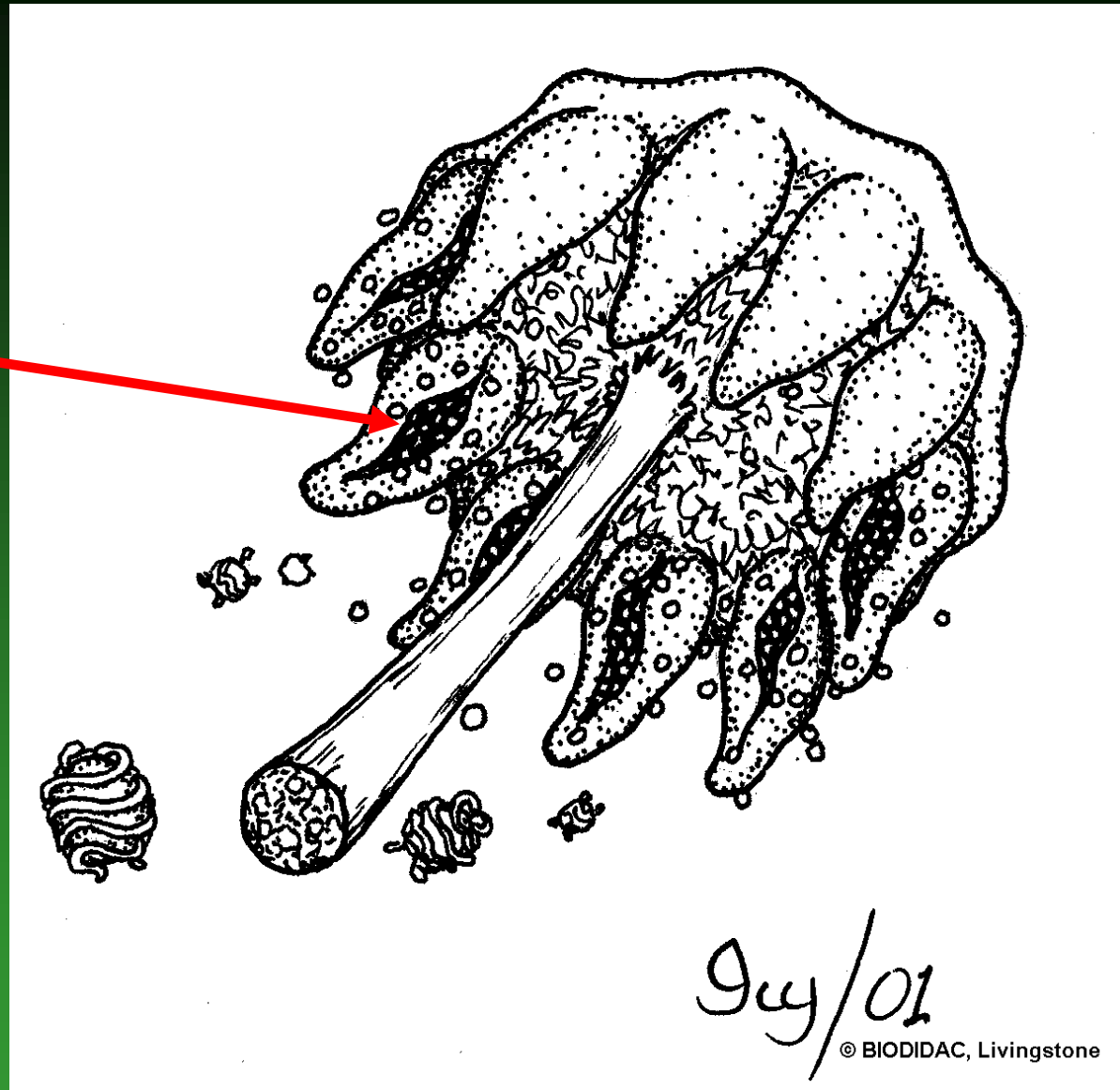
V nodech interkalární meristém

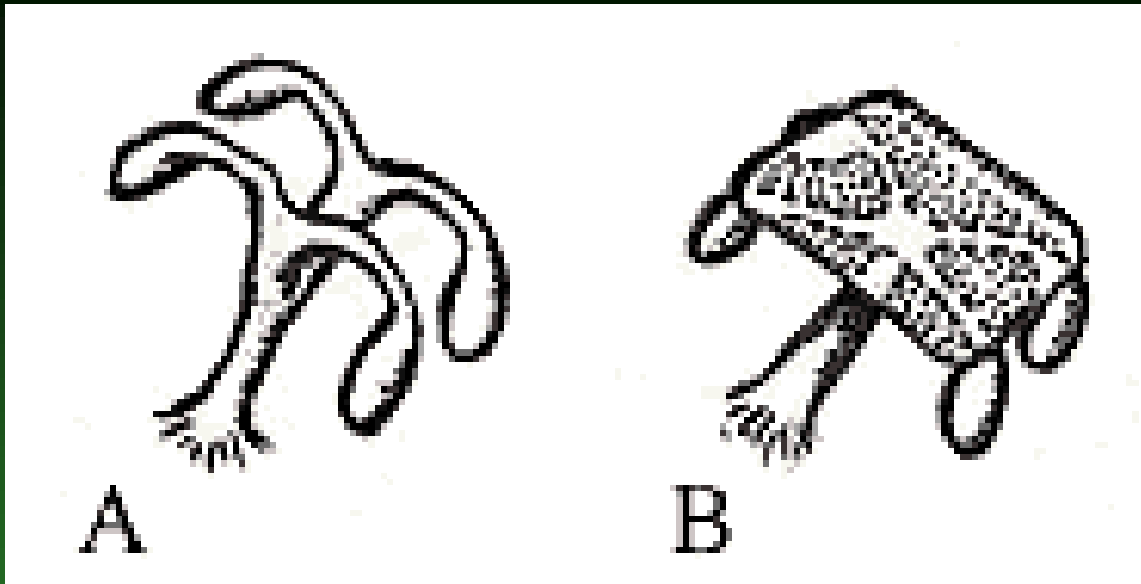


Zajišťující prodlužování stonku

Sporangia

eusporangiátní
elipsoidní, s
podélnou
dehiscencí



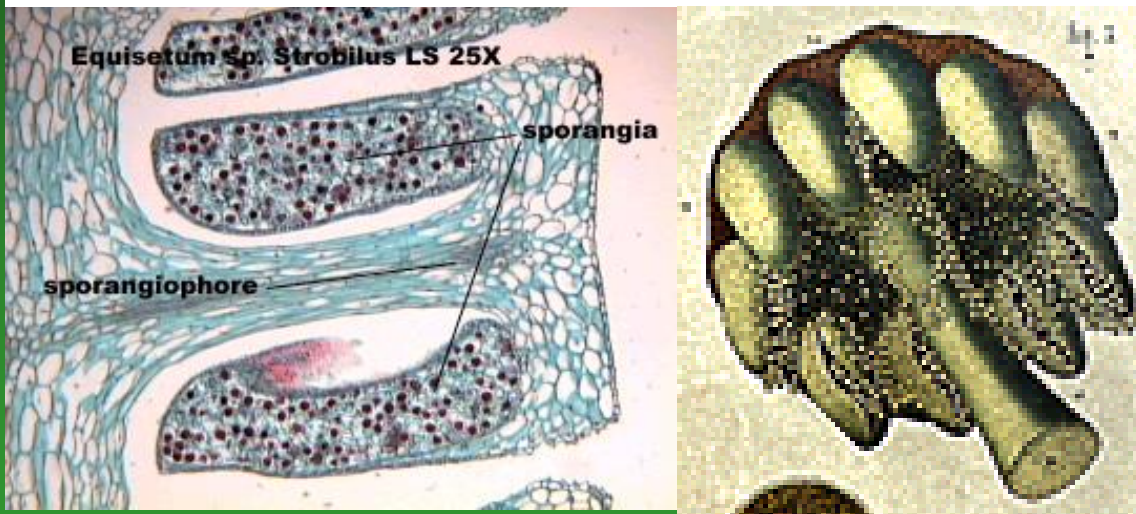


Sporangia

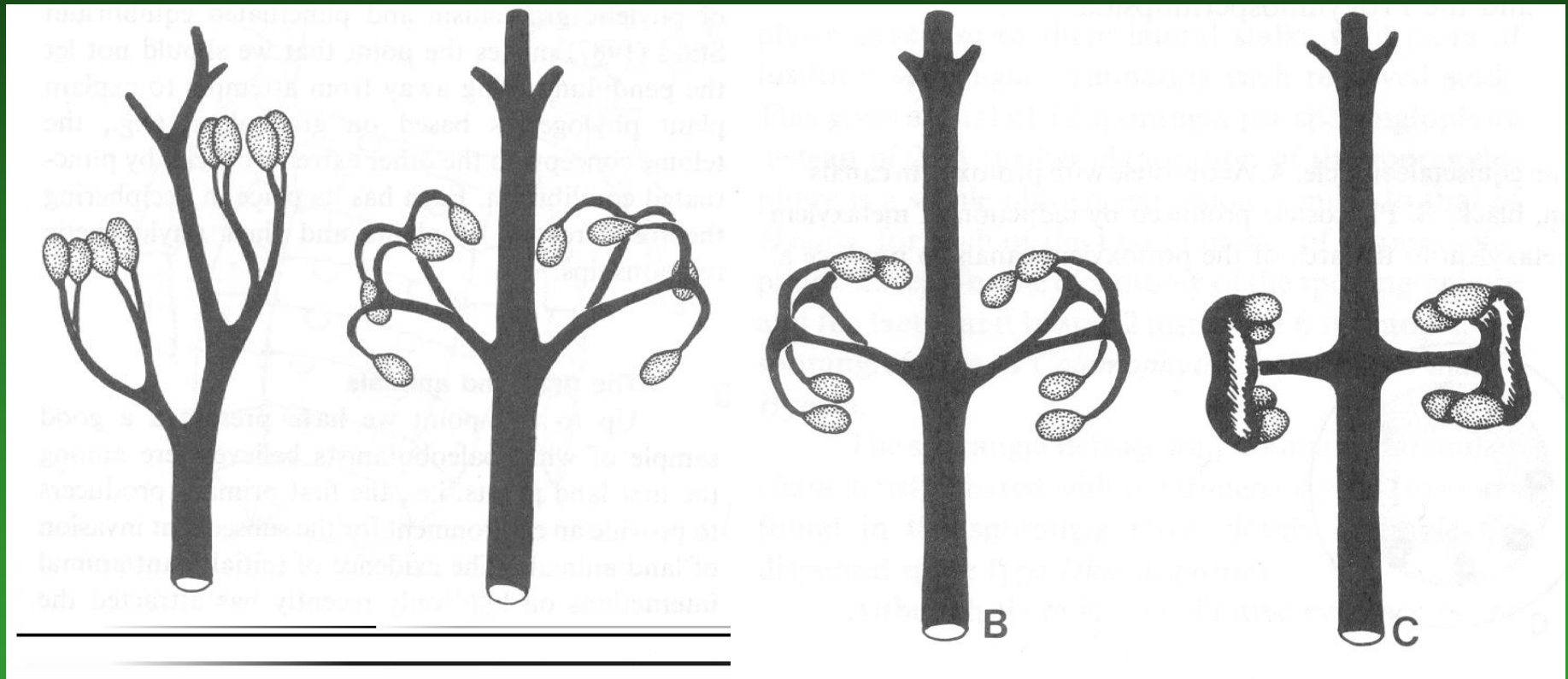
anatropní (= vrchol sporangia směřuje k bázi jeho zahnuté stopky nebo k bázi stopky sporofylu),

Sporofyl

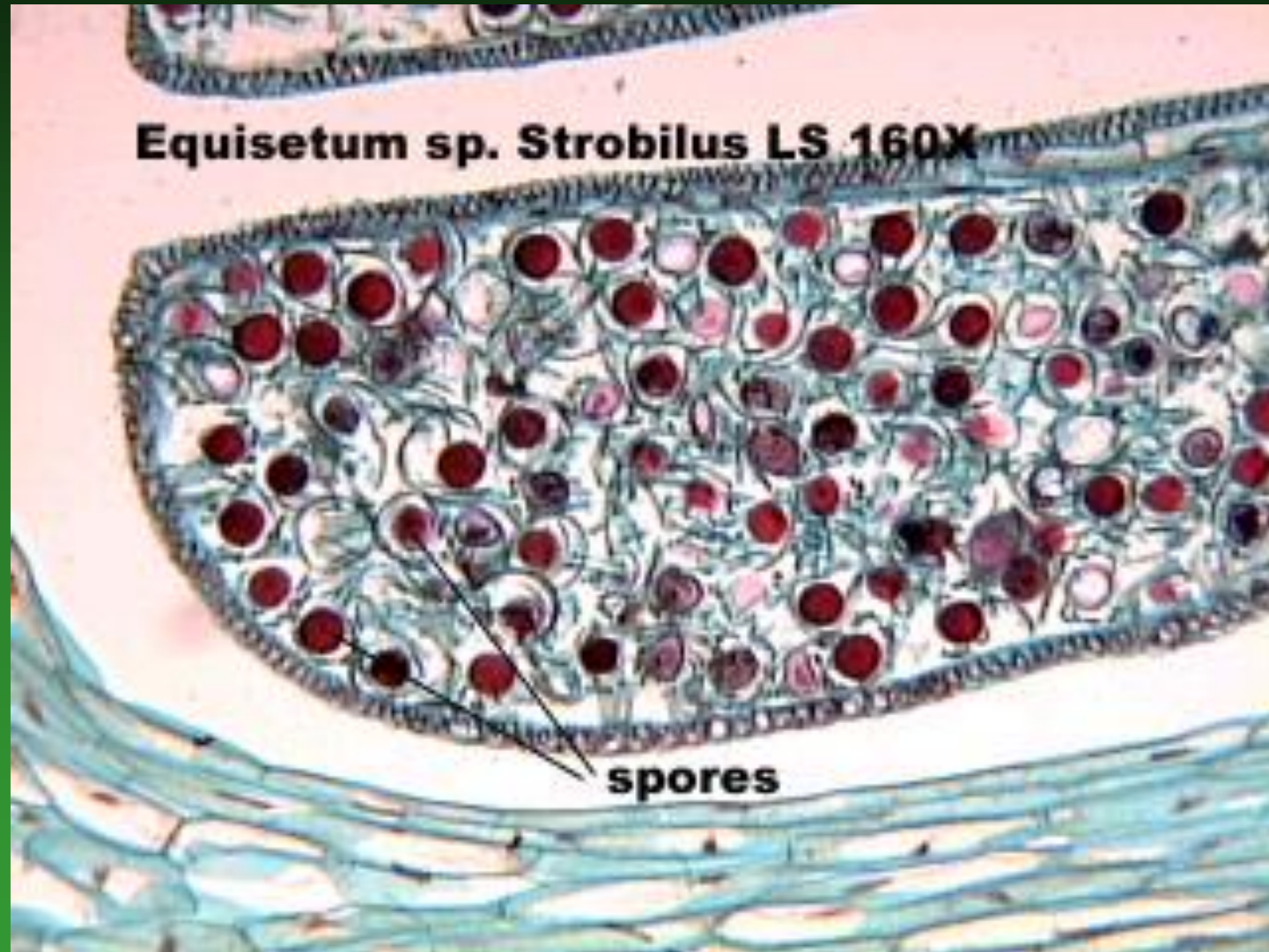
„deštníkového“ tvaru
- sporangiofor



Odvození tvary sporofylů přesliček od ryniofyt



Spory homomorfní = tvarově stejné; mohou tvořit jednopohlavná i oboupohlavná protalia



Sporofyly - v terminálních strobilech



Fosilní záznam

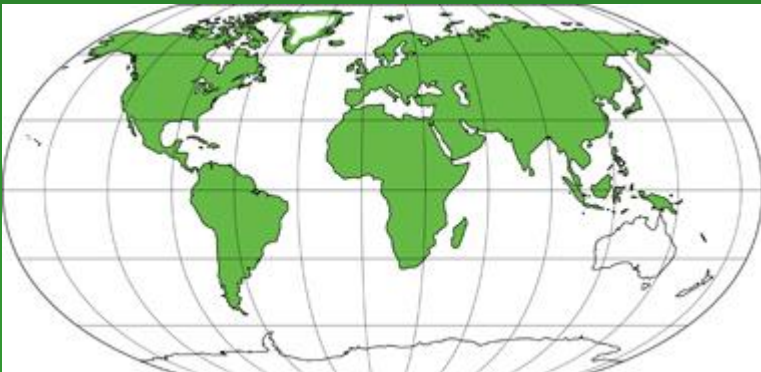
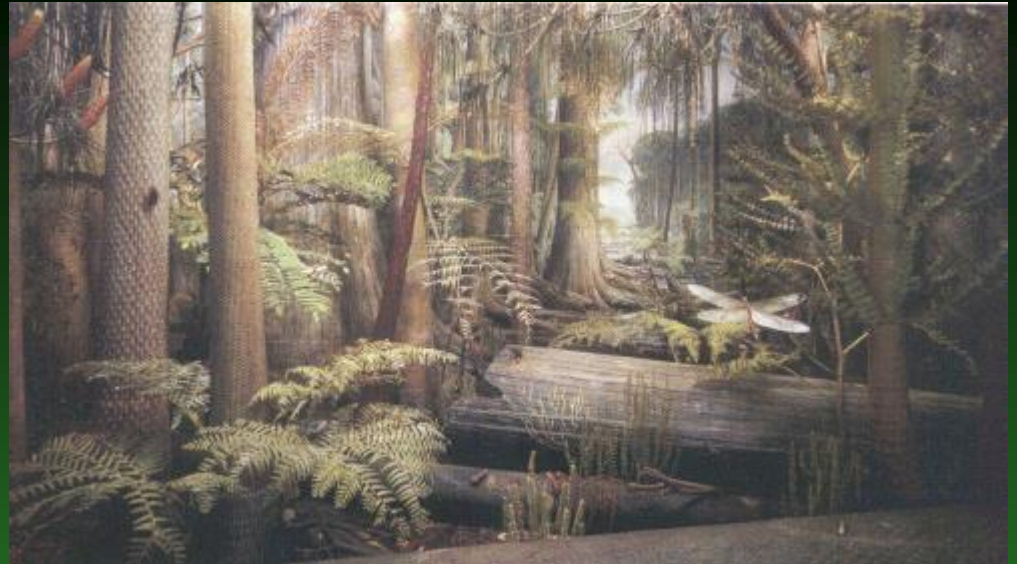
devon --- vznik

karbon --- největší rozmach
diverzity

perm --- ústup,

zrychluje se dál během
druhohor

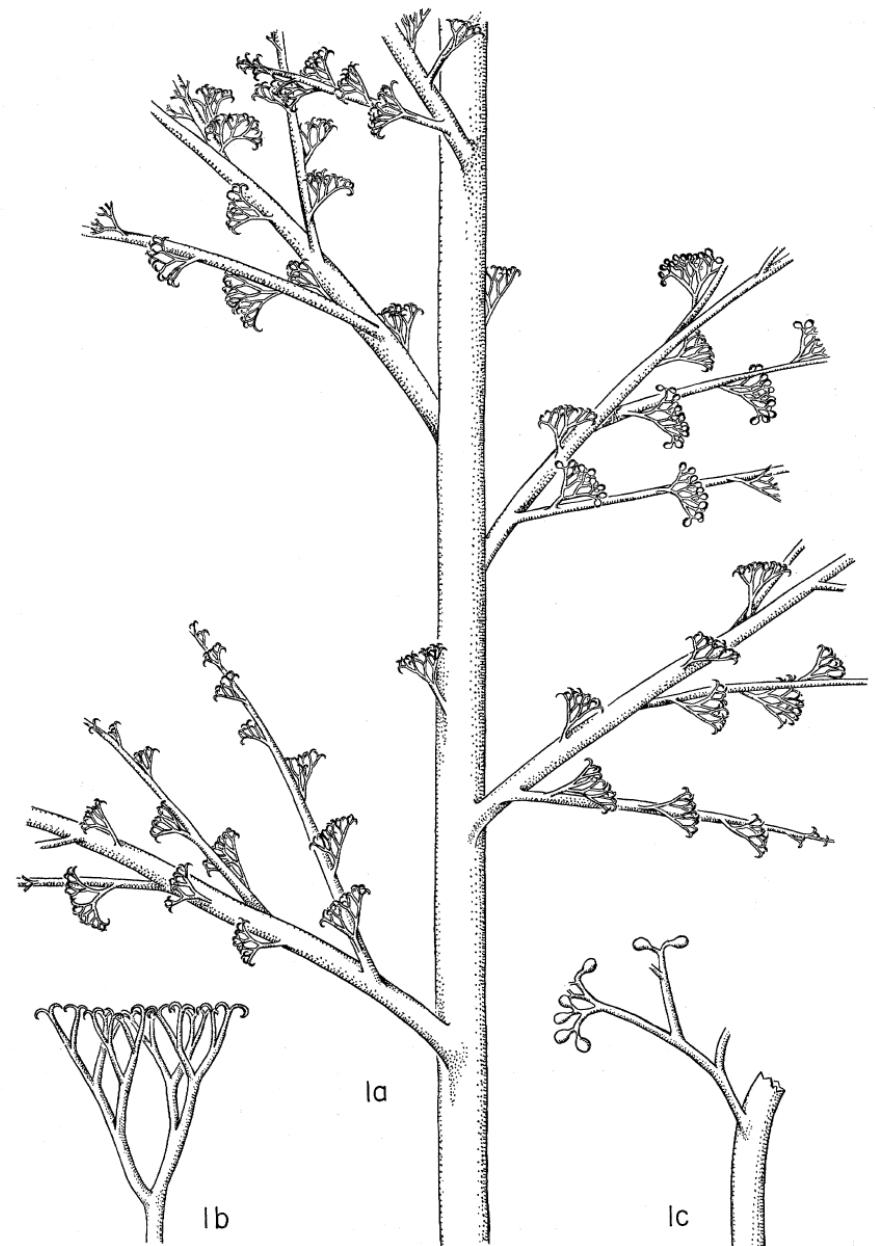
recentně --- 15 druhů v
jediném, kosmopolitně
rozšířeném rodu *Equisetum*



Spojovací článek mezi odd. *Trimerophyta* a přesličkami by mohl představovat rod *Ibyka* ze stř. devonu

Ibyka amphikoma byla vysoká kolem 50 cm

Měla anatropní sporangia!



řád *Calamitales*

Stromovité přesličky z karbonu až permu
až 20 m vys., kmen u báze až 1 m
kmen krytý „kůrou“



Calamites



řád *Calamitales*

Stromovité přesličky z karbonu až permu
až 20 m vys., kmen u báze až 1 m

kmen krytý „kůrou“

Kmen strukturou podobný dnešním
gigantickým bambusům



Calamites

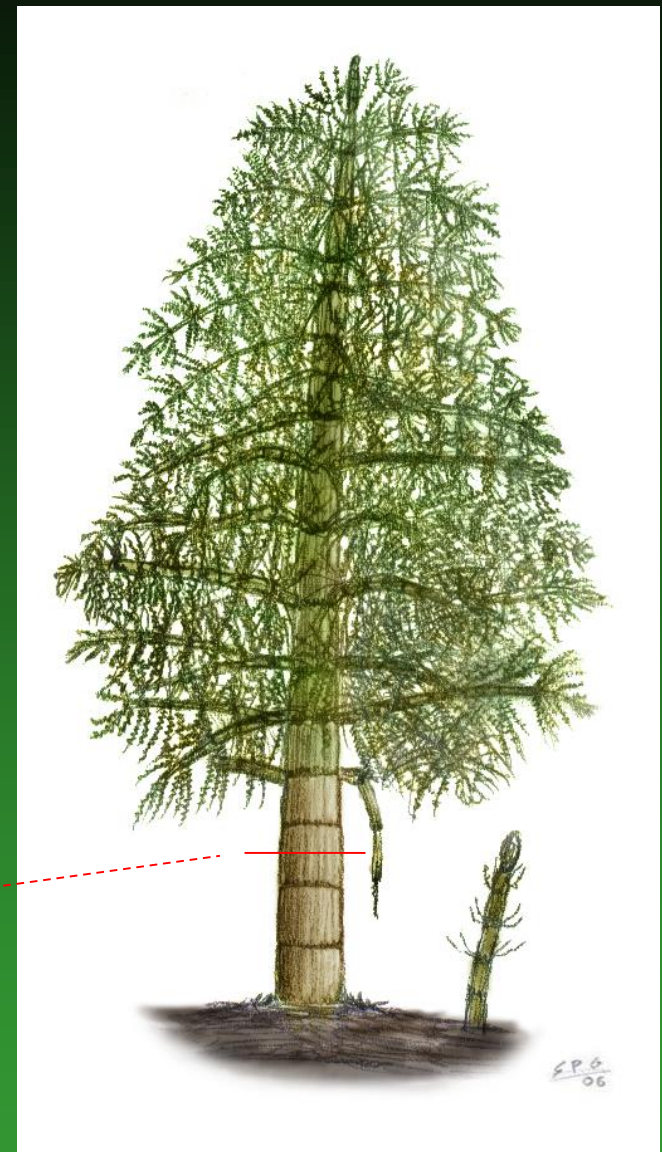
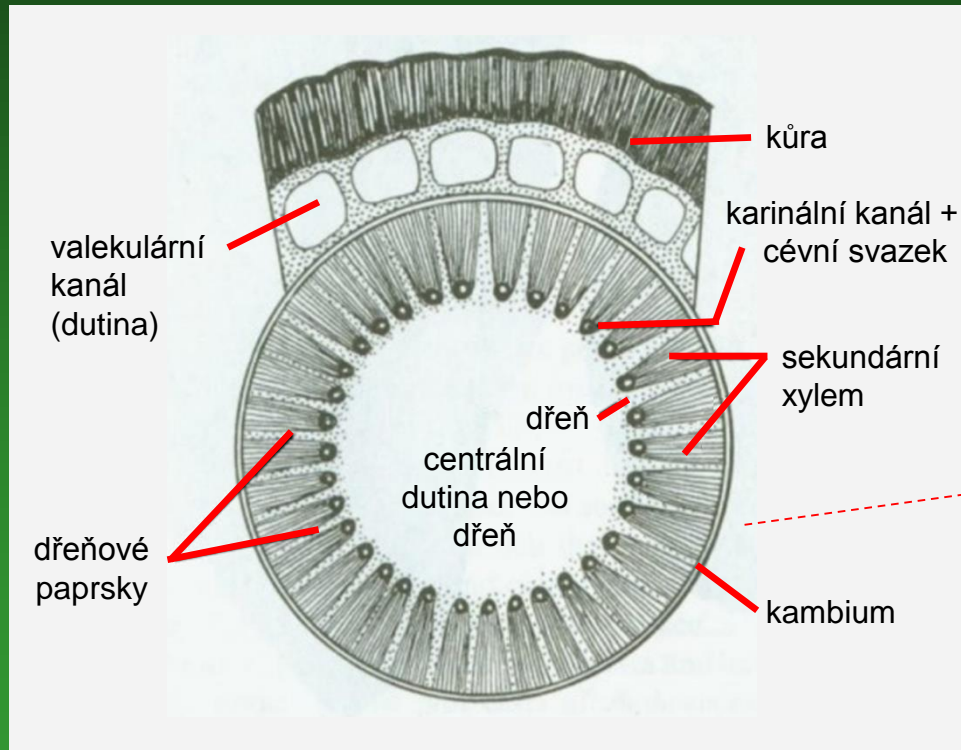


řád *Calamitales*

opora = sklerenchymatizovaná kůra

kambium – unifaciální – jen xylem dostředivě

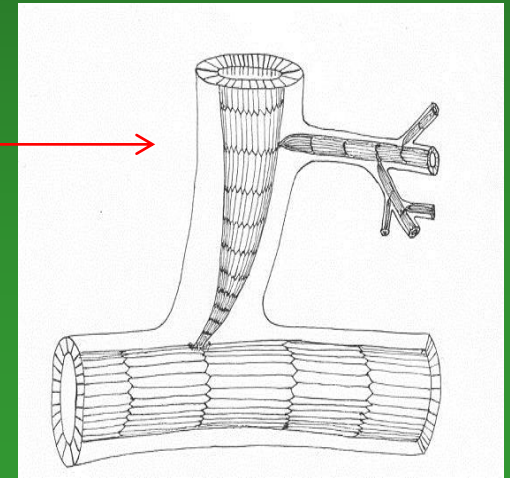
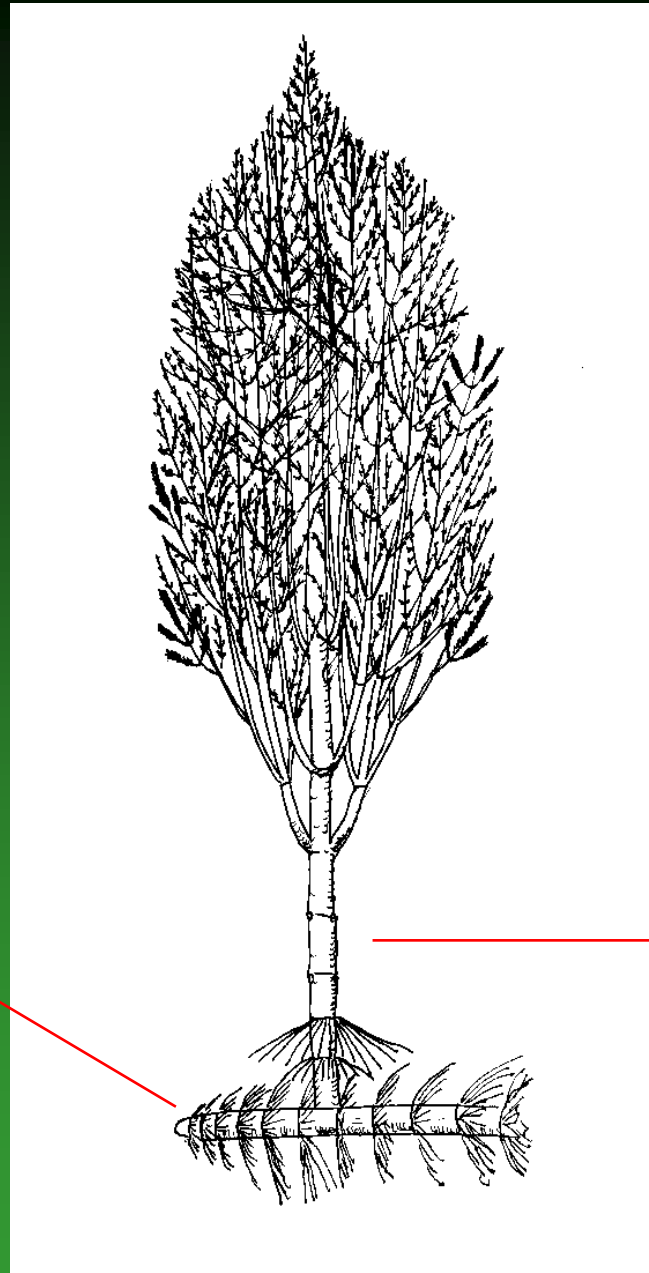
dutiny – rozvod vzduchu obohaceného o CO₂
získaný ze substrátu k fotosyntéze ve větvích



Nezávislá evoluce struktury podobné lepidodendronům = konvergentní vývoj

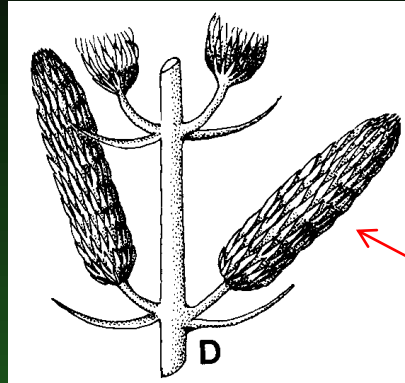
řád *Calamitales*

pod zemí systém oddenků
= klonální stromy (lesy)

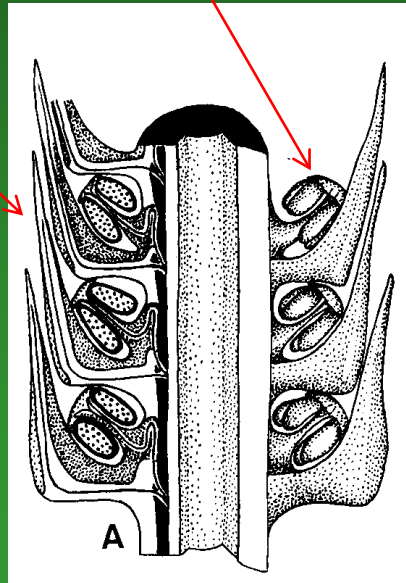


řád *Calamitales*

výtrusné strobily
na konci některých
bočních větví



= přesleny anatropních sporangioforů
+ přesleny listů

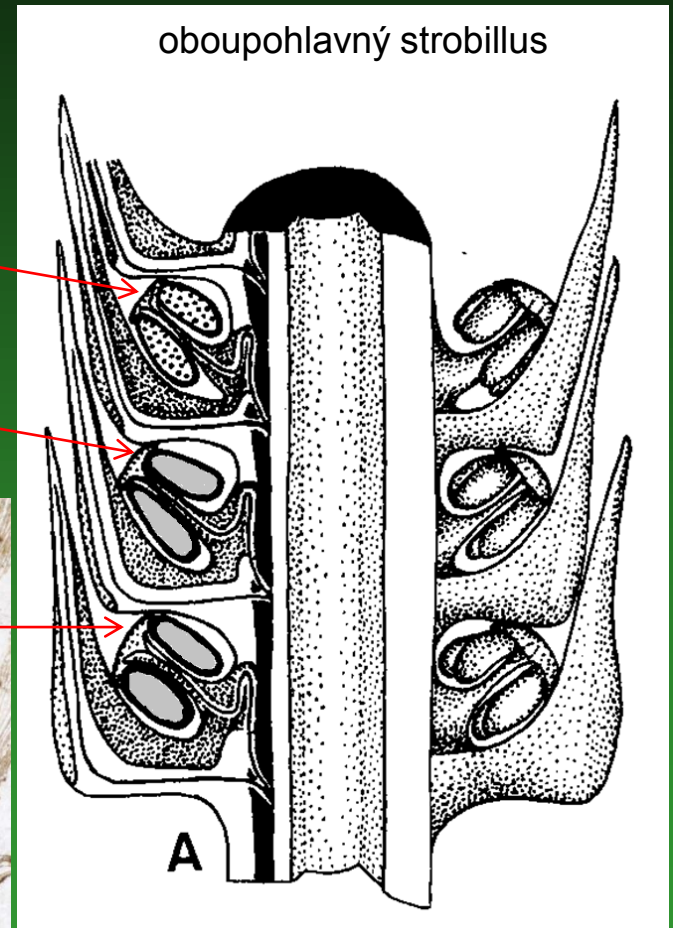
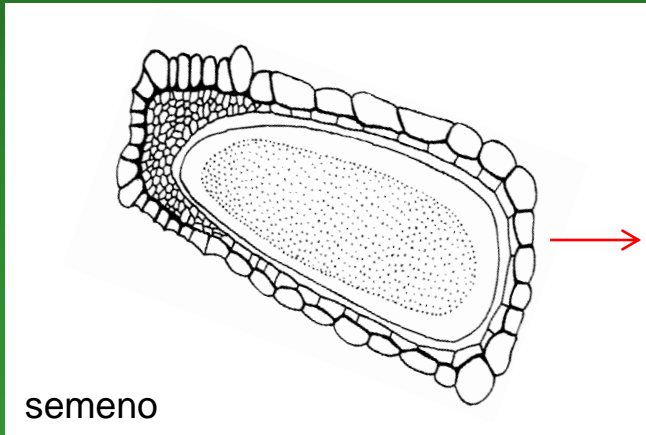


izosporické,
některé druhy i
heterosporické

Calamites



řád *Calamitales* – *Calamocarpon insignis* – v megasporangiích jediná megaspóra! = „semenná“ přeslička



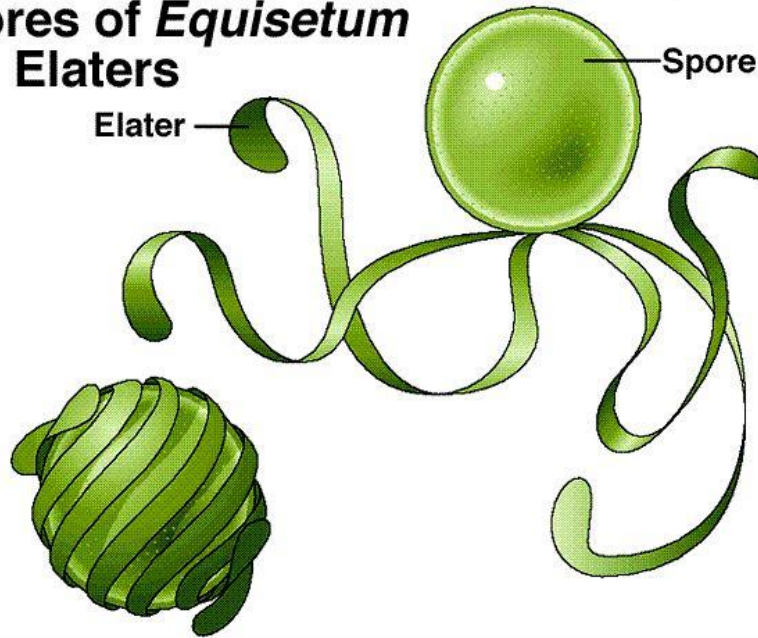
řád *Equisetales*

recentně byliny několik dm až m vysoké,
velmi uniformní stavba
jméno od slov *Equus*=kůň a *seta*=štetina, žíně



Randy Moore, Dennis Clark, and Darrell Vodopich, Botany Visual Resource Library © 1998 The McGraw-Hill Companies, Inc. All rights reserved.

Spores of *Equisetum* and *Elaters*



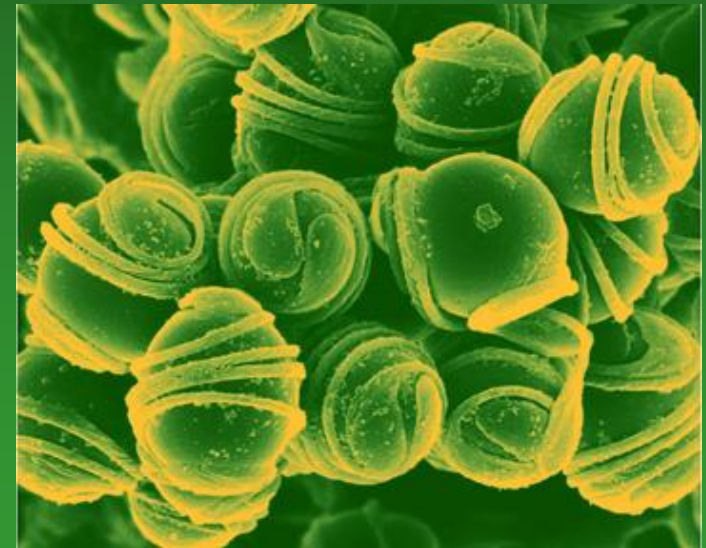
Spory - kulovité,

zelené (s chlorofylem) – klíčí na světle
vnější obal tvoří 4 páskovité vychlípeniny
- (pseudo)elater, = haptery

haptery se hygroskopicky pohybují = tím
vytvářejí shluky

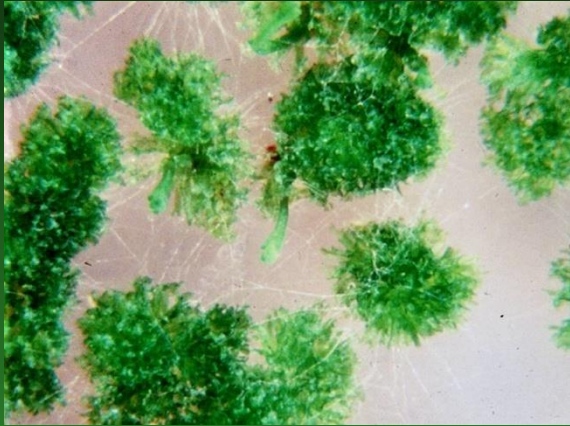
větrem se šíří celé shluky

živé ~1 týden

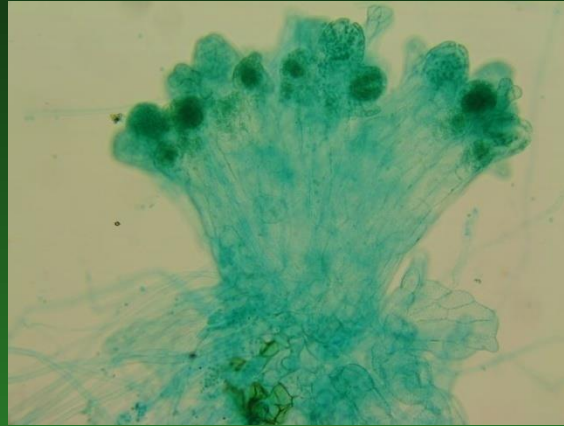


Gametofyt (prothalamium) nadzemní, zelený – **samčí + samičí** (díky hapterovým shlukům blízko sebe). Někdy prothalia **samčí + protogynicky oboupohlavná** (hlavně podrod *Hippochaete*)

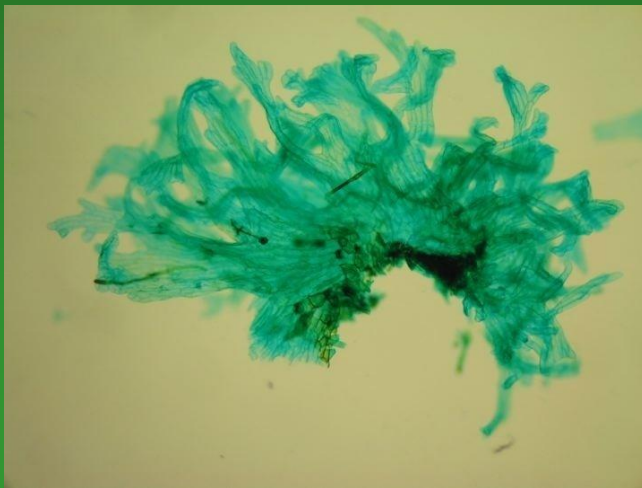
prothalia přesliček



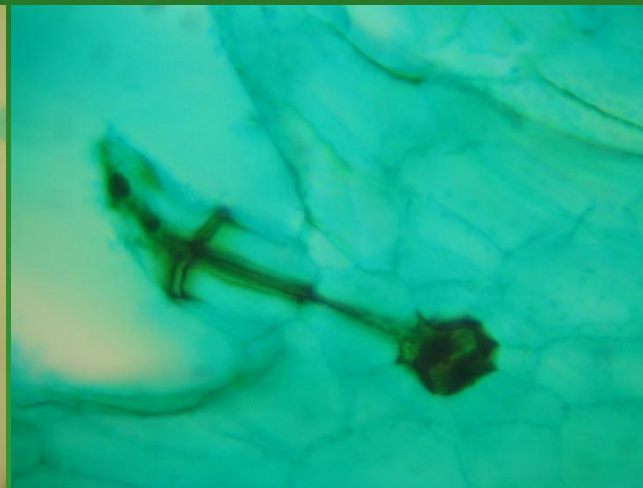
prothalamium s antheridii



antheridium



prothalamium s archegonii

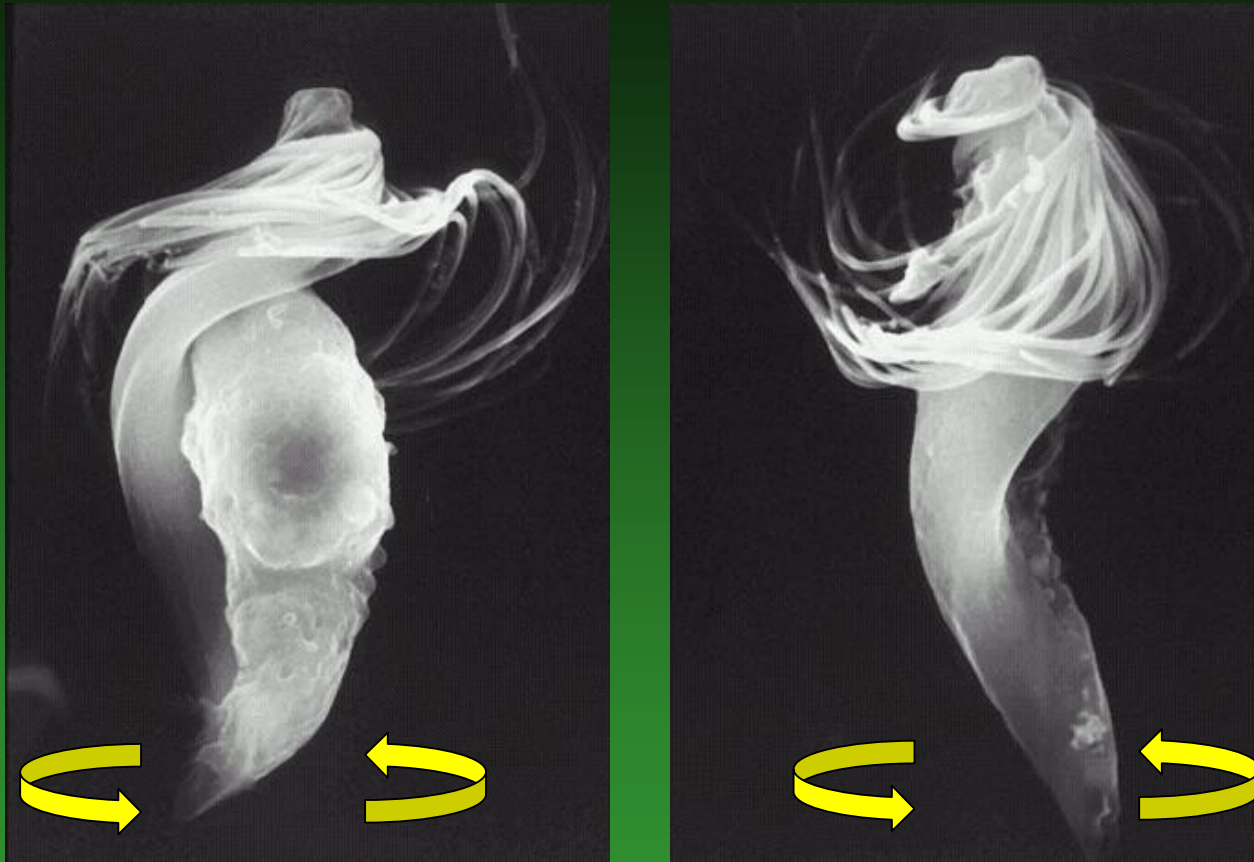


archegonium



mladý sporofyt přesličky

Spermatozoidy polyciliární (50–80 bičíků)



šroubovitý tvar (2,5–3,5 závitů), velké jádro zabírá pevnou horní část buňky; při pohybu rotují kolem podélné osy pomocí bičíků a vlní se spodní částí

jediná čel. *Equisetaceae*

Recentní zástupci značně
uniformní v jediném rodu
Equisetum.



Equisetum arvense - přeslička rolní

Z oddenku vyrůstá nejprve jarní nevětvená nezelená fertilní lodyha se sporofyly (ta po vyprášení uhyne) po té vyrazí z oddenku letní zelená sterilní lodyha.

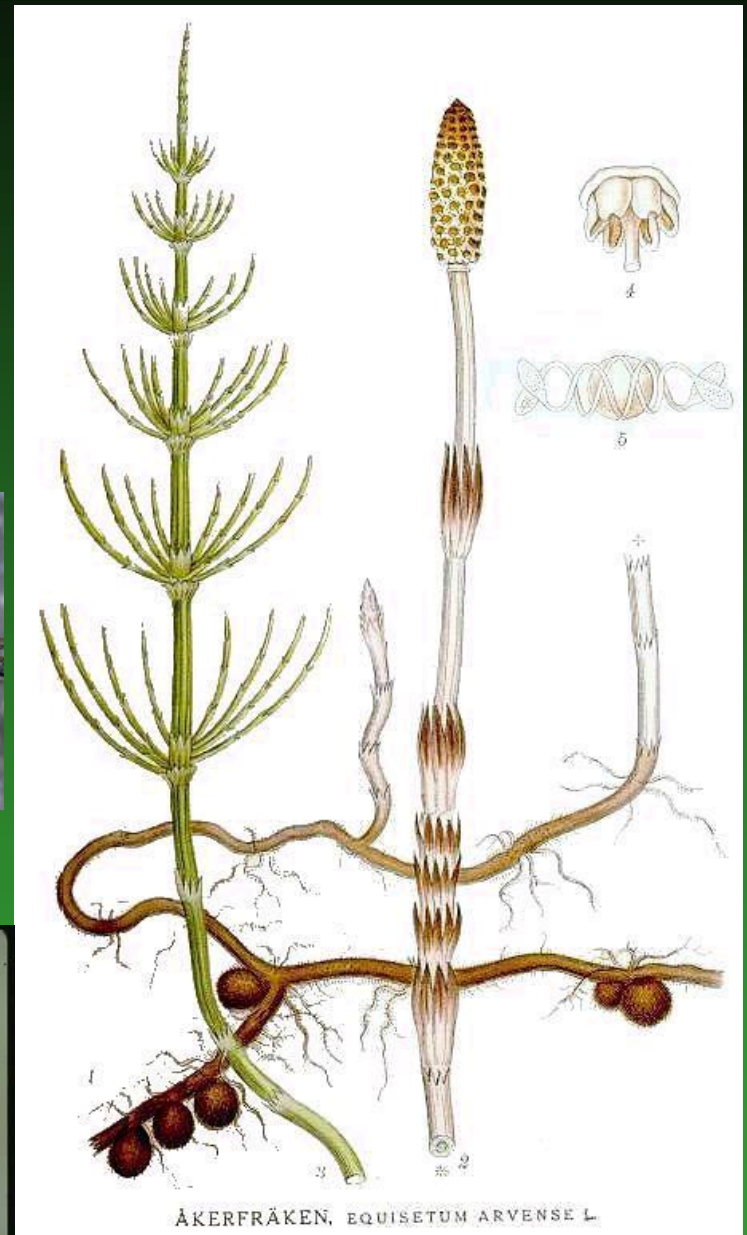
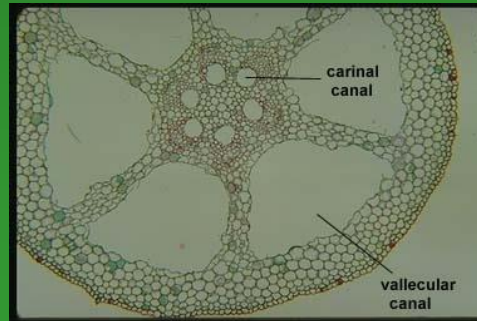


Foto: Ane Anderberg

Oddenek přesličky rolní akumuluje zásobní látky, nutné pro heterotrofní výživu jarních lodyh, formou ztlustělých bočních článků. Tyto zásobní hlízky jsou někdy vyrývány a požírány prasaty.



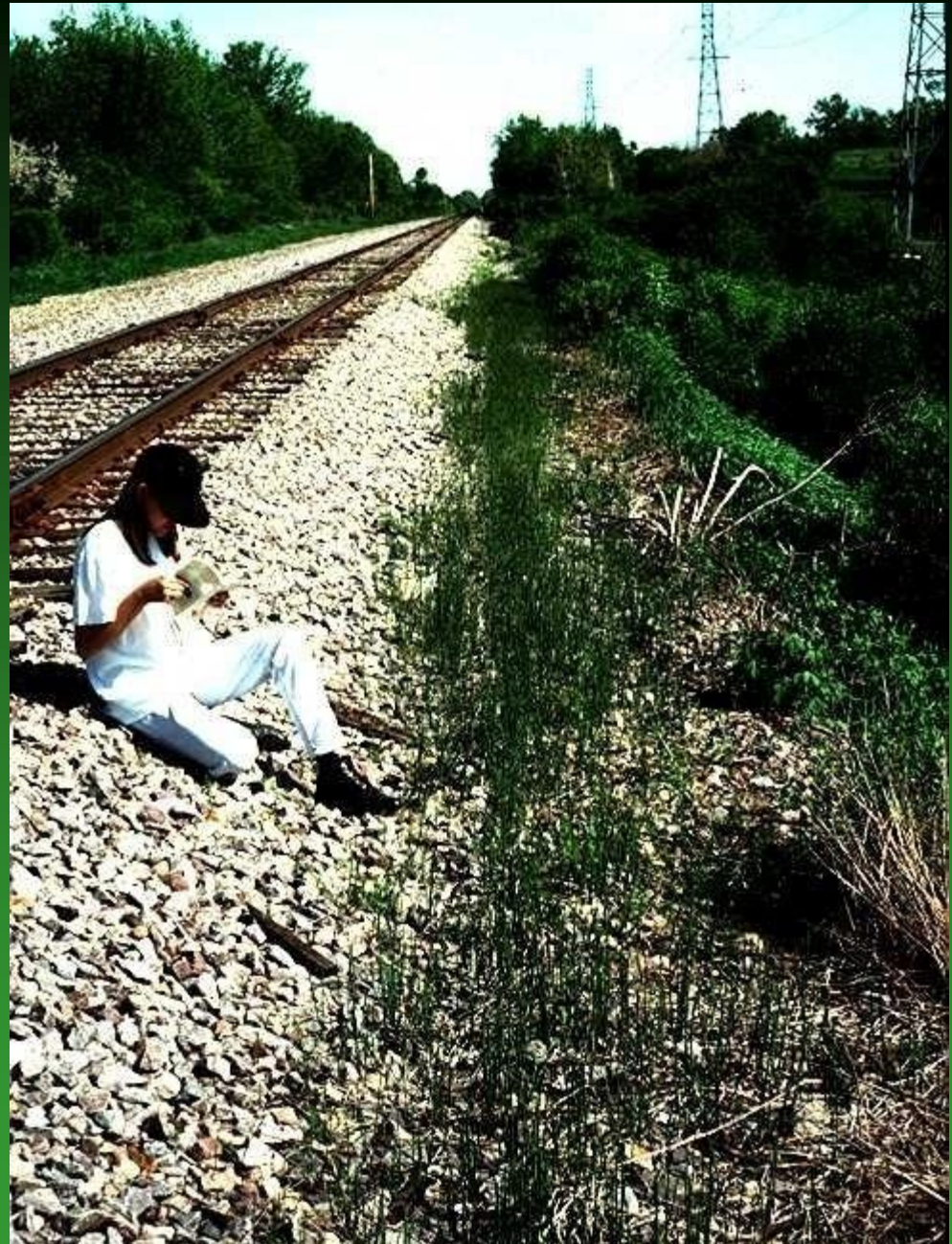
Řez oddenkem



ÄKERFRÄKEN, EQUITETUM ARVENSE L.

Přeslička rolní
roste na loukách,
podél komunikací i
jako plevel na
polích.

Letní lodyhy se
sbírají jako léčivka.

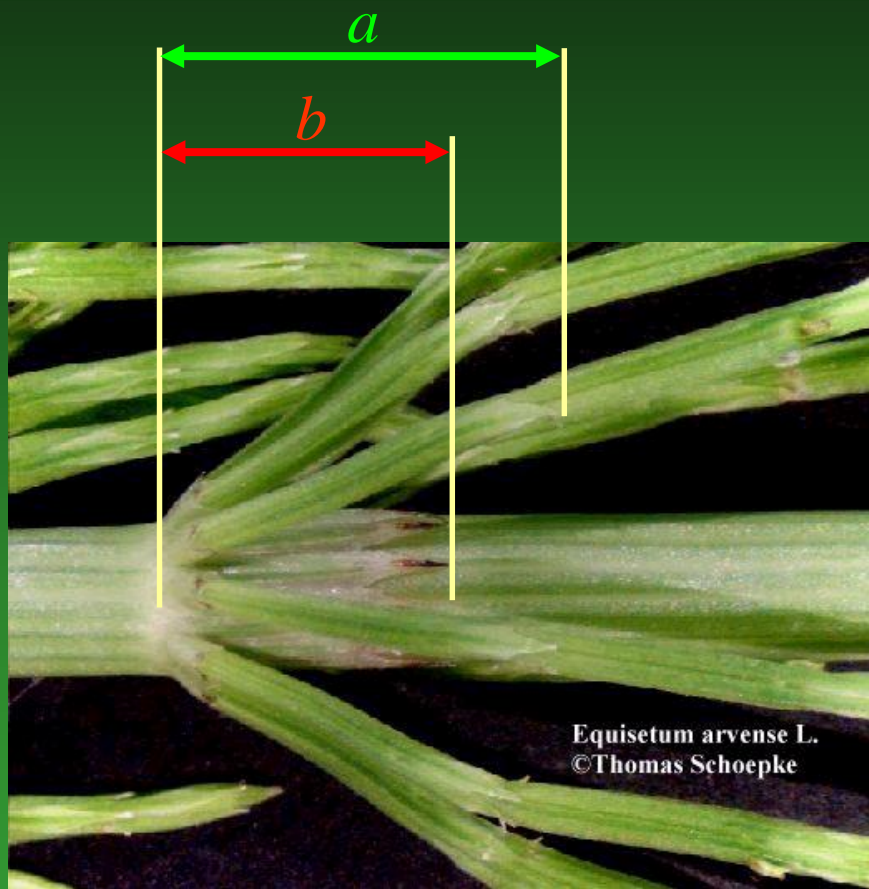


Equisetum palustre – přeslička bahenní

Po dozrání výtrusnic jarní lodyha neodumírá, ale zezelená a stává se letním asimilačním typem. Obsahuje jedovatý piperidinový alkaloid palustrin, jehož účinek se neruší sušením. Roste na vlhčích loukách.



Rozdíl mezi přesličkou rolní a přesličkou bahenní



Equisetum arvense L.
©Thomas Schoepke

Equisetum arvense

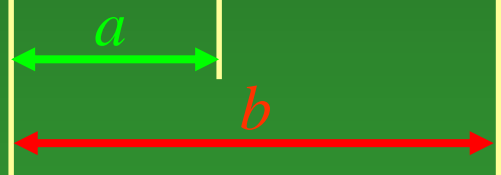
$b < a$

Equisetum palustre

$a < b$



Equisetum palustre L.
©Thomas Schoepke



a = první článek větve

b = list hlavní lodyhy

Equisetum sylvaticum - přeslička lesní

Také u ní po dozrání výtrusnic jarní lodyha neodumírá, ale mění se na zelenou letní. Na rozdíl od přesličky bahenní jsou však jejich boční větve tenčí a vícenásobně větvené. Roste ve světlejších a vlhčích jehličnatých lesích a na jejich okrajích.



Foto: Arne Anderberg

Největší zástupce současných přesliček najdeme v pralesích severním Chile – *Equisetum giganteum* – 5–13 m vysoká.



Equisetum fluviatile – vlhčí místa, břehy stojatých vod, příkopy,
velká centrální dutina,
stonek téměř hladký,





U nás je největším druhem až 2 m vysoká
Equisetum telmateia



3. třída *Marattiopsida*



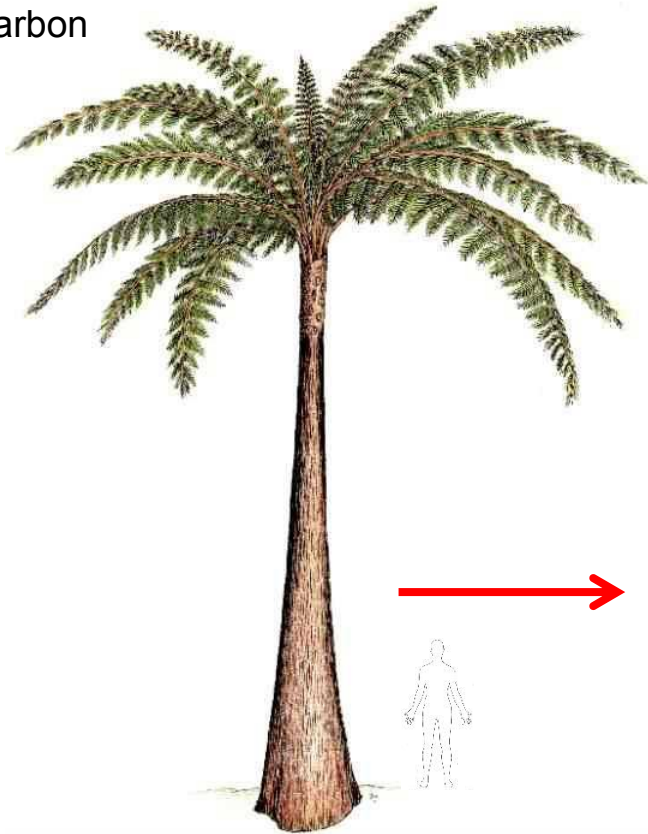
recentní i fosilní byliny i stromy s obrovskými listy
(150 druhů v tropech)

Kmen - kulovitý až soudkovitý



Kmen - kulovitý až soudkovitý
– ? vznikl reducí z fosilních
stromových marattií

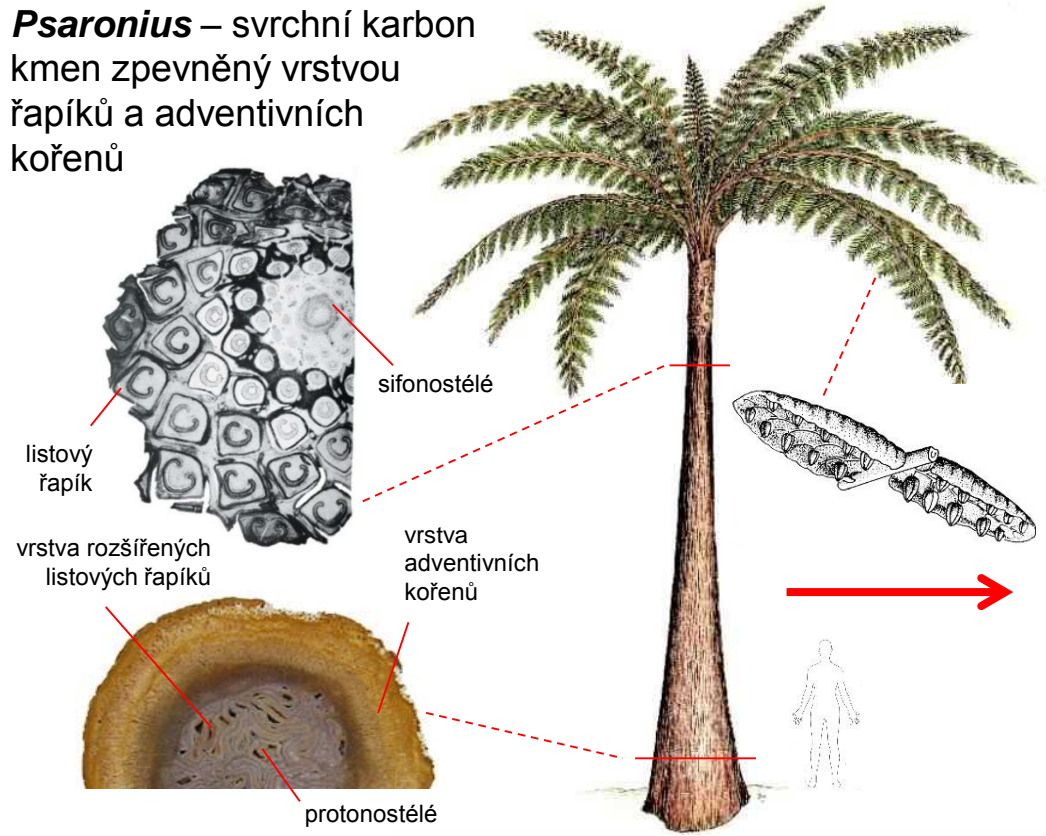
Psaronius – svrchní karbon



Kmen - kulovitý až soudkovovitý

– ? vznikl reducí z fosilních stromových marattií

Psaronius – svrchní karbon
kmen zpevněný vrstvou
řapíků a adventivních
kořenů



Listy

- mnohonásobně zpeřené nebo dlanitě složené, vzácně i jednoduché,
- až 6 m dlouhé
- ve spirále na vrcholu kmene





Řapíky – dlouhé, škrobnaté

– na bázi řapíku nápadná párovitá **aflebia** (= palisty, mušlovitého nebo ouškovitého tvaru)

Řapík listu – polycyklické diktyostélé

(diktyostélé = mnoho protostélických elementů v jednom kruhu – zde je kruhů více)

Danaea media

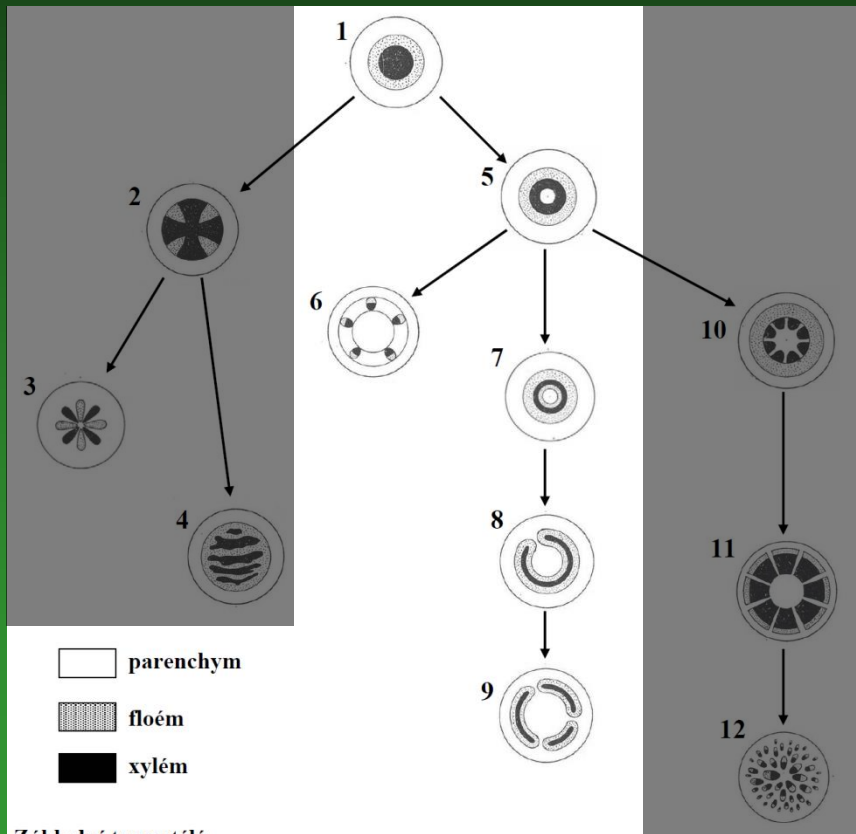


Marattia laevis



řapíky, kořeny a oddenky protkány sliznatými kanálky

Danaea – parenchymatické pletivo oddenku má červené zbarvení oddenek má také diktyostélé



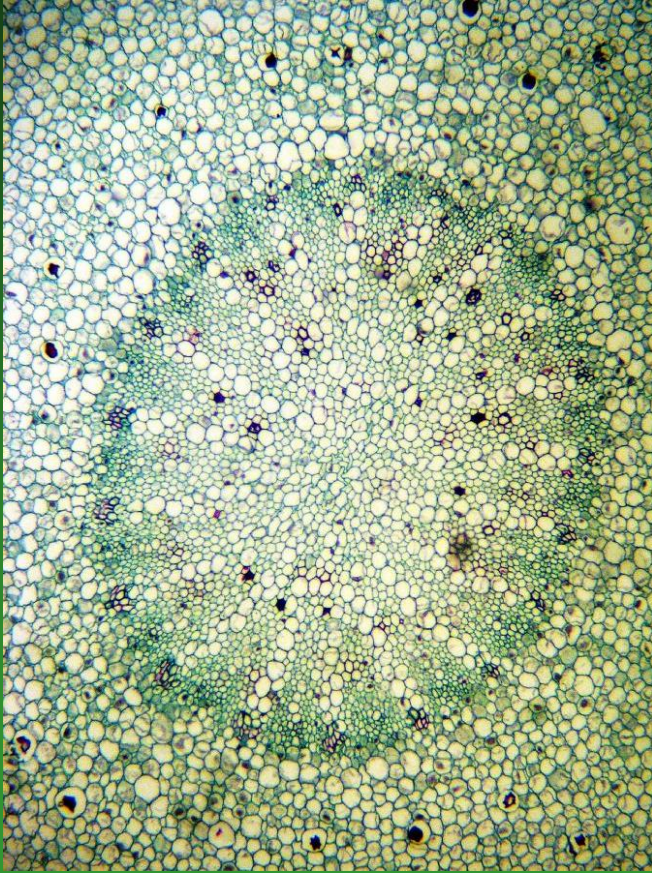
Základní typy stélé

1 protostélé, 2 stelární protostélé, 3 aktinostélé, 4 plekto­stélé, 5 sifonostélé ektofloické, 6 arto­stélé, 7 sifonostélé am­fifloické, 8 solenostélé, 9 diktyostélé, 10 diktyostelické monostélé, 11 eustélé, 12 ataktostélé



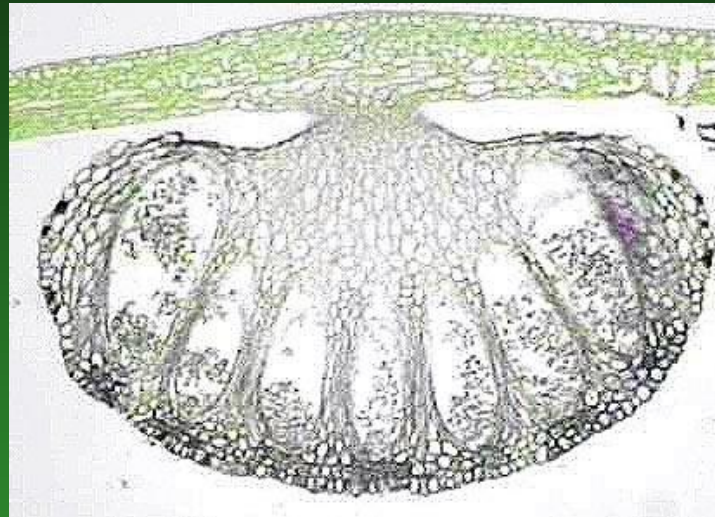
Zduřelé báze větven
vedlejších úkrojků
vyplněné zásobními
látkami
Angiopteris

Kořeny - polyarchní vodivé elementy na příčném řezu kořenem – typický znak pro *Marattiopsida*



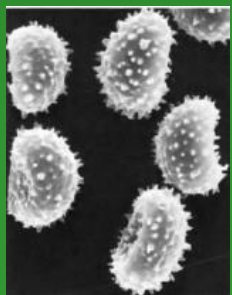


Sporangia na rubu listů,
eusporangiátní,
izosporická,

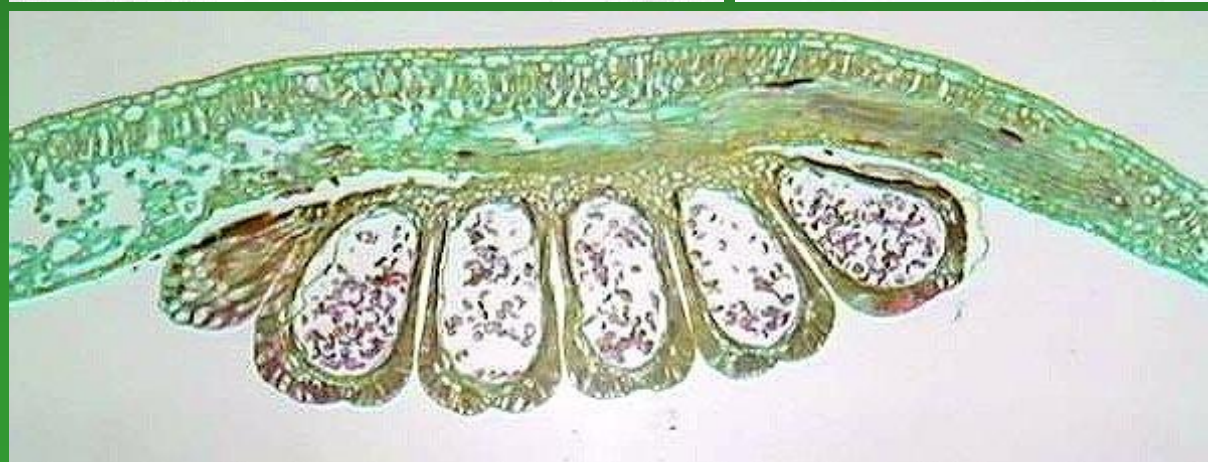


Srostlá v elipsoidní
synangia *Marattia*

Nesrostlá, ale v
těsných shlucích
Angiopteris



Spóry
fazolovité





Gametofyt (prothallium)
nadzemní, z více vrstev buněk,
dlouhověký, připomínající
frondózní játrovky
oboupohlavný



Archangiopteris –
otevřené ústí krčku
v pletivu
zanořeného
archegonia

Angiopteris evecta gametofyt s mladým
sporofytem



4. třída *Polypodiopsida* (vlastní kapradiny)



Izosporické terestrické leptosporangiátní kapradiny (~10 700 druhů)

listy megafylní, často složité stavby a inervace, v mládí
circinálně svinuté



někdy diferenciaci listů na sporofyly a trofify;
jindy se trofosporofyly od trofifylů neliší



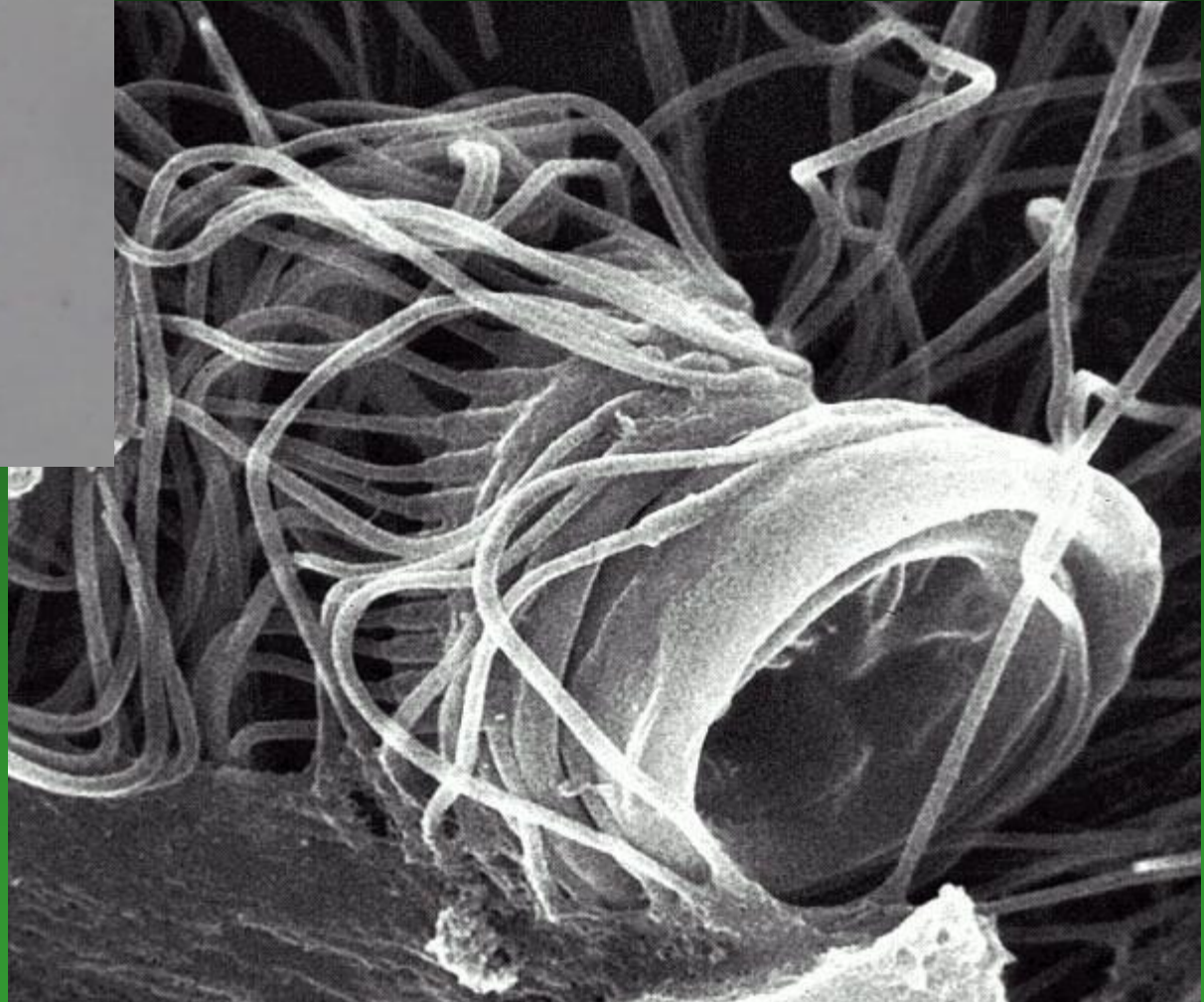
Osmunda cinnamomea



Asplenium trichomanes

spermatozoidy polyciliátní

http://wn.com/release_of_sperm_in_fern



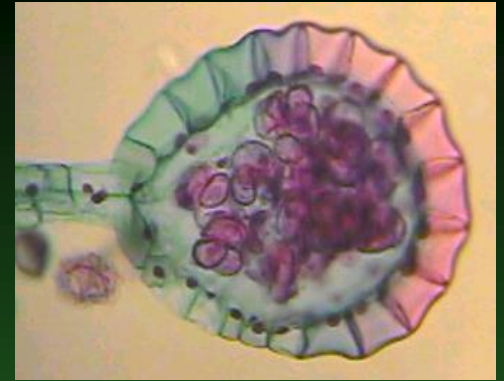
1. řád *Polypodiales*

recentní i fosilní, terestrické

listy většinou trofosporofylní, peřeně členěné

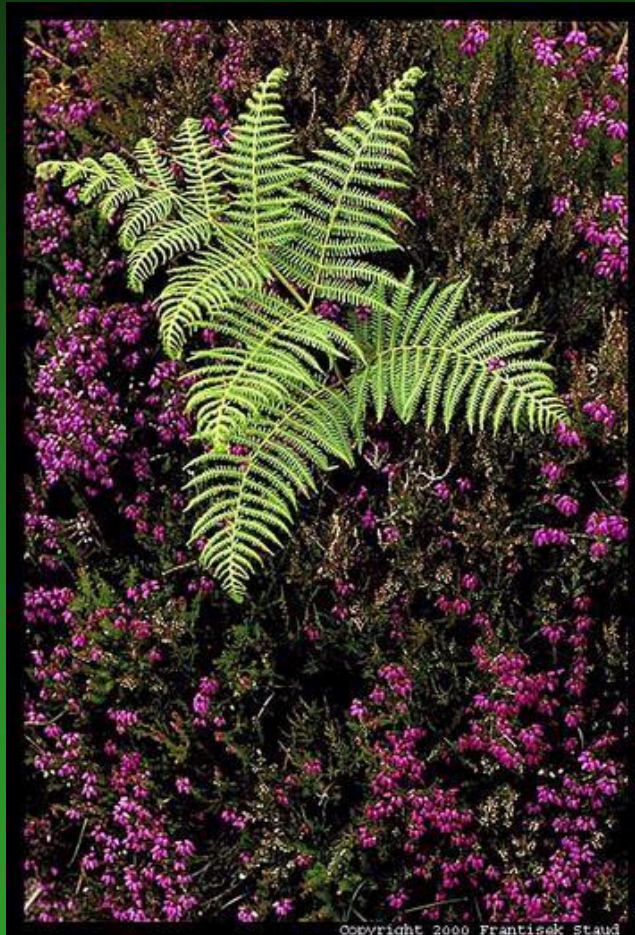
izosporické,

sporangia – tenkostěnná (leptosporangiální), drobná, stopkatá



Největší diverzita ve vlhkých tropech

Byliny terestrické
i epilitické



vzácněji dřeviny
až 25 m vysoké



nebo epifyty



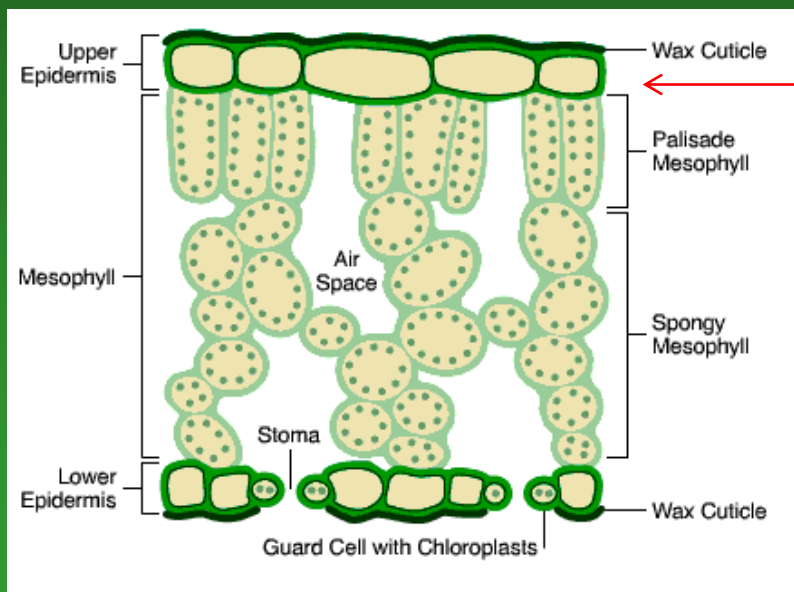
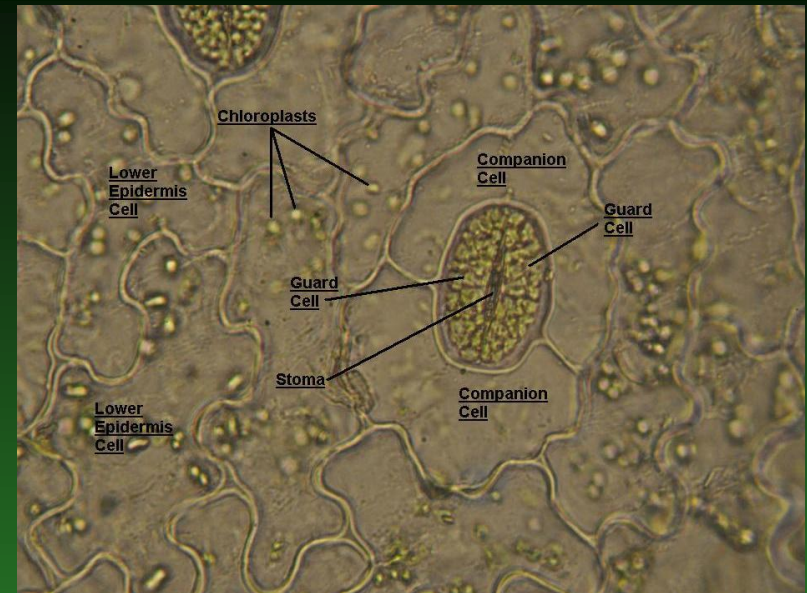
Většina druhů kapradin jsou rostliny lesního podrostu



Divergence v druhohorách a třetihorách

Nebyly „vytlačeny“ krytosemennými, jak se někdy uvádí. Naopak patrovitá struktura lesů semenných rostlin zřejmě vytvořila nové niky a tedy prostor k divergenci leptosporangiátních kapradin

Listy – u stínomilných kapradin mohou být chloroplasty i v epidermálních buňkách →



Krytosemenné rostliny mají v epidermis chloroplasty jen ve svěracích buňkách.

V epidermis ponořených listů mohou mít chloroplasty některé vodní rostliny

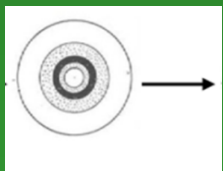
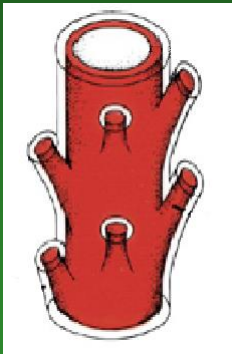
Stonek nečláňkovaný,
obvykle jen jako oddenek



Vodivé elementy stonku

xylem - tracheidy

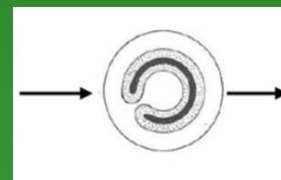
bez jizev



sifonostélé
(amfifloické)



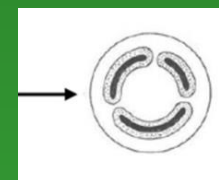
ojedinělé
podlouhlé
jizvy



solenostélé



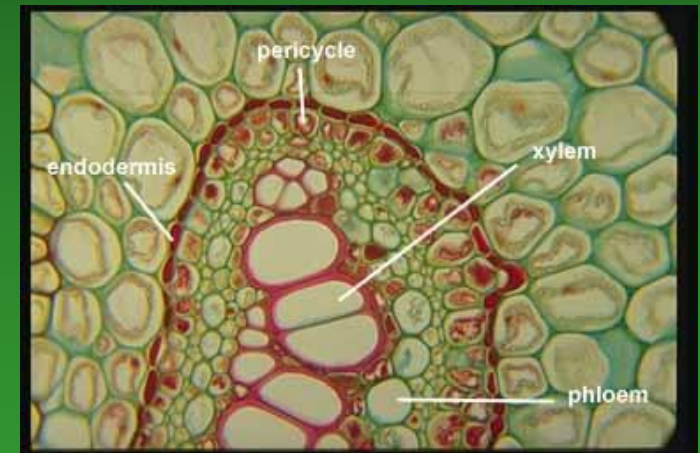
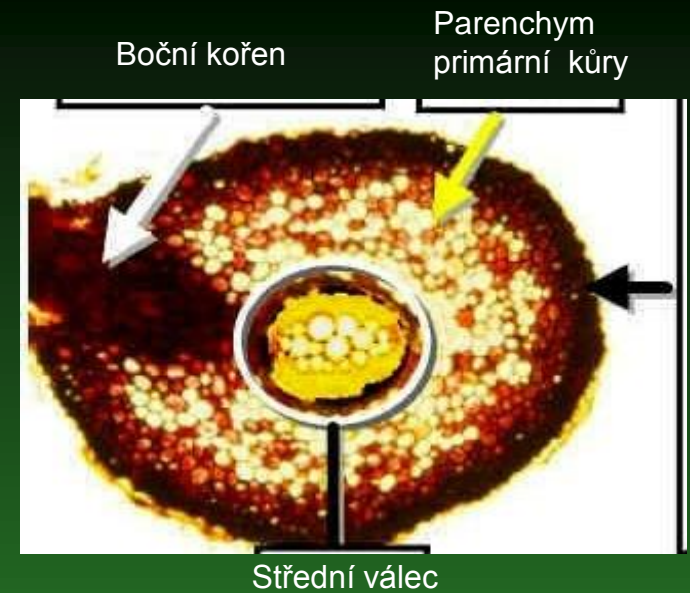
četné
paralelní
jizvy



diktyostélé

Kořeny - adventivní - vyrůstají na oddenku nebo na nadzemních stolonech

Vodivé elementy kořenů monoarchní až polyarchní

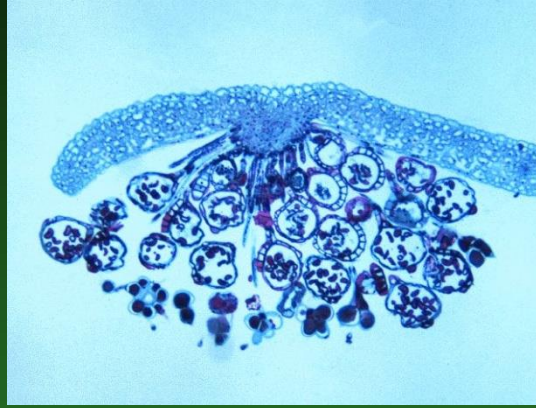


Sporangia na spodní straně listů, nikdy ne ve strobilech!



Pleviny (paleae) = šupinovitě blanité trichomy žlutavé, rezavé, hnědé až černé barvy

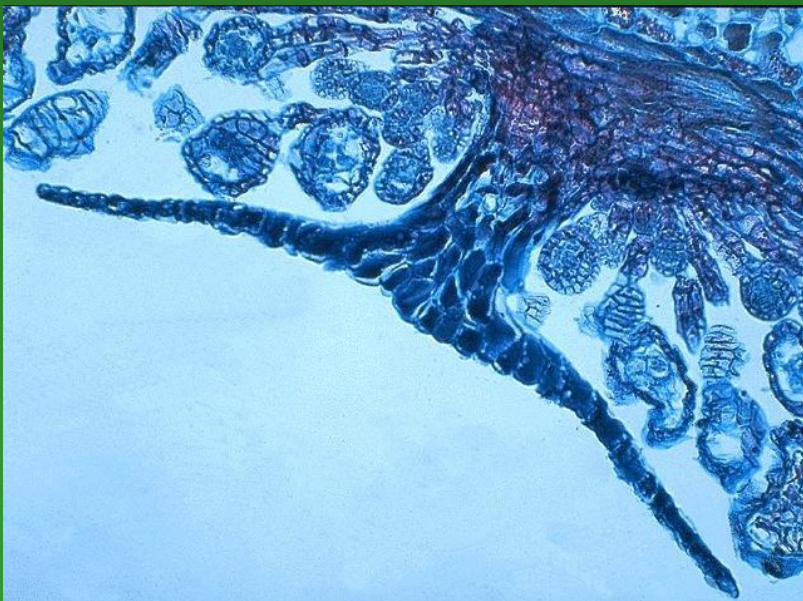
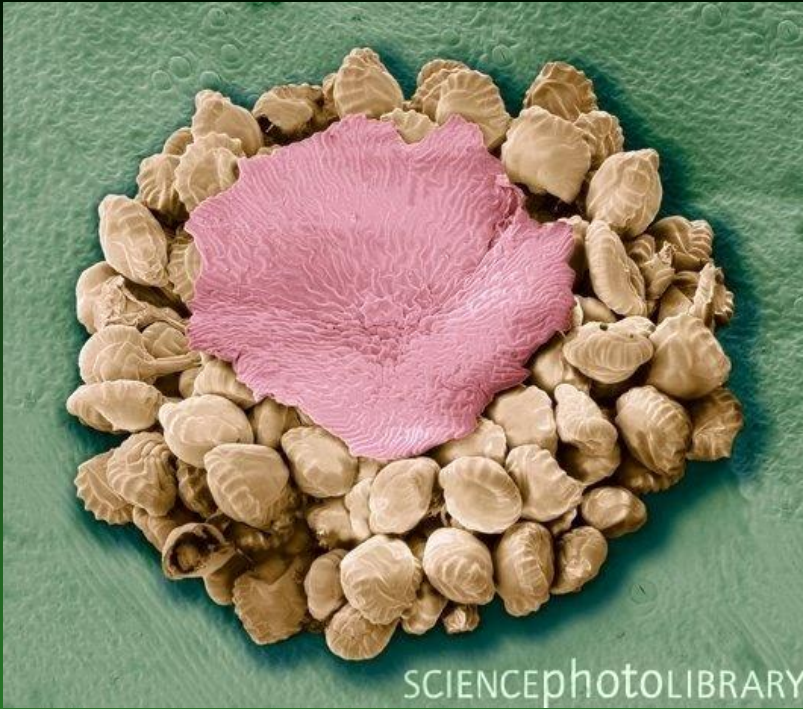
Sporangia ve shlucích sorech; slévají-li se sory na větší ploše, mluvíme o coenosorech, volná (nikdy nesrostlá v synangia)



Fern sori on the underside of a frond

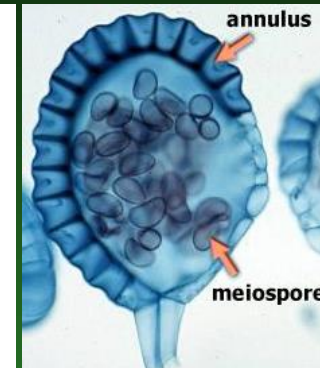
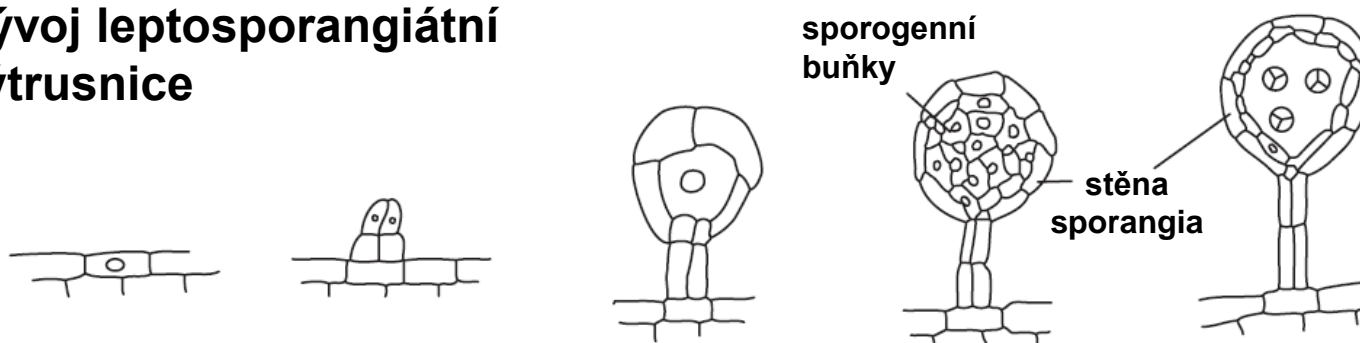


Sory někdy kryje ostěra
(= indusium)

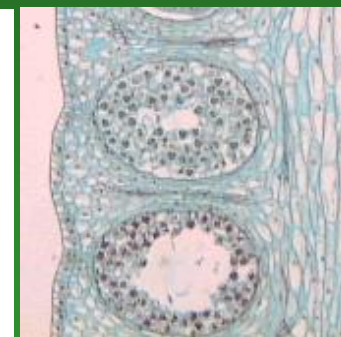
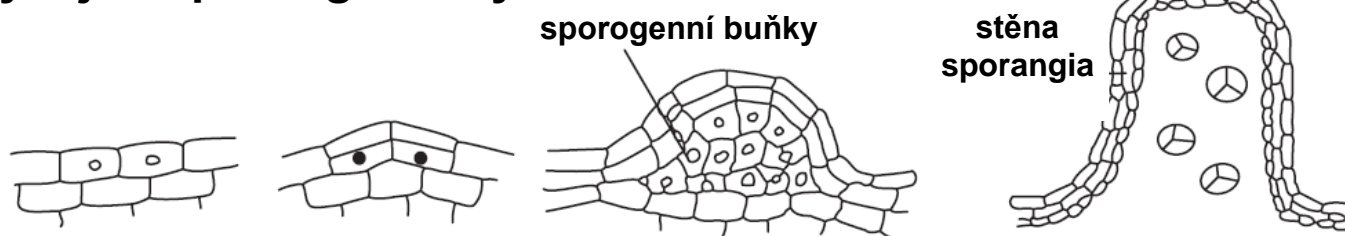


Sporangia leptosporangiální = tentostěnná
na rozdíl od eusporangiálních se diferencují ven, ne dovnitř

Vývoj leptosporangiální výtrusnice



Vývoj eusporangiální výtrusnice



Ophioglossum

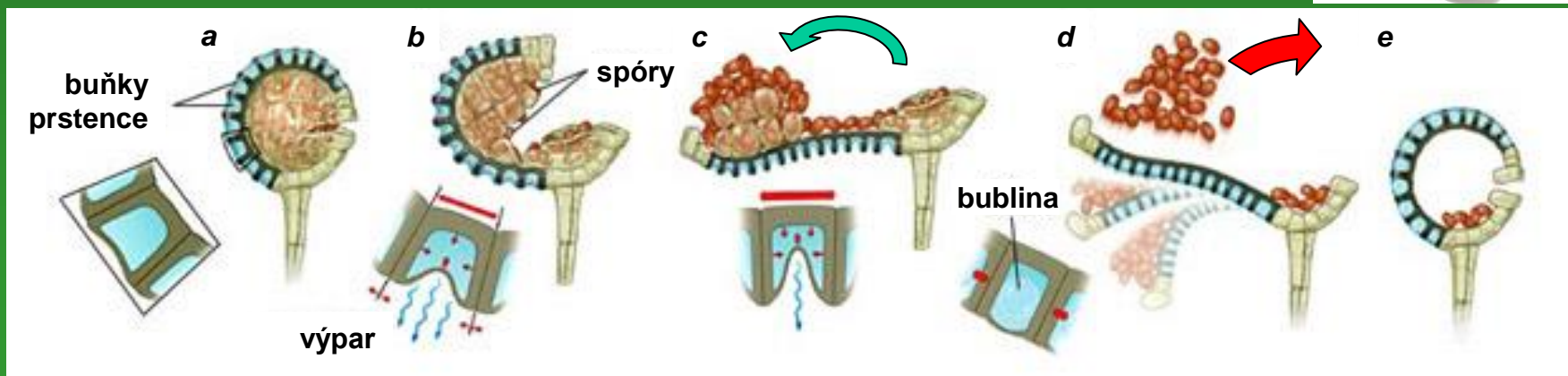
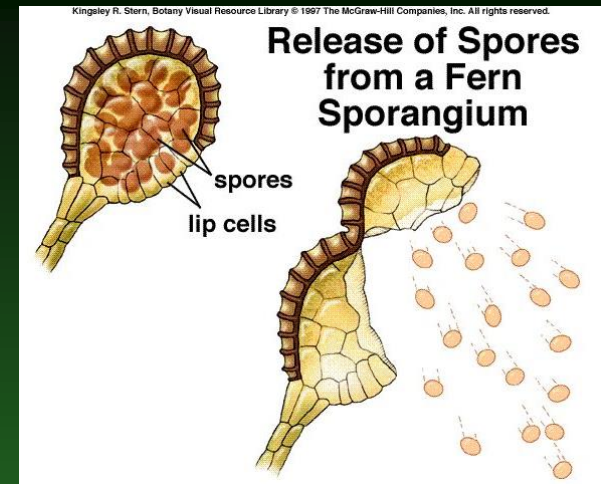
Prstenec (= annulus) je řada buněk na kýlu sporangia

1. Otvírá a zavírá sporangia
2. Katapultuje spory

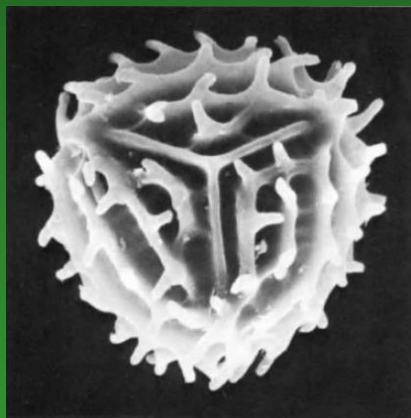
Prstencové buňky mají ztlustou vnitřní stěnu a stěnu se sousední prstencovou buňkou

V suchém počasí:

1. **Natahování katapultu**: vysycháním buňky prstence zmenšují objem – jejich vnější stěna se deformuje – prstenec se prohýbá – sporangium se pomalu otvírá – protitlak vnitřních stěn buněk annulu narůstá – katapult se natahuje (celé trvá několik sekund)
2. **Výstřel** = kavitační kolaps vyplní buňky vzduchem – buňky dostanou původní tvar a tak vrátí prstenec prudce do původní polohy – spory jsou během okamžiku katapultovány (rychlostí ca 10 m/s) – sporangium se zavře



Spory nezelené, monoletní, fazolovitého tvaru, hladké, řidčeji tripletní

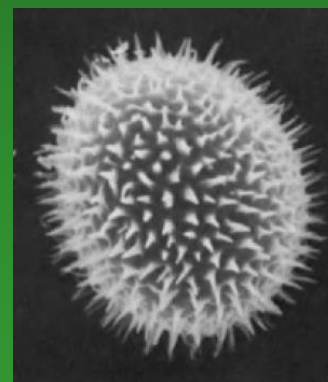


Anemia phyllitidis

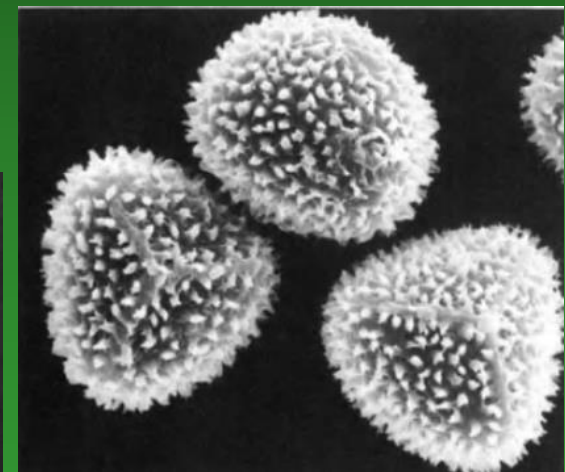


Blotiella lindeniana

Někdy s háčkovitými útvary
připomínajícími entomogamní pyl
(?)



Ctenitis hirta



Hemionitis palmata

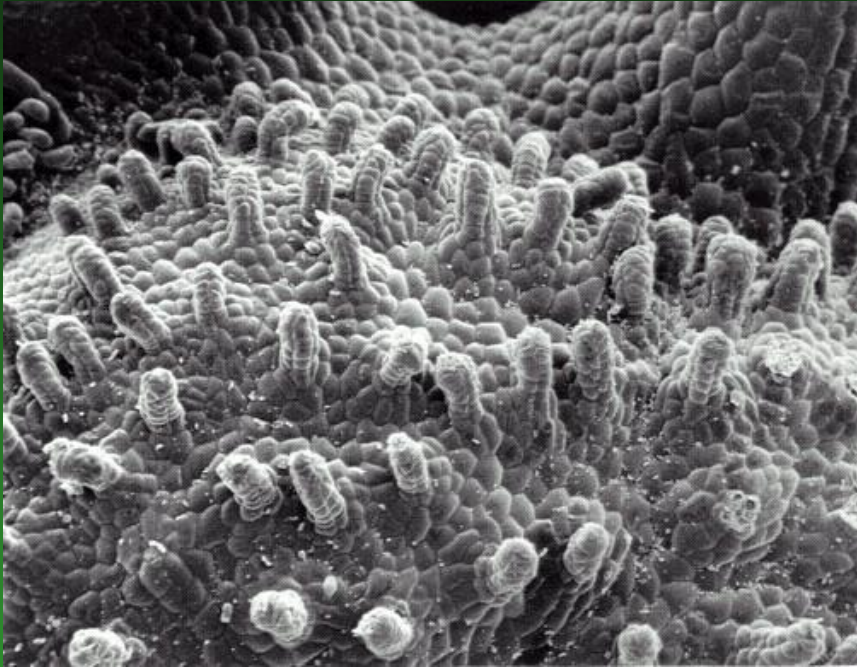
Výrůstky = šíření více spór pohromadě jako u přesliček ?

Gametofyt (prothalamium) – vlhká půda a skály, často pospolitě, či mezi mechem

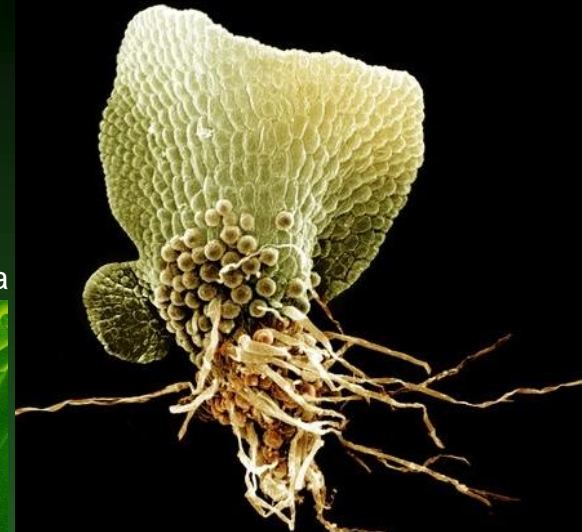


Gametangia – neponořená (antheridia), nebo slabě ponořená (archegonia) do pletiva báze; spermatozoidy polyciliární (často po 32 v antheridiu)

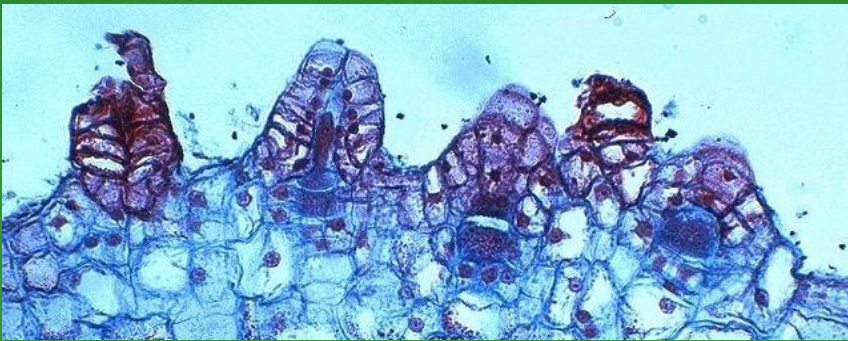
archegonia



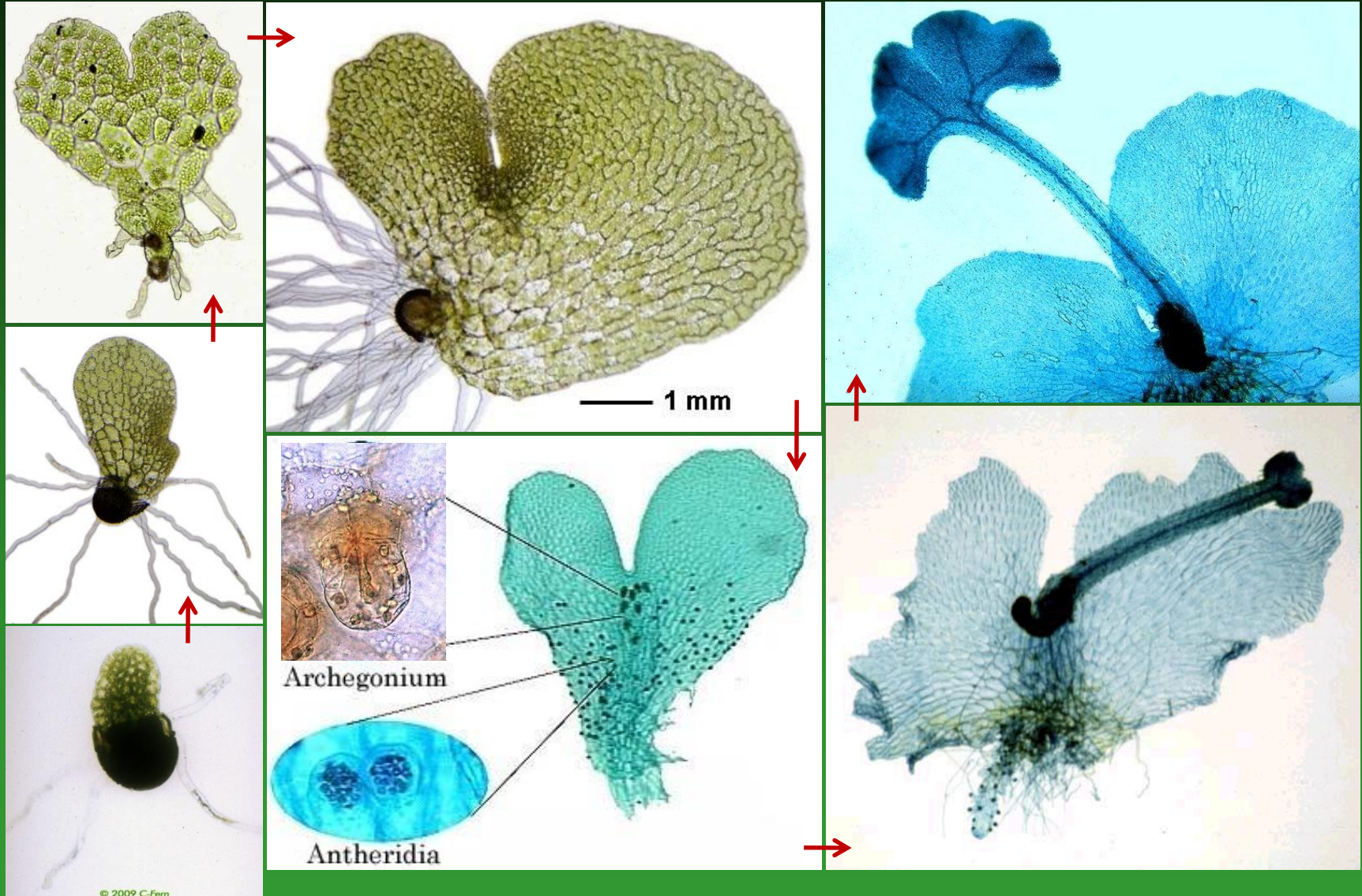
antheridia



SCIENCEPHOTOLIBRARY



Gametofyt (prothalamium) – nadzemní, zelený, obvykle srdčitého tvaru, jednovrstevvý, na bázi vícevrstevný s rhizoidy a gametangii, často krátkověký

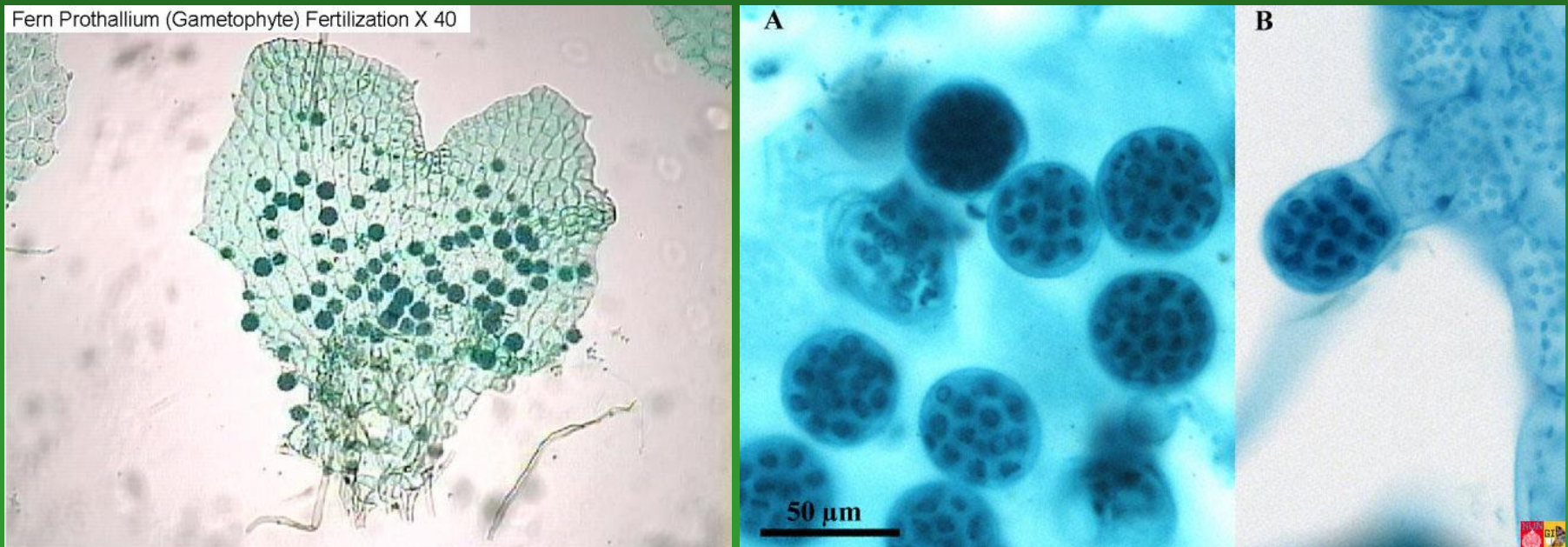


Prothalia – primárně oboupohlavná, druhotně často jedнопohlavná

Komunikace prothalií pomocí fytohormonů (antheridiogenů ze skupiny giberelinů)
– vzniká jen jeden typ pohlavních orgánů ve skupině prothalií

= prevence inbrední deprese, která by při samooplození v rámci jednoho gametofytu byla daleko razantnější, než při samooplození u krytosemenných.
(Jiný typ prevence = protandrie = antheridia dřív dozrají)

Důvod: gametofyt nepodstupuje při tvorbě gamet meiozi, nedochází k segregaci a všechny jím vytvořené gamety jsou geneticky identické



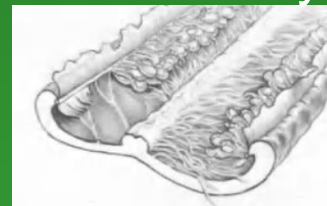
Pteridium aquilinum - hasivka orličí - naše největší kapradina (listy až 2.5 m dlouhé) světlejší stanoviště, celkově kosmopolitní rozšíření, jedovatá - kyanogenní sloučeniny.



Coenosory kryté podvinutým krajem listu a tenkým lištovitým indusiem



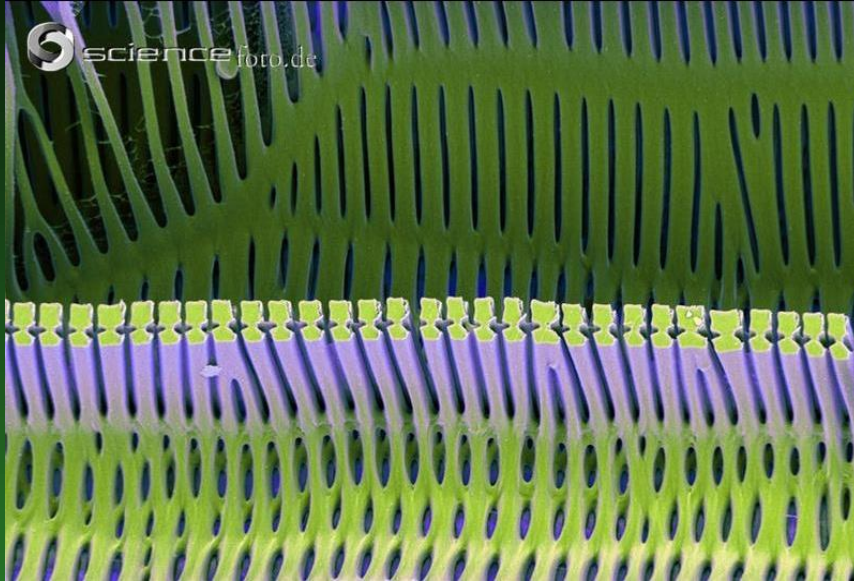
Spóry triletí



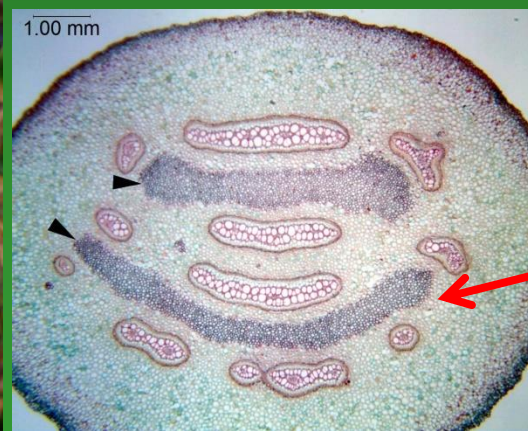
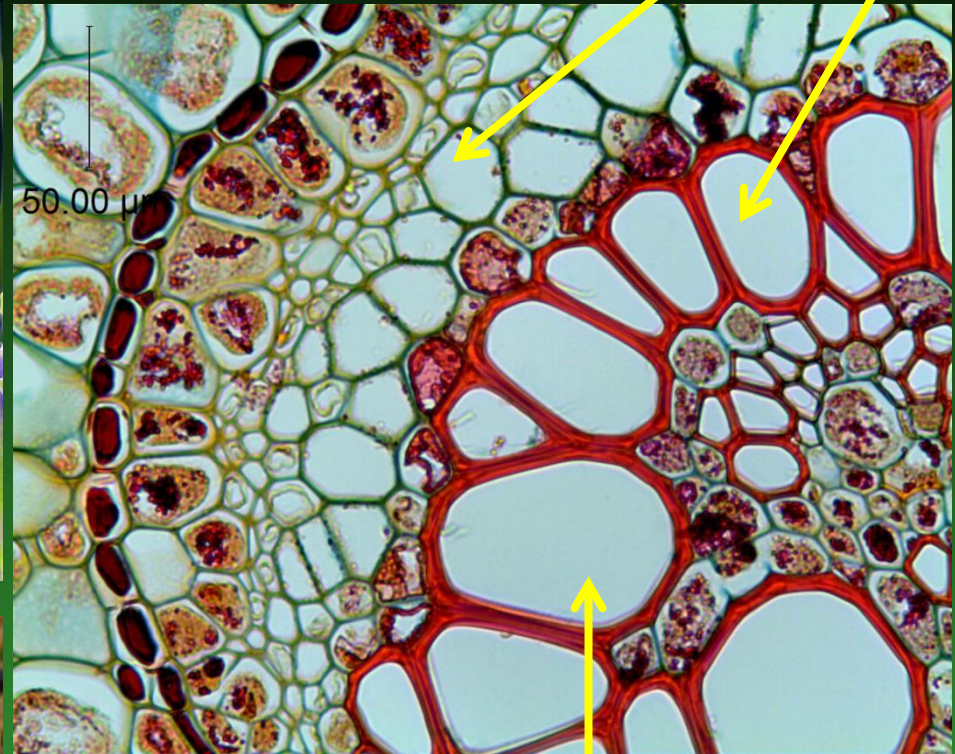
Dennstaedtiaceae (170 druhů hlavně tropy)

Pteridium aquilinum – vyvinuly se u ní tracheje !

floem xylem



(c) G. Wanner, Ludwig Maximilian University, Munich, Germany



© 2012 by Mihai Costea

Tracheje na příčném řezu oddenkem *Pteridium aquilinum*

sklerenchymatické fibrily

terminální a boční perforace se liší jen málo



© T. Abe Lloyd

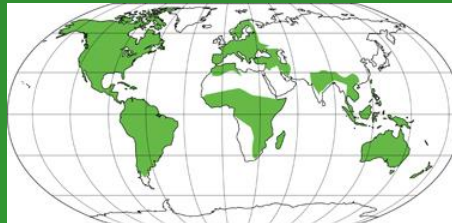


Notholaena (*Paraceterach*)

marantae - podmrška jižní
zasahuje k nám ze Středomoří
lokalitou na hadcových skalách u
Mohelna. (nedávno i v Čes.
Krasu)
Rub listů hustě rezavě plevinatý



Hadcová step u Mohelna



Pteridaceae
(950 druhů hlavně tropy)

Do stejné čeledi *Pteridaceae* patří také

Anogramma leptophylla

– hojný v subtropech a mírném pásmu, např. ve Středozeří – „**mechorostový**“ **životní cyklus**

sporofyt - žije krátce, obvykle 1 sezónu

samičí gametofyt - má hlízkku a žije několik let !

z hlízkky žije částečně i mladý sporofyt !



Ann. Bot. Fennici 48: 465–472 ISSN 0003-3847 (print) ISSN 1797-2442 (online)
Helsinki 30 December 2011 © Finnish Zoological and Botanical Publishing Board 2011

Gametophyte features in a peculiar annual fern,
Anogramma leptophylla

Emilia Pangua*, Isabel Pérez-Ruzafa & Santiago Pajarón



Fig. 1. Photograph of an *Anogramma leptophylla* prothallium with a well developed tubercle. Bar = 1 mm.



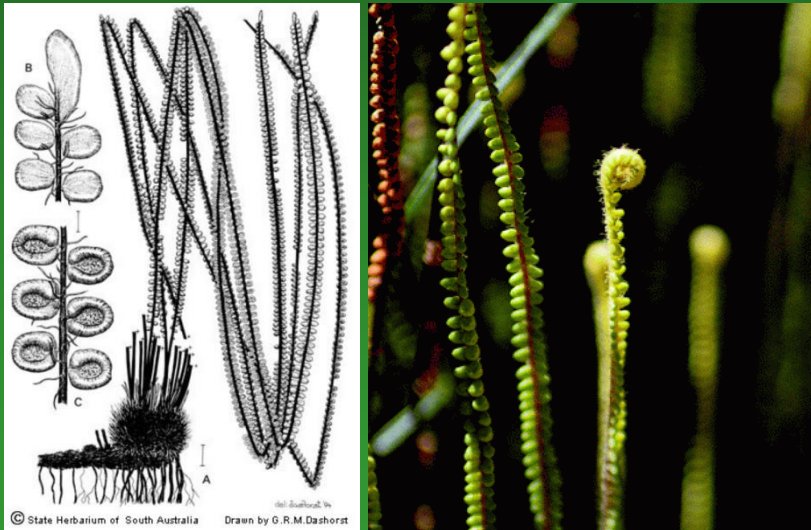
Do stejné čeledi *Pteridaceae* patří také australská
Platyzoma microphyllum

! **heterosporická** leptosporangiátní kaprad'

2 velikosti spór:

velké (175 μm – 16 / sporangium) → samčí prothalia

malé (85 μm – 32 / sporangium) → protogynická
 hermafroditní prothalia

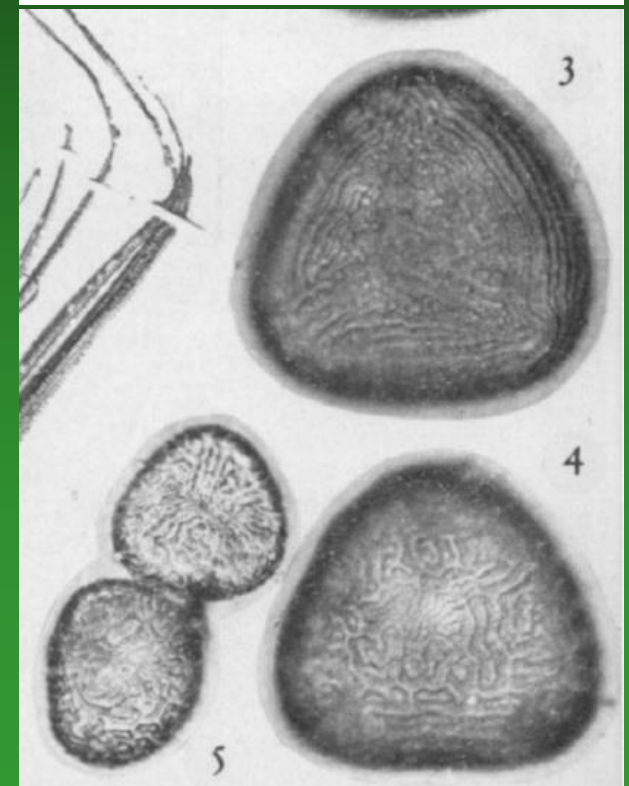


Amer. Jour. Bot. 51(9): 939-942. 1964.

PLATYZOMA—A QUEENSLAND FERN WITH INCIPIENT HETEROSPORY!

ALICE F. TRYON

Gray Herbarium, Harvard University, Cambridge, Massachusetts



Trichomanes speciosum – atlantský druh vlhké pískovcové skály Českosaského Švýcarska – jen gametofyty vláknitého charakteru. Sporofytní listy jednovrstevné bez průduchů



čel. *Hymenophyllaceae*

Nephrolepis exaltata - nejčastěji u nás pěstovaná pokojová kapradina, dobře snáší suchý vzduch panelových bytů. Původně epifyt tropických oblastí. Okrouhlá induzia.

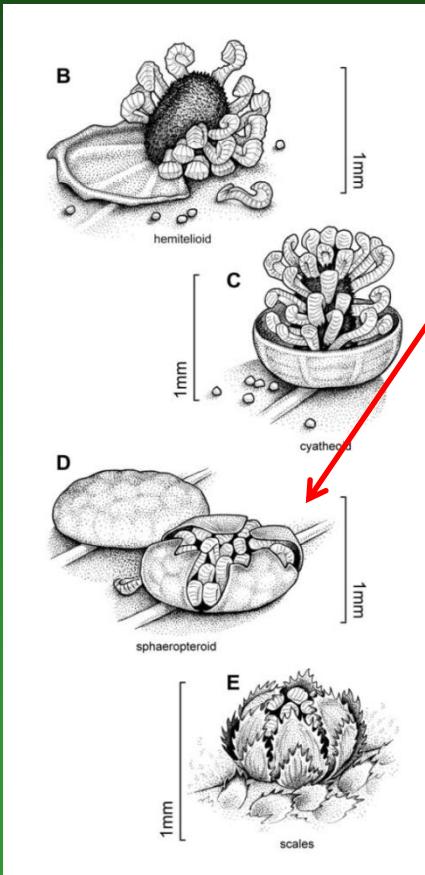
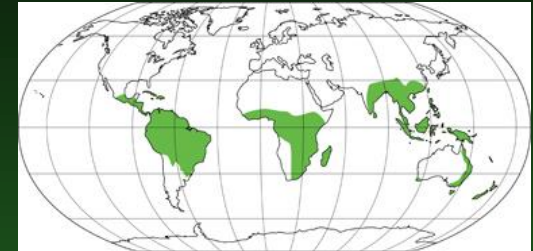


Nephrolepidaceae – tropické epifyty

Recentní stromové kapradiny (až 20 m vys.) patří k rodům **Dicksonia** (Dicksoniaceae - 30 druhů) a **Cyathea** (Cyatheaceae - 600 druhů)

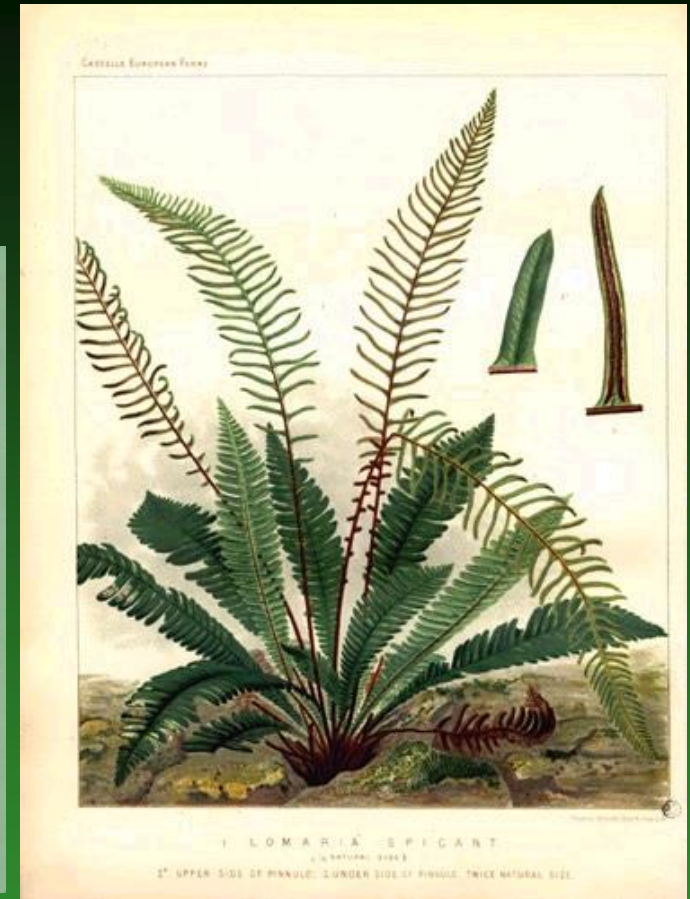


- kmen nevětvený, štíhlý, pokrytý trichomy
- listy až 3 m dlouhé, vícenásobně zpeřené.
- sporangia v sorech krytá ostěrami (miskovitými, „tortillózními“, až „hlávko-zelíoidními“)
- i zde klasická krátkověká srdčitá prothalia



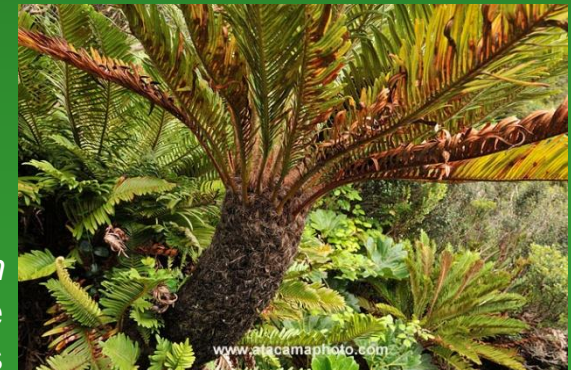
Blechnum spicant - žebrovice různolistá

- u nás horské lesy
- dimorfní listy
(trofofyly a trofosporofyly)
- výtrusnice v coenosorech
podél žilky úkrojků

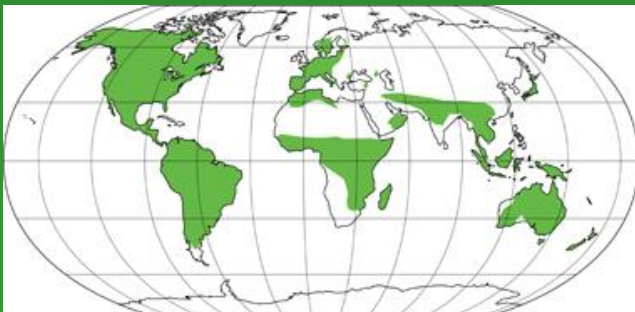


Blechnaceae –
200 druhů
hlavně tropy

stromové *Blechnum
cycadifolium* na ostrově
Juan Fernandes



Phegopteris connectilis -
bukovinec osladičovitý roste u
nás často v bukových lesích



Thelypteridaceae – 950 druhů
hlavně tropy

Athyrium filix-femina - papratka samičí

Nejhojnější kapradina našich lesů. Čárkovité sori s lištovitým indusiem



Athyriaceae - hlavně tropy, u nás jen papratka

Cystopteris fragilis - puchýřník křehký častý na skalách a zdech



Cystopteridaceae - u nás 2 rody, oválné sori na žilkách s malým šupinovitým induziem nebo bez



Gymnocarpium dryopteris
bukovník kaprad'ovitý častý v
bukových lesích
Induzium chybí

Cystopteridaceae



Pěstovaný *Matteucia struthiopteris* - pérovník pštrosí s listy výrazně rozlišenými na trofofyly a sporofyly (Preslové mu říkali peropušník)



Onocleaceae – 5 druhů hlavně v mírném pásu sev. polokoule

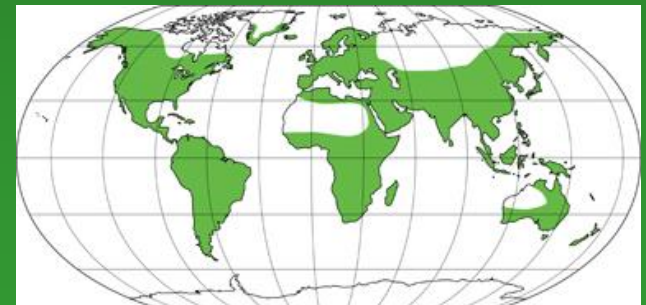
Asplenium trichomanes

pensum

sleziník červený – na různých
skalních substrátech hojně



Aspleniaceae – 700
druhů

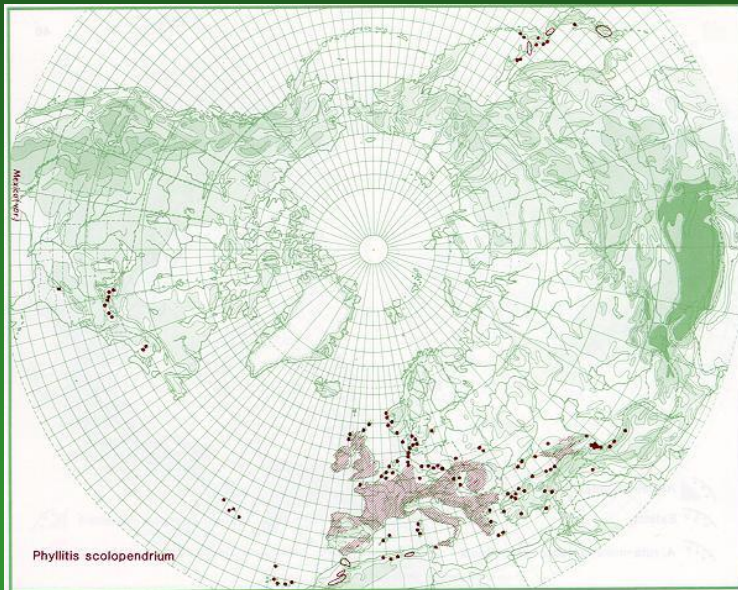


Asplenium ruta-muraria - sleziník routička zední –
vápencové skály a zdi



Aspleniaceae

Velmi vzácný je u nás
Phyllitis scolopendrium -
 jelení jazyk celolistý (vzácně
 např. v Mor. Krasu) s
 celistvými listy a čárkovitými
 coenosory



Aspleniaceae

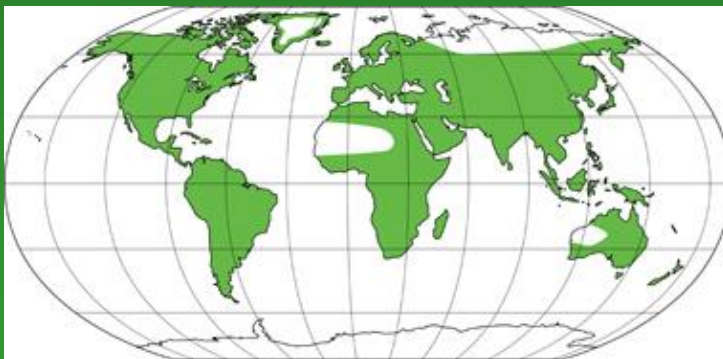


Dryopteris filix-mas

pensum

kaprad' samec

- hojná v lesích
- ledvinitá indusia = znak rodu *Dryopteris*



Dryopteridaceae – 1700 druhů



Kaprad' samec v minulosti léčivka

(Proti střeavním hlístům a tasemnicím,
příp. jako prostředek na zahánění
d'ábla, později v peřinách jako
odpuzovač blech)

Celá rostlina jedovatá - těžké otravy -
zvracení, křeče, žluté vidění, poruchy
dechu, bezvědomí, smrt.

Při vyléčení často trvalá slepota =
důsledek dlouhotrvajících křečí
sítnicových cév



Dryopteris carthusiana
pensum
kaprad' osténkatá



Polypodium vulgare - osladič obecný
 na skalách hojně

okrouhlé sori
 bez induzií
 na jednoduchých
 úkrojcích
 ve 2 řadách



Polypodiaceae – 1200 druhů



Do čel. *Polypodiaceae* patří také tropické epifyty z rodu *Platynerium* - parožnatka se zajímavě heterofylními listy. Pěstovány ve sklenicích a někdy i v bytech.



2. řád *Salviniales*



heterosporické leptosporangiátní kapradiny

***Marsileaceae* – marsilkovité**

bahenní a vodní v půdě **kořenující** byliny

horizontální plazivý oddenek

listy - šídlovité

- nebo s plochou čepelí - 2 nebo 4 četné s dlouhým řapíkem

sporangia – leptosporangiátní ale **hetrosporická**

shluky sporangií sori – uzavřené v přeměněných listových úkrojcích – **ve**
sporokarpech – oválného nebo kulovitého tvaru

v jednom sporokarpu mega- i mikrosporangia,

prothalia se vyvíjejí uvnitř spór

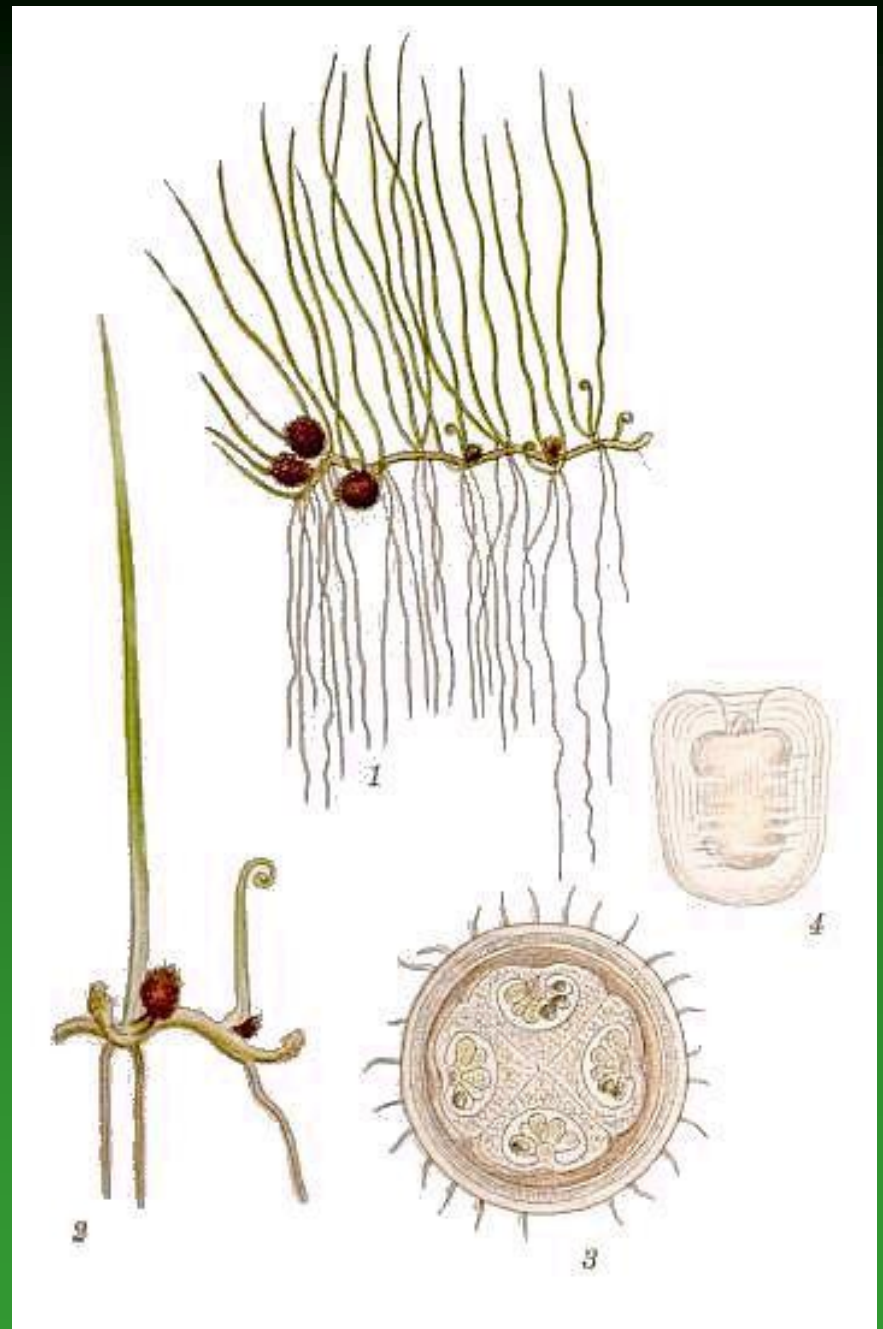
jako sporokarpium přečkává rostlina nepříznivé podmínky



Marsileaceae - marsilkovité (75 druhů)

U nás jen velmi vzácně

- *Pilularia globulifera* - míčovka kulkonosná
s šídlovitými listy, kdysi vzácně na Třeboňsku.
Na Slovensku vzácně tam, kde byla nebo jsou
rýžová pole.





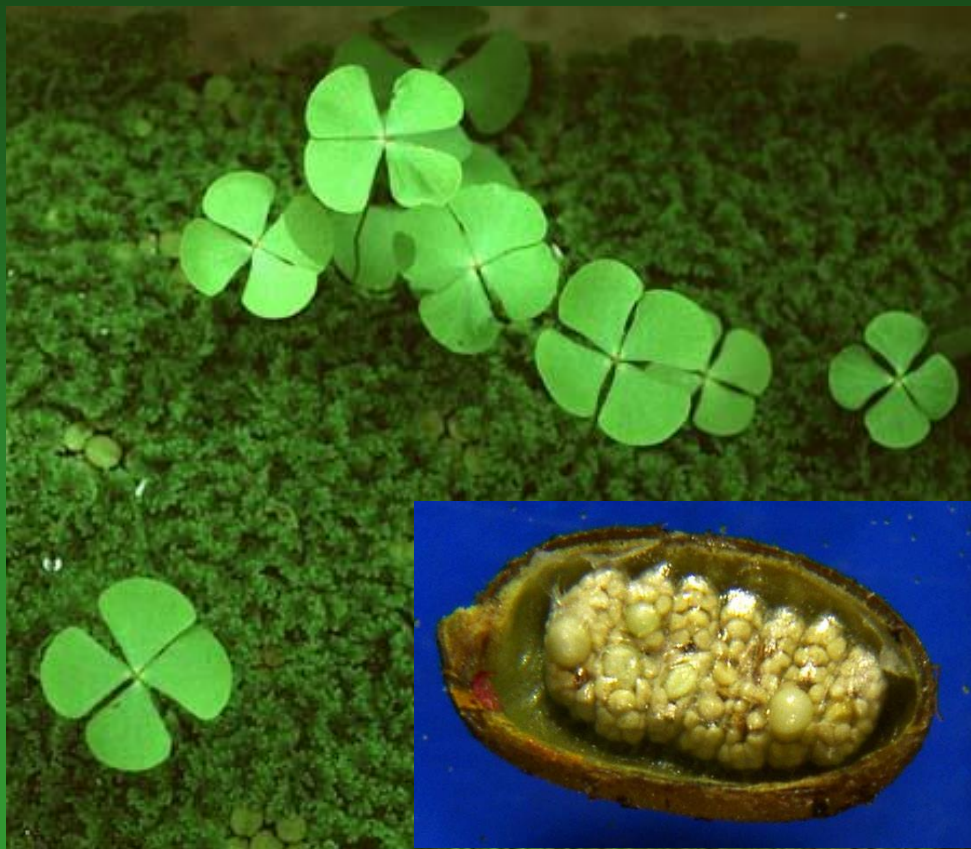
© - josef hlasek
www.hlasek.com
Ptilularia globulifera aj0699



Dnes v u nás jediná lokalita – ryb.
Karhov u Studené v Jihlavských vrších
– objevena r. 2007

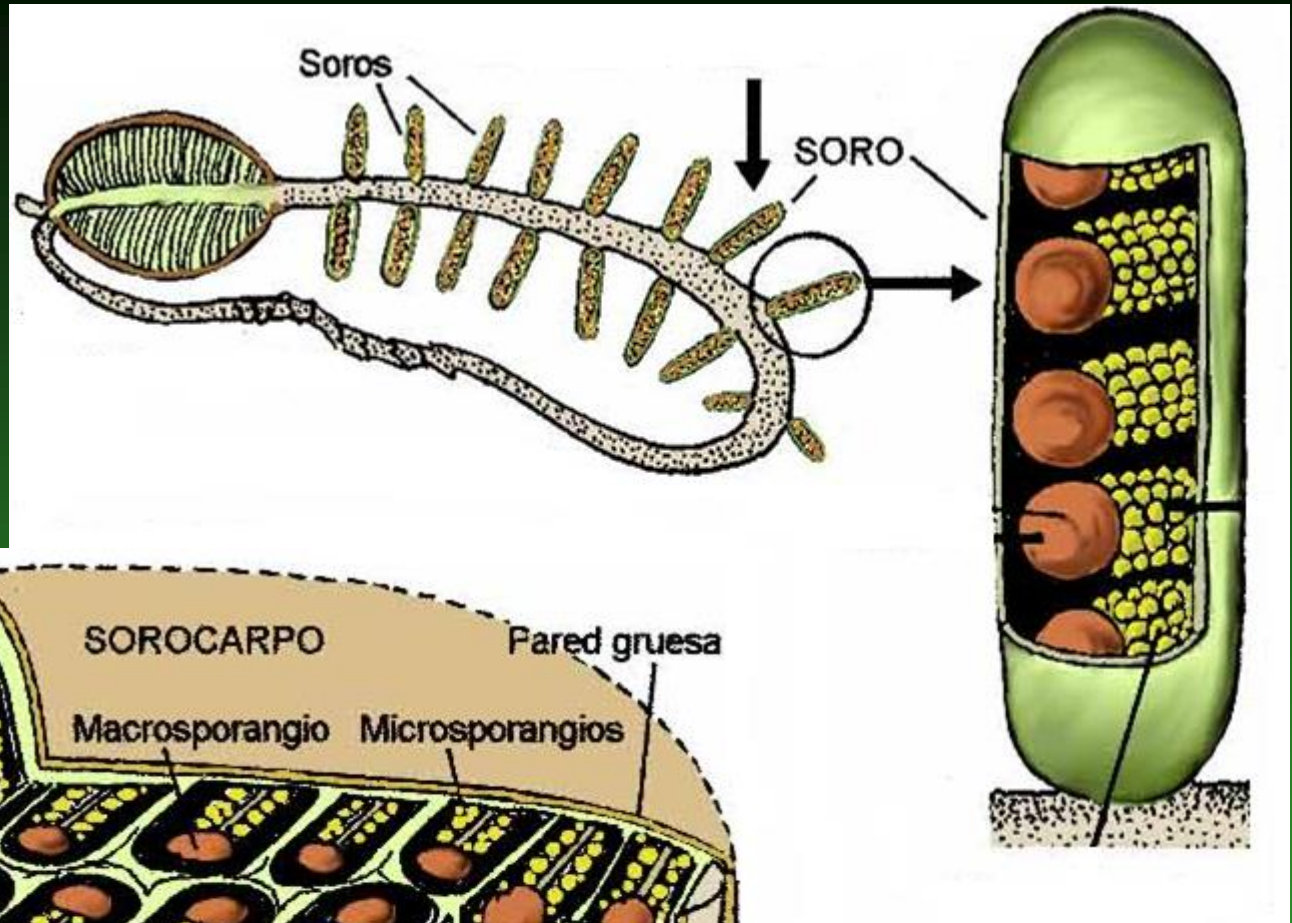
Marsilea quadrifolia - marsilka čtyřlistá

velmi vzácná bahenní rostlina s dlouze
řapíkatými čtyřčetnými listy; na JV Slovensku



Otevřený sporokarp

marsilky se sory na sliznaté stopce soroforu



zapouzdřené sory nesou megasporangia s jedinou megaspórou a mikrosporangia s 64 spórami

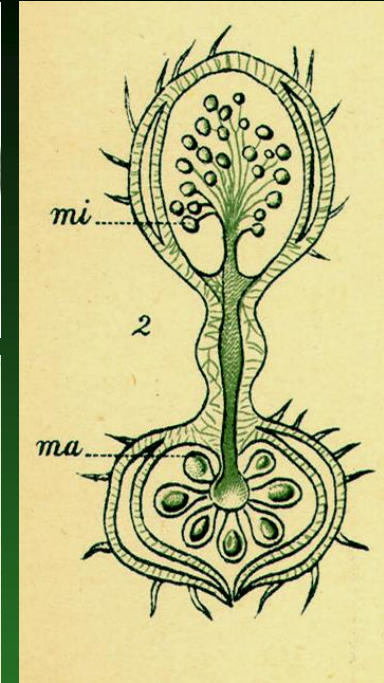
Salviniaceae – nepukalkovité (16 druhů)

jednoleté, na hladině plovoucí

heterosporické

sporangia v sorech uvnitř
jednopohlavných sporokarpů

(= v jednom sporokarpu buď jen
mikro- nebo jen megasporangia)



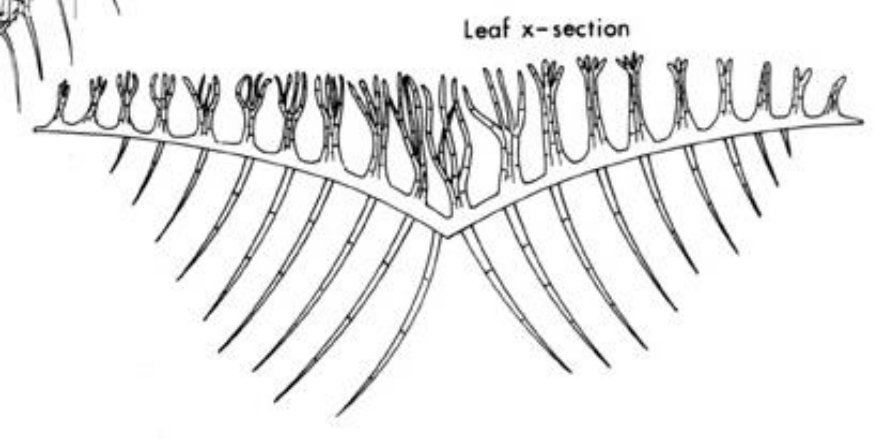
U nás jen *Salvinia natans* - nepukalka vzplývající

jednoletá rostlina s plovoucím stonkem,
listy v „trojčetných“ přeslenech - 2 listy
vegetativní, zbývající jeden je přeměněn
ve svazek dlouhých do vody visících
vláken, jež mají funkci kořenů,
vytvářejíce i vlášení

kořen = přeměněný list

čel. *Salviniaceae* -
nepukalkovité
(celosvětově 1/25)





Listy - kryty nesmáčovými trichomy, bez průduchů



Azolla caroliniana – azola americká – pěstovaná akvaristy a zplaňující

jednoledá, bahenní až vodní vzplývavá rostlina

lodyha – vidličnatě větvená s drobnými hustými listy a adventivními kořeny



3. čel.

Azollaceae -

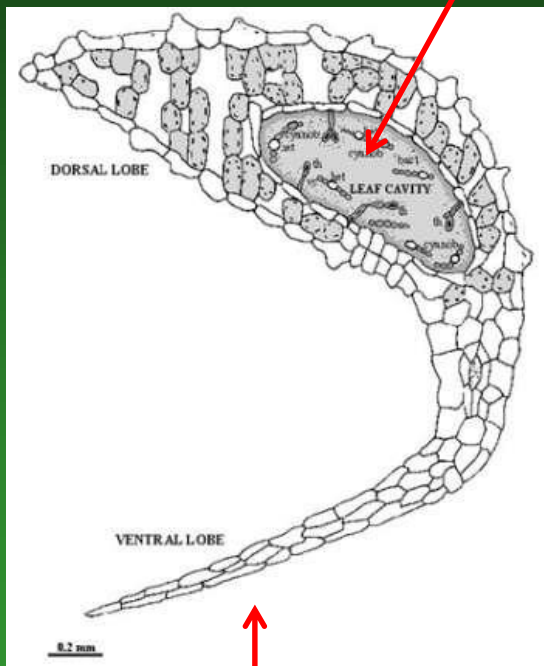
azolovité

(celosvětově

1/5)

Azolla caroliniana

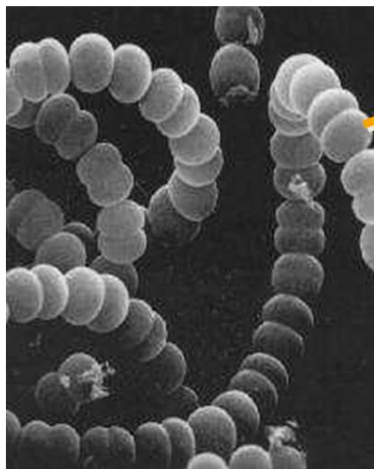
Sterilní listy – dvoulaločné – dorzální lalok bachratý vyplněný jednak aerenchymem a dále slizovou dutinkou, v ní žije endosymbiontní sinice *Anabaena azollae*



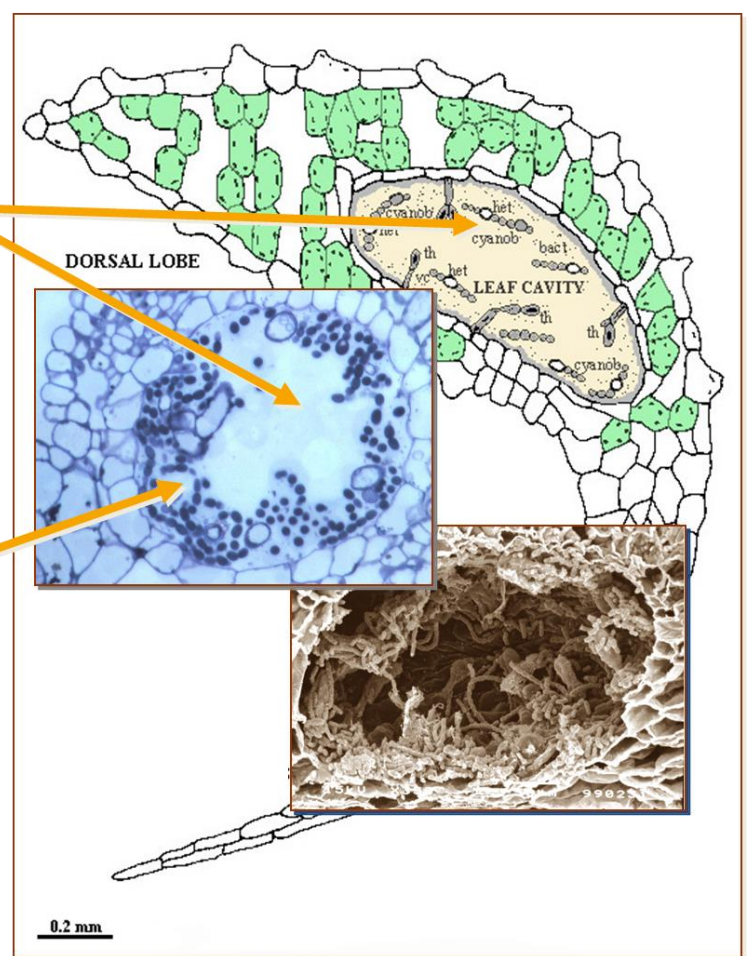
ventrální lalok plochý



Azolla leaf



Anabaena



Azolla caroliniana – sporokarpy – na bázi listových laloků



Megasporokarp

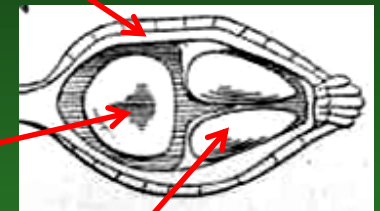
(menší – 0,5 mm)

obsahuje jediné
megasporangium

s jedinou

megaspórou

se 3 vzdušnými vaky

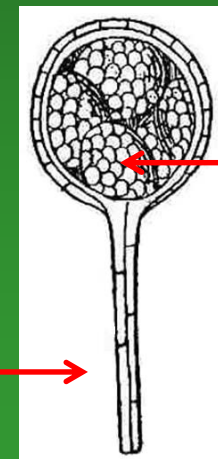
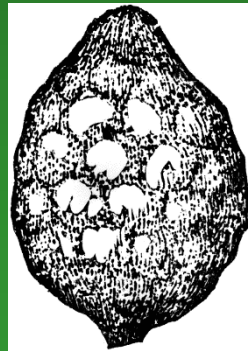


Mikrosporokarp

(větší – 2 mm)

s mnoha
stopkatými mikrosporangií

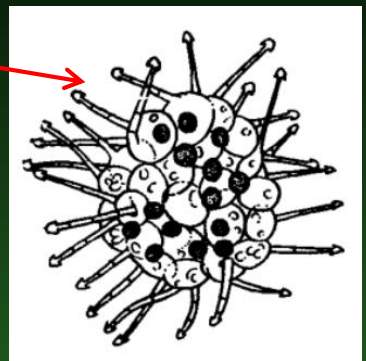
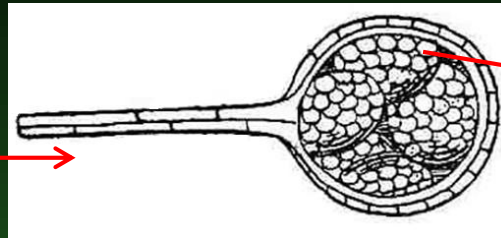
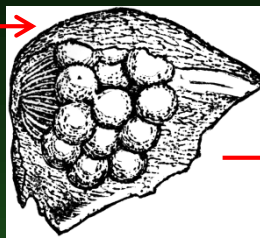
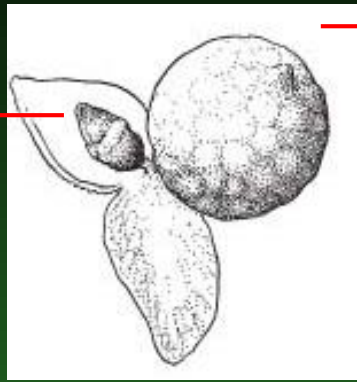
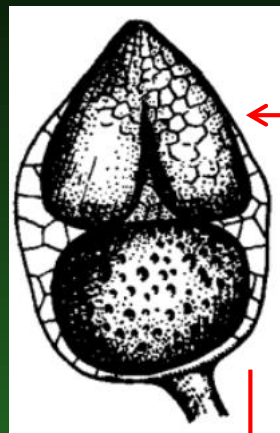
každé s 64 mikrospórami



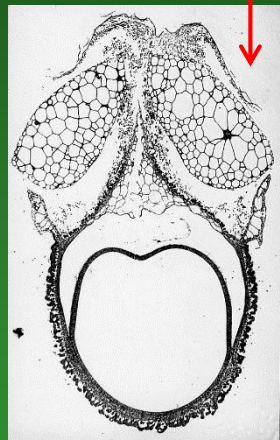
mikrospóry

ve shlucích
=massulách

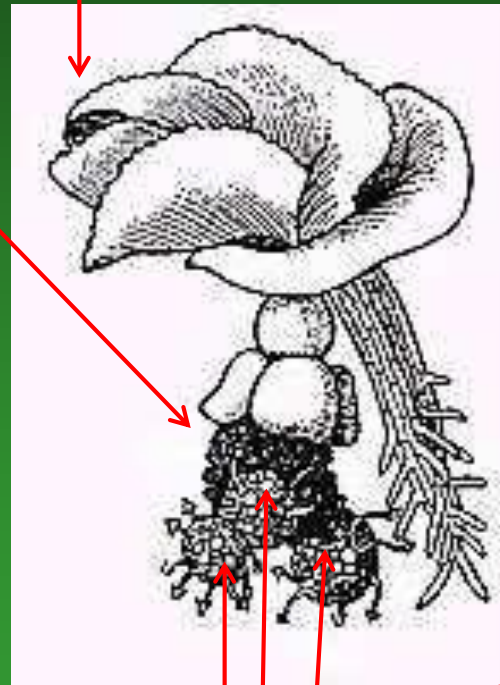
Azolla caroliniana – massy a massuly



sporofyt vzniká z jediného oplodněného archegonia



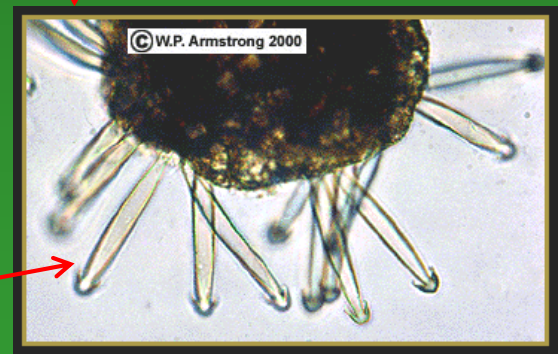
Massa = megaprotalium plovoucí za pomoci vzdušných vaků



Massula = shluk mikroprotalií s háčky - glochidiemi, které se zachycují za chloupky na povrchu megaspóry



massuly



Semenné typy kapradin

5. třída *Pteridospermopsida*

(*Lyginodendrales*, *Cycadofilicales*) - kaprad'osemenné

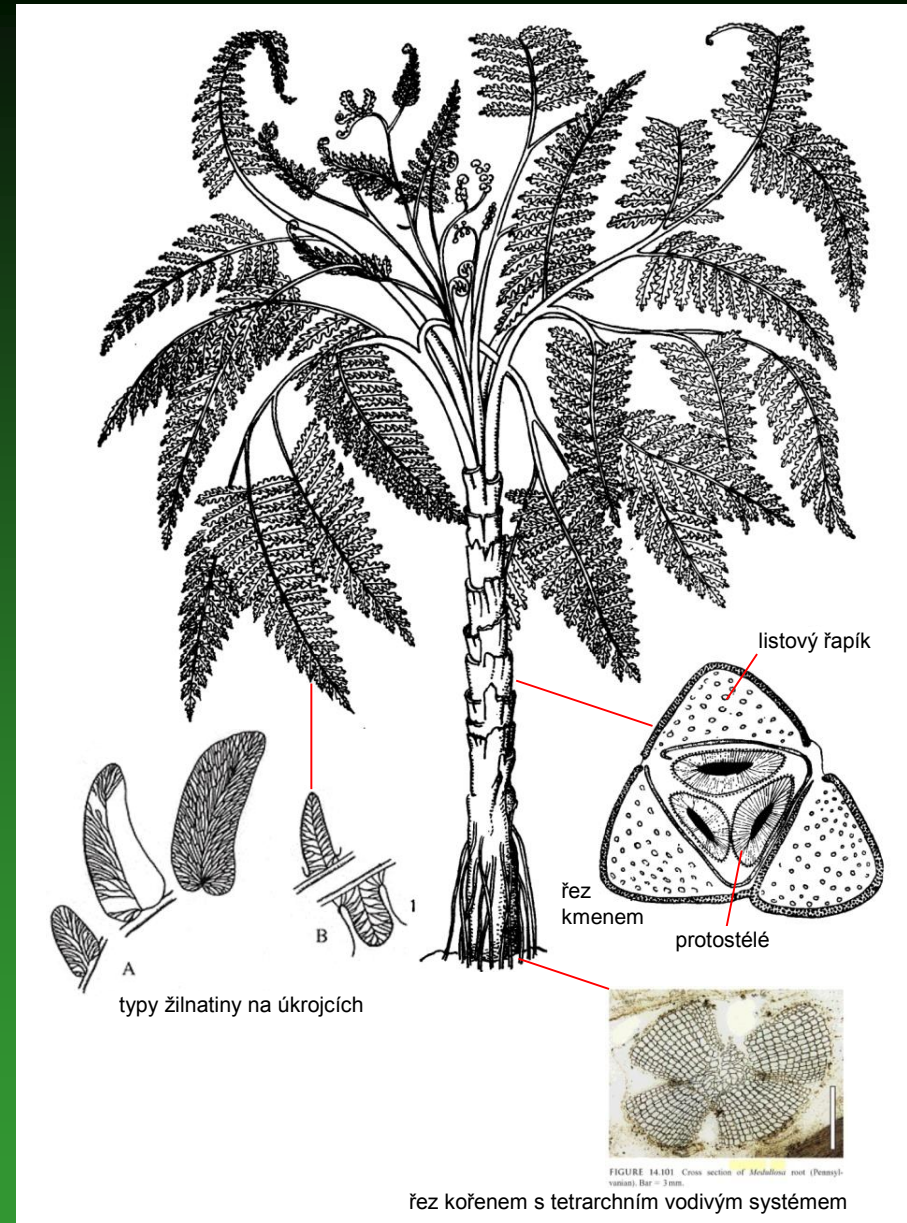


semenná linie karbonských až druhohorních kapradin

(k semenným rostlinám je v podobném vztahu jako *Zosterophyllopsida* k plavuním)

řád *Medullosales*

- karbon, perm (360–250 milionů let B.P.)
- vzhled stromových kapradin
- „kmen“ - více protostélických vodivých svazků, obklopených parenchymem (manoxylická struktura – rostly v teplejších oblastech), obalený listovými pochvami
- každý ze svazků má vlastní vaskulární bifaciální kambium produkující dovnitř xylem a vně floem
- listy většinou vícenásobně zpeřené s větvením dichotomicky větveným
- žilnatina úkrojků síťnatá nebo s 1 nevětvenou hlavní žilkou a vidličnatě větvenými paralelními žilkami vedlejšími
- kořeny adventivní zpravidla s tri- až tetrarchními vodivými elementy



řád *Medullosales*

Mikrosporangia - srůstají do stopkatých „baňkovitých“ mikrosynangií (vyrůstají z větve úkrojků)

- nebo celé úkrojky přeměněné v mikrosynangia

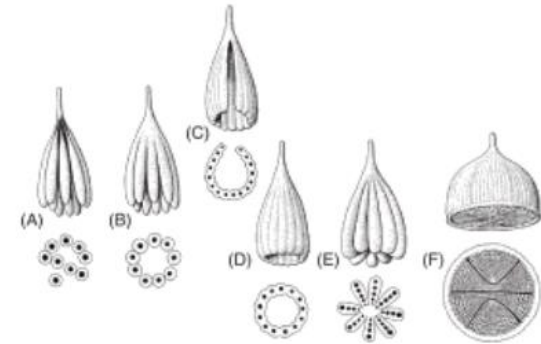
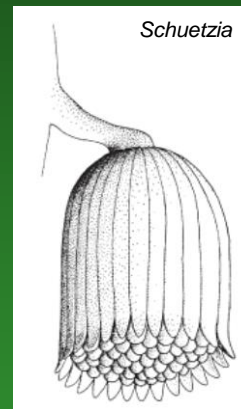
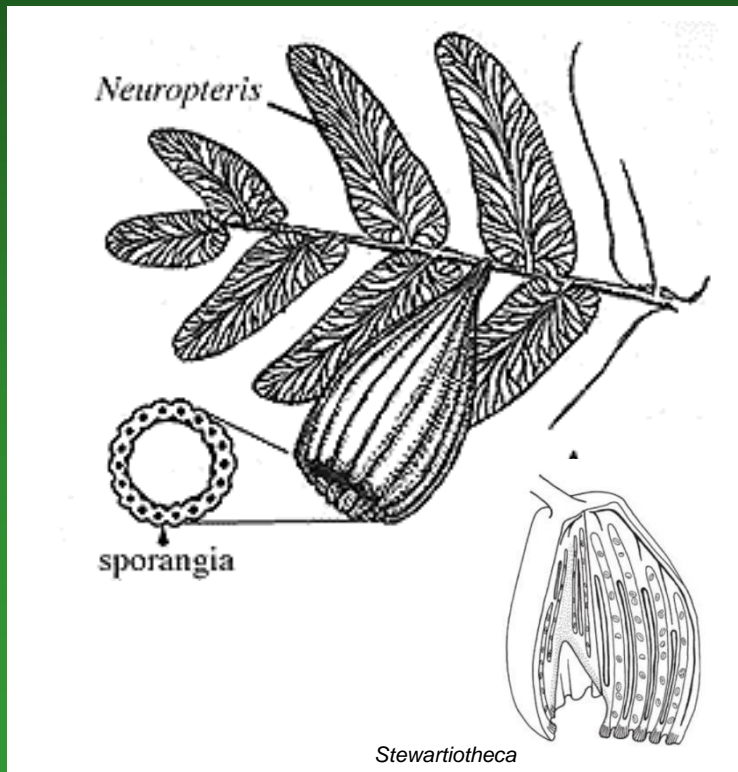
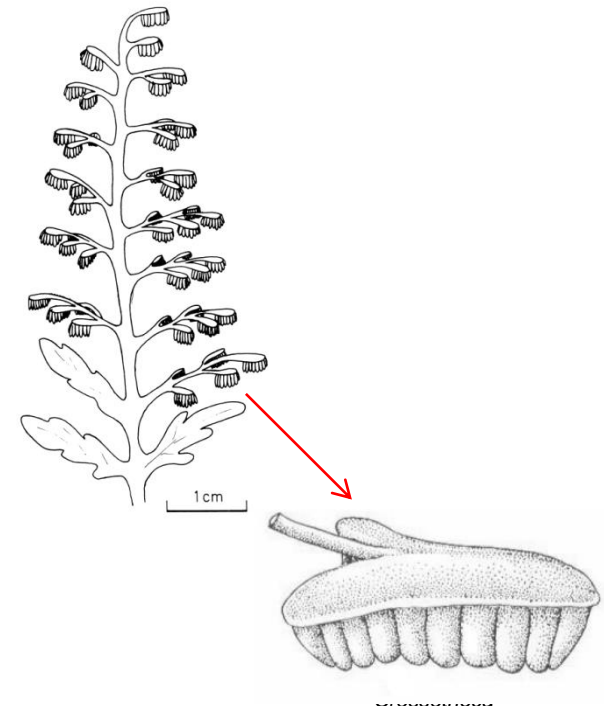


FIGURE 14.157 Suggested evolution among selected medullosan pollen organs. A. Cluster of terminal sporangia of a progymnosperm. B. Pollen sacs of the *Codonotheca*-type pollen organ. C. Incomplete fusion of pollen sacs to form a bilateral pollen organ like that of *Parasporotheca*. D. Fused ring of pollen sacs like that of *Halletheca*. E. Pollen organ showing plication like that of *Sullitheca*. F. Compound pollen organ like that of *Bernaudtia*. (From T. Taylor, 1988b.)



řád *Medullosales*

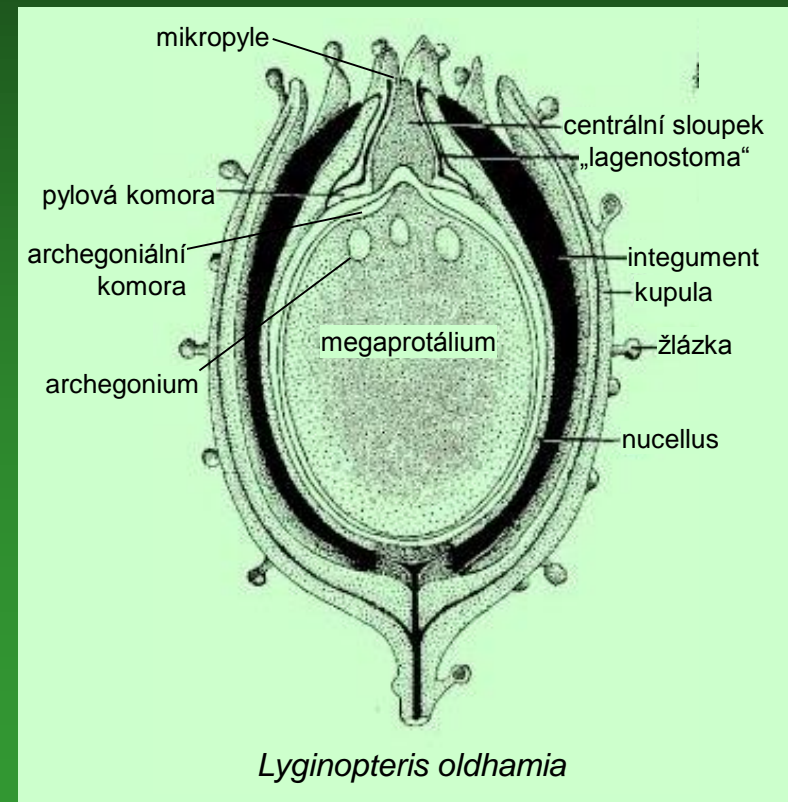
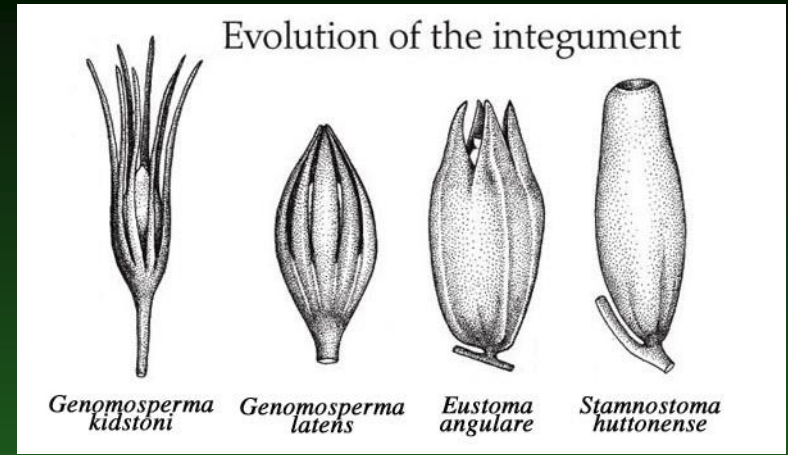
Megasporangia - s jedinou megaspórou - vajíčka v „trojobalu“:

- (1) nucellus = vnitřní obal = původní výplň sporangia, než z něj meiozou vznikla megaspóra
- (2) integument = střední obal = vlastní stěna sporangia
- (3) kupula (číška) = bočně srostlé telomy (? zesterilnělá paralelní sporangia), syntelomizace nemusí být úplná

Mikropyle = otvor klový (mikropyle) – protáhlé v trubičkovité !kutikulou tvořené lagenostoma – na něm polinační kapka k zachycení mikrospór (pylu)

Centrální sloupek – ozavře po opylení otvor klový

Žlázky na kupule – k lákání brouků – opylovačů?



řád *Medullosales*

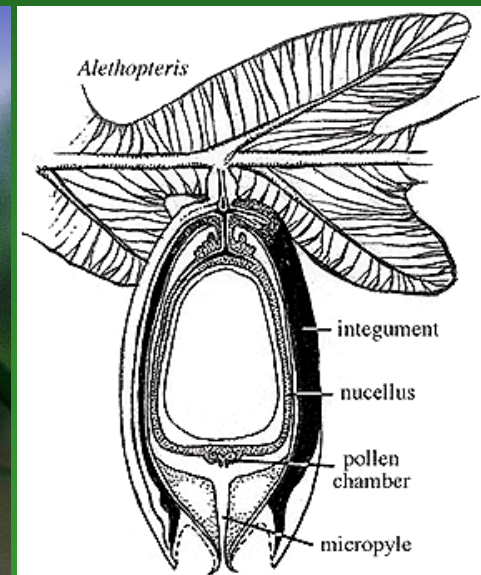
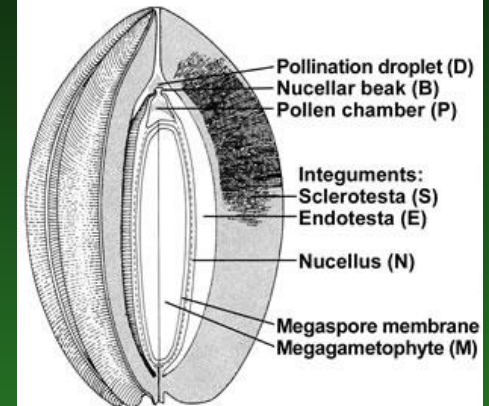
Megasporangia – ve skupinkách nebo jednotlivě na větvi listů

Semena - velká až 10 cm

Obal semen (testa):

- (1) vnější dužnatá sarkotesta
- (2) vnitřní dřevnatá sklerotesta

Polypterosperrum renaultii - seed fern ovules from the late Carboniferous of France



Medullosa noei

keřovitý až stromkovitý
vzrůst, 3,5 m vysoká



Ivy Livingstone © BIODIDAC

Mohly by být fylogenetickým předchůdcem cykasů



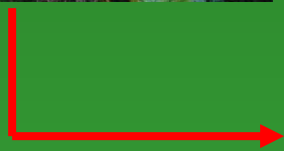
Cyathea



Medullosa

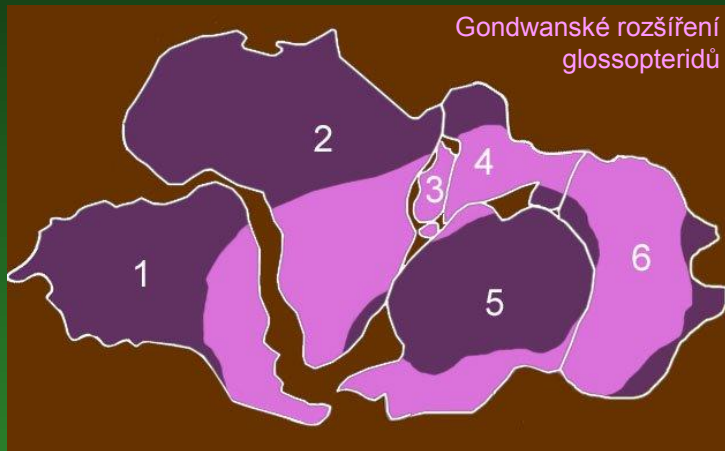


Encephalartos



řád *Glossopteridales*

- dominanty permské flóry na jižním – Gondwanském – superkontinentu



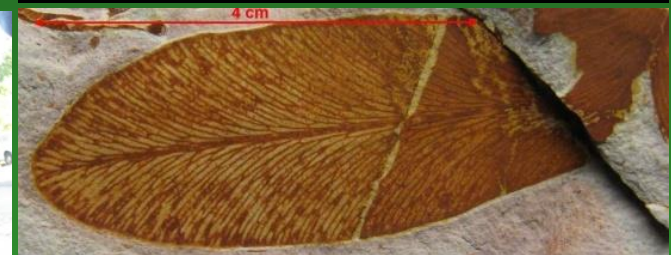
- opadavé stromy (i přes 30 m vys.) bažinatých stanovišť chladnějších středních a vyšších poloh
- podílejí se významně na permských uhelných depozitech
- kmeny s pyknoxylickou stavbou s výraznými letokruhy
- kořeny s tri- až polyarchní vodivou soustavou



řád *Glossopteridales*

Listy

- jednoduché, celistvé
- obkopinaté až podlouhle eliptické, připomínající jazyk (odsud jméno)
- obvykle kolem 10 cm dlouhé,
- s výraznou hlavní žilkou a síťnatě větvenými tenkými bočními žilkami
- spirálovitě na větvích
- na podzim opadavé



řez kmenem

řád *Glossopteridales*

Mikrosporangia

- ve shlucích srostlá v šišticovitá mikrosynangia,
- mikrosynangia dlouze stopkatá se stopkou zčásti přirostlou k listové čepeli, někdy synangia na listu v páru
- pyl s jedním nebo dvěma vzdušnými vaky, jako u jehličnanů



FIGURE 14.218 Monosaccate (arrow) and bisaccate pollen grains in a glossopterid pollen sac. Bar = 50 μ m. (Courtesy S. McLoughlin.)

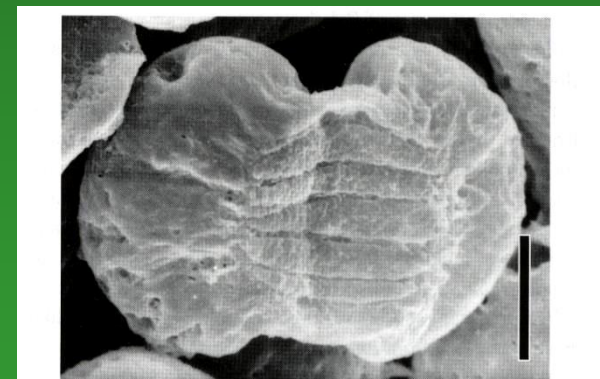
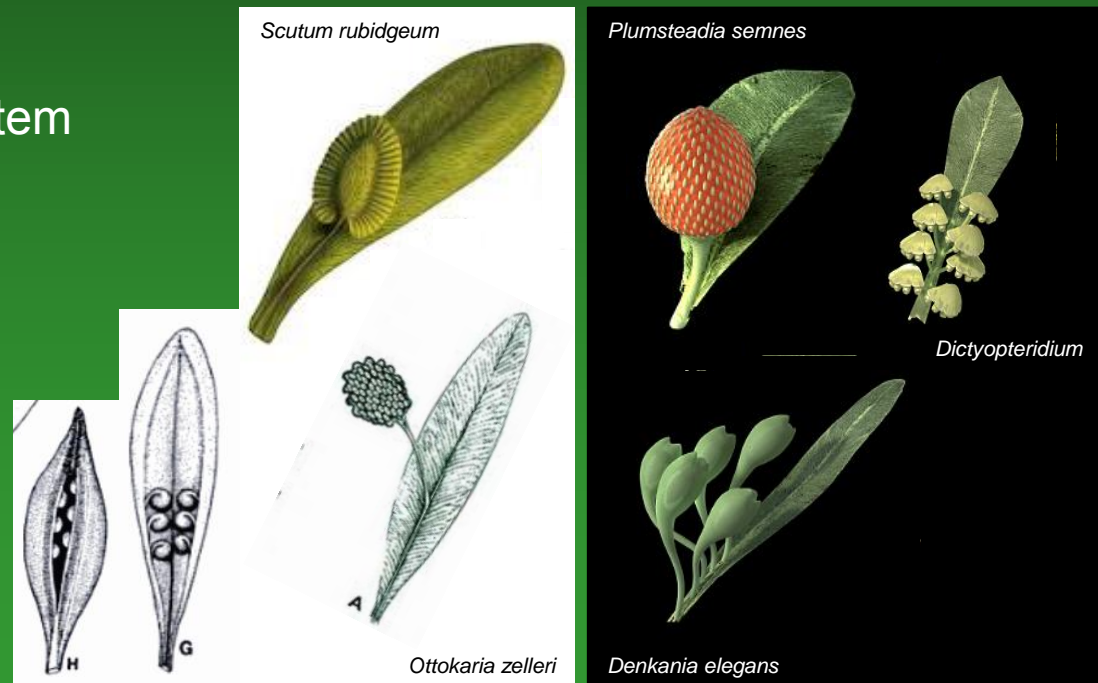


FIGURE 14.217 Pollen grain with proximal striations. Bar = 10 μ m. (Courtesy S. McLoughlin.)

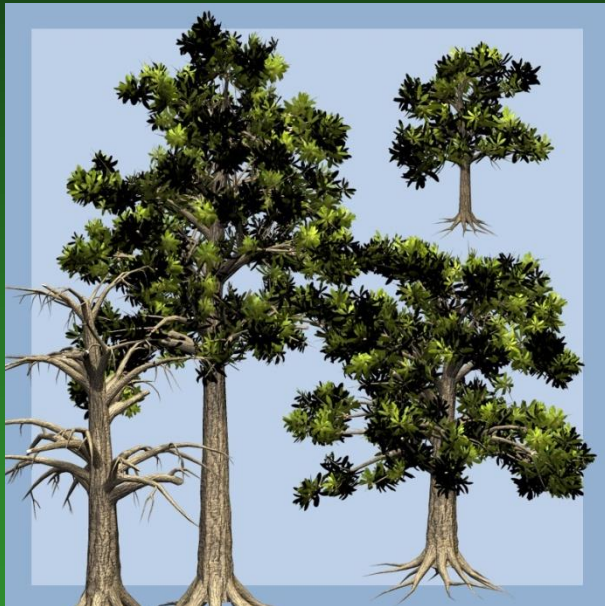
řád *Glossopteridales*

Megasporangia (vajíčka)

- větší jednotlivě nebo častěji drobnější ve shlucích srostlá v stopkatá megasynangia, popř. i ponořená v čepeli listu
- stopka přirostlá zčásti k listové čepeli, jednotlivě, dvouřadě nebo ve skupinkách
- někdy jednotlivá anatropní, chráněná při vývinu konduplikátně svinutým listem



Mohly by být fylogenetickým předchůdcem kordaitů a jinanů



Glossopteris



Cordaites



Ginkgo

