MODULARIZACE VÝUKY EVOLUČNÍ A EKOLOGICKÉ BIOLOGIE
CZ.1.07/2.2.00/15.0204

Fylogeneze a diverzita vyšších rostlin

Nahosemenné – 2. část

Petr Bureš

evropský sociální fond v ČR
EVROPSKÁ UNIE
MINISTERSTVO ŠKOLSTVÍ, MLÁDEŽE A TĚLOVÝCHOVY
OP Vzdělávání pro konkurenceschopnost
INVESTICE DO ROZVOJE VZDĚLÁVÁNÍ

5. tř. *Pinopsida* (jehličnany)

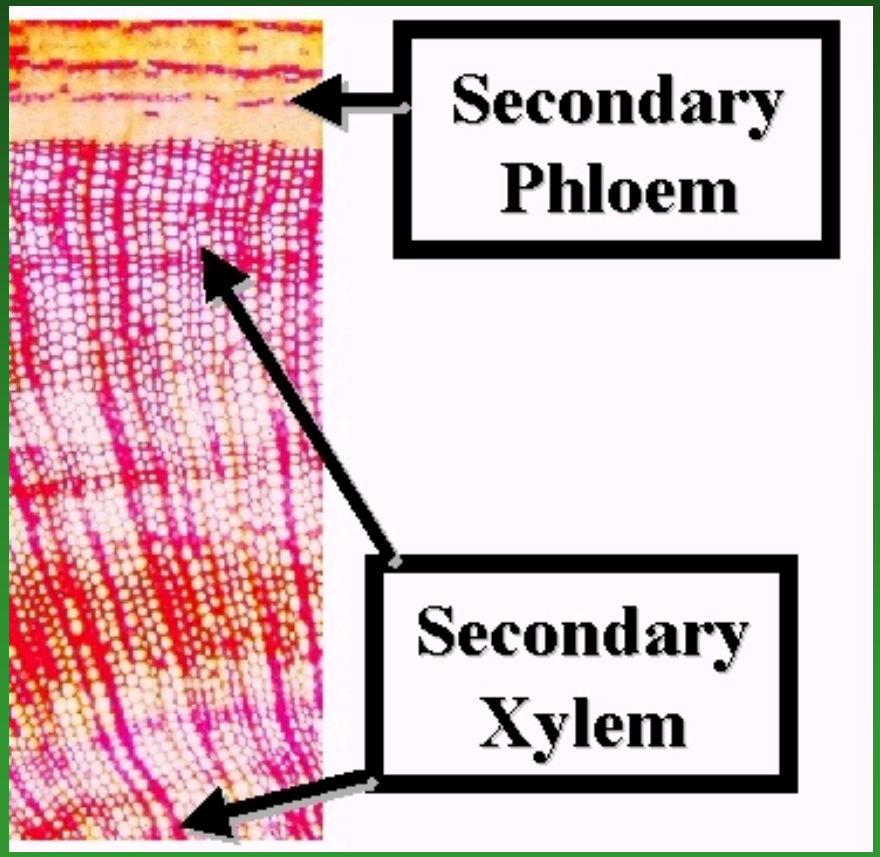
Jméno konifery se do češtiny obvykle překládá jako jehličnany, ve skutečnosti ale jeho doslovný překlad zněl šiškonoši (conus = šiška)

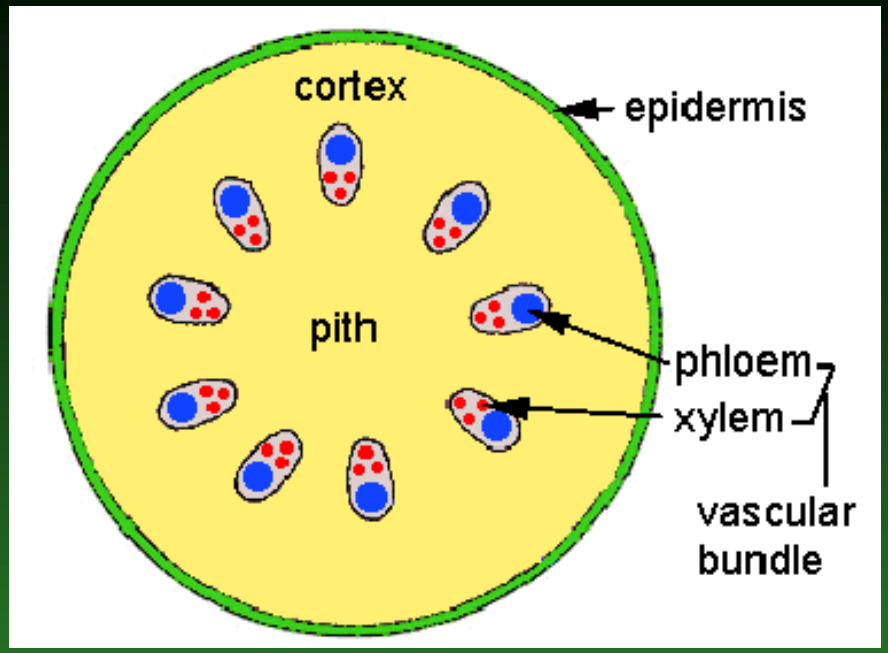
Řád zahrnuje fosilní i recentní dřeviny

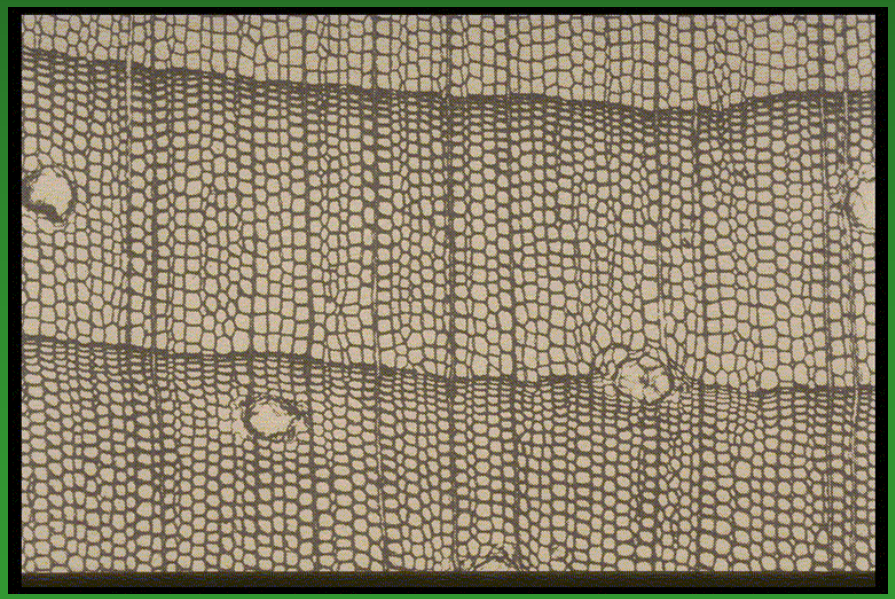
Morfologie výhradně dřeviny převážně stromy (řidčeji keře)

Vodivé elementy eustélické stavby.

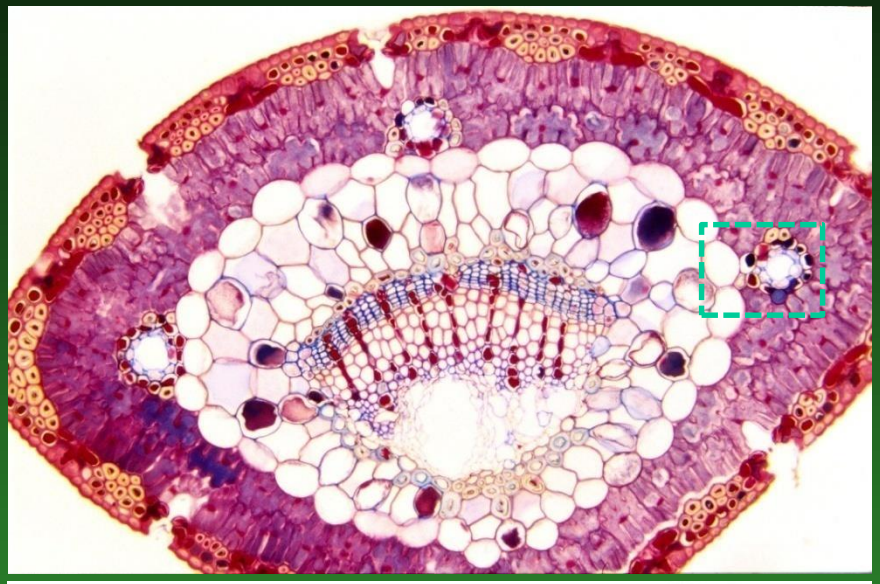
Kmen s druhotným tloustnutím s letokruhy, pyknoxylické struktury (bez parenchymatické dřeně, dobře odolává mrazu)

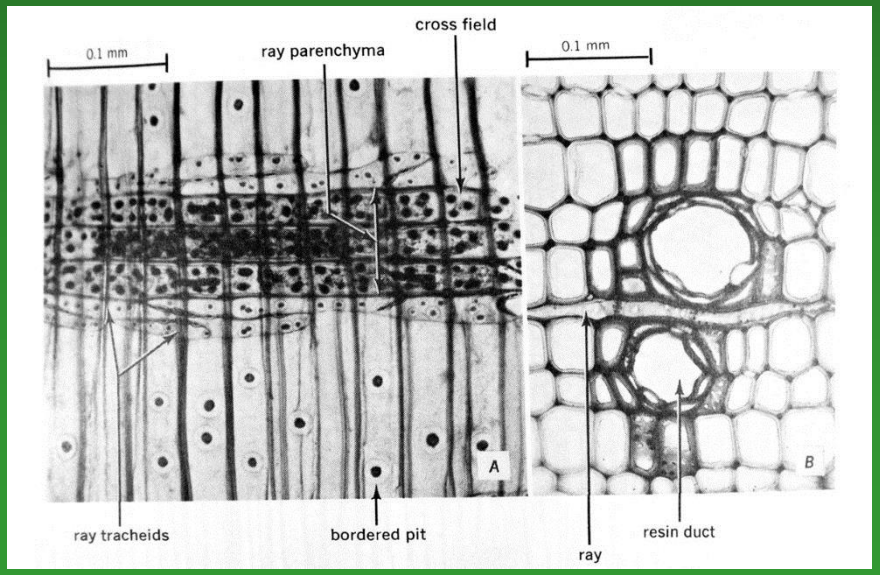


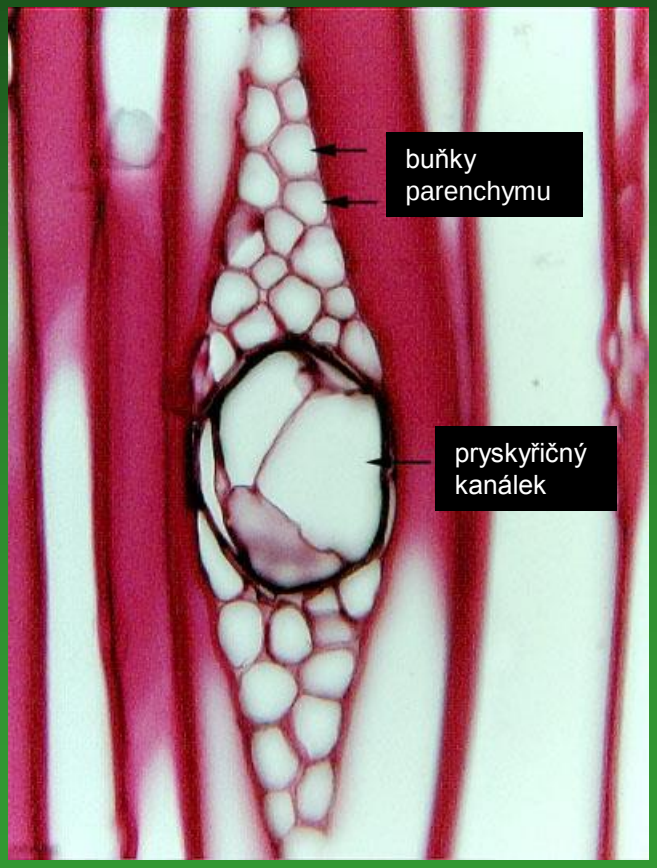




Dřevo i listy často s pryskyřičnými kanálky = ochrana před herbivorním hmyzem a druhotnými infekcemi (bakterií a hub)







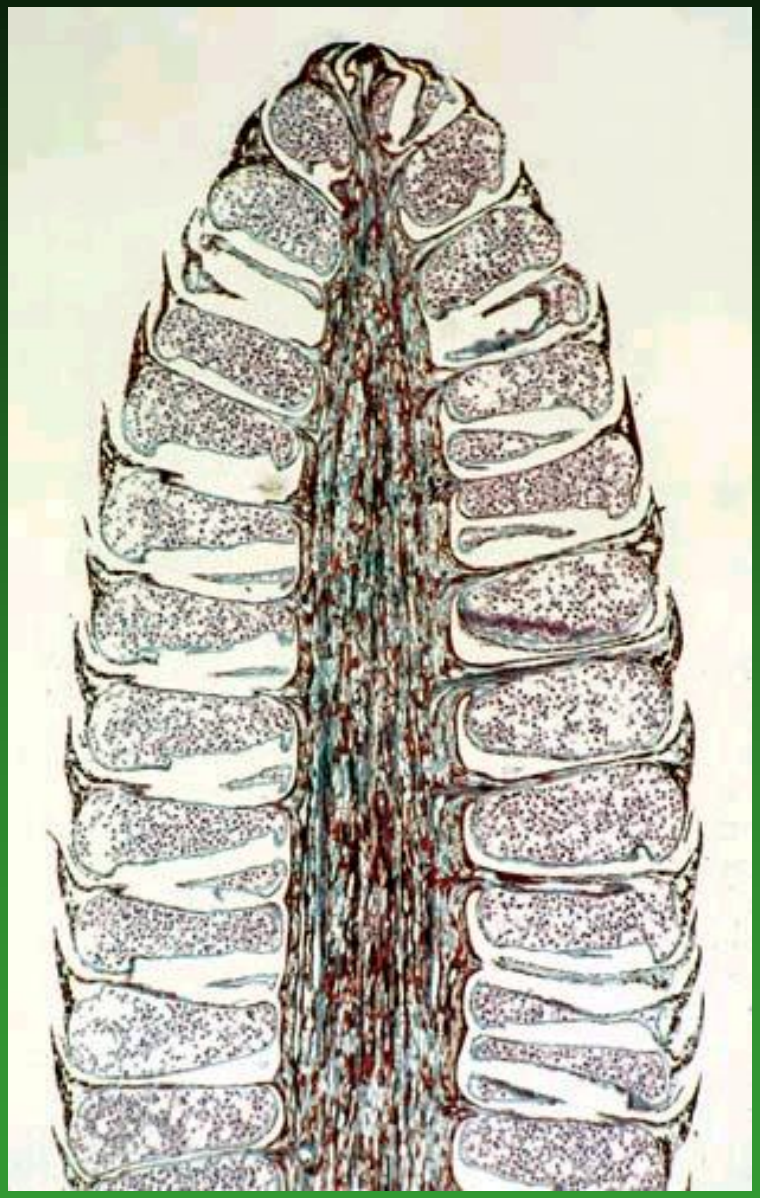
Průduchy hluboce zanořené pod povrch kutikuly a epidermis

Kutikula často silná

Větve často s brachyblasty (nejvýraznější u modřínu)

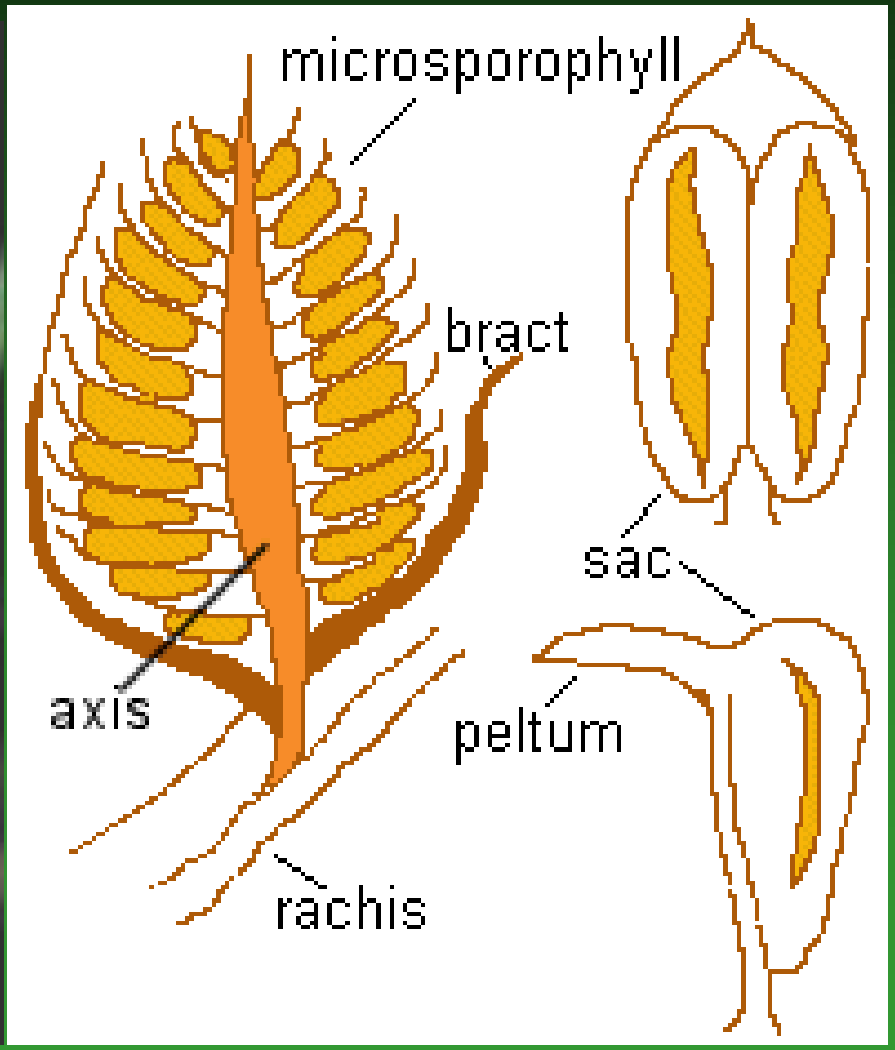
Listy většinou malé, jehlicovité nebo šupinovité, většinou jednožilné

Sporofyly šupinovité, ve strobilech

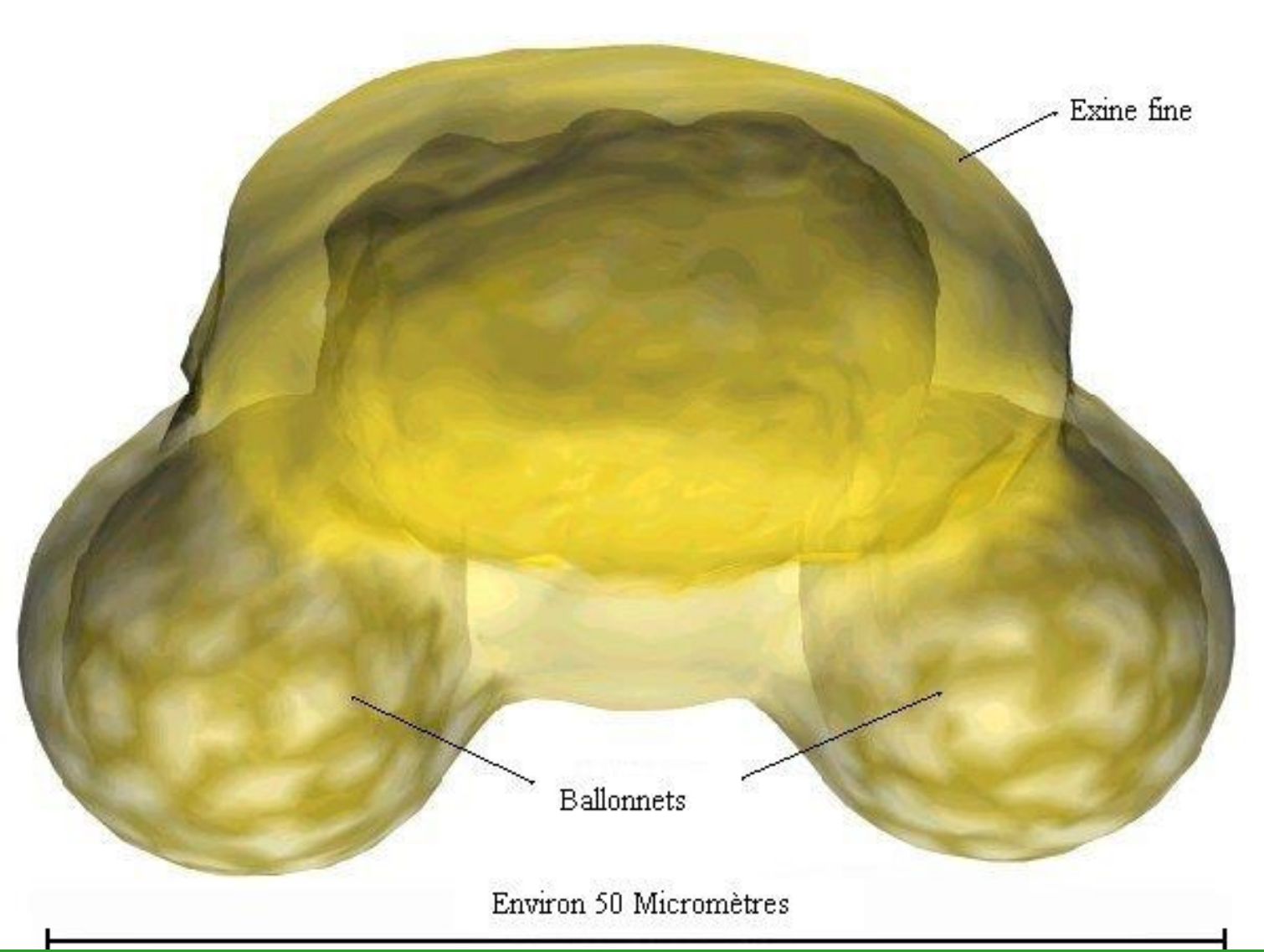


Mikrostrobily – na bázi s několika sterilními šupinami

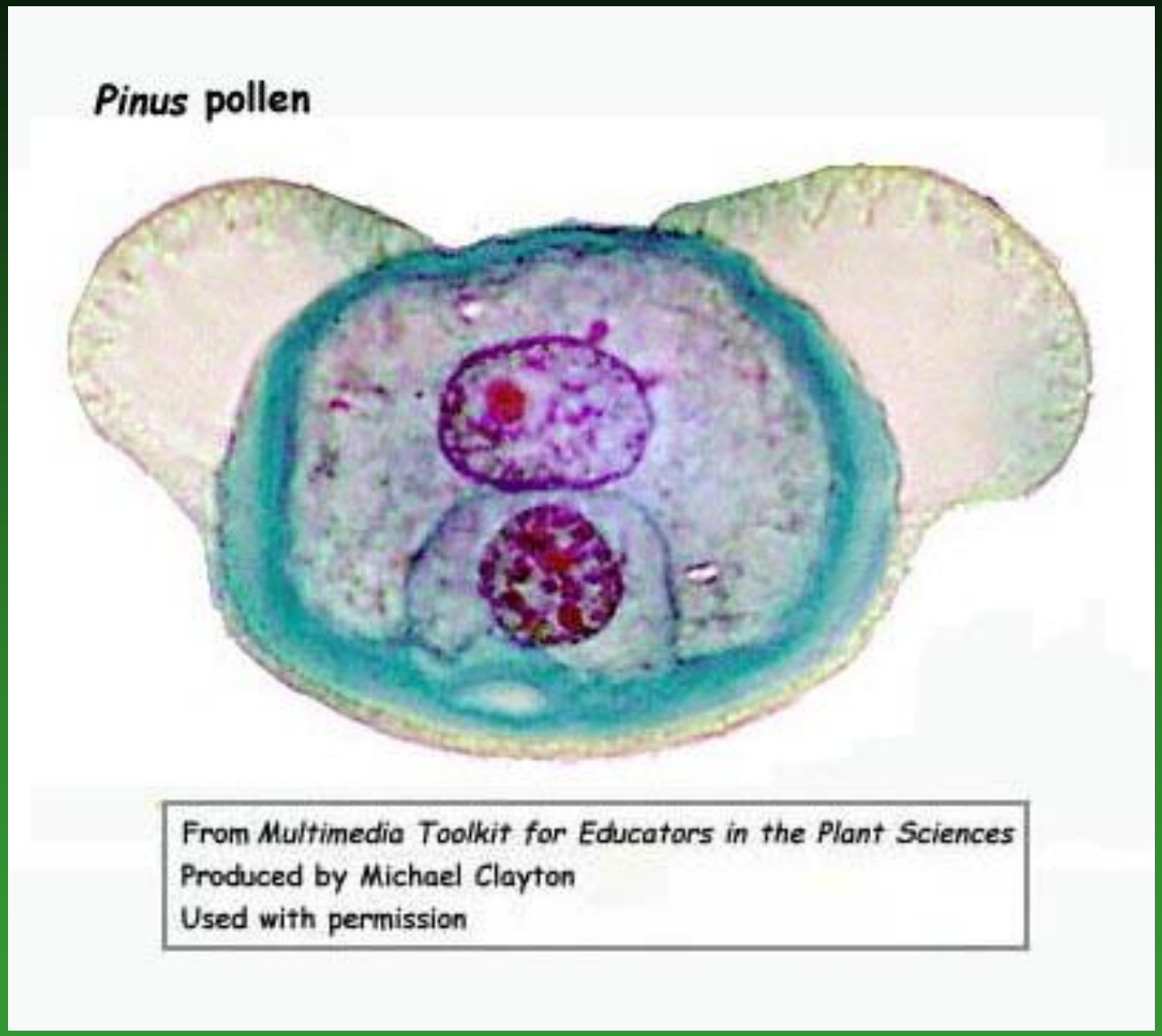
Mikrosporofyly – se mnoha až jen 2 (u odvozených linií) mikrosporangii (= prašnými pouzdry) na spodní (abaxiální) straně

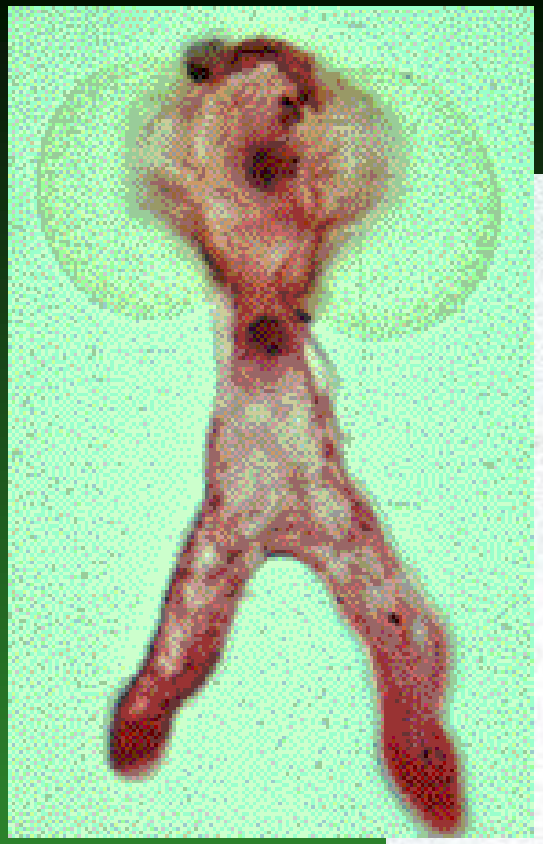


U Pinaceae a Podocarpaceae má pyl často 2 vzduchové postranními vaky (opylení výhradně anemogamní)

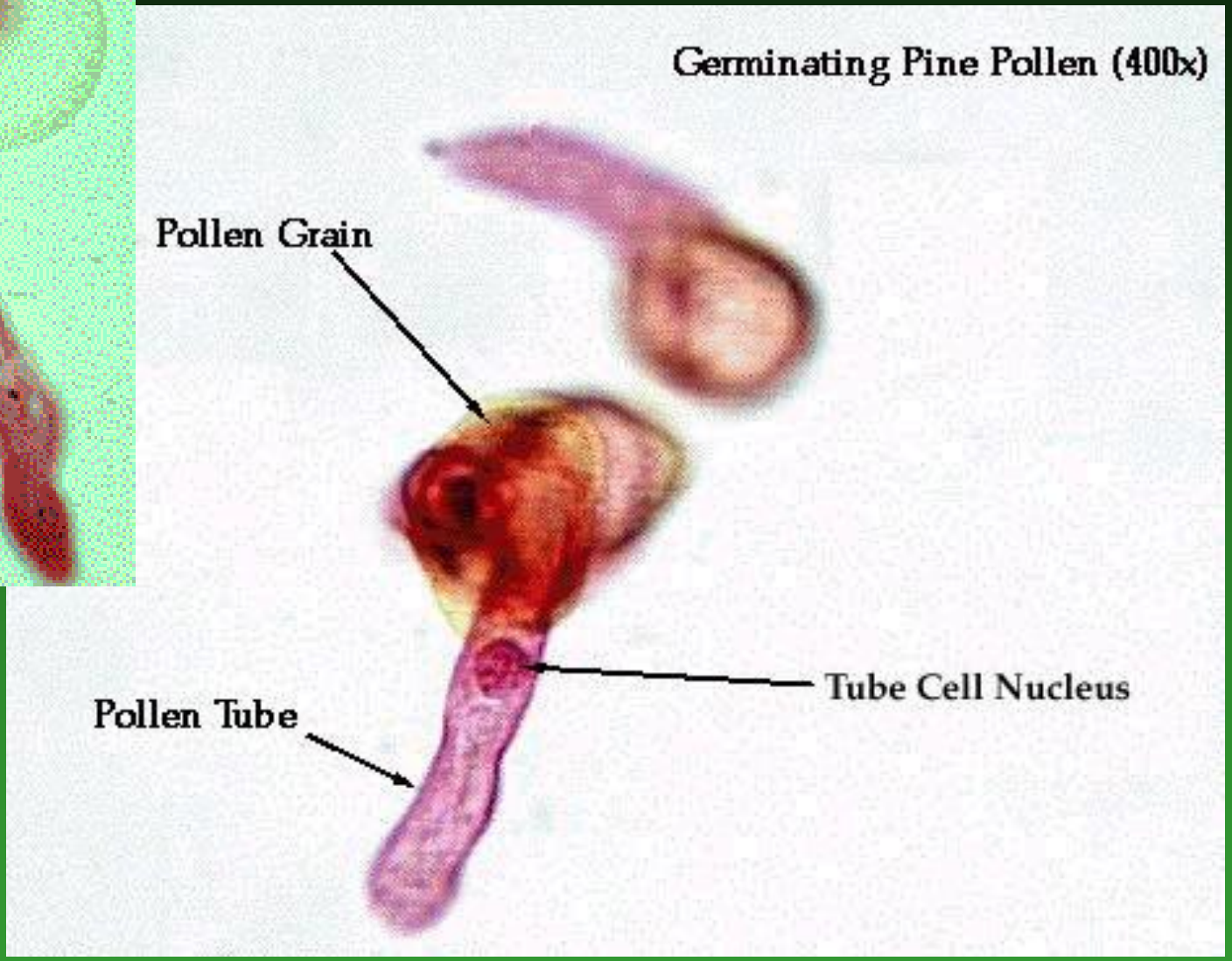


Zralé pylové zrno sestává ze dvou buněk

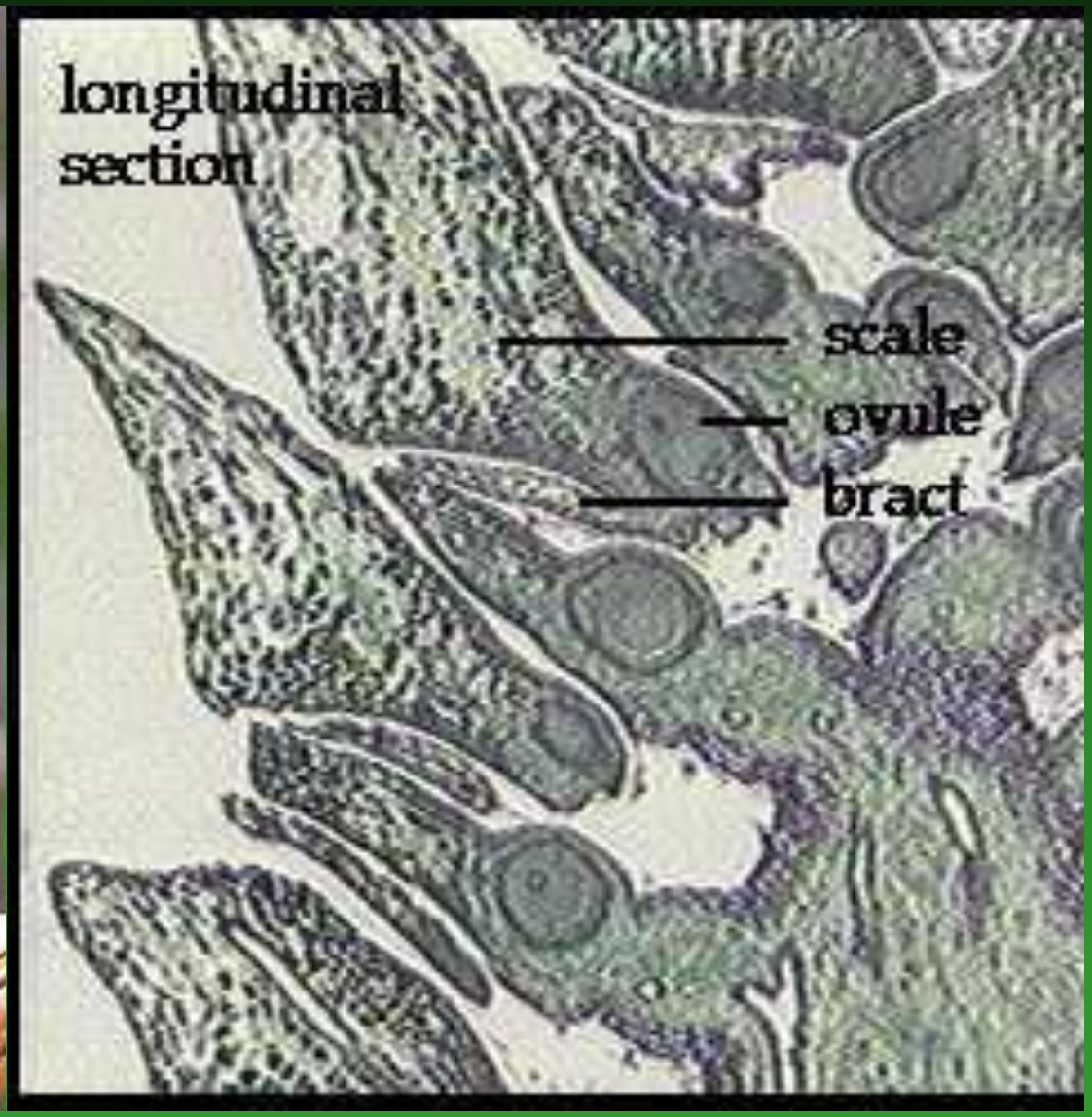




Mikroprothalium má i zde 5 buněk: prothaliovou, nástěnnou, vegetativní a 2 spermatické



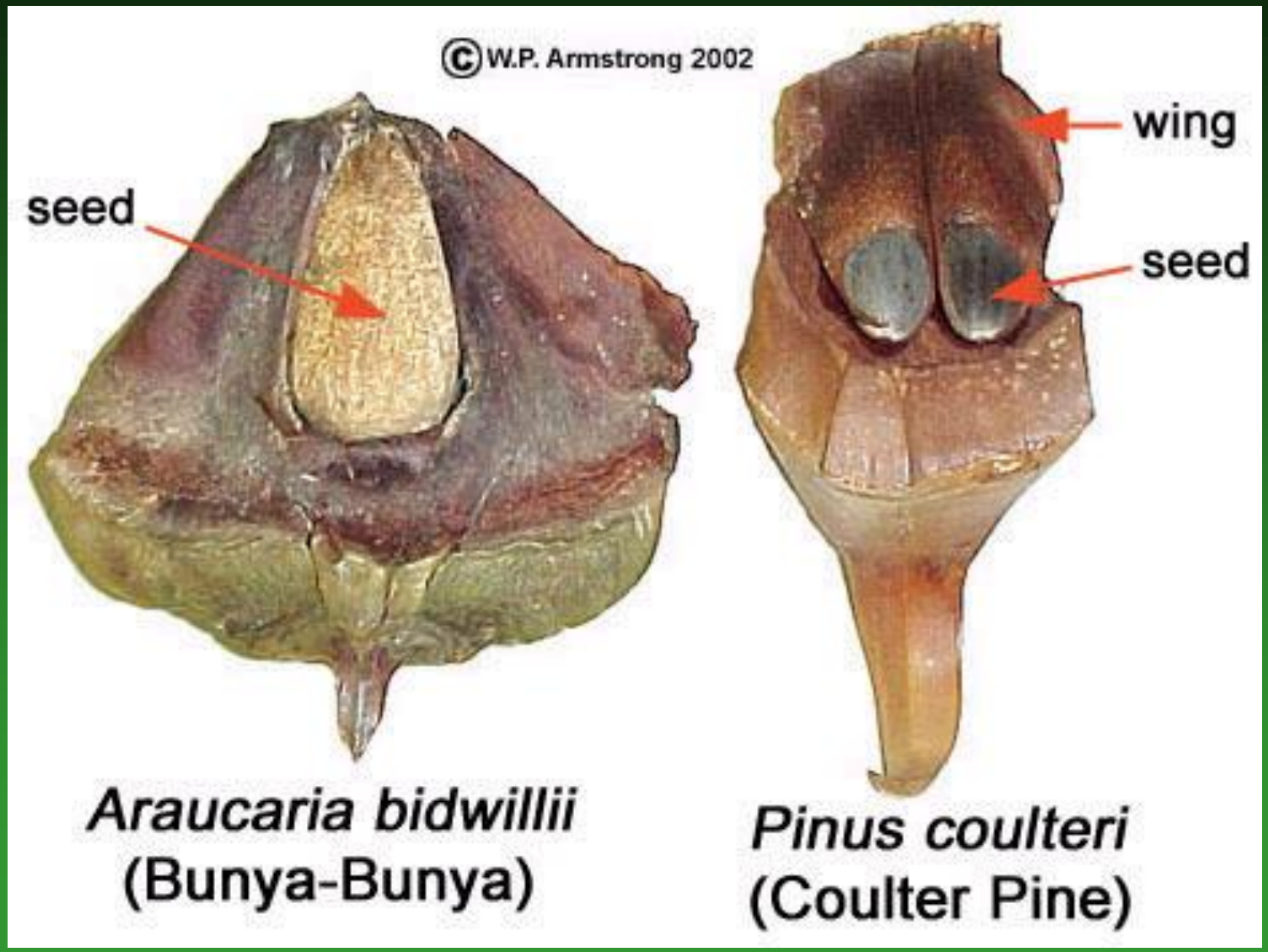
Megastrobily jsou tvořené 2 typy šupin - semennými a podpůrnými



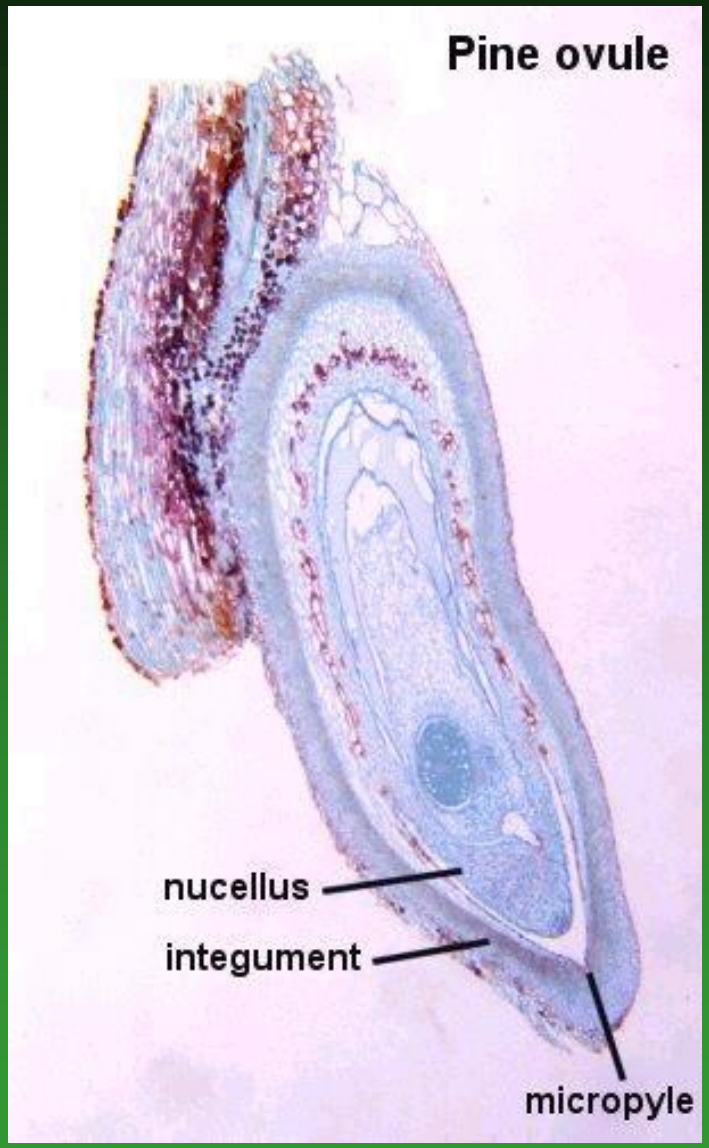
Semenné šupiny jsou stonkového původu vzniklé srůstem úžlabních větví, podpůrné šupiny jsou původu listenového

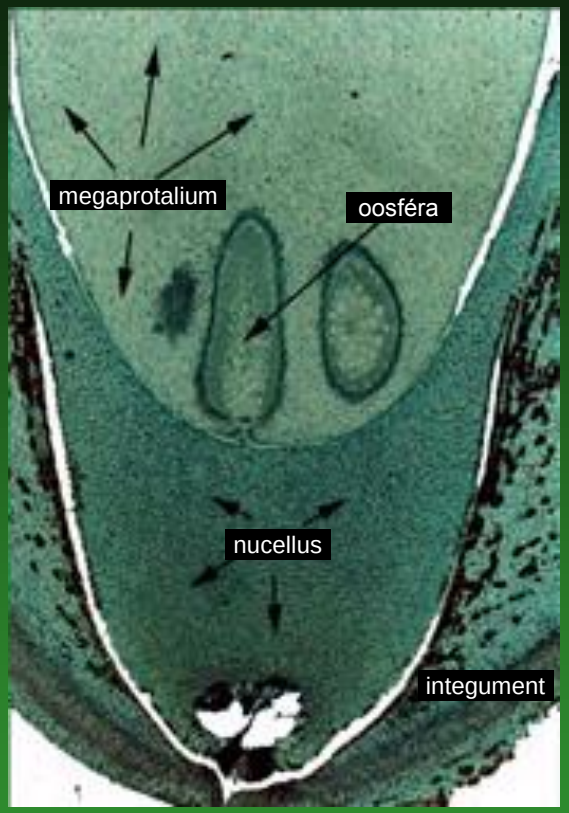
Megastrobilus je složitěji stavěný u primitivnějších jehličnanů

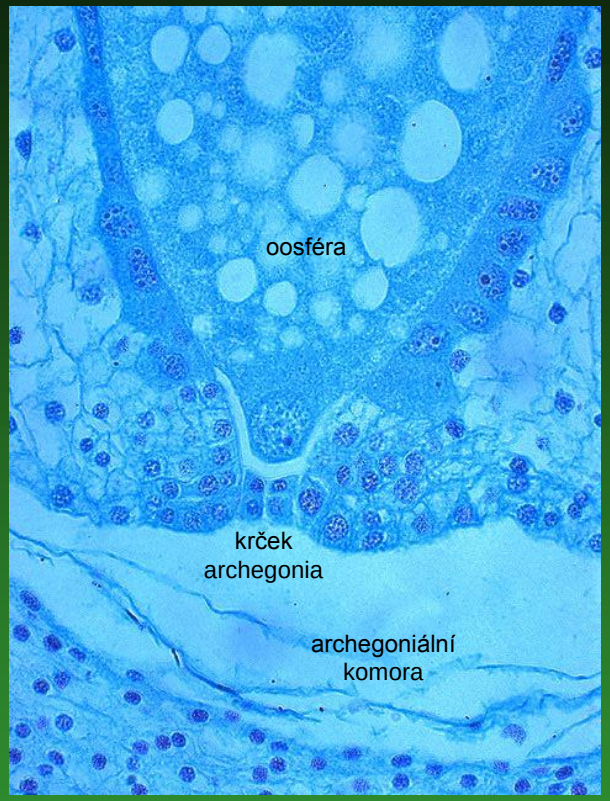
Vajíčka obvykle 2 (vzácně jedno nebo víc než 2) na svrchní (adaxiální) straně semenných šupin



Vajíčka s jedním integumentem, s archegonii ještě vyvinutými

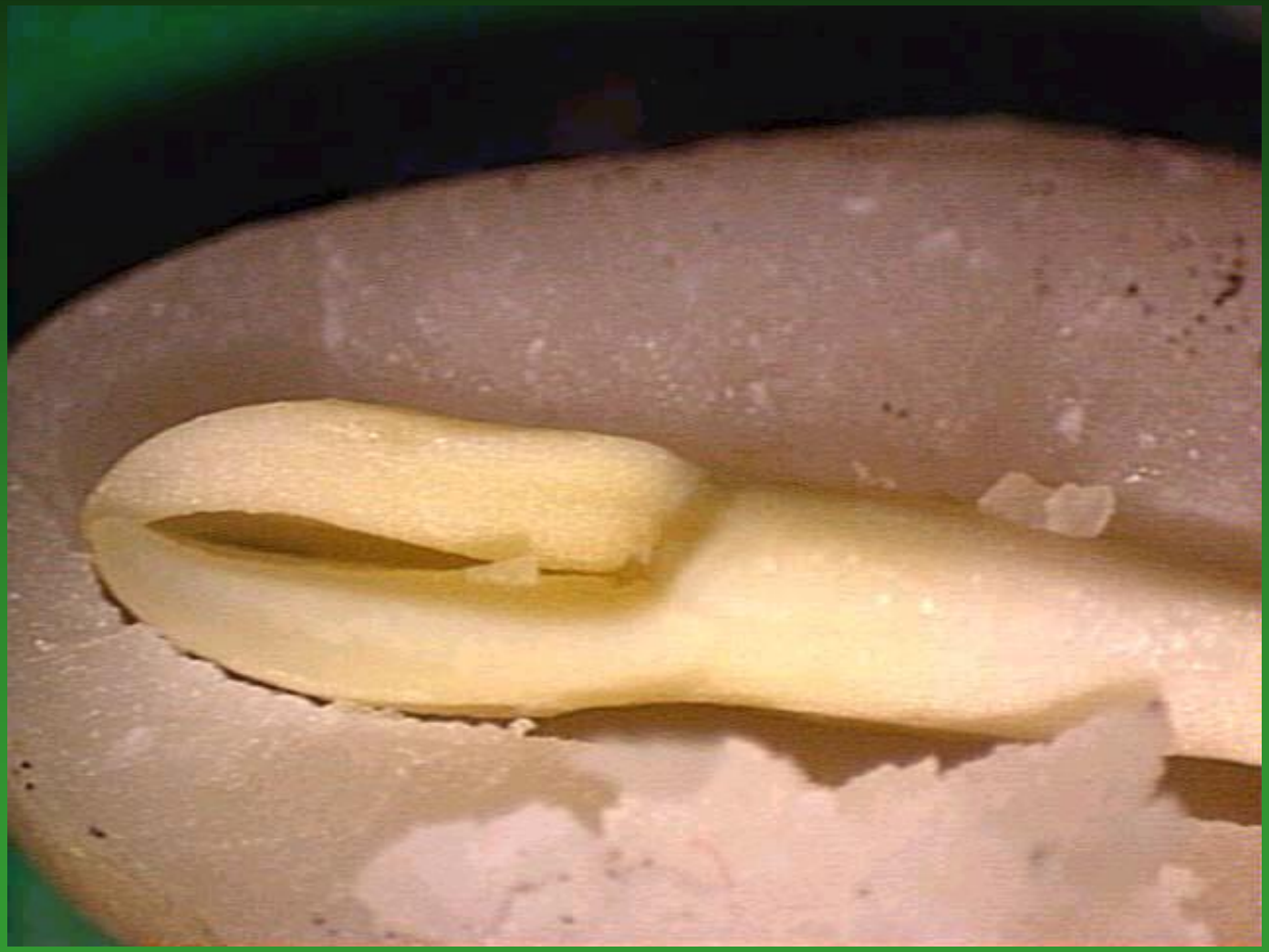


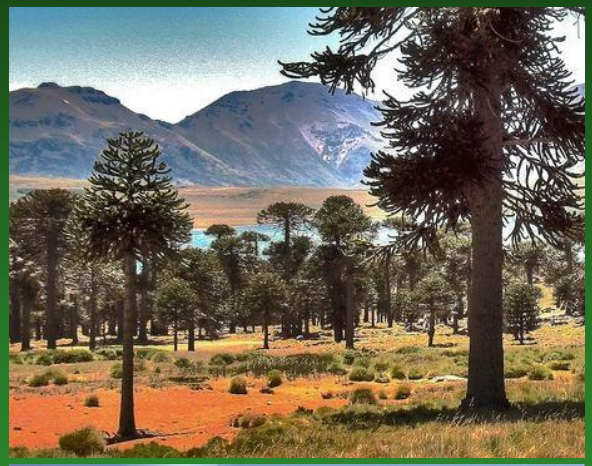




Vývoj vajíčka a mikrospóry obdobný jako u cykasů, s tím rozdílem, že ze spermatogenní buňky vznikají 2 neobrvené (!) buňky spermatické (jedna oplozuje oosféru, druhá zaniká)

Embryo má dvě, často však více (až 14 děloh).





Historie

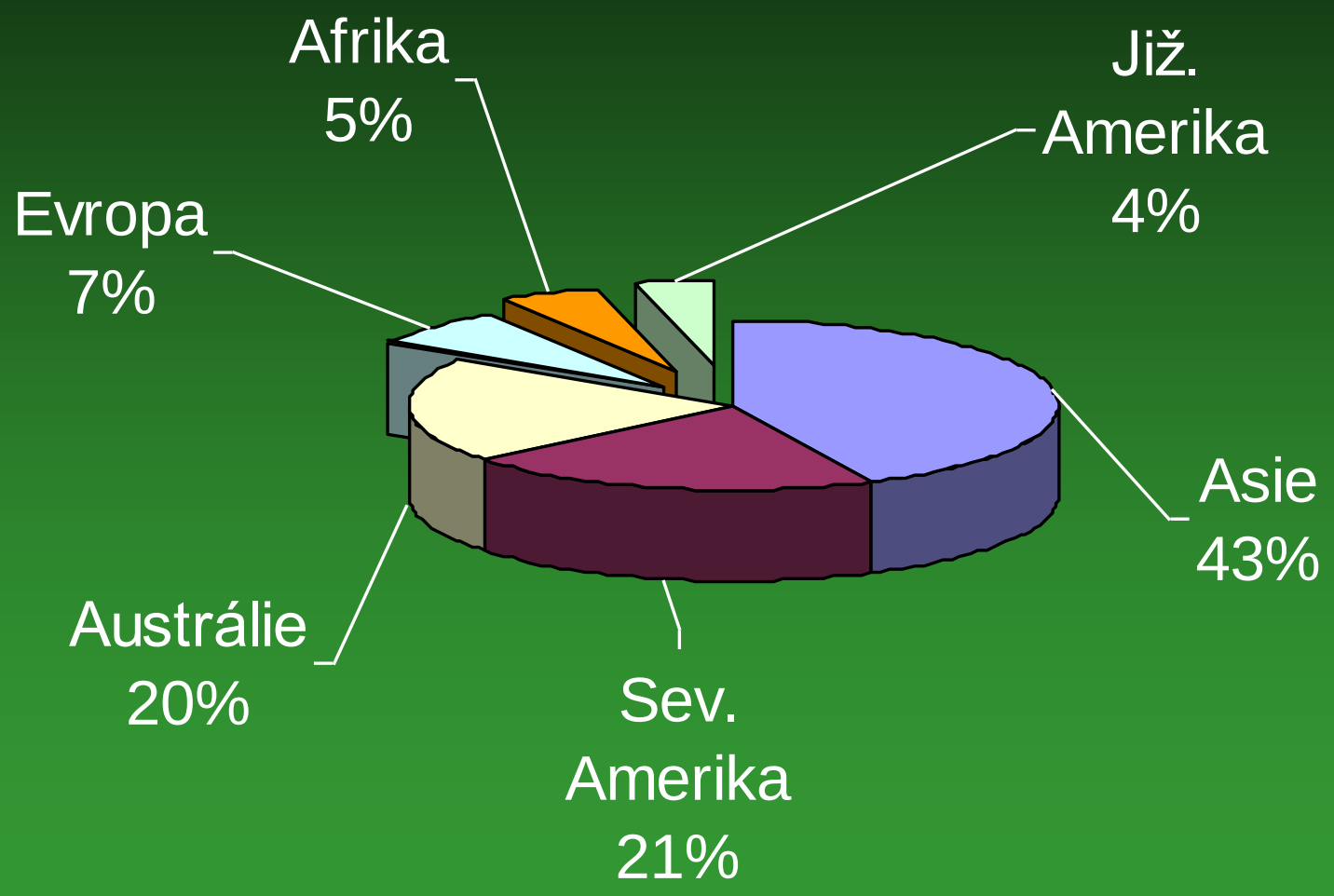
poprvé - konec karbonu

divergence – jura-křída

V současnosti - druhově nebohatá skupina (60/600) – přesto významná dominancí v lesích především chladnějších klimatických pásem a horských oblastí

Recentní geografické distribuce jehličnanů:

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



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

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

Dožívají se až 2000 let;

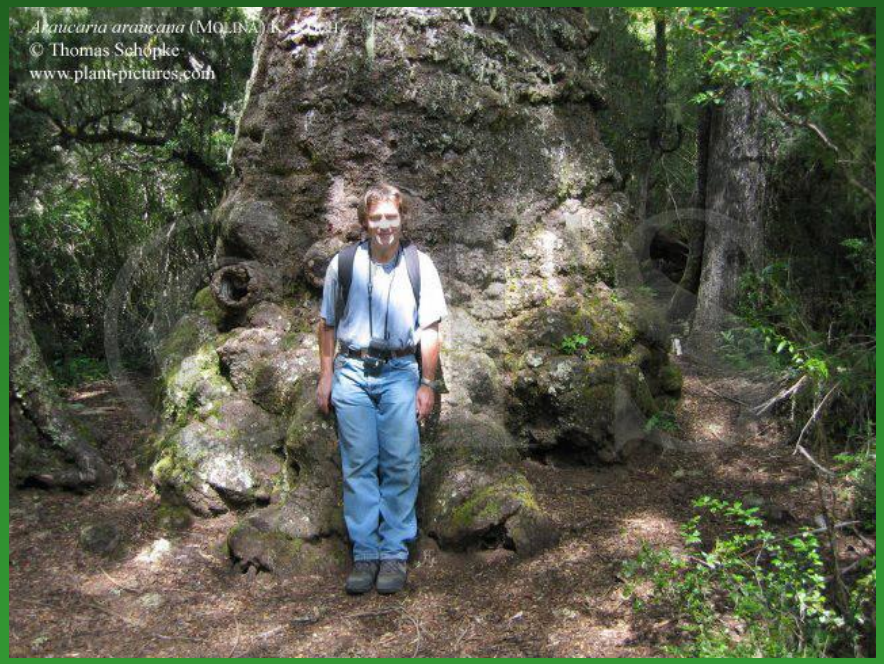
Fosilně doloženy již z Triasu

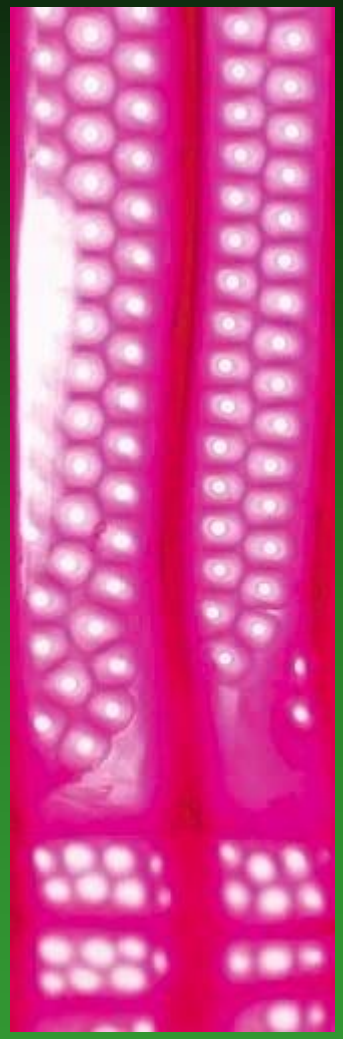
v třetihorách byly kosmopolitně rozšířené

Kmen – na bázi až 2,5 m

Dřevo – pyknoxylické

Tracheidy – s hustými dvůrkatými dvojtečkami





Větve – v symetrických přeslenech

pravidelná koruna působí dojmem pravěkých přesliček

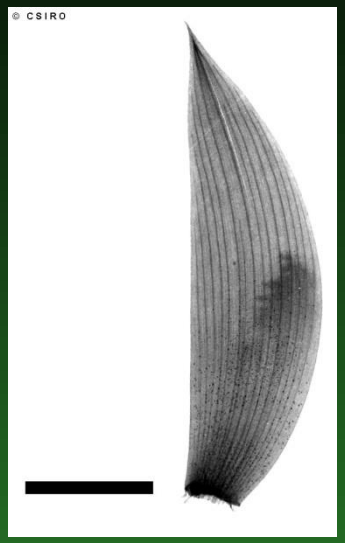
Listy – neopadávají

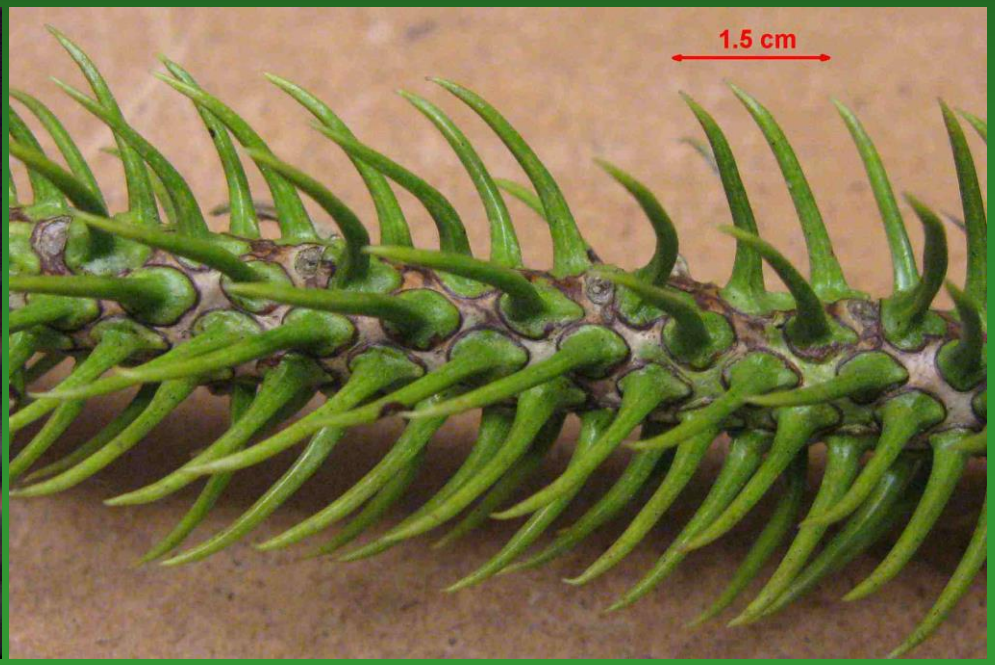
– často ploché

– vícežilné

– spirálně uspořádané

– někdy nasedají ploškou

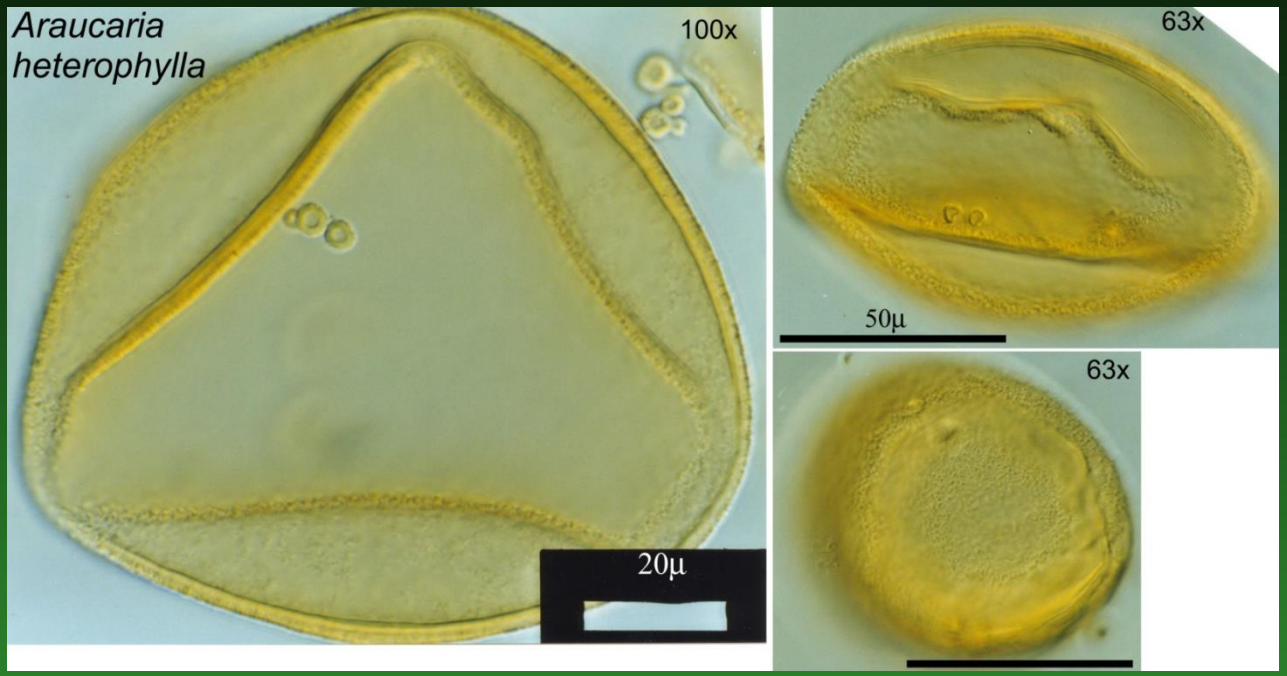




Mikrostrobily – větší až s 1000 šupinami

Mikrosporofyly – s až 15 pylovými pouzdry

Pyl – bez vzdušných vaků



Megastrobily

- velké - až 35 cm,
- kulovité,
- zrají 2-3 roky
- ve zralosti rozpadavé
- šupina semenná srůstá s podpůrnou a nese jediné vajíčko

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

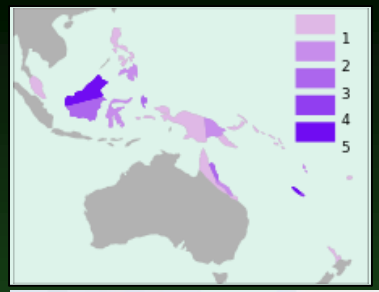
Araucaria araucana

- až 4 cm dlouhá semena nazývaná v Chile pinoni;

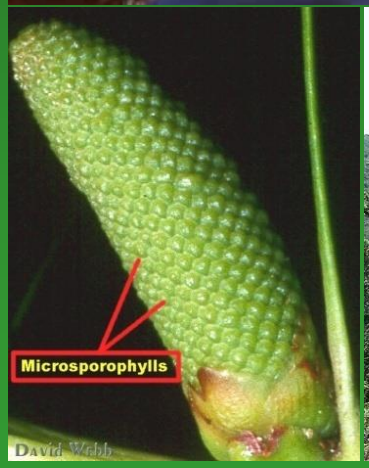
potrava indiánů kmene Araucos v J Chile, podle kmene dostala název tato provincie i samotná rostlina

ze všech druhů araukárií (19) tento vystupuje nejvýše

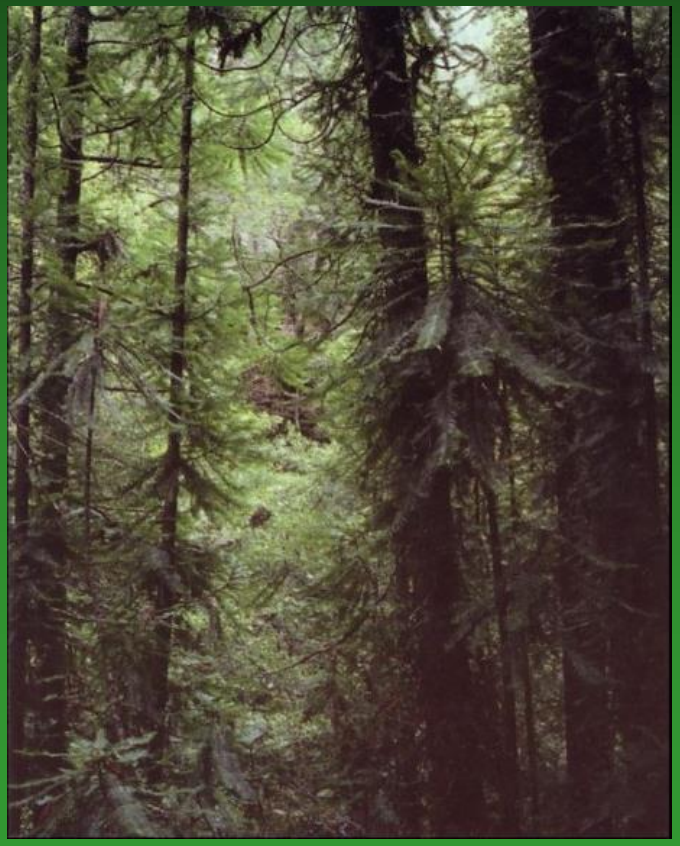
dožívá se až 2000 let



Rod *Agathis* má asi 20 druhů - poskytují pryskyřici kauri kopal - k výrobě fermeží a laků, domorodci ji žvýkají, vyskytuje se v kulovitých útvarech pod zemí v subfosilním stavu.



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



Podocarpaceae – podokarpovité 18/173

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

poprvé – svrchní trias

dnes – hlavně hory tropů a subtropů
jižní polokoule

Podocarpus amarus

Listy - často i značně široké, vejčité, kopinaté nebo čárkovité

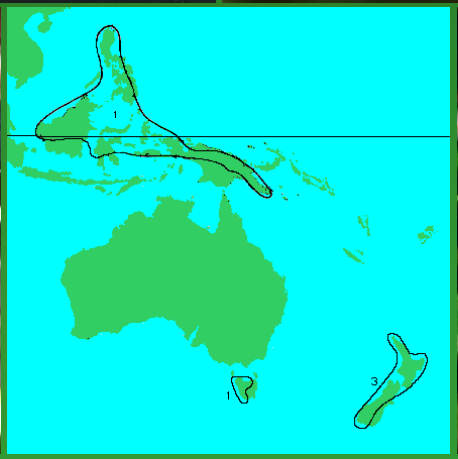
- s mnoha paralelními žilkami
- zpravidla spirálně uspořádané

Podocarpus neriifolius

Rod *Phyllocladus* (rozšířený od Filipín po Tasmánii a Nový Zéland) má listy nahrazeny fylokladii - přeměněnými brachyblasty

Phyllocladus trichomanoides

Phyllocladus alpinus



Phyllocladus asplenifolius

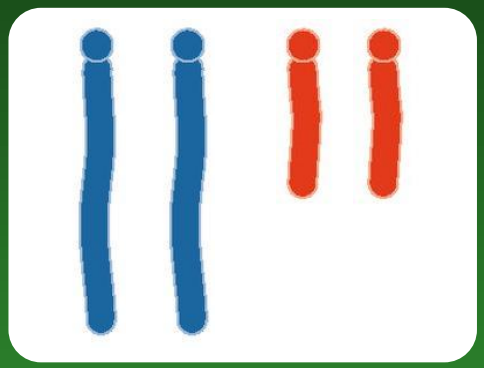
Mikrostrobily i megastrobily malé, mikrosporofyly se 2 prašnými pouzdry; megastrobily jen z několika podpůrných šupin, někdy redukované na jediné vajíčko

Podocarpus macrophyllus - semena s dužnatým míškem (arillus) na zdužnatělé stopce

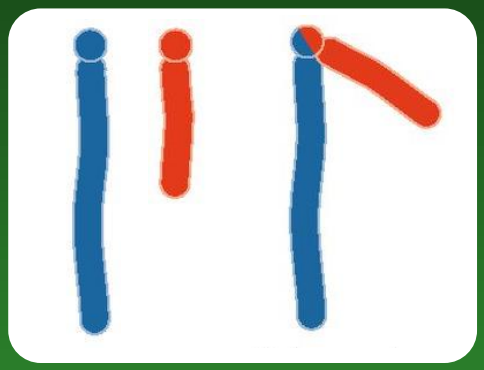
Podocarpus angustifolius mladé mikrostrobily

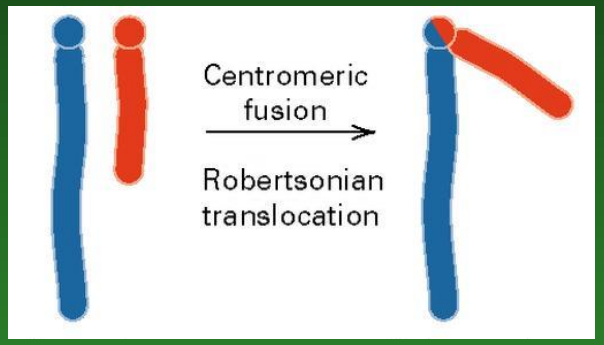
Pohlavní chromosomy – identifikovány u některých druhů rodu *Podocarpus*. Vznikly Robertsonovskou translokací (centromerickou fúzí)

X1 X1 X2 X2



X1 X2 Y





Metacentrický samčí Y chromosom vznikl centromerickou fúzí telocentrických samičích chromosomů X1 a X2

Pyl se dvěma postranními vzdušnými vaky

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

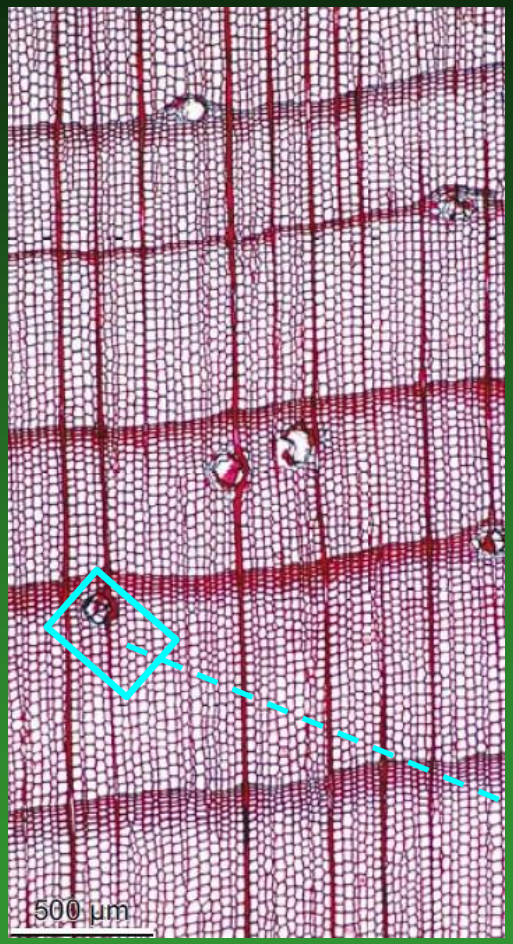
Podocarpus falcatus

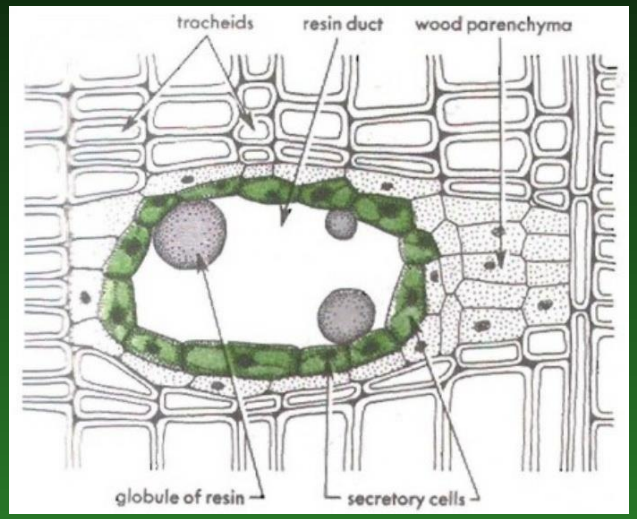
Pinaceae – borovicovité

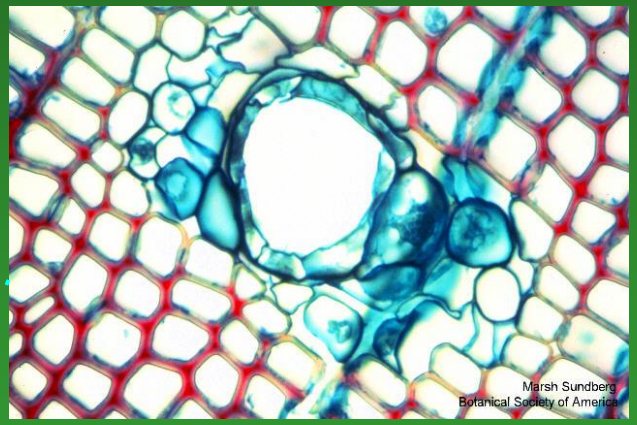
jednodomé stromy s vytrvávajícími jehlicemi (výjimka modřín)

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

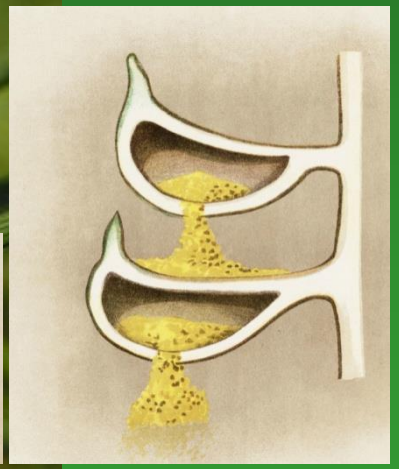
Pryskyřičné (balzámové) kanálky – ve všech vegetativních částech



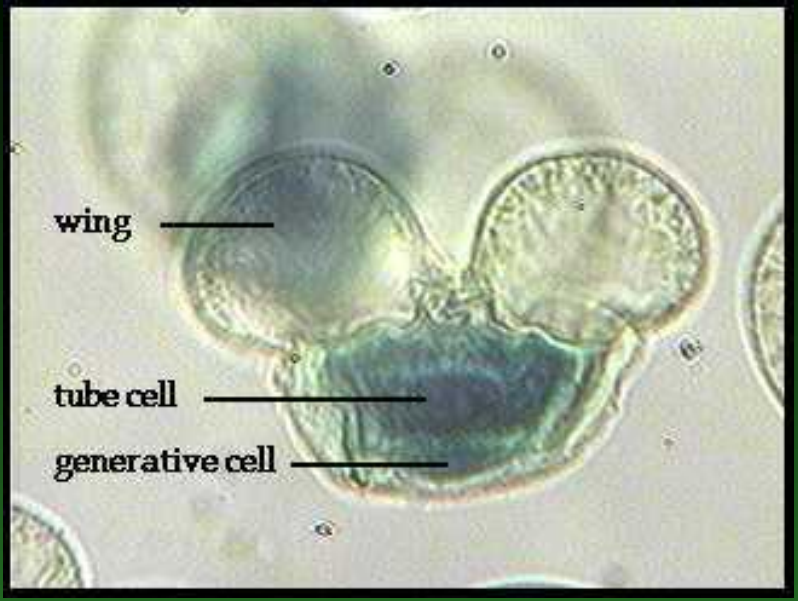


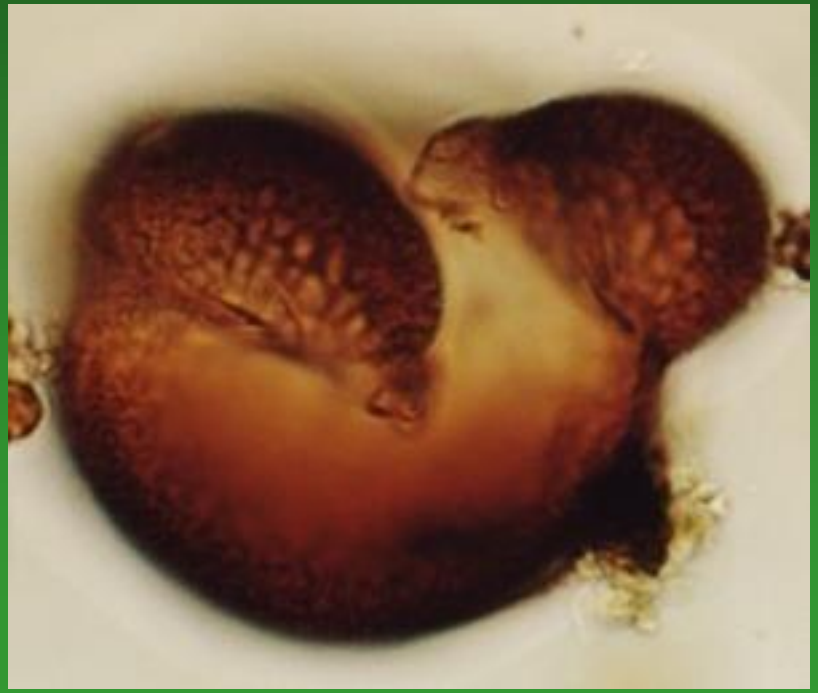


Samčí šišky – drobnější, někdy složené (u borovice), 2 prašná pouzdra naspodu šupin



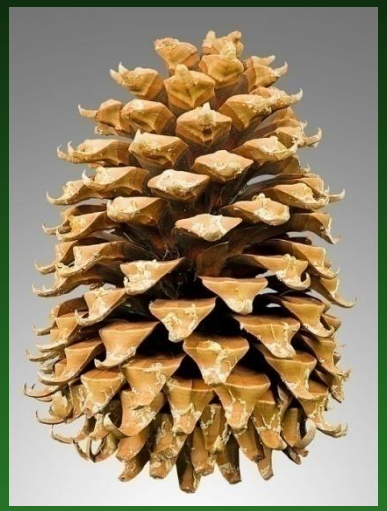
Pyl – často dva vzdušné vaky

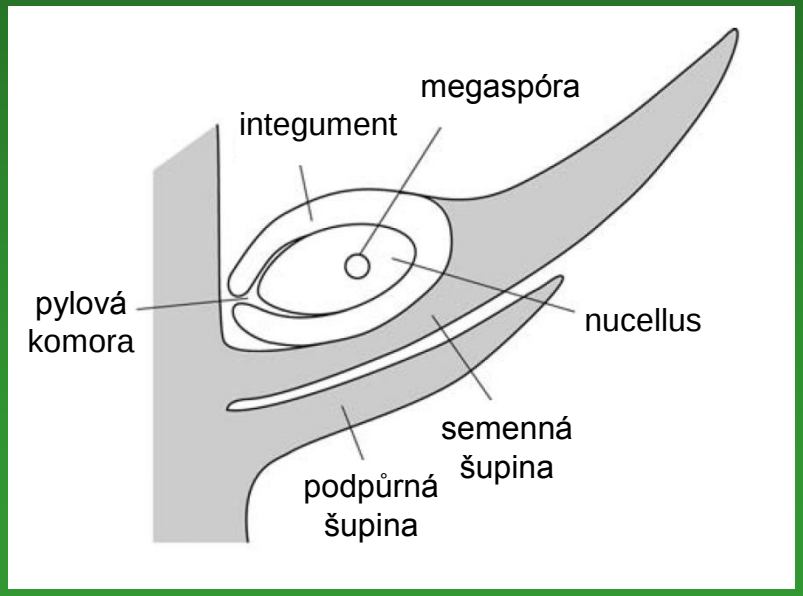




Samičí šišky – střední velikosti, v době zralosti dřevnatí

Vajíčka – po dvou na svrchní straně semenné šupiny





Semeno

– s jednostranným blanitým křídlem, vznikajícím z povrchových pletiv semenné šupiny (slouží k anemochorii)

– embryo s větším počtem děloh

Historie

poprvé – jura (? svrchní trias – *Compsostrobus*)

divergence – křída

recenně – největší čeleď nahosemenných - zhruba 11/232

U nás původních 6 druhů, patřících k 4 rodům: borovice (*Pinus*), smrk (*Picea*), jedle (*Abies*) a modřín (*Larix*)

ale ještě dalších 21 nepůvodních, patřících částečně ještě k dalším rodům, se pěstuje (*Tsuga*, *Pseudotsuga*)

Pinus – borovice

Semenná šupina má kosočtverečný štítek.
Jehlice ve svazečcích (po 2, 3, 5) - naši zástupci mají jehlice po dvou

Pinus sylvestris

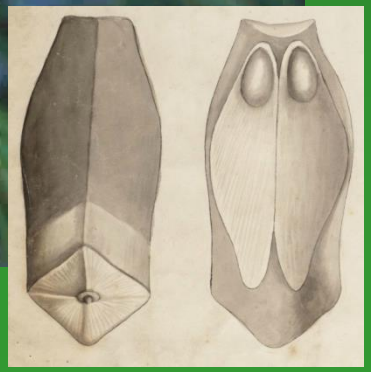
pensum

borovice lesní

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

Často i sekundárně vysazovaná;

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



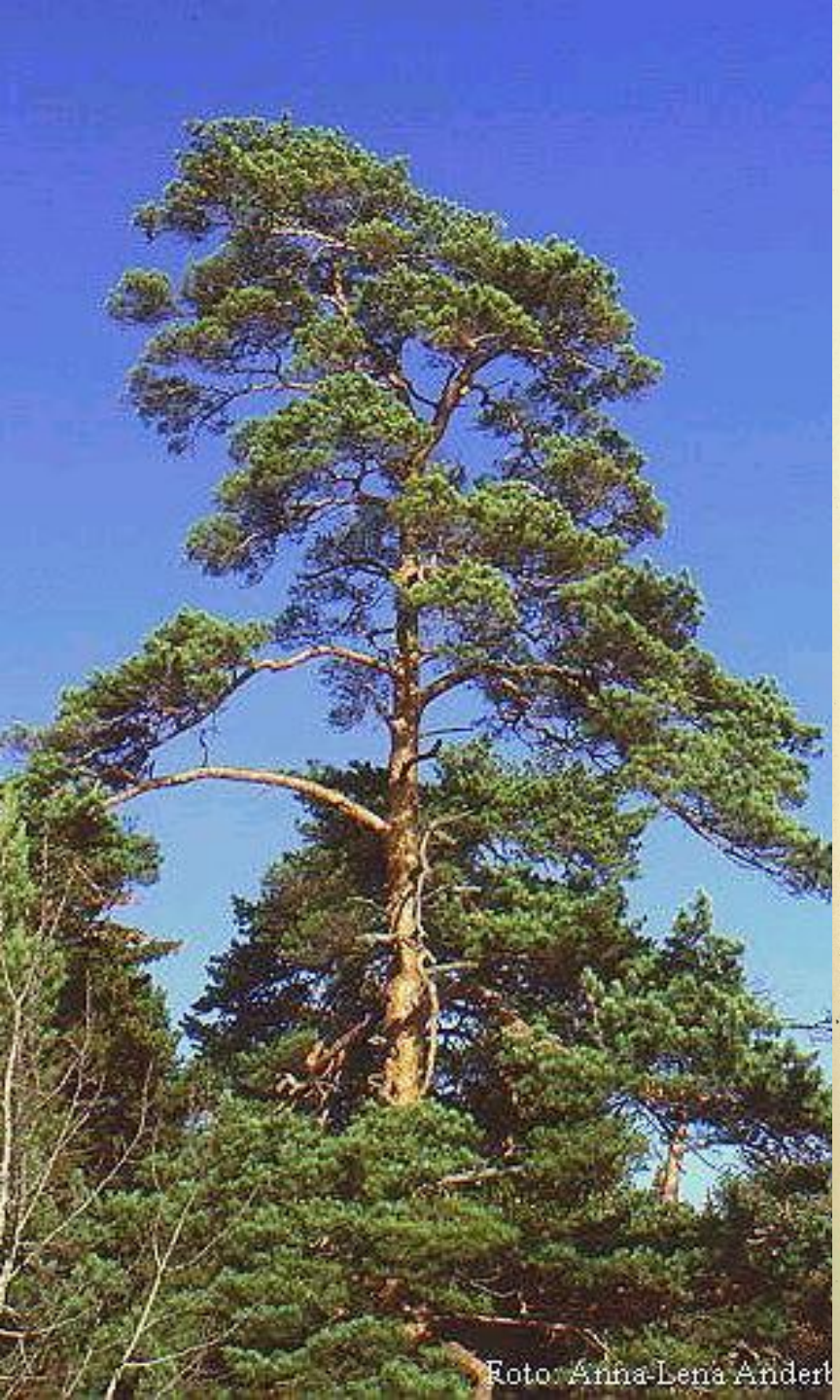
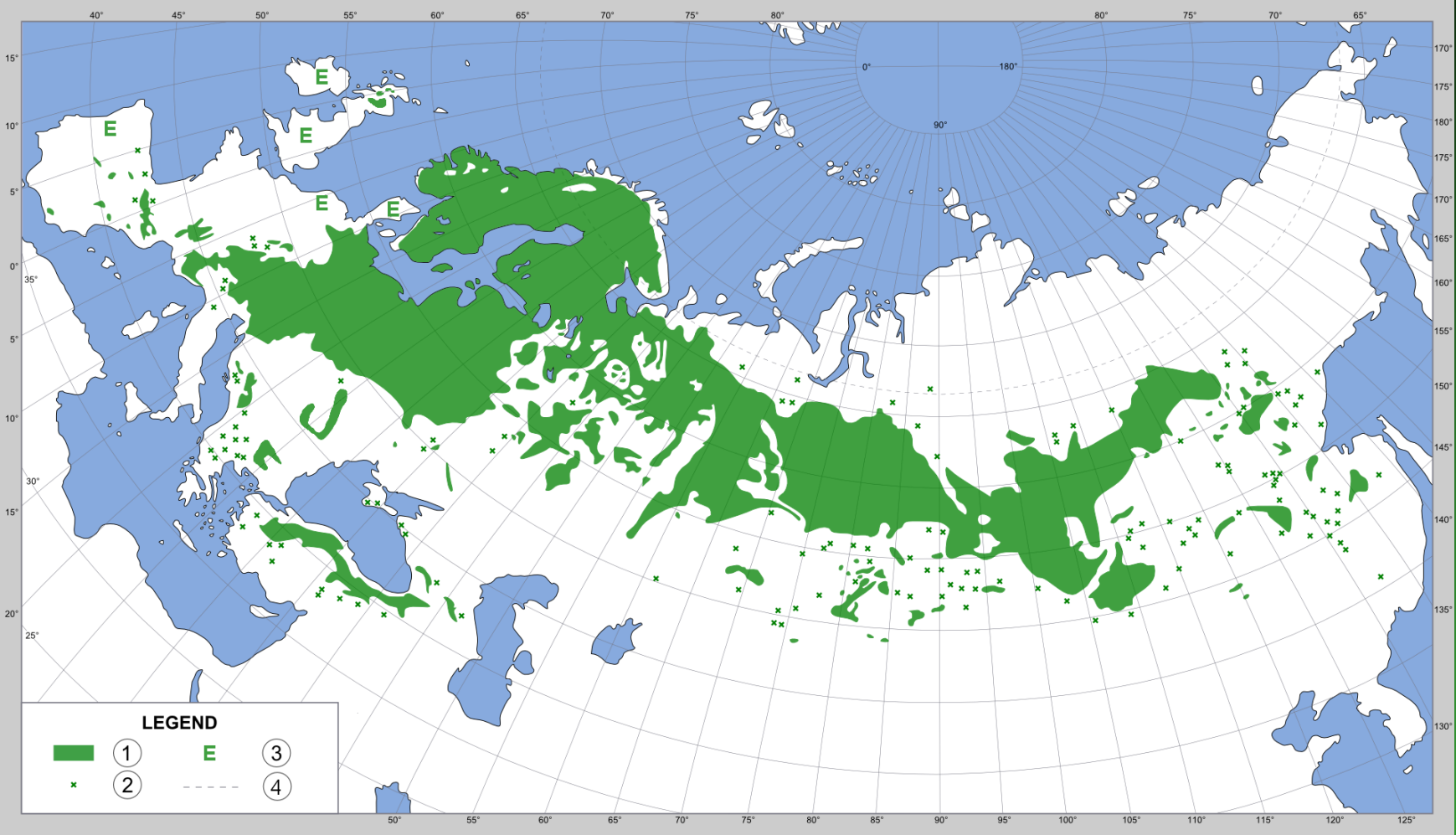


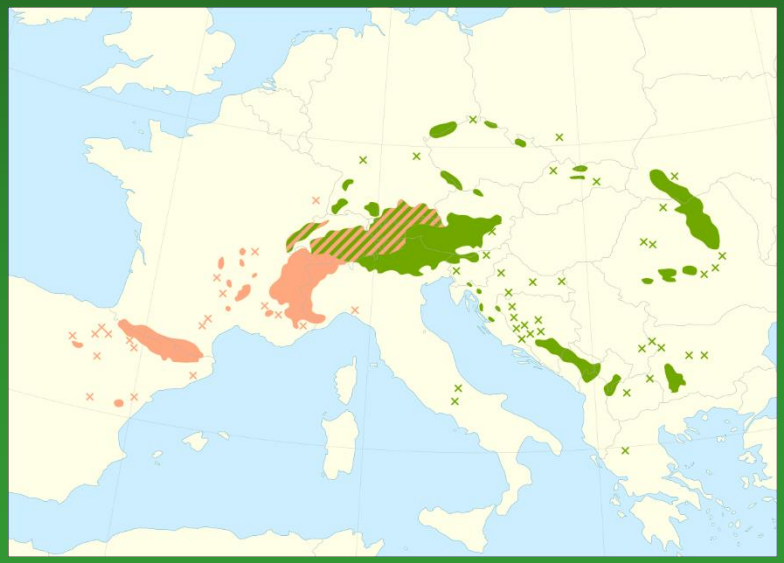
Foto: Anna-Lena Anderb

Coniferae.
Pinus silvestris L.

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



***Pinus mugo* - kleč** - tvoří klečové pásmo nad horní hranicí lesa v Evropě, v dobách postglaciálních rostla i v nižších polohách - např. ve Žďárských vrších - pak ale vyhynula.

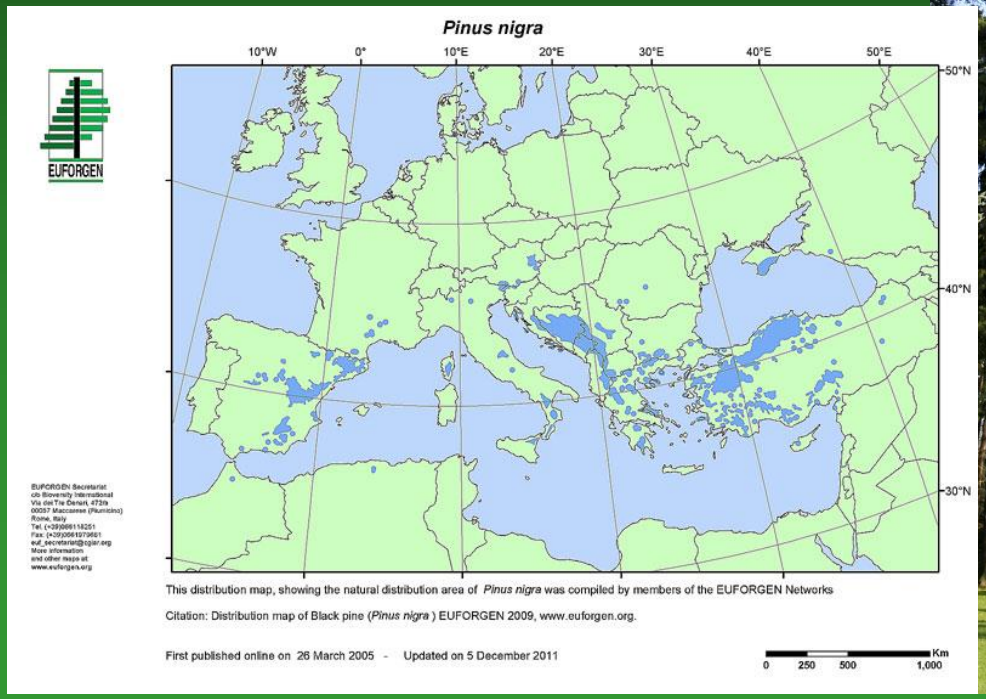


***Pinus rotundata* - blatka** – vrchoviště střední Evropy

Často se vysazuje i u nás nepůvodní ***Pinus nigra*** - borovice černá - má taky 2četné svazečky jehlic.

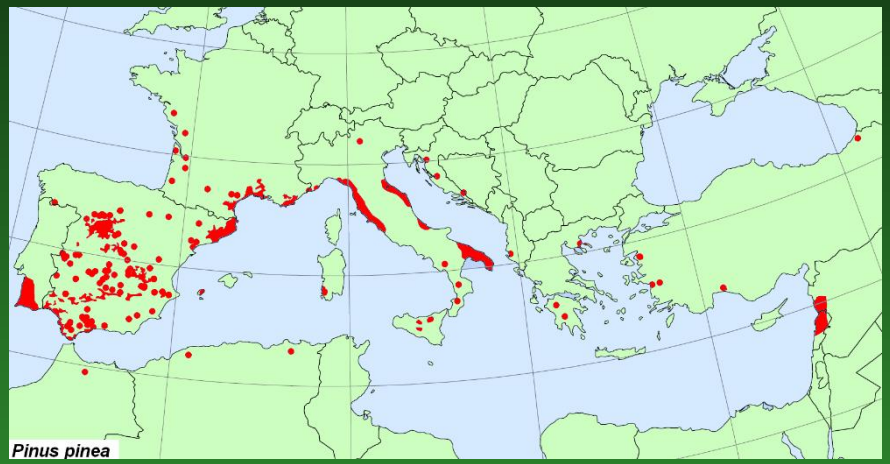
Často se vysazuje i u nás nepůvodní ***Pinus nigra*** - borovice černá - má taky 2četné svazečky jehlic.

Původně roste v Alpách, v pohořích Balkánu, Anatolie, na Apeninském a Iberském poloostrově.

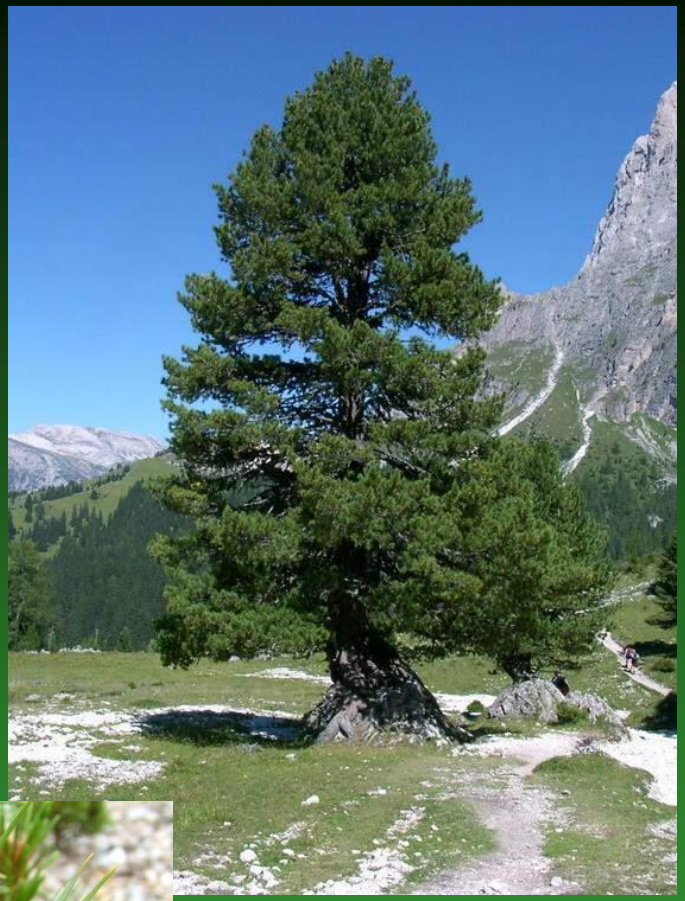


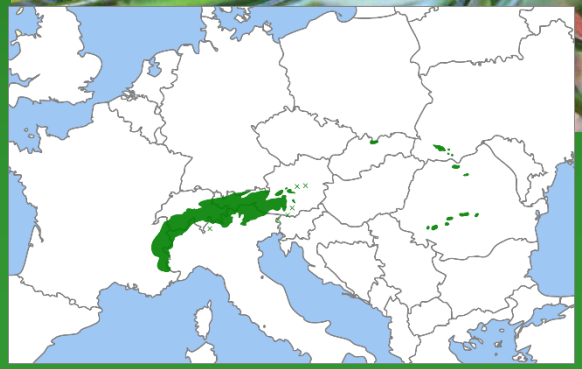
Středomoří – ***Pinus pinea*** –

borovice pinie – taky 2četné svazečky semena = piniové „oříšky“; rozložitá deštníkovitá koruna, Středozemí.



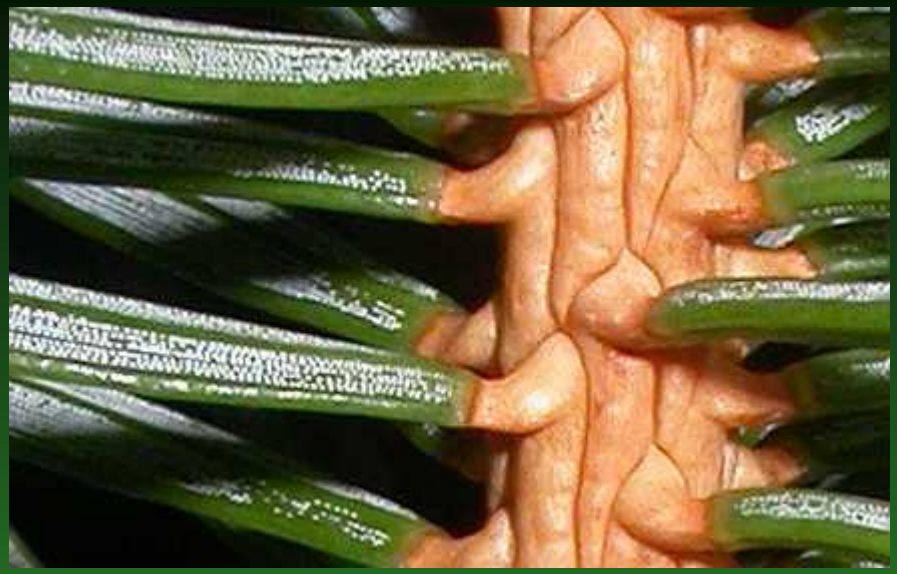
Pinus cembra - borovice limba - 5četné svazečky, Alpy, Karpaty (Tatry)





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

Picea – smrk



Samčí šištice jednoduché

Brachyblasty nenápadné, téměř zakrnělé s jednotlivými jehlicemi

Jehlice uspořádané víceméně všesměrně

U nás jen

***Picea abies* - smrk ztepilý**

pensum

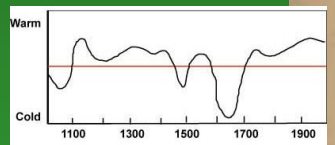
(= *P. excelsa*)

Dnes hlavní produkční dřevina, dorůstá až 50 m výšky.

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

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

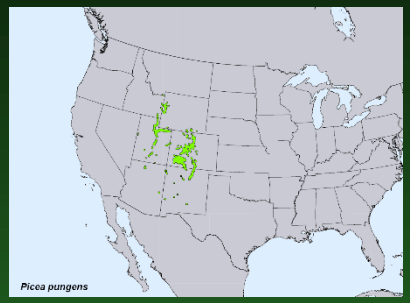
1. „malé doby ledové“,
2. holosečí,
3. skelných a železných hutí,
4. výsadby



Winter severity in Europe, 1000 - 1900. Note two cold periods in the 15thand 17th centuries. Based on Lamb, 1969 / Schneider and Mass, 1975.

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

Picea pungens - smrk pichlavý - pěstuje se nejčastěji pro okrasu často tzv. stříbrný smrk původní v Sev. Americe



Abies – jedle

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

U nás jen

Abies alba
pensum
jedle bělokorá

Až 65 m vysoká.

Může žít až 1200 let.

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

Ve středověku dominantní dřevina, dnes na ústupu.

Příčiny složité - faktory ekotoxikologické, genetické, fytopatologické, historické

U nás jen

Abies alba

pensum

jedle bělokorá

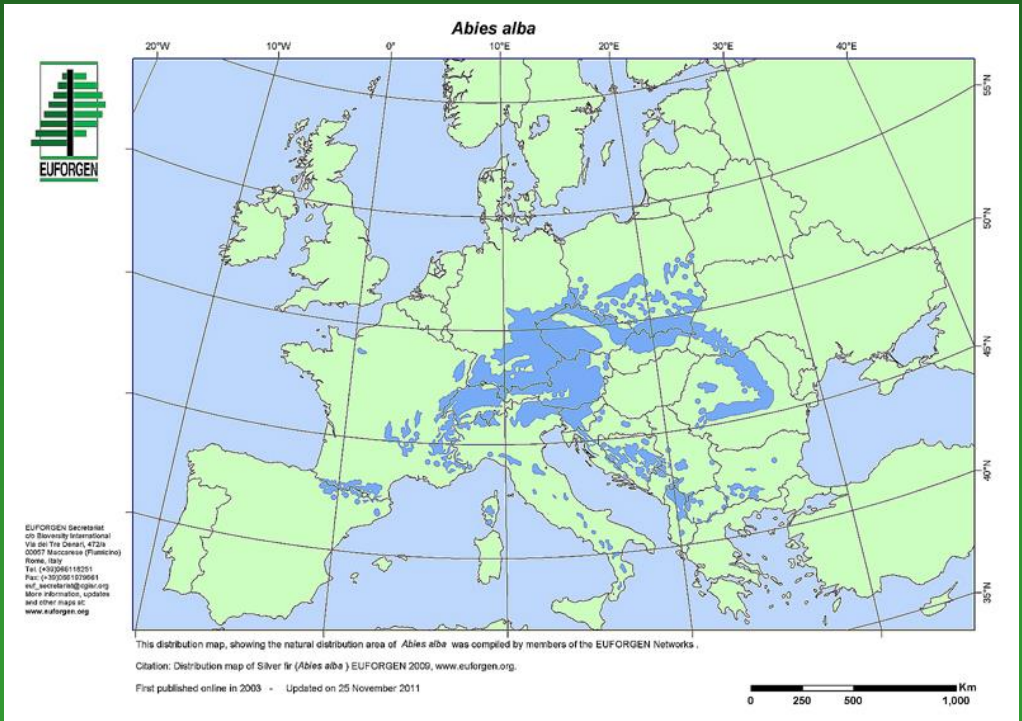
Až 65 m vysoká.

Může žít až 1200 let.

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

Ve středověku dominantní dřevina, dnes na ústupu.

Příčiny složité - faktory ekotoxikologické, genetické, fytopatologické, historické



V provincii Quebec v Kanadě roste ***Abies balsamea*** - jedle balsámová, skýtající kanadský balsám - významné uzavírací médium v mikroskopické technice

Larix decidua – modřín opadavý

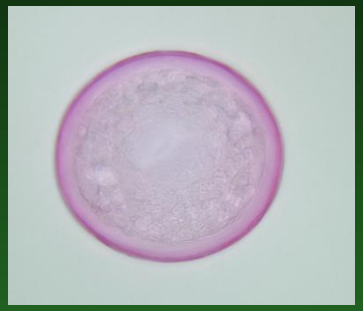
pensum

výrazné brachyblasty – svazečky 30-50 jehlic – na zimu opadávají
Často vysazován – původní jen v Jeseníkách – domácí v Karpatech a v Alpách.
Kůra – vysoký obsah tříslovin – využívána v koželužnictví; dřevo dobře odolává hnilobě

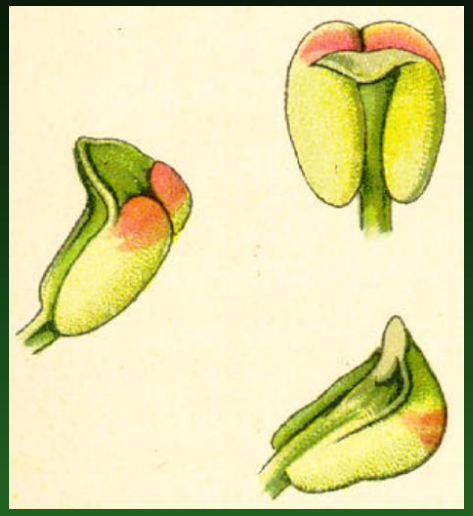
Na pilotech z modřínů stojí Benátky a stavěl se na nich i Petrohrad.

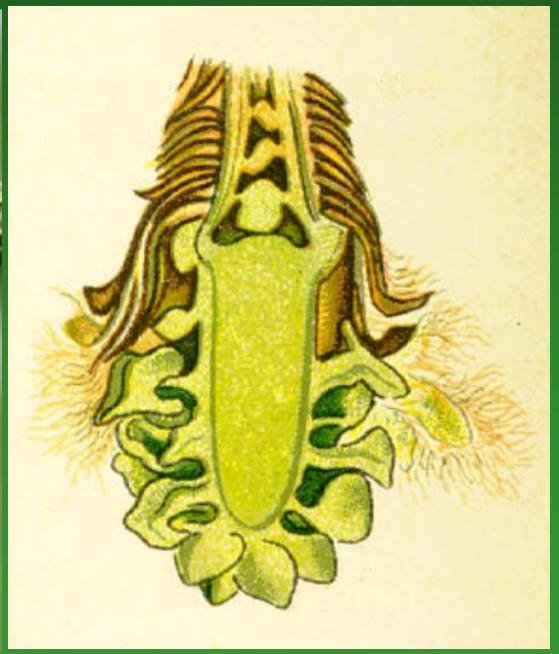
Larix decidua – modřín opadavý

samčí šišky velmi drobné – pyl bez vzduchových vaků



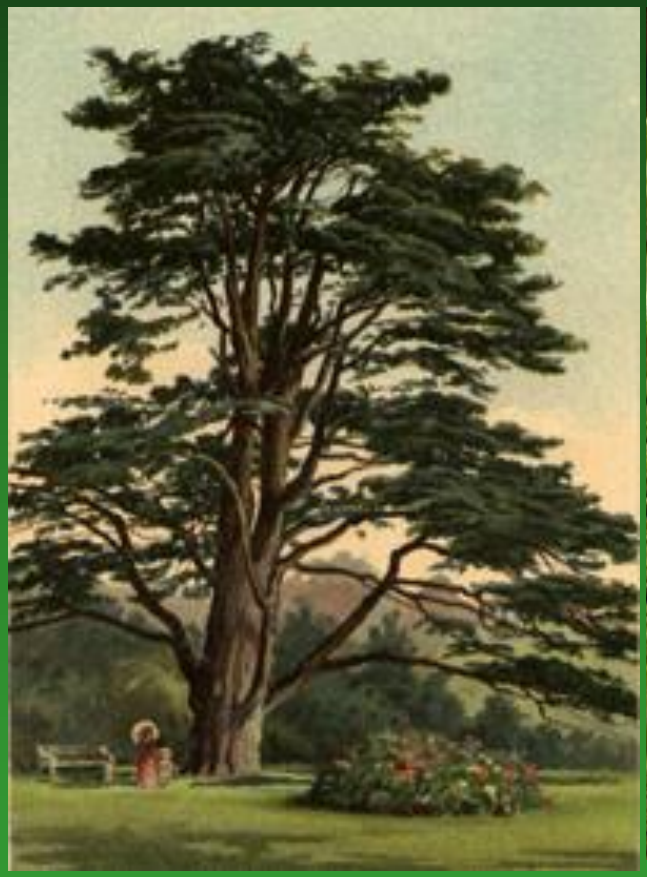
mikrosporofyl se 2 prašnými pouzdry

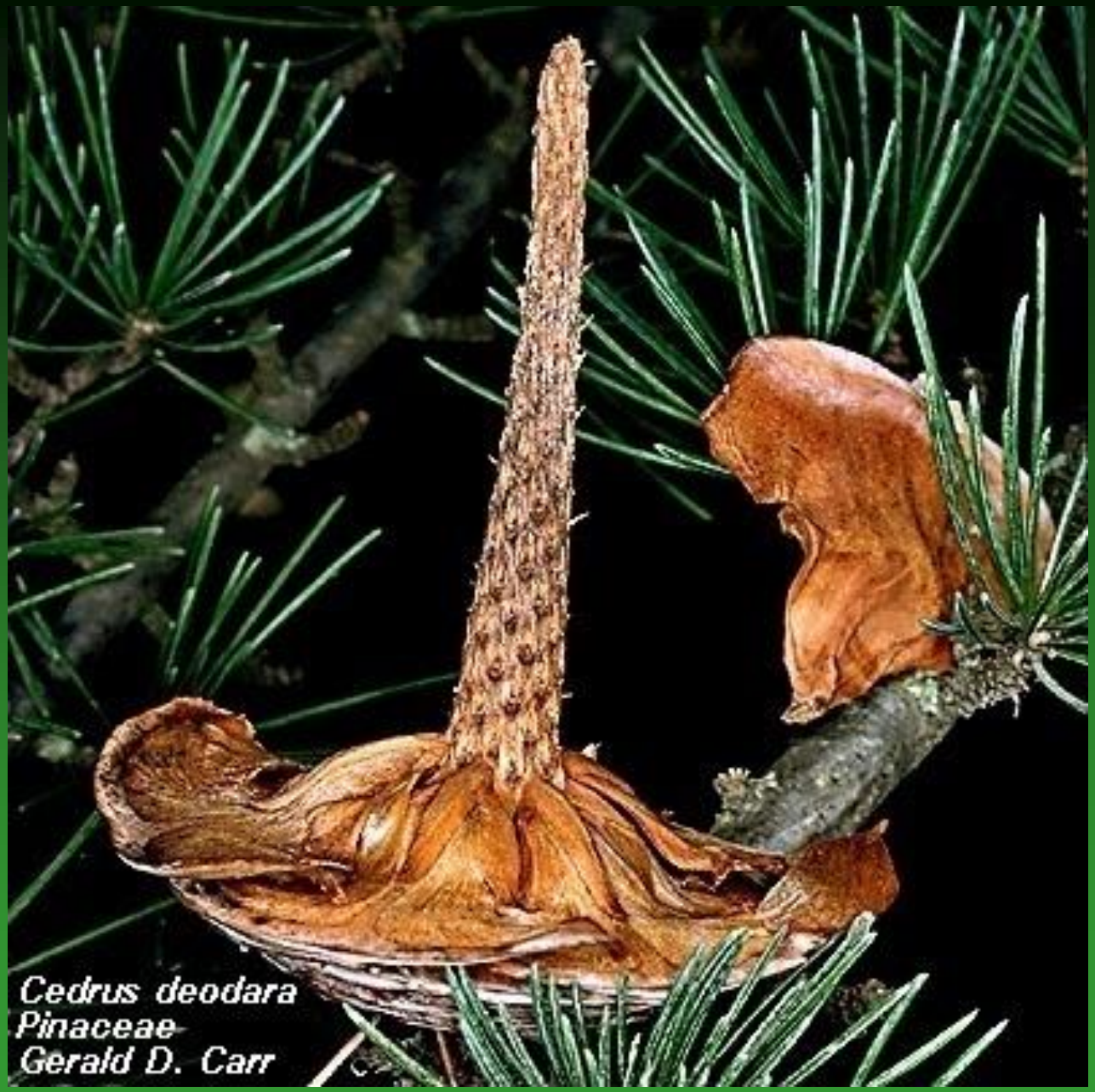




Známý je ještě ***Cedrus* - cedr**
jehlice v bohatých svazečcích na brachyblastech

Cedrus libani - cedr libanonský od pohoří Taurus po Libanon



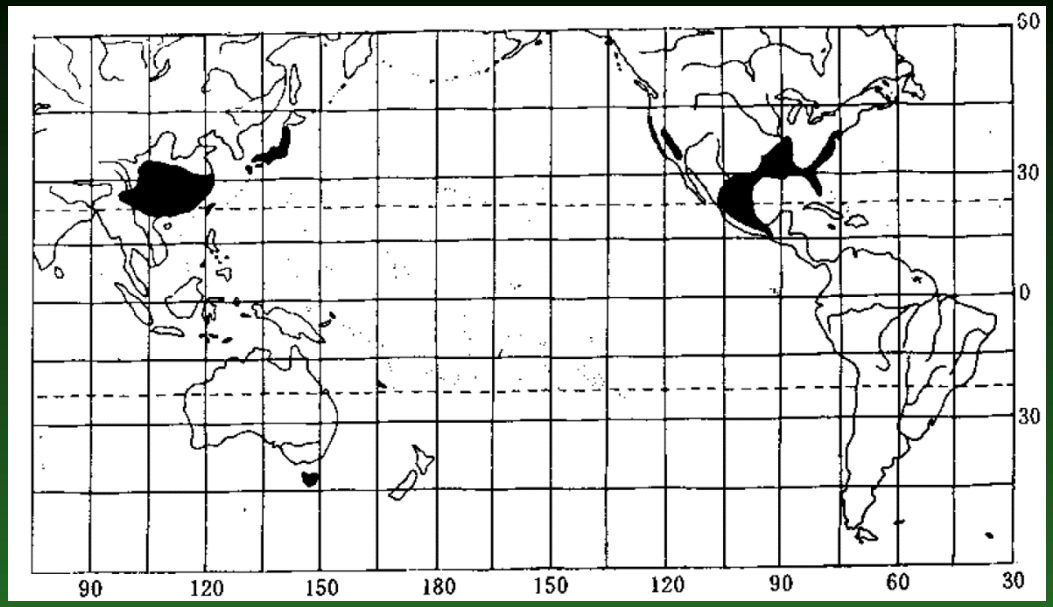


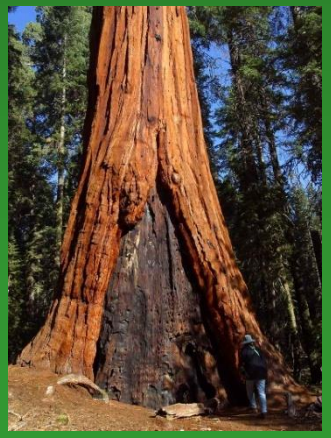
rozpadavá šištice cedru

Taxodiaceae – **tisovcovité**

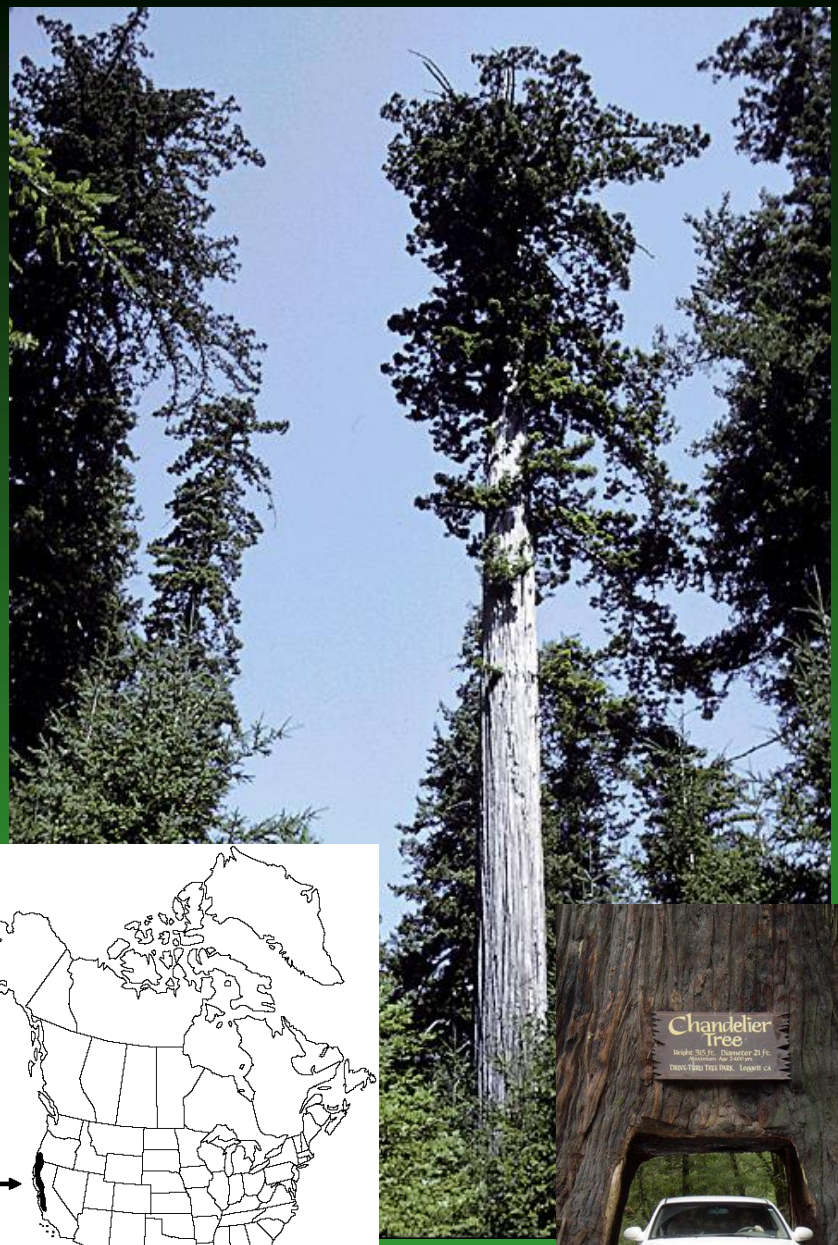
9/15, u nás 0;

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





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



Sequiadendron gigantea - sekvoja obrovská

výška - až 100 m

stáří - až 4.000 let

objev - náš botanik Tadeáš Haenke 1791

Sierra Nevada - národní park (zal. 1890)

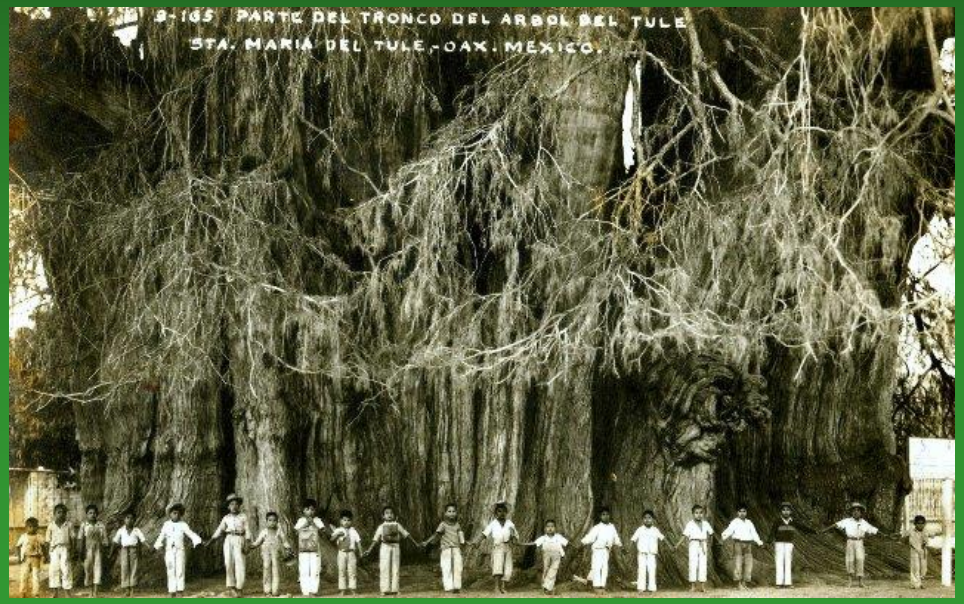
Taxodium distichum

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

Původní v Golfském zálivu - od Floridy po Mexiko

Taxodium distichum

- tisovec dvouřadý



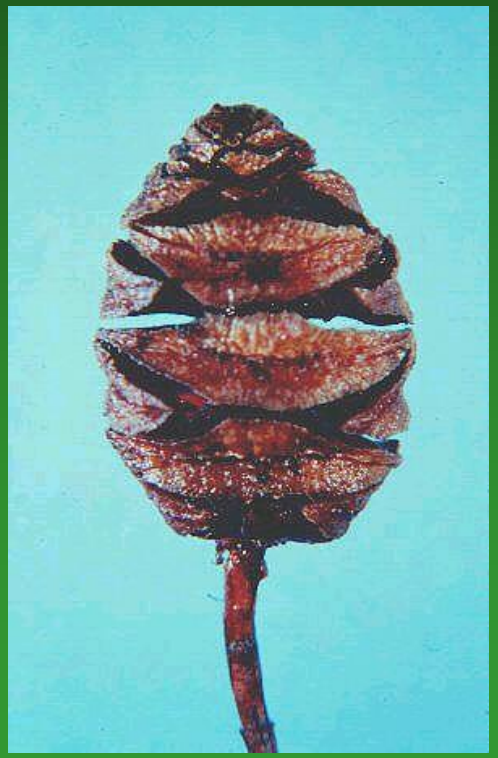
El Árbol del Tule = *Taxodium distichum* subsp. *mucronatum* ve městě Santa María del Tule v Mexiku.

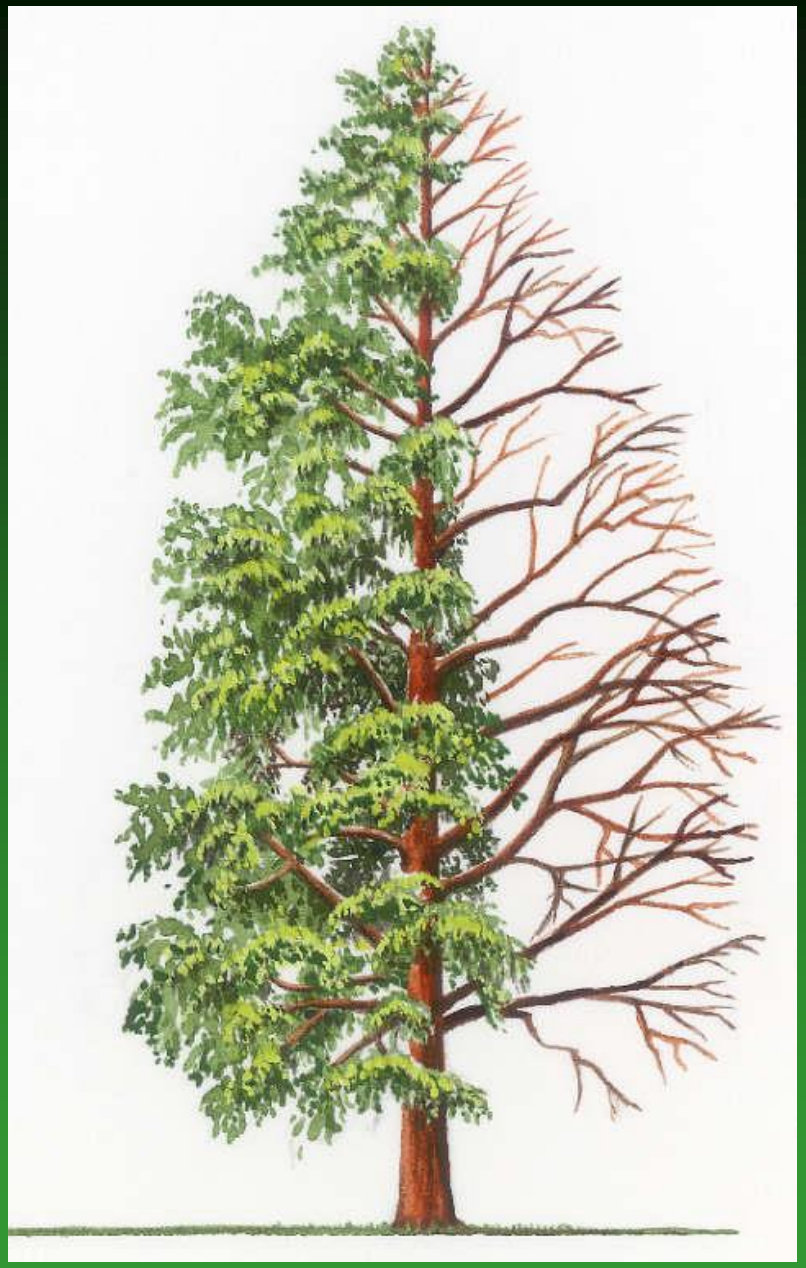
Nejobjemnější strom na americkém kontinentě. V r. 2005 obvod 42 m, průměr 14 m, výška asi 35 m; odhad stáří 1200–3000 let

Metasequoia glyptostroboides

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

- křižmostojně 4řadé strobily
- dvouřadé jehlice





Cryptomeria japonica – kryptomérie japonská

Východní Asie, u nás pěstovaná

Kuželovitá koruna

v domovině až 70 m vys., 4 m tl.; věk až 7000 let

Spirálně uspořádané srpovitě zahnuté krátké (do 1 cm) jehlice

Megastrobily drobné do 2 cm v průměru

Mikrostrobily drobně ve skupinkách

Cupressaceae – cypřišovité

stromy a keře pryskyřičné kanálky jen v primární kůře

20/130 – u nás 1/1,
ale řada se pěstuje

Listy – často šupinovité, vstřícné,

Strobily – drobné

Mikrosporofyly - se 2-6 (-20) prašnými pouzdry

Megastrobily – drobné s málo šupinami,

Semenné a podpůrné šupiny srůstají

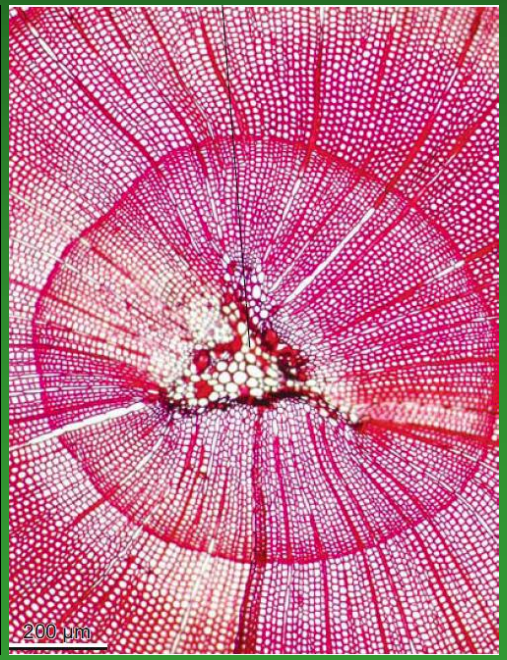
Mikrospóry – bez vaků,

Semena – bez křídel

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

Jehlice – v trojčetných přeslenech

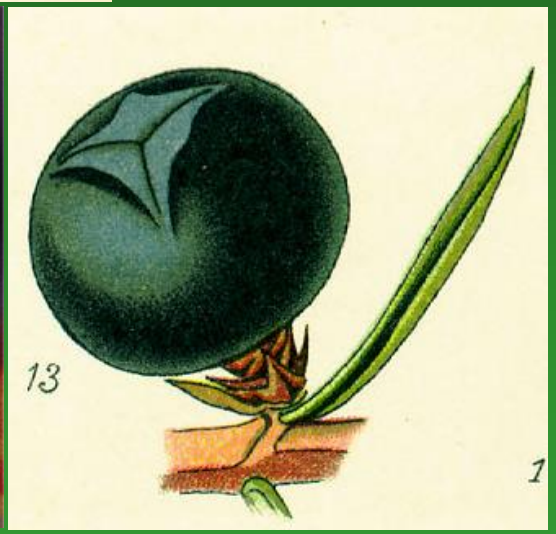
Centrální dřeň – trojúhelníkového průřezu



Juniperus communis jalovec obecný

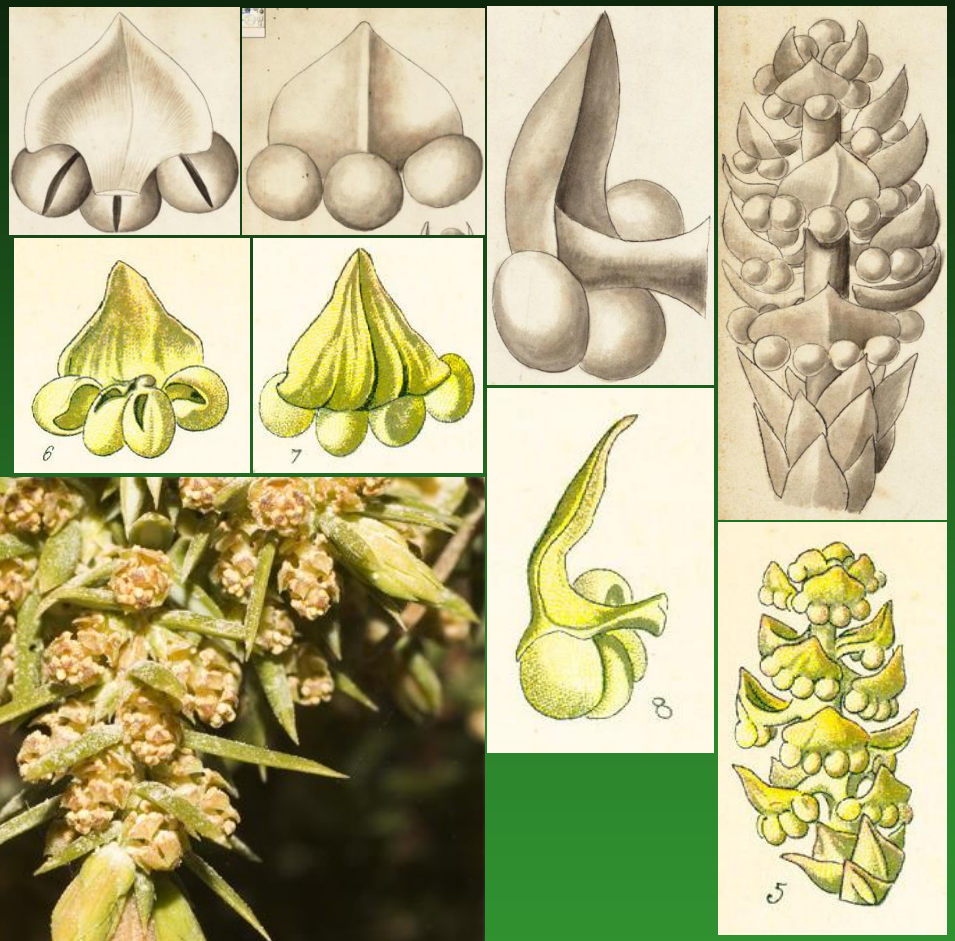
pensum

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



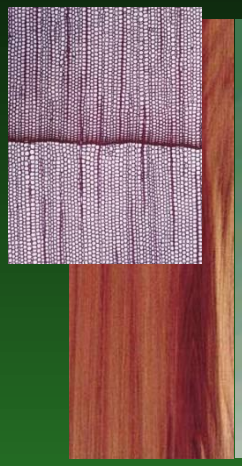
Juniperus communis – mikrosporofyly v mikrostrobilu křižmostojně

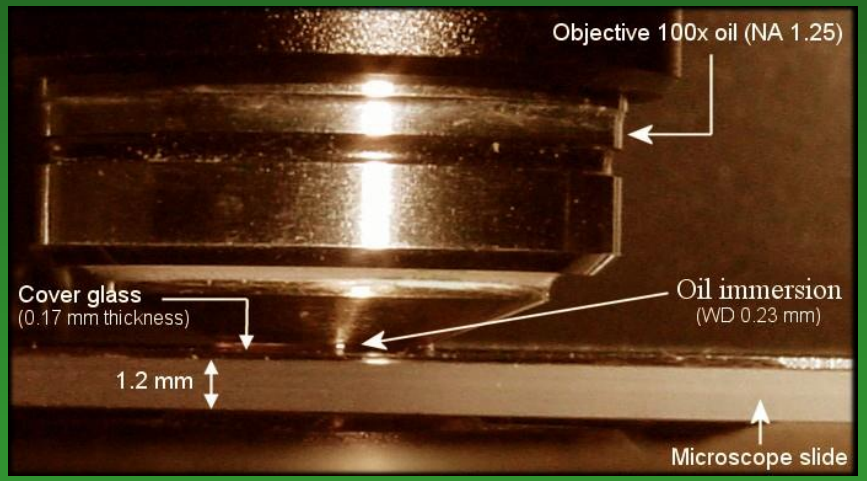
Jeden mikrosporofyl nese na spodu 3–4 mikrosporangia



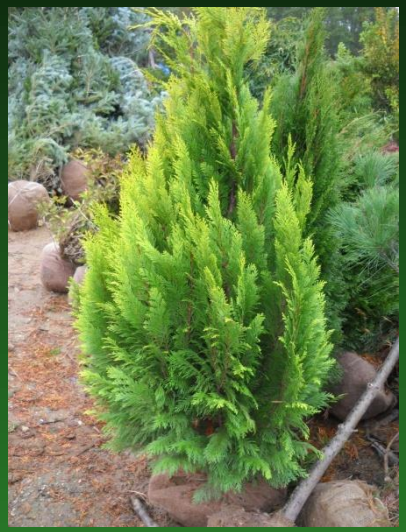
Jalovčinky *Juniperus communis* = koření na maso a sýry; výroba Ginu a Borovičky.

Ze dřeva ***Juniperus virginiana*** se vyrábějí tužky a získává se z něj také olej pro imersní objektivy





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



... nebo zeravy (*Thuja*)

Taxaceae – tisovité

5/20 u nás jen 1/1,

Taxus baccata - tis červený

pensum

V minulosti častější, dnes velmi vzácný a ohrožený strom.

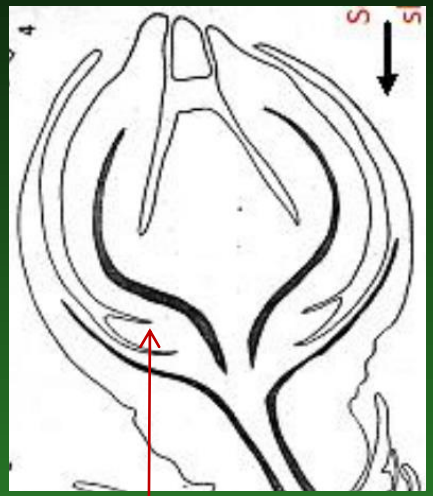
Roste hlavně na skálách (= stanovištích pro jiné dřeviny nevýhodných)

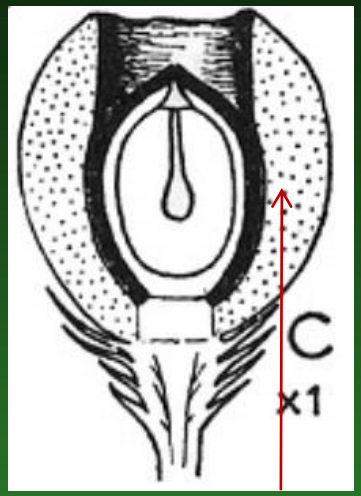
Mírný až tropický pás S polokoule.

Listy jehlicovité, vytrvalé, dvouřadě uspořádané;

Zpravidla dvoudomý, ale někdy i jednodomý.

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





základ míšku se mění v prstencovitý val

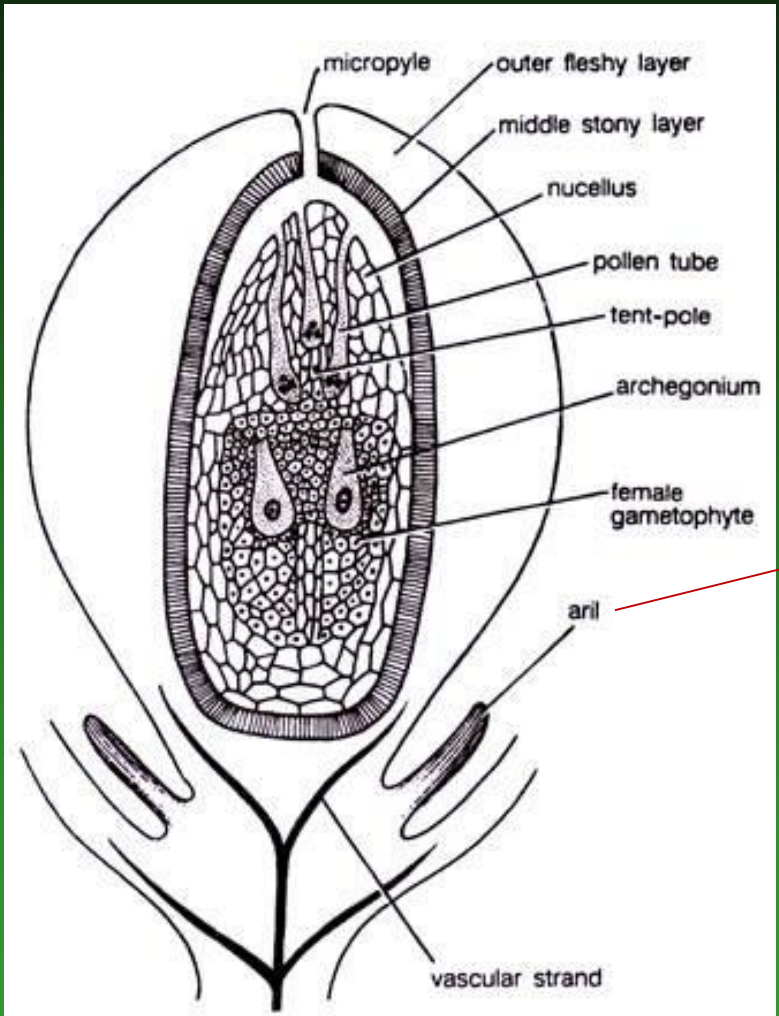
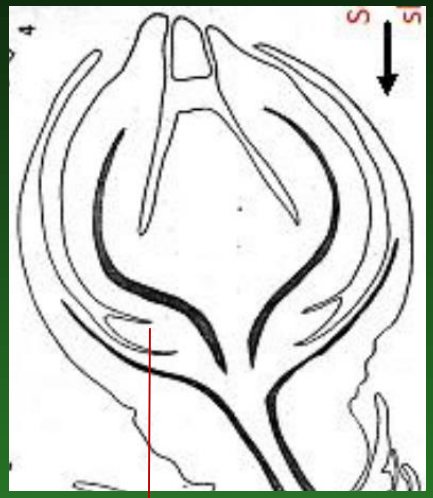
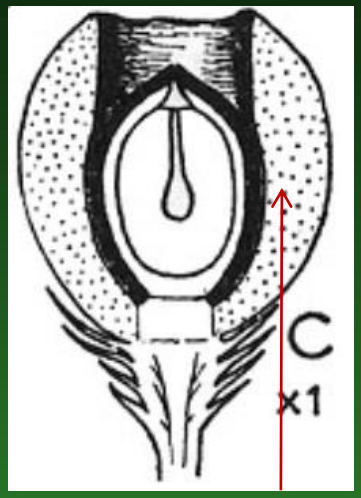


Fig. 12.12. *Taxus baccata*. V.S. ovule.



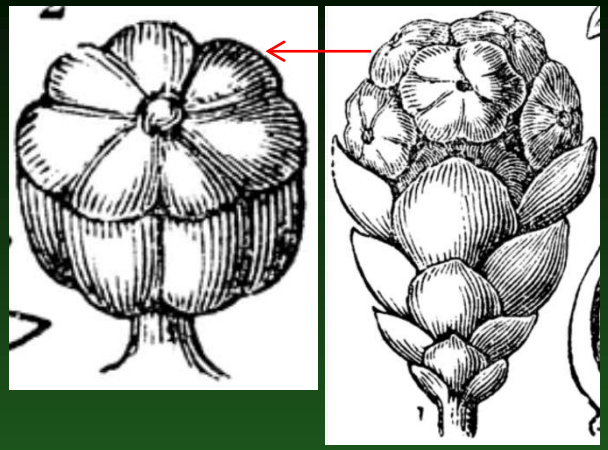


základ míšku se mění v prstencovitý val

Mikrostrobily – malé v paždí jehlic, na bázi s několika páry křižmostojných šupin;

mikrosporofyly štítkovité tvoří kulovitý strobilus,

každý má na spodu 5-9 prašných vaků



Pyl – bez vzduchových vaků

prstencovitý val srůstající pod vajíčkem se mění době zralosti na červeně zbarvený míšek - epimacium, který obklopuje téměř celé semeno.

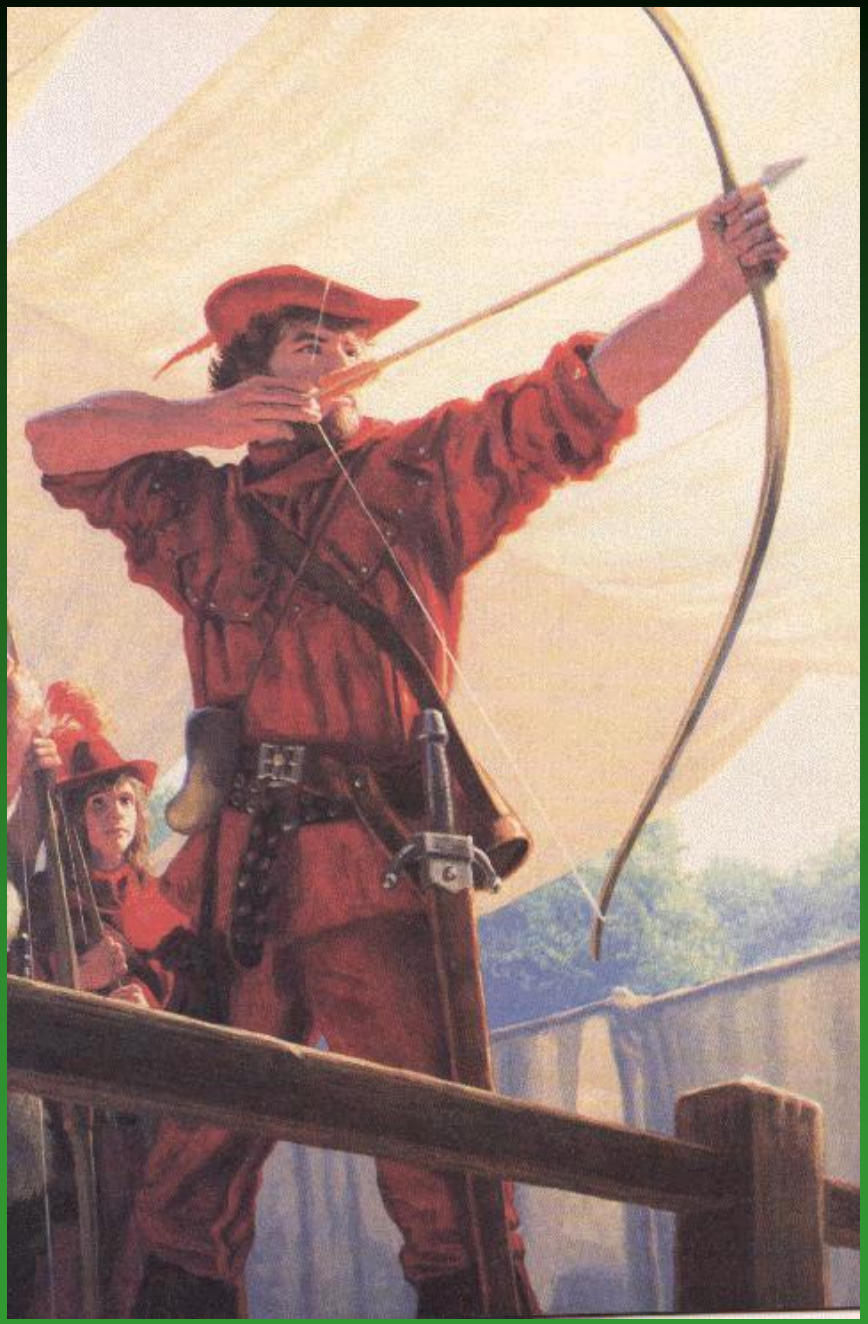
Dřevo tisu

výroba luků a kuší

v nábytkářství "německý eben"

ve středověku se vyváželo i do Anglie

Ze severoamerického *Taxus brevifolia* vyráběli svá vesla, oštěpy a luky indiáni.

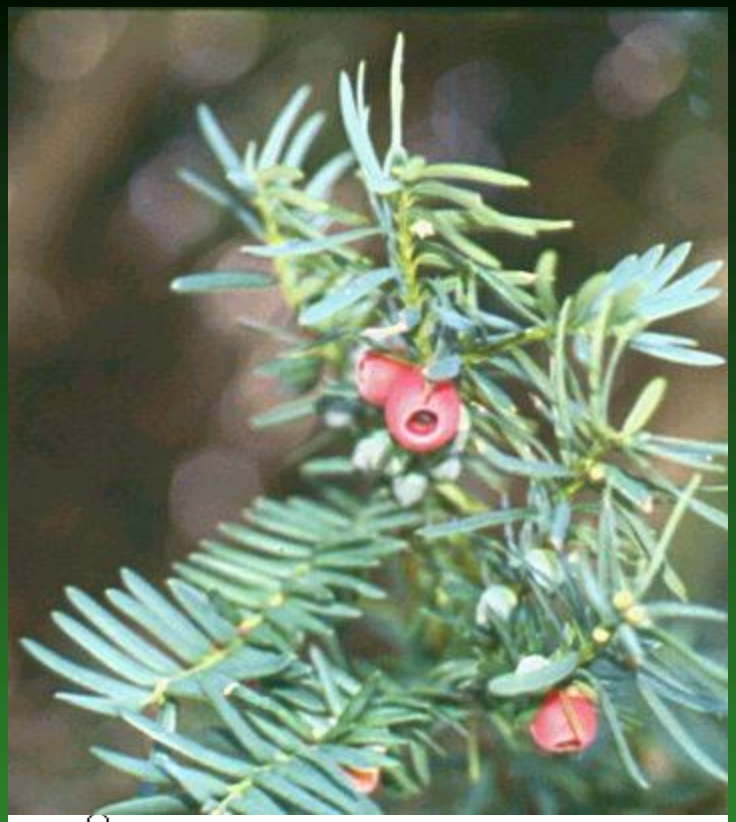


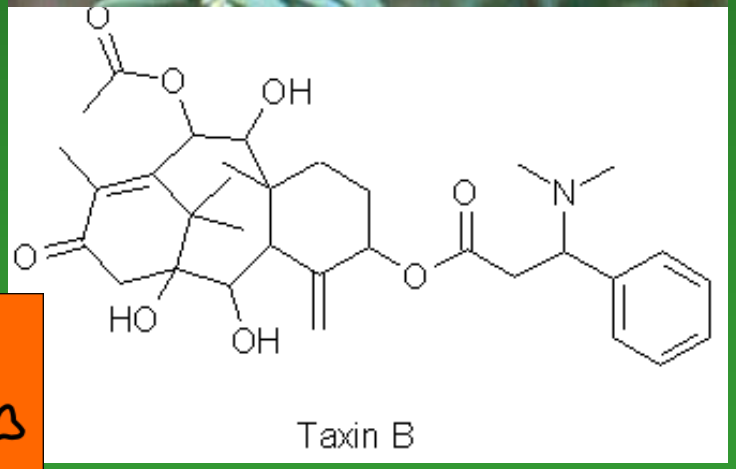
Celá rostlina s výjimkou dužnatého míšku obsahuje jedovatý alkaloid taxin. (ochrnutí dýchacího svalstva, mozkové edémy, smrt).

Dále obsahuje i glykosid taxatin.

Míšek sladký nejedovatý, semena prudce jedovatá.

Na některé ptáky a hmyz však jed nepůsobí (endozoochorie). Používán od středověku jako abortivum.

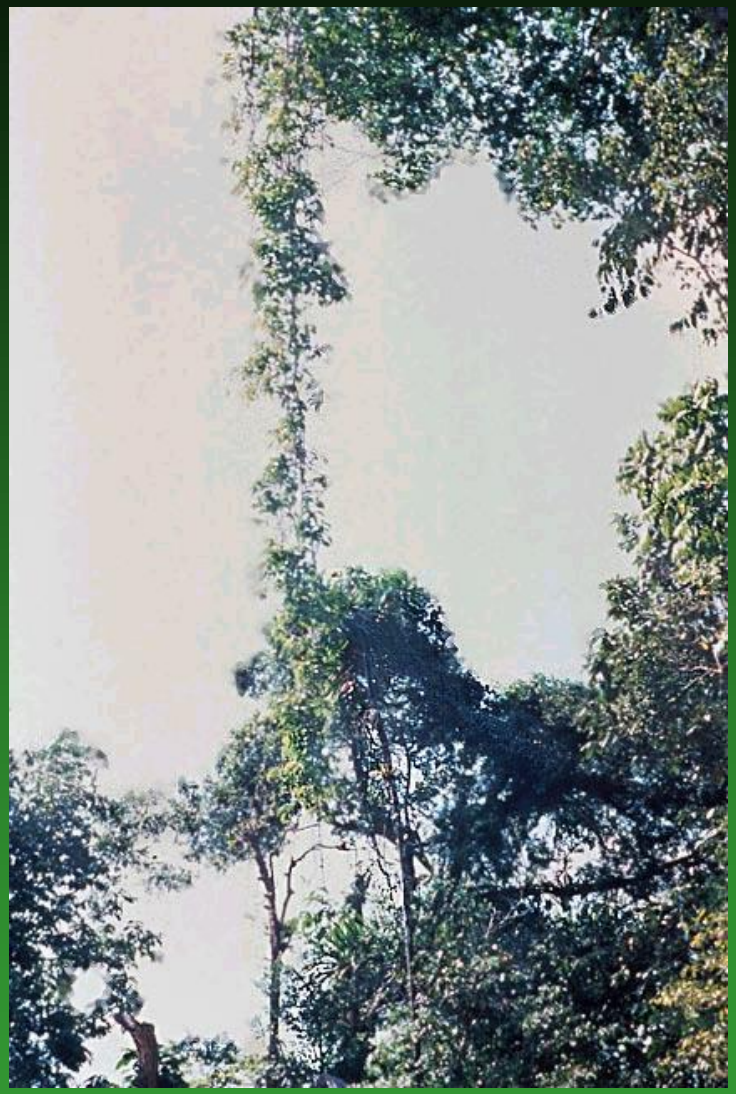




6. tř. *Gnetopsida* (liánovce)

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

Dvoudomé dřeviny rozmanitého vzhledu, spíše nižšího vzrůstu



Gnetopsida – evoluční historie a rozšíření

poprvé - trias

divergence – křída

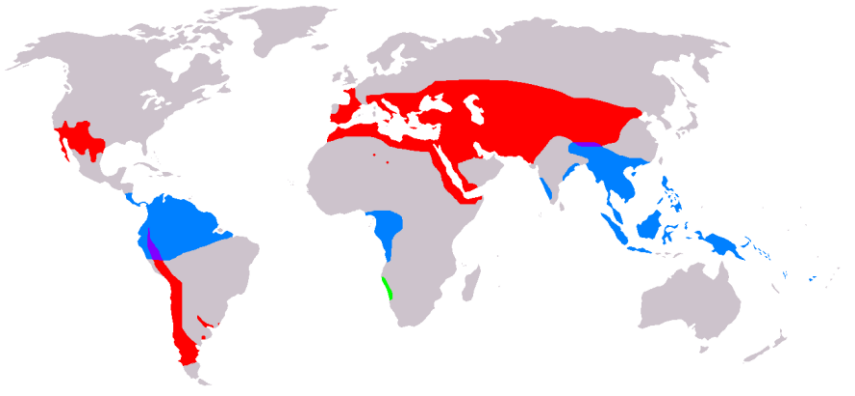
naprostá většina forem vyhynula

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

1. Ephedridae – Ephedra – 1/40

2. Gnetidae – Gnetum – 1/30

3. Welwitschiidae – Welwitschia – 1/1



Gnetopsida – rozšíření a ekologie

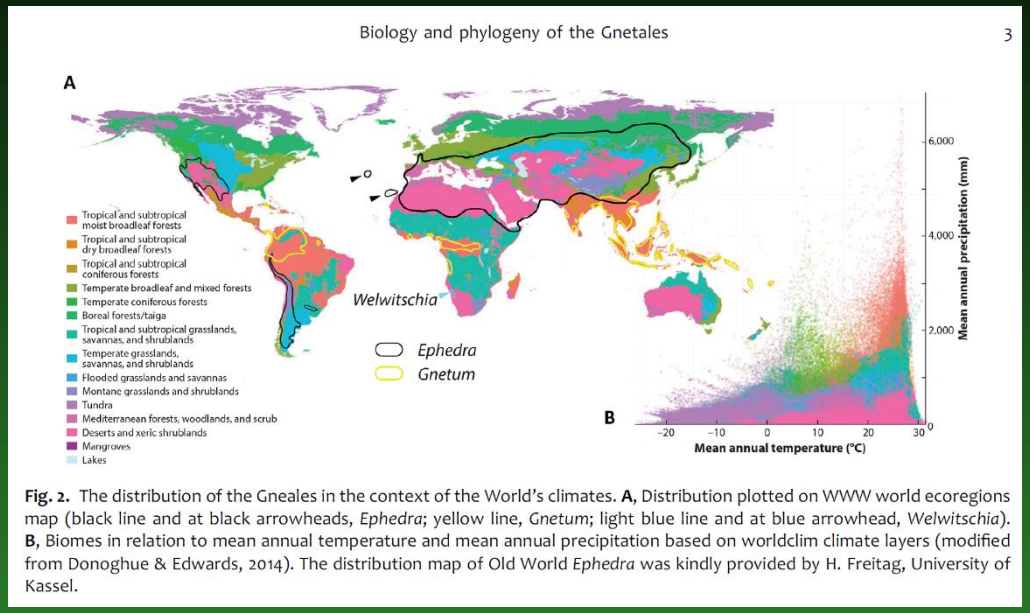


Fig. 2. The distribution of the Gneales in the context of the World's climates. **A**, Distribution plotted on WWW world ecoregions map (black line and at black arrowheads, *Ephedra*; yellow line, *Gnetum*; light blue line and at blue arrowhead, *Welwitschia*). **B**, Biomes in relation to mean annual temperature and mean annual precipitation based on worldclim climate layers (modified from Donoghue & Edwards, 2014). The distribution map of Old World *Ephedra* was kindly provided by H. Freitag, University of Kassel.

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

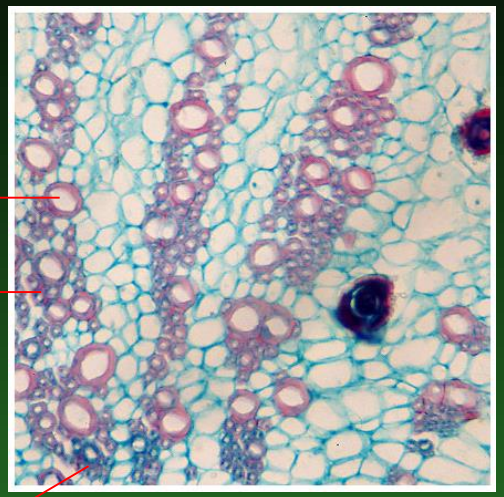
2. *Gnetidae – Gnetum – 1/30* – hlavně tropické deštné lesy

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

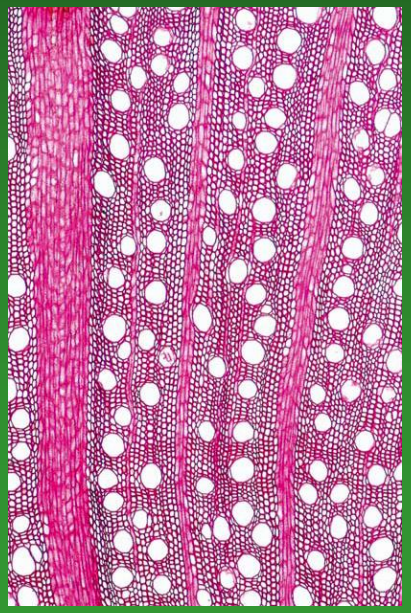
Xylem – tracheidy + fibrily + **tracheje**

- – tracheje s šikmým schodovitým nebo perforovaným napojením
- – bez pryskyřičných kanálků
- – multiseriátní parenchym
- – dvojtečky stejné jako u jiných nahosemenných
  spojují tracheidy, zde navíc i tracheidy s trachejemi

Welwitschia mirabilis – příčný řez



Gnetum gnemon – dřevo s tracheidami a trachejemi



Šikmé děrované napojení trachejí

vyvinulo se z dvojteček

Schodovité napojení trachejí

Ephedra californica – podélný řez

Ephedra torreyana – spirálovitá výztuha bočních stěn trachejí

Oproti ostatním nahosemenným má xylem s trachejemi efektivnější vodivost

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

Ephedra

Gnetum

Welwitschia

Mikrosrobily – přeslenité límečky

Gnetum

Mikrosrobily

– přeslenité límečky

Gnetum

– vstřícné křižmostojné šupiny

Ephedra

Welwitschia

Mikrosrobily

– přeslenité límečky

Gnetum

– vstřícné křižmostojné šupiny

Ephedra

Welwitschia

Mikrostrobily často obsahují reziduální vajíčka často obklopená tyčinkami a spolu s nimi chráněná ve společných obalech ! = „oboupohlavné květy“

Mikrosrobily

– přeslenité límečky

Gnetum

– vstřícné křižmostojné šupiny

Ephedra

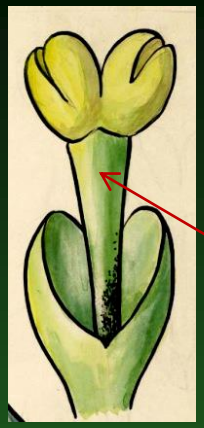
Welwitschia

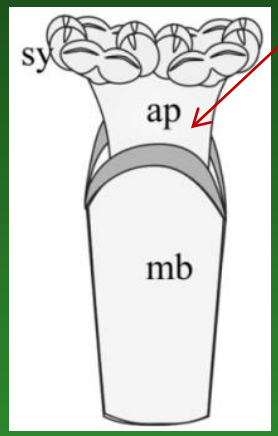
Přestože samčí rostliny jsou morfologicky hermafroditní, jejich funkce je jen samčí: Strukturní hermafroditismus x funkční dvoudomost !

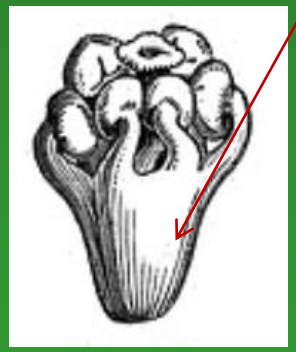
Gnetum

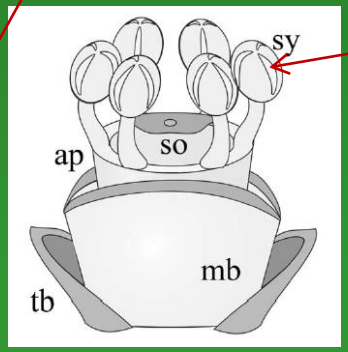
Ephedra

Welwitschia









Mikrosporofyly

= „srostlé tyčinky“
= synandria

nitkami **srůstají ve sloupek**

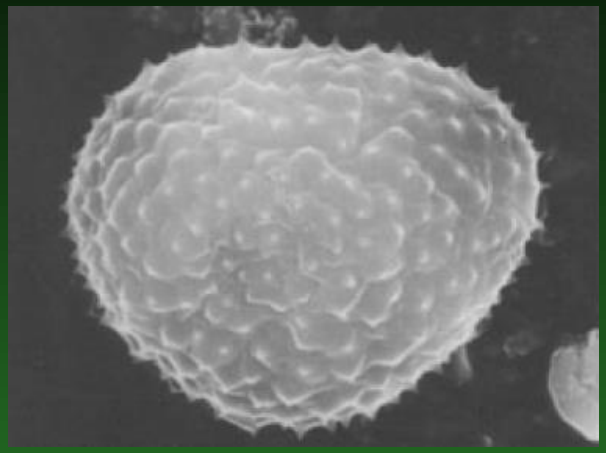
nebo

baňku

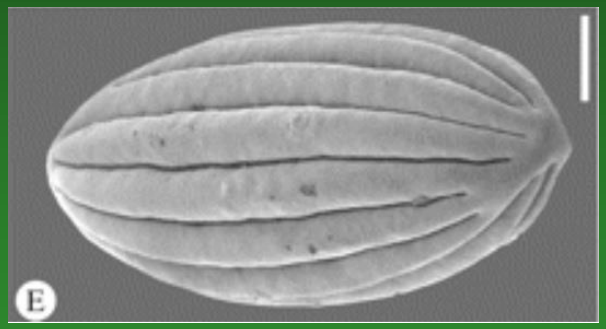
také sporangia srostlá ve 2- nebo 3pouzdrá **mikrosynangia** s

apikální dehiscencí

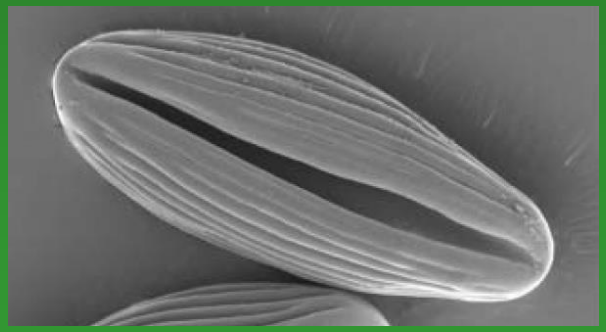
Pyl - bez vzdušných vaků



Gnetum



Ephedra



Welwitschia

Megastrobily – s křižmostojnými šupinami nebo límečky

Welwitschia

Ephedra

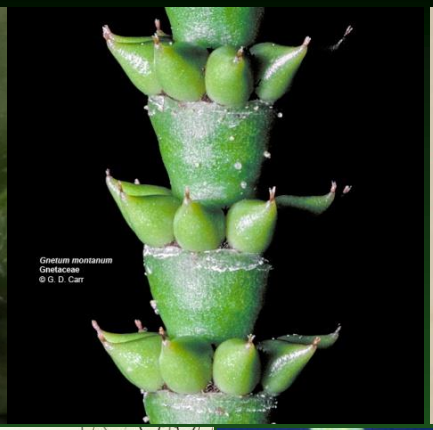
Gnetum

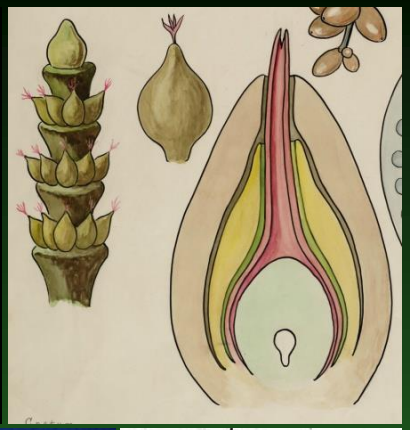
Vajíčka

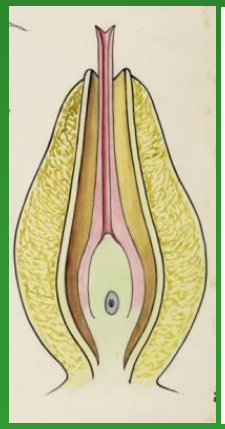
- oproti jiným nahosemenným chráněná dalšími 1–2 obaly

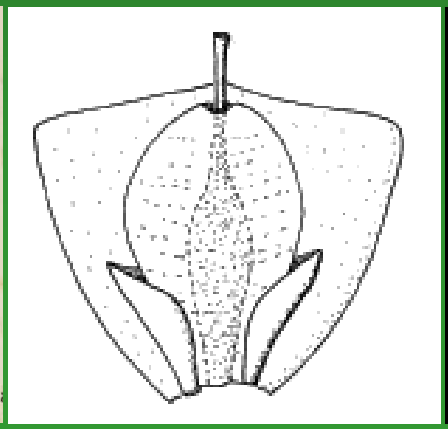
- také šupiny strobilů vajíčka chrání

- integument protažen v dlouhou polinační trubku vyčnívající z vaječných obalů nebo ze strobilu









Samičí gametofyt - archegonia mizí (má je *Ephedra*, chybí u *Gnetum* a *Welwitschia*)

- polyploidní živné pletivo – tvoří se bez konfluace (*Welwitschia, Gnetum*)
- obě spermatická jádra z pylové láčky oplodňují – „dvojí oplození“ (*Ephedra, Gnetum*)
- „helobiální“ prothalia (zčásti nukleární, zčásti celulární, *Gnetum*)

Megastrobilus

Vajíčko

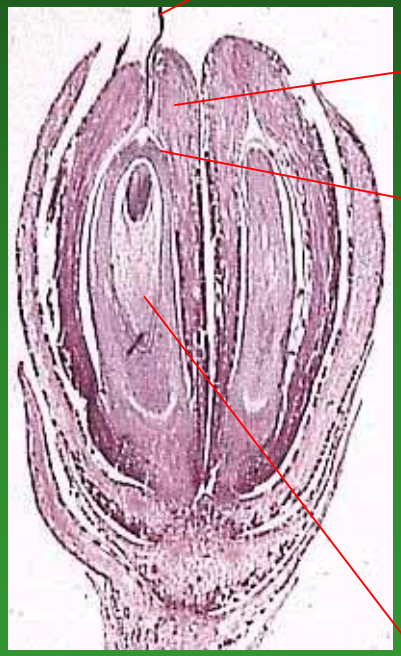
Archegonia

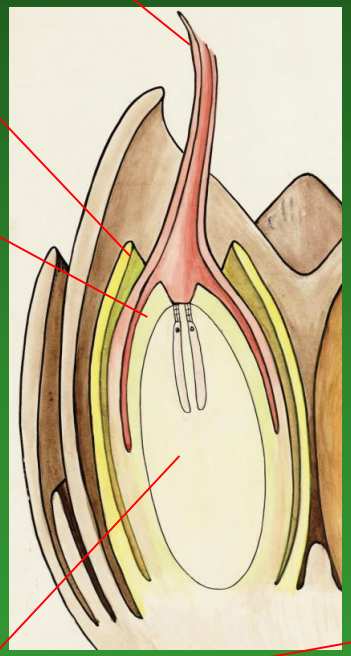
polinační trubička
= vnitřní integument vajíčka

vnější integument vajíčka

nucellus

megagametofyt
=megaprothalium

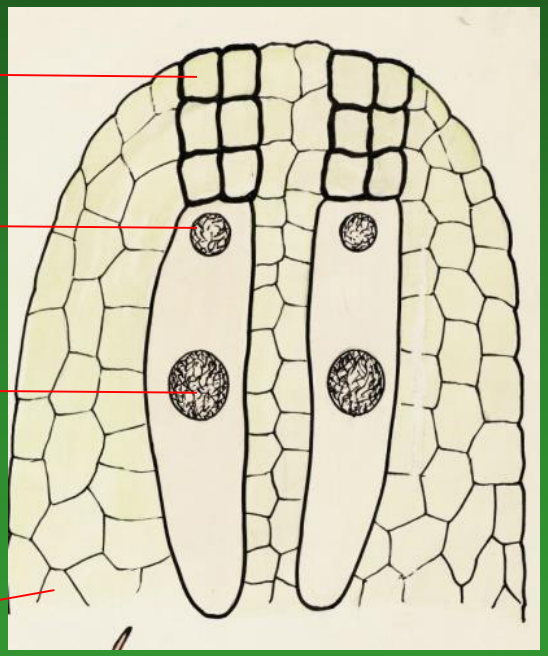




krček

jádro břišní buňky

jádro vaječné buňky



Embryo - se 2 dělohami

Ephedra

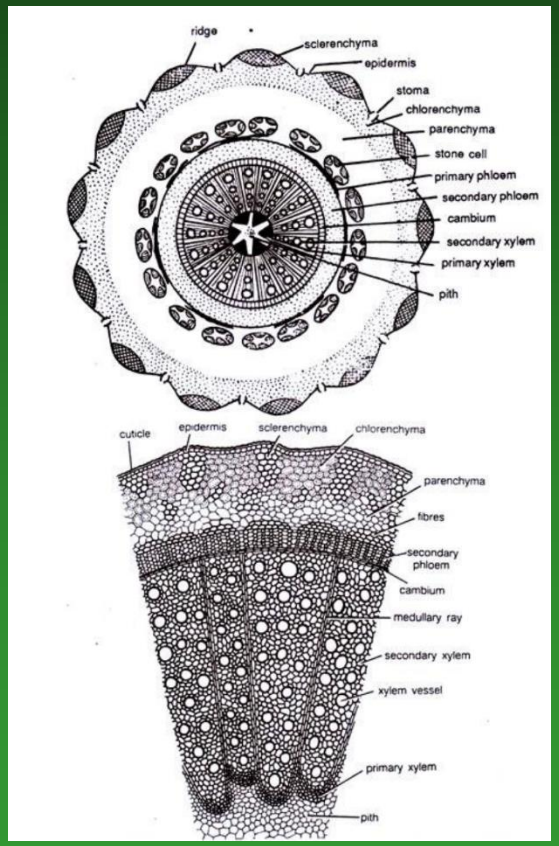
Ephedraceae – chvojníkovité – *Ephedra* 1/54

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

Stonky - nejmladší asimilující (zelené)

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

anatomie mladého stonku



sekundárně tloustnoucí starší stonek

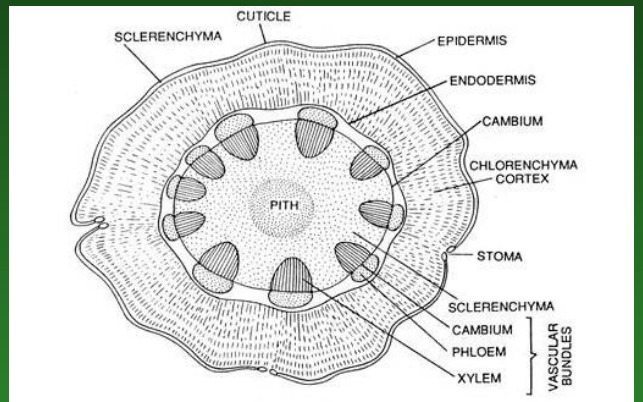
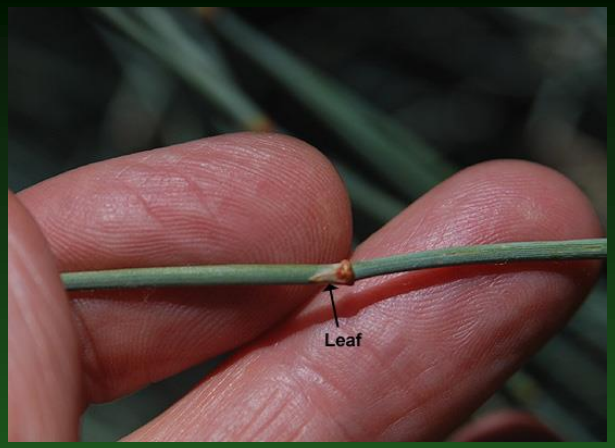


Fig. 5.2. *Ephedra foliata.* Transverse section of young stem showing primary structure (diagrammatic).

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



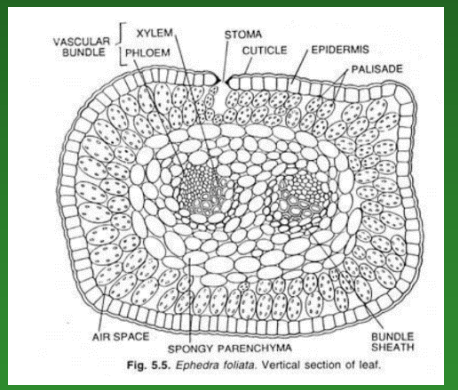
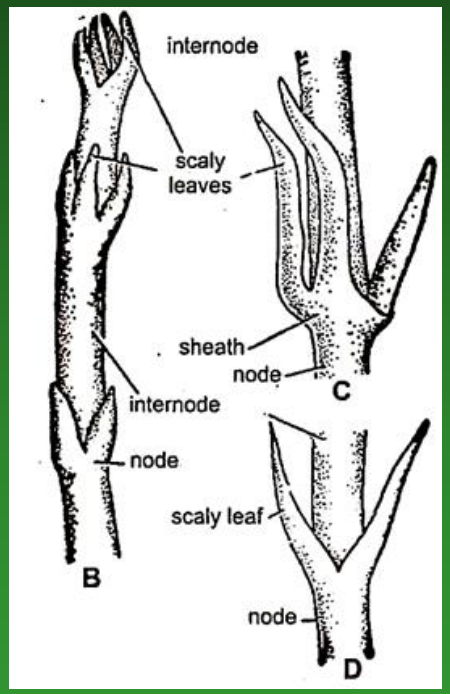


Fig. 5.5. *Ephedra foliata*. Vertical section of leaf.



Kořeny - diarchní
- bez mykorrhizy

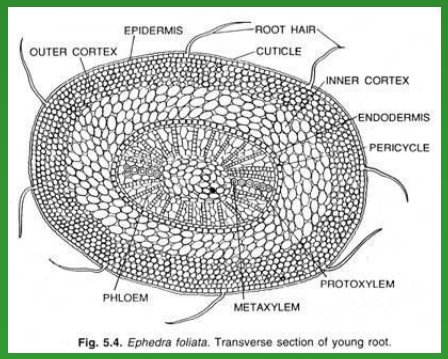
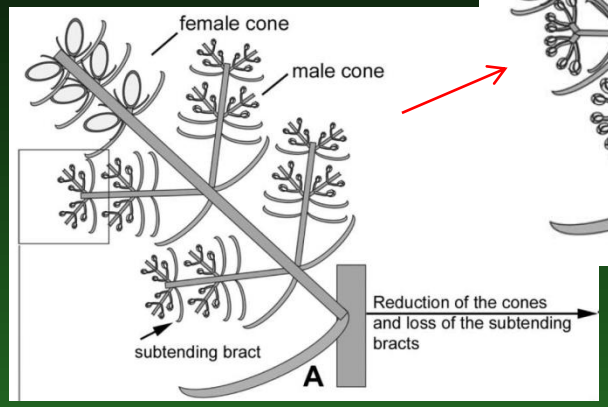
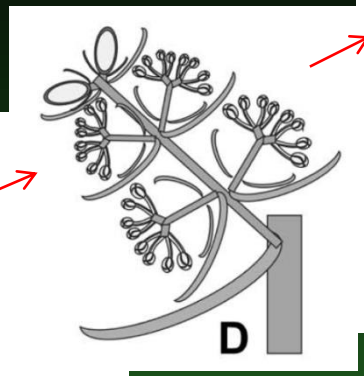


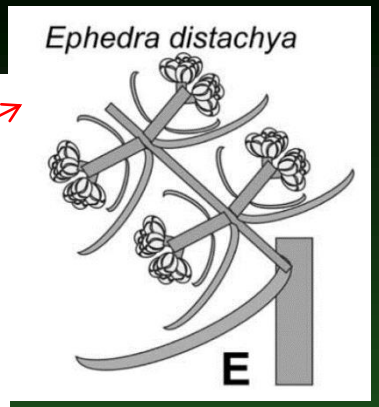
Fig. 5.4. *Ephedra foliata*. Transverse section of young root.

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

Hypotetická evoluce mikrostrobilu

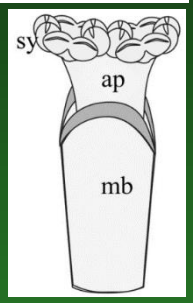






Ancestor nahosemenných se složenými oboupohlavnými šišticemi

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



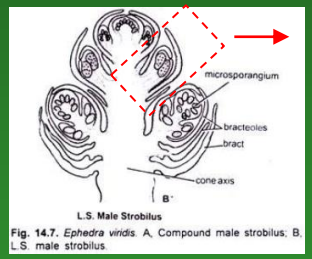


Fig. 14.7. *Ephedra viridis*. A, Compound male strobilus; B, L.S. male strobilus.

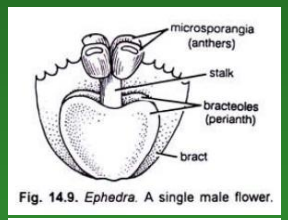
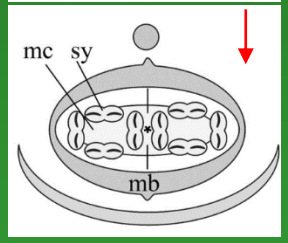
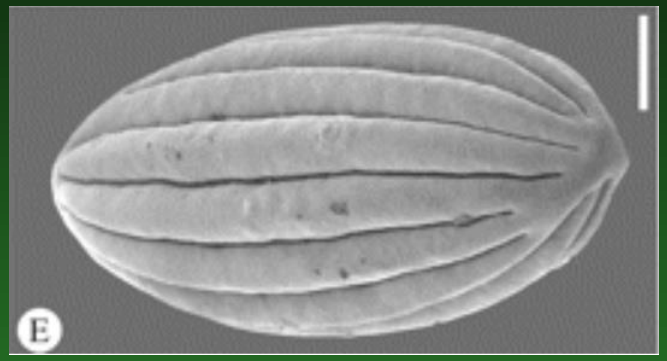


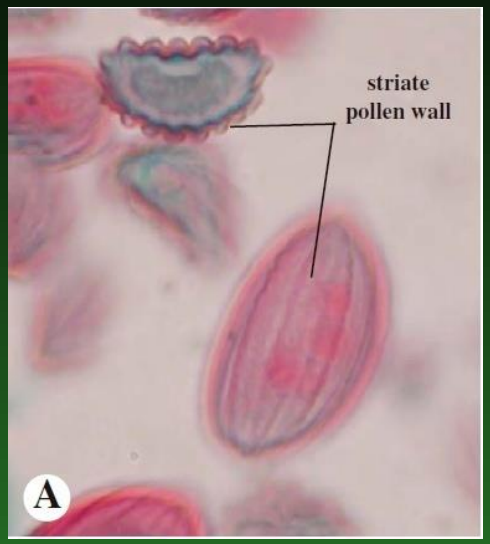
Fig. 14.9. *Ephedra*. A single male flower.



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

Pyl – elipsoidního tvaru s podélným rýhováním (= striátní), vzácněji žebernatý





Opylení – hlavně větrem, některé druhy i hmyzem

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

Review

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

Stefanie M. Ickert-Bond[1]* and Susanne S. Renner[2]

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

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

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

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

KRISTINA BOLINDER[1,*], AELYS M. HUMPHREYS[1,2], JOHAN EHRLÉN[1], RONNY ALEXANDERSSON[3], STEFANIE M. ICKERT-BOND[4,5] and CATARINA RYDIN[1]

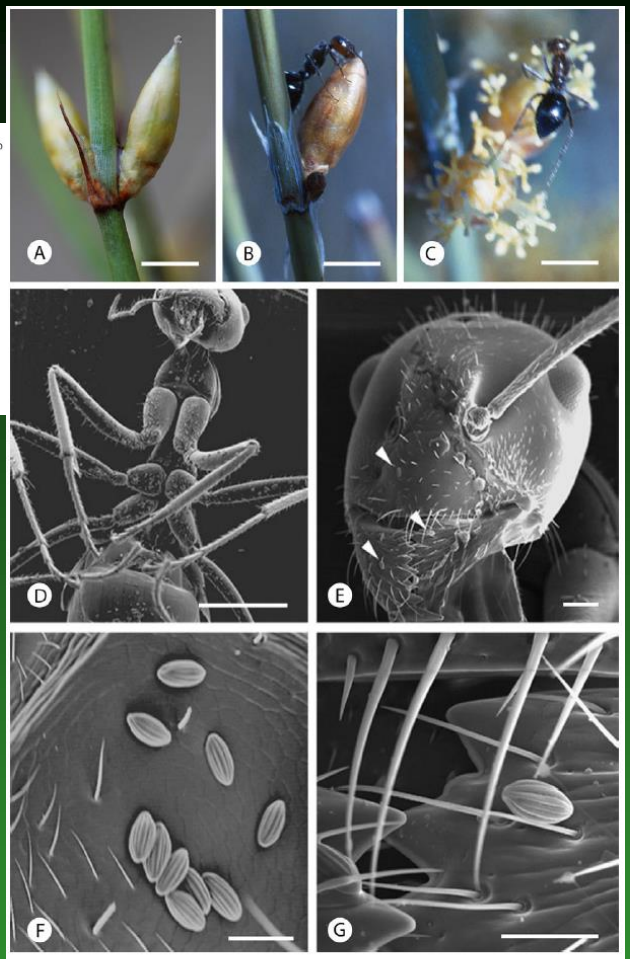


Fig. 7. Ant visitation on *Ephedra trifurca* in the Sonoran Desert, Arizona. **A**, Ovulate strobilus with pollination drop formation at the micropylar tube. **B**, Ant of *Myrmecocystus* cf. *mimicus* Wheeler, 1908 feeding on pollination droplet of ovulate cone in *E. trifurca*. **C**, *Myrmecocystus*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

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

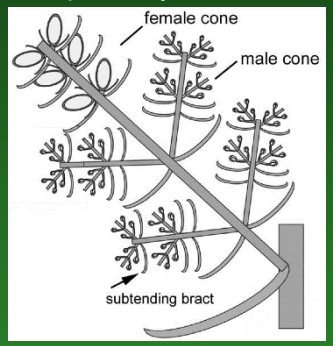
Megastrobily - drobné, 2–8 párů šupin, stejně jako mikrostrobilus vyrůstá v paždí listu

- šupiny dužnatí, nebo zůstanou blanité

- obsahuje obvykle jen 2 vajíčka

Ancestor nahosemenných se složenými oboupohlavnými šišticemi

Hypotetická evoluce megastrobilu chvojníků



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

Mladé samičí prothalium

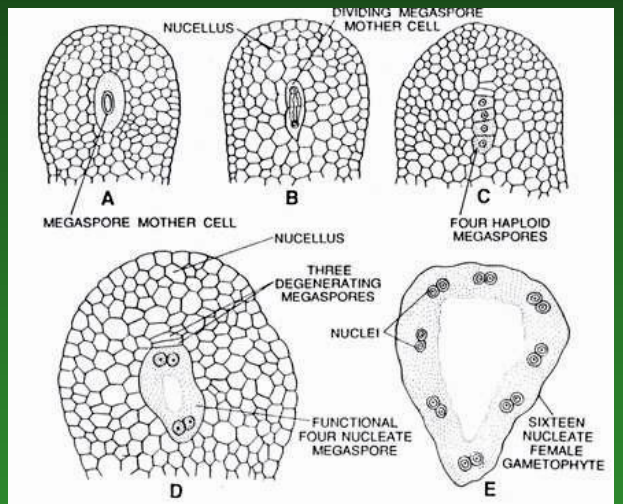


Fig.5.9. *Ephedra* sp. A-E, early stages in the development of female gametophyte.

Nucellus - diploidní pletivo vyplňující vajíčko

Meióza jedné z buněk nucellu = **4 megaspóry**

3 zaniknou (rozdíl proti *Gnetum* a *Welwitschia!*)

Jádro zbylé megaspóry: 12x mitóza

--> 1024 jaderné coenocytické megaprothalium

Kompartmentalizace --> prothalium celulární

Diferenciace archegonií

Do krčku archegonia proroste pylová láčka

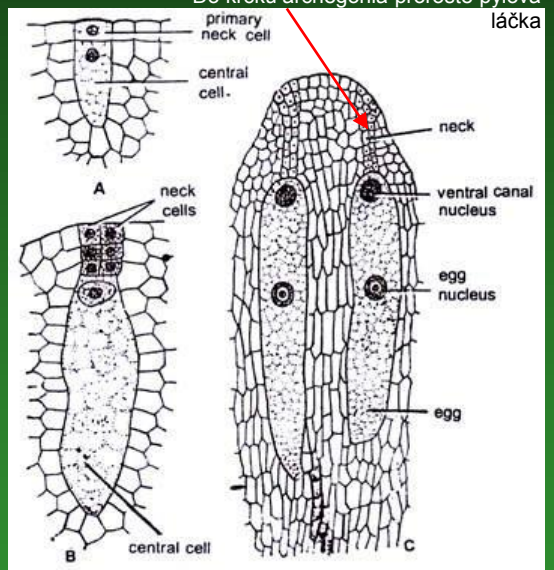


Fig. 14.17. *Ephedra*. Showing development of archegonium.

Na mikropylárním konci celulárního prothalia 2 archegonia (vzácně až 6).

Krček 30-40 buněk – tak velké archegoniální krčky nemají žádné nahosemenné.

Pod krčkem: ventrální jádro + vaječné jádro

Zralé vajíčko a oplození

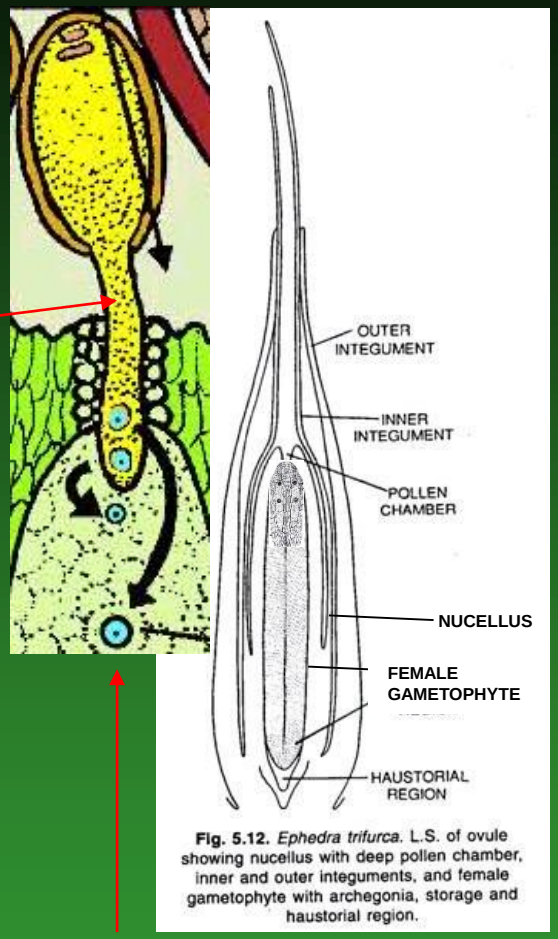


Fig. 5.12. *Ephedra trifurca*. L.S. of ovule showing nucellus with deep pollen chamber, inner and outer integuments, and female gametophyte with archegonia, storage and haustorial region.

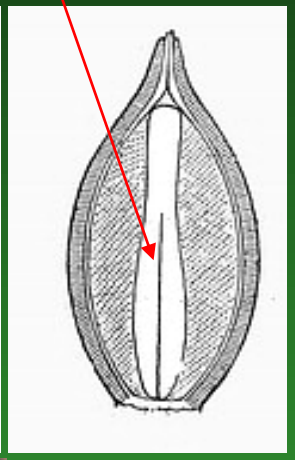
Láčka se 2 spermatickými jádry proroste krčkem

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

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

Semena - hnědá až černá, jedovatá

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



Ephedra aphylla

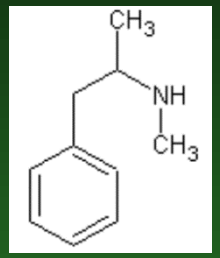
Ephedra frustillata

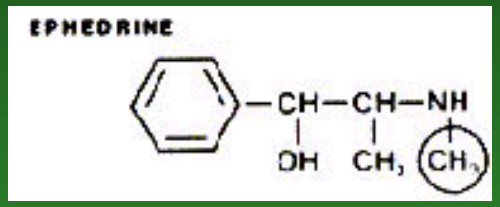
Ephedra aphylla

Ephedra aphylla

Ephedra ciliata

pervitin





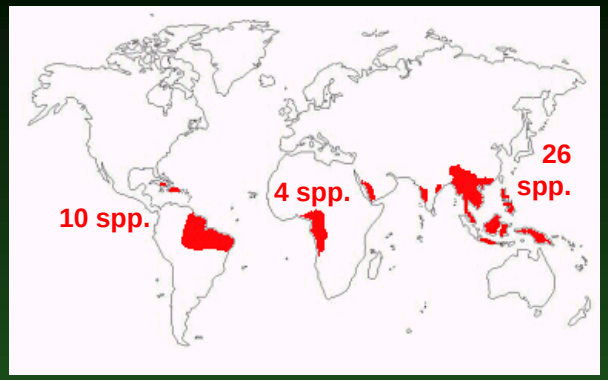
Alkaloid ephedrin
součást antitusik

Vyrábí se však
synteticky

Používán také jako surovina při výrobě pervitinu

Gnetaceae – lijánovcovité – *Gnetum* 1/40

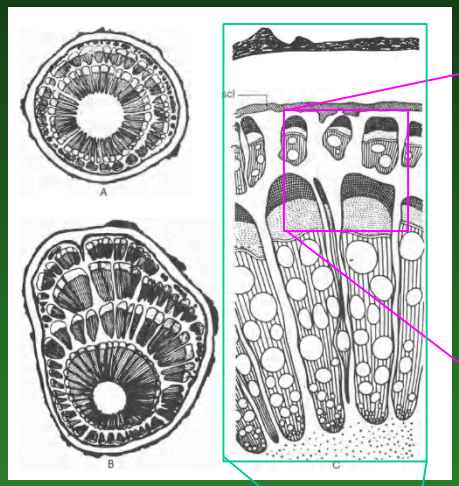
- většinou dvoudomé liány /
- *G. gnemon* a *G. costatum* - stromovité až keřovité)
- s kožovitými, velkými listy
- v tropických deštných lesích



Dřevo

– s trachejemi většího průsvitu než u chvojníků

– více soustředných sukcesívních kambií, jako u cykasů

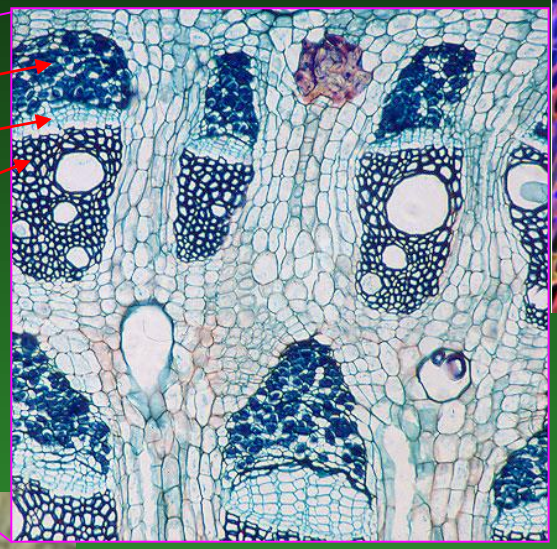


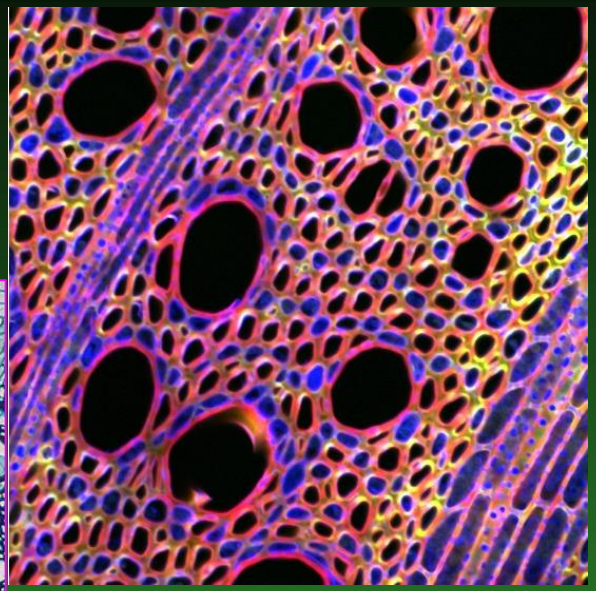
floem

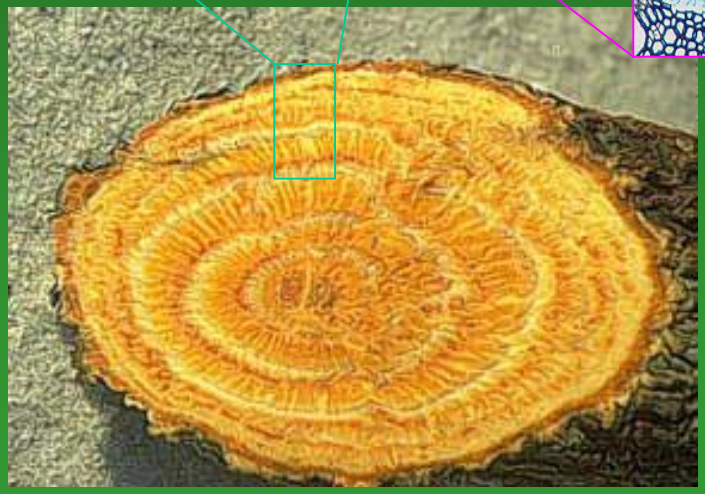
kambium

xylem

- zde obsahuje 4 tracheje + množství tracheid







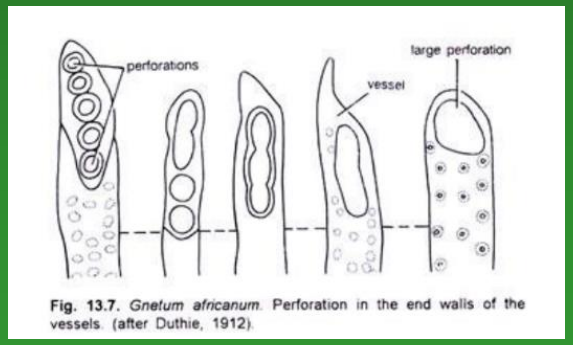


Fig. 13.7. *Gnetum africanum*. Perforation in the end walls of the vessels. (after Duthie, 1912).

Tracheje šikmo perforovaně zakončené až s jediným terminálním otvorem

Listy - připomínají listy krytosemenných

- řapíkaté
- lesklé, kožovité,
- široce kopinaté
- se zpeřenou žilnatinou
- vstřícně postavené

Kořeny - diarchní

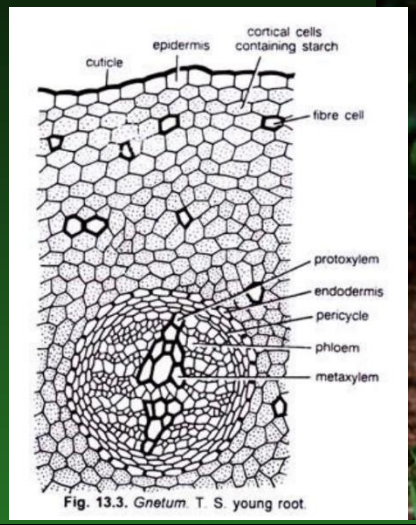
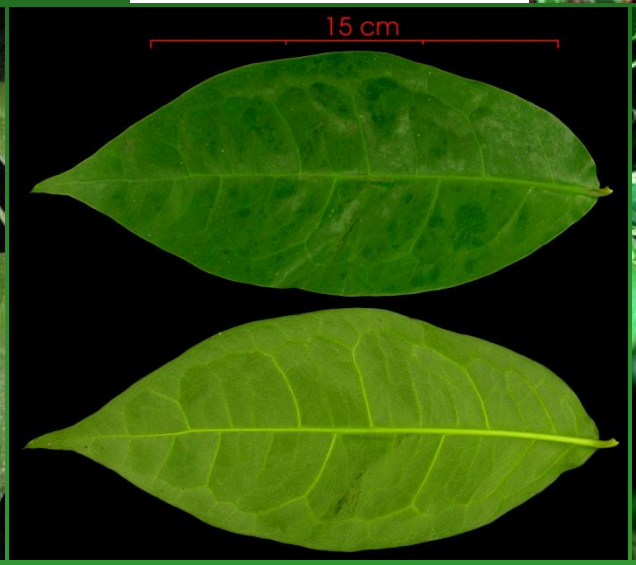


Fig. 13.3. *Gnetum*. T. S. young root.

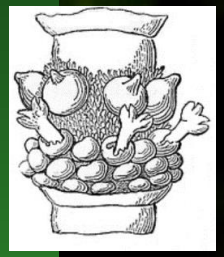


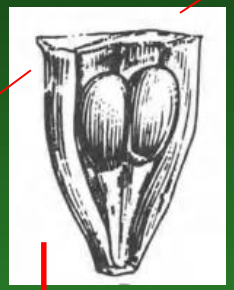
Mikrostrobily – přeslenité

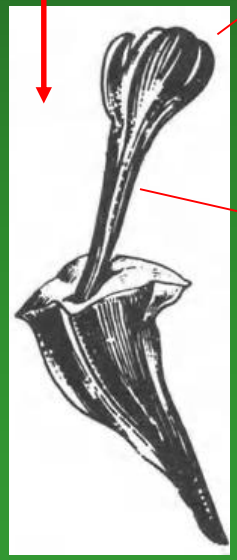
„1 patro“ = 1 miskovitý límeček
+ 3-6 přeslenů samčích „květů“
+ 1 přeslen reziduálních vajíček

„Tyčinka“ = nitka + 2pouzdré synangium

Tyčinky chráněny obaly 2 srostlých listenů („okvětím), popř. i věnečkem trichomů







Reziduální vajíčka zůstávají neoplozena, přesto neabortují.

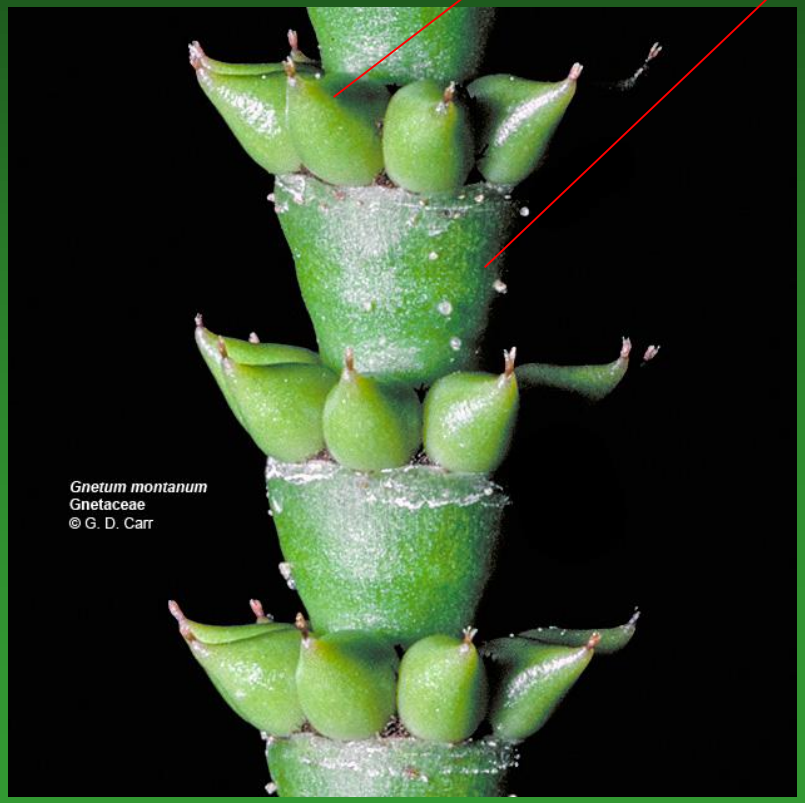
dvojice srostlých listenů

Megastrobily - rovněž přeslenité semena s červeným nebo žlutým dužnatým obalem (pěstované ovoce v JV Asii), někdy obal kožovitý

přeslen vajíček

přeslen trichomů

„límeček“



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

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

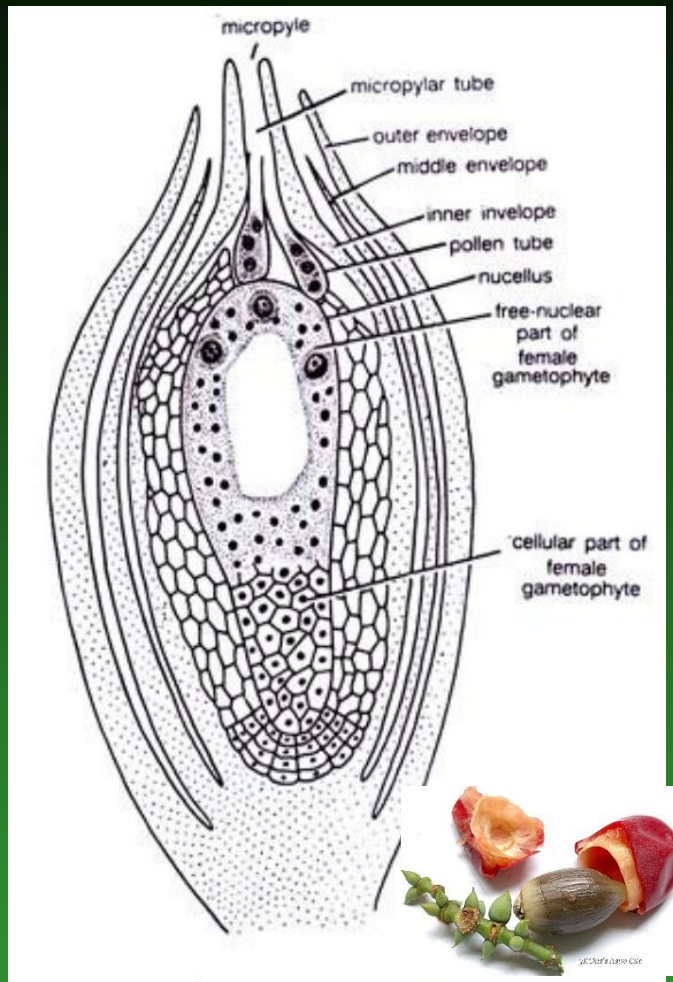


Fig. 13.16. *Gnetum*. L.S ovule.

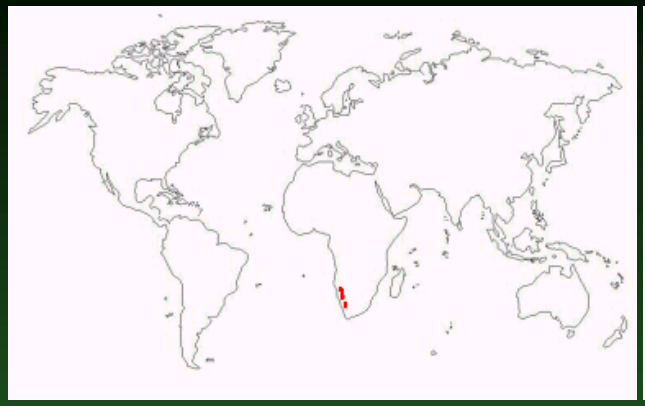
Coenocytickou (nukleární) část mají ve zralém samičím prothaliu jen *Gnetum* a *Welwitschia* (ne ostatní nahosemenné), helobiální endosperm (zčásti cenocytický / zčásti celulární) je však typický pro bazální linie krytosemenných

Gnetum gnemon pěstuje se v JV Asii jako ovoce

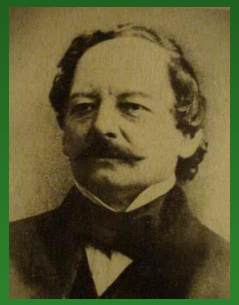
Welwitschiaceae – *Welwitschia* – 1/1

Welwitschia mirabilis

JZ Afrika – poušť Namib v Angole



Objevil ji tam v 19. století německý botanik Friedrich Welwitsch



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

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

Listy - jen dva na vrcholu kmene,

- na bázi stále rostou, na koncích se působení větru třepí a odumírají
- obrovské (až 6 m dlouhé, široké až 1,5 m), pentlicovité, žebernaté

Listy - jen dva na vrcholu kmene,

- na bázi stále rostou, na koncích se působení větru třepí a odumírají
- obrovské (až 6 m dlouhé, široké až 1,5 m), pentlicovité, žebernaté
- silně sklerenchymatizované, takže připomínají spíše dřevo,
- rovnoběžná žilnatina, zanořené průduchy,
- CO_2 přijímá a ukládá v noci, fotosyntetizuje ve dne jako CAM sukulenty

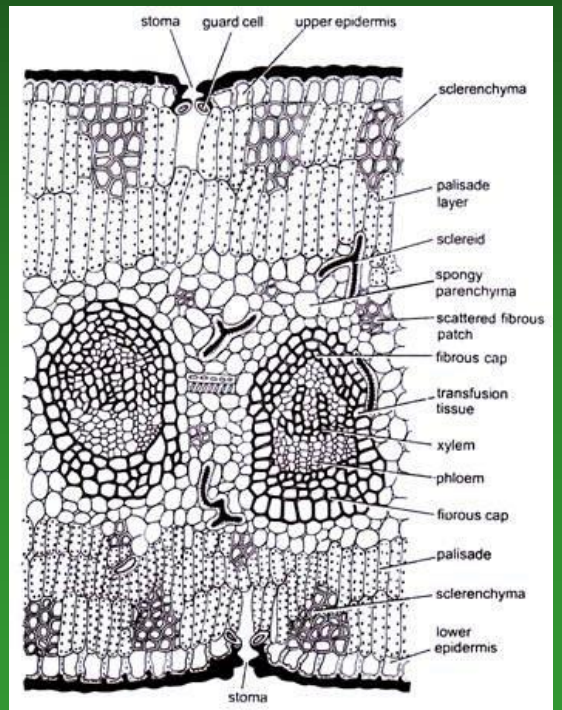


Fig. 15.2. A part of T.S. leaf of *Welwitschia*.

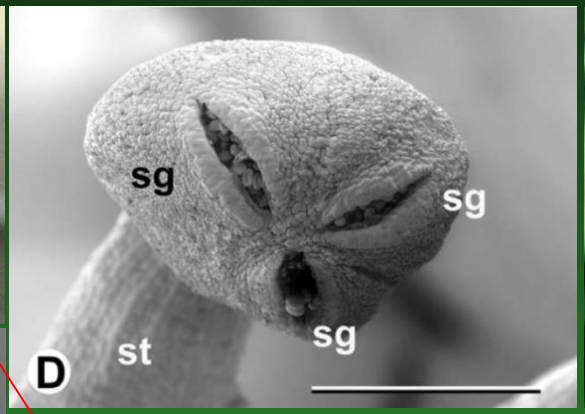
Mikrostrobily – ze 4 řadě postavenými šupinami

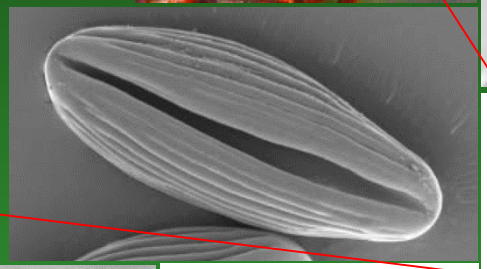
Synandrium = baňka 6 sroslých tyčinek

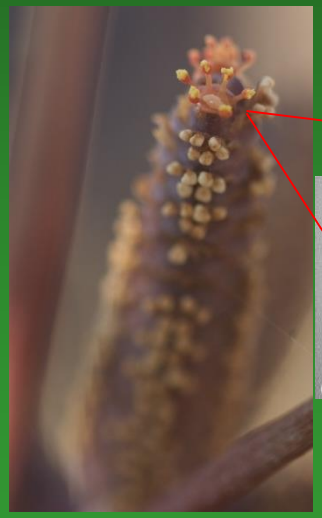
Synangia trojpouzdrá

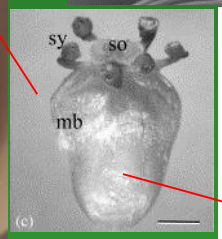
Ve středu baňky rudiment vajíčka

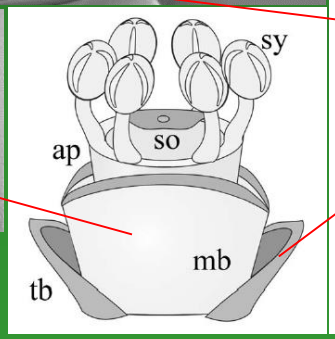
Pyl monosulkátní

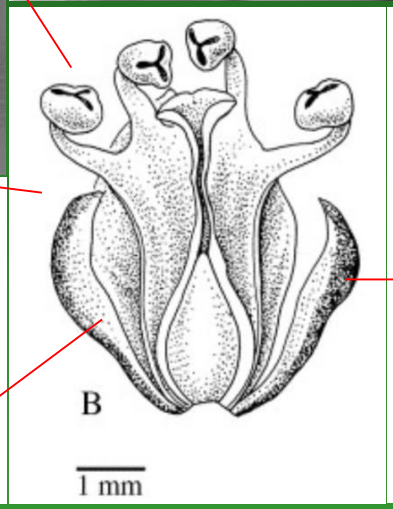


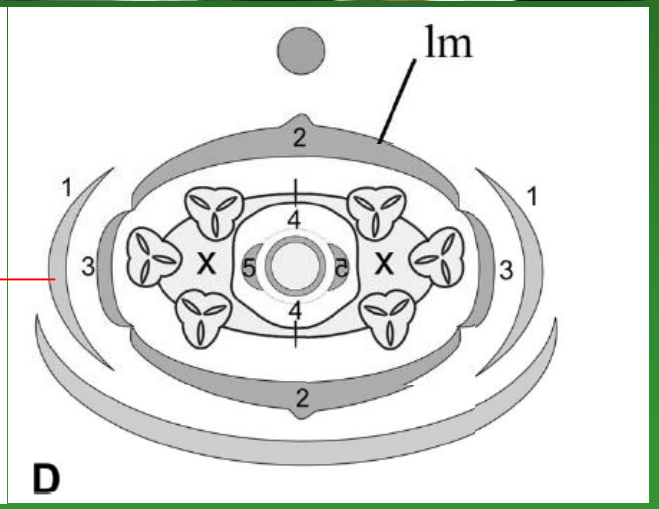






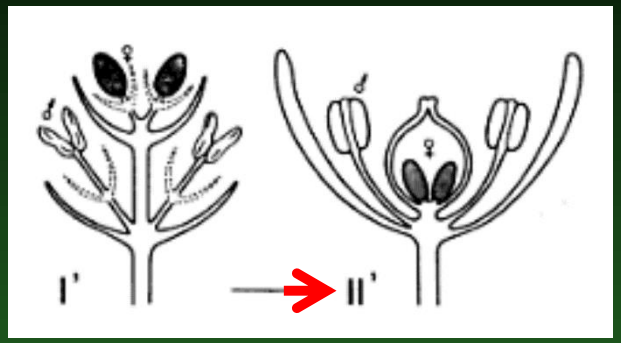




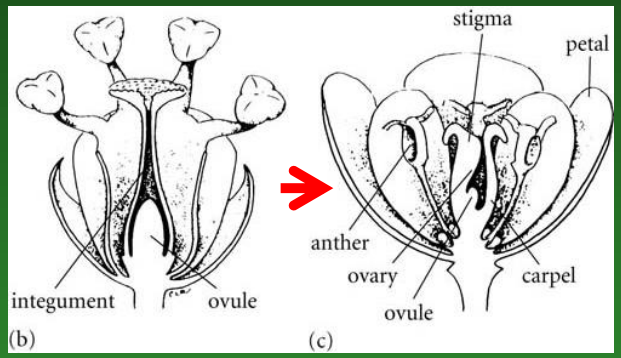


Pseudanthiová teorie evoluce květu

Ephedra

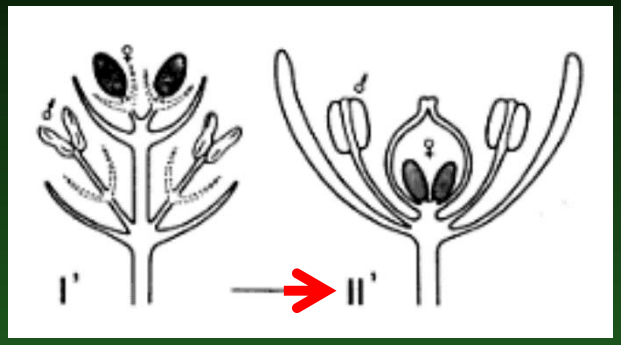


Welwitschia

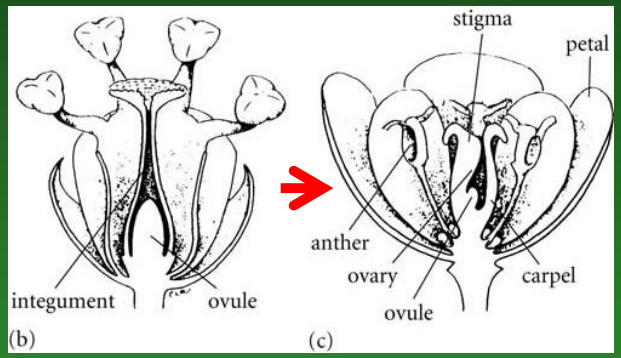


Pseudanthiová teorie evoluce květu

Ephedra



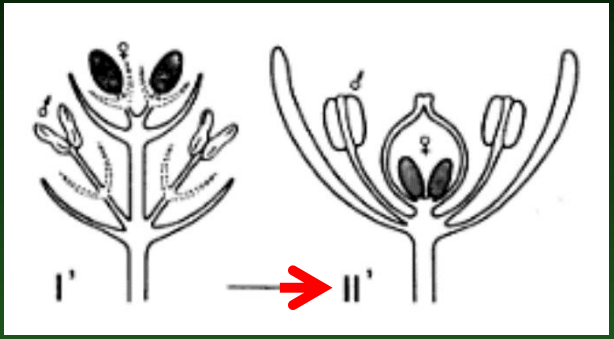
Welwitschia



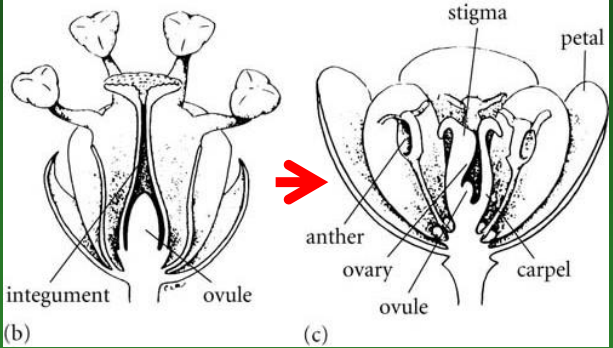
August Wilhelm Eichler
(1839-1887)

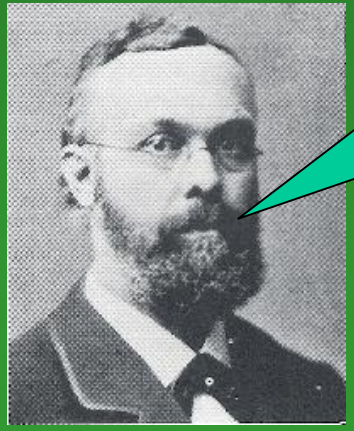
Pseudanthiová teorie evoluce květu

Ephedra



Welwitschia



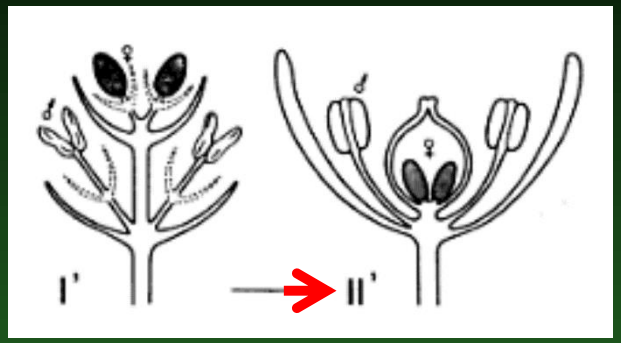


Květ vznikl z oboupohlavného složeného strobilu nahosemenných: Liánovce předchudci krytosemenných

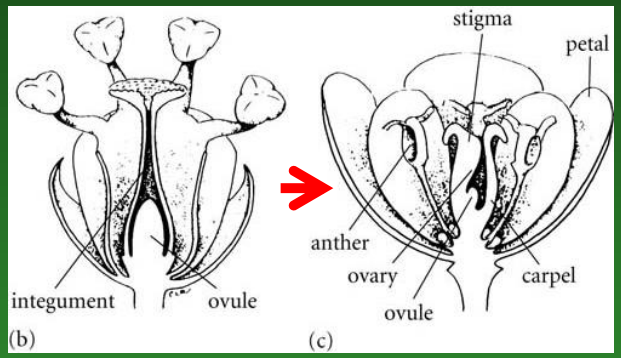
August Wilhelm Eichler
(1839-1887)

Pseudanthiová teorie evoluce květu

Ephedra



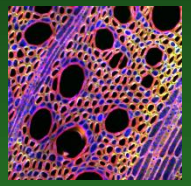
Welwitschia



„Květní obaly“

„Čnělka“ + „Nektar“

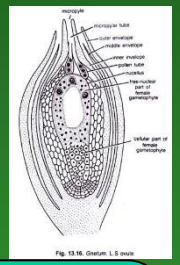
„Entomogamie“



Tracheje

„Dvojí oplození“

„Helobiální“ mega-prothalium, vymizení archegonií …

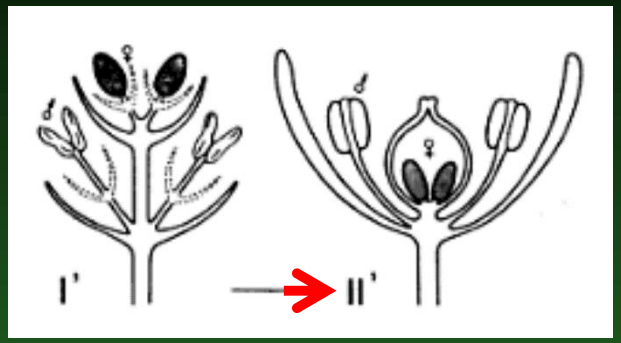


Květ vznikl z oboupohlavného složeného strobilu nahosemenných: Liánovce předchudci krytosemenných

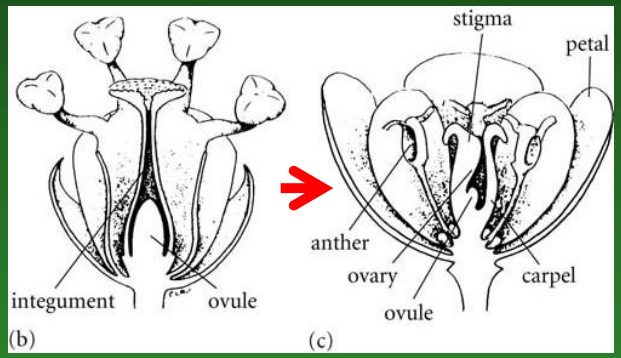
August Wilhelm Eichler
(1839-1887)

Pseudanthiová teorie evoluce květu

Ephedra



Welwitschia

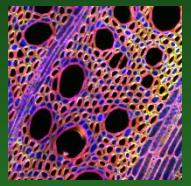


Euanthiová teorie evoluce květu

„Květní obaly“

„Čnělka“ + „Nektar“

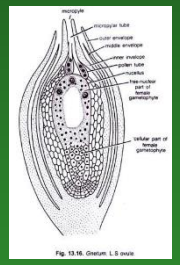
„Entomogamie“



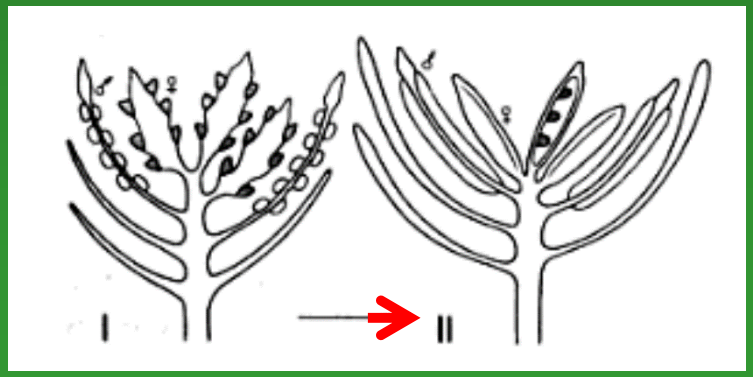
Tracheje

„Dvojí oplození“

„Helobiální“ mega-prothalium, vymizení archegonií …

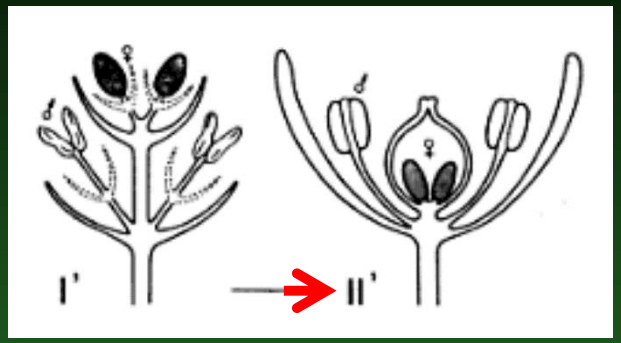


Cycadeoideopsida



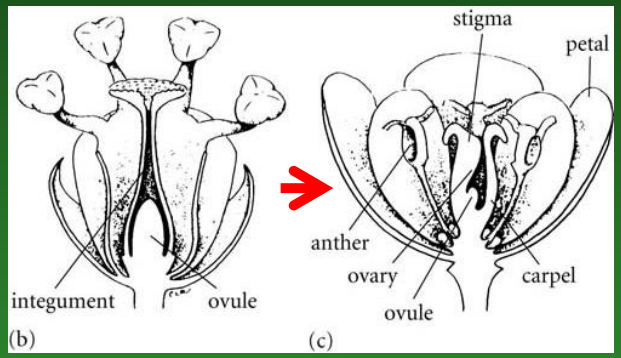
Pseudanthiová teorie evoluce květu

Ephedra



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

Welwitschia

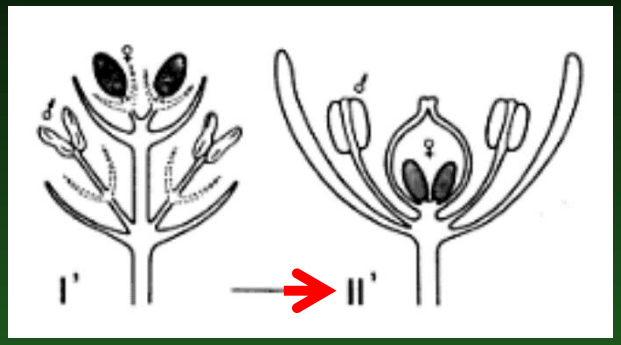


Opylení hmyzem liánovců = znak **původní**,

anemofilie = znak odvozený

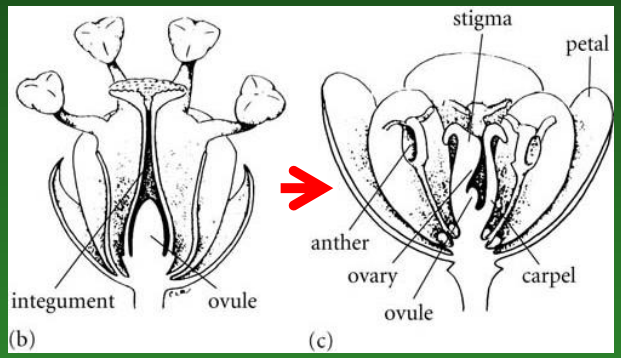
Pseudanthiová teorie evoluce květu

Ephedra



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

Welwitschia



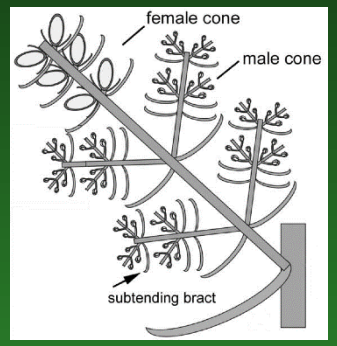
Opylení hmyzem liánovců = znak **původní**,

anemofilie = znak odvozený

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

Pseudanthiová teorie evoluce květu

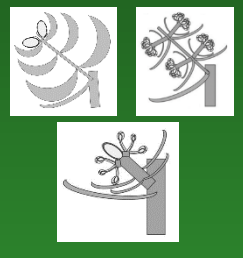
Ancestor nahosemenných
i krytosemenných
měl složené oboupohlavné
šišky (strobily)



kordaity

jinany

cykasy (vč. bennetitů)
jehličnany



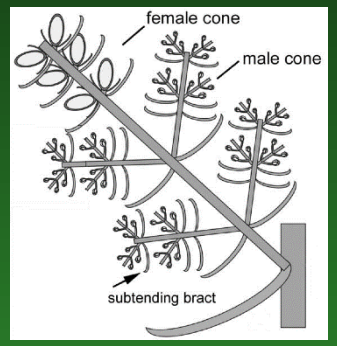
liánovce (*Ephedra*, *Gnetum*, *Welwitschia* a vyhynulé)

krytosemenné

Liánovce nejsou „předstupněm“ krytosemenných, ale paralelní linií, vzniklou ze společného předka nahosemenných a krytosemenných, který měl složené oboupohlavné strobily

Pseudanthiová teorie evoluce květu

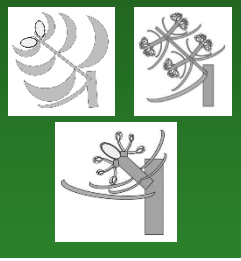
Ancestor nahosemenných
i krytosemenných
měl složené oboupohlavné
šišky (strobily)



kordaity

jinany

cykasy (vč. bennetitů)
jehličnany



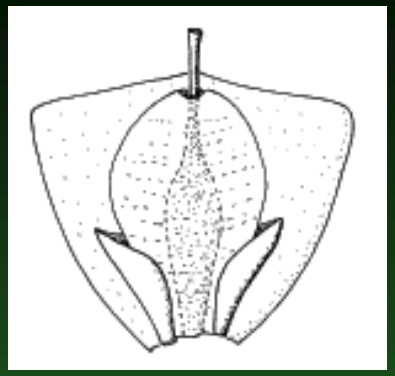
liánovce (*Ephedra*, *Gnetum*, *Welwitschia* a vyhynulé)

krytosemenné

Liánovce nejsou „předstupněm“ krytosemenných, ale paralelní linií, vzniklou ze společného předka nahosemenných a krytosemenných, který měl složené oboupohlavné strobily

Samičí šištice

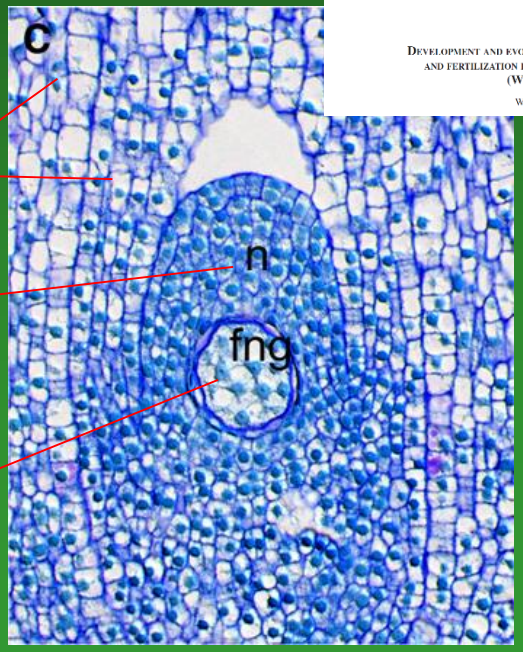
- 4-řadé
- v paždí každé šupiny po jednom vajíčku

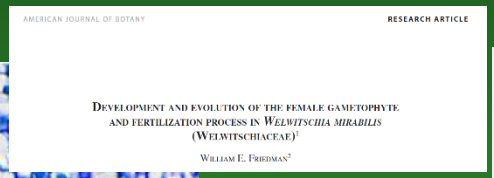


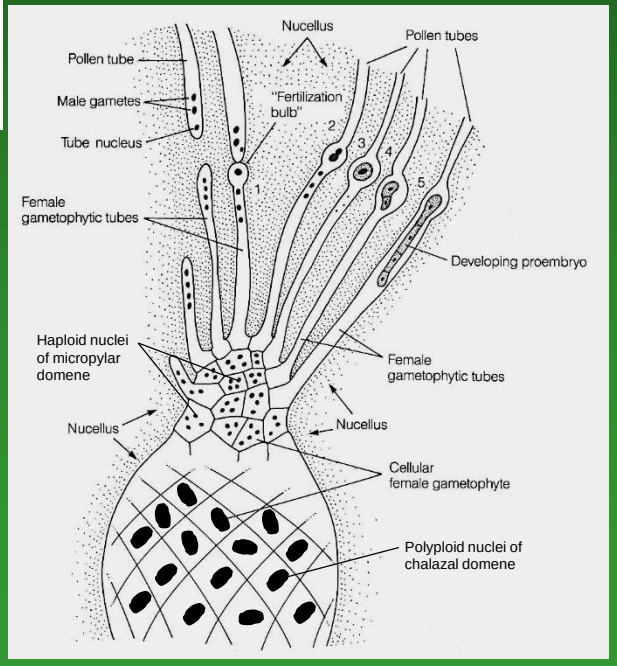
Opylení větrem nebo plošticemi *Probergrothius sexpunctatus*

Vývoj vajíčka – zpočátku podobný jako u *Gnetum*

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

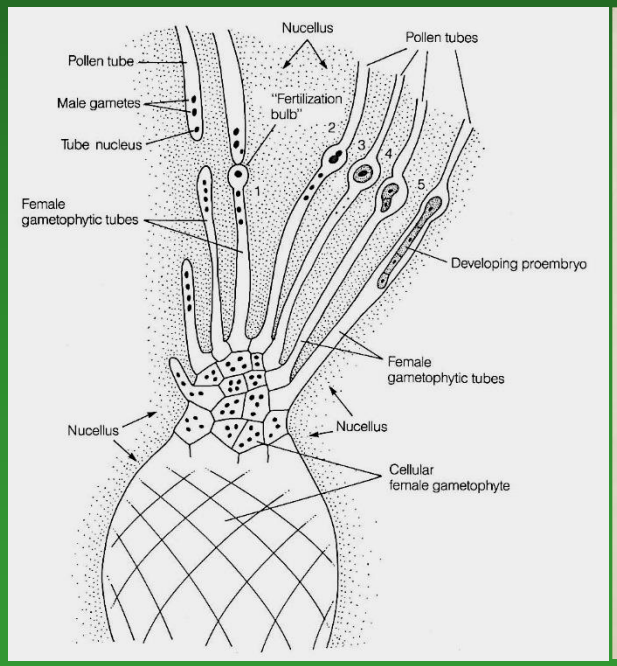


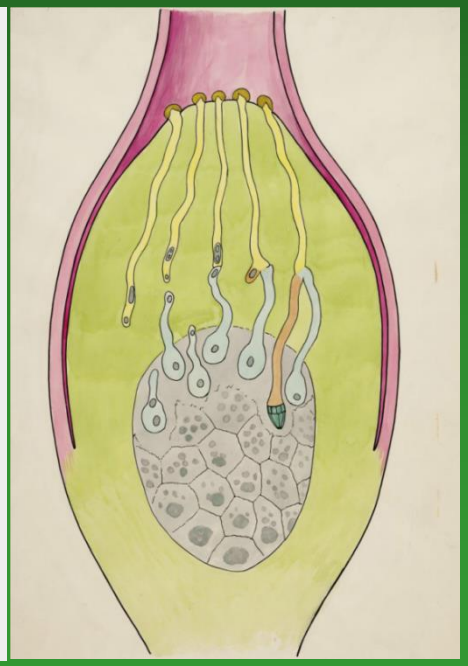


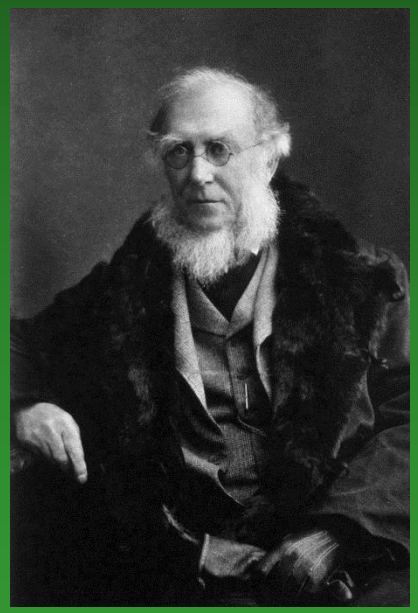


Oplození – „potkají se láčky“

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







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

Semena okřídlená - anemochorie

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

Shrnutí: unikátní znaky nahosemenných rostlin

odlišující je od

krytosemenných rostlin

1. Dřevinný charakter

často stromy, zřídka keře, nikdy byliny

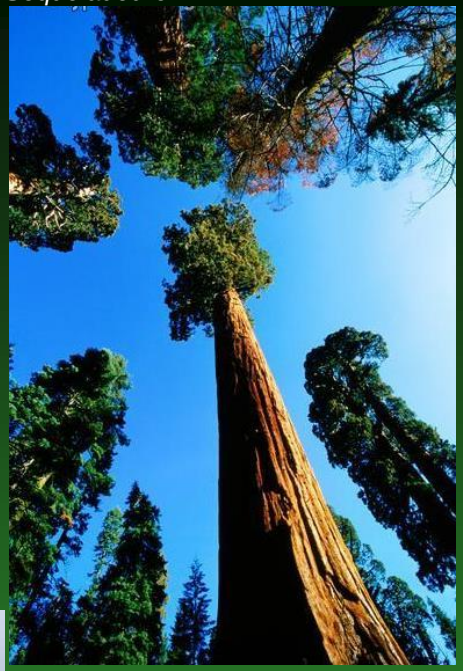
sekundární tloustnutí umožňuje:

(1) úspěšný boj o světlo převýšením kompetitorů

(2) dlouhověkost, podmíněnou opakovaným nahrazováním nefunkčních cévních svazků novými (nahosemenné = nejstarší a nejtěžší živé organismy),

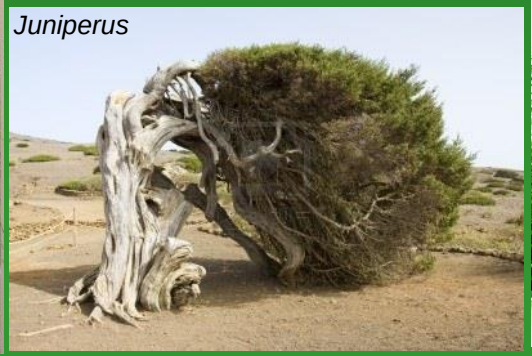
(3) dlouhověkost však znamená i zpomalení mutačního tempa, molekulární studie prokazují, že nahosemenné jsou organismy s velmi pomalým evolučním tempem

Sequoiadedron



Zamia

Ephedra



Juniperus

Ginkgo

Dominantně dřevinný charakter je dán evoluční novinkou semenných rostlin:

bifaciálním kambiem

Dominantně dřevinný charakter je dán evoluční novinkou semenných rostlin:

bifaciálním kambiem

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

Dominantně dřevinný charakter je dán také

adaptací na suché klima

Dominantně dřevinný charakter je dán také

adaptací na suché klima

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

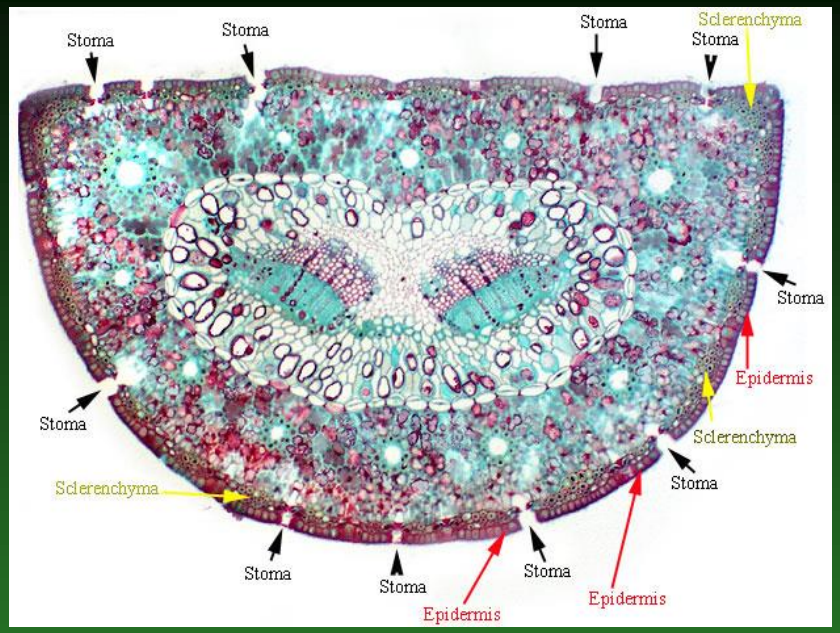
2. Xeromorfní adaptace listů

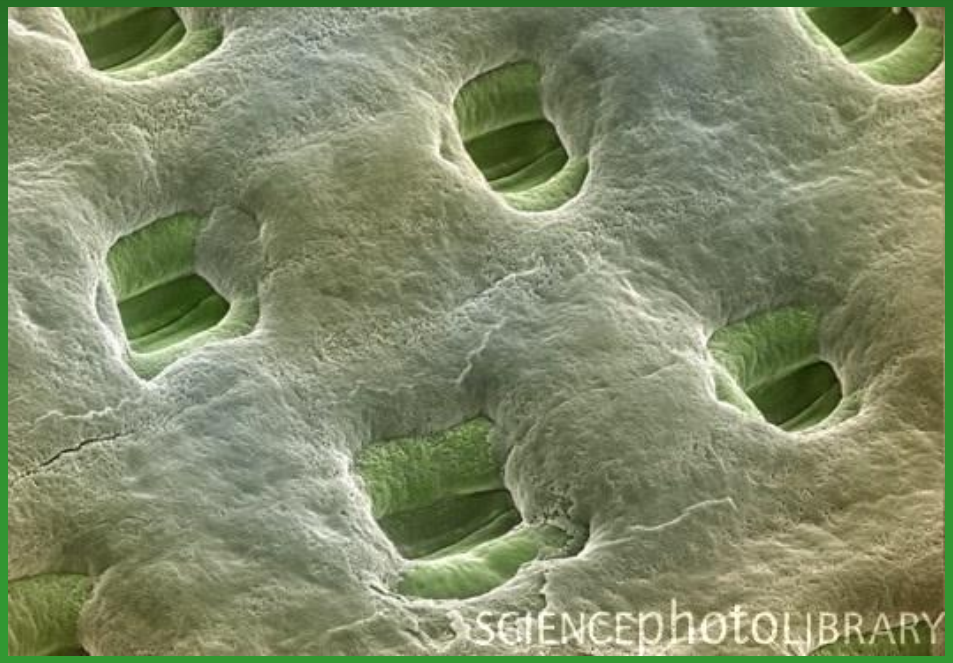
– tlustá kutikula

– zanořené průduchy

– sklerenchymatické svazky

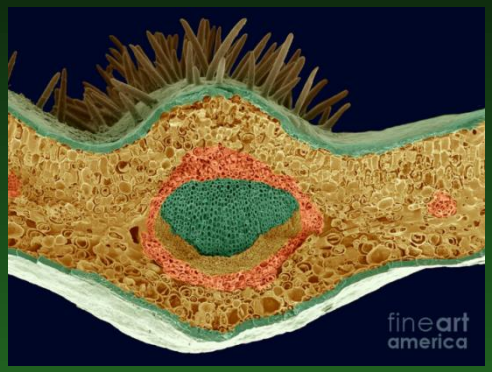
– je to i dobrá ochrana proti herbivorům a kompenzuje to menší efektivitu vodivého systému





3. Jednoduchá žilnatina listů

Cycas jediná centrální žilka v listovém úkrojku



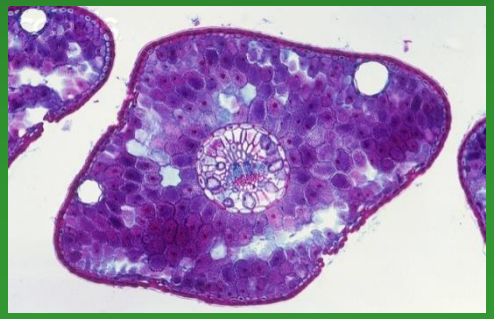
Stangeria zpeřená žilnatina s rovnoběžnými bočními žilkami

Pinus dvě žilky jehlicovitém úkrojku listu

Zamia – souběžná žilnatina listových úkrojků

Ginkgo – vějířovitá žilnatina listů

Picea jedna žilka jehlicovitém listu

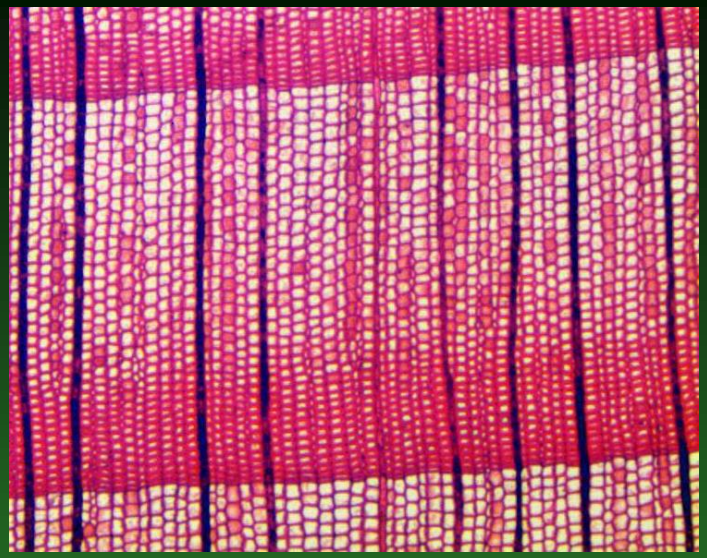


4. Homoxylární dřevo

= xylem bez trachejí

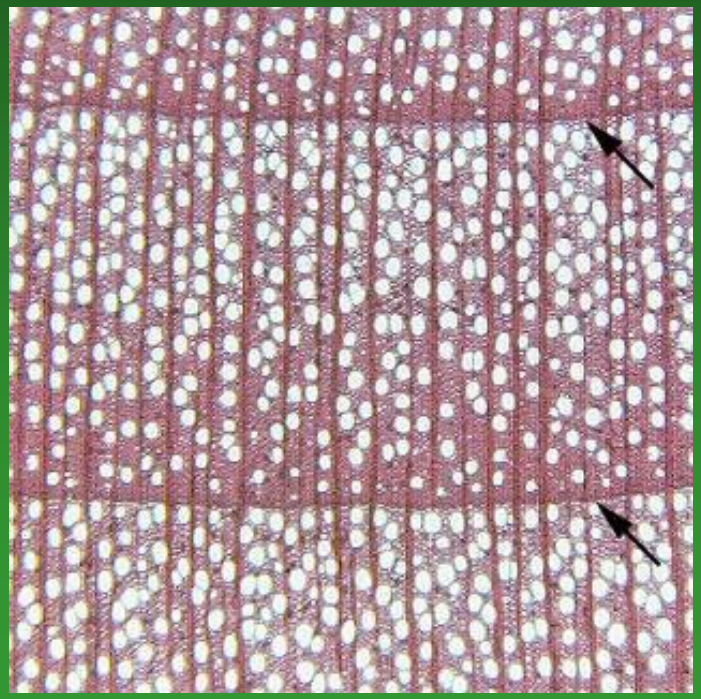
– vodivě sice méně efektivní

– zato s menším rizikem vzduchové embolie = lépe odolává opakovanému zamrzání



zerav (*Thuja*)
příčný řez

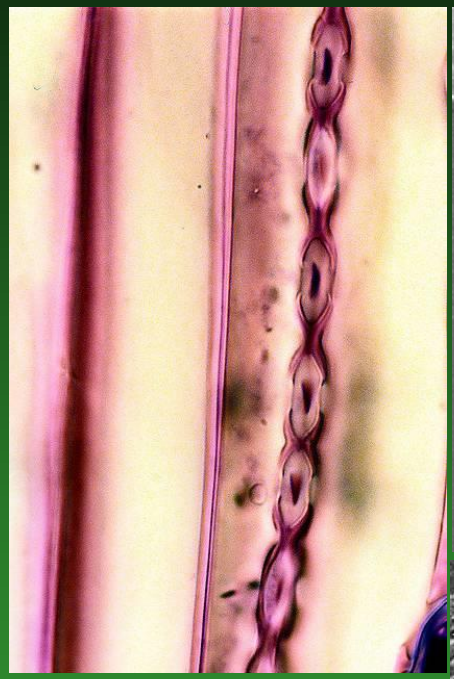
dřevo vez trachejí
= transpirační proud
jednotky m / h

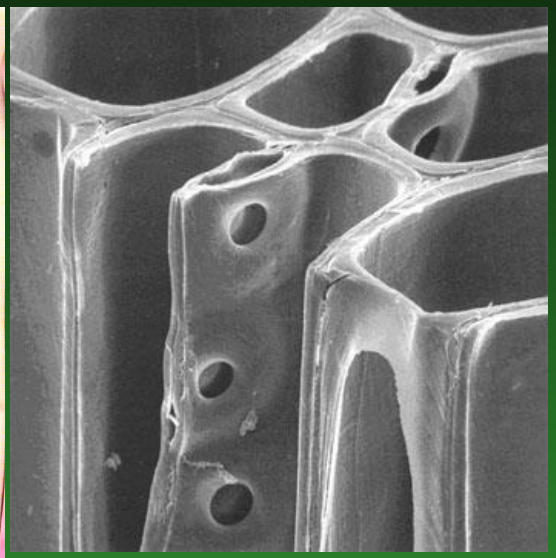


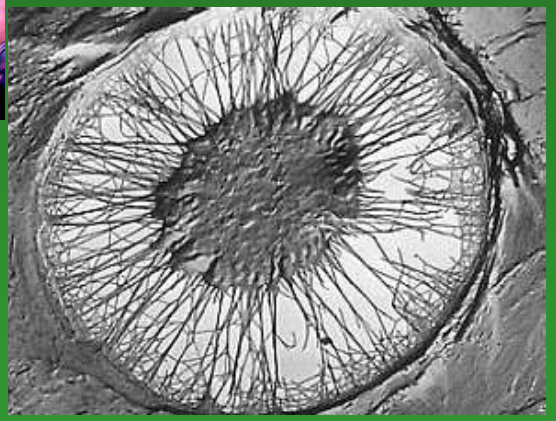
hrušeň (*Pyrus*)
příčný řez

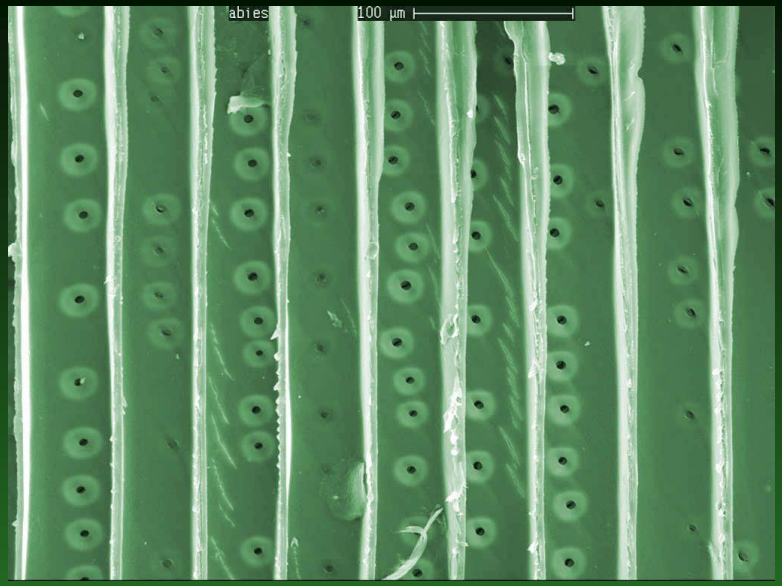
dřevo s trachejemi
= transpirační proud **desítky m / h**

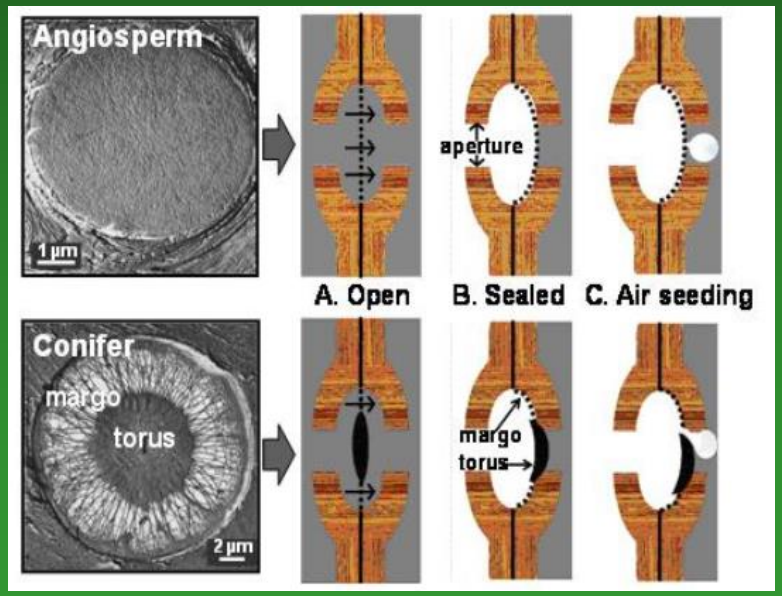
5. Tracheidy s dvůrkatými tečkami











Dominantně dřevinný charakter je dán také

adaptací na přenos pylu větrem

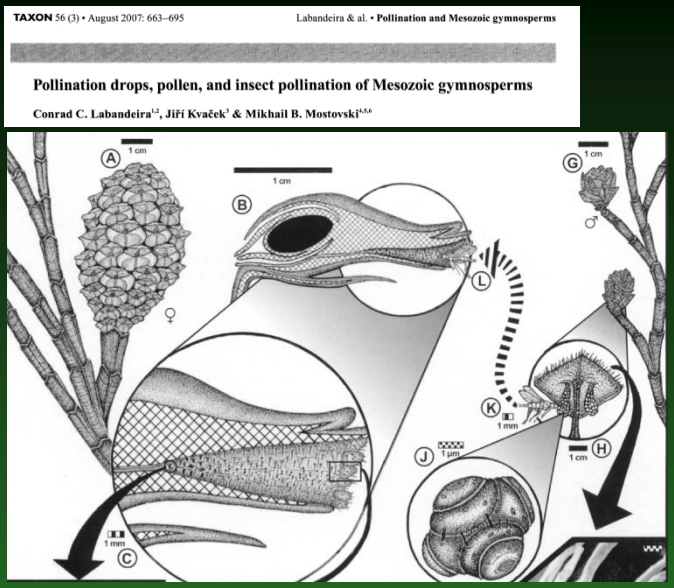
6. Dominující anemogamie

při vzniku nahosemenných asi chyběli hmyzí opylovači

7. Přesto snaha „ochočit“ si hmyz = přechody k entomogamii

zejména u linií divergujících v křídě!

krytosemenné to ale dokázaly lépe!


TAXON 56 (3) • August 2007: 663–695 Labandeira & al. • Pollination and Mesozoic gymnosperms

Pollination drops, pollen, and insect pollination of Mesozoic gymnosperms

Conrad C. Labandeira[1,2], Jiří Kvaček[3] & Mikhail B. Mostovski[4,5,6]

Pinopsida – Cheirolepidiaceae - křída

Cycadopsida

Cycadeoideopsida

8. Generativní orgány v šišticích

(megastrobilech a mikrostrobilech) = také xeromorfní adaptace

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

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

tendence k redukci počtu vajíček a mikrosporangií na sporofylech

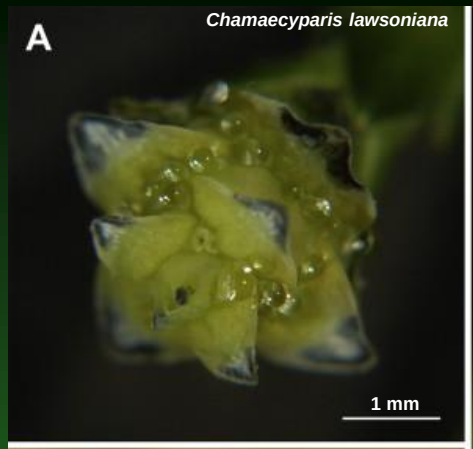
9. Polinační kapka

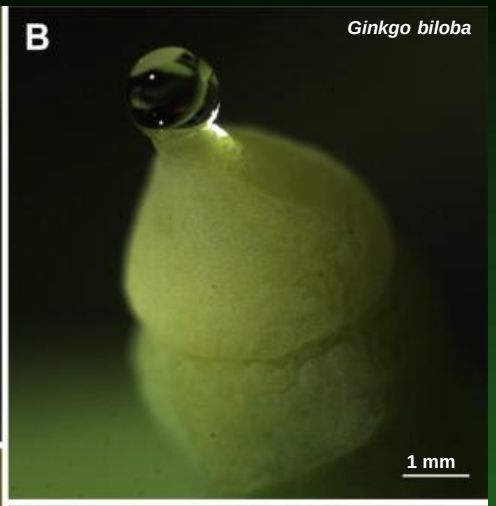
= „blizna“/„nektar“ nahosemenných

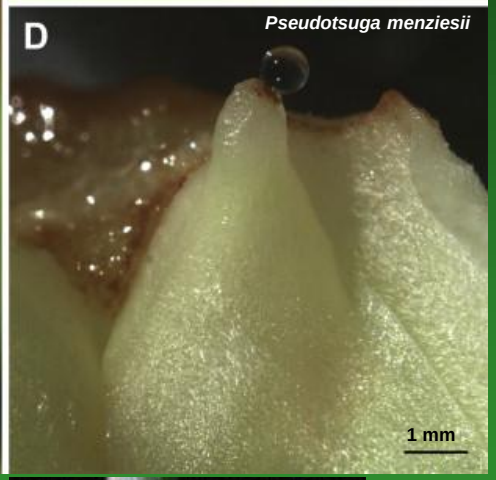
Polinační tekutina = produkt nucellu

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

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







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

pylové zrno = endosporicky vzniklý nezralý samčí gametofyt = 3 buňky

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

tendence ke ztrátě bičíků

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

11. Jednotná vnitřní stavba vajíček

velká vajíčka

mohutný integument

pylová komora

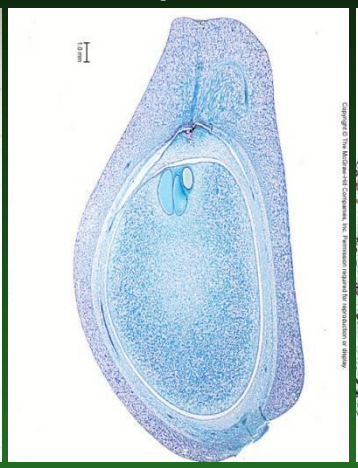
archegoniální komora

tendence od jednoduchých archegonií k „nahým“ oosférám

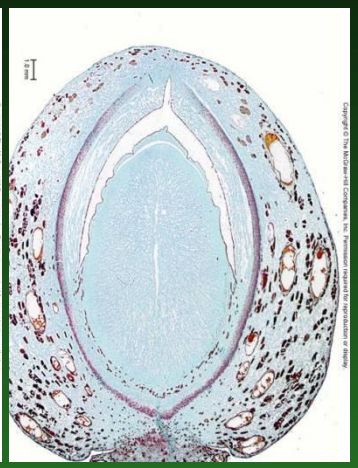
primární živné pletivo

1. *Cordaites*

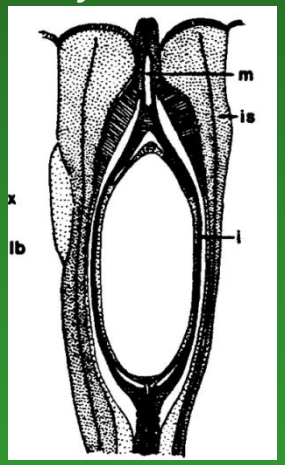
2. *Cycas*



3. *Ginkgo*

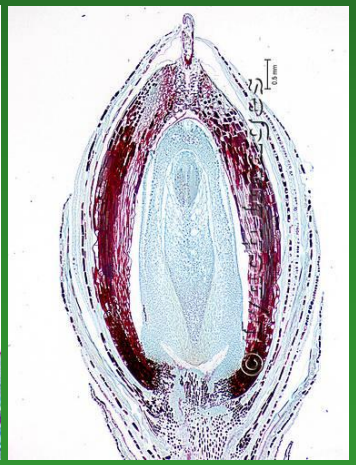


4. *Cycadeoidea*



5. *Pinus*

6. *Ephedra*



12. Semeno je třígenerační chiméra

(1) **osemení** = původní sporofyt = 2n „babička“

(2) **primární živné pletivo** = megagametofyt = n „dcera“

(3) **embryo** = nový sporofyt = 2n „vnučka“

Všechny tři generace žijí v určitém okamžiku zároveň, jejich genomy exprimují a funkčně spolupracují!

Gametofyt (primární živné pletivo) aspoň zčásti vyživuje nový sporofyt (embryo) = „přežitek“ závislosti sporofytu na gametofytu – to zmizí u krytosemenných