



Fylogeneze a diverzita vyšších rostlin

Kapraďorosty

Petr Bureš



INVESTICE DO ROZVOJE VZDĚLÁVÁNÍ

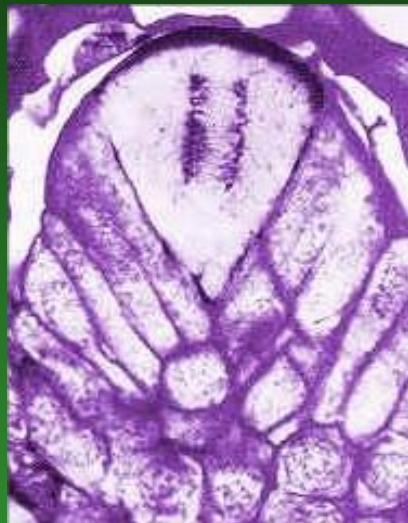
Oddělení *Monilophyta*



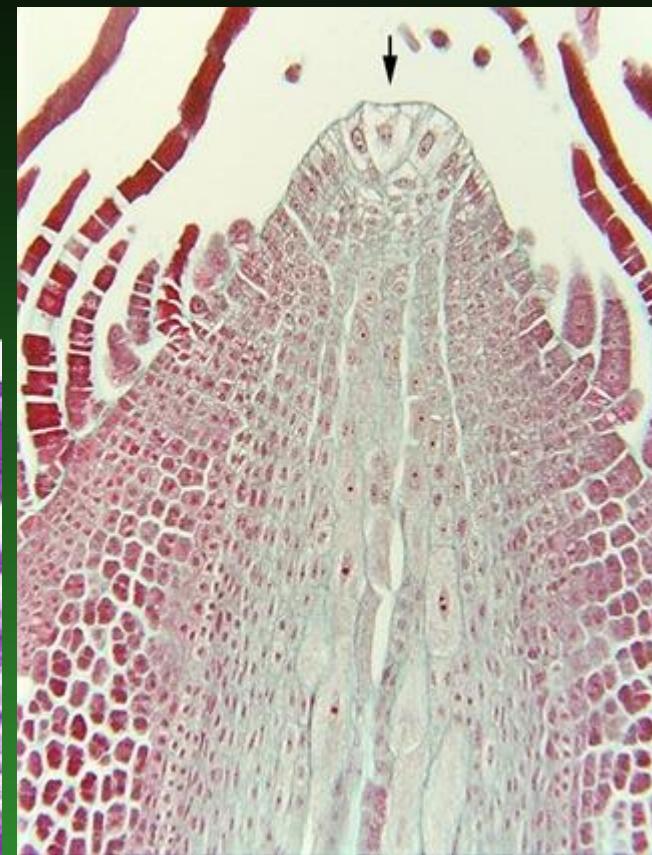
Vzrostný vrchol prýtu tvoří jediná apikální buňka



Equisetum



Azolla



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
dłouhověký, nezelený, podzemní, radiálně souměrný, mykorrhitzicky vyživovaný

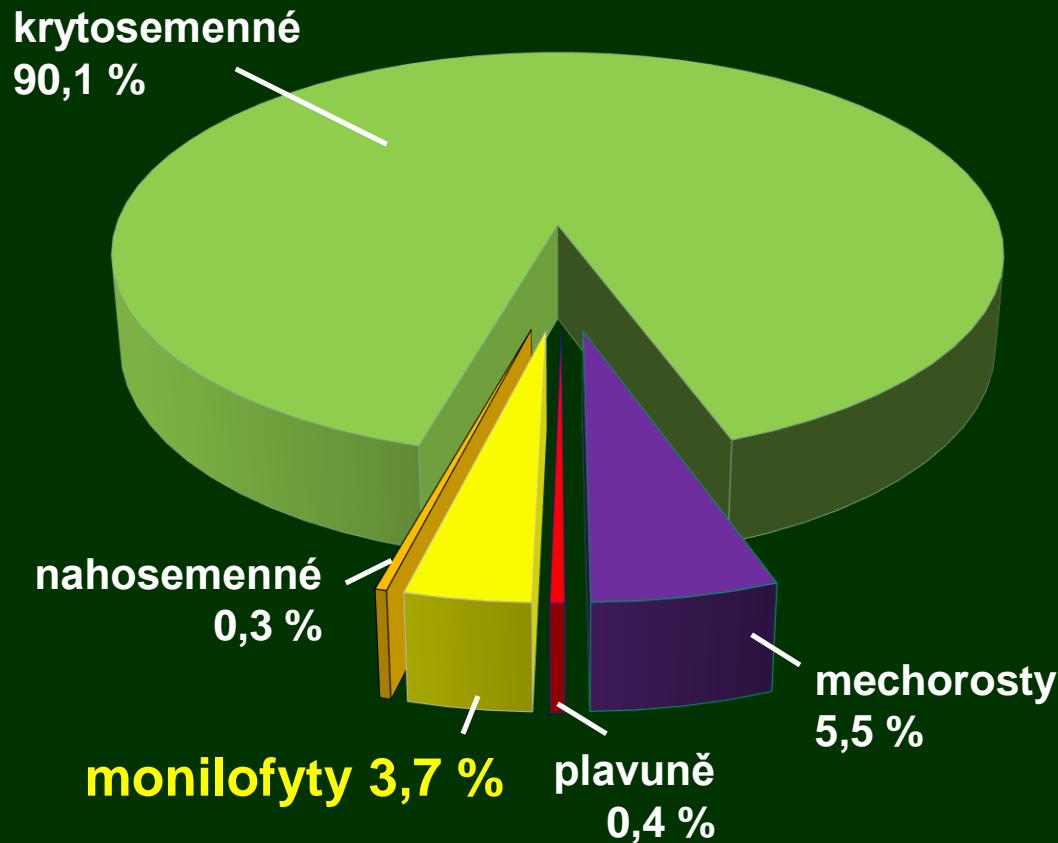
Oddělení *Monilophyta* = kapradorosty

má 5 tříd

1. *Psilotopsida* - prutníky
2. *Equisetopsida* - přesličky
3. *Marattiopsida*
4. *Polypodiopsida* – kapradiny
5. *Pteridospermopsida* – kapradosemenné

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

Podíl monilofytů na druhové diverzitě vyšších rostlin



Počty popsaných druhů

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

1. třída *Psilotopsida*



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

Mají obří genomy (jádra somatických buněk váží více než 70 pg)
2 řády: *Psilotales* a *Ophioglossales*

1. řád *Psilotales* (prutníky) whisk ferns



Zelené, suchozemské (epifytické nebo epilitické), 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

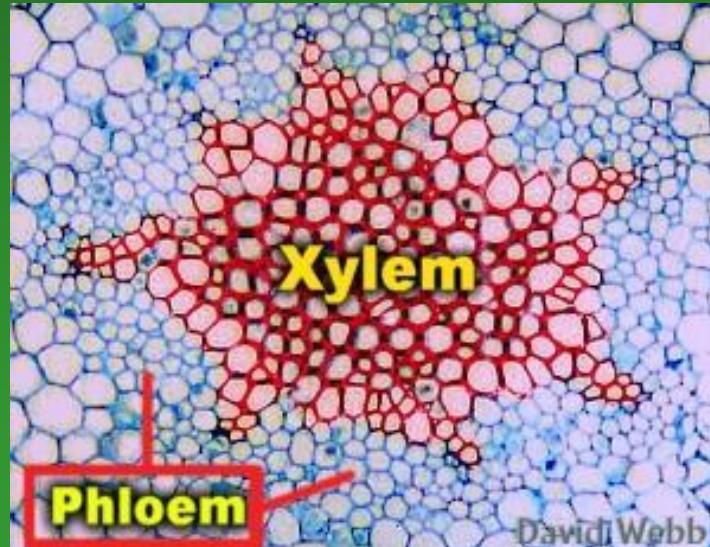
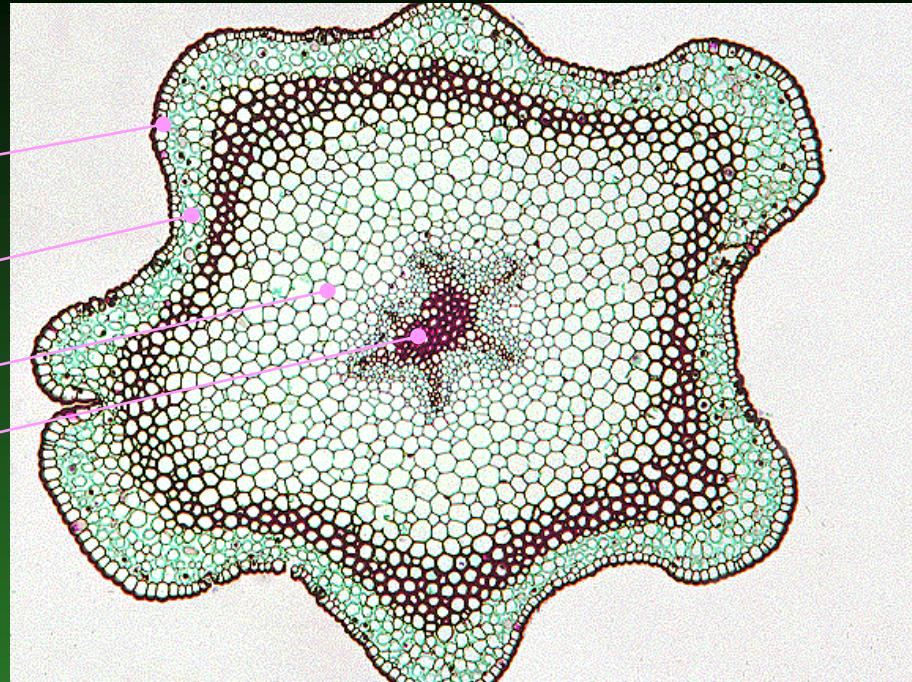
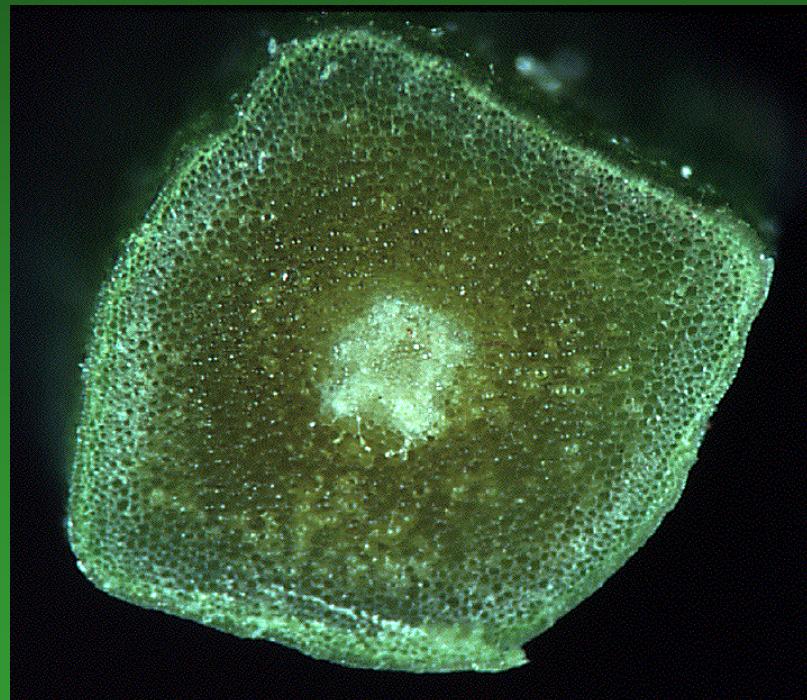


Nadzemní stonek - 20-30 cm (maxmálně 1 m);
zelený, pravidelně dichotomicky větvený



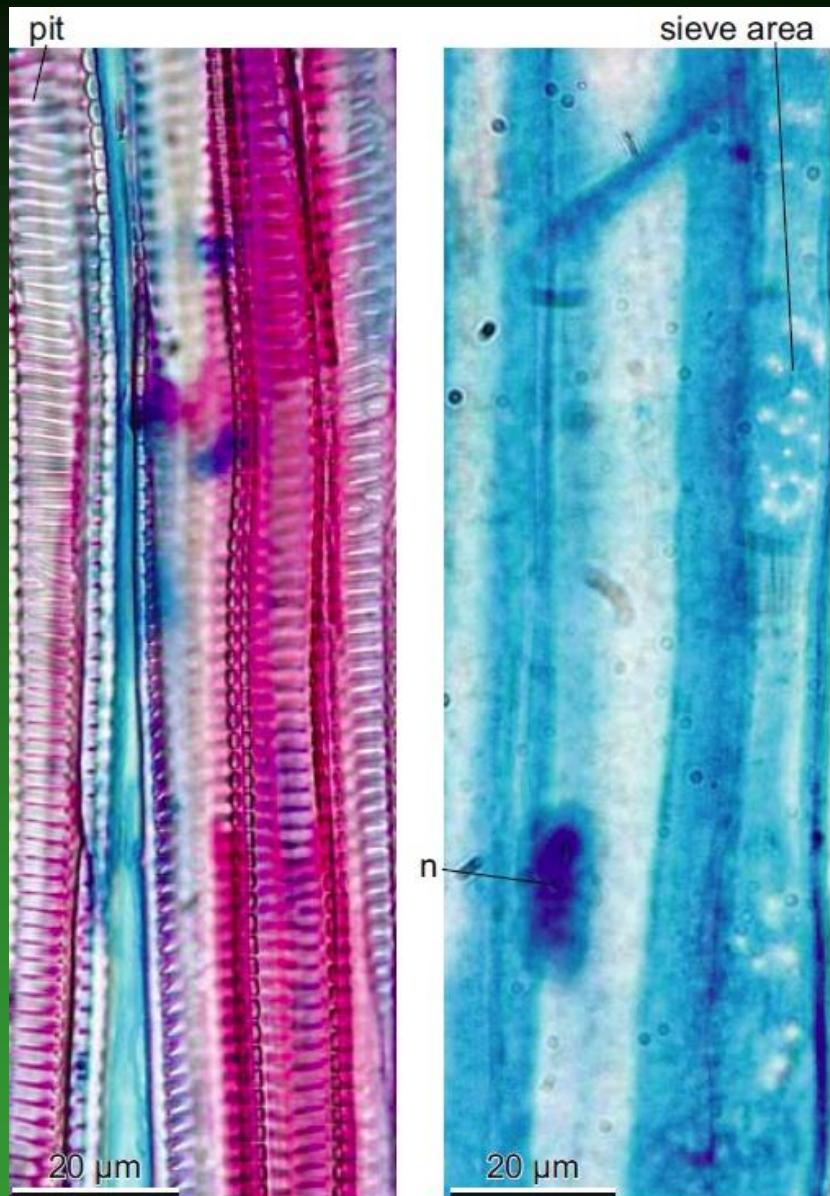
Vodivé elementy nadzemního stonku

- epidermis
- asimilující chlorenchym,
- mohutná vrstva parenchymu
- endarchní 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
- šupinovité
- vidličnatě rozvětvené
- bezžilné (enafly)
- střídavě postavené

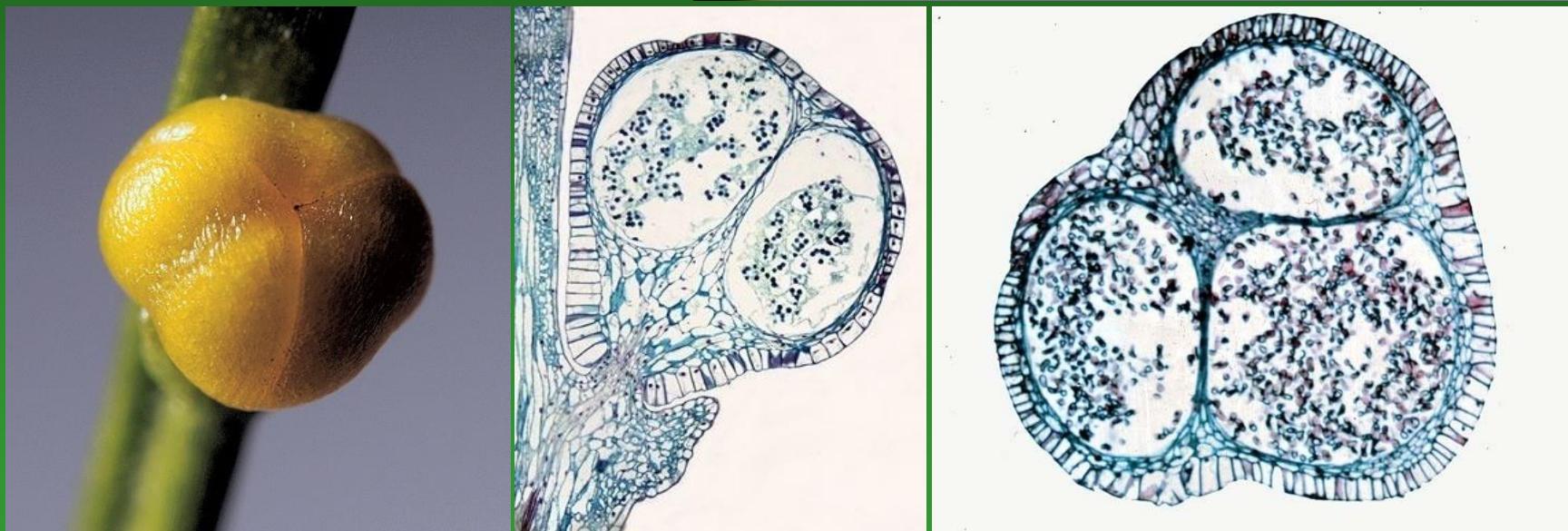


bez průduchů

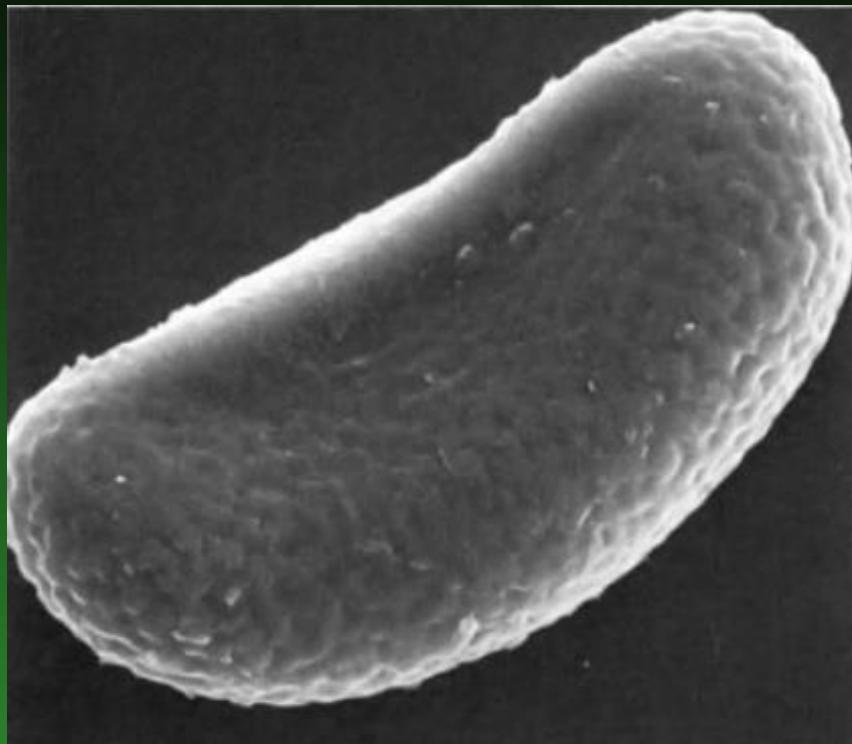
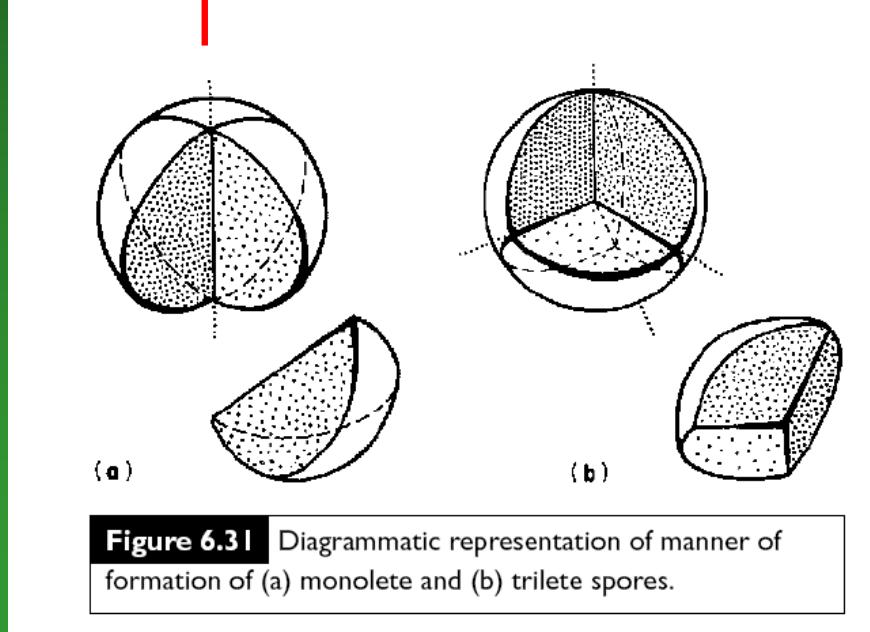
Sporangia

eusporangiální,
izosporická,
v paždí vidličnatých listů,
po třech srostlá v
synangia.

každé ze 3 pouzder s
vlastní dehiscencí



Spory
monoletní
fazolovitého tvaru
bez chlorofylu



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

Většina kapradin má spory fazolovité, menší část triletní

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

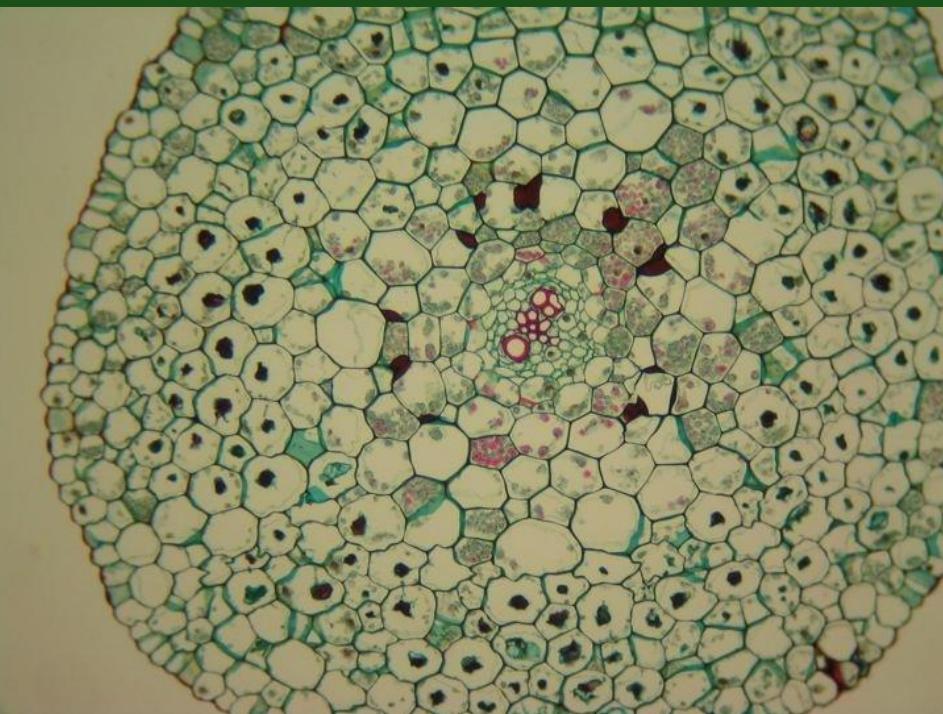
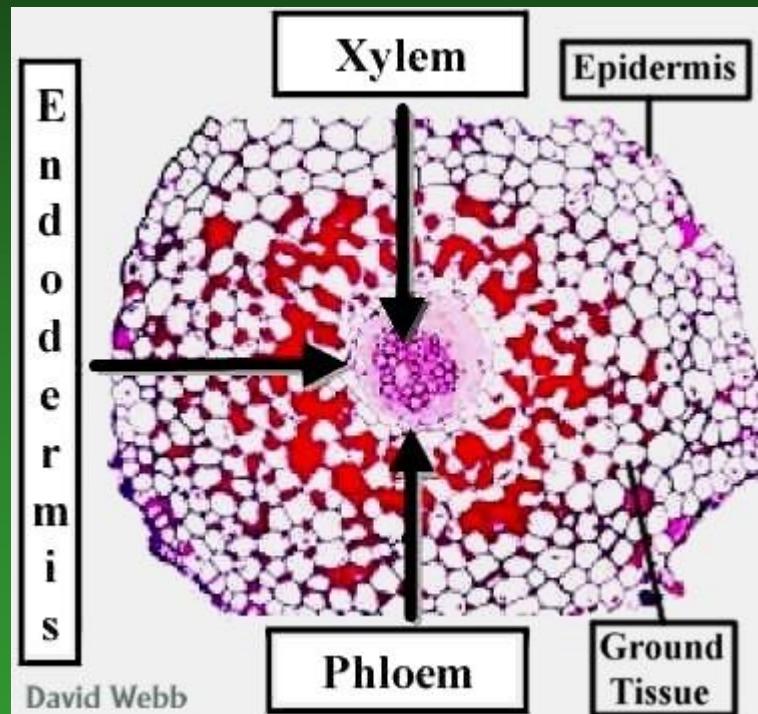
Ke ztrátě kořenů došlo druhotnou redukcí v důsledku epilitismu / epifytismu



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

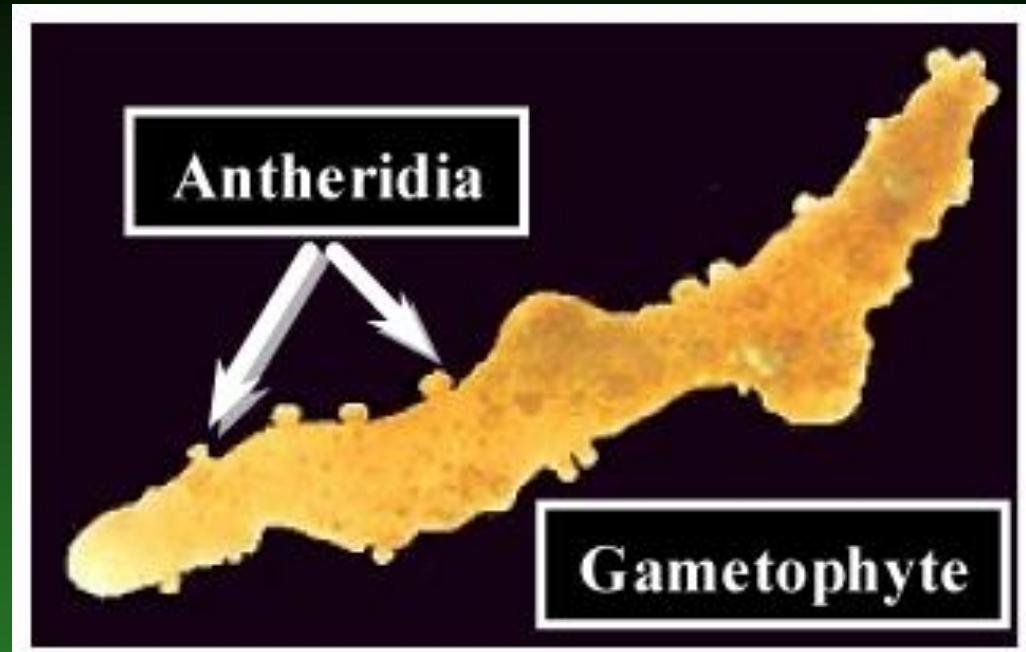
Rhizom

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

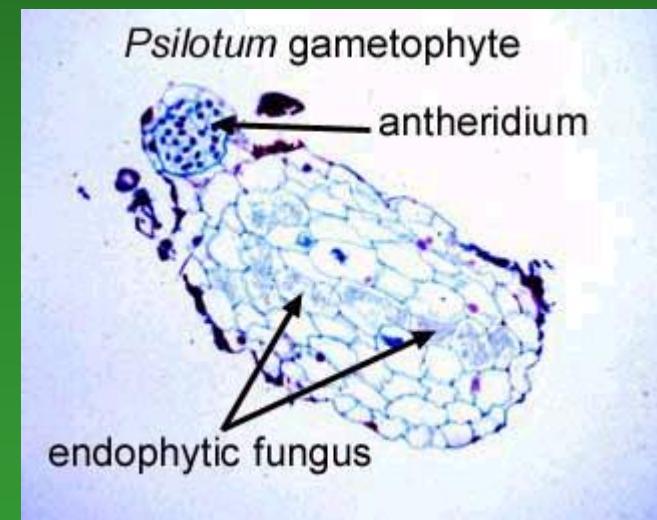


tmavé tečky = hyfy mykosymbionta

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



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



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

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

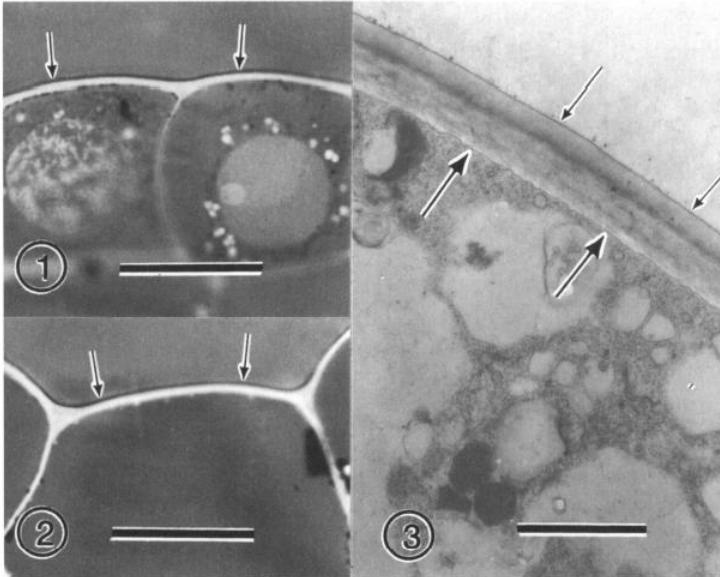
The Cuticle on Gametophytes of *Tmesipteris sigmatifolia*

DEAN P. WHITTIER

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

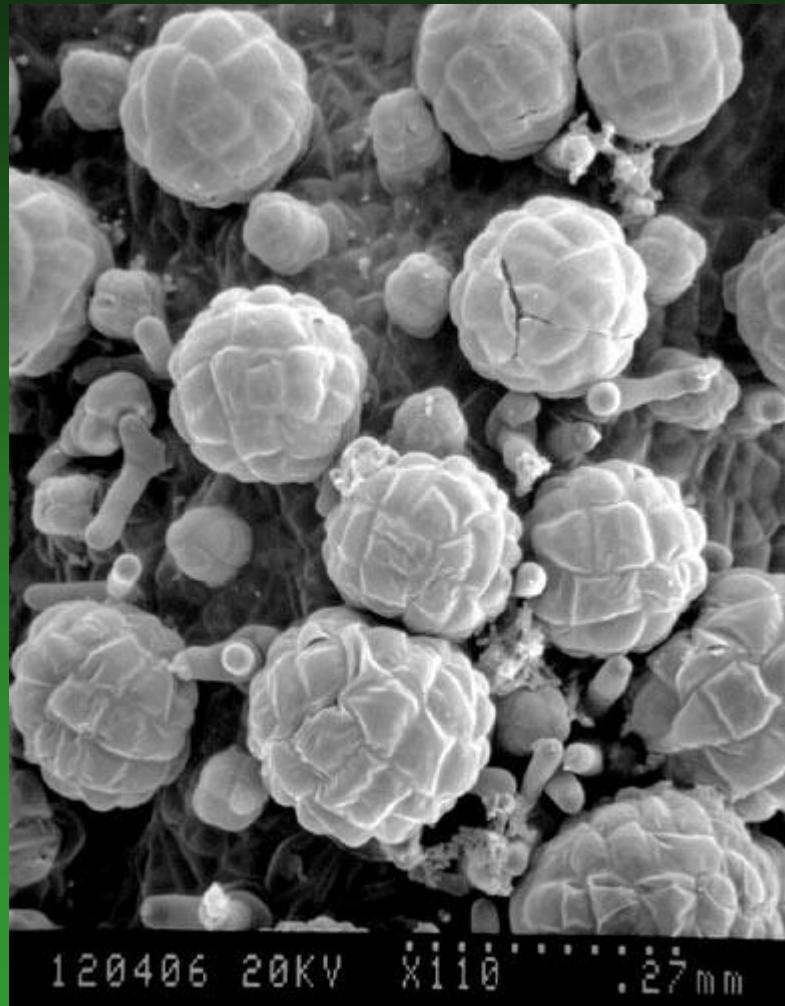
WHITTIER: THE CUTICLE OF *TMESIPTERIS SIGMATIFOLIA* GAMETOPHYTES

29

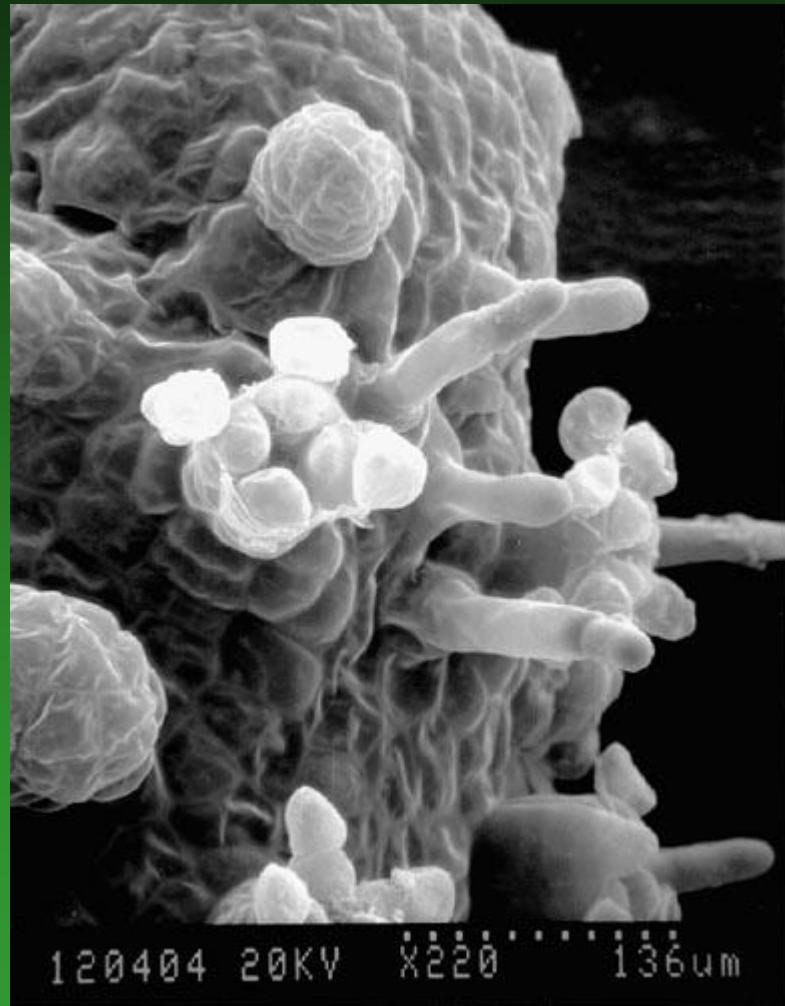


Figs. 1–3. Light and electron microscopy of the surface of *Tmesipteris* gametophytes. 1. Sudan Black B staining of the gametophyte surface (arrows) and small lipid droplets in the cells. The polysaccharide portion of the surface wall and starch grains in the cells are unstained and white. 2. Sudan black 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

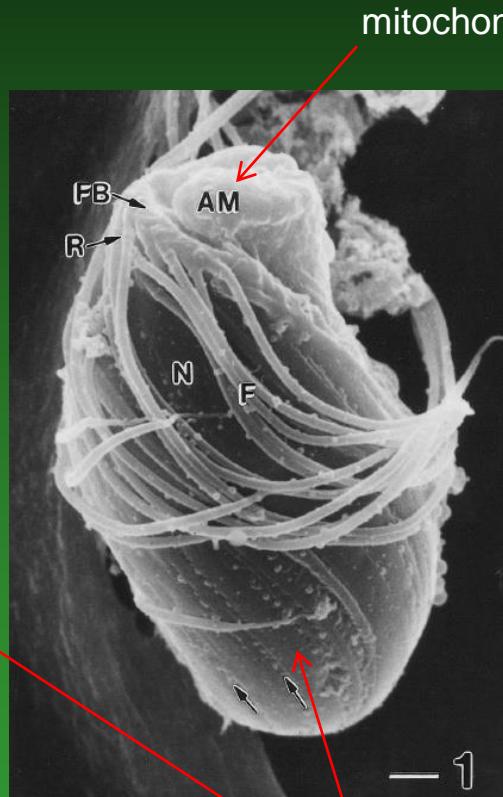
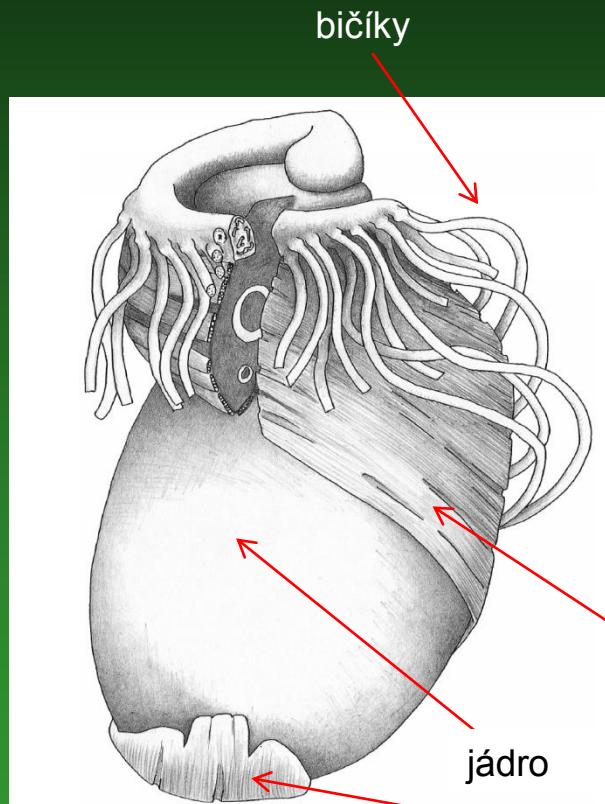


Archegonia - ponořená, s krčky (stylidium) vyčnívajícími



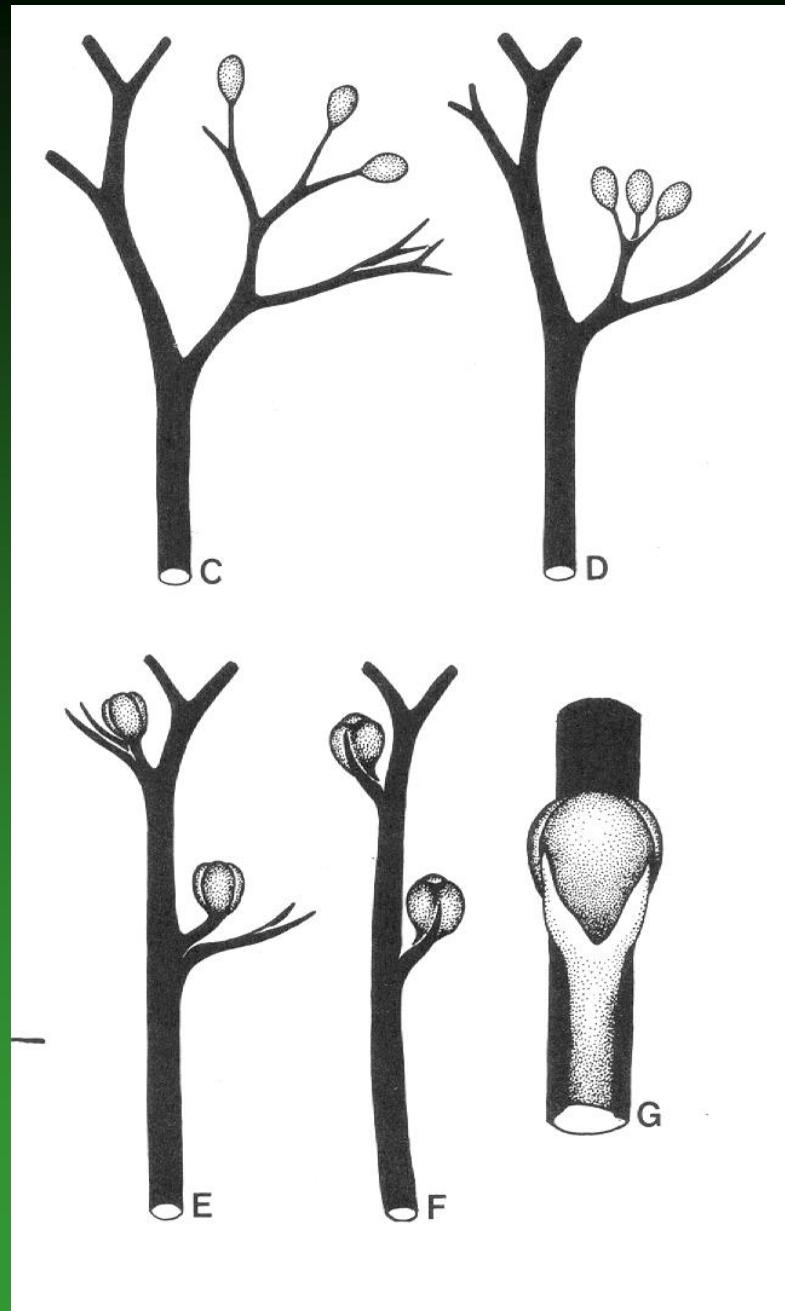
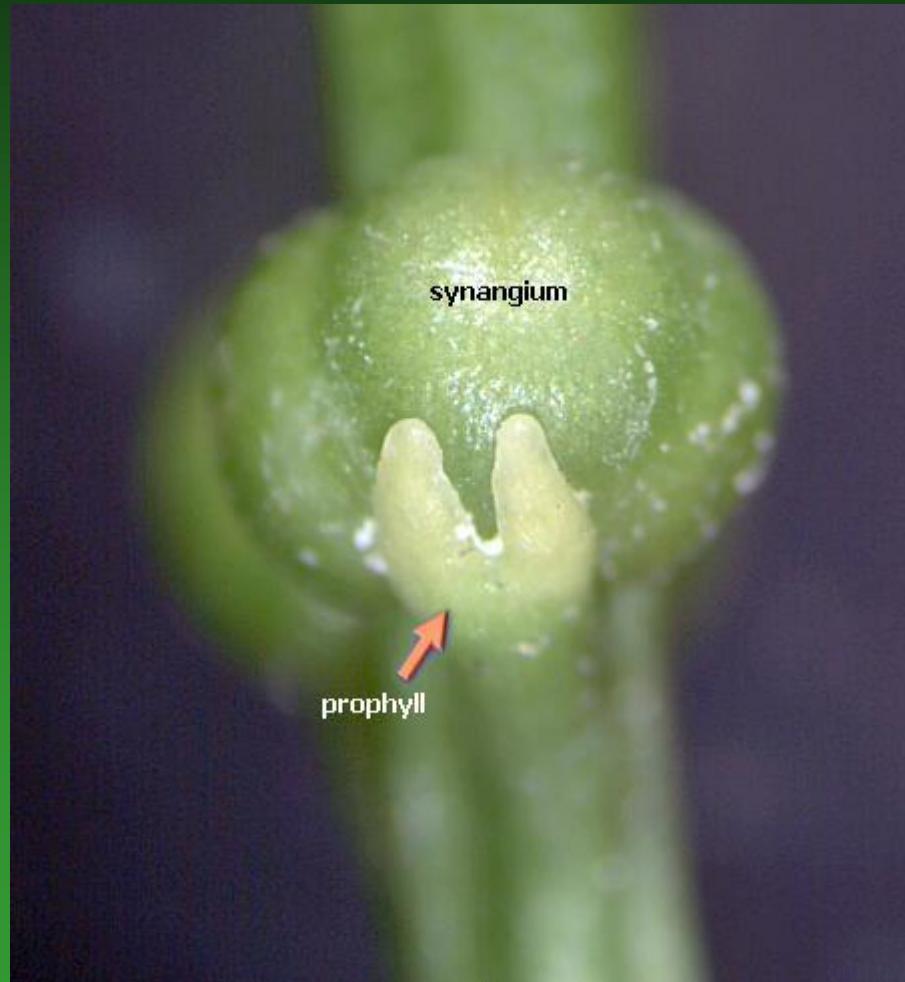
Spermatozoidy

- **polyciliátní** (jako u šídlatek či přesliček) ~36 bičíků
- **spirálně stočené** (jako u přesliček) – 2 závity



Gametofyt *Psilotum* pěstovaný
in vitro

Hypotetická morfogeneze psilotofyt z ryniofyt podle telomové teorie



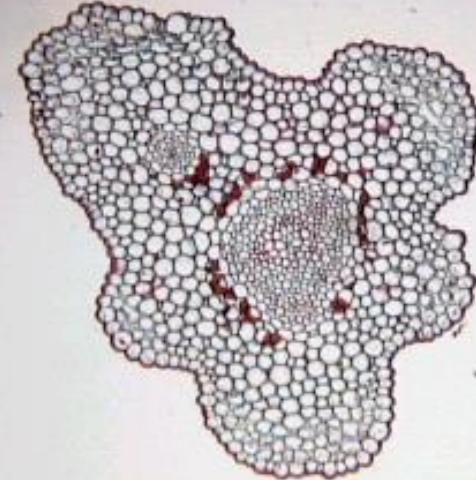
2. *Tmesipteris*

lodyhy jednoduché, nebo vzácně jednou dichotomicky větvené

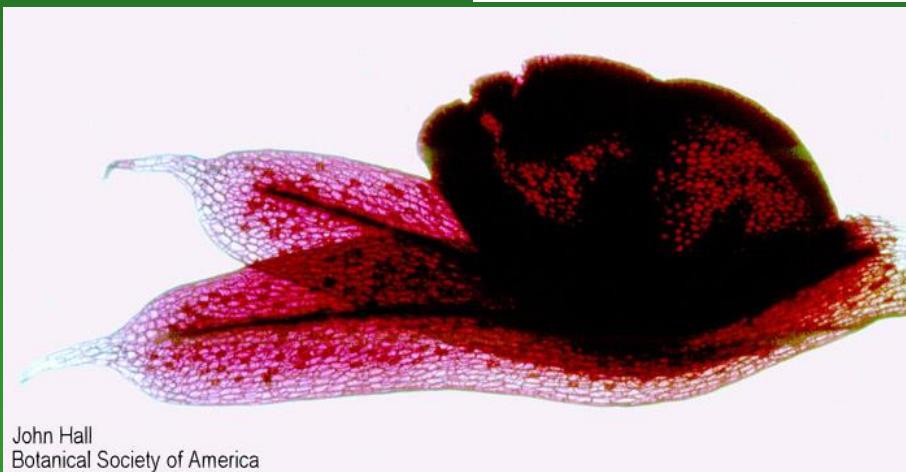
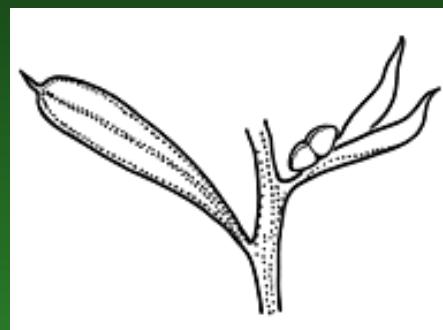
střední válec protostélé až polystélé

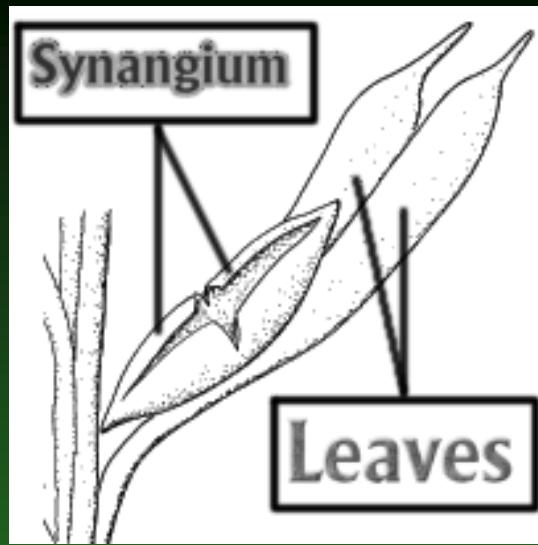
Tmesipteris tannensis, až 4 dm dlouhý epifyt v Austrálii a Indo-malajské oblasti.

Tmesipterus sp. Stem XS 25X



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





Synangia - dvoupouzdrá na
adaxiální straně sporofylů,



Tmesipteris obliqua –

endemit vých. Austrálie

**největší genom mezi kapradinami
 $2C=301,22\text{ pg}$**

druhý největší mezi rostlinami
(mnohobuněčnými eukaryoty)

největší $2C = 304,46\text{ pg}$
má *Paris japonica*



Botanical Journal of the Linnean Society, 2017, 188, 509–514. With 2 figures.

**Genomic gigantism in the whisk-fern family
(Psilotaceae): *Tmesipteris obliqua* challenges record
holder *Paris japonica***

ORIANE HIDALGO¹, JAUME PELLICER^{1,2}, MAARTEN J. M. CHRISTENHUSZ²,
HARALD SCHNEIDER^{3,4} and ILIA J. LEITCH^{1*}



2. řád *Ophioglossales* moonworts



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

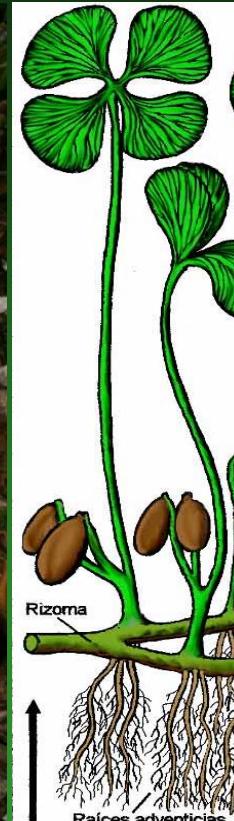
Příklady obdobné dvojtvárnosti listů u dalších, zcela nepříbuzných kapradin



Osmunda regalis



Anemia phyllitidis

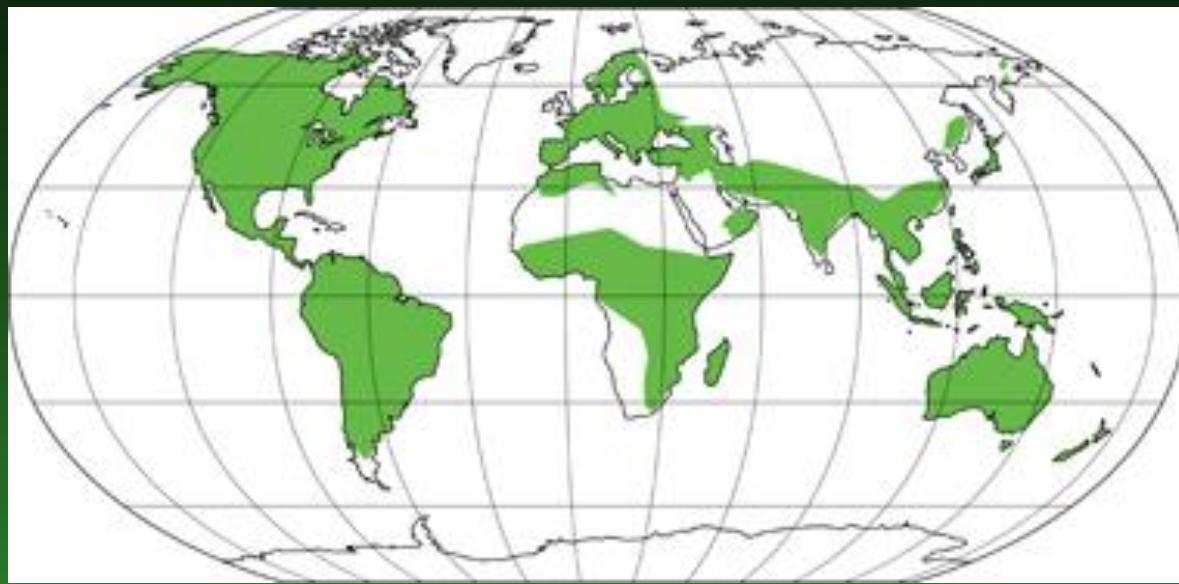


Marsilea quadrifolia



Ophioglossum vulgatum

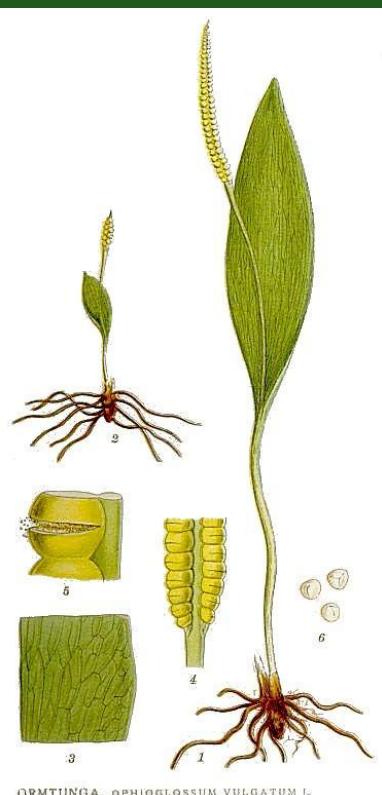
Ophioglossaceae 4/90 – od tropů po mírné pásmo



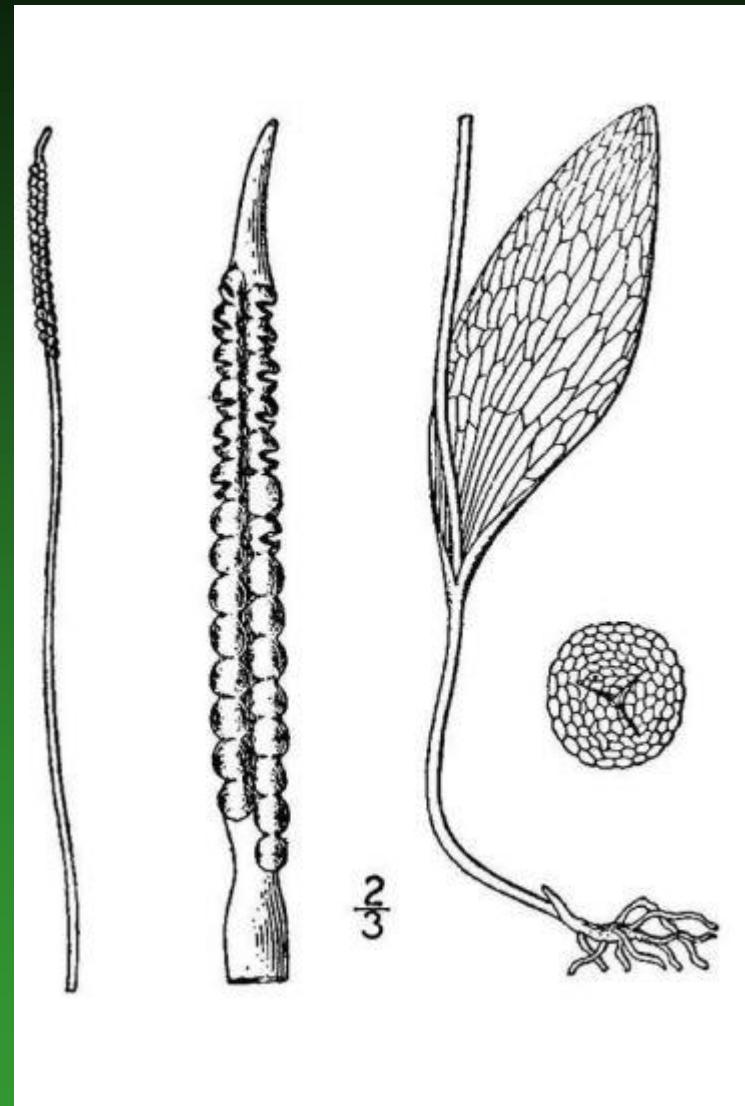
List u našich zástupců je jediný, u tropických jsou až 4.

Listy **nejsou** v mládí circinátně svinuté

častá je shoda v charakteru členění
sterilní čepele a sporoforu



žilnatina čepele - vidličnatá až síťnatá



Rostou teresticky nebo epifytně



oddeneček hlízovitý nebo
krátký plazivý

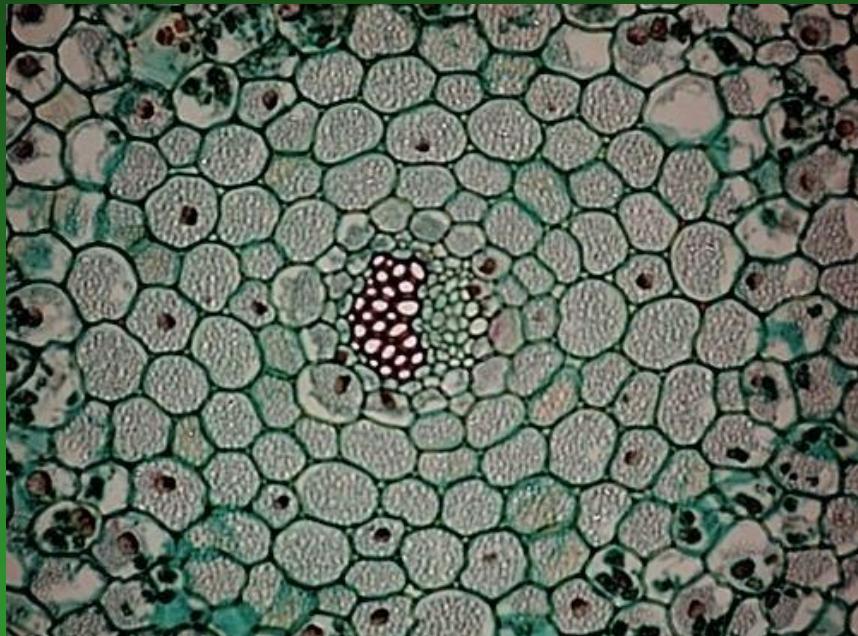
kořeny jen chudě vidličnatě
větvené

hladké bez rhizoidů

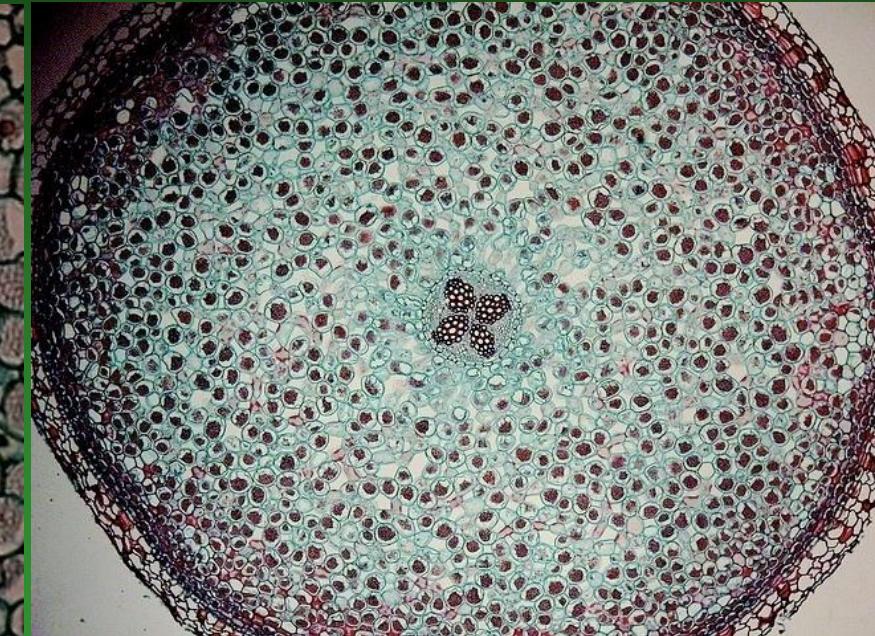


Kořenové vlášení nahrazuje mykorrhiza
(mykorrhítická vlákna = tmavé fialové tečky na snímcích)

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



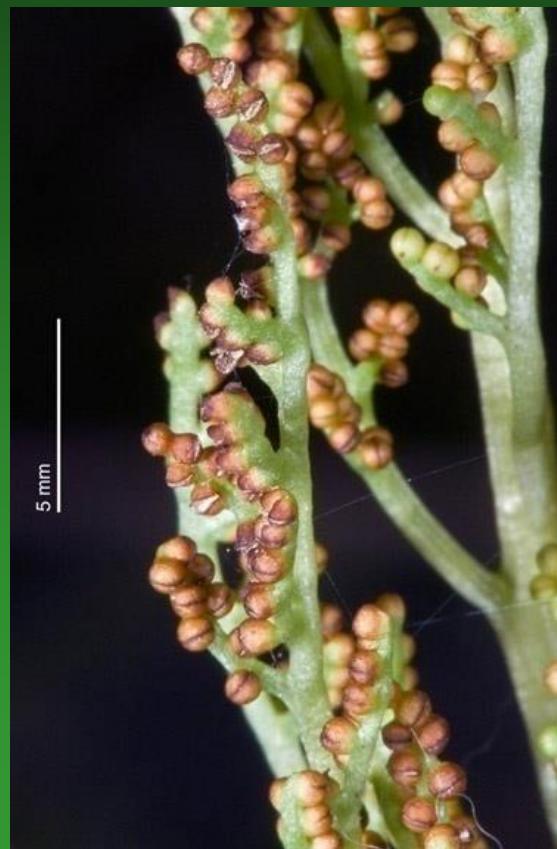
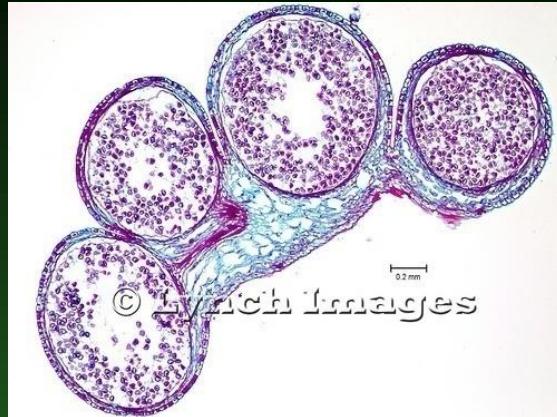
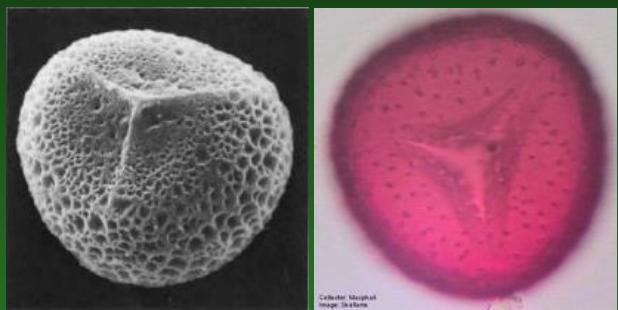
Ophioglossum - monoarchní cévní svazek



Botrychium - tetrarchní cévní svazek

Sporangia -
eusporangiální, izosporická

Spory - triletní, bez
chlorofylu



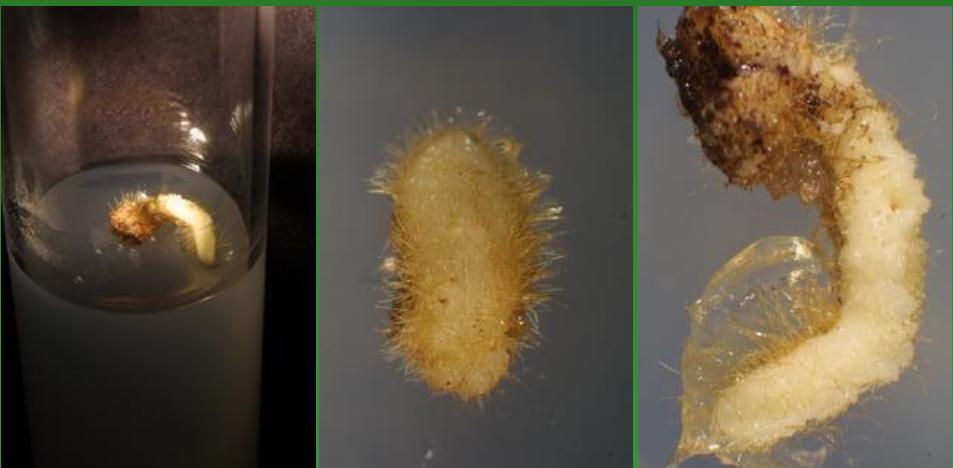


gametofyt
Ophioglossum engelmannii

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

Gametangia ponořená do pletiva

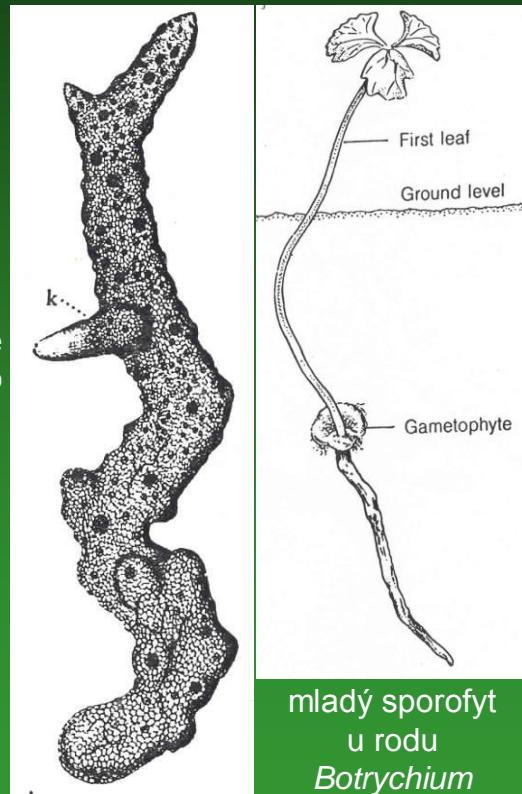
Embryo může několik let žít v gametofytu, ten tak vyživuje sporofytní mladou rostlinku



mladé embryo

gametofyt rodu
Botrychium
pěstovaný *in vitro*

gametofyt a embryo
Ophioglossum vulgatum

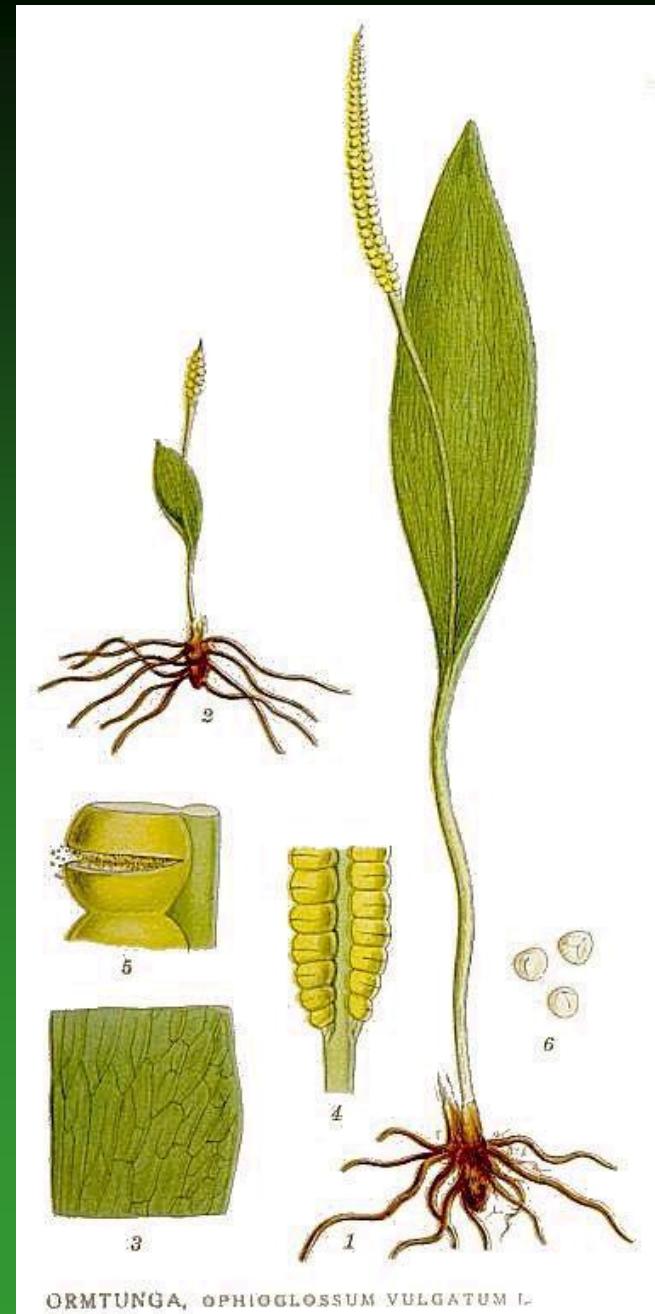


mladý sporofyt
u rodu
Botrychium

rod *Ophioglossum*,

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

Sterilní čepel celokrajná, často vejčitě 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 *Zingeria biebersteiniana*)

2. třída *Equisetopsida* (přesličky) horsetails



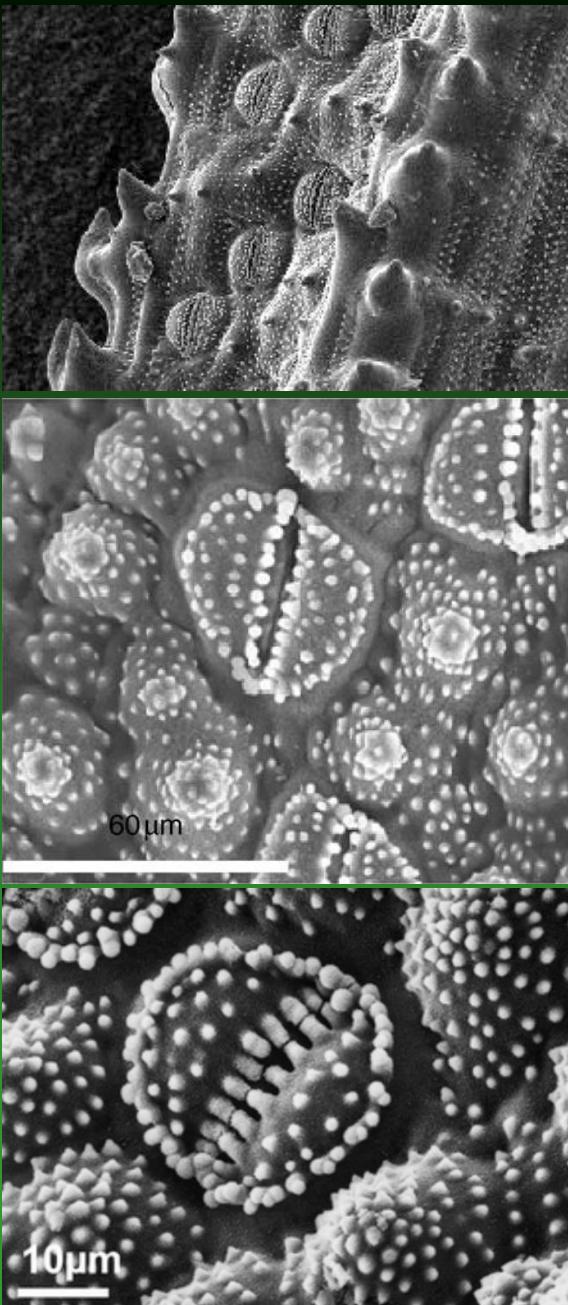
Podzemní orgány – kořeny a oddenek

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!)



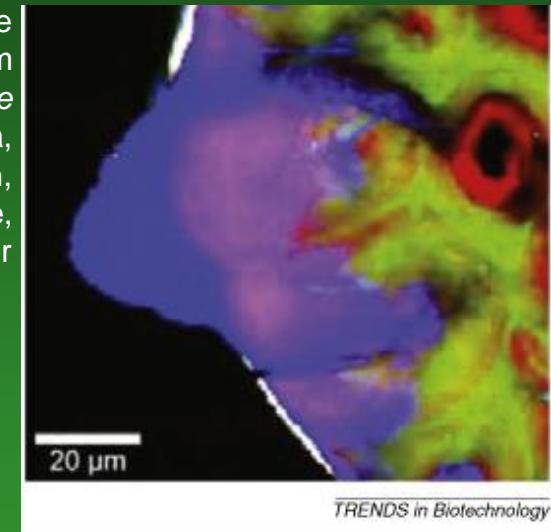


Epidermis - silně inkrustovaná SiO₂.

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

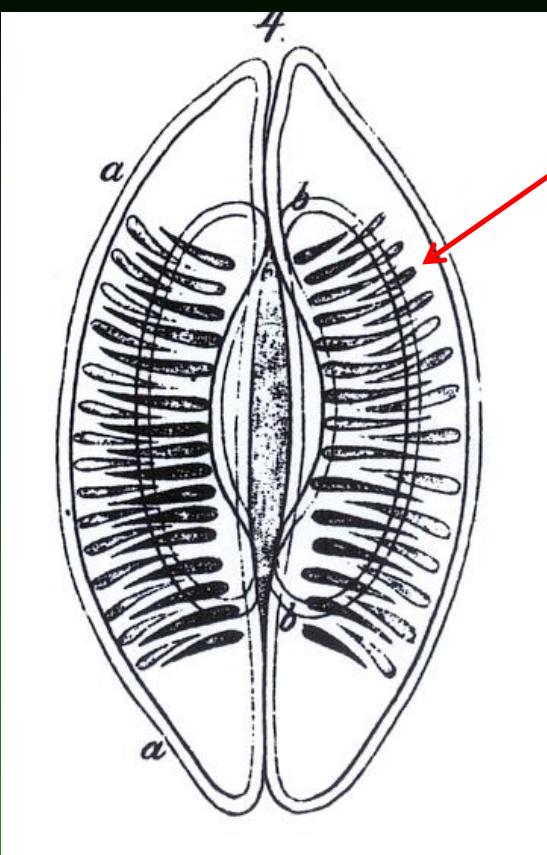
Popelem přesliček bohatým na křemičitá tělska se čistilo nádobí a leštily se kovové předměty

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



TRENDS in Biotechnology

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

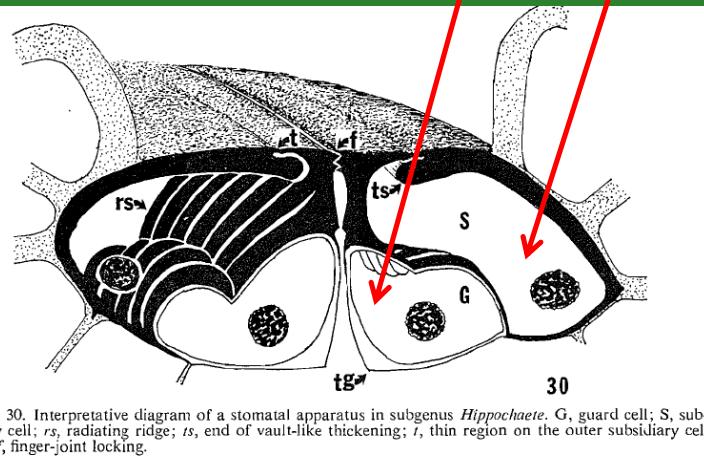
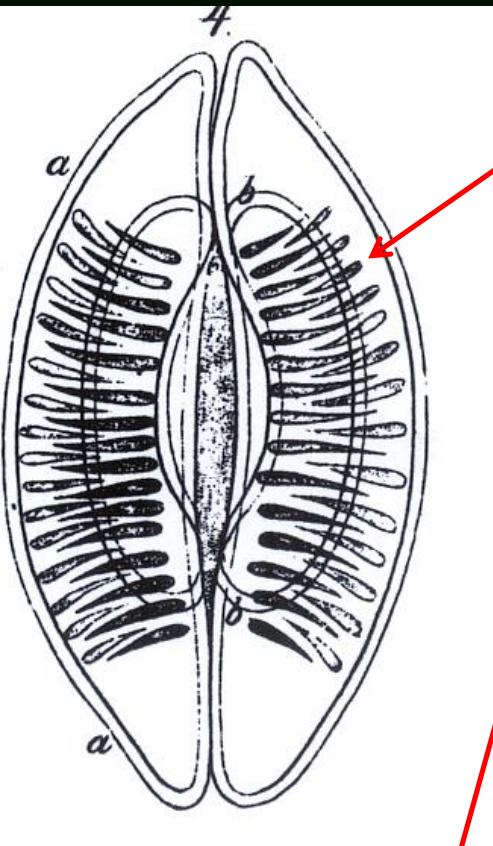


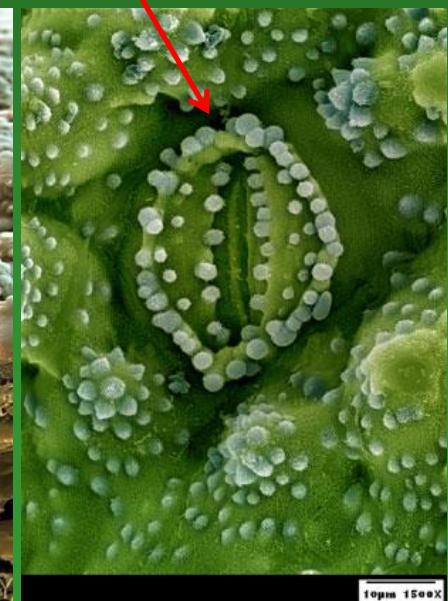
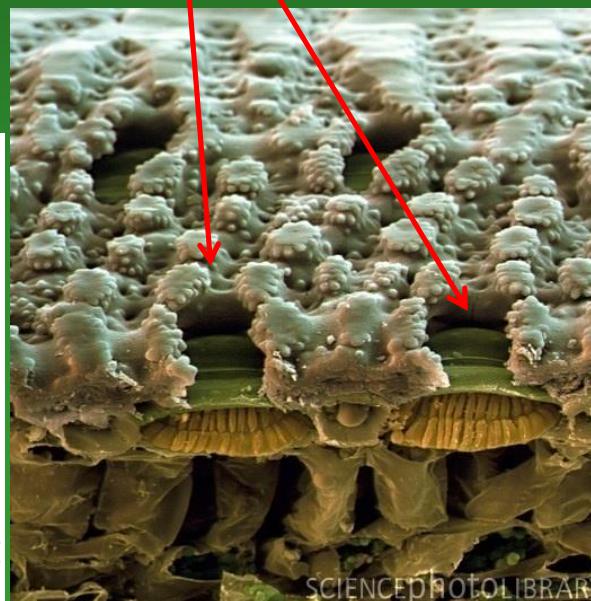
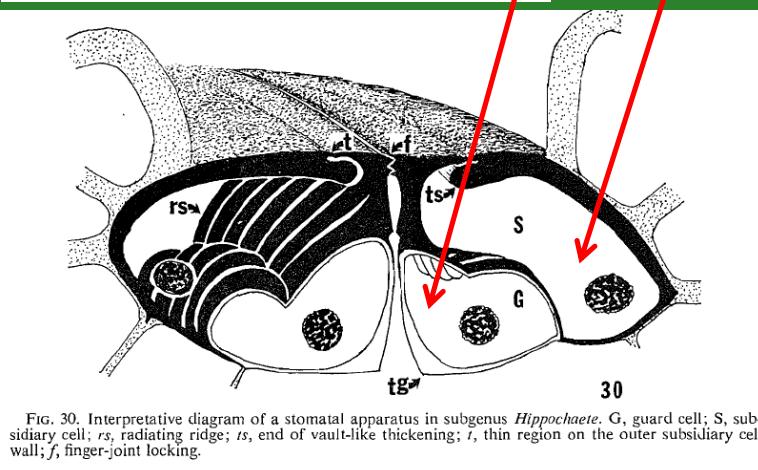
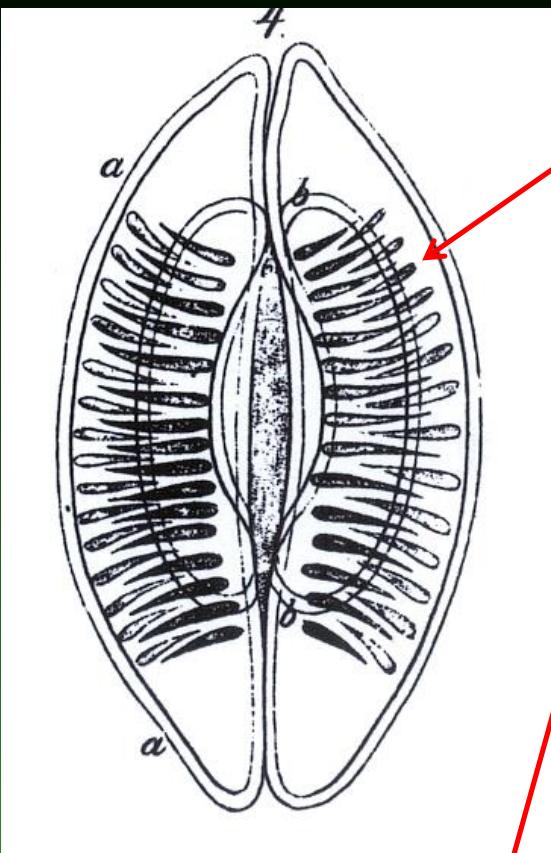
FIG. 30. Interpretative diagram of a stomatal apparatus in subgenus *Hippocheate*. G, guard cell; S, subsidiary cell; rs, radiating ridge; ts, end of vault-like thickening; t, thin region on the outer subsidiary cell wall; f, finger-joint locking.

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

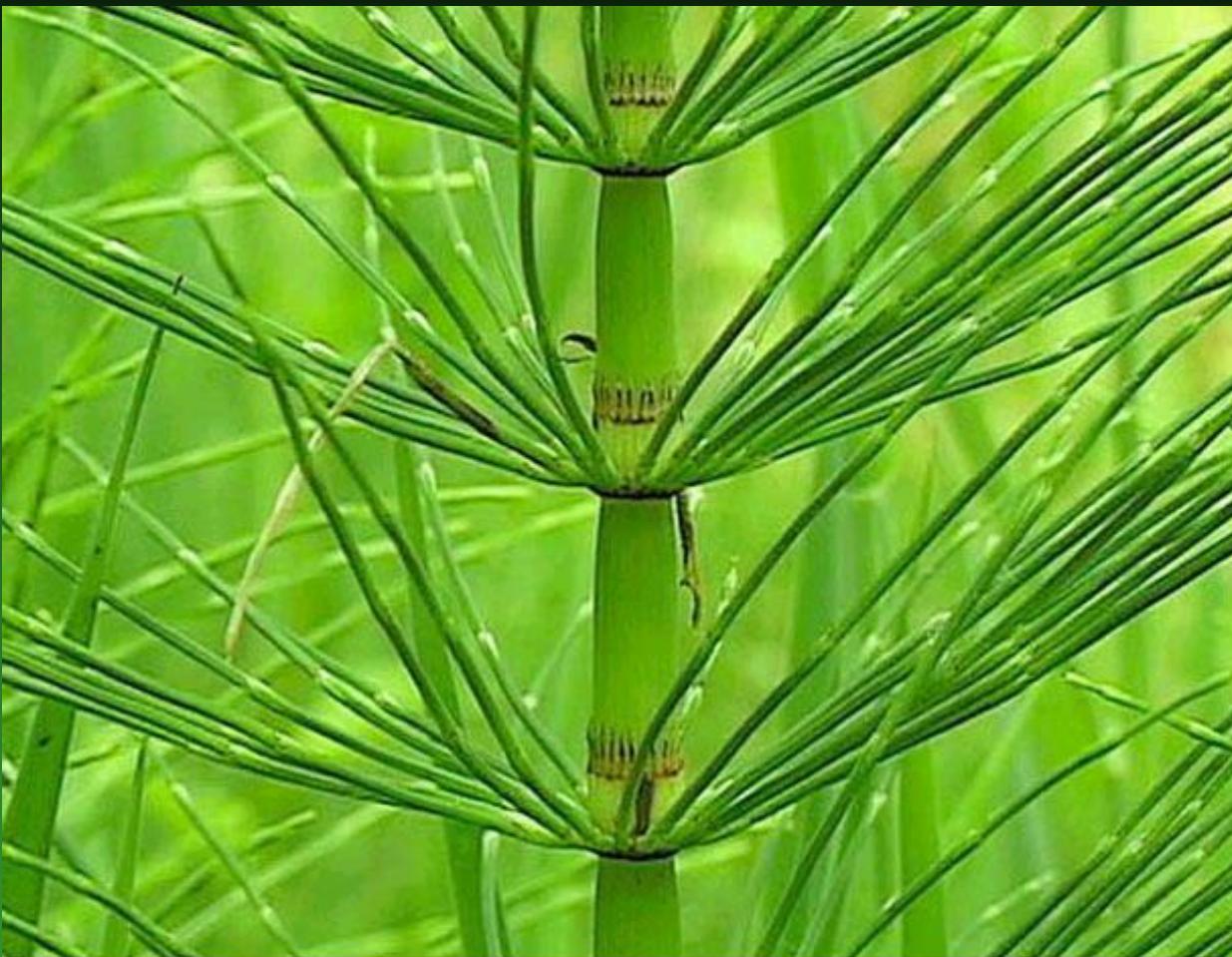
svěrací buňky pod subsidiárními buňkami

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

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

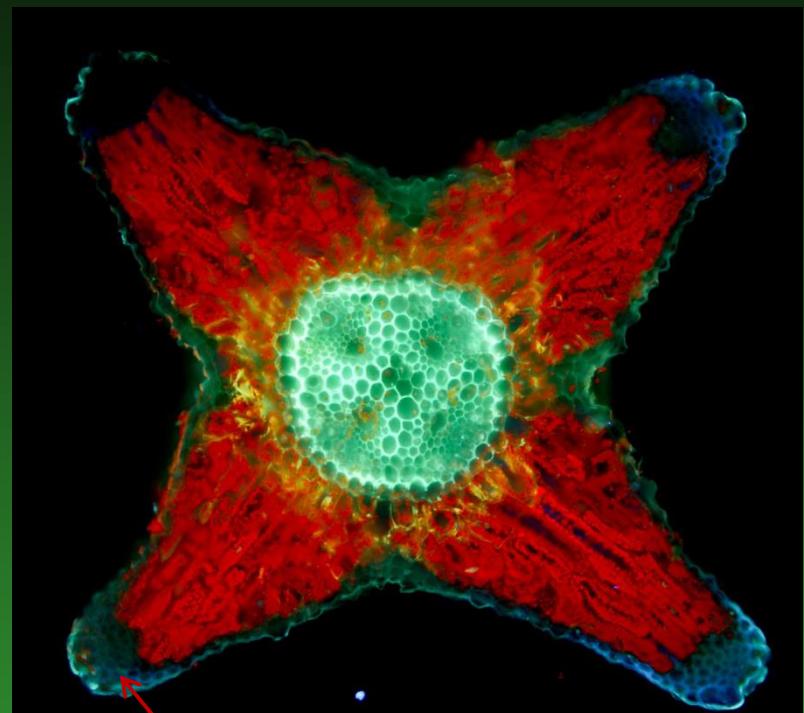


Stonek článkovaný, přeslenitě větvený, podélně rýhovaný



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

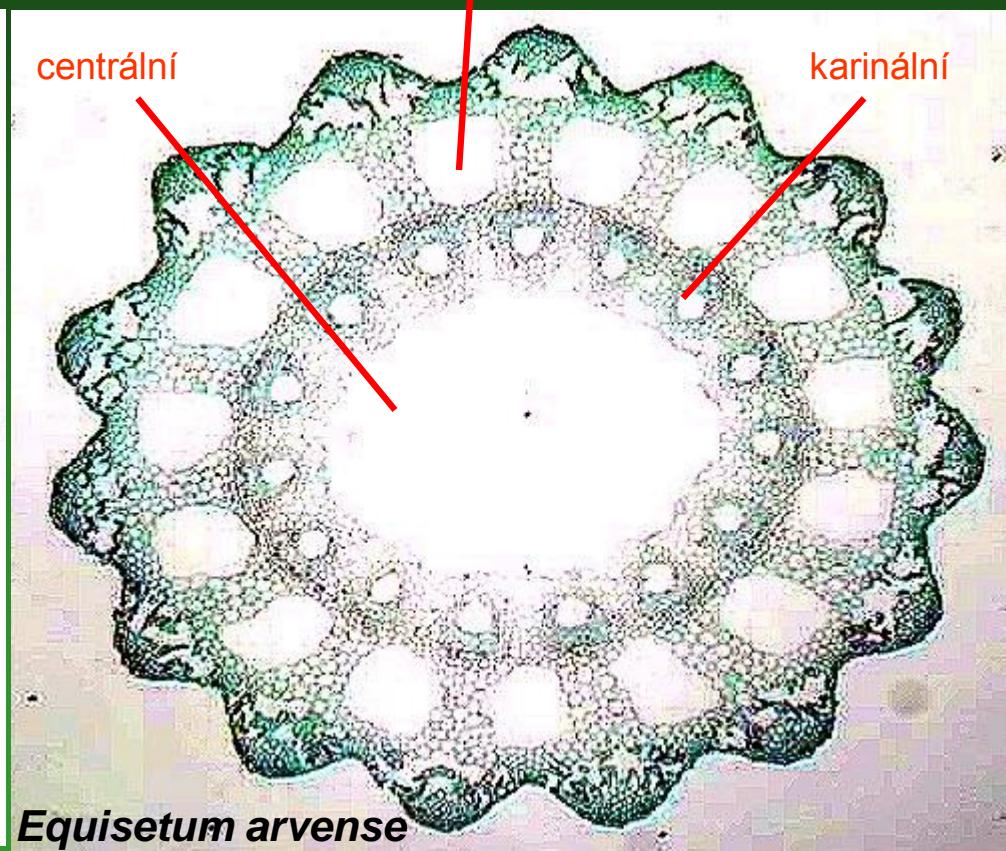
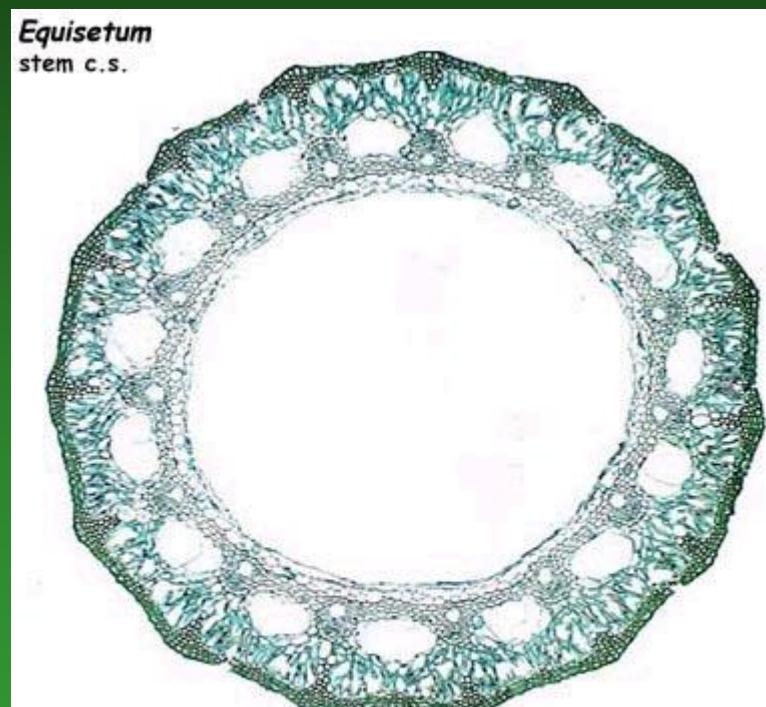
Boční větve již méně žeber (4 u *Equisetum arvense*)



sklerenchym

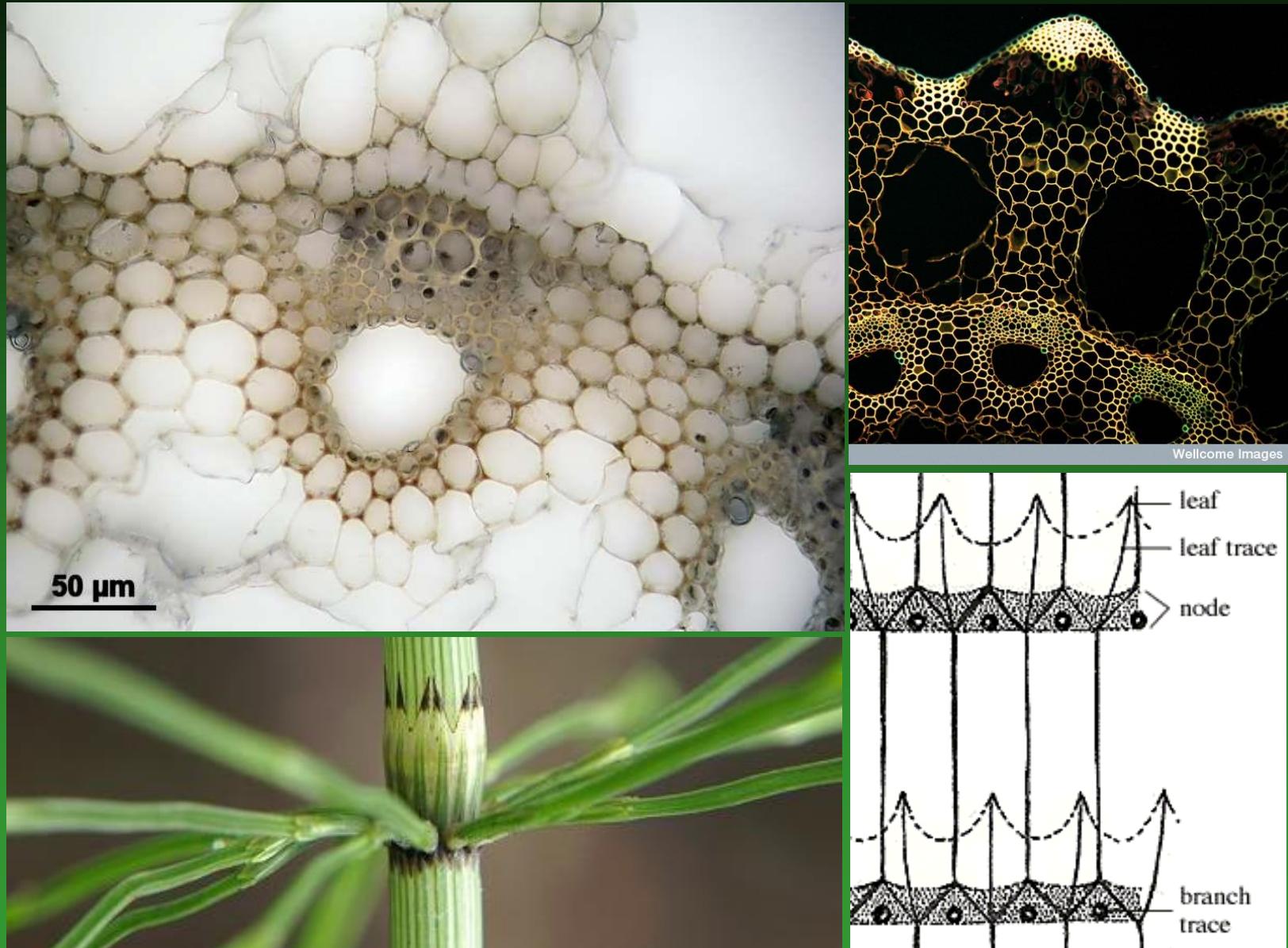


Rýhy (= valekulae) se střídají s žebry (= carinae), uvnitř stonku 3 typy dutin:
 (i) centrální (lysigenní), (ii) valekulárními a
 (iii) karinálními
 Dutiny přerušené přepážkami v nodech

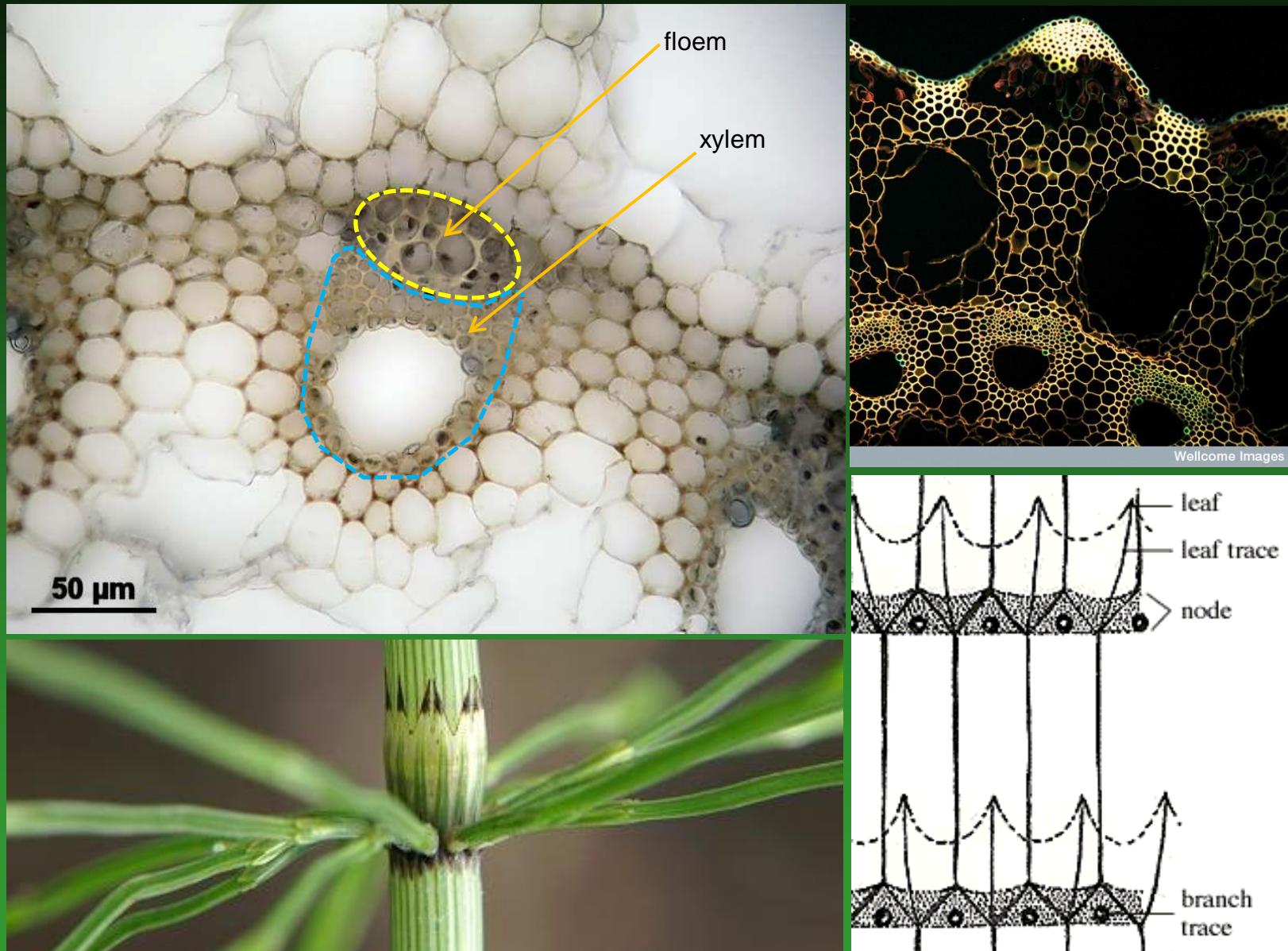


From Multimedia Toolkit for Educators in the Plant Sciences
 Produced by Michael Clayton
 Used with permission

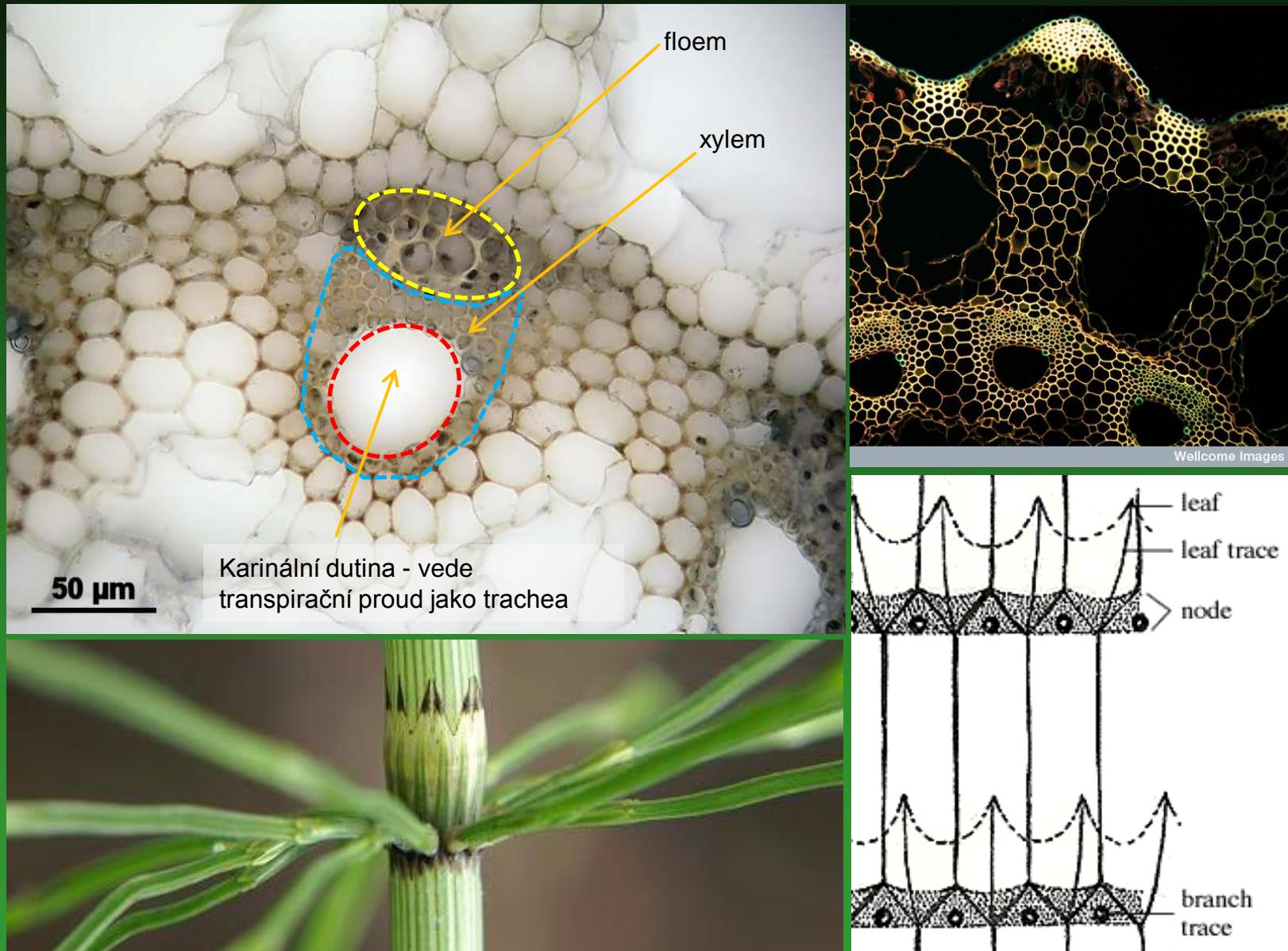
Vodivá pletiva – arthrostélé s „trachejemi“ (= dutinami karinálními)



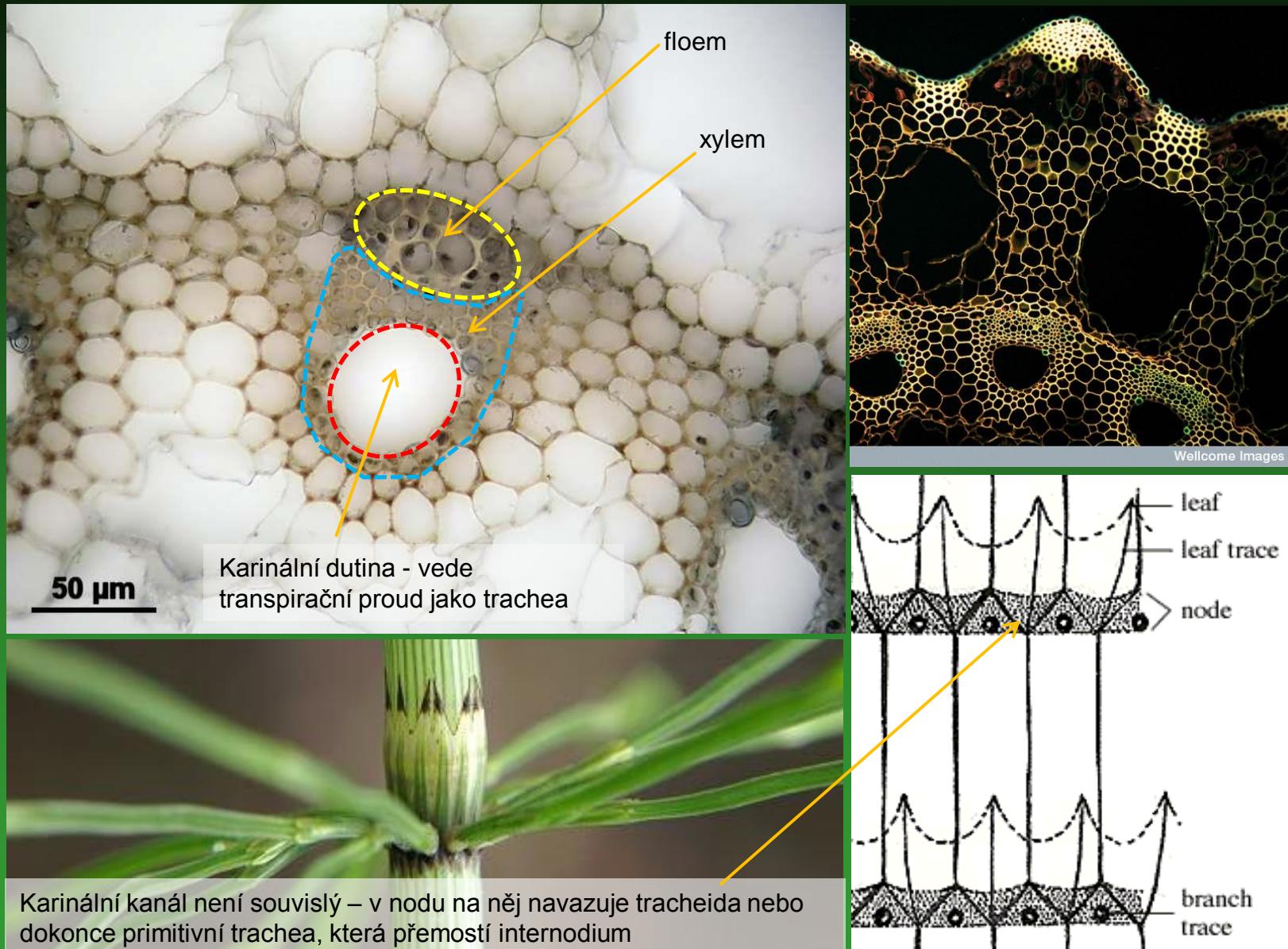
Vodivá pletiva – arhrostélé s „trachejemi“ (= dutinami karinálními)



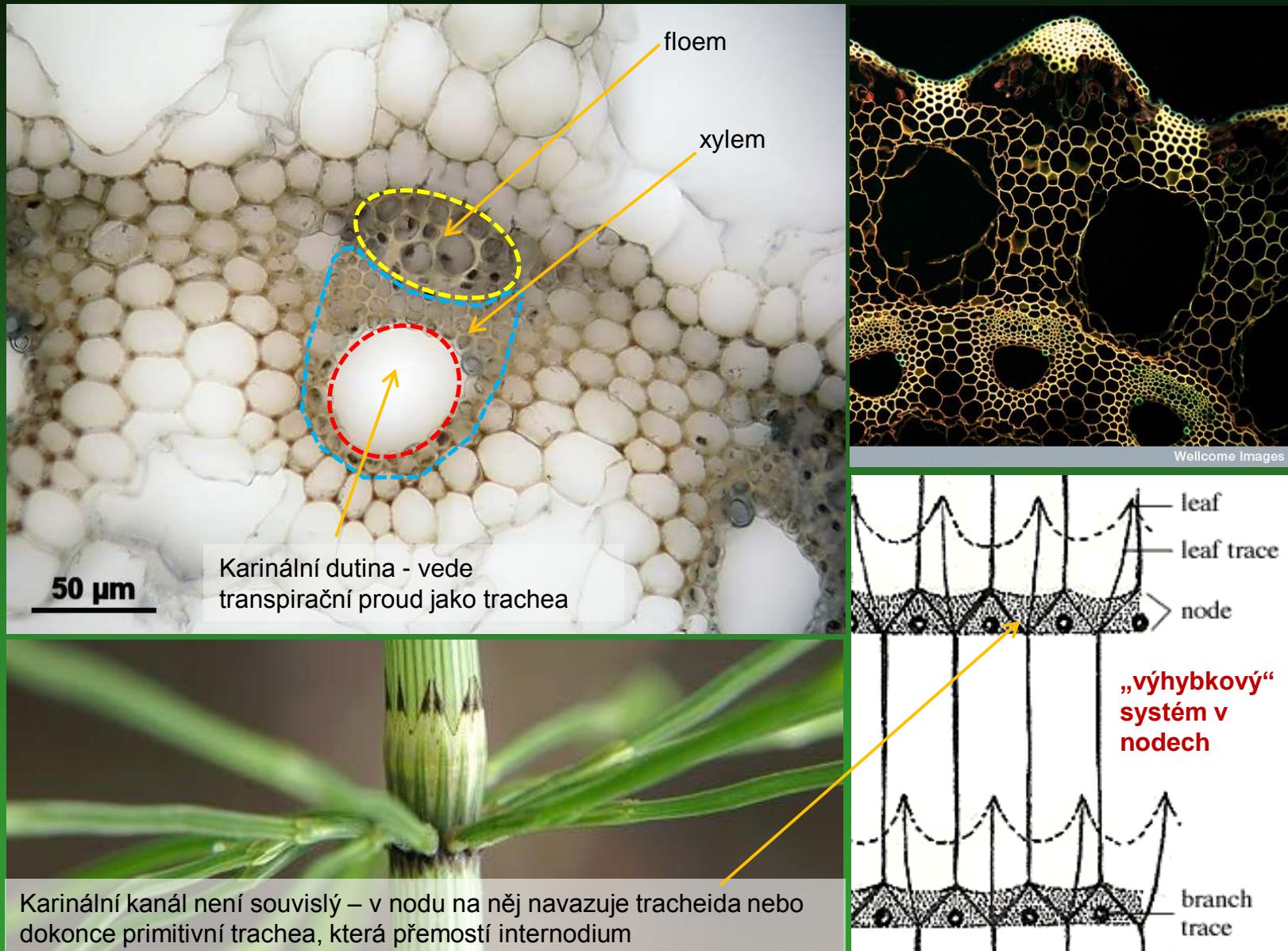
Vodivá pletiva – arhrostélé s „trachejemi“ (= dutinami karinálními)



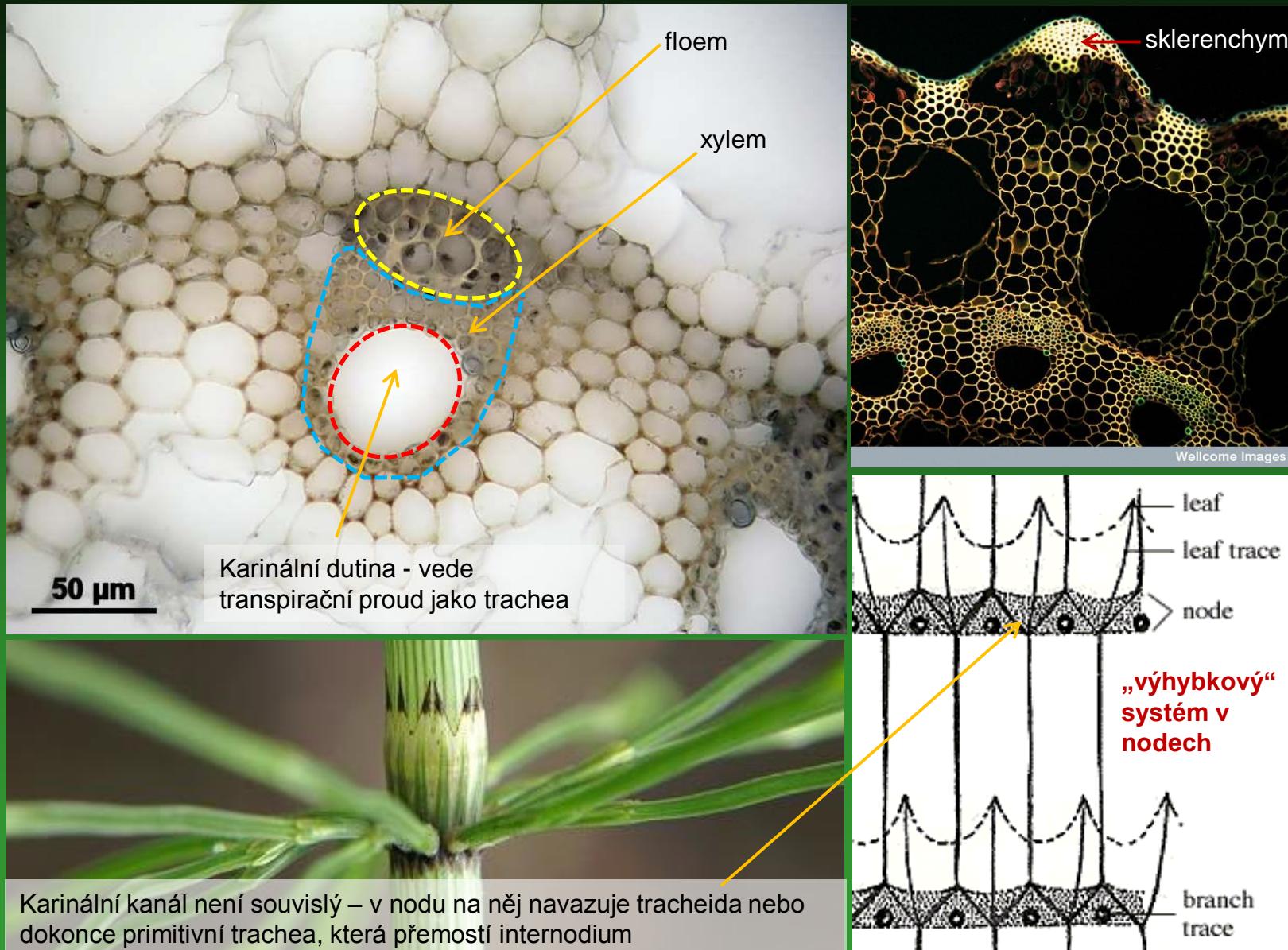
Vodivá pletiva – arhrostélé s „trachejemi“ (= dutinami karinálními)



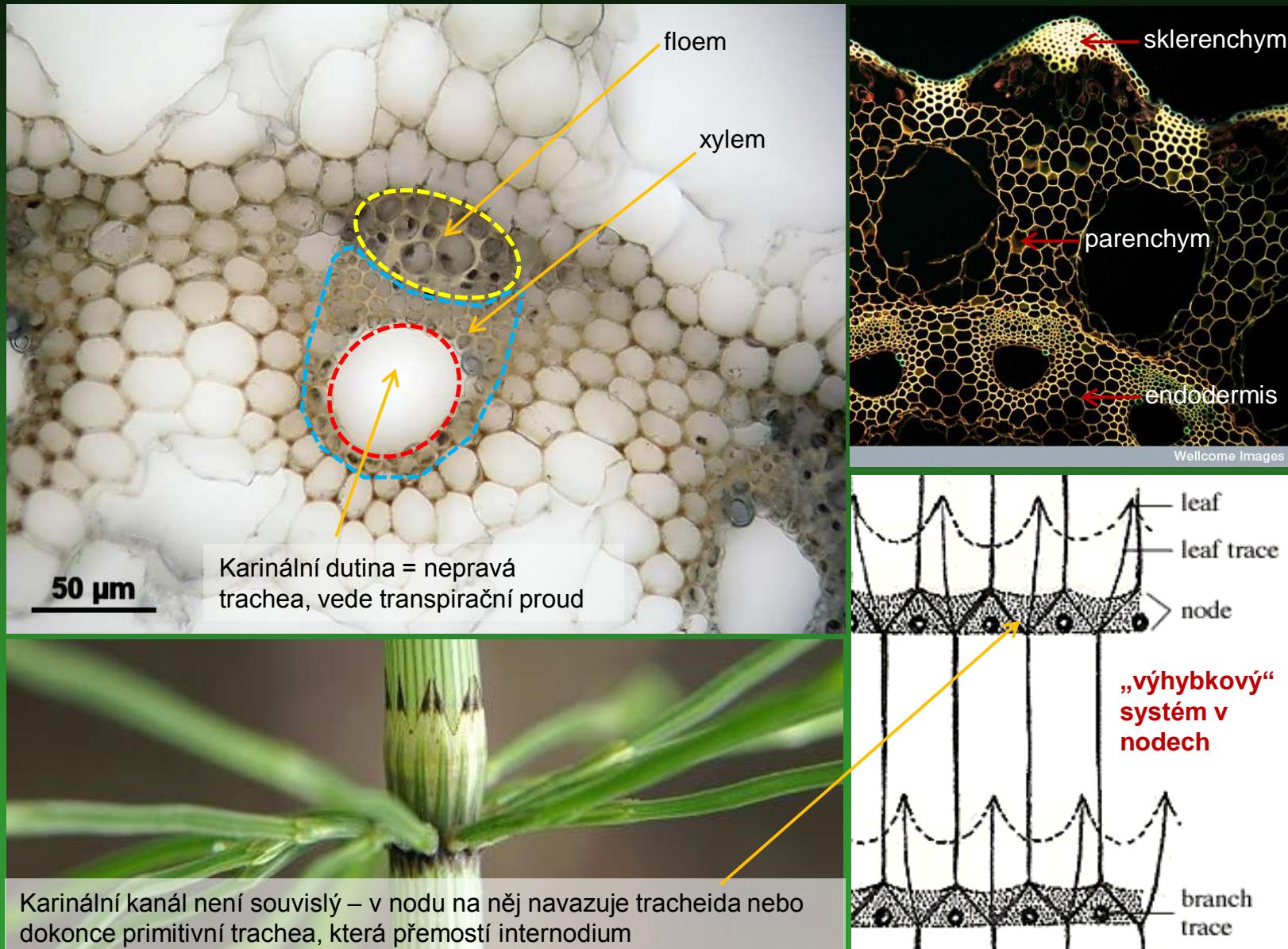
Vodivá pletiva – arhrostélé s „trachejemi“ (= dutinami karinálními)

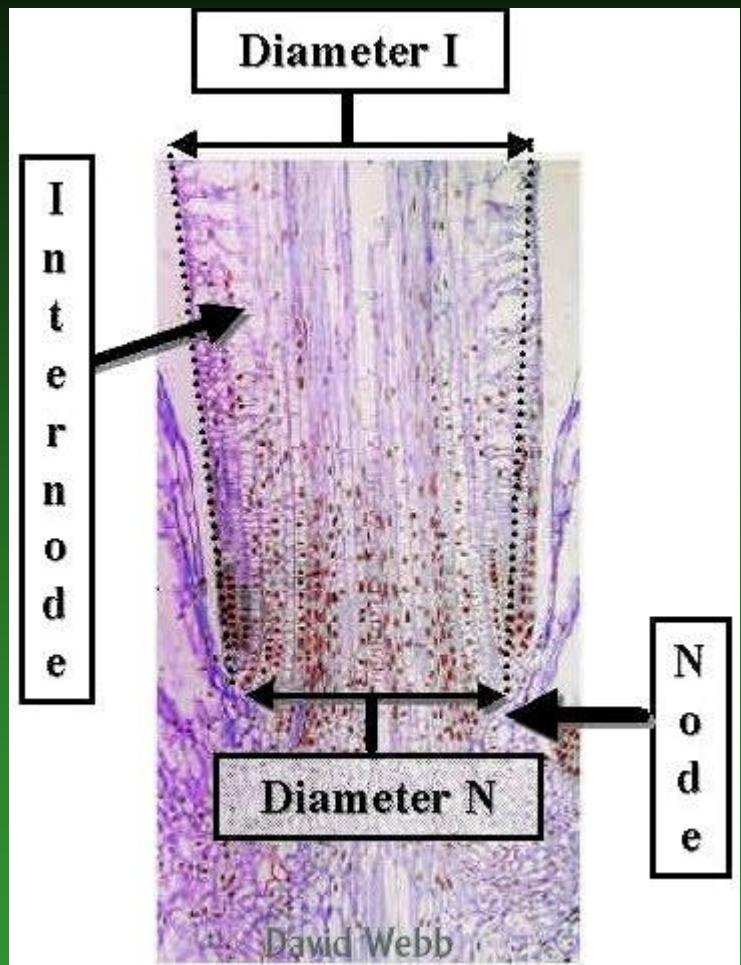


Vodivá pletiva – arhrostélé s „trachejemi“ (= dutinami karinálními)



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





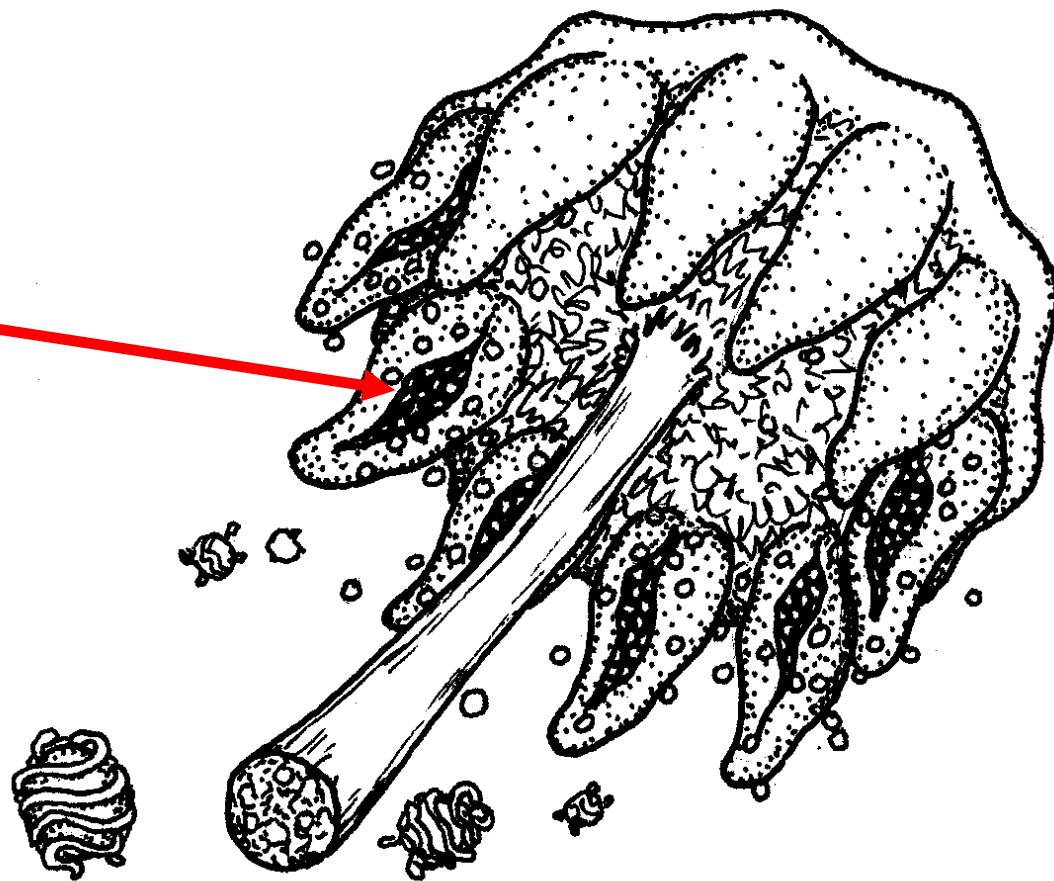
V nodech interkalární meristém



Zajišťující prodlužování stonku

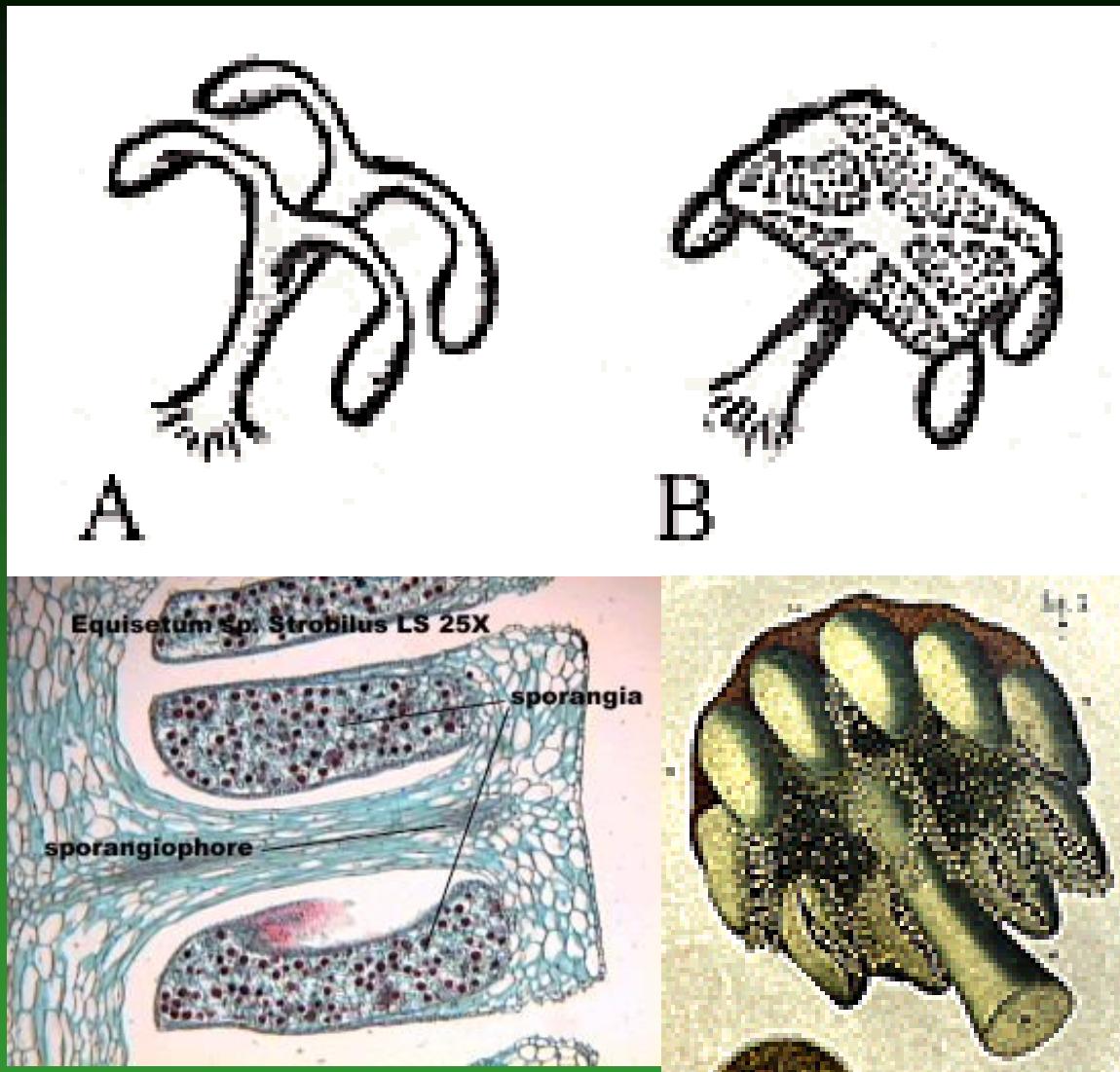
Sporangia

eusporangiátní
elipsoidní, s
podélnou
dehiscencí



9c/01

© BIODIDAC, Livingstone



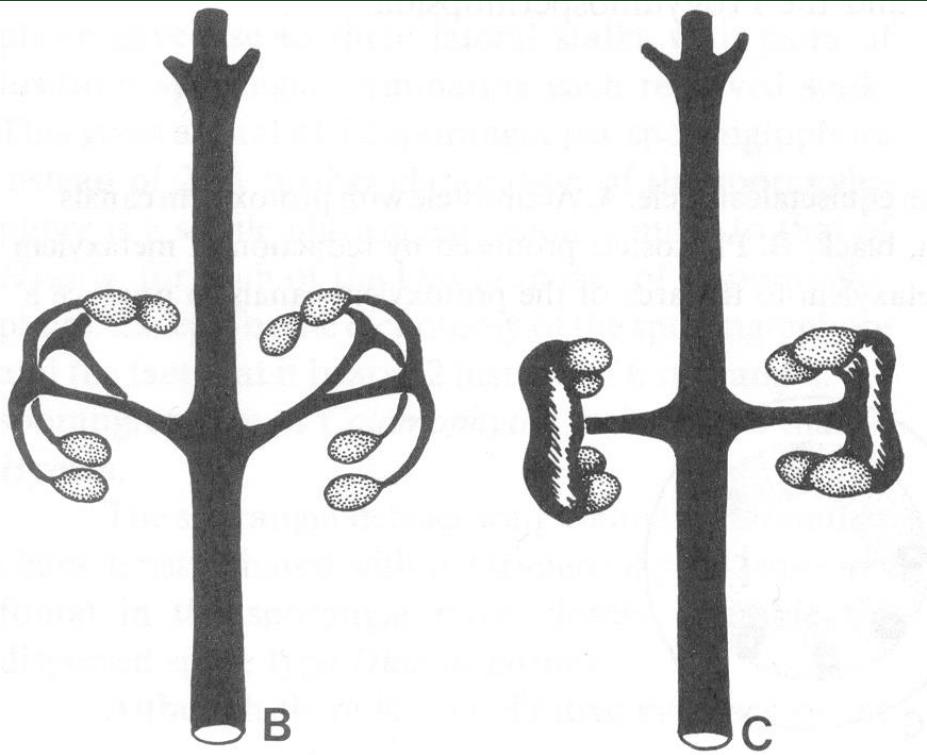
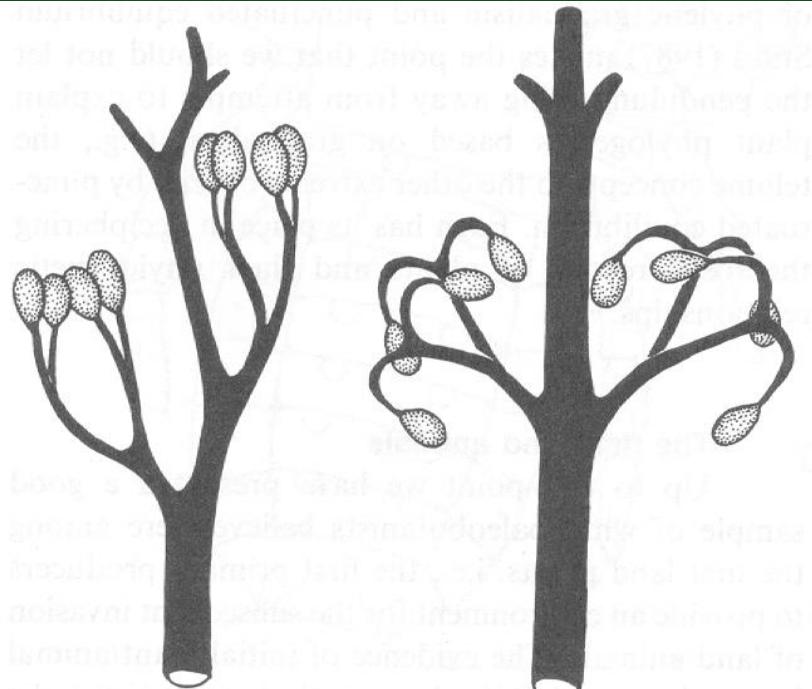
Sporangia

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

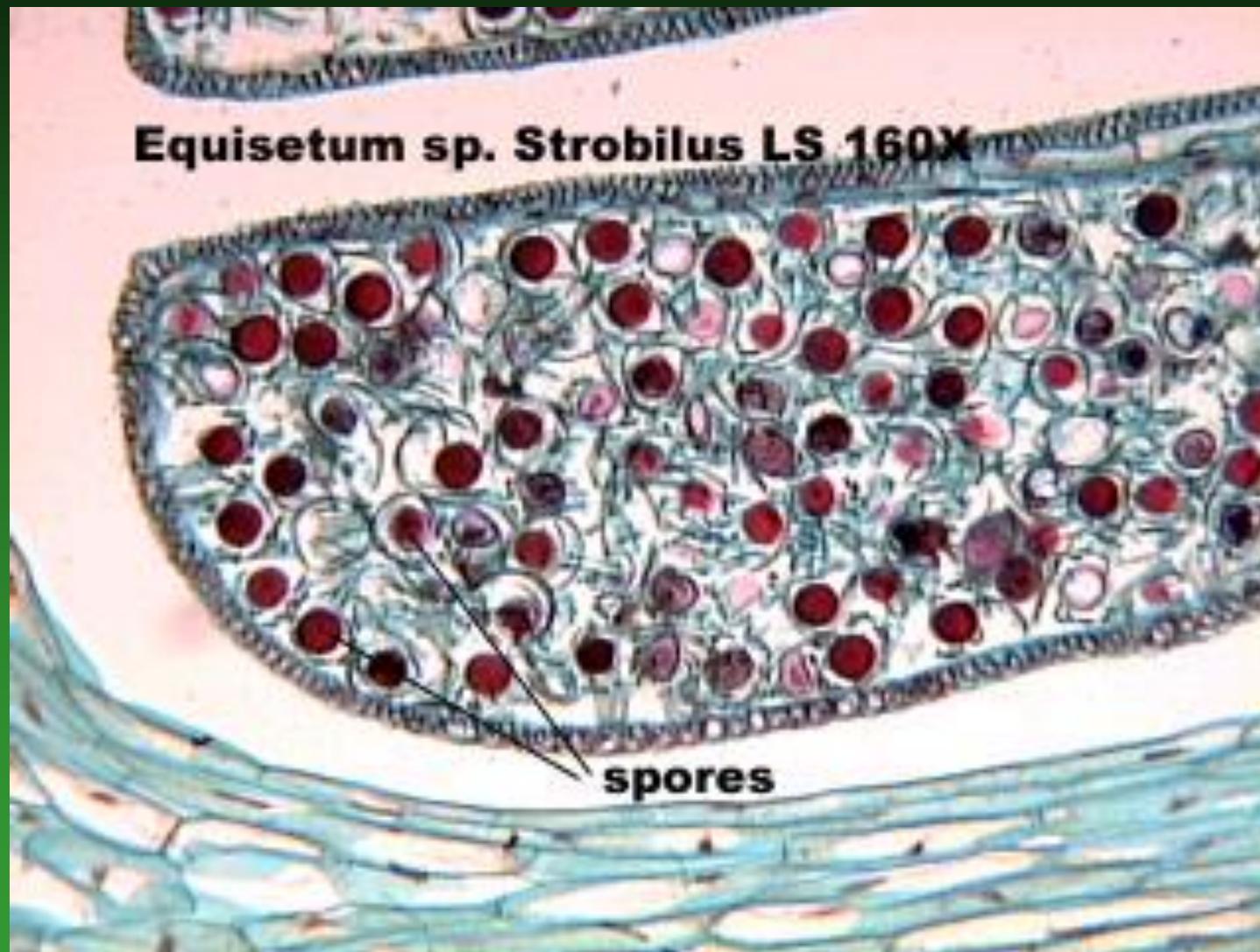
Sporofyl

„deštníkového“ tvaru - sporangiofor

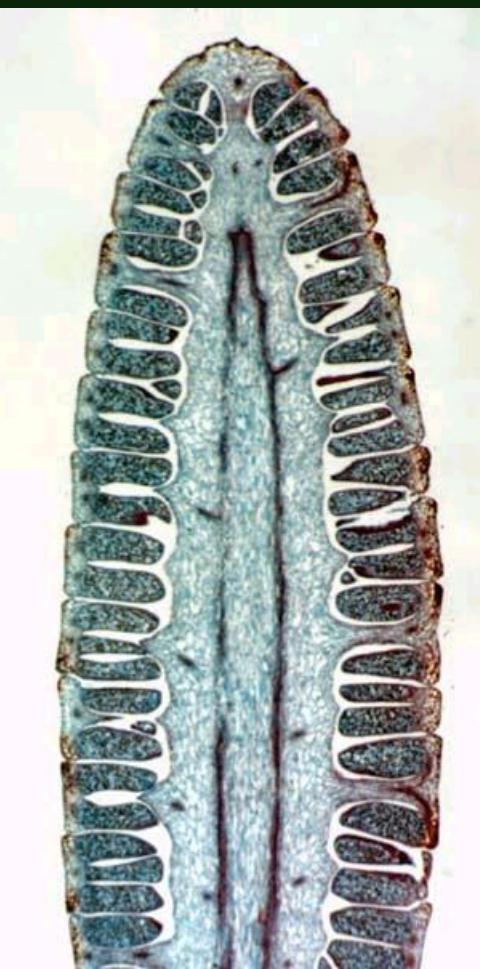
Odvození tvaru sporofylů přesliček od ryniofyt



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



Sporofyly - v terminálních stroblích



Fosilní záznam

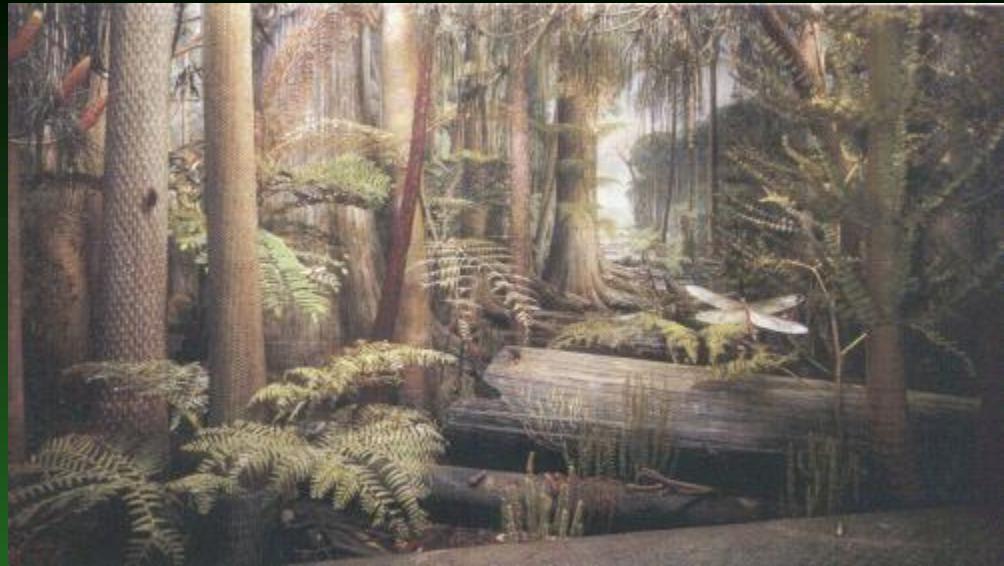
devon --- vznik

karbon --- největší rozmach
diverzity

perm --- ústup,

zrychluje se dál během
druhohor

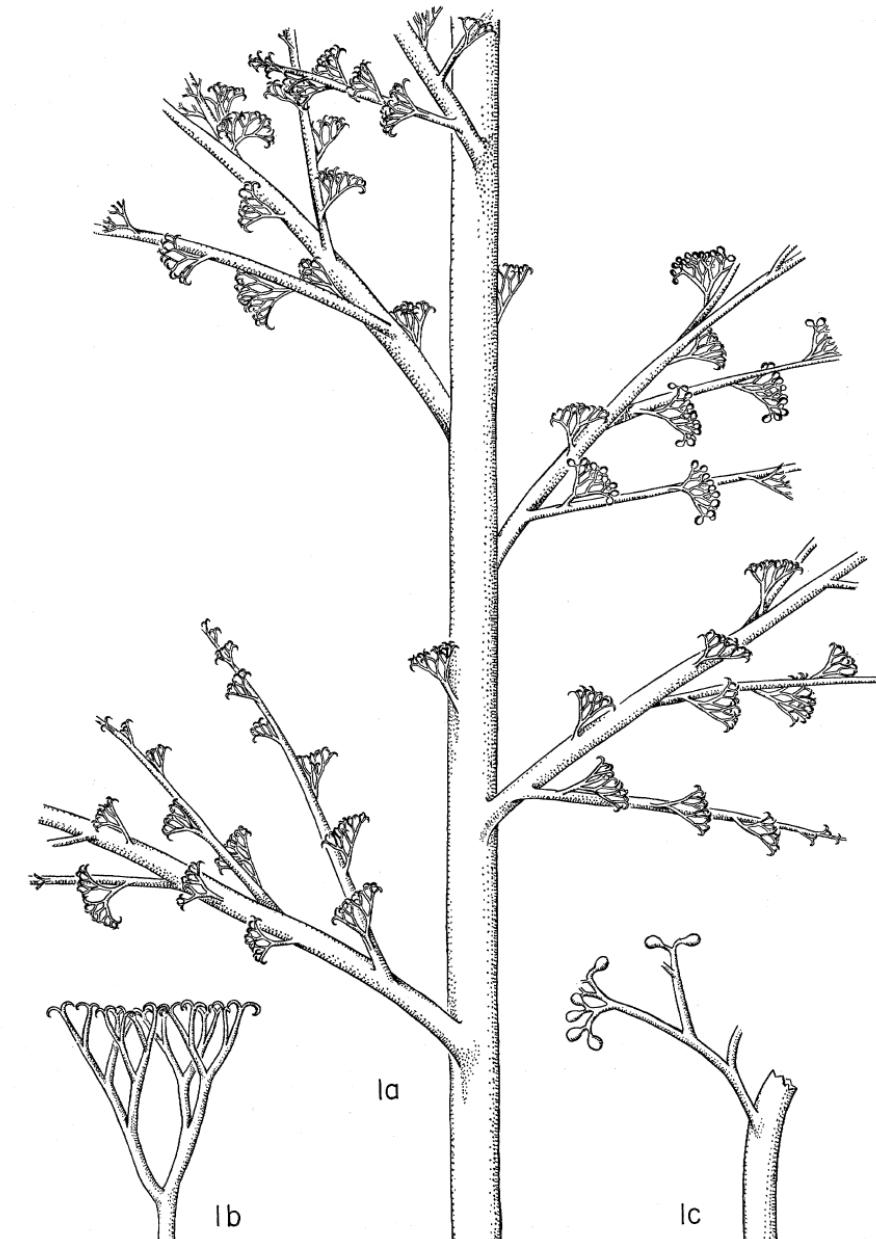
recentně --- 15 druhů v
jediném, kosmopolitně
rozšířeném rodu *Equisetum*



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*

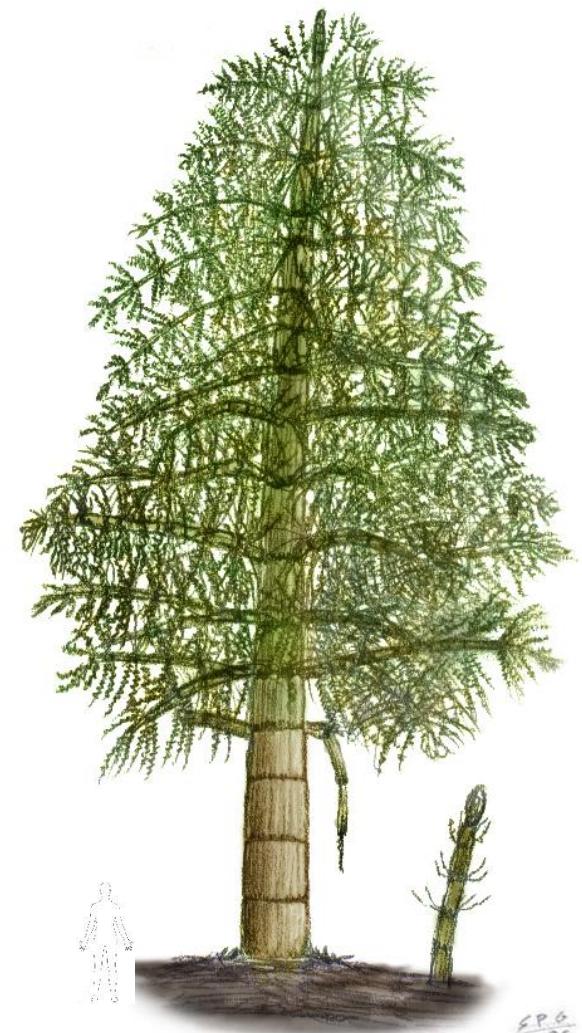
Stromovité přesličky z karbonu až permu

až 20 m vys., kmen u báze až 1 m

kmen krytý „kůrou“



Calamites



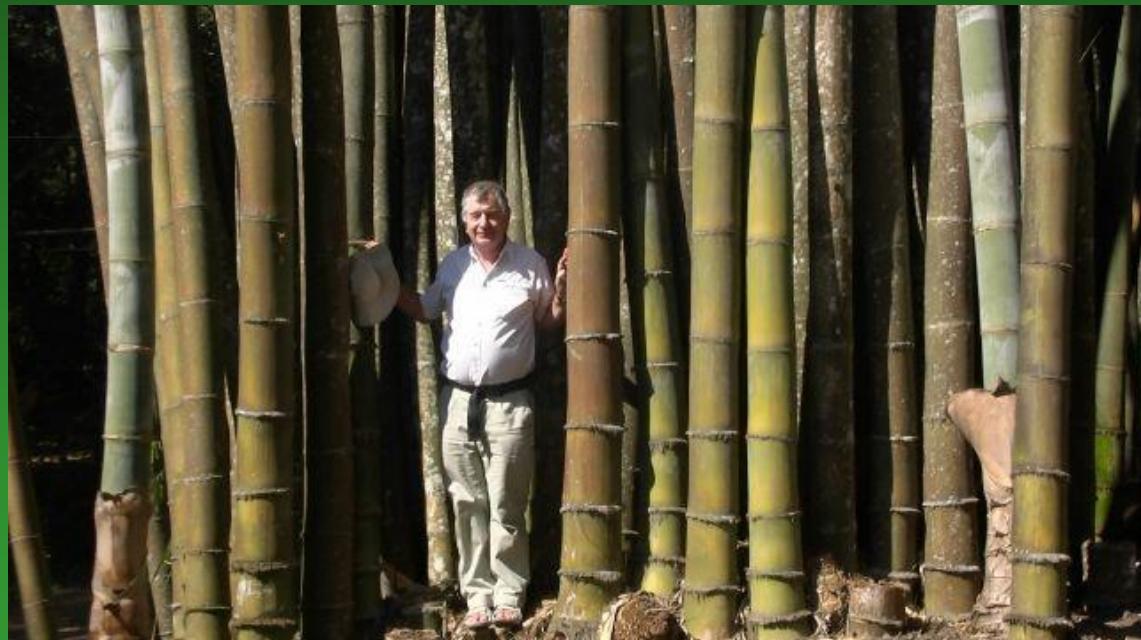
řád *Calamitales*

Stromovité přesličky z karbonu až permu

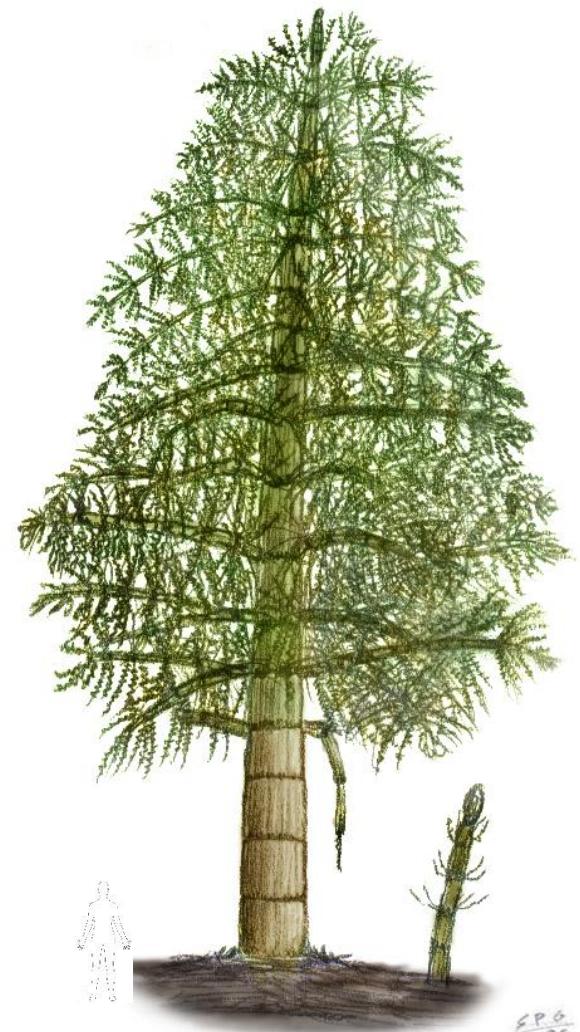
až 20 m vys., kmen u báze až 1 m

kmen krytý „kůrou“

Kmen strukturou podobný dnešním
gigantickým bambusům



Calamites

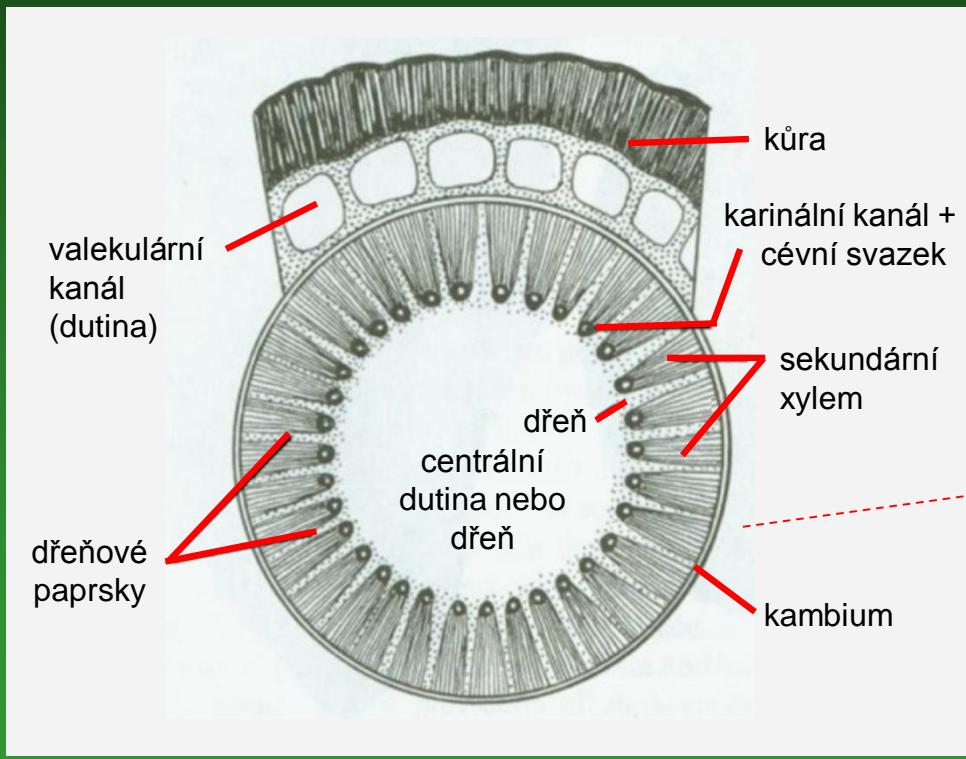


řád *Calamitales*

opora = sklerenchymatizovaná kůra

kambium – unifaciální – jen xylem dostředivě

dutiny – rozvod vzduchu obohaceného o CO_2
získaný ze substrátu k fotosyntéze ve větvích



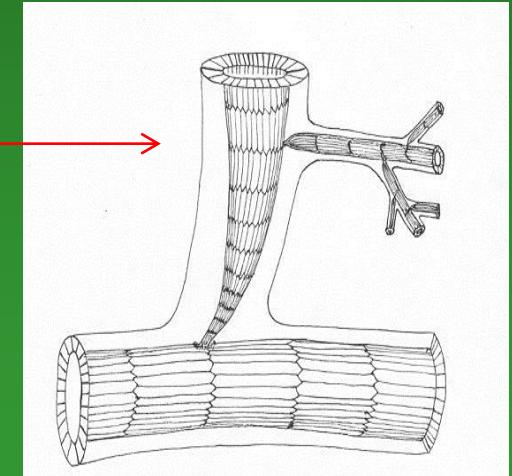
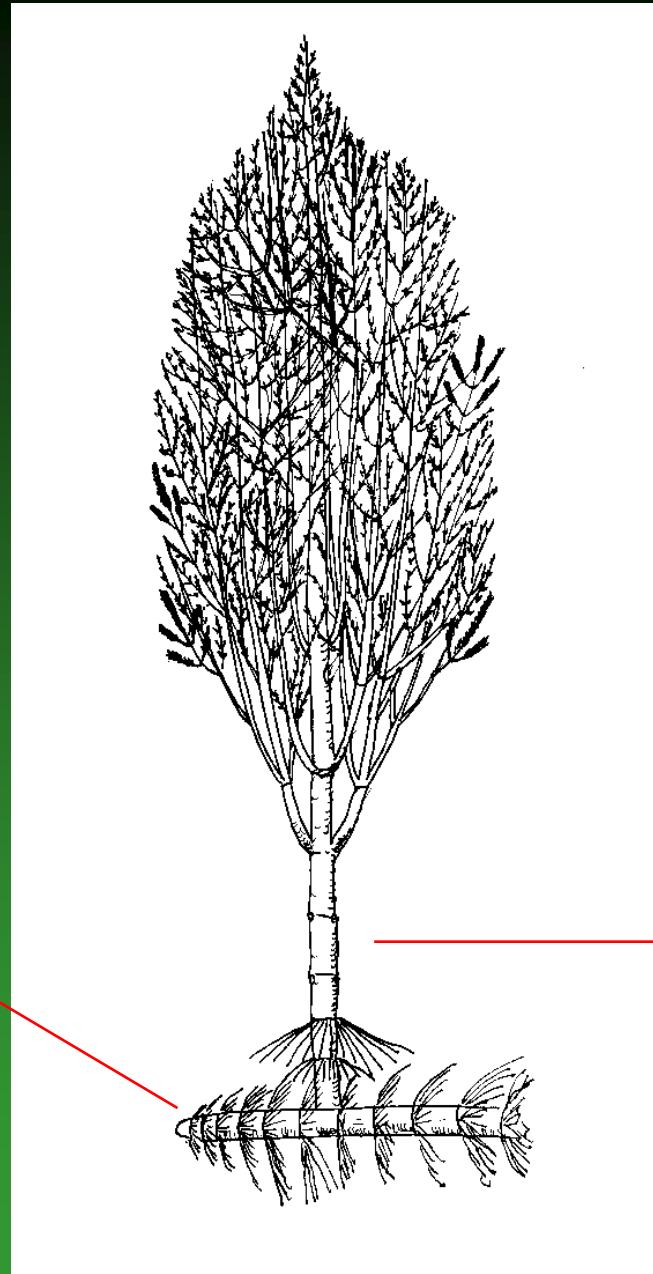
Calamites



Nezávislá evoluce struktury podobné lepidodendronům = konvergentní vývoj

řád *Calamitales*

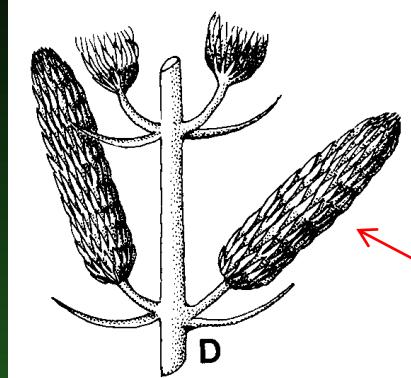
pod zemí systém oddenků
= klonální stromy (lesy)



řád Calamitales

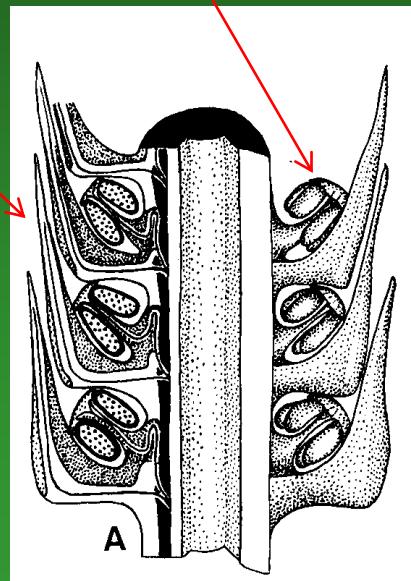
výtrusné strobily →

na konci některých
bočních větví



= přesleny anatropních sporangioforů

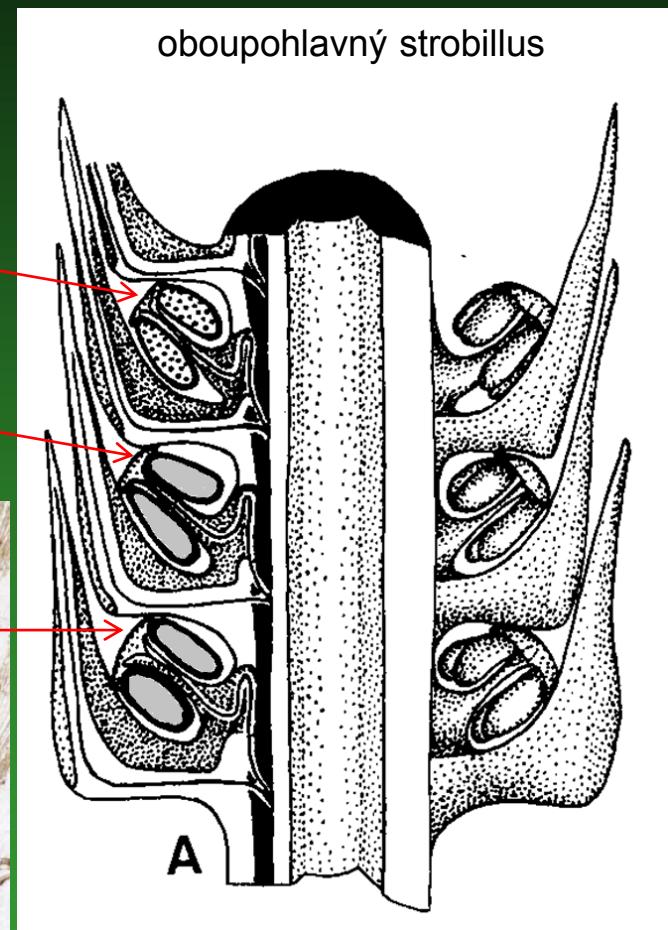
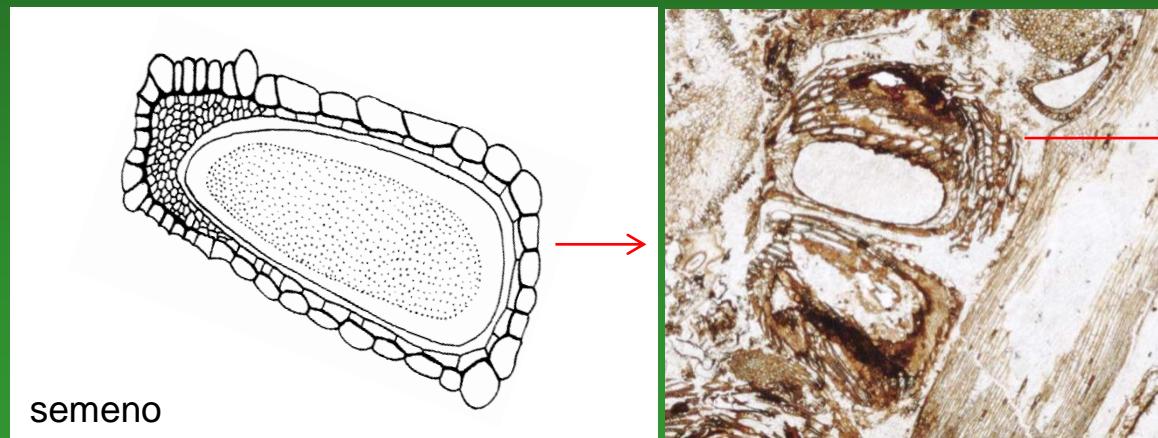
+ přesleny listů



izosporické,
některé druhy i
heterosporické



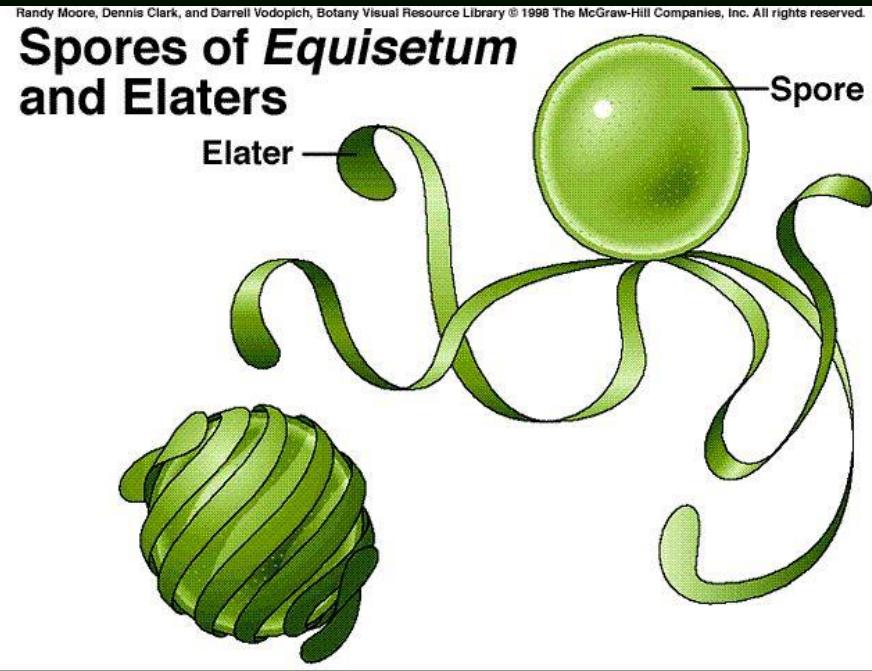
řád **Calamitales** – *Calamocarpon insignis* – v megasporangiích jediná megaspóra! = „semenná“ přeslička



řád *Equisetales*

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





Spory - kulovité,

zelené (s chlorofylem) – klíčí na světle
vnější obal tvoří 4 páskovité vychlípeniny
- (pseudo)elatery, = haptery
haptery se hygroskopicky pohybují = tím
vytvářejí shluky
větrem se šíří celé shluky
živé ~1 týden



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

prothalia přesliček



prothalium s antheridii



antheridium



prothalium s archegonii

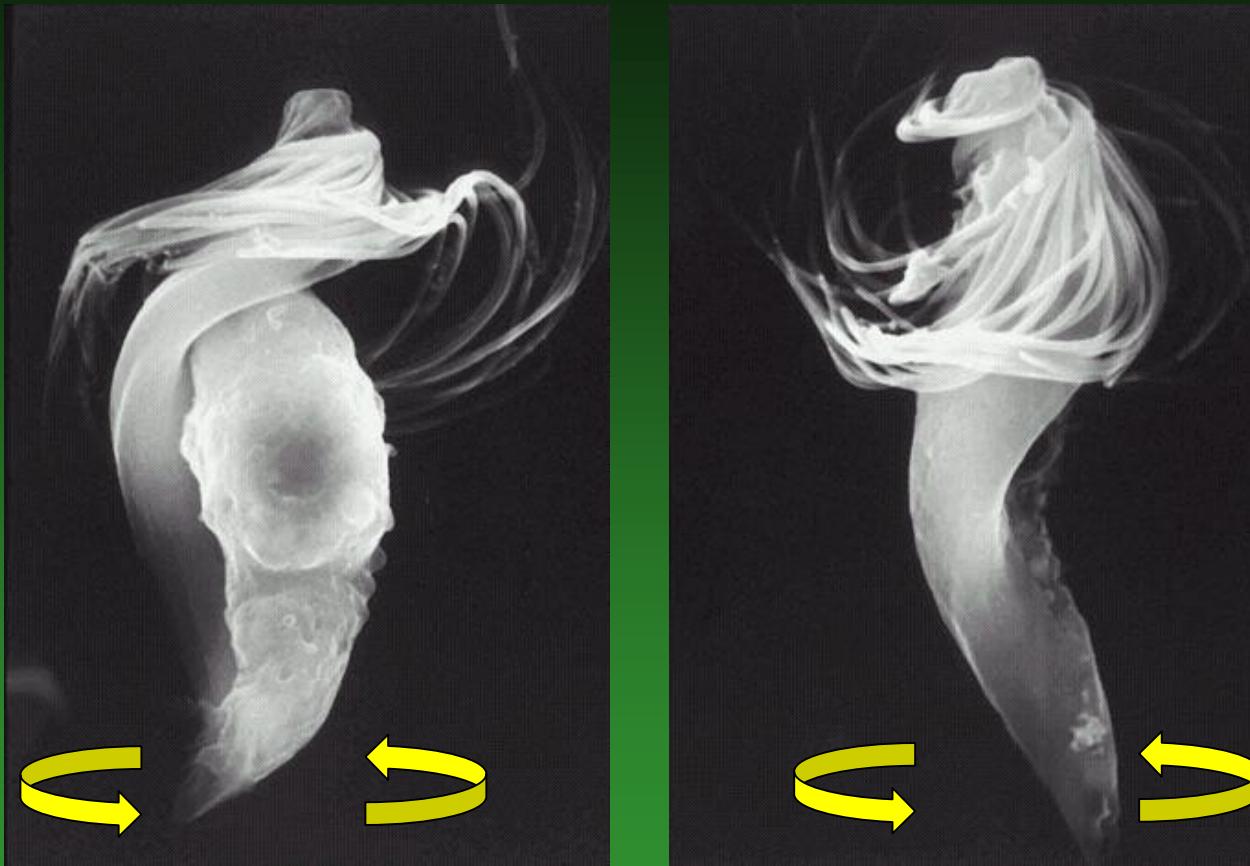


archegonium



mladý sporofyt přesličky

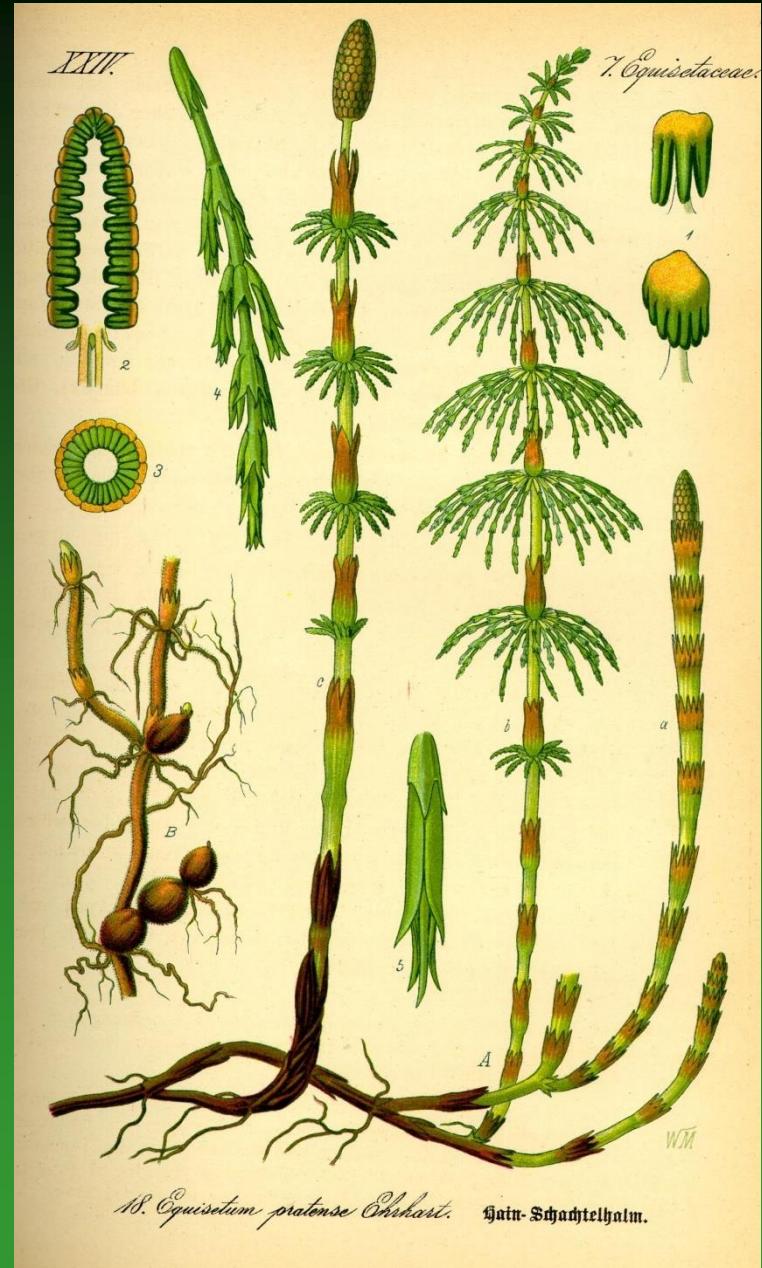
Spermatozoidy polyciliátní (50–80 bičíků)



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

jediná čel. *Equisetaceae*

Recentní zástupci značně uniformní v jediném rodu *Equisetum*.



Equisetum arvense - přeslička rolní

pensum !

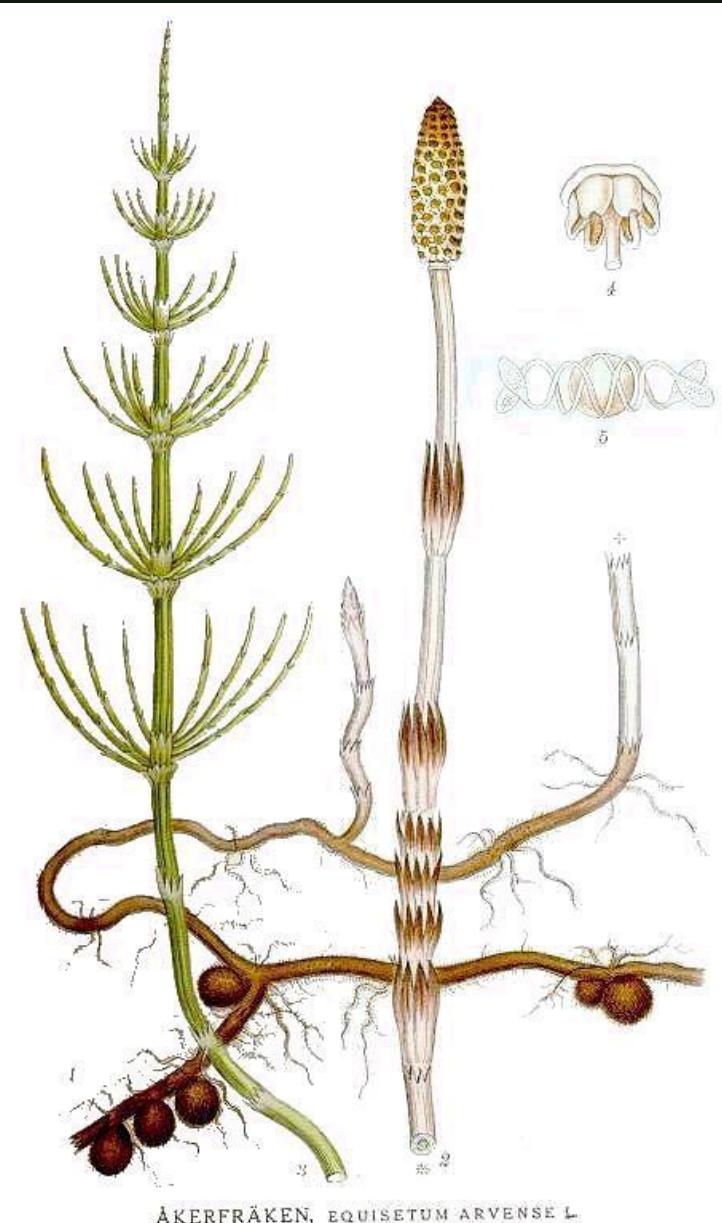
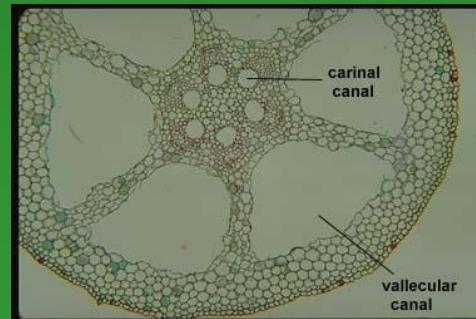
Z oddenku vyrůstá nejprve jarní nevětvená nezelená fertilní lodyha se sporofyly (ta po vyprášení uhyne) po té vyrazí z oddenku letní zelená sterilní lodyha.



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

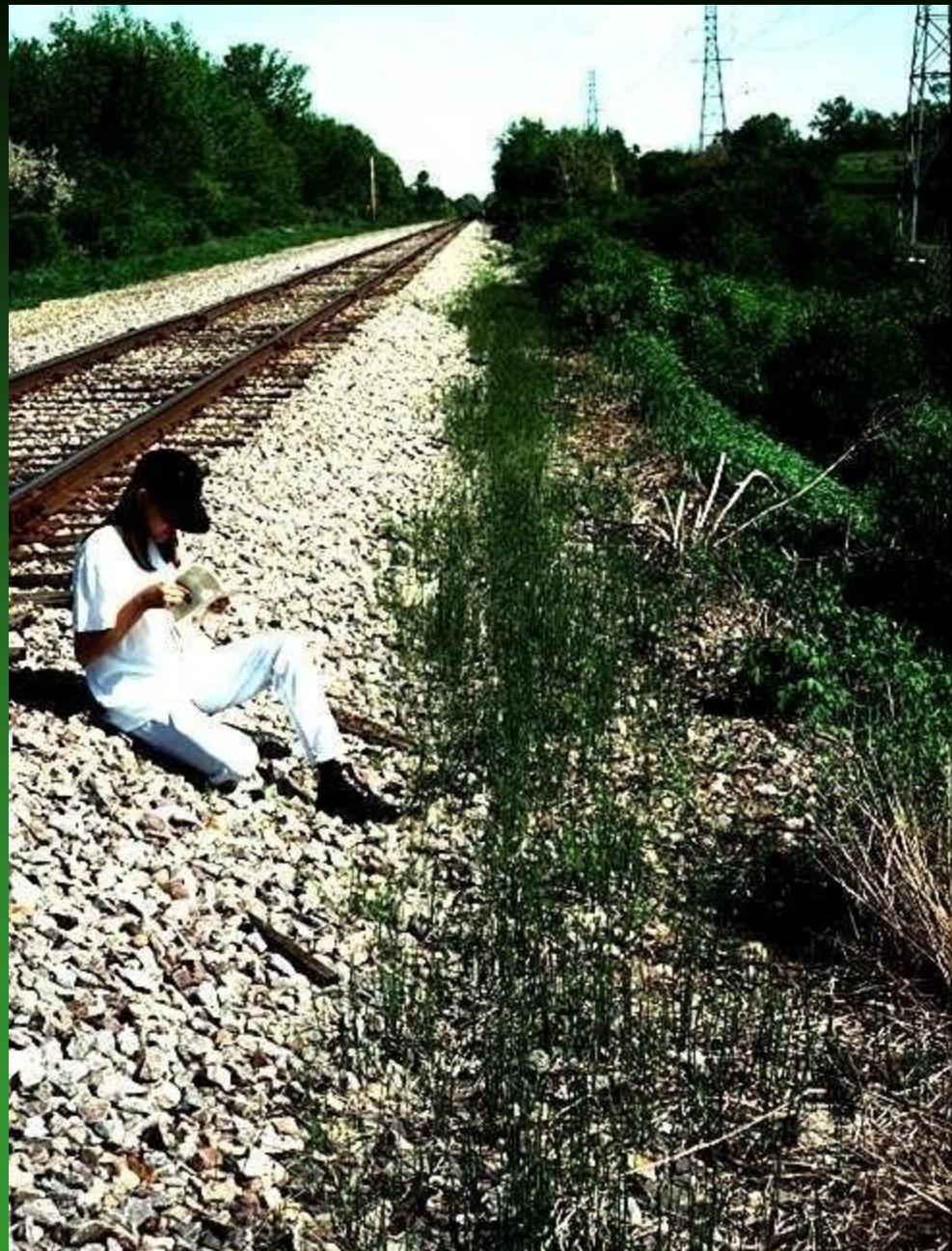


Řez oddenkem



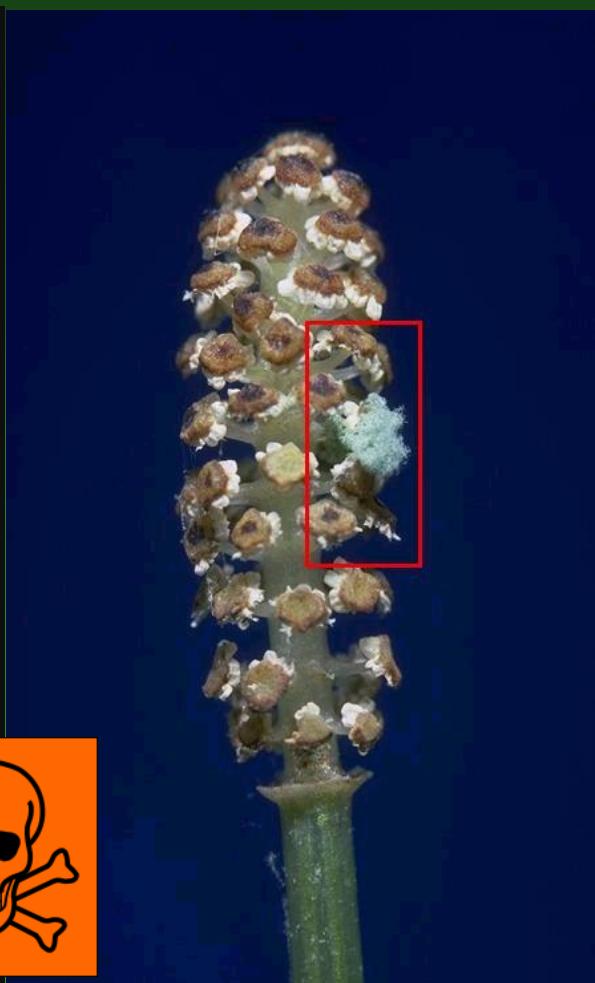
Přeslička rolní
roste na loukách,
podél komunikací i
jako plevel na
polích.

Letní lodyhy se
sbírají jako léčivka.



Equisetum palustre – přeslička bahenní

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



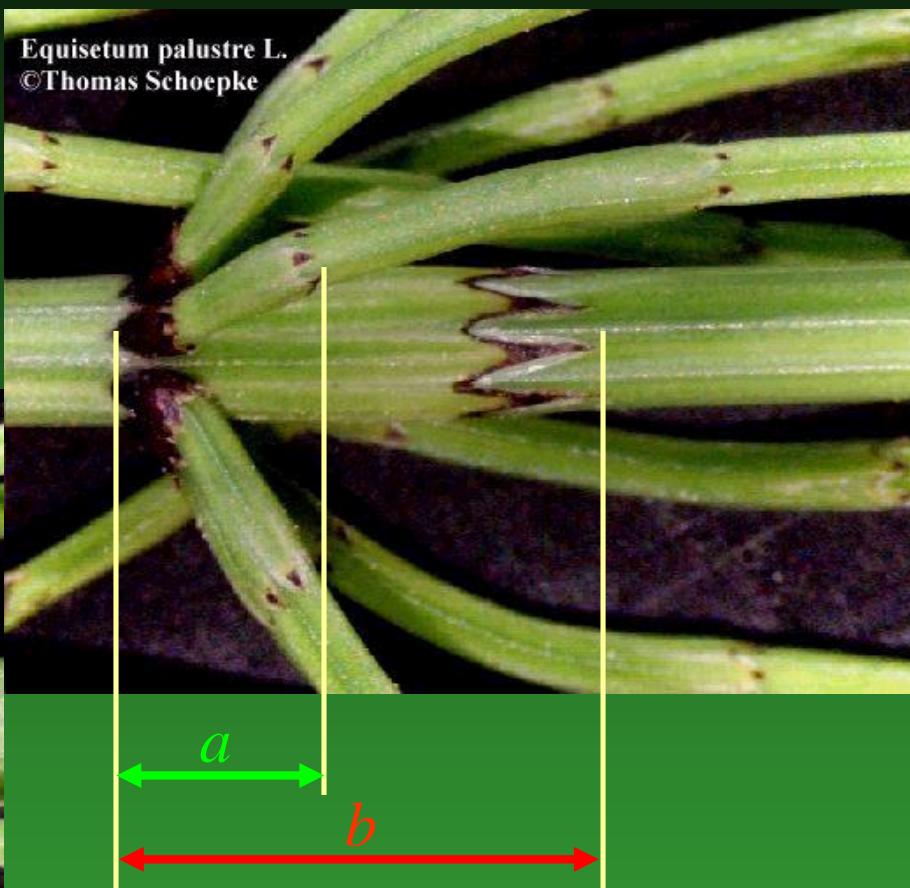
Rozdíl mezi přesličkou rolní a přesličkou bahenní



Equisetum arvense

$b < a$

Equisetum palustre



$a = \text{první článek větve}$

$b = \text{list hlavní lodyhy}$

$a < b$

Equisetum sylvaticum - přeslička lesní

pensum !

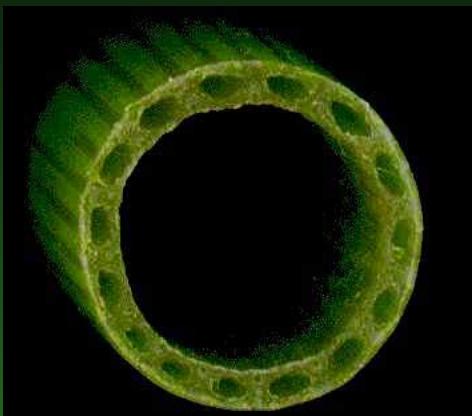
Také u ní po dozrání výtrusnic jarní lodyha neodumírá, ale mění se na zelenou letní. Na rozdíl od přesličky bahenní jsou však jejich boční větve tenčí a vícenásobně větvené. Roste ve světlejších a vlhčích jehličnatých lesích a na jejich okrajích.



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,



©2003, Gary Fewless





U nás je největším druhem až 2 m vysoká
Equisetum telmateia



3. třída *Marattiopsida*



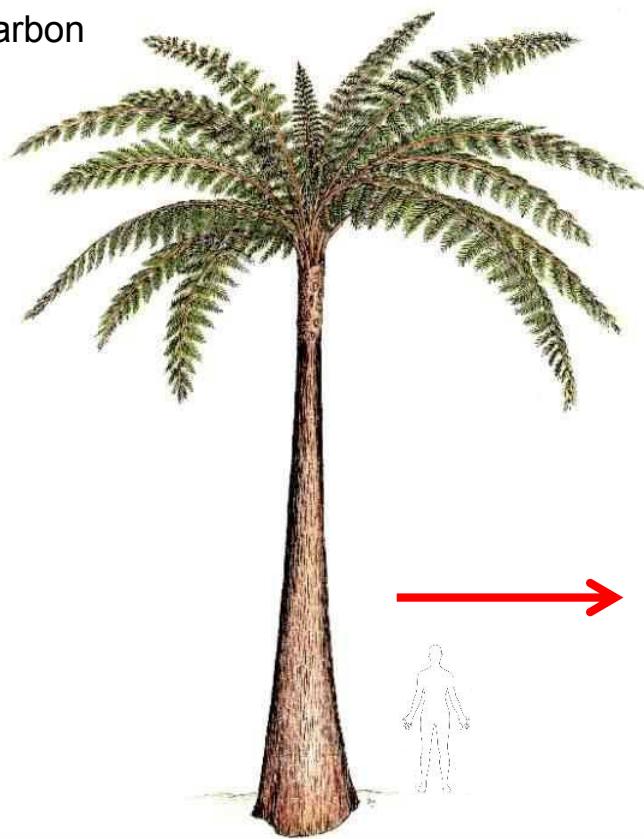
recentní i fosilní bylinky i stromy s obrovskými listy
(150 druhů v tropech)

Kmen - kulovitý až soudkovitý



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

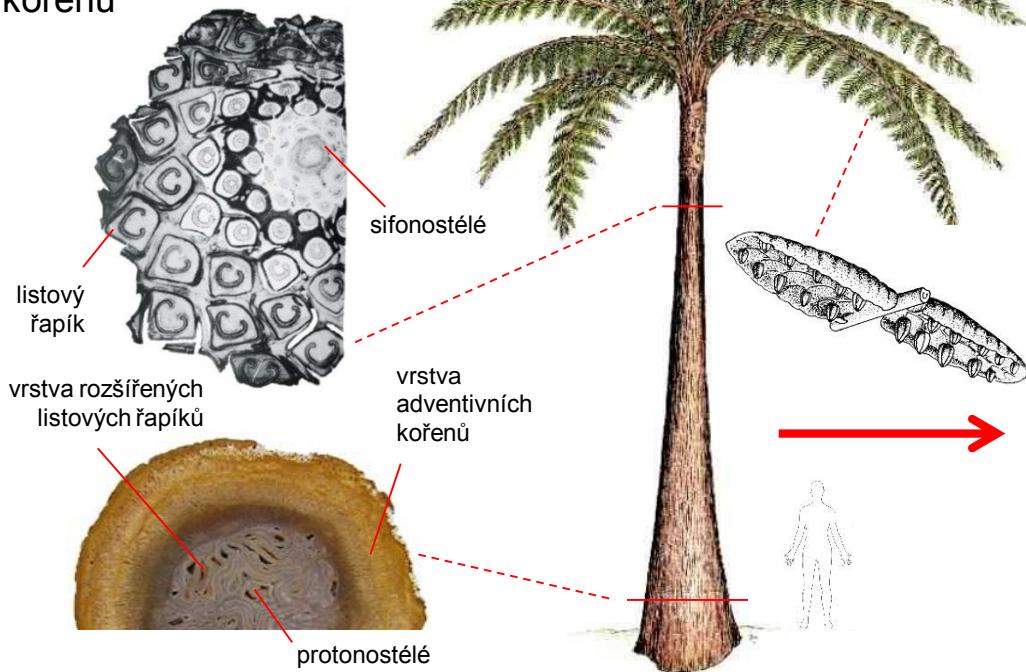
Psaronius – svrchní karbon



Kmen - kulovitý až soudkovitý

– ? vznikl reducí z fosilních stromových marattií

Psaronius – svrchní karbon
kmínek 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

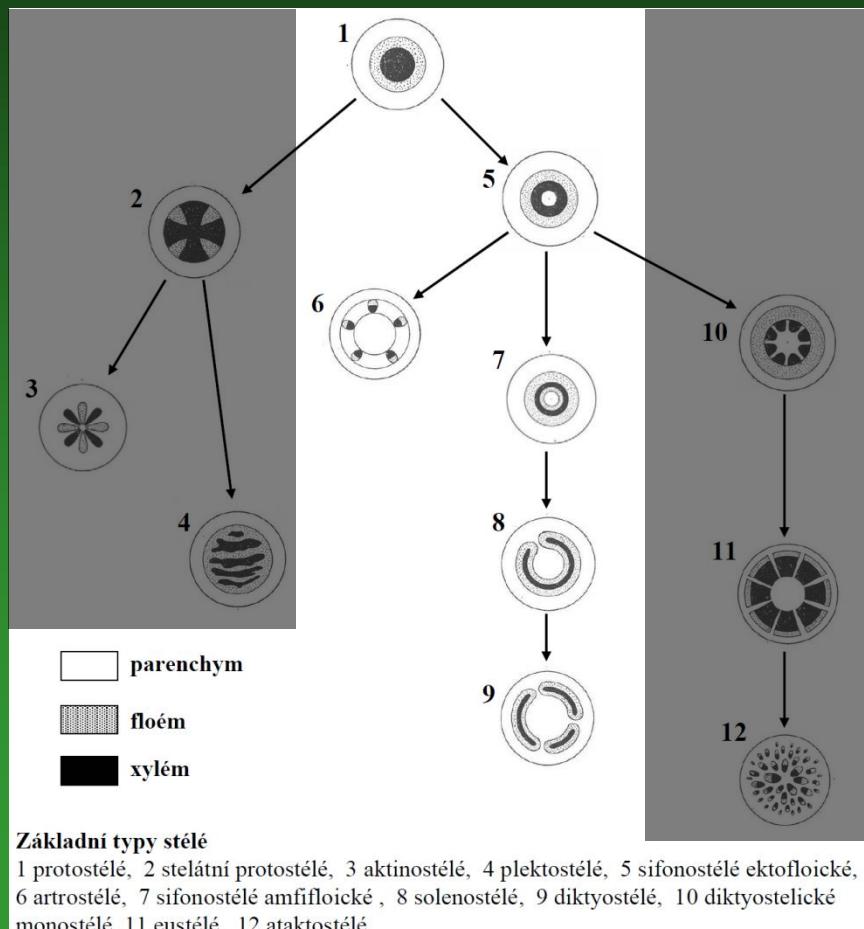


Marattia laevis



řapíky, kořeny a oddenky protkány sliznatými kanálky

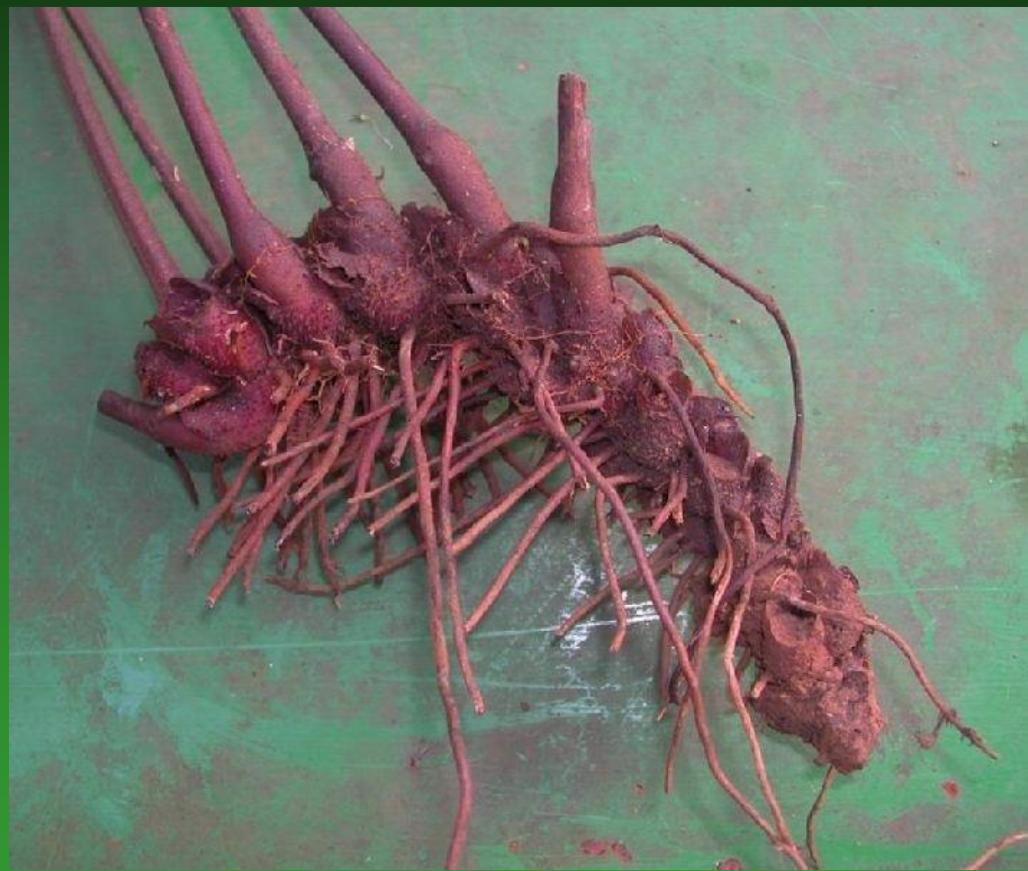
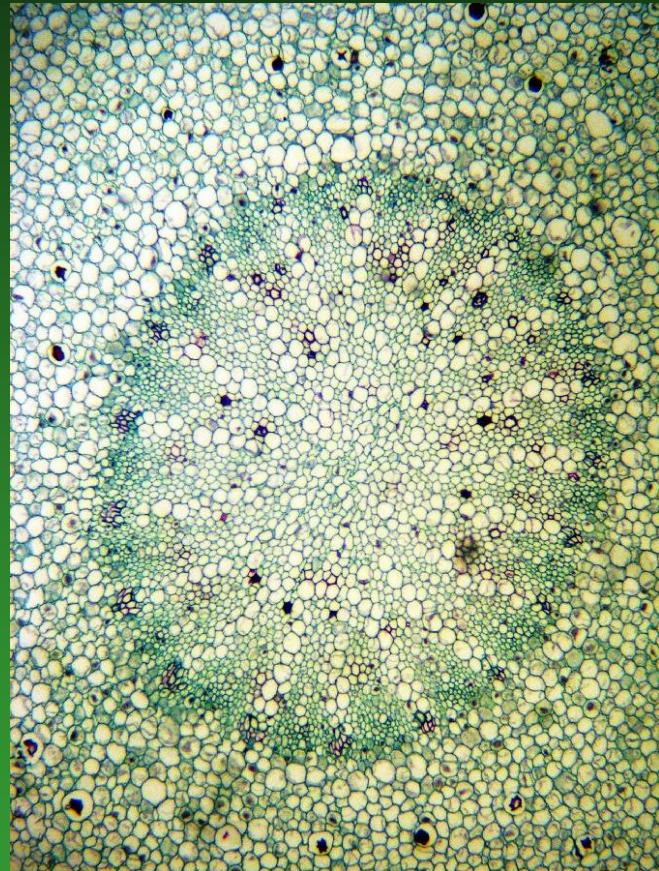
Danaea – parechymatické
pletivo oddenku má červené
zbarvení oddenek má také
diktyostélé





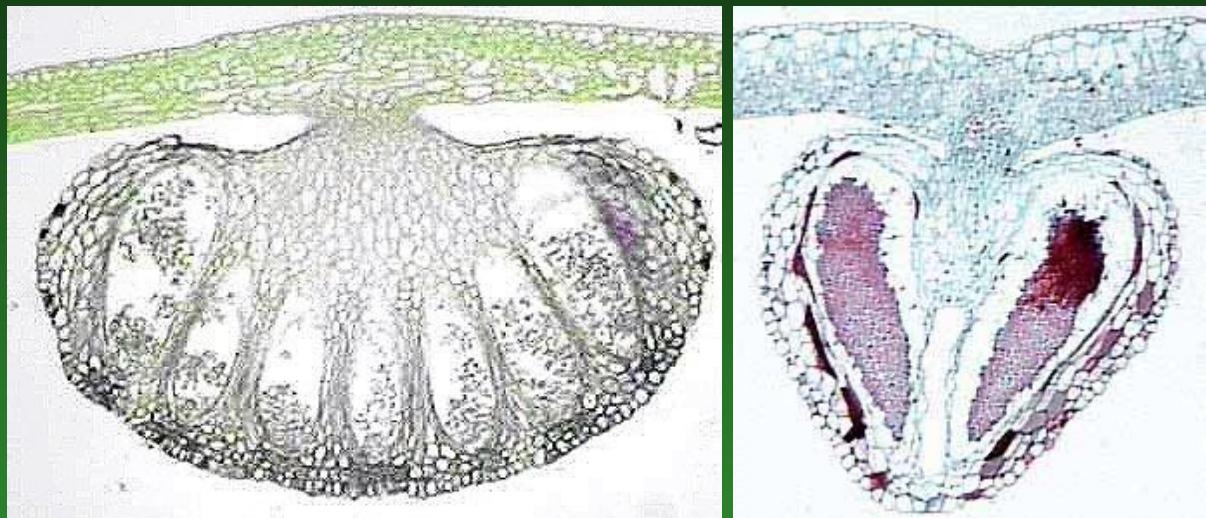
Zduřelé báze vřeten
vedlejších úkrojků
vyplněné zásobními
látkami
Angiopteris

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



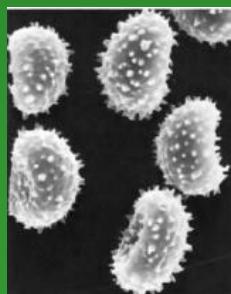


Sporangia na rubu listů,
eusporangiátní,
izosporická,

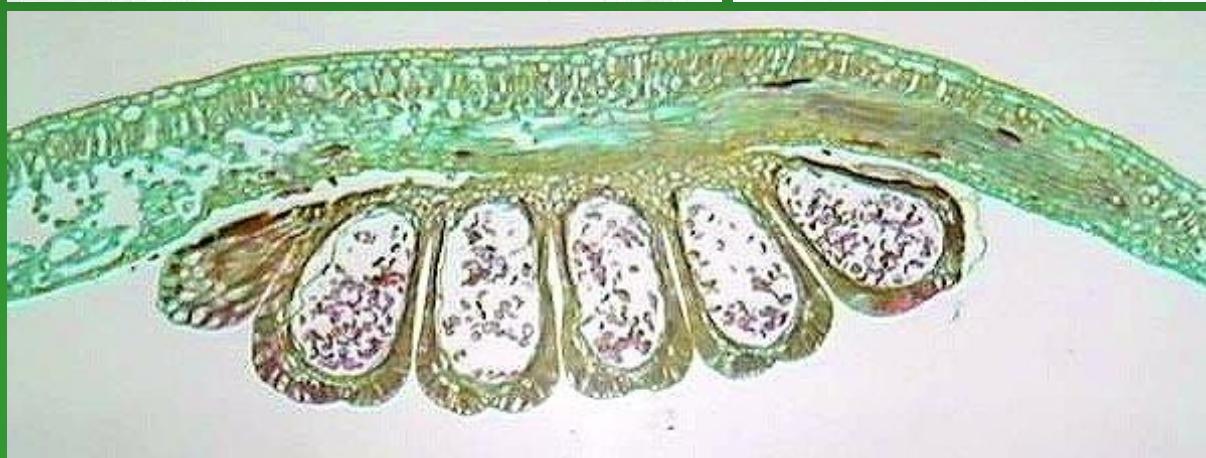


Srostlá v elipsoidní
synangia *Marattia*

Nesrostlá, ale v
těsných shlucích
Angiopteris



Spory
fazolovité





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



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 circinátně svinuté



někdy diferenciace listů na sporofyly a trofofyly;
jindy se trofosporofyly od trofofylů neliší



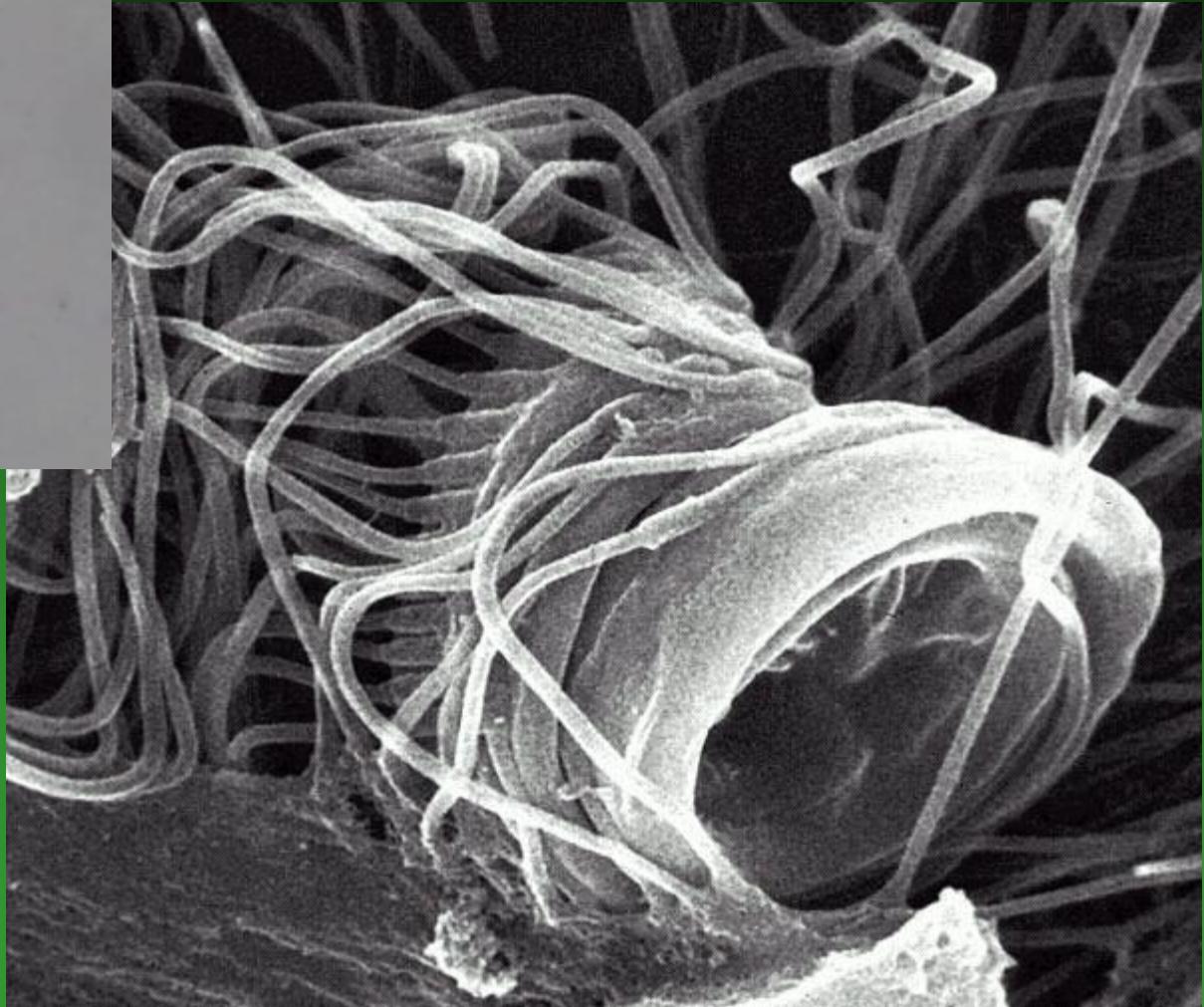
Osmunda cinnamomea



Asplenium trichomanes

spermatozoidy polyciliátní

http://wn.com/release_of_sperm_in_fern



1. řád *Polypodiales*

recentní i fosilní, terestrické



listy většinou trofosporofylní, peřeně členěné

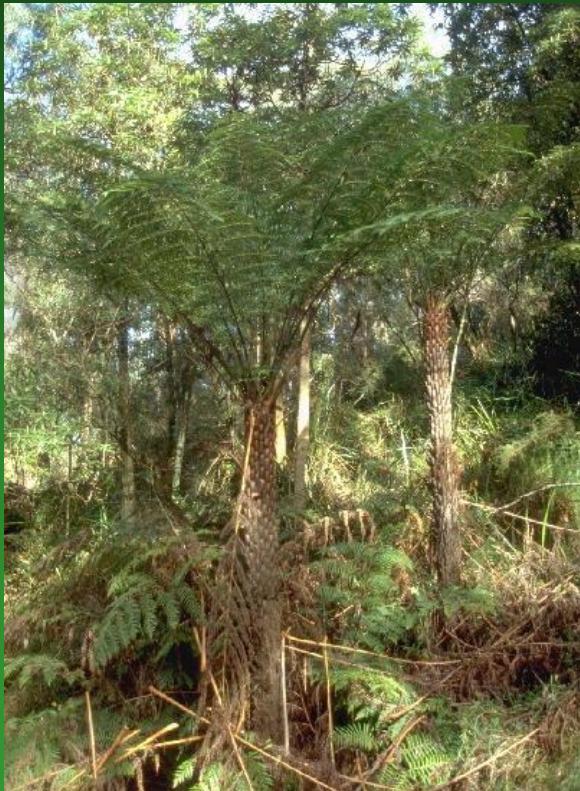
izosporické,

sporangia – tenkostěnná (leptosporangiální), drobná,
stopkatá

Bylinky terestrické i epilitické



vzácněji dřeviny
až 25 m vysoké



Největší diverzita
ve vlhkých
tropech

nebo epifyty



Většina druhů kapradin jsou rostliny lesního podrostu

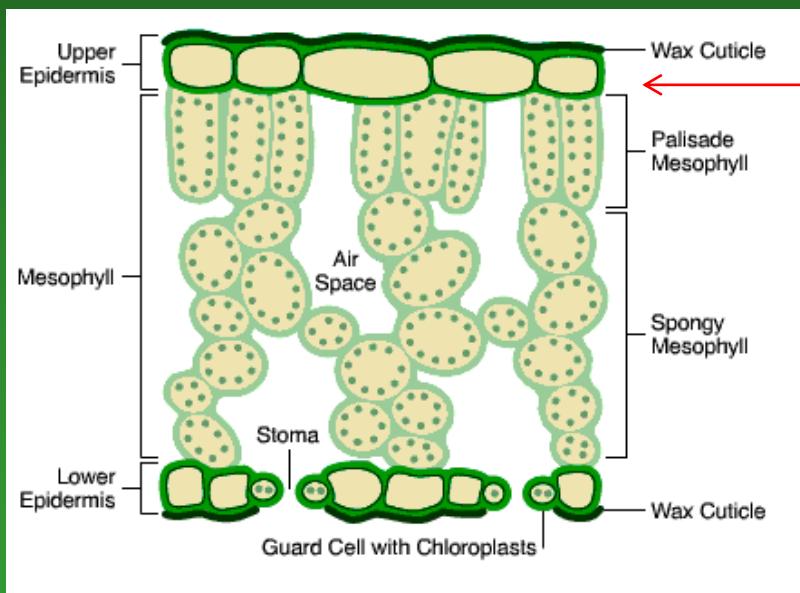
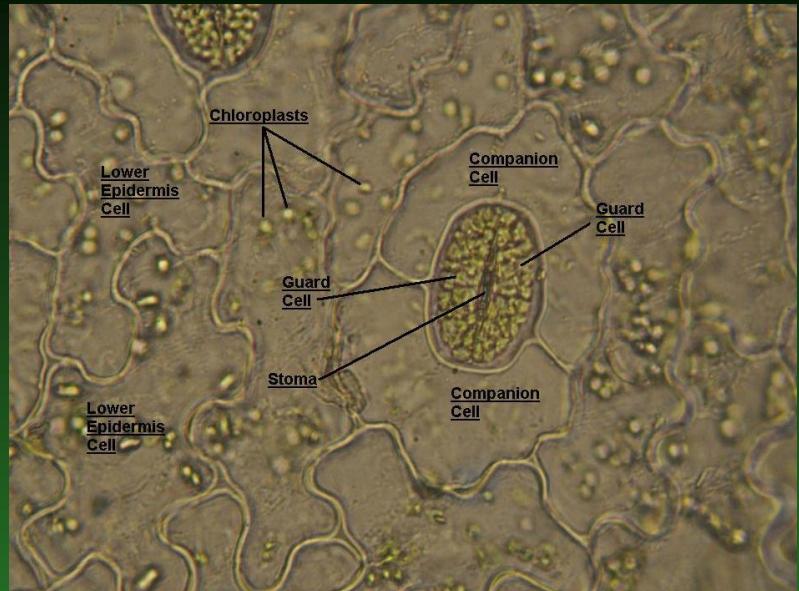


www.danheller.com

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 leptosporangiálních 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

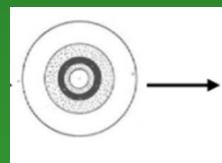
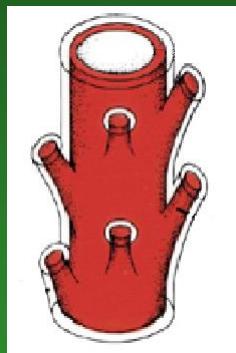
Stonek nečlánkovany,
obvykle jen jako oddenek



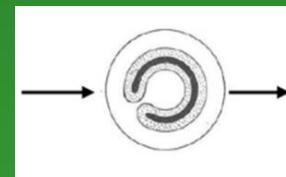
Vodivé elementy stonku (oddenuku)

xylem - tracheidy

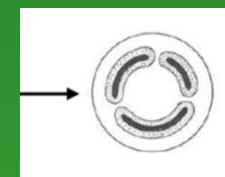
bez jizev



sifonostélé
(amfifloické)



solenostélé



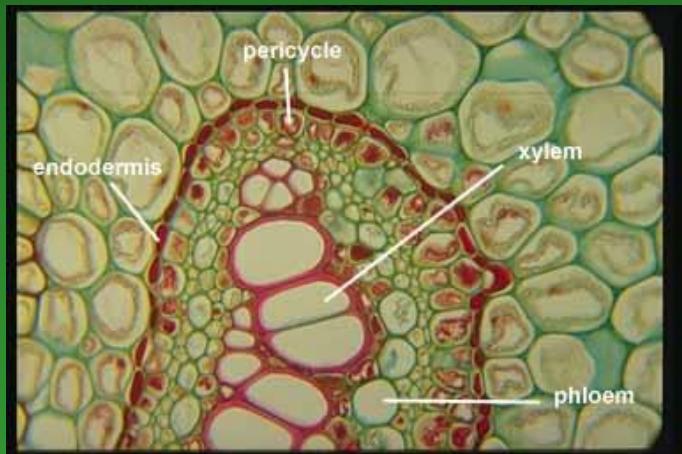
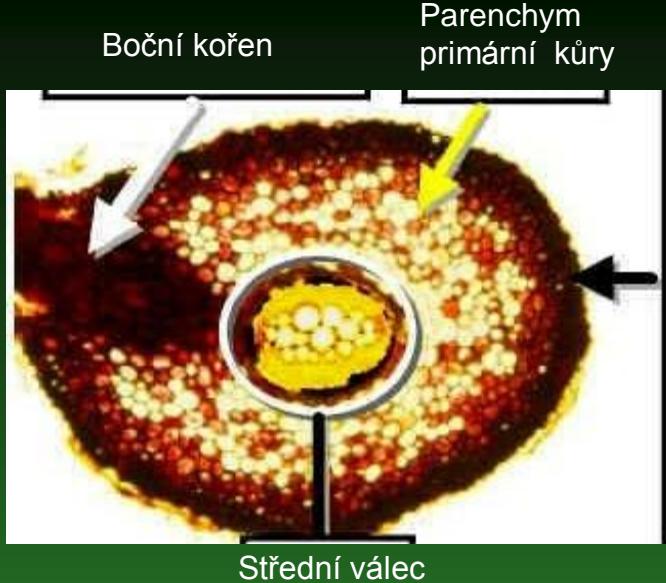
diktyostélé

ojedinělé
podlouhlé
jizvy

četné
paralelní
jizvy

Kořeny - adventivní - vyrůstají na oddenku
nebo na nadzemních stolonech

Vodivé elementy kořenů monoarchní až
polyarchní

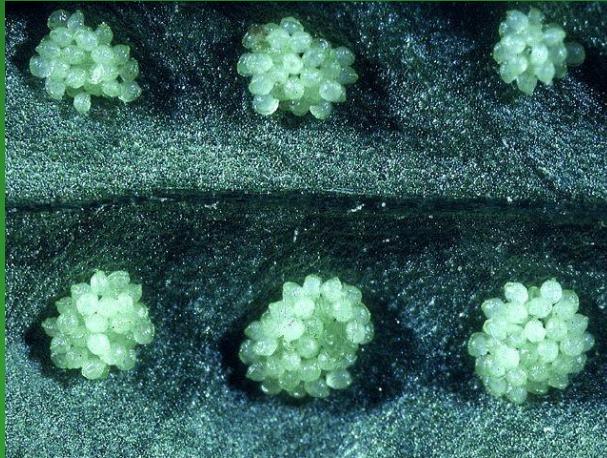
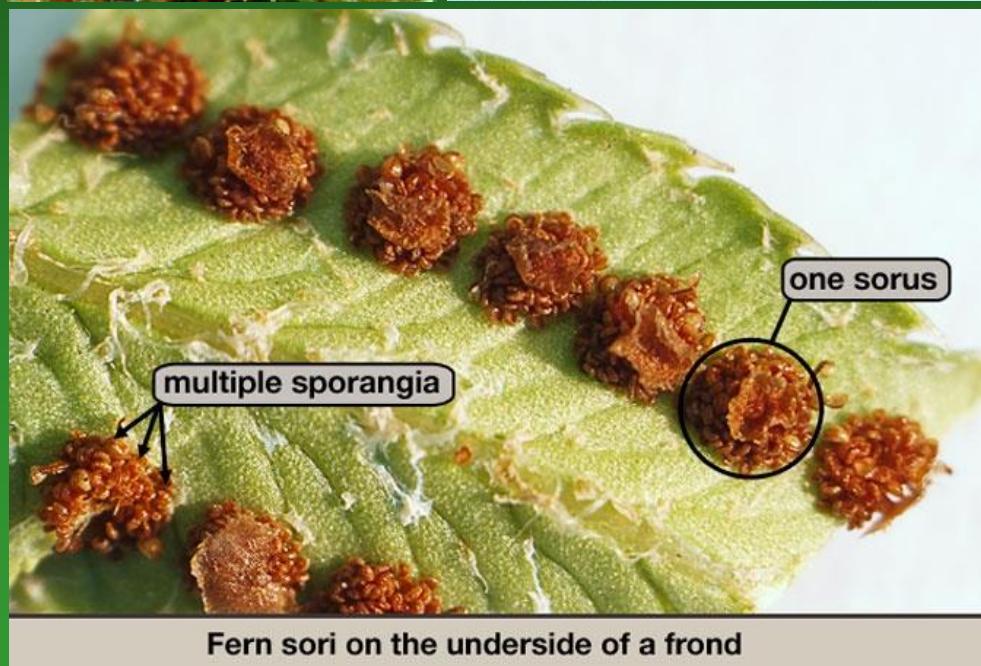
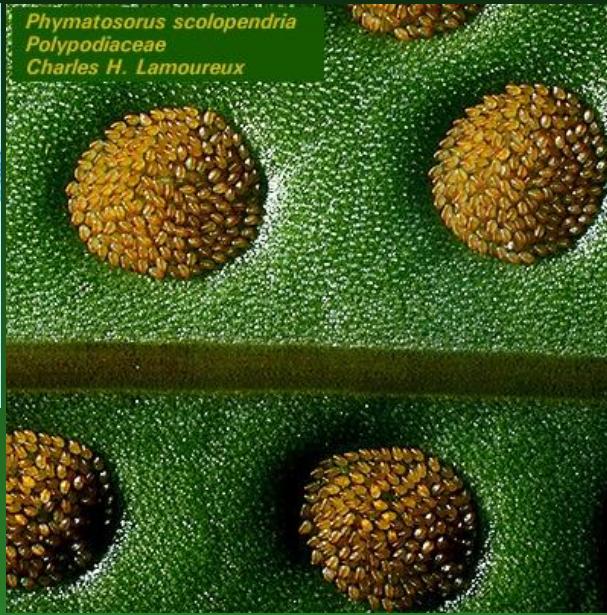


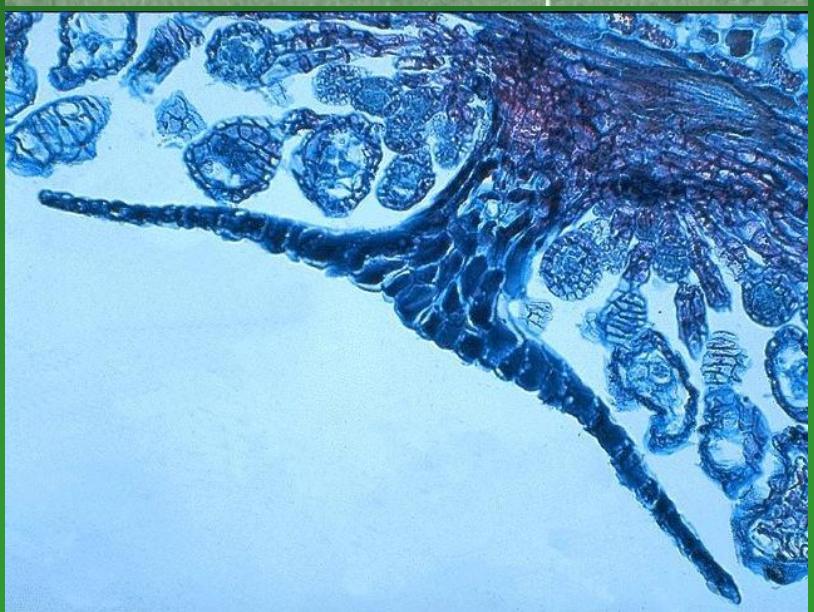
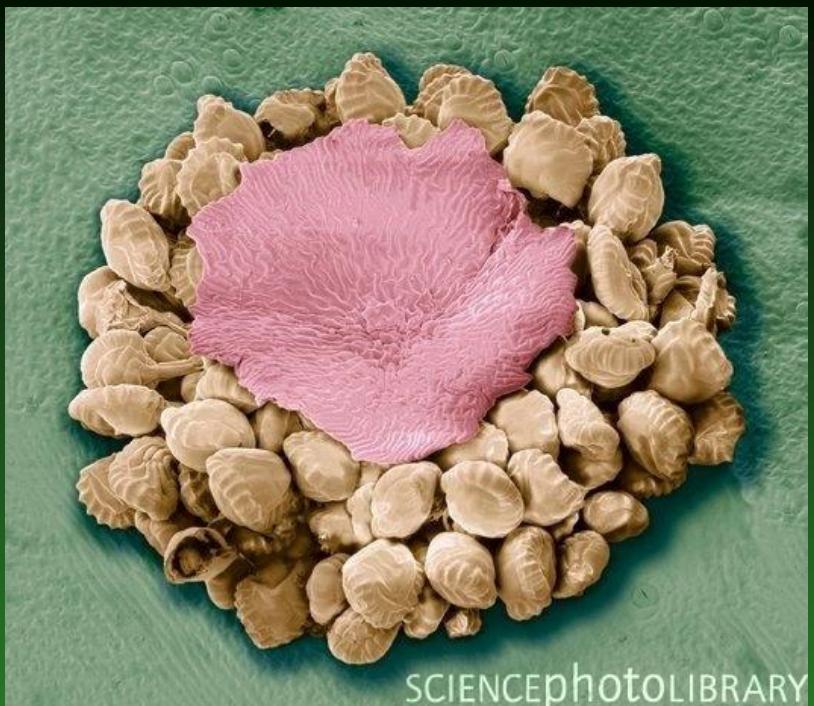
Sporangia na spodní straně listů, nikdy ne ve strobilech!



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

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



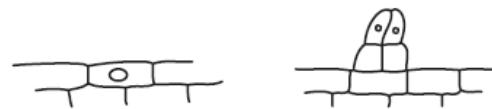


Sory někdy kryje ostěra
(= indusium)

Sporangia leptosporangiátní = tentostěnná

na rozdíl od eusporangiátních se diferencují ven, ne dovnitř

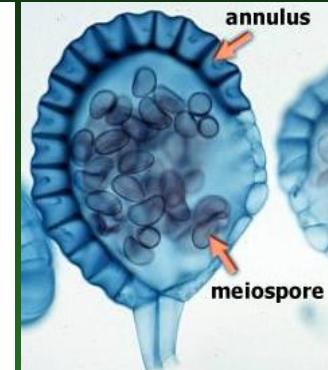
Vývoj leptosporangiátní výtrusnice



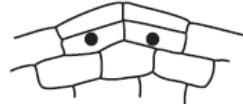
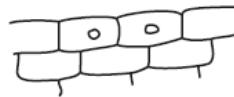
sporogenní buňky



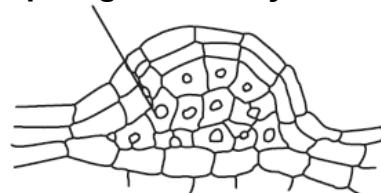
stěna sporangia



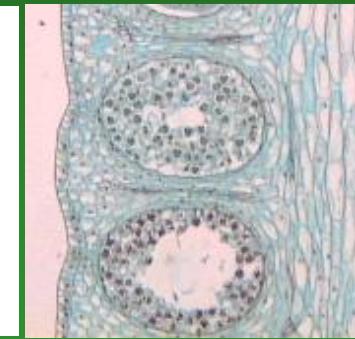
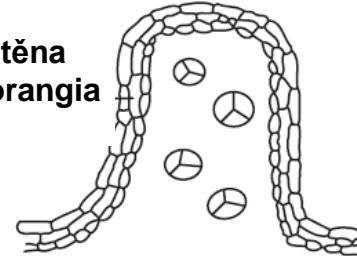
Vývoj eusporangiátní výtrusnice



sporogenní buňky



stěna sporangia

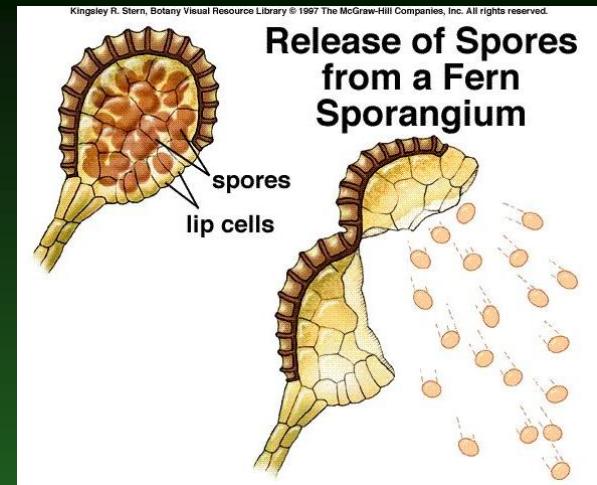


Ophioglossum

Prstenec (= annulus) je řada buněk na kýlu sporangia

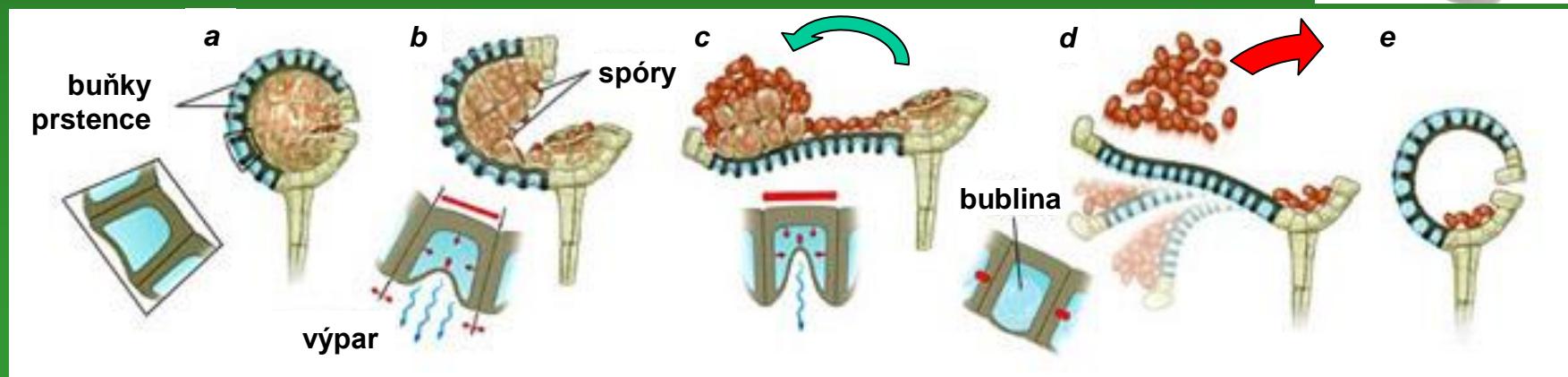
1. Otvírá a zavírá sporangia
2. Katapultuje spory

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



V suchém počasí:

1. **Natahozáni katapulty**: 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. **Výstrel** = 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



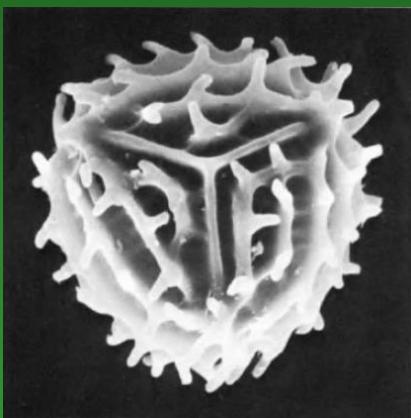
Spory nezelené, monoletní, fazolovitého tvaru, hladké, řidčeji triletní



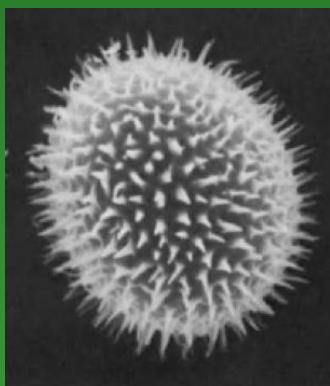
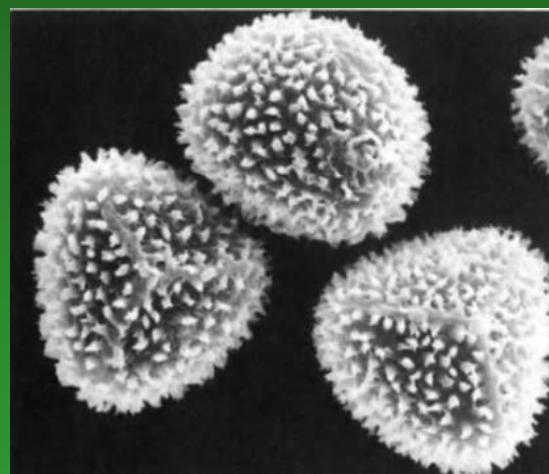
Sword Fern Spores



Licorice Fern

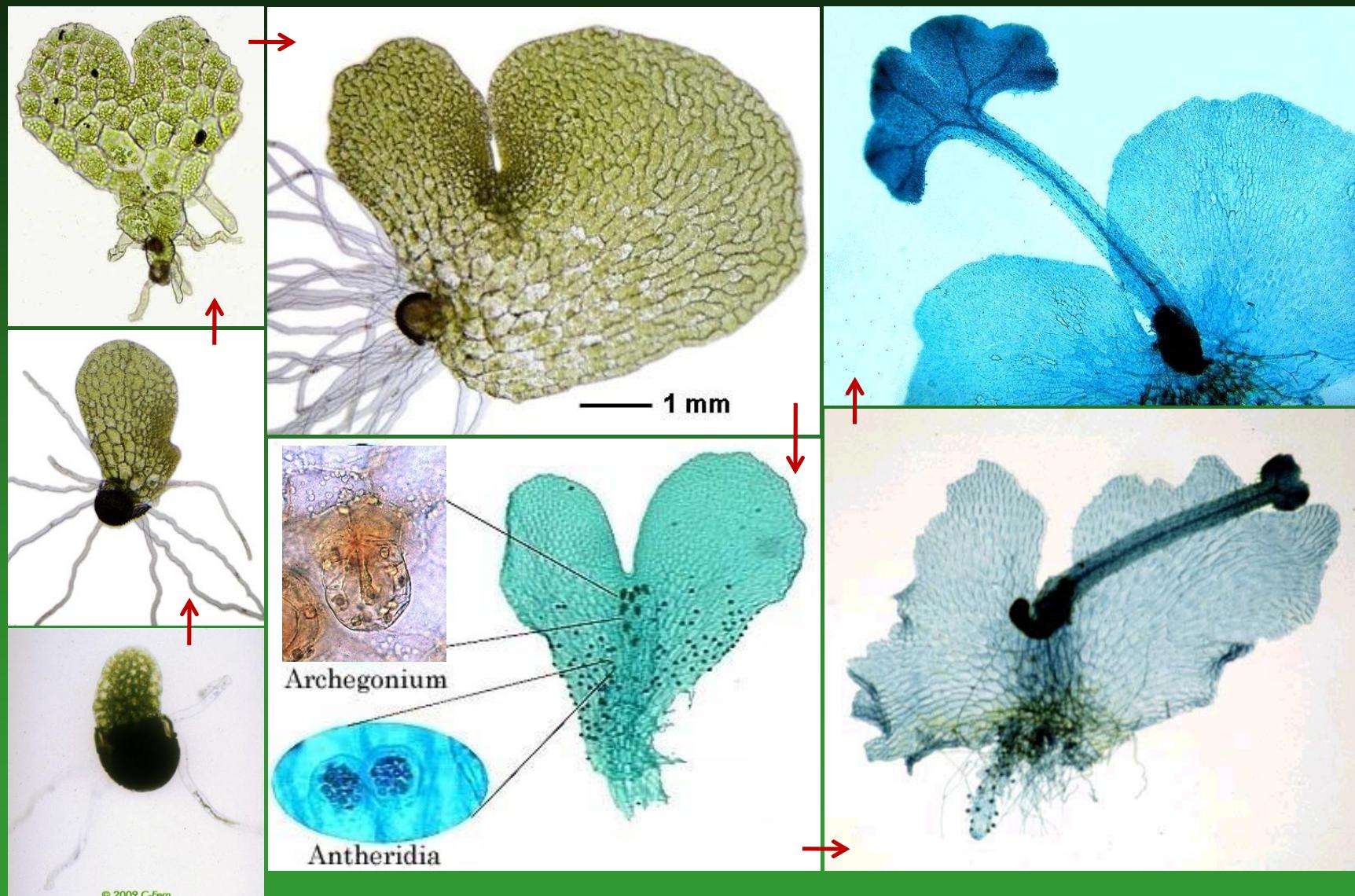
*Anemia phyllitidis*

Někdy s háčkovitými útvary
připomínajícími entomogamní pyl

*Blotiella lindeniana**Ctenitis hirta**Hemionitis palmata*

Výrůstky = šíření více spór pohromadě jako u přesliček

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

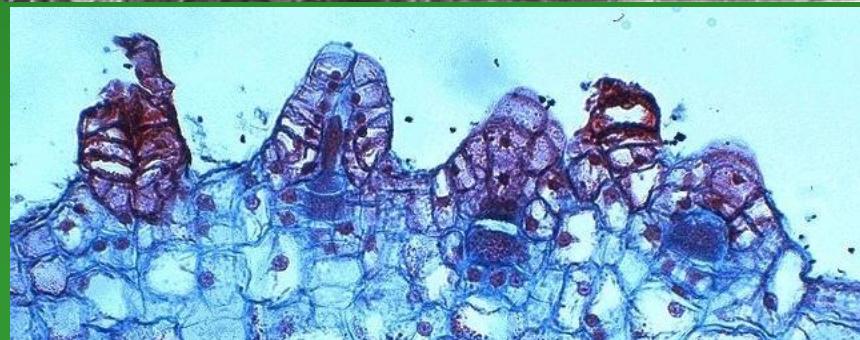


Gametofyt (prothalium) – vlhká půda a skály, často pospolitě, či mezi mechem

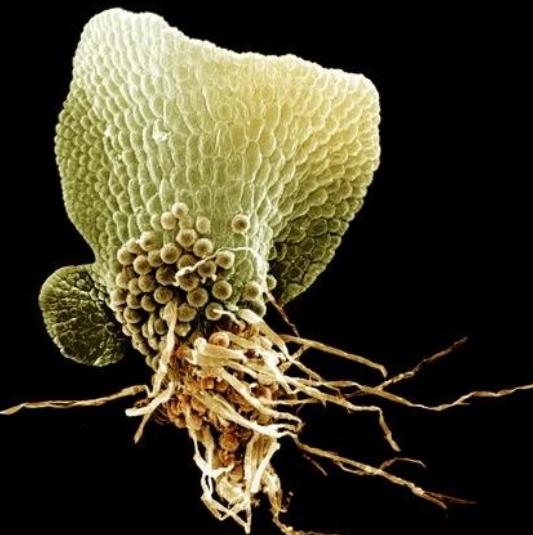


Gametangia – neponořená (antheridia), nebo
slabě ponořená (archegonia) do pletiva báze;
spermatozoidy polyciliátní (často po 32 v antheridiu)

archegonia



antheridia



Prothalia

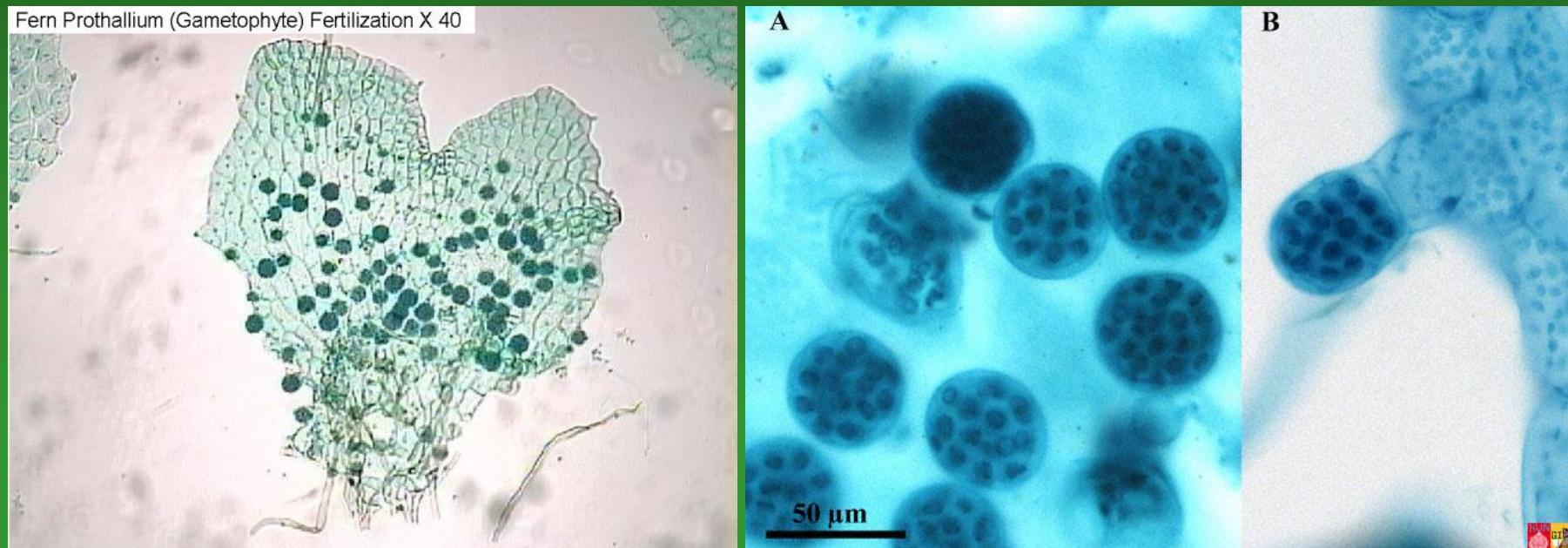
– primárně oboupohlavná, druhotně často jednopohlavná

Komunikace prothalií pomocí fytohormonů (antheridiogenů ze skupiny giberelinů)

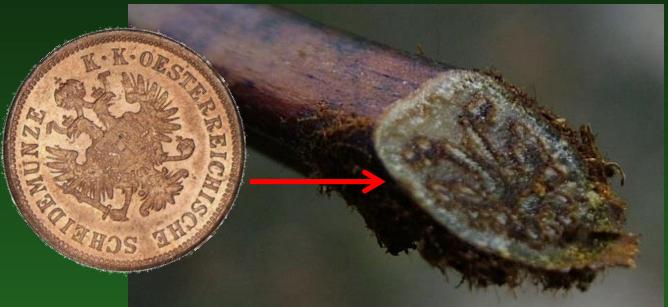
– vzniká jen jeden typ pohlavních orgánů ve skupině prothalií

= 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)

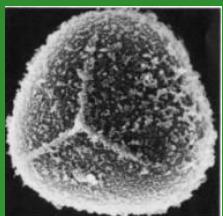
Důvod: gametofyt nepodstupuje při tvorbě gamet meiozi, nedochází k segregaci a všechny jím vytvořené gamety jsou geneticky identické



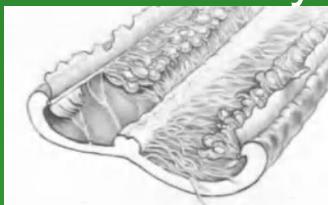
Pteridium aquilinum - hasivka orličí - naše největší kapradina (listy až 2.5 m dlouhé) světlejší stanoviště, celkově kosmopolitní rozšíření, jedovatá - kyanogenní sloučeniny.



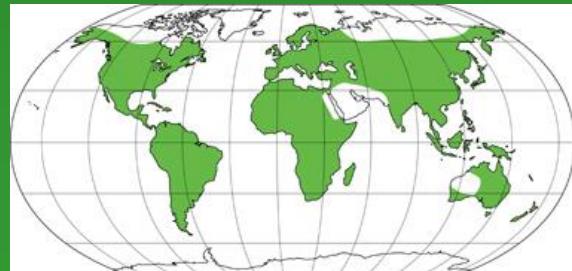
Coenosory kryté podvinutým krajem listu a tenkým lišťovitým indusiem



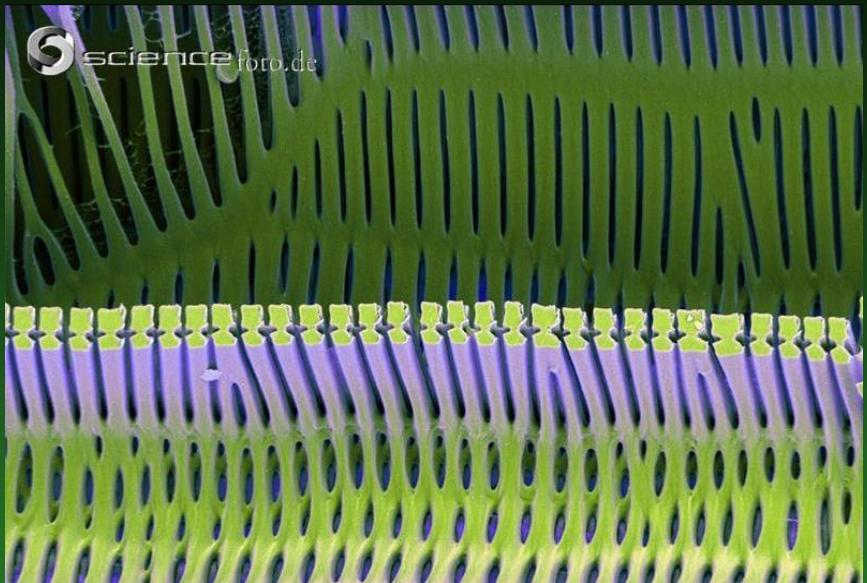
Spóry triletní



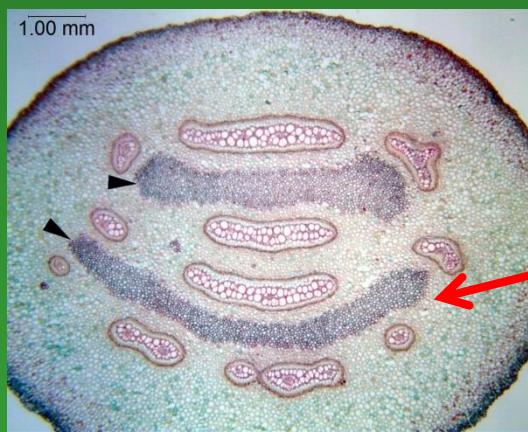
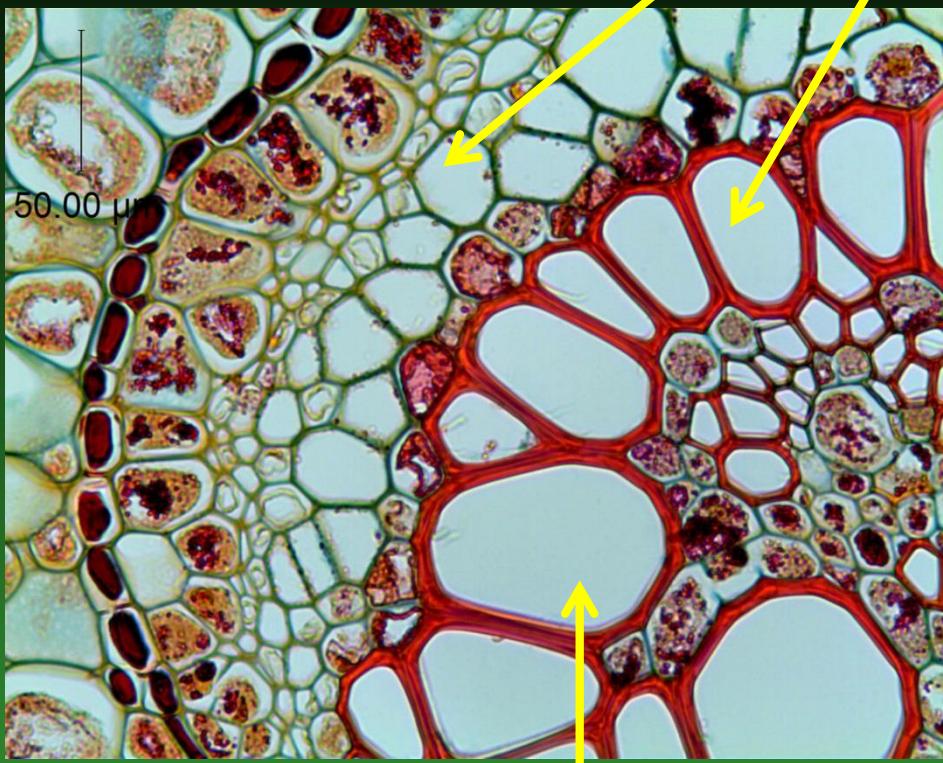
Dennstaedtiaceae (170 druhů hlavně tropy)



Pteridium aquilinum – vyvinuly se u ní tracheje !



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



Tracheje na příčném
řezu oddenkem
Pteridium aquilinum

sklerenchymatické
fibrily

terminální a boční
perforace se liší jen
málo

Notholaena (Paraceterach) marantae - podmrvka 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 tropických)

Do stejné čeledi **Pteridaceae** patří také ***Anogramma leptophylla***

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

sporofyt - žije krátce, obvykle 1 sezónu

samičí gametofyt - má hlízku a žije několik let !

z hlízky 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

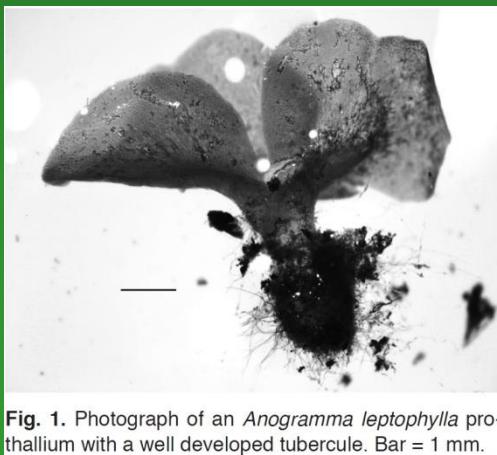


Fig. 1. Photograph of an *Anogramma leptophylla* prothallium with a well developed tubercle. Bar = 1 mm.



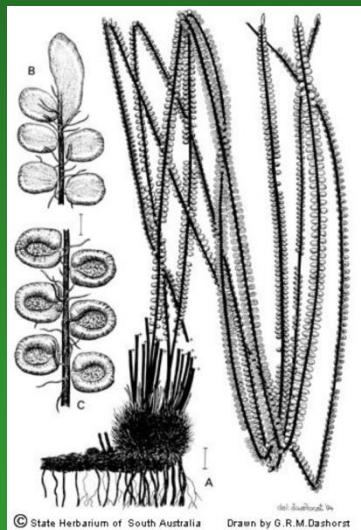
Do stejné čeledi **Pteridaceae** patří také australská
Platyzoma microphyllum

! **heterosporická** leptosporangiální kaprad'

2 velikosti spór:

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

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



Amer. Jour. Bot. 51(9): 930-942. 1964.

PLATYZOMA—A QUEENSLAND FERN WITH INCIPENT HETEROSPORY¹

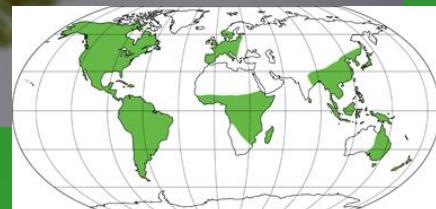
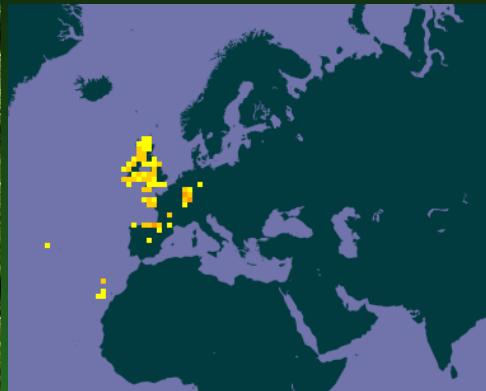
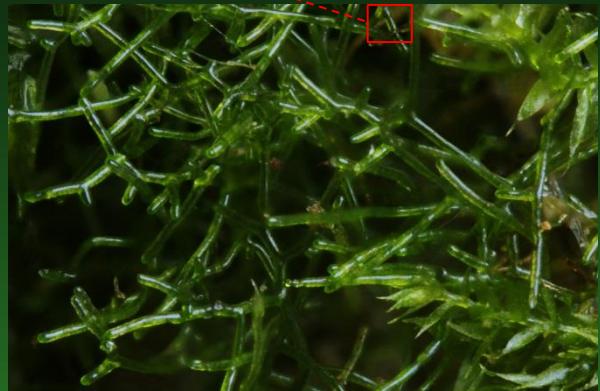
ALICE F. TRYON
Gray Herbarium, Harvard University, Cambridge, Massachusetts



Trichomanes speciosum – atlantský druh – u nás jen vlhké pískovcové skály Česko-saského Švýcarska – jen vláknité (!) gametofyty. Sporofytní listy jednovrstevné bez průduchů.



gametofyt připomíná
vláknité protonema
mechorostů



čel. *Hymenophyllaceae*

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

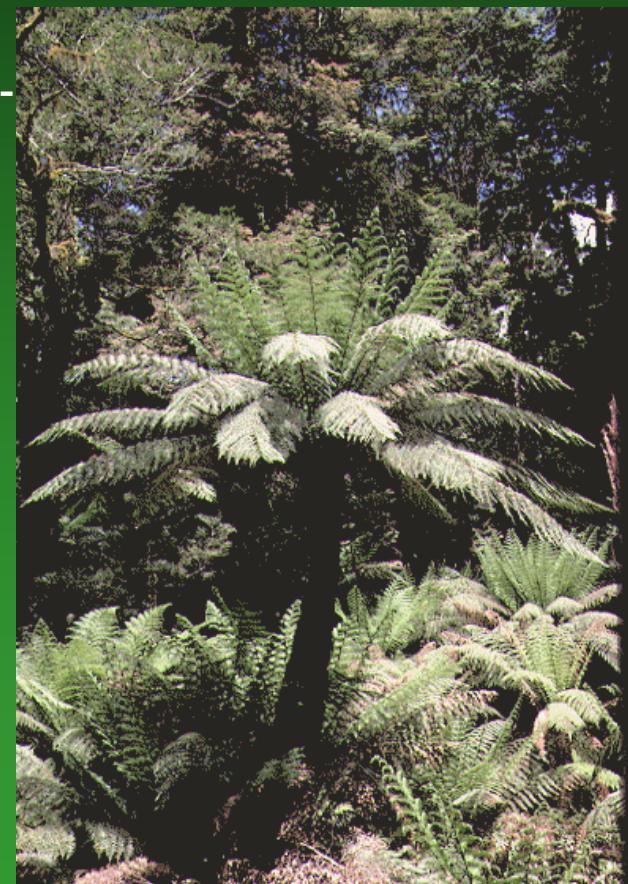
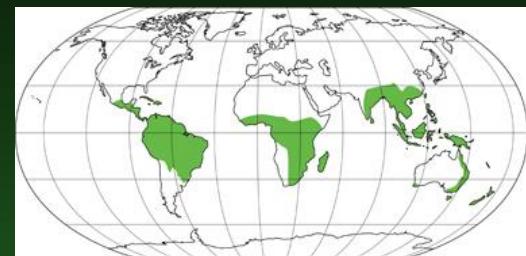
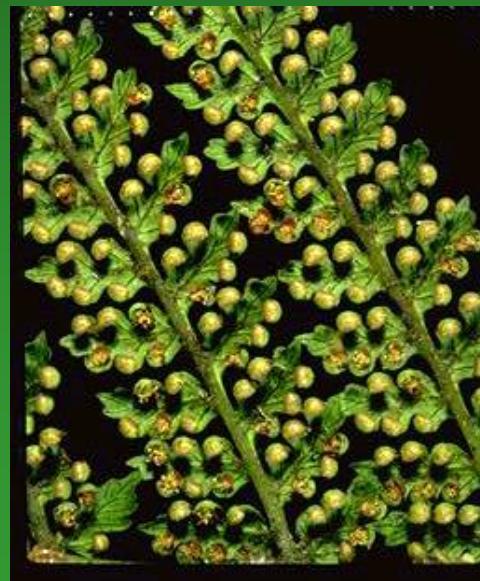
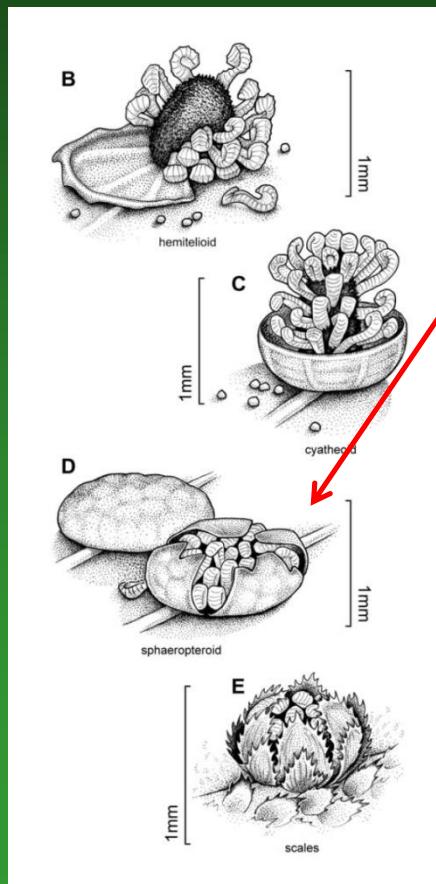


Nephrolepidaceae
– tropické epifyty

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

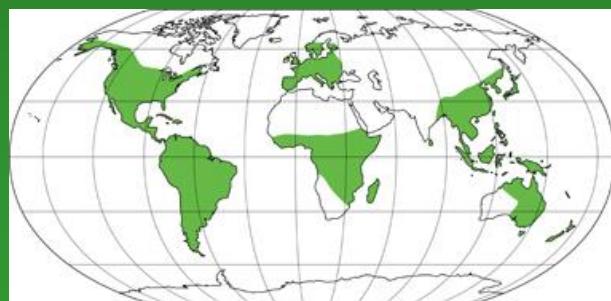
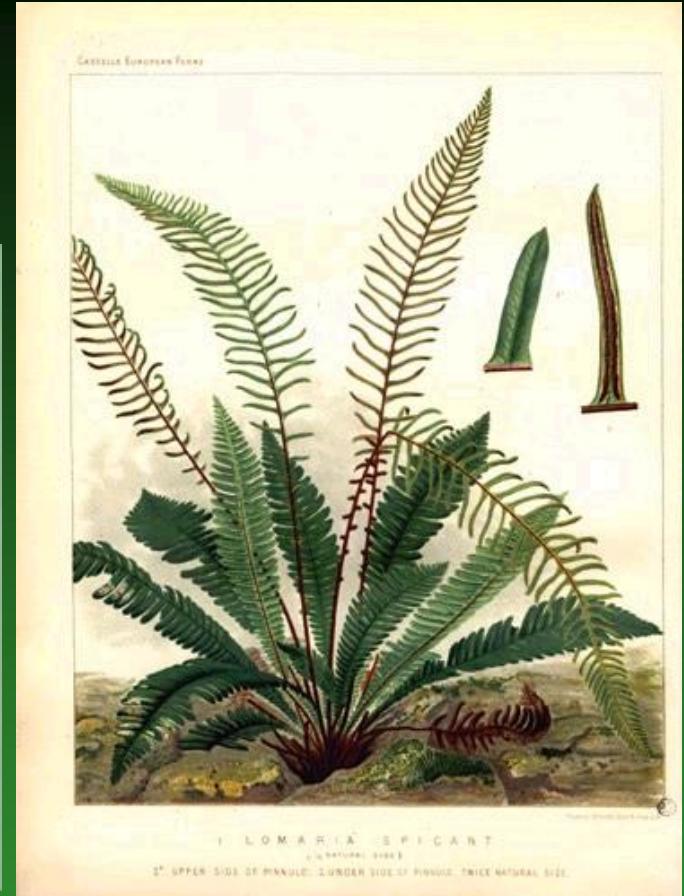


- kmen nevětvený, štíhlý, pokrytý trichomy
- listy až 3 m dlouhé, vícenásobně zpeřené.
- sporangia v sorech krytá ostěrami (miskovitými, „tortillózními“, až „hlávkozelíoidními“)
- i zde klasická krátkověká srdčitá prothalia



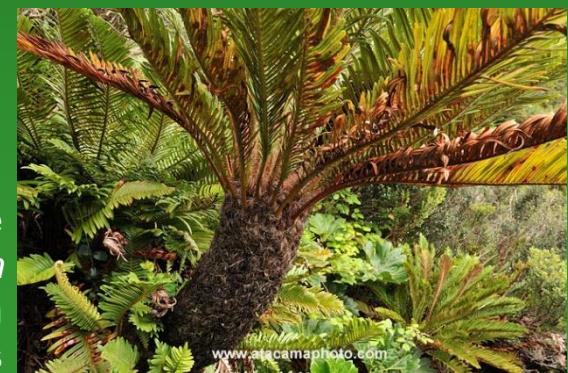
***Blechnum spicant* - žebrovice různolistá**

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

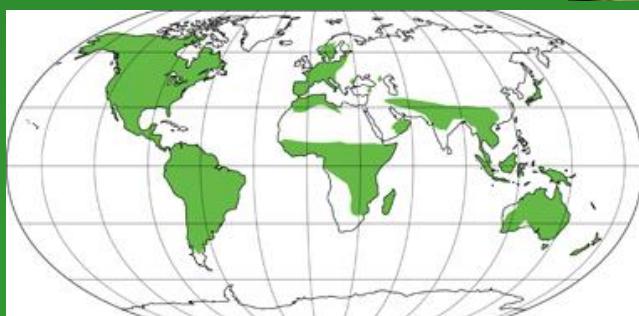


***Blechnaceae* –
200 druhů
hlavně tropy**

stromové
Blechnum cycadifolium
na ostrově Juan
Fernandes



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

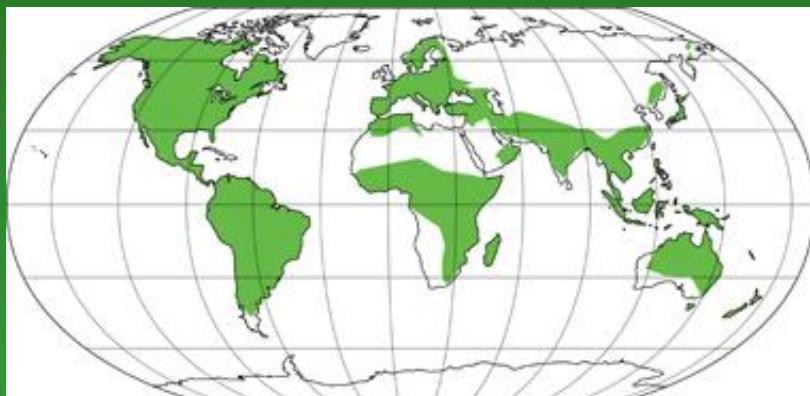


Thelypteridaceae – 950 druhů
hlavně tropy

Athyrium filix-femina - papratka samičí

pensum

Nejhojnější kapradina našich lesů. Čárkovité sori s lišťovitým 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 kapraďovitý 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

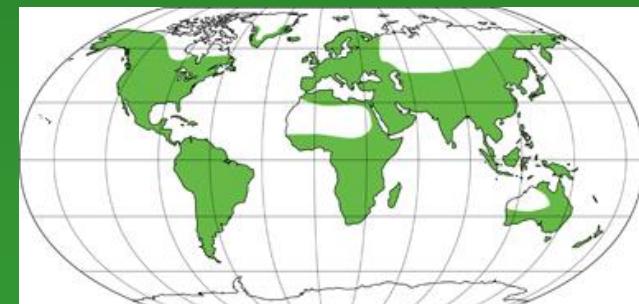
pensum

sleziník červený – na různých skalních substrátech hojně



Walter Obermayer

Aspleniaceae – 700 druhů

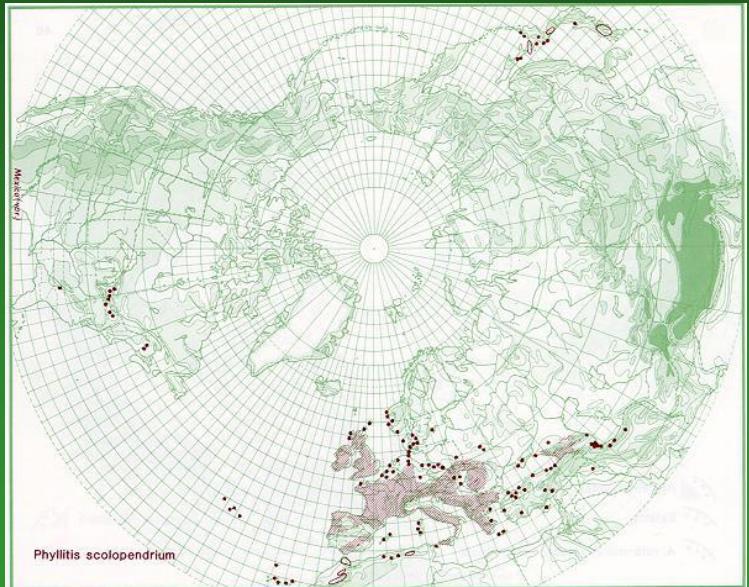


Asplenium ruta-muraria - sleziník routička zední – pensum vápencové skály a zdi



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

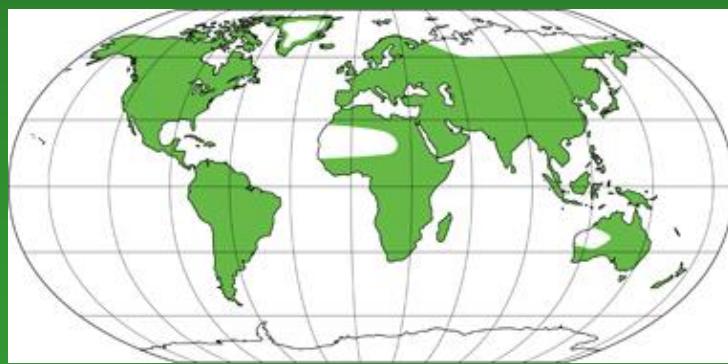
pensum

kaprad' samec

– hojná v lesích

– ledvinitá indusia = znak rodu

Dryopteris



Dryopteridaceae – 1700 druhů



Kaprad' samec v minulosti léčivka

(Proti střevním hlístům a tasemnicím,
příp. jako prostředek na zahánění
ďábla, 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 křečí¹
sítinicových cév



Dryopteris carthusiana pensum kaprad' osténkatá



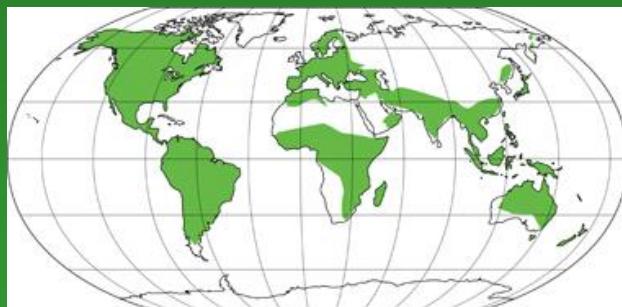
Polypodium vulgare - osladič obecný

pensum

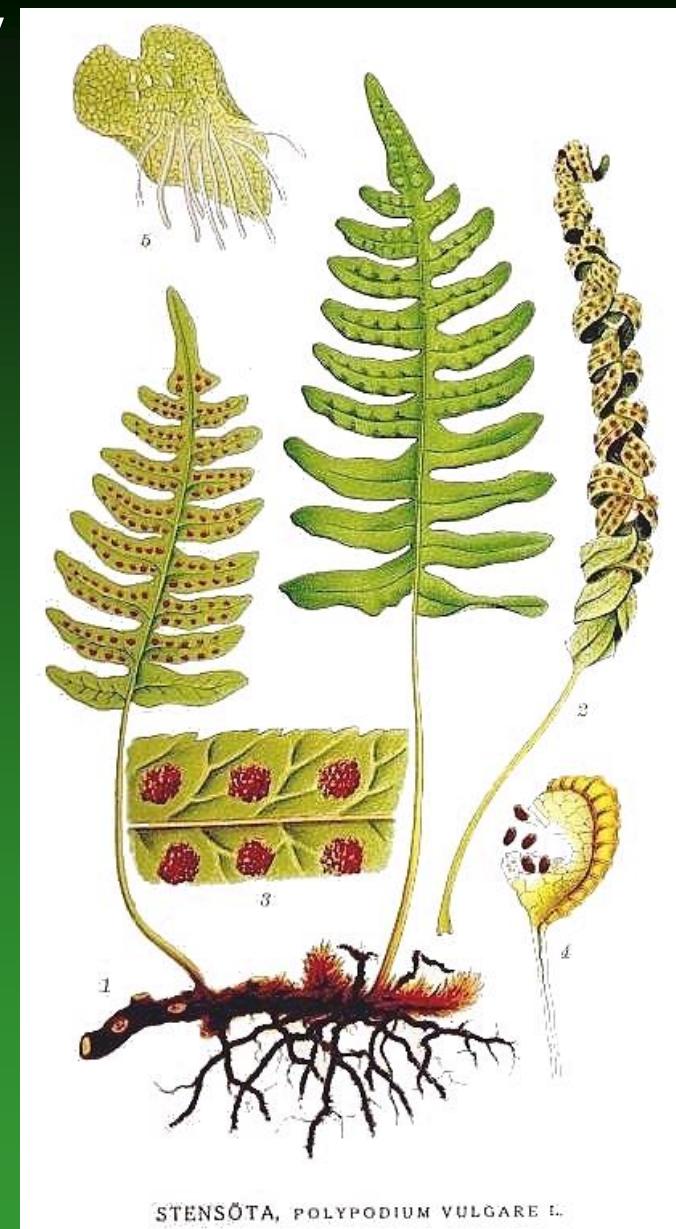
na skalách hojně



okrouhlé sori
bez induzíí
na jednoduchých
úkrojcích
ve 2 řadách



Polypodiaceae – 1200 druhů



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



Do čel. *Polypodiaceae* patří i tropické epifyty z rodu ***Lecanopteris*** rostoucí v Indonézii. Jejich oddenky jsou duté a poskutují místo pro kolonie mravenců, kteří konzumují a rozšiřují jejich tukem bohaté lepivé spory



© Andreas Wistuba

2. řád *Salviniales*



heterosporické leptosporangiální 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

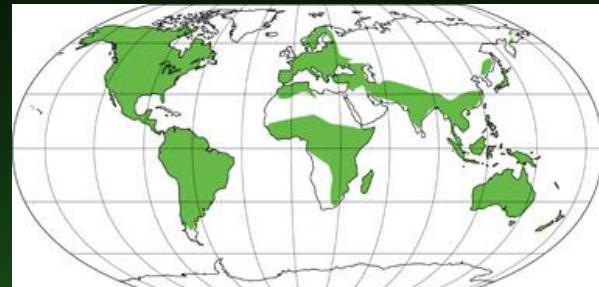
sporangia – leptosporangiální ale **hetrosporická**

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

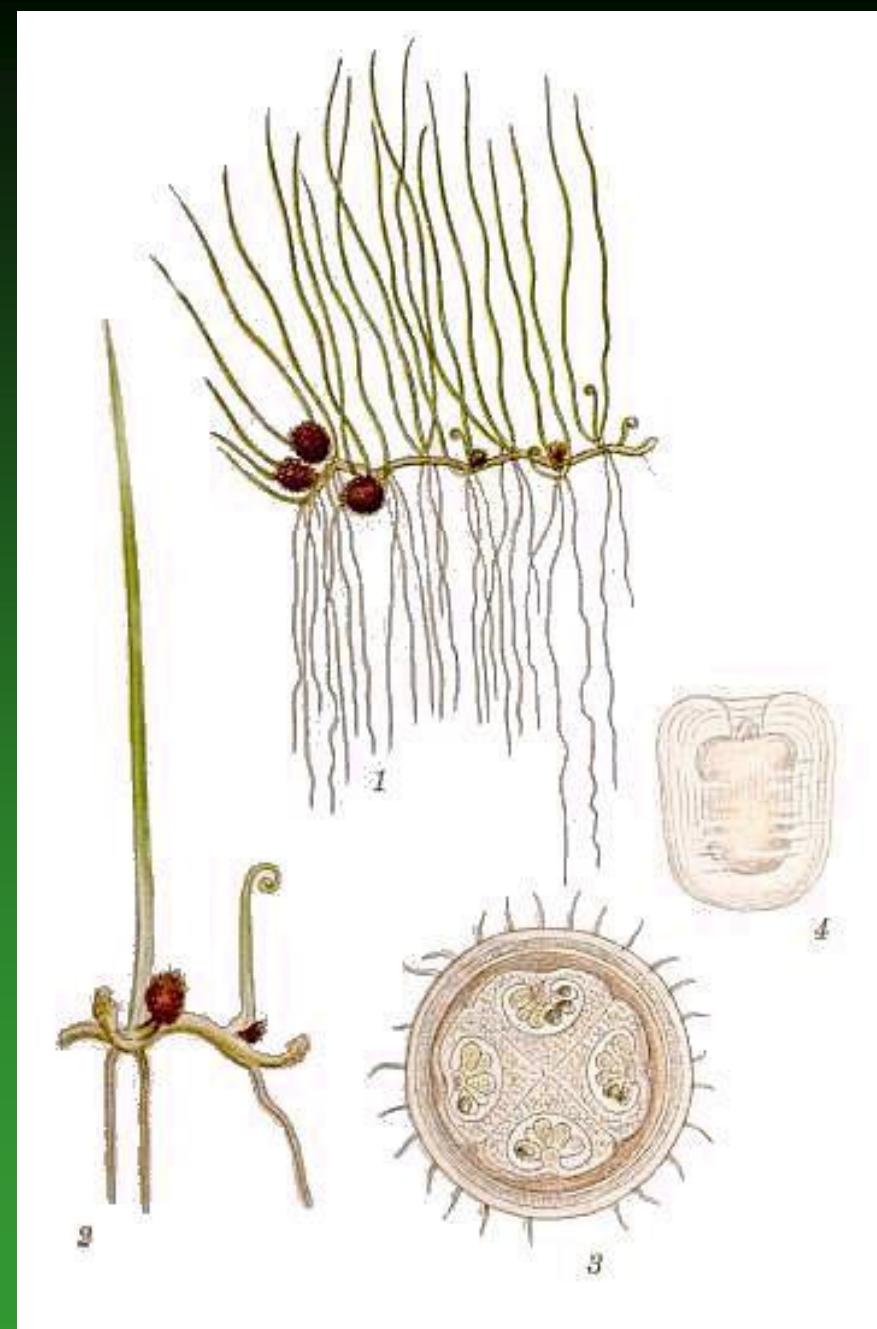
jako sporokarpium přeckává rostlina nepříznivé podmínky



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.





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

Marsilea quadrifolia - marsilka

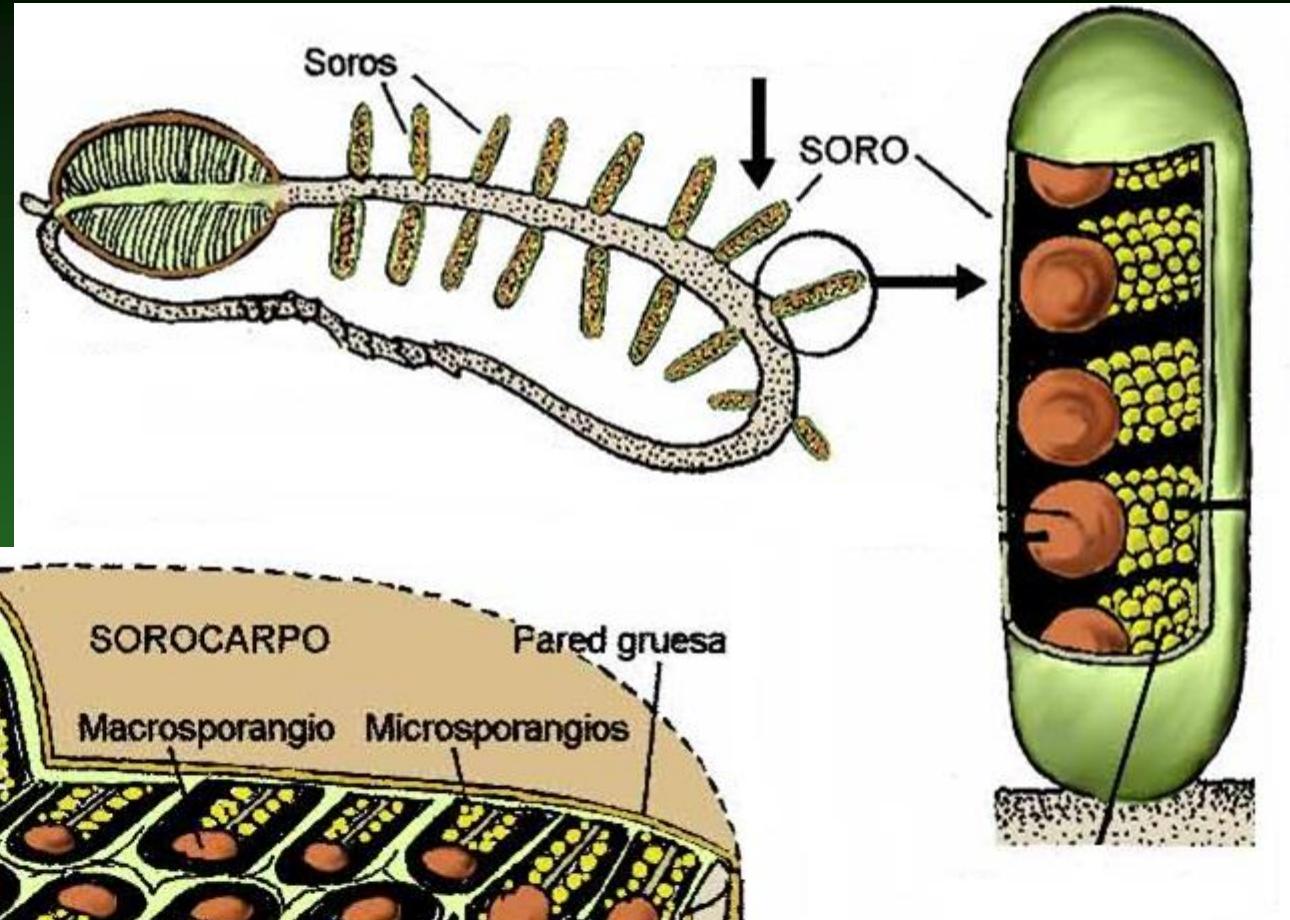
čtyřlistá

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

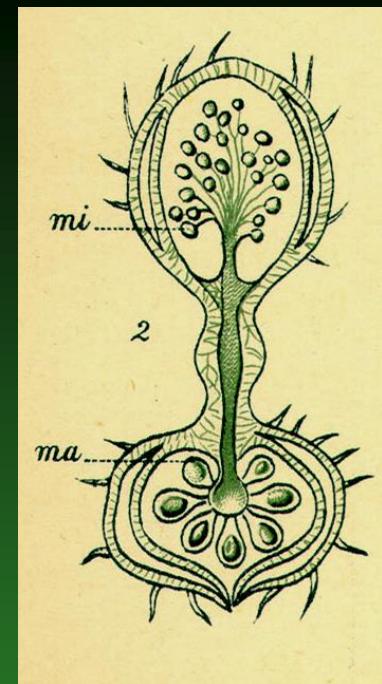
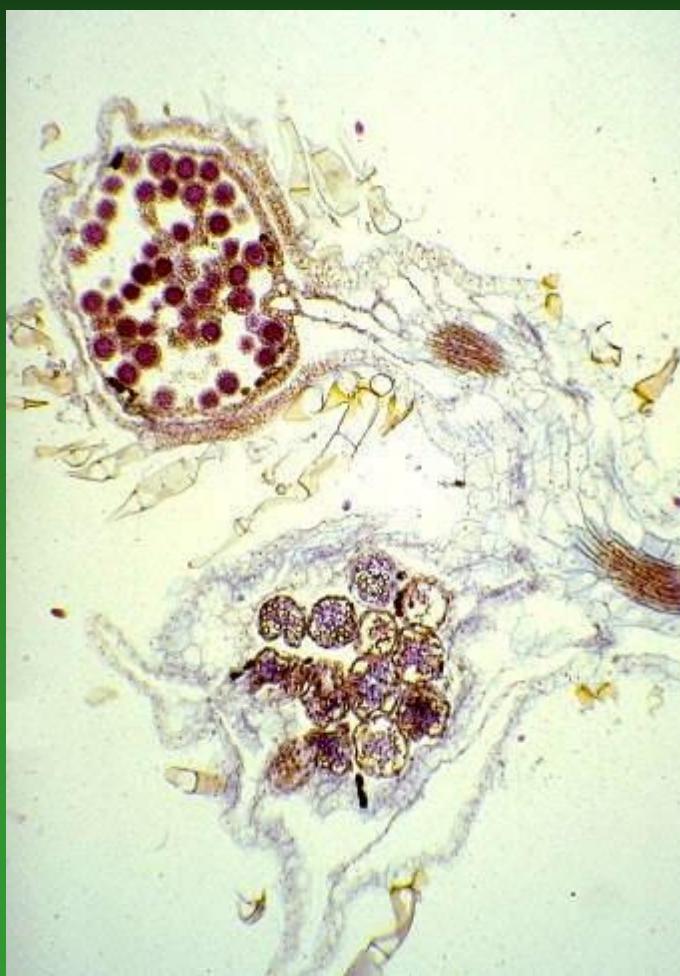
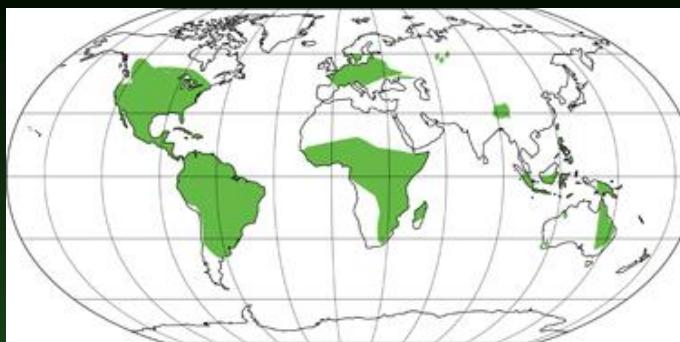
(16 druhů)

jednoleté, na hladině plovoucí

heterosporické

sporangia v sorech uvnitř
jednopohlavných sporokarpů

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



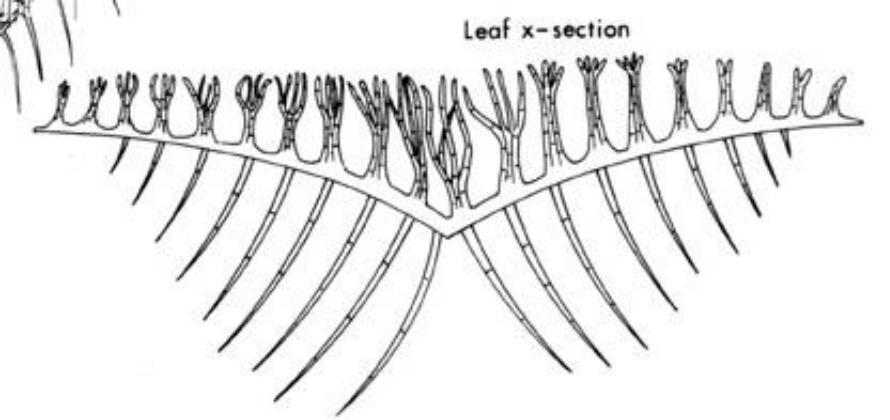
U nás jen *Salvinia natans* - nepukalka vzplývající

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

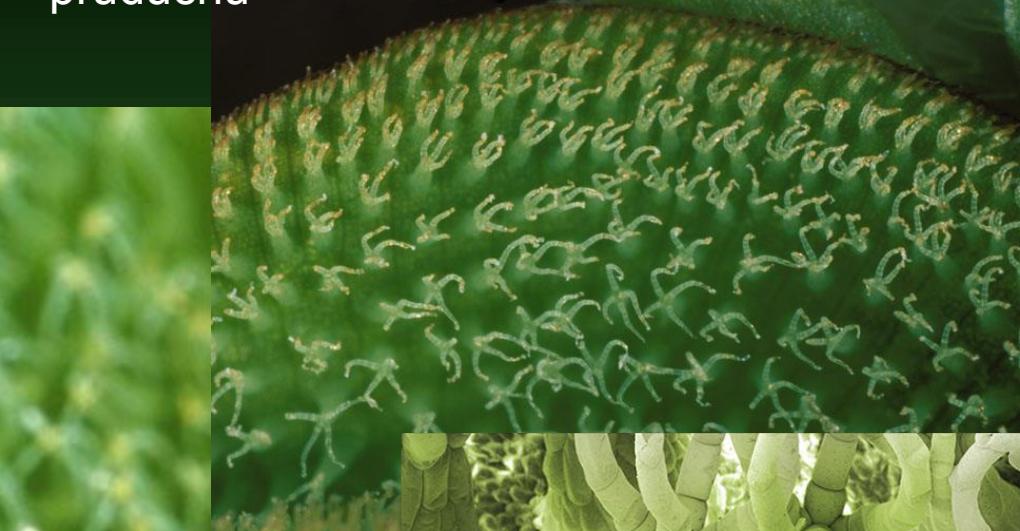
kořen = přeměněný list

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





Listy - kryty nesmáčivými trichomy, bez průduchů



© Power & Syred 2013

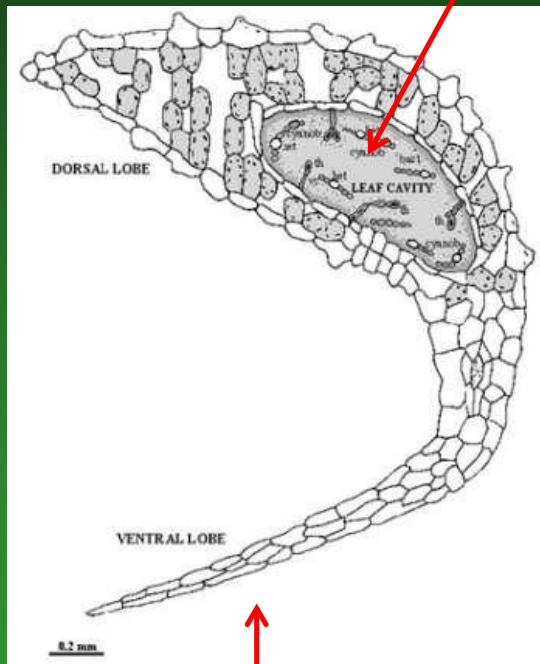
Azolla caroliniana – azola americká – pěstovaná akvaristy a zplaňující jednoletá, bahenní až vodní vzplývavá rostlina
lodyha – vidličnatě větvená s drobnými hustými listy a adventivními kořeny



3. čel.
Azollaceae -
azolovité
(celosvětově
1/5)

Azolla caroliniana

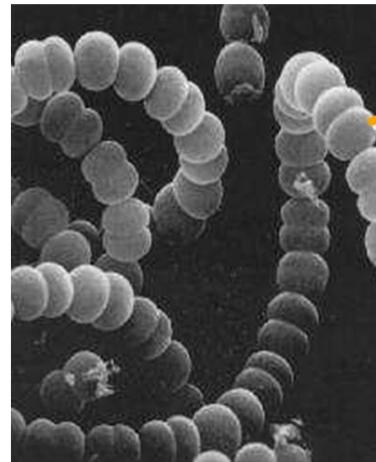
Sterilní listy – dvoulaločné – dorzální lalok bachratý vyplněný jednak aerenchymem a dále slizovou dutinkou, v ní žije endosymbiontní sinice *Anabaena azollae*



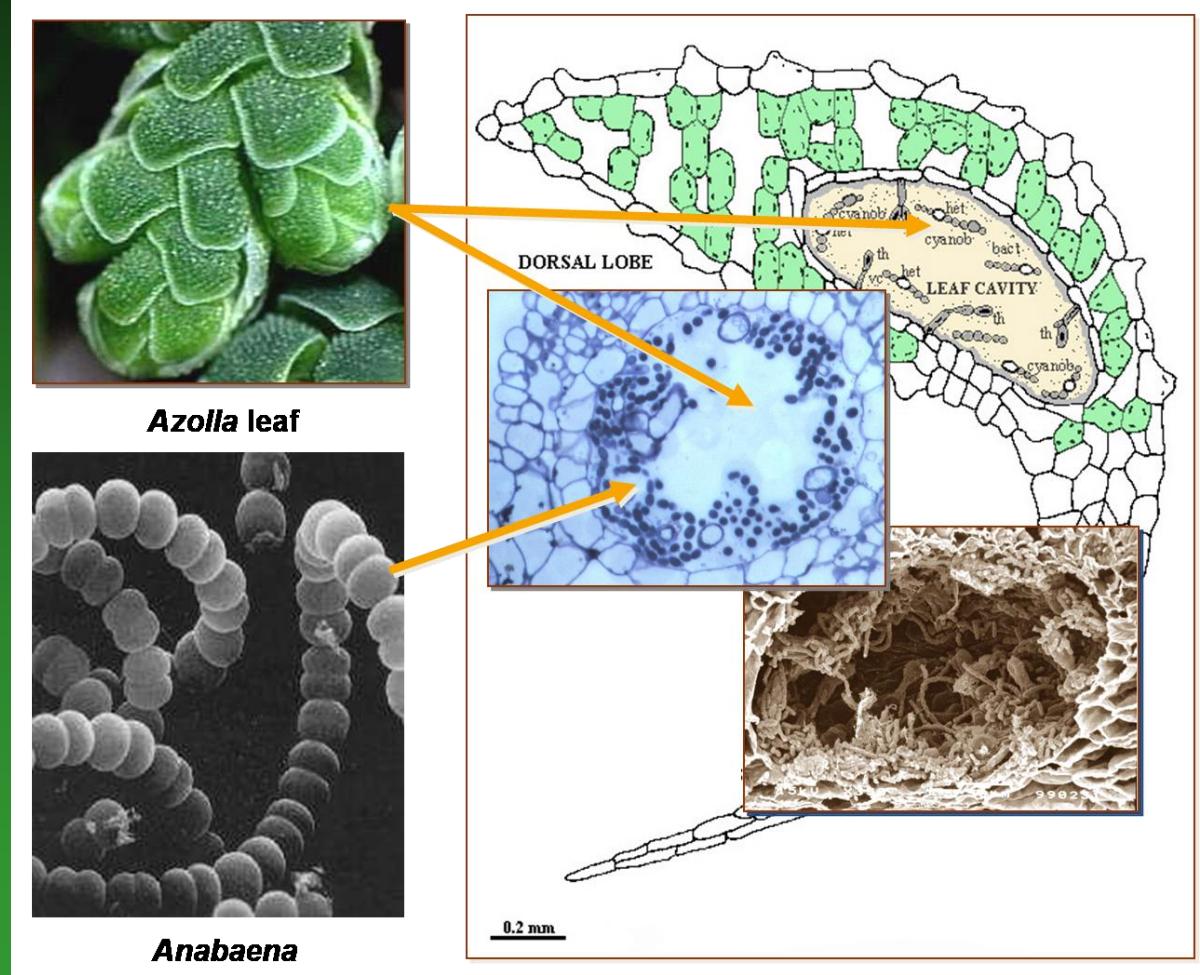
ventrální lalok plochý



Azolla leaf



Anabaena



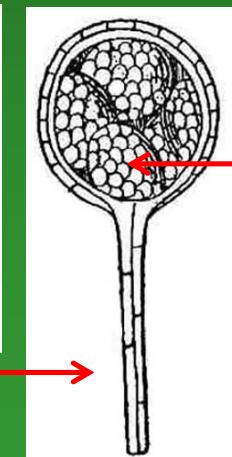
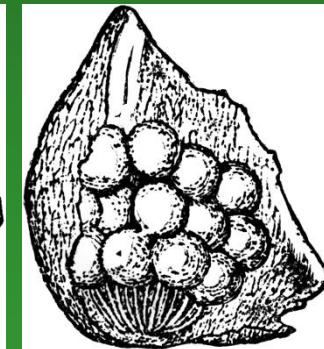
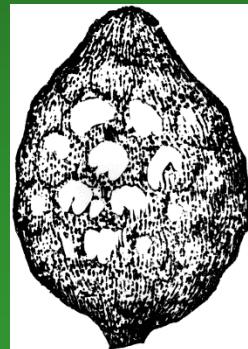
Azolla caroliniana – sporokarpy – na bázi listových laloků



Mikrosporokarp →

(větší – 2 mm)

s mnoha
stopkatými mikrosporangii
každé s 64 mikrospórami



Megasporokarp

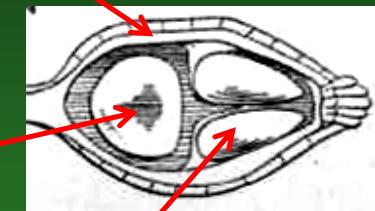
(menší – 0,5 mm)

obsahuje jediné
megasporangium

s jedinou

megaspórou

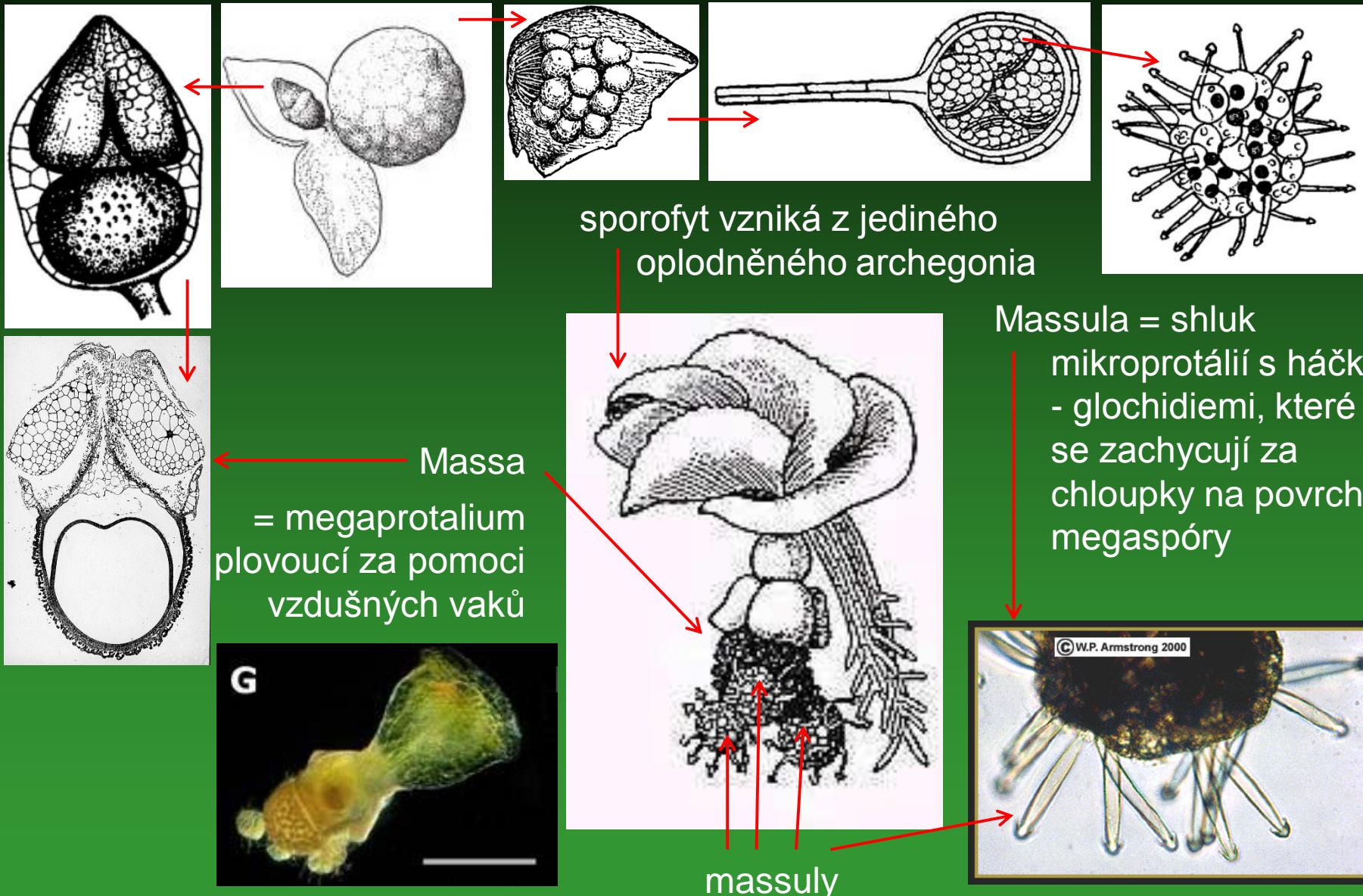
se 3 vzdušnými vaky



mikrospóry

ve shlucích
=massulách

Azolla caroliniana – massy a massuly



Semenné typy kapradin

5. třída *Pteridospermopsida*

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

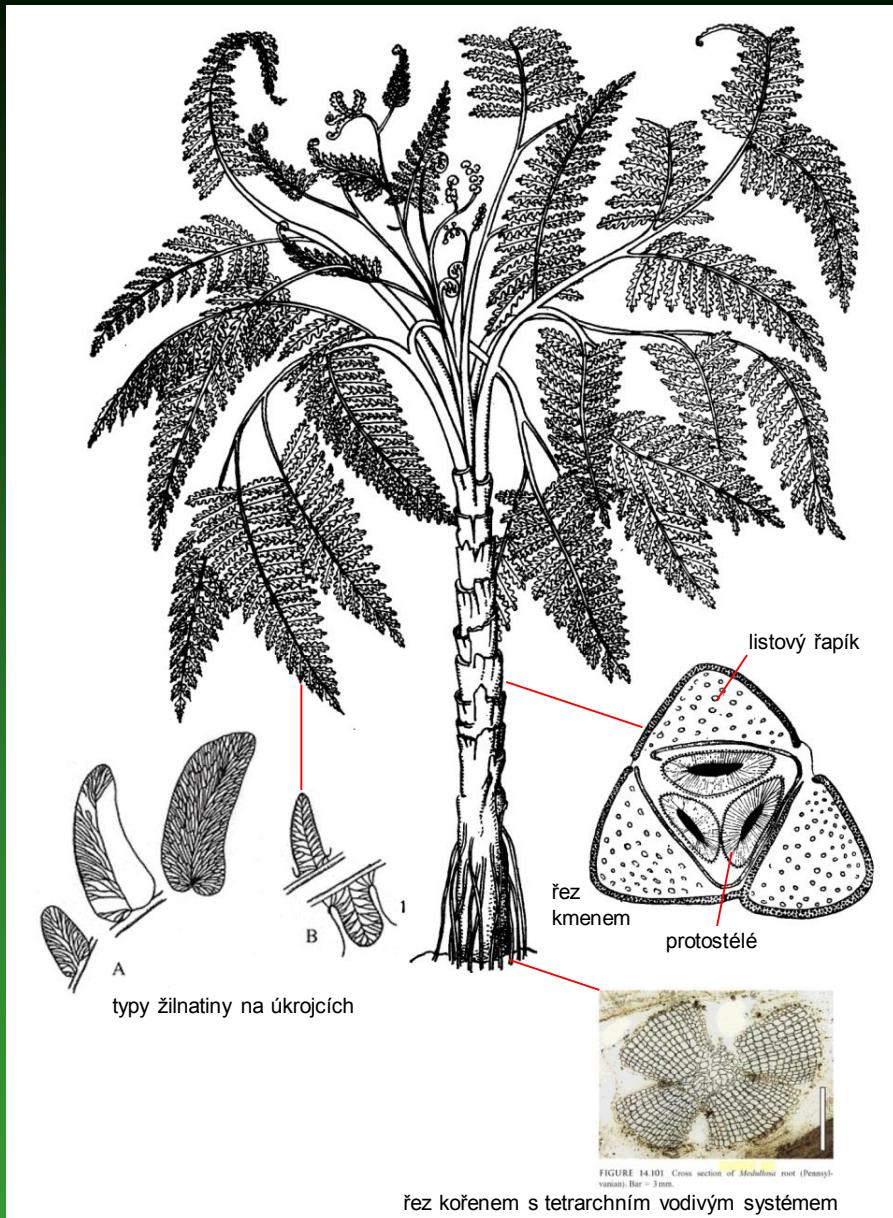


semenná linie karbonských až druhohorních kapradin

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

řád *Medullosales*

- svrchní karbon–perm (360–250 mya)
- 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 vřetenem 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 vřetene mezi úkrojky)
 - nebo celé úkrojky přeměněně v mikrosynangia

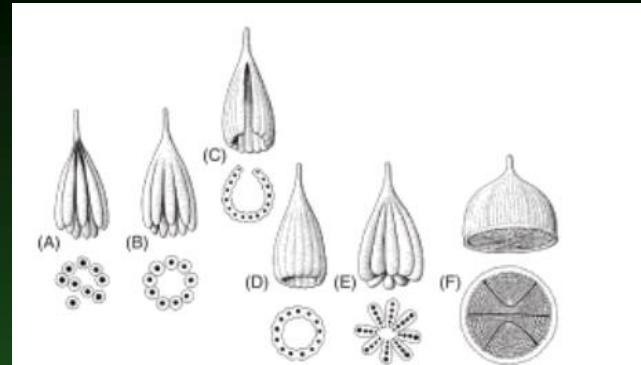
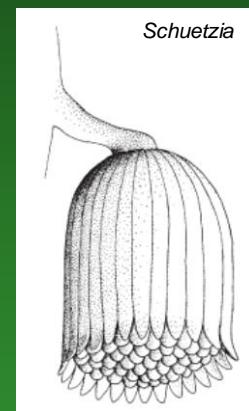
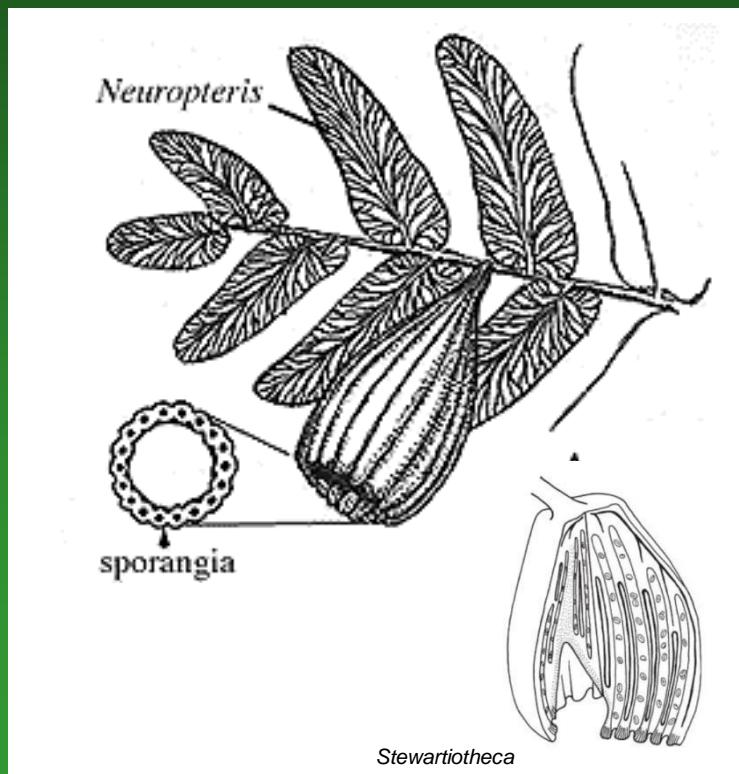
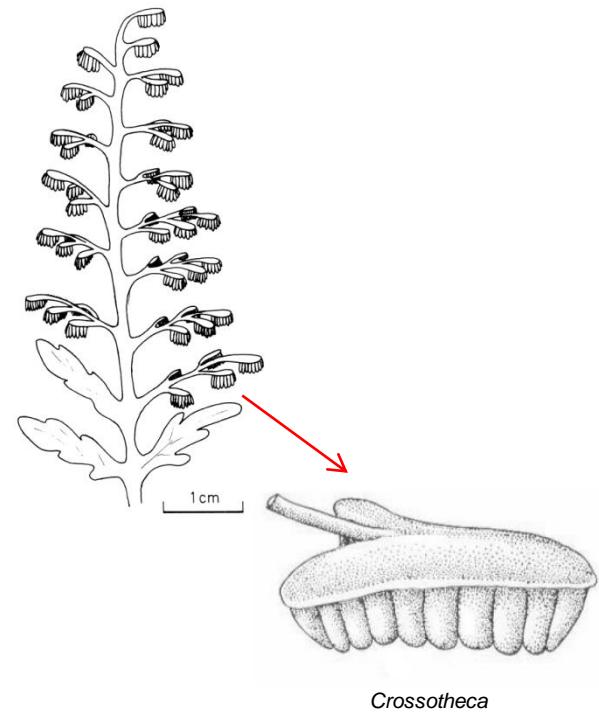


FIGURE 14.157 Suggested evolution among selected medullosan pollen organs. A. Cluster of terminal sporangia of a progymnosperm. B. Pollen sacs of the *Codonotheca*-type pollen organ. C. Incomplete fusion of pollen sacs to form a bilateral pollen organ like that of *Parasporotheca*. D. Fused ring of pollen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



řád *Medullosales*

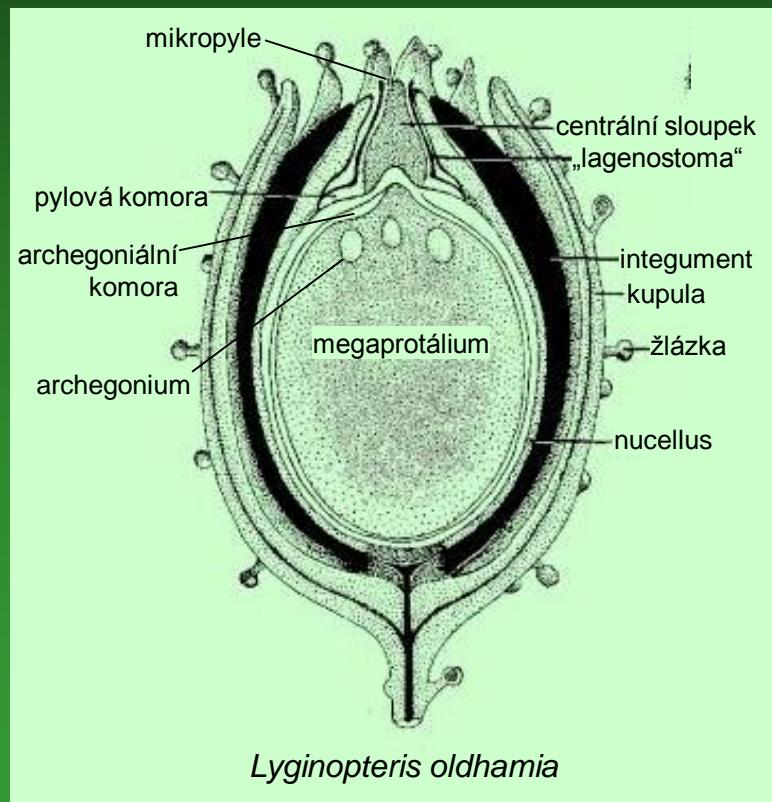
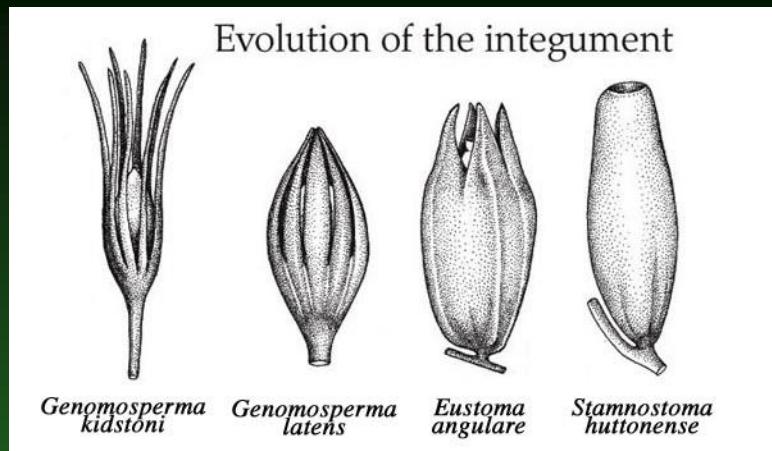
Megasporangia - s jedinou megaspórou - vajíčka v „trojobalu“:

- (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 vřeteni listů

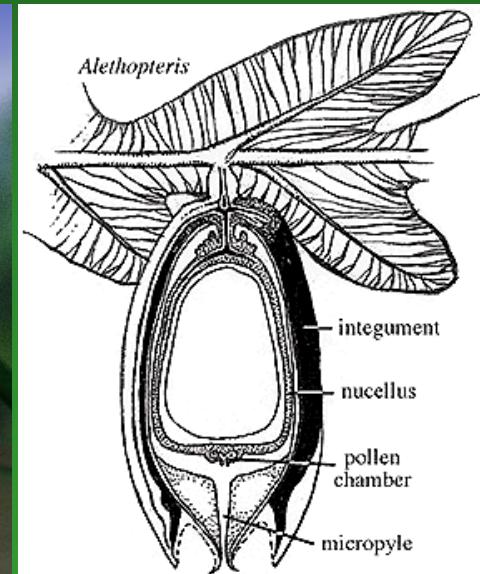
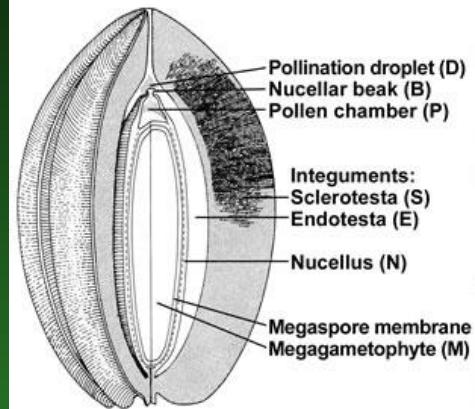
Semena - velká až 10 cm

Obal semen (testa):

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



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



Medullosa noeii

keřovitého až stromkovitého
vzrůstu, 3,5 m vysoká



Elkinsia polymorpha

ještě starší! svrchní devon (> 380 mya)
zařazení nejasné

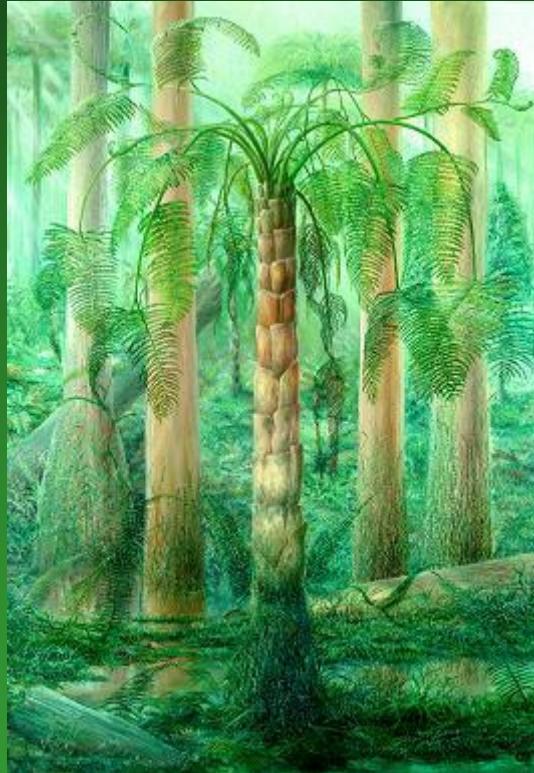


Ivy Livingstone © BIODIDAC

Mohly by být fylogenetickým předchůdcem cykasů



Cyathea



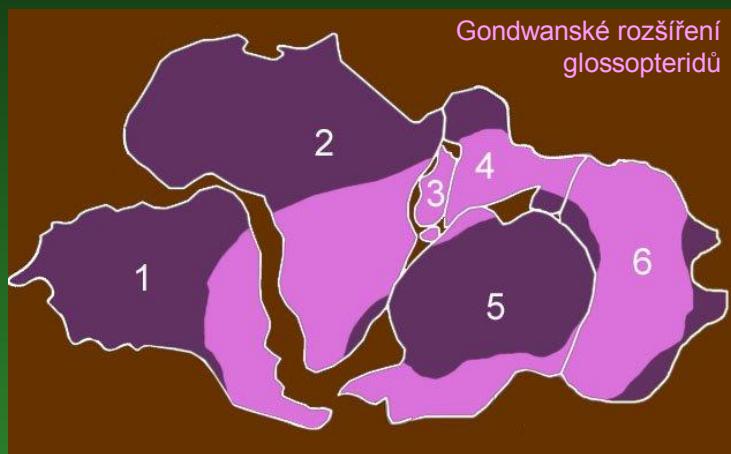
Medullosa



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

*Eretmonia*

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

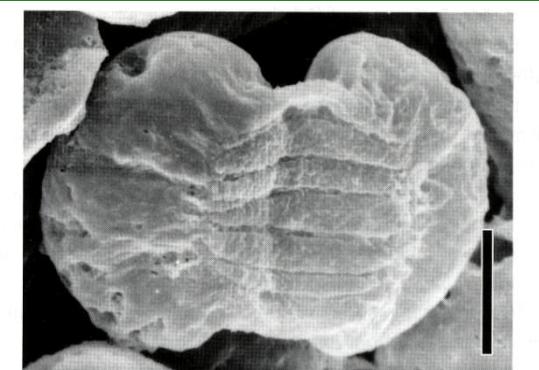


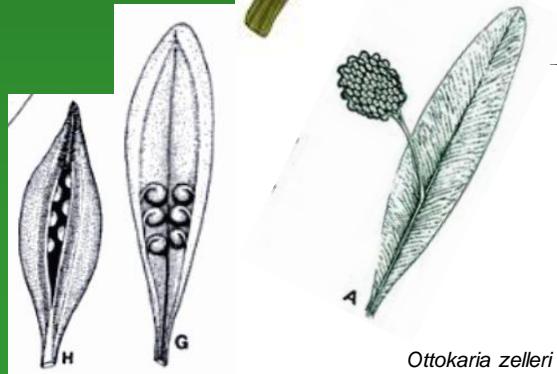
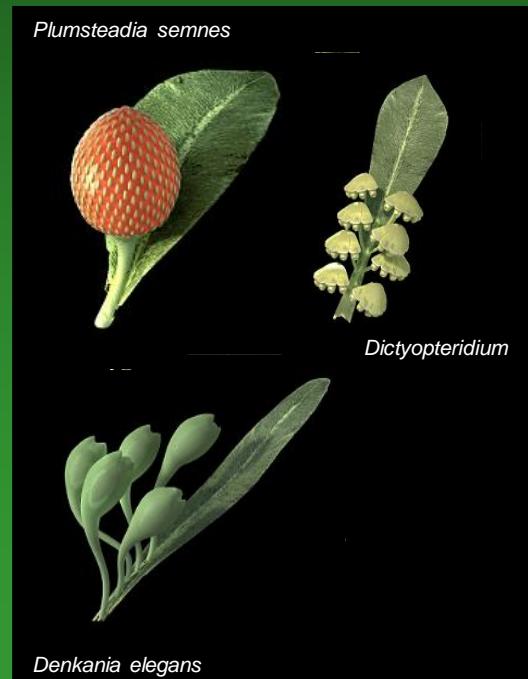
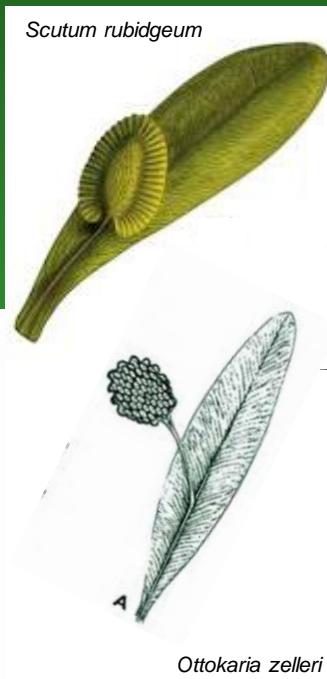
FIGURE 14.217 Pollen grain with proximal striations. Bar = 10 µm. (Courtesy S. McLoughlin.)

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

připomíná to plody lípy



Dictyopteridium

Mohly by být fylogenetickým předchůdcem kordaitů a jinanů



Glossopteris



Cordaites



Ginkgo

