



# System a evoluce vyšších rostlin

## Plavuně

### Petr Bureš



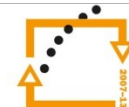
evropský  
sociální  
fond v ČR



EVROPSKÁ UNIE



MINISTERSTVO ŠKOLSTVÍ,  
MLÁDEŽE A TĚLOVÝCHOVY



OP Vzdělávání  
pro konkurenceschopnost



INVESTICE DO ROZVOJE VZDĚLÁVÁNÍ

# Oddělení *Lycopodiophyta* (plavuně)

# Plavuně jsou zelené výtrusné rostliny

vytrvalé byliny i dřeviny keřovitého a stromovitého vzrůstu  
(recentní plavuně, šídlatky a vranečky jsou drobného vzrůstu  
- několik cm, pouze ojediněle přesahují 0,5 m)

většinou  
suchozemské

v ontogenezi  
převládá sporofyt



# Fosilní záznam plavuní

Nejstarší plavuně doloženy ze spodního devonu (410-383 mil. let. B.P.)



Vrcholu rozmanitosti i maximálního podílu na biomase dosáhly v karbonu.

V permu a v mesozoiku (druhohorách) byly zatlačeny nahosemennými.

Stromové typy vyhynuly většinou již v triasu, ojediněle až v křídě.

Bylinné se zachovaly dodnes a jsou víceméně kontinuálně doloženy fosíliemi ze všech mladších období.

Nikdy však již netvořily podstatnou, dominující složku vegetace, tak jako v karbonu stromové typy.



**stonek**

nečlánkový

vidličnatě větvený

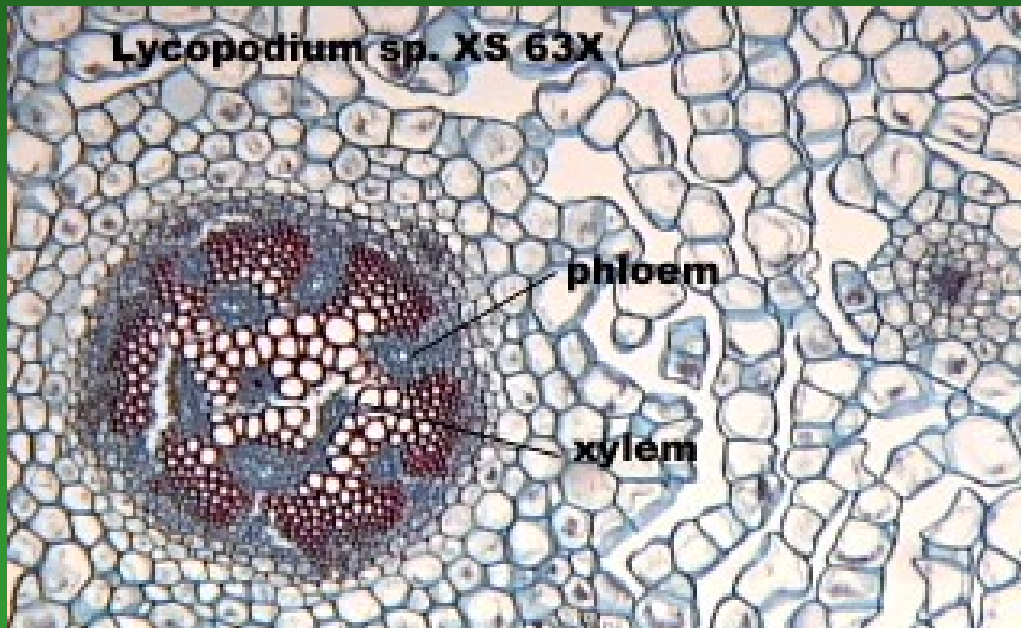
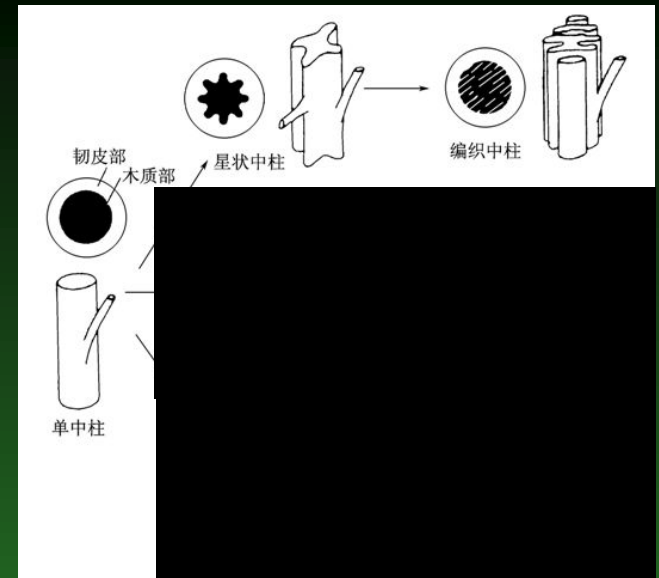
u recentních pouze bylinný,

fosilní byly také dřevnaté, sekundárně  
tloušťující.

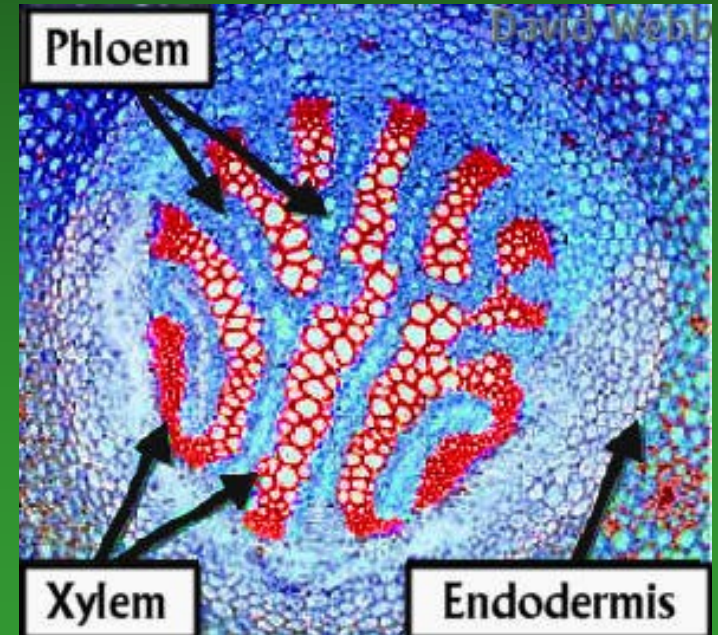


# Vodivé elementy stonku aktinostélé až plektostélé

(= komplexnější struktura vzniklá z aktinostélé rozpadem na samostatné vzájemně se podélně prolétající ploché lišty občas propojené); šídlatky mají dřevnatý kulovitý stonek vzniklý redukcí ze stromových typů obsahující kruhovitě uspořádané - eustélé



aktinostélé



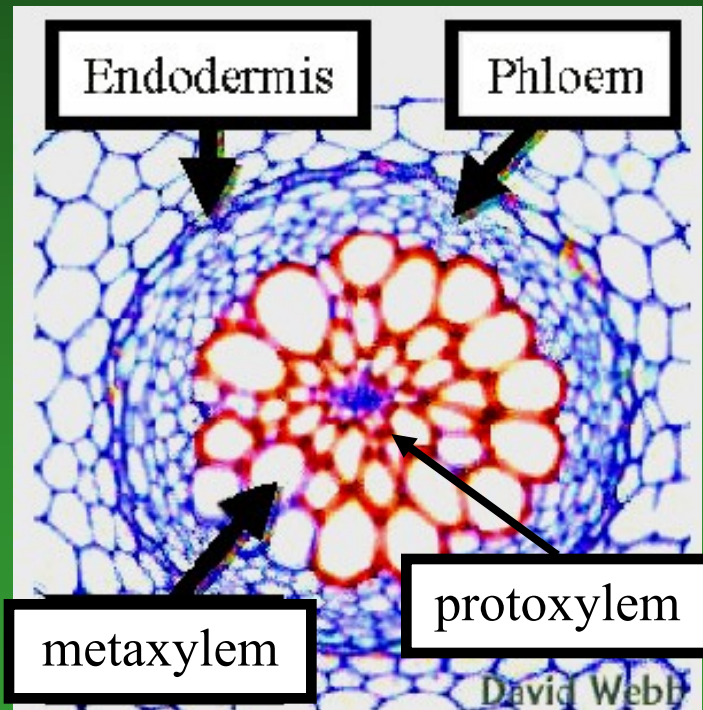
plektoleste

# Diferenciace xylemu v kořeni a ve stonku

Kořen plavuní:

protoxylem je endarchní

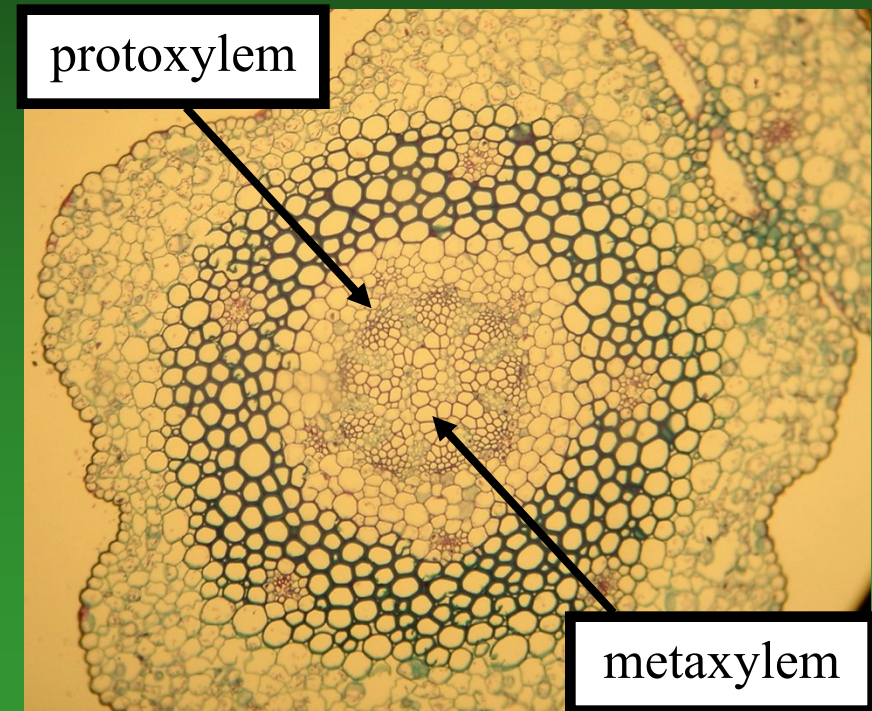
metaxylem z něj vzniká  
centrifugálně



Stoněk plavuní:

protoxylem je exarchní

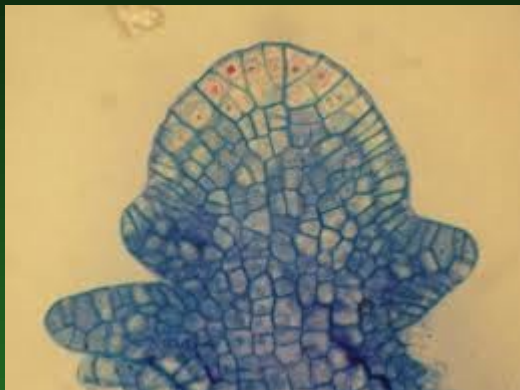
metaxylem z něj vzniká  
centripetálně



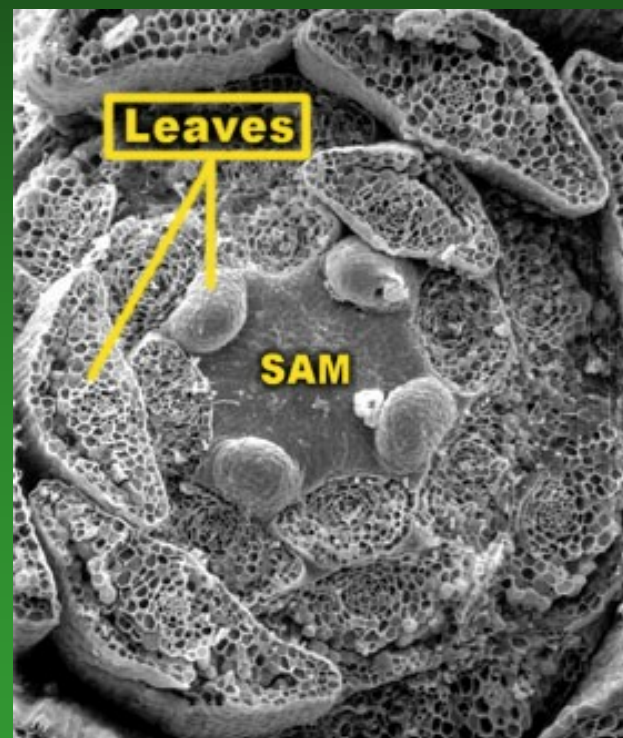
kvetoucí rostliny mají v kořeni protoxylem exarchní, ve stonku endarchní



# Vzrostlý vrchol tvoří jediná buňka

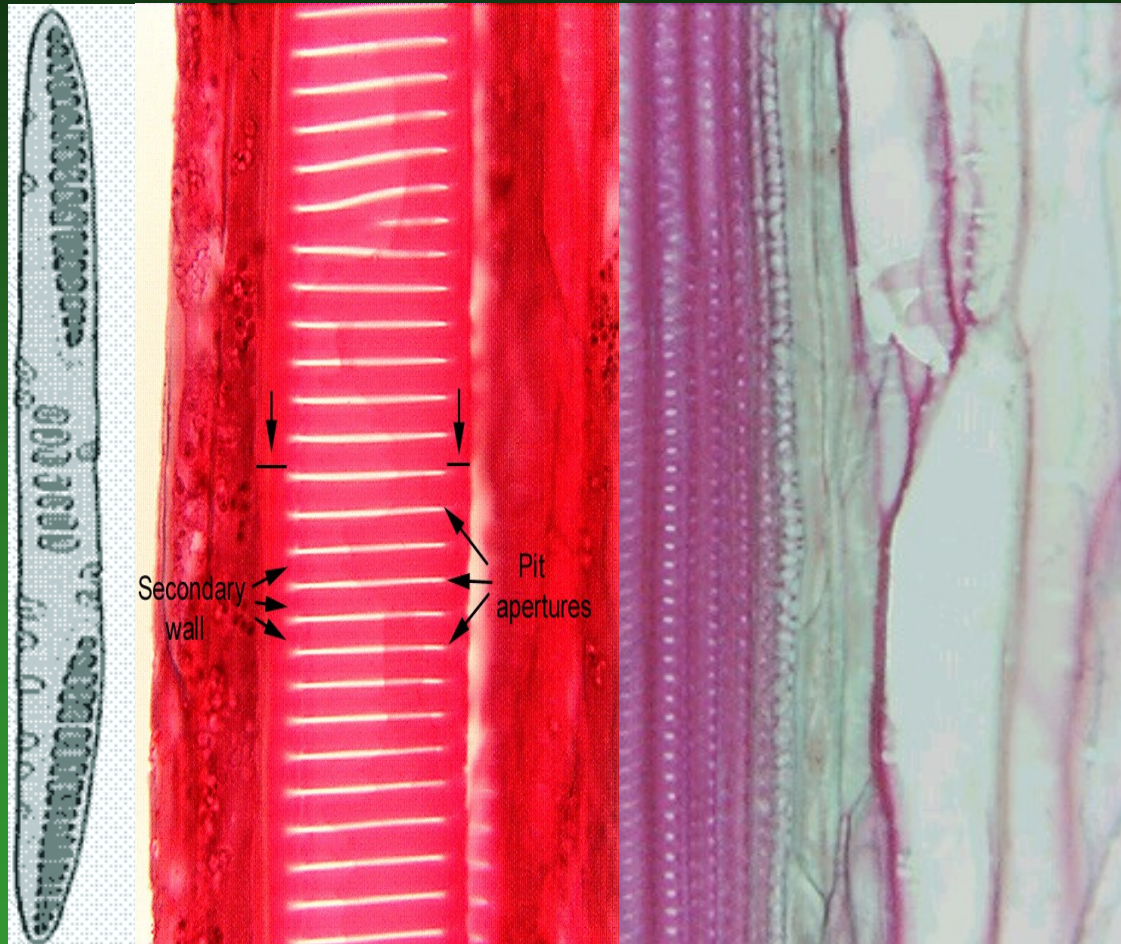


*Selaginella kraussiana*



*Lycopodium*

v dřevní části se **schodovitými tracheidami**; u vranečků - jsou dokonce primitivní tracheje



Longitudinal section of club moss (*Lycopodium*). Fig. 7.2-3 shows that club moss has narrow tracheary elements with annular secondary walls; it also has narrow tracheids with scalariform pitting. Because the tracheids are so narrow, the scalariform pit apertures cannot be really wide, so these do not have the striking ladder-like appearance of the wide tracheids in Fig. 7.2-4.

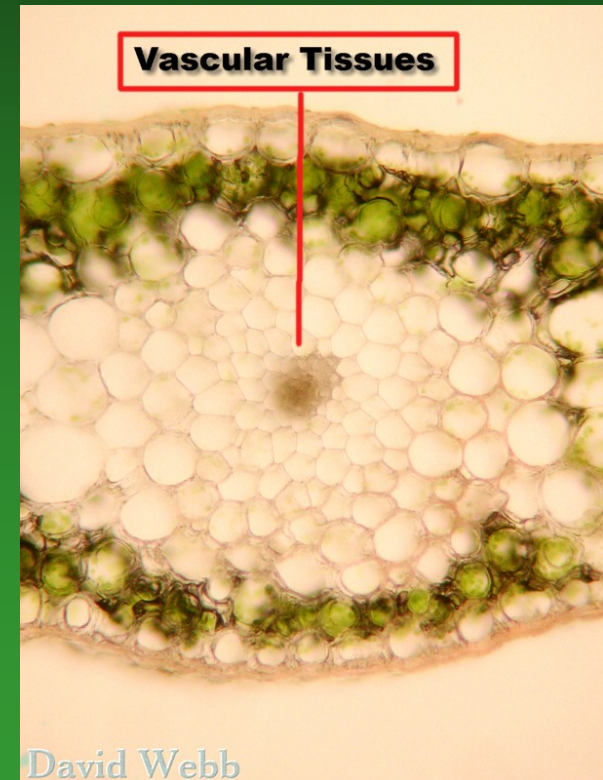
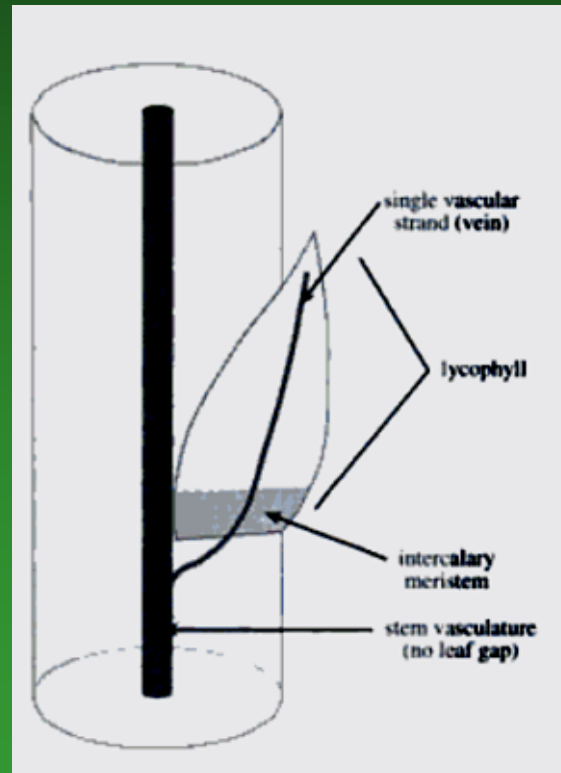


**Listy** drobné - mikrofyly, čárkovité, jednožilné, uspořádané většinou šroubovitě.

Funkčně je můžeme dělit na: sporofyly (podpírají výtrusnice), trofofyly, popř. trofosporofyly (asimilují);

Sporofyly často uspořádané do šištice (strobillus)

V proximální části mají interkalární meristém, listová žilka nevytváří hiát ve stonkovém cévním svazku



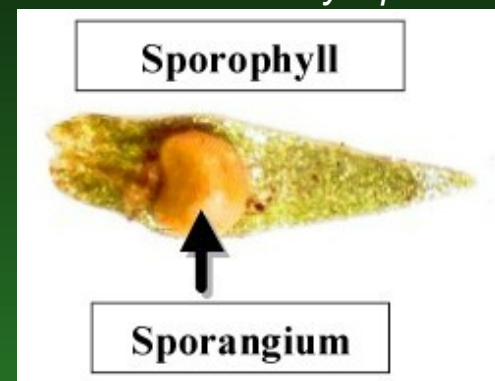
Výtrusnice (sporangia) jsou eusporangiátní,  
v paždí nebo na bázi adaxiální (vrchní) strany listů - sporofylů,



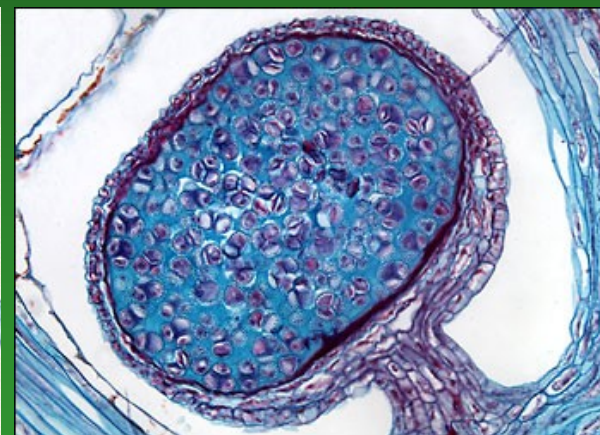
*Isoëtes*



*Lycopodium*



*Selaginella*



*Lycopodium*



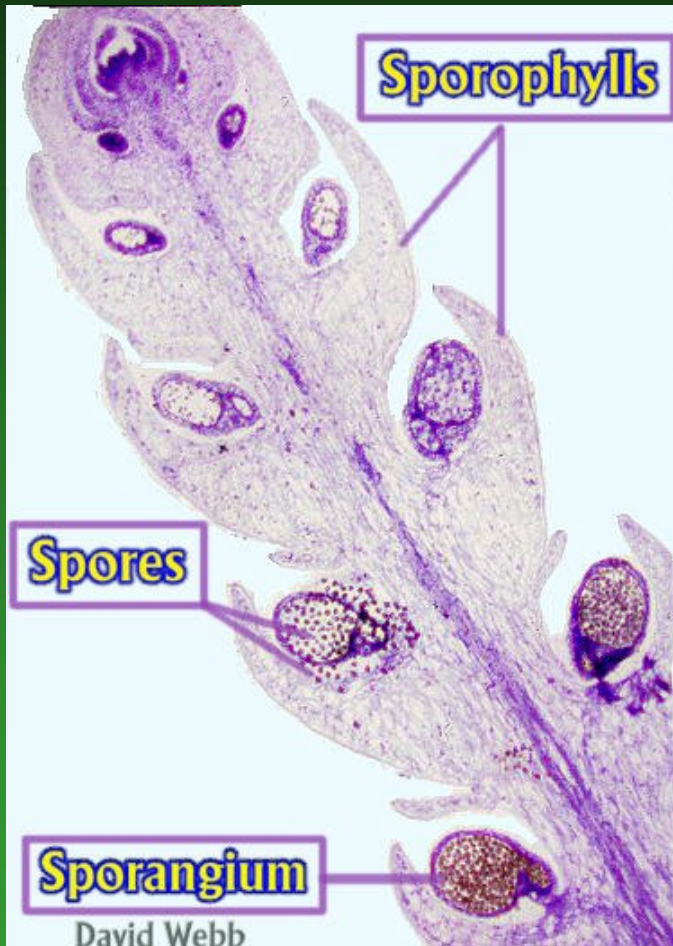
Podle diferenciace spor mohou být plavuně

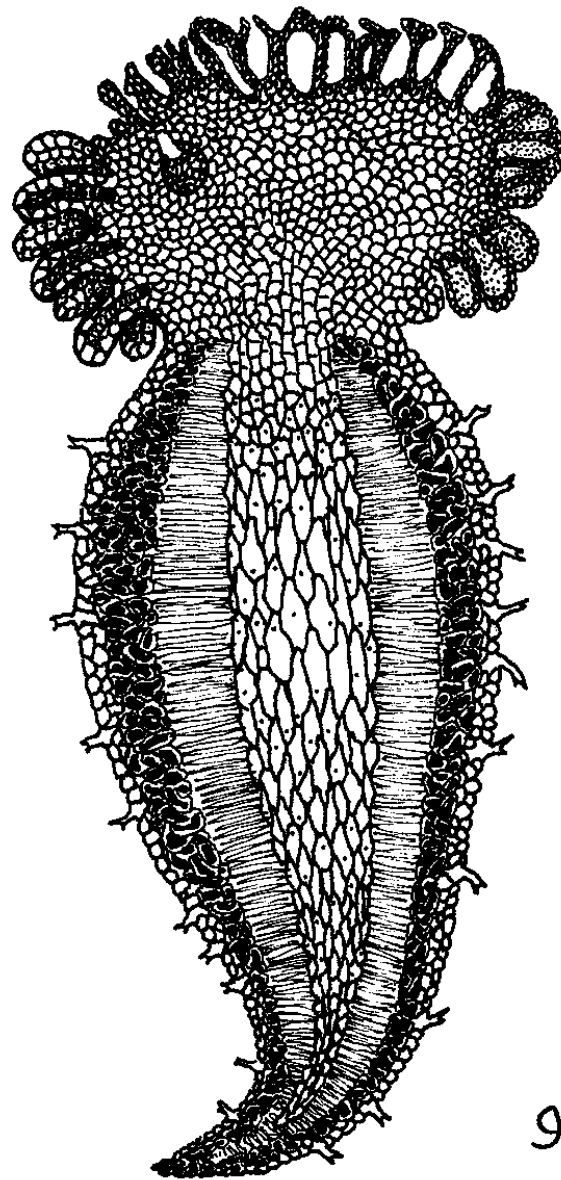
**izosporické**

u vlastních plavuní

**heterosporické**

u vranečků a šídlatek





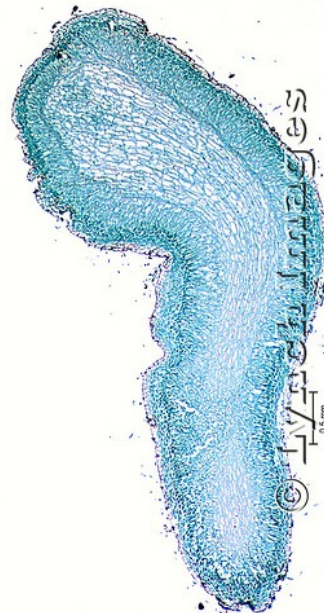
© BIODIDAC, Livingstone

**Gametofyt** drobný, tvarem řepovitý nebo válcovitý, jedno- nebo dvoudomý, dlouhověký (u recentních může žít až 20 let).

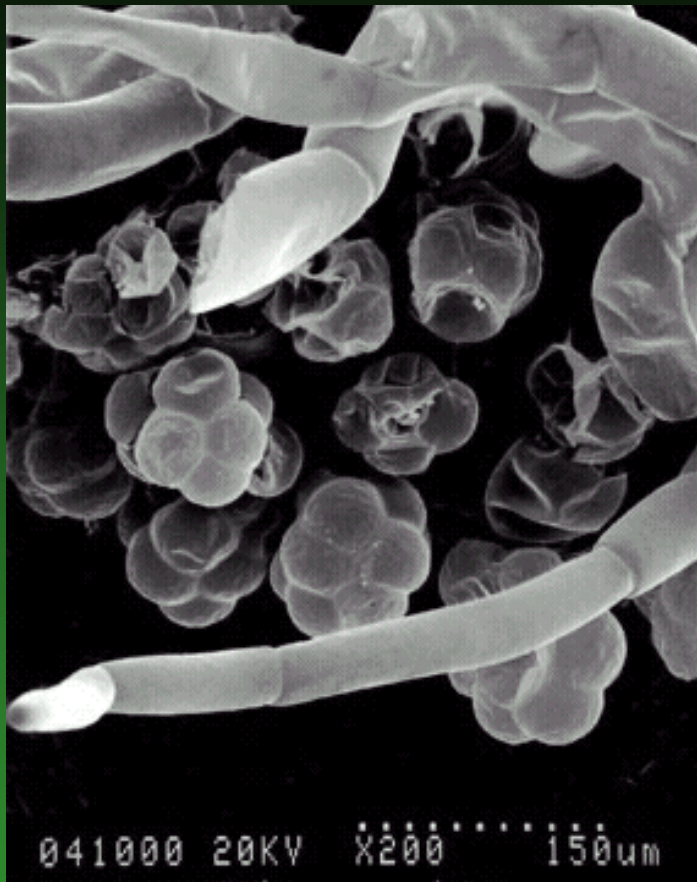
U většiny recentních zástupců v něm byla zjištěna mykorrhiza

Je buď samostatný nebo se vyvíjí uvnitř sporofytu.

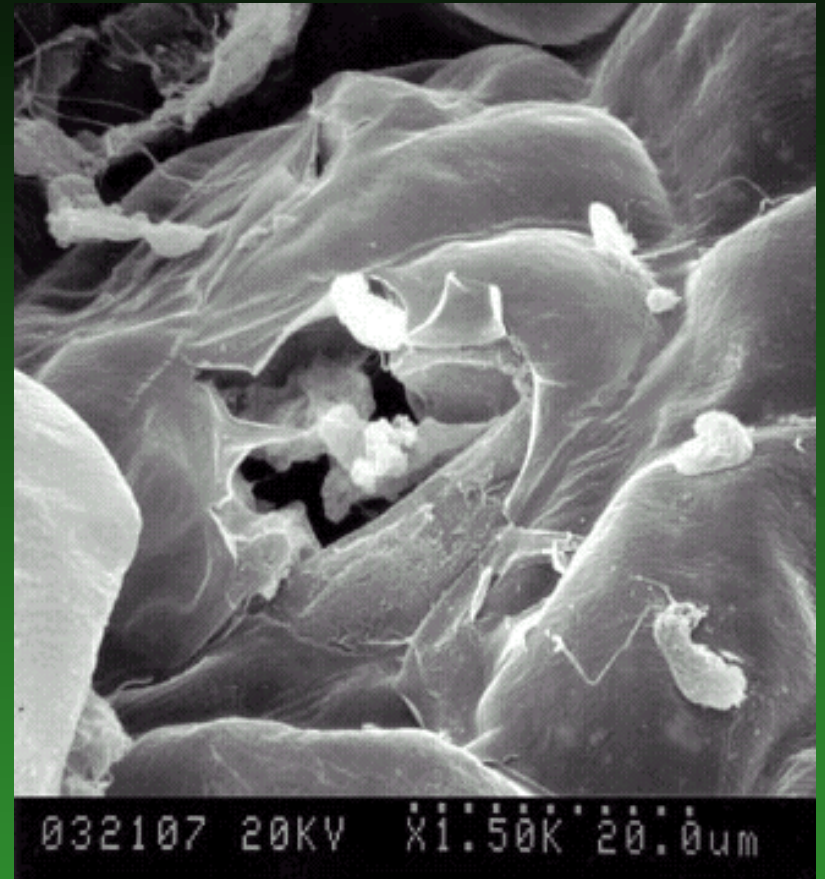
**Pohlavní orgány (antheridia a archegonia)** jsou v horní části prothalia, jejich stavba je podobná jako ryniofytů či u mechorostů.







archegonia



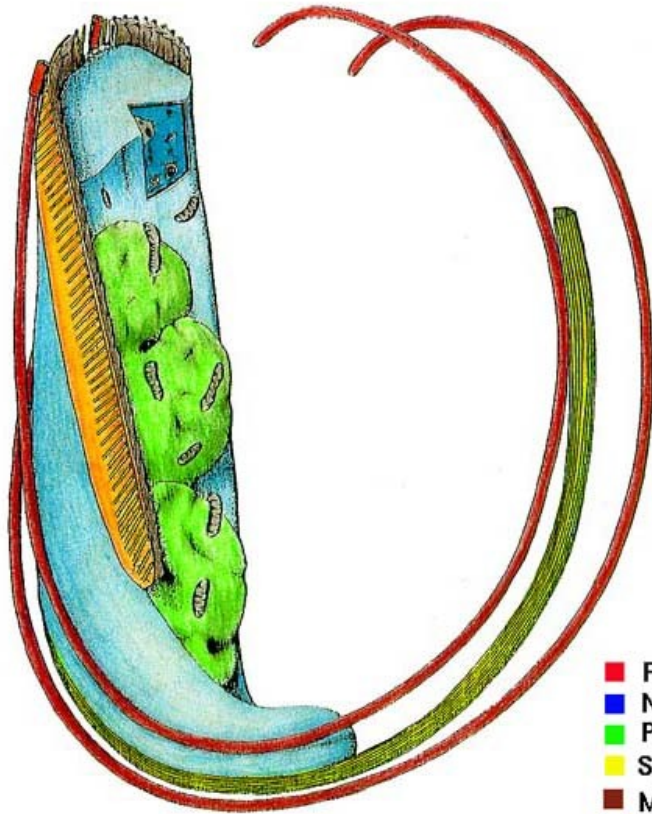
antheridia



# spermatozoidy

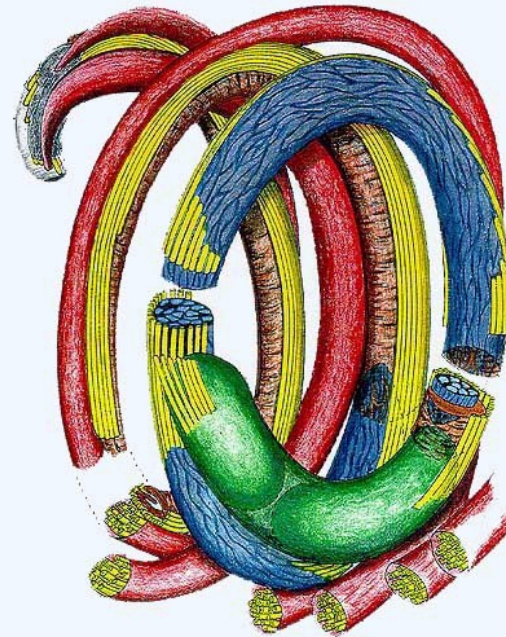
biciliátní - u většiny vlastních  
plavuní a vraneček

polyciliátní - u šídlatek a  
*Phylloglossum*



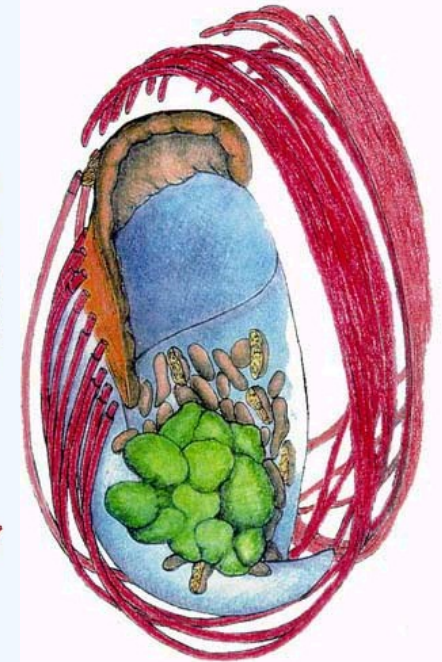
*Lycopodium obscurum*

- Flagella
- Nucleus
- Plastid
- Spline MTs
- Mitochondria
- Multilayered Structure



*Selaginella kraussiana*

- Flagella
- Nucleus
- Plastid
- Spline MTs
- Mitochondria
- Multilayered Structure



*Phylloglossum drummondii*

- Flagella
- Nucleus
- Plastid
- Spline MTs
- Mitochondria
- Multilayered Structure

# System plavuní

3 třídy:

*Lycopodiopsida* - plavuně

*Selaginellopsida* - vranečky

*Isoetopsida* - šidlatky

# 1. Třída *Lycopodiopsida*

fosilní i recentní byliny

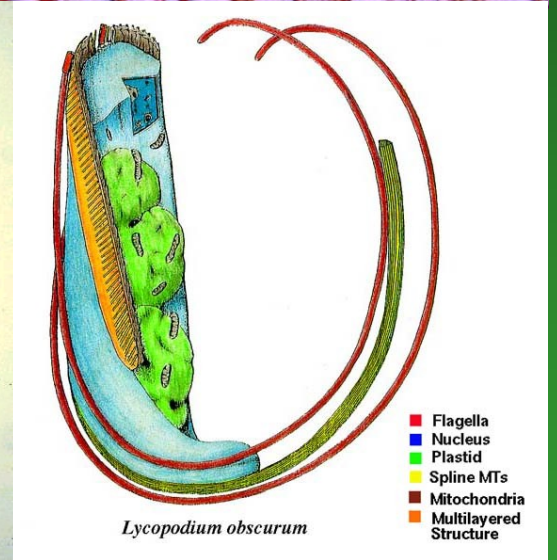
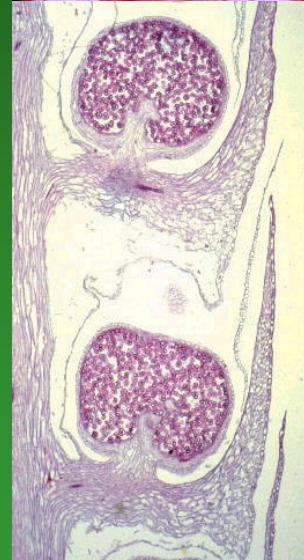
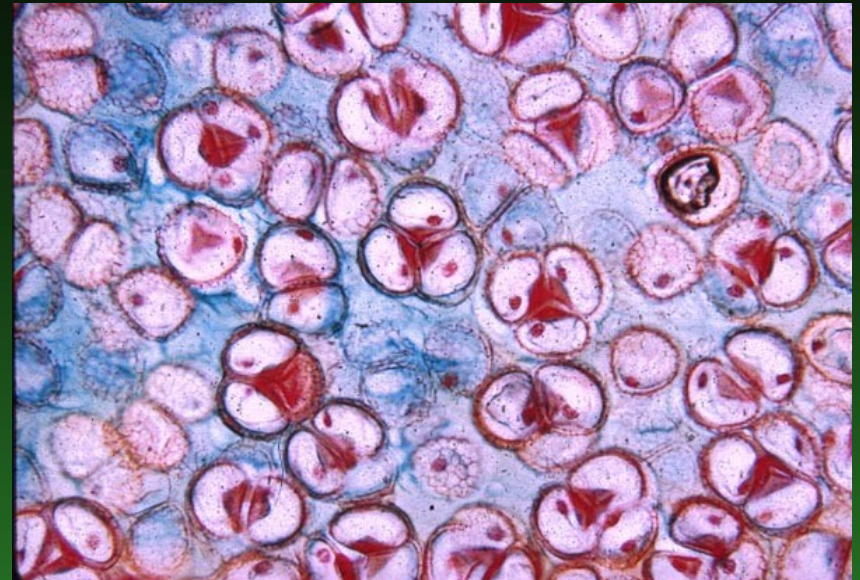
listy bez linguly (pajazýčku),  
vytrvávají na lodyze po celou  
délku života (i u fosilních)

sporangia izosporická,

výtrusy v tetrádách

spermatozoidy u recentních  
biciliátní

nejstarší nálezy ze spodního  
devonu





# Třída *Lycopodiopsida*

má 3 řády:

*Phylloglossales*

*Lycopodiales*

*Drepanophycales*



# Řád *Drepanophycales*

pouze fosilní

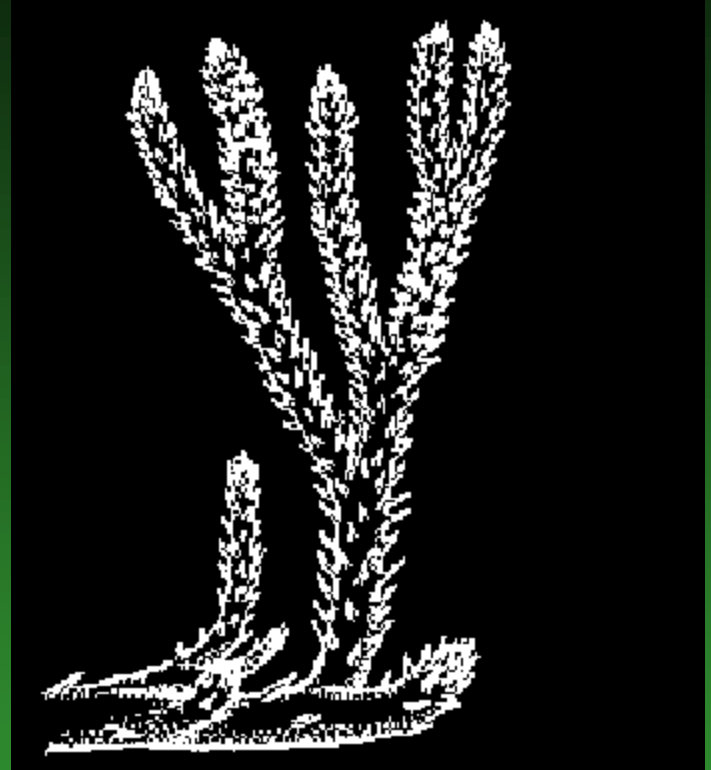
nejprimitivnější plavuně,  
blízké ryniofytům

stonky silné

střední válec aktinostélé

listy tenké, spirálovitě uspořádané,

trofosporofyly se od trofofylů tvarem neliší, nejsou  
uspořádány do strobilů





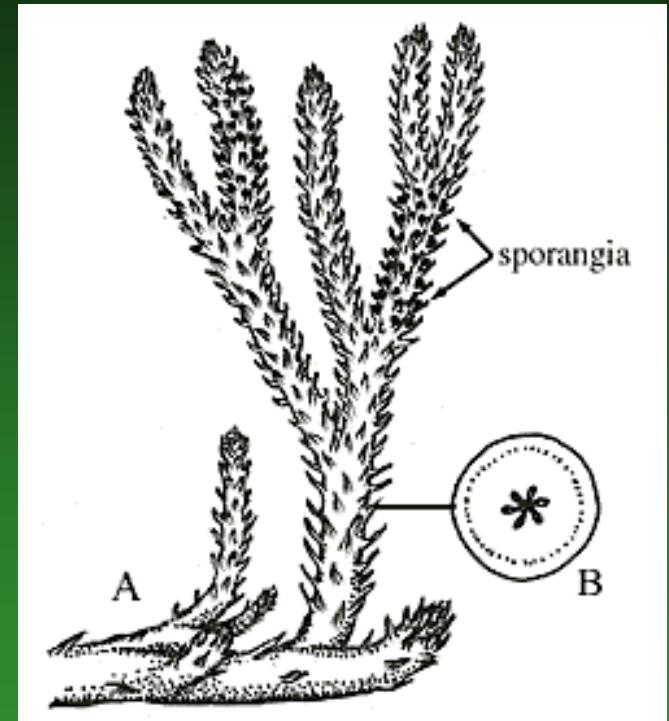
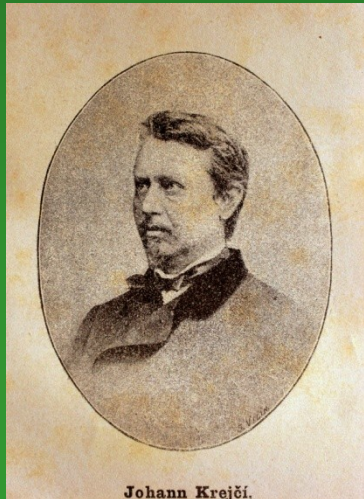
## *Drepanophycus spinaeformis* –

spodnodevonský, stonek až 4 cm silný, vysoký asi 50 cm. Vzhledově a stavbou blízký zástupcům řádu *Asteroxylales* z oddělení *Zosterophyllophyta*.

Listy tuhé, ostré, srpovitě zahnuté.

Ledvinitá sporangia na kratičkých stopečkách na svrchní straně listů.

Stopečkatá sporangia zavedla také příčinu ke spekulacím o příbuznosti rodu *Drepanophycus* se zástupci recentní čeledi *Huperziaceae*.



Byl objeven poprvé naším paleobotanikem Krejčím v roce 1881 na našem území.

## *Baragwanathia logifolia*

pokročilejší, rovněž spodnodevonská  
s tenkými (0.5 mm)  
a dlouhými (50 mm) listy.



Sporangia v paždí trofosporofylů, často i volně na stonku bez vztahu k inzerci listové.

Tvoří přechod k následujícímu řádu - *Lycopodiales*.

# Řád *Lycopodiales* (plavuňotvaré)

Zahrnuje recentní i fosilní zástupce

Rozpadá se ve 2 čeledi:

*Huperziaceae* - vrancovité

*Lycopodiaceae* - plavuňovité





# Čel. *Huperziaceae* (vrancovité) - 1

trsnatý vzhled

přímé nebo převislévidličnatě větvené stonky

kořeny v nodech ve spodní části stonků

*Huperzia squarrosa*



## Čel. *Huperziaceae* (vrancovité) - 2



trofosporofyly se tvarově neliší od trofofylů

trofosporofyly netvoří strobily

sporangia krátce stopečkatá



## Čel. *Huperziaceae* (vrancovité) - 3

Jediný rod vranec (*Huperzia*) ca 150 převážně tropických epifytických druhů. U nás jen vranec jedlový (*Huperzia selago*), rostoucí na sutích v ho-rách nad horní hranicí lesa, v nižších polohách je velmi vzácný na skalách. Zasahuje také daleko na sever v Grinnellově zemi roste až k 80° s. š.



## Čel. *Huperziaceae* (vrancovité) - 4

Paralelně se vedle sexuálního rozmnožování rozmnožuje i vegetativně - **pupeny v paždí listů** - obchází tak fázi haploidní (endofytně mykorrhizickou), která od vzniku spóry po uzrání gametangií trvá mnohdy až 12 let! Spóra samotná je pro vysoký obsah sporopoleninů značně rezistentní a ve svém vývoji prodělává až 7-leté období klidu.



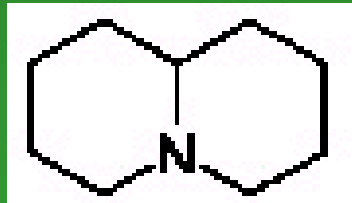
modifikovaná větev  
produkující  
rozmnožovací pupen

rozmnožovací pupen

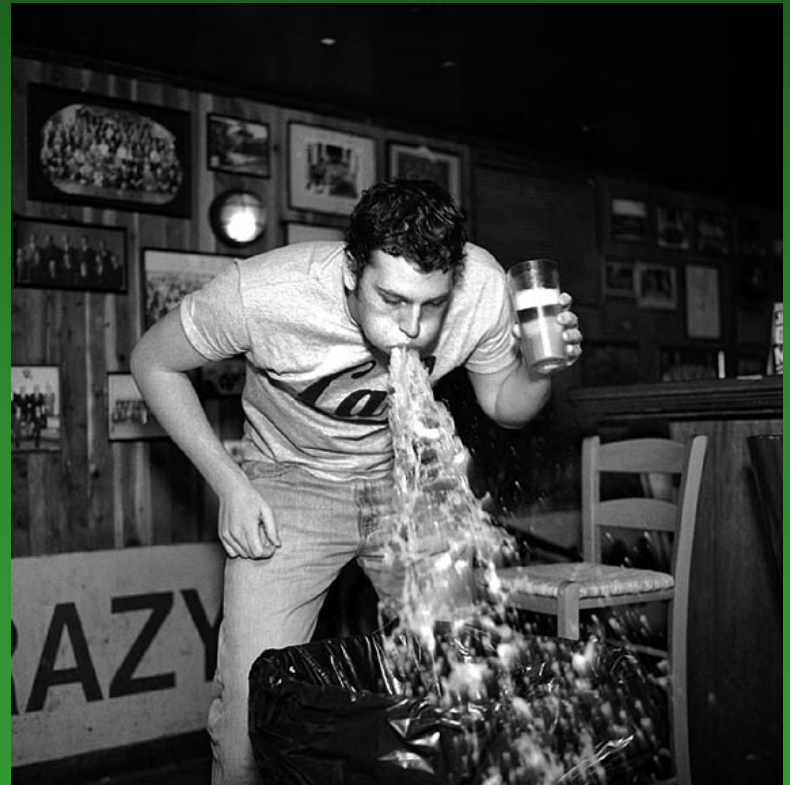


## Čel. *Huperziaceae* (vrancovité) - 5

Toxické chinolizidinové alkaloidy - např. selagin, obsažené v *Huperzia selago* vyvolávají v kombinaci s alkoholem velmi nepříjemné stavy doprovázené úporným zvracením. V Rusku byly proto konány pokusy používat tuto rostlinu při léčbě alkoholiků (k vyvolání reflexního odporu k alkoholu).



chinolizidin





# Čel. *Lycopodiaceae* (plavuňovité) - 1

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

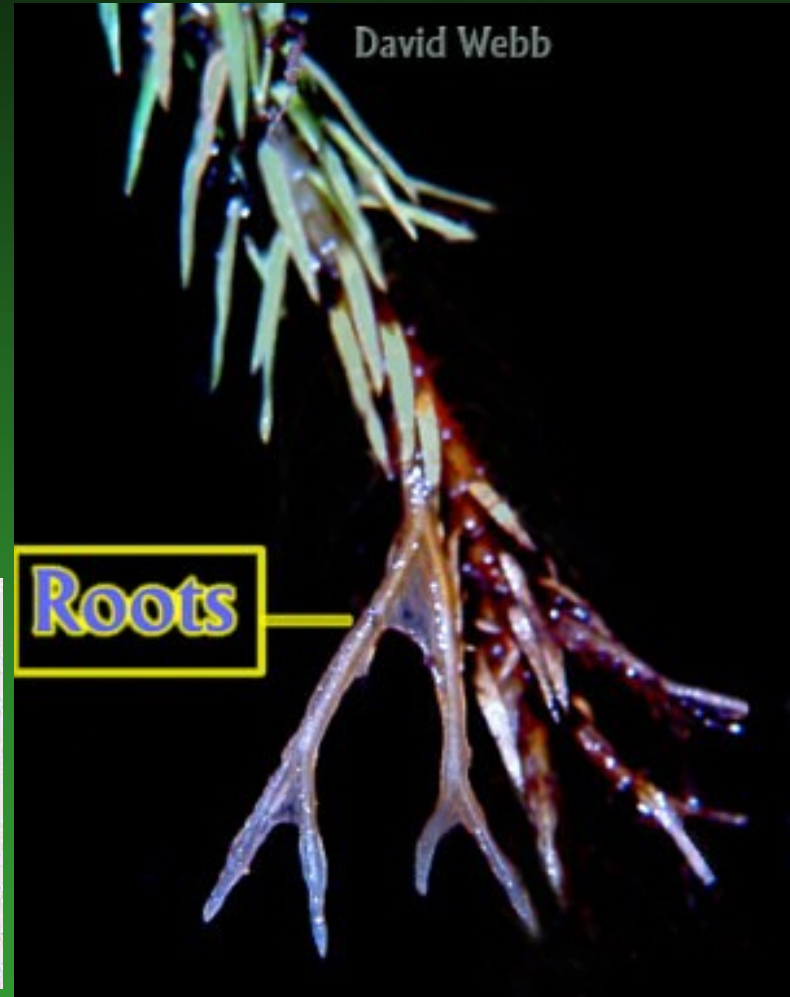
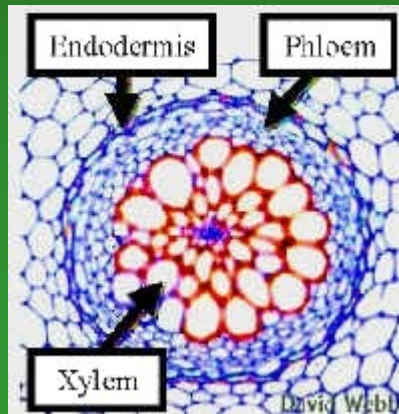
Vodorovný  
poléhavý  
monopodiálně  
větvený stonek  
jehož silnější  
větvě rostou  
stále  
horizontálně v  
jednom směru a  
slabší větve  
odbočují ve  
směru  
vertikálním a  
dále se  
vidličnatě větví



*Lycopodiella cernua* – Havajské ostrovy

# Čel. *Lycopodiaceae* (plavuňovité) - 2

Kořeny jednoduché nebo vidličnatě větvené, adventivní - vyrůstají z horizontálního stonku





# Čel. *Lycopodiaceae* (plavuňovité) - 3



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



Foto: Lars Hedenäs



# Čel. *Lycopodiaceae* (plavuňovité) - 4

Celkem 7 rodů s asi 450 druhy, převážně v tropech. Celkové rozšíření čeledi má kosmopolitní charakter. U nás 9 dosti vzácných druhů.

Nejhojnější a nejznámější je patrně plavuň vidlačka (*Lycopodium clavatum*), lidově zvaná též "jelení parůžky" či "jelení skok". Roste na vřesovištích a na světlinách v jehličnatých lesích.



## Čel. *Lycopodiaceae* (plavuňovité) - 5

Spory *Lycopodium clavatum* mají vysoký obsah tuku. Používaly se pro divadelní efekty jako bleskový prášek. Pro své hygroskopické vlastnosti se užívaly také jako zásyp pro děti či v daktyloskopii. V metalurgii sloužily k vyprašování odlitkových forem.





# Čel. *Lycopodiaceae* (plavuňovité) - 6

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

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

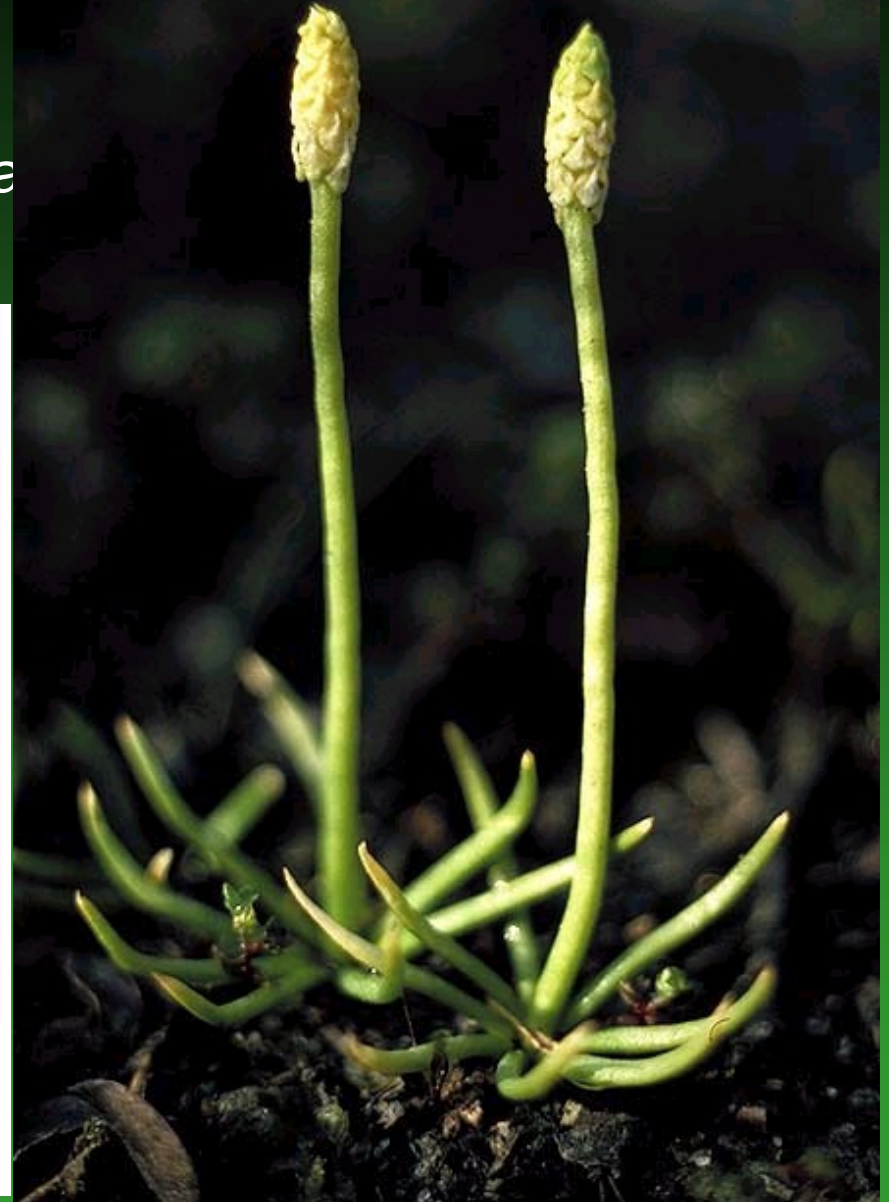
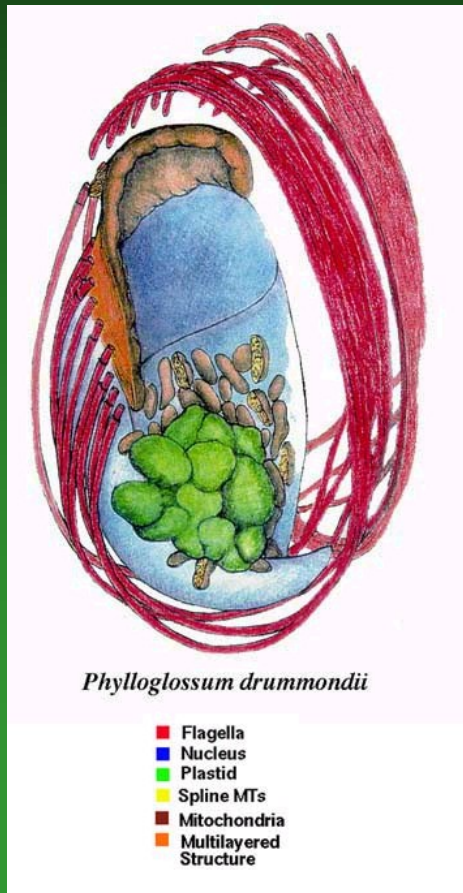




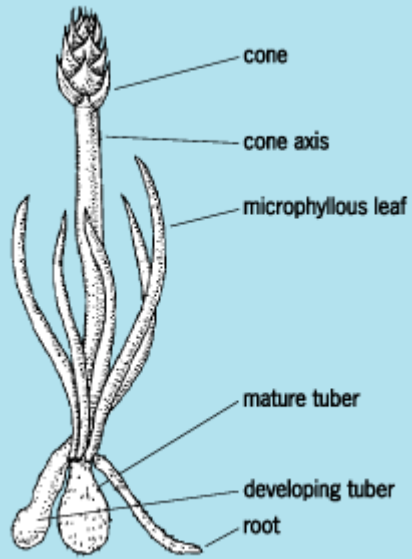
## Řád *Phylloglossales*

jediná čeleď, jediný druh  
*Phylloglossum drummondii*,  
rostoucím v Austrálii, na Tasmánii a  
na Novém Zélandu.

Má přizemní  
růžici  
čárkovitých listů  
a stvol  
zakončený  
krátkým  
klasovitým  
strobilem. Má  
polyciliátní  
spermatozoidy.



Má podzemní hlízkky,  
které mu umožňují  
přežít období sucha.





Dorůstá několika 3–5 cm výšky. Předpokládá se, že *Phylloglossum* vzniklo neotenizací.

Rod má s největší pravděpodobností také fosilní zástupce.



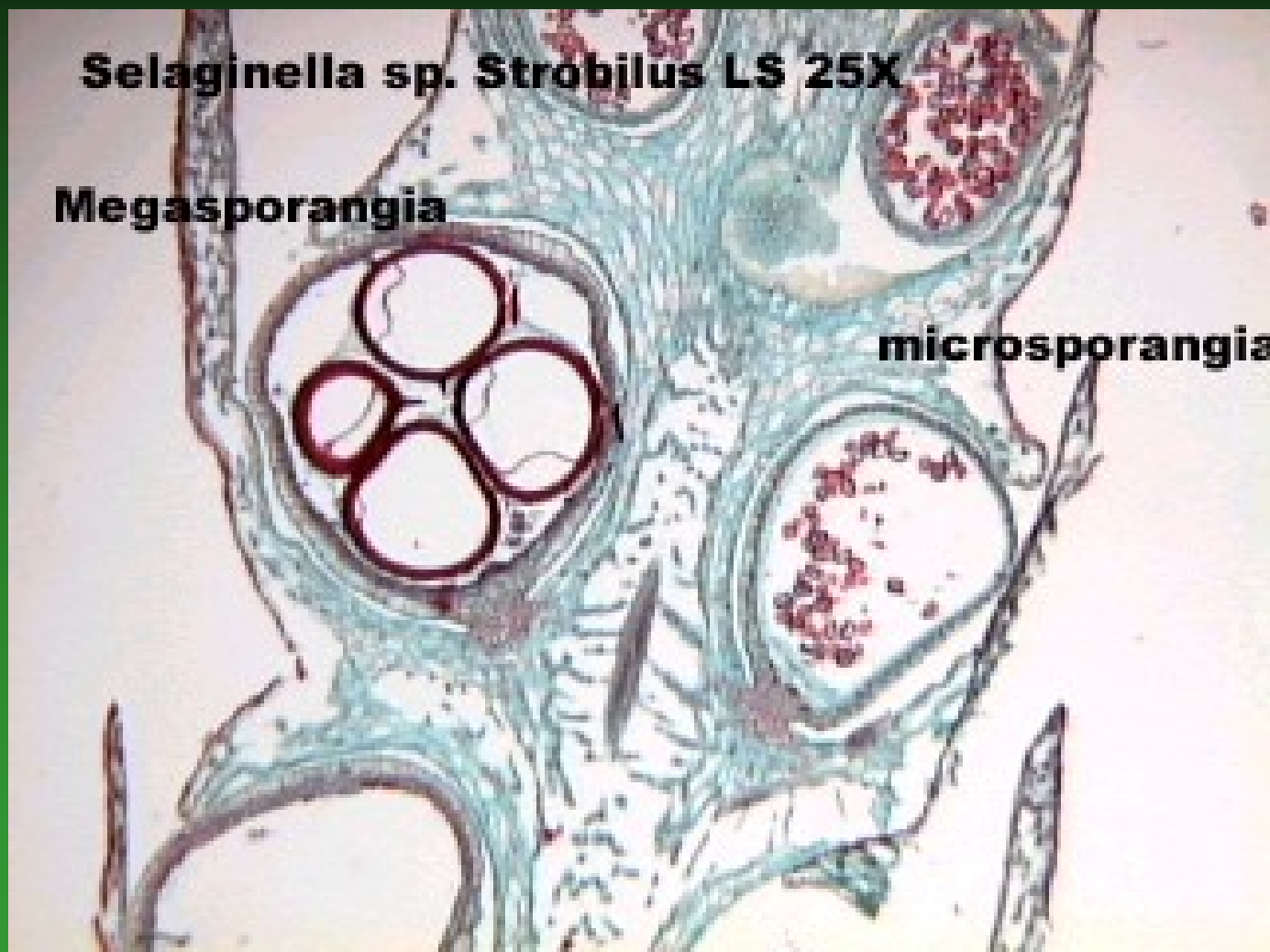


## Třída *Selaginellopsida* (vranečky)

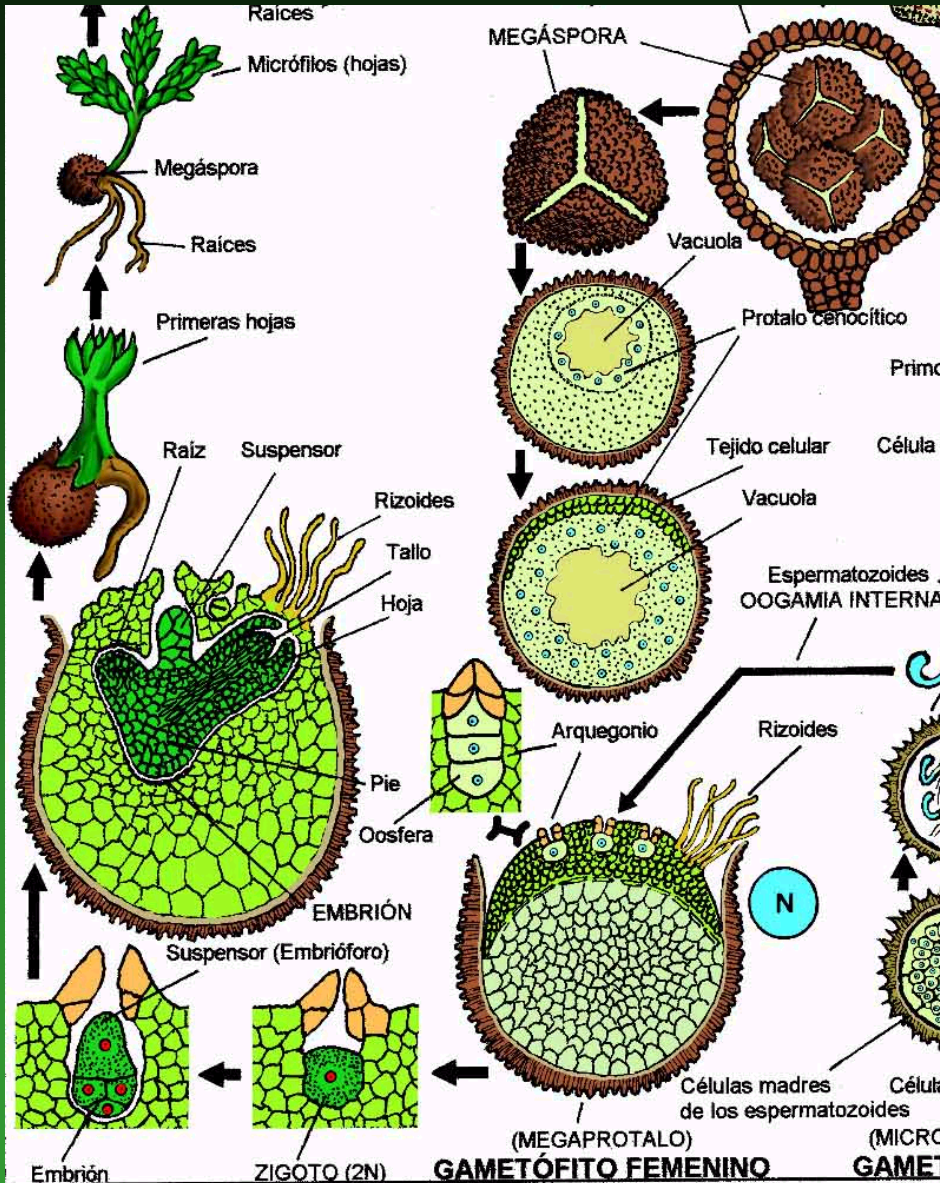
drobné byliny, vzhledem připomínající statnější mech; listy malé s lingulou, vytrvávají po celou délku života; nejstarší spolehlivé nálezy pocházejí ze svrchního karbonu



Sporangia heterosporická, strobily oboupohlavné, mikrosporangia v horní části strobilu, megasporangia v dolní části strobilu, megasporangia mají 4 megaspóry, z nichž často dozrává jen jediná



# Samičí gametofyt vranečeků



redukovaný,

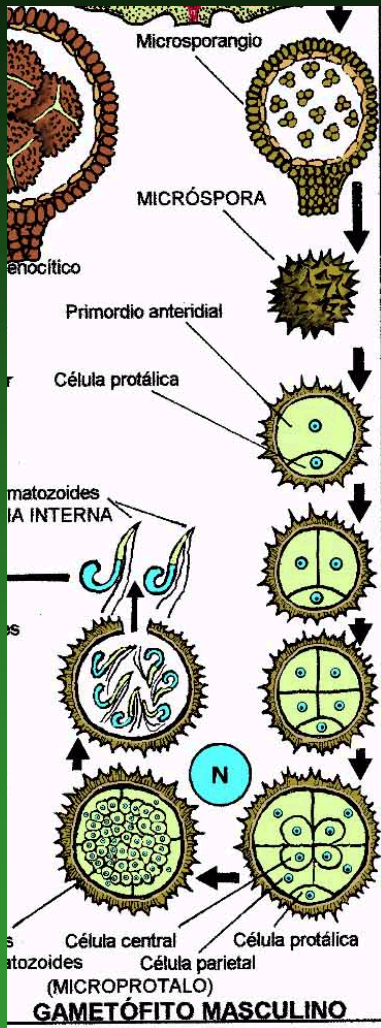
roste v obalu původní spóry v megasporangiu,

po vytvoření archegonií stěna spóry praskne působením vlhkosti

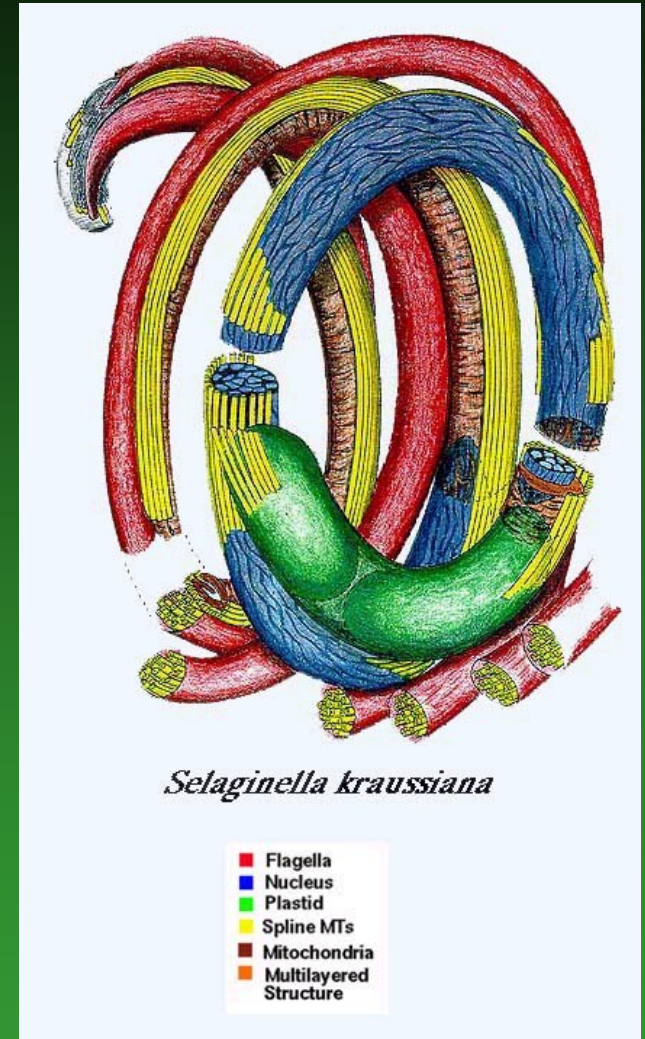
megaprothalam pak vyčnívá z megaspóry - obnažuje archegonia a svazky rhizoidů, které poutají vodu nutnou k pohybu spermatozoidů.



# Samčí gametofyt vranečků



Mikrospóry se také diferencují uvnitř svého obalu v mikroprothalam s jedním antheridiem ještě uvnitř mikrosporangia. Spermatozoidy oplodňují oosféru buď ještě na mateřské rostlině nebo až mimo ni. Spermatozoidy recentních vranečků jsou biciliární



Megaprotalium s oplodněným archegoniem uzavřené v původním obalu spory odpadne na zem, kde jakoby ze semene vyklíčí ze zygoty nový sporofyt

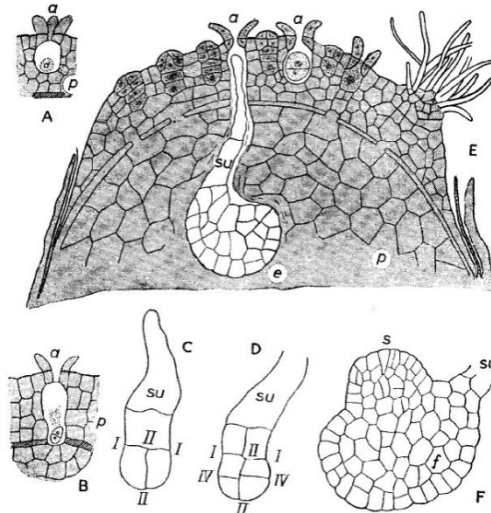
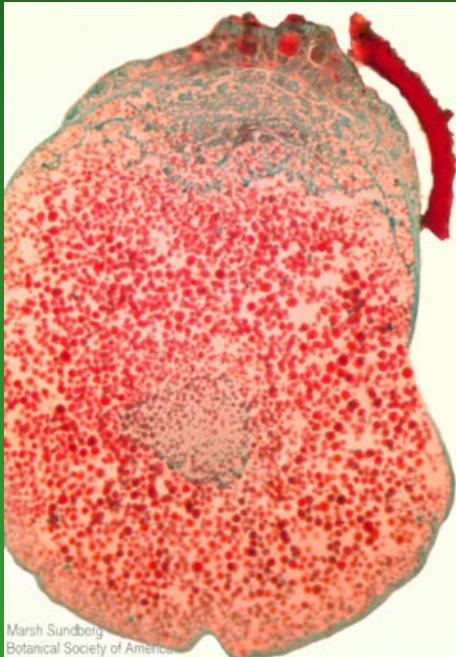
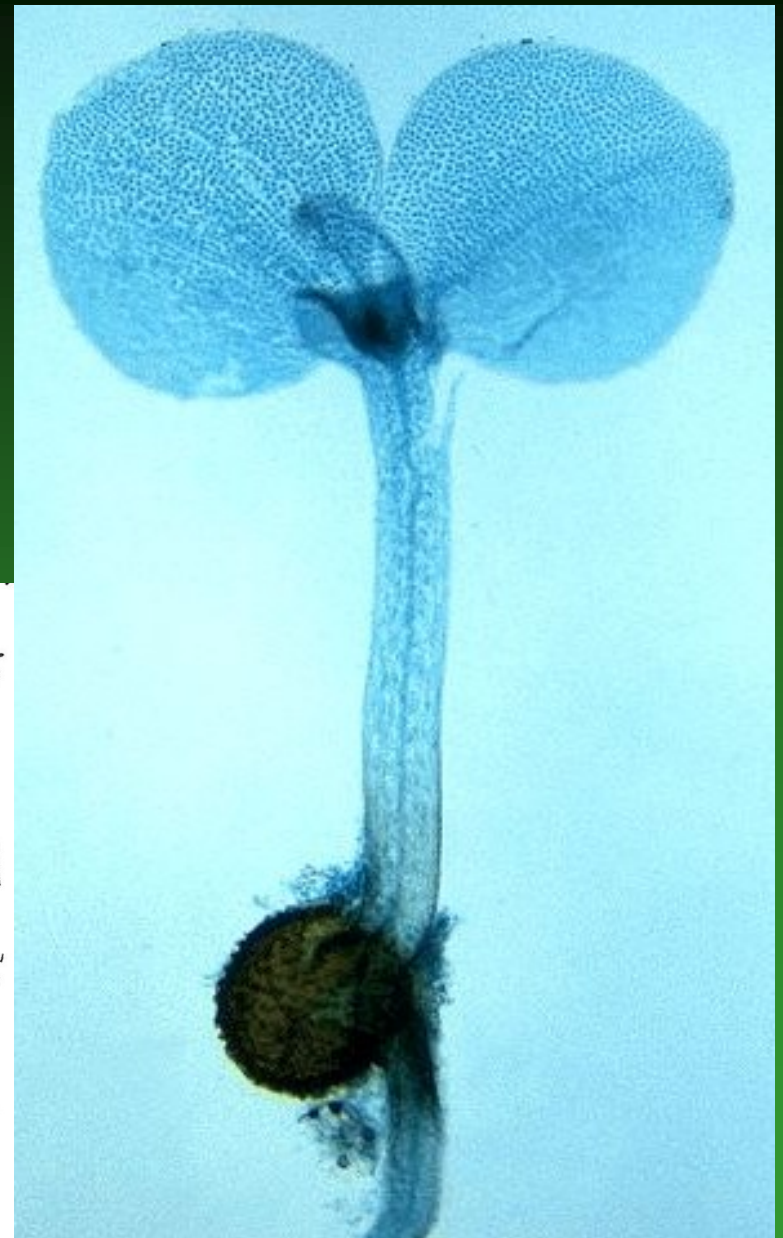


Fig. 26. Embryogeny in *Selaginella pouteri*

A, Archegonium, *a*, with ovum. B, Enlarged venter with young embryo showing first transverse wall. C, D, The segmentation of the enlarging embryo. E, The elongated embryo, *e*, becomes deeply embedded in the gametophyte but begins to curve round. F, An early stage in the organisation of the embryo proper; *s*, the apical cell of the shoot; *f*, the greatly enlarged foot; *su*, suspensor; (all  $\times 225$ ; after Bruchmann).





třída má jediný řád ***Selaginalles*** (vranečkotvaré)

se 2 čeleděmi:

*Selaginellaceae*

*Miadesmiaceae*

## Čel. *Selaginellaceae* (vranečkovité)

těžiště rozšíření má tato čeleď v tropech a subtropech  
v menší míře její zástupce však najdeme i v mírných popř. studených pásech

Rostou často v podrostu tropických pralesů.  
Pro většinu jsou typické malé (stenotopní) areály většiny druhů, které jsou důsledkem heterosporie



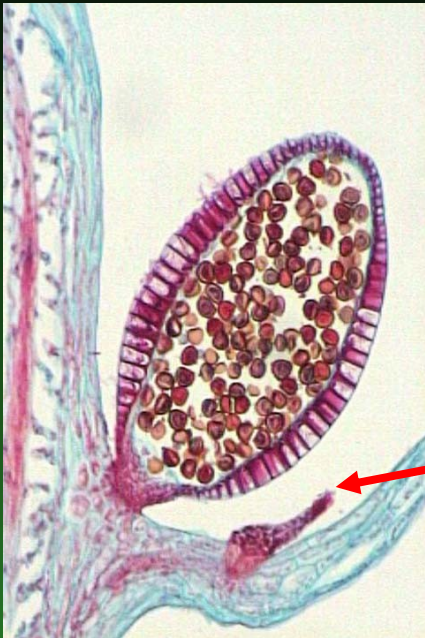


V úhlu větví pseudomonopodiálně větveného stonku vyrůstají někdy nahé větévky zakončené kořeny = pozitivně geotropicky orientované **rhizofory** (kořenonoši).



# Pajazýček (lingula)

Na bázi mohou být listy vranečků a šídlatek opatřeny **pajazýčkem** emergenčního původu (**lingula**).



U vlastních plavuní (tř. *Lycopodiopsida*) lingula chybí (elingulátní typy).

Lingula má sací funkci může přijímat dešťovou vodu, o čemž svědčí napojení trachey.

Podle některých autorů však není vyloučeno, že linguly mohly sloužit i k produkci alelochemických látek, které lákaly karbonický hmyz.

Karbonický šváb

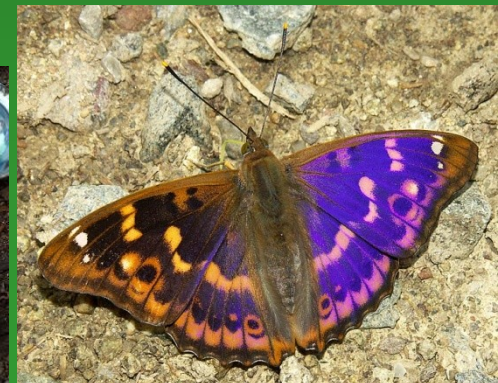


Karbonická vážka





Duhově zbarvený vraneček  
*Selaginella willdenowii*  
z východní Asie





Rod vraneček (*Selaginella*)  
listy má ve spirále.

V naší flóře se vzácně v horách  
vyskytuje jediný druh - vraneček  
brvitý - *Selaginella*  
*selaginoides*

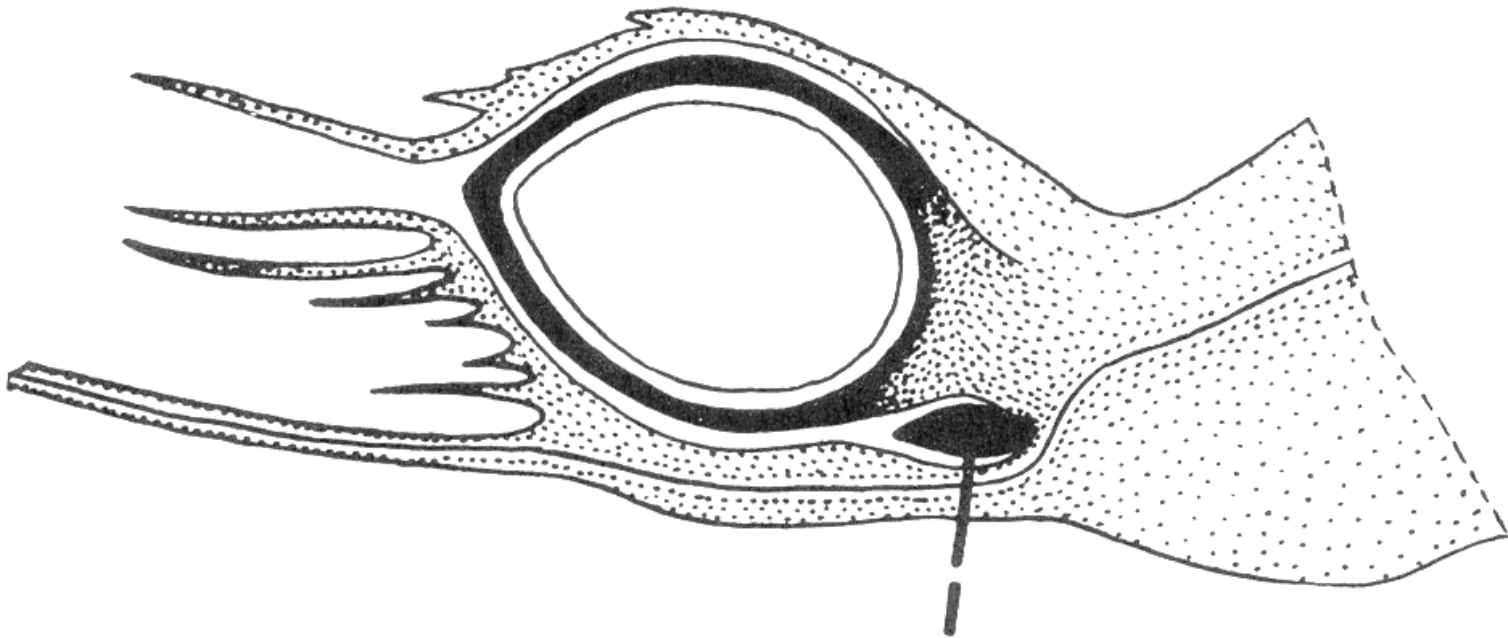




Rod vranečka  
(*Lycopodioides*)  
listy ve 4 řadách  
zahrnuje asi 600 druhů  
rozšířených převážně v  
tropech a subtropech  
U nás pouze velmi vzácně  
pouze vranečka švýcarská  
*Lycopodioides helvetica*.



fosilní druh *Miadesmia membranacea*  
pochází ze svrchního karbonu  
vzhledem je podobná vranečkům  
megasporangium s jedinou megaspórou  
vyvinula se u ní primitivní semennost!





## Třída *Isoetopsida* (šídlatky)

recentní byliny, fosilní i dřeviny, často i velkých rozměrů -  
první stromy

listy

s lingulou

spirálovitě uspořádané

u dřevinných typů opadávají a zanechávají výrazné stopy

sporangia heterosporická

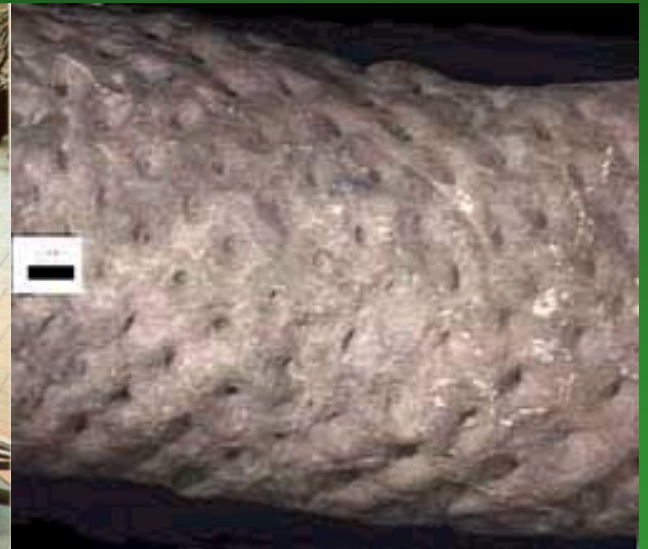
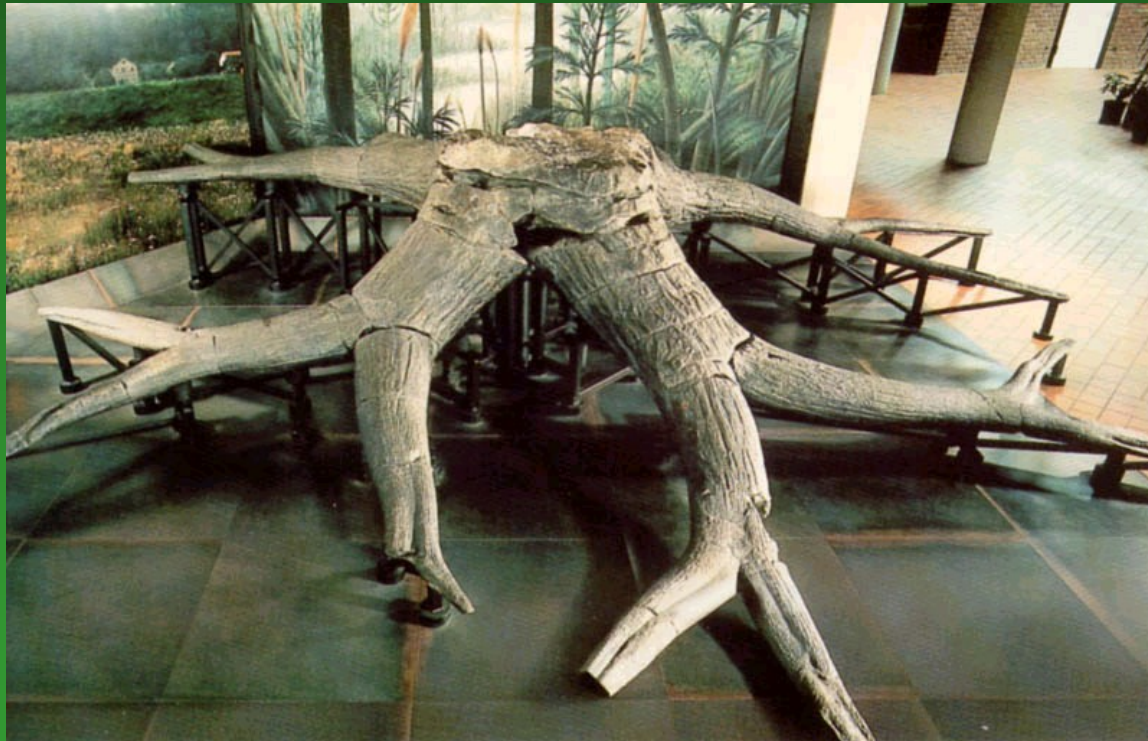
spermatozoidy u recentních polyciliátní

# Řád *Lepidodendrales*

Fosilní stromy;

**oddenek masivně vyvinutý, vidličnatě větvený**

Kořeny adventivní, spirálovitě na nejmladších částech oddenku jako tzv. přívěsky (appendices) zanechávaly po opadu **kruhové jizvy**



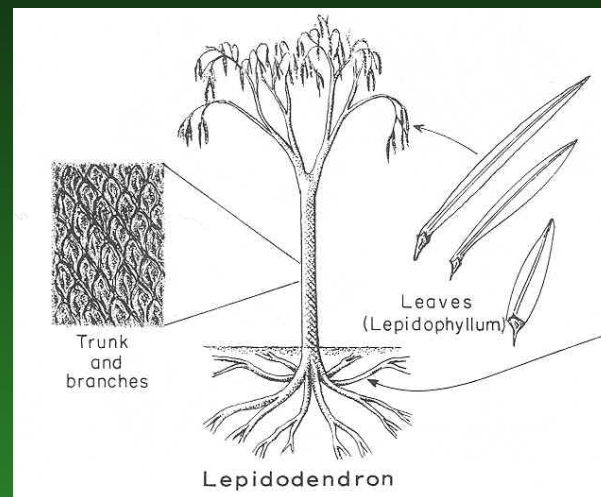
kruhové jizvy Stigmaria  
typu





druhotným tloustnutím tvořily eustélické kolaterální svazky zabírající asi 1/6 průřezu stonkem = manoxylická struktura

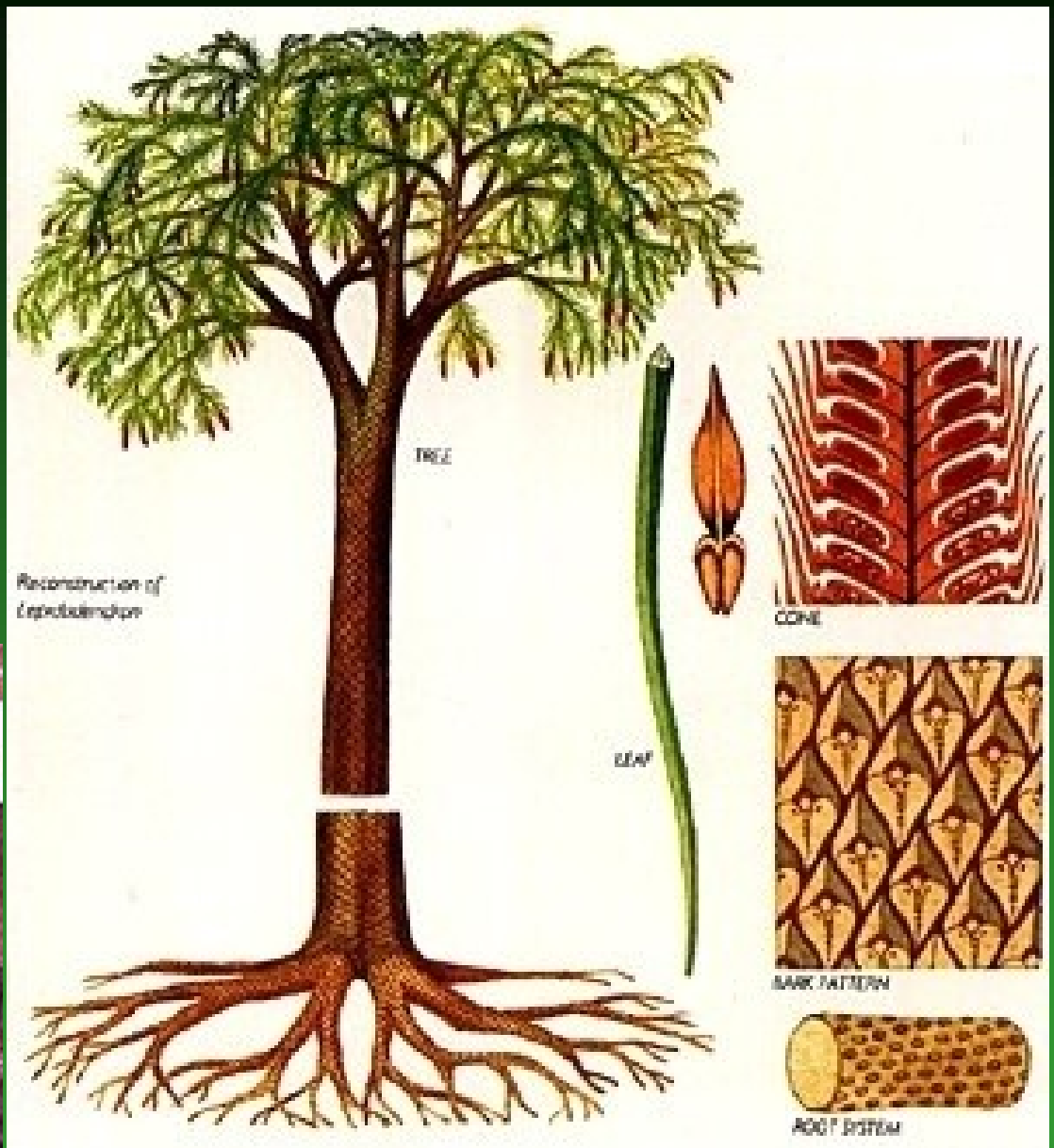
listy jednožilné 1-100 cm velké zanechávaly výrazné jizvy, listy xeromorfní stavby



megaspóry obrovské až přes 5 mm velké,

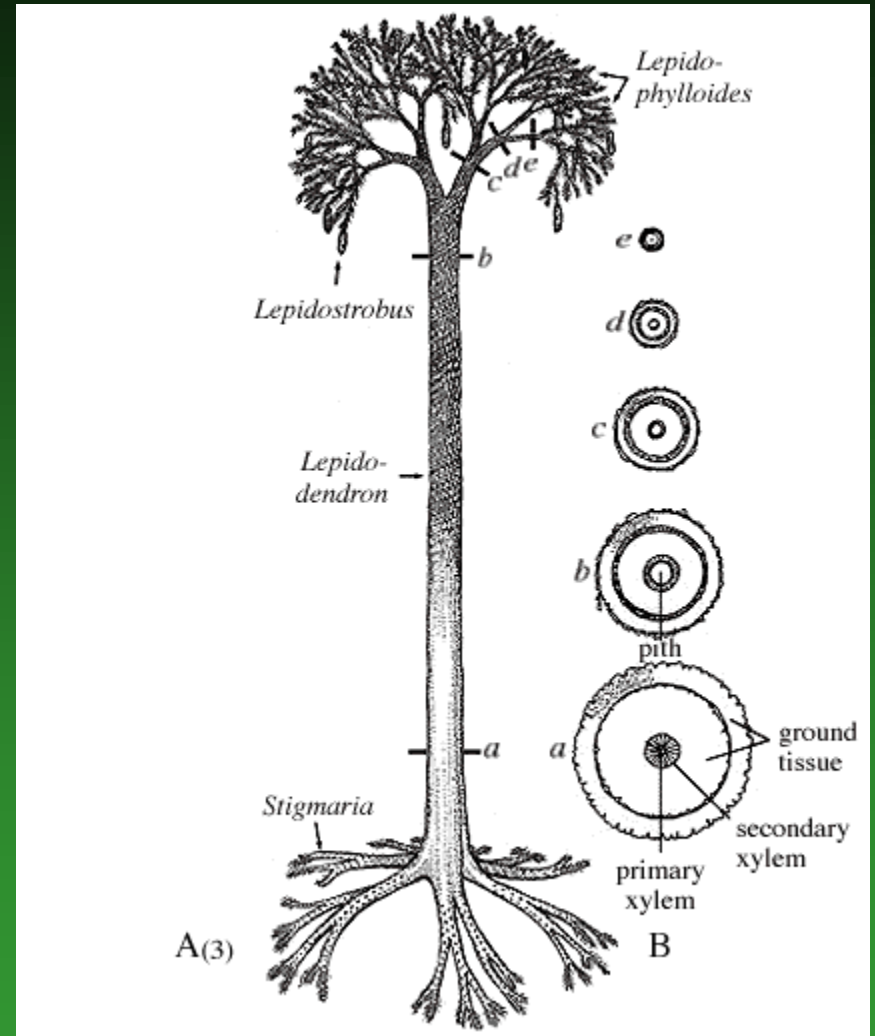
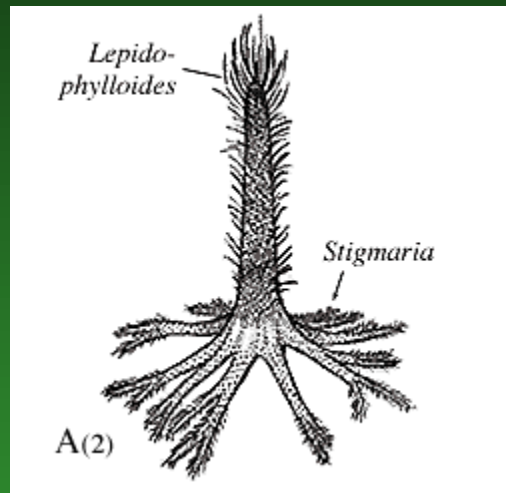
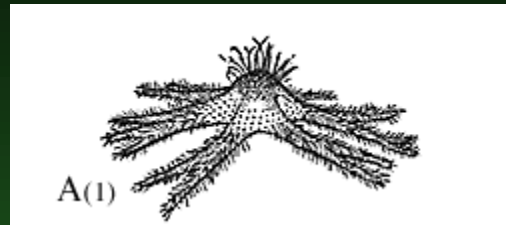
mikrospóry až 100x menší, jindy rozdíly ve velikosti nebyly tak markantní

Nejznámější  
*Lepidodendron* - až 50 m  
výšky, s korunou  
tvořenou vidličnatě  
větvenými větvemi.  
Listové jizvy  
kosočtverečné. Strobily  
na koncích větví.



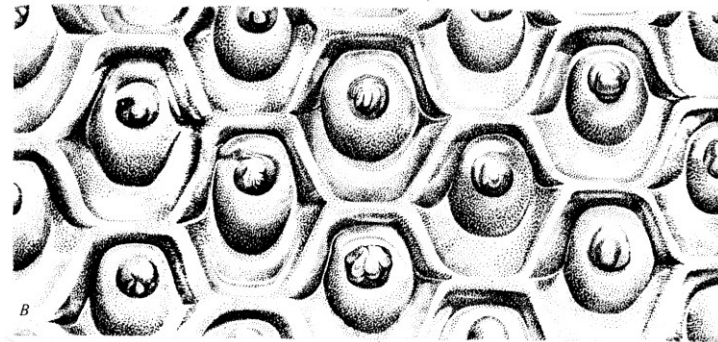


# Ontogeneze u *Lepidodendronu*

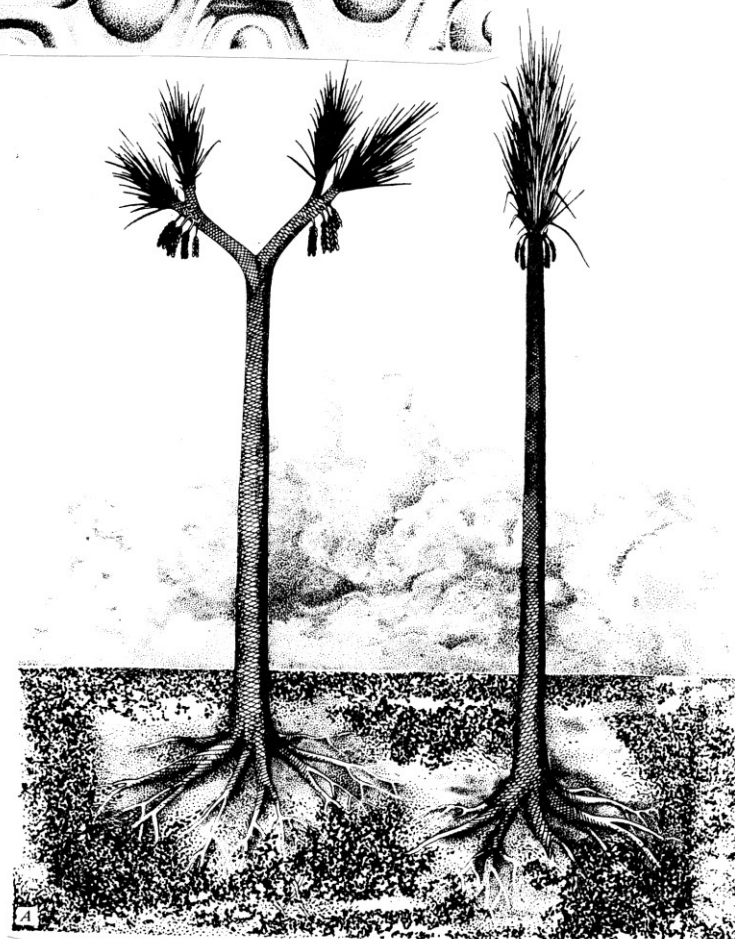


V ontogenezi se nejprve vytvořil oporný systém oddenků, pak olistěný kmen a nakonec koruna

*Sigillaria*, neměla korunu,  
Listové jizvy  
šestiúhelníkovité.  
Šišťice kauliflorické (na  
kmeni)



*Sigillaria*  
(pccsét fa)





*Lepidocarpon* primitivní semena, s plovacími útvary, megaspóry (až 11 mm) s "mikropylární štěrbinou"

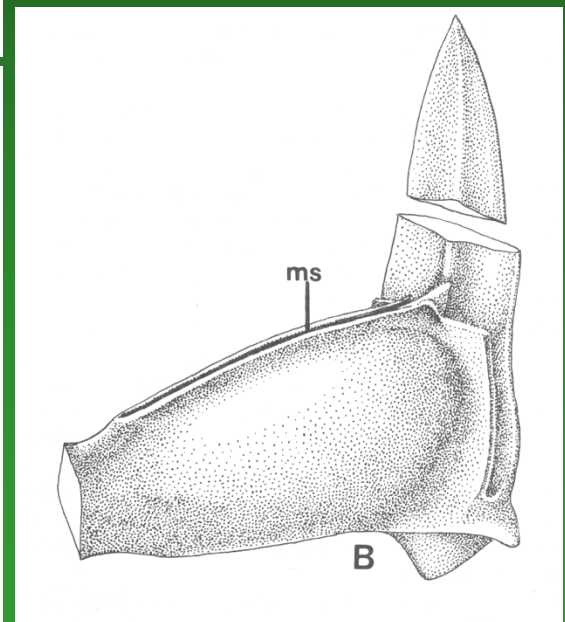
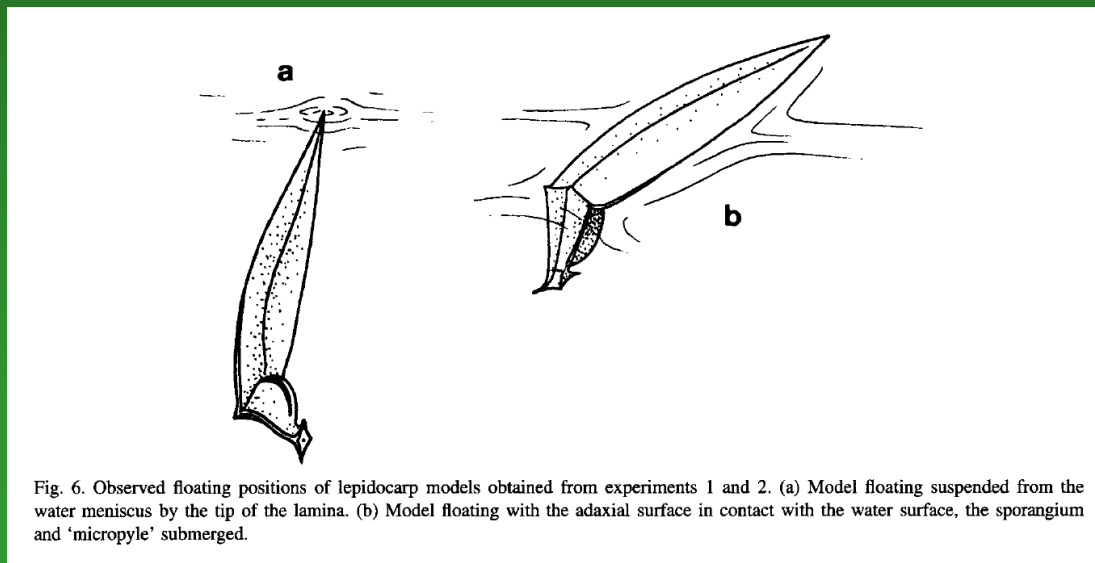
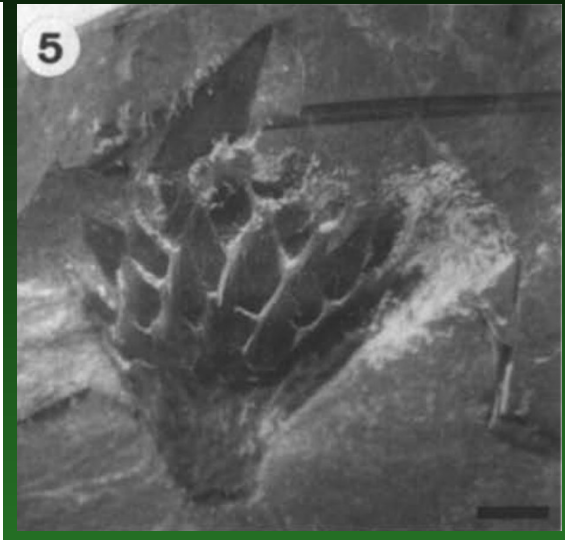
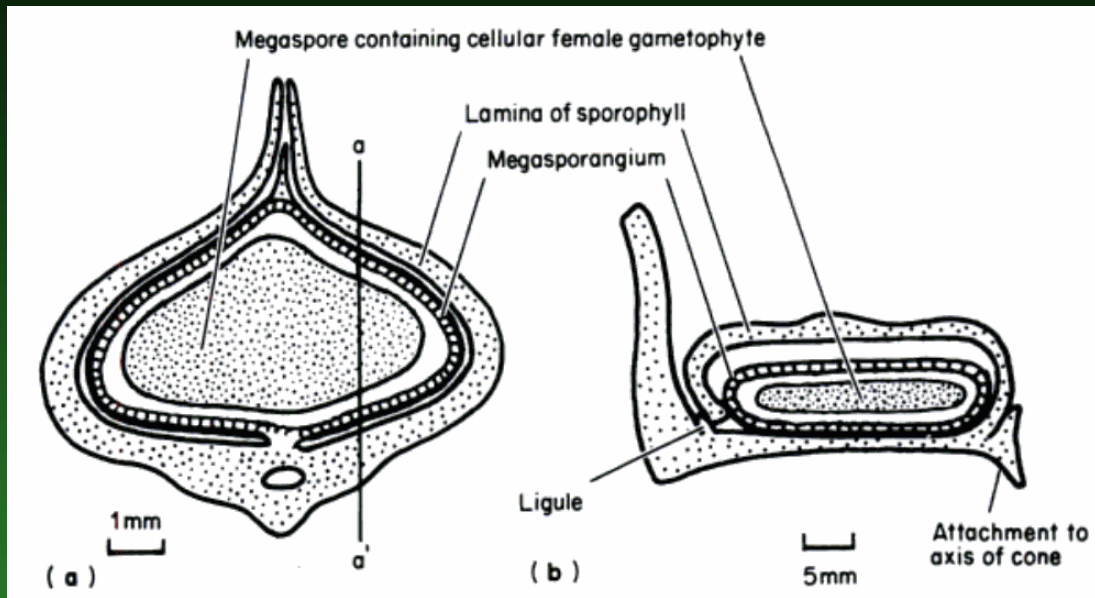


Fig. 6. Observed floating positions of lepidocarp models obtained from experiments 1 and 2. (a) Model floating suspended from the water meniscus by the tip of the lamina. (b) Model floating with the adaxial surface in contact with the water surface, the sporangium and 'micropyle' submerged.

# Vznik černého uhlí



bouře v karbonu

Lepidodendrony tvořily spolu s dalšími plavuněmi bažinaté lesy v karbonu a jejich odumřelé kmeny daly v anaerobním prostředí vzniknout karbonizací černému uhlí.



# Řád *Isoetales* (šídlatkotvaré)

fosilní, vzácně i recentní

derivát řádu *Lepididendrales*, vzniklý pravděpodobně redukcí v souvislosti se sekundárním přizpůsobením k životu ve vodě, kde většina zástupců žije.

nejstarší nálezy pocházejí ze spodní křídy - druh *Nathorstiana arborea*

Recentně zahrnuje řád  
*Isoetales* jen dva rody:

### *Isoetes*

celkem asi 75 druhů, rozšířených  
hlavně v mírných pásech méně v  
tropech a subtropech

### *Stylites*

jediný druh *Stylites andicola*  
objeven teprve v 50. let min. stol. na  
březích sněžných jezírek v Andách  
středního Peru ve výšce téměř 5000  
m. Nemá průduchy, CO<sub>2</sub> přijímá  
kořeny.

Od šídlatek se liší ve dvě části  
vidličnatě rozvětveným stonkem a  
podélnou foveou.

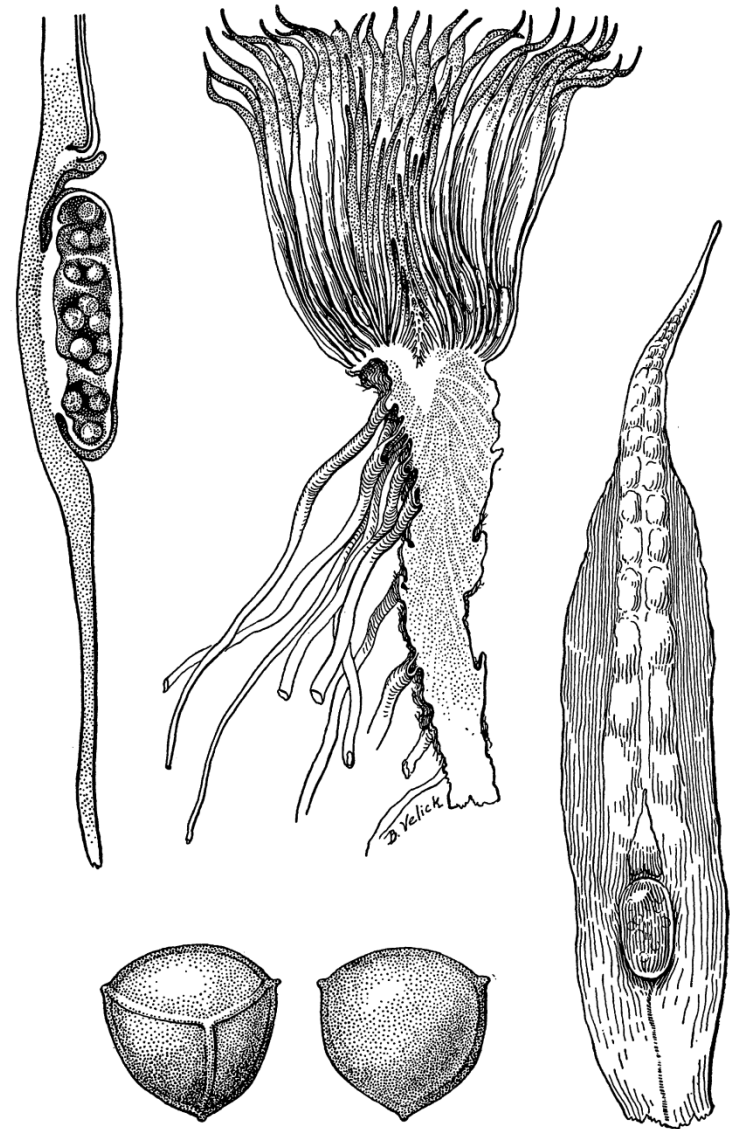
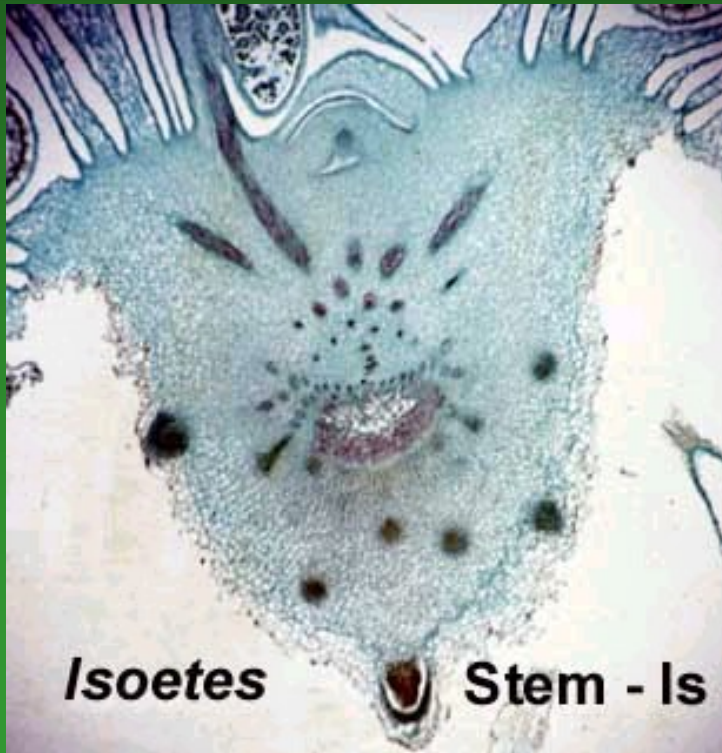


Figure 1. *Stylites andicola*



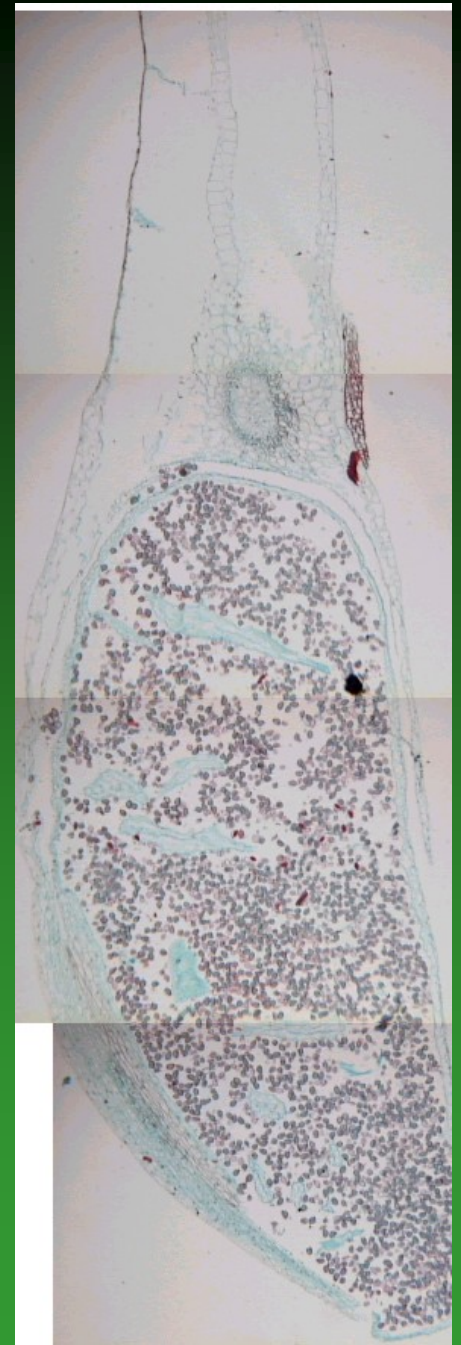
Šídlatka (*Isoetes*) má kořeny stavbou i kulatými jizvami podobné zástupcům řádu *Lepidodendrales*, rostlina má trsnatý vzhled podmíněný spirálovitě uspořádanými listy na víceméně kulovitěm zdřevnatělém stonku





V bazální pošvitě rozšířené části šídlovitého trofosporofylu se nachází velká jamka (fovea). V jamce je ponořeno

mega- nebo mikrosporangium, uvnitř s přepážkami (tabercullum, -ae) a na povrchu kryté ostěrou (indusium, velum). Nad foveou je malá jamka lingulární s blanitým pajazýčkem (lingula).





listy šídlovité  
vnější megatrofosporyfy,  
vnitřnější mikrotrófosporyfy,  
nejvnitřnější  
sterilní  
trofify



microsporangium

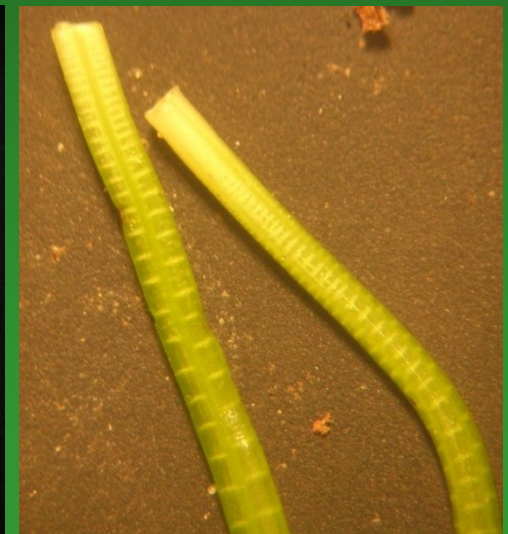
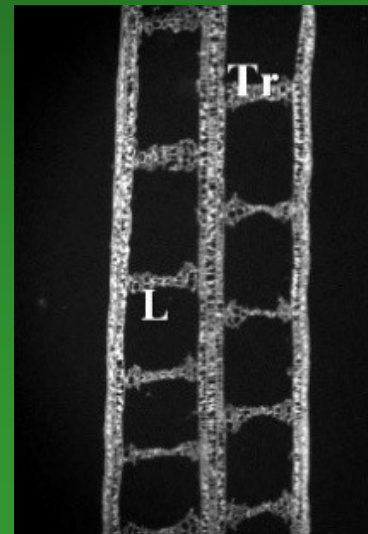
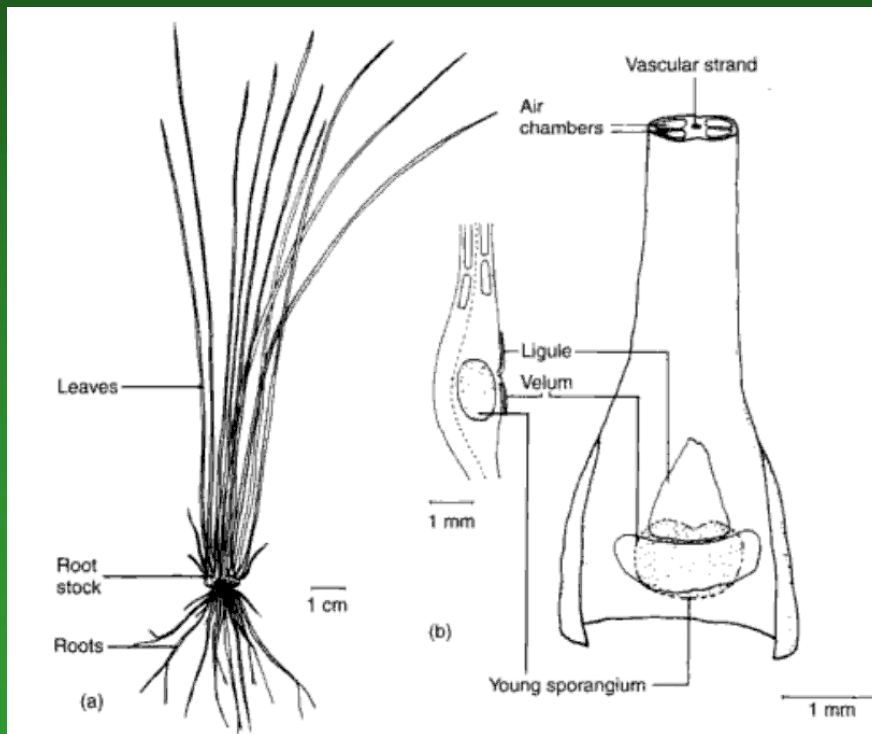
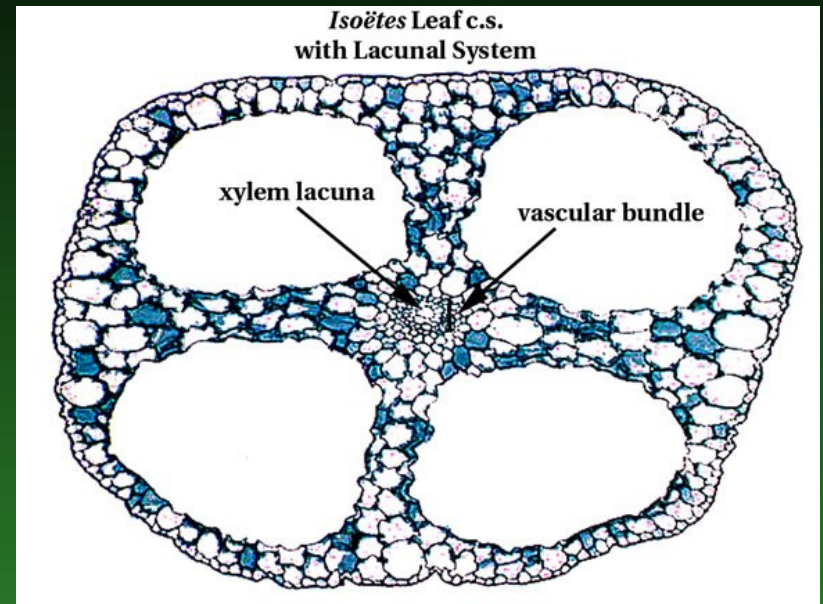


megasporangium

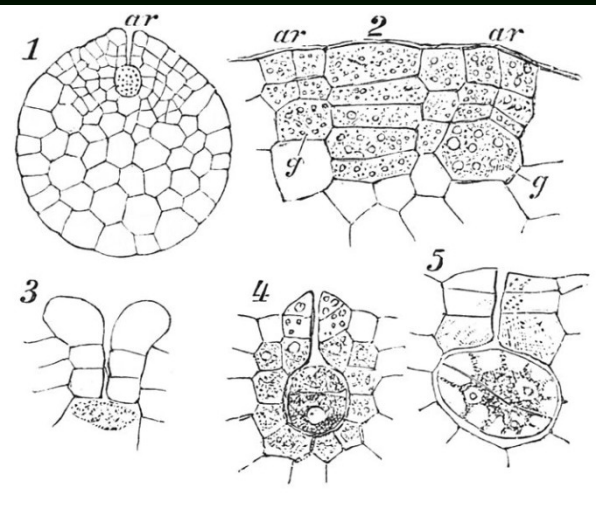
*Isoetes gunnii* Photo © Greg Jordan



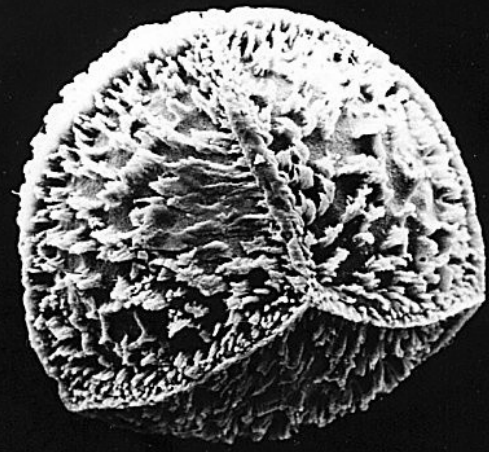
Listy uvnitř se 4 podélnými vzdušnými dutinami a příčnými přepážkami  
Druhy mírného pásma mají průduchy,  
tropické vysokohorské průduchy  
nemají a CO<sub>2</sub> ze substrátu kořeny  
a rozvádějí jej dutinami do listů







*Isoetes riparia*  
 megaspóra  
 samičí gametofyt  
 mladý sporofyt



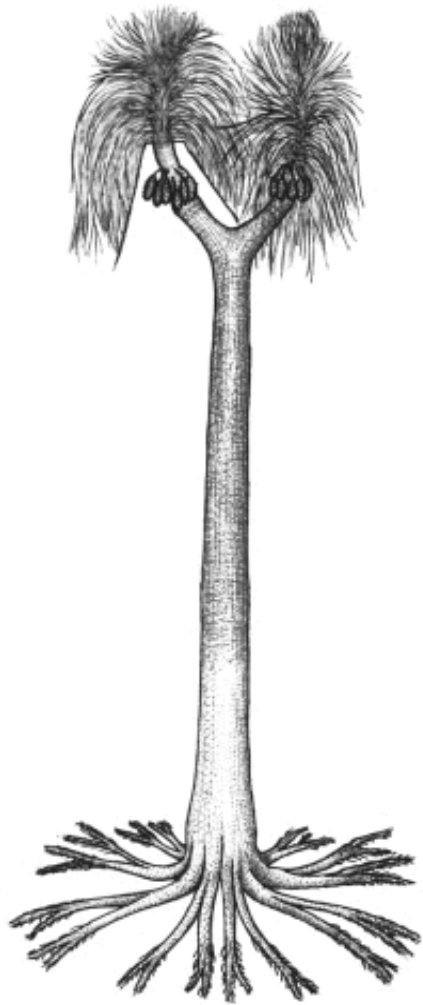
© 1985 Warren Kovach



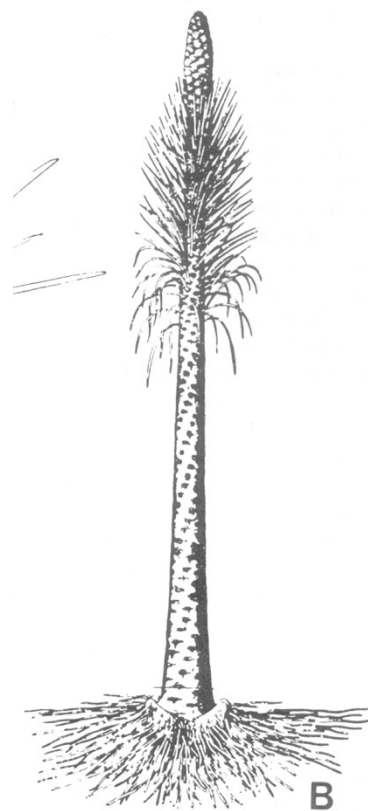
Většina druhů má malé areály  
pouze naše dva druhy šídlatka jezerní (*Isoetes lacustris*) a šídlatka  
ostnovýtrusá (*Isoetes echinospora*) mají v důsledku glaciálu areály  
poněkud větší. Z celkem asi 75 druhů roste v Evropě 14.



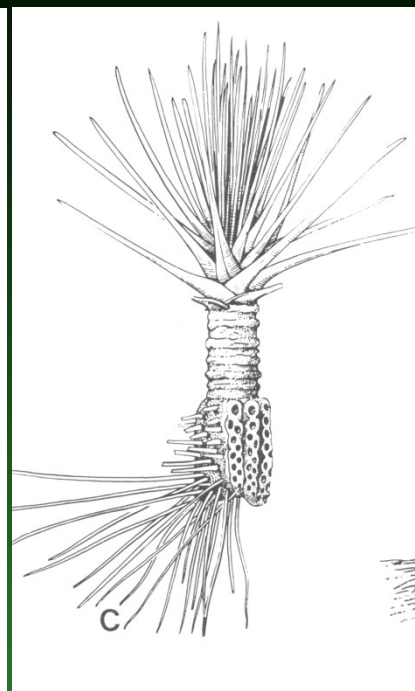




*Sigilaria*  
(karbon)



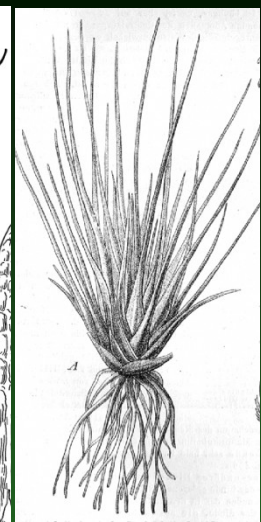
*Pleuromeia sternbergi*  
(trias)



*Nathorstiana arborea*  
(spodní křída)



*Stylites andicola*  
(recent)



*Isoetes lacustris*  
(recent)

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