



Fylogeneze a diverzita vyšších rostlin

Plavuně

Petr Bureš



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.

Od permu vytlačovány nahosemennými.

Stromové typy vyhynuly v druhohorách.

Bylinné se zachovaly dodnes.

stonek

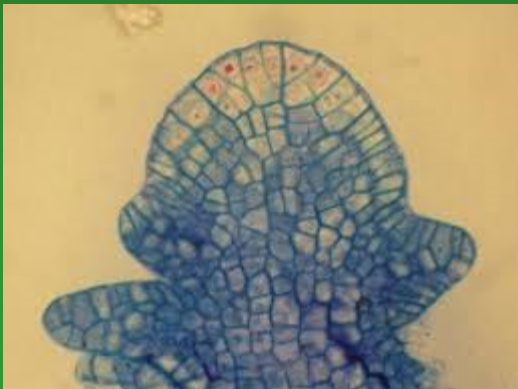
nečlánkový

vidličnatě větvený

u recentních pouze bylinný,

fosilní byly také dřevnaté, sekundárně
tloustnouce.

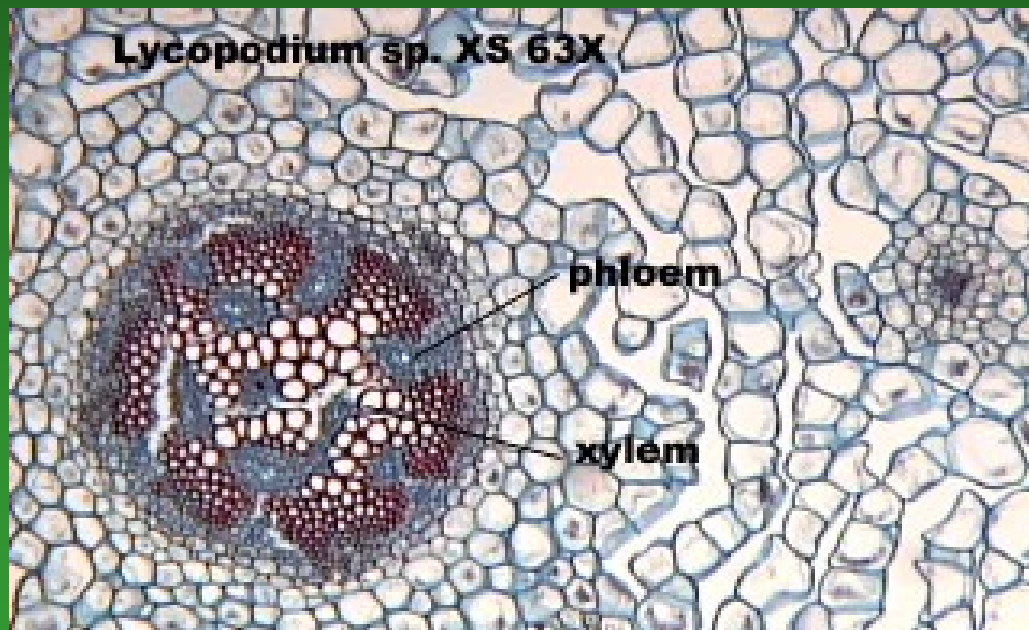
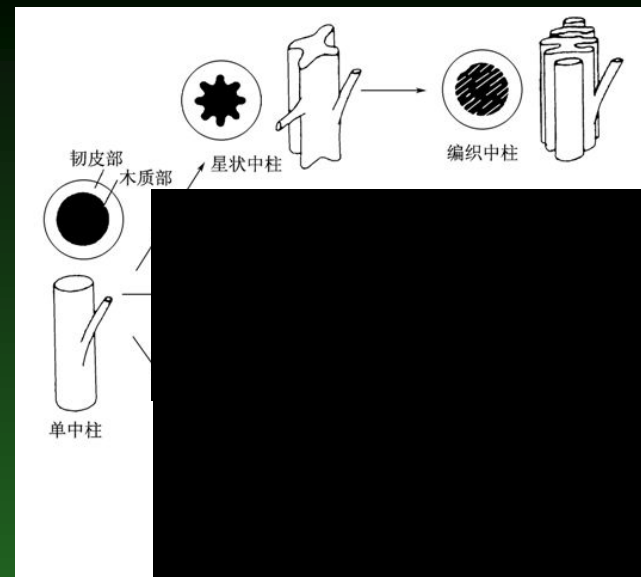
vzrostlý vrchol tvoří jediná buňka



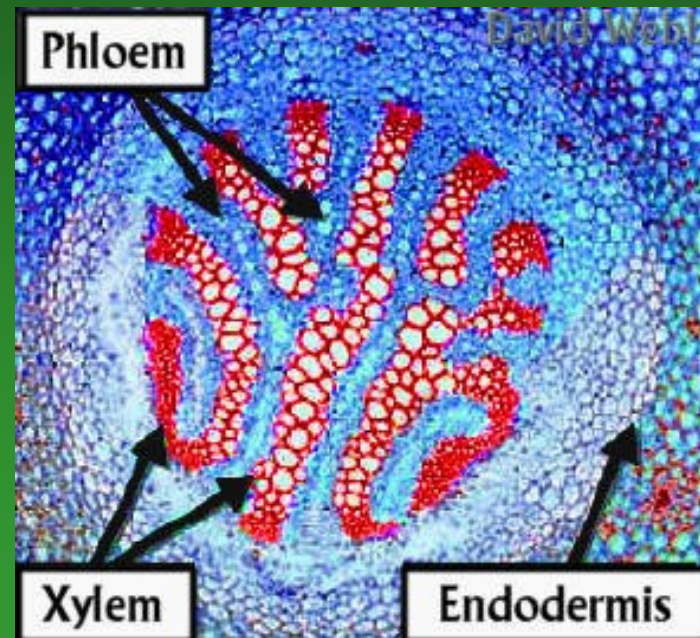
Selaginella kraussiana

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:

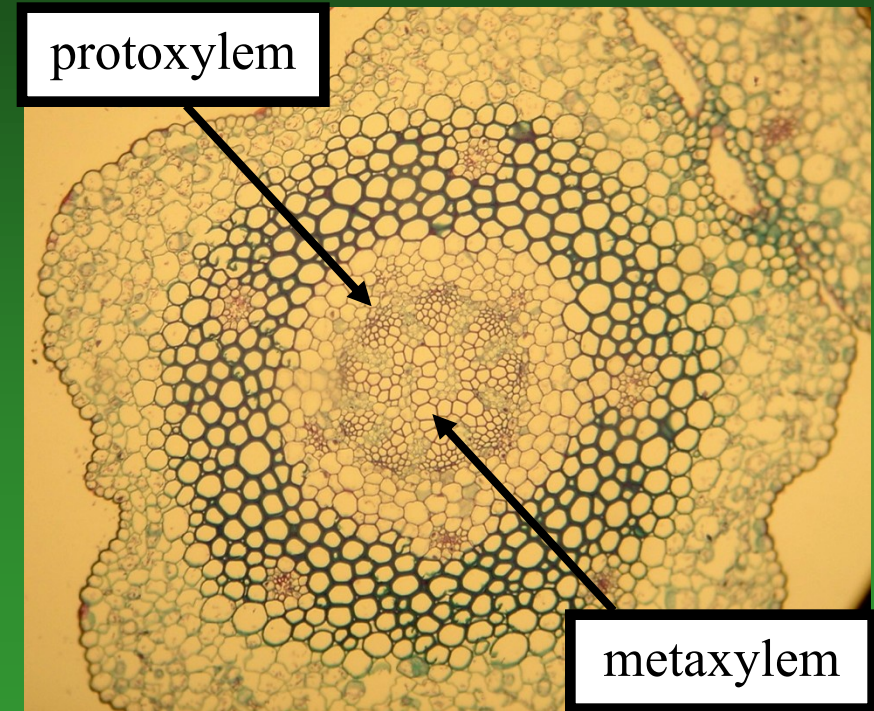
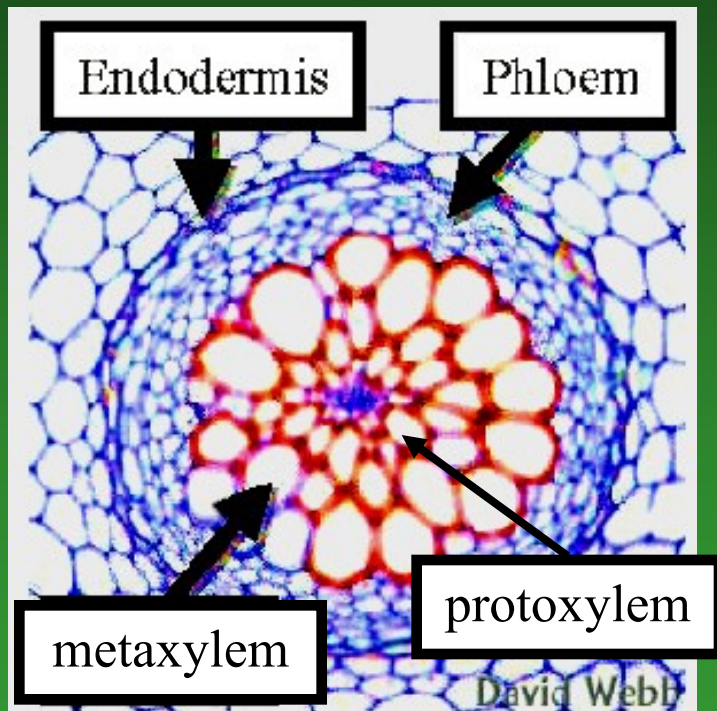
protoxylem endarchní

metaxylem vzniká centrifugálně

Stonk plavuní:

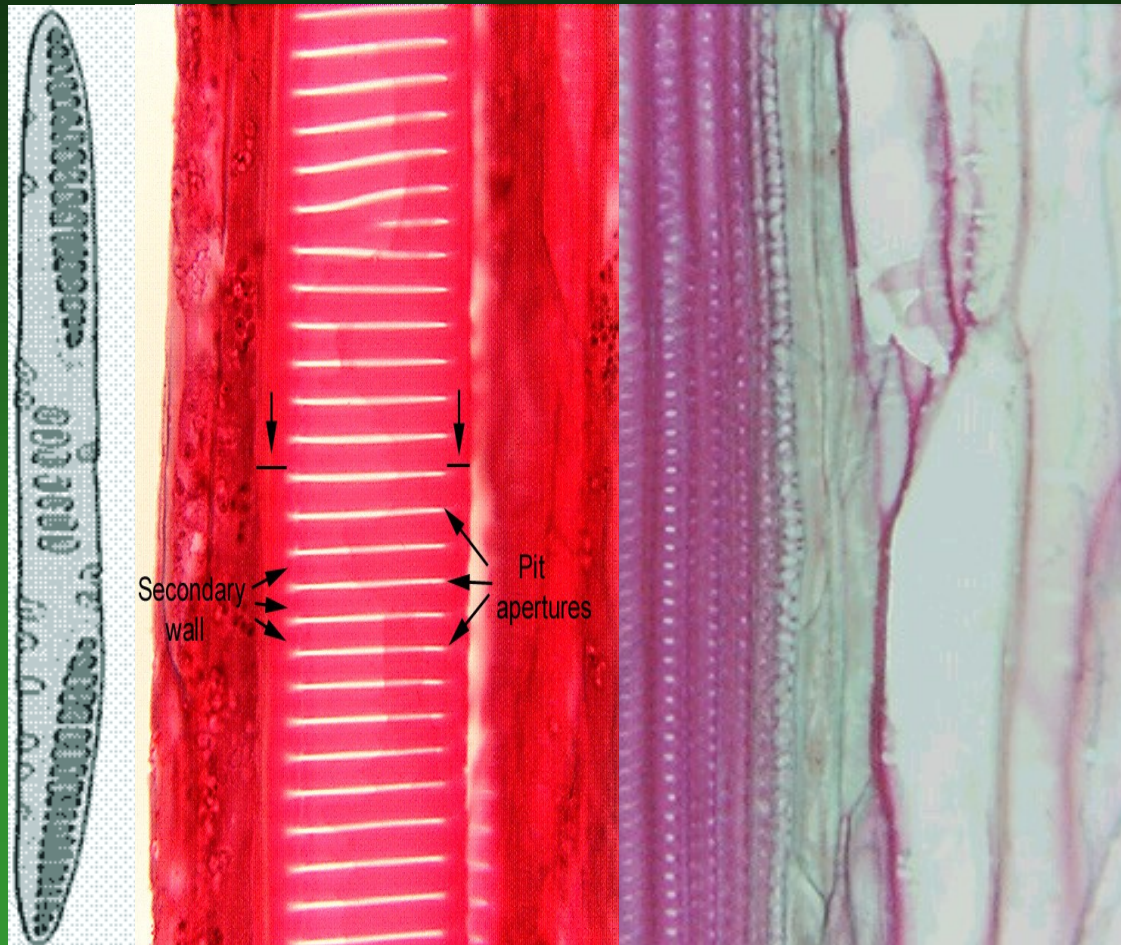
protoxylem exarchní

metaxylem vzniká centripetálně



kvetoucí rostliny: v kořeni protoxylem exarchní, ve stonku endarchní

v dřevní části se **schodovitě zakončenými a prstencovitě ztlustlými tracheidami**;
vranečky mají primitivní tracheje

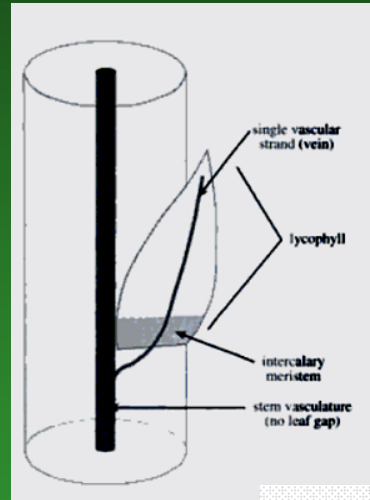
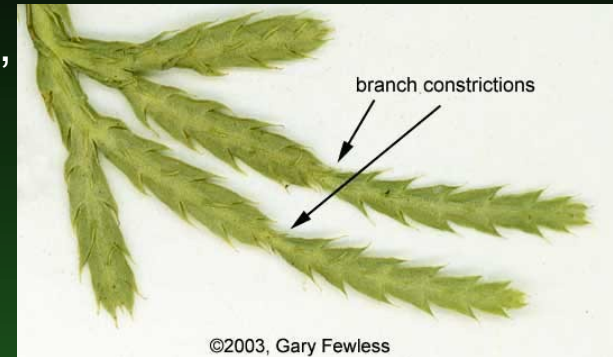


Listy drobné, čárkovité, jednožilné, často ve spirále

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

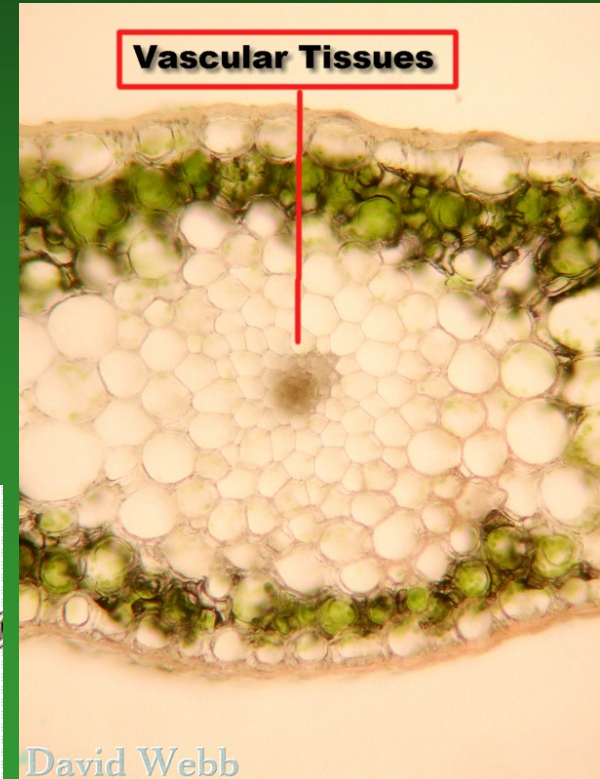
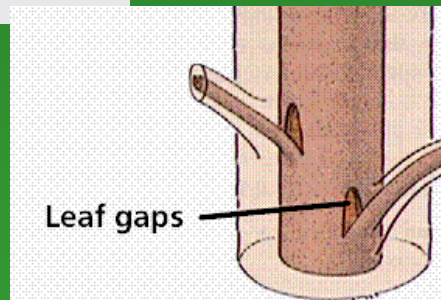
Sporofyly často tvoří šištici (strobillus)

Na bázi interkalární meristém, listová žilka nevytváří hiát ve stonkovém cévním svazku



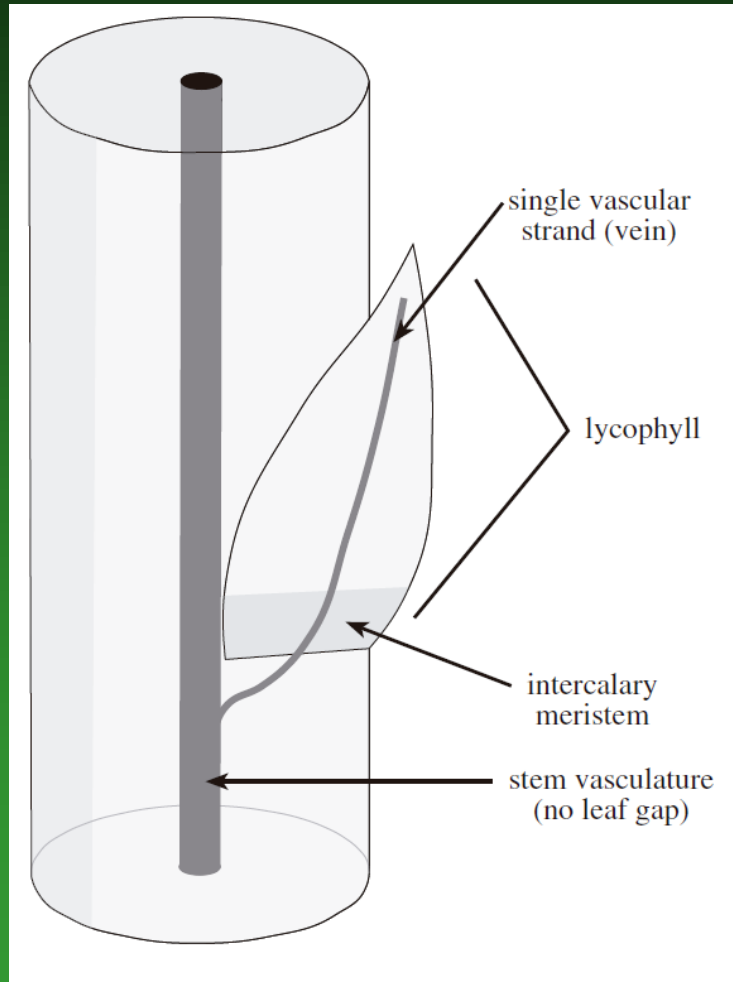
plavuně

semenné
rostliny

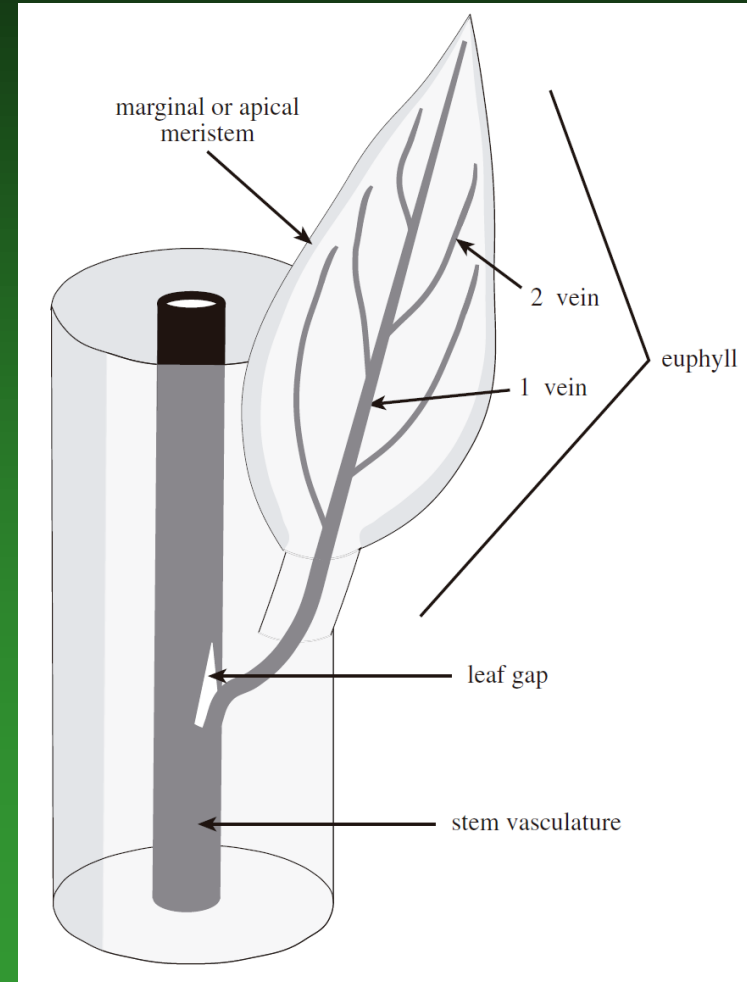


Na bázi listu interkalární meristém, listová žilka nevytváří hiát ve stonkovém cévním svazku

plavuně



kapradiny a semenné rostliny



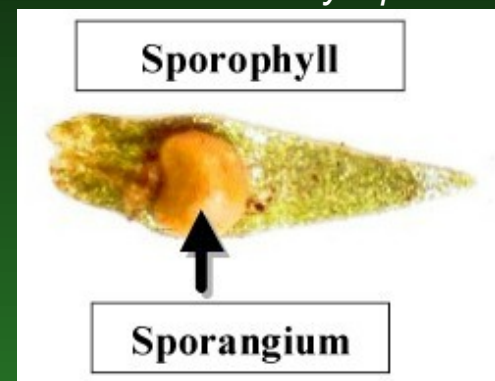
Výtrusnice (sporangia) s vícevrstevnou stěnou = eusporangiální, v paždí nebo na bázi adaxiální (svrchní) strany listů - sporofylů,



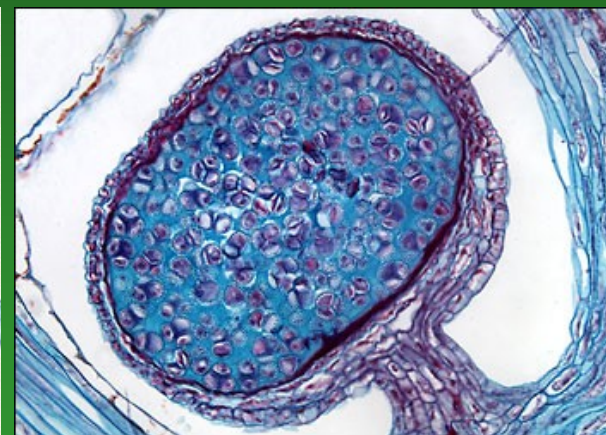
Isoetes



Lycopodium



Selaginella



Lycopodium

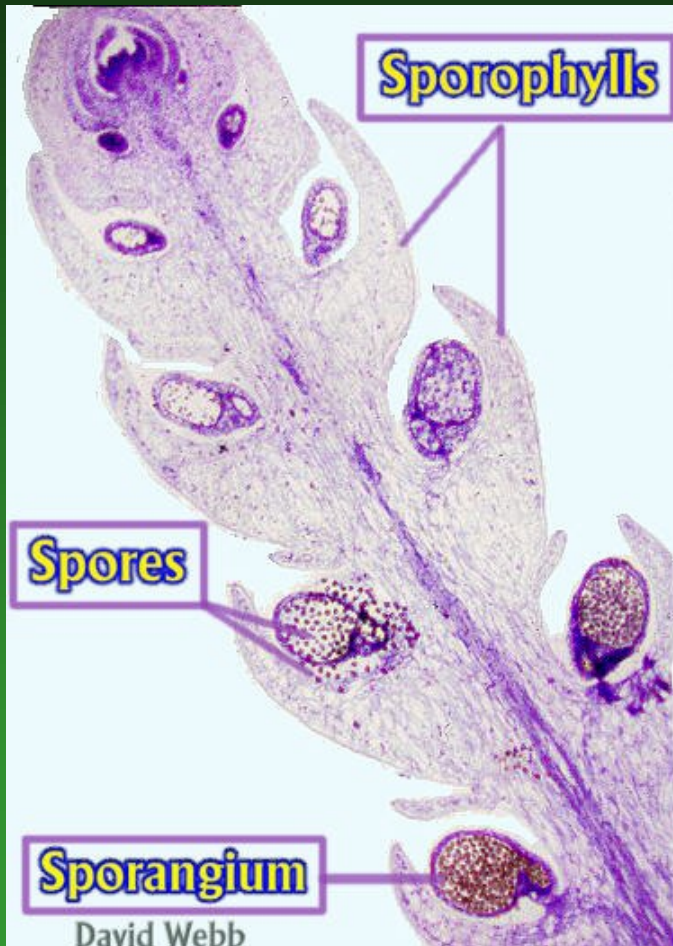
Podle diferenciace spor mohou být plavuně

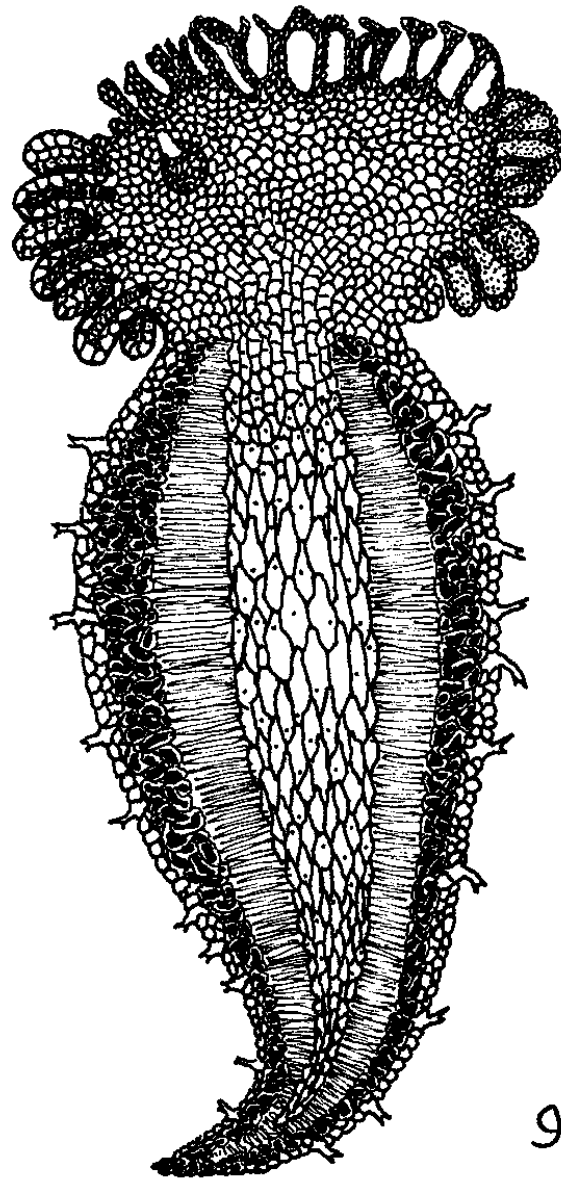
izosporické

u vlastních plavuní

heterosporické

u vranečků a šídlatek

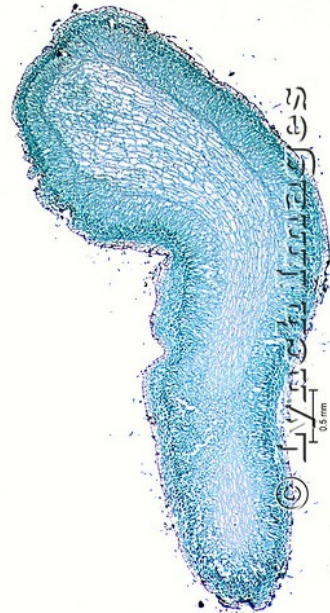




94/02
© BIODIDAC, Livingstone

Gametofyt drobný, řepovitého tvaru nebo válcovitý, dlouhověký (až 20 let).
U izosporických samostatný u heterosporických uvnitř sporofytu
Pokud je samostatný má mykorrhizu

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



System plavuní

3 třídy:

<i>Lycopodiopsida</i>	-	plavuně
<i>Selaginellopsida</i>	-	vranečky
<i>Isoetopsida</i>	-	šídlatky

1. Třída *Lycopodiopsida*

fosilní i recentní byliny

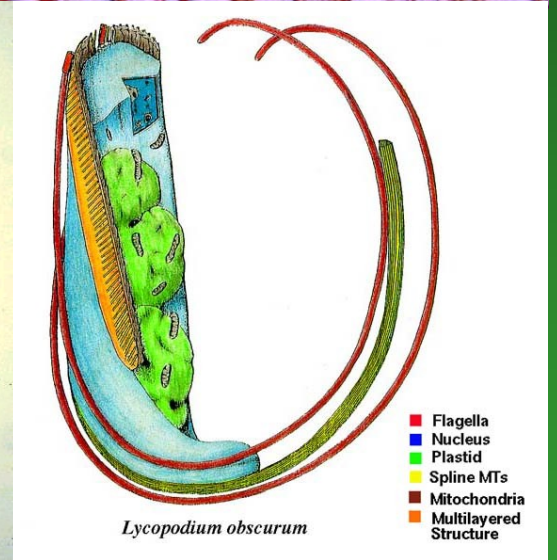
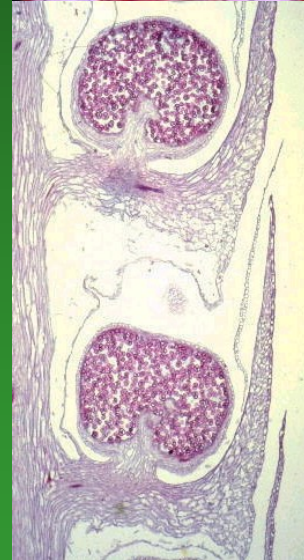
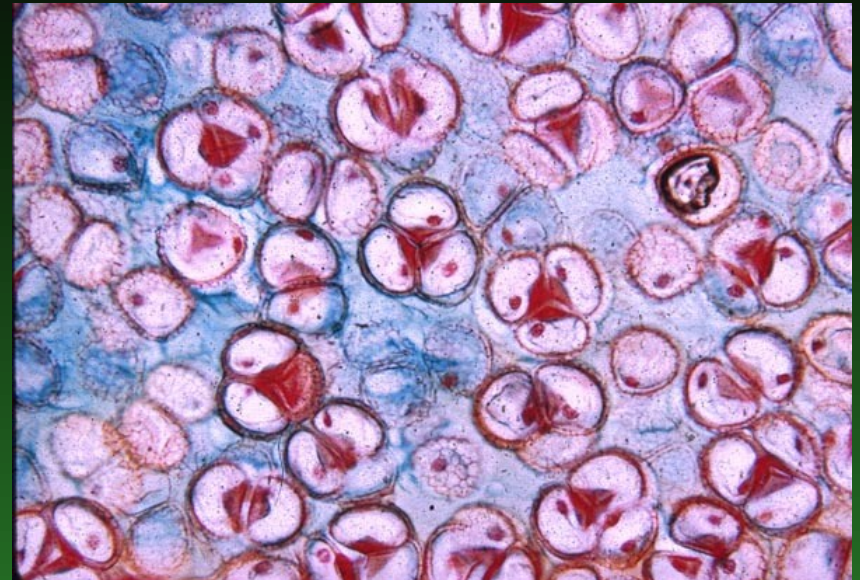
listy bez linguly (pajazýčku),
vytrvávají na lodyze po celou
délku života (i u fosilních)

sporangia izosporická,

výtrusy v tetrádách

spermatozoidy biciliátní vz.
polyciliátní

nejstarší nálezy ze spodního
devonu



Třída *Lycopodiopsida*

má 3 řády:

Phylloglossales

Lycopodiales

Drepanophycales



Řád *Drepanophycales*

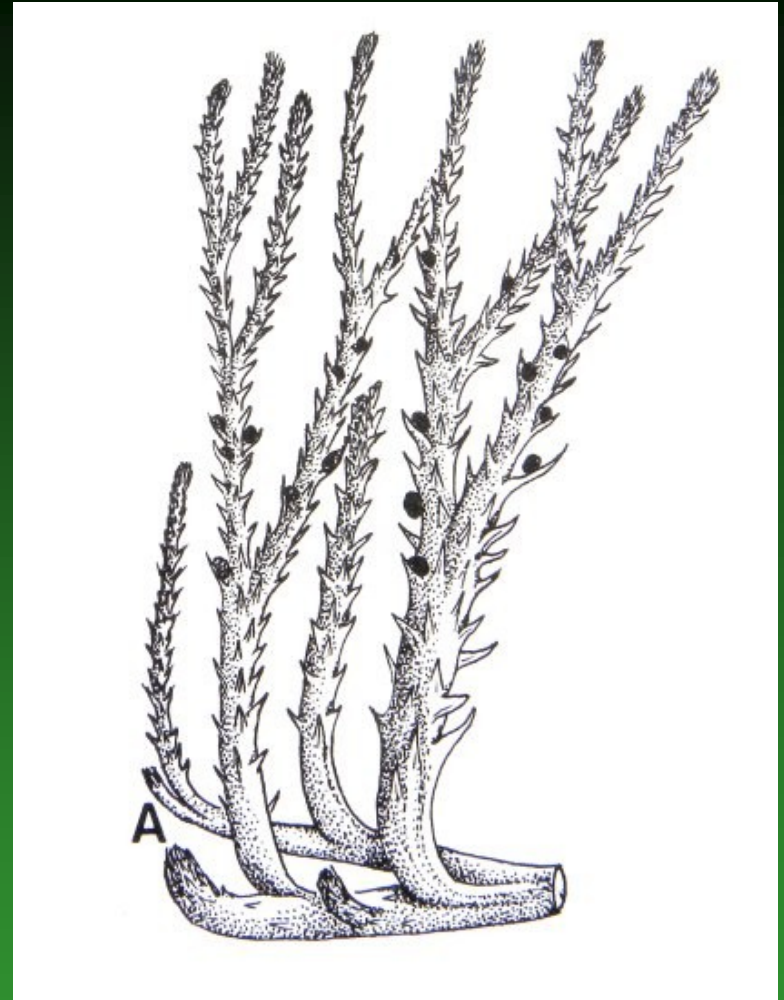
pouze fosilní - blízké ryniofytům

stonky silné

střední válec aktinostélé

listy ve spirále,

trofosporofyly nejsou ve strobilech

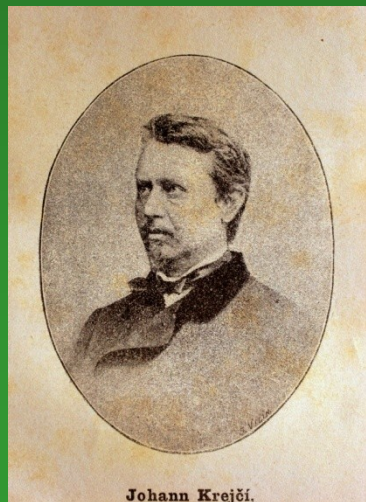


Drepanophycus spinaeformis –

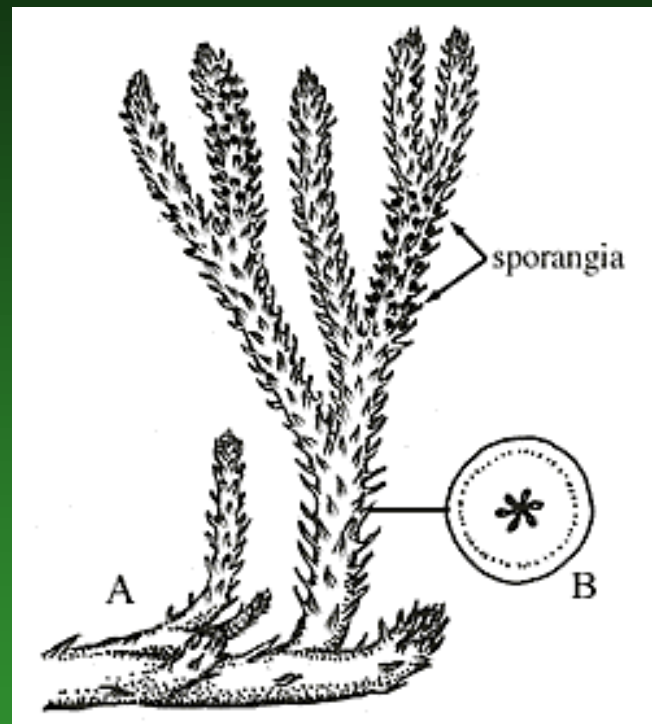
spodnodevonský, stonek až 4 cm silný, vysoký asi 50 cm.

Listy tuhé, ostré, srpovitě zahnuté.

Ledvinitá sporangia na kratičkých
stopečkách na svrchní straně listů.



objeven naším paleobotanikem
Janem Krejčím r. 1881 na našem území.



Baragwanathia logifolia

rovněž spodnodevonská

Listy tenké (0.5 mm), dlouhé (5 cm) listy.



Sporangia

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

Řád *Lycopodiales* (plavuňotvaré)

Zahrnuje recentní i fosilní zástupce

u nás rody *Lycopodium* a *Huperzia*



Huperzia

ca 150 převážně tropických epifytických druhů

trsnaté terestrické nebo převislé epifytické

stonek vidličnatě větvený

kořeny v nodech ve spodní části stonků

Huperzia squarrosa



Huperzia



Huperzia - section of sporangium

trofosporofyly se tvarově neliší od trofofylů

u našeho *Huperzia selago* trofosporofyly netvoří strobily

sporangia krátce stopečkatá

Huperzia

U nás jen vranec jedlový (*Huperzia selago*), rostoucí na sutích v horách nad horní hranicí lesa, v nižších polohách je velmi vzácný na skalách. Zasaahuje také daleko na sever v Grinnellově zemi roste až k 80° s. š.



Huperzia

vedle sexuálního rozmnožování se 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.

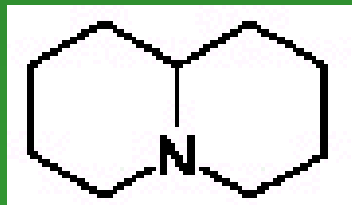


modifikovaná větev
produkující
rozmnožovací pupen

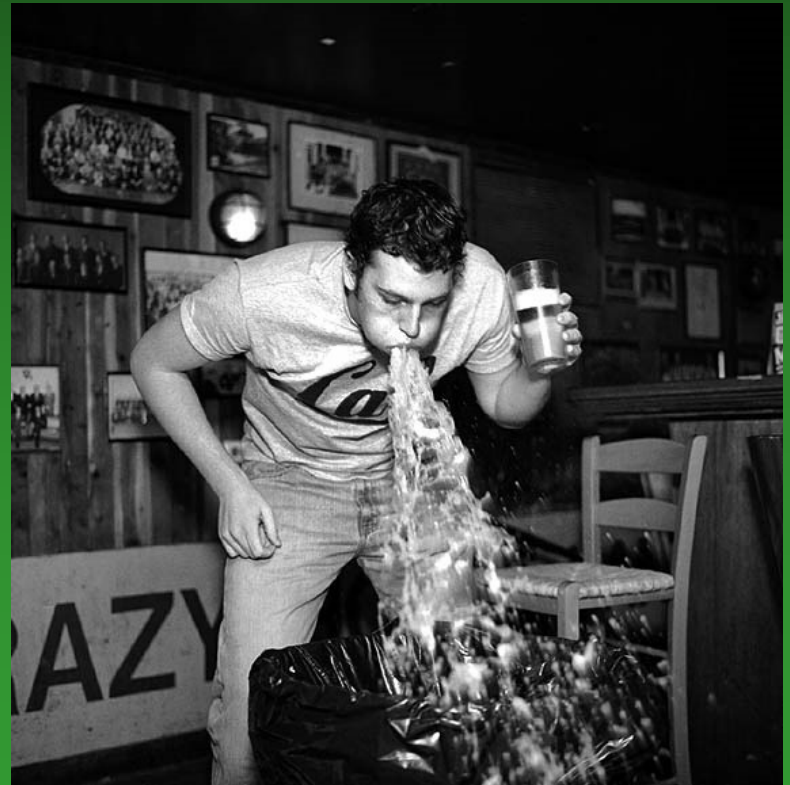
rozmnožovací pupen

Huperzia

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



Lycopodium

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

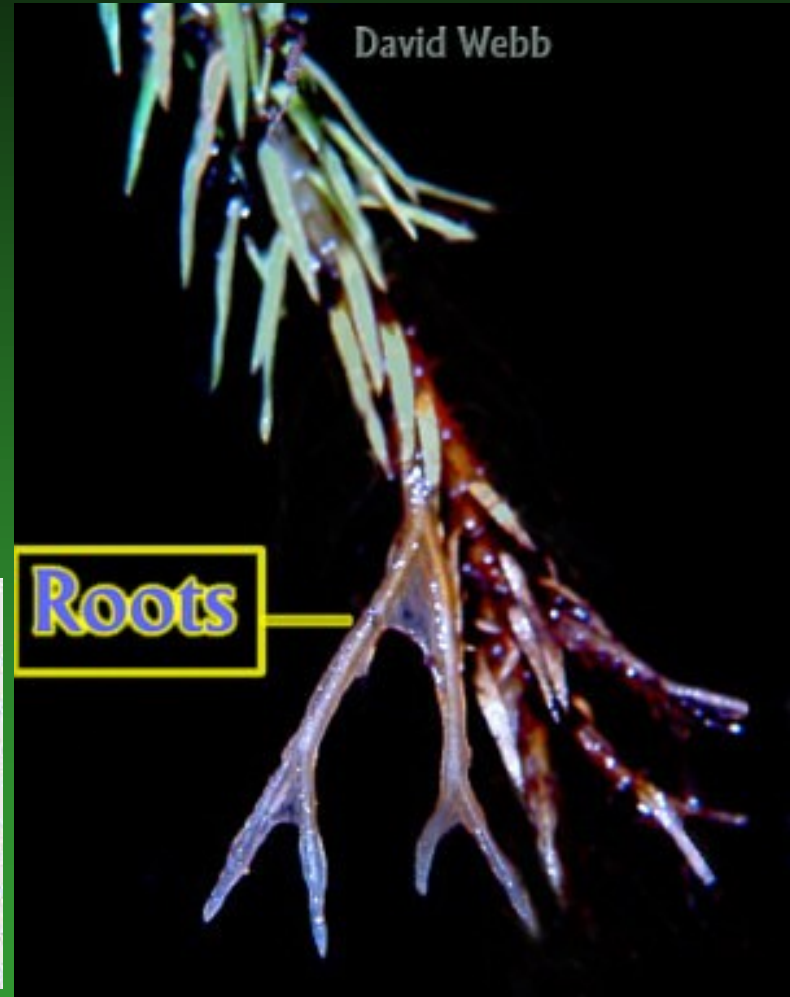
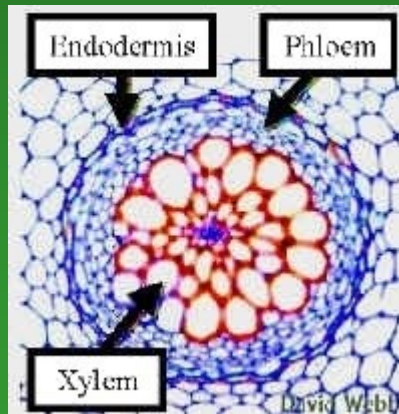
Vodorovný
poléhavý
monopodiálně
větvený stonek
jehož silnější
větve rostou
stále
horizontálně v
jednom směru a
slabší větve
odbočují ve
směru
vertikálním a
dále se
vidličnatě větví



Lycopodiella cernua – Havajské ostrovy

Lycopodium

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



Lycopodium



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



Foto: Lars Hedenäs

Lycopodium

Celkem asi 450 druhů,
převážně v tropech.

rozšíření rodu 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.



Lycopodium

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.



Lycopodium

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

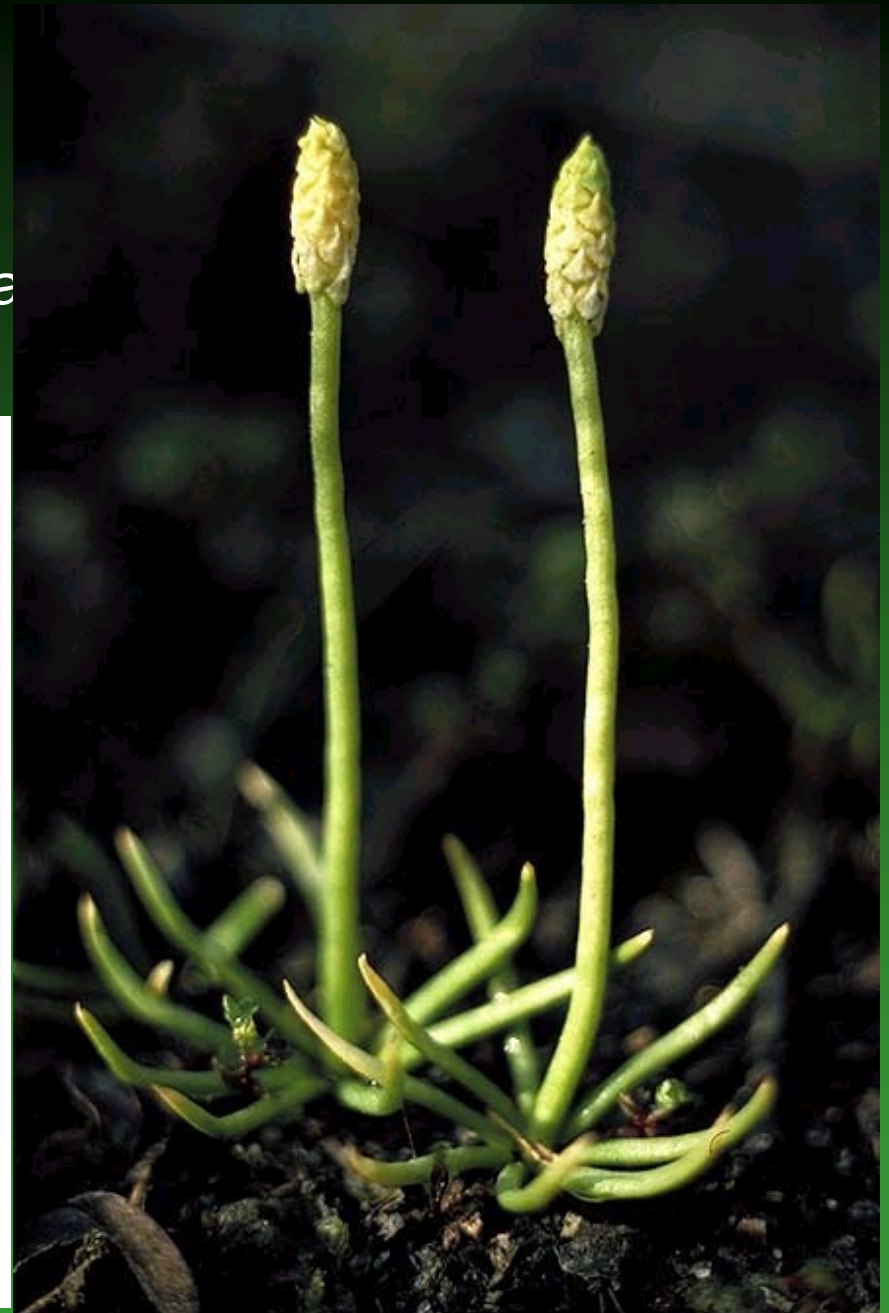
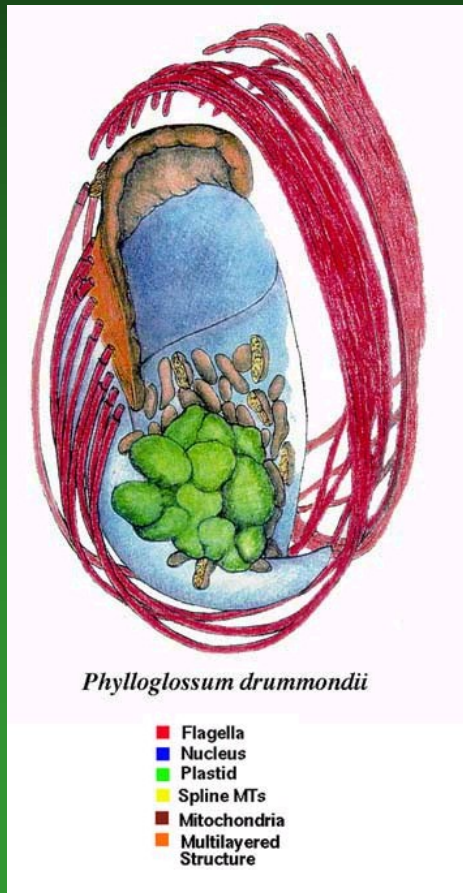
http://wn.com/lycopodium?orderby=relevance&upload_time=all_time



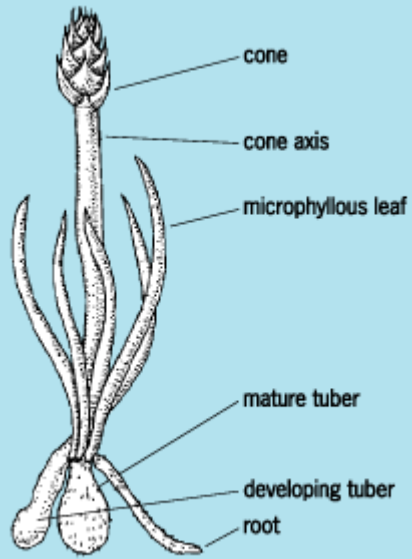
Řád *Phylloglossales*

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
polyciliární
spermatozoidy.



Má podzemní hlízkky,
které mu umožňují
přežít období sucha.



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

Rod doložen i fosilně

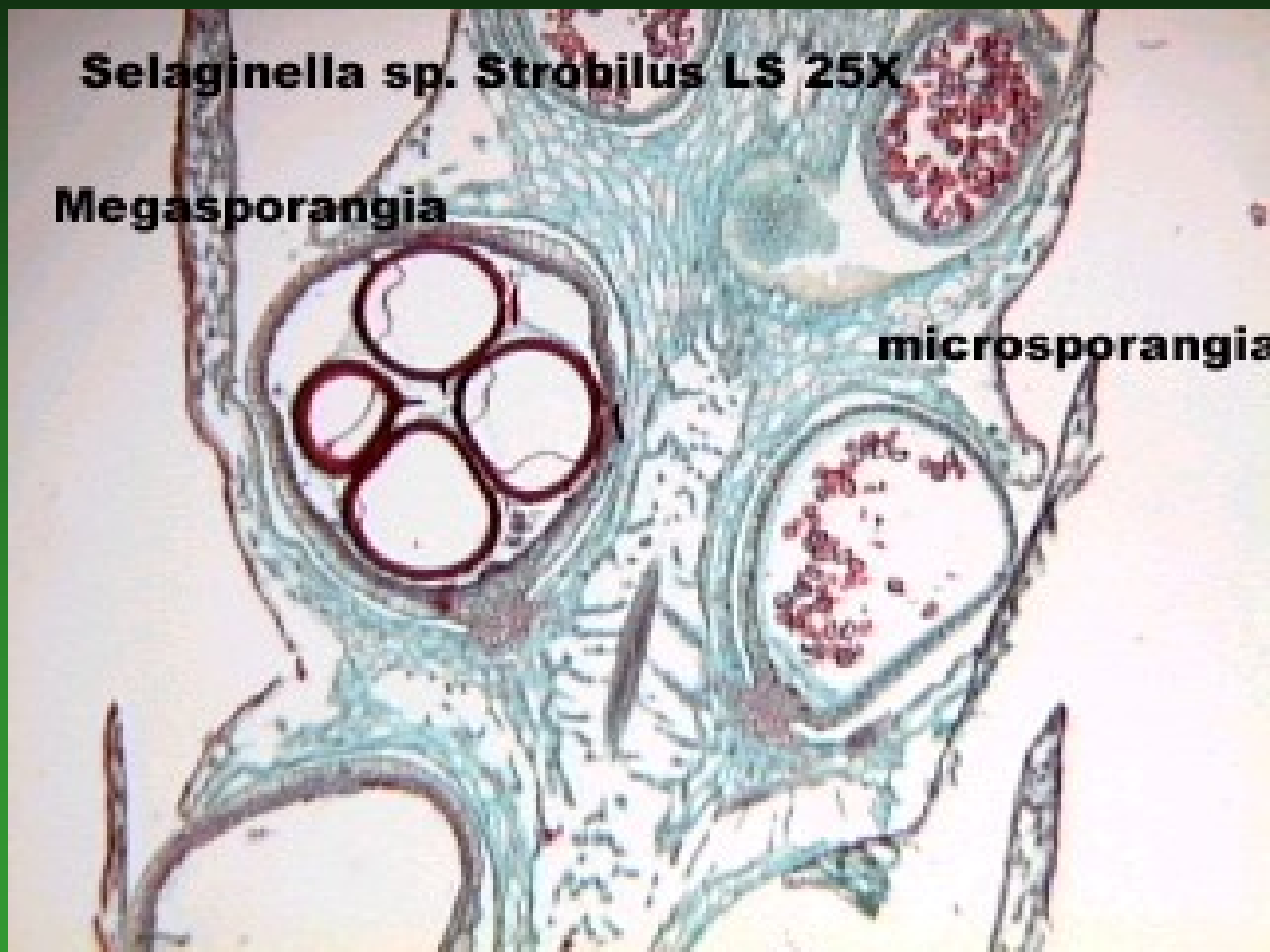


Třída *Selaginellopsida* (vranečky)

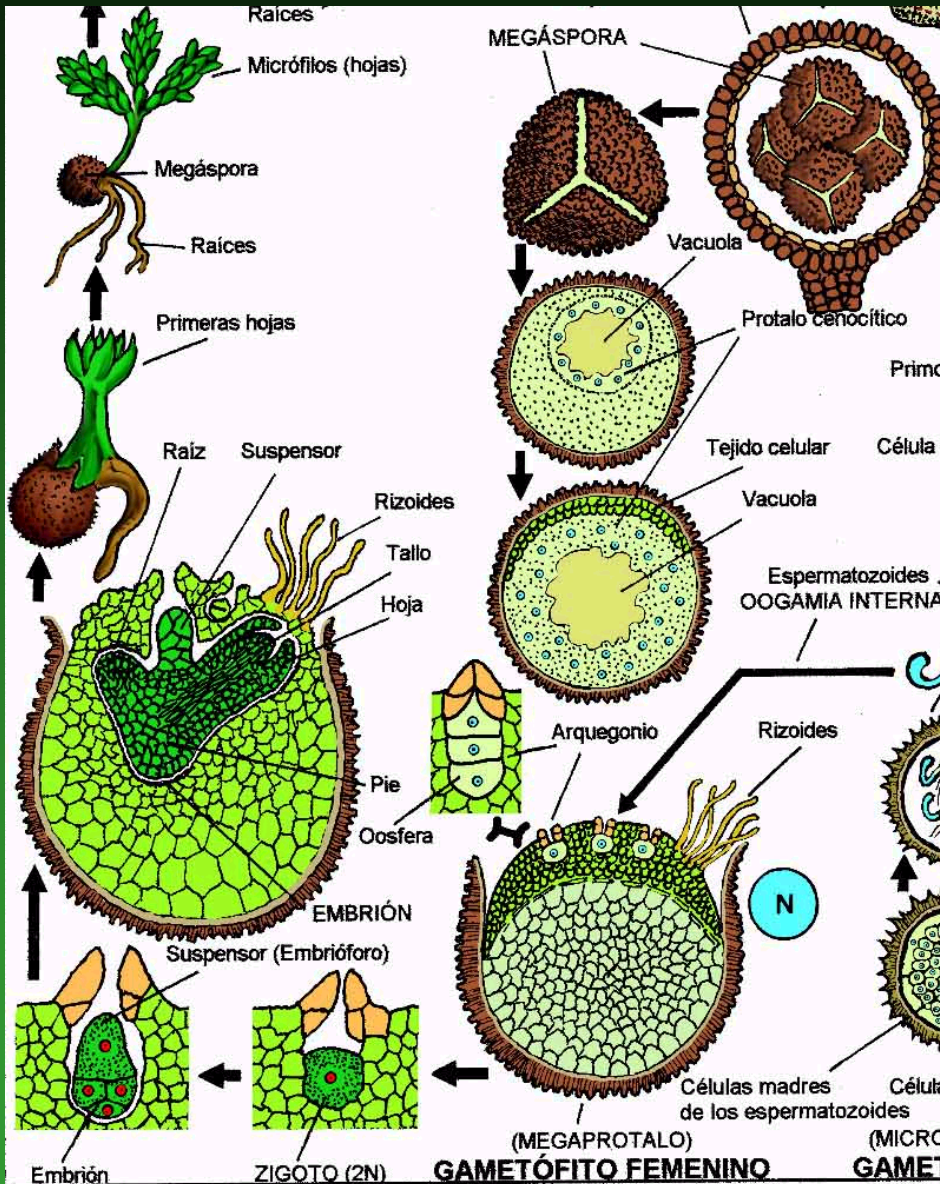
drobné byliny, vzhledem připomínající statnější mech; listy malé s lingulou, vytrvávají po celou délku života; nejstarší spolehlivé nálezy pocházejí ze svrchního karbonu



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

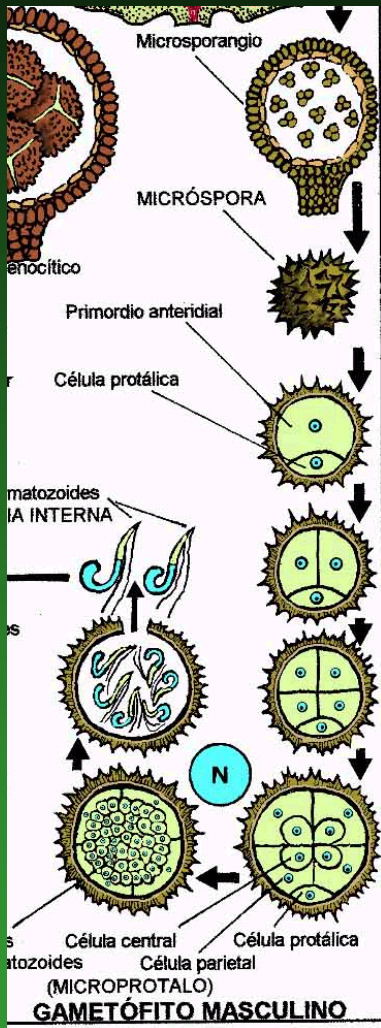


Samičí gametofyt vranečků

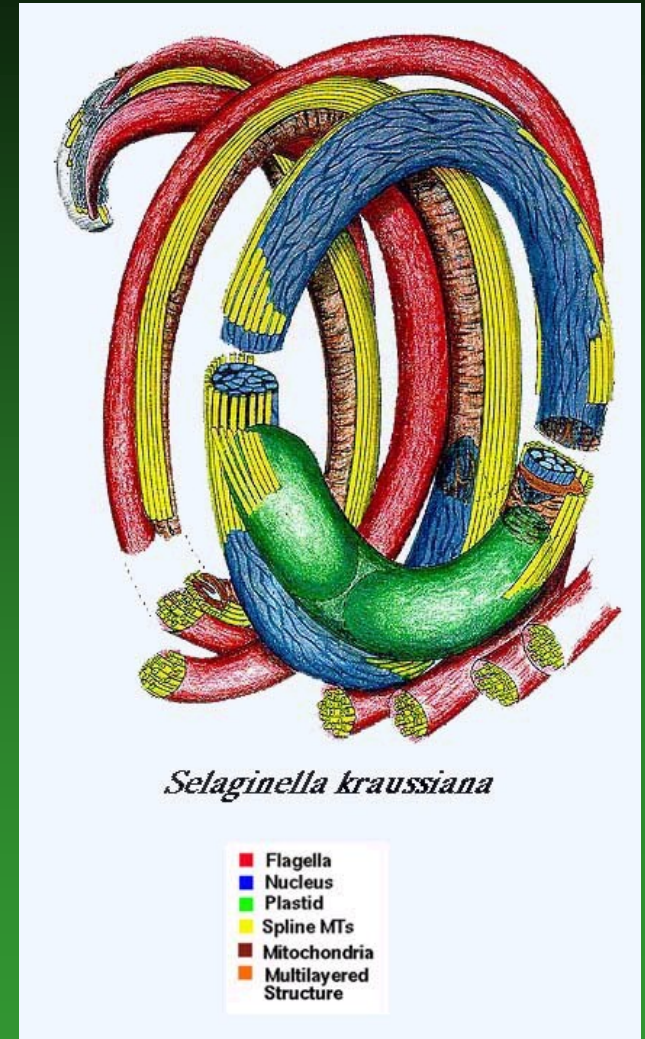


redukovaný,
roste v obalu původní spóry v
megasporangiu,
po vytvoření archegonií stěna
spóry praskne působením vlhkosti
megaprothalamium pak vyčnívá z
megaspóry - obnažuje archegonia
a svazky rhizoidů, které poutají
vodu nutnou k pohybu
spermatozoidů.

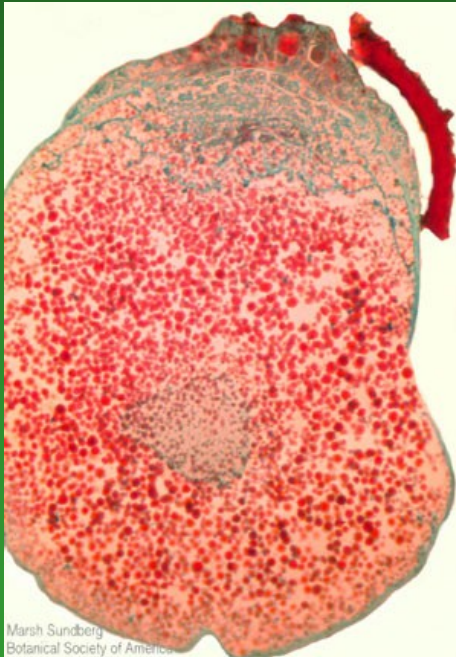
Samčí gametofyt vranečků



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



Marsh Sundberg
Botanical Society of America

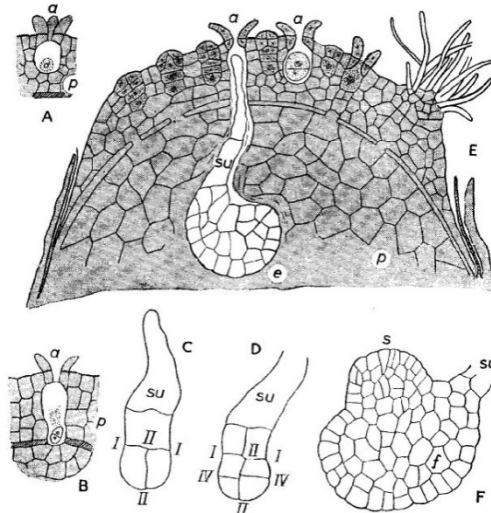


Fig. 26. Embryogeny in *Selaginella poulteri*

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 organization 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

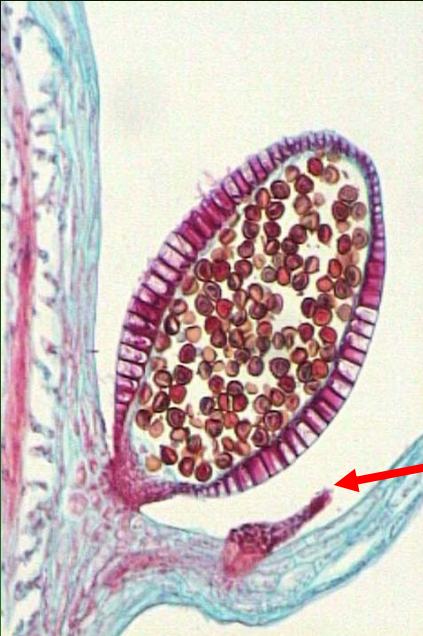


V úhlu větví pseudomonopodiálně větveného stonku vyrůstají někdy nahé větévky zakončené kořeny = pozitivně geotropicky orientované **rhizofory** (kořenonoši).



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 karbonský hmyz.

Karbonský šváb



Karbonská vážka



Duhově zbarvený vraneček
Selaginella willdenowii
z východní Asie



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

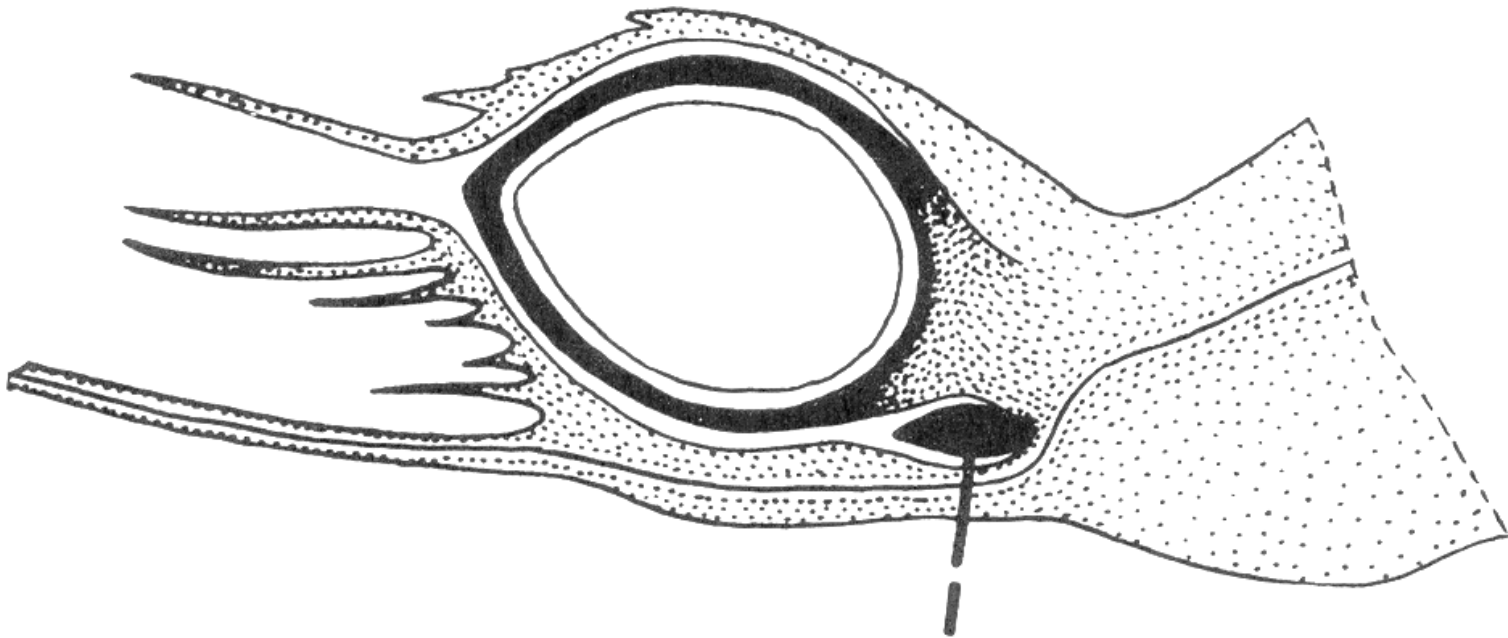
V naší flóře se vzácně v horách
vyskytuje jediný druh - vraneček
brvitý - *Selaginella*
selaginoides



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

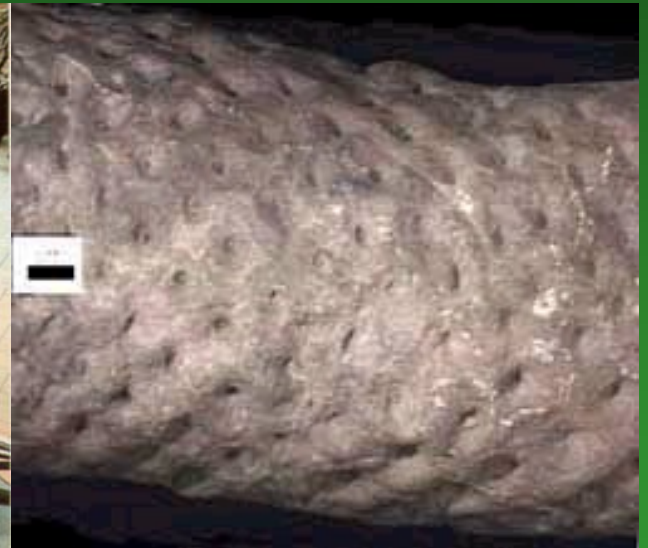
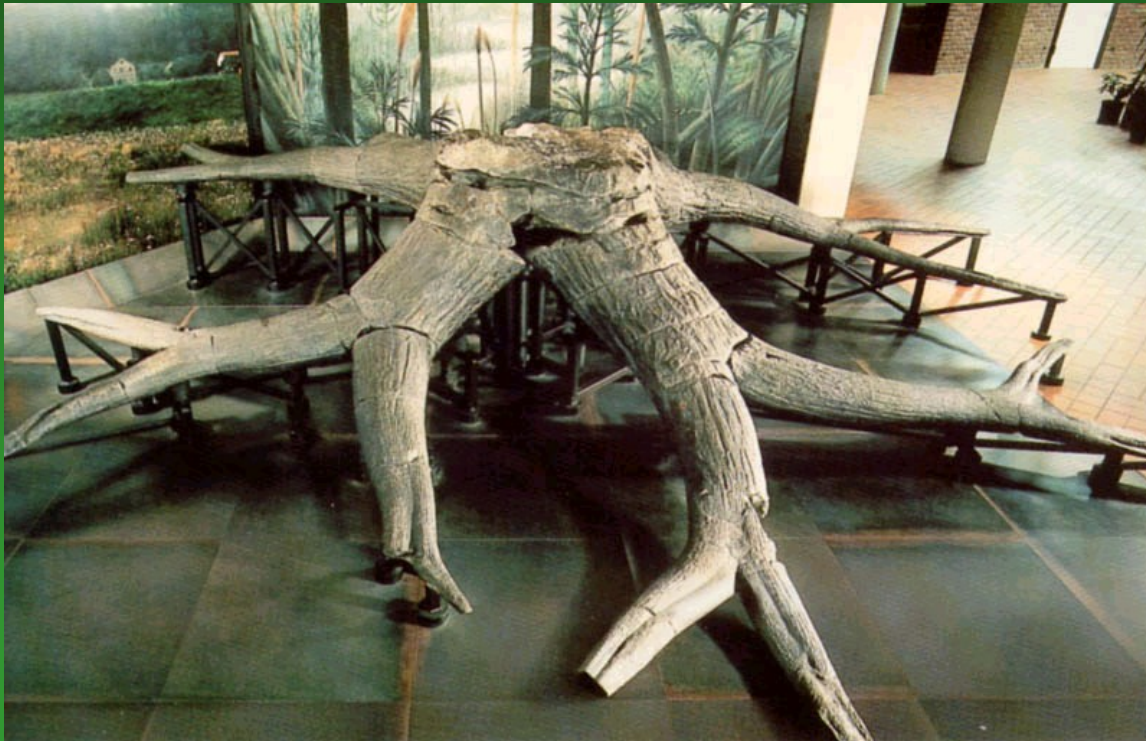
spermatozoidy u recentních polyciliátní

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**

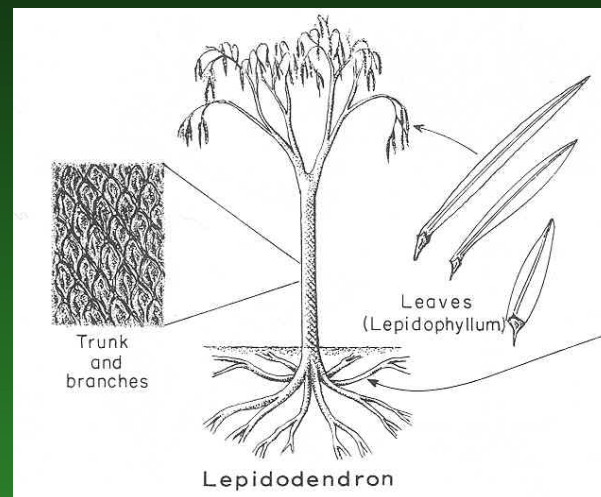


kruhové jizvy *Stigmaria*
typu



druhotným tloušťnutím tvořily eustélické kolaterální svazky zabírající asi 1/6 průřezu stonkem = manoxylecká struktura

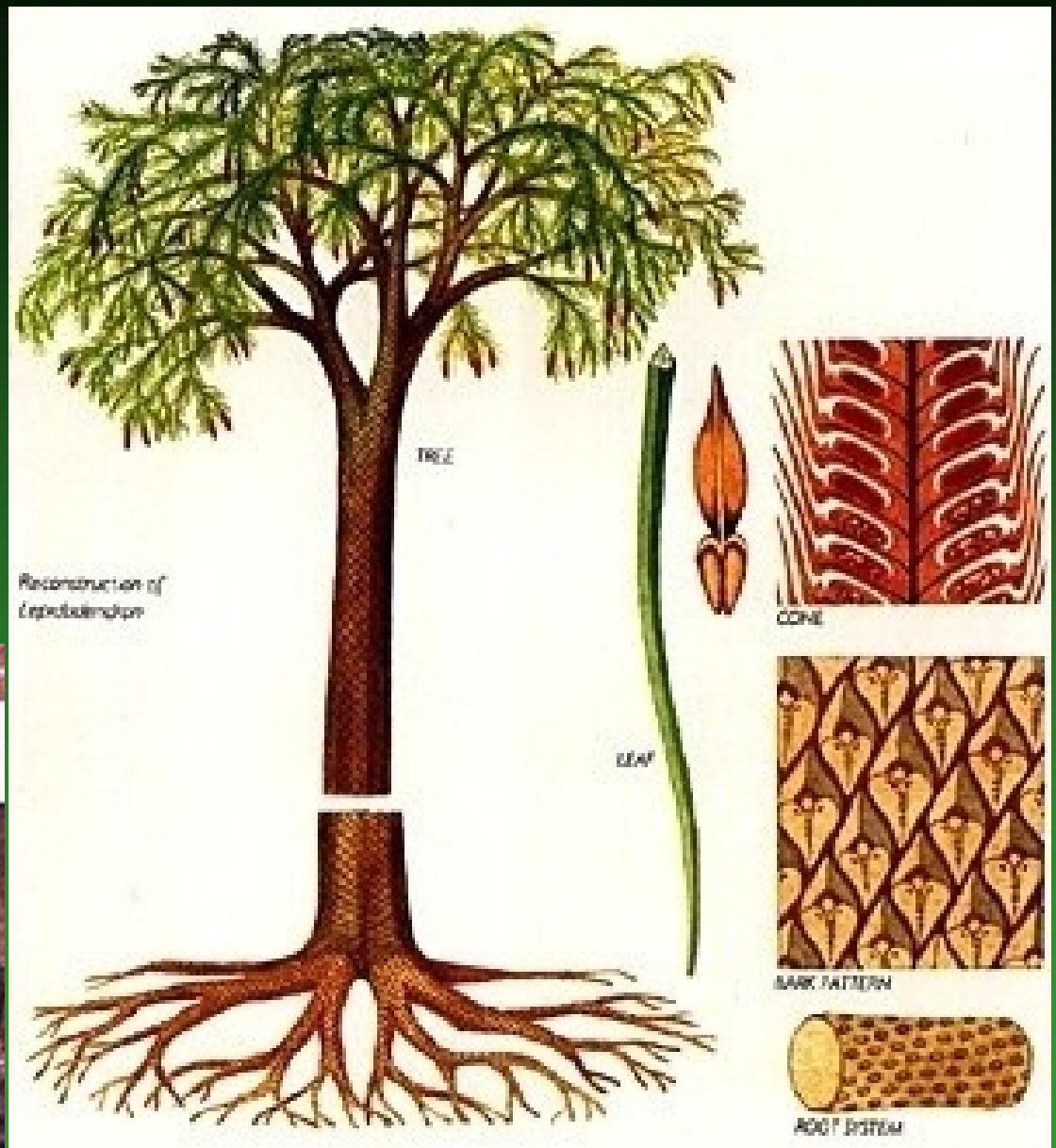
listy jednožilné 1-100 cm velké zanechávaly výrazné jizvy, listy xeromorfní stavby



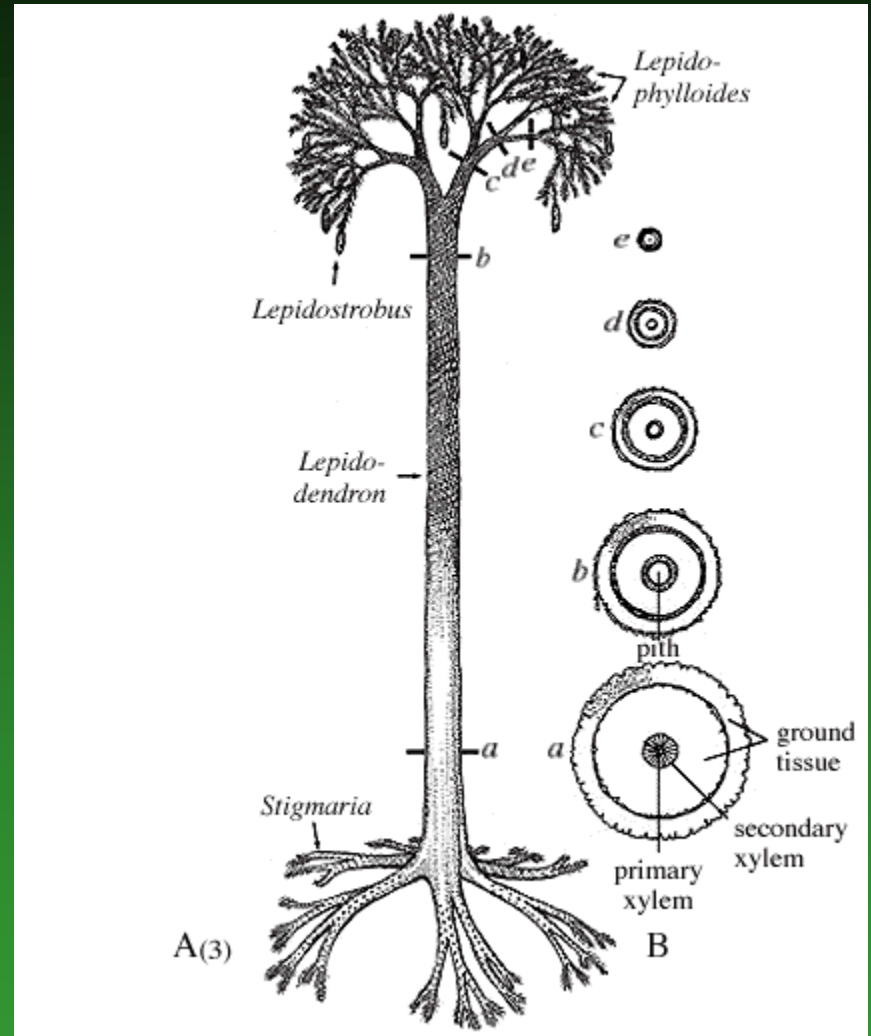
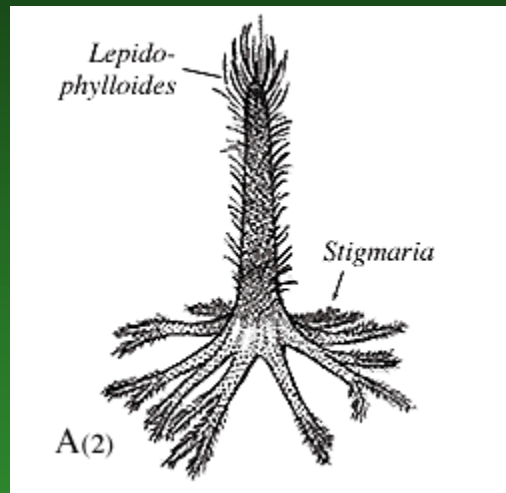
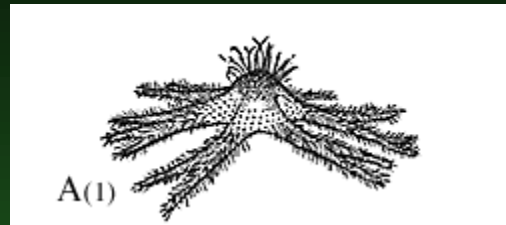
megaspóry obrovské až přes 5 mm velké,

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.

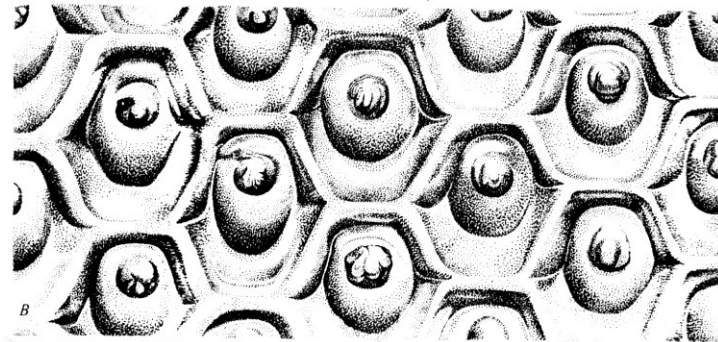


Ontogeneze u *Lepidodendronu*

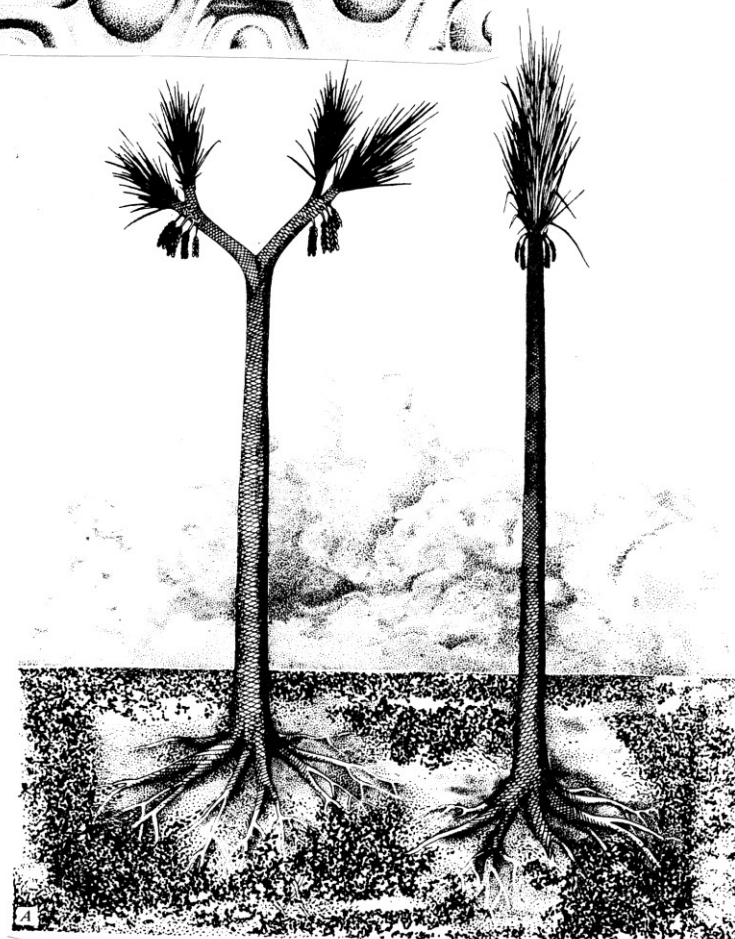


V ontogenezi se nejprve vytvořil oporný systém oddenků, pak olistěný kmen a nakonec koruna

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"

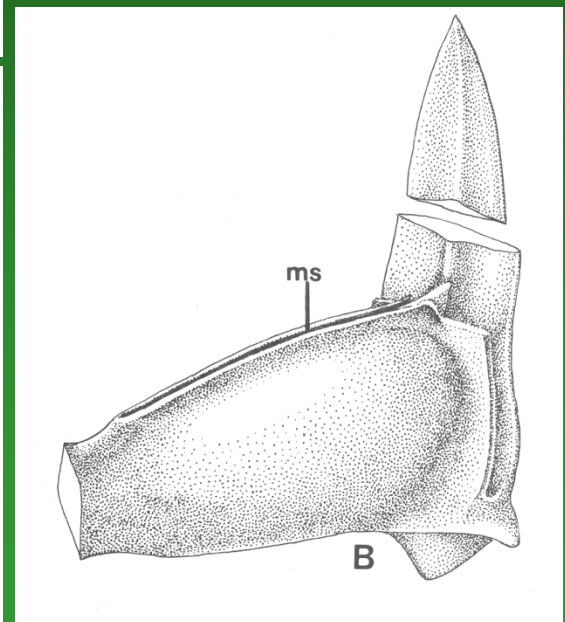
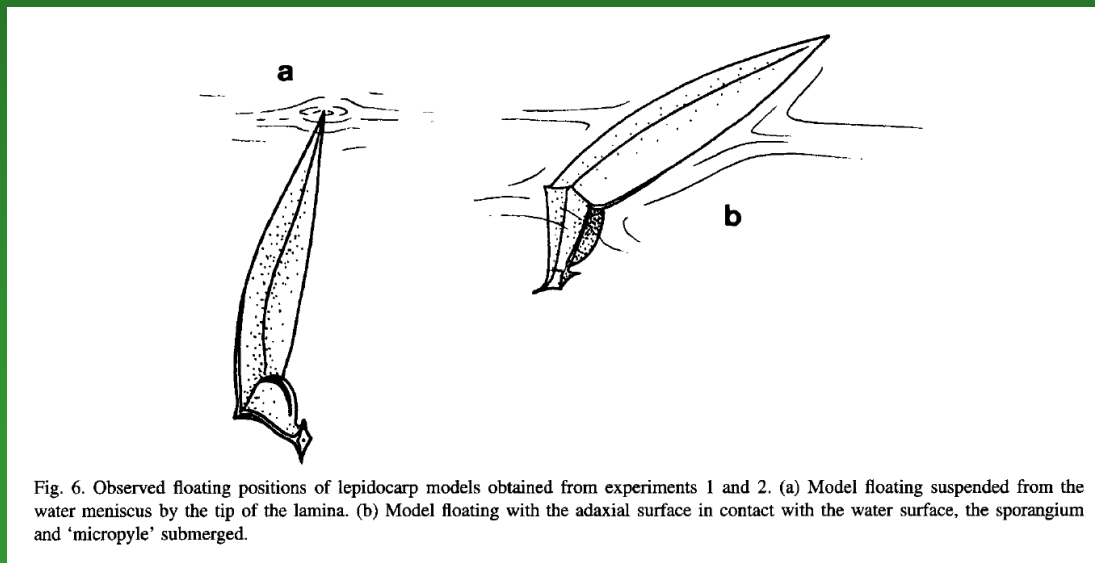
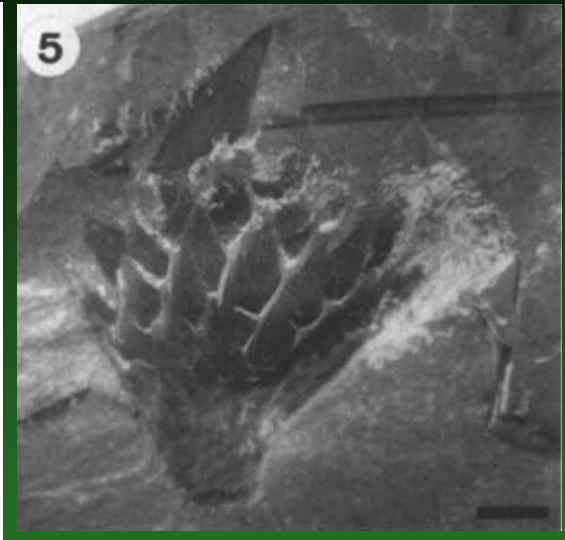
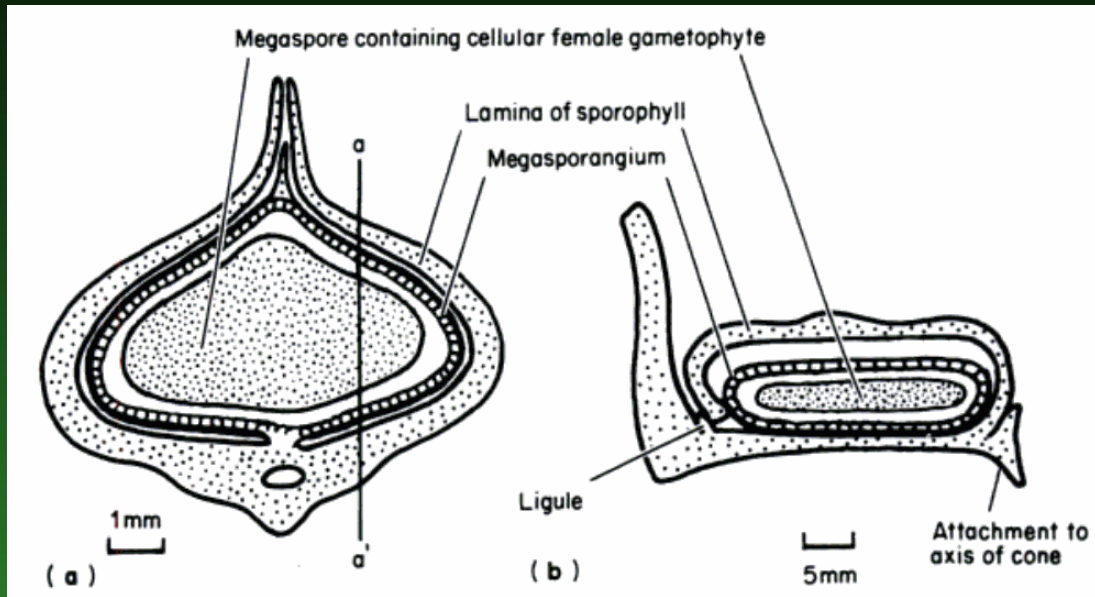


Fig. 6. Observed floating positions of lepidocarp models obtained from experiments 1 and 2. (a) Model floating suspended from the water meniscus by the tip of the lamina. (b) Model floating with the adaxial surface in contact with the water surface, the sporangium and 'micropyle' submerged.

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.

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

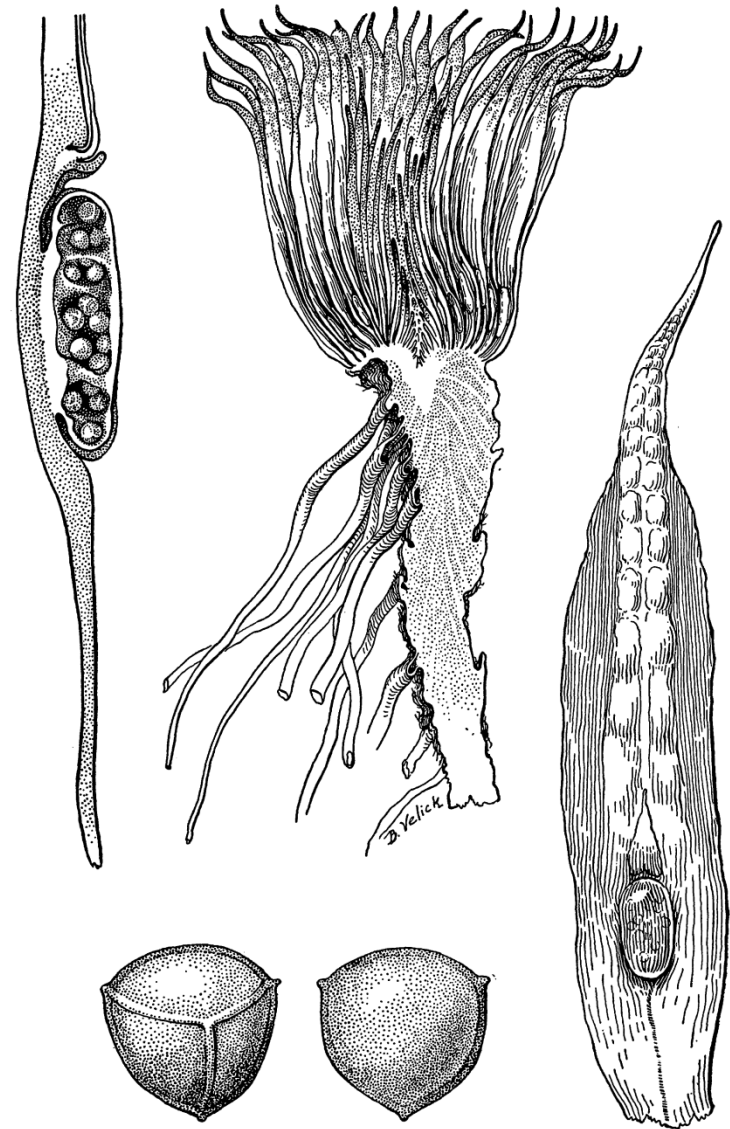
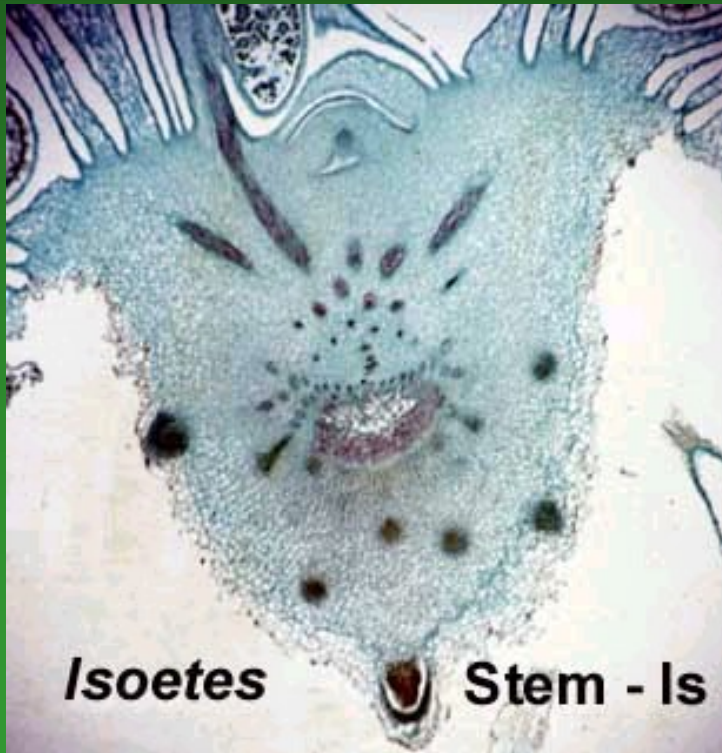


Figure 1. *Stylites andicola*

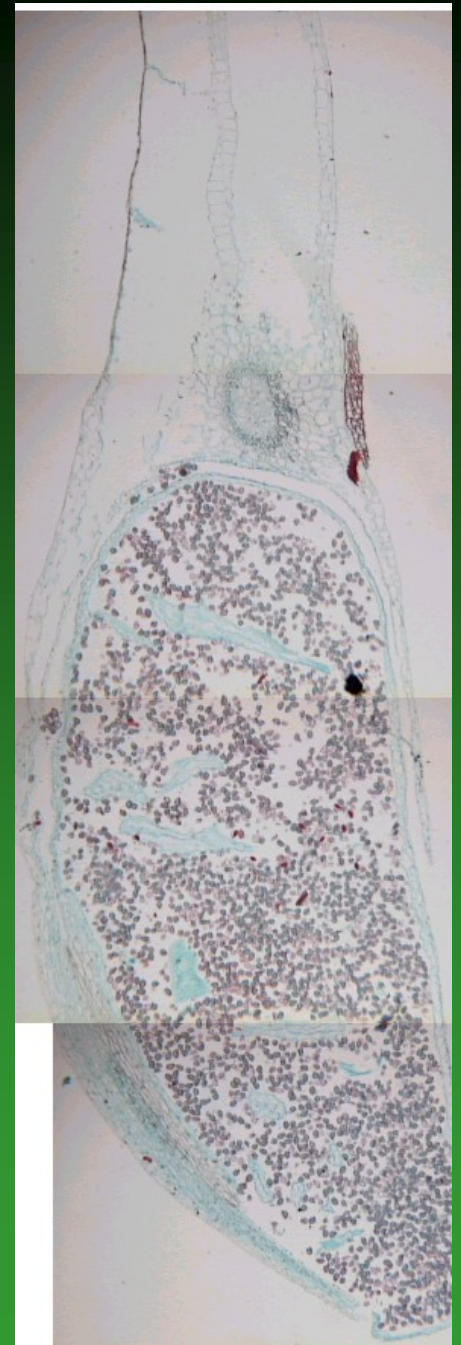
Šídlatka (*Isoetes*) má kořeny stavbou i kulatými jizvami podobné zástupcům řádu *Lepidodendrales*, rostlina má trsnatý vzhled podmíněný spirálovitě uspořádanými listy na víceméně kulovitěm zdřevnatělém stonku





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 megatrofospory,
vnitřnější mikrotrófospory,
nejvnitřnější
sterilní
trofify



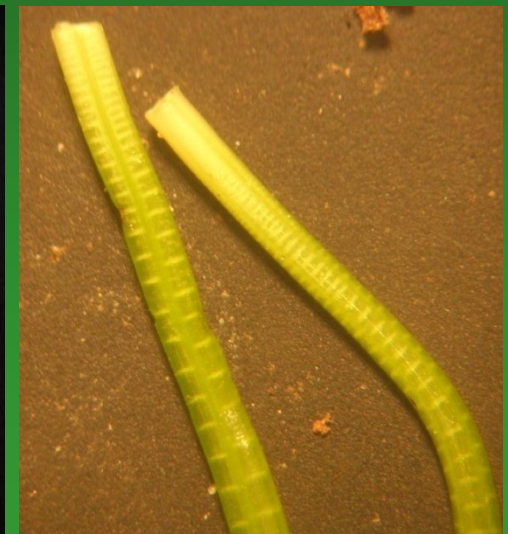
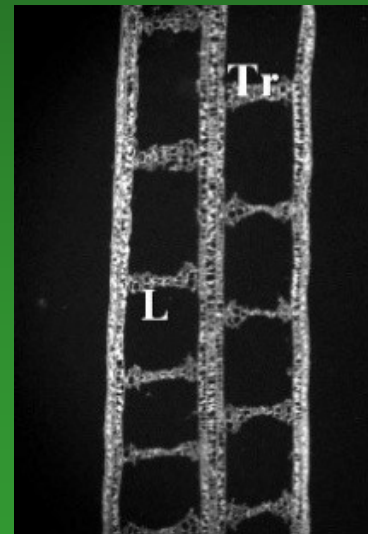
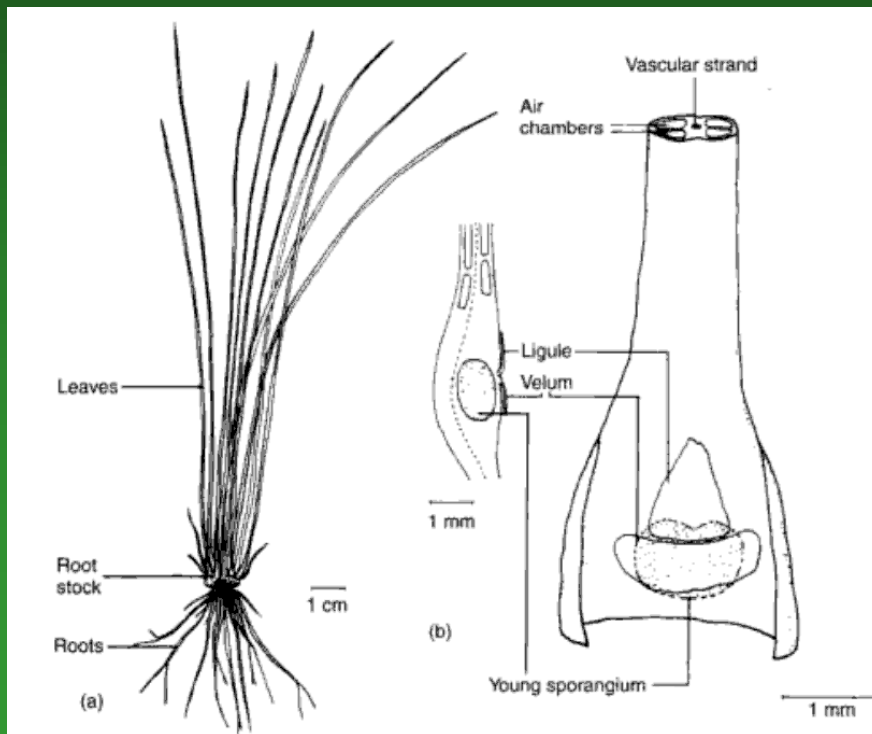
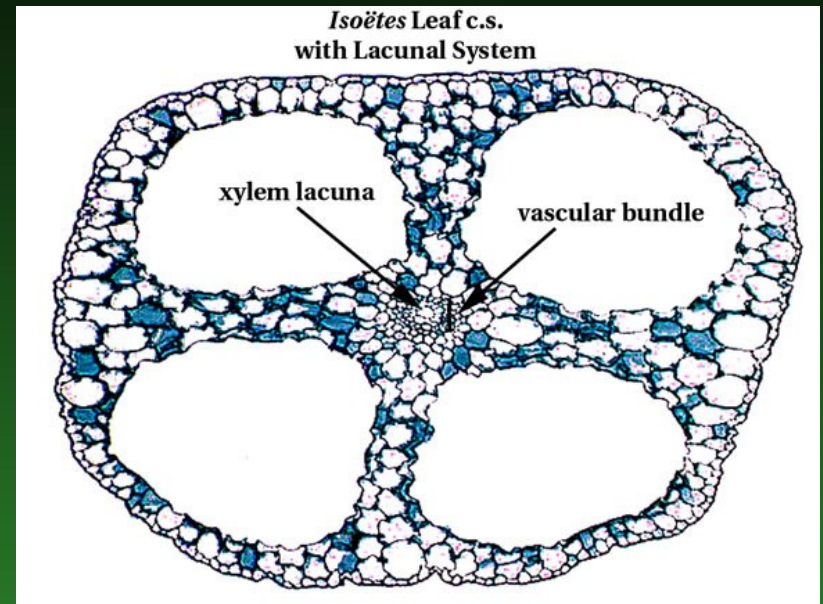
microsporangium

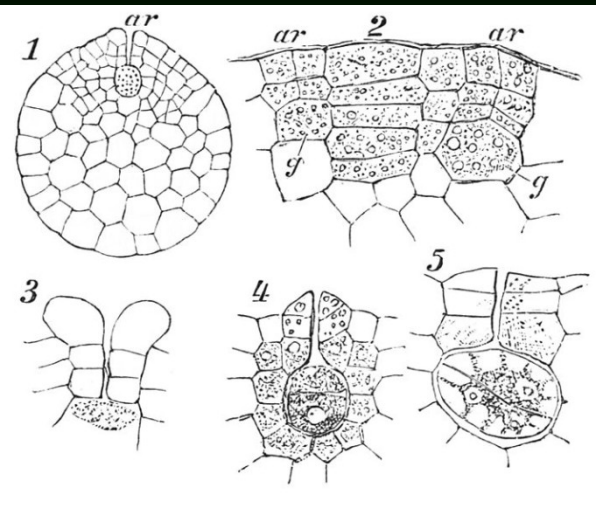


megasporangium

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 CO₂ ze substrátu kořeny
a rozvádějí jej dutinami do listů





Isoetes riparia
 megaspóra
 samičí gametofyt
 mladý sporofyt

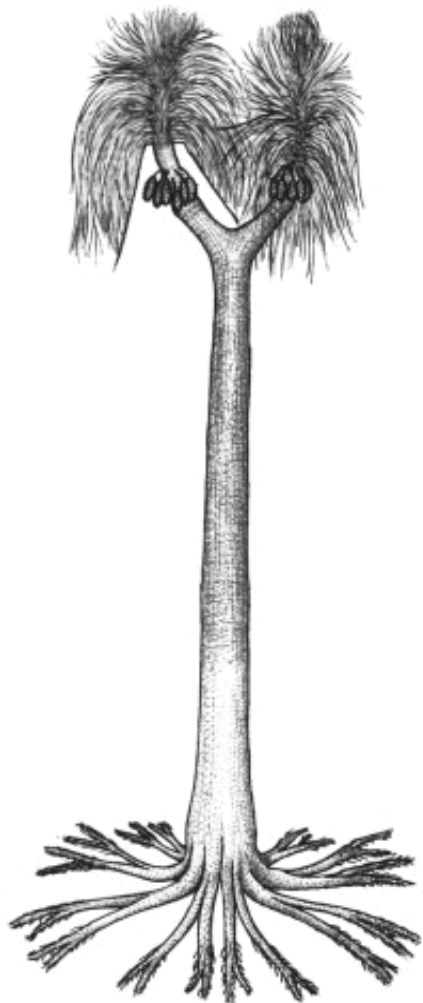


© 1985 Warren Kovach



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.

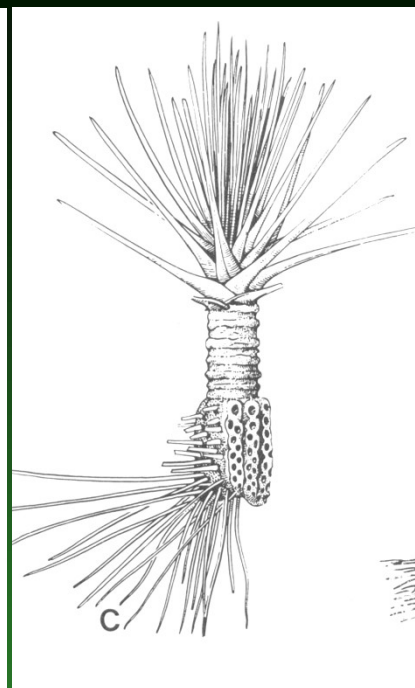




Sigilaria
(karbon)



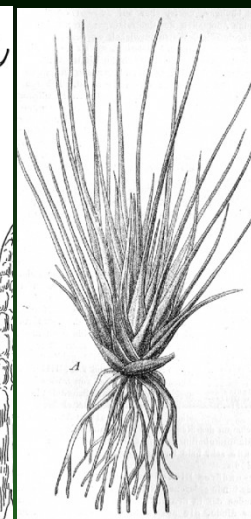
Pleuromeia sternbergi
(trias)



Nathorstiana arborea
(spodní křída)



Stylites andicola
(recent)



Isoetes lacustris
(recent)

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