



Fylogeneze a diverzita vyšších rostlin plavuně (Lycopodiophyta)

výtah z přednášek prof. Petra Bureše, drobné úpravy P. Šmarda 2024



INVESTICE DO ROZVOJE VZDĚLÁVÁNÍ

Plavuně

mikrofilní nástupci rynniofytů

Oddělení *Lycopodiophyta* (plavuně)



- výtrusné byliny nebo dřeviny
- recentní – plavuně, šídlatky a vranečky – drobné (několik cm, vzácně až 0,5 m)
- fosilní – byliny až 50 m vysoké stromy
- sporofyt zelený samostatný, v ontogenezi převládá
- gametofyt zpravidla nezelený, samostatný (= volně, mimo sporofyt rostoucí), může být
 - (1) dlouhověký, podzemní, vyživovaný mykotrofně – u izosporických plavuní
 - (2) krátkověký, endosporický (= vyvíjí se uvnitř obalu spóry), vyživovaný ze zásob uložených ve spóře – u heterosporických plavuní (vranečky a šídlatky)



Fosilní záznam



- poprvé – devon – 410 mya
- vrchol rozmanitosti a podílu na biomase – karbon – plavuně tvořily 50% druhové diverzity a >75 % biomasy suchozemských rostlin
- perm – vytlačovány nahosemennými
- poslední stromové plavuně vyhynuly v druhohorách
- Vytvořily nový druh biotopu (les), ochrana před extrémní klimatu a UV

Dnešní podíl plavuní na diverzitě vyšších rostlin malý

Druhová diverzita vyšších rostlin

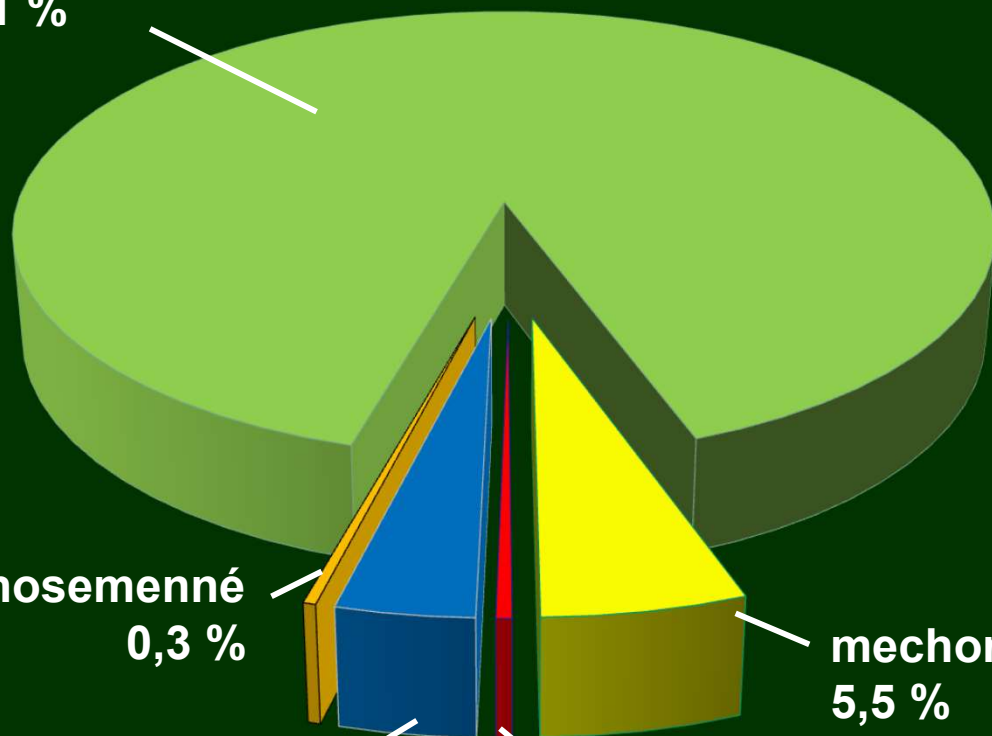
krytosemenné
90,1 %

nahosemenné
0,3 %

monilofyty
3,7 %

plavuně 0,4 %
1260 druhů

mechorosty
5,5 %

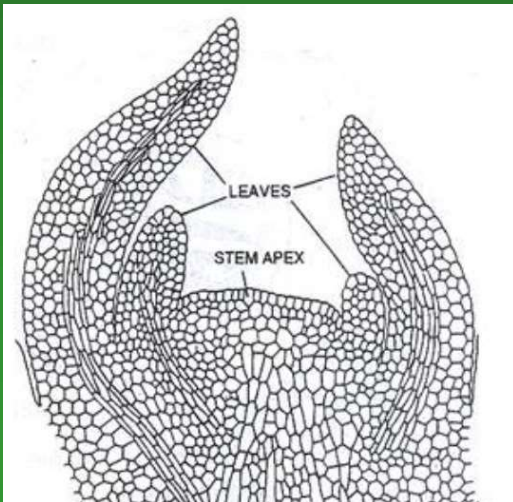
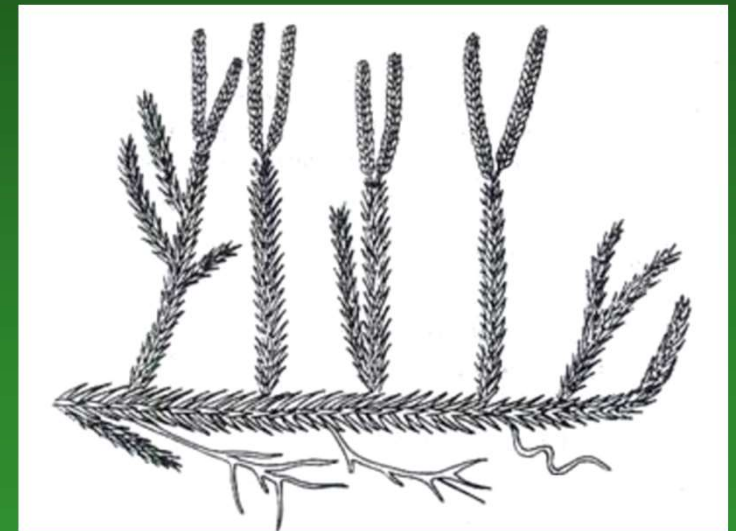


Stonek

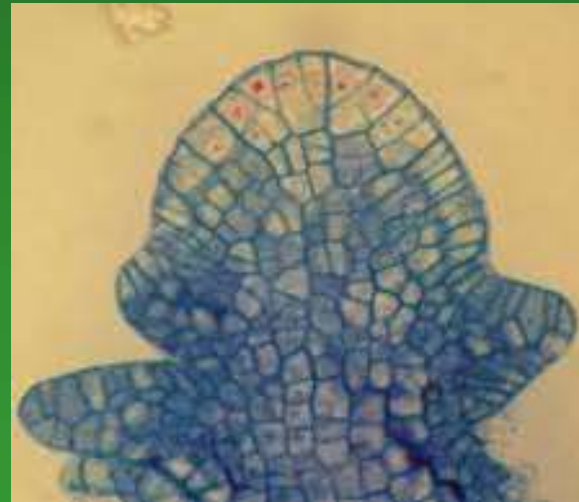
- nečláňovaný (oproti přesličkám)
- vidličnatě až monopodiálně větvený

Vzrostlý vrchol

- jediná terminální iniciála – plavuně a vranečky
- vícebuněčný meristém – šídlatky (obecně stromové typy)



Lycopodium

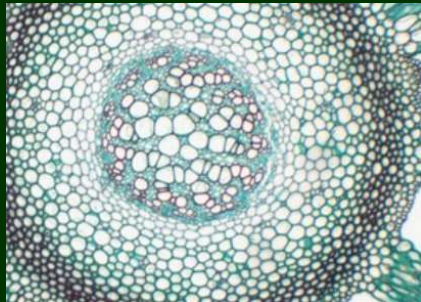


Selaginella kraussiana

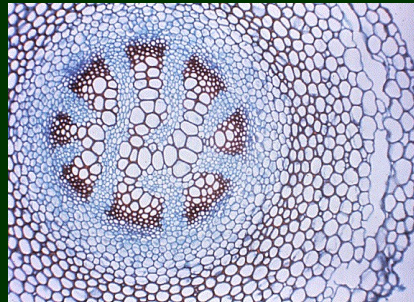
Vodivé elementy stonku – jiná ontogeneze u bylin a dřevin

Bylinné plavuně

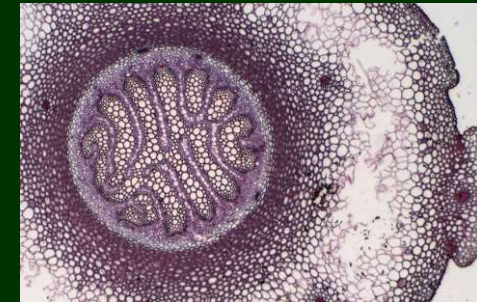
nejmladší stonek
exarchní protostélé



mladý stonek
exarchní aktinostélé



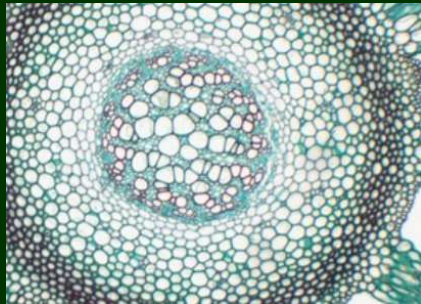
dospělý stonek
plektostélé



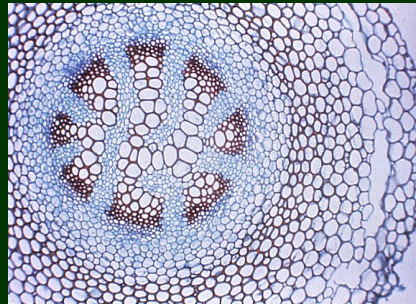
Vodivé elementy stonku – jiná ontogeneze u bylin a dřevin

Bylinné plavuně

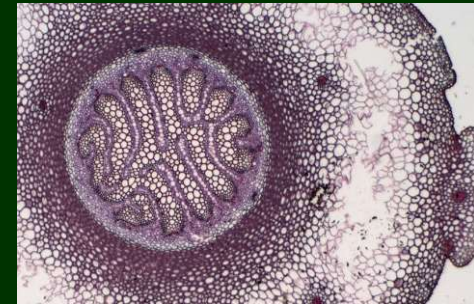
nejmladší stonek
exarchní protostélé



mladý stonek
exarchní aktinostélé

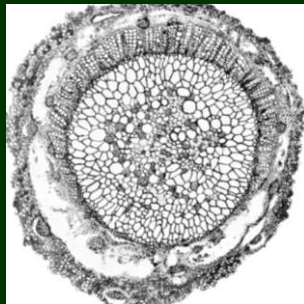


dospělý stonek
plektostélé

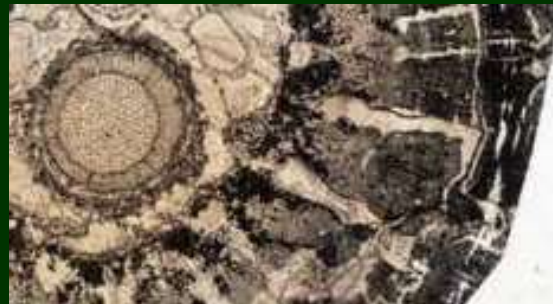


Stromové plavuně

mladý kmen
protostélé



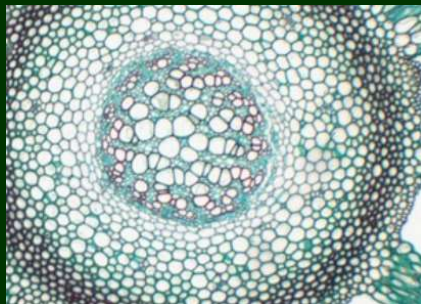
dospělý kmen
sifonostélé



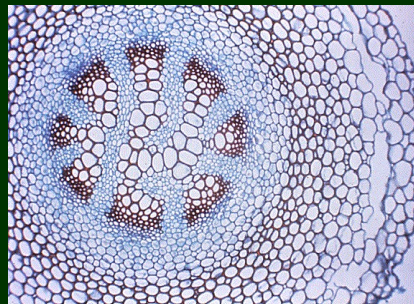
Vodivé elementy stonku – jiná ontogeneze u bylin a dřevin

Bylinné plavuně

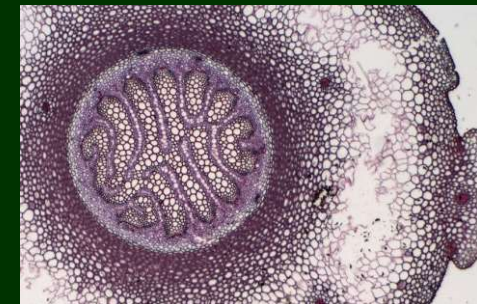
nejmladší stonek
protostélé



mladý stonek
exarchní aktinostélé

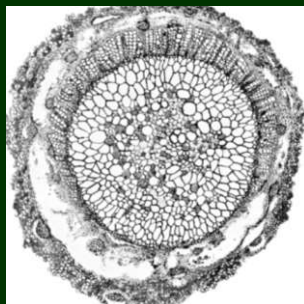


dospělý stonek
plektostélé

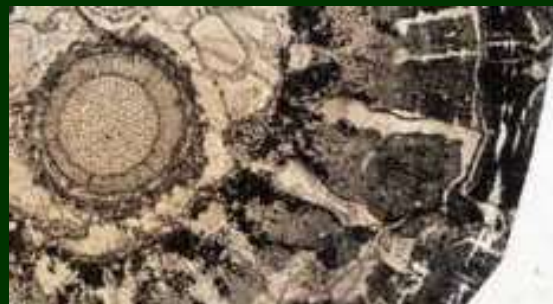


Stromové plavuně

mladý kmen
protostélé

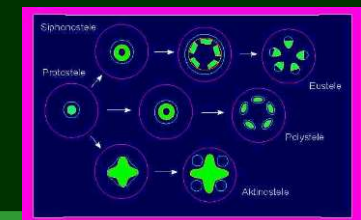


dospělý kmen
sifonostélé



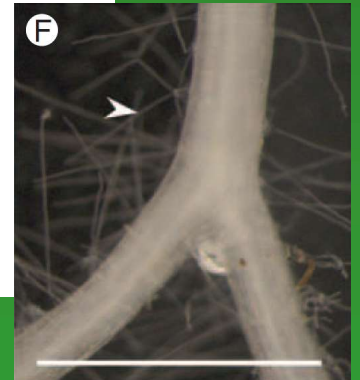
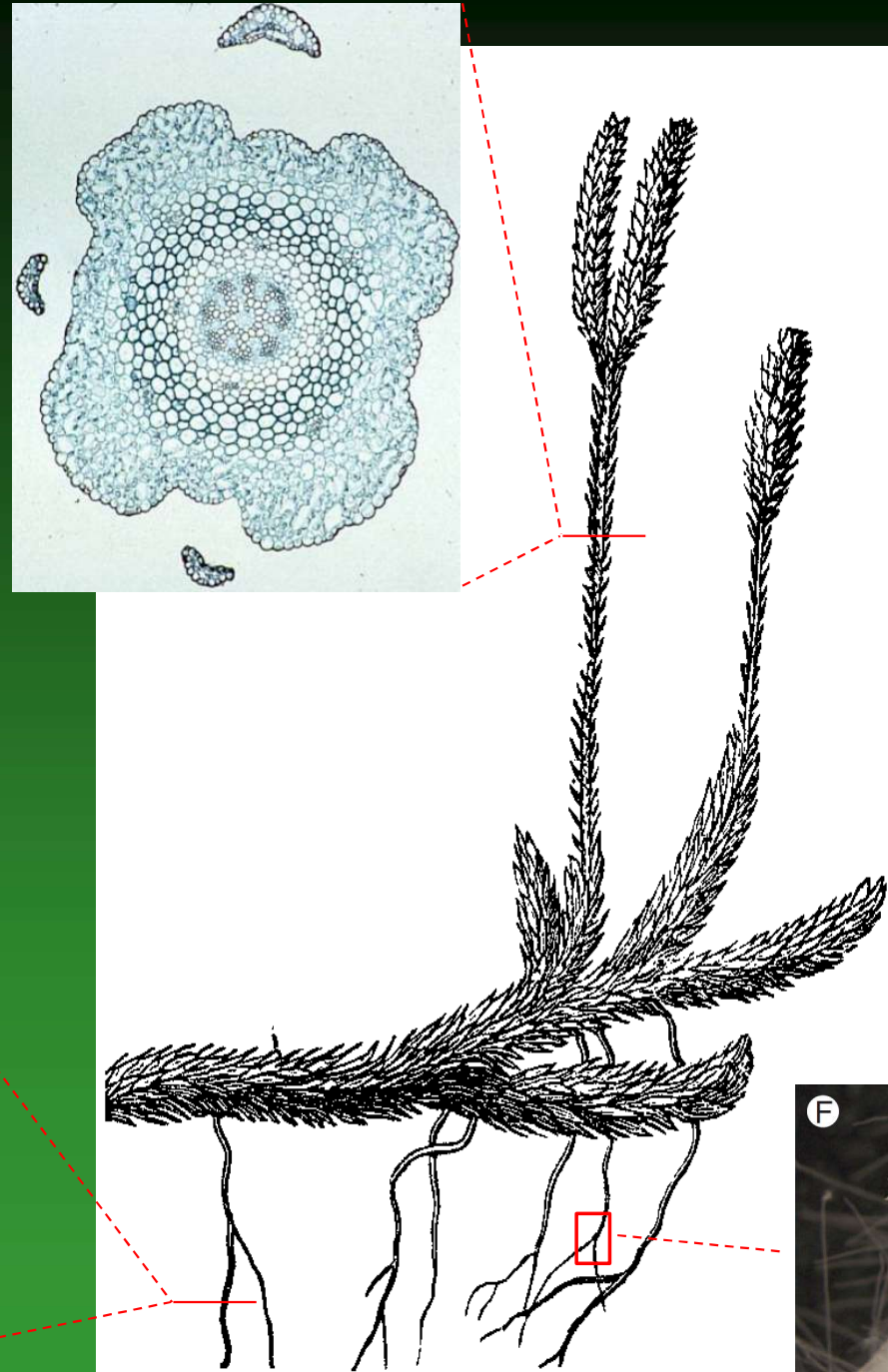
**Haeckelův zákon
rekapitulace:**

**ontogeneze =
zkrácená
fylogeneze**



Kořeny

- vyrůstají adventivně ze stonku
- vodivé elementy jako ve stonku
- mají kořenové vlásky
- vidličnatě, někdy i nepravidelně větvené – stavba podobná jako u stonku (na rozdíl od geneze bočních kořenů odlišná od megafylní linie)

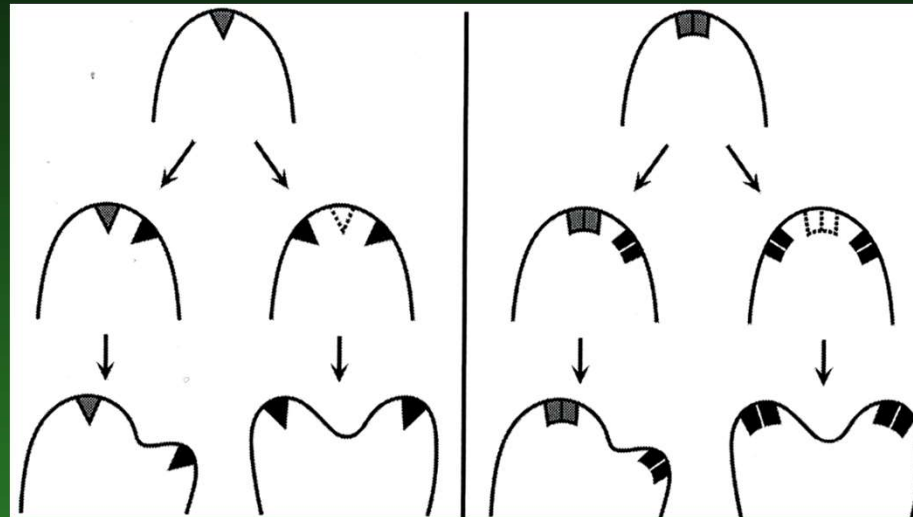


Kořeny: Nezávislá evoluce v mikrofylní a megafylní linii

Zatímco větvení stonku vždy exogenní (byť třeba jen jako spící postranní pupen)

jediná vrcholová terminála

plavuně, vranečky,
kapradiny, přesličky



vrcholový meristém

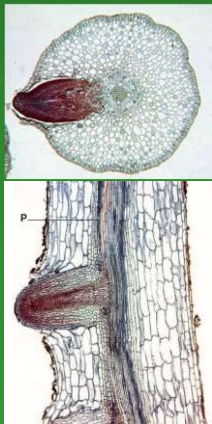
šídlatky,
semenné rostliny

boční

dichotomické

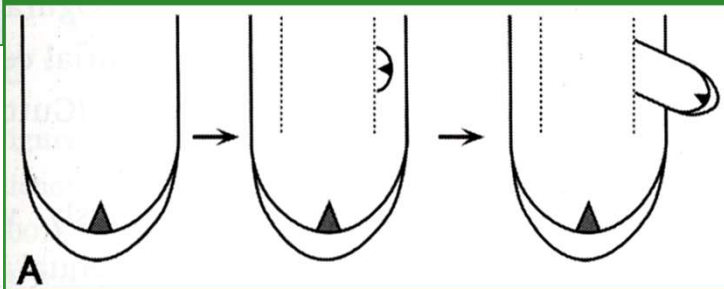
boční

dichotomické



Megafylní linie:

kapradiny, přesličky, semenné rostliny

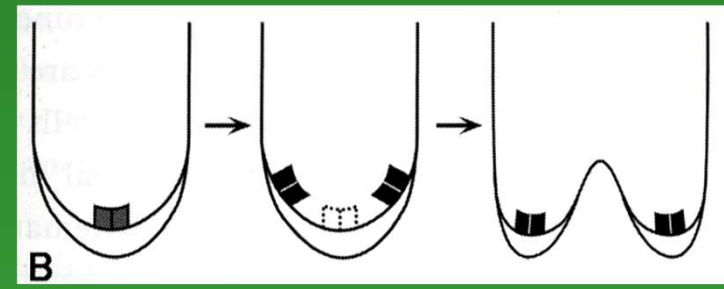


Větvení kořene endogenní

Boční kořen se zakládá v pericyklu (= jednotkové vrstvě buněk mezi endodermis a floemem, která si udržela dělivou schopnost)

Mikrofylní linie:

plavuně, vranečky, šídlatky



Větvení kořene exogenní

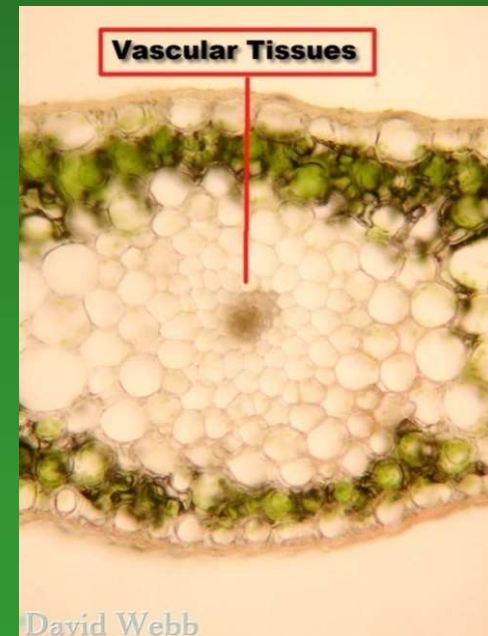
Kořeny: Nezávislá evoluce v mikrofylní a megafylní linii – Hagemannova teorie

(1) v megafylní linii – vznikl jako hlízkovitý zásobní orgán v hloubce stonku, který posléze prorazil na povrch

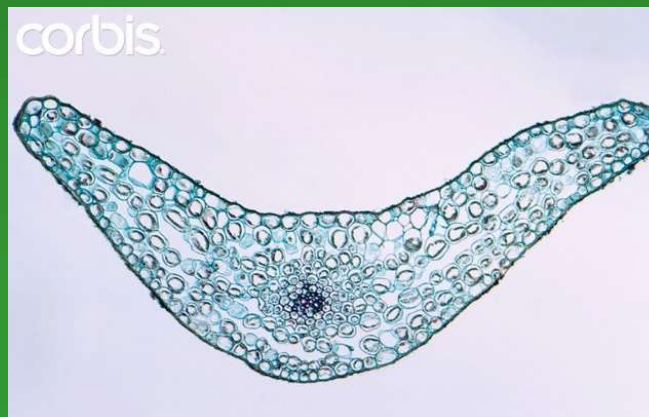
(2) v mikrofylní linii (u plavuní) – vznikl přeměnou stonku

Listy (mikrofyly = listy plavuní)

- drobné, čárkovité, jednožilné,
- ve spirále nebo ve 4 řadách
- funkčně je lze dělit na:
 - (1) sporofyly (chrání =podpírají výtrusnice),
 - (2) trofofyly (asimilují)
- sporofyly často tvoří šištici (strobillus)



© Copyright Claire Rosemond 2010



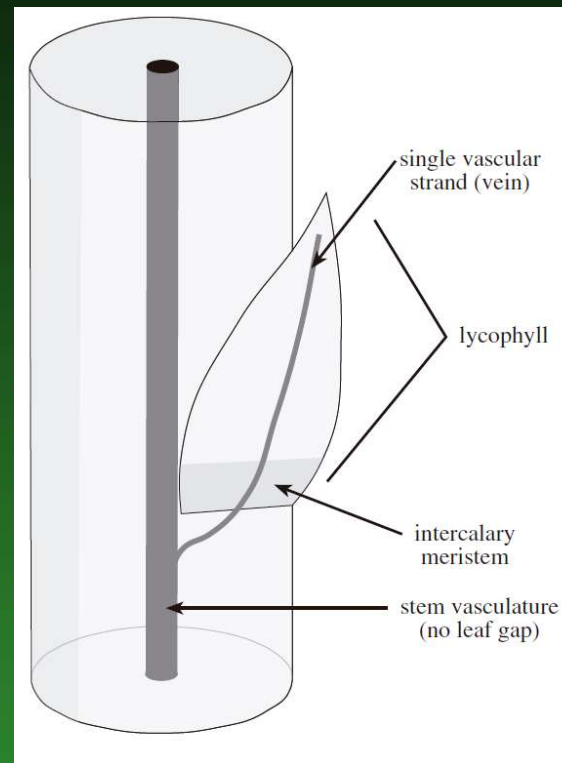
Listy: nezávislá evoluce v mikrofylní a megafylní linii

Mikrofyly

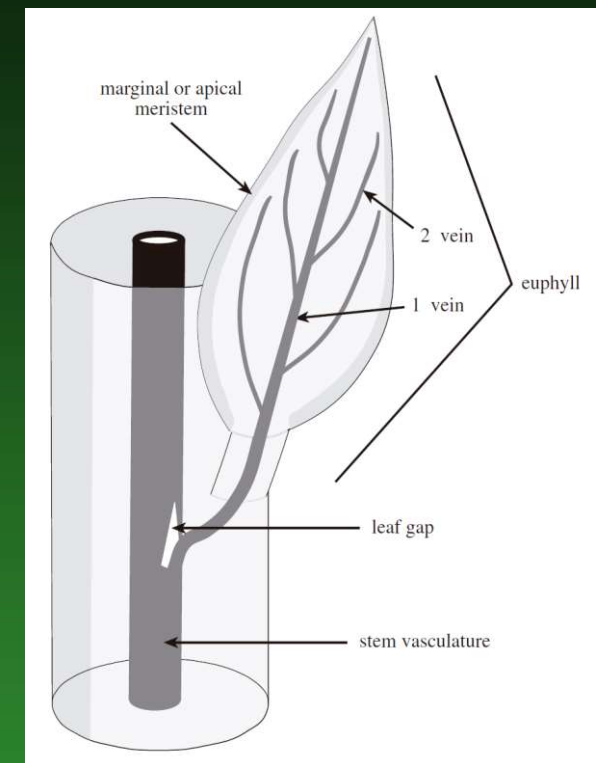
- na bázi s interkalárním meristémem,
- listová žilka nevytváří hiát ve stonkovém cévním svazku

Rozdíly: mikrofyl vers. megafyl

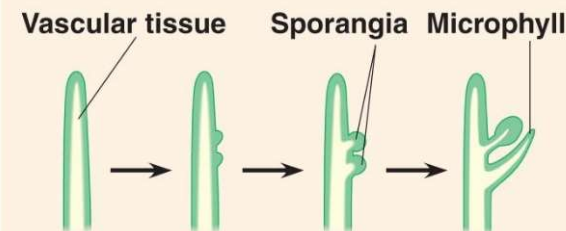
plavuně



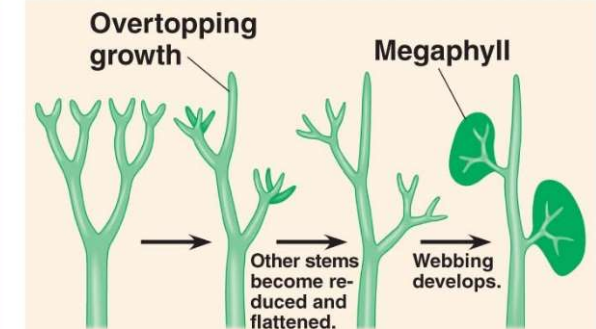
kapradiny a semenné rostliny



**Auxiny produkované
listovými primordii řídí
dozrávání xylemu a floemu
ve stonku**



(a) Microphylls

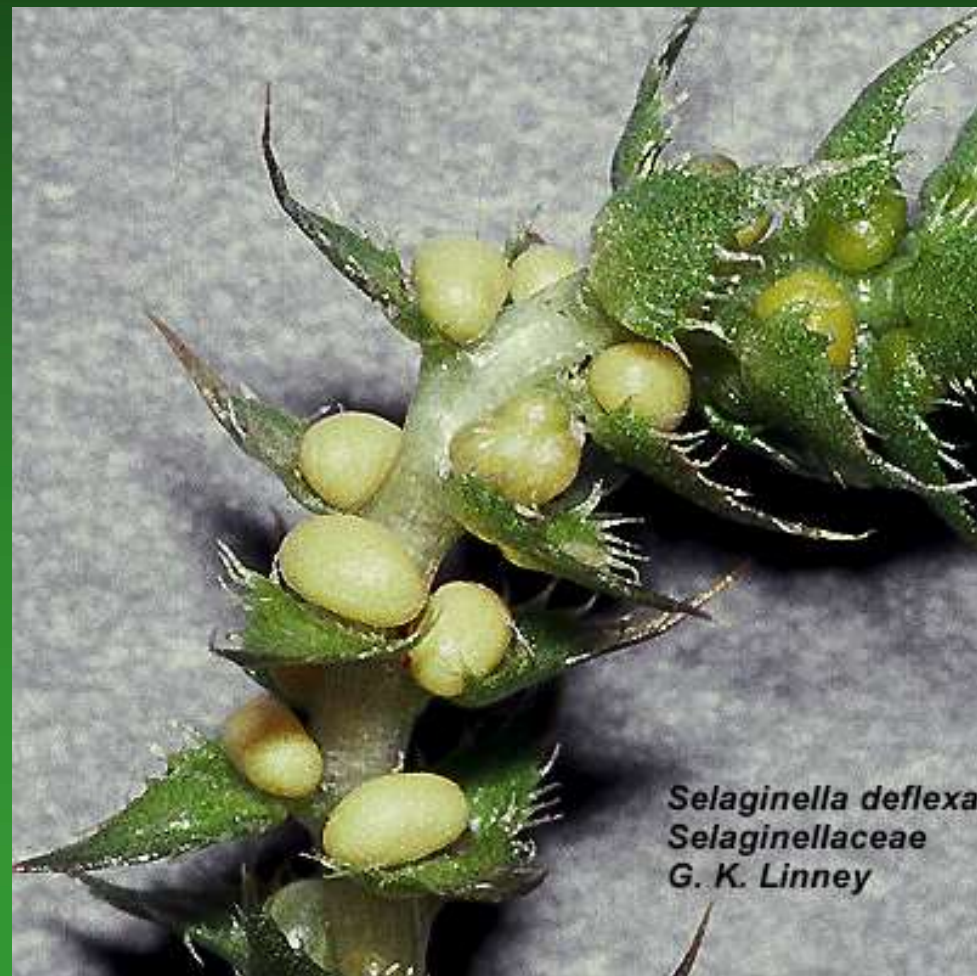


(b) Megaphylls

Copyright © 2008 Pearson Education, Inc., publishing as Pearson Benjamin Cummings.

Výtrusnice (sporangia)

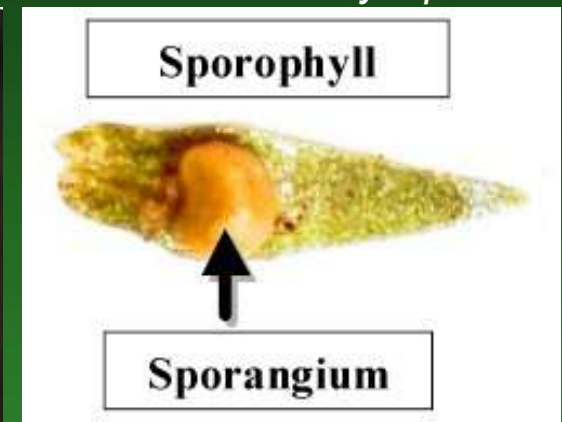
- vícevrstevná stěna = eusporangiátní sporangia
- v paždí nebo na bázi adaxiální (svrchní) strany sporofylů



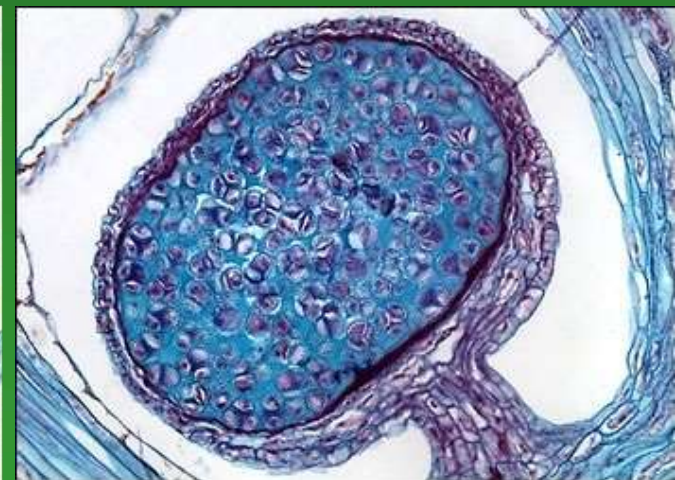
Isoetes



Lycopodium



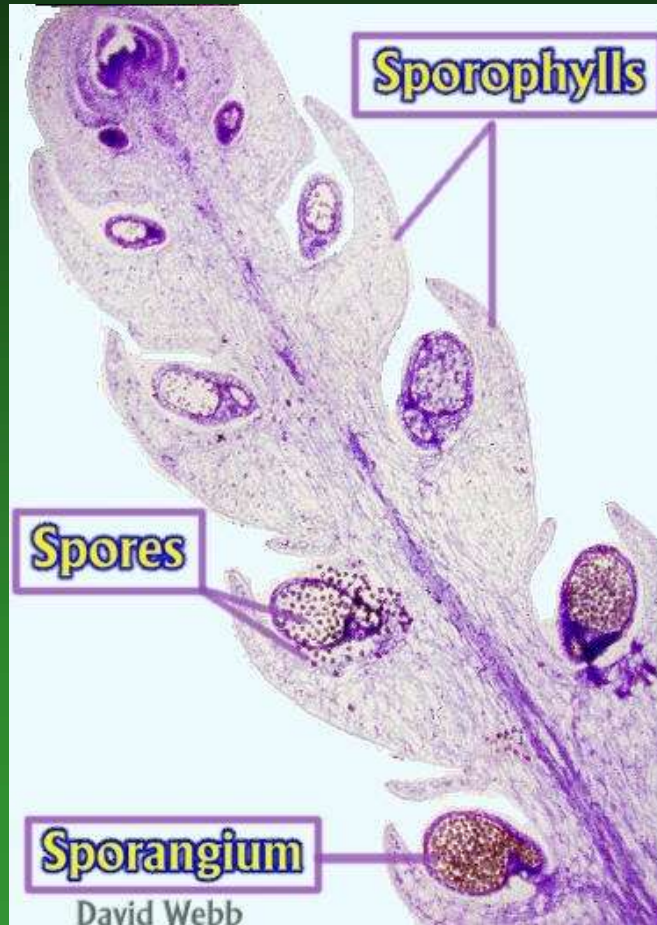
Selaginella



Lycopodium

Podle diferenciace spor mohou být plavuně

izosporické vlastní plavuně	heterosporické vranečky a šídlatky
---------------------------------------	--



Heterosporie = předstupeň evoluce semennosti

Klasifikace plavuní

oddělení *Lycopodiophyta* má 3 třídy:

Lycopodiopsida – plavuně (angl. clubmosses)

– recentně 380 druhů

Selaginellopsida – vranečky (angl. spikemosses)

– recentně 750 druhů

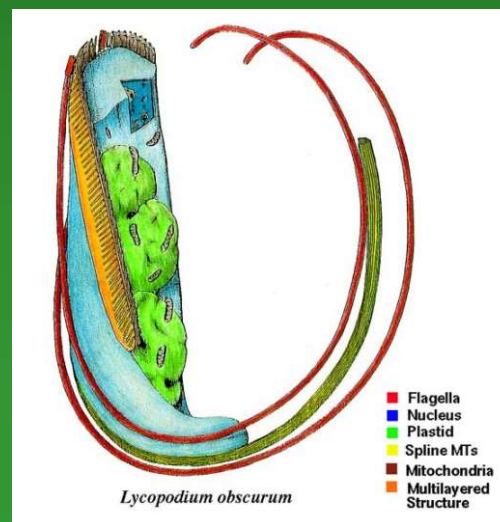
Isoëtopsida – šídlatky (angl. quillworts)

– recentně 130 druhů



1. Třída *Lycopodiopsida*

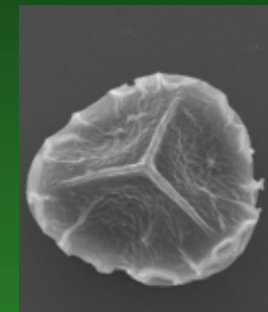
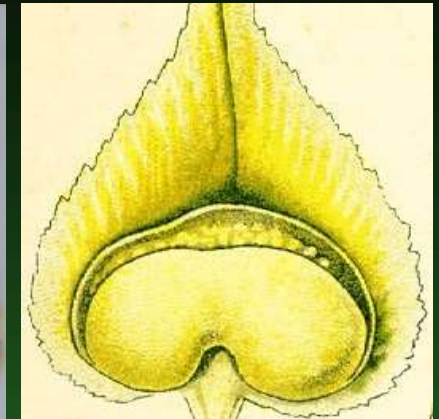
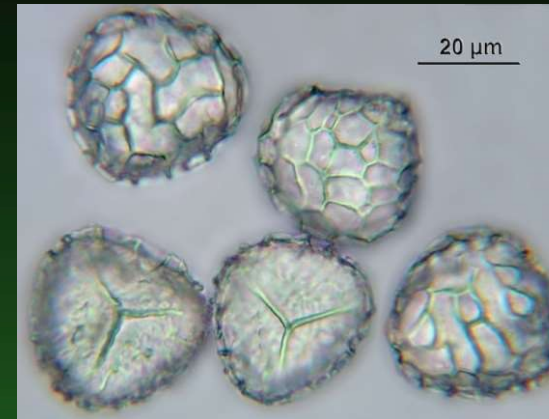
- byliny
- listy bez liguly (jazýčku), neopadávají
- spermatozoidy biciliátní (polyciliátní jen u *Phylloglossum*)
- poprvé spodní devon (410 mya), dnes 380 druhů



1. Třída *Lycopodiopsida*

Sporangia

- izosporická
- ledvinitá,
- pukají příčnou dehiscencí, rozdělují sporangium na dvě valvy
- spóry triletní



Třída *Lycopodiopsida*

má 3 řády:

Phylloglossales

Lycopodiales

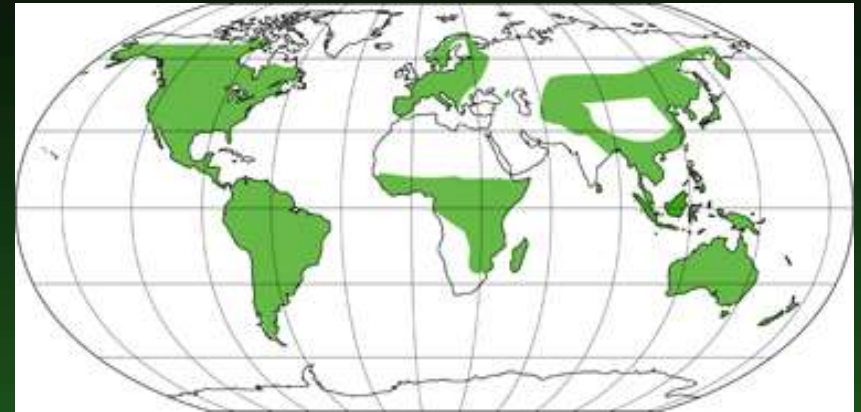
Drepanophycales



Řád *Lycopodiales* (plavuňotvaré)

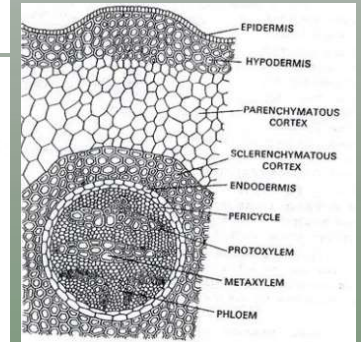
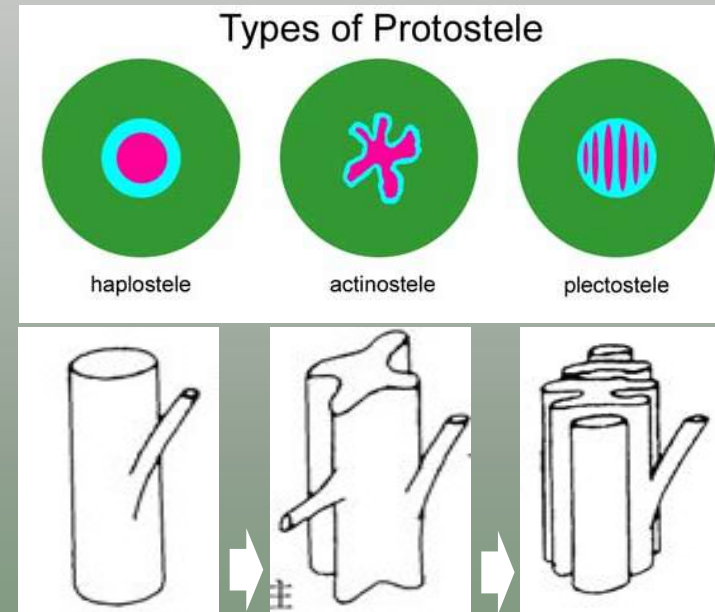
Zahrnuje recentní (≈ 380 převážně tropické) i fosilní zástupce

u nás rody *Lycopodium* a *Huperzia*

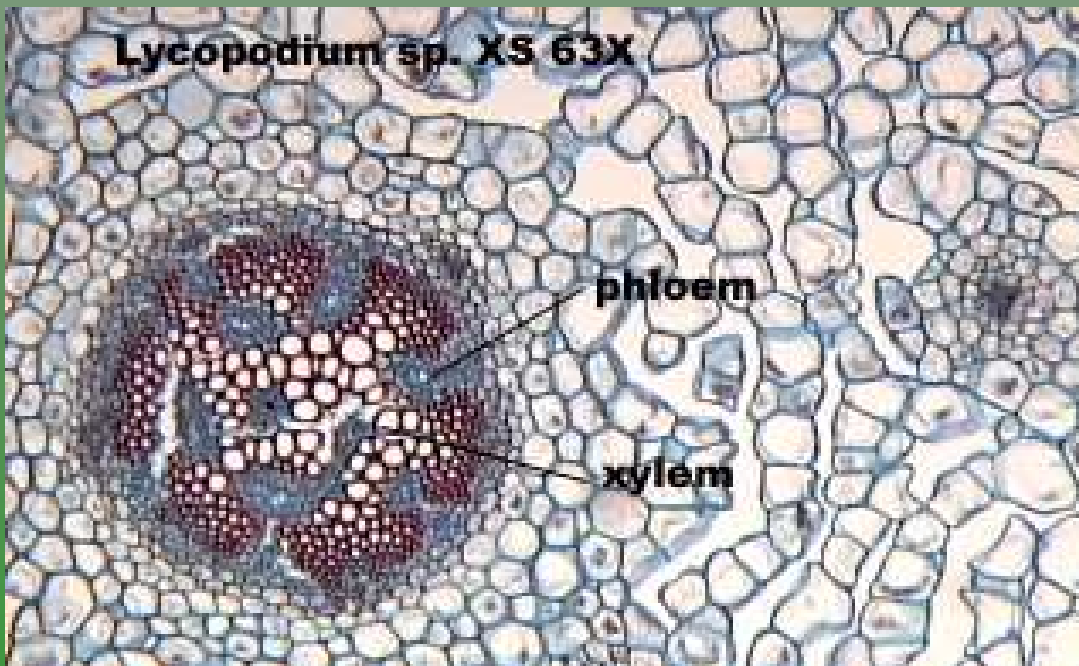


Vodivé elementy stonku nebo kořene

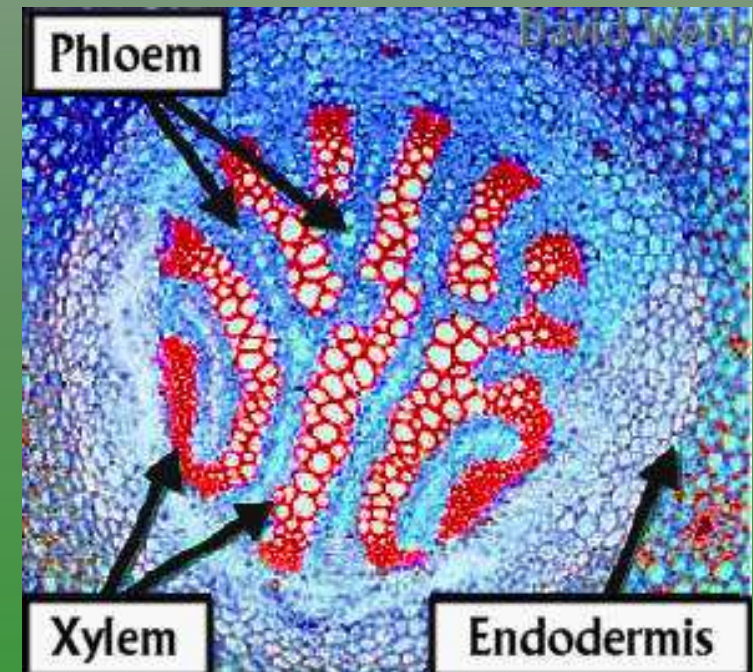
- protostélé (= haplostélé)
- aktinostélé
- plektostélé



ontogeneze



aktinostélé

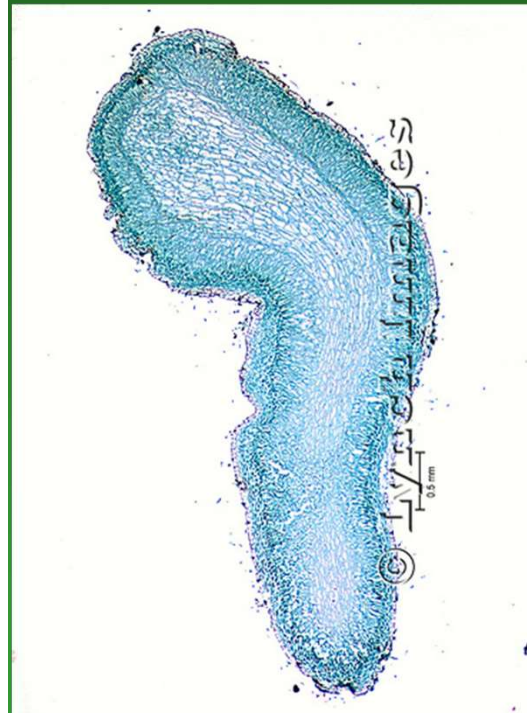
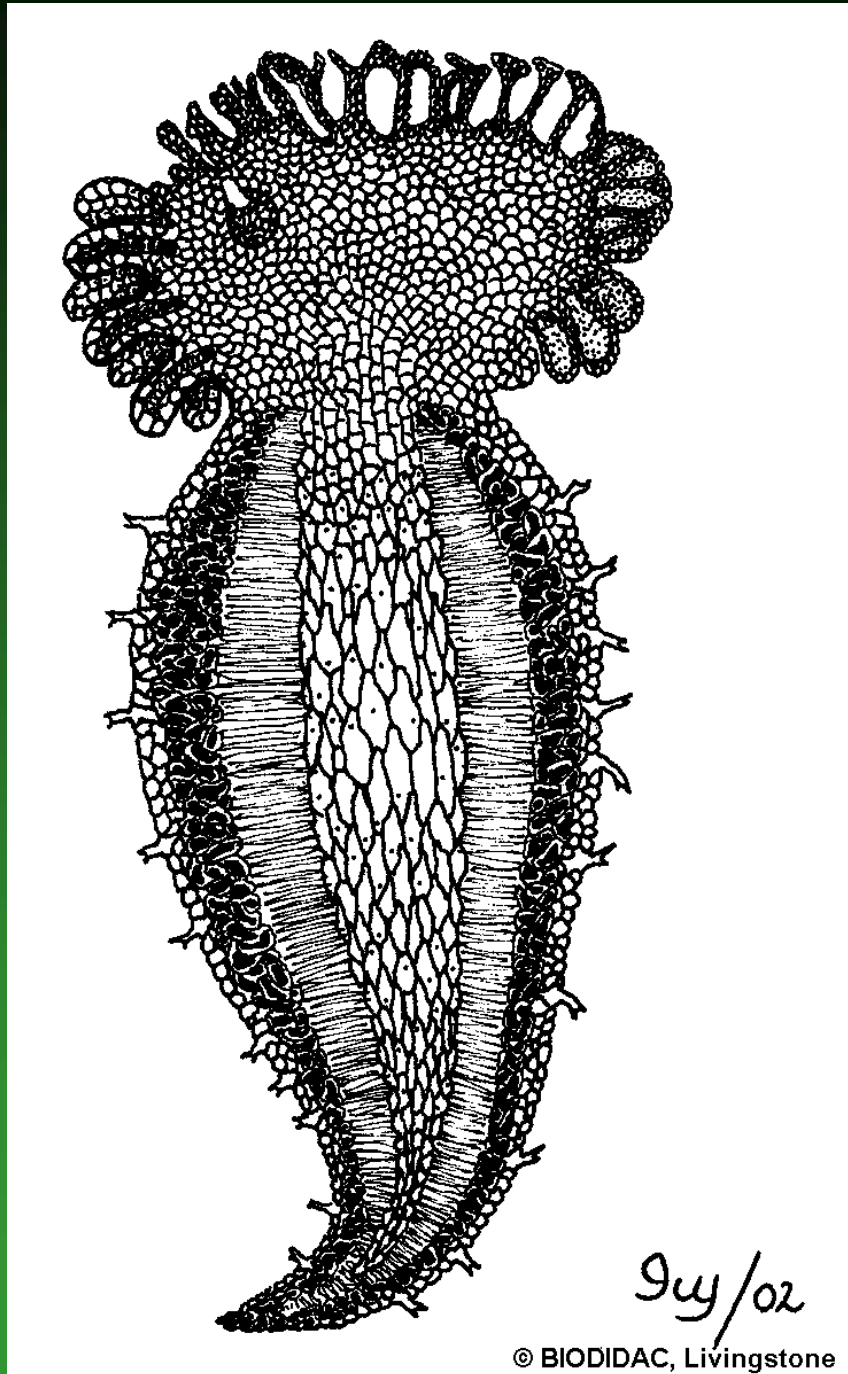


plektostélé

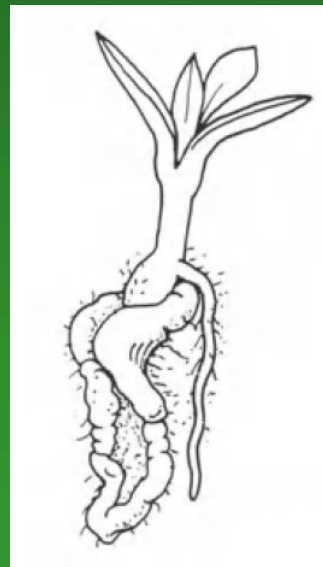
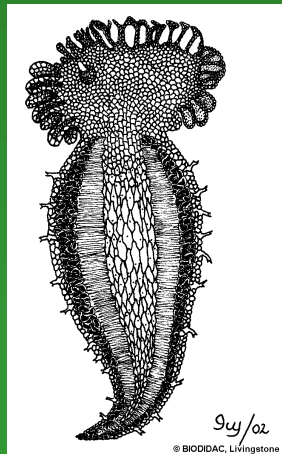
Gametofyt

- drobný,
- často řepovitý tvar (nebo diskovitý, válcovitý, ...)
- často dlouhověký (až 20 let)
- nezelený s mykorrhizou, vzácně i fotosyntetizující

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



Gametofyt – ontogeneze mladého sporofytu



Huperzia

- převážně tropické epifyty, často převislé, také trsnaté terestrické typy
- stonek vidličnatě větvený
- kořeny v nodech ve spodní části stonků

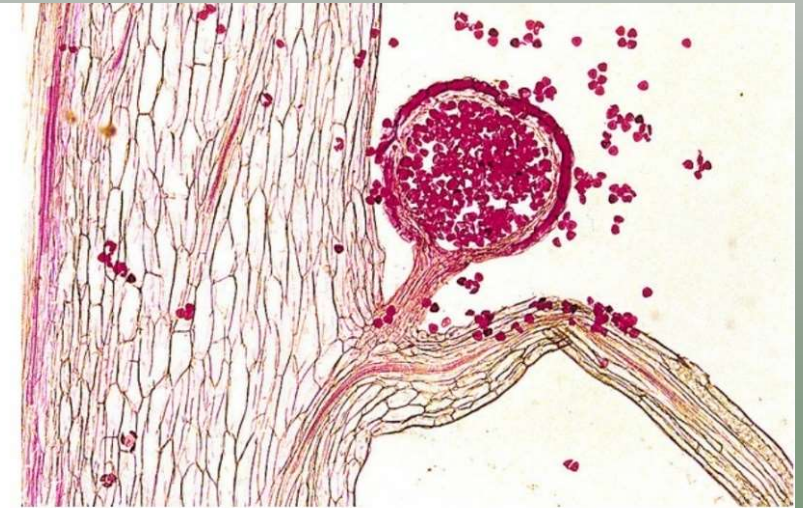


Huperzia squarrosa



Huperzia selago

Huperzia



Huperzia - section of sporangium

- u našeho *Huperzia selago* trofosporofyly netvoří strobily
- tvarově se neliší od trofofylů
- sporangia krátce stopečkatá

Huperzia

- U nás jen vranec jedlový (*Huperzia selago*), sutě a skály v horách nad horní hranicí lesa, v nižších polohách vzácně na skalách.
- Zasahuje daleko na sever v Grinnellově zemi roste až k 80° s. š. je i na Špicberkách



Huperzia

vegetativní množení - pupeny v paždí listů

Obchází tak haploidní fázi, která může trvat až 12 let!



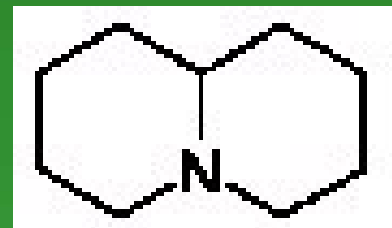
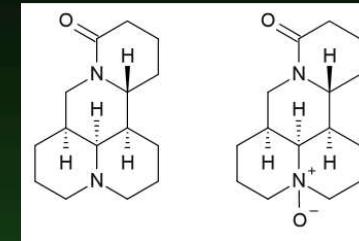
modifikovaná větev produkující rozmnožovací pupen



rozmnožovací pupen

Huperzia

- obsahuje chinolizidinové alkaloidy – (např. selagin)
- v kombinaci s alkoholem → úporné zvracení
- v Rusku při léčbě alkoholismu (vyvolání reflexního odporu k alkoholu)



chinolizidin



Lycopodium

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

- silnější větve rostou stále horizontálně v jednom směru
- slabší větve odbočují ve směru vertikálním a dále se vidličnatě větví



Lycopodium cernuum –
Havajské ostrovy

Lycopodium



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



Foto: Lars Hedenäs

Lycopodium

převážně v tropech

rozšíření rodu má kosmopolitní charakter.

U nás 9 dosti vzácných druhů.

Nejhojnější a nejznámější je:

Lycopodium clavatum – plavuň vidlačka

– na vřesovištích a na světlinách v
jehličnatých lesích



*Lycopodium
annotinum* –
plavuň pučivá



*Lycopodium
innundatum*

– plavuň zaplavovaná – spóry rychleji klíčí v
zelený nadzemní gametofyt



Lycopodium complanatum –
plavuň zploštělá

Lycopodium

Spory *Lycopodium clavatum*

- vysoký obsah tuku
- vysoce hořlavé - užívaly se divadelním efektům (bleskový prášek).
- hygroskopické - užívaly se jako zásyp pro děti
- v daktyloskopii
- v metalurgii - 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



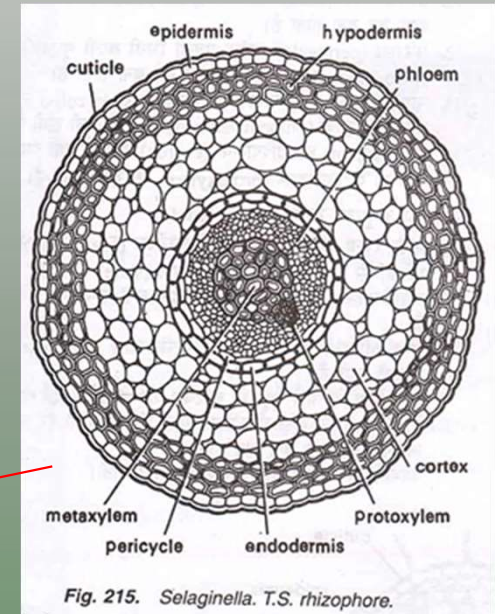
Třída *Selaginellopsida* (vranečky)

- drobné byliny
- vzhledem připomínají statnější mech
- listy spirálně nebo ve 4 řadách, neopadávají
- boční větve někdy uspořádané do plochy jako čepel listu kapradin
- strobily na koncích větví
- recentně ~ 750 druhů v tropech až mírném pásmu
- fosilně poprvé svrchní karbon



Kořeny

- vidličnatě větvené
- s jednoduchým protostélickým svazkem (někdy až aktinostélickým – tetrarchním)



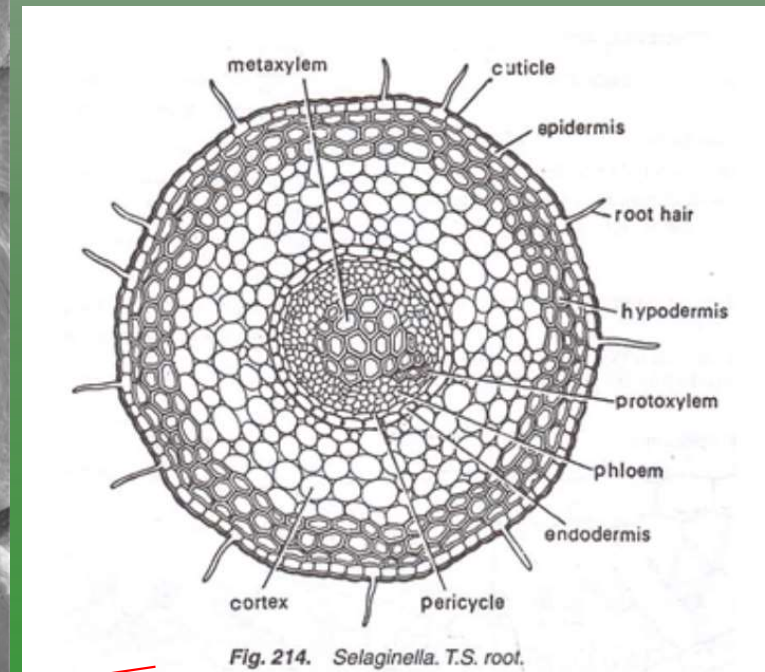
rhizofor



stejnocenné dichotomické větvení kořene



kořen



Kořenonoši (rhizofory)

= nahé větévky zakončené kořeny (jen u některých druhů)

– vyrůstají pozitivně geotropicky z úhlu větvi

rhizofor



kořen



Stonky

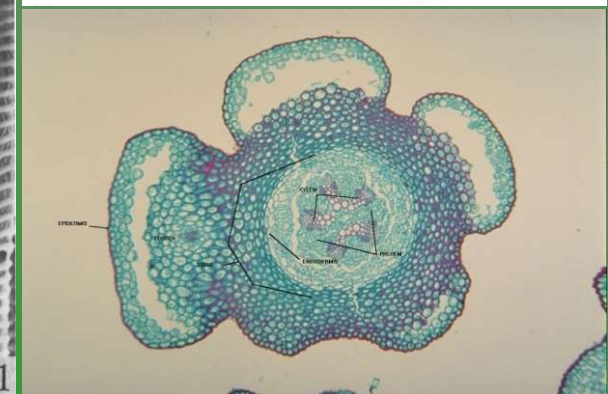
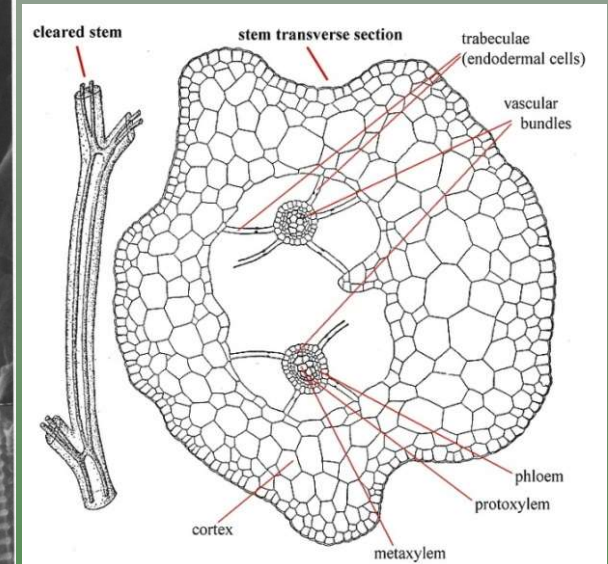
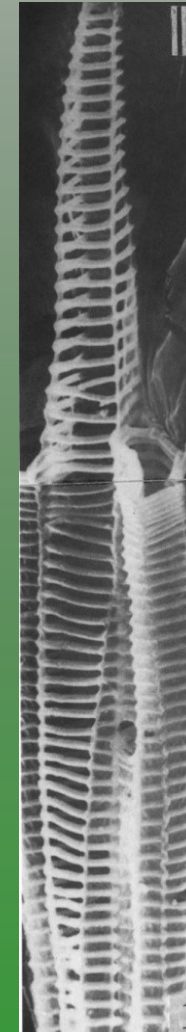
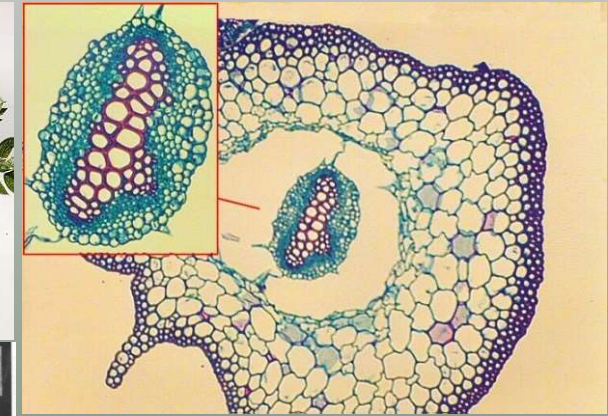
- vidličnatě větvené
- často s centrální dutinou s podélnými přepážkami

Takové dutiny jsou typické pro vodní rostliny – vranečky jsou ale terestrické, proto není význam jasný. ? mohou souviset s metabolismem CO₂

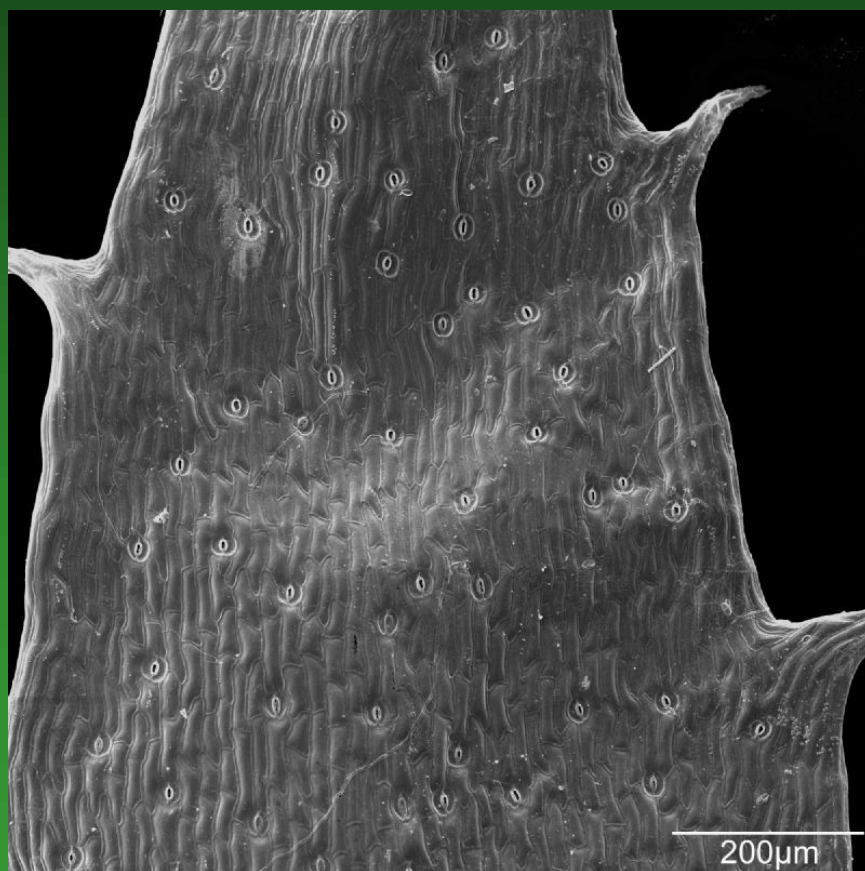
Vodivé elementy stonku

- jeden protostélický svazek (druhy s radiálně uspořádanými listy)
- někdy dva paralelní protostélické svazky (druhy s bisymetricky uspořádanými listy)
- nebo plektostélé

Některé druhy v xylemu „tracheje“ (*S. arbuscula*, *S. lepidophylla*) – tyto „tracheje“ navazují sice jedna na druhou, ale rozdíly mezi boční a terminální perforací nejsou výrazné



List – průsvitností se sice podobá lístkům mechů, ale má:
diferencovanou anatomii,
epidermis s průduchy
cévní svazek

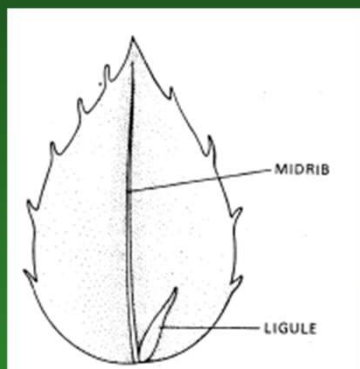
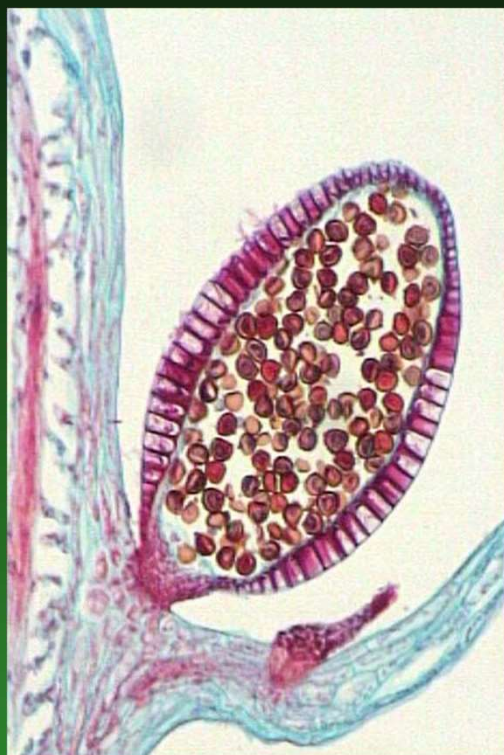


Jazýček (ligula)

= bezžilný šupinovitý výrůstek v paždí listu

– zřejmě absorpční funkce – ? příjem dešťové vody (je blízko cévního svazku)

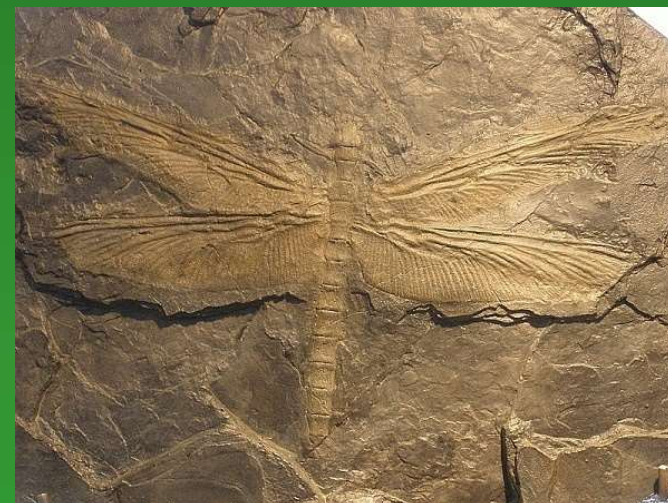
– u fosilních možná i žlaznatá funkce – lákání karbonského hmyzu – roznášení spór



karbonský šváb



karbonská vážka

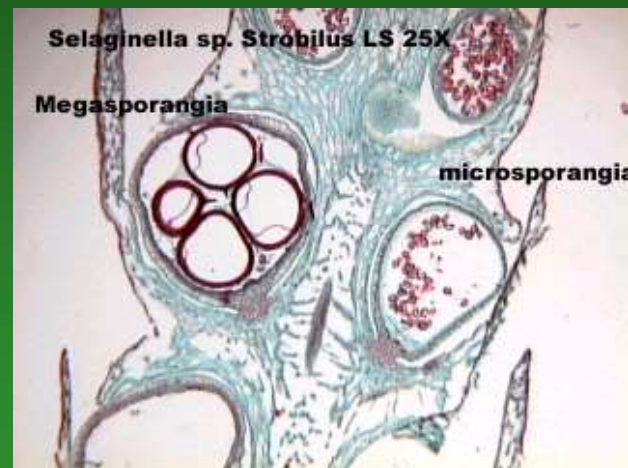
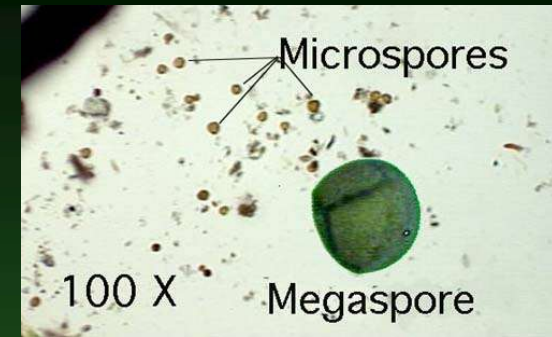
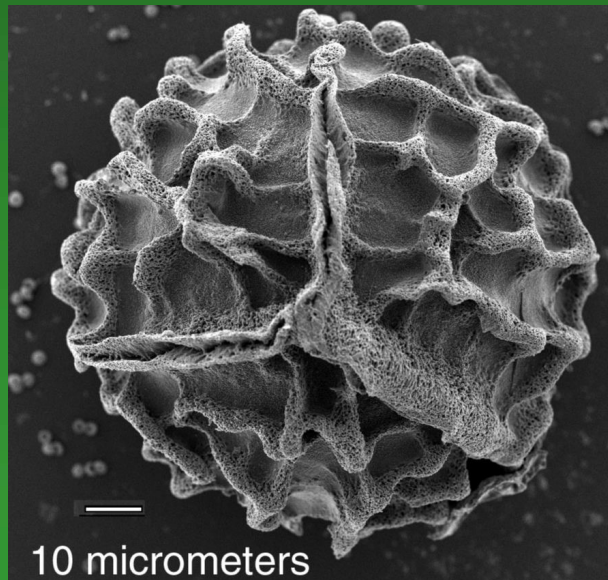
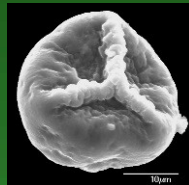


Sporangia / strobily / spóry

- sporangia kulovitá až ledvinitá, **heterosporická**,
- strobily často oboupohlavné,
- mikrosporangia v horní části strobilu,
- megasporangia v dolní části strobilu, se 4 megaspórami
- mikro- i megaspóry triletní

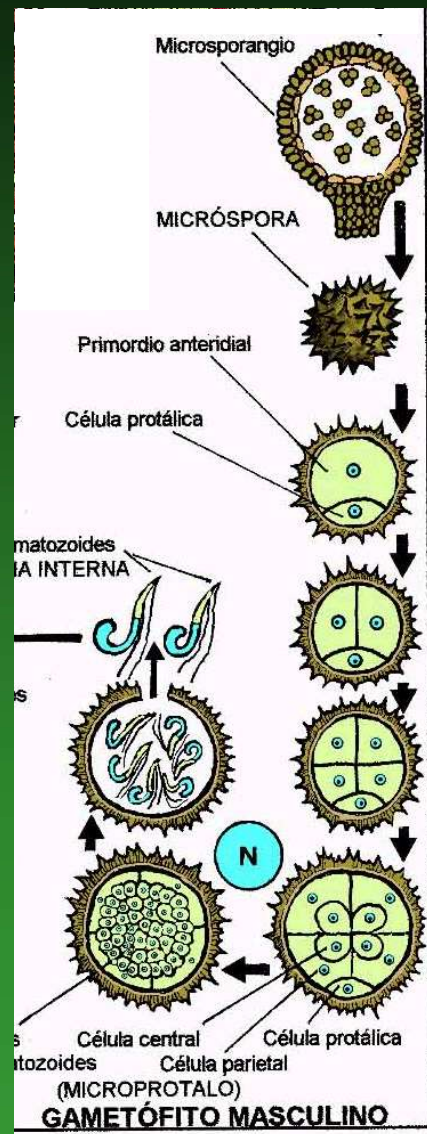
mikrospóry 20–60 μm

megaspóry 200–600 μm



- **vývoj mikro- i megaprothalia začíná ve spóře ještě na mateřské rostlině**
- šíří se vícebuněčná prothalia ve spórových obalech

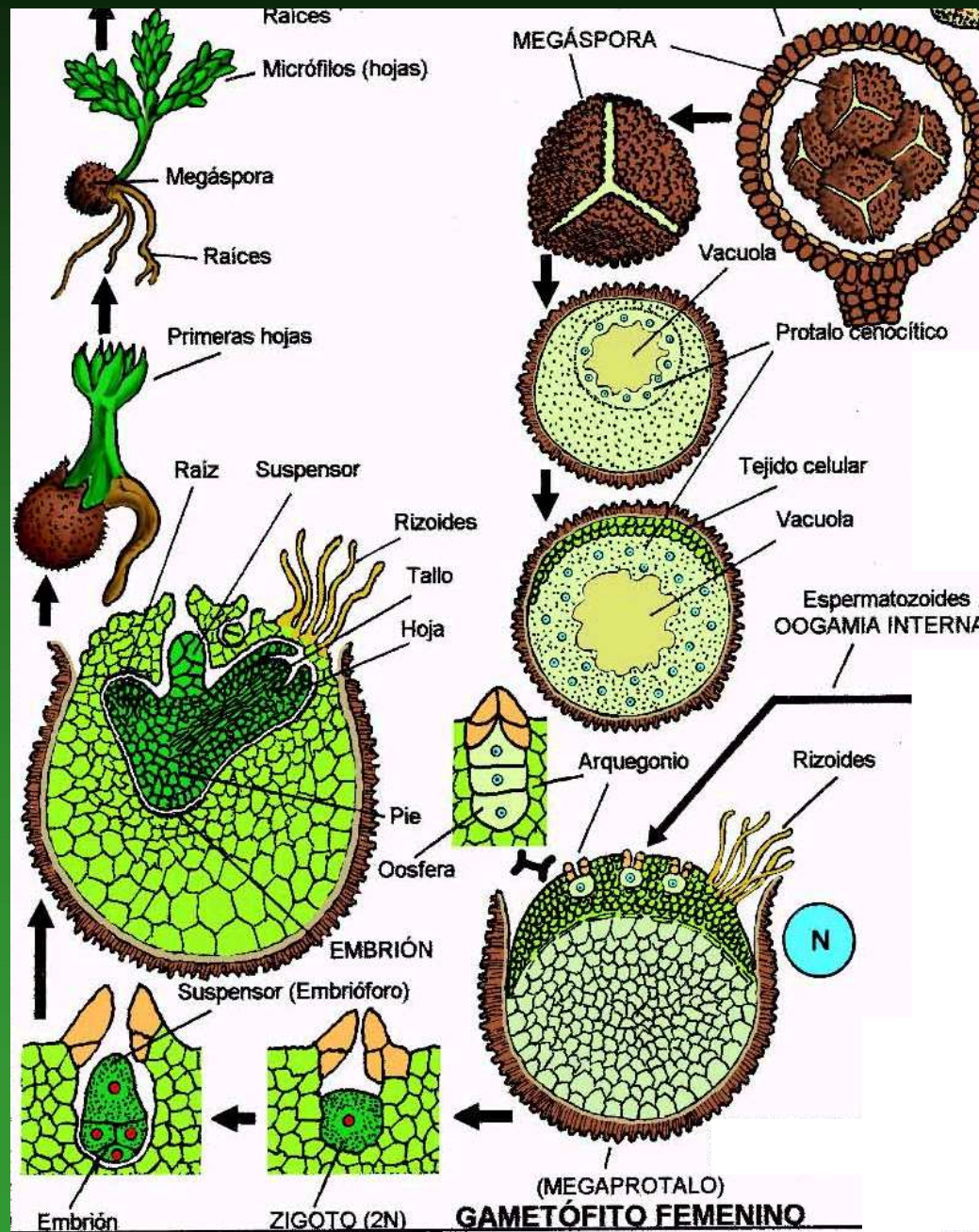
Samčí gametofyt



= Mikroprotalium

- výživou závislé na zásobních látkách v mikrospóře
- „roste“ dělením uvnitř obalu mikrospóry
- jediné antheridium s mnoha spermatozoidy
- spermatozoidy – biciliátní, oplodňují oosféru často ještě na mateřské rostlině

Samičí gametofyt (= Megaprothalamium)



endosporický (roste v obalu původní spóry) uvnitř megasporangia,

vyživuje se ze zásobních látek, uložených v megaspore

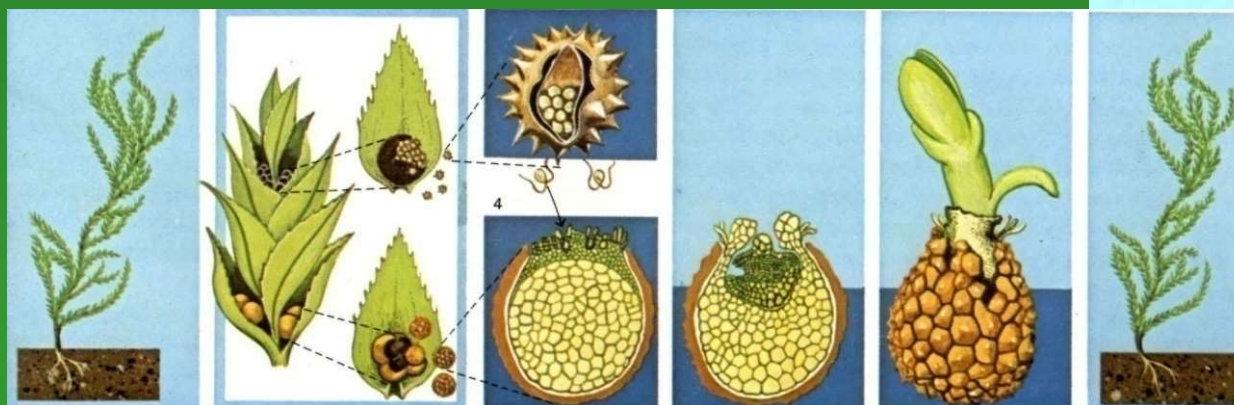
po vytvoření archegonií obal spóry praskne působením vlhkosti

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

Oplození zpravidla mimo mateřskou rostlinu, u některých druhů naopak ještě na mateřské rostlině.

Megaprotalium s embryem = „semeno“

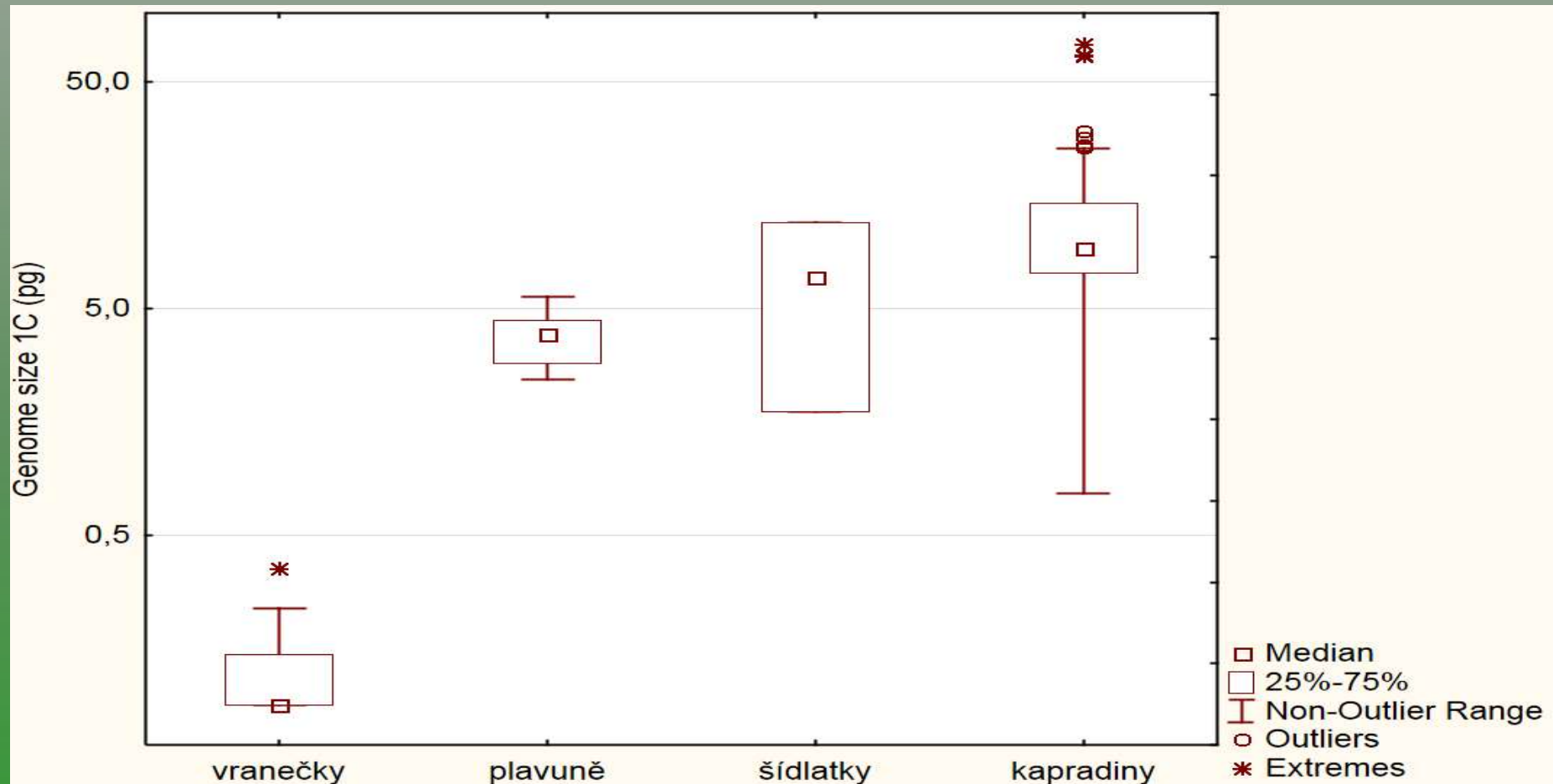
- zpravidla mimo mateřskou rostlinu ze zygoty dělením embryo
- jakoby ze semene vyklíčí z megaprotaliového embrya nový sporofyt



Q: Když víte, že velikost genomu určuje (minimální) velikost buňky, která skupina bude mít větší genomy a proč – heterosporické vranečky, nebo izosporické plavuně?

Extrémně malé genomy vraneček

- genomy šídlatek i vlastních plavuní jsou velké, stejně jako genomy kapradin a přesliček
- genomy vraneček výrazně menší než 0,5 pg – možná omezení díky nutnosti vyvíjet gametofyt uvnitř spór (byly by jinak hrozně velké)



tř. *Selaginellopsida* – klasifikace

jediný řád *Selaginalles* (vranečkotvaré)

se 2 čeleděmi:

Selaginellaceae

Miadesmiaceae

Čel. *Selaginellaceae* (vranečkovité)

2 rody v tropech a subtropech / 750 druhů
vzácně v chladnějších oblastech

podrost
tropických
pralesů

většinou malé
druhov^é areály



Rod vraneček (*Selaginella*)

listy ve spirále

150 druhů

u nás vzácně v horách jen
vraneček brvitý –
Selaginella selaginoides



Rod vranečka (*Lycopodioides*)

listy ve 4 řadách

~ 600 druhů, hlavně tropy a subtropy

U nás velmi vzácně jen
vranečka švýcarská
Lycopodioides helvetica



Třída *Isoëtopsida* (šídlatky)

recentní byliny, fosilní i dřeviny až 50 m vysoké - první stromy v karbonu

listy – s ligulou, duté, spirálovitě uspořádané

kořeny – duté, spirálovitě uspořádané

sporangia – heterosporická

spermatozoidy – polyciliátní

třída *Isoëtopsida* má dva řády

Lepidodendrales (lepidodendrony)

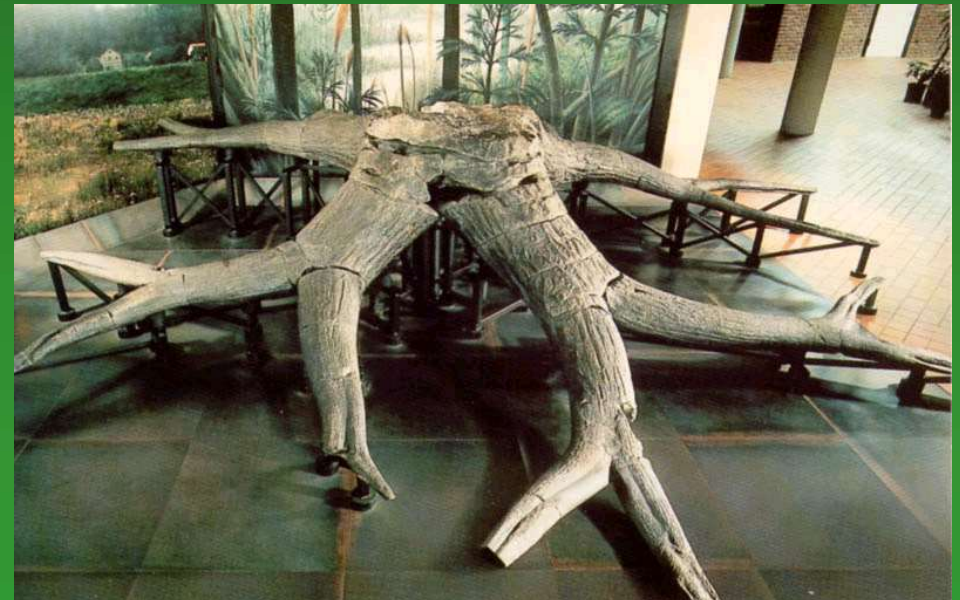
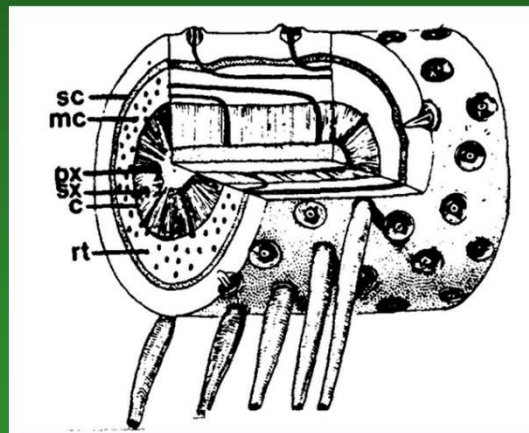
Isoëtales (vlastní šídlatky)



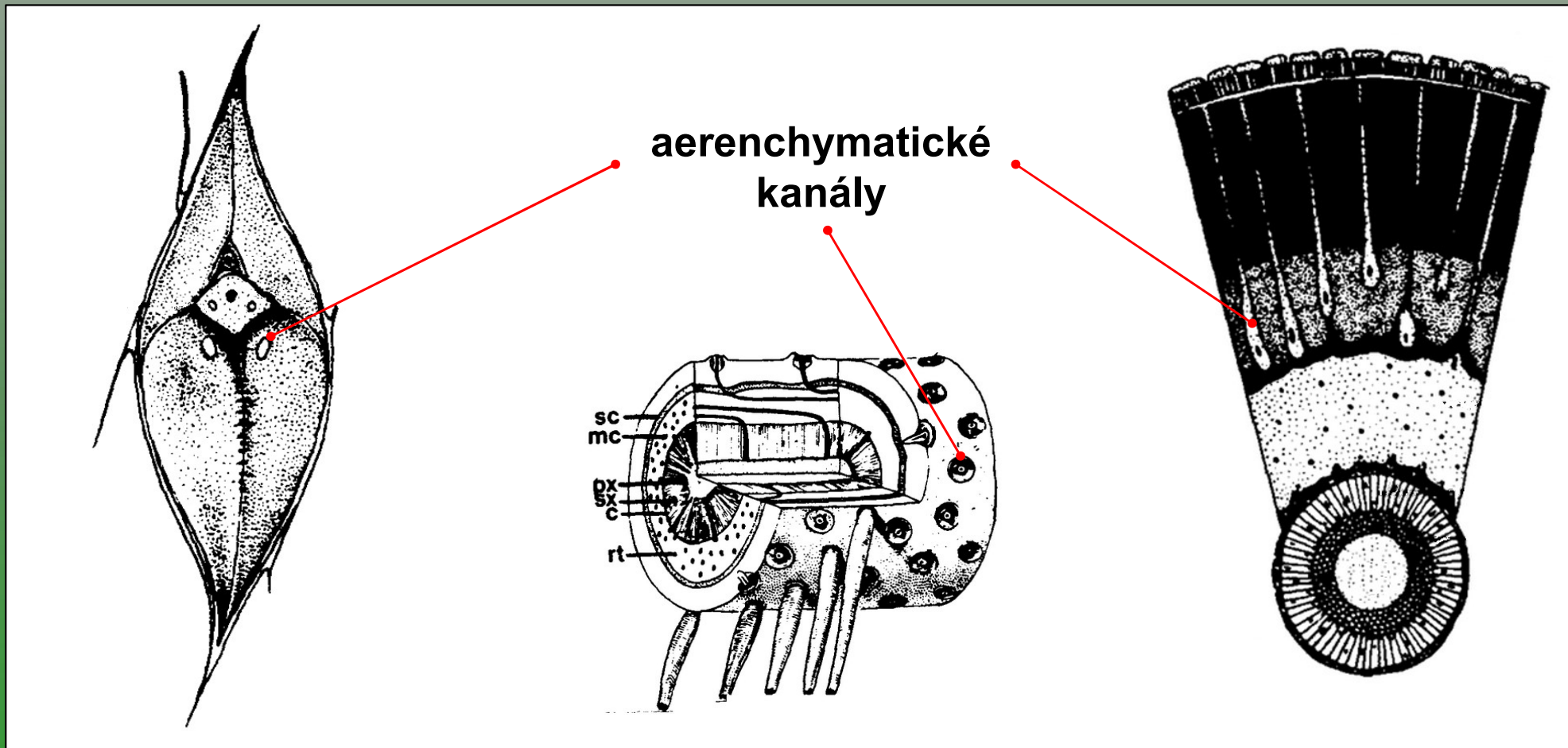
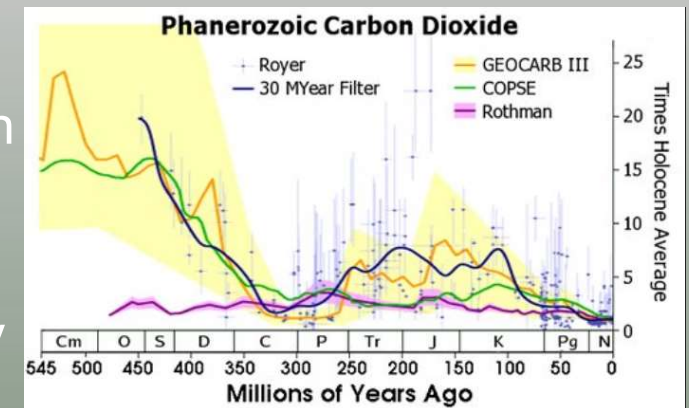
Řád *Lepidodendrales* – lepidodendrony



- mohutné karbonské stromové plavuně až 50 m vysoké
- **oddenek** - masivní, tvoří vidličnatě větvený mohutný oporný podzemní systém
- **kořeny** – nevětvené, ve spirále (jako mikrofyly), na starších oddencích opadávaly a zanechávaly kruhové jizvy (popsané jako *Stigmaria*); střední část aerenchymatizovaná

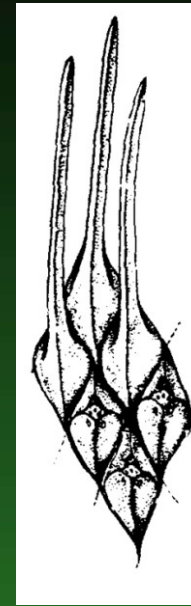


Aerenchymatické kanály – procházely celou rostlinou od kořenů peridermem do listů – vedly vzduch obohacený o CO_2 , získaný z uhlíkatých sedimentů substrátu z kořenů do listů – mají i dnešní šidlatky!
(? adaptace na pokles atmosférického CO_2 na hodnoty blízké dnešním, k němuž došlo během karbonu)



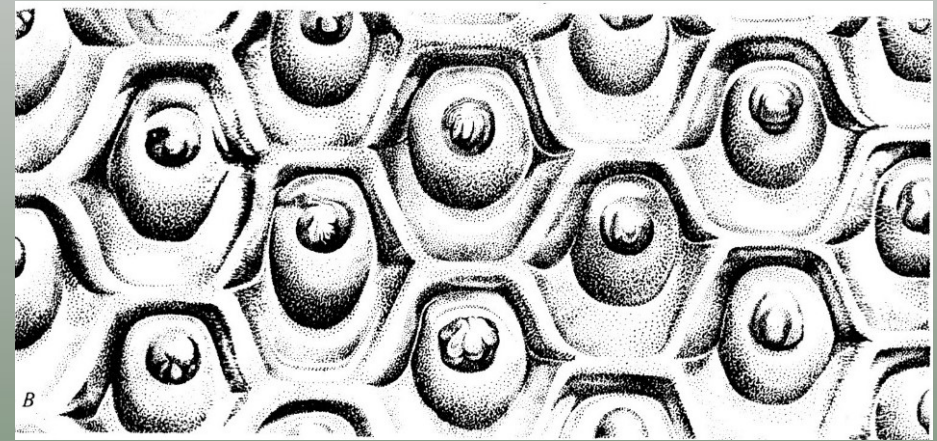
Lepidodendron

- i přes 40 m vys., s nevelkou korunou vidličnatých větví
- listové jizvy kosočtverečné
- strobily na koncích větví

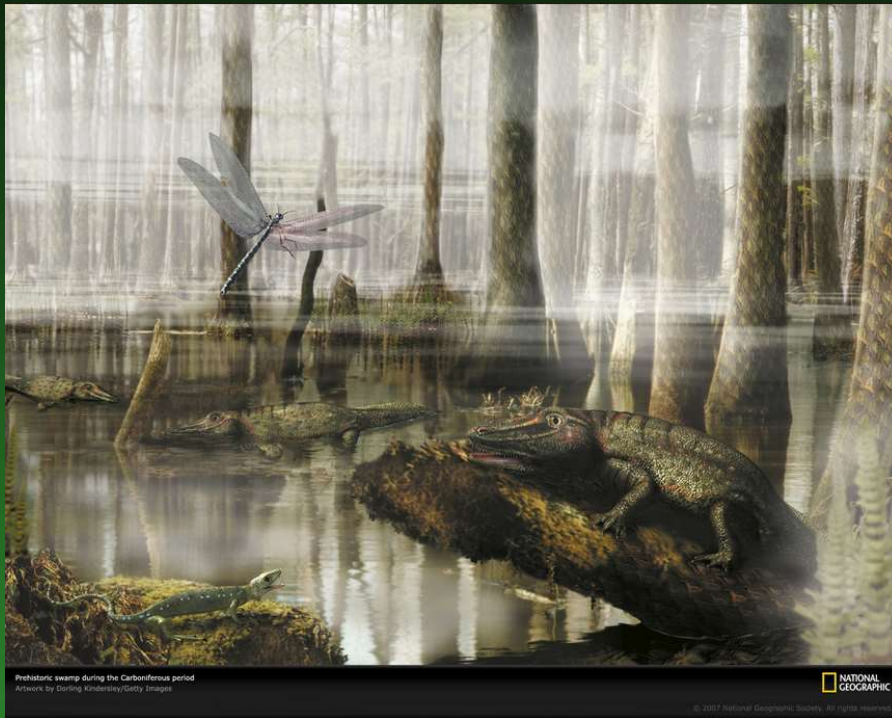


Sigillaria

- do 20 m vys., téměř bez koruny
- listové jizvy šestiúhelníkovité
- strobily na kmeni „kauliflorické“



Vznik černého uhlí



Lepidodendrony + jiné stromové plavuně, přesličky a kapradiny = bažinaté lesy v karbonu

Jeich kmény → anaerobní prostředí
→ karbonizace → černé uhlí

V karbonu až 70% karbonické biomasy = lepidodendrony. Již v permu však vyhynuly – asi důsledkem aridizace klimatu

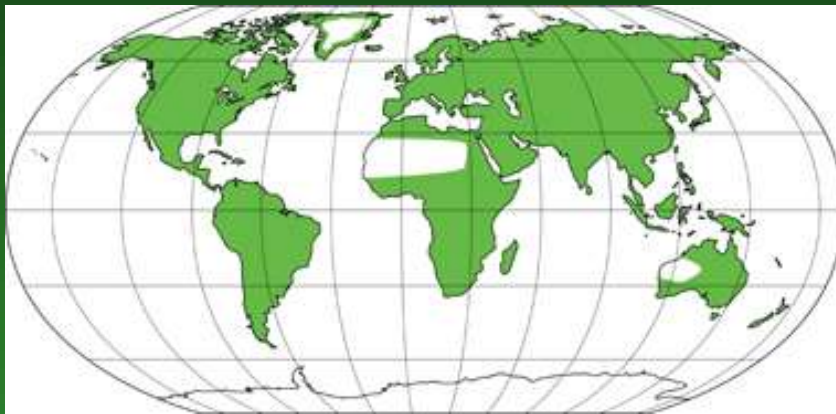


Řád *Isoëtales* (šidlatkotvaré)

trsnaté „byliny“

fosilní i recentní (≈ 130 druhů hlavně tropy až mírné pásmo)

vyvinuly se z *Lepidodendrales* redukcí kmene ve vodním prostředí



nejstarší nálezy
ze spodní křídy - *Nathorstiana arborea*



Lepidodendrales



Pleuromeiales



Isoëtales

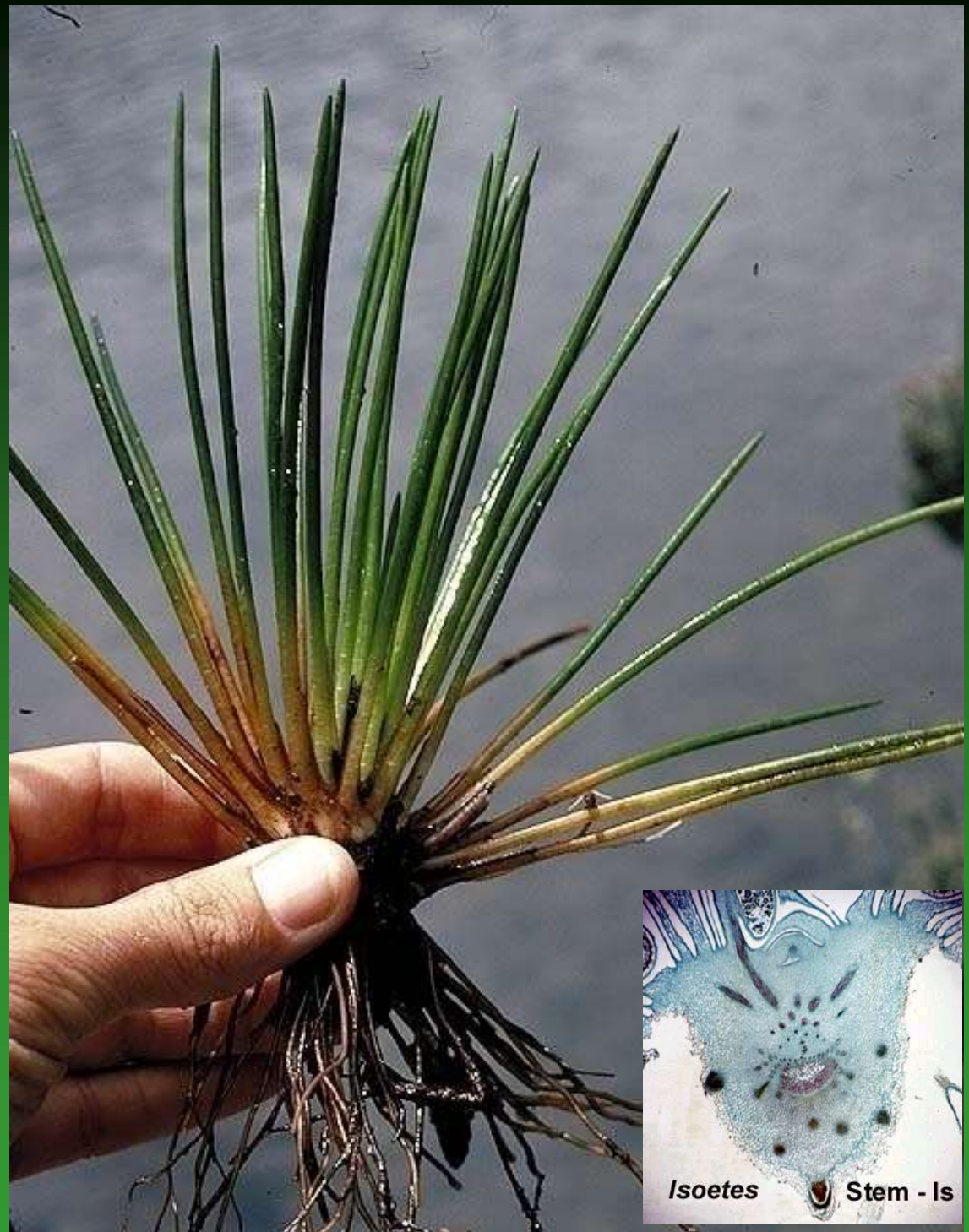
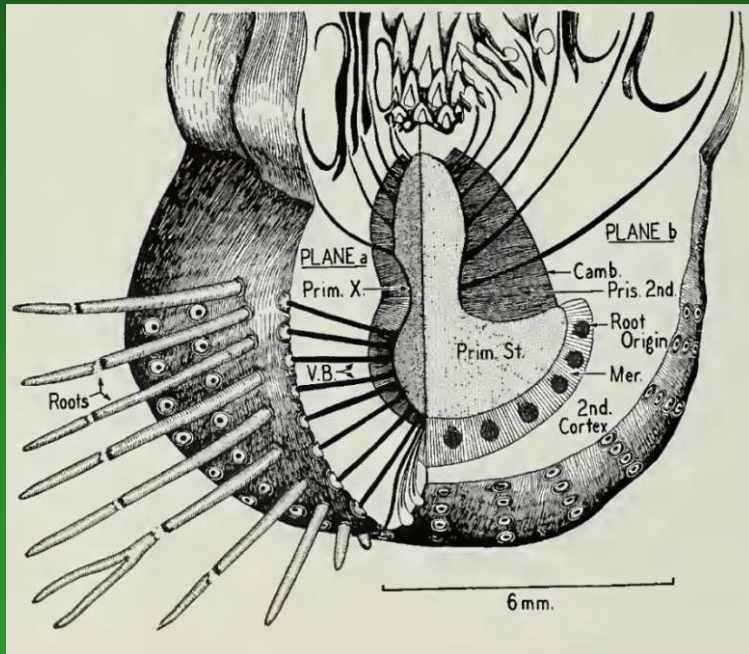


dnešní šidlatka



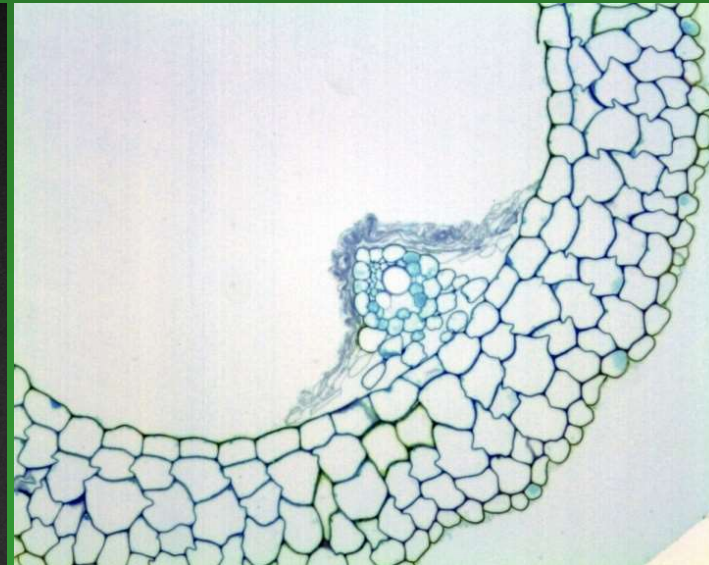
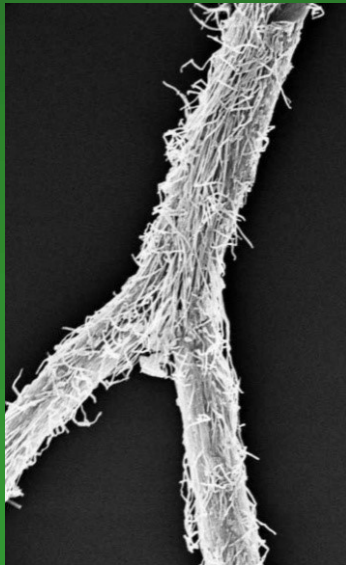
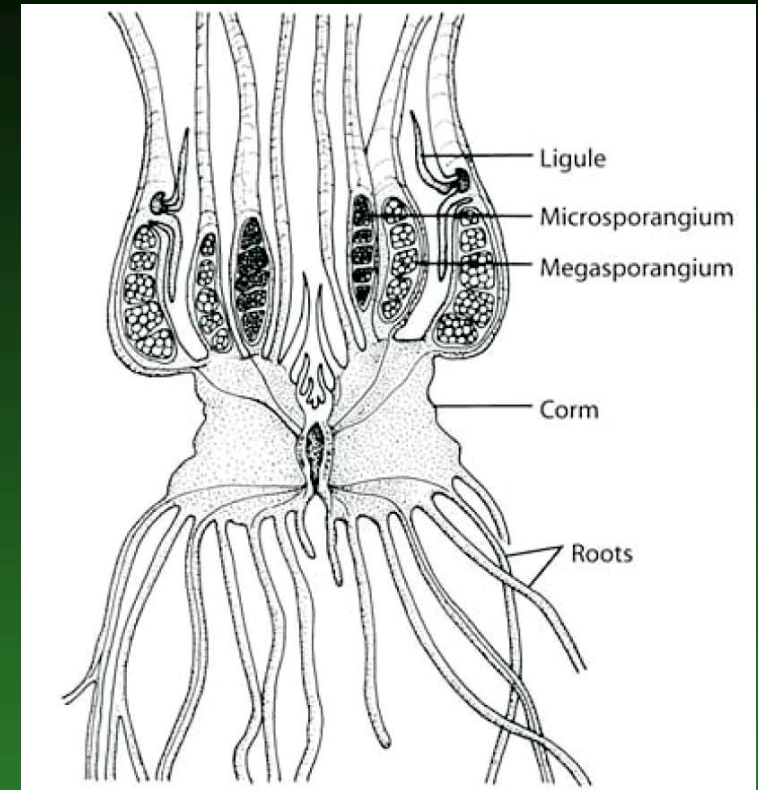
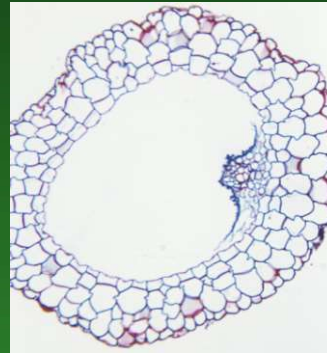
Stonek

- vznikl redukcí kmene
- žije pravděpodobně desítky let



Kořeny

- duté (po opadu kruhové jizvy jako u lepidodendronů)
- vedou CO_2 ze substrátu přes stonkový aerenchym až do dutin v listech
- s protostélickým cévním svazkem
- vidličnatě větvené
- i pod vodou mají mykorrhizu !



Listy

- vyrůstají spirálovitě ze středu kulovitého stonku
- pochvitě rozšířené na bázi (ochrana stonku)
- nejnvnitřnější zpočátku sterilní,
- později vnější buď s mega nebo mikrosporangii,
- listy vytrvávají 1–3 roky, pak opadávají.



Isoetes gunnii Photo © Greg Jordan

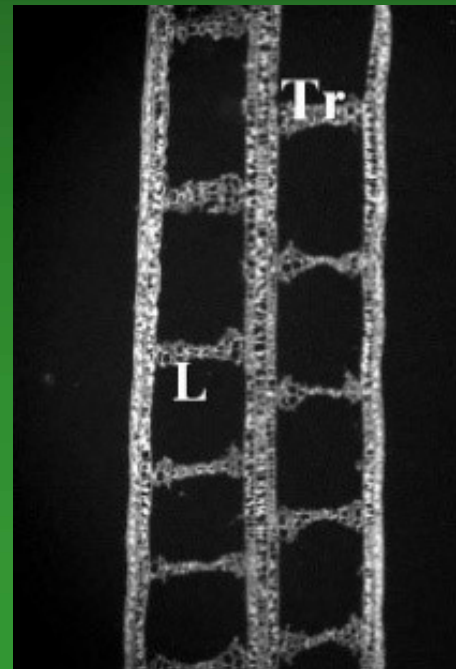
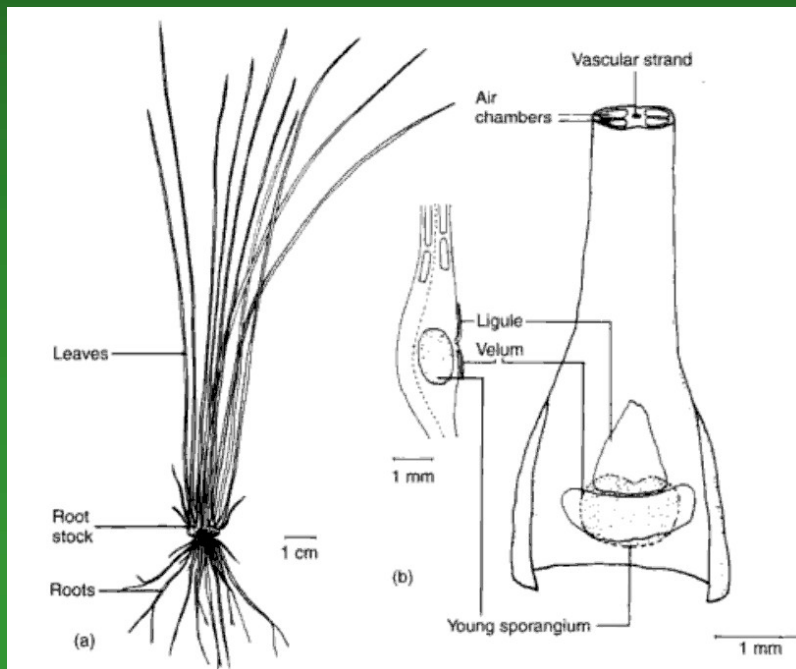
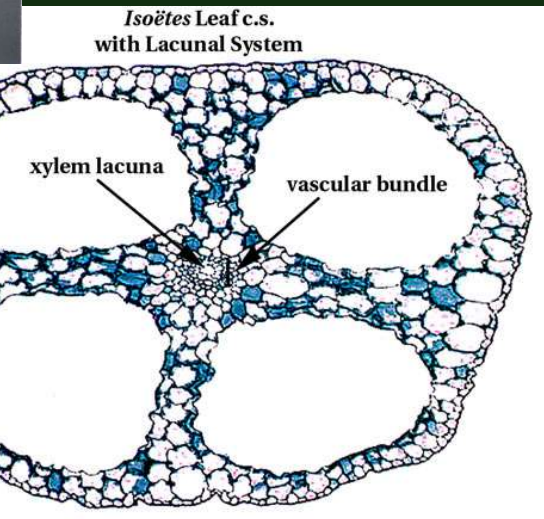
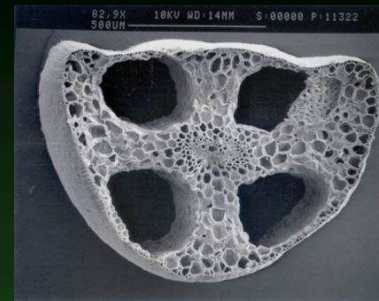
mikrosporangium



megasporangium

Stavba listů

- se 4 podélnými vzdušnými dutinami a příčnými přepážkami,
- přesto, že jsou pod vodou, mají často kutikulu bránící difúzi CO₂ do vody,
- často nemají průduchy,
- CO₂ ukládán do jablečné kyseliny – CAM - metabolismus – jako sukulenty



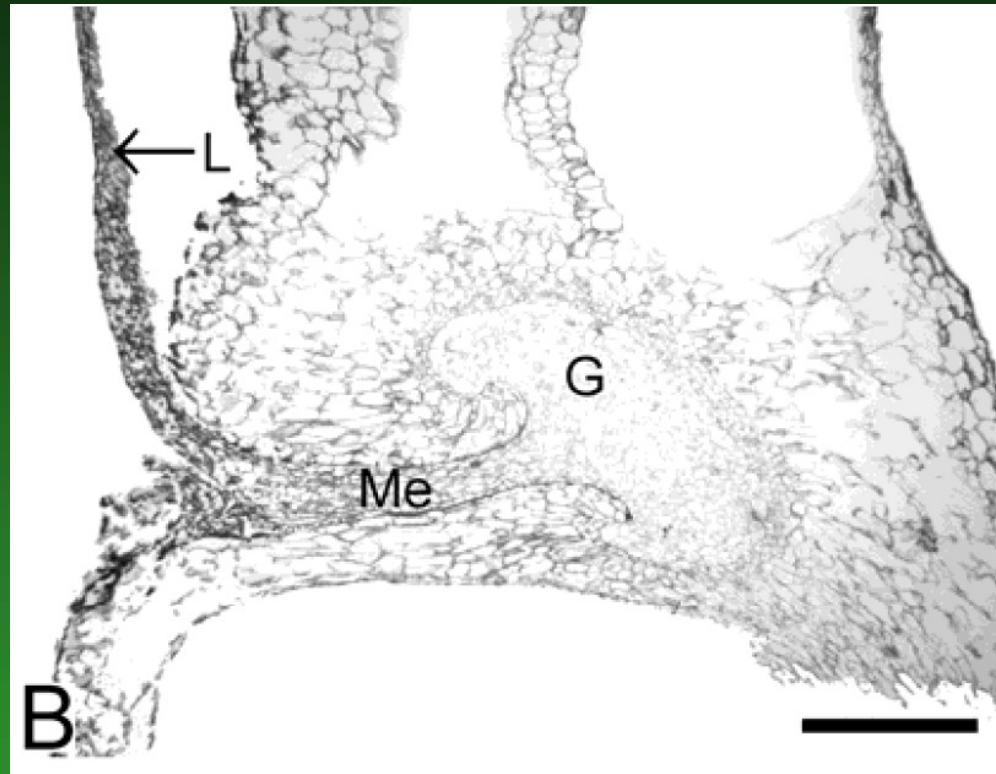
Sporangia

- ponořená v jamce (fovea) na bázi listu
- uvnitř s přepážkami,
- zčásti krytá ostěrou,
- nemají dehiscenci, spóry se uvolní macerací stěny



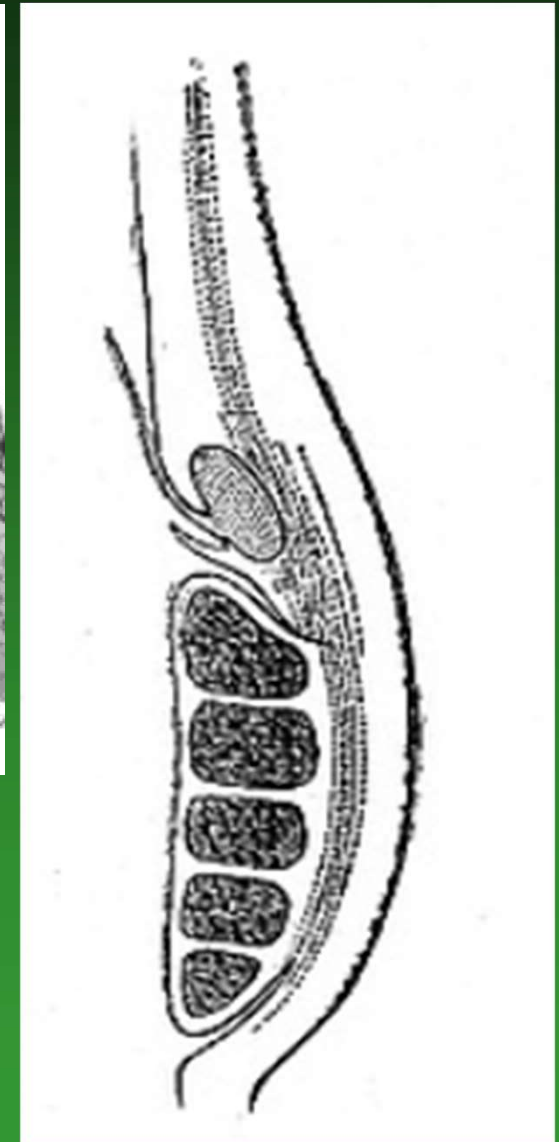
Ligula = jazýček listů (dříve nazývaný lingula, pajazyček)

- nad foveou (sporangiólní jamkou) malá jamka ligulární s blanitým jazýčkem (ligula)



ligula (L) ukotvena v listu glossopodiem (G)

? transport absorbované vody u suchozemských šídlatek

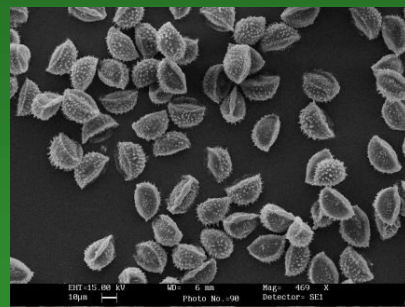
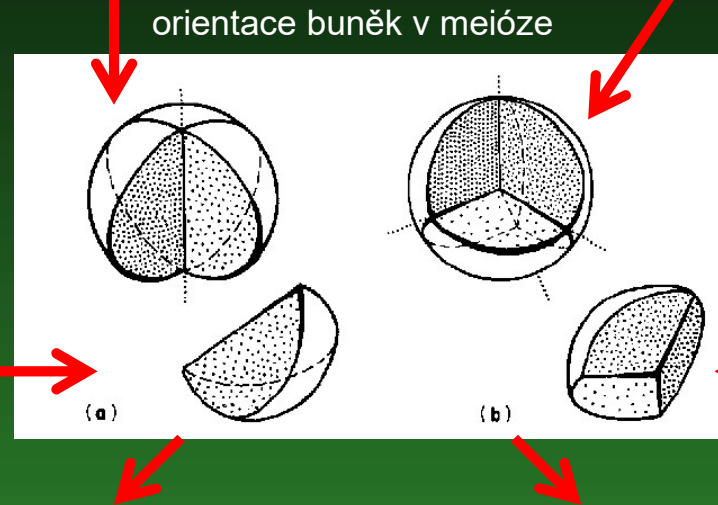


Spóry

- megaspóry triletní
- mikrospóry monoletní

2 karyo + 2 cyto
kinéze

2 karyo + 1 cyto
kinéze



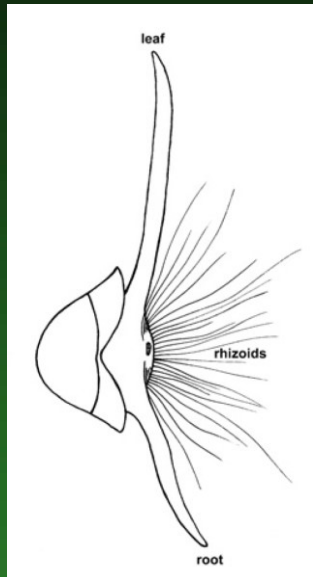
mikrospóry 20-40 µm



megaspóra - 250-800 µm

Gametofyt (prothalamium)

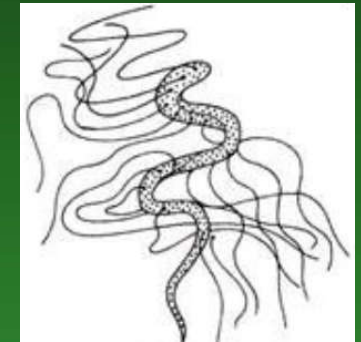
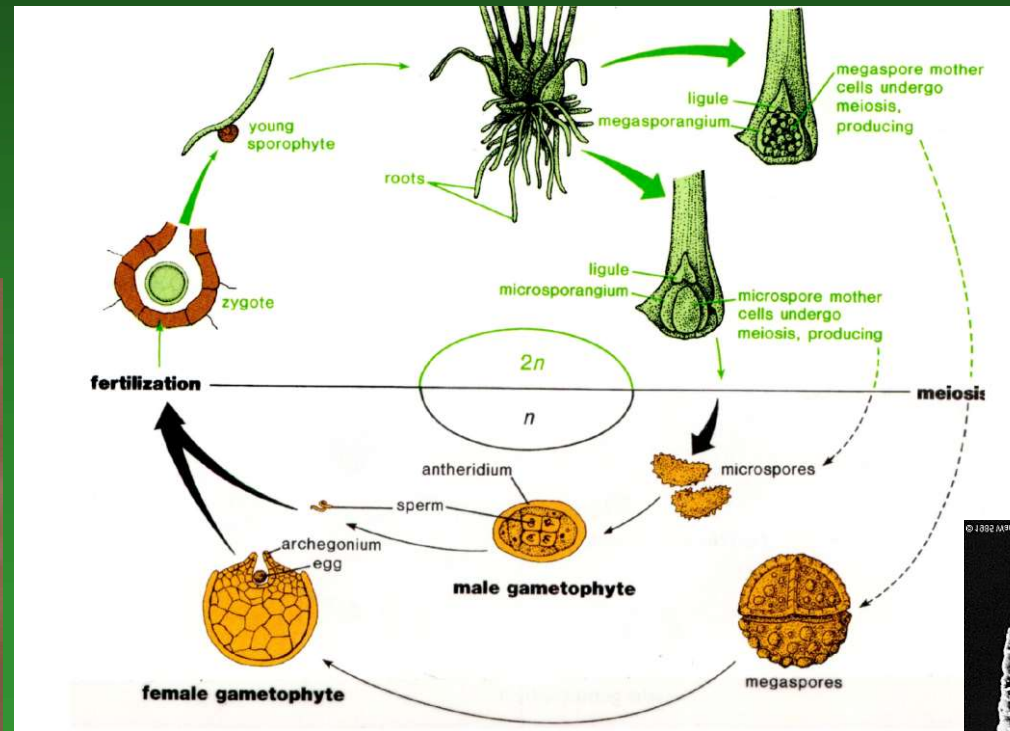
- samičí endosporický (= vyvíjí se uvnitř obalu megaspóry, vyživován zásobními lipidy) (může žít i déle než jednu sezónu! – ? vyživován mykorrhizou)
- samčí rovněž endosporický, s jediným antheridiem se 4 spermatozoidy (žije krátce: dny-týdny?)



mladý sporofyt = první list



spermatozoid s 15–20 bičkami



megaspóra



megaprothalamium = megagametofyt

houbová vlákna

mikroprothalamium se 4 spermatozoidy v antheridiu



Zástupci:

- Recentně zahrnuje řád *Isoëtales* jen dva rody:

1. *Isoëtes*

~130 druhů v mírných pásech, méně v tropech a subtropích

2. *Stylites*

jediný druh *Stylites andicola* objevena 1954 na březích sněžných jezírek v Andách stř. Peru 5000 m n. m.

Od šídlatek se liší vidličnatě rozvětveným stonkem a širokými listy.

19571

AMSTUTZ—A NEW GENUS OF ISOETACEAE

123

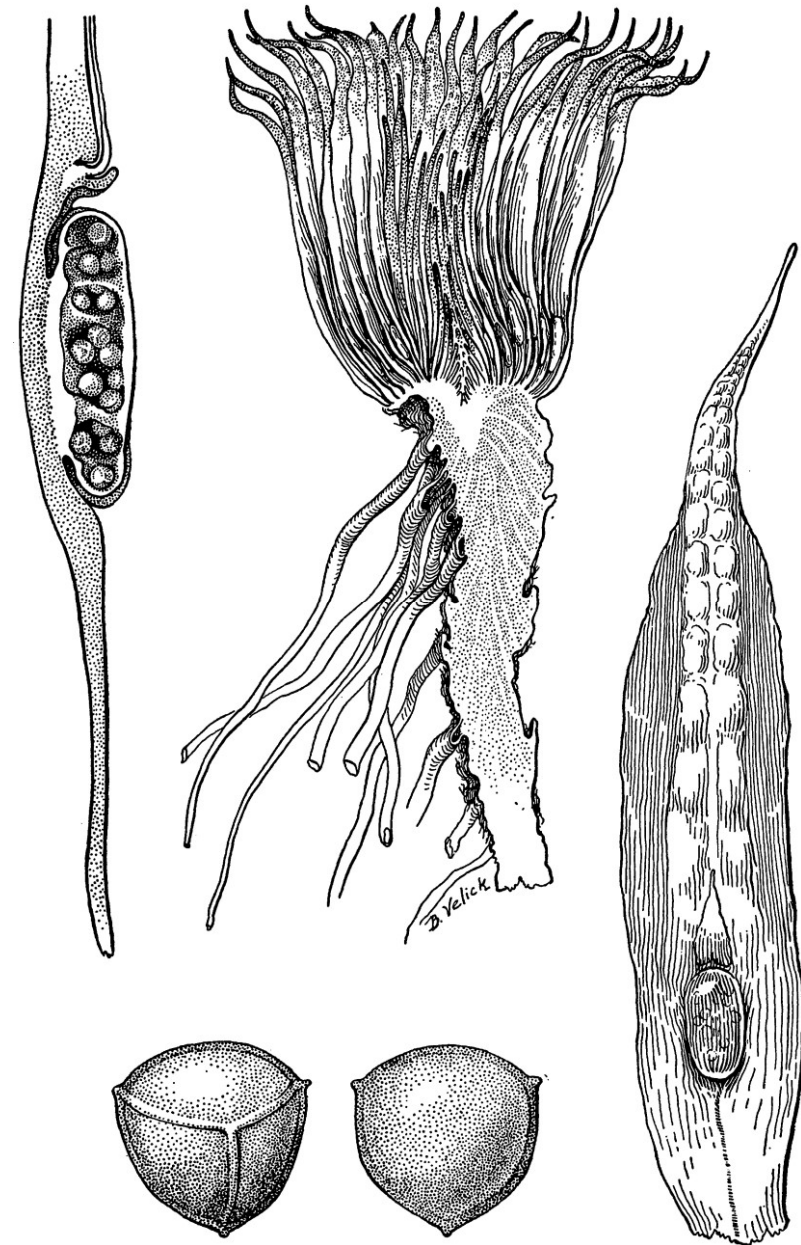


Figure 1. *Stylites andicola*

Zástupci:

šídlatka jezerní (*Isoëtes lacustris*; v hloubce 1-5 m v Černém jez. ve vodě bez planktonu)



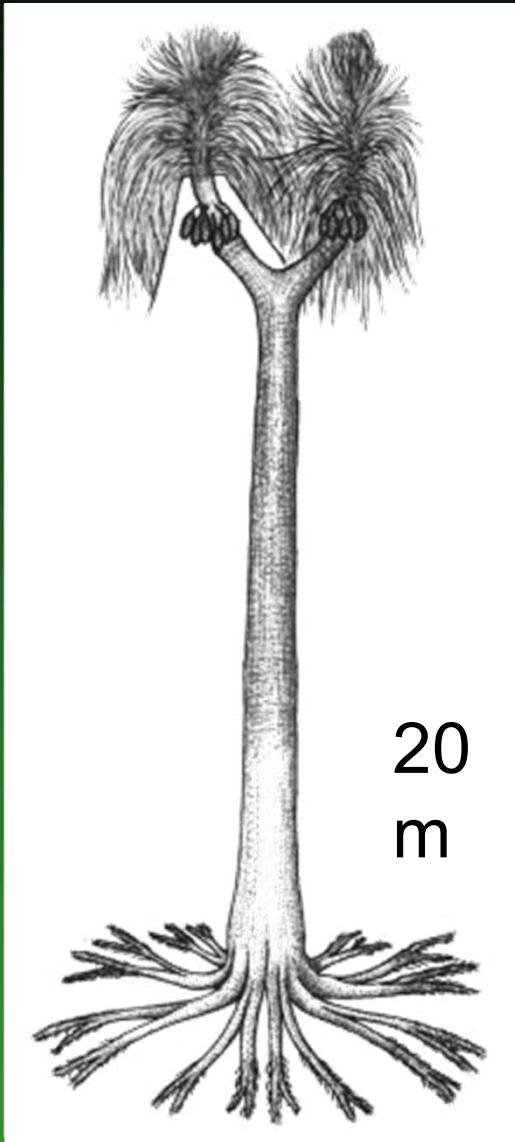
© Martina Čtvrtlíková

šídlatka ostnovýtrusá (*Isoëtes echinospora*; do 1m hloubky v Plešném jez. – v zakalené vodě).
Celosvětově ca 130 druhů / v Evropě 14.



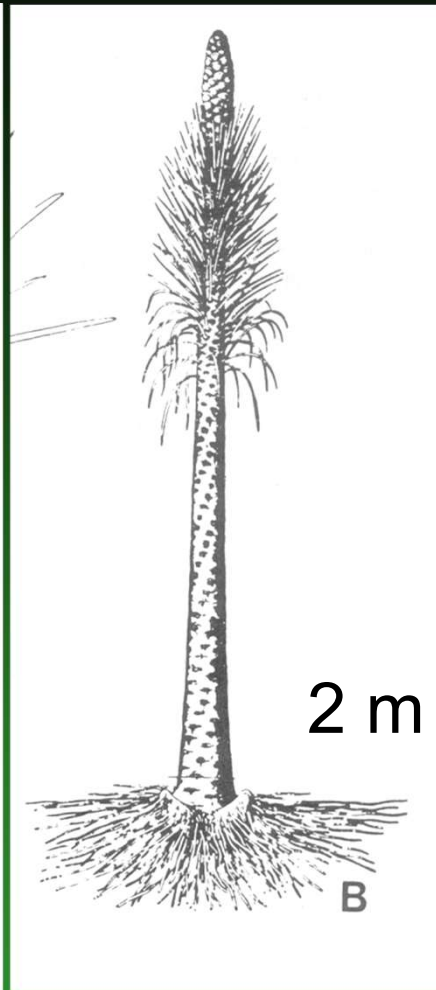
Většina druhů má malé areály. Naše dva druhy od Skandinávie po J Evropu - mají v důsledku glaciálu areály poněkud větší.

Celosvětově ca 130 druhů / v Evropě 14



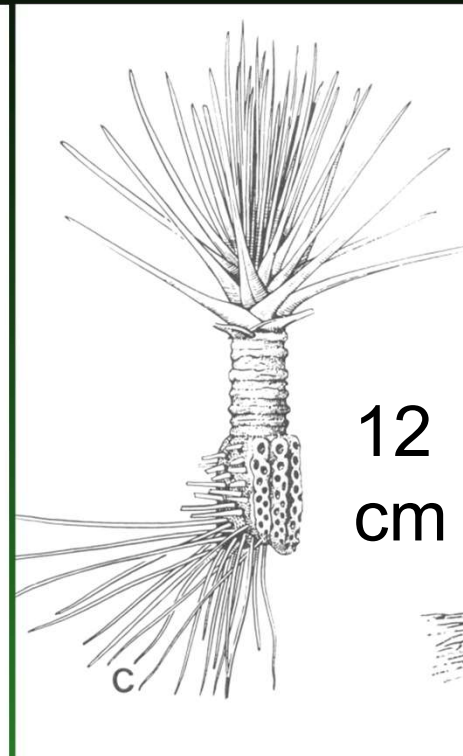
Sigilaria

(karbon, 350 mya)



Pleuromeia sternbergi

(trias, 250 mya)

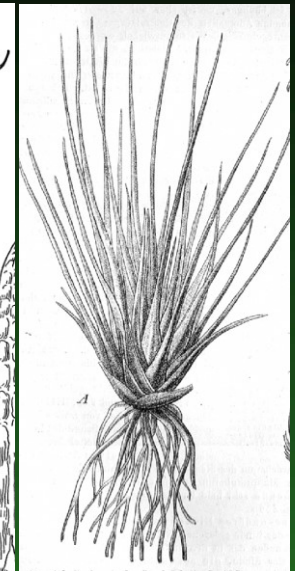


Nathorstiana arborea

(spodní křída, 125 mya)



Stylites andicola
(recent)



Isoetes lacustris
(recent)

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