

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

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.

sporofyt

zelený, v ontogenezi výrazně převládá

tělo rostlinné (cormus) = kořeny, stonek, listy.

stonek

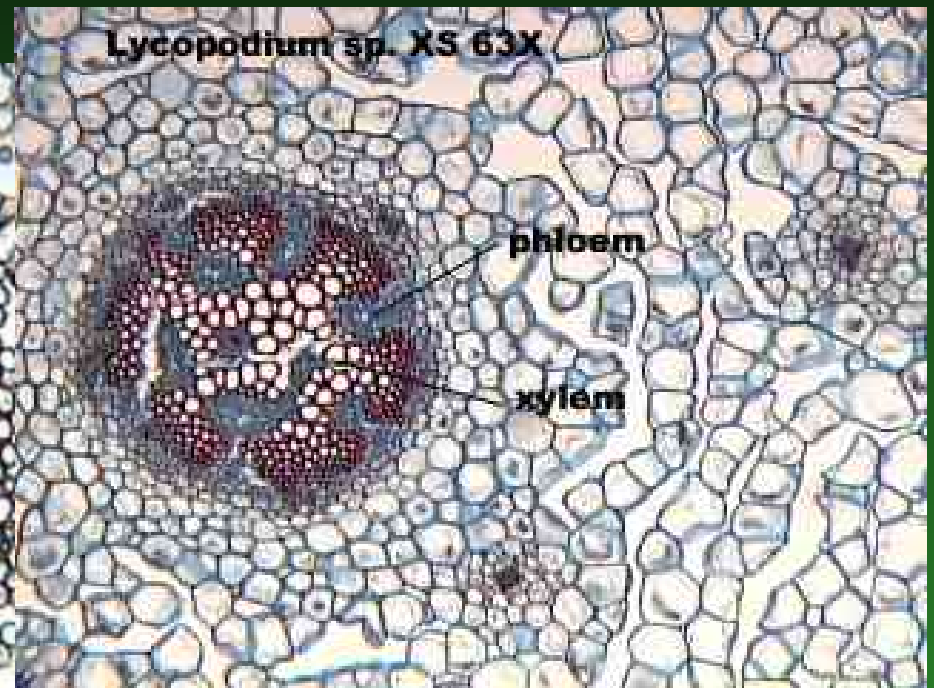
nečláňkovaný

vidličnatě větvený

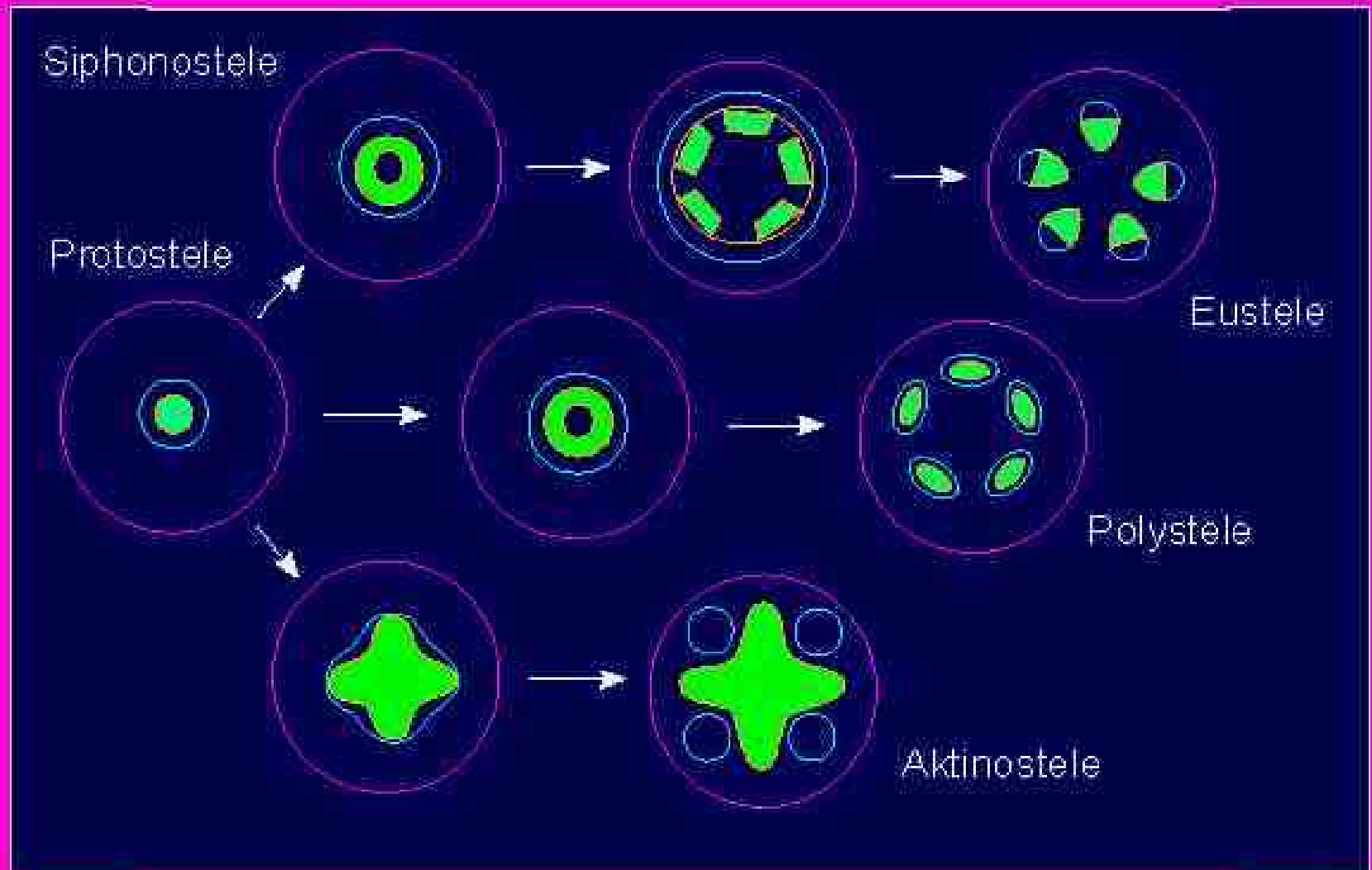
u recentních pouze bylinný,

fosilní byly také dřevnaté, sekundárně tloustnoucí.

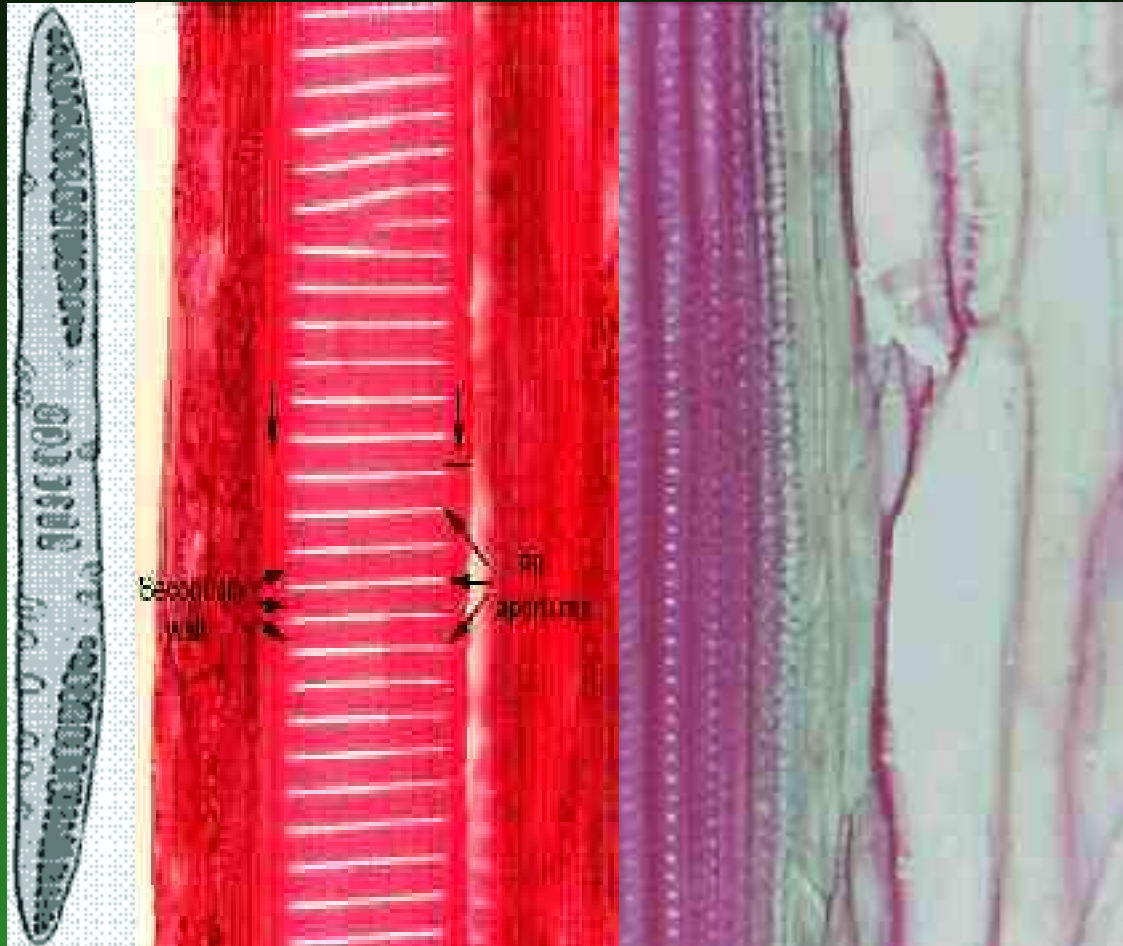
Střední válec u recentních plavuní většinou **aktino-** nebo **plektostélé**; pouze u šídlatek, které se vyvinuly ze stromových typů je vyvinut pokročilý typ - eustélé



Stelární teorie - naznačuje evoluční vztahy jednotlivých typů vodivých svazků



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 (vznikly pravděpodobně z jednotlivých telomů), čárkovité, jednožilné (u vymřelých i vícežilné), uspořádané většinou šroubovitě. Podle funkce je můžeme rozdělit na: sporofyly (nesou nebo podpírají výtrusnice), trofofyly, popř. trofosporofyly (asimilují) sporofyly často uspořádané do šištic (strobillus)



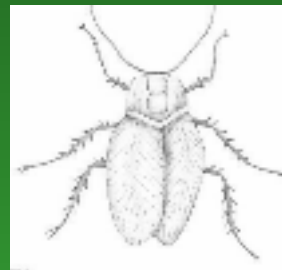
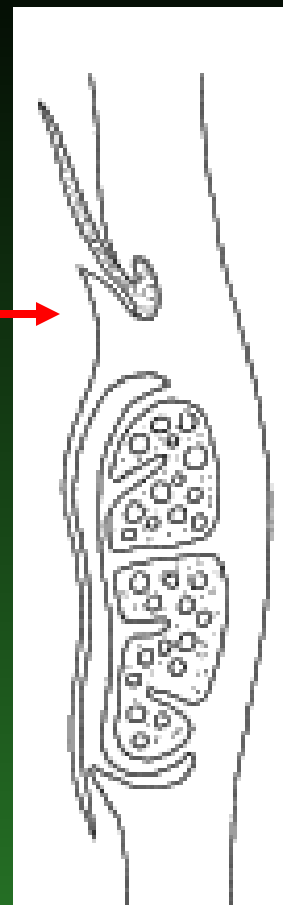
Pajazýček (lingula)

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

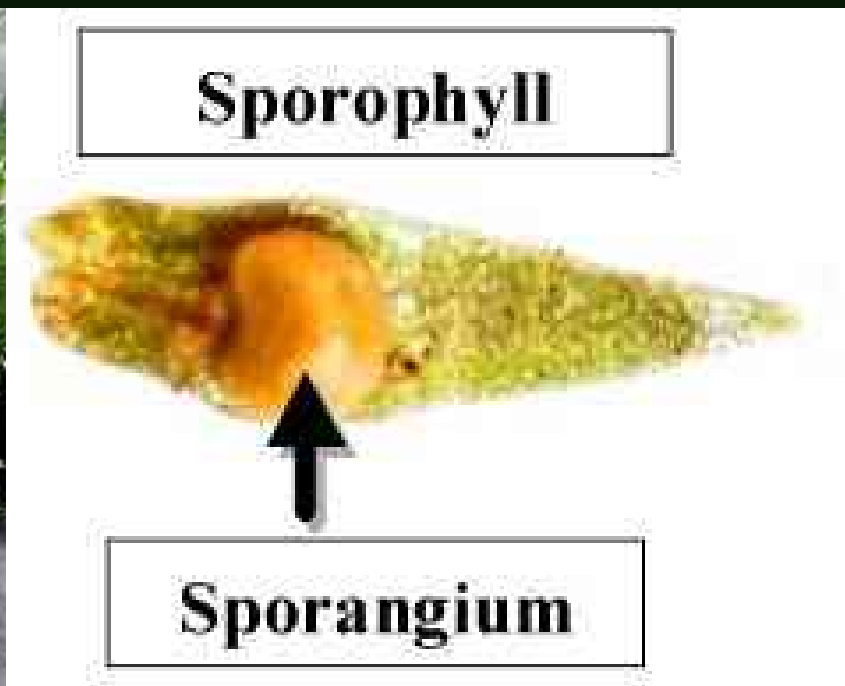
U vlastních plavuní lingula chybí (elingulátní typy).

Lingula má sací funkci při jímání dešťové vody, o čemž svědčí napojení trachey.

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



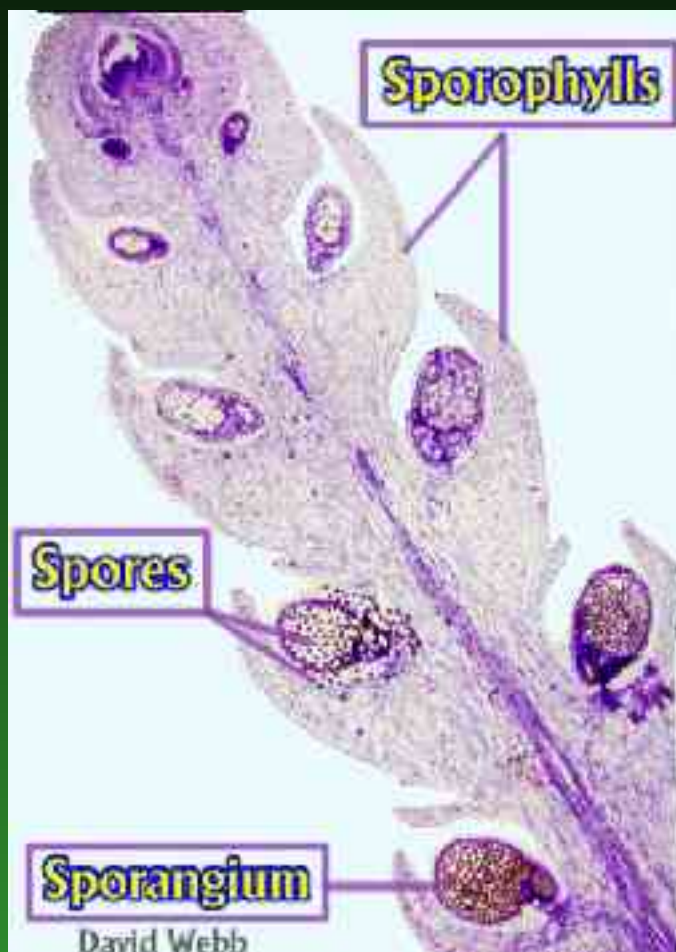
Výtrusnice (sporangia) jsou eusporangiální,
v paždí nebo na bázi adaxiální (vrchní) strany listů - sporofylů,



Podle diferenciace spor mohou být plavuně

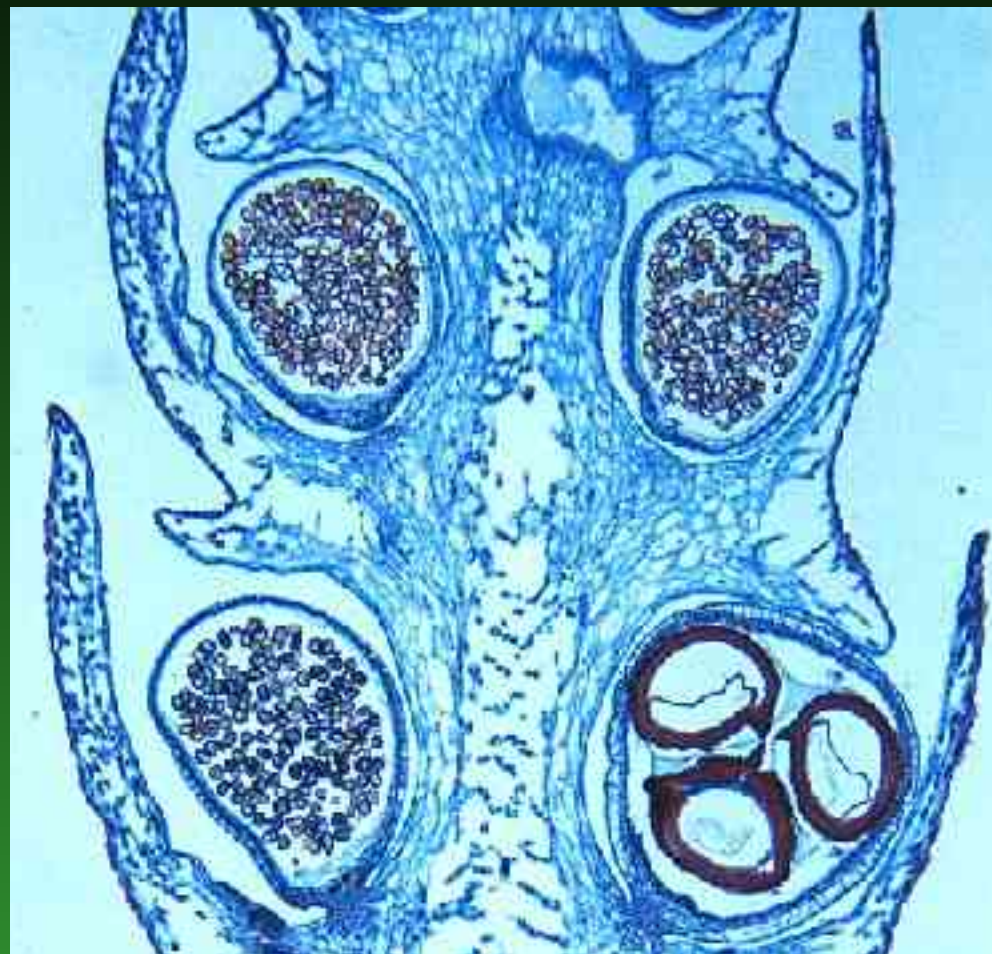
izosporické

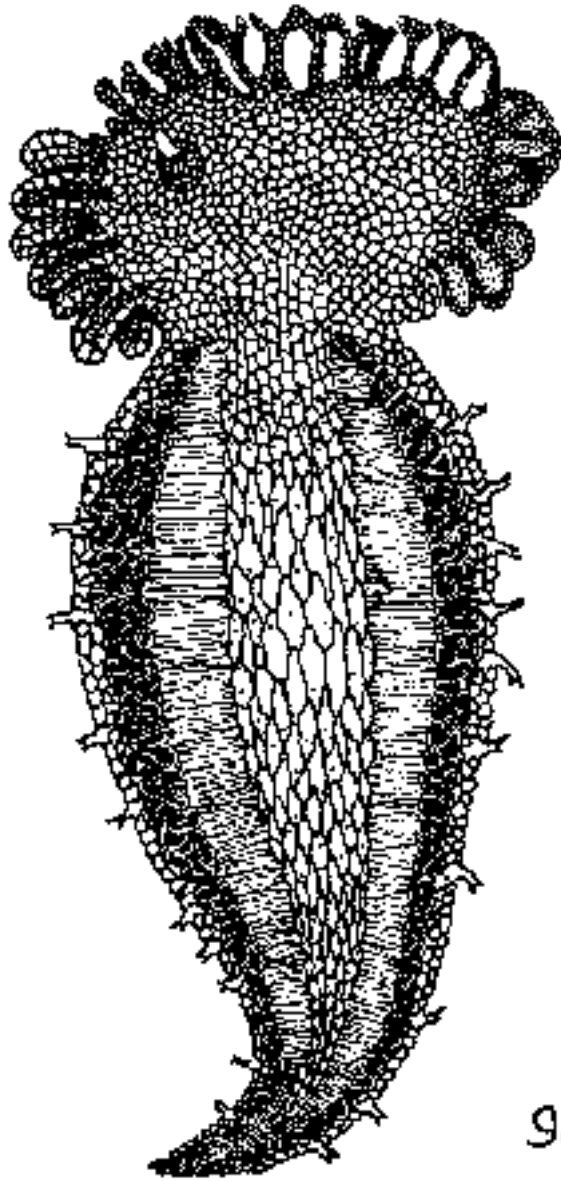
u vlastních plavuní



heterosporické

u vranečků a šídlatek





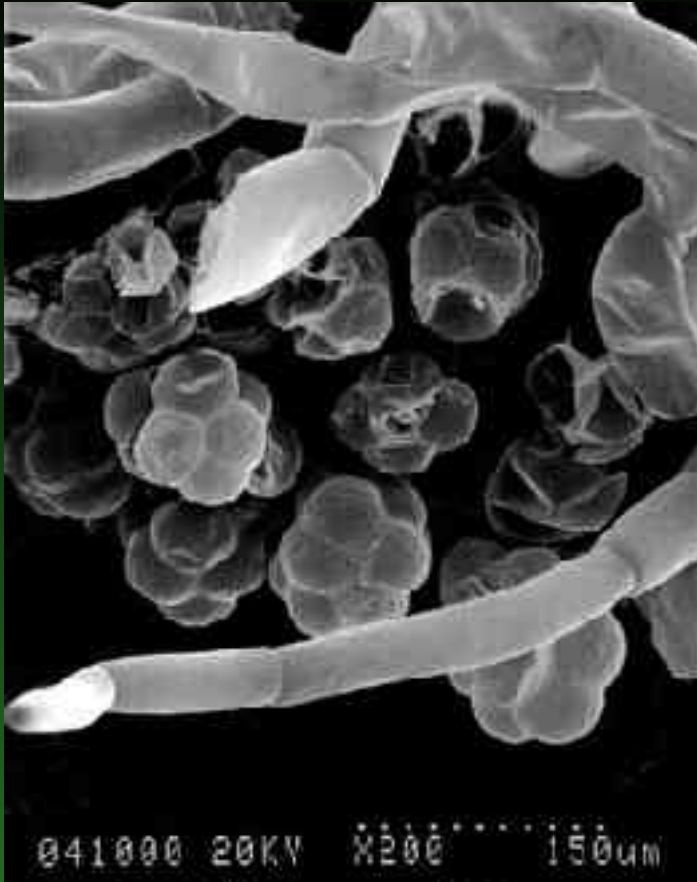
© BIODIDAC, Livingstone

Gametofyt je 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

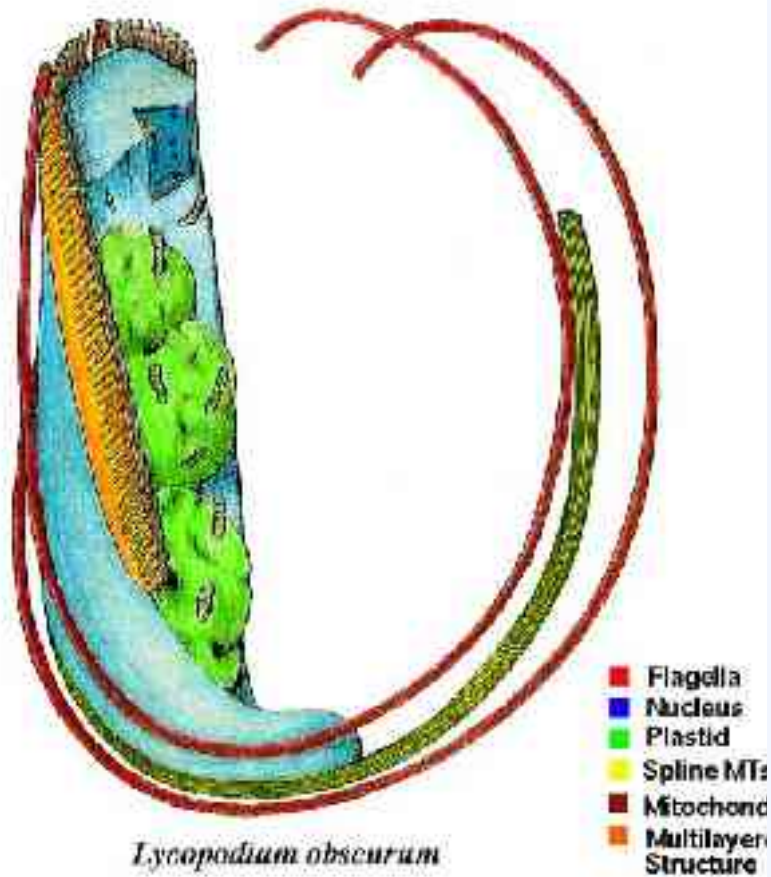


antheridia

spermatozoidy

biciliátní - u většiny vlastních
plavuní a vraneček

polyciliátní - u šídlatek a
Phylloglossum

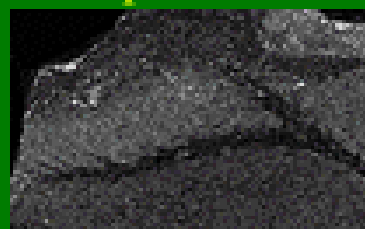


Fylogenetické vztahy plavuní a jejich návaznost na rymiofyty

Lycopodiales



Protolopidodendrales



Isoetales



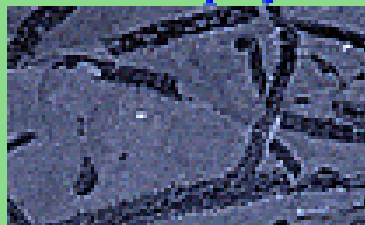
Asteroxylales



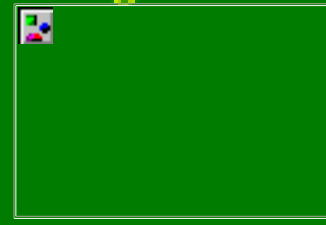
Lepidodendrales



Zosterophylls



Selaginellales



System plavuní

3 třídy:

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

1. Třída *Lycopodiopsida*

fosilní i recentní byliny

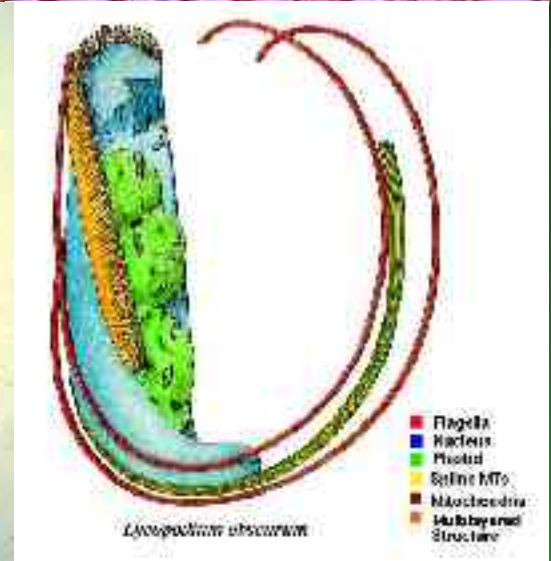
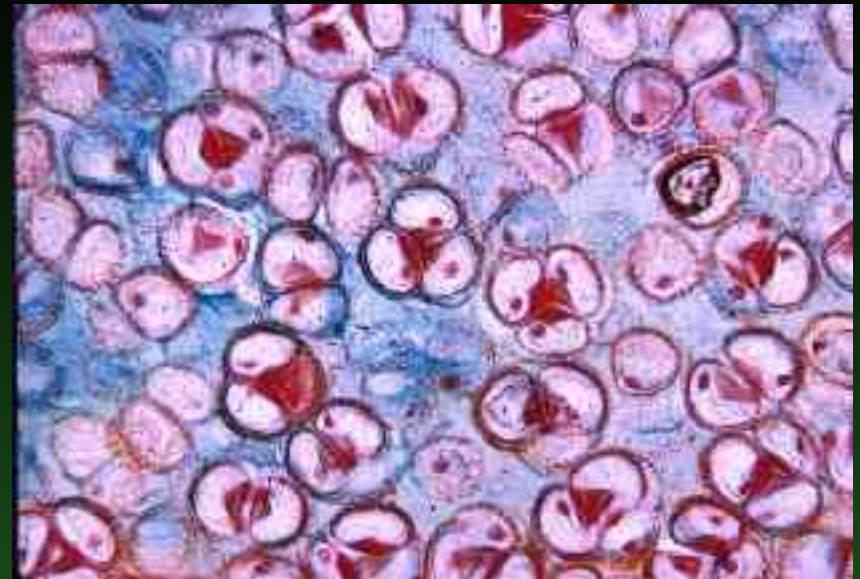
listy bez linguly (pajazýčku),
vytrvávají na lodyze po celou
délku života (i u fosilních)

sporangia izosporická,

výtrusy v tetrádách

spermatozoidy u recentních
biciliátní

nejstarší nálezy ze spodního
devonu



Třída *Lycopodiopsida*

má 3 řády:

Phylloglossales

Lycopodiales

Drepanophycales



Řád *Drepanophycales* (= *Baragwanathiales*)

pouze fosilní

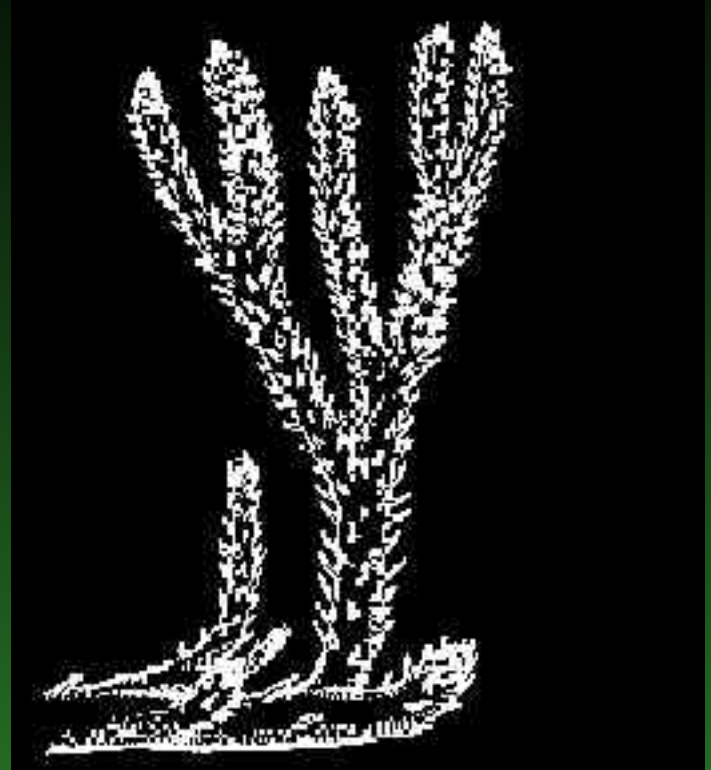
nejprimitivnější plavuně,
blízké ryniofytům

stonky silné

střední válec aktinostélé

listy tenké, spirálovitě uspořádané,

trofosporofyly se od trofofylů tvarem neliší, nejsou
uspořádány do strobilů



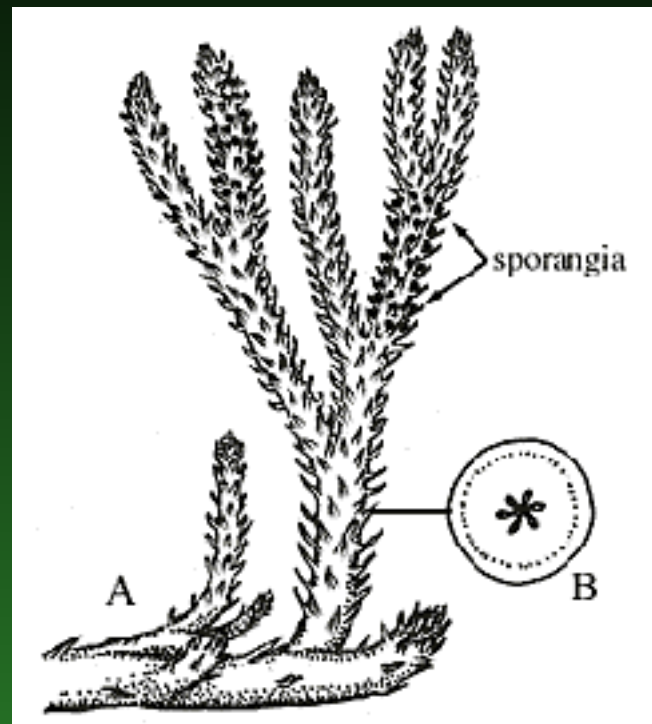
Drepanophycus spinaeformis - spodnodevonský, stonek až 4 cm silný, vysoký asi 50 cm. Vzhledově a stavbou blízký zástupcům řádu *Asteroxylales* z oddělení *Zosterophyllophyta*.

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 spodnodedvorská
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 vidličnatě větvené stonky

kořeny v nodech ve spodní části stonků



Čel. *Huperziaceae* (vrancovitě) - 2



trofosporofyly se tvarově neliší od trofofylů

trofosporofyly netvoří strobily

sporangia krátce stopečkatá

Čel. *Huperziaceae* (vrancovité) - 3

Jediný rod vranec (*Huperzia*) má asi 150 převážně tropických epifytických druhů. U nás jen vranec jedlový (*Huperzia selago*), rostoucí na sutích v horách 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.



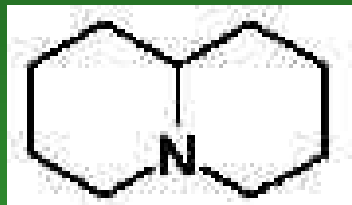
modifikovaná větev
produkující
rozmnožovací pupen



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

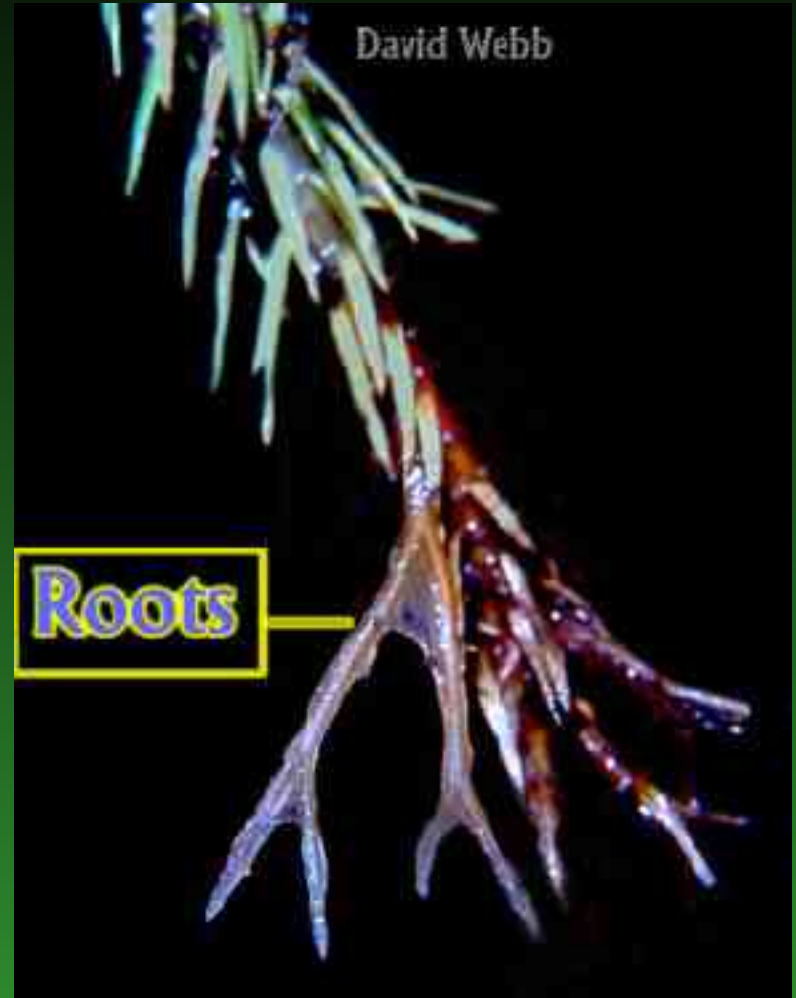
poléhavý a vystoupavý habitus, vzácněji přímé - u *Lepidotis cernua* až 150 cm vysoký stonek.

Vodorovný poléhavý
"oddenek" - je ve
skutečnosti
pseudomonopodiálně
větvený stonek jehož
silnější větve rostou stále
horizontálně v jednom
směru a slabší větve
odbočují ve směru
vertikálním a dále se
vidličnatě větví



Čel. *Lycopodiaceae* (plavuňovité) - 2

Kořeny
jednoduché nebo
vidličnatě větvené
- 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: Lere Heder, 2012

Čel. *Lycopodiaceae* (plavuňovité) - 4

Celkem 7 rodů s asi 450 druhy, převážně v tropech. Celkové rozšíření čeledi má kosmopolitní charakter. U nás 8 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.



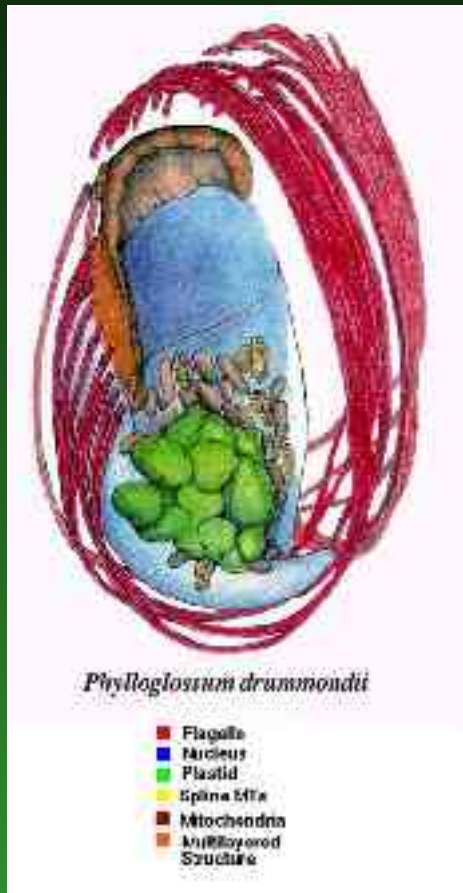
Čel. *Lycopodiaceae* (plavuňovité) - 6

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

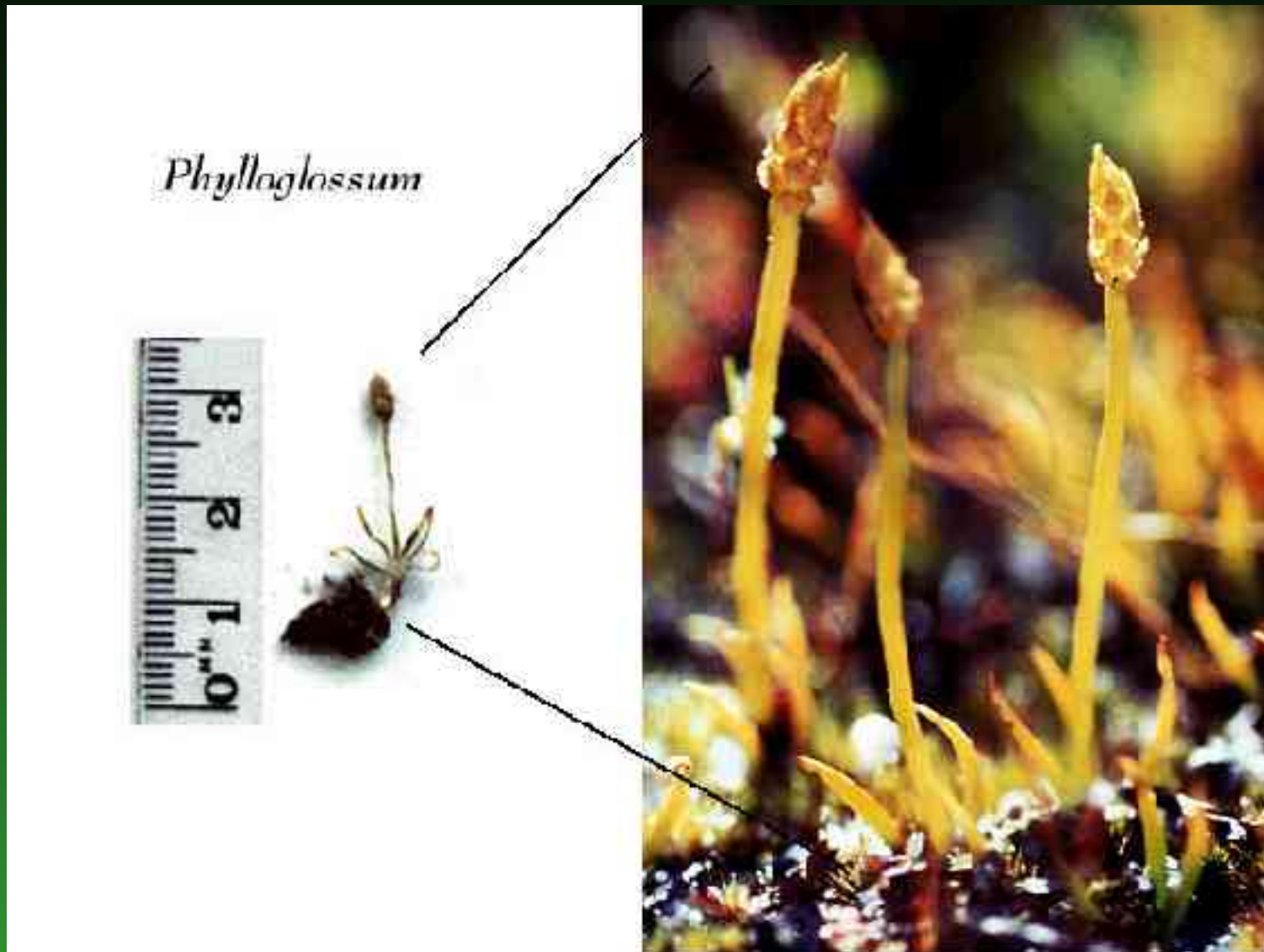


Řád ***Phylloglossales***
jediná čeleď, jediný druh
Phylloglossum drumondii,
rostoucím v Austrálii, na Tasmánii
a na Novém Zélandu.

Má podzemní
hlízky, přízemní
růžici
čárkovitých listů
a stvol
zakořeněný
krátkým
klasovitým
strobilem. Má
polyciliární
spermatozoidy.



Předpokládá se, že *Phylloglossum* vzniklo neotenizací. Rod má s největší pravděpodobností také fosilní zástupce.

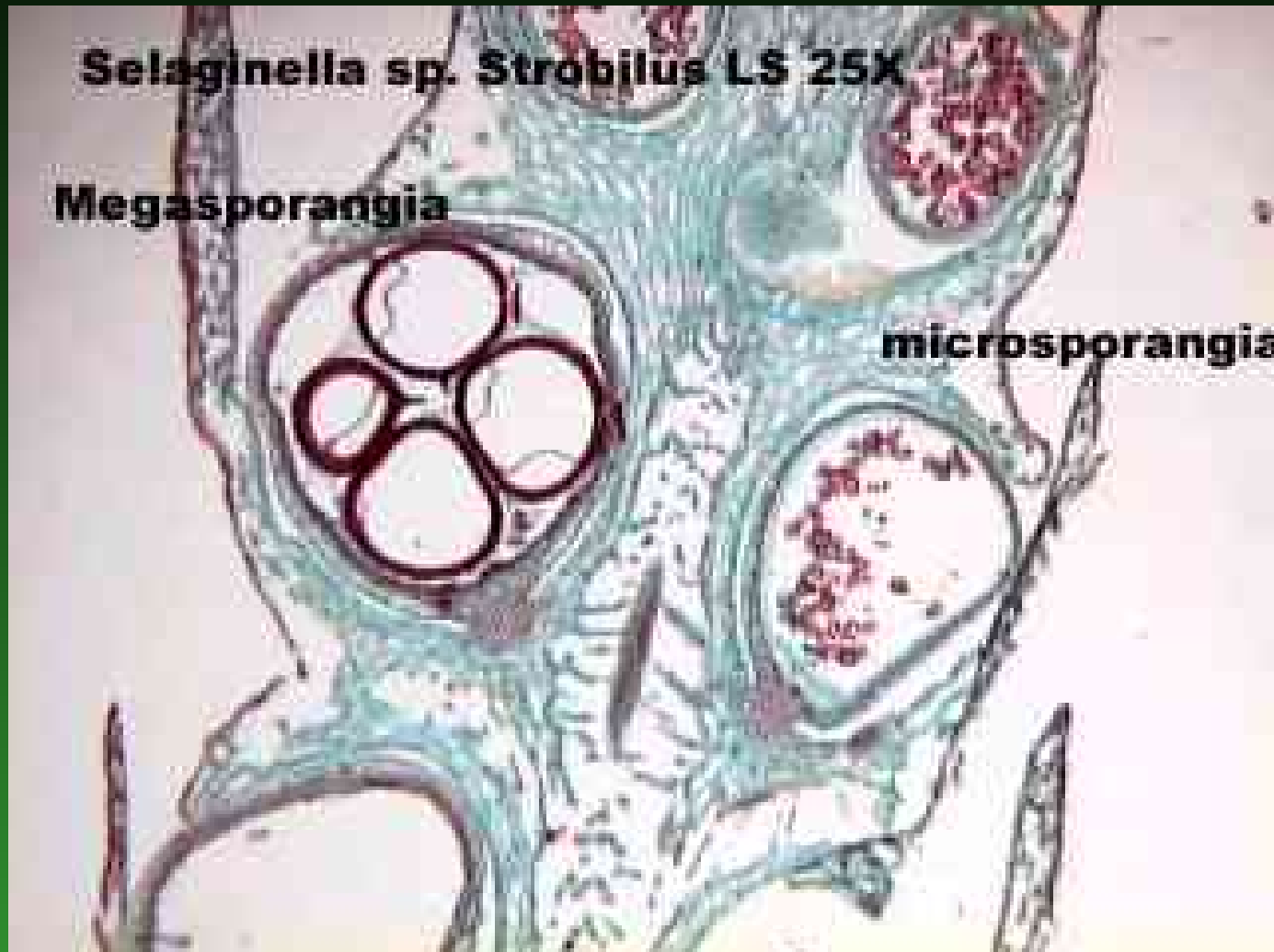


Třída *Selaginellopsida* (vranečky)

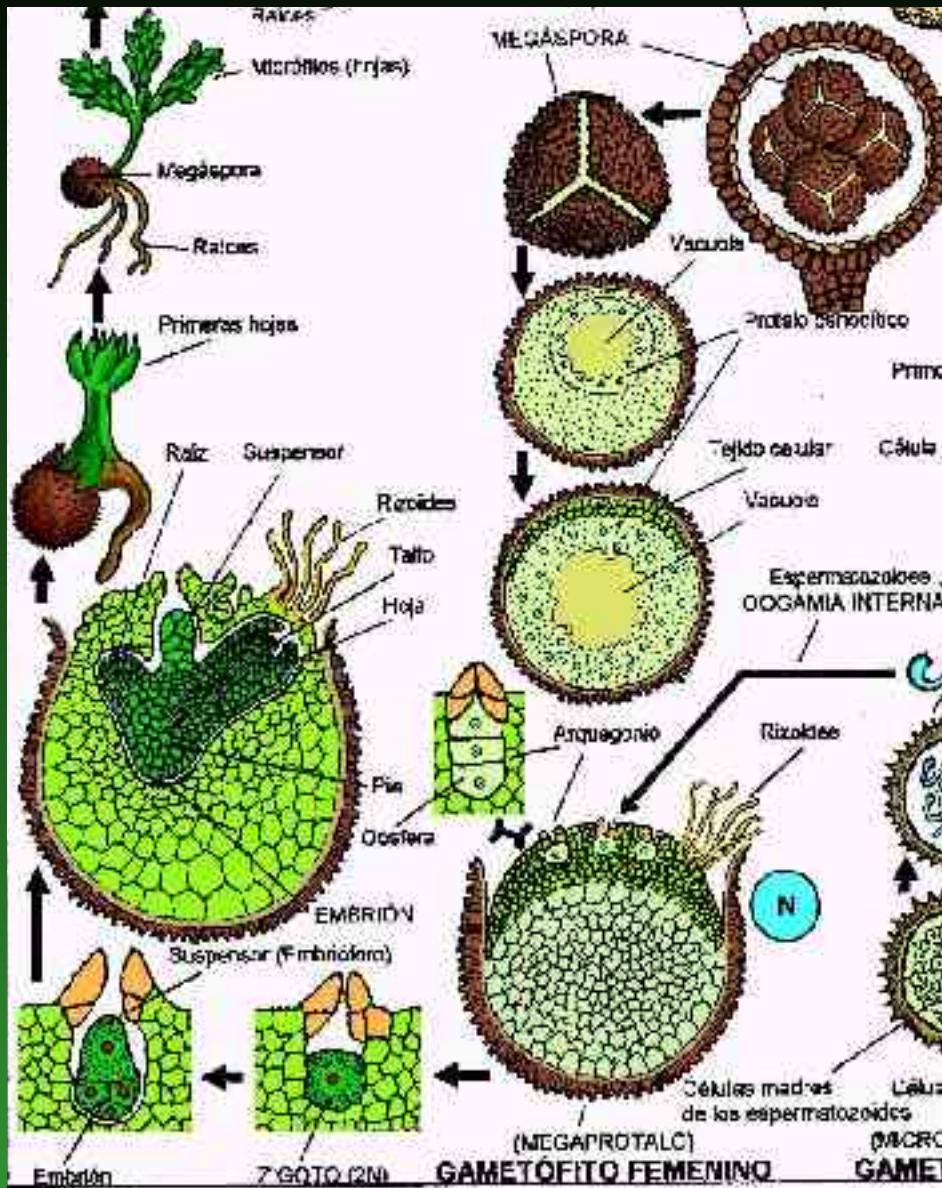
drobné byliny, vzhledem připomínající statnější mech; listy malé s lingulou, vytrvávají po celou délku života; nejstarší spolehlivé nálezy pocházejí ze svrchního karbonu



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

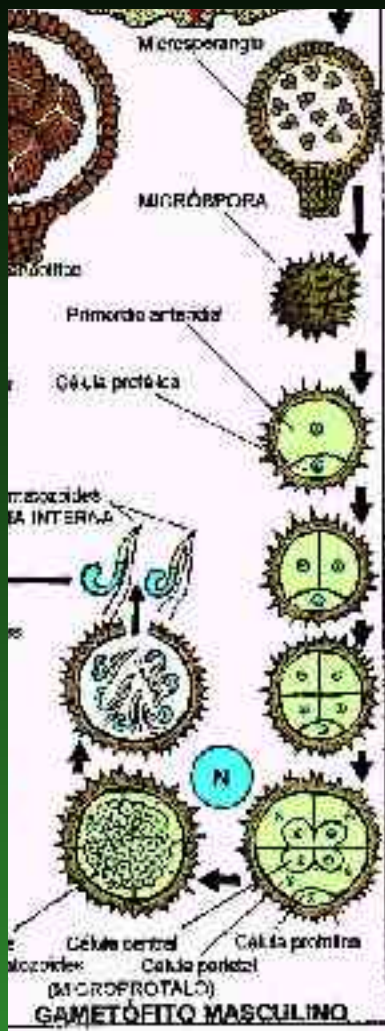


Samičí gametofyt vranečků

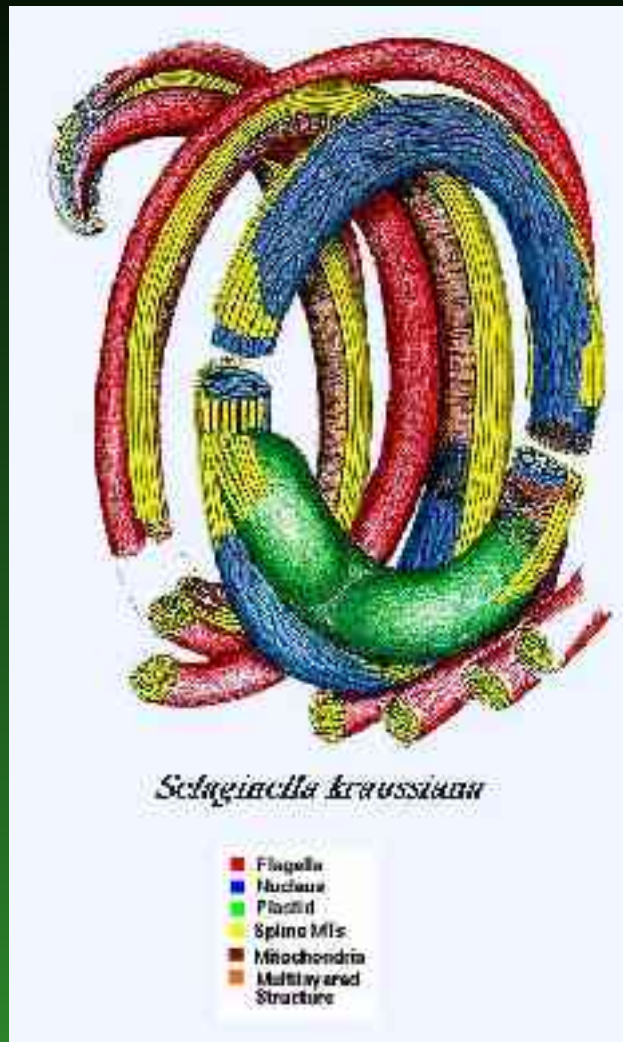


Vývoj gametofytu vranečků je redukovaný, probíhá uvnitř obalu spóry. Megaspóry se diferencují v megasporangia, kde setrvávají i po vytvoření archegonií. Působením vlhkosti prasknou stěny spór a sporangií - megaprothalamium pak vyčnívá z megaspóry - obnažuje archegonia a svazky rhizoidů, které poutají 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



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

se 2 čeleděmi:

Selaginellaceae

Miadesmiaceae

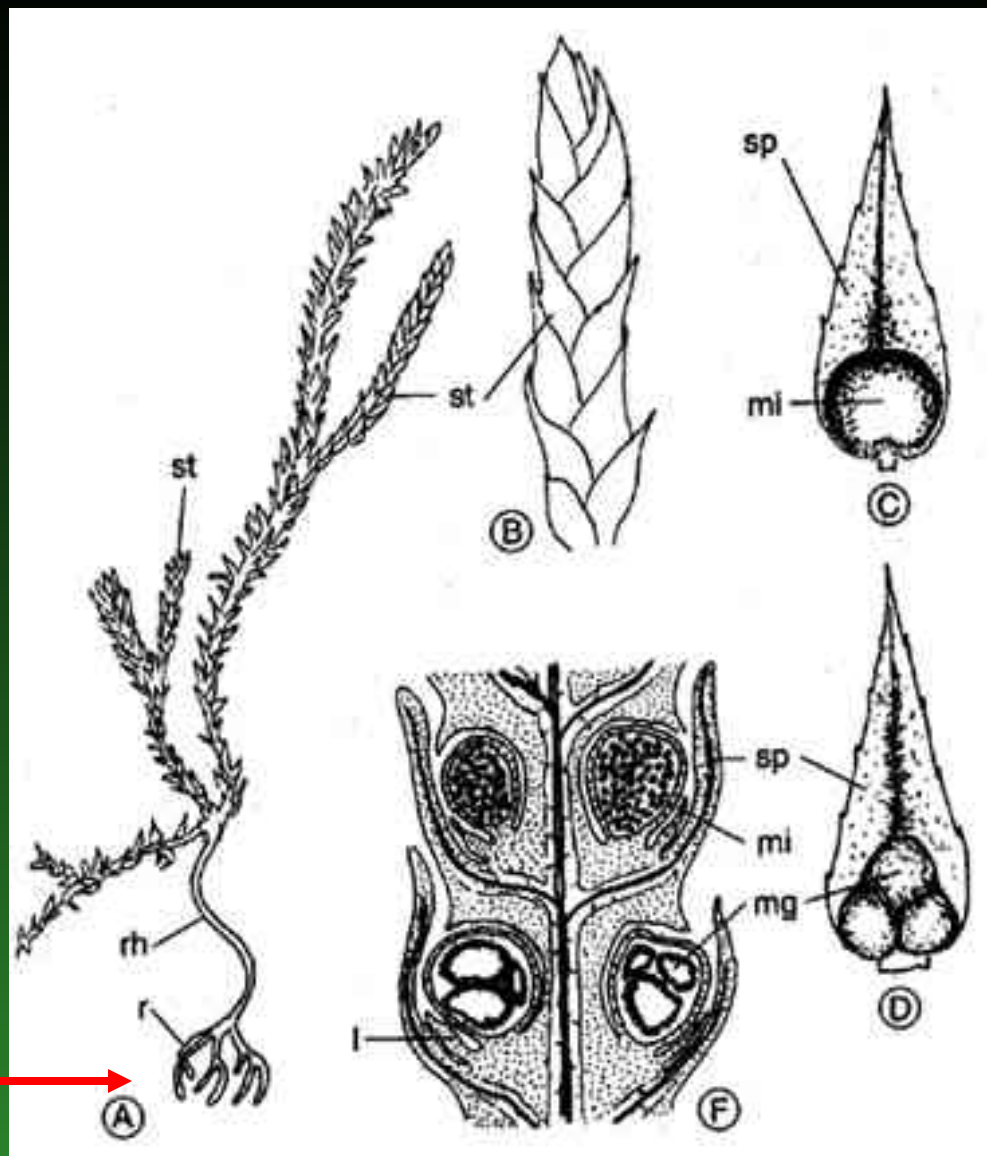
Čel. *Selaginellaceae* (vranečkovité)

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 tropic-
kých pralesů.
Pro většinu
jsou typické
malé (stenotop-
ní) areály větši-
ny druhů, které
jsou důsledkem
heterosporie



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



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

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

Do tohoto rodu patří i někteří
fosilní zástupci - např.
Selaginella harrisiana, nalezená
J. A. Townrowem v permských
vrstvách v Novém Jižním
Walesu.



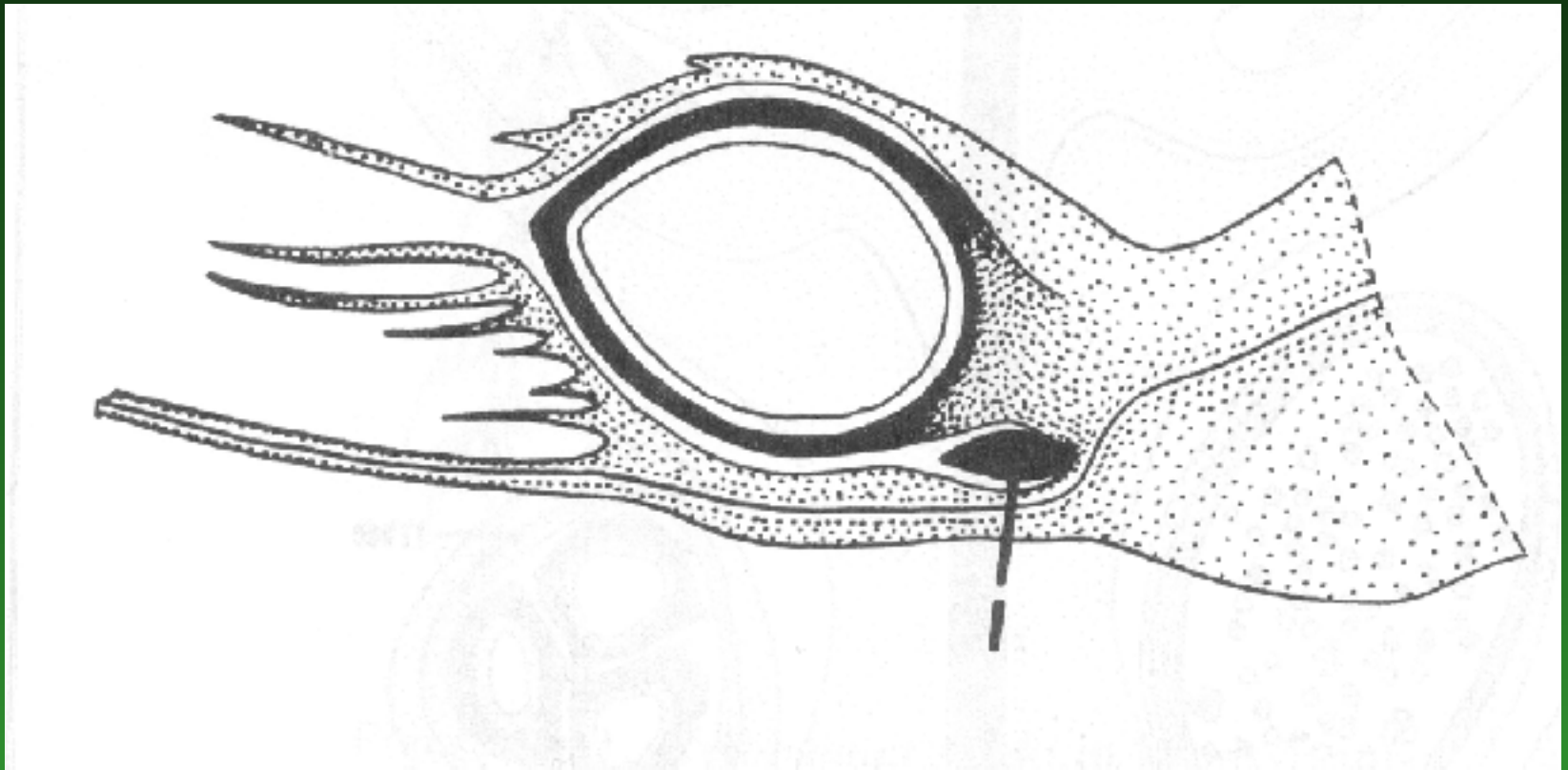
Foto: Arne Anderberg

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.



Čel. ***Miadesmiaceae***

jediným 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

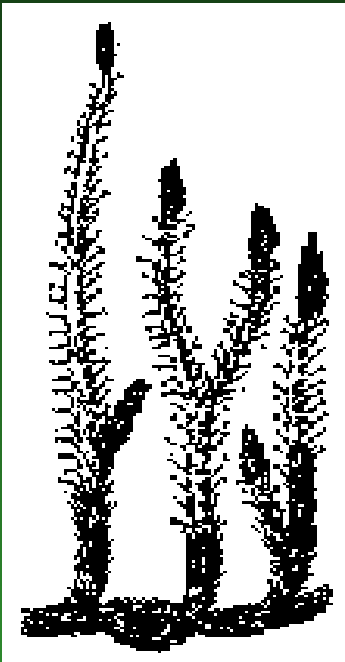
u dřevinných typů opadávají a zanechávají výrazné stopy

sporangia heterosporická

spermatozoidy u recentních polyciliátní

třída *Isoetopsida* má tři řády:

*Protolepido-
dendrales*



Lepidodendrales



Isoetales



Řád *Protolepidodendrales*

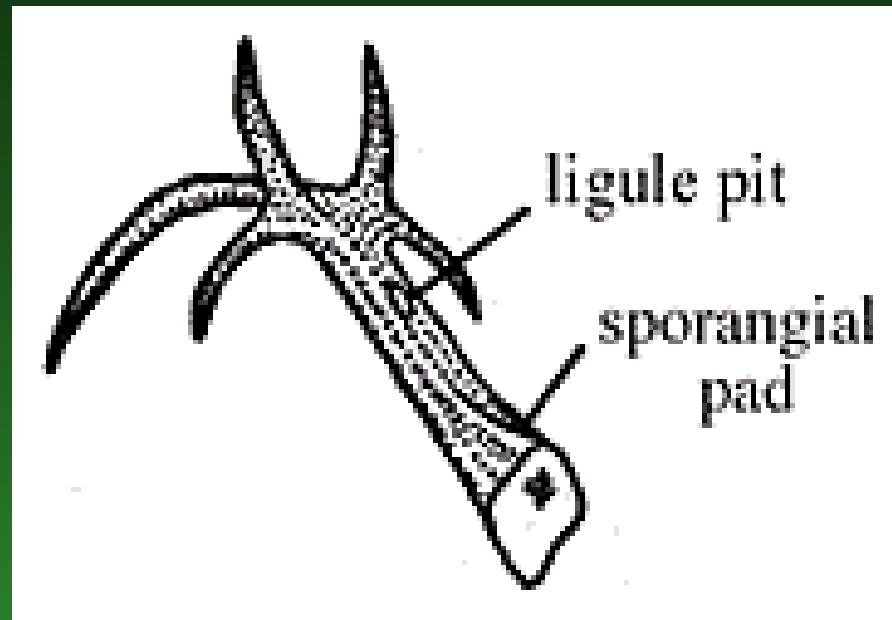
pouze fosilní, nejprimitivnější řád celé třídy, představuje pravděpodobně jak ancestory řádů *Lepidodendrales* a *Isoetales* tak snad i ancestory třídy *Selaginellopsida*.

byliny i dřeviny

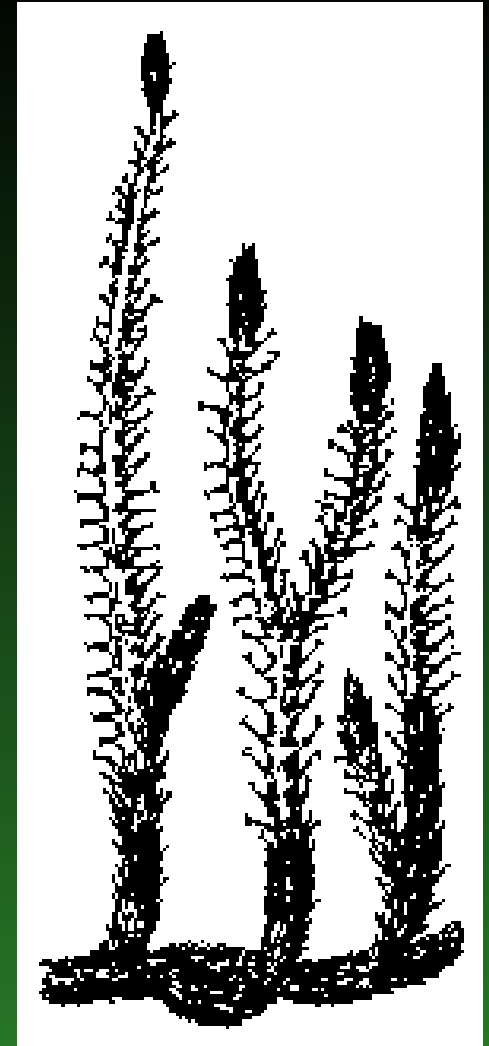
nejprimitivnější sekundárně tloustnoucí rostliny

listy vidličnatě rozeklané
na vyvýšeninách
po čase odpadávaly

Nejstarší pocházejí
ze spodního devonu



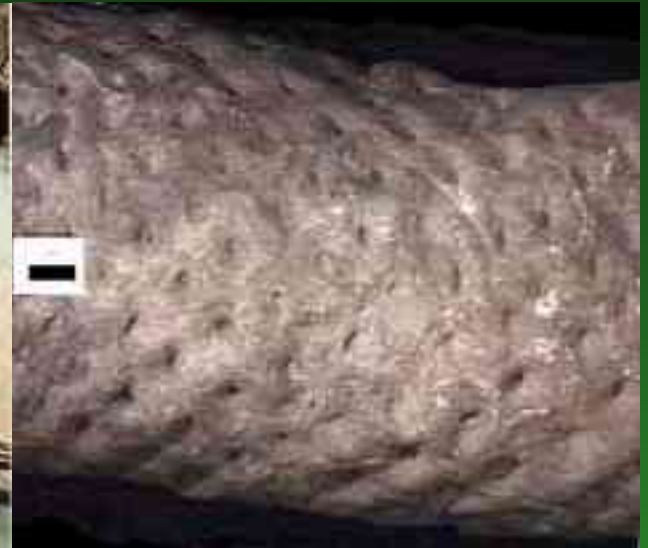
Protolepidodendron - 20 cm vysoké,
pseudomonopodiálně větvené, bylinné a
keřovité rostliny.



Archeosigilaria - stromky 2-5 m vysoké

Řád *Lepidodendrales*

pouze fosilní většinou stromovitého vzrůstu až 10-50 m vysoké a až 2 či dokonce 5 m silné; **oddenek masivně vyvinutý**, vidličnatě větvený; kořeny vyrůstaly spirálovitě na nejmladších částech oddenku jako tzv. přívěsky (appendices) zanechávaly po opadu **kruhové jizvy**; kmeny - se buď větvily v horní části nebo se téměř nevětvily - *Sigillaria*



kruhové jizvy *Stigmaria* typu

druhotným tloušťnutím tvořily eustélické kolaterální svazky zabírající asi 1/6 průřezu stonkem,

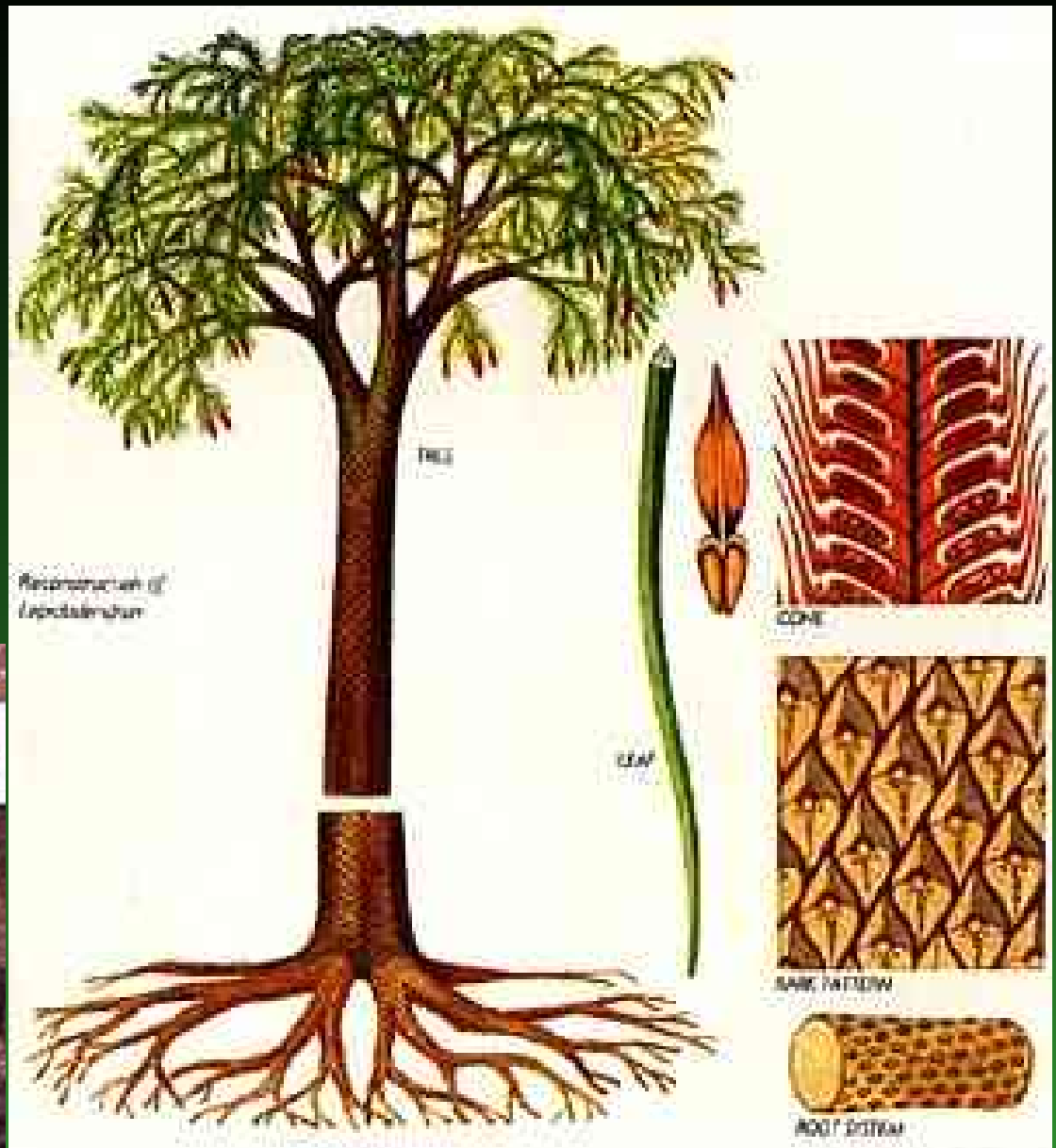
listy jednožilné 1-100 cm velké zanechávaly výrazné jizvy,
listy xeromorfní stavby

sporofyly ve strobilech terminálních (*Lepidodendron*) nebo kaulifloricky přímo na kmeni (*Sigillaria*)

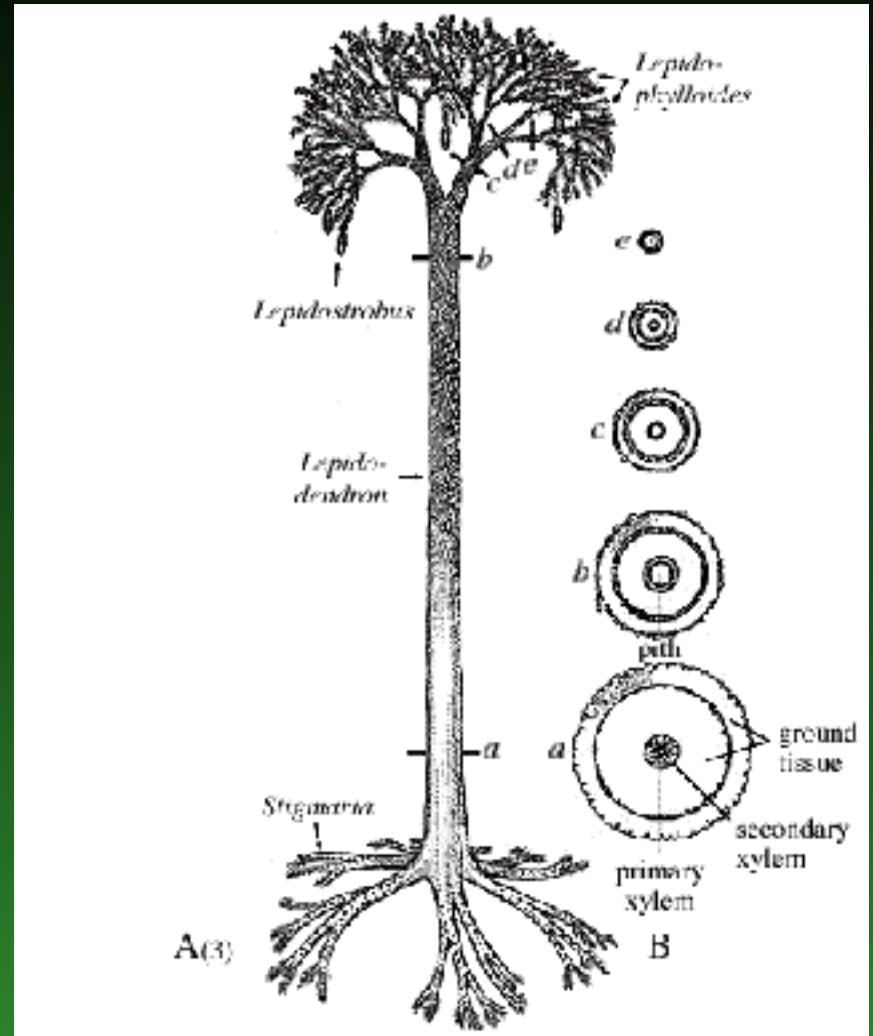
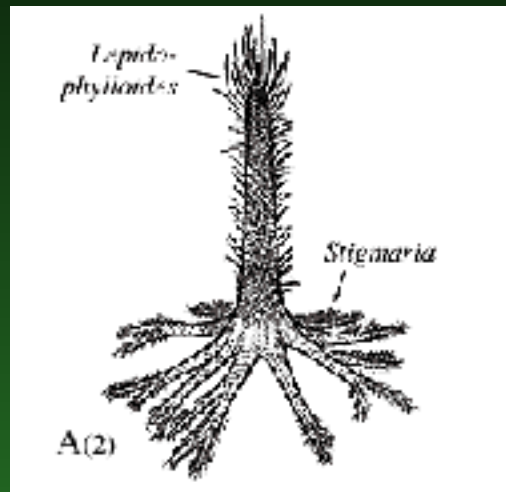
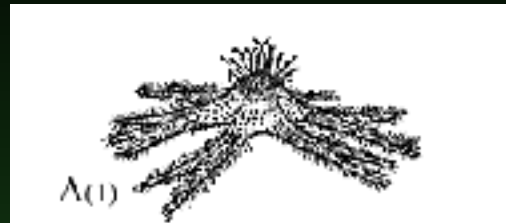
megaspóry obrovské až přes 5 mm velké,

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

Nejznámějšími a největšími zástupci jsou druhy rodu *Lepidodendron* dosahující až 50 m výšky a 5 m tloušťky, na vrcholu s korunou tvořenou vidličnatě větvenými větvemi. Listové jizvy kosočtverečné. Strobily na koncích větví.



Ontogeneze u *Lepidodendronu*

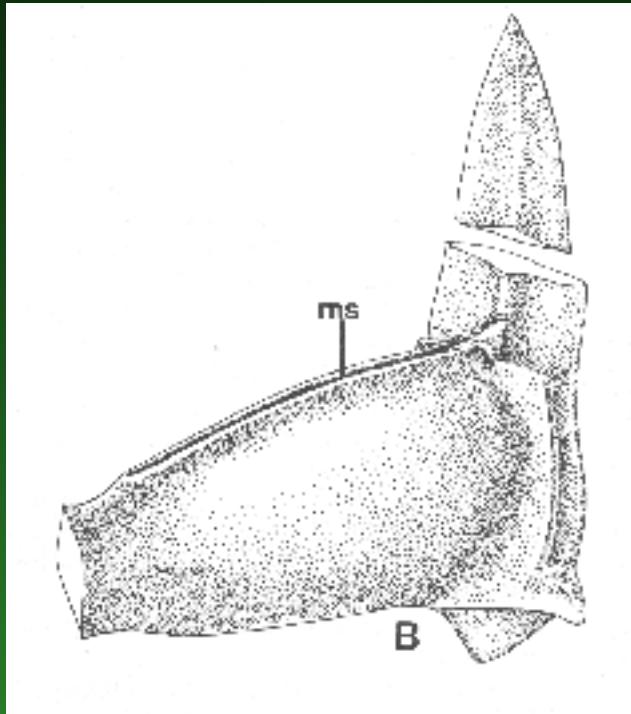


V ontogenezi se nejprve vytvořil oporný systém oddenků, pak olistěný kmen a nakonec koruna

Mohutné byly i druhy rodu *Sigillaria*, ketré neměly korunu, neboť jejich kmen se větvil na konci pouze 1x nebo 2x. Listové jizvy šestiúhelníkovité. Šišťice vyrůstaly na stopkách přímo v horní části kmene (kauliflorie).

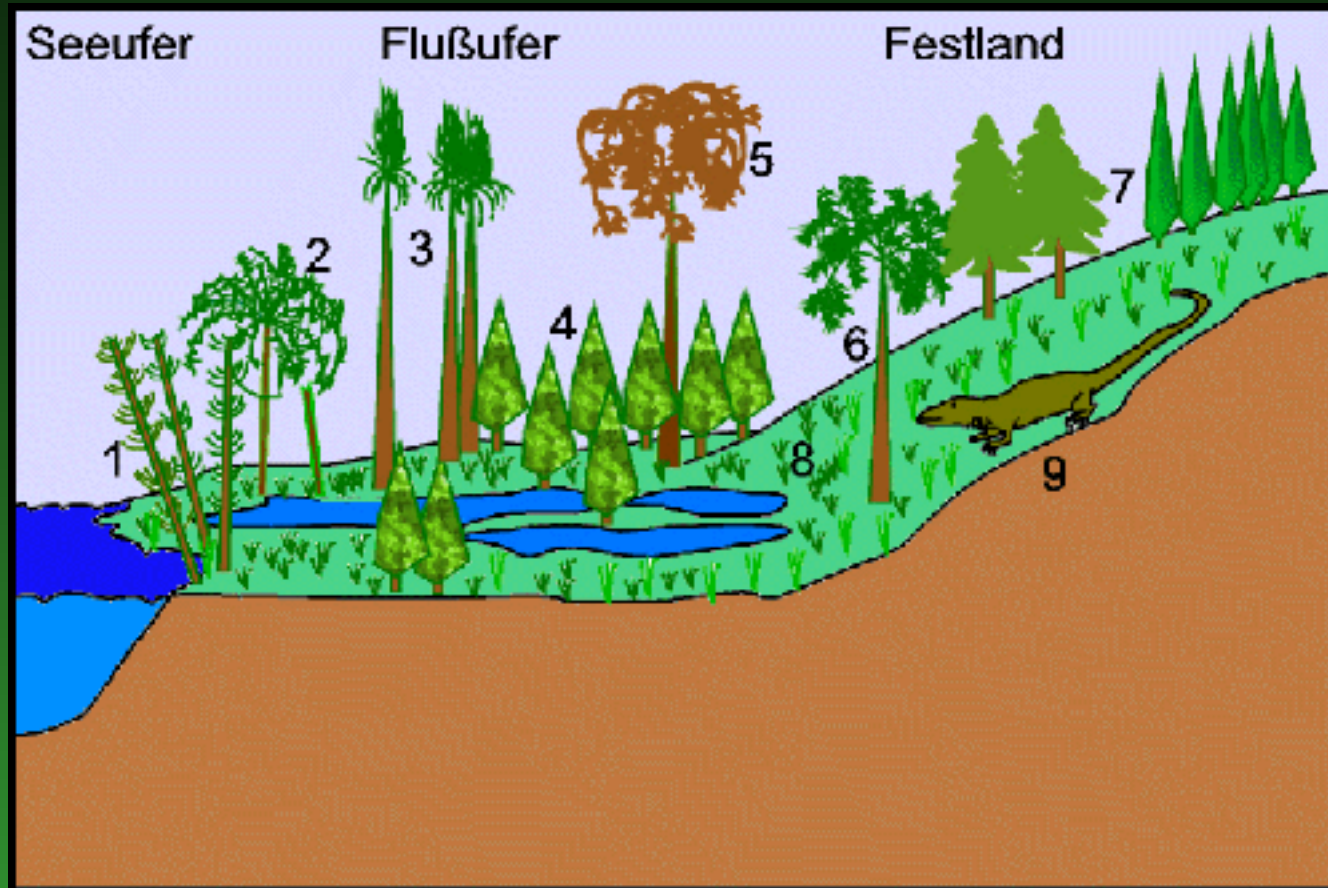


U rodu *Lepidocarpon* vznikl primitivní typ semennosti s "mikropylární štěrbinou" v obalu sporangia.
(megaspóry u tohoto rodu dosahovaly velikosti až 11 mm!)



Lepidocarpon - sporangium s jedinou megaspórou - semenem

Lepidodendrales rostly v bahně často na březích moří v porostech podobných dnešním mangrove měly kauliflorii jako u tropických dřevin a manoxylickou stavbu kmene s převahou lýka jako u jiných dnešních tropických dřevin (v mírném pásmu převažují dřeviny pyknoxylické - v kmeni s převahu lýka)



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 páslech
méně v tropech a subtropech

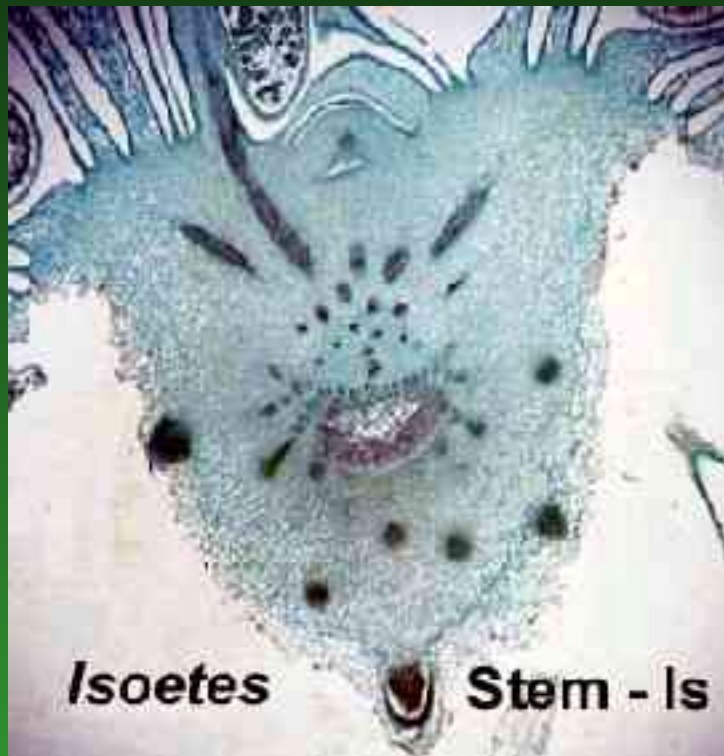
Stylites

jediný druh *Stylites andicola*

objeven teprve koncem 50. let 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.

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



listy šídlovité vnější megatrofosporofyly, vnitřnější mikrotrofosporofyly, nejvnitřnější jsou sterilní trofofyly

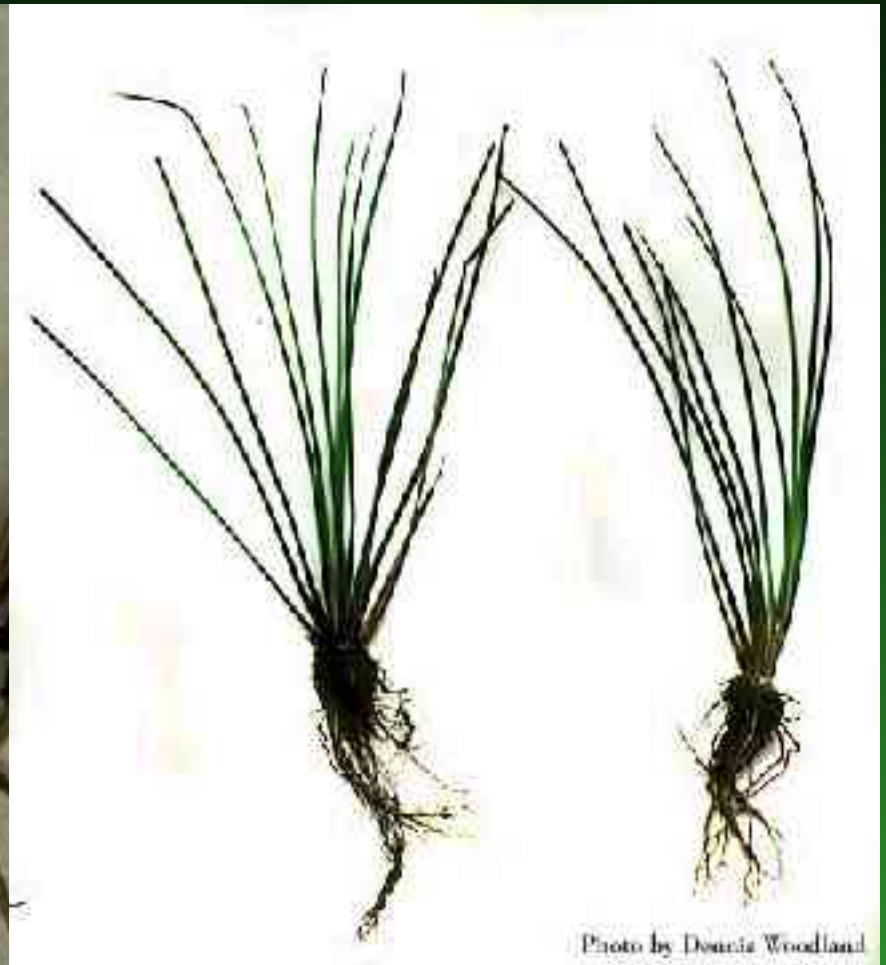


Photo by Dennis Woodland



V bazální pošvitě rozšířeně 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).



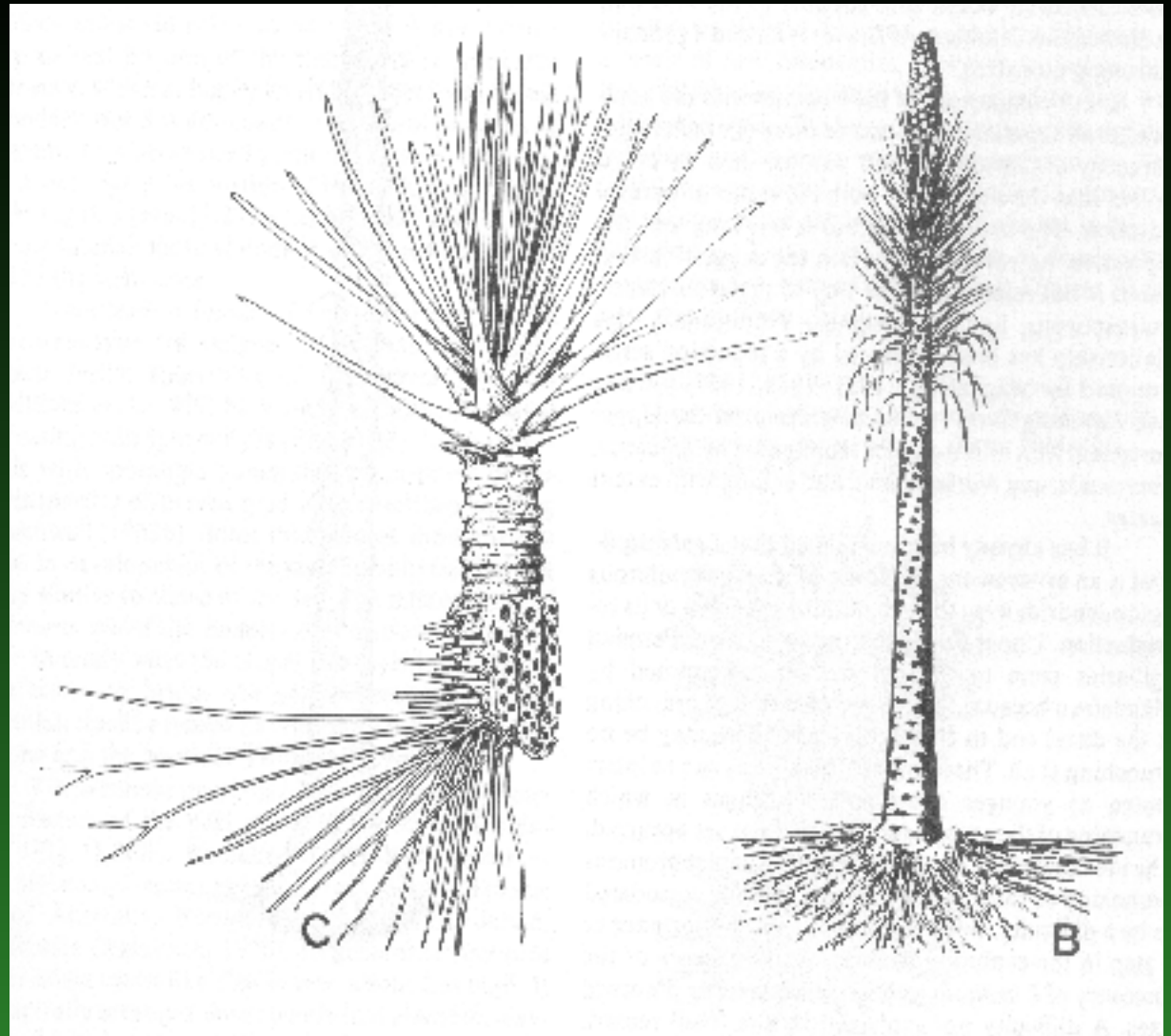
I v tomto rodu se stejně jako u vranečků vyskytují v souvislosti s heterosporií časté stenotopní areály jednotlivých druhů - pouze naše dva druhy šídlatka jezerní (*Isoetes lacustris*) a šídlatka ostnovýtrusá (*Isoetes echinospora*) mají v důsledku glaciálu areály poněkud větší. Z celkem asi 75 druhů roste v Evropě 14.



Vesměs jsou to drobnější vodní rostliny (největší *Isoetes martii* má až 70 cm listy).



Evoluční
spojovací články
mezi recentní
Isoetes a
karbonskými
stromovými
sigilariemi
představují -
Pleuromeia
sternbergi (trias)
a *Nathorstiana*
arborea (spodní
křída)



Nathorstiana arborea
(spodní křída)

Pleuromeia
sternbergi (trias)