

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

nečláňkovaný

vidličnatě větvený

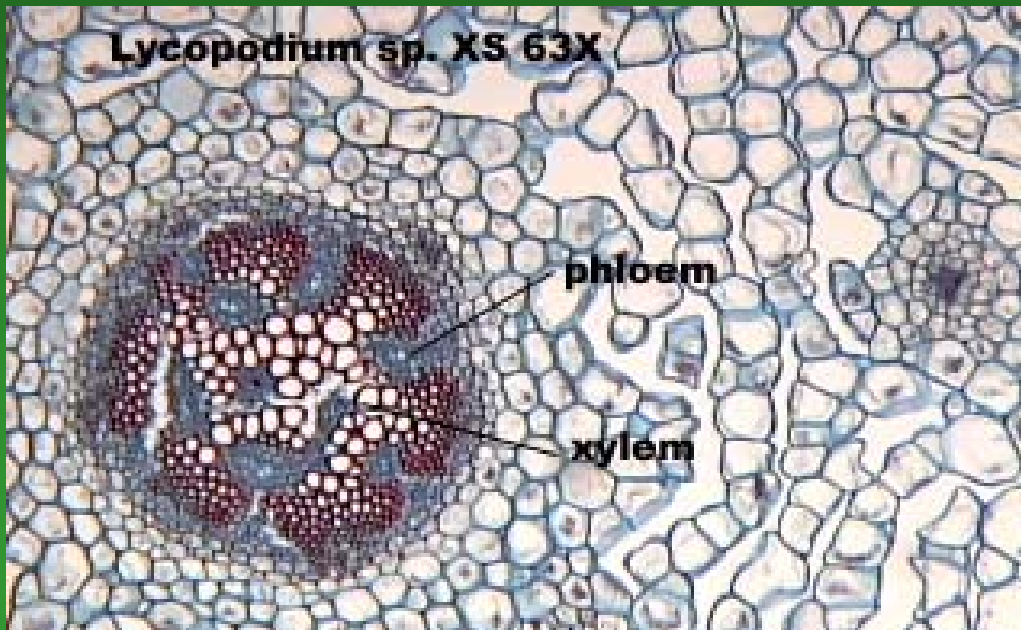
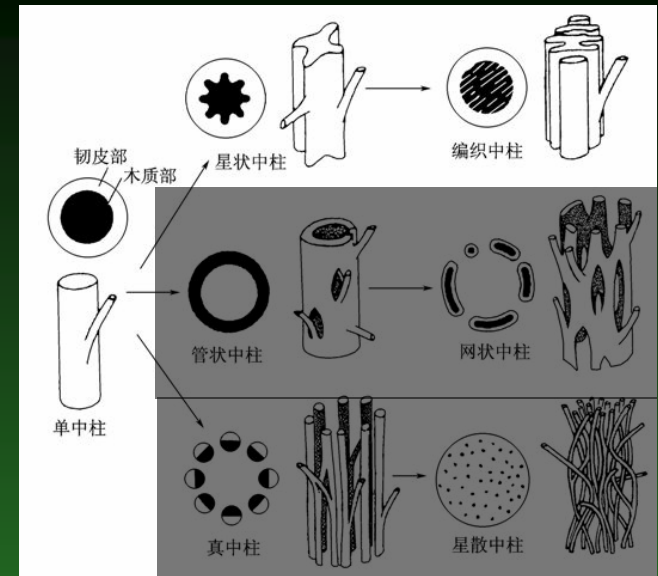
u recentních pouze bylinný,

fosilní byly také dřevnaté, sekundárně
tloustnoucí.

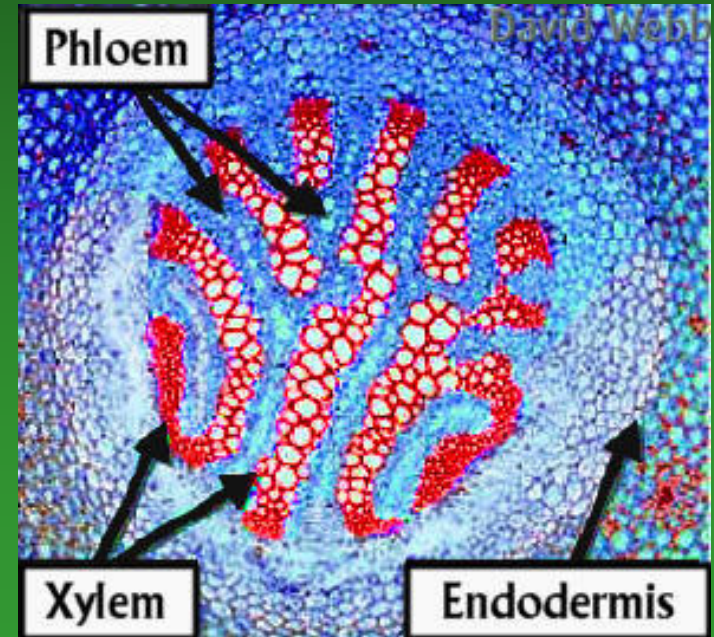


Vodivé elementy stonku aktinostélé až plektostélé

(= 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



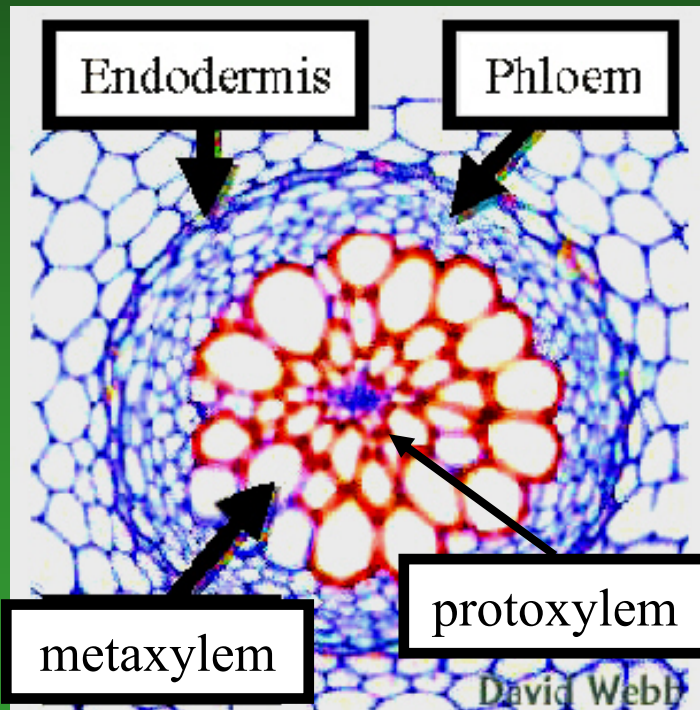
plektostélé

Diferenciace xylemu v kořeni a ve stonku

Kořen plavuní:

protoxylem je endarchní

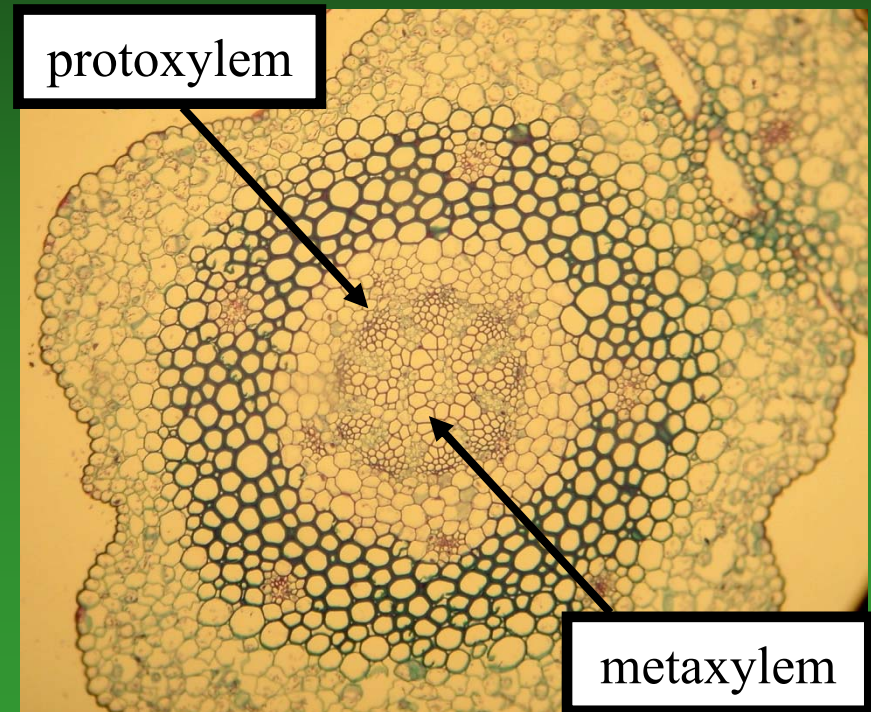
metaxylem z něj vzniká
centrifugálně



Stoněk plavuní:

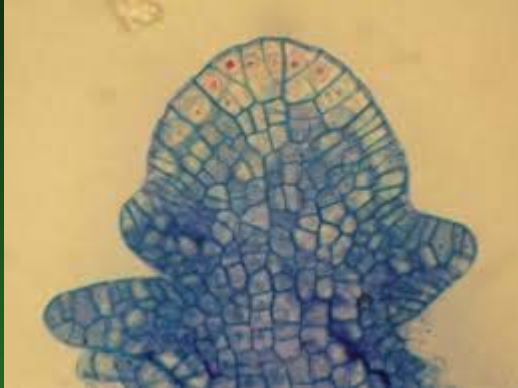
protoxylem je exarchní

metaxylem z něj vzniká
centripetálně

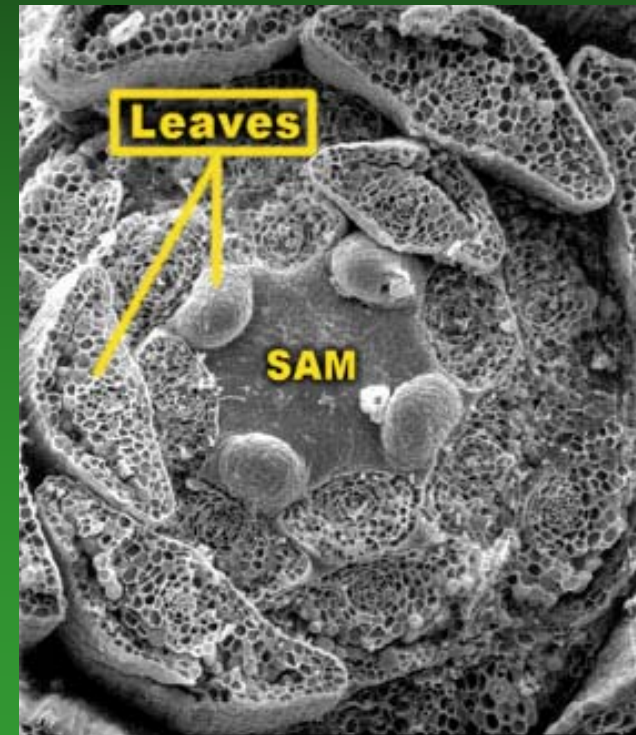


kvetoucí rostliny mají v kořeni protoxylem exarchní, ve stonku endarchní

Vzrostlý vrchol tvoří jediná buňka

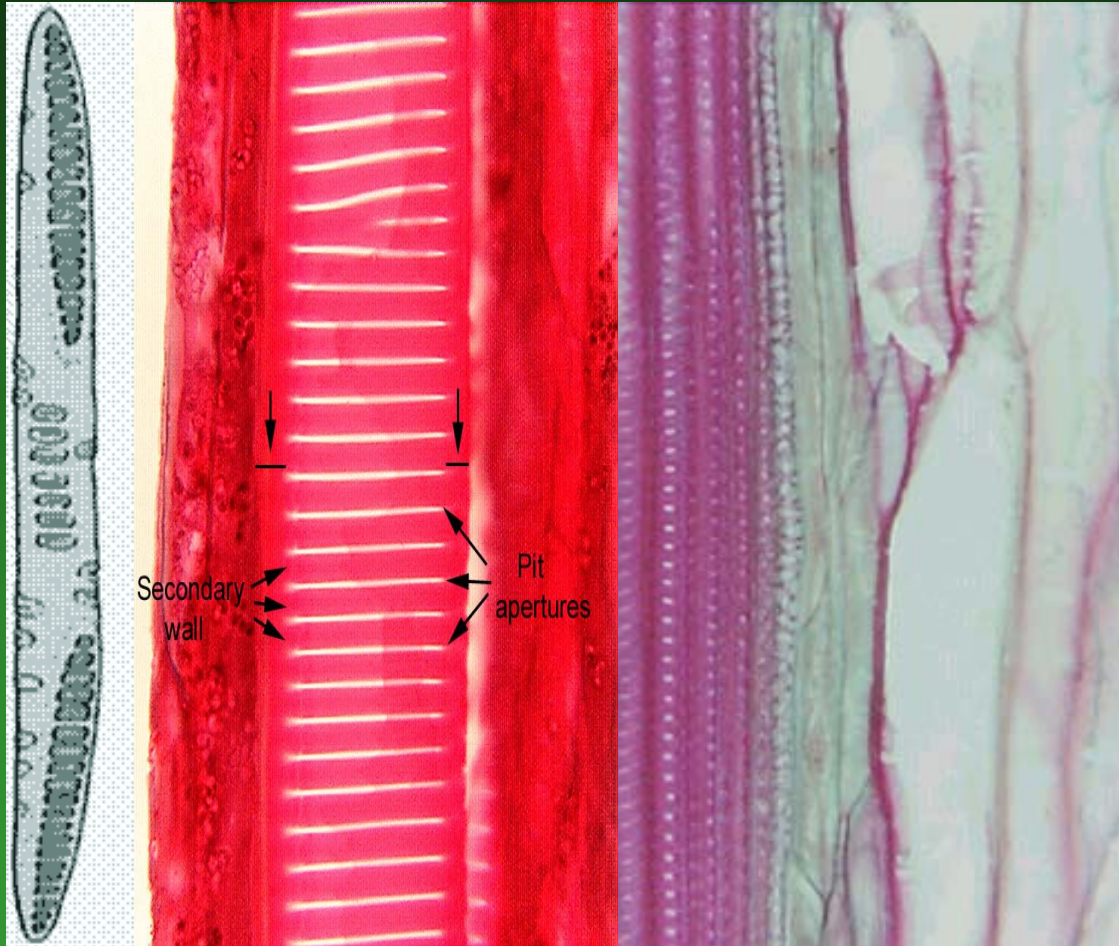


Selaginella kraussiana



Lycopodium

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



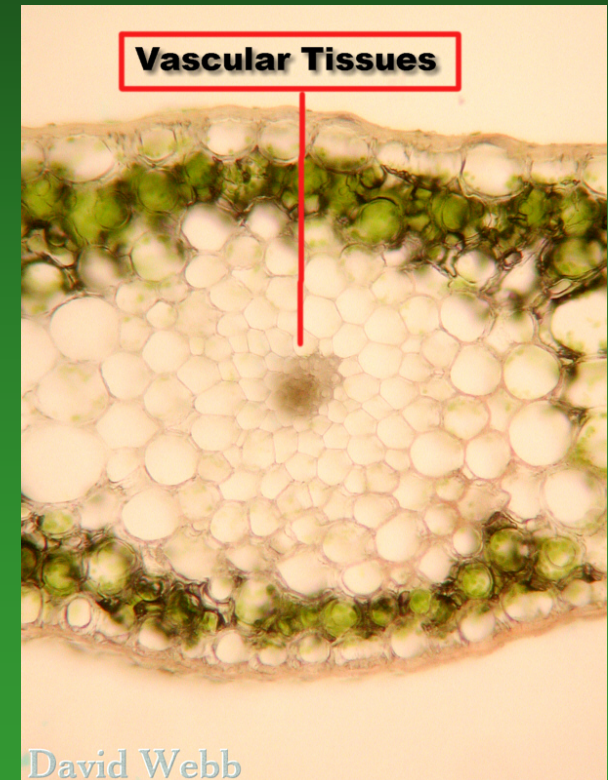
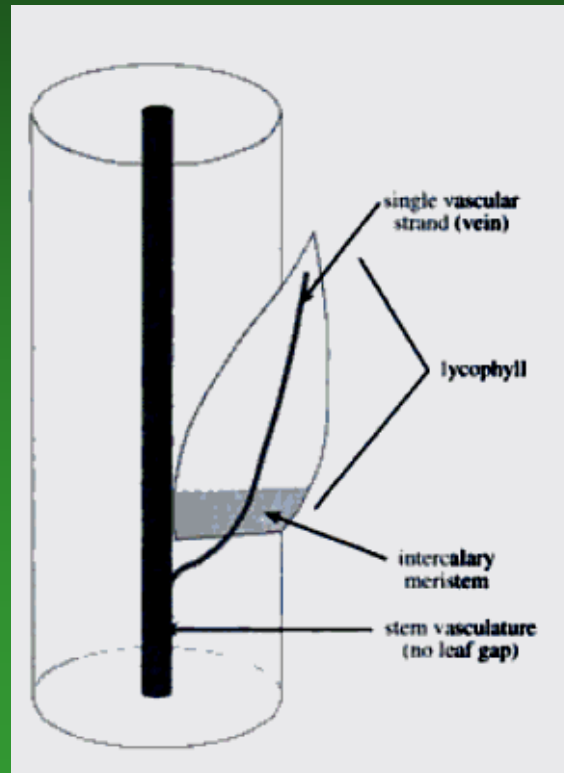
Longitudinal section of club moss (Lycopodium). Fig. 7.2-3 shows that club moss has narrow tracheary elements with annular secondary walls; it also has narrow tracheids with scalariform pitting. Because the tracheids are so narrow, the scalariform pit apertures cannot be really wide, so these do not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

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

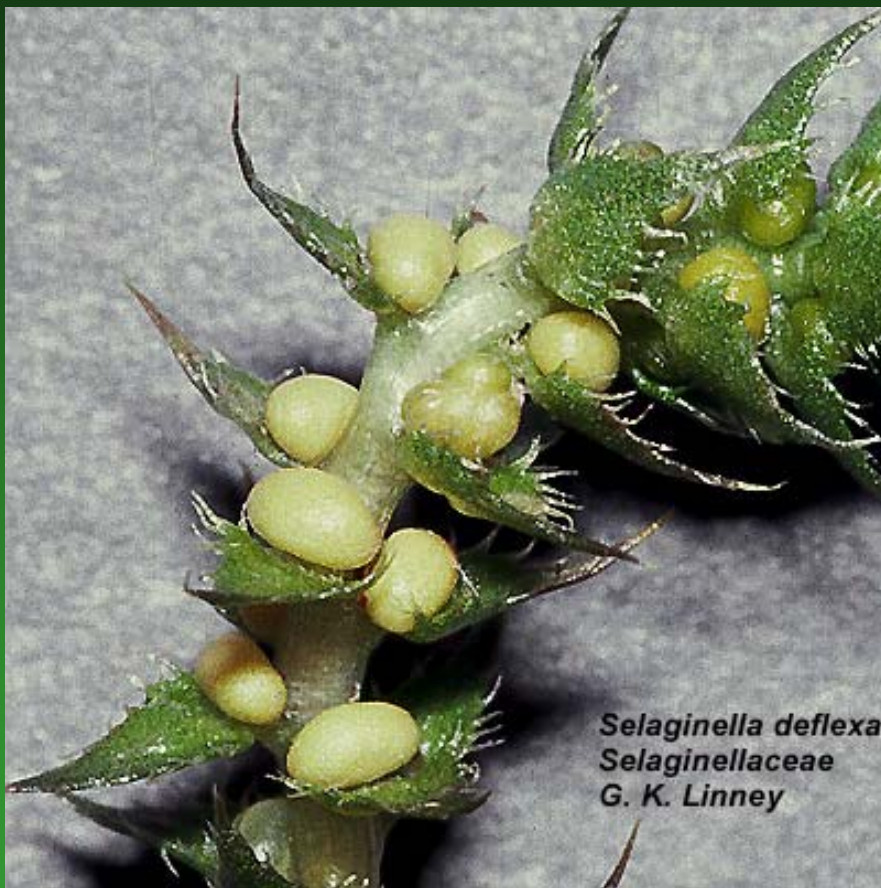
Funkčně je můžeme dělit na: sporofyly (podpírají výtrusnice), trofofyly, popř. trofosporofyly (asimilují);

Sporofyly často uspořádané do šištice (strobillus)

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



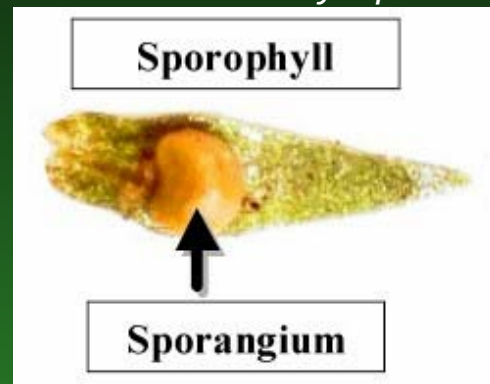
Výtrusnice (sporangia) jsou eusporangiátní,
v paždí nebo na bázi adaxiální (vrchní) strany listů - sporofylů,



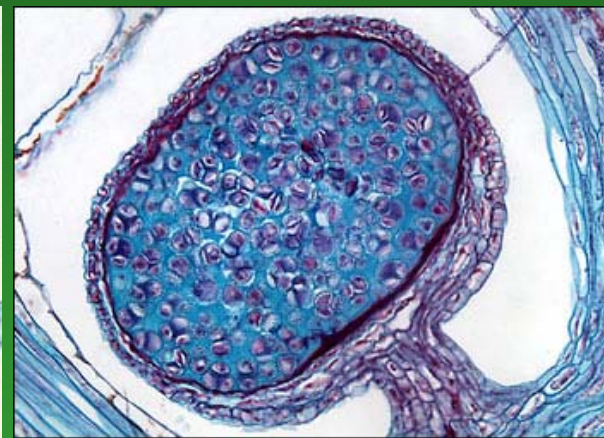
Isoëtes



Lycopodium



Selaginella



Lycopodium

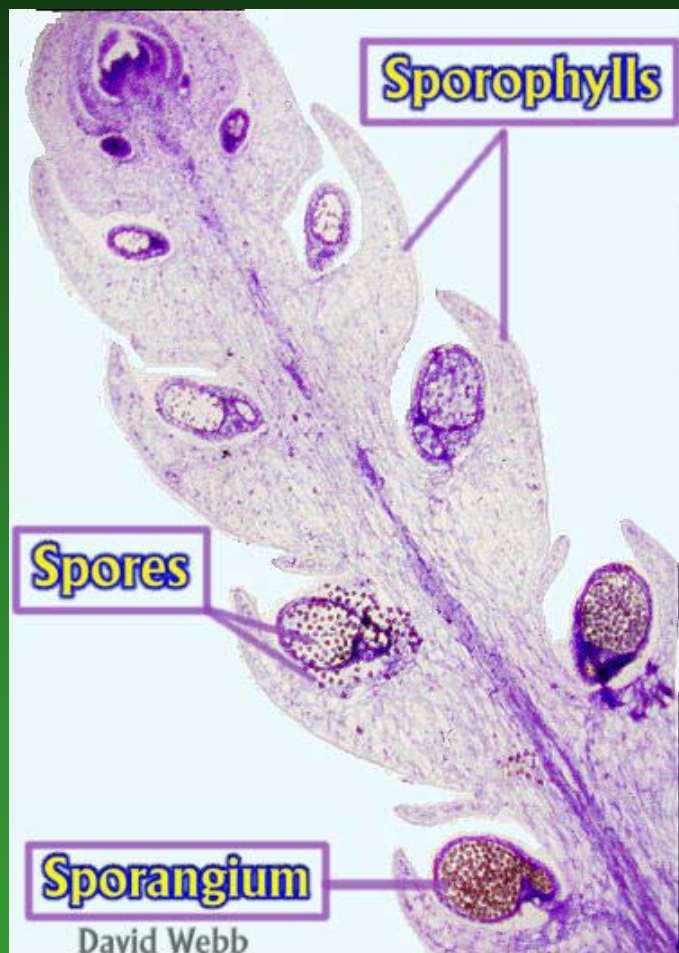
Podle diferenciace spor mohou být plavuně

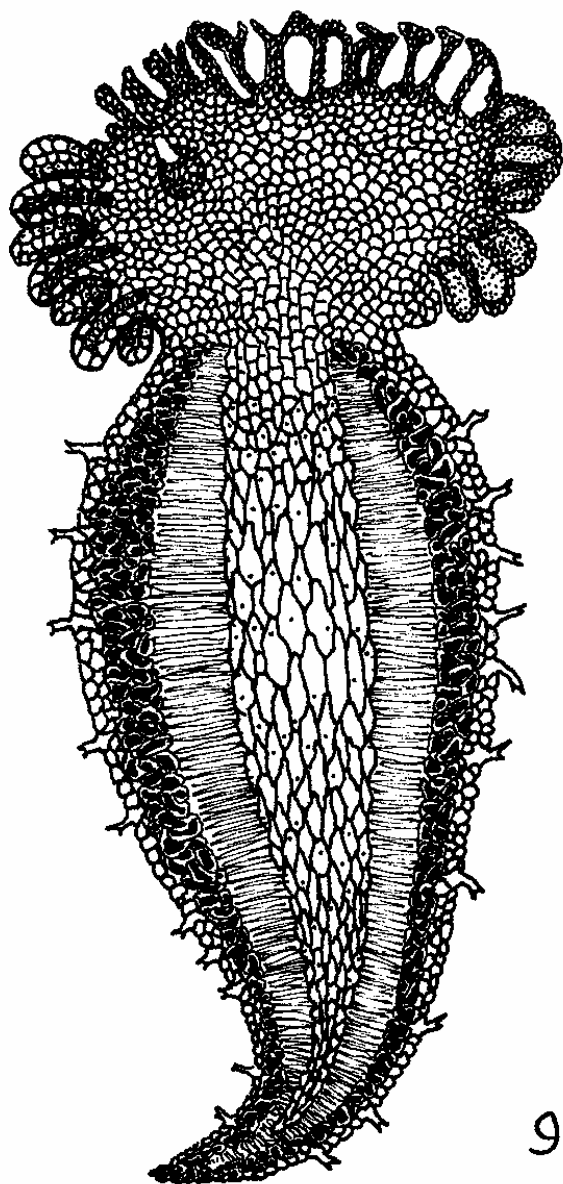
izosporické

u vlastních plavuní

heterosporické

u vranečků a šídlatek





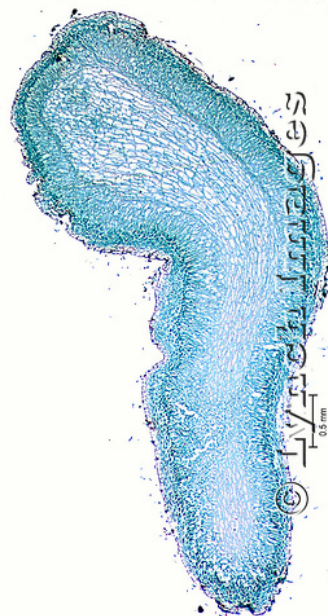
© BIODIDAC, Livingstone

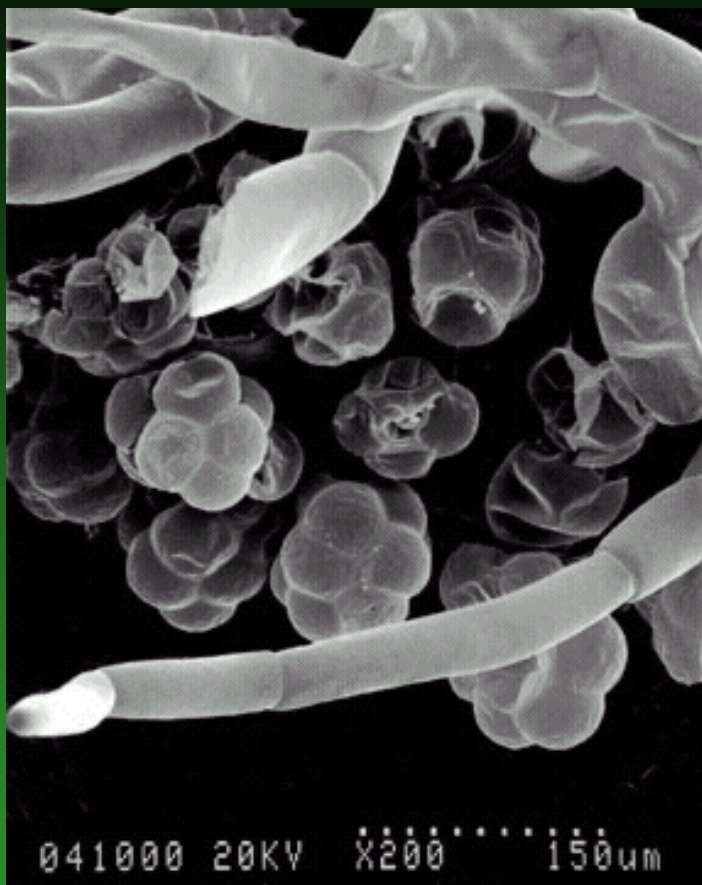
Gametofyt drobný, tvarem řepovitý nebo válcovitý, jedno- nebo dvoudomý, dlouhověký (u recentních může žít až 20 let).

U většiny recentních zástupců v něm byla zjištěna mykorrhiza

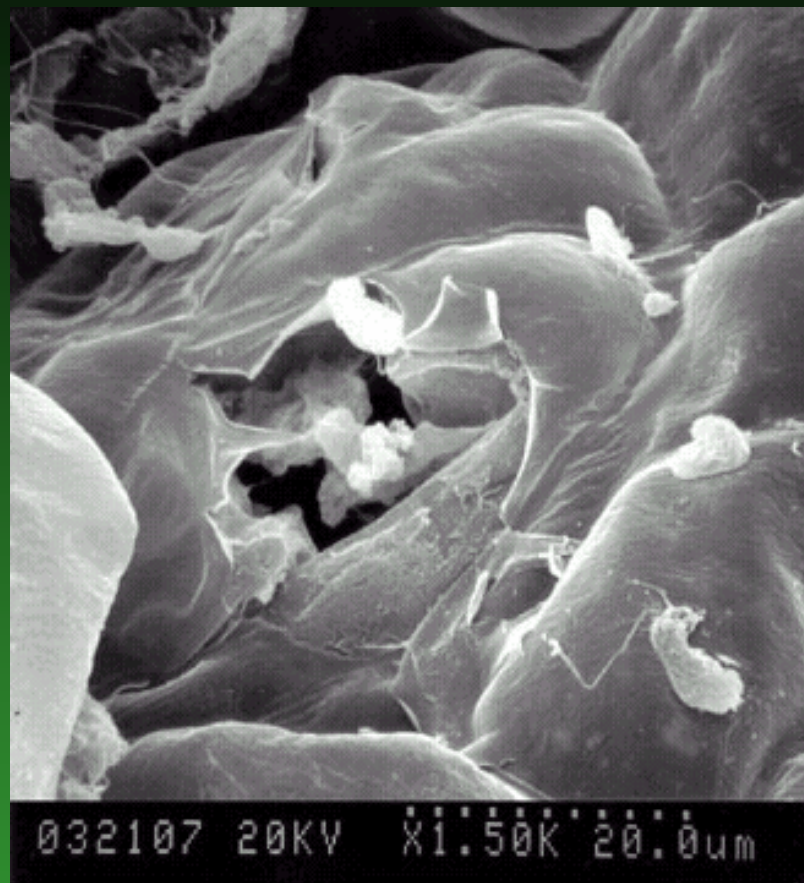
Je buď samostatný nebo se vyvíjí uvnitř sporofytu.

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





archegonia

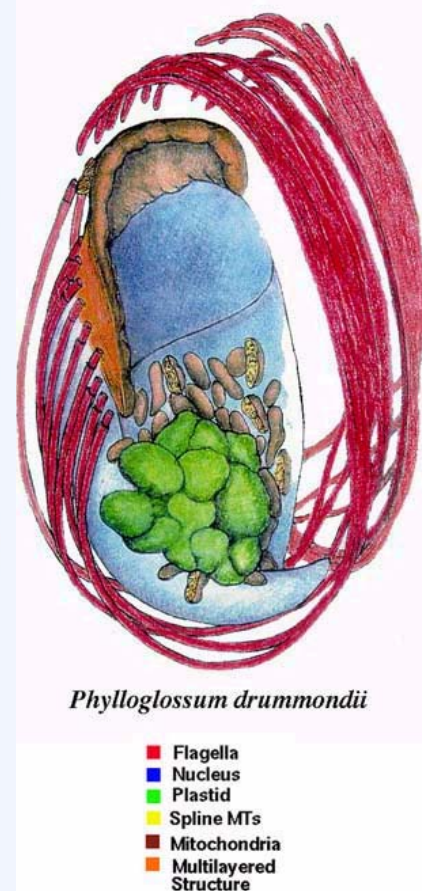
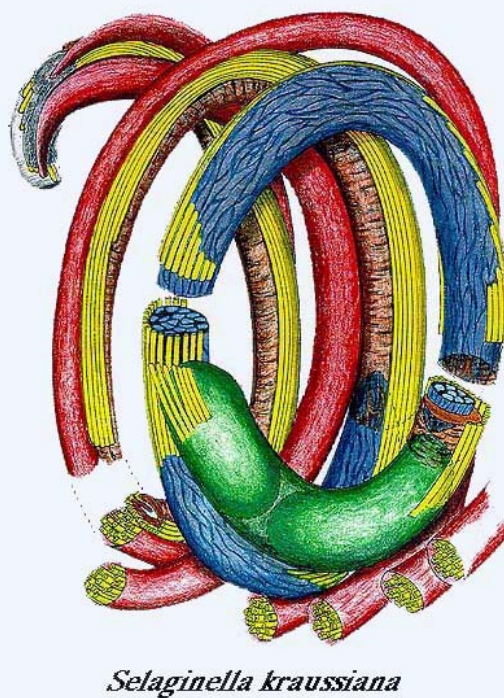
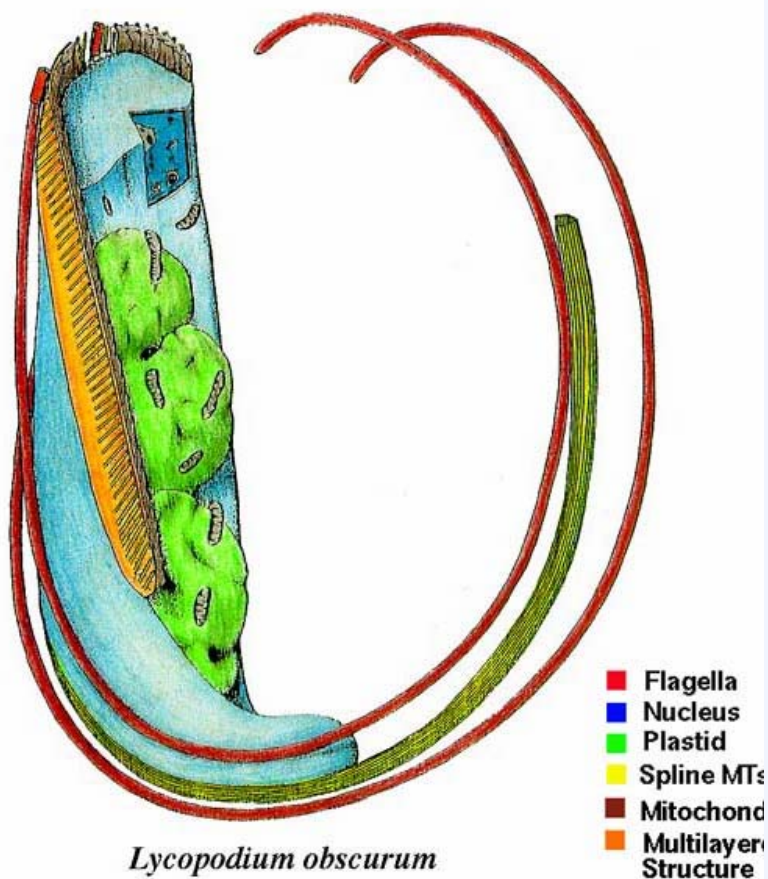


antheridia

spermatozoidy

biciliátní - u většiny vlastních
plavuní a vranečků

polyciliátní - u šídlatek a
Phylloglossum



Systém plavuní

3 třídy:

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

1. Třída *Lycopodiopsida*

fosilní i recentní byliny

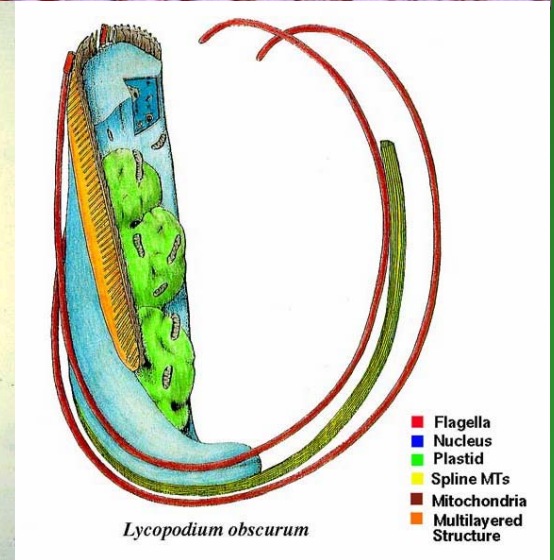
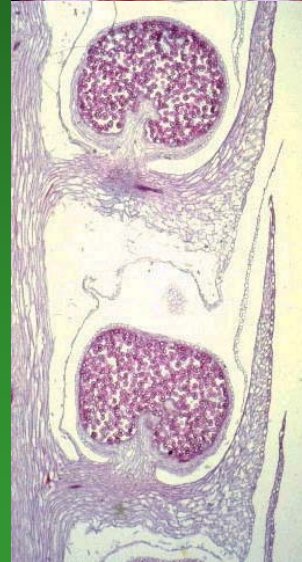
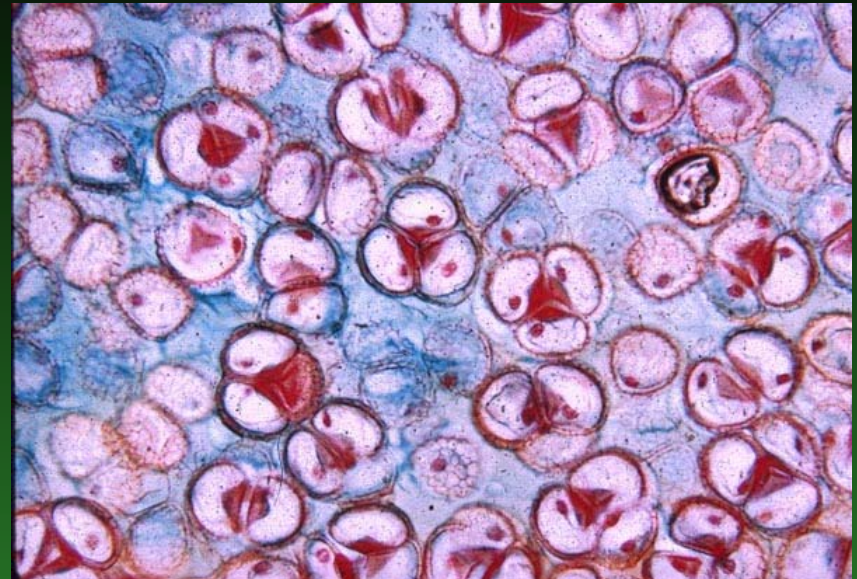
listy bez linguly (pajazýčku),
vytrvávají na lodyze po celou
délku života (i u fosilních)

sporangia izosporická,

výtrusy v tetrádách

spermatozoidy u recentních
biciliátní

nejstarší nálezy ze spodního
devonu



Třída *Lycopodiopsida*

má 3 řády:

Drepanophycales



Lycopodiales



Phylloglossales



Řád *Drepanophycales*

pouze fosilní

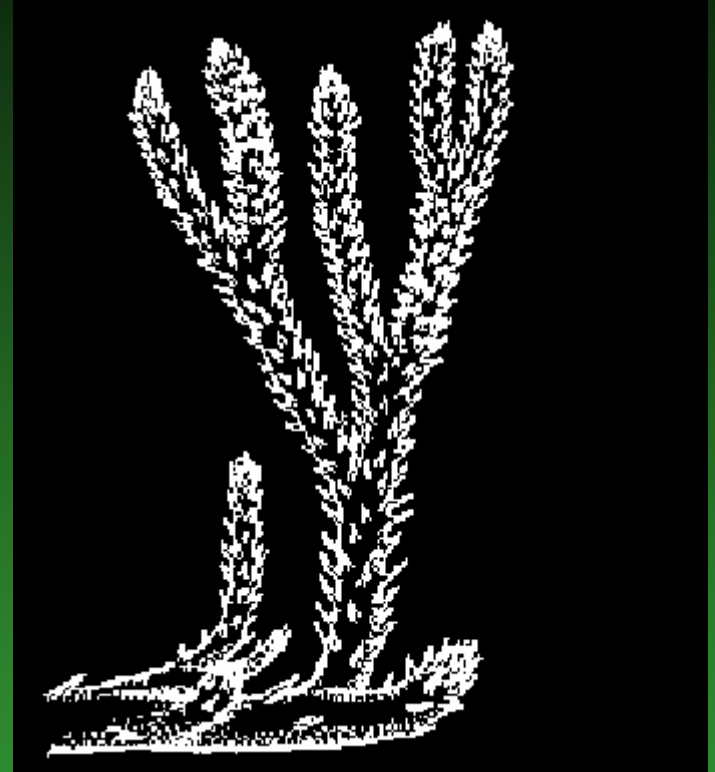
nejprimitivnější plavuně,
blízké ryniofytům

stonky silné

střední válec aktinostélé

listy tenké, spirálovitě uspořádané,

trofosporofyly se od trofofylů tvarem neliší, nejsou
uspořádány do strobilů



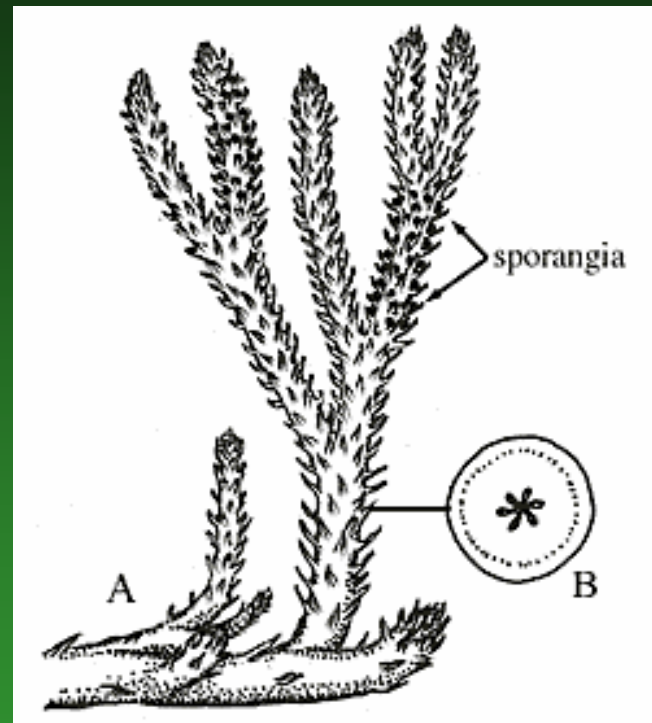
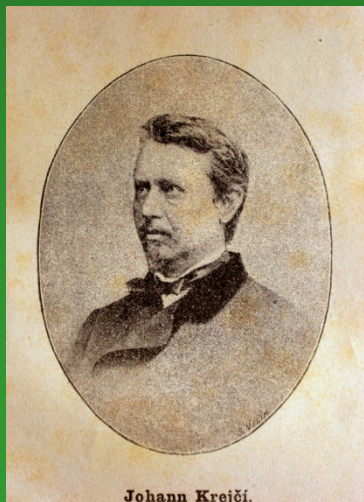
Drepanophycus spinaeformis –

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 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 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.



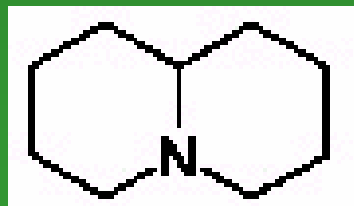
modifikovaná větev
produkující
rozmnožovací pupen



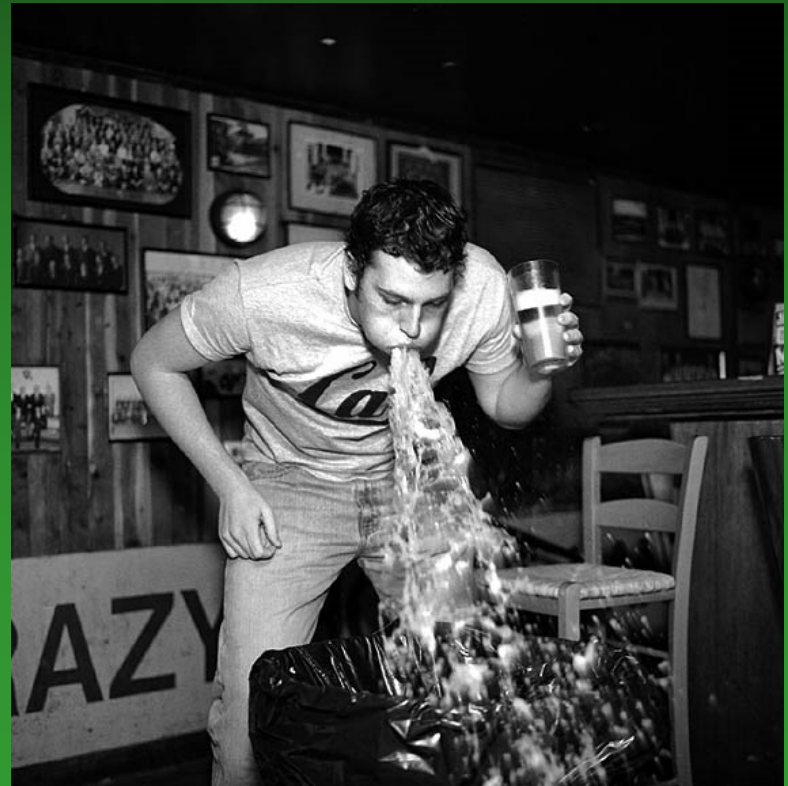
rozmnožovací pupen

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

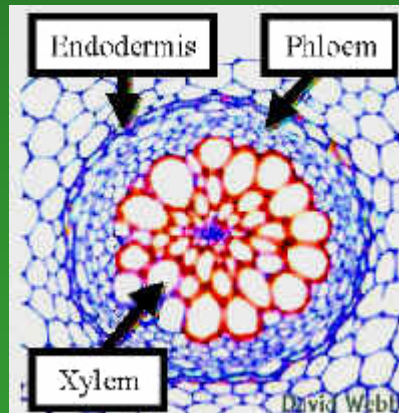


Lycopodiella cernua – Havajské ostrovy



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

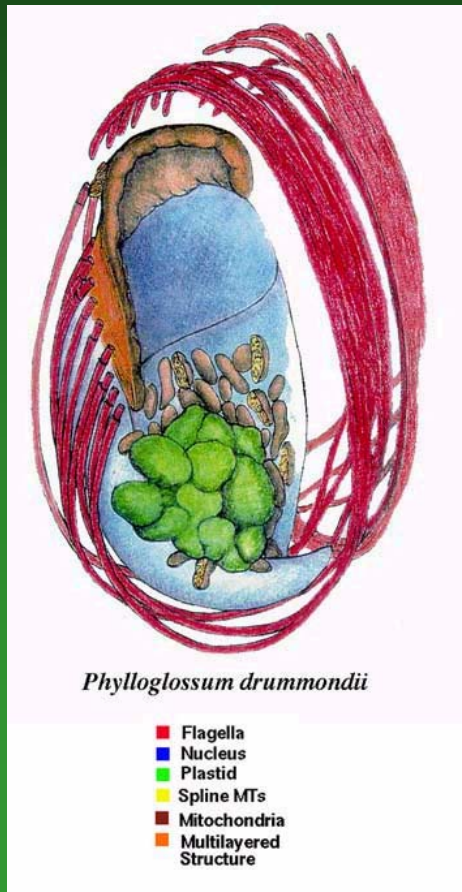
Byly využívány také k explozivnímu vymetání komínů. Byl dokonce vyvinut spalovací motor (jeden z prvních) kde tyto spory sloužily jako palivo.

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

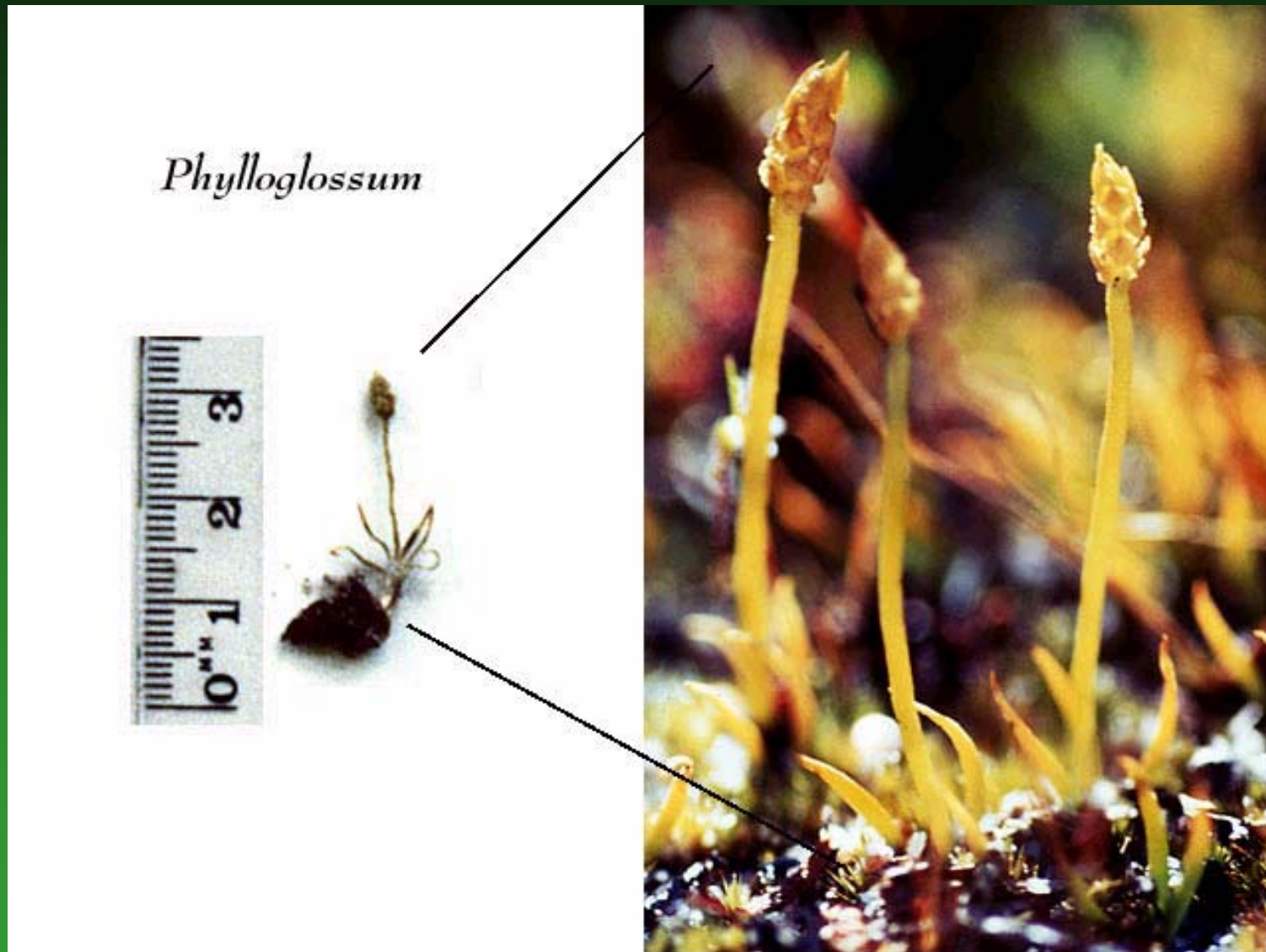


Řád ***Phylloglossales***
jediná čeleď, jediný druh
Phylloglossum drumondii,
rostoucím v Austrálii, na Tasmánii
a na Novém Zélandu.

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



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

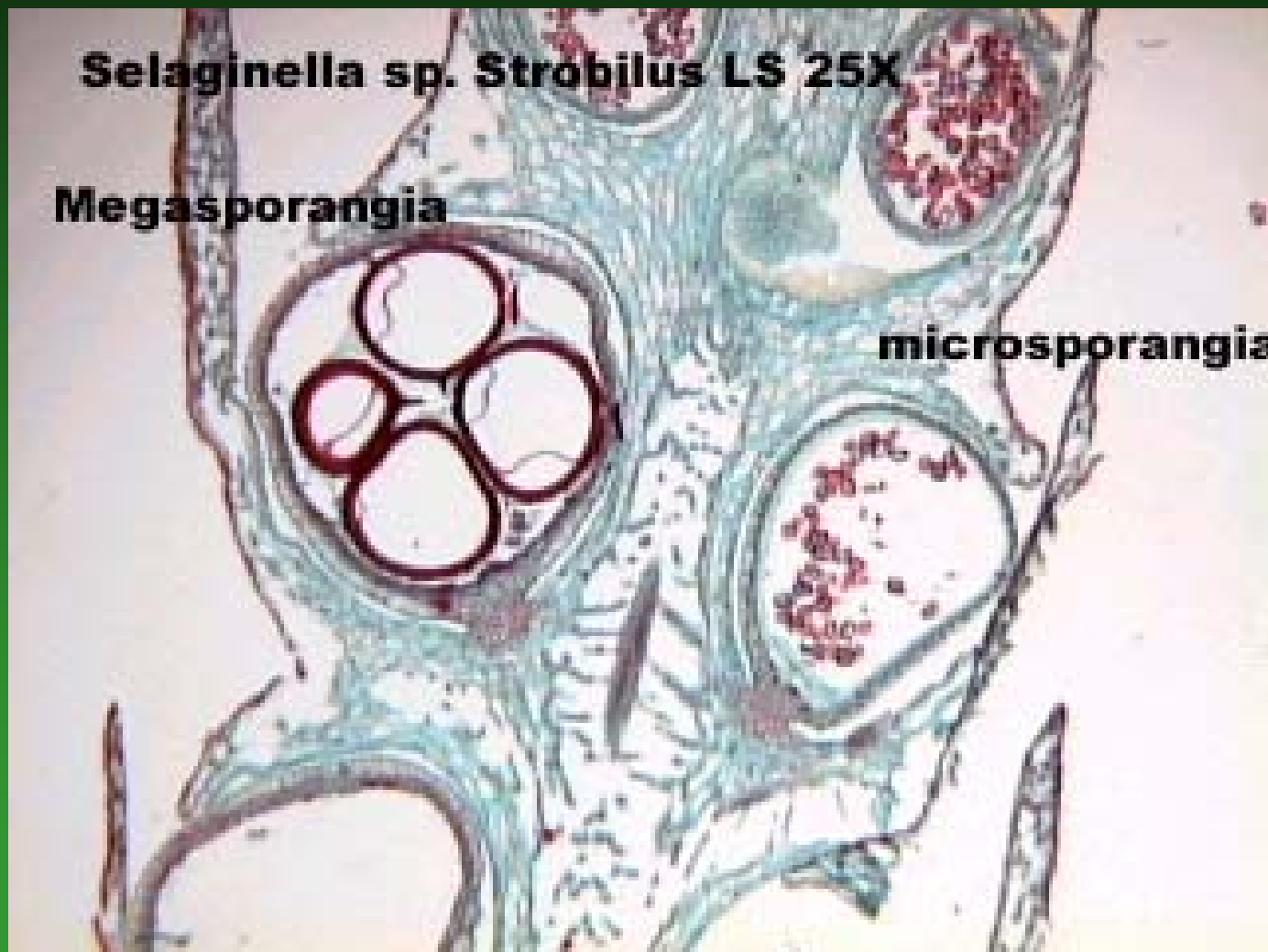


Třída *Selaginellopsida* (vranečky)

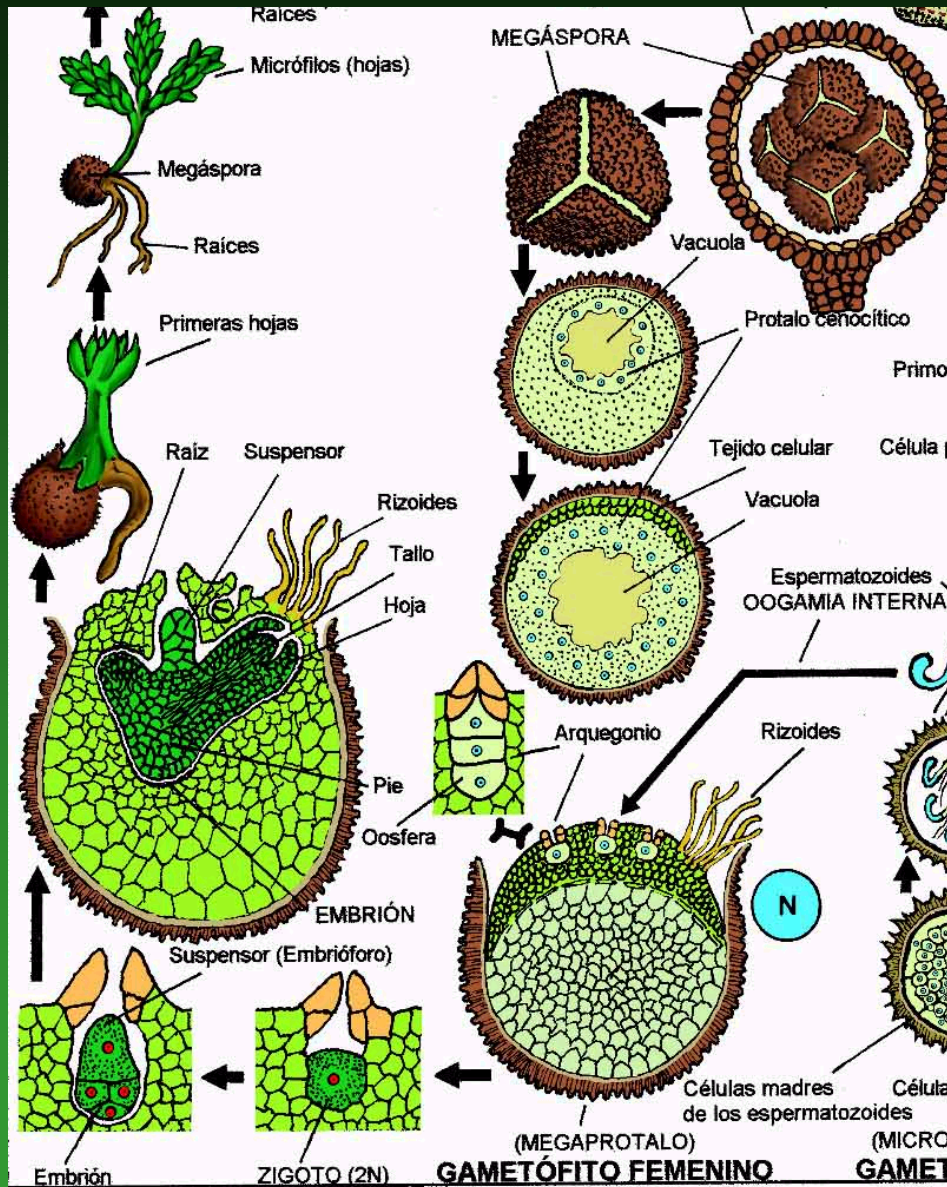
drobné byliny, vzhledem připomínající statnější mech; listy malé s lingulou, vytrvávají po celou délku života; nejstarší spolehlivé nálezy pocházejí ze svrchního karbonu



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

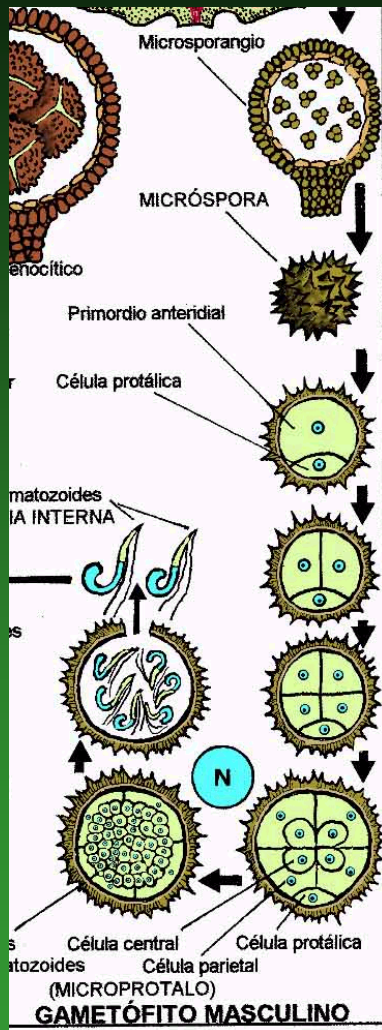


Samičí gametofyt vranečeků

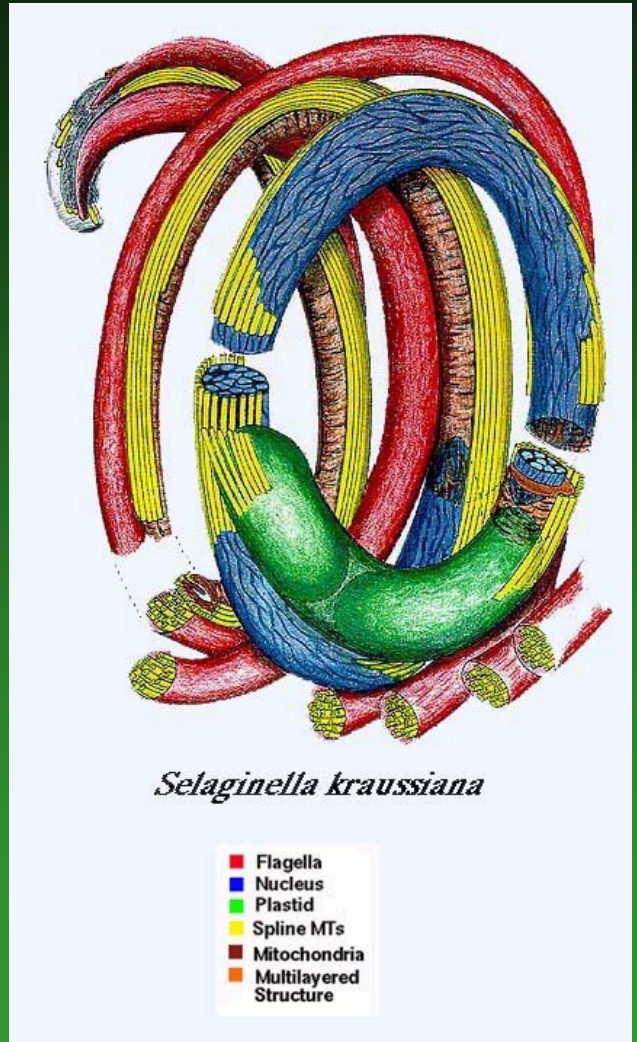


redukovaný,
 roste v obalu původní spóry v
 megasporangiu,
 po vytvoření archegonií stěna
 spóry praskne působením vlhkosti
 megaprothallium pak vyčnívá z
 megaspóry - obnažuje ar-
 chegonia
 a svazky rhizoidů, které poutají
 vodu nutnou k pohybu
 spermatozoidů.

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

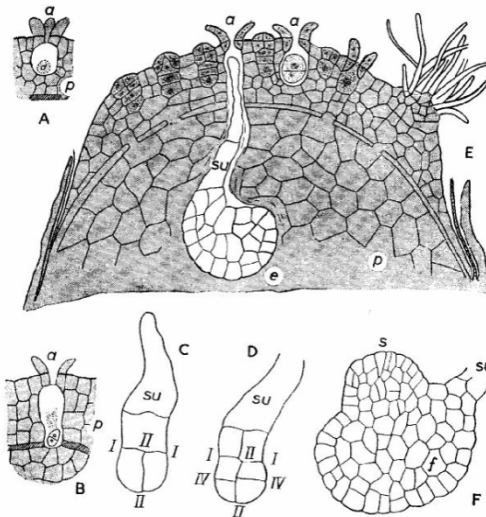


Fig. 26. Embryogeny in *Selaginella poulterii*

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 tropic-
kých pralesů.
Pro většinu
jsou typické
malé (stenotop-
ní) areály větši-
ny 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 wilddenowii
z východní Asie



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

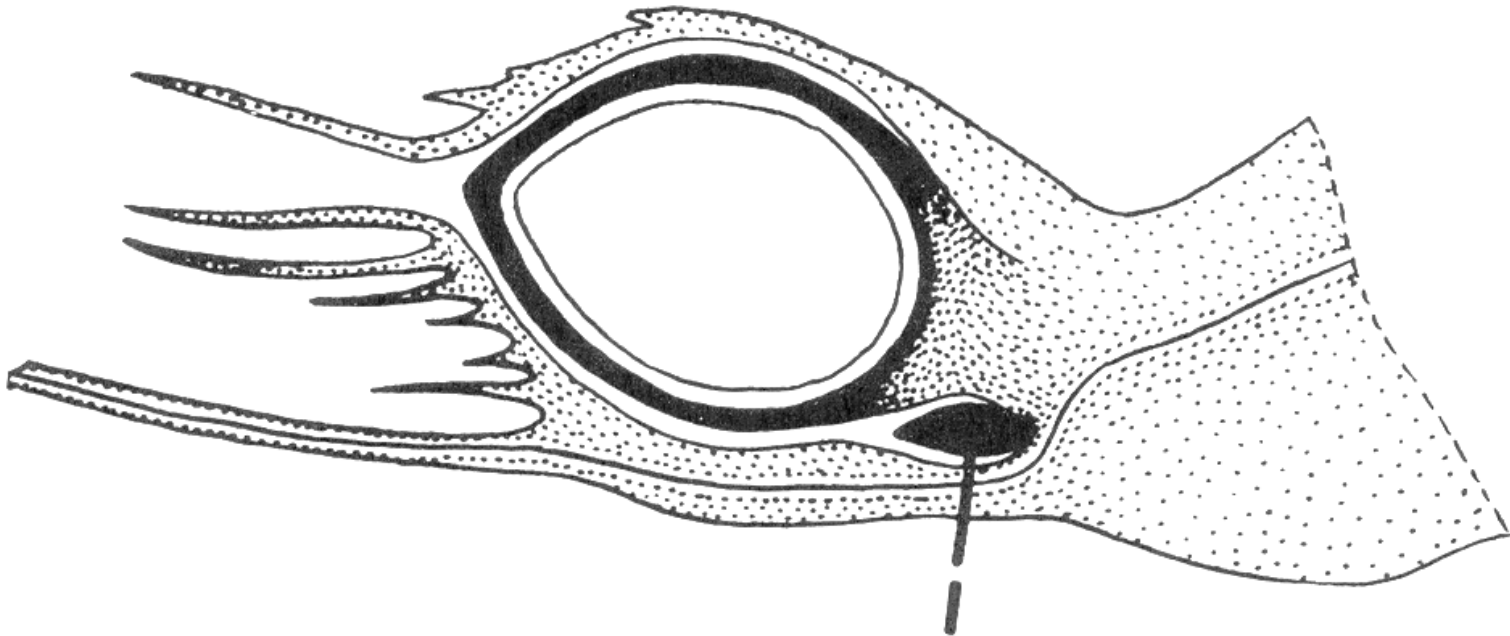
V naší flóře se vzácně v horách
vyskytuje jediný druh - vraneček
brvitý - *Selaginella*
selaginoides



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

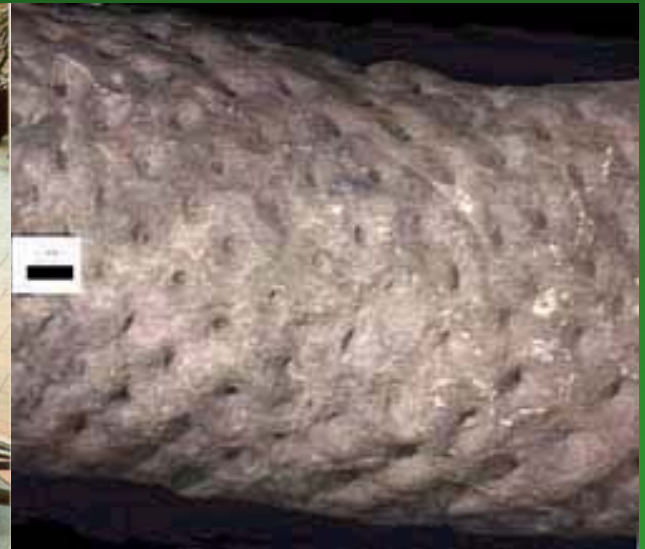
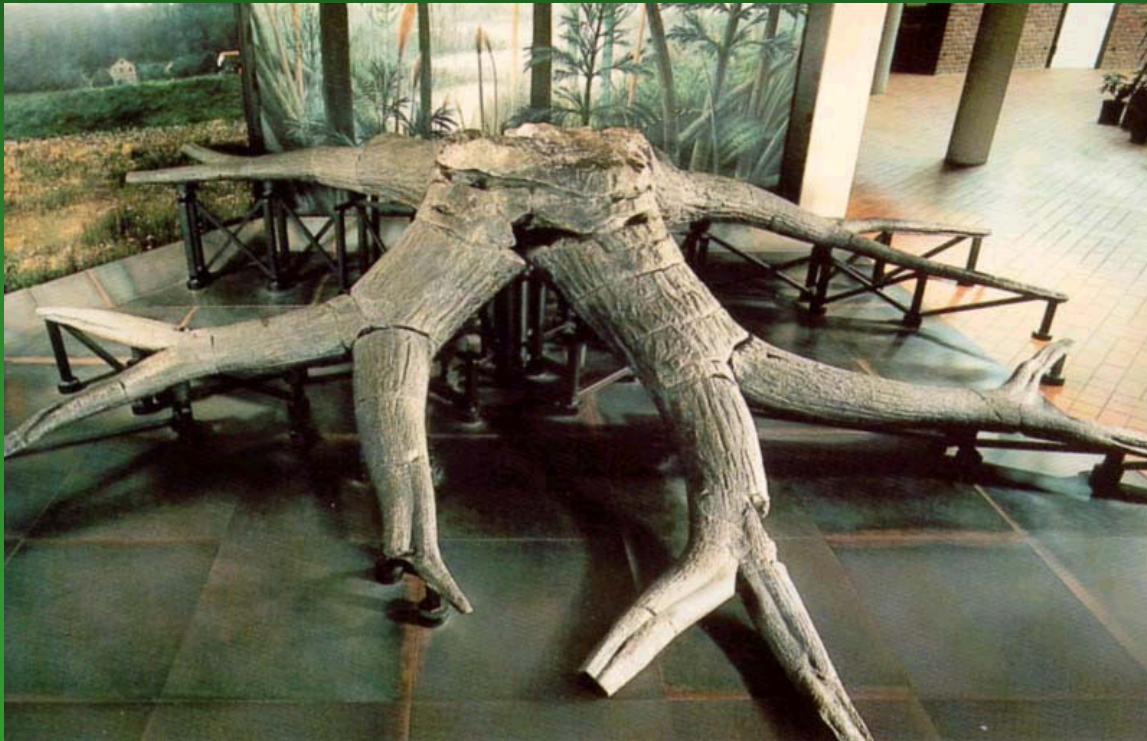
spermatozoidy u recentních polyciliátní

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**

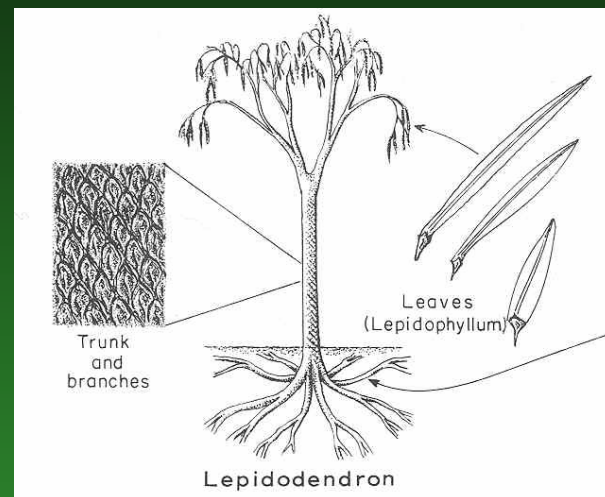


kruhové jizvy Stigmaria
typu



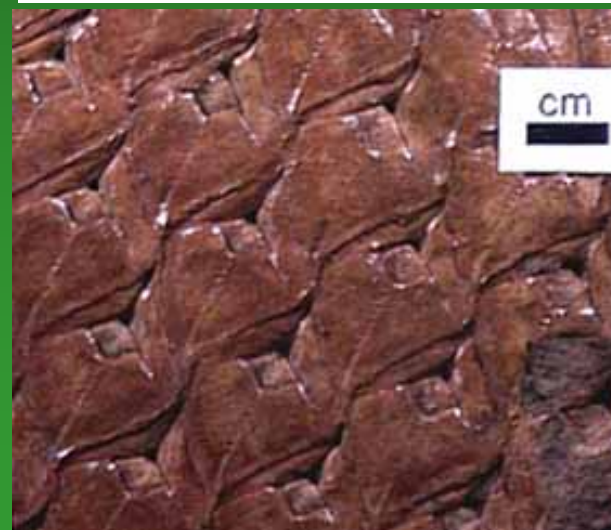
druhotným tloušťnutím tvořily eustélické kolaterální svazky zabírající asi 1/6 průřezu stonkem = manoxylická struktura

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

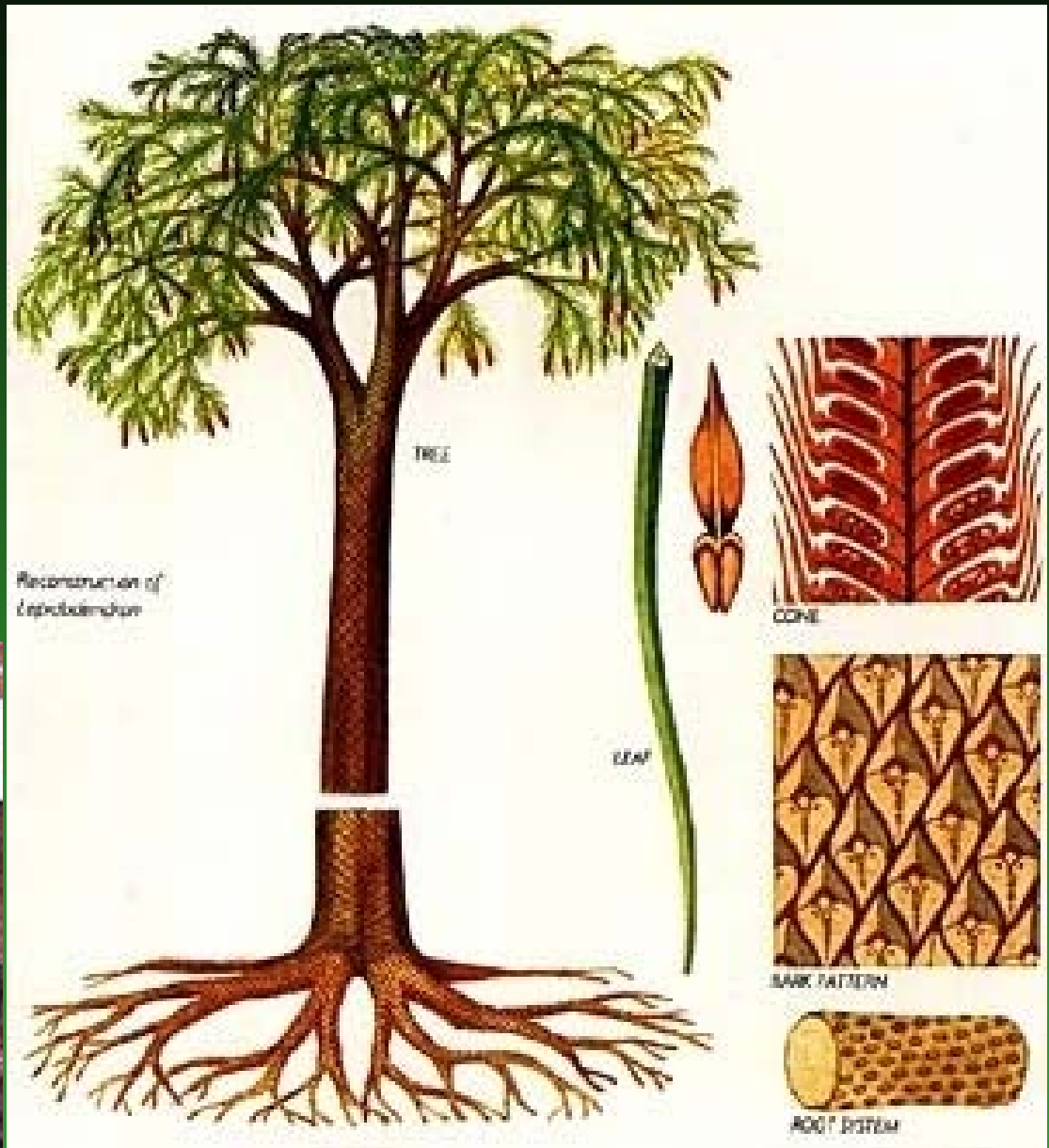


megaspóry obrovské až přes 5 mm velké,

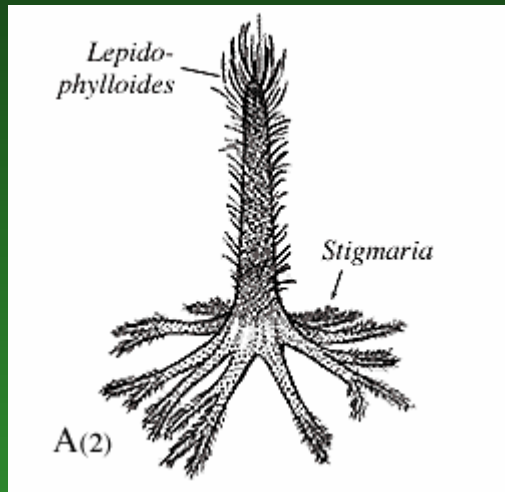
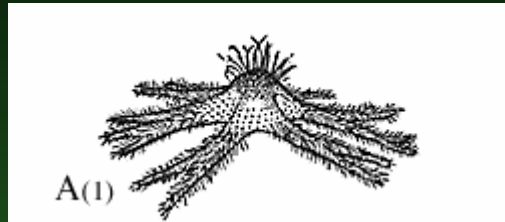
mikrospóry až 100x menší, jindy rozdíly ve velikosti nebyly tak markantní



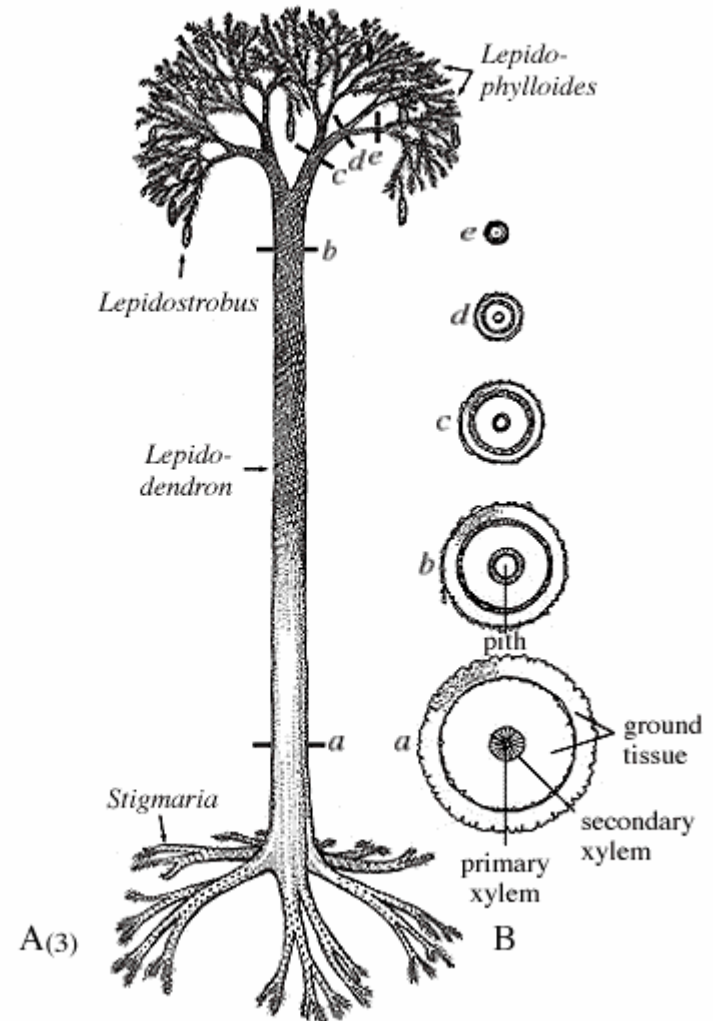
Nejznámější
Lepidodendron - až 50 m
výšky, s korunou
tvořenou vidličnatě
větvenými větvemi.
Listové jizvy
kosočtverečné. Strobily
na koncích větví.



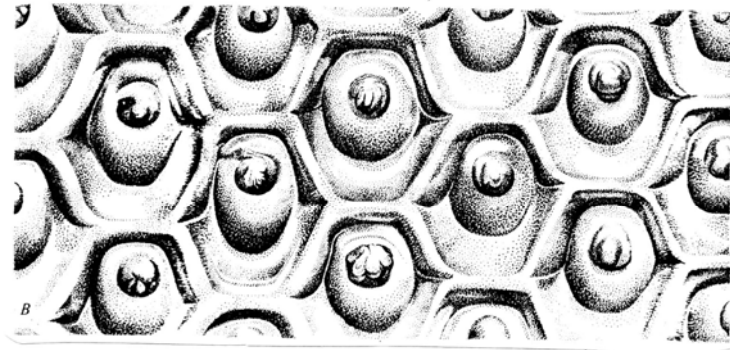
Ontogeneze u *Lepidodendronu*



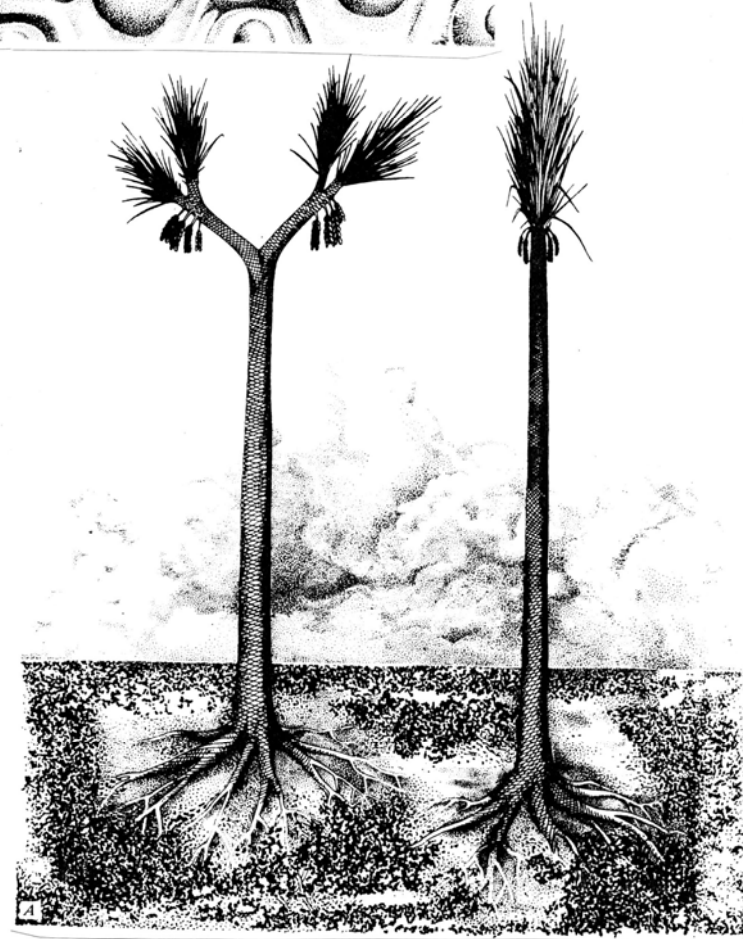
V ontogenezi se nejprve vytvořil oporný systém oddenků, pak olistěný kmen a nakonec koruna



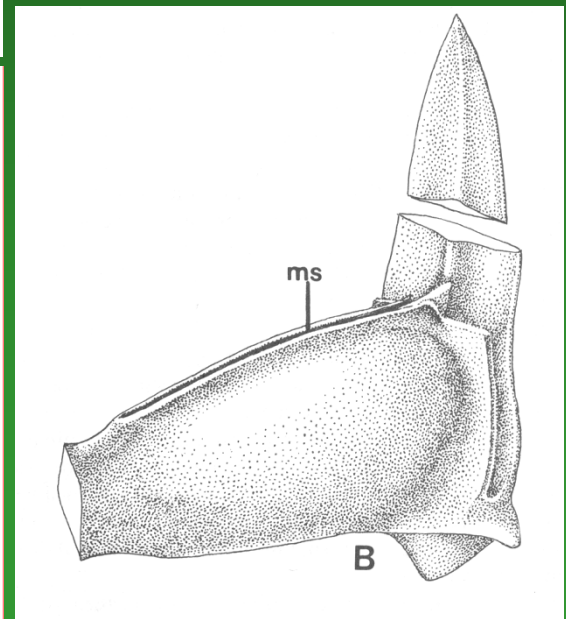
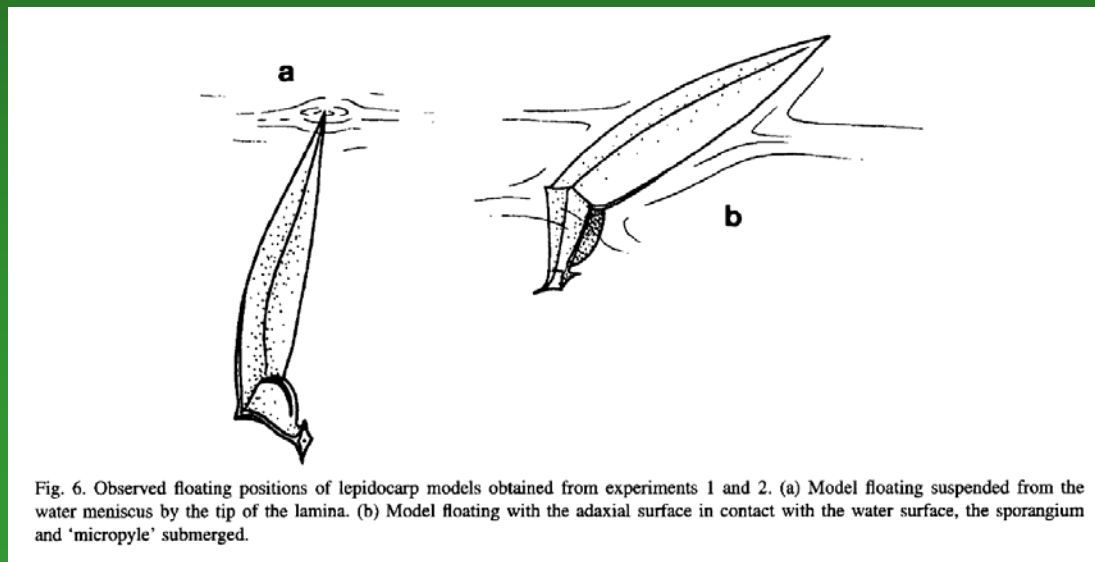
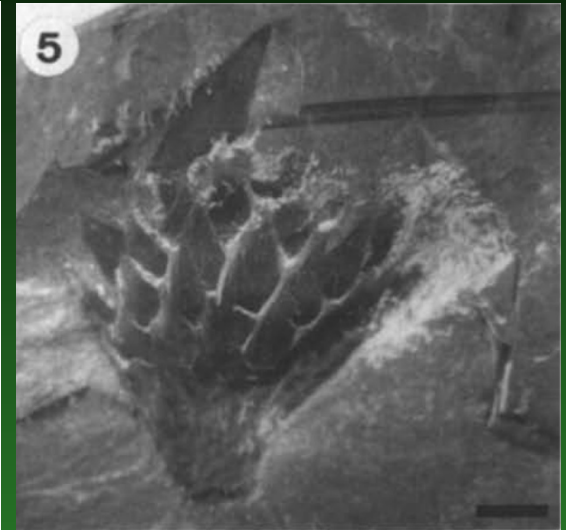
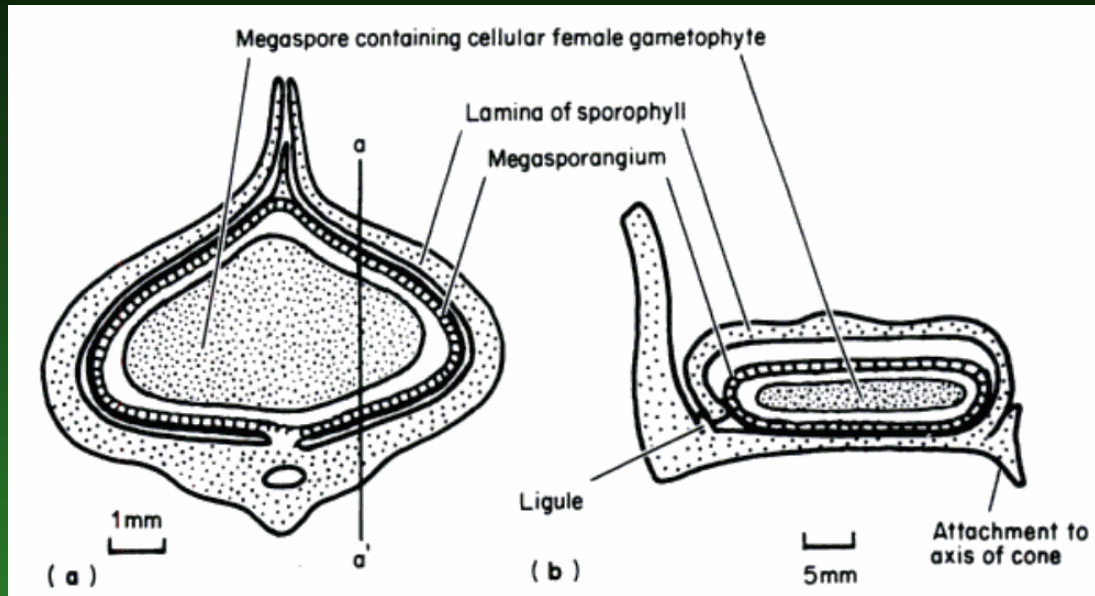
Sigillaria, neměla korunu,
Listové jizvy
šestiúhelníkovité.
Šišťice kauliflorické (na
kmeni)



Sigillaria
(pecsét fa)



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



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 pásích 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, CO₂ přijímá
kořeny.

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

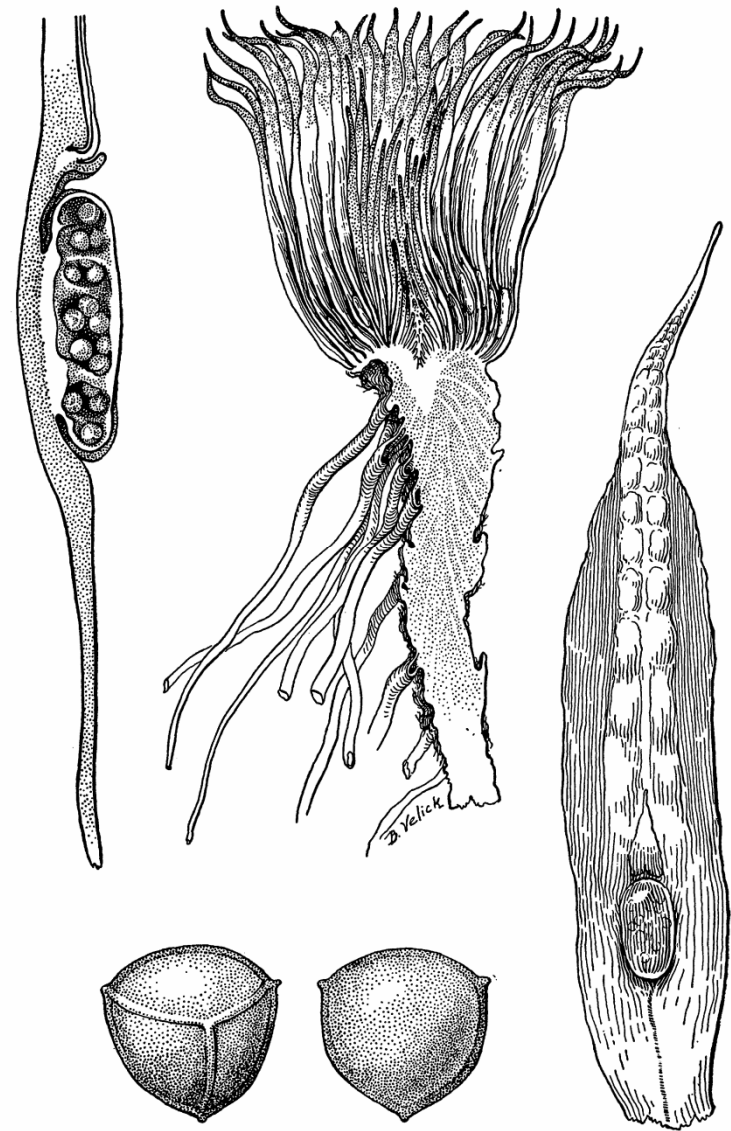
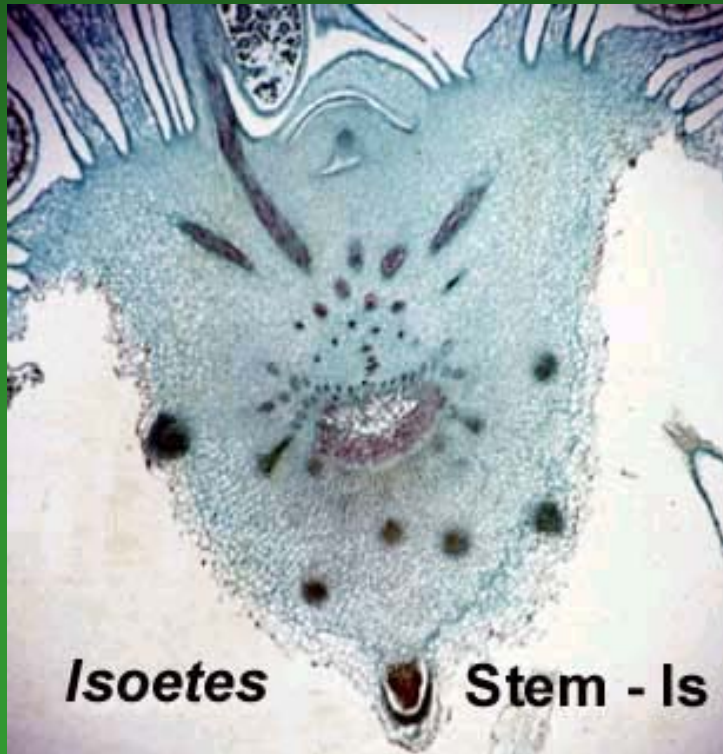


Figure 1. *Stylites andicola*

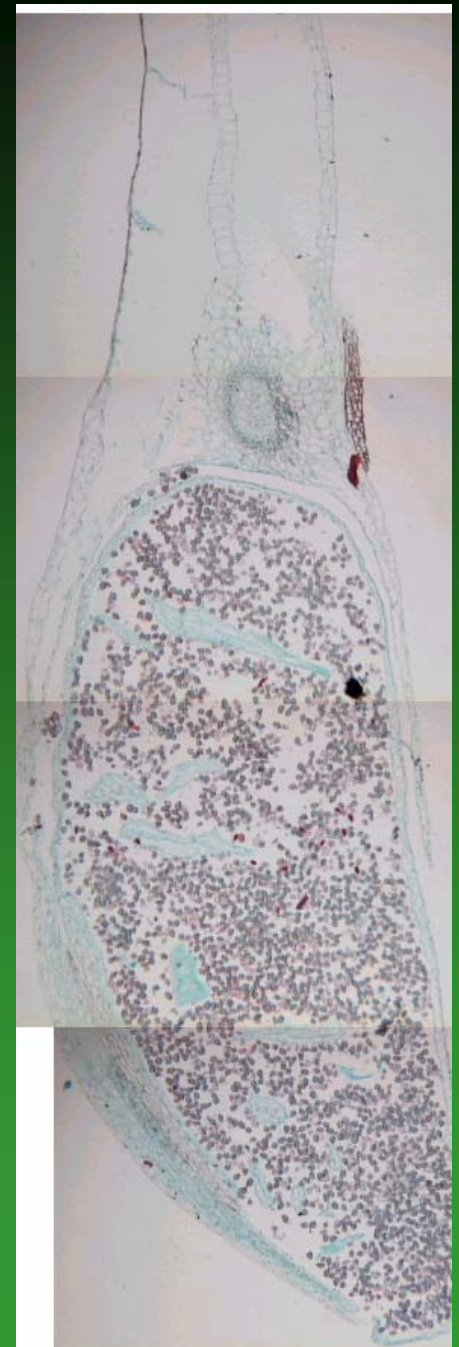
Šídatka (*Isoetes*) má kořeny stavbou i kulatými jizvami podobné zástupcům řádu *Lepidodendrales*, rostlina má trsnatý vzhled podmíněný spirálovitě uspořádanými listy na víceméně kulovitěm zdřevnatělém stonku





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).



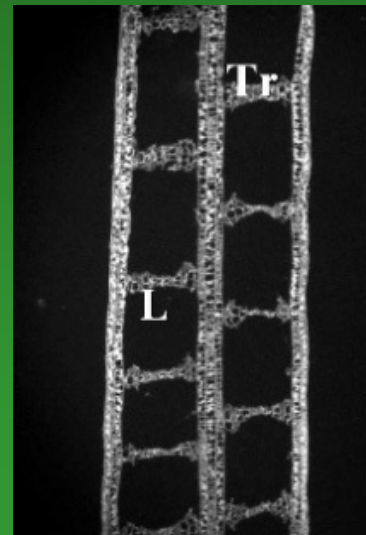
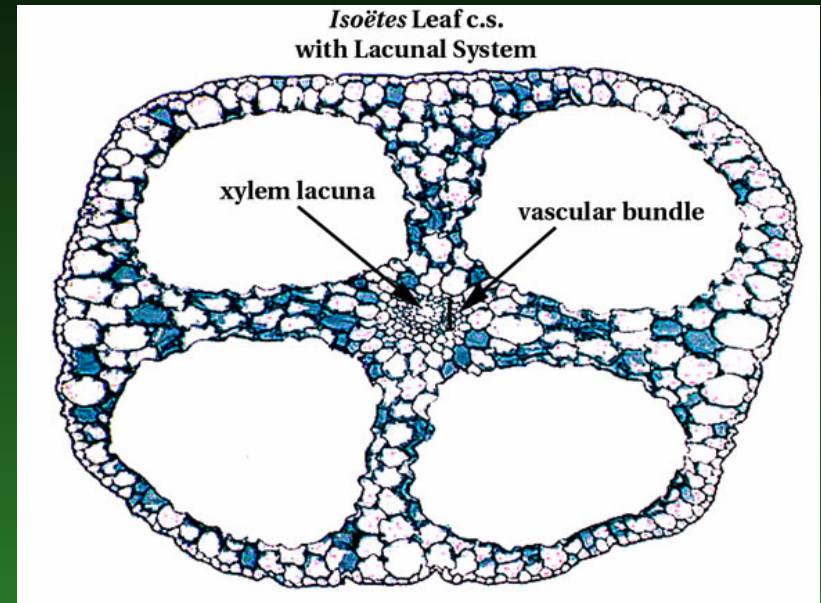
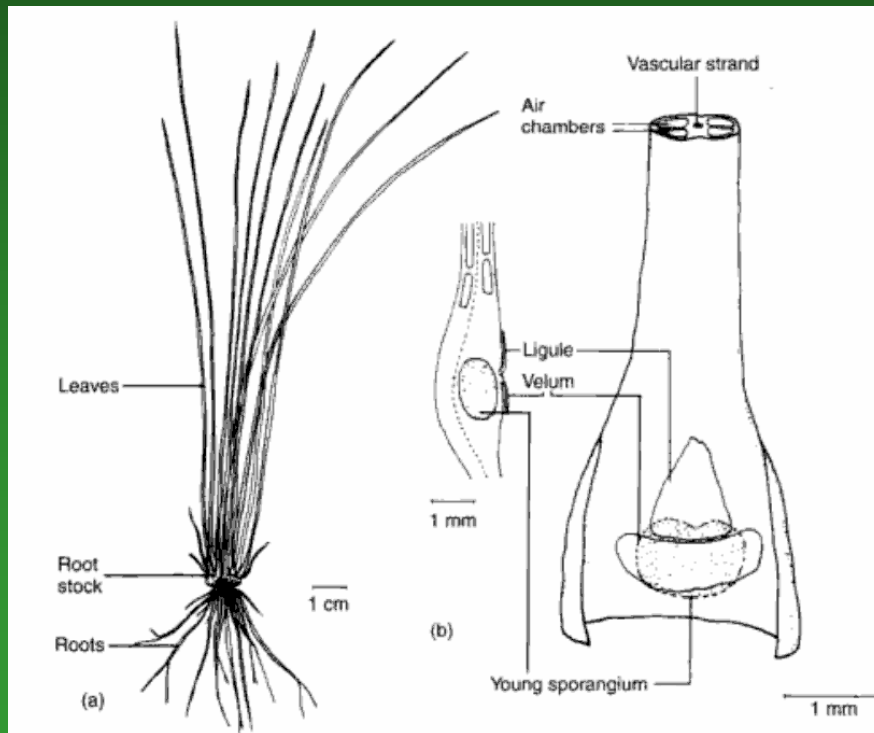
listy šídlovité
vnější megatrofosporofyly,
vnitřnější mikrotrofosporofyly,
nejvnitřnější
sterilní
trofofyly

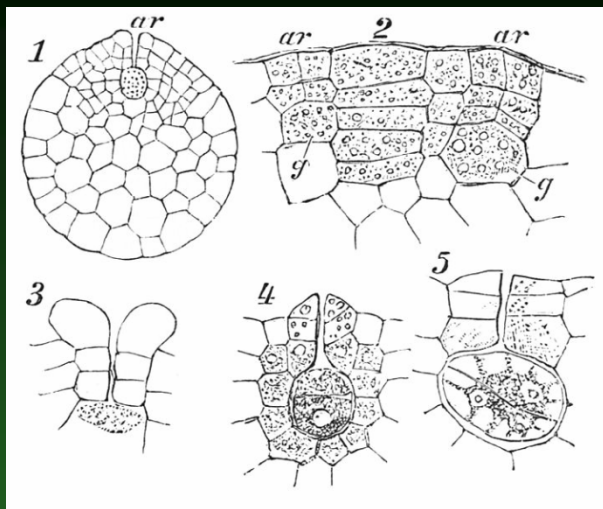


Isoetes gunnii Photo © Greg Jordan

megasporangium

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

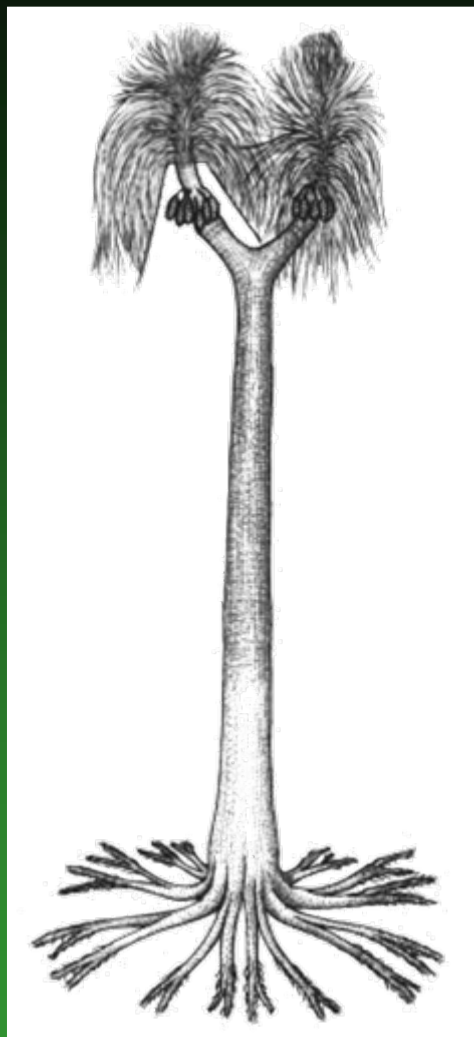


© 1995 Warren Kovach

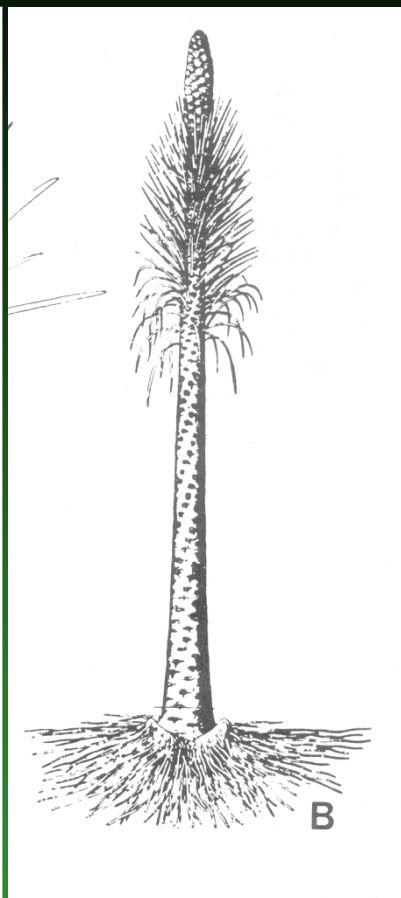


Většina druhů má malé areály
pouze naše dva druhy šídlatka jezerní (*Isoetes lacustris*) a šídlatka
ostnovýtrusá (*Isoetes echinospora*) mají v důsledku glaciálu areály
poněkud větší. Z celkem asi 75 druhů roste v Evropě 14.

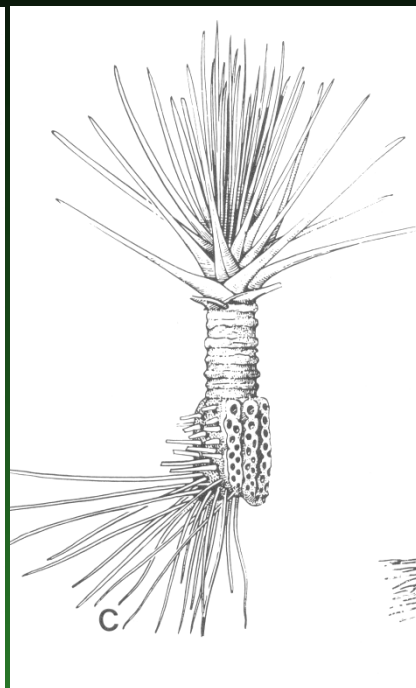




Sigilaria
(karbon)



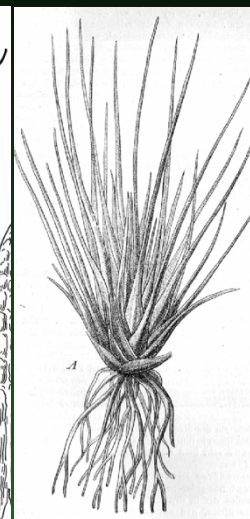
Pleuromeia
sternbergi
(trias)



Nathorstiana
arborea
(spodní křída)



Stylites
andicola
(recent)



Isoetes
lacustris
(recent)

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