



Fylogeneze a diverzita vyšších rostlin

Plavuně

Petr Bureš



INVESTICE DO ROZVOJE VZDĚLÁVÁNÍ

Oddělení *Lycopodiophyta* (plavuně)

Plavuně jsou zelené výtrusné rostliny

- vytrvalé byliny i dřeviny
- recentní plavuně, šídlatky a vranečky drobného vzrůstu (několik cm, vzácně až 0,5 m)
- fosilní stromové plavuně až 50 m vysoké
- sporofyt - zelený - v ontogenezi převládá
- gametofyt – nezelený,
 - volně (mimo sporofyt) žijící, buď
 - (1) dlouhověký podzemní (vyživovaný mykotrofně) nebo
 - (2) krátkověký redukovaný endosporický (uvnitř spóry) vyživovaný ze zásob uložených ve spóře



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 – polovina druhů suchozemských rostlin patřila k plavuním.

Od permu vytlačovány nahosemennými.

Stromové typy vyhynuly v druhohorách.

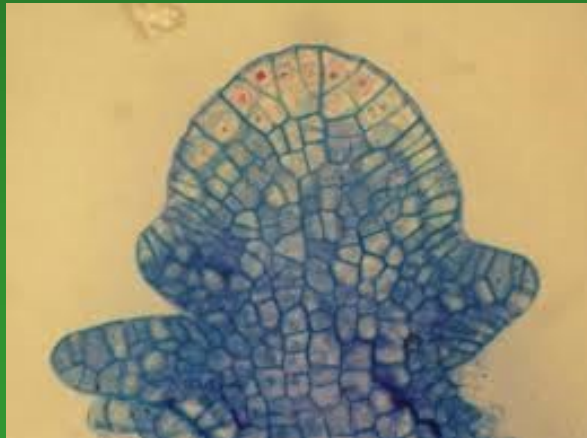
Bylinné se zachovaly dodnes 1450 druhů $\approx 0,5$ % druhového bohatství suchozemských rostlin

Stonek

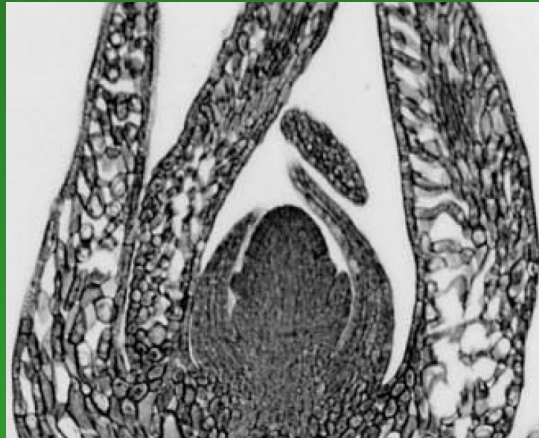
- nečláňkovaný
- vidličnatě větvený
- u recentních bylinný
- u fosilních také dřevnatý



vzrostlý vrchol - jediná buňka u plavuní a vranečků / u šídlatek meristém



Selaginella kraussiana



Lycopodium complanatum

Kořeny

- vidličnatě větvené (*Selaginellopsida*, *Isoëtopsida*)
- vidličnatě i nepravidelně větvené (*Lycopodiopsida*),
- vyrůstají adventivně ze stonku
- u všech mikrofilních rostlin se kořeny větví exogenně (stejně jako stonky všech rostlin)

- megafylní rostliny (kapradiny + semenné rostliny) zakládají kořeny endogenně; podle současné Hagemannovy teorie proto vznikly kořeny megafylních rostlin jako původní hlízkovité zásobní orgány v hloubce stonku, které posléze prorazily na povrch. U plavuní, kde se stonky i kořeny větví exogenně, vznikl kořen přeměnou stonku. V mikrofilní a megafylní linii se tak vyvinuly kořeny nezávisle a odlišným způsobem.

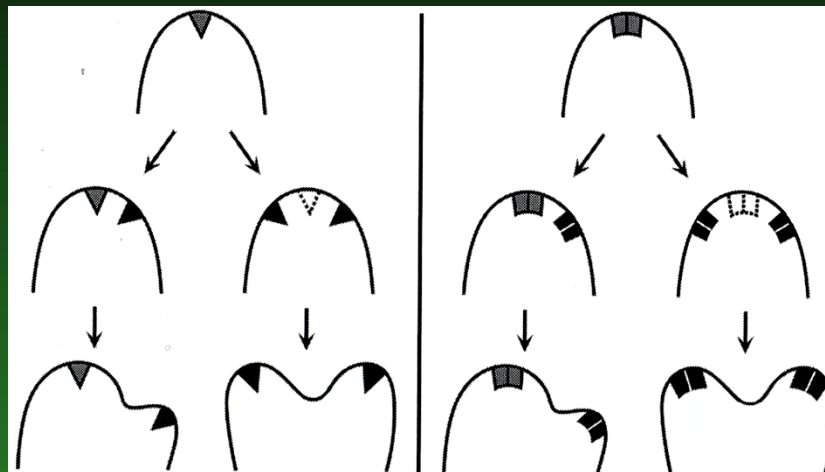


Kořeny: Nezávislá evoluce v mikrofylní a megafylní linii

Větvení stonku vždy exogenní

jediná vrcholová terminála

plavuně, vranečky,
kapradiny, přesličky



vrcholový meristém

šídlatky,
semenné rostliny

boční

dichotomické

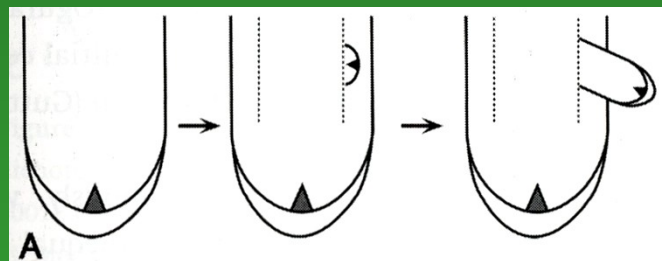
boční

dichotomické



Megafylní linie:

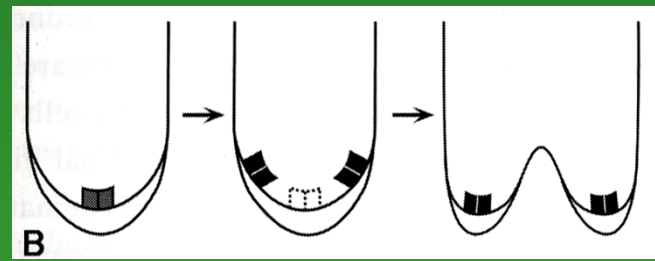
kapradiny, přesličky, semenné rostliny



Větvení kořene endogenní

Mikrofylní linie:

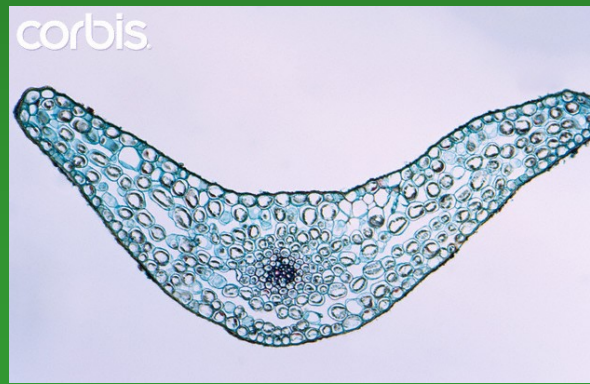
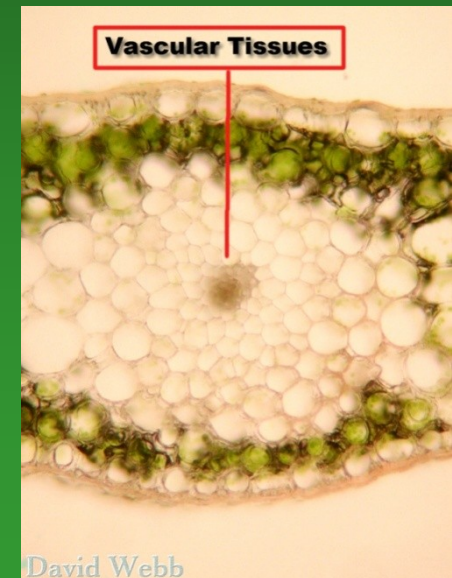
plavuně, vranečky, šídlatky



Větvení kořene exogenní

Listy (mikrofyly = listy plavuní)

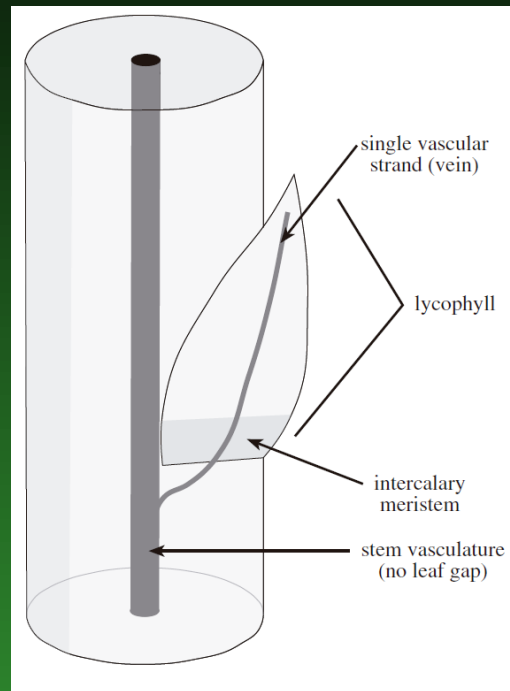
- drobné, čárkovité, jednožilné,
- ve spirále nebo 4řadé
- funkčně je lze dělit na:
 - (1) sporofyly (podpírají výtrusnice),
 - (2) trofofyly (asimilují)
- sporofyly často tvoří šištici (strobillus)



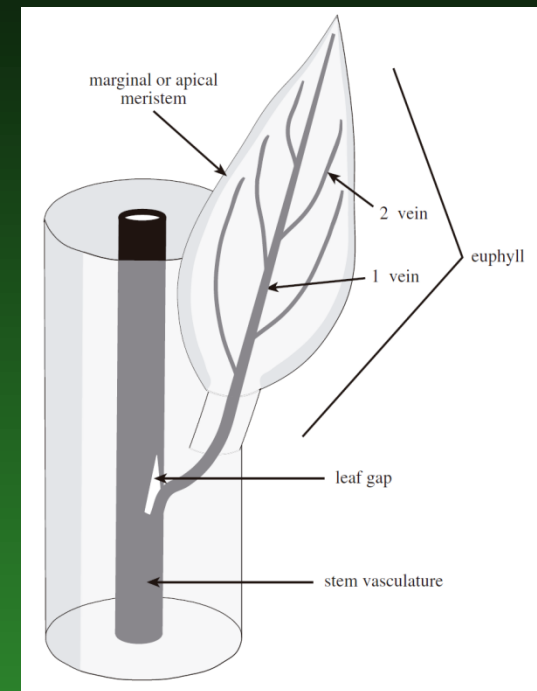
Listy: nezávislá evoluce v mikrofylní a megafylní linii

Rozdíly: mikrofyl vers. megafyl

plavuně

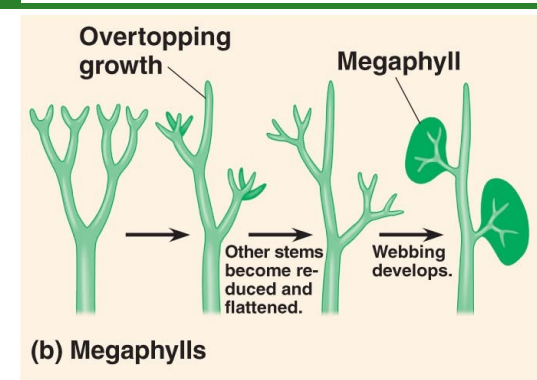
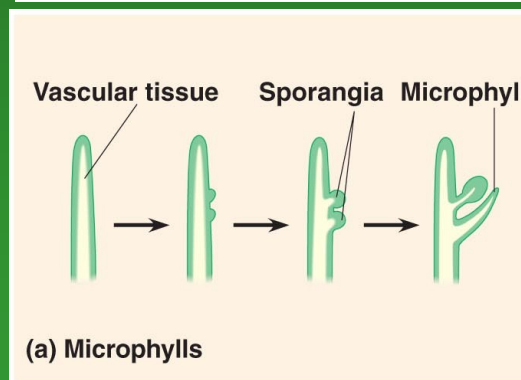


kapradiny a semenné rostliny



Mikrofyly

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



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

Výtrusnice (sporangia)

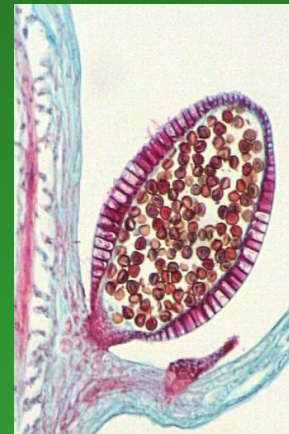
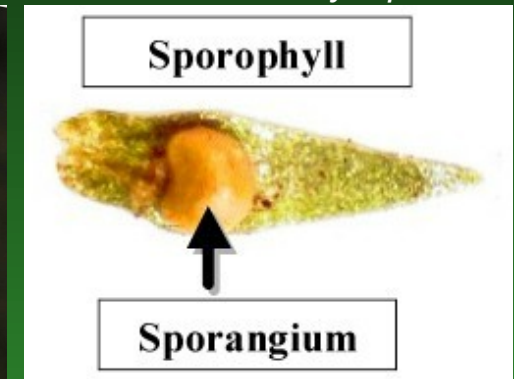
- vícevrstevná stěna = eusporangiátní sporangia
- v paždí nebo na bázi adaxiální (svrchní) strany sporofylů



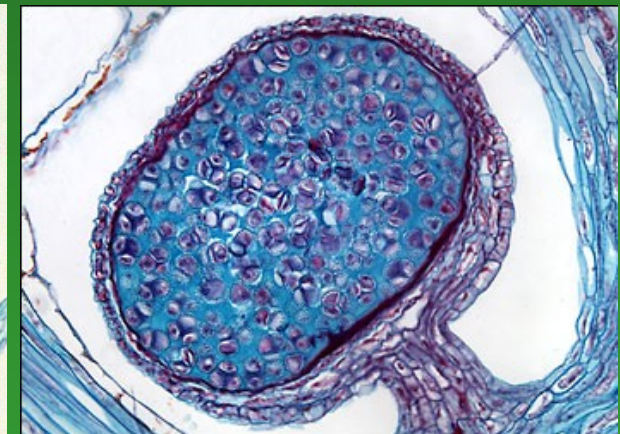
Isoetes



Lycopodium



Selaginella



Lycopodium

Podle diferenciace spor mohou být plavuně

izosporické
vlastní plavuně

heterosporické
vranečky a šídlatky



System plavuní

oddělení *Lycopodiophyta* má 3 třídy:

Lycopodiopsida - plavuně
(clubmosses)

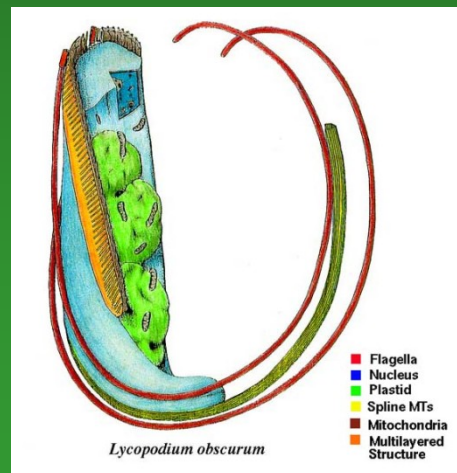
Selaginellopsida - vranečky
(spikemosses)

Isoëtopsida - šídlatky
(quillworts)



1. Třída *Lycopodiopsida*

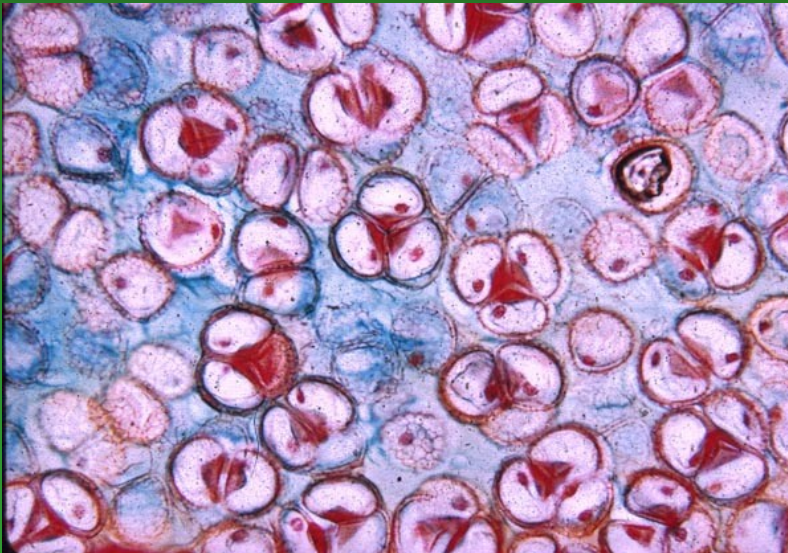
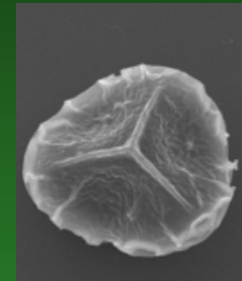
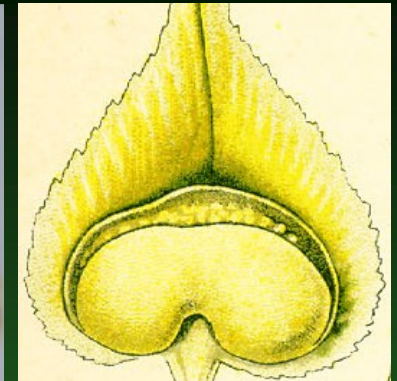
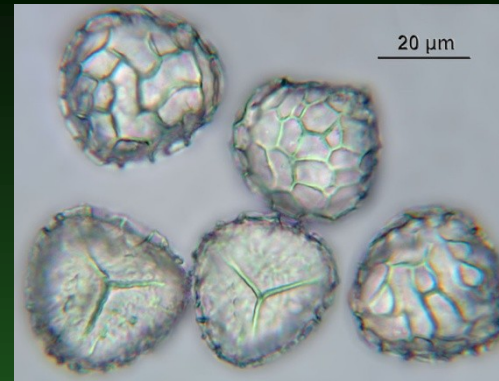
- fosilní i recentní byliny
- listy bez linguly (pajazýčku), neopadávají
- spermatozoidy biciliátní (vz. polyciliátní u *Phylloglossum*)
- nejstarší nálezy ze spodního devonu



1. Třída *Lycopodiopsida*

Sporangia

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



Třída *Lycopodiopsida*

má 3 řády:

Phylloglossales

Lycopodiales

Drepanophycales



Řád *Drepanophycales*

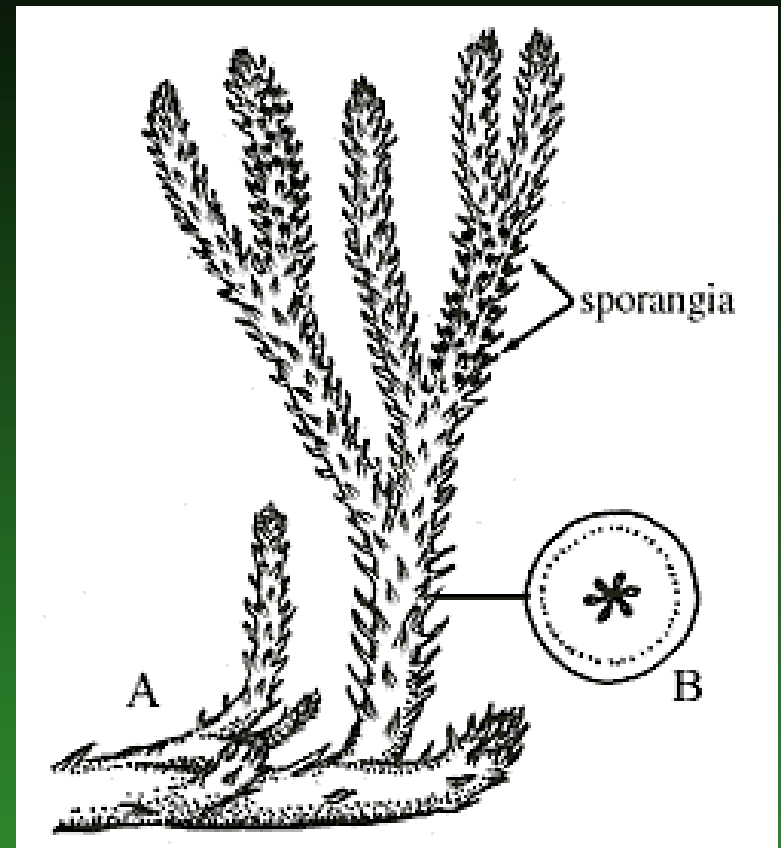
devonské nejstarší plavuně -
blízké ryniofytům

stonky silné

vodivé elementy - aktinostélé

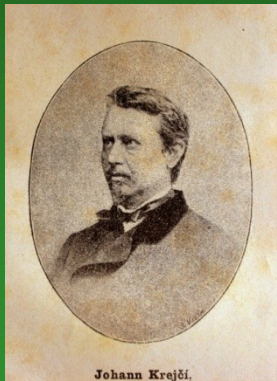
listy ve spirále,

nemají strobily



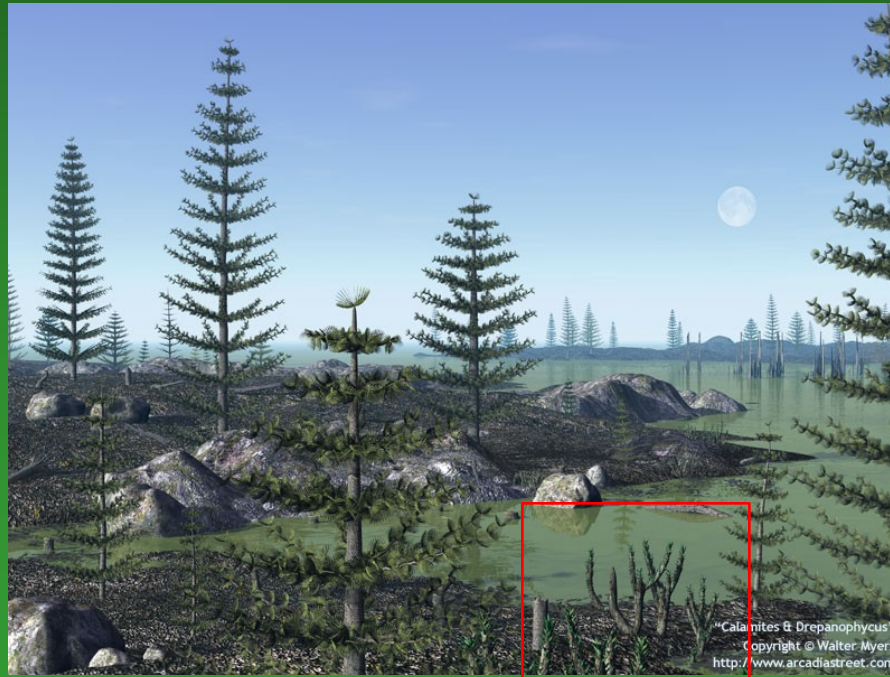
Drepanophycus spinaeformis

- spodní devon
- stonek až 4 cm silný, 50 cm vys.
- listy - tuhé, ostré, srpovitě zahnuté.
- sporangia - ledvinitá na kratičkých stopečkách na svrchní straně listů



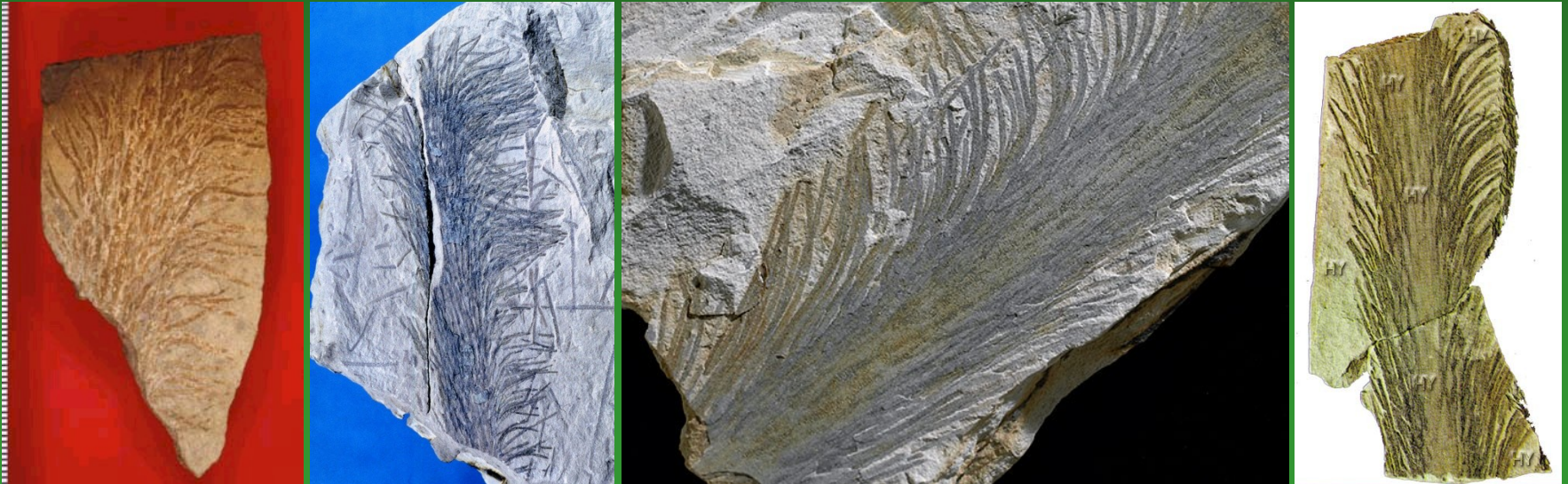
Johann Krejčí.

objeven českým paleobotanikem Janem Krejčím r. 1881 na našem území



Baragwanathia longifolia

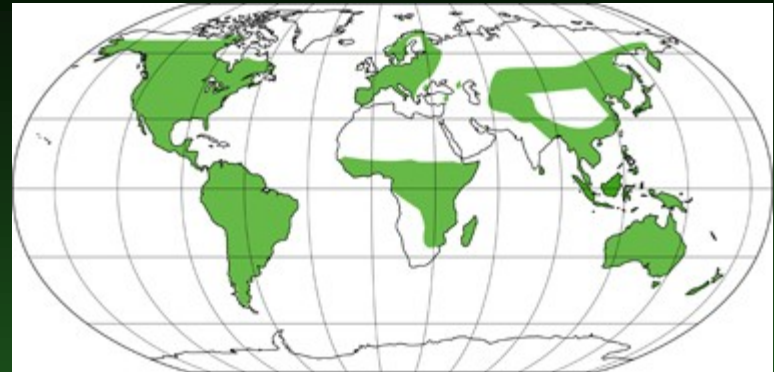
- stonky až 6,5 cm silné
- spodní devon
- listy tenké (0,5 mm), dlouhé (5 cm) listy.
- sporangia - v paždí trofosporofylů



Řád *Lycopodiales* (plavuňotvaré)

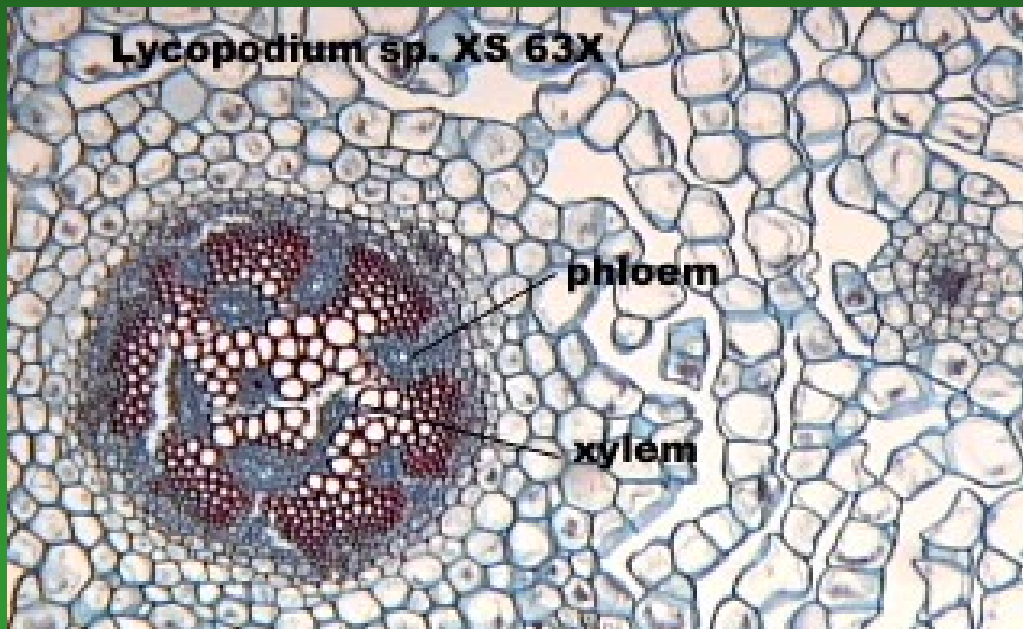
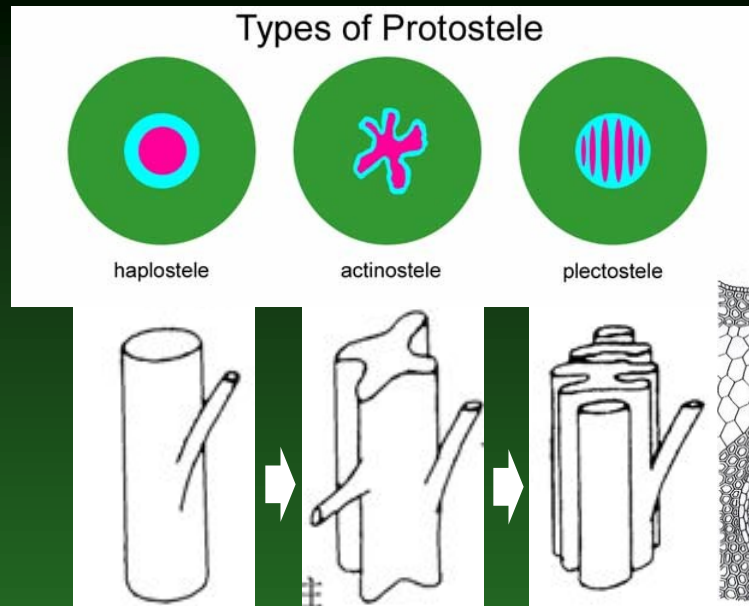
Zahrnuje recentní (≈ 500 převážně tropické) i fosilní zástupce

u nás rody *Lycopodium* a *Huperzia*

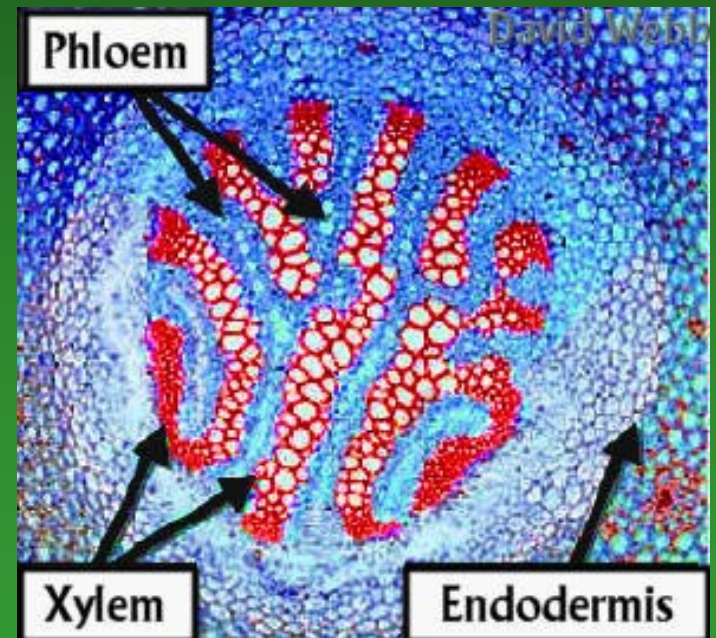


Vodivé elementy stonku

- protostélé (haplostélé)
- aktinostélé
- plektostélé



aktinostélé

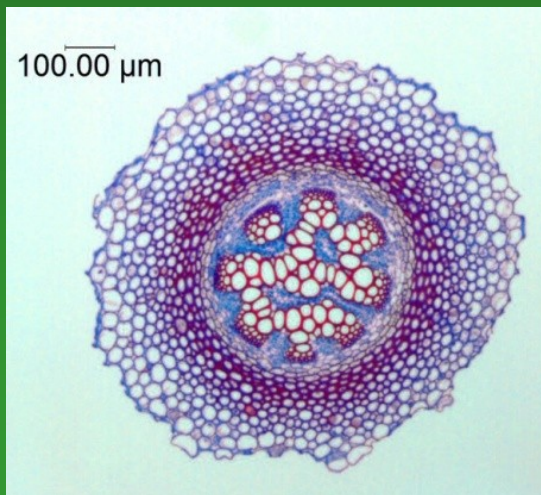
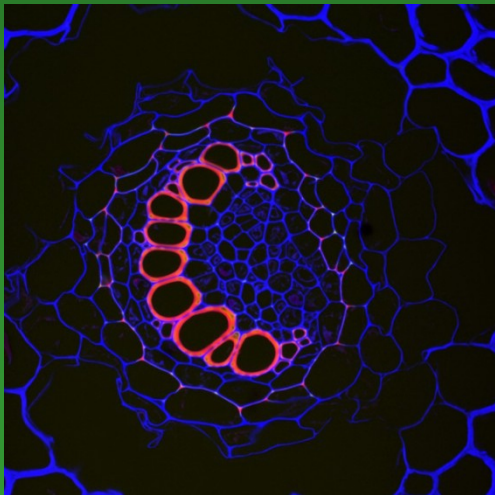


plektostélé

Kořeny – vidličnatě i nepravidelně větvené.

Vodivé elementy kořene

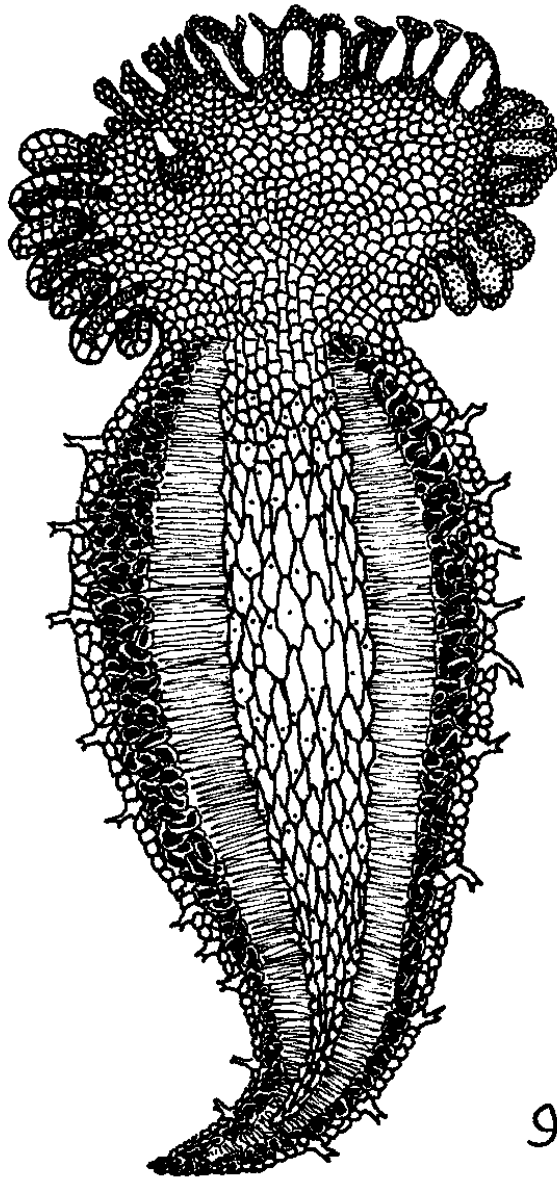
- monarchní s půlměsíčitým xylemem (*Huperzia*, *Phylloglossum*, *Lycopodiella*),
- polyarchní (= aktinostélické) až plektostélické (*Lycopodium*)



Gametofyt

- drobný,
- řepovitého tvaru nebo válcovitý,
- dlouhověký (až 20 let).
- má mykorrhizu

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



© BIODIDAC, Livingstone



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

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

Huperzia

- U nás jen vranec jedlový (*Huperzia selago*), suť 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



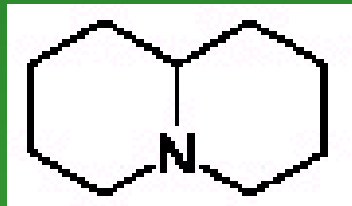
rozmnožovací pupen

Huperzia

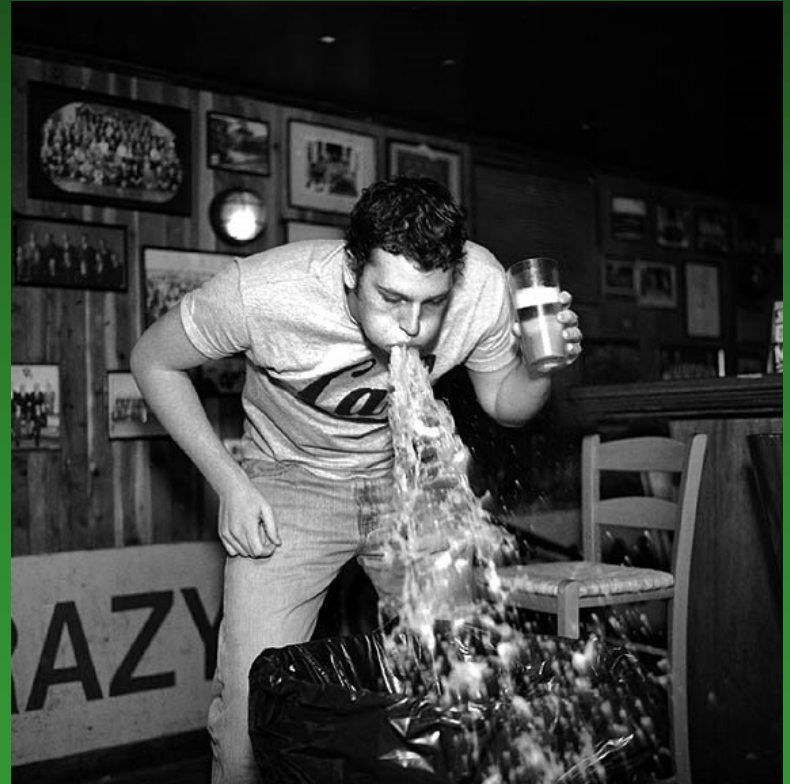
chinolizidinové alkaloidy – (např. selagin)

- 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 *Lycopodiella cernua* až 150 cm vysoký stonek.

- silnější větve rostou stále horizontálně v jednom směru

- slabší větve odbočují ve směru vertikálním a dále se vidličnatě větví



Lycopodiella cernua – Havajské ostrovy

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
plavuň vidlačka (*Lycopodium
clavatum*) - na vřesovištích a
na světlinách v jehličnatých
lesích



Lycopodium

Spory *Lycopodium clavatum*

- vysoký obsah tuku
- vysoce hořlavé - užívaly se divadelním efektem (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



Řád *Phylloglossales*

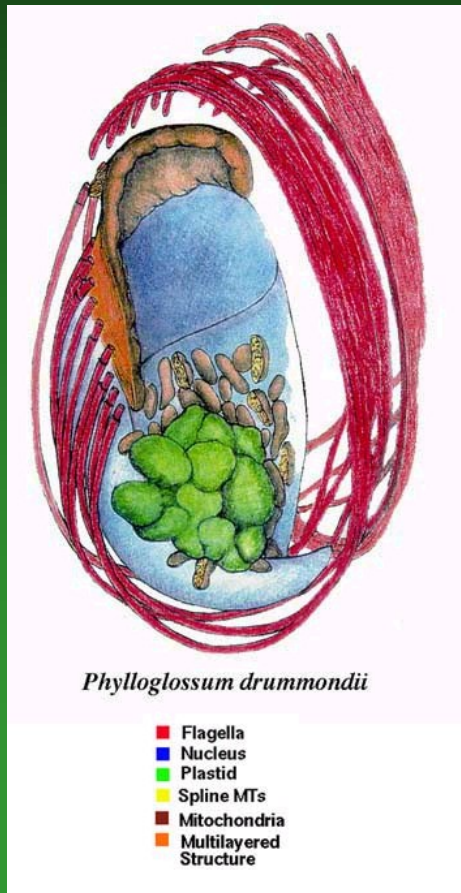
jediná čeleď, jediný druh

Phylloglossum drummondii, roste v Austrálii, na Tasmánii a na Novém Zélandu.

přízemní růžice
šídlovitých listů

stvol s krátkým
klasovitým
strobilem

polyciliární
spermatozoidy.



Phylloglossum drummondii

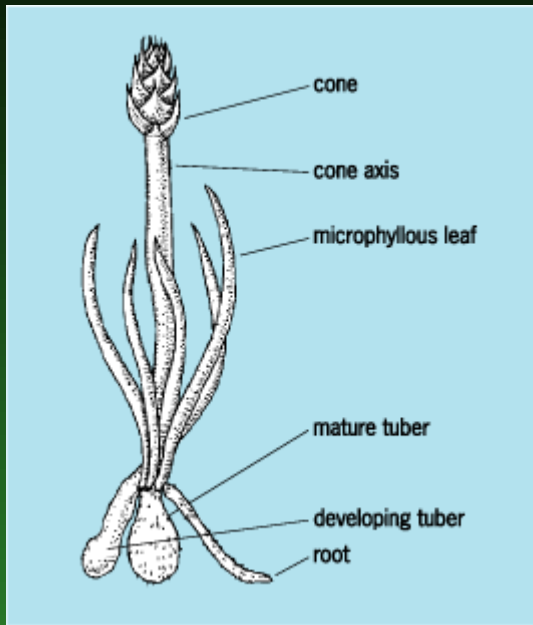
Dorůstá jen 3–5 cm výšky.

Vznikl neotenizací?

Doložen i fosilně



Phylloglossum drummondii



Adaptován na periodicky zaplavovaná stanoviště - období sucha přežívají jen podzemní hlízky



Třída *Selaginellopsida* (vranečky)

- drobné byliny,
- vzhledem připomínají statnější mech;
- listy spirálně nebo ve 4 řadách, vytrvávají po celou délku života;
- strobily na koncích větví



- recentně ≈ 800 druhů od tropů po mírné pásmo



- nejstarší nálezy ze svrchního karbonu



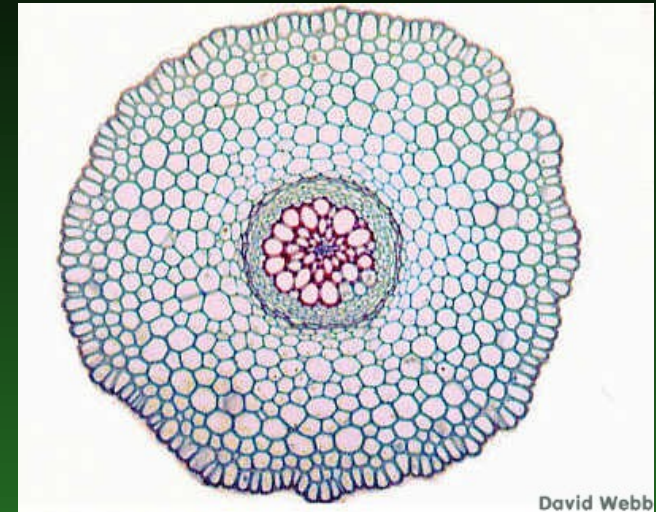
Kořenonoši (rhizofory)

V úhlu větví stonku často nahé větévky zakončené kořeny = **rhizofory** (kořenonoši), pozitivně geotropicky orientované



Kořeny

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

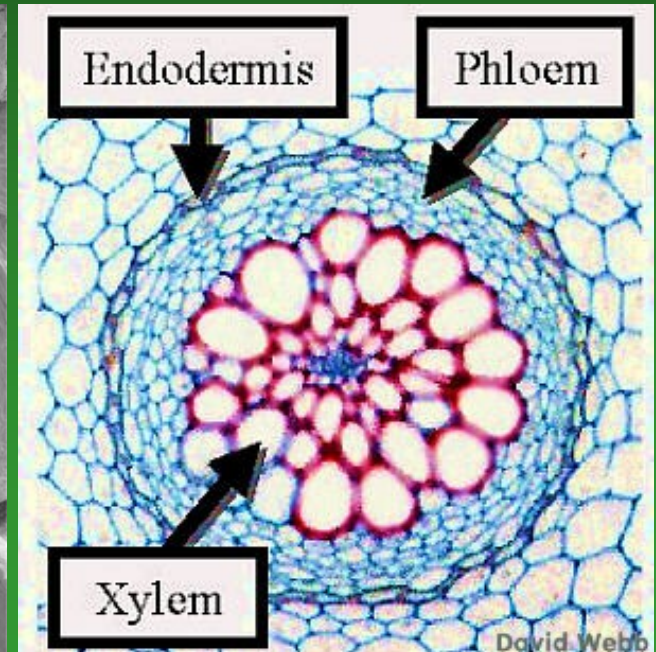


David Webb

rhizofor



kořen



David Webb



stejnocenné dichotomické větvení kořene

Stonky

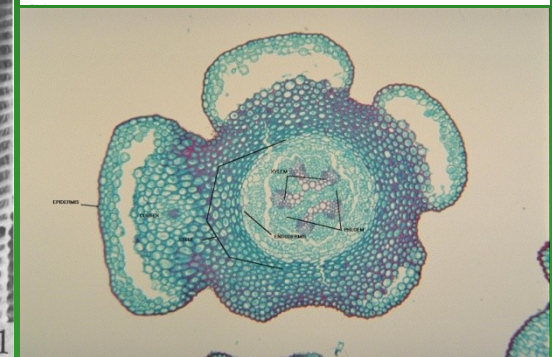
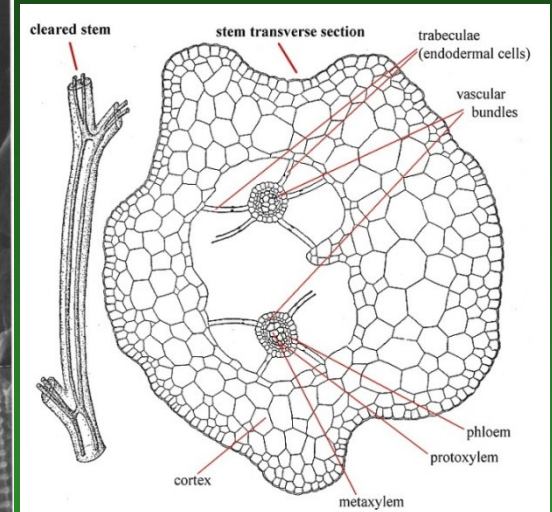
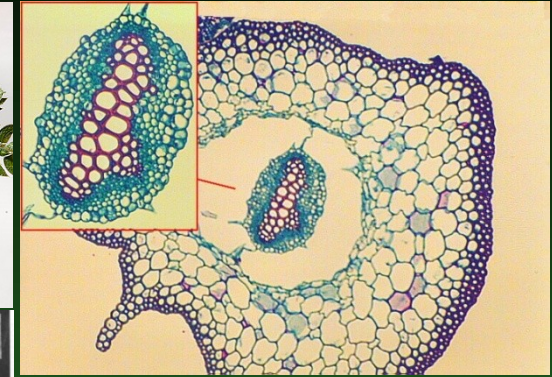
- vidličnatě větvené
- často s centrální dutinou s podélnými přepážkami

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

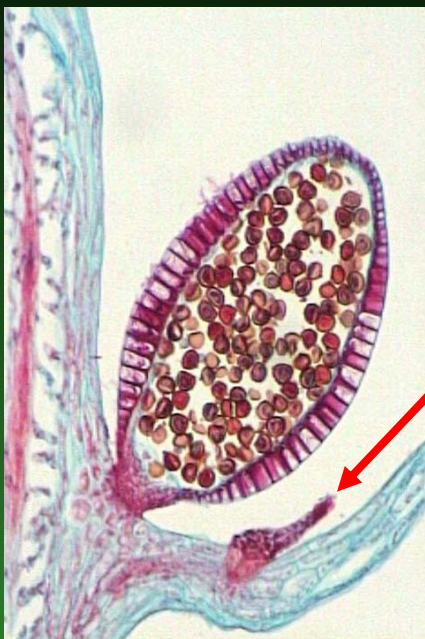
Vodivé elementy stonku

- jeden protostélický svazek
- někdy dva paralelní protostélické svazky
- nebo plektostélé

Některé druhy mají v xylemu pravé tracheje (*S. arbuscula*, *S. lepidophylla*)



Pajazýček (lingula)



Na bázi listů mají vranečky
pajazýček emergenčního původu
(lingula)

- má zřejmě absorpční funkci – ? přijímá dešťovou vodu (je blízko cévního svazku)
- u fosilních možná i žlázatá funkce – lákání karbonického hmyzu k roznášení spór.

Karbonický šváb

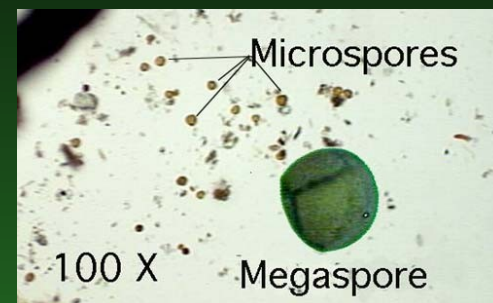


Karbonická vážka

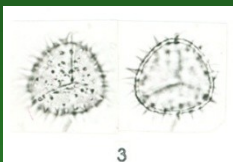


Sporangia / strobily / spóry

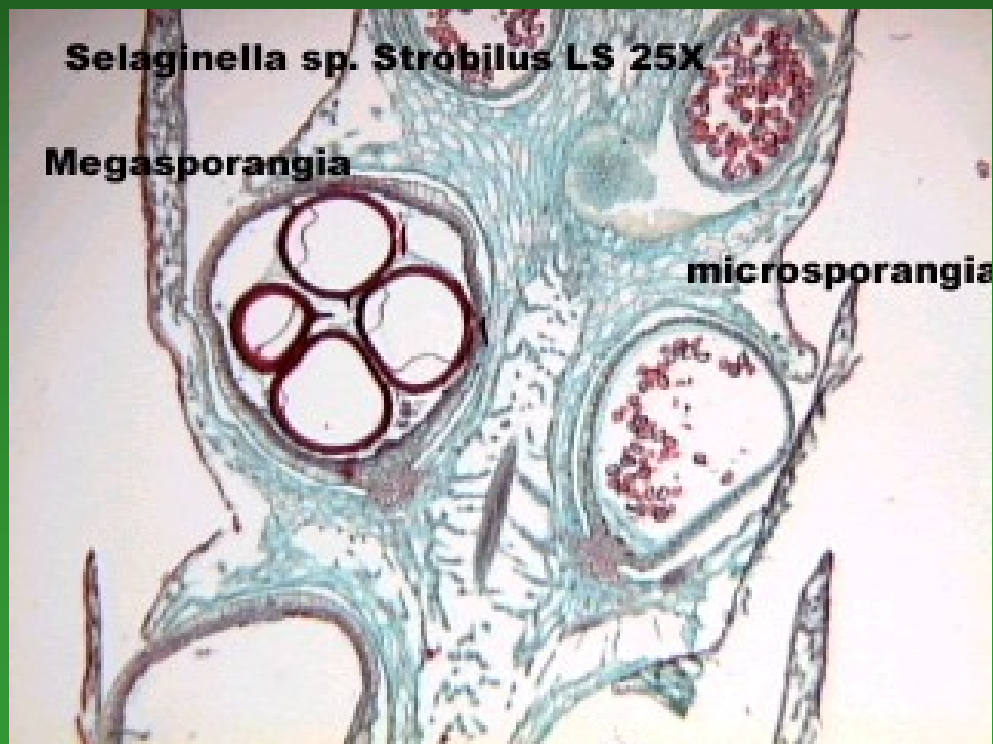
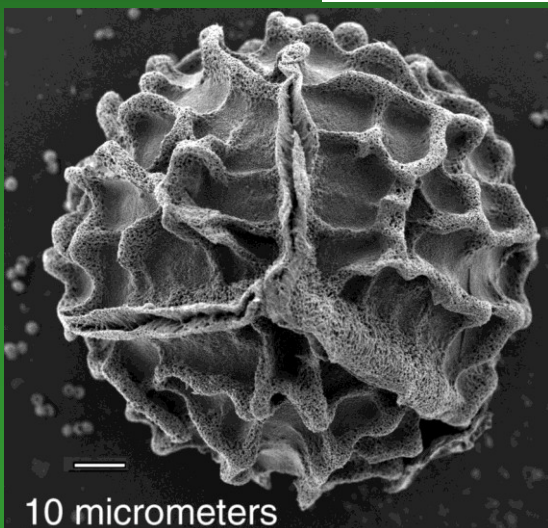
- sporangia kulovitá až ledvinitá, heterosporická,
- strobily oboupohlavné,
- mikrosporangia v horní části stobilu,
- megasporangia v dolní části stobilu, se 4 megaspórami
- mikro- i megaspóry triletní



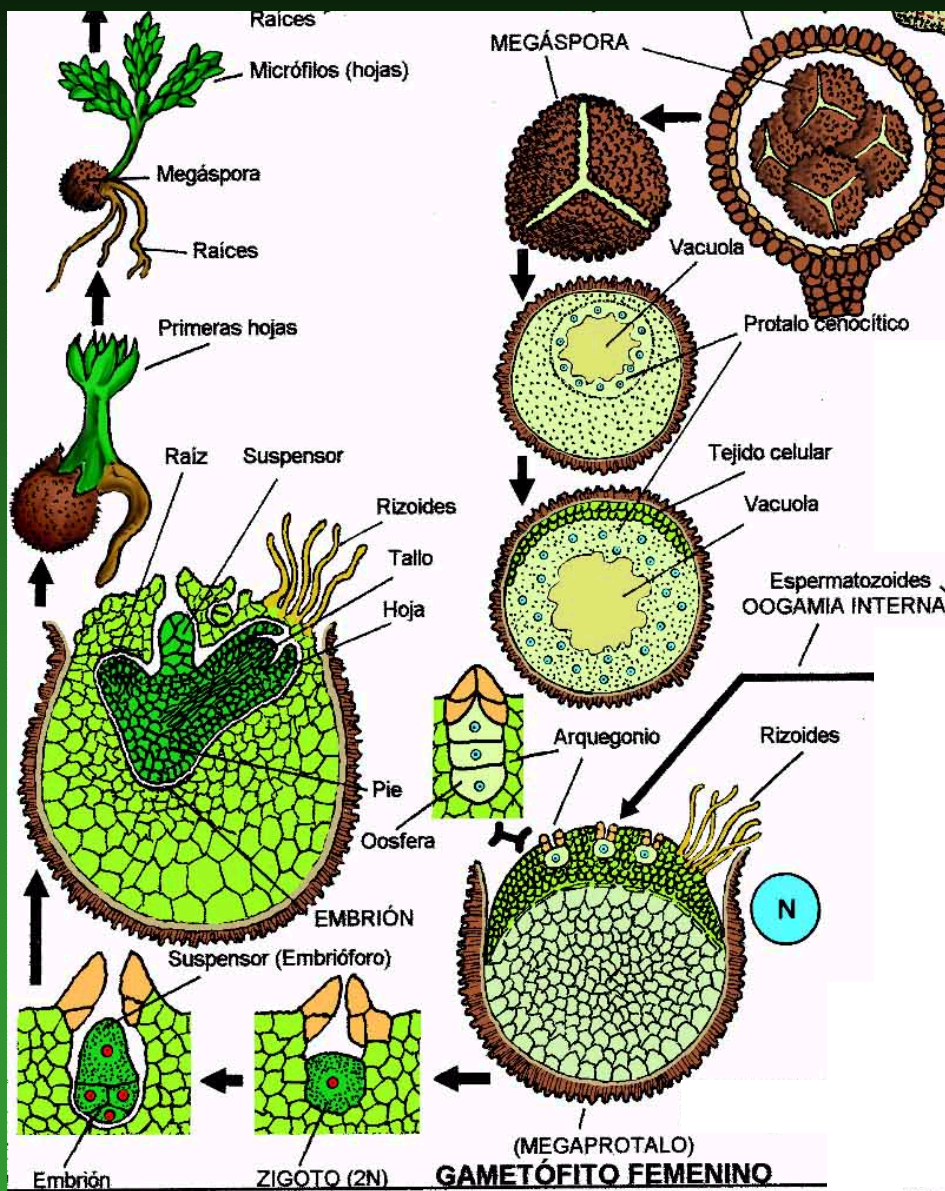
mikrospóry 20–60 μm



megaspóry 200–600 μm



Samičí gametofyt

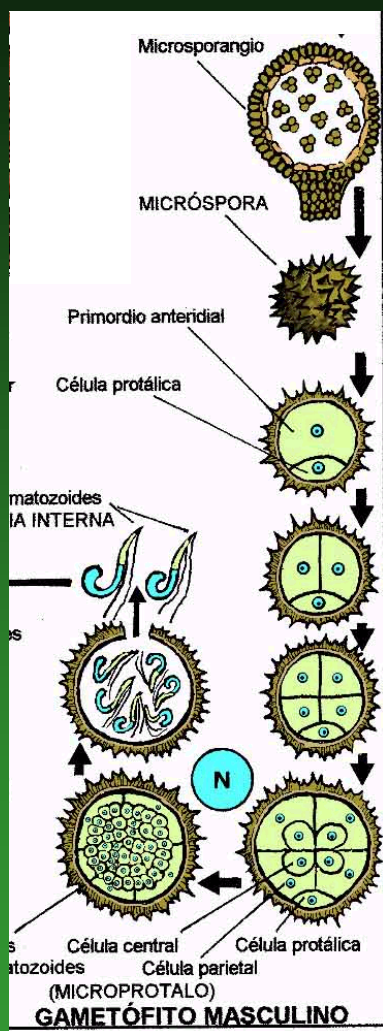


endosporický (roste v obalu
původní spóry) uvnitř
megasporangia,

po vytvoření archegonií stěna
spóry praskne působením vlhkosti

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

Samčí gametofyt

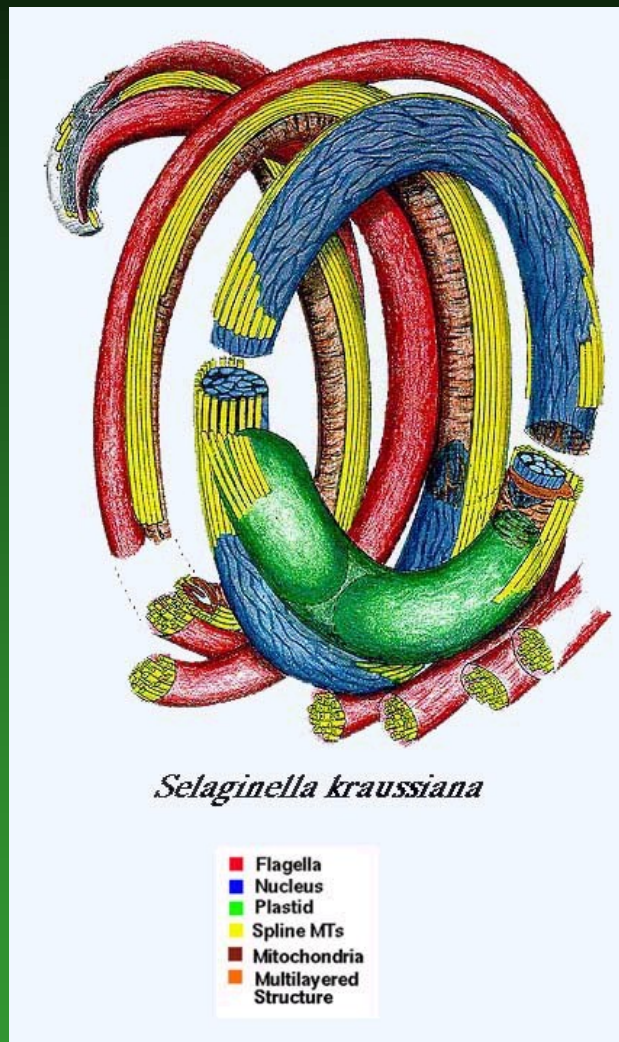


= Mikroprotalium

- uvnitř obalu mikrospóry

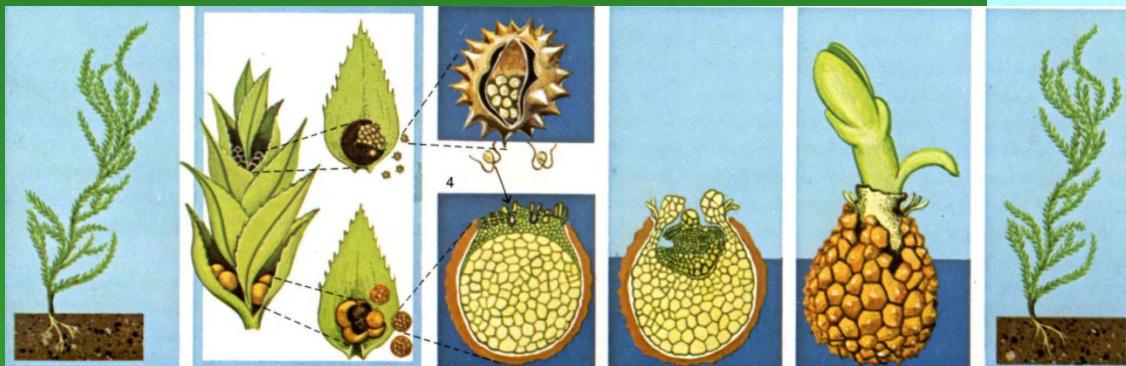
- jediné antheridium s mnoha spermatozoidy

- spermatozoidy – biciliátní, oplodňují oosféru často ještě na mateřské rostlině



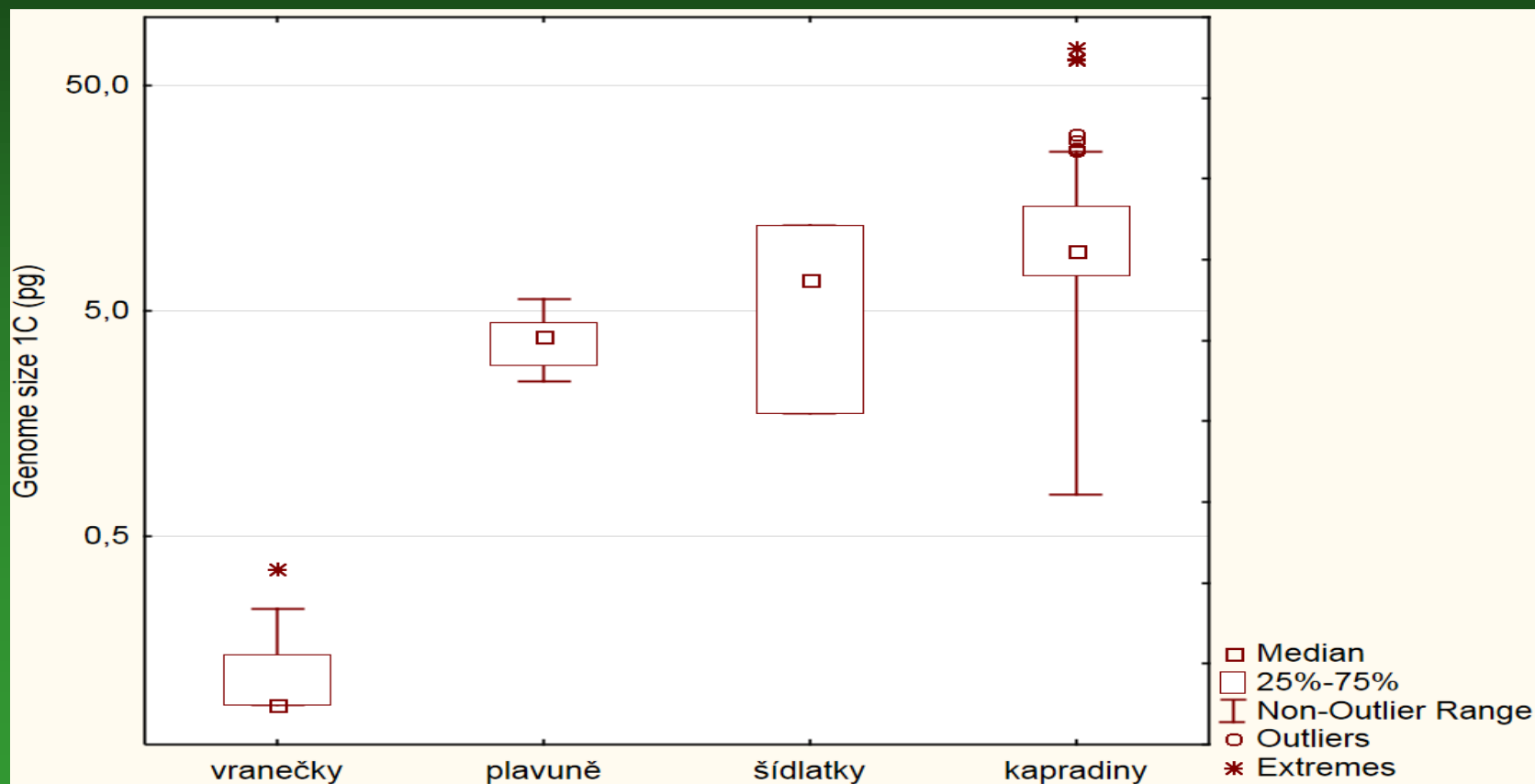
Megaprotalium s embryem = „semeno“

- megaprotalium s oplodněným oosférou uzavřené v původním obalu spory odpadne na zem.
- na zemi se ze zygoty vytvoří embryo.
- jakoby ze semene vyklíčí z megaprotaliového embrya nový sporofyt.



Extrémně malé genomy vranečků

- genomy šídlatek i vlastních plavuní jsou velké, stejně jako genomy kapradin a přesliček
- genomy vranečků výrazně menší než 0,5 pg



tř. *Selaginellopsida* – klasifikace

jediný řád *Selaginalles* (vranečkotvaré)

se 2 čeleděmi:

Selaginellaceae

Miadesmiaceae

Čel. *Selaginellaceae* (vranečkovité)

1–2 rody v tropech a subtropech
vzácně v chladnějším oblastech

podrost
tropických
pralesů

většinou malé
druhové areály



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.

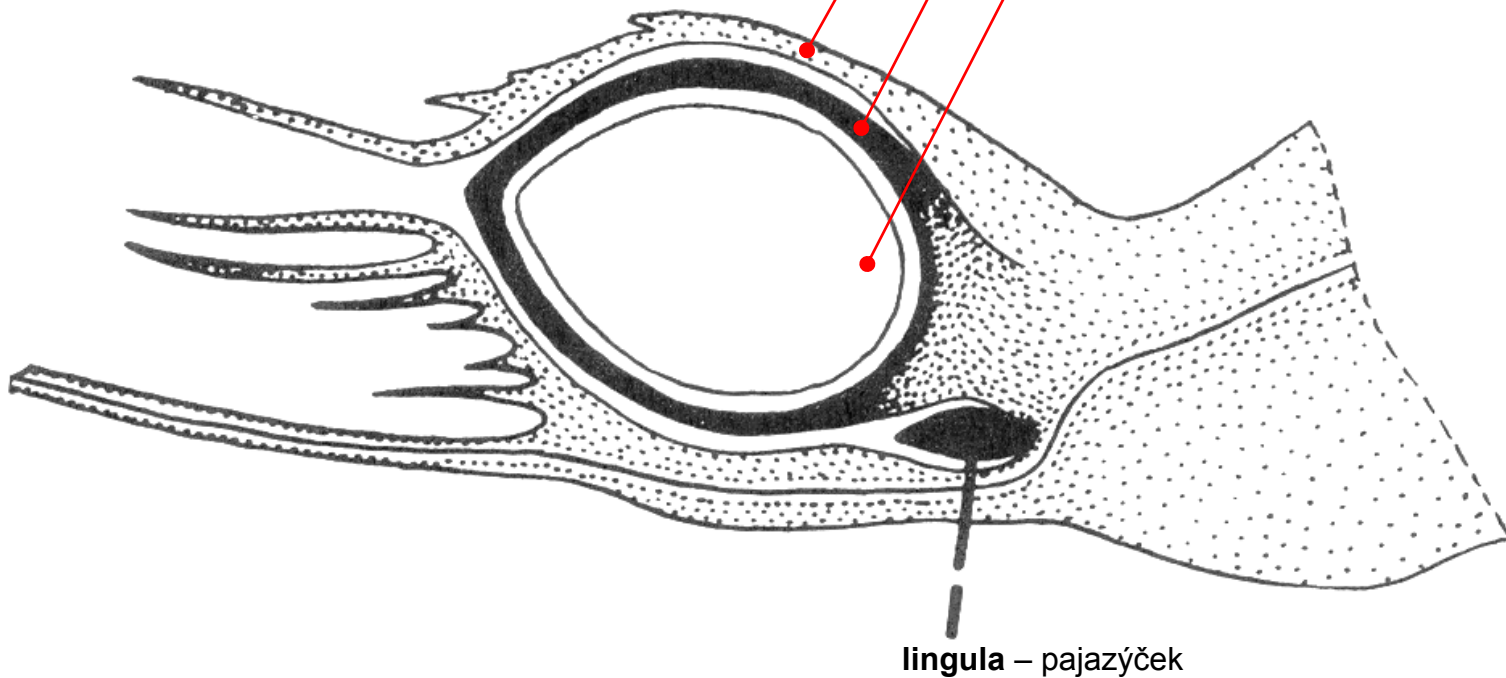


Duhově zbarvený vraneček
Selaginella willdenowii
z východní Asie



fosilní druh *Miadesmia membranacea*
 pochází ze svrchního karbonu
 vzhledem je podobná vranečkům
 megasporangium s jedinou
 megaspórou = primitivní semeno

- vychlípenina čepele sporofylu chránící megasporangium
- obal megasporangia
- megaspóra – uvnitř obalu megaspóry se uvnitř megasporangia vyvine samičí prothallium



Třída *Isoëtopsida* (šídlatky)

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

listy – s lingulou, spirálovitě uspořádané

sporangia – heterosporická

spermatozoidy – polyciliátní

třída *Isoëtopsida* má dva řády

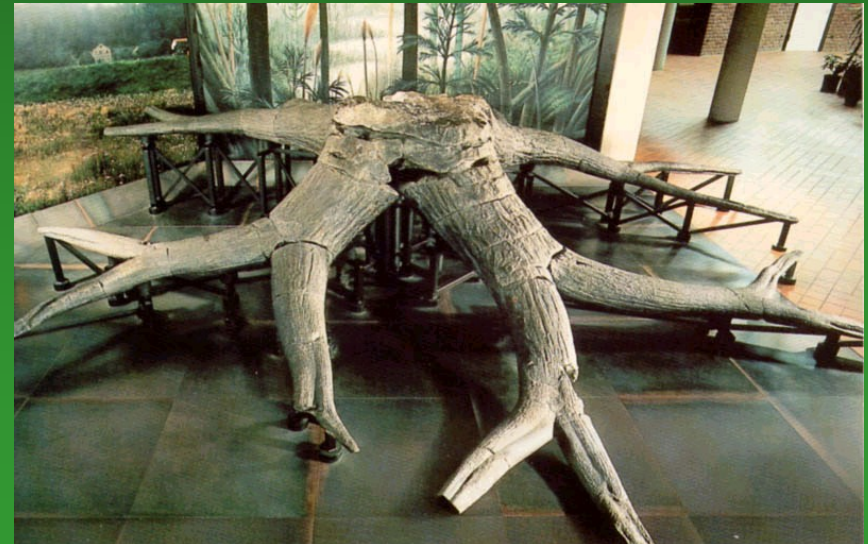
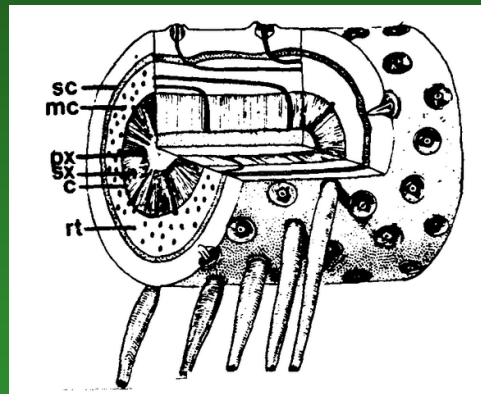
Lepidodendrales (lepidodendrony)

Isoëtales (vlastní šídlatky)



Řád *Lepidodendrales* – lepidodendrony

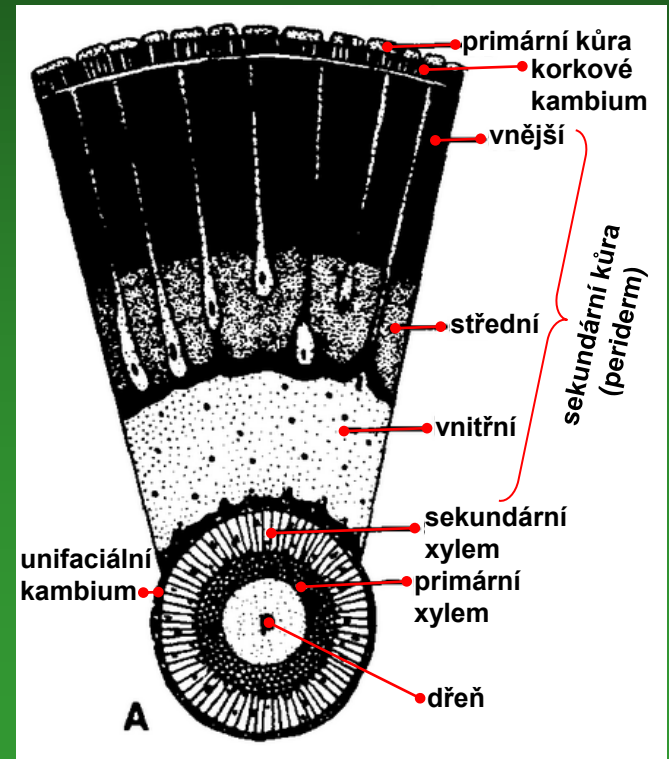
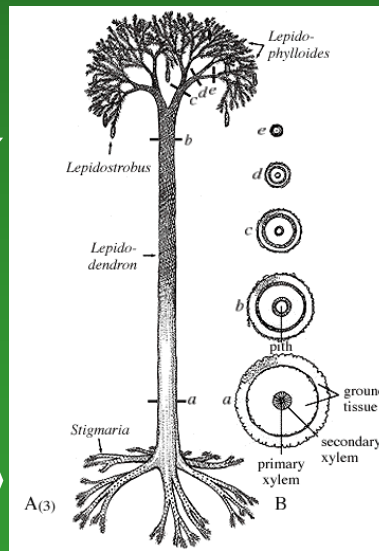
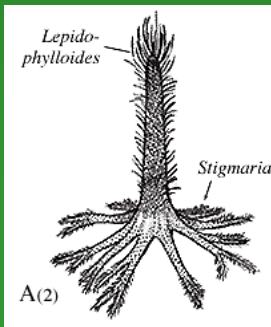
- mohutné karbonské stromové plavuně až 50 m vysoké
- **oddenek** - masivní, tvoří vidličnatě větvený mohutný oporný podzemní systém
- **kořeny** – nevětvené „přívěsky“ (appendices) na nejmladších částech oddenku, po opadu zanechávaly kruhové jizvy (popsané jako *Stigmaria*)



Kmen

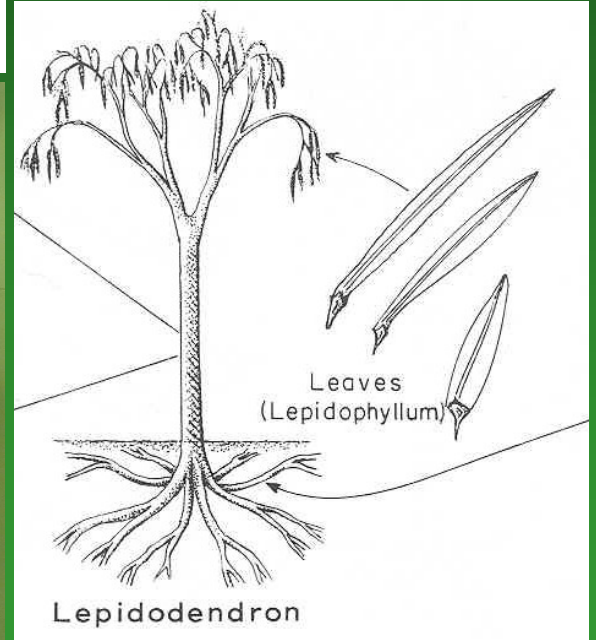
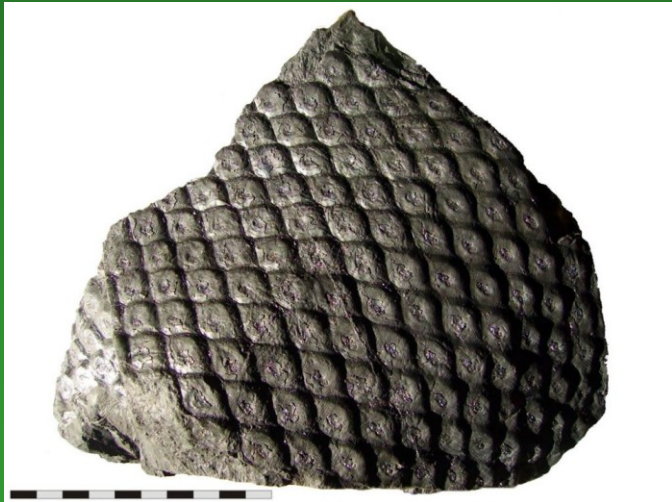
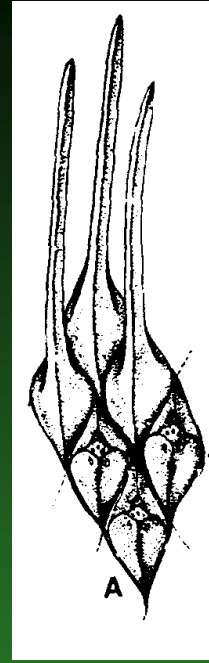
- **kmen** - silný (při výšce přes 40 m musel mít u báze min. 2 m v průměru)
- **kůra** - mohutný trojvrstevný periderm s mechanickou opornou funkcí
- **cévní svazek** – jeden centrální sífonostélický unitř s dření, zabíral zhruba 1/6 průřezu kmene
- **ontogeneze** - jiná než u dnešních stromů - nejprve se vytvořil oporný systém, pak teprve rostl do výšky
- unifaciální meristem produkující jen sekundární xylem dovníř

(semenné rostliny mají meristem vždy bifaciální)



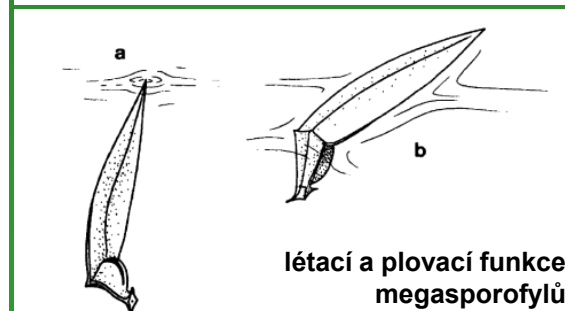
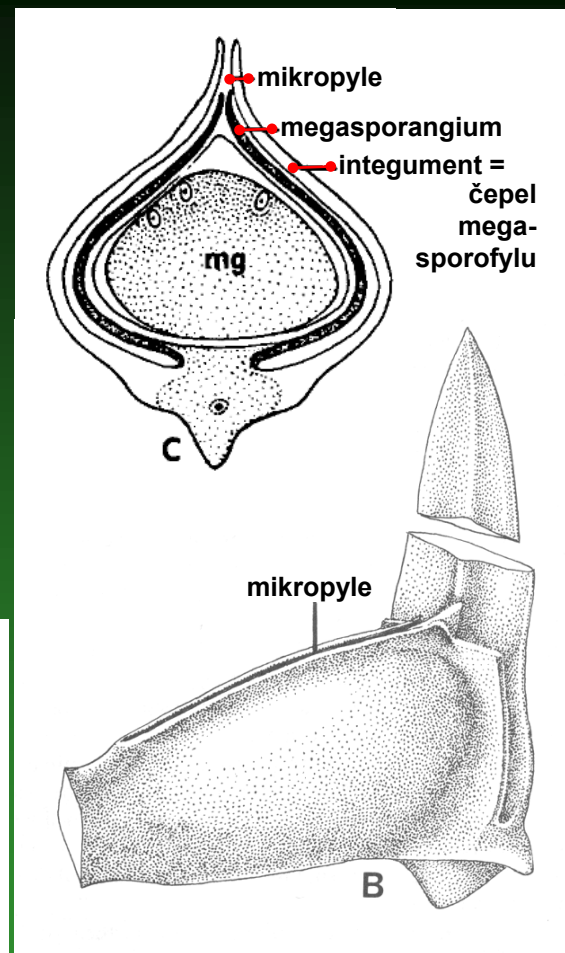
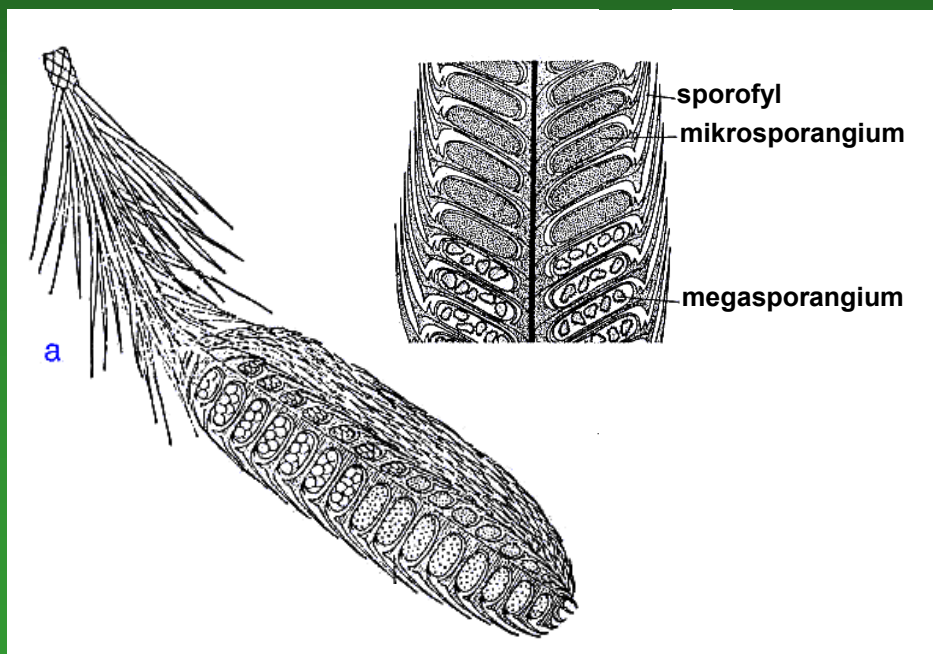
Listy

- jednožilné až 1 m dlouhé,
- polštářkovitě přisedající
- po opadu zanechávaly výrazné jizvy



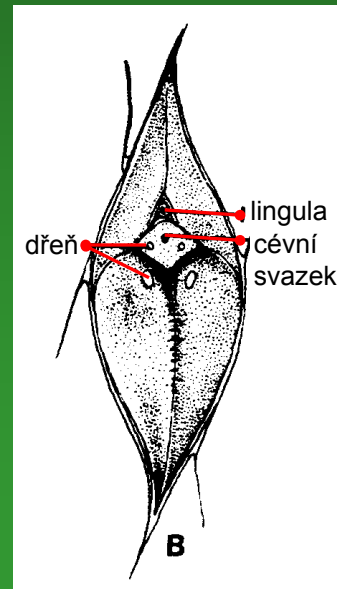
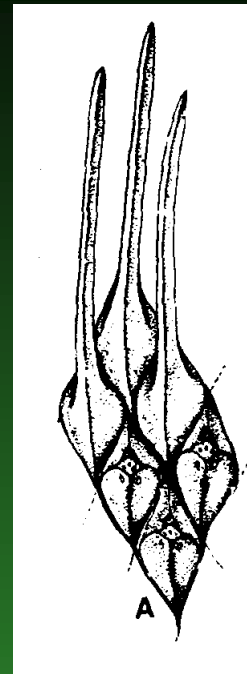
Strobily / sporangia / gametofyt

- **strobily** - oboupohlavné
- **megasporangia** - s jedinou megaspórou, bočně sploštělá, obalená vychlípenou částí listové čepele, s štěrbinovitým mikropylárním otvorem = primitivní semennost (plovací semena)
- **gametofyt** - endosporický



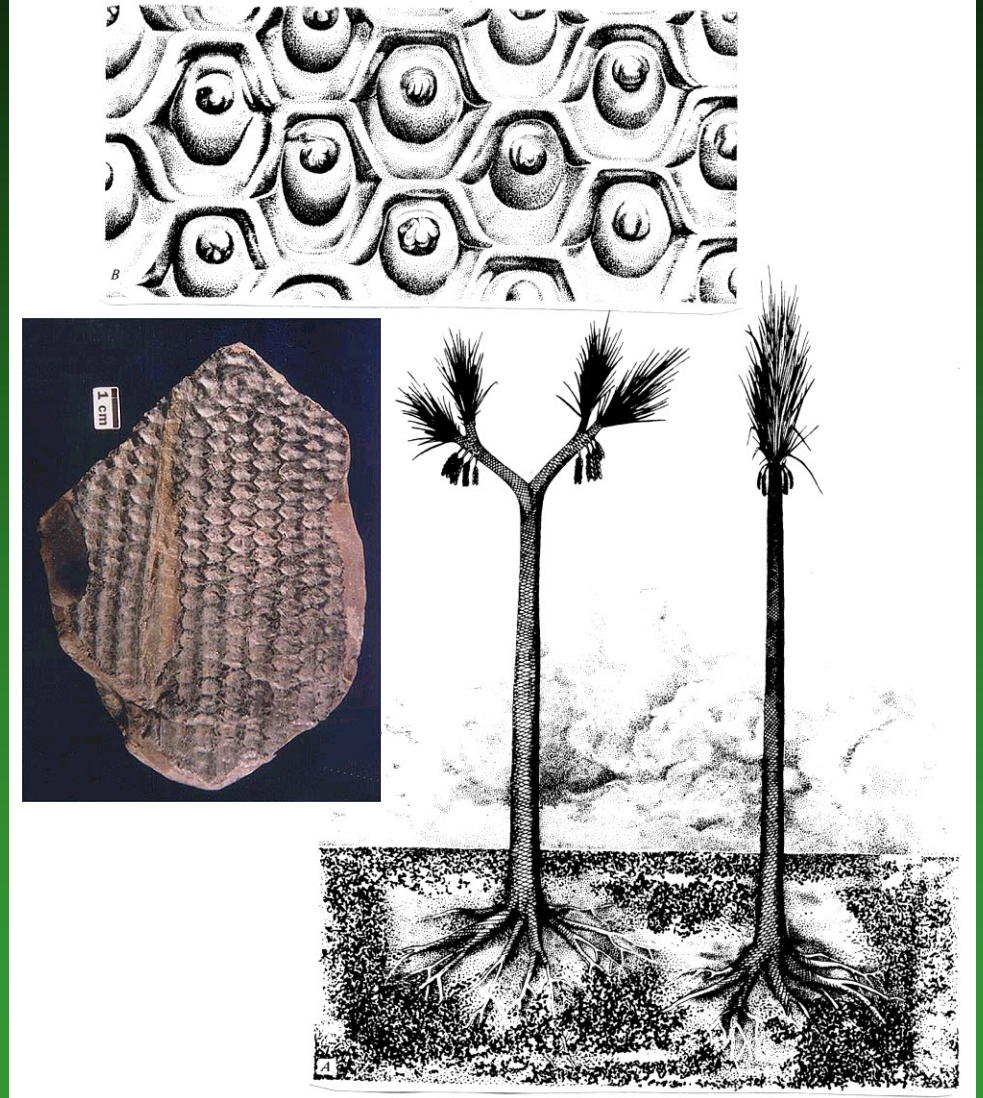
Lepidodendron

- koruna z vidličnatě větvených větví
- listové jizvy kosočtverečné
- strobily na koncích větví



Sigillaria

- koruna - chudě větvená,
- listové jizvy - šestiúhelníkovité
- šištice na kmeni - kauliflorické



Vznik erného uhlí



Lepidodendrony + další stromové plavuně, přesličky a kapradiny = bažinaté lesy v karbonu. Jejich kmemy → anaerobní prostředí → karbonizace → erné uhlí (až 70% biomasy uhlí tvoří lepidodendrony)

Vyhynuly asi dūsledkem aridizace klimatu v permu

Řád *Isoëtales* (šídlatkotvaré)

trsnaté „byliny“

fosilní i recentní (≈ 150 druhů hlavně tropy až mírné pásmo)

vyvinuly se z *Lepidodendrales* redukcí kmene ve vodním prostředí



nejstarší nálezy
ze spodní křídy - *Nathorstiana arborea*



Lepidodendrales



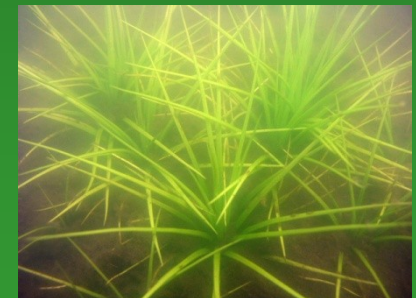
Pleuromeiales



Isoëtales

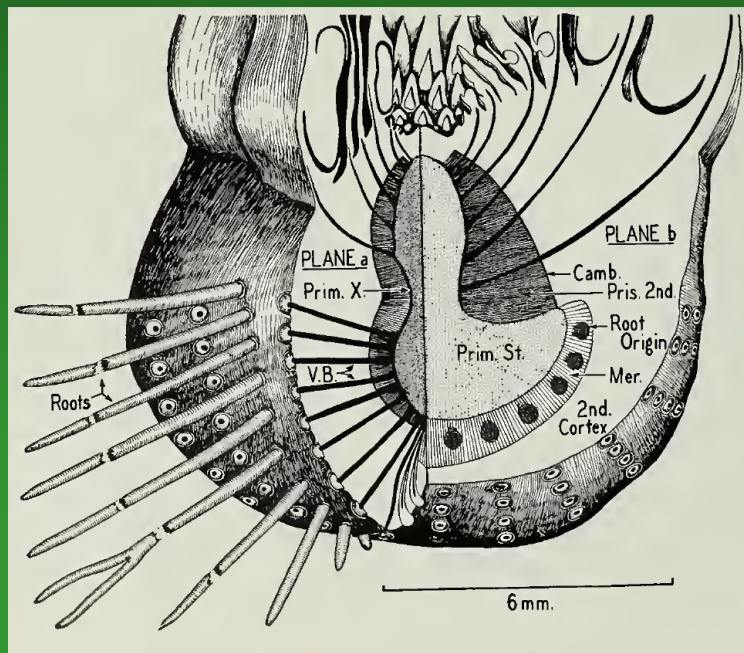


dnešní šídlatka



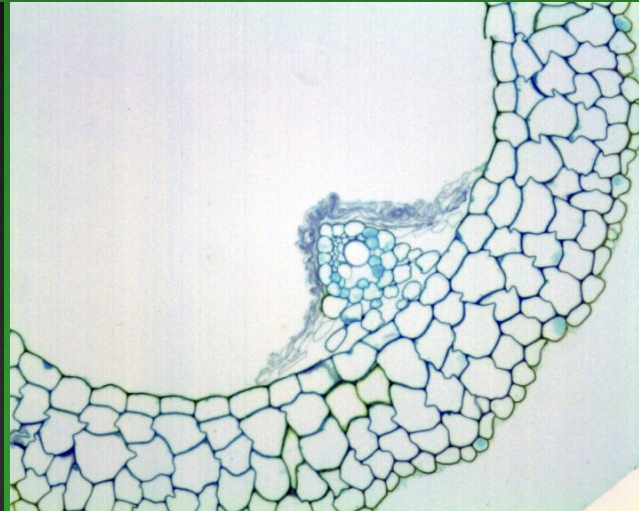
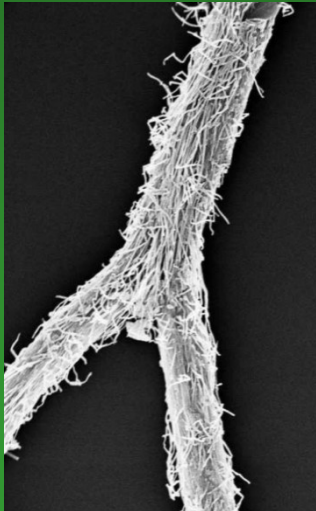
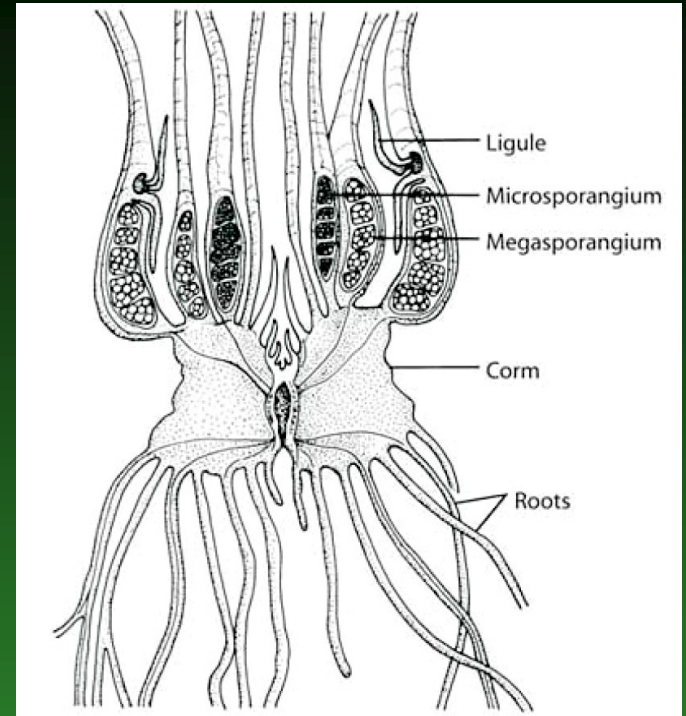
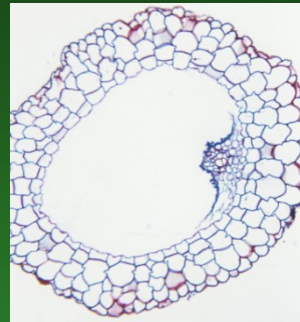
Stonek

- vznikl redukcí kmene
- kulovitý později dvoulaločný
- zásobní škrobnatý parenchym
- vrcholový meristem !
- protostélické svazky
- žije pravděpodobně desítky let



Kořeny

- duté (po opadu kruhové jizvy jako u lepidodendronů)
- s monarchním cévním svazkem
- vidličnatě větvené
- přijímají CO₂ ze substrátu
- i pod vodou mají mykorrhizu !



Listy

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



Isoetes gunnii Photo © Greg Jordan

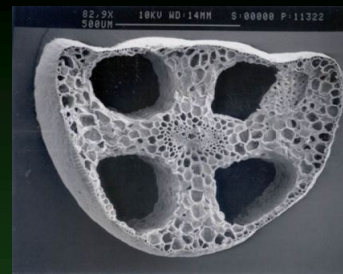
mikrosporangium



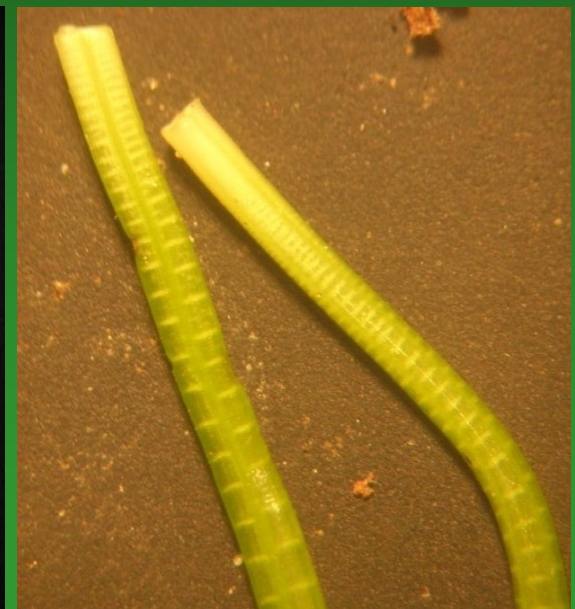
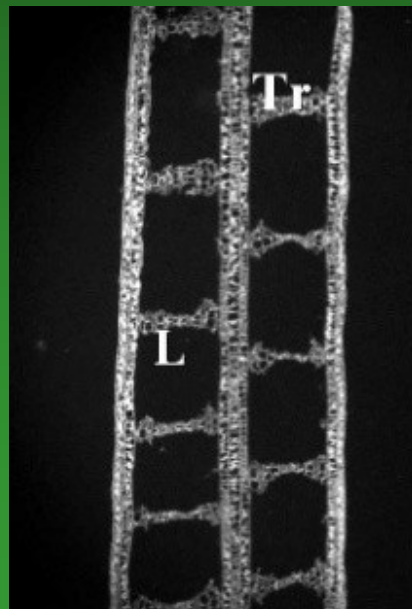
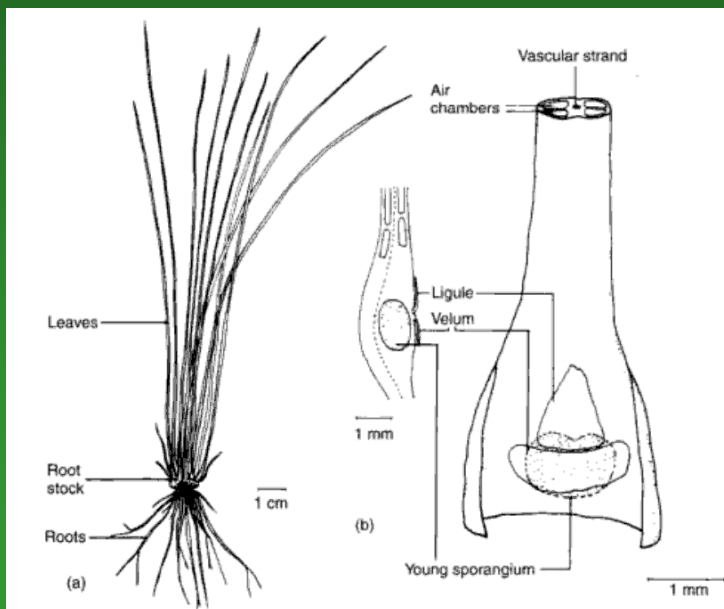
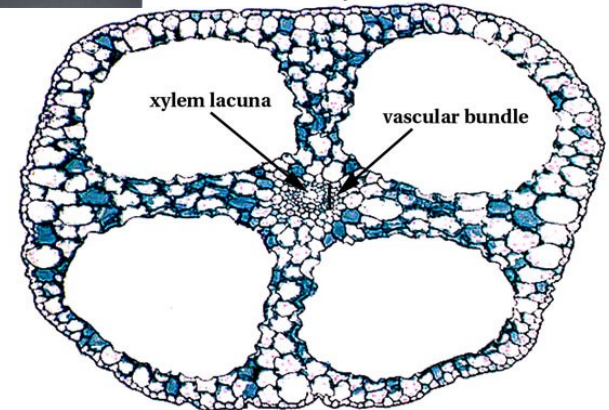
megasporangium

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

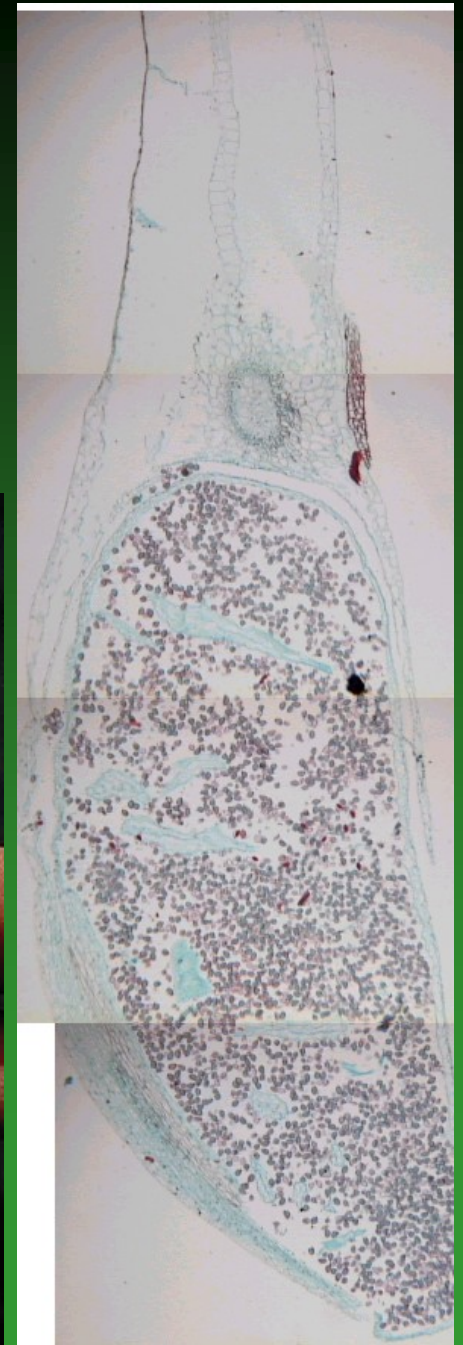


Isoetes Leaf c.s.
with Lacunal System



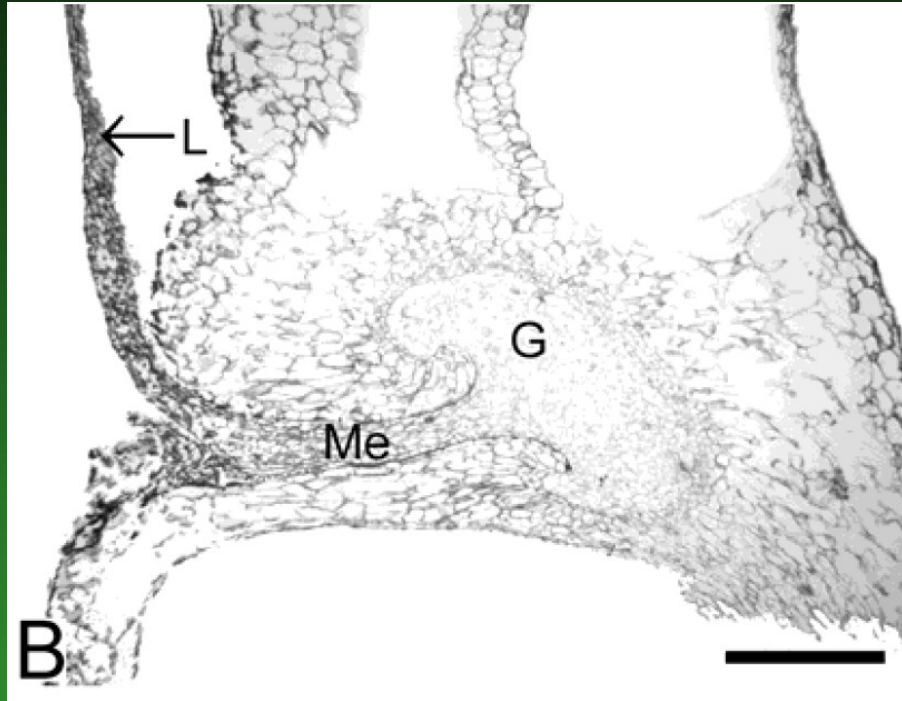
Sporangia

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



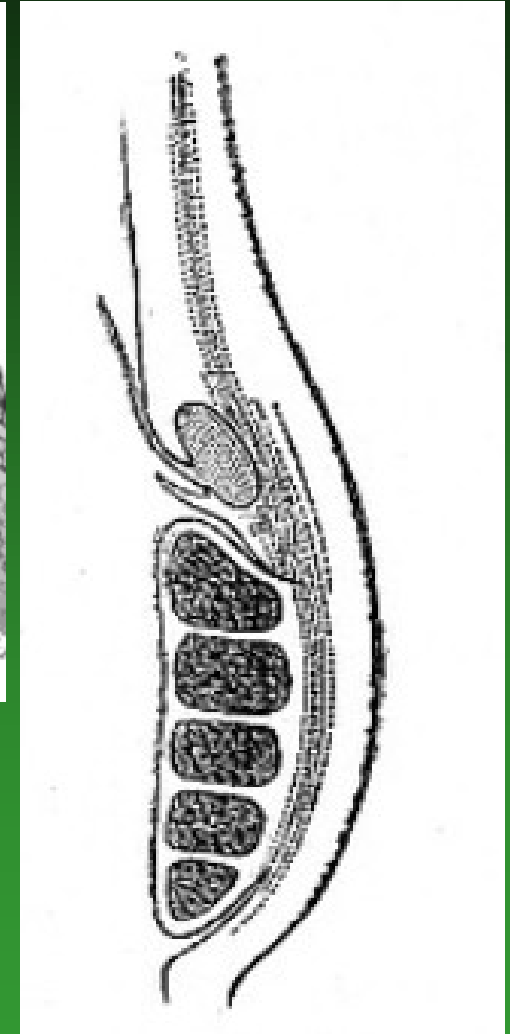
Lingula

- nad foveou (sporangiólní jamkou) malá jamka lingulární s blanitým pajazýčkem (lingula)



lingula (L) ukotvena v listu glossopodiem (G)

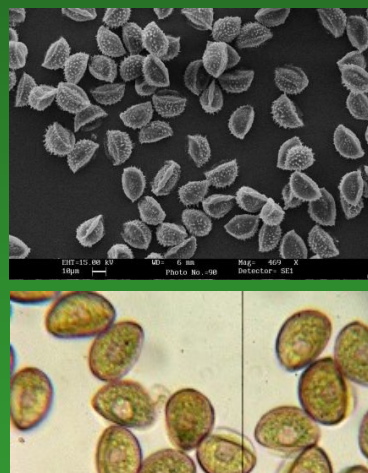
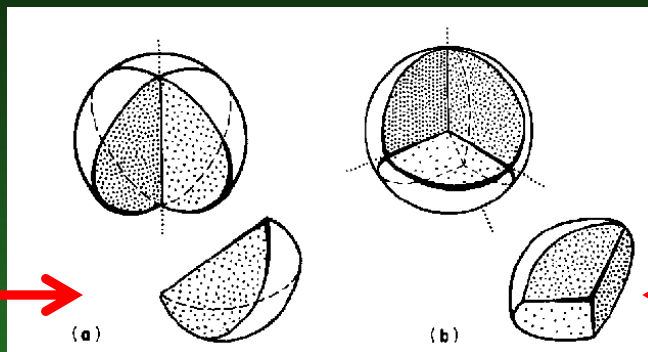
? transport absorbované vody u suchozemských šídlatek



Spóry

- megaspóry triletní
- mikrospóry monoletní

orientace buněk v meióze



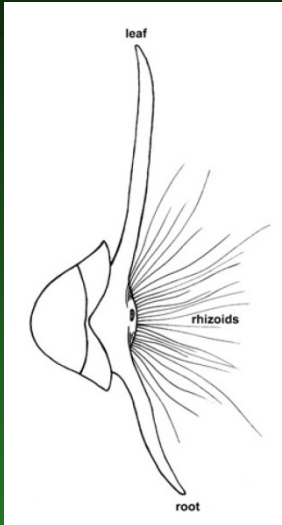
mikrospóry 20-40 μm



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?)

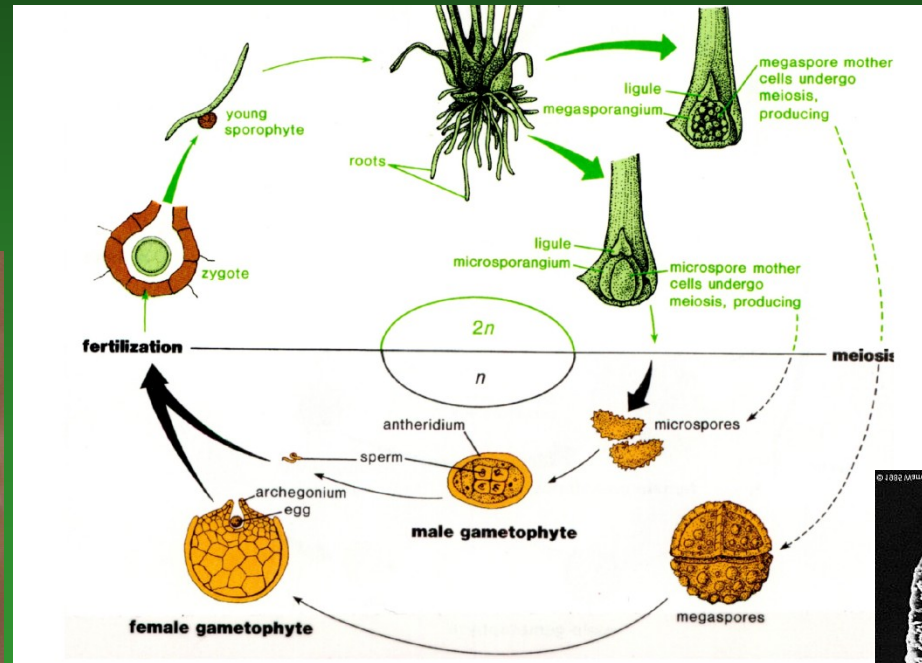


mladý sporofyt = první list

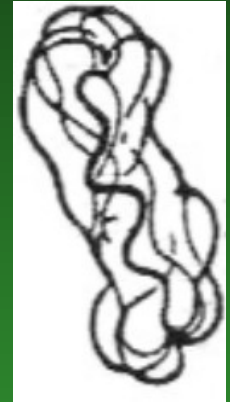


megaprothalamium = megagametofyt

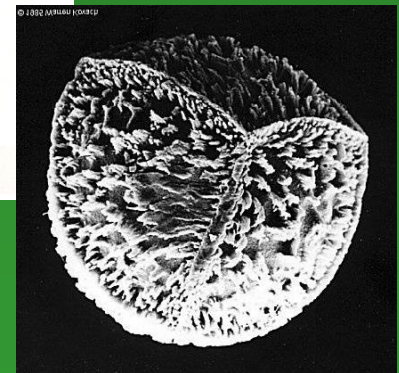
houbová vlákna



spermatozoid se zhruba 15 bičky



megaspóra



mikroprothalamium se 4 spermatozoidy v antheridiu



Zástupci:

- Recentně zahrnuje řád *Isoëtales* jen dva rody:

1. *Isoëtes*

75 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.

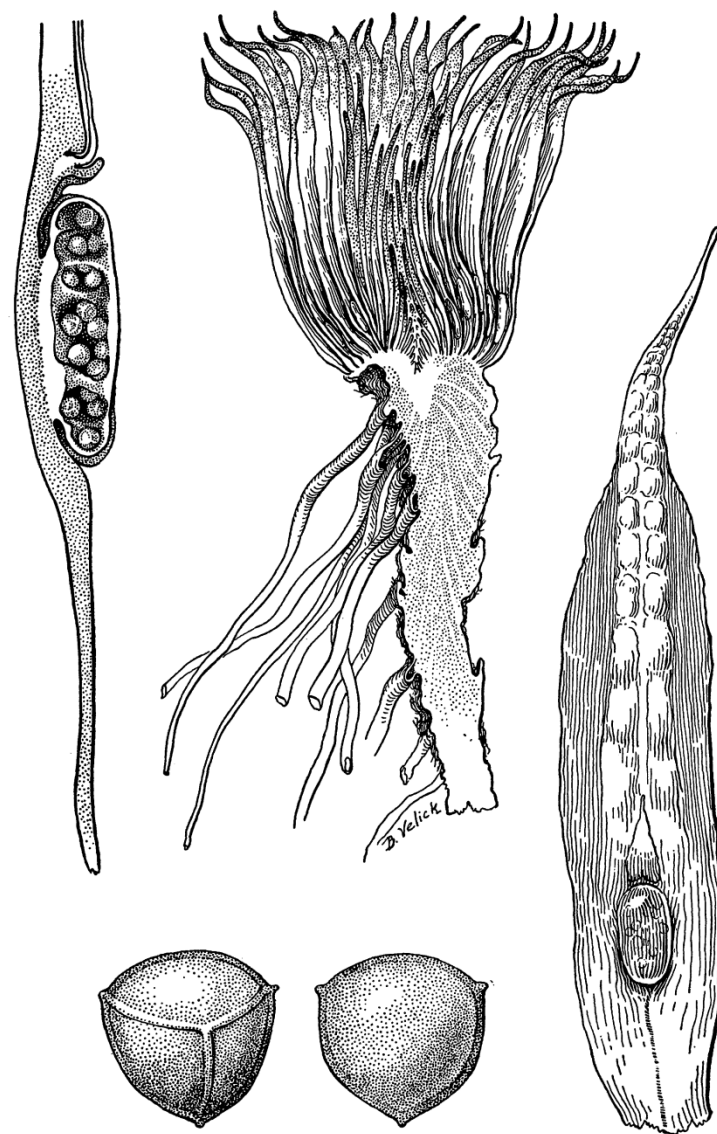


Figure 1. *Stylites andicola*

Zástupci:

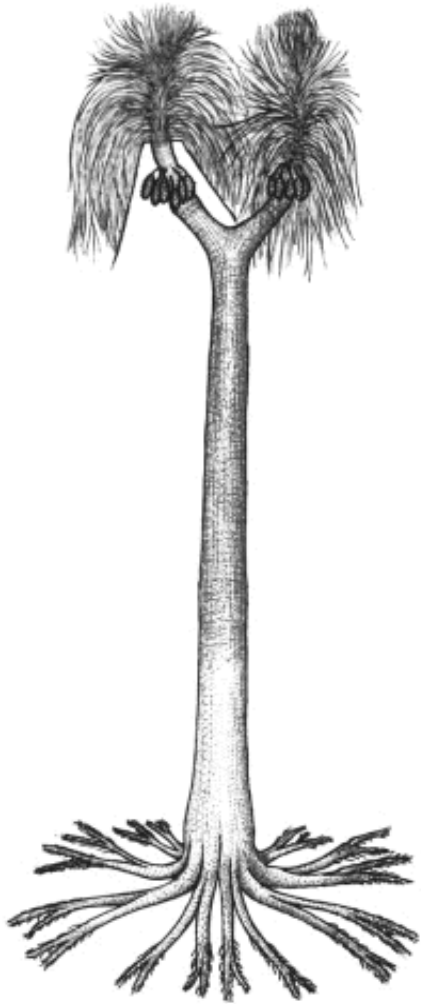
Většina druhů má malé areály. Naše dva druhy od Skandinávie po J Evropu - mají v důsledku glaciálu areály poněkud větší.

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

- **šídlatka ostnovýtrusá** (*Isoëtes echinospora*; do 1m hloubky v Plešném jez. – v zakalené vodě).

Celosvětově ca 75 druhů / v Evropě 14.

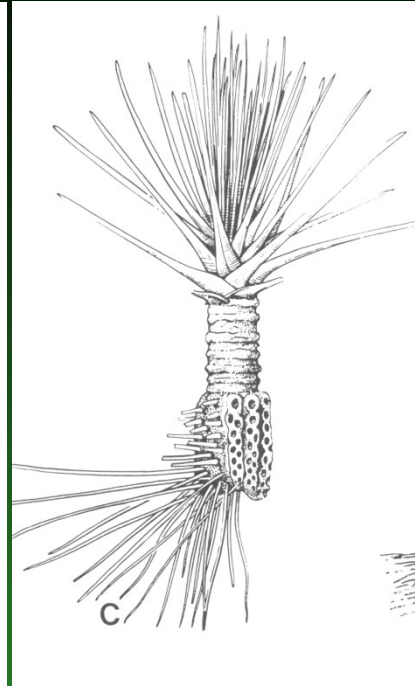




Sigilaria
(karbon)



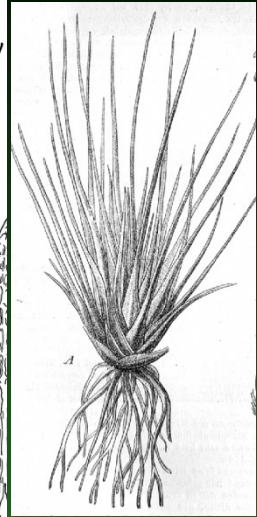
Pleuromeia sternbergi
(trias)



Nathorstiana arborea
(spodní křída)



Stylites andicola
(recent)



Isoetes lacustris
(recent)

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