

Plavuníky – tajemní návštěvníci z pravěku

Zlatý věk výtrusných a obzvláště plavuňovitých rostlin již opravdu pominul. Lze si jen obtížně představit, že jednou zase budou široce rozšířenými vegetačními dominantami jako např. v karbonských pralesích. V současnosti se vyskytují na místech určených spíše specialistům na stres (tzv. S–stratégům). Nejinak tomu je i v případě přehlíženého prvku stredo-evropské flóry, rodu plavuník (*Diphasiastrum*). Málokterému přírodovědci se podaří v přírodě častěji spatřit, nota bene správně determinovat, zástupce tohoto rodu. Následující text snad čtenáři více přiblíží problematiku těchto klenotů naší přírody.

Rod plavuník patří do čeledi plavuňovitých (*Lycopodiaceae*). Zahrnuje vytrvalé rostliny, které se stavbou podobají ostatním plavuňovitým. Oproti zástupcům rodu plavuň (*Lycopodium*) se vyznačují šupinovitými listy uspořádanými ve čtyřech řadách a jejich sterilní větve bývají zploštělé. V praxi se vzhled plavuníků s jistou nadsázkou dá přirovnat k „plazivému zeravu“ (*Thuja*). Mezi plavuníky bývá celosvětově řazeno přibližně 25 až 30 druhů. Na území střední Evropy se lze setkat pouze se 6 druhy: plavuníkem alpským (*D. alpinum*), p. zploštělým (*D. complanatum*), p. cypřiškovitým (*D. tristachyum*), p. Isslerovým (*D. issleri*), p. Zeillerovým (*D. zeilleri*) a p. Ollgaardovým (*D. oellgaardii*). V současné době patří plavuníky ke vzácným a často přehlíženým rostlinám. Těžiště jejich rozšíření se nachází především v arktické a boreální části severní polokoule. Vyskytují se

však i ve vyšších polohách v jižnějších oblastech a dokonce i v horách tropického pásu. Na řadu příhodných izolovaných lokalit se podobně jako jiné taxony výtrusných rostlin dostaly pomocí svých drobných spor. Na území střední Evropy se s nimi můžeme setkat především ve středních a horských polohách.

Plavuníky ve střední Evropě

Před vlastním popisem druhů je nezbytné učinit odbočku k jejich biosystematickým charakteristikám a mikroevolučním vztahům. Ještě předtím, než byly k dispozici moderní biosystematické metody, si mnoho badatelů povšimlo enormní a těžko uchopitelné variability v rámci rodu. Současně zjistili, že tři taxony disponují unikátní sadou znaků a představují stabilní typy. Zbylí přechodní jedinci často nebyli zařazováni, popř. byli determinováni na poddruhové úrovni oněch tří ta-

xonů. Nedlouho nato byla postulována hypotéza o hybridním původu přechodných typů. Tři stabilní taxony (p. alpský, p. cypřiškovitý, p. zploštělý) byly určeny jako základní rodičovské druhy, které daly vzniknout druhům vedlejším. S nástupem moderních biosystematických metod (především analýzy izozymů a průtokové cytometrie) začala být tato teorie definitivně uznávána. Teprve koncem 20. stol. (v r. 1996) byl pomyslný trojúhelník vztahů mezi jednotlivými základními druhy doplněn o poslední zbývající taxon (plavuník Ollgaardův, obr. 6).

Na území střední Evropy je jednoznačně nejhojnější plavuník zploštělý, a jelikož je největší (10–40 cm na výšku), je i nejméně přehlížený. Rostlina působí na první dojem značně neuspořádaně (co se postavení sterilních prýtlů týče, obr. 4), tvoří jeden kompaktní celek. Jak napovídá druhové jméno, větve jsou výrazně zploštělé. Velmi důležitým determinačním znakem jsou značně malé listy na břišní straně větví (obvykle 0,5–1,5 mm), které velmi často nedosahují k horním okrajům bázi bočních listů (obr. 5C). Poměrně důležitým znakem je i barva, v případě p. zploštělého sytě zelená. Stopka dlouhá 2–10 cm nese několik výtrusnicových klasů.

Druhým nejsnáze naležitelným a určitelným druhem je jednoznačně plavuník alpský. Svým způsobem je to dáno i specifickým typem prostředí, ve kterém se převážně vyskytuje, tj. alpské bezlesí. Na první pohled jde o velmi kompaktní rostlinu s namodralé (popř. šedavě) zeleným zbarvením (obr. 2) patrným už na dálku. Mezi plavuníky je jedinečný svým zaobleně čtvercovitým průřezem větví. „Trojrozměrnost“ jeho prýtlů je především způsobena bazálními částmi břišních listů odstávajícími kolmo k větví, které jsou řapíkatě zúžené (obr. 5E). Výtrusnicové klasy bývají přisedlé a vyskytují se jednotlivě na konci většiny větví.

Z trojice základních druhů je zcela určitě nejméně známý a velmi vzácný p. cypřiškovitý. Je však snadno rozpoznatelný. Již ze vzdálenosti asi 2 m je jasné patrný jeho charakteristický kompaktní tvar nápadně připomínající trychtýř (obr. 3). Rovněž jeho značně sivě zelené zbarvení je naprosto typické. Ve srovnání se všemi ostatními evropskými druhy je jednoznačně nejdrobnější (jeho sterilní větve jsou pouze 1,5–1,8 mm široké). Oddenky má na rozdíl od ostatních druhů uloženy relativně hluboko pod zemí (2–15 cm). Zjevně se odlišuje i trojúhelníkovitým průřezem větví, které jsou navíc naspodu zřetelně ojínněné (obr. 5A). Výtrusnicové klasy bývají po 2–7 na řídce olistěných stopkách 1,4–3 cm dlouhých.

Z vedlejších druhů je nejhojnější plavuník Isslerův. V jeho vzhledu se skutečně snoubí znaky obou předpokládaných rodičů (p. alpského a p. zploštělého). Rostliny jsou šedavě zelené, 2–3 mm široké prýtlky mají slabě zploštělý téměř trojúhelníkovitý tvar (břišní strana je plochá, zatímco hřbetní je konvexní). Postranní



1 Díky specifickým podmínkám jsou sjezdovky jedním z nevhodnějších typů stanovišť pro všechny středoevropské zástupce rodu plavuník (*Diphasiastrum*).



listy odstávají a jsou zřetelně srpovitě zahnuté. Vejčité listy na břišní straně jsou poměrně velké (téměř stejné velikosti jako hřbetní a široké jsou asi jako 1/3 větve, obr. 5D), čímž se p. Isslerův obvykle odlišuje od podobného p. zploštělého. Výtrusnicové klasy se vyskytují jednotlivě na krátkých stopkách, nebo jsou zcela přisedlé.

Nejvzácnějším vedlejším druhem je p. Øllgaardův. V současné době se na našem území vyskytuje jen na několika málo místech. Morfologií se rovněž podobá oběma rodičům (p. alpský a cypřiškovitý). Hustě nahloučené větve jsou mírně zploštělé až čtyřhranné (asi 2 mm široké) s výrazně modře ojněným rubem. Břišní vejčité kopinaté listy dosahují asi 1/3 šířky větve, zatímco postranní jsou srpovitěho tvaru se špičkou zahnutou zpět k ose (obr. 5F). Přisedlé nebo krátce stopkaté výtrusnicové klasy jsou většinou jednotlivé nebo jen vzácně po dvou až třech.

Trojici vedlejších druhů uzavírá p. Zeillerův, jehož předpokládané rodičovské taxony jsou p. cypřiškovitý a p. zploštělý. Vzprámené větve těchto rostlin jsou volně svazčité větvené (hustěji než u plavuníku zploštělého). Sterilní větve jsou zploštělé (1,8–2,5 mm široké), na rubu žlutavě zelené až šedozelené. Krátce sbíhavé, ostře kýlnaté postranní listy volně přiléhají k větví, nebo špičkou od ní mírně odstávají. Obvykle jsou srpovitě zahnuté a nepatrně skloněné pod větev a špičkami se dotýkají báze dalších listů. Břišní listy jsou širší než postranní (zabírají asi 1/4 šířky větve), přiléhají volně k větví a jsou krátce sbíhavé (obr. 5B). Na rozdíl od plavuníku zploštělého dosahují u nejmladších částí větví vrcholem k bázi následujících listů. Přisedlé výtrusnicové klasy rostou po 2–4 na 1–2× vidličnatě větvených stopkách. Určování vedlejších druhů plavuníků je značně problematické, protože se některými znaky občas podobají více jednomu z rodičů nebo může jít o zpětné křížence.

Evoluční mechanismy u plavuníků

Jak již bylo zmíněno výše, hlavním motorem evoluce v rámci rodu plavuník je hybridizace a pro mikroevoluci středo-

evropských zástupců rodu je středobodem onen „milostný“ trojúhelník (obr. 6). Kamenem úrazu je však nevyjasněný status hybridních typů, resp. taxonů. Dosud totiž není jasné, zda jde o recentní hybridy nebo o hybridogenní taxony (dávno hybridizací vzniklé, nezávislé, obvykle nesoucí unikátní znaky oproti rodičům, schopné se samostatně rozmnožovat). Situace v terénu naznačuje, že pravda bude někde uprostřed. Skutečně se lze setkat s ustálenými hybridogenními taxony (především p. Isslerův a p. Zeillerův), ale nesmírně časté jsou i hybridní roje, kde se nepo- chybně odehrává hybridizace recentně. Jakoby tato situace nebyla ještě dost komplikovaná, lze se pravděpodobně na některých lokalitách setkat i s tzv. introgresivní hybridizací (zpětné křížení hybridů s jedním z rodičů, které často může vést ke smývání rozdílů mezi hybridizujícími taxony). Důkazem pro introgresivní hybridizaci může např. být v historii popsáný p. alpský Kablíkové (*D. alpinum* subsp. *kablikianum*), který byl uváděn z Krkonoš a podle popisu představoval morfologický typ mezi p. alpským a p. Isslerovým.

Je třeba mít stále na zřeteli, že se veškeré křížení odehrává na úrovni gametofytu – haploidní fáze životního cyklu plavuníků. Gametofyt u nich představuje tajemnou část života, o které je zatím známo minimum informací. Jde o podzemní nezele- ný mrkvovitý útvar, který se vyznačuje výraznou symbiózou s houbami (resp. parazitismem či mykotrofií). Dá se předpokládat, že je poměrně dlouhověký (produkcí gamet začíná ve stáří 10–12 let a samotný gametofyt se může dožívat daleko vyššího věku). Nemusí se zdaleka vyskytovat pouze na místech, na kterých se nachází sporofyt (je tedy možné, že plavuníky jsou na úrovni gametofytu mnohem hojnější, než se udává).

Dalším nesmírně důležitým faktorem mikroevoluce rodu je nepochybně polyploidizace (obecně o polyploidii psal J. Suda v článku v Živě 2009, 5: 204–208). Podle současných znalostí jsou všechny středo- evropské plavuníky tetraploidní, tj. mají zdvojenou základní sadu chromozomů.

2 Nejhojnějším zástupcem plavuníků v alpském bezlesí je p. alpský (*Diphasiastrum alpinum*).

3 Plavuník cypřiškovitý (*D. tristachyum*) je nejvzácnějším zástupcem základních druhů plavuníků v ČR. Naštěstí je nezaměnitelný trychtýřovitým uspořádáním prýtlů.

4 Výrazně zploštělými větvemi, vyšším vzrůstem a neuspořádaným vzezřením je charakteristický plavuník zploštělý (*D. complanatum*).

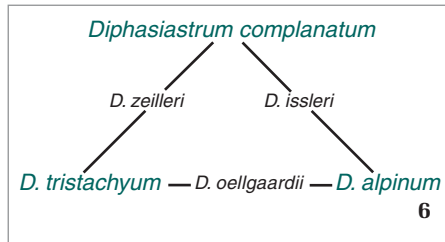
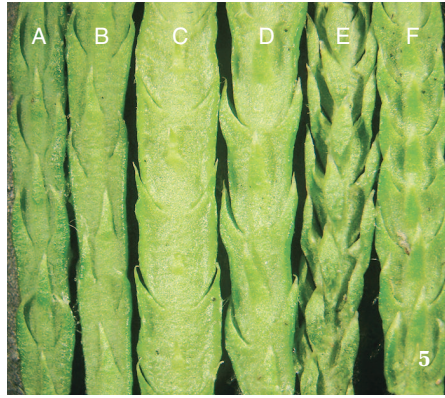
5 Na břišních stranách plavuníků se nacházejí nejdůležitější determinační znaky. A – p. cypřiškovitý, B – p. Zeillerův (*D. zeilleri*), C – p. zploštělý, D – p. Isslerův (*D. issleri*), E – p. alpský, F – p. Øllgaardův (*D. oellgaardii*). Snímky T. Urfuse a P. Víta

6 Předpokládané evoluční vztahy mezi středoevropskými plavuníky. V rozích trojúhelníku jsou základní druhy, které dávají díky hybridizaci vzniknout druhům vedlejším. Orig. autorů článku

Naopak, plavuníky ve Finsku, na Britských ostrovech, v Japonsku a v některých částech Severní Ameriky jsou diploidní, tj. se základní sadou chromozomů. Trend je to opačný než u absolutní většiny ostatních rostlin (obecně se setkáváme s diploidy na jihu a polyploidy na severu). Lze předpokládat, že tato situace odráží vývoj z dob ledových. Pravidelně narušované biotopy (představující pro plavuníky nejčastější místa výskytu) byly pravděpodobně mnohem častější během glaciálů, jejichž krajina musela být pro plavuníky učiněným rájem. V postglaciálu pak mohly být zatlačeny zpět na sever nebo do vyšších poloh (interglaciálních refugií). K polyploidizaci tedy docházelo zjevně v oblastech, které byly periodicky osídlovány během glaciálních cyklů.

Stanovištní vazby

Trojici základních druhů spojuje preference kyselých půd, výrazně se však odlišují stanovištními vazbami. Svým výskytem je nejspecifičtější p. alpský, který



jednoznačně dává přednost alpskému bezlesí. Pro některá rostlinná společenstva (vyfoukávané alpské trávníky, alpská vřesoviště) je dokonce jedním z tzv. diagnostických druhů. Plavuník cypřiškovitý lze nejčastěji nalézt na vřesovištích, případně ve světlých borových lesích středních a horských poloh. Na světlejších stanovištích smrčín a kyselých borů se lze setkat s p. zploštělým. Vedlejší druhy mají nejčastěji vazby na biotopy přechodného charakteru, především sekundárního rázu (jako např. okraje cest, pozůstatky intenzivně těžby dřeva, opuštěné lomy).

Všeobecně je však lze označit za specialisty pravidelně narušovaných míst, kterých je na mapě potenciální vegetace (vyskytovala by se nebýt vlivu člověka) velmi málo. Není tedy divu, že se většina jejich populací nachází v biotopech sekundárního rázu. Mezi druhotnými stanovišti se vyskytují některá vyloženě kuriózní, jako např. pohraniční průseky z dob totality. Plavuníky totiž na rozdíl od občanů bývalé ČSSR z „železné opony“ vyložené profitovaly. Po ukončení pravidelného managementu příslušníků Pohraniční stráž a zpřístupnění uzavřených oblastí mohla botanická veřejnost v němém úžasu hledět na nekonečné koberce plavuníků. Avšak s postupem doby tyto biotopy podlehly spontánní sukcesi a plavuníky byly vytlačeny konkurenčně zdatnějšími rostlinami.

Vymizení těchto příhodných biotopů však neznamenalo konec plavuníků v Čechách. S masovým rozvojem turismu a především sjezdového lyžování se objevila nová stanoviště – sjezdovky (obr. 1). Oproti pohraničním průsekům se vyznačují jednoznačně vertikální orientací, která zcela výjimečným způsobem umožňuje kontakt druhů alpského bezlesí s druhy středních poloh. Sjezdovky tedy představují svým způsobem unikátní biokoridory. Projevem tohoto fenoménu pak jsou pozoruhodné hybridní roje, které můžeme pozorovat i u jiných skupin (např. rod chlupáček – *Pilosella*). Avšak pro žádnou jinou skupinu nejsou sjezdovky tak výrazným biotopem jako pro rod plavuníků. Např. pro plavuník cypřiškovitý představují

sjezdovky valnou většinu nalezišť. V tomto ohledu je však naprostým extrémem p. Øllgaardův, pro který jsou téměř výhradním stanovištěm. Není bez zajímavosti, že pro tento druh je sjezdovka dokonce typovou lokalitou (Champ du Feu, Le Hohwald, Vogézy), což mimochodem téměř zpochybně hybridogenní charakter tohoto taxonu (pravděpodobně jde o recentně vznikajícího křížence). Z pohledu plavuníkového badatele se sjezdovky jeví být jedinečným biotopem, který je zajímavý z mikroevolučního hlediska. Často zde dochází ke styku všech 6 druhů plavuníků (z ČR a nejbližšího okolí prozatím tři potvrzené lokality). Tato variabilita je tedy zjevně generována vlivem člověka, stejně jako je tomu v případě lučních společenstev.

Dlužno podotknout, že ne každá sjezdovka je pro výskyt plavuníků ideální. Mnohé z nich jsou totiž osety komerčními travními směsmi anebo nemají patřičný sklon (ideální je černý stupeň obtížnosti). Sjezdovky tak umožňují nahlédnout do historie např. horských luk, na kterých se čerstvě po jejich vzniku mohly odehrávat podobné mikroevolučně-speciační děje.

Ochrana a management

Pro efektivní ochranu jakéhokoli ohroženého druhu je v první řadě důležitá důkladná znalost jeho biosystematických charakteristik. Je třeba určit míru variability v jednotlivých populacích, popř. ohroženost jednotlivých populací hybridizací nebo naopak inbrední deprese apod. Nejinak by tomu mělo být i v případě středoevropských zástupců rodu plavuník. Je třeba rozlišit populace, v nichž se vyskytují izolované čisté druhy, anebo naopak nejvýznamnější hybridní roje. Oba typy populací pak vyžadují specifický přístup v rámci ochrany a managementu.

Všech 6 středoevropských zástupců rodu se řadí mezi ohrožené taxony ČR. Dva z nich náleží mezi kriticky ohrožené (p. cypřiškovitý a p. Øllgaardův), dva mezi silně ohrožené (p. Isslerův a p. Zeillerův) a zbylé dva mezi ohrožené (p. alpský a p. zploštělý). Nutno poznamenat, že alespoň v pří-

padě základních druhů je jejich zařazení zcela oprávněné. Z určitého úhlu pohledu může být problematické zařazení vedlejších druhů. Obzvláště v případě plavuníku Øllgaardova dosavadní poznatky naznačují, že ve střední Evropě se v současné době lze setkat spíše jen s recentně vznikajícími hybridy. Ochrana hybridů (tím spíše hybridů, které vznikly působením člověka) se některým odborníkům může zdát bezdůvodná. Na druhou stranu jsou podobné jevy z mikroevolučního hlediska mimořádně zajímavé a hodné adekvátní pozornosti i z hlediska ochrany přírody. Obecně v mnoha případech u vedlejších druhů skutečně jde o původní hybridogenní typy, které si ochranu bezvýhradně zaslouhují.

Jak již bylo zmíněno výše, plavuníky můžeme nalézt v rámci střední Evropy jak v přirozených, tak v umělých (člověkem velmi ovlivněných) biotopech. Jelikož jde o konkurenčně slabé taxony, zásadním faktorem pro jejich přežití budou v našich zeměpisných šířkách z lidského pohledu téměř drastické disturbance stanovišť.

Vysokohorská stanoviště splňují tyto nároky (zvláště p. alpského) sama o sobě, neboť obecně je to prostředí s nezapojeným porostem analogicky odpovídající severské tundře, kde jsou plavuníky častější. U stanovišť středních poloh jde v současné době především o disturbance způsobené člověkem, tj. těžbou dřeva, terénními úpravami nebo narušení způsobená lesní a vojenskou mechanizací. V případě jednorázové disturbance se mohou plavuníky vyskytnout v masovém měřítku a po jejím odeznění jsou často ohroženy spontánní sukcesí. Pro zachování populací je tedy nutné přistoupit k určitým managementovým opatřením – zejména vyřezávání keřů a stromků, které zarůstají vhodná stanoviště, a narušování souvislého travního porostu. Taková opatření stojí nejen mnoho času a úsilí, ale hlavně mnoho finančních prostředků. Bohužel mají tendenci zánik populace spíše jen oddálit, než docílit stabilizovaného stavu. Z těchto důvodů se paradoxně sjezdovky jeví jako jedno z mála stabilních managementových opatření. Dochází na nich k udržování bezlesí a především k pravidelnému a výraznému narušování stanovišť. V současné době často nejsou instituce ochrany přírody ochotné sáhnout k natolik intenzivním managementovým zásahům, aby byly schopny docílit takového stavu i v jiných typech biotopů. Pokud má sjezdovka navíc přirozený ráz vegetace (nebyla dosévána žádnými travními směsmi, případně přihnojována), může být vhodným biotopem pro dlouhodobé přežívání plavuníků a jim podobných taxonů, jako jsou hybridogenní zástupci rodu chlupáček, prha (*Arnica*), vratička měsíční (*Botrychium lunaria*), hořeček nahořklý (*Gentiana amarella*) a h. ladní (*G. campestris*) nebo světlík hajní (*Euphrasia nemorosa*).

Výzkum středoevropských plavuníků je podpořen grantem č. 90809/2009 (Hybridizace a mikroevoluční vztahy u středoevropských zástupců rodu Diphasiastrum) Grantové agentury Univerzity Karlovy.