



System a evoluce vyšších rostlin

Mechorosty

Petr Bureš



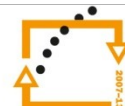
evropský
sociální
fond v ČR



EVROPSKÁ UNIE



MINISTERSTVO ŠKOLSTVÍ,
MLÁDEŽE A TĚLOVÝCHOVY



OP Vzdělávání
pro konkurenceschopnost



INVESTICE DO ROZVOJE VZDĚLÁVÁNÍ

Mechorosty

hlevíky



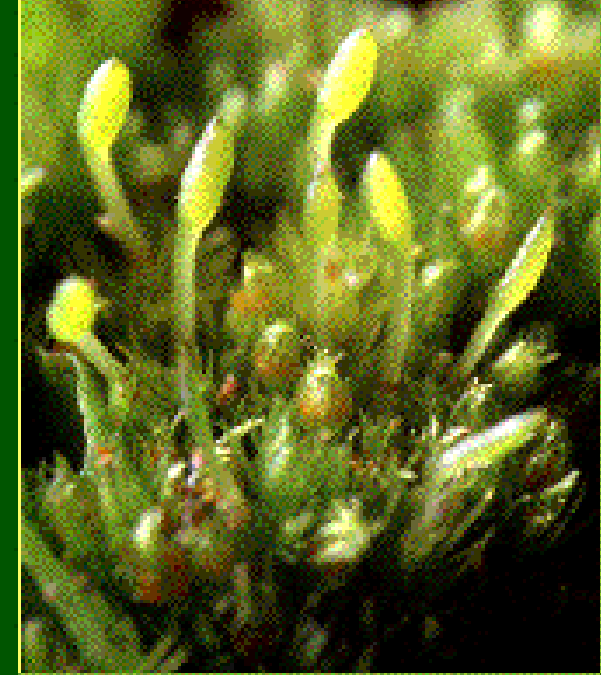
Hornworts

játrovky



Liverworts

mechy



Mosses

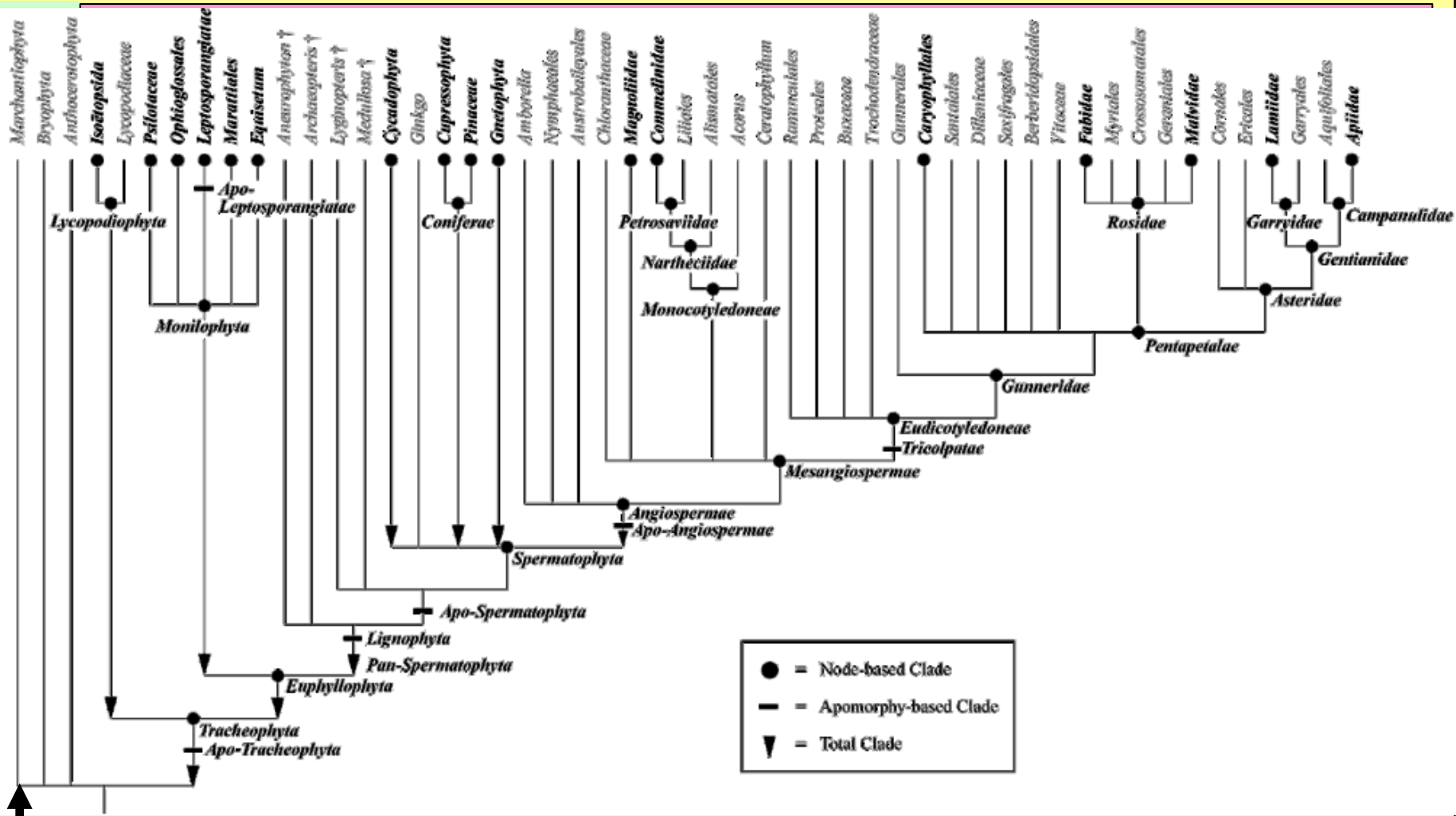
3 oddělení

játrovky (*Marchantiophyta*)

hlevíky (*Anthoceroophyta*)

mechy (*Bryophyta*)

Tři samostatné větve v sesterské pozici v rámci vyšších rostlin a v sesterské pozici ke zbytku vyšších rostlin – cévnatým rostlinám



470 miliónů let

Cantino & al. • Phylogenetic nomenclature of *Tracheophyta*

TAXON 56 (3) • August 2007: 822–846

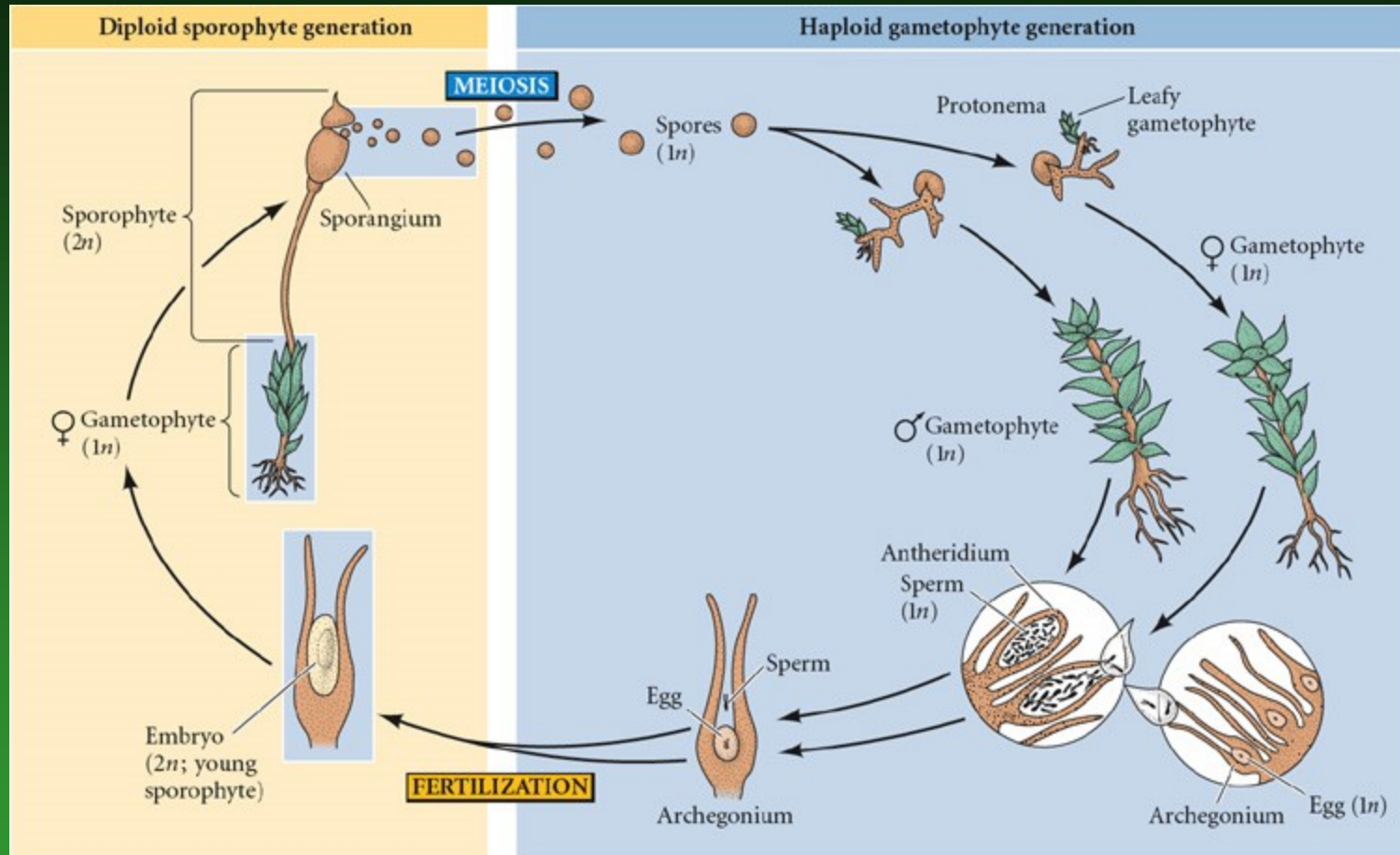
Petr Bureš: Prezentace přednášky Systém a evoluce vyšších rostlin - mechorosty

Drobné rostliny vlhčího prostředí, anatomicky velmi jednoduché, buď bez cévních svazků nebo jen s jednoduchými vodivými pletivy



Anatomickou jednoduchost kompenzují pospolitým růstem, při němž se vzájemně podpírají a brání se vysychání

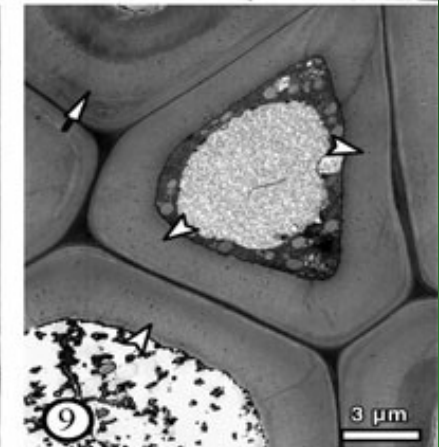
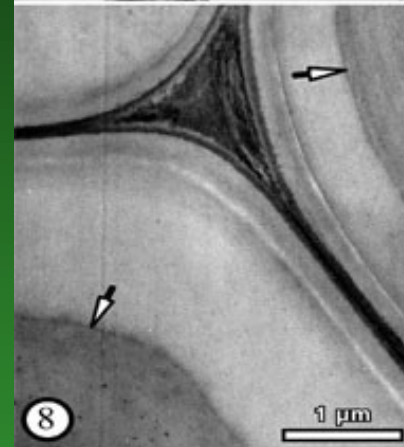
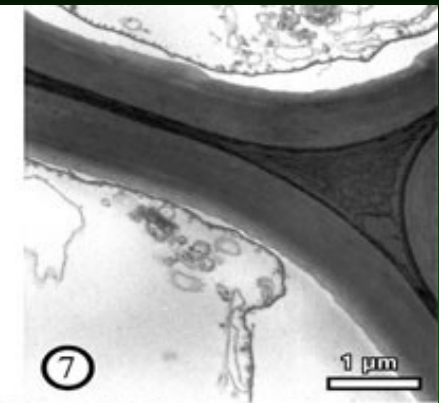
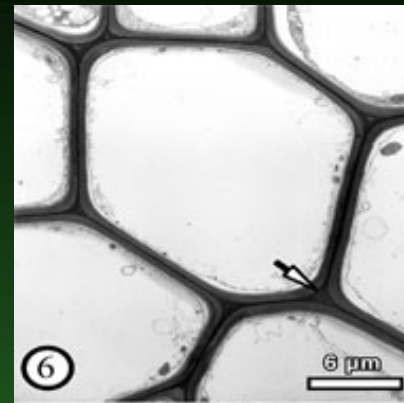
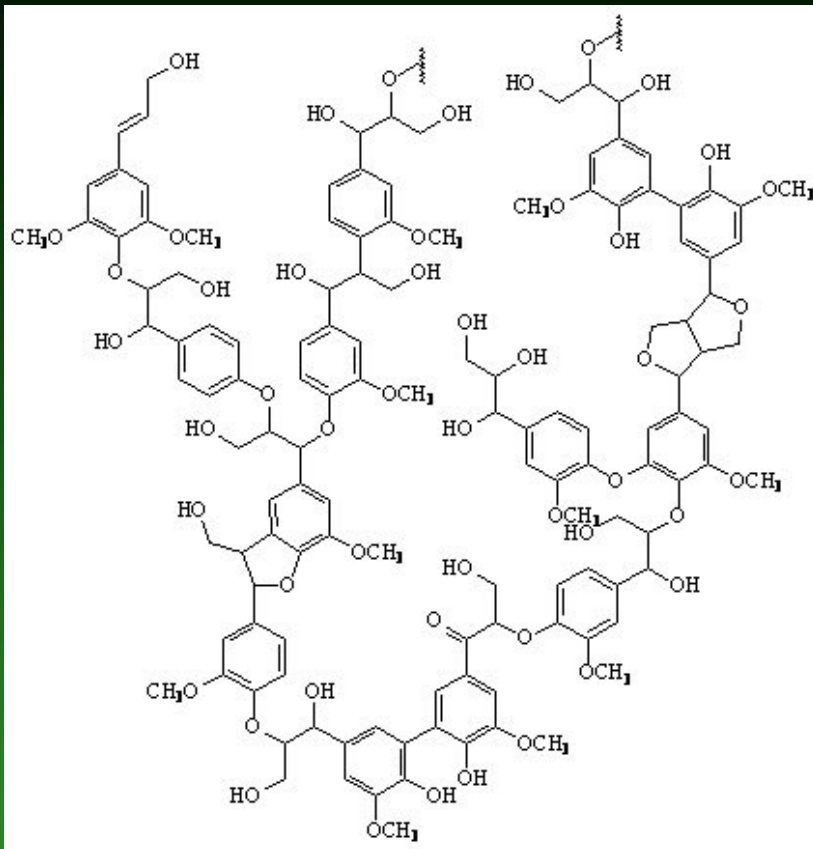
Rodozměna heteromorfická - gametofyt převládá



Gametofyt: zelený, existenčně samostatný, žije dlouhou dobu, diferencuje se z jediné terminální buňky, ne z meristému

Sporofyt obvykle nezelený, nevětvený s 1 sporangiem, výživou na gametofytu závislý

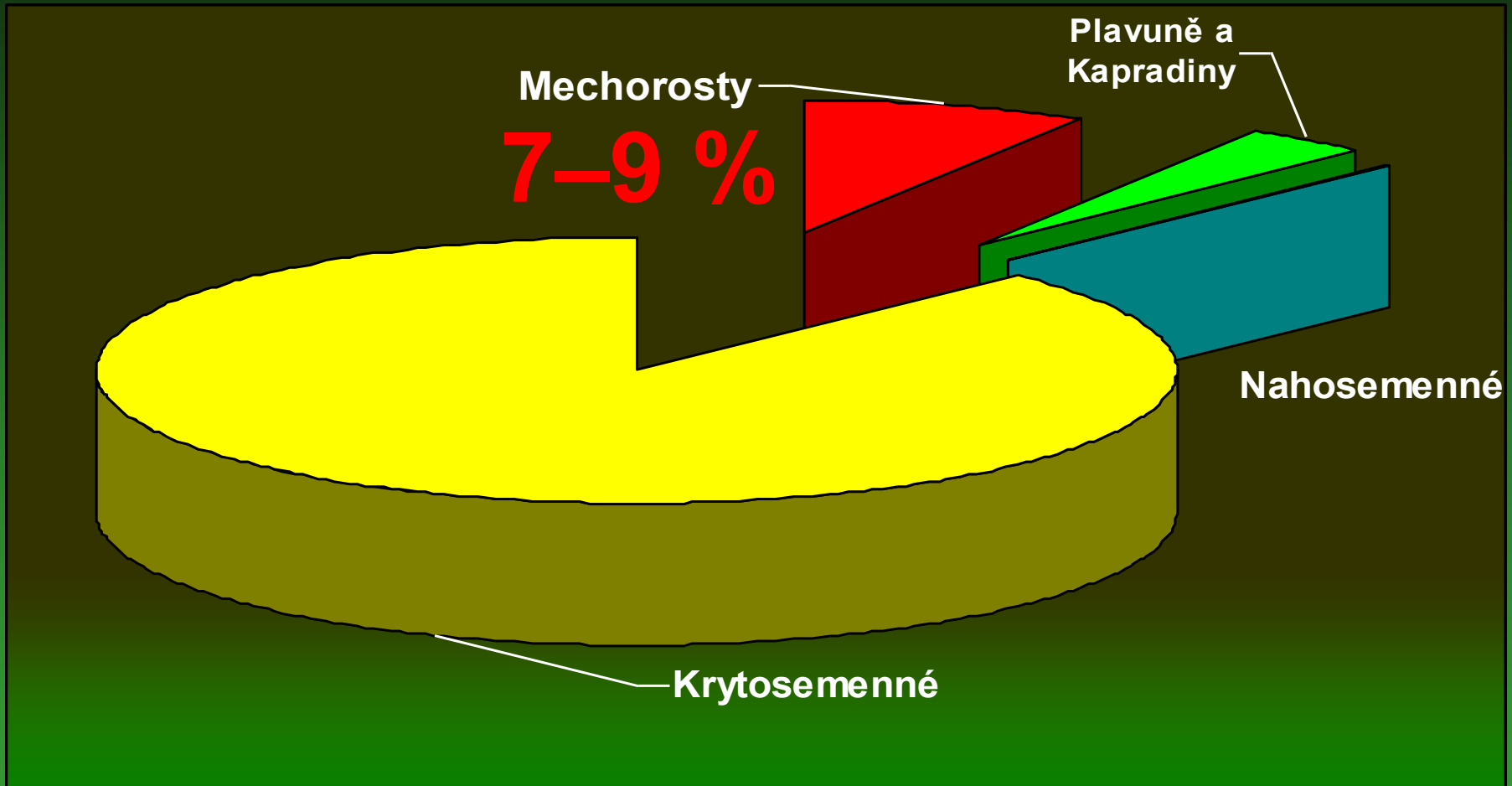




Na rozdíl od ostatních vyšších rostlin nemají mechorosty lignin,

je však pozoruhodné, že v genomu jediného zcela sekvenovaného mechu *Physcomitrella patens* bylo nalezeno všech 6 genů orthologních s těmi jež jsou u ostatních cévnatých rostlin nezbytné pro biosyntézu ligninu, které přitom naopak nebyly nalezeny v genomu sekvenované zelené řasy *Chlamydomonas reinhardtii*.

Srovnání počtu druhů mechorostů s ostatními skupinami vyšších rostlin: mechorosty 20–25 tis., plavuně a kapradiny 10–11 tis., nahosemenné 0,8-1 tis., krytosemenné 250–300 tis.



Gametofyt mechorostů je drobný od několika mm do několika cm, nejvýše zhruba do 50 cm (u ploníku)

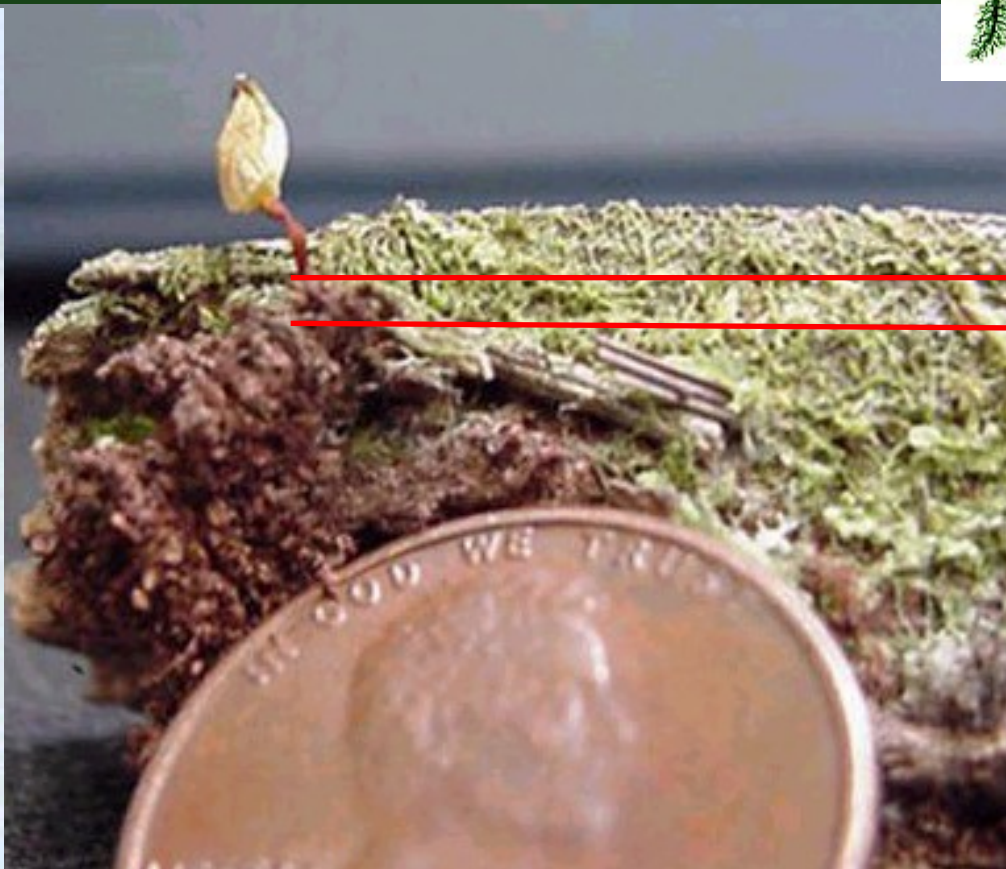


50 cm

1 mm

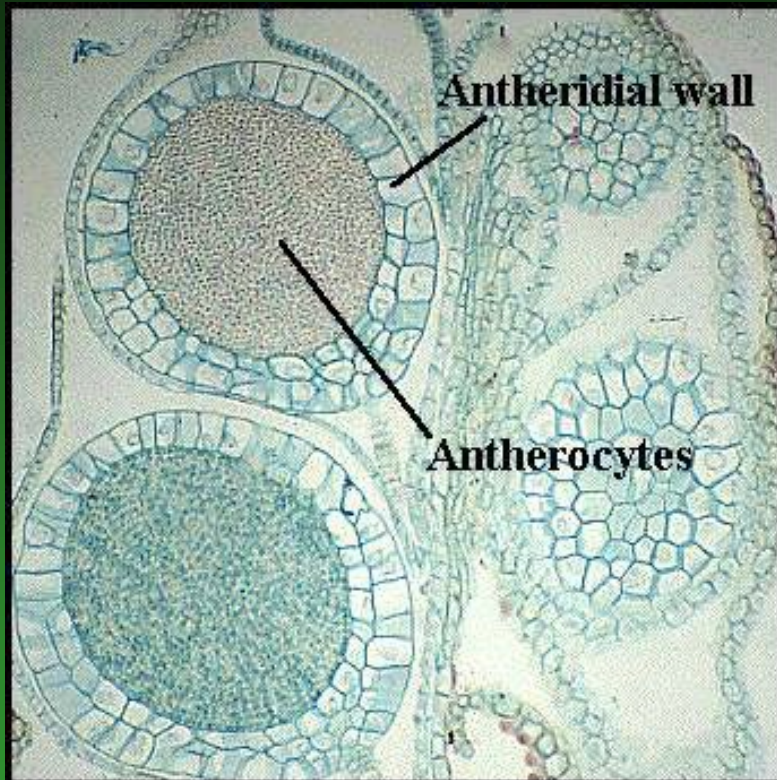


Lepidozia sp.



Buxbaumia aphylla

Samčí gametangia – **antheridia** (pelatky) – obvykle **kulovitá** nebo **elipsoidní**, buď **stopkatá** nebo **ponořená**. Produkuje **dvoubíčíkaté spermatozoidy**.



Antheridia vyplněna antherocyty = spermatogenními buňkami, ty se při dozrání rozdělí, každá ve dva spermatozoidy.

Vnější sterilní buňky stěny antheridia zeslizovají, jsou spermatozoidy vyplaveny deštěm nebo rosou ven.

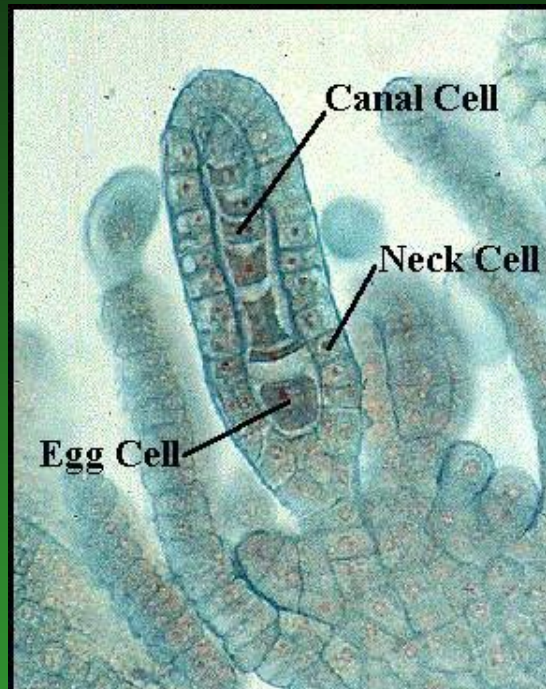
Deštěm nebo rosou vyplavené **spermatozoidy se** pomocí bičíků **pohybují v tenkém vodním filmu** pokrývajícím rostlinky mechorostů směrem proti koncentračnímu gradientu vytvářenému slizovitým sekretem kanálkových buněk.



*Bazzania
trilobata*

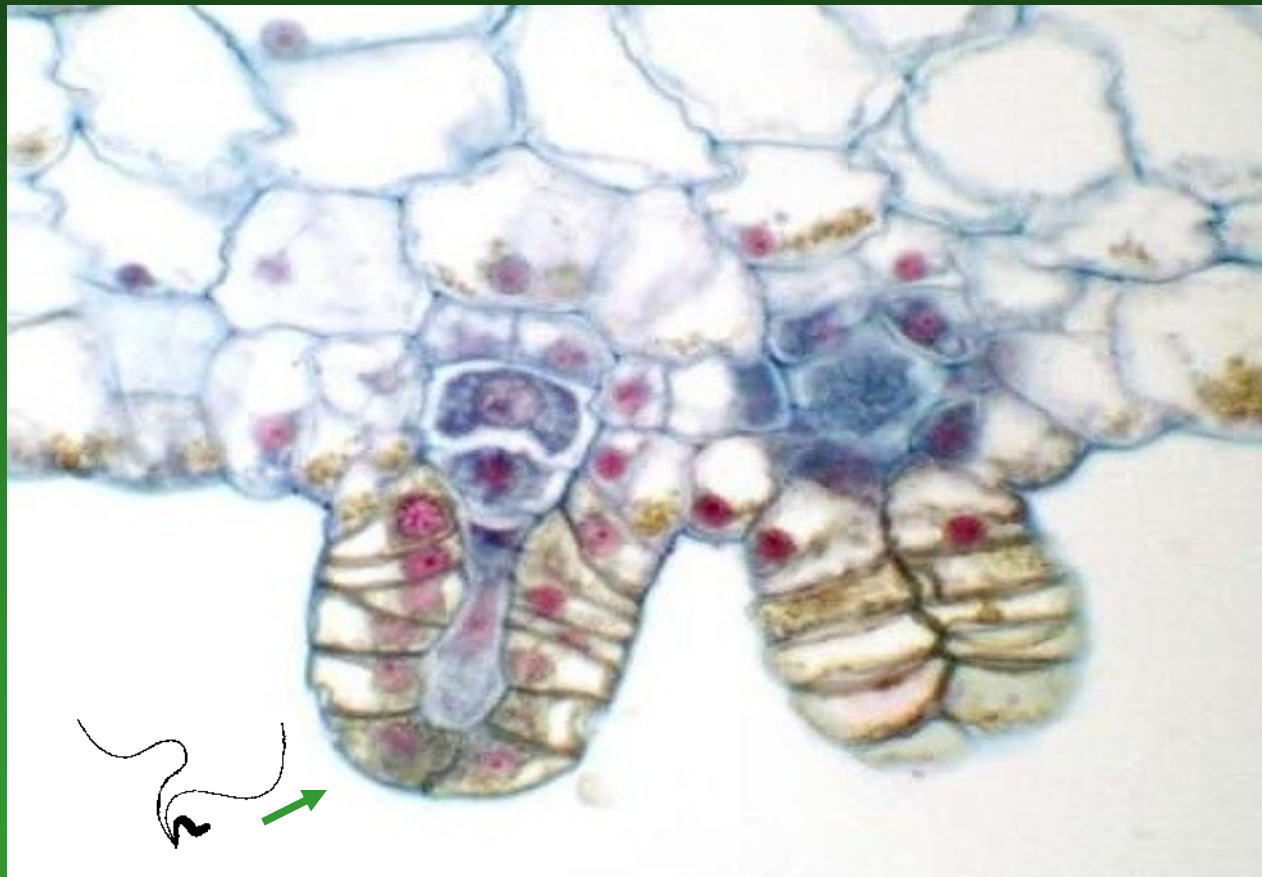


Samičí zárodečníky (*archegonia*), vznikají z 1 iniciální pokožkové buňky jsou lahvicovitého tvaru jednovrstevná s 1 oosférou, s buňkami kanálovými, krčkovými a břišními



Sterilní jednovrstevný obal vznikl v evoluci důsledkem terestrializace (přechod z vody na souš). Mechorosty tato společná vlastnost řadí k ostatním vyšším rostlinám, které všechny mají archegonia stejné stavby.

Krčkové buňky, tvořící zúženou část archegonia se otvírají hygroskopicky, jako průduchy. Voda vnikne dovnitř krčku (stylidium). Kanálkové buňky, tvořící vnitřek krčku praskají a uvolněné enzymy vytvoří z jejich obsahu sliz (obsahující pektiny), tento sliz chemotakticky přitahuje spermatozoidy k oosféře.





Adaptace na přežití při
vyschnutí

Poikilohydrie



V životním cyklu jsou odkázány na vodu: vyhledávají proto vlhké prostředí



Mechorosty rostou na vlhké obnažené půdě



... v přízemním (mechovém) patru luční vegetace



... na
rašelištích



Splachnum



... v lesích, na pařezech a kmenech stromů





na povrchu listů



játrovka *Radula compacta* rostoucí na listu kapradiny rodu *Blechnum* (Blue Mountains)

... na vlhkých skalách

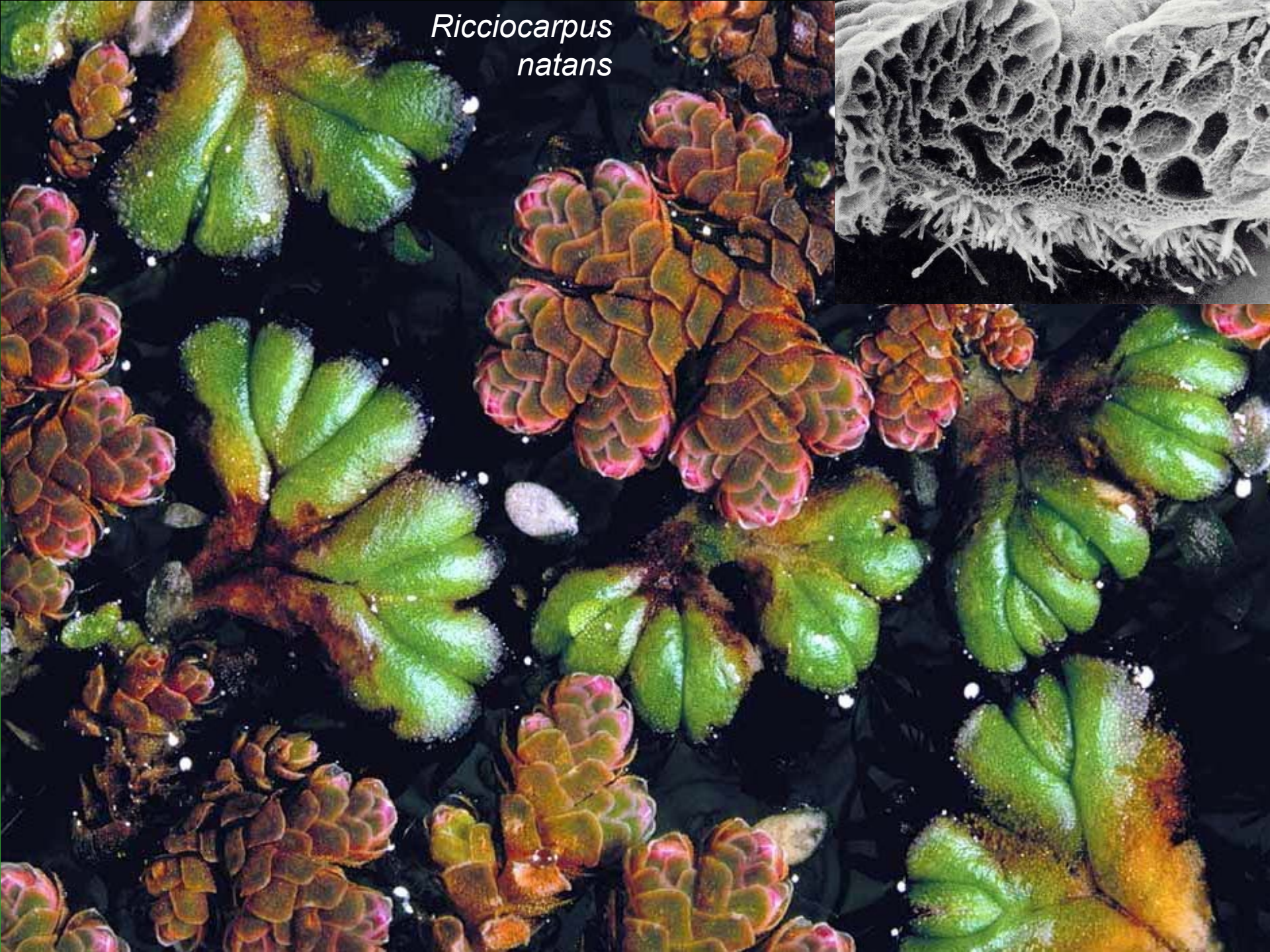




... na
prameništích a
podél potoků



*Ricciocarpus
natans*



pod hladinou stojatých vod – játrovka trhutka
plovoucí *Riccia fluitans*

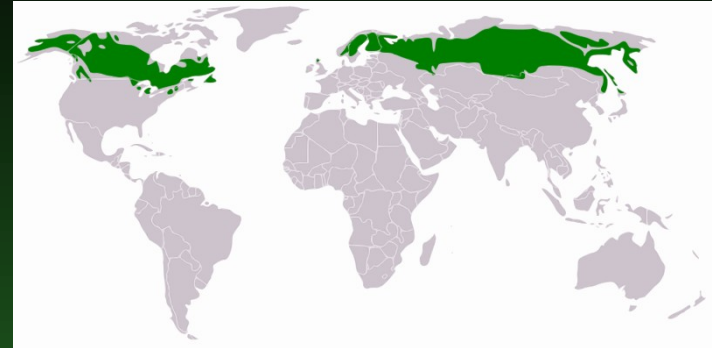


dokonce i v proudící vodě



mech pramenička *Fontinalis antipyretica*

**Vazbou na chlad a vlhko
vymezuje geograficky a výškově
vegetaci v jejíž skladbě
mechorosty dominují**



boreální pásmo –
tajga

Vazbou na chlad a vlhko
vymezuje geograficky a výškově
vegetaci v jejíž skladbě
mechorosty dominují



arktická
klimatická zóna
tundra

**Vazbou na chlad a vlhko
vymezuje geograficky a výškově
vegetaci v jejíž skladbě
mechorosty dominují**



**Vegetace
alpínského
stupně**

ve vysokohořích
nad horní hranicí
lesa připomínající
tundru

Poikilohydrie (nedotažená terestrializace ?)

Vazba na vlhké prostředí je u mechorostů podmíněná jejich neschopností regulovat vnitřní obsah vody

Ten je víceméně řízen stavem prostředí

K vyschnutí a obnovení metabolických funkcí dochází v řádu hodin



Ostatní vyšší rostliny, pokud je u nich vyschnutí slučitelné se životem, vyžadují desítky hodin

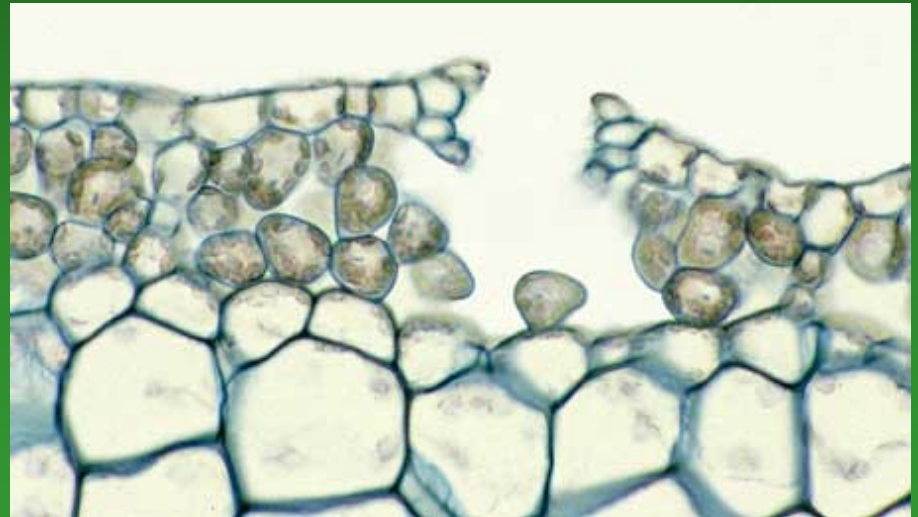
Oddělení *Marchantiophyta* (jätrovky)





(1) Nemají regulovatelné průduchy

Místo nich někdy trvale otevřené otvory



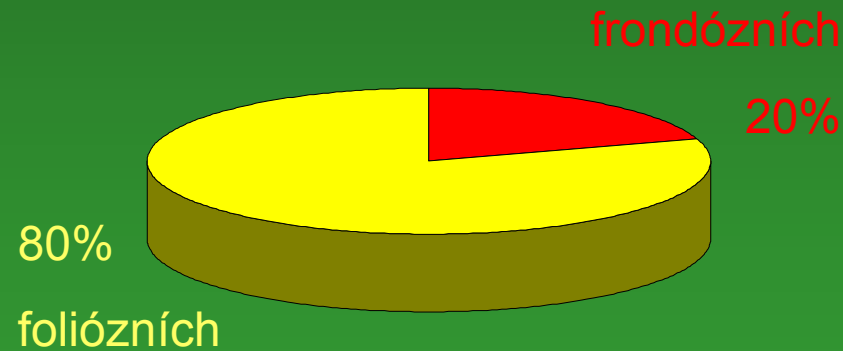
Gametofytní stélka **foliózní** nebo **frondózní**



Bazzania

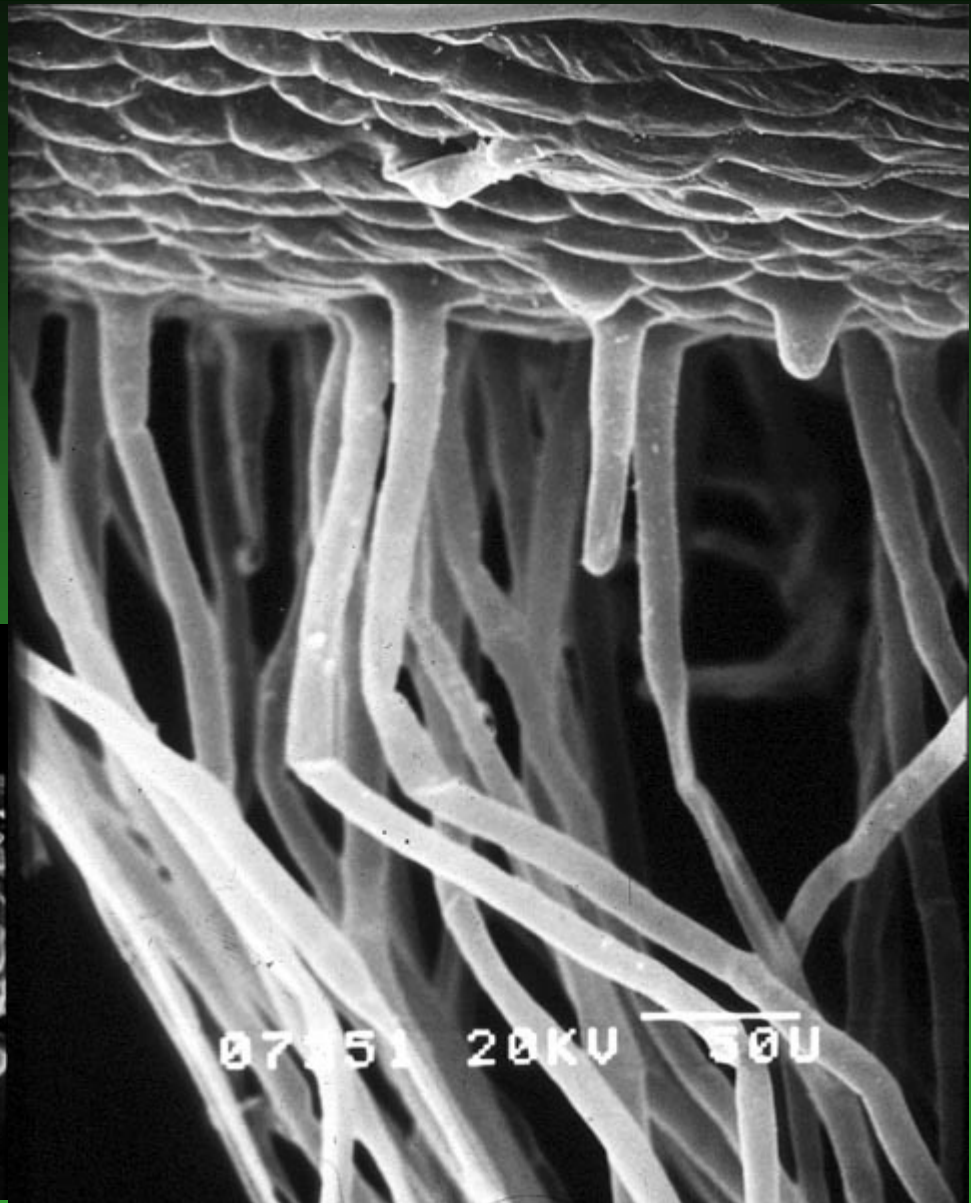
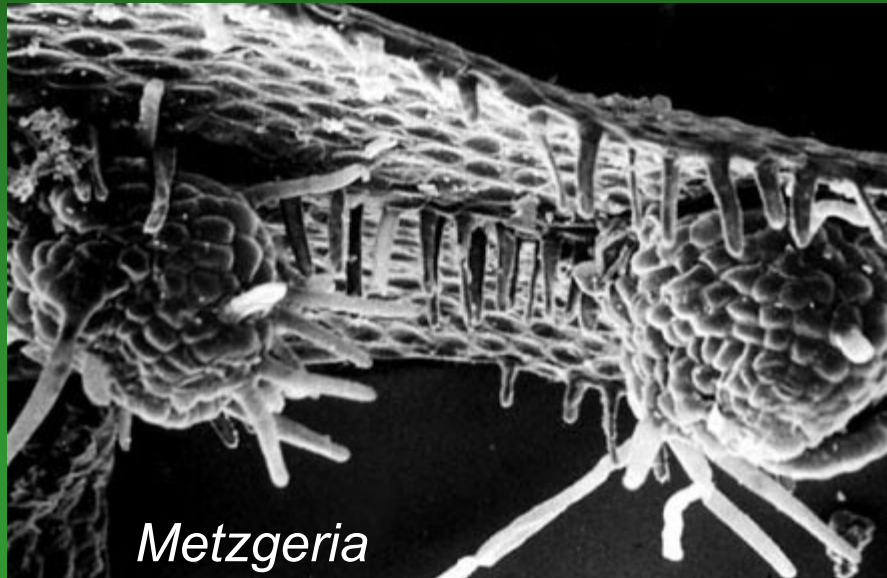


Conocephalum

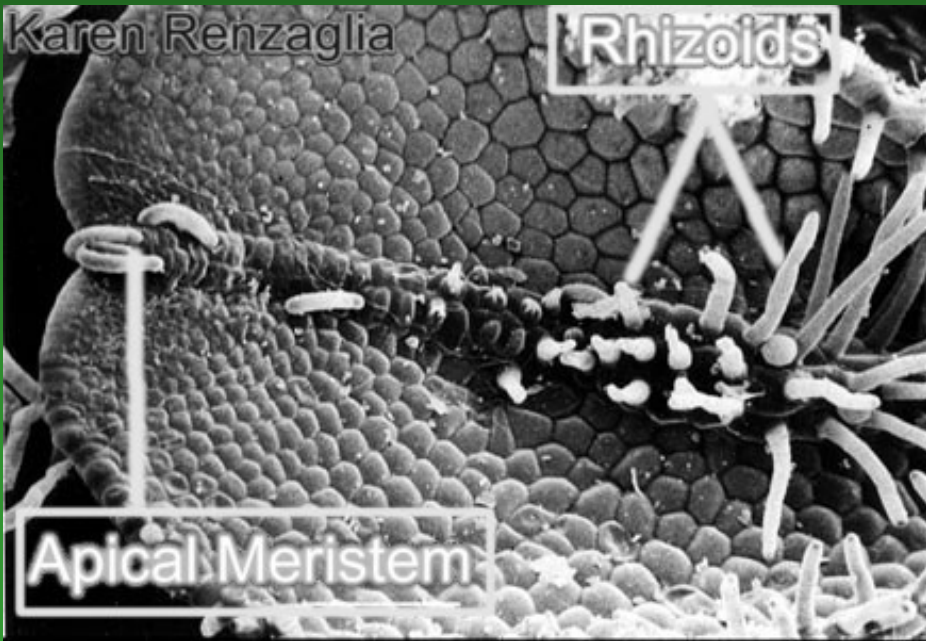
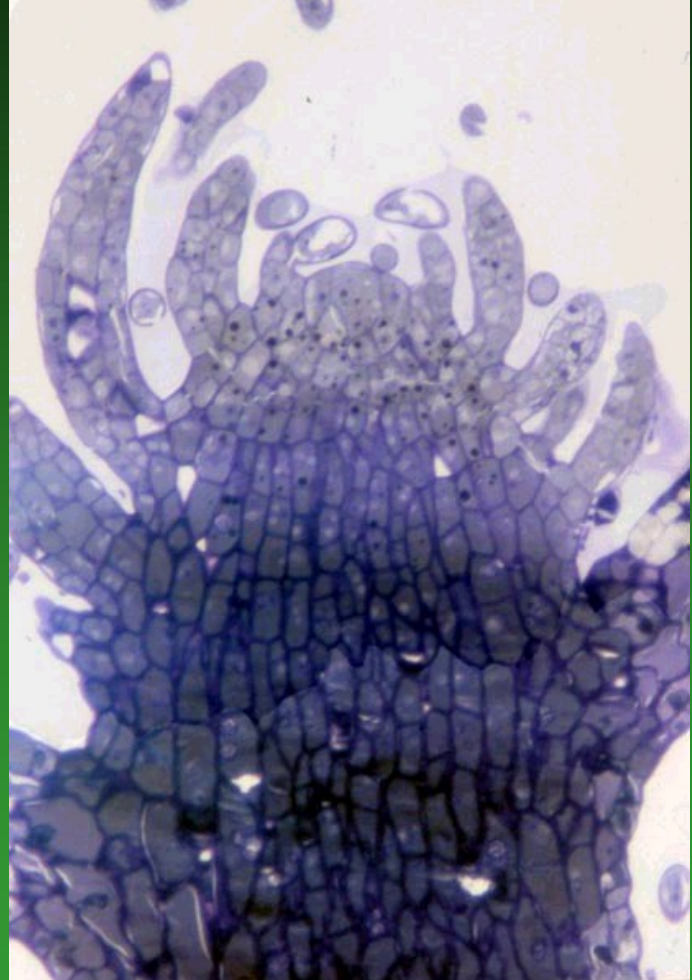
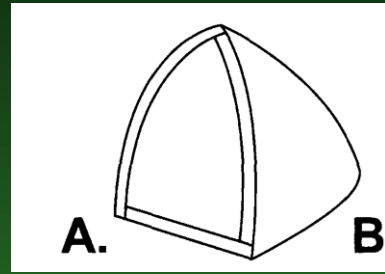
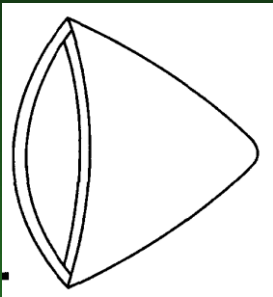


**(2) rhizoidy hyalinní,
jednobuněčné**

(na středním žebru laloků u
frondózniích, poblíž břišních
lístků u foliózních)



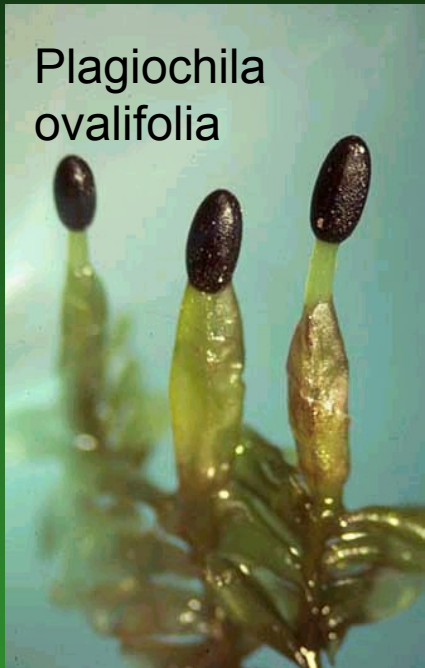
(3) Terminální buňka dvouboká nebo trojboká (tetraedrická), buňky odděluje do dvou nebo třech směrů.



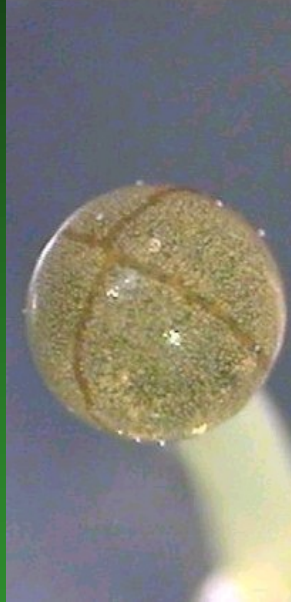
(4) Tobolka je kulovitá nebo elipsoidní,

Bez columelly (vnitřního sloupku), zpravidla tmavě pigmentovaná;

Otvírá se obvykle čtyřmi chlopněmi či nepravidelným rozrušením stěn.



Liverwort capsule (PELLIA) before and after dehiscence. The brown fluff on the right is a mass of elaters.



(5) V tobolkách kromě spor také mrštníky (elaters) = sterilní buňky se spirálovitě ztlustlou stěnou, jsou schopné prudkých rotačních hygrokopických pohybů vymršťujících spory ze sporangia.



Plagiochila ovalifolia

Na rozdíl od mechů, které podle počasí uvolňují pomocí peristomu spory z tobolek několik dní, vypráší tak játrovky celý obsah tobolek během několika minut.

Pellia epiphylla elaters po vyprášení výtrusnice

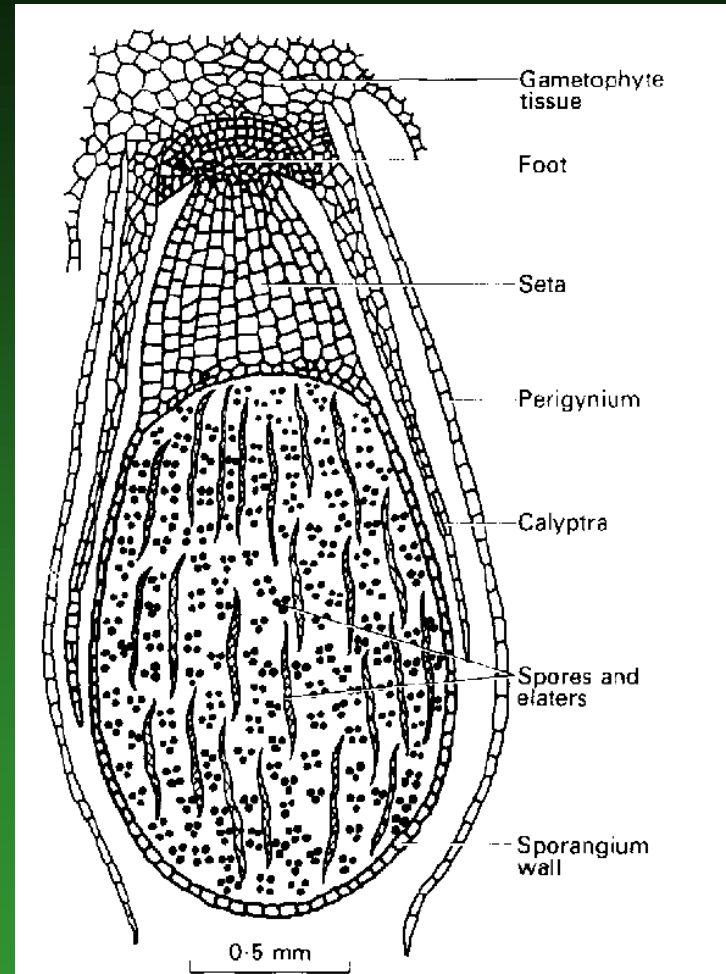
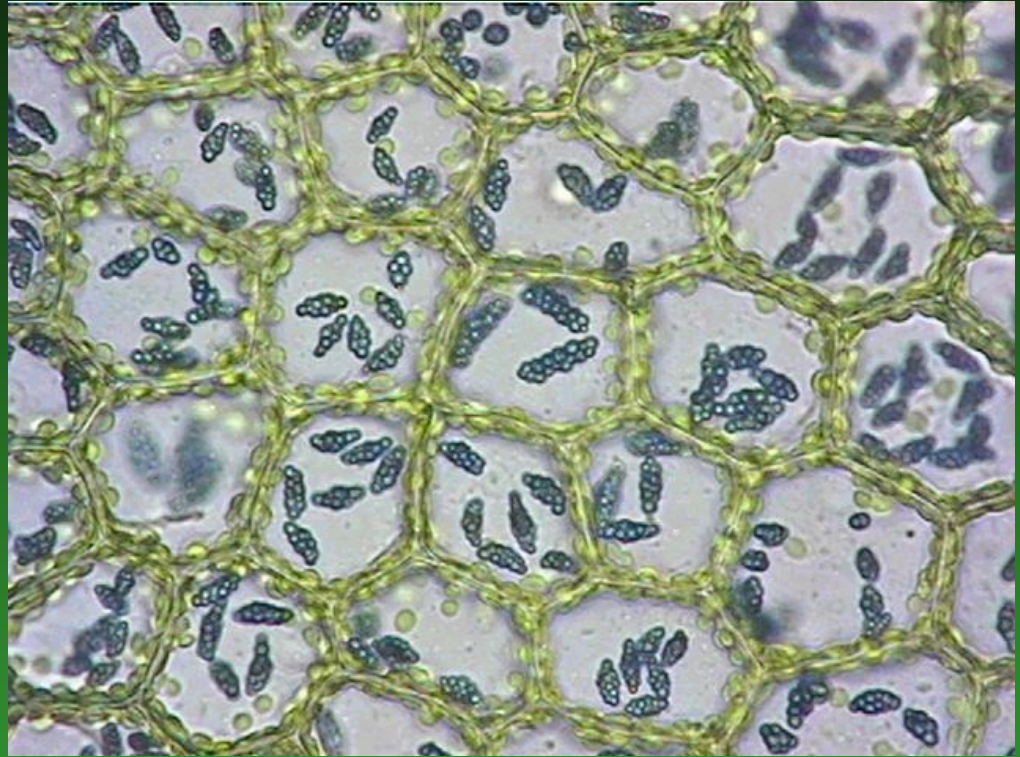


Figure 5.8 *Marchantia polymorpha*. Longitudinal section of sporophyte rupturing the calyptra. Note the parallel alignment of the elaters. (After Parihar. 1967. *Bryophyta*. Central Book Depot, Allahabad.)

(6) Olejová tělíska – unikátní zásobní organely obsahující **éterické terpenoidní oleje** (na povrchu ohraničené membránou jako skutečné organely)

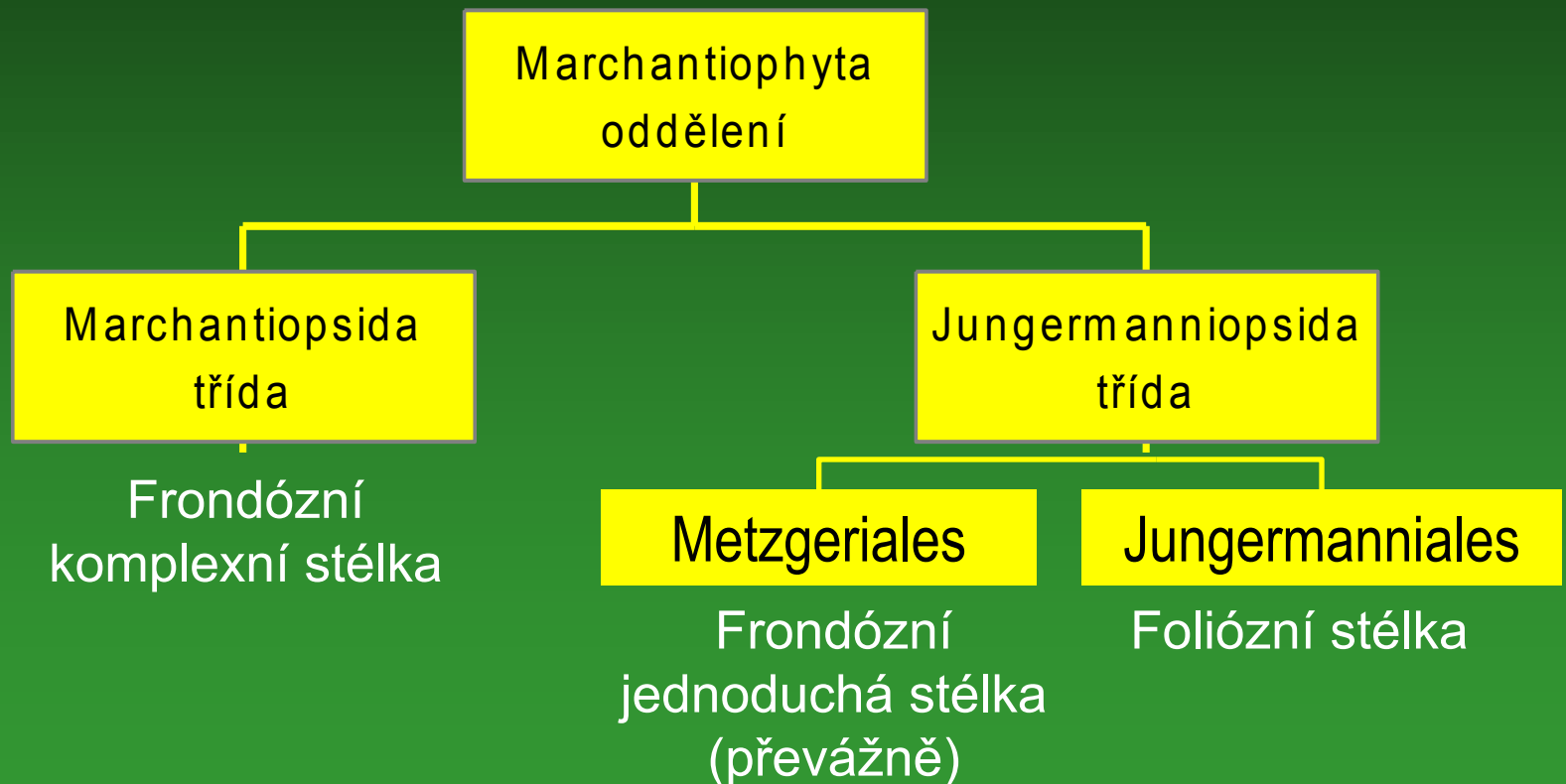
Pach těchto olejů odrazuje živočichy od konzumace jätrovek; tyto oleje však mají také antimikrobiální účinky a některé z nich se osvědčily při výrobě léků k léčbě rakoviny.



Calypogeia peruviana

Vnitřní klasifikace a zástupci játrovek.

Celkem: asi 350 rodů / přibližně 8000 druhů

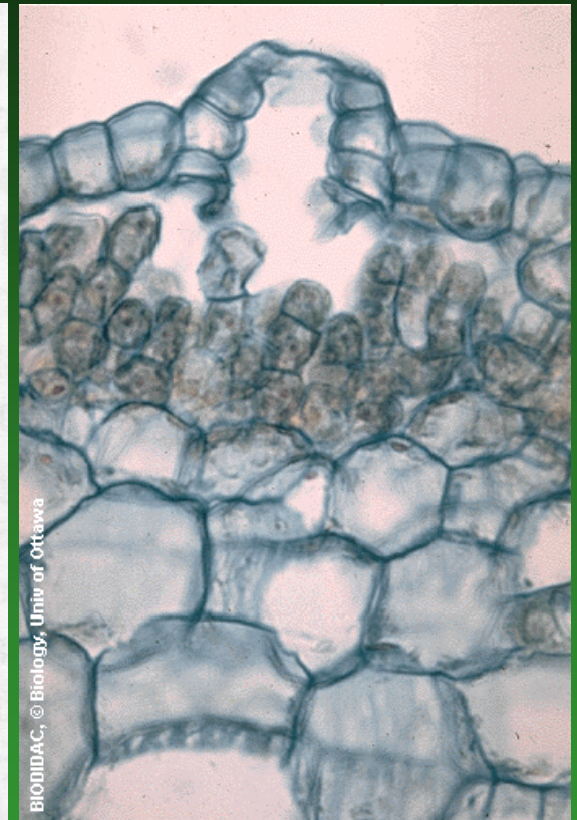
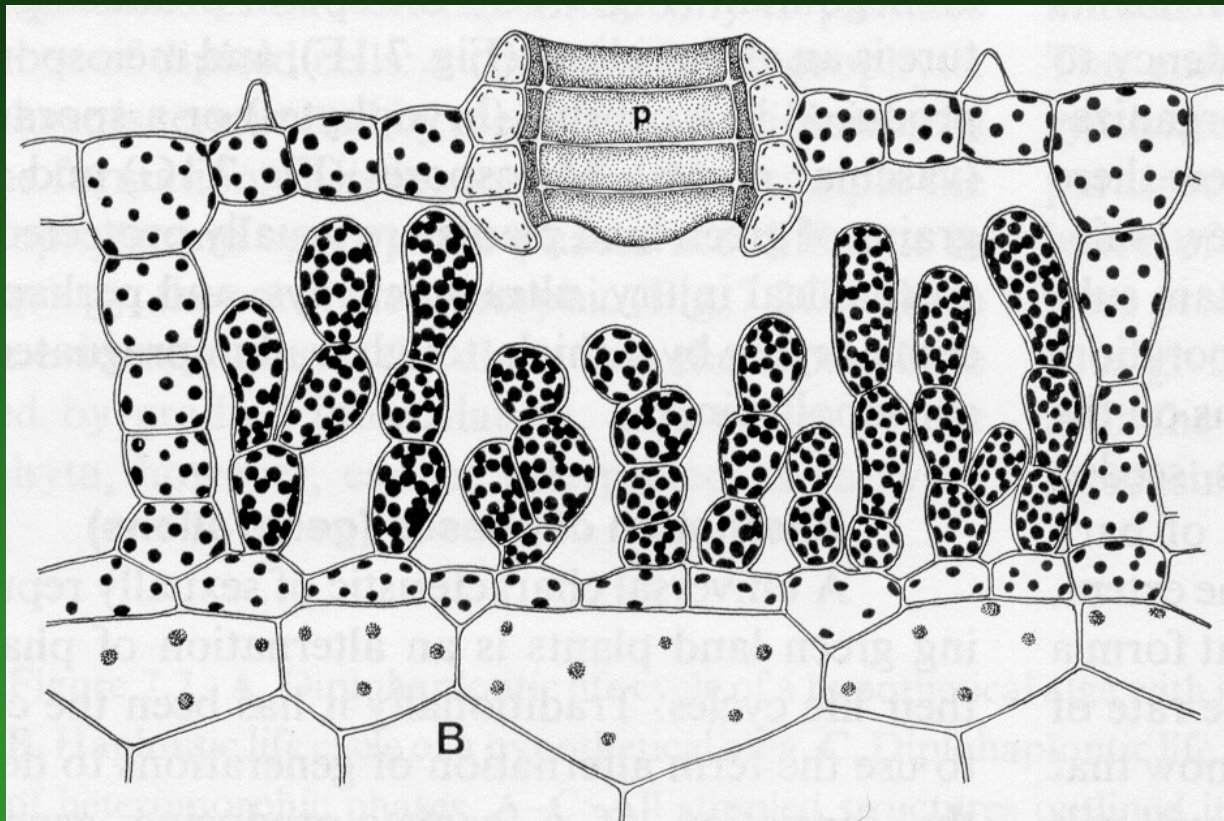


Marchantiopsida, gametofytní stélka frondózní, Nejznámější porostnice mnohotvárná (*Marchantia polymorpha*; *Marchantiaceae*) roste na obnažené půdě v lesích i na loukách, často najdeme i ve sklenících. Nápadná je zejména v plodném stavu s receptakuly.



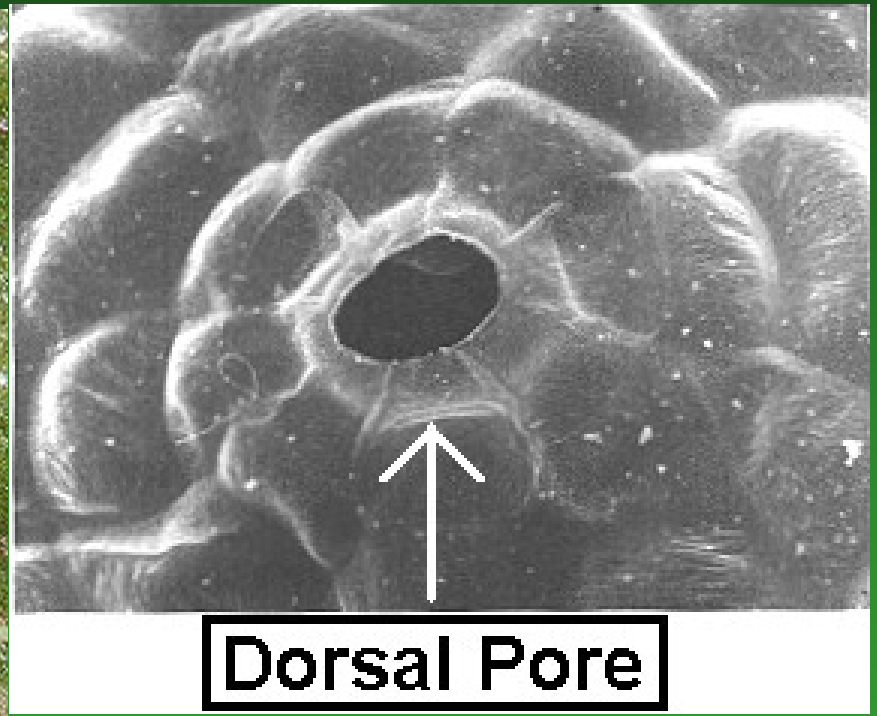
Z didaktického hlediska je *Marchantia polymorpha* vděčným objektem. Snadno dostupná, nabízí k demonstraci řadu znaků jatrovek.

Frondozní stélka je komplexní = vnitřně diferencovaná na **kompartmenty** (vzduchové dutiny) kryté epidermální vrstvou buněk uprostřed se **soudkovitým dýchacím otvorem**



BIODIAC, © Biology, Univ of Ottawa

Povrch stélky se často např. u porostnice (*Marchantia*) nebo mřížovce (*Conocephallum*) jeví jako **sít' políček** (kompartmentů) **uprostřed s tečkou** (dýchacím otvorem).

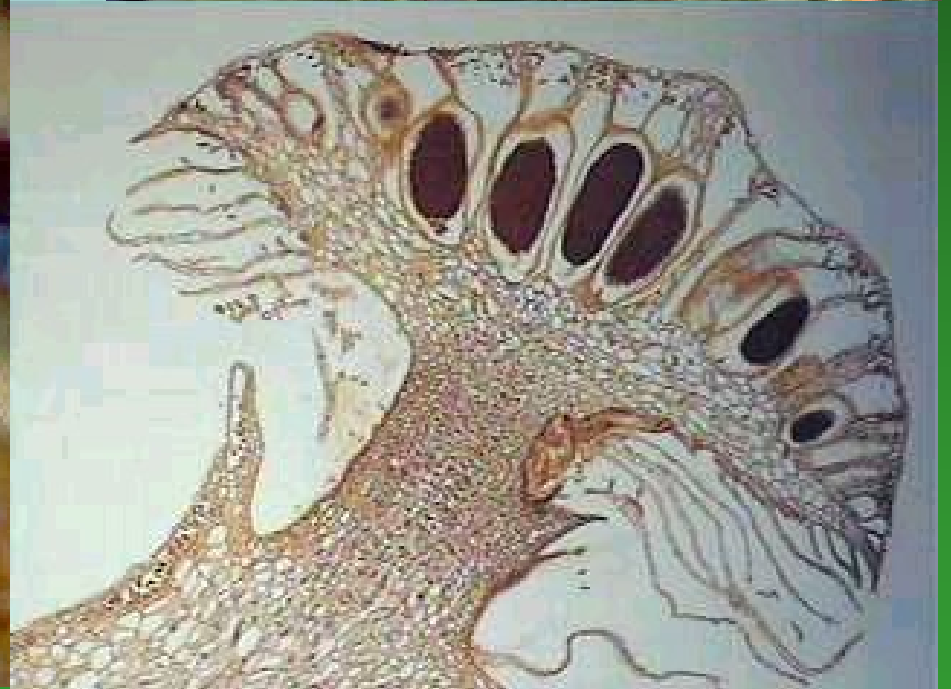


Dorsal Pore

Gametangia bývají ponořená ve stélce nebo na gametangioforech s receptakuly.



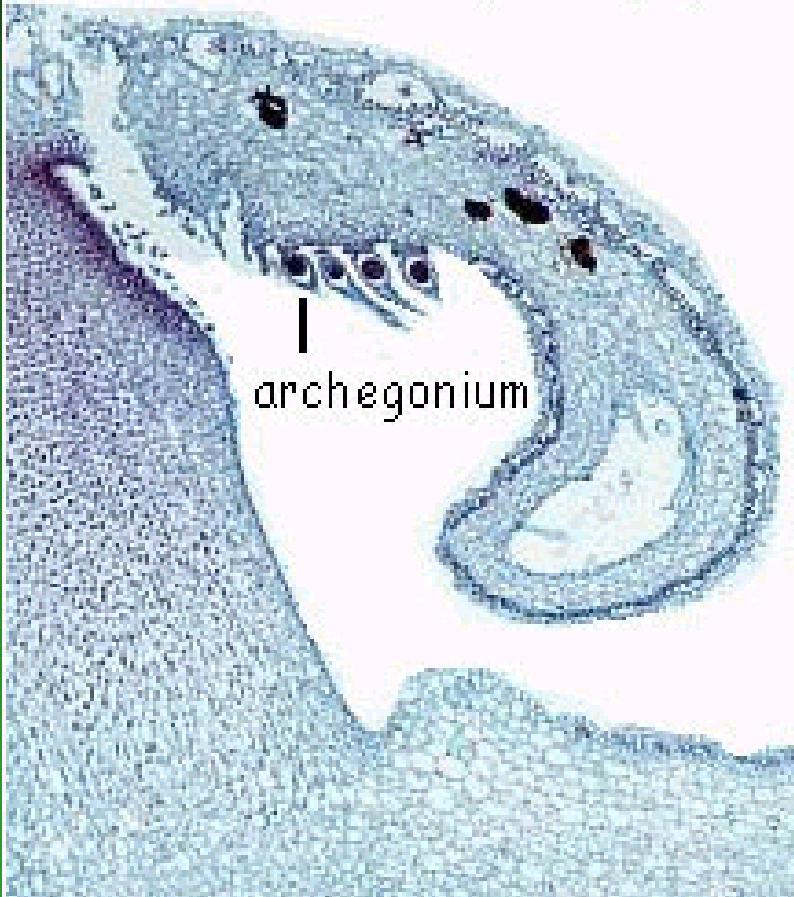
U *Marchantia polymorpha* jsou antheridia ponořena na svrchní straně laločnatých receptakul



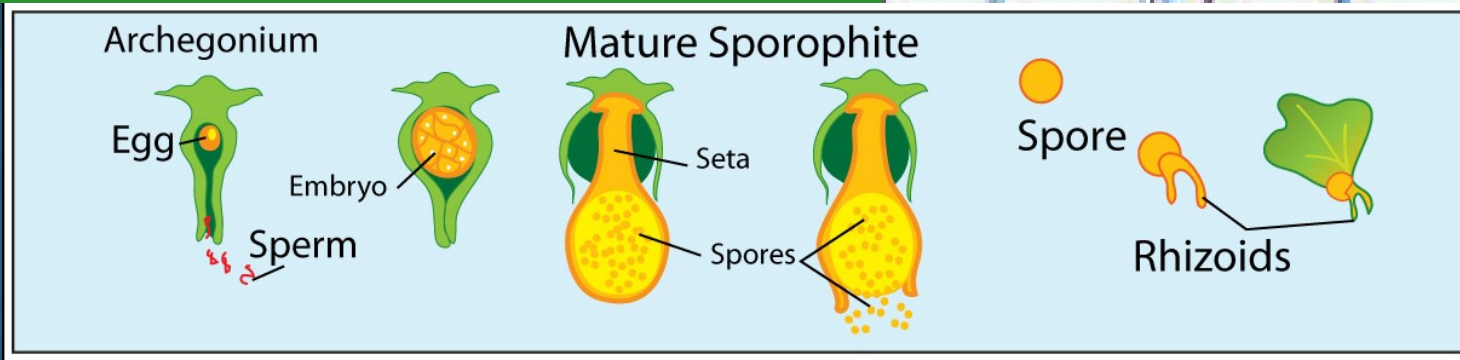
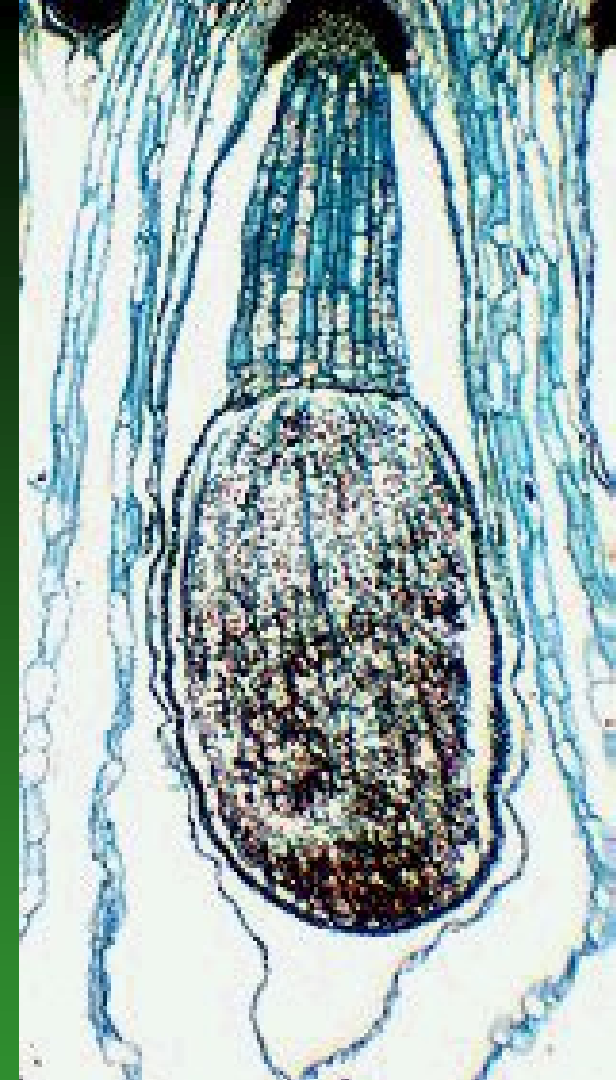
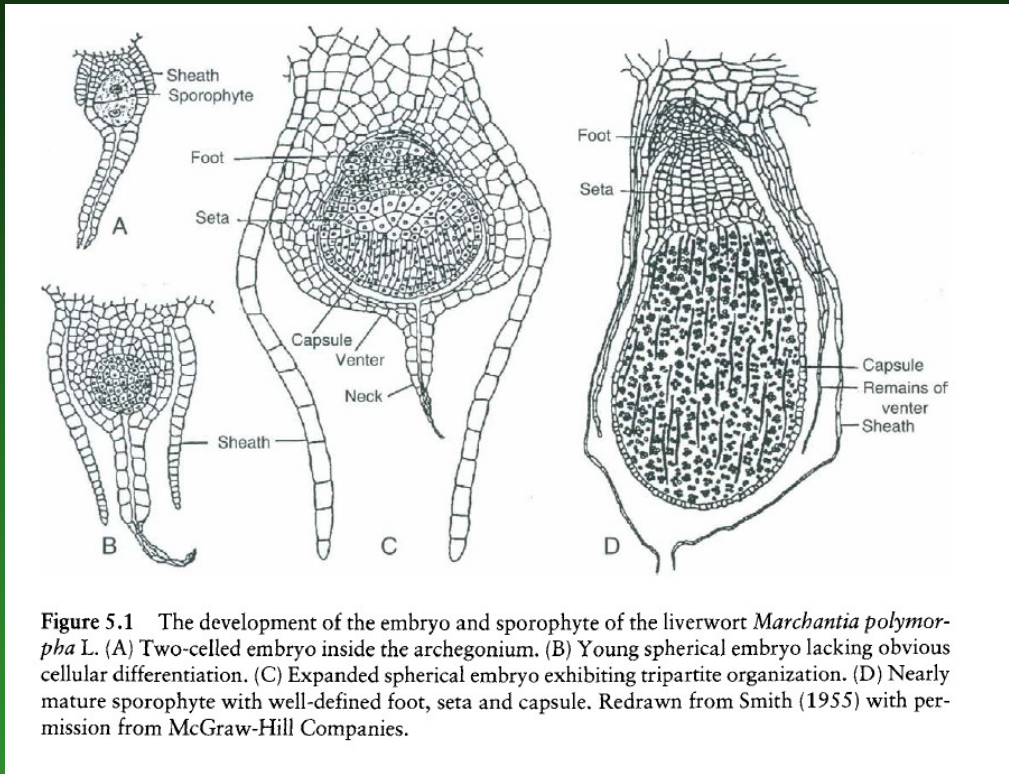
Marchantia polymorpha má archegonia
přisedlá na spodní straně „děštníkovitých“
receptakulí



Marchantia female gametophyte



Sporofyt - drobný, seta velmi krátká.
Na bázi s transportním pletivem placenty.
Nemá interkalární meristém jako hlevíky



K vegetativnímu rozmnožování u *Marchantia polymorpha* slouží pohárky s diskovitými rozmnožovacími tělísky (gemmae)



Marchantia polymorpha

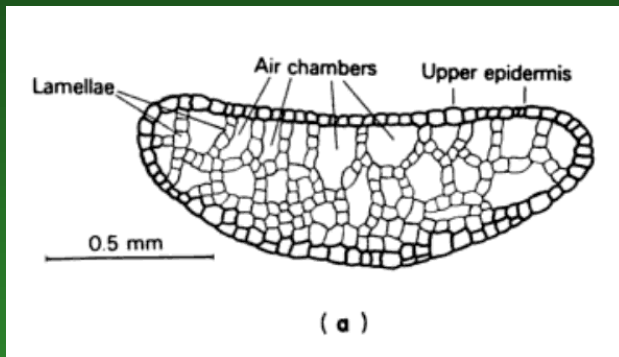
showing gemmae cups



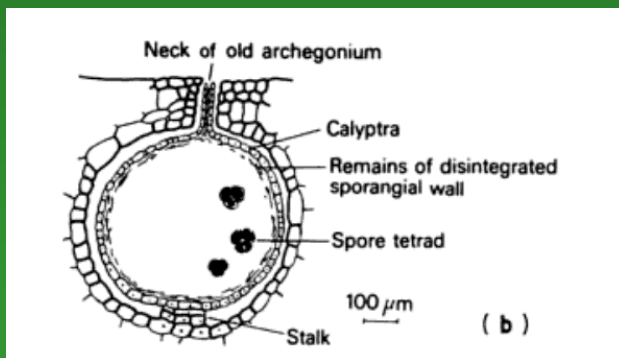
Někteří zástupci tř. *Marchantiopsida* se druhotně přizpůsobili životu ve vodě (čel. *Ricciaceae*)



Riccia fluitans, trhutka plovoucí, pěstuje se také v akváriích

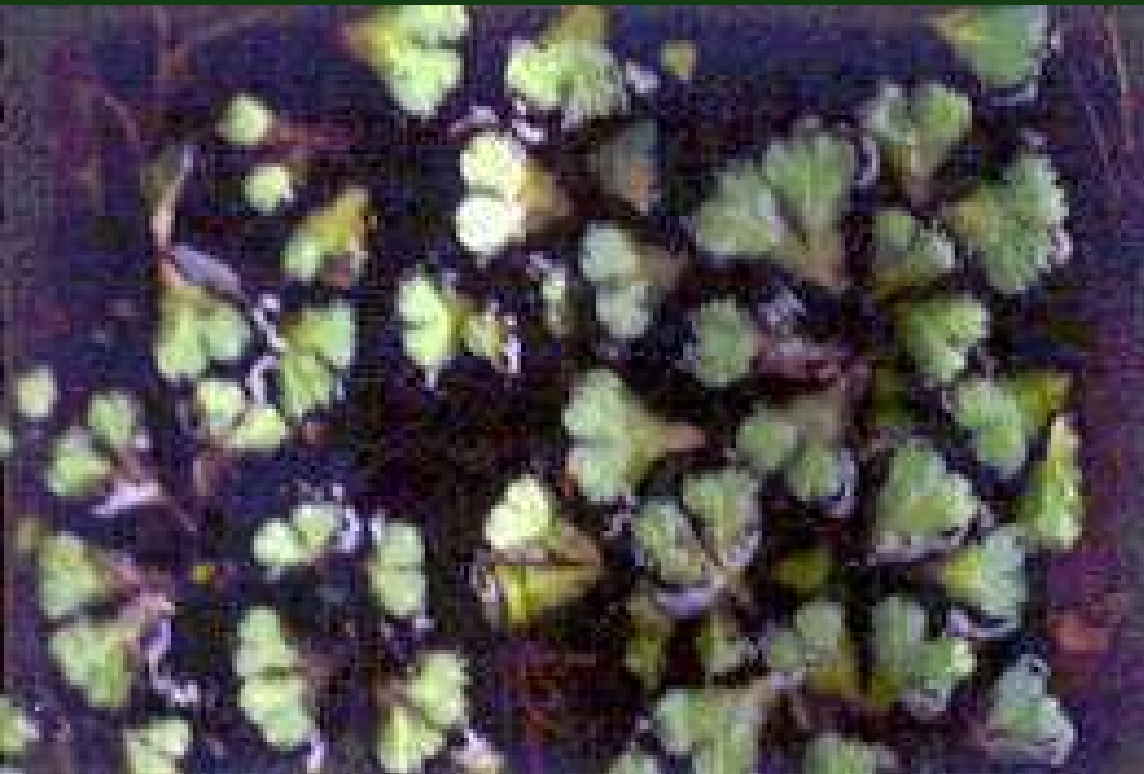


Stélka vodních jatrovek má vzdušné dutiny



Vývoj sporofytu probíhá u těchto druhů uvnitř sporofytu

Jiným zástupcem řádu čel. *Ricciaceae* je *Ricciocarpus natans*, plovoucí podobně jako okřehky na vodní hladině stojatých vod.



Třída *Jungermanniopsida*

se dvěma podtřídami *Metzgeriidae* a *Jungermanniidae*.



Metzgeria hamata



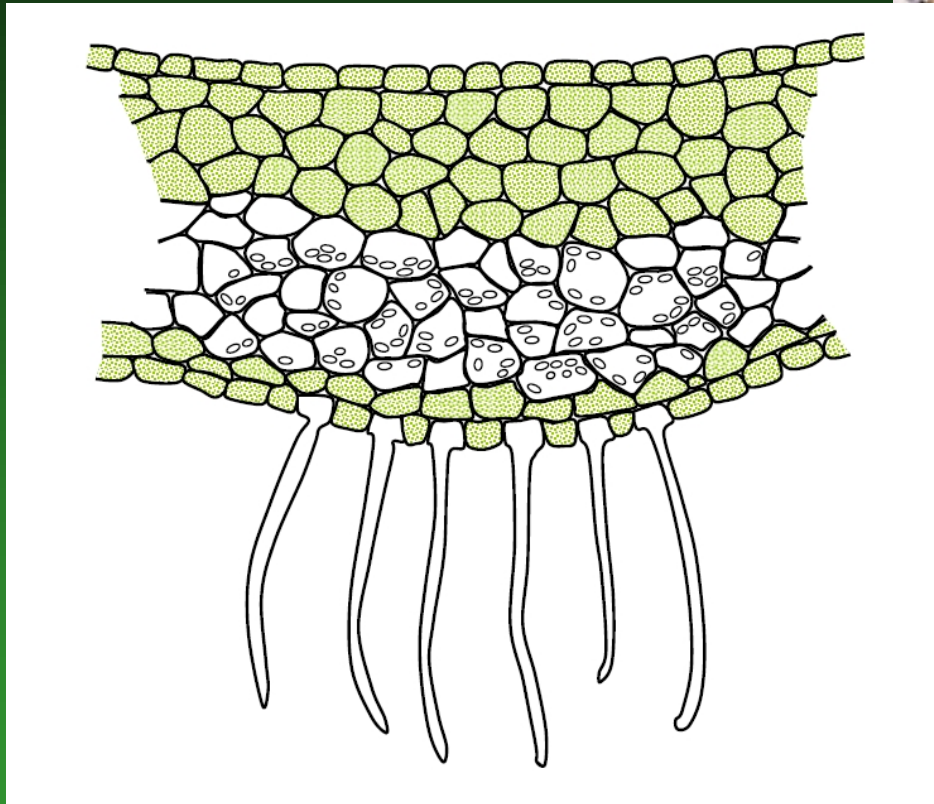
Jungermannia
evansii

Podtřída *Metzgeriidae* (30/ca 570), gametofytní stélka frondózní jednovrstevná, seta vyvinutá.

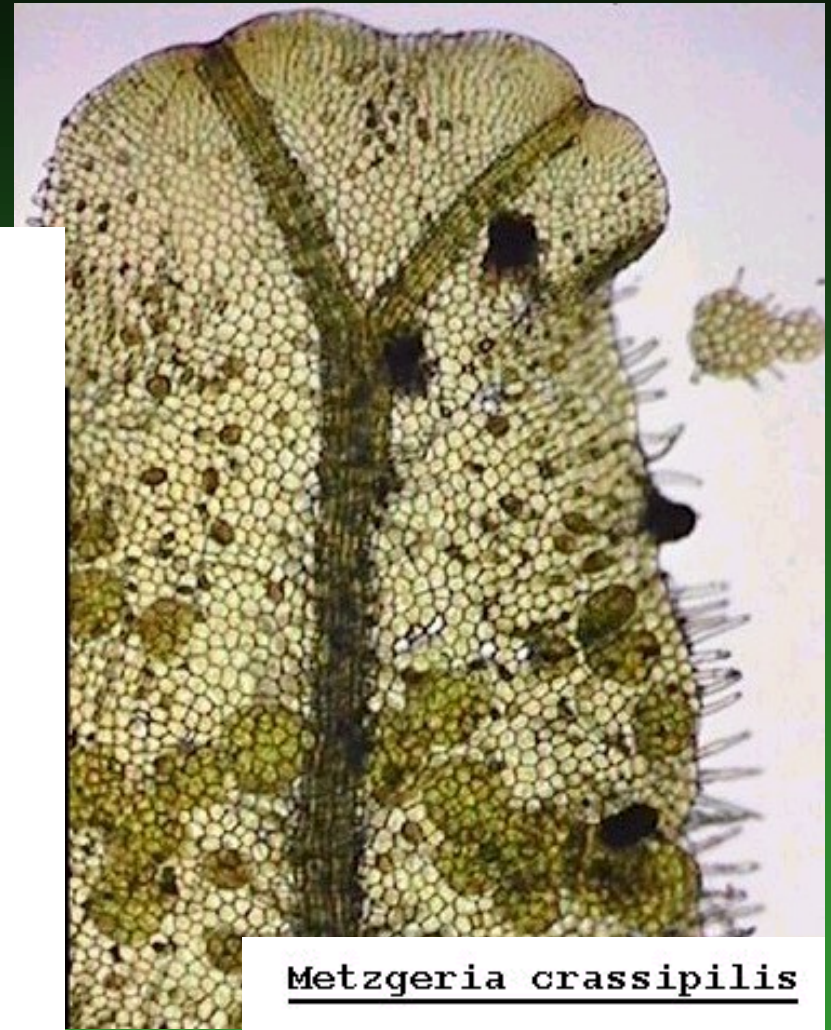


Z našich zástupců je známější např. kroknice vidličnatá (*Metzgeria furcata*) rostoucí na kůře stromů s pentlicovitou vidličnatě větvenou stélkou.

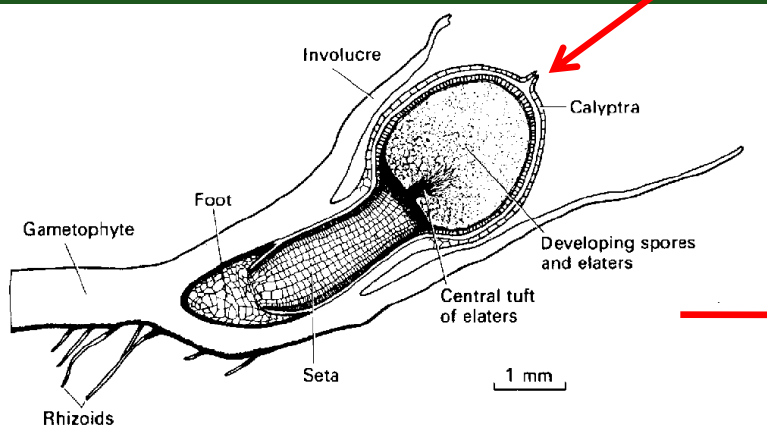
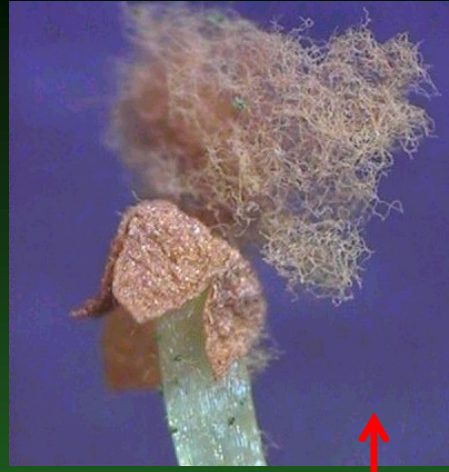
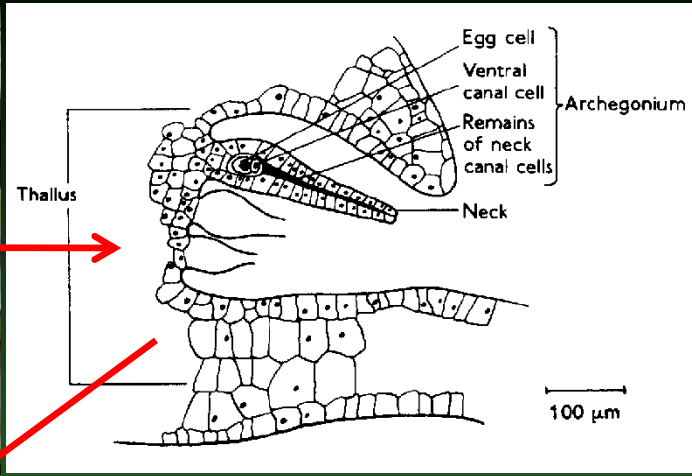
Frondózní stélka je zčásti tvořena jednou vrstvou stejnocenných buněk



Na žebro vyrůstají jednobuněčné hyalinní rhizoidy



Protáhlé buňky plnicí vodivou a mechanickou funkci tvoří střední žebro



Pellia - archegonia na okraji laloků, tobolka se 4 chlopněmi

Pellia - antheridia zanořená v
lalocích, otvory ústí na svrchní
straně stélky

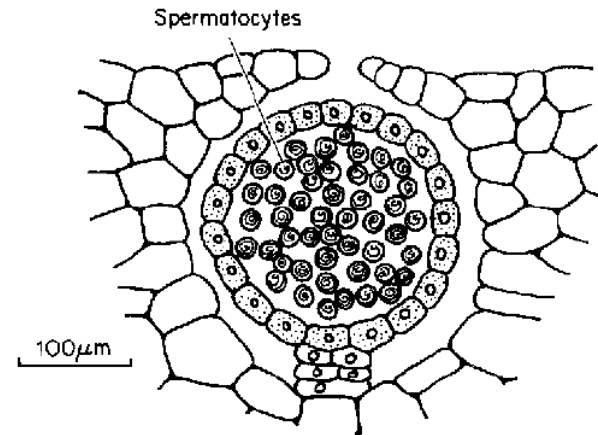
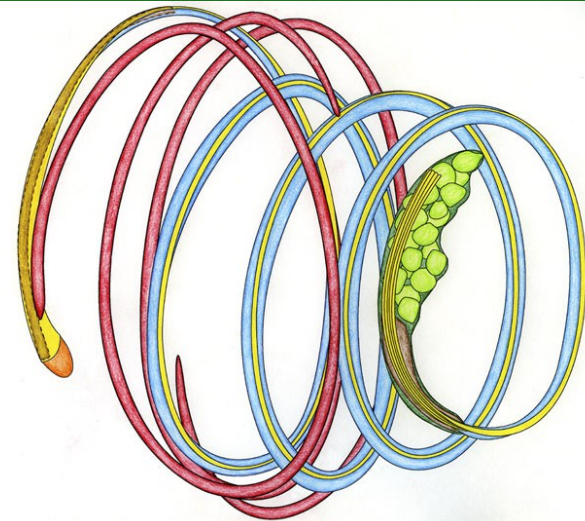


Figure 5.11 *Pellia*. Vertical section through antheridium.

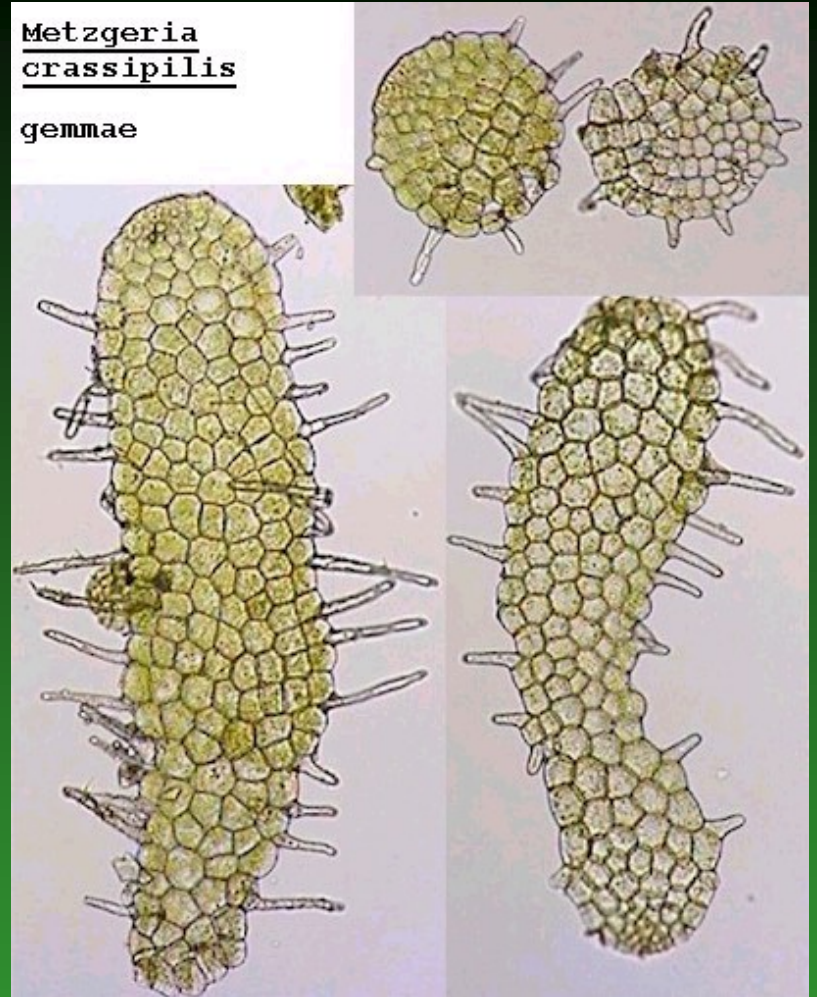


Tak jako *Marchantia* může se i *Metzgeria* množit tělísky vegetativně

Metzgeria fruticulosa



Metzgeria
crassipilis
gemmae



V příhodných podmínkách vyrostou na těliscích rhizoidy a tělíska regenerují v nové stélky.

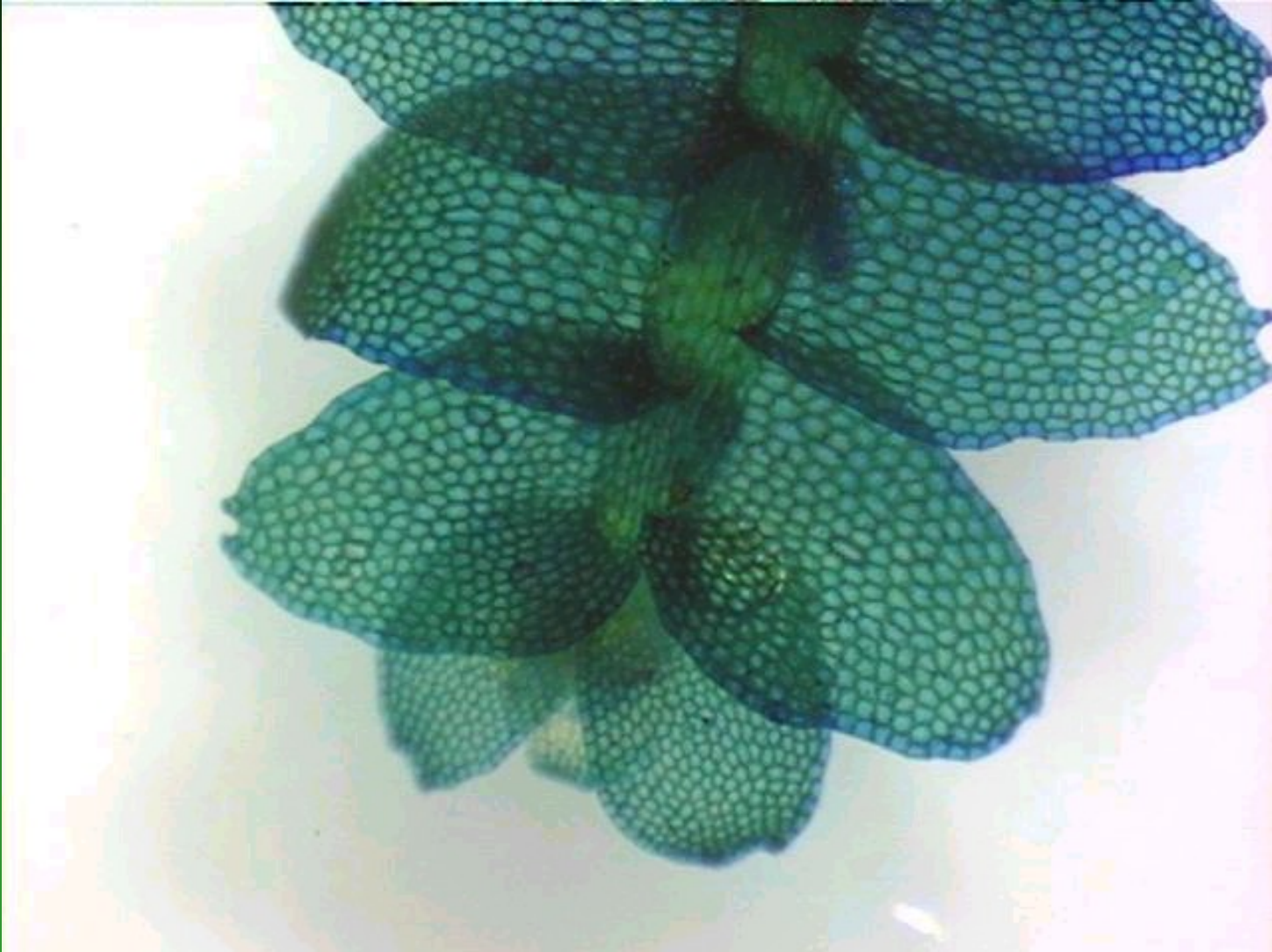
Podtřída *Jungermannniidae* (ca 280/ca 7000), gametofytní stélka foliózní, fyloidy v řadách, ne ve spirále

známější je kaprad'ovka sleziníkovitá (*Plagiochila asplenioides*) – roste na humózních lesních půdách a trouchnivějících lesních stromech.

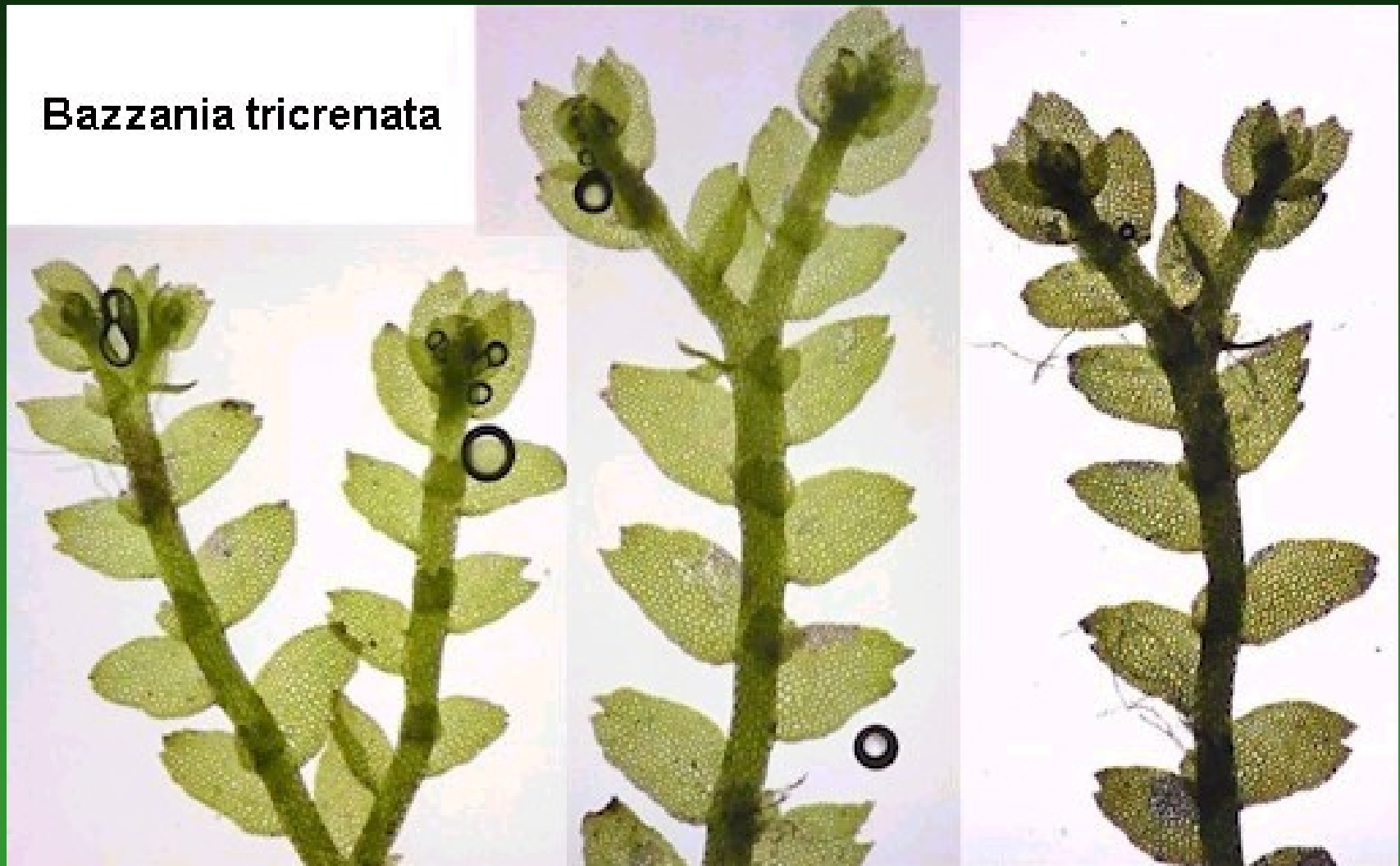


Z hlediska didaktického je *Plagiochila asplenioides* vhodným objektem pro demonstraci rozdílů mezi foliózní játrovkou a mechem např. mikroskopickým srovnáním s podobnými fyloidy u mechu měříku (*Mnium*).

Fyloidy mají **všechny buňky stejnocenné**, bez náznaků vodivých či mechanických pletiv, která se vyskytují u mechů



Fyloidy jsou také obvykle uspořádané **ve 3 řadách** -
v jedné břišní a dvou bočních



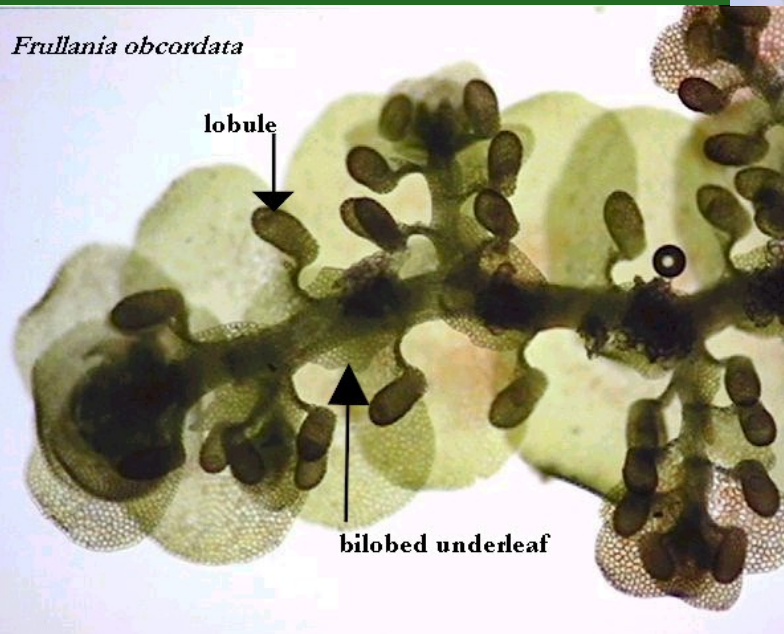
Lístky často
rozdělené ve dva
laloky



complicate-bilobed leaves of Scapania where dorsal lobe is smaller than the ventral lobe



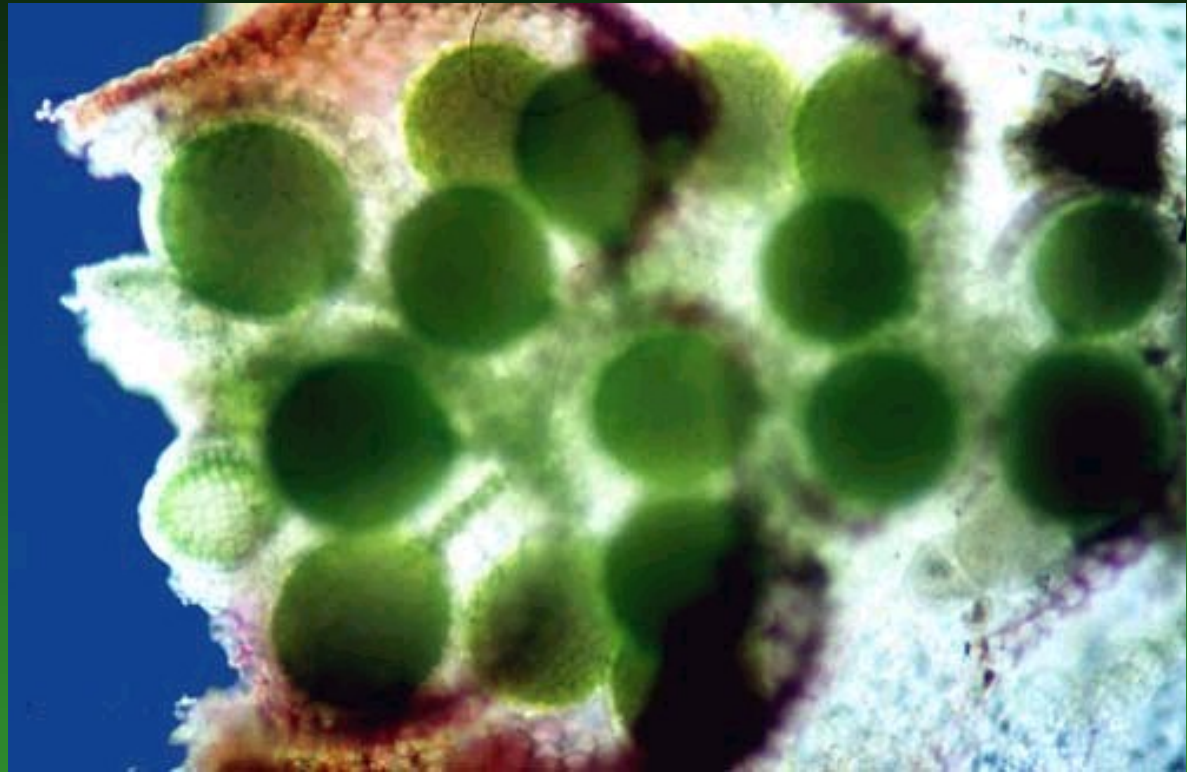
Frullania obcordata



Gymnocolea inflata



Antheridia mohou být také **stopkatá** ve shlucích v paždí
fyloidů



Lophozia capitata

**Seta (štět tobolky)
bělavá,**

tvořená hyalinními
tenkostěnnými
parenchymatickými
buňkami;

při dozrání velmi
krátká, chráněná game-
tofytem;

po dozrání se buňky
20× prodlužují;

po vyprášení tobolky
seta rychle uvadá a
usychá.



David Webb

Játrovky a mechy skoro nic nežere, ale najdou se výjimky:

játrovky žerou brouci rodu *Byrrhus*
(vyklenutec)



roztoči rodu *Eustigmaeus* vysávají
buněčný obsah
jätrovek

tobolky mechů zobou kuřata
bělokura sněžného *Lagopus
lagopus*



měříky žerou larvy tiplice
Tipula oropezoides

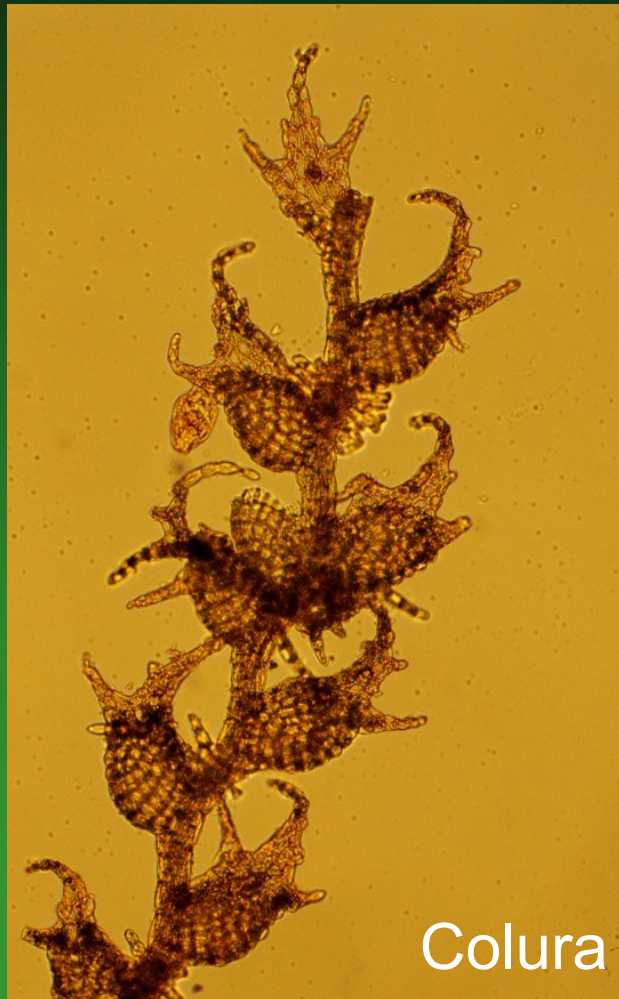


různé mechy žere ploštice *Acalypta
nigrina*

vodní mechy žerou larvy
chrostíků *Zelandopsyche
ingens*



Masožravost u jätrovek ! U druhů rodů Colura a Pleurozia byly zjišřeny modifikované fyloity, tvořící dutinky se záklopkou schopné lapat drobné živočichy, např. nálevníky



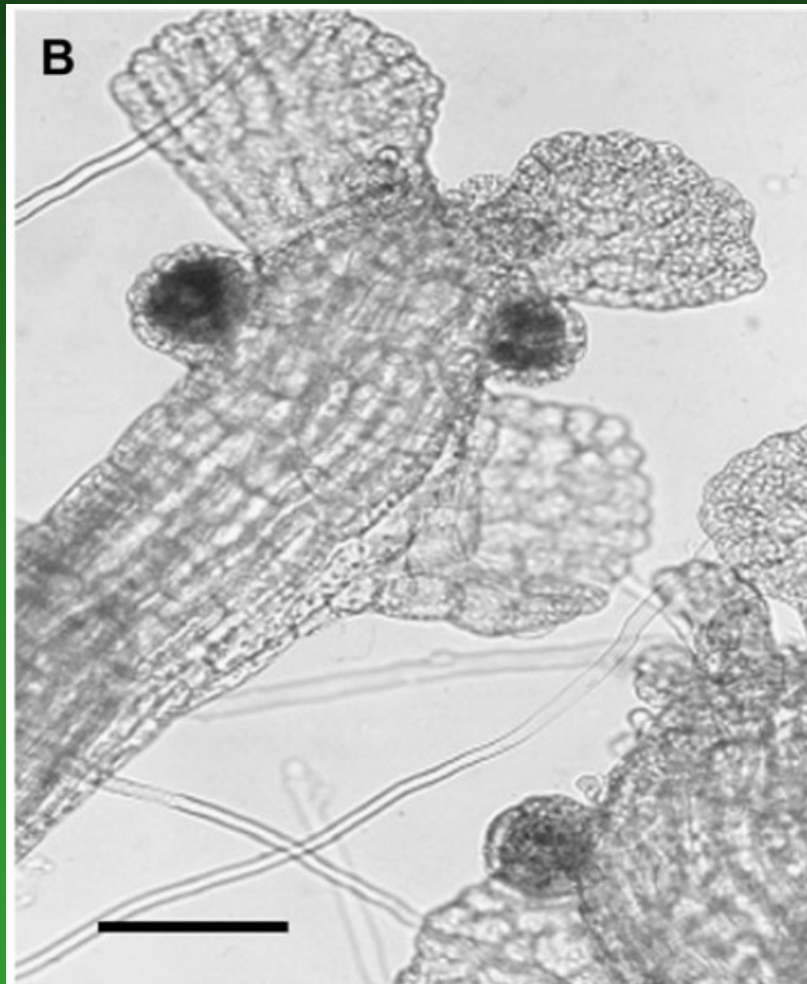
Colura



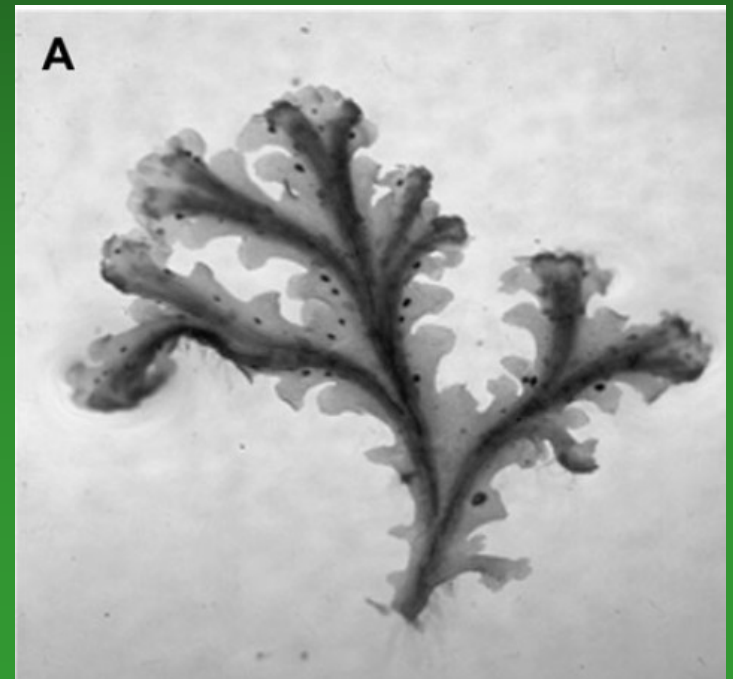
Pleurozia

roste na Kanárských o. a na Madeiře

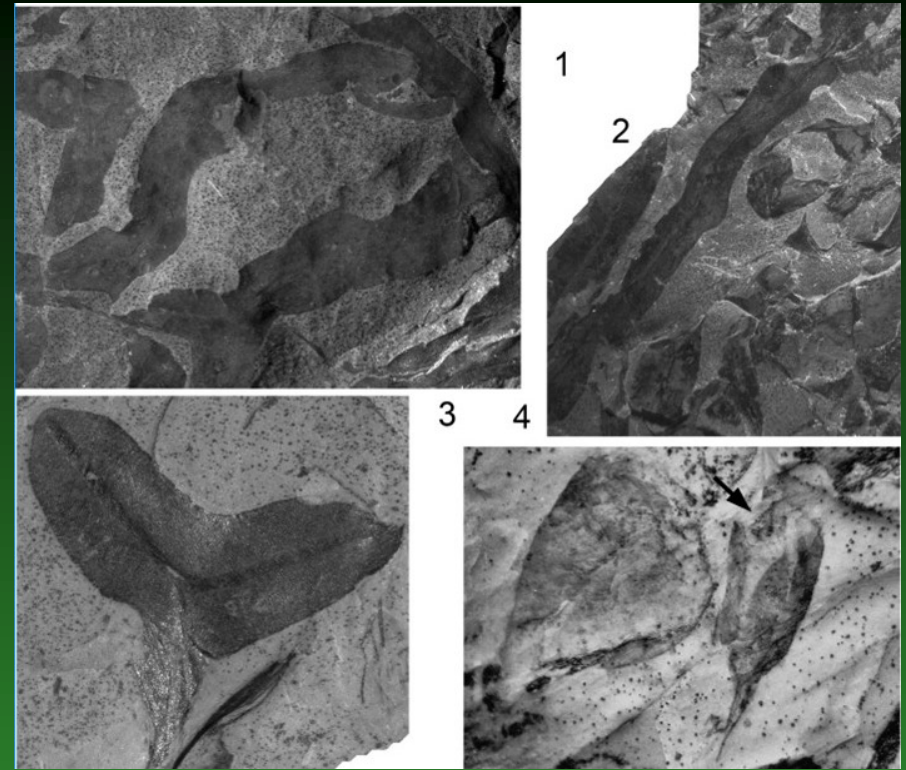
Podobně jako hlevíky i některé
jatrovky si „ochočily“
endosymbiotické sinice



jamuška drobná *Blasia pusilla*

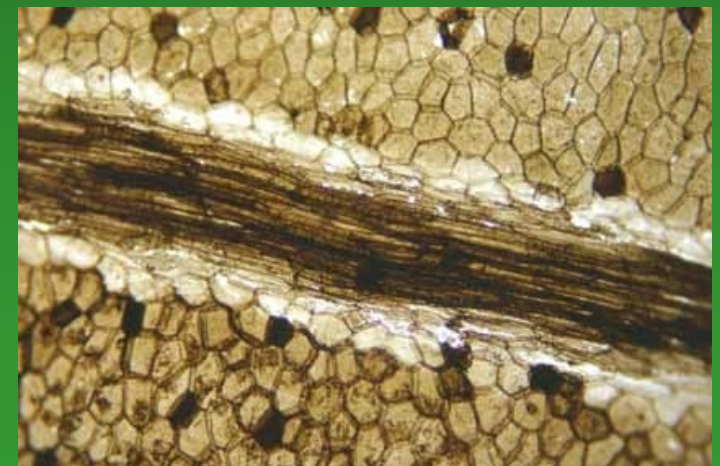
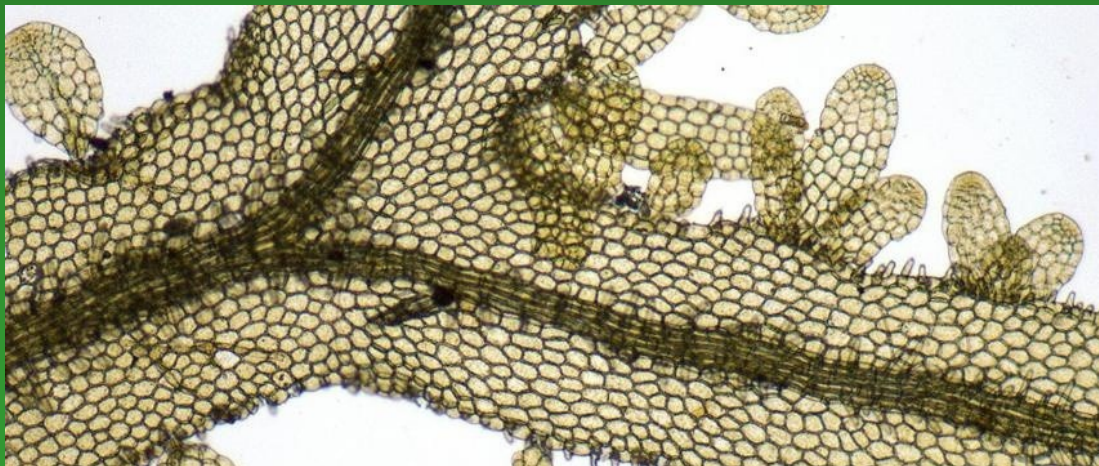


Nejstarší fosilní doklady ze
středního devonu objeveny
v USA v roce 2008



Recentní *Metzgeria furcata*

Fosilní *Metzgeriothallus sharonae*



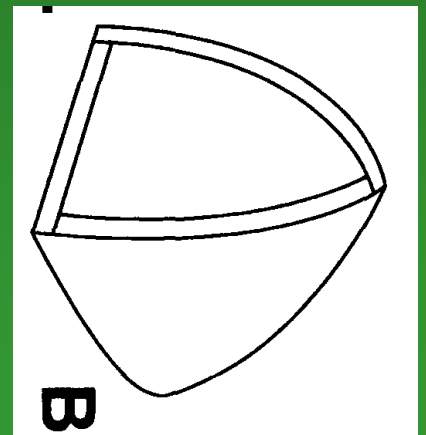
Oddělení *Bryophyta* (mechy)



Oddělení *Bryophyta* (mechy)

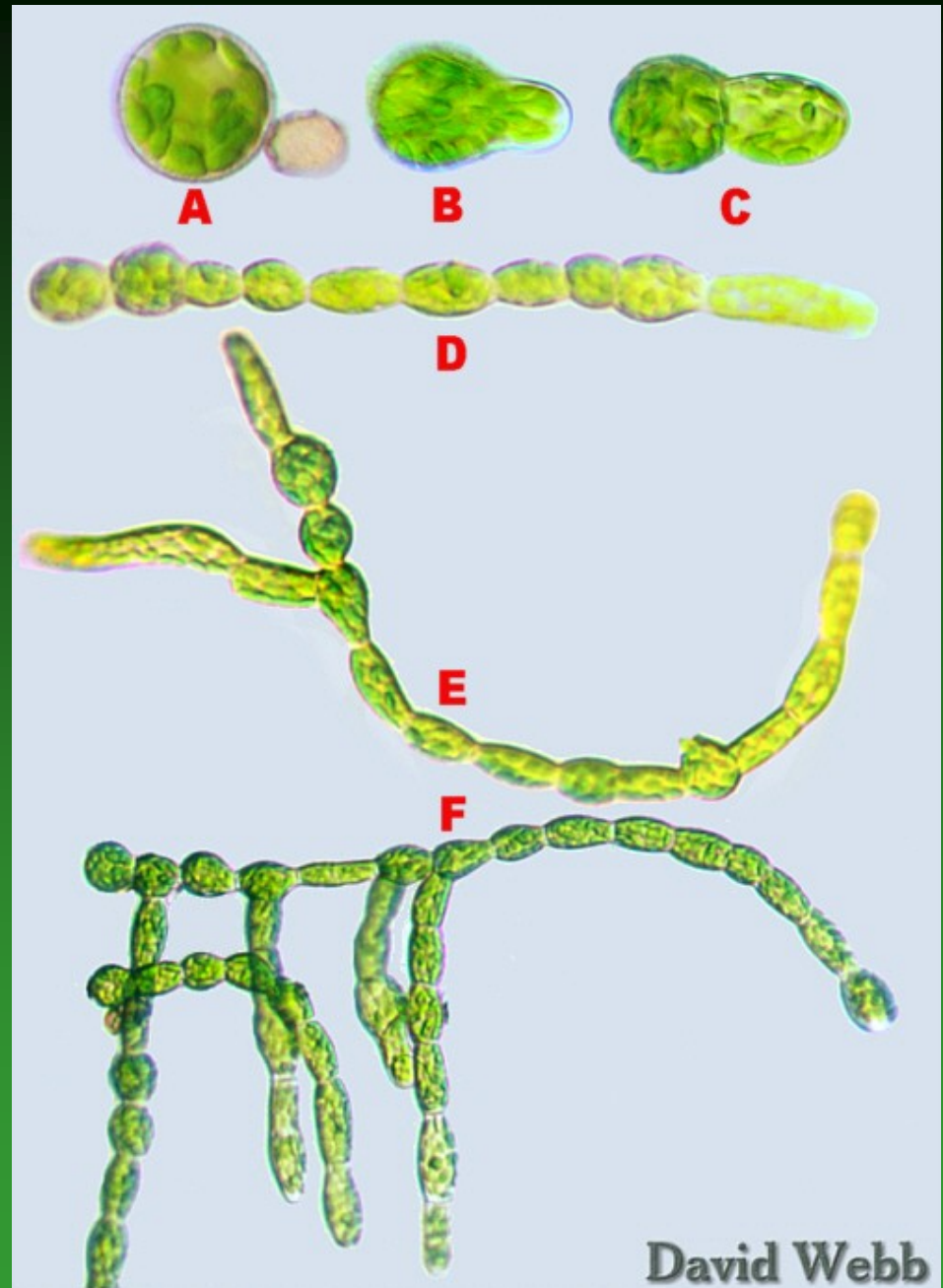
(1) gametofytní rostlinka mechů je vždy diferencovaná na lodyžku (kauloid) a lístky (fyloidy), většina zástupců má také přichytná vlákna (rhizoidy).

(2) terminála vzrostného vrcholu je zpravidla tetraedrická, tj. odděluje buňky do tří směrů.



(3) **protonema**,
obvykle vláknitého
charakteru.

Primárně vzniká
vyklíčením ze spóry,
sekundárně z
gametofytních
mechových rostlin

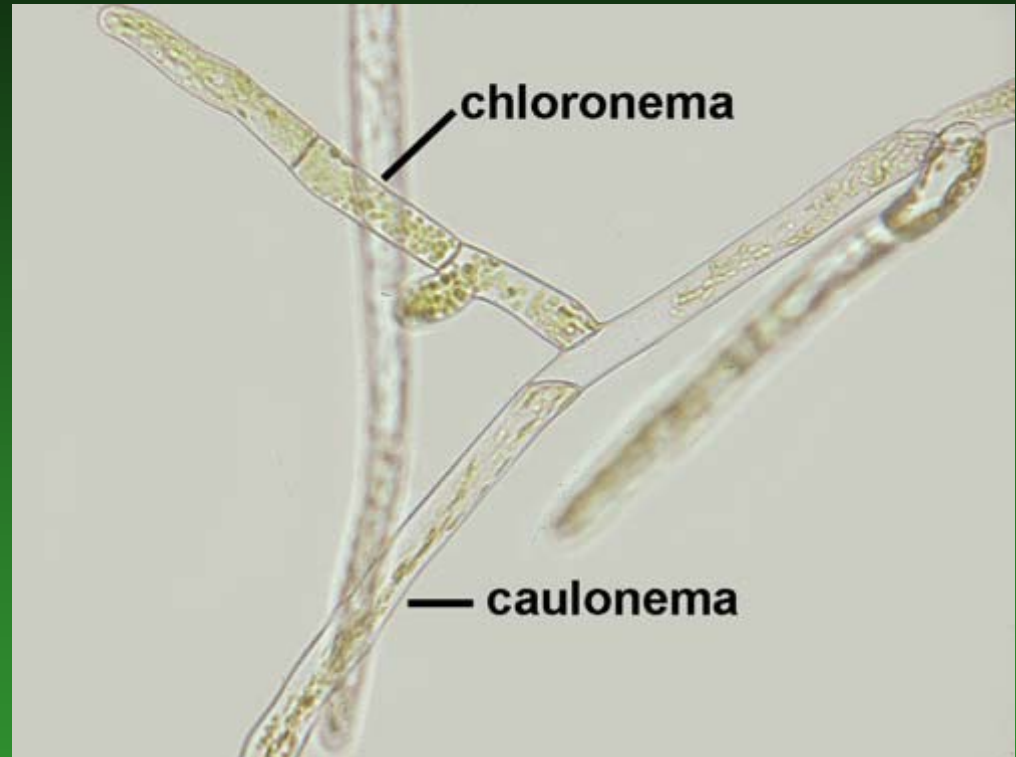


David Webb

Větší **anatomická specializace** mechů se někdy projevuje již na úrovni protonematu:

chloronemální filamenta s bezbarvou stěnou,
s příčnými přepážkami,
rostou horizontálně i vertikálně

kaulonemální filamenta s červenohnědě pigmentovanou buněčnou stěnou,
s šikmými přepážkami,
rostou pouze horizontálně



Mechové prvoklíčky mohou vytvářet několik mm silné plstnaté svěže nebo tmavě zelené povlaky na hladké obnažené půdě lesních cest nebo v lesních příkopech.



= „mechové podhoubí“

Kaulonemální filamenta se diferencují ve (4) **více hlízkovitých pupenů**, z nichž pak vyrůstají vlastní dospělé gametofyty = lodyžky s lístky a rhizoidy.

Z jedné spory nevzniká jediná mechová rostlinka, ale klonálně celý souvislý trs.

(Hlevíky a játrovky mají pupen na protonematu jediný)



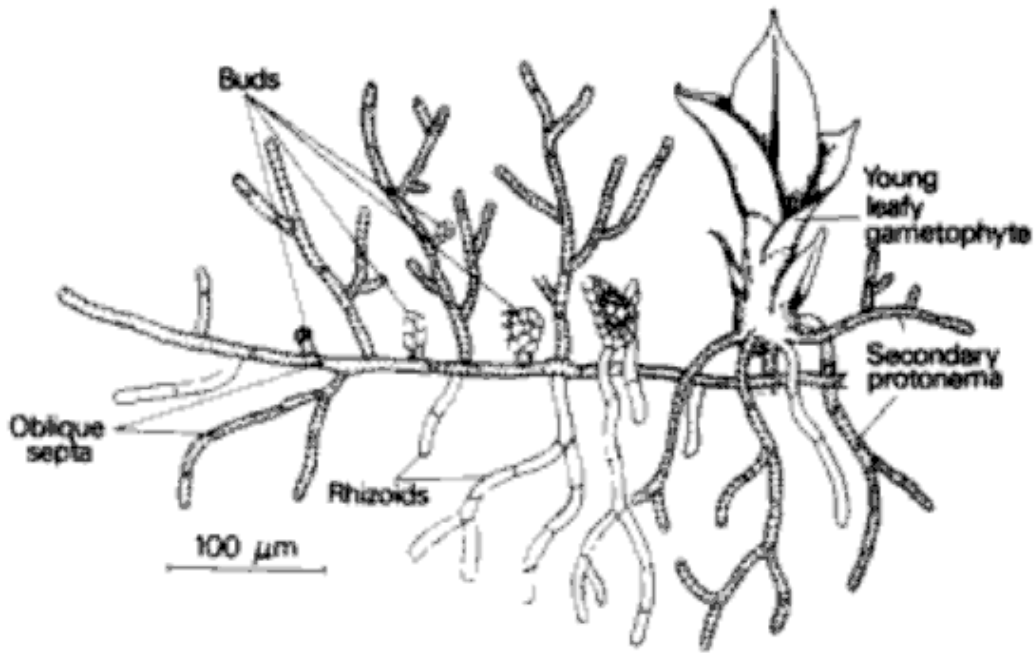
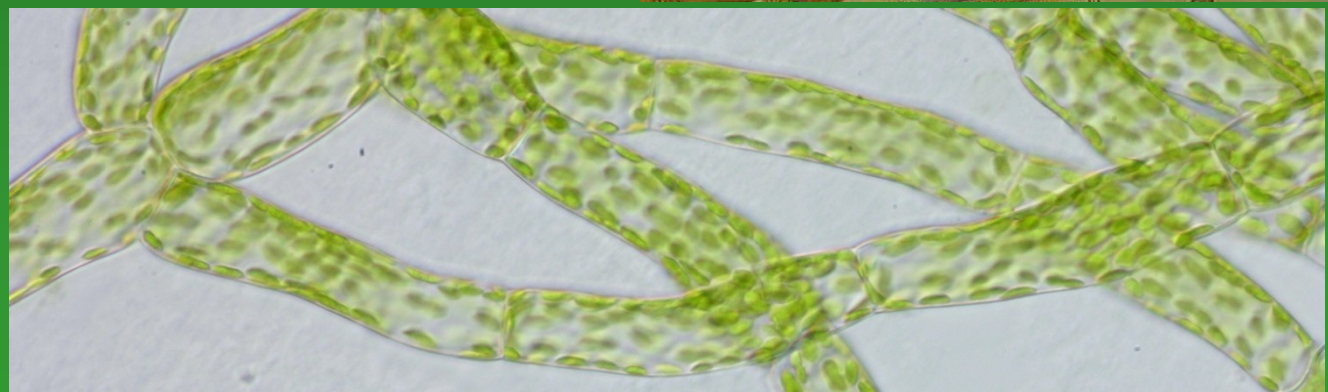
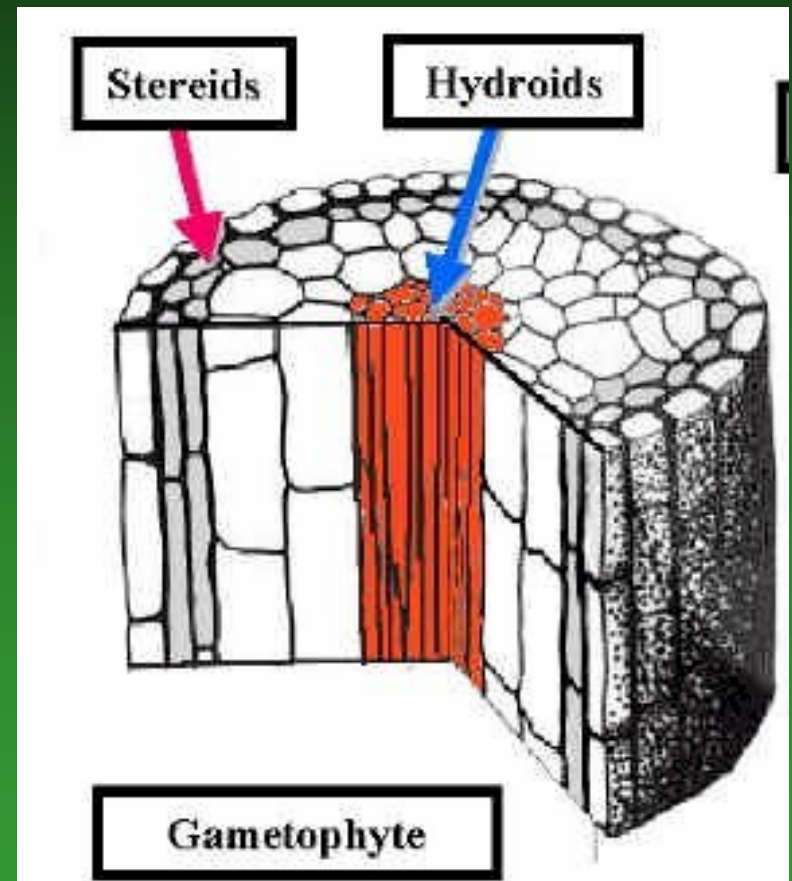
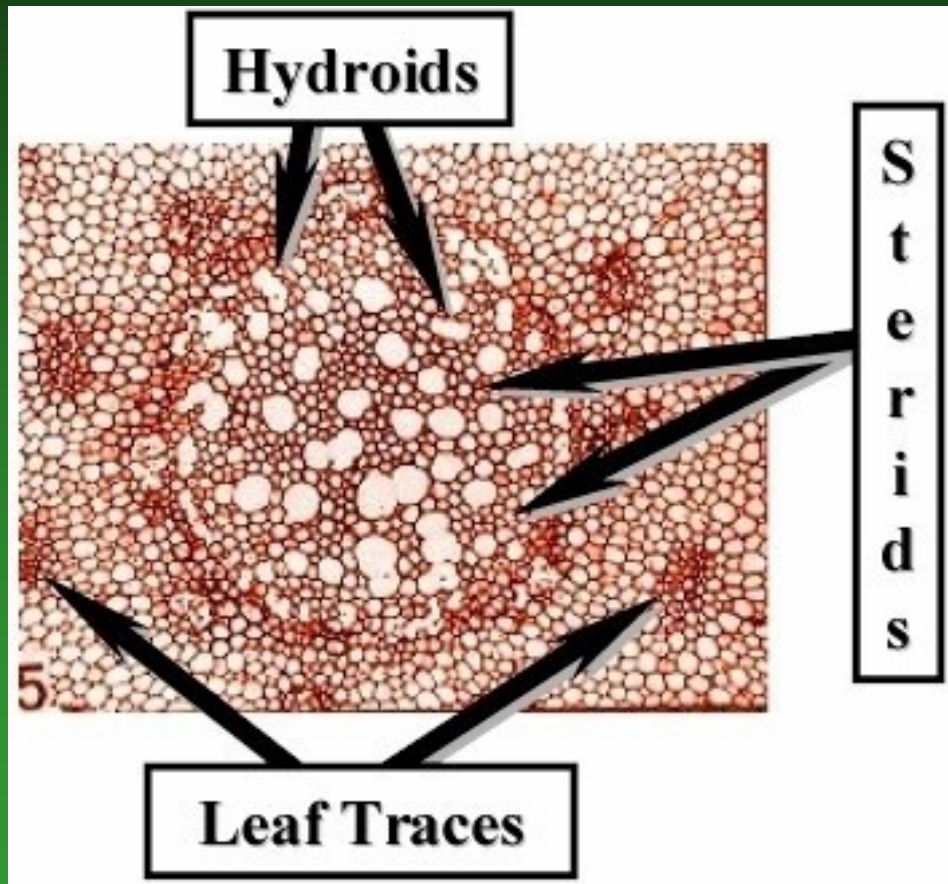


Figure 5.30 *Funaria hygrometrica*. Development of buds on protonema.



V kauloidu na průřezu často patrná (5) **diferenciace buněk** na centrální část tvořenou tenkostěnnými protáhlými vodivými buňkami (**hydroidy**), obklopenými parenchymatickým kortexem a na povrchu vrstvou protáhlých podpurných buněk (**stereidy**) jednoduchou vrstvou silnostěnných epidermálních buněk.



(6) Fyloidy bývají na kauloidu **uspořádány spirálně** a bývají tvořeny jedinou vrstvou buněk.



(7) Protáhlé tenkostěnné **hydroidy**, podporované protáhlými tlustostěnnými **stereidami**, tvoří také **střední žilku fyloidů**



Mnium insigne

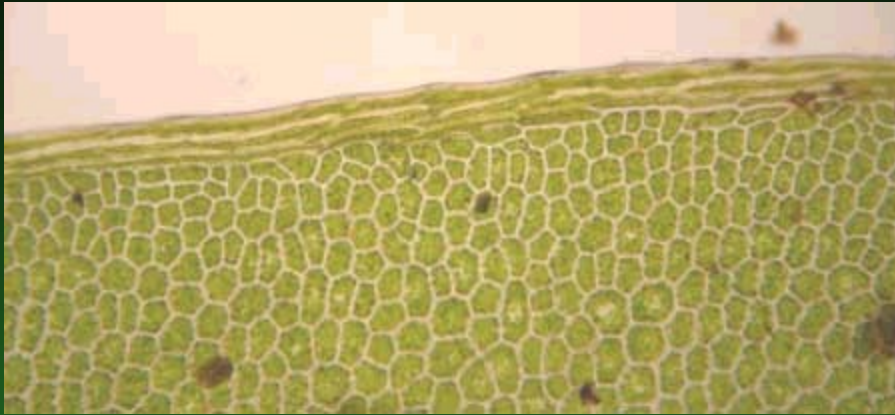


Rhizomnium glabrescens

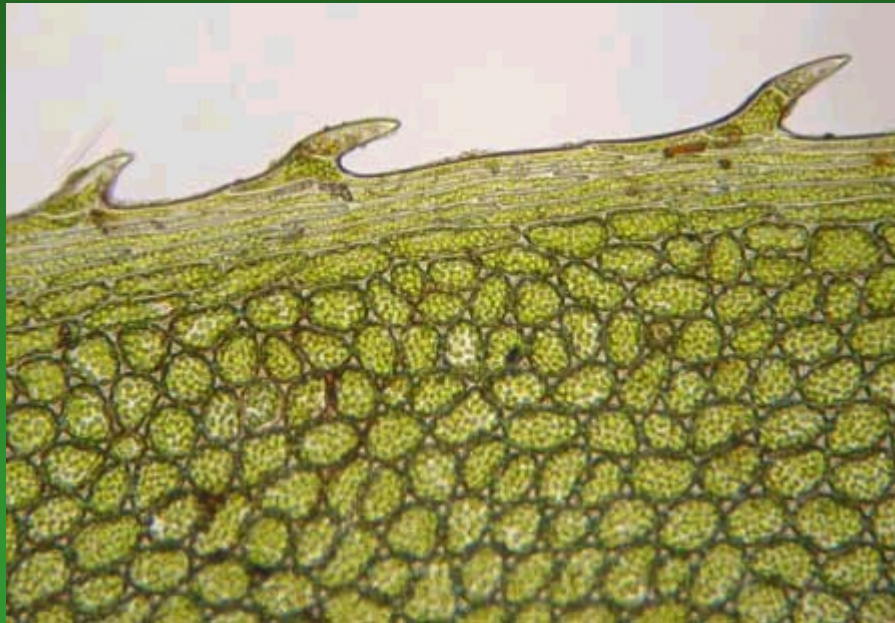


řez středním žebrem

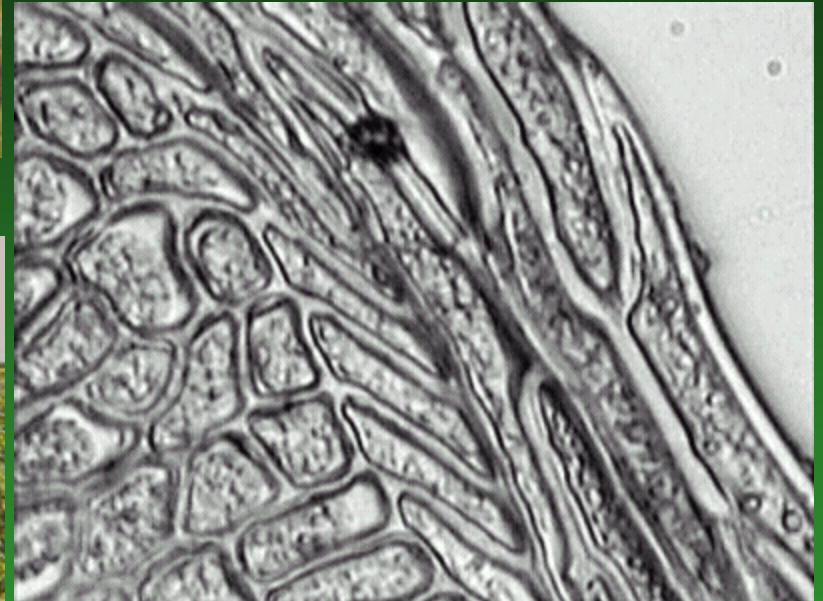
Protáhlé tlustostěnné stereidy zpevňují také okraj fylloidů



Mnium glabrescens



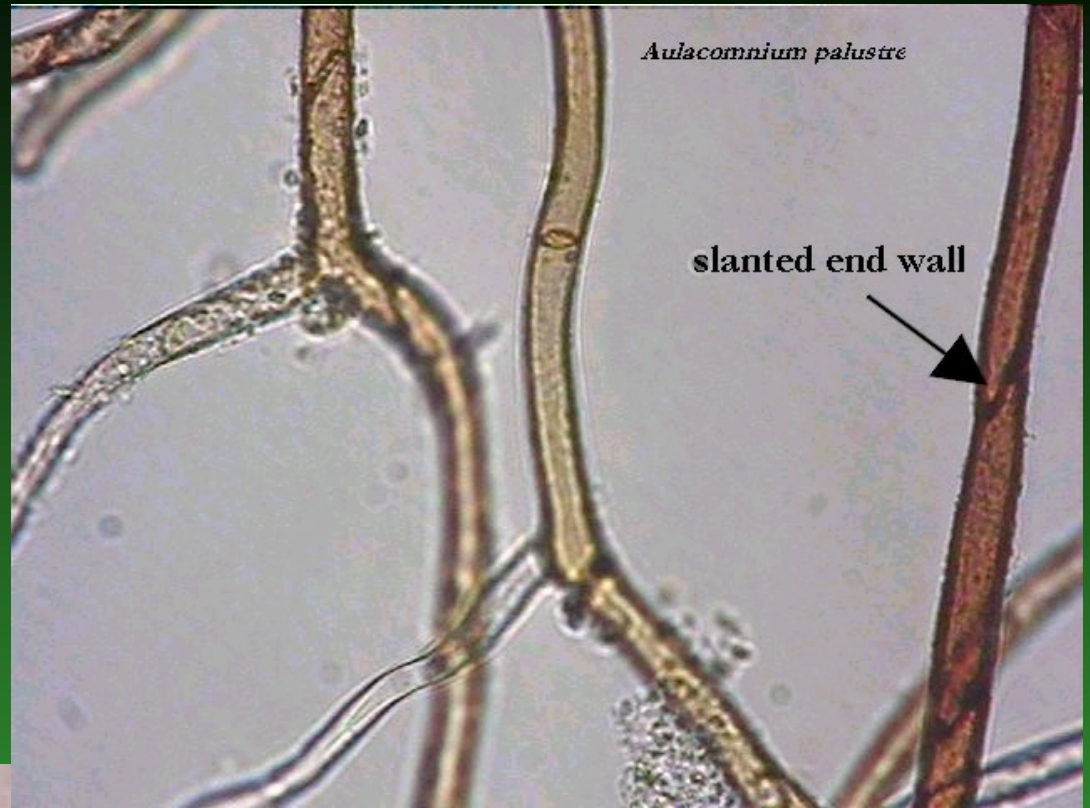
Mnium insigne



Mnium punctatum

(8) **rhizoidy** zpravidla **mnohobuněčné, větvené** s šikmými mezibuněčnými přepážkami, obvykle **hnědavé** nebo hyalinní.

rhizoid *Andreaea nivalis*





Rhizoidy najdeme často na bázi kauloidu



Physcomitrella patens

Rhizoidy přijímají podobně jako kořeny vodu s minerálními látkami; absorpci těchto živin však daleko více než rhizoidy zajišťují mechům v svém povrchem fyloidy.

Posléze vznikající štět (*seta*) protrhává obal archegonia a roste vzhůru s vrcholem chráněným zbytkem archegonia;

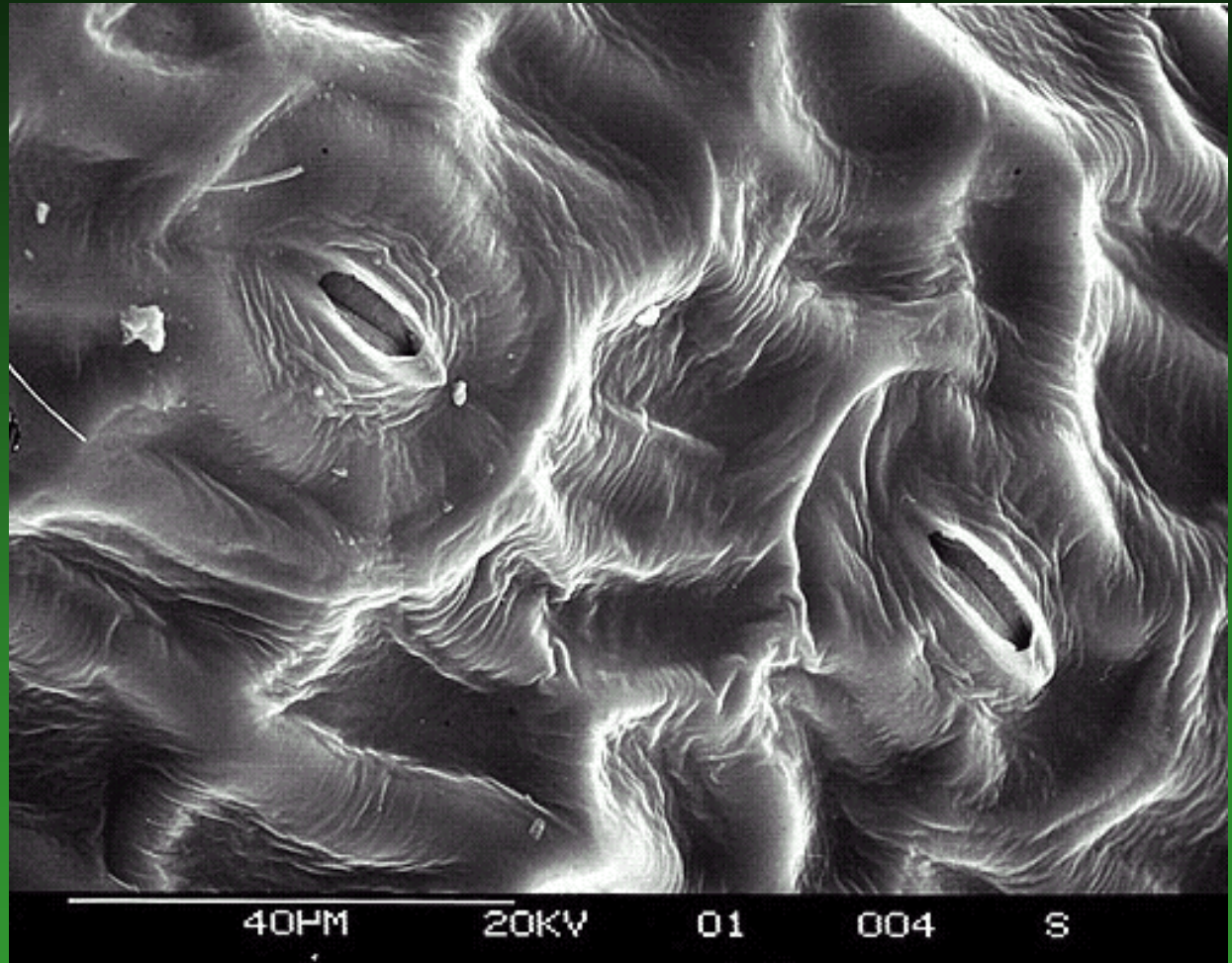
Noha štětu zůstává ukotvena v gametofytu. Po dosažení potřebné délky se na vrcholu sety tvoří tobolka (*theca*, *capsula*, *sporangium*).



Růst sporofytu začíná ze zygoty = vaječné buňky oplozené spermatozoidem. Na embryu se nejprve vytvoří spodní část noha (pes) a na její bázi transportní pletivo - **placenta** - převádějící pro růst potřebné organické živiny a vodu z gametofytu do sporofytu.

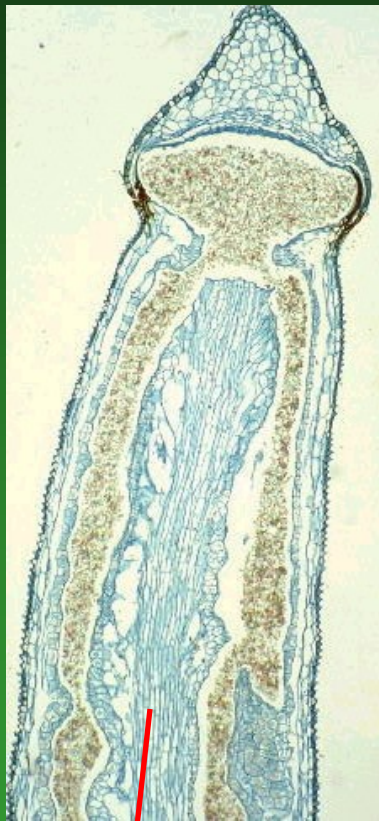


(9) v epidermální vrstvě mechových tobolek jsou někdy přítomny **pravé průduchy**, (10) povrch je kryt **kutikulou**

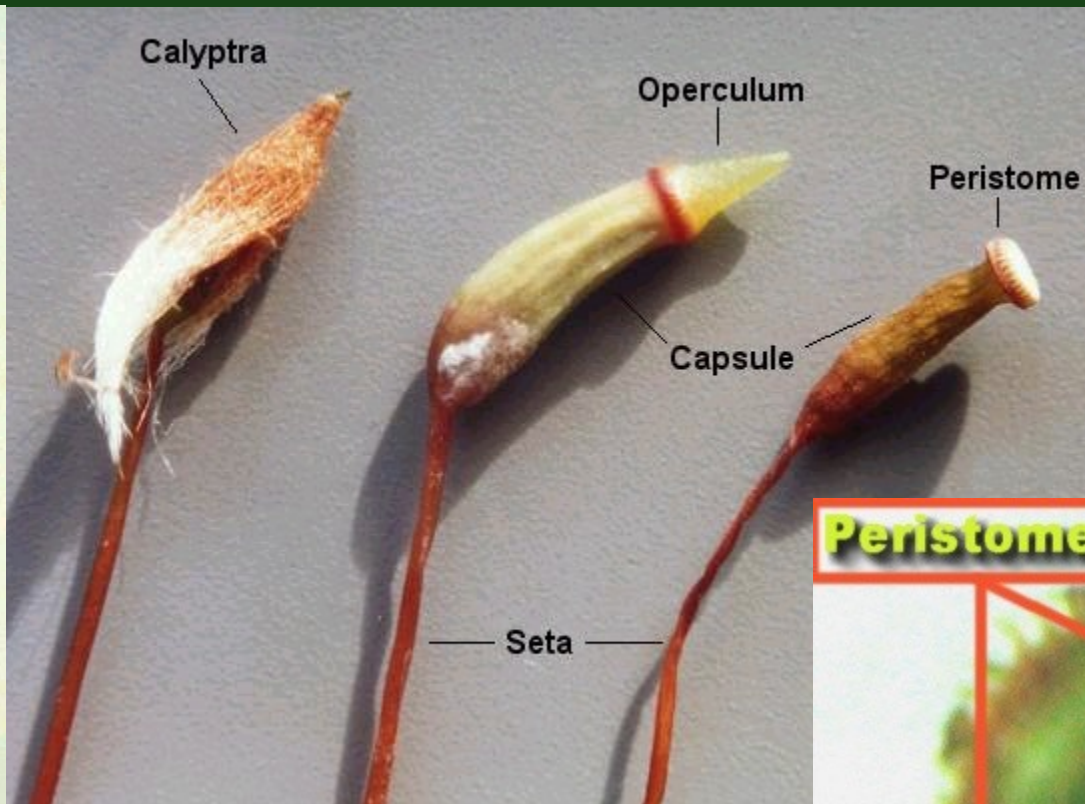


stomata na tobolce *Funaria hygrometrica*

(11) Vnitřek tobolky je diferencovaný na sloupek (*columella*), výtrusorodou vrstvu (*archesporium*) s výtrusy (*spora*), obústí (*peristom*), víčko (*operculum*), a čepičku (*calyptra* – přetvořený obal archegonia).



columella



David Webb

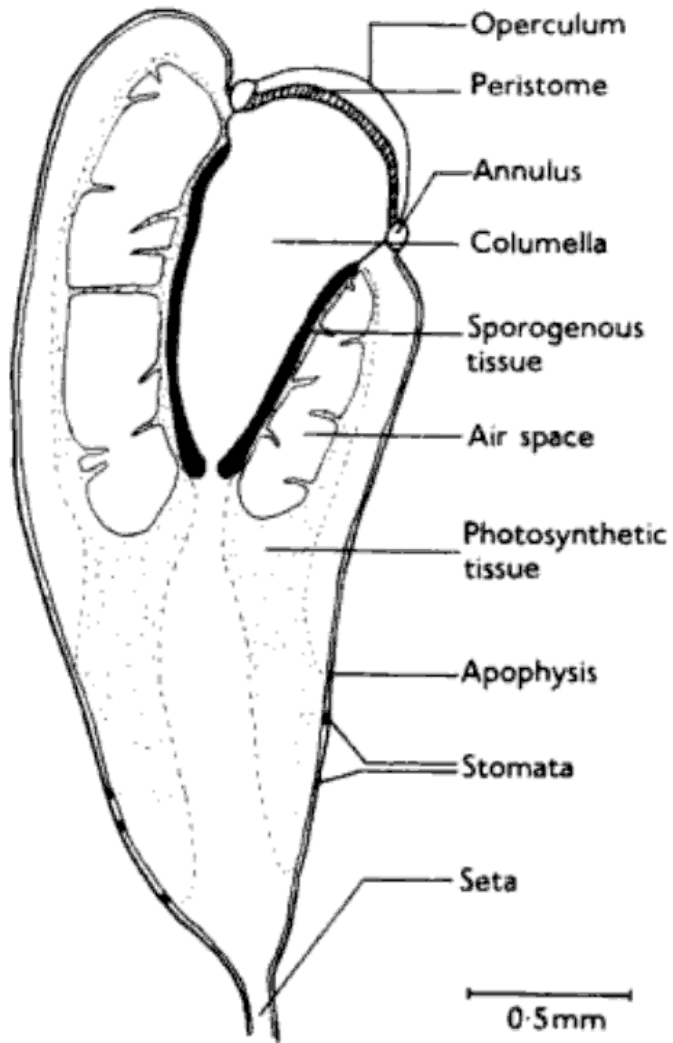
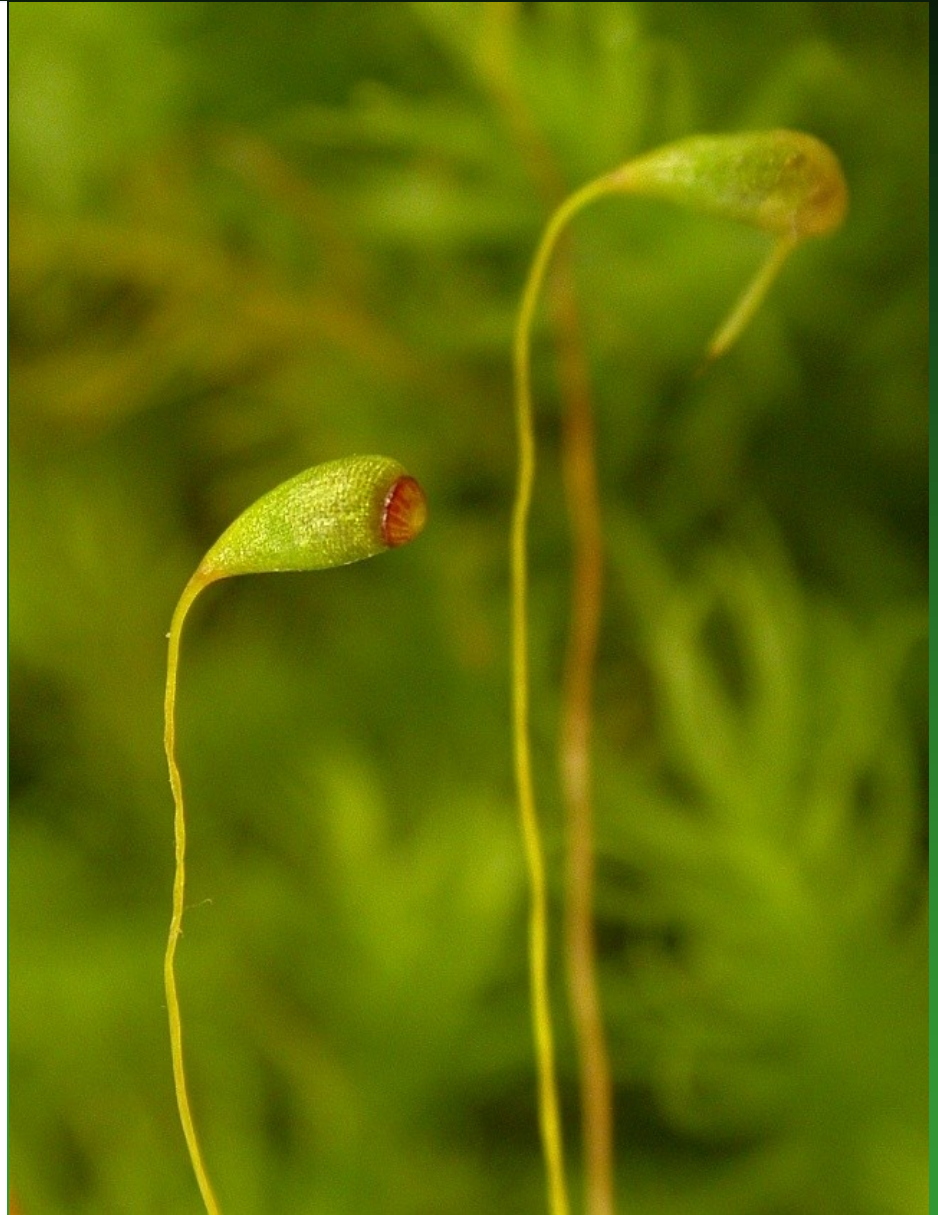
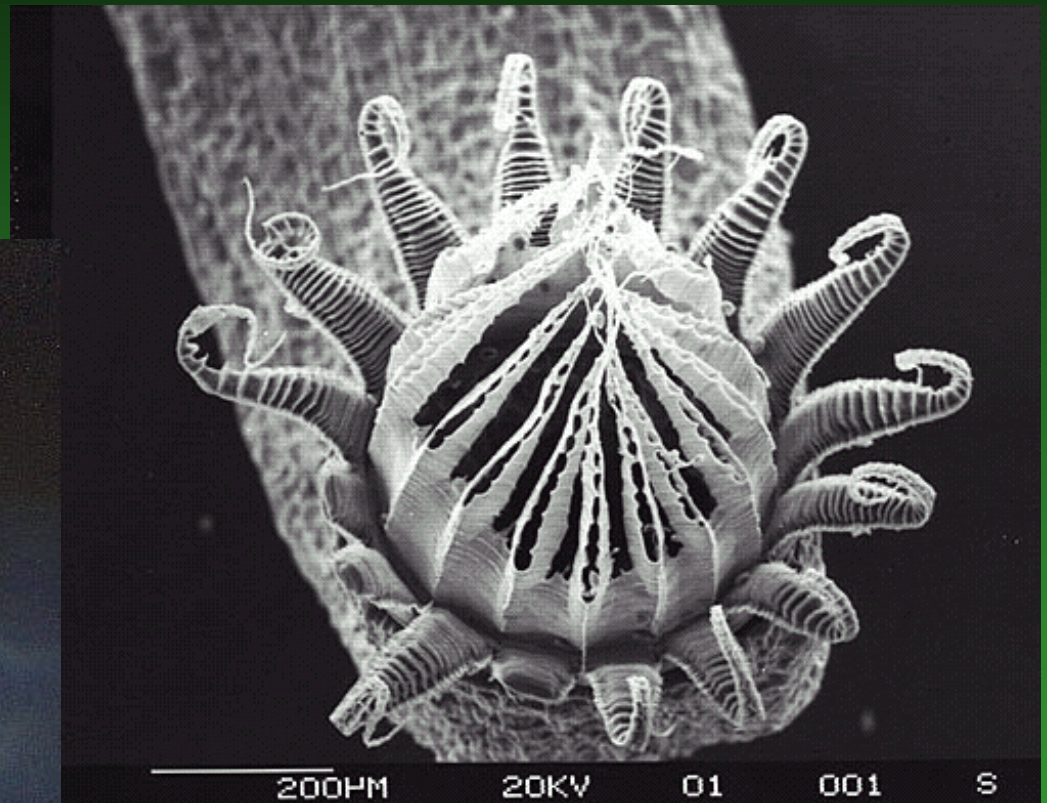


Figure 5.27 *Funaria hygrometrica*. Median longitudinal section of immature capsule.



Po dozrání výtrusů odpadává čepička i víčko, **zuby peristomu** konají **hygroskopické pohyby**, kterými podle počasí (vlhkosti vzduchu) otvírají a zavírají ústí tobolky.

Eurhynchium praelongum -
peristom

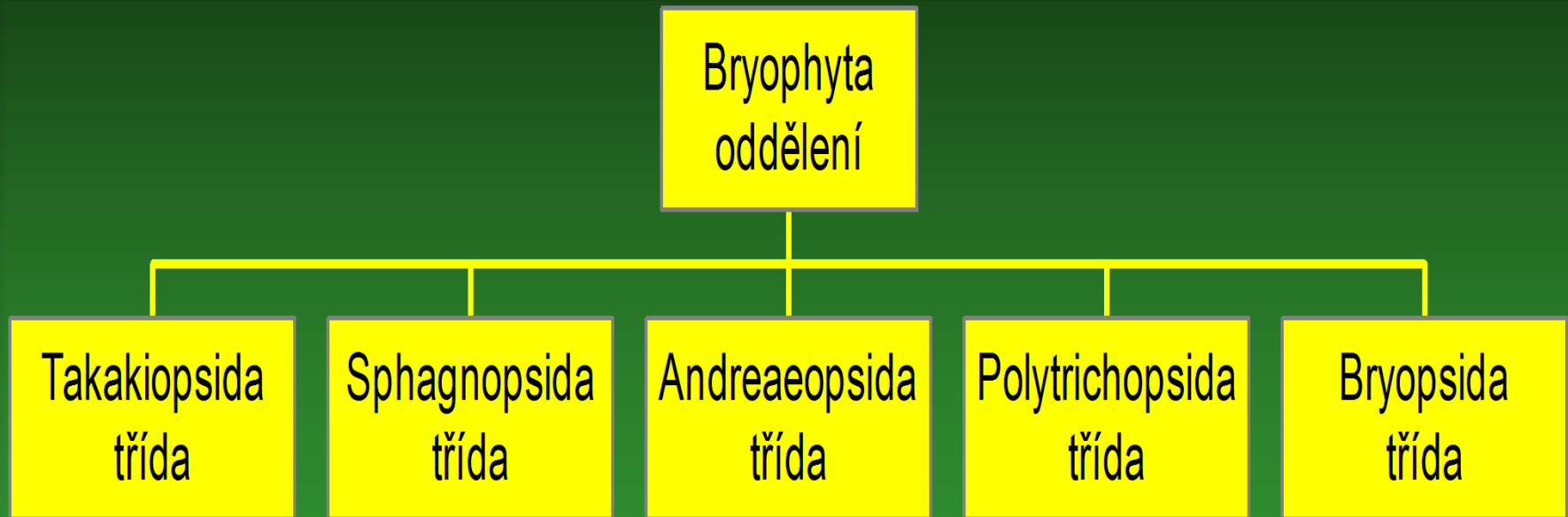


Dicranum scoparium - peristom

Klasifikace mečů

680 rodů se zhruba 10 000 druhy

rozdělenými do 5 tříd



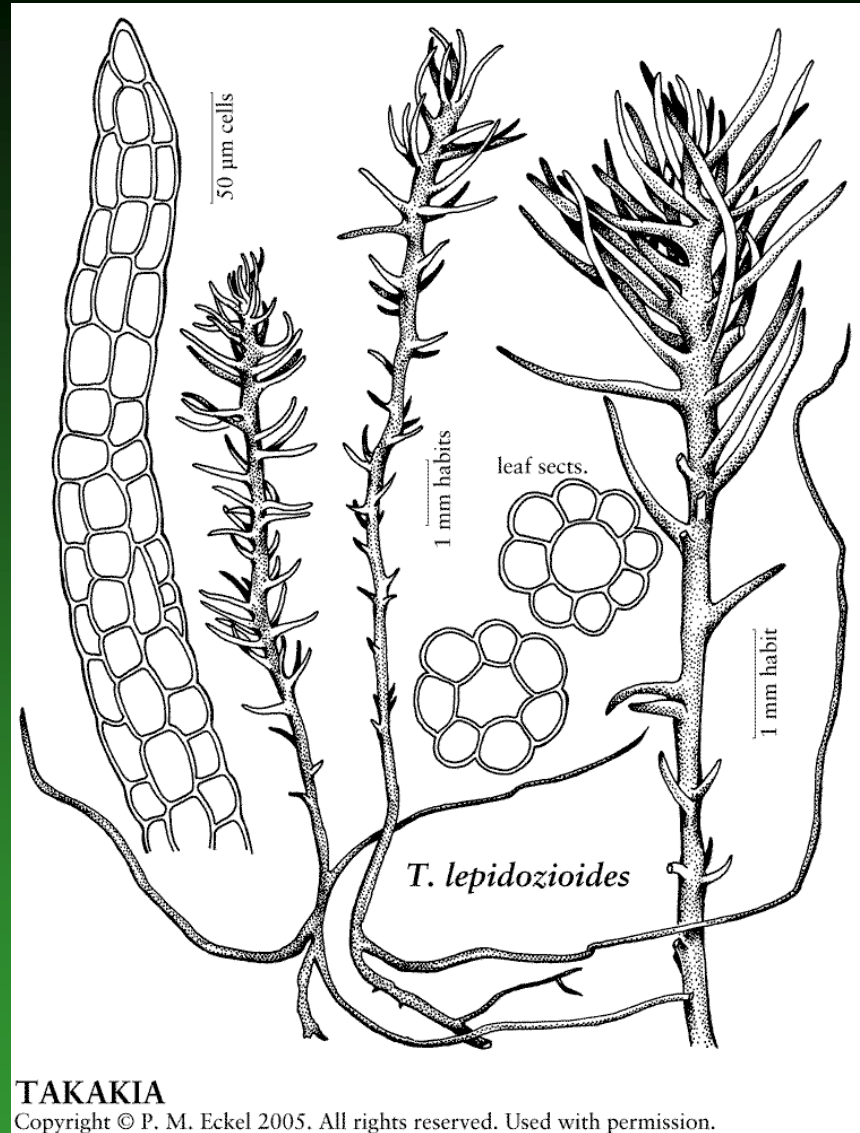
Třída *Takakiopsida*

jen rod *Takakia* – Himálaj, Borneo, Japonsko, Aleuty.

- (i) drobné (do 2 cm)
- (ii) rhizoidy chybí
- (iii) tobolka puká jednou podélnou spirální dehiscencí.
- (iv) průduchy chybí

dříve byly řazeny k jätrovkám
po usušení mají skořicovou vůni





(v) lístky šídlovité, kruhového průřezu, na gametofytu vyrůstají nepravidelně

Třída *Sphagnopsida*

- (i) rhizoidy chybí,
- (ii) kauloid svazčitě větvený,
- (iii) průduchy chybí (resp. nefunkční)
- (iv) fyloidy bez žilek tvořené **hyalocystami** a **chlorocystami**.



(v) protonema frondózní,

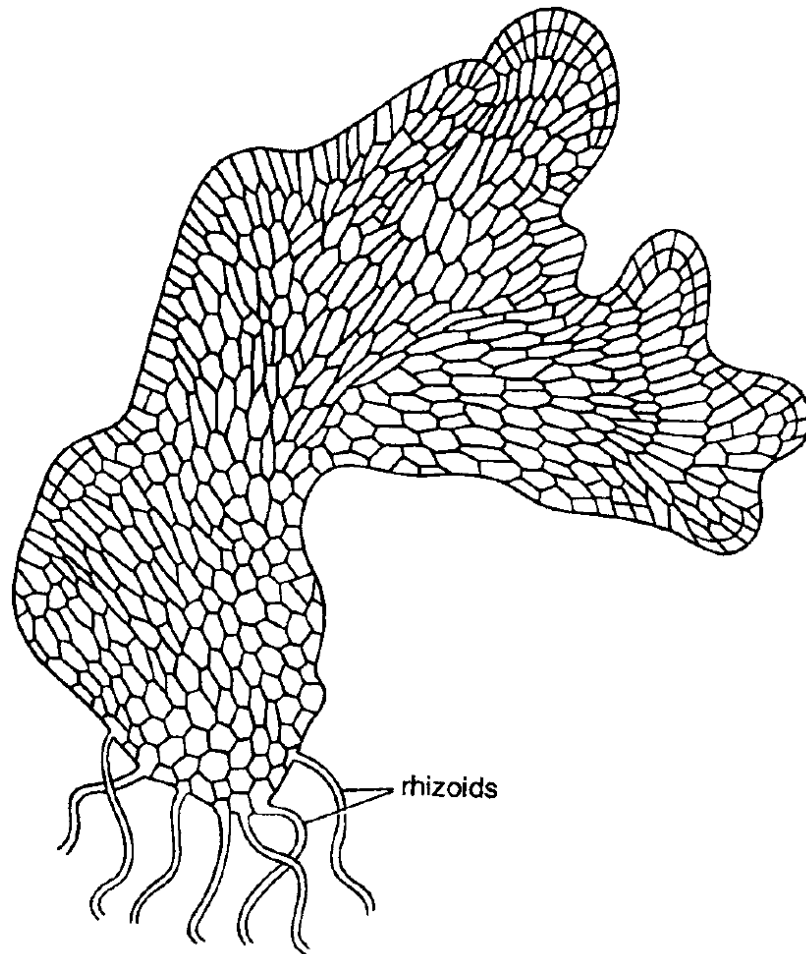
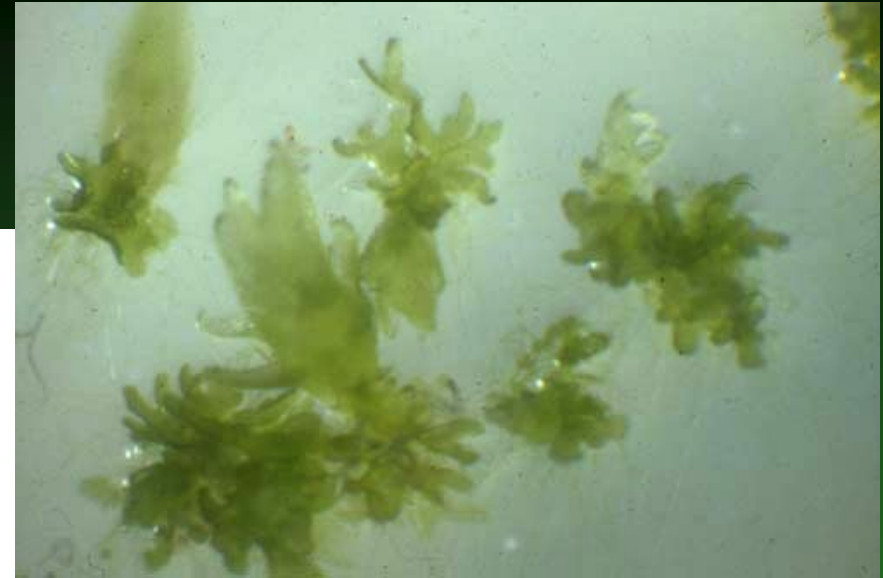


Fig. 9. *Sphagnum*. Thalloid lobed protonema.

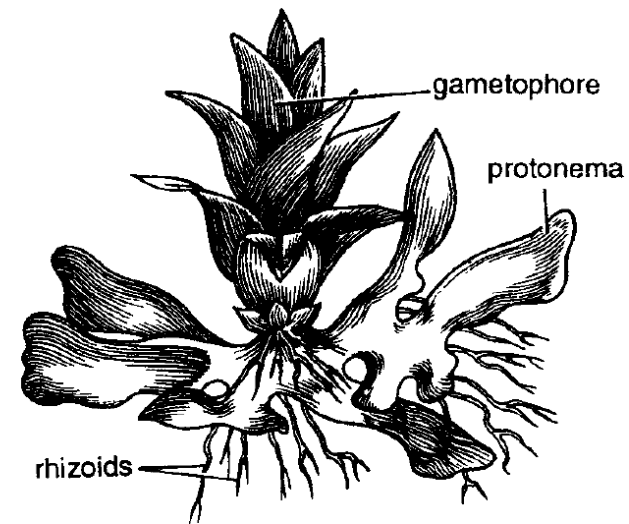
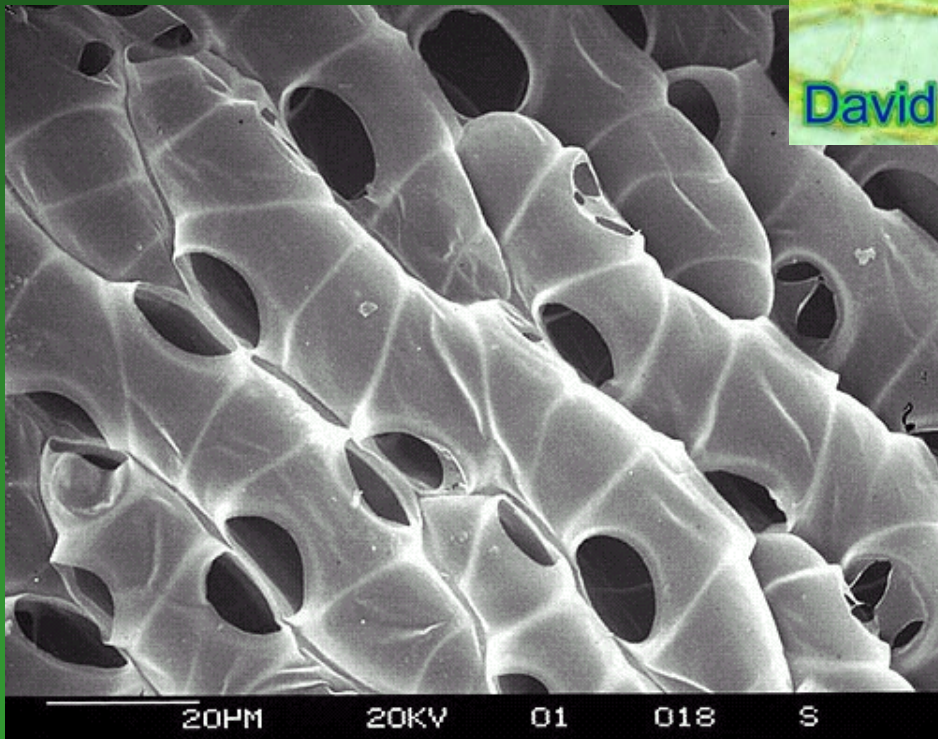
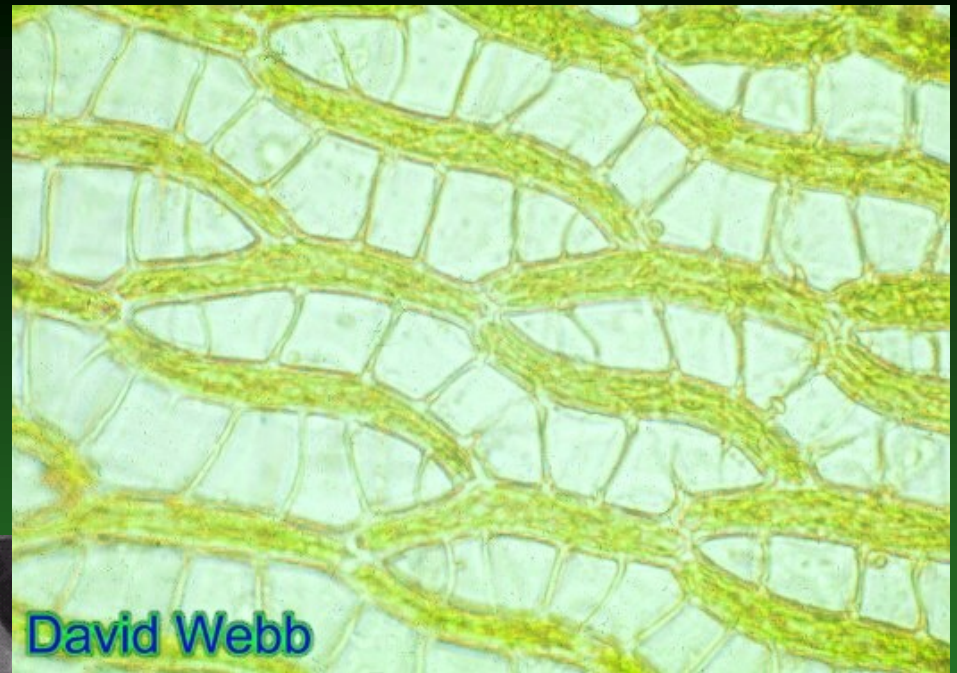


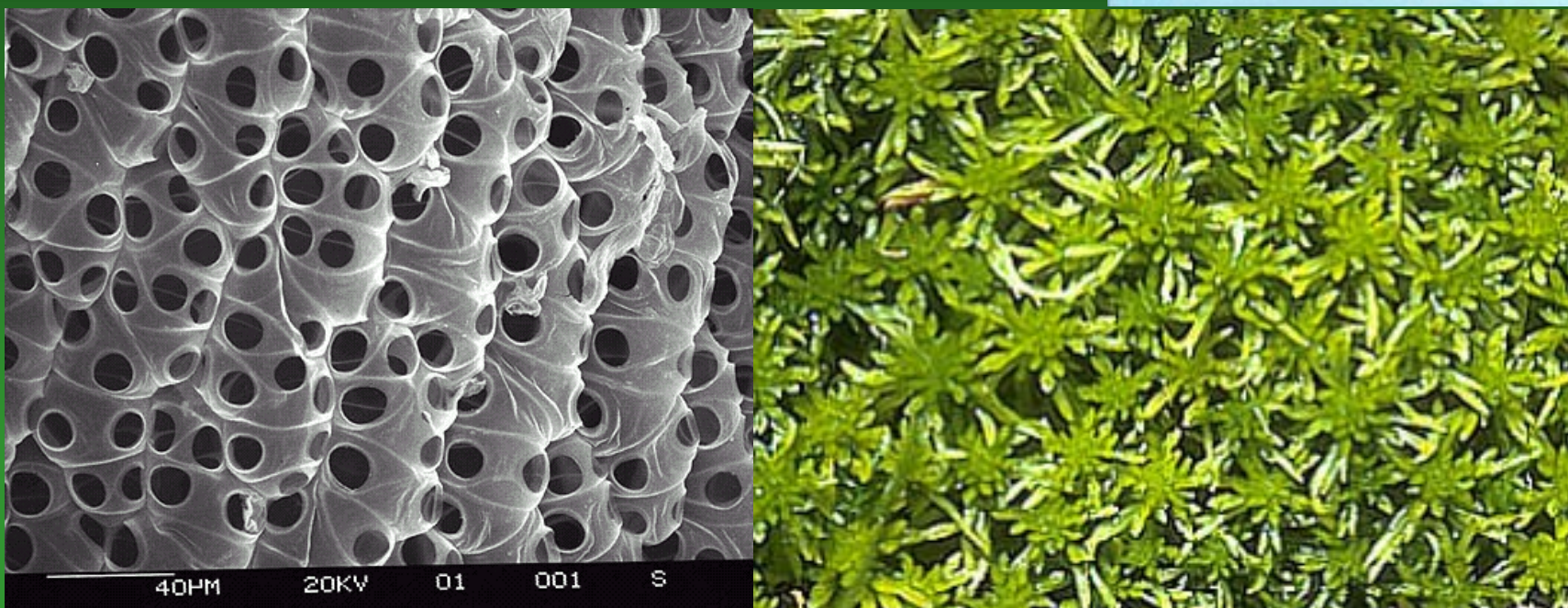
Fig 10. *Sphagnum*. Mature protonema producing a leafy gametophore.

Hyalocysty fungují jako vodní nádrže s četnými otvory, vyztužené lištami, aby při ztrátě vody neztratily tvar. Chlorocysty mají funkci asimilační.

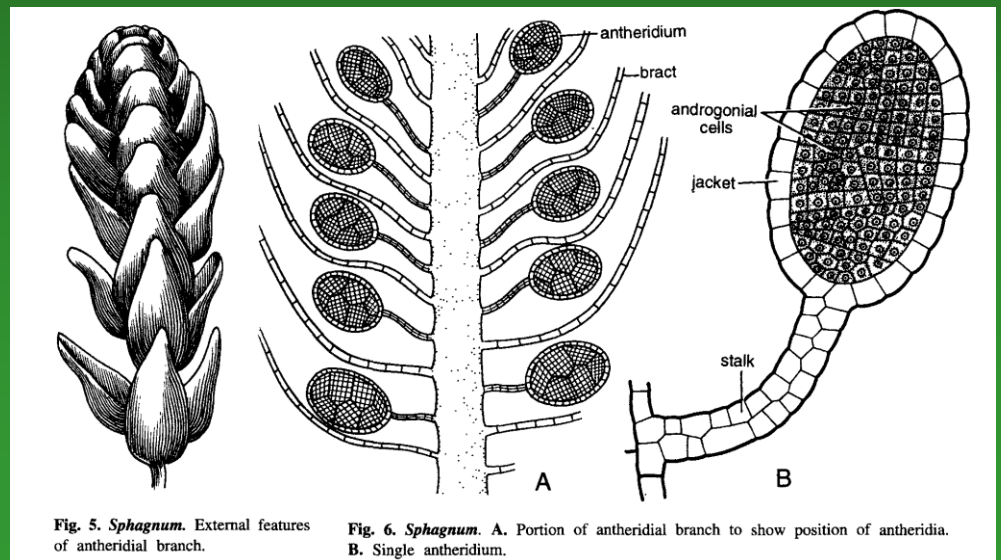
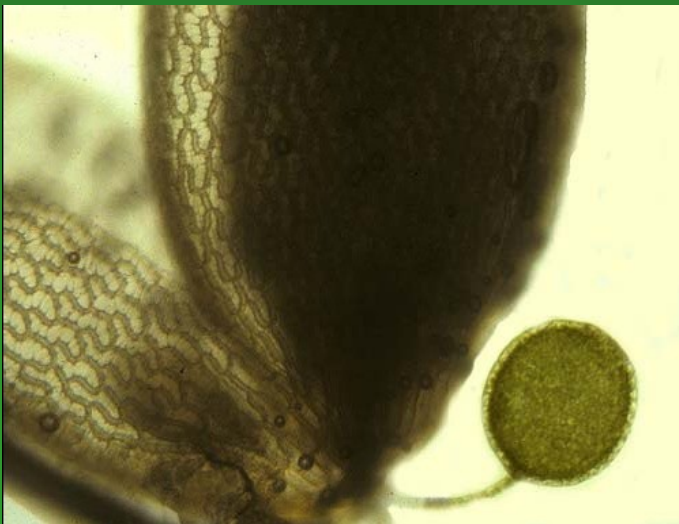


Celý systém funguje jako sací pletivo. Rašeliníky proto nemají rhizoidy, neboť sací funkci přebírají hyalocysty popř. retortované buňky (křivuloidní) na povrchu lodyžky.

Sací schopnost kterou toto pletivo vytváří je přibližně 1 : 20. Slabě dezinfekční účinky, ale především obrovská sací schopnost byly vítanou předností rašeliníkových stélek v dobách, kdy ještě neexistovaly dámské vložky a jiné komerčně vyráběné hygienické pomůcky.



Antheridia kulovitá, stopkatá
vtroušená mezi lístky zkrácených
větévek „hlavičky“,



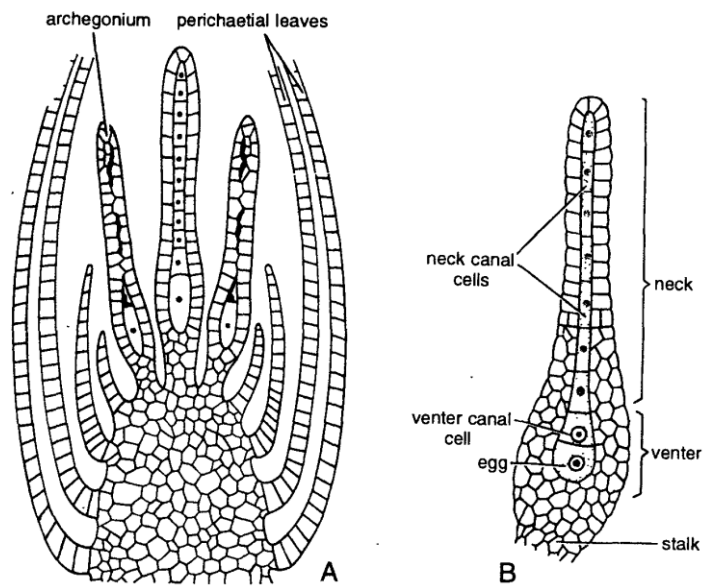


Fig. 7. *Sphagnum*. A. L.S. archegonial branch, B. A single archegonium.



Archegonia

na krátkých stopečkách na
koncích větviček v „hlavičce“

(vi) štět u rašeliníků
prakticky chybí (je
kratinký a schovává
se v pseutopodiu,

Tobolka je kulatá
červenohnědá s
víčkem jak rádiovka,
bez čepičky.

Zelené pseudopodium
= výrůstek
gametofytu nese
tobolku

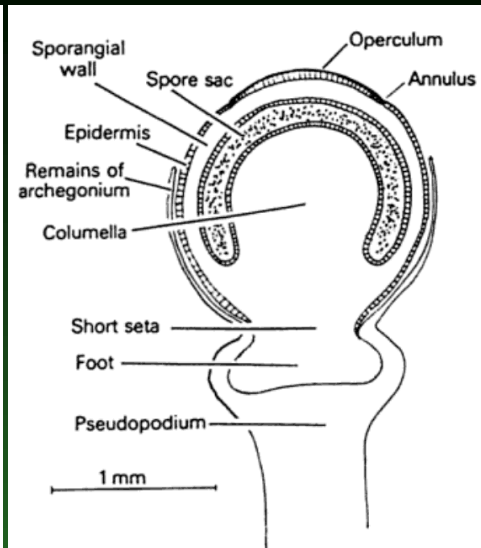
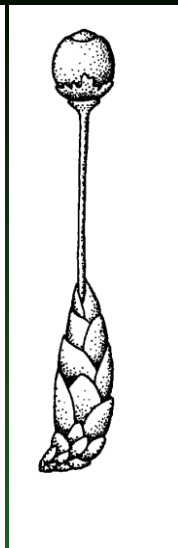
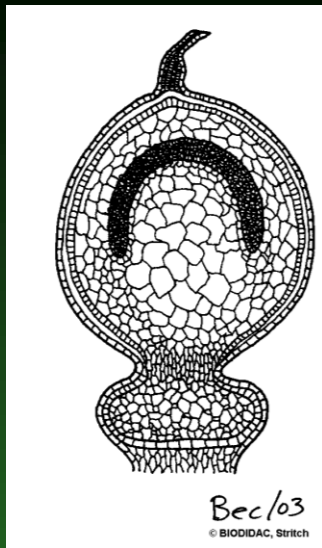


(vi) štět u rašeliníků
prakticky chybí (je
kratinký a schovává
se v pseutopodiu,

Tobolka je kulatá
červenohnědá s
víčkem jak rádiiovka,
bez čepičky.

Zelené pseudopodium
= výrůstek
gametofytu nese
tobolku





<http://vimeo.com/13582494>



1. Sesycháním neúplného sloupku vzniká podtlak.
2. Vzduch proniká dovnitř přes propustnou epidermis.
3. Epidermis při seschnutí ztrácí propustnost ale také plochu a tím se zmenšuje objem tobolky.
4. Vzniká přetlak v tobolce (0.4 až 0.6 MPa),
5. Po překročení kritické hodnoty dojde k odtržení (odstřelení) víčka. Tato exploze bývá slyšitelná i na vzdálenost několika metrů.

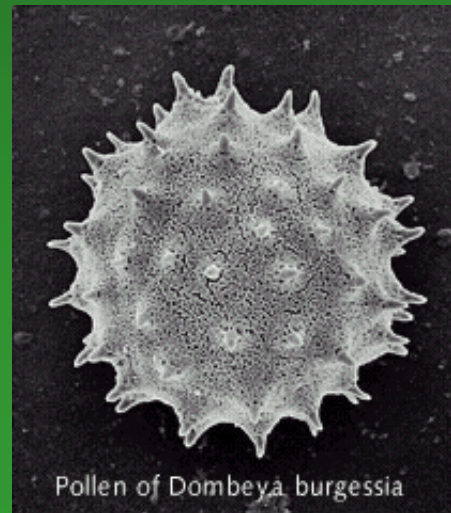
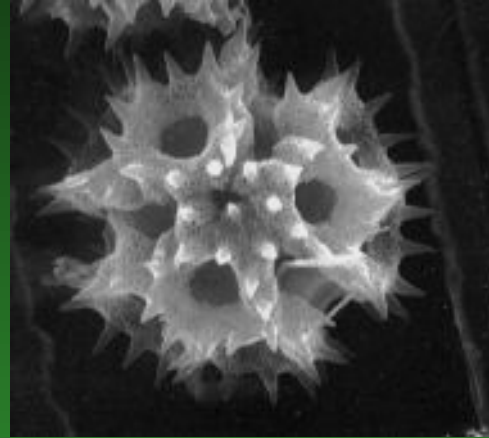
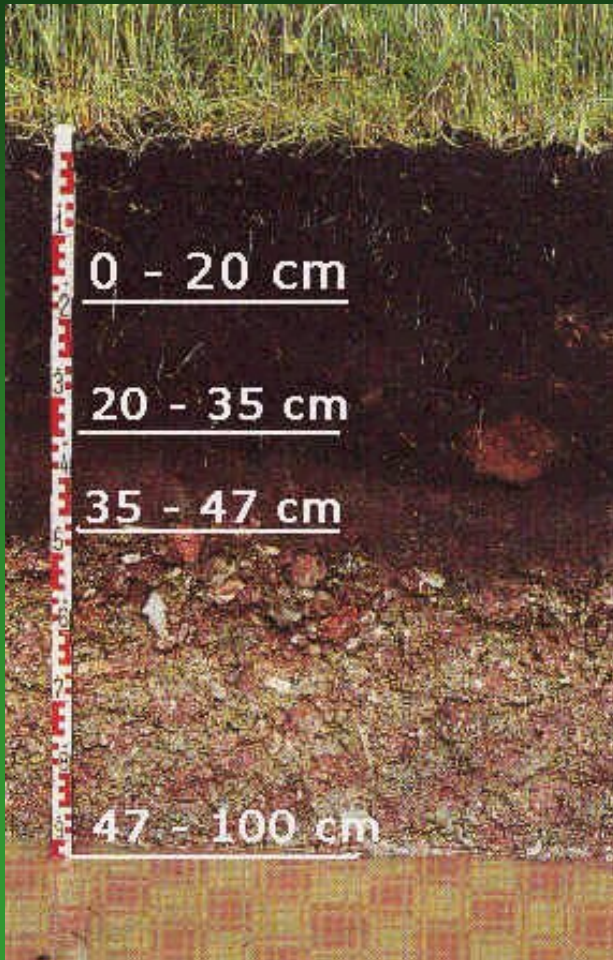
Rašeliniště vznikla v postglaciálu (stará max. 10-12 tisíc let).

Ulmifikace =
rašelinění rozklad
za nepřítomnosti
vzduchu
(v minulosti
pokračovala
karbonizací =
uhelnatěním

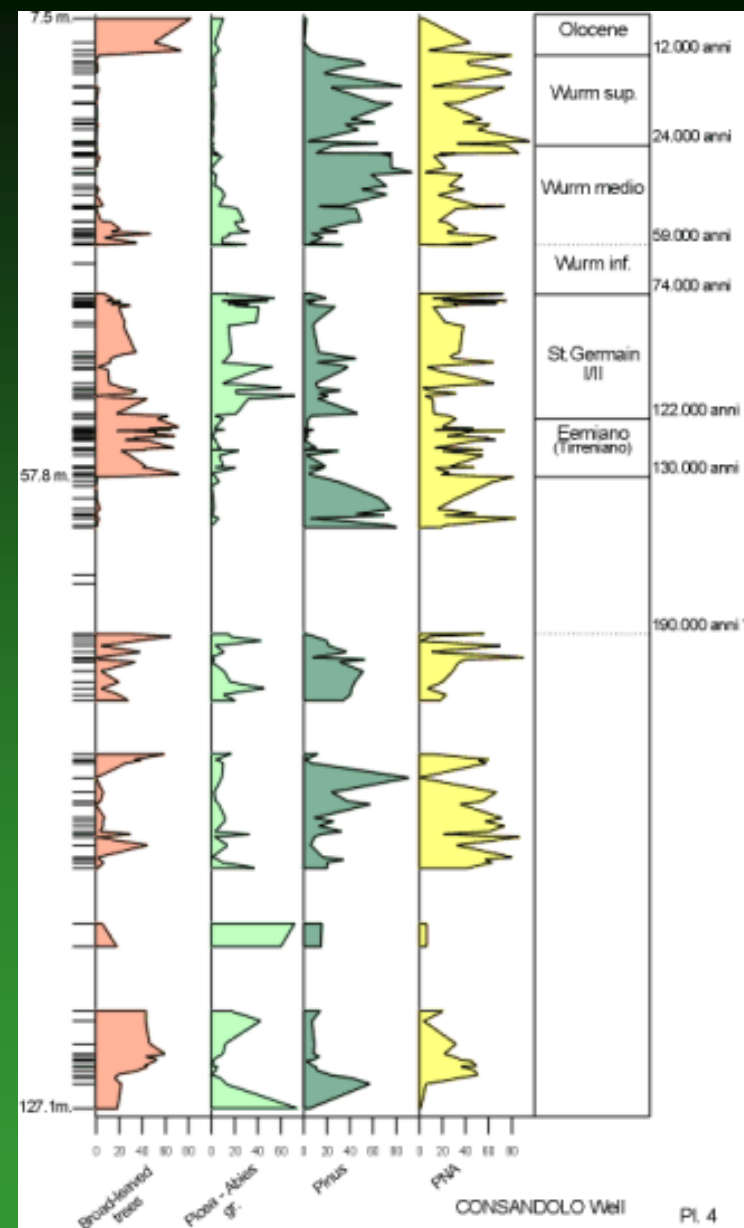


Celulóza $(C_6H_{10}O_5)_n$ ($n = 8 \cdot 10^3$ až $1,2 \cdot 10^4$) a jiné sacharidy rozkládají podle celkové rovnice: $C_6H_{10}O_5 = CO_2 + 3 H_2O + CH_4 + 4C$.
Porosty rašeliničů pokrývají zhruba 1% povrchu souše.

Tmavá barva rašeliny podmíněna vysokým obsahem uhlíku, který by jinak v aerobních podmínkách unikl ve formě CO₂. Vrstva rašeliny může být až 10 m mocná. V krajině fungují rašeliniště jako významný hydrologický a klimatologický faktor. Díky konzervačním účinkům rašeliny v nich zůstává uchován pyl a makrozbytky rostlin.



Stratigrafické studium těchto zbytků umožňuje poznat složení flóry a vegetace, která rašeliniště obklopovala v jednotlivých obdobích postglaciálního vývoje; tím je dán velký paleoekologický, paleoklimatický a paleofytogeografický význam rašelinišť.



Fytogeografický význam rašelinišť pak spočívá vtom, že v mírném klimatickém pásmu fungují jako záchytné refugium mnohých glaciálních reliktnů, jejich po skončení doby ledové ustoupily převážně do boreální nebo arktické zóny tajgy a tundry. K takovýmto glaciálním reliktnům patří např. mechy: *Paludella squarrosa*, *Meesia triquetra*, *Calliergon trifarium*, *Scorpidium scorpidioides*, cévnaté rostliny: *Rubus chamaemorus*, *Carex chordorrhiza*, *Pedicularis sudetica*, *Betula nana*, *B. humilis*.



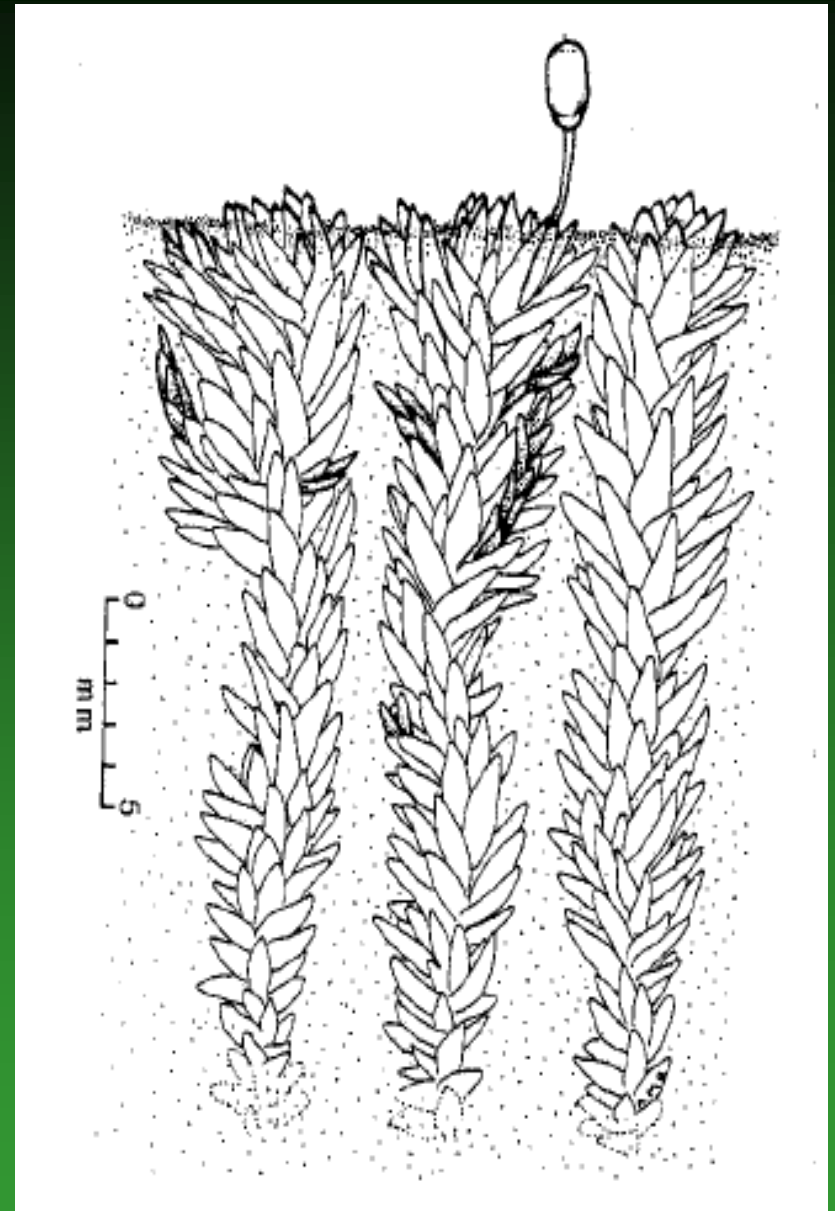
V minulosti byla rašelina užívána také jako palivo (výhřevnost až 4000 kal/kg). Dnes nachází využití v lázeňství (Třeboňsko, Lúčky-kúpele u Ružomberku) a jako zdroj důležitého zahradnického substrátu.



sušící se kusy vytěžené rašeliny = borky



Morfologicky, anatomicky i molekulárně se rašeliníkům blíží tasmánský druh *Ambuchanania leucobryoides*, připomínající náš bělomech sivý.



Třída *Andreaeopsida*, (i) protonema ploché, (ii) fyloidy bez žilek, (iii) sporofyt bez štětu (ukryt v pastopečce, pseudopodiu, (iv) průduchy chybí. Vesměs druhy vázané na nejvyšší (nevápnitá) pohoří, na boreální tajgu a severskou arktickou tundru.



U nás 5 druhů, většinou velmi vzácných.

Častější jen v horách štěrbovka skalní (*Andreaea rupestris*).

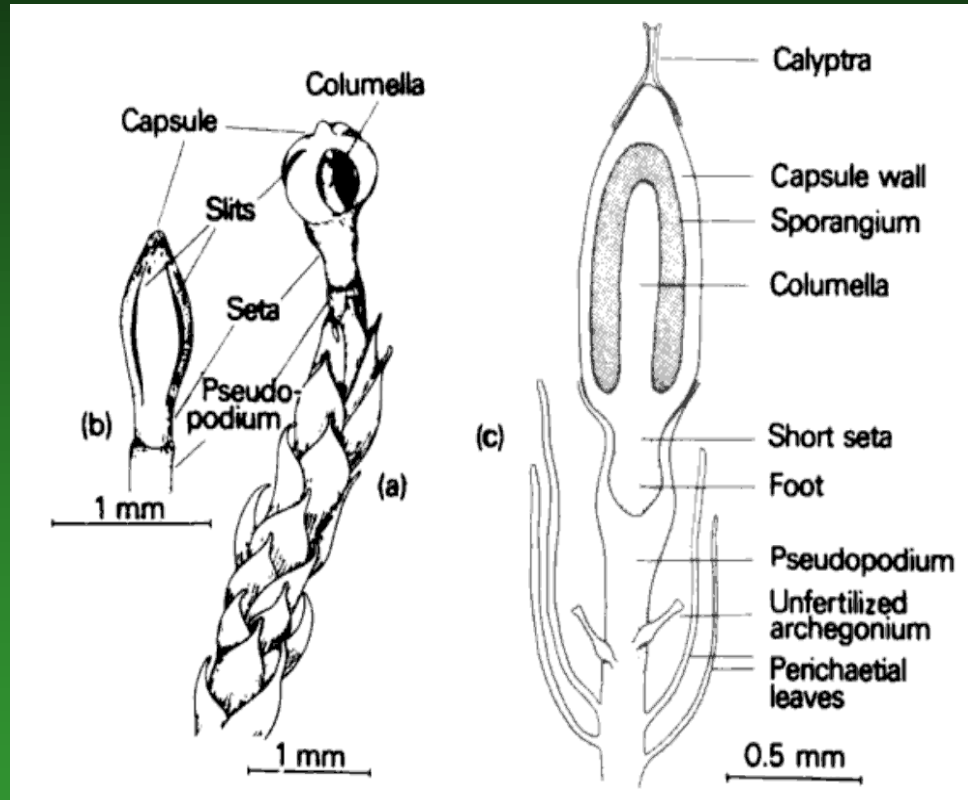


Sporangium se otvírá 4-5 štěrbinami (dehiscencemi); opakované otvírání a zavírání je řízeno hygroskopickými pohyby sloupku.

K uvolňování spór tak dochází po dlouhou dobu



Andreaea nivalis

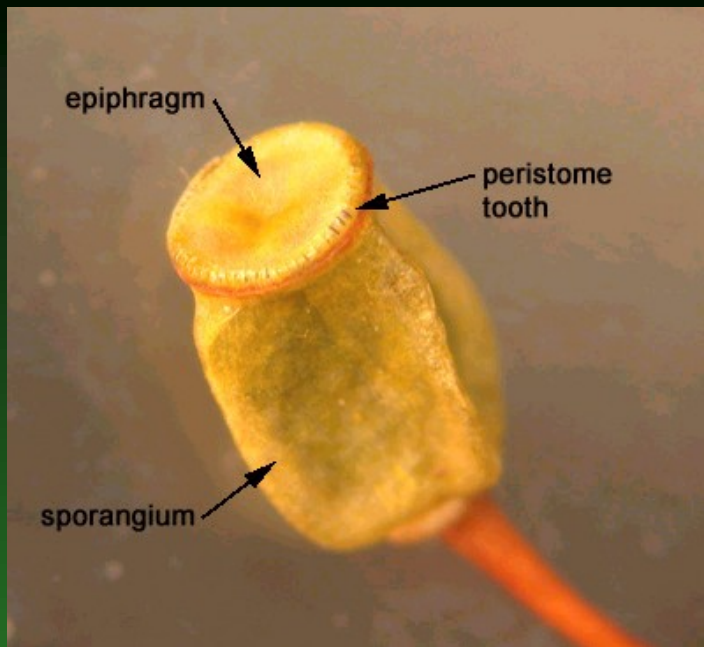


Tř. *Polytrichopsida*,

(i) fyloidy s žilkami,

(ii) průduchy vyvinuty

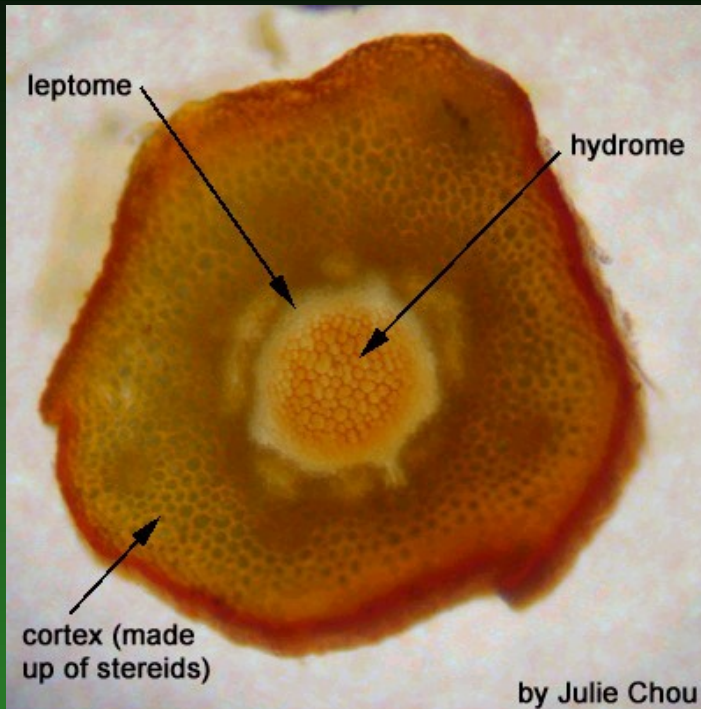
Patří největší zástupců mechů.



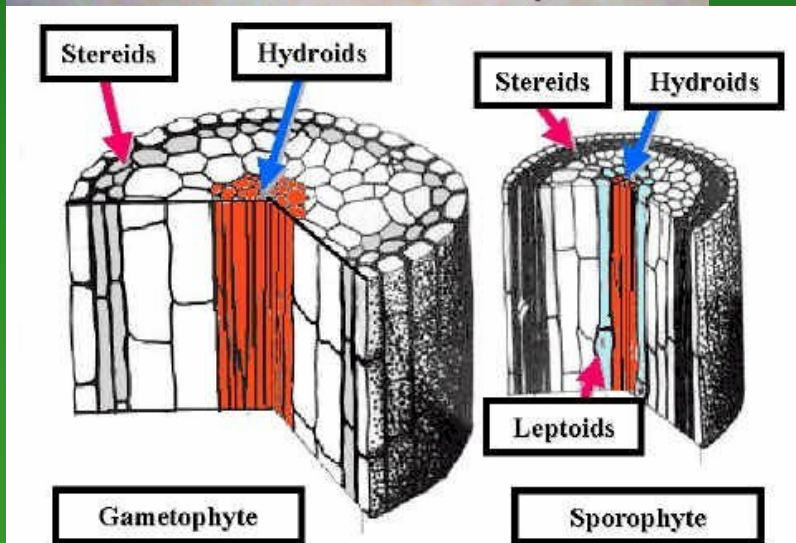
Zástupci rodů ploník (*Polytrichum*) a *Dawsonia* dosahují až 60 cm výšky.

(iii) ústí toboly uzavírá blanitá epifragma s otvory na obvodu

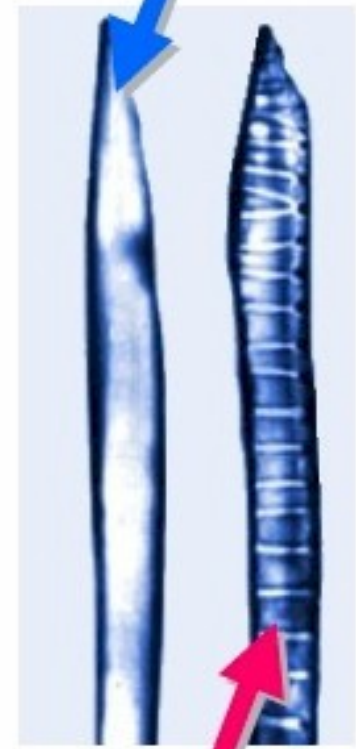




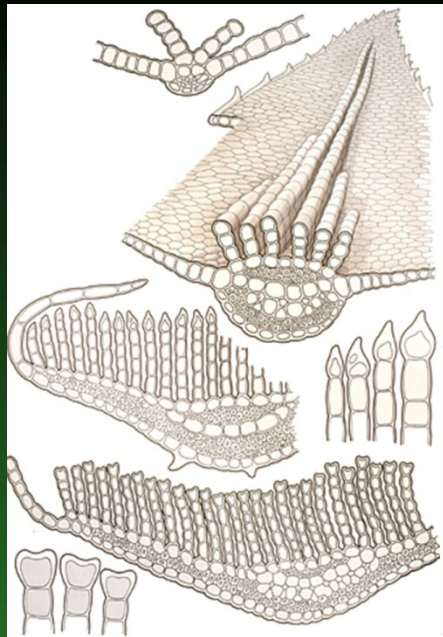
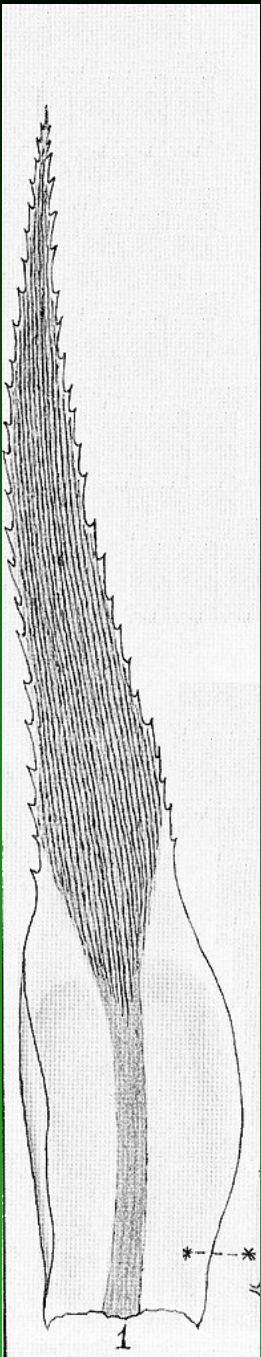
(iv) díky své výšce mají nejvyšší stupeň diferenciacce pletiv v rámci mechů – jen u nich se vedle hydroid vyskytují i leptoidy.



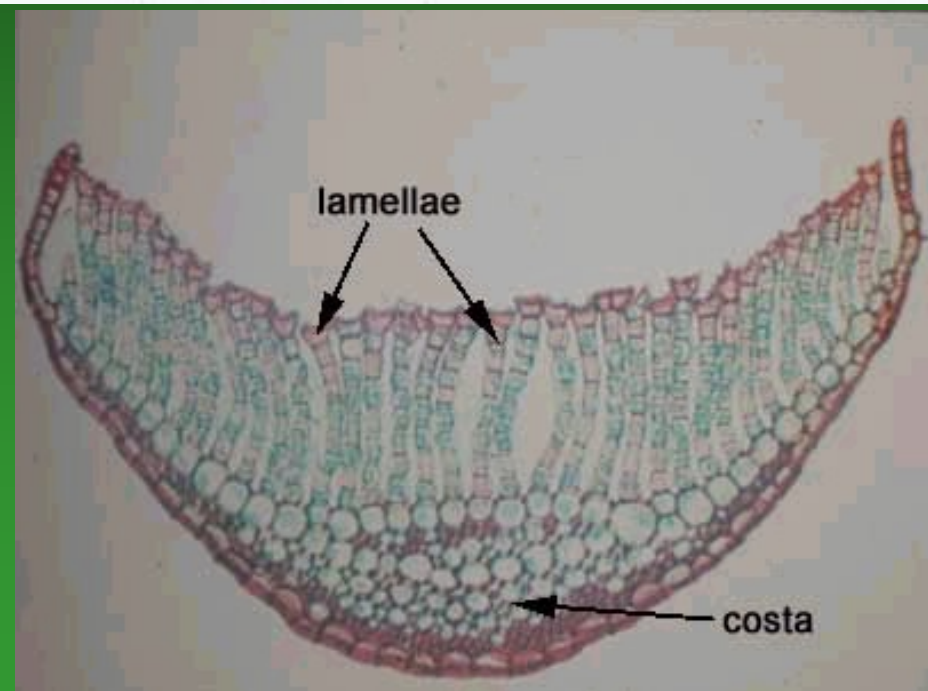
Hydroid

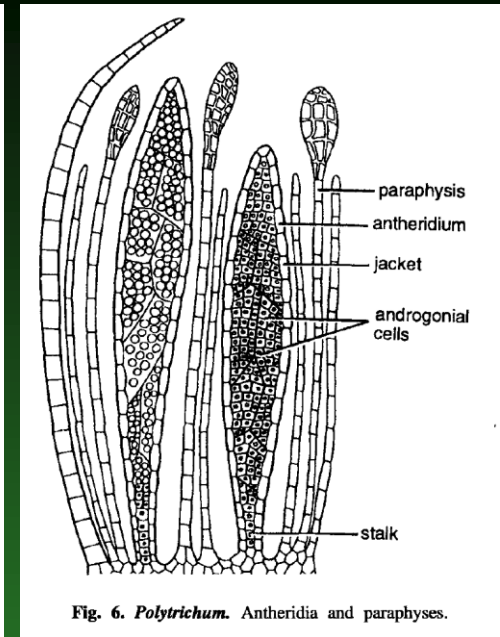
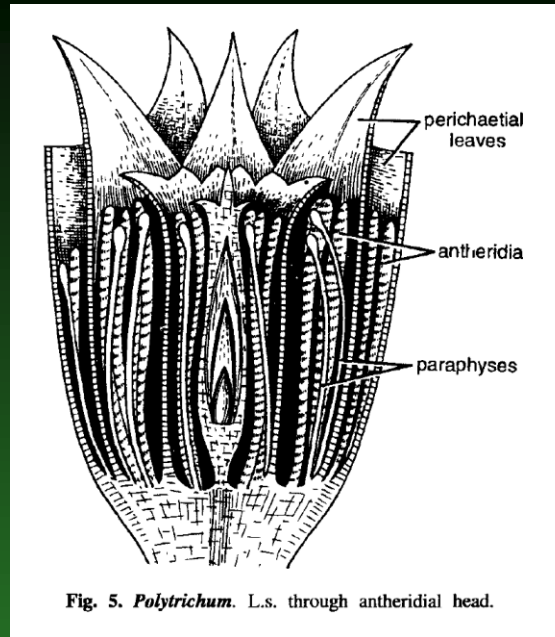


Tracheid of *Equisetum*



(v) fyloidy ploníků mívají povrch členěný v podélné lamely, dobře patrné na příčném řezu.





Antheridia

podlouhle vřetenovitá na krátkých stopkách
ve shlucích mezi lístky a parafýzami na
vrcholech lodyžek
odděleně od archegonií

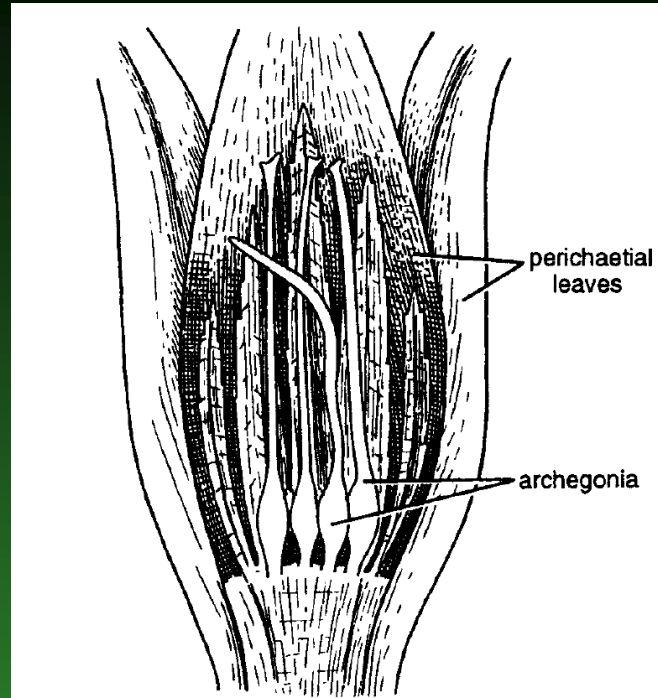
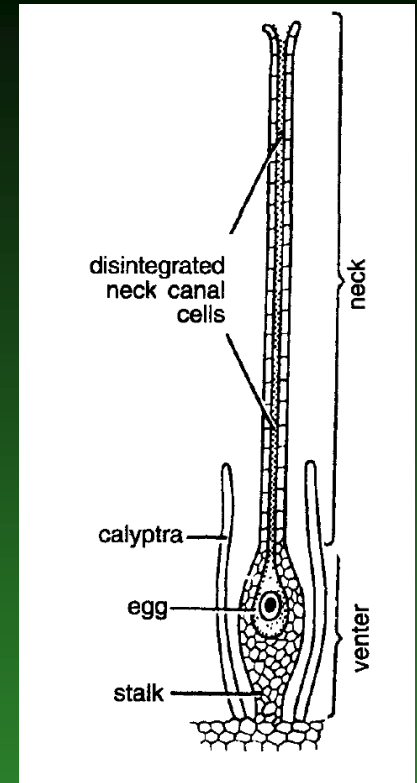


Fig. 7. *Polytrichum*. L.s. through archegonial head.



Archegonia

protáhlá, na krátkých stopkách
ve shlucích mezi lístky a parafýzami na
vrcholech lodyžek
odděleně od antheridií

U nás v lesích a na degradovaných (odumřelých) rašeliništích najdeme několik zástupců rodu ploník (*Polytrichum*) – např. **ploník obecný** (*Polytrichum commune*). Vedle ploníku u nás rostou i zástupci jiných rodů (*Atrichum*, *Oligotrichum*, *Pogonatum*)





Všichni zástupci *Polytrichidae* mají extrémně malé spory někdy jen 5-8 mikrometrů, takže u rodu *Dawsonia* je v jedné zralé tobolce až 65 miliónů výtrusů!

Dawsonia superba, New Zealand

Třída *Bryopsida* (ca 9000 druhů) se složitou vnitřní klasifikací, zahrnující 4 podtřídy *Diphyscidae*, *Funariidae*, *Dicraniidae* a *Bryidae* s celkem asi 16 řády.

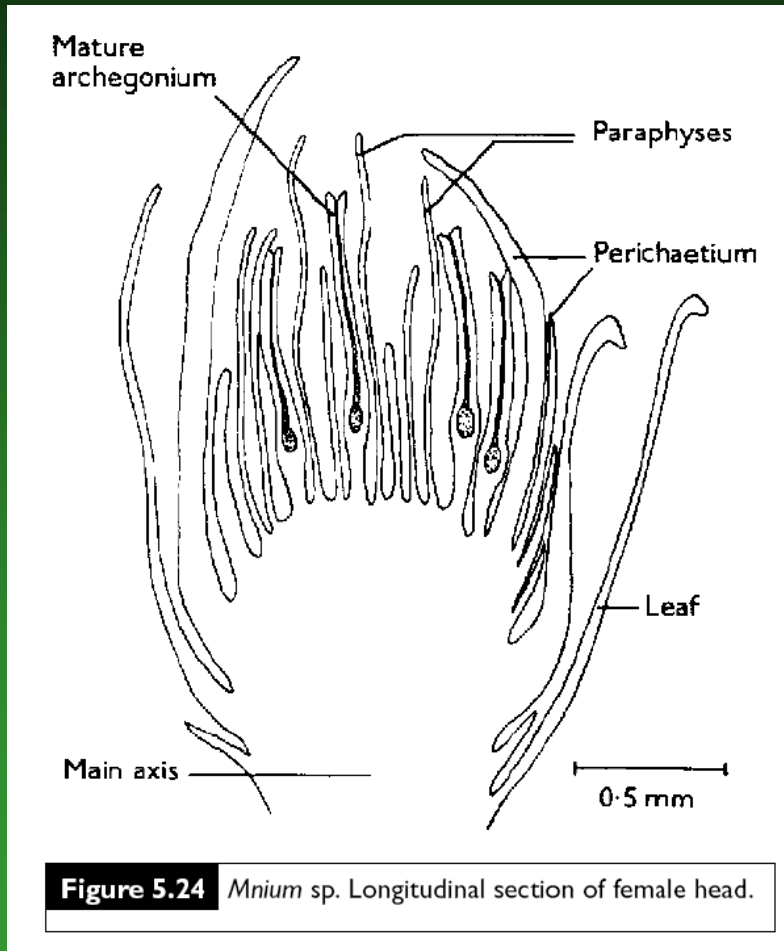
(i) pokročilá diferenciacce pletiv gametofytu, ale ne tolik jako u ploníků (chybí leptoidy),

(ii) fyloidy obvykle se střední žilkou,

(iii) průduchy vyvinuty.

U nás mnoho zástupců.

Archegonia a antheridia vznikají odděleně (unisexualně) ve skupinkách na vrcholu kauloidu nebo koncích větví. (některé druhy mohou být dvoudomé)



Antheridia mechů bývají **krátce stopkatá, protáhlého tvaru**

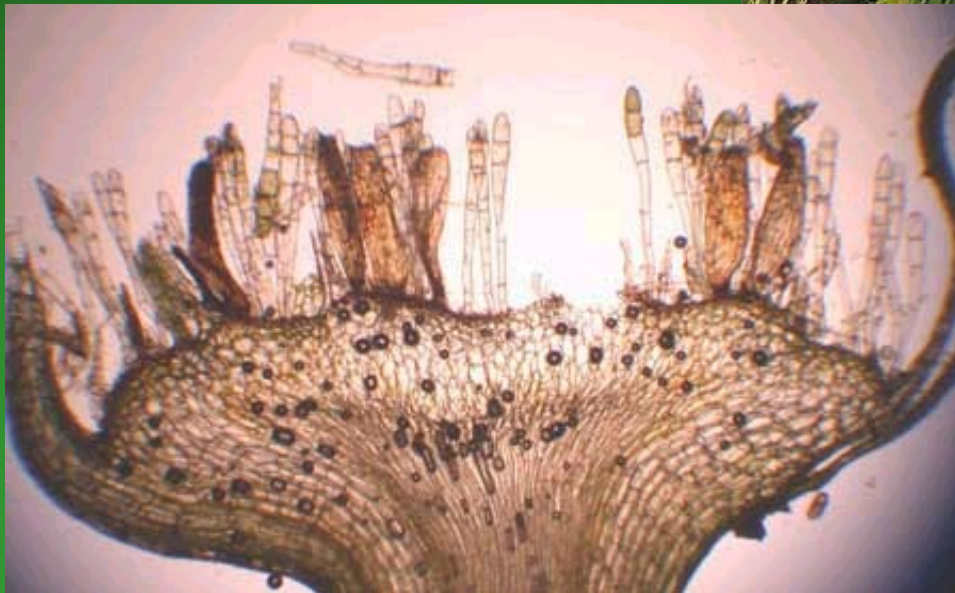


antheridia u rodu *Bryum*

Shluky antheridií
bývají na vrcholech
lodyžek **obklopeny**
modifikovanými
fyloidy - **parafýzami**



Rhizomnium glabrescens



Breutelia elongata

Tvoří někdy hnědé
disky na vrcholu
kauloиду

Na chodnících, zdech, střechách, ale i holé půdě najdeme jemné stříbřitě světlezelené polštářky prutníku stříbrného (*Bryum argenteum*).



Bryum argenteum



Dicranum scoparium

V jehličnatých lesích najdeme často tmavozelené polštáře dvouhrotce chvostnatého (*Dicranum scoparium*) s jednostranně uspořádanými, obloukovitě zahnutými, šídlovitými fyloidy.



Ve vlhké trávě a na
pařezech je častý
trávník Schreberův
(*Pleurozium schreberi*),

kauloidy mají po
odrhnutí lístků nehtem
charakteristické rezavě
hnědé zbarvení.



Pleurozium schreberi

Na prameništích a v olšínách najdeme zástupce rodu měřík (*Mnium*) s průsvitnými světlezelenými fyloidy, jež jsou dobrým objektem pro demonstraci hydroid a stereid.

Mnium spinosum



Koprofilie (oblíba růst na výkalech) je typická pro druhy rodu *Splachnum*, jejichž často pestrobarevné tobolky vydávají podobný zápach a spóry přenášejí masařky



Funaria hygrometrica



Drobné rostlinky zkrutku vláhojevného (*Funaria hygrometrica*) najdeme často na spáleništích v lesích

Fontinalis antipyretica

pramenička obecná - v proudící vodě (čisté čerky, potůčky, luční studánky) Vlnící se lodyžky dosahují až metrové délky. Pěstuje se i v akváriích.



Leucobryum glaucum

Pro indikaci bonity lesní půdy má význam výskyt bělomechu sivého (*Leucobryum glaucum*) tvořícího šedo zelené polštáře na degradované půdě v borech a smrčinách.



Usušené jemné gametofytní stélky např. sourubky kadeřavé (*Neckera crispa*) či bělozubky ocáskovité (*Leucodon sciuroides*) ale i dalších druhů byly využívány jako předchůdci toaletního papíru



Leucodon sciuroides

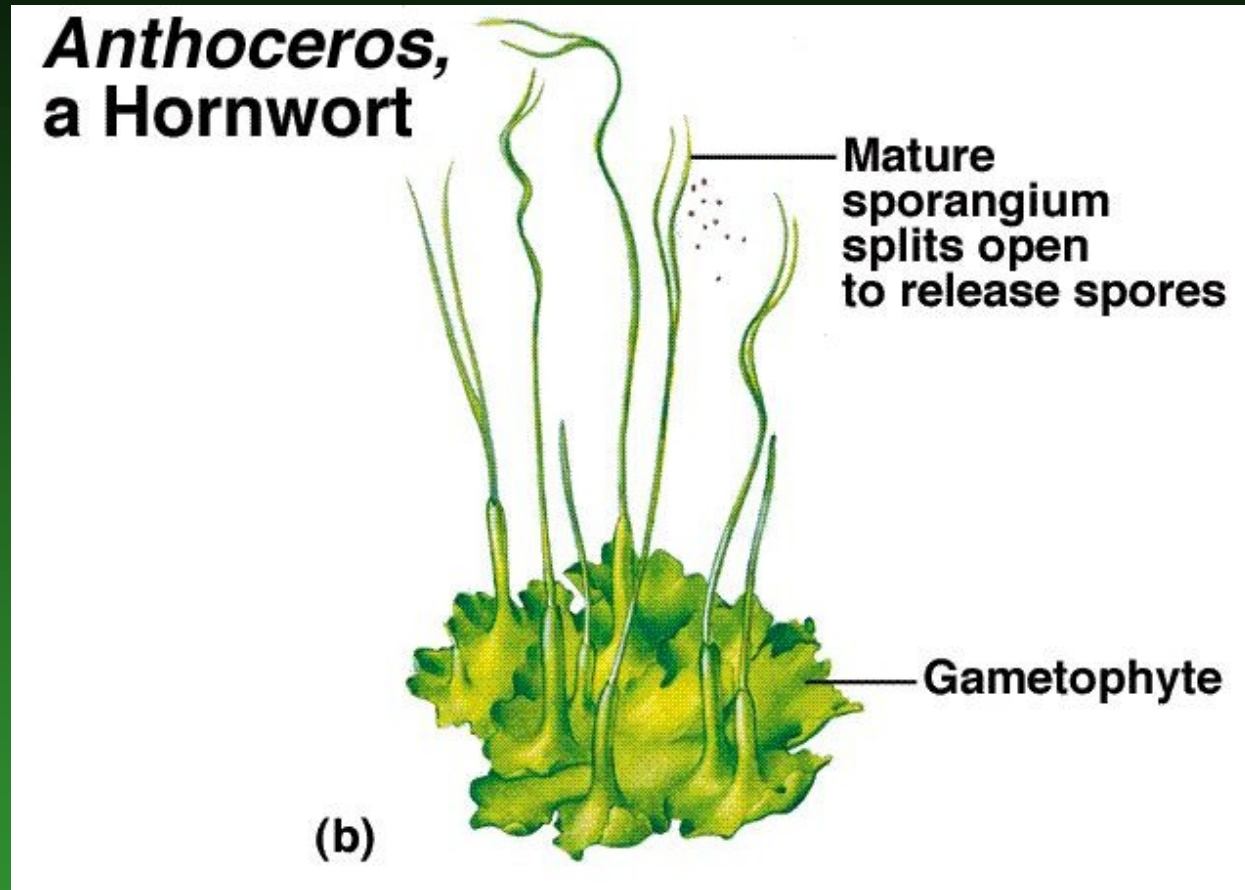


Bylo to od středověku až do 19. století, tedy v dobách, kdy výroba papíru byla drahou záležitostí, nehledě ke značné tuhosti, drsnosti a nízké savosti dřívě vyráběného ručního papíru.



Genetický model: *Physcomitrella patens*
celý genom 1C=510 Mbp byl
sekvenován

Oddělení *Anthoceroophyta* (hlevíky)



Hlevíky mají jak znaky pokročilé (interkalární meristém, průduchy), tak i primitivní, společné s řasami (pyrenoid).

Gametofytní (1) **stélka** hlevíků je **frondózní** - dorzoventrální - rozprostřená po podkladu



Phaeoceros carolinianus

(2) gametofyt

hlevíků je

drobný -

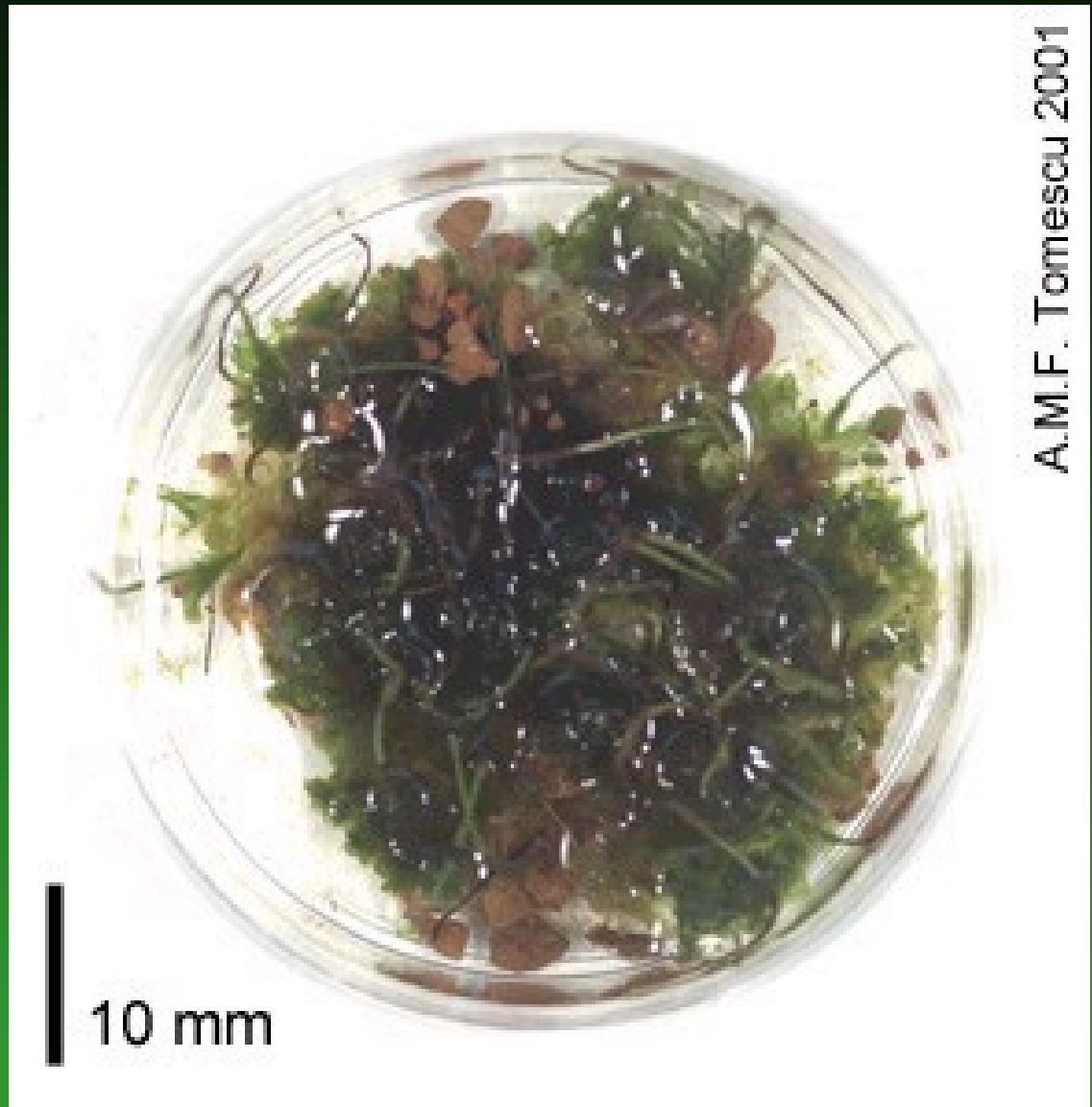
zpravidla

velikostí

nepřesahuje

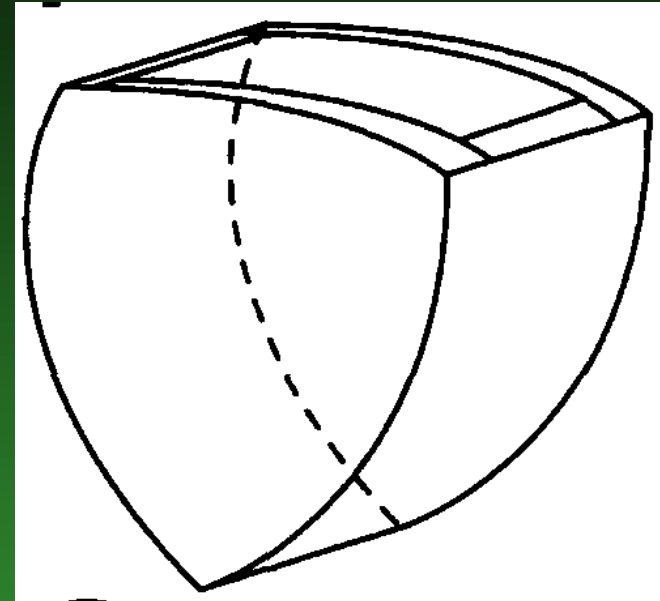
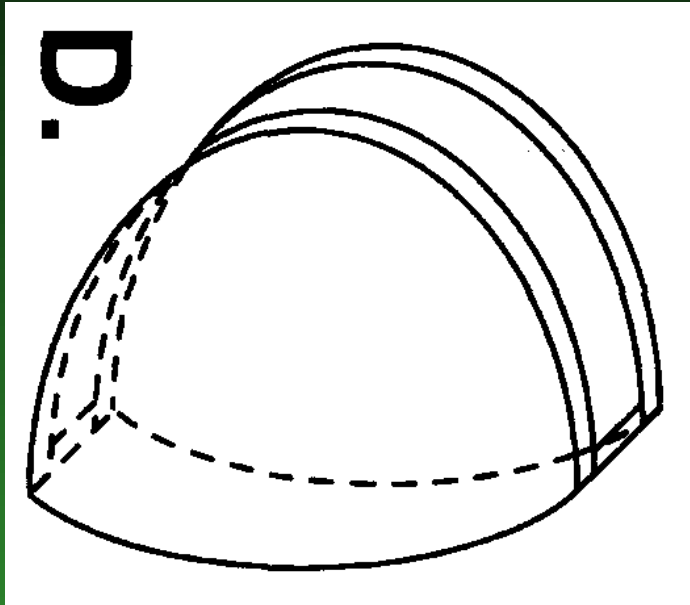
několik málo

centimetrů



A.M.F. Tomescu 2001

(3) terminální buňka vzrostného vrcholu je u hlevíků **polodiskovitá** nebo **klínovitě dvouboká**

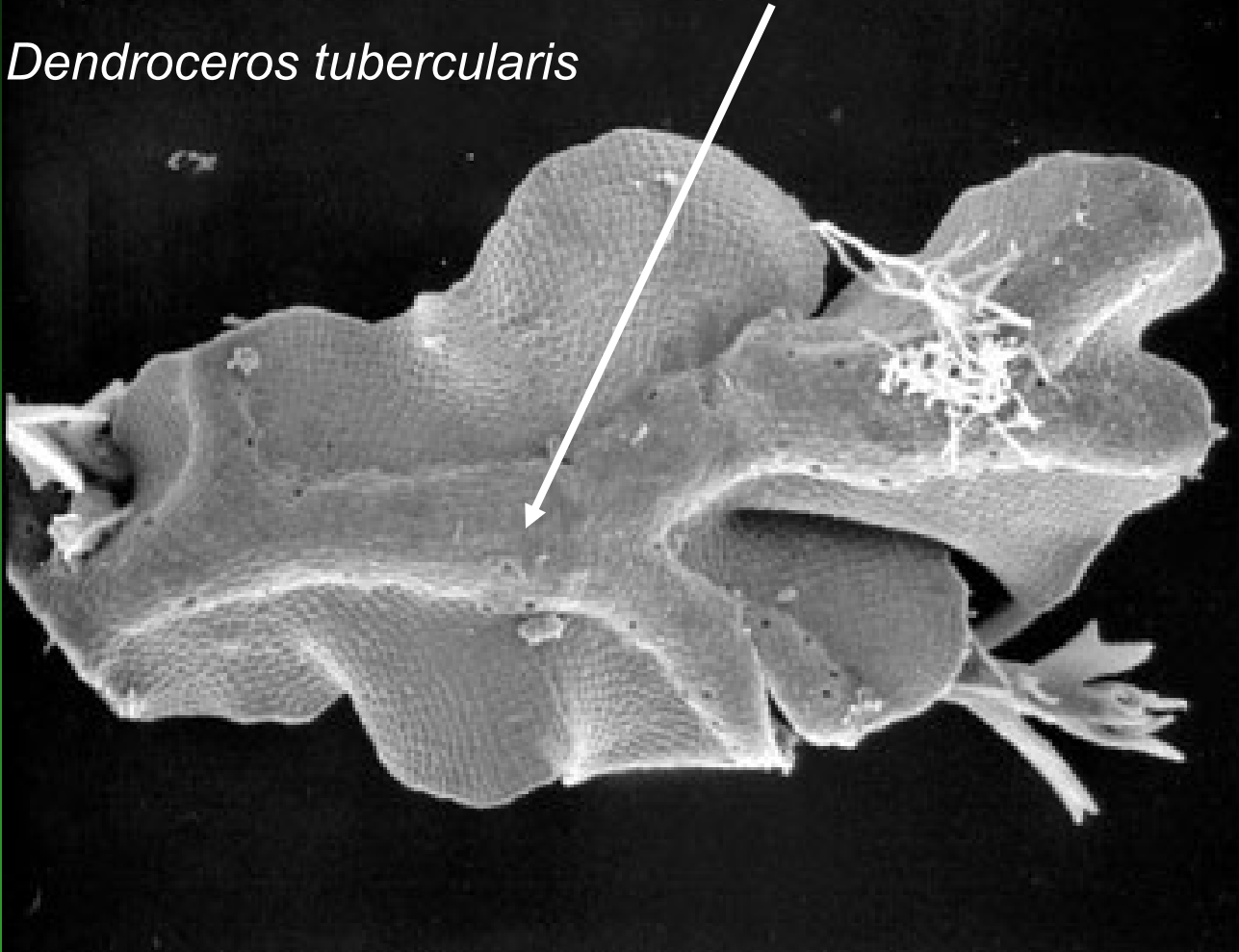


Odděluje tak nové buňky do dvou směrů, čímž vzniká frondózní - plochá stélka.

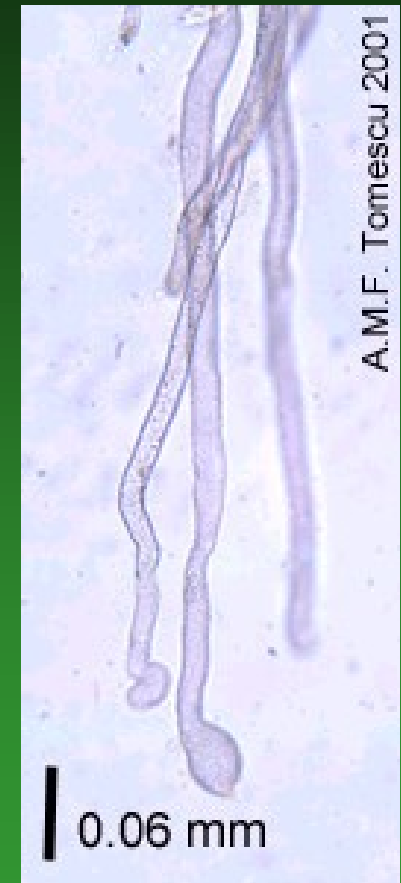
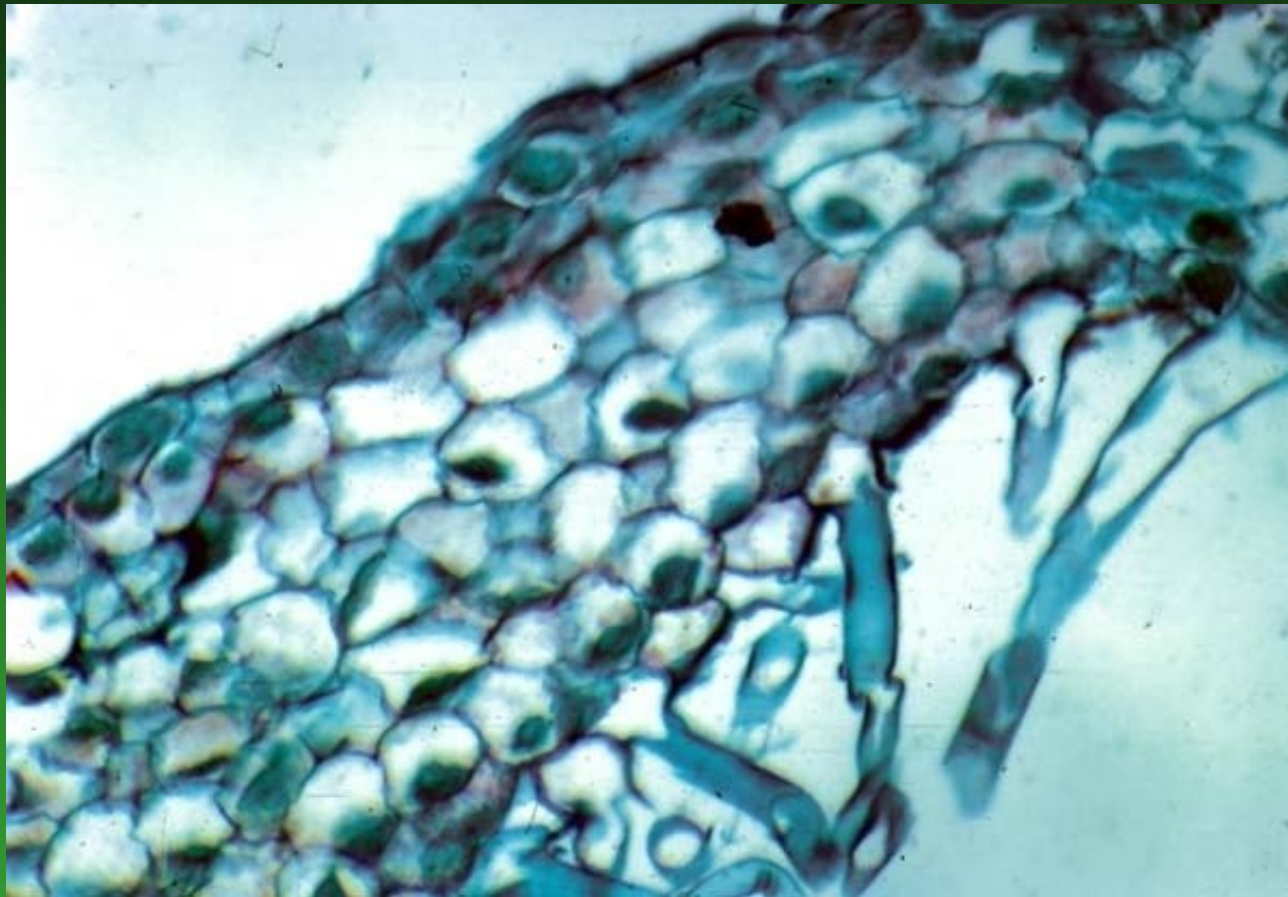
Jediná terminální buňka vzrostného vrcholu je společným znakem všech mechorostů (podobně i u kapradin a plavuní, kde jich může být i několik; semenné rostliny mají diferencované vícevrstevné meristémy!)

(4) stélka hlevíků vytváří **vidličnatě** větvené laloky se zbytnělou střední částí - **středním žebrem**.

Dendroceros tubercularis



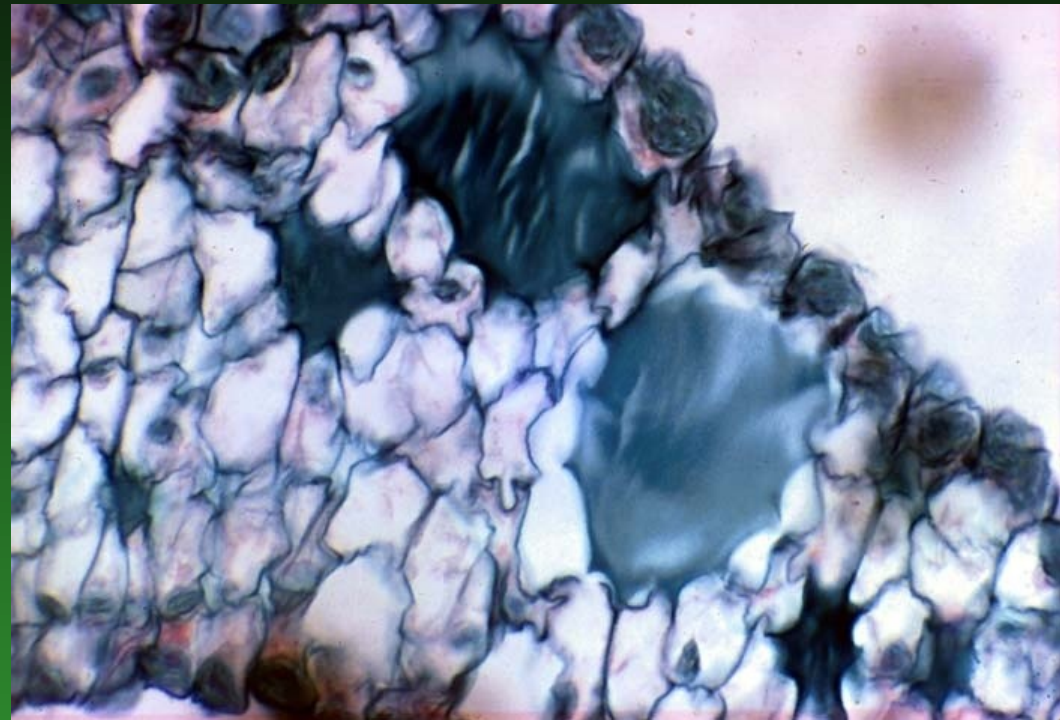
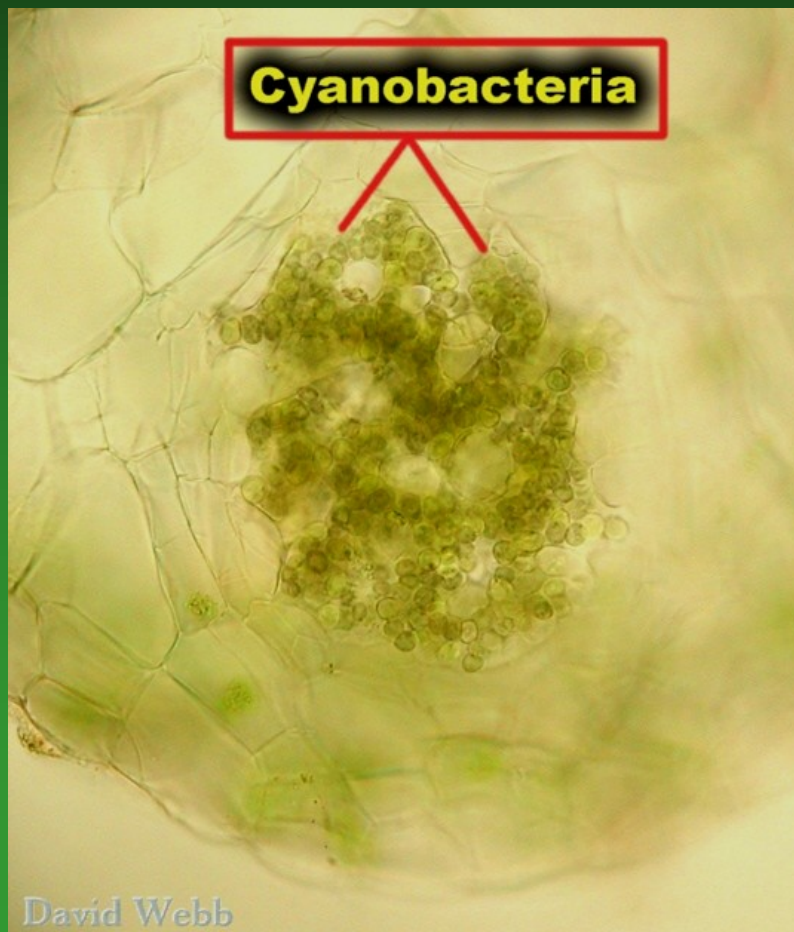
(4) **rhizoidy** hlevíků vznikají z povrchových buněk spodní strany stélky, jsou **hyalinní, jednobuněčné**.



Phaeoceros carolinianus

(5) ve stélce mají někdy hlevíky **sliznaté dutinky** s koloniemi **endosymbiotických sinic** rodu *Nostoc*

sliznaté dutinky u druhu
Anthoceros punctatus

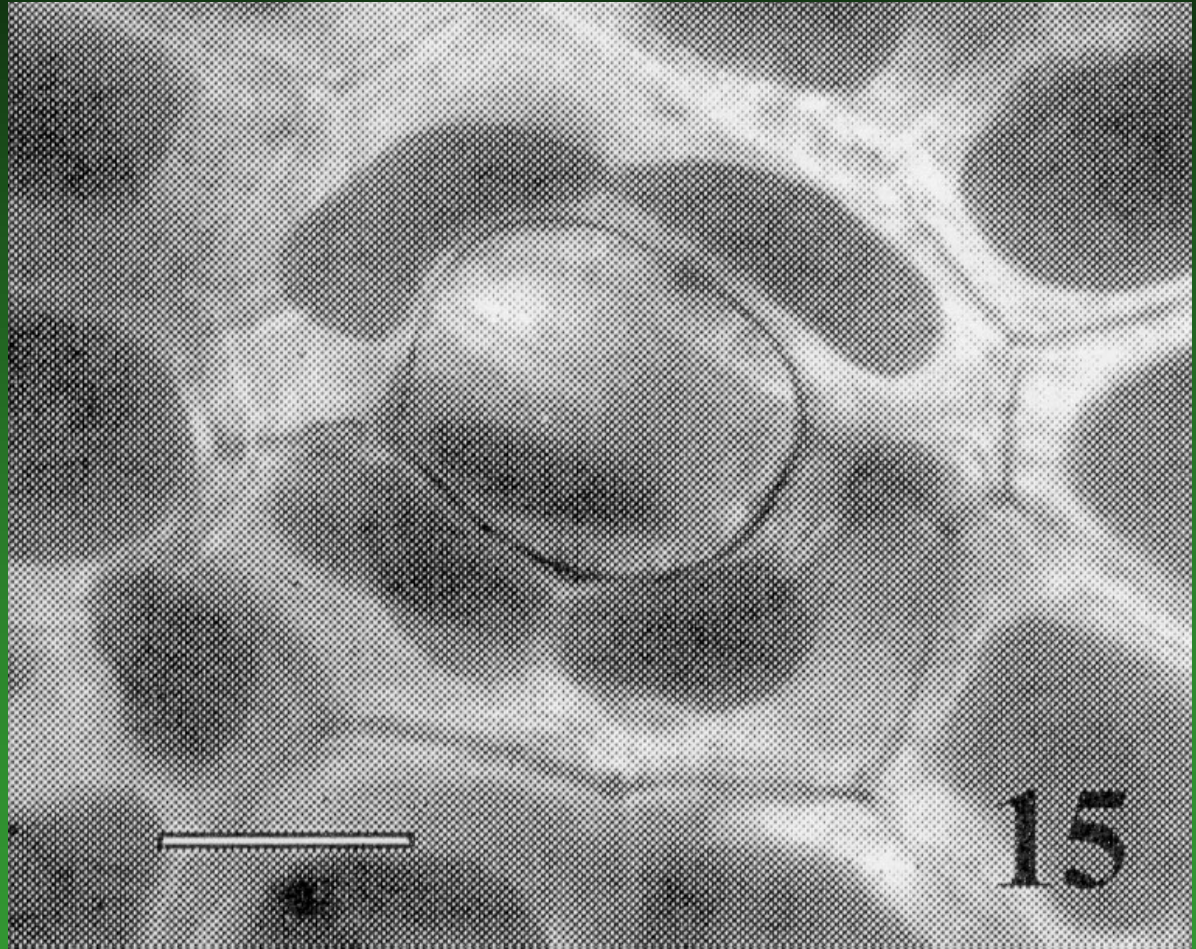


Sinice převádějí vzdušný dusík do amonné podoby, která je využívána v metabolismu hlevíků. Hlevíky produkují sliz obsahující sacharidy, které podporují růst sinic.

U druhů rodu *Dendroceros* a *Megaceros* obklopuje ústí slizových dutinek **dvojice ledvinitých buněk** schopných tato ústí zavírat a otvírat.

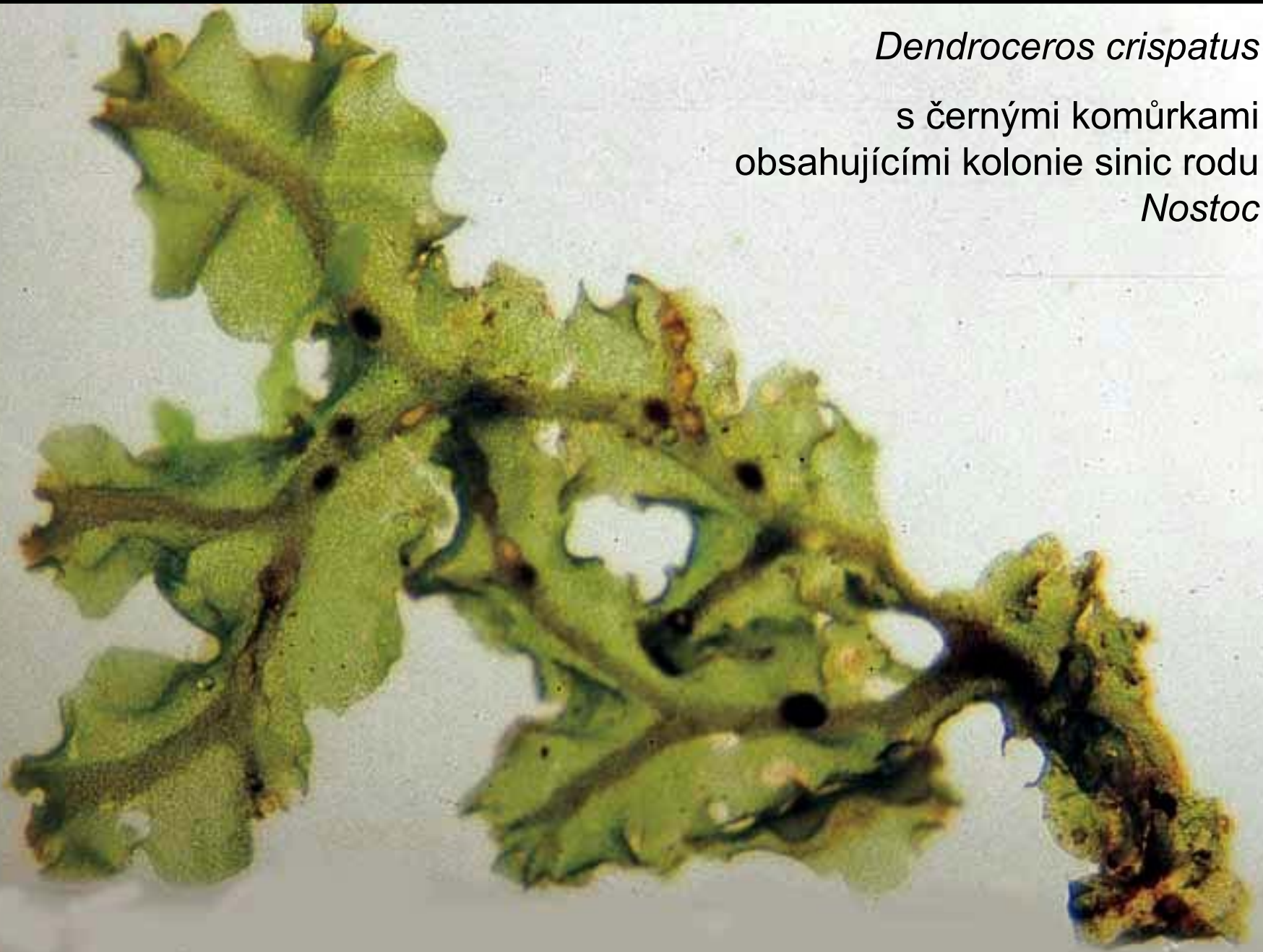
*Megaceros
aenigmaticus*

Proto jsou tyto otvory považovány za **homology průduchů**.



Dendroceros crispatus

s černými komůrkami
obsahujícími kolonie sinic rodu
Nostoc



Signální mechanismy hlevíků ovlivňující sinice

1. Hormogonium inducing factor HIF ovlivní sinice aby tvořily vláknité útvary hormogonia
2. Hormogonium chemoatraktant HC způsobí, že růst hormogonií se děje směrem k dutince
3. HRM faktor uvolňovaný do infikované komůrky způsobí, že se metabolismus přepne z tvorby hormogonií na tvorbu heterocyst a fixaci dusíku

Table 1—Summary of growth rate and *in vivo* or *in situ* carbon and nitrogen assimilatory activities of *Nostoc* sp. in steady-state free-living or symbiotic association (from Meeks *et al.* 1999).

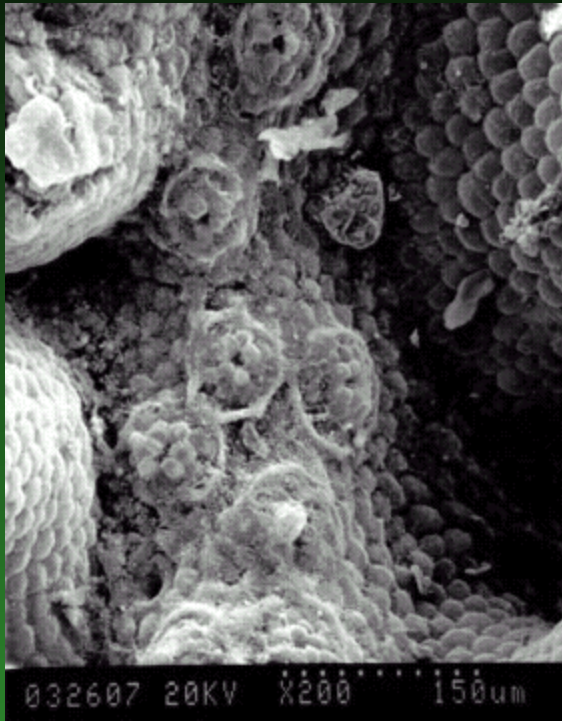
Activity	Growth state	
	Free-living	Symbiotic ¹
Growth as doubling time (h)	40	<240 (17%)
Photosynthesis ² (nmol min ⁻¹ mg ⁻¹)	128	15.1 (12%)
Ammonium assimilation ³ (cpm min ⁻¹ mg ⁻¹)	13.9	2.9 (21%)
Nitrogen fixation ⁴ (nmol min ⁻¹ mg ⁻¹)	5.3	23.5 (443%)

(6) v buňkách jediný obrovský chloroplast s centrálním pyrenoidem.

Pyrenoid = bílkovinné tělísko, metabolicky aktivní, obsahující RUBISCO.



David Webb

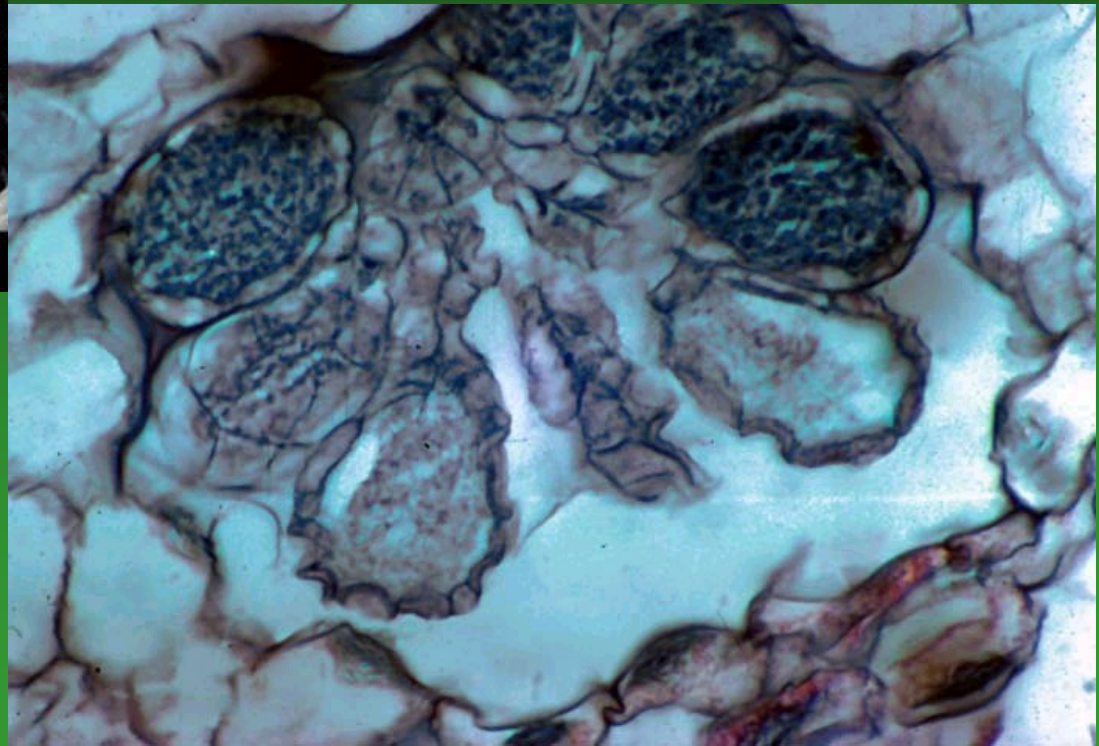


*Dendroceros
tubercularis*

vyskytují se až
po 25 ve
shlucích

(7) archegonia vznikají
z povrchových buněk a následně
se během vývinu zanořují takže na
povrch horní strany stélky ústí jen
jejich krčky.

Anthoceros crispulus

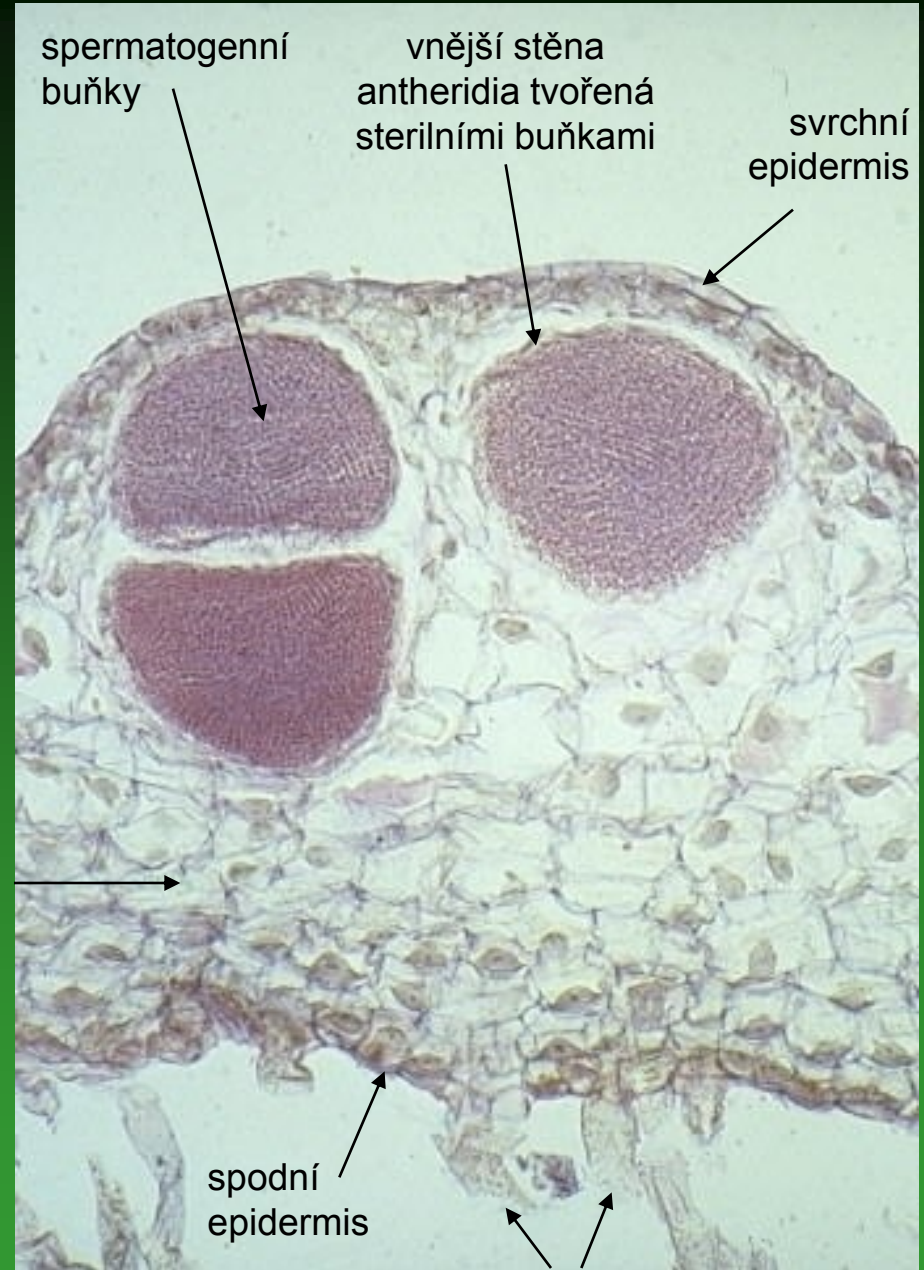


(8) antheridia ve skupinkách
v dutinkách uvnitř stélky,

zakládají se endogenně –
z podpovrchových buněk

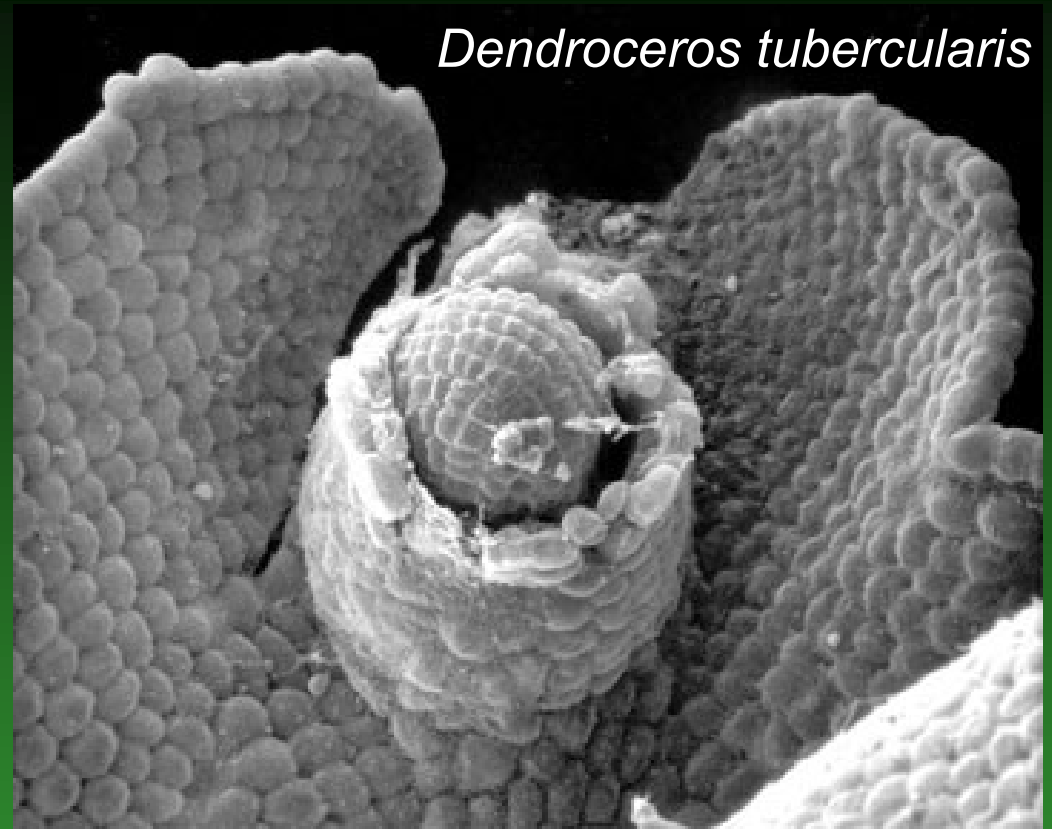
(tím se hlevíky liší od všech ostatních
terestrických rostlin, které mají
antheridia exogenní – vznikající
z jedné buňky povrchové)

parenchym

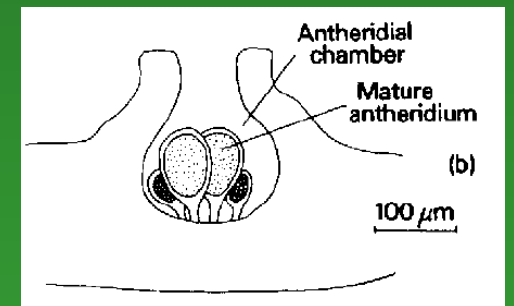


rhizoidy

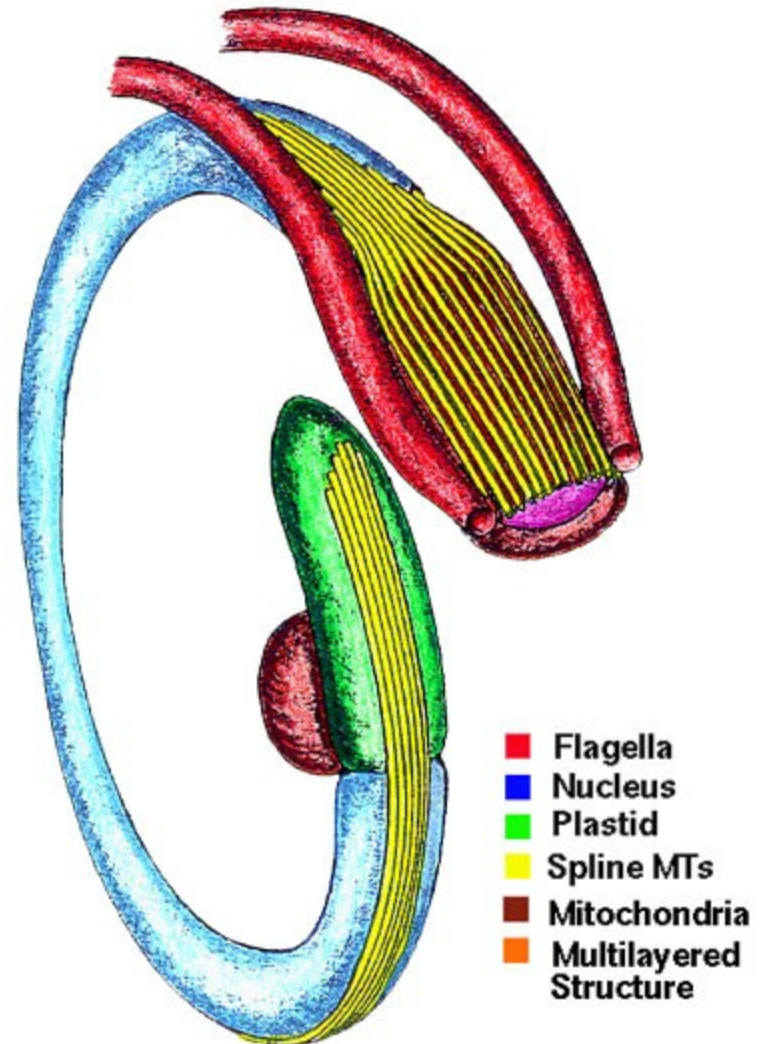
V době zralosti antheridií
praská stélka nad
antheridiovými komůrkami,
takže antheridia vyčnívají na
povrch stélky.



Chloroplasty
v buňkách obalu
komůrek se při tom
mění na oranžové
chromoplasty

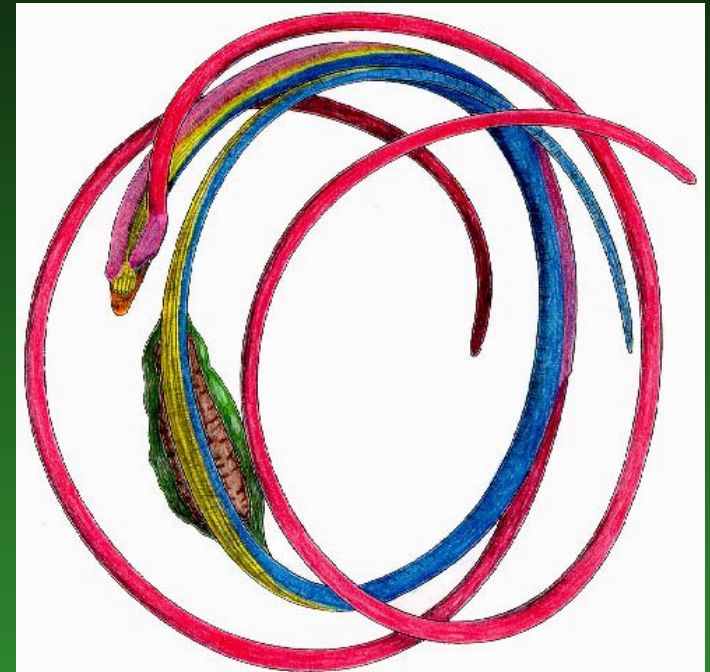
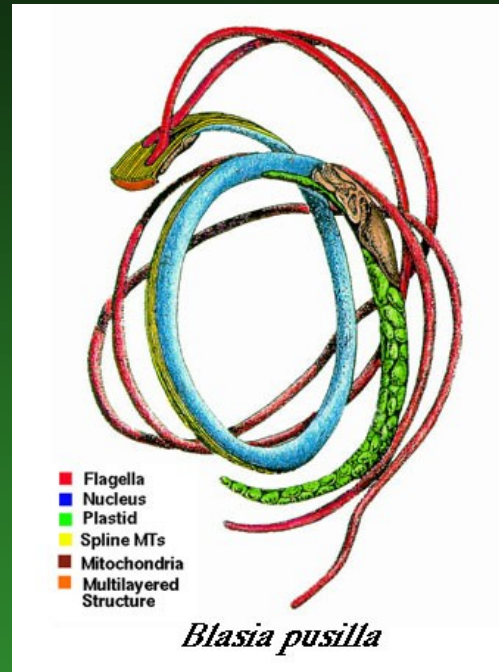
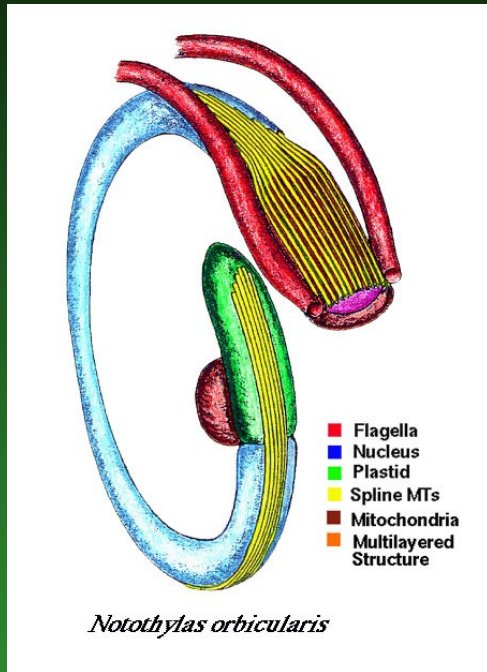


(9) Hlevíky mají
souměrně umístěné
bičíky na
spermatozoidech



Notothylas orbicularis

Srovnání tvaru a polohy bičků u spermatozoidů mechorostů



hlevíky

Notothylas orbicularis

játrovky

Blasia pusilla

mechy

Aulacomnium palustre

(10) **sporofyt**
bez sety

Tobolka
protáhlá,
v počátečních
fázích **zelená**.



(10) **sporofyt**
bez sety

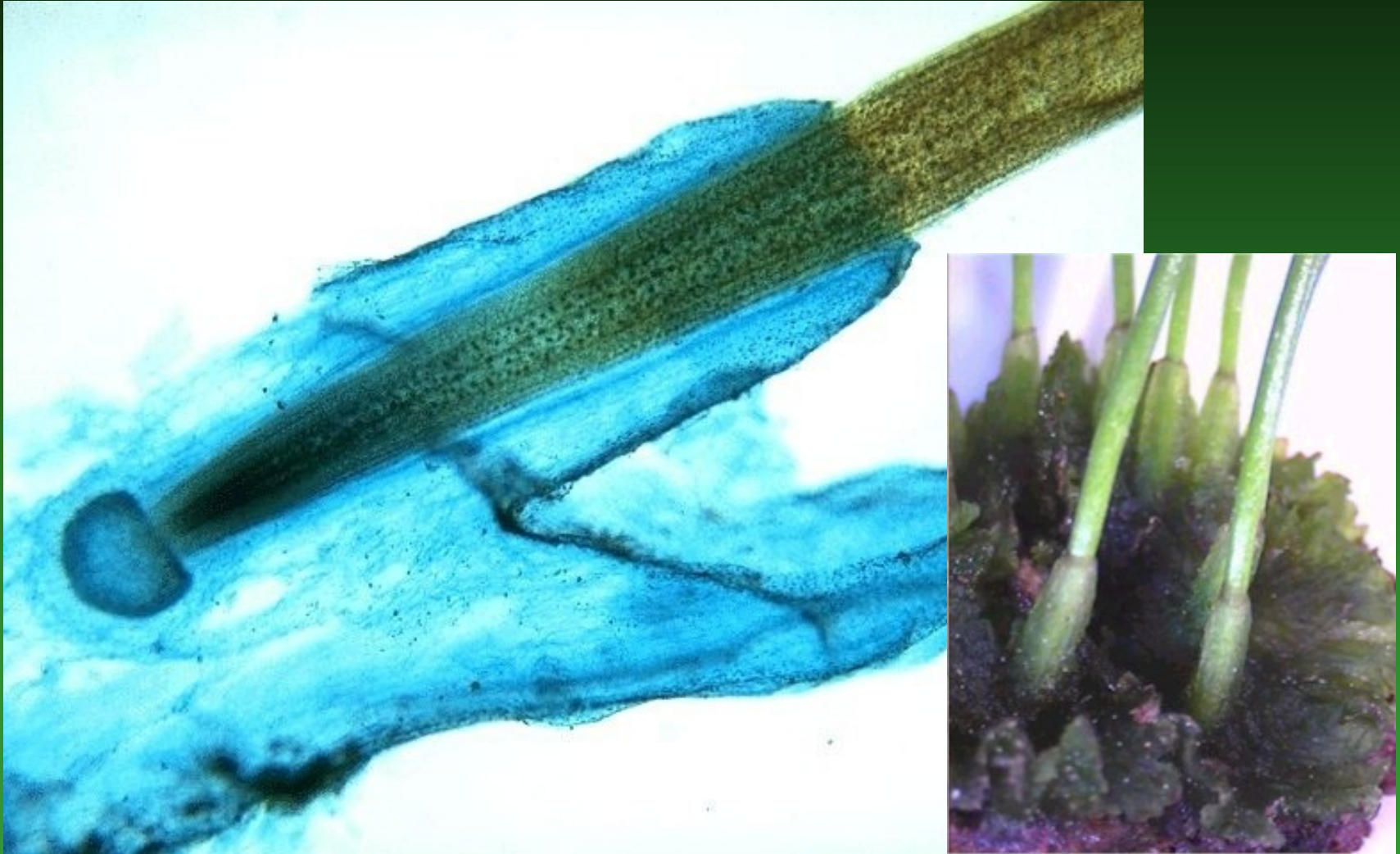
Tobolka
protáhlá,
v počátečních
fázích **zelená**.



Drobná, často
jen o málo delší
než 1 cm



(11) noha sporofytu je ukotvena v gametofytní stélce a chrání ji **pochva**, tvořenou pletivem gametofytní stélky.

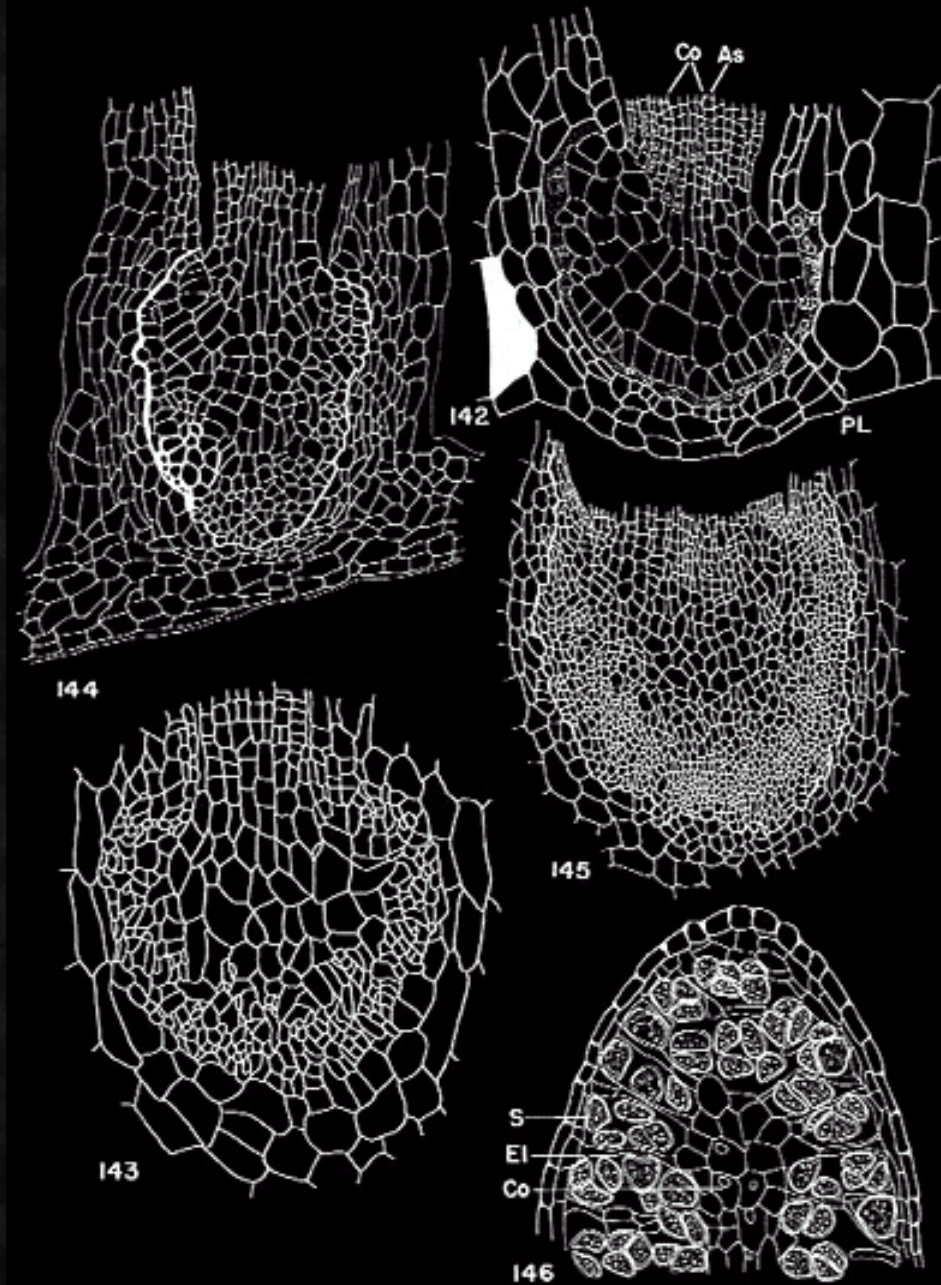
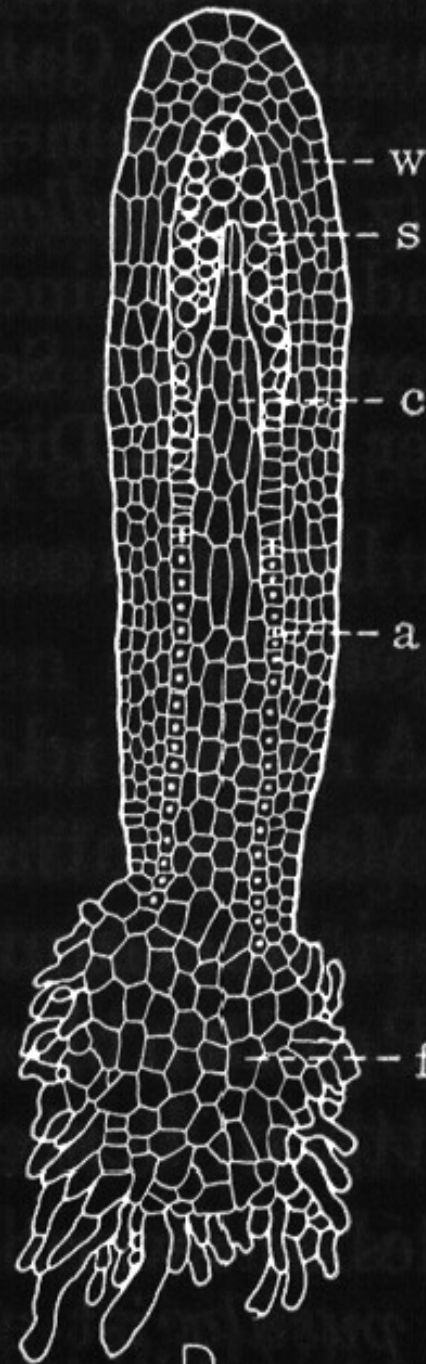


Rozhraní
mezi nohou a
gametofytem

transportní
pletivo =
placenta,

převádí vodu
a organické
látky

z gametofytu
do sporofytu.



(12) válcovitá tobolka hlevíků má střední sloupek (*columella*) a 2 chlopně.



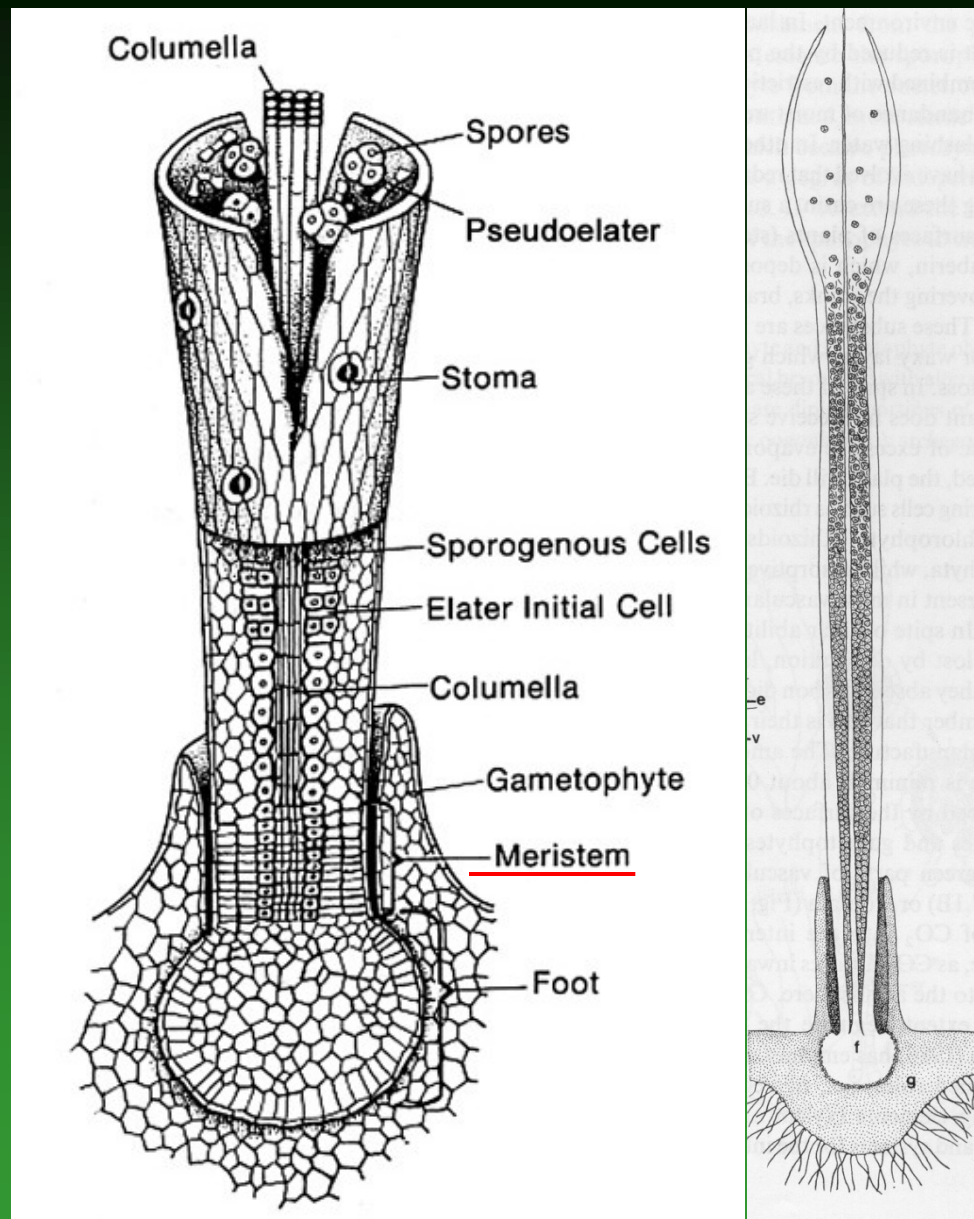
Megaceros flagellaris

Dendroceros crispatus

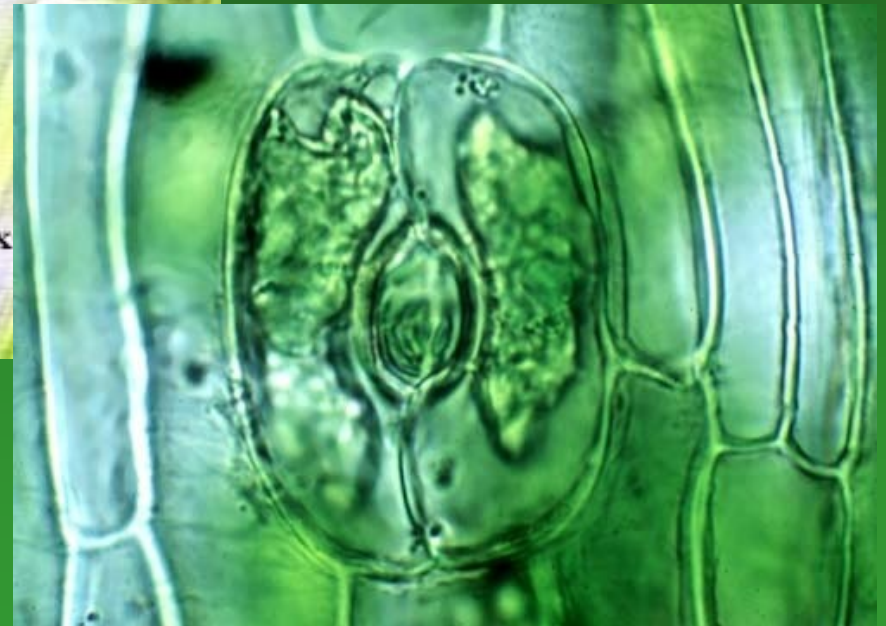
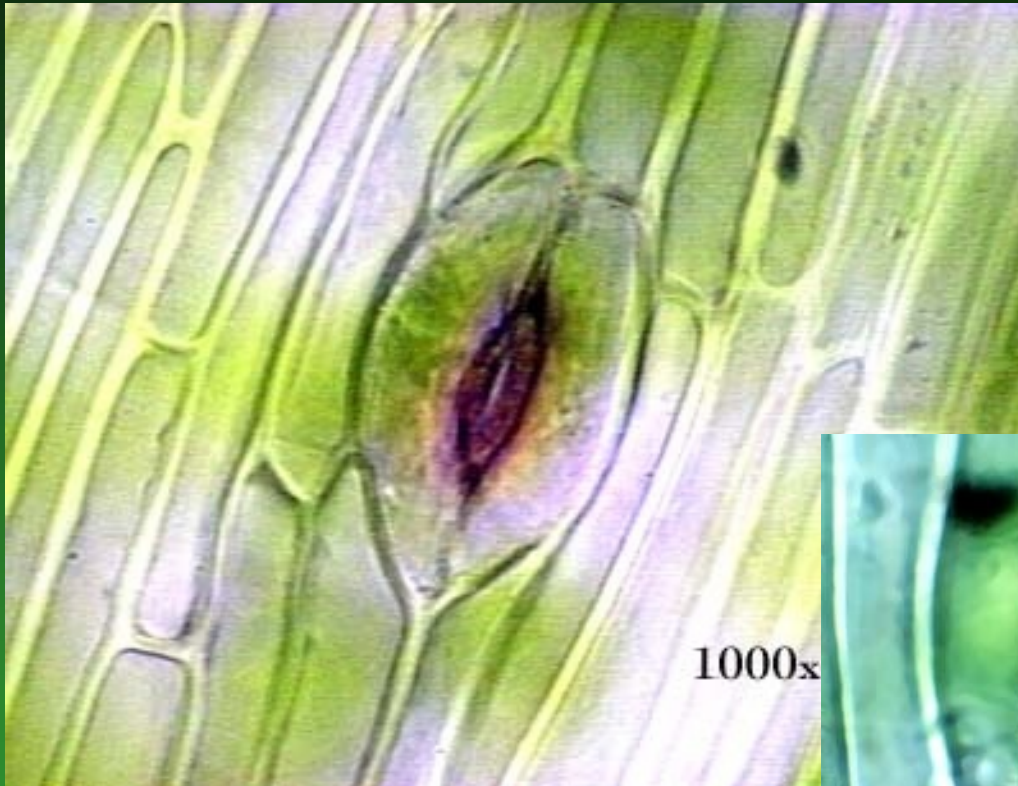
(13) na bázi tobolky interkalární meristém, zajišťující kontinuální růst tobolky.

Zatímco v terminální části již vypadávají zralé spory, v dolní teprve meiózou vznikají nové.

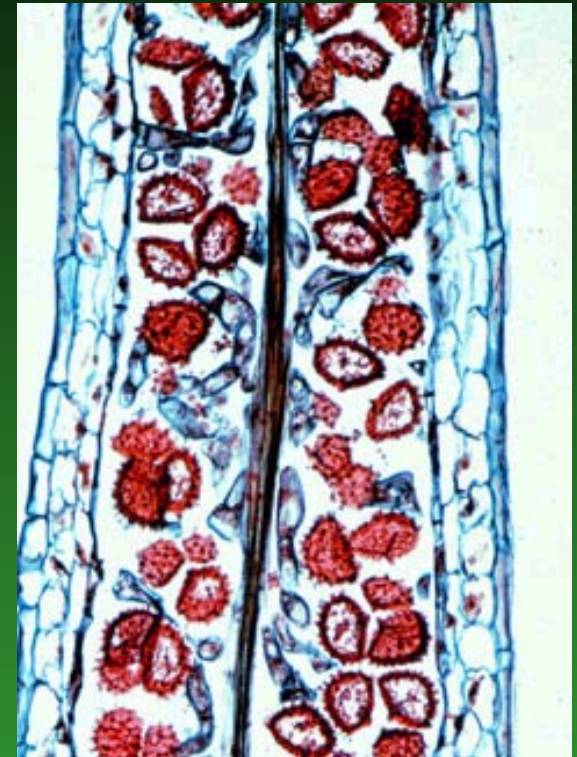
Spóry se z jedné tobolky šíří poměrně dlouhou dobu.



(14) na povrchu podlouhlé tobolky hlevíků se vyskytují někdy **pravé průduchy**

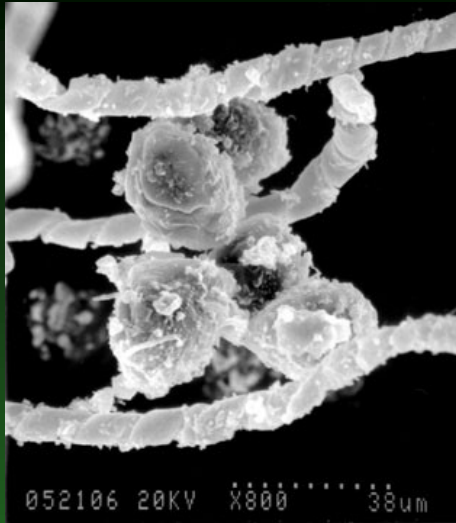


Spory hlevíků vznikají podobně jako u jiných vyšších rostlin v **tetrádách**; jsou šířeny buď vodou nebo větrem.



Phaeoceros carolinianus

Ve stěně spór je sporopolenin, vysoce odolný biopolymer, typický také pro spóry a pyl ostatních vyšších rostlin. Je považován za adaptaci vzniklou v průběhu terestrializace.



Z výtrusorodé vrstvy (archesporu) vznikají vedle spor také

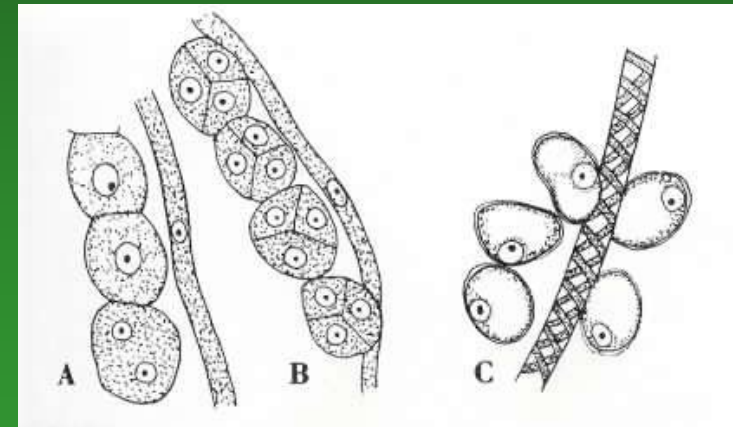
(14) **spirálovité** sterilní **pseudoelater** sloužící k vymršťování spor.

U hlevíků spory a pseudoelater v stejném poměru **1:1**; u jätrovek 4:1 až 8:1

Pseudoelater u *Megaceros flagellaris*

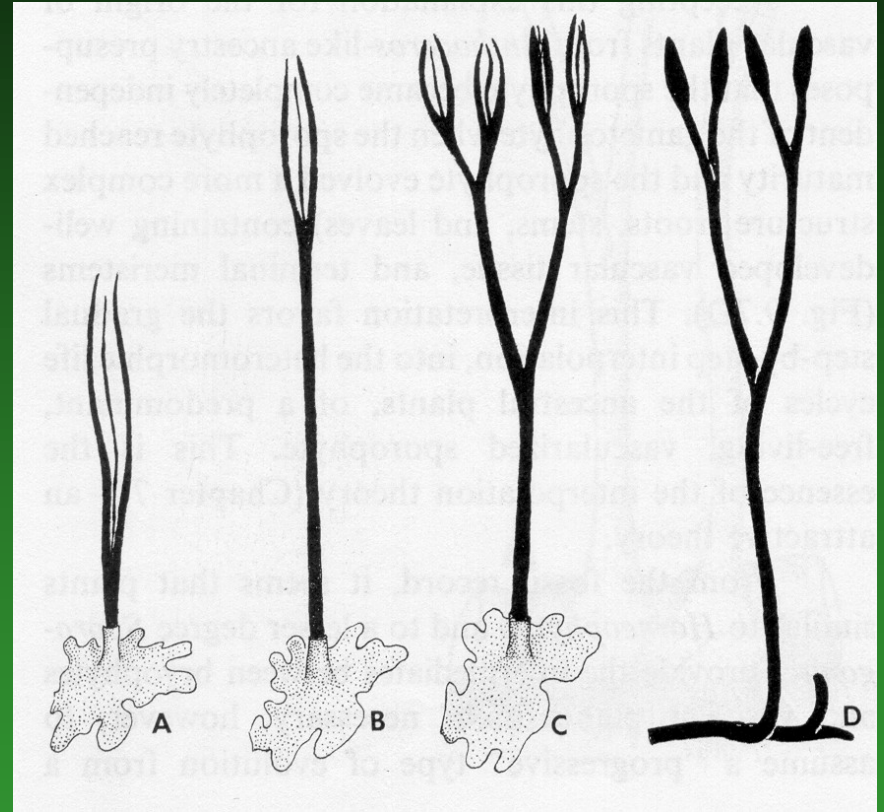
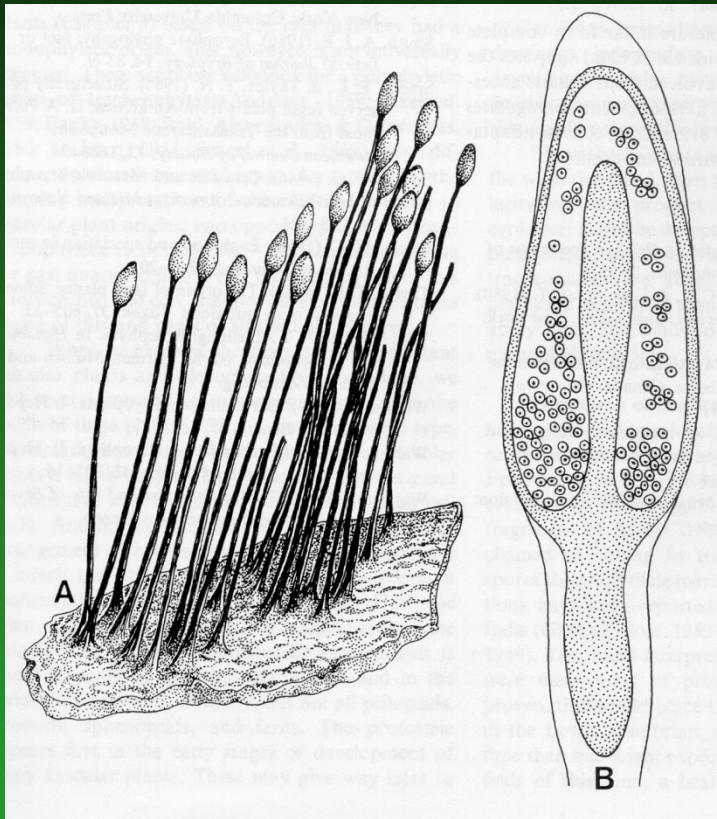
Sporogeneze a vznik elater u jätrovek

- A. Sporocyty a prekurzory elater
- B. Tetrády a prekurzory elater
- C. Zralé spory a elater



Kromě hlevíků a jätrovek se podobné struktury nevyskytují u žádných jiných výtrusných vyšších rostlin.

Jedním z nejstarších fosilních dokladů hlevíků by mohl být spodnodevonský – *Sporogonites exuberans*, považovaný za přechod mezi hlevíky a horneofytními typy ryniofytů.



Sporogonites má podlouhle elipsoidní sporangia opatřená sloupkem (Halle T. G. 1916: A fossil sporangium from the Lower Devonian of Roragen in Norway. – Bot. Notiser, 1916: 79-81).

Celkem hlevíky zahrnují zhruba 6 rodů/ 270 druhů.

vzácně na podzim na
obnažené půdě na
strništích **hlevík
tečkovaný**
(*Anthoceros
agrestis*); jméno
tečkovaný od černých
teček = kolonie
endosymbiotických
sinic v dutinách stélky.

