



# Fylogeneze a diverzita vyšších rostlin

## Mechorosty

Petr Bureš



INVESTICE DO ROZVOJE VZDĚLÁVÁNÍ

# Mechorosty

hlevíky



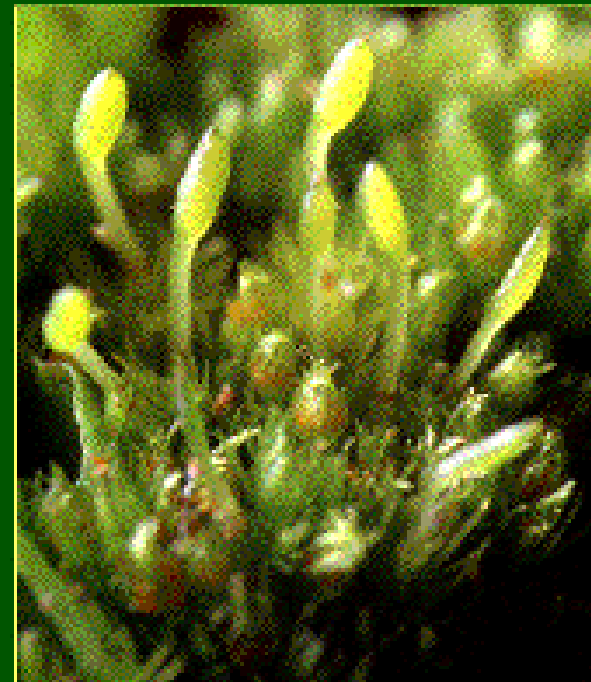
Hornworts

játrovky



Liverworts

mechy



Mosses

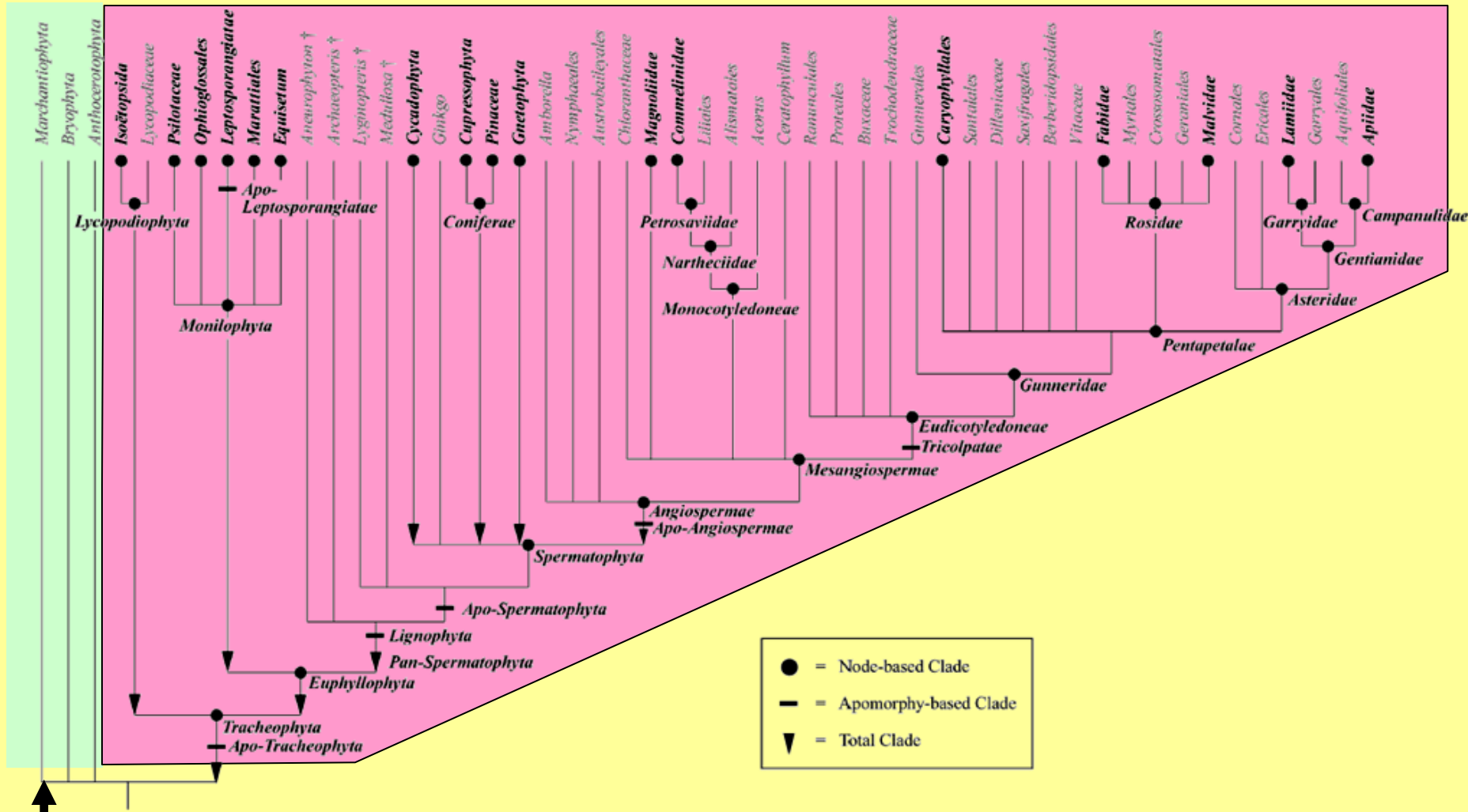
3 oddělení

**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

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

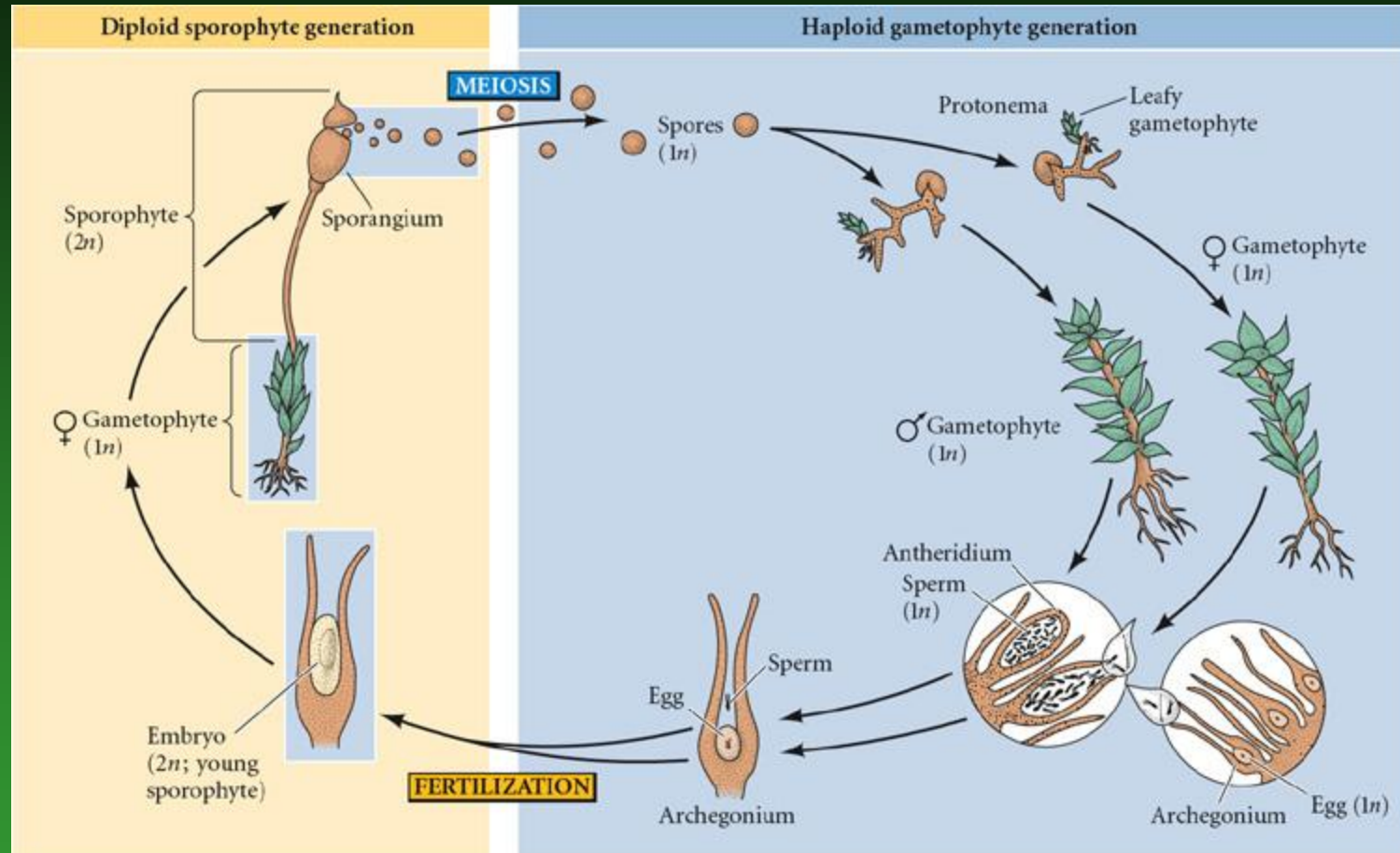


Drobné rostliny vlhčího prostředí, anatomicky velmi jednoduché, buď bez cévních svazků nebo jen s jednoduchými vodivými pletivy



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

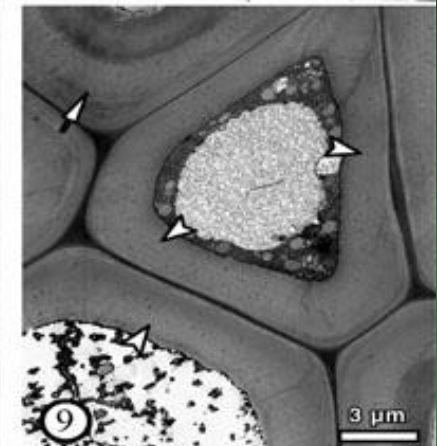
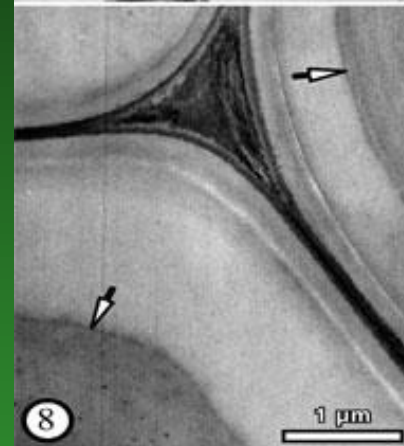
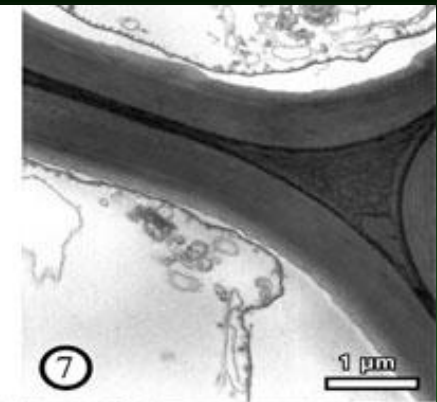
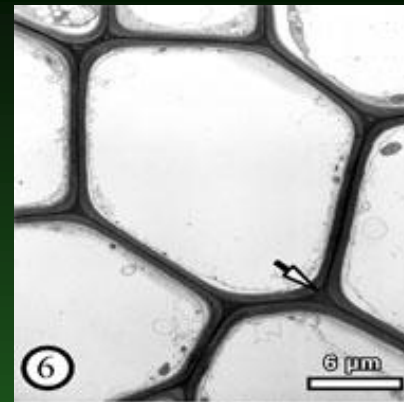
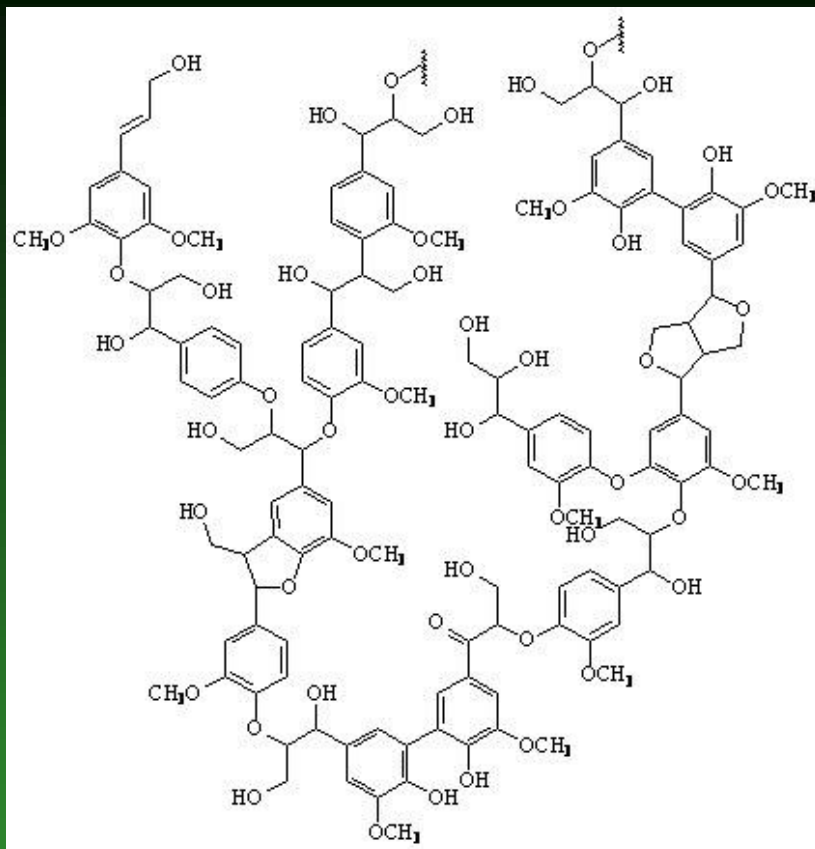
# Rodozměna heteromorfická - gametofyt převládá



**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,

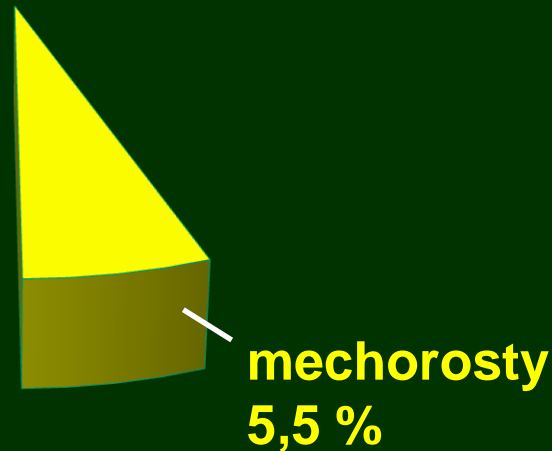
v jediném sekvenovaném mechovém genomu *Physcomitrella patens* nalezeno všech 6 genů, které jsou u ostatních rostlin nezbytné pro biosyntézu ligninu,

nebyly nalezeny v genomu sekvenované zelené řasy *Chlamydomonas reinhardtii*



# Druhová diverzita mechorostů – v kontextu ostatních linií vyšších rostlin = 16 240 druhů (~ 5,5 %)

Podíl mechorostů na druhové diverzitě vyšších rostlin



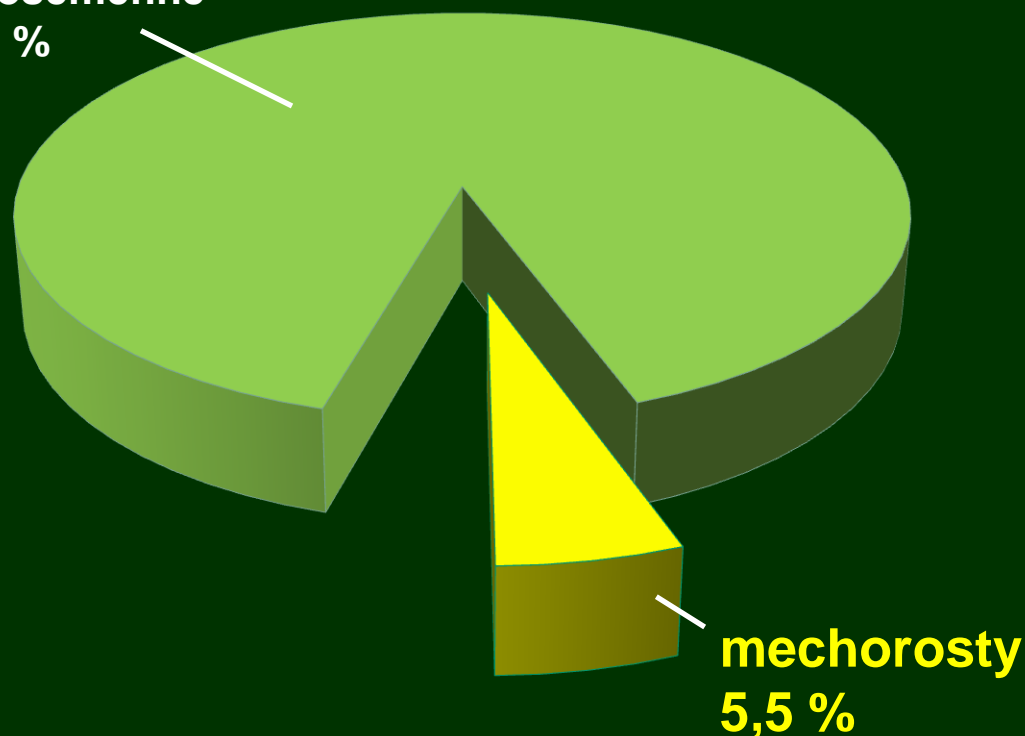
Počty popsaných druhů

<b>mechorosty</b>	<b>16 240</b>
plavuně	1 260
monilofyty	11 000
nahosemenné	1 020
krytosemenné	268 600

## Druhová diverzita mechorostů – v kontextu ostatních linií vyšších rostlin = 16 240 druhů (~ 5,5 %)

Podíl mechorostů na druhové diverzitě vyšších rostlin

krytosemenné  
90,1 %

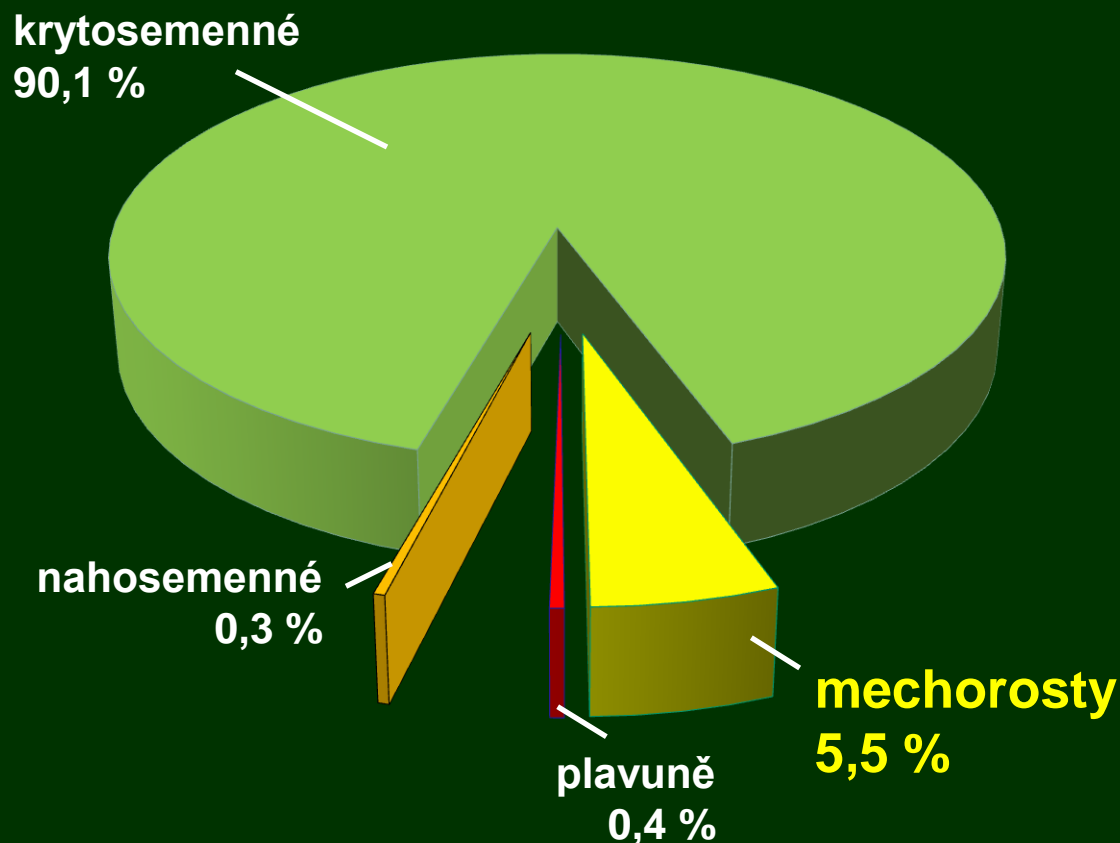


Počty popsáných druhů

<b>mechorosty</b>	<b>16 240</b>
plavuně	1 260
monilofyty	11 000
nahosemenné	1 020
krytosemenné	268 600

## Druhová diverzita mechorostů – v kontextu ostatních linií vyšších rostlin = 16 240 druhů (~ 5,5 %)

Podíl mechorostů na druhové diverzitě vyšších rostlin

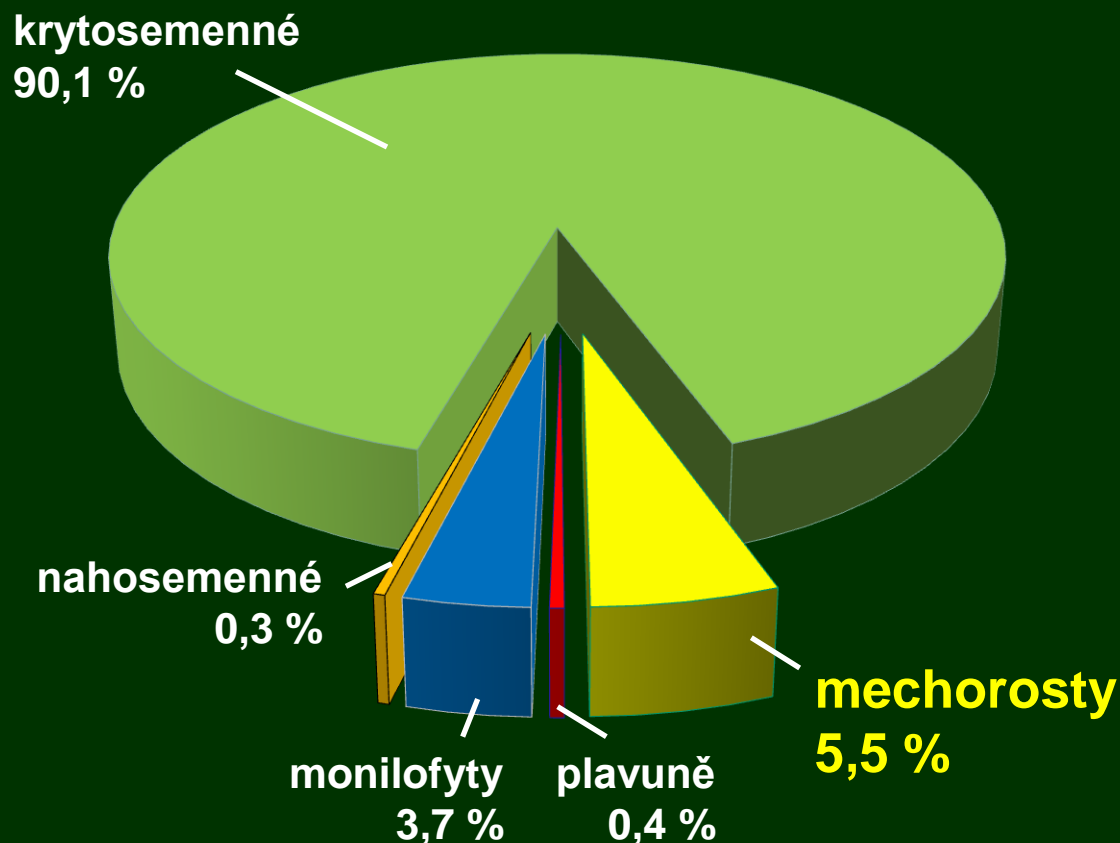


Počty popsáných druhů

<b>mechorosty</b>	<b>16 240</b>
plavuně	1 260
monilofyty	11 000
nahosemenné	1 020
krytosemenné	268 600

## Druhová diverzita mechorostů – v kontextu ostatních linií vyšších rostlin = 16 240 druhů (~ 5,5 %)

Podíl mechorostů na druhové diverzitě vyšších rostlin

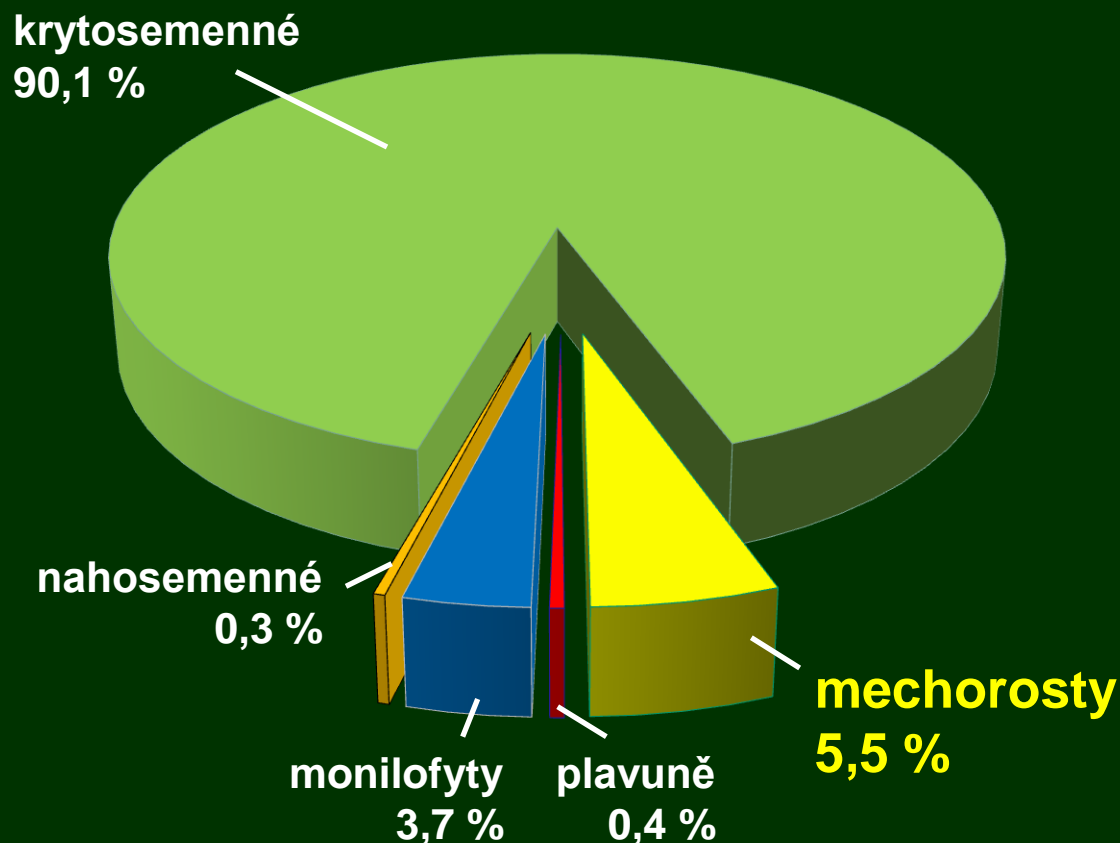


Počty popsáných druhů

<b>mechorosty</b>	<b>16 240</b>
plavuně	1 260
monilofyty	11 000
nahosemenné	1 020
krytosemenné	268 600

# Druhová diverzita mechorostů – v kontextu ostatních linií vyšších rostlin = 16 240 druhů (~ 5,5 %)

Podíl mechorostů na druhové diverzitě vyšších rostlin



Počty popsáných druhů

<b>mechorosty</b>	<b>16 240</b>
plavuně	1 260
monilofyty	11 000
nahosemenné	1 020
krytosemenné	268 600



# Gametofyt mechorostů

několik mm až několik cm

max. ~50 cm – ploník; až 1 m JV-asijská *Dawsonia superba*



1 m



*Lepidozia* sp.



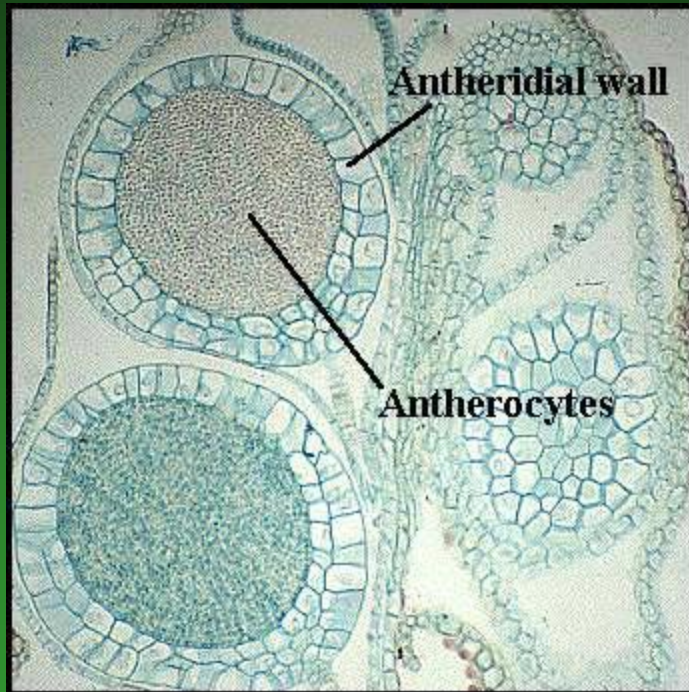
1 mm

*Buxbaumia aphylla*

**Antheridia** (pelatky) – kulovitá nebo elipsoidní,

– stopkatá nebo ponořená

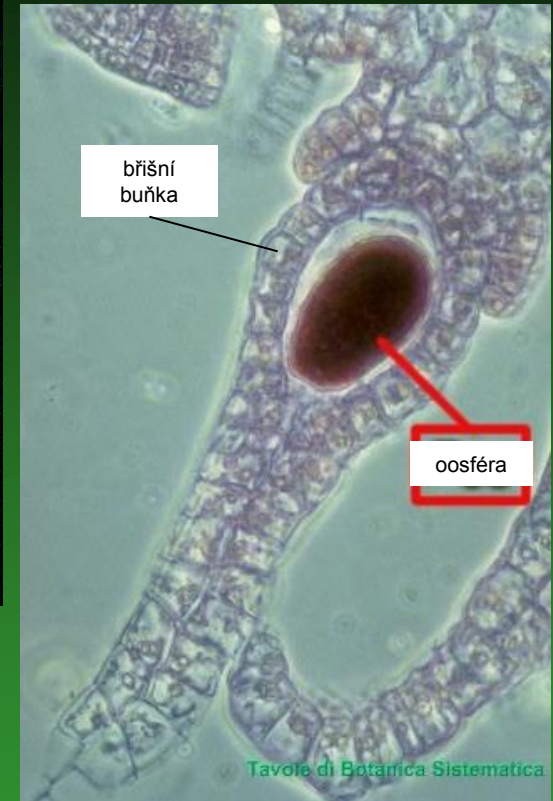
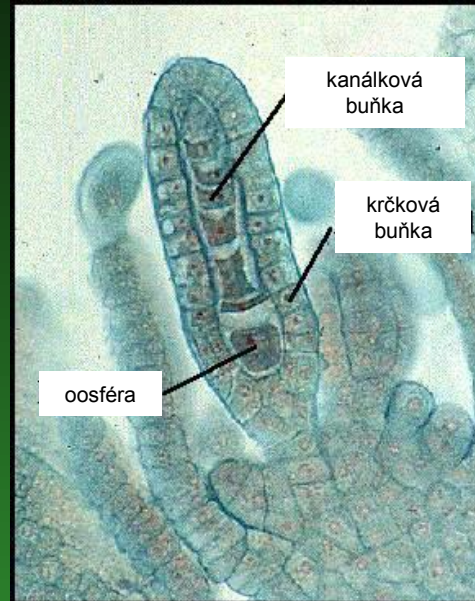
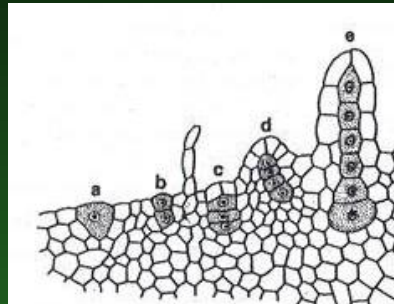
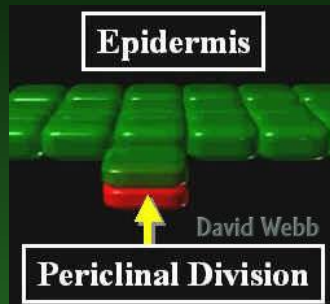
– tvoří mnoho **dvoubíčíkatých spermatozoidů**



Každý antherocyt = spermatogenní buňka se při dozrávání rozdělí ve 2 spermatozoidy

Za deště či rosy buňky obalu antheridia zeslizovají – spermatozoidy vyplaveny ven

**Archegonia** (zárodečníky) - vznikají z 1 iniciální pokožkové buňky periklinálním dělením



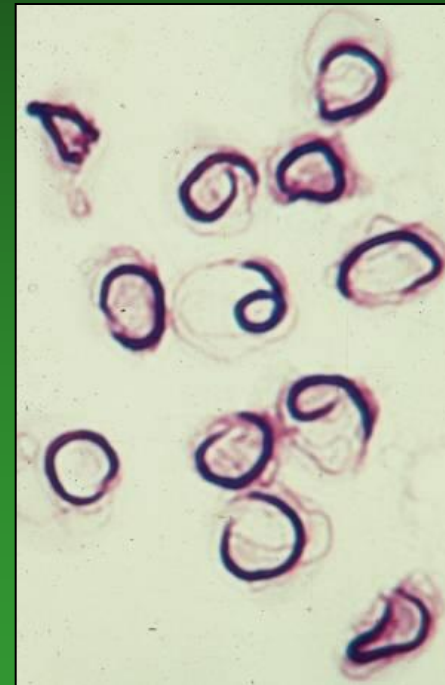
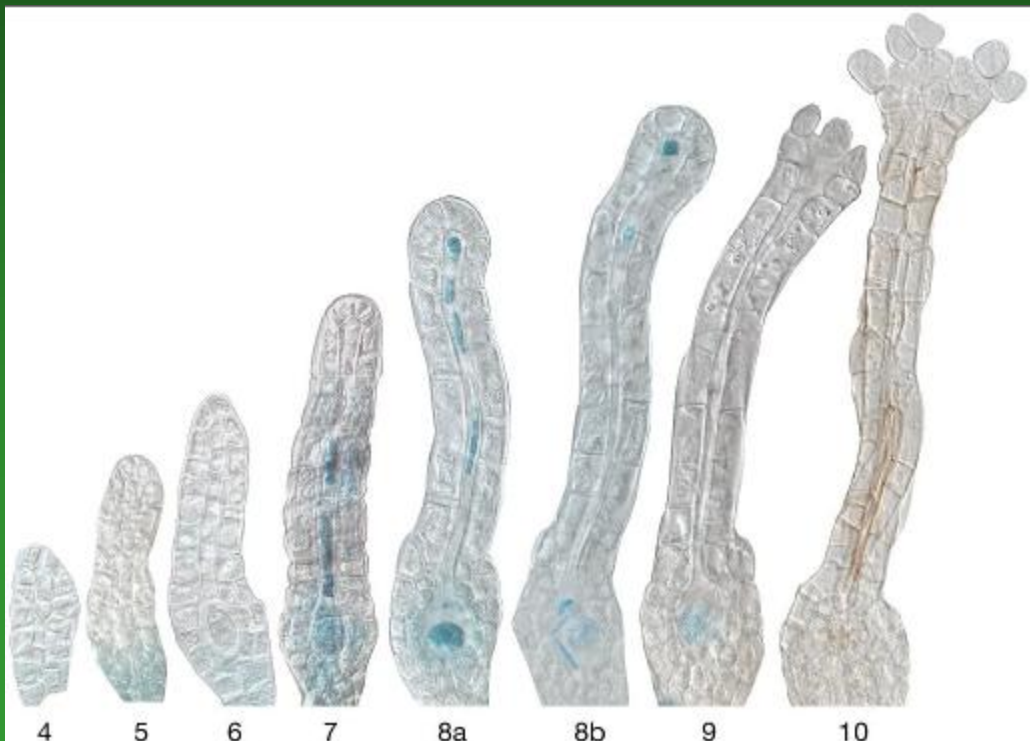
- lahvicovitého tvaru
- s 1 oosférou,
- jednovrstevný obal
- s buňkami
  - kanálkovými
  - krčkovými
  - břišními

Obal gametangií je terestrializací podmíněnou adaptací – mechorosty ji sdílejí s ostatními vyššími rostlinami, které mají archegonia stejné stavby



## „Lákání“ spermatozoidů

- ústí krčku archegonia se hygroskopicky otevře (jako průduch)
- voda vnikne do krčku a způsobí prasknutí kanálkových buněk
- uvolní se pektinový sliz s enzymy
- enzymy chemotakticky přitahují spermatozoidy do krčku



# Stavba spermatozoidů

spirální tvar: 1–1,5 otočky, 10–100  $\mu\text{m}$  dlouhé – jako u parožnatek

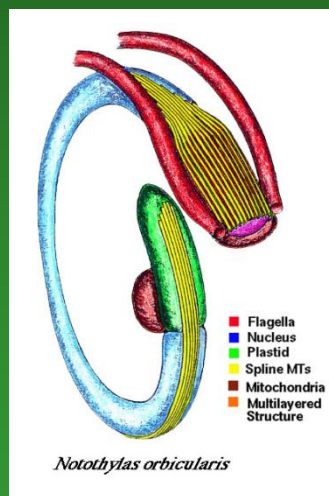
bičíky nasedají na hlavičce (apikálně)

většina těla = jádro

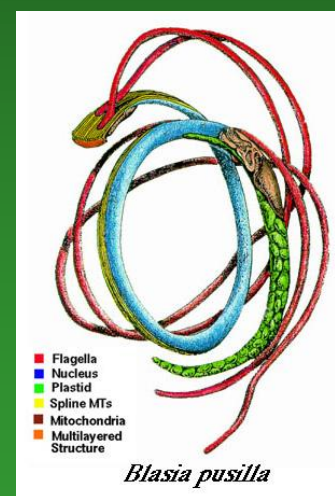
„páteřní“ výztuha = podélný svazek mikrotubulů



parožnatky



hlevíky



játrovky



mechy

**Pohyb spermatozoidů** – bičíky a rotací těla v **tenkém vodním filmu** vytvořeném deštěm nebo rosou na povrchu mechorostů proti koncentračnímu gradientu slizového sekretu kanálkových buněk



*Bazzania  
trilobata*

**Pohyb spermatozoidů** – bičíky a rotací těla v **tenkém vodním filmu** vytvořeném deštěm nebo rosou na povrchu mechorostů proti koncentračnímu gradientu slizového sekretu kanálkových buněk



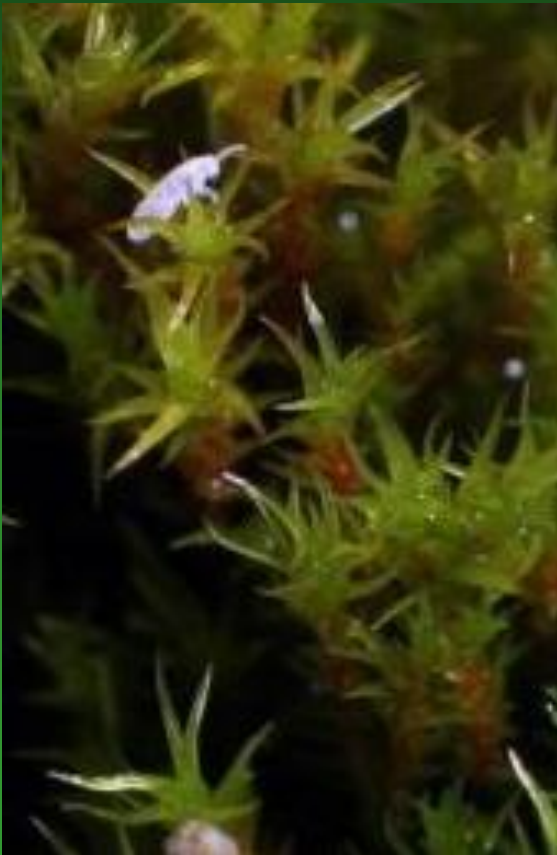
*Bazzania  
trilobata*

**Mobilita omezená (několik cm) – tvorba sporofytu častější u jednodomých druhů než u druhů dvoudomých (kterých je ~60 %)**

# Entomogamie mechů ? --- experimentálně potvrzeno, že

- víc sporofytů tvoří mechy vystavené chvostoskokům
- archegonia *Ceratodon purpureus* (rohozub nachový) a *Bryum argenteum* (prutník stříbřitý) specificky přitahují chvostokoky = aktivní přenos spermatozoidů k archegoniím

Půdní chvostoskok *Folsomia candida* na mechu rohozubu nachovém *Ceratodon purpureus*



Modelové  
druhy půdních  
chvostokoků  
*Sinella curviseta* a  
*Folsomia candida*  
použité v  
experimentu  
portlanských vědců

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



# Mechorosty rostou na vlhké obnažené půdě



## ... v přízemním (mechovém) patru luční vegetace





# ... na rašelištiích



# *Splachnum*



# ... v lesích, na pařezech a kmenech stromů





na povrchu listů



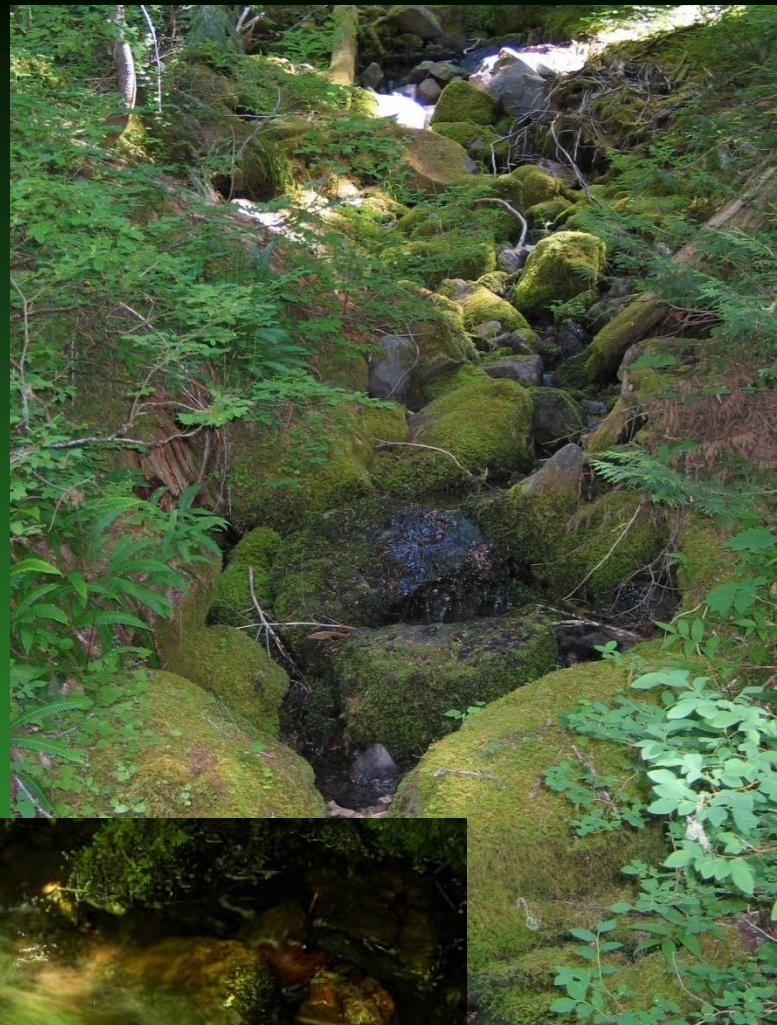
játrovka *Radula compacta* rostoucí na listu kapradiny rodu *Blechnum* (Blue Mountains)

# ... na vlhkých skalách





... na  
prameništích a  
podél potoků



*Ricciocarpus  
natans*

Mechorosty – obecné znaky



na hladině stojatých vod



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

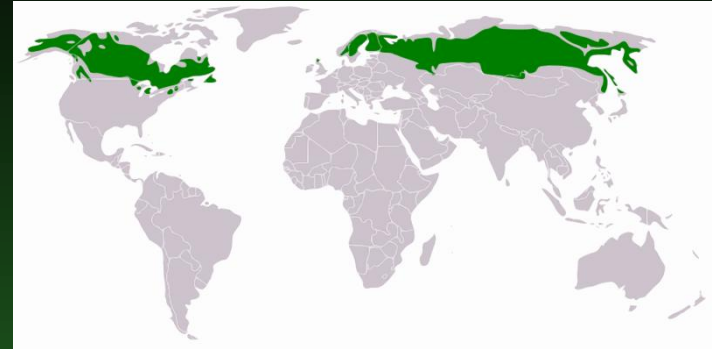


dokonce i v proudící vodě



mech pramenička *Fontinalis antipyretica*

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



boreální pásmo –

**taiga**



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



arktická  
klimatická zóna

**tundra**

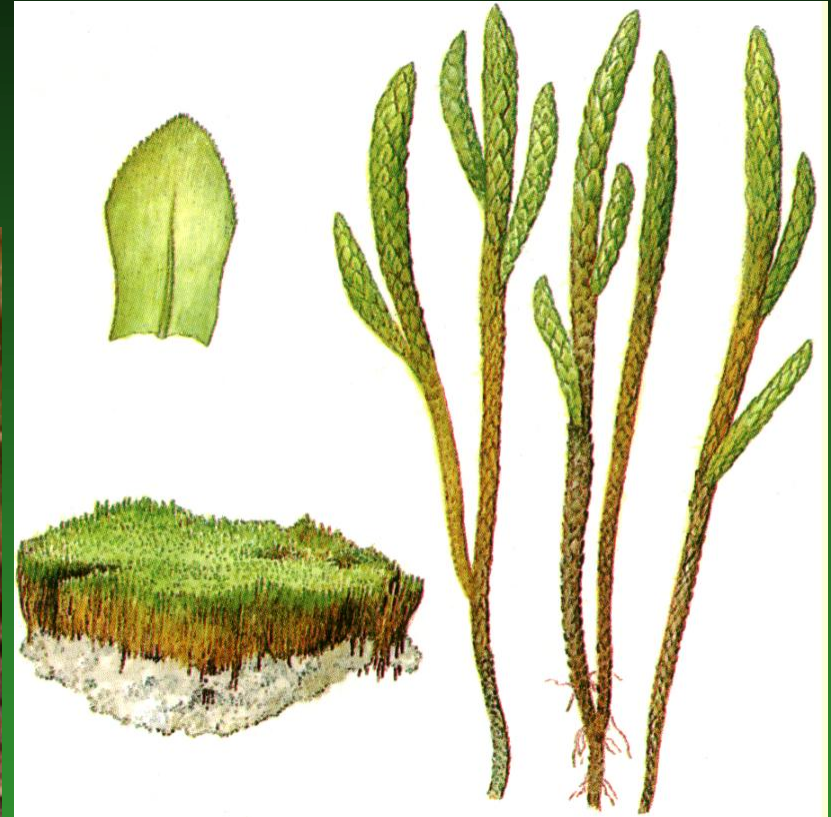
Vazbou na chlad a vlhko  
vymezují mechorosty  
geograficky a výškově vegetaci  
v jejíž skladbě dominují



## Vegetace alpínského stupně

ve vysokohořích  
nad horní hranicí  
lesa připomínající  
tundru

# *Aongstroemia julacea* – mech nalezený v Himálaji ve výšce 6500 m n.m.



# Poikilohydrie



# Poikilohydrie (nedotažená terestrializace ?)

Vazba mechorostů na vlhké prostředí je podmíněná neschopností regulovat vnitřní obsah vody pomocí průduchů / absencí kořenů

Obsah vody v gametofytech je tak víceméně řízen stavem prostředí

K vyschnutí i k obnovení metabolických funkcí po provlhčení dochází v řádu hodin





# Poikilohydrie (nedotažená terestrializace ?)

Vazba mechorostů na vlhké prostředí je podmíněná neschopností regulovat vnitřní obsah vody pomocí průduchů / absencí kořenů

Obsah vody v gametofytech je tak víceméně řízen stavem prostředí

K vyschnutí i k obnovení metabolických funkcí po provlhčení dochází v řádu hodin



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

# Traduje se, že mechorosty skoro nic nežere – není to pravda



játrovky žerou  
brouci rodu  
*Byrrhus*  
(vyklenutec)



roztoči rodu  
*Eustigmaeus*  
sají obsah z  
buněk játrovek



různé mechy  
žere plošnice  
*Acalypta nigrina*

mechy žerou larvy některých tiplic  
(*Tipula oropezoides*, *T. williamsoniana* –  
na snímku klade samička vajíčka do  
mechu)



tobolky mechů  
zobou kuřata  
bělokura  
sněžného  
*Lagopus  
lagopus*



vodní mechy  
žerou larvy  
chrostíků rodu  
*Zelandopsyche*



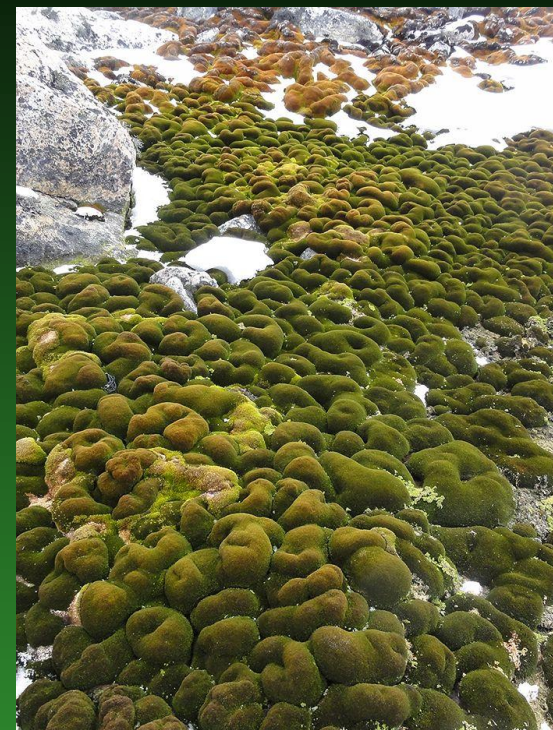
# Evoluční neúspěch mechorostů? (v souboji s cévnatými rostlinami)

S rostoucí zeměpisnou šířkou se poměr druhové diverzity cévnatých rostlin ku druhové diverzitě mechorostů začíná obracet.

Přestože mechorosty makroevoluční boj s cévnatými rostlinami na mnoha stanovištích „prohrávají“, existují oblasti, kde je tomu právě naopak – např. Antarktida

Mechy dokážou přežít podmínky extrémních mrazů i extrémních světelných podmínek.

K povrchu přitisklá strategie poikilohydriků zde vítězí a cévnaté rostliny nejenže mechy nevytlačily, ale nakonec jim samy i jinde vytvořily řadu mikrostanovišť, které mechorosty ochotně kolonizovaly a úspěšně ovládly



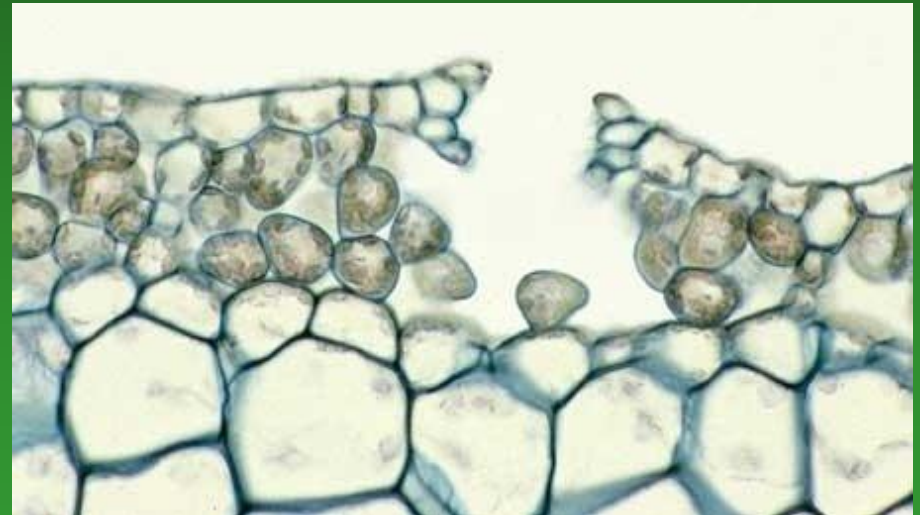
# Oddělení *Marchantiophyta* (jätrovky)





**Nemají** regulovatelné průduchy na sporofytu jako mechy a hlevíky

Na gametofytu však mohou mít trvale otevřené otvory



# Gametofyt **foliózní** nebo **frondózní**



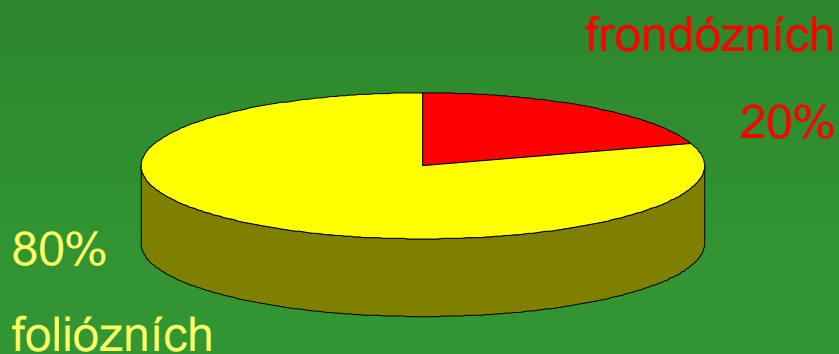
*Bazzania*



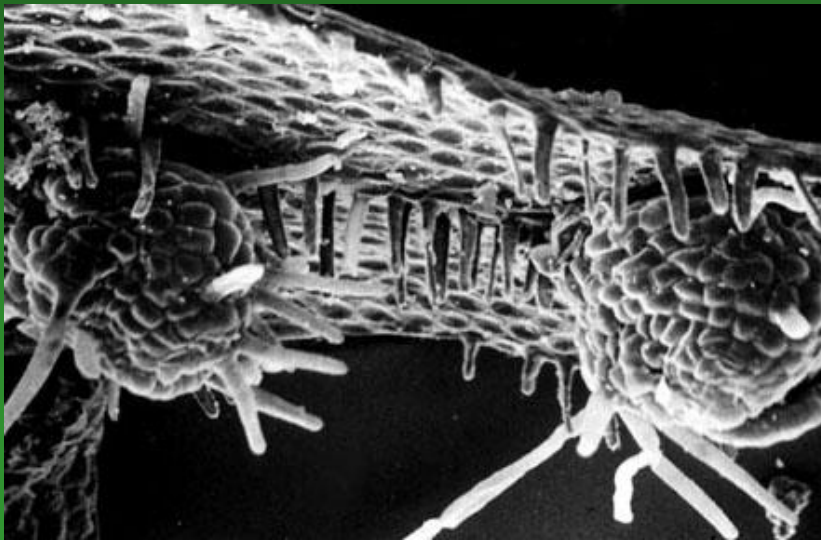
*Conocephalum*



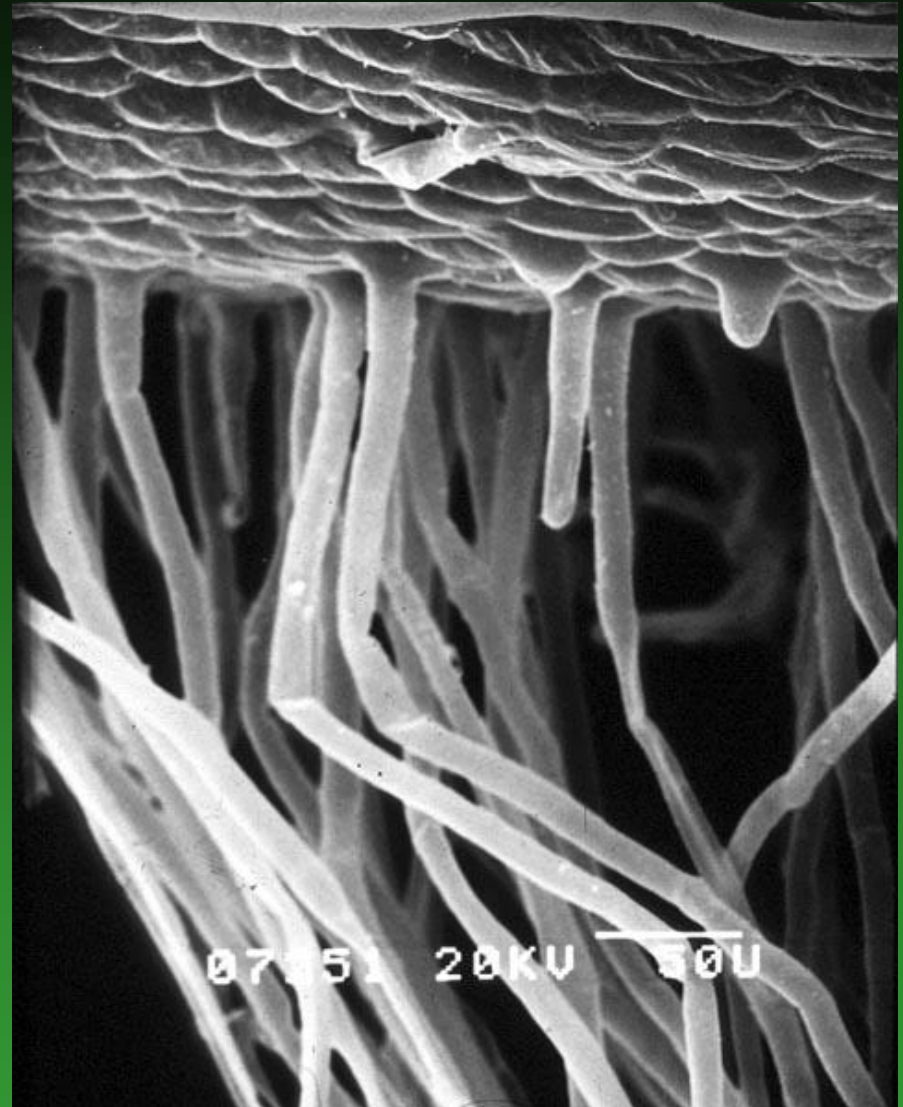
*Marchantia*



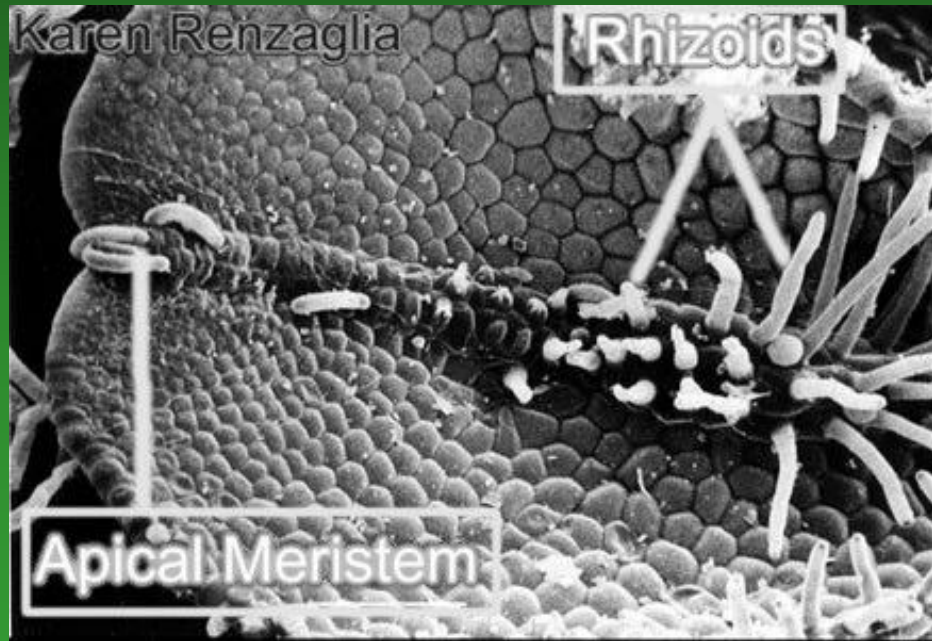
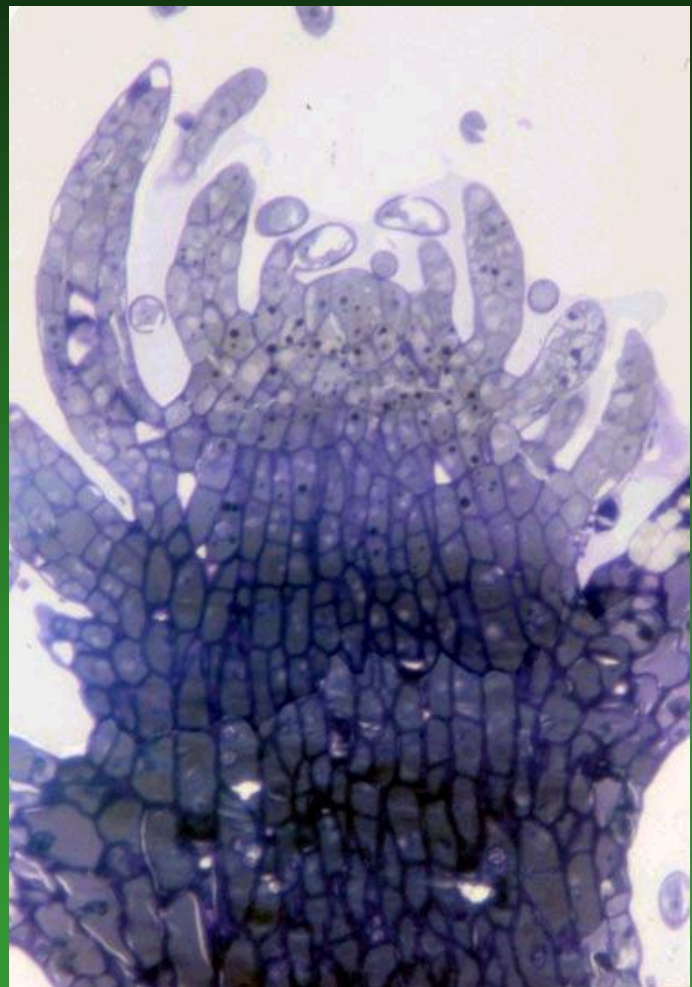
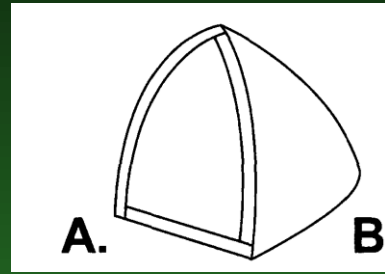
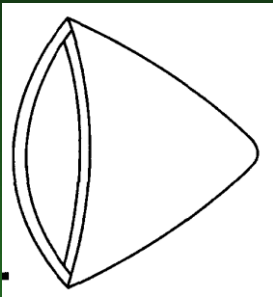
**Rhizoidy hyalinní,  
jednobuněčné** – na středním  
žebře laloků u frondózniích, poblíž  
břišních lístků u foliózních)  
mohou mít mykorrhizu



*Metzgeria*



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

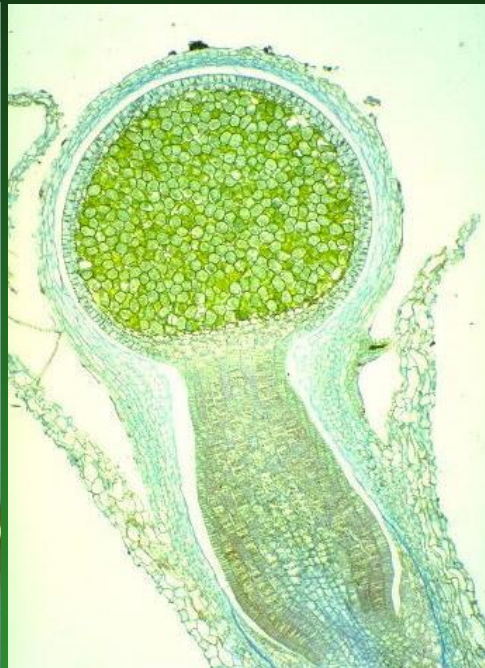
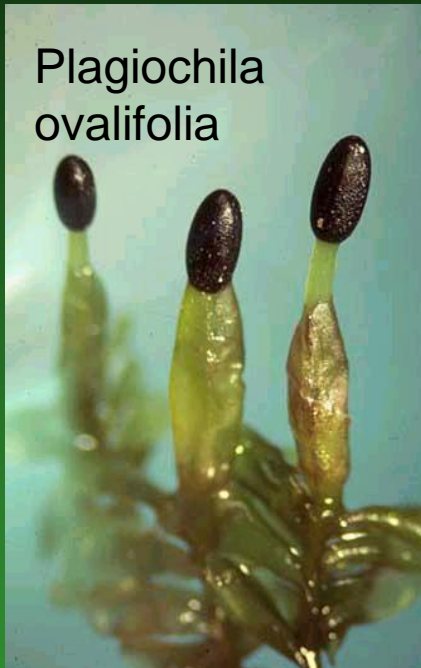




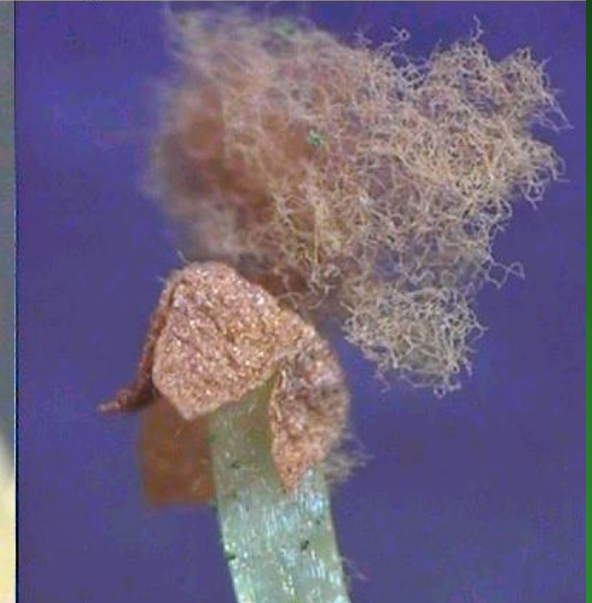
**Tobolka kulovitá  
nebo elipsoidní,**

**Bez columelly  
(vnitřního sloupku),  
zpravidla tmavě  
pigmentovaná;**

**Otvírá se obvykle čtyřmi chlopněmi či  
nepravidelným rozrušením stěn.**



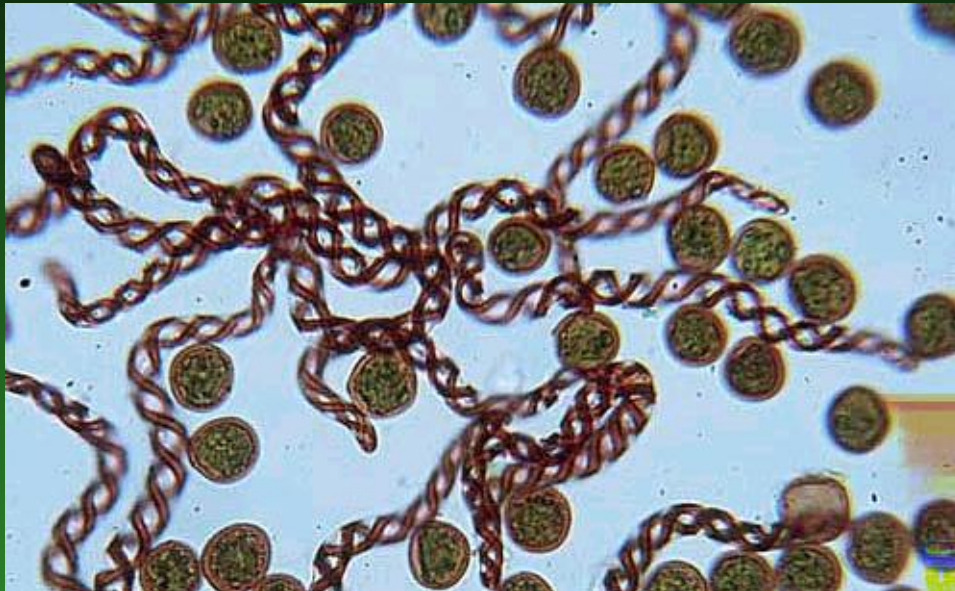
Liverwort capsule (PELLIA) before and after dehiscence.  
The brown fluff on the right is a mass of elaters.



Štět nemá na bázi meristém. Sporofyt se vyvíjí v ochranném obalu archegonia (chráněný proti vyschnutí). Teprve když spóry v tobolce dozrají, ochranný obal praskne, buňky štětu se prudce prodlouží aniž by se dělily a sporofyt se objeví. Po jednom až dvou dnech usychá.

Oproti mechům i hlevíkům je sporofyt játrovek žije sporofyt jätrovek mnohem kratší dobu a je na gametofytu nejvíce závislý, nemá žádnou kutikulární ochranu ani vodivé systémy nebo průduchy.

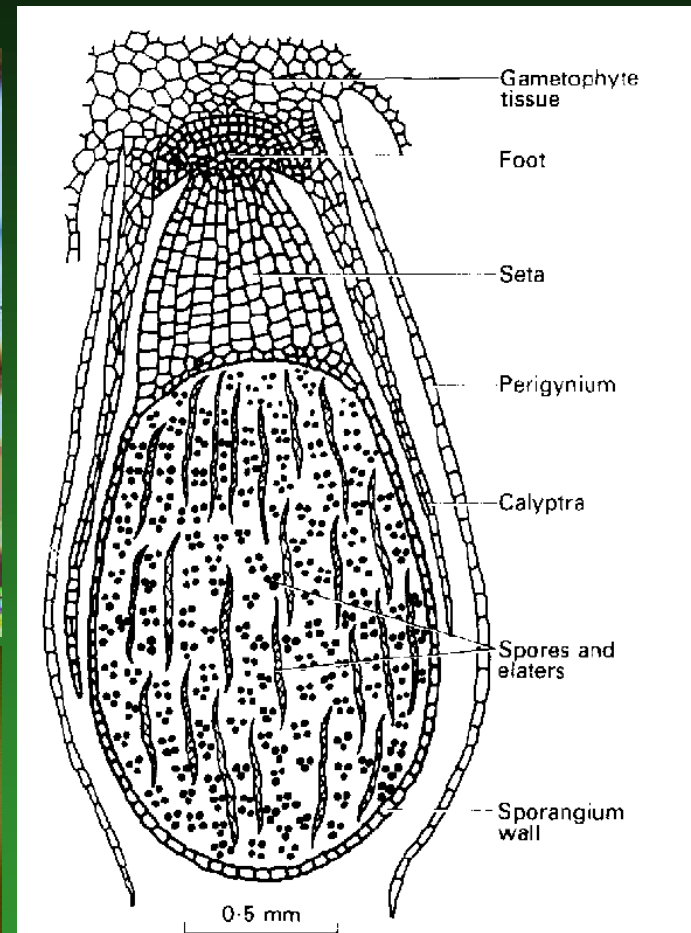
V tobolkách kromě spor také **elaters** (mrštníky) = sterilní buňky se spirálovitě ztlustlou stěnou, jsou schopné prudkých rotačních hygroskopických pohybů vymršťujících spory ze sporangia.



*Plagiochila ovalifolia*

Na rozdíl od mečů, 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.)

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

Pach těchto olejů odrazuje živočichy od konzumace jätrovek; oleje mají i antimikrobiální účinky a některé se osvědčily i při výrobě léků k léčbě rakoviny



*Calypogeia peruviana*

# Fáze protonematu redukovaná na několik buněk

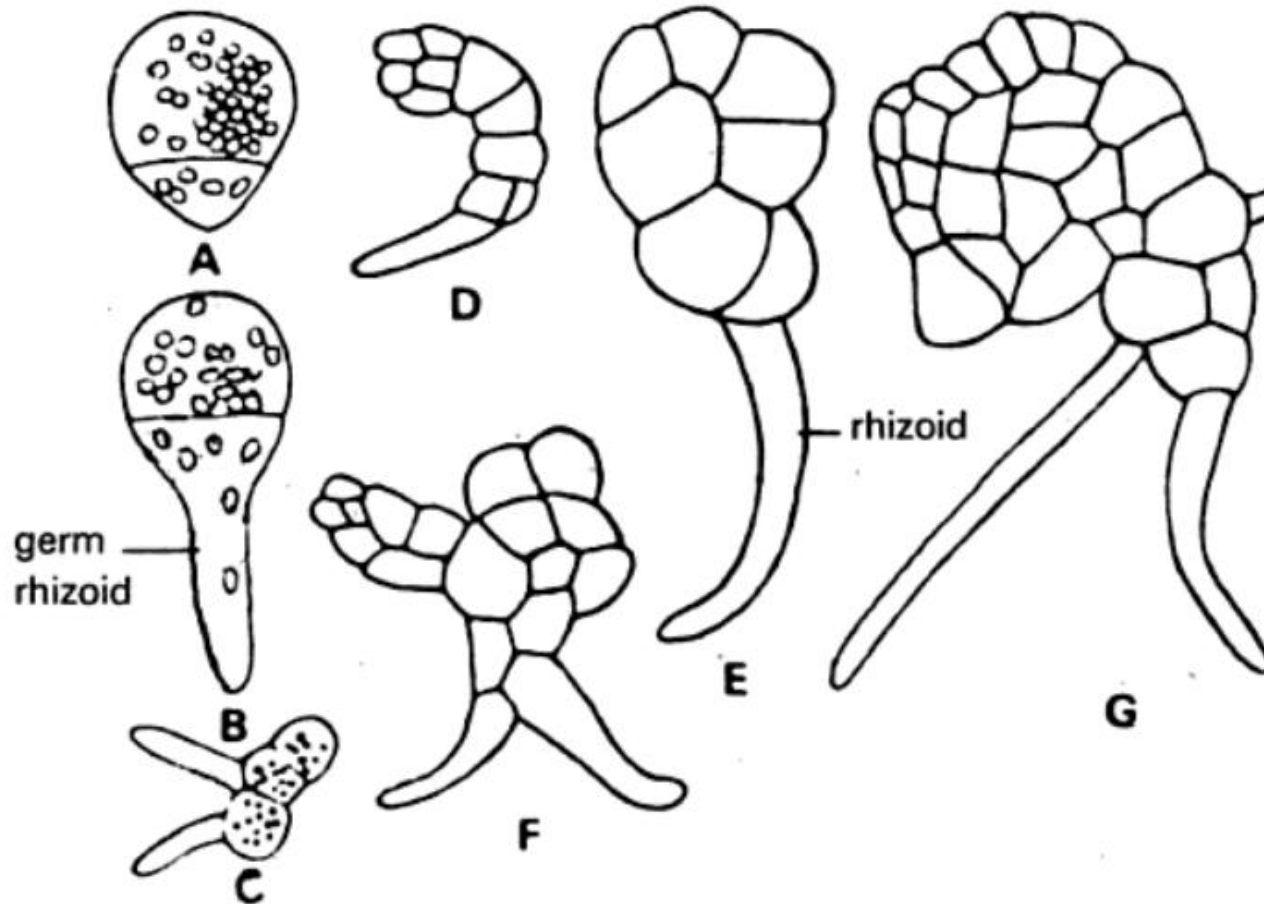
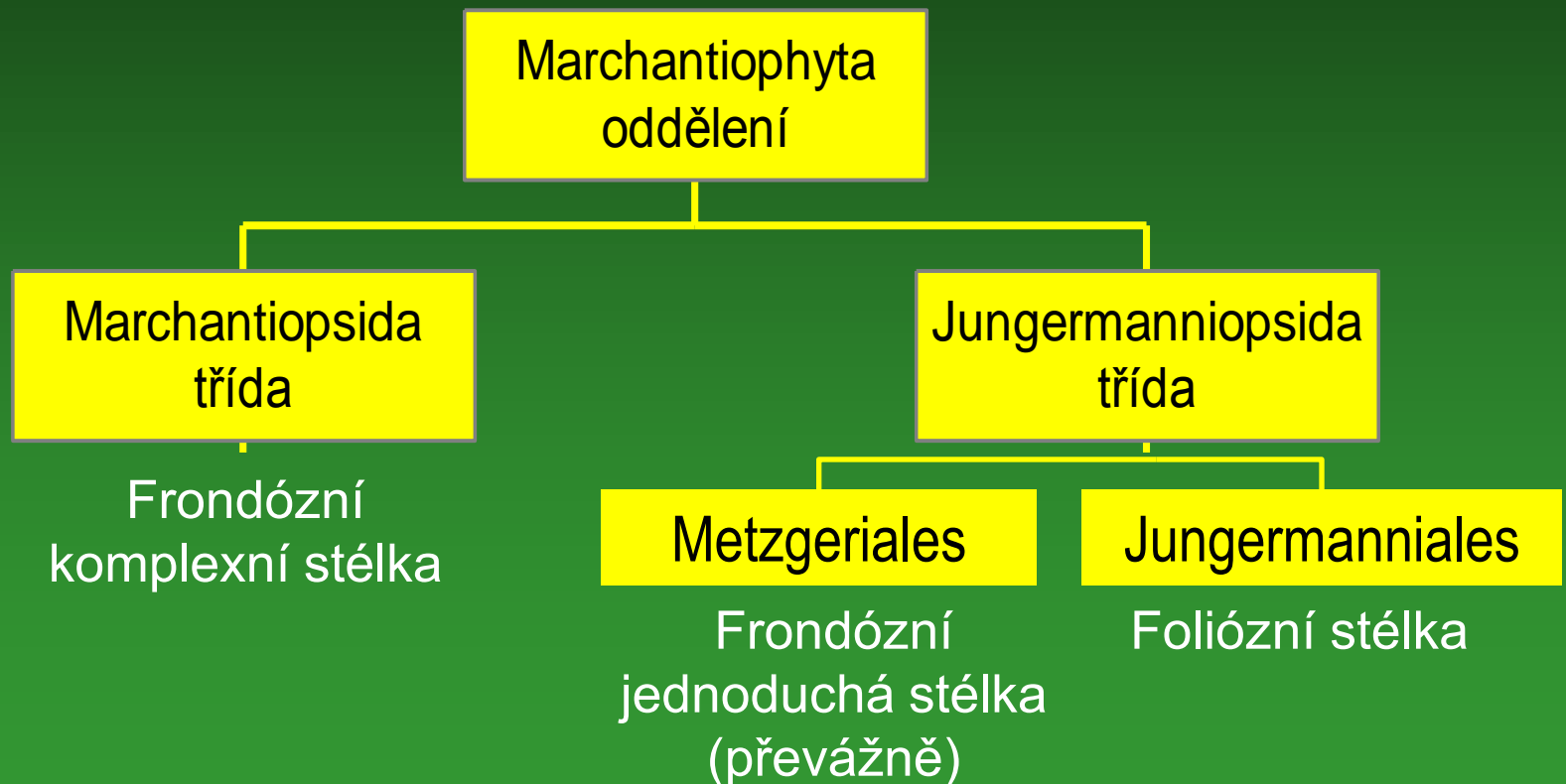


Fig. 1.8 A-G. Stages in the germination of spore in *Marchantia* sp. A. First division of the spore. B. Germ-rhizoid formation. C-F. Early stages of thallus development. G. A row of marginal cells makes its appearance towards the apex. (A-E, After Inoue, 1960; F, G. After O'Hanlon, 1926).

# Vnitřní klasifikace a zástupci jätrovek.

Celkem: asi **350 rodů** / přibližně **5 000 druhů**



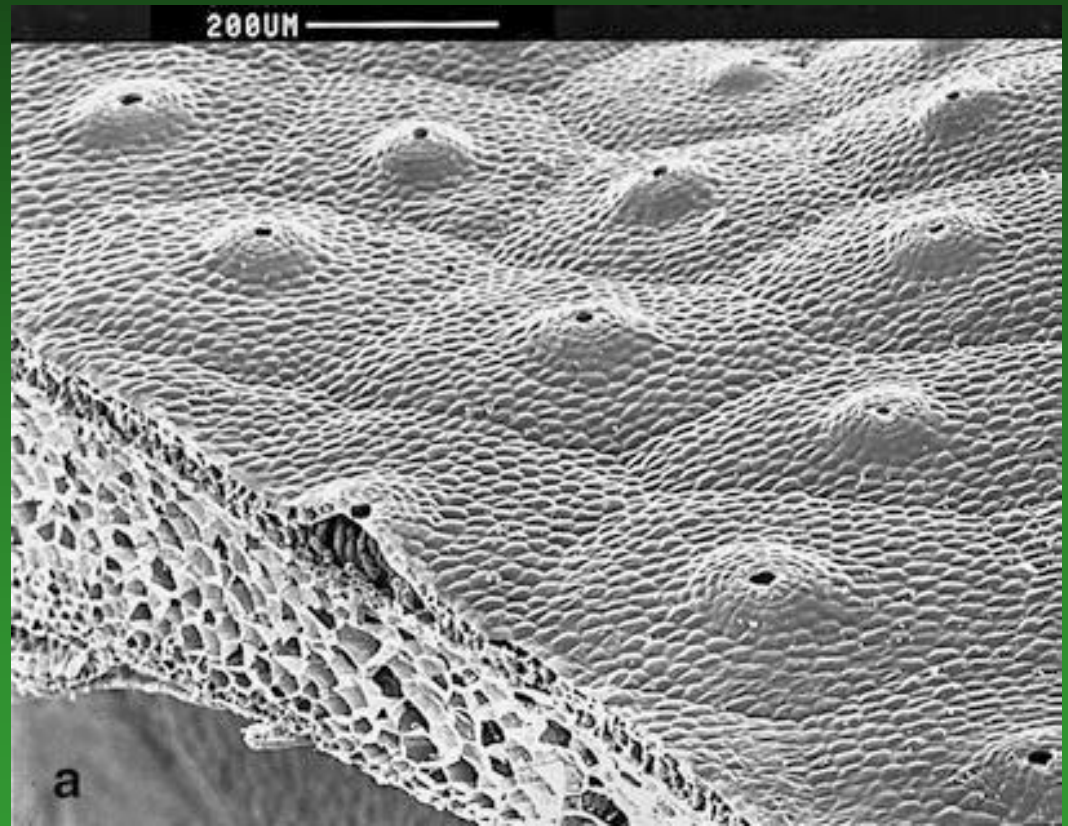
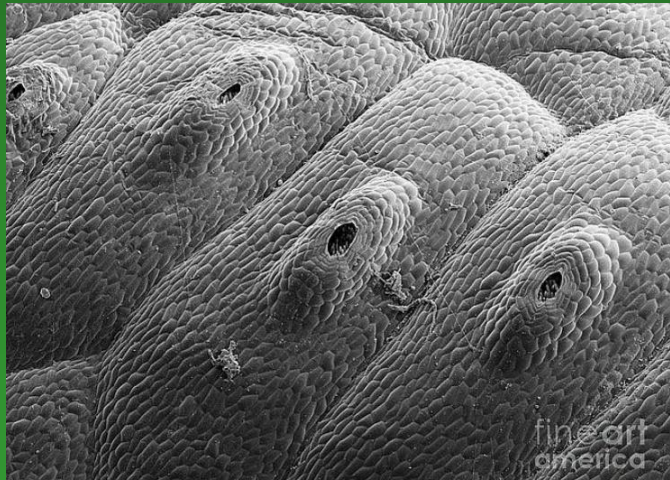
**Marchantiopsida** – gametofytní stélka frondózní s komplexní stavbou

**Marchantia polymorpha** – porostnice mnohotvárná – roste na obnažené půdě v lesích i na loukách, často i ve venkovních květináčích a ve sklenících. Nápadná zejména v plodném stavu s receptakuly.



Z didaktického hlediska vděčný objektem – snadno dostupná – nabízí k demonstraci řadu znaků jätrovek

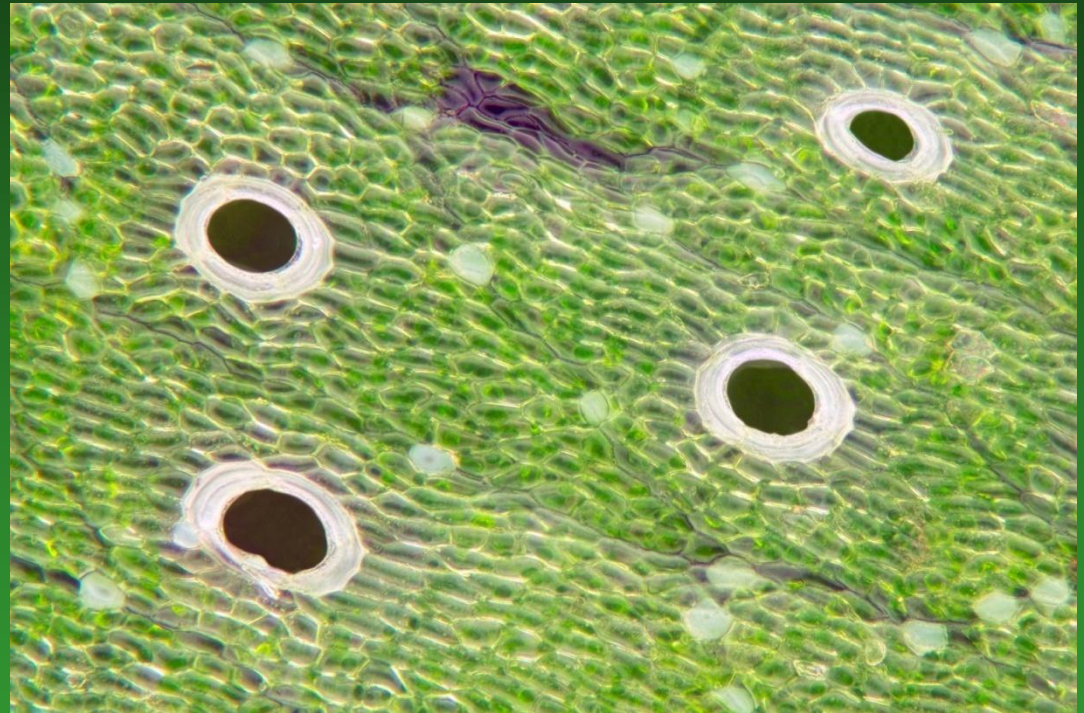
**Frondozní stélka komplexní** = diferencovaná na **kompartmenty** (vzduchové dutiny - jeví se na stélce jako políčka) kryté epidermis. Uprostřed „políček“ **dýchací otvor**



Svrchní epidermis gametofytu kryta tenkou **kutikulou**

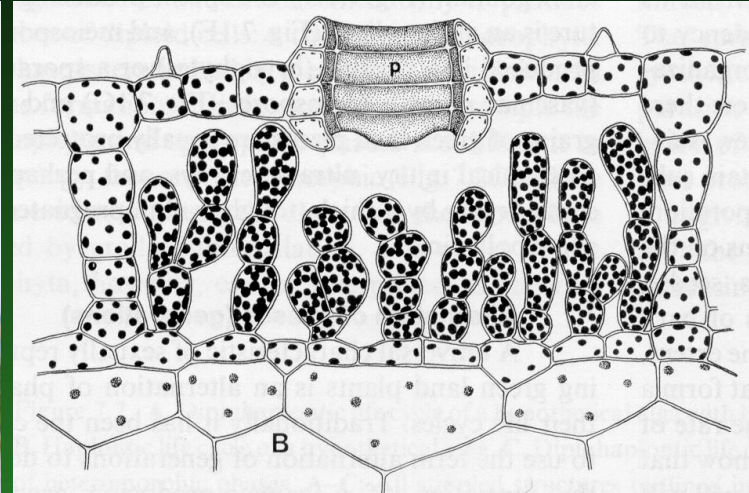
Hydrofobní kutikula, „ostré“ okraje a malý průměr otvorů brání průniku kapalné vody do stélky

Otvory ale umožňují transpiraci i příjem  $\text{CO}_2$

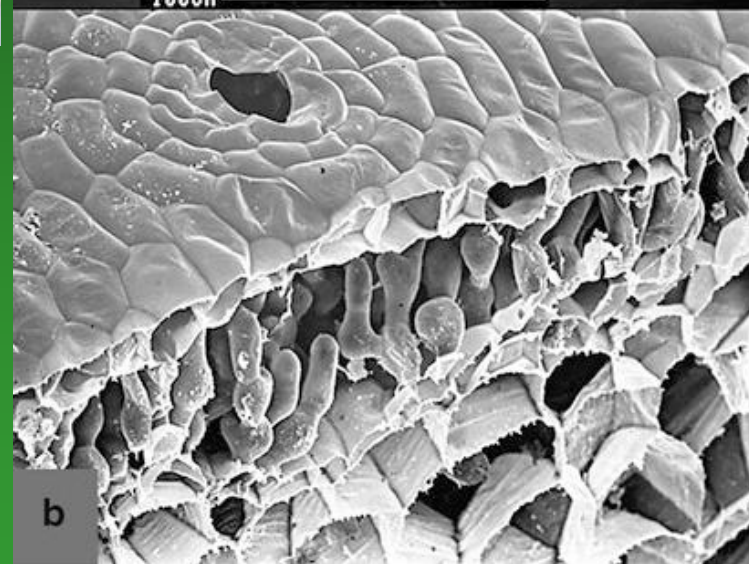




V komůrkách pod otvory – fotosyntetizující filamenta – pseudomezofyl tvořený buňkami s množstvím chloroplastů – jako chlorenchym mezofylu listů cévnatých rostlin

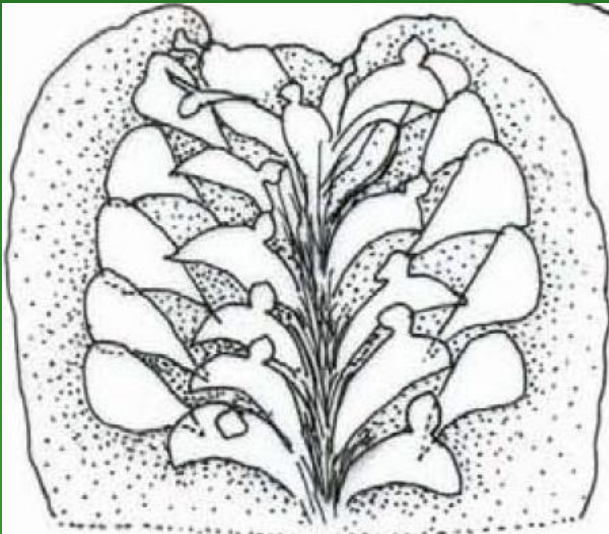
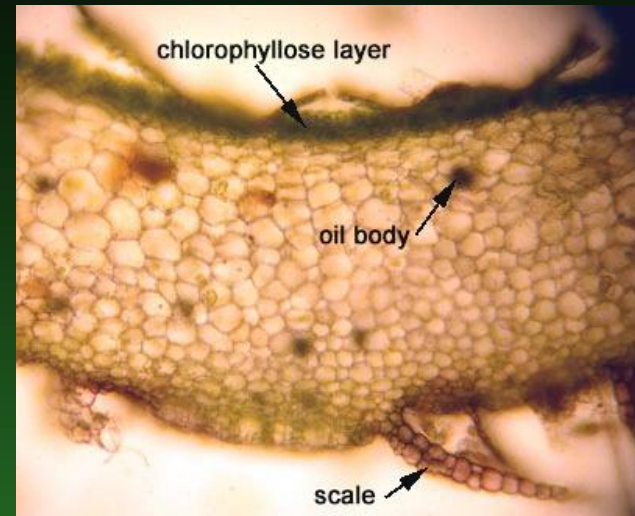


100µm



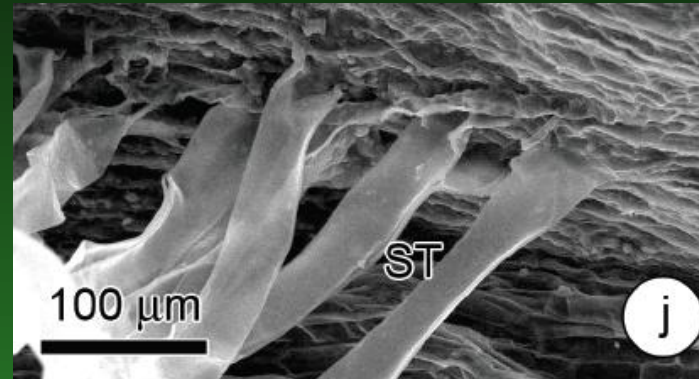
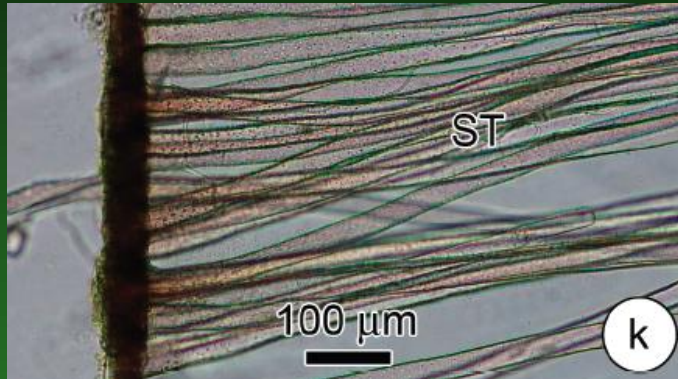
Pod vrstvou fotosyntetizujících filament – je vícevrstevný parenchym – jehož velké buňky obsahují ojedinělá olejová tělíska a zásobní škrob

Na spodní epidermis kromě jednobuněčných rhizoidů i příčné bezbarvé mnohobuněčné šupiny

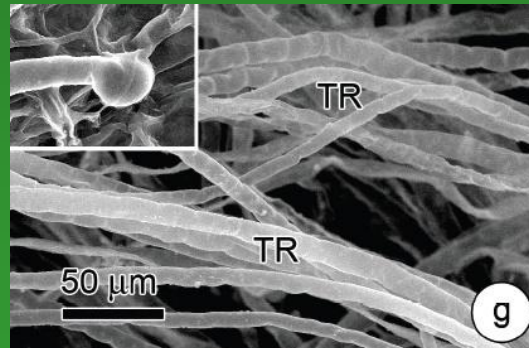
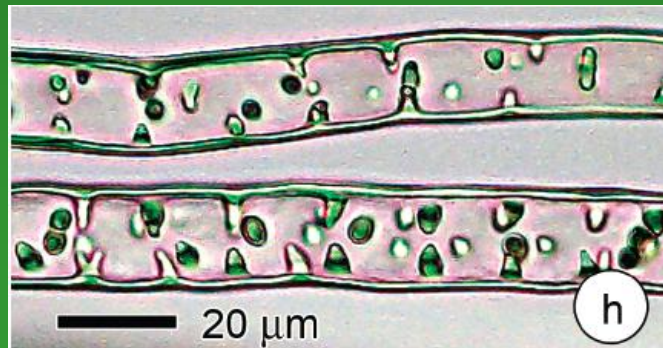


## Rhizoidy dvojího typu:

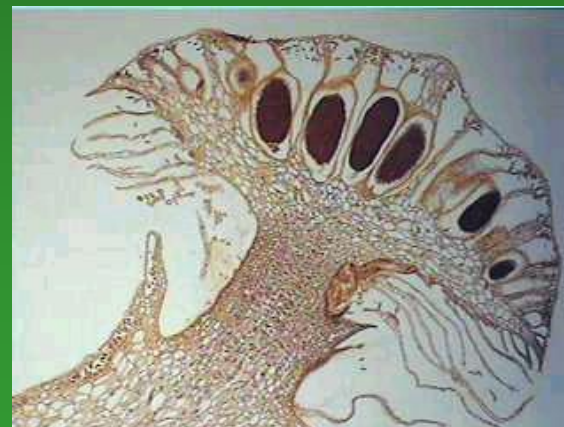
### 1. hladkostěnné – kolmo ke stélce ve svazečcích – fixace k substrátu



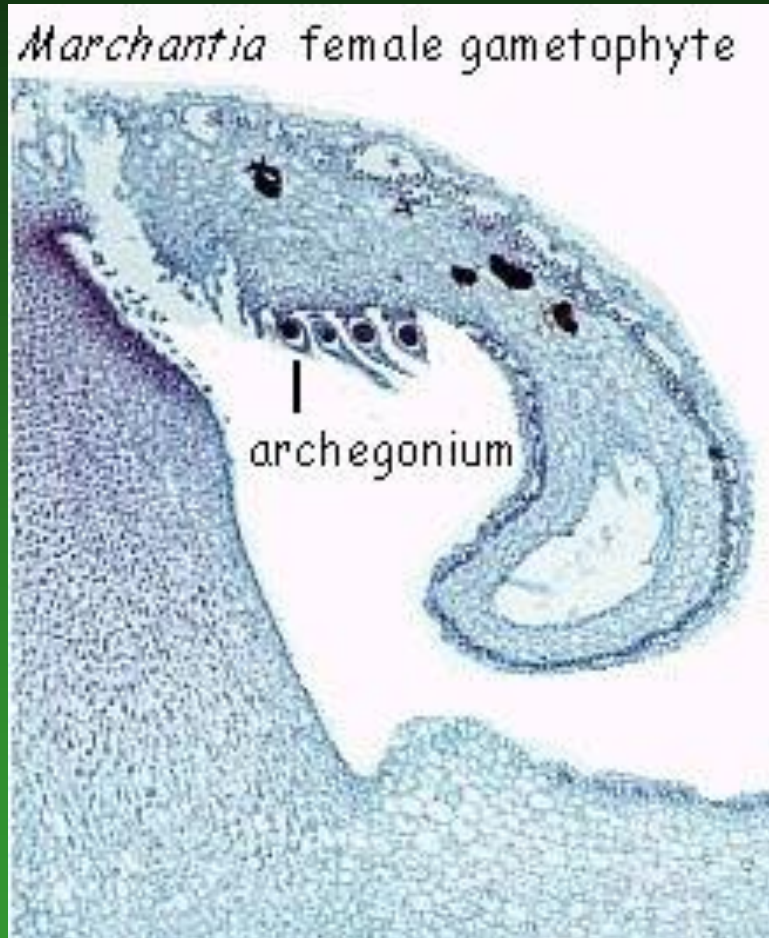
### 2. tuberkulátní – šikmo až rovnoběžně se stélkou – vyrůstají ze centrálních buněk obklopených „ružicí“ buněk sousedních – příjem roztoků –



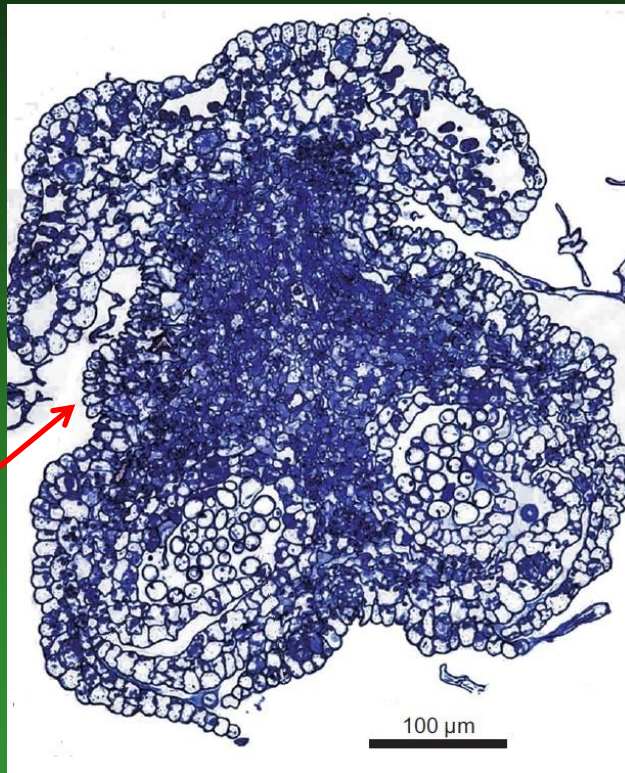
Antheridia ponořena na svrchní straně laločnatě miskovitých **antheridioforů** – zadržujících kapku vody do níž se uvolní spermatozoidy a skápnou s ní na zem



# *Marchantia polymorpha* – archegonia přisedlá na spodní straně „děštníkovitých“ receptakulí

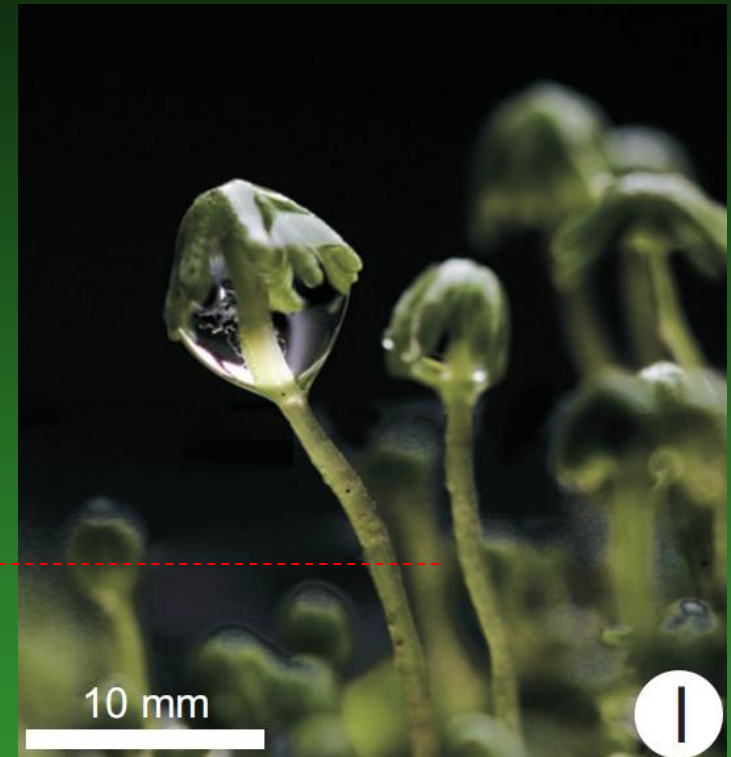


***Marchantia polymorpha*** – archegoniofor „zadržuje“ vodu, kterou se pravděpodobně plní podélné žlábký ve stopce = trasy pro pohyb spermatozoidů

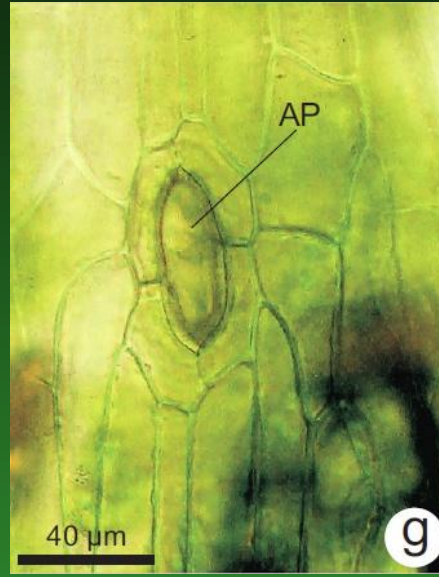


podélný žlábek  
? sycený vodou  
sloužící k pohybu  
spermatozoidů k  
archegoniím

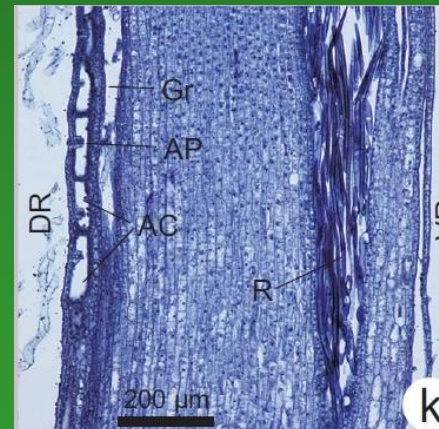
příčný řez stopkou archegonioforu



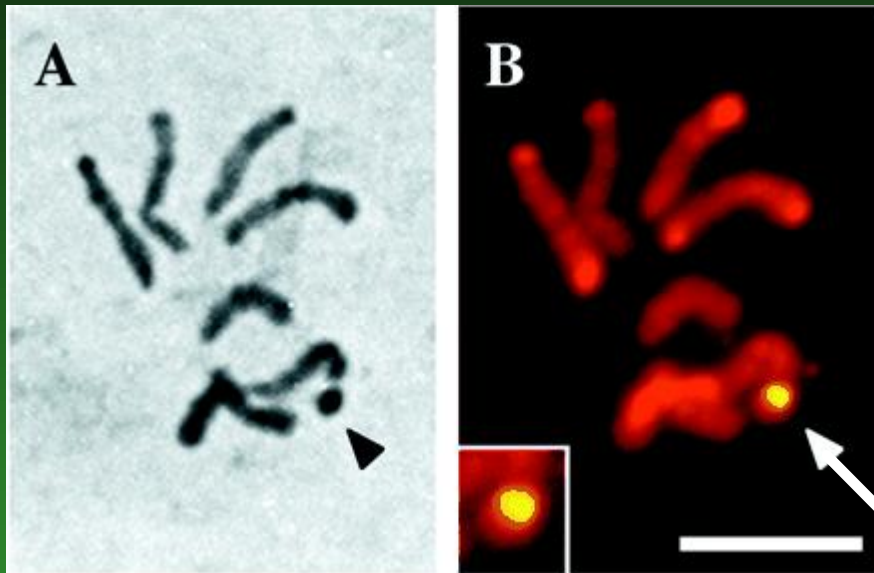
# *Marchantia polymorpha* – „děštník“ archegonioforů zadržuje kapku vody



stopka archegonioforu s dýchacími otvory a vzduchovými dutinami



*Marchantia polymorpha* je dvoudomá (= vytváří samčí a samičí rostliny) a má také pohlavní chromosomy:



samičí gametofyt má  
jeden X chromosom

samčí gametofyt jeden  
Y chromosom

Y-chromosom

*Marchantia polymorpha*

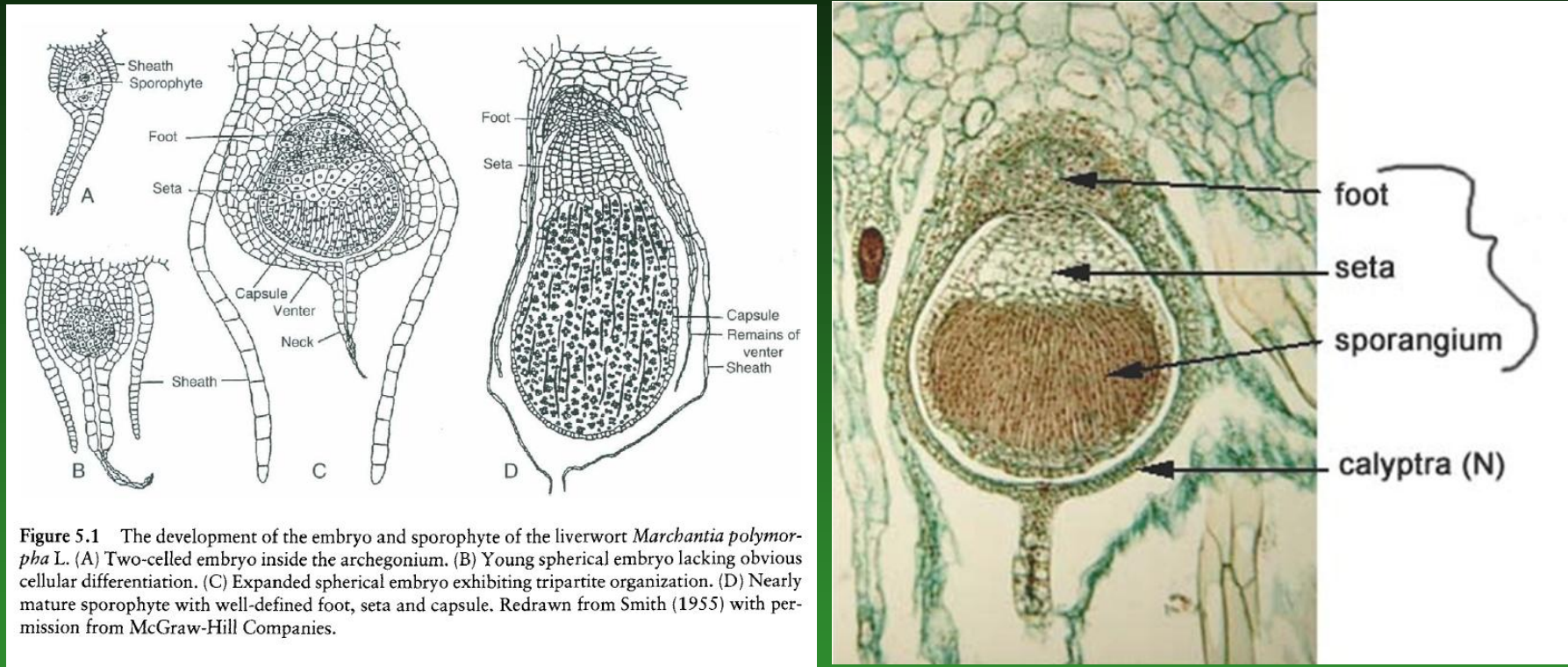
Okada S et al. PNAS 2001;98:9454-9459

©2001 by National Academy of Sciences

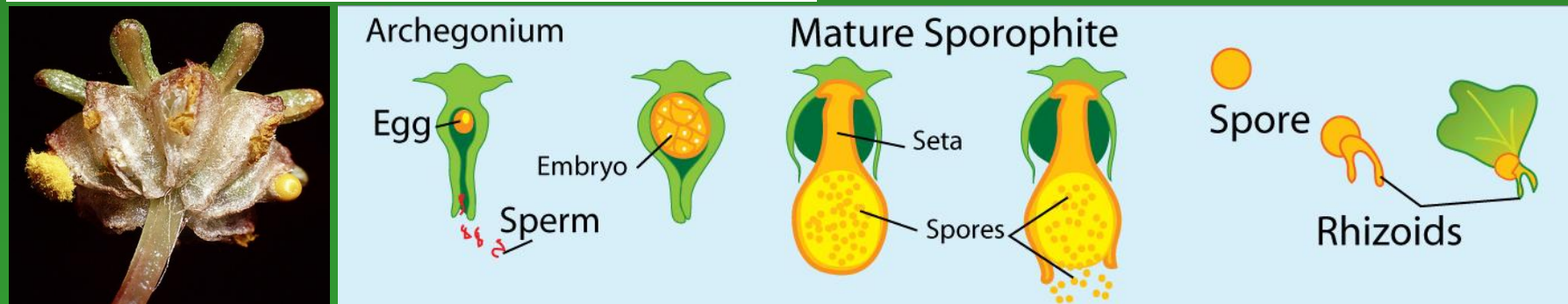
PNAS



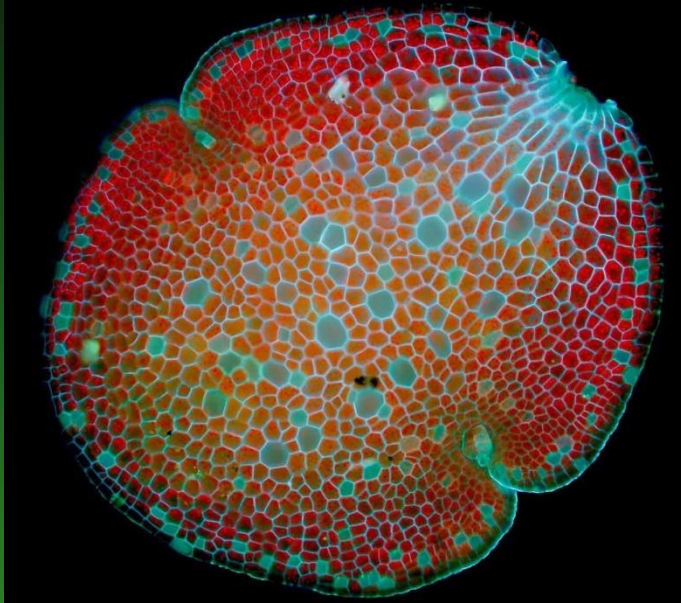
**Sporofyt** – drobný, štět krátký, dělení buněk sporofytu uvnitř obalu archegonia. Jak dozrají spóry, buňky štětu se zvětší. Na bázi transportní pletivo placenty, ale bez meristému (jávrovky ho nemají nikdy)



**Figure 5.1** The development of the embryo and sporophyte of the liverwort *Marchantia polymorpha* L. (A) Two-celled embryo inside the archegonium. (B) Young spherical embryo lacking obvious cellular differentiation. (C) Expanded spherical embryo exhibiting tripartite organization. (D) Nearly mature sporophyte with well-defined foot, seta and capsule. Redrawn from Smith (1955) with permission from McGraw-Hill Companies.



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



Políčkovitou skulpturu komplexní stélky má i ***Cococephalum conicum*** – mřížovec kuželovitý, jehož archegoniofory vypadají jako drobné zelené houbičky



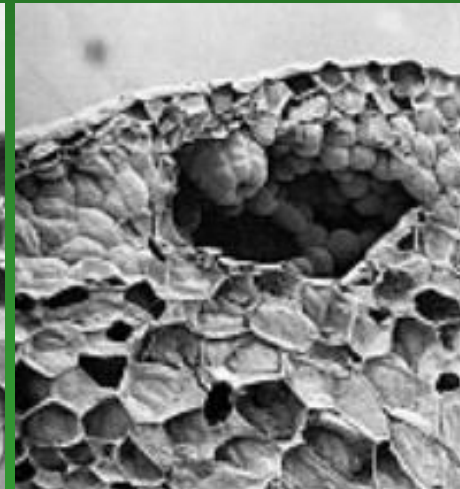
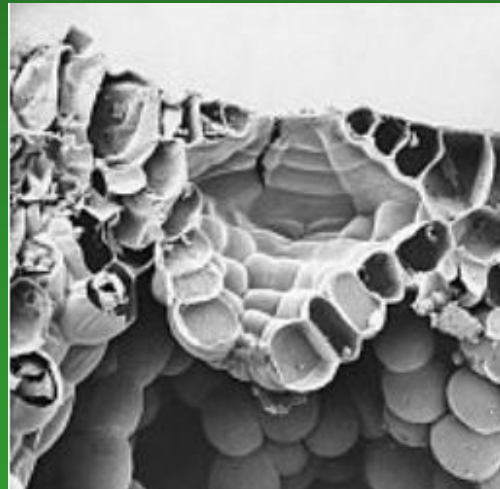
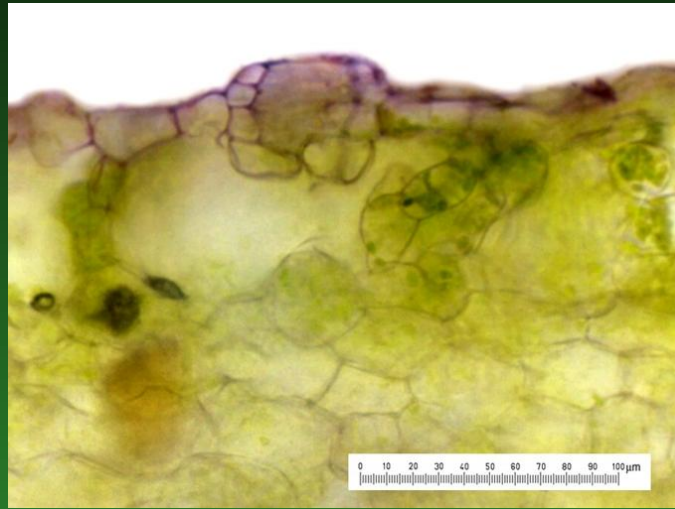
Tobolky vyčuhující na  
spodu kuželovitých  
archegonioforů

Přisedlé  
antheridiofory



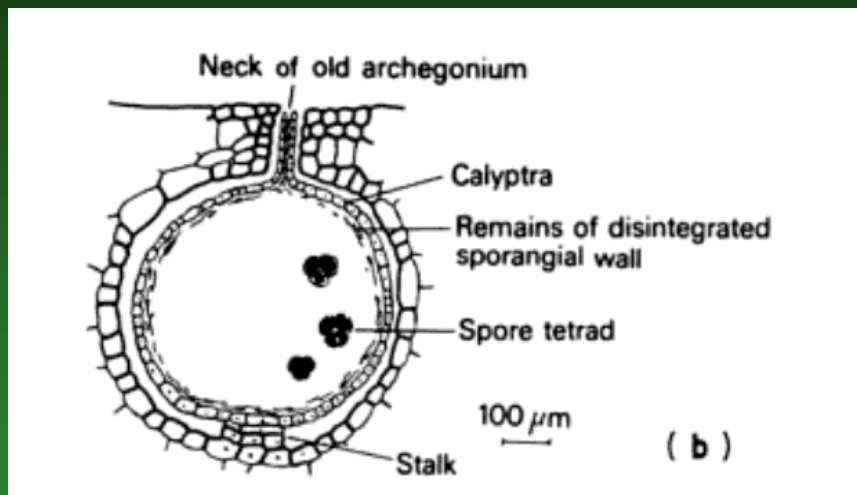
# „Regulovatelné průduchy“ u *Preissia quadrata* – při ztrátě vody dokáže dýchací otvory pomocí buněk v bazální části téměř zcela uzavřít

archegoniofory



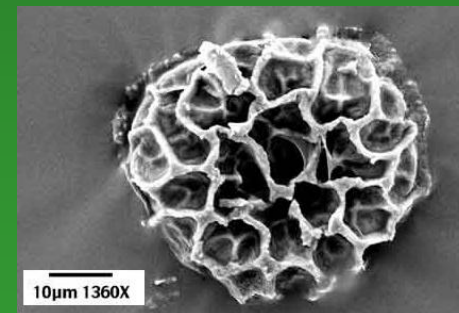
Někteří zástupci tř. *Marchantiopsida* se druhotně přizpůsobili životu ve vodě

***Riccia fluitans*** (trhutka plovoucí)  
pěstuje se také v akváriích



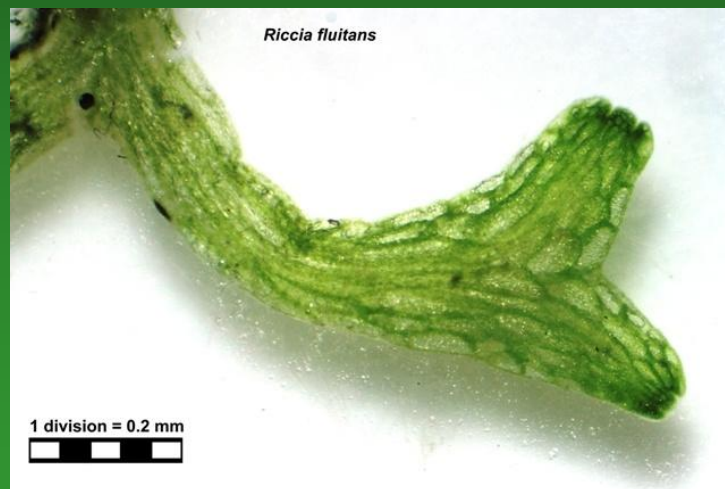
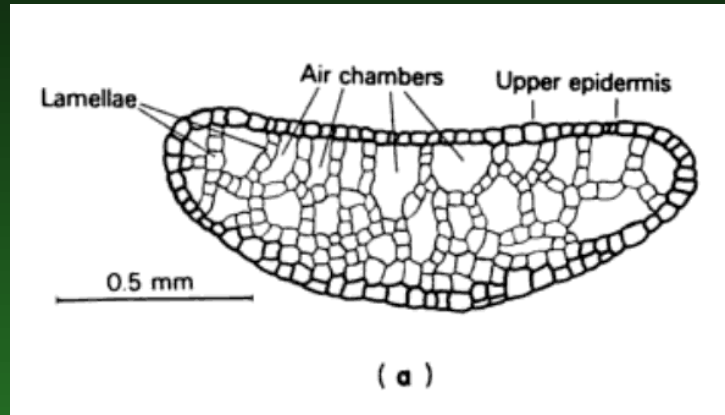
Vývoj sporofytu probíhá uvnitř sporofytu  
Jedna z mála jätrovek, která nemá elatery

Důlkovitý povrch  
spór brání potopení  
a usnadňuje jejich  
šíření vodou

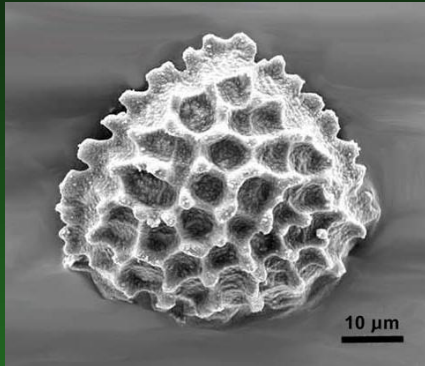


# *Riccia fluitans*

## Aerenchymatické vzdušné dutiny



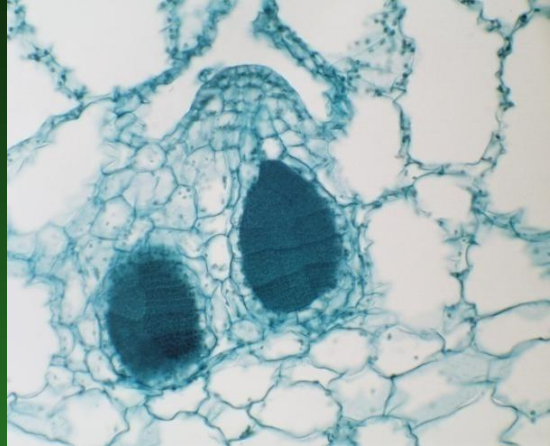
***Ricciocarpus natans*** – patří také k čel. *Ricciaceae* – plove podobně jako okřešky na hladině stojatých vod



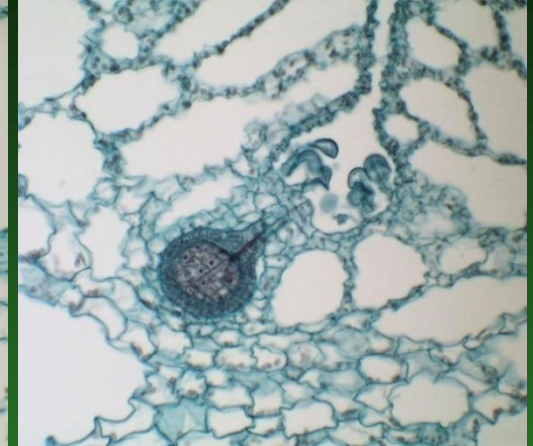
Důlkovitý povrch spór brání potopení a usnadňuje jejich šíření vodou



***Ricciocarpus natans*** – gametangia u terestrické formy zanořená ve stélce, stejně jako sporofyt



zanořená antheridia

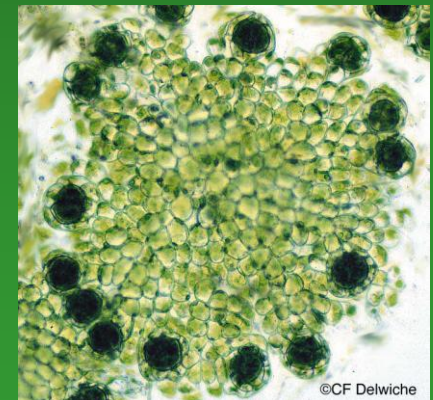


zanořené archegonium  
s mladým sporofytem



Tobolka – se vyvíjí v obalu archegonia zanořeného v gametofytu – nemá elatery

Pro srovnání – zygoty v oogoniích *Coleochaete conchata* – nejbližšího řasového příbuzného vyšších rostlin s podobným životním cyklem



©CF Delwiche



# Třída *Jungermannniopsida*

se dvěma podtřídami *Metzgeriidae* a *Jungermannniidae*.



**Podtřída *Metzgeriidae*** gametofytní stélka frondózní jednovrstevná,  
seta vyvinutá,  
terminála dvouboká



*Metzgeria conjugata*



U nás např. kroknice vidličnatá (*Metzgeria furcata*) rostoucí na kůře stromů s pentlicovitou vidličnatě větvenou stélkou.

## Podtřída *Metzgeriidae*

Frondózní stélka je zčásti tvořena jednou vrstvou stejnocenných buněk

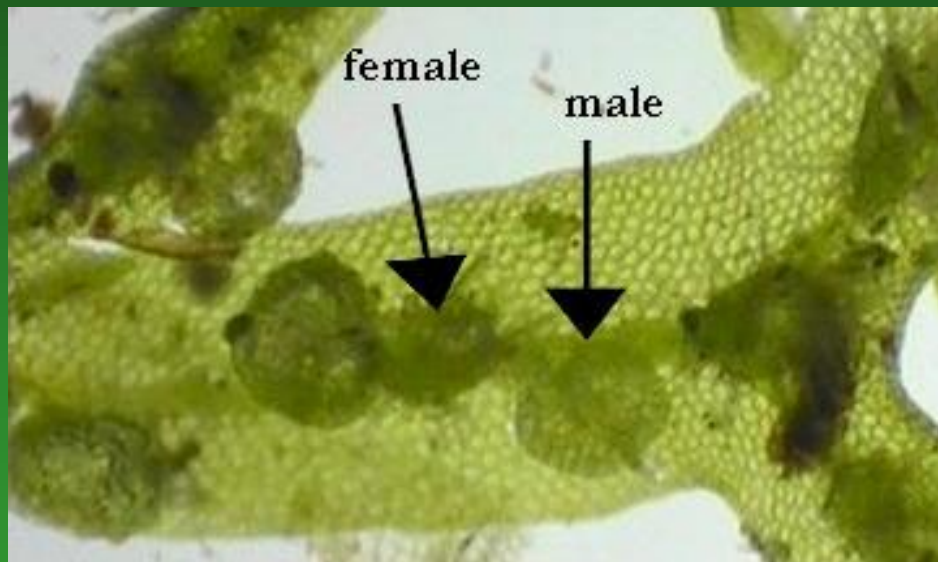


**Protáhlé buňky** plnicí vodivou a mechanickou funkci tvoří **střední žebro**

Na žebře jednobuněčné hyalinní rhizoidy; někdy rhizoidy i na obvodových buňkách laloků stélky

## Podtřída *Metzgeriidae*

Gametangia se zakládají při středním žebru v ochranných „masitých“ obalech  
Tobolka puká 4 chlopněmi



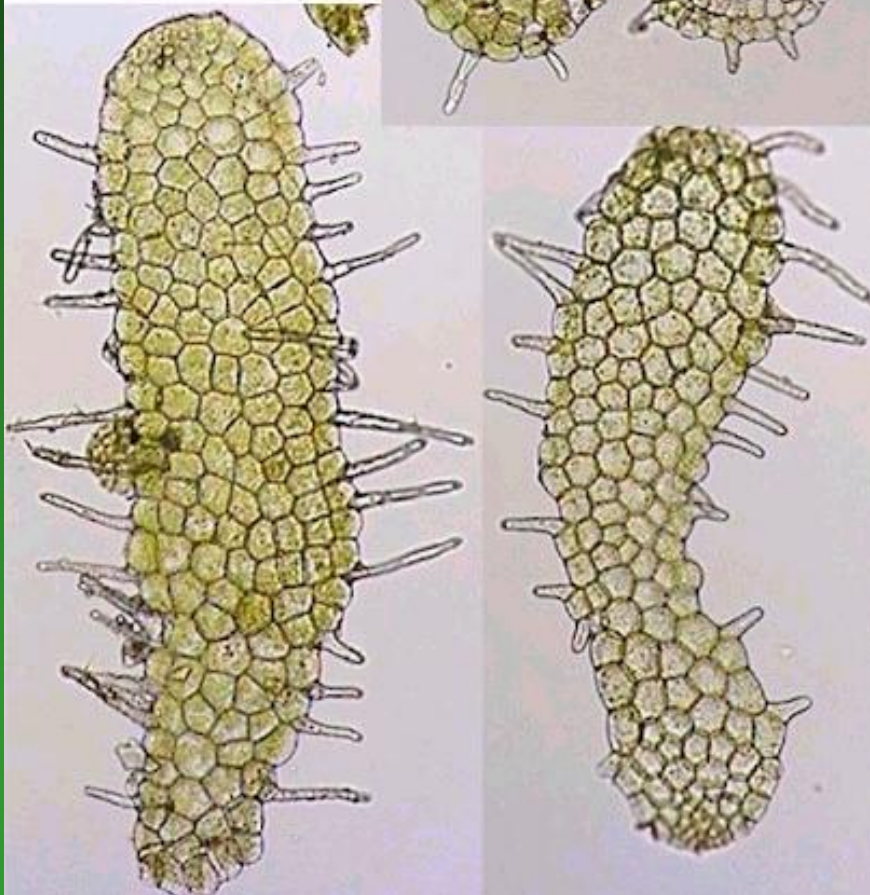
*Metzgeria conjugata*

## Podtřída *Metzgeriidae*

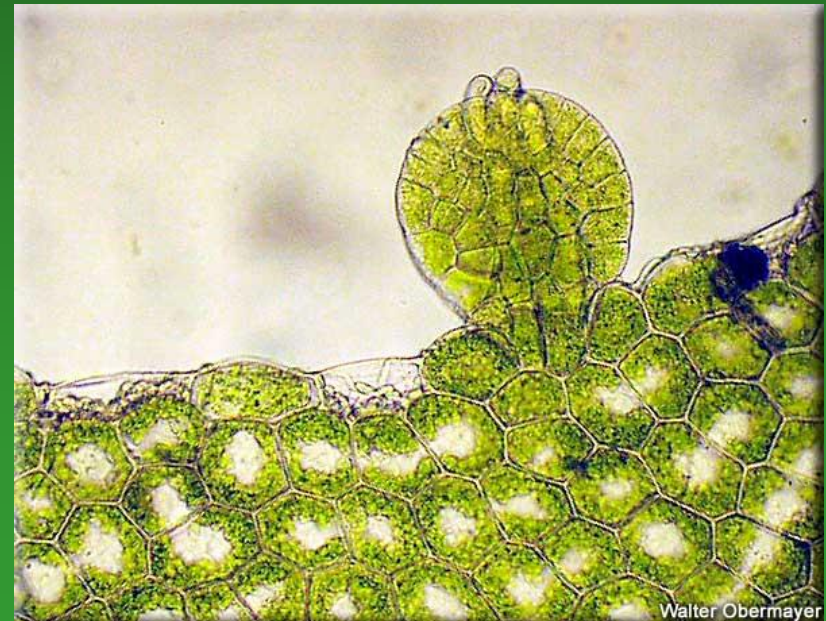
Vegetativní rozmnožovací tělíska se tvoří po obvodu stélkových laloků

*Metzgeria*  
*crassipilis*

gemmae



Walter Obermayer



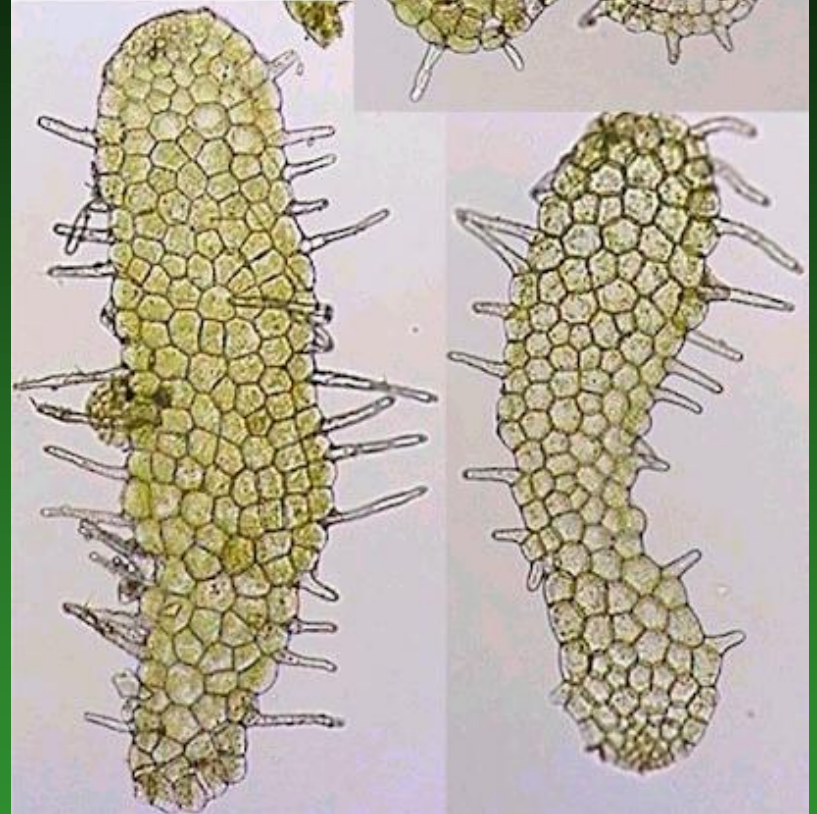
Walter Obermayer

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.

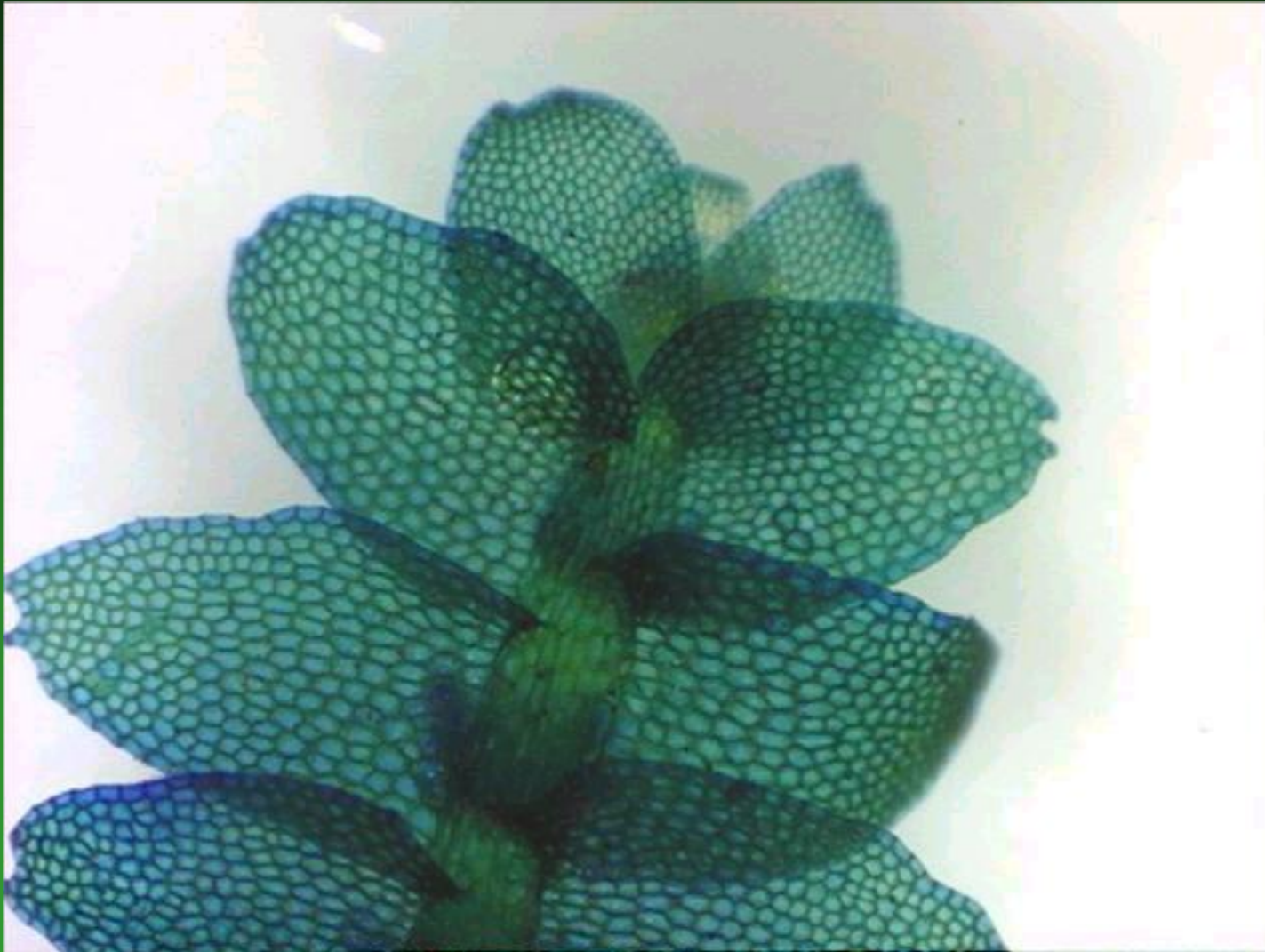
**Podtřída *Jungermanniidae*** gametofytní stélka foliózní, terminála trojboká, fyloidy v řadách, ne ve spirále

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



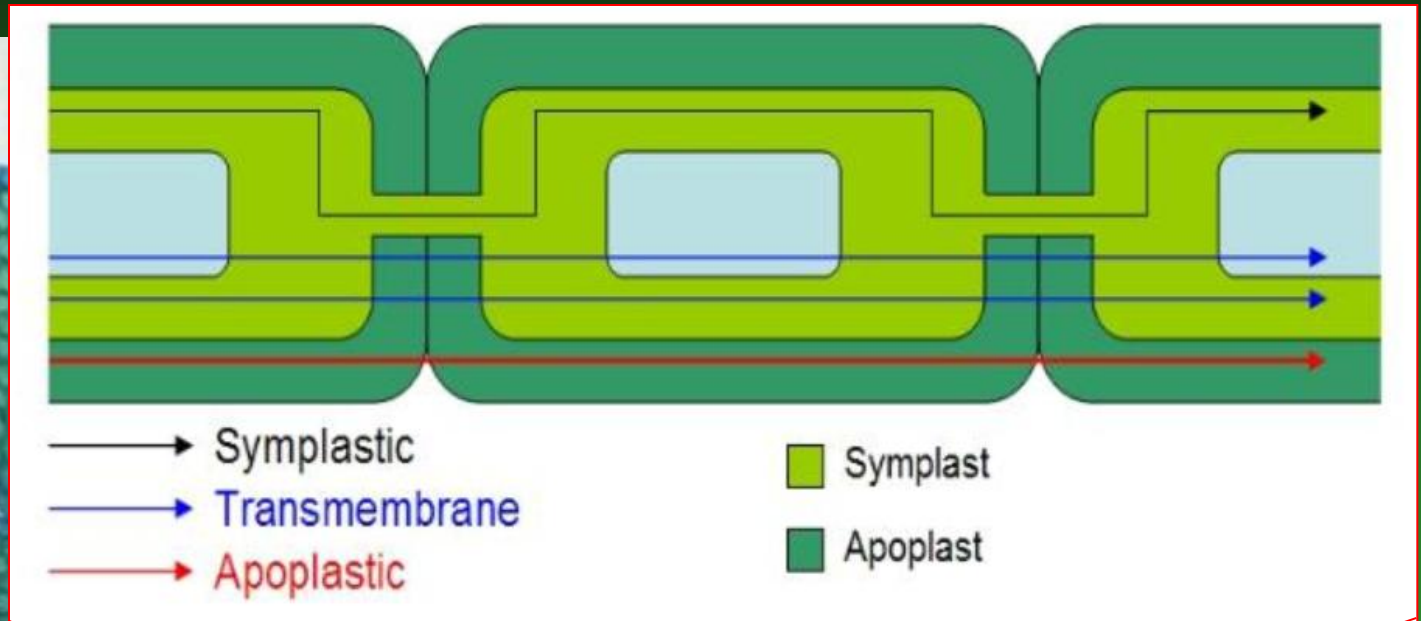
Z hlediska didaktického je *Plagiochila asplenioides* vhodným objektem pro demonstraci rozdílů mezi foliózní játrovkou a mechem např. mikroskopickým srovnáním s podobnými fyloidy u mechu měříku (*Mnium*).

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





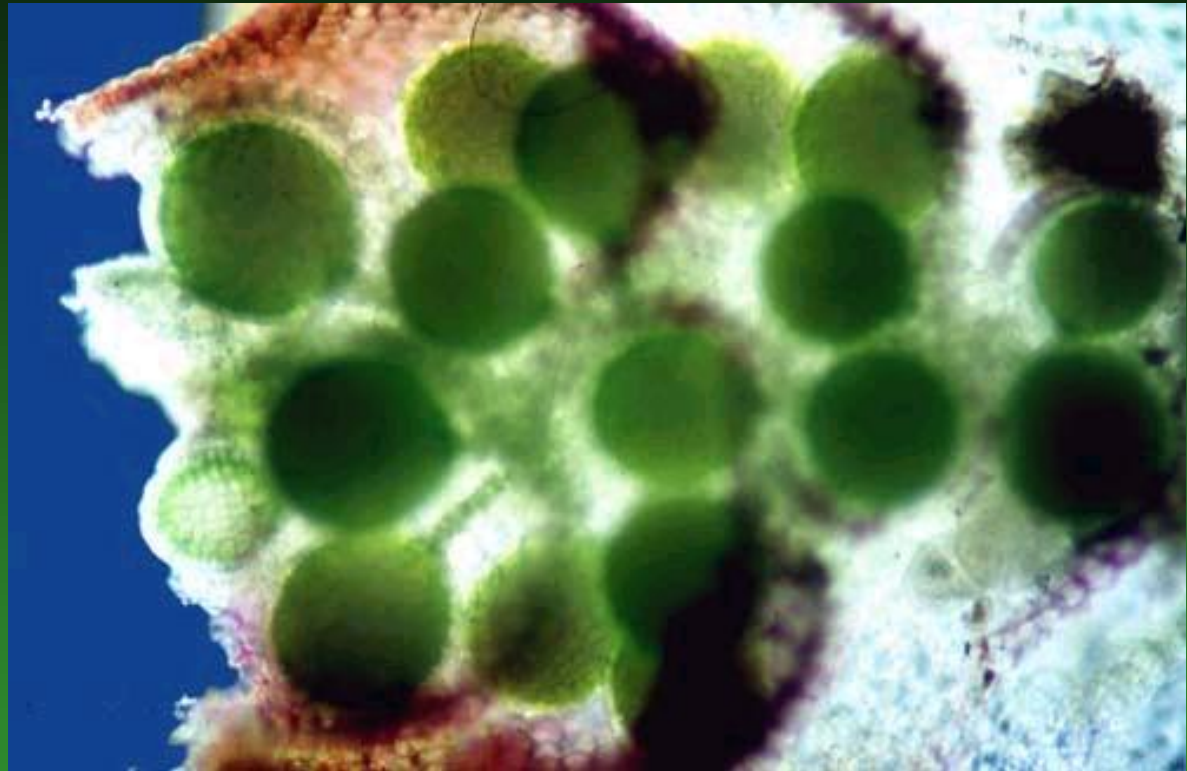
**Transport látek u jätrovek a jiných mechorostů** – absence vodivých pletiv neznamená, že netransportují látek napříč gametofytem či sporofytem, jen musí spoléhat na méně výkonnou apoplastickou či transmembránovou cestu a jelikož mají plazmodesmy tak také na cestu symplastickou



**Fyloidy** jsou sice **ve 3 řadách** - v jedné břišní a dvou bočních, břišní řada může být redukováná



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



*Lophozia capitata*

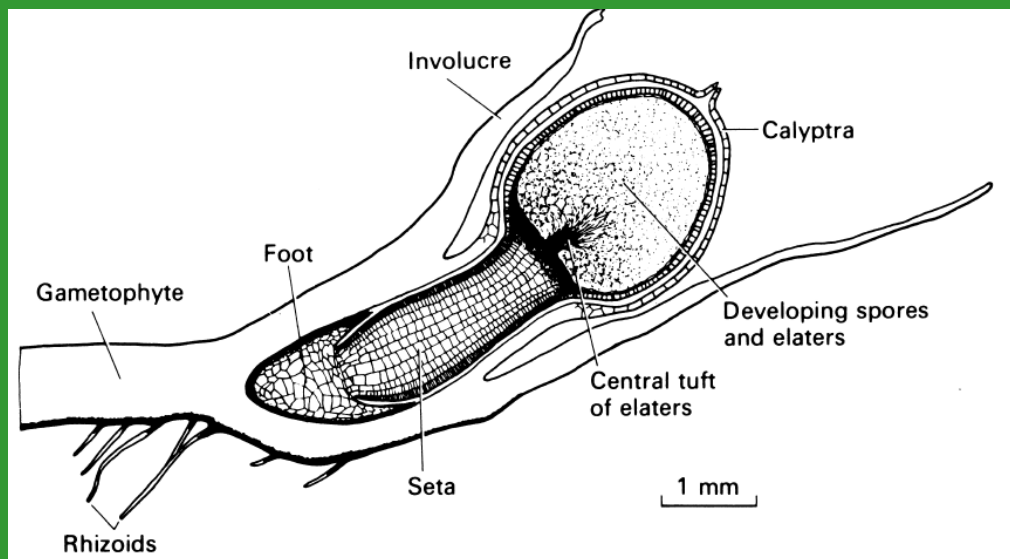
# Štět bělavý,

tvořený hyalinními  
tenkostěnnými  
parenchymatickými buňkami;

při dozrání velmi krátký,  
chráněný gametofytem;

po dozrání se jeho buňky 20×  
prodlužují

po vyprášení tobolky seta rychle  
uvadá a usychá



David Webb

# Masožravost u jätrovek! – *Colura* a *Pleurozia* - modifikované fyloidy = váčkovité „podtlakové“ dvoukomorové pasti se záklopkou, schopné při podráždění nasát nálevníky

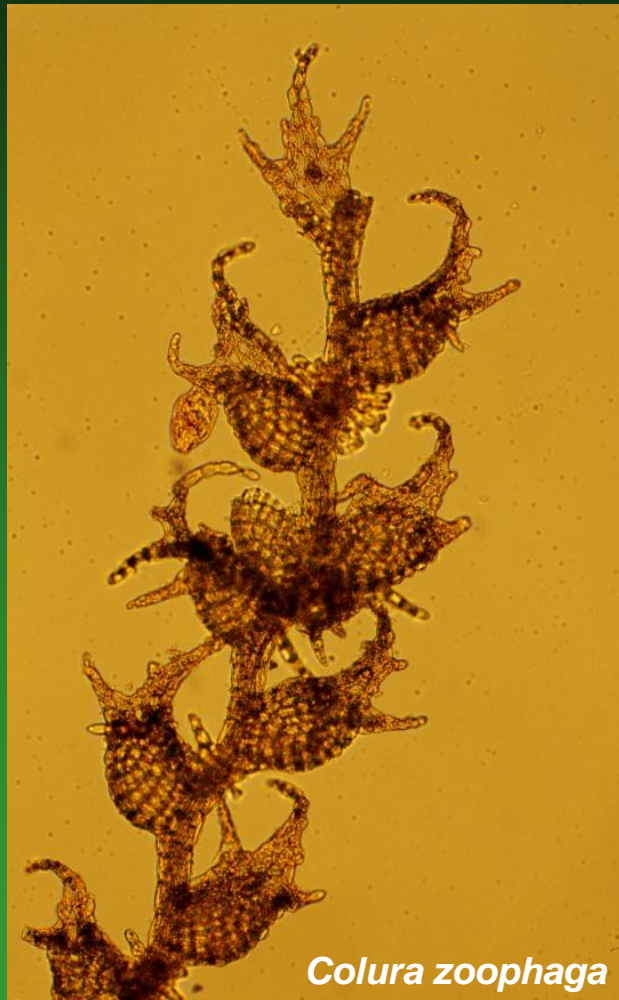


Africká pohoří



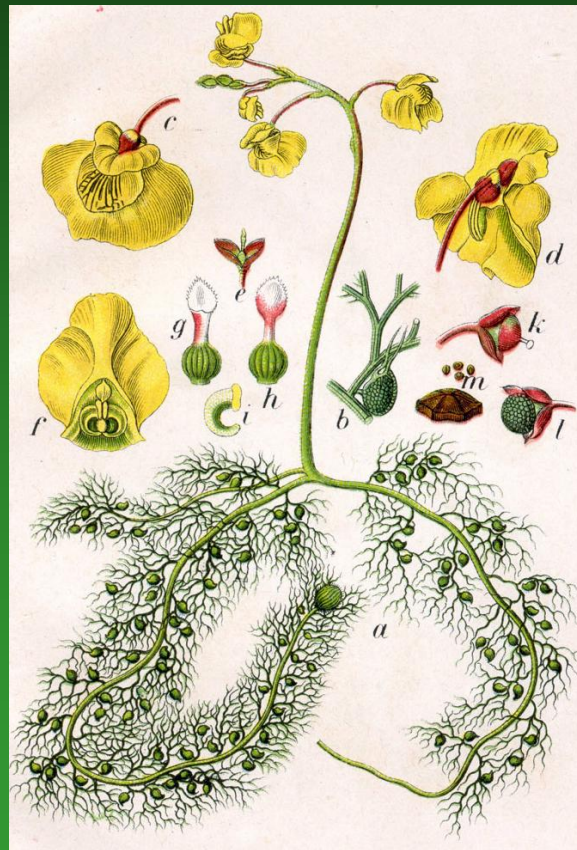
Sev. Evropa, Amerika, JV Asie

# Masožravost u jätrovek! – *Colura* a *Pleurozia* - modifikované fyloidy = váčkovité „podtlakové“ dvoukomorové pasti se záklopkou



Africká pohoří

Podobné pasti má krytosemenná vodní masožravá bublinatka (*Utricularia*, *Utriculariaceae*)



# Obligátní mykotrofie u játrovek! – *Cryptothallus mirabilis*

podzemní nezelený bělavý gametofyt  
vyživovaný obligátně mykotroficky,  
jen sporofyt nadzemní

Plastidy se nediferencují do chloroplastové  
formy

sev. Evropa, Grónsko,  
příbuzný *Cryptothallus hirsutus* popsán 1996  
z Kostariky

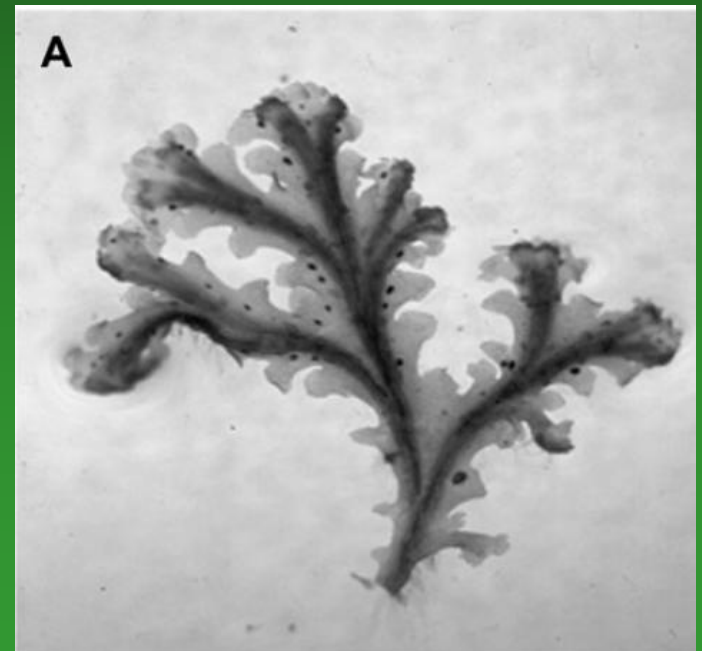


## Endosymbióza sinic u jätrovek!

podobně jako hlevíky, také některé jätrovky si „ochočily“ sinice v slizových dutinkách a získávají od nich vzdušný dusík fixovaný do přijatelné podoby



jamuška drobná *Blasia pusilla*



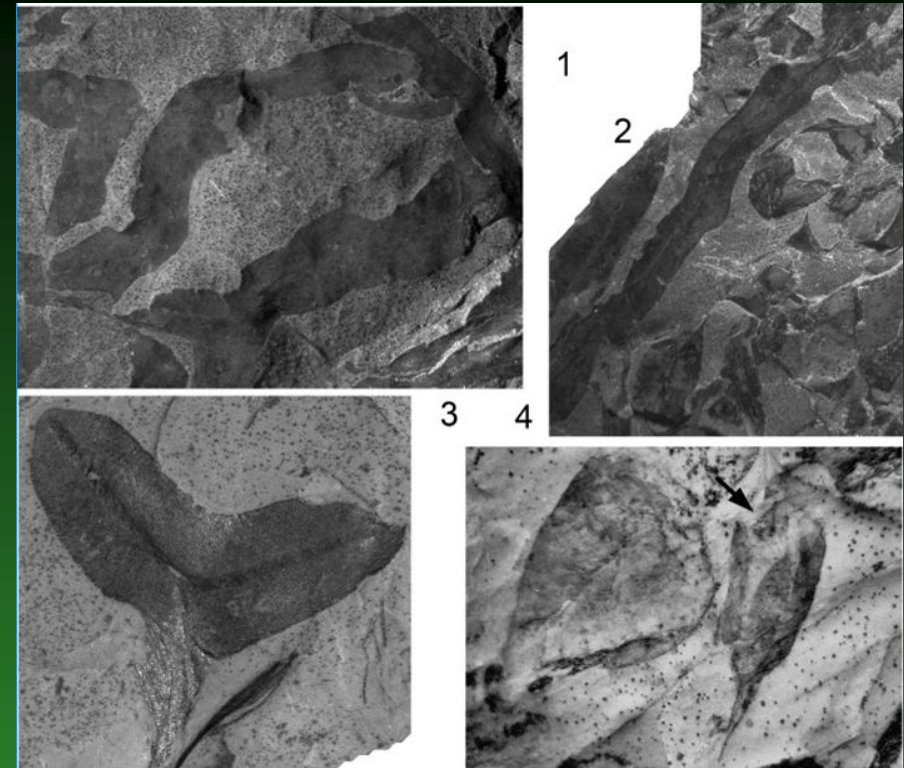


# Evoluční historie

Nejstarší fosílie jätrovek – střední devon – 390 milionů let BP objevena v USA v roce 2008

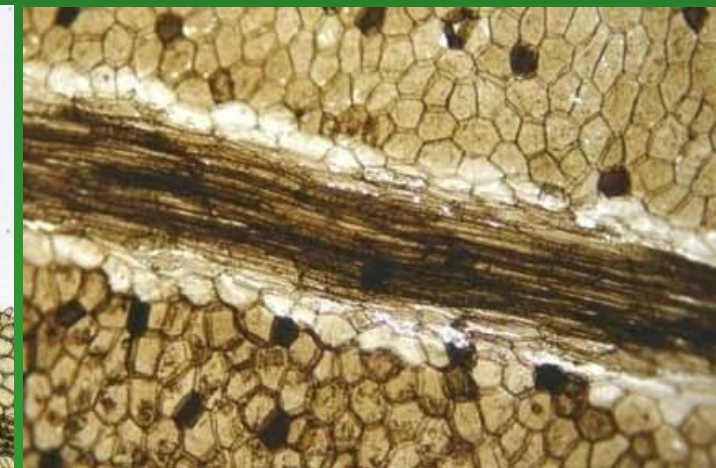
Jsou fylogeneticky nejdříve odvětvenou žijící linií vyšších rostlin.

Přesto jejich speciální diverzifikace není zdaleka tak pomalá jako u nahosemenných – většina recentních druhových komplexů radiovala až v průběhu třetihor!



Recentní *Metzgeria furcata*

Fosilní *Metzgeriothallus sharonae*



# Oddělení *Bryophyta* (mechy)



## Oddělení *Bryophyta* (mechy)

**Gametofyt** = v ontogenezi dvě fáze:

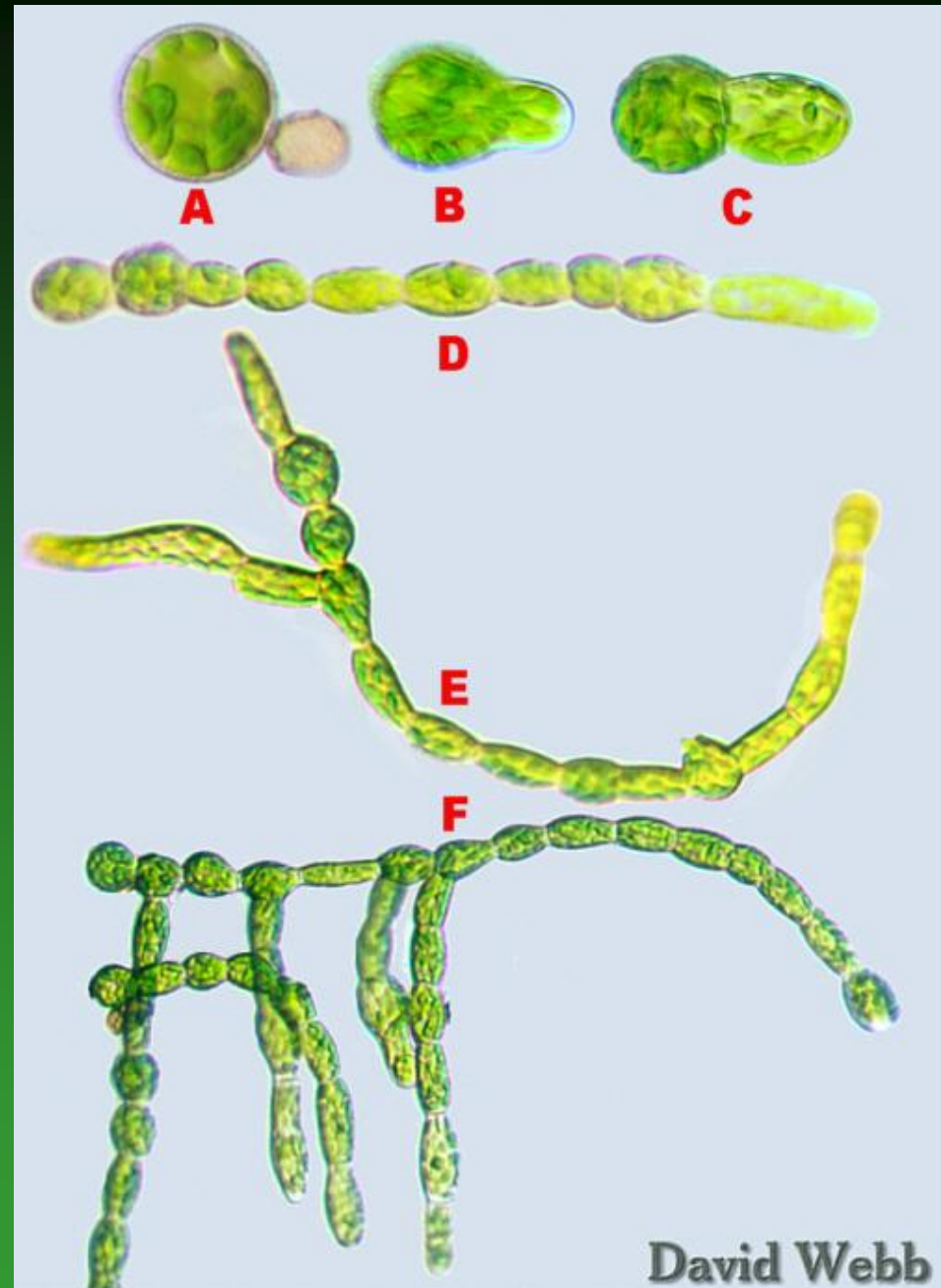
1. **protonema** (prvoklíček)
2. **gametofor** (gametofytní rostlinka) – diferencovaný na:
  - 2a. **kauloid** = lodyžka
  - 2b. **fyloidy** = lístky
  - (2c.) **rhizoidy** = přichytná vlákna (někdy chybí)



**Protonema** – obvykle vláknité

Primárně – ze spóry

Sekundárně – z gametofytních rostlinek



# Protonema – anatomická diferenciacie

## 1. chloronemální filamenta

- bezbarvá stěna
- příčné přepážky
- mnoho chloroplastů v buňce
- rostou pomalu

## 2. kaulonemální filamenta

- červenohnědě pigmentovaná stěna
- šikmé přepážky
- málo chloroplastů v buňce
- rostou rychle



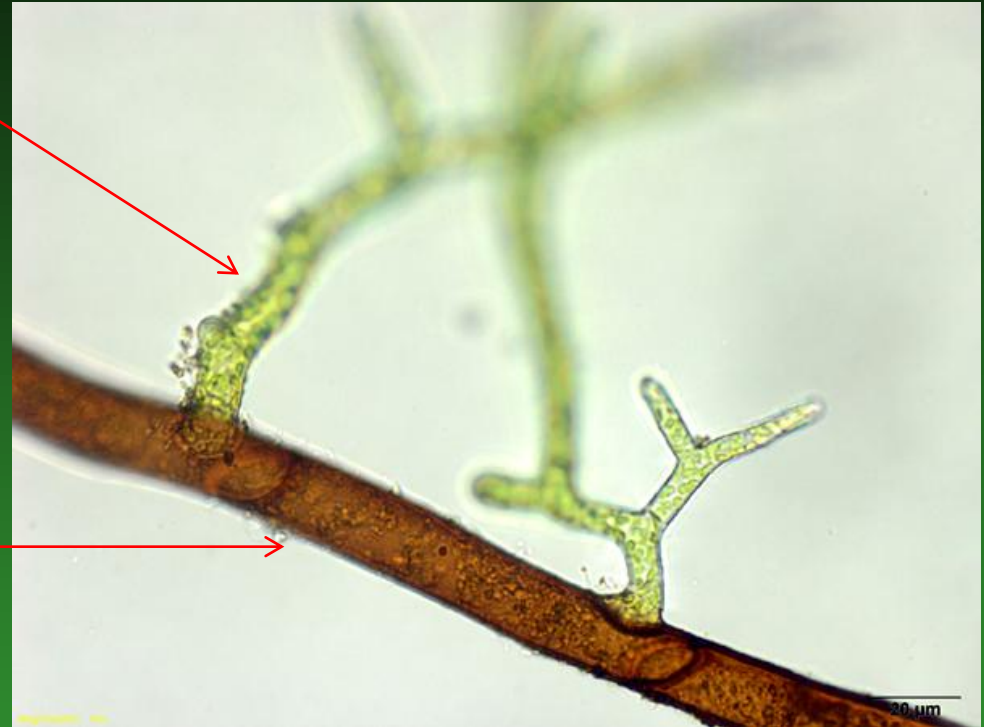
# Protonema – anatomická diferenciacie

## 1. chloronemální filamenta

- bezbarvá stěna
- příčné přepážky
- mnoho chloroplastů v buňce
- rostou pomalu

## 2. kaulonemální filamenta

- červenohnědě pigmentovaná stěna
- šikmé přepážky
- málo chloroplastů v buňce
- rostou rychle



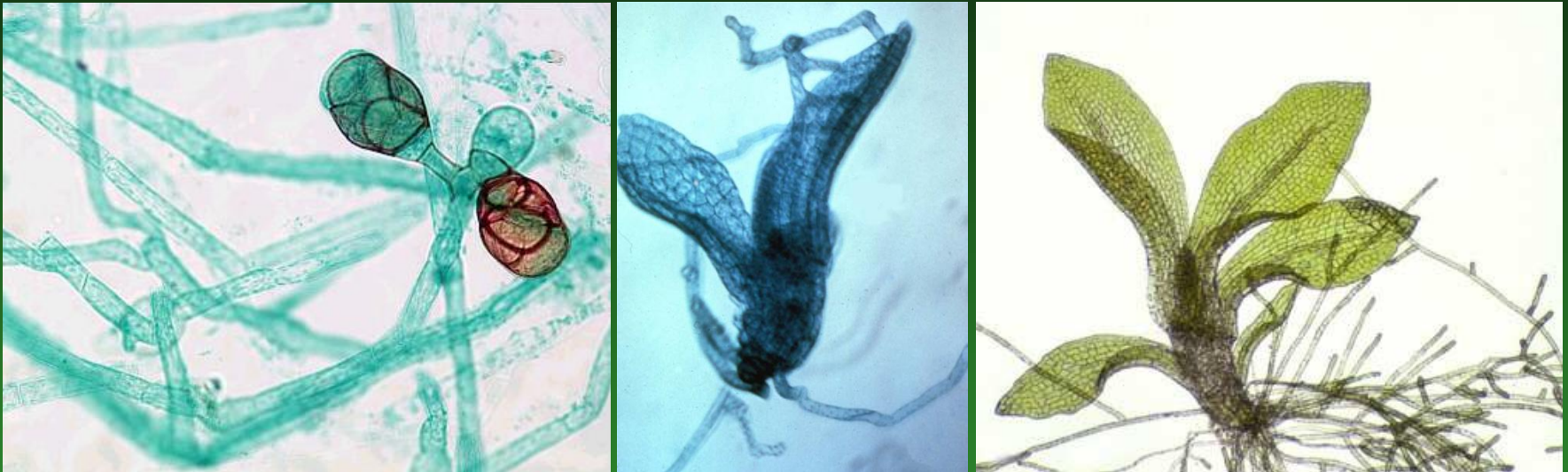
Chloronema může mít endopolyloidizovanou velikost jader ( $2n$ ), kaulonema si zachovává haploidní stav ( $1n$ ) – zjištěno v prvoklíčku *Physcomitrella patens*

**Protonema** – makroskopicky může tvořit několik mm silné plstnaté svěže nebo tmavě zelené déle rostoucí povlaky na obnažené půdě lesních cest nebo lesních příkopů



# Protonema – přeměna v gametofor

Na kaulonemálních filamentech vícebuněčné **hlízkovité pupeny** – z nich vyrůstají „dospělé gametofyty“ = gametofory = lodyžky s lístky a rhizoidy



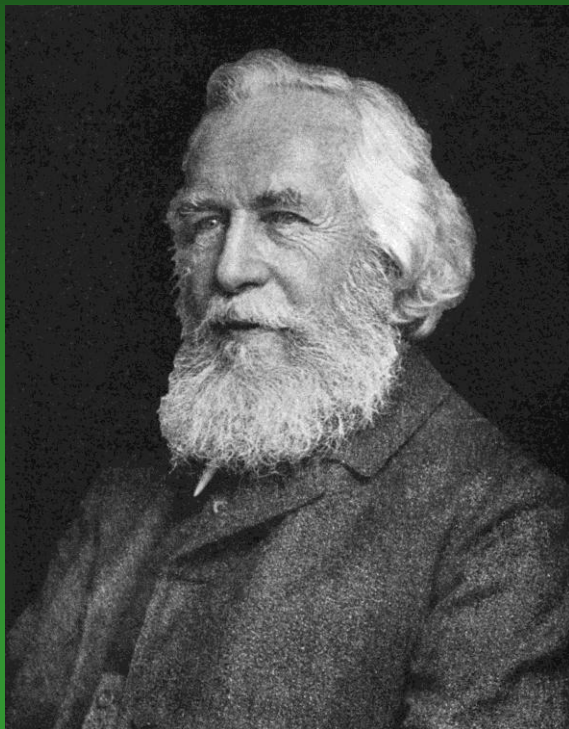
Z jedné spory ne jediný gametofor,  
ale klonálně celý trs = patrně hlavní smysl  
prvoklíčku = „mechového podhoubí“



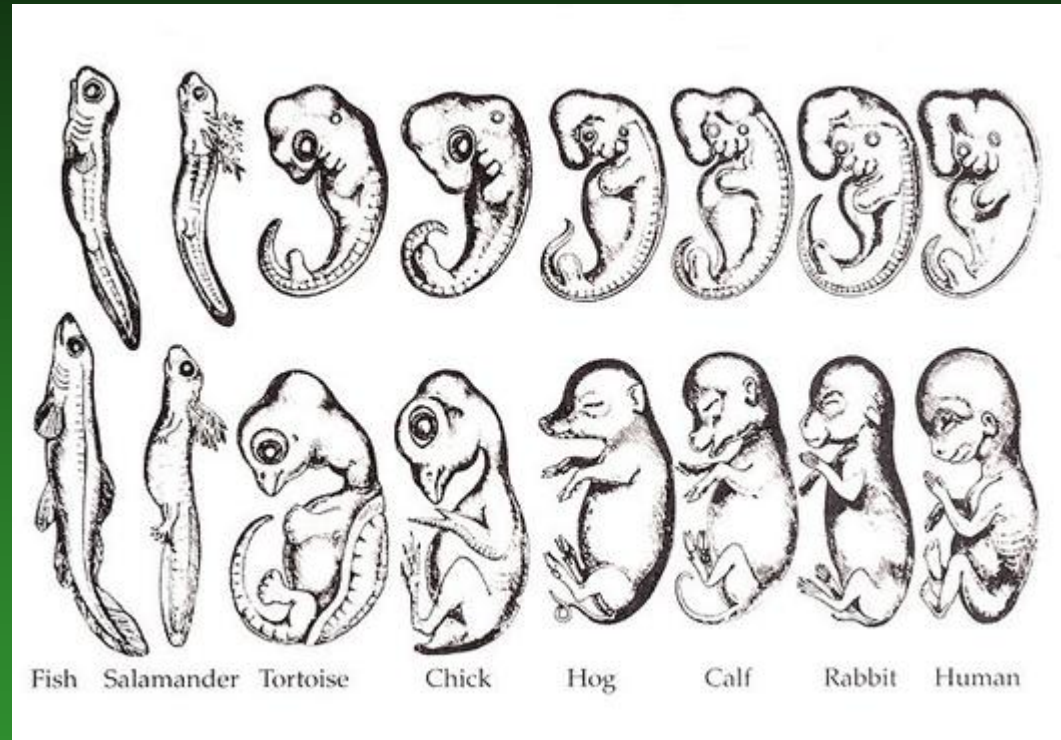


# Protonema = evoluční reminiscence?

Evolučně je vláknité, ale i případné frondózní protonema reminiscencí na vláknitou (1D) či frondózní (2D) strukturu řas



## Haeckelův zákon rekapitulace



Opakují tedy mechy v ontogenezi svou fylogenezi?

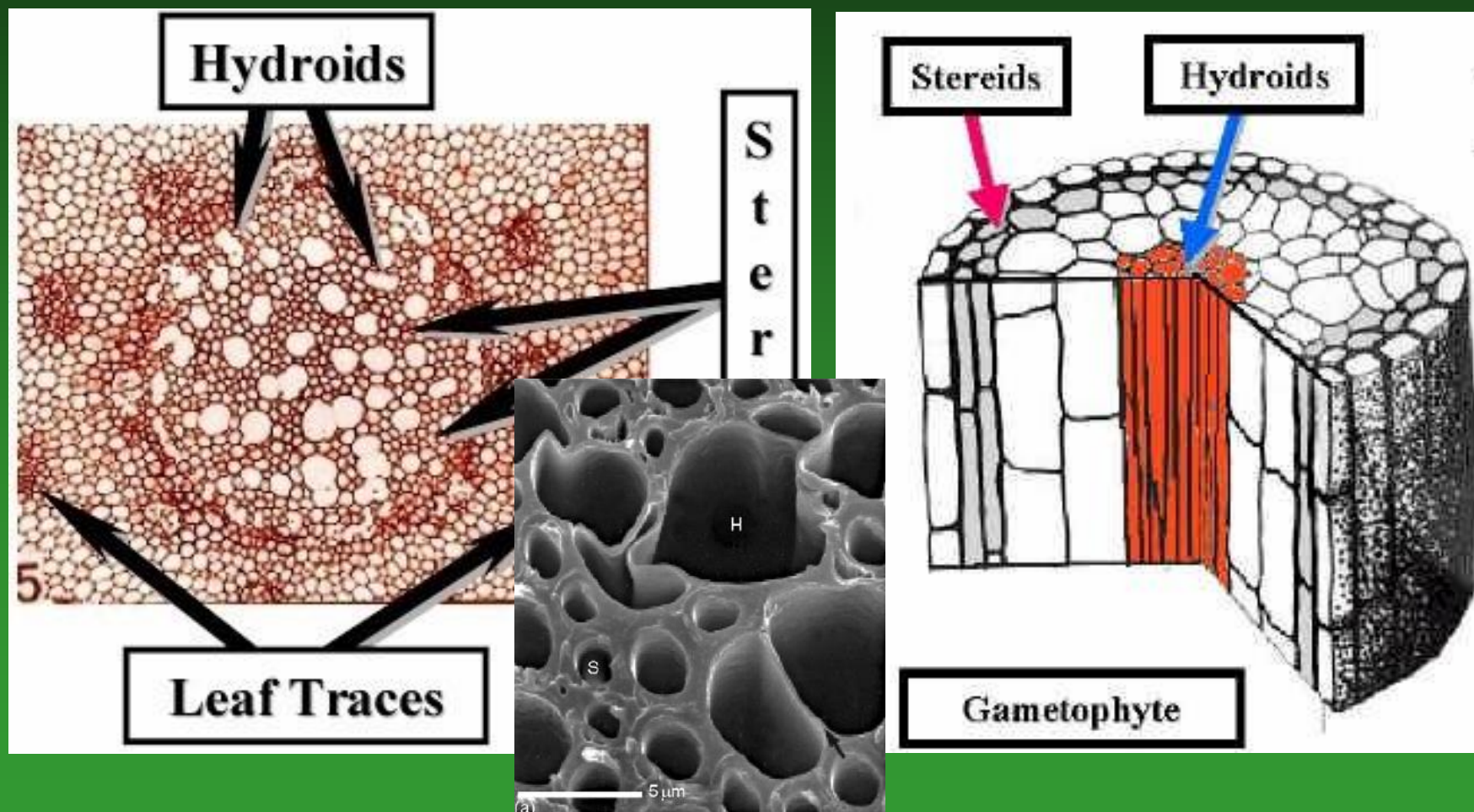
Ernst Haeckel  
1834 – 1919

## Kauloid – komplexní struktura

**Vodivá** centrální část - tenkostěnné protáhlé **hydroidy** bez protoplastu (jako tracheidy), nemají však sekundárně ztlustělou stěnu + zpevňující **stereidy**

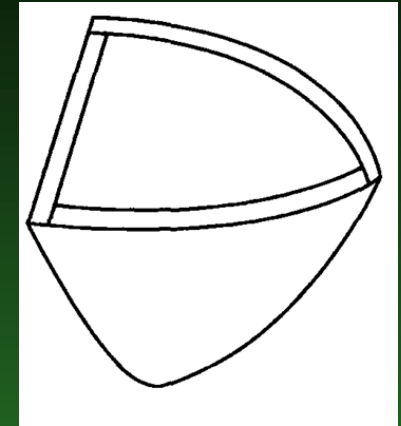
**Parenchymatický kortex** - jeho vnější vrstvu tvoří protáhlé **stereidy**

**Vnější část** - jednovrstevná „**epidermis**“ silnostěnných buněk



## Kauloid – uspořádání fyloidů

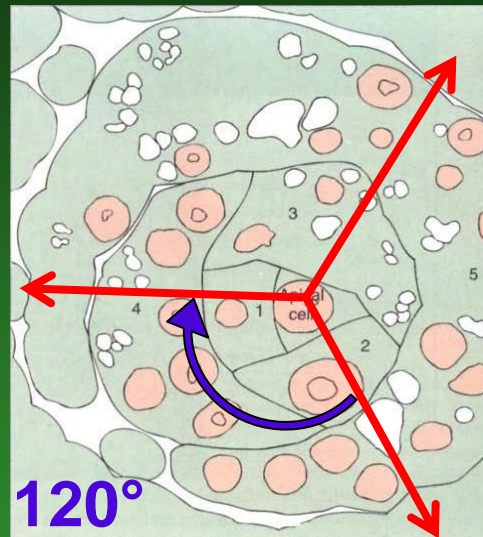
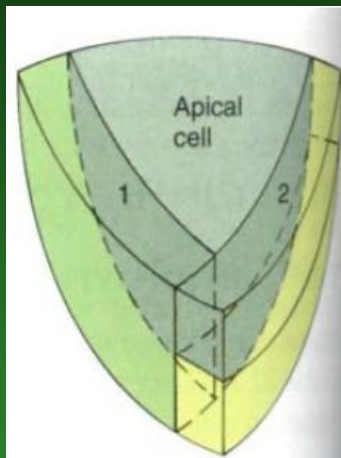
**Terminála** vzrostného vrcholu gametoforu – tetraedrická = odděluje buňky do tří směrů



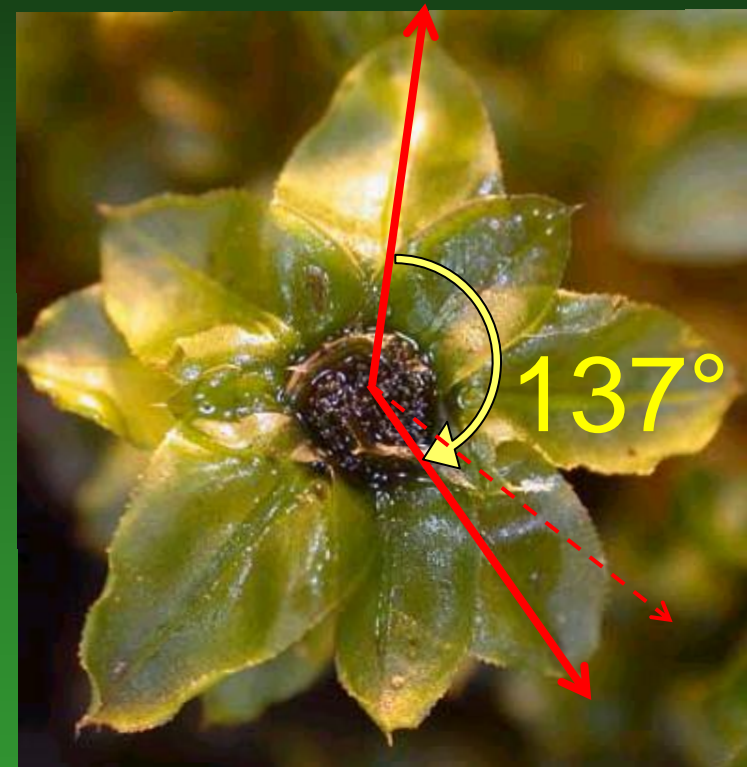
**Fyloidy** proto na kauloidu **uspořádány spirálně**

# Kauloid – uspořádání fyloidů

Spirálové uspořádání je podmíněno tím, že tetraedrická terminála sice odděluje dceřinné buňky po  $120^\circ$  jako u jätrovek, ale během růstu lístů se jejich pozice posune o  $17^\circ$  na úhel  $137^\circ$  !!!



*Physcomitrium pyriforme*



měřík *Mnium insigne*

## Fyloidy – komplexní struktura

**Plocha** zpravidla jednovrstevná = izodiametrické buňky

**Střední žebro** = protáhlé tenkostěnné **hydroidy** + protáhlé tlustostěnné **stereidy**

**Okraj** = někdy protáhlé tlustostěnné **stereidy**



*Rhizomnium punctatum*



*Rhizomnium glabrescens*

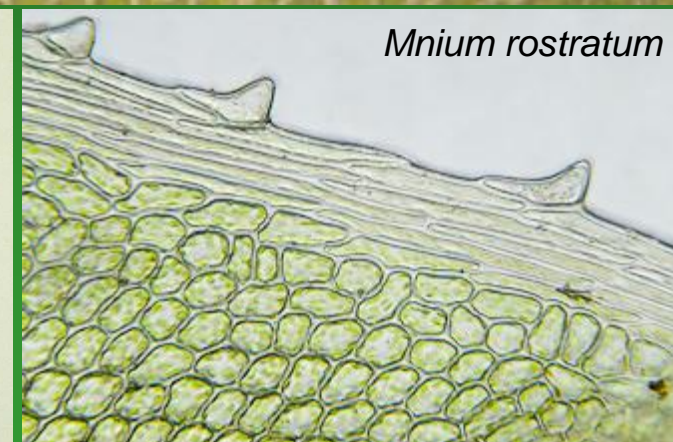
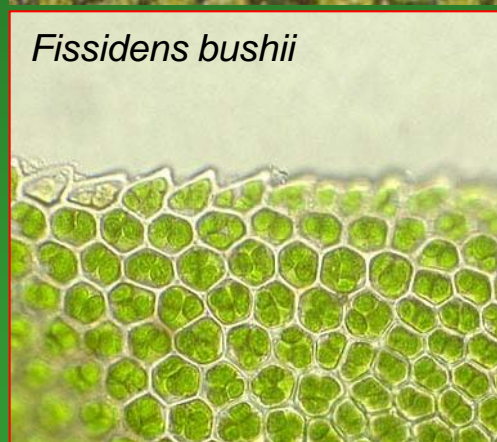
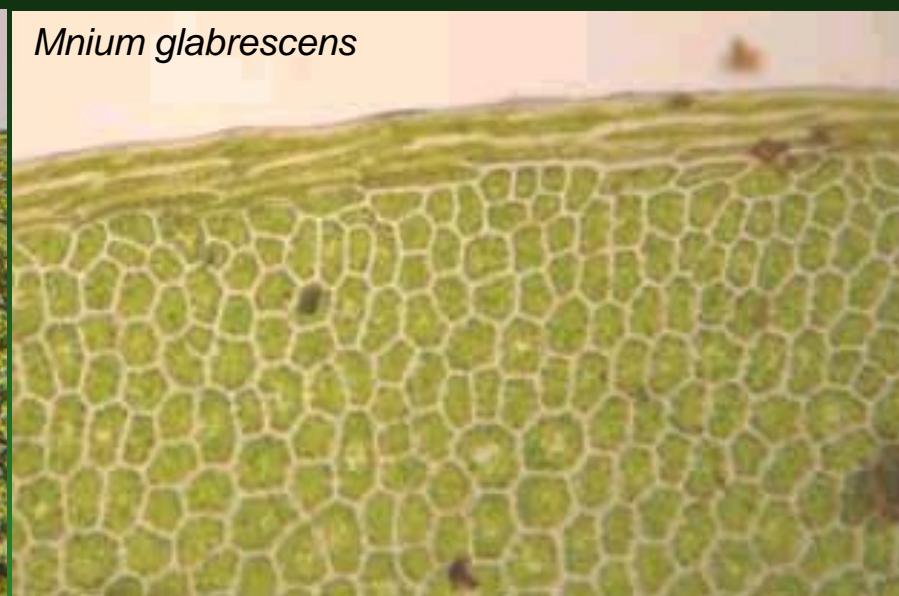
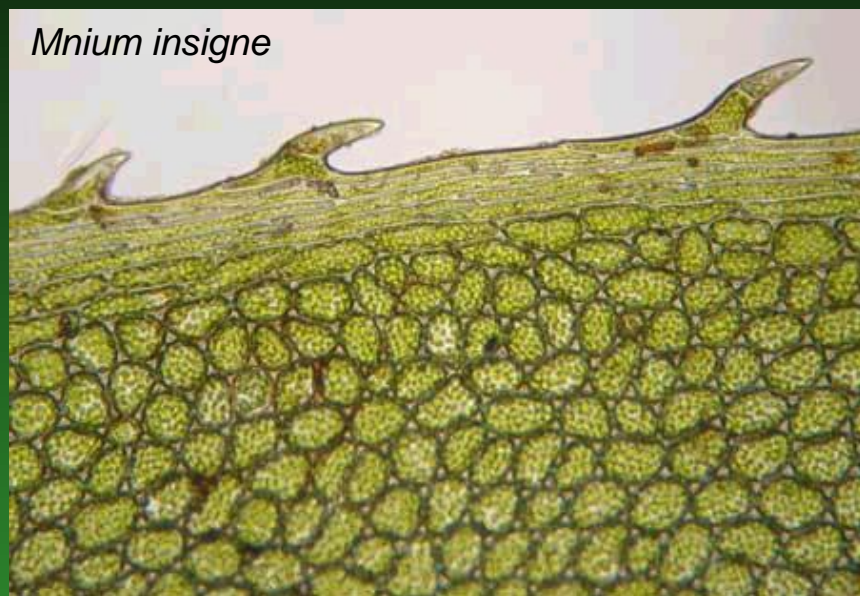


řez středním žebrem

Svrchní strana fyloidů často kryta tenkou kutikulou – spodní strana mechových fyloidů bez kutikuly má absorpční funkci

# Fyloidy – komplexní struktura

Protáhlé tlustostěnné stereidy mohou (ale nemusí) zpevňovat okraj fyloidů



## Fyloidy – komplexní struktura

Střední žebro může vybíhat v delší „osinu“



*Tortula ruralis*



*Polytrichum piliferum*

# Rhizoidy – struktura

- **mnohobuněčné, větvené**
  - s šikmými mezibuněčnými přepážkami,
  - obvykle **hnědavé** nebo hyalinní
- „Rhizoidy = přežívající protonema na dospělci“



Figure 9. Microscopic view of rhizoids of the brook moss, *Fontinalis*, showing multicellular structure and diagonal crosswalls. Photo by Janice Glime.





## Rhizoidy – funkce

často na bázi kauloidu – především fixace gametoforu k substrátu



## Rhizoidy – funkce

někdy i mezi fyloidy na kauloidu



Rhizoidy mechů přijímají podobně jako kořeny vodu + minerální látky; absorpci živin však víc než rhizoidy zajišťují mechům v svém povrchem fyloidy

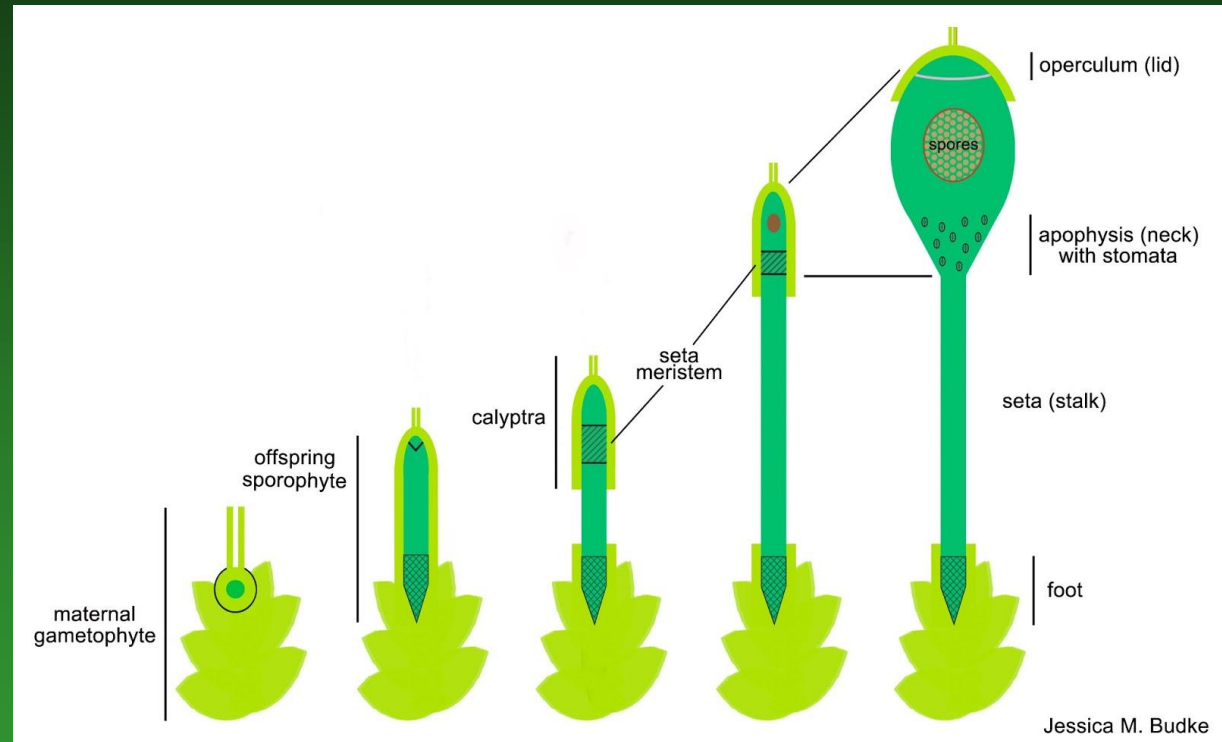
## Rhizoidy – funkce

výjimečně se na mechových rhizoidech mohou tvořit i zásobní hlízky umožňující přežít nepříznivé období



# Ontogeneze sporofytu

1. ze zygoty v archegoniu začne růst štět (seta)
2. noha štětu ukotvena v gametofytu
3. štět roste dělením meristemu v subapikální části
4. rostoucí štět protrhne obal archegonia
5. zbytek archegonia = čepička (calyptra) dál chrání vrchol štětu
6. po dosažení potřebné délky se na vrcholu sety tvoří tobolka (*theca*, *capsula*, *sporangium*) s víčkem



# Ontogeneze sporofytu

*Funaria hygrometrica*



mladé sporofyty

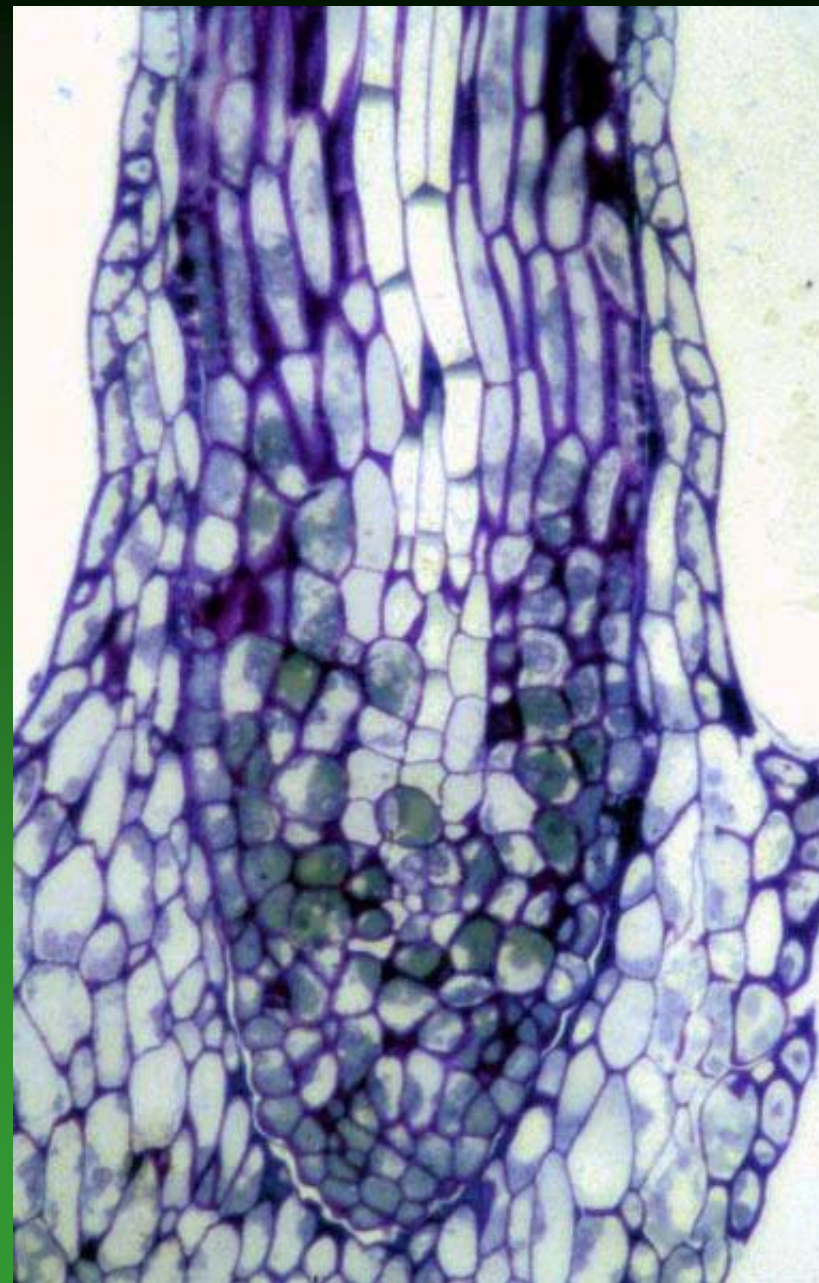


dospělé sporofyty

## Transportní pletivo = **placenta**

na bázi štětu je noha (pes) s  
transportním pletivem -  
**placentou** –

placenta převádí organické  
živiny a vodu z gametofytu do  
sporofytu



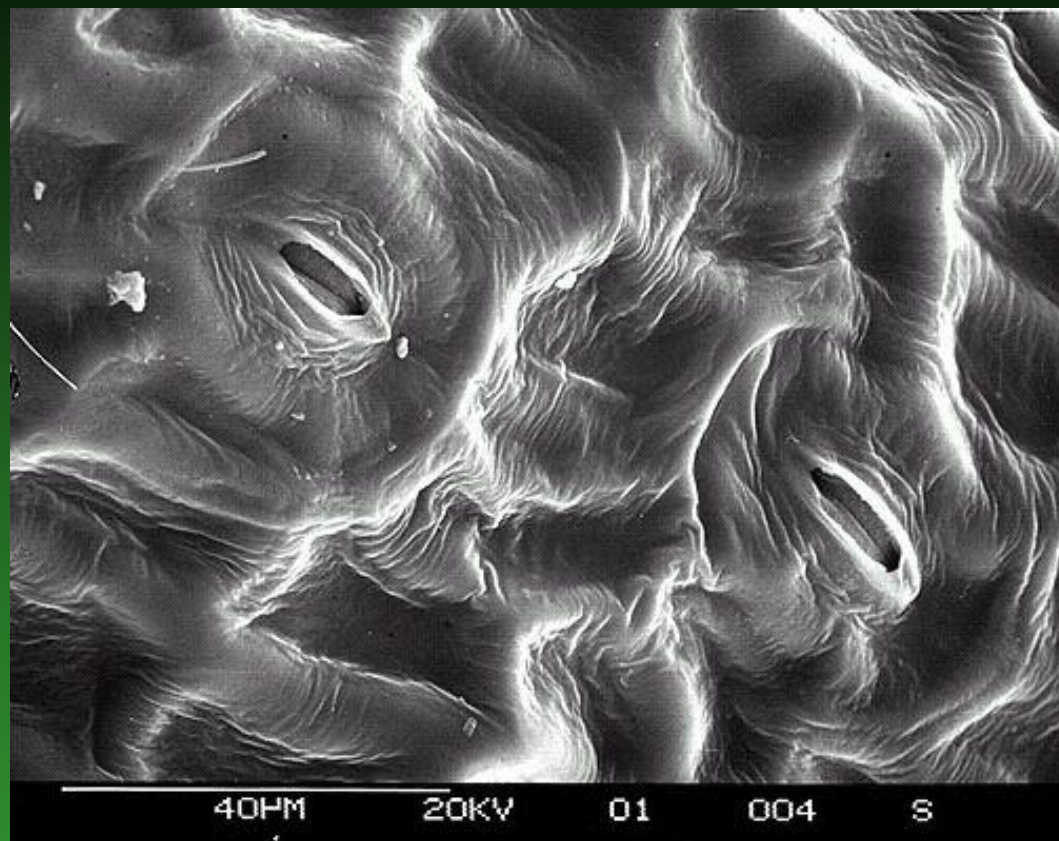
# Epidermis sporofytu

často **pravé průduchy**

často kryta **kutikulou**

Otvíráním průduchů „řídí“ sporofyt transport metabolitů z gametofytu.

Kutikula a zavření průduchů „pozdrží“ hydrataci oproti vyschlému gametofytu



stomata a kutikula na tobolce *Funaria hygrometrica*

**Tyto zprvu nevýznamné adaptační výhody, mohly v konečném důsledku vyústit v osamostatnění sporofytu !**

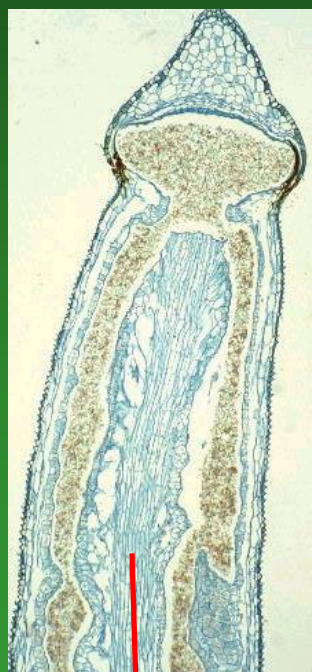
# Stavba tobolky

uvnitř často **sloupek** (*columella*)

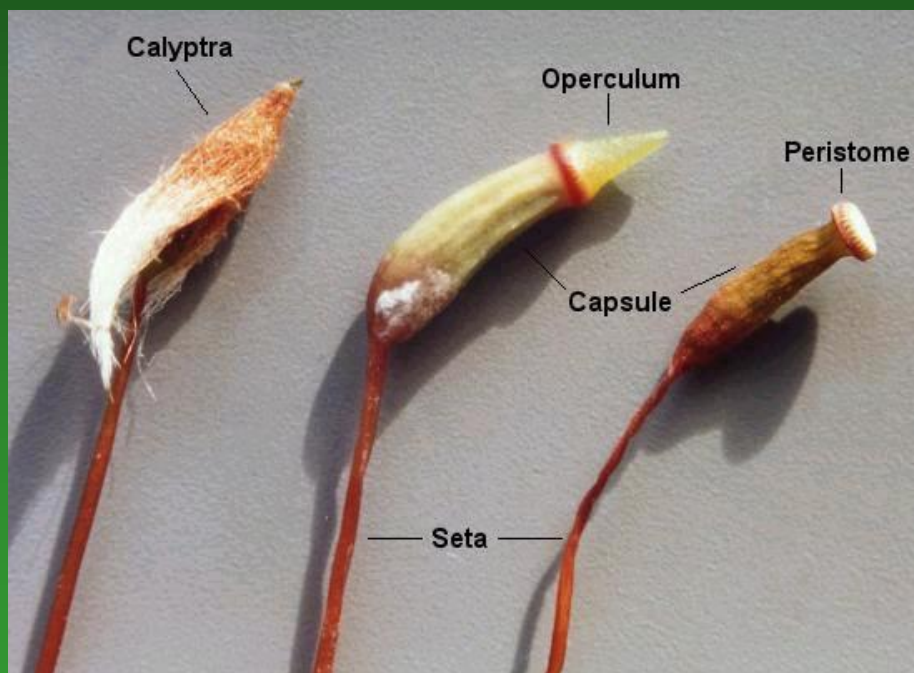
na něm **výtrusorodá vrstva** (*archesporium*) + **výtrusy** (*spora*e)

horní okraj tobolky tvoří **obústí** (*peristom*),

na něm je **víčko** (*operculum*), popř. i **čepička** (*calyptra* = přetvořený obal archegonia – je to ve skutečnosti gametofyt!)

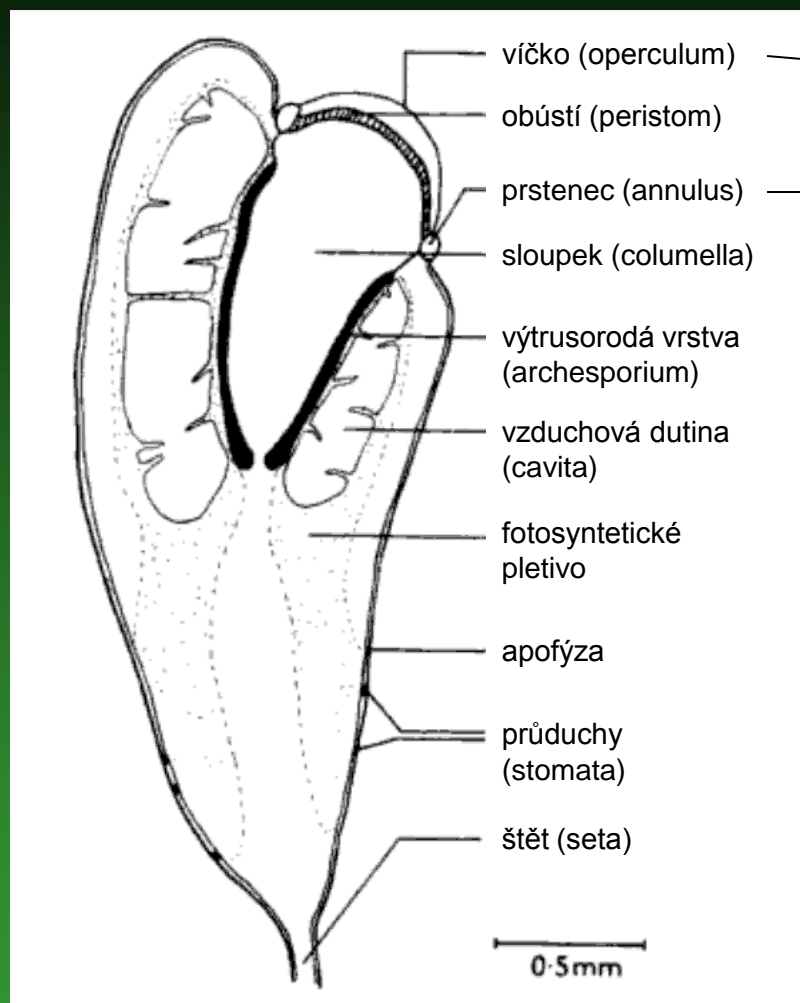


columella





# Stavba tobolky

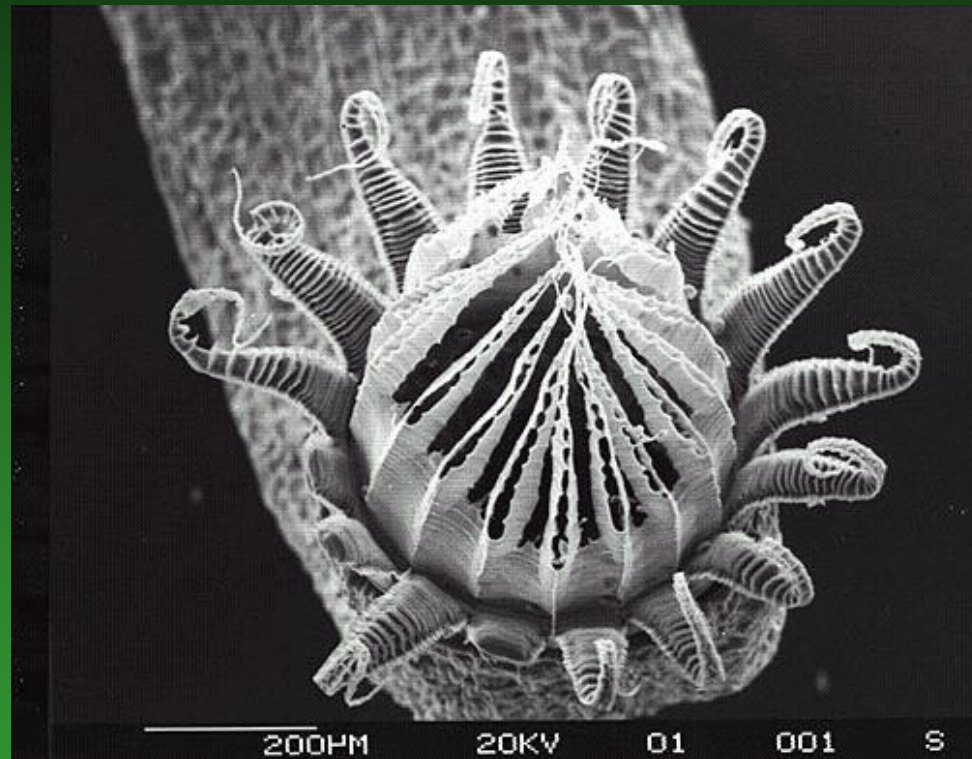
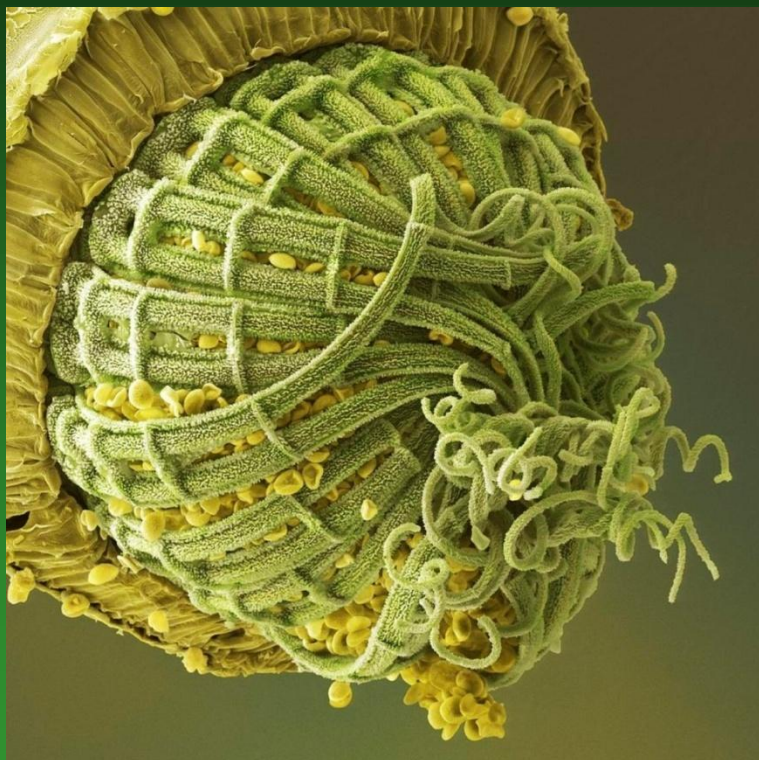


*Funaria hygrometrica*

## Stavba tobolky – funkce peristomu

Po odpadu víčka zuby peristomu hygroskopicky otvírají a zavírají ústí tobolky – dle počasí (vlhkosti vzduchu)

*Eurhynchium praelongum* - peristom

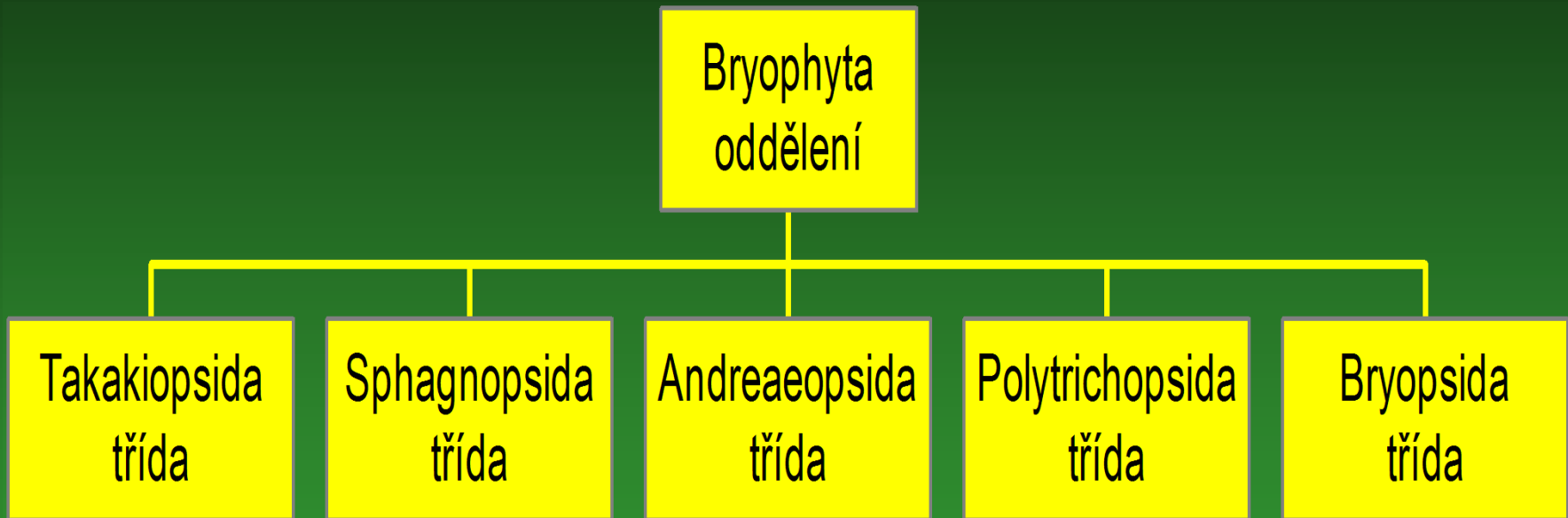


Tobolky mechů vytvoří výtrusy najednou, uvolňují je dlouho. Játrovky je taky tvoří najednou a uvolňují najednou pomocí elater. Hlevíky je tvoří postupně a uvolňují postupně se rozvírajícími chlopněmi a pseudoelaterami

# Klasifikace mechů

680 rodů / zhruba 11 000 druhů

rozdělených do 5 tříd



# 1. Třída *Takakiopsida*

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

- drobné (do 2 cm)
- rhizoidy chybí
- horizontální „oddenky“
- hydroidy chybí

dříve řazena k játrovkám

po usušení má skořicovou vůni

hlevíky i játrovky mají mykorrhizu

mechy ne – ! jen *Takakia*



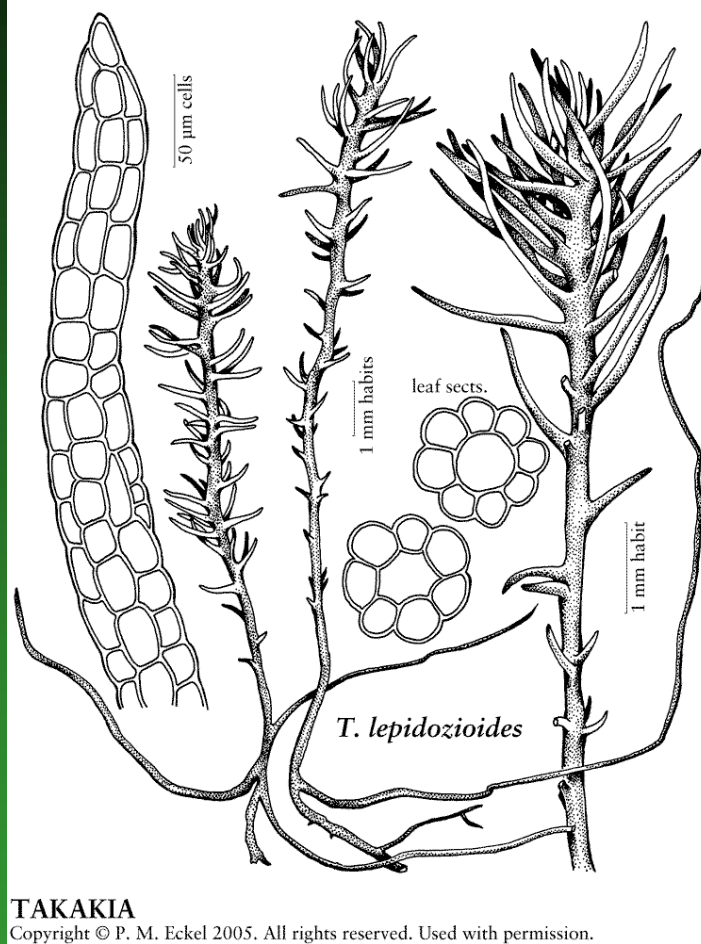
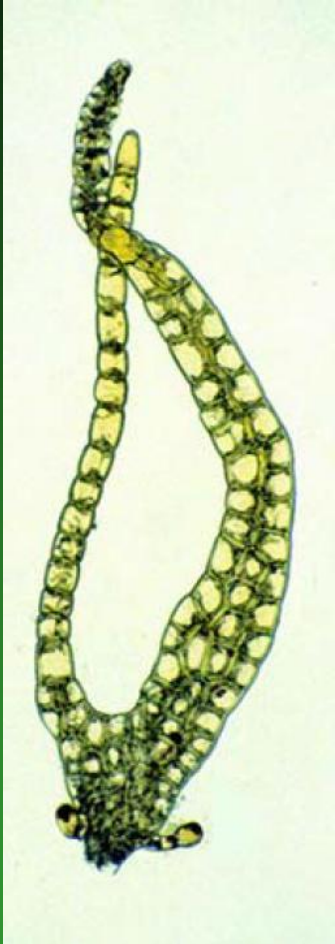
# Horizontální „oddenky“ – se sliznatými žlázkami



Figure 30. *Takakia lepidozoides* rhizome tip with mucous cells. Photo from the website of the Herbarium of Hiroshima University.

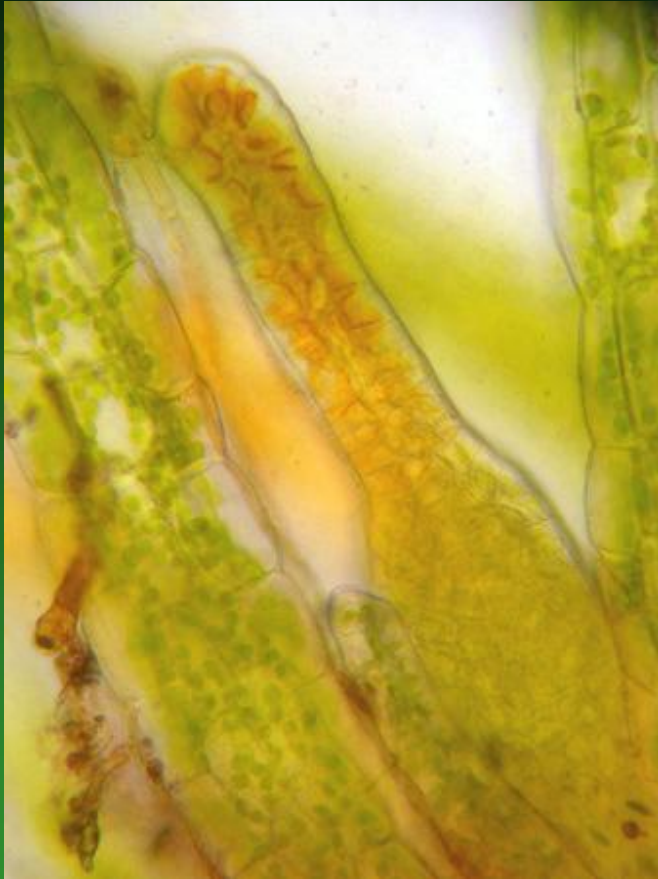


Fyloidy □ šídlovité, kruhového „archegoniálního“ průřezu, na gametofytu vyrůstají nepravidelně



Terminála odděluje buňky do více směrů

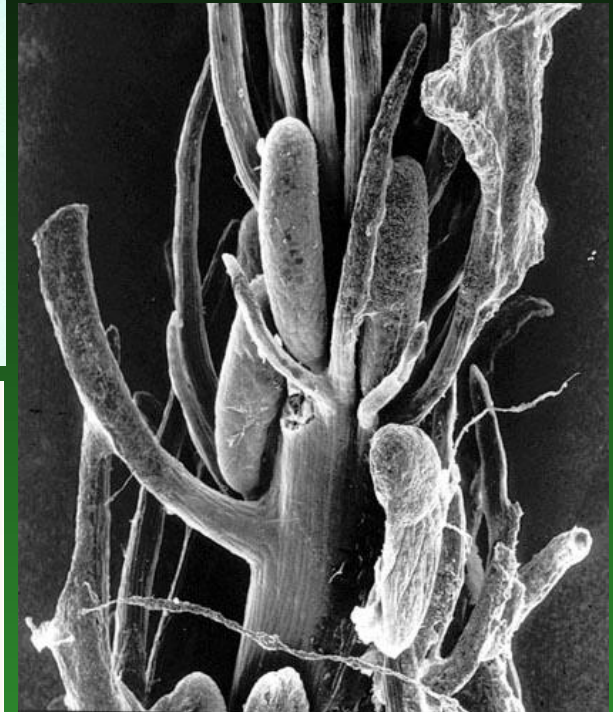
# Gametangia – bočně mezi lístky, gametofor jednopohlavný, rostliny dvoudomé



velká archeonia



Figure 10. *Takakia ceratophylla* antheridium. Photo by Karen Renzaglia and modified by Janice Glime.



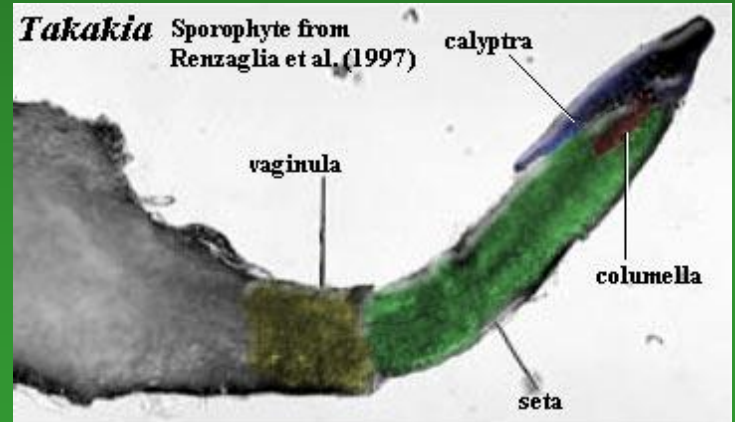
elipsoidní antheridia

**Sporofyt** – tobolka puká podélnou spirální dehiscencí

- tobolka bez průduchů
- štět bez hydroid



Figure 11. *Takakia ceratophylla* seta and aborted archegonia. Photo by Karen Renzaglia.



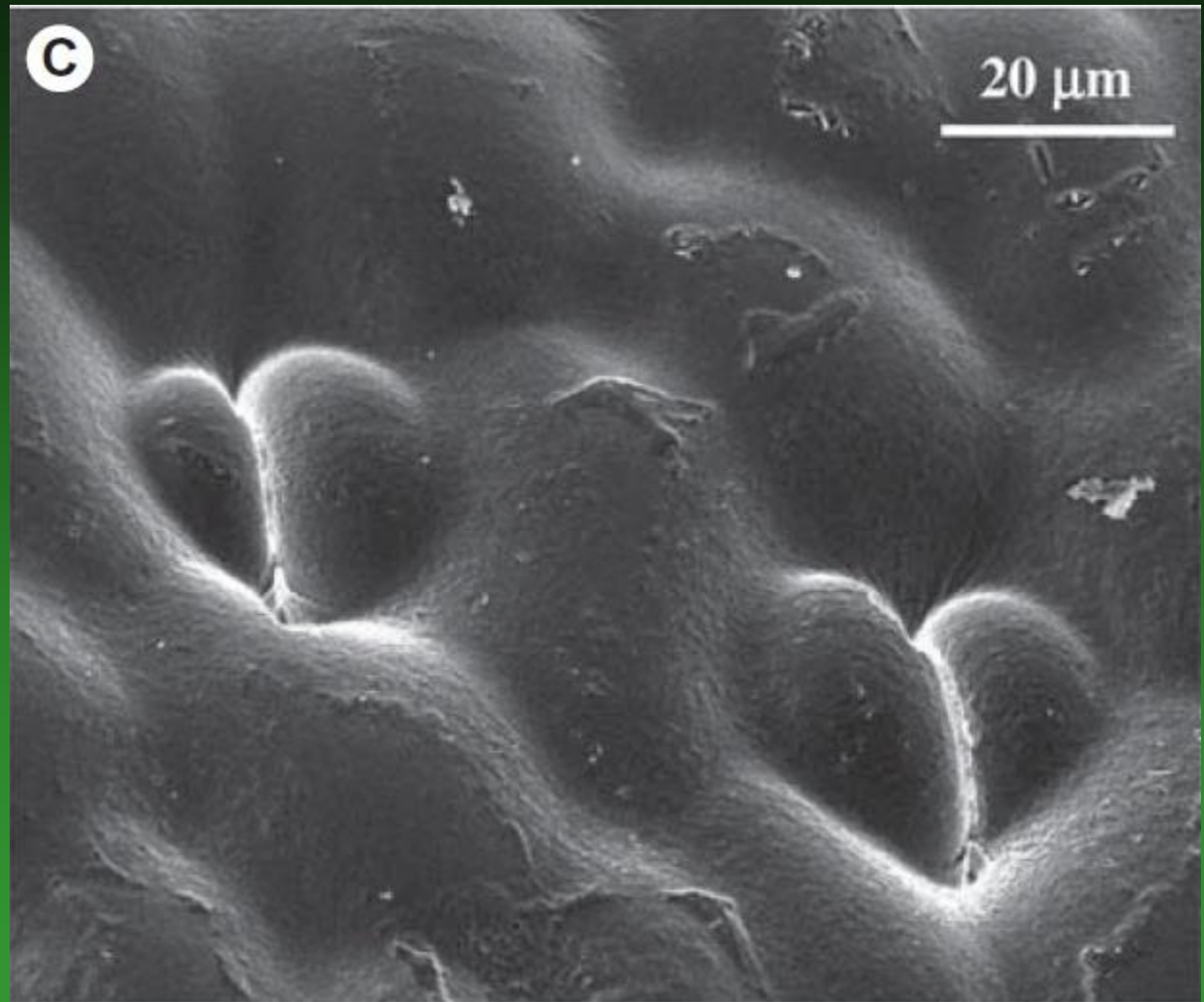


## 2. Třída *Sphagnopsida*

- rhizoidy jen na protonematu
- kauloid svazčitě větvený
- hydroidy chybí
- bezžilné fyloidy tvořené **hyalocystami** a **chlorocystami**



# Průduchy – na tobolce zpravidla nefunkční



Nefunkční průduchy u  
*Sphagnum fimbriatum*

# Protonema – frondózní, má rhizoidy

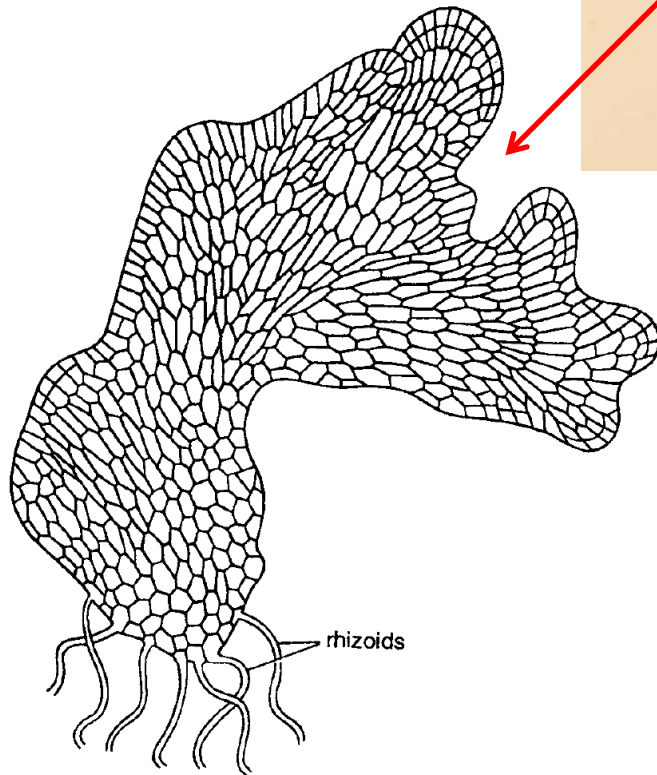
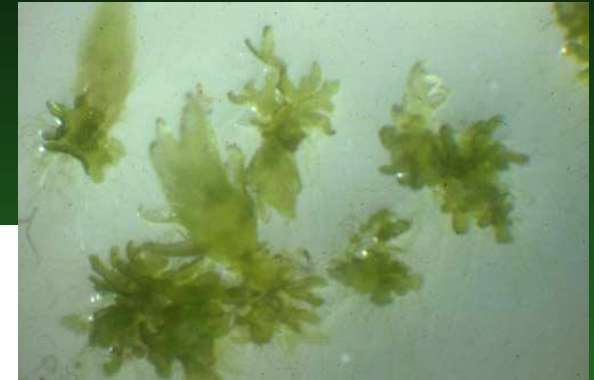


Fig. 9. *Sphagnum*. Thalloid lobed protonema.

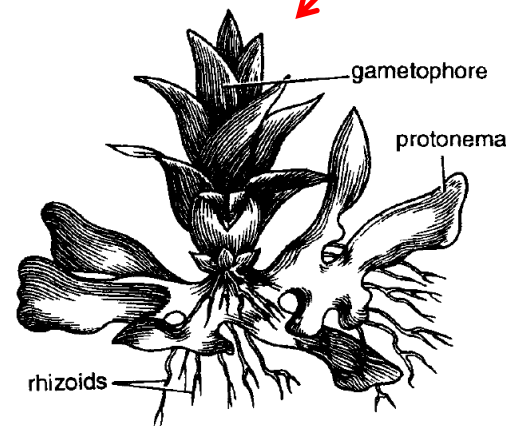
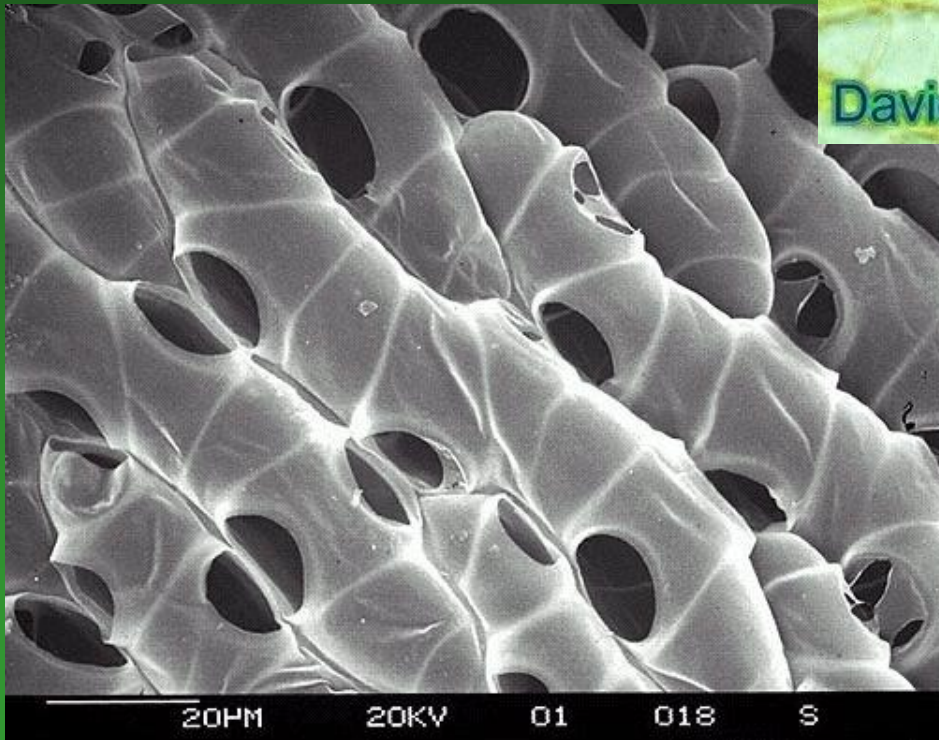
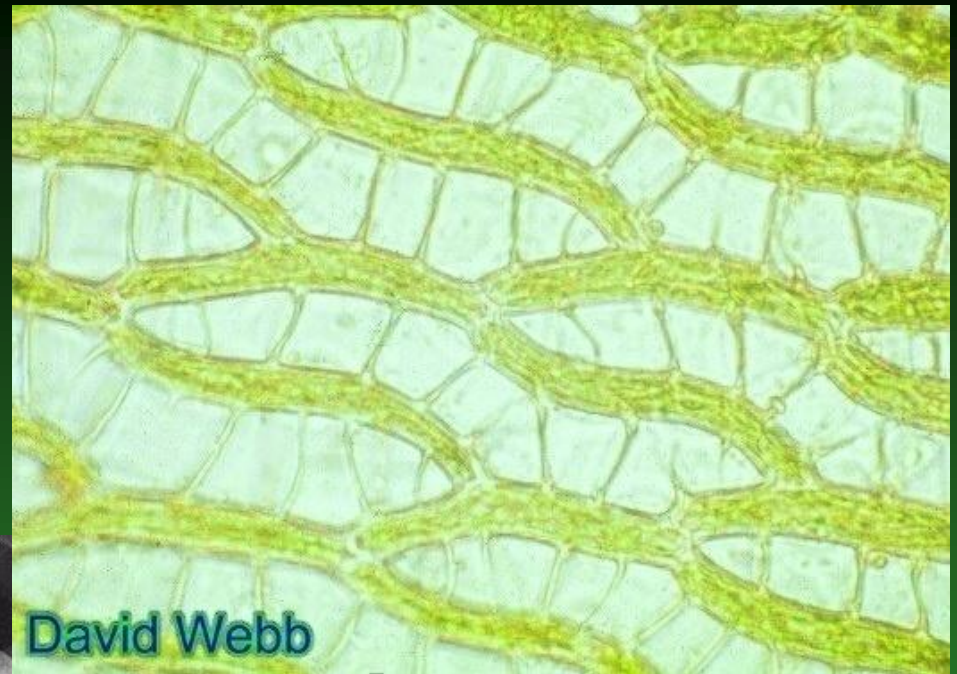


Fig 10. *Sphagnum*. Mature protonema producing a leafy gametophore.

**Hyalocysty** = nádrže na vodu s četnými otvory, vyztužené lištami, aby při ztrátě vody neztratily tvar

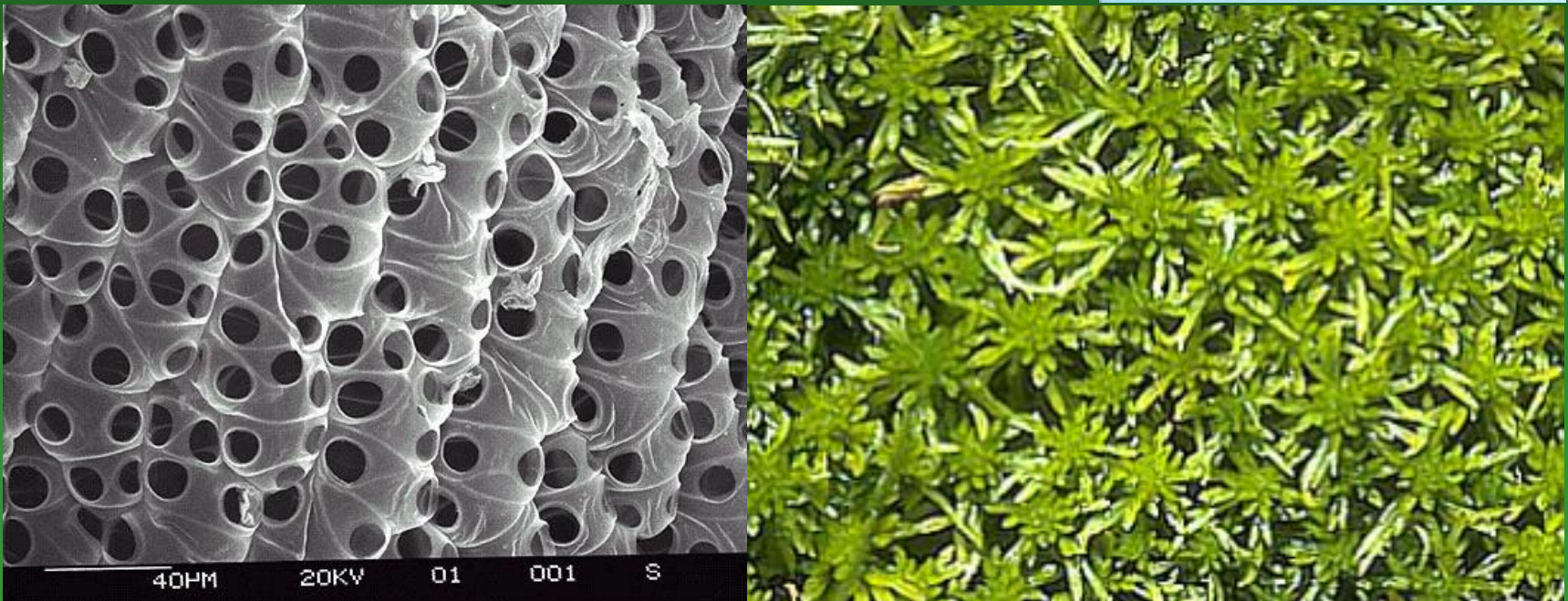
**Chlorocysty** = asimilace



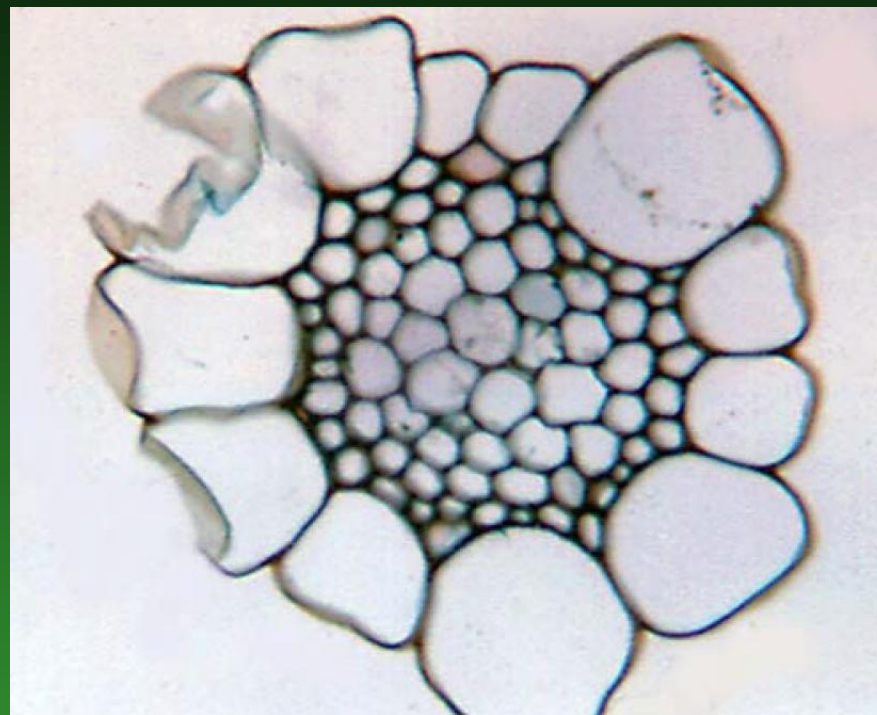
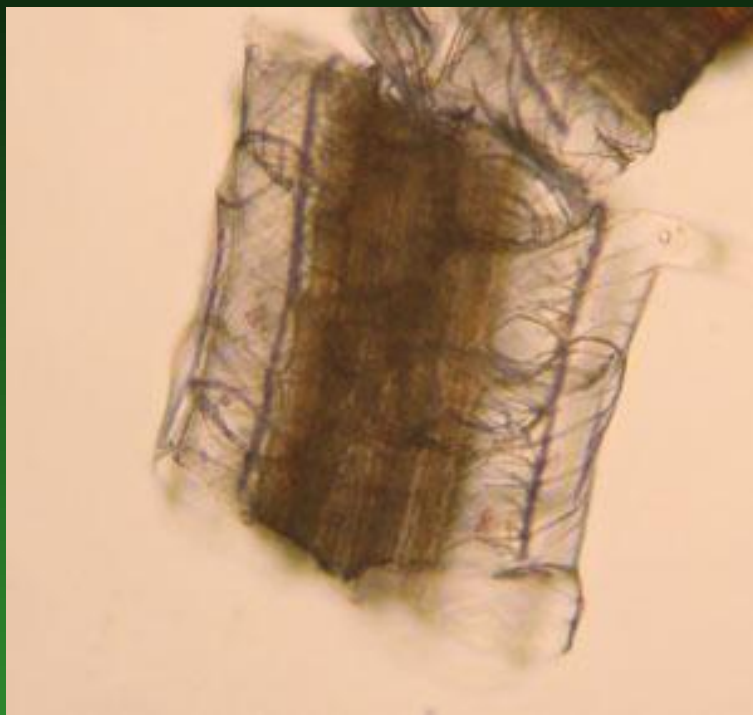
Celý systém funguje jako sací pletivo.



Sací schopnost 1 : 20 + slabě dezinfekční účinky = vítaná přednost v dobách, kdy ještě neexistovaly dámské vložky a jiné komerčně vyráběné hygienické pomůcky



## Kauloid – epidermis tvoří velké hyalocysty



**Antheridia** – kulovitá, stopkatá  
vtroušená mezi lístky zkrácených  
větvěk „hlavičky“

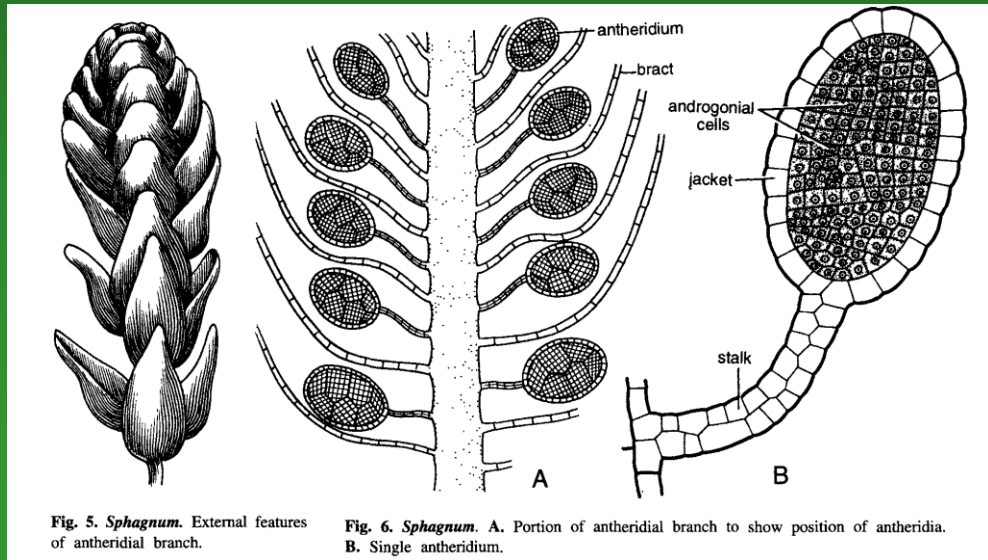
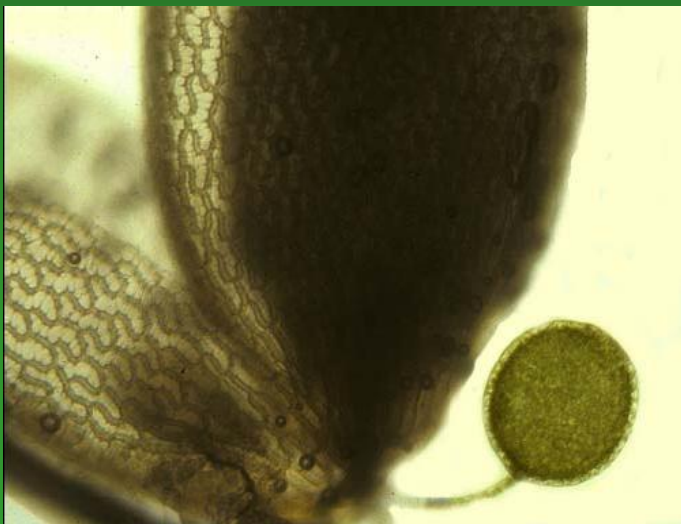
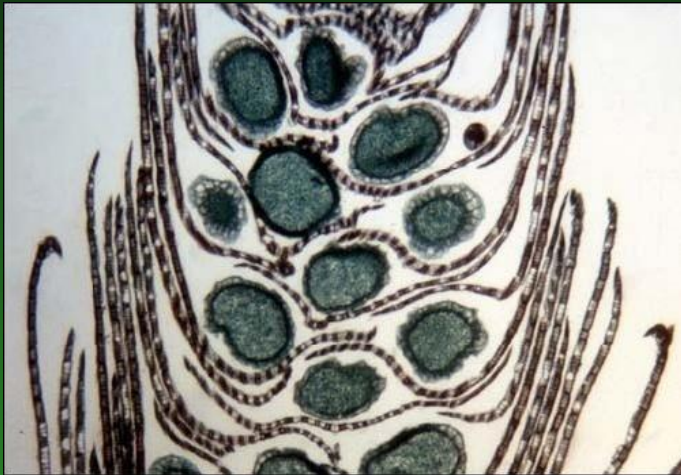
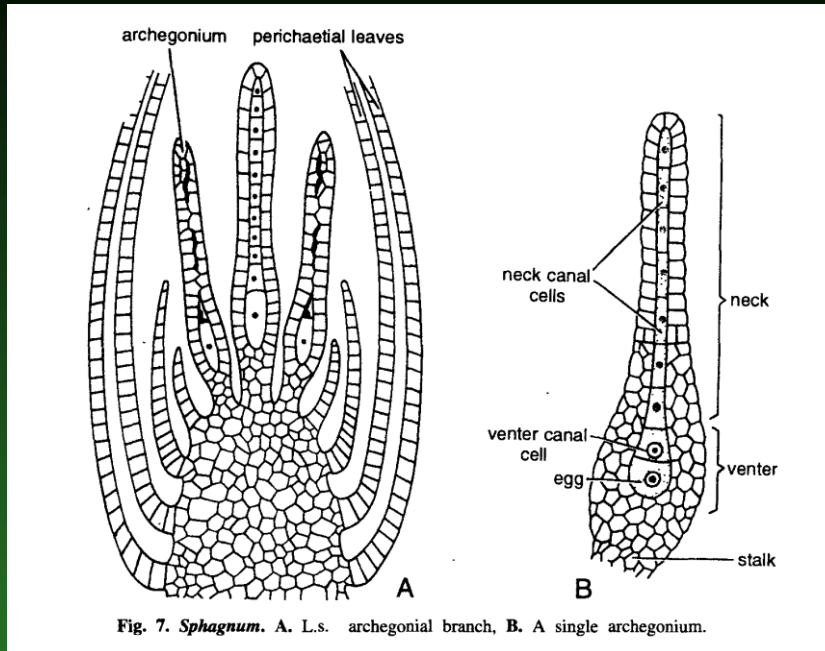


Fig. 5. *Sphagnum*. External features of antheridial branch.

Fig. 6. *Sphagnum*. A. Portion of antheridial branch to show position of antheridia. B. Single antheridium.



## Archegonia

- na krátkých stopečkách na koncích větviček v „hlavičce“

Rašeliníky mohou být dvoudomé i jednodomé



**Štět** – kratinký, schovaný  
v horní miskovité části  
pseudopodia

**Pseudopodium** =  
zelený výrůstek gametofytu  
nesoucí sporofyt

**Tobolka** - kulatá  
červenohnědá s víčkem jak  
rádiovka, namá čepičku

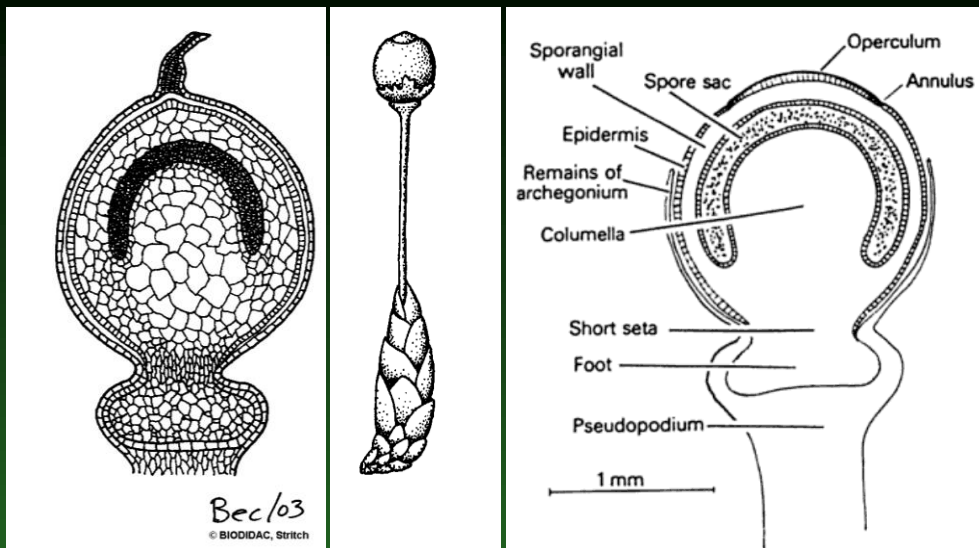


**Štět** – kratinký, schovaný  
v horní miskovité části  
pseudopodia

**Pseudopodium** =  
zelený výrůstek gametofytu  
nesoucí sporofyt

**Tobolka** - kulatá  
červenohnědá s víčkem jak  
rádiovka, namá čepičku



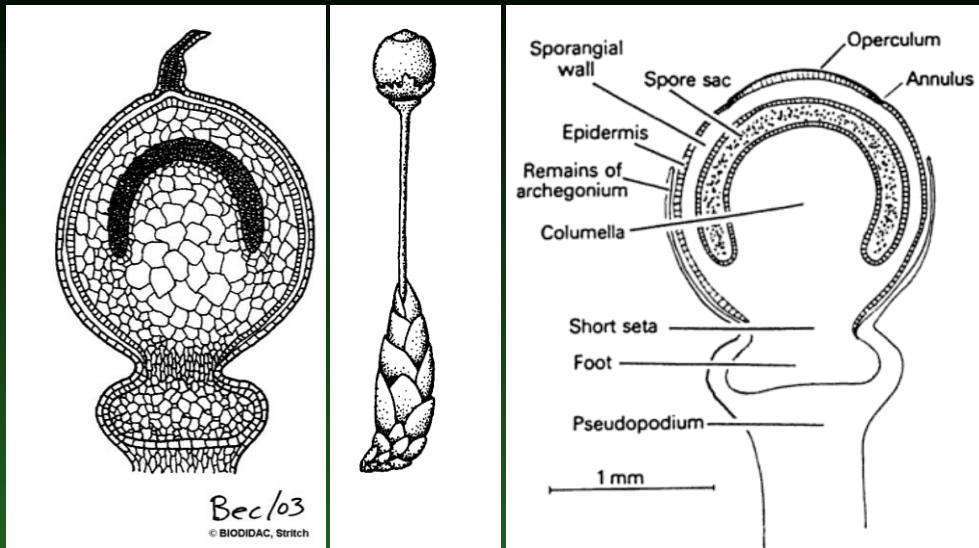


<http://vimeo.com/13582494>

## Uvolnění spór explozí

1. Sesycháním neúplného sloupku vzniká podtlak



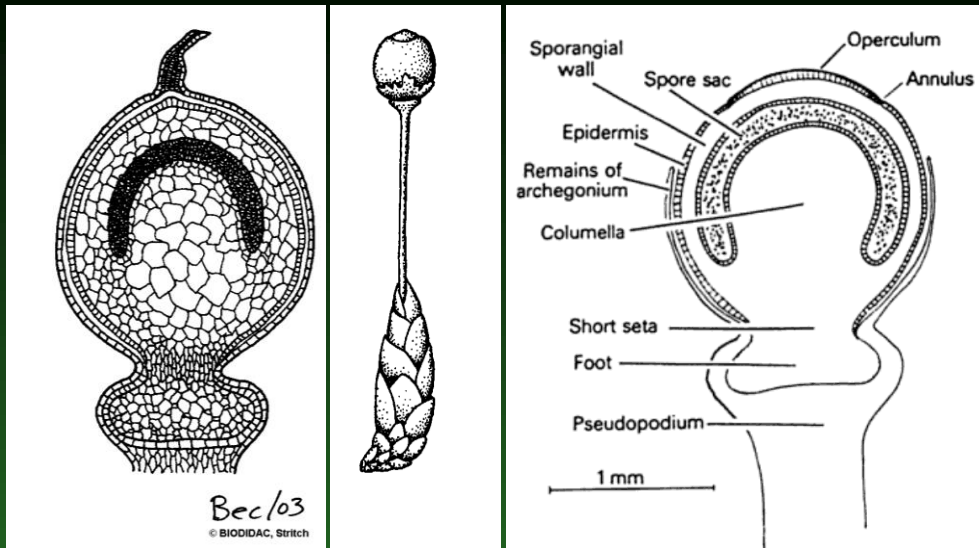


<http://vimeo.com/13582494>



## Uvolnění spór explozí

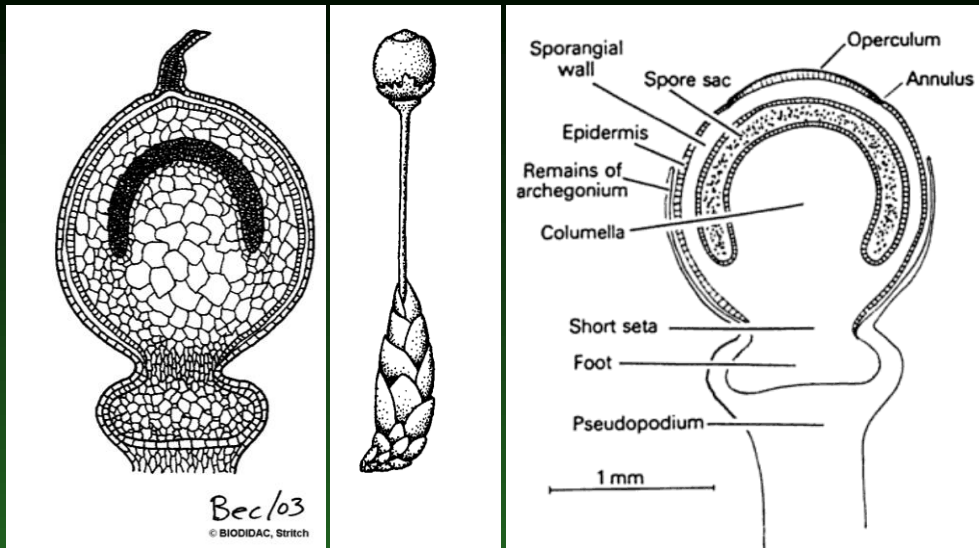
1. Sesycháním neúplného sloupku vzniká podtlak
2. Vzduch nasáván přes propustnou epidermis



<http://vimeo.com/13582494>

## Uvolnění spór explozí

1. Sesycháním neúplného sloupku vzniká podtlak
2. Vzduch nasáván přes propustnou epidermis
3. Seschnutím epidermis ztrácí propustnost a plochu

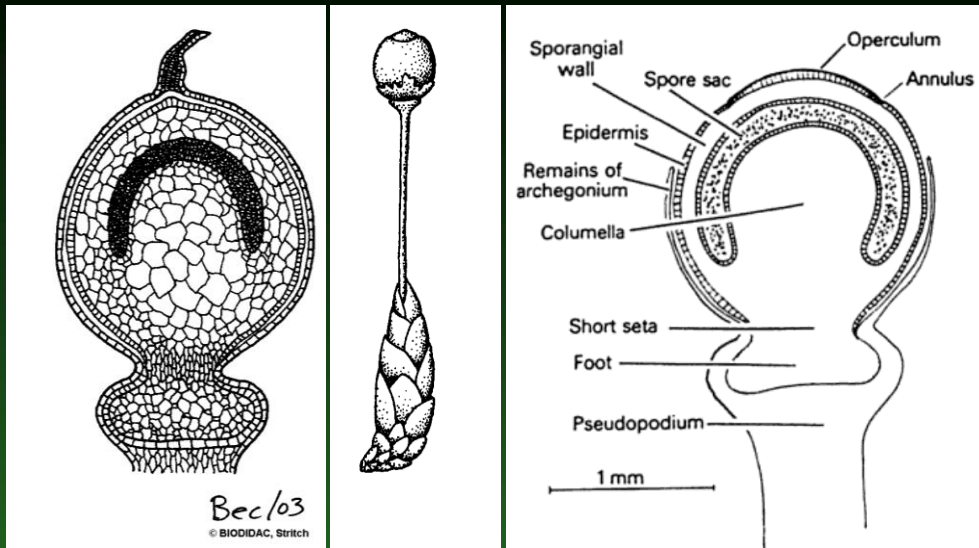


<http://vimeo.com/13582494>



## Uvolnění spór explozí

1. Sesycháním neúplného sloupku vzniká podtlak
2. Vzduch nasáván přes propustnou epidermis
3. Seschnutím epidermis ztrácí propustnost a plochu
4. Zmenšuje se objem a roste tlak v tobolce (0.4 až 0.6 MPa)



<http://vimeo.com/13582494>



## Uvolnění spór explozí

1. Sesycháním neúplného sloupku vzniká podtlak
2. Vzduch nasáván přes propustnou epidermis
3. Seschnutím epidermis ztrácí propustnost a plochu
4. Zmenšuje se objem a roste tlak v tobolce (0.4 až 0.6 MPa)
5. Překročení kritické hodnoty = odtržení (odstřelení) víčka = exploze slyšitelná i na vzdálenost několika metrů

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

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

Tmavá barva rašeliny =  
vysoký obsah uhlíku (v  
aerobních podmínkách  
by unikl ve formě CO<sub>2</sub>)

Porosty rašeliníků  
pokrývají zhruba 1%  
povrchu souše

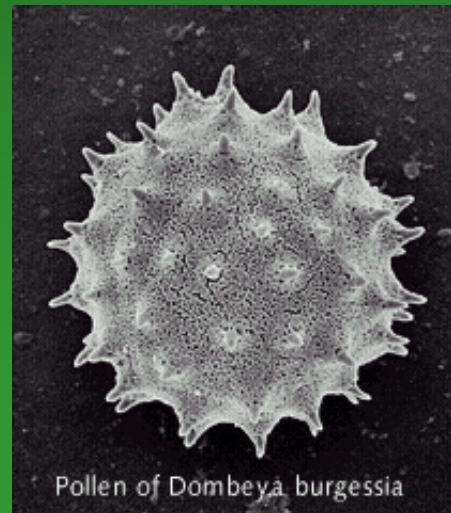
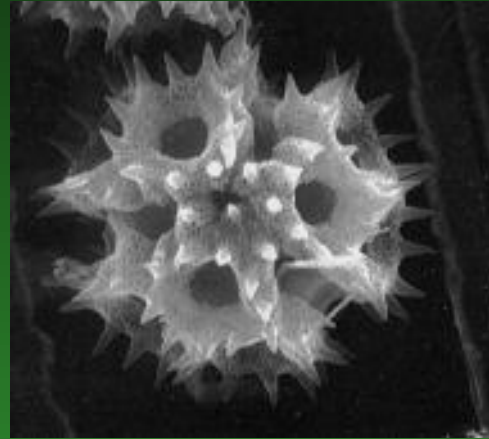
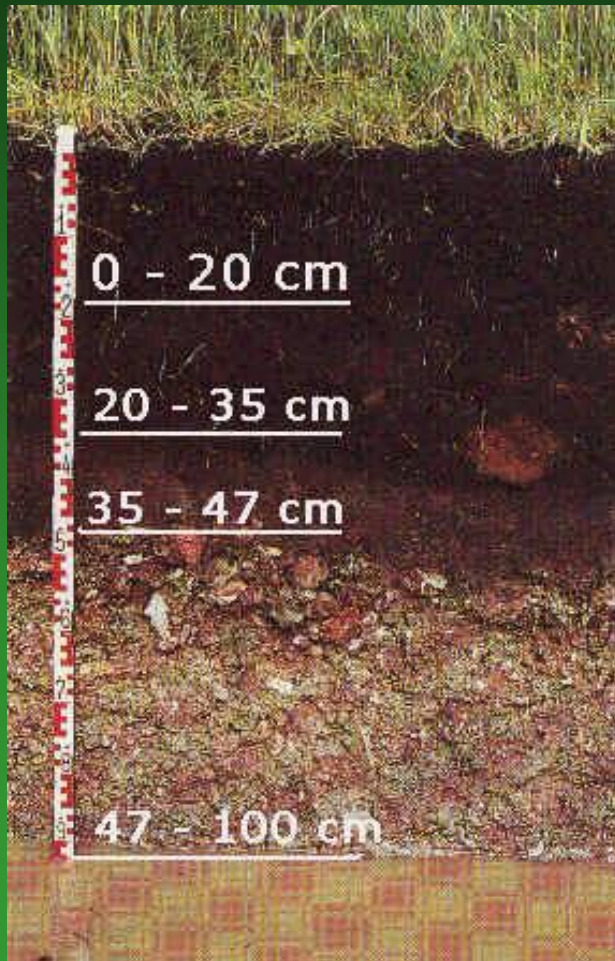


V krajině mají rašeliniště hydrologický a klimatologický význam

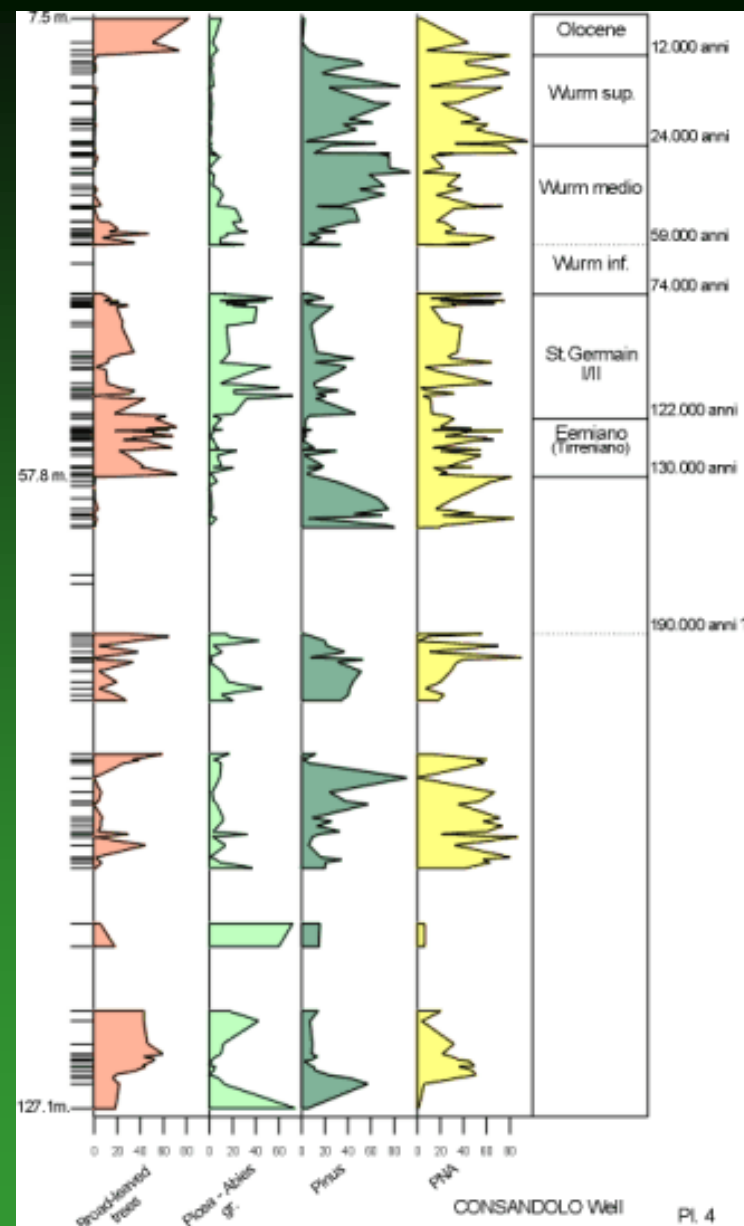


Vrstva rašeliny až 10 m

Díky konzervačním účinkům (kyselé prostředí) uchovává 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.



V minulosti byla rašelina užívana 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



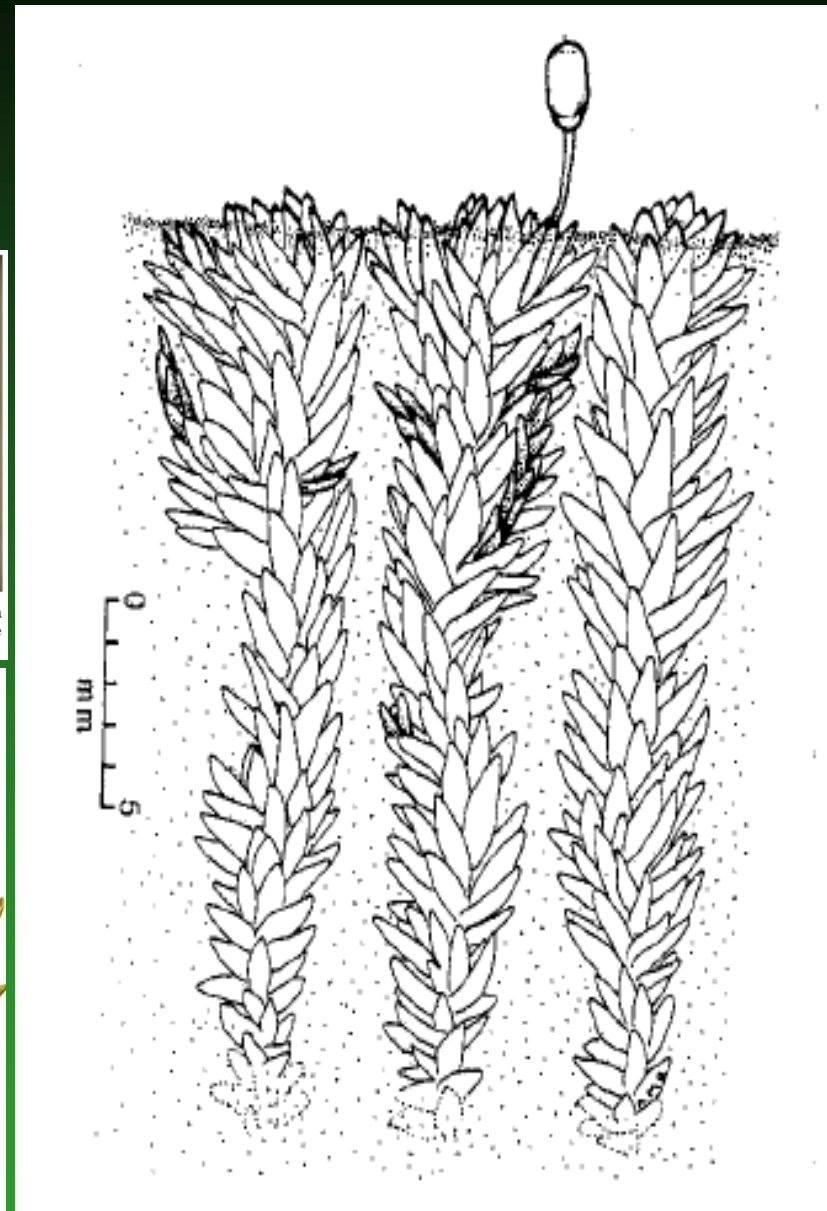
Morfologicky, anatomicky i molekulárně patří k rašeliníkům tasmánský druh *Ambuchanania leucobryoides*, připomínající náš bělomech sivý



Figure 51. *Ambuchanania leucobryoides* leaf showing hyaline and photosynthetic cells. Photo by Lynette Cave.



Figure 52. *Ambuchanania leucobryoides* leaf cross section showing hyaline and photosynthetic cells. Photo by Lynette Cave.



**3. Třída *Andreaeopsida*** - v některých znacích připomínají rašeliníky – pseudopodium – mají však rhizoidy.

Vesměs vázané na vyšší (nevápnitá) pohoří, na boreální tajgu a severskou arktickou tundru.

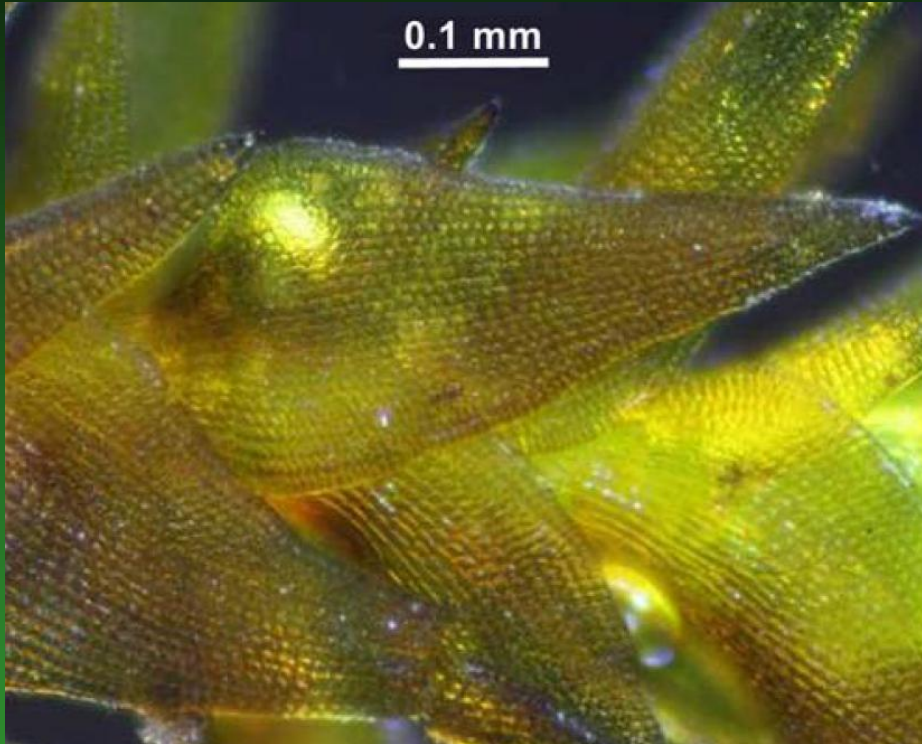


U nás 5 druhů, většinou velmi vzácných.

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



# Fyloidy – někdy bez žilek



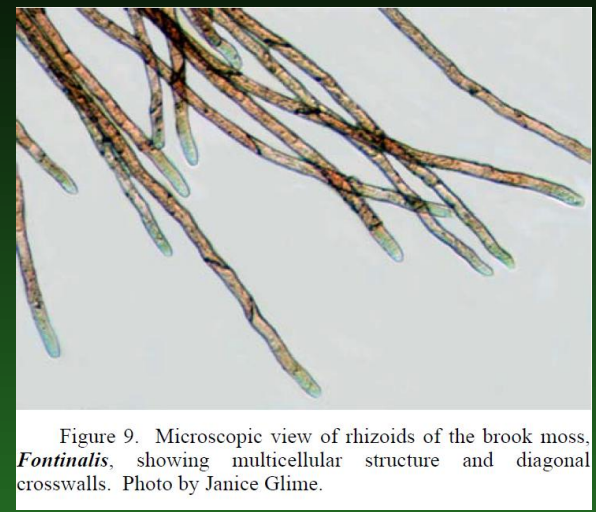
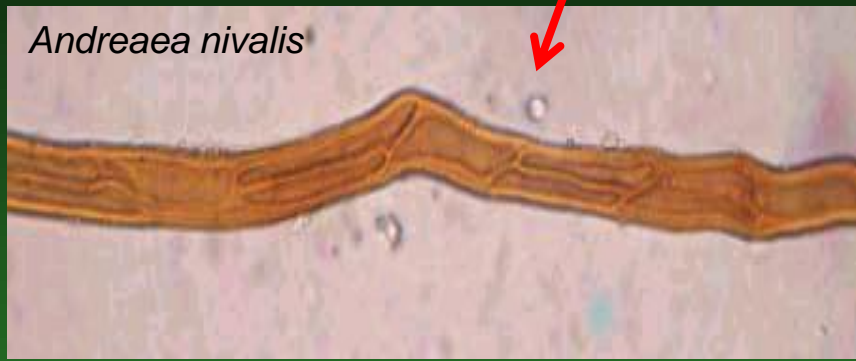
*Andreaea mutabilis* – fyloidy bez žilek



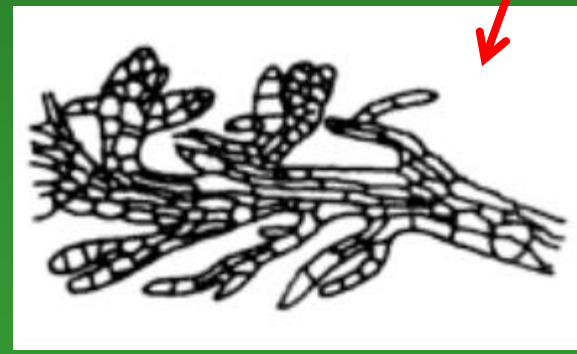
*Andreaea subulata* – fyloidy s žilkou



**Rhizoidy** – někdy **multiseriální**, ostatní mechy většinou **uniseriální**



**Protonema** – **multiseriální** až frondózní, ostatní mechy většinou **uniseriálně vláknité**



## Gametofytní rostlinky – typické **červenohnědou až černou barvou**



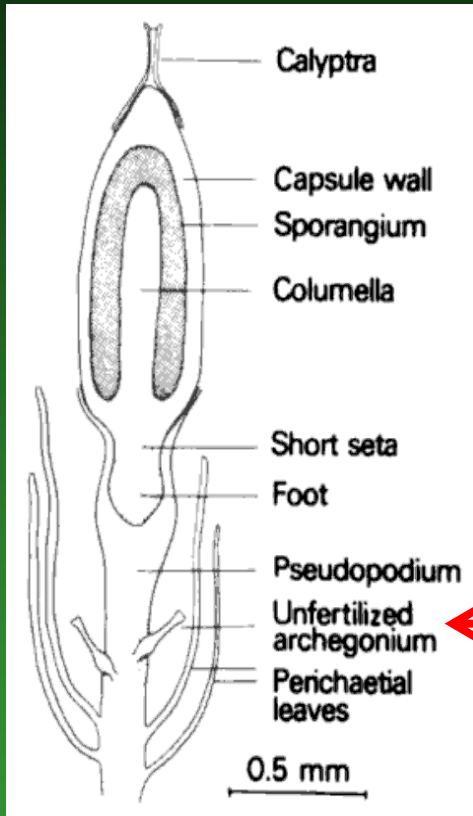
*Andreaea blytii* – pohoří Chibiny



***Andreaea subulata***



**Gametangia** – na koncích kauloidu mezi lístky a perichaetiálními parafýzami (ploníky a vlastní mechy mívají terminální perigonia)

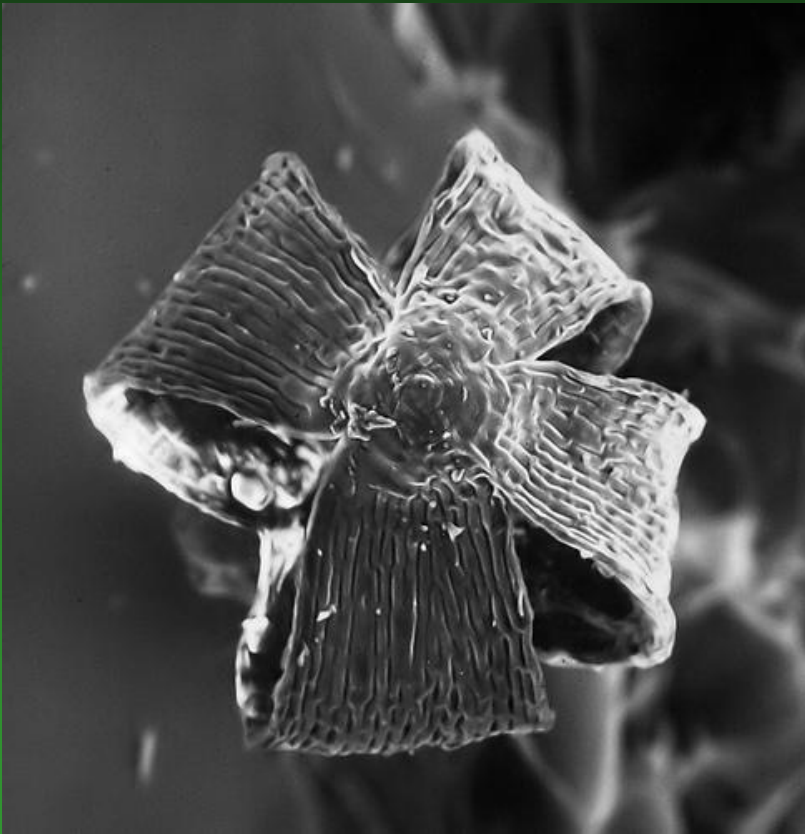


*Andreaea nivalis* –  
stopkaté antheridium



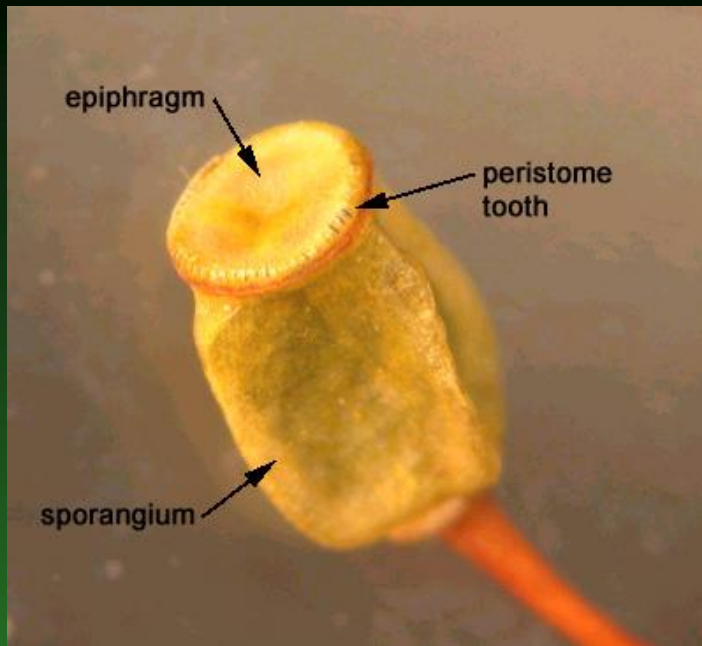
**Sporofyt** – kratinký štět ukrytý v pastopečce (pseudopodiu) jako u rašeliníků, bez průduchů

**Tobolka** – otvírá se 4 štěrbinami (dehiscencemi) ? reminiscence na játrovky;  
opakované otvírání a zavírání řízeno hygroskopicky sloupkem = uvolňování  
spór dlouhou dobu

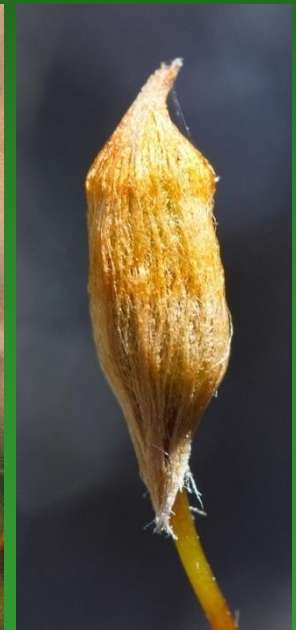


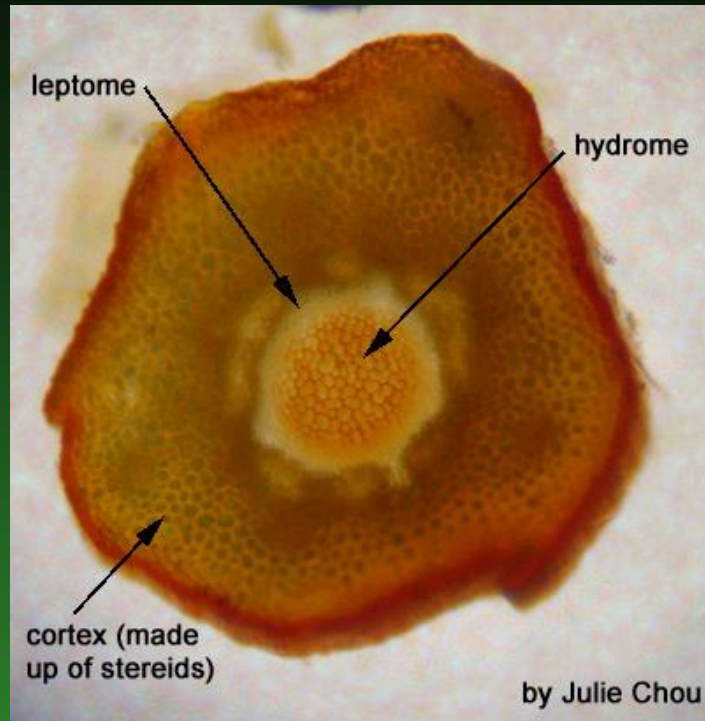
## 4. Tř. *Polytrichopsida*,

- fyloidy s žilkou
- velikostně největší mechy, až 1 m vysoké
- tobolka uzavřena blanitou epifragmou s otvory na obvodu
- čepička chlupatá



Mechy s „chabou konstrukcí“ nemohou s cévnatými rostlinami kompetovat o světlo ve vertikálním směru. I kdyby se vaskularizovaly a lignifikovaly a začly růst do výšek, vzdalovaly by se gametangii od vody, na které jsou při oplození závislé.

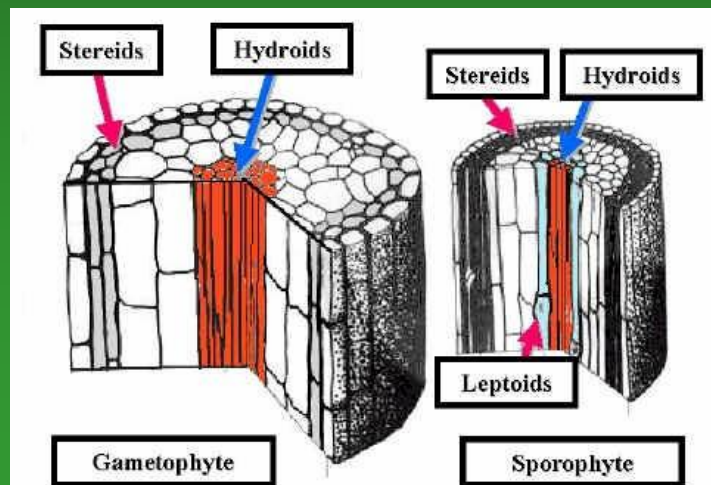




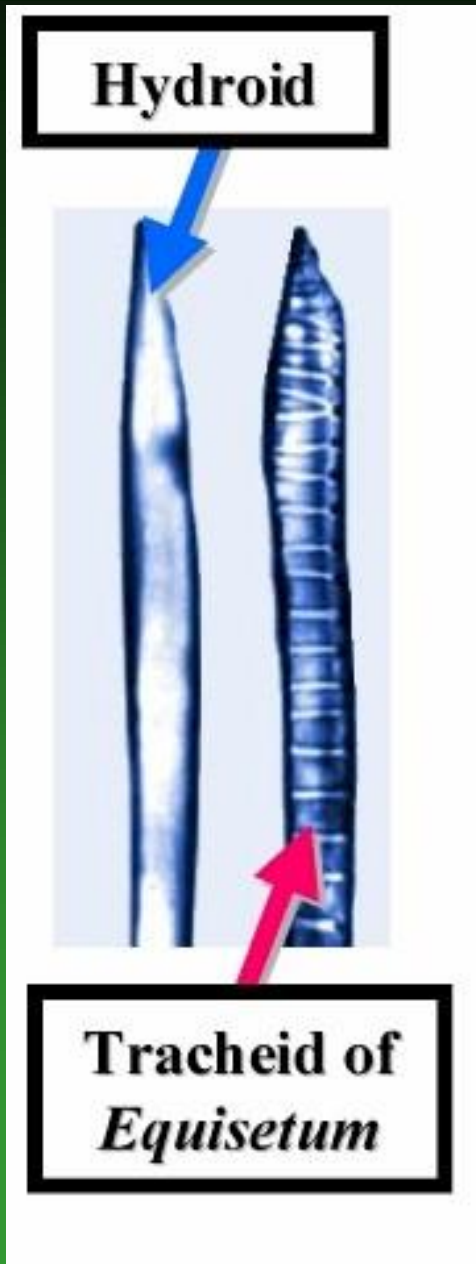
díky výšce mají  
ploníky nejvíce  
diferencovaná  
„vodivá pletiva“

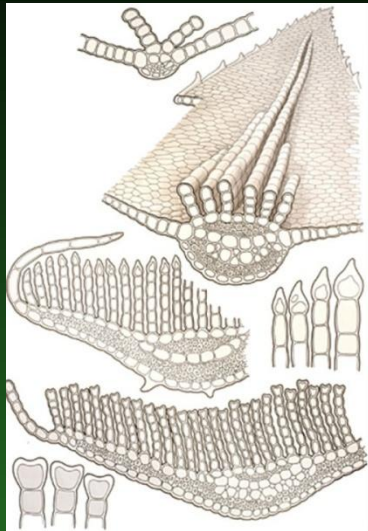
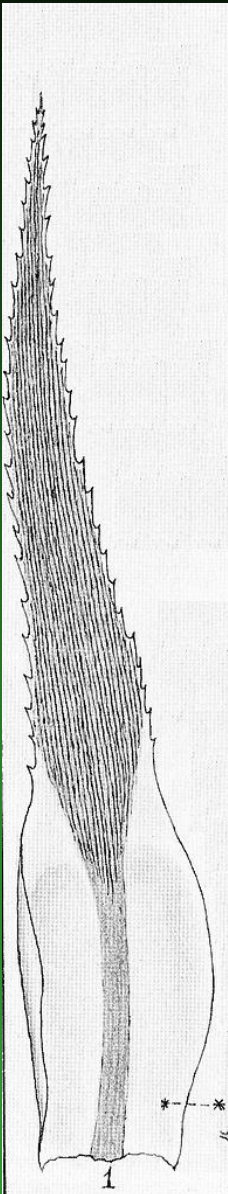
ve štětu mají kromě  
hydroid ještě  
**leptoidy** – mají  
sítkovaná propojení, v  
dospělosti ztrácejí  
jádra, ale cytoplasmu  
si zachovávají

(několikanásobně rychlejší  
transport oproti difúzi u ostatních  
mechů zjišťován radioaktivně  
značenými cukry – 32 cm/h)



„cévní svazek“  
mechanicky vyztužen  
**stereidami**



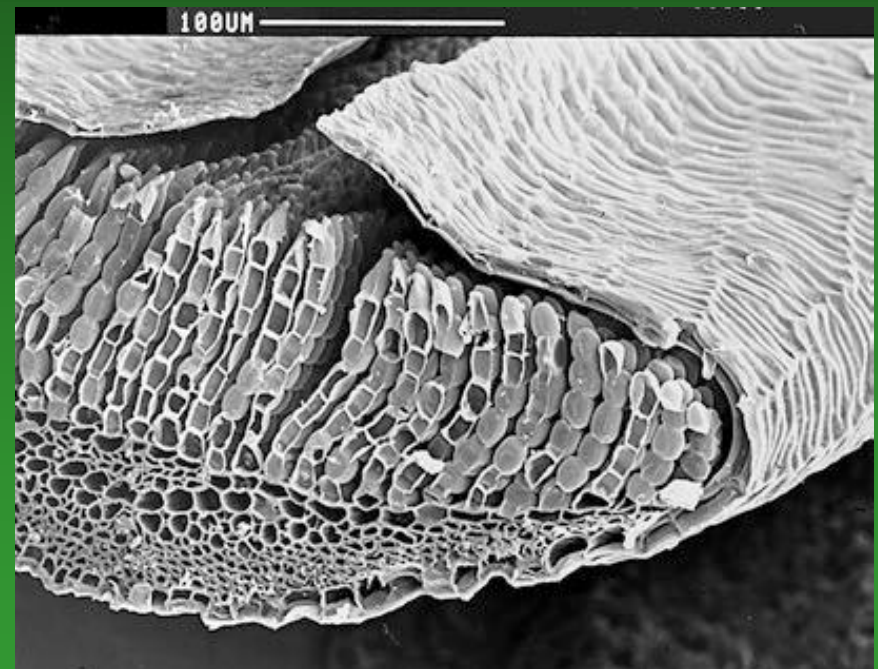


## fyloidy ploníků

– mezi mechy nejsložitější stavba „pseudomezofylu“

Svrchní strana s podélnými lamelami (tvoří je buňky s mnoha chloroplasty)

Konduplikátní svinutí fyloиду reguluje transpiraci a tím fotosyntézu a pohyb roztoků ve vodivém systému





**Perigonia** = „jednopolavné květy ploníků“

**Perigonium** = soubor rozšířených fyloidů a parafýz na vrcholu plodné lodyžky (samčí nebo samičí)

**Antheridia** – stopkatá mezi lístky a parafýzami samčího perigonia

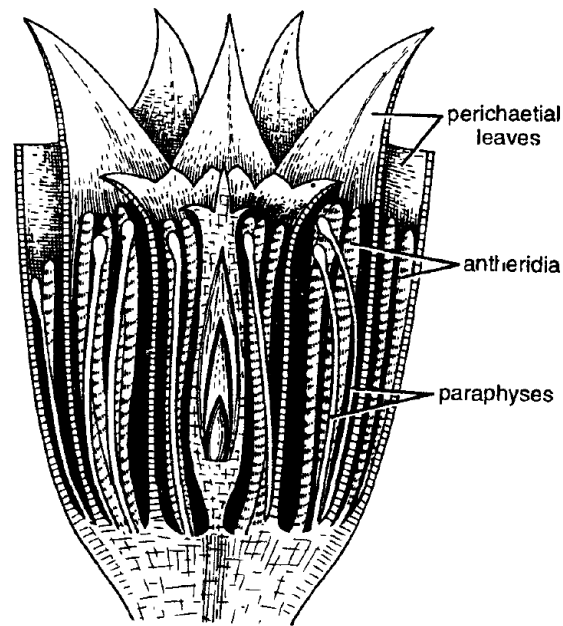


Fig. 5. *Polytrichum*. L.s. through antheridial head.

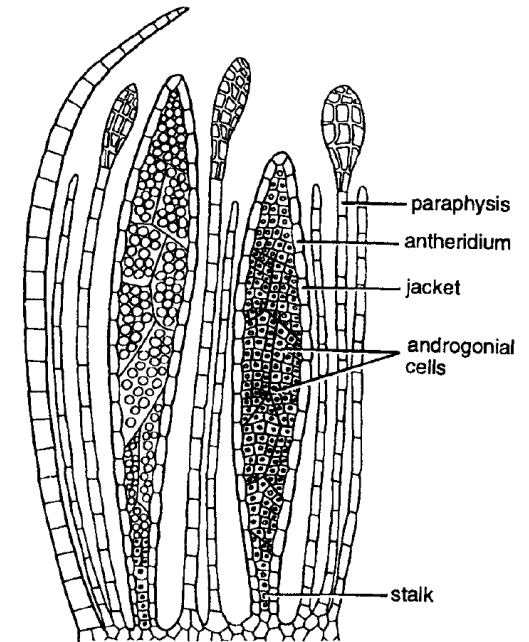


Fig. 6. *Polytrichum*. Antheridia and paraphyses.

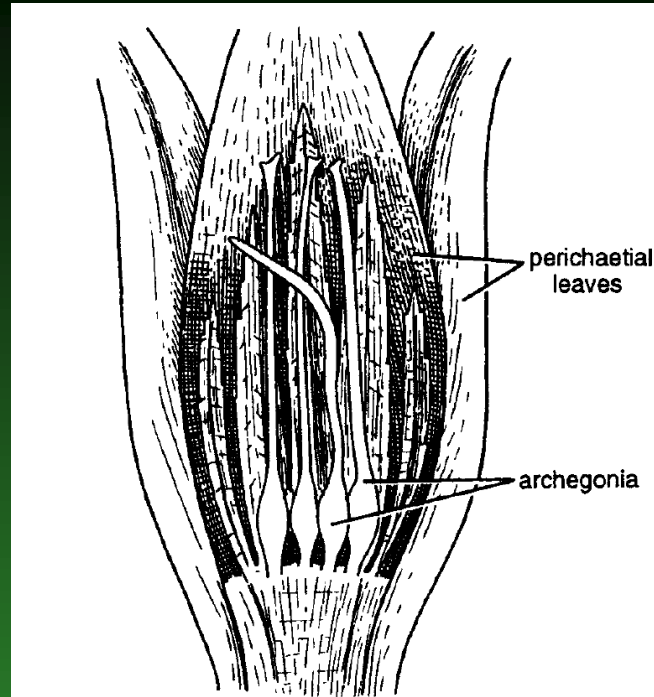
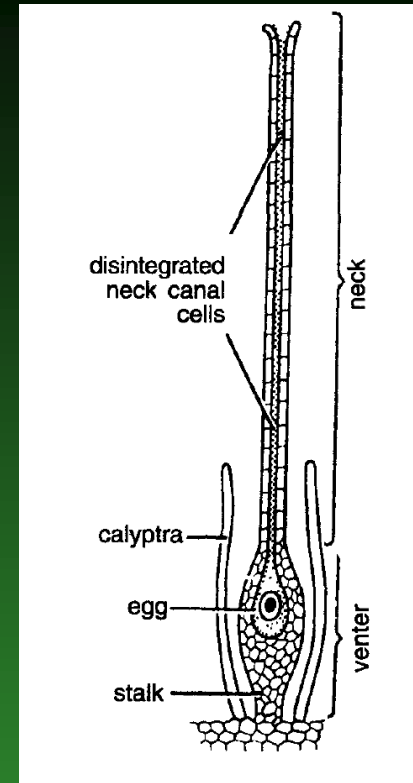


Fig. 7. *Polytrichum*. L.s. through archegonial head.



Archegonia - protáhlá, na krátkých stopkách, mezi lístky a parafýzami v samičích terminálních perigoniích

U nás v lesích a na degradovaných (odumřelých) rašeliništích najdeme několik zástupců rodu ploník (*Polytrichum*) – např. **ploník obecný (*Polytrichum commune*)**.







*Dawsonia superba*, New Zealand

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

**5. Třída *Bryopsida*** (nejbohatší ~ 10 000 druhů) se složitou vnitřní klasifikací, zahrnující 4 podtřídy *Diphyscidae*, *Funariidae*, *Dicraniidae* a *Bryidae* s celkem asi 16 řády.

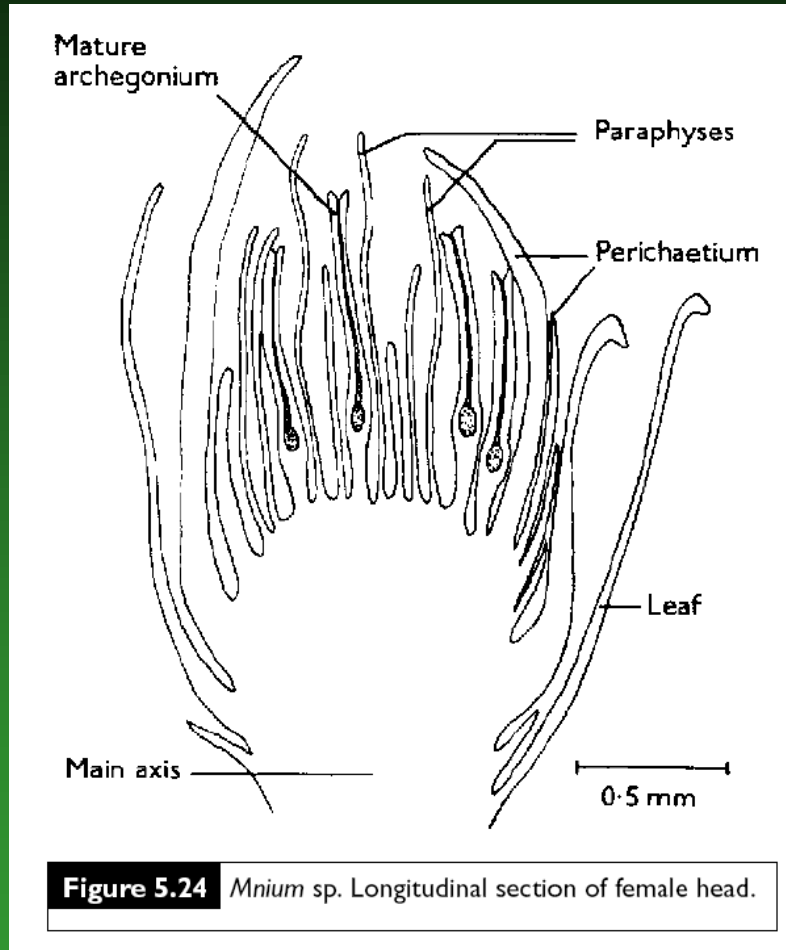
(i) pokročilá diferenciacce pletiv gametofytu, ale ne tolik jako u ploníků (většinou chybí leptoidy),

(ii) fyloidy obvykle se střední žilkou,

(iii) průduchy vyvinuty.

U nás mnoho zástupců.

# Archegonia a antheridia v samčích nebo samičích perigoniích na vrcholu kauloidu nebo koncích větví.



Víc než polovina druhů dvoudomých; Dioecie = fylogeneticky původní stav u mechů

## Antheridia obvykle stopkatá, protáhlého tvaru



Figure 26. *Hypnum cupressiforme* perichaetial leaves, paraphyses, and antheridia. In this species, antheridia occur long the stem. Photo by Kristian Peters.



antheridia u rodu *Bryum*

*Breutelia elongata*

**Perigonia** - na diskovitě  
rozšířeném vrcholu  
kauloиду



*Rhizomnium glabrescens*

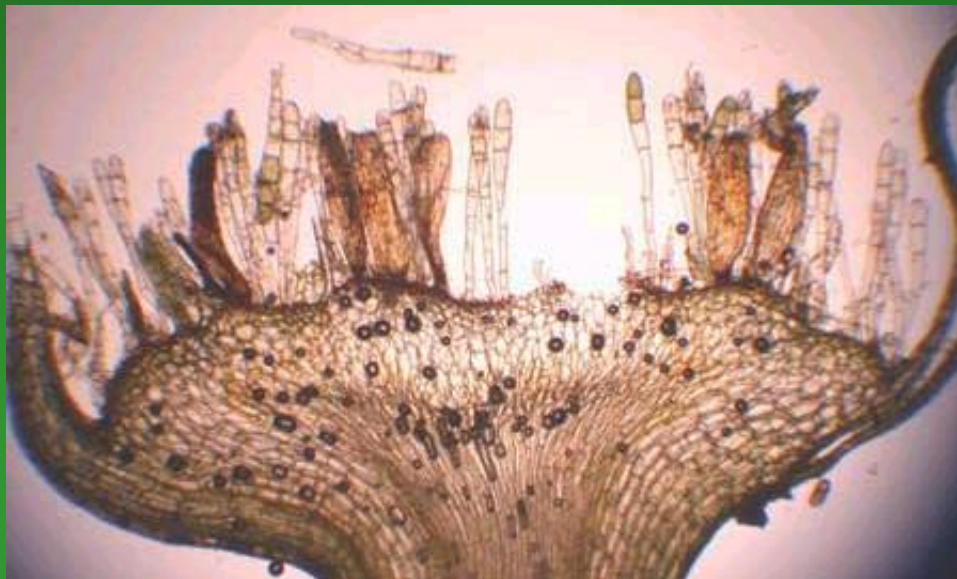


Figure 17. *Bryum capillare* males with antheridia in a splash platform. Photo by Dick Haaksma.

Na chodnících, zdech, střeších, 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 olšinách 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 (angl. proto nazýván Cinderella)

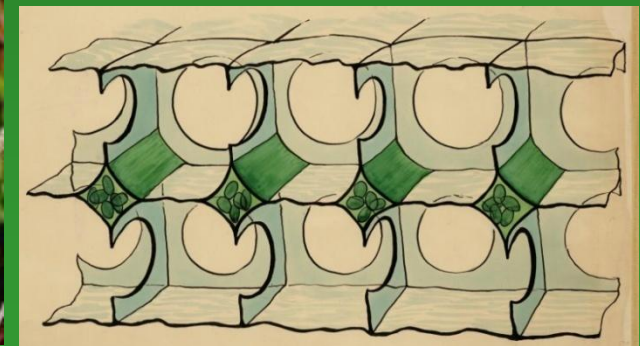
## *Fontinalis antipyretica*

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



# *Leucobryum glaucum*

Degradované lesní půdy indikuje bělomech sivý (*Leucobryum glaucum*) tvořící šedozelené polštáře na v borech a smrčinách. Anatomii se poněkud podobá rašeliníkům.



Sušené jemné gametofyty např. sourubky kadeřavé (*Neckera crispa*) či bělozubky ocáskovité (*Leucodon sciuroides*) byly využívány jako předchůdci toaletního papíru



Od středověku až do 19. století byla výroba papíru drahou záležitostí. Nehledě ke značné tuhosti, drsnosti a nízké savosti dříve vyráběného ručního papíru.

drsná textura ručního papíru





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

## Genomy mechorostů

- velmi malé – ve srovnání s ostatními vyššími rostlinami.
- malé i počty chromosomů 10-20, nejméně *Takakia*  $n=4$



## Genomy mechorostů

- velmi malé – ve srovnání s ostatními vyššími rostlinami.
- malé i počty chromosomů 10-20, nejméně *Takakia*  $n=4$

**Polyploidie** – oproti ostatním vyšším rostlinám vzácněji.

Přitom by tak dobře fixovala heterozygotitu tam, kde je riziko totální homozygotity následkem selfingu oboupohlavných gametofytů tak velké.

Navíc by odstranila přímou selekci mutací v haploidním gametofytu – mohly by se pak uchovat „na horší časy“ nebo „na jiný genetický kontext“ jako v dominantním sporofytu cévnatých rostlin.

## Genomy mechorostů

- velmi malé – ve srovnání s ostatními vyššími rostlinami.
- malé i počty chromosomů 10-20, nejméně *Takakia*  $n=4$

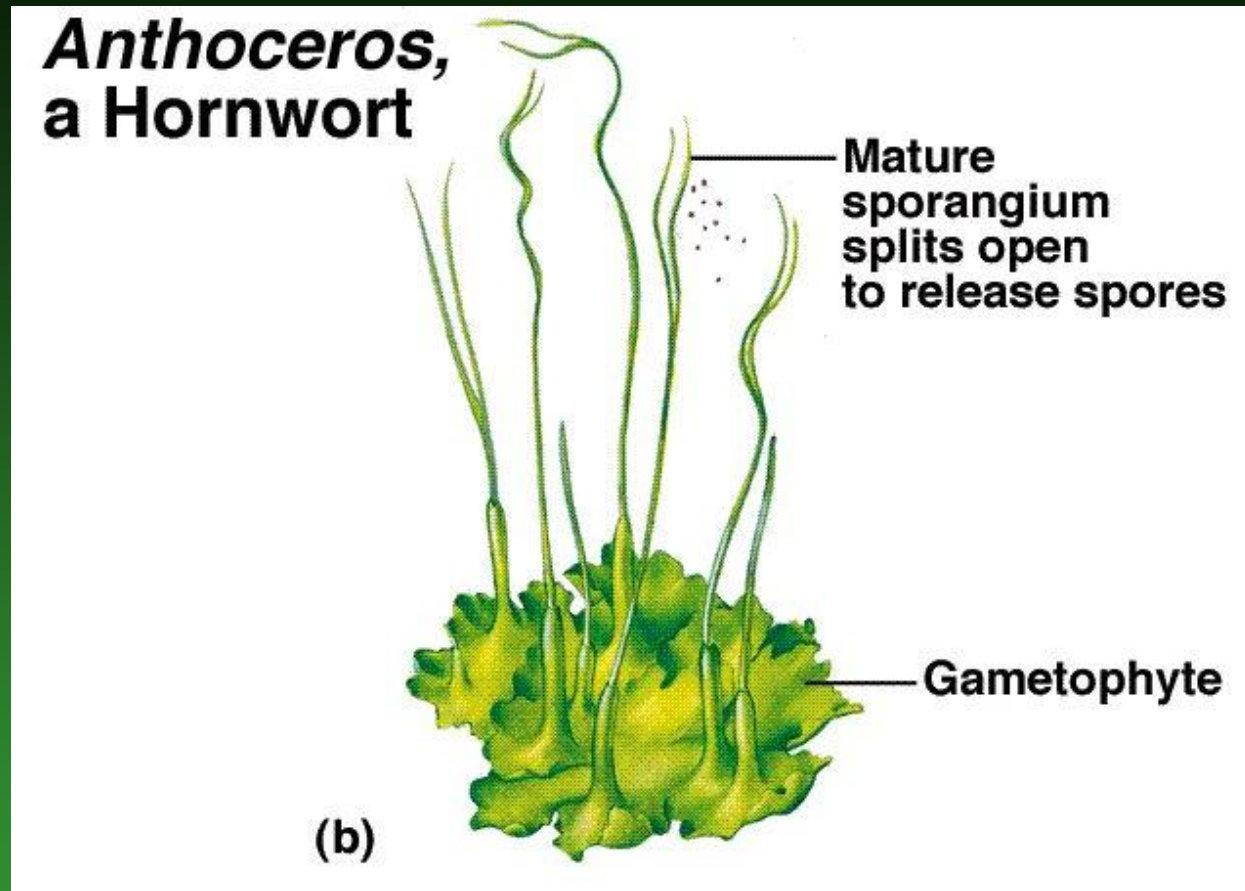
**Polyploidie** – oproti ostatním vyšším rostlinám vzácněji.

Přitom by tak dobře fixovala heterozygotitu tam, kde je riziko totální homozygotity následkem selfingu oboupohlavných gametofytů tak velké. Navíc by odstranila přímou selekci mutací v haploidním gametofytu – mohly by se pak uchovat „na horší časy“ nebo „na jiný genetický kontext“ jako v dominantním sporofytu cévnatých rostlin.

Vzácnost polyploidie a malé genomy mechorostů pramení z jádroplasmové korelace (= velké jádro se do malé buňky nevejde). Velké buňky by zřejmě konstrukčně neudržely pohromadě mechovou rostlinku, které chybí opora v cévních svazcích.



# Oddělení *Anthoceroophyta* (hlevíky)



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

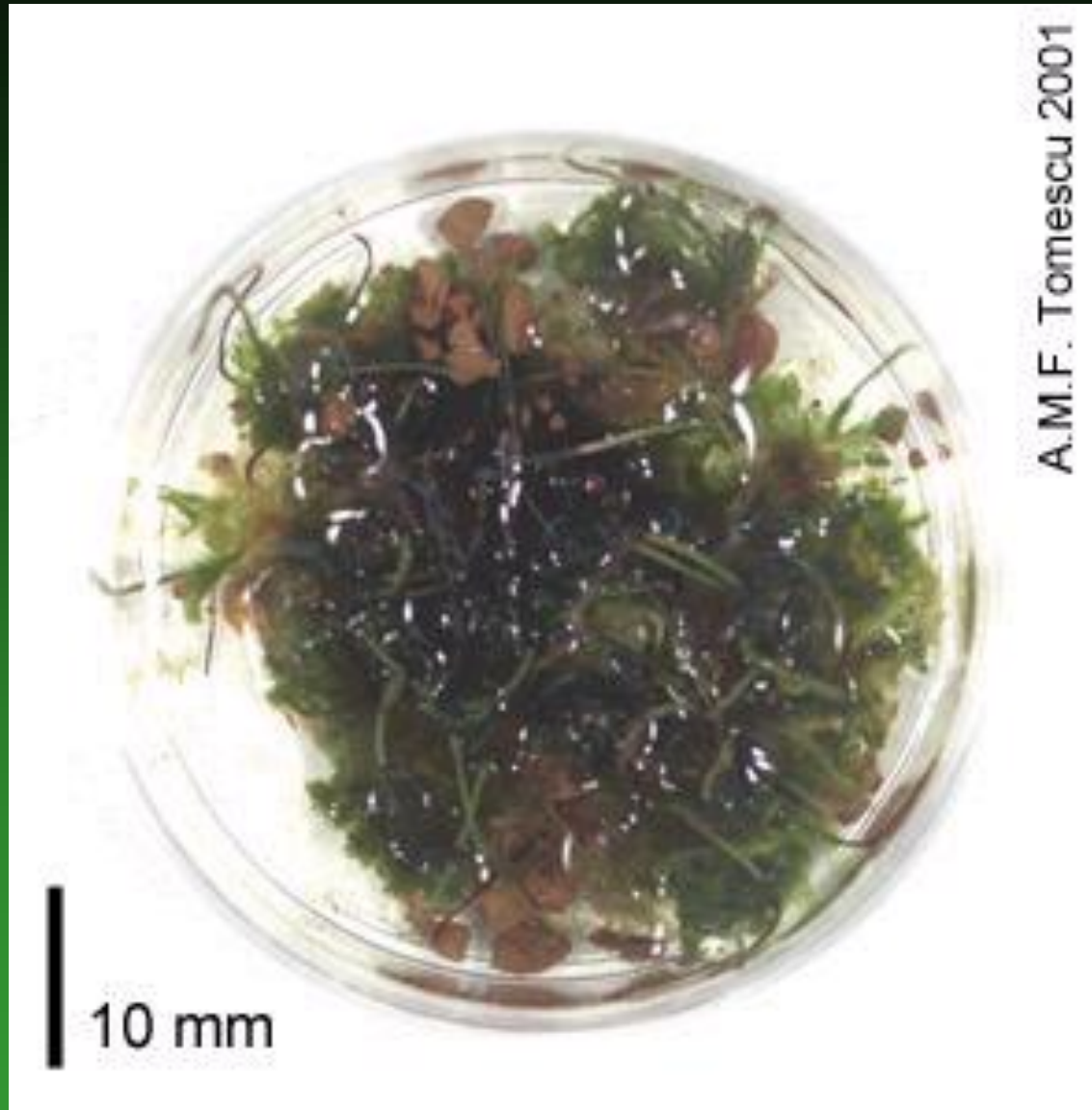
Gametofytní **stélka** hlevíků je **frondózní** - dorzoventrální  
- rozprostřená po podkladu



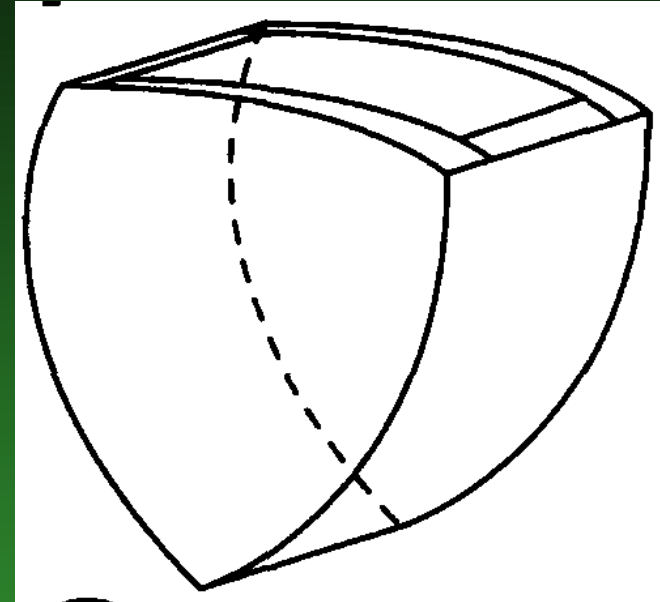
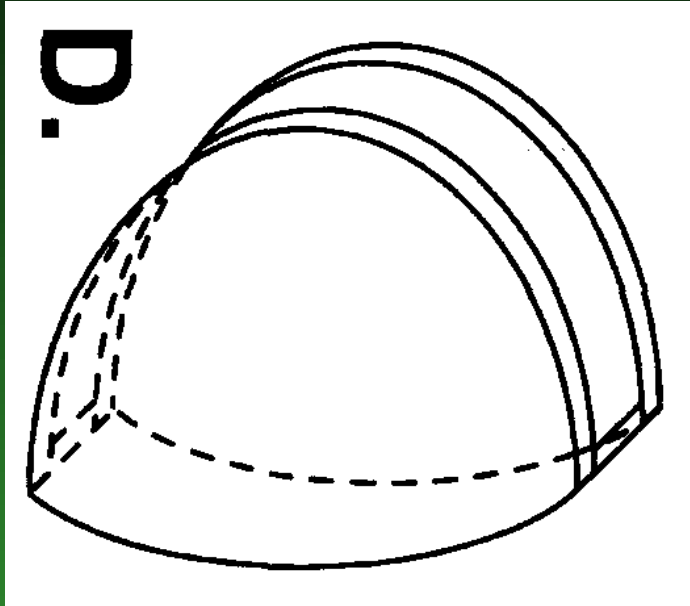
*Phaeoceros carolinianus*

## Gametofyt

hlevíků je  
**drobný** -  
zpravidla  
velikostí  
nepřesahuje  
několik málo  
centimetrů



**Terminální buňka** vzrostného vrcholu hlevíků  
**polodiskovitá** nebo **klínovitě dvouboká**

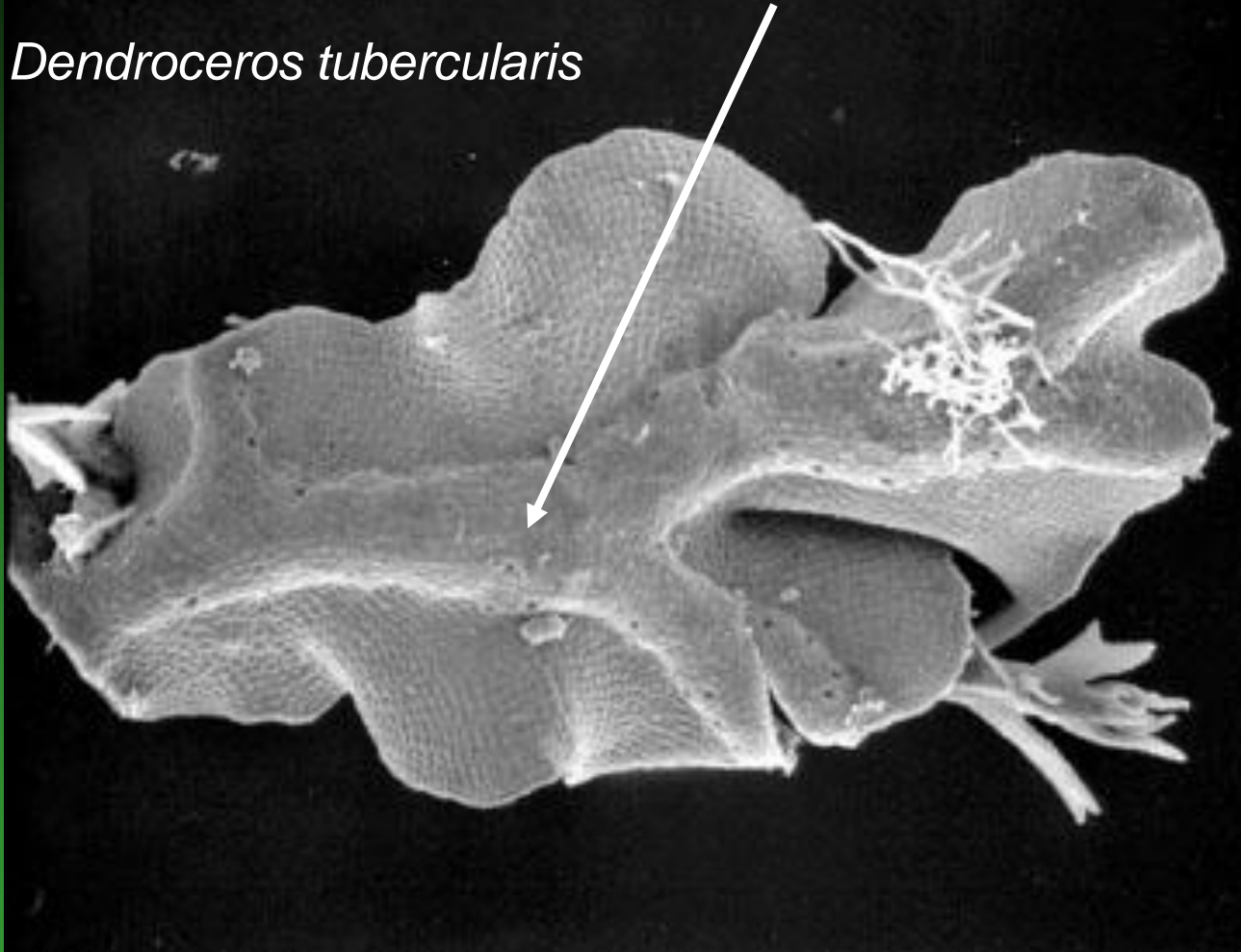


Odděluje tak nové buňky do dvou směrů, čímž vzniká  
 frondózní - plochá stélka.

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!)

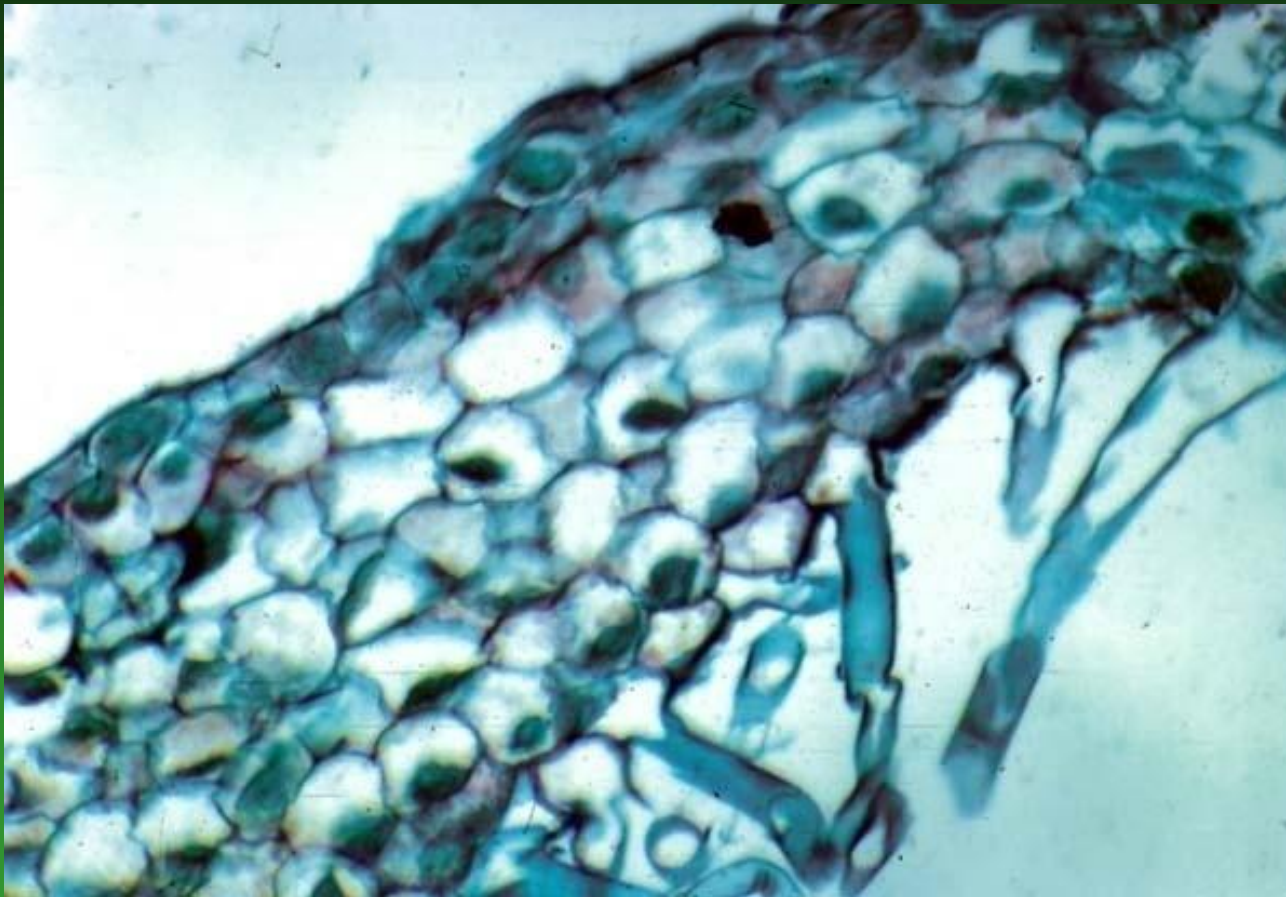
**Gametofyt** hlevíků vytváří **vidličnatě** větvené laloky se zbytnělou střední částí - **středním žebrem**.

*Dendroceros tubercularis*



**Rhizoidy** hlevíků vznikají z povrchových buněk spodní strany stélky, jsou **hyalinní, jednobuněčné**

Mohou mít mykorrhizu

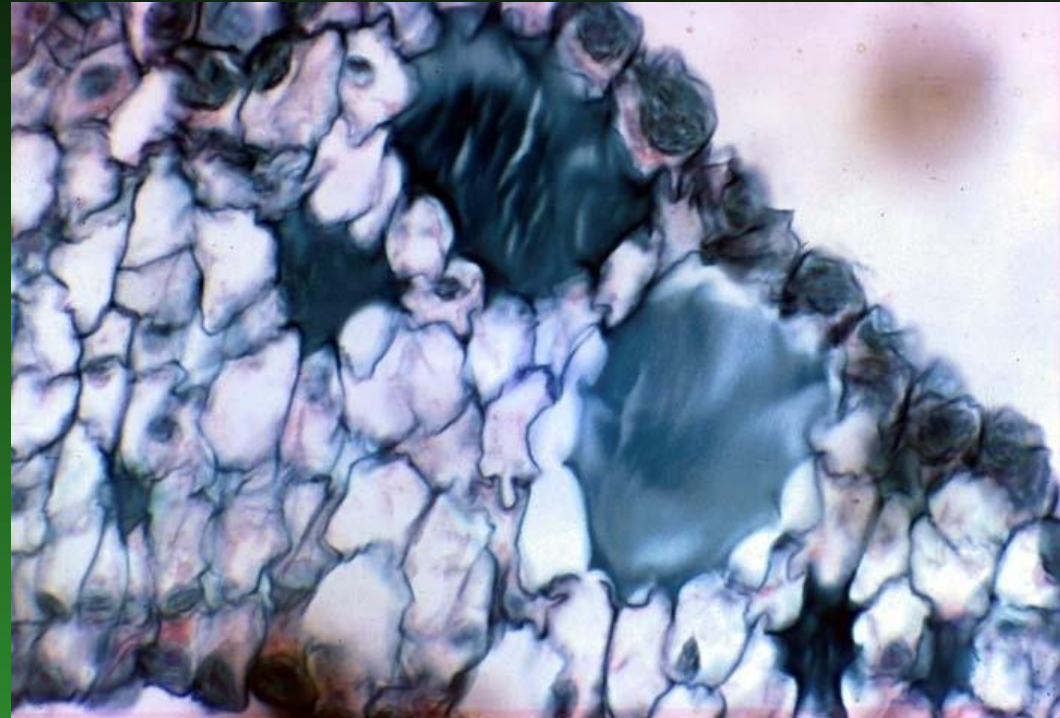
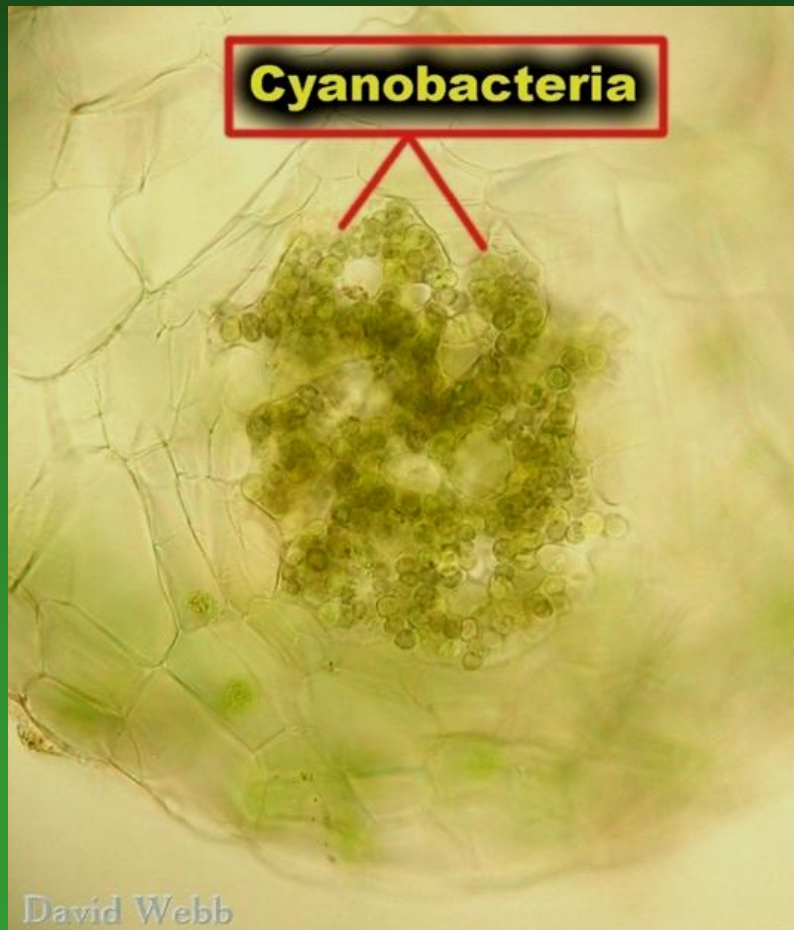


*Phaeoceros carolinianus*



Někdy **sliznaté dutinky** s koloniemi endosymbiotických sinic rodu *Nostoc* ve stélce

sliznaté dutinky u  
*Anthoceros punctatus*

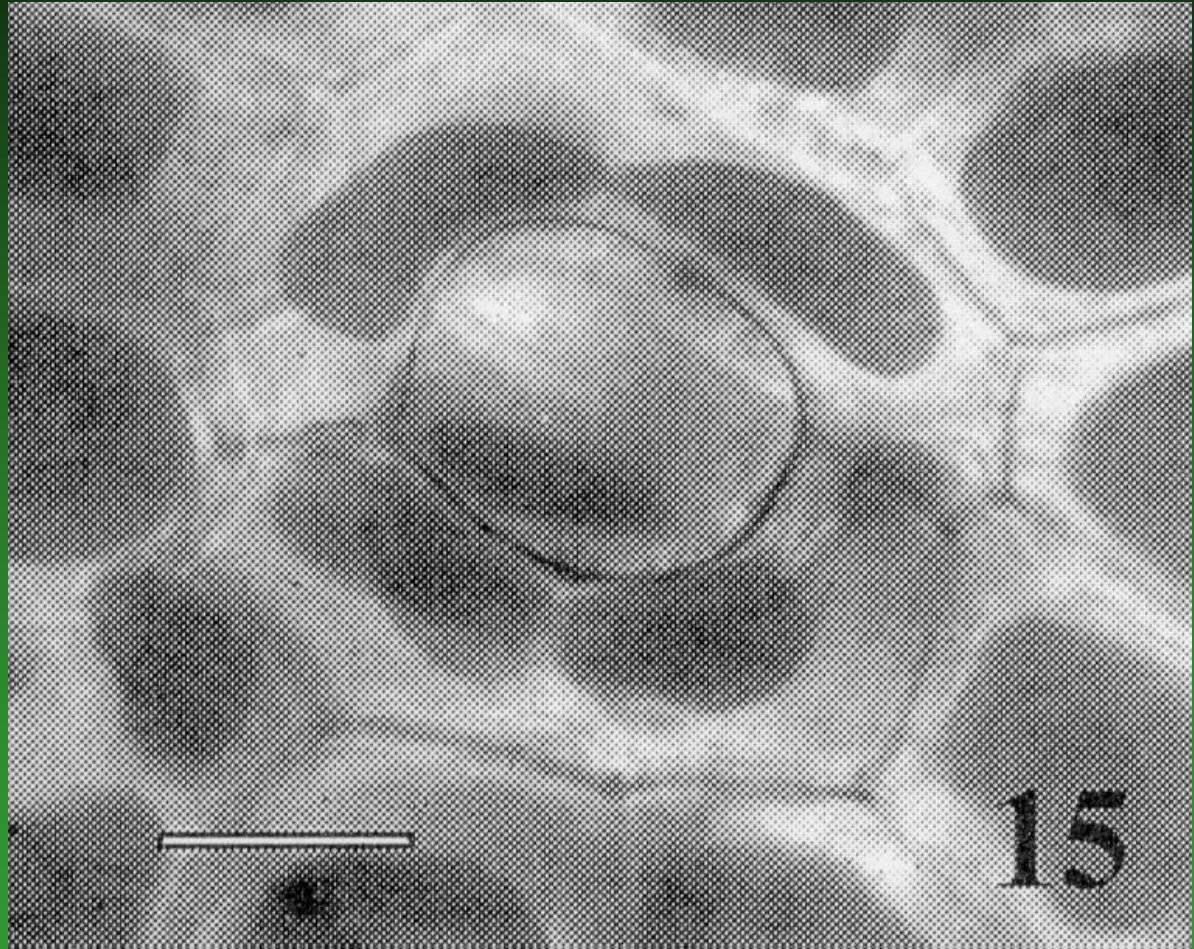


Sinice převádějí vzdušný dusík do amonné podoby, ta využívána hlevíky

Hlevíky produkují sliz obsahující sacharidy, které podporují růst sinic

U *Dendroceros* a *Megaceros* ústí slizových dutinek tvoří **dvojice ledvinitých buněk** schopných tato ústí zavírat a otvírat

*Megaceros  
aenigmaticus*

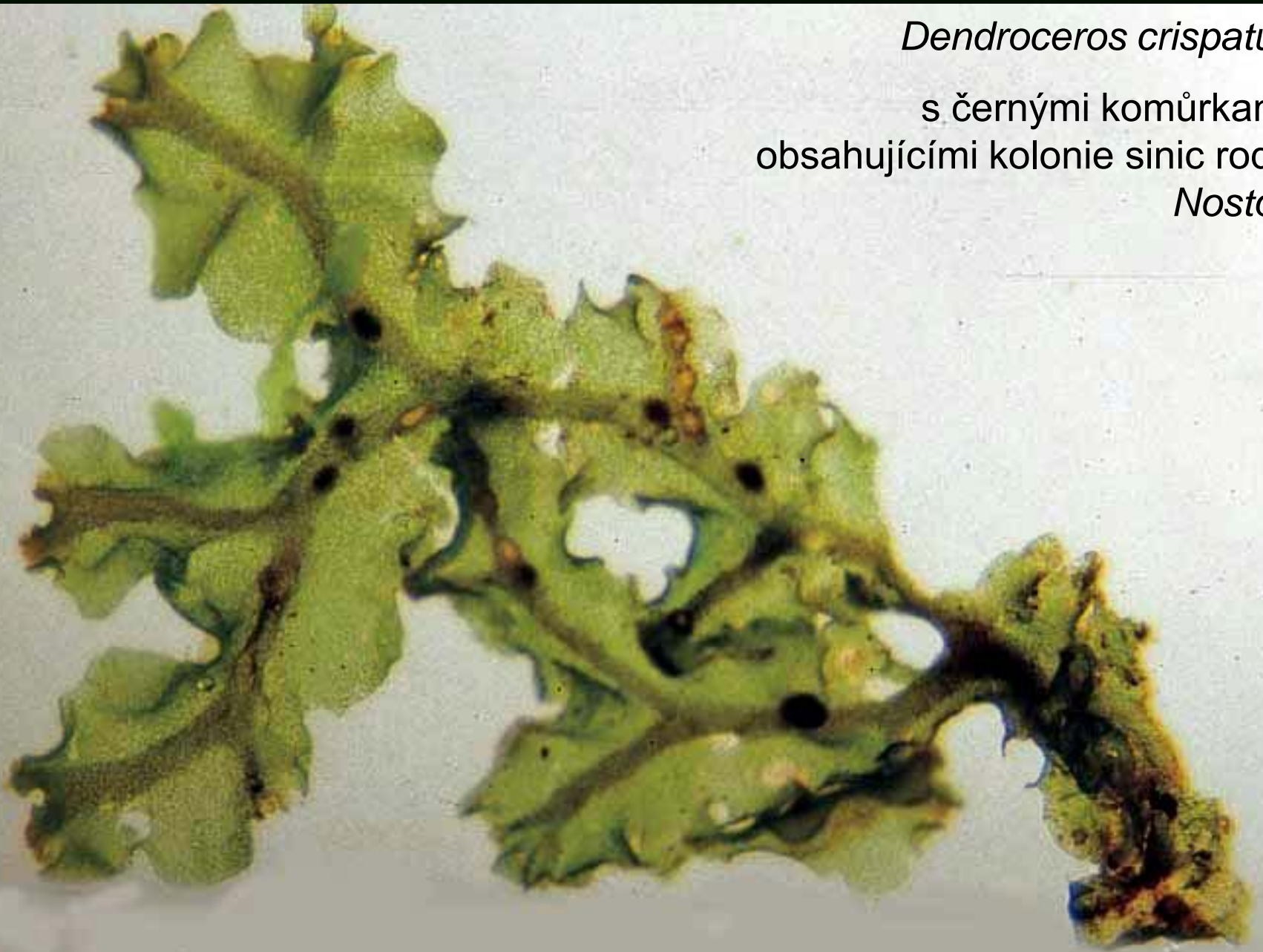


= **homology  
průduchů**

mechorosty jinak na  
gametofytu žádné  
průduchy nemají!

*Dendroceros crispatus*

s černými komůrkami  
obsahujícími kolonie sinic rodu  
*Nostoc*



## V buňkách často jediný obrovský chloroplast s centrálním pyrenoidem

Pyrenoid = bílkovinné tělísko, metabolicky aktivní, obsahující RUBISCO.

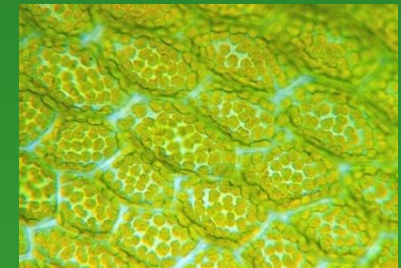
U řas vícekrát v evoluci pyrenoidy ztratily. U hlevíků se vyvinul patrně nezávisle *de novo*.



Figure 2. Hornwort cells showing single chloroplast, doughnut-shaped pyrenoid in center, and absence of oil bodies. Photo by Chris Lobban.

Hlevíky mohou mít vzácně i dva a zcela výjimečně až osm chloroplastů na buňku, zatímco játrovky a mechy jich mají vždy mnoho →

chloroplasty v  
buňkách  
lístku mechu  
*Mnium  
stellare*



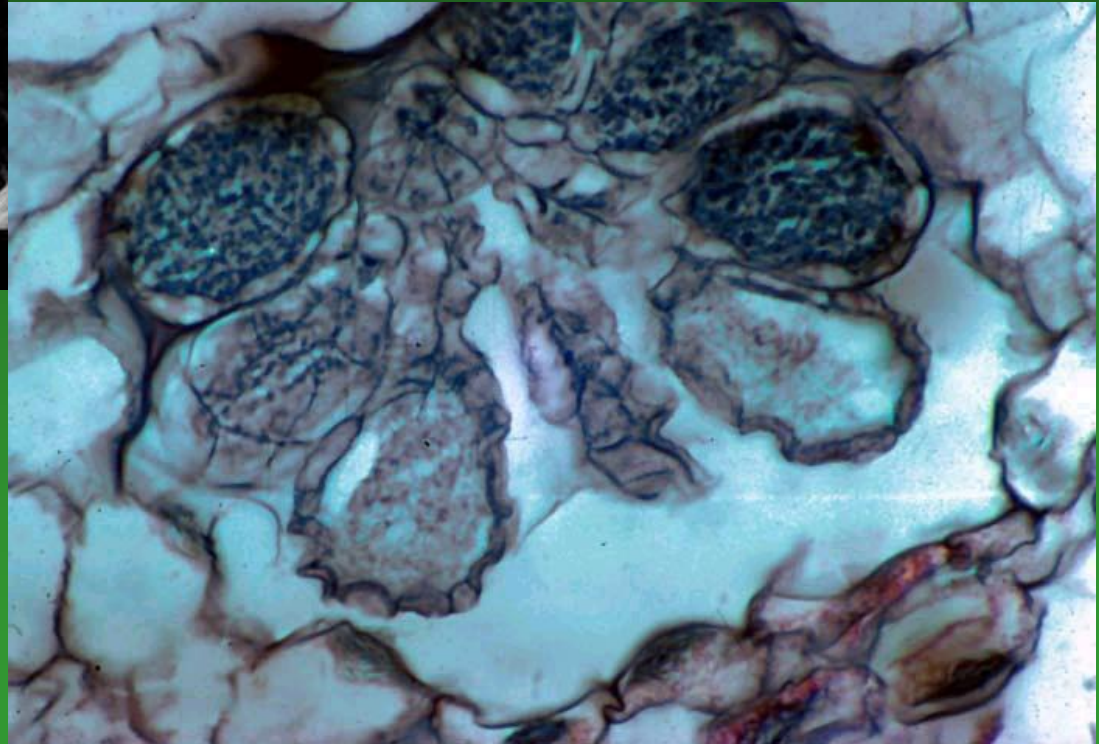
**Archegonia zanořená** na povrch  
horní strany stélky ústí jen jejich  
krčky

*Anthoceros crispulus*



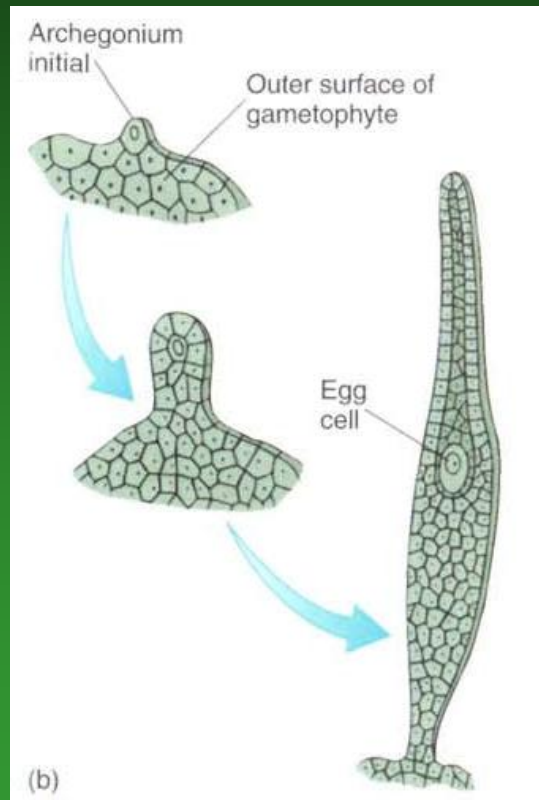
*Dendroceros  
tubercularis*

někdy až po 25  
ve shlucích

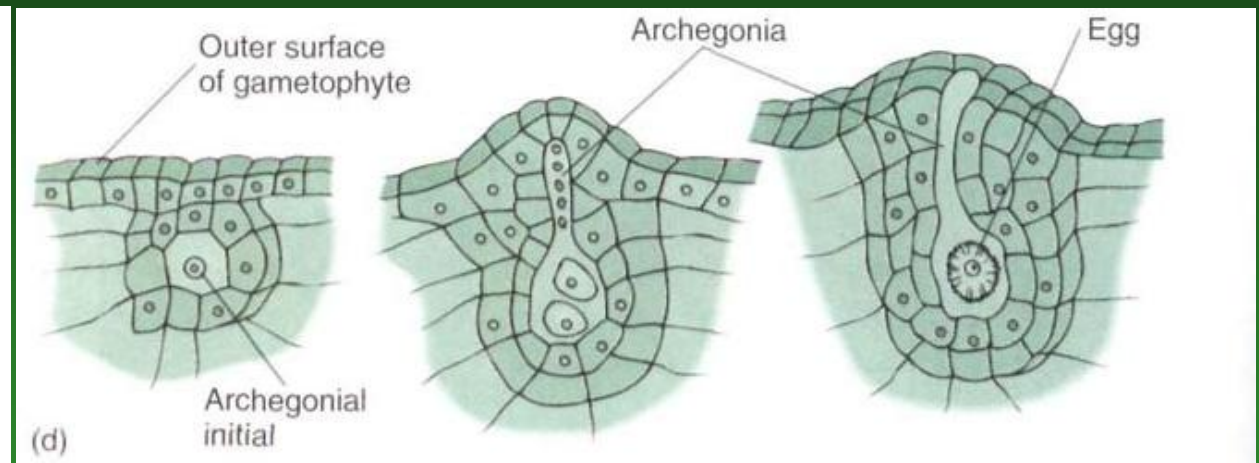


# Vývoj archegonií – **endogenní** – jiný než u ostatních mechorostů a cévnatých rostlin které tvoří archegonia exogenně

exogenní vznik archegonií  
u mečů, játrovek a jiných  
rostlin

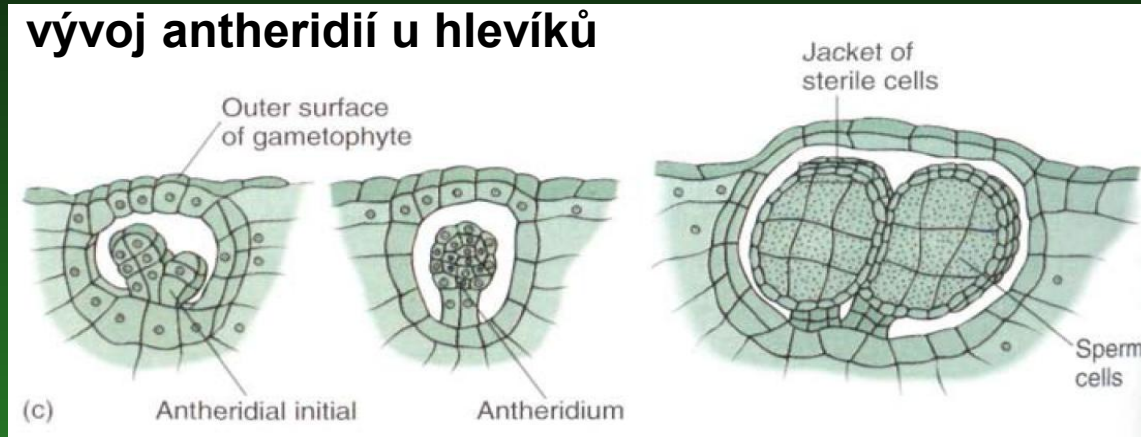


endogenní vznik archegonií u hlevíků



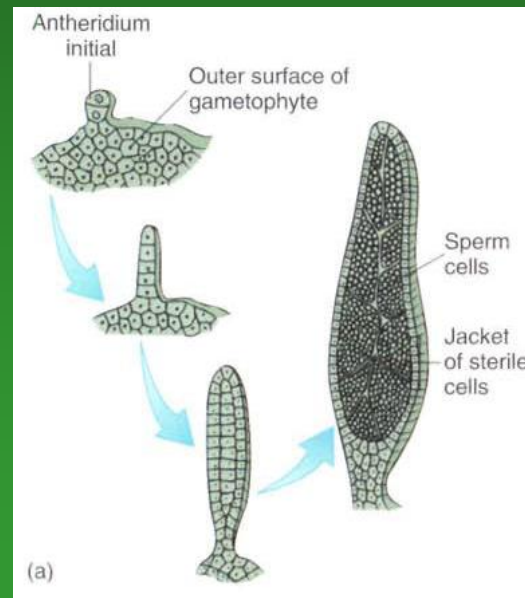
**Antheridia** — ve skupinkách v dutinkách uvnitř stélky,  
**zakládají se také endogenně** – skupinově v nediferencované  
 komůrce (podobné jaké jsou po zeslizovatění osídleny sinicemi)

### vývoj antheridií u hlevíků

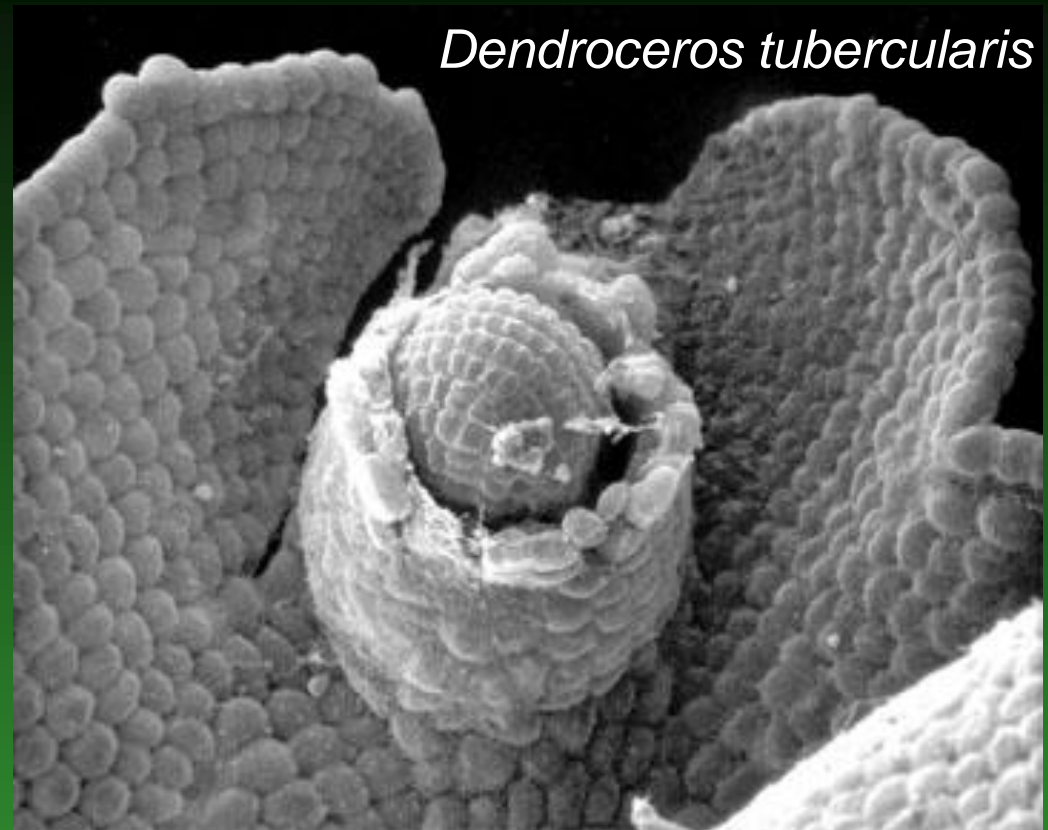


hlevíky se tak liší od všech  
 ostatních terestrických rostlin,  
 které mají antheridia exogenní  
 – vznikající z jedné buňky  
 povrchové

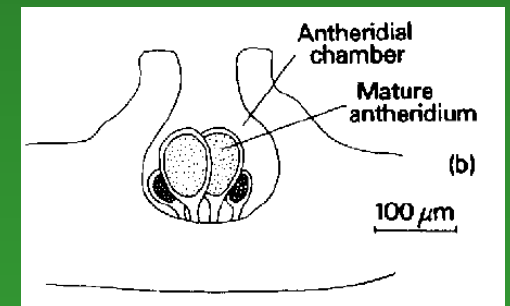
vývoj antheridií u  
 mechů, jatrovek a  
 jiných rostlin



Při dozrání antheridií praská stélka nad antheridiovou komůrkou, takže antheridia vyčnívají na povrch stélky

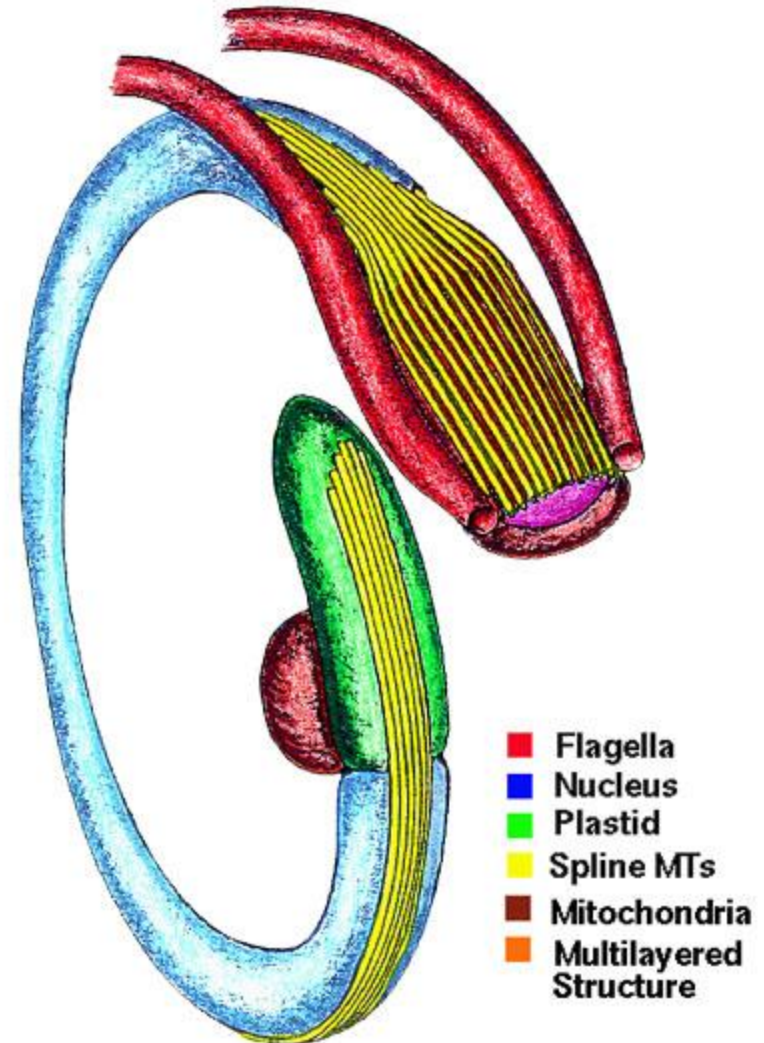


Chloroplasty buněk antheridiového obalu se při tom mění na oranžové nebo žluté chromoplasty



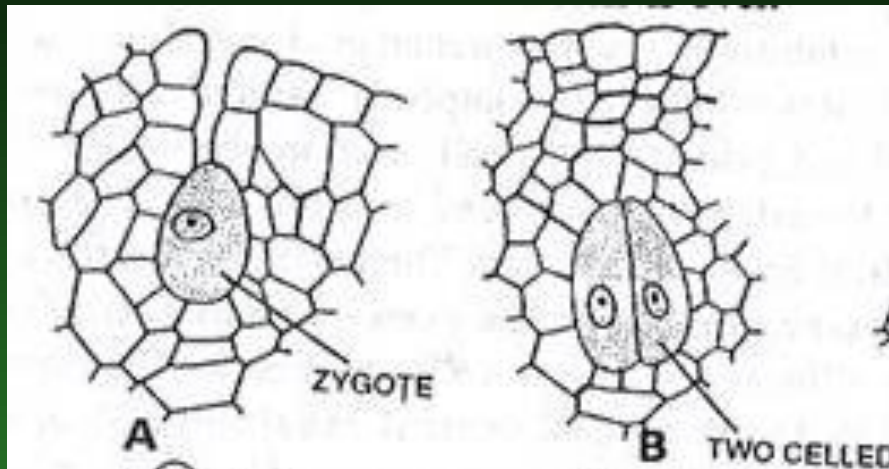


Hlevíky mají **souměrně umístěné bičíky** na spermatozoidech



*Notothylas orbicularis*

# První dělení zygoty v archegoniu hlevíků je podélné



U mechů a jätrovek je toto první dělení příčné

(= u mechů a jätrovek se dceřinné buňky zygoty oddělí směrem k ústí a k bázi archegonia)

## Sporofyt hlevíků bez sety

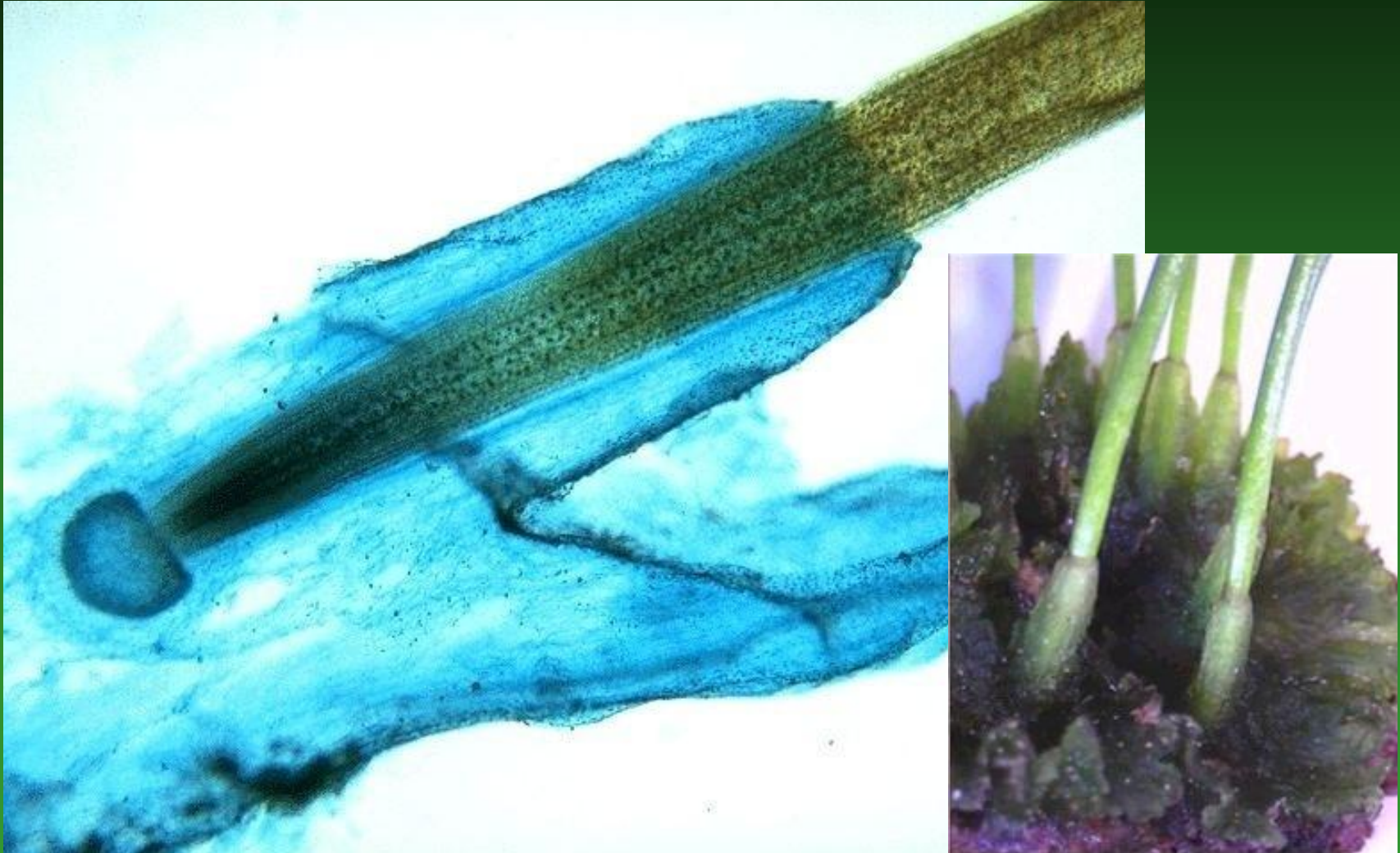
Tobolka protáhlá,  
v počátečních  
fázích zelená.



Drobná, často jen o  
málo delší než 1 cm



**Noha sporofytu** ukotvena v gametofytní stélce  
chráněna **pochvou**, tvořenou pletivem gametofytní stélky



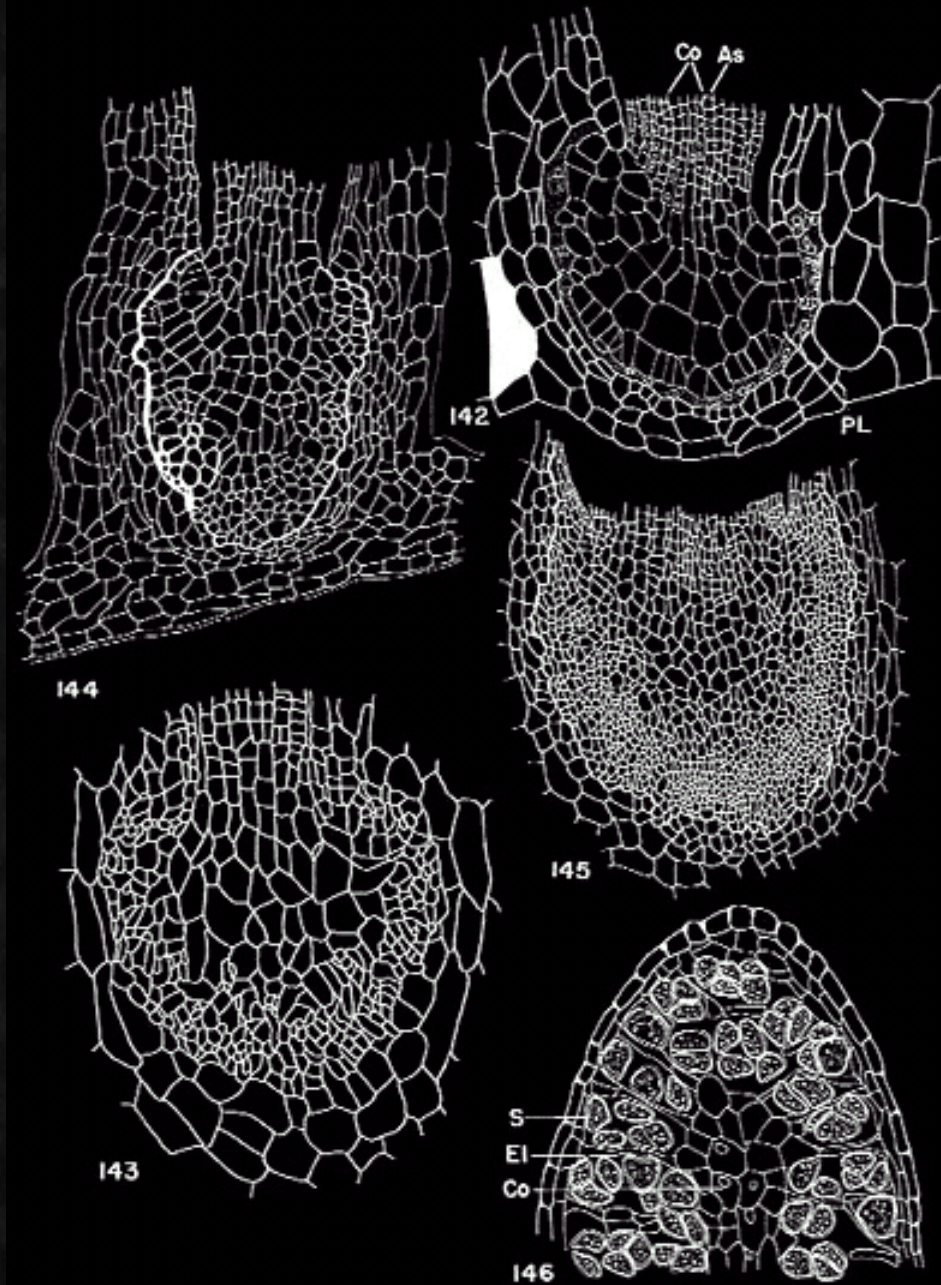
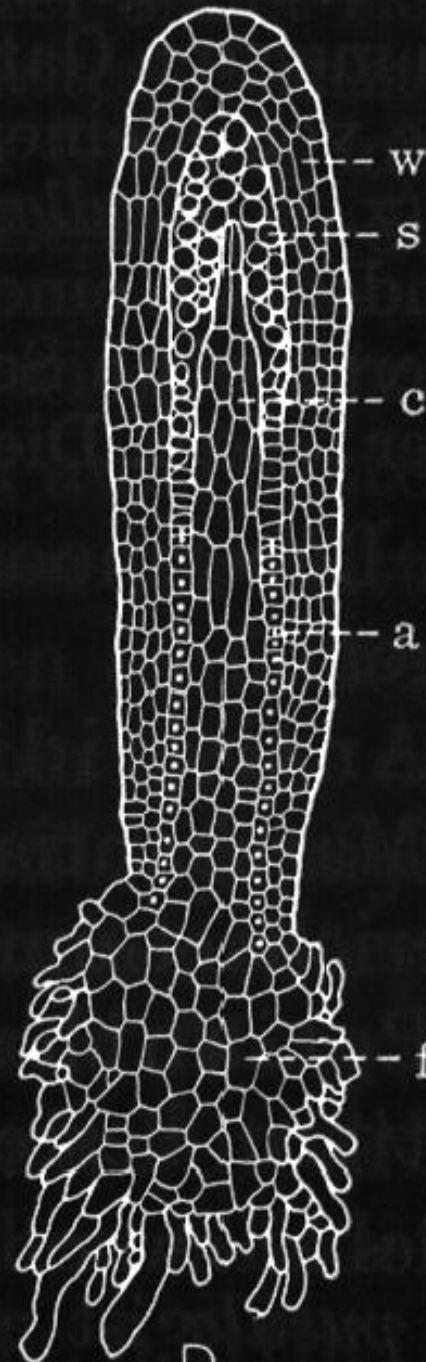
Rozhraní mezi  
nohou a  
gametofytem

klkovitá  
**placenta,**

převádí vodu a  
organické látky

z gametofytu do  
sporofytu

Pokusy s  
transplantací  
zeleného  
sporofytu do *in  
vitro* podmínek  
skončily vždy  
smrtí sporofytu



## Válcovitá tobolka hlevíků má střední sloupek (*columella*) a 2 chlopně



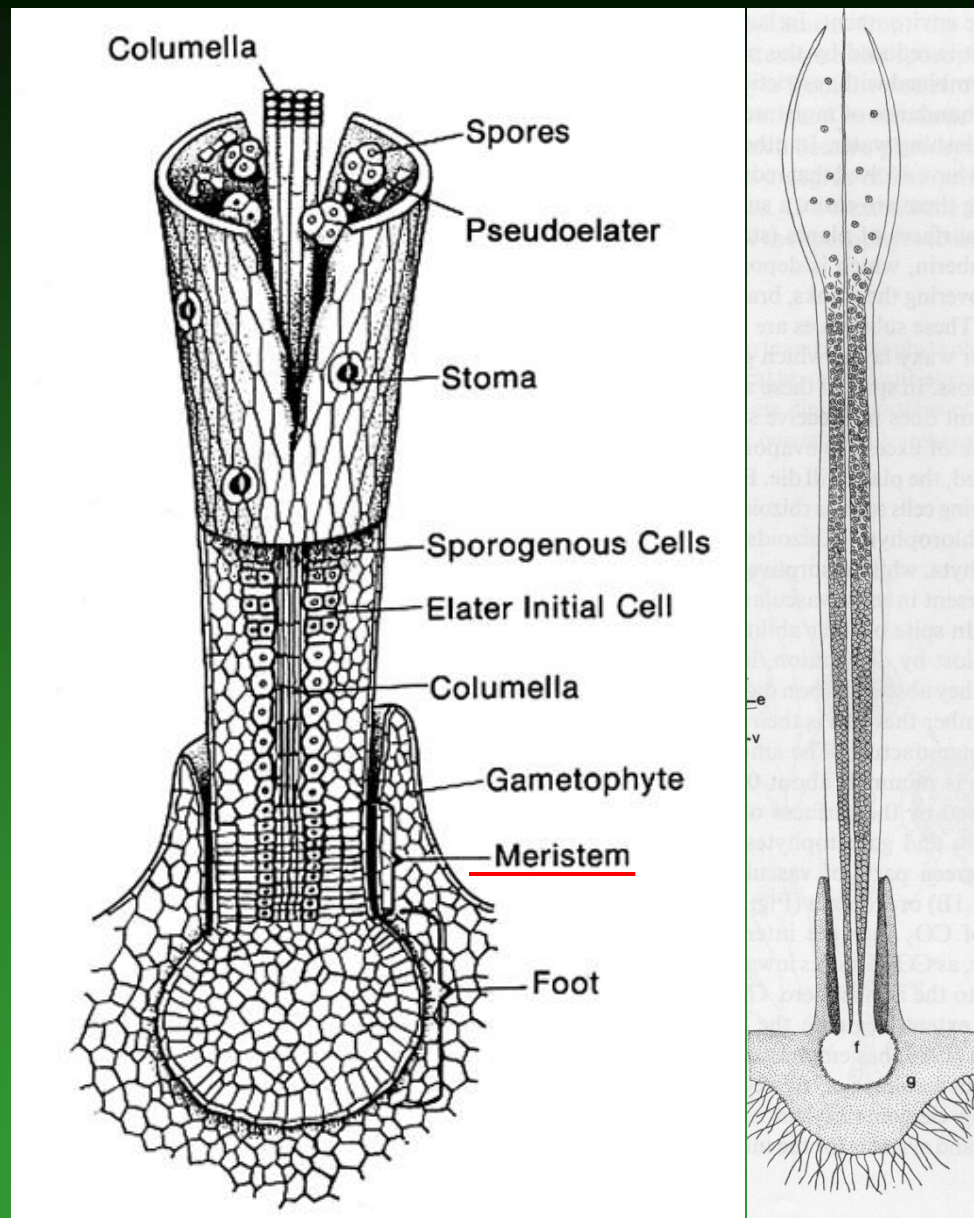
*Dendroceros  
crispatus*

*Megaceros  
flagellaris*

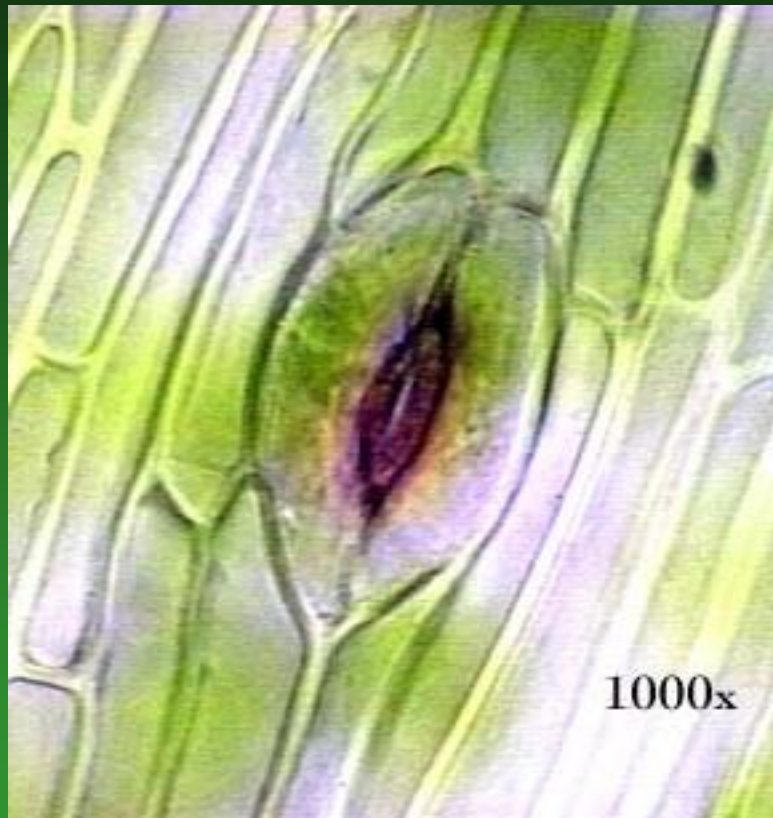
Na bázi tobolky **interkalární meristém**, zajišťující kontinuální růst tobolky.

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

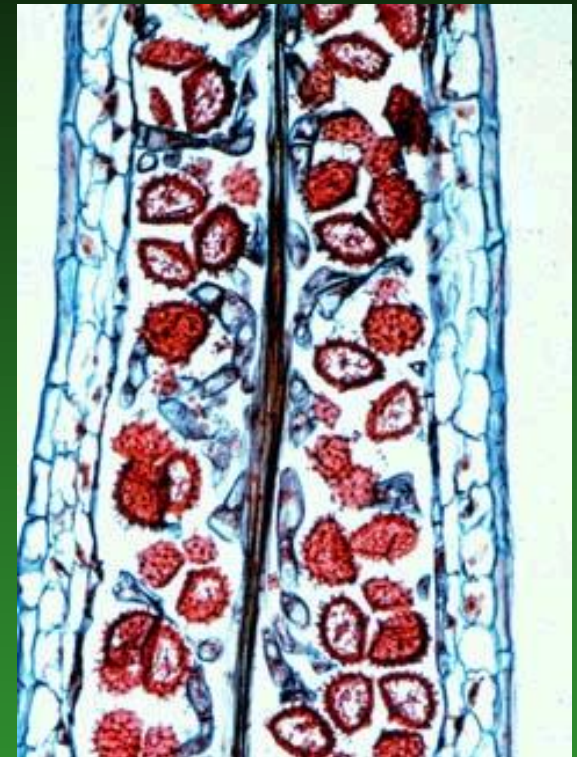
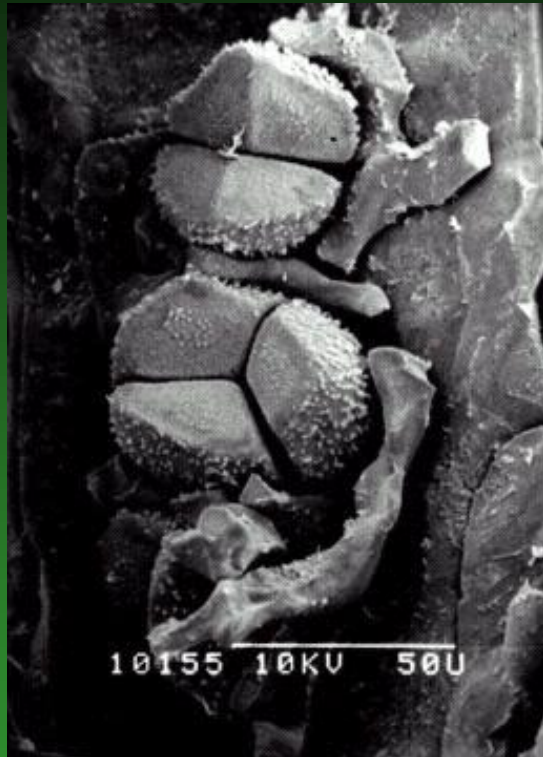
Spóry se z jedné tobolky šíří poměrně dlouhou dobu.



Epidermis tobolky hlevíků má často **pravé průduchy** a **kutikulu**

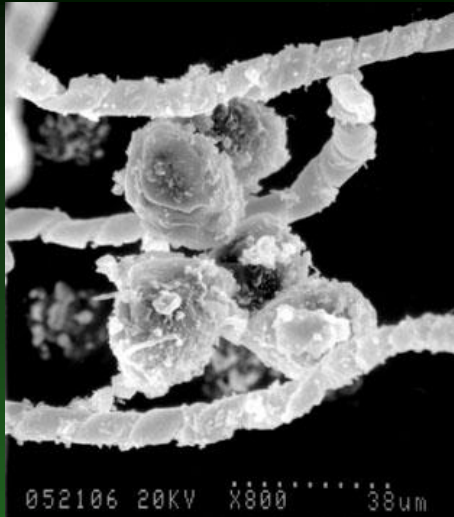


# Spóry hlevíků triletní



*Phaeoceros carolinianus*





Pseudoelater *Megaceros flagellaris*

Z archesporia vedle spor také sterilní **spirálovité pseudoelater**, sloužící k vymršťování spor.

Hlevíky = spory : pseudoelater = **1:1**

Játrovky = spory : elater = 4:1 až 8:1

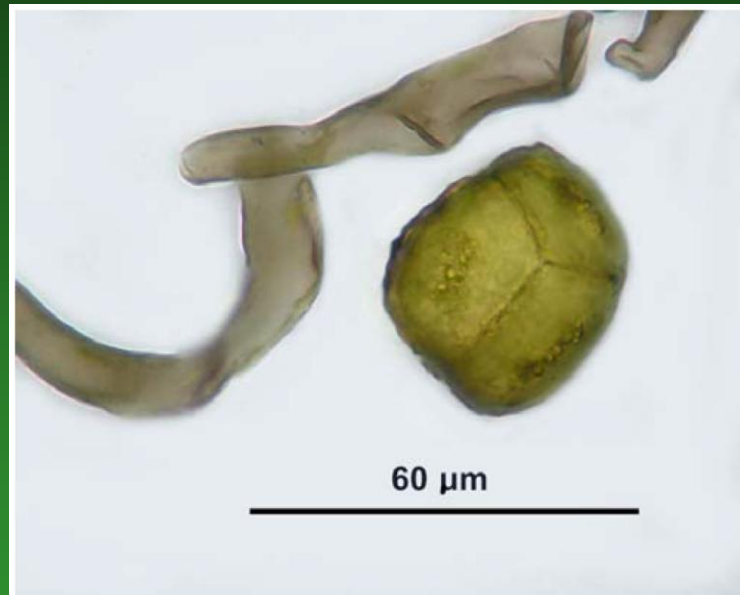


Figure 10. *Phaeoceros* spore and pseudoelater. Photo by David H. Wagner, scale modified by Janice Glime.

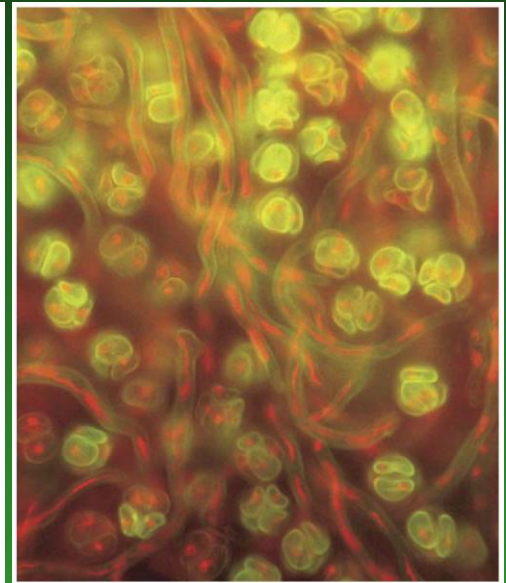
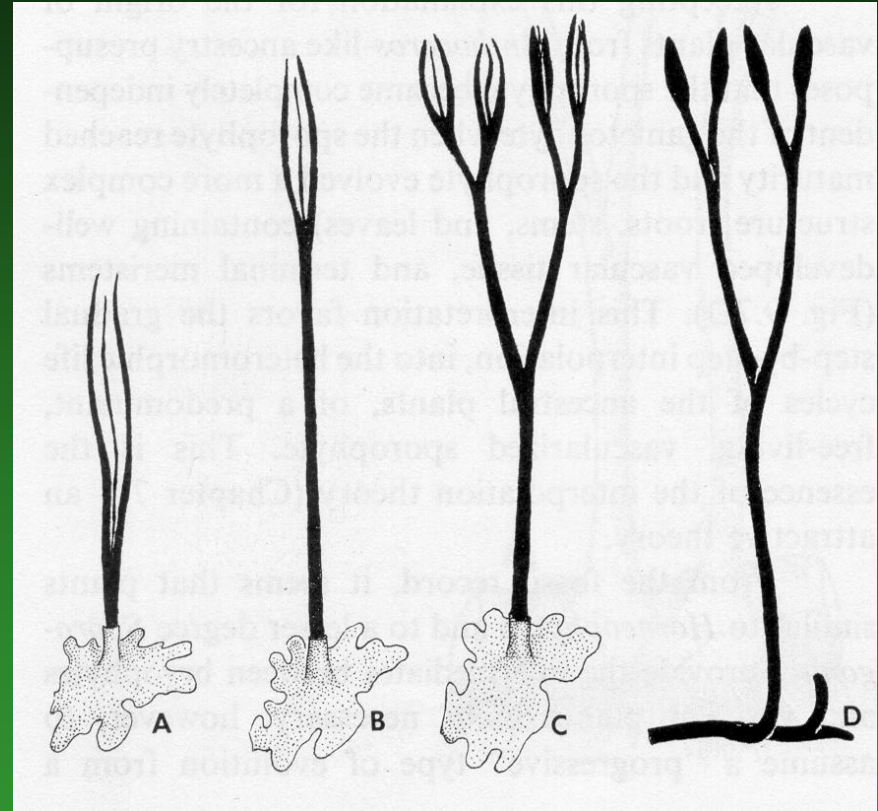
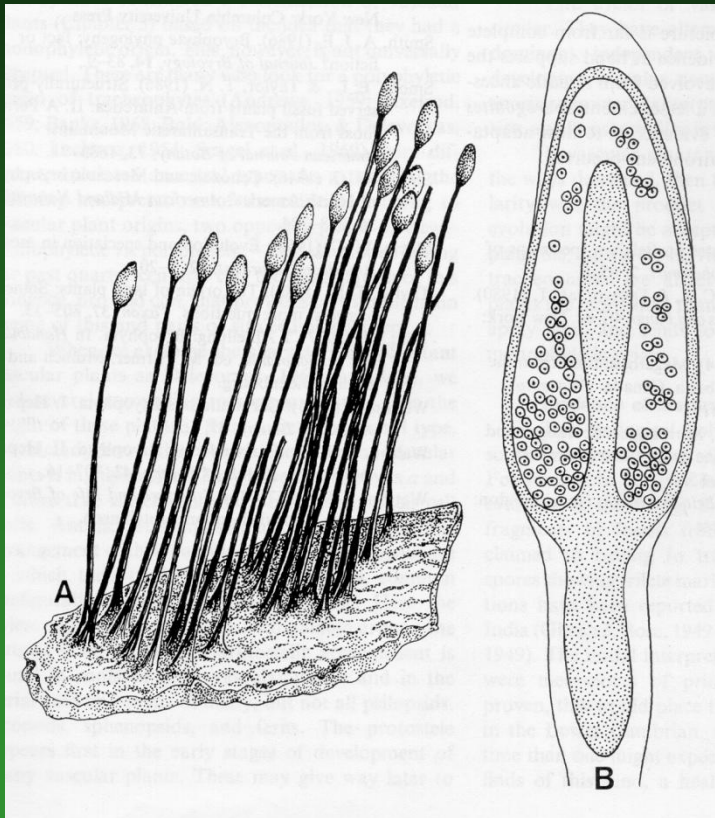


Figure 11. *Leiosporoceros dussii* spores and pseudoelaters using fluorescence microscopy. Note the absence of spiral thickenings in the elaters. Photo by Andrew Blackwell, and Juan Carlos Villarreal A., Southern Illinois University.

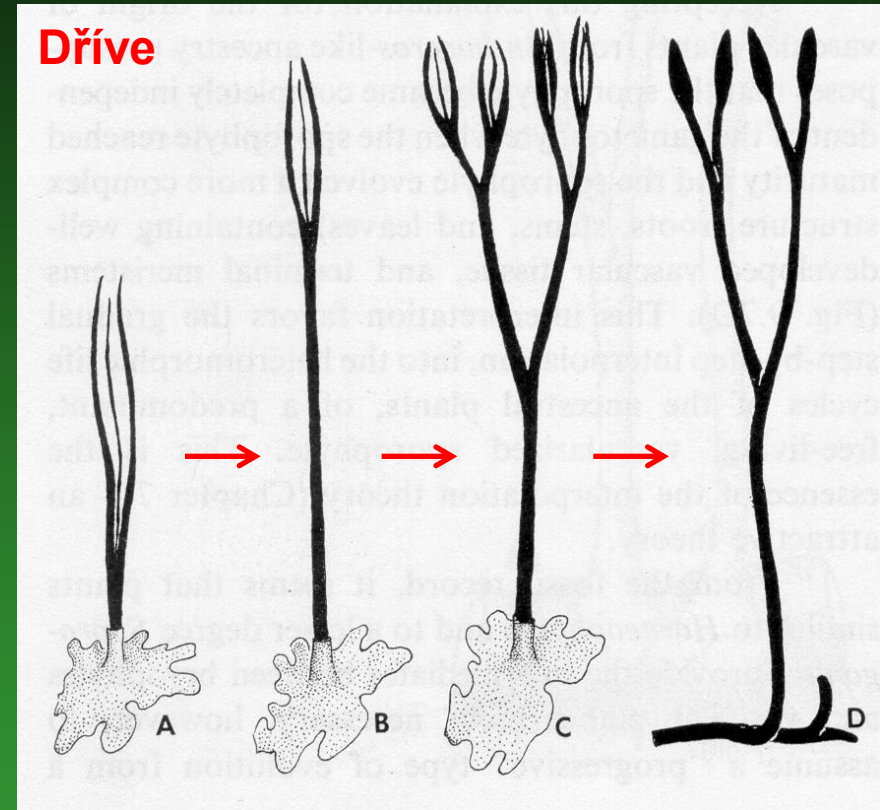
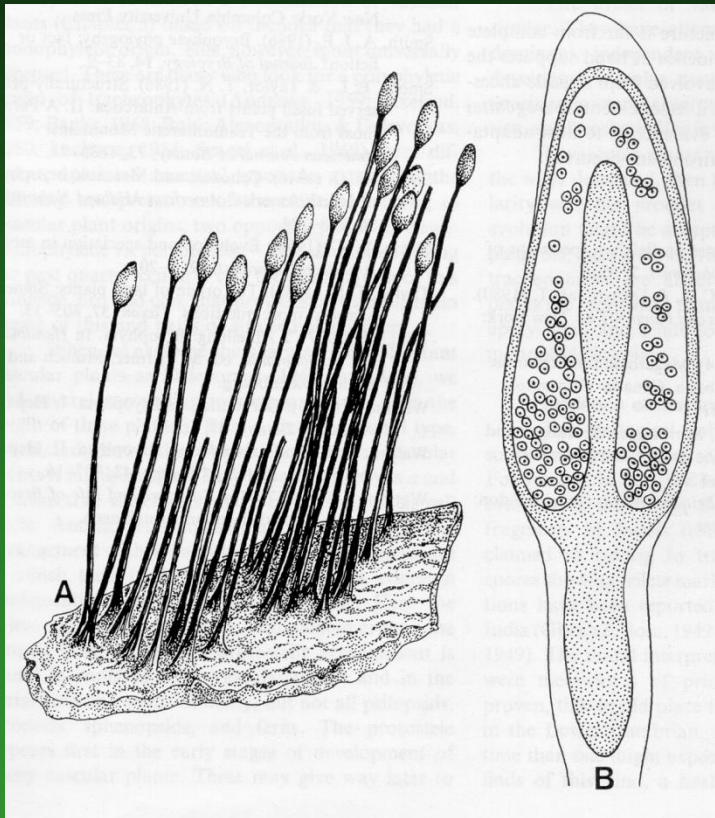
**Kromě hlevíků a játrovek nemají podobné struktury žádné jiné výtrusné vyšší rostliny**

Fosilním dokladem hlevíků by mohl být spodnodevonský – ***Sporogonites exuberans***



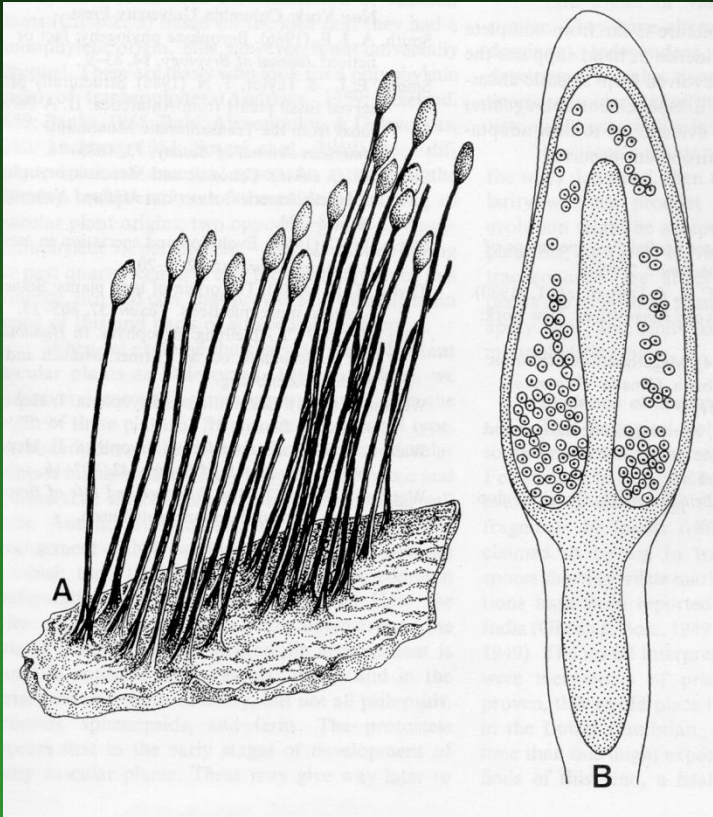
*Sporogonites* má podlouhle elipsoidní sporangia opatřená sloupkem

Fosilním dokladem hlevíků by mohl být spodnodevonský – ***Sporogonites exuberans***

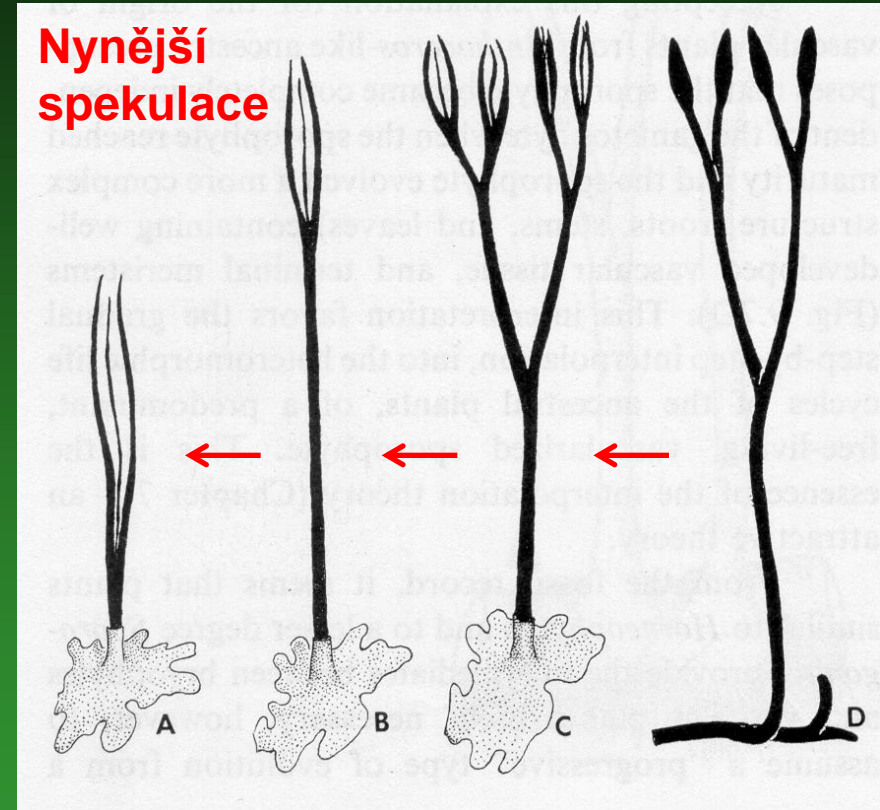


*Sporogonites* má podlouhle elipsoidní sporangia opatřená sloupkem

Fosilním dokladem hlevíků by mohl být spodnodevonský – **Sporogonites exuberans**



*Sporogonites* má podlouhle elipsoidní sporangia opatřená sloupkem



Celkem hlevíky zahrnují zhruba 6 rodů/ 240 druhů.

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

