



Fylogeneze a diverzita vyšších rostlin

Mechorosty

Petr Bureš



INVESTICE DO ROZVOJE VZDĚLÁVÁNÍ

Mechorosty

hlevíky



Hornworts

játrovky



Liverworts

mechy



Mosses

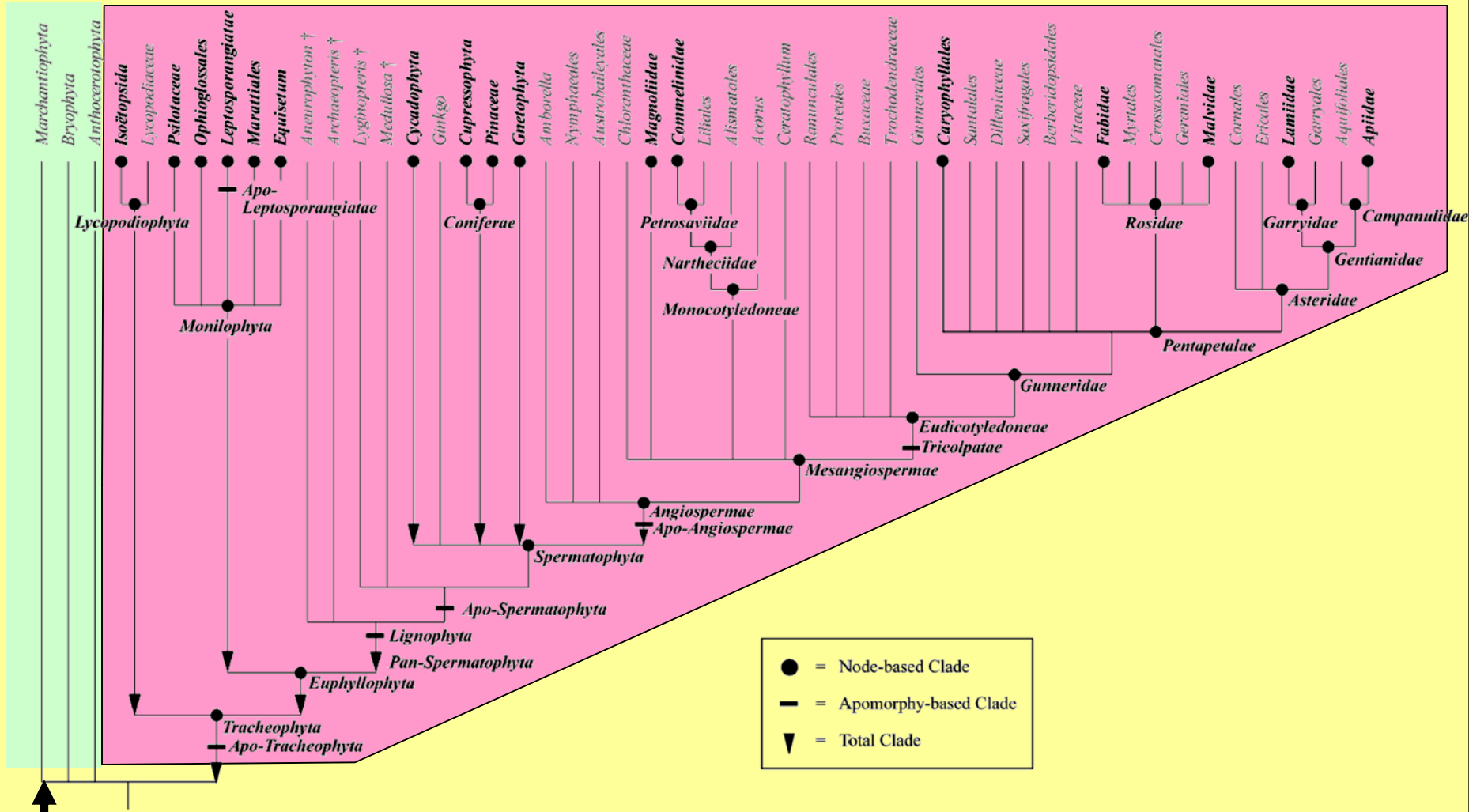
3 oddělení

játrovky (*Marchantiophyta*)

hlevíky (*Anthocerophyta*)

mechy (*Bryophyta*)

Tři samostatné větve v sesterské pozici ke zbytku vyšších rostlin



470 miliónů let

Drobné rostliny vlhčího prostředí, anatomicky velmi jednoduché, někdy bez cévních svazků často s jednoduchými vodivými pletivy

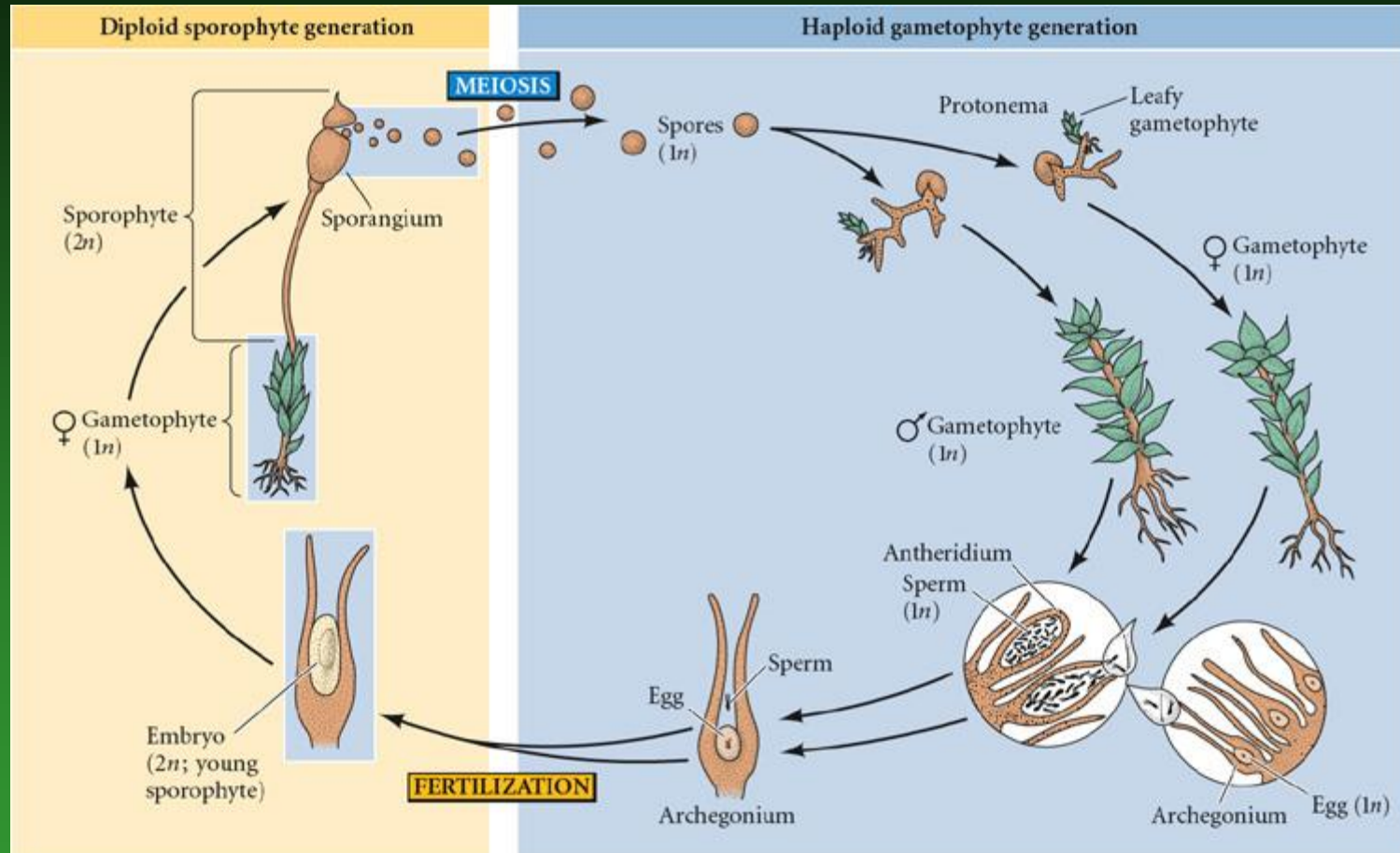


Drobné rostliny vlhčího prostředí, anatomicky velmi jednoduché, někdy bez cévních svazků často s jednoduchými vodivými pletivy



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

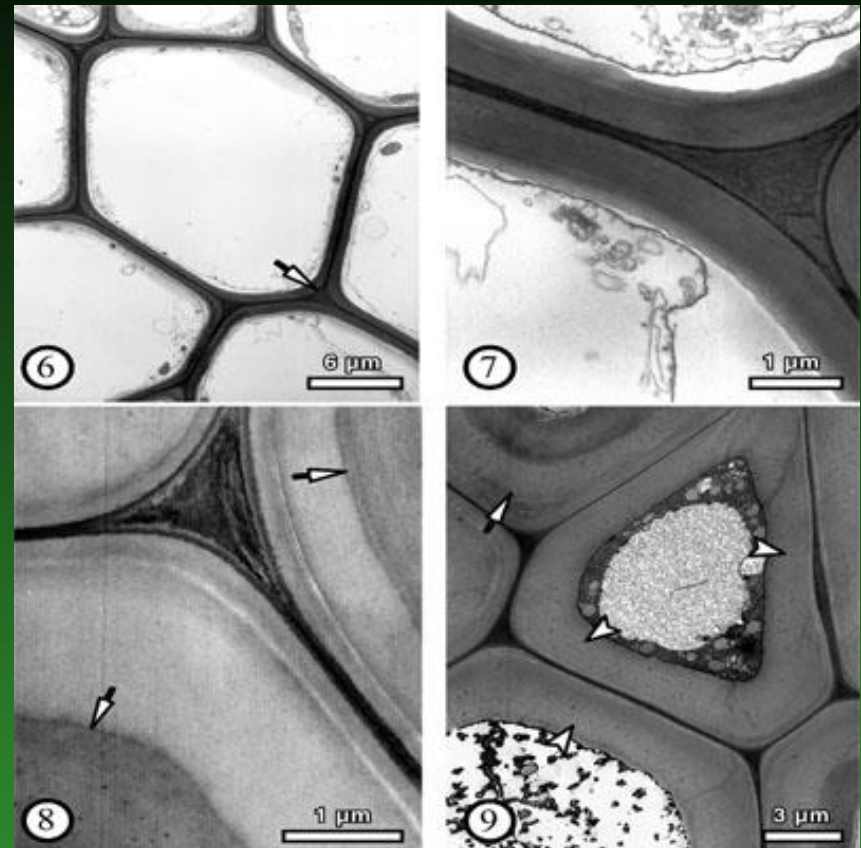
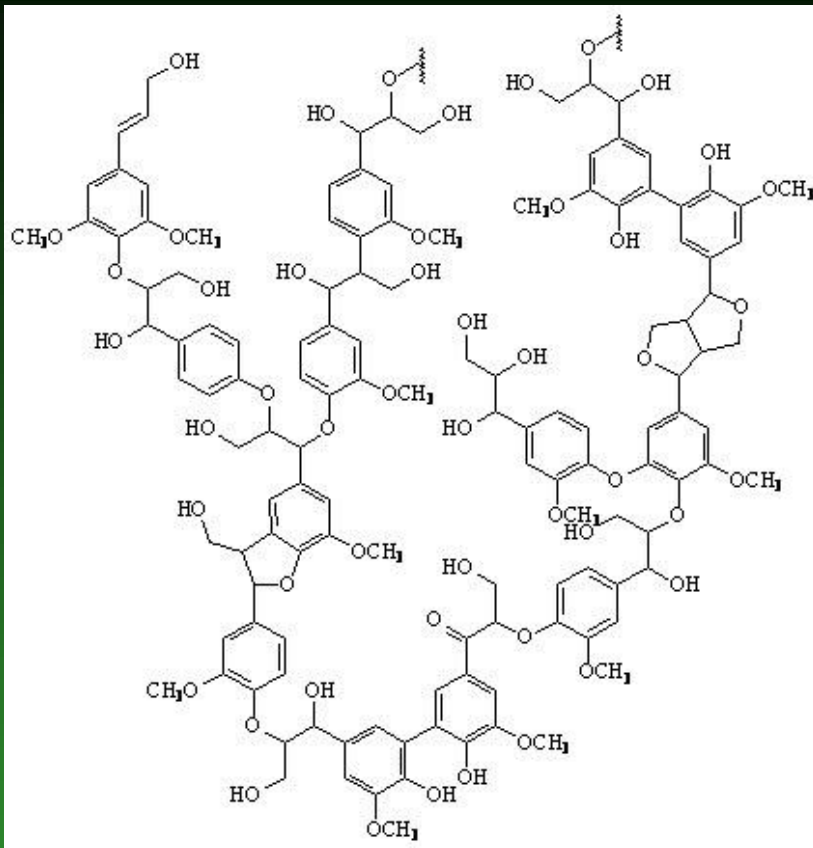
Rodozměna heteromorfická - gametofyt převládá



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





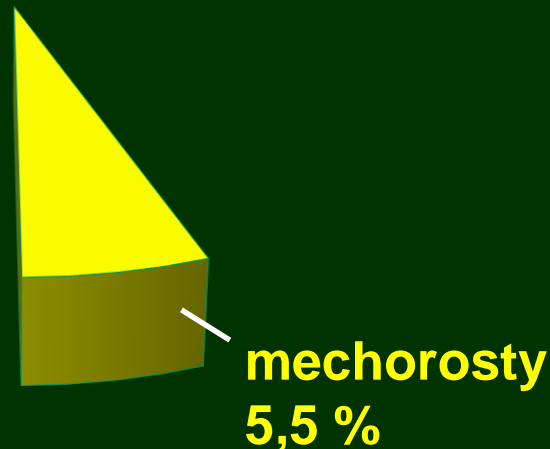
Na rozdíl od ostatních vyšších rostlin nemají mechorosty lignin,

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



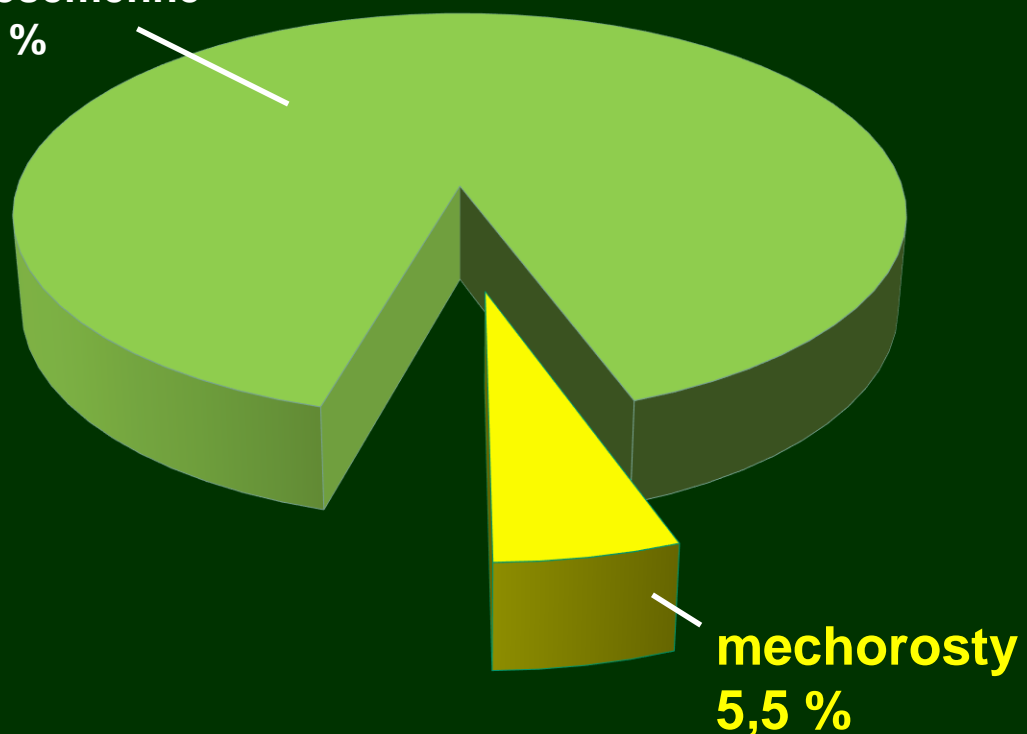
Počty popsáných druhů

mechorosty	16 240
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 %

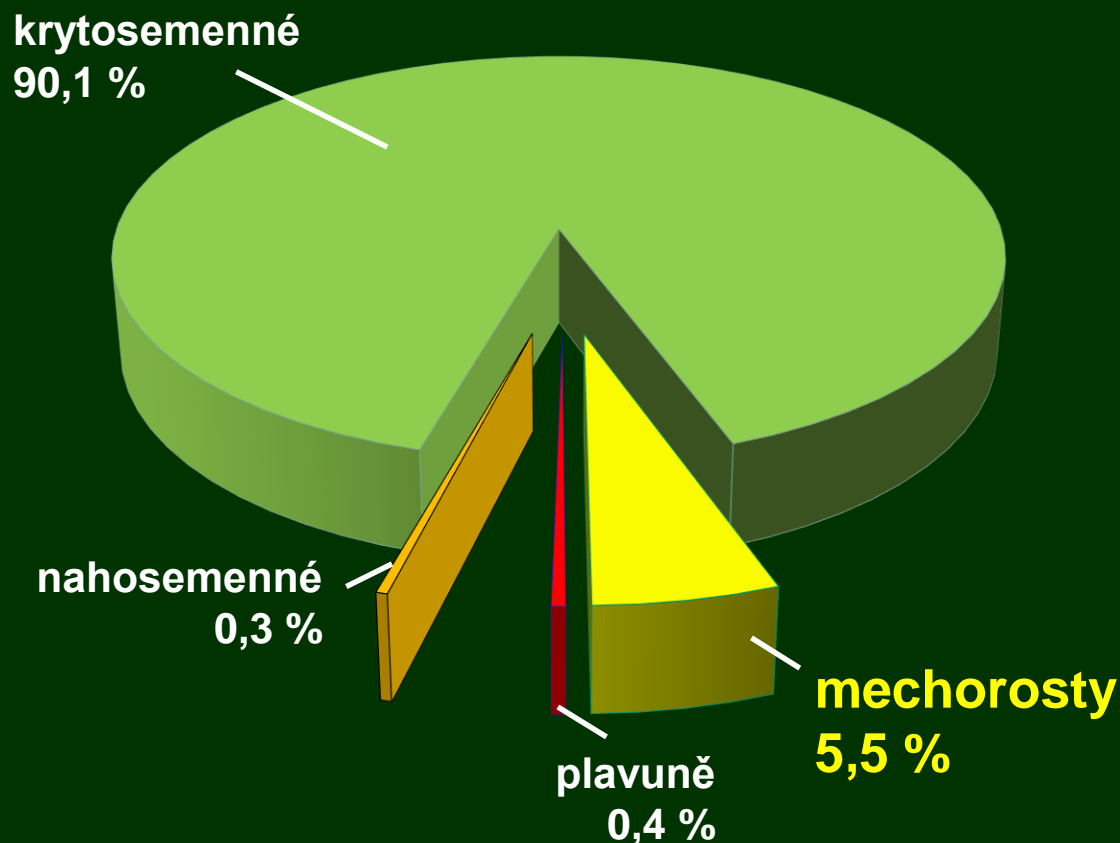


Počty popsáných druhů

mechorosty	16 240
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

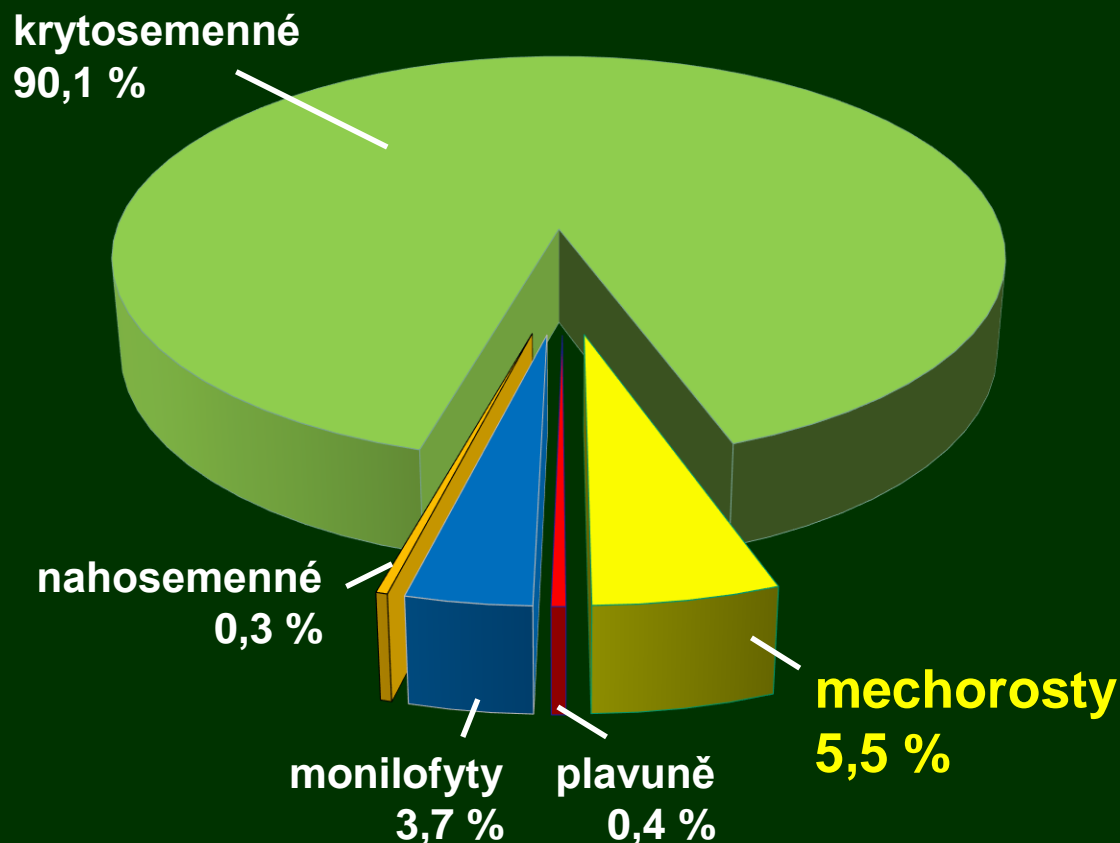


Počty popsáných druhů

mechorosty	16 240
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

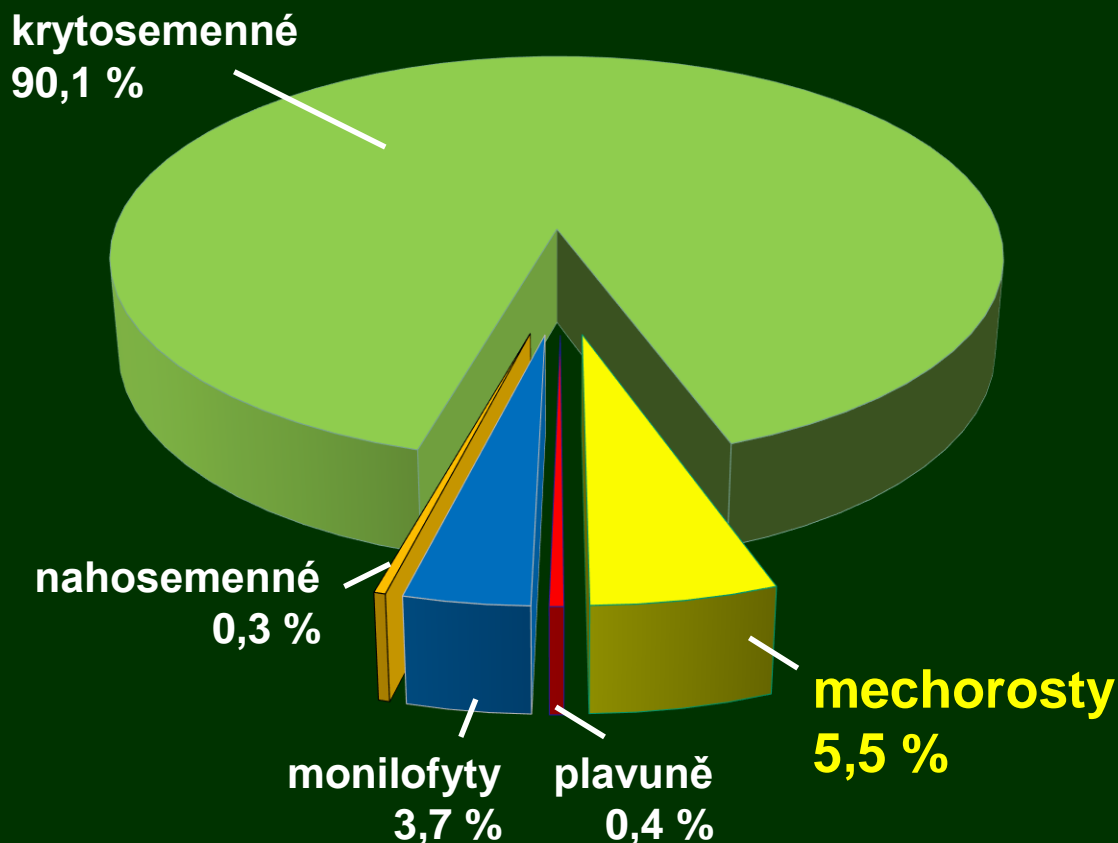


Počty popsáných druhů

mechorosty	16 240
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 popsanych druhů

mechorosty	16 240
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



1

mm



Lepidozia sp.

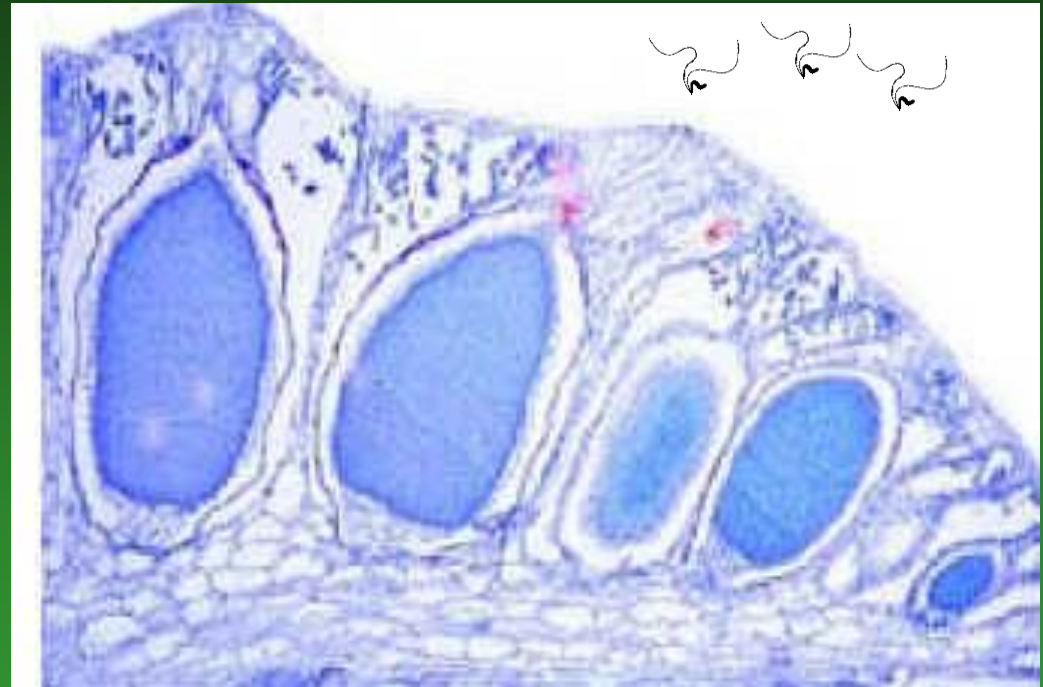
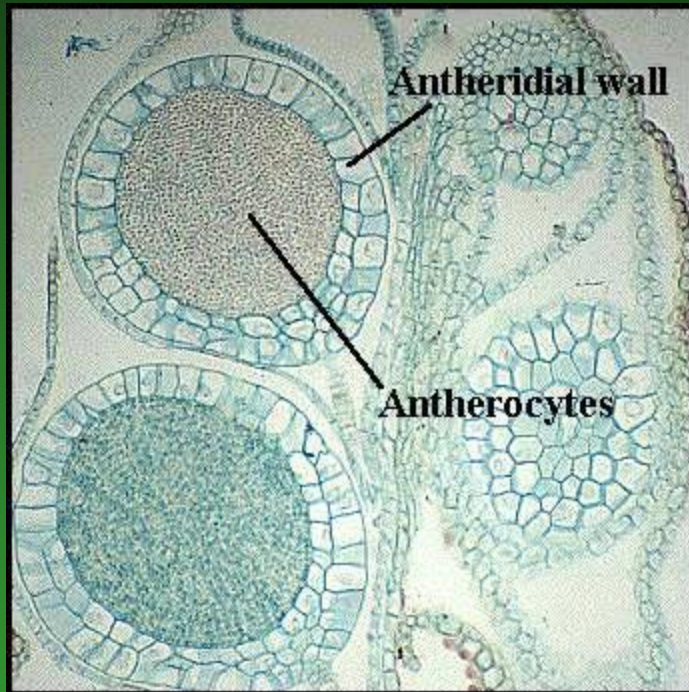


Buxbaumia aphylla

Antheridia (pelatky) – kulovitá nebo elipsoidní,

– stopkatá nebo ponořená

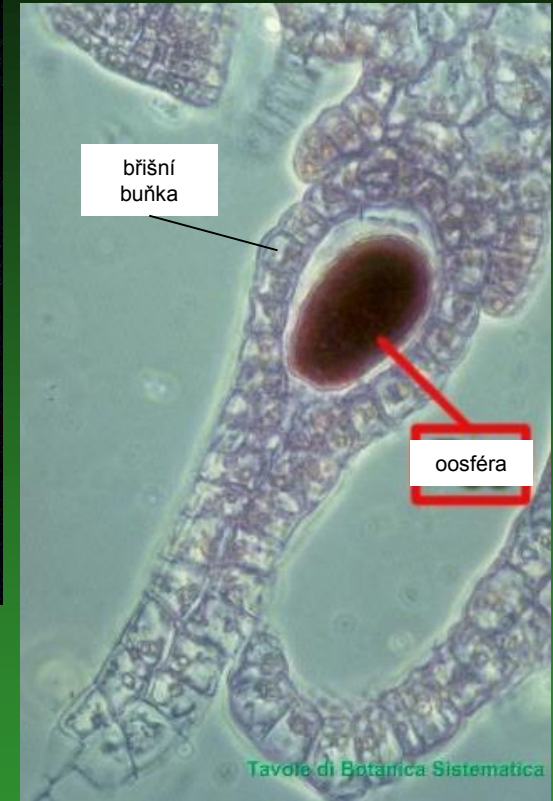
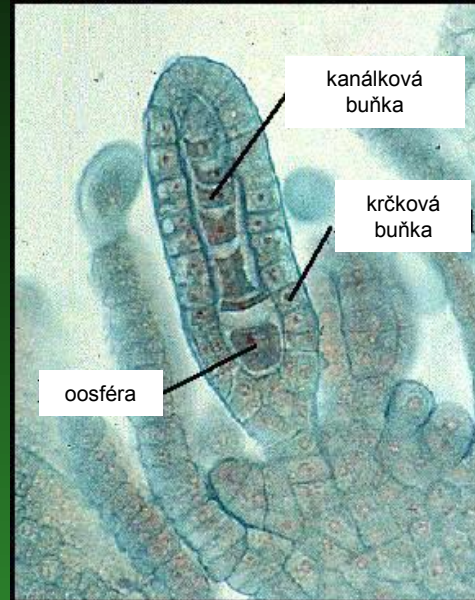
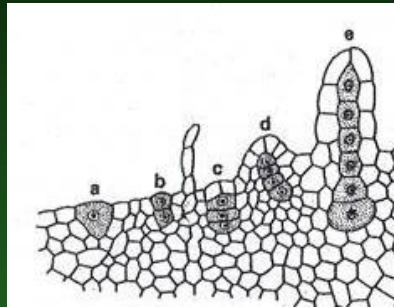
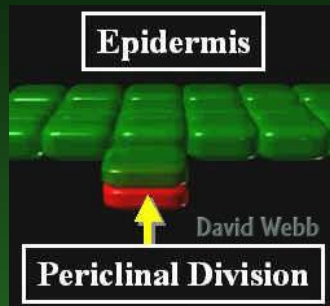
– tvoří mnoho **dvoubíčíkatých spermatozoidů**



Každý antherocyt = spermatogenní buňka se při dozrání 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

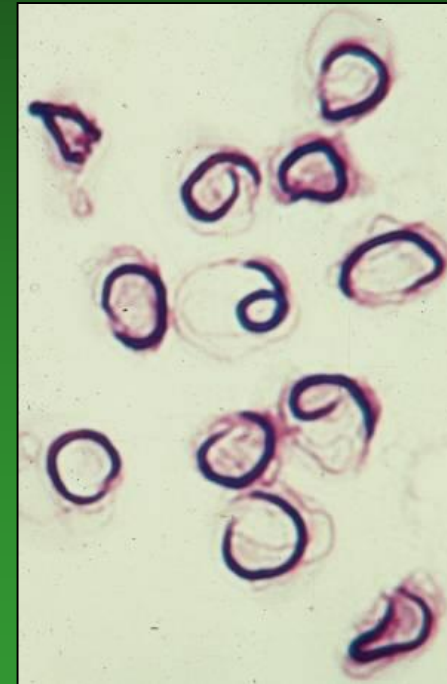
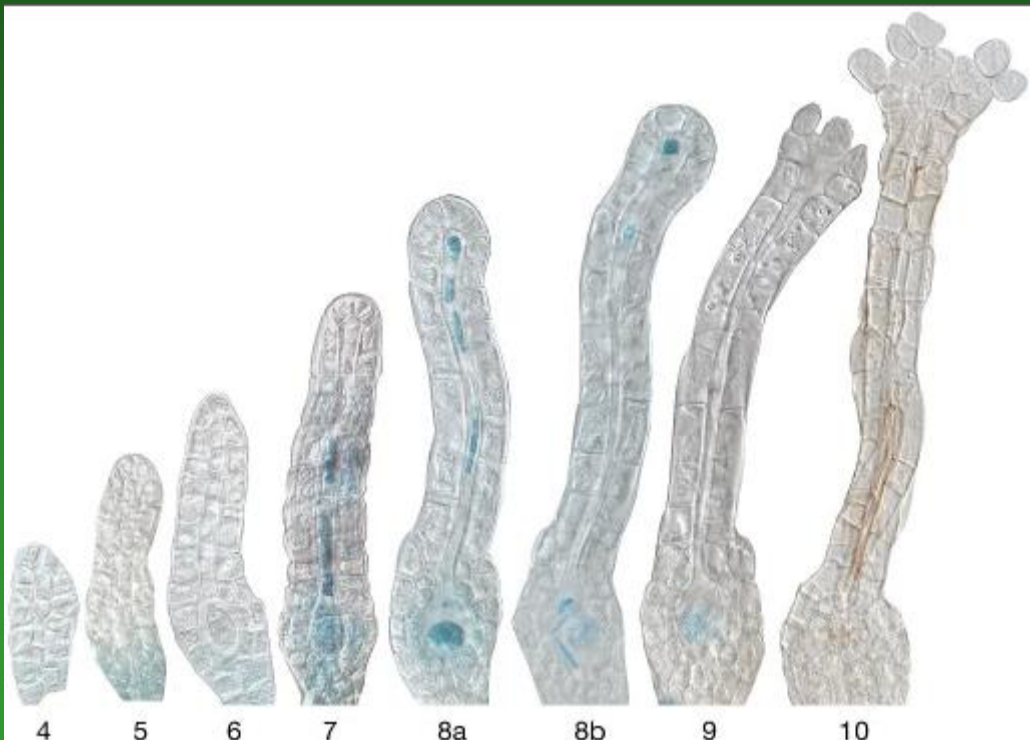


- lahvicovitého tvaru
- s 1 oosférou,
- jednovrstevný obal
- s buňkami
 - kanálkovými
 - krčkovými
 - břišními

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

„Lákání“ spermatozoidů

- ústí krčku archeonia 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



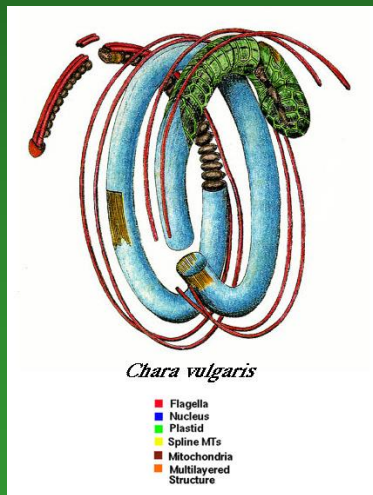
Stavba spermatozoidů

spirální tvar: 1–1,5 otočky, 10–100 μm dlouhé – jako u parožnatek

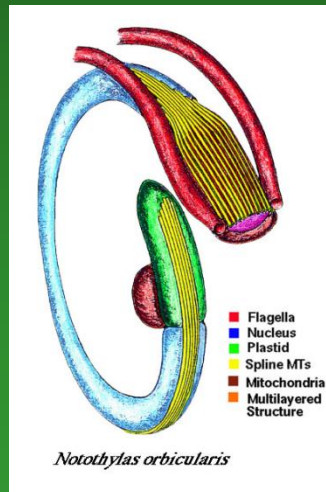
bičíky nasedají na hlavičce (apikálně)

většina těla = jádro

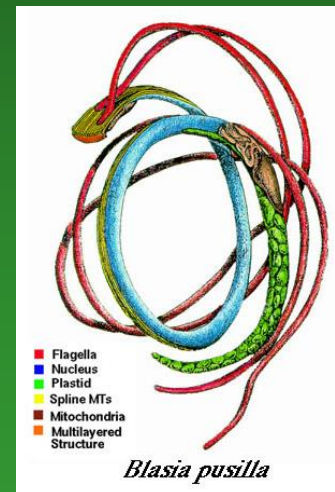
„páteřní“ výztuha = podélný svazek mikrotubulů



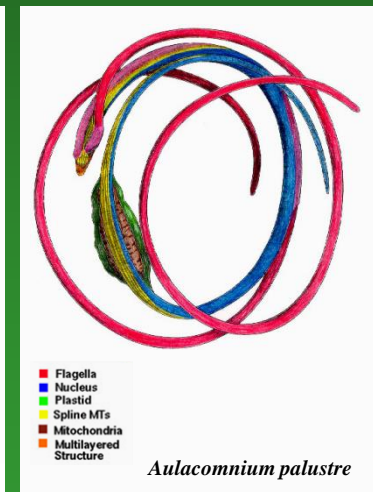
parožnatky



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



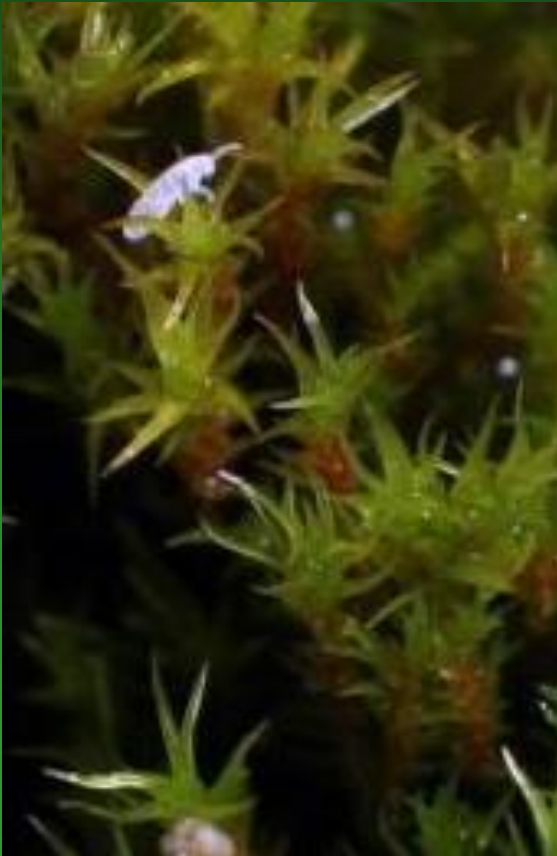
*Bazzania
trilobata*

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
chvostoků
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*

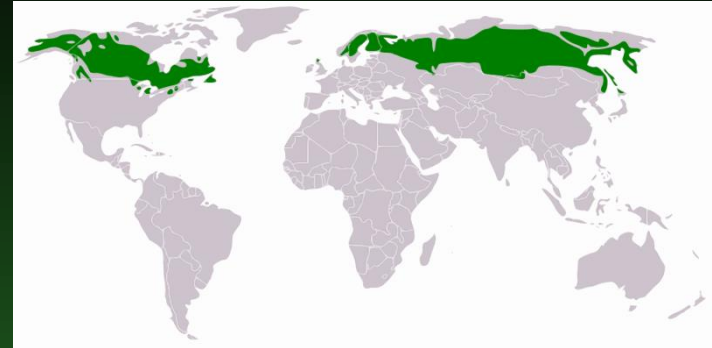


dokonce i v proudící vodě



mech pramenička *Fontinalis antipyretica*

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

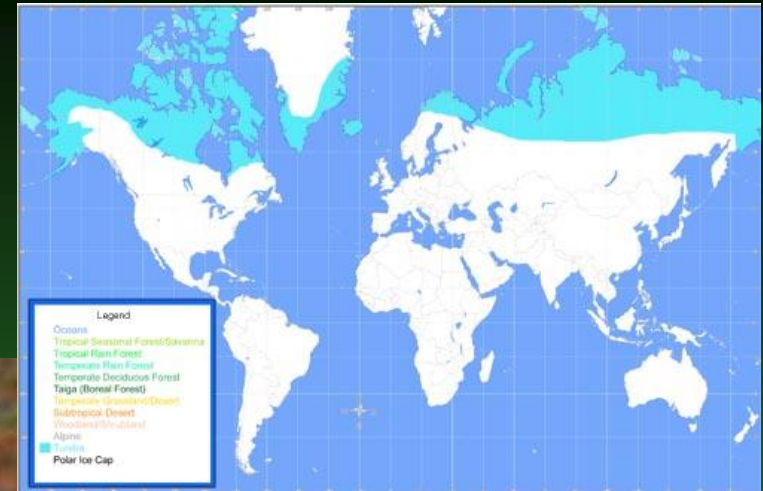


boreální pásmo –

taiga



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



arktická
klimatická zóna

tundra

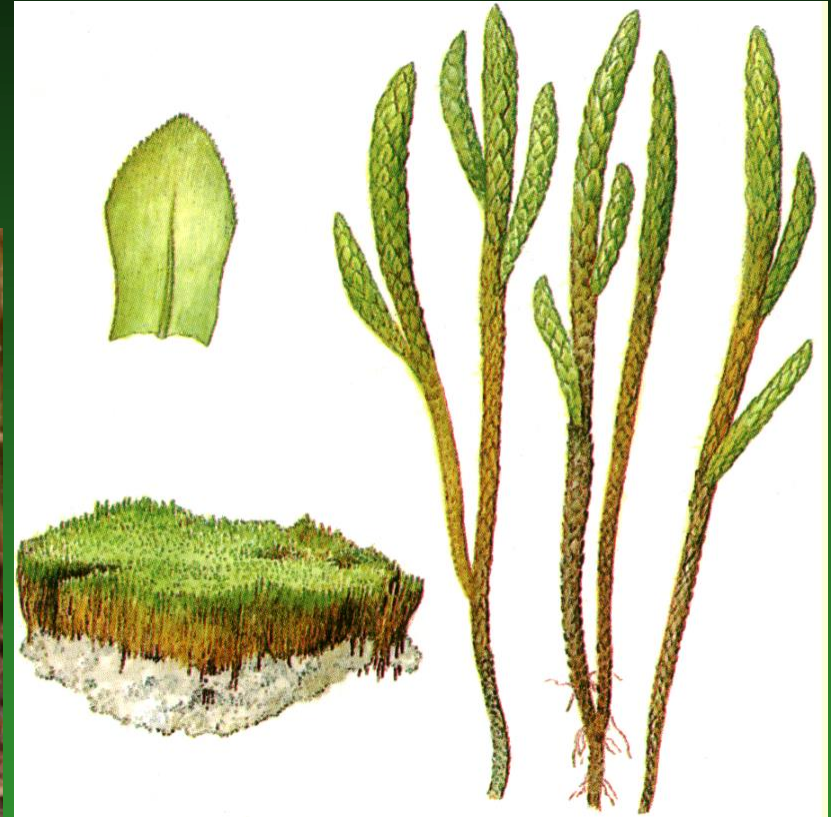
Vazbou na chlad a vlhko
vymezují mechorosty
geograficky a výškově vegetaci
v jejíž skladbě dominují



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 orepzoides*, *T. williamsoniana* –
na snímku klade samička vajíčka do
mechu)



tobolky mechů
zobou kuřata
bělokura
sněžného
*Lagopus
lagopus*



vodní mechy
žerou larvy
chrostíků rodu
Zelandopsyche



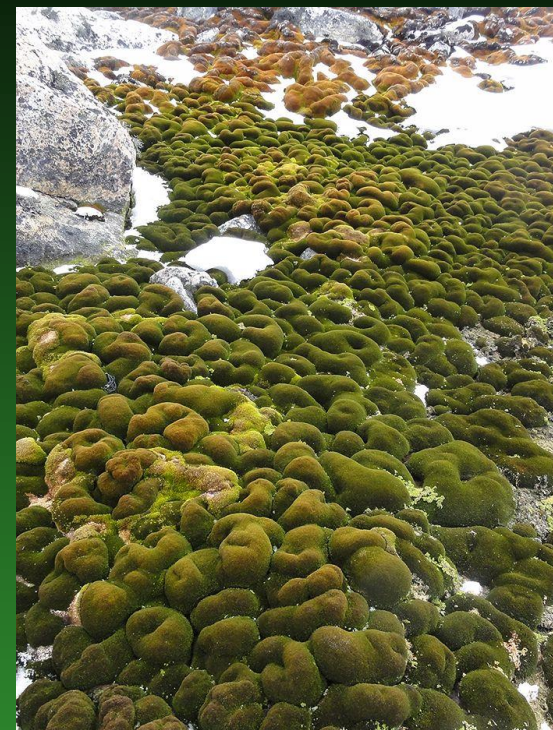
Evoluční neúspěch mechorostů? (v souboji s cévnatými rostlinami)

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



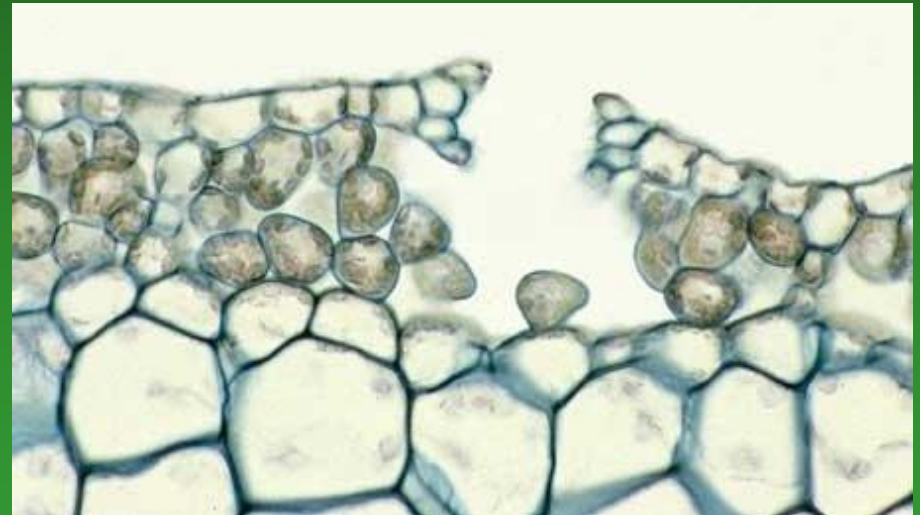
Oddělení *Marchantiophyta* (jätrovky)





Nemají regulovatelné průduchy na sporofytu jako mechy a hlevíky

Na gametofytu však mohou mít trvale otevřené otvory



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

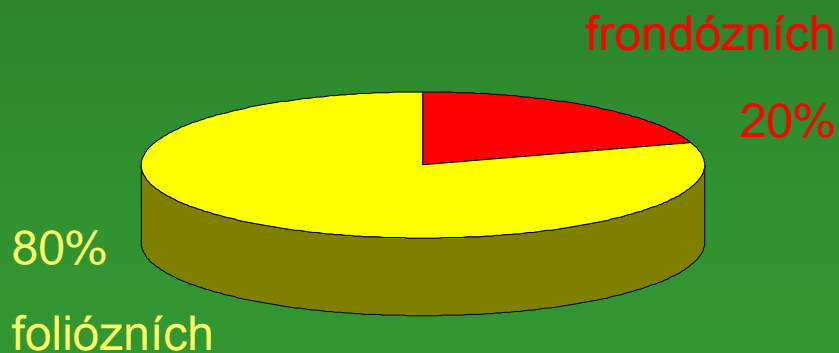


Bazzania

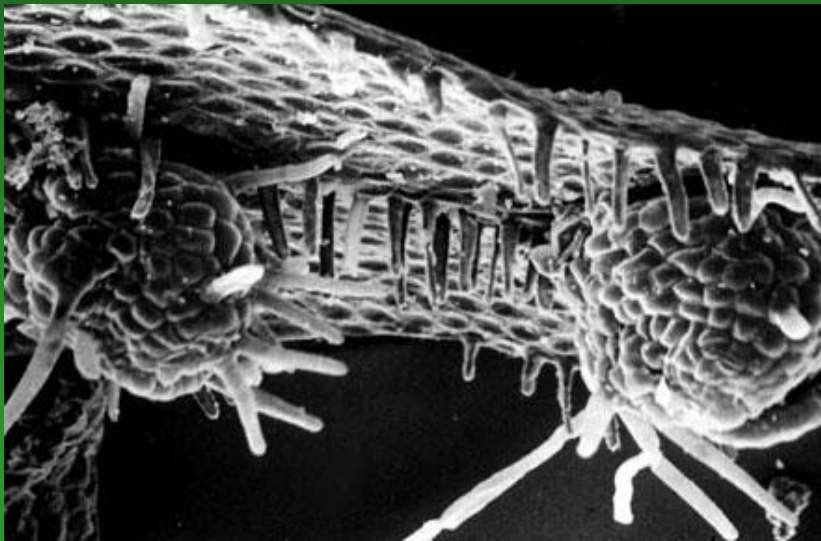


Conocephalum

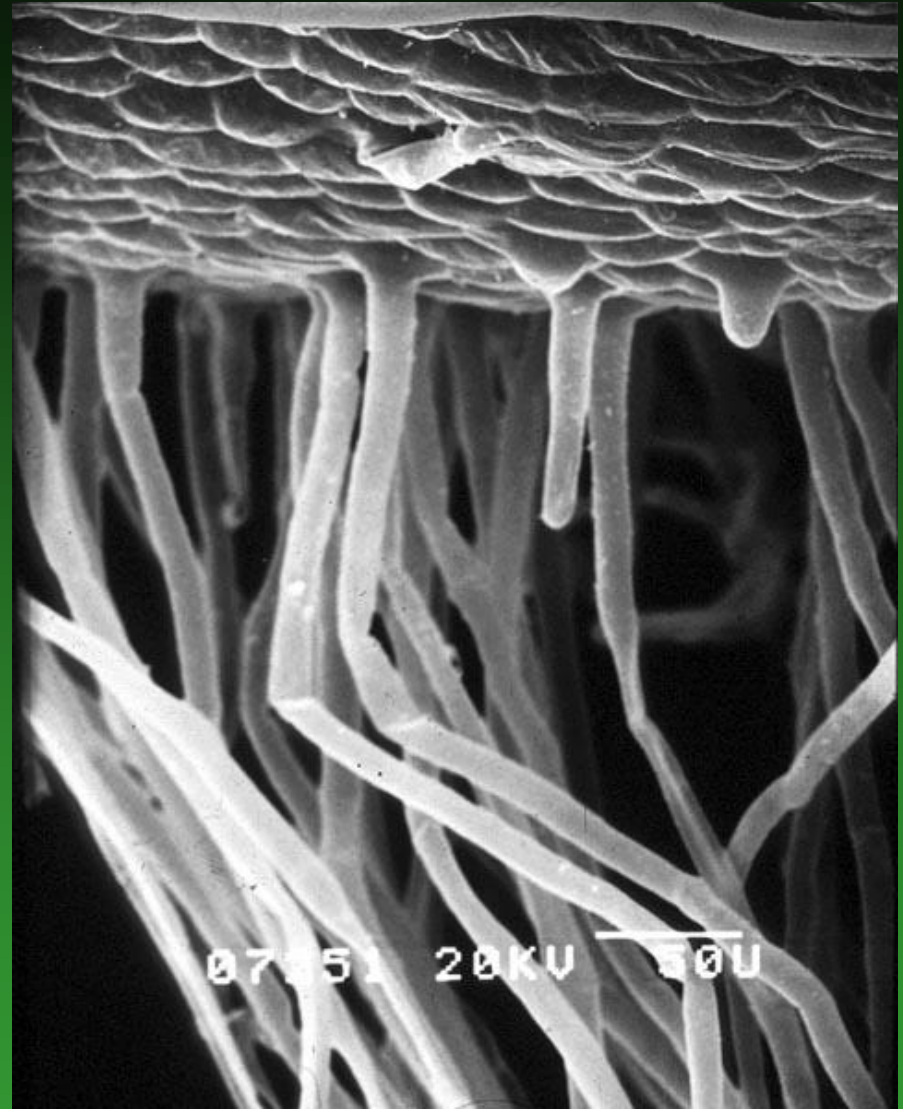
Marchantia



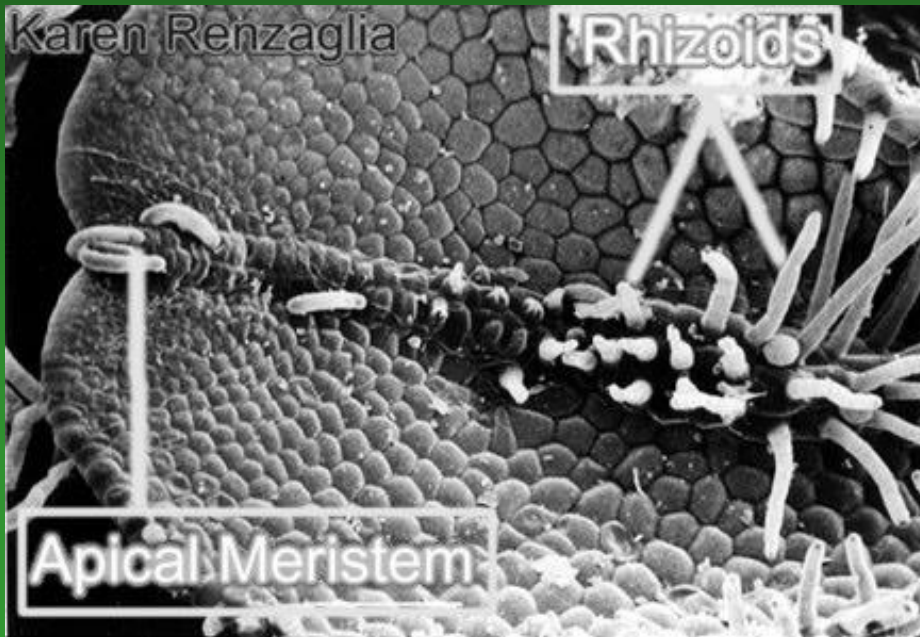
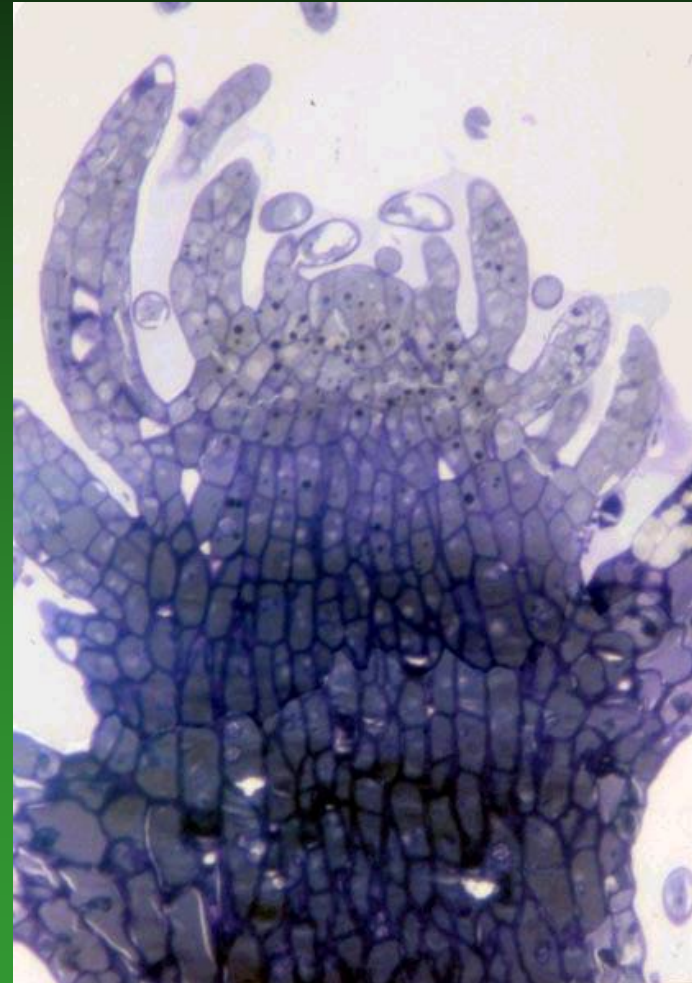
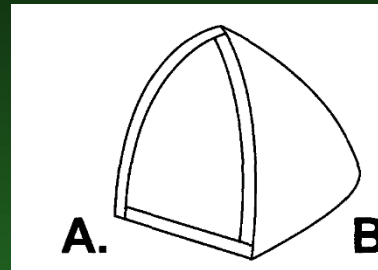
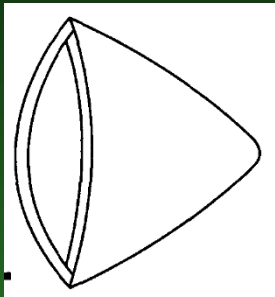
**Rhizoidy hyalinní,
jednobuněčné** – na středním
žebře laloků u frondózniích, poblíž
břišních lístků u foliózních)
mohou mít mykorrhizu



Metzgeria



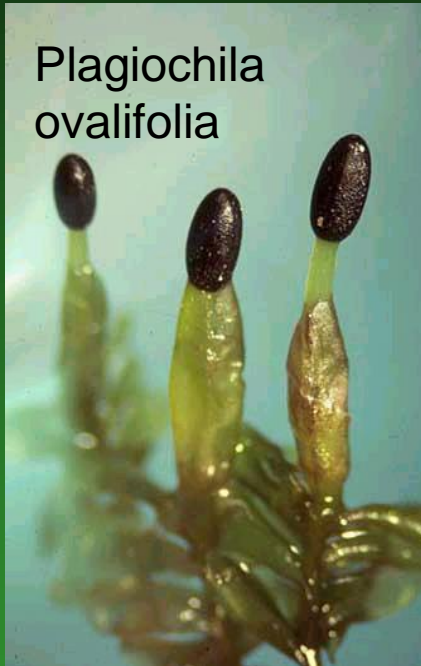
Terminální buňka gametofytu dvouboká nebo trojboká (tetraedrická), buňky odděluje do dvou nebo třech směrů.



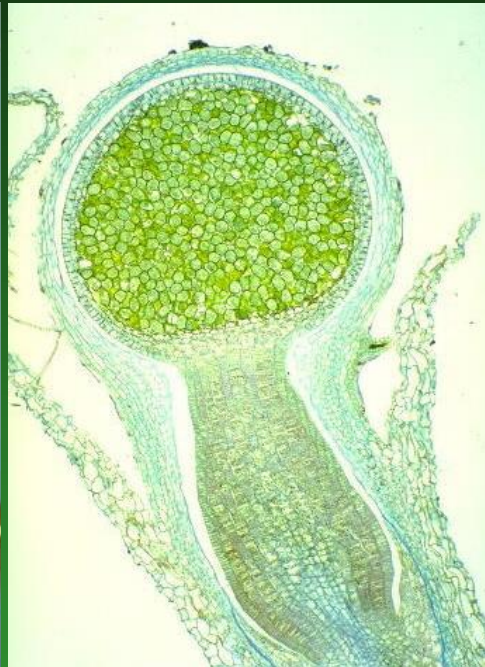
**Tobolka kulovitá
nebo elipsoidní,**

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

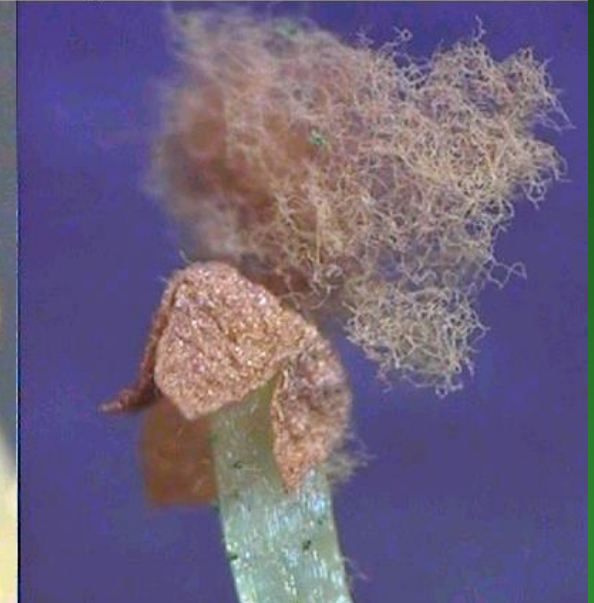
**Otvírá se obvykle čtyřmi chlopněmi či
nepravidelným rozrušením stěn.**



**Plagiochila
ovalifolia**



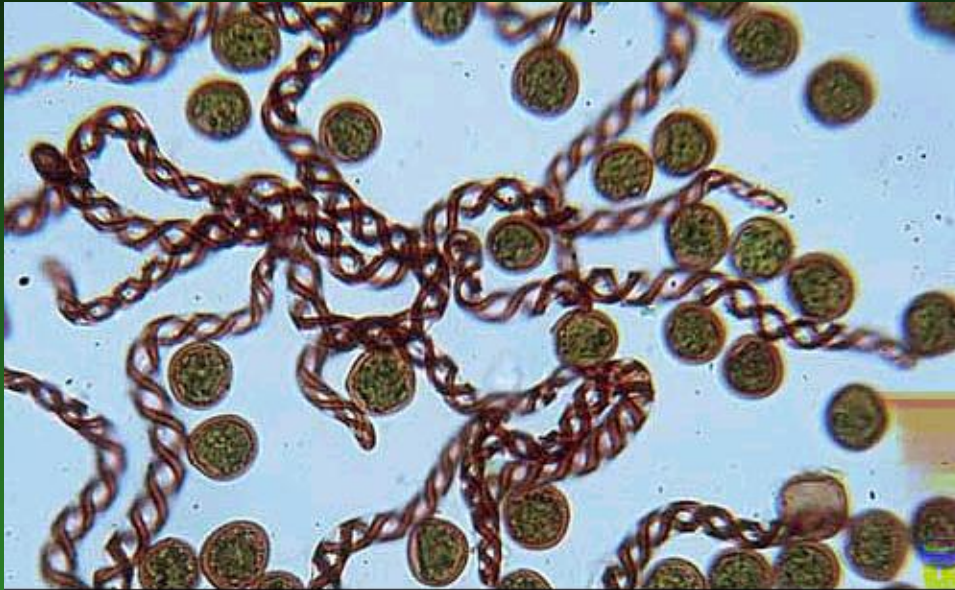
**Liverwort capsule (PELLIA) before and after dehiscence.
The brown fluff on the right is a mass of elaters.**



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

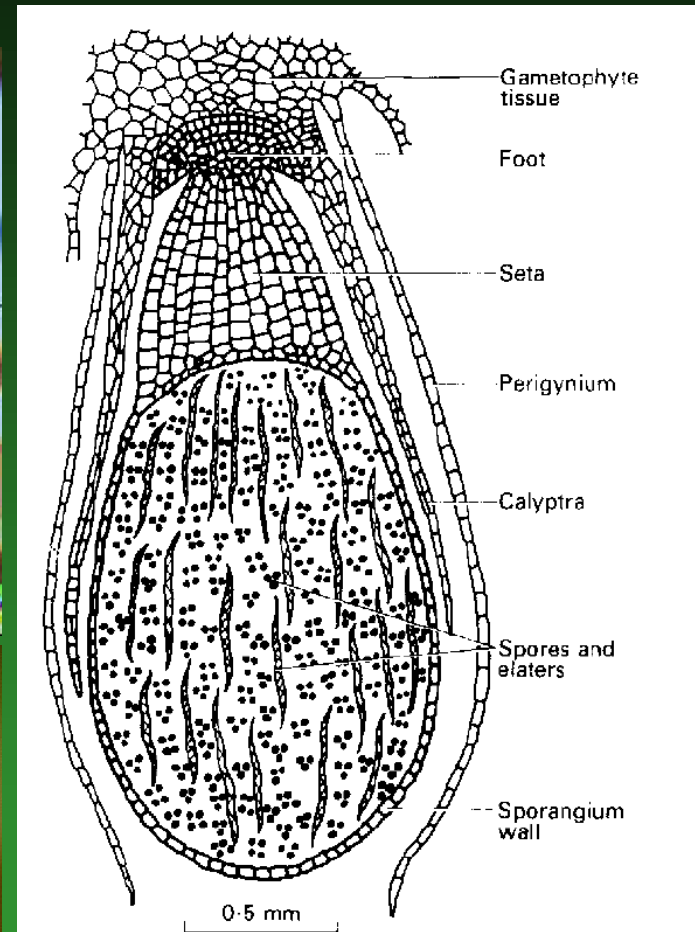
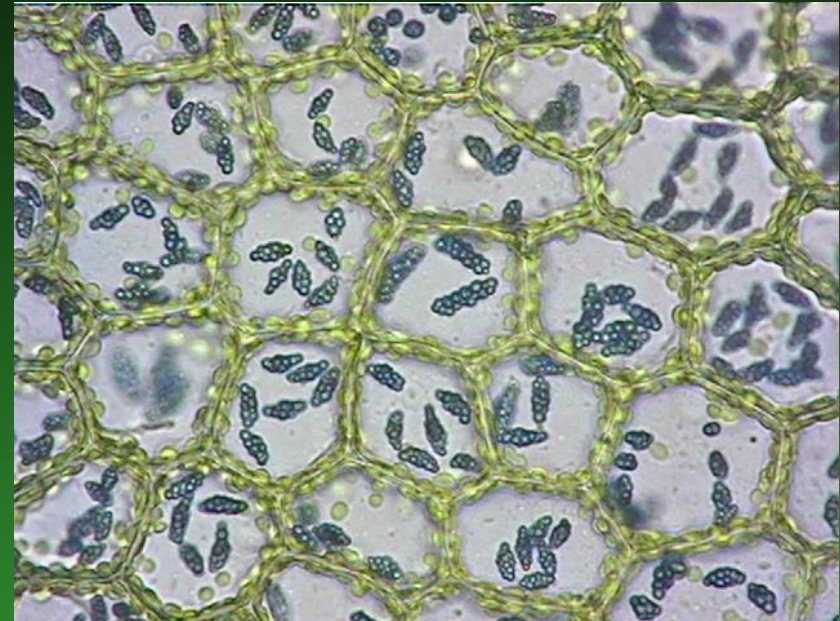


Figure 5.8 *Marchantia polymorpha*. Longitudinal section of sporophyte rupturing the calyptra. Note the parallel alignment of the elaters. (After Parihar. 1967. *Bryophyta*. Central Book Depot, Allahabad.)

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

Vznikla z endoplazmatického retikula.

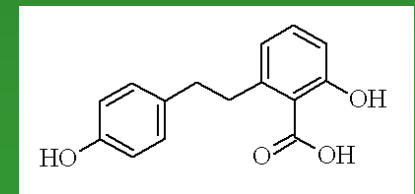
Pach jejich olejů odrazuje živočichy od konzumace jatek; oleje mají i antimikrobiální účinky a některé se osvědčily i při výrobě léků k léčbě rakoviny



Calypogeia peruviana

Lunulariová kyselina

– růstový regulátor (inhibitor) jatek



Fáze protonematu redukovaná na několik buněk

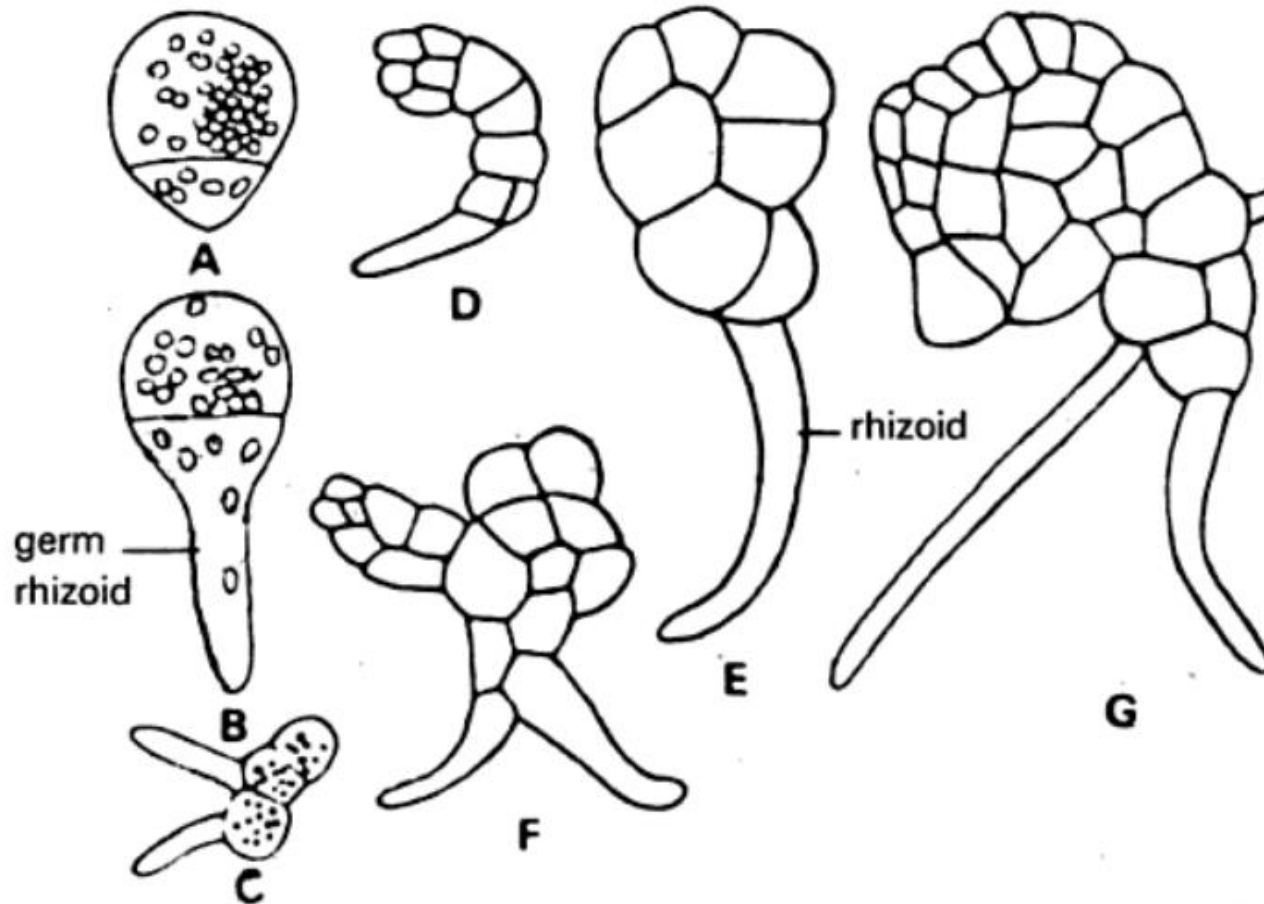
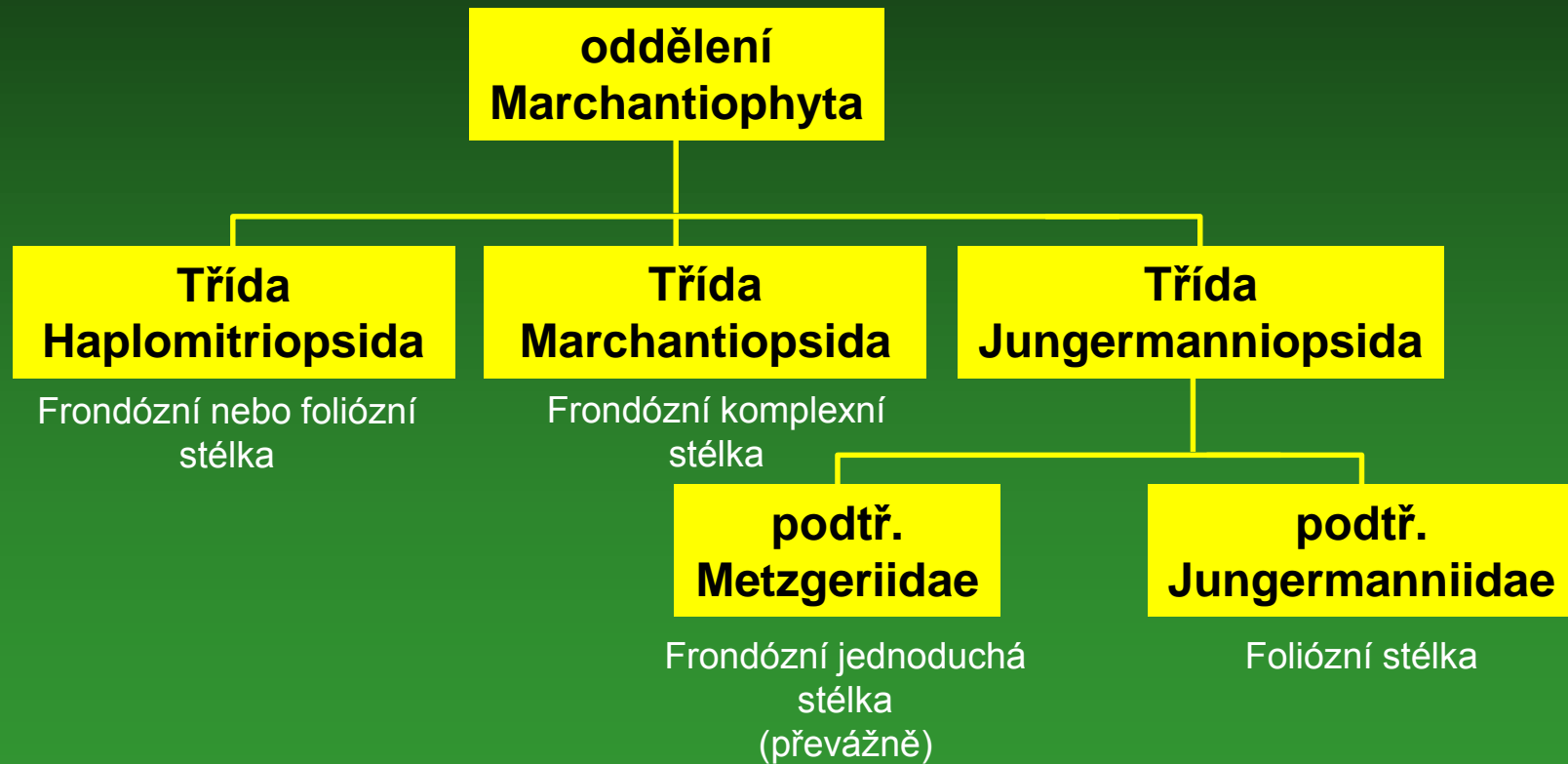


Fig. 1.8 A-G. Stages in the germination of spore in *Marchantia* sp. A. First division of the spore. B. Germ-rhizoid formation. C-F. Early stages of thallus development. G. A row of marginal cells makes its appearance towards the apex. (A-E, After Inoue, 1960; F, G. After O'Hanlon, 1926).

Vnitřní klasifikace a zástupci játrovek.

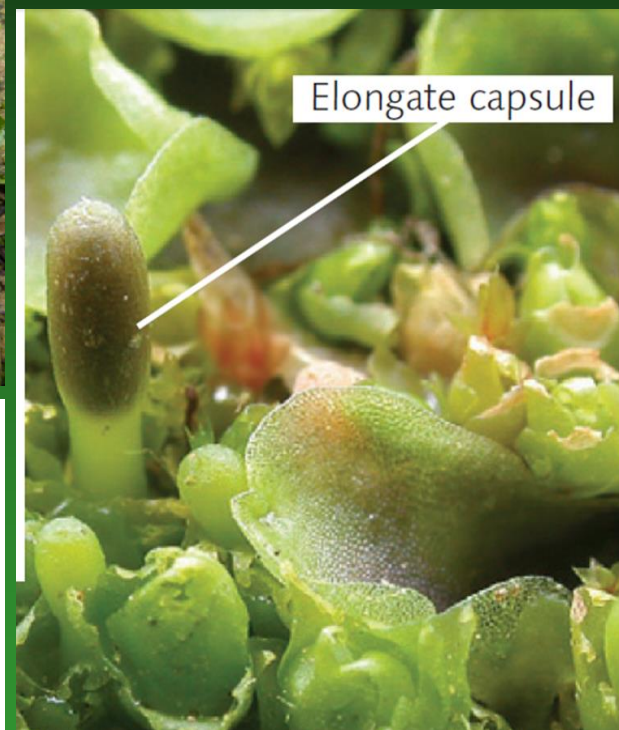
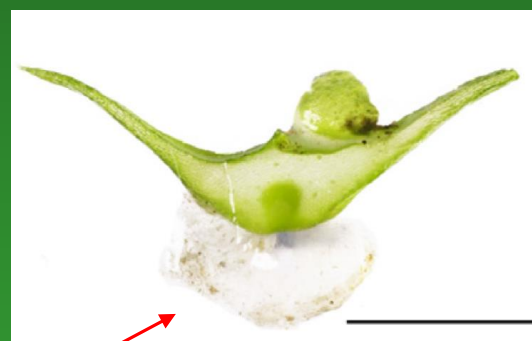
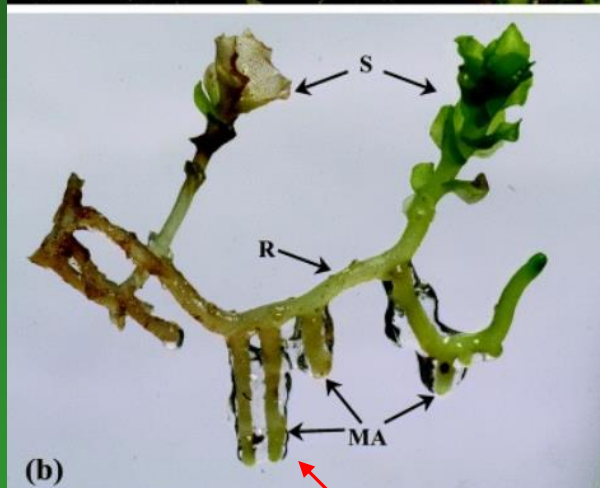
ca 350 rodů / 5 000 druhů



1. tř. *Haplomitriopsida*

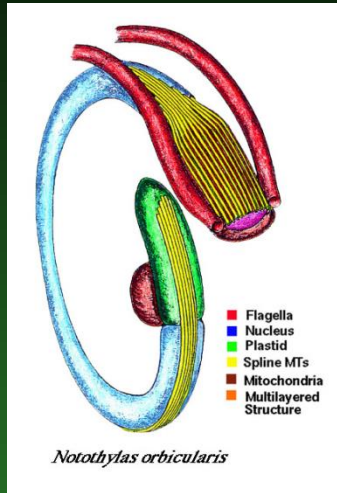
– malá skupina (3 / 18),
sesterská ostatním jatrovkám,
v Evropě jen *Haplomitrium hookeri*
v ČR v Krkonoše a Hrubý Jeseník

Stélka foliozní (*Haplomitrium*) nebo frondozní (*Treubia*)



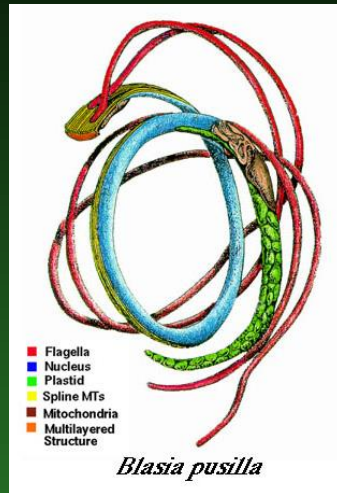
epidermální buňky produkují sliz

Spermatozoidy s velkým bazálním tělískem a širokým jádrem



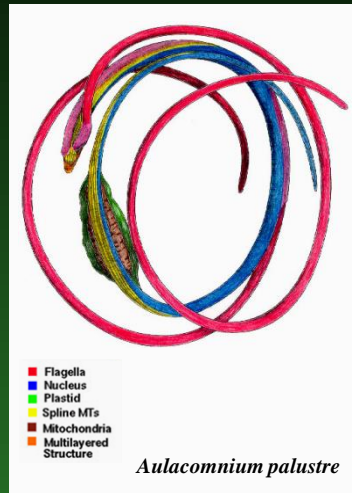
Notothylas orbicularis

hlevíky



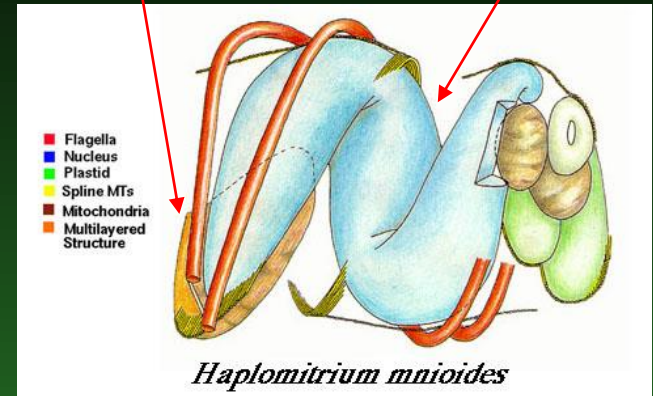
Blasia pusilla

játrovky



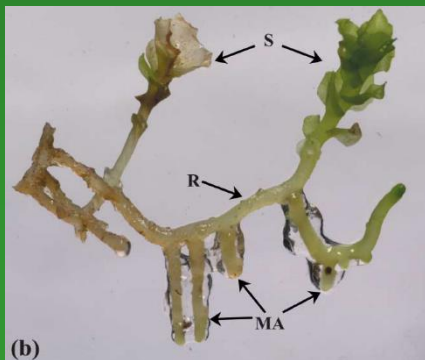
Aulacomnium palustre

mechy

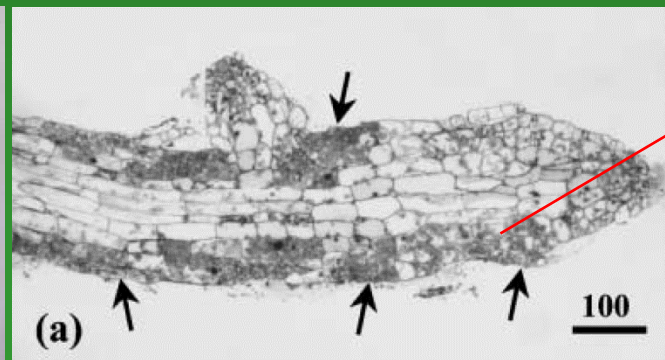


Haplomitrium mnioides

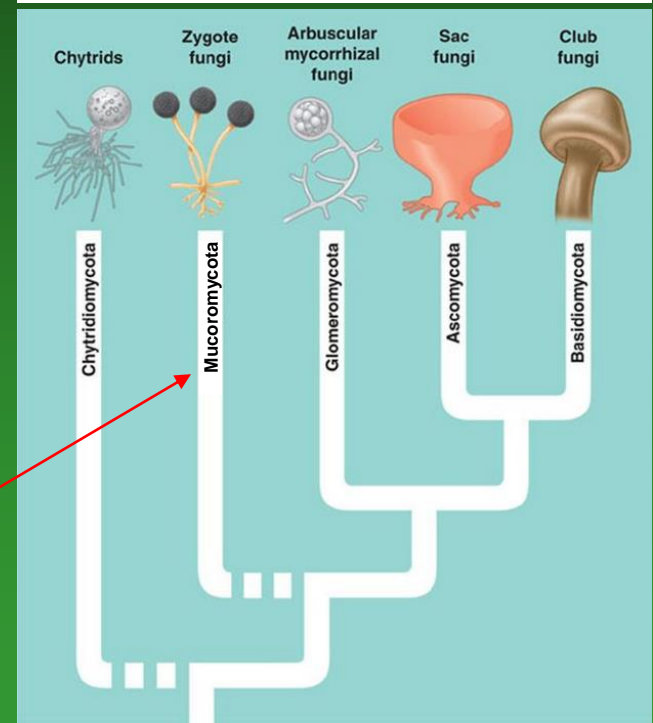
Endomykorrhiza nikoli s glomeromykoty jako ostatní játrovky, ale s mukoromykoty



(b)



(a)



Haplomitrium

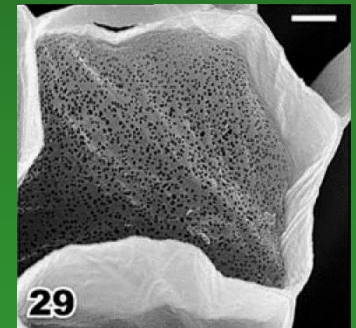
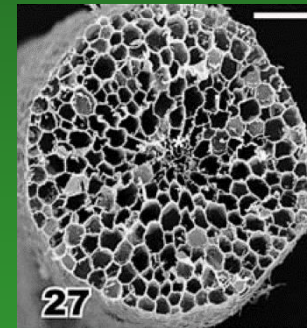
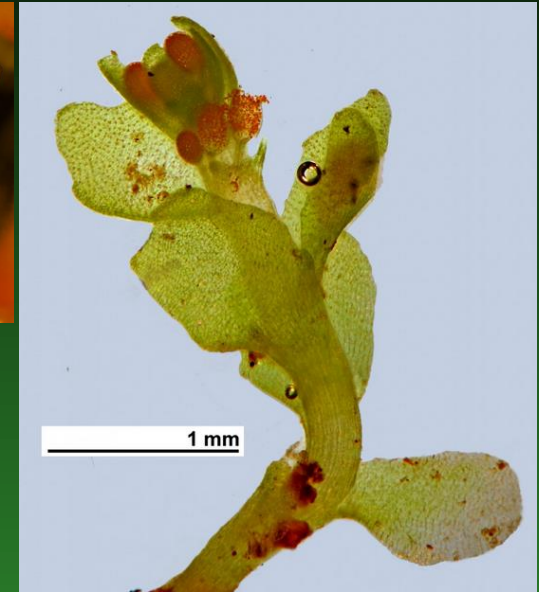


horizontální oddenky bez rhizoidů



vícevrstevné obaly archegonií

gametangia roztroušeně po lodyžce



vodivé svazky jak v oddenku tak v lodyžce;
perforované napojení hydroid;
otvory odvozené od plazmodezmat

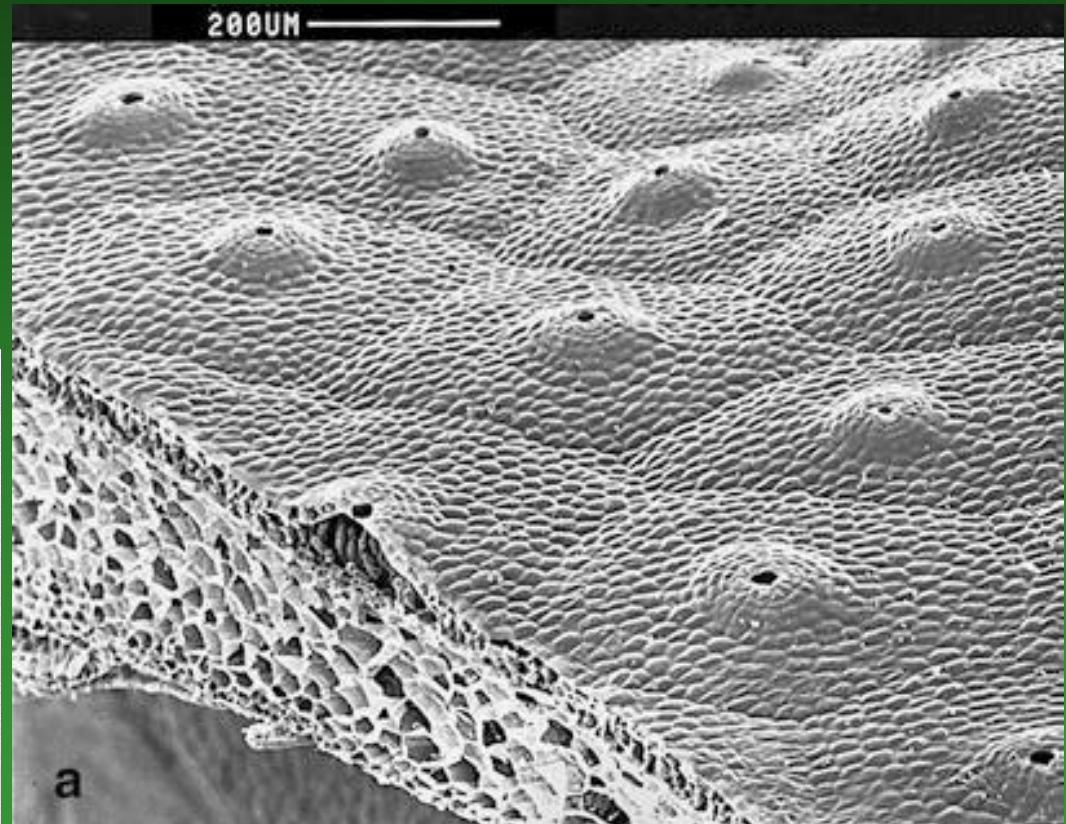
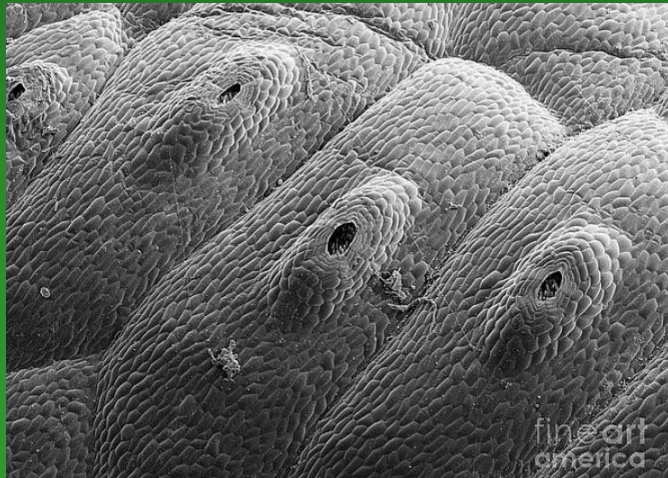
2. tř. *Marchantiopsida* – gametofytní stélka frondózní s komplexní stavbou

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 objekt – snadno dostupná – nabízí k demonstraci řadu znaků jätrovek

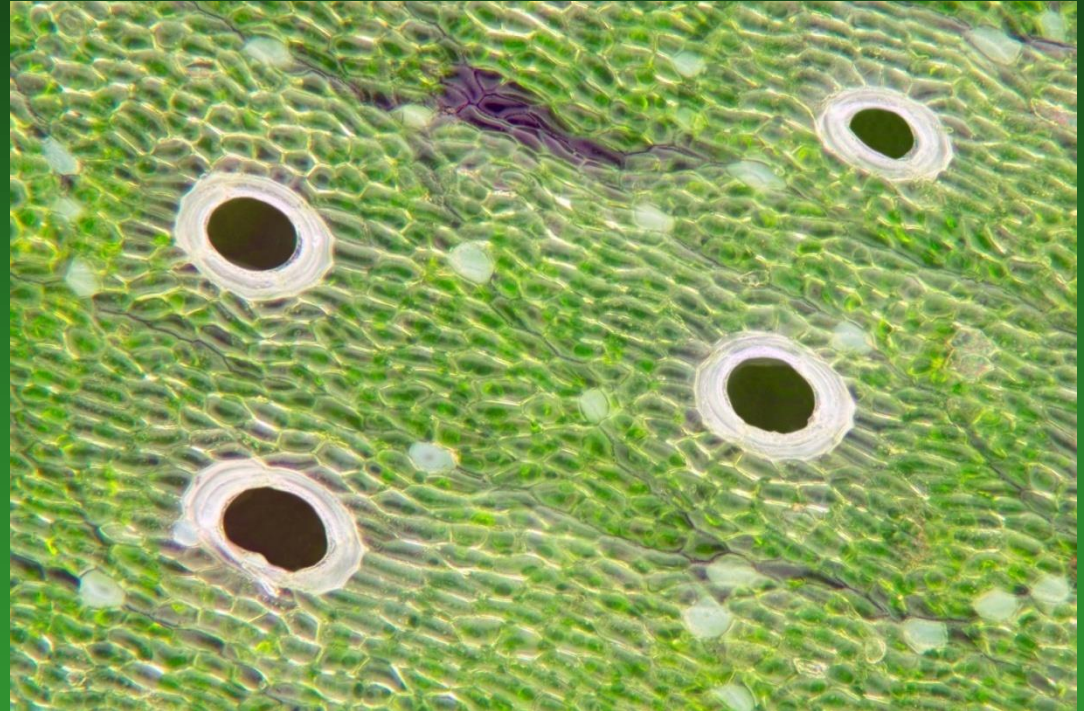
Fronďovní stélka komplexní = diferencovaná na **kompartmenty** (vzduchové dutiny - jeví se na stélce jako políčka) kryté epidermis. Uprostřed „políček“ **dýchací otvor**



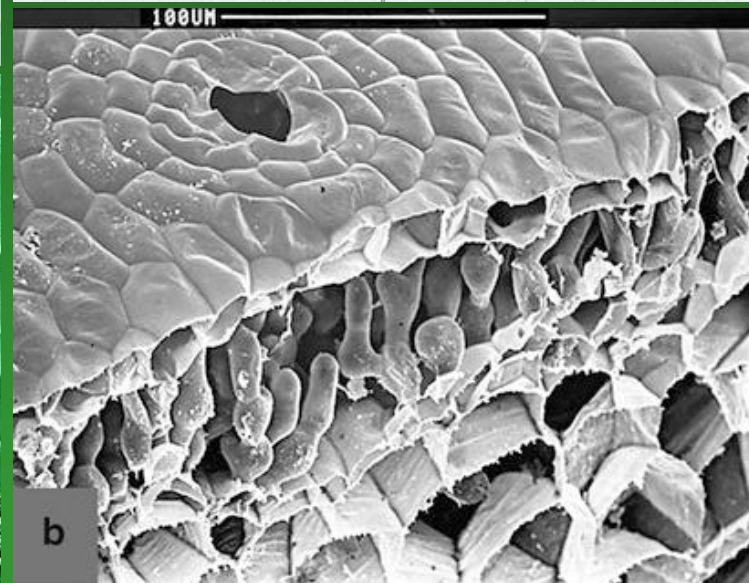
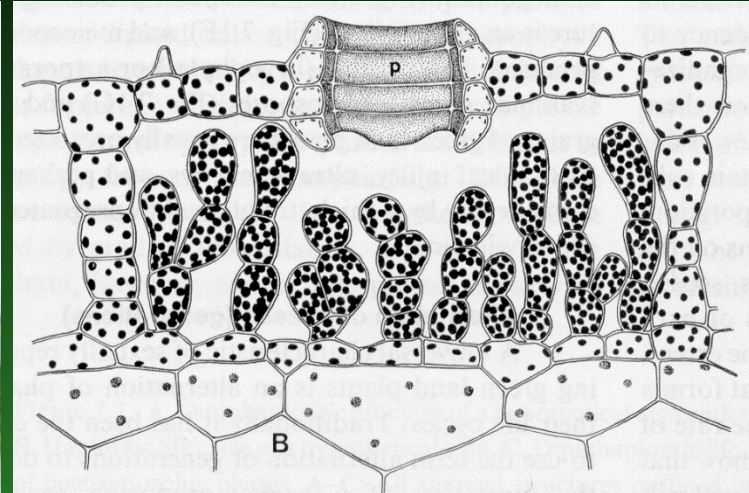
Svrchní epidermis gametofytu kryta tenkou **kutikulou**

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

Otvory ale umožňují transpiraci i příjem CO_2



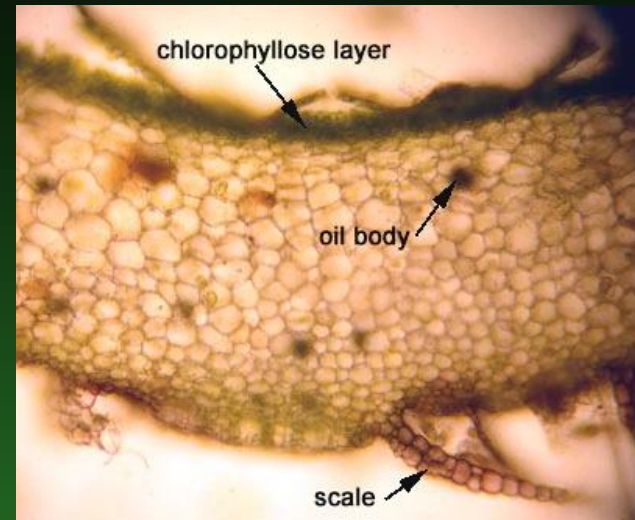
V komůrkách pod otvory – fotosyntetizující filamenta – **pseudomezofyl** tvořený buňkami s množstvím chloroplastů – obdoba chlorenchymu listů jiných rostlin



Pod vrstvou fotosyntetizujících filament – je **vícevrstevný parenchym** se zásobním škrobem

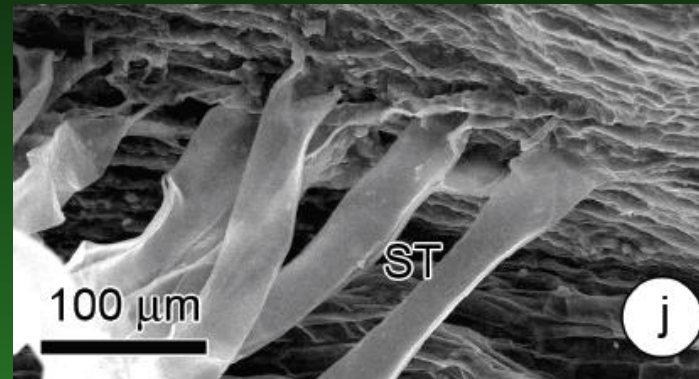
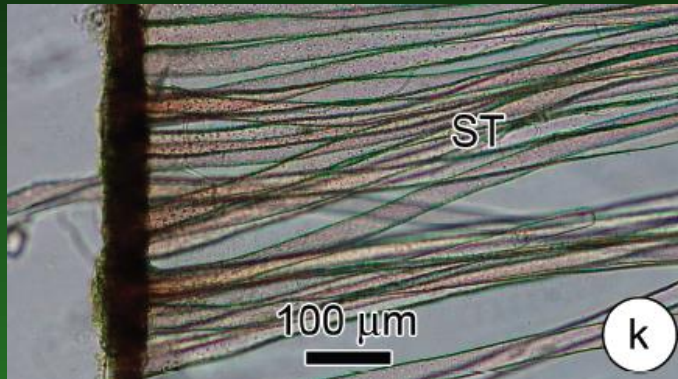
Některé buňky parenchymu obsahují **jednotlivá olejová tělíska**

Na spodní epidermis kromě jednobuněčných rhizoidů i příčné bezbarvé **mnohobuněčné šupiny**

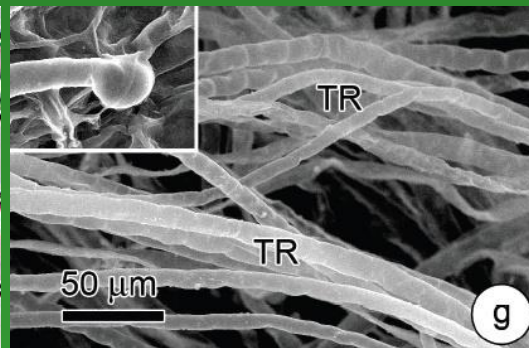
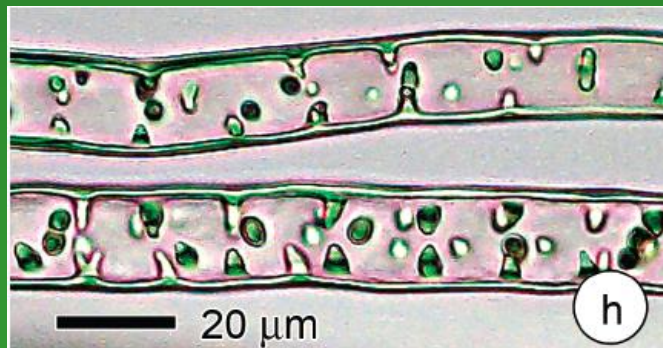


Rhizoidy dvojího typu:

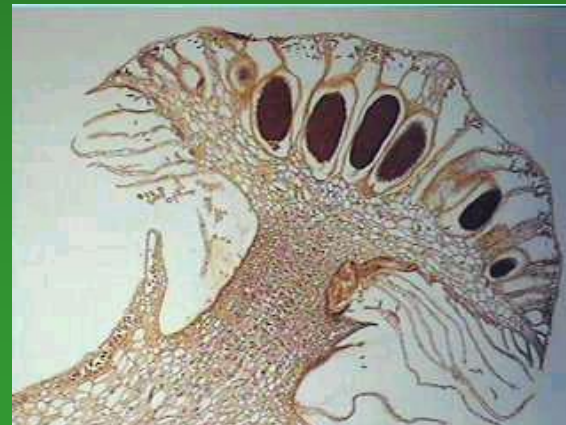
1. hladkostěnné – kolmo ke stélce ve svazečcích – fixace k substrátu



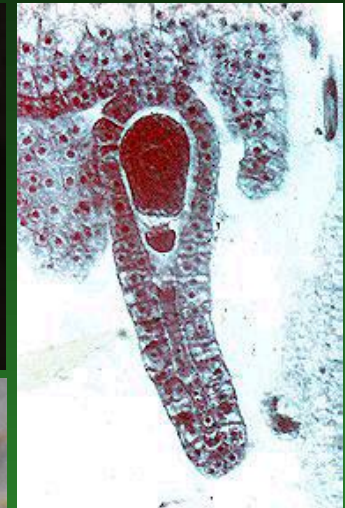
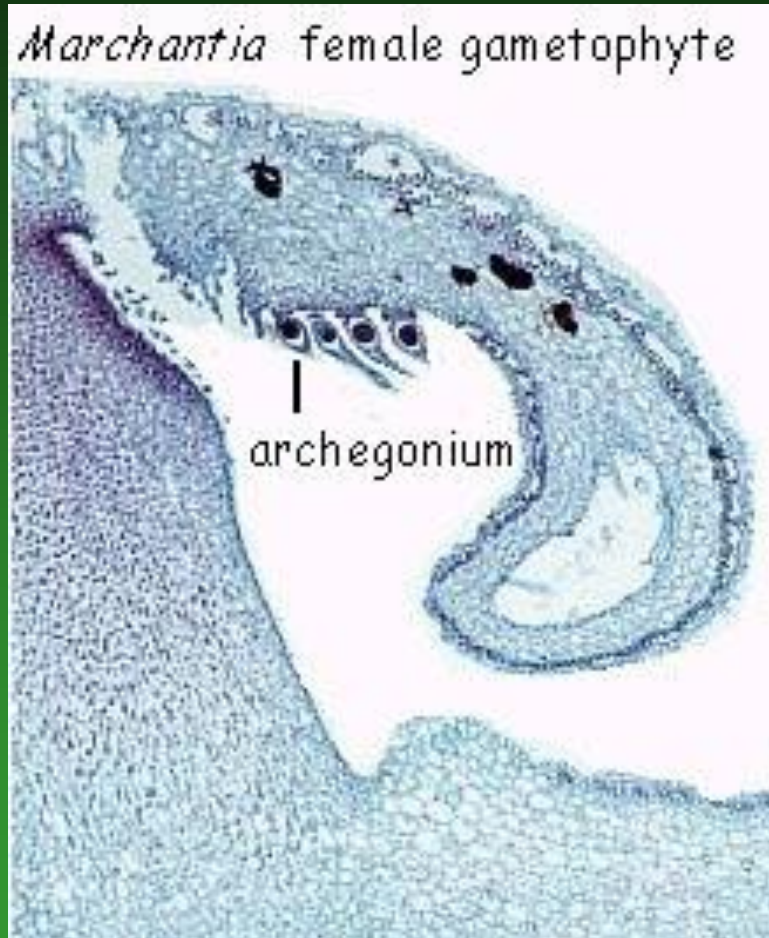
2. tuberkulátní – šikmo až rovnoběžně se stélkou – vyrůstají ze centrálních buněk obklopených „ružicí“ buněk sousedních – příjem roztoků –



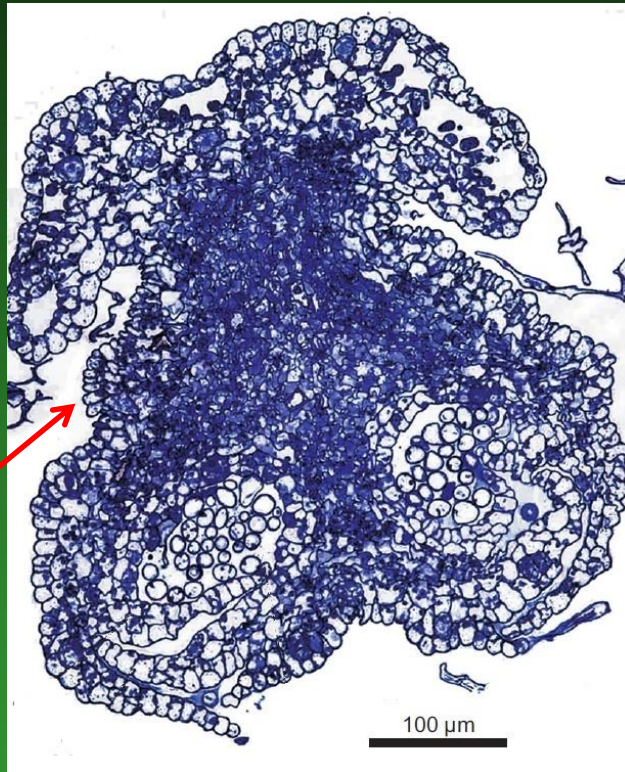
Antheridia ponořena na svrchní straně laločnatě miskovitých **antheridioforů** – zadržujících kapku vody do níž se uvolní spermatozoidy a skápnou s ní na zem



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

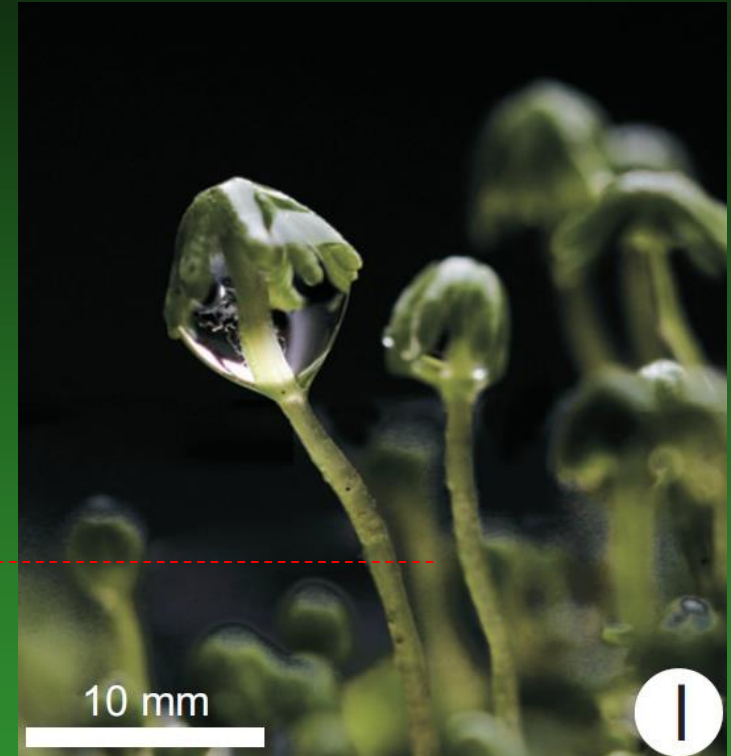


Marchantia polymorpha – archegoniofor „zadržuje“ vodu, kterou se pravděpodobně plní podélné žlábký ve stopce = trasy pro pohyb spermatozoidů

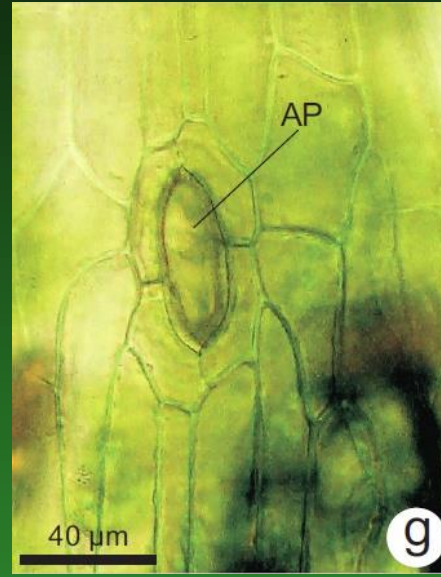


podélný žlábek
? sycený vodou
sloužící k pohybu
spermatozoidů k
archegoniím

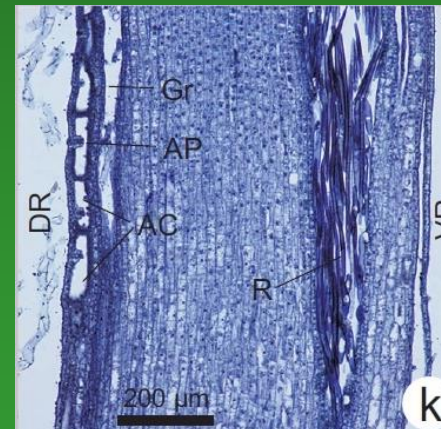
příčný řez stopkou archegonioforu



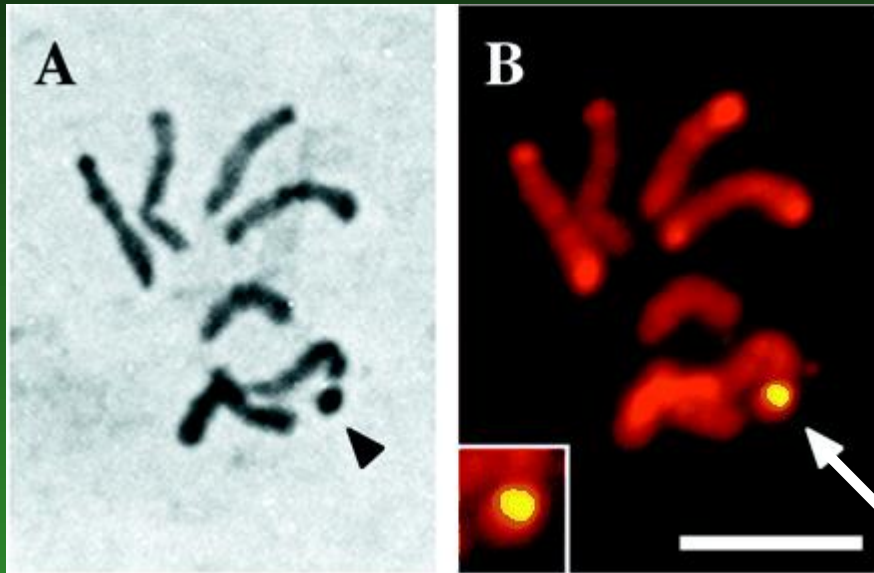
Marchantia polymorpha – „děštník“ archegonioforů zadržuje kapku vody



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

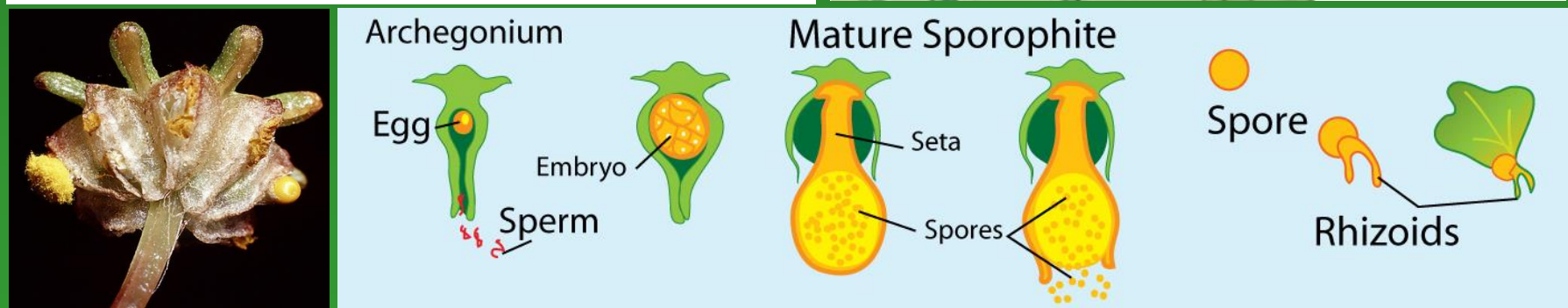
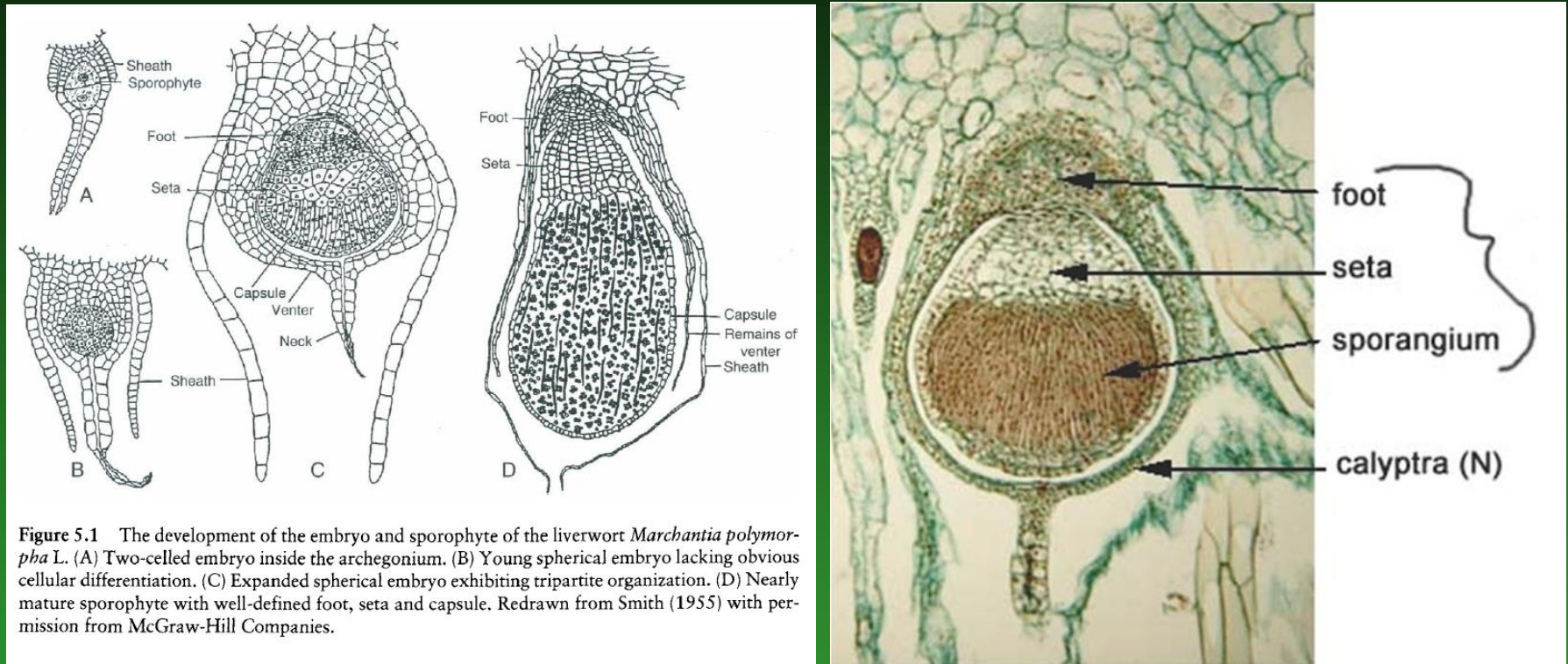
Y-chromosom
Marchantia polymorpha

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

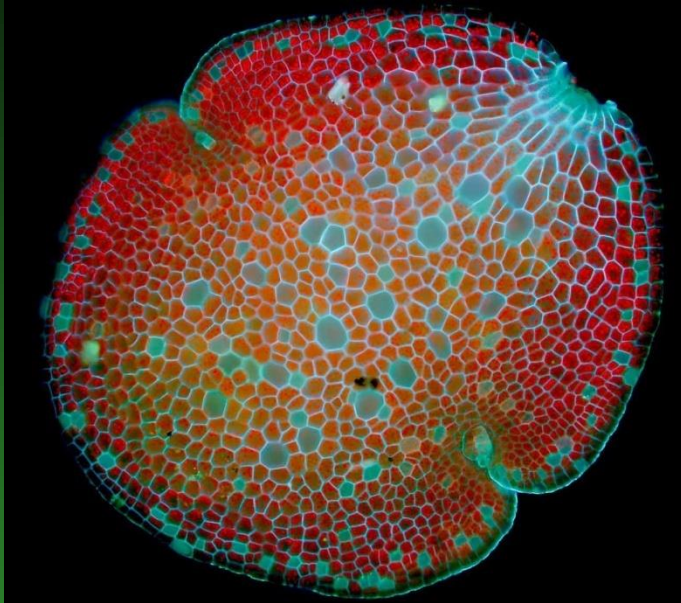
©2001 by National Academy of Sciences

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 (játrovky ho nemají nikdy)



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



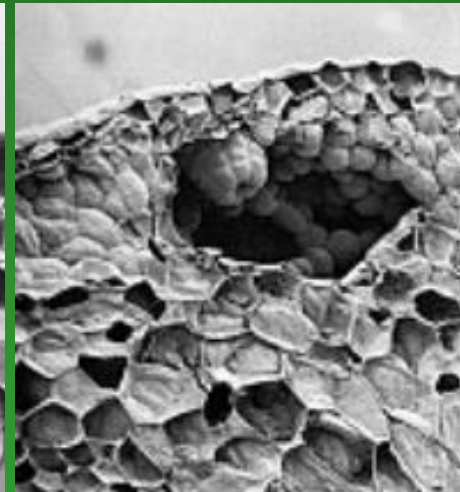
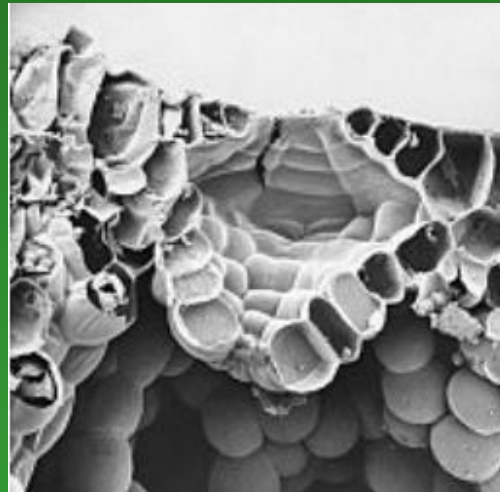
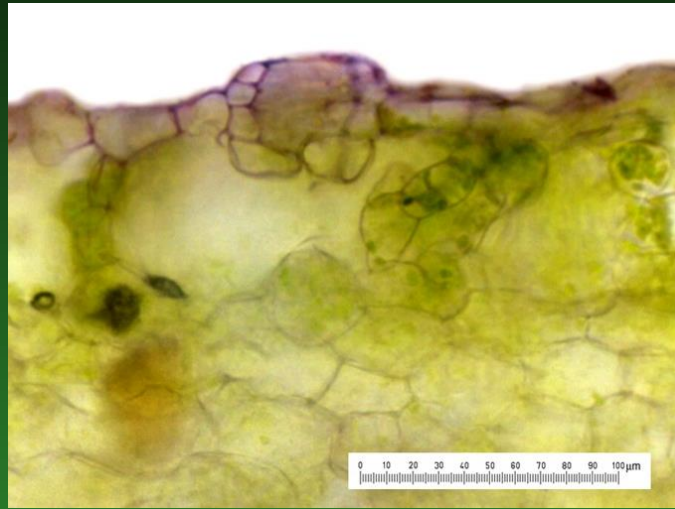
Tobolky vyčuhující na
spodu kuželovitých
archegonioforů

Přisedlé
antheridiofory



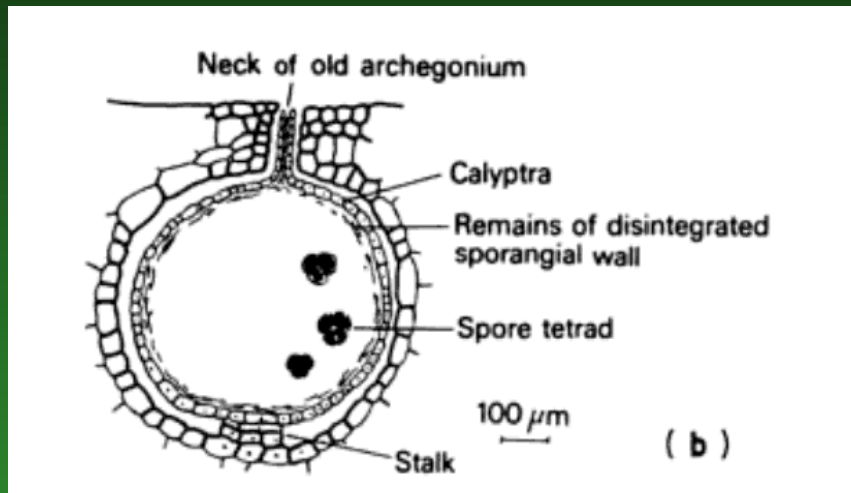
„Regulovatelné průduchy“ u *Preissia quadrata* – při ztrátě vody dokáže dýchací otvory pomocí buněk v bazální části téměř zcela uzavřít

archegoniofory



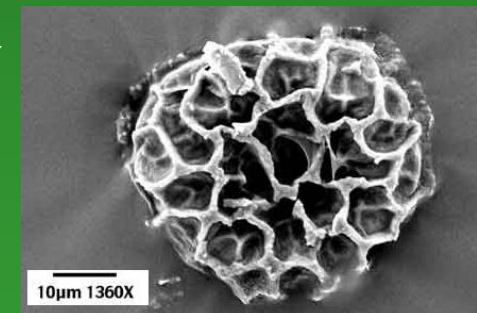
Někteří zástupci tř. *Marchantiopsida* se druhotně přizpůsobili životu ve vodě

Riccia fluitans (trhutka plovoucí)
pěstuje se také v akváriích



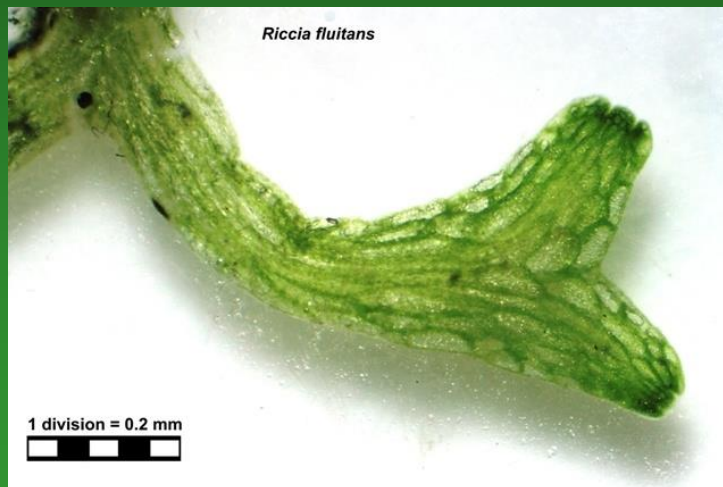
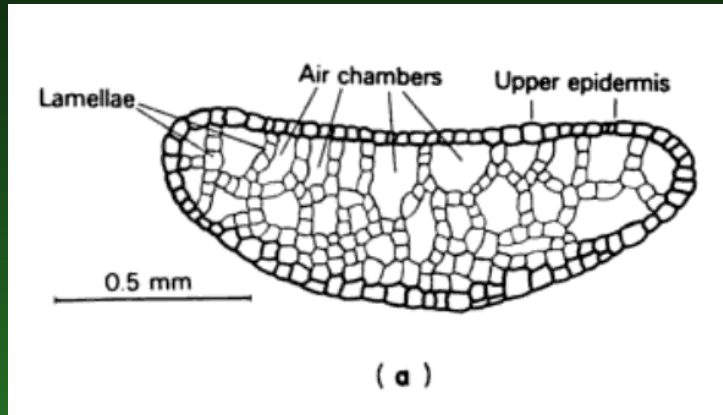
Vývoj sporofytu probíhá uvnitř sporofytu
Jedna z mála jätrovek, která nemá elatery

Důlkovitý povrch
spór brání potopení
a usnadňuje jejich
šíření vodou

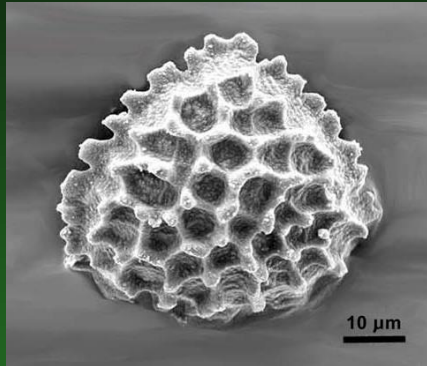


Riccia fluitans

Aerenchymatické vzdušné dutiny



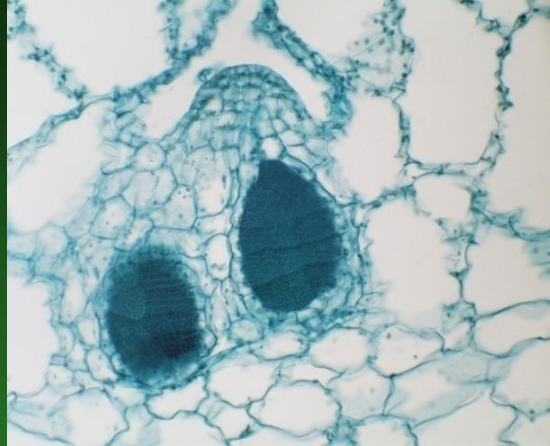
Ricciocarpus natans – patří také k čel. *Ricciaceae* – plove podobně jako okřešky na hladině stojatých vod



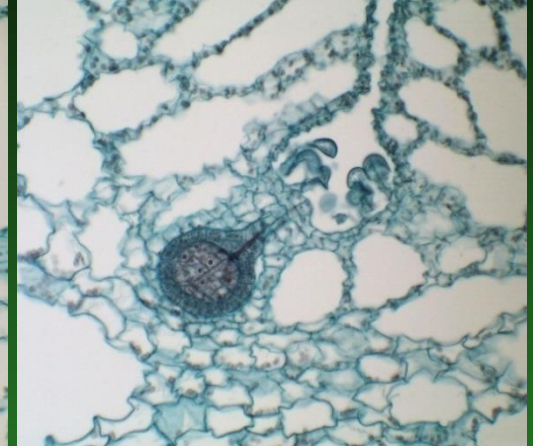
Důlkovitý povrch spór brání potopení a usnadňuje jejich šíření vodou



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



3. Třída *Jungermannniopsida* se dvěma řády *Metzgeriales* a *Jungermannniales*



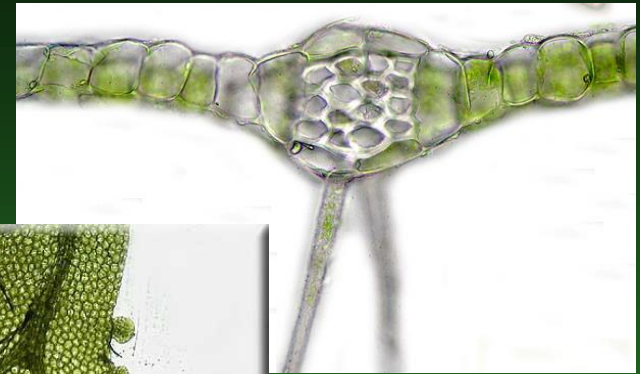
Metzgeriales - gametofytní stélka frondózní jednovrstevná, seta vyvinutá, terminála dvouboká



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

Metzgeriales

Frondózní stélka je zčásti tvořena jednou vrstvou stejnocenných buněk



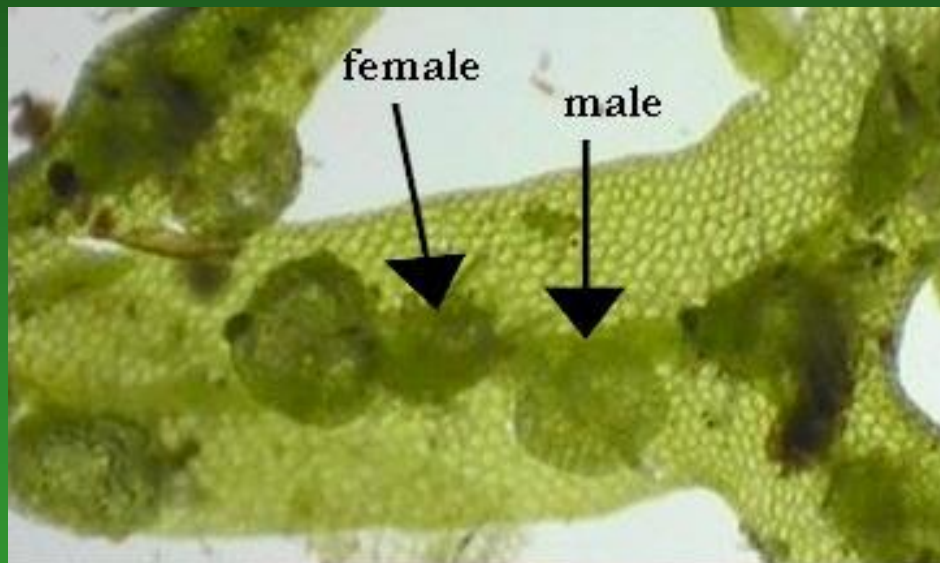
Protáhlé buňky plnící vodivou a mechanickou funkci tvoří **střední žebro**

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

Metzgeriales

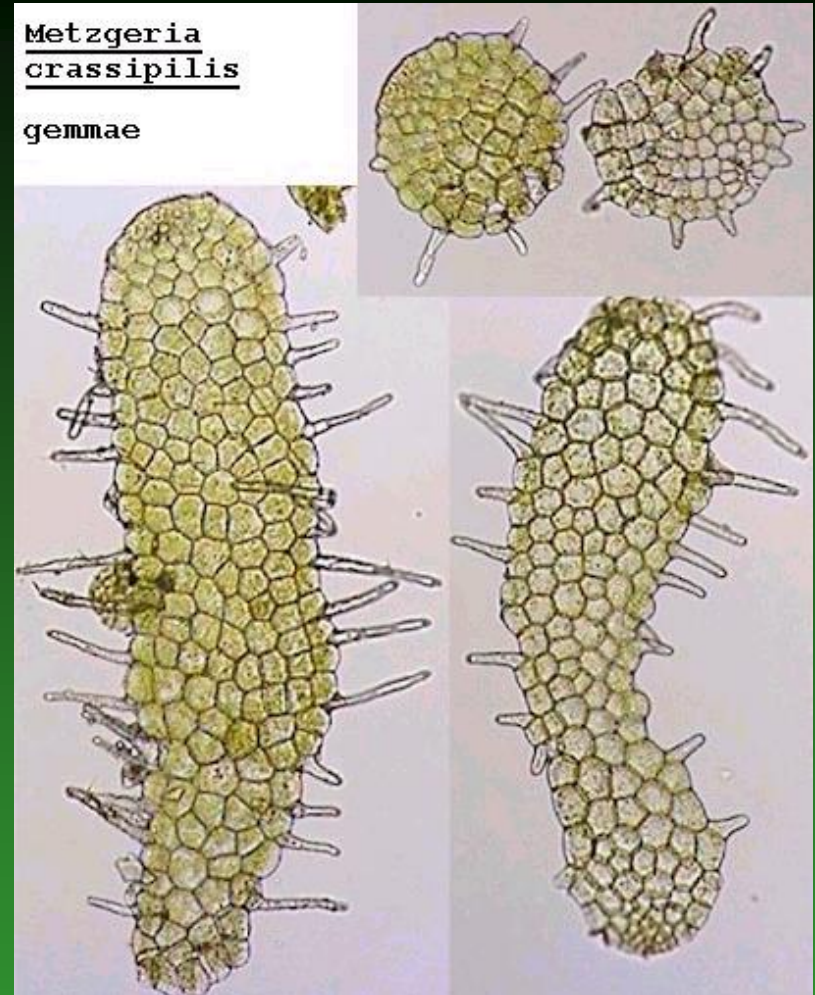
Gametangia se zakládají při středním žebru v ochranných „masitých“ obalech.

Tobolka puká 4 chlopněmi



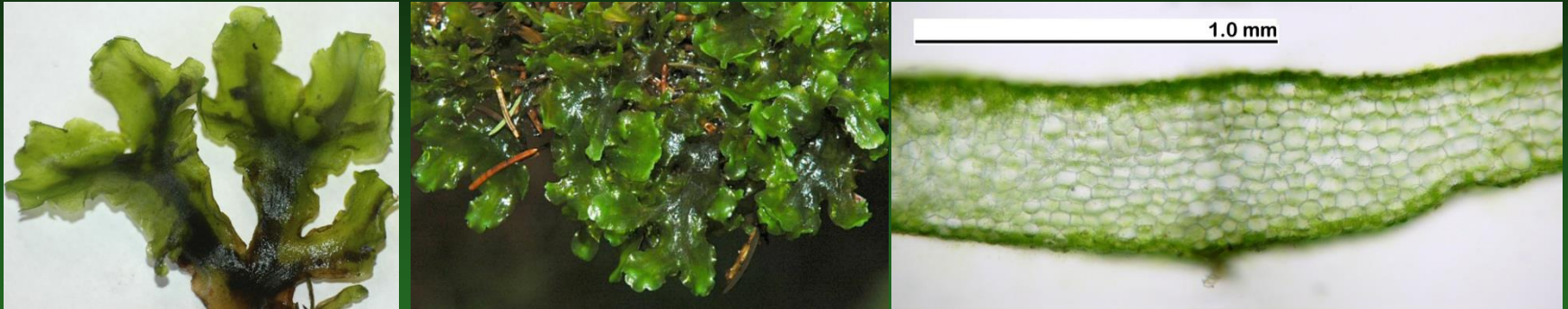
Tak jako *Marchantia* může se i *Metzgeria* množit tělísky vegetativně

Metzgeria fruticulosa



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

***Aneura pinguis* – bezžilka masná – lesní prameniště – vícevrstvá frondózní stélka bez diferenciacie pletiv**



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, v horách i v Polsku,
Německu a Rakousku. V ČR zatím přehlížen?

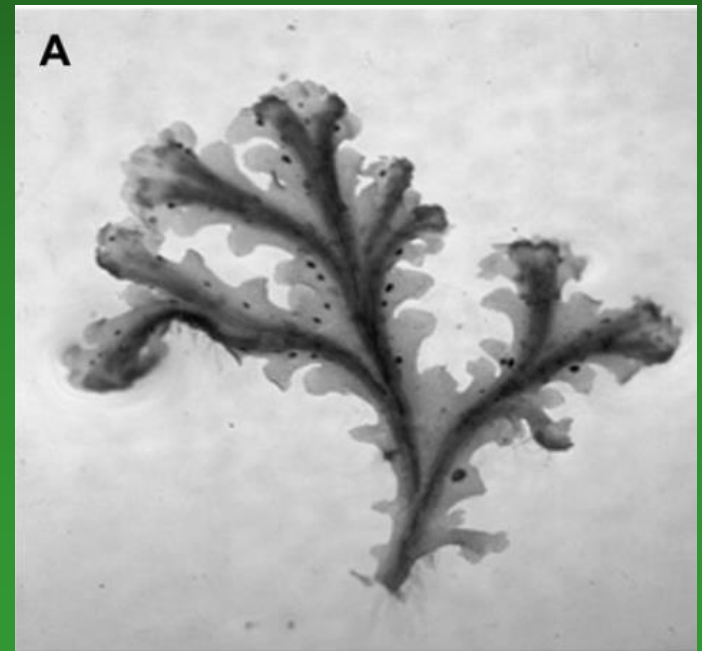


Endosymbióza sinic u jätrovek!

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*

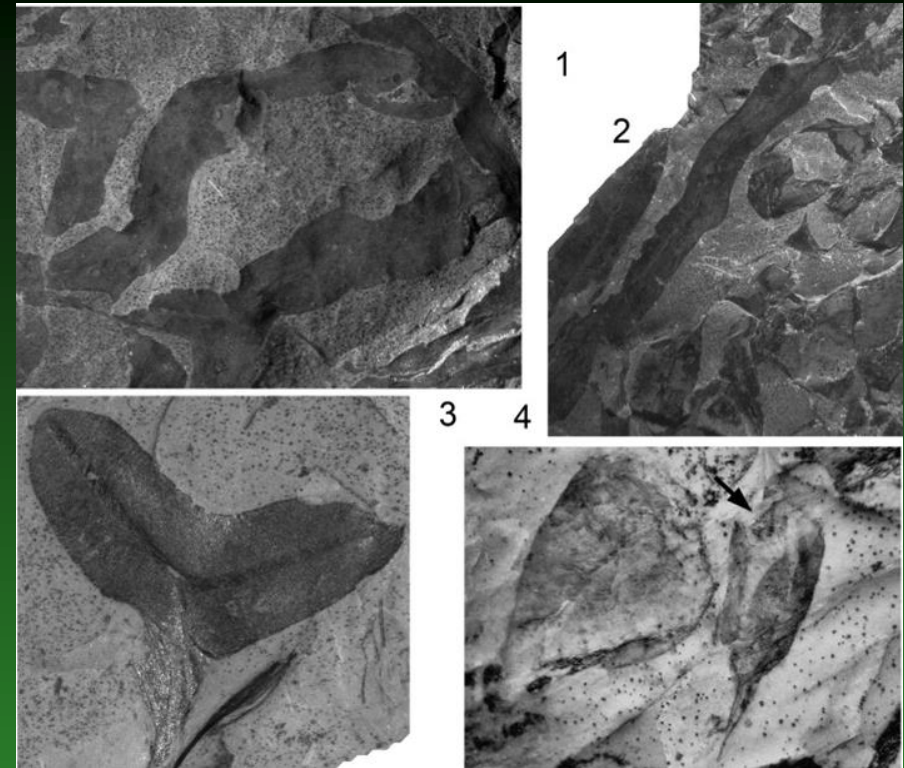


Fosilní záznam

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

Jsou fylogeneticky nejdříve odvětvenou žijící linií vyšších rostlin.

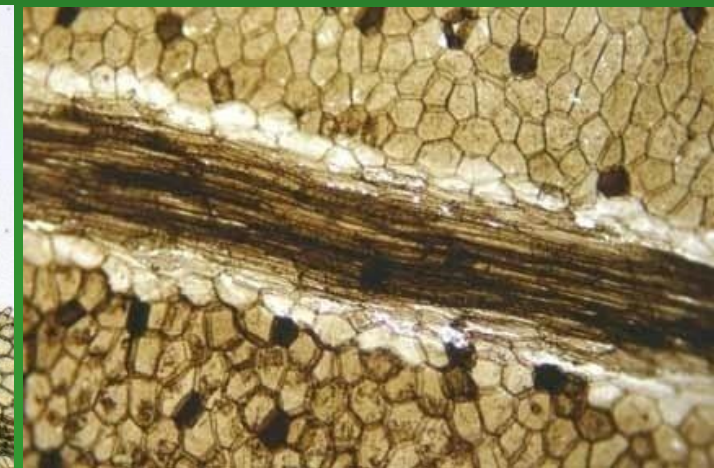
Přesto jejich speciální diverzifikace není zdaleka tak pomalá jako u nahosemenných – většina recentních druhových komplexů radiovala až v průběhu třetihor!



Recentní *Metzgeria furcata*



Fosilní *Metzgeriothallus sharonae*



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

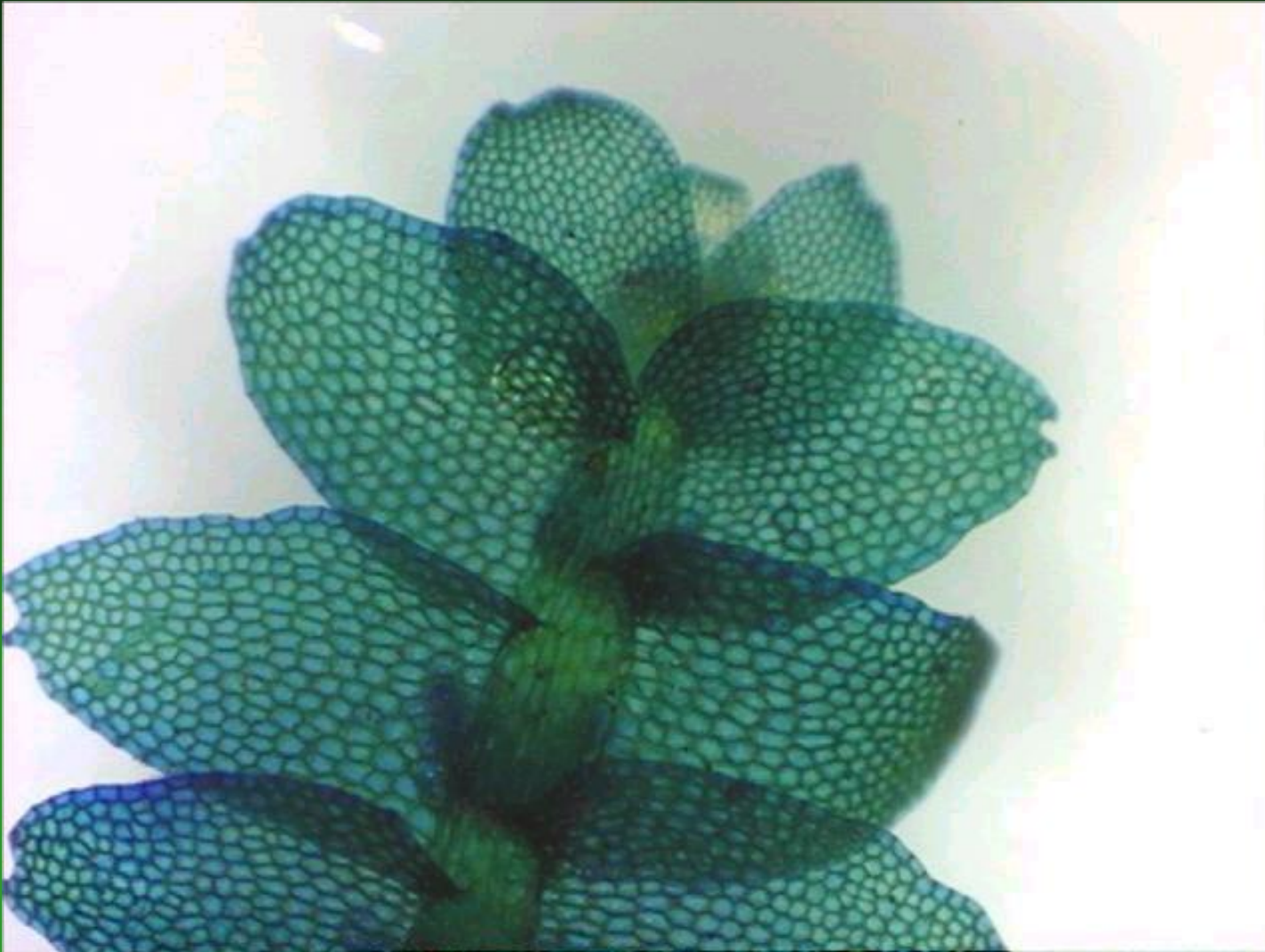


Častá je kaprad'ovka sleziníkovitá (*Plagiochila asplenioides*) – roste na humózních lesních půdách a trouchnivějících lesních stromech.

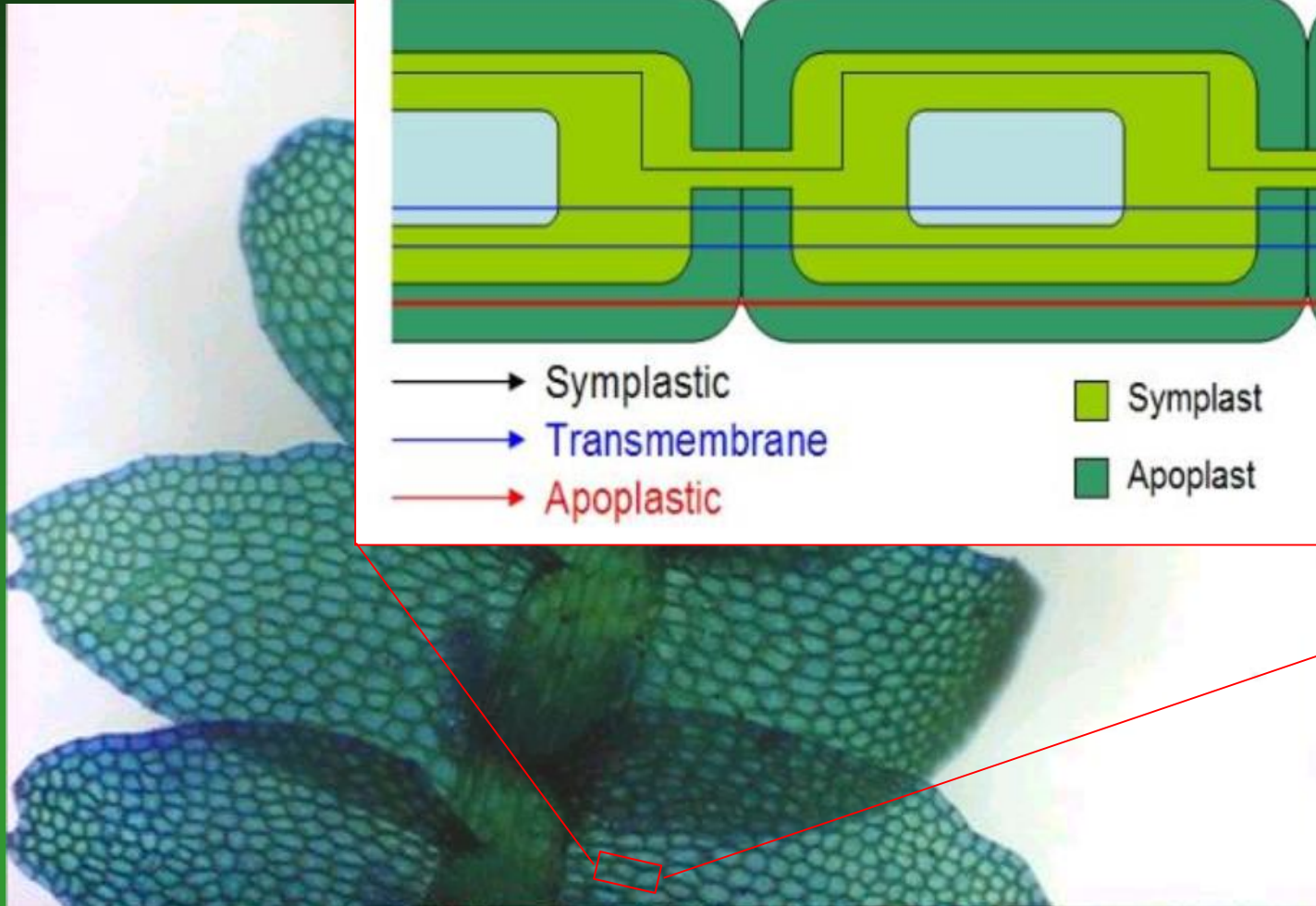


Z hlediska didaktického je *Plagiochila asplenioides* vhodným objektem pro demonstraci rozdílů mezi foliózní játrovkou a mechem např. mikroskopickým srovnáním s podobnými fyloidy u mechu měříku (*Mnium*).

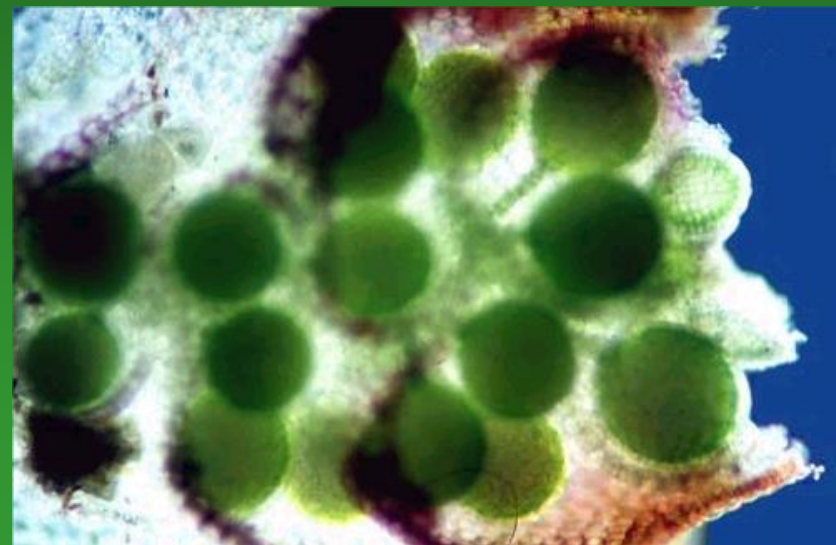
Fyloidy mají **všechny buňky stejnocenné**, bez náznaků vodivých či mechanických pletiv, která se vyskytují u mechů



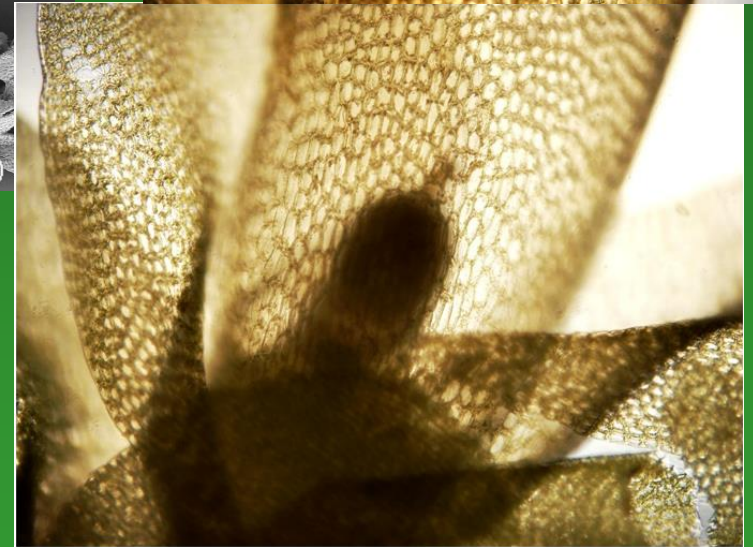
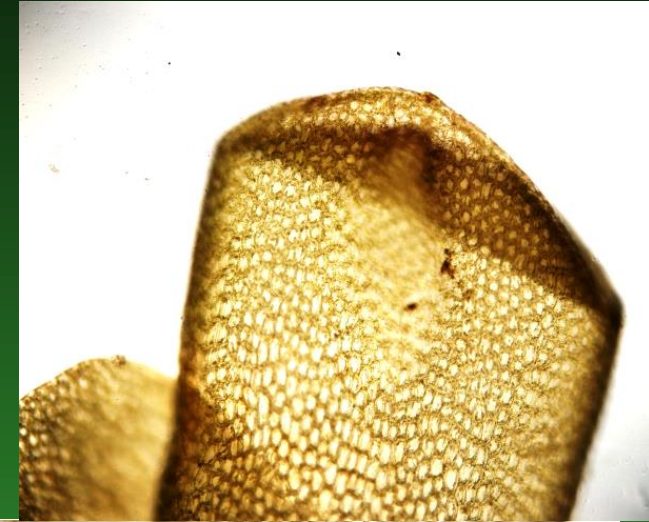
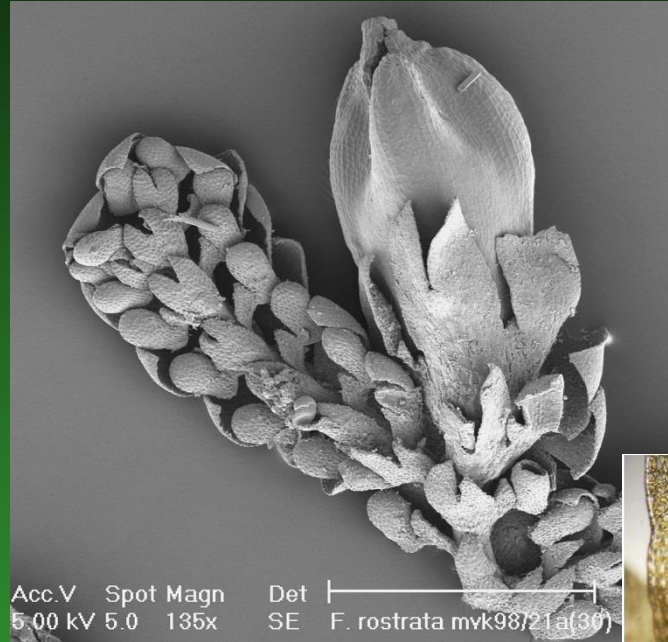
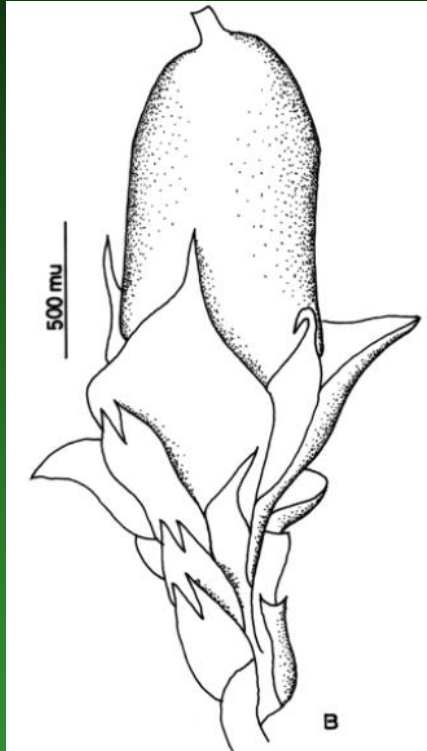
Transport látek u jätrovek a jiných mechorostů – absence vodivých pletiv neznamená, že netransportují látky napříč gametofytem či sporofytem. Transport je odkázán na méně výkonnou apoplastickou či transmembránovou cestu a jelikož mají plazmodesmy, tak také na cestu symplastickou



Antheridia - stopkatá ve shlucích v paždí fyloidů na fertlních větvičkách



Archegonia - chráněná často vakovitým perianthem, vzniklým srůstem 2 terminálních lístků



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

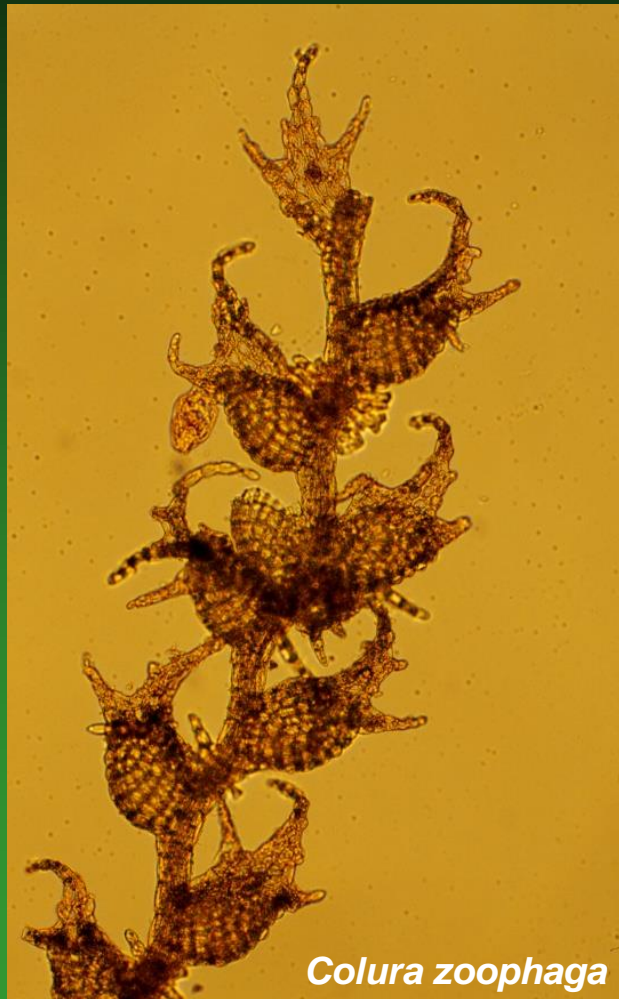


Africká pohoří



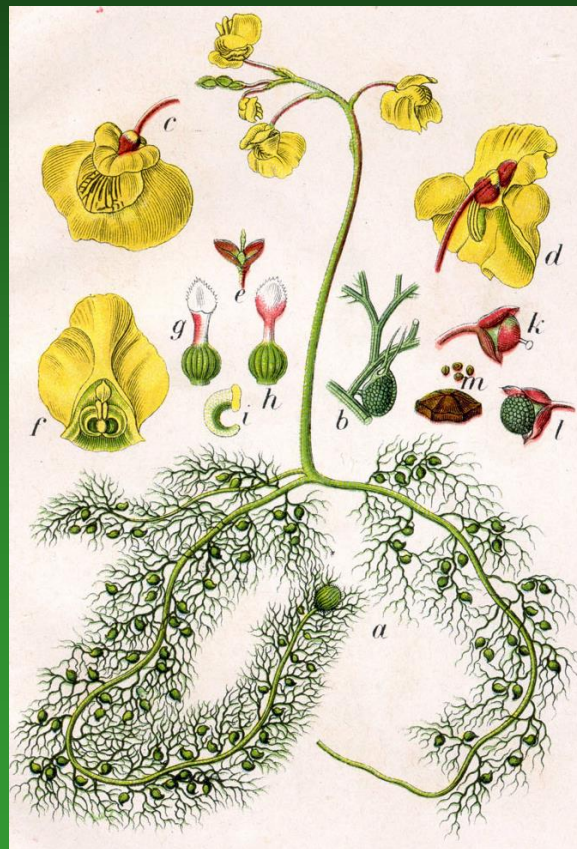
Sev. Evropa, Amerika, JV Asie

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*)

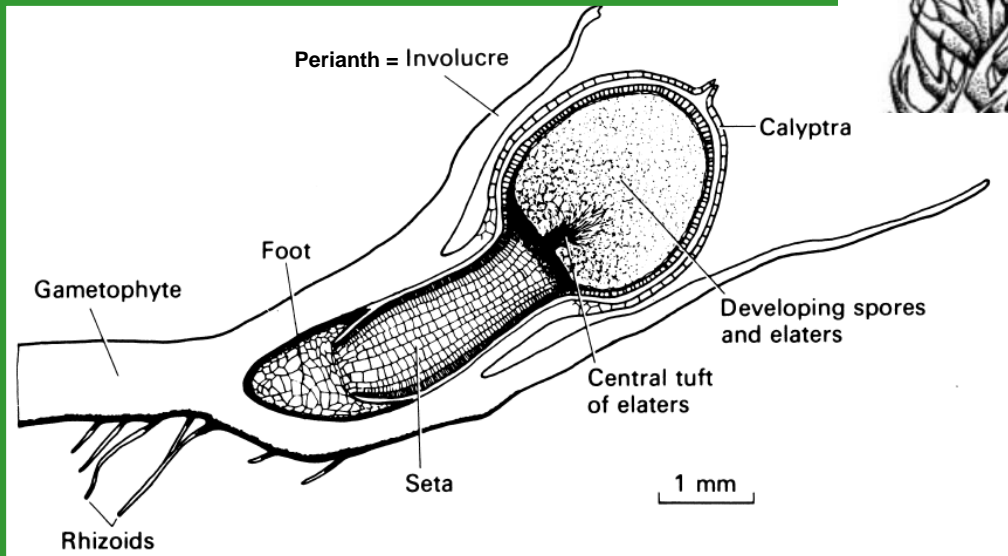
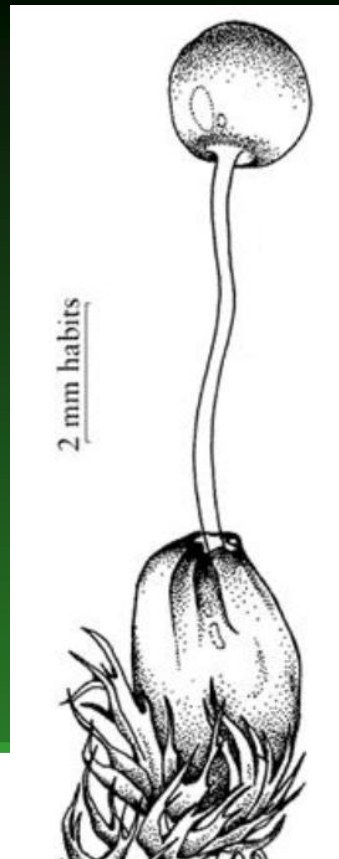


Štět bělavý - hyalinní tenkostěnné parenchymatické buňky

při dozrání velmi krátký, chráněný perianthem

po dozrání tobolky se jeho buňky 20× prodlužují

Tobolka – zpravidla 4 chlopně



Oddělení *Bryophyta* (mechy)



Oddělení *Bryophyta* (mechy)

Gametofyt = v ontogenezi dvě fáze:

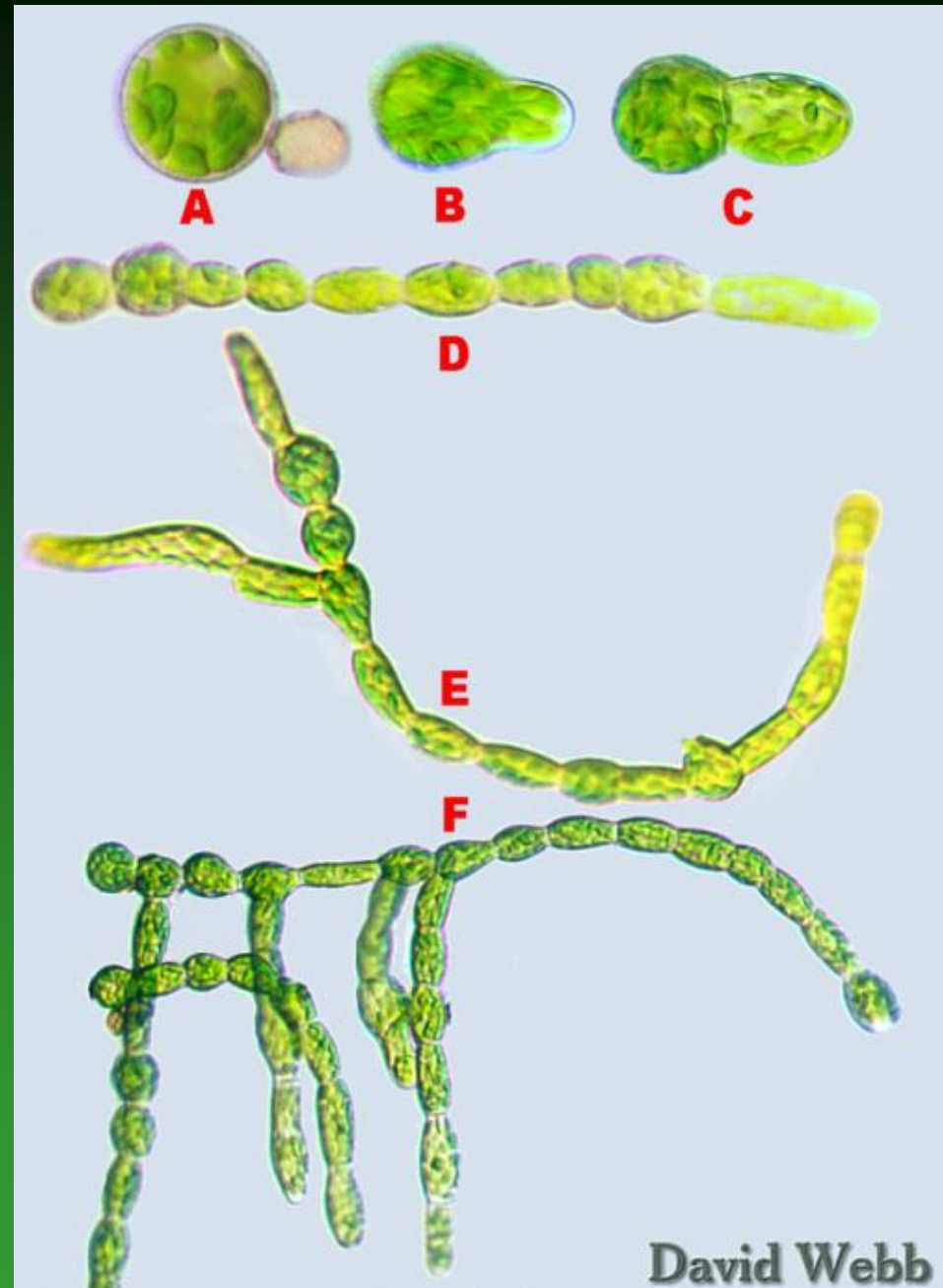
1. **protonema** (prvoklíček)
2. **gametofor** (gametofytní rostlinka) – diferencovaný na:
 - 2a. **kauloid** = lodyžka
 - 2b. **fyloidy** = lístky
 - (2c.) **rhizoidy** = přichytná vlákna (někdy chybí)



Protonema – obvykle vláknité

Primárně – ze spóry

Sekundárně – z gametofytních rostlinek



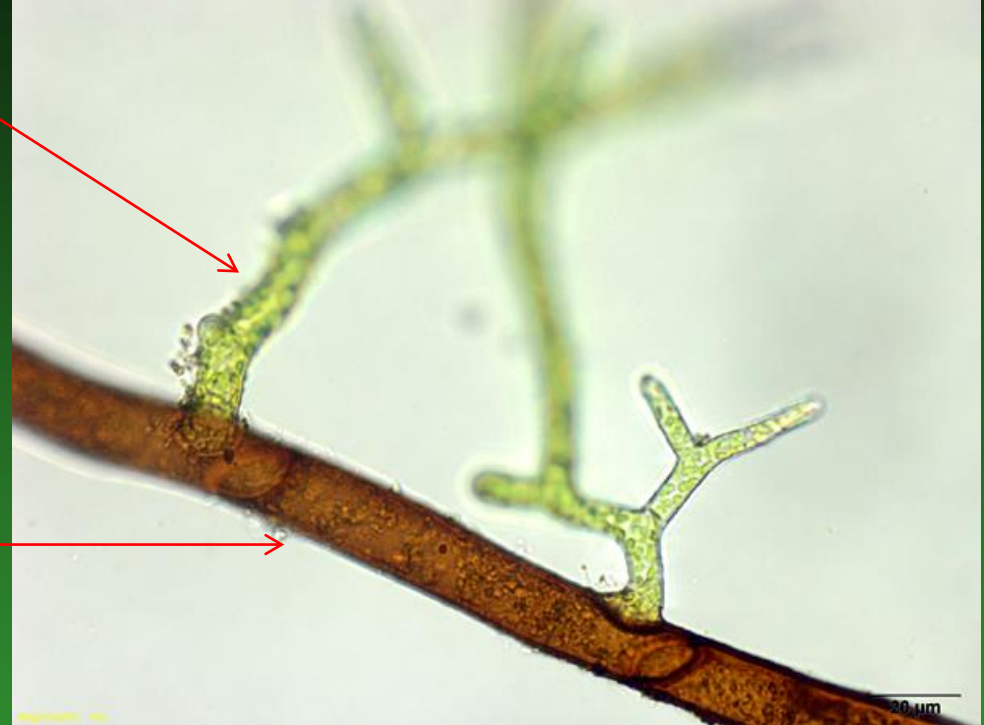
Protonema – anatomická diferenciacie

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



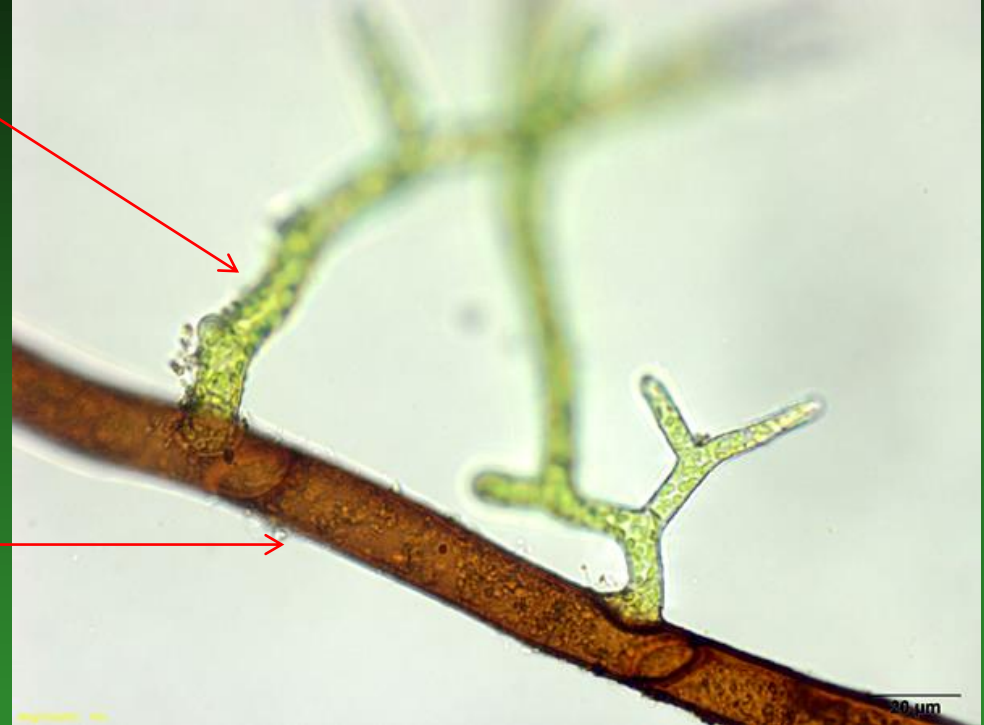
Protonema – anatomická diferenciacie

1. chloronemální filamenta

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

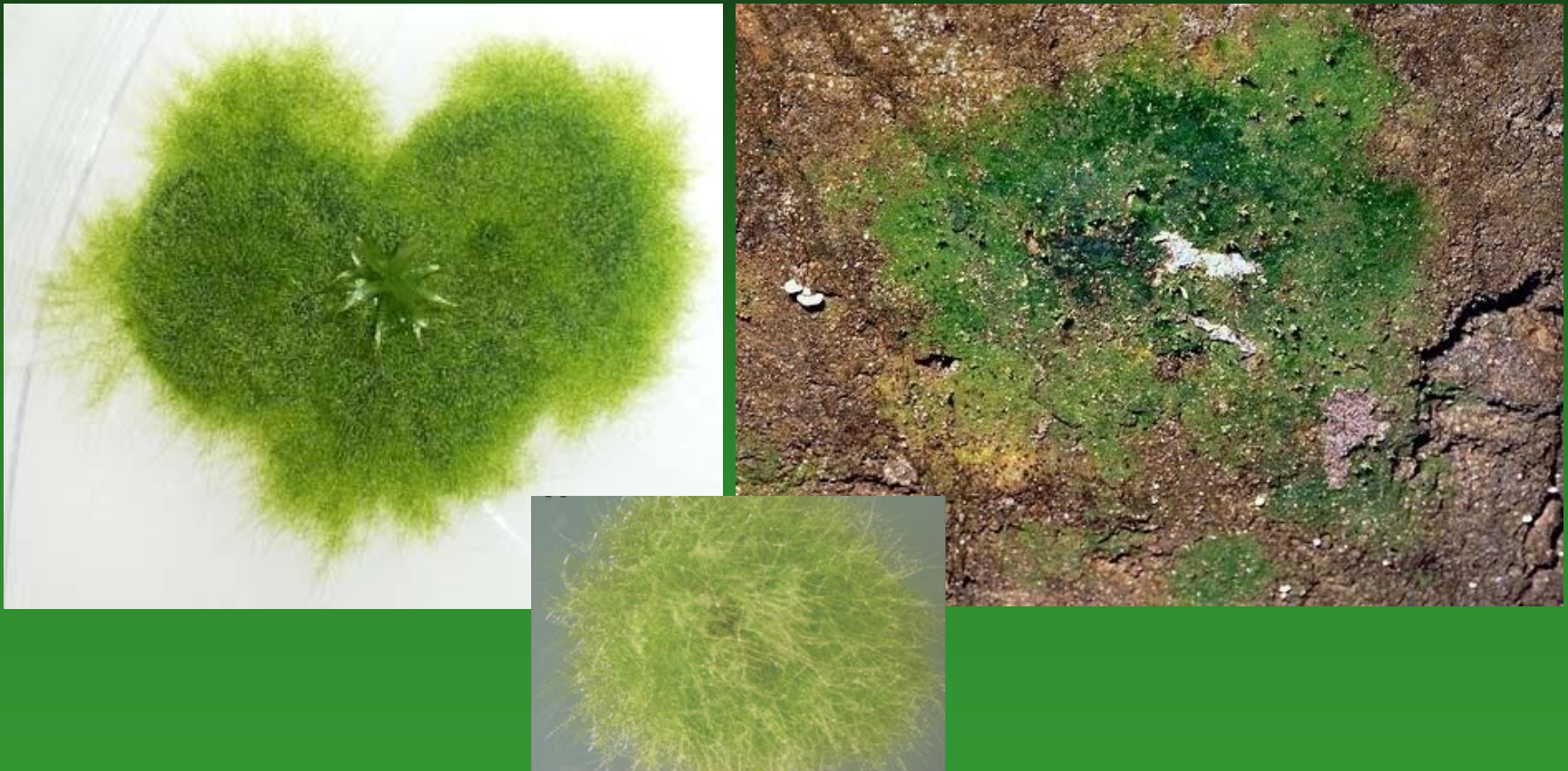
2. kaulonemální filamenta

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



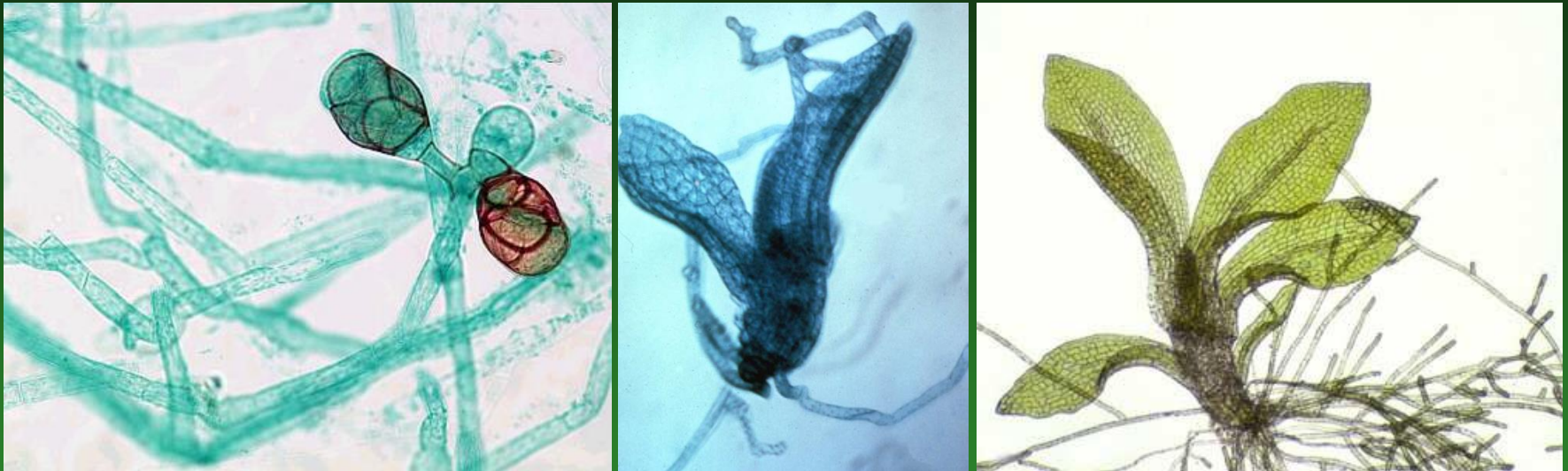
Chloronema může mít endopolyloidizovanou velikost jader ($2n$), kaulonema si zachovává haploidní stav ($1n$) – zjištěno v prvoklíčku *Physcomitrella patens*

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

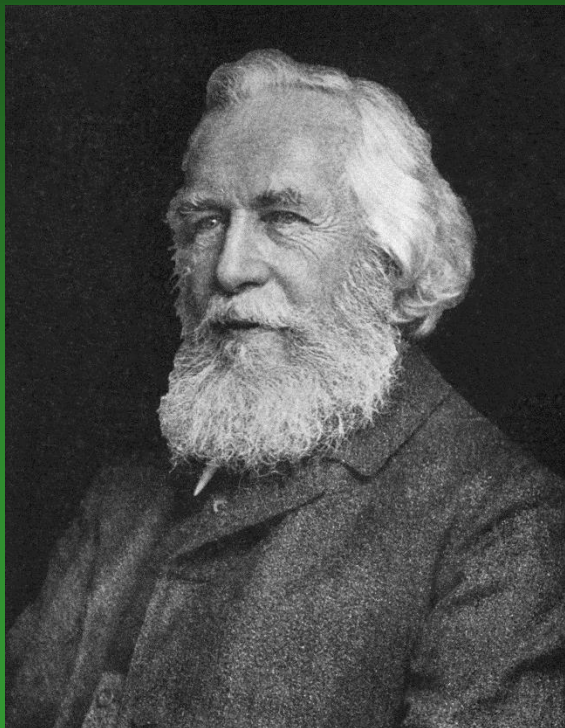


Z jedné spory ne jediný gametofor,
ale klonálně celý trs = patrně hlavní smysl
prvoklíčku = „mechového podhoubí“

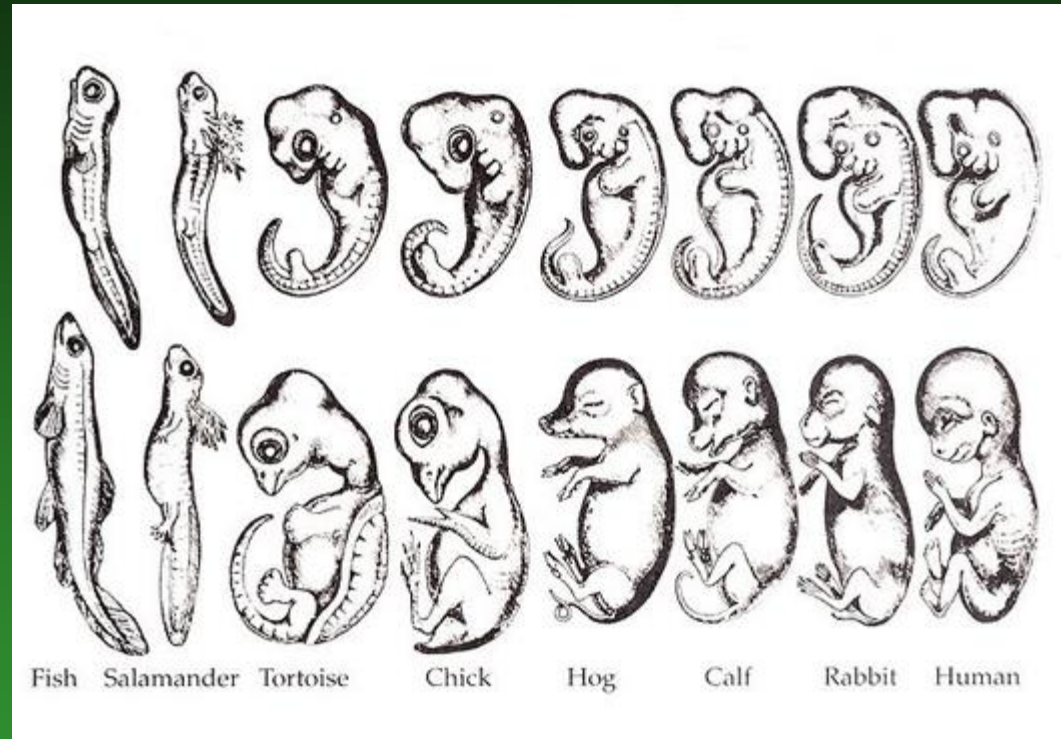


Protonema = evoluční reminiscence?

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?

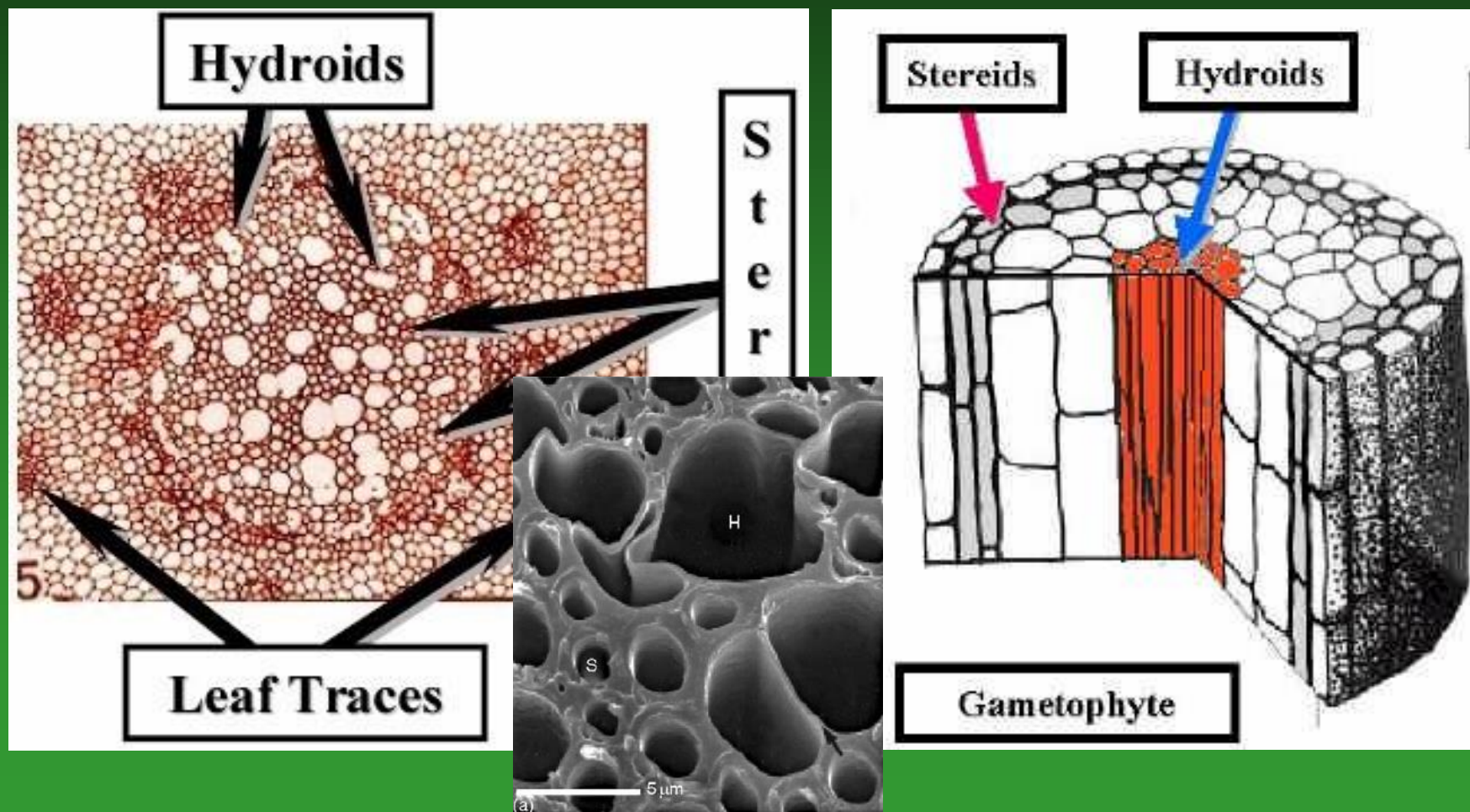
Ernst Haeckel
1834 – 1919

Kauloid – komplexní struktura

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

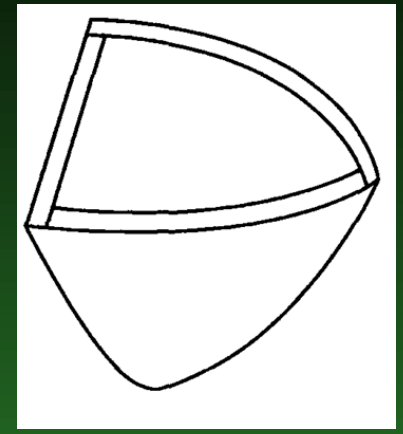
Parenchymatický kortex - jeho vnější vrstvu tvoří protáhlé **steroidy**

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



Kauloid – uspořádání fyloidů

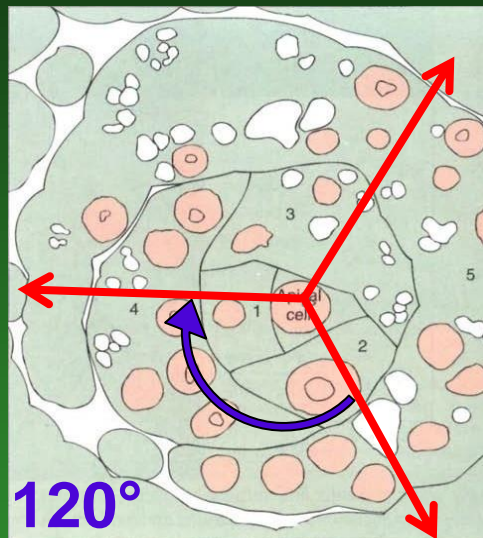
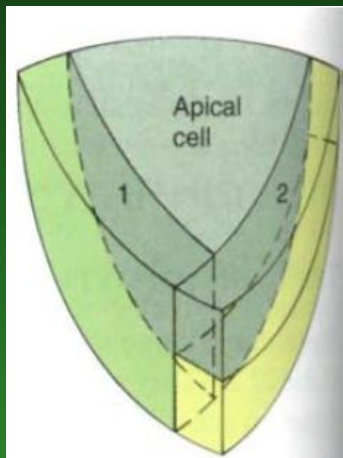
Terminála vzrostného vrcholu gametoforu – tetraedrická = odděluje buňky do tří směrů



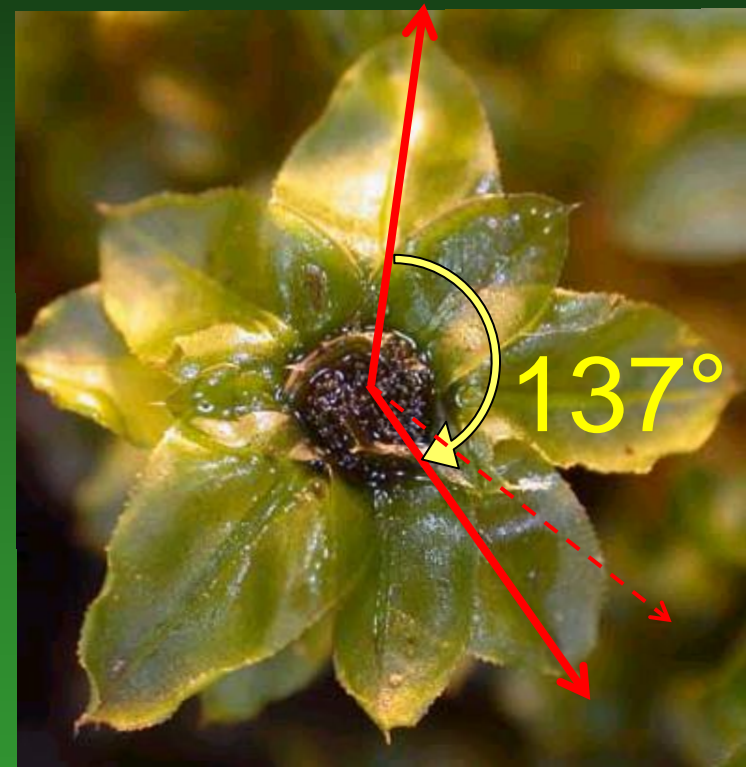
Fyloidy proto na kauloidu **uspořádány spirálně**

Kauloid – uspořádání fyloidů

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



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

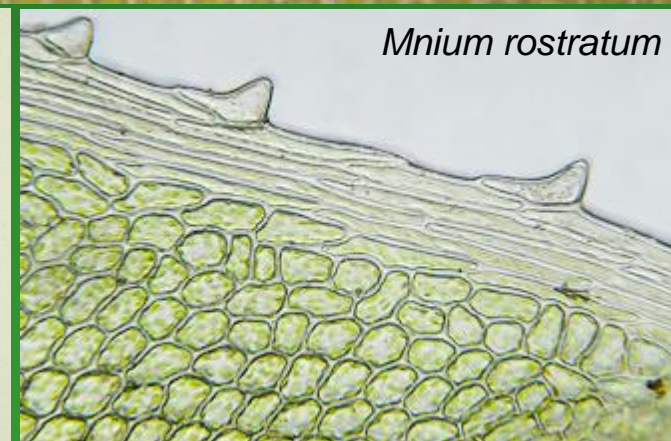
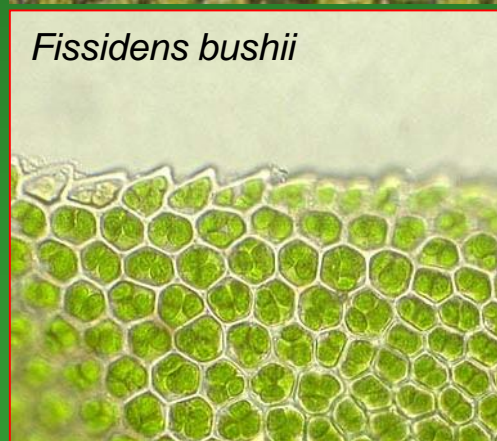
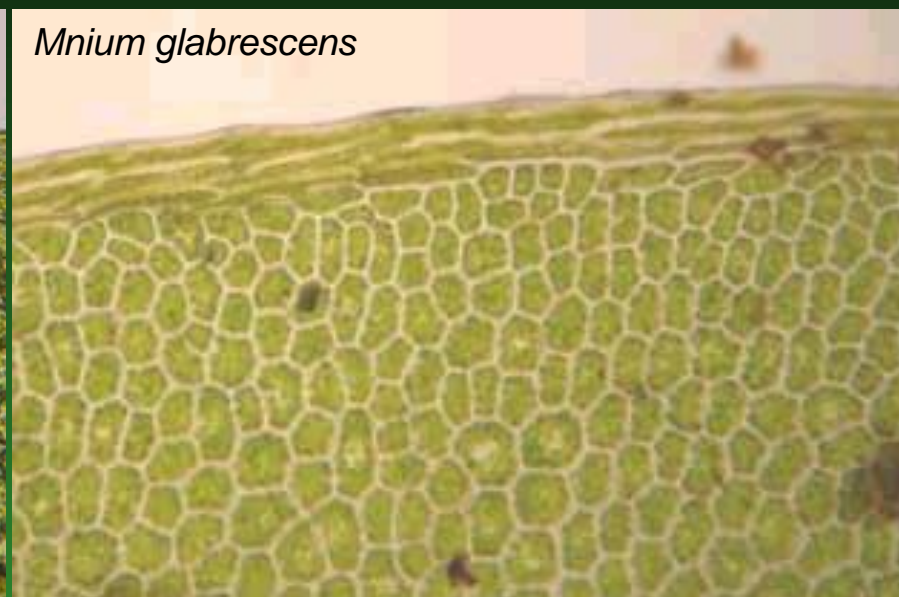
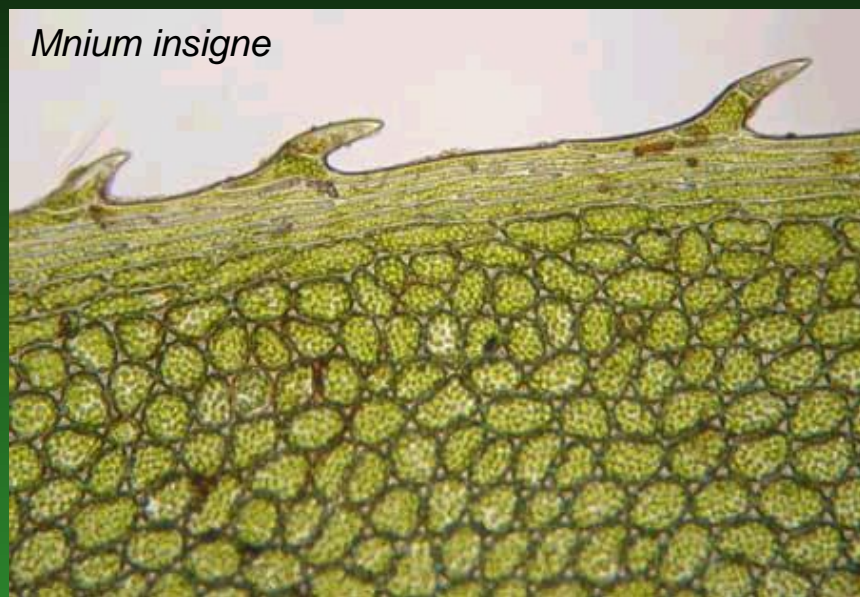


řez středním žebrem

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

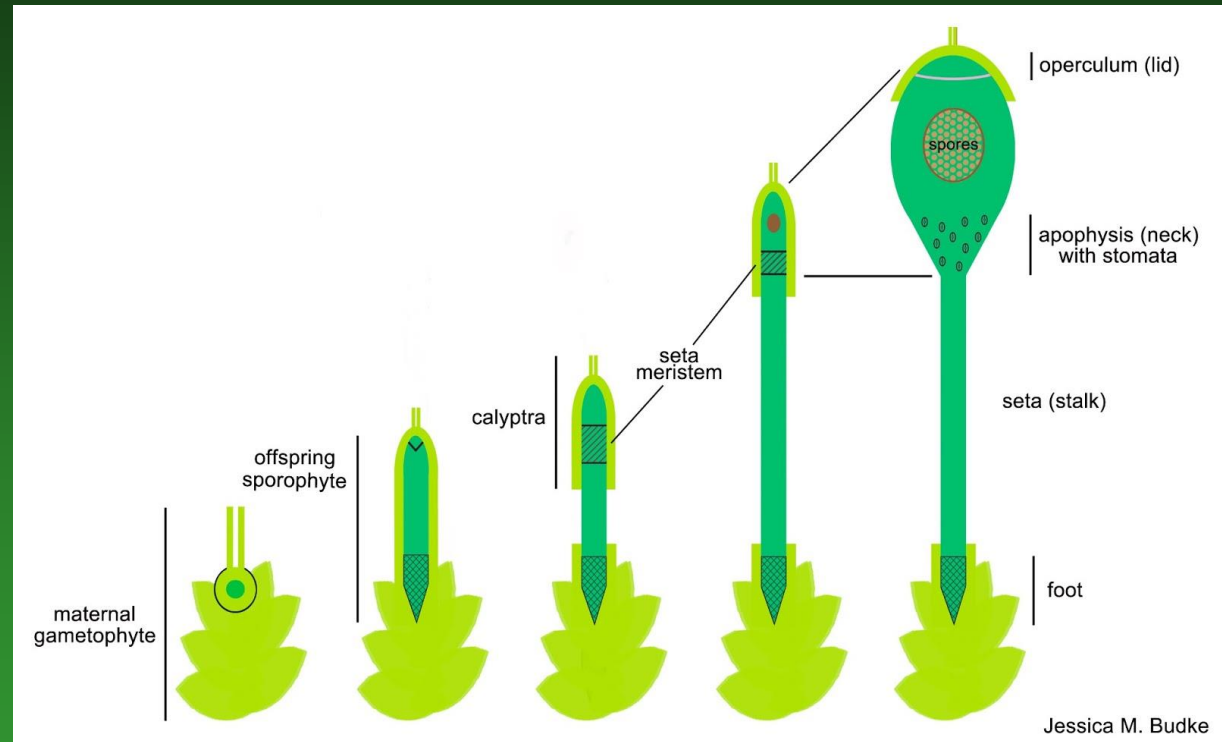
Rhizoidy – funkce

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

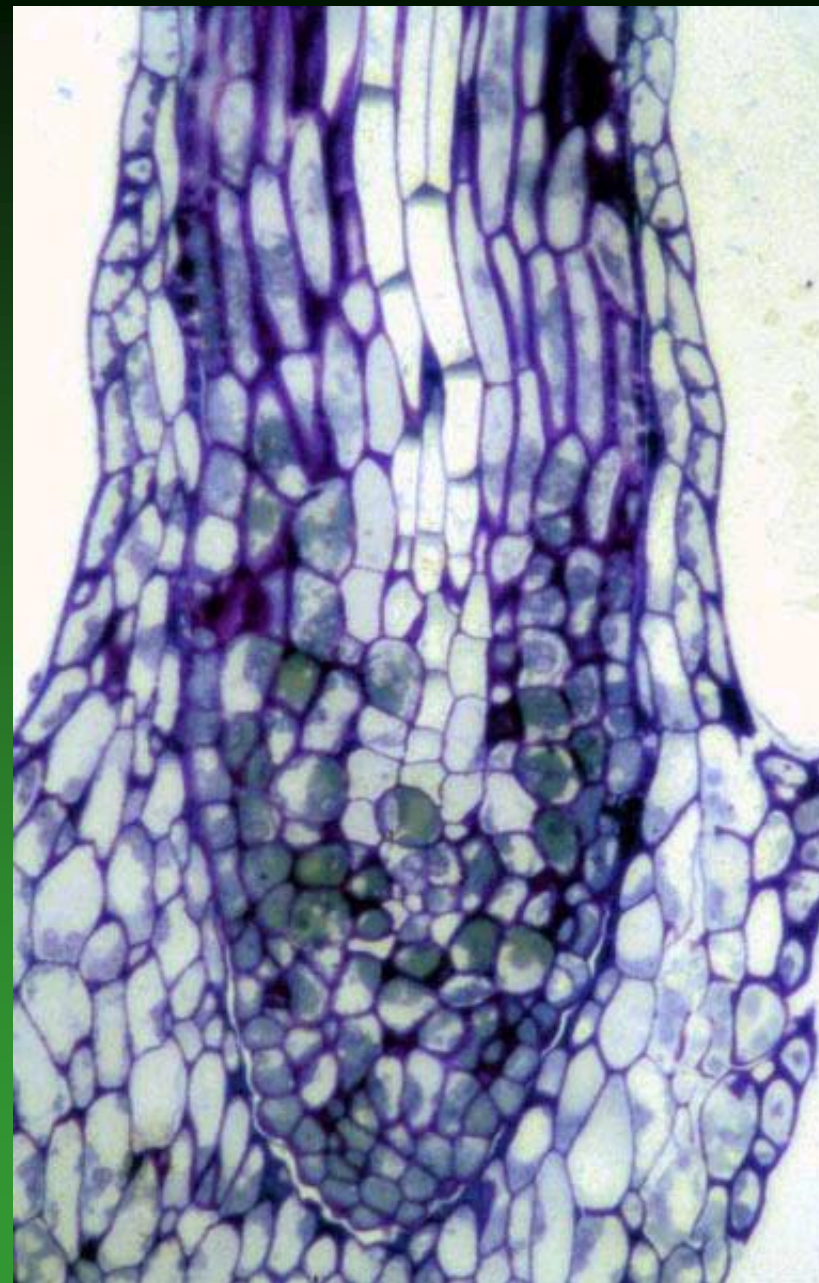


dospělé sporofyty

Transportní pletivo = **placenta**

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

placenta převádí organické
živiny a vodu z gametofytu do
sporofytu



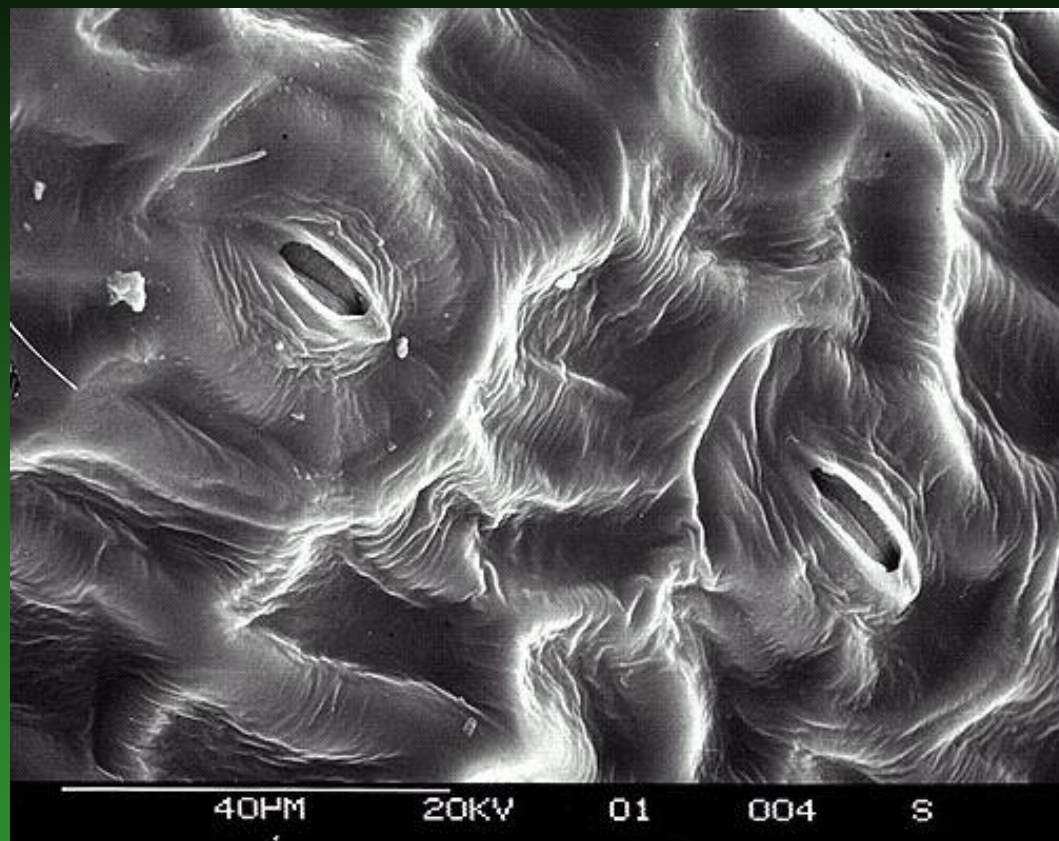
Epidermis sporofytu

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*)

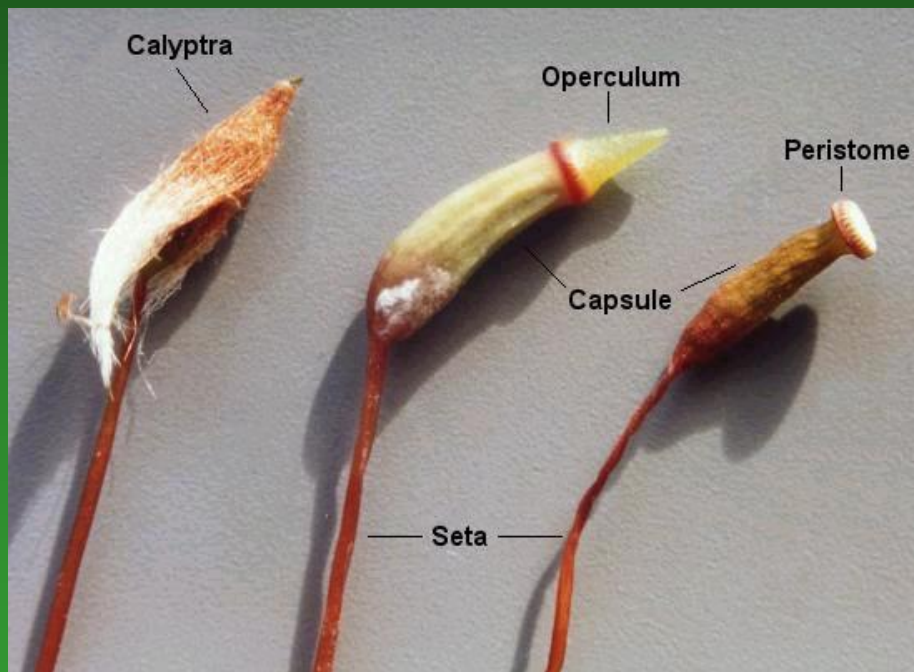
na něm **výtrusorodá vrstva** (*archesporium*) + **výtrusy** (*spora*)

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

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



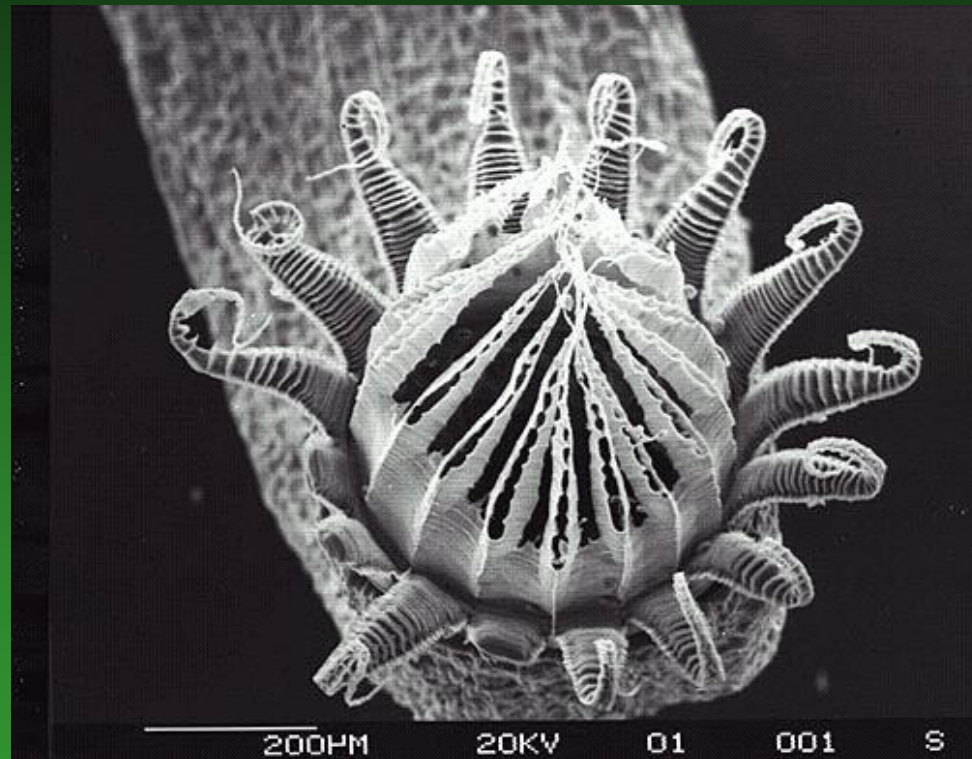
columella



Stavba tobolky – funkce peristomu

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

Eurhynchium praelongum - peristom

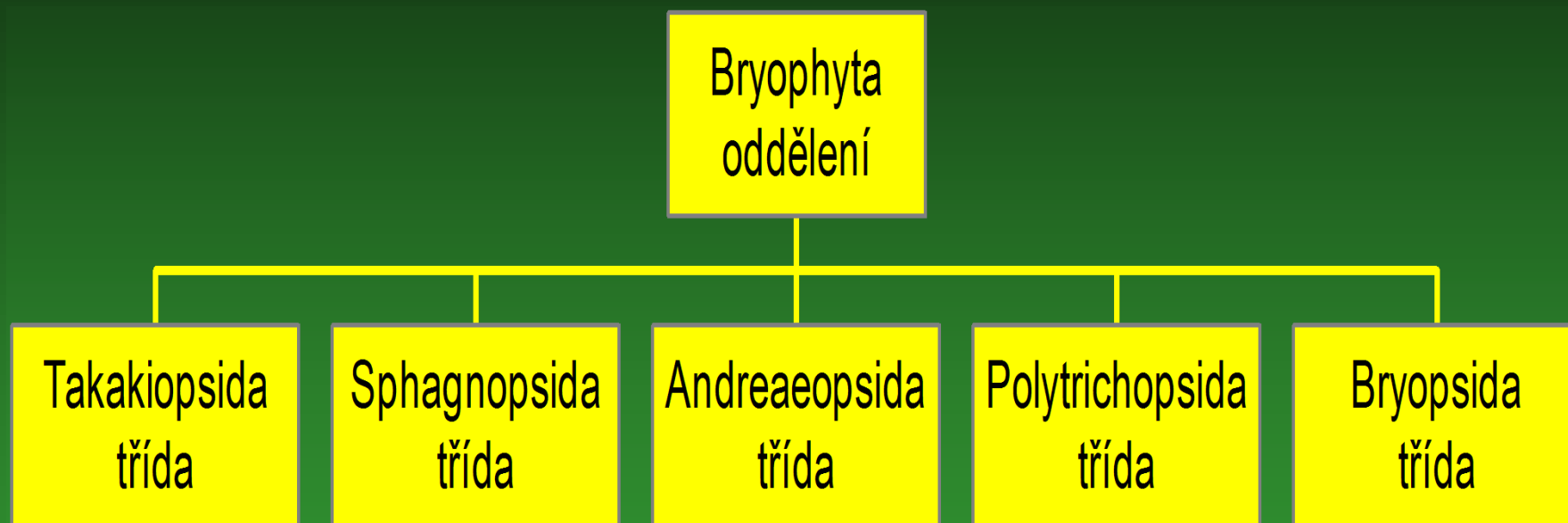


Tobolky mechů vytvoří výtrusy najednou, uvolňují je dlouho. Játrovky je taky tvoří najednou a uvolňují najednou pomocí elater. Hlevíky je tvoří postupně a uvolňují postupně se rozvírajícími chlopněmi a pseudoelaterami

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*



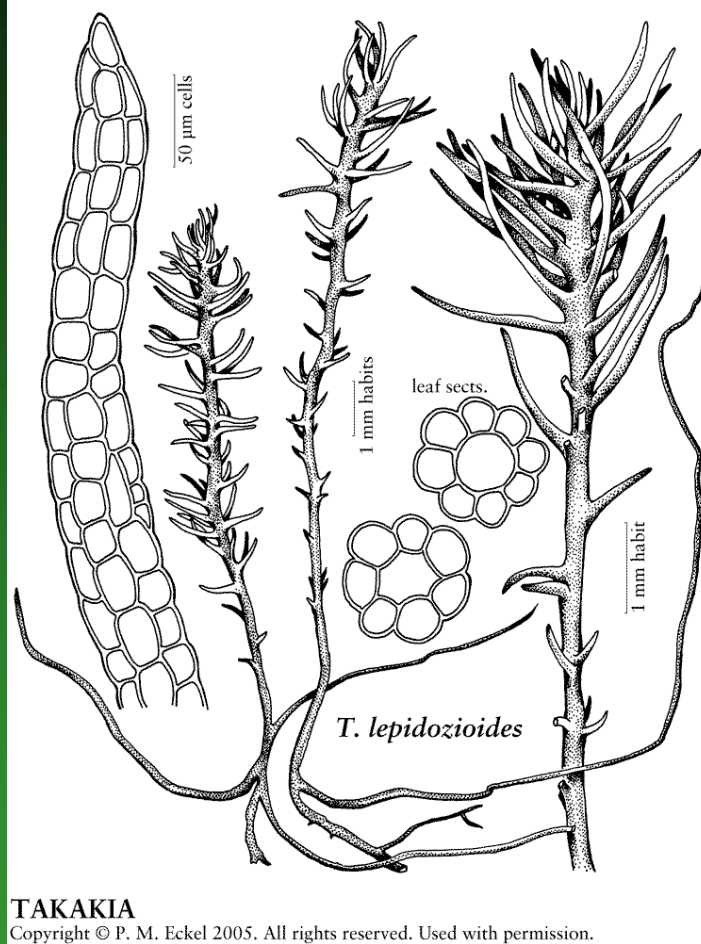
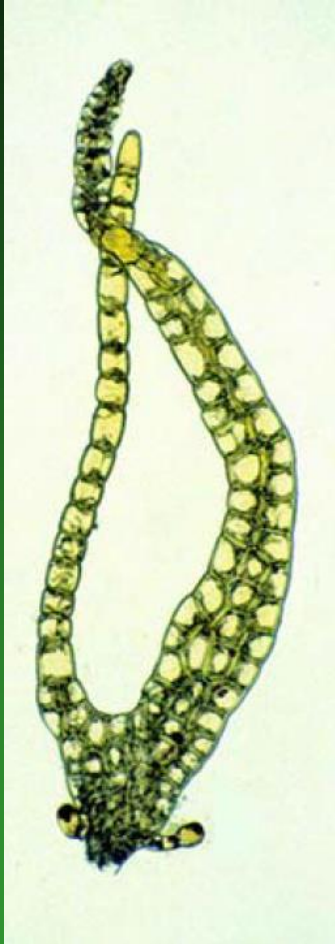
Horizontální „oddenky“ – se sliznatými žlázkami



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

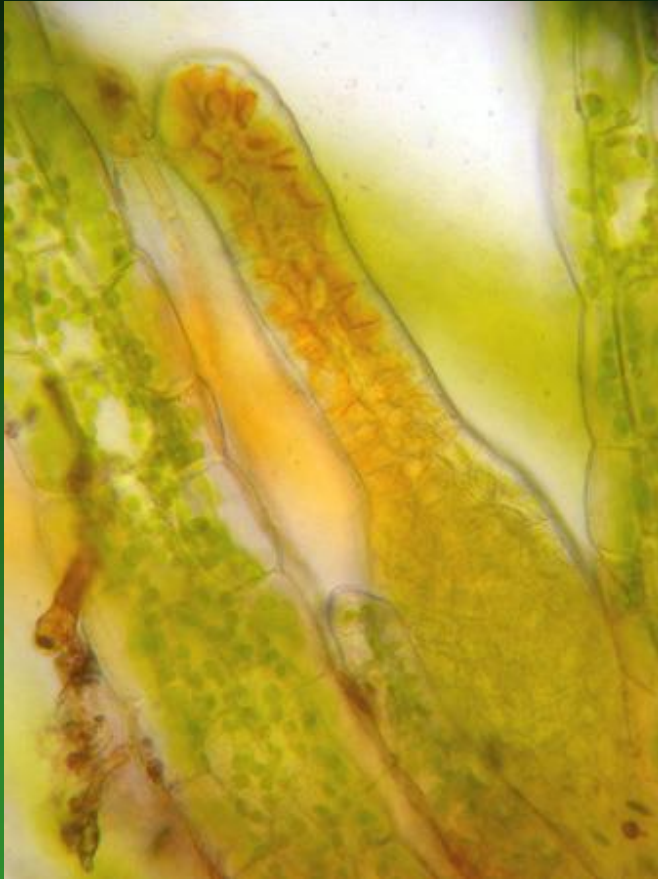


TAKAKIA
Copyright © P. M. Eckel 2005. All rights reserved. Used with permission.



Terminála odděluje buňky do více směrů

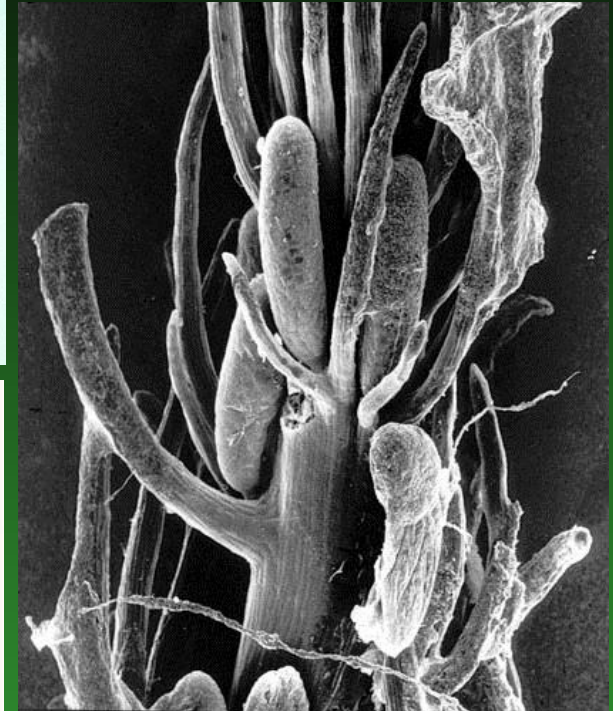
Gametangia – bočně mezi lístky, gametofor jednopohlavný, rostliny dvoudomé



velká archeonia



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



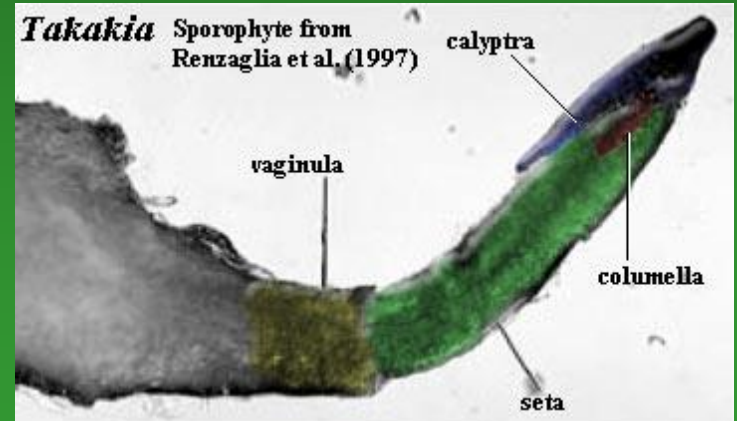
elipsoidní antheridia

Sporofyt – tobolka puká podélnou spirální dehiscencí

- tobolka bez průduchů
- štět bez hydroid



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

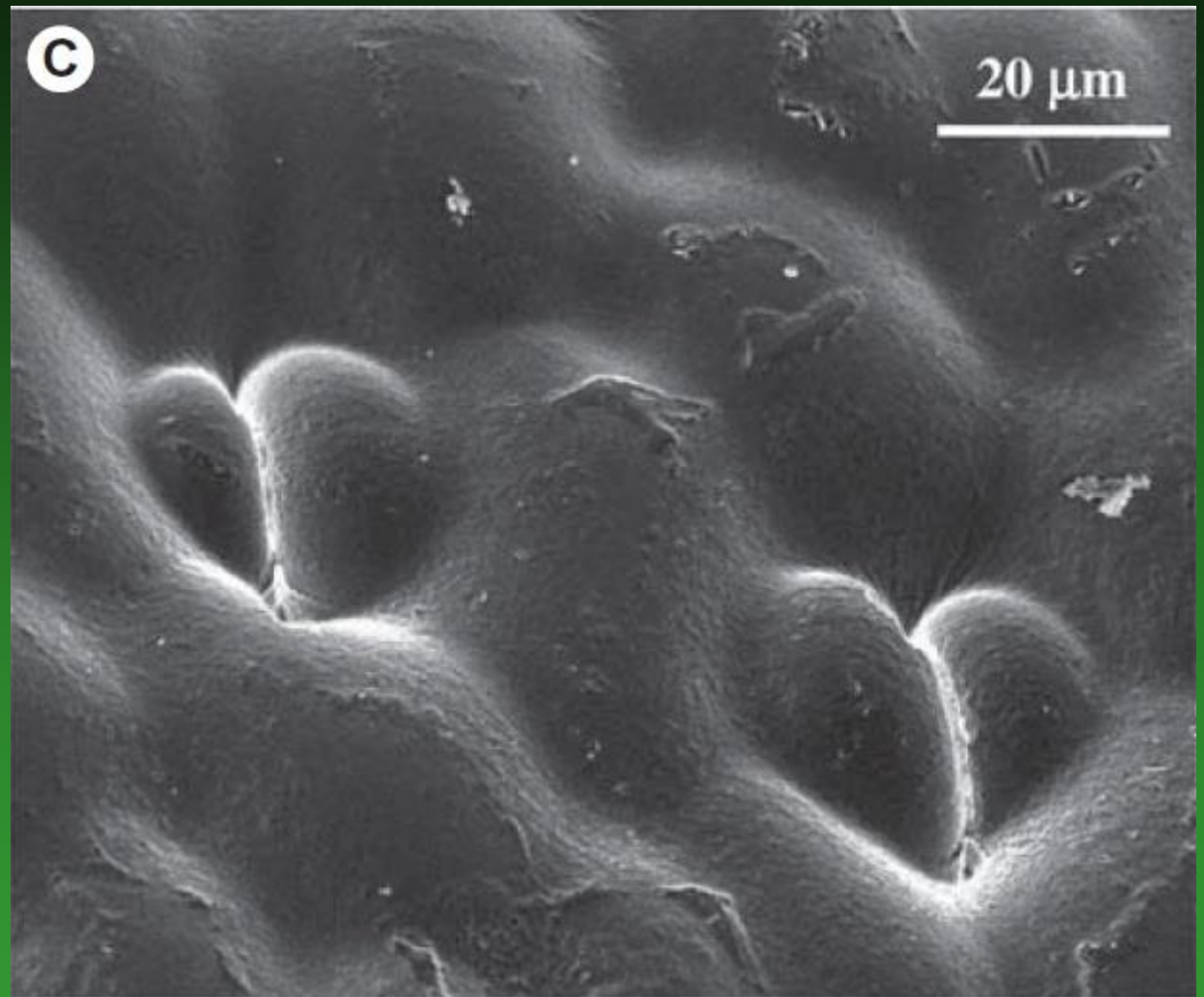


2. Třída *Sphagnopsida*

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



Průduchy – na tobolce zpravidla nefunkční



Nefunkční průduchy u
Sphagnum fimbriatum

Protonema – frondózní, má rhizoidy

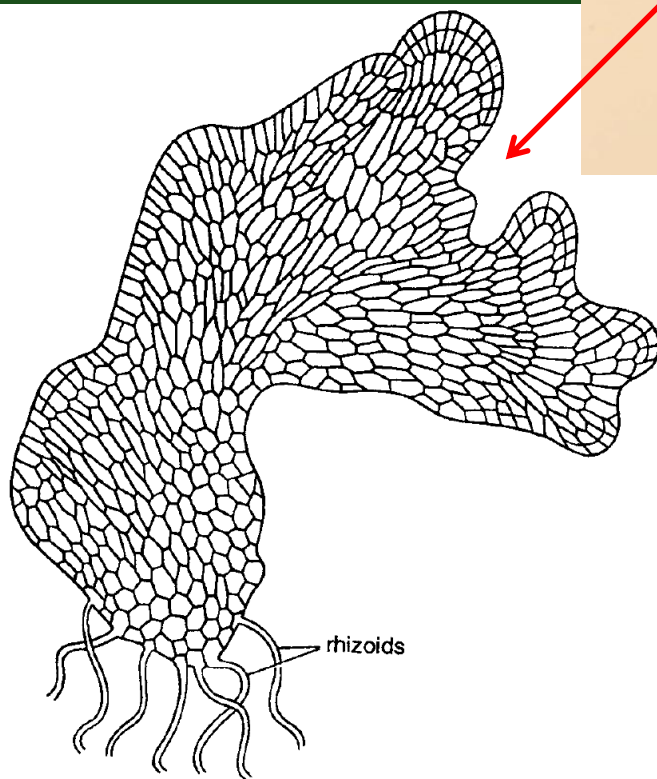
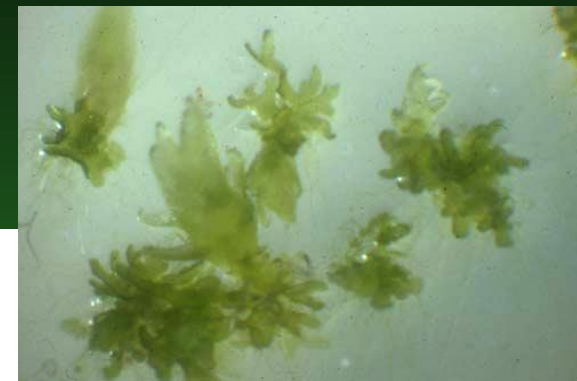


Fig. 9. *Sphagnum*. Thalloid lobed protonema.

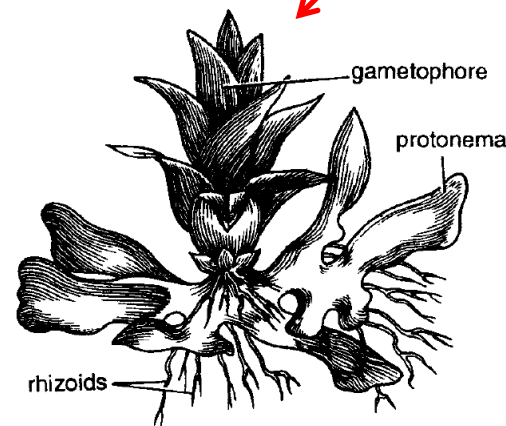
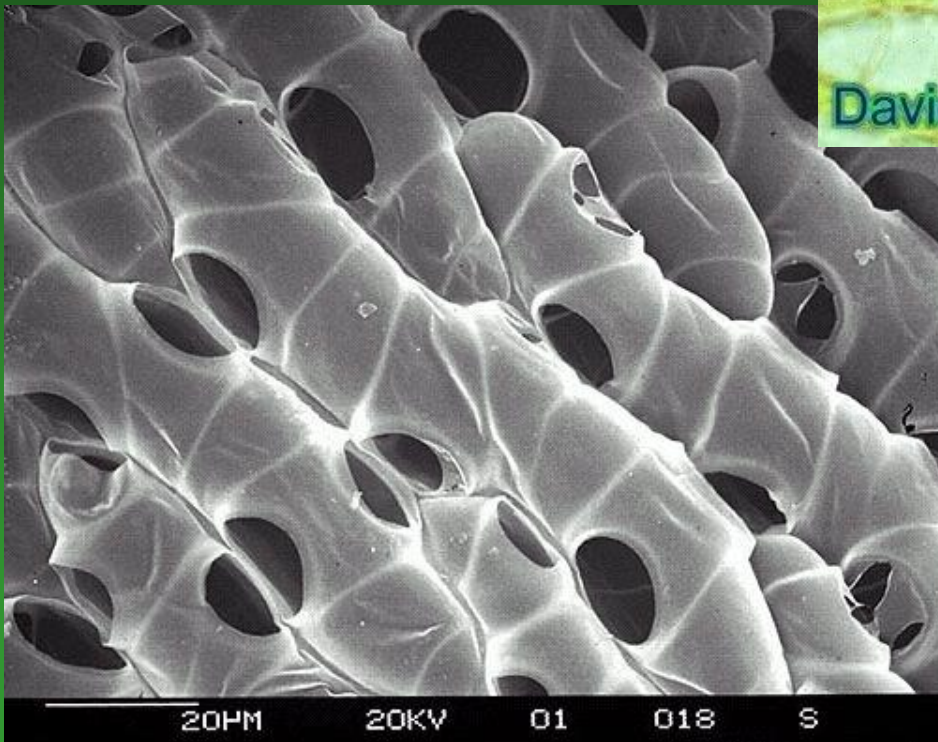
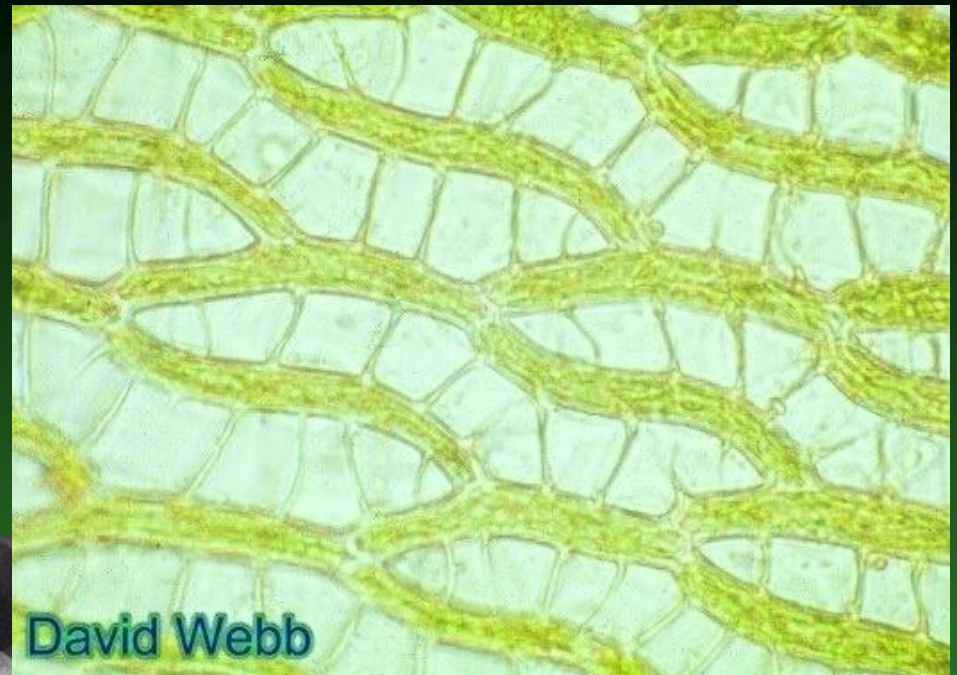


Fig 10. *Sphagnum*. Mature protonema producing a leafy gametophore.

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

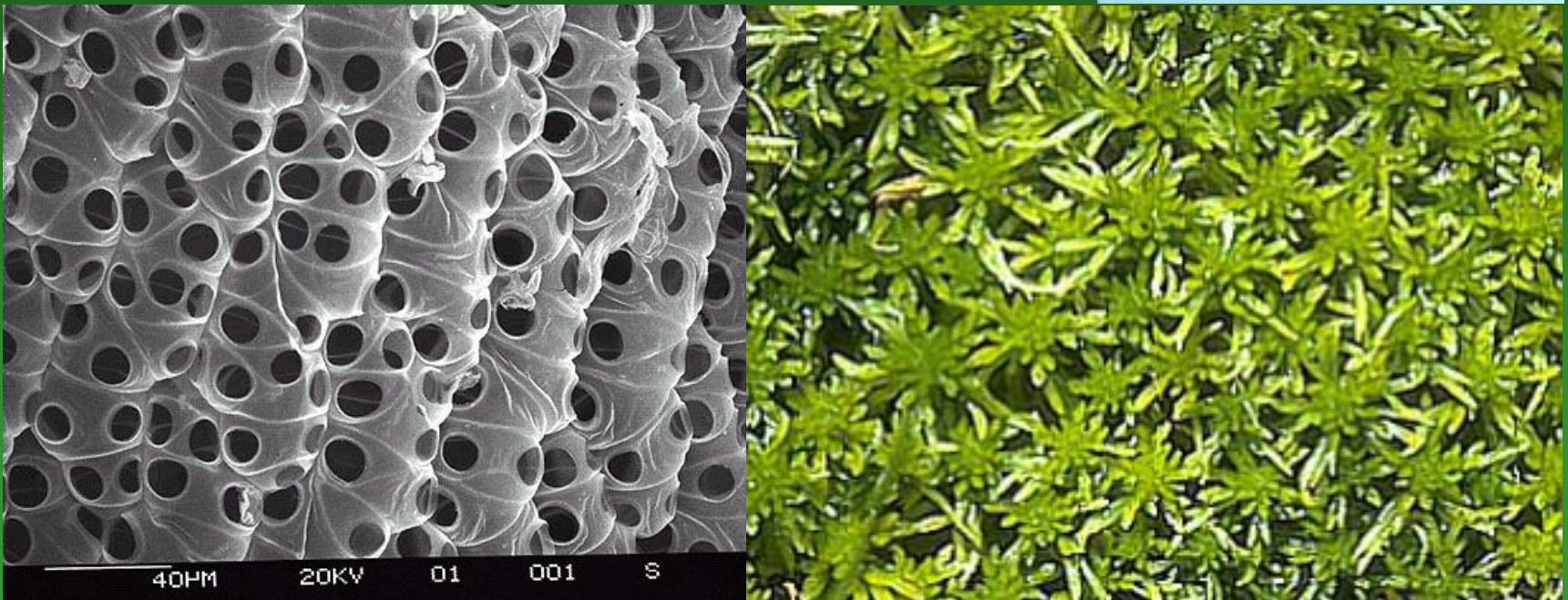
Chlorocysty = asimilace



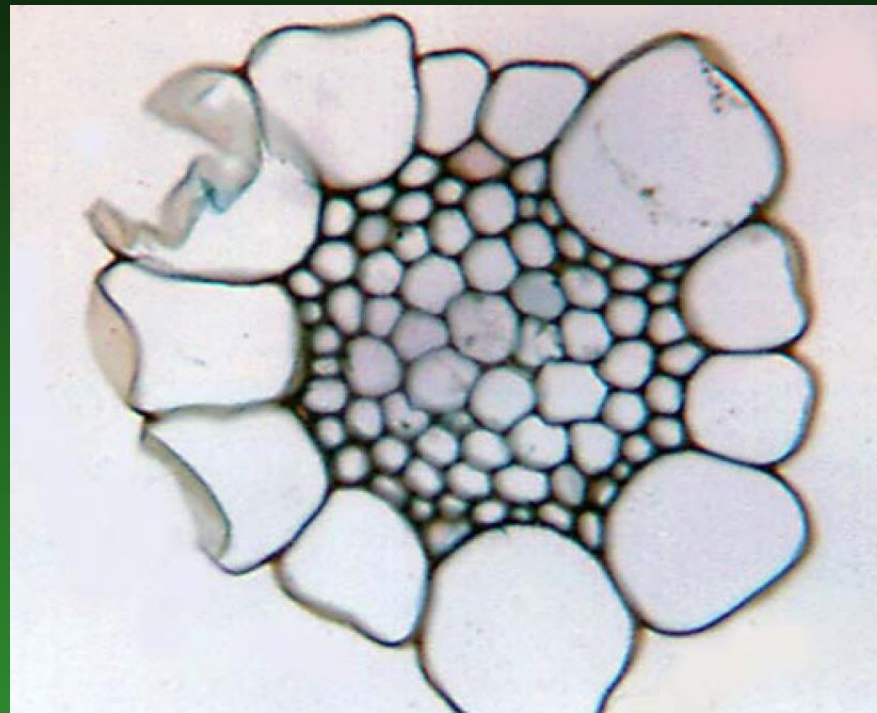
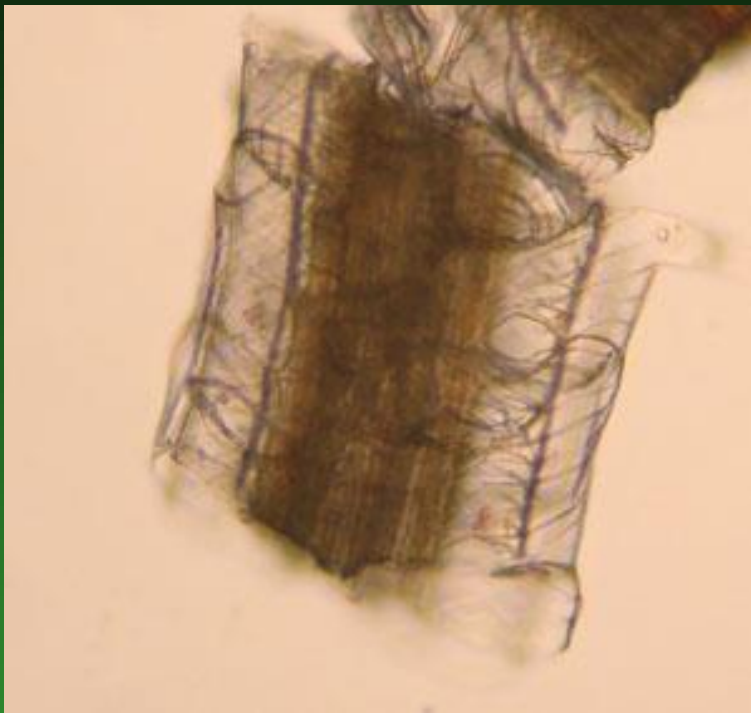
Celý systém funguje jako sací pletivo.



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“

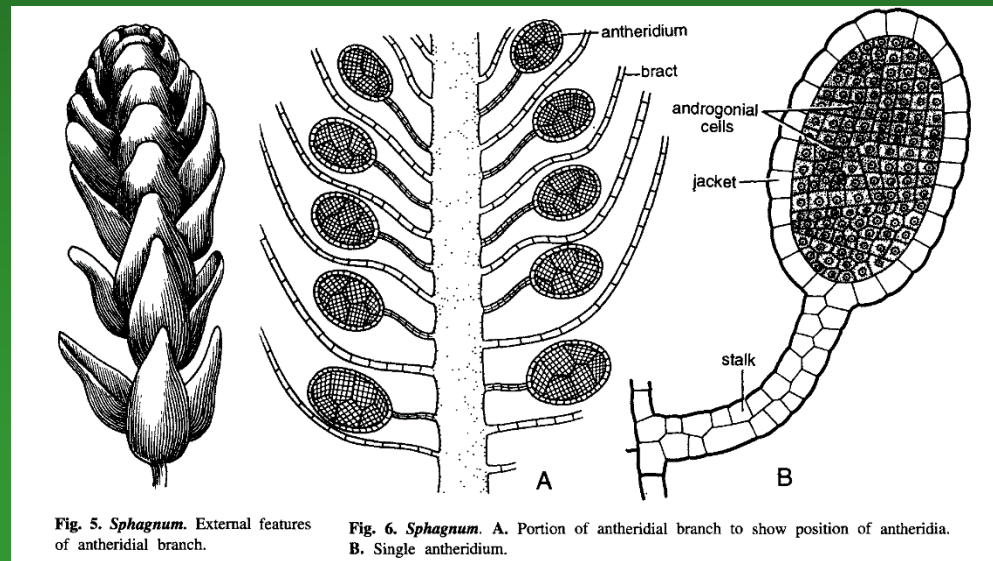
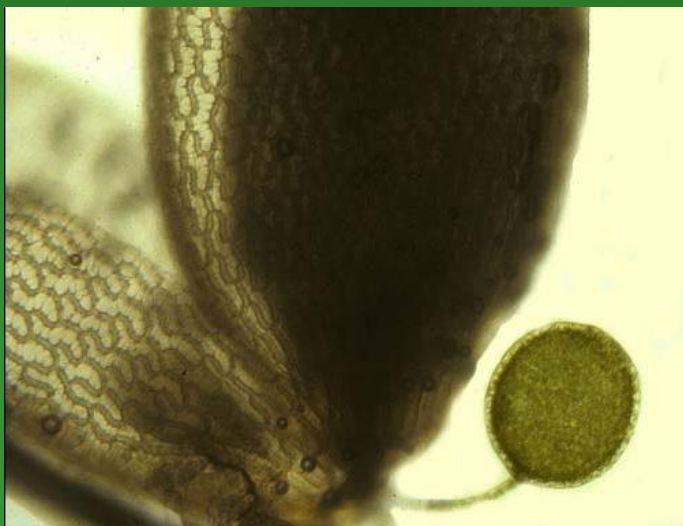


Fig. 5. *Sphagnum*. External features of antheridial branch.

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

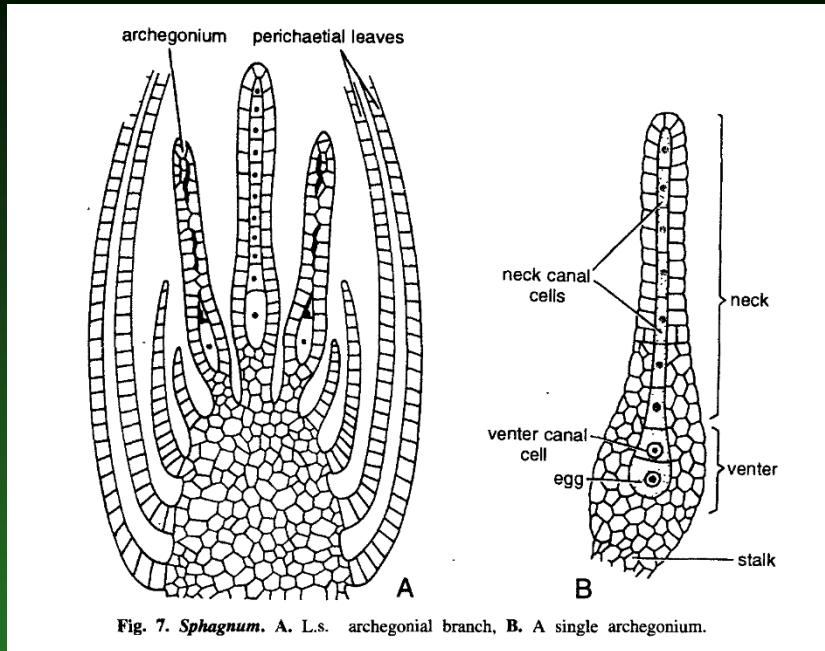


Fig. 7. *Sphagnum*. A. L.S. archegonial branch, B. A single archegonium.



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

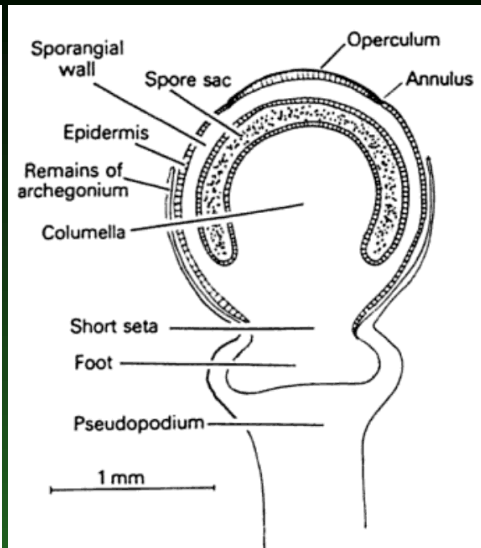
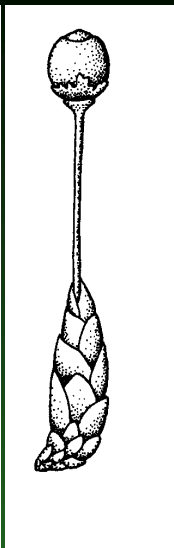
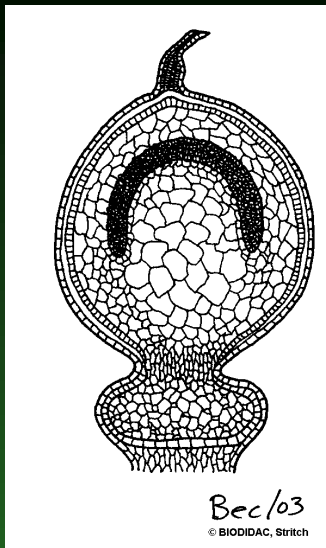


Štět – kratinký, schovaný
v horní miskovité části
pseudopodia

Pseudopodium =
zelený výrůstek gametofytu
nesoucí sporofyt

Tobolka - kulatá
červenohnědá s víčkem jak
rádiovka, namá čepičku

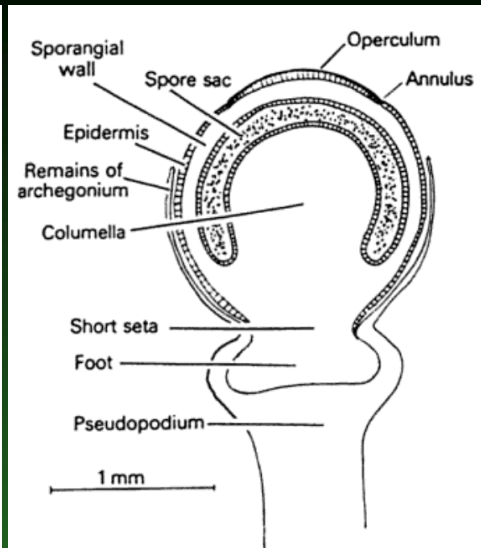
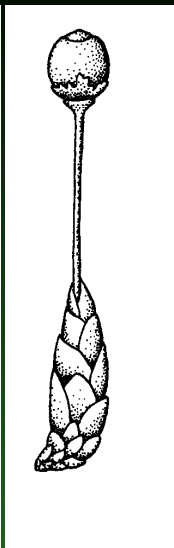
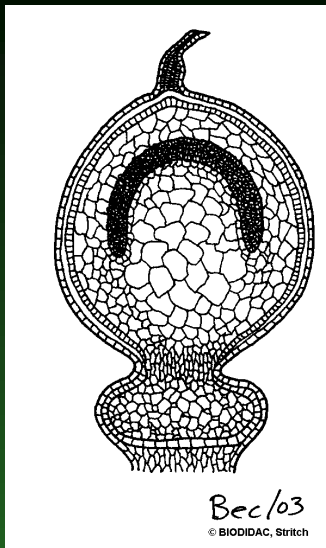




<http://vimeo.com/13582494>

Uvolnění spór explozí

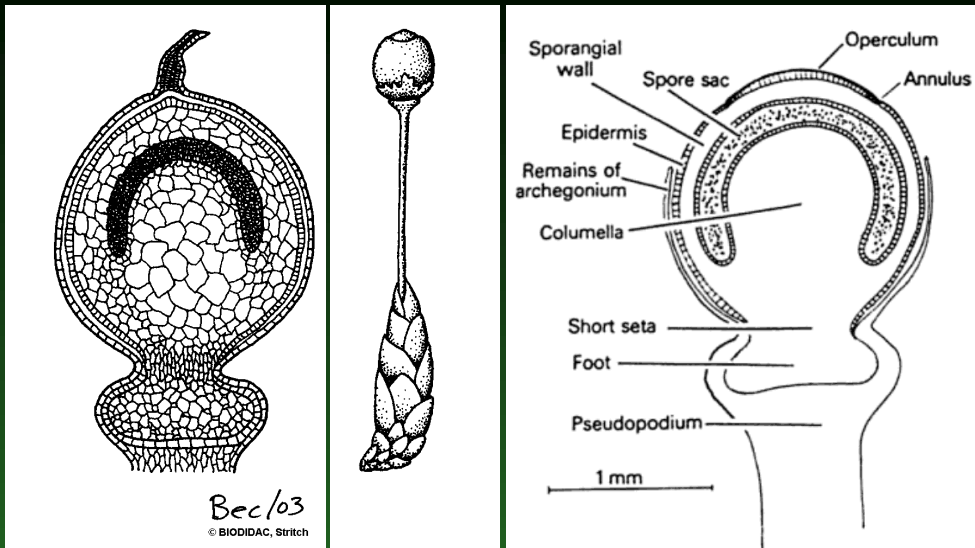
1. Sesycháním neúplného sloupku vzniká podtlak



<http://vimeo.com/13582494>

Uvolnění spór explozí

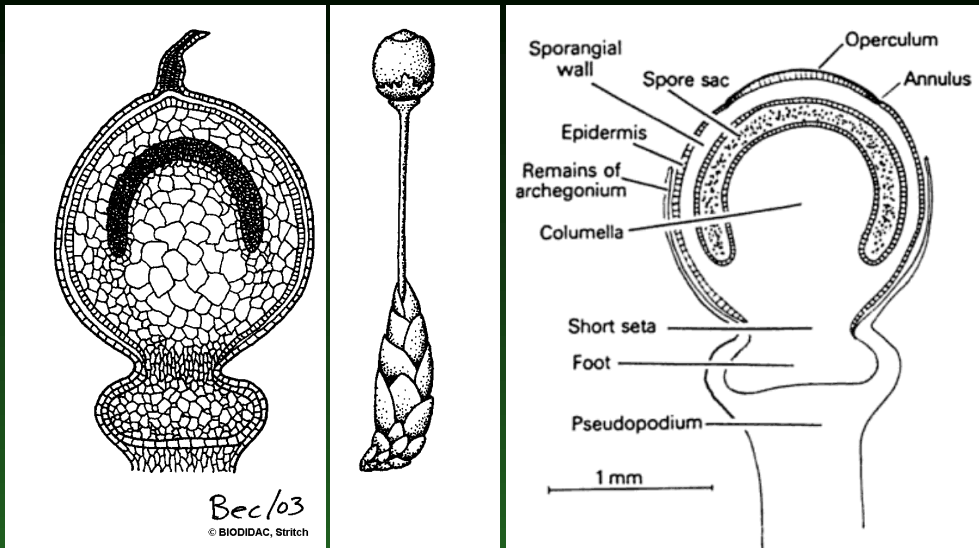
1. Sesycháním neúplného sloupku vzniká podtlak
2. Vzduch nasáván přes propustnou epidermis



<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

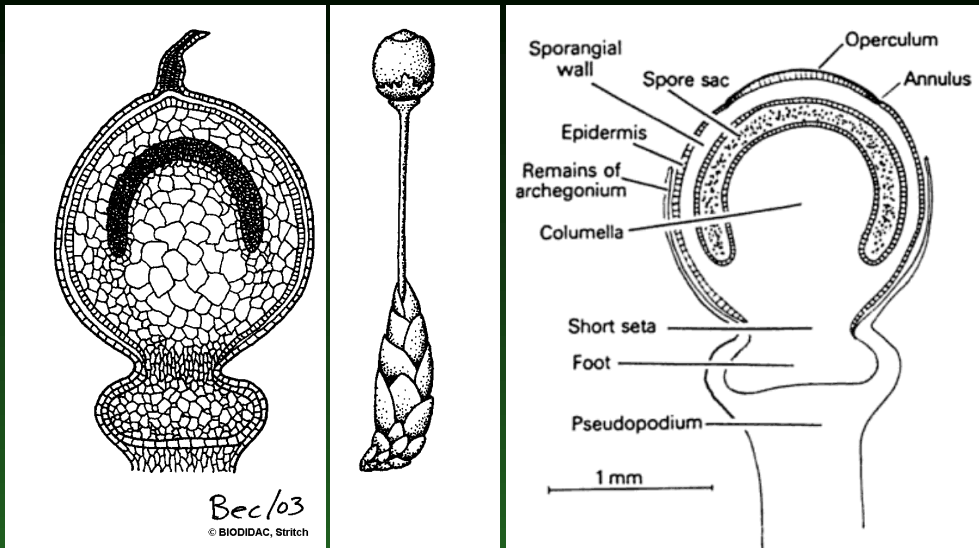


<http://vimeo.com/13582494>



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 CO₂)

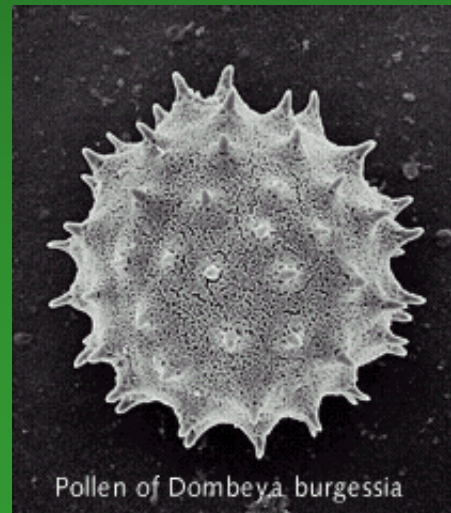
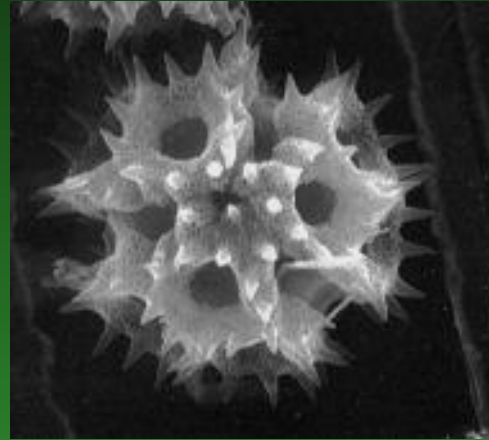
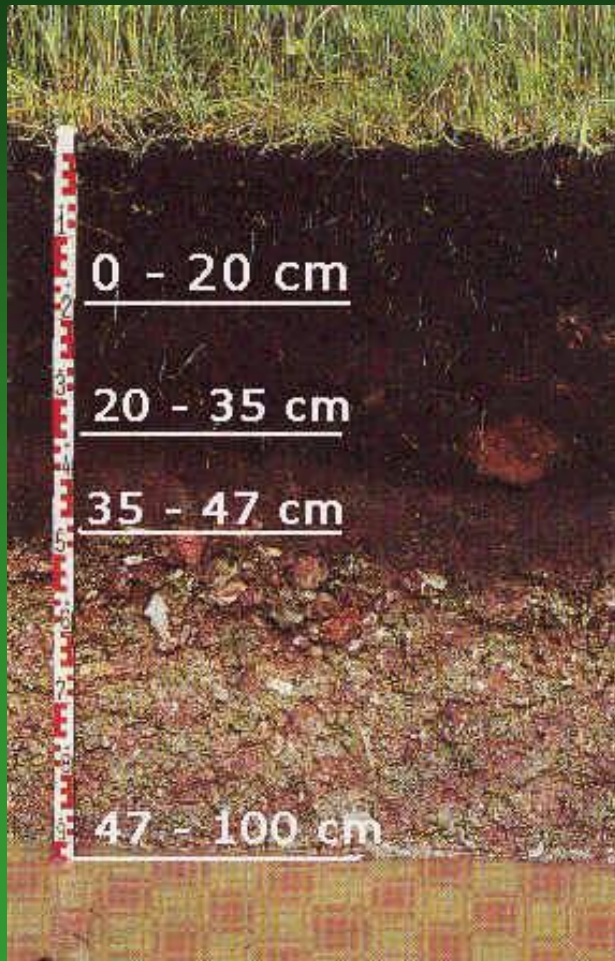
Porosty rašeliníků
pokrývají zhruba 1%
povrchu souše



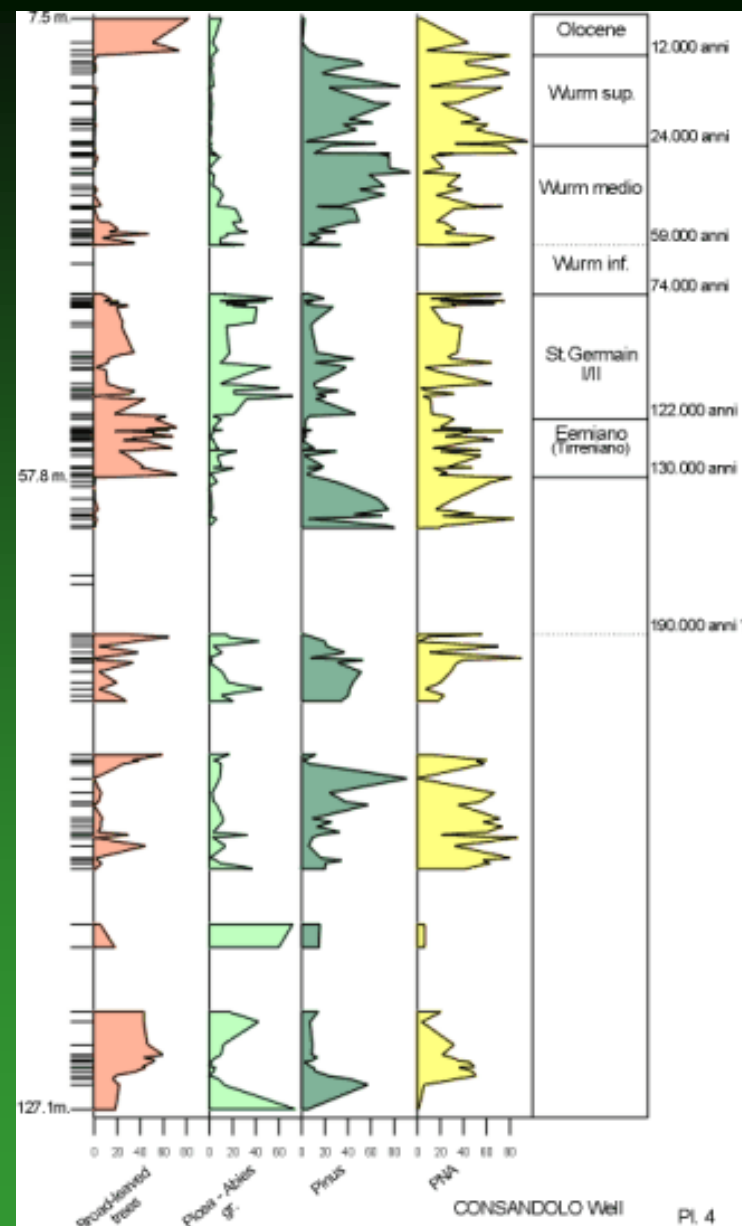
V krajině mají rašeliniště hydrologický a klimatologický význam

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 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



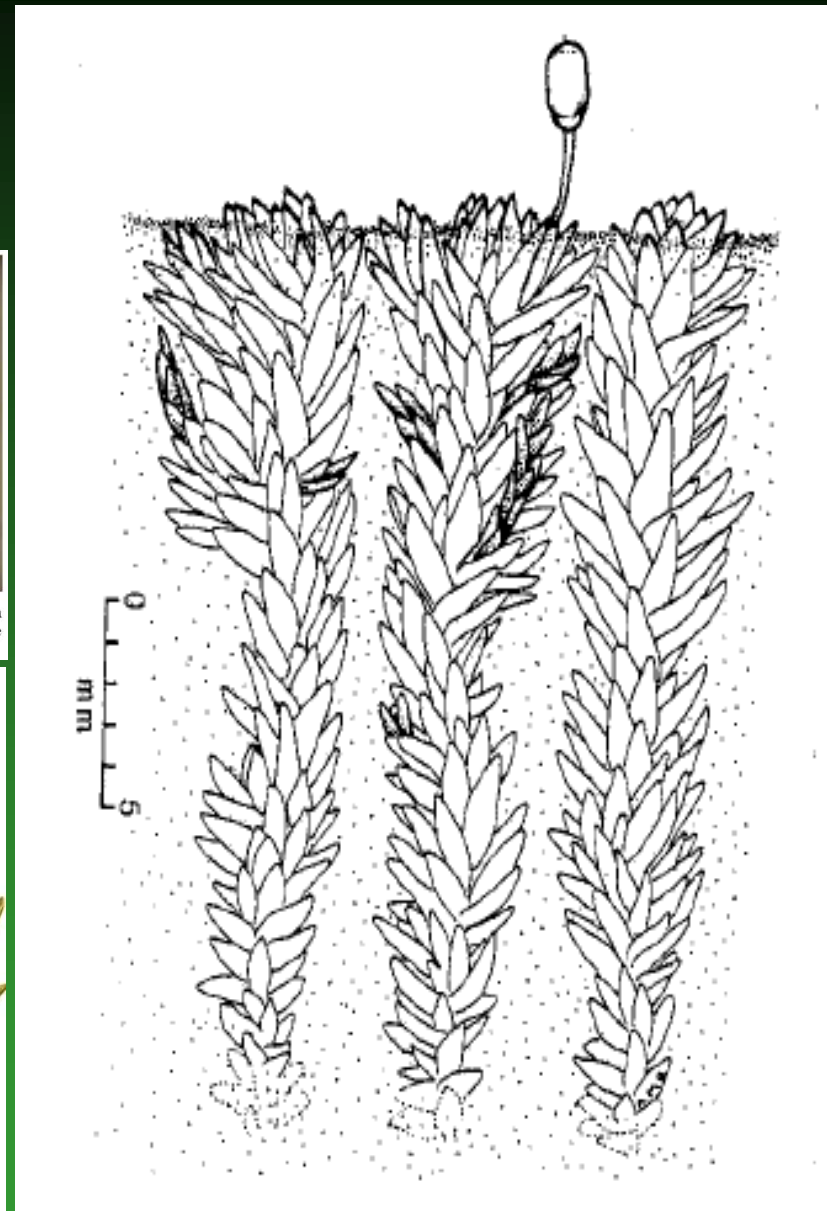
Morfologicky, anatomicky i molekulárně patří k rašeliníkům tasmánský druh *Ambuchanania leucobryoides*, připomínající náš bělomech sivý



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.

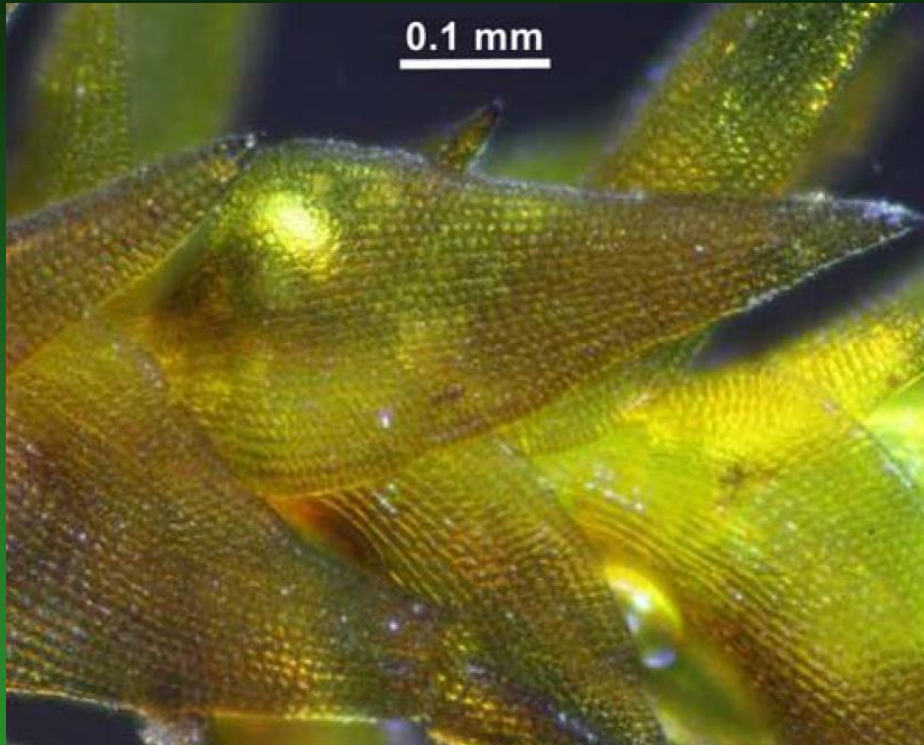


U nás 5 druhů, většinou velmi vzácných.

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



Fyloidy – někdy bez žilek



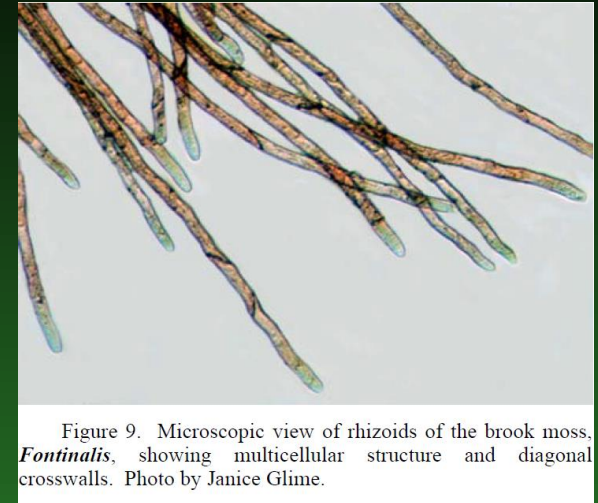
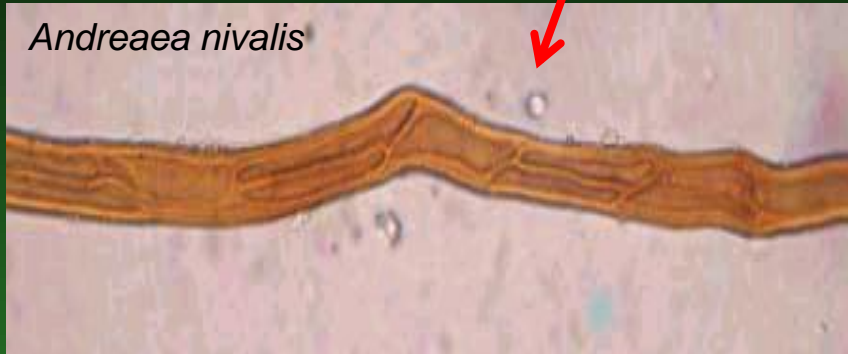
Andreaea mutabilis – fyloidy bez žilek



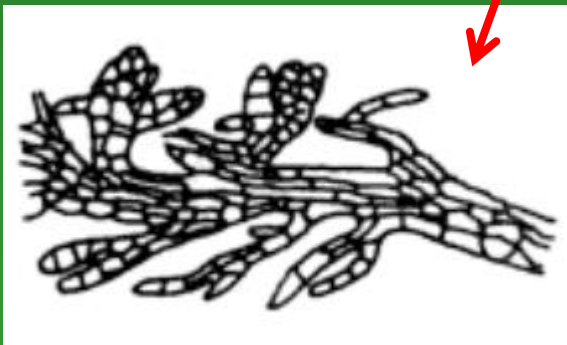
Andreaea subulata – fyloidy s žilkou



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



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



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

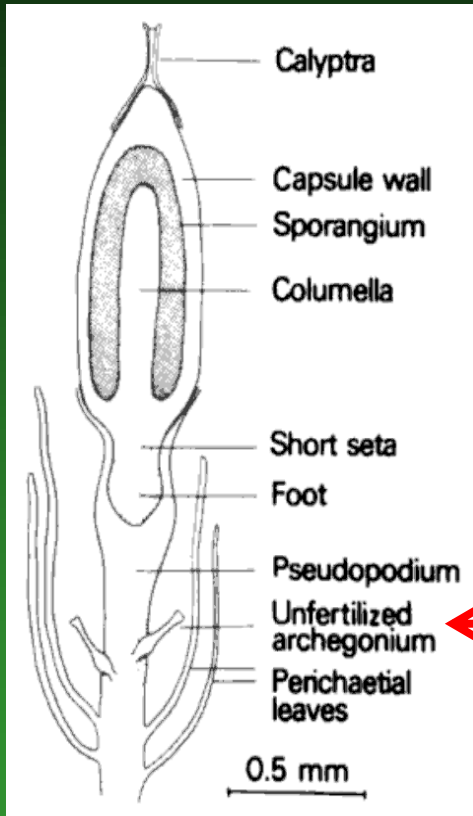


Andreaea blytii – pohoří Chibiny



Andreaea subulata

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

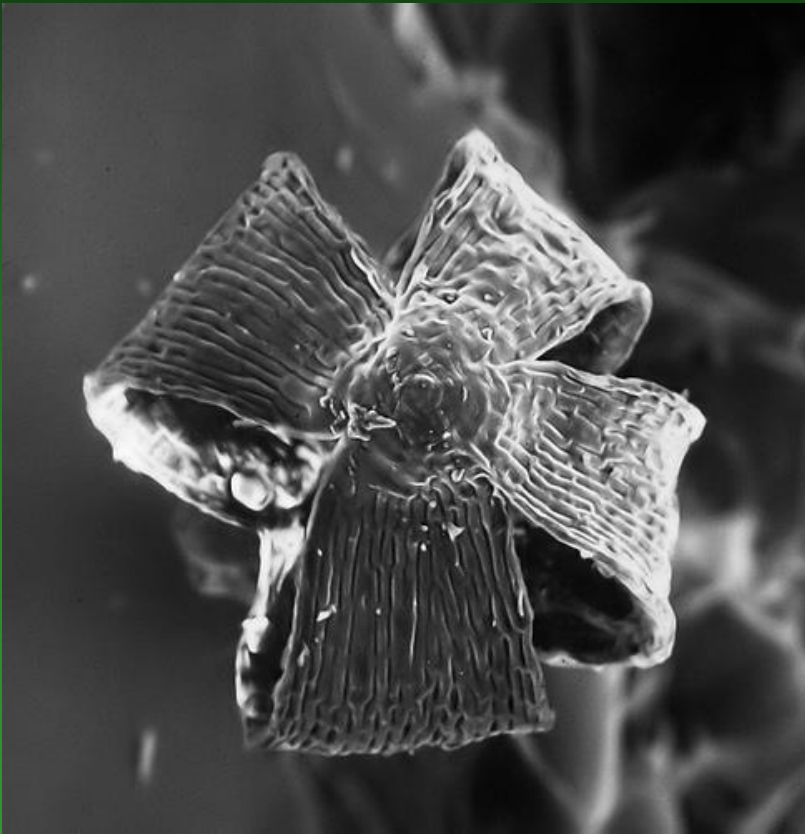


Andreaea nivalis –
stopkaté antheridium



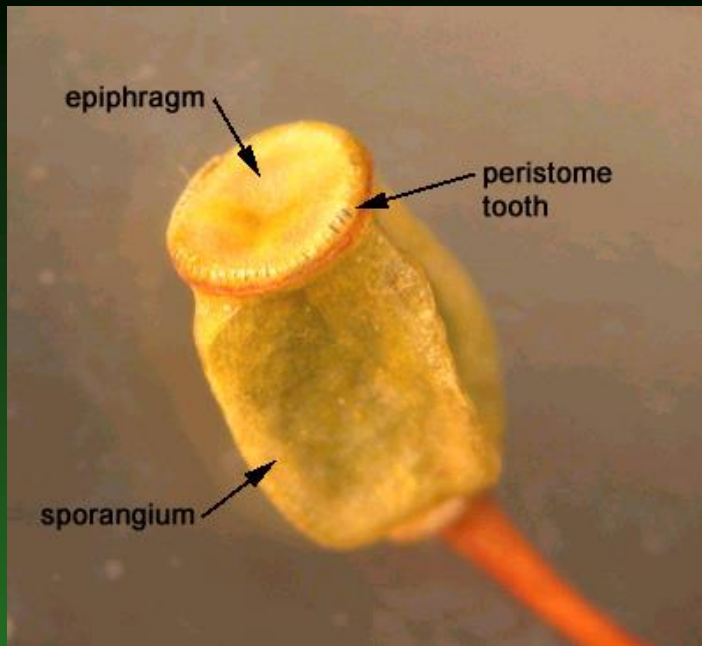
Sporofyt – kratinký štět ukrytý v pastopečce (pseudopodiu) jako u rašeliníků, bez průduchů

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

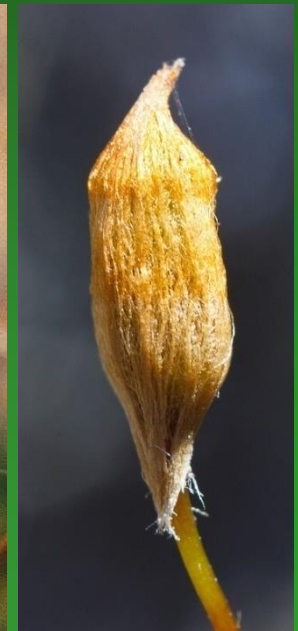


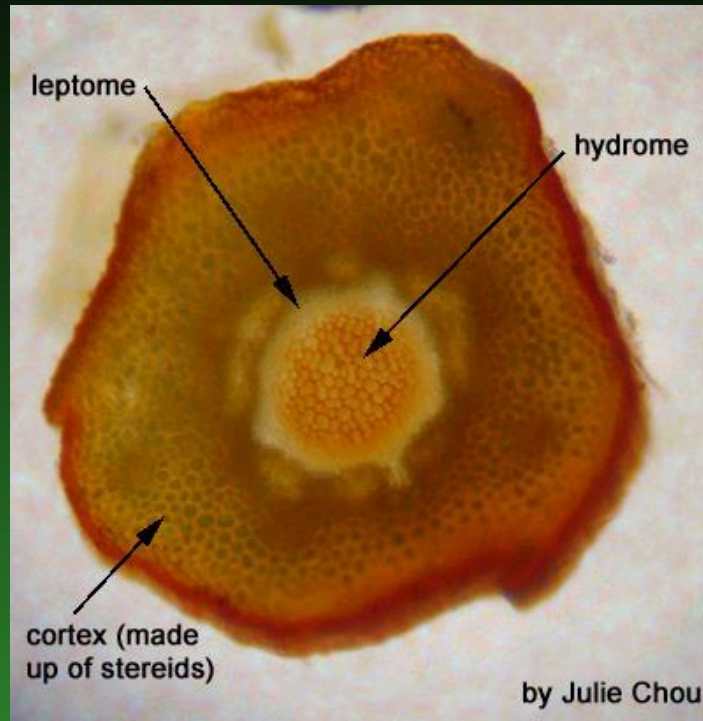
4. Tř. *Polytrichopsida*,

- 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.





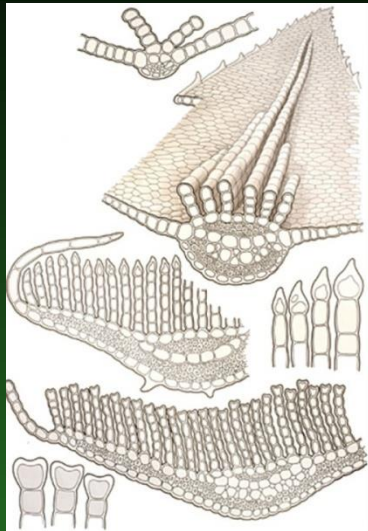
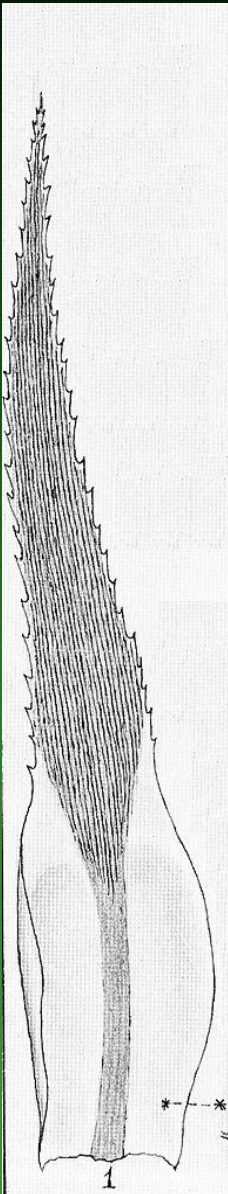
díky výšce mají
ploníky nejvíce
diferencovaná
„vodivá pletiva“

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



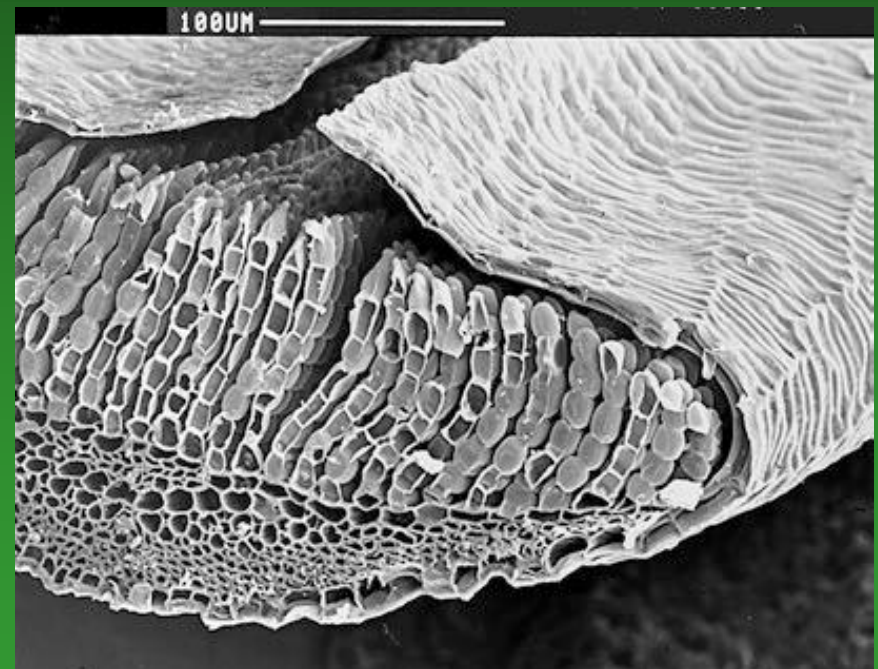


fyloidy ploníků

– mezi mechy nejsložitější stavba „pseudomezofylu“

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

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

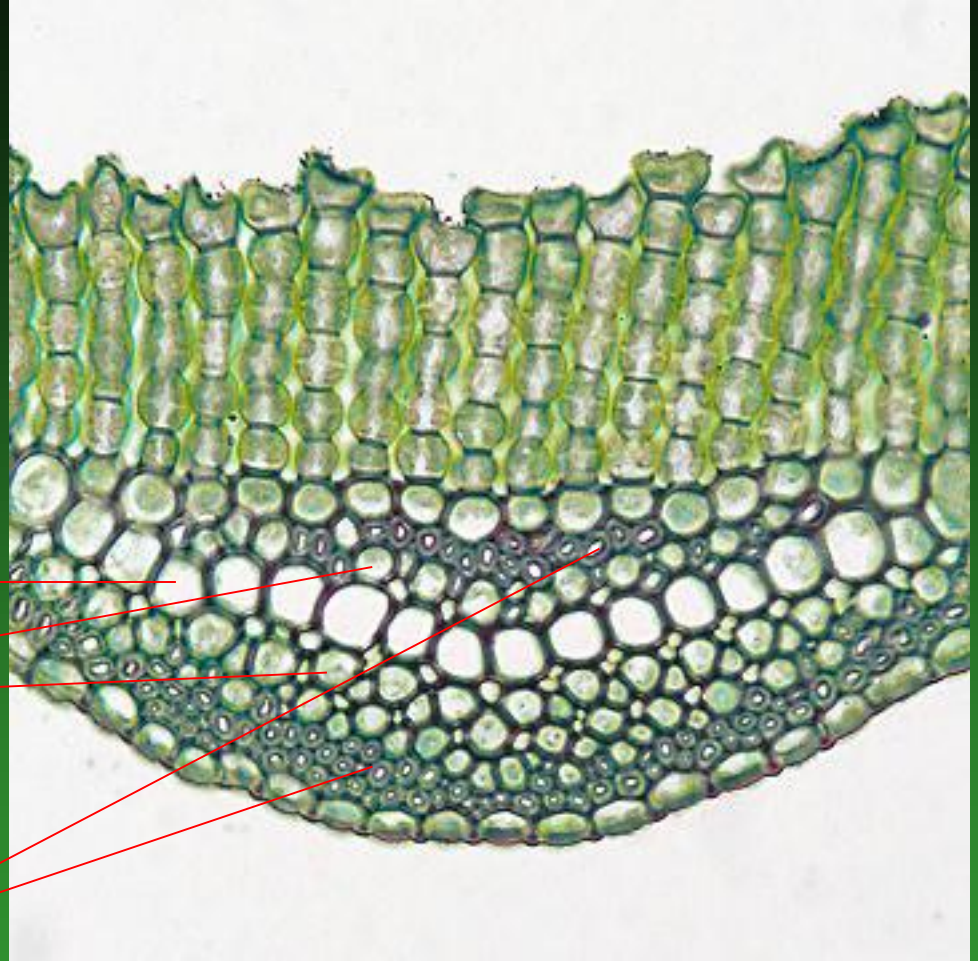


fyloidy ploníků

hydroidy

leptoidy

stereidy





Perigonia = „jednopohlavné květy ploníků“

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

Antheridia – stopkatá mezi lístky a parafýzami samčího perigonia

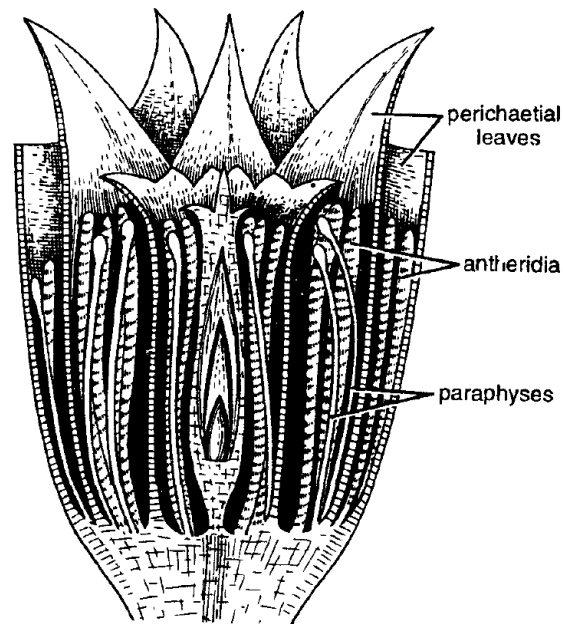


Fig. 5. *Polytrichum*. L.s. through antheridial head.

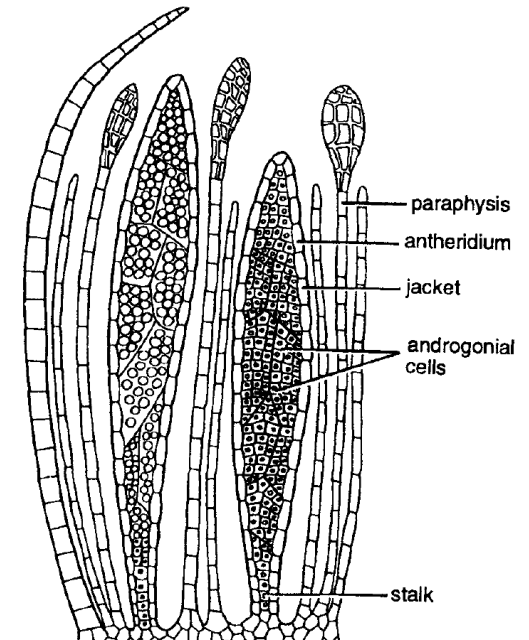


Fig. 6. *Polytrichum*. Antheridia and paraphyses.

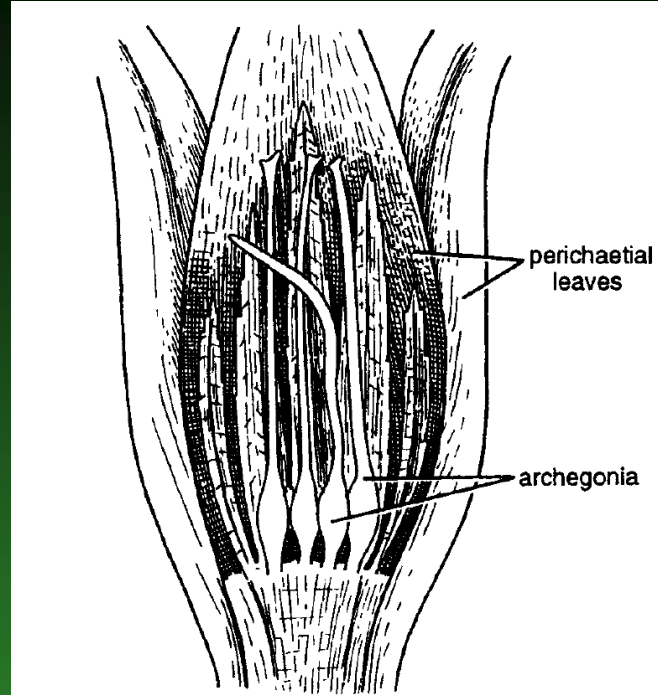
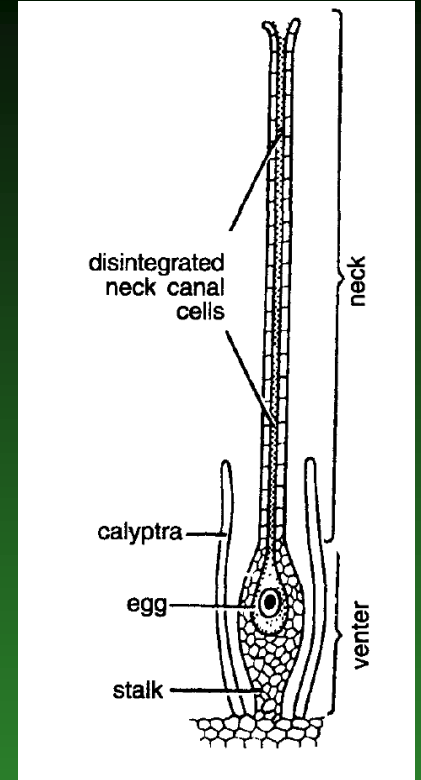


Fig. 7. *Polytrichum*. L.s. through archegonial head.



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.

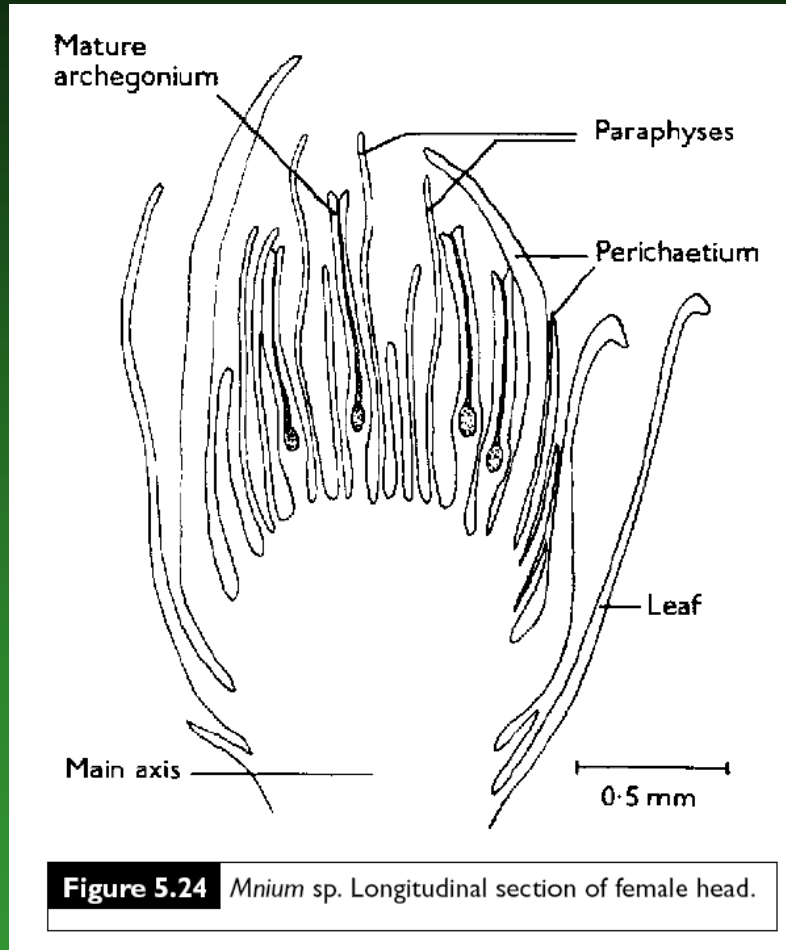
(i) pokročilá diferenciacce pletiv gametofytu, ale ne tolik jako u ploníků (většinou chybí leptoidy),

(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

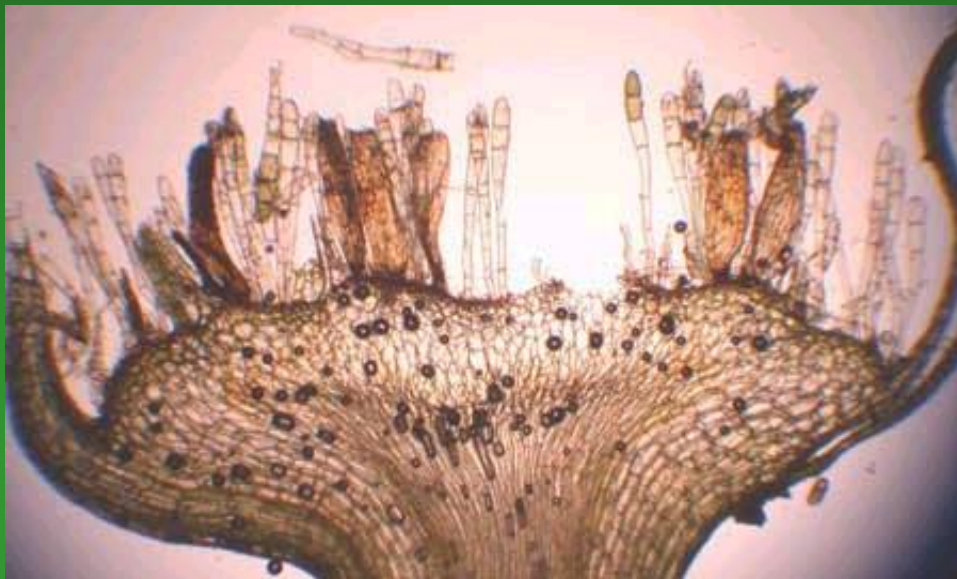


Figure 17. *Bryum capillare* males with antheridia in a splash platform. Photo by Dick Haaksma.

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)

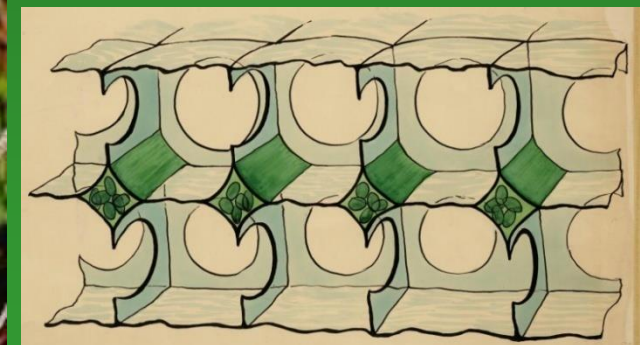
Fontinalis antipyretica

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



Neckera crispa



Leucodon sciuroides



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* $n=4$

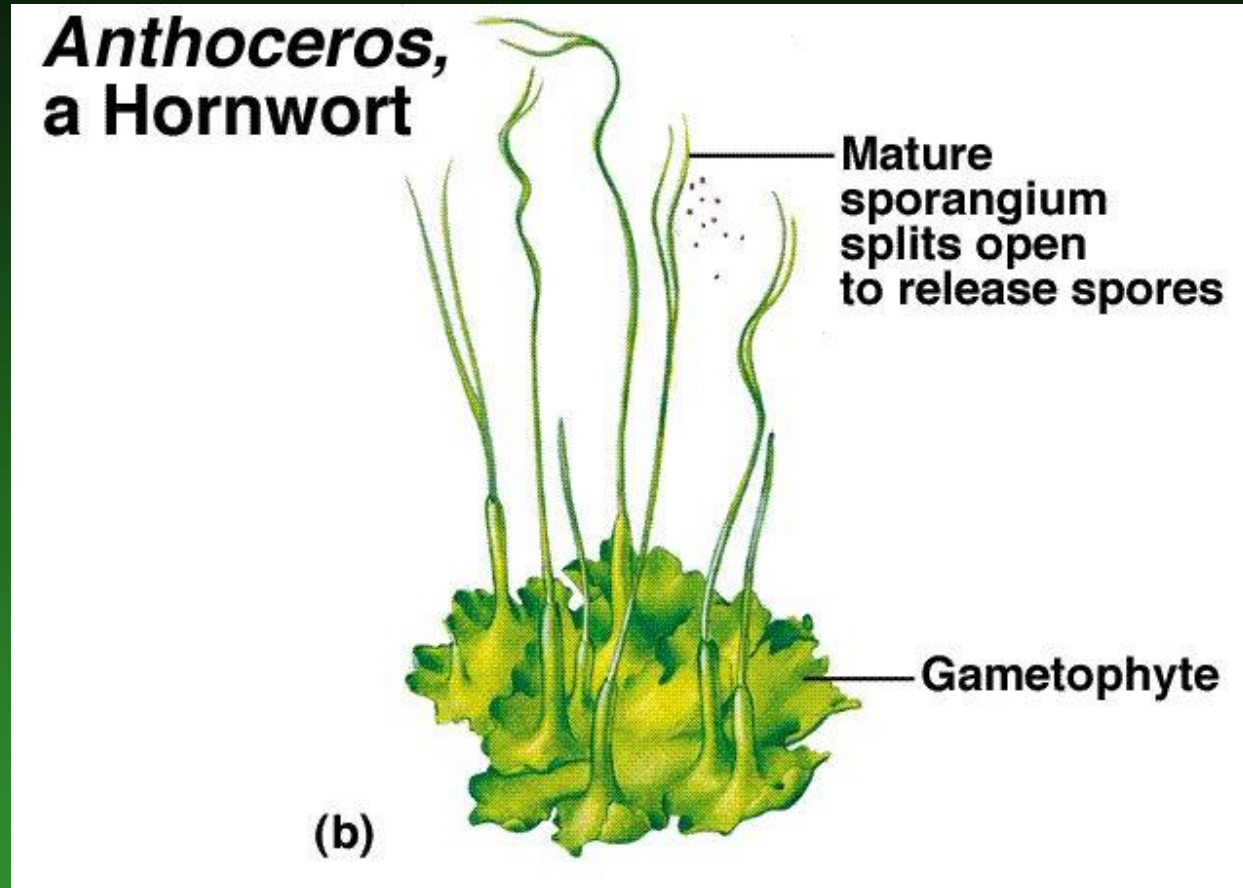
Polyploidie – oproti ostatním vyšším rostlinám vzácněji.

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).

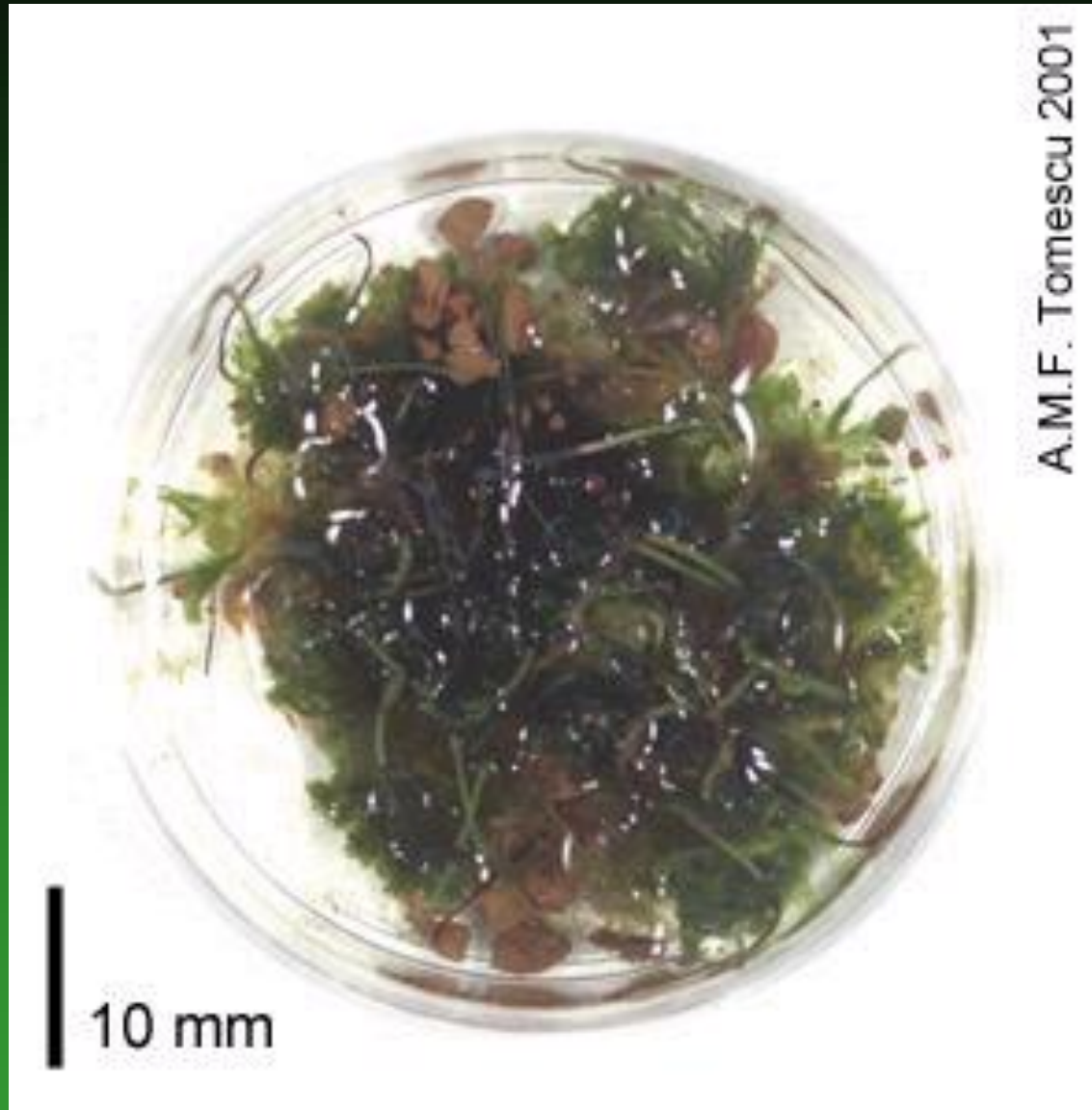
Gametofytní **stélka** hlevíků je **frondózní** - dorzoventrální
- rozprostřená po podkladu



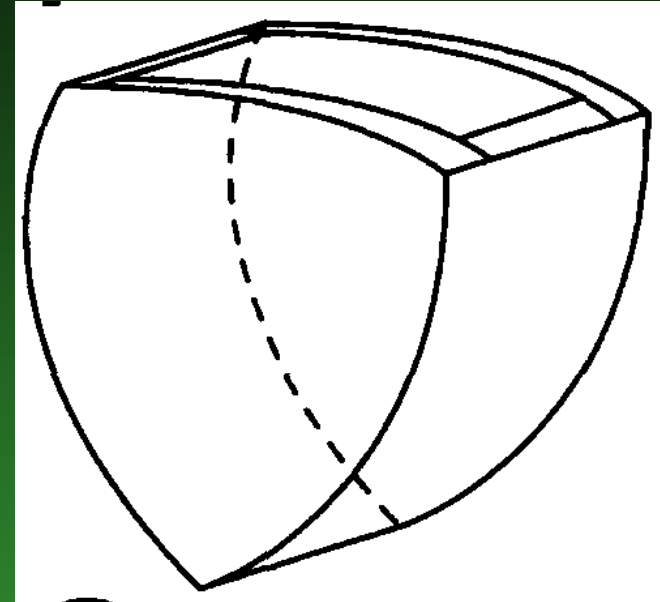
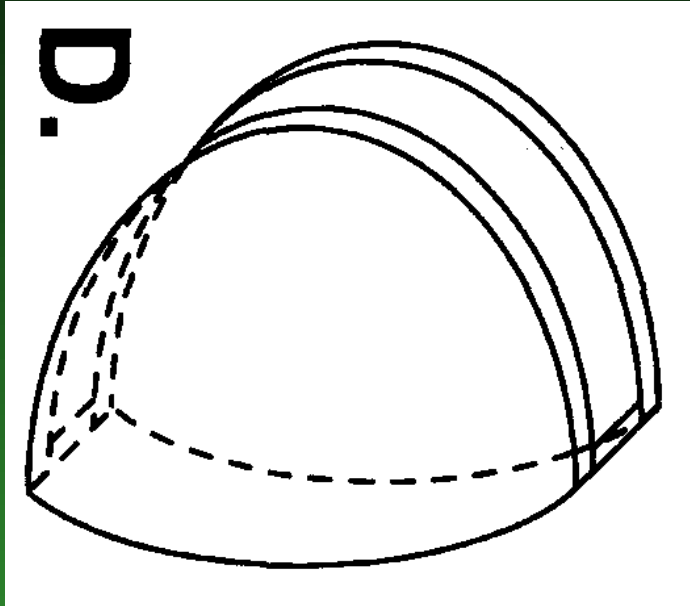
Phaeoceros carolinianus

Gametofyt

hlevíků je
drobný -
zpravidla
velikostí
nepřesahuje
několik málo
centimetrů



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

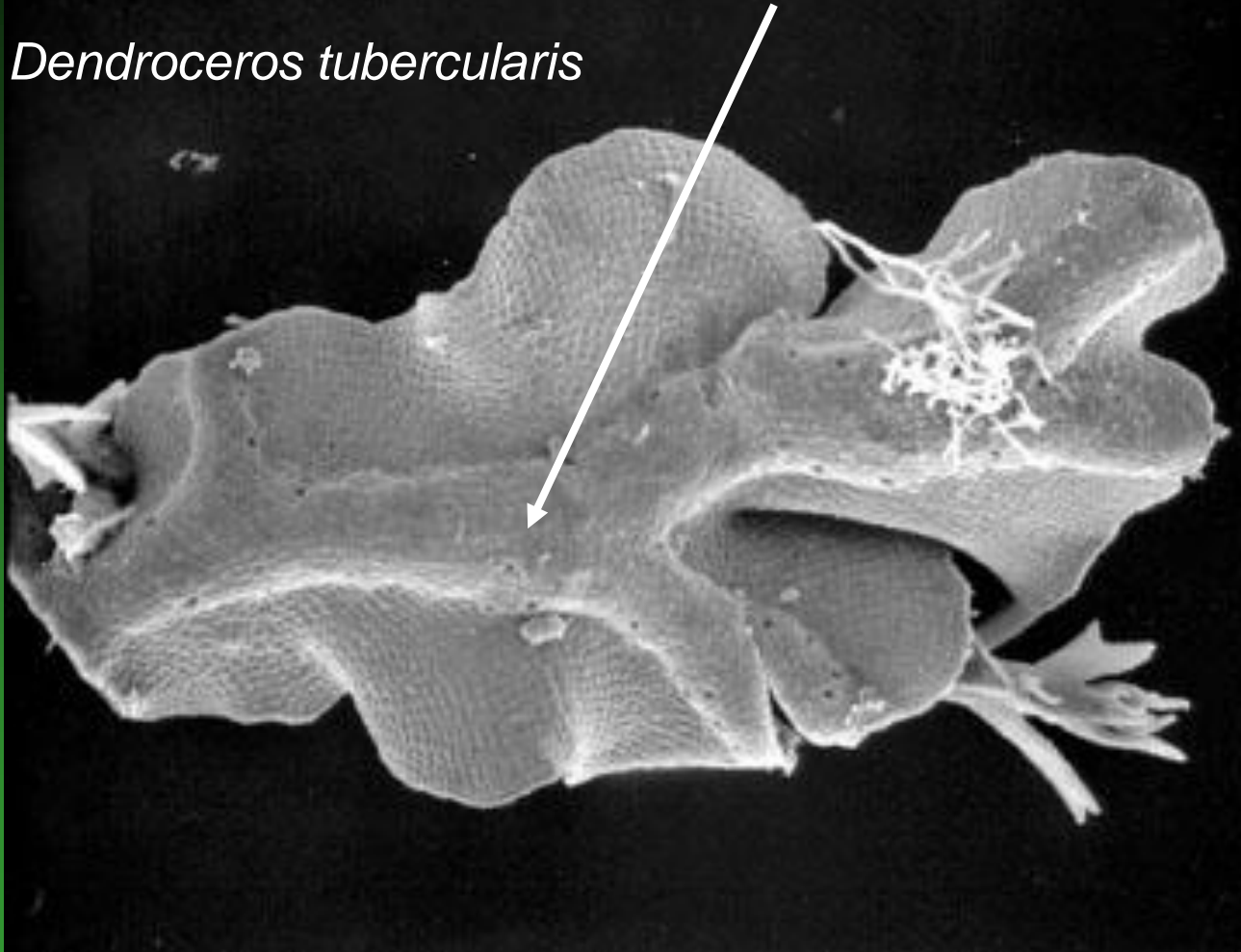


Odděluje tak nové buňky do dvou směrů, čímž vzniká
 frondózní - plochá stélka.

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!)

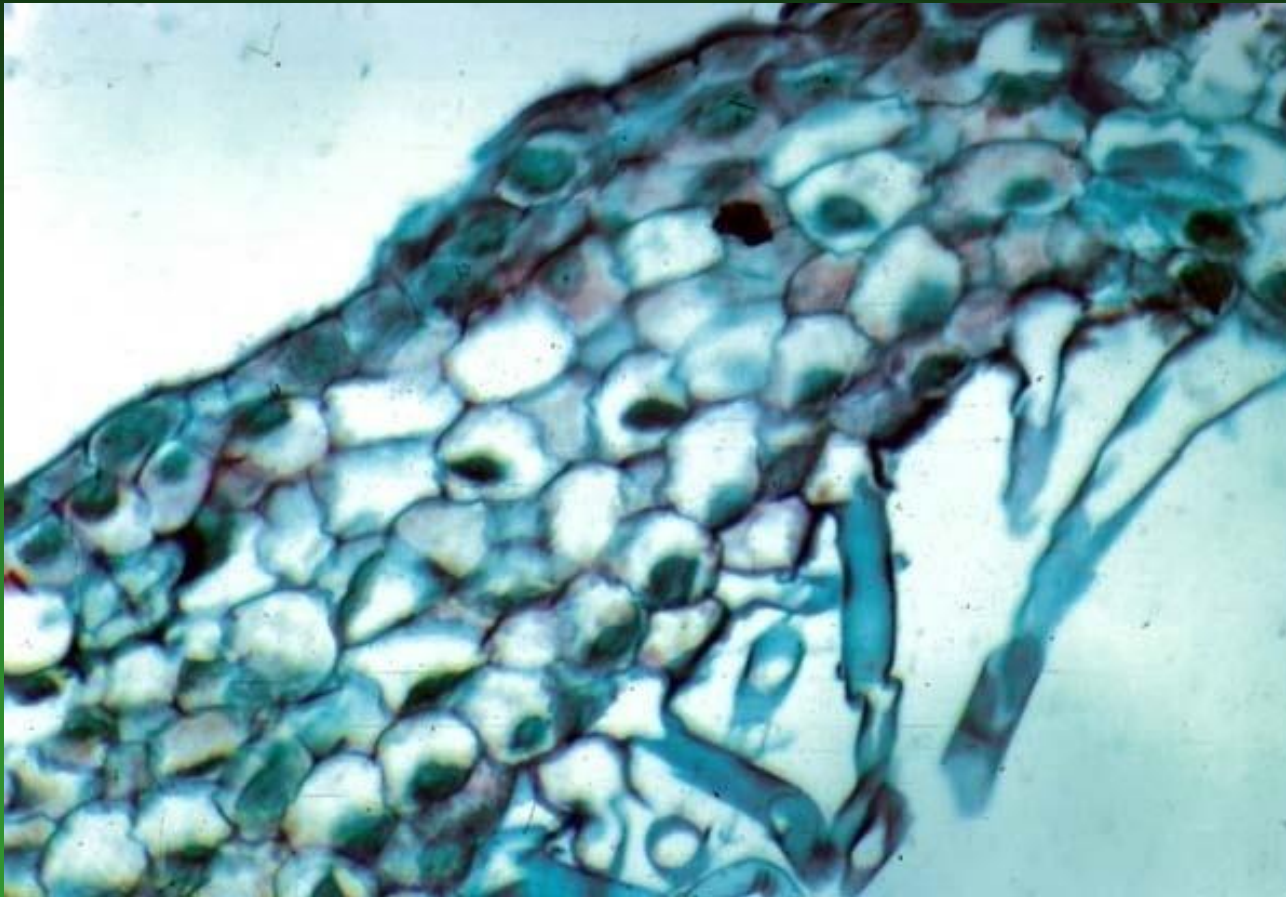
Gametofyt hlevíků vytváří **vidličnatě** větvené laloky se zbytnělou střední částí - **středním žebrem**.

Dendroceros tubercularis



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

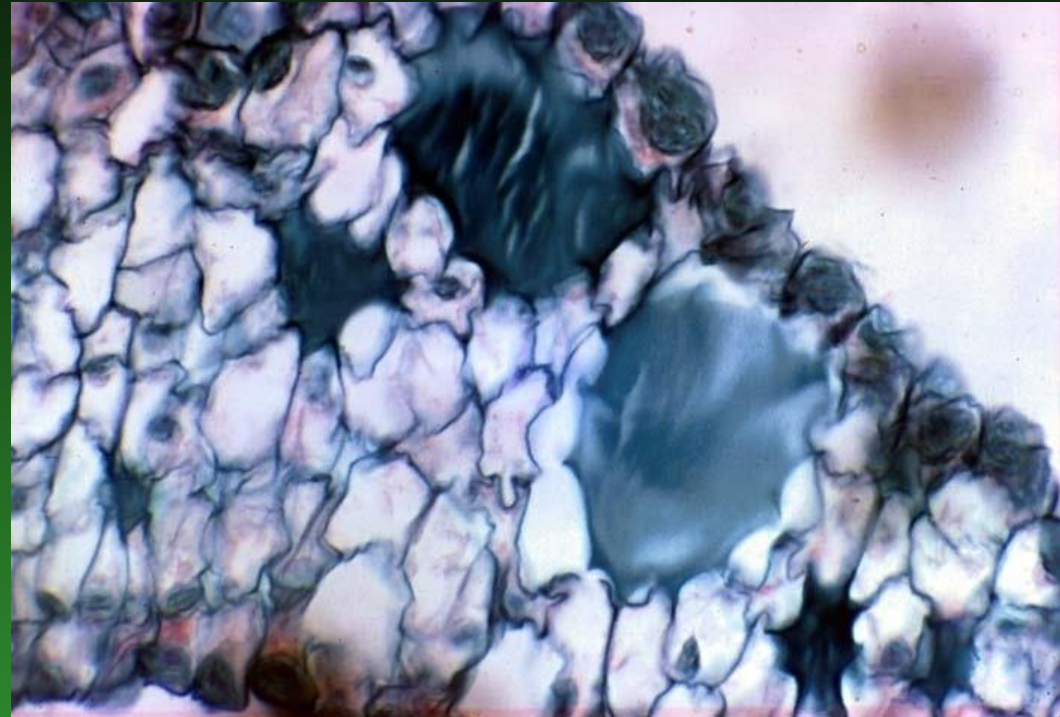
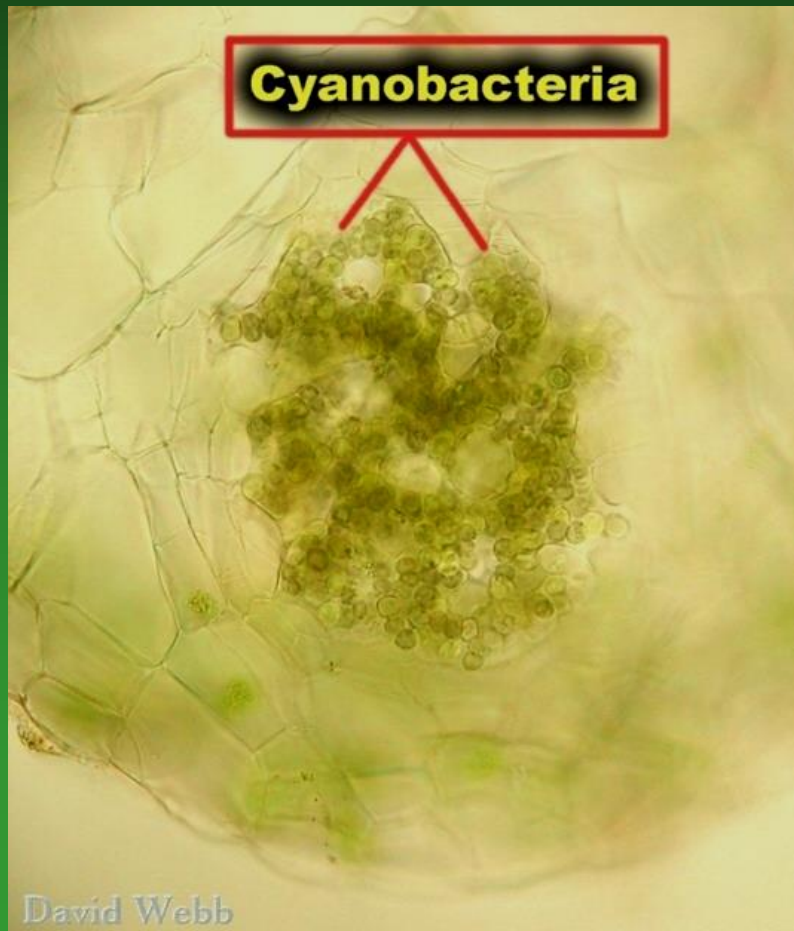
Mohou mít mykorrhizu



Phaeoceros carolinianus

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

sliznaté dutinky u
Anthoceros punctatus

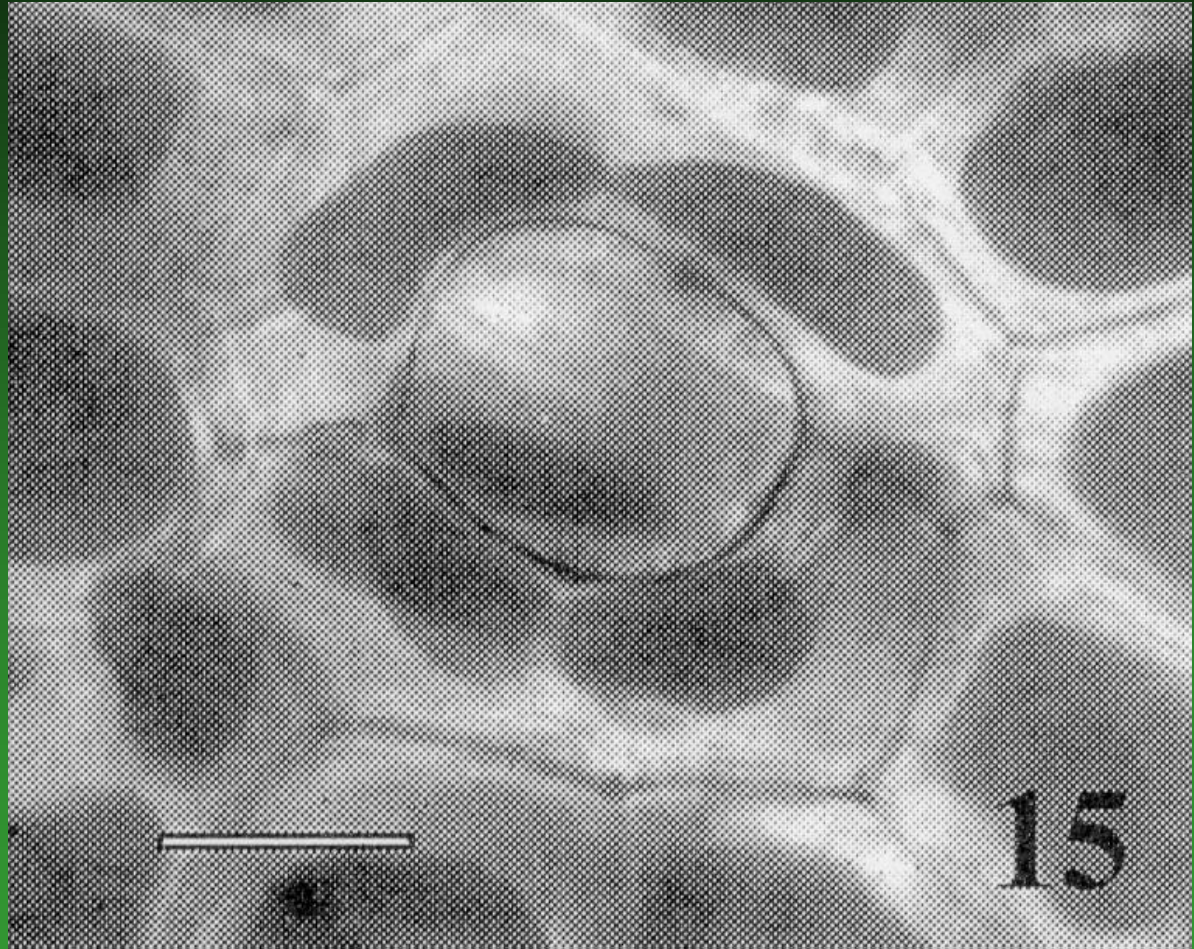


Sinice převádějí vzdušný dusík do amonné podoby, ta využívána hlevíky

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*



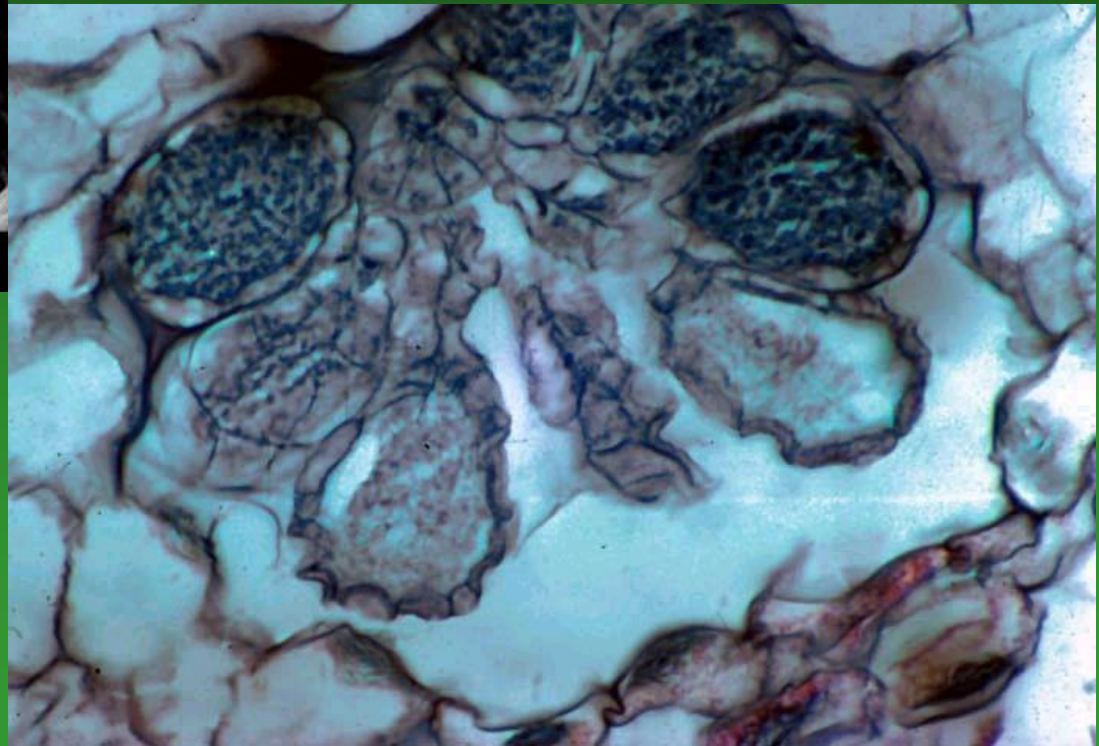
Archegonia zanořená na povrch
horní strany stélky ústí jen jejich
krčky

Anthoceros crispulus



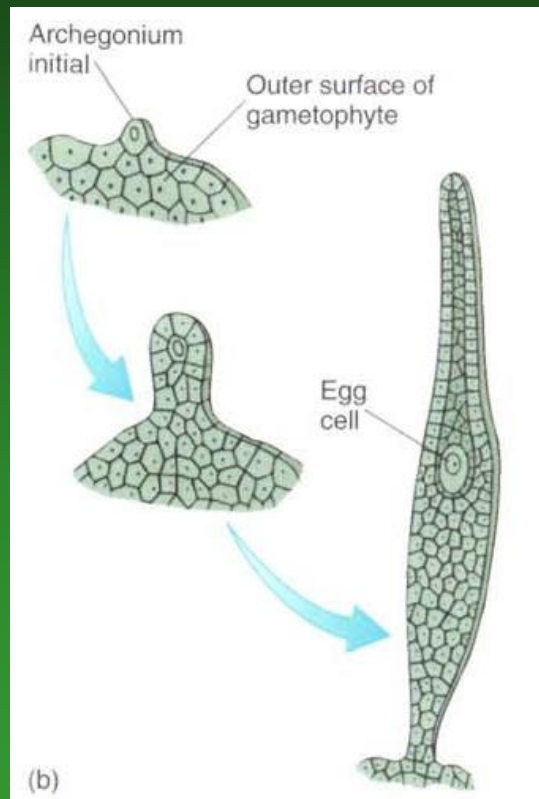
*Dendroceros
tubercularis*

někdy až po 25
ve shlucích

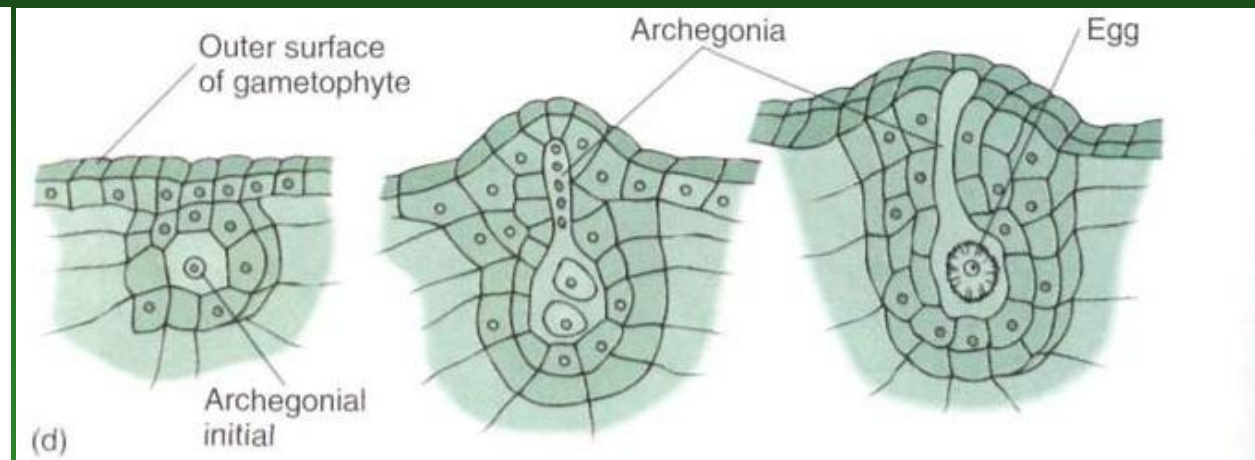


Vývoj archegonií – **endogenní** – jiný než u ostatních mechorostů a cévnatých rostlin které tvoří archegonia exogenně

exogenní vznik archegonií
u mečů, játrovek a jiných
rostlin

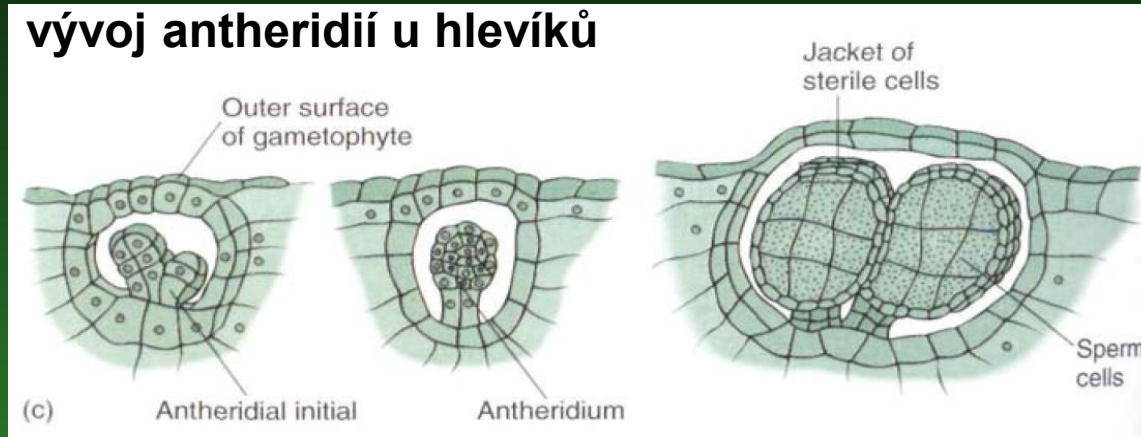


endogenní vznik archegonií u hlevíků



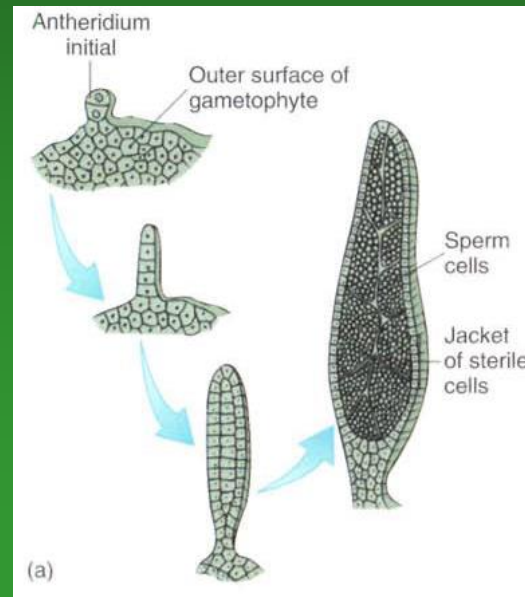
Antheridia — ve skupinkách v dutinkách uvnitř stélky,
zakládají se také endogenně – skupinově v nediferencované
 komůrce (podobné jaké jsou po zeslizovatění osídleny sinicemi)

vývoj antheridií u hlevíků

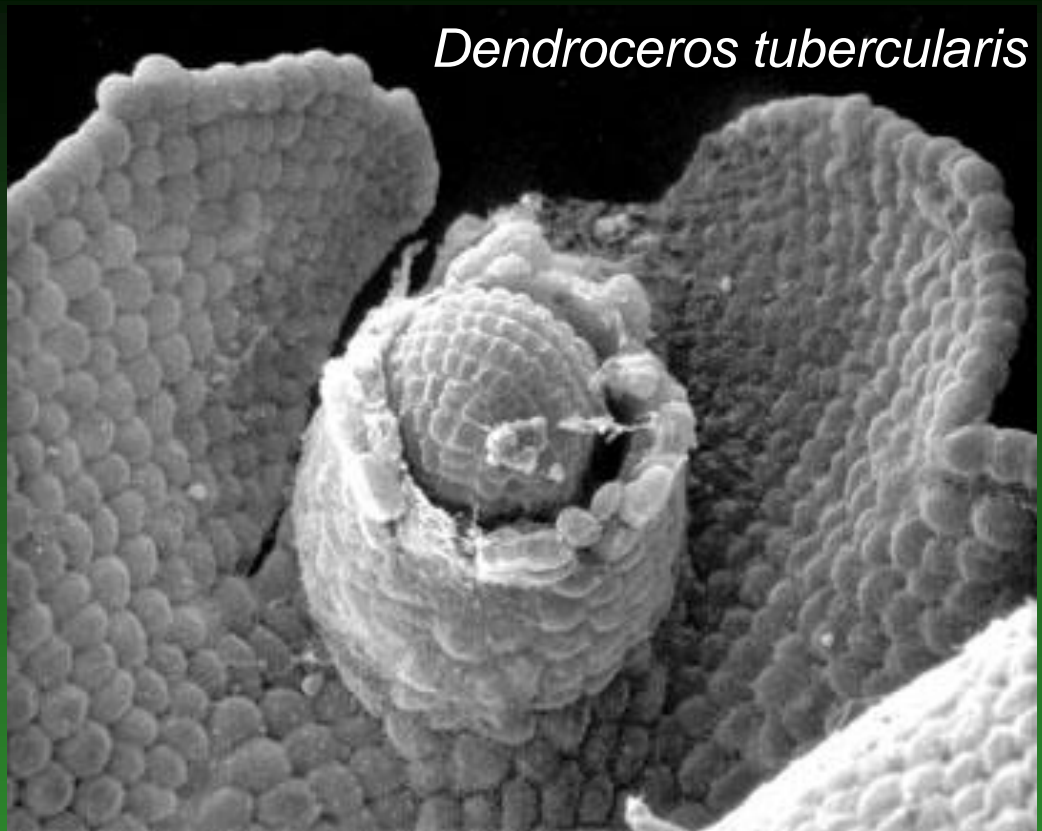


hlevíky se tak liší od všech
 ostatních terestrických rostlin,
 které mají antheridia exogenní
 – vznikající z jedné buňky
 povrchové

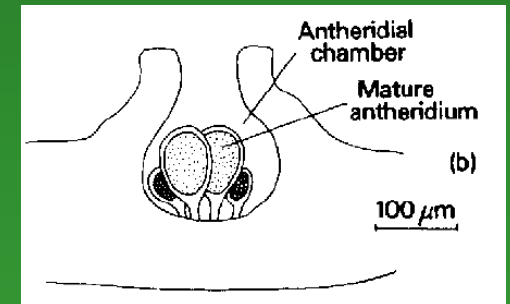
vývoj antheridií u
 mechů, játrovek a
 jiných rostlin



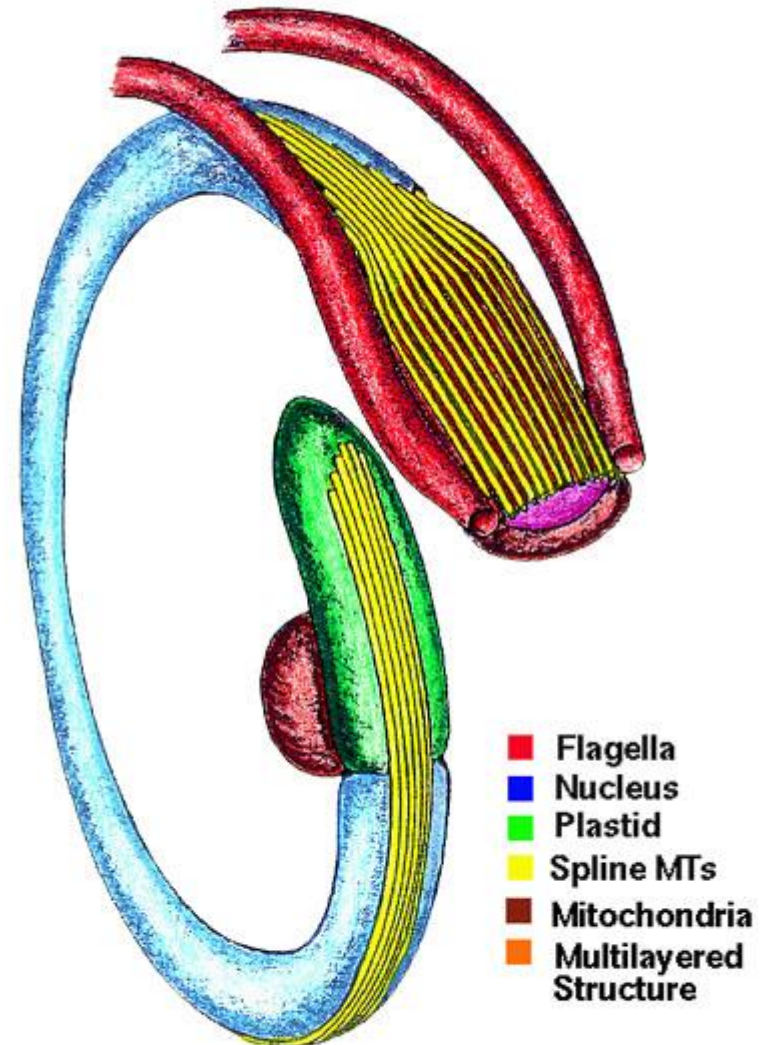
Při dozrání antheridií praská stélka nad antheridiovou komůrkou, takže antheridia vyčnívají na povrch stélky



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

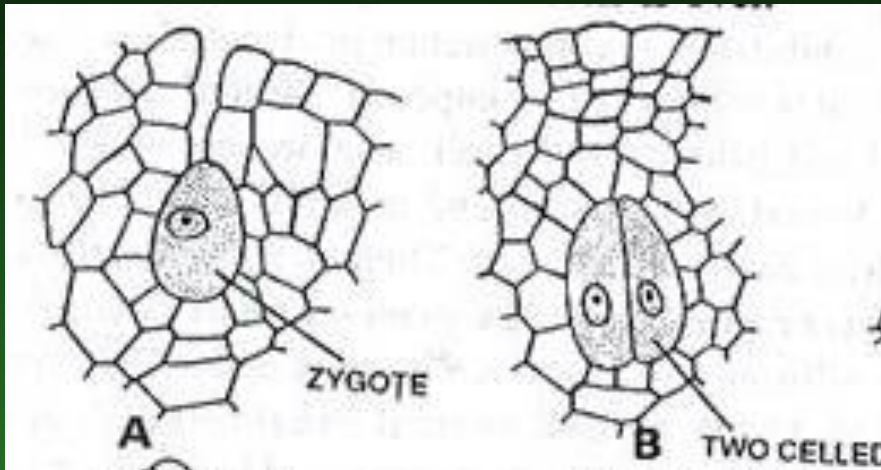


Hlevíky mají **souměrně umístěné bičíky** na spermatozoidech



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

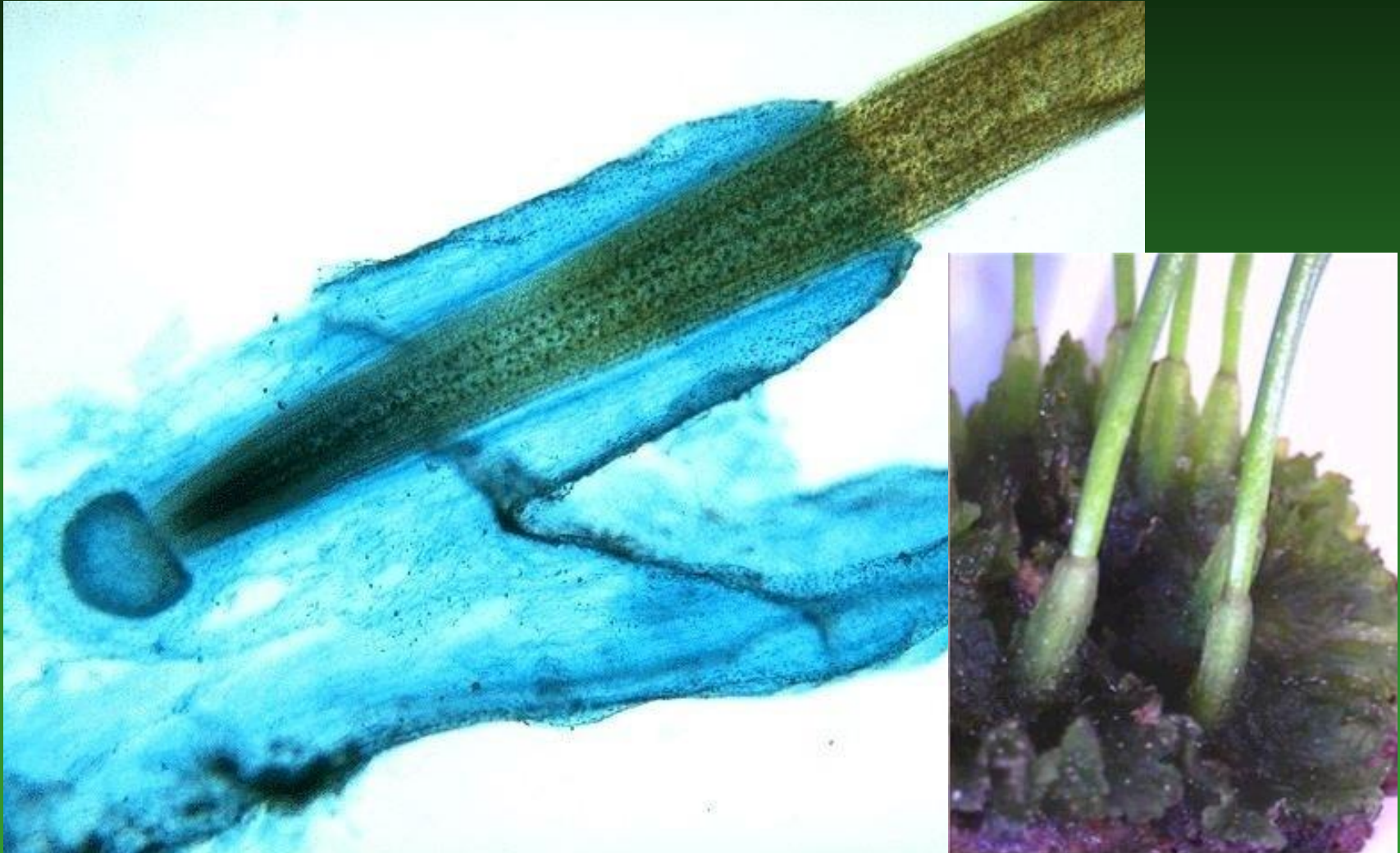
hlevíků bez sety

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



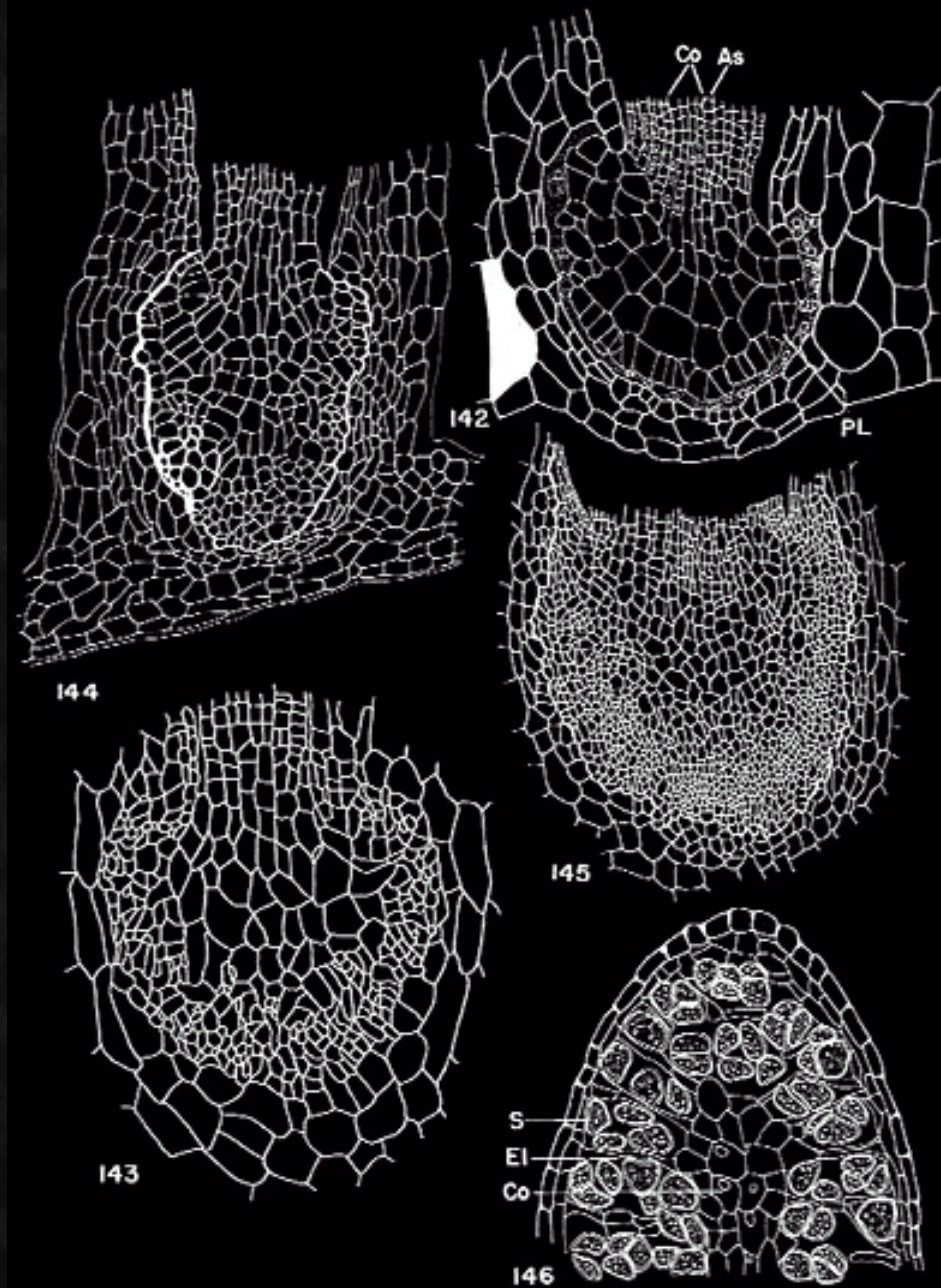
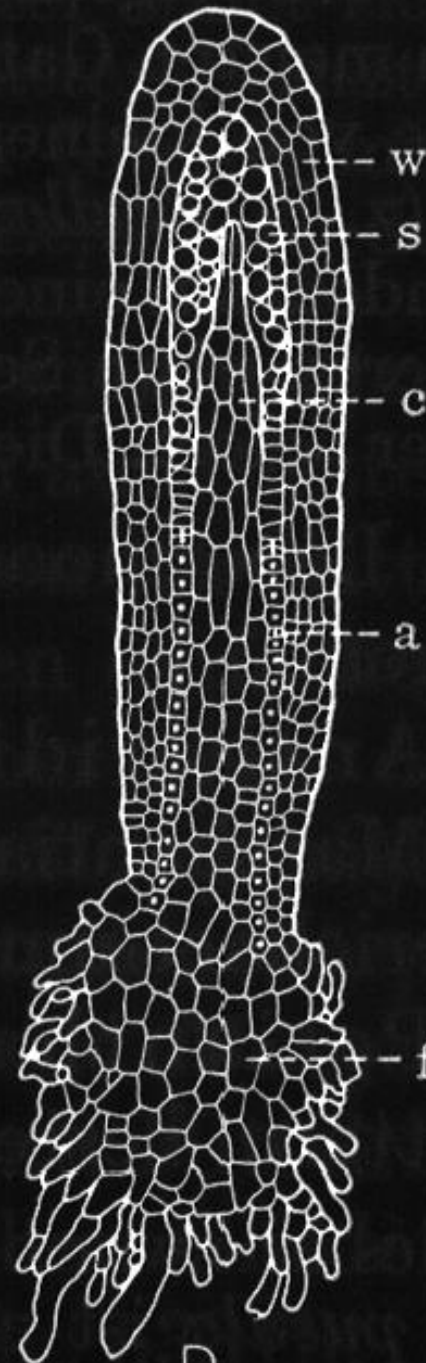
Rozhraní mezi
nohou a
gametofytem

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



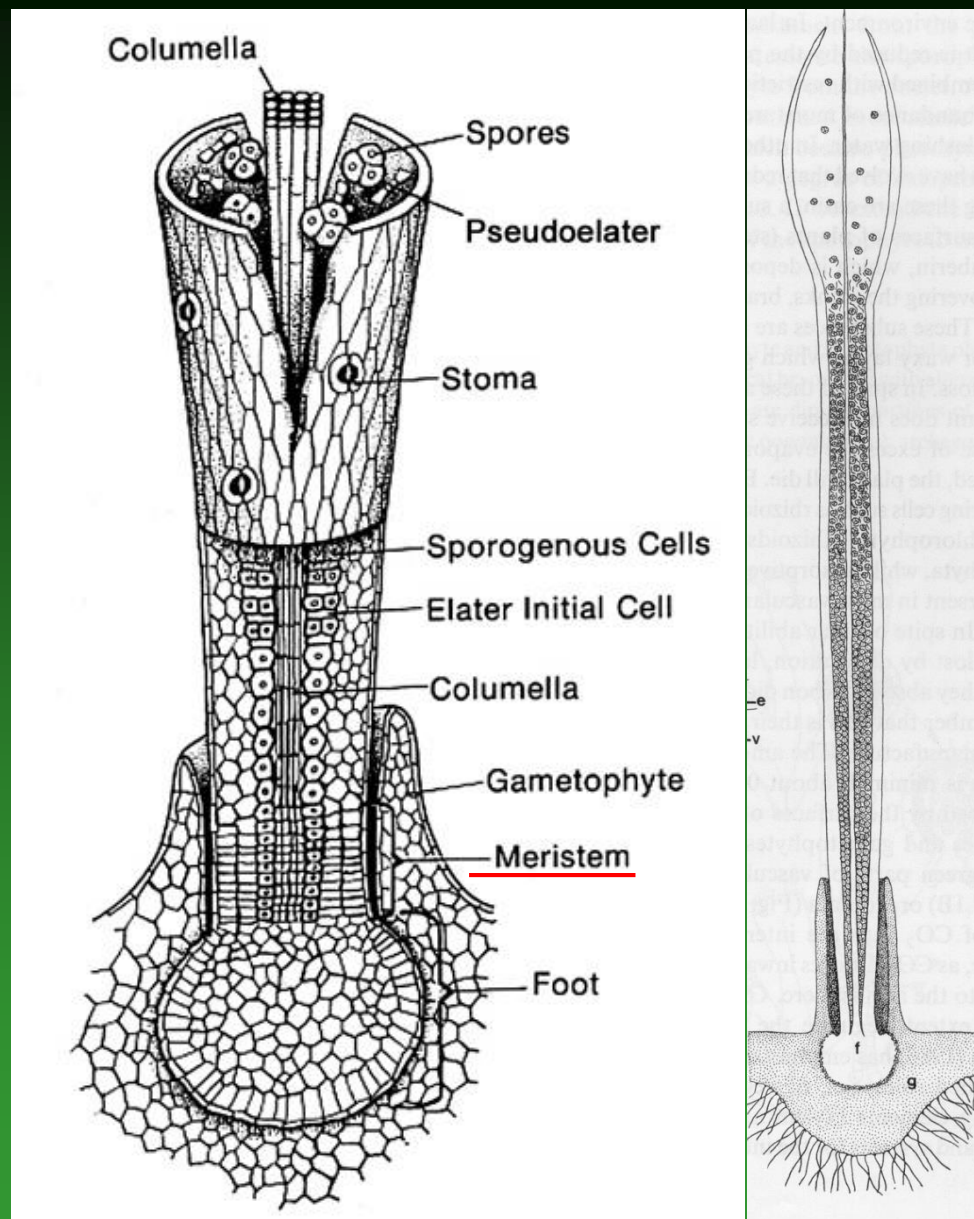
*Dendroceros
crispatus*

*Megaceros
flagellaris*

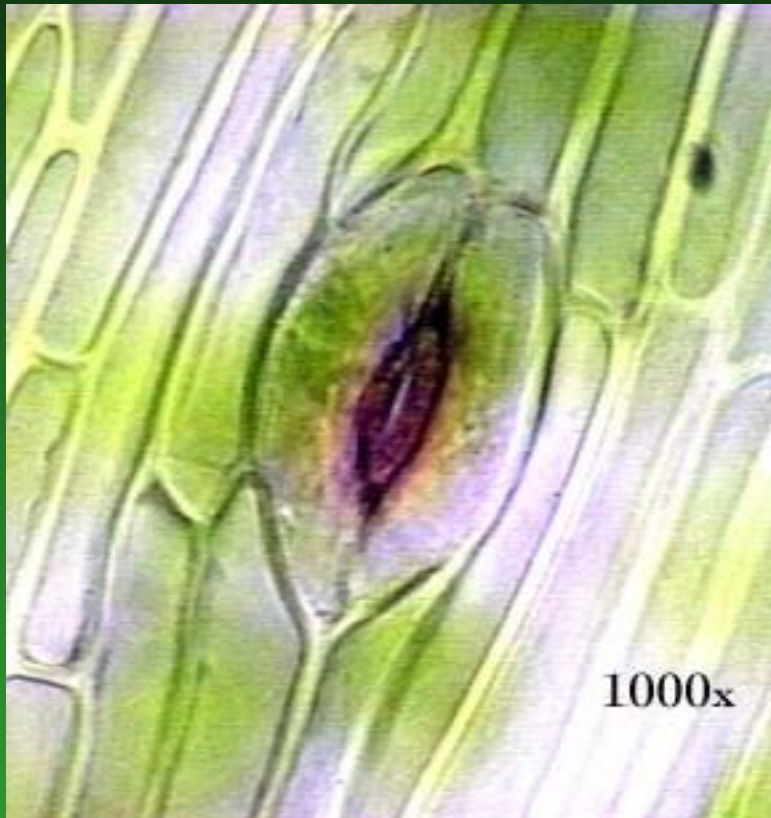
Na bázi tobolky **interkalární meristém**, zajišťující kontinuální růst tobolky.

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

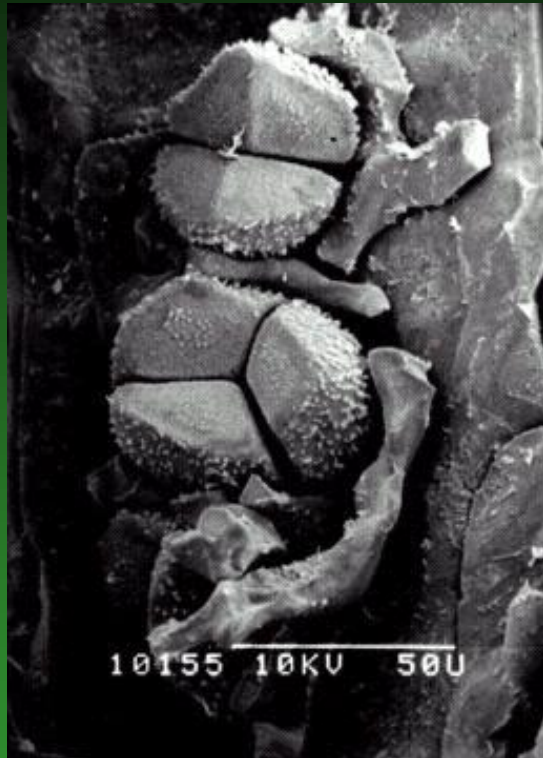
Spóry se z jedné tobolky šíří poměrně dlouhou dobu.



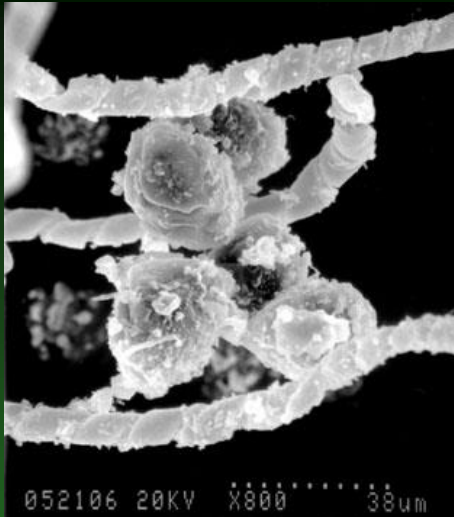
Epidermis tobolky hlevíků má často **pravé průduchy** a **kutikulu**



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

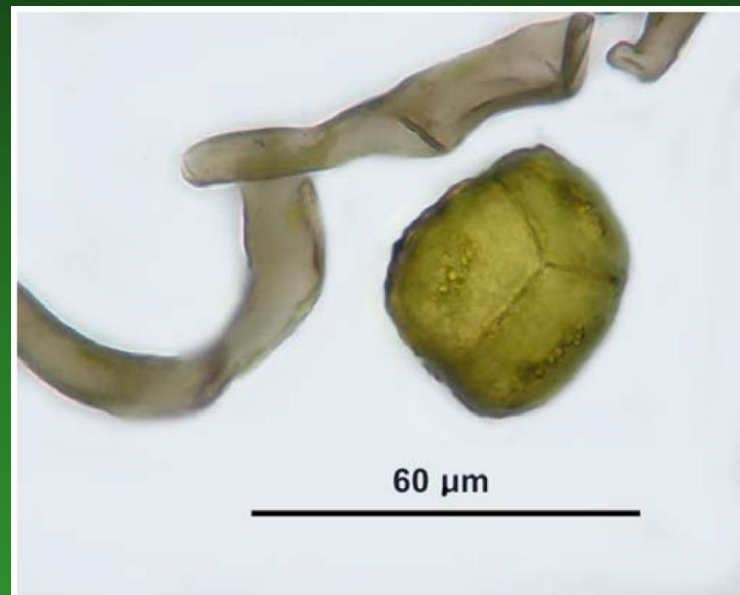


Figure 10. *Phaeoceros* spore and pseudoelater. Photo by David H. Wagner, scale modified by Janice Glime.

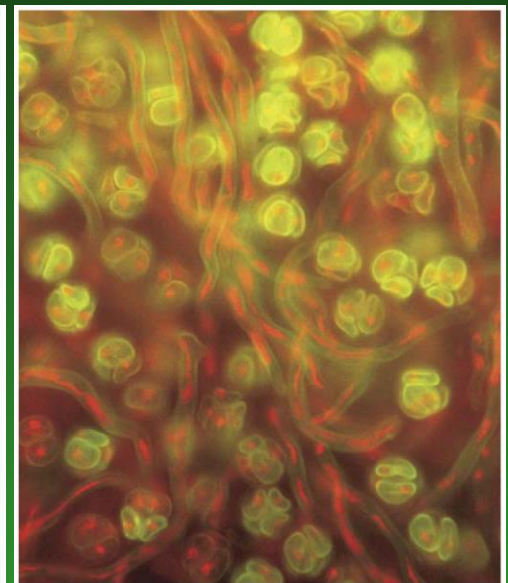
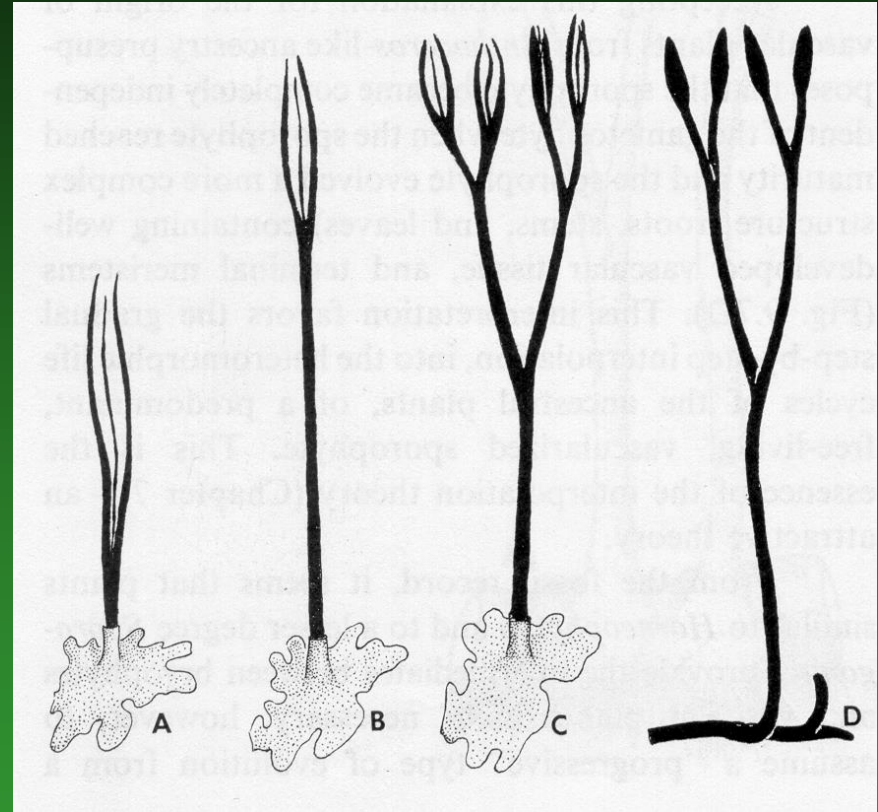
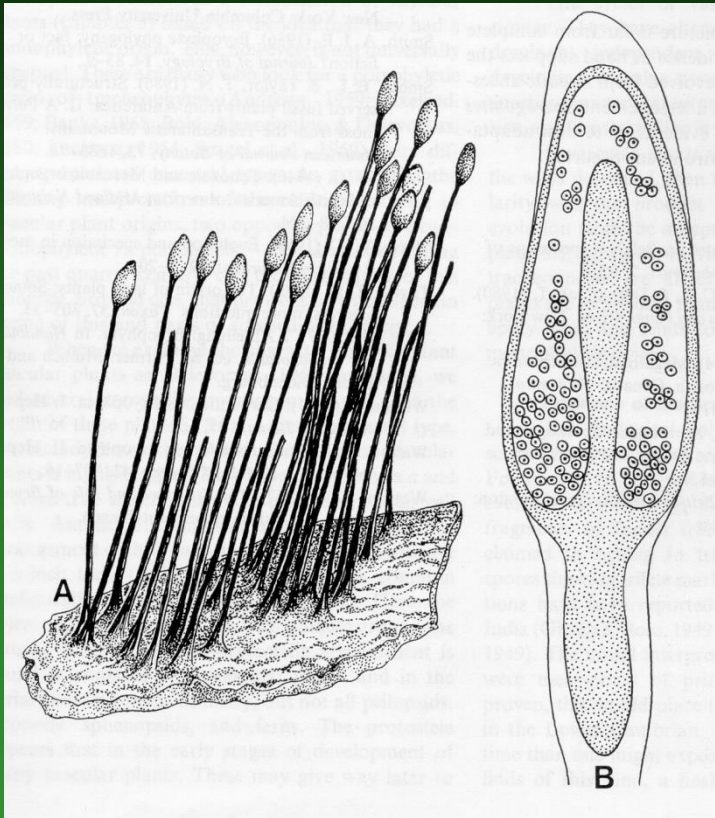


Figure 11. *Leiosporoceros dussii* spores and pseudoelaters using fluorescence microscopy. Note the absence of spiral thickenings in the elaters. Photo by Andrew Blackwell, and Juan Carlos Villarreal A., Southern Illinois University.

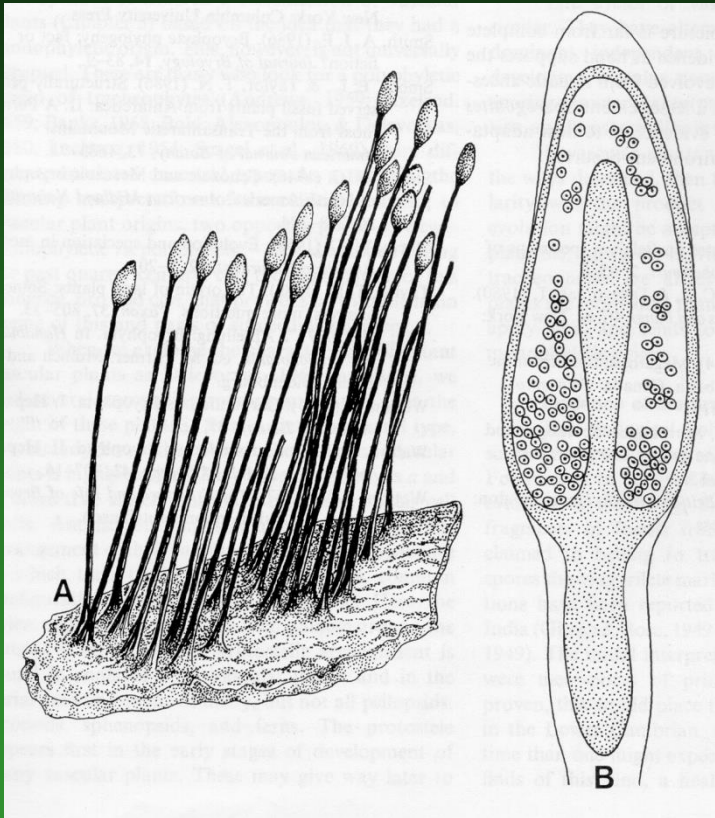
Kromě hlevíků a játrovek nemají podobné struktury žádné jiné výtrusné vyšší rostliny

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

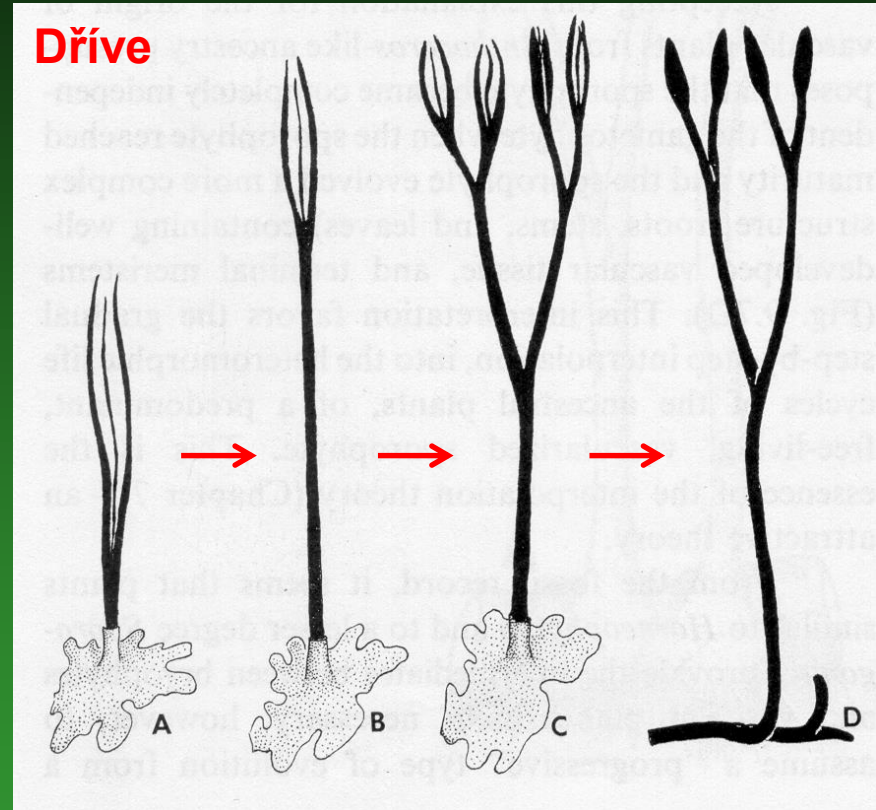


Sporogonites má podlouhle elipsoidní sporangia opatřená sloupkem

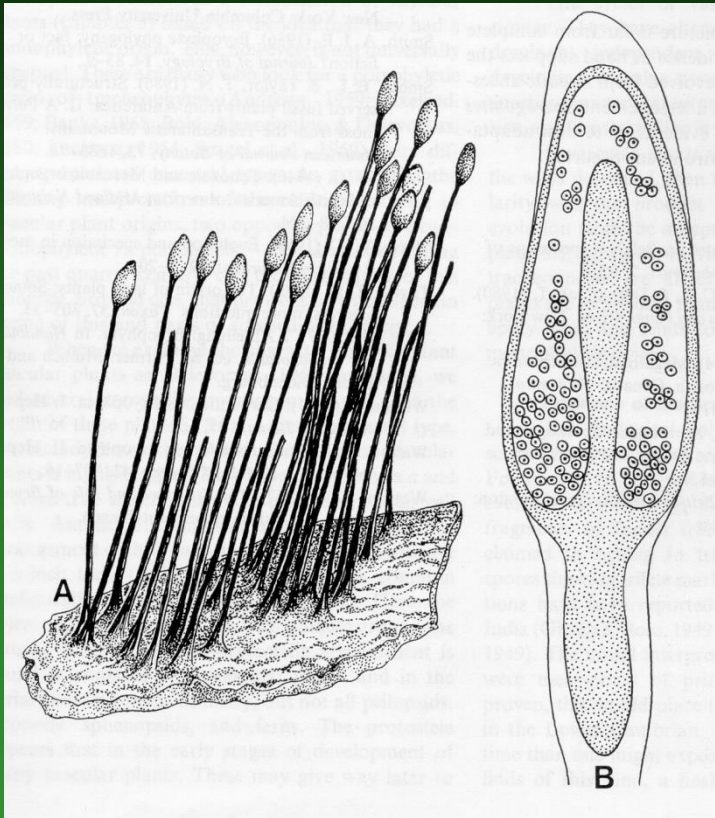
Fosilním dokladem hlevíků by mohl být spodnodevonský – ***Sporogonites exuberans***



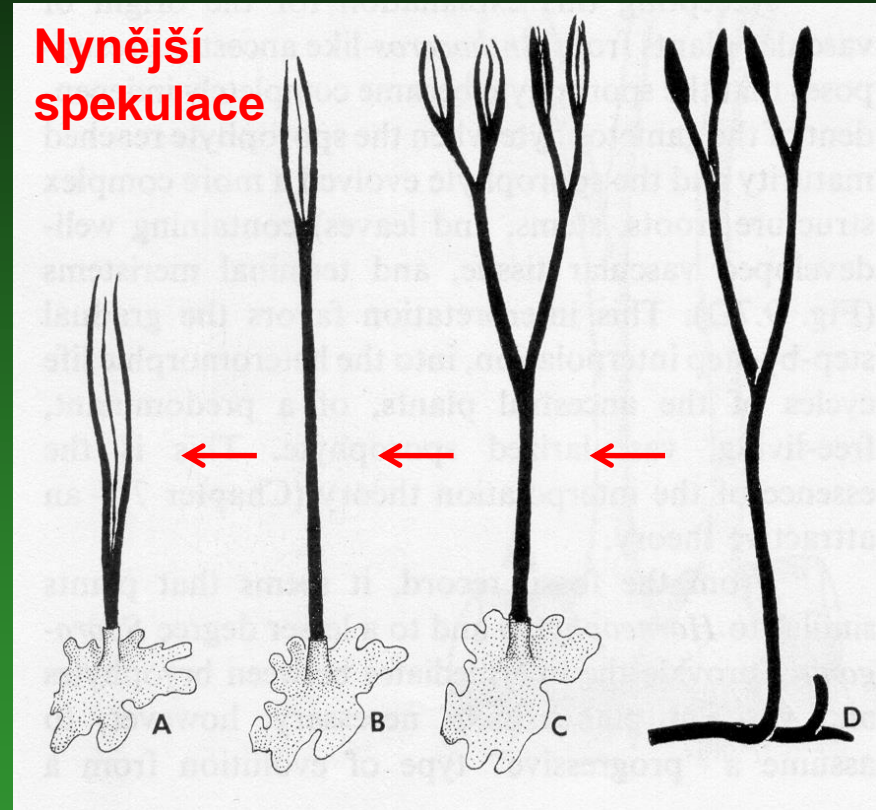
Sporogonites má podlouhle elipsoidní sporangia opatřená sloupkem



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.

