



Fylogeneze a diverzita vyšších rostlin

Mechorosty

Petr Bureš



INVESTICE DO ROZVOJE VZDĚLÁVÁNÍ

Mechorosty

hlevíky



Hornworts

játrovky



Liverworts

mechy



Mosses

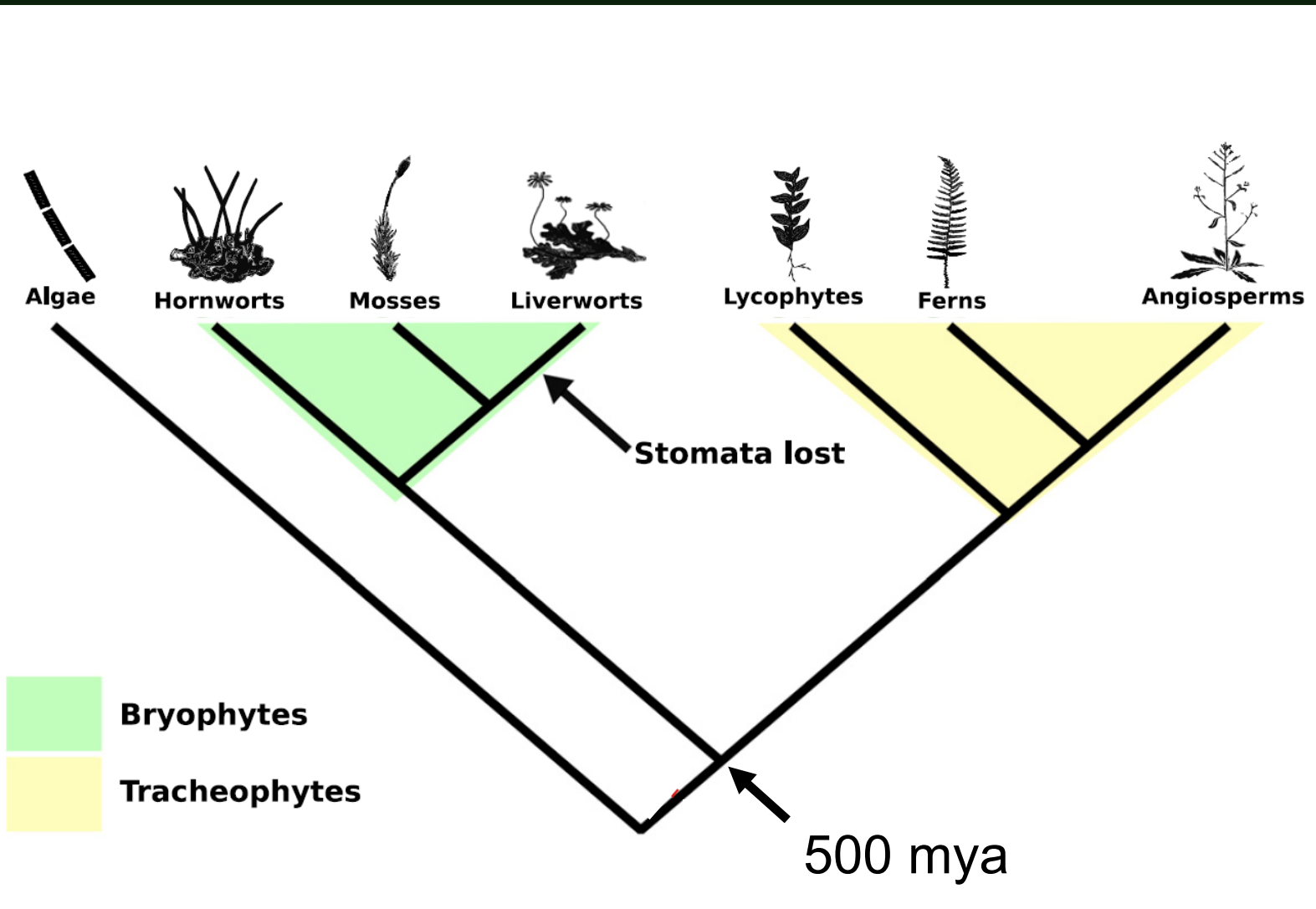
3 oddělení

játrovky (*Marchantiophyta*)

hlevíky (*Anthocerothyta*)

mechy (*Bryophyta*)

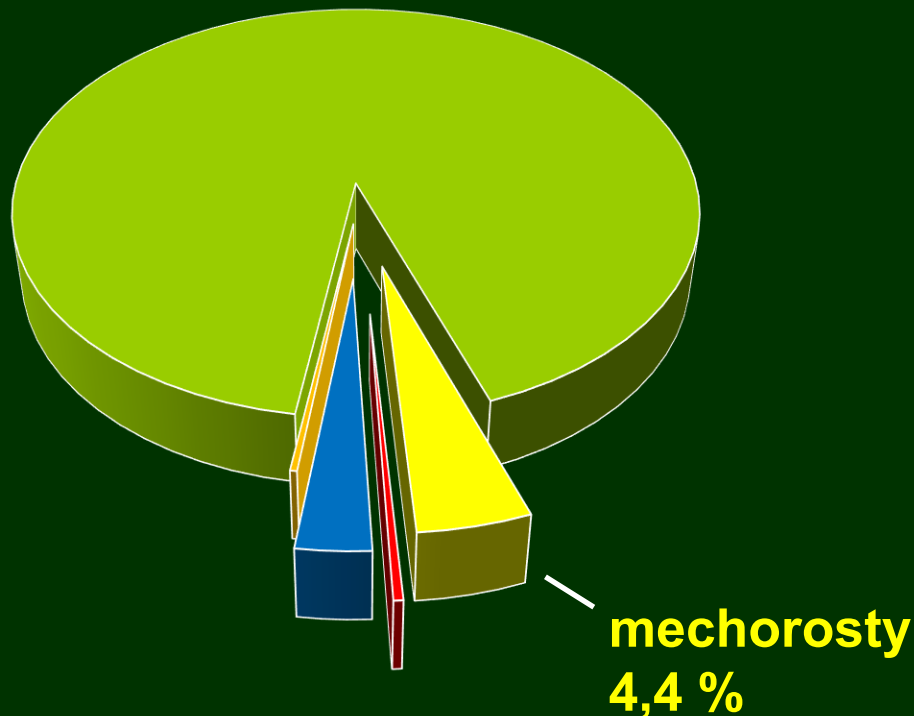
Mechorosty = sesterská linie k cévnatým rostlinám



Harris et al., 2020, Current Biology 30, 2001–2012
 June 8, 2020 © 2020 The Author(s). Published by Elsevier Inc.
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.03.048>

Druhová diverzita mechorostů – v kontextu ostatních linií vyšších rostlin = 16 240 druhů (~ 4,4 %)

Podíl mechorostů na druhové diverzitě vyšších rostlin



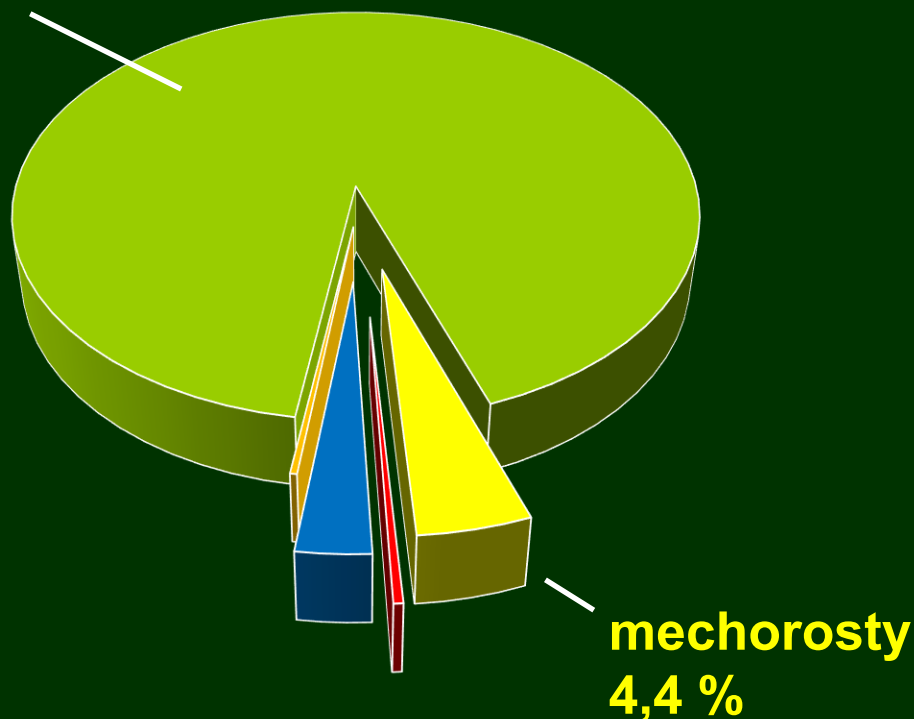
Počty popsanych druhů

mechorosty	16 240
plavuně	1 340
monilofyty	10 600
nahosemenné	1 020
krytosemenné	337 000

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

Podíl mechorostů na druhové diverzitě vyšších rostlin

krytosemenné
92 %



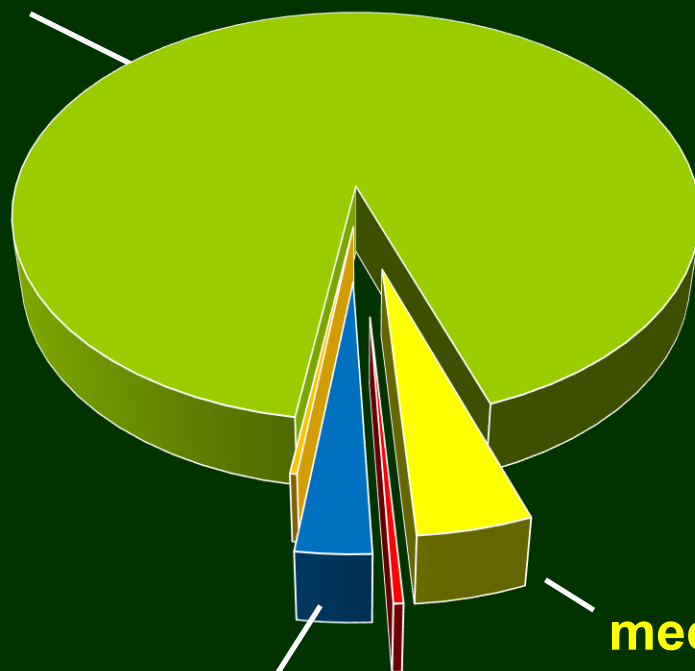
Počty popsáných druhů

mechorosty	16 240
plavuně	1 340
monilofyty	10 600
nahosemenné	1 020
krytosemenné	337 000

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

Podíl mechorostů na druhové diverzitě vyšších rostlin

krytosemenné
92 %



monilofyty
2,9 %

mechorosty
4,4 %

Počty popsanych druhů

mechorosty 16 240

plavuně 1 340

monilofyty 10 600

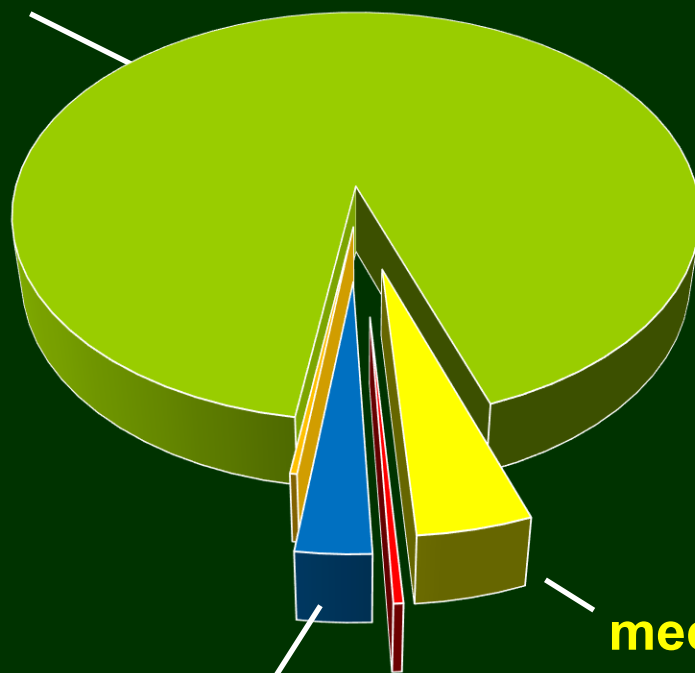
nahosemenné 1 020

krytosemenné 337 000

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

Podíl mechorostů na druhové diverzitě vyšších rostlin

krytosemenné
92 %



monilofyty
2,9 %

mechorosty
4,4 %

Počty popsáných druhů

mechorosty 16 240

plavuně 1 340

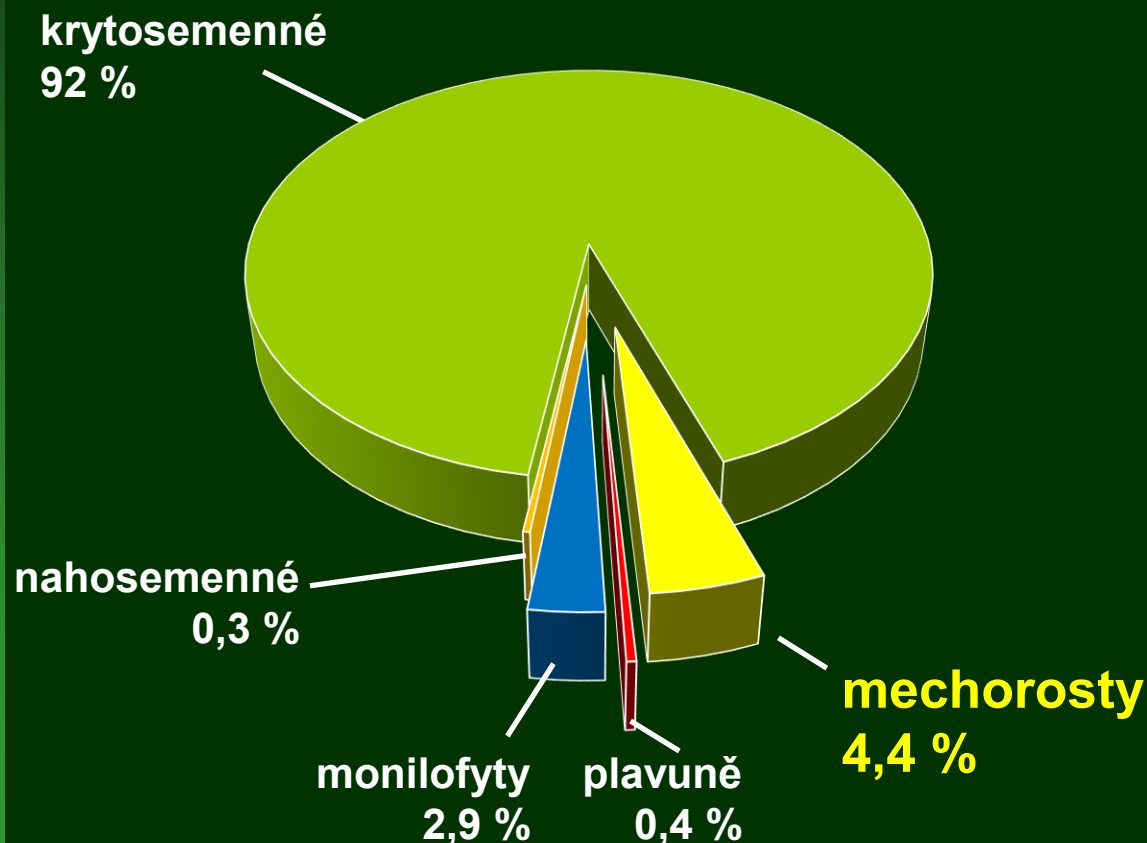
monilofyty 10 600

nahosemenné 1 020

krytosemenné 337 000

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

Podíl mechorostů na druhové diverzitě vyšších rostlin

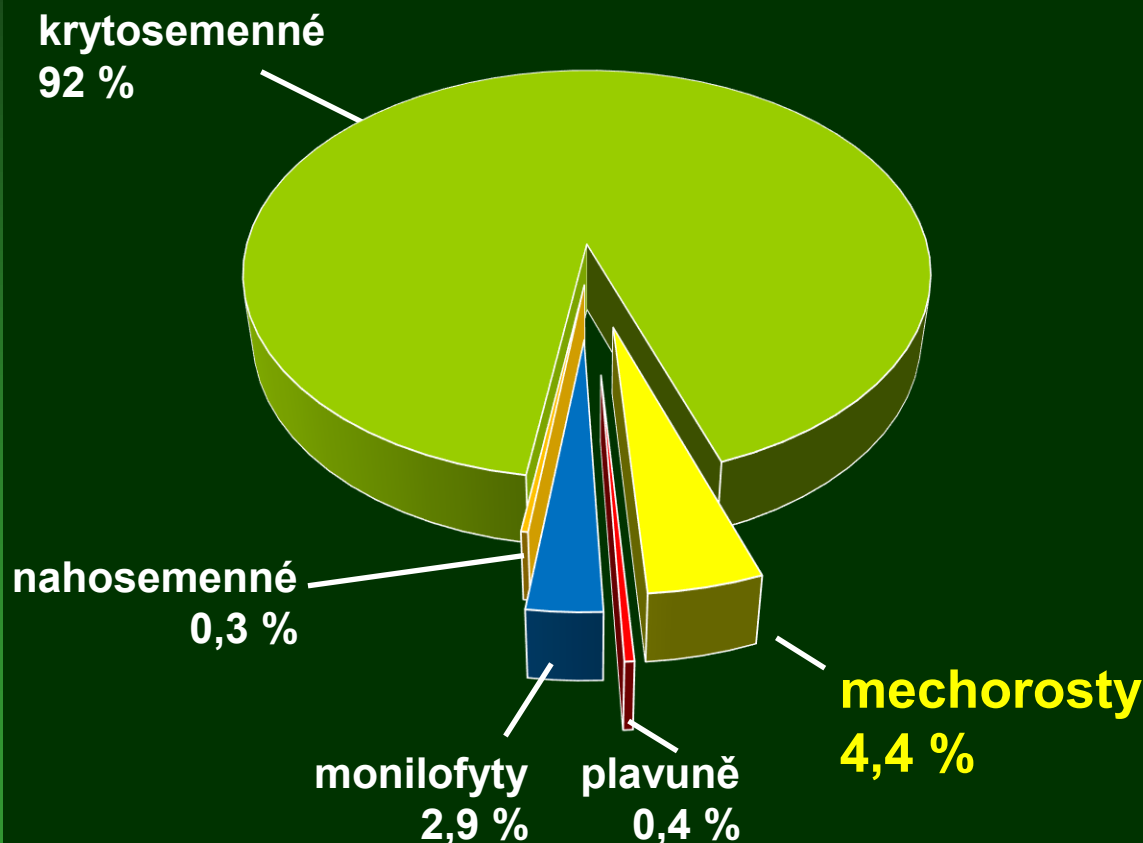


Počty popsanych druhů

mechorosty	16 240
plavuně	1 340
monilofyty	10 600
nahosemenné	1 020
krytosemenné	337 000

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

Podíl mechorostů na druhové diverzitě vyšších rostlin

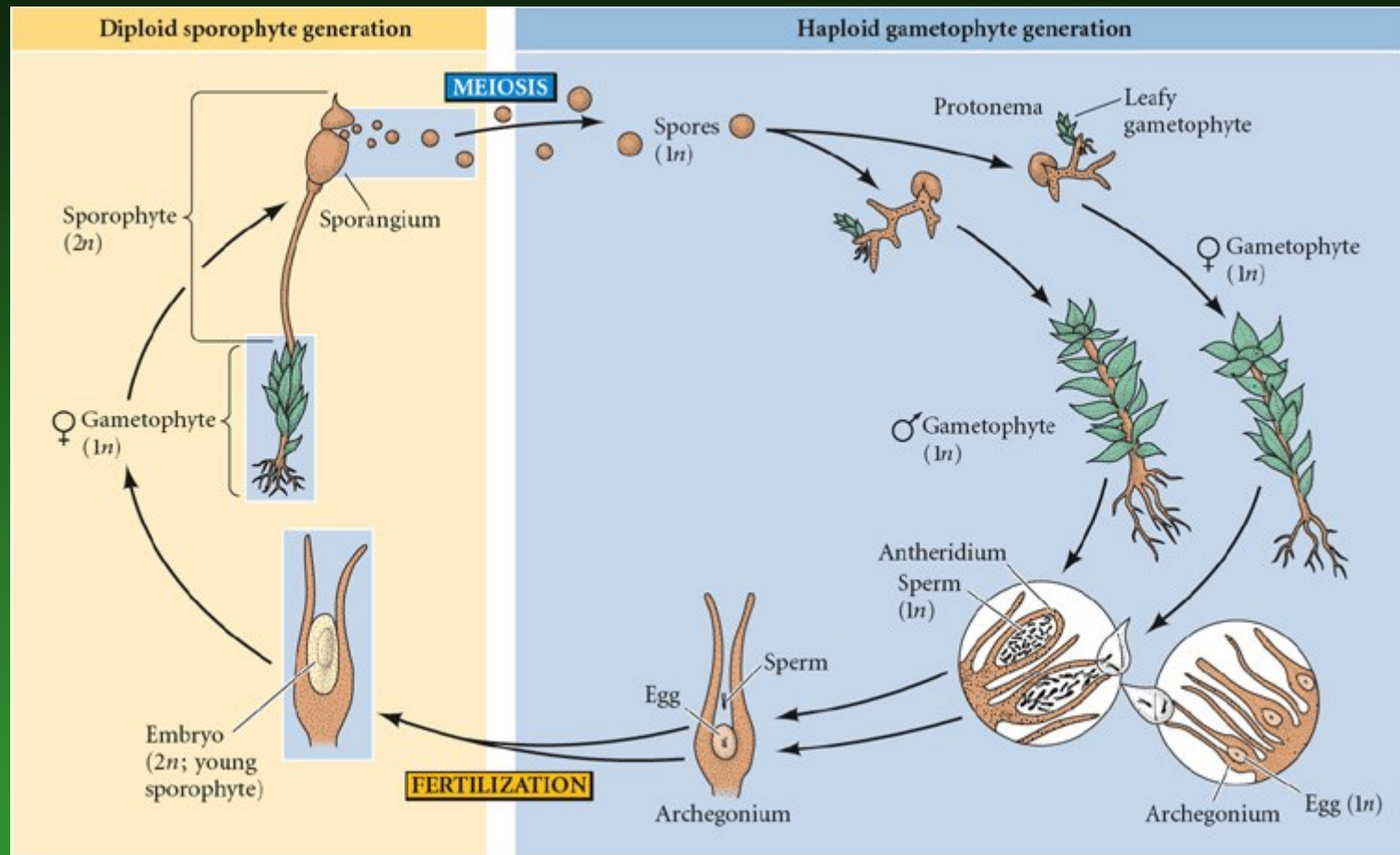


Počty popsanych druhů

mechorosty	16 240
plavuně	1 340
monilofyty	10 600
nahosemenné	1 020
krytosemenné	337 000



Rodozměna heteromorfická - gametofyt převládá



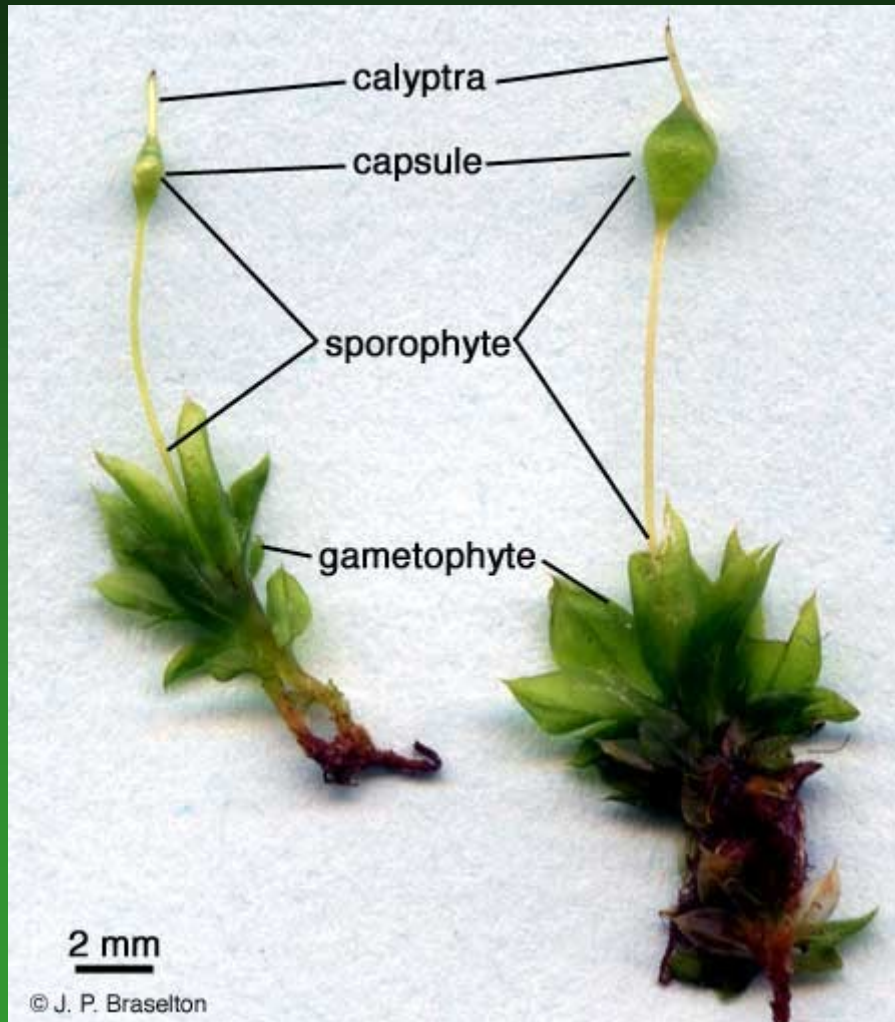
Gametofyt: zelený, existenčně samostatný, žije dlouhou dobu, diferencuje se z jediné terminální buňky, ne z meristému

<https://www.youtube.com/watch?v=2kY7uzeYWFc>

Sporofyt mechorostů

nevětvený s 1 sporangiem,

nezelený, výživou na gametofytu závislý – hotové fotosyntetické metabolity dostává transportním pletivem = placentou



Gametofyt mechorostů

několik mm až několik cm

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



Lepidozia sp.



1
mm

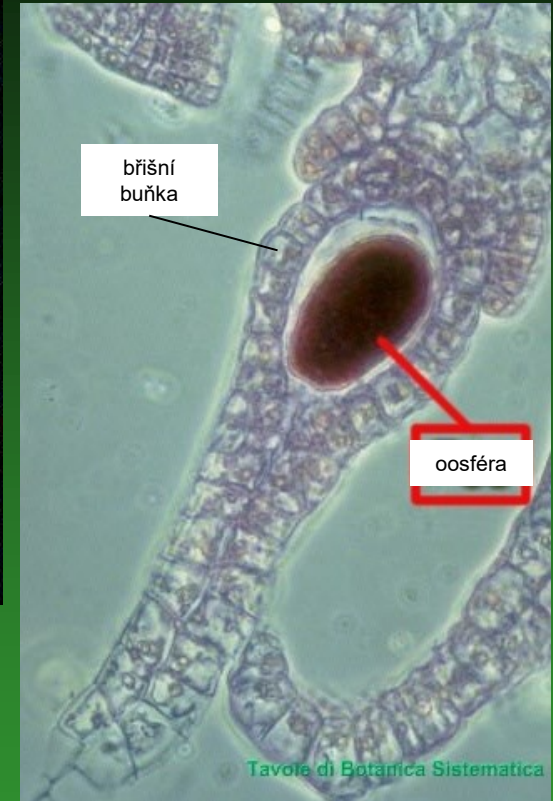
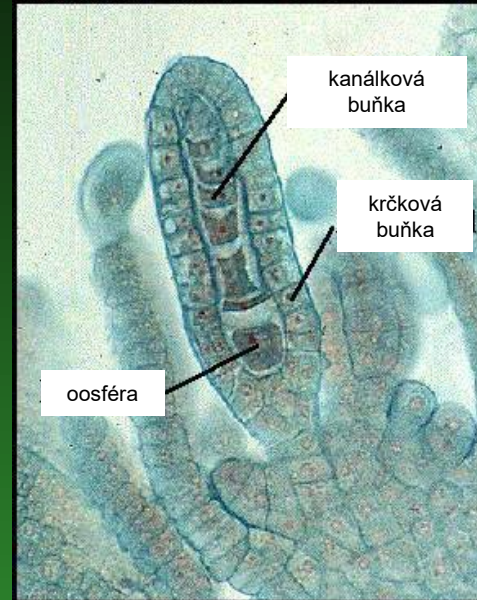
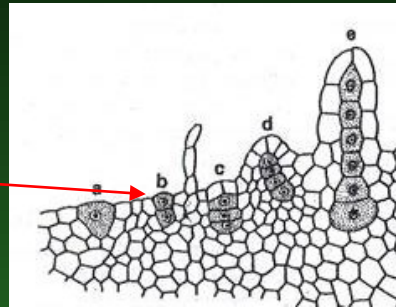
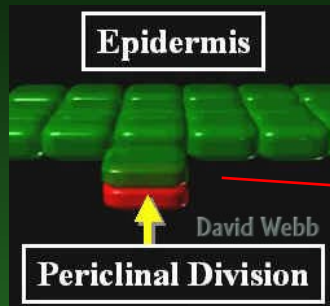
Buxbaumia aphylla

Gametofyt mechorostů



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

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

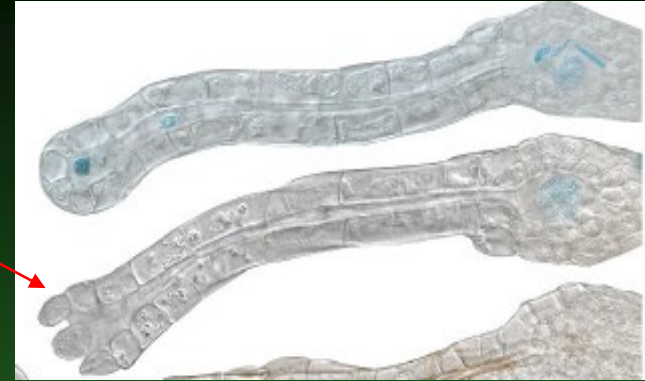


- lahvicovitého tvaru
- s 1 oosférou,
- jednovrstevný obal
- s buňkami
 - kanálkovými
 - krčkovými
 - břišními

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

„Lákání“ spermatozoidů

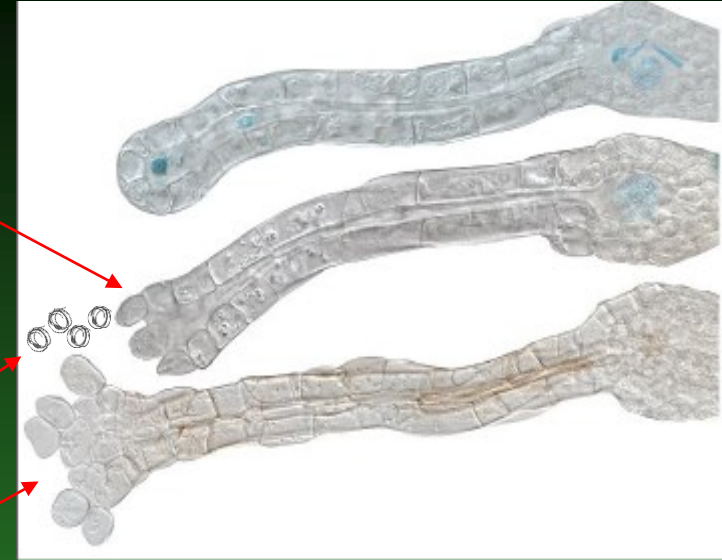
- ústí krčku archegonia se hygroskopicky otevře (jako průduch)
- voda vnikne do krčku a způsobí prasknutí kanálkových buněk



„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 slizu chemotakticky přitahují

spermatozoidy do krčku



Spermatozoidy - stavba

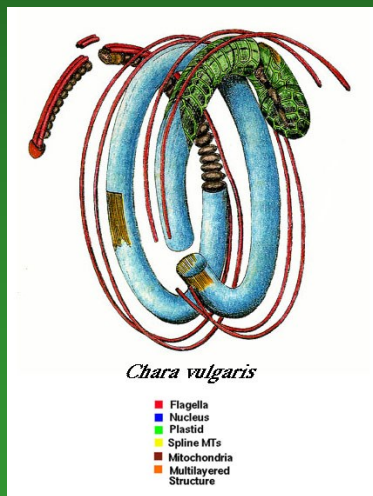
2 bičinky – nasedají na hlavičce (apikálně)

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

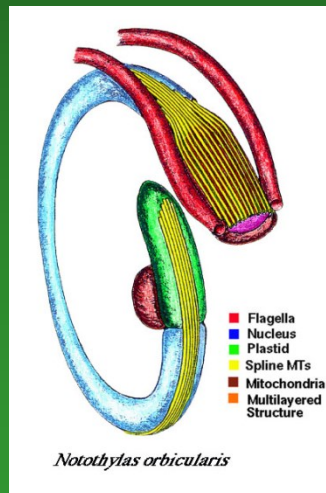
většina těla = jádro

„páteřní“ výztuha = podélný svazek mikrotubulů

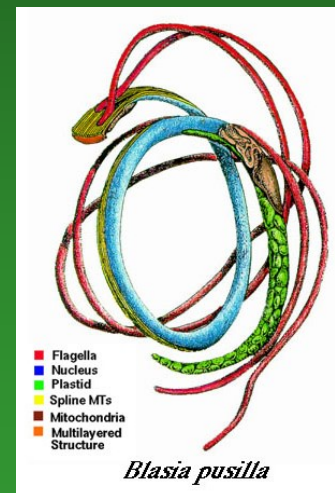
<https://www.youtube.com/watch?v=ExchZAZYBa0>



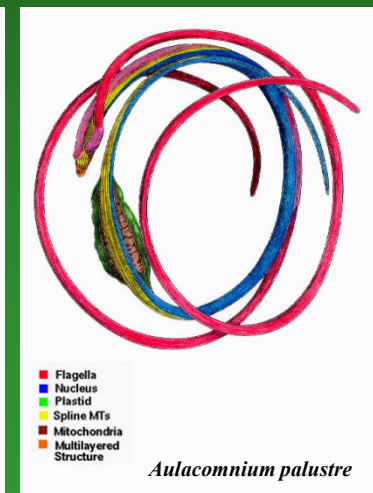
parožnatky



hlevíky



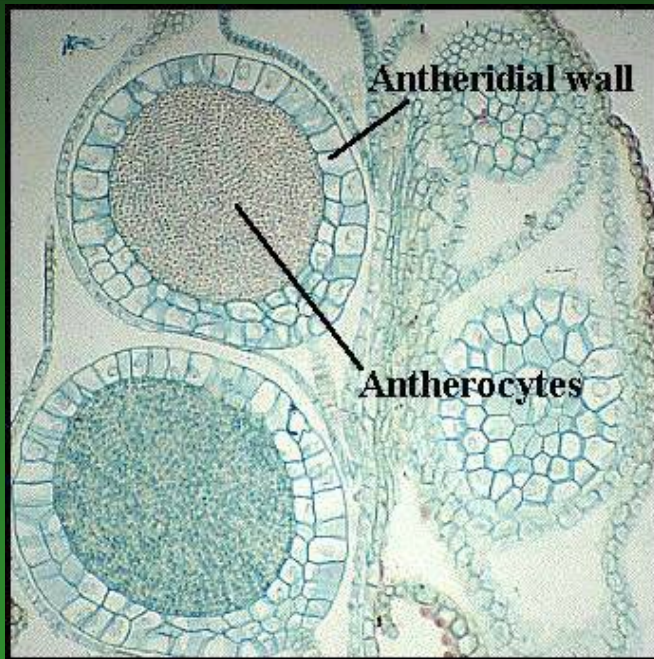
játrovky



mechy

Antheridia (pelatky) – kulovitá nebo elipsoidní,

- stopkatá nebo ponořená
- tvoří mnoho **spermatozoidů**



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

Pohyb spermatozoidů – bičíky a rotací těla v **tenkém vodním filmu** vytvořeném deštěm nebo kondenzací vody na povrchu mechorostů



Pohyb spermatozoidů – bičíky a rotací těla v **tenkém vodním filmu** vytvořeném deštěm nebo kondenzací vody na povrchu mechorostů



*Bazzania
trilobata*

Aktivní mobilita omezená (několik cm)

Pohyb spermatozoidů – bičíky a rotací těla v **tenkém vodním filmu** vytvořeném deštěm nebo kondenzací vody na povrchu mechorostů



*Bazzania
trilobata*

Aktivní mobilita omezená (několik cm), mohou ale pasivně „skákat“ v odražených kapkách deště

Entomogamie mechů ? --- experimentálně potvrzeno, že

- víc sporofytů tvoří mechy vystavené chvostoskokům (Collembola)
- 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
chvostoskoků
Sinella curviseta a
Folsomia candida
použité v
experimentu
portlanských vědců

Cronberg N, Natcheva R & Hedlund K. 2006. Microarthropods mediate sperm transfer in mosses. *Science* 313: 1255-1255.

Pohlavní dimorfismus játrovek, mechů a hlevíků

Přibližně 70 % játrovek, 60 % mechů a 40 % hlevíků je dvoudomých

Pohlavní dimorfismus játrovek, mechů a hlevíků

Přibližně 70 % játrovek, 60 % mechů a 40 % hlevíků je dvoudomých

Sexuální dimorfismus vers. typy rozmnožování:

Jednodomé druhy – tvoří sporofyty častěji (vyšší pravděpodobnost oplození) než dvoudomé druhy.

Dvoudomé druhy – tvoří častěji nepohlavní gemy než jednodomé.

Pohlavní dimorfismus játrovek, mechů a hlevíků

Přibližně 70 % játrovek, 60 % mechů a 40 % hlevíků je dvoudomých

Sexuální dimorfismus vers. typy rozmnožování:

Jednodomé druhy – tvoří sporofyty častěji (vyšší pravděpodobnost oplození) než dvoudomé druhy.

Dvoudomé druhy – tvoří častěji nepohlavní gemy než jednodomé.

Sexuální vers. morfologický dimorfismus „Female advantage“ u mechorostů:

Dvoudomé druhy – často mají samčí gametofyty menších rozměrů, populace samičích gametofytů početnější než populace samčích.

Jednodomé druhy – větévky s archegonii rostou rychleji a jsou větší než ty s antheridii.

Pohlavní dimorfismus játrovek, mechů a hlevíků

Přibližně 70 % játrovek, 60 % mechů a 40 % hlevíků je dvoudomých

Sexuální dimorfismus vers. typy rozmnožování:

Jednodomé druhy – tvoří sporofyty častěji (vyšší pravděpodobnost oplození) než dvoudomé druhy.

Dvoudomé druhy – tvoří častěji nepohlavní gemy než jednodomé.

Sexuální vers. morfologický dimorfismus „Female advantage“ u mechorostů:

Dvoudomé druhy – často mají samčí gametofyty menších rozměrů, populace samičích gametofytů početnější než populace samčích.

Jednodomé druhy – větévky s archegonii rostou rychleji a jsou větší než ty s antheridii.

U mechů i játrovek – opakovaně zjištěny příbuzné dvojice druhů: monoploidní dvoudomý druh + diploidní jednodomý druh (čili dvoudomost vývojově původní znak, jednodomost naopak odvozený)

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

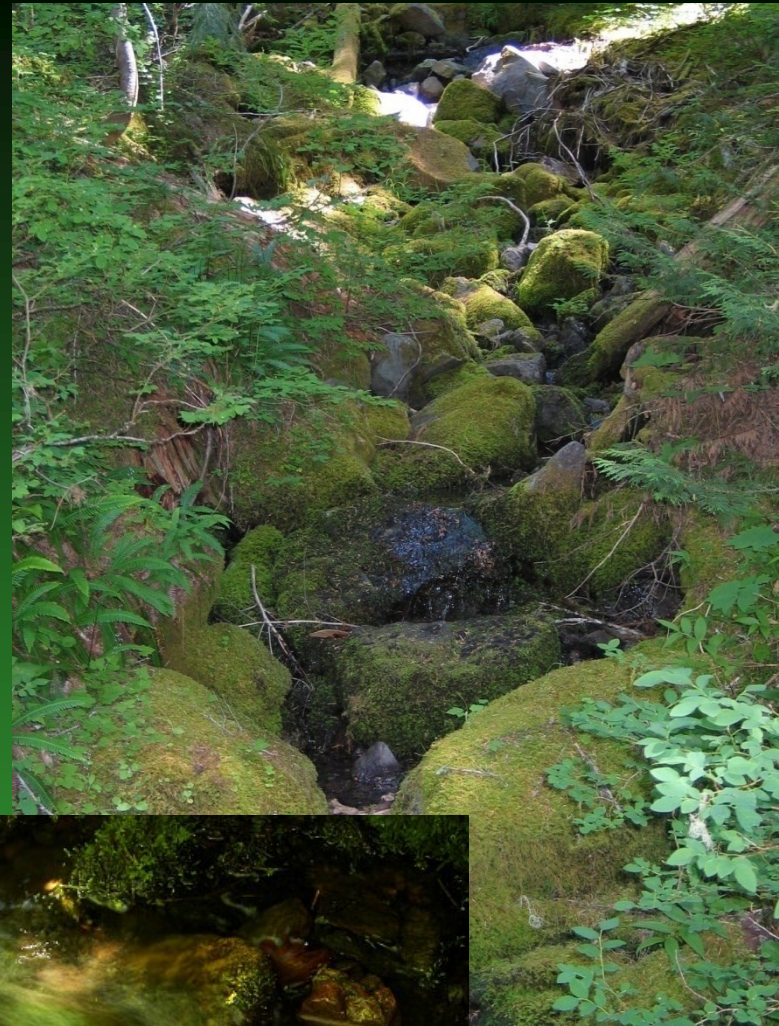


... na vlhkých skalách





... na
prameništích a
podél potoků



... na vlhké obnažené půdě



... v přízemním (mechovém) patru luční vegetace



... v lesích, na pařezech a kmenech stromů





na povrchu listů



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

Splachnum



... na rašelištiích



*Ricciocarpus
natans*

Mechorosty – obecné znaky



na hladině stojatých vod

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

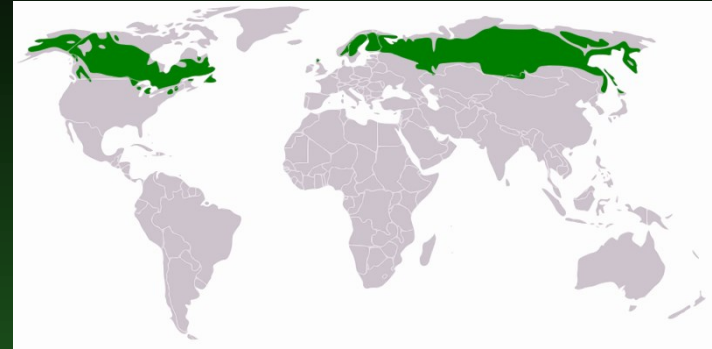


dokonce i v proudící vodě



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

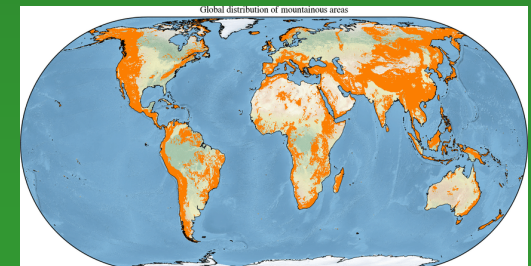
tundra

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

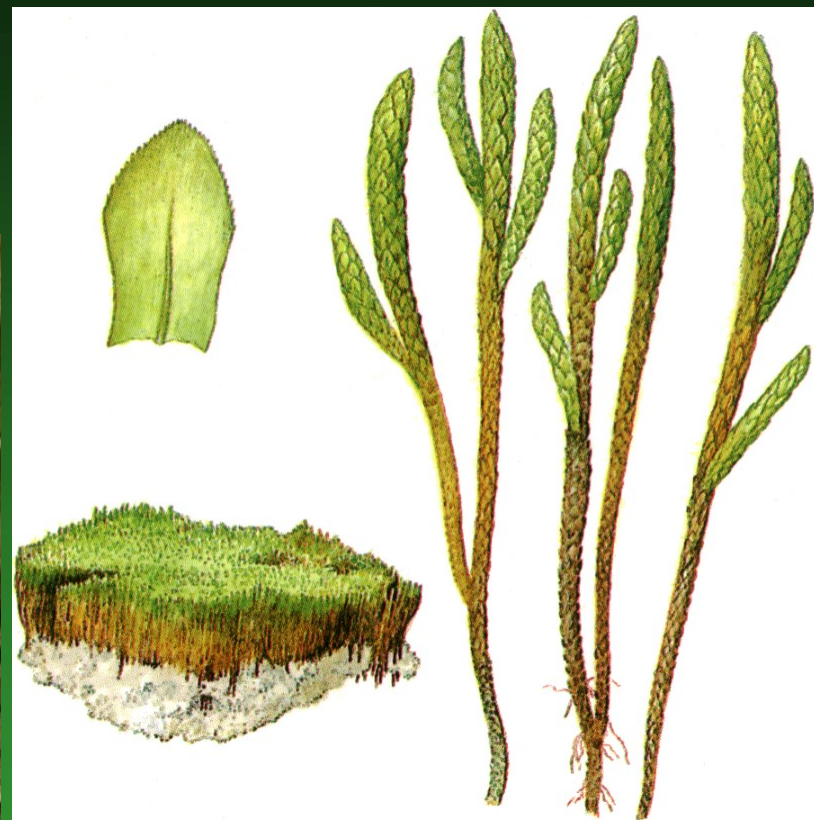


Vegetace alpínského stupně

nad horní hranicí
lesa připomínající
tundru



Aongstroemia julacea – v Himálaji až do 6500 m n.m.



Poikilohydrie



sucho



vlhko

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

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

Lze oživit dokonce i vysušené mechy 20 let uložené v herbáři ! V suchém stavu některé druhy přežily i 100 °C nebo –272 °C!



Journal of Bryology 39: 85–93, 2017

Desiccated *Syntrichia ruralis* shoots regenerate after 20 years in the herbarium

Lloyd R. Stark¹, Joshua L. Greenwood¹, John C. Brinda²

¹School of Life Sciences, University of Nevada, Las Vegas, NV, USA, ²Missouri Botanical Garden, St. Louis, MO, USA

Poikilohydrie (nedotažená terestrializace ?)

Current Biology Vol 24 No 6
R222

Millennial timescale regeneration in a moss from Antarctica

Esme Roads¹, Royce E. Longton¹, and Peter Convey^{2,3,*}

Mosses, dominant elements in the vegetation of polar and alpine regions, have well-developed stress tolerance features permitting cryptobiosis. However, direct regeneration after longer periods of cryptobiosis has been demonstrated only from herbarium and frozen material preserved for 20 years at most [1]. Recent field observations of new moss growth on the surface of small moss clumps re-exposed from a cold-based glacier after about 400 years of ice cover have been accompanied by regeneration in culture from homogenised material [2], but there are no reported instances of regrowth occurring directly from older preserved material.

Here, we show unprecedented millennial-scale survival and viability deep within an Antarctic moss bank preserved in permafrost. Regrowth was observed from existing shoots or rhizoids at various depths to the base of a 138 cm core of the moss *Chorisodontium aciphyllum* (Hook. f. & Wilson) Broth. obtained from an actively growing bank extending into the permafrost on Signy Island, maritime Antarctic. Gametophyte material adjacent to regrowth at 110 cm depth was radio-carbon dated to 1533–1697 cal years BP. Bank-forming mosses, combining good structural preservation and incorporation into permafrost, provide the potential for even longer periods of viability.

Lze oživit dokonce i zmrzlé a vysušené mechy po více než 1500 letech !!!

(článek britských vědců v Current Biology z roku 2014)

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



játrovky žerou
brouci rodu
Byrrhus
(vyklenutec)

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



játrovky žerou
brouci rodu
Byrrhus
(vyklenutec)



roztoči (např.
rod
Eustigmaeus)
sají obsah z
buněk nebo
konzumují
spóry



Figure 21. *Johnstoniana errans* deutonymph on moss.
Photo by Andreas Wohltmann, with permission.



Figure 53. *Bryum argenteum* protonemata with *Scutovertex*
sp. feeding on it. Photo by Nils Cronberg, Hans Berggren, &
Rayna Natcheva, with permission.

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



játrovky žerou
brouci rodu
Byrrhus
(vyklenutec)



roztoči (např.
rod
Eustigmaeus)
sají obsah z
buněk nebo
konzumují
spóry



Figure 21. *Johnstoniana errans* deutonymph on moss.
Photo by Andreas Wohltmann, with permission.



Figure 53. *Bryum argenteum* protonemata with *Scutovertex*
sp. feeding on it. Photo by Nils Cronberg, Hans Berggren, &
Rayna Natcheva, with permission.



různé mechy žere plošnice
Acalypta nigrina

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



játrovky žerou
brouci rodu
Byrrhus
(vyklenutec)



roztoči (např.
rod
Eustigmaeus)
sají obsah z
buněk nebo
konzumují
spóry



Figure 21. *Johnstoniana errans* deutonymph on moss.
Photo by Andreas Wohltmann, with permission.



Figure 53. *Bryum argenteum* protonemata with *Scutovertex*
sp. feeding on it. Photo by Nils Cronberg, Hans Berggren, &
Rayna Natcheva, with permission.



různé mechy žere plošnice
Acalypta nigrina

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



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



játrovky žerou
brouci rodu
Byrrhus
(vyklenutec)



roztoči (např.
rod
Eustigmaeus)
sají obsah z
buněk nebo
konzumují
spóry



Figure 21. *Johnstonia errans* deutonymph on moss.
Photo by Andreas Wohltmann, with permission.



Figure 53. *Bryum argenteum* protonemata with *Scutovertex*
sp. feeding on it. Photo by Nils Cronberg, Hans Berggren, &
Rayna Natcheva, with permission.



mechy žerou larvy některých tiplic
(*Tipula orepzoides*, *T. williamsoniana* –
na snímku klade samička vajíčka do
mechu)
různé mechy žere ploštica
Acalypta nigrina

vodní mechy
žerou larvy
chrostíků rodu
Zelandopsyche



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



játrovky žerou
brouci rodu
Byrrhus
(vyklenutec)



roztoči (např.
rod
Eustigmaeus)
sají obsah z
buněk nebo
konzumují
spóry



Figure 21. *Johnstonia errans* deutonymph on moss.
Photo by Andreas Wohltmann, with permission.



Figure 53. *Bryum argenteum* protonemata with *Scutovertex*
sp. feeding on it. Photo by Nils Cronberg, Hans Berggren, &
Rayna Natcheva, with permission.

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



různé mechy žere plošnice
Acalypta nigrina

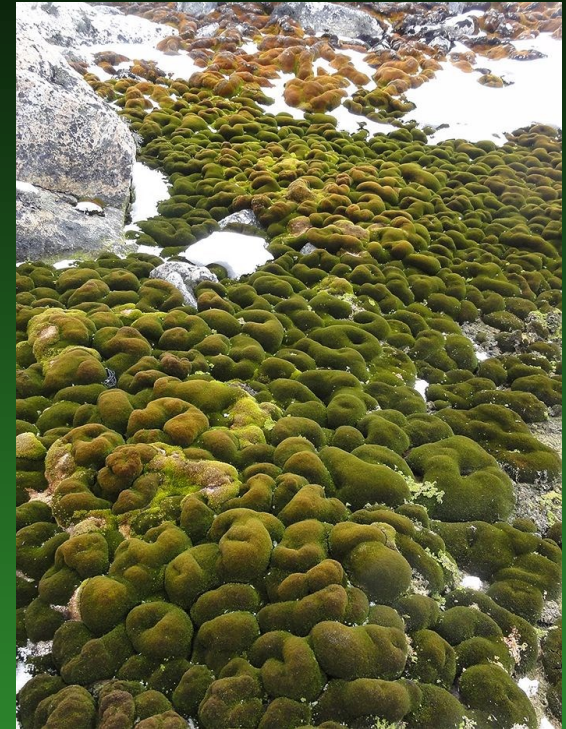
tobolky mechů
zobou kuřata
bělokura
sněžného
*Lagopus
lagopus*



vodní mechy
žerou larvy
chrostíků rodu
Zelandopsyche



Evoluční neúspěch mechorostů? (v souboji s cévnatými rostlinami)

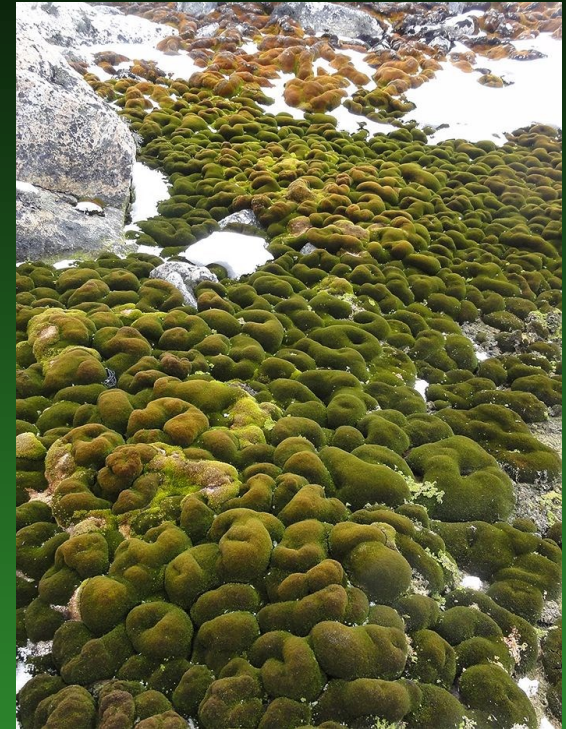


Evoluční neúspěch mechorostů? (v souboji s cévnatými rostlinami)

Od rovníku k pólům se poměr druhové diverzity cévnatých rostlin a 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.



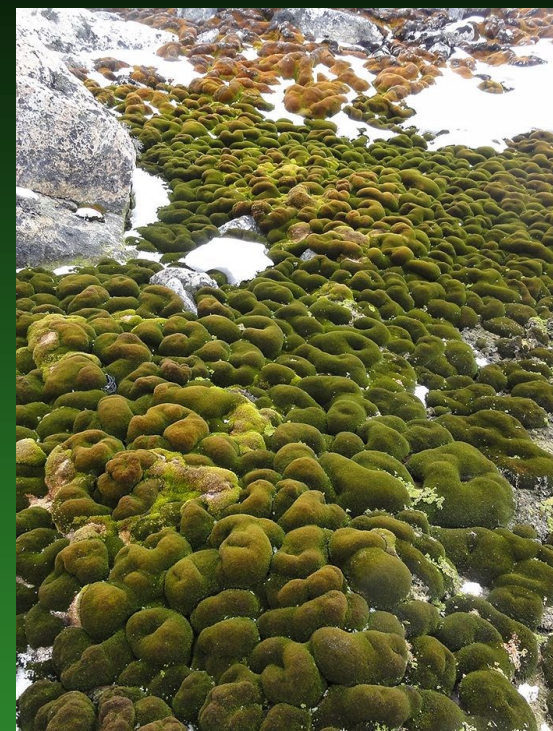
Evoluční neúspěch mechorostů? (v souboji s cévnatými rostlinami)

Od rovníku k pólům se poměr druhové diverzity cévnatých rostlin a 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



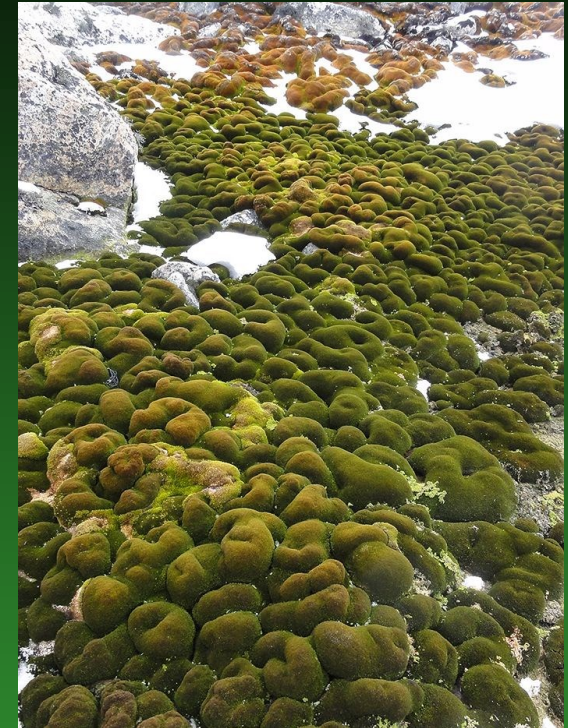
Evoluční neúspěch mechorostů? (v souboji s cévnatými rostlinami)

Od rovníku k pólům se poměr druhové diverzity cévnatých rostlin a 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

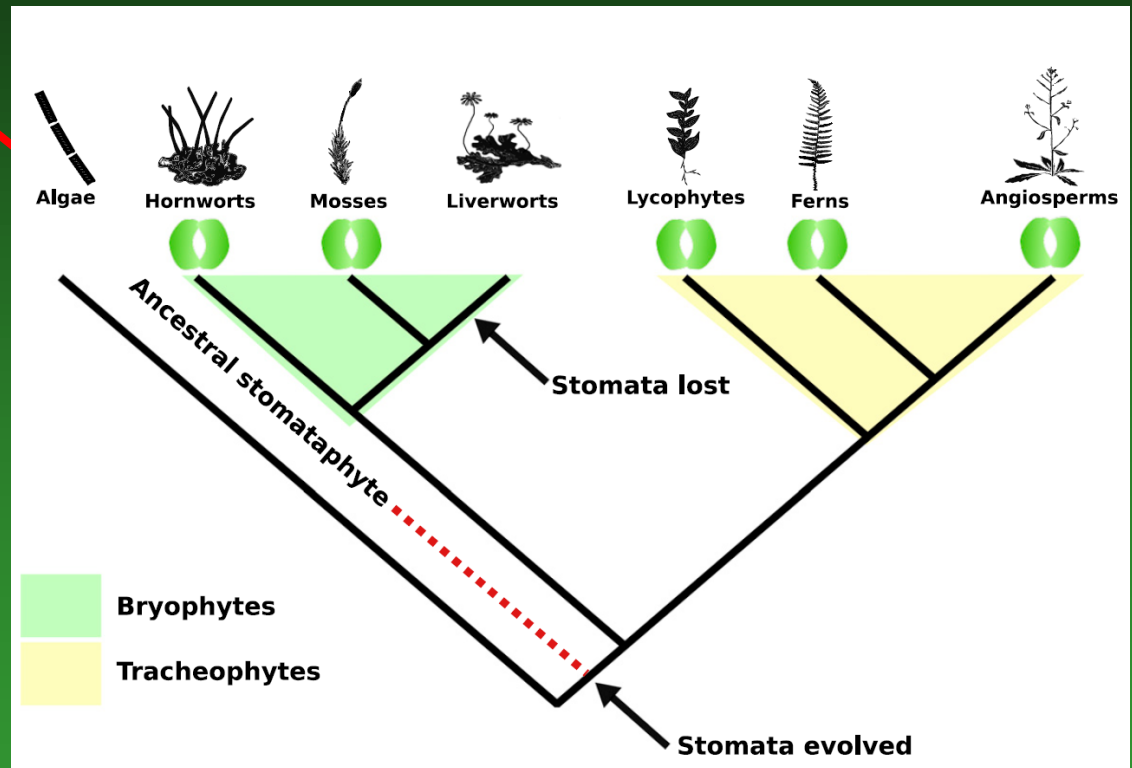


Oddělení *Marchantiophyta* (jätrovky)





Nemají regulovatelné průduchy na sporofytu jako mechy a hlevíky



Průduchy měl společný předek vyšších rostlin – k jejich ztrátě u játrovek (a také některých linií mechů) došlo druhotně



Nemají regulovatelné průduchy na sporofytu jako mechy a hlevíky

Na gametofytu mají játrovky někdy trvale otevřené otvory



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



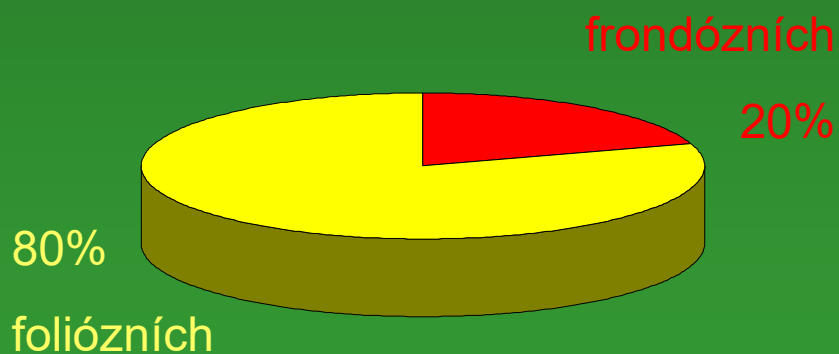
Bazzania



Conocephalum



Marchantia



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

- vznikla z endoplazmatického retikula
- obrana proti herbivorům
- antimikrobiální účinky
- využití ve farmakologii

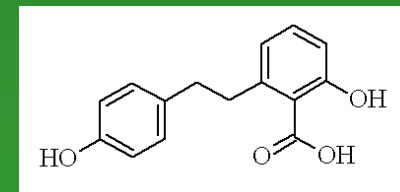


Calypogeia peruviana



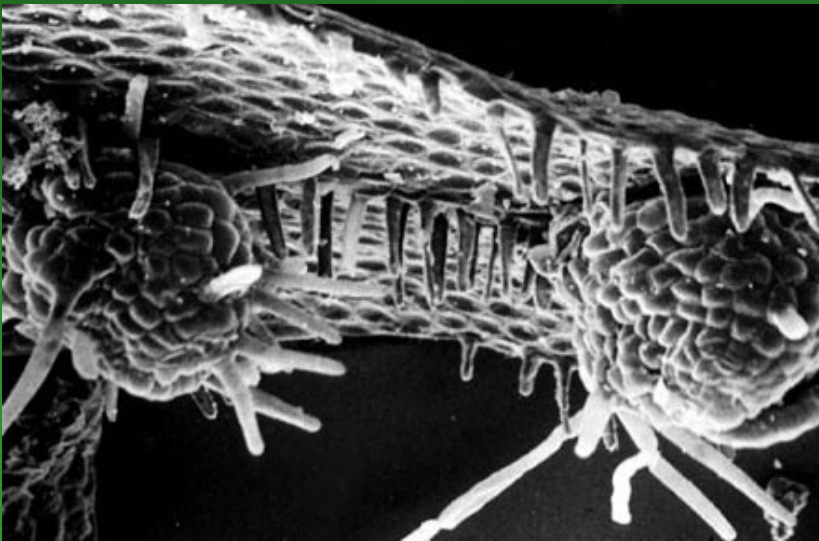
Lunulariová kyselina

– specifický růstový regulátor (inhibitor růstu) jatrovek

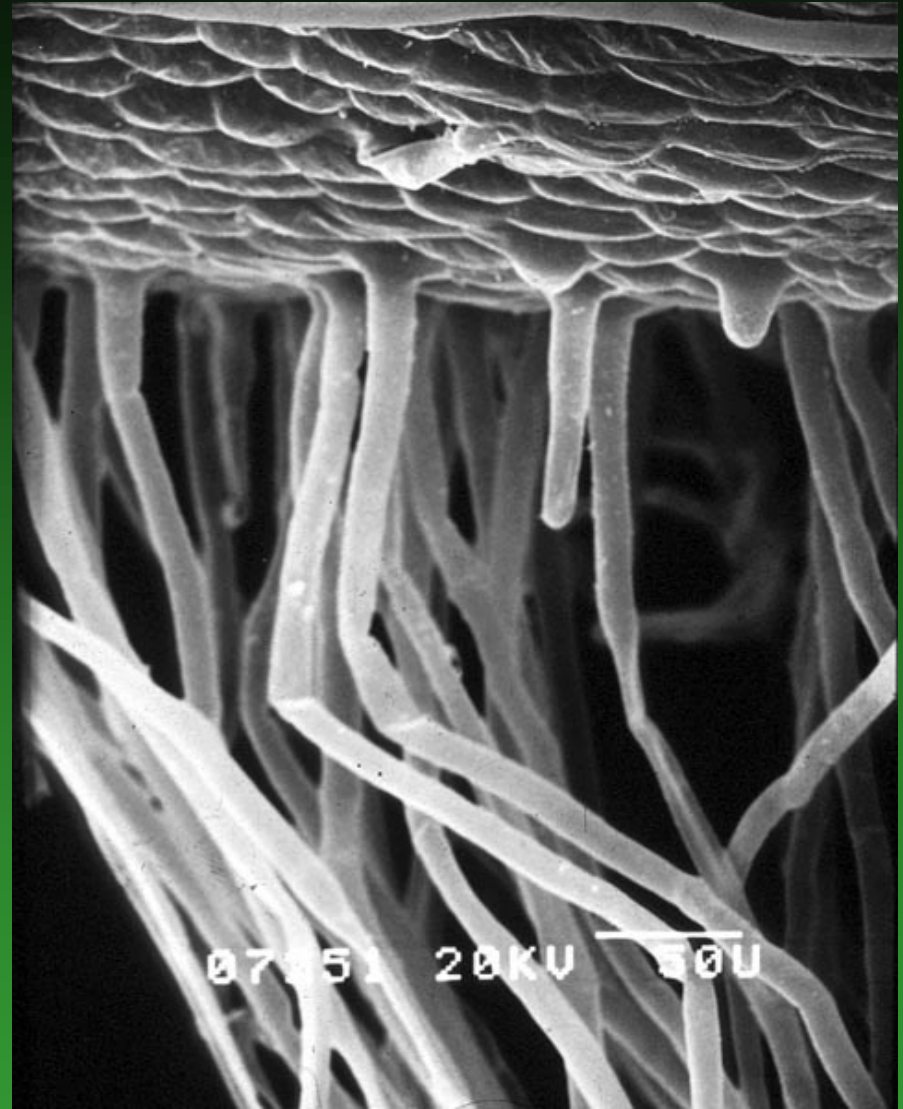


Rhizoidy

- bezbarvé, jednobuněčné
- na středním žebře laloků u frondózních,
- na lodyžce poblíž lístků u foliózních
- mohou mít mykorrhizu



Metzgeria

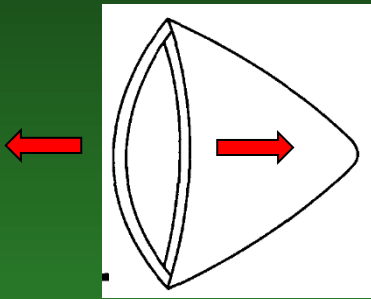


Růst lodyžky dělením **1 terminální buňky**

u frondózních
dvouboká

buňky odděluje do

do dvou směrů

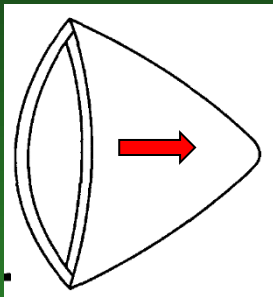


Růst lodyžky dělením **1 terminální buňky**

u frondózních
dvouboká

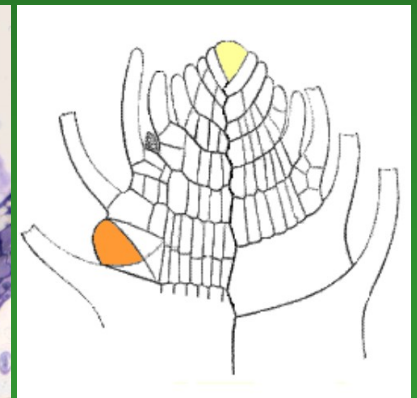
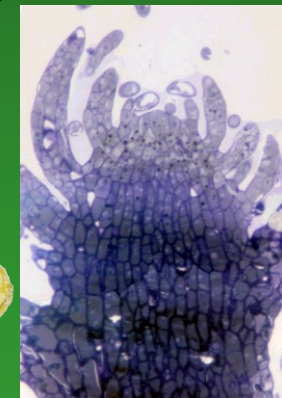
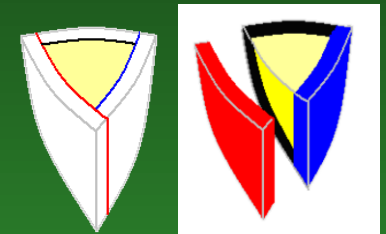
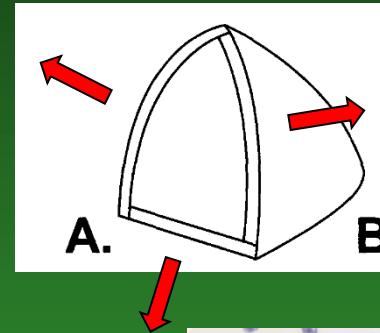
buňky odděluje do

do dvou směrů



u foliózních
trojboká (tetraedrická),

do tří směrů



Tobolka

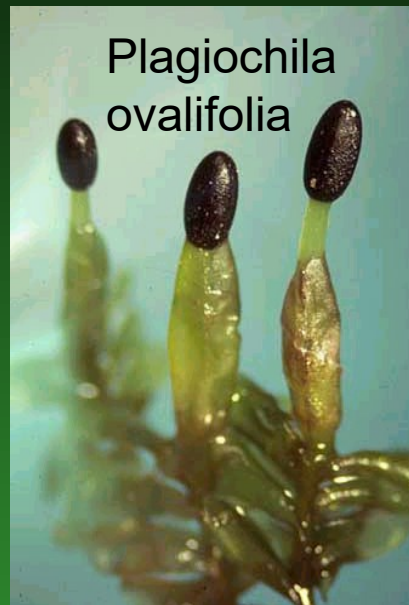
kulovitá nebo
elipsoidní, zpravidla
tmavě pigmentovaná



Tobolka

kulovitá nebo
elipsoidní, zpravidla
tmavě pigmentovaná

bez columelly
(vnitřního sloupku),

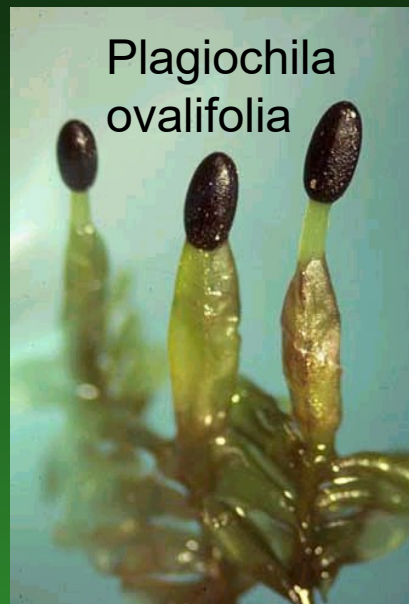


Tobolka

kulovitá nebo elipsoidní, zpravidla tmavě pigmentovaná

bez columelly (vnitřního sloupku),

otvírá se obvykle čtyřmi chlopněmi či nepravidelným rozrušením stěn.

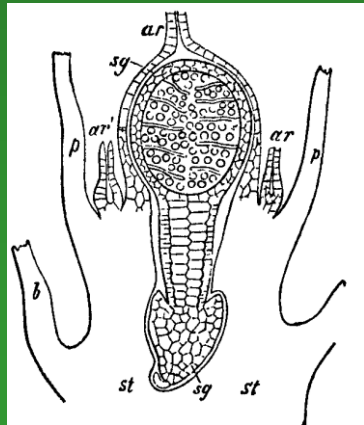


Tobolka

kulovitá nebo elipsoidní, zpravidla tmavě pigmentovaná

bez columelly (vnitřního sloupku),

otvírá se obvykle čtyřmi chlopněmi či nepravidelným rozrušením stěn.



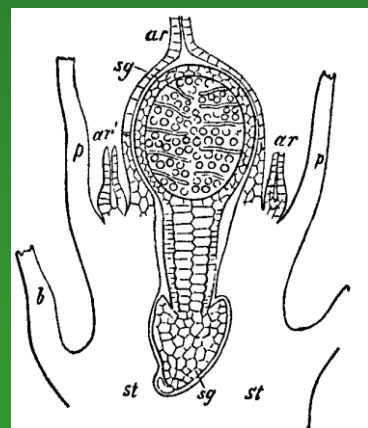
Celá se vyvine v ochranném obalu archegonia (chráněná proti vyschnutí).

Tobolka

kulovitá nebo elipsoidní, zpravidla tmavě pigmentovaná

bez columelly (vnitřního sloupku),

otvírá se obvykle čtyřmi chlopněmi či nepravidelným rozrušením stěn.



Celá se vyvine v ochranném obalu archegonia (chráněná proti vyschnutí).

Když spóry dozrají – archegoniální obal **praskne** - buňky štětu se **prodlouží**, aniž by se dělily. Po jednom až dvou dnech usychá.

Tobolka

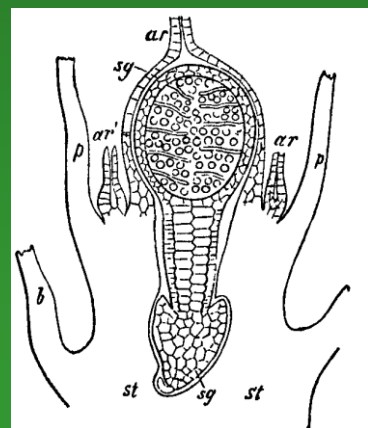
kulovitá nebo elipsoidní, zpravidla tmavě pigmentovaná

bez columelly (vnitřního sloupku),

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.



Celá se vyvine v ochranném obalu archegonia (chráněná proti vyschnutí).

Když spóry dozrají – archegoniální obal **praskne** - buňky štětu se **prodlouží**, aniž by se dělily. Po jednom až dvou dnech usychá.

Oproti mechům i hlevíkům žije sporofyt sporofyt jatrovek 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

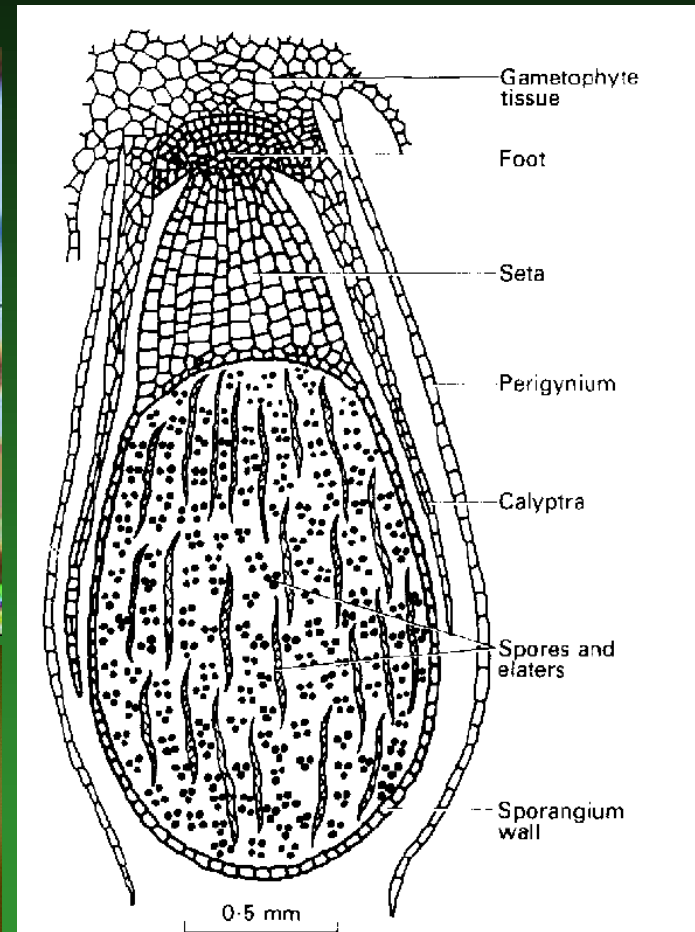
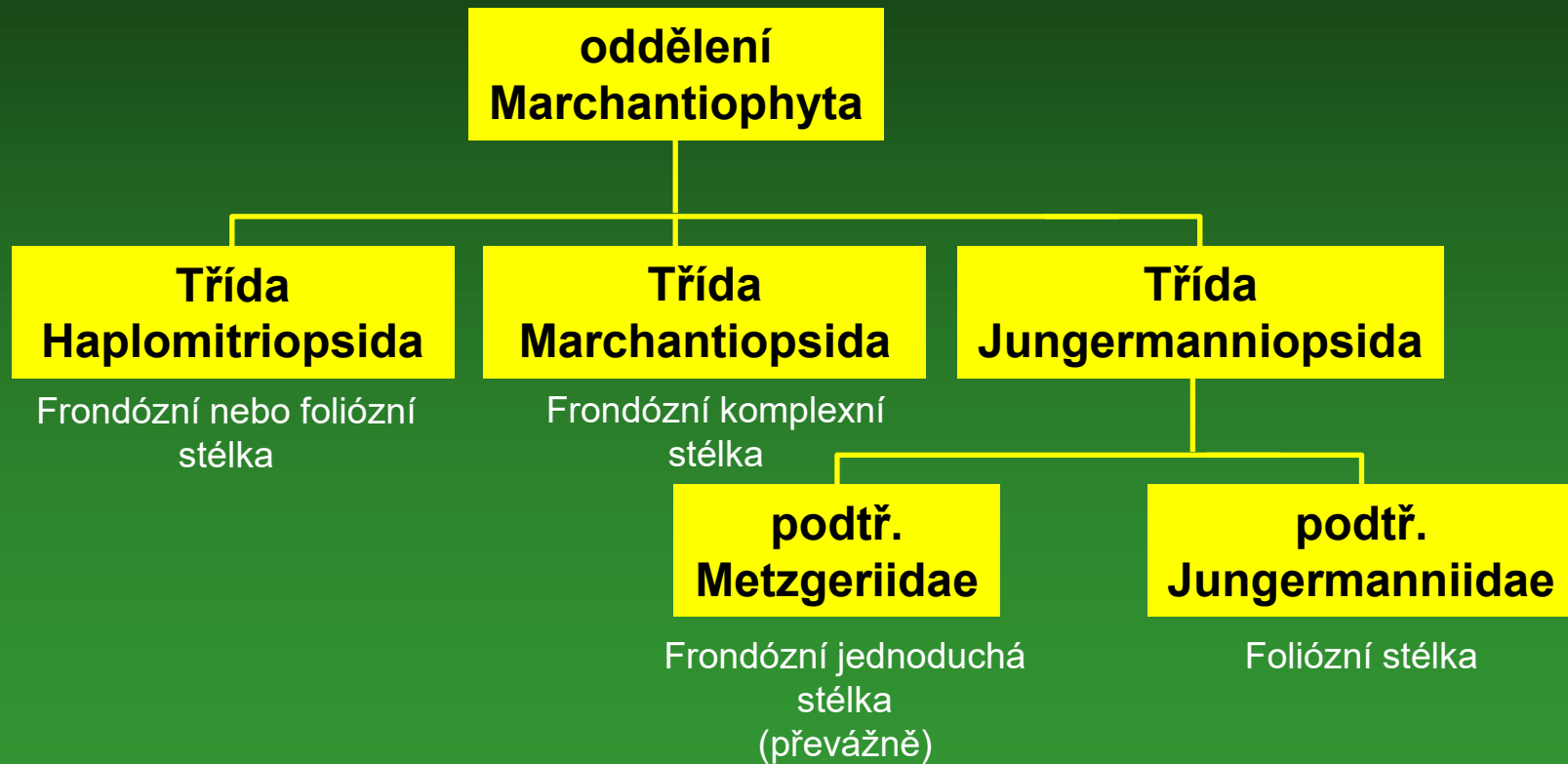


Figure 5.8 *Marchantia polymorpha*. Longitudinal section of sporophyte rupturing the calyptra. Note the parallel alignment of the elaters. (After Parihar. 1967. *Bryophyta*. Central Book Depot, Allahabad.)

Vnitřní klasifikace a zástupci jätrovek.

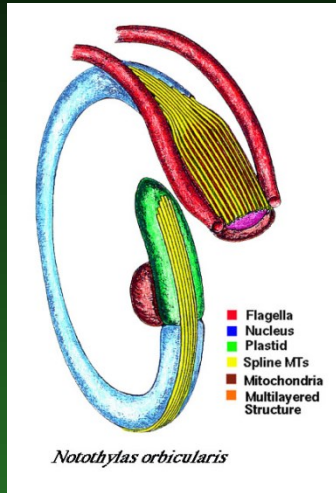
ca 350 rodů / 5 000 druhů



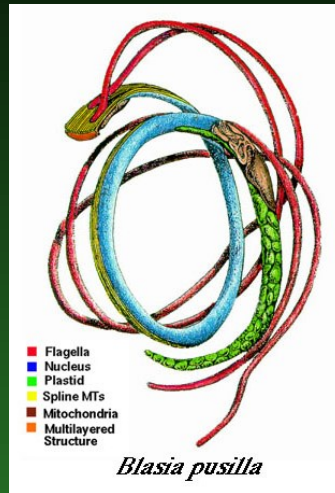
1. tř. *Haplomitriopsida*

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

Spermatozoidy s velkým bazálním tělískem a tlustým jádrem



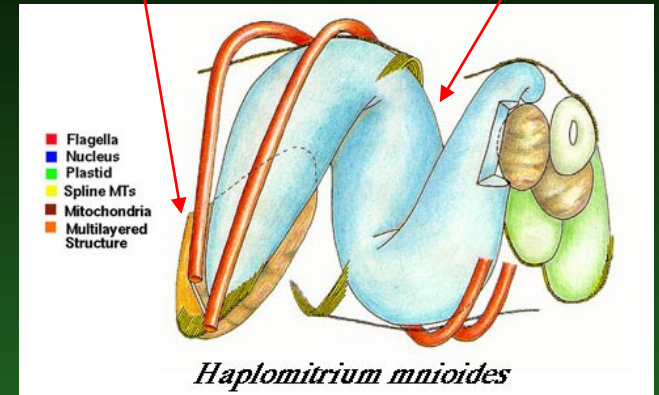
hlevíky



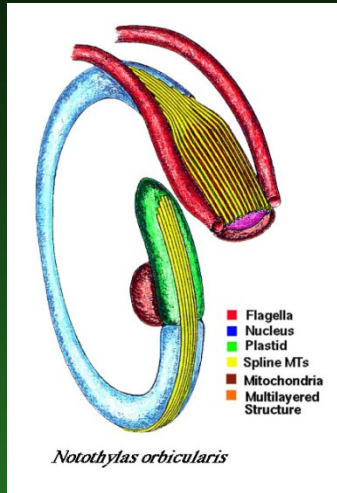
játrovky



mechy

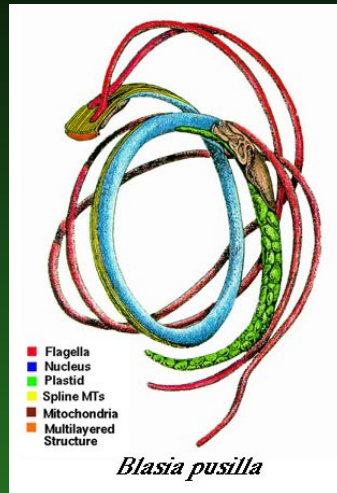


Spermatozoidy s velkým bazálním tělískem a tlustým jádrem



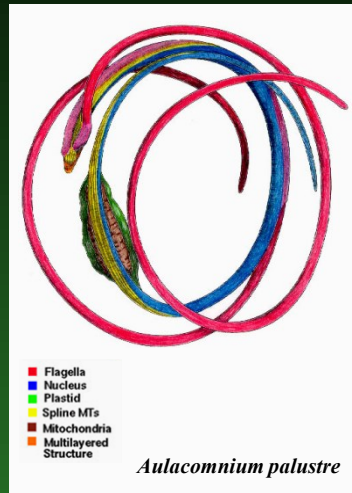
Notothylas orbicularis

hlevíky



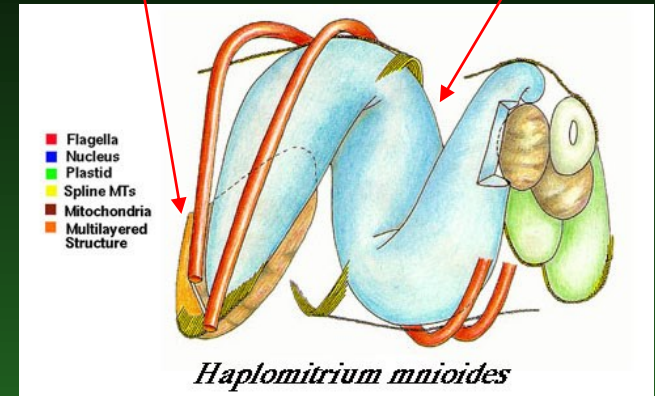
Blasia pusilla

játrovky

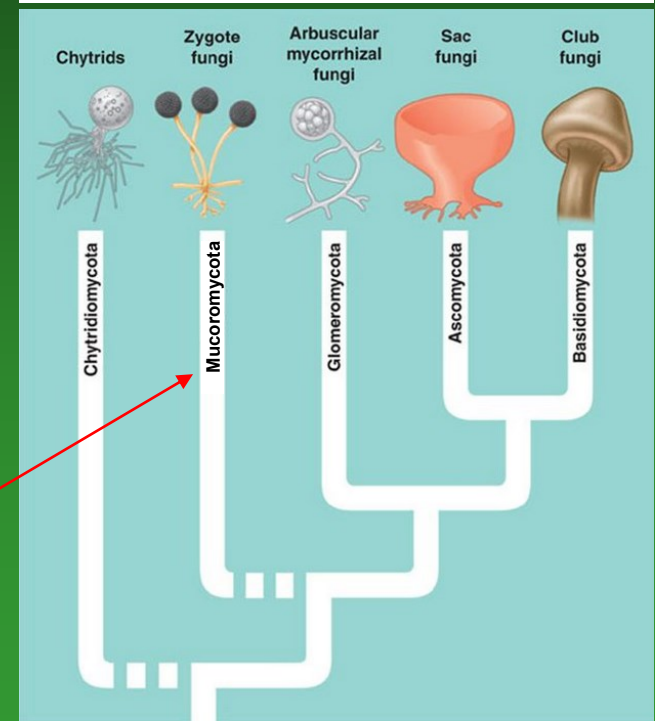


Aulacomnium palustre

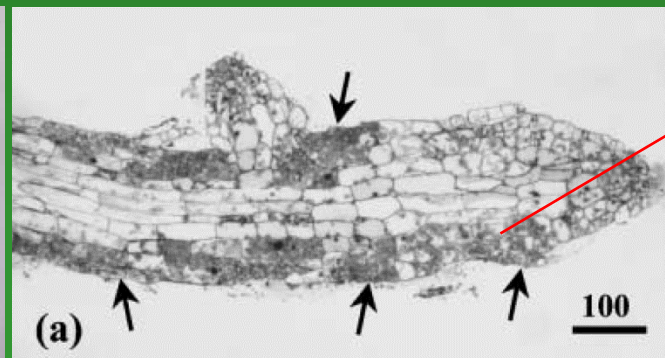
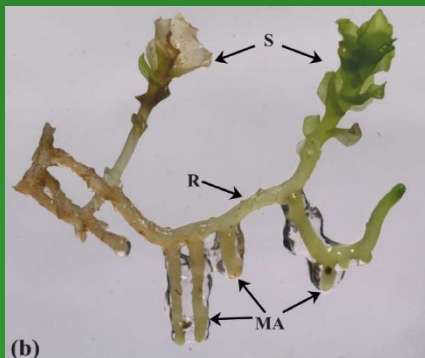
mechy



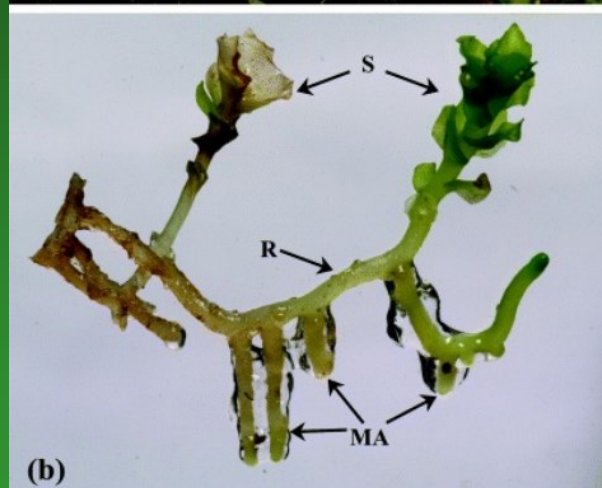
Haplomitrium mnioides



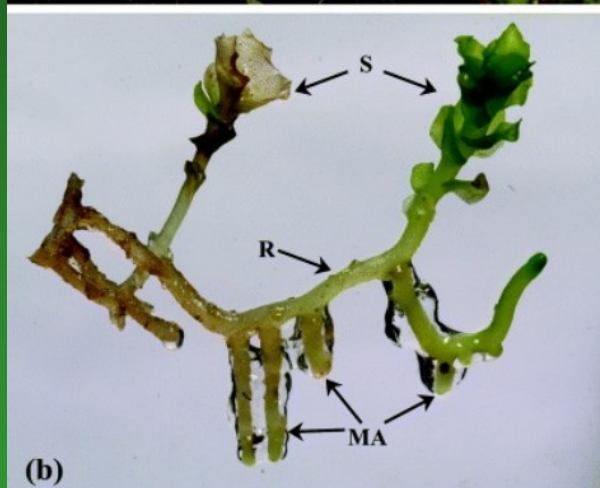
Endomykorrhiza nikoli s glomeromykoty jako ostatní játrovky, ale s mukoromykoty



Stélka foliozní (*Haplomitrium*)

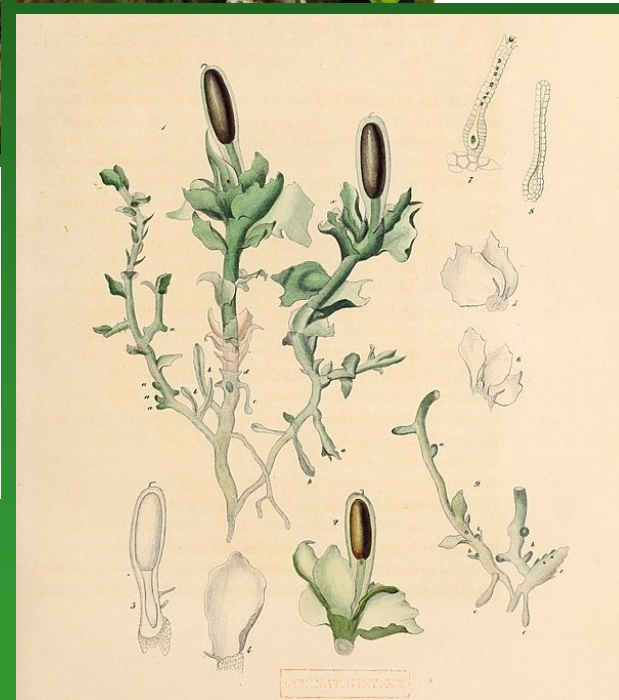
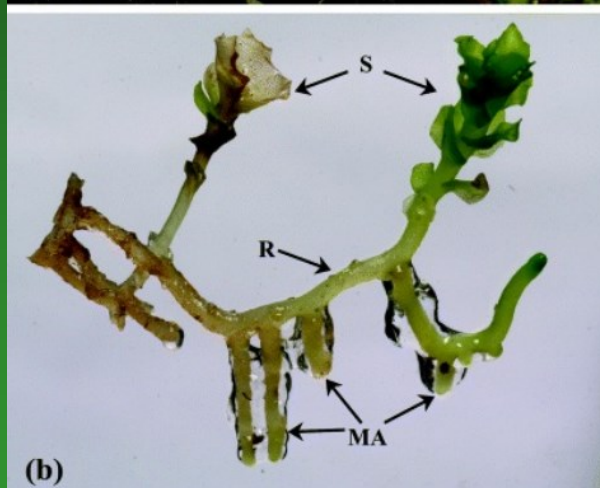


Stélka foliozní (*Haplomitrium*) nebo frondozní (*Treubia*)



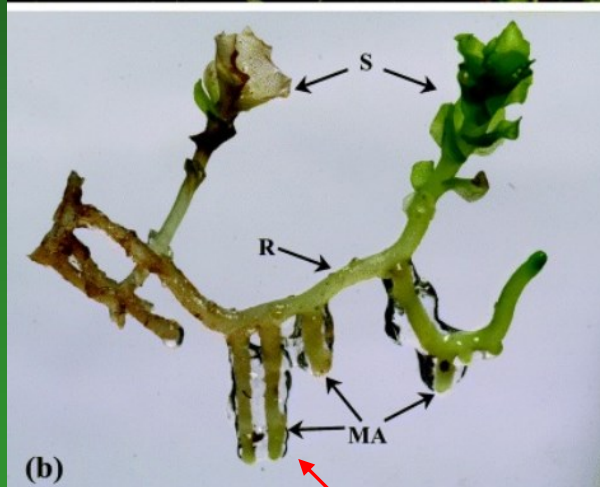
Stélka foliozní (*Haplomitrium*) nebo frondozní (*Treubia*)

protáhlá tobolka



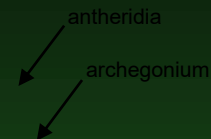
Stélka foliozní (*Haplomitrium*) nebo frondozní (*Treubia*)

protáhlá tobolka



epidermální buňky produkují sliz

Haplomitrium



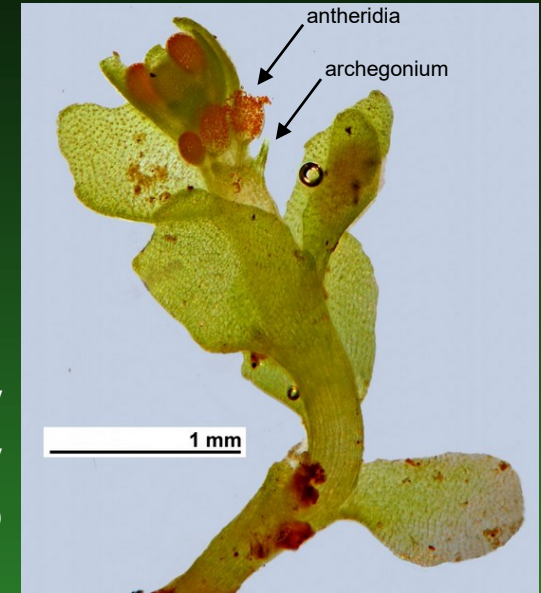
horizontální oddenky bez rhizoidů

Haplomitrium



horizontální oddenky bez rhizoidů

fyloidy
uspořádané
spirálovitě, jako
u mečů



Haplomitrium

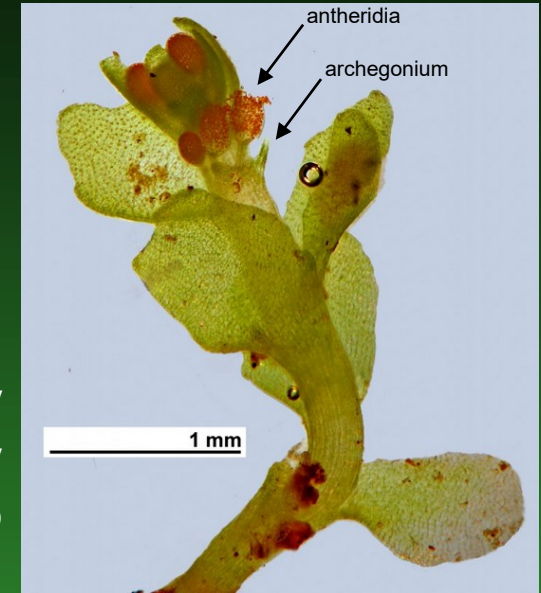


horizontální oddenky bez rhizoidů



vícevrstevné obaly archegonií

fyloidy
uspořádaný
spirálovitě, jako
u mechů



2. tř. *Marchantiopsida* – gametofyt frondózní s velmi komplexní stavbou

Marchantia polymorpha – porostnice mnohotvárná – roste na obnažené půdě v lesích i na loukách, často i ve venkovních květináčích a ve sklenících.

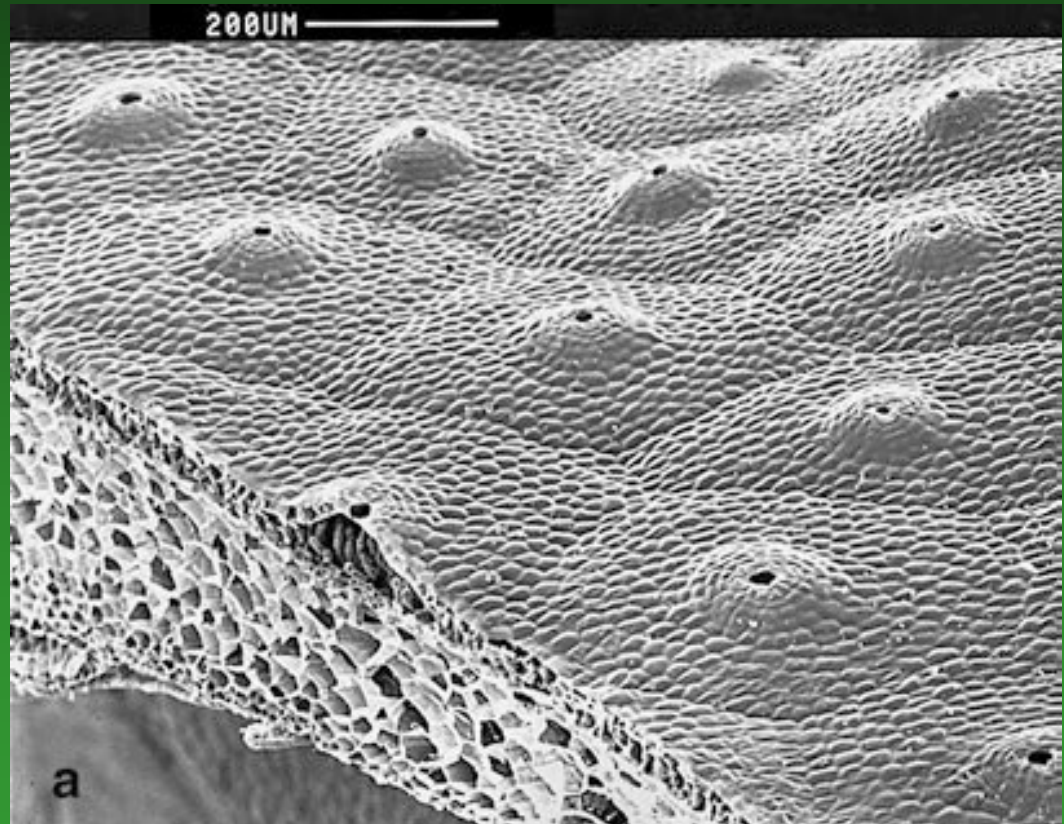
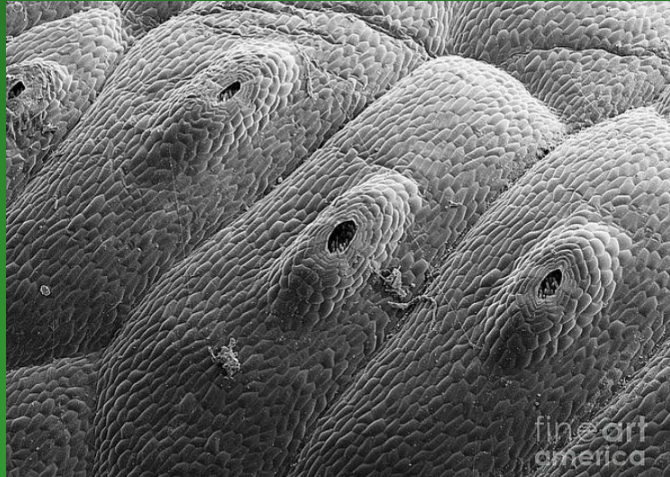
Nápadná zejména v plodném stavu s receptakuly.



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

Komplexnost stélky

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

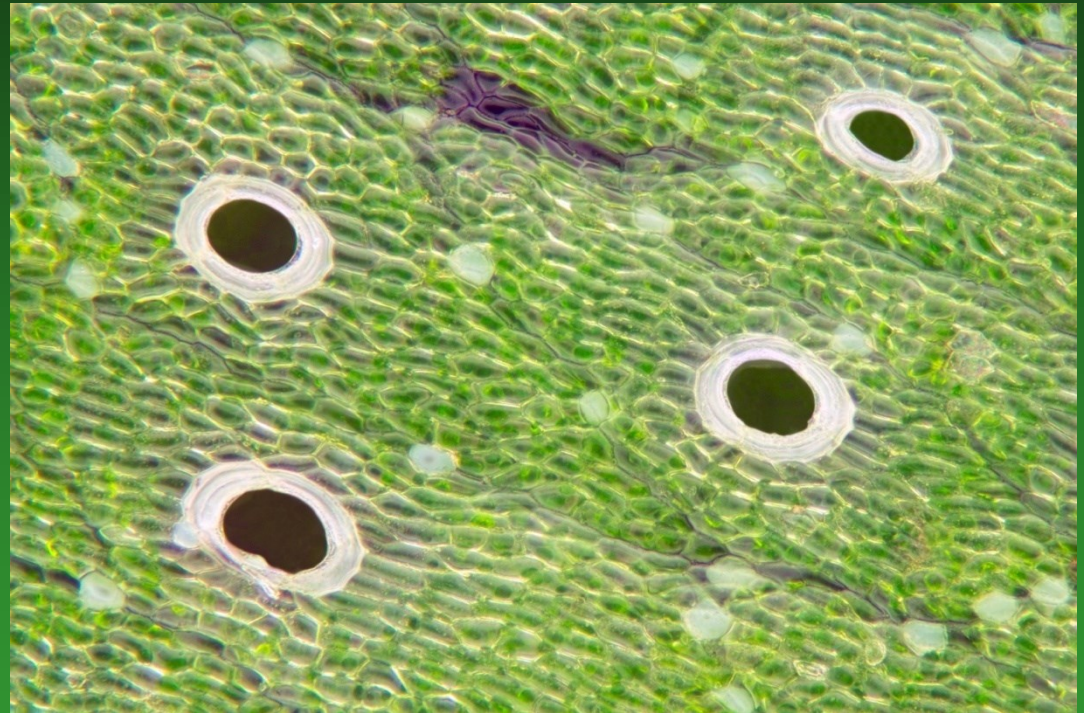


Komplexnost stélky

Svrchní epidermis gametofytu kryta tenkou **kutikulou**

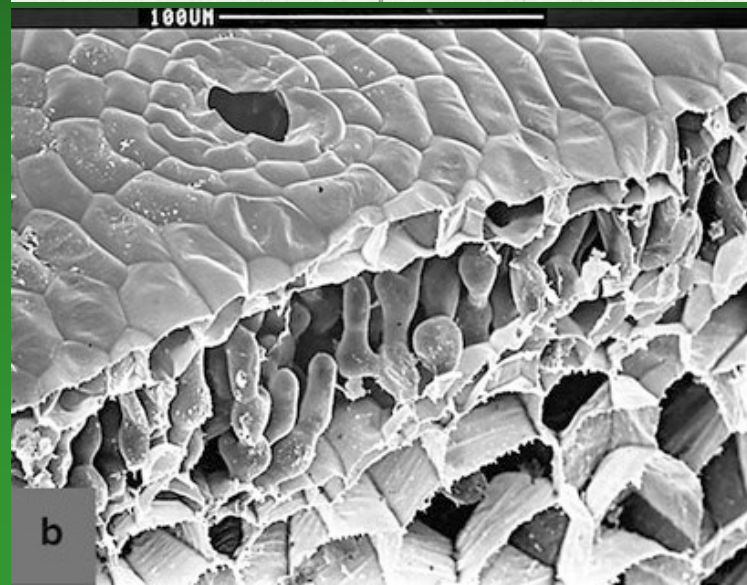
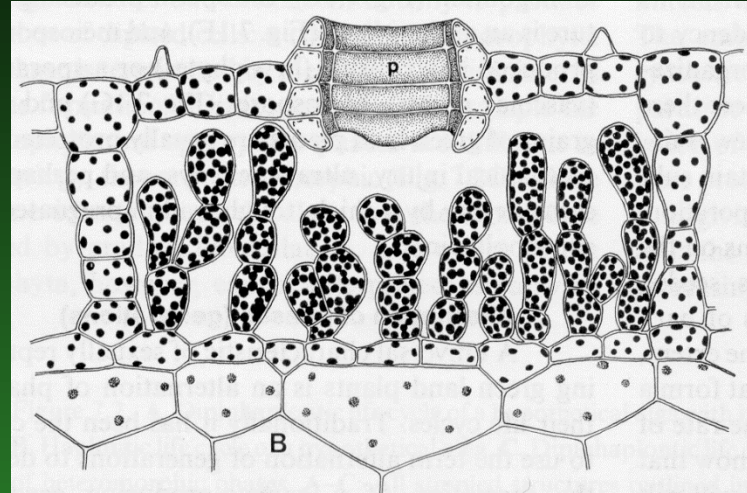
Hydrofobní kutikula, „ostré“ okraje a malý průměr otvorů brání průniku kapalné vody do stélky

Otvory ale umožňují transpiraci i příjem CO_2



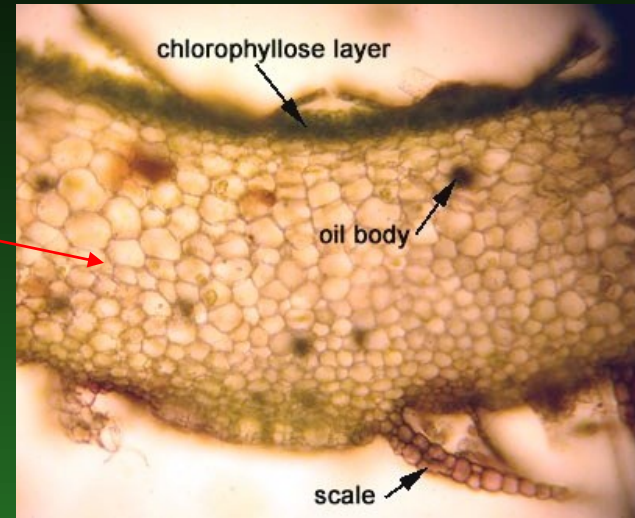
Komplexnost stélky

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



Komplexnost stélky

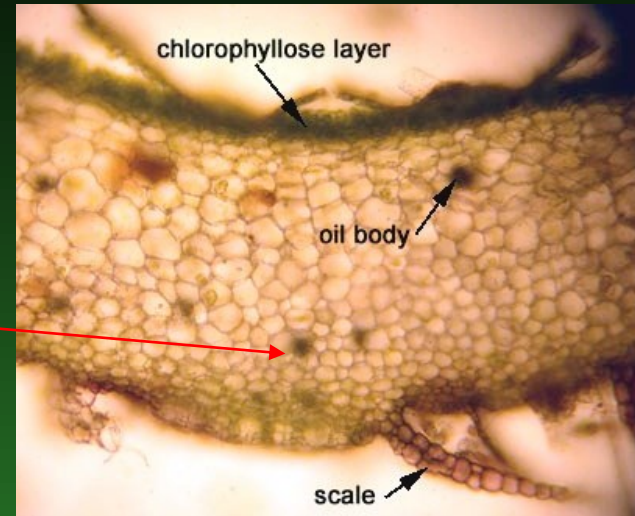
Pod vrstvou fotosyntetizujících filament – je **vícevrstevný parenchym** se zásobním škrobem



Komplexnost stélky

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

Některé buňky parenchymu obsahují **jednotlivá olejová tělíska**

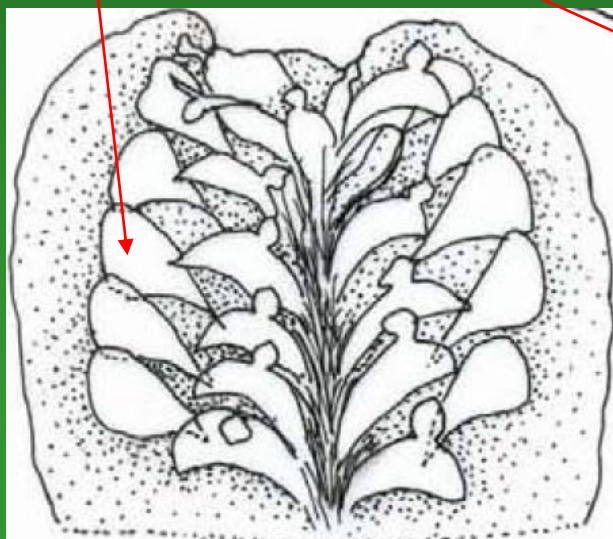
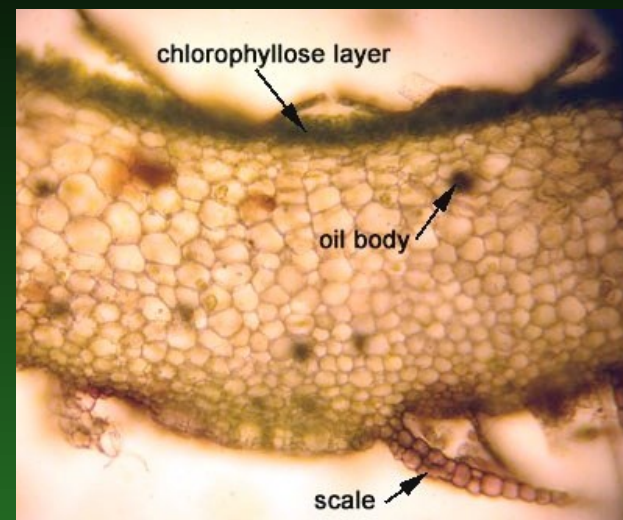


Komplexnost stélky

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

Některé buňky parenchymu obsahují **jednotlivá olejová tělíska**

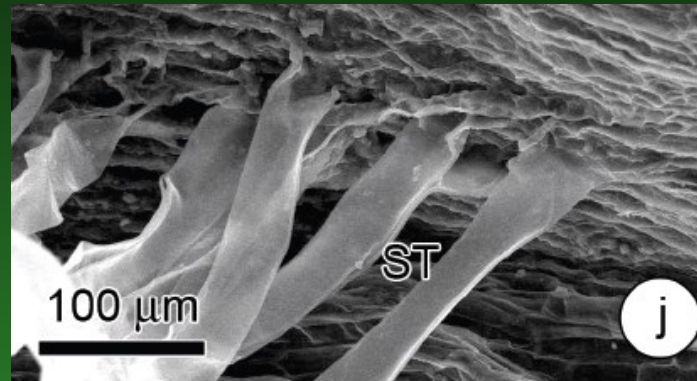
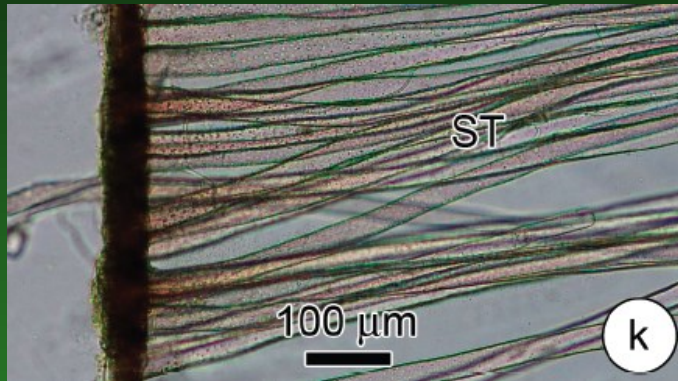
Na spodní epidermis kromě jednobuněčných rhizoidů i příčné bezbarvé **mnohobuněčné šupiny**



Komplexnost stélky

Rhizoidy dvojího typu:

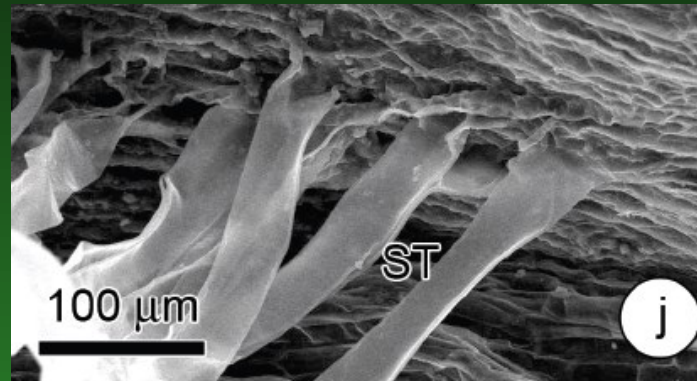
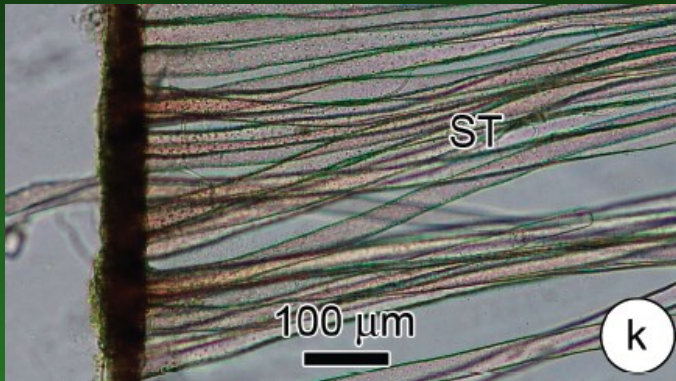
1. hladkostěnné – kolmo ke stélce ve svazečcích – fixace k substrátu



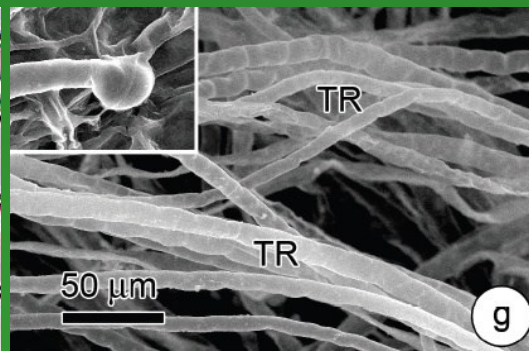
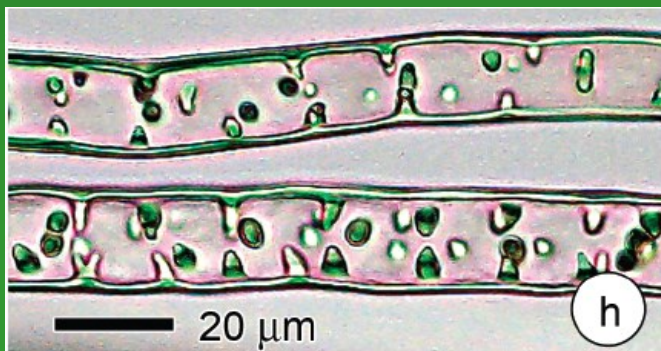
Komplexnost stélky

Rhizoidy dvojího typu:

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

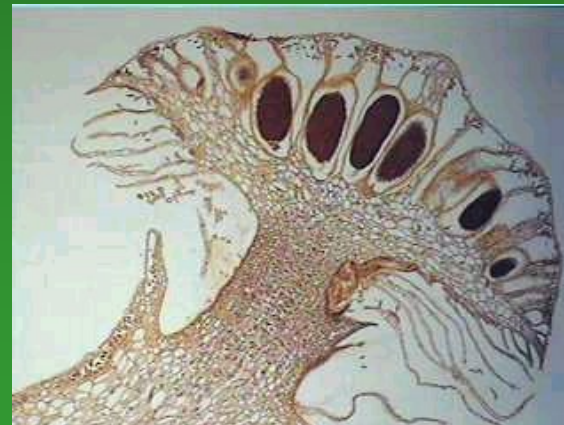


2. tuberkulátní – šikmo až rovnoběžně se stélkou
– vyrůstají ze centrálních buněk obklopených „ružicí“ buněk
sousedních – příjem roztoků –



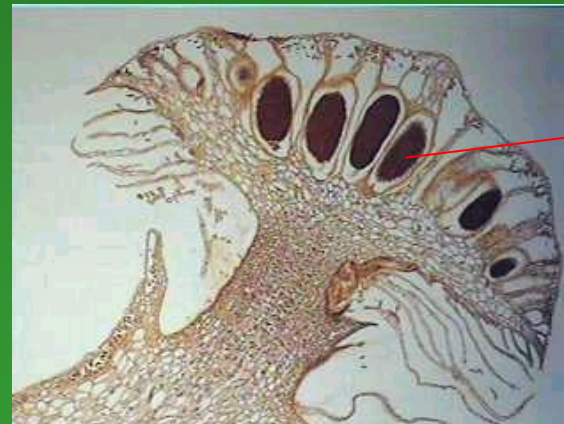
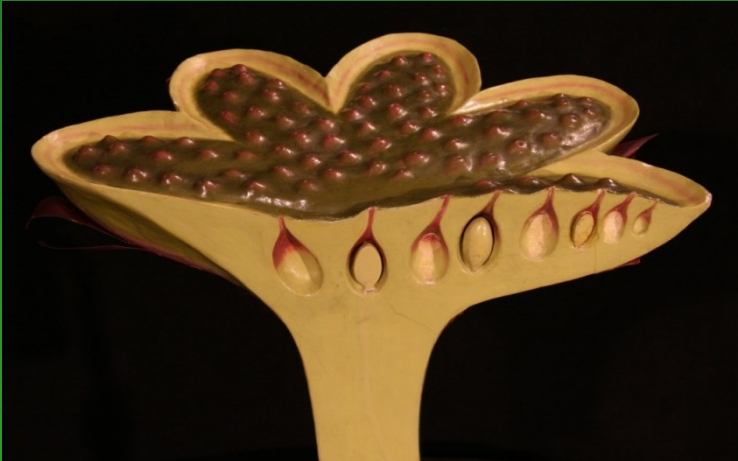
Komplexnost stélky

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



Komplexnost stélky

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



V jednom antheridiu vzniká přes 200 000 spermatozoidů !

Antheridia plavuní a kapradin tvoří desítky až stovky spermatozoidů

JSE Journal of Systematics and Evolution

doi: 10.1111/jse.12528

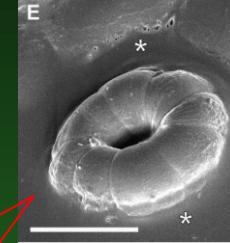
Research Article

Do motile spermatozoids limit the effectiveness of sexual reproduction in bryophytes? Not in the liverwort *Marchantia polymorpha*

Silvia Pressel and Jeffrey G. Duckett*

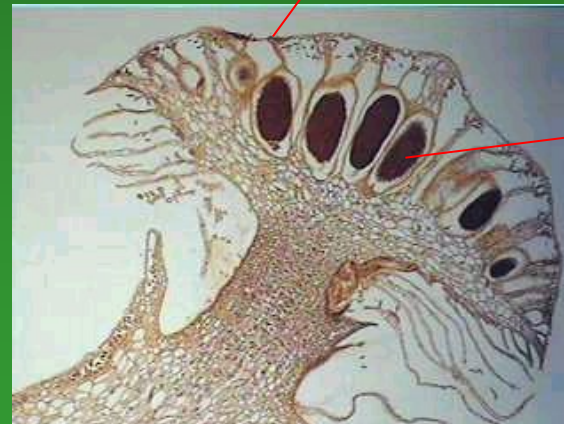
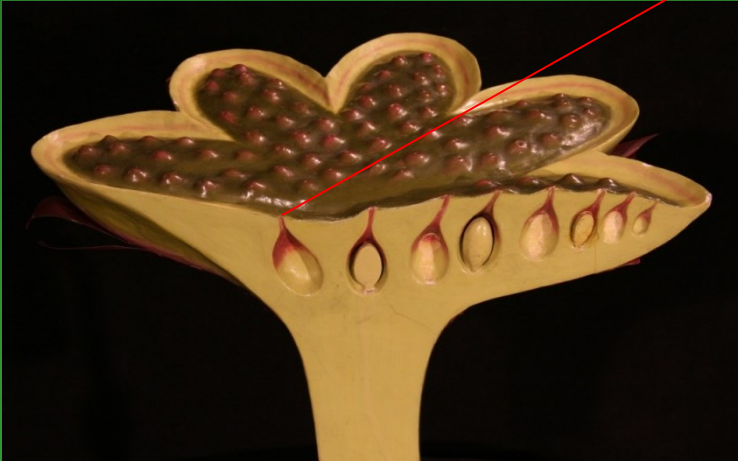
Komplexnost stélky

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



Buňky otvorů antheridií mají hydrofilní povrch.

Tím se liší od dýchacích otvorů, jejichž buňky mají povrch hydrofobní.



V jednom antheridiu vzniká přes 200 000 spermatozoidů !

Antheridia plavuní a kapradin tvoří desítky až stovky spermatozoidů

JSE Journal of Systematics and Evolution

doi: 10.1111/jse.12528

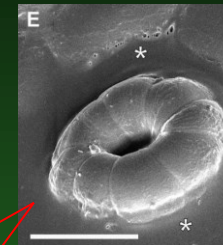
Research Article

Do motile spermatozooids limit the effectiveness of sexual reproduction in bryophytes? Not in the liverwort *Marchantia polymorpha*

Silvia Pressel and Jeffrey G. Duckett*

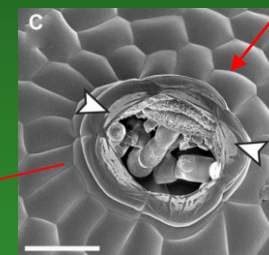
Komplexnost stélky

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



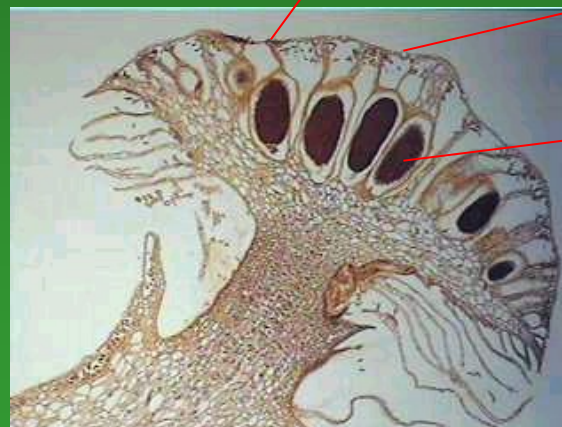
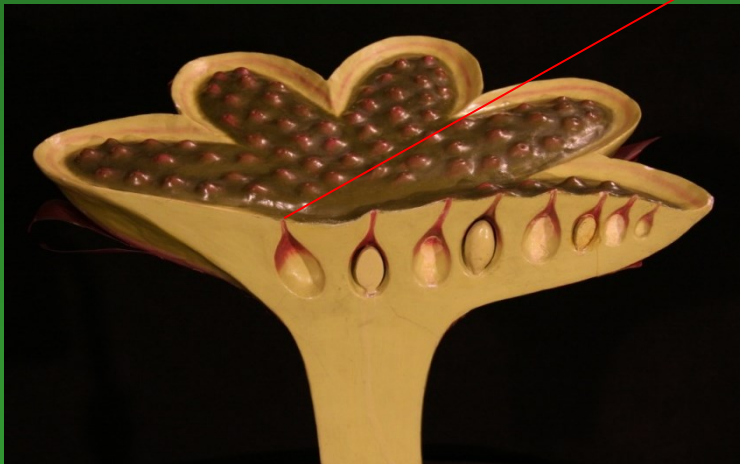
Buňky otvorů antheridií mají hydrofilní povrch.

Tím se liší od dýchacích otvorů, jejichž buňky mají povrch hydrofobní.



V jednom antheridiu vzniká přes 200 000 spermatozoidů !

Antheridia plavuní a kapradin tvoří desítky až stovky spermatozoidů



JSE Journal of Systematics and Evolution
Research Article

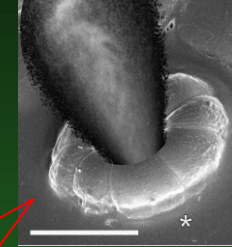
doi: 10.1111/jse.12528

Do motile spermatozooids limit the effectiveness of sexual reproduction in bryophytes? Not in the liverwort *Marchantia polymorpha*

Silvia Pressel and Jeffrey G. Duckett*

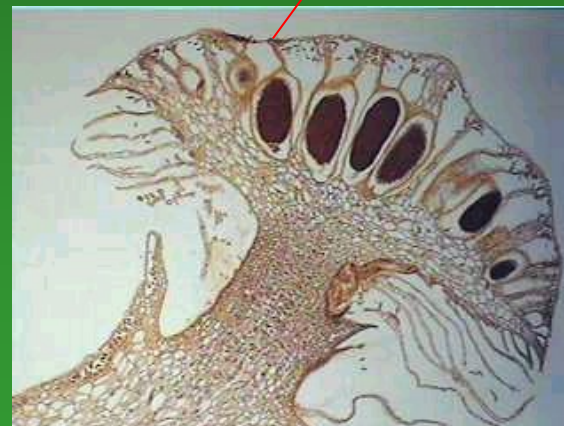
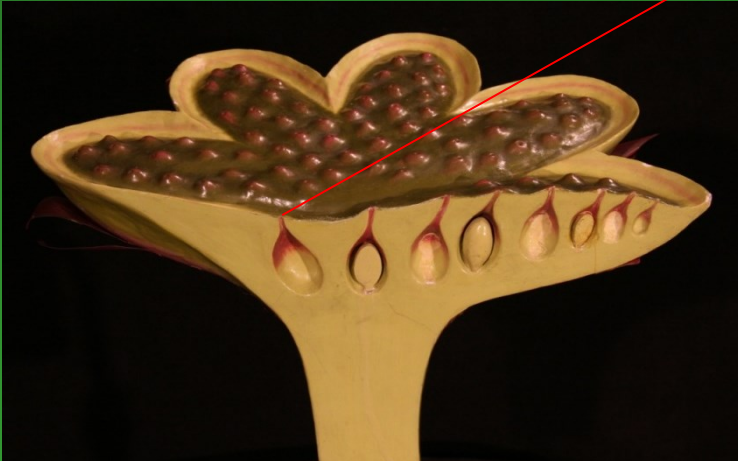
Komplexnost stélky

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



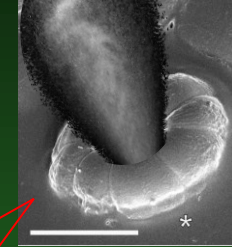
Marchantia však podobně jako ostatní příbuzné rody dokáže natlakovaný obsah antheridia prudkým otevřením otvoru „vystříknout“ sprejovitým způsobem do vzdálenosti 2-15 cm!

Aerosol se spermatozoidy pak může být „uchopen“ větrem a nesen i na více než 50 cm.



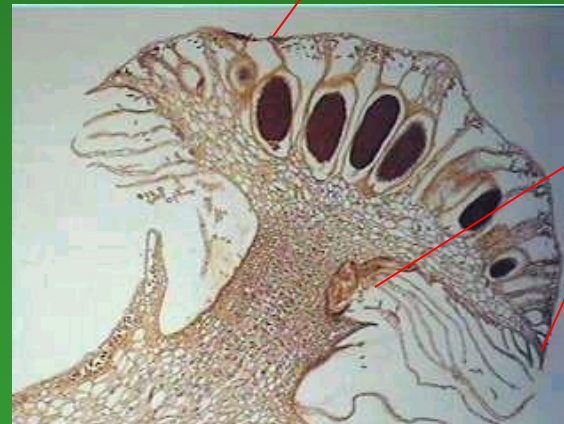
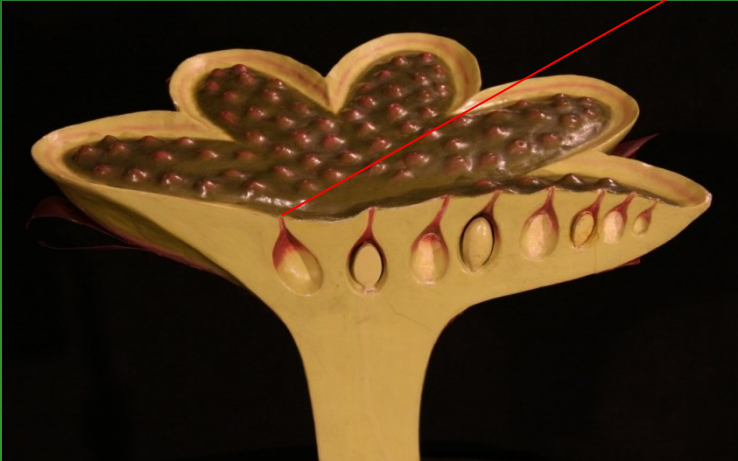
Komplexnost stélky

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



Marchantia však podobně jako ostatní příbuzné rody dokáže natlakovaný obsah antheridia prudkým otevřením otvoru „vystříknout“ sprejovitým způsobem do vzdálenosti 2-15 cm!

Aerosol se spermatozoidy pak může být „uchopen“ větrem a nesen i na více než 50 cm.



O pohyb spermatozoidů mají zásluhu také svazky rhizoidů, které vodně propojují okraj „misky“ se žlábkem ze stopce antheridioforu.

JSE Journal of Systematics and Evolution

doi: 10.1111/jse.12528

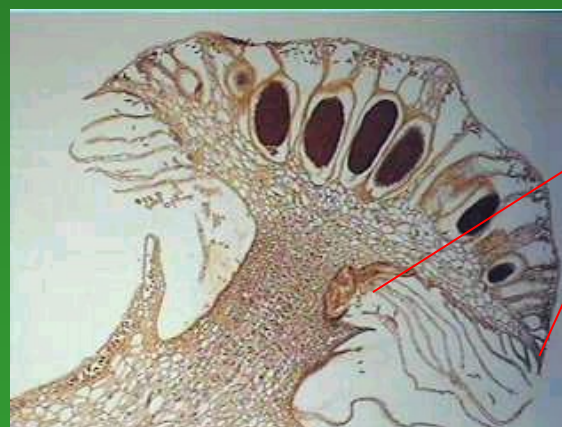
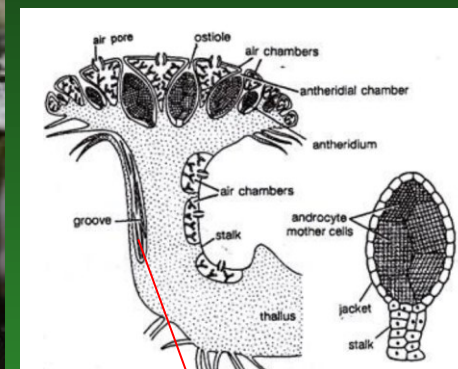
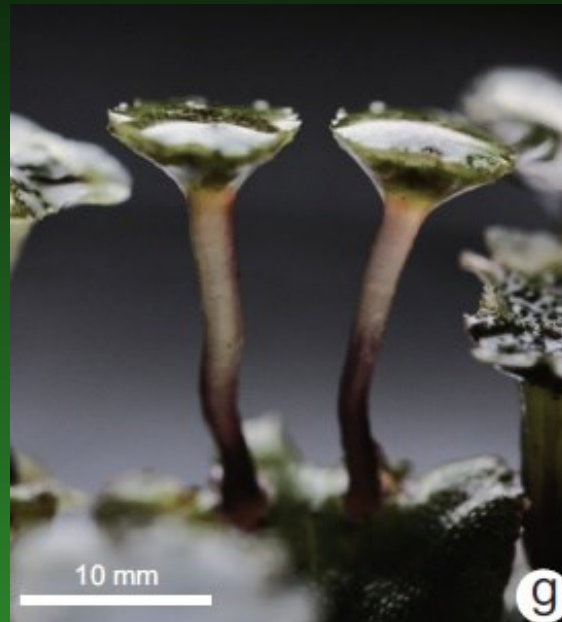
Research Article

Do motile spermatozoids limit the effectiveness of sexual reproduction in bryophytes? Not in the liverwort *Marchantia polymorpha*

Silvia Pressel and Jeffrey G. Duckett*

Komplexnost stélky

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



O pohyb spermatozoidů mají zásluhu také svazky rhizoidů, které vodně propojují okraj „misky“ se žlábkem ze stopce antheridioforu.

JSE Journal of Systematics and Evolution

doi: 10.1111/jse.12528

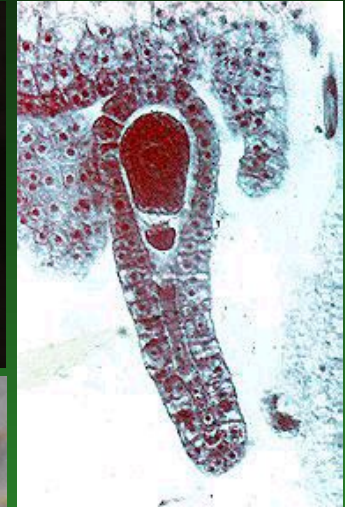
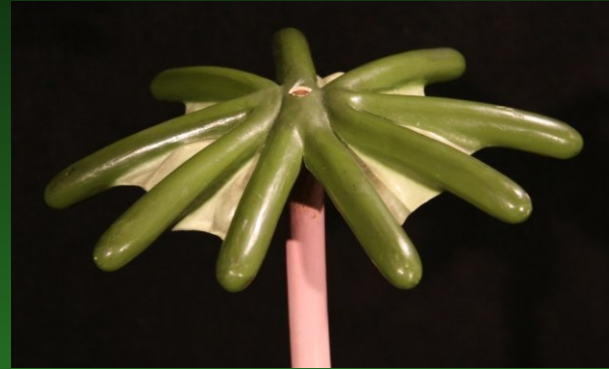
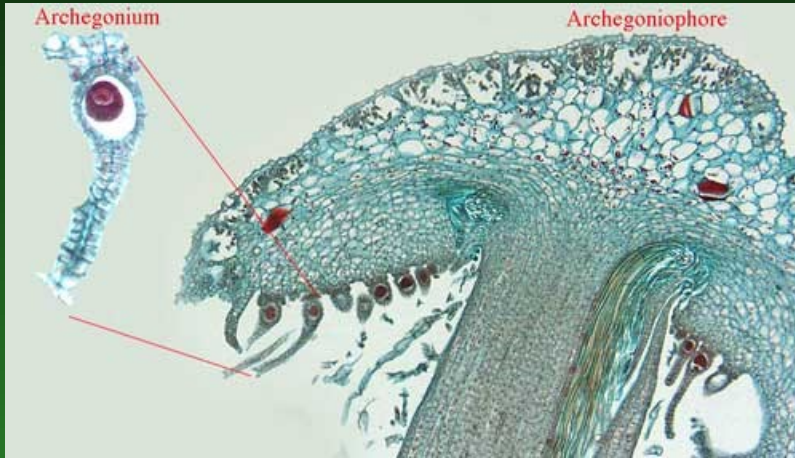
Research Article

Do motile spermatozoids limit the effectiveness of sexual reproduction in bryophytes? Not in the liverwort *Marchantia polymorpha*

Silvia Pressel and Jeffrey G. Duckett*

Komplexnost stélky

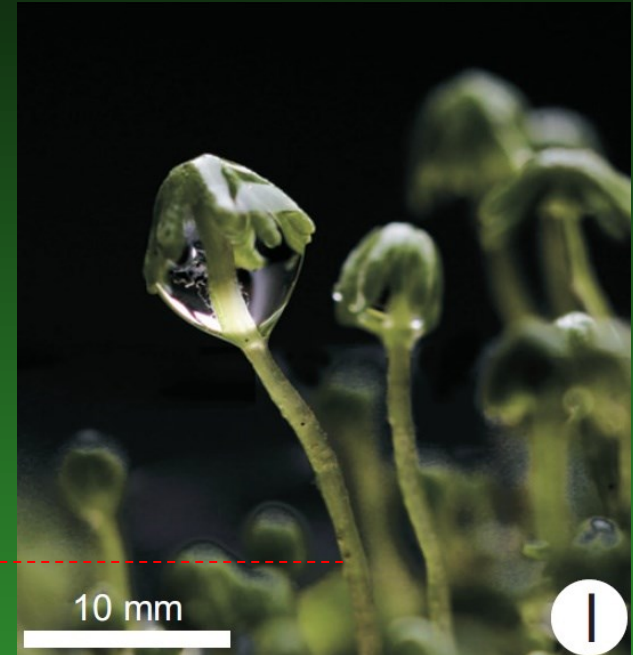
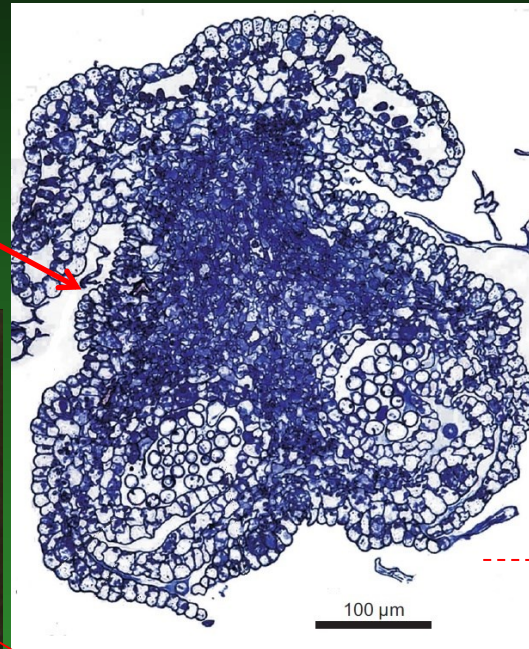
archegonia přisedlá na spodní straně „děštníkovitých“ receptakulí



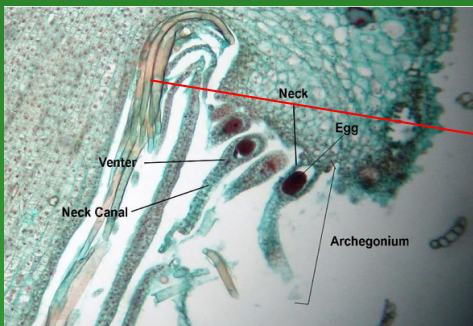
Komplexnost stélky

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



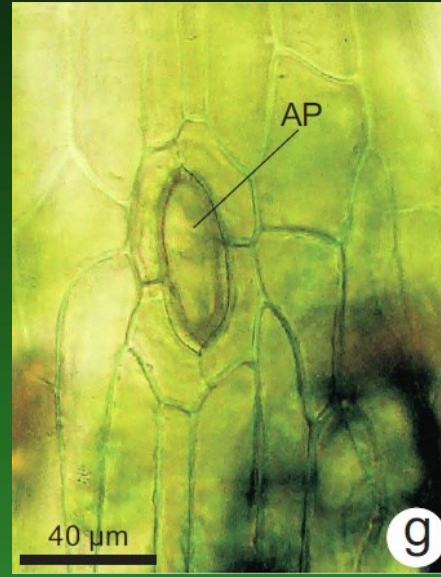
příčný řez stopkou
archegonioforu



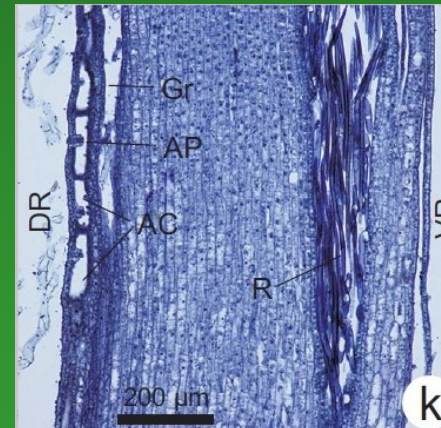
Do žlábků vrůstají i svazky rhizoidů vyrůstajících z místa, kde je stopka vetknuta do „střechy deštníku“. Ty mohou spermatozoidům při vzestupném pohybu sloužit jako opora při vzestupném pohybu?

Komplexnost stélky

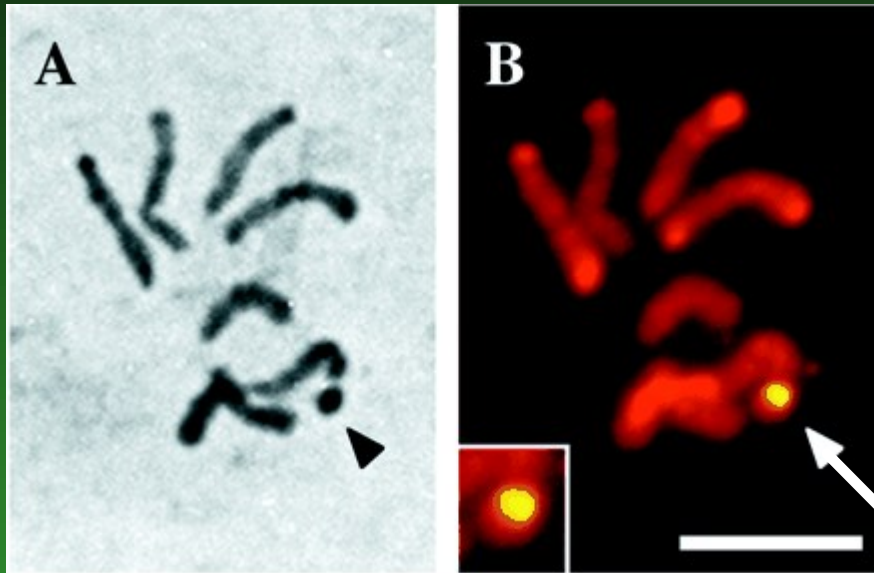
„deštník“ archegonioforů zadržuje kapku vody



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 V chromosom

samčí gametofyt jeden
U chromosom

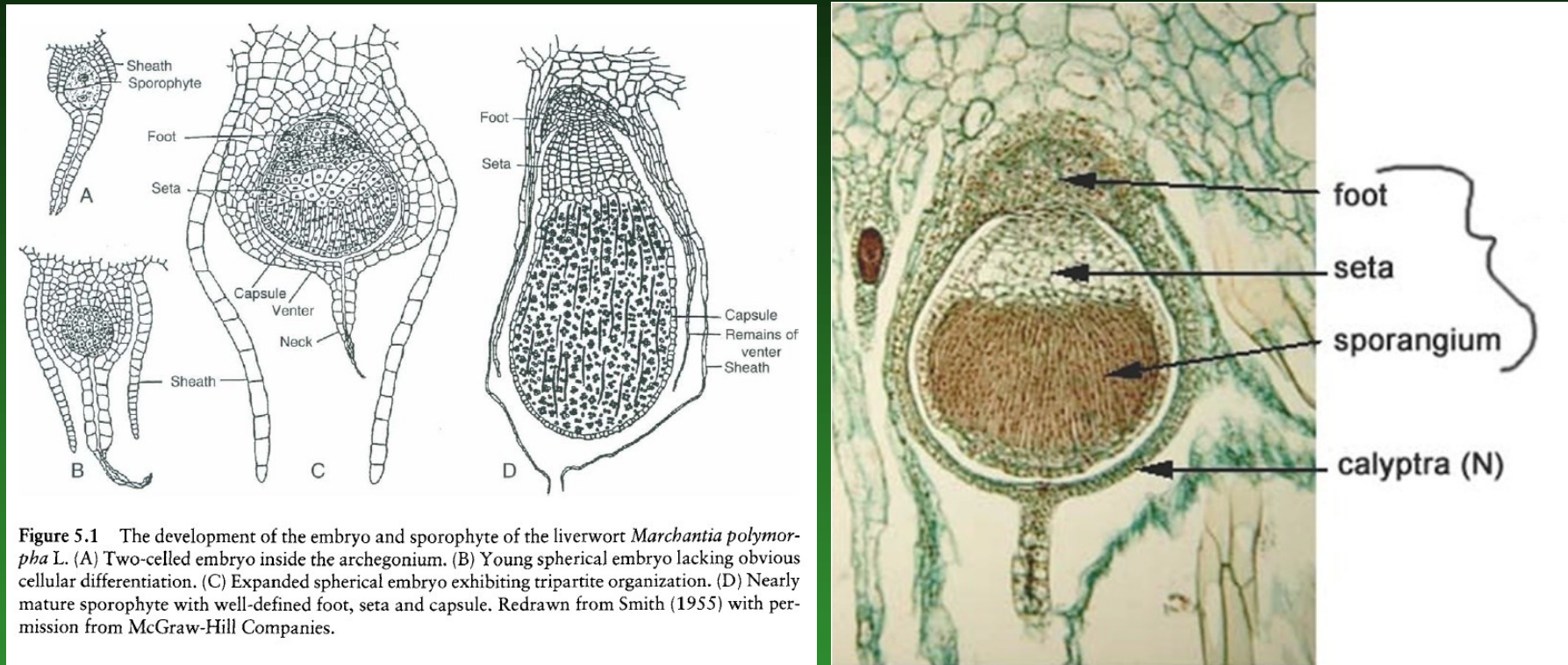
V-chromosom
Marchantia polymorpha

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

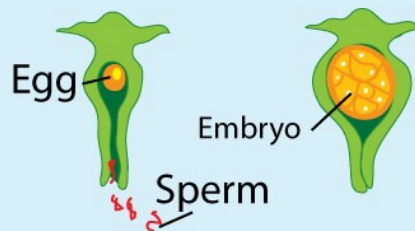
©2001 by National Academy of Sciences

PNAS

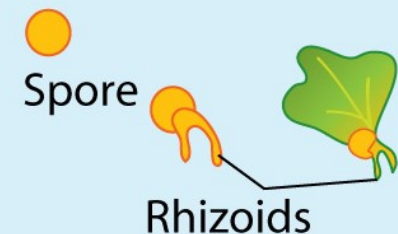
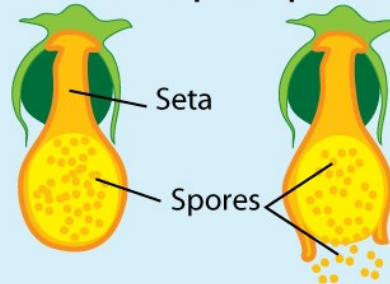
Sporofyt – drobný, štět krátký, dělení buněk sporofytu uvnitř obalu archegonia. Jak dozrají spóry, buňky štětu se zvětší. Na bázi transportní pletivo placenty, ale bez meristému (játrovky ho nemají nikdy)



Archegonium



Mature Sporophyte



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



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



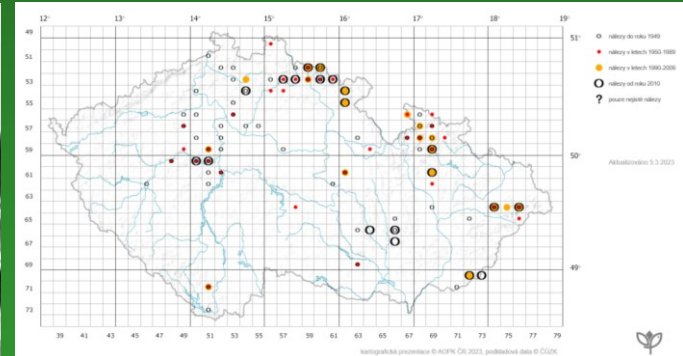
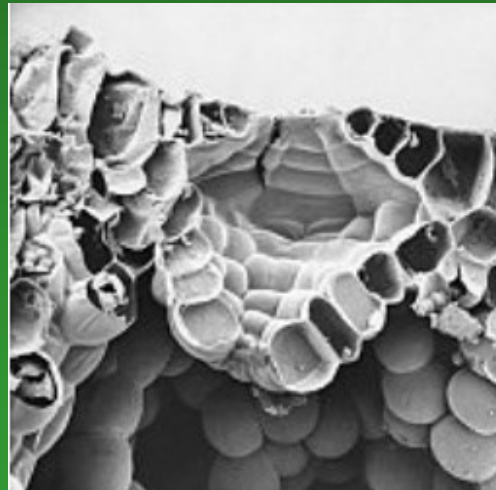
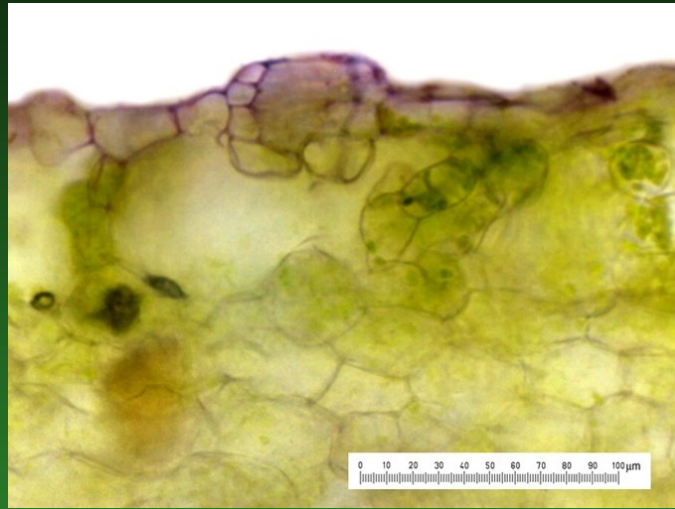
Tobolky vyčuhující na
spodu kuželovitých
archegonioforů

Přisedlé
antheridiofory



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

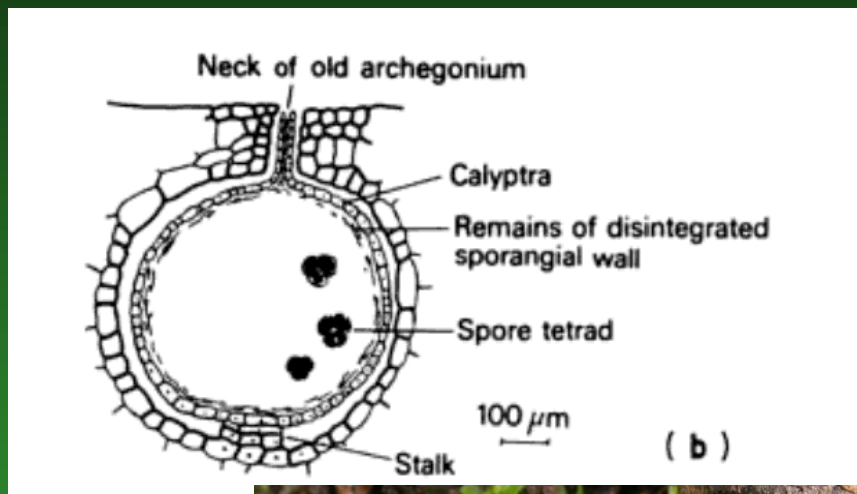
archegoniofory



funguje jako segmentální uzávěr

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

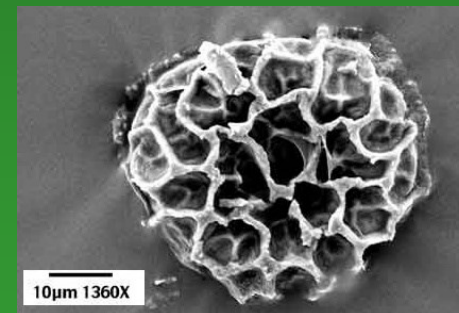
Riccia fluitans (trhutka plovoucí)
pěstuje se také v akváriích



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

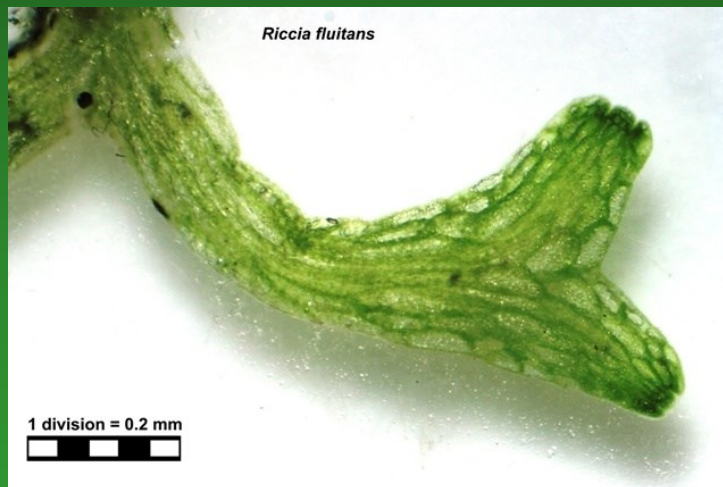
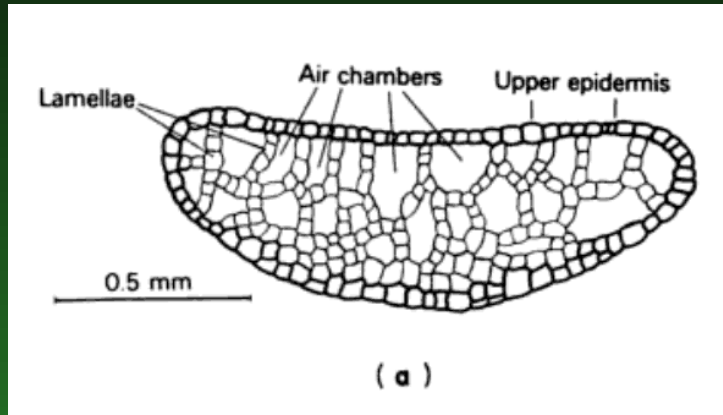


Důlkovitý povrch
spór brání potopení
a usnadňuje jejich
šíření vodou

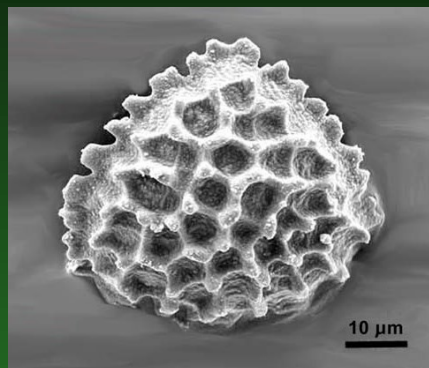


Riccia fluitans

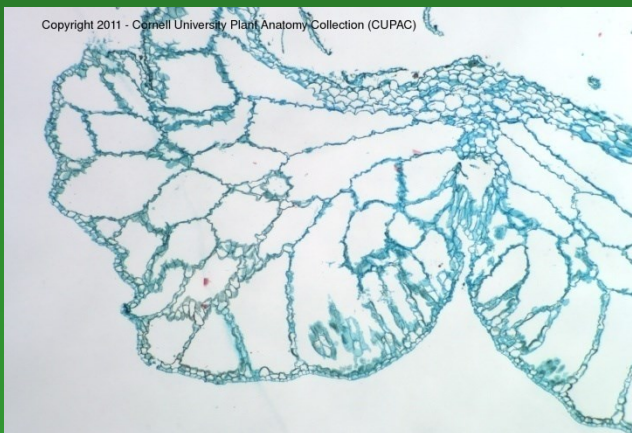
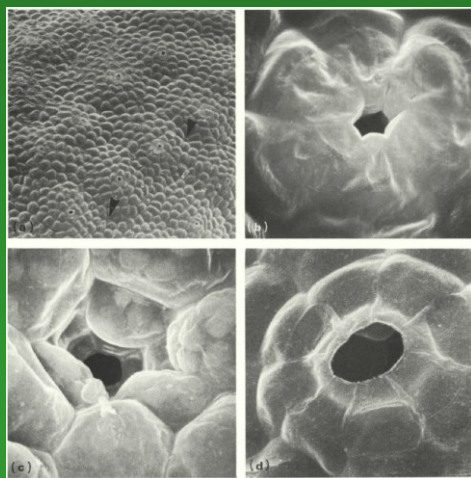
Aerenchymatické vzdušné dutiny



Ricciocarpos natans – patří také k čel. *Ricciaceae* – plove podobně jako okřehky na hladině stojatých vod (četné pentlicovité šupiny jej stabilizují na vodě)



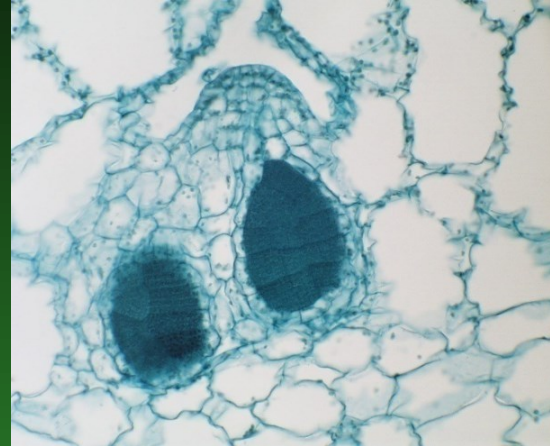
Důlkovitý povrch spór brání potopení a usnadňuje jejich šíření vodou



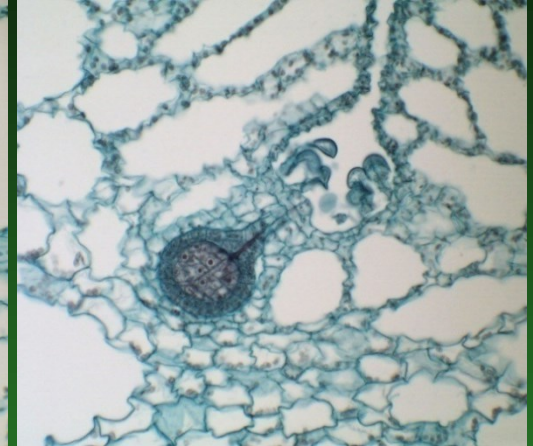
Políčka s póry podobně jako u *Marchantia*



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



zanořená antheridia



zanořené archeogonium
s mladým sporofytem



Tobolka – vyvíjí se v obalu archegonia zanořeného v gametofytu

– nemá elatery

– taky štět redukovaný

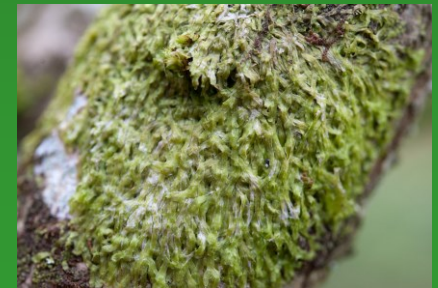
3. Třída *Jungermannniopsida* se dvěma řády *Metzgeriales* a *Jungermannniales*



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

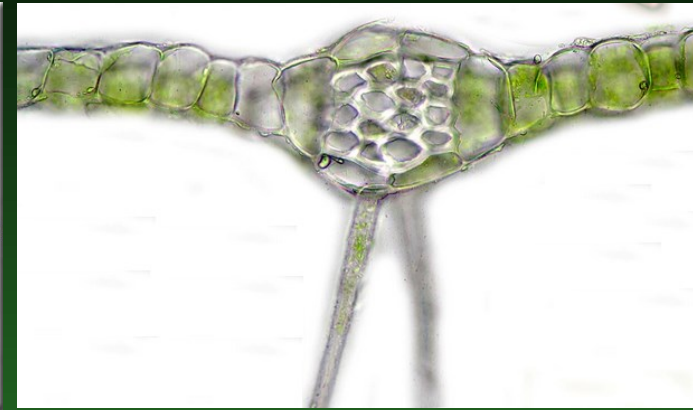


U nás např. kroknice vidličnatá (*Metzgeria furcata*) rostoucí na kůře stromů s pentlicovitou vidličnatě větvenou stélkou.



Metzgeriales

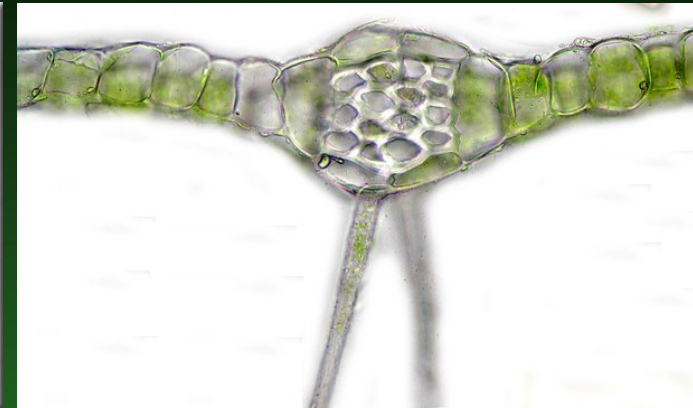
Stélku tvoří jedna vrstva stejnocenných buněk



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

Metzgeriales

Stélku tvoří jedna vrstva stejnocenných buněk



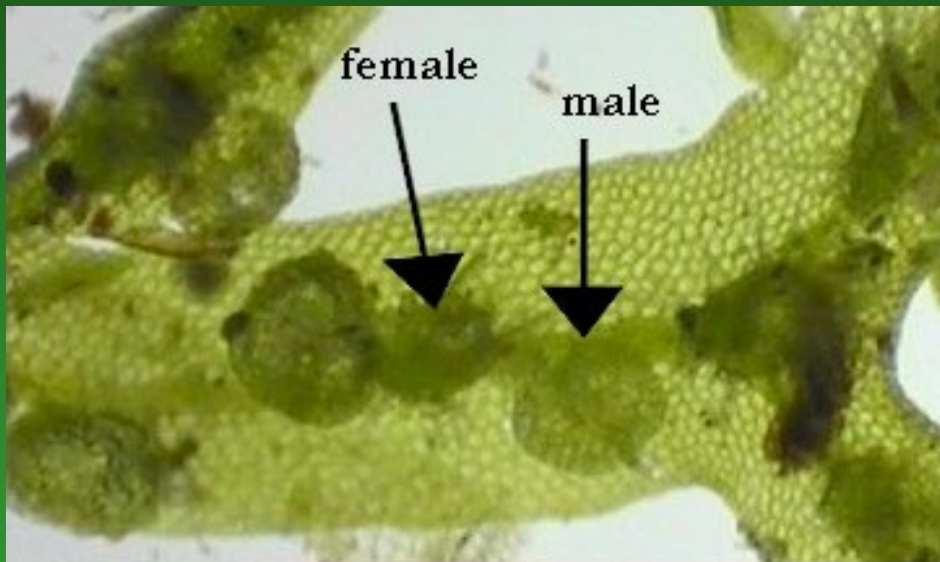
Na žebro jednobuněčné hyalinní rhizoidy; někdy i na obvodových buňkách laloků stélky

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

Metzgeriales

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

Tobolka puká 4 chlopněmi



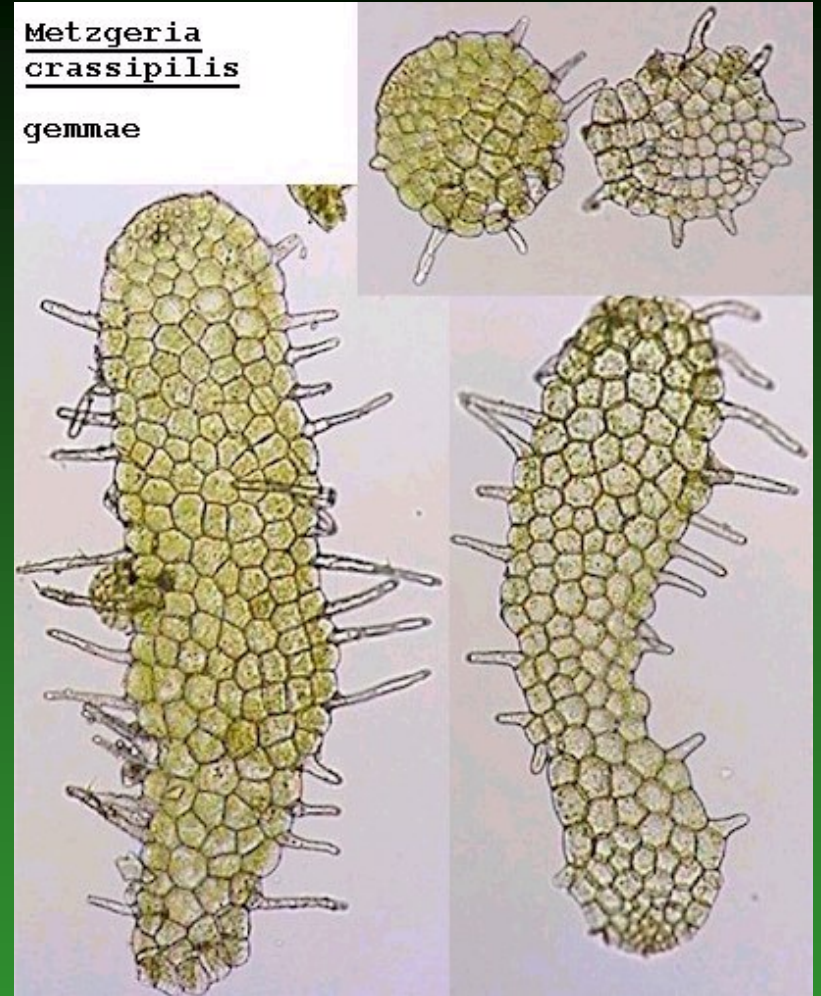
Metzgeriales

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

Metzgeria fruticulosa



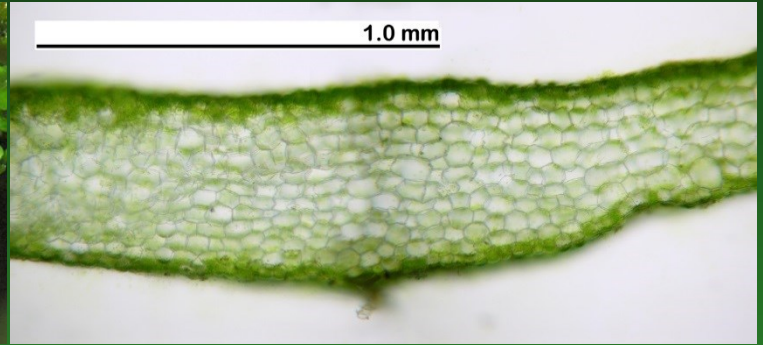
Metzgeria
crassipilis
gemmae



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

Metzgeriales

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



Metzgeriales

Obligátní mykotrofie u jätrovek! – *Aneura mirabilis*

dřívě řazená do rodu *Cryptothallus*

podzemní bělavý gametofyt vyživován mykotroficky (bazidiomycety rodu *Tulasnella* – dává jätrovce to, co si bere od stromů), sporofyt nadzemní

Plastidy se nediferencují do chloroplastové formy

Okraje rašelinišť - sev. Evropa, Grónsko, v horách i v Polsku, Německu a Rakousku.

V ČR zatím přehlížena?

Podobná *Aneura crumii* popsána z Kostariky



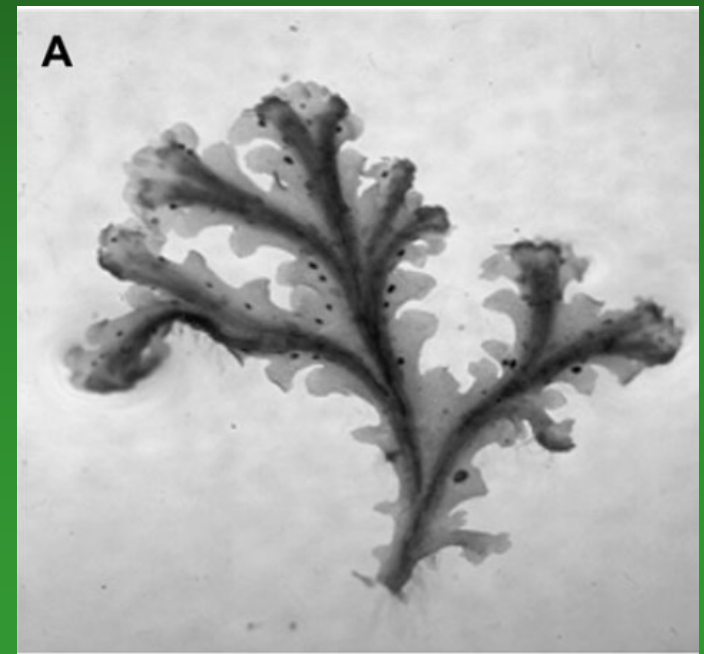
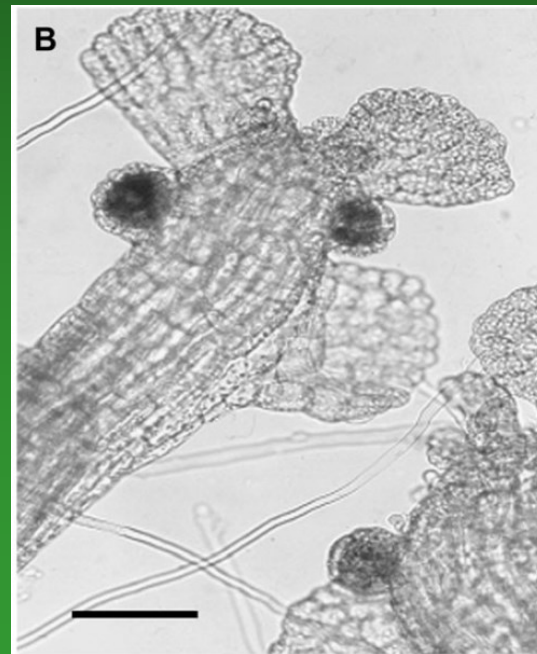
Metzgeriales

Endosymbióza sinic u játrovek!

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



jamuška drobná *Blasia pusilla*



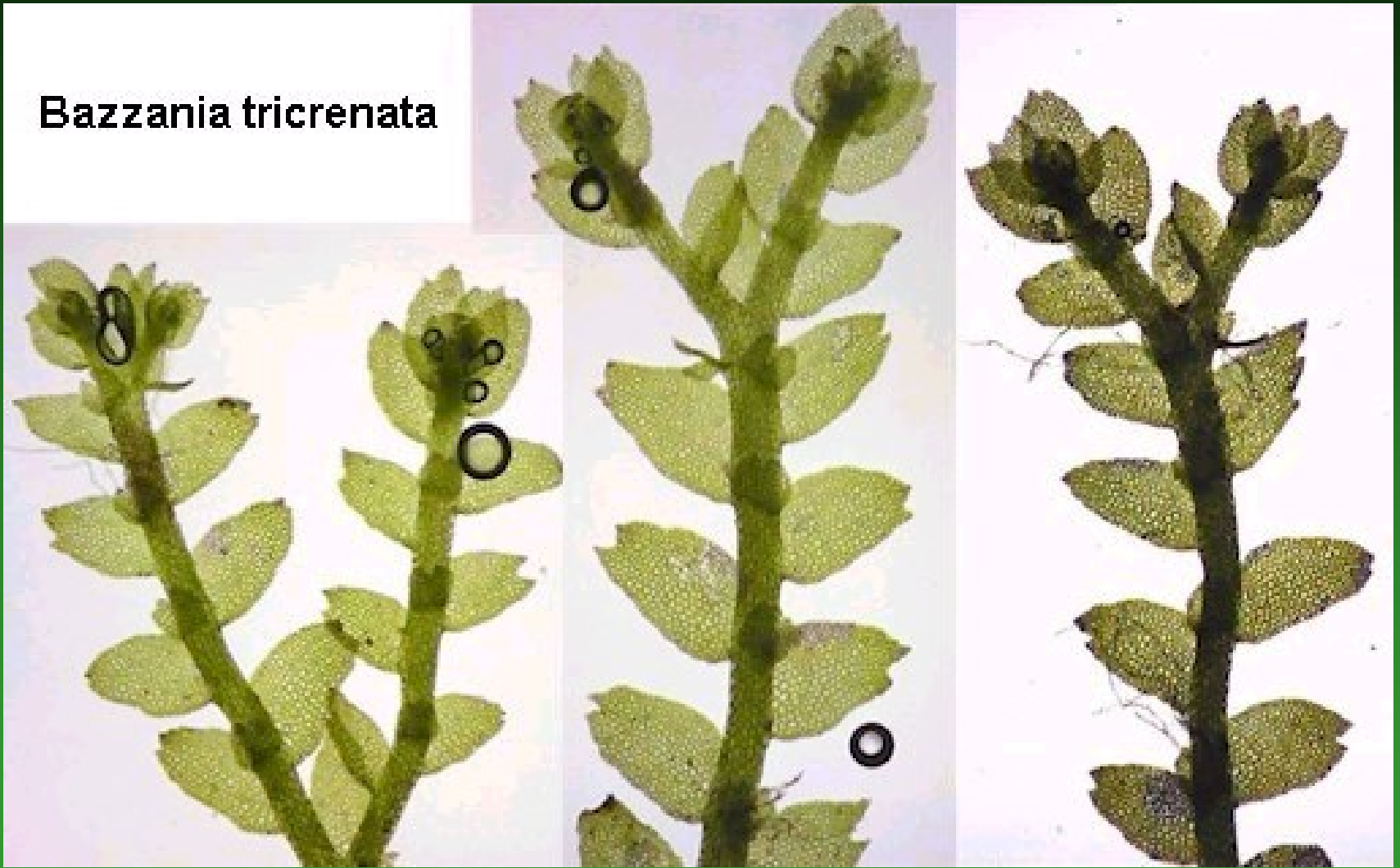
Jungermanniales gametofytní stélka foliózní, terminála trojboká, fyloidy v řadách, ne ve spirále

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



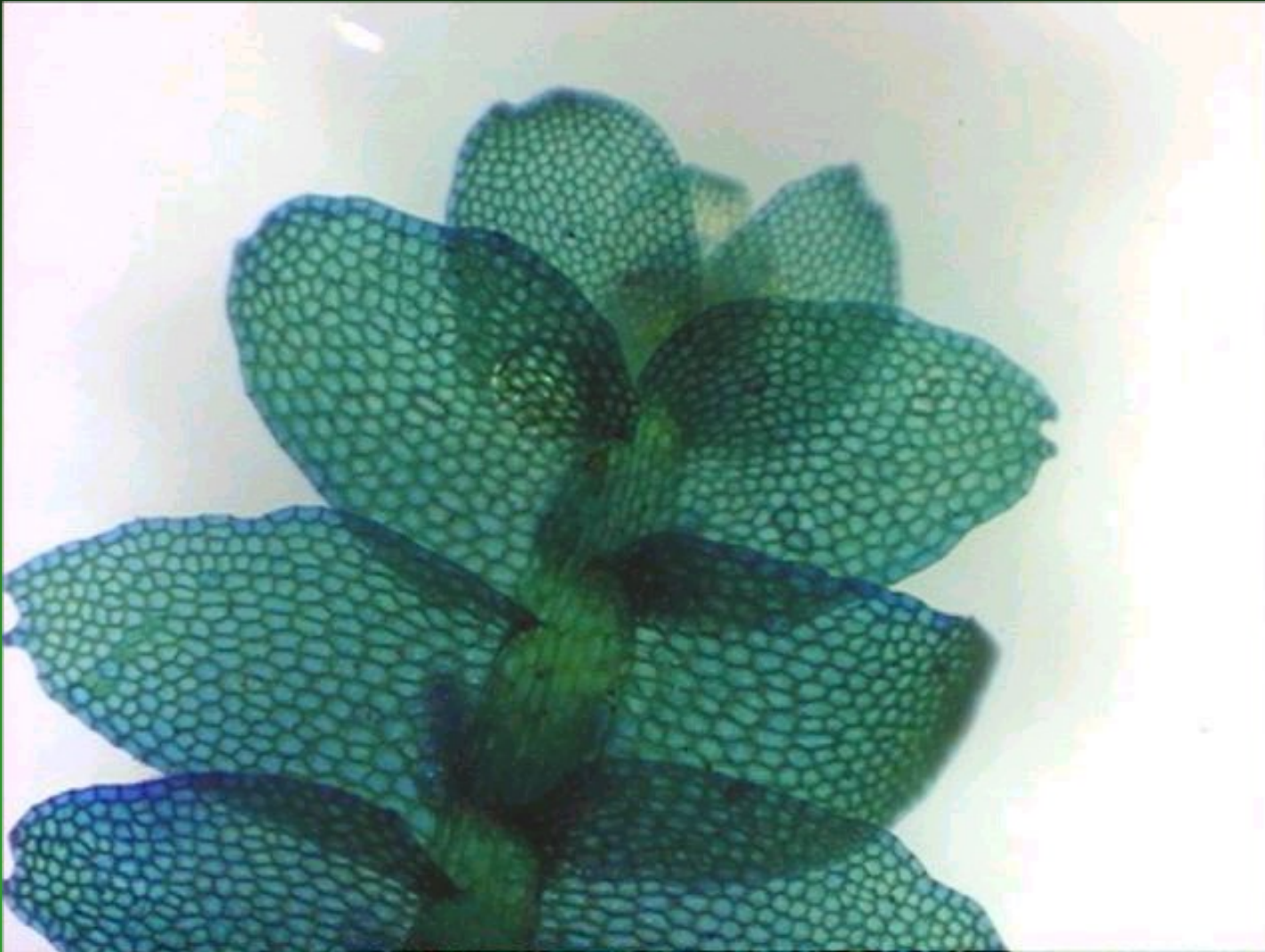
Z hlediska didaktického je ***Plagiochila asplenioides*** vhodným objektem pro demonstraci rozdílů mezi foliózní játrovkou a mechem např. mikroskopickým srovnáním s podobnými fyloidy u mechu měříku (*Mnium*).

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

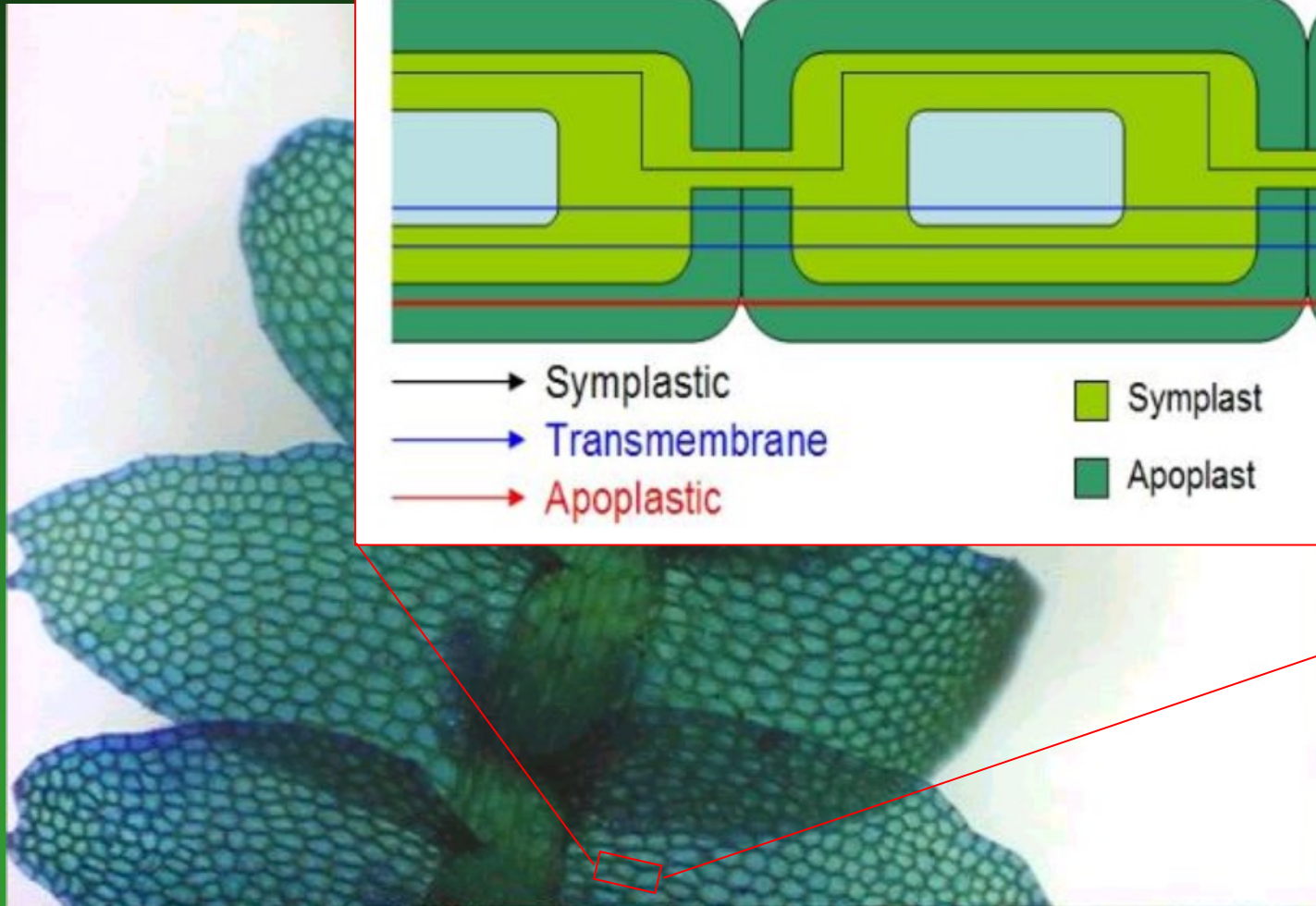


Bazzania tricrenata

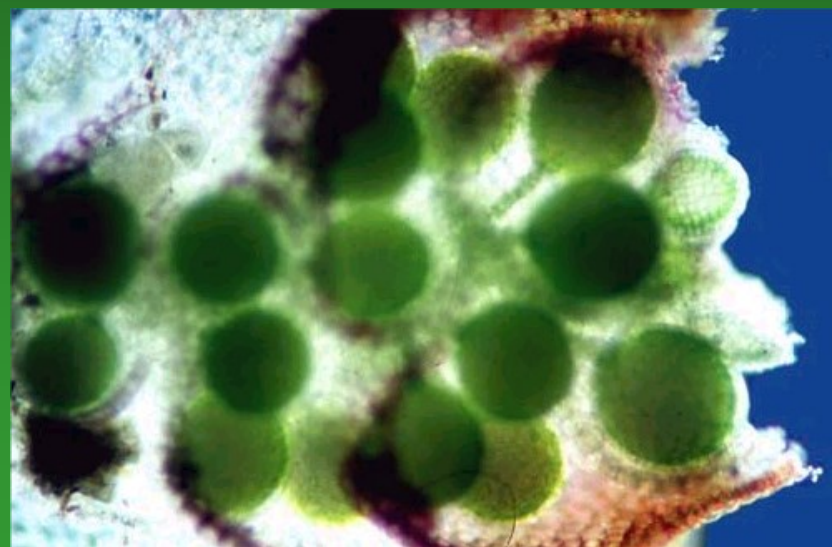
Fyloidy mají **všechny buňky stejnocenné**, bez náznaků vodivých či mechanických pletiv, která se vyskytují u mechů



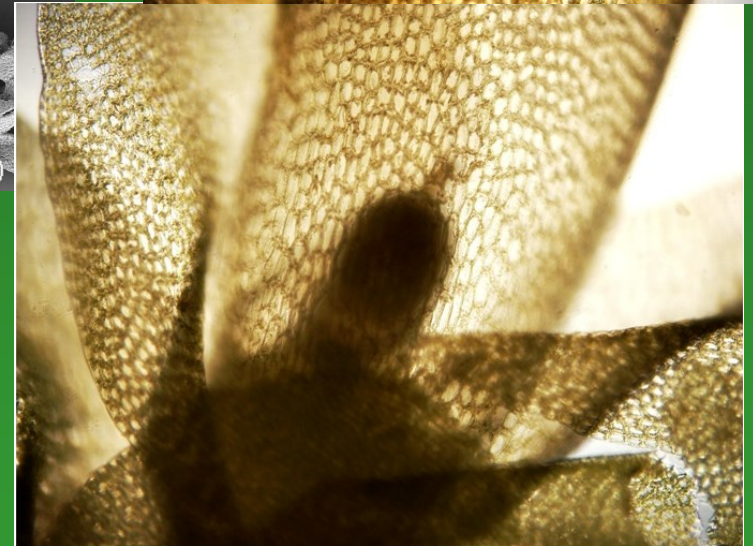
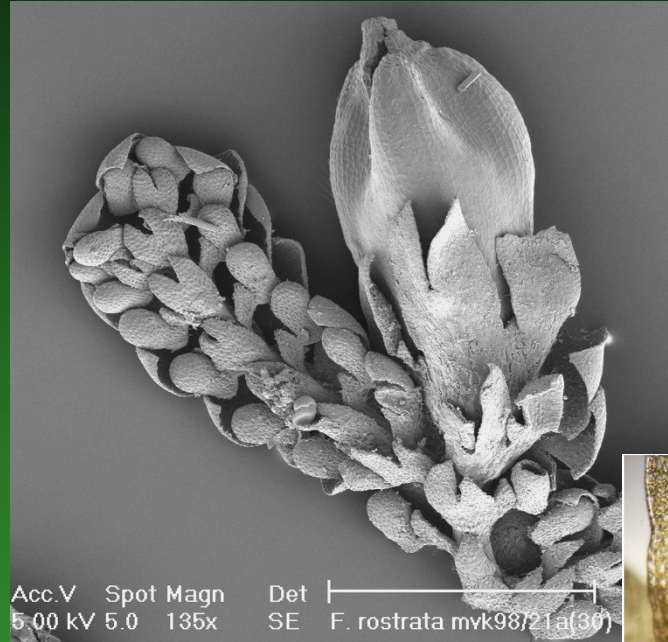
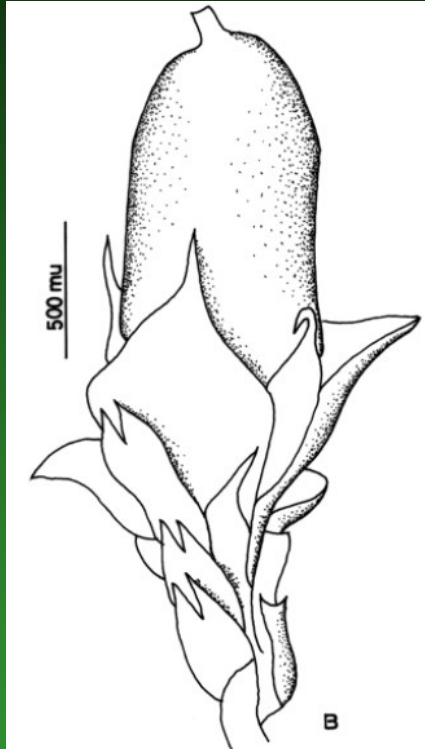
Transport látek u jätrovek a jiných mechorostů – absence vodivých pletiv neznamená, že netransportují látky napříč gametofytem či sporofytem. Transport je odkázán na méně výkonnou apoplastickou či transmembránovou cestu a jelikož mají plazmodesmy, tak také na cestu symplastickou



**Antheridia – stopkatá,
ve shlucích v paždí fyloidů**



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

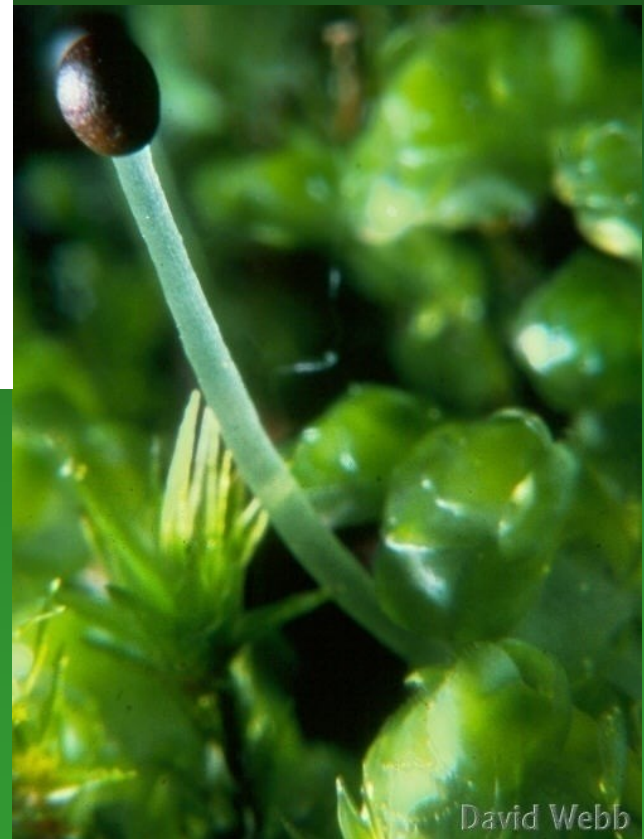
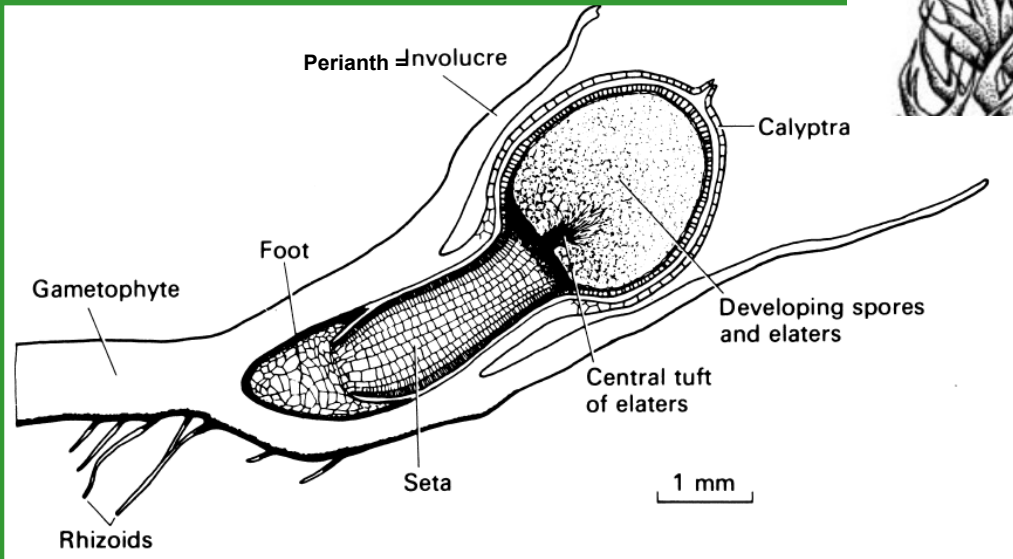
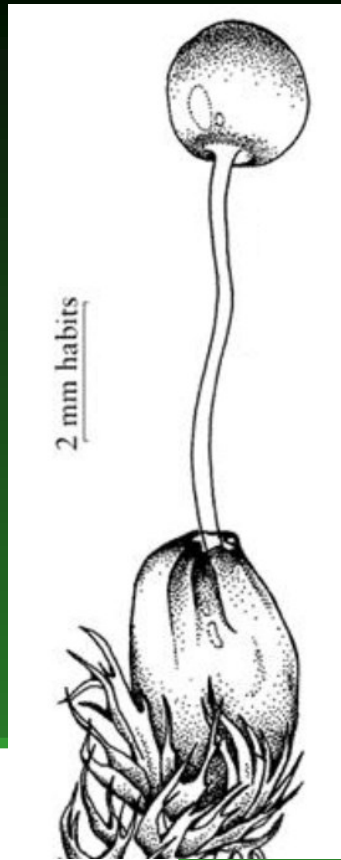


Štět bělavý - hyalinní tenkostěnné parenchymatické buňky

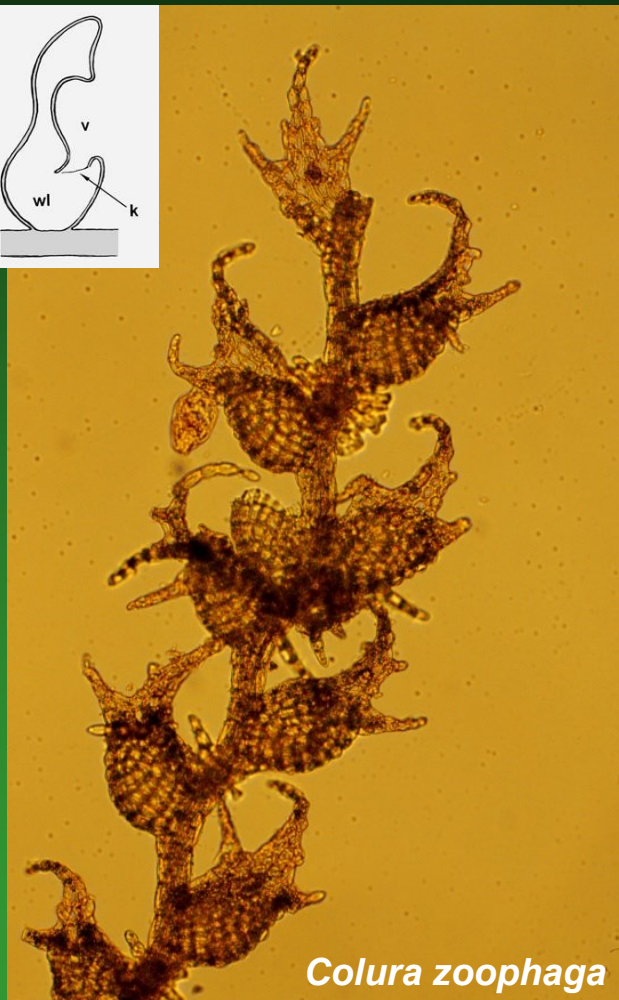
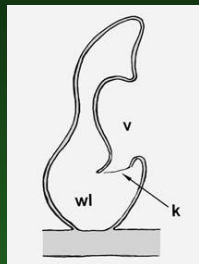
při dozrání tobolky velmi krátký, chráněný perianthem

po dozrání tobolky se jeho buňky 20× prodlužují

Tobolka – zpravidla 4 chlopně



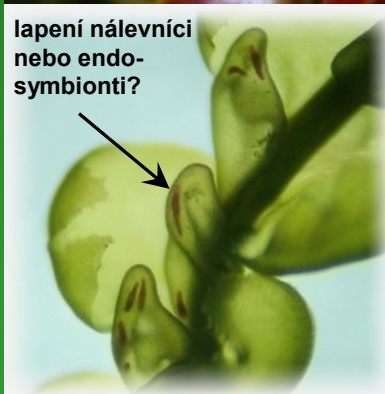
Masožravost u jätrovek? – *Colura* a *Pleurozia* – modifikované fyloidy – připomínají váčkovité „podtlakové“ dvoukomorové pasti se záklopkou, schopné při podráždění nasát nálevníky



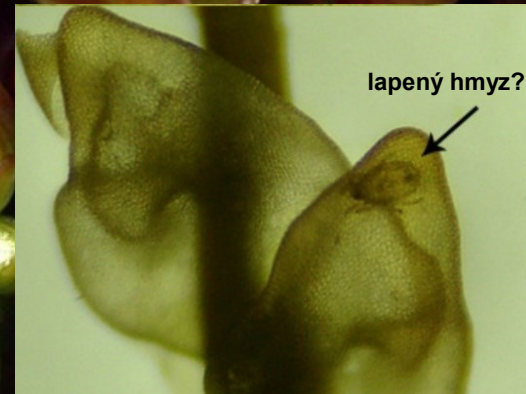
Colura zoophaga

Africká pohoří

Pleurozia purpurea



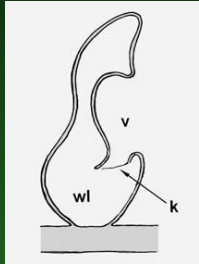
lapení nálevníci
nebo endo-
symbionti?



lapený hmyz?

Sev. Evropa, Amerika, JV Asie

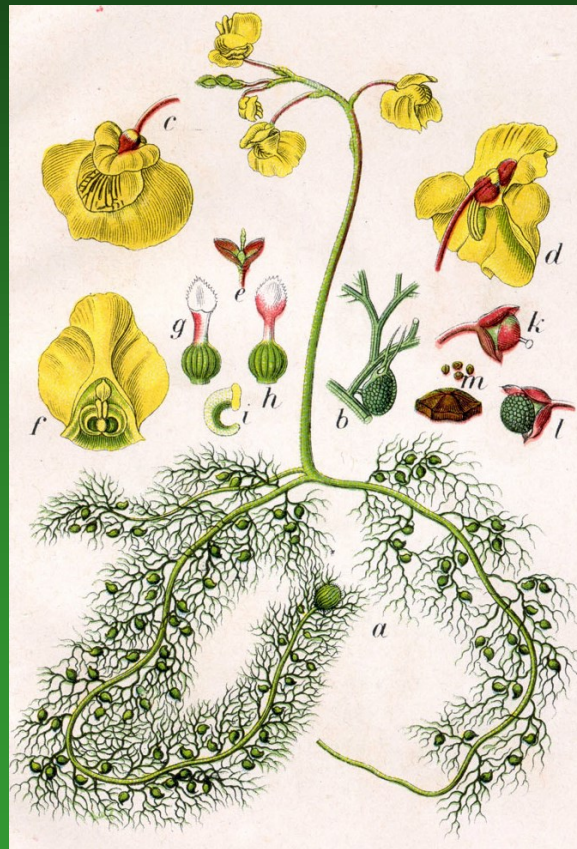
Masožravost u jätrovek? – *Colura* a *Pleurozia* – modifikované fyloidy – připomínají váčkovité „podtlakové“ dvoukomorové pasti se záklopkou, schopné při podráždění nasát nálevníky



Colura zoophaga

Africká pohoří

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



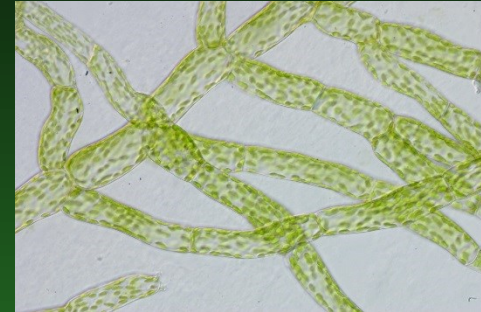
Oddělení *Bryophyta* (mechy)



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)

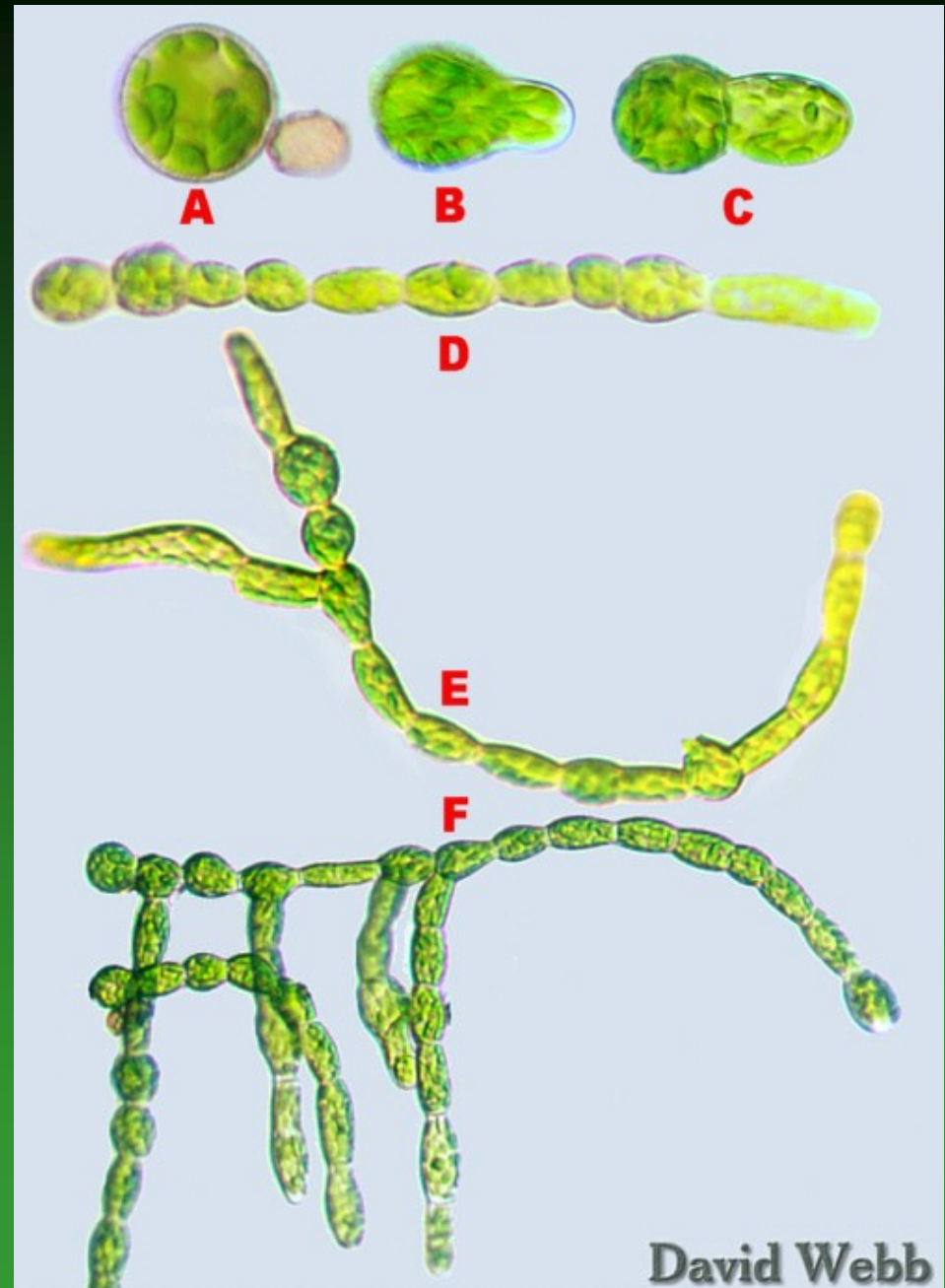


Protonema – obvykle vláknité

Primárně – ze spóry



Sekundárně – z gametofytních rostlinek



Protonema – anatomická a funkční diferenciacie

1. chloronemální filamenta

- příčné přepážky
- rostou pomalu, $0,1\mu\text{m}/\text{min}$,
- bezbarvá stěna
- mnoho chloroplastů v buňce
- fotosyntetizují



* platí pro *Physcomitrium patens*

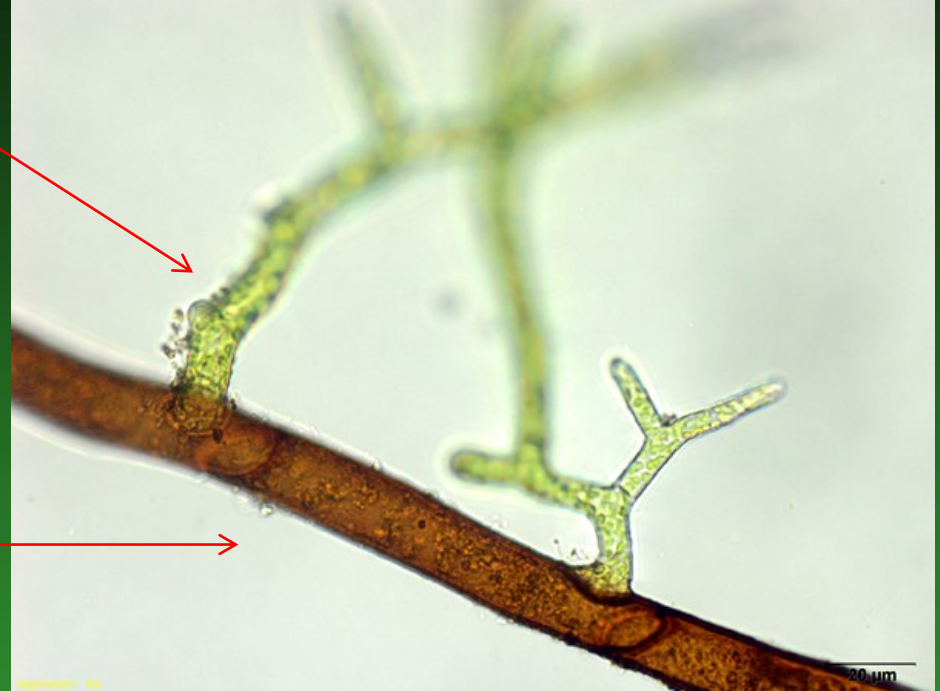
Protonema – anatomická a funkční diferenciacie

1. chloronemální filamenta

- příčné přepážky
- rostou pomalu, $0,1 \mu\text{m}/\text{min}$,
- bezbarvá stěna
- mnoho chloroplastů v buňce
- fotosyntetizují

2. kaulonemální filamenta

- červenohnědě pigmentovaná stěna
- šikmé přepážky
- málo chloroplastů v buňce
- rostou rychle, $0,33 \mu\text{m}/\text{min}^*$, kolonizují prostor, absorbují vodu s živinami



* platí pro *Physcomitrium patens*

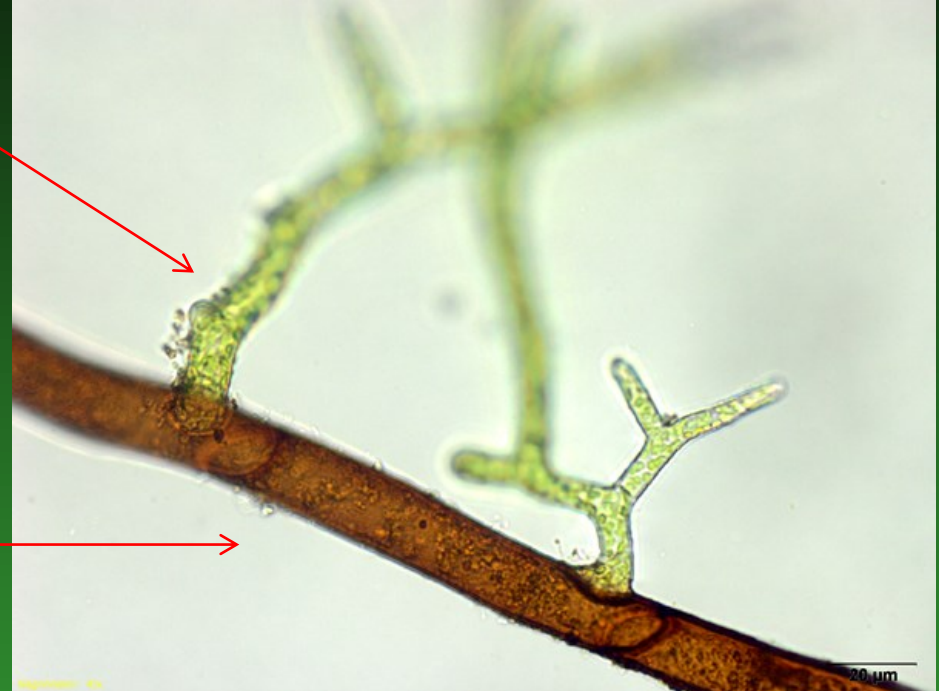
Protonema – anatomická a funkční diferenciace

1. chloronemální filamenta

- bezbarvá stěna
- příčné přepážky
- mnoho chloroplastů v buňce
- rostou pomalu, $0,1 \mu\text{m}/\text{min}^*$,
- fotosyntetizují

2. kaulonemální filamenta

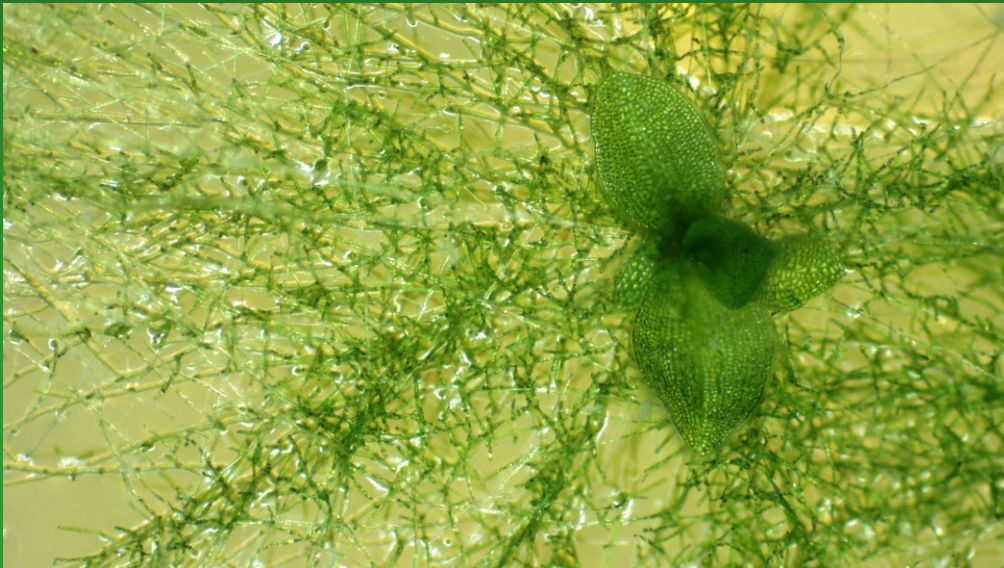
- červenohnědě pigmentovaná stěna
- šikmé přepážky
- málo chloroplastů v buňce
- rostou rychle, $0,33 \mu\text{m}/\text{min}^*$, kolonizují prostor, absorbují vodu s živinami



* platí pro *Physcomitrium patens*

Chloronema může mít endopolyloidizovanou velikost jader ($2n$), kaulonema si zachovává haploidní stav ($1n$) – zjištěno v prvoklíčku *Physcomitrium 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 – V jeskyních může i fosforeskovat



Protonema – V jeskyních může i fosforeskovat – není to skutečná bioluminiscence, ale odraz fokusovaného světla

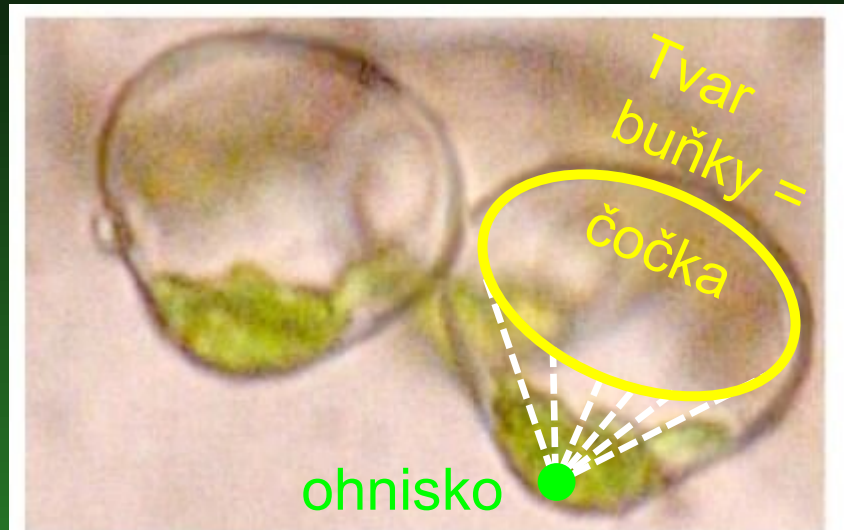


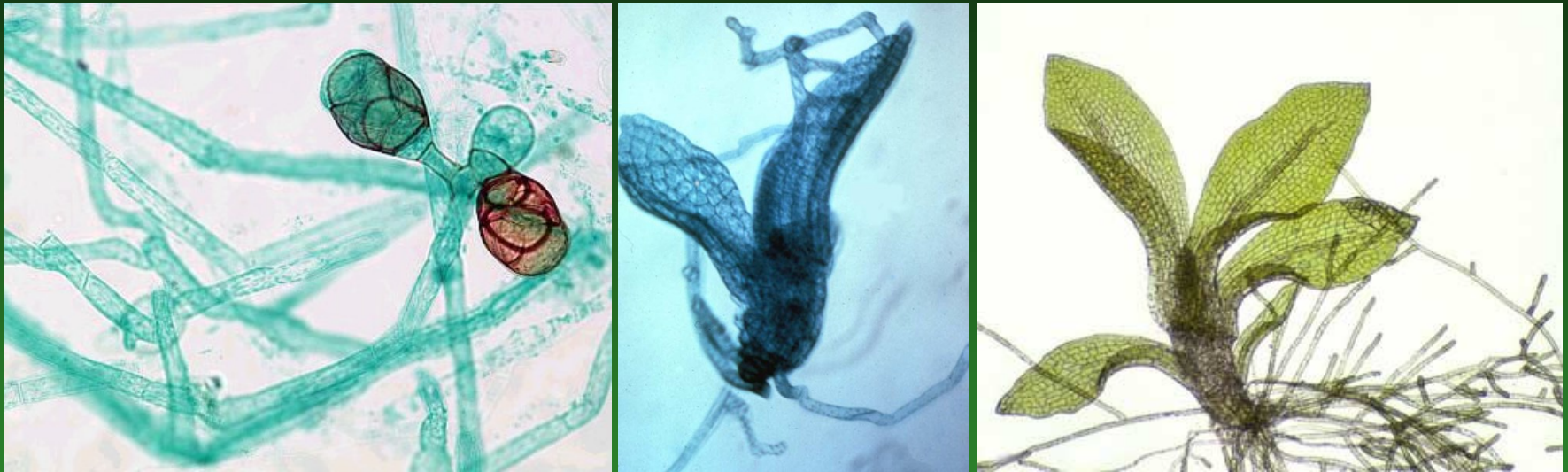
Figure 7. Lens-shaped cells of protonema of *Schistostega pennata* with chloroplasts arranged on one side of cell to focus light. Photo courtesy of Misha Ignatov.



<https://www.youtube.com/watch?v=f5jlm4O45fg>

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 jediná rostlinka, ale celý trs prvoklíček = „mechové podhoubí“



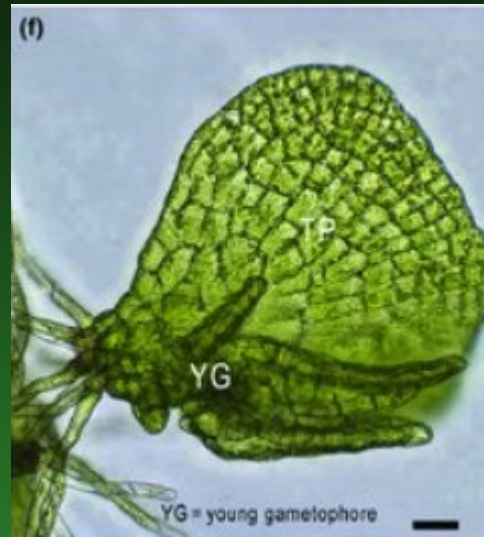
Protonema = evoluční reminiscence?

Haploidní frondózní
protonema

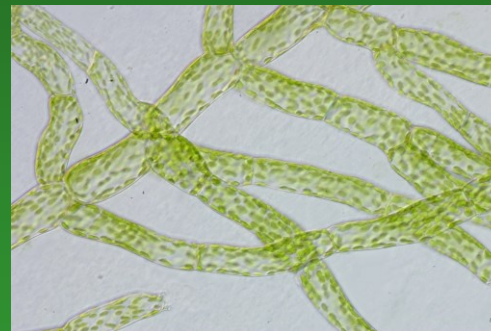
se strukturně podobá

vláknité (1D) či frondózní (2D)
struktuře stélky zelených řas
a parožnatek

Sphagnum - protonema



Coleochaete



Physcomitrium - protonema



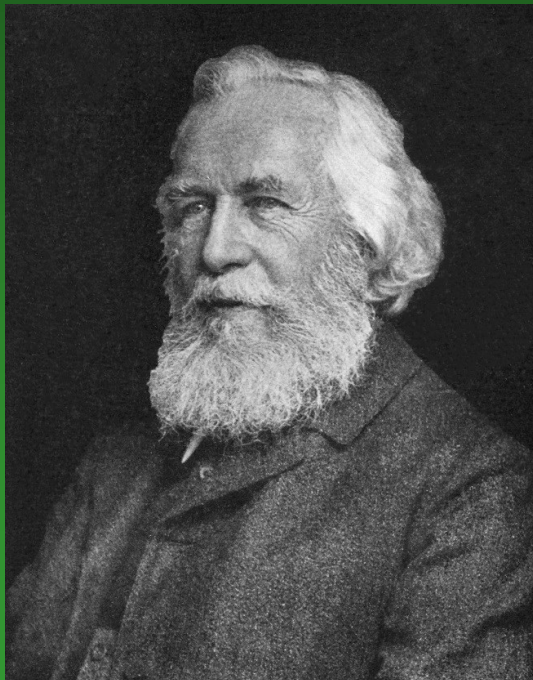
vláknitá zelená řasa

Protonema = evoluční reminiscence?

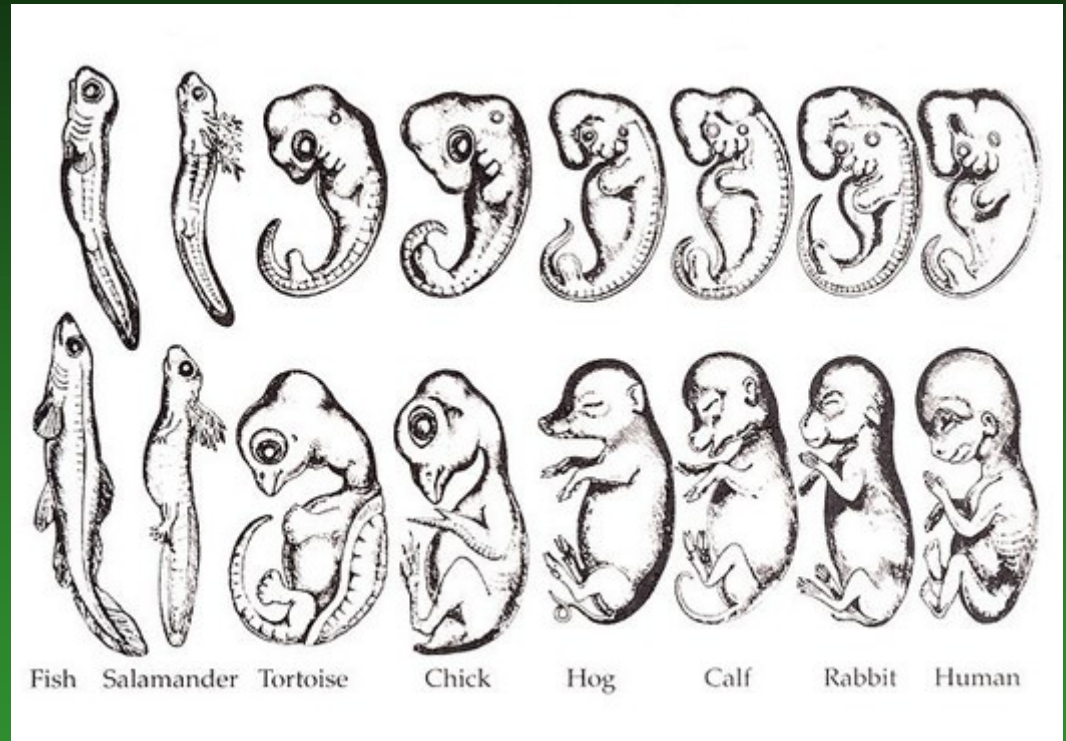
Haploidní frondózní
protonema

se strukturně podobá

vláknité (1D) či frondózní (2D)
struktuře stélky zelených řas
a parožnatek



Haeckelův zákon rekapitulace



Opakují tedy mechy v ontogenezi svou fylogenezi?

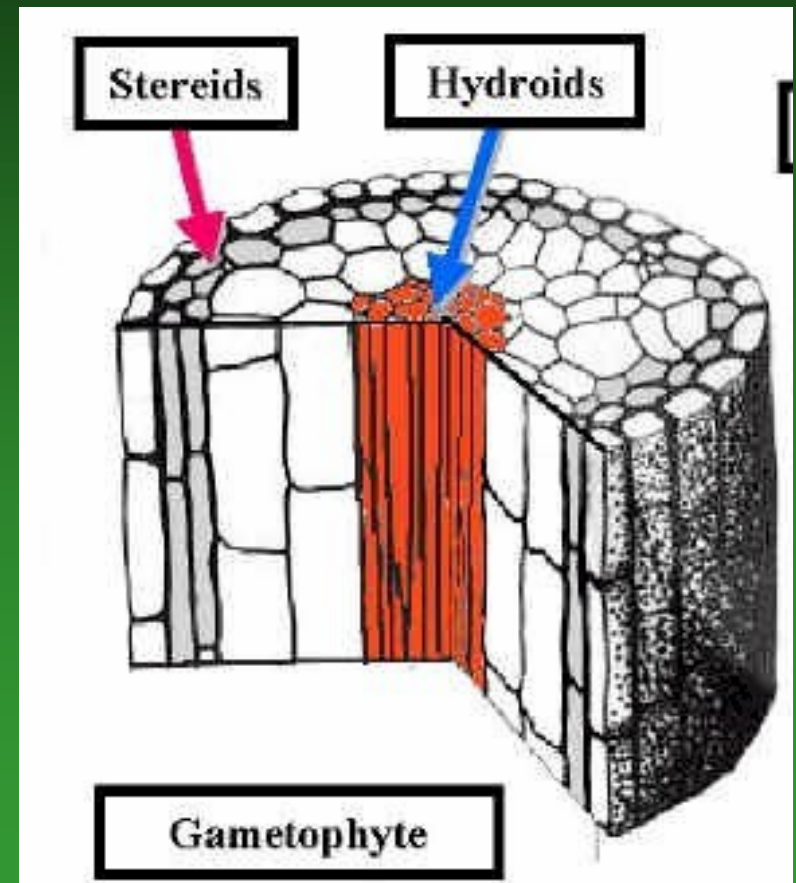
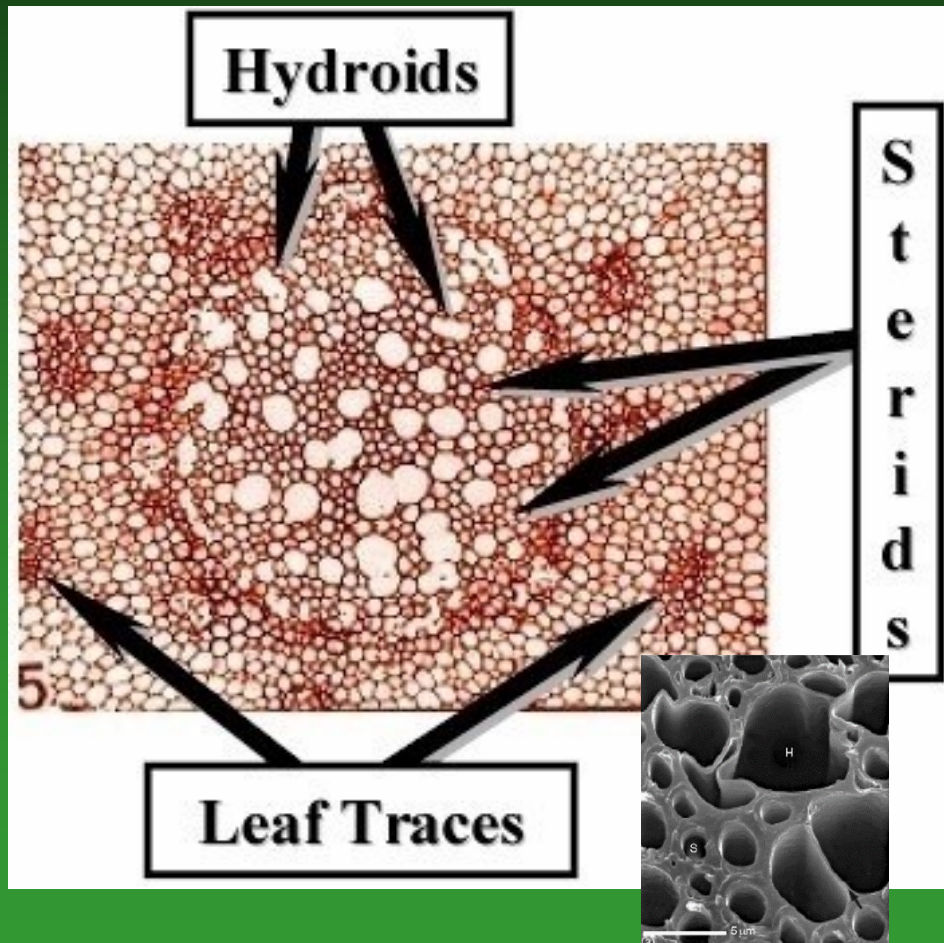
Ernst Haeckel
1834 – 1919

Kauloid – komplexní struktura

Vodivá centrální část - tenkostěnné protáhlé **hydroidy** bez protoplastu (jako tracheidy, ale nemají lignifikovanou stěnu) + zpevňující velmi tenké **stereidy**

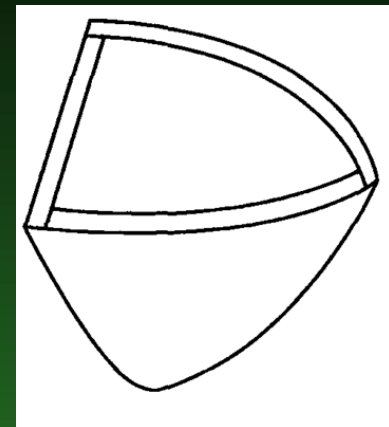
Parenchymatický kortex - jeho vnější vrstvu tvoří tenké protáhlé **stereidy**

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



Kauloid – uspořádání fyloidů

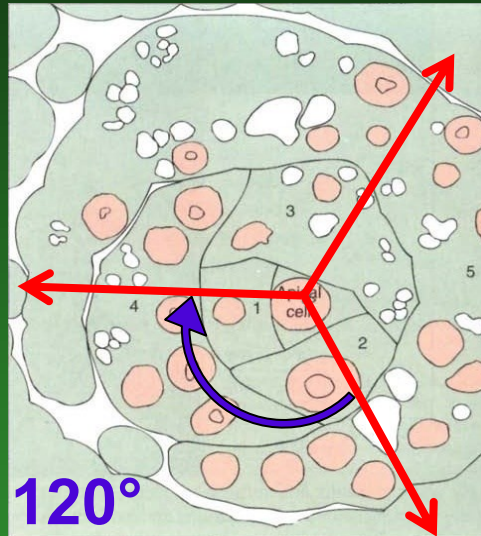
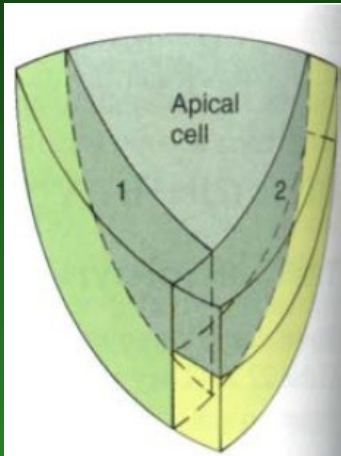
Terminála – tetraedrická = odděluje buňky do tří směrů



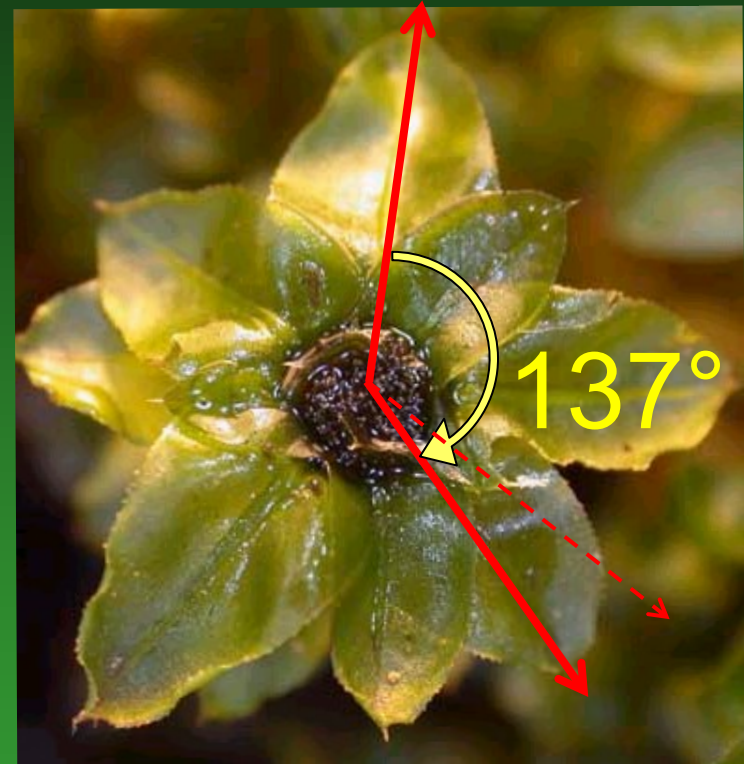
Fyloidy proto na kauloidu **uspořádány spirálně**

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 její pozice pootočí o 17° na úhel 137° oproti předchozí lístkové inserci



Physcomitrium pyriforme



měřík *Mnium insigne*

Fyloidy – komplexní struktura

Plocha zpravidla jednovrstevná, ze stejnocenných (= izodiametrických) buněk

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

Okraj = někdy protáhlé tlustostěnné **stereidy**



Rhizomnium punctatum



Rhizomnium glabrescens

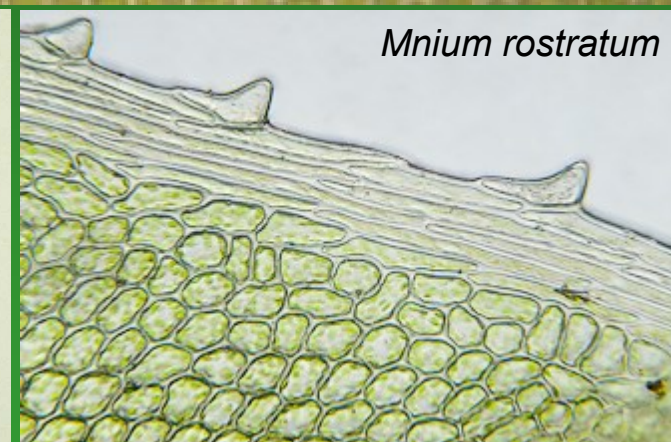
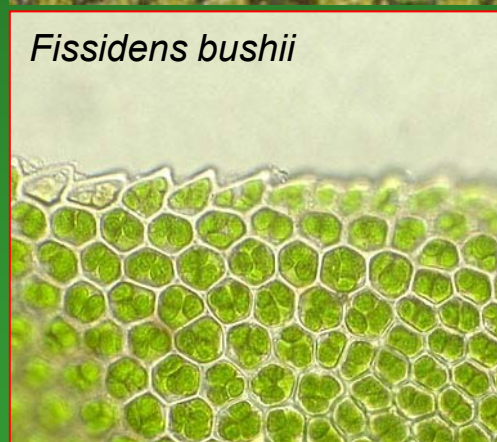
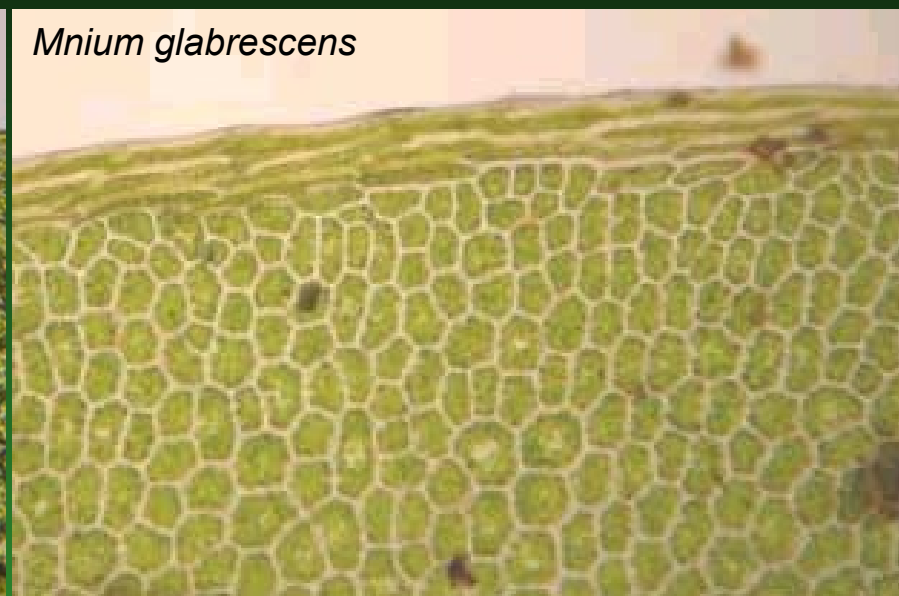


řez středním žebrem

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

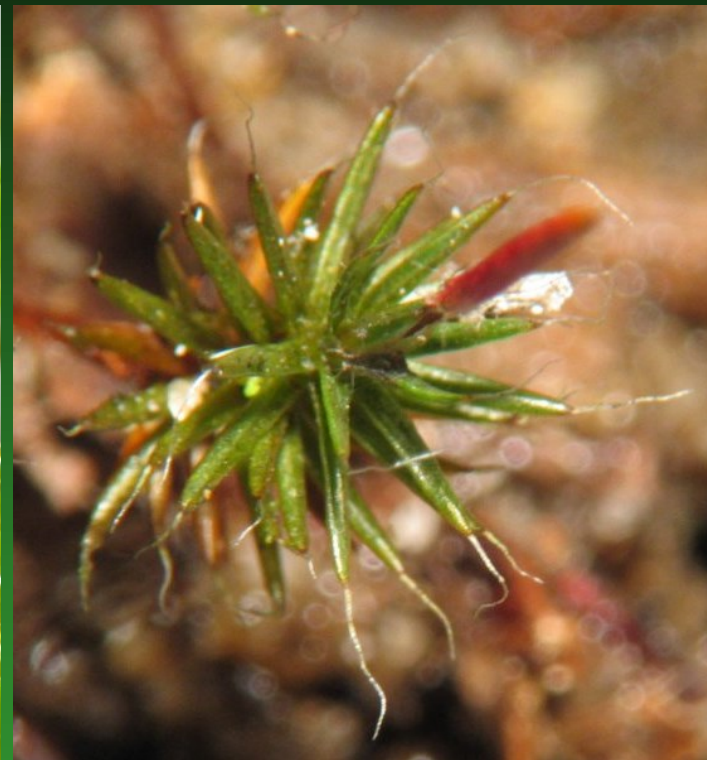


Fyloidy – komplexní struktura

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

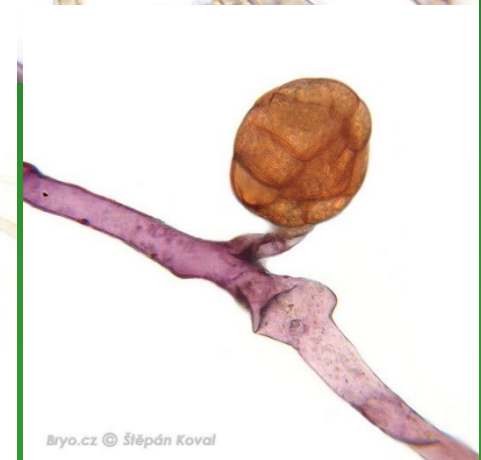
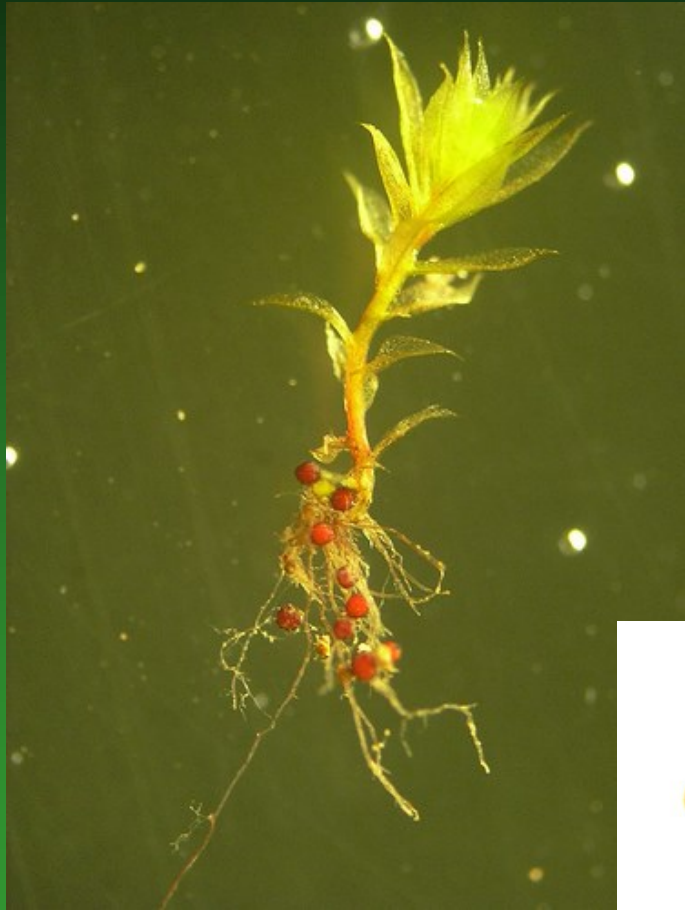
někdy i mezi fyloidy na kauloidu



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

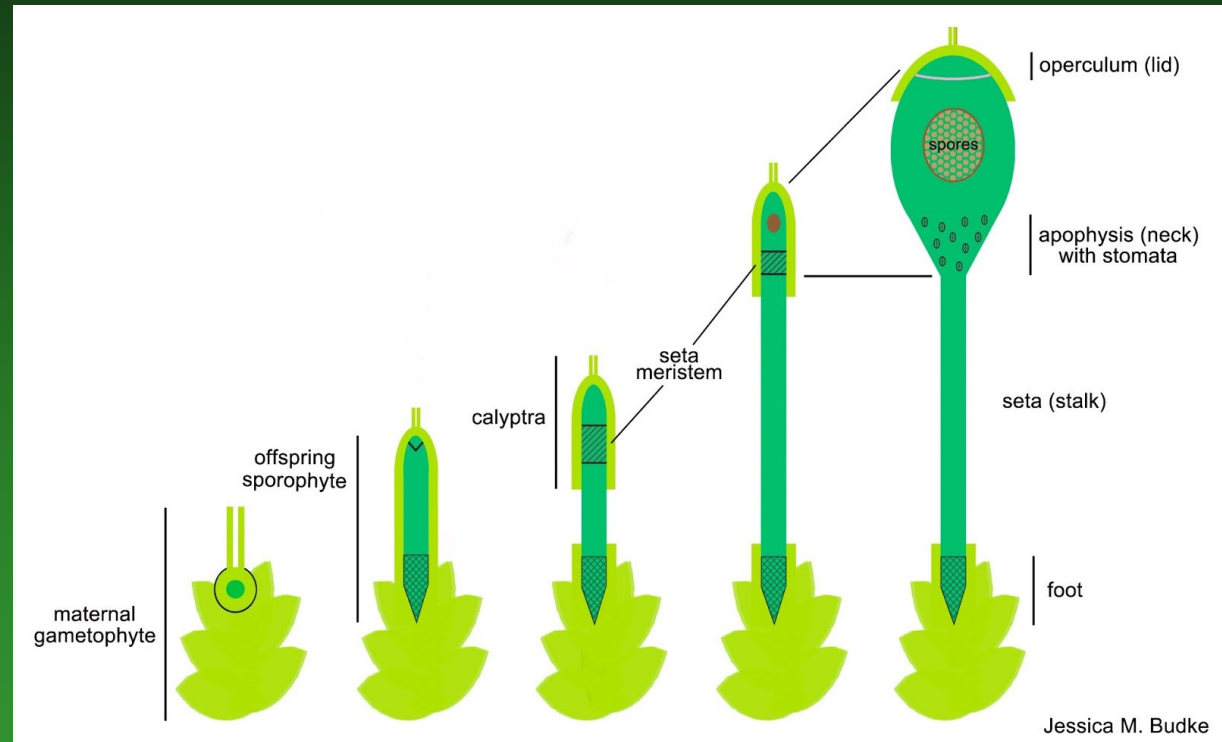
Rhizoidy – funkce

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



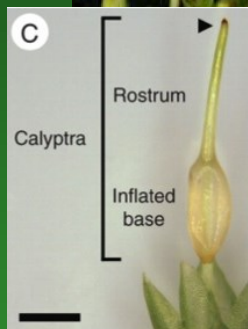
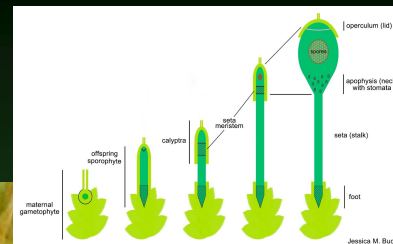
Ontogeneze sporofytu

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

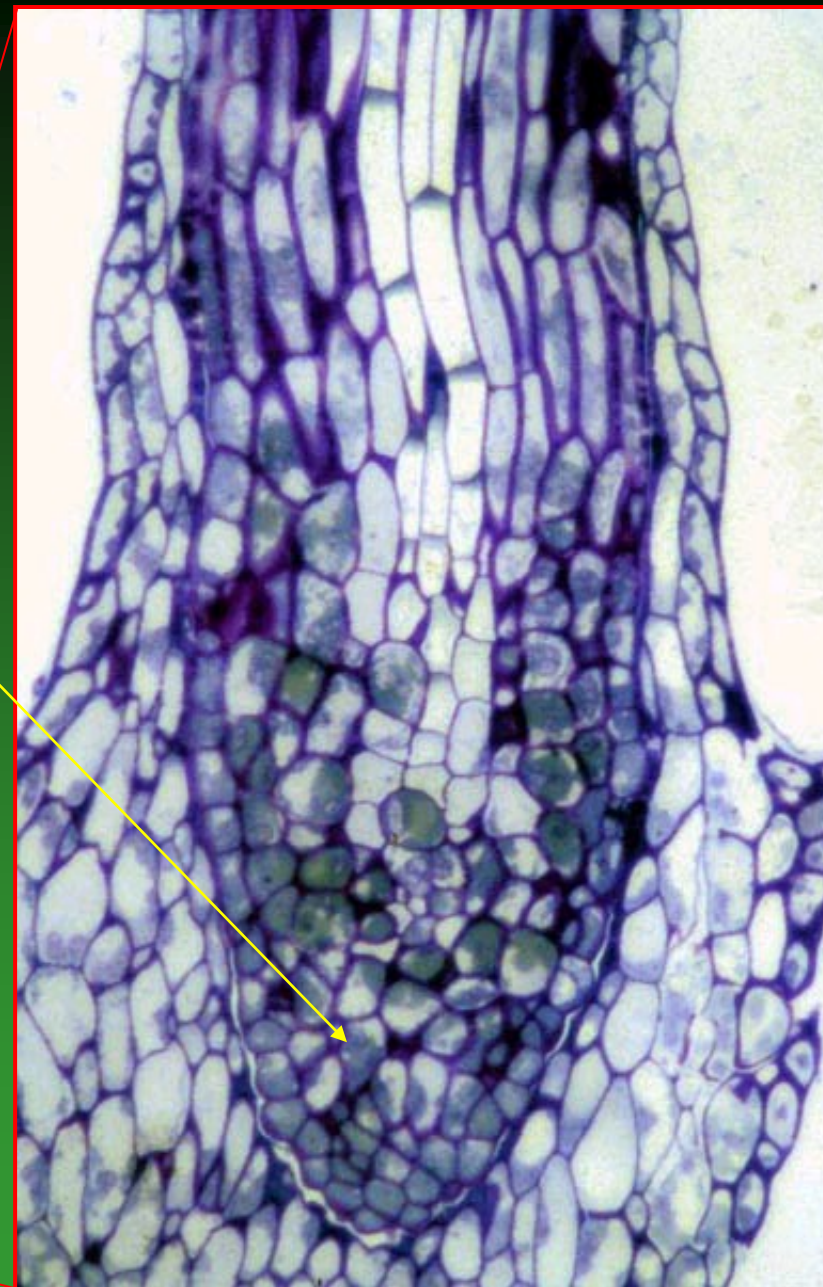
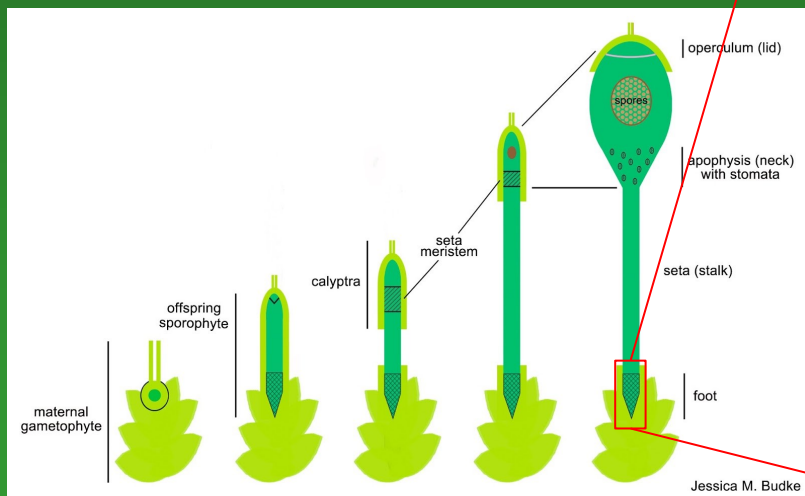
dospělé sporofyty



Transportní pletivo = placenta

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

převádějící asimiláty
a vodu z gametofytu do
sporofytu



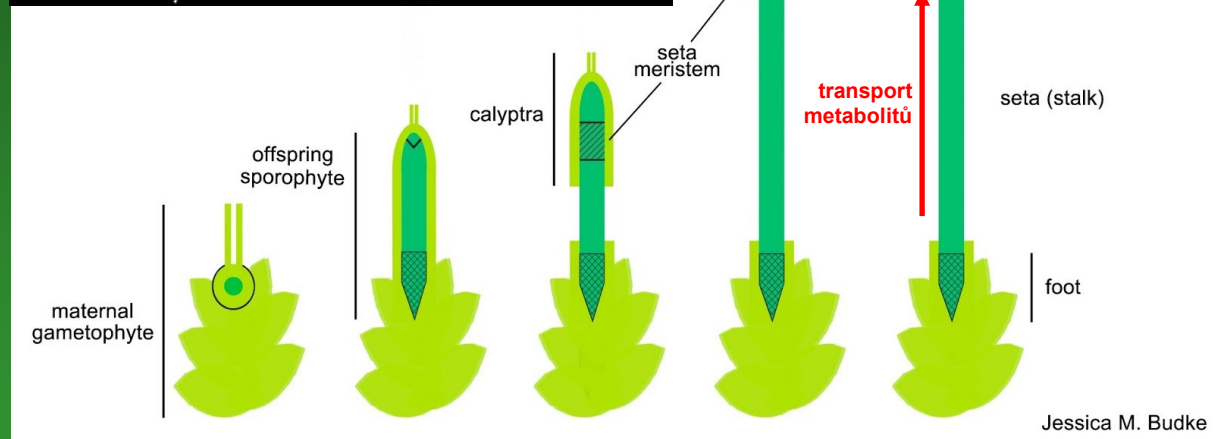
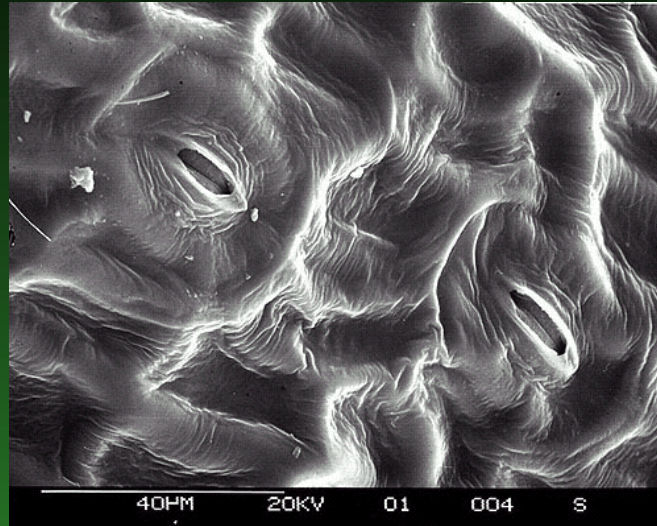
Epidermis sporofytu

často **pravé průduchy**

často kryta **kutikulou**

Sporofyt otevíráním
průduchů „řídí“:

1. transport metabolitů
z gametofytu
2. vysychání a otvírání
tobolky



Jessica M. Budke



Figure 102. SEM of stomata at base of *Polytrichum juniperinum* capsule. Photo courtesy of Jeffrey Duckett and Silvia Presnel.

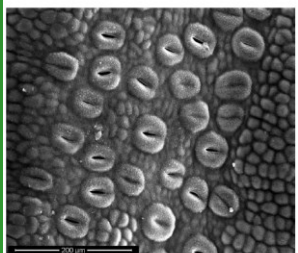


Figure 103. SEM of *Polytrichum juniperinum* stomata at capsule base. Photo courtesy of Jeff Duckett and Silvia Presnel.

Epidermis sporofytu

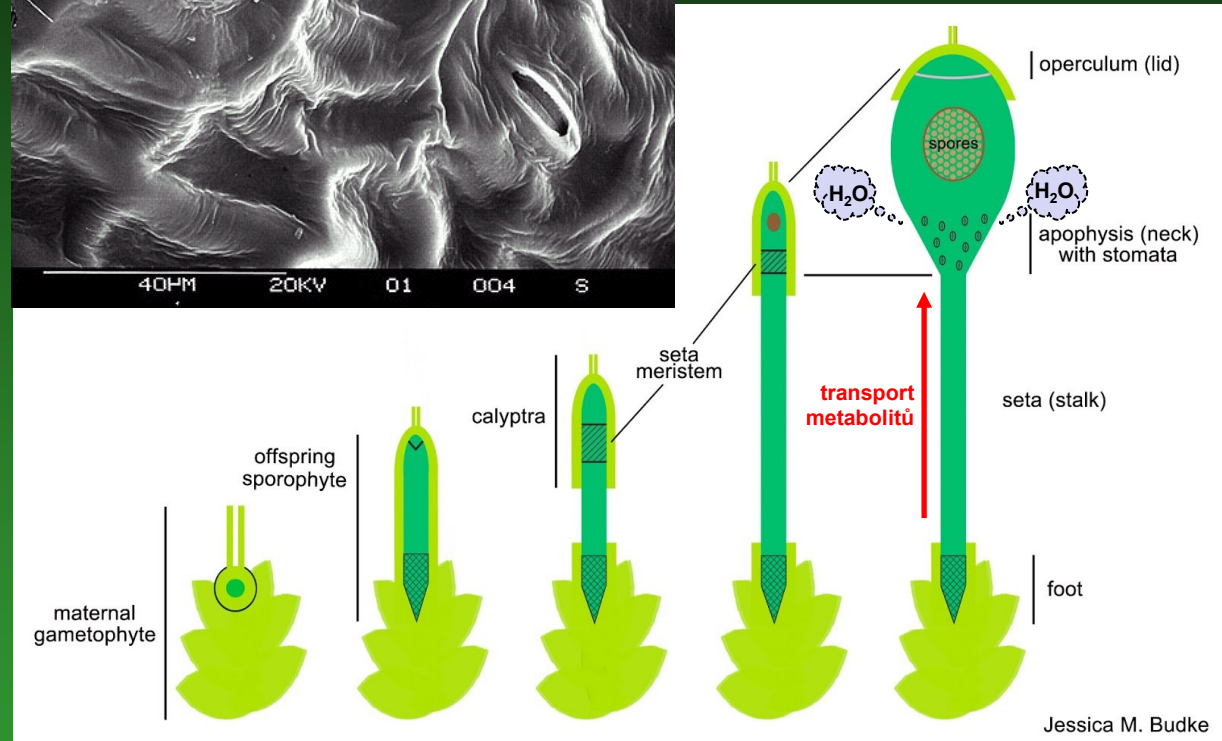
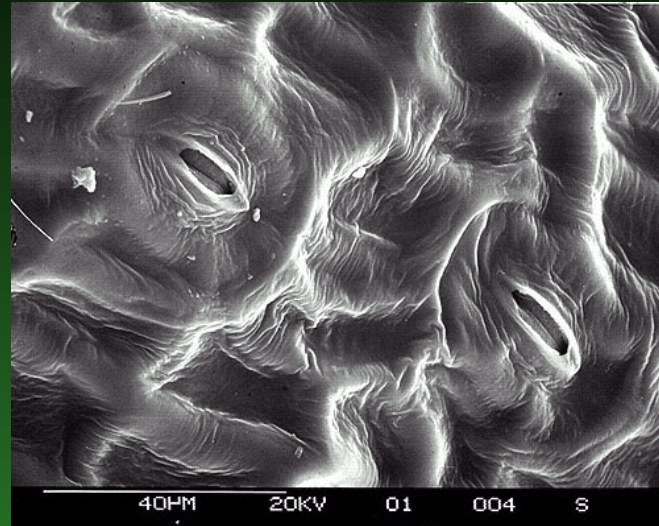
často **pravé průduchy**

často kryta **kutikulou**

Sporofyt otevíráním
průduchů „řídí“:

1. transport metabolitů
z gametofytu
2. vysychání a otvírání
tobolky

Kutikula + zavření
průduchů také mohou
„pozdržet“ hydrataci
sporofytu oproti
vyschlému gametofytu



Epidermis sporofytu

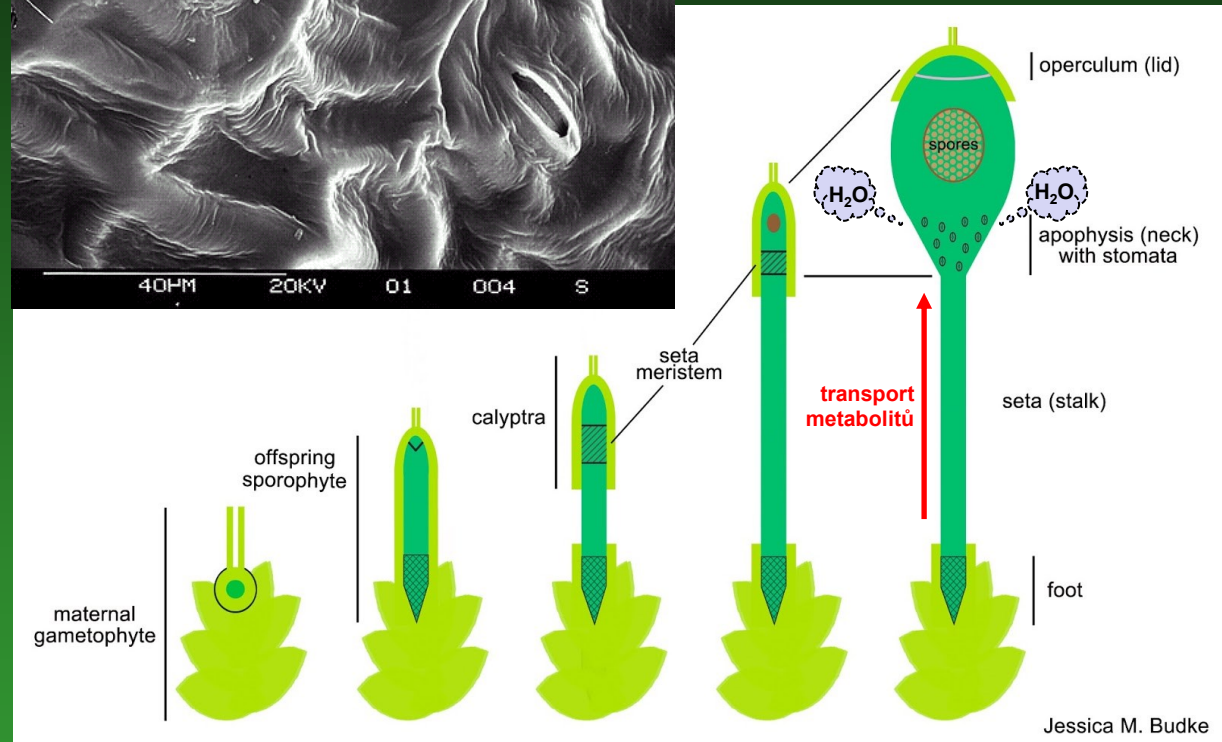
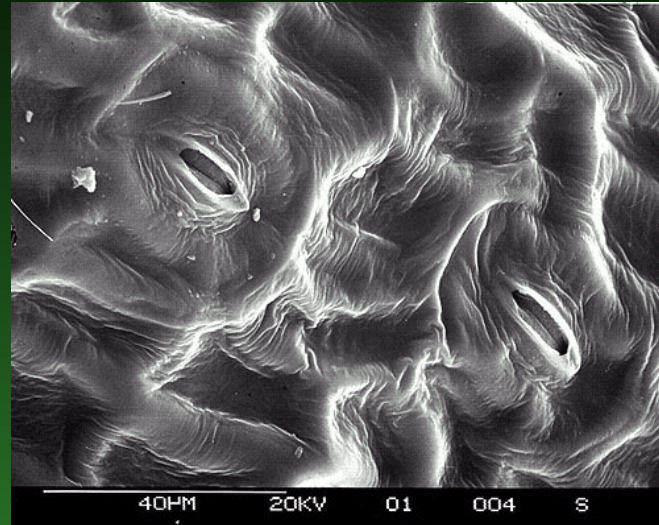
často **pravé průduchy**

často kryta **kutikulou**

Sporofyt otevíráním
průduchů „řídí“:

1. transport metabolitů
z gametofytu
2. vysychání a otvírání
tobolky

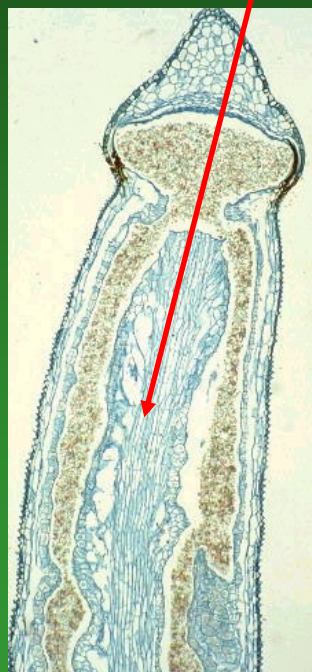
Kutikula + zavření
průduchů také mohou
„pozdržet“ hydrataci
sporofytu oproti
vyschlému gametofytu



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

Stavba tobolky

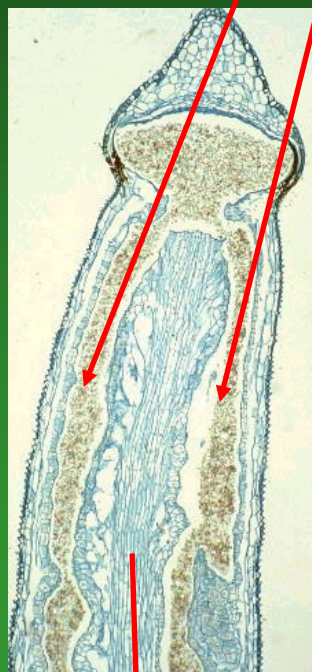
uvnitř často **sloupek** (*columella*)



Stavba tobolky

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

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



columella

Stavba tobolky

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

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

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



columella



Stavba tobolky

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

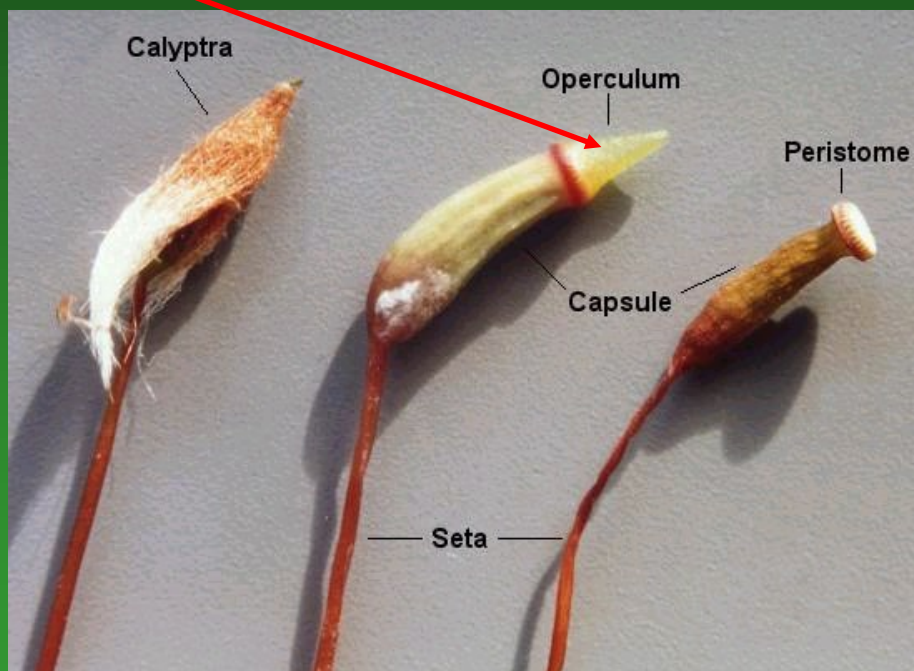
na něm **výtrusorodá vrstva** (*archesporium*) + **výtrusy** (*spora*)

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

na něm je **vičko** (*operculum*),



columella



Stavba tobolky

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

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

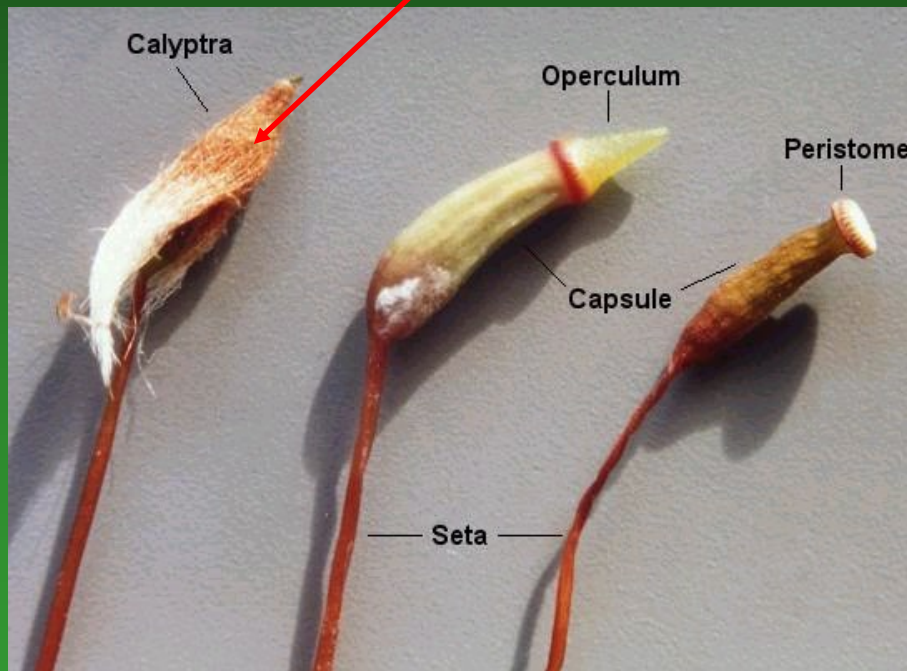
horní okraj tobolky tvoří **obústí** (*peristom*),

na něm je **víčko** (*operculum*), popř. i **čepička** (*calyptra* = přetvořený obal

archegonia – je to ve skutečnosti gametofyt!)



columella

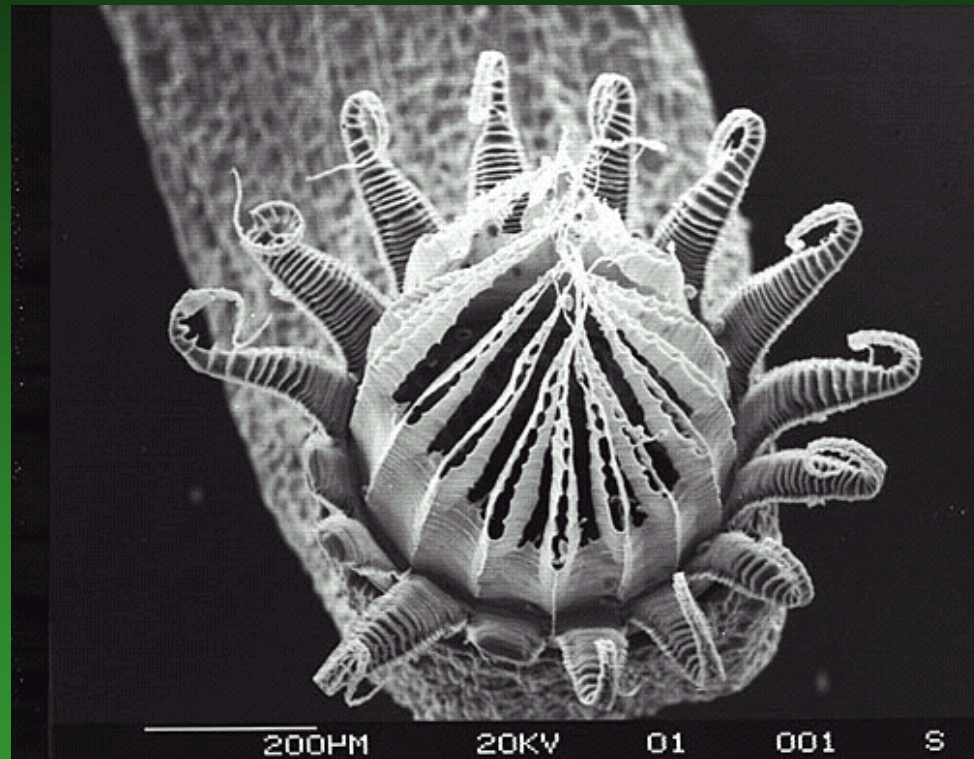
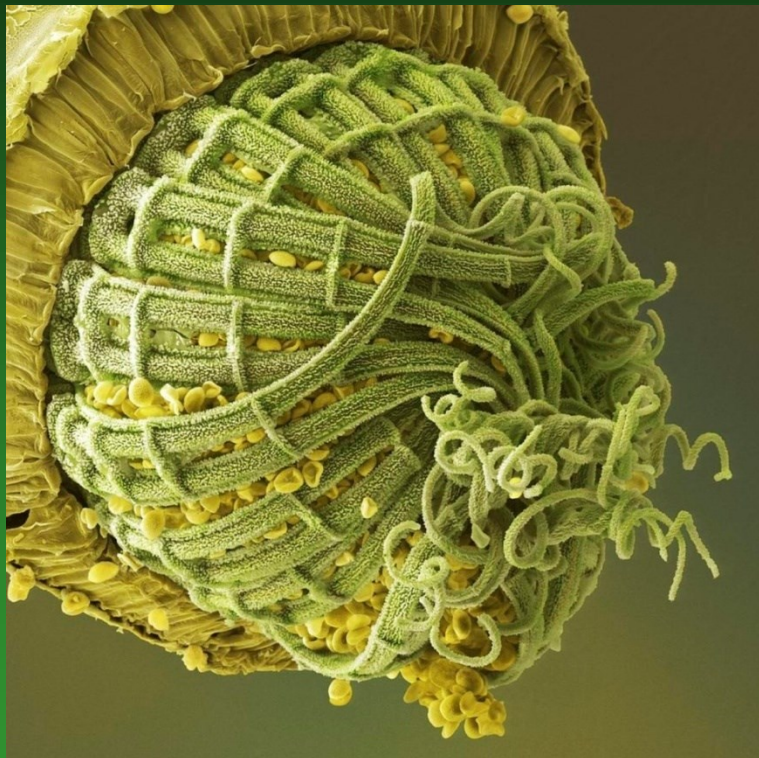


Stavba tobolky – funkce peristomu

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

https://www.youtube.com/watch?v=jIJ9_EBoY-U

Eurhynchium praelongum - peristom

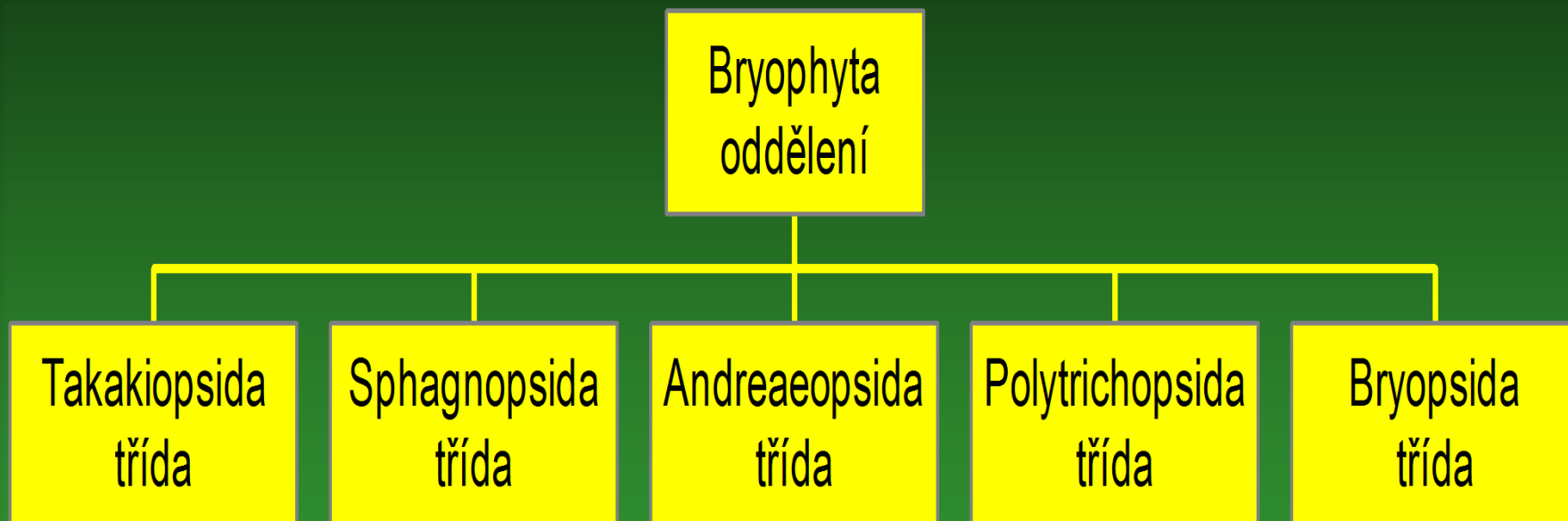


Tobolky mechů vytvoří výtrusy najednou, uvolňují je dlouho. Játrovky je taky tvoří najednou a uvolňují najednou pomocí elater. Hlevíky je tvoří postupně a uvolňují postupně se rozvírajícími chlopněmi a pseudoelaterami

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
- protonema frondózní



dříve řazena k játrovkám

po usušení má skořicovou vůni

hlevíky i játrovky mají mykorrhizu

mechy ne – ! jen *Takakia* ano

Horizontální „oddenky“ – se sliznatými žlázkami

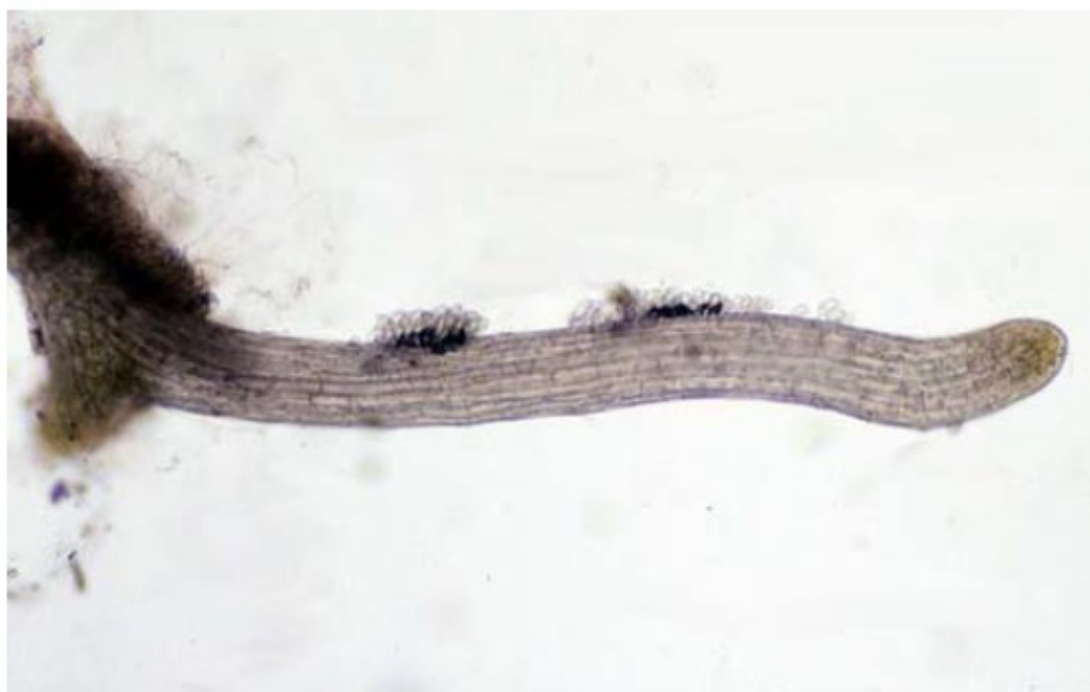
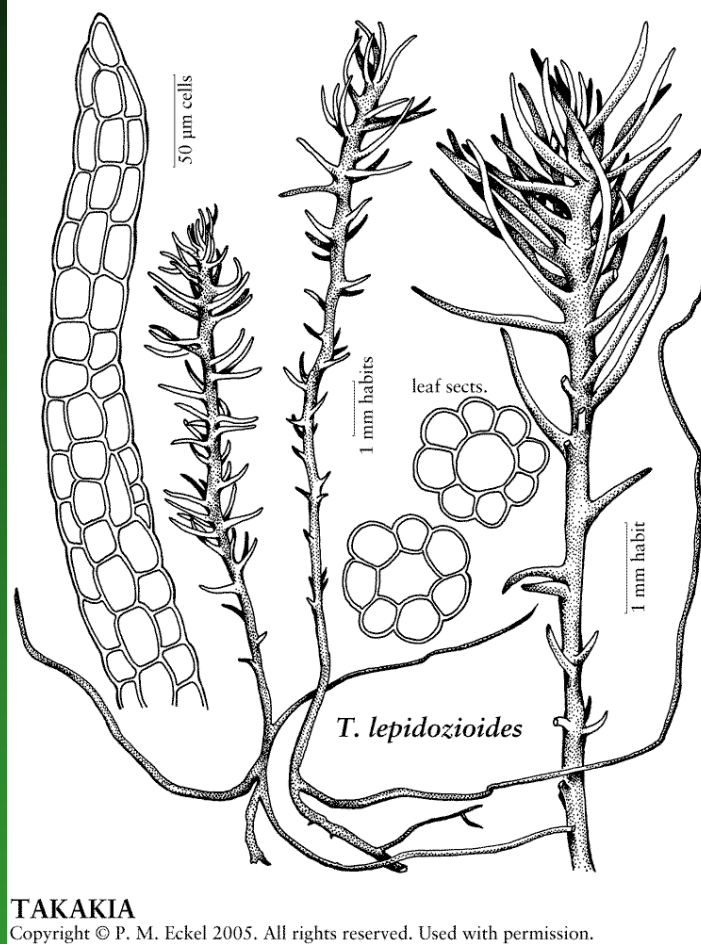
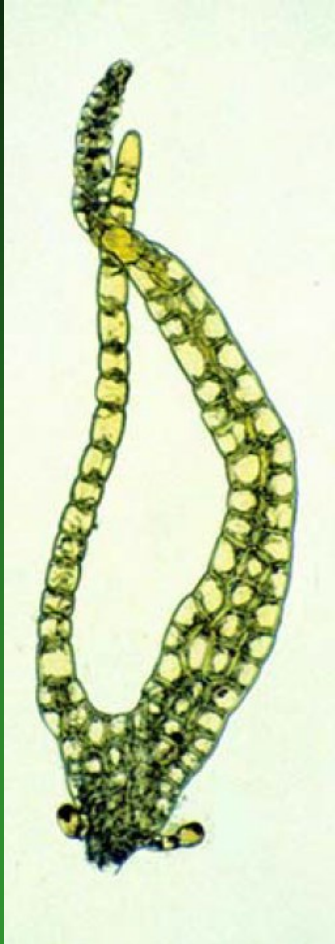


Figure 30. *Takakia lepidozoides* rhizome tip with mucous cells. Photo from the website of the Herbarium of Hiroshima University.

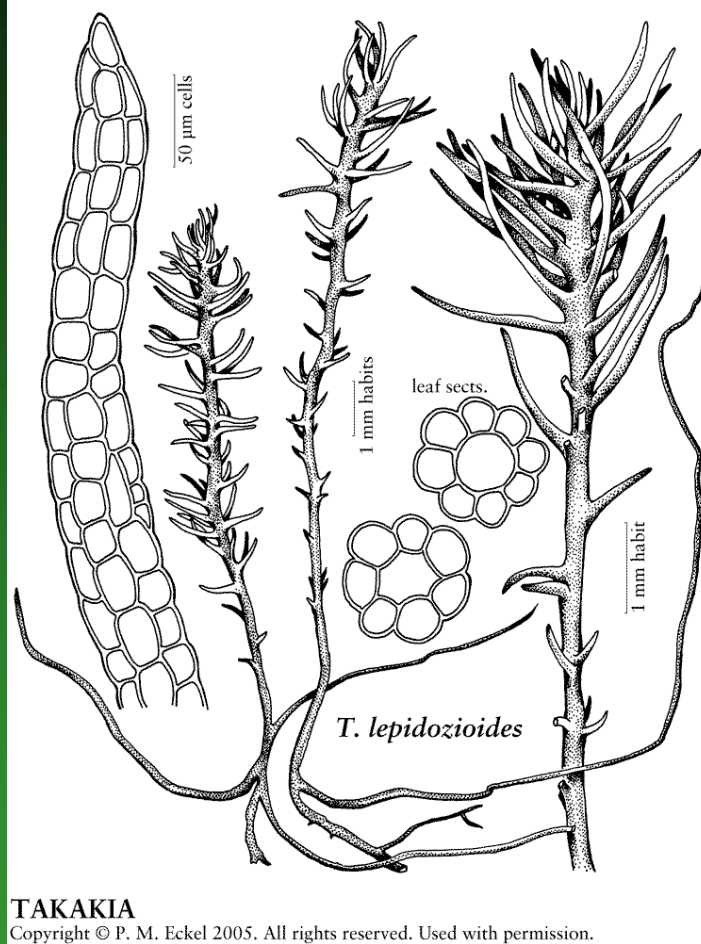
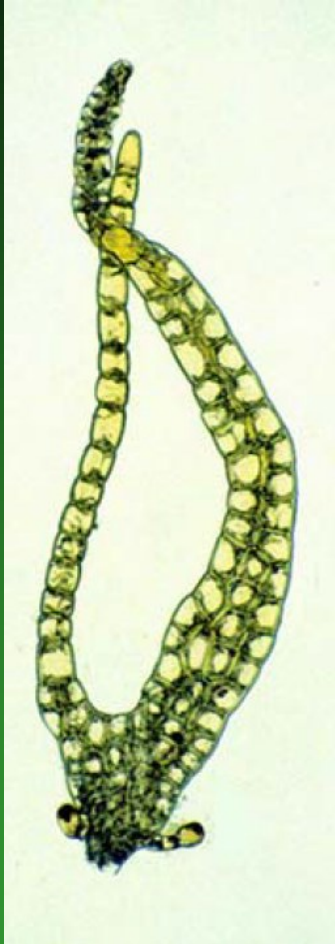


Fyloidy šídlovité, kruhového „archegoniálního“ průřezu,

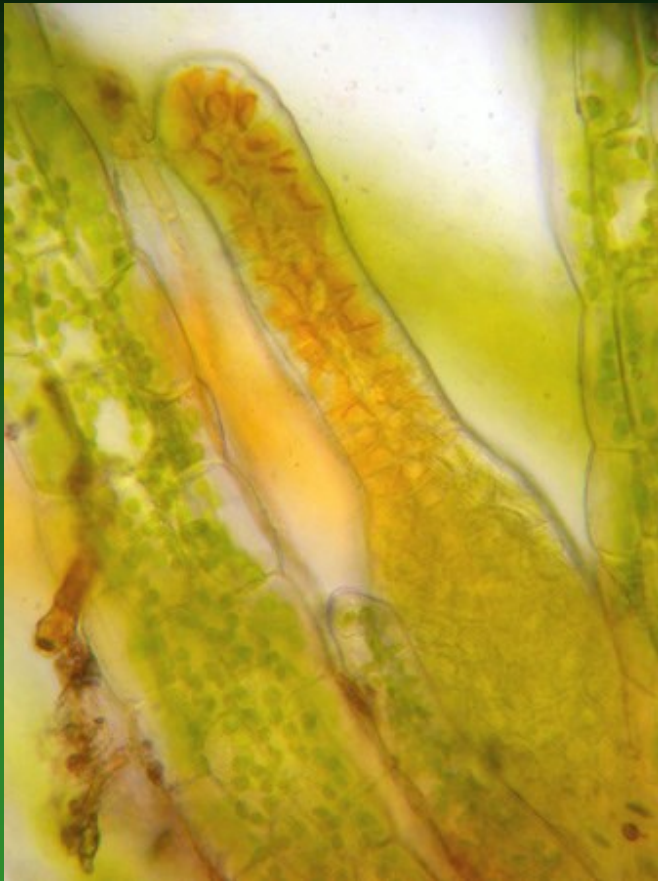


TAKAKIA
Copyright © P. M. Eckel 2005. All rights reserved. Used with permission.

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



Gametangia – bočně mezi lístky, gametofor jednopohlavný, rostliny dvoudomé



velká archeonia

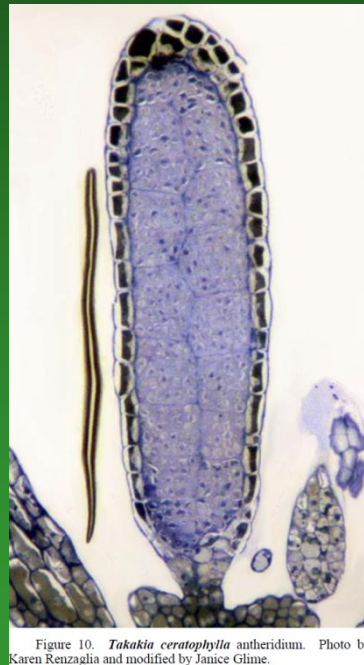
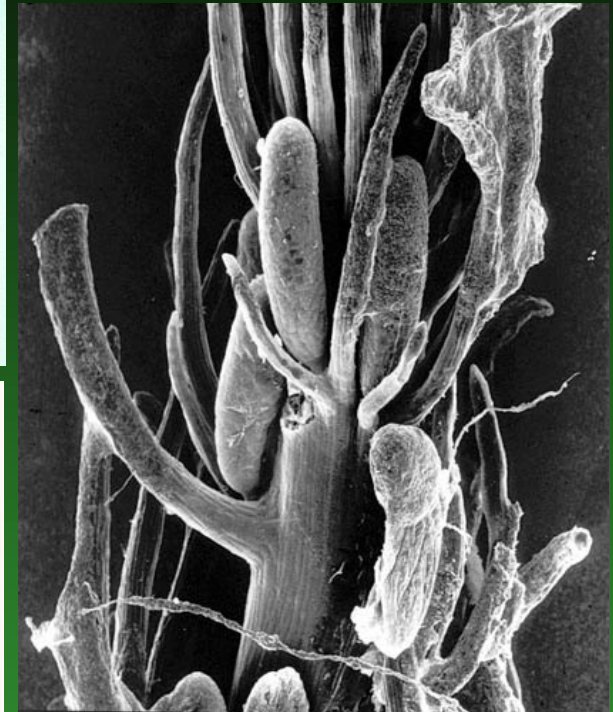


Figure 10. *Takakia ceratophylla* antheridium. Photo by Karen Renzaglia and modified by Janice Glime.



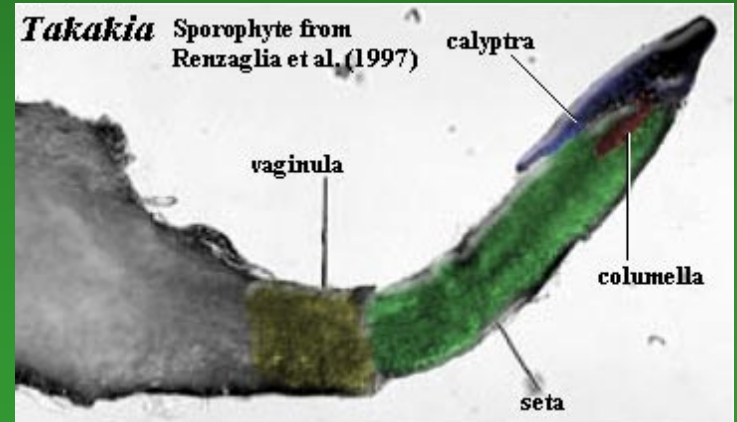
elipsoidní antheridia

Sporofyt – tobolka puká podélnou spirální dehiscencí

- tobolka bez průduchů
- štět bez hydroid



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

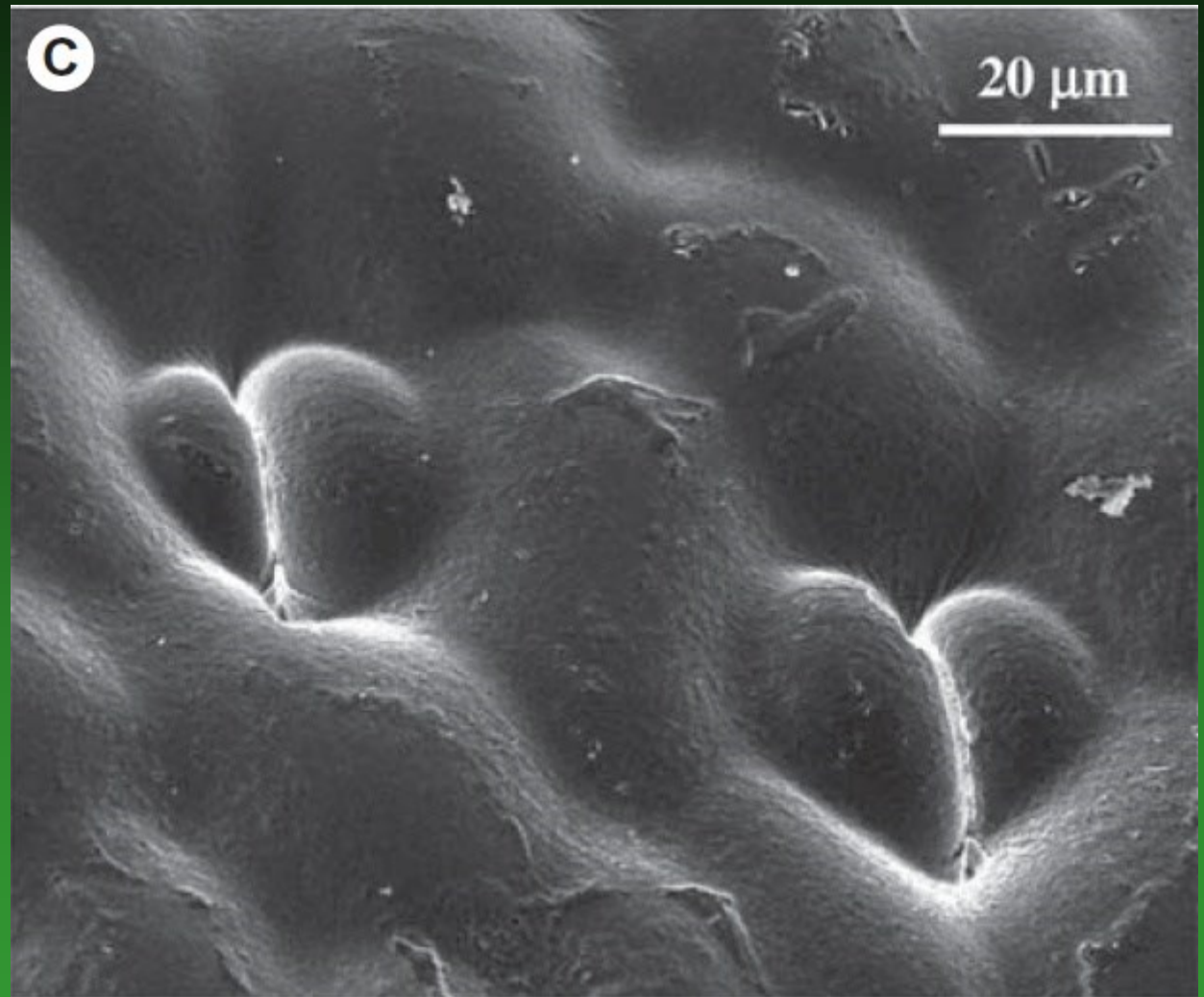


2. Třída *Sphagnopsida*

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



Průduchy – na tobolce zpravidla nefunkční



Nefunkční průduchy
na tobolce *Sphagnum
fimbriatum*

Protonema – jen zpočátku náznak vláknitosti, pak frondózní, má rhizoidy

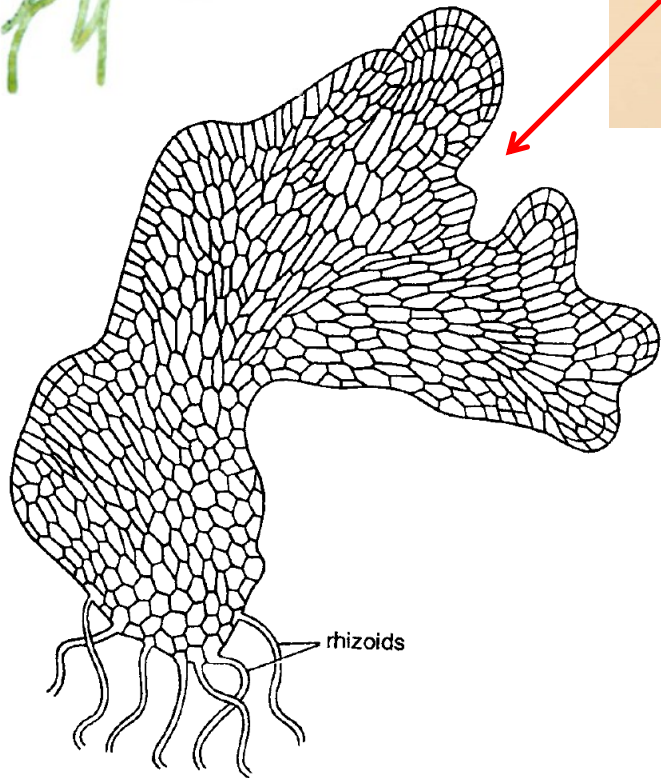
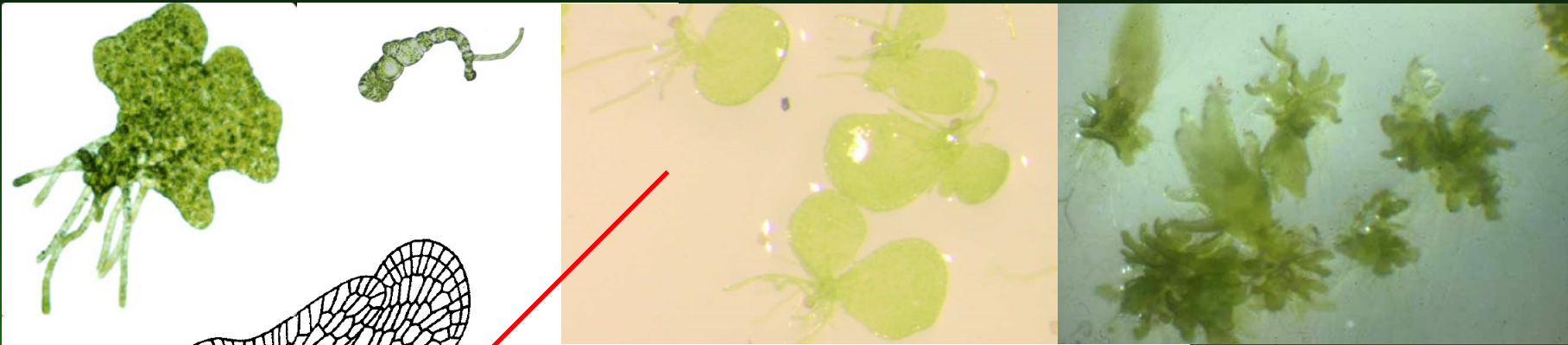


Fig. 9. *Sphagnum*. Thalloid lobed protonema.

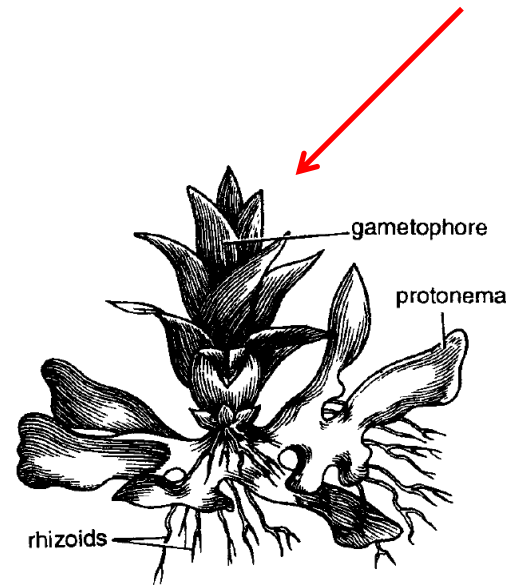


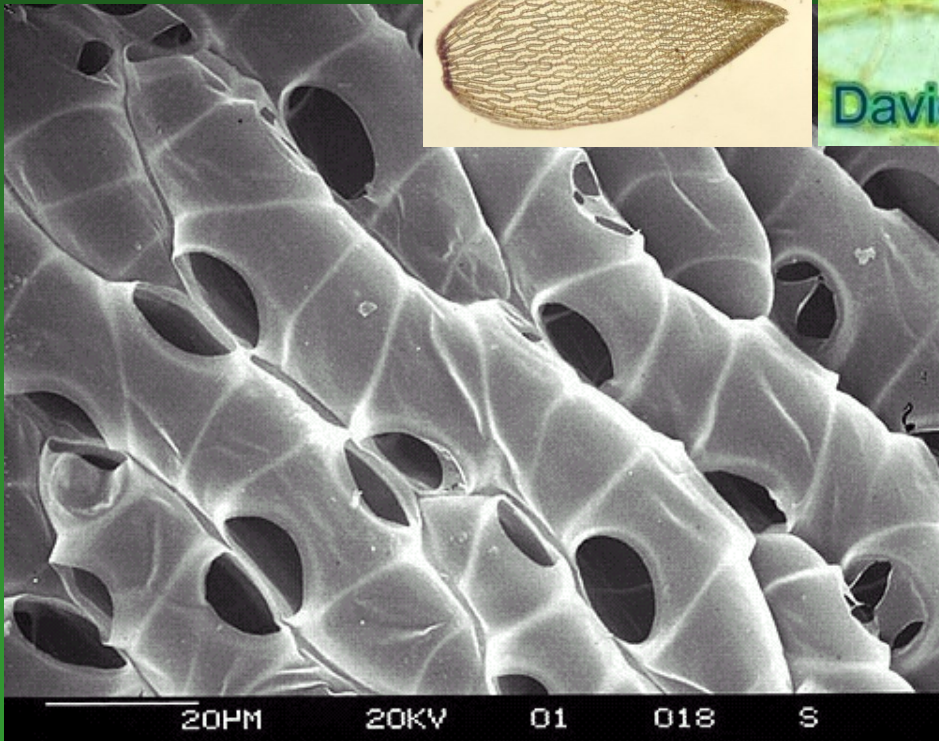
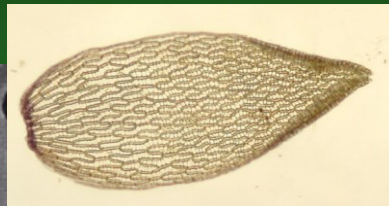
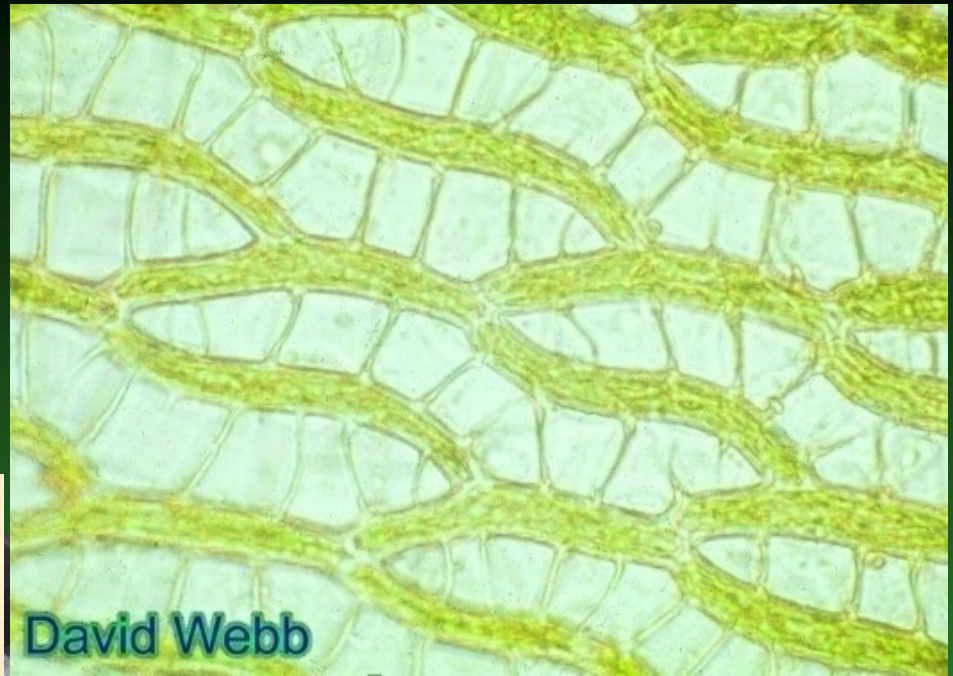
Fig 10. *Sphagnum*. Mature protonema producing a leafy gametophore.

Dospělý gametofyt rašeliníků rhizoidy nemá

Fyloidy – dimorfní buňky

Hyalocysty – bezbarvé mrtvé buňky
= nádrže na vodu s otvory,
vyztužené lištami, aby při ztrátě
vody neztratily tvar

Chlorocysty = živé zelené
(asimilační) buňky



Celý systém funguje jako
sací pletivo.



Fyloidy – dimorfní buňky

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

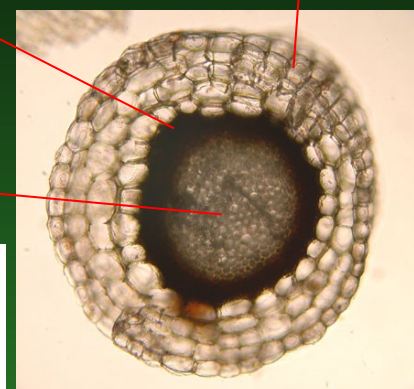


Kauloid – ochranný a absorbční kortex – velké mrtvé buňky – absorpce roztoků

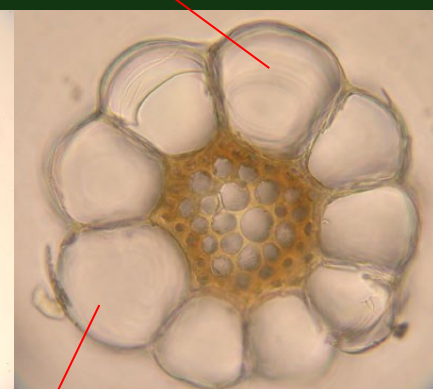
= nahrazují
chybějící
rhizoidy

– vnějšek dřeně – živé tlustostěnné
prosenchymatické buňky
= výztuha lodyžky

– vnitřek dřeně – živé tenkostěnné
parenchymatické zásobní buňky



vícevrstevný kortex
hlavní lodyžky



jednovrstevný kortex
bočních větví

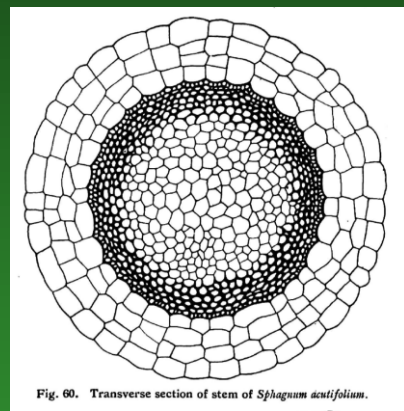
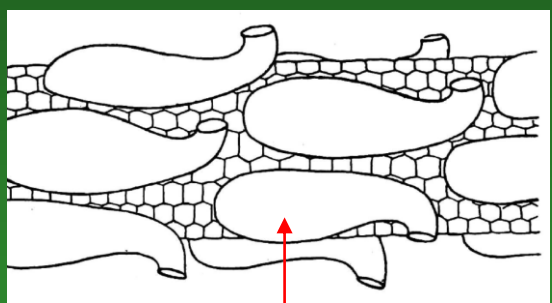
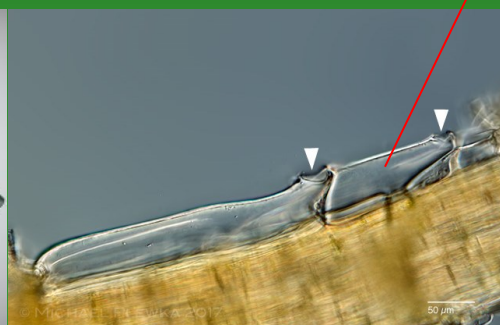
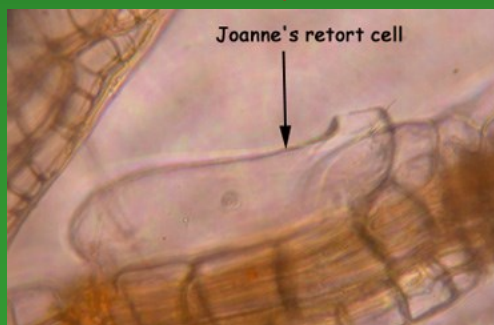


Fig. 60. Transverse section of stem of *Sphagnum acutifolium*.

nálevník *Habrotricha
roeperi* žijící
endosymbioticky v
retortových buňkách
rašeliníků



u některých druhů mají kortexové buňky tvar křivulí

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

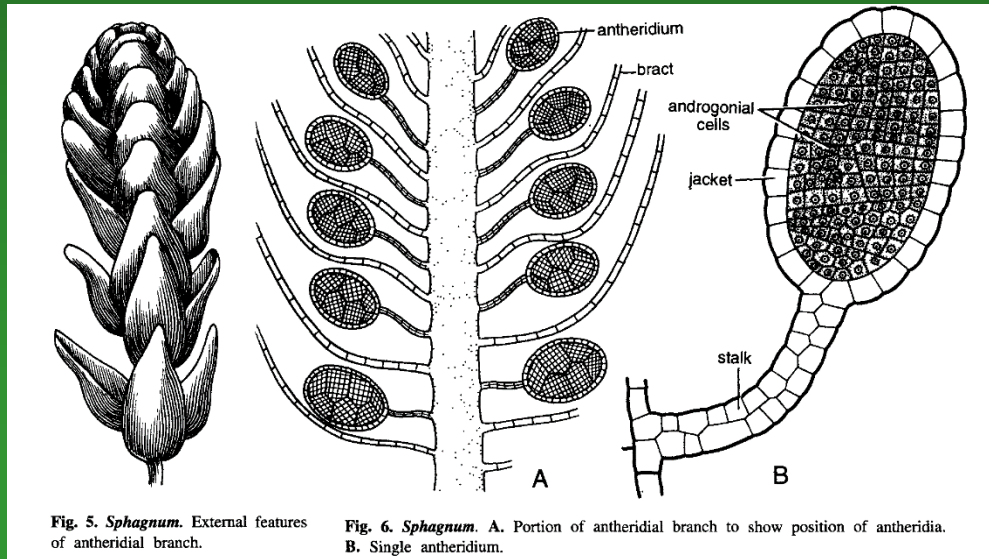
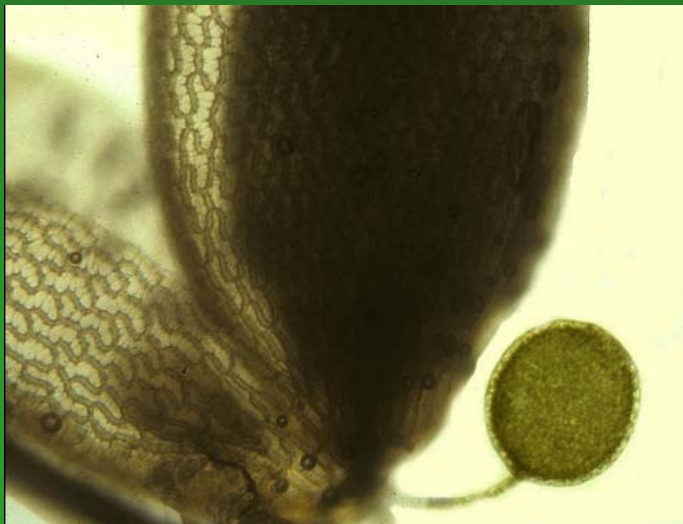


Fig. 5. *Sphagnum*. External features of antheridial branch.

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

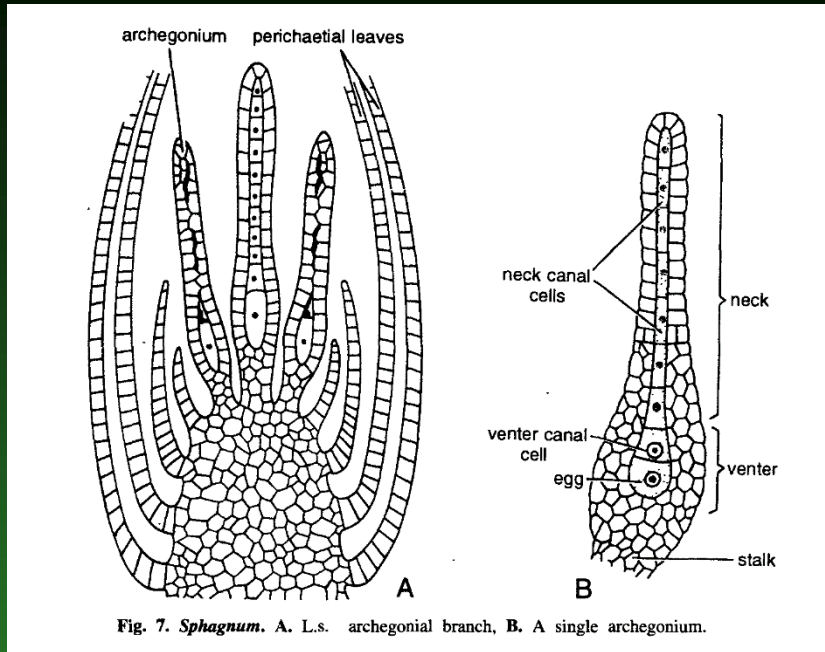
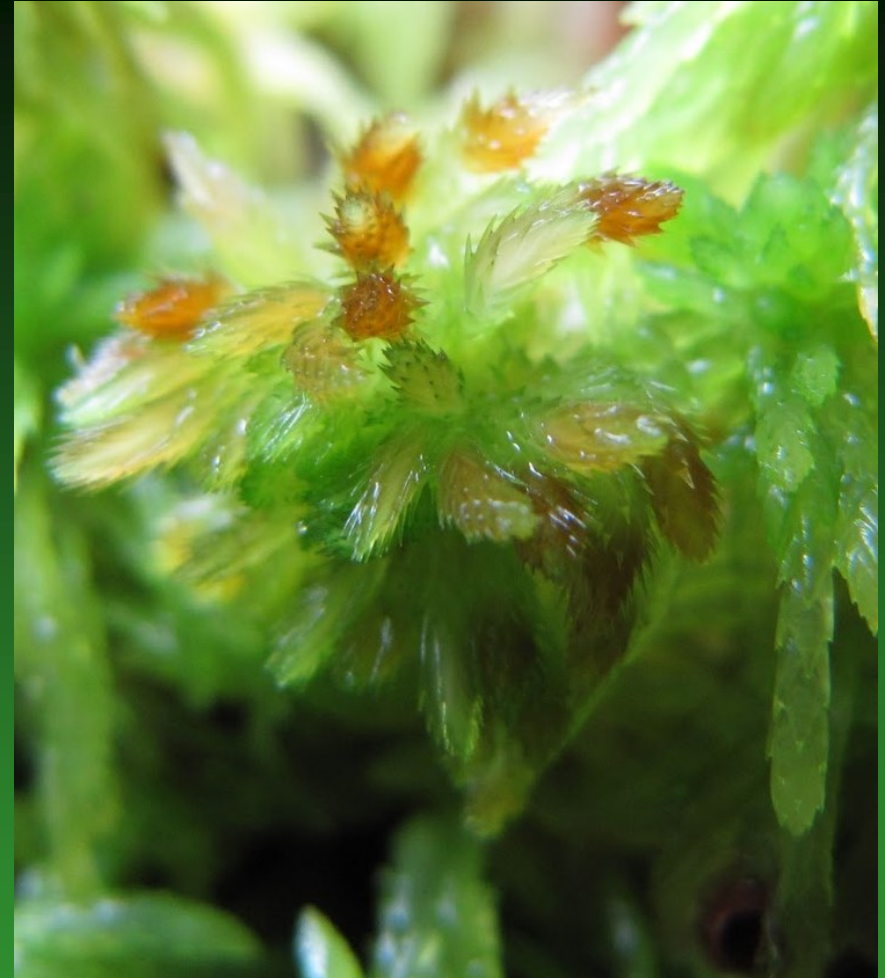


Fig. 7. *Sphagnum*. A. L.S. archegonial branch, B. A single archegonium.



Archegonia

- na krátkých stopečkách na koncích větviček v „hlavičce“

Rašeliníky mohou být dvoudomé i jednodomé

Sporofyt

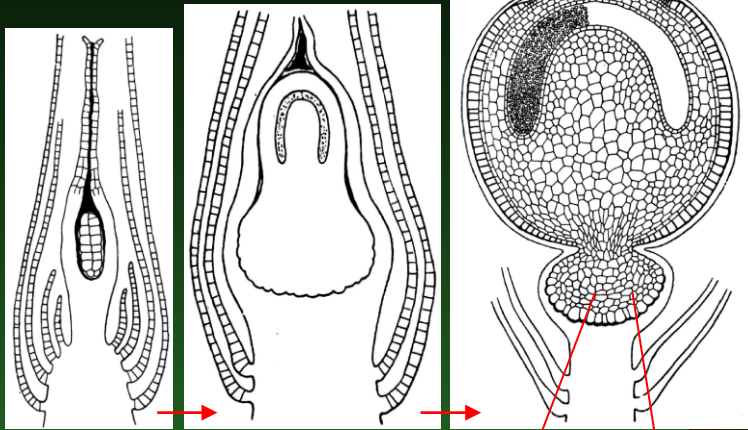
Štět – kratinký, schovaný v
horní miskovité části
pseudopodia

Pseudopodium =
zelený výrůstek gametofytu
nesoucí sporofyt

Tobolka - kulatá
červenohnědá s víčkem jak
rádiovka, nemá čepičku



Sporofyt



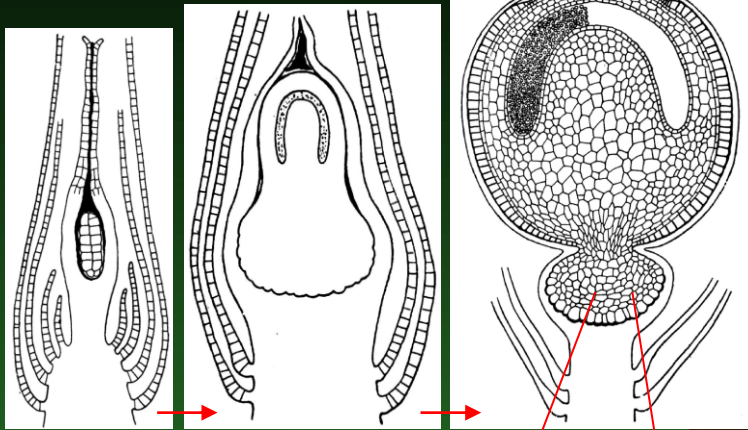
Štět – kratinký, schovaný v horní miskovité části pseudopodia

Pseudopodium = zelený výrůstek gametofytu nesoucí sporofyt

Tobolka - kulatá červenohnědá s víčkem jak rádiovka, nemá čepičku



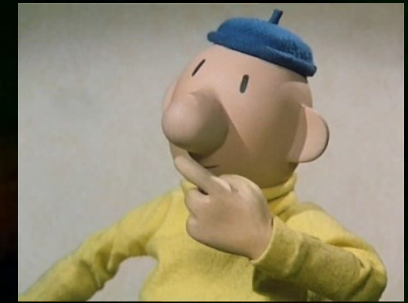
Sporofyt

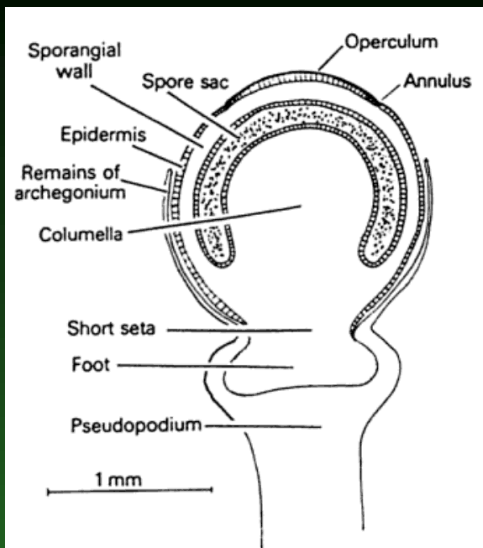


Štět – kratinký, schovaný v horní miskovité části pseudopodia

Pseudopodium = zelený výrůstek gametofytu nesoucí sporofyt

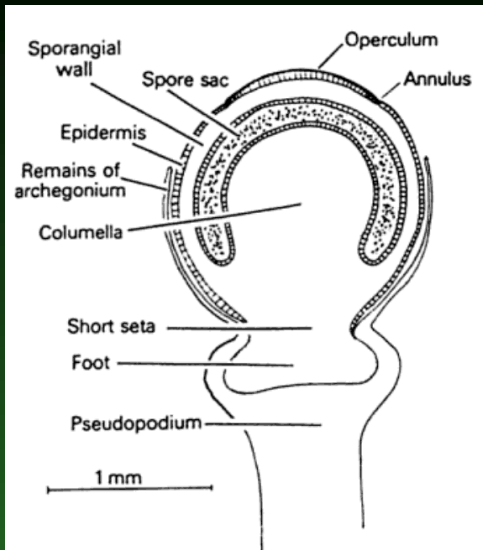
Tobolka - kulatá červenohnědá s víčkem jak rádiówka, nemá čepičku





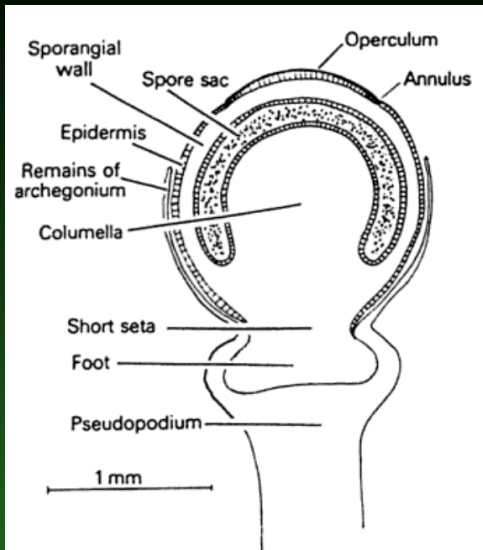
Uvolnění spór explozí

1. Sesycháním neúplného sloupku vzniká podtlak



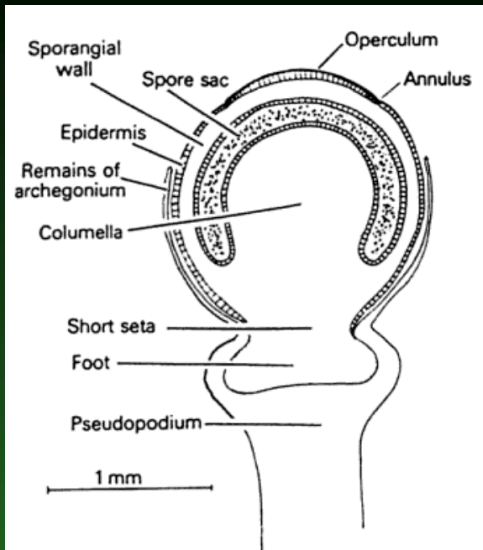
Uvolnění spór explozí

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



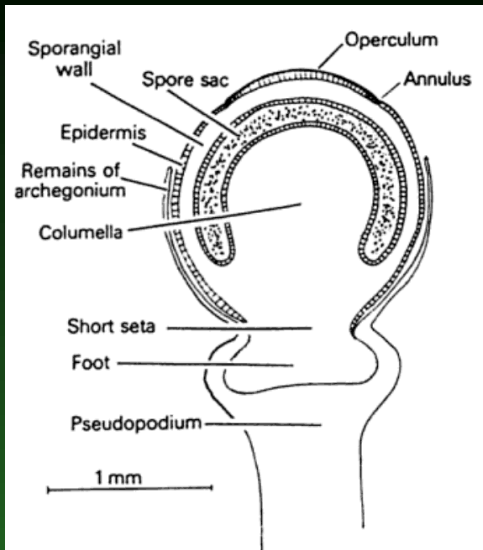
Uvolnění spór explozí

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



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)

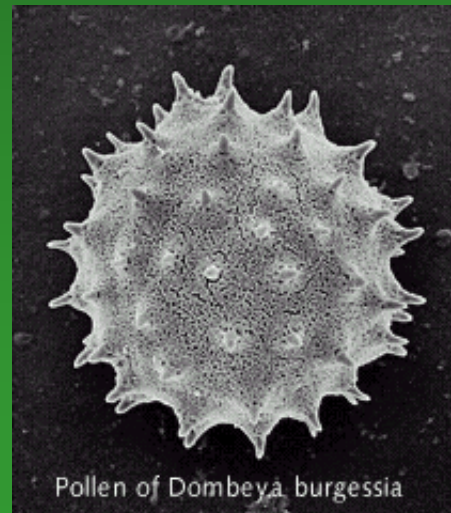
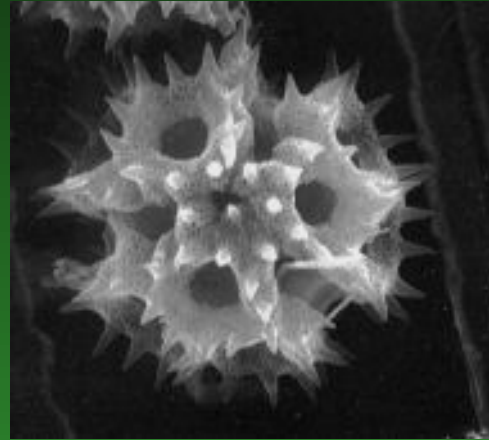
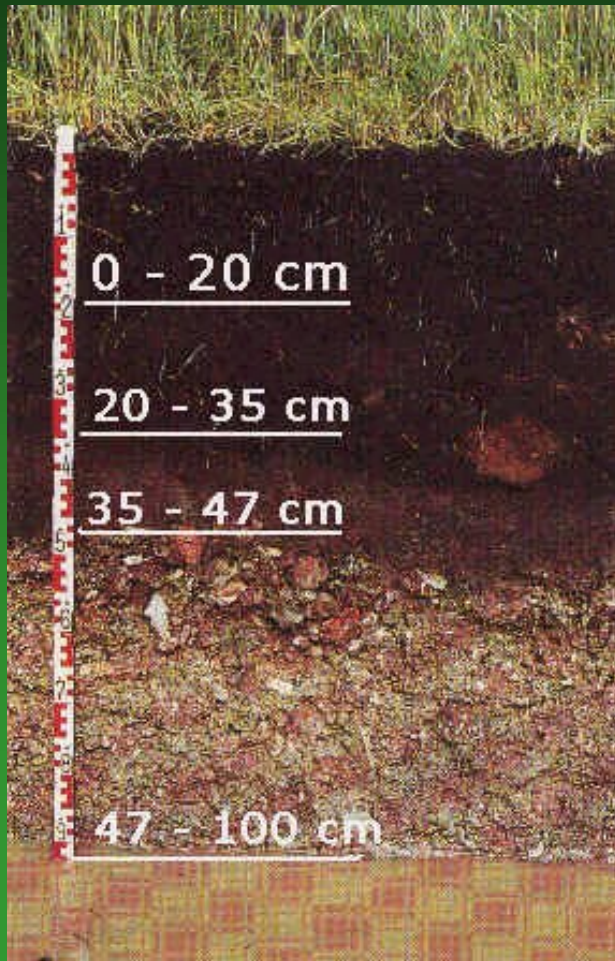


Uvolnění spór explozí

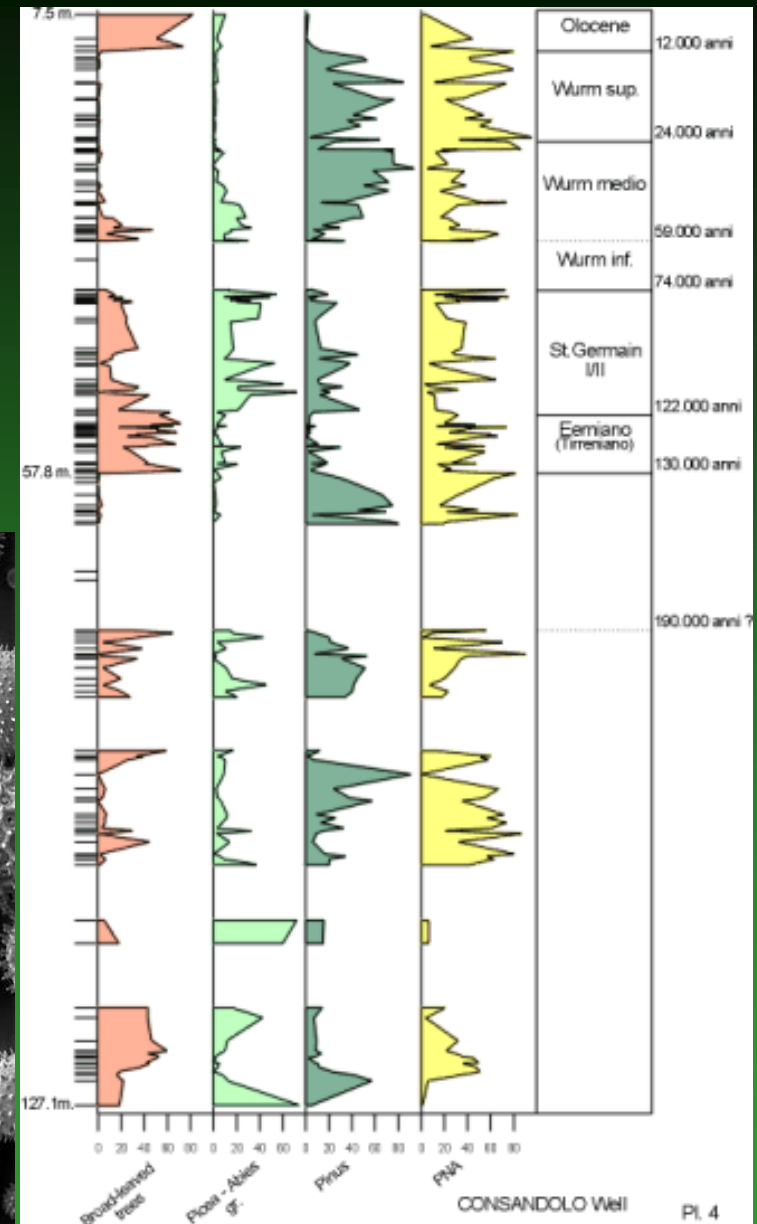
1. Sesycháním neúplného sloupku vzniká podtlak
2. Vzduch nasáván přes propustnou epidermis
3. Seschnutím epidermis ztrácí propustnost a plochu
4. Zmenšuje se objem a roste tlak v tobolce (0.4 až 0.6 MPa)
5. Překročení kritické hodnoty = odtržení (odstřelení) víčka = exploze slyšitelná i na vzdálenost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

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 během postglaciálního vývoje



Rašelina jako surovina

Minulost

- palivo (výhřevnost až 4000 kal/kg)

Dnes

- lázeňství (Třeboňsko, Lúčky-kúpele u Ružomberku)

- zahradnický substrát



sušící se kusy vytěžené rašeliny = borky

Ambuchananiaceae

Rašeliníkům je příbuzná tasmánská *Ambuchanania leucobryoides*, připomínající náš bělomech sivý. (nazvaná podle Alexe M. Buchanana)

Fyloidy – velké, stejná stavba jako u *Sphagnum*

Kauloid – chudě nepravidelně větvený, tvořený stejnocennými buňkami

*1987



Roste zanořena ve vlhkém písku

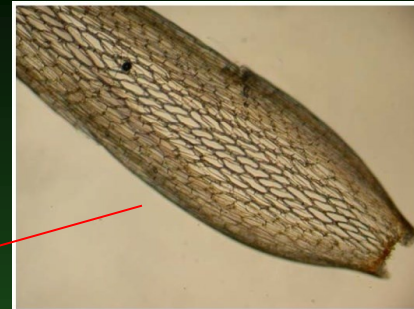


Figure 51. *Ambuchanania leucobryoides* leaf showing hyaline and photosynthetic cells. Photo by Lynette Cave.



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

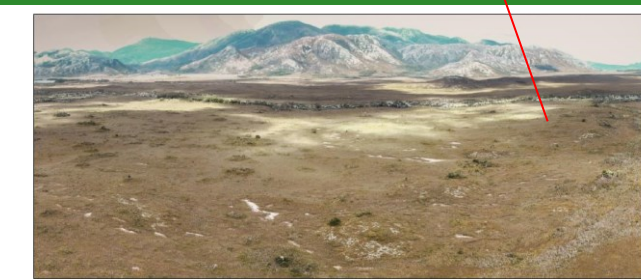
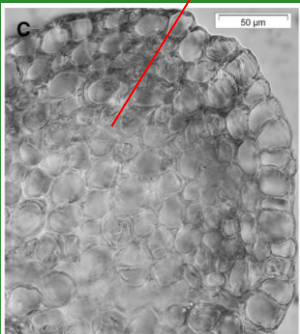
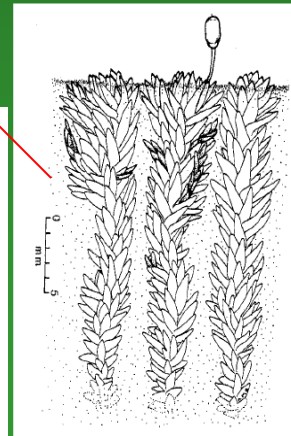


Plate 4. *Ambuchanania leucobryoides* habitat: sandy washes southwest of Melaleuca, with the Bathurst Range beyond (image by Tim Rudman)



3. Třída *Andreaeopsida*

- mají pseudopodium jako rašeliníky
- mají však rhizoidy

Vázané na vyšší (nevápnitá) pohoří, na boreální tajgu a arktickou tundru.



U nás 5 druhů, většinou velmi vzácných.

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



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

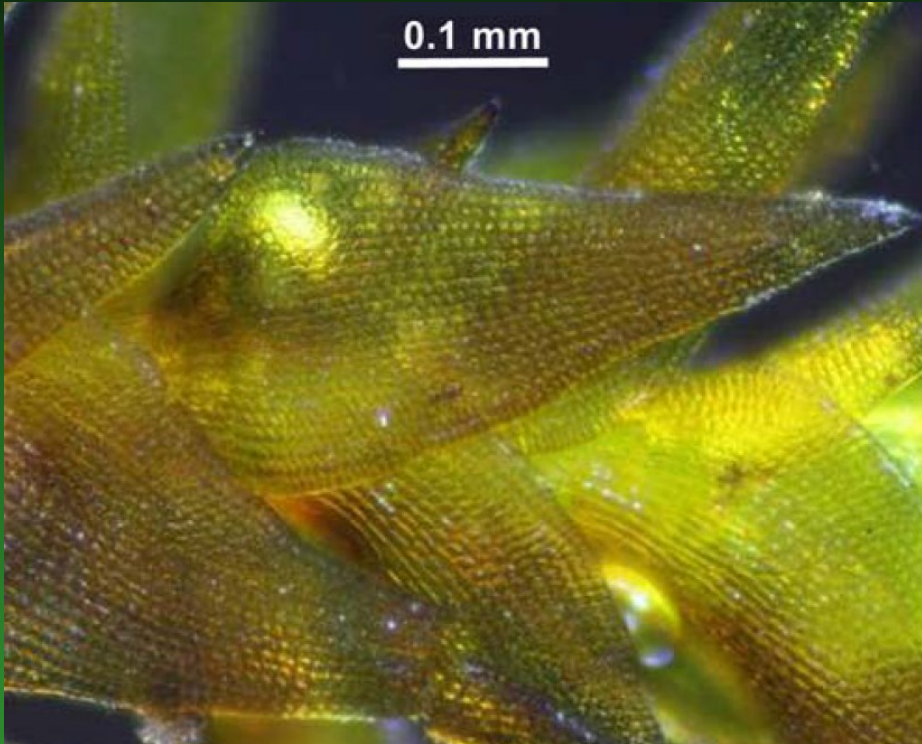


Andreaea blytii – pohoří Chibiny



Andreaea subulata

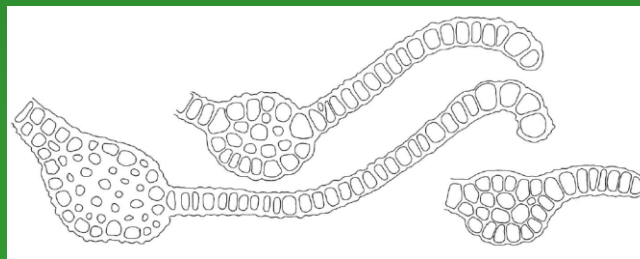
Fyloidy – někdy bez žilek, tvořené živými buňkami, ne dimorfními jako u rašeliníků



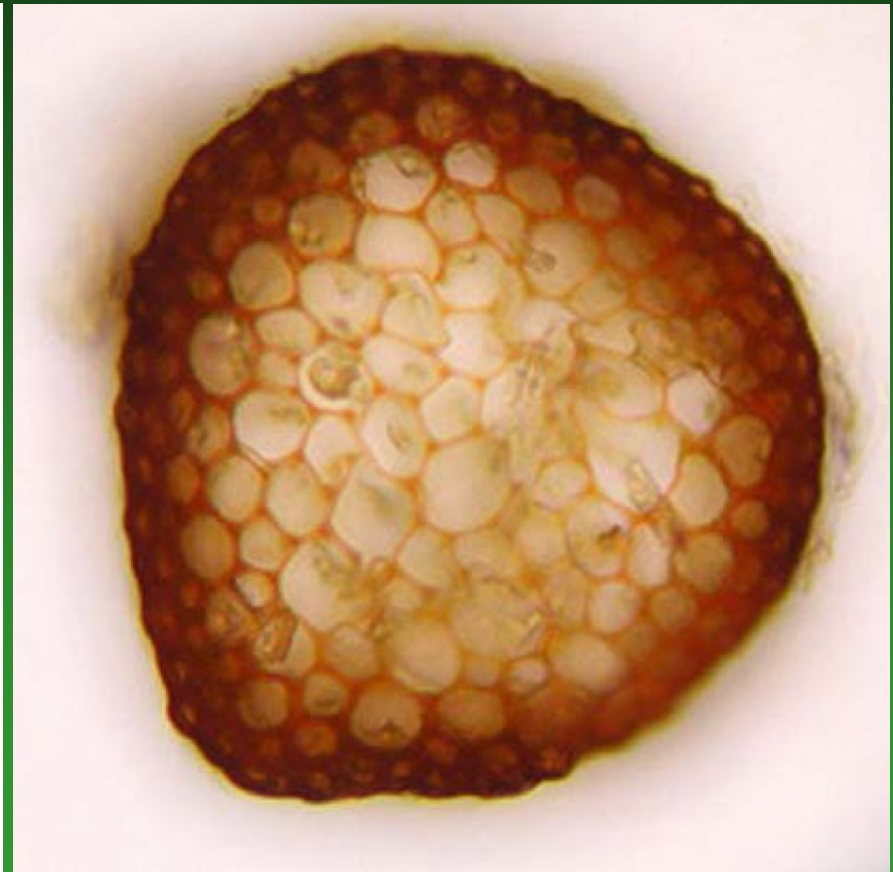
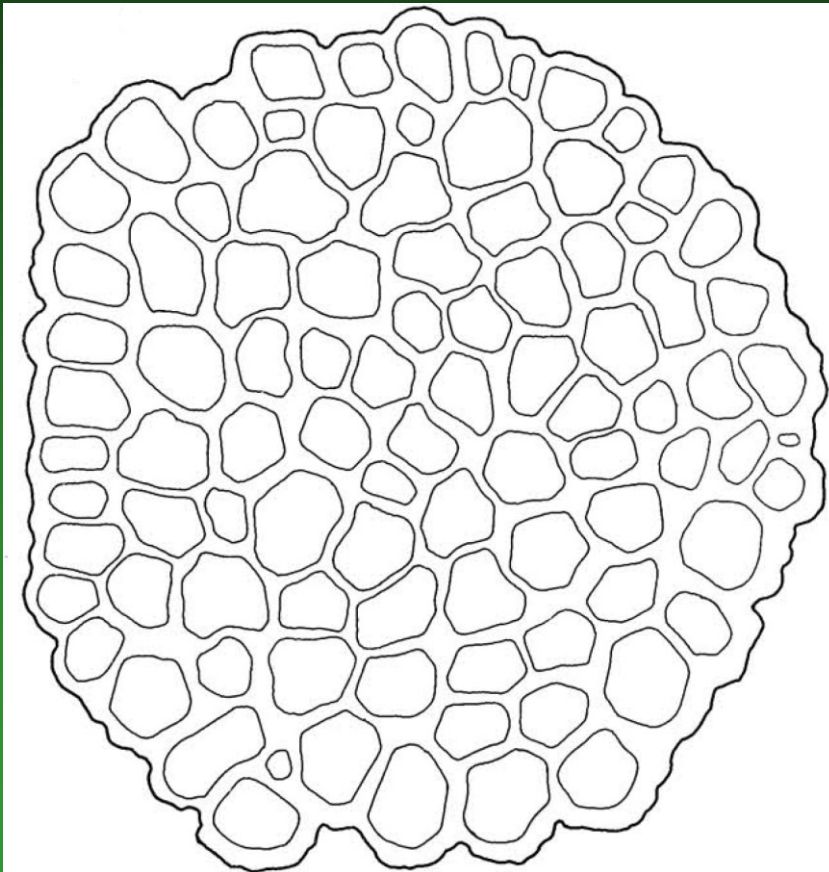
Andreaea mutabilis – fyloidy bez žilek



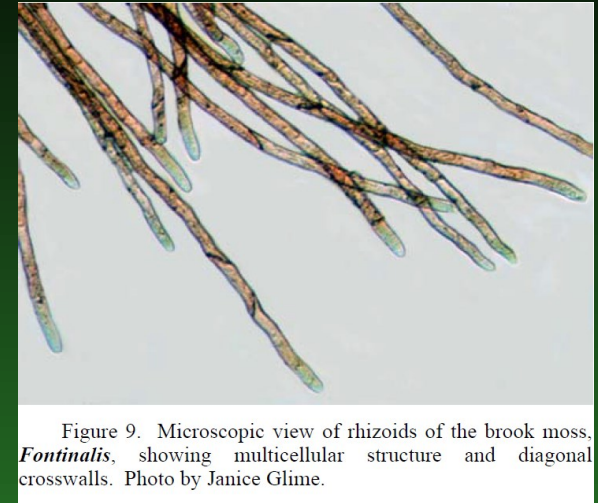
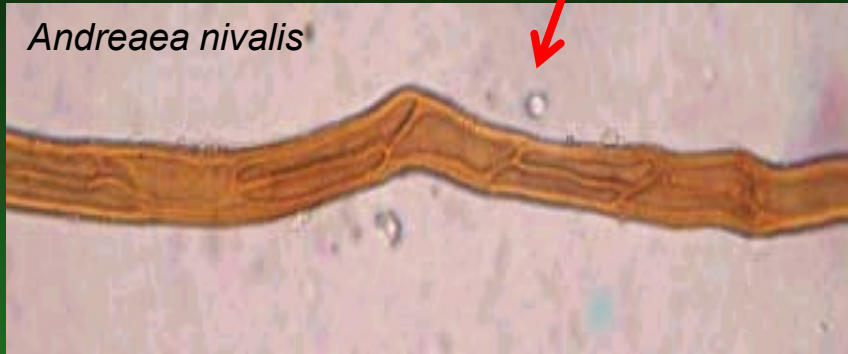
Andreaea subulata – fyloidy s žilkou



Kauloid – buď stejnocenné buňky,
nebo tlustostěnné prosenchymatické buňky na povrchu a parenchymatické uvnitř



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



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

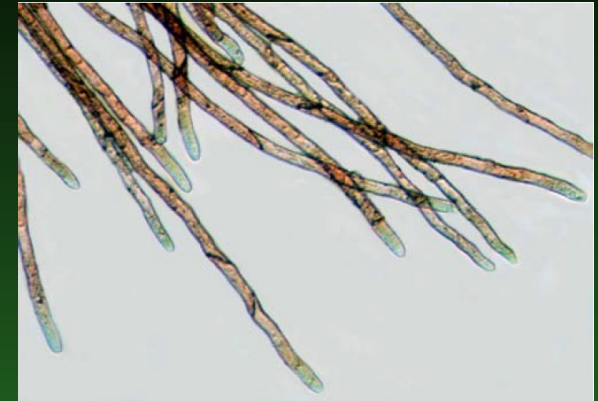
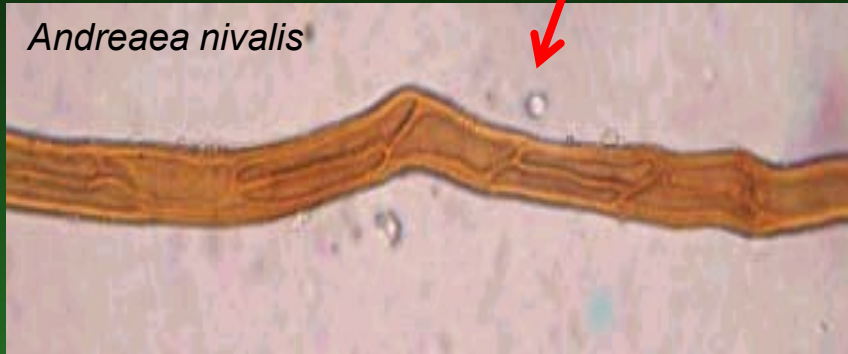
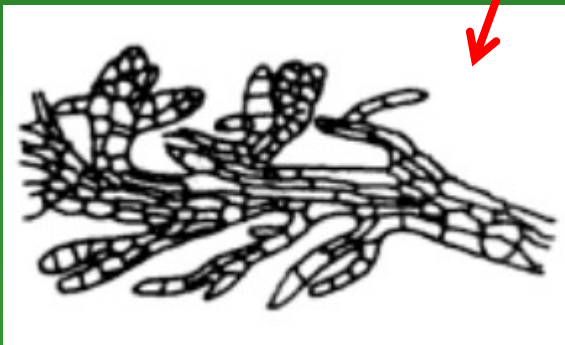


Figure 9. Microscopic view of rhizoids of the brook moss, *Fontinalis*, showing multicellular structure and diagonal crosswalls. Photo by Janice Glime.

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



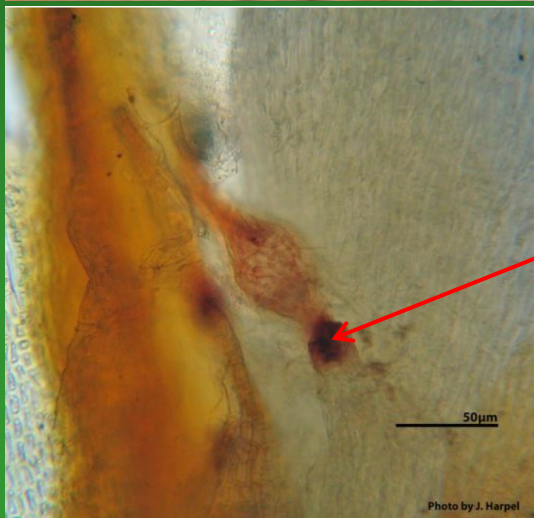
Gametangia – stopkatá na koncích kauloidu mezi lístky a perichaetiálními parafýzami (ploníky a vlastní mechy mívají terminální perigonia)



Andreaea nivalis

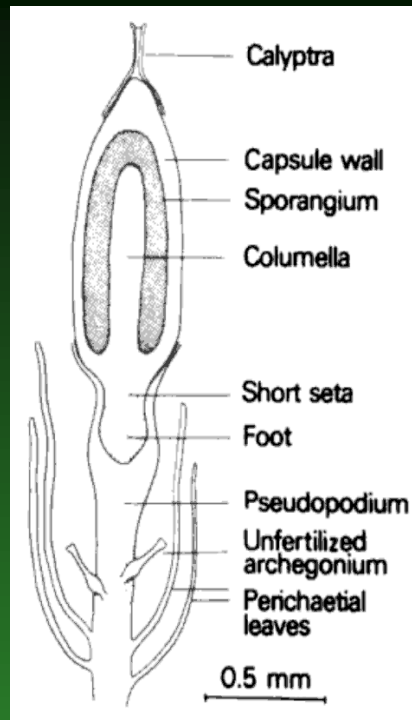
stopkaté antheridium

stopkaté archeonium



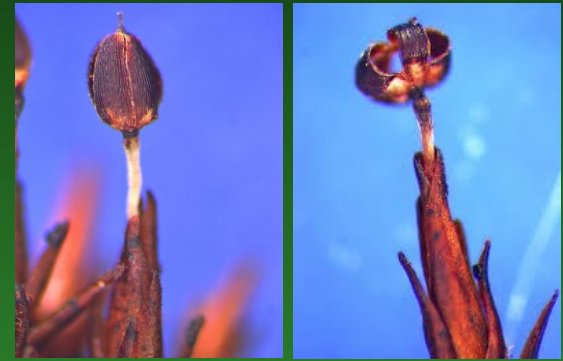
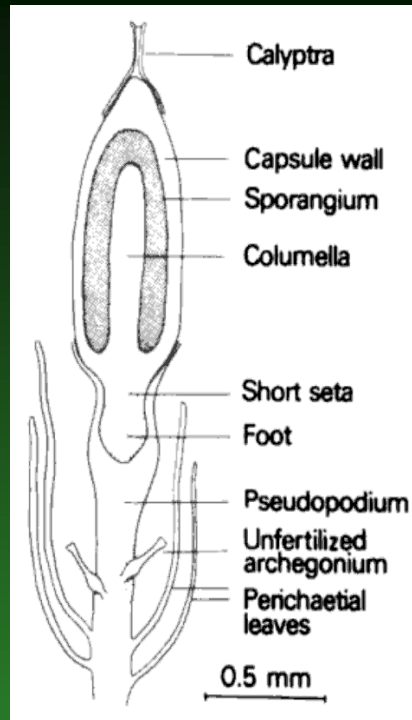
Sporofyt

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



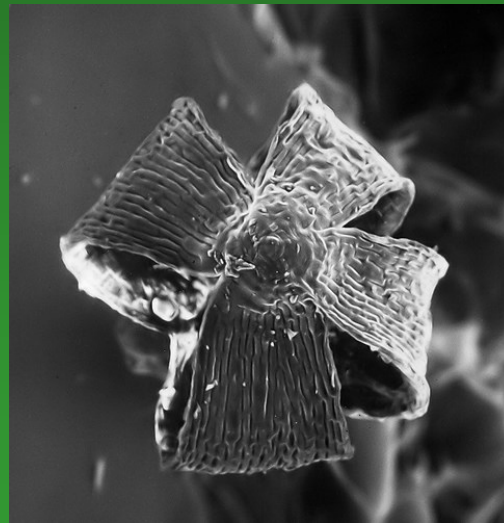
Sporofyt

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



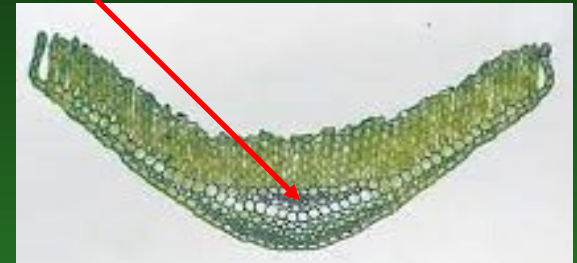
Tobolka – otvírá se 4
štěrbinami (dehiscencemi) ?
reminiscence na játrovky;

opakované otvírání a zavírání
řízeno hygroskopicky
sloupkem = uvolňování spór
dlouhou dobu



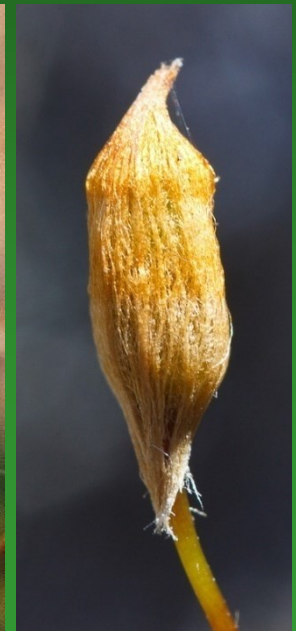
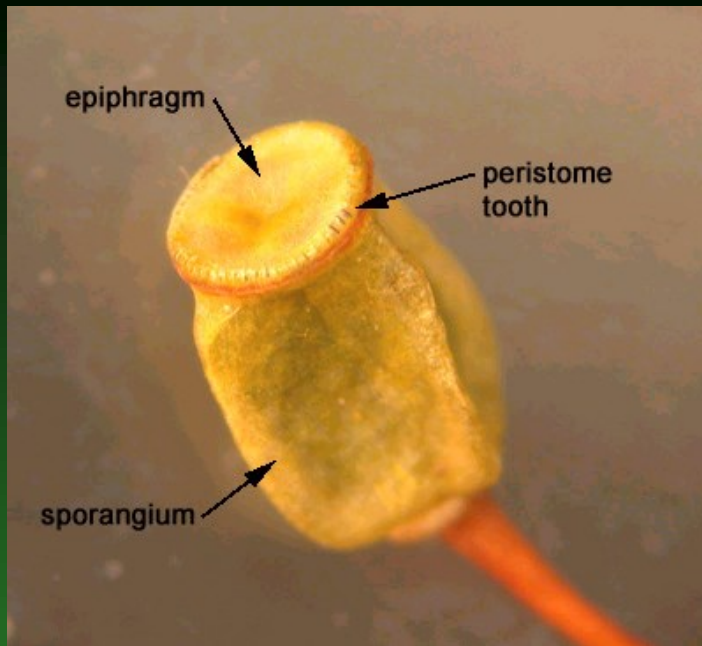
4. Tř. *Polytrichopsida*,

- fyloidy se stereidní žilkou



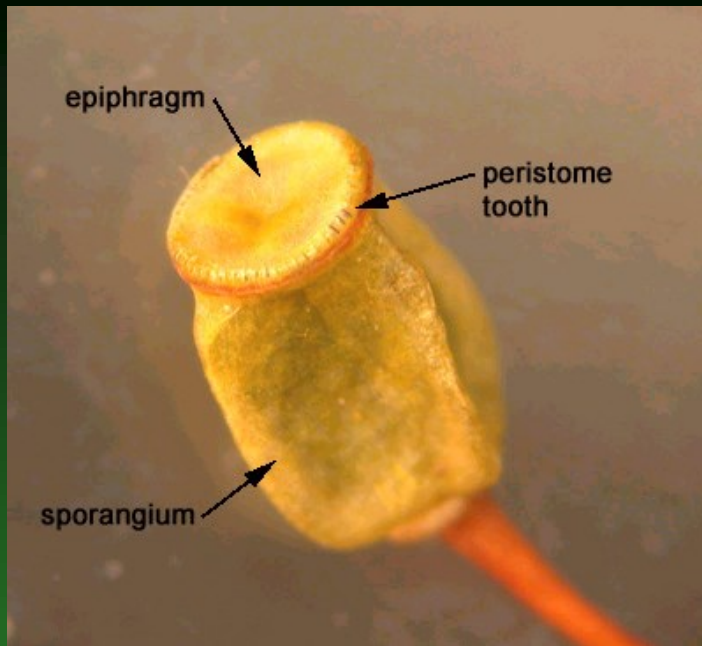
4. Tř. *Polytrichopsida*,

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



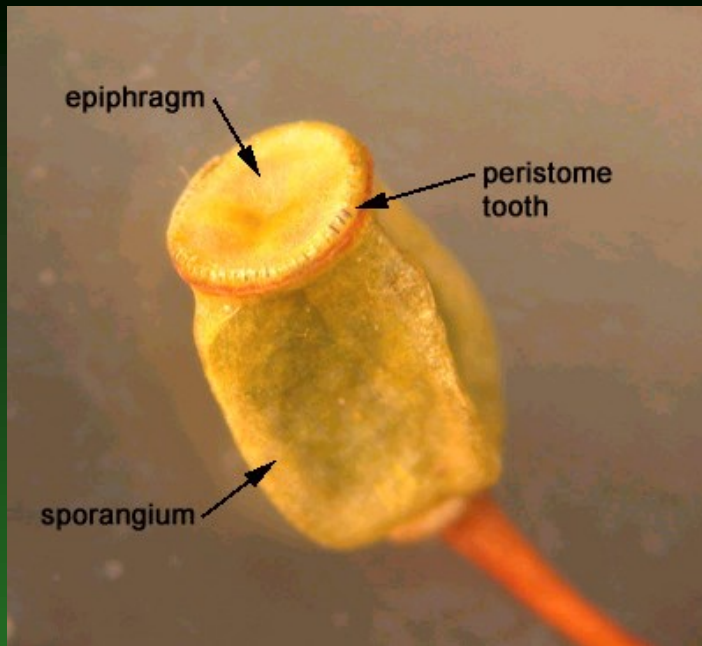
4. Tř. *Polytrichopsida*,

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

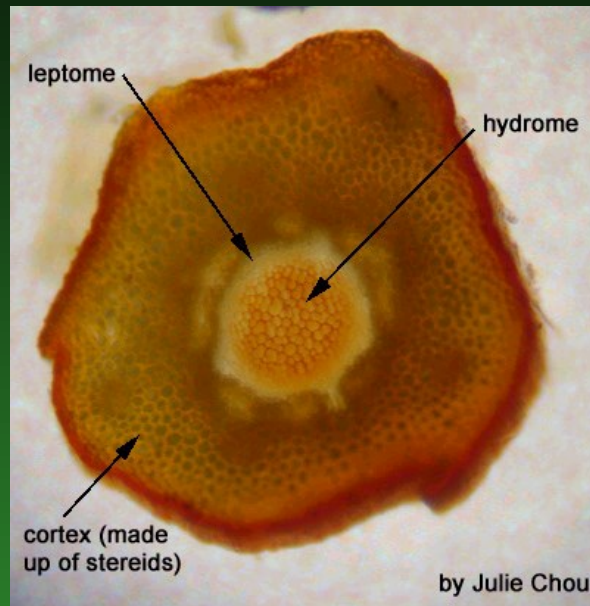


4. Tř. *Polytrichopsida*,

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



Kauloid



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)

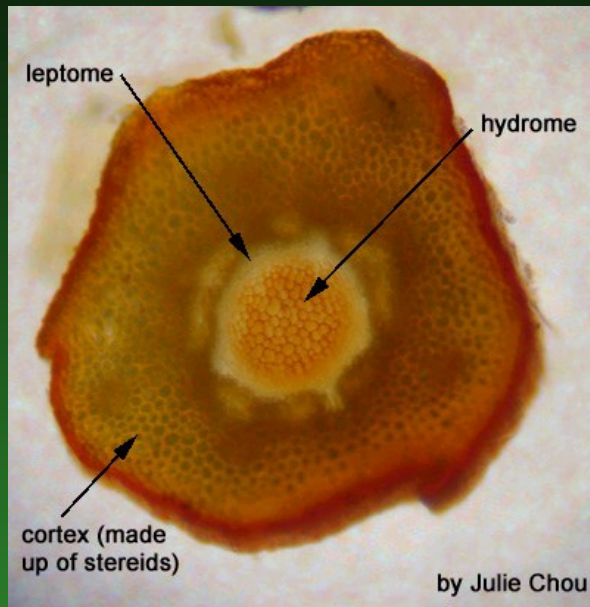
„cévní svazek“
mechanicky vyztužen
stereidami

Hydroid



**Tracheid of
*Equisetum***

Kauloid



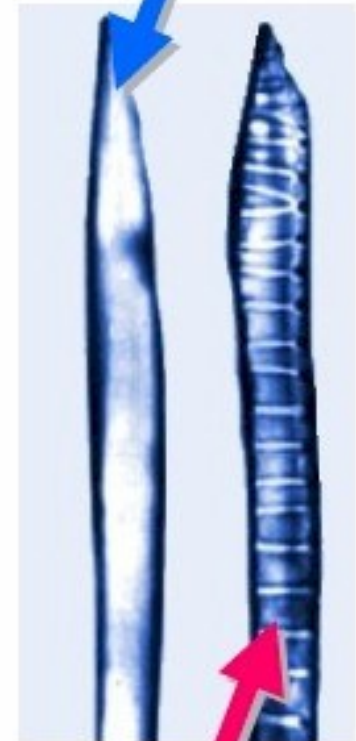
díky výšce mají
ploníky nejvíce
diferencovaná
„vodivá pletiva“

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

Hydroid

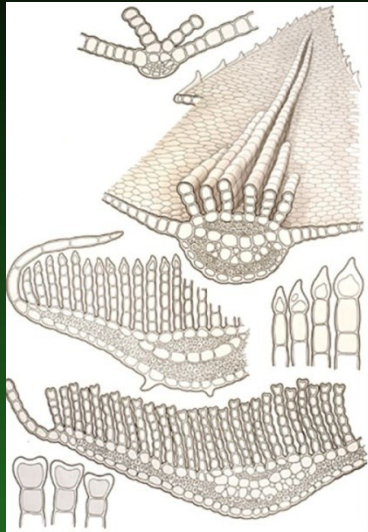
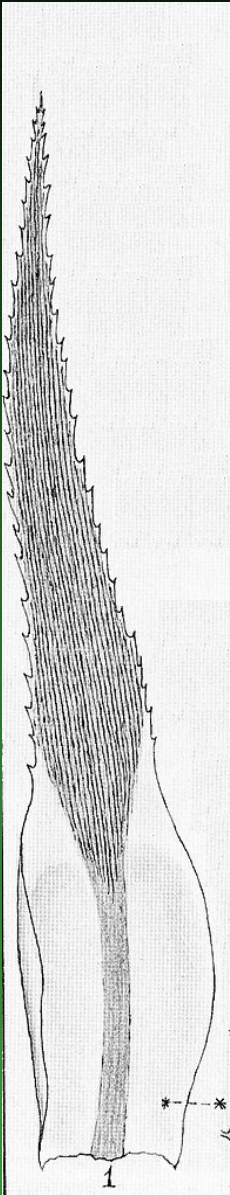


**Tracheid of
*Equisetum***

„Chabou celulózní konstrukcí“ mechy
nemohou cévnatým rostlinám
konkurovat v boji o světlo.

S rostoucí výškou by vyšší savý tlak
způsobil kolaps hydroid, kterým chybí
lignin.

Vyšší mechy by vzdalovaly
gametangia od vody

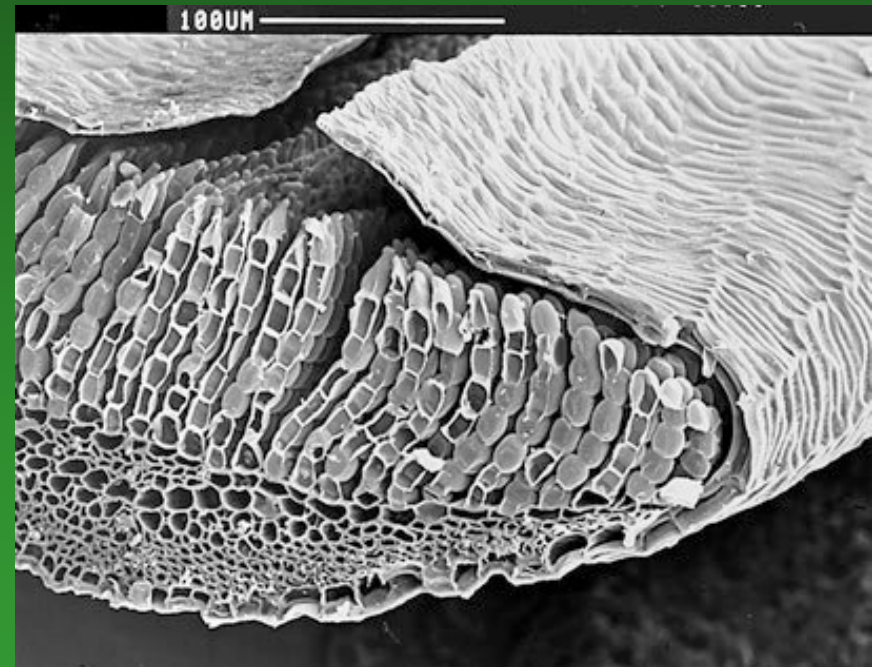


fyloidy ploníků

– 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

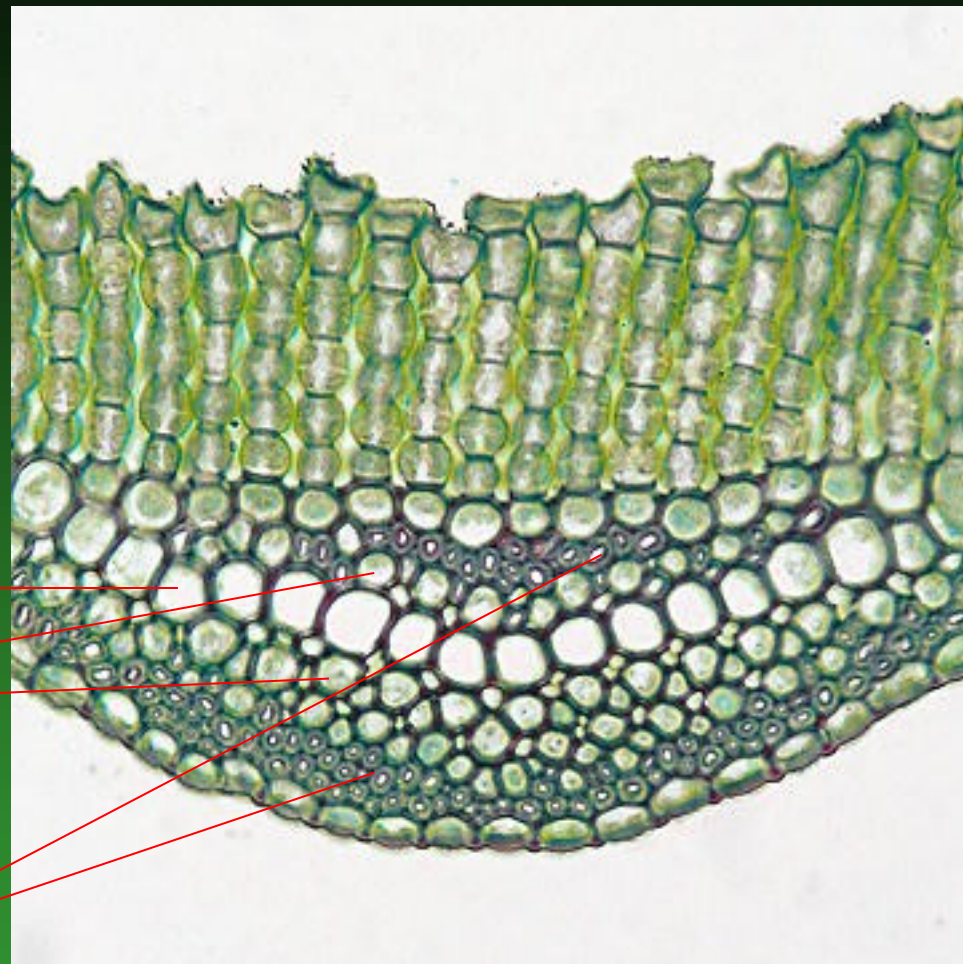


fyloidy ploníků

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

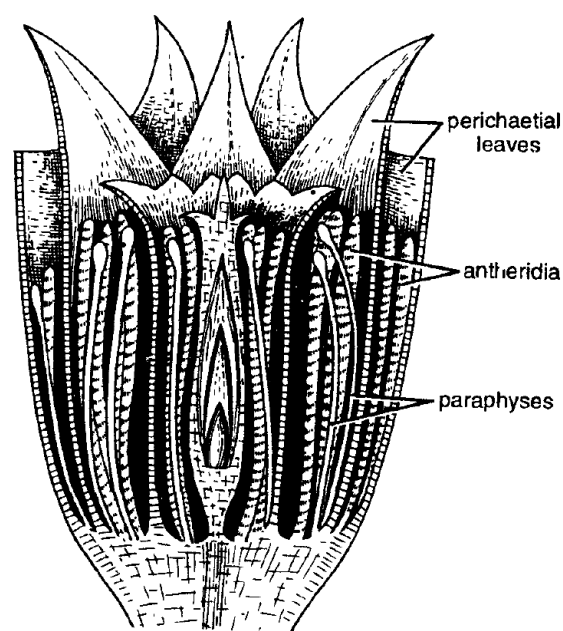


Fig. 5. *Polytrichum*. L.s. through antheridial head.

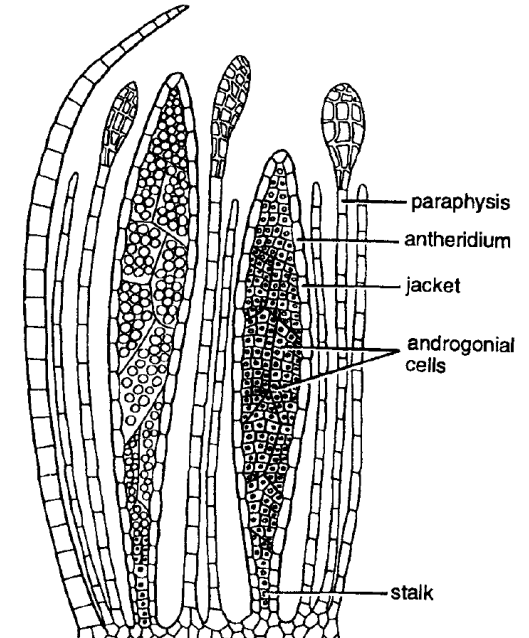


Fig. 6. *Polytrichum*. Antheridia and paraphyses.

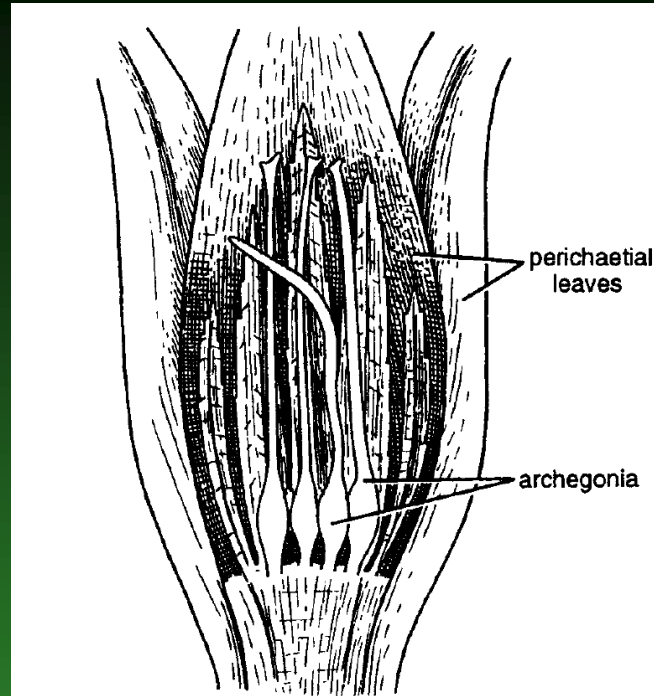
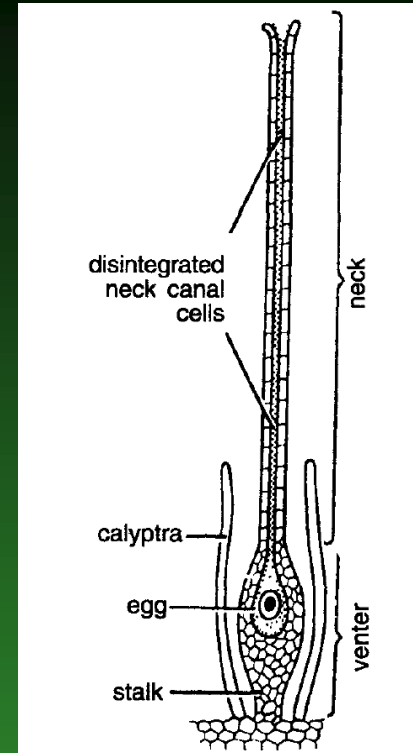


Fig. 7. *Polytrichum*. L.s. through archegonial head.



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*).





Všichni zástupci tř. *Polytrichopsida* mají extrémně malé spory někdy jen 5–8 μm . U rodu *Dawsonia* je v jedné zralé tobolce až 65 miliónů výtrusů!



Dawsonia superba, New Zealand

5. Třída *Bryopsida* (nejbohatší ~ 10 000 druhů)

(4 podtřídy *Diphyscidae*, *Funariidae*, *Dicraniidae* a *Bryidae*)

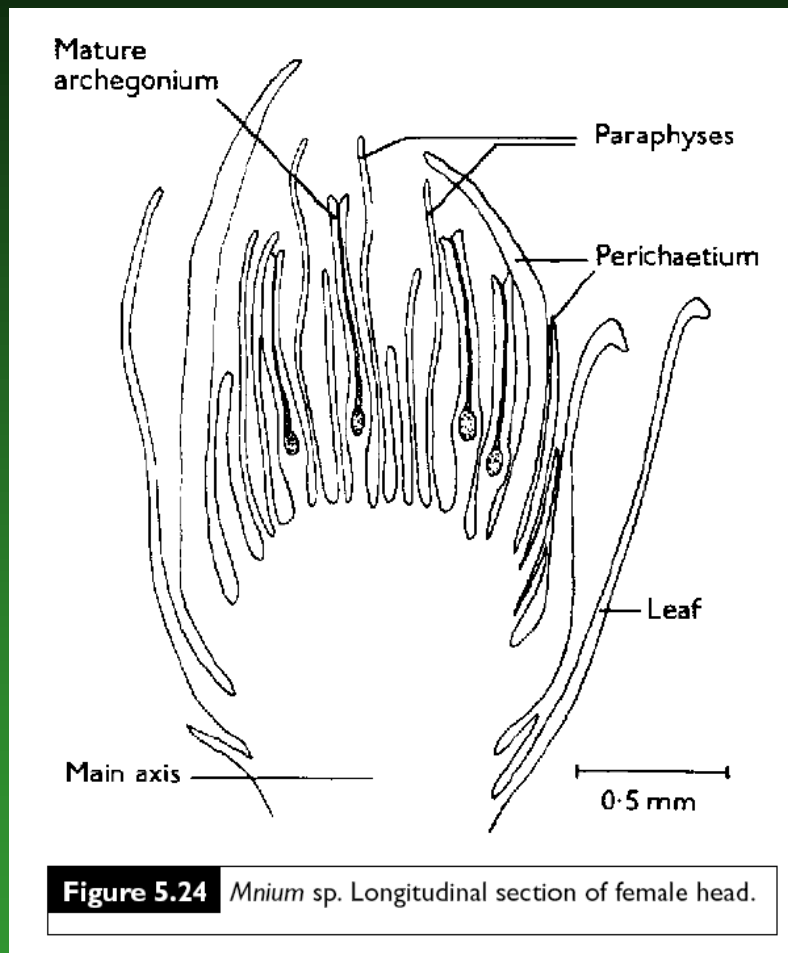
(i) pokročilá diferenciacce pletiv gametofytu, ale ne tolik jako u ploníků (většinou chybí leptoidy),

(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

Breutelia elongata

Perigonia - na diskovitě
rozšířeném vrcholu
kauloidu



Rhizomnium glabrescens

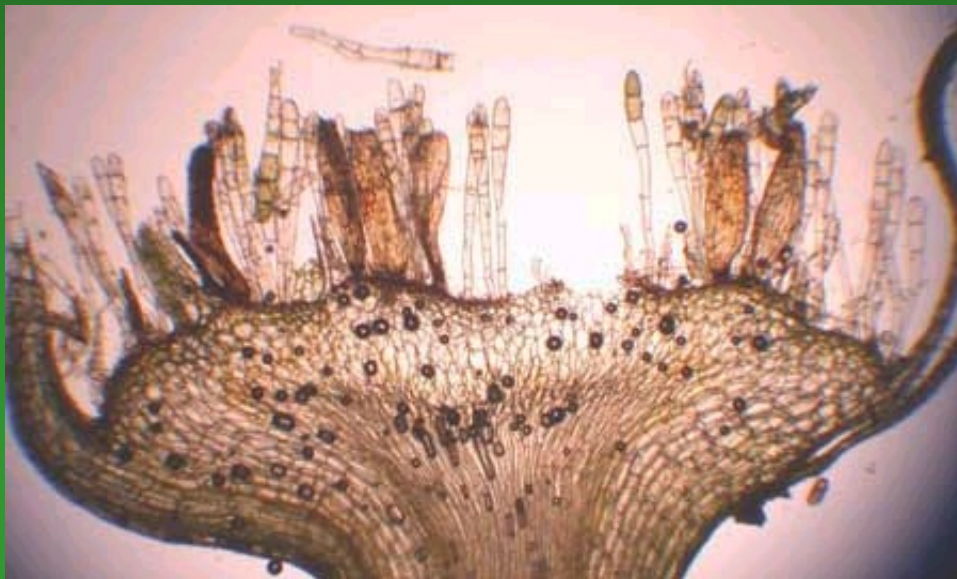


Figure 17. *Bryum capillare* males with antheridia in a splash platform. Photo by Dick Haaksma.

Antheridia obvykle stopkatá, protáhlého tvaru

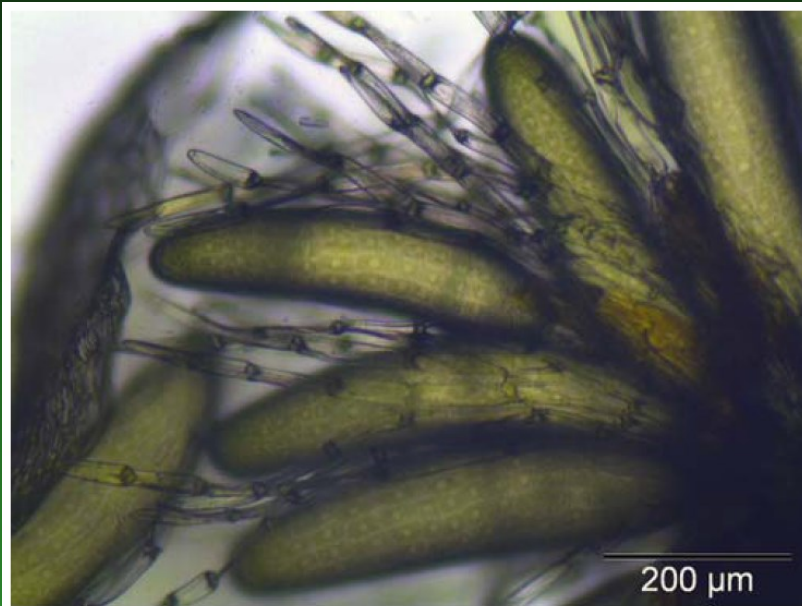


Figure 26. *Hypnum cupressiforme* perichaetial leaves, paraphyses, and antheridia. In this species, antheridia occur long the stem. Photo by Kristian Peters.



antheridia u rodu *Bryum*

Na chodnících, zdech, střeách, 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



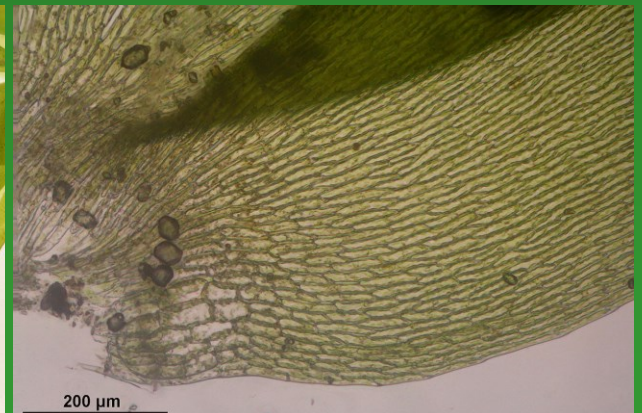
Drobné rostlinky zkrutku vláhojevného (*Funaria hygrometrica*) najdeme často na spáleništích v lesích (angl. proto nazýván Cinderella)

Fontinalis antipyretica

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

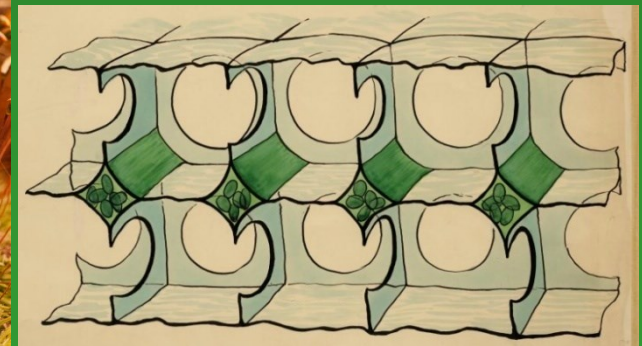


Figure 163. *Fontinalis squamosa* var. *curnowii* with capsules. Photo by David Holyoak, with permission.



Leucobryum glaucum

bělomech sivý – indikuje degradované lesní půdy; tvoří šedo-zelené polštáře v borech a smrčinách. Anatomii se podobá rašeliníkům.



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



Neckera crispa



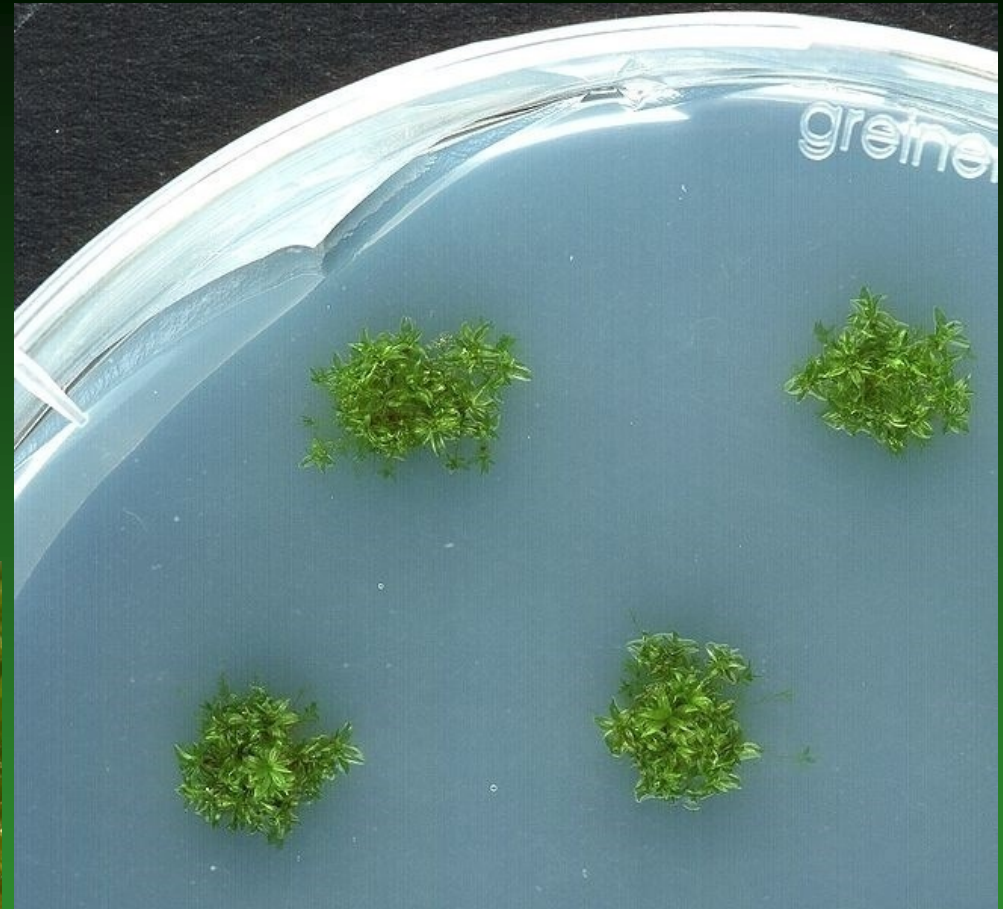
Leucodon sciuroides



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: *Physcomitrium patens*
celý genom 1C=510 Mbp byl
sekvenován jako první mezi mechy

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.

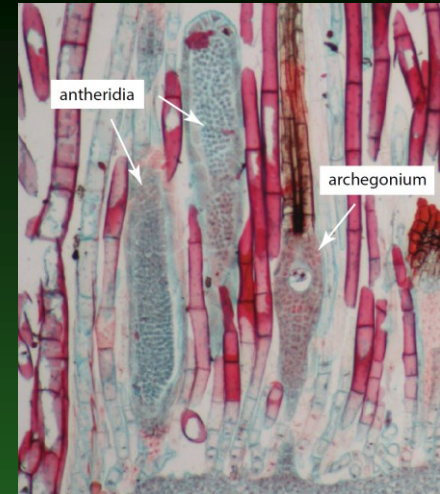
Přitom by tak dobře fixovala heterozygotitu tam, kde je riziko totální homozygotity následkem selfingu oboupohlavných gametofytů tak velké.

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* $n=4$

U self-kompatibilního měřítka (*Mnium*) rostou archegonia a antheridia bok po boku. K samooplození tak může dojít velmi snadno.



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* $n=4$

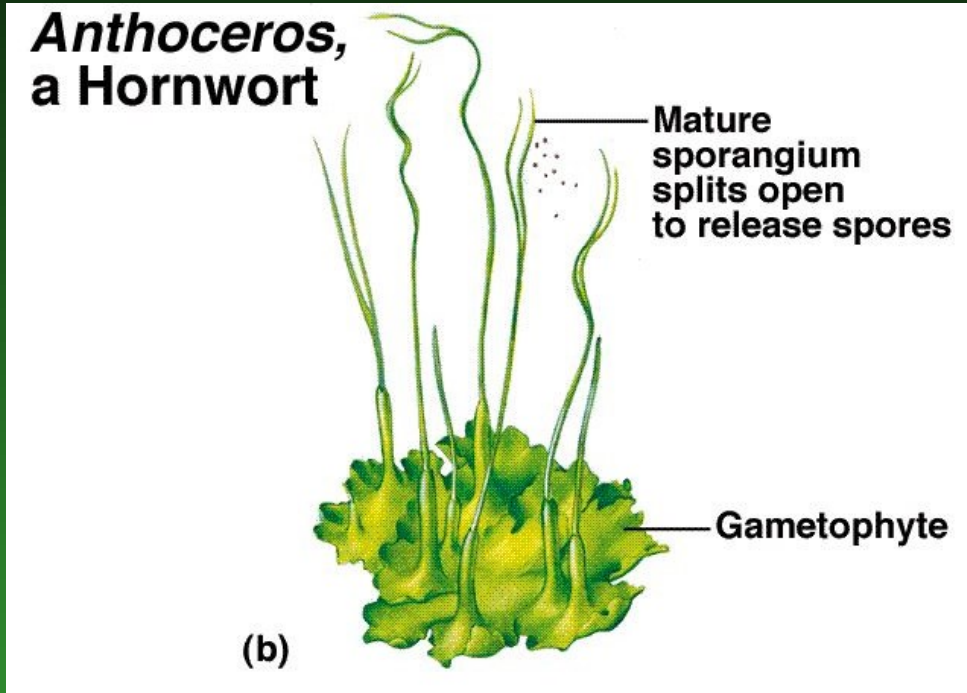
Polyploidie – oproti ostatním vyšším rostlinám vzácněji.

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

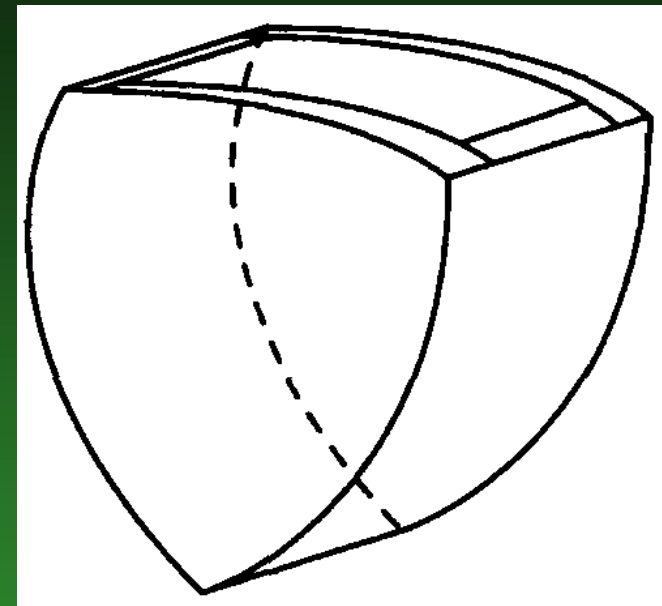
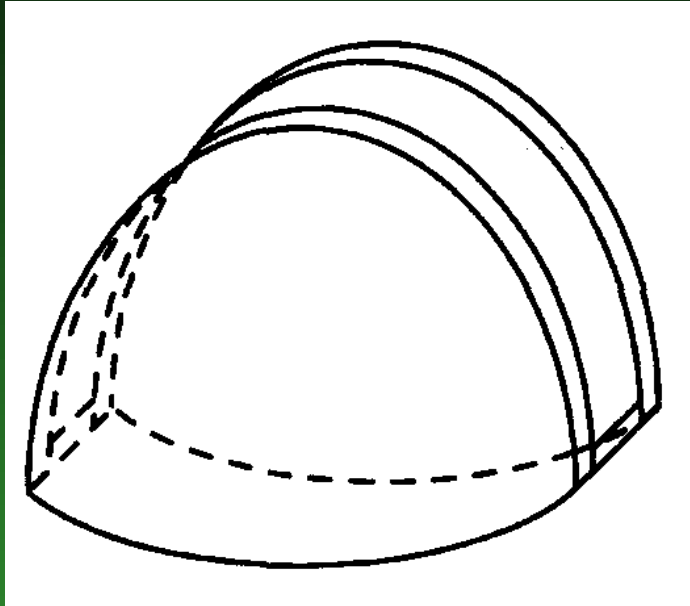


Phaeoceros carolinianus

Gametofyt (i sporofyt)
hlevíků je **drobný** - zpravidla
velikostí nepřesahuje několik
málo centimetrů



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

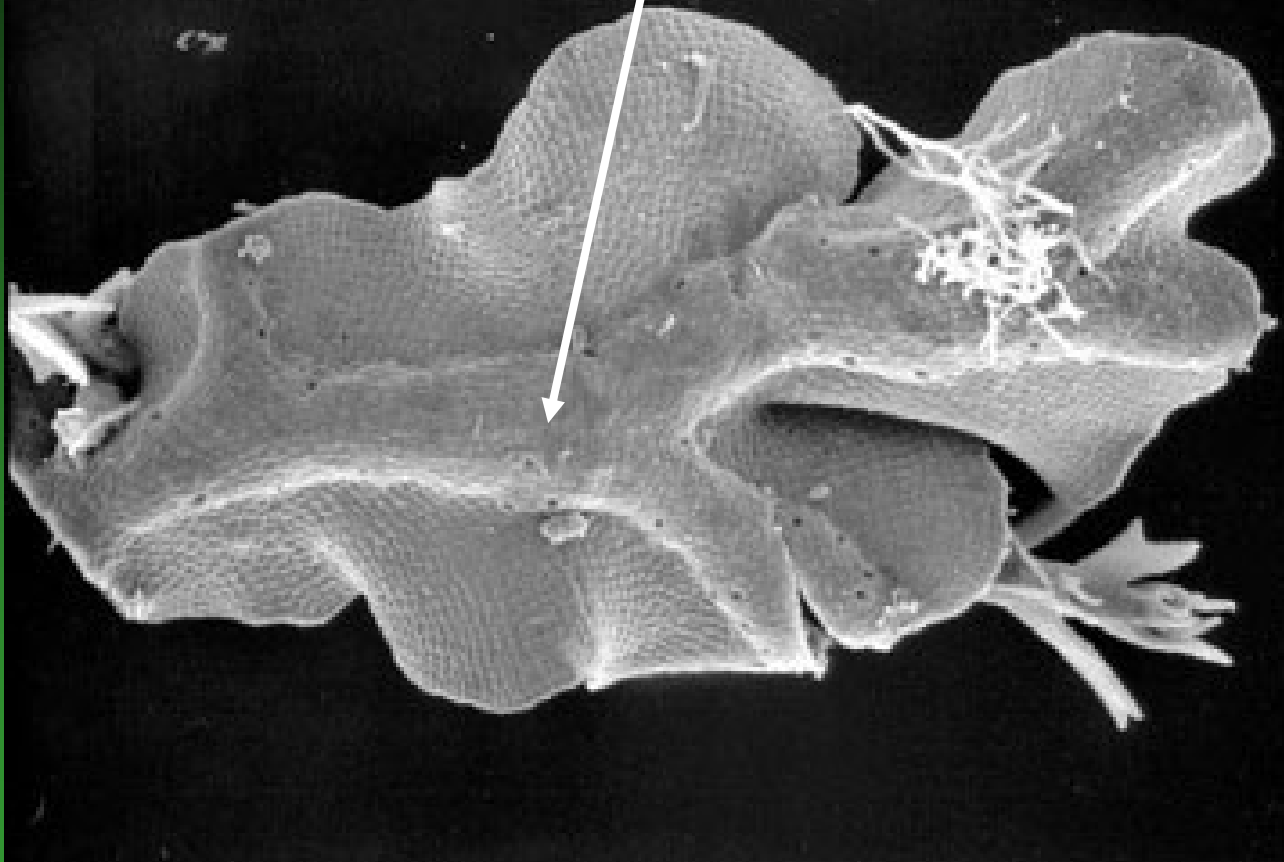


Odděluje tak nové buňky do dvou směrů, čímž vzniká frondózní - plochá stélka.

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!)

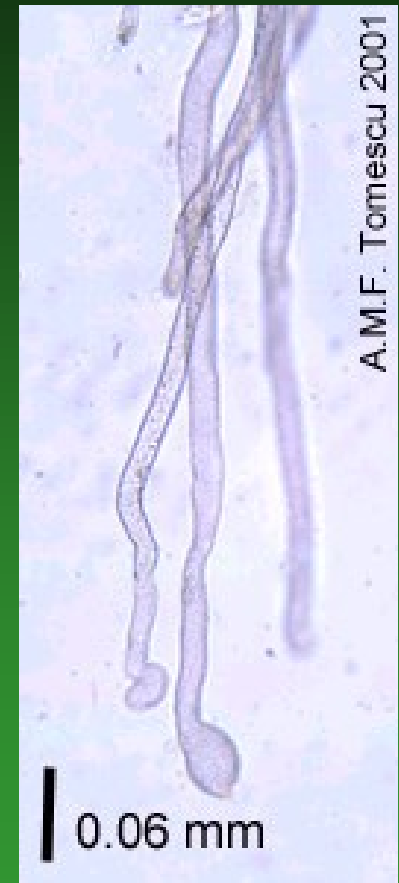
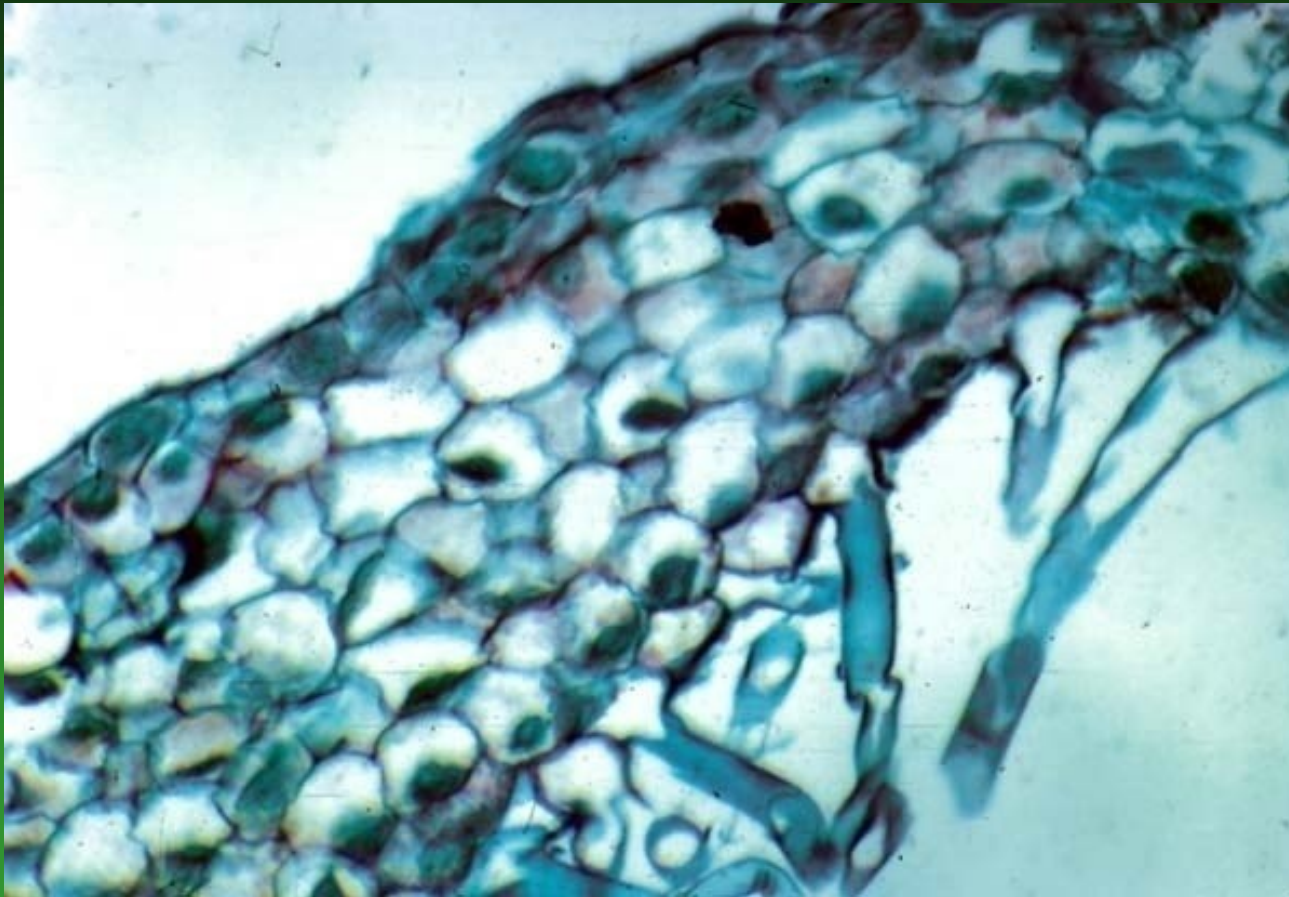
Gametofyt - vidličnatě větvené laloky se zbytnělou střední částí - středním žebrem

Dendroceros tubercularis



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

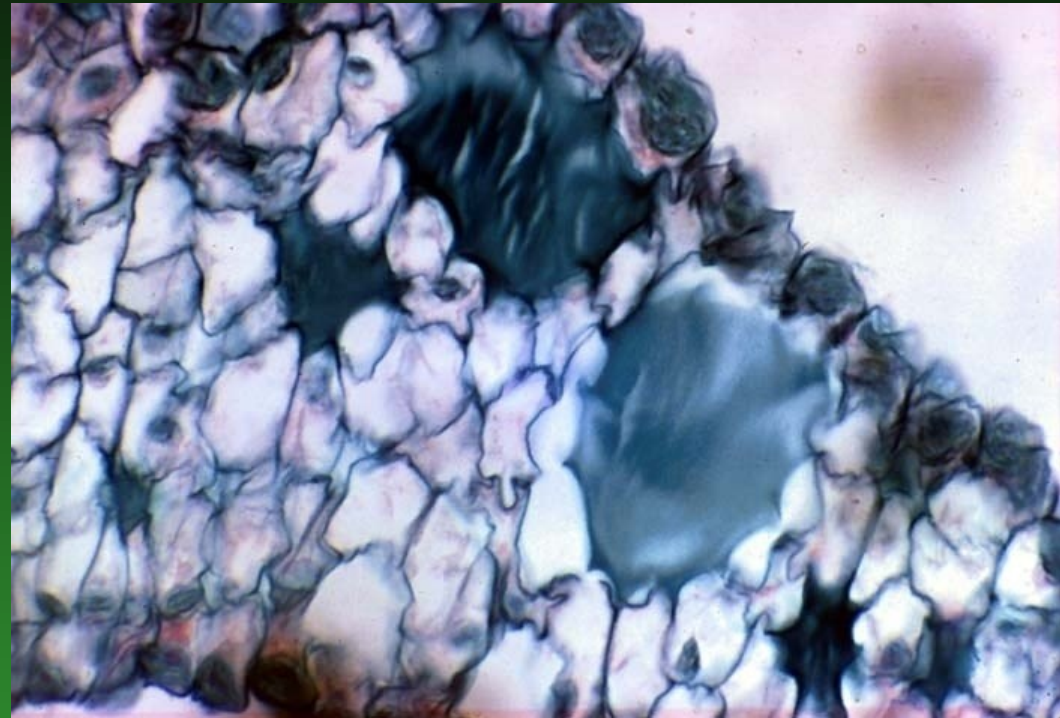
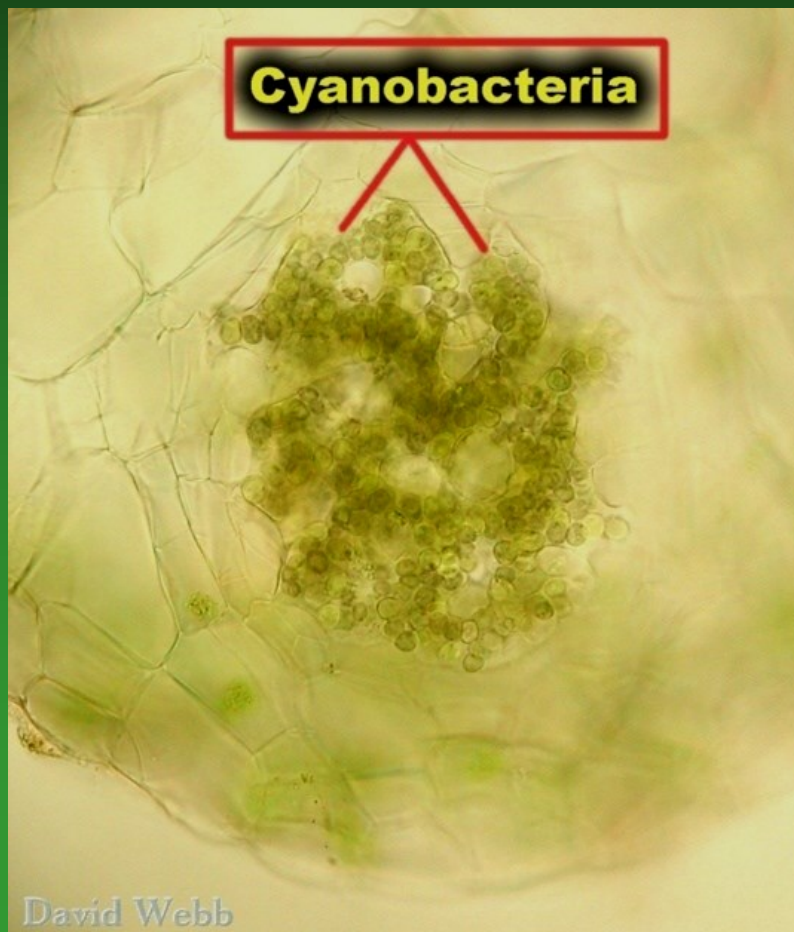
Mohou mít mykorrhizu



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

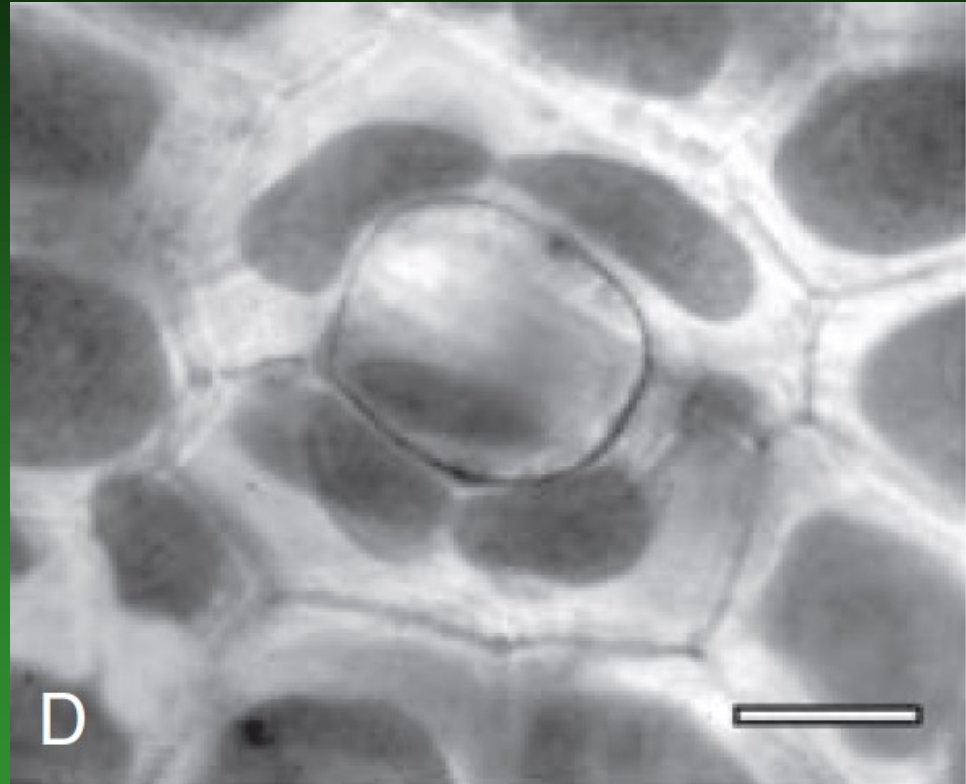
Hlevíky produkují sliz obsahující sacharidy, které podporují růst sinic

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

Megaceros aenigmaticus

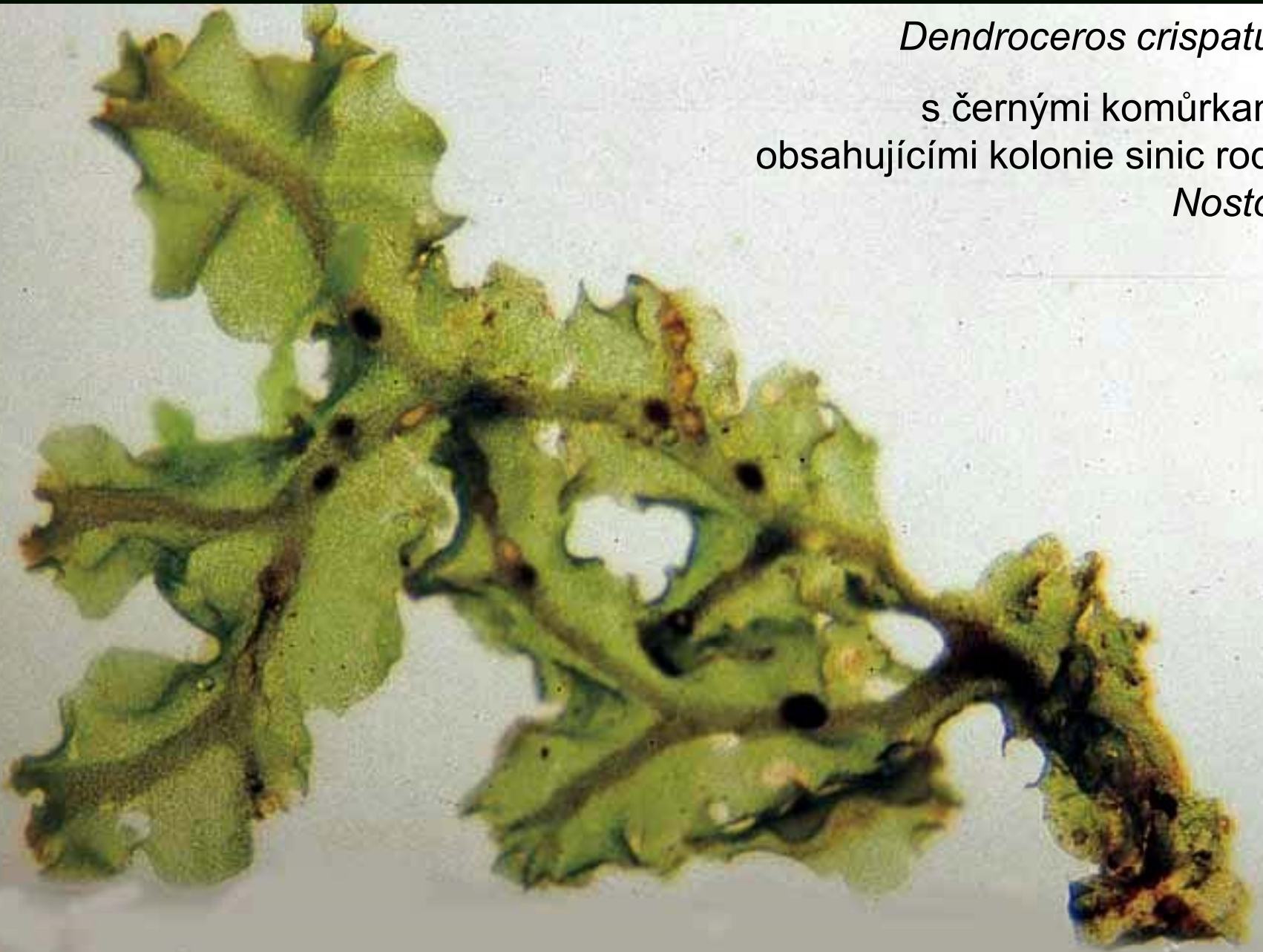
= **homology průduchů**

mechorosty jinak na gametofytu žádné průduchy nemají!



Dendroceros crispatus

s černými komůrkami
obsahujícími kolonie sinic rodu
Nostoc



V buňkách často jediný obrovský chloroplast spojený s pyrenoidem

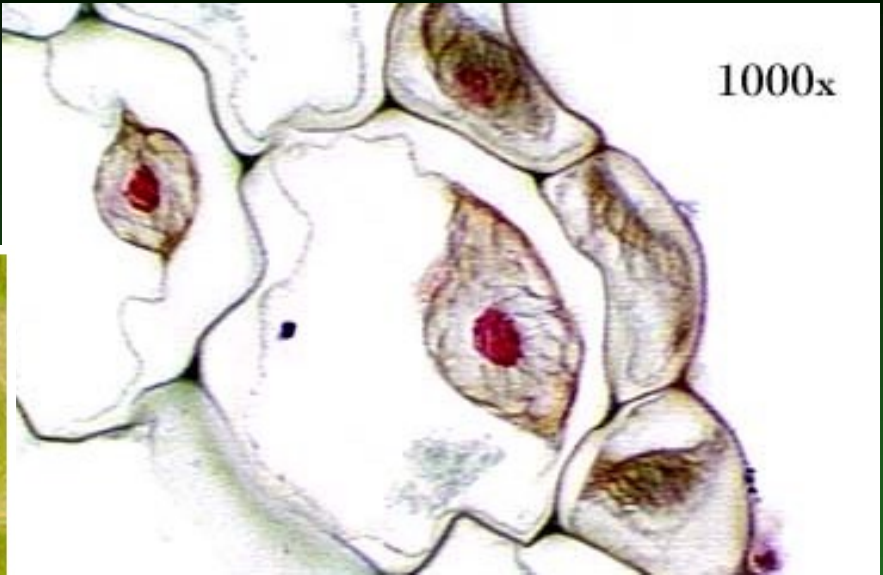


Figure 2. Hornwort cells showing single chloroplast, doughnut-shaped pyrenoid in center, and absence of oil bodies. Photo by Chris Lobban.

Pyrenoid = bílkovinné tělísko, metabolicky aktivní, obsahující RUBISCO.

Řasy pyrenoidy vícekrát v evoluci ztratily. U hlevíků se vyvinuly patrně nezávisle *de novo*.

V buňkách často jediný obrovský chloroplast spojený s pyrenoidem



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

Pyrenoid = bílkovinné tělísko, metabolicky aktivní, obsahující RUBISCO.

Řasy pyrenoidy vícekrát v evoluci ztratily. U hlevíků se vyvinuly patrně nezávisle *de novo*.

V buňkách často jediný obrovský chloroplast spojený s pyrenoidem



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

Pyrenoid = bílkovinné tělísko, metabolicky aktivní, obsahující RUBISCO.

Řasy pyrenoidy vícekrát v evoluci ztratily. U hlevíků se vyvinuly patrně nezávisle *de novo*.



Hlevíky mohou mít vzácně i dva a zcela výjimečně až osm chloroplastů na buňku, zatímco

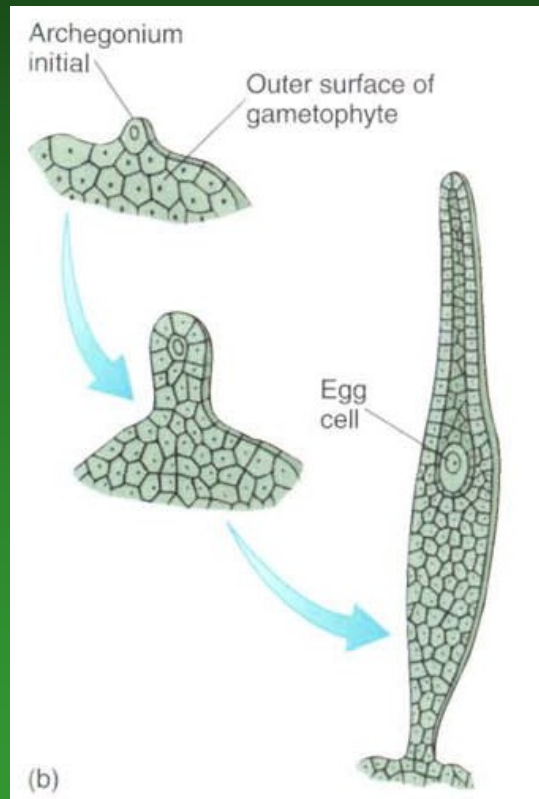
játrovky a mechy jich mají vždy mnoho →

chloroplasty v
buňkách
lístku mechu
*Mnium
stellare*

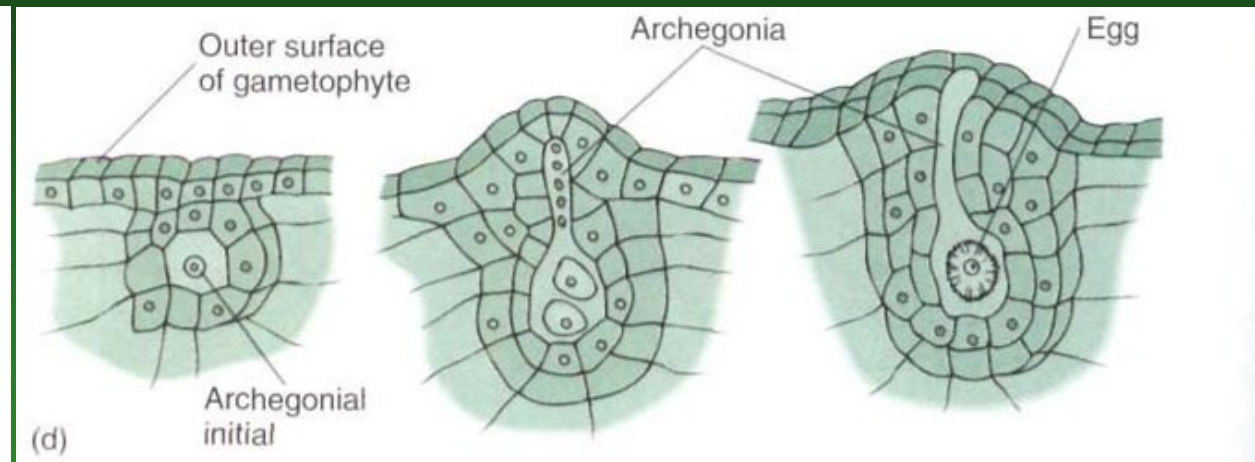


Vývoj archegonií – **endogenní** – jiný než u ostatních mechorostů a cévnatých rostlin které tvoří archegonia exogenně

exogenní vznik archegonií
u mechů, jätrovek a jiných
rostlin

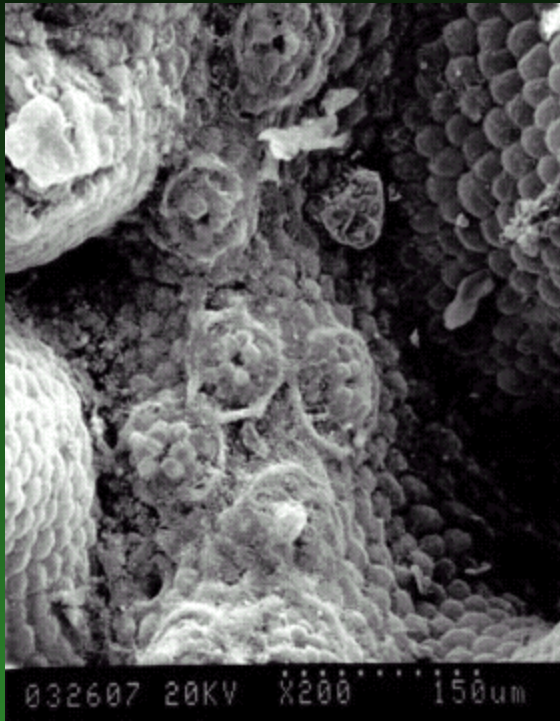


endogenní vznik archegonií **u hlevíků**



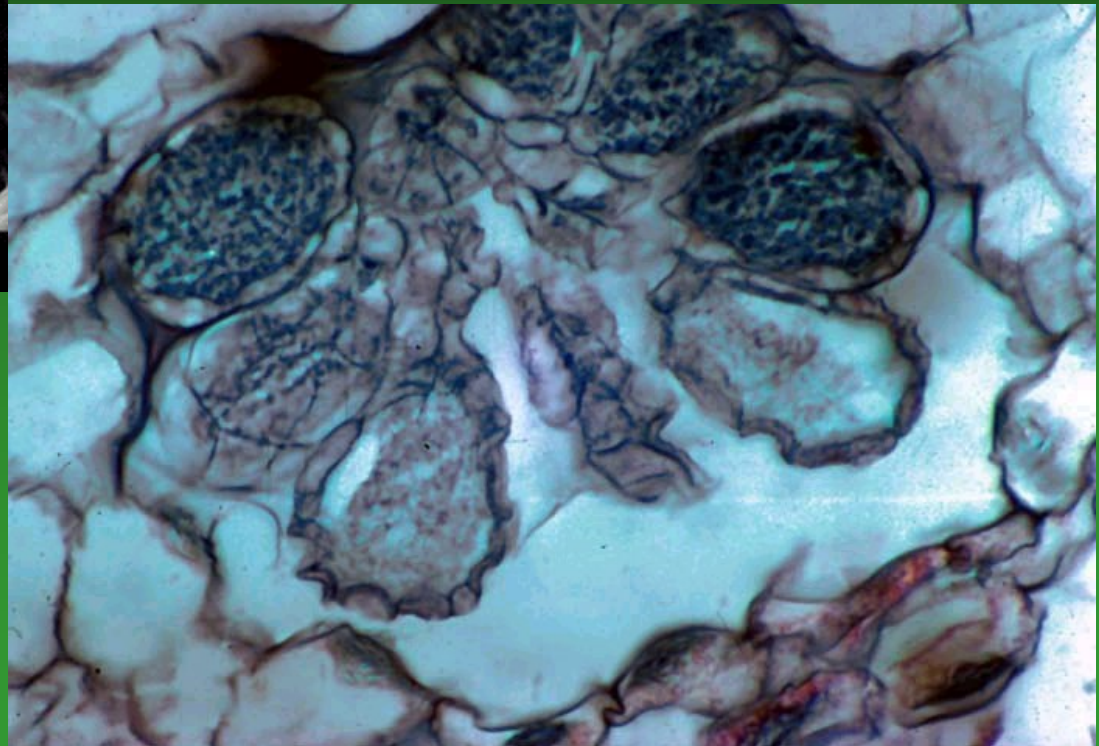
Archegonia zanořená na povrch
horní strany stélky ústí jen jejich
krčky

Anthoceros crispulus



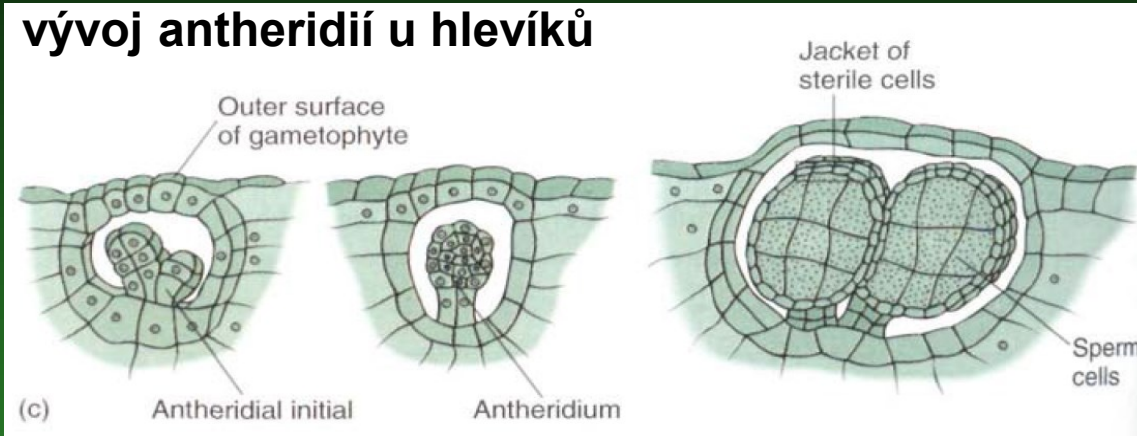
*Dendroceros
tubercularis*

někdy až po 25
ve shlucích



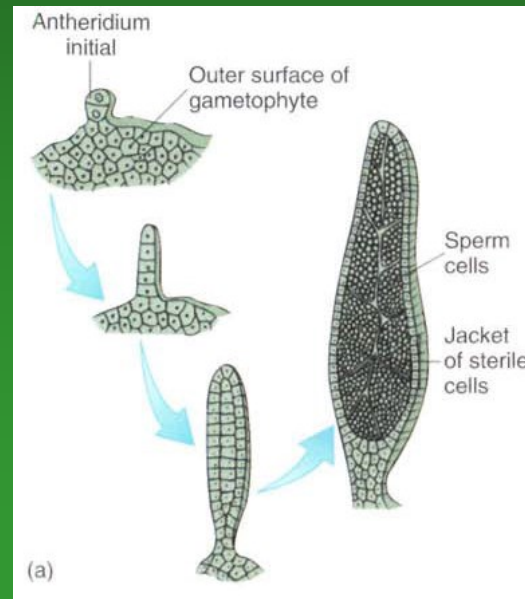
Antheridia — ve skupinkách v dutinkách uvnitř stélky,
zakládají se také endogenně – skupinově v nediferencované
 komůrce (podobné jaké jsou po zeslizovatění osídleny sinicemi)

vývoj antheridií u hlevíků

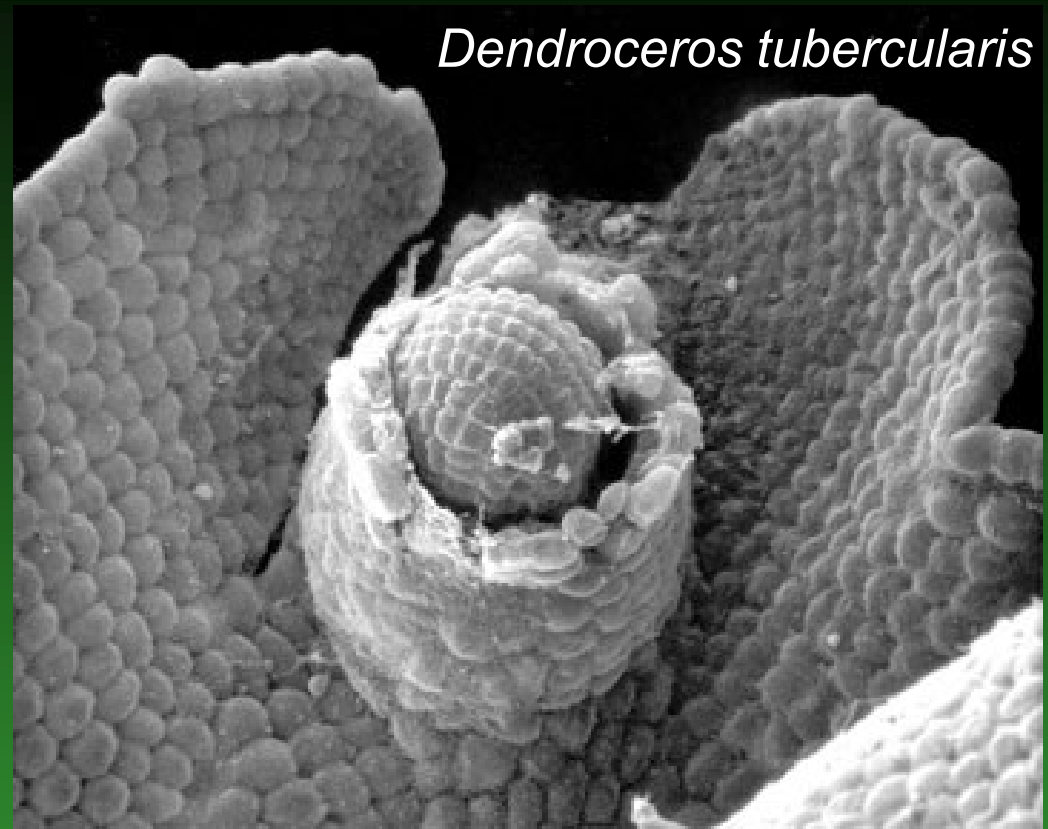
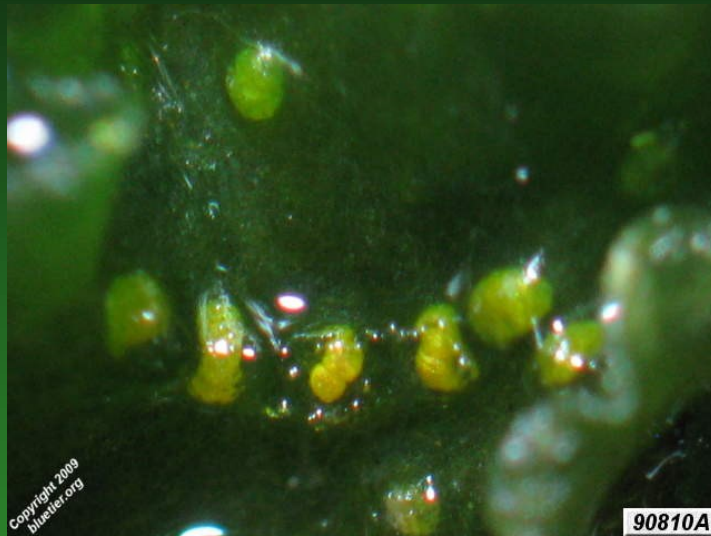


hlevíky se tak liší od všech ostatních terestrických rostlin, které mají antheridia exogenní – vznikající z jedné buňky povrchové

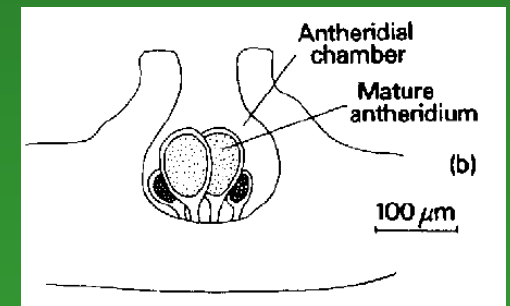
vývoj antheridií u mechů, játrovek a jiných rostlin



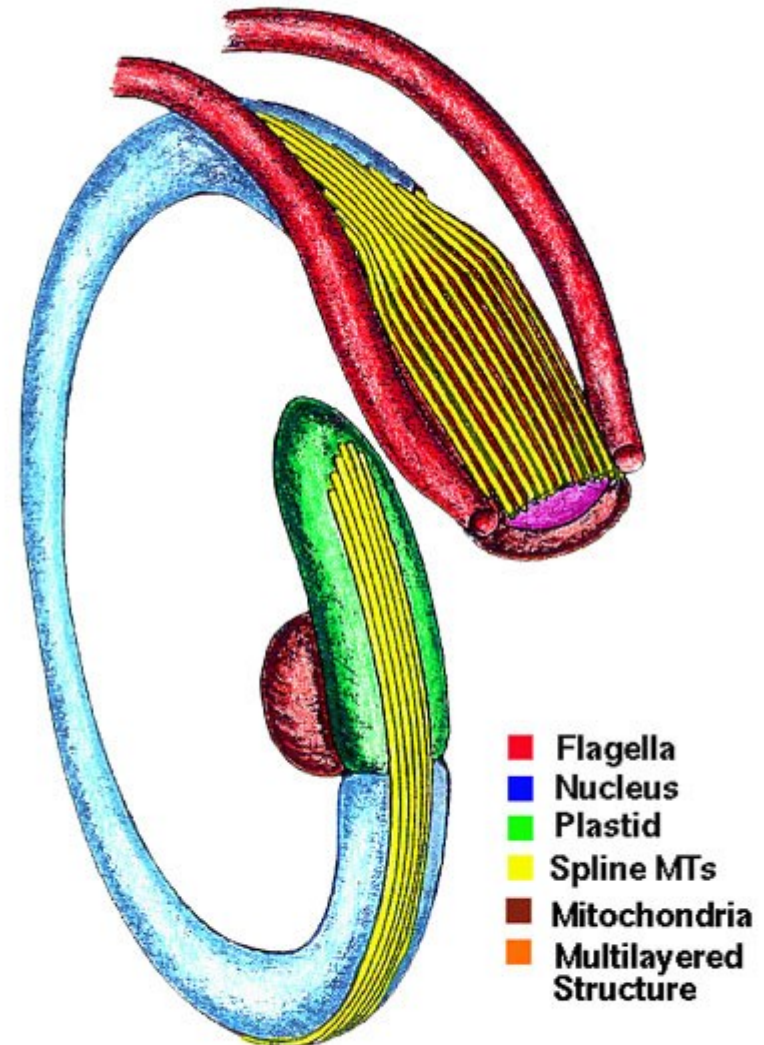
Při dozrání antheridií praská stélka nad antheridiovou komůrkou, takže antheridia vyčnívají na povrch stélky



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



Hlevíky mají **souměrně umístěné bičíky** na spermatozoidech



Notothylas orbicularis

Sporofyt

hlevíků bez sety

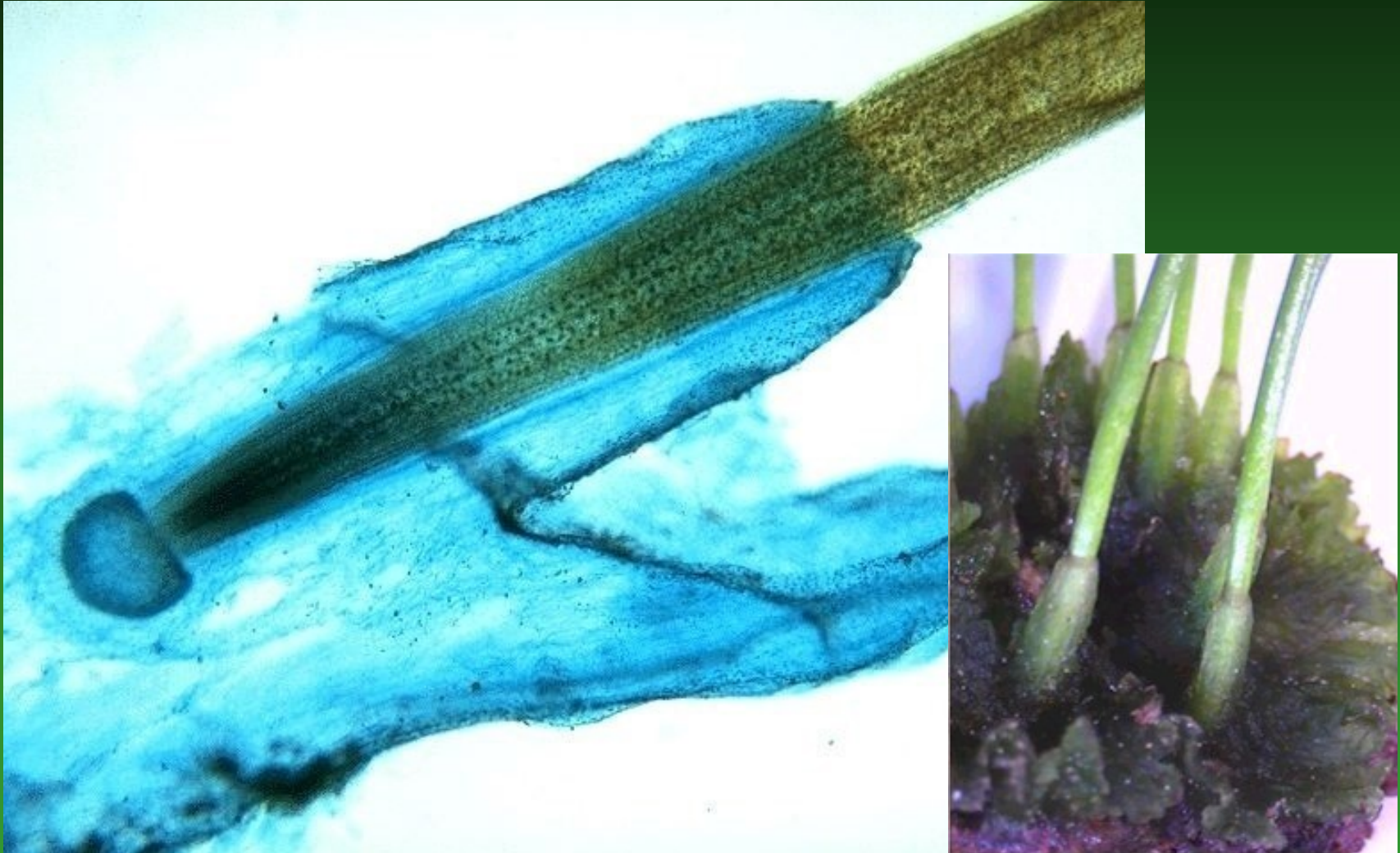
Tobolka protáhlá,
v počátečních
fázích zelená.



Drobná, často jen o
málo delší než 1 cm



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



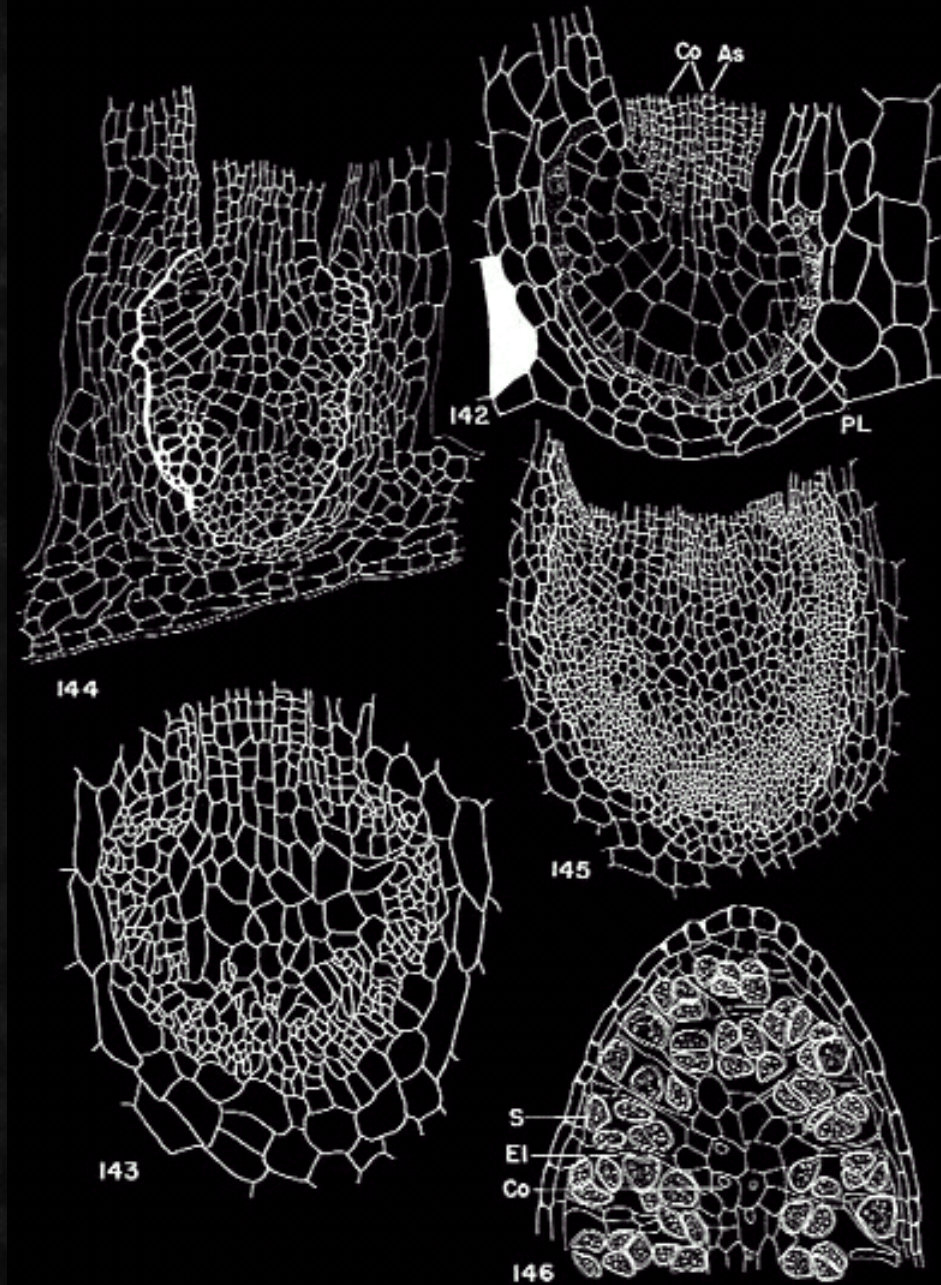
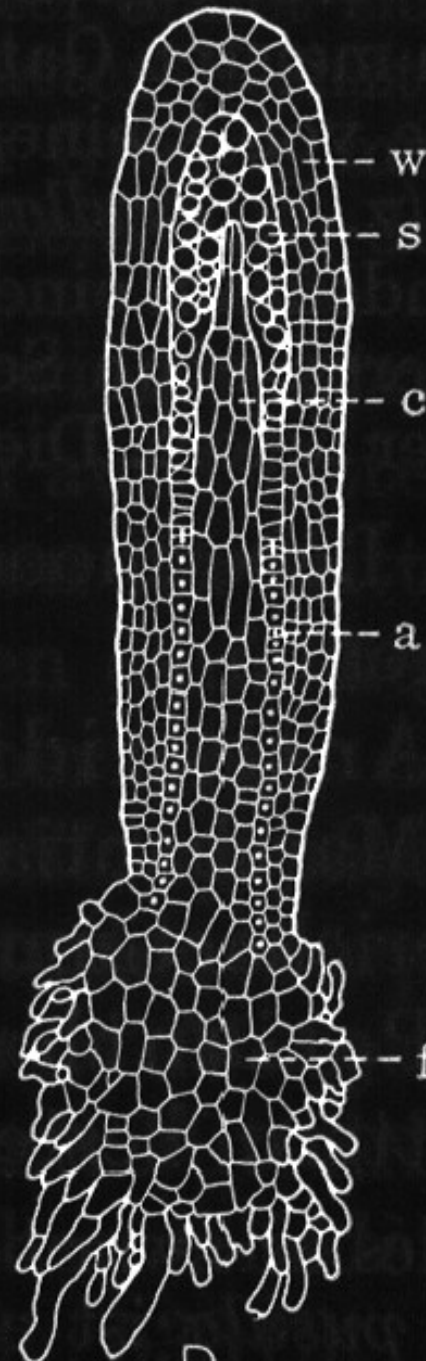
Rozhraní mezi
nohou a
gametofytem

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

střední sloupek (*columella*)

2 chlopně



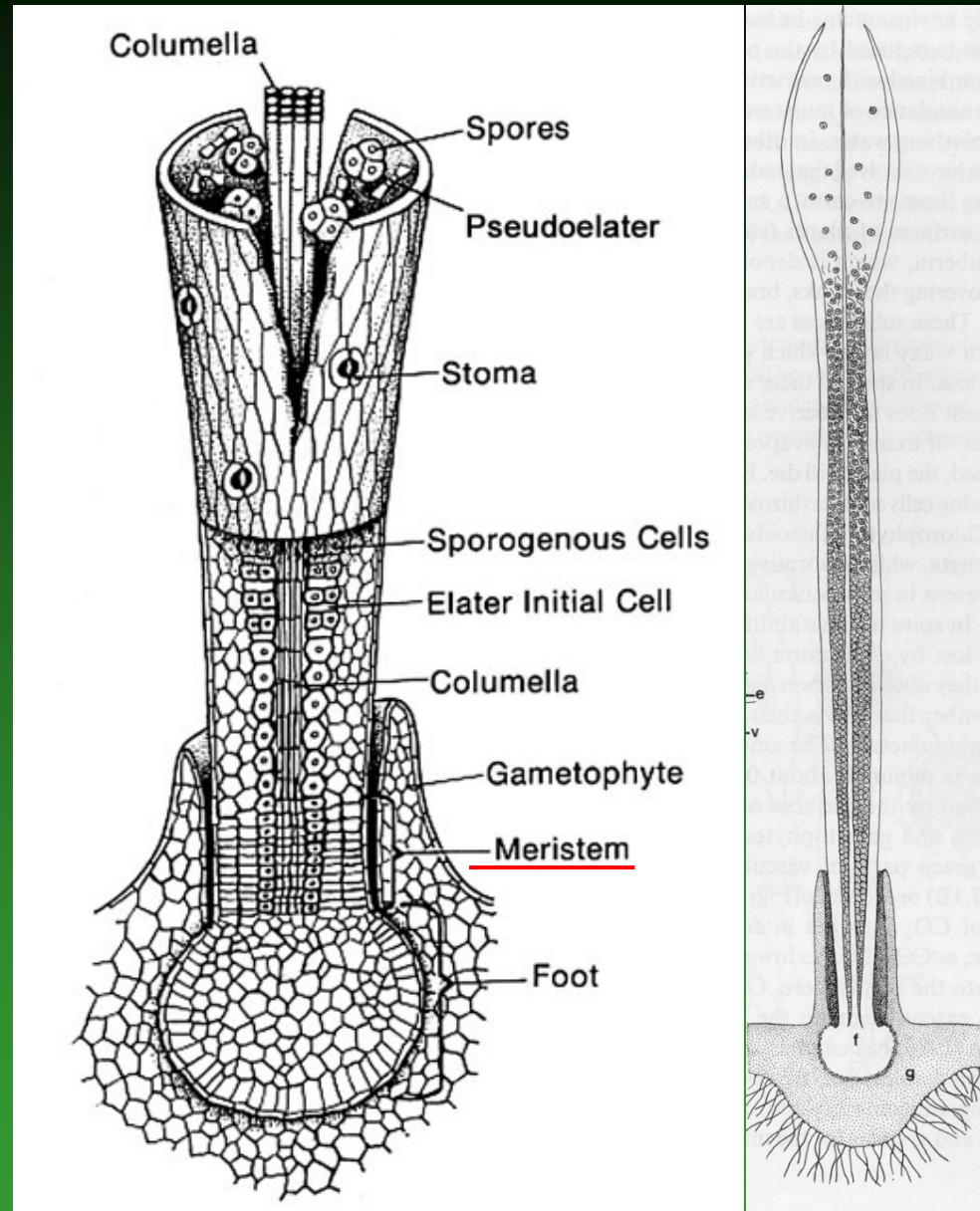
*Dendroceros
crispatus*

*Megaceros
flagellaris*

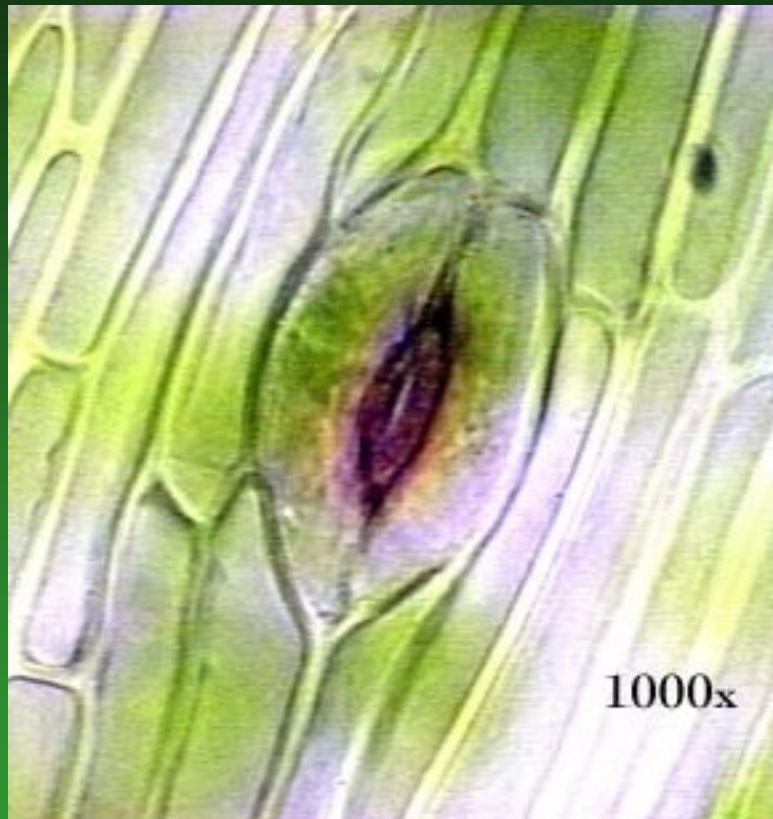
Na bázi tobolky **interkalární meristém** = kontinuální růst tobolky.

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

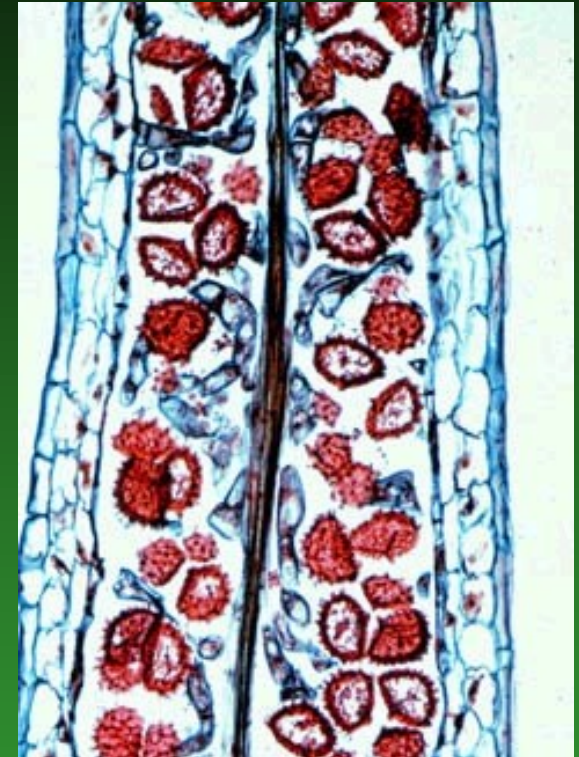
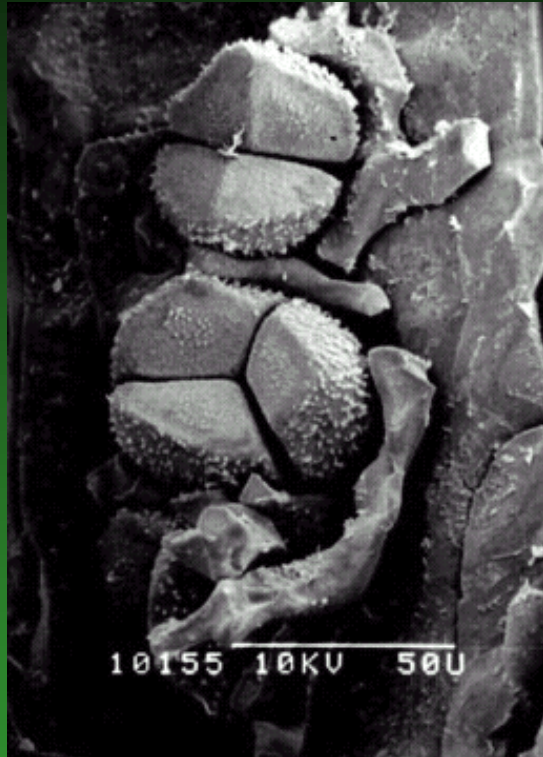
Spóry se z jedné tobolky šíří poměrně dlouhou dobu.



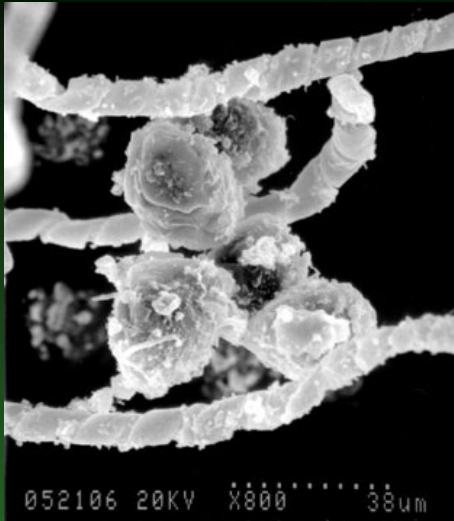
Epidermis tobolky hlevíků má často **pravé průduchy** a **kutikulu**



Spóry hlevíků triletní



Phaeoceros carolinianus

Pseudoelaterium *Megaceros flagellaris*

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

Hlevíky spory : pseudoelaterium = **1:1**

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

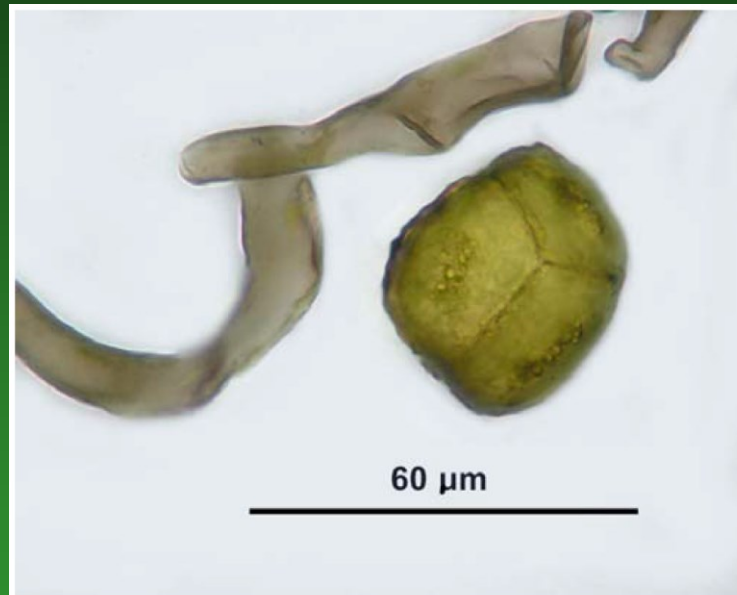


Figure 10. *Phaeoceros* spore and pseudoelaterium. Photo by David H. Wagner, scale modified by Janice Glime.

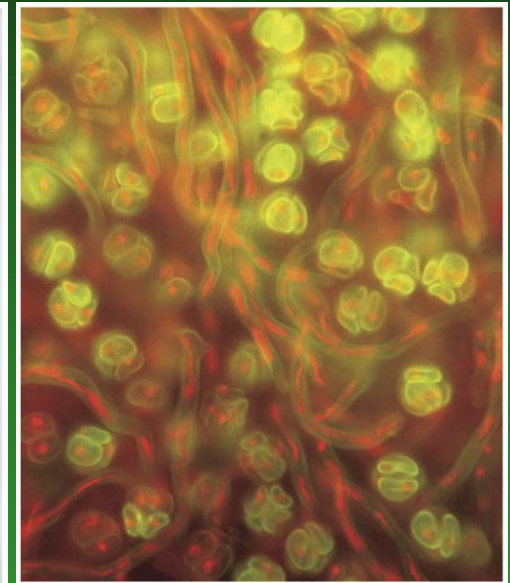
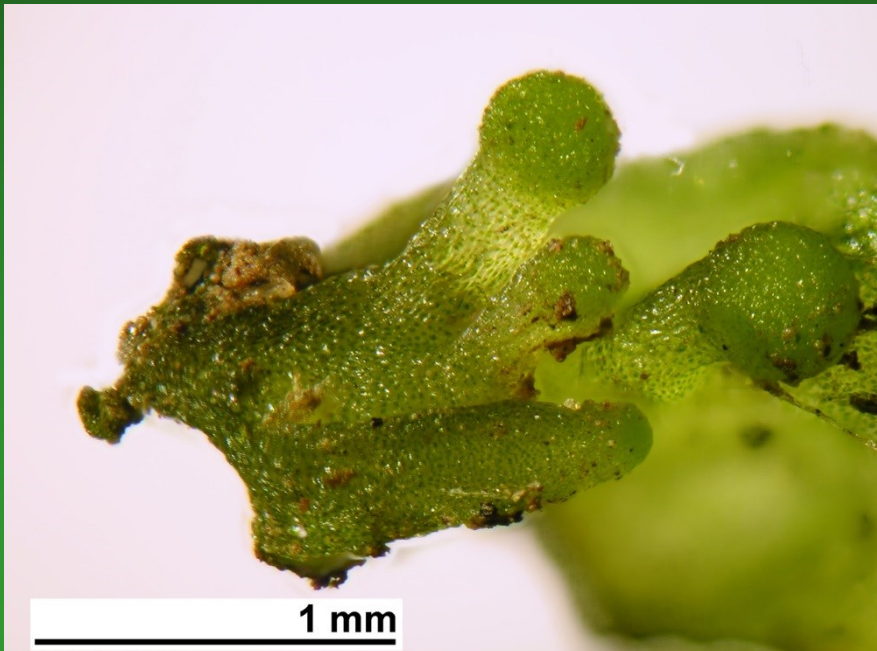
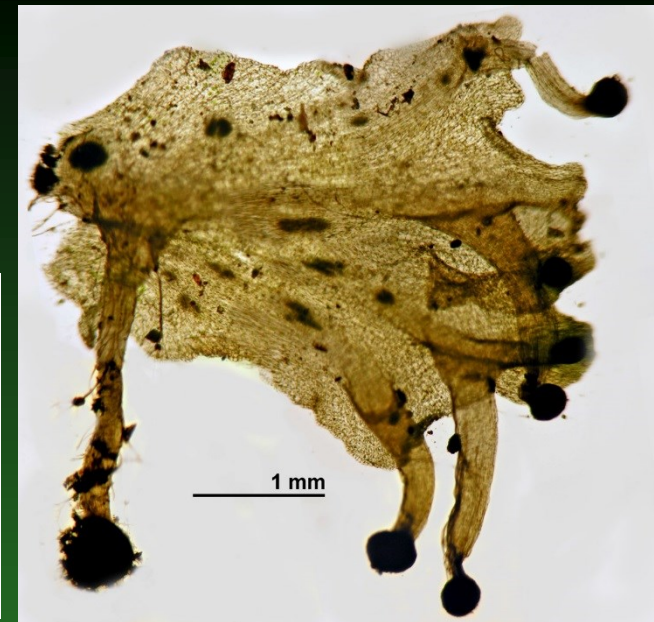
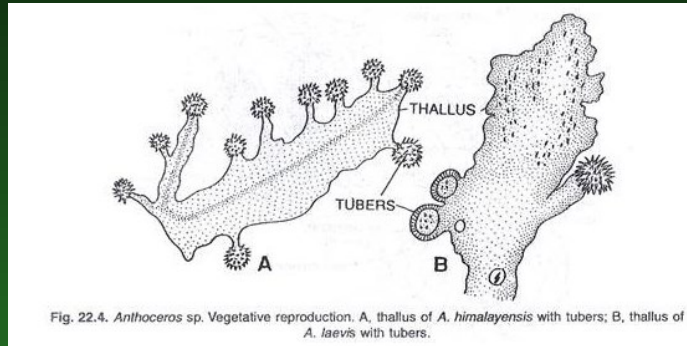


Figure 11. *Leiosporoceros dussii* spores and pseudoelateria using fluorescence microscopy. Note the absence of spiral thickenings in the elaters. Photo by Andrew Blackwell, and Juan Carlos Villarreal A., Southern Illinois University.

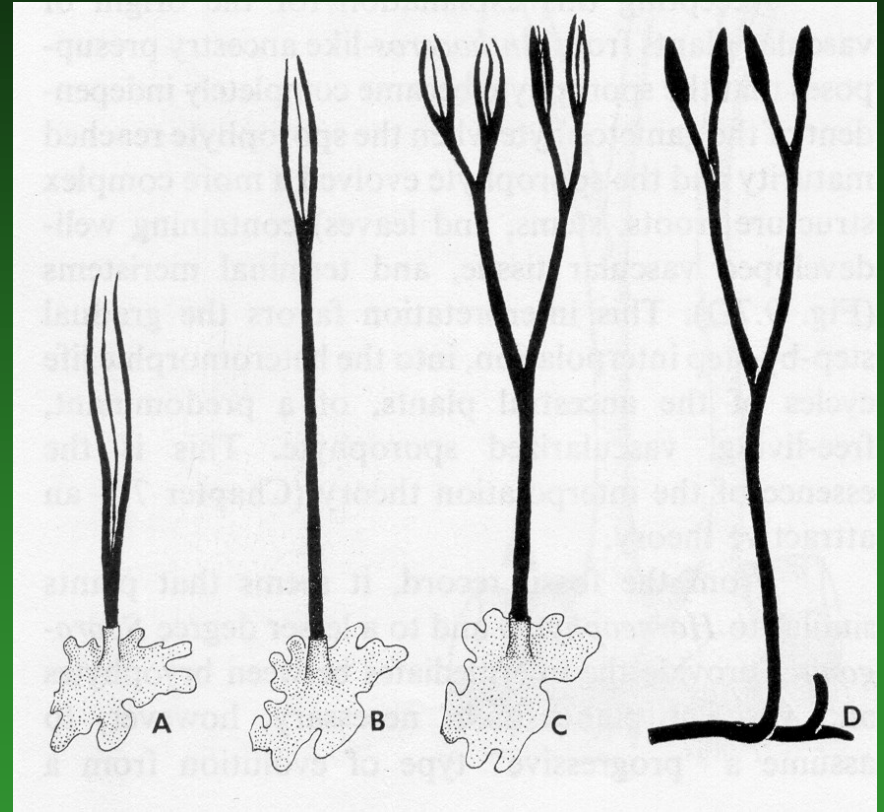
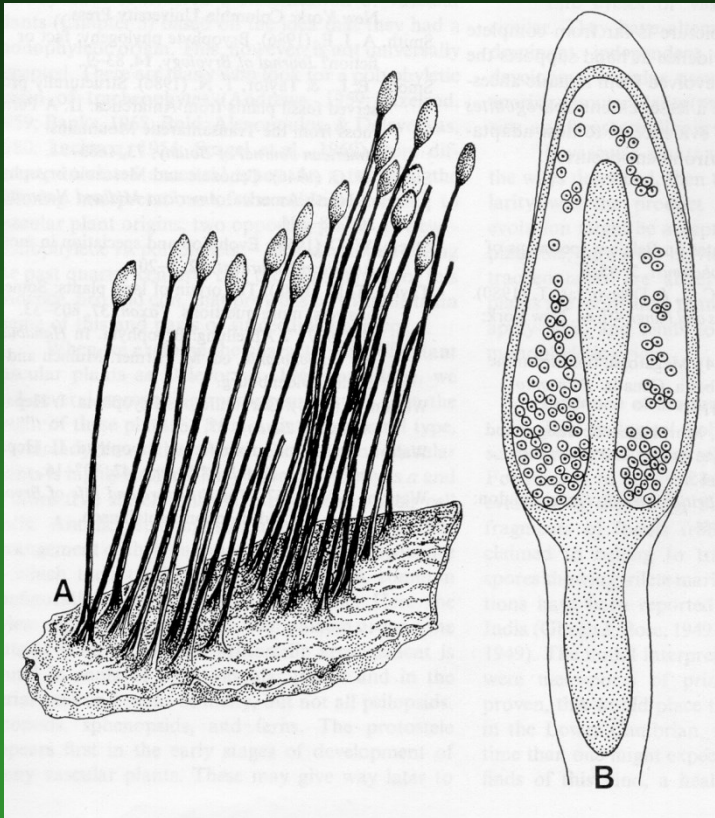
Kromě hlevíků a játrovek nemají podobné struktury žádné jiné výtrusné vyšší rostliny

Vegetativní rozmnožování hlevíků „hlízky“

Rozmnožovací tělíska u
Phymatoceros bulbiculosus

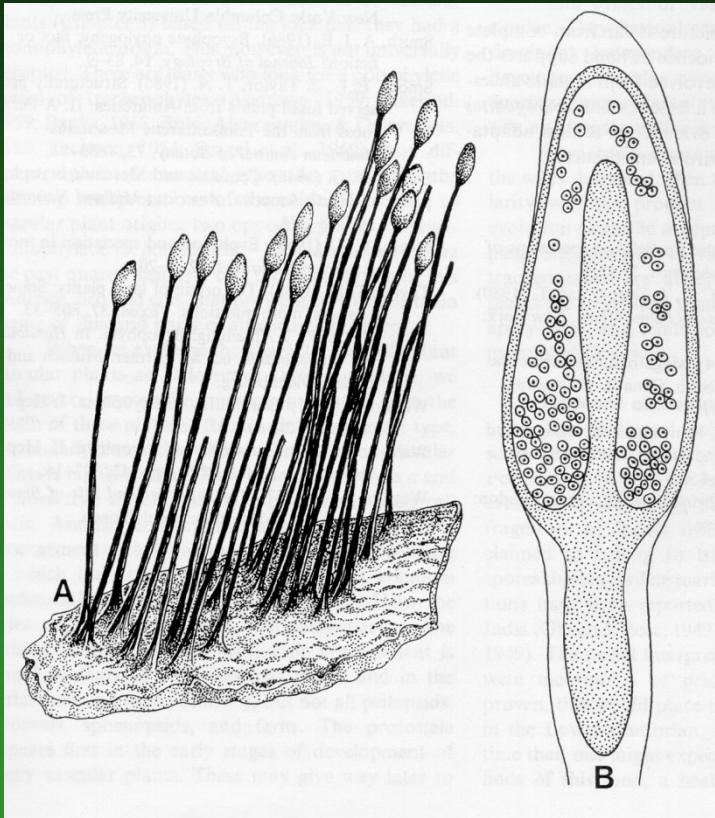


Fosilním dokladem hlevíků by mohl být spodnodevonský – **Sporogonites exuberans**

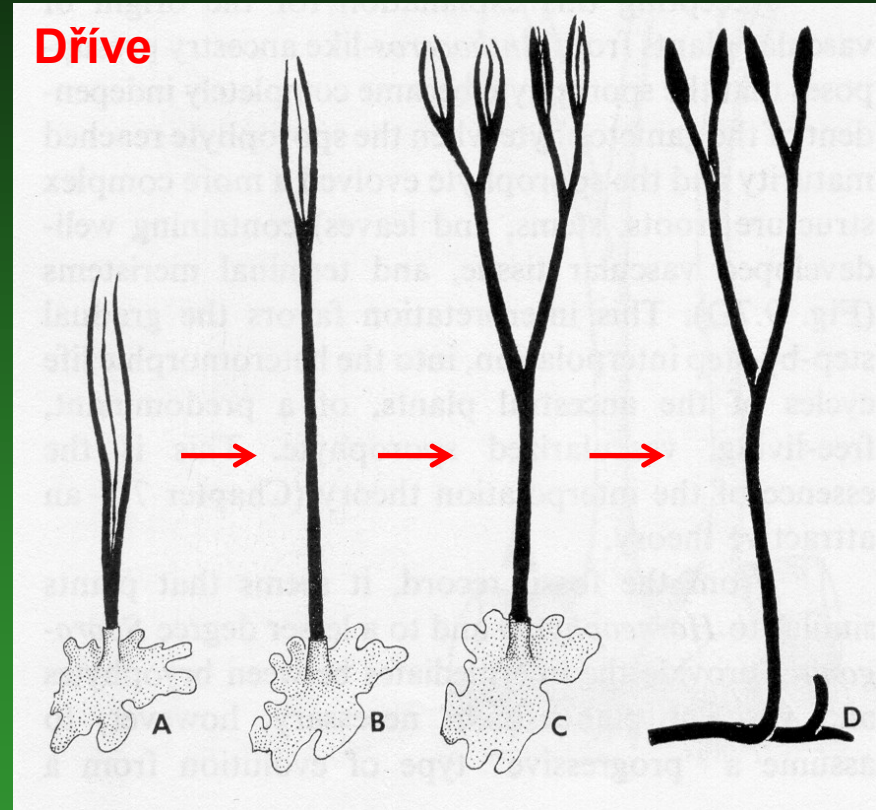


Sporogonites má podlouhle elipsoidní sporangia opatřená sloupkem

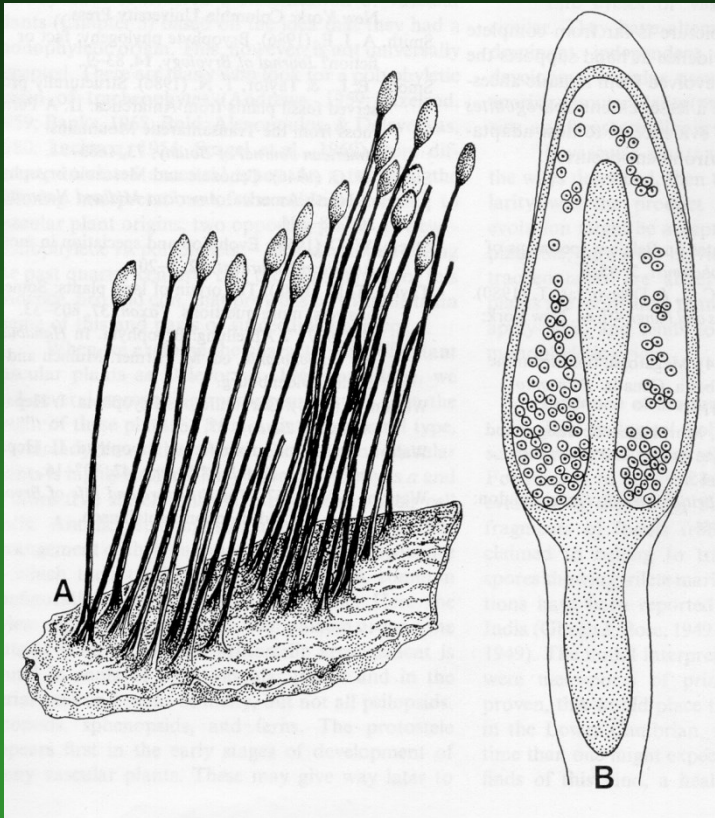
Fosilním dokladem hlevíků by mohl být spodnodevonský – **Sporogonites exuberans**



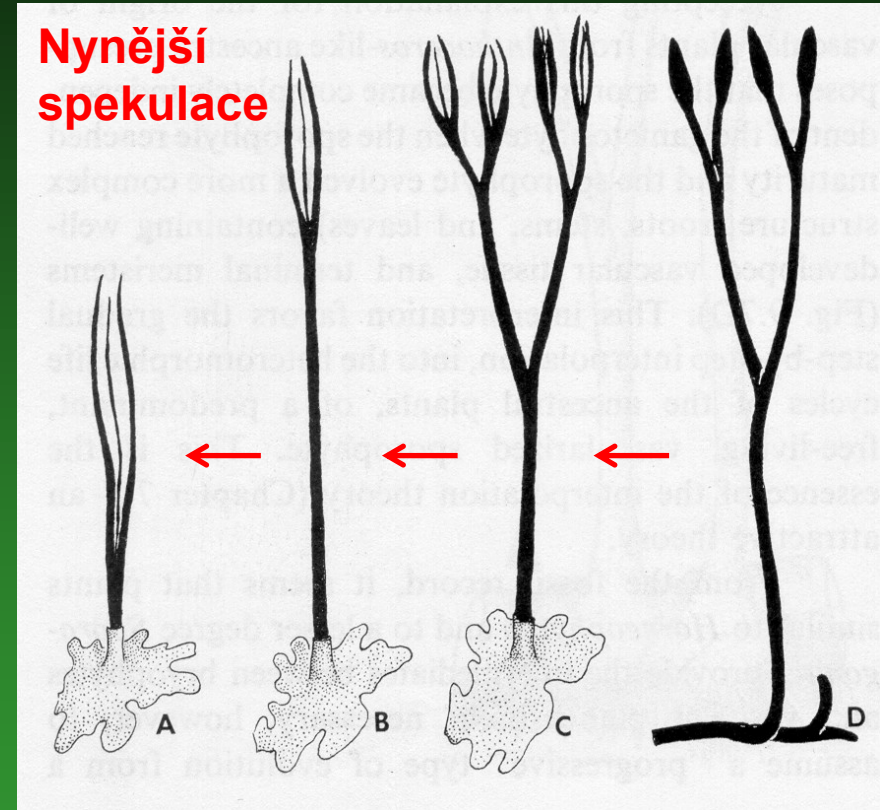
Sporogonites má podlouhle elipsoidní sporangia opatřená sloupkem



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.

