



Fylogeneze a diverzita vyšších rostlin

Mechorosty

Petr Bureš



evropský
sociální
fond v ČR



EVROPSKÁ UNIE



MINISTERSTVO ŠKOLSTVÍ,
MLÁDEŽE A TĚLOVÝCHOVY



OP Vzdělávání
pro konkurenceschopnost



INVESTICE DO ROZVOJE VZDĚLÁVÁNÍ

Mechorosty

hlevíky



Hornworts

játrovky



Liverworts

mechy



Mosses

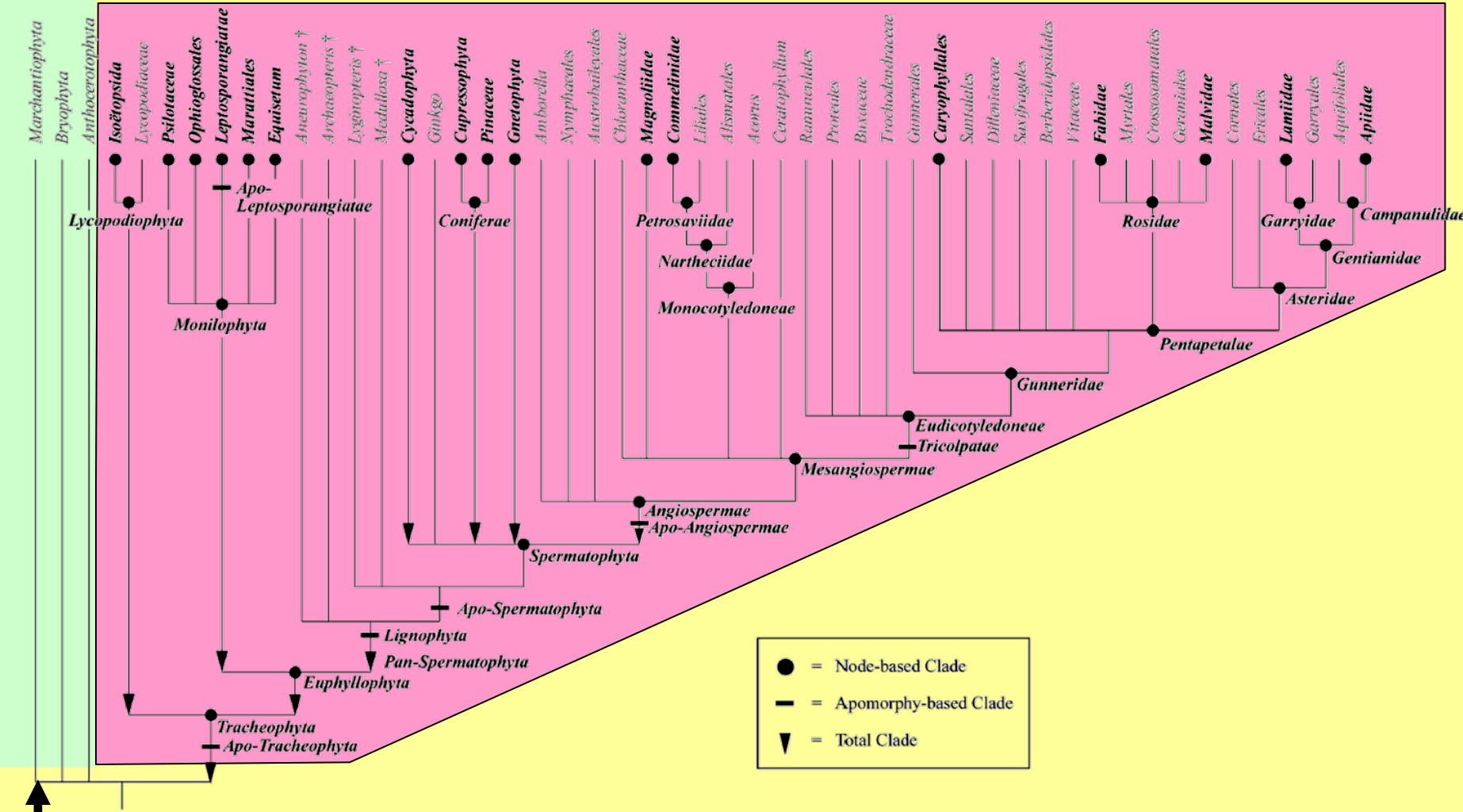
3 oddělení

játrovky (*Marchantiophyta*)

hlevíky (*Anthocerothyta*)

mechy (*Bryophyta*)

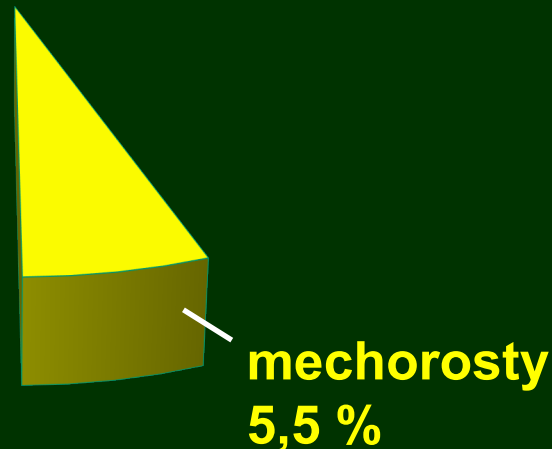
Tři samostatné větve v sesterské pozici ke zbytku vyšších rostlin



470 miliónů let

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

Podíl mechorostů na druhové diverzitě vyšších rostlin



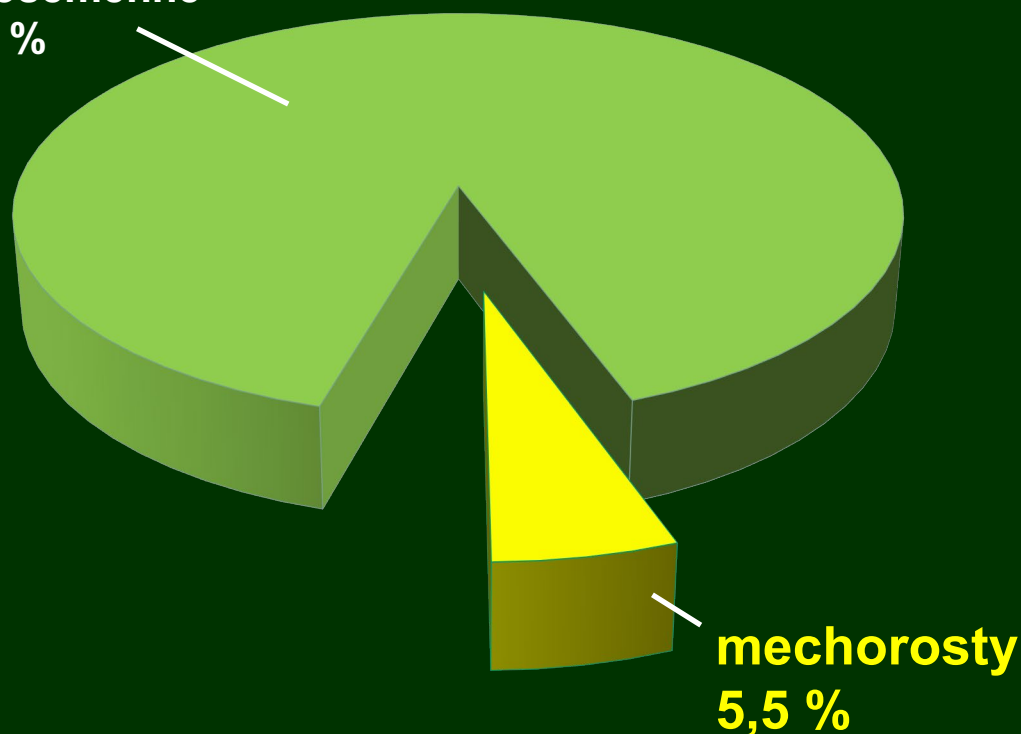
Počty popsáných druhů

| | |
|-------------------|---------------|
| mechorosty | 16 240 |
| plavuně | 1 260 |
| monilofyty | 11 000 |
| nahosemenné | 1 020 |
| krytosemenné | 268 600 |

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

Podíl mechorostů na druhové diverzitě vyšších rostlin

krytosemenné
90,1 %

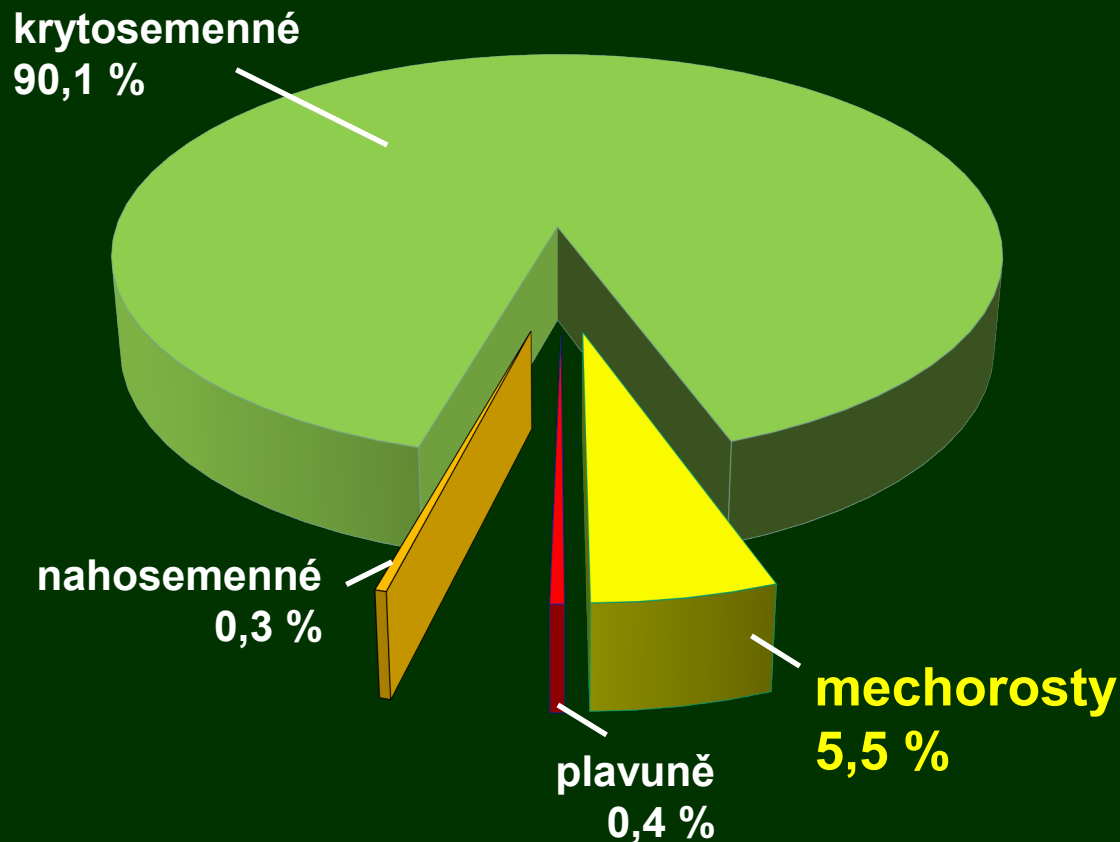


Počty popsáných druhů

| | |
|-------------------|---------------|
| mechorosty | 16 240 |
| plavuně | 1 260 |
| monilofyty | 11 000 |
| nahosemenné | 1 020 |
| krytosemenné | 268 600 |

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

Podíl mechorostů na druhové diverzitě vyšších rostlin

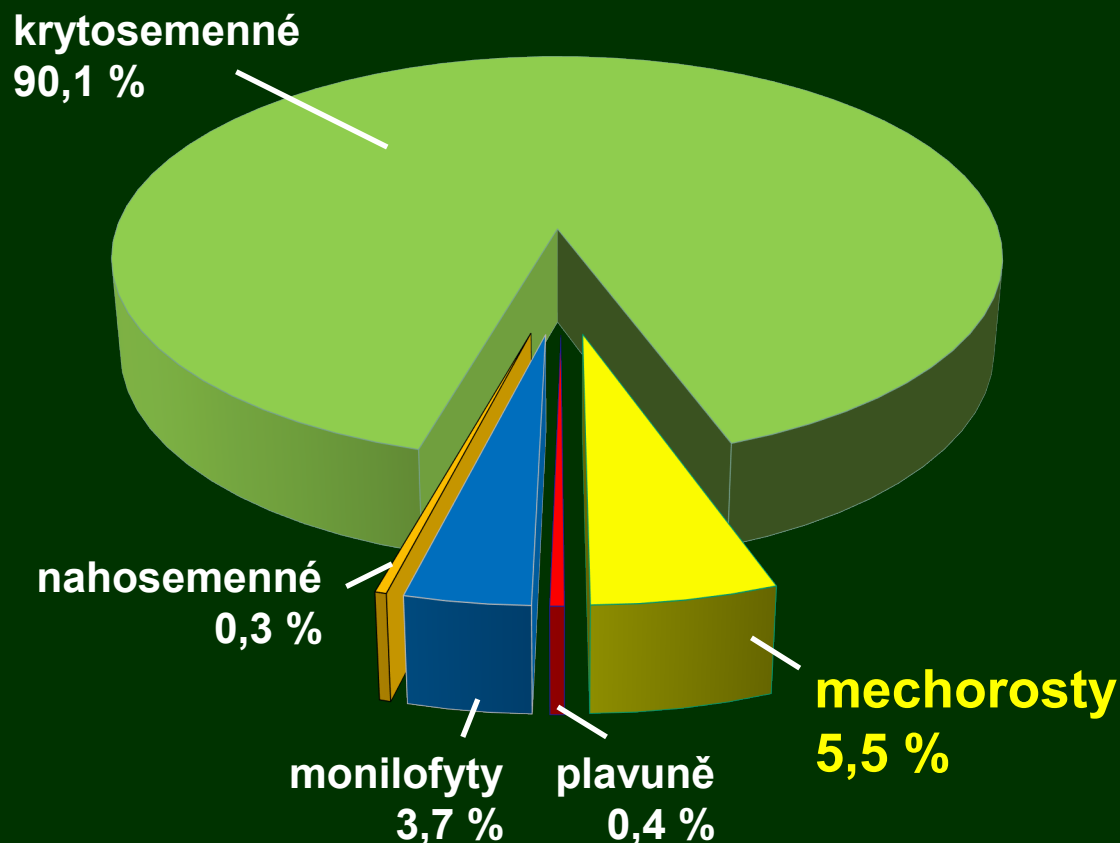


Počty popsáných druhů

| | |
|-------------------|---------------|
| mechorosty | 16 240 |
| plavuně | 1 260 |
| monilofyty | 11 000 |
| nahosemenné | 1 020 |
| krytosemenné | 268 600 |

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

Podíl mechorostů na druhové diverzitě vyšších rostlin

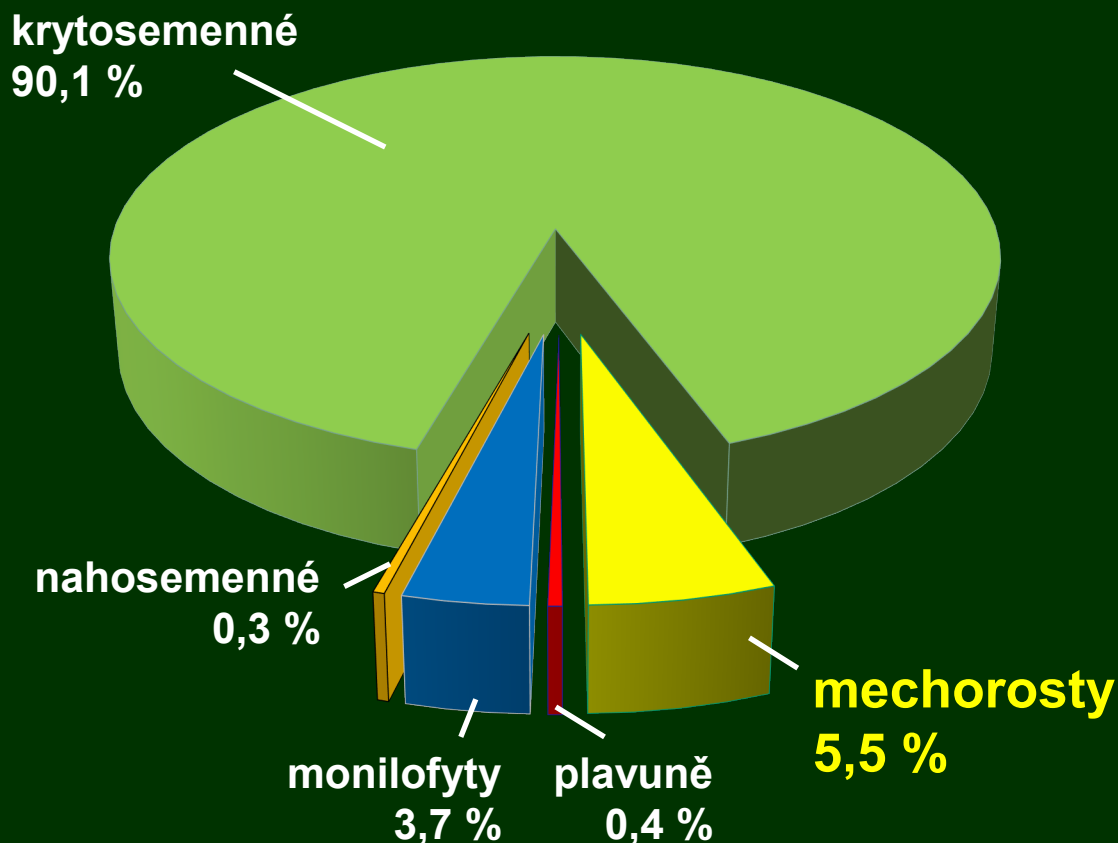


Počty popsáných druhů

| | |
|-------------------|---------------|
| mechorosty | 16 240 |
| plavuně | 1 260 |
| monilofyty | 11 000 |
| nahosemenné | 1 020 |
| krytosemenné | 268 600 |

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

Podíl mechorostů na druhové diverzitě vyšších rostlin

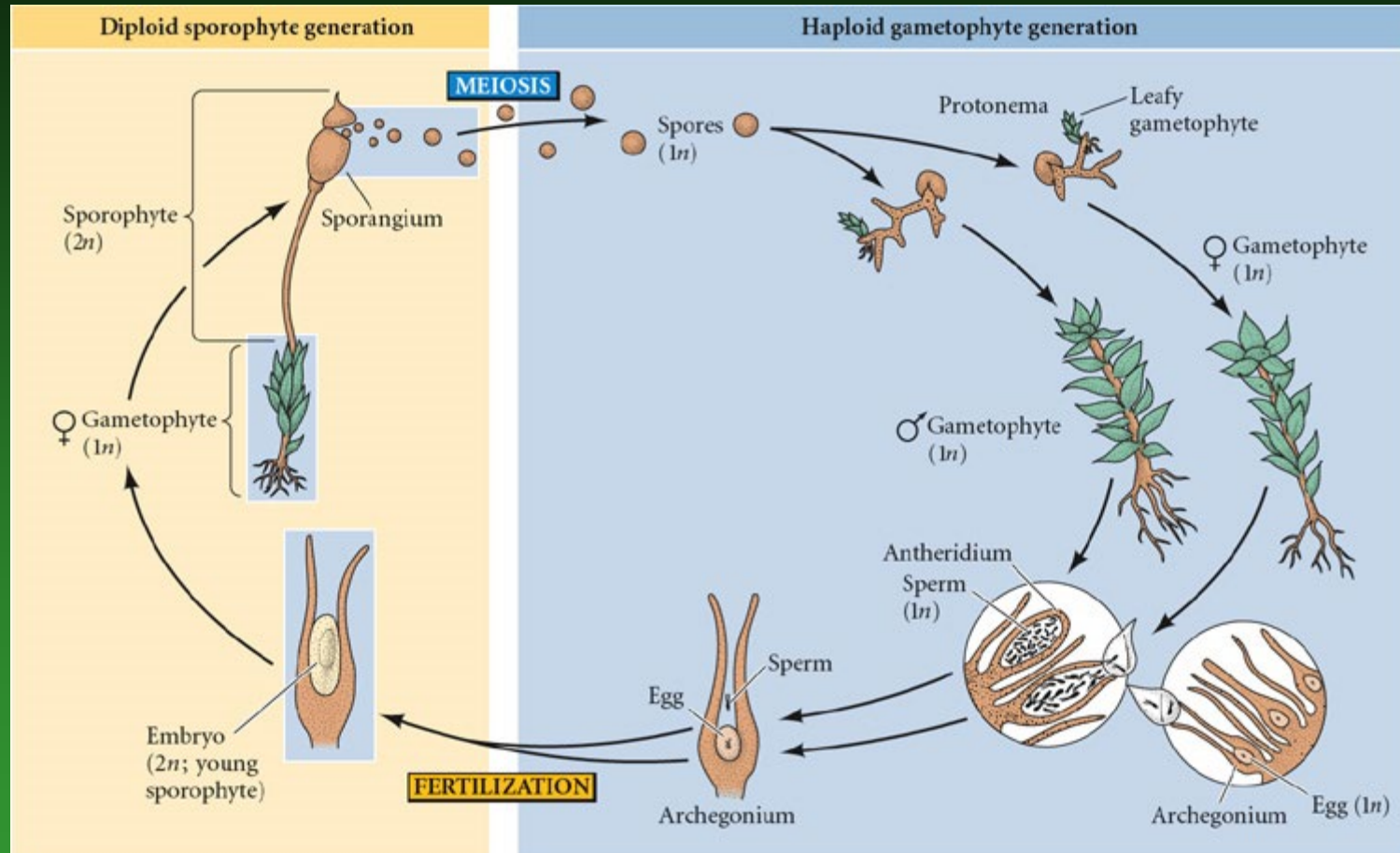


Počty popsanych druhů

| | |
|-------------------|---------------|
| mechorosty | 16 240 |
| plavuně | 1 260 |
| monilofyty | 11 000 |
| nahosemenné | 1 020 |
| krytosemenné | 268 600 |



Rodozměna heteromorfická - gametofyt převládá



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

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

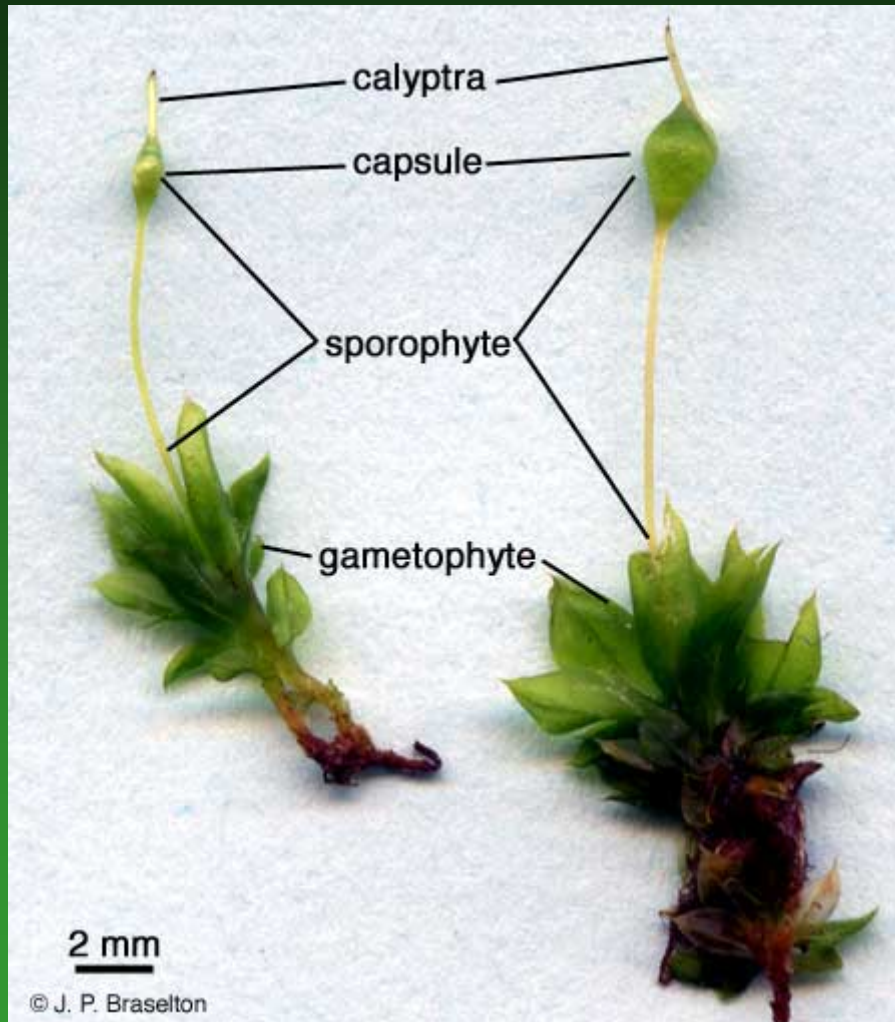


Anatomickou jednoduchost kompenzují pospolitým růstem, při němž se vzájemně podpírají a brání se vysychání

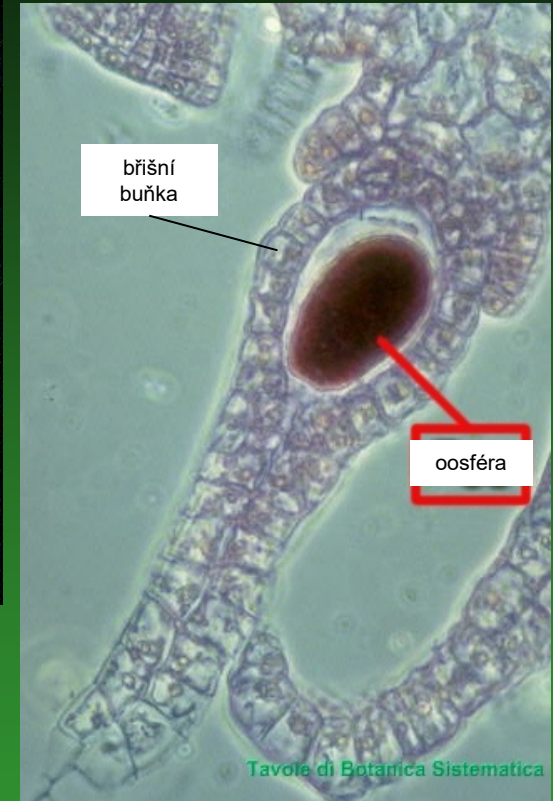
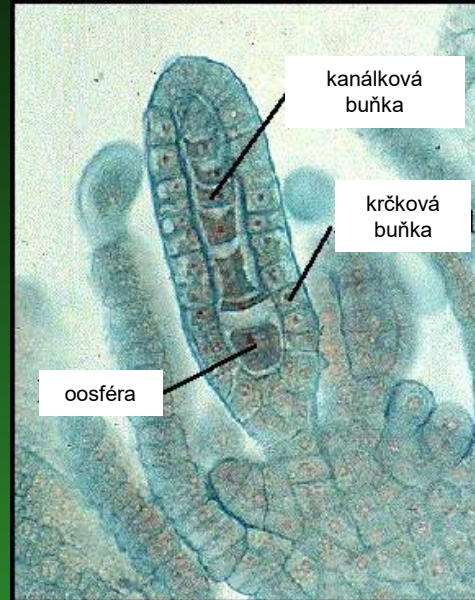
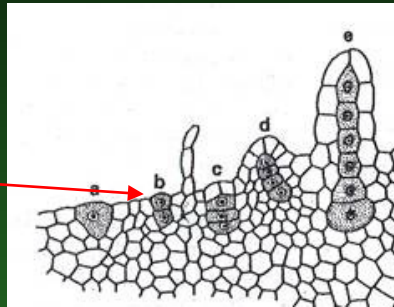
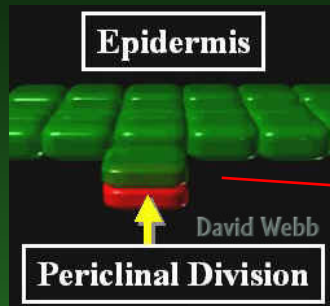
Sporofyt mechorostů

nevětvený s 1 sporangiem,

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



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



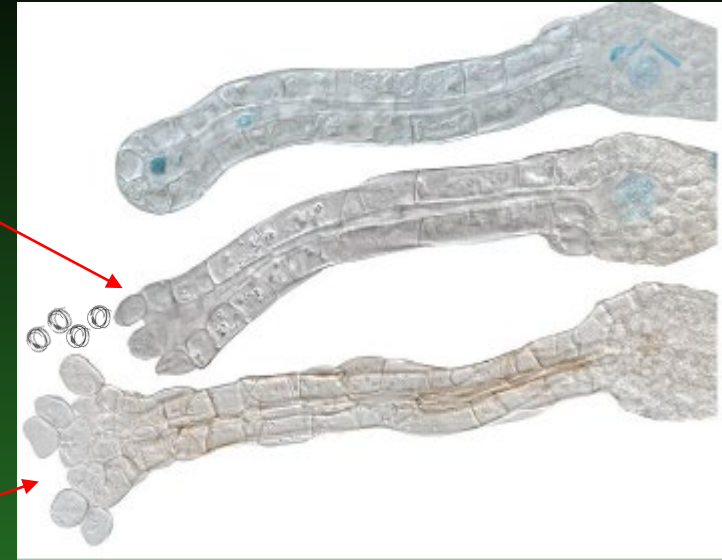
- lahvicovitého tvaru
- s 1 oosférou,
- jednovrstevný obal
- s buňkami
 - kanálkovými
 - krčkovými
 - břišními

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

„Lákání“ spermatozoidů

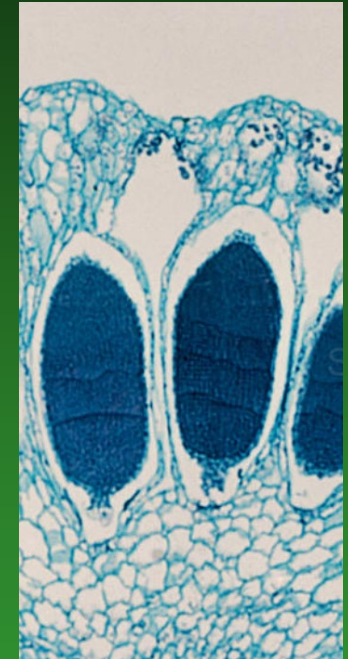
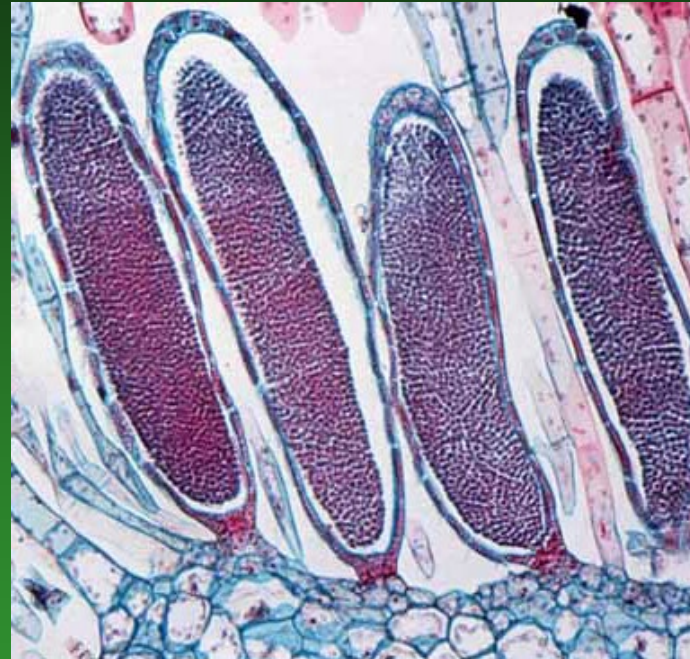
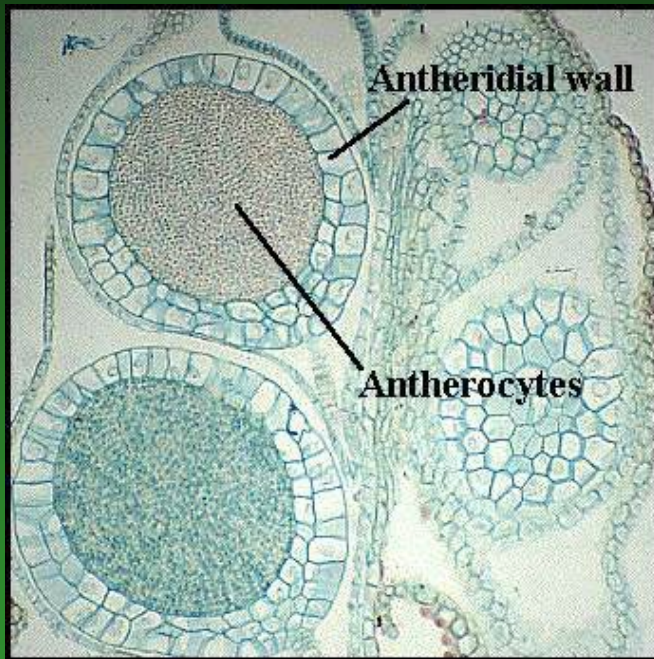
- ústí krčku archegonia se hygroskopicky otevře (jako průduch)
- voda vnikne do krčku a způsobí prasknutí kanálkových buněk
- uvolní se pektinový sliz s enzymy
- enzymy slizu chemotakticky přitahují

spermatozoidy do krčku



Antheridia (pelatky) – kulovitá nebo elipsoidní,

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



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

Spermatozoidy - stavba

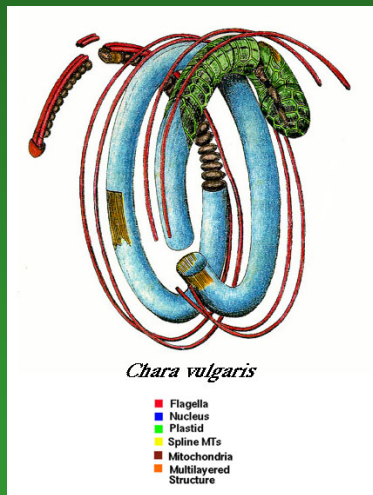
2 bičinky – nasedají na hlavičce (apikálně)

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

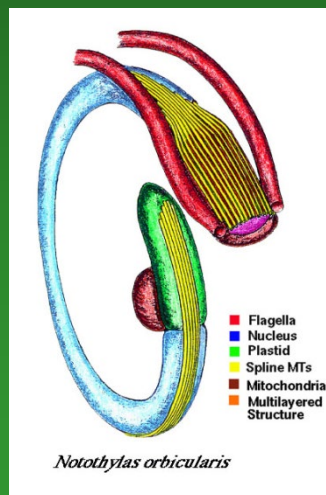
většina těla = jádro

„páteřní“ výztuha = podélný svazek mikrotubulů

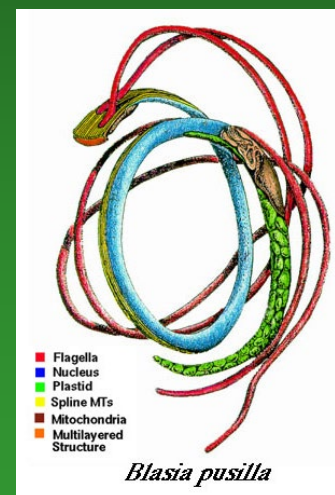
<https://www.youtube.com/watch?v=ExchZAZYBa0>



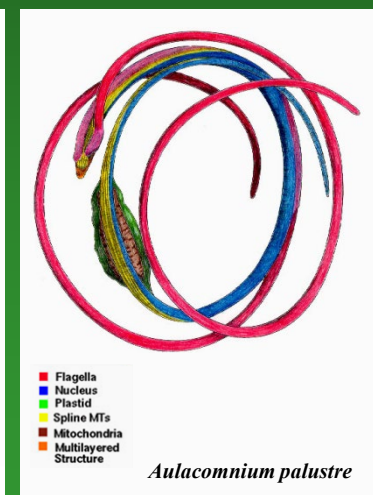
parožnatky



hlevíky



játrovky



mechy

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



*Bazzania
trilobata*

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



*Bazzania
trilobata*

Mobilita omezená (několik cm)

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

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 rostlinky menších rozměrů, populace samičích rostlin 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



Mechorosty rostou na vlhké obnažené půdě



... v přízemním (mechovém) patru luční vegetace



... na vlhkých skalách



... v lesích, na pařezech a kmenech stromů





na povrchu listů



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

Splachnum





... na
prameništích a
podél potoků



... na rašelištiích



*Ricciocarpus
natans*

Mechorosty – obecné znaky



na hladině stojatých vod

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

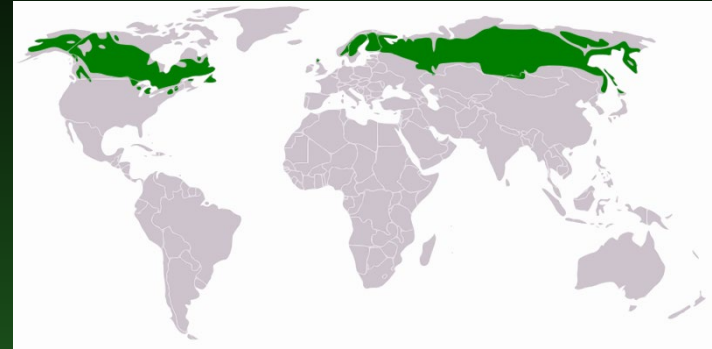


dokonce i v proudící vodě



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

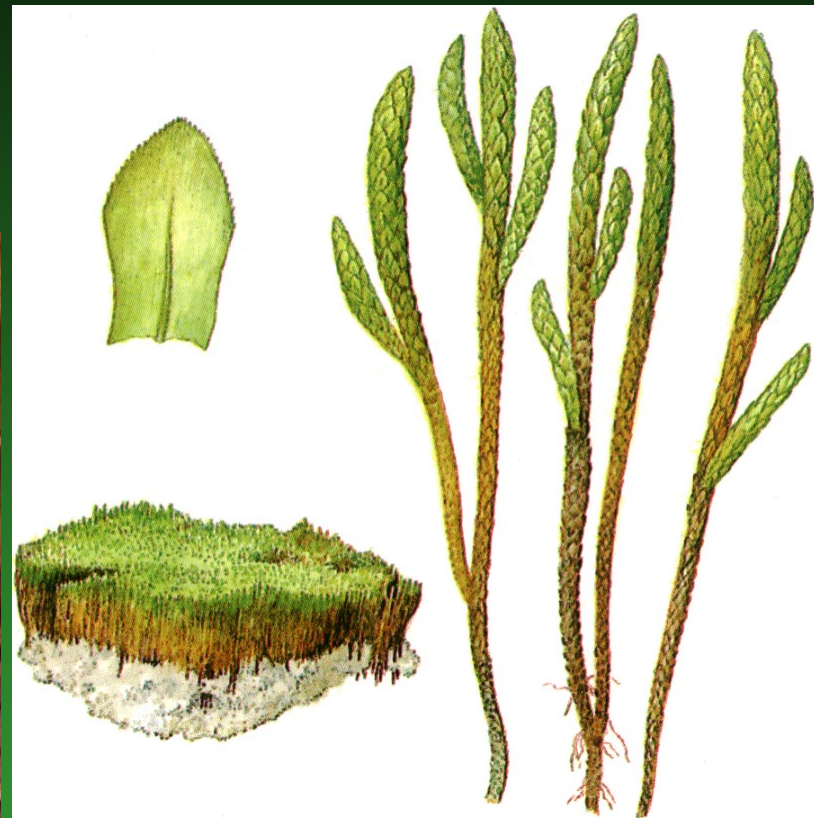
Vazbou na chlad a vlhko
vymezují mechorosty
geograficky a výškově vegetaci
v jejíž skladbě dominují



Vegetace alpínského stupně

ve vysokohořích
nad horní hranicí
lesa připomínající
tundru

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



Poikilohydrie



Poikilohydrie (nedotažená terestrializace ?)

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

Obsah vody v gametofytech je tak víceméně řízen stavem prostředí

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



Poikilohydrie (nedotažená terestrializace ?)

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

Obsah vody v gametofytech je tak víceméně řízen stavem prostředí

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



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

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 !



Journal of Bryology

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

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



játrovky žerou
brouci rodu
Byrrhus
(vyklenutec)



roztoči rodu
Eustigmaeus
sají obsah z
buněk játrovek



různé mechy
žere plošnice
Acalypta nigrina

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

tobolky mechů
zobou kuřata
bělokura
sněžného
*Lagopus
lagopus*



vodní mechy
žerou larvy
chrostíků rodu
Zelandopsyche



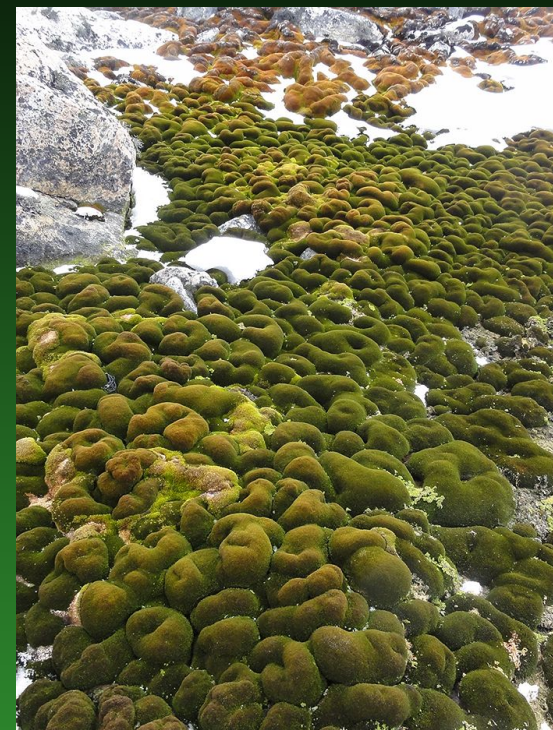
Evoluční neúspěch mechorostů? (v souboji s cévnatými rostlinami)

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

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

Mechy dokážou přežít podmínky extrémních mrazů i extrémních světelných podmínek.

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



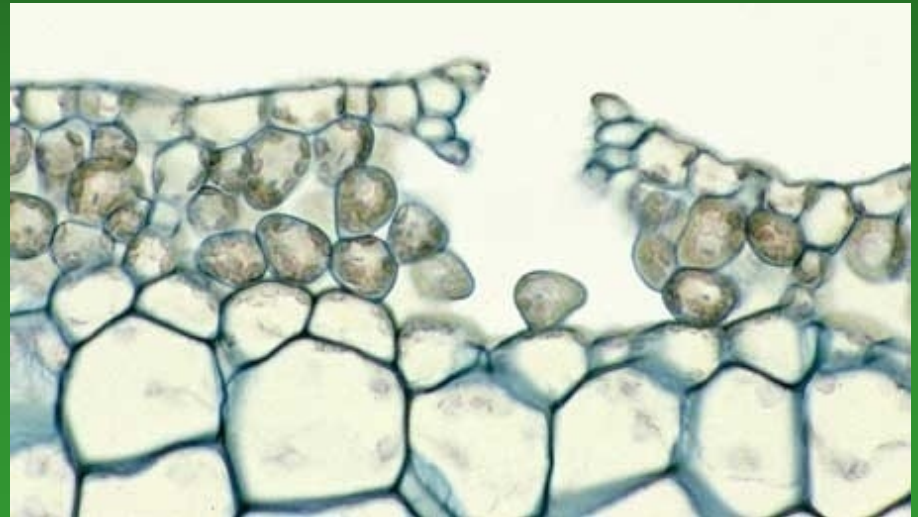
Oddělení *Marchantiophyta* (jätrovky)





Nemají regulovatelné průduchy na sporofytu jako mechy a hlevíky

Na gametofytu však mohou mít trvale otevřené otvory



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



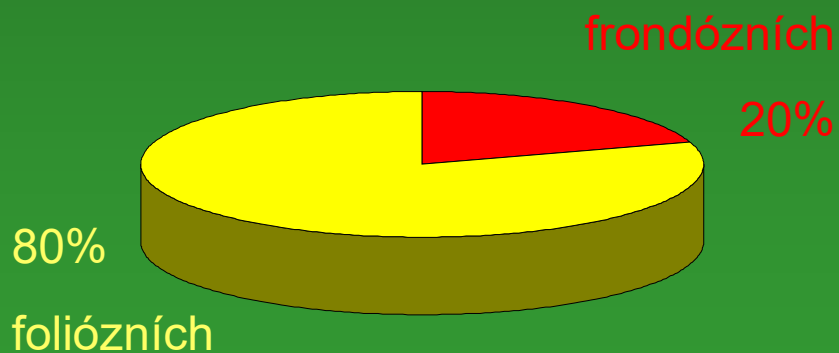
Bazzania



Conocephalum



Marchantia



Fáze protonematu redukovaná na několik buněk

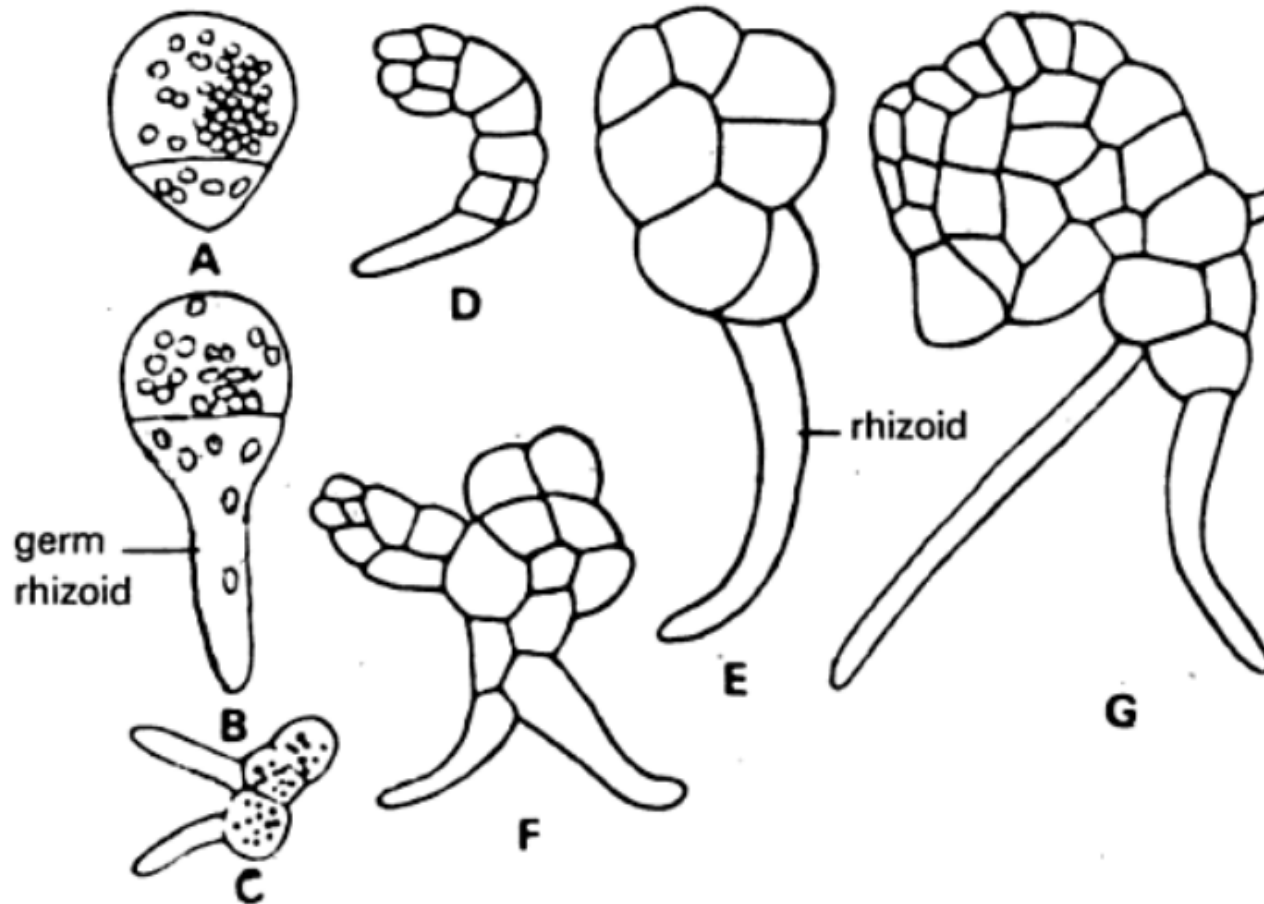
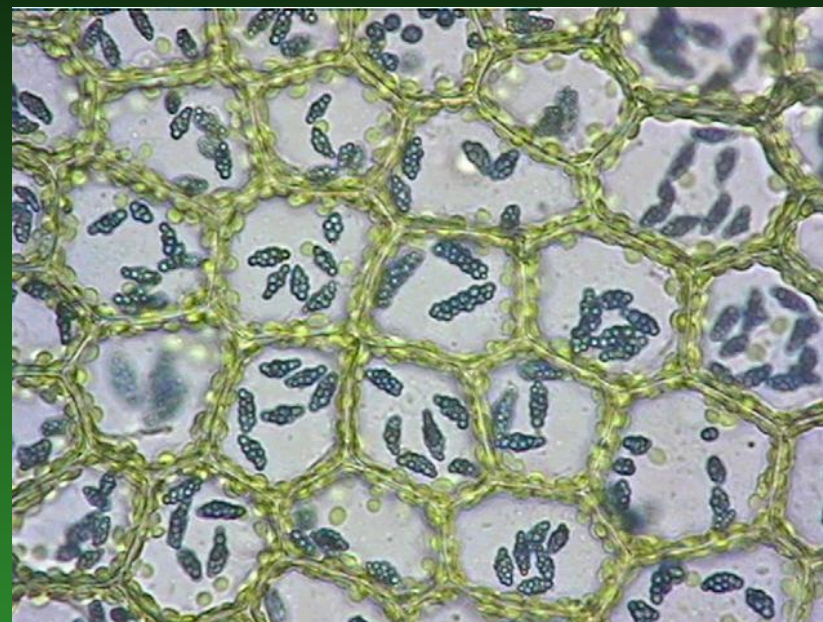


Fig. 1.8 A-G. Stages in the germination of spore in *Marchantia* sp. A. First division of the spore. B. Germ-rhizoid formation. C-F. Early stages of thallus development. G. A row of marginal cells makes its appearance towards the apex. (A-E, After Inoue, 1960; F, G. After O'Hanlon, 1926).

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

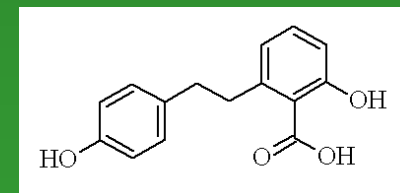


Calypogeia peruviana



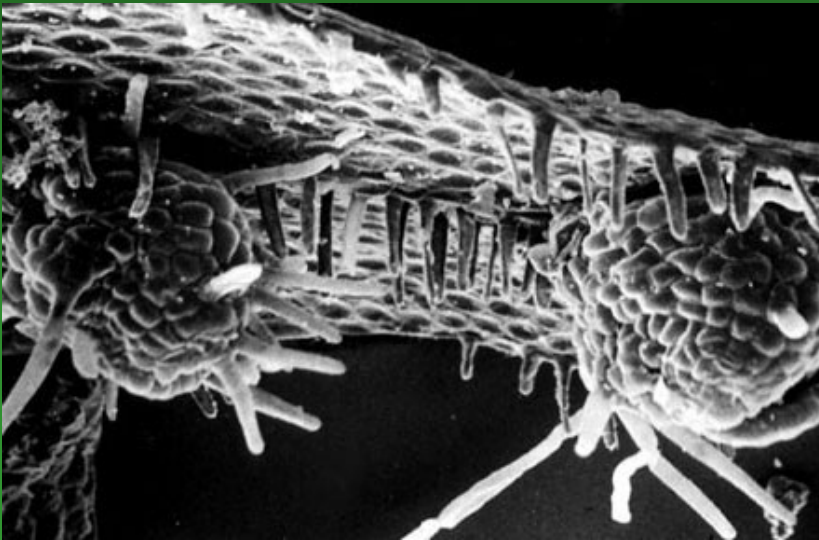
Lunulariová kyselina

– růstový regulátor (inhibitor) jatrovek

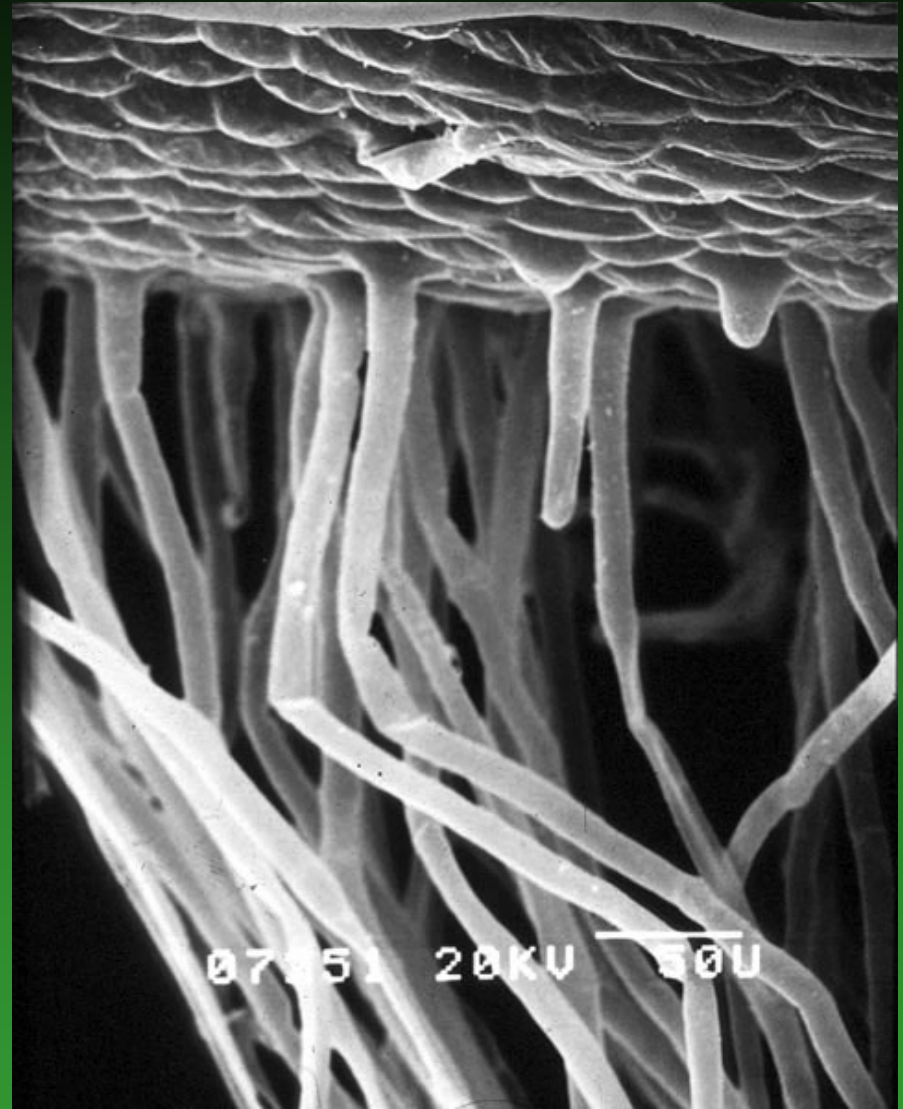


Rhizoidy

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



Metzgeria

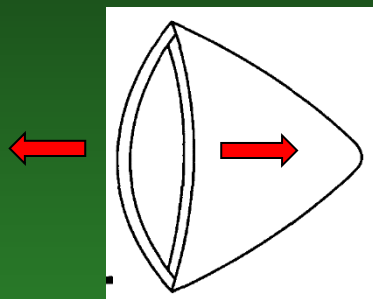


Terminální buňka gametofytu

u frondóznych
dvouboká

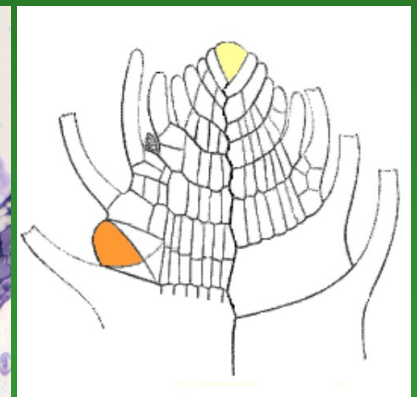
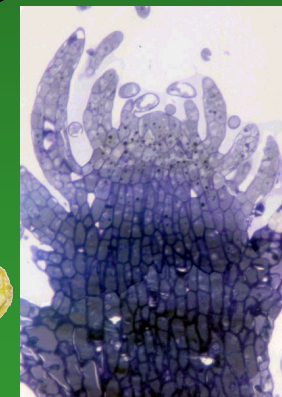
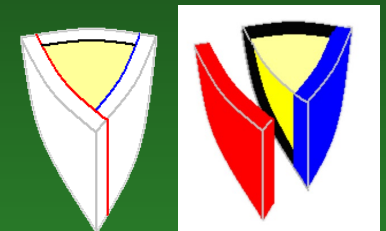
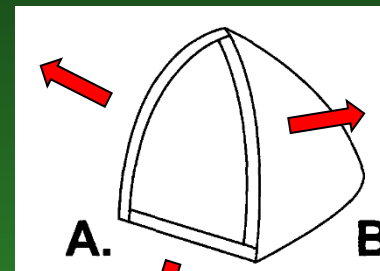
buňky odděluje do

do dvou směrů



u foliózních
trojboká (tetraedrická),

do tří směrů

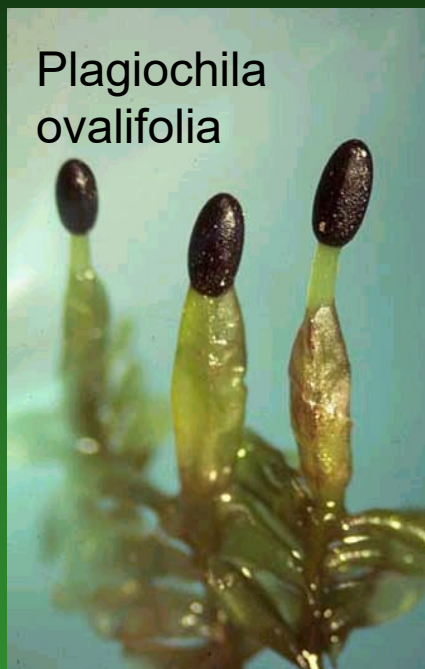


Tobolka

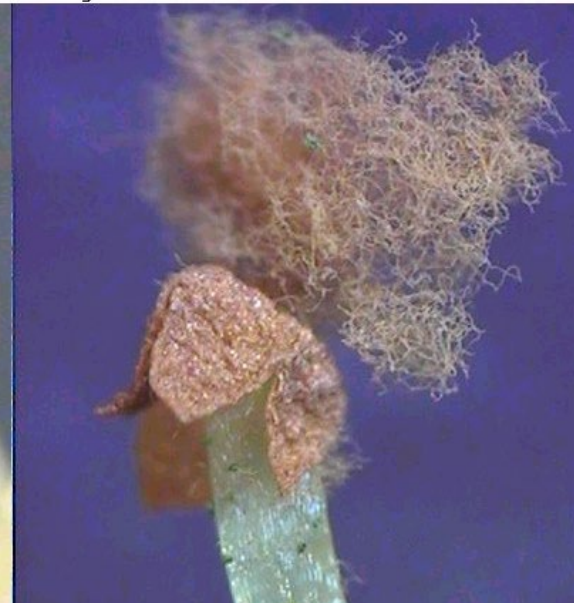
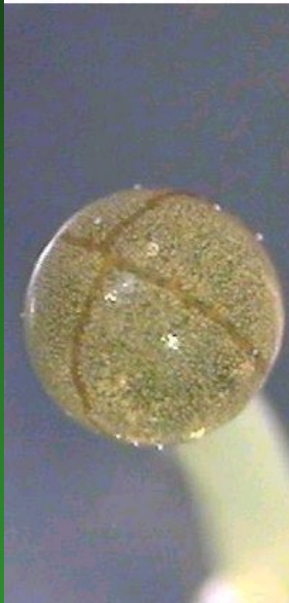
kulovitá nebo
elipsoidní,
zpravidla tmavě
pigmentovaná

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.



Celý sporofyt se vyvine v ochranném obalu archeogonia (chráněný proti vyschnutí).

Když spóry dozrají - archegoniální obal praskne - buňky štětu se prudce 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

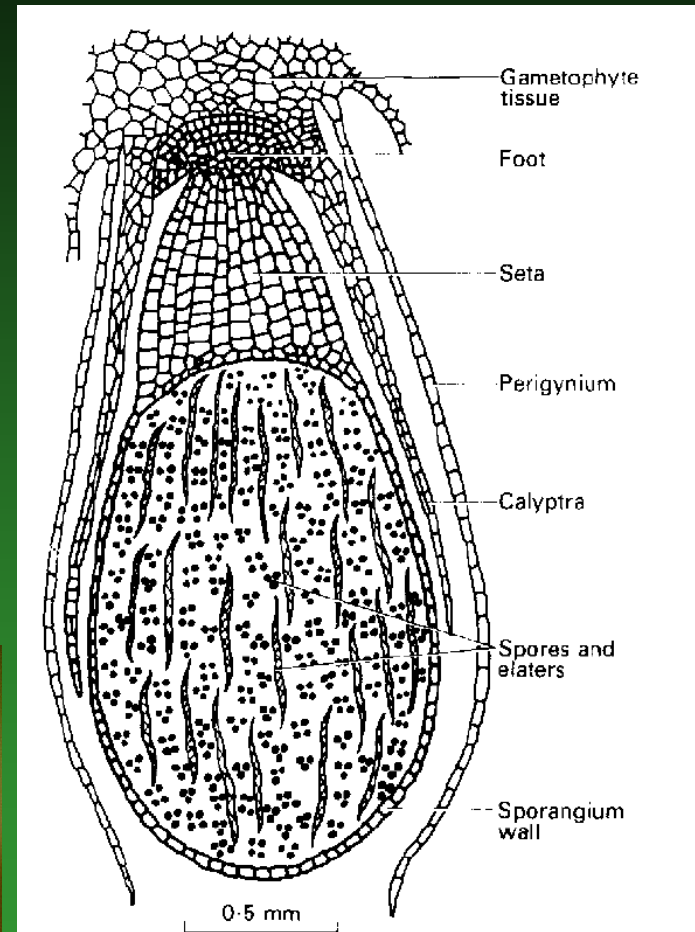
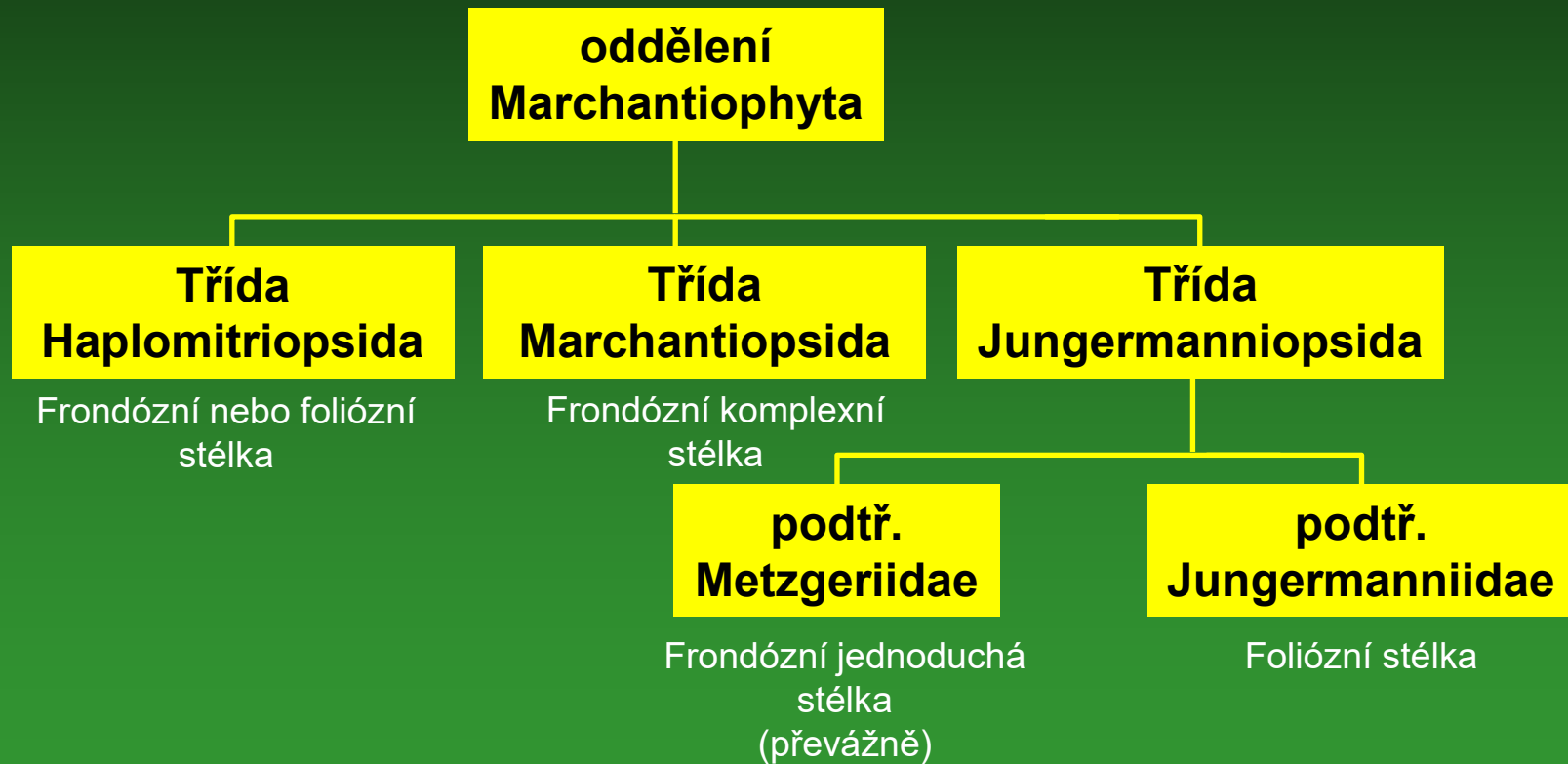


Figure 5.8 *Marchantia polymorpha*. Longitudinal section of sporophyte rupturing the calyptra. Note the parallel alignment of the elaters. (After Parihar. 1967. *Bryophyta*. Central Book Depot, Allahabad.)

Vnitřní klasifikace a zástupci játrovek.

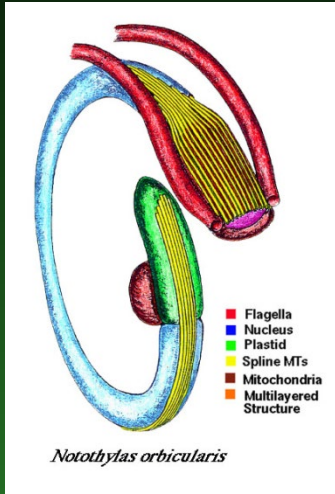
ca 350 rodů / 5 000 druhů



1. tř. *Haplomitriopsida*

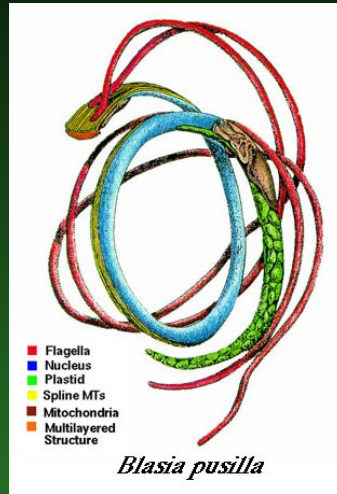
– malá skupina (3 / 18),
sesterská ostatním jatrovkám,
hlavně JV Asie,
v Evropě jen *Haplomitrium hookeri*
v ČR v Krkonoše a Hrubý Jeseník

Spermatozoidy s velkým bazálním tělískem a tlustým jádrem



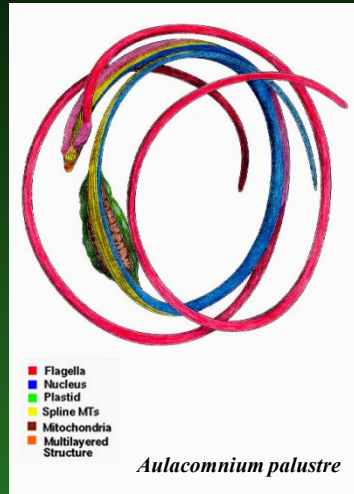
Notothylas orbicularis

hlevíky



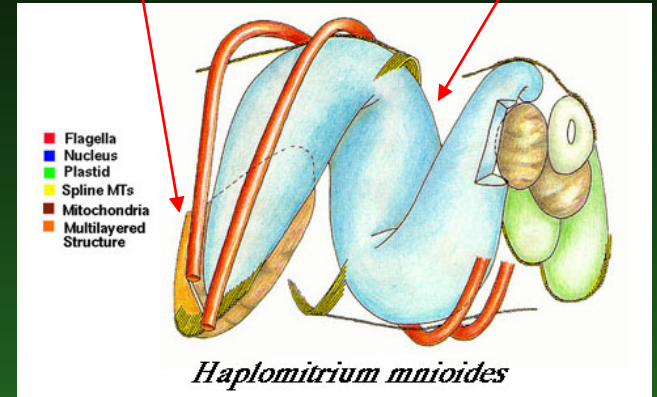
Blasia pusilla

játrovky

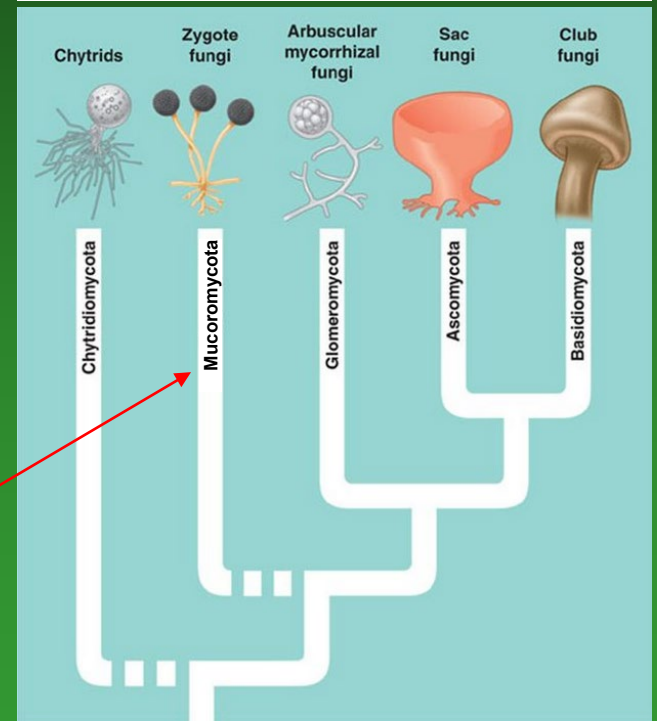


Aulacomnium palustre

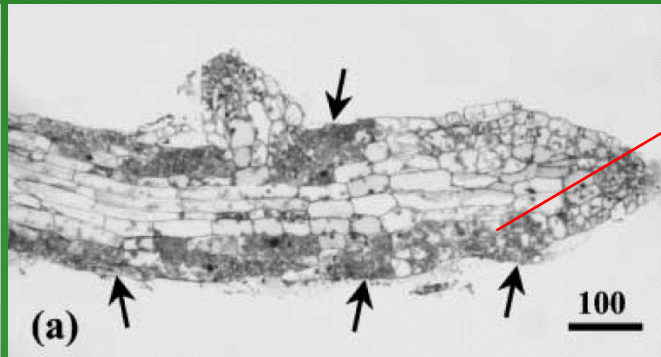
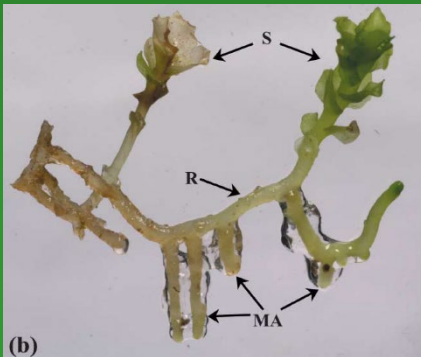
mechy



Haplomitrium mnioides

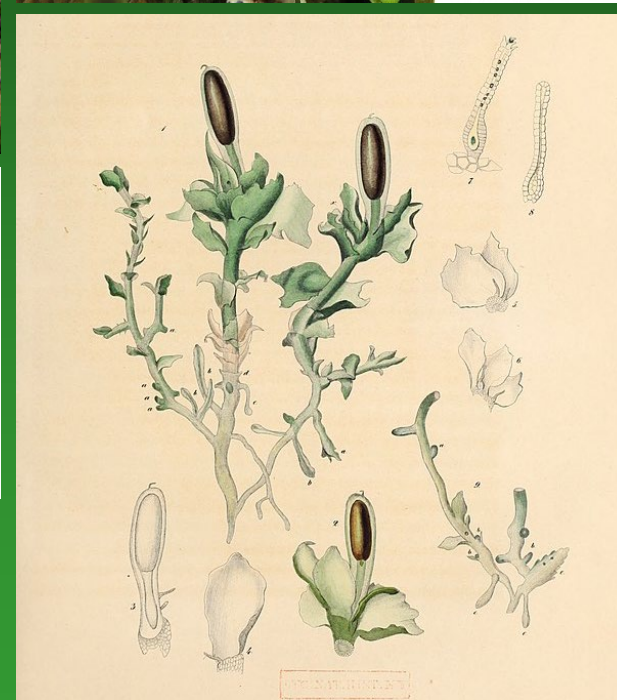
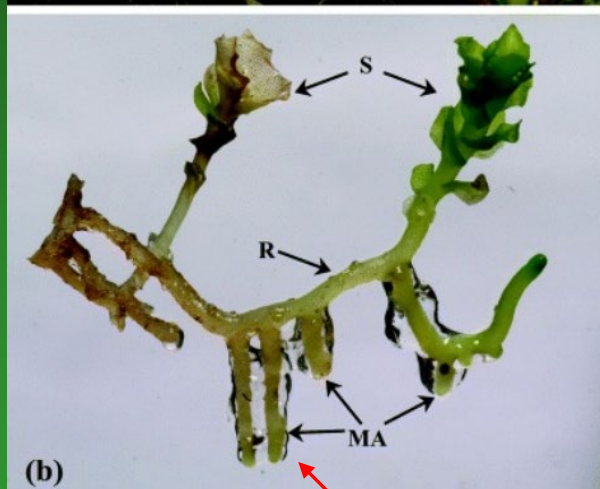


Endomykorrhiza nikoli s glomeromykoty jako ostatní játrovky, ale s mukoromykoty



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

protáhlá tobolka

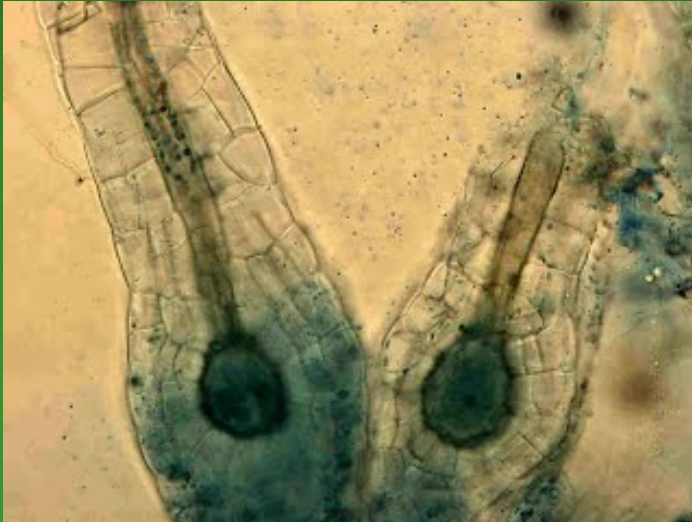


epidermální buňky produkují sliz

Haplomitrium

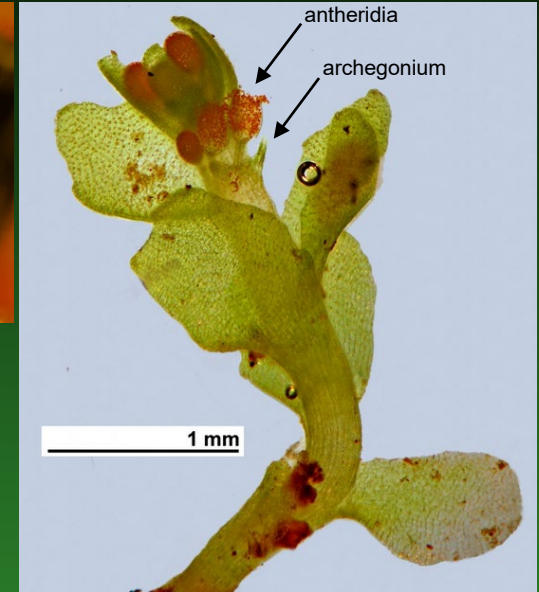


horizontální oddenky bez rhizoidů

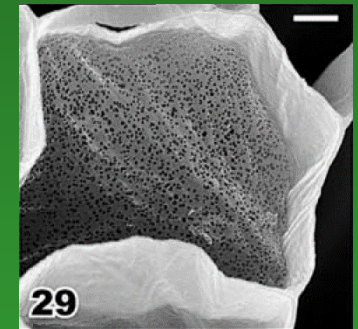
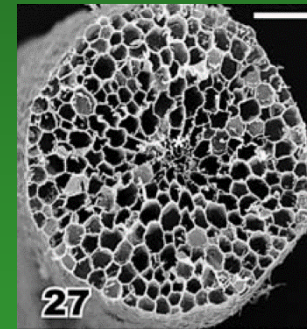


vícevrstevné obaly archegonií

gametangia roztroušeně po lodyžce



fyloidy
uspořádané
spirálovitě, jako
u mechů



vodivé buňky – hydroidy - jak v oddenku
tak v lodyžce - perforovaně napojené;
otvory odvozené od plazmodezmat

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

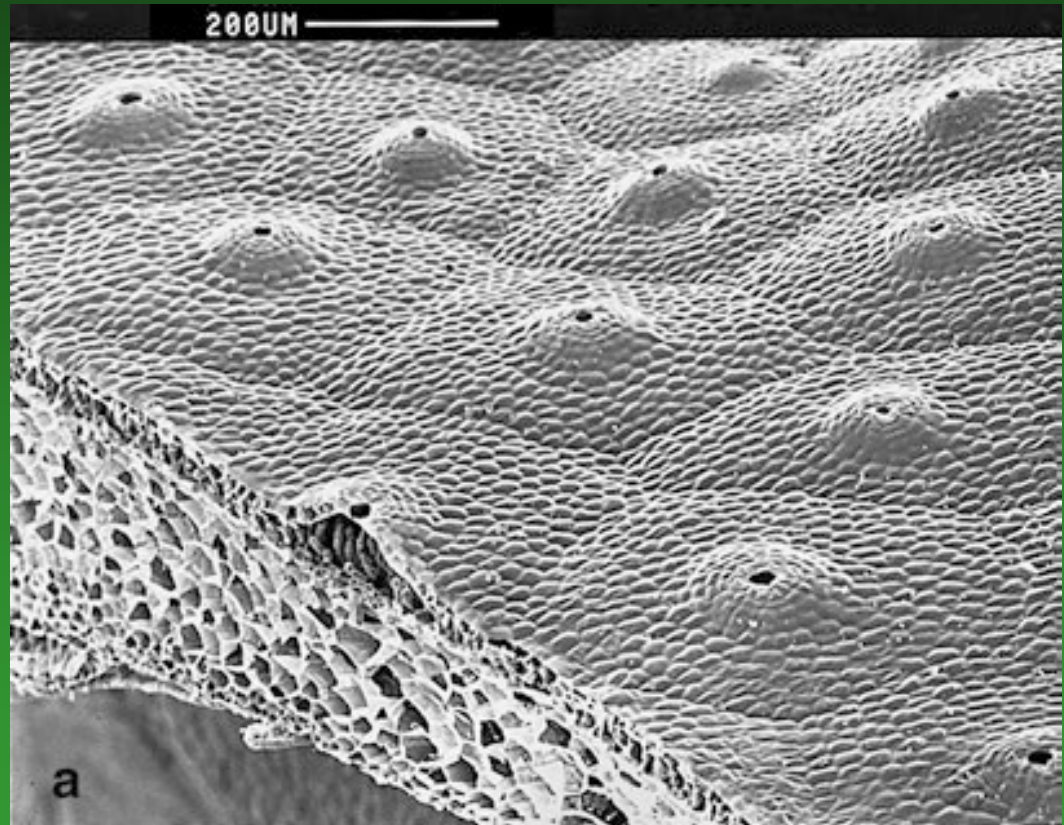
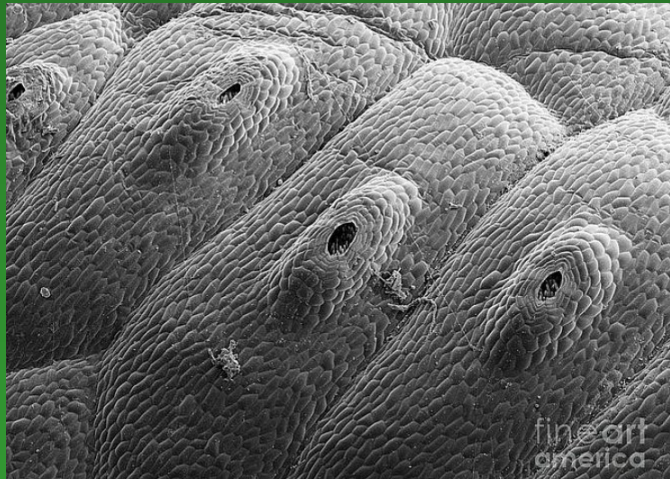
Marchantia polymorpha – porostnice mnohotvárná – roste na obnažené půdě v lesích i na loukách, často i ve venkovních květináčích a ve sklenících.

Nápadná zejména v plodném stavu s receptakuly.



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

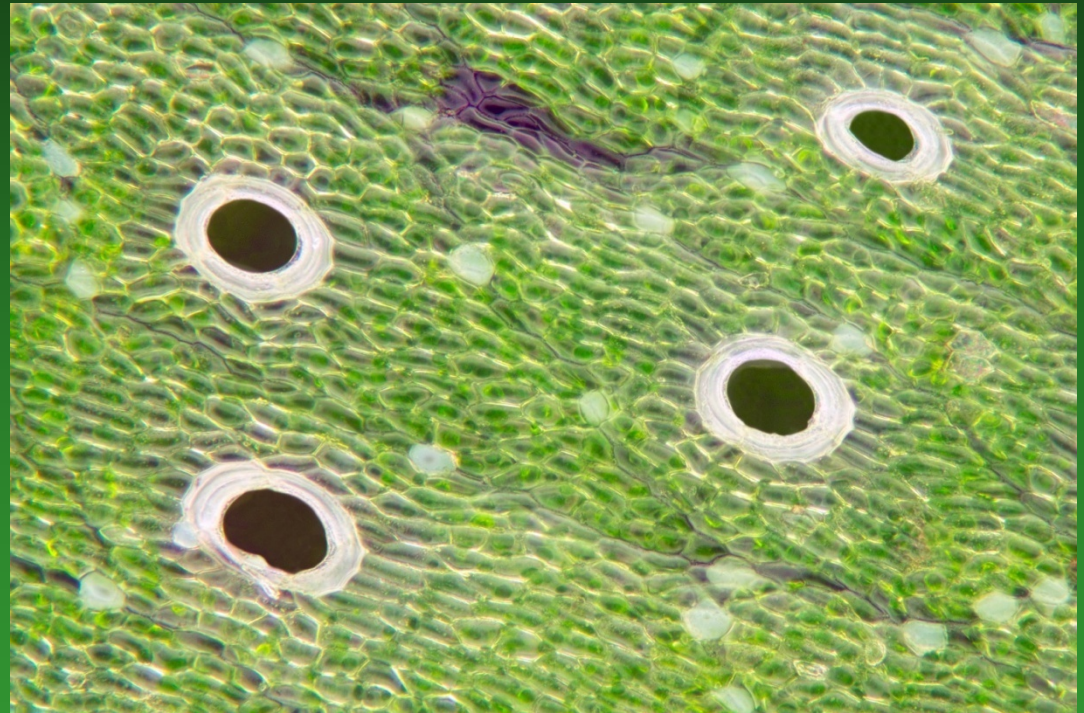
Fronďovní stélka komplexní = diferencovaná na **kompartmenty** (vzduchové dutiny - jeví se na stélce jako políčka) kryté epidermis. Uprostřed „políček“ **dýchací otvor**



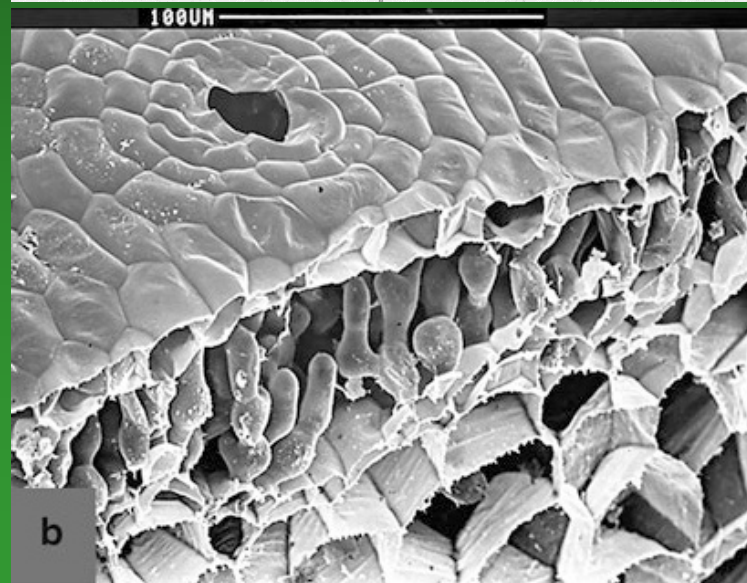
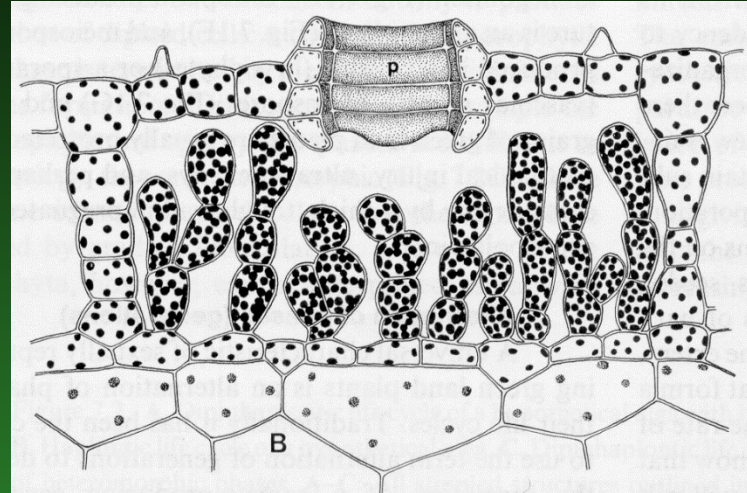
Svrchní epidermis gametofytu kryta tenkou **kutikulou**

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

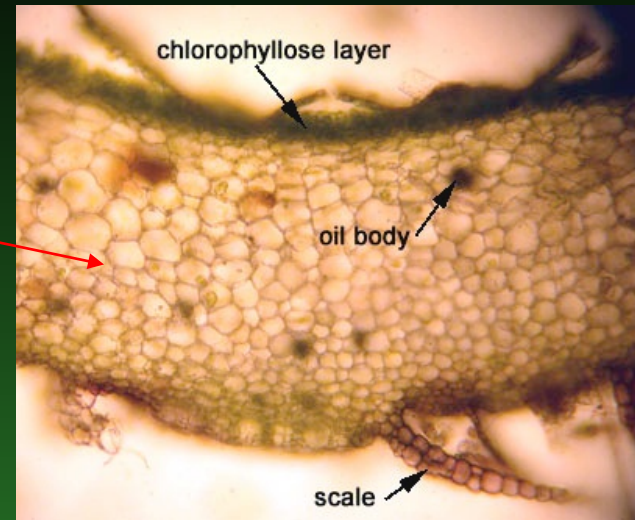
Otvory ale umožňují transpiraci i příjem CO_2



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

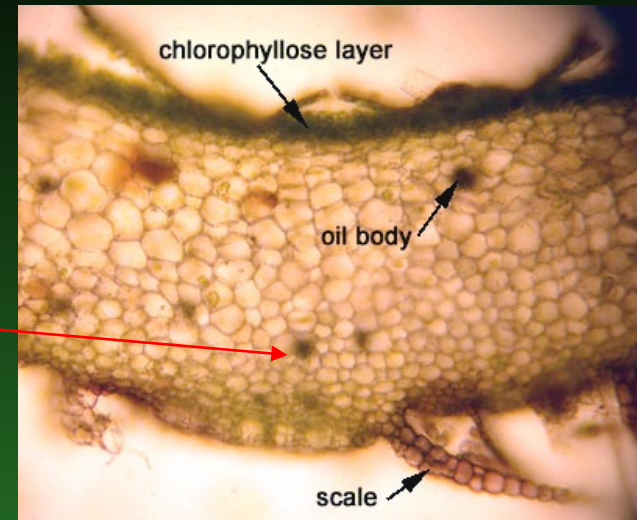


Pod vrstvou fotosyntetizujících filament – je **vícevrstevný parenchym** se zásobním škrobem



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

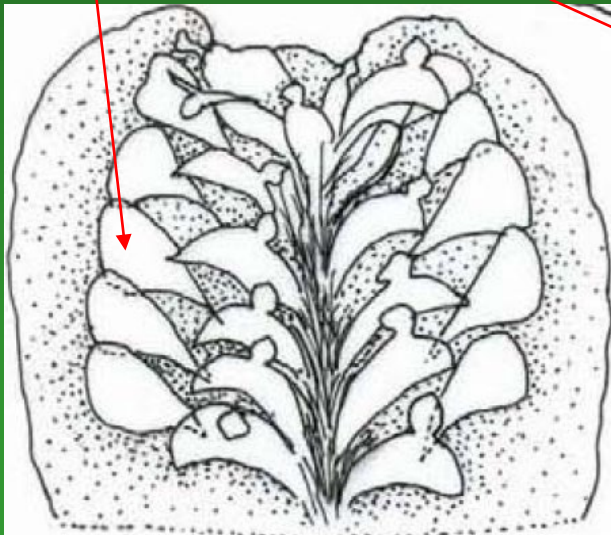
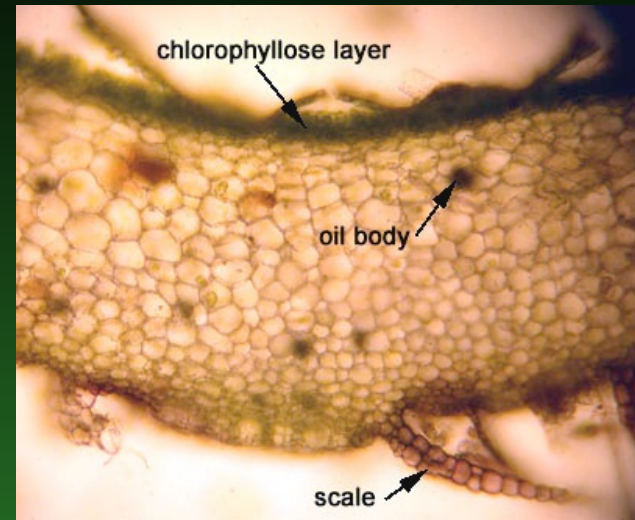
Některé buňky parenchymu obsahují **jednotlivá olejová tělíska**



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

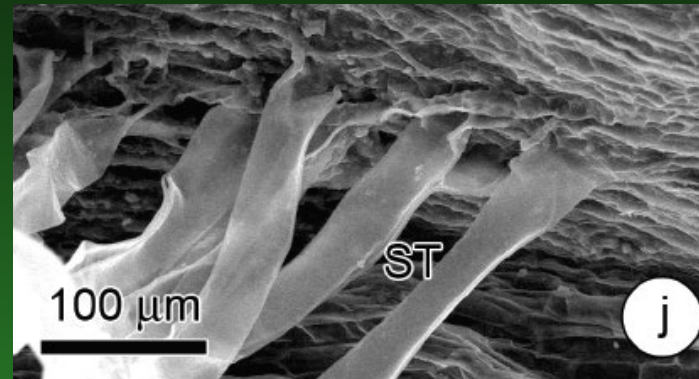
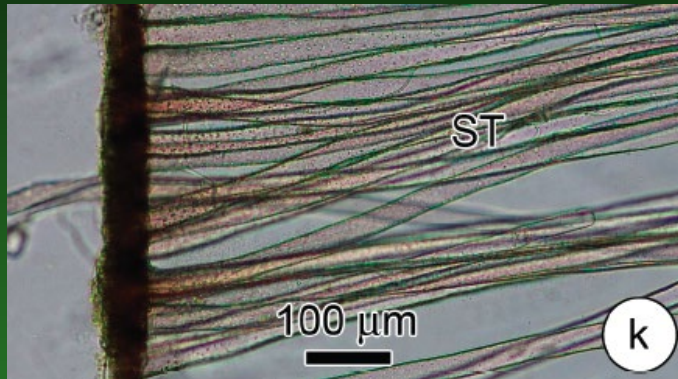
Některé buňky parenchymu obsahují **jednotlivá olejová tělíska**

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



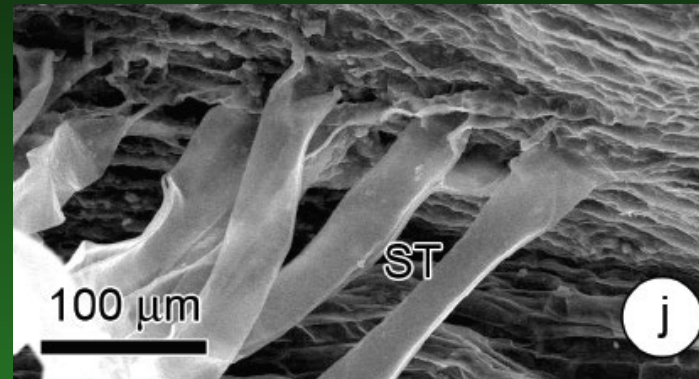
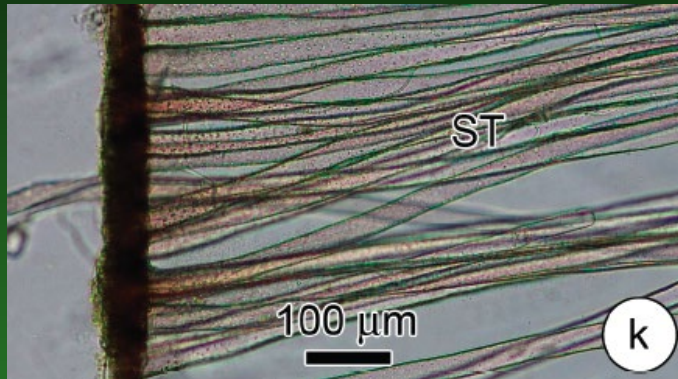
Rhizoidy dvojího typu:

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

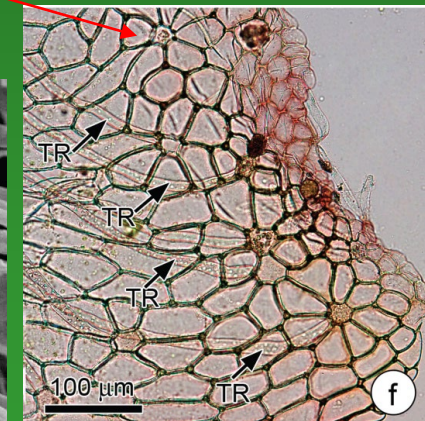
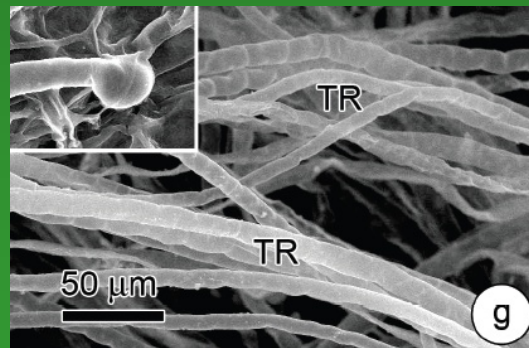
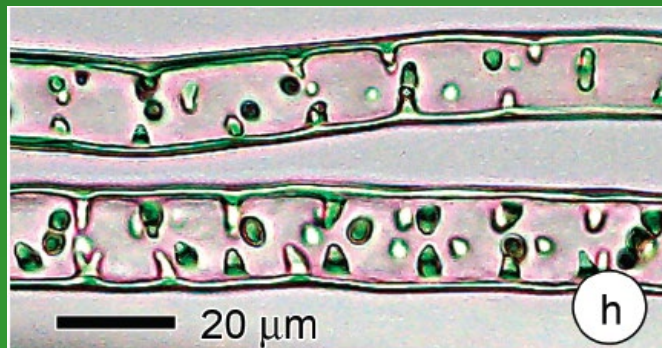


Rhizoidy dvojího typu:

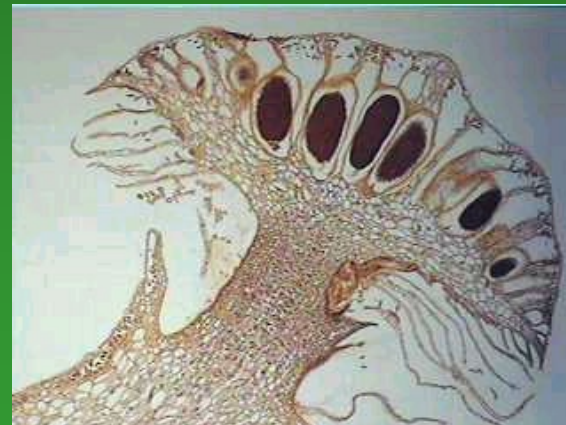
1. hladkostěnné – kolmo ke stélce ve svazečcích – fixace k substrátu



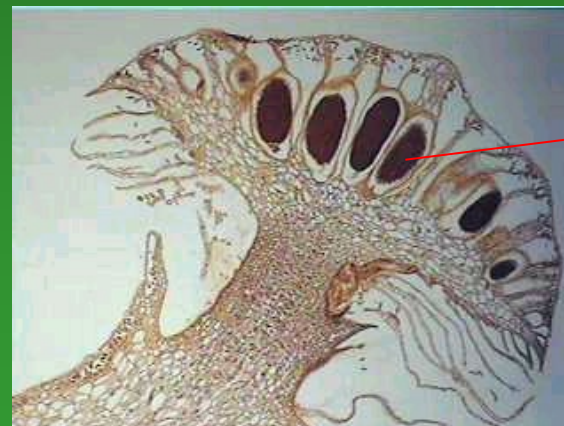
2. tuberkulátní – šikmo až rovnoběžně se stélkou
– vyrůstají ze centrálních buněk obklopených „růžicí“ buněk
sousedních – příjem roztoků –



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



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

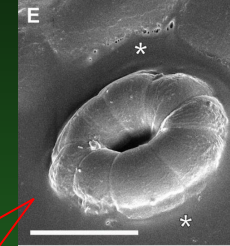
JSE Journal of Systematics and Evolution
Research Article

doi: 10.1111/jse.12528

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

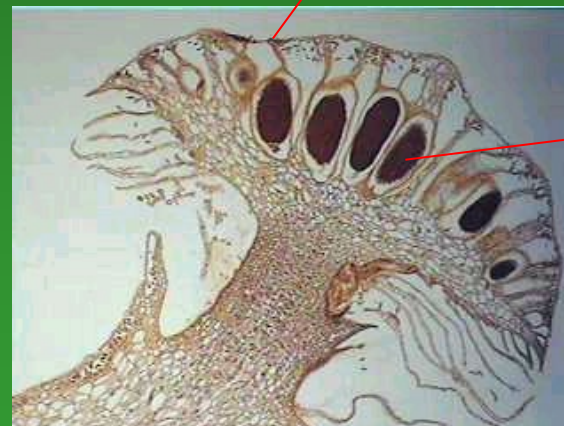
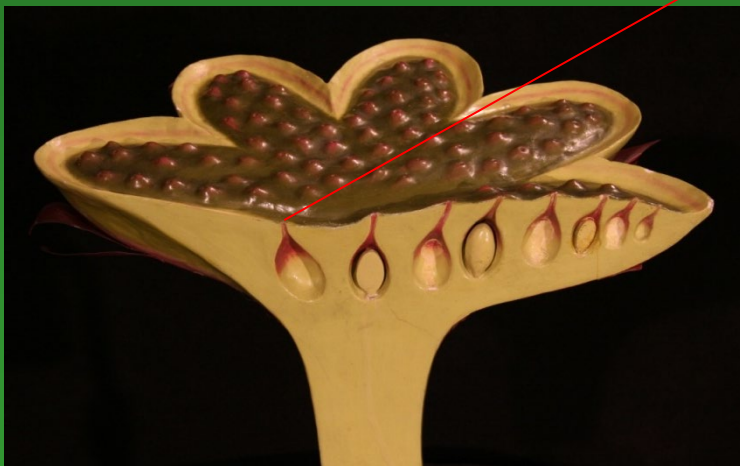
Silvia Pressel and Jeffrey G. Duckett*

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

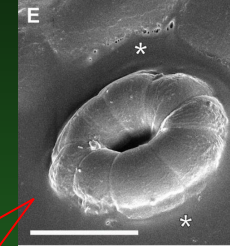
JSE Journal of Systematics and Evolution
Research Article

doi: 10.1111/jse.12528

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

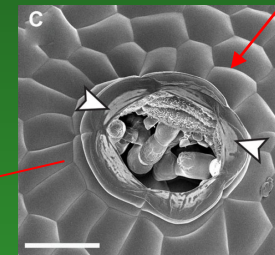
Silvia Pressel and Jeffrey G. Duckett*

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



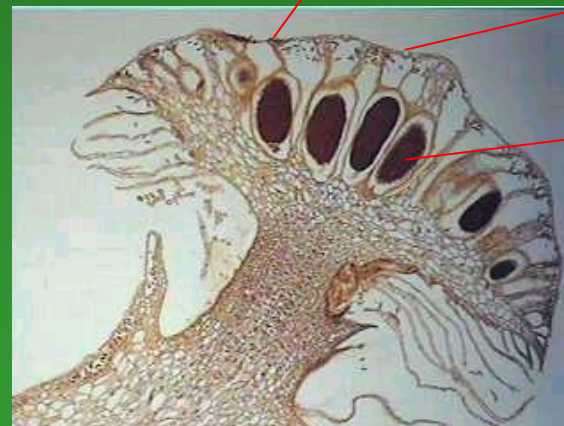
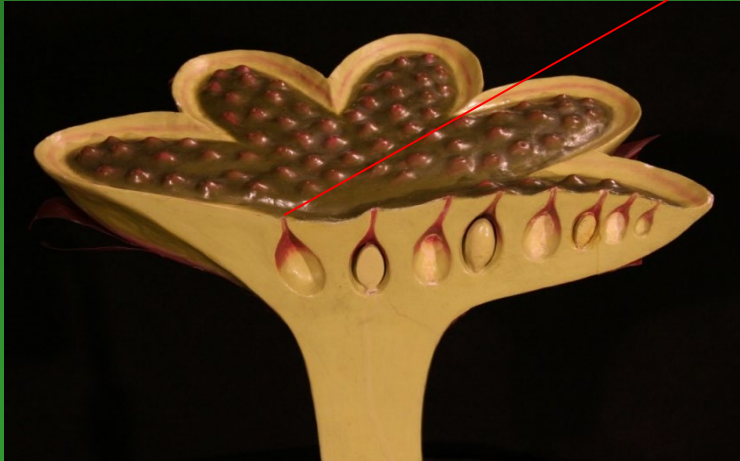
Buňky otvorů antheridií mají hydrofilní povrch.

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



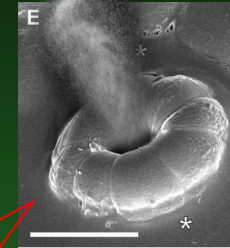
JSE Journal of Systematics and Evolution
Research Article

doi: 10.1111/jse.12528

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

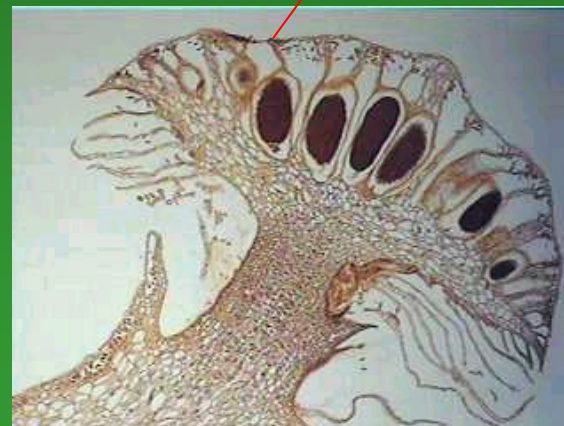
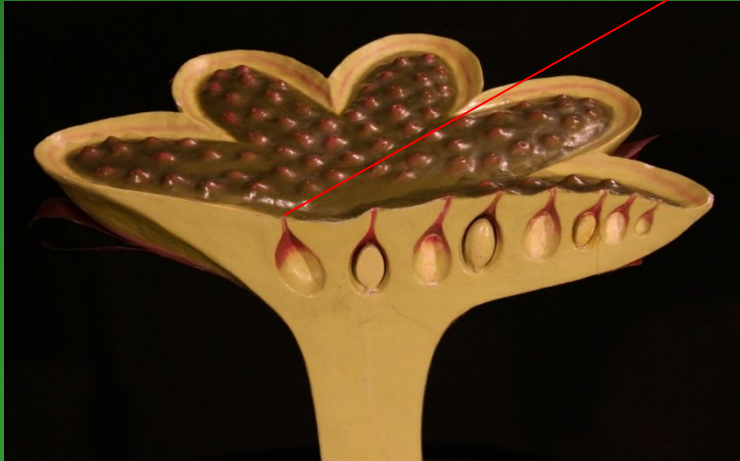
Silvia Pressel and Jeffrey G. Duckett*

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

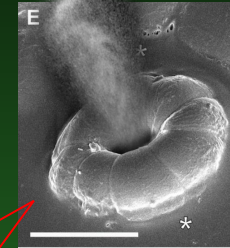


Marchantia však podobně jako ostatní příbuzné rody dokáže natlakovaný obsah antheridia prudkým otevřením otvoru „vystříknout“ sprejovitým způsobem do vzdálenosti 2-15 cm!

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

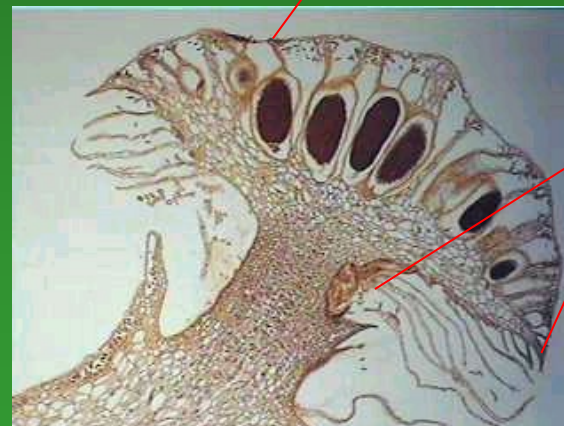
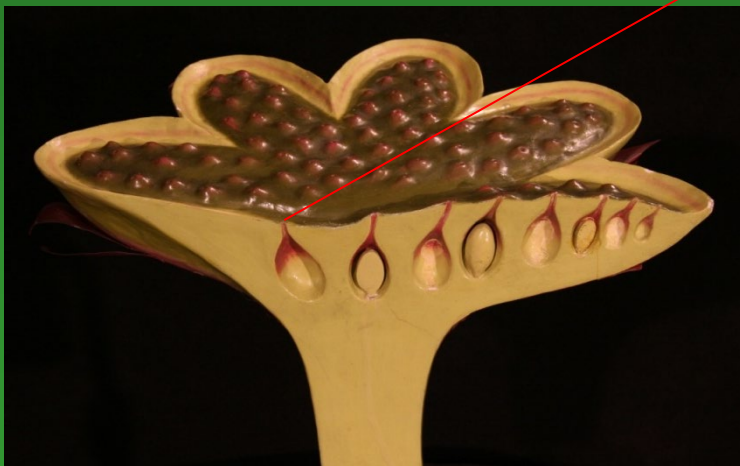


Antheridia ponořena na svrchní straně laločnatě miskovitých **antheridioforů** – zadržujících kapku vody do níž se uvolní spermatozoidy a skápnou s ní na zem



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

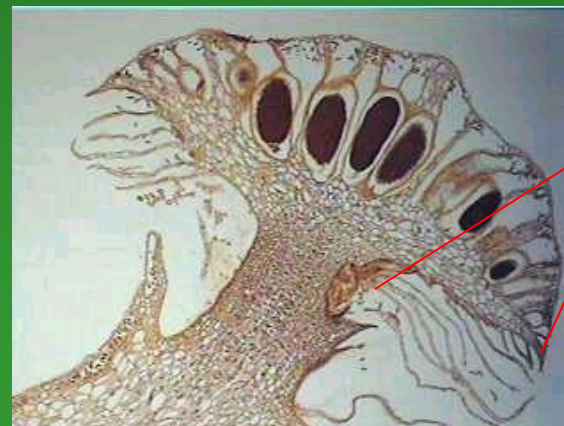
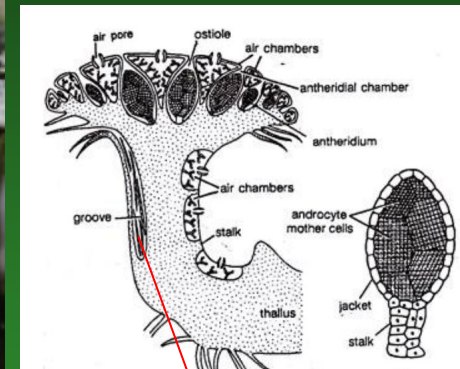
doi: 10.1111/jse.12528

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*

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.

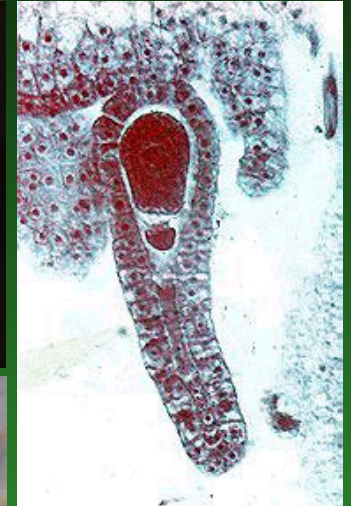
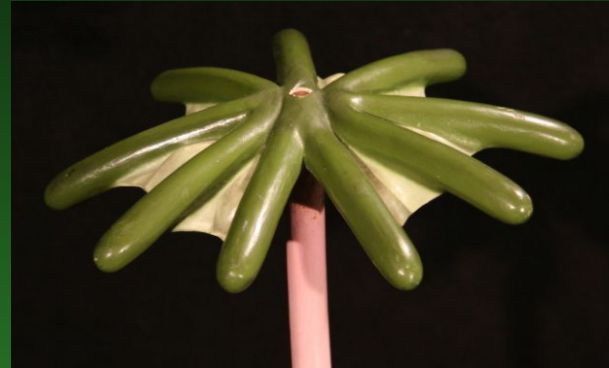
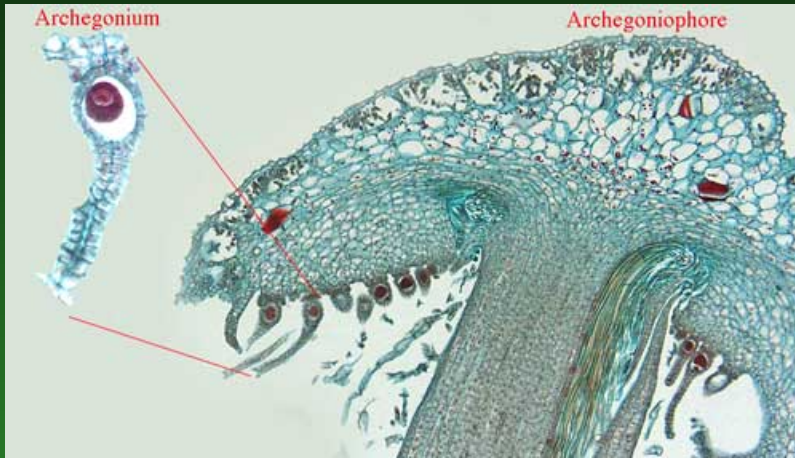
JSE Journal of Systematics and Evolution
Research Article

doi: 10.1111/jse.12528

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

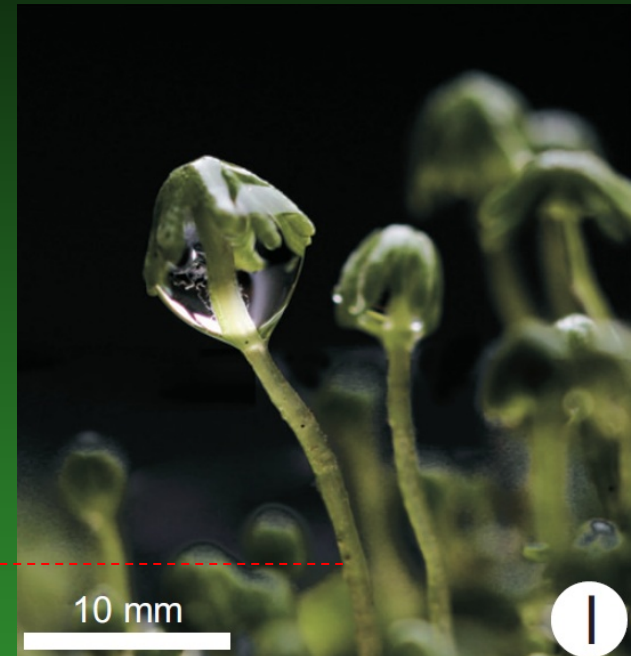
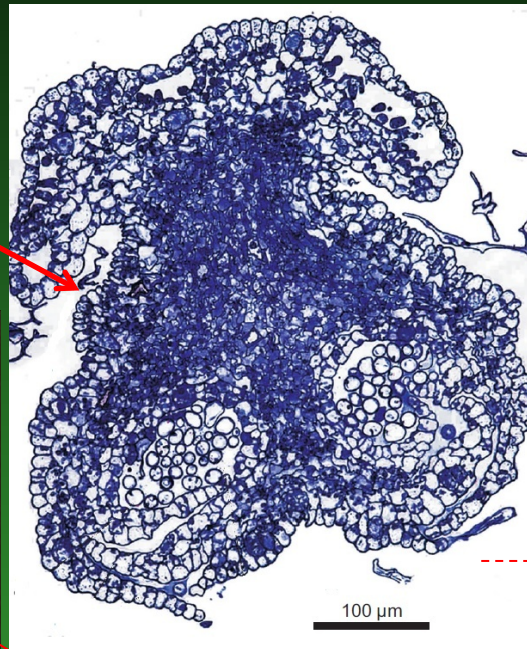
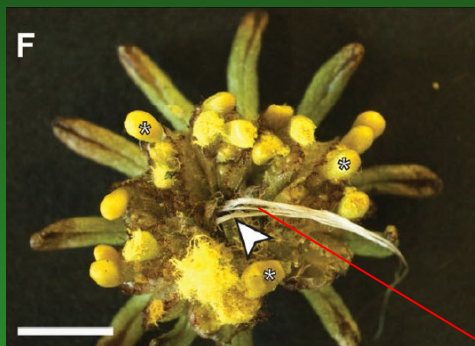
Silvia Pressel and Jeffrey G. Duckett*

archegonia přisedlá na spodní straně „děštníkovitých“ receptakulí

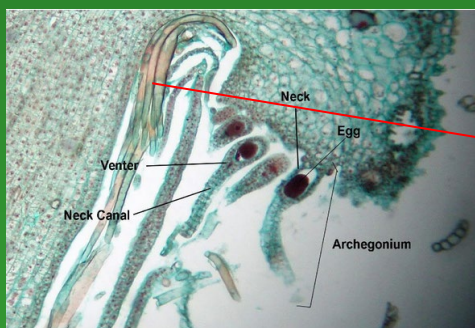


archegoniofor „zadržuje“ vodu, kterou se pravděpodobně plní podélné žlábký ve stopce = trasy pro pohyb spermatozoidů

podélný žlábek
? sycený vodou
sloužící k pohybu
spermatozoidů k
archegoniím

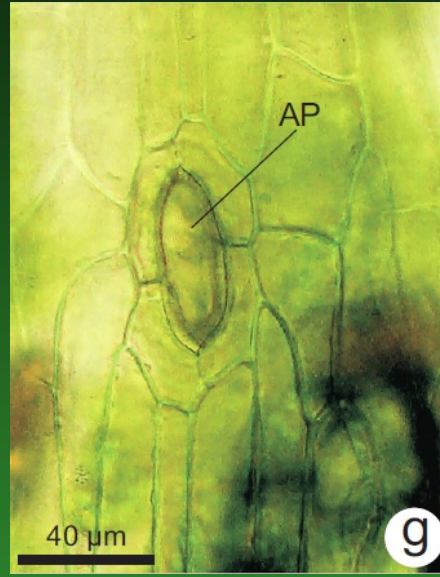
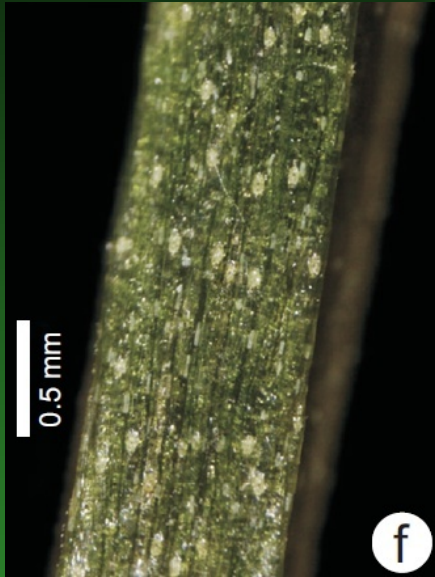


příčný řez stopkou archegonioforu

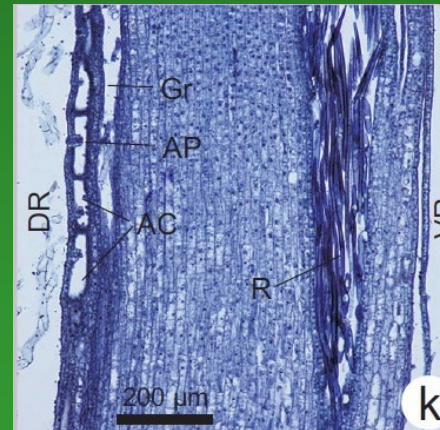


Do žlábký vrůstají i svazky rhizoidů vyrůstajících z místa, kde je stopka vetknuta do „střechy deštníku“. Ty mohou spermatozoidům při vzestupném pohybu sloužit jako opora při vzestupném pohybu?

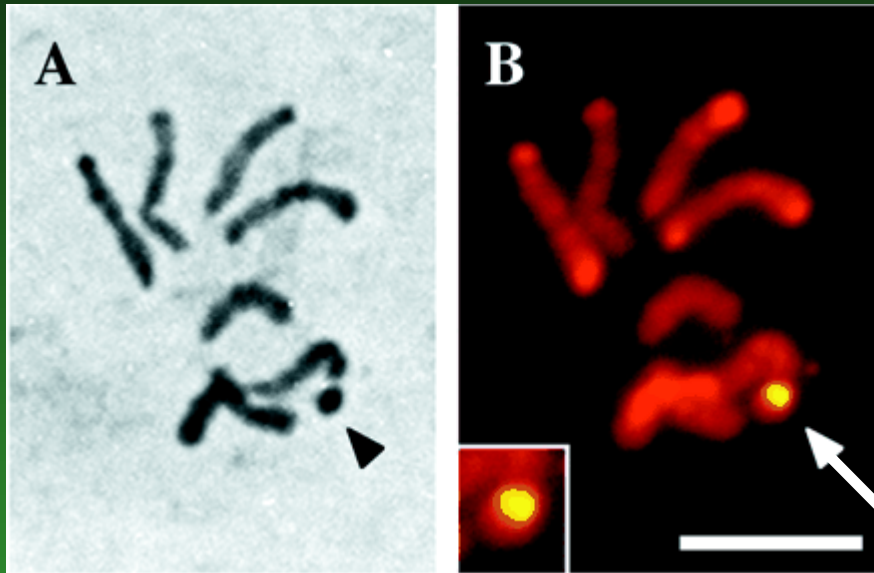
Marchantia polymorpha – „děštník“ archegonioforů zadržuje kapku vody



stopka
archegonioforu s
dýchacími otvory a
vzduchovými
dutinami



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



samičí gametofyt má
jeden X chromosom

samčí gametofyt jeden
Y chromosom

Y-chromosom
Marchantia polymorpha

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

©2001 by National Academy of Sciences

PNAS

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

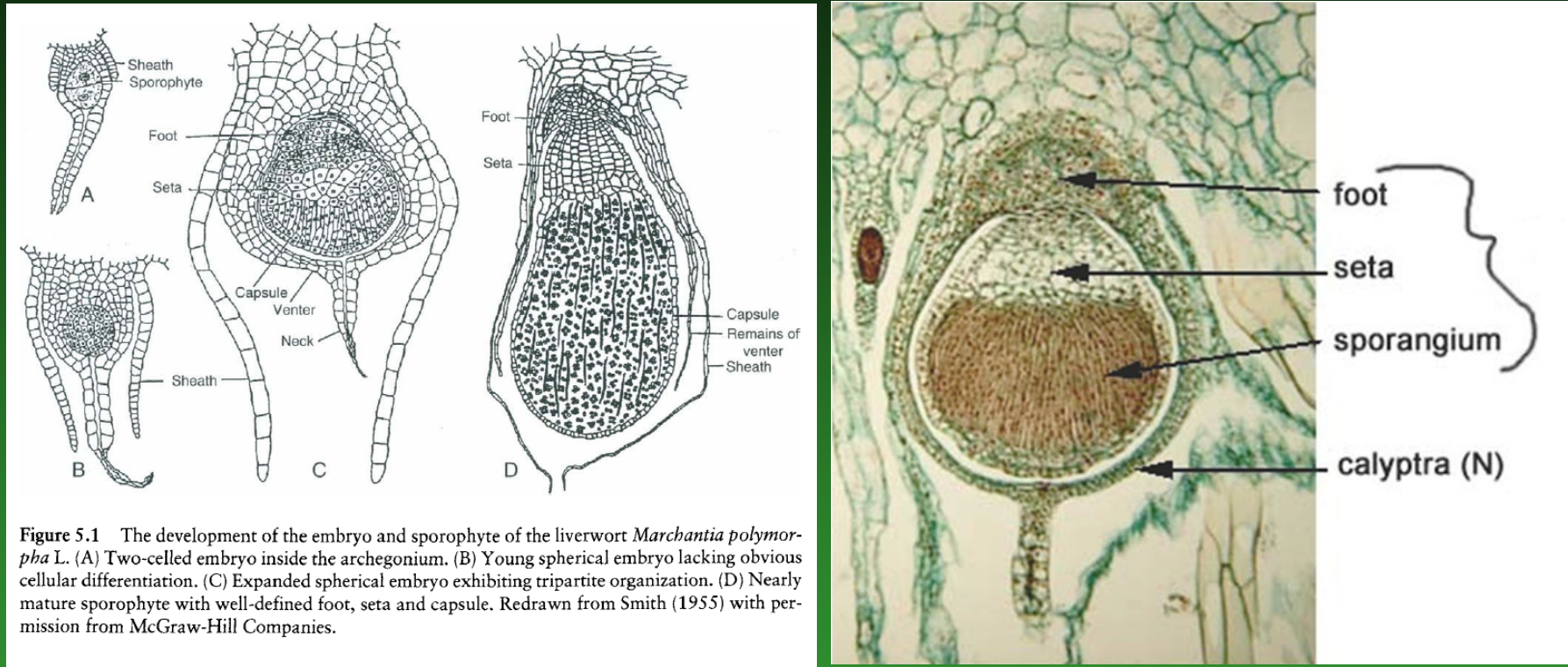
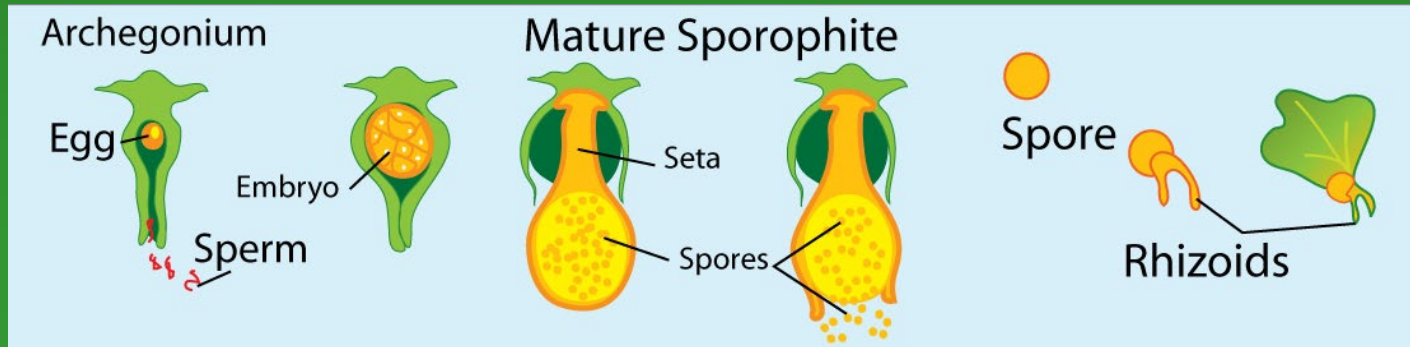


Figure 5.1 The development of the embryo and sporophyte of the liverwort *Marchantia polymorpha* L. (A) Two-celled embryo inside the archegonium. (B) Young spherical embryo lacking obvious cellular differentiation. (C) Expanded spherical embryo exhibiting tripartite organization. (D) Nearly mature sporophyte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



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



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



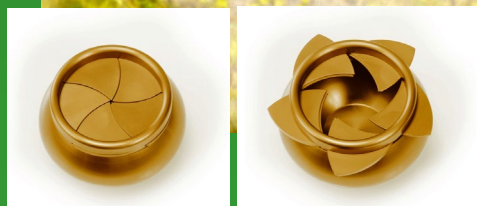
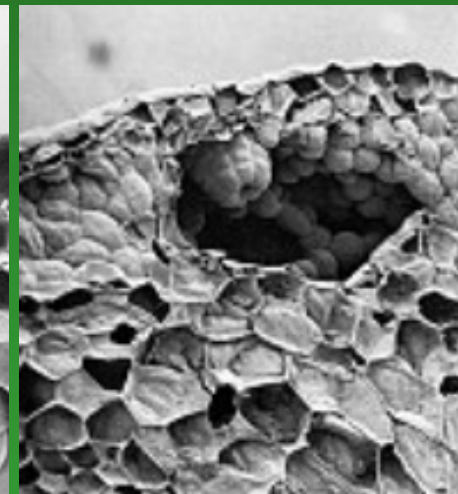
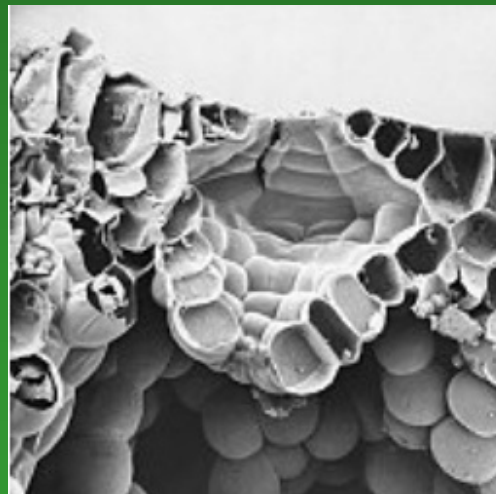
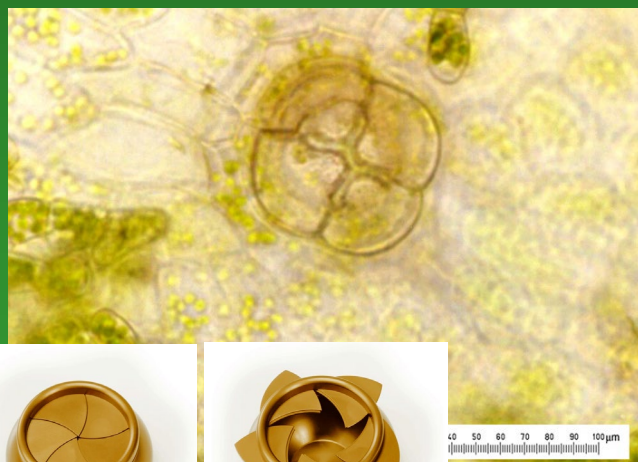
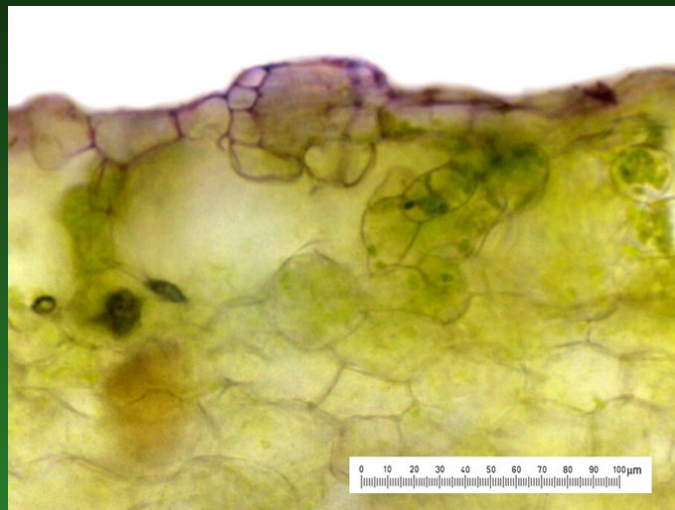
Tobolky vyčuhující na
spodu kuželovitých
archegonioforů

Přisedlé
antheridiofory



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

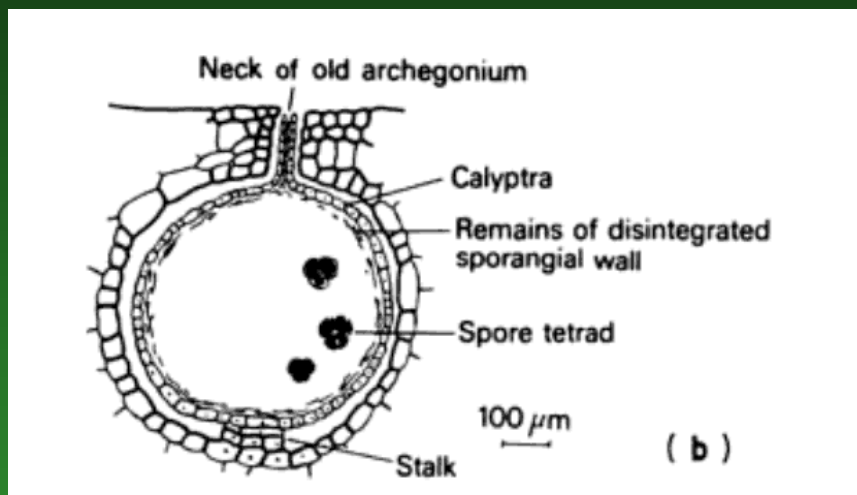
archegoniofory



funguje jako segmentální uzávěr

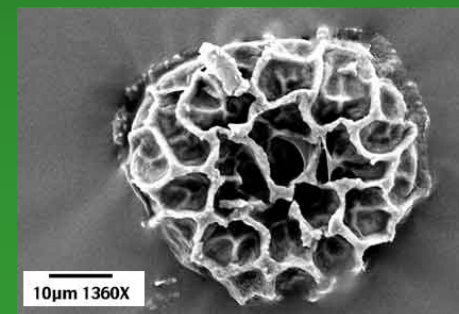
Někteří zástupci tř. *Marchantiopsida* se druhotně přizpůsobili životu ve vodě

Riccia fluitans (trhutka plovoucí)
pěstuje se také v akváriích



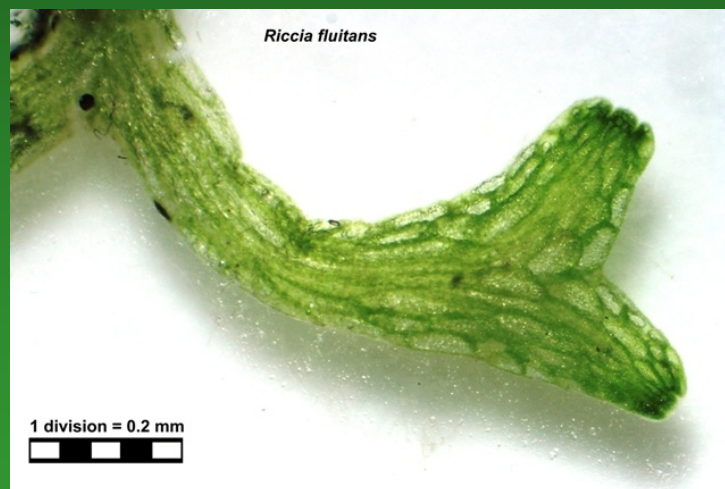
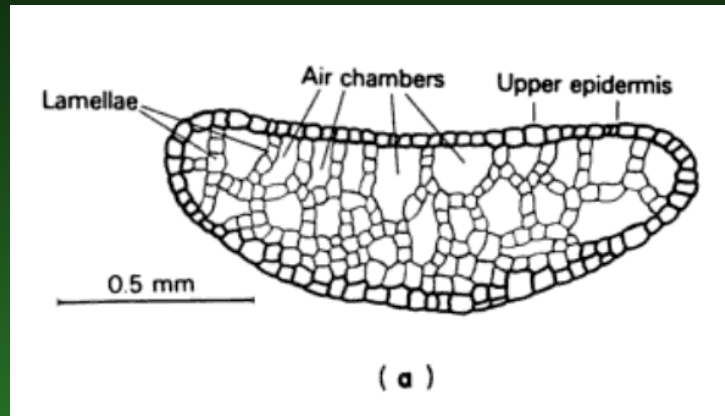
Vývoj sporofytu probíhá uvnitř sporofytu
Jedna z mála jätrovek, která nemá elatery

Důlkovitý povrch
spór brání potopení
a usnadňuje jejich
šíření vodou

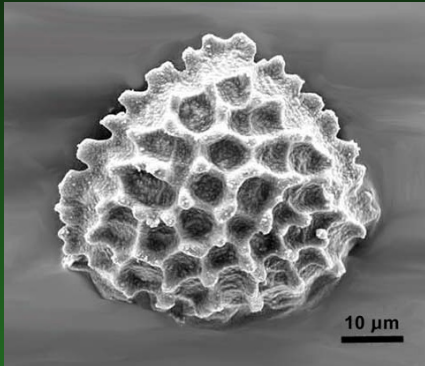


Riccia fluitans

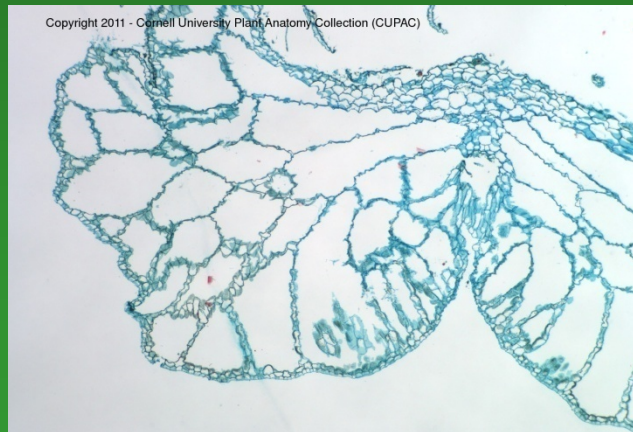
Aerenchymatické vzdušné dutiny



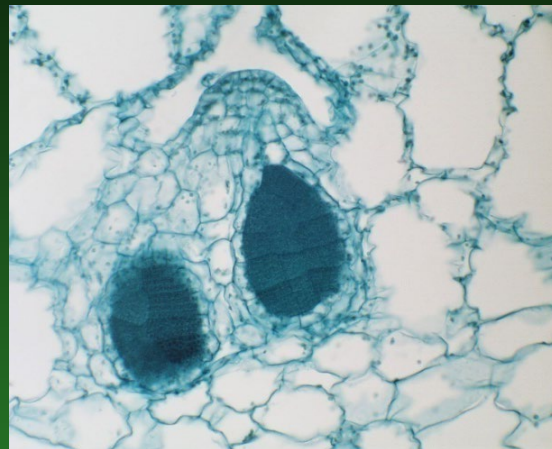
Ricciocarpus natans – patří také k čel. *Ricciaceae* – plove podobně jako okřehky na hladině stojatých vod



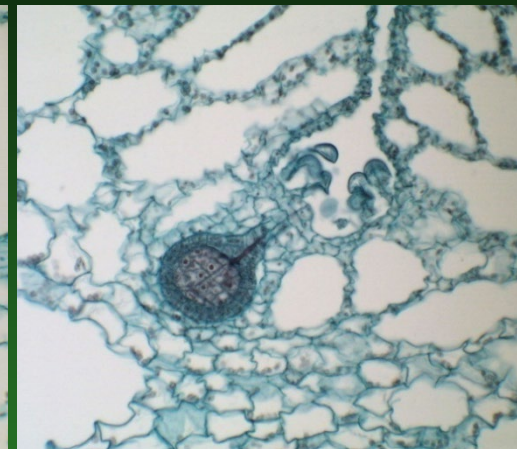
Důlkovitý povrch spór brání potopení a usnadňuje jejich šíření vodou



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



zanořená antheridia



zanořené archegonium
s mladým sporofytem



Tobolka – 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

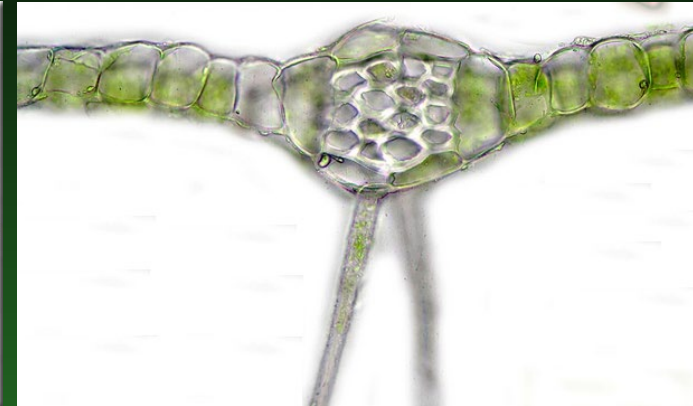


U nás např. kroknice vidličnatá (***Metzgeria furcata***) rostoucí na kůře stromů s pentlicovitou vidličnatě větvenou stélkou.



Metzgeriales

Stélku tvoří jedna vrstva stejnocenných buněk



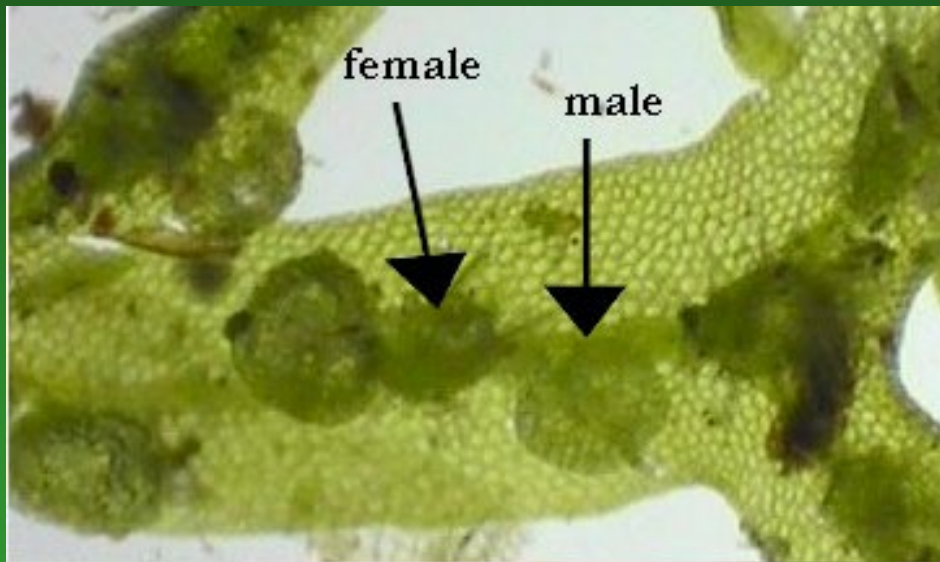
Protáhlé buňky plnící vodivou a mechanickou funkci tvoří **střední žebro**

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

Metzgeriales

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

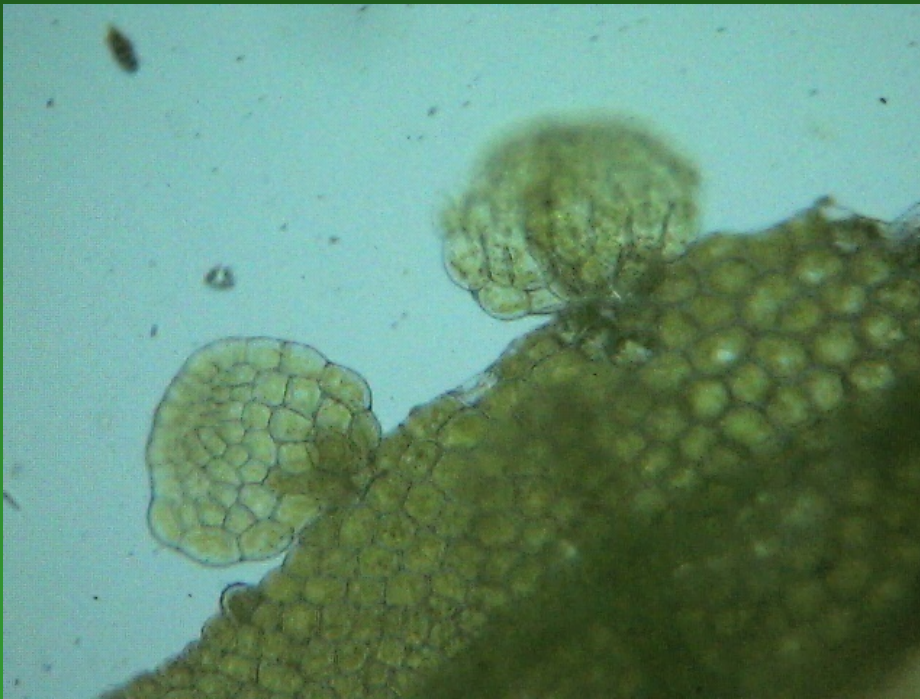
Tobolka puká 4 chlopněmi



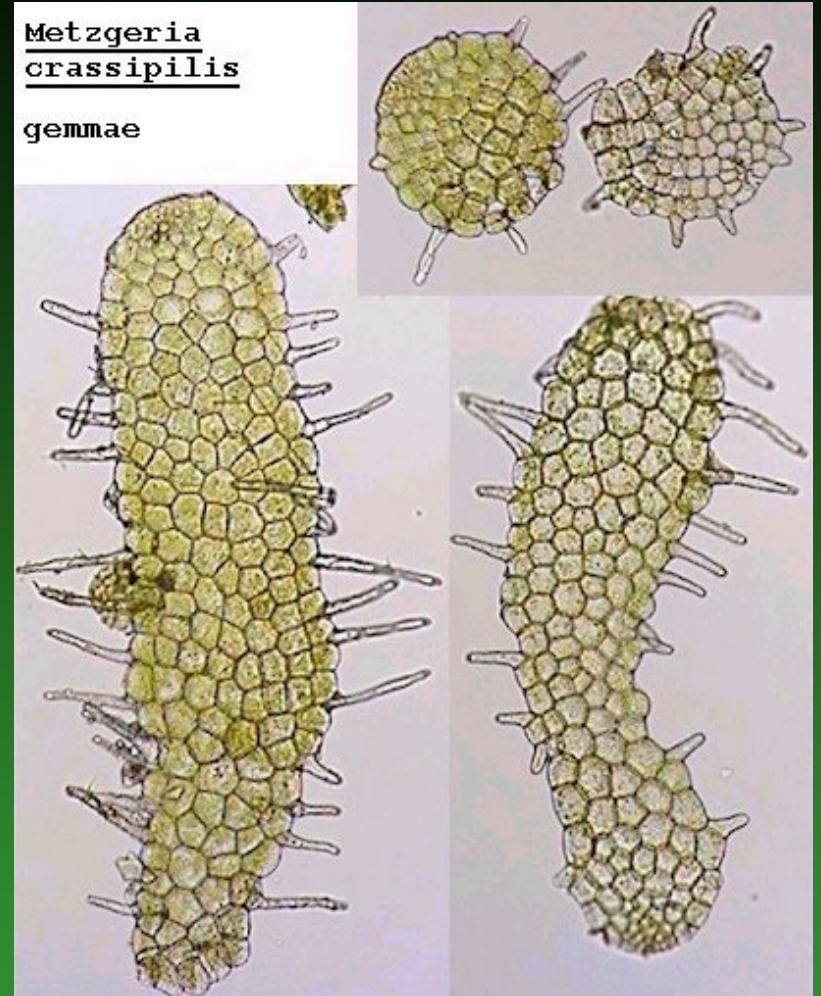
Metzgeriales

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

Metzgeria fruticulosa



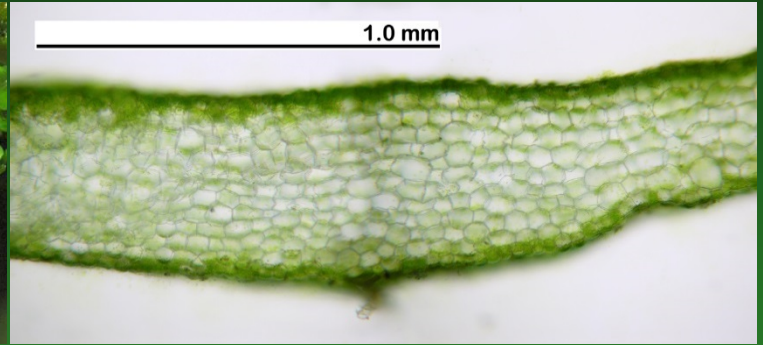
Metzgeria
crassipilis
gemmae



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! – *Cryptothallus mirabilis*

podzemní nezelený bělavý gametofyt
vyživovaný mykotroficky,
sporofyt nadzemní

Plastidy se nediferencují do chloroplastové
formy

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



© Michael Lüth



© Michael Lüth

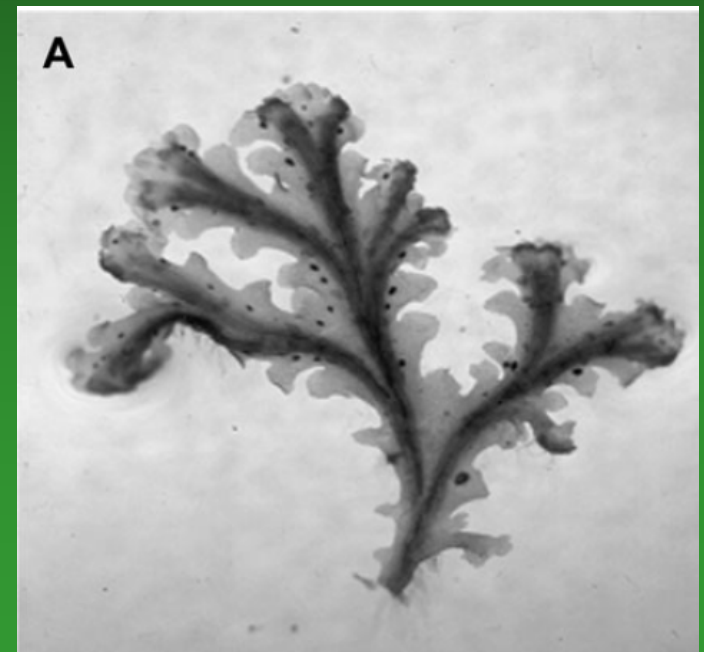
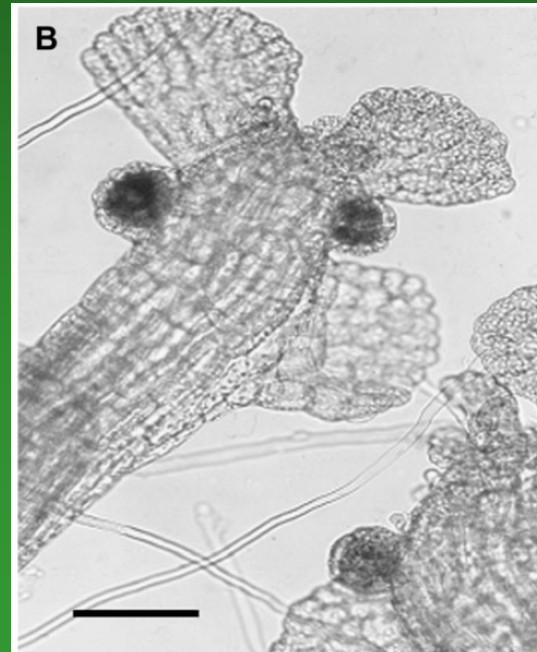
Metzgeriales

Endosymbióza sinic u jätrovek!

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



jamuška drobná *Blasia pusilla*



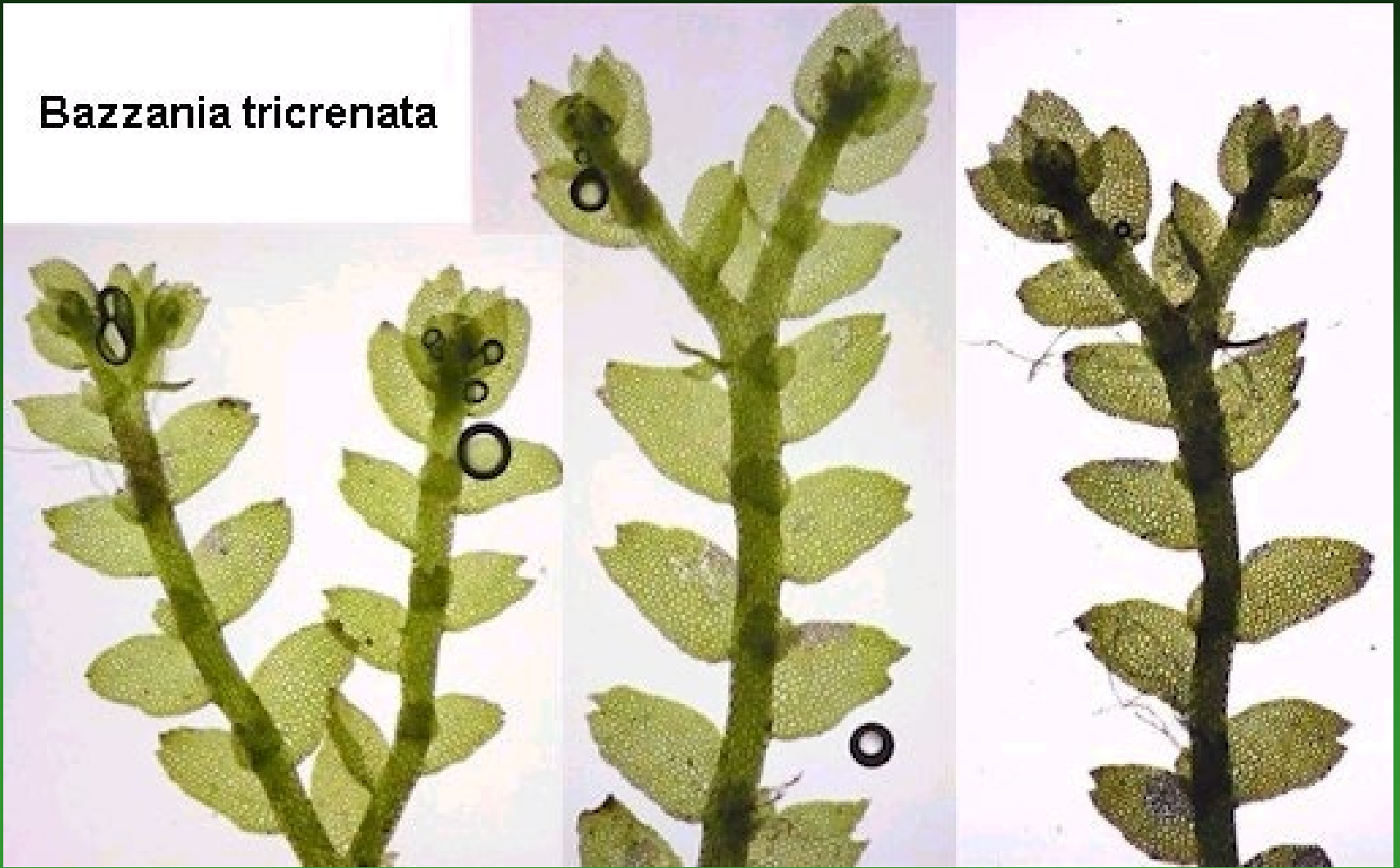
Jungermanniales gametofytní stélka foliózní, terminála trojboká, fyloidy v řadách, ne ve spirále

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

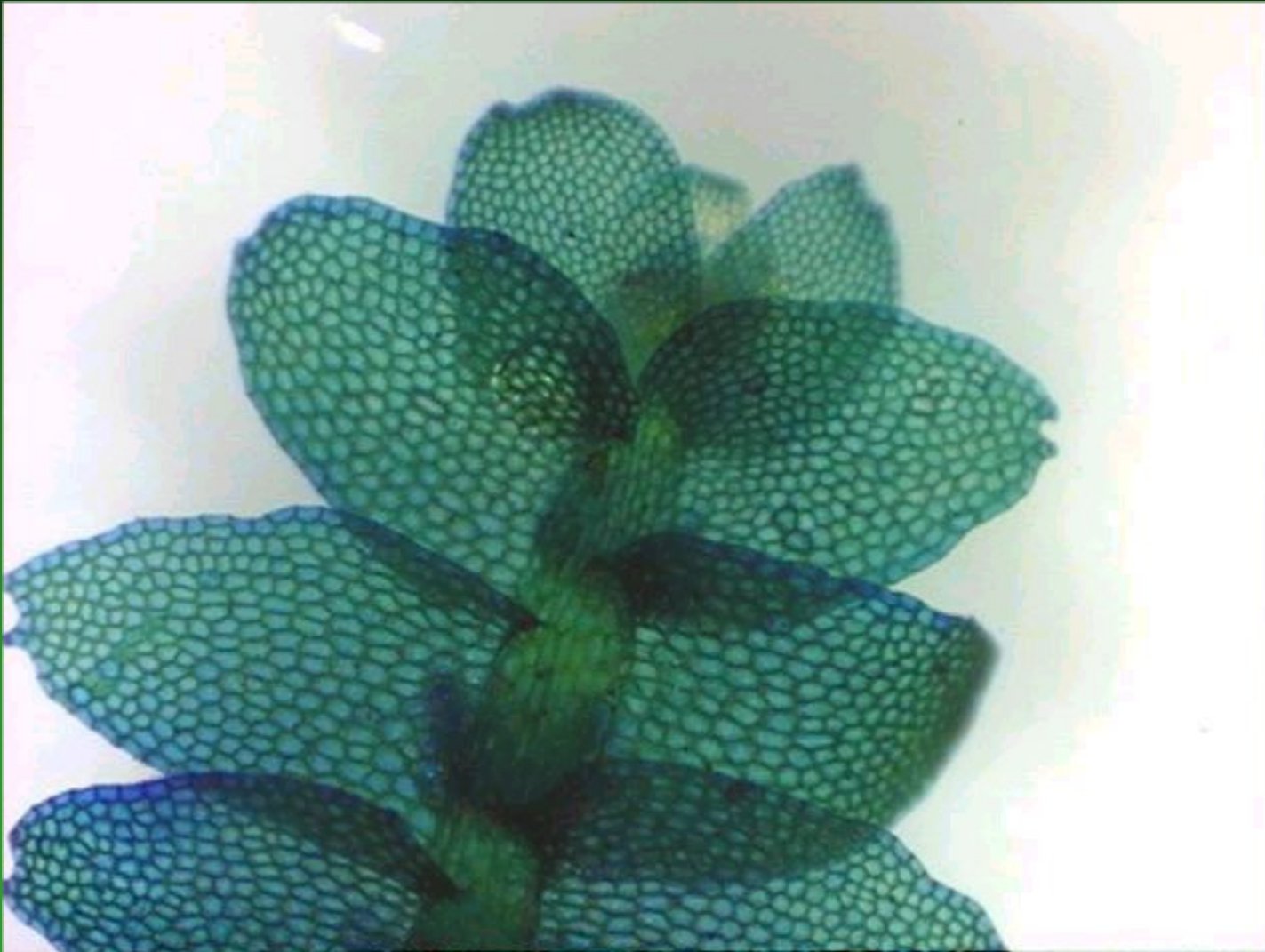


Z hlediska didaktického je ***Plagiochila asplenioides*** vhodným objektem pro demonstraci rozdílů mezi foliózní játrovkou a mechem např. mikroskopickým srovnáním s podobnými fyloidy u mechu měříku (*Mnium*).

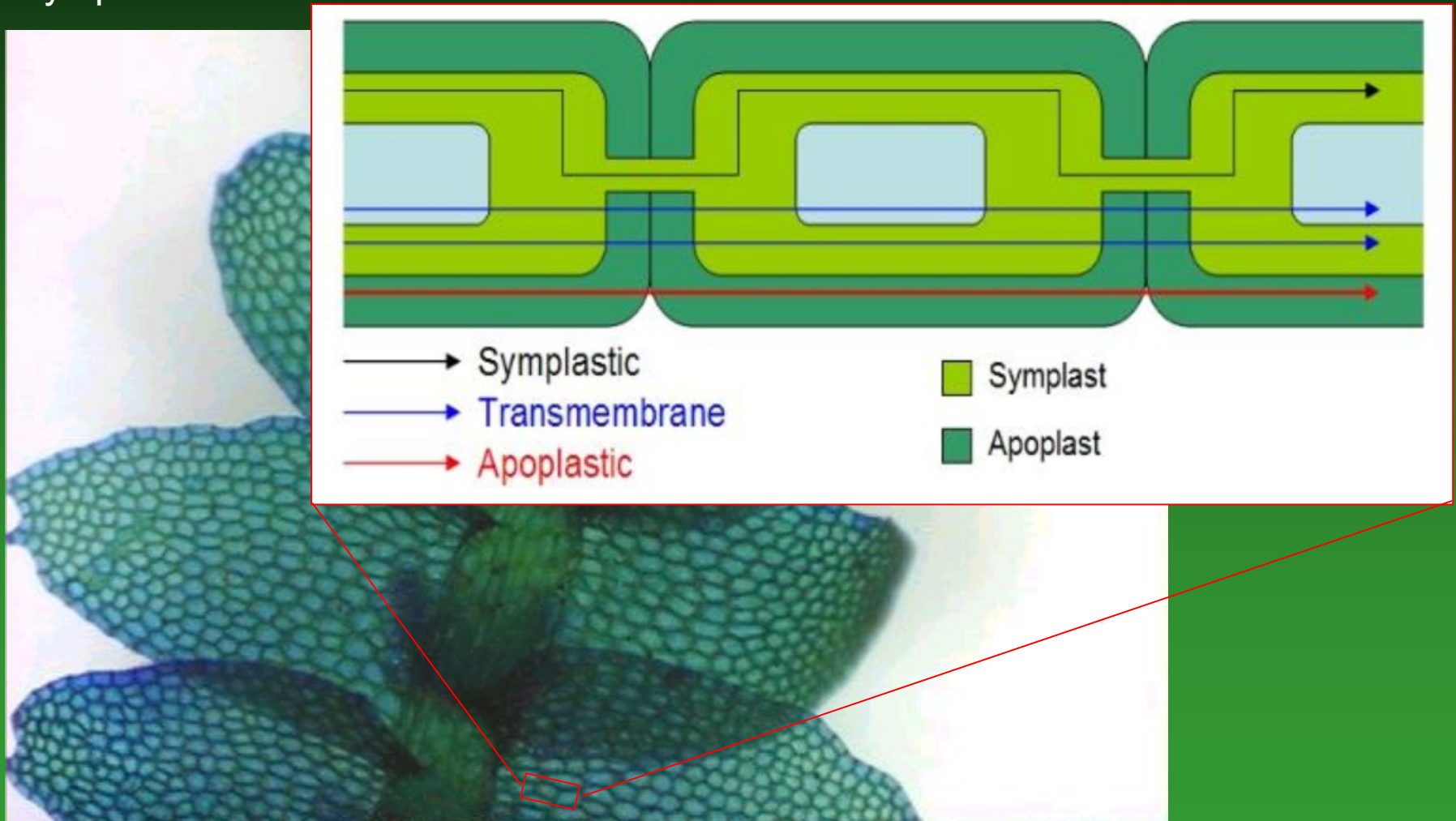
Fyloidy jsou sice **ve 3 řadách** - v jedné břišní a dvou bočních, břišní řada může být redukováná



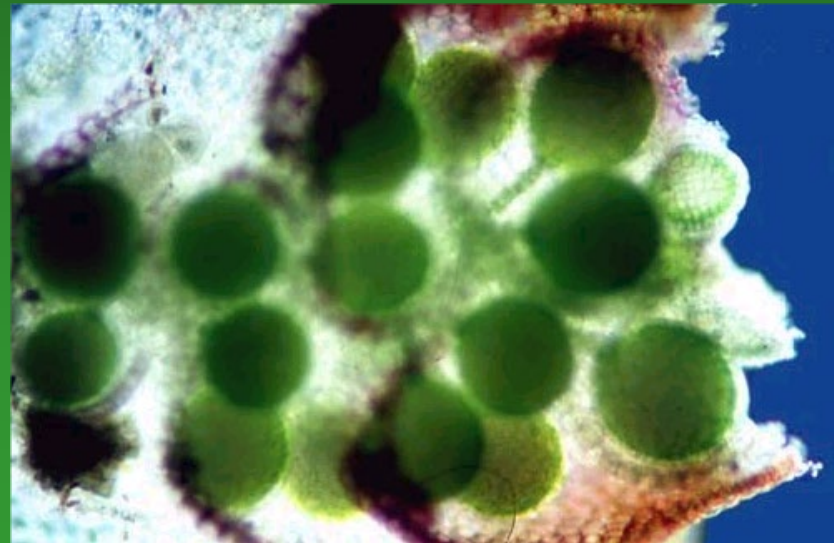
Fyloidy mají **všechny buňky stejnocenné**, bez náznaků vodivých či mechanických pletiv, která se vyskytují u mechů



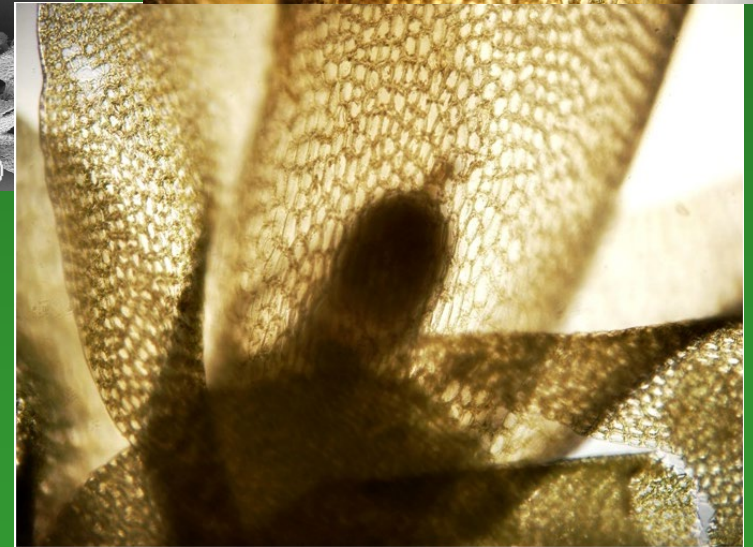
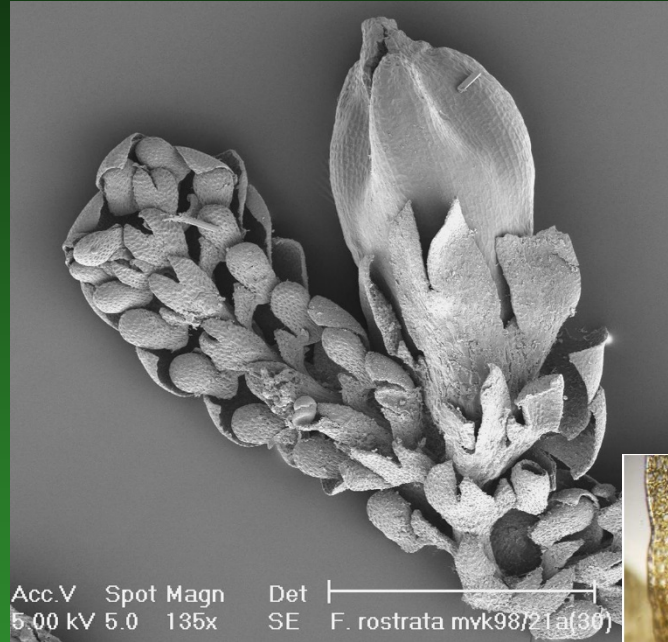
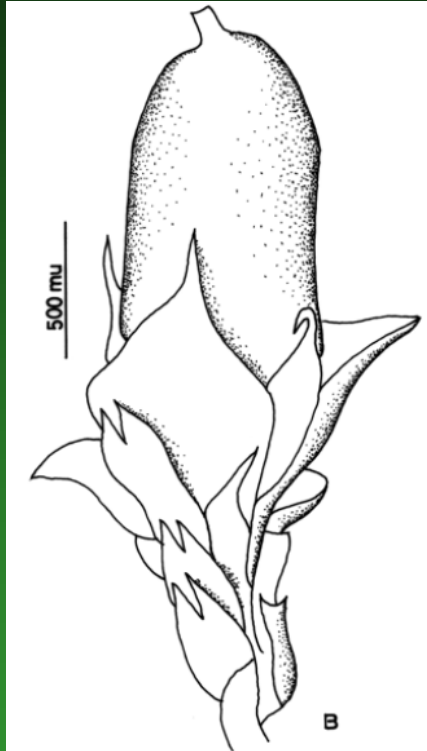
Transport látek u jätrovek a jiných mechorostů – absence vodivých pletiv neznamená, že netransportují látky napříč gametofytem či sporofytem. Transport je odkázán na méně výkonnou apoplastickou či transmembránovou cestu a jelikož mají plazmodesmy, tak také na cestu symplastickou



Antheridia – stopkatá, ve shlucích v paždí fyloidů



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

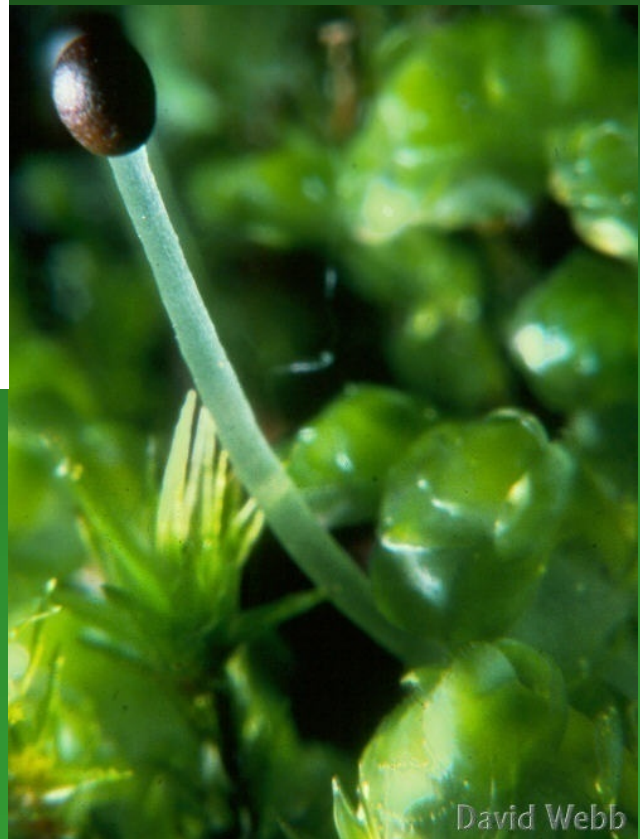
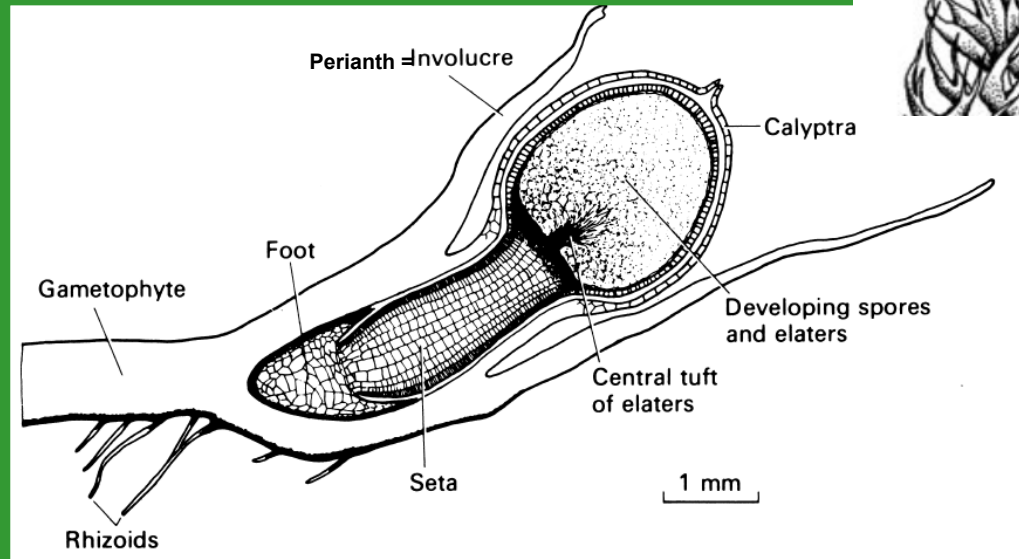
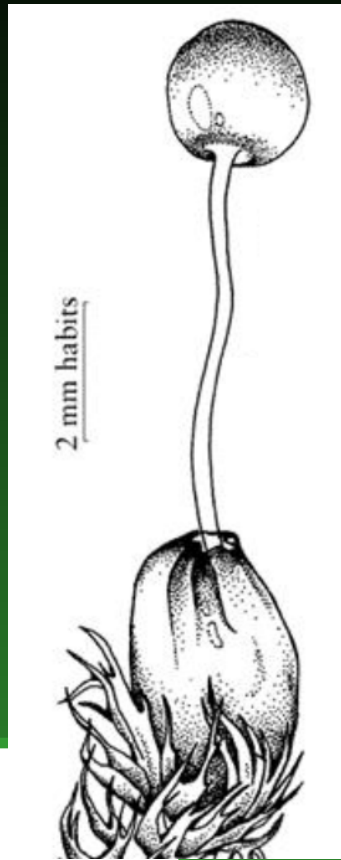


Štět bělavý - hyalinní tenkostěnné parenchymatické buňky

při dozrání tobolky velmi krátký, chráněný perianthem

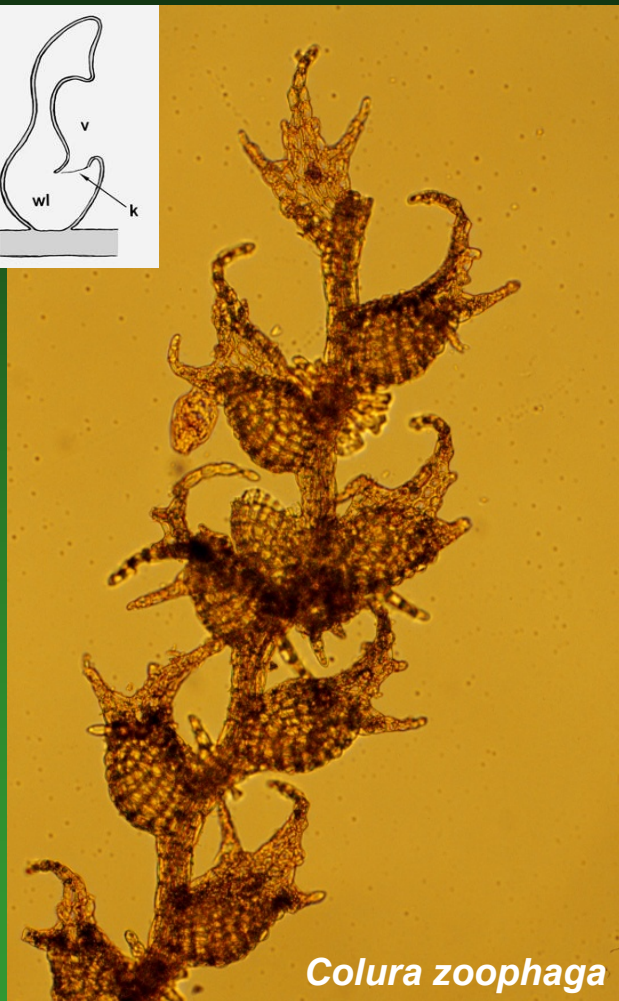
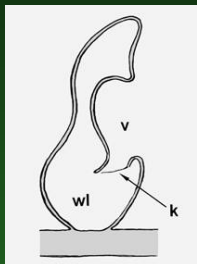
po dozrání tobolky se jeho buňky 20× prodlužují

Tobolka – zpravidla 4 chlopně



David Webb

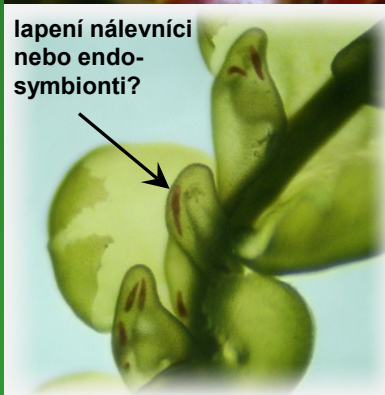
Masožravost u jätrovek? – *Colura* a *Pleurozia* – modifikované fyloidy – připomínají váčkovité „podtlakové“ dvoukomorové pasti se záklopkou, schopné při podráždění nasát nálevníky



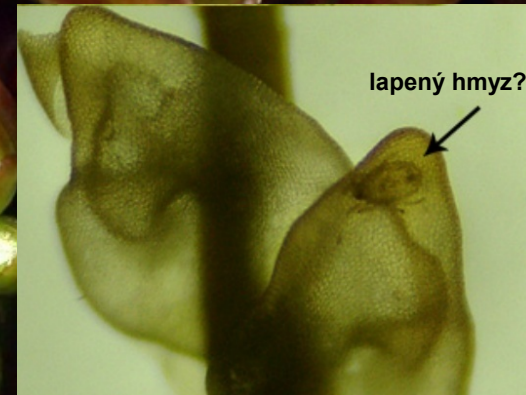
Colura zoophaga

Africká pohoří

Pleurozia purpurea



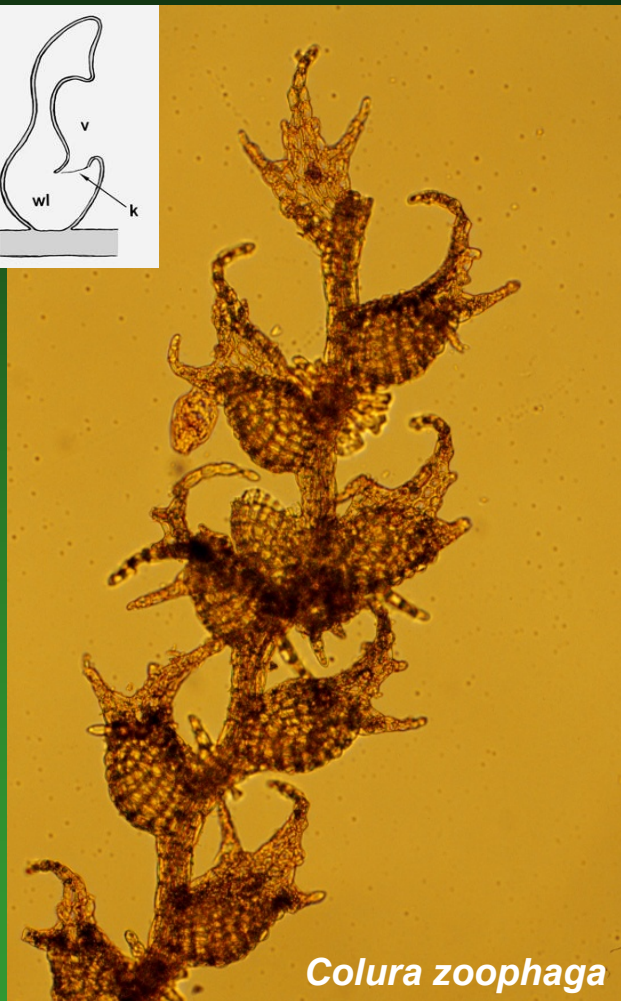
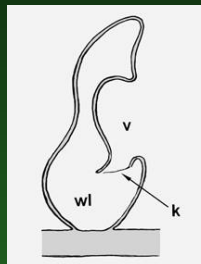
lapeň nálevníky
nebo endosymbionti?



lapeň 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*)



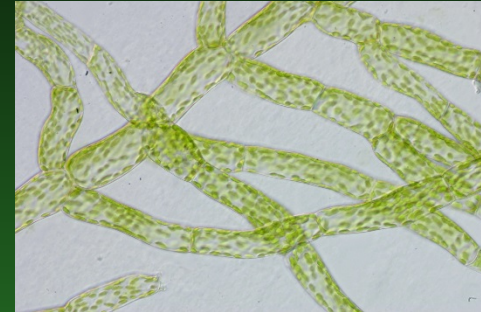
Oddělení *Bryophyta* (mechy)



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)

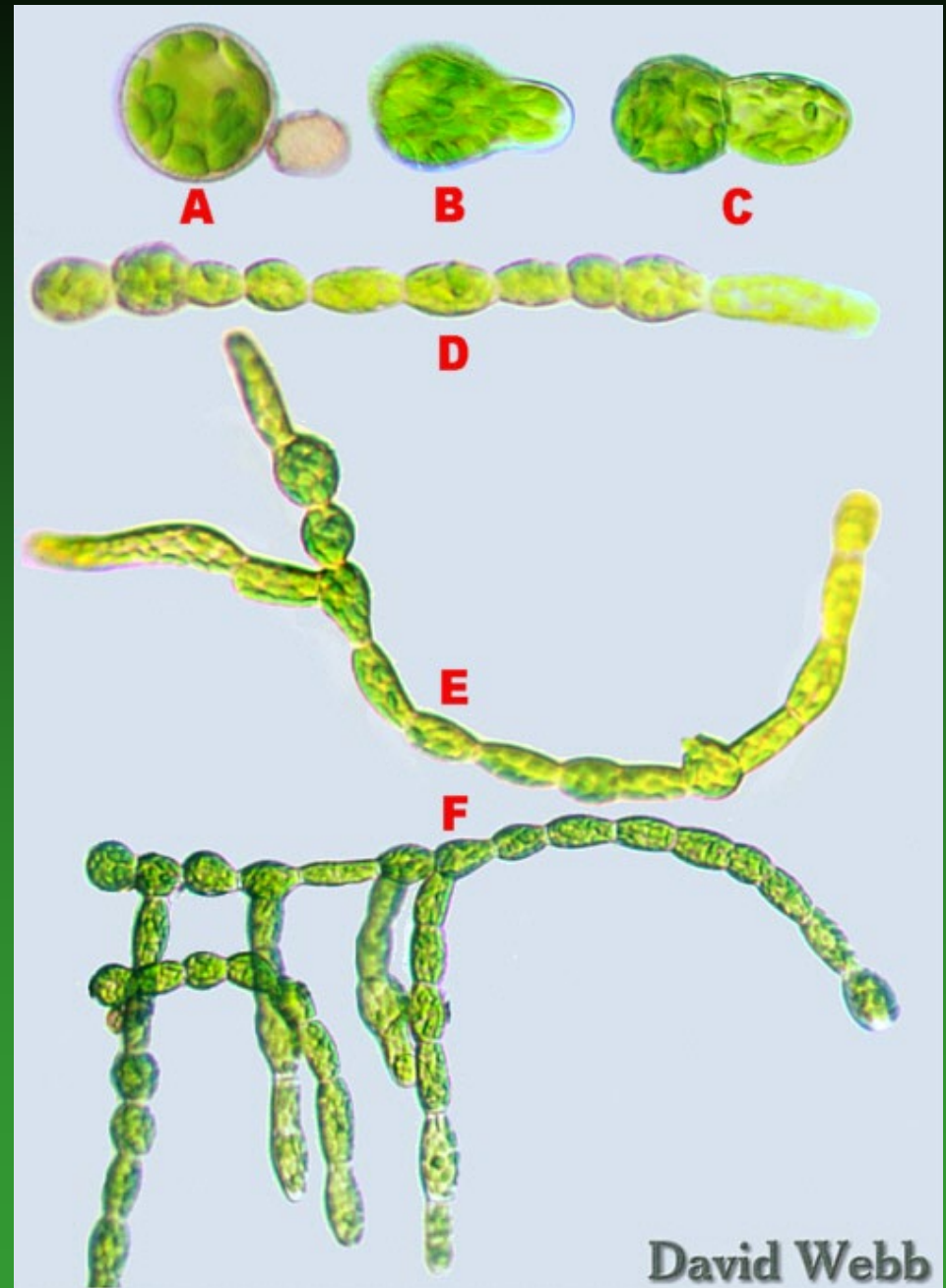


Protonema – obvykle vláknité

Primárně – ze spóry



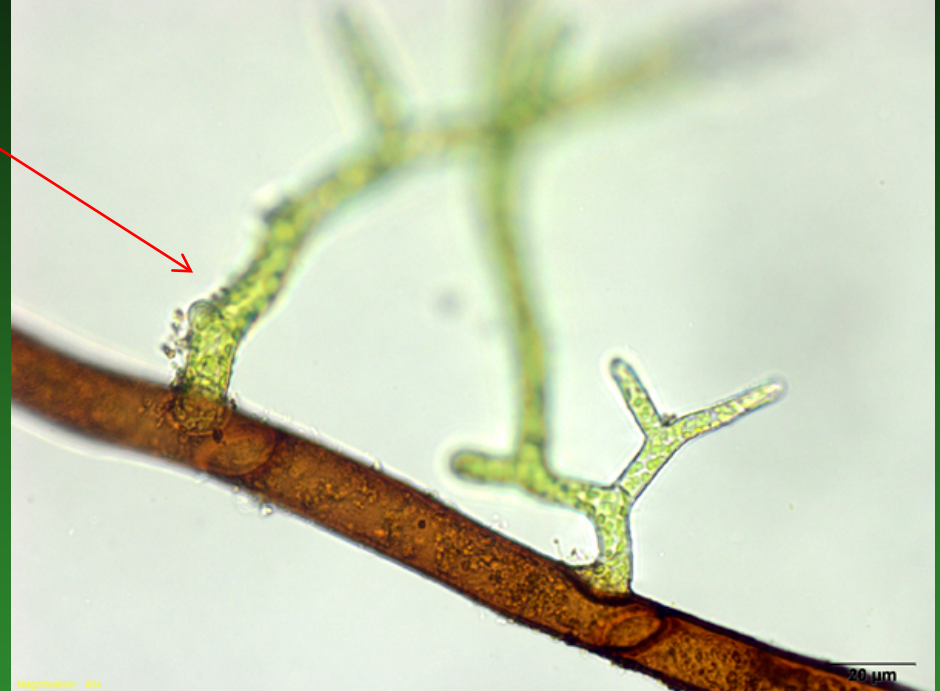
Sekundárně – z gametofytních rostlinek



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 *Physcomitrella patens*

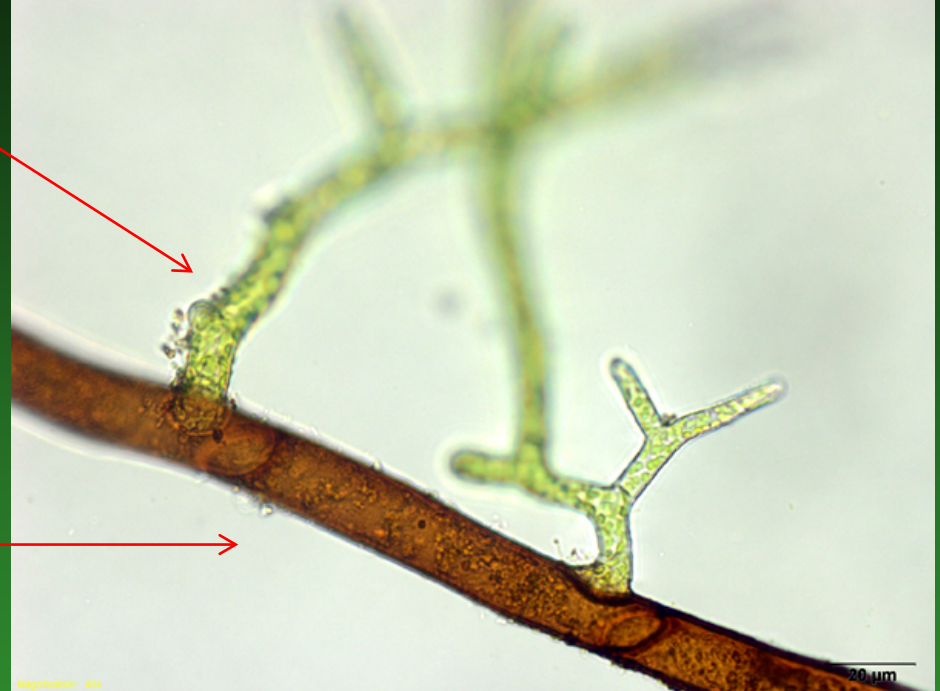
Protonema – anatomická a funkční diferenciace

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 *Physcomitrella patens*

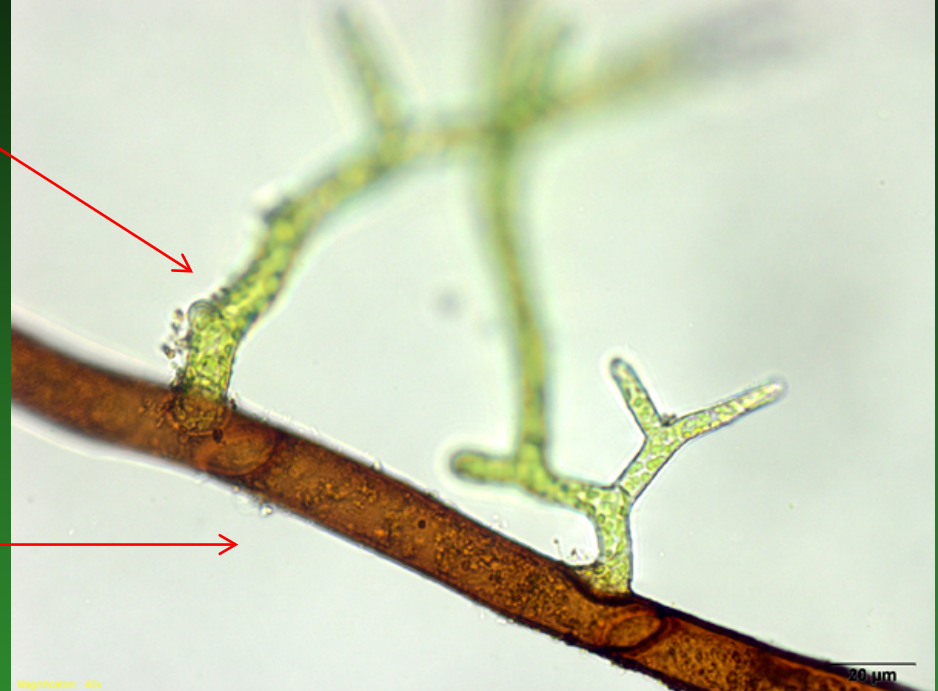
Protonema – anatomická a funkční diferenciace

1. chloronemální filamenta

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

2. kaulonemální filamenta

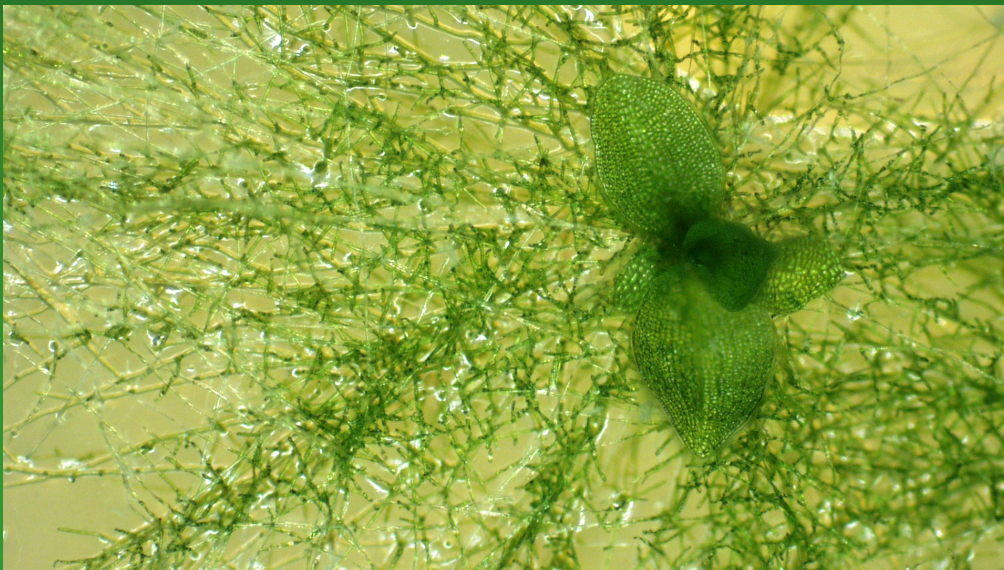
- červenohnědě pigmentovaná stěna
- šikmé přepážky
- málo chloroplastů v buňce
- rostou rychle, $0,33 \mu\text{m}/\text{min}^*$, kolonizují prostor, absorbují vodu s živinami



* platí pro *Physcomitrella patens*

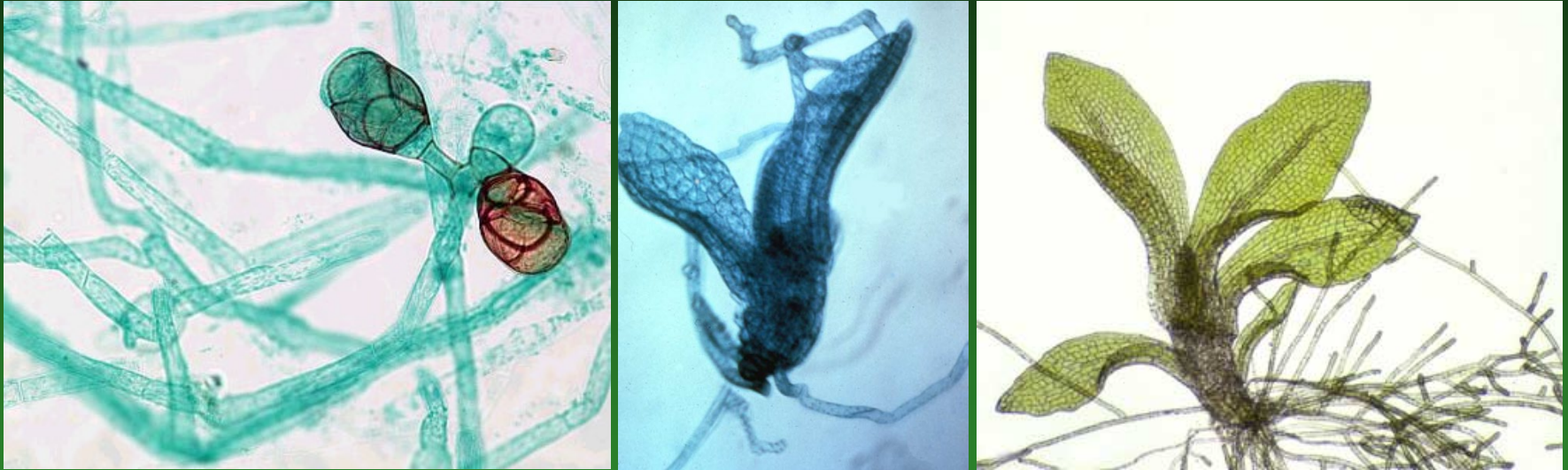
Chloronema může mít endopolyloidizovanou velikost jader ($2n$), kaulonema si zachovává haploidní stav ($1n$) – zjištěno v prvoklíčku *Physcomitrella patens*

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



Protonema – přeměna v gametofor

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



Z jedné spory **ne** jediná rostlinka, ale celý trs prvoklíček = „mechové podhoubí“



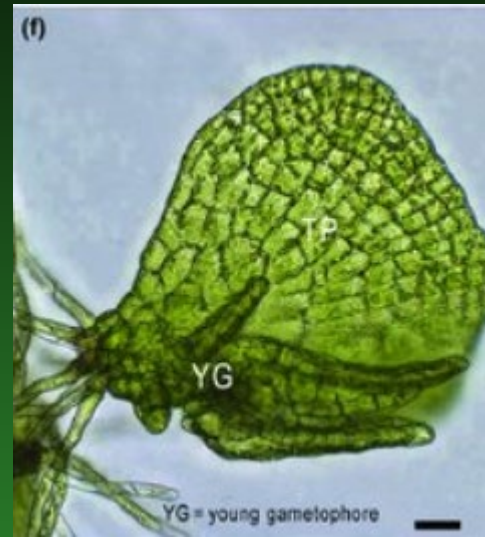
Protonema = evoluční reminiscence?

Haploidní frondózní
protonema

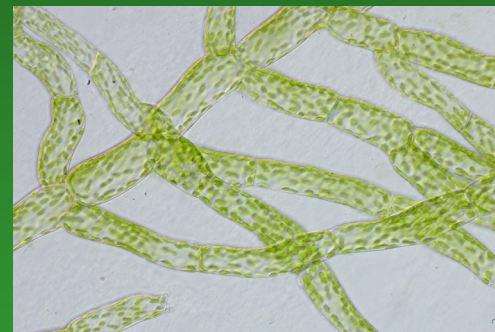
se strukturně podobá

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

Sphagnum - protonema



Coleochaete



Physcomitrella - protonema



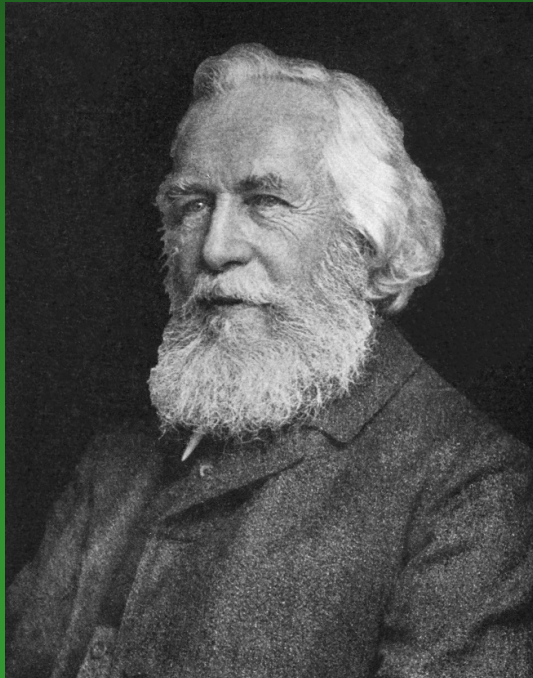
vláknitá zelená řasa

Protonema = evoluční reminiscence?

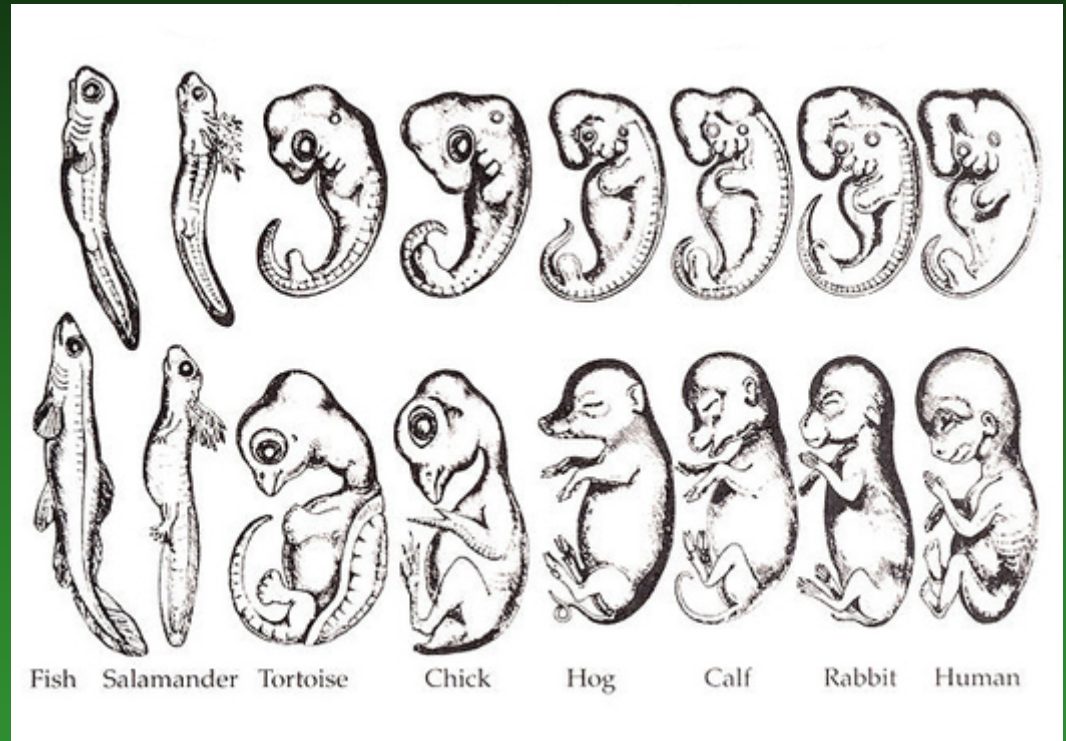
Haploidní frondózní
protonema

se strukturně podobá

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



Haeckelův zákon rekapitulace



Opakují tedy mechy v ontogenezi svou fylogenezi?

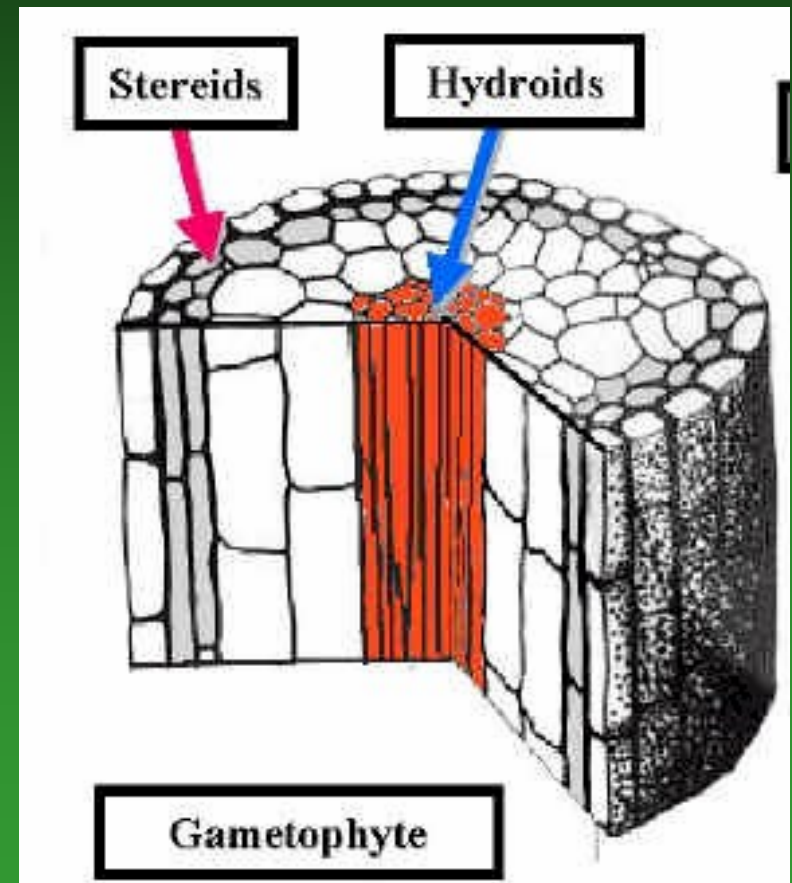
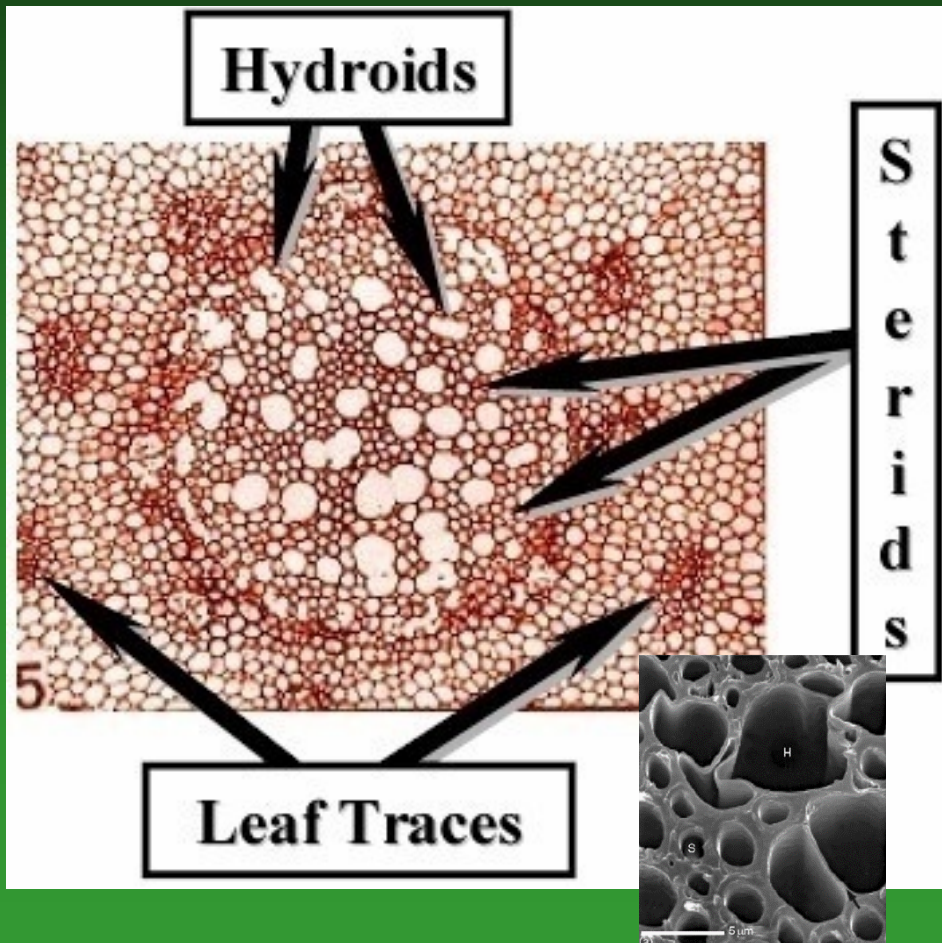
Ernst Haeckel
1834 – 1919

Kauloid – komplexní struktura

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

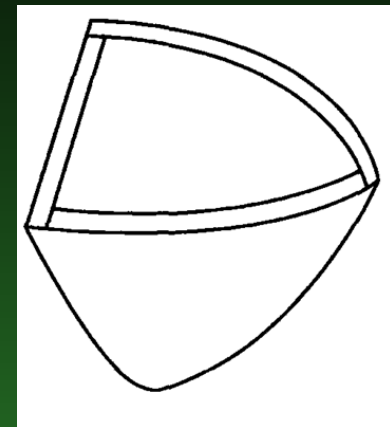
Parenchymatický kortex - jeho vnější vrstvu tvoří tenké protáhlé **stereidy**

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



Kauloid – uspořádání fyloidů

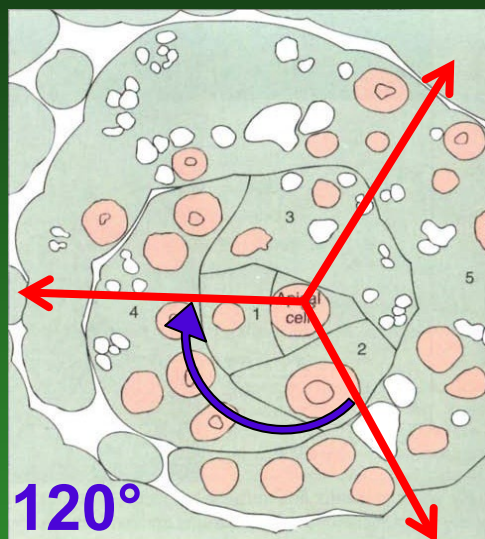
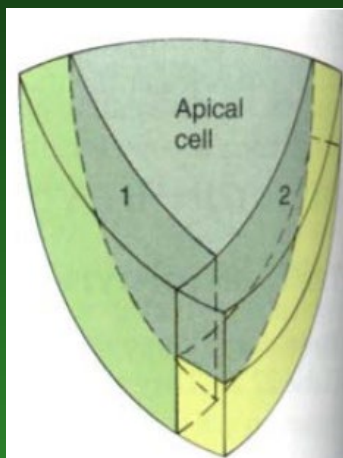
Terminála – tetraedrická = odděluje buňky do tří směrů



Fyloidy proto na kauloidu **uspořádány spirálně**

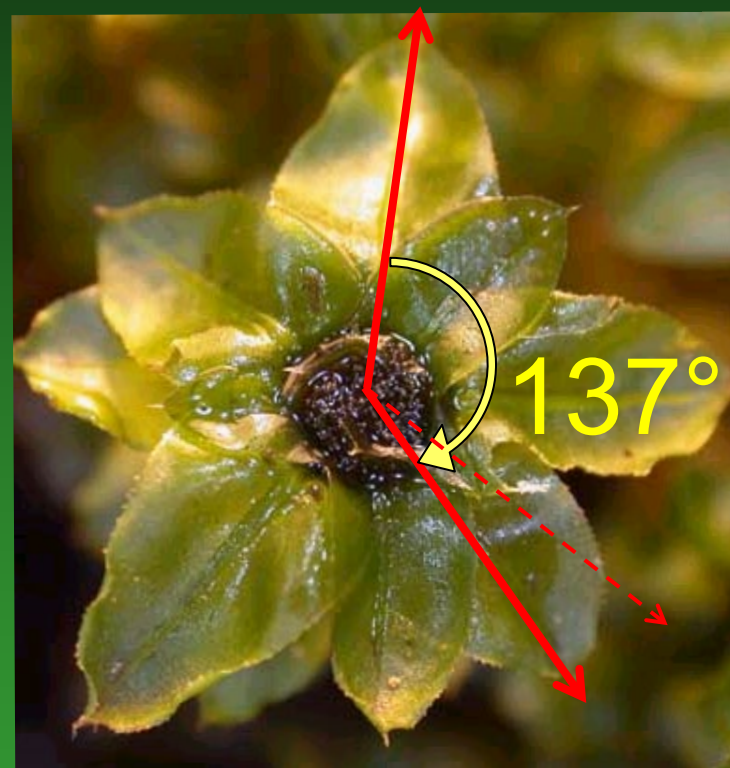
Kauloid – uspořádání fyloidů

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



120°

Physcomitrium pyriforme



137°

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

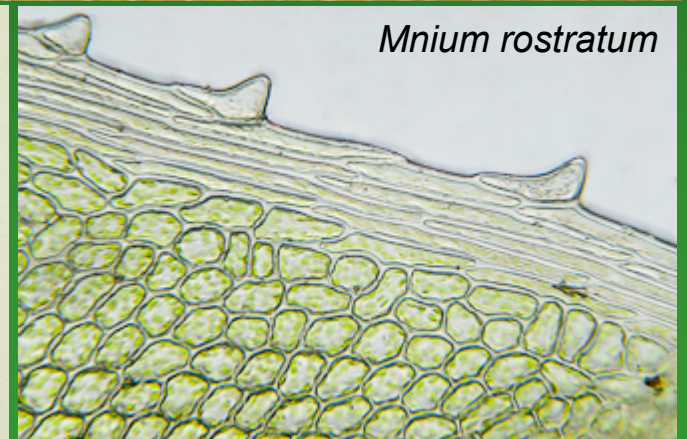
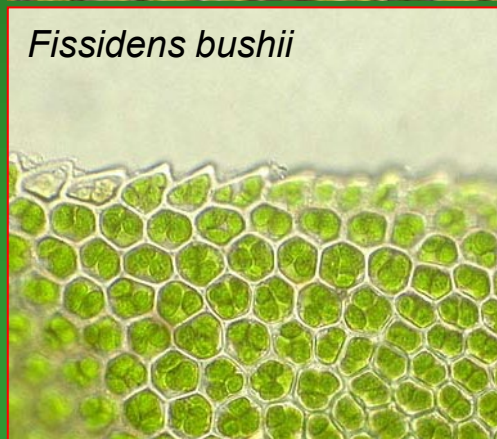
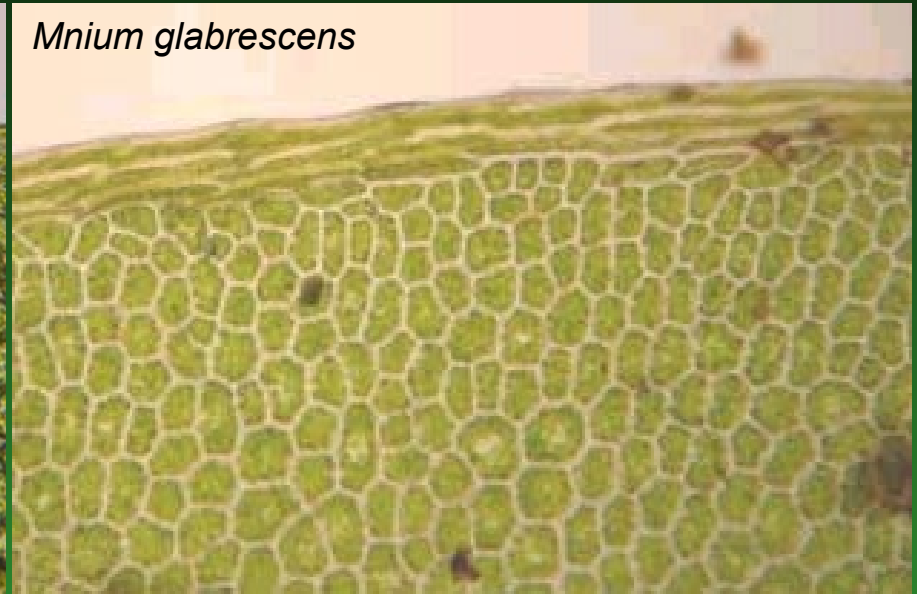
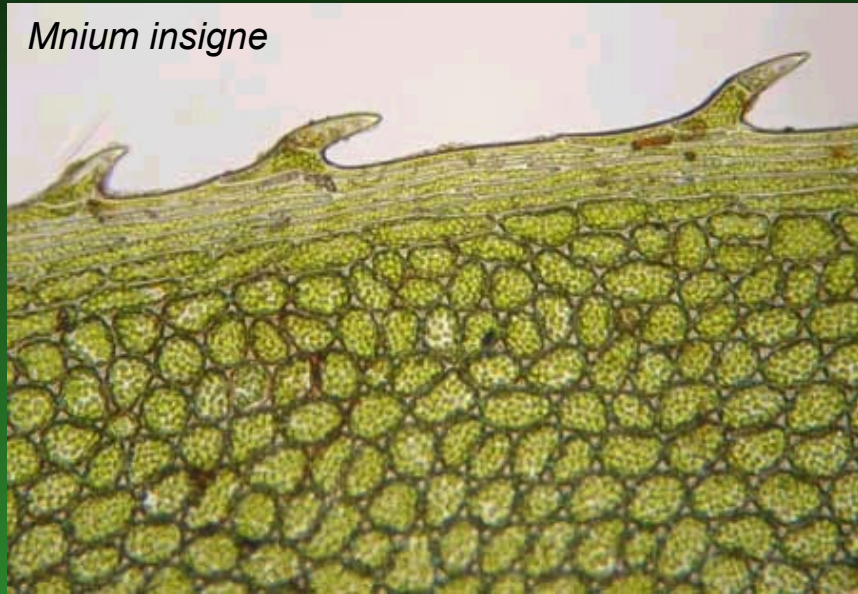


řez středním žebrem

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

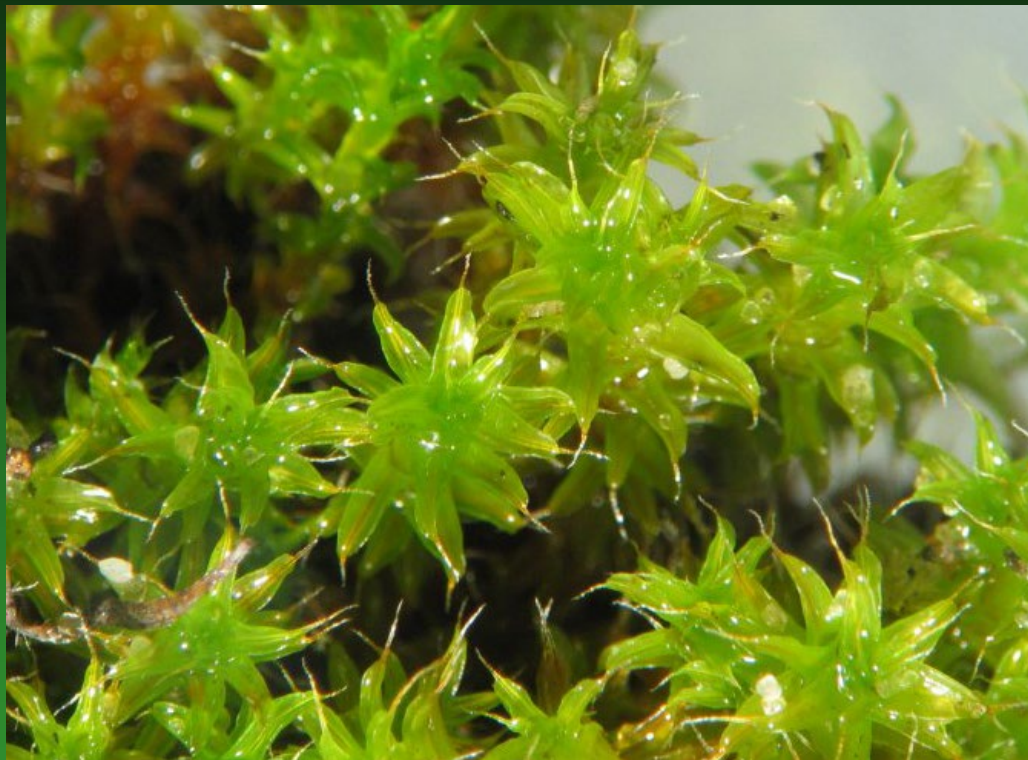
Fyloidy – komplexní struktura

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“

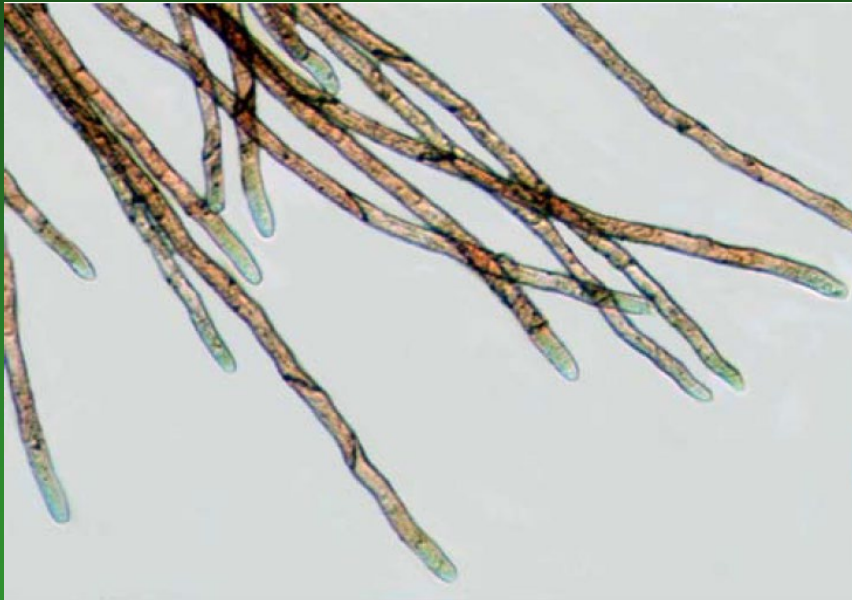


Figure 9. Microscopic view of rhizoids of the brook moss, *Fontinalis*, showing multicellular structure and diagonal crosswalls. Photo by Janice Glime.



Rhizoidy – funkce

často na bázi kauloidu – především fixace gametoforu k substrátu



Rhizoidy – funkce

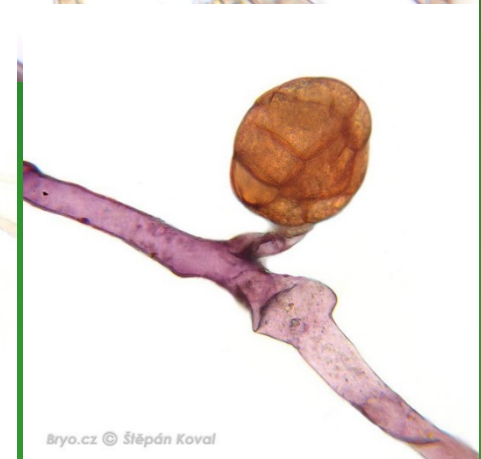
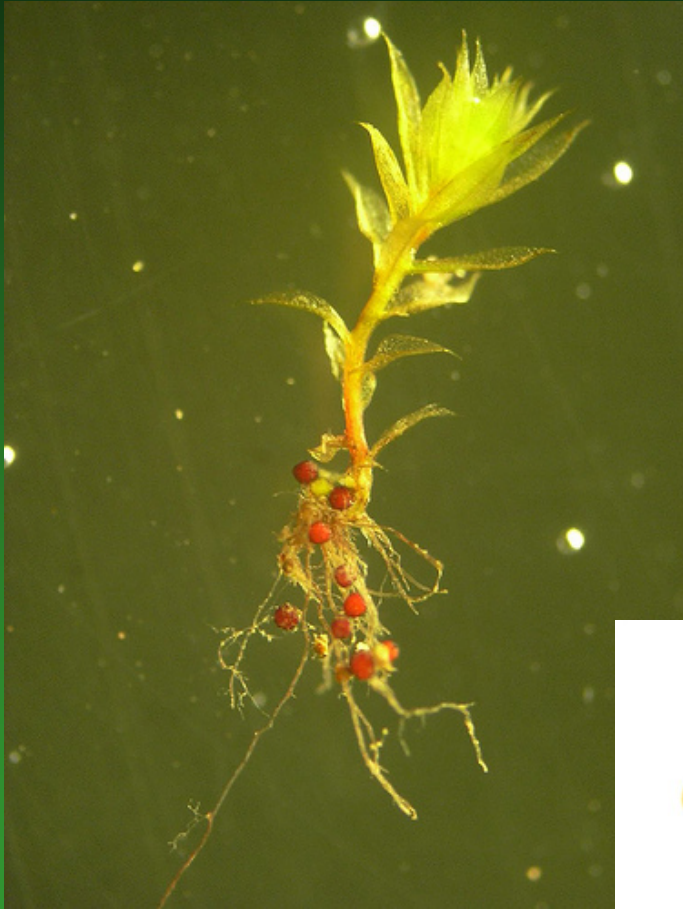
někdy i mezi fyloidy na kauloidu



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

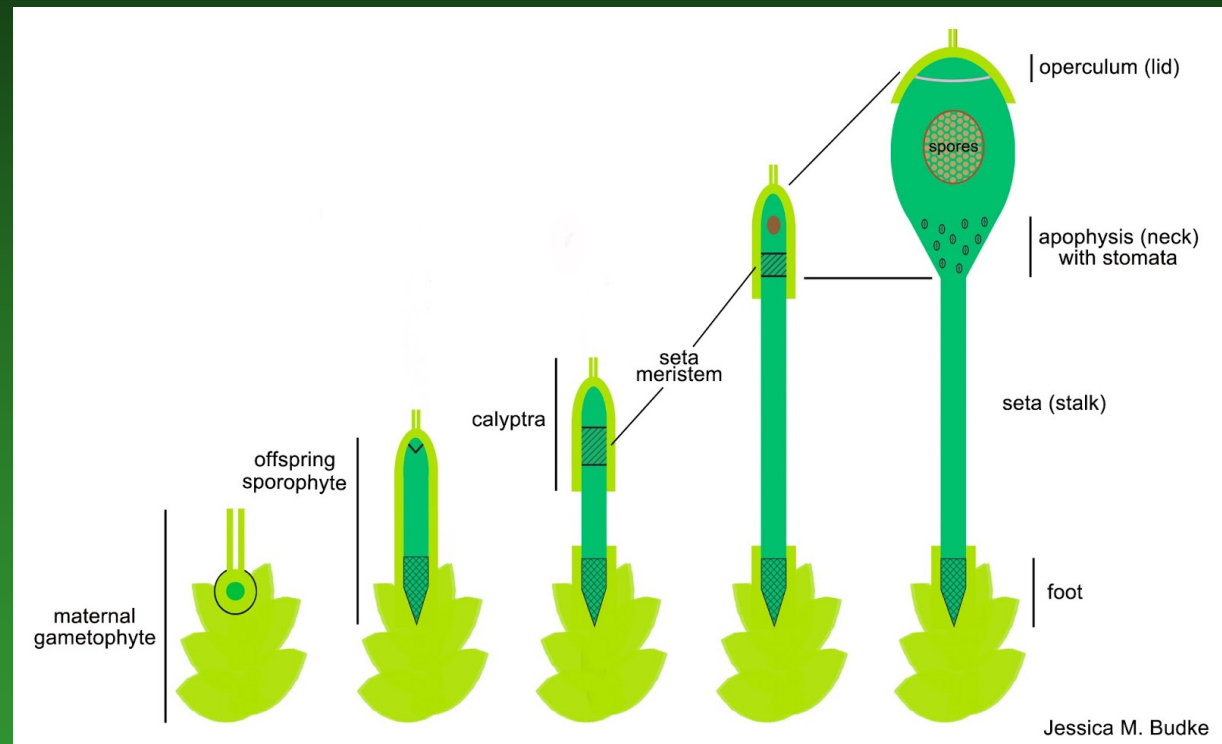
Rhizoidy – funkce

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



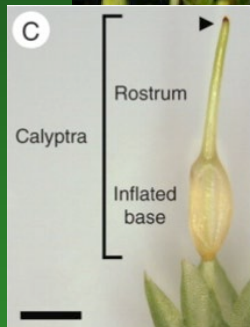
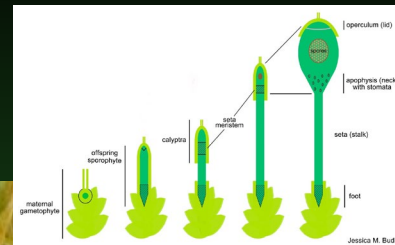
Ontogeneze sporofytu

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

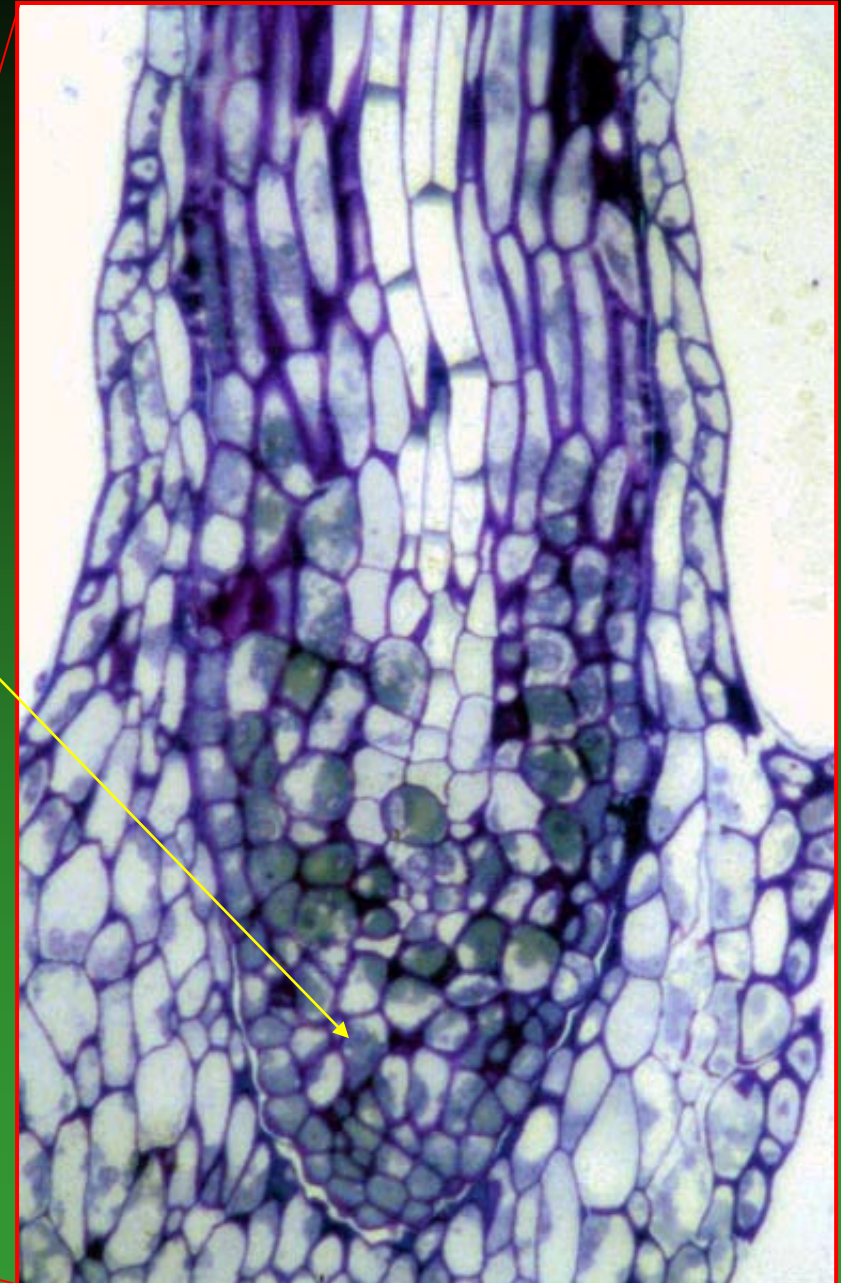
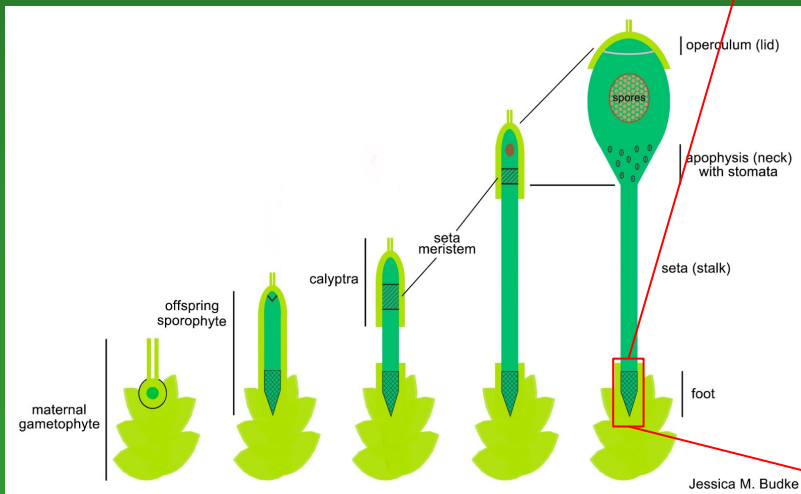
dospělé sporofyty



Transportní pletivo = placenta

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

převádějící asimiláty
a vodu z gametofytu do
sporofytu



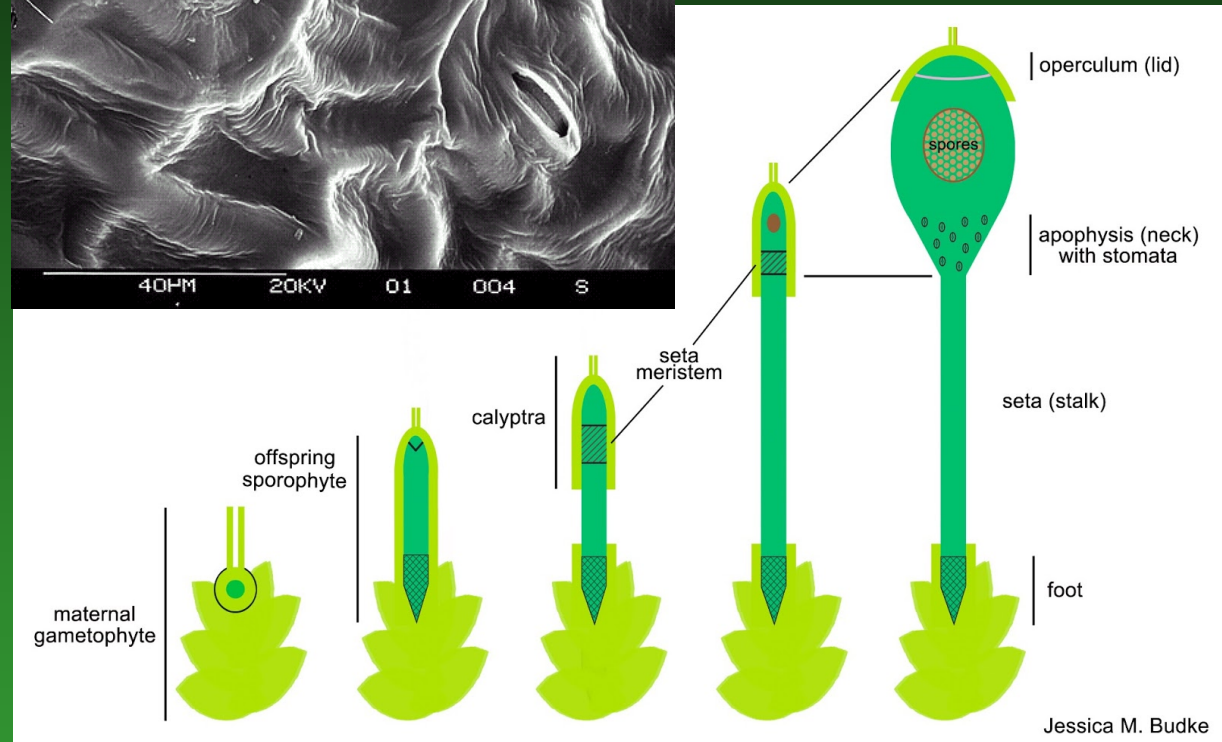
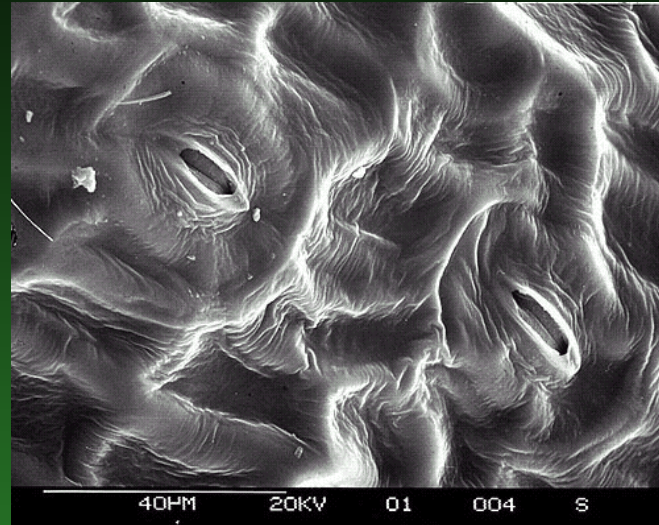
Epidermis sporofytu

často **pravé průduchy**

často kryta **kutikulou**

Otvíráním průduchů
„řídí“ sporofyt transport
metabolitů z gametofytu.

Kutikula a zavření
průduchů „pozdrží“
hydrataci oproti
vyschlému gametofytu



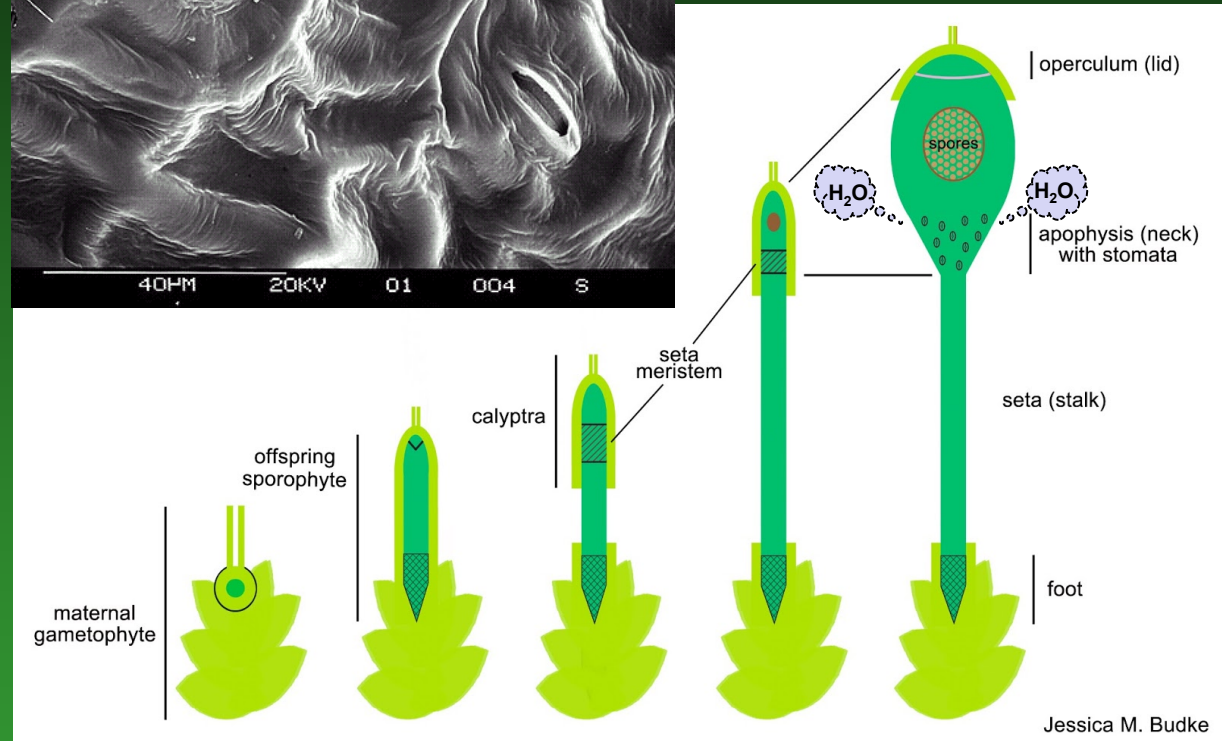
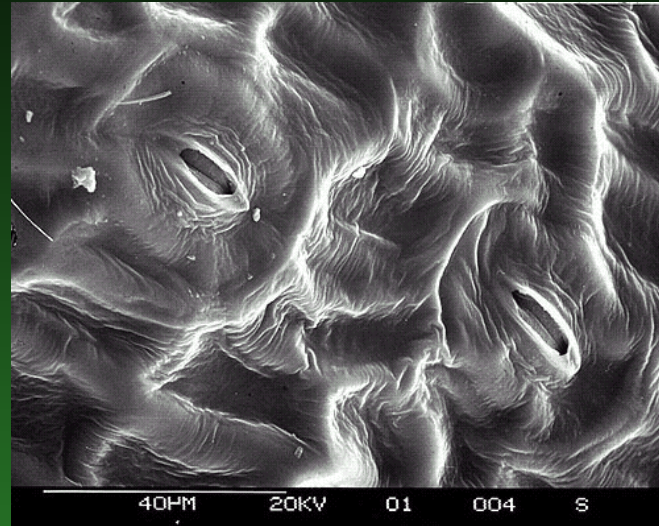
Epidermis sporofytu

často **pravé průduchy**

často kryta **kutikulou**

Otvíráním průduchů „řídí“ sporofyt transport metabolitů z gametofytu.

Kutikula a zavření průduchů „pozdrží“ hydrataci oproti vyschlému gametofytu



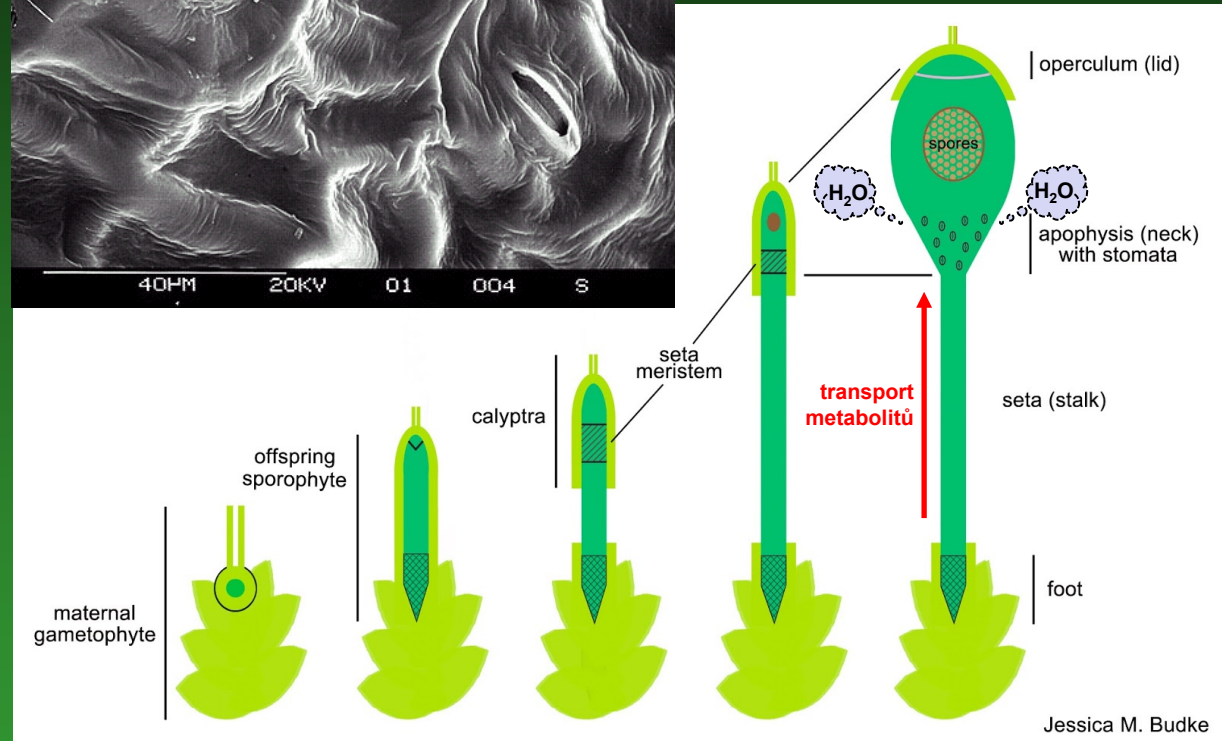
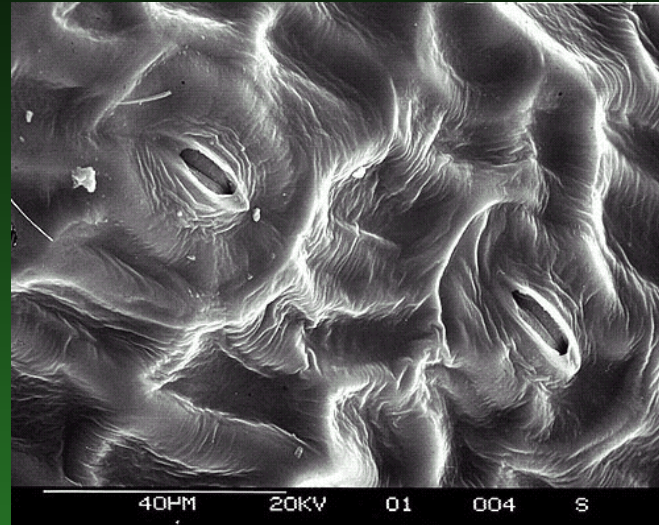
Epidermis sporofytu

často **pravé průduchy**

často kryta **kutikulou**

Otvíráním průduchů
„řídí“ sporofyt transport
metabolitů z gametofytu.

Kutikula a zavření
průduchů „pozdrží“
hydrataci oproti
vyschlému gametofytu



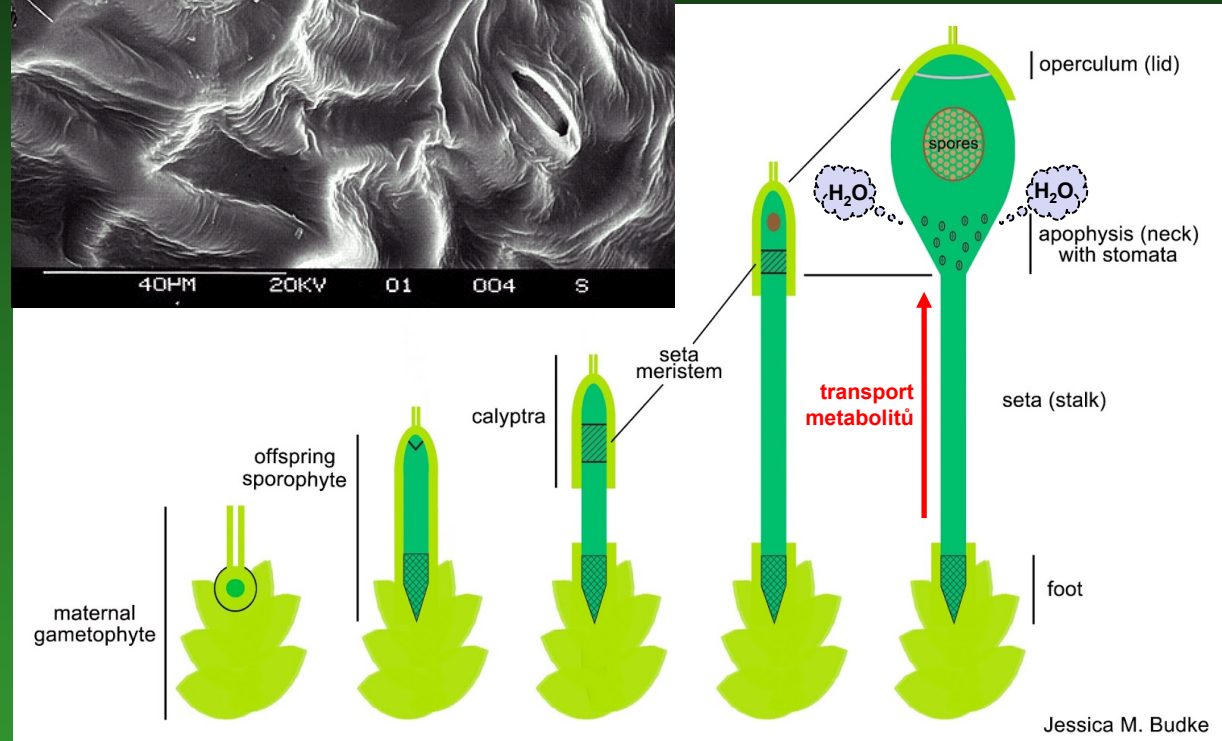
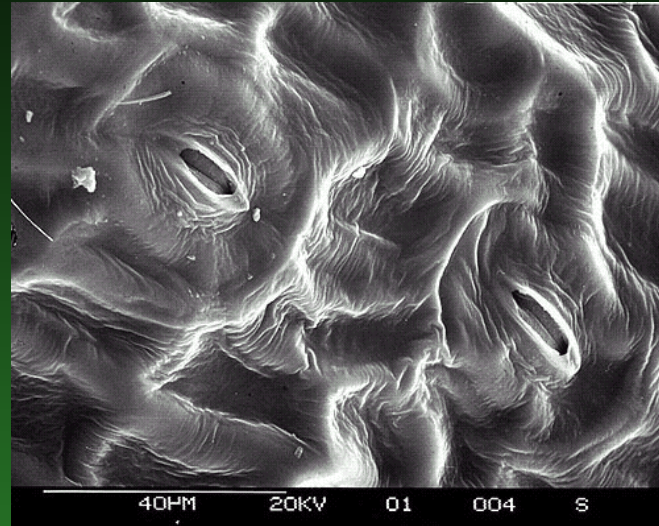
Epidermis sporofytu

často **pravé průduchy**

často kryta **kutikulou**

Otvíráním průduchů „řídí“ sporofyt transport metabolitů z gametofytu.

Kutikula a zavření průduchů „pozdrží“ hydrataci oproti vyschlému gametofytu



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

Stavba tobolky

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

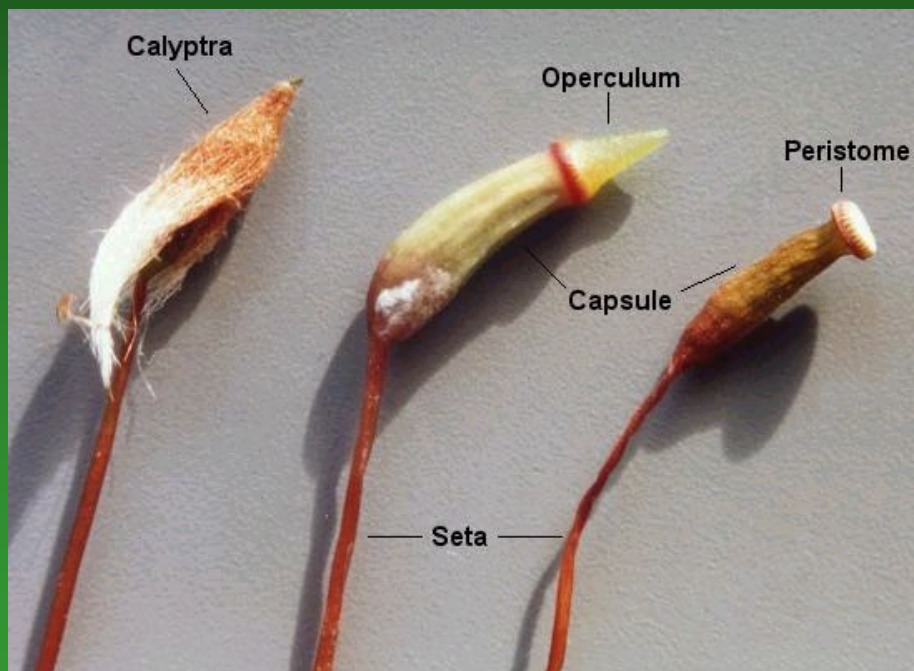
na něm **výtrusorodá vrstva** (*archesporium*) + **výtrusy** (*spora*)

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

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



columella

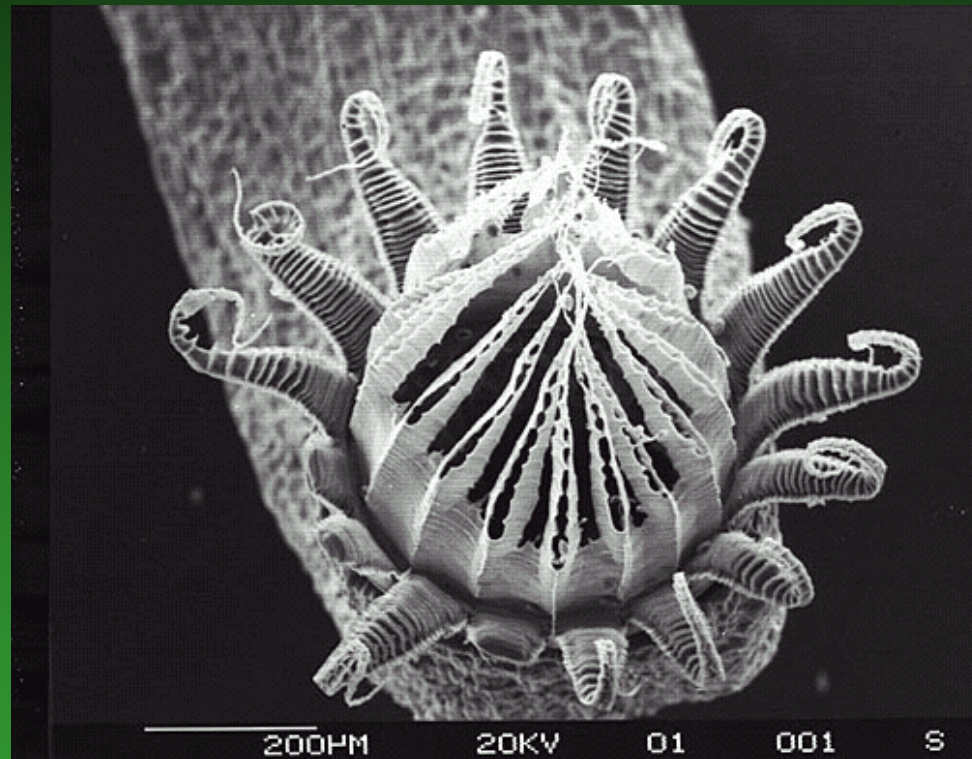
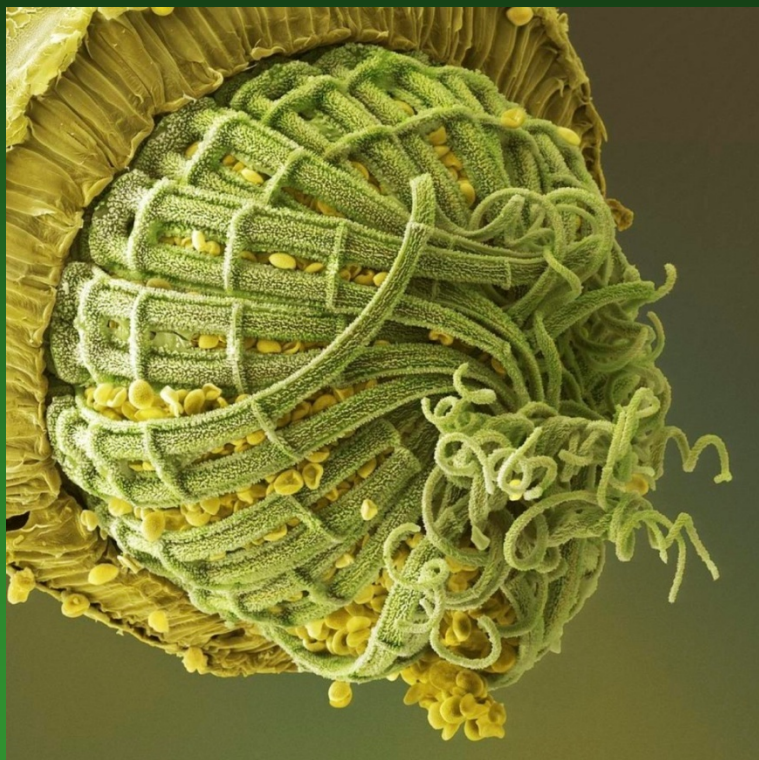


Stavba tobolky – funkce peristomu

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

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

Eurhynchium praelongum - peristom

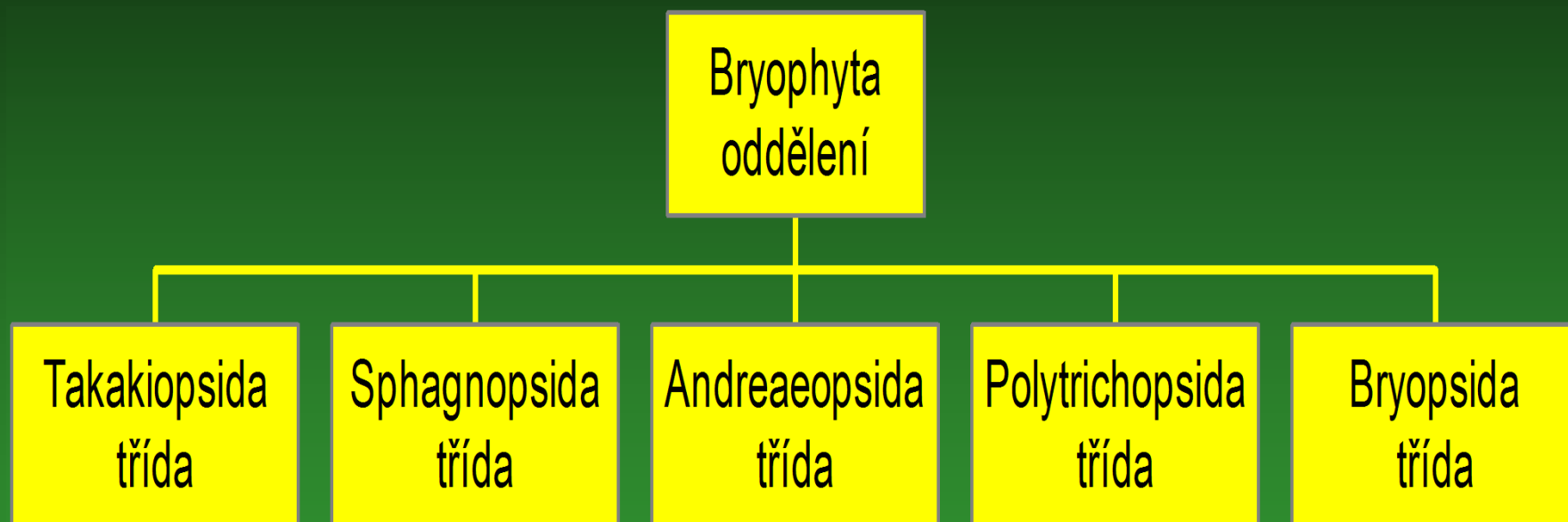


Tobolky mechů vytvoří výtrusy najednou, uvolňují je dlouho. Játrovky je taky tvoří najednou a uvolňují najednou pomocí elater. Hlevíky je tvoří postupně a uvolňují postupně se rozvírajícími chlopněmi a pseudoelaterami

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

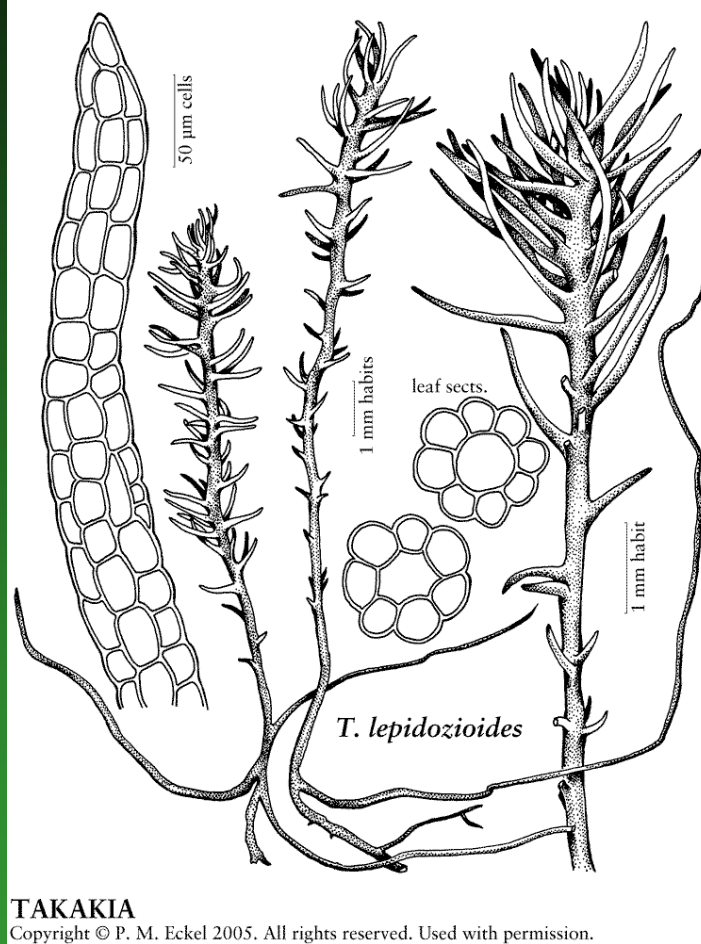
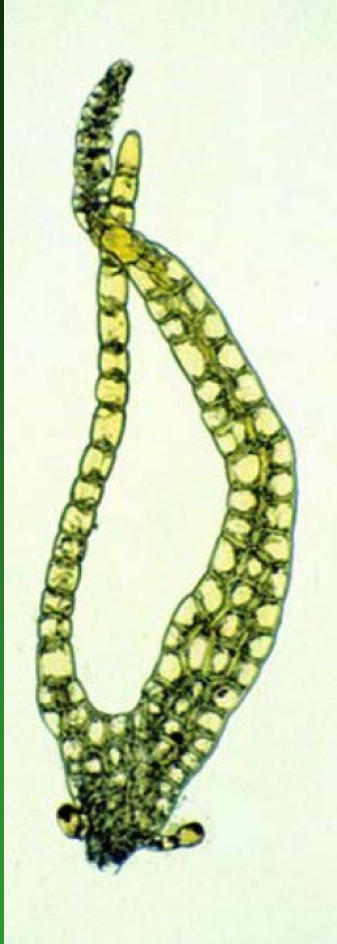
Horizontální „oddenky“ – se sliznatými žlázkami



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



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

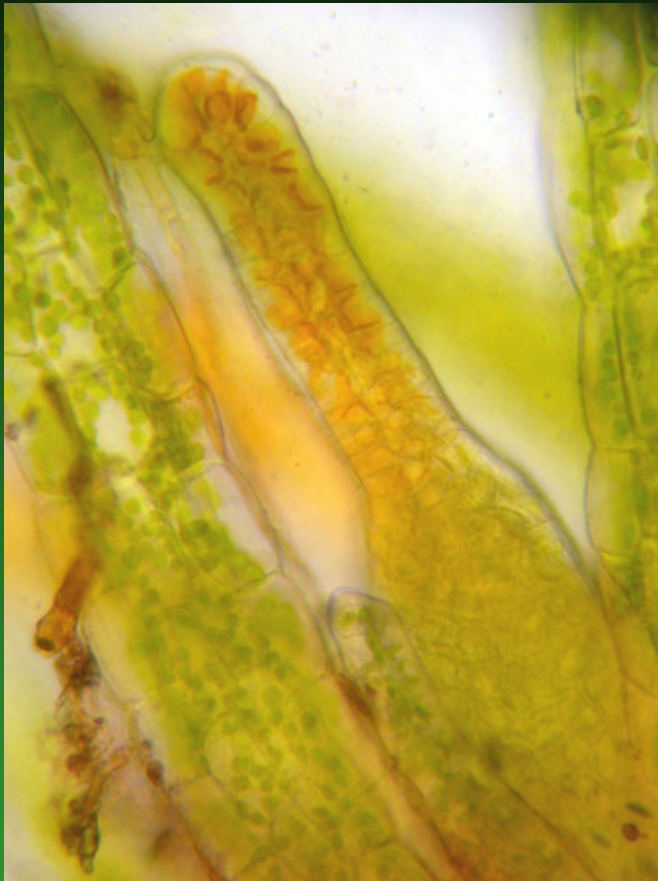


TAKAKIA
Copyright © P. M. Eckel 2005. All rights reserved. Used with permission.



Terminála odděluje buňky do více směrů

Gametangia – bočně mezi lístky, gametofor jednopohlavný, rostliny dvoudomé



velká archeogonia

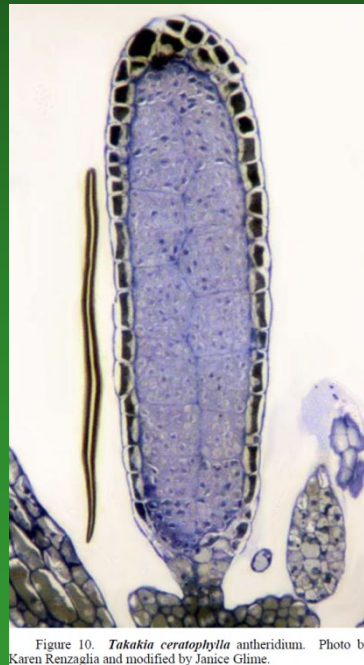
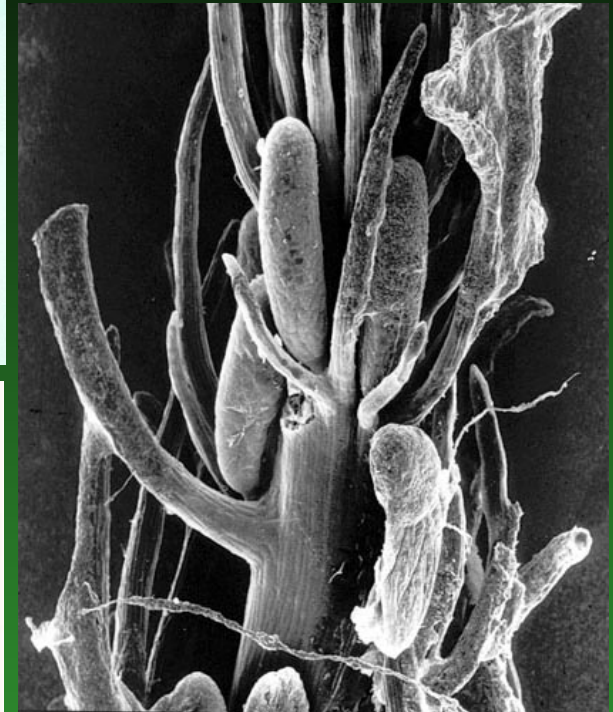


Figure 10. *Takakia ceratophylla* antheridium. Photo by Karen Renzaglia and modified by Janice Glime.



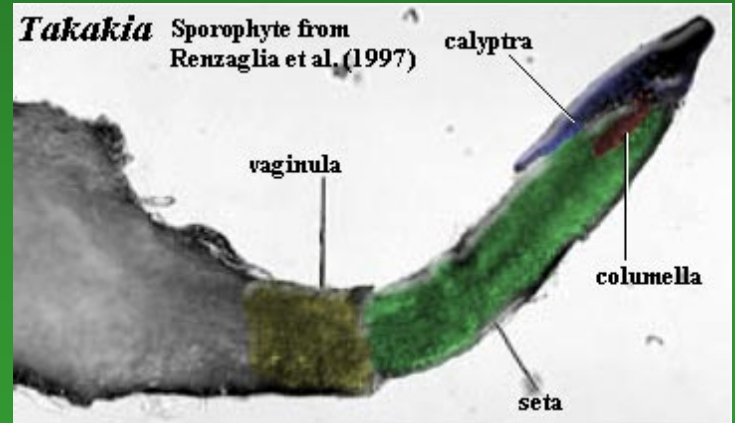
elipsoidní antheridia

Sporofyt – tobolka puká podélnou spirální dehiscencí

- tobolka bez průduchů
- štět bez hydroid



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

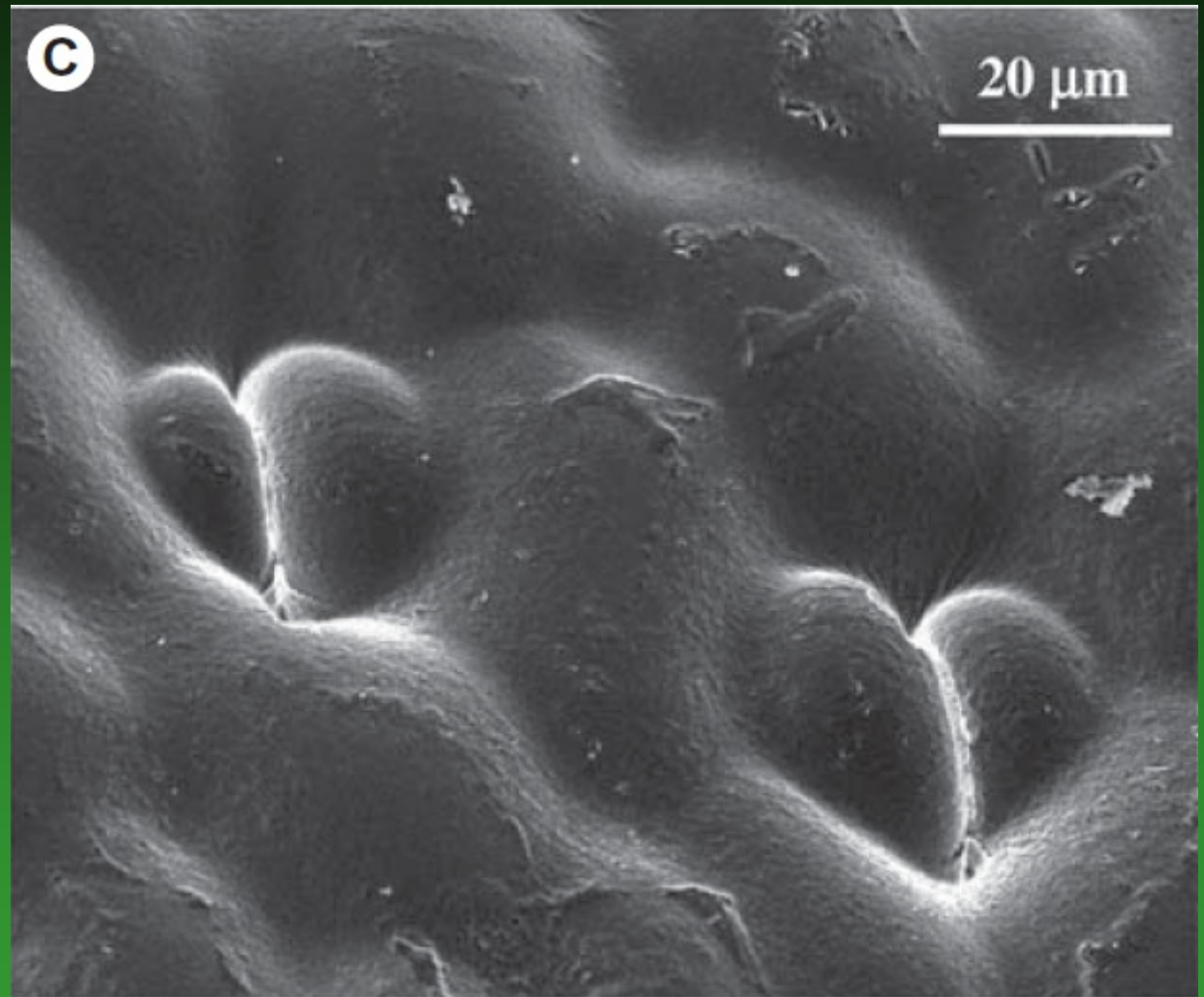


2. Třída *Sphagnopsida*

- 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

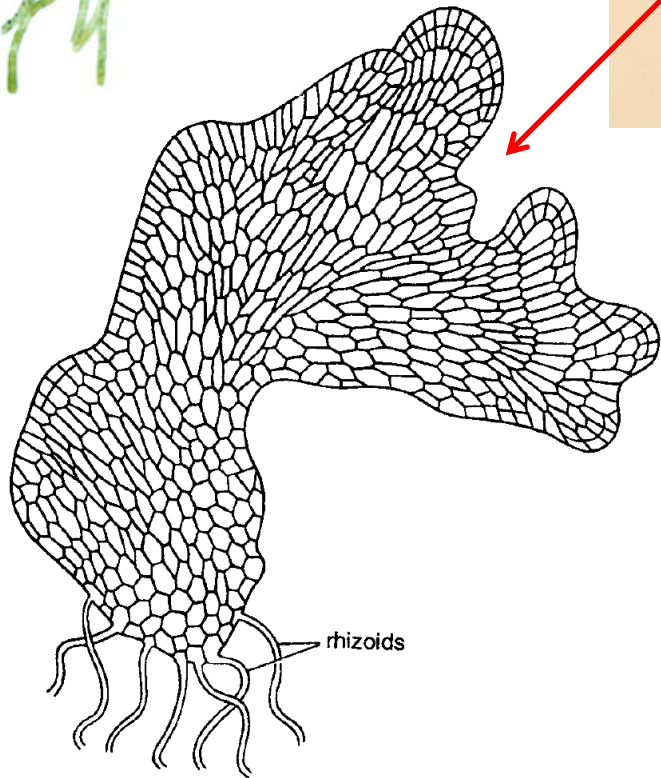
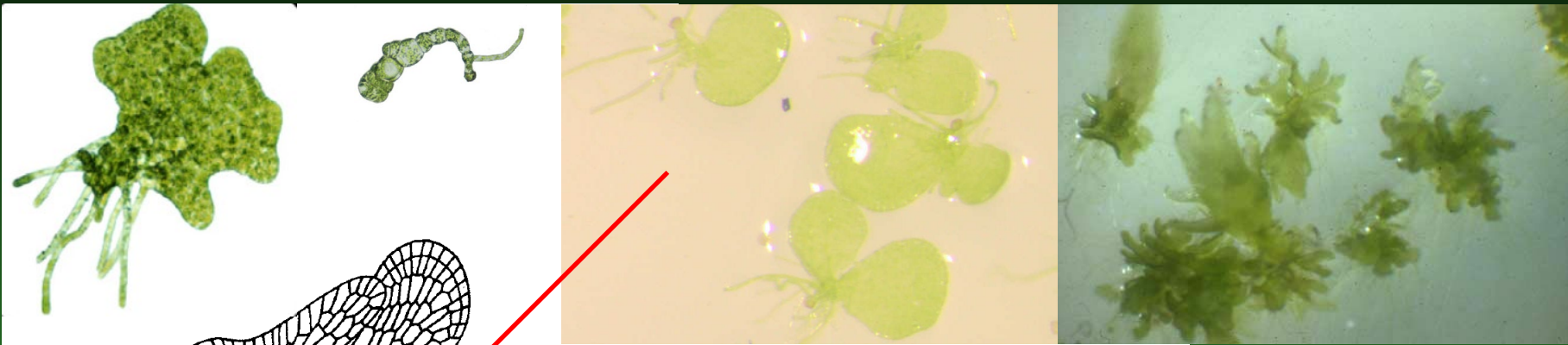


Fig. 9. *Sphagnum*. Thalloid lobed protonema.

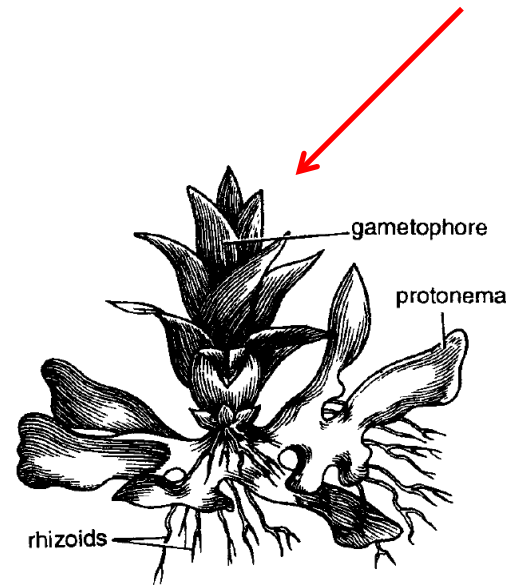


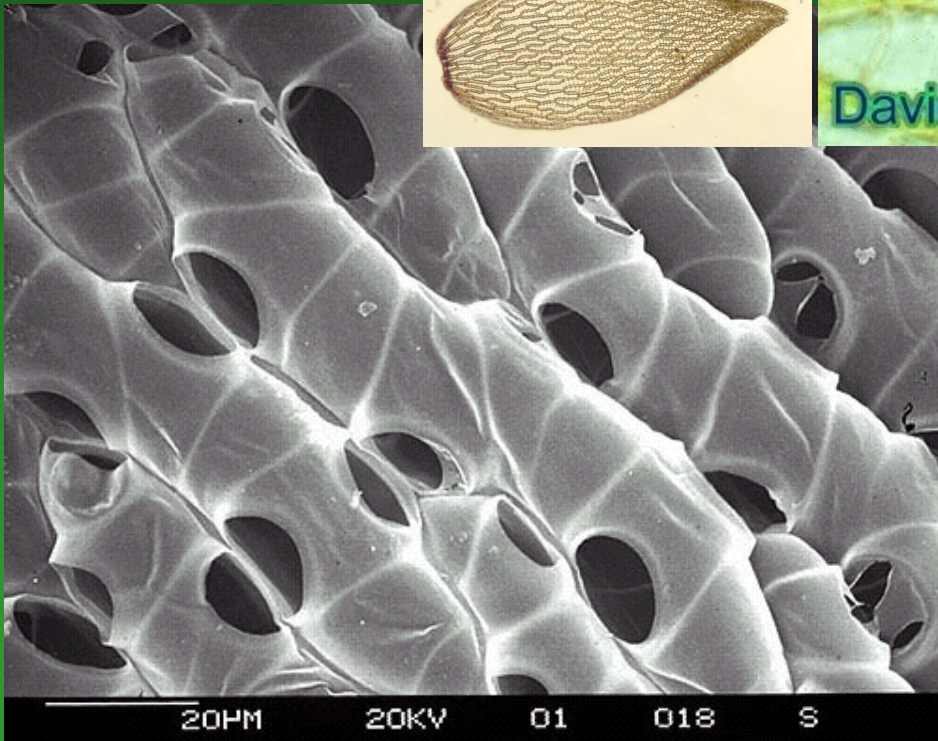
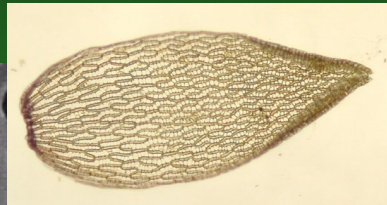
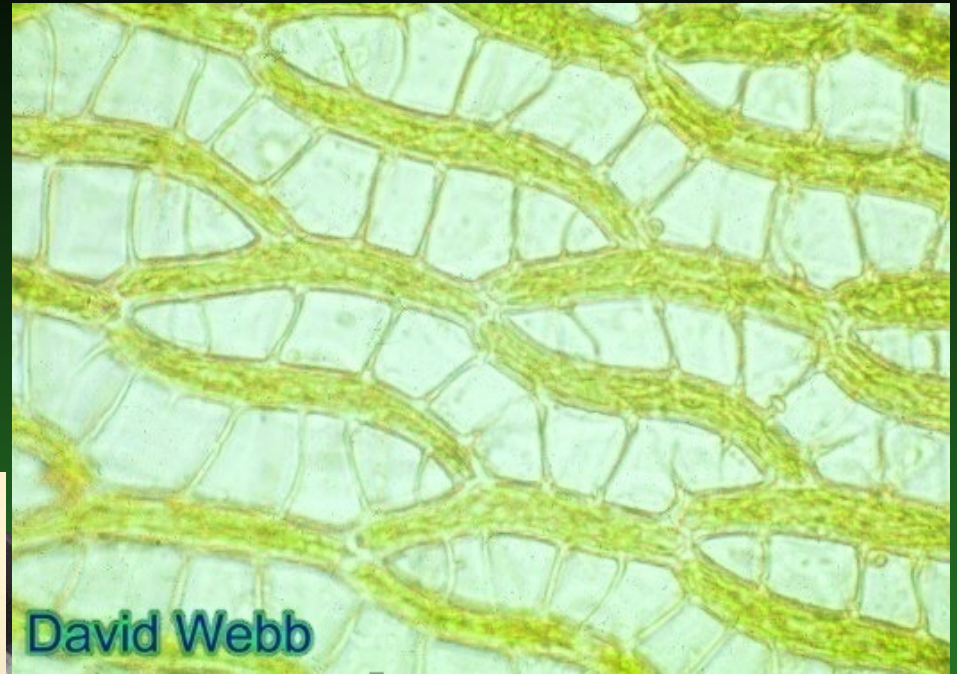
Fig 10. *Sphagnum*. Mature protonema producing a leafy gametophore.

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 – absorbce roztoků

– vnějšek dřene – živé tlustostěnné prosenchymatické buňky = výztuha lodyžky

– vnitřek dřene – živé tenkostěnné parenchymatické zásobní buňky

= nahrazují chybějící rhizoidy

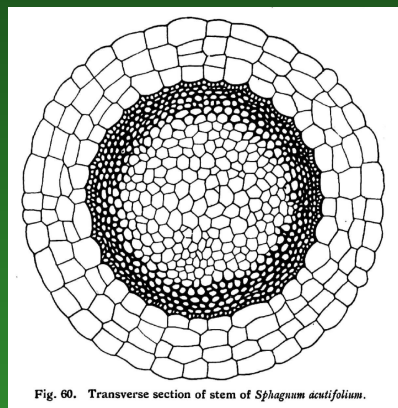
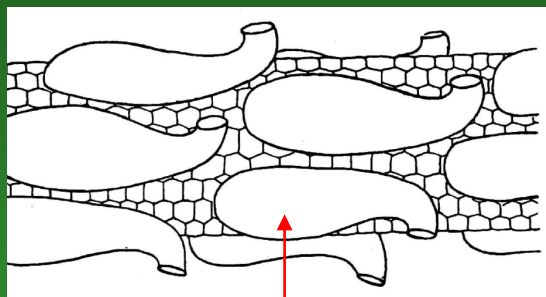
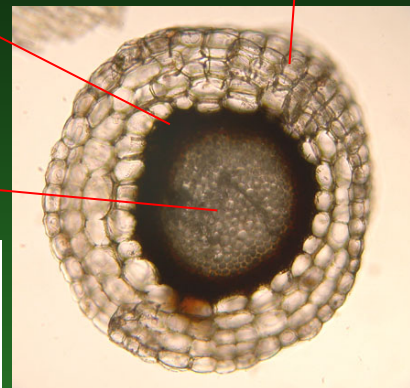


Fig. 60. Transverse section of stem of *Sphagnum acutifolium*.

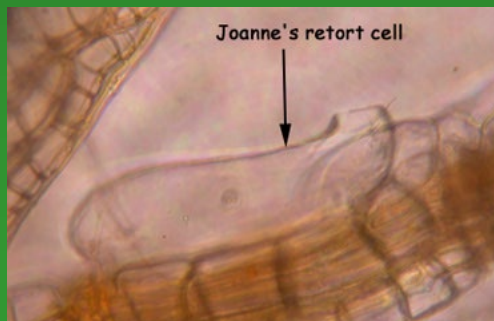


vícevrstevný kortex hlavní lodyžky



jednovrstevný kortex bočních větví

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“

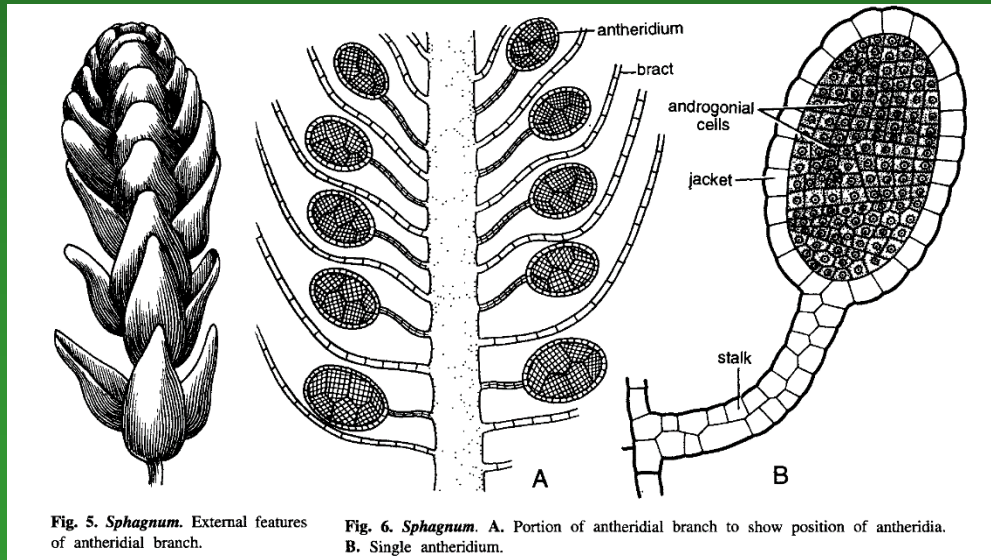
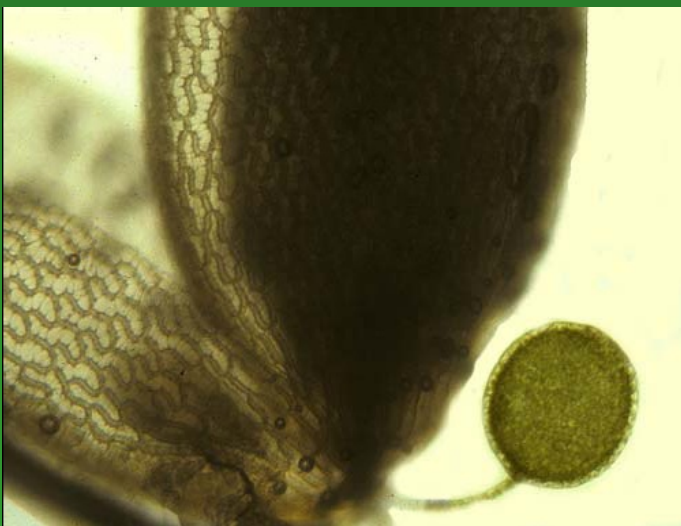


Fig. 5. *Sphagnum*. External features of antheridial branch.

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

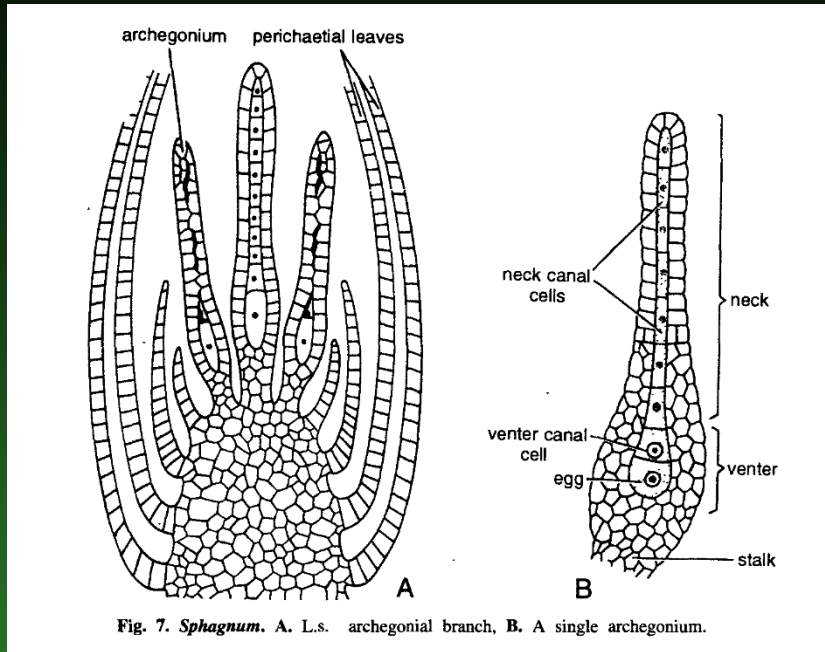
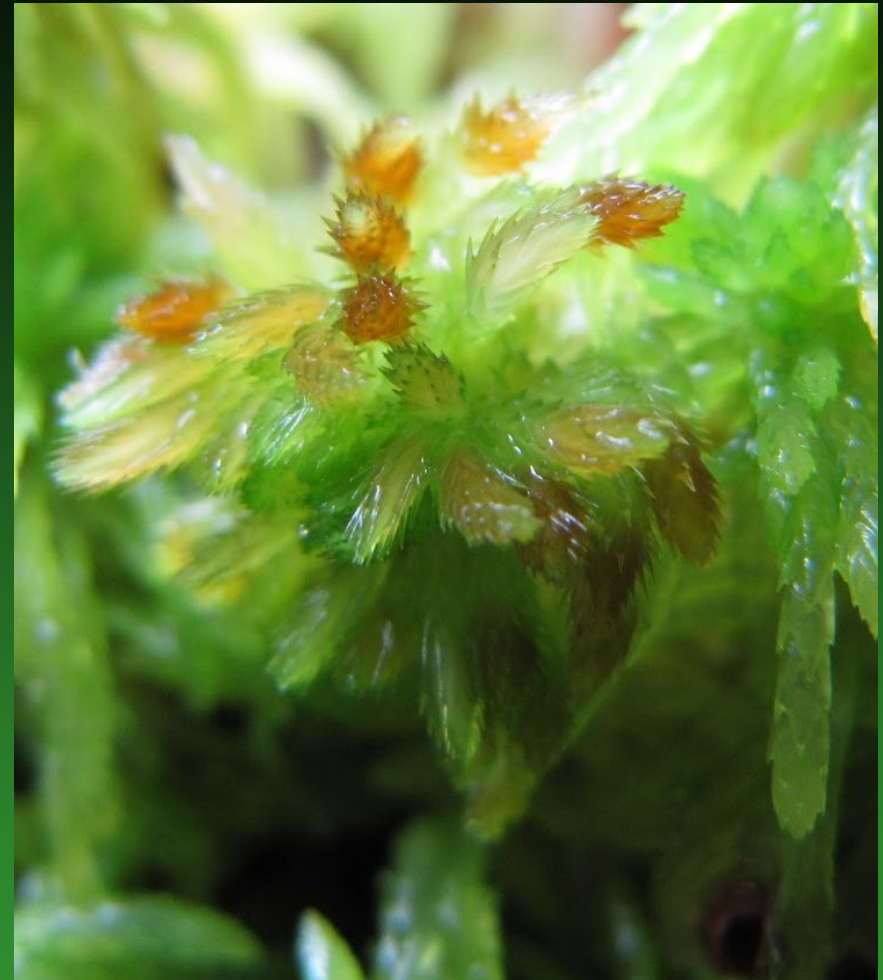


Fig. 7. *Sphagnum*. A. L.S. archegonial branch, B. A single archegonium.



Archegonia

- na krátkých stopečkách na koncích větviček v „hlavičce“

Rašeliníky mohou být dvoudomé i jednodomé

Sporofyt

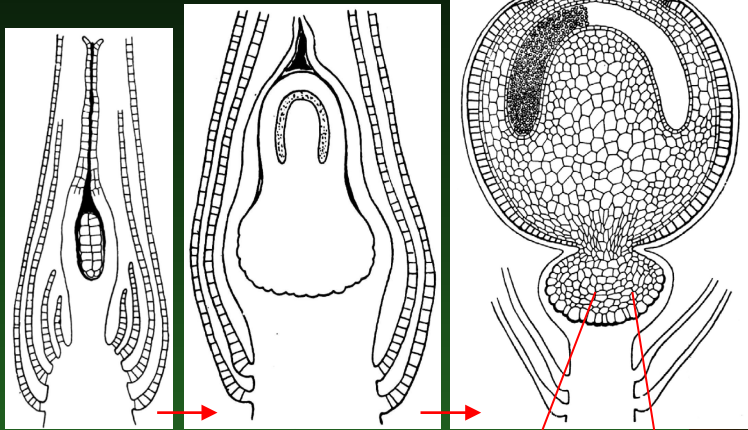
Štět – kratinký, schovaný v
horní miskovité části
pseudopodia

Pseudopodium =
zelený výrůstek gametofytu
nesoucí sporofyt

Tobolka - kulatá
červenohnědá s víčkem jak
rádiovka, nemá čepičku



Sporofyt



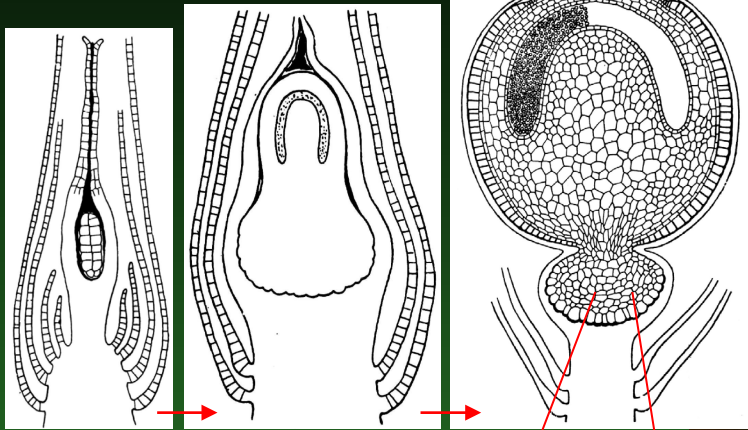
Štět – kratinký, schovaný v horní miskovité části pseudopodia

Pseudopodium = zelený výrůstek gametofytu nesoucí sporofyt

Tobolka - kulatá červenohnědá s víčkem jak rádiovka, nemá čepičku



Sporofyt

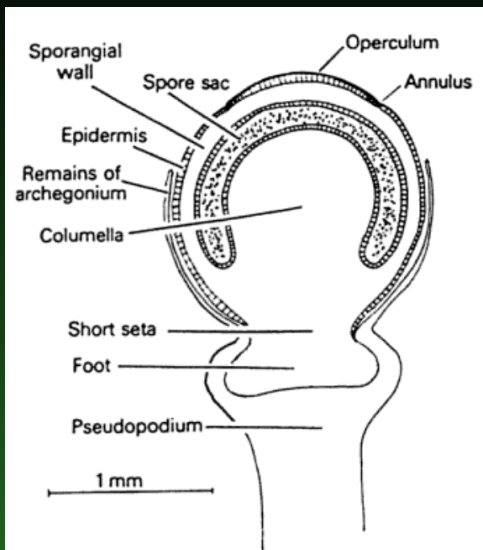


Štět – kratinký, schovaný v horní miskovité části pseudopodia

Pseudopodium = zelený výrůstek gametofytu nesoucí sporofyt

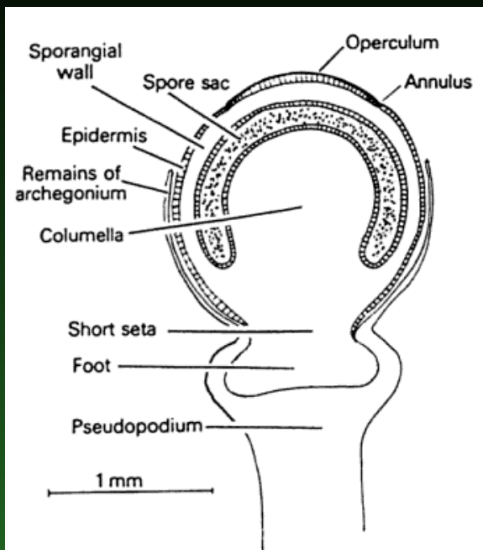
Tobolka - kulatá červenohnědá s víčkem jak rádiówka, nemá čepičku





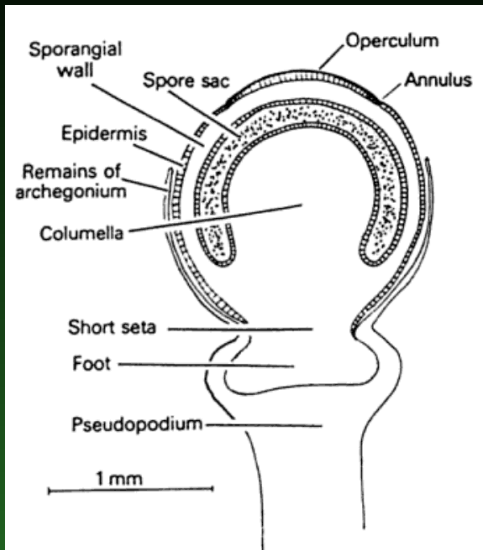
Uvolnění spór explozí

1. Sesycháním neúplného sloupku vzniká podtlak



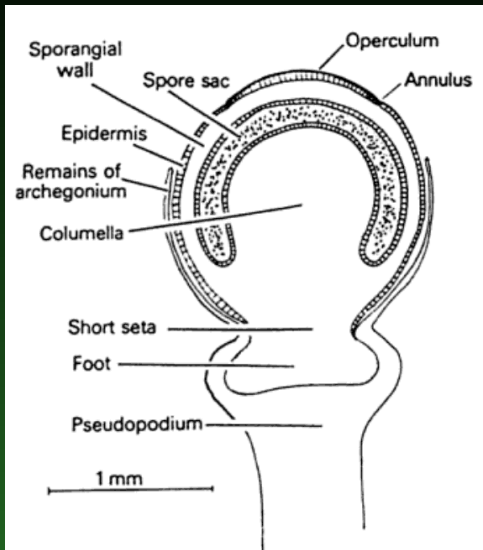
Uvolnění spór explozí

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



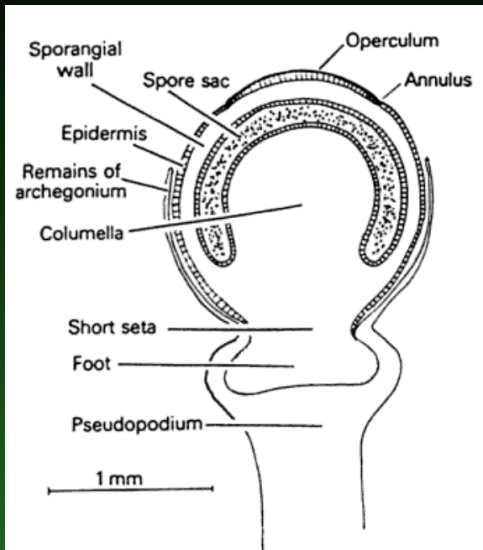
Uvolnění spór explozí

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

Rod *Sphagnum* má zhruba 380 druhů

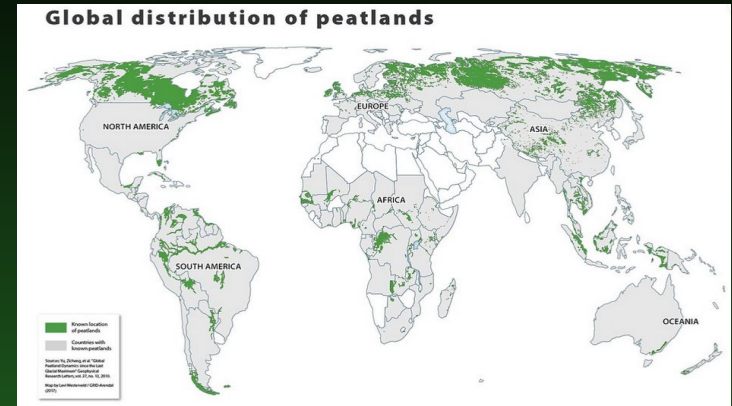
Rašeliniště vznikala v postglaciálu (stará max. 10-12 tisíc let)

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

Tmavá barva rašeliny =
vysoký obsah uhlíku (v
aerobních podmínkách
by unikl ve formě CO₂)

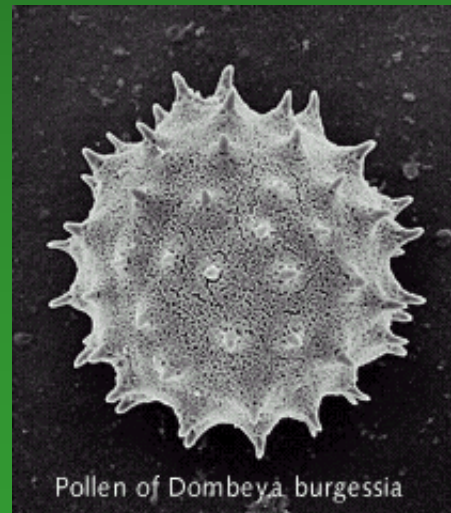
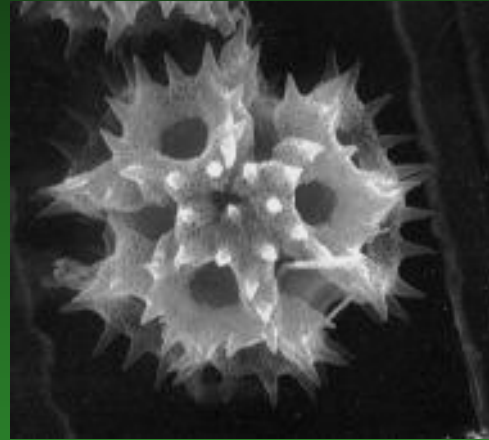
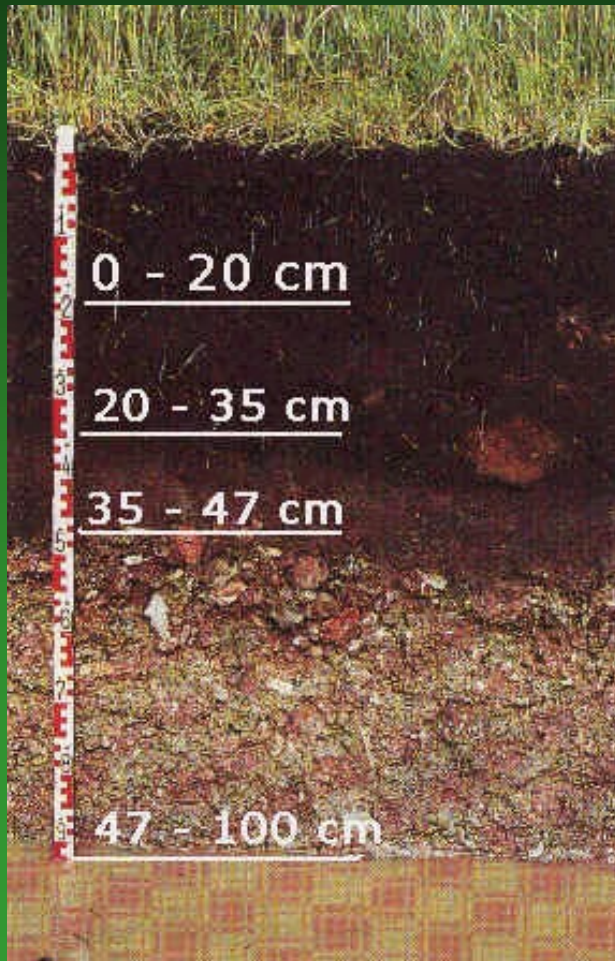
Porosty rašeliníků
pokrývají zhruba 1%
povrchu souše

V krajině mají rašeliniště hydrologický a klimatologický význam

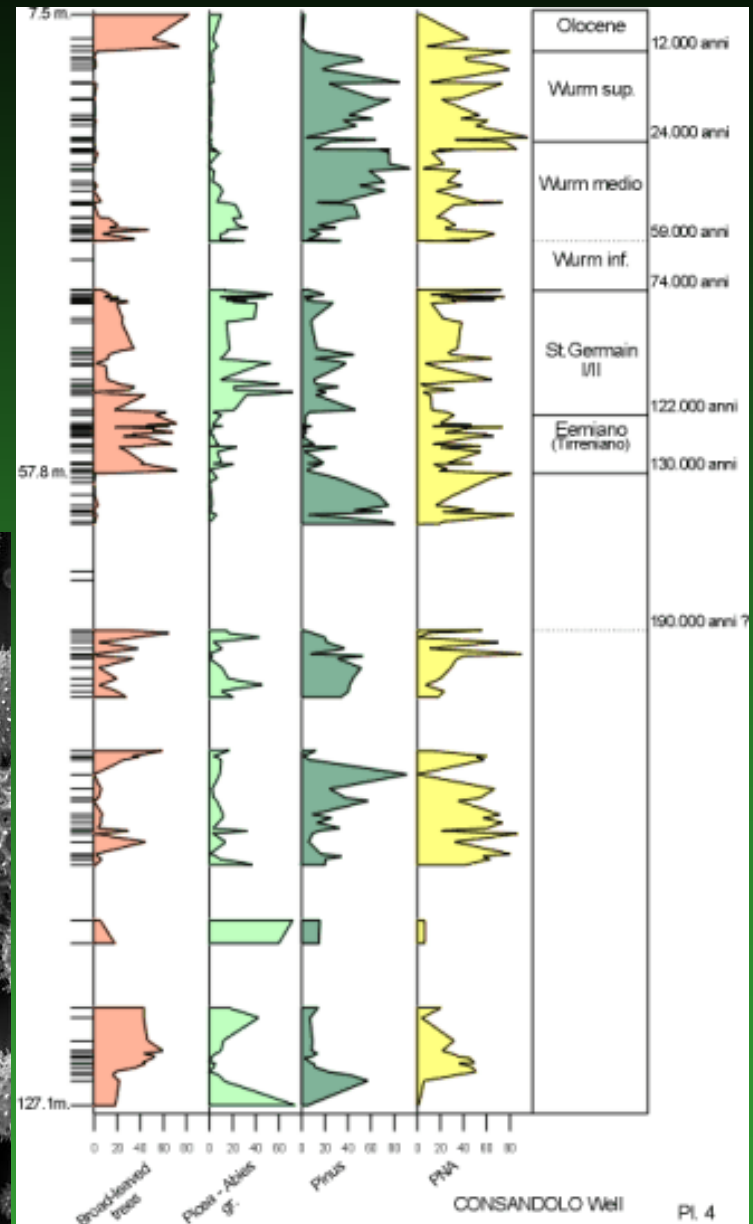
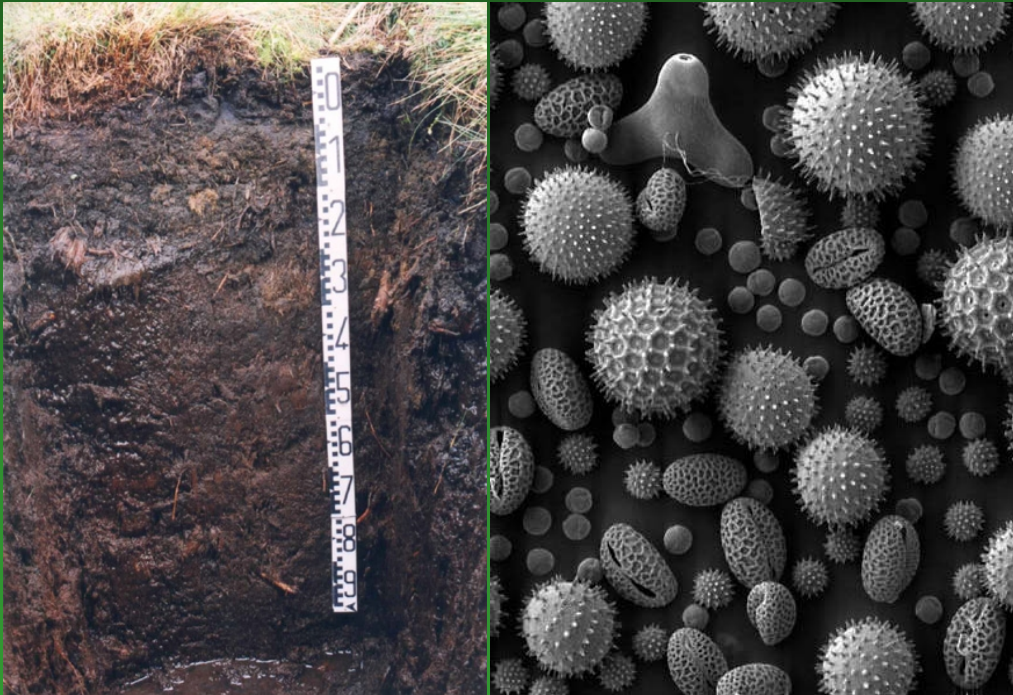


Vrstva rašeliny až 10 m

Díky konzervačním účinkům (kyselé prostředí) uchovává pyl a makrozbytky rostlin



Stratigrafické studium těchto zbytků umožňuje poznat složení flóry a vegetace, která rašeliniště obklopovala 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.

Fyloidy – velké, stejná stavba jako u *Sphagnum*

Kauloid – chudě nepravidelně větvený, tvořený stejnocennými buňkami

*1987



Roste zanořena ve vlhkém písku

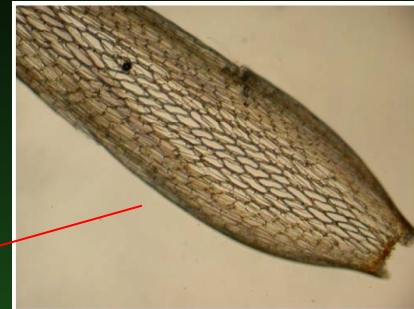


Figure 51. *Ambuchanania leucobryoides* leaf showing hyaline and photosynthetic cells. Photo by Lynette Cave.

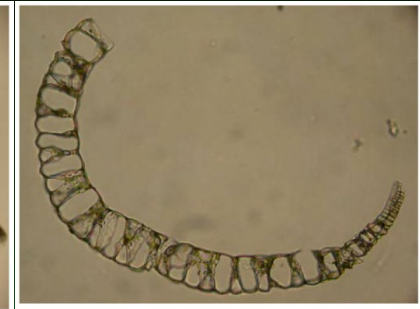


Figure 52. *Ambuchanania leucobryoides* leaf cross section showing hyaline and photosynthetic cells. Photo by Lynette Cave.

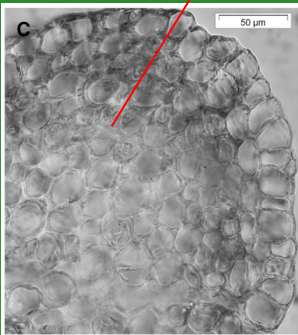
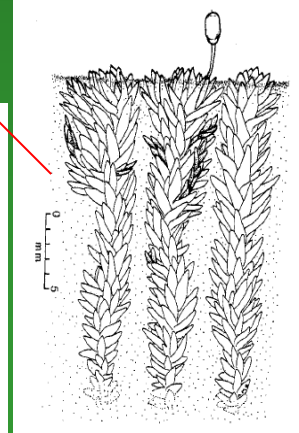


Plate 4. *Ambuchanania leucobryoides* habitat: sandy washes southwest of Melaleuca, with the Bathurst Range beyond (image by Tim Rudman)



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**

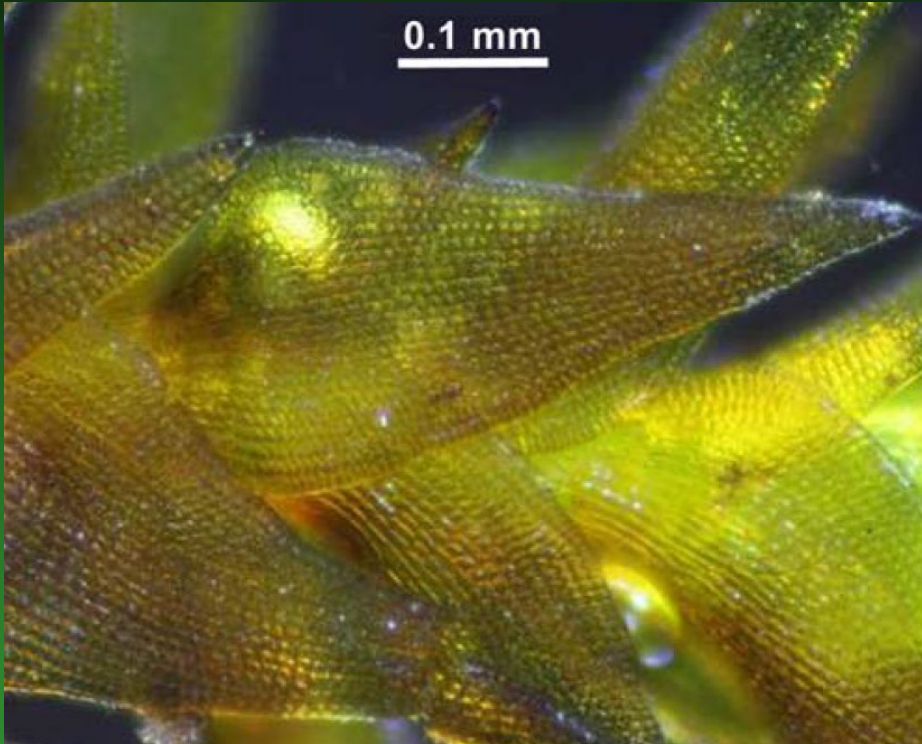


Andreaea blytii – pohoří Chibiny



Andreaea subulata

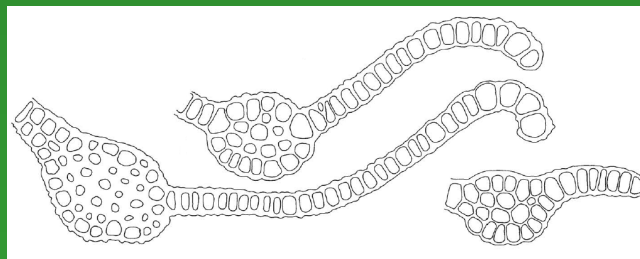
Fyloidy – někdy bez žilek, tvořené živými buňkami, ne dimorfními jako u rašeliníků



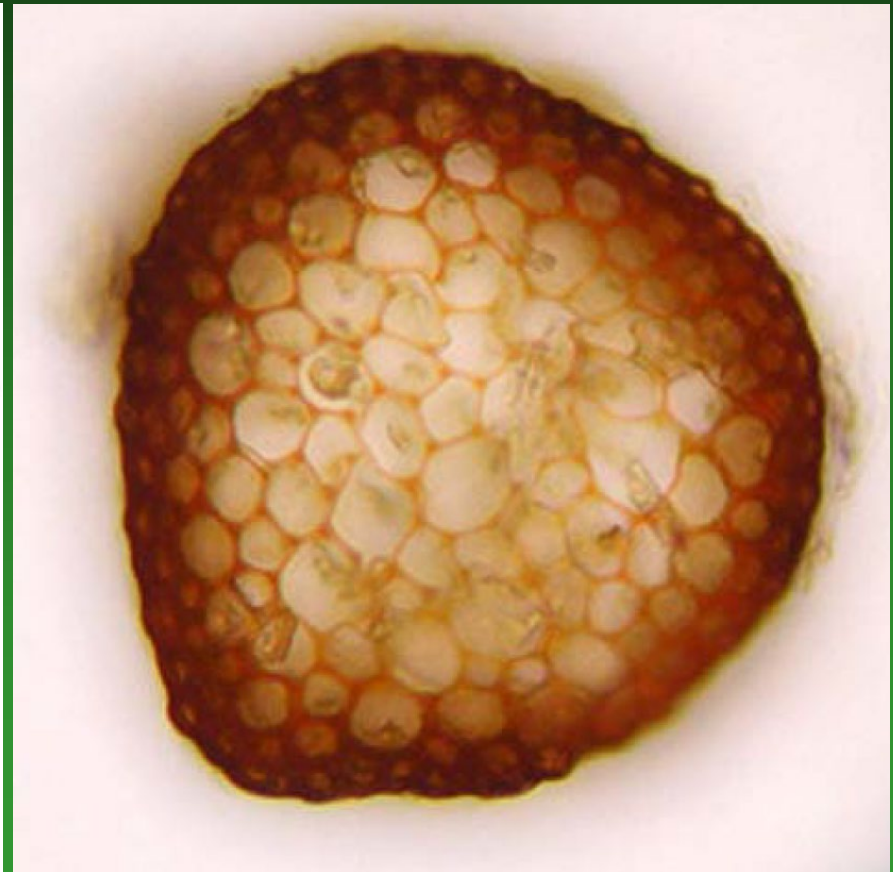
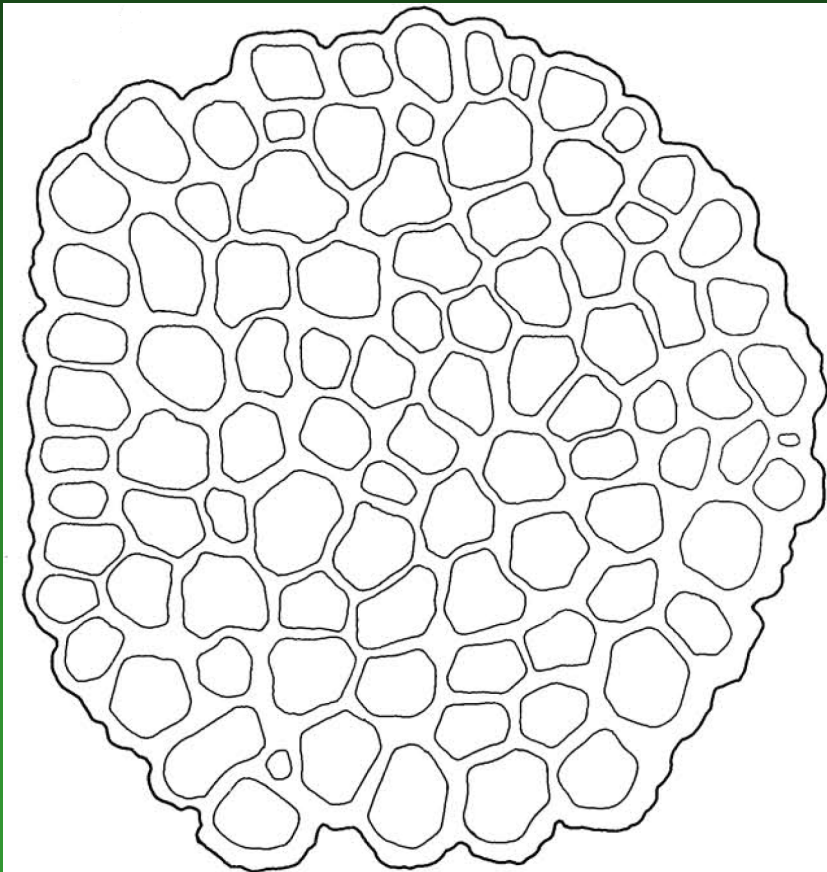
Andreaea mutabilis – fyloidy bez žilek



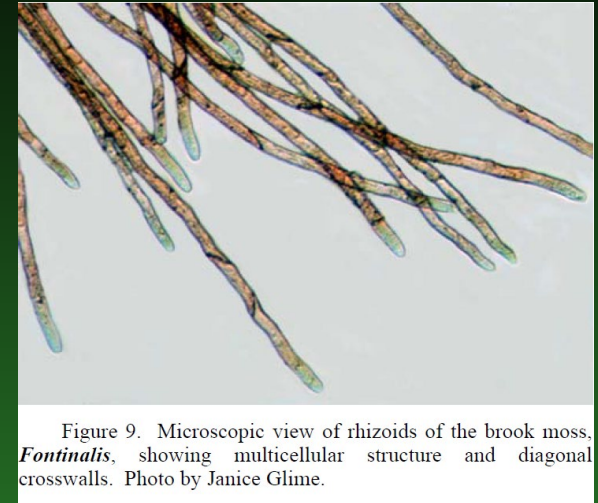
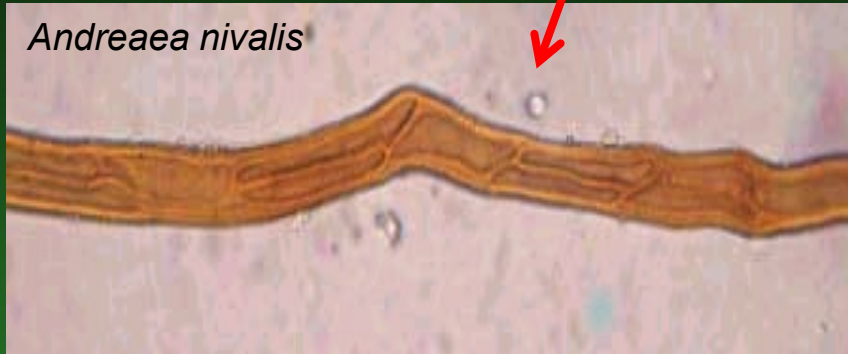
Andreaea subulata – fyloidy s žilkou



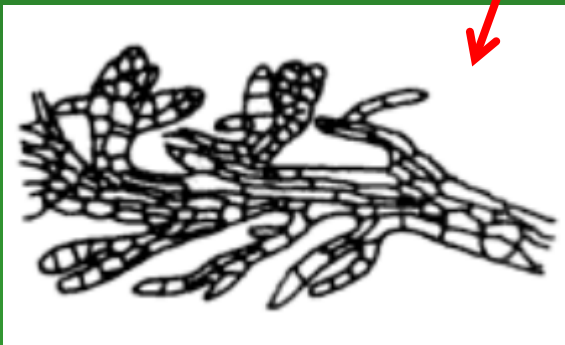
Kauloid – buď stejnocenné buňky,
nebo tlustostěnné prosenchymatické buňky na povrchu a parenchymatické uvnitř



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



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



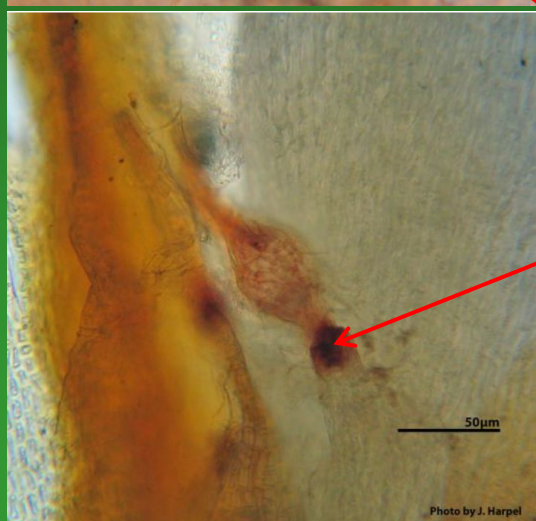
Gametangia – stopkatá na koncích kauloidu mezi lístky a perichaetiálními parafýzami (ploníky a vlastní mechy mívají terminální perigonia)



Andreaea nivalis

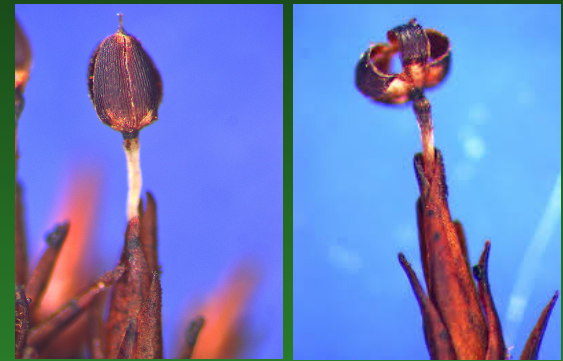
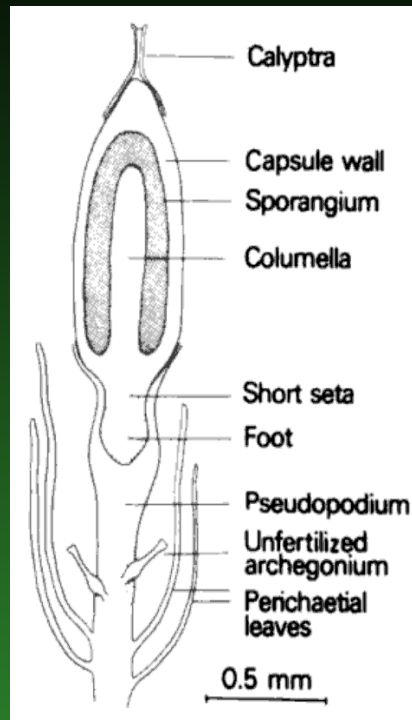
stopkaté antheridium

stopkaté archeonium



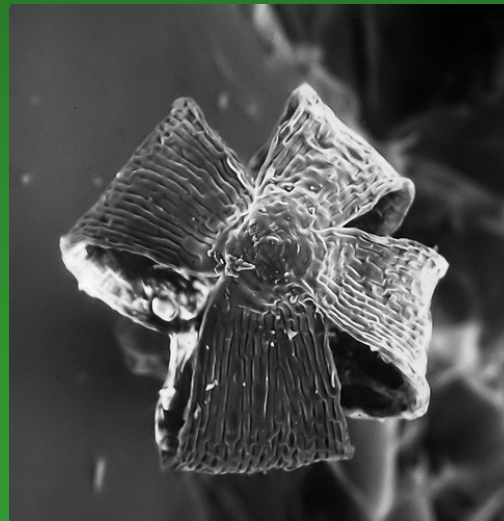
Sporofyt

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



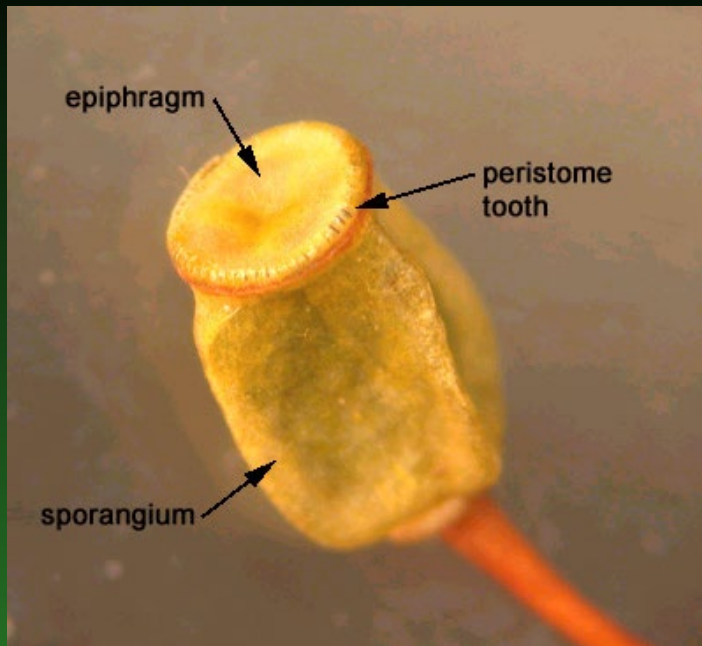
Tobolka – otvírá se 4
štěrbínami (dehiscencemi) ?
reminiscence na játrovky;

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

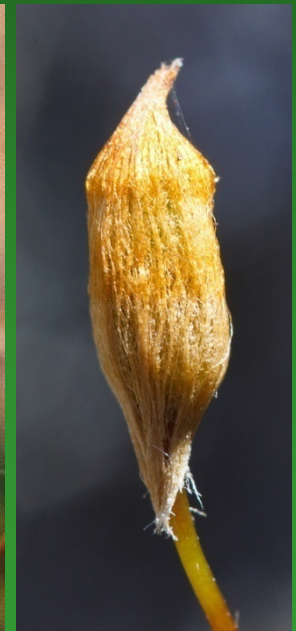


4. Tř. *Polytrichopsida*,

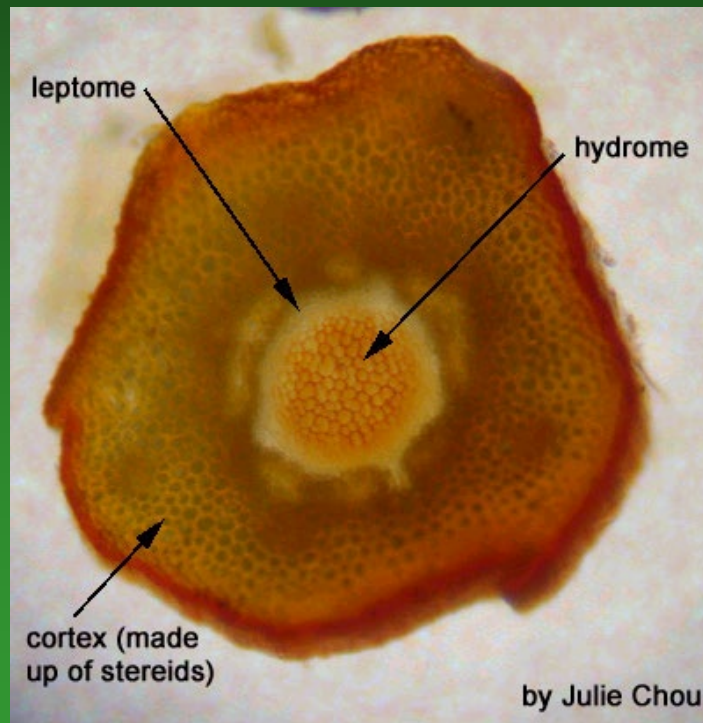
- fyloidy s žilkou
- velikostně největší mechy, až 1 m vysoké
- tobolka uzavřena blanitou epifragmou s otvory na obvodu
- čepička chlupatá



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



Kauloid



díky výšce mají
ploníky nejvíce
diferencovaná
„vodivá pletiva“

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

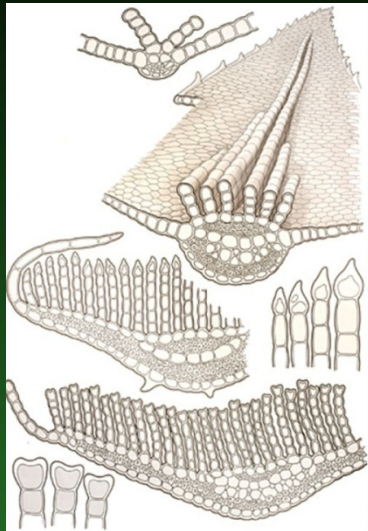
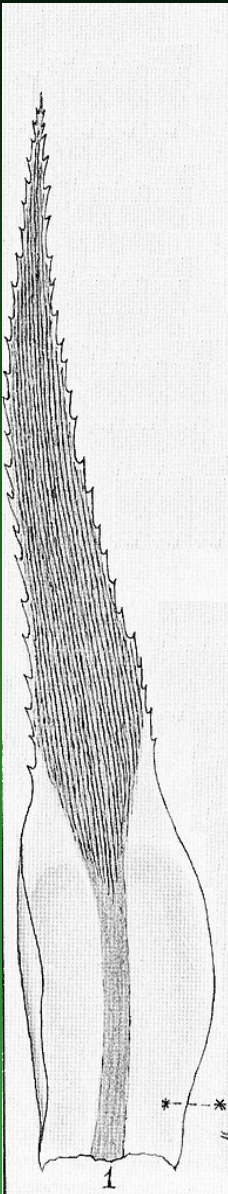
(několikanásobně rychlejší
transport oproti difúzi u ostatních
mechů zjišťován radioaktivně
značenými cukry – 32 cm/h)

„cévní svazek“
mechanicky vyztužen
stereidami

Hydroid



**Tracheid of
*Equisetum***

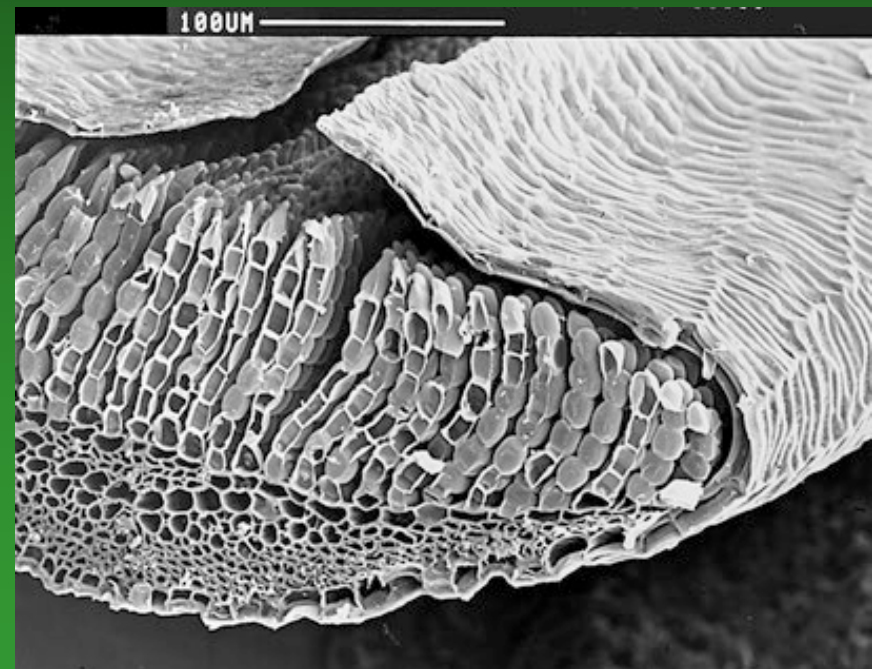


fyloidy ploníků

– 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

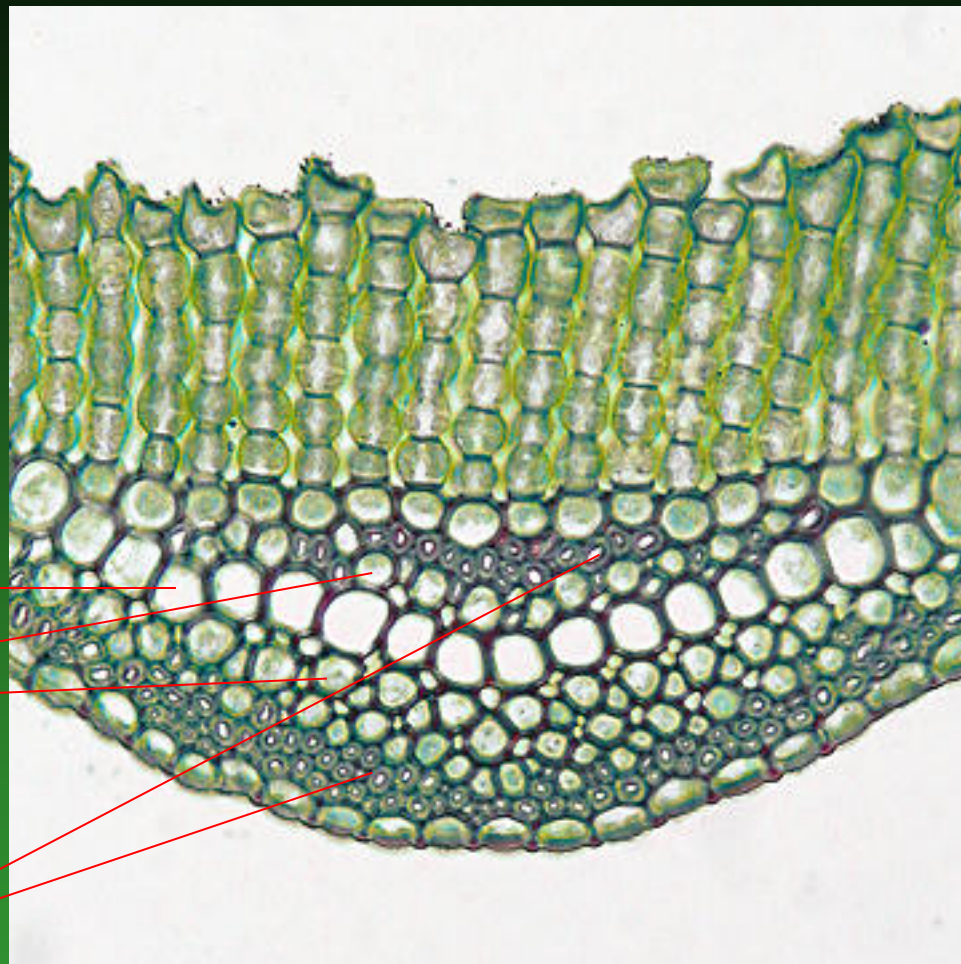


fyloidy ploníků

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

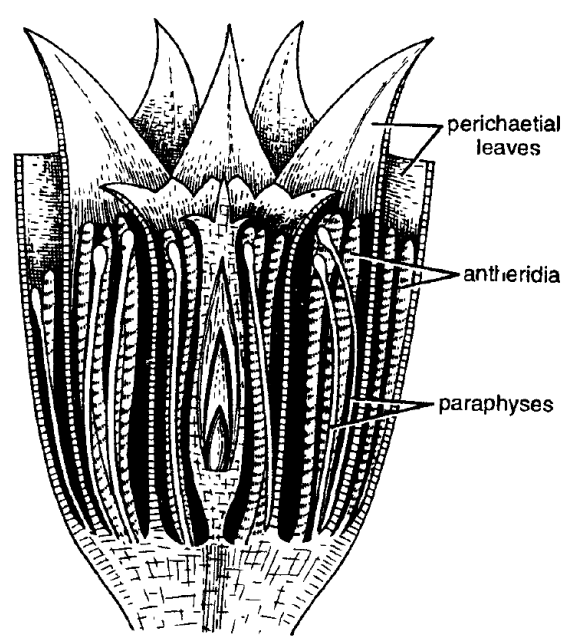


Fig. 5. *Polytrichum*. L.s. through antheridial head.

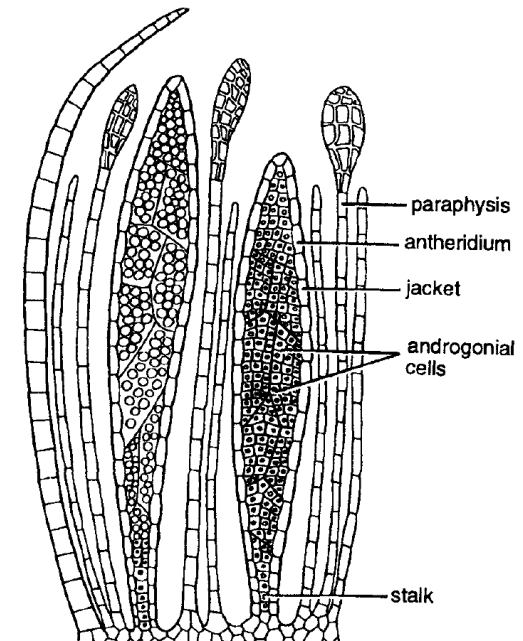


Fig. 6. *Polytrichum*. Antheridia and paraphyses.

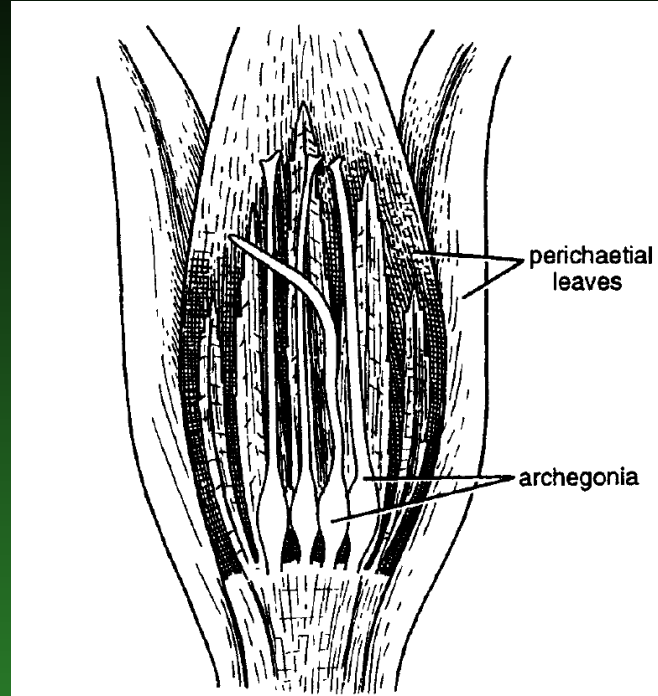
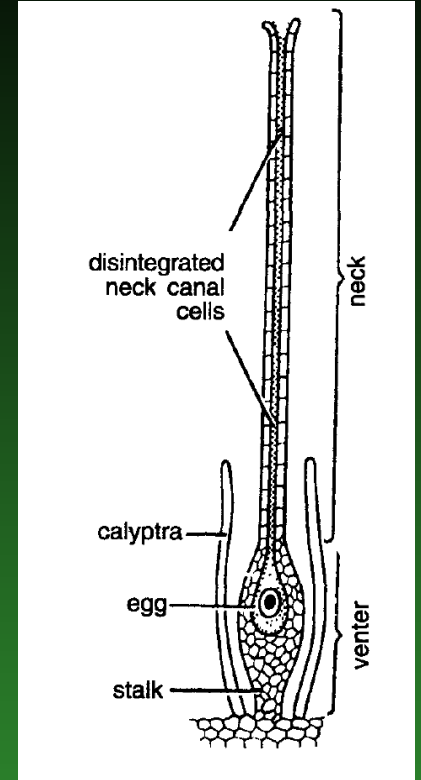


Fig. 7. *Polytrichum*. L.s. through archegonial head.



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*)

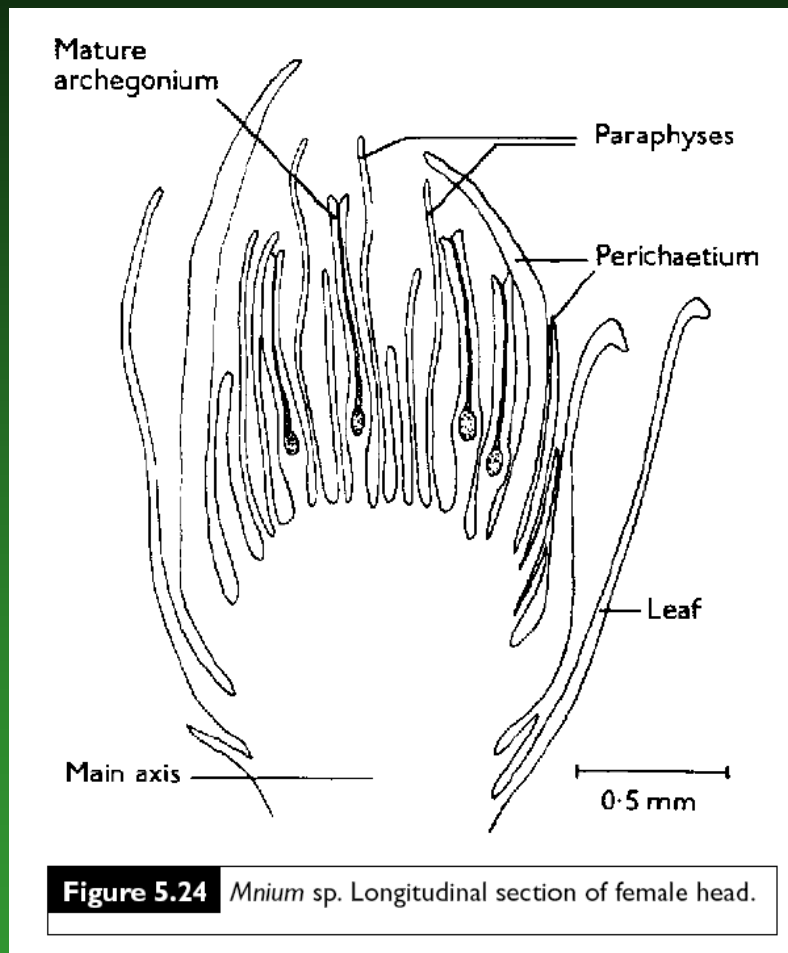
(i) pokročilá diferenciacce pletiv gametofytu, ale ne tolik jako u ploníků (většinou chybí leptoidy),

(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
kauloиду



Rhizomnium glabrescens

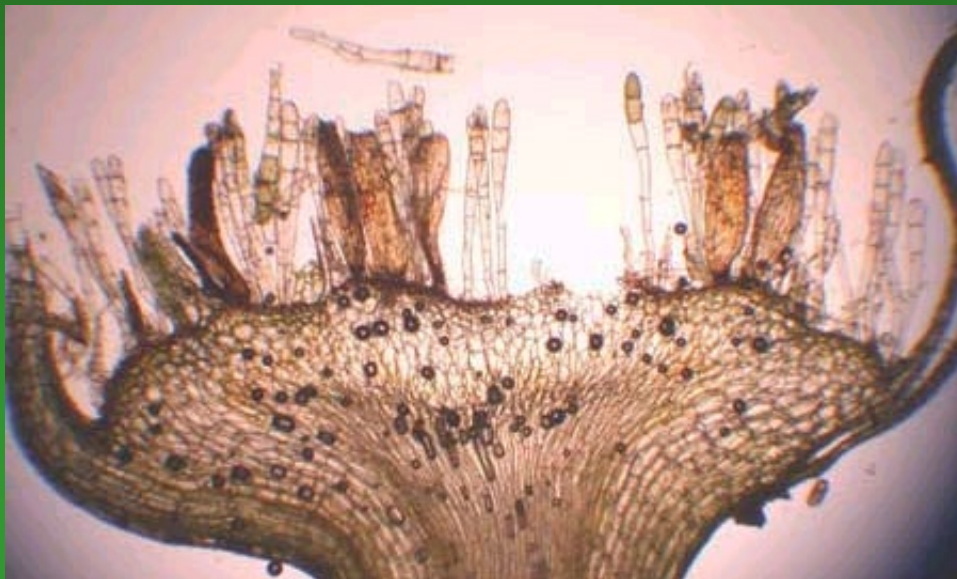


Figure 17. *Bryum capillare* males with antheridia in a splash platform. Photo by Dick Haaksma.

Antheridia obvykle stopkatá, protáhlého tvaru

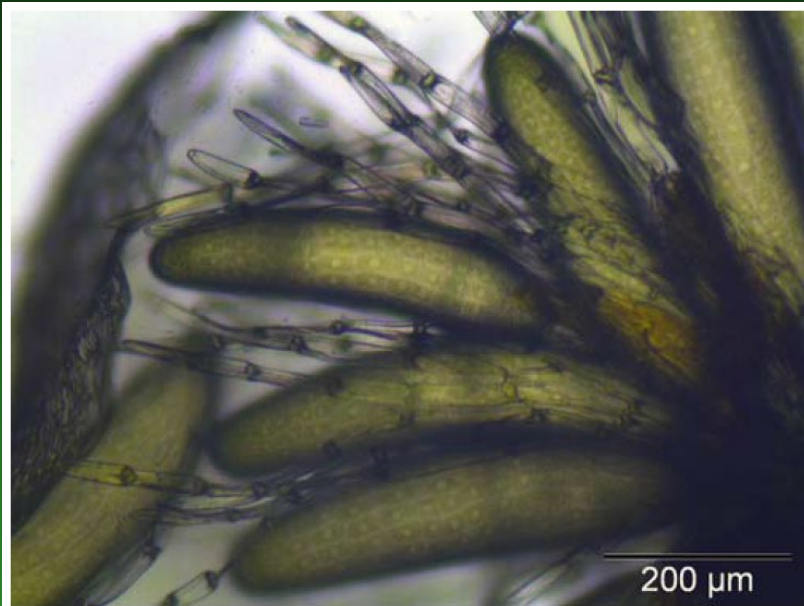


Figure 26. *Hypnum cupressiforme* perichaetial leaves, paraphyses, and antheridia. In this species, antheridia occur long the stem. Photo by Kristian Peters.



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



50 μm
© Dr. R. Wagner



500 μm
© Dr. R. Wagner

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



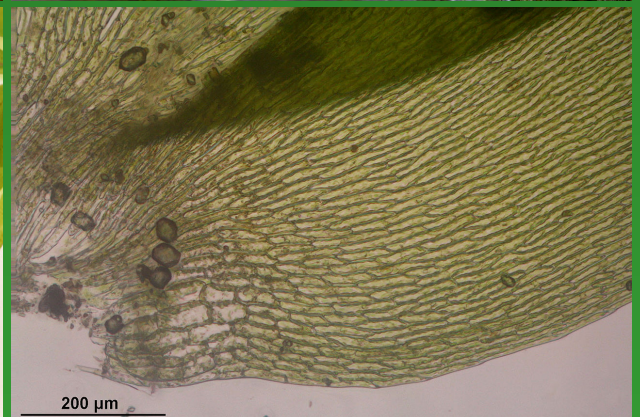
Funaria hygrometrica



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

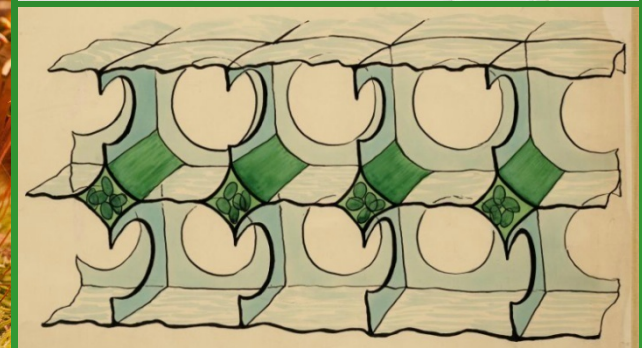
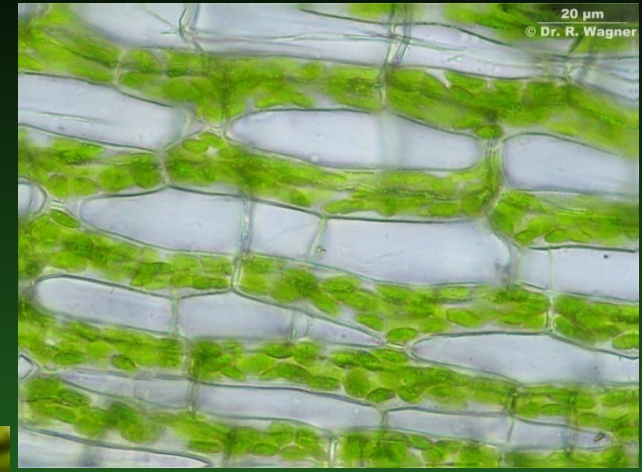
Fontinalis antipyretica

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



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



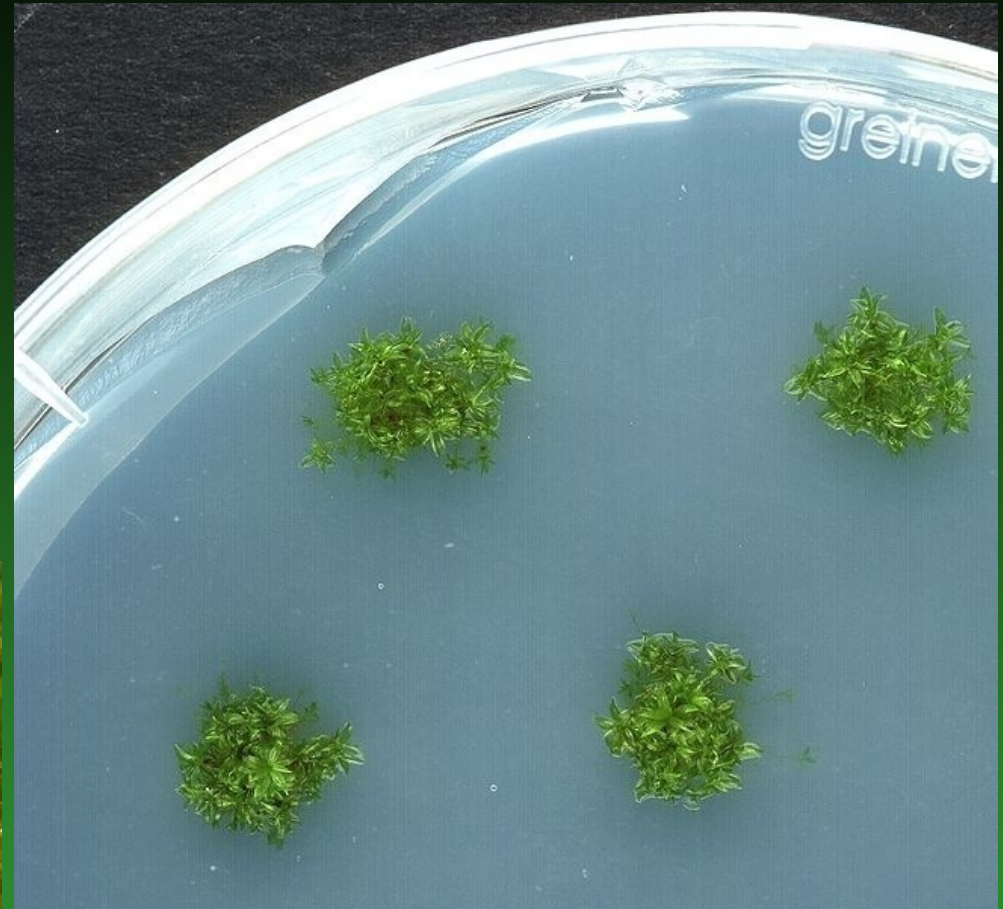
Leucodon sciuroides



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: *Physcomitrella 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.

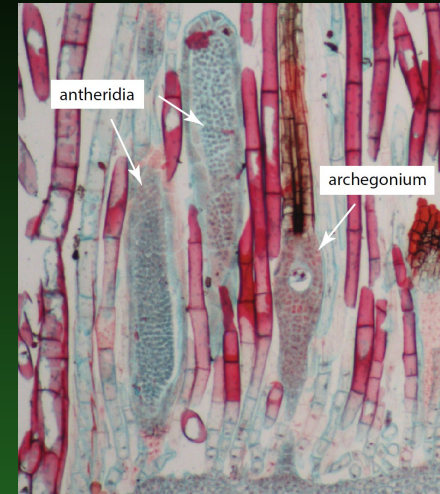
Přitom by tak dobře fixovala heterozygotitu tam, kde je riziko totální homozygotity následkem selfingu oboupohlavných gametofytů tak velké.

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* $n=4$

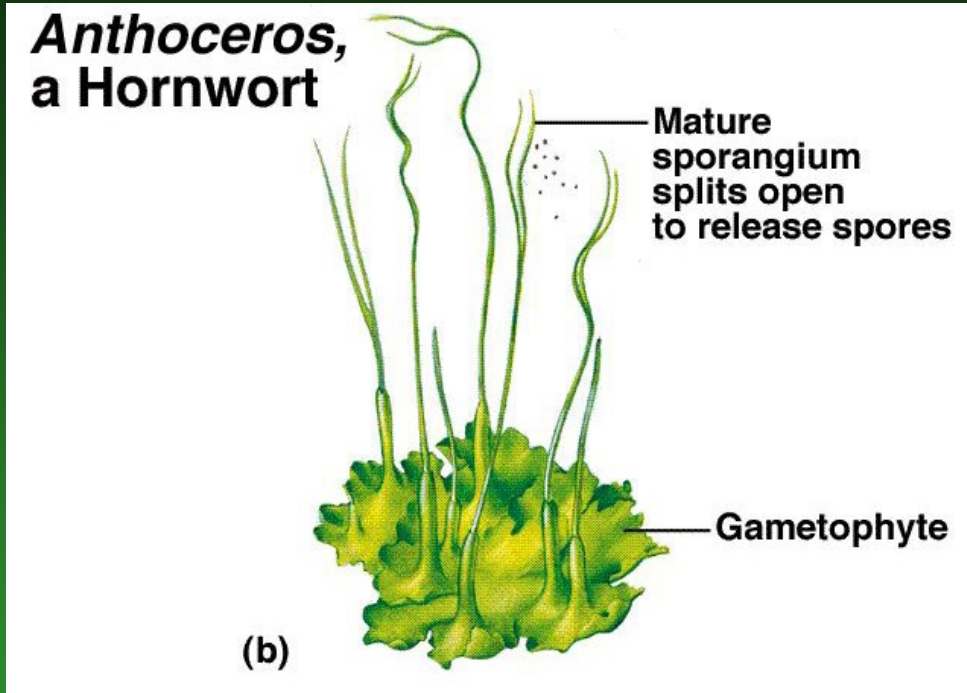
Polyploidie – oproti ostatním vyšším rostlinám vzácněji.

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

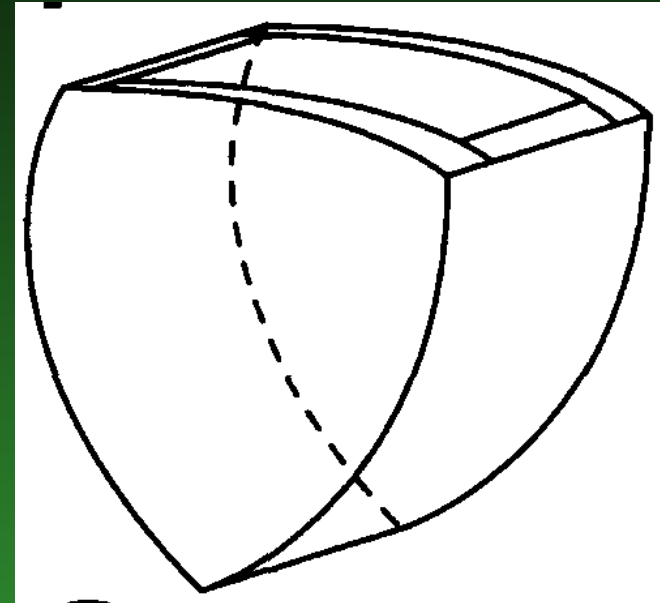
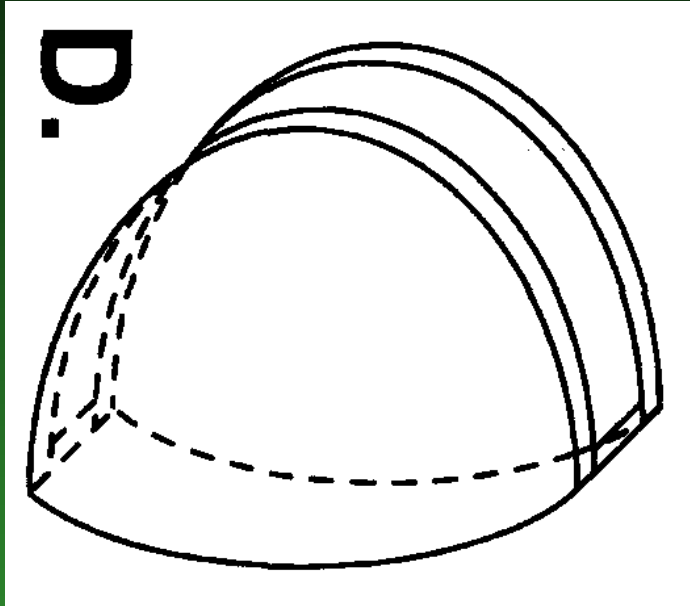


Phaeoceros carolinianus

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



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

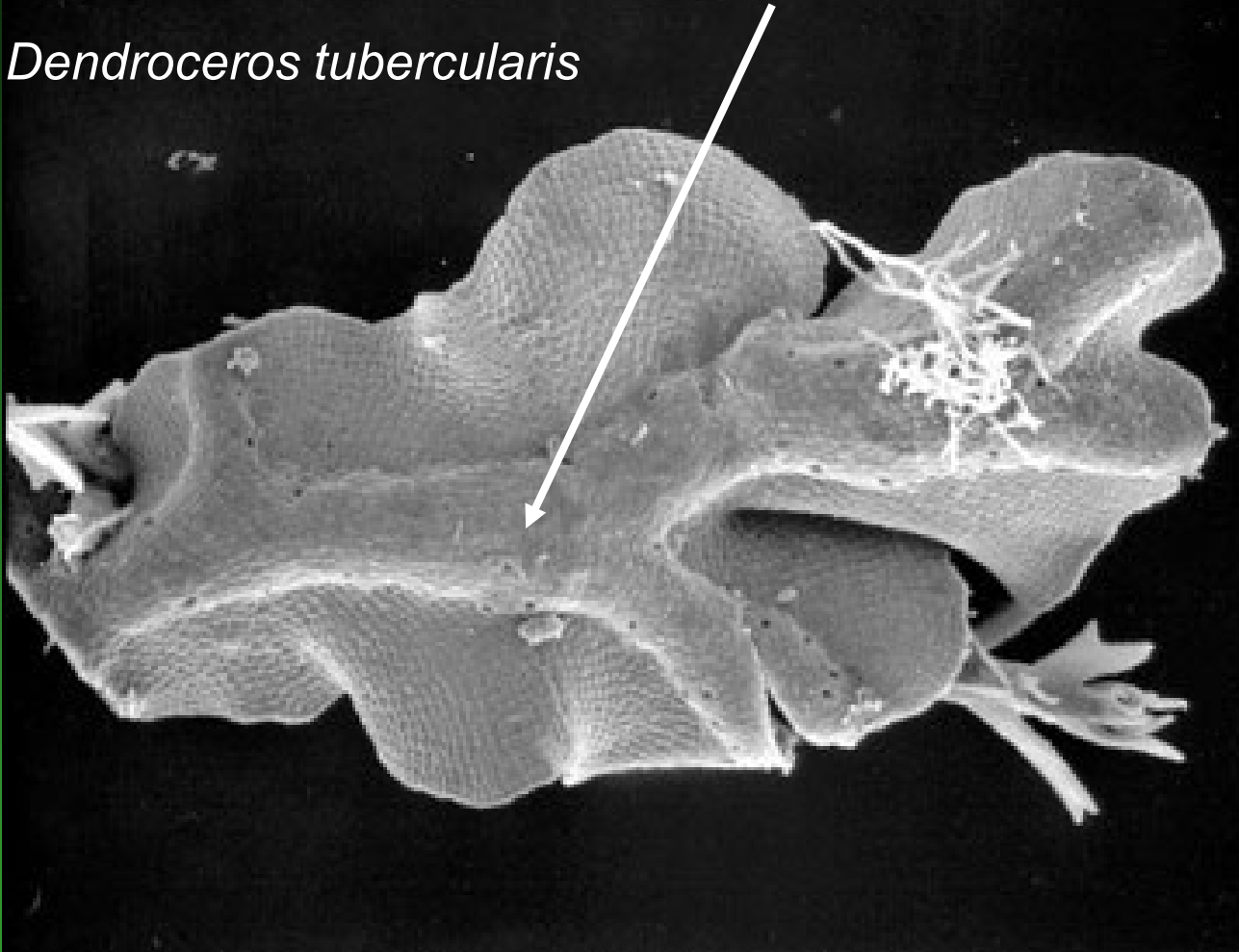


Odděluje tak nové buňky do dvou směrů, čímž vzniká
 frondózní - plochá stélka.

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

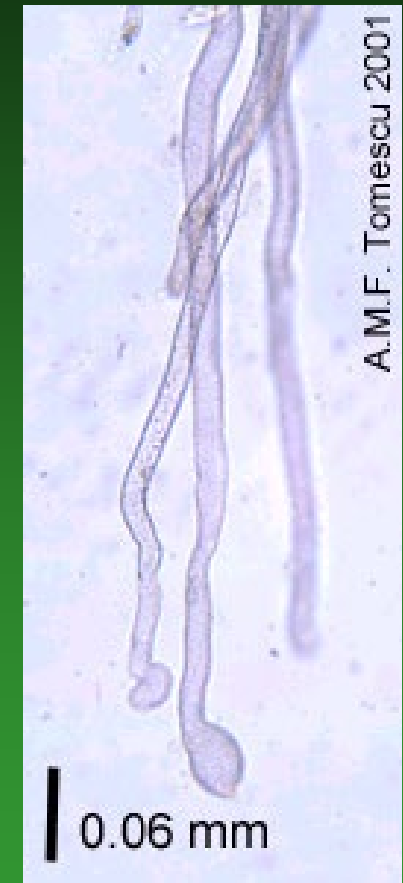
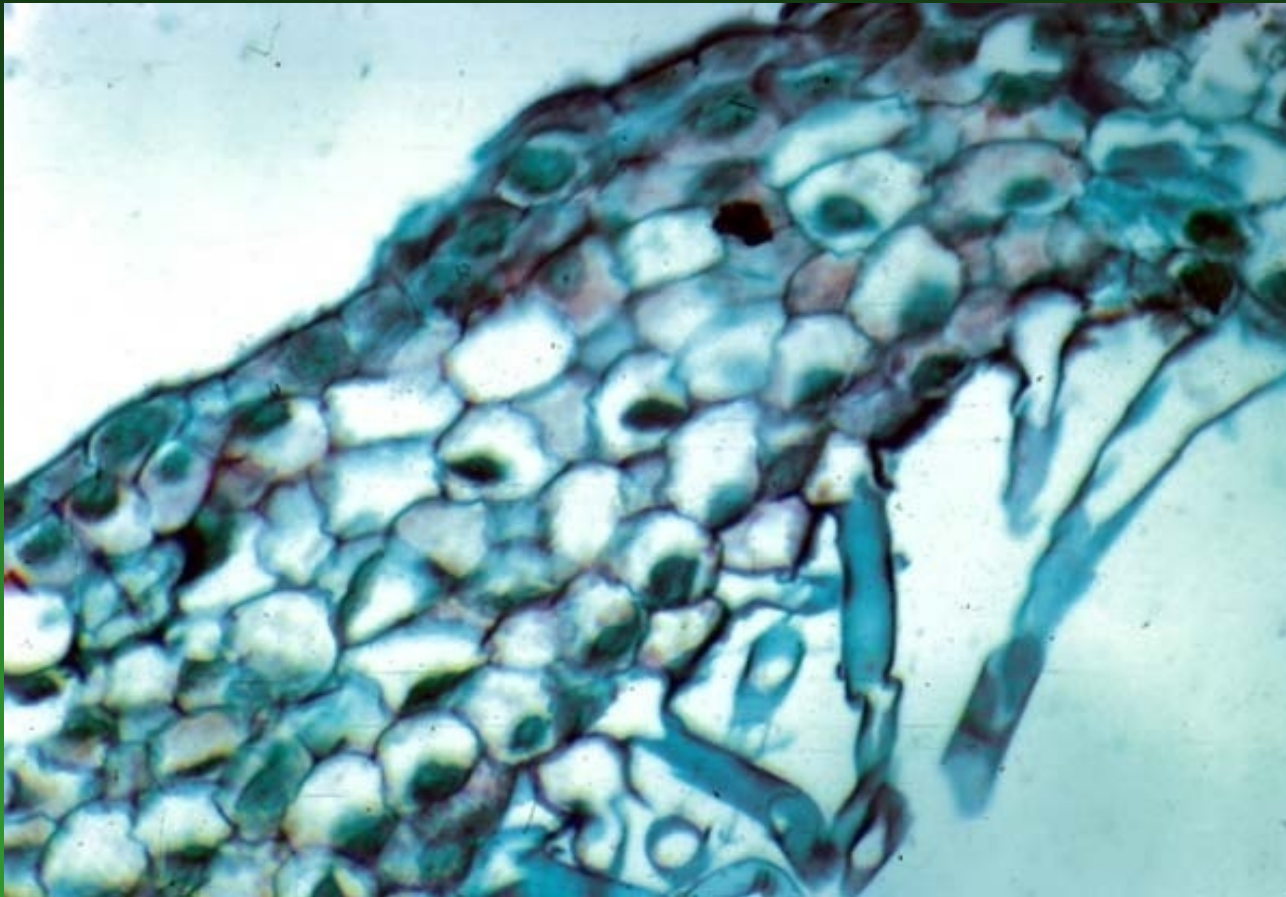
Gametofyt hlevíků vytváří **vidličnatě** větvené laloky se zbytnělou střední částí - **středním žebrem**.

Dendroceros tubercularis



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

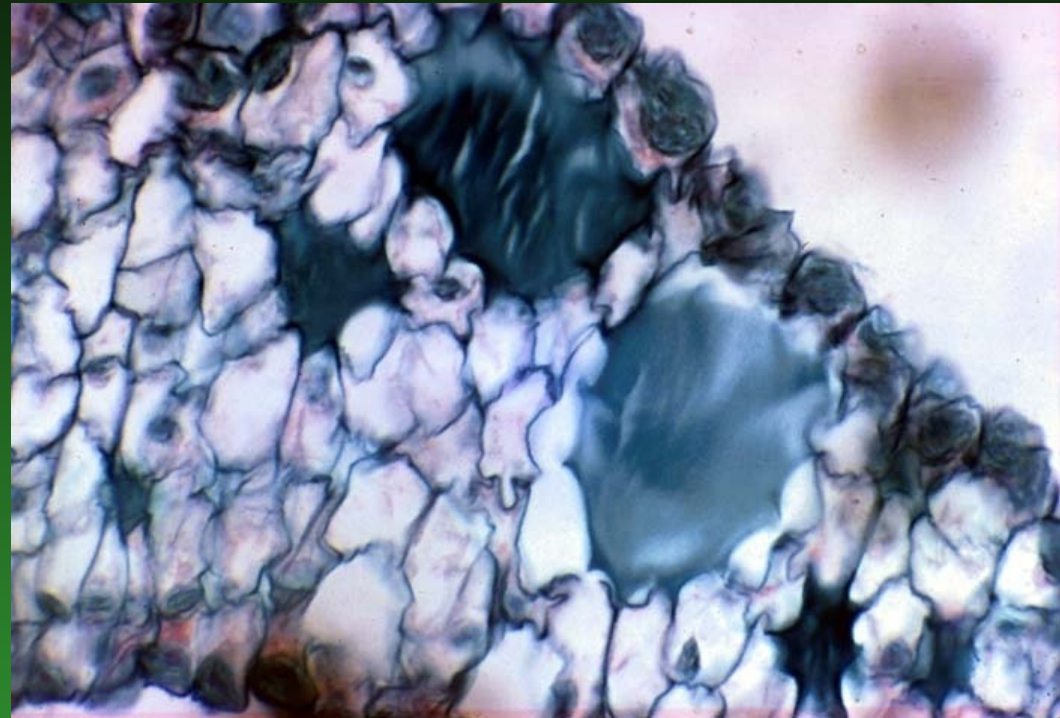
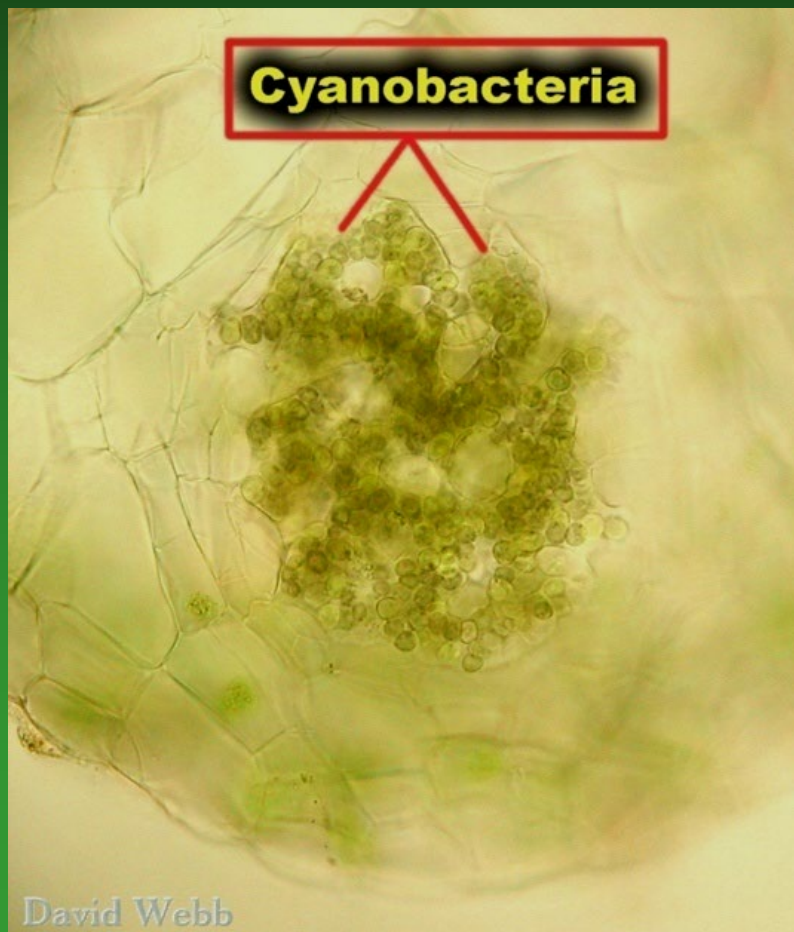
Mohou mít mykorrhizu



Phaeoceros carolinianus

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

sliznaté dutinky u
Anthoceros punctatus



Sinice převádějí vzdušný dusík do amonné podoby, ta využívána hlevíky

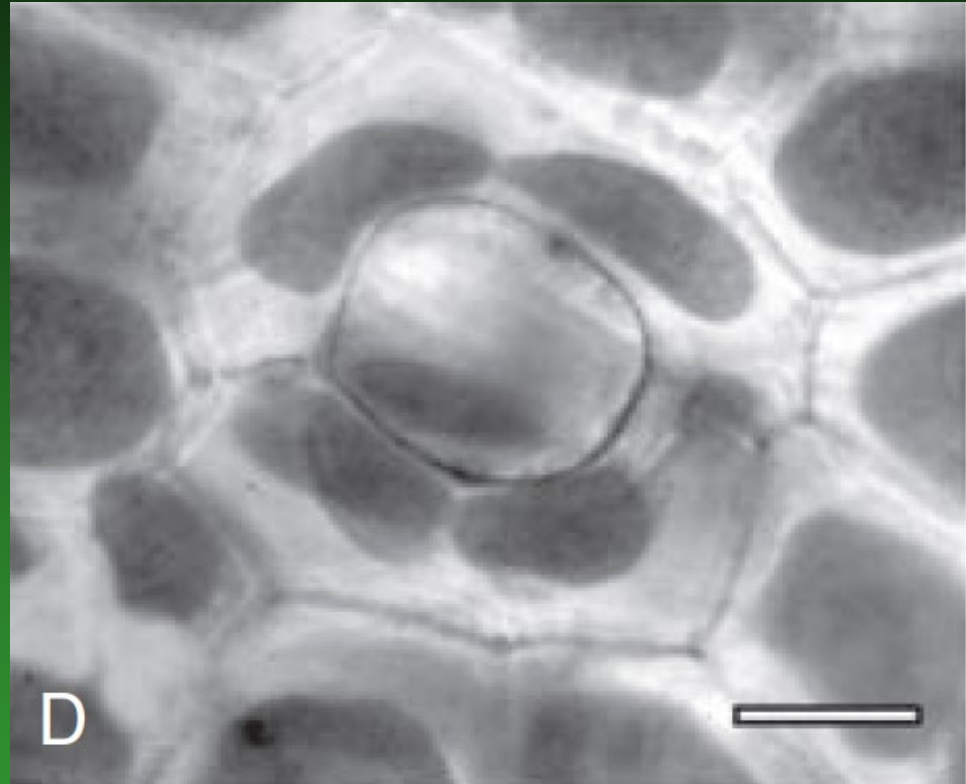
Hlevíky produkují sliz obsahující sacharidy, které podporují růst sinic

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

Megaceros aenigmaticus

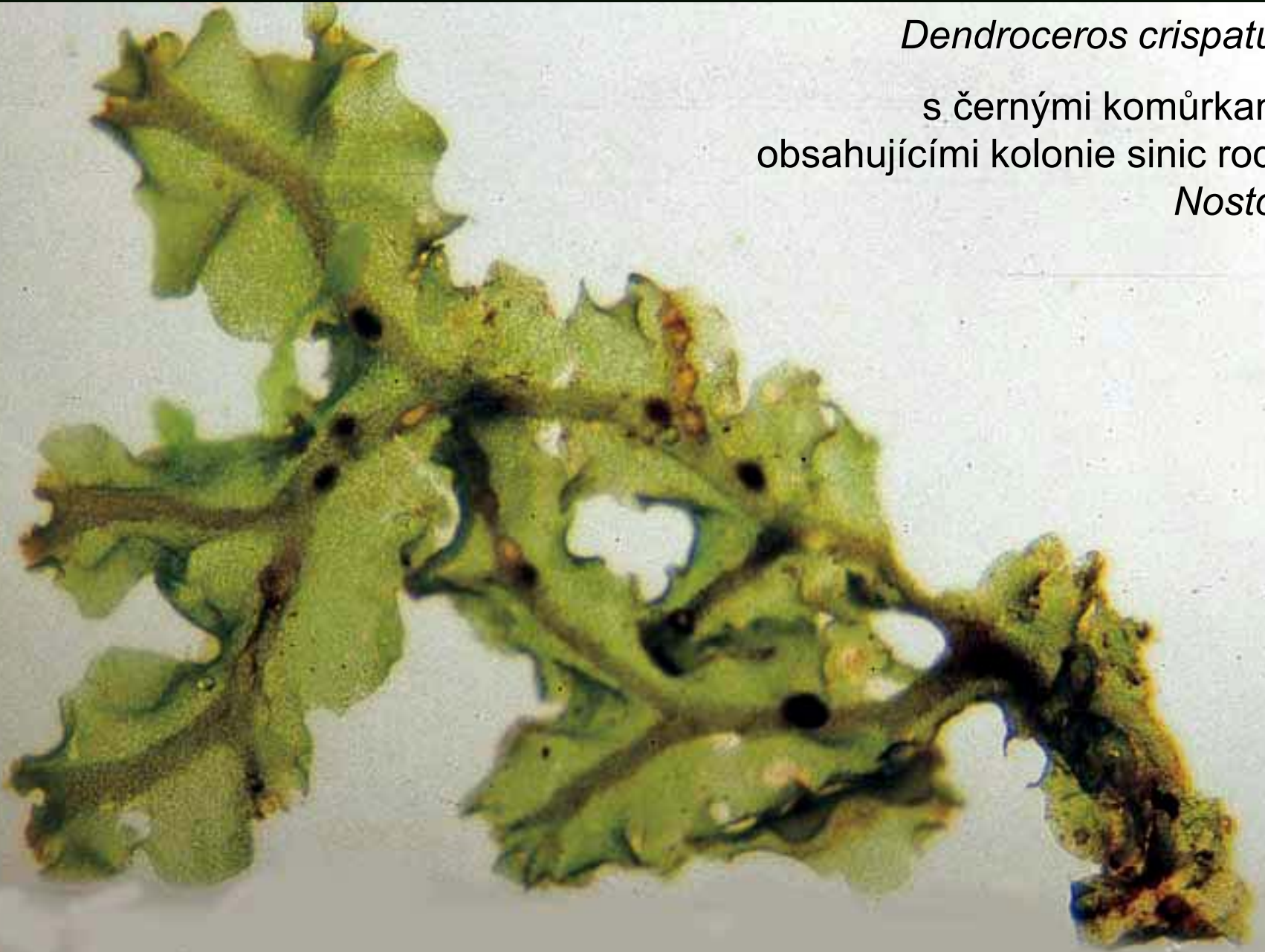
= **homology průduchů**

mechorosty jinak na gametofytu žádné průduchy nemají!



Dendroceros crispatus

s černými komůrkami
obsahujícími kolonie sinic rodu
Nostoc



V buňkách často jediný obrovský chloroplast spojený s pyrenoidem

Pyrenoid = bílkovinné tělísko, metabolicky aktivní, obsahující RUBISCO.

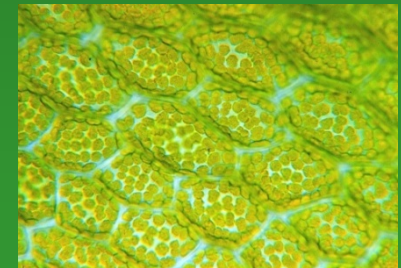
Řasy pyrenoidy vícekrát v evoluci ztratily. U hlevíků se vyvinuly patrně nezávisle *de novo*.



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

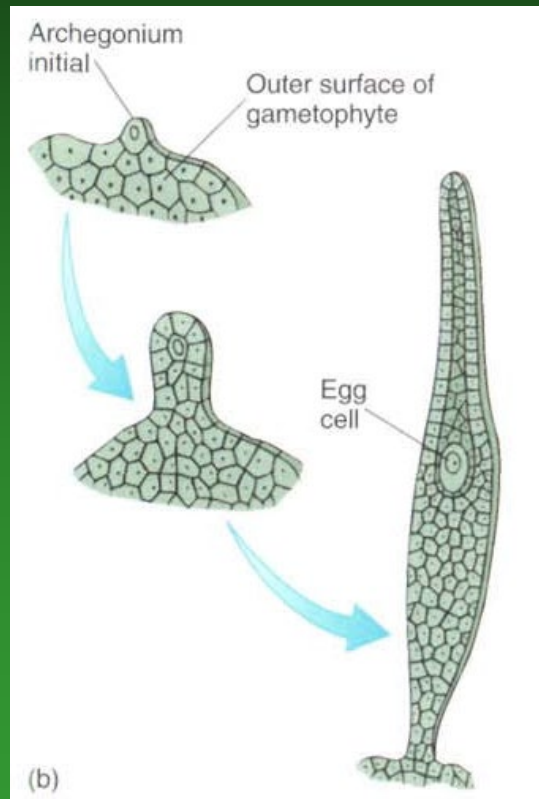
Hlevíky mohou mít vzácně i dva a zcela výjimečně až osm chloroplastů na buňku, zatímco játrovky a mechy jich mají vždy mnoho →

chloroplasty v
buňkách
lístku mechu
*Mnium
stellare*

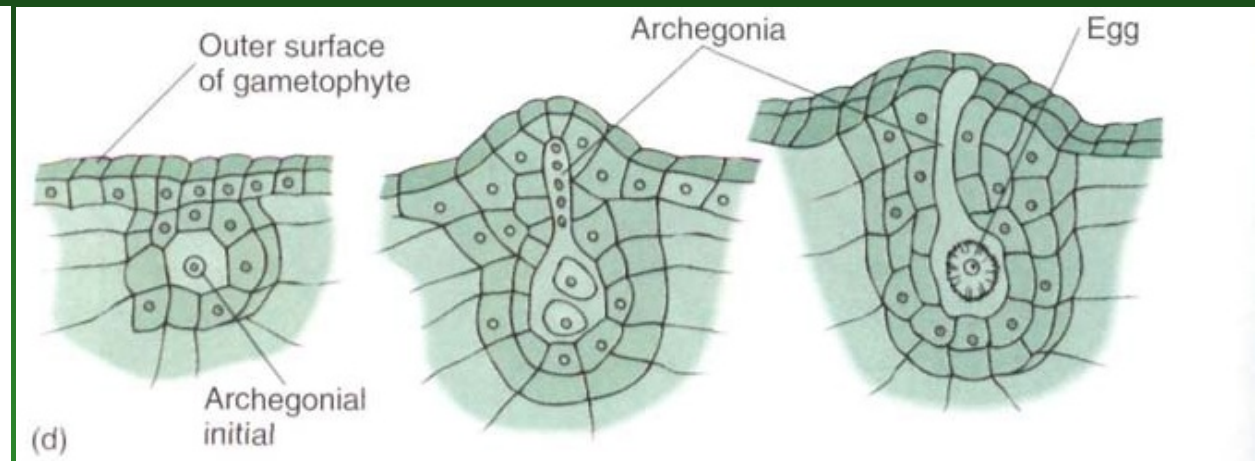


Vývoj archegonií – **endogenní** – jiný než u ostatních mechorostů a cévnatých rostlin které tvoří archegonia exogenně

exogenní vznik archegonií
u mechů, jätrovek a jiných
rostlin

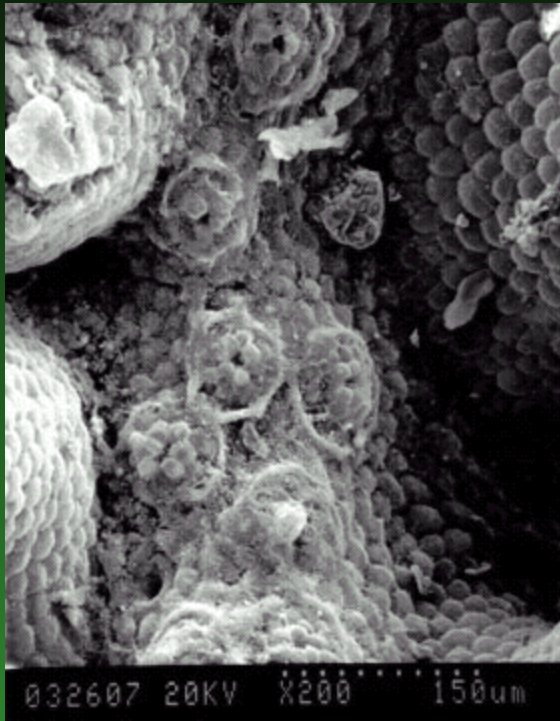


endogenní vznik archegonií **u hlevíků**



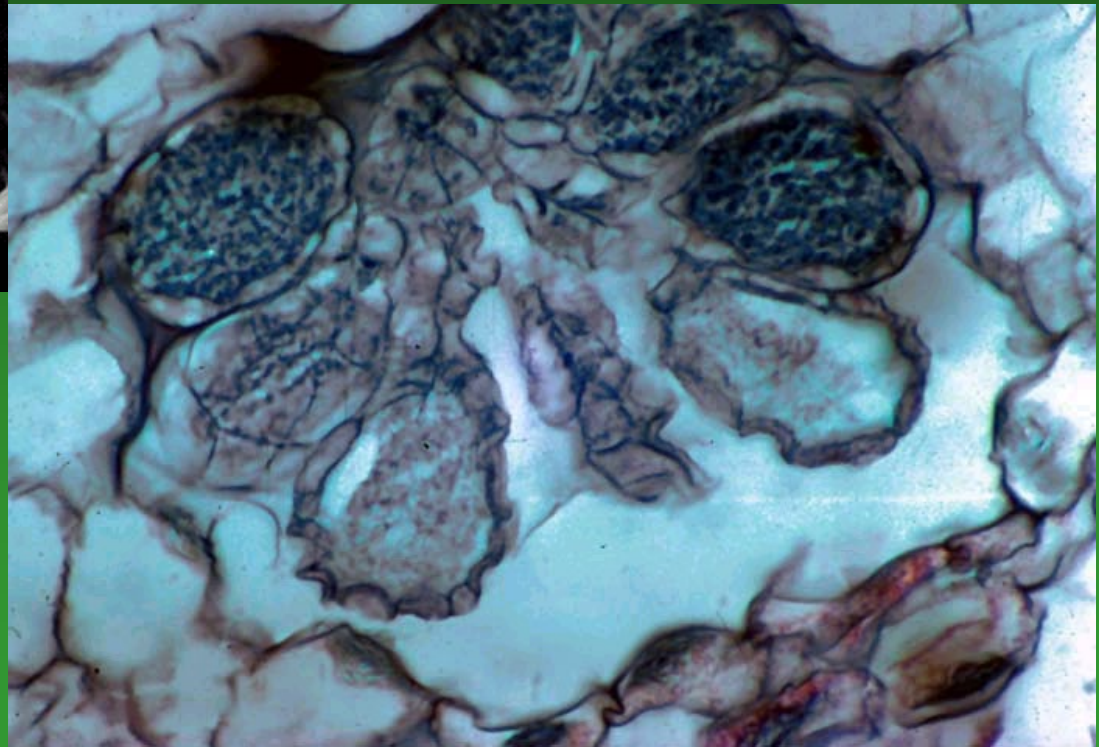
Archegonia zanořená na povrch horní strany stélky ústí jen jejich krčky

Anthoceros crispulus



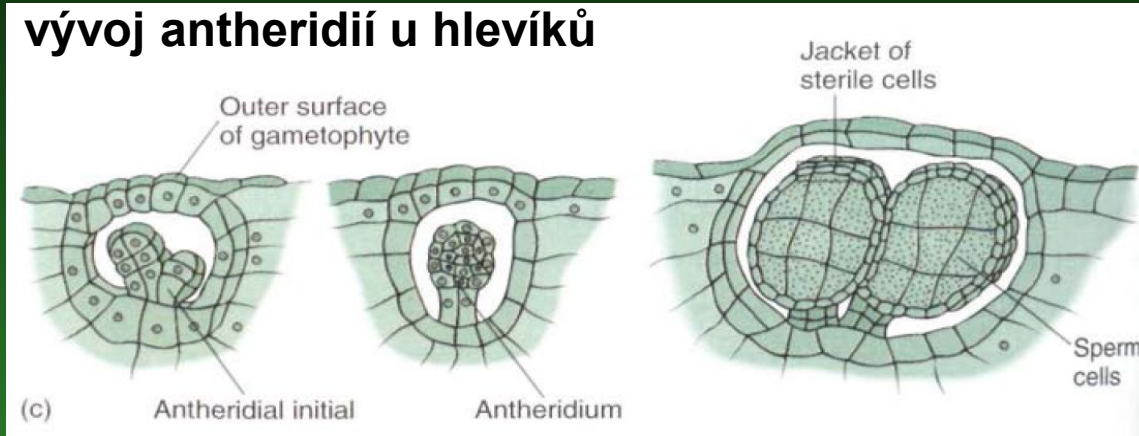
*Dendroceros
tubercularis*

někdy až po 25
ve shlucích



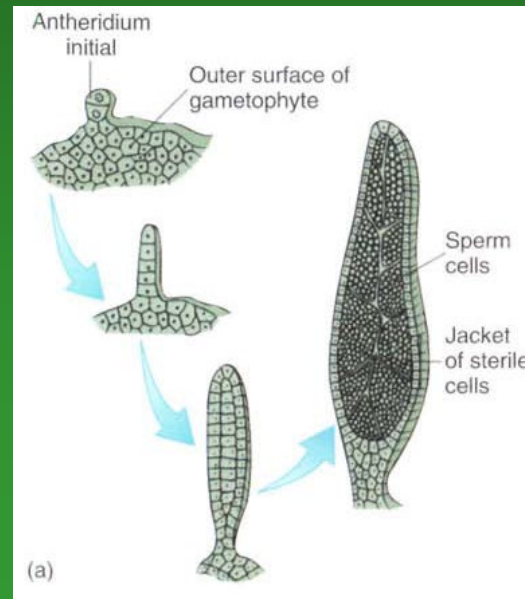
Antheridia — ve skupinkách v dutinkách uvnitř stélky,
zakládají se také endogenně – skupinově v nediferencované
 komůrce (podobné jaké jsou po zeslizovatění osídleny sinicemi)

vývoj antheridií u hlevíků

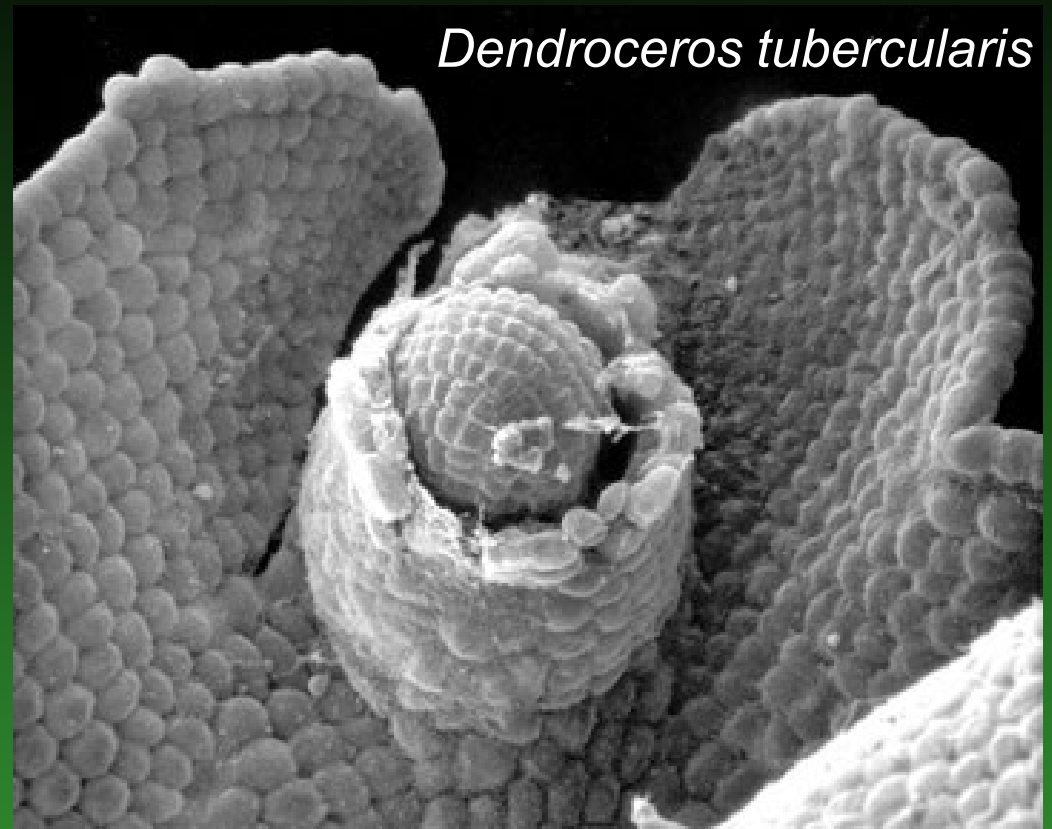
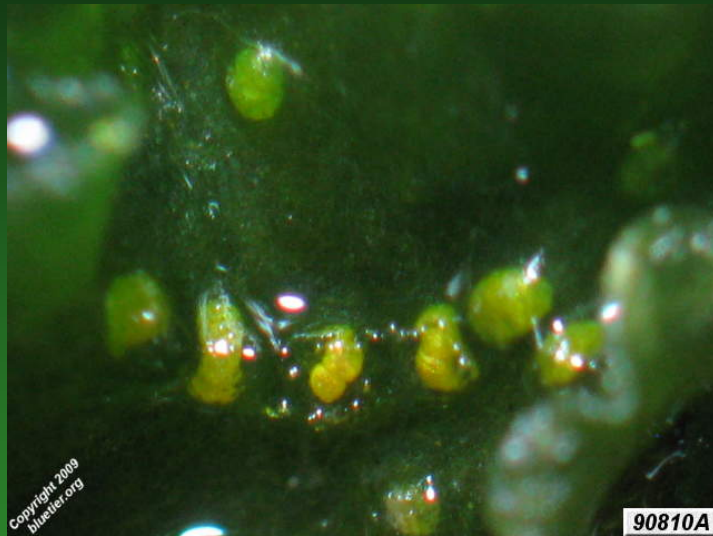


hlevíky se tak liší od všech ostatních terestrických rostlin, které mají antheridia exogenní – vznikající z jedné buňky povrchové

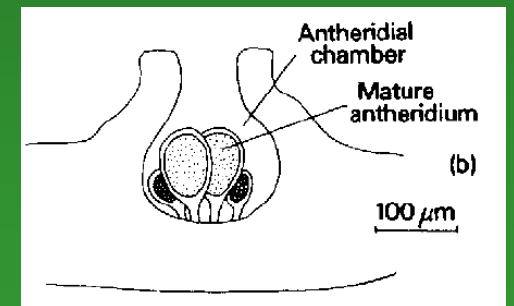
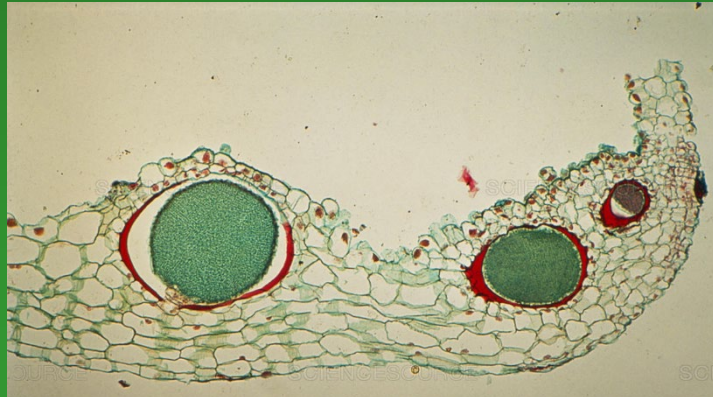
vývoj antheridií u mechů, játrovek a jiných rostlin



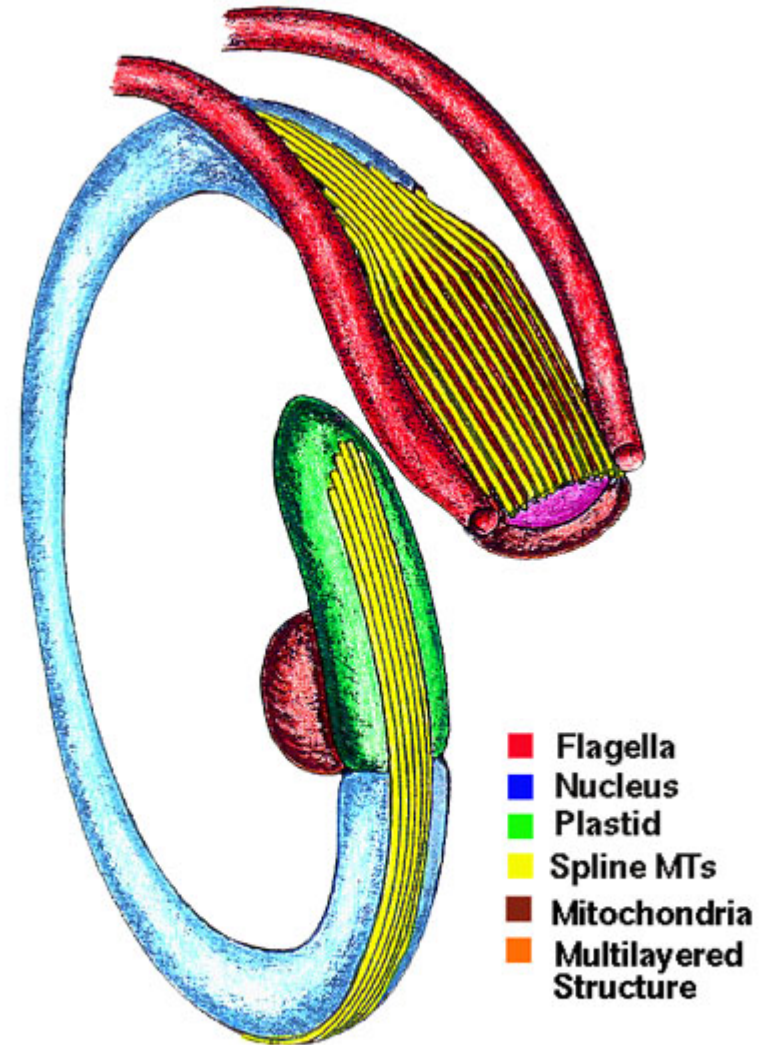
Při dozrání antheridií praská stélka nad antheridiovou komůrkou, takže antheridia vyčnívají na povrch stélky



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

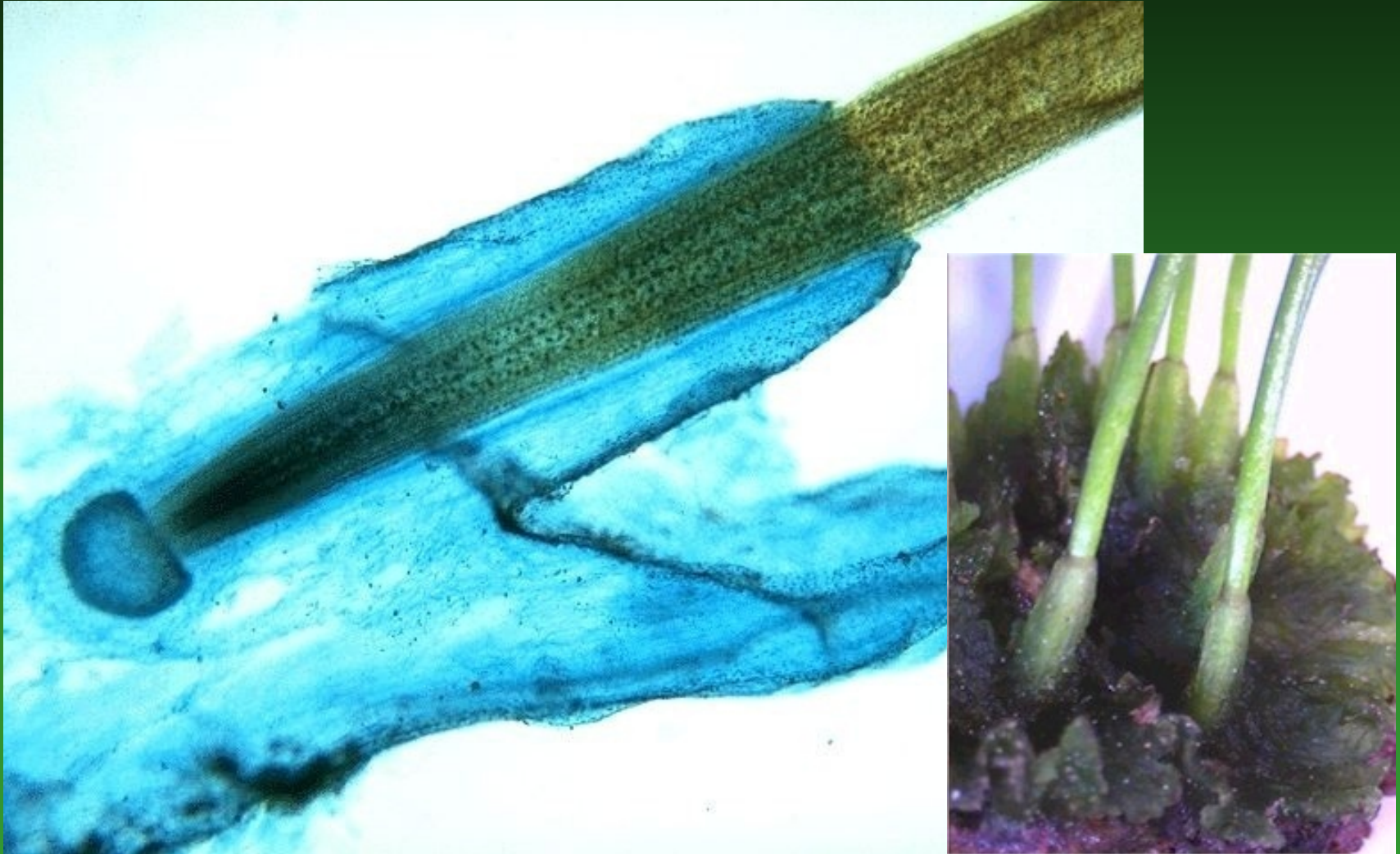
Tobolka protáhlá,
v počátečních
fázích zelená.



Drobná, často jen o
málo delší než 1 cm



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



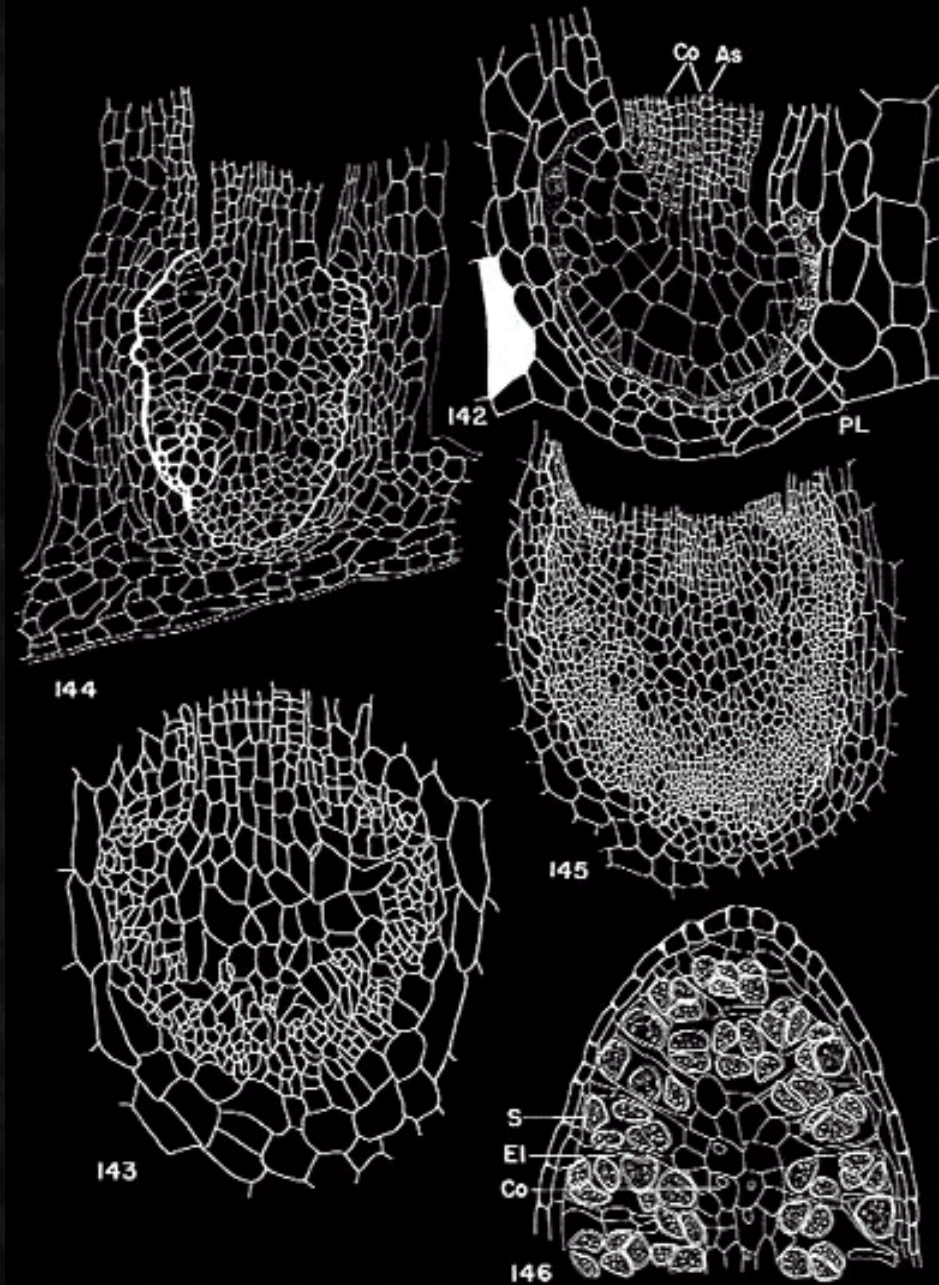
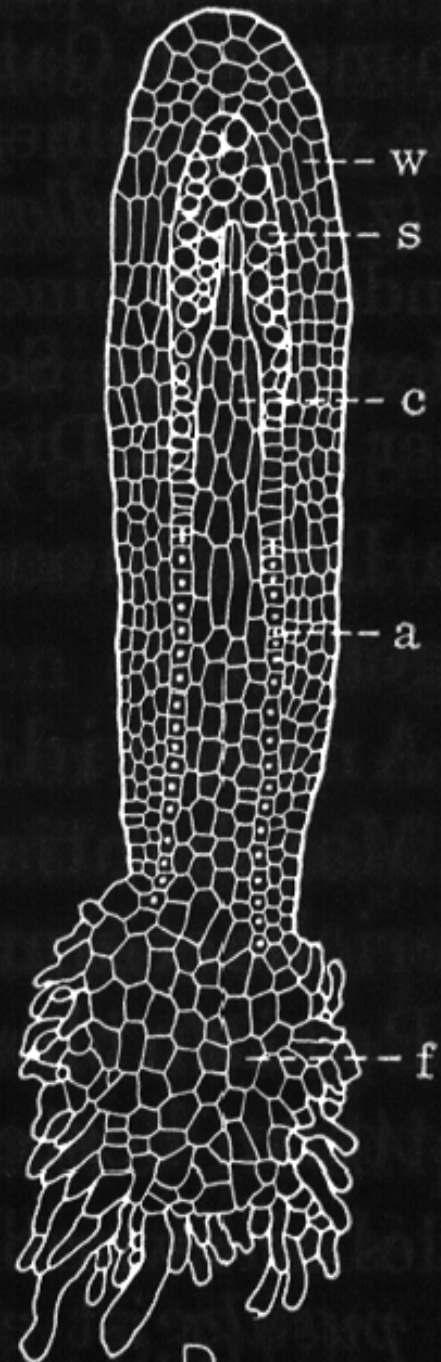
Rozhraní mezi
nohou a
gametofytem

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



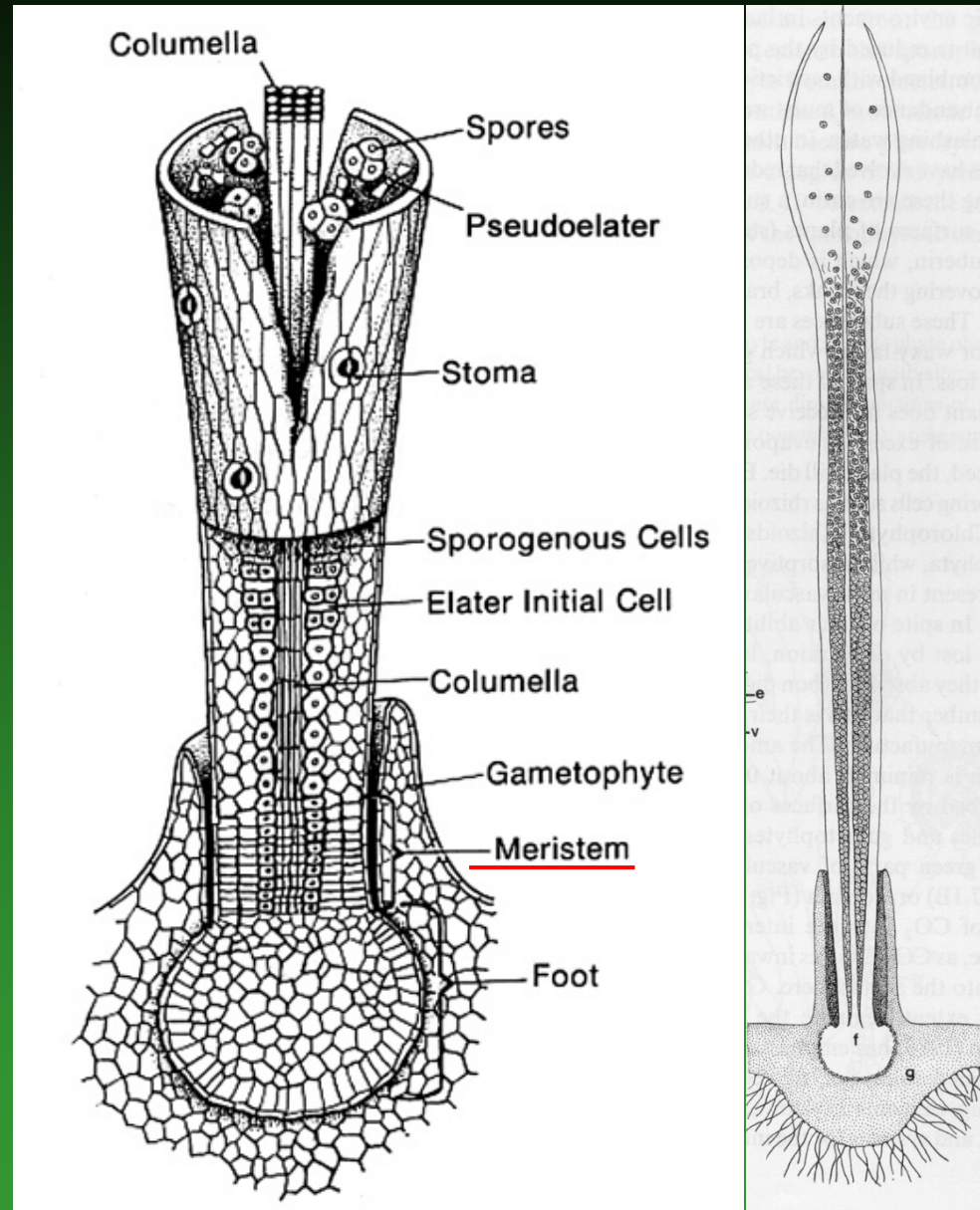
*Dendroceros
crispatus*

*Megaceros
flagellaris*

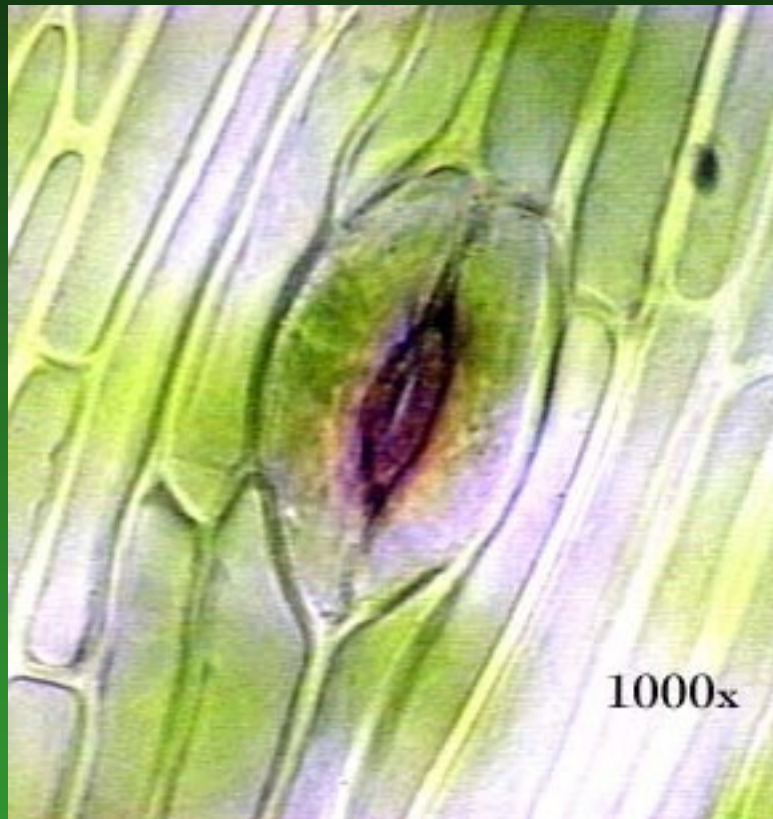
Na bázi tobolky **interkalární meristém** = kontinuální růst tobolky.

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

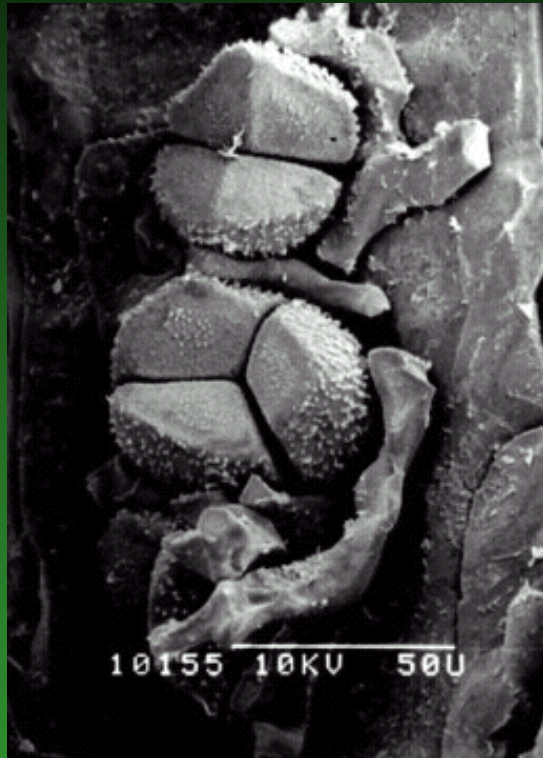
Spóry se z jedné tobolky šíří poměrně dlouhou dobu.



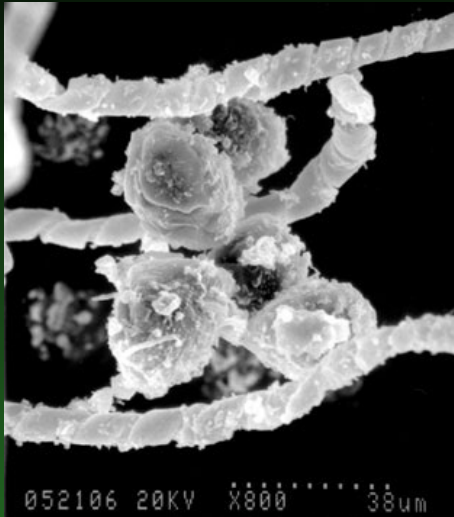
Epidermis tobolky hlevíků má často **pravé průduchy** a **kutikulu**



Spóry hlevíků triletní



Phaeoceros carolinianus



Pseudoelater *Megaceros flagellaris*

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

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

Játrovky spory : elater = 4:1 až 8:1

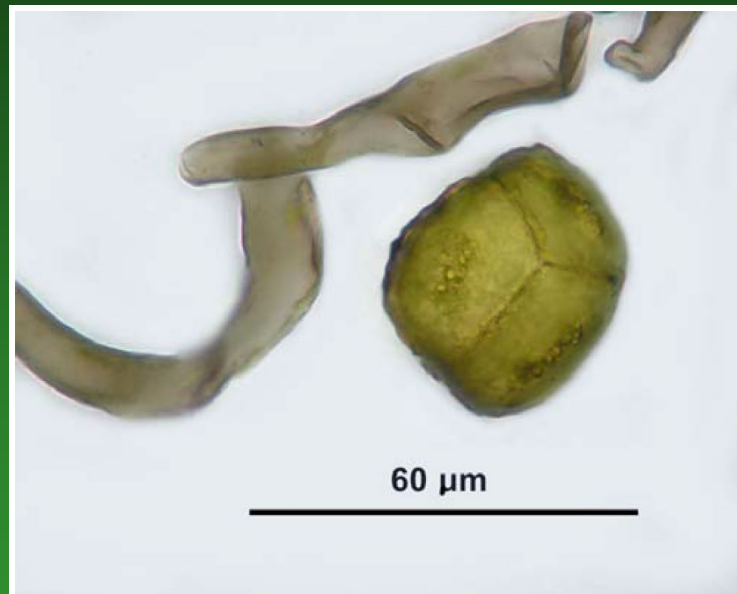


Figure 10. *Phaeoceros* spore and pseudoelater. Photo by David H. Wagner, scale modified by Janice Glime.

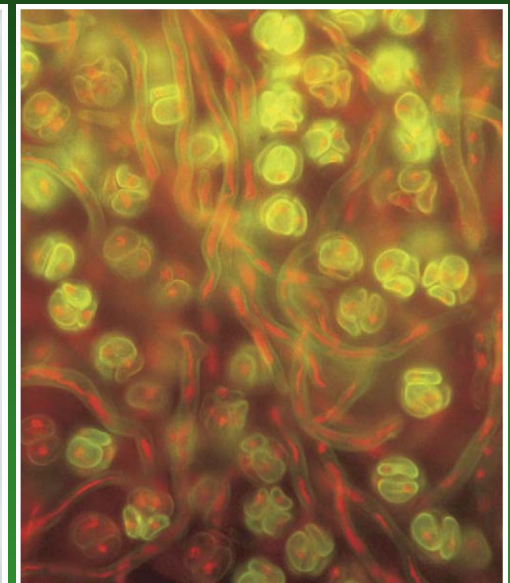
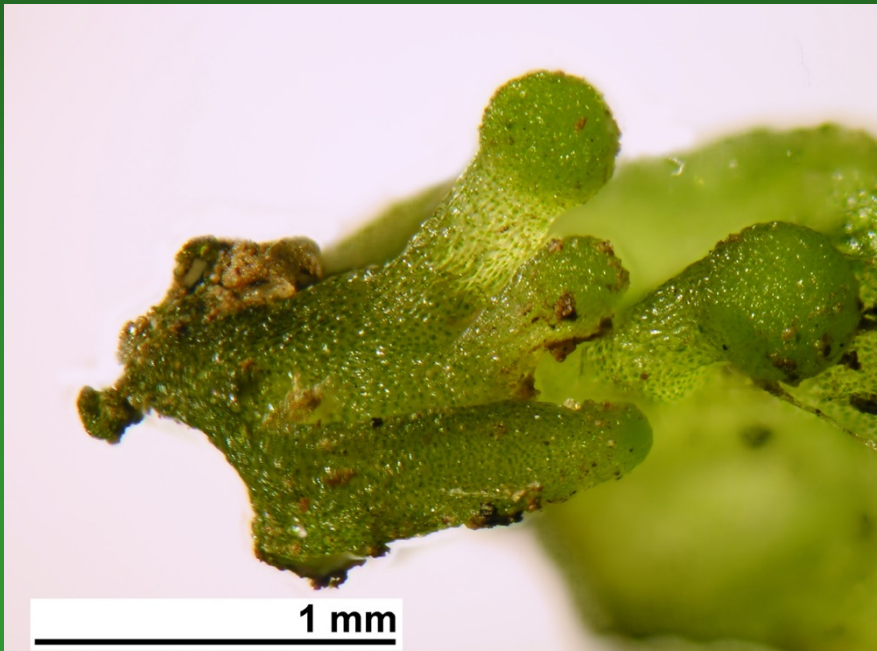
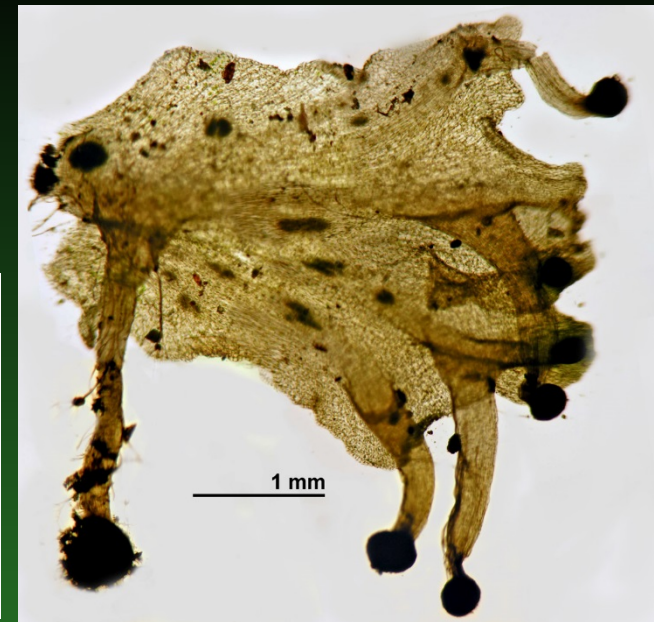
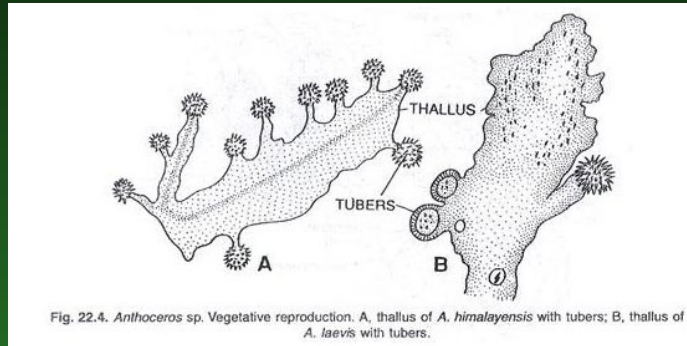


Figure 11. *Leiosporoceros dussii* spores and pseudoelaters using fluorescence microscopy. Note the absence of spiral thickenings in the elaters. Photo by Andrew Blackwell, and Juan Carlos Villarreal A., Southern Illinois University.

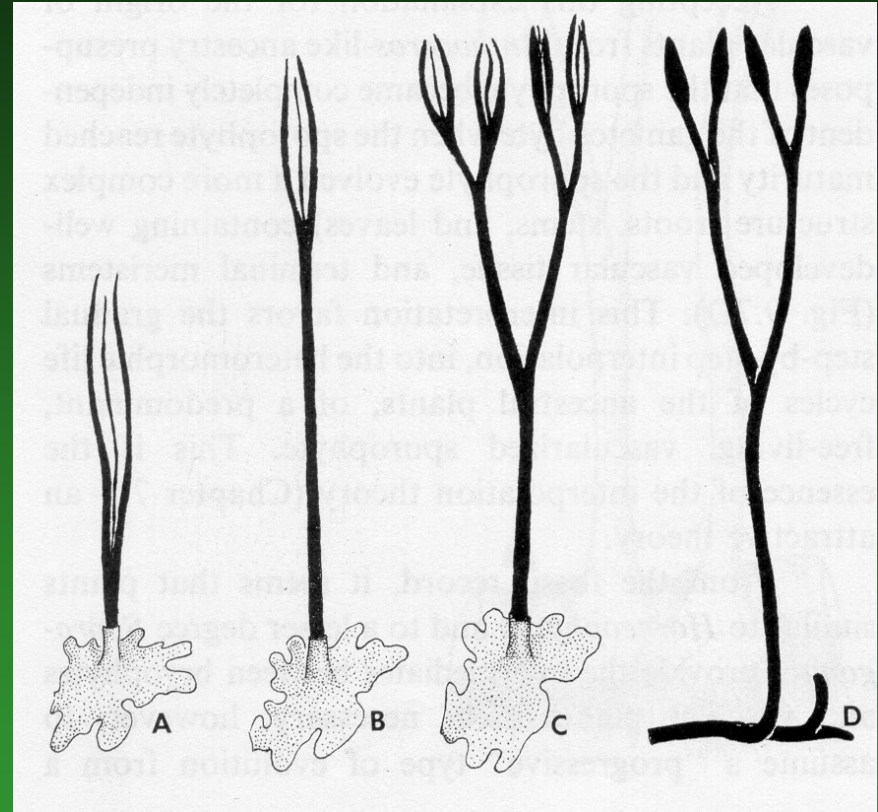
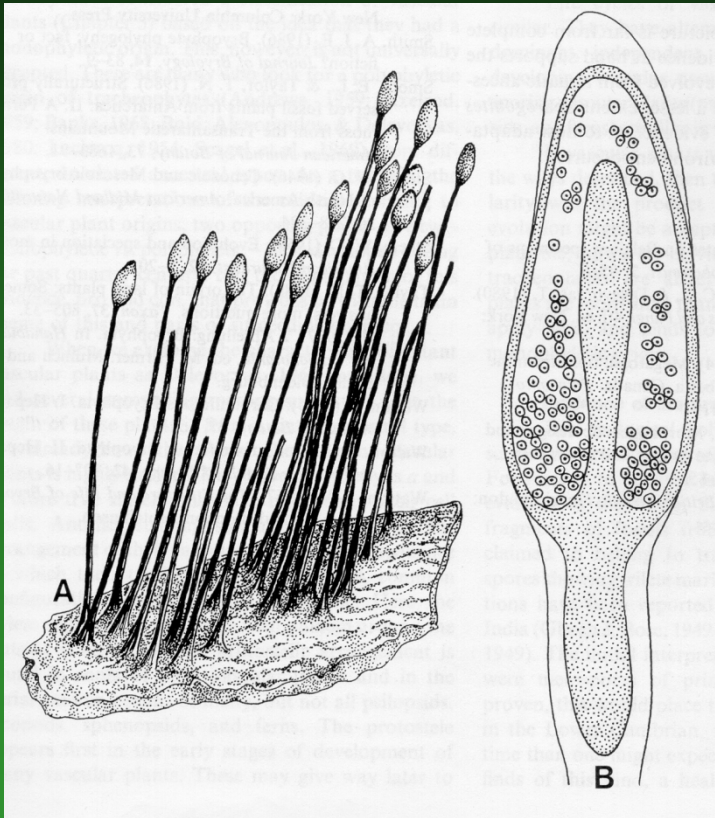
Kromě hlevíků a játrovek nemají podobné struktury žádné jiné výtrusné vyšší rostliny

Vegetativní rozmnožování hlevíků „hlízky“

Rozmnožovací tělíska u
Phymatoceros bulbiculosus

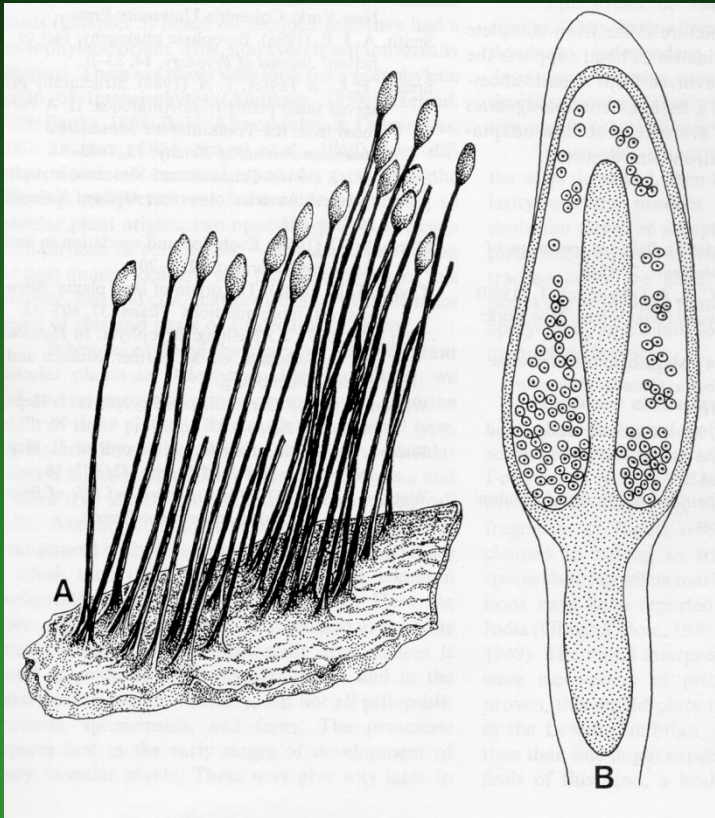


Fosilním dokladem hlevíků by mohl být spodnodevonský – **Sporogonites exuberans**

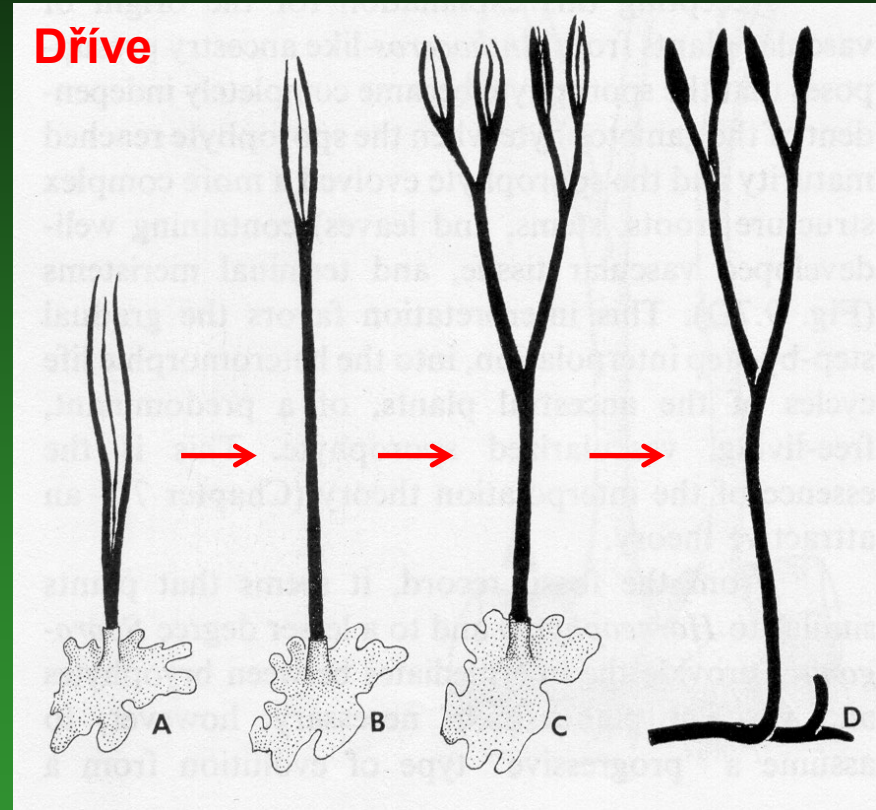


Sporogonites má podlouhle elipsoidní sporangia opatřená sloupkem

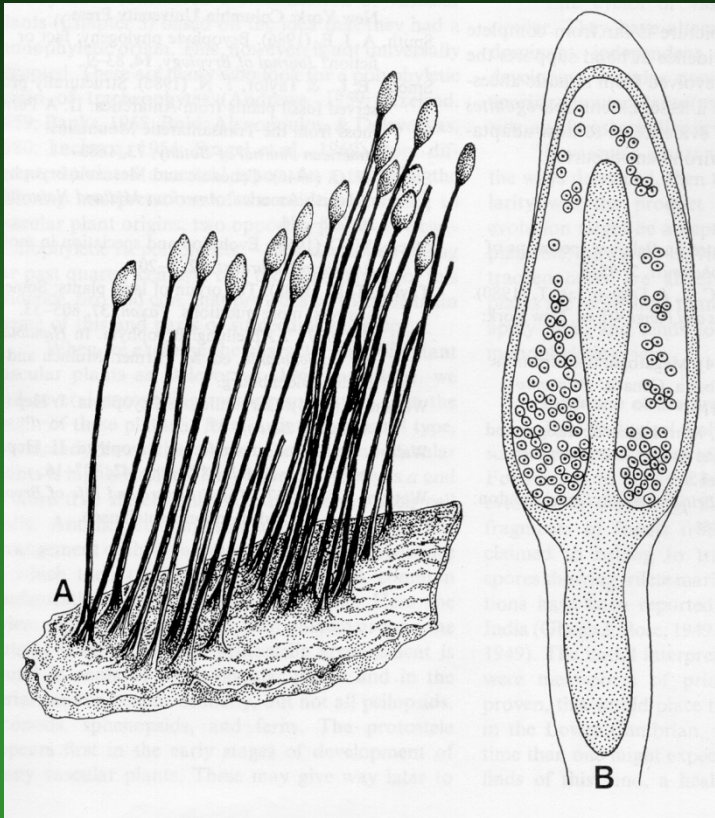
Fosilním dokladem hlevíků by mohl být spodnodevonský – ***Sporogonites exuberans***



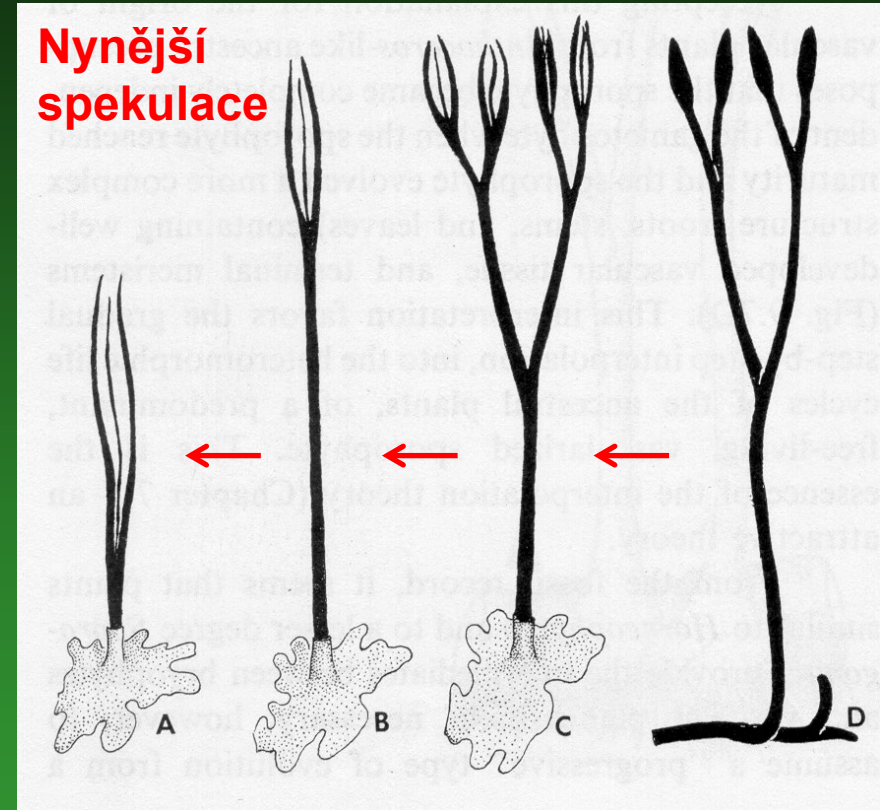
Sporogonites má podlouhle elipsoidní sporangia opatřená sloupkem



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.

