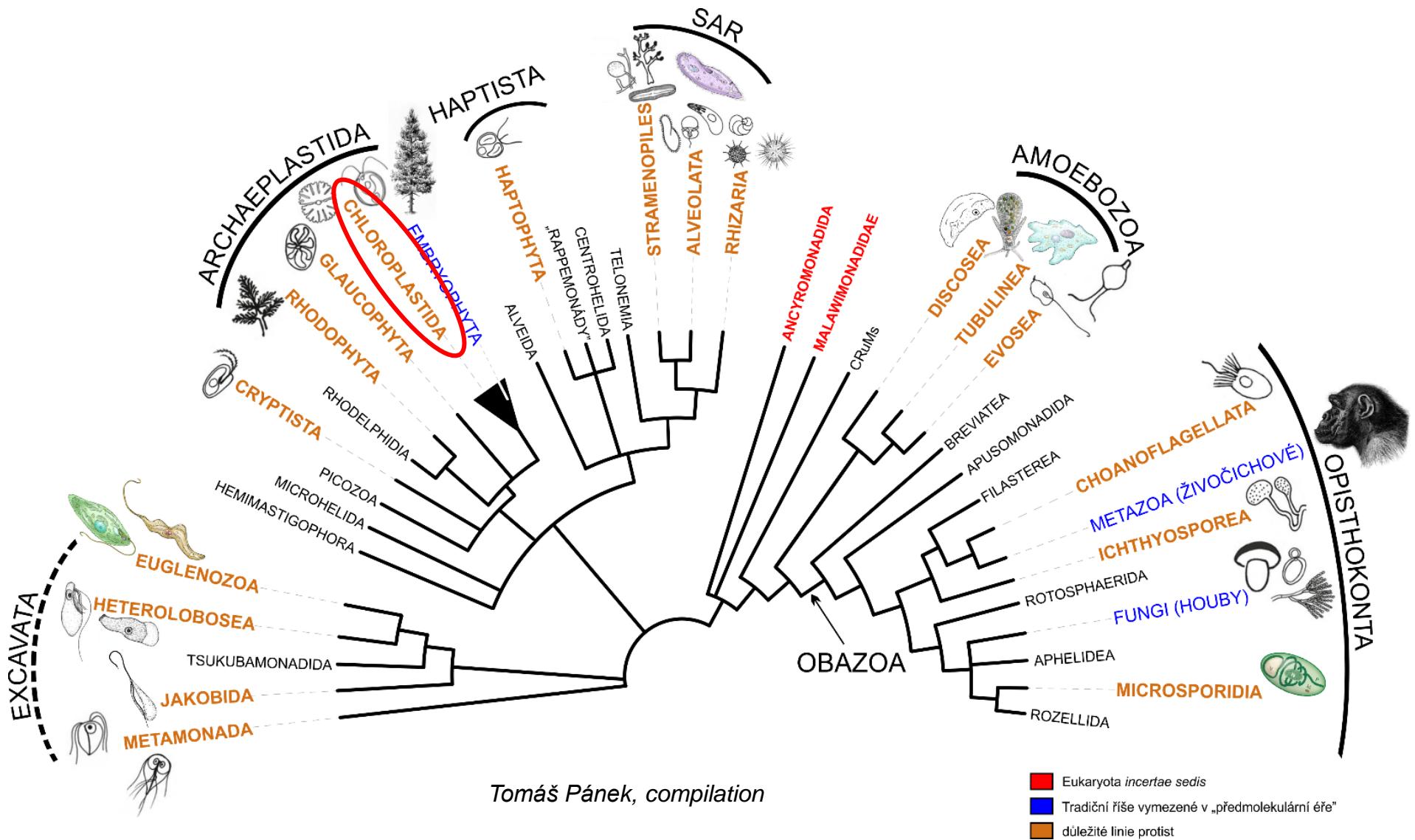
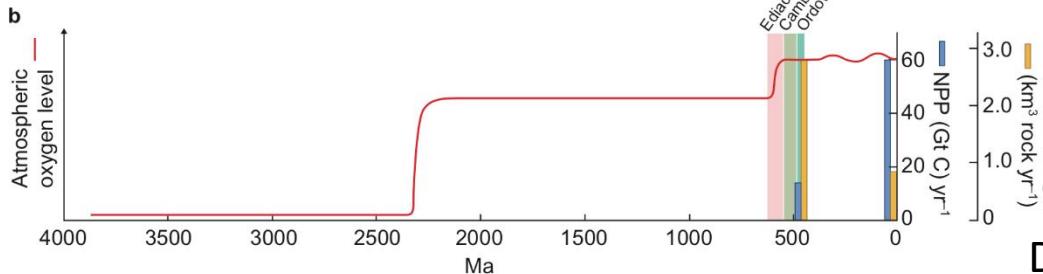
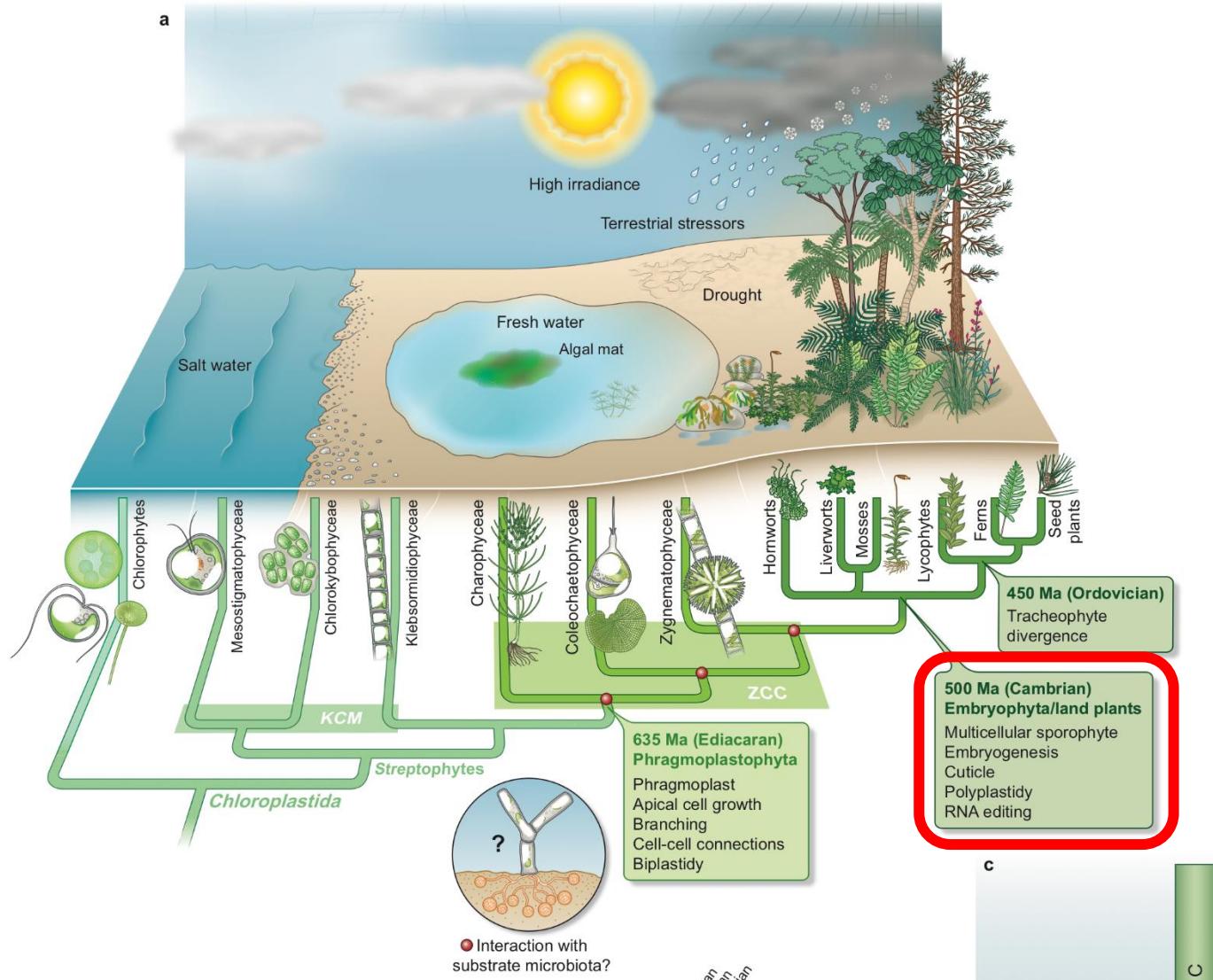


**Mechorosty 1. přednáška**

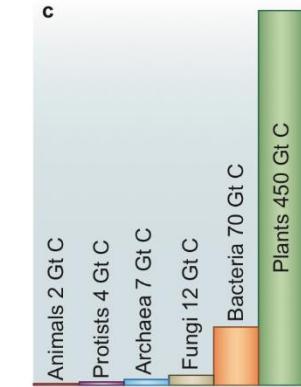
**2023**

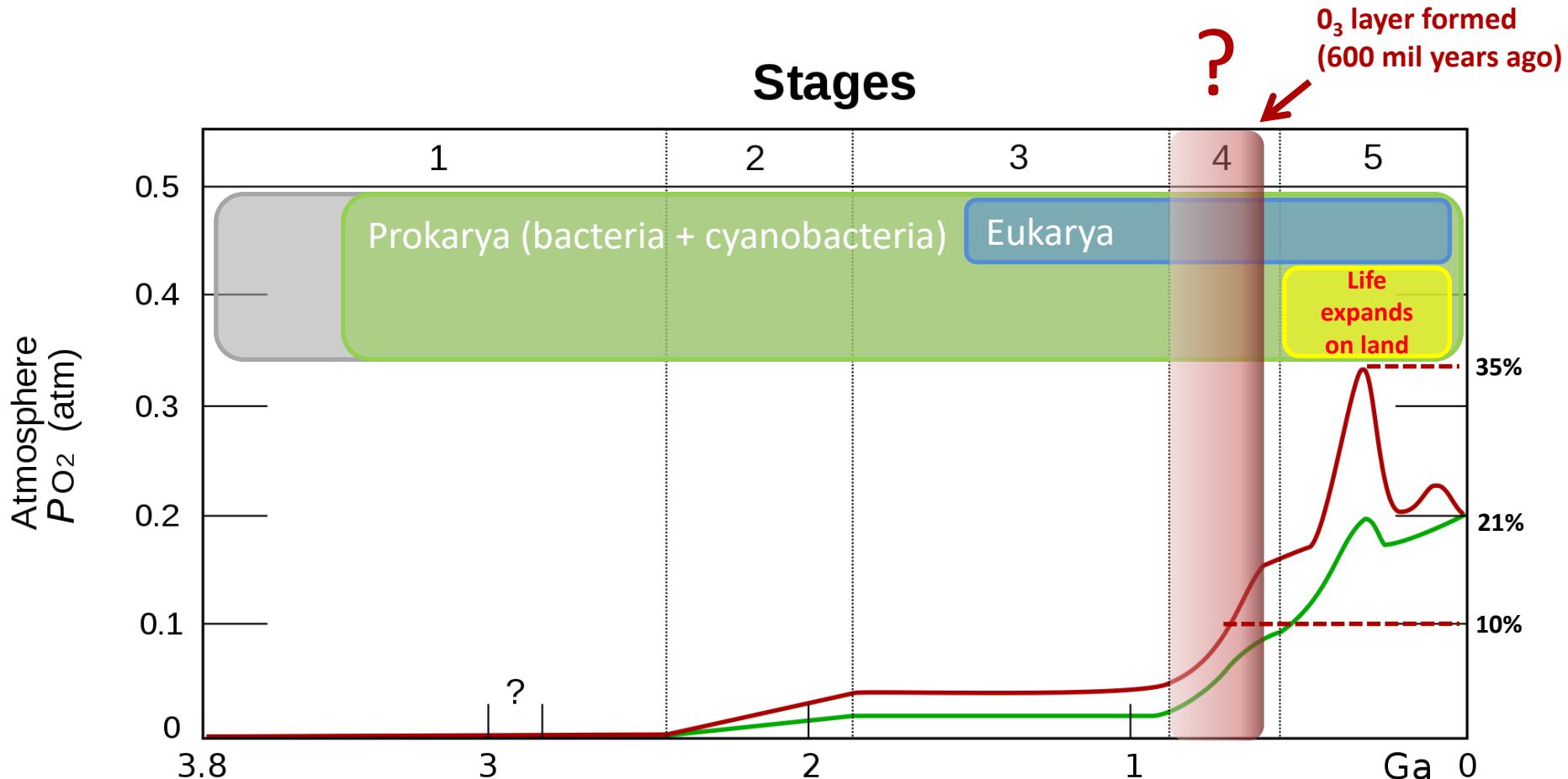


prezentace částečně vychází z materiálů Dr. E. Mikuláškové, (nyní PřF MU Brno)



De Vries and Archibald (2017)





**$O_2$  build-up in the Earth's atmosphere.** Red and green lines represent the range of the estimates while time is measured in billions of years ago (Ga). **Stage 1 (3.85–2.45 Ga):** Practically no  $O_2$  in the atmosphere. **Stage 2 (2.45–1.85 Ga):**  $O_2$  produced, but absorbed in oceans and seabed rock. **Stage 3 (1.85–0.85 Ga):**  $O_2$  starts to gas out of the oceans, but is absorbed by land surfaces and formation of ozone layer. **Stages 4 and 5 (0.85 Ga–present):**  $O_2$  sinks filled, the gas accumulates.<sup>[1]</sup>

# **What adaptations or structural features (of plants) were necessary for the land colonisation to be successful?**

- **Main stresses:**
- Drought
- Temperature
- Gravity

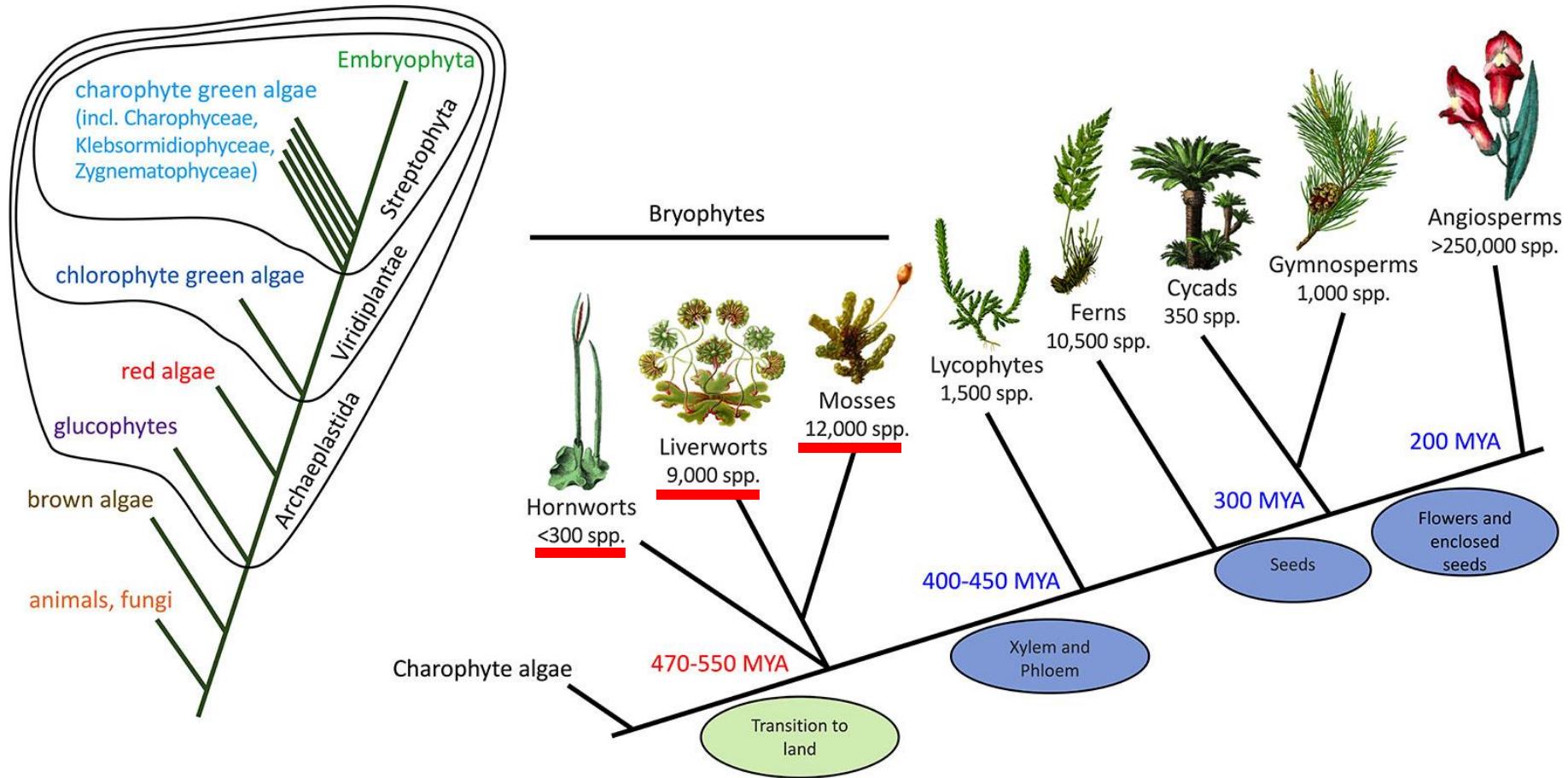
## **Water regime + temperature adaptations:**

- cuticle, stomata and later in the evolution roots and the conductive tissues (xylem, phloem; bryophytes are small so capillary action is usually enough)
- changes in reproduction - protective packaging for gametes and embryos (attached to mother plant; nutrition provided)

## **Attachment + support**

- specialized supporting tissues (lignin and cellulose)
- 3D body plan - differentiated the body structure to phyloids, cauloid and rhizoids (leaves, stem and roots)

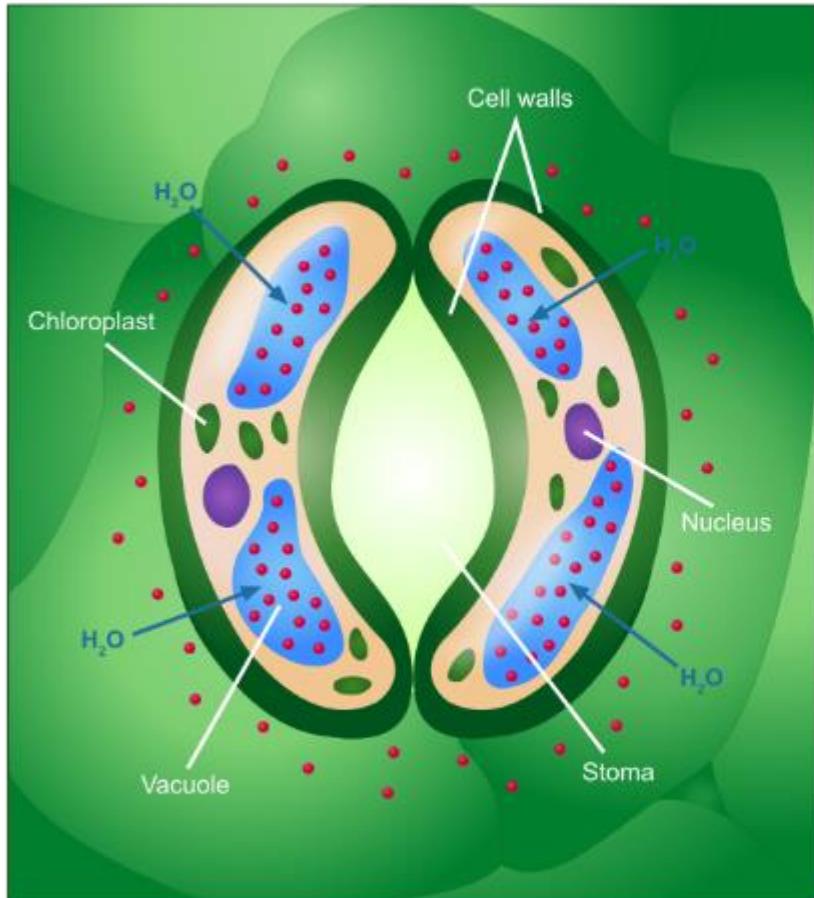
**Shift in the life cycle from predominately gametophytic to one that is sporophytic** - different system of DNA repair in bryophytes



# STOMATA EVOLUTION

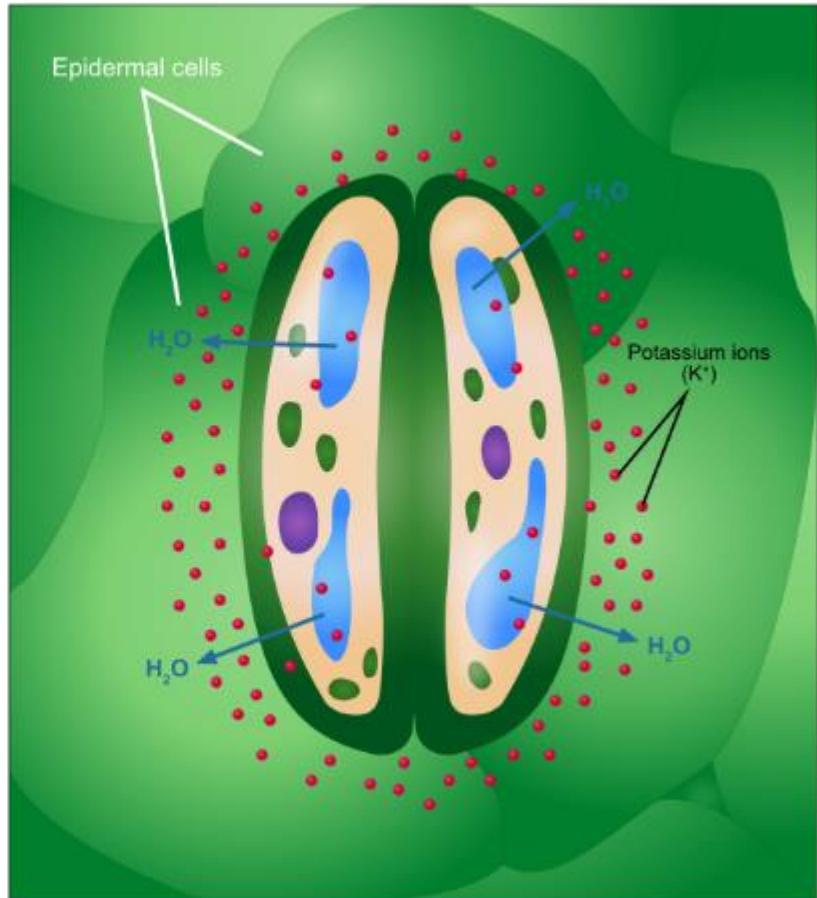
- stomata enable the entry of carbon dioxide and the exit of water vapour → allowing plants to exist in more arid and variable conditions

Guard cells (swollen)

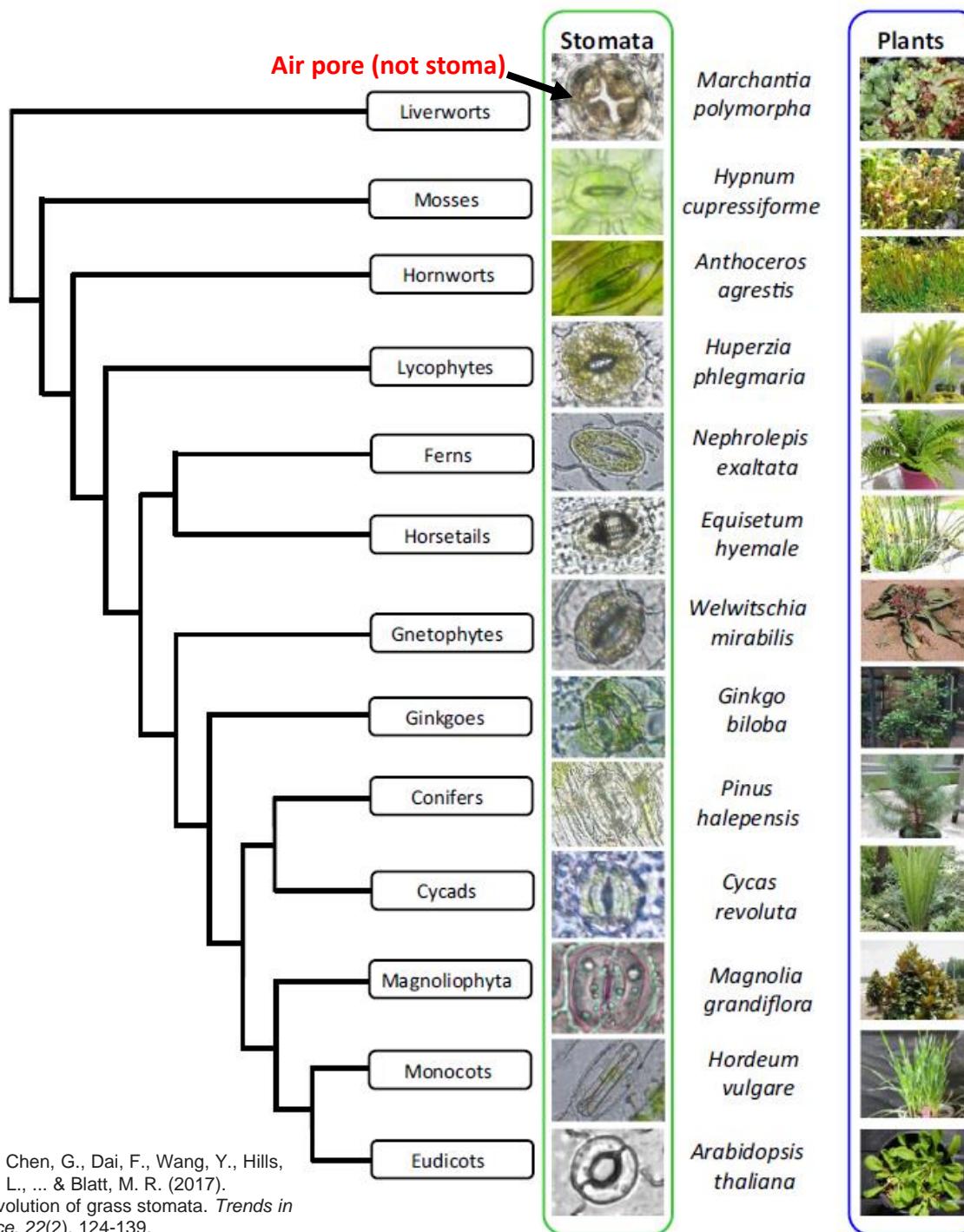


Stoma opening

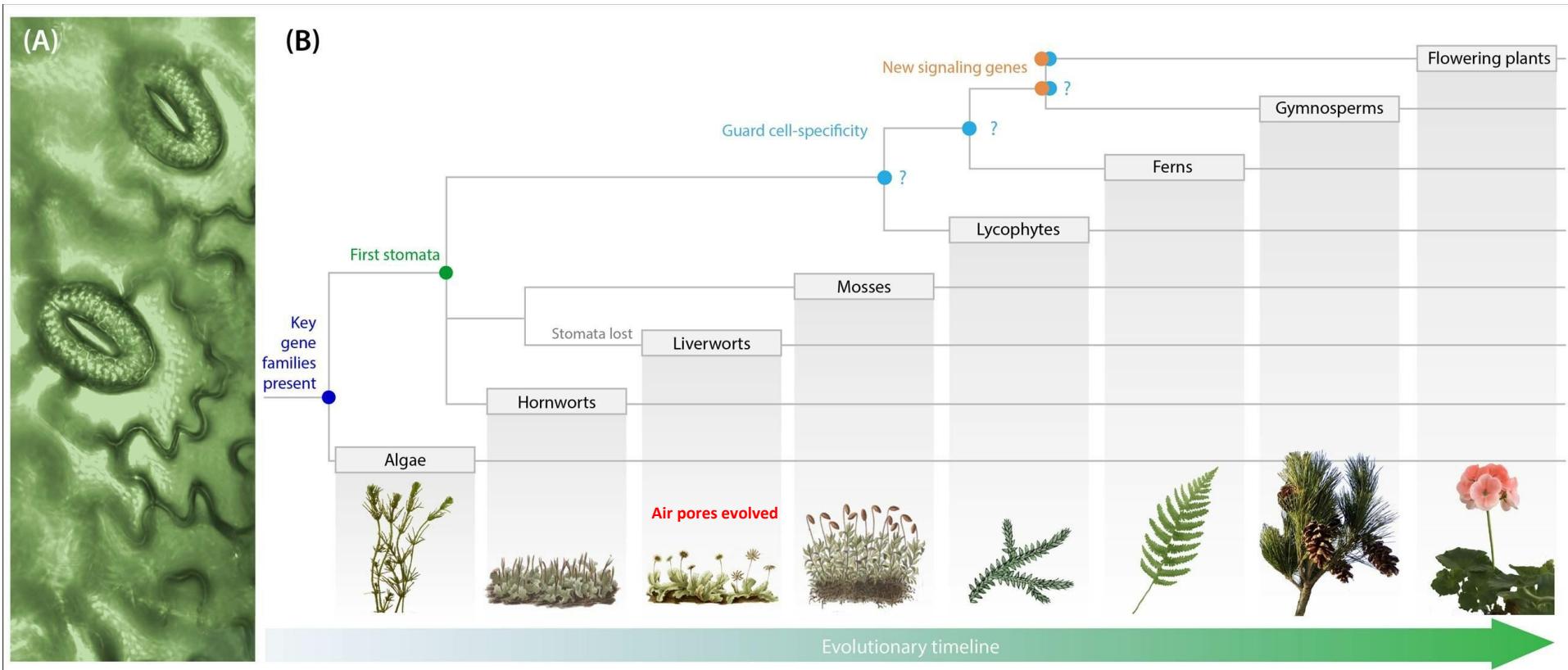
Guard cells (shrunken)



Stoma closing



Chen, Z. H., Chen, G., Dai, F., Wang, Y., Hills, A., Ruan, Y. L., ... & Blatt, M. R. (2017). Molecular evolution of grass stomata. *Trends in Plant Science*, 22(2), 124-139.



Harris, B. J., Harrison, C. J., Hetherington, A. M., & Williams, T. A. (2020). Phylogenomic evidence for the monophyly of bryophytes and the reductive evolution of stomata. *Current Biology*, 30(11), 2001-2012.

# Původ mechorostů?

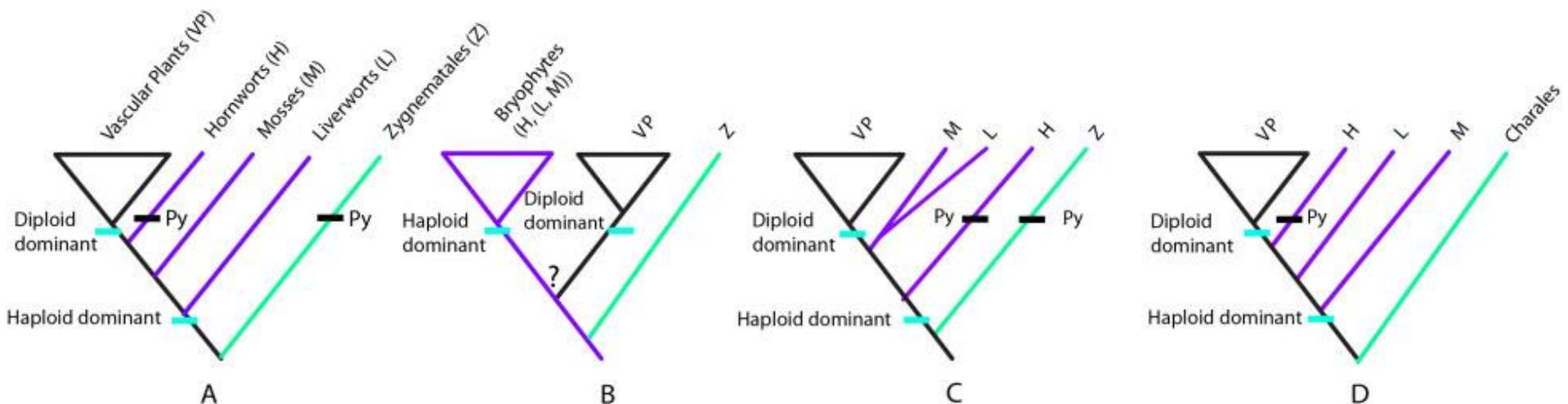
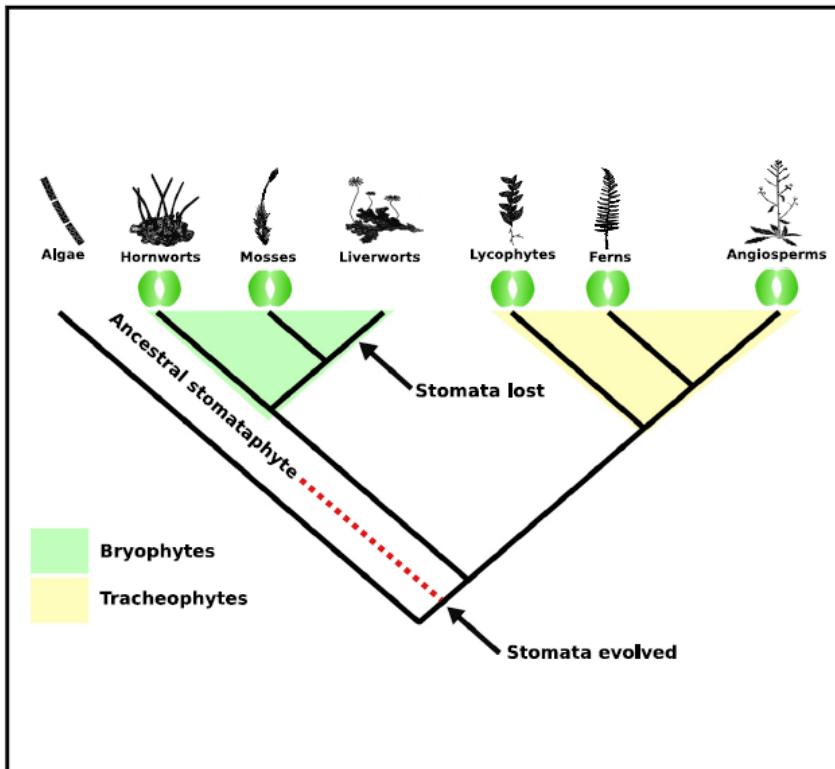


Fig.1: Early land plant topologies. **(A)** A liverwort-sister hypothesis with hornworts sister to vascular plants (e.g. Qiu et al., 2006). In this scenario, the haploid dominant life cycle is plesiomorphic with a derived diploid-dominant life cycle found in vascular plants (in black). The pyrenoid (Py) evolved independently in hornworts and algae (see Villarreal & Renner, 2012). **(B)** Under the scenario of bryophytes monophyletic and sister to vascular plants (Cox et al., 2014; Wickett et al., 2014) it is impossible to know the state (haploid or diploid dominant) of the ancestor to all land plants. **(C)** A hornwort-sister hypothesis with mosses sister to vascular plants (e.g. Renzaglia et al., 2000; Wickett et al., 2014). In this scenario, the haploid dominant life cycle is plesiomorphic with a derived diploid-dominant life cycle found in vascular plants (in black). The pyrenoid is a plesiomorphic trait and it seems to be inherited from green algae. **(D)** A moss-sister hypothesis recovered in some analyses presented by Liu et al. (2014, see section 1).

# Current Biology

## Phylogenomic Evidence for the Monophyly of Bryophytes and the Reductive Evolution of Stomata

### Graphical Abstract



### Authors

Brogan J. Harris, C. Jill Harrison,  
Alistair M. Hetherington,  
Tom A. Williams

### Correspondence

tom.a.williams@bristol.ac.uk

### In Brief

Harris et al. provide phylogenomic support for the monophyly of bryophytes and show that many of the genes that pattern and operate stomata in modern tracheophytes, such as *Arabidopsis*, were already present in the common ancestor of land plants. The analyses indicate that the simple stomata of modern bryophytes are a result of reductive evolution.

- a set of genes that are implicated in stomatal development (14 genes) and function (18 genes) identified – study of their orthologs and paralogs

# Kde v systému se nacházíme?

*Eukaryota*

*říše: Plantae*

*podříše: Viridiplantae*

*vývojová linie Streptophyta*

**Bryophyta - mechorosty**

*Marchantiophyta - játrovky*

*Bryophyta - mechy*

*Anthocerophyta - hlevíky*

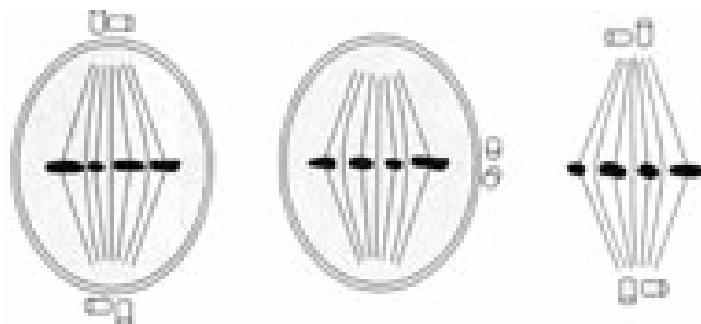
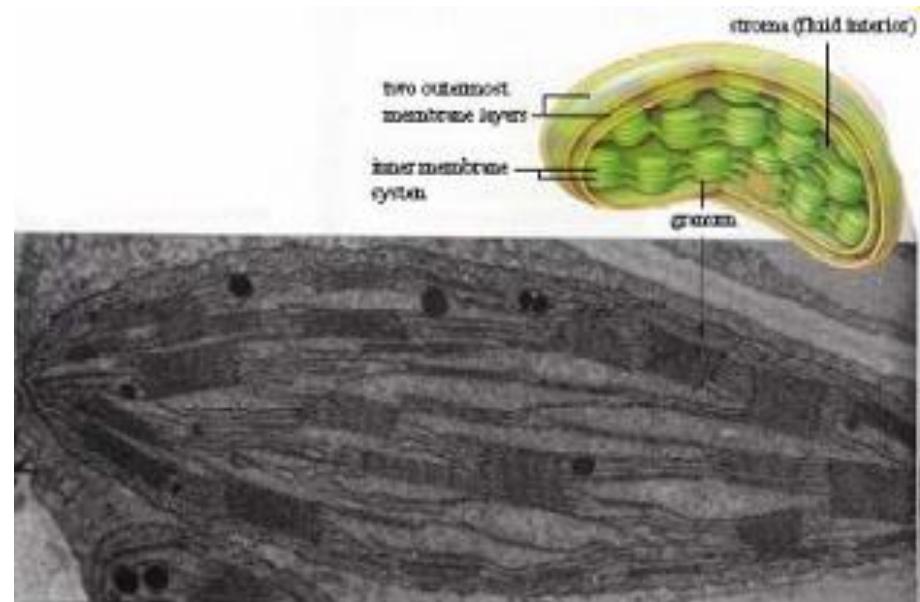
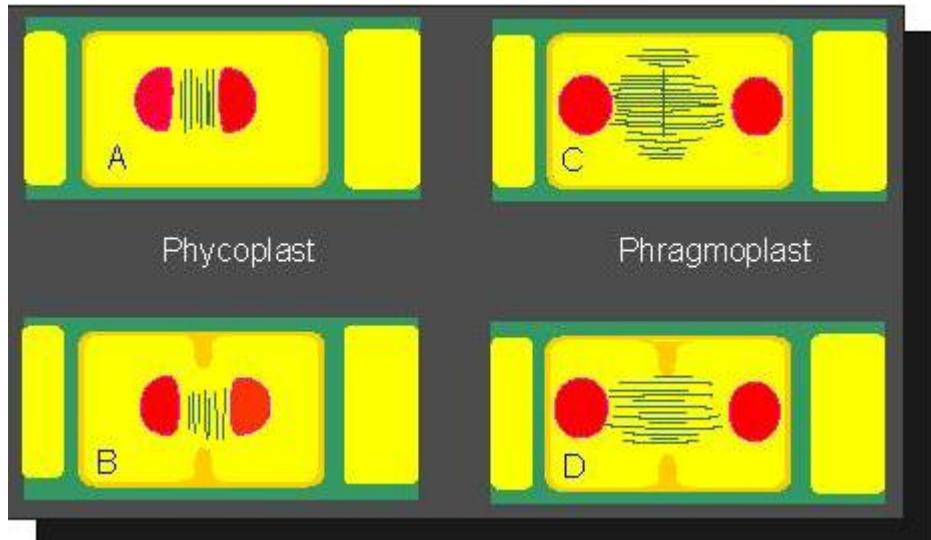


# Mechorosty

- heterogenní monofyletická skupina rostlin
- tři samostatná oddělení – *Marchantiophyta*, *Anthocerotophyta* a *Bryophyta*
- jedny z nejstarších suchozemských rostlin (ordovik, spodní silur), první fosilie ze svrchního devonu, min. 400 mil. let staré

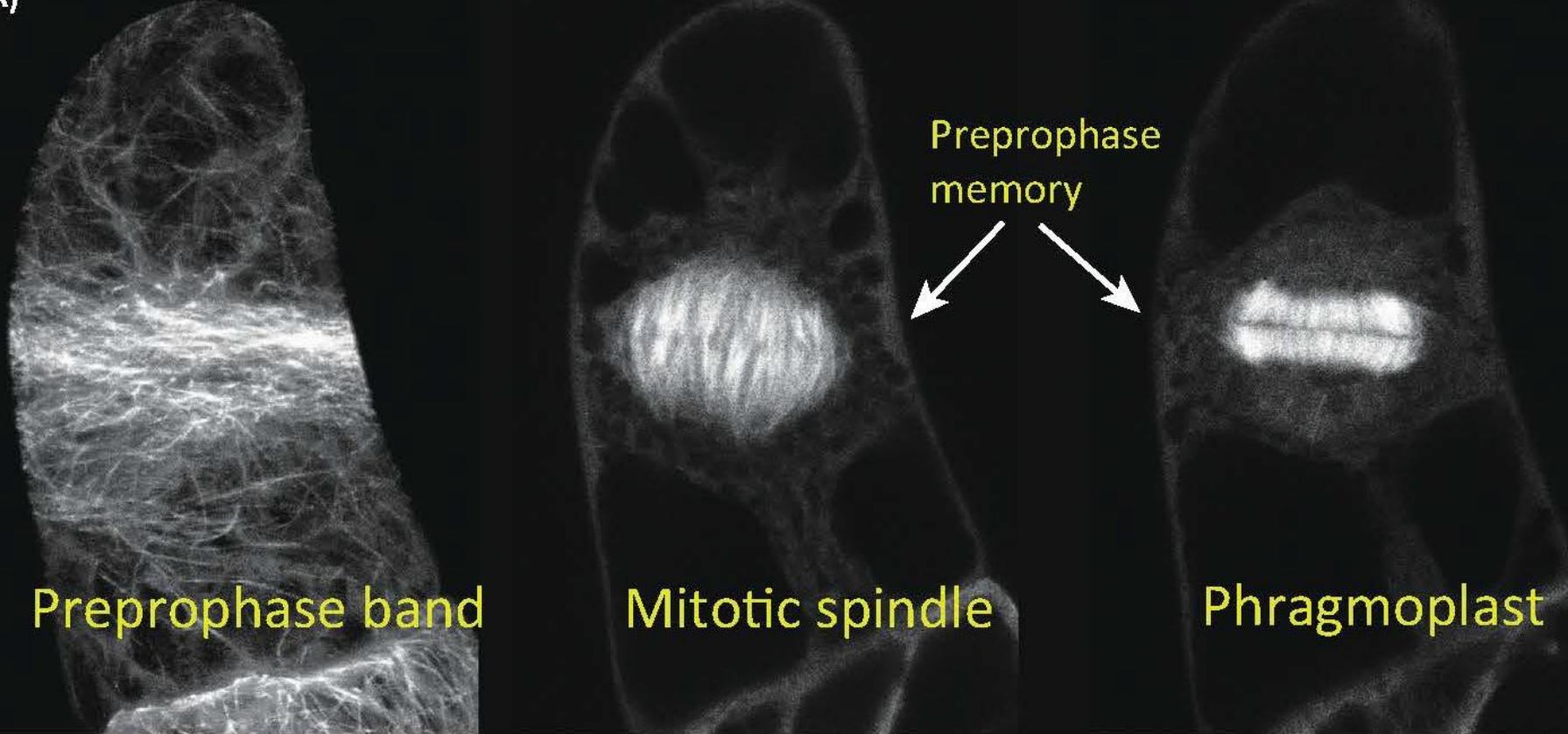


## dvě vývojové linie - *Chlorophytae* a *Streptophytæ*

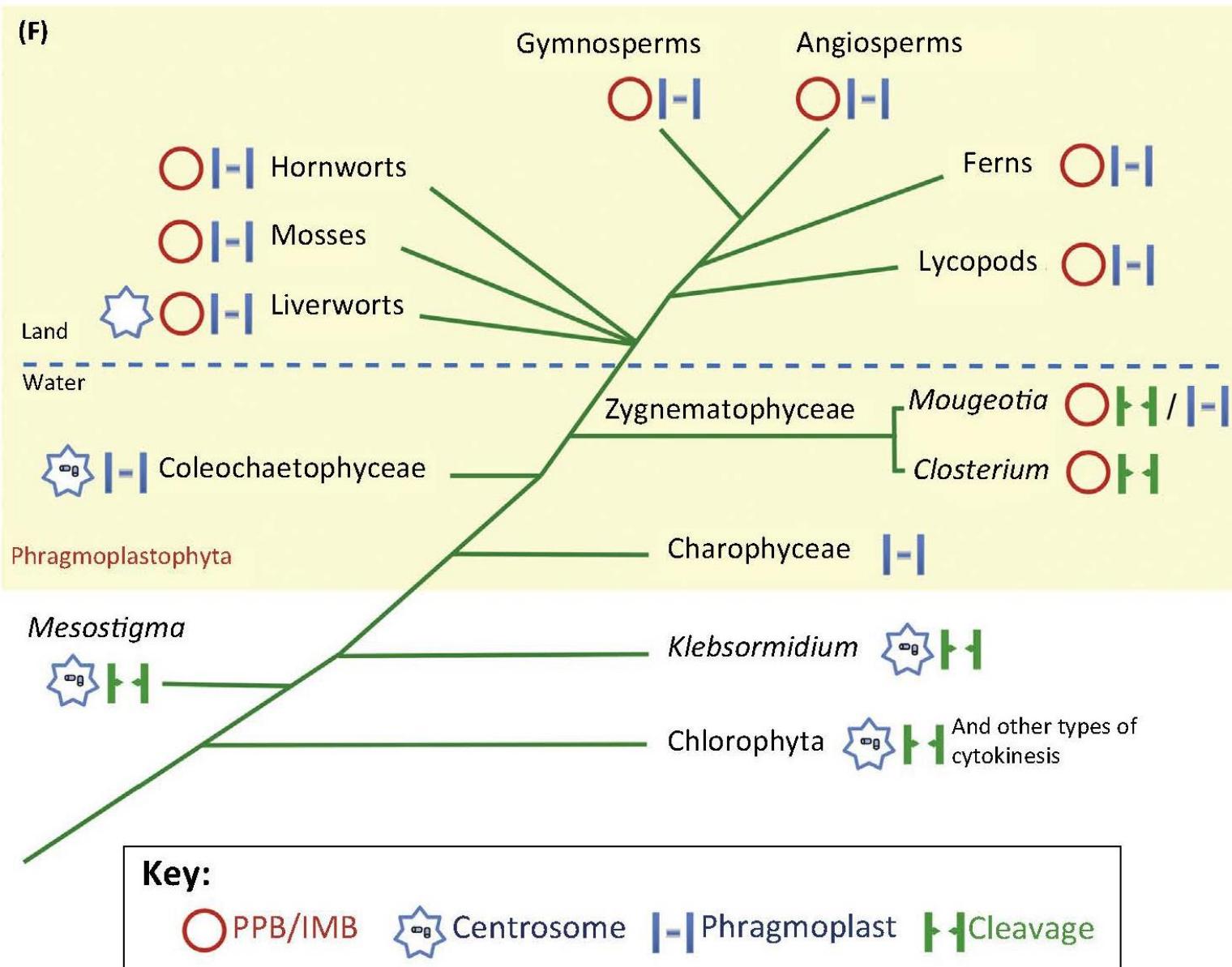


# *Streptophyta*

(A)



(F)



Mechanosty nejsou dořešeny, žlutě – „Pragmoplastophyta“, Red rings indicate preprophase bands (PPB) and/or the so-called isthmus band (IMB) found in desmid algae. Blue asterisks indicate centrosomes (note that the centrosome-like polar organizers of the liverworts do not contain centrioles). Cytokinesis occurs via phragmoplasts or cleavage (blue and green H-like shapes, respectively; note that some Zygnematophyceae show a combination of both mechanisms, e.g., *Mougeotia*).

Trends in Plant Science

# Mechorosty

## Znaky sdílené se všemi zelenými rostlinami

(„*Viridiplantae*“ tj. zelené řasy + vyšší rostliny):

- kombinace fotosyntetických barviv, stavba chloroplastu
- asimilačním produktem je škrob
- ultrastruktura bazálního aparátu bičíků (hvězdovitá struktura) u pohyblivých buněk

## Znaky sdílené se *Streptophyty*

(tj. Charophyta + ostatní streptofyttní řasy, Bryophyta, Embryophyta)

- fragmoplast - mikrotubuly vřeténka kolmo ke tvořící se buněčné stěně
- chloroplasty mají thylakoidy uspořádané v grana
- otevřená mitóza

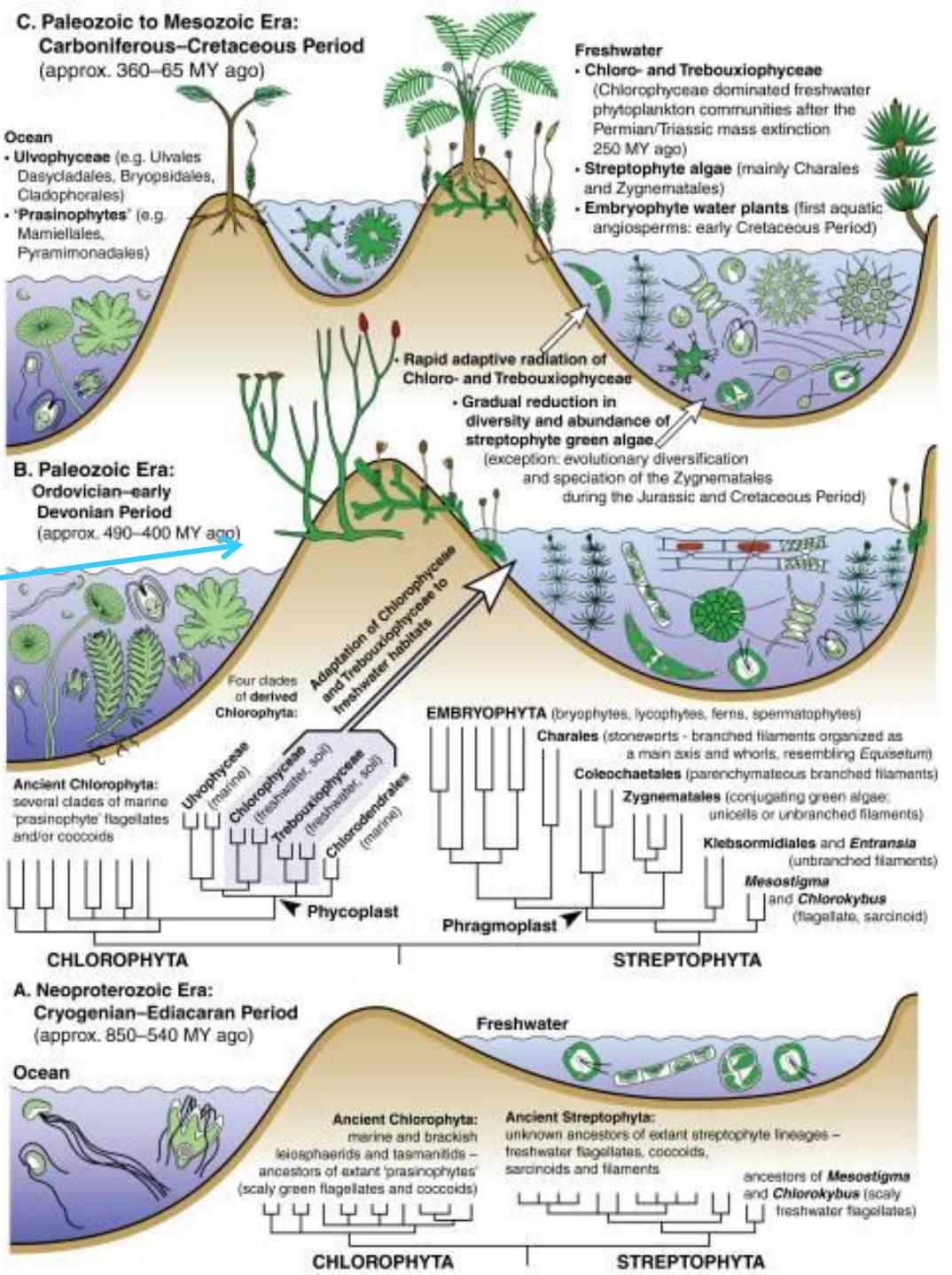
# Vývoj

## Chlorophytæ

a

## Streptophytæ

Mechorosty



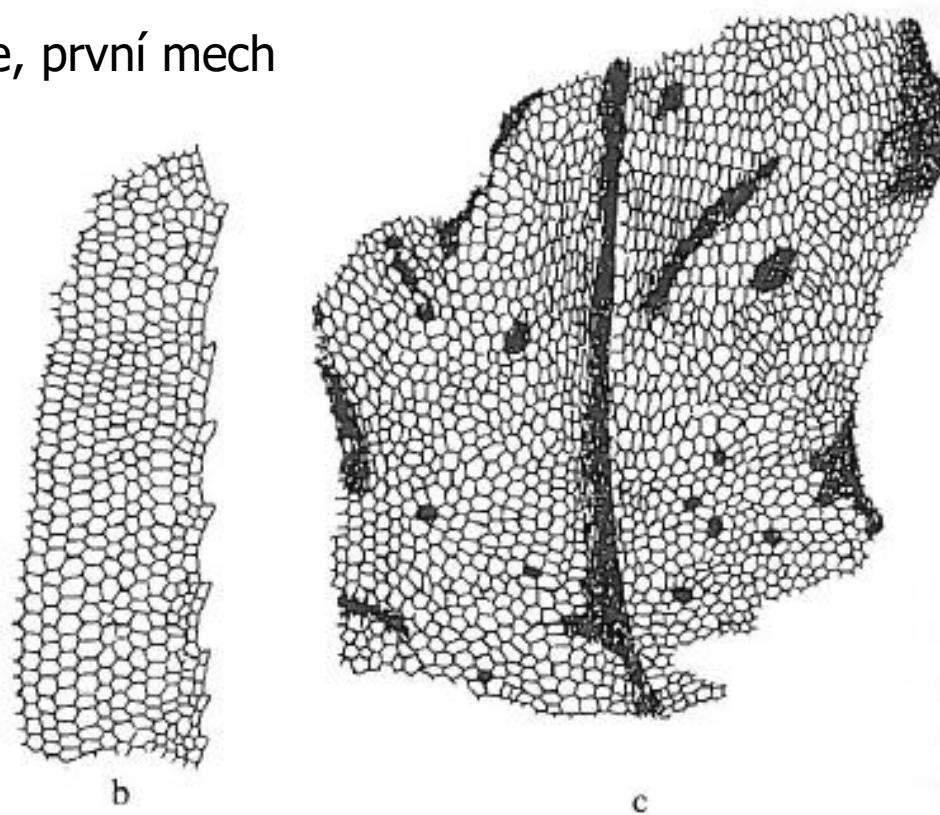
Becker B., Marin, B. (2009):  
Streptophyte algae and the origin of  
embryophytes. Ann Bot. 2009 103: 999-1004.

# Fosilie mechrostů

- první nález řazený jednoznačně k mechrostům – ***Pallaviciniites devonicus*** – New York, dichotomické větvení, lupenitá játrovka, zbytky pletiv (svrchní devon, 370-350 mil. let)

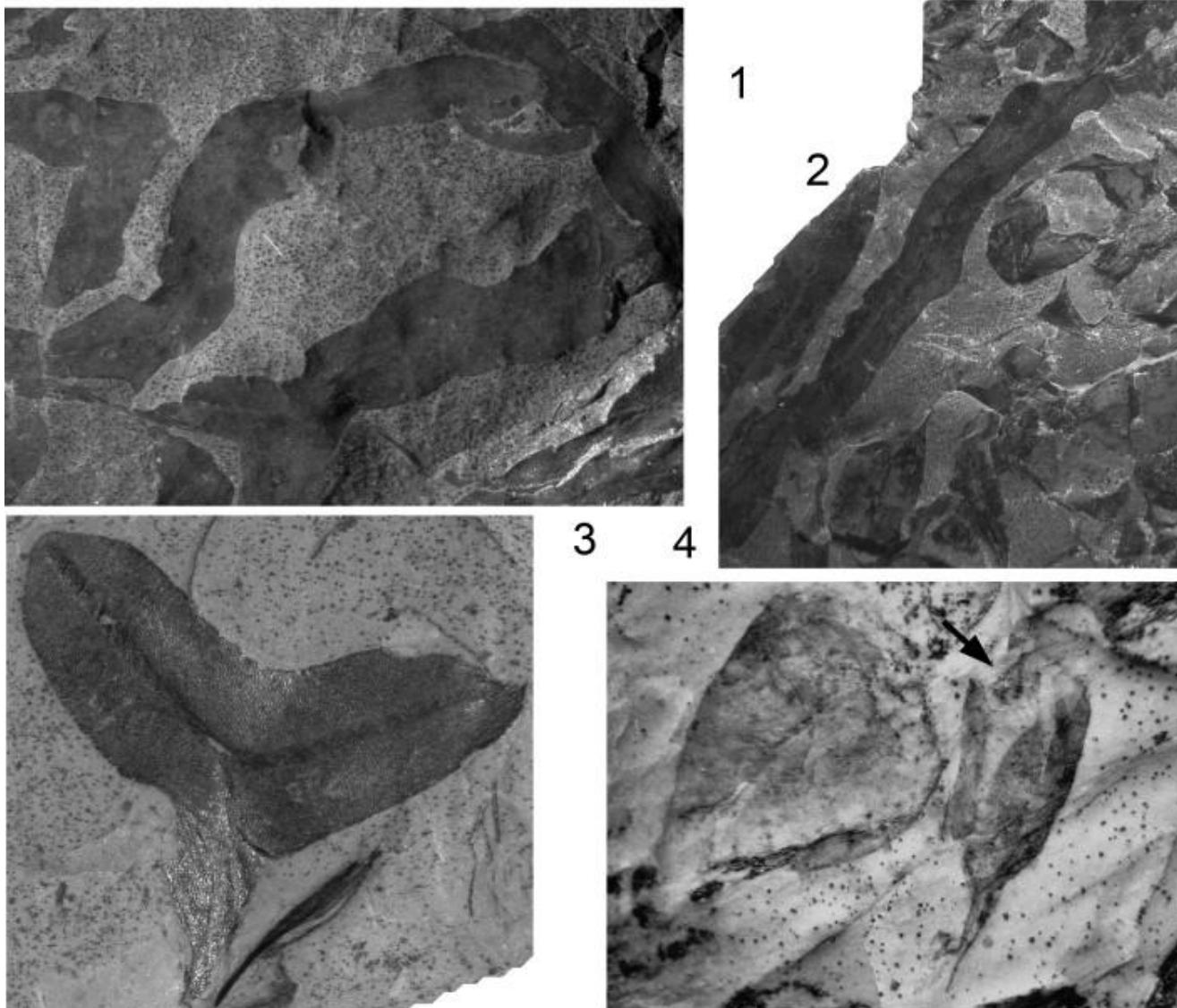
## Spodní karbon

- další nálezy játrovek
- ***Muscites lobatus*** – Anglie, první mech



*Pallaviciniites devonicus*

# Earth's oldest liverworts—*Metzgeriothallus sharonae* sp. nov. from the Middle Devonian (Givetian) of eastern New York, USA



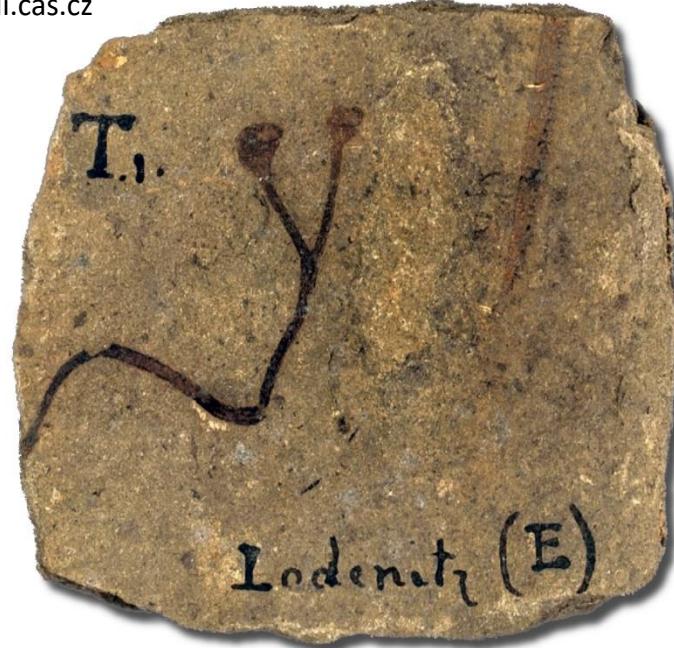
Hernick, L. V., Landing, E. & Bartowski, K. E. Earth's oldest liverworts—*Metzgeriothallus sharonae* sp. nov. from the Middle Devonian (Givetian) of eastern New York, USA. Rev. Palaeobot. Palynol. 148, 154–162 (2008).

# *Metzgeriothallus sharonae*

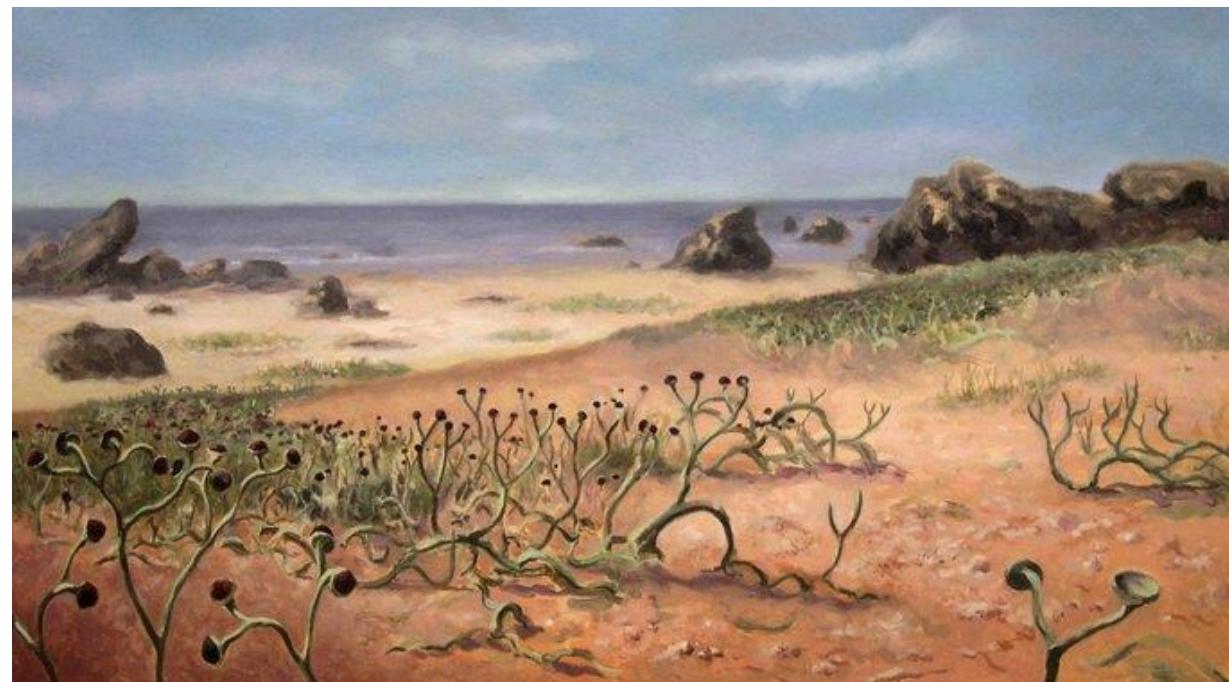


A

- „Carbonized remains of the **upper Middle Devonian** liverwort *Metzgeriothallus sharonae* sp. nov. are locally common in these lenses. Well-preserved thalli (gametophytes) are only evident by projecting polarized light on the shale and siltstone surfaces. An associated sporophyte capsule is the first evidence of a reproductive structure in a Devonian liverwort. *M. sharonae* is the oldest known liverwort.“

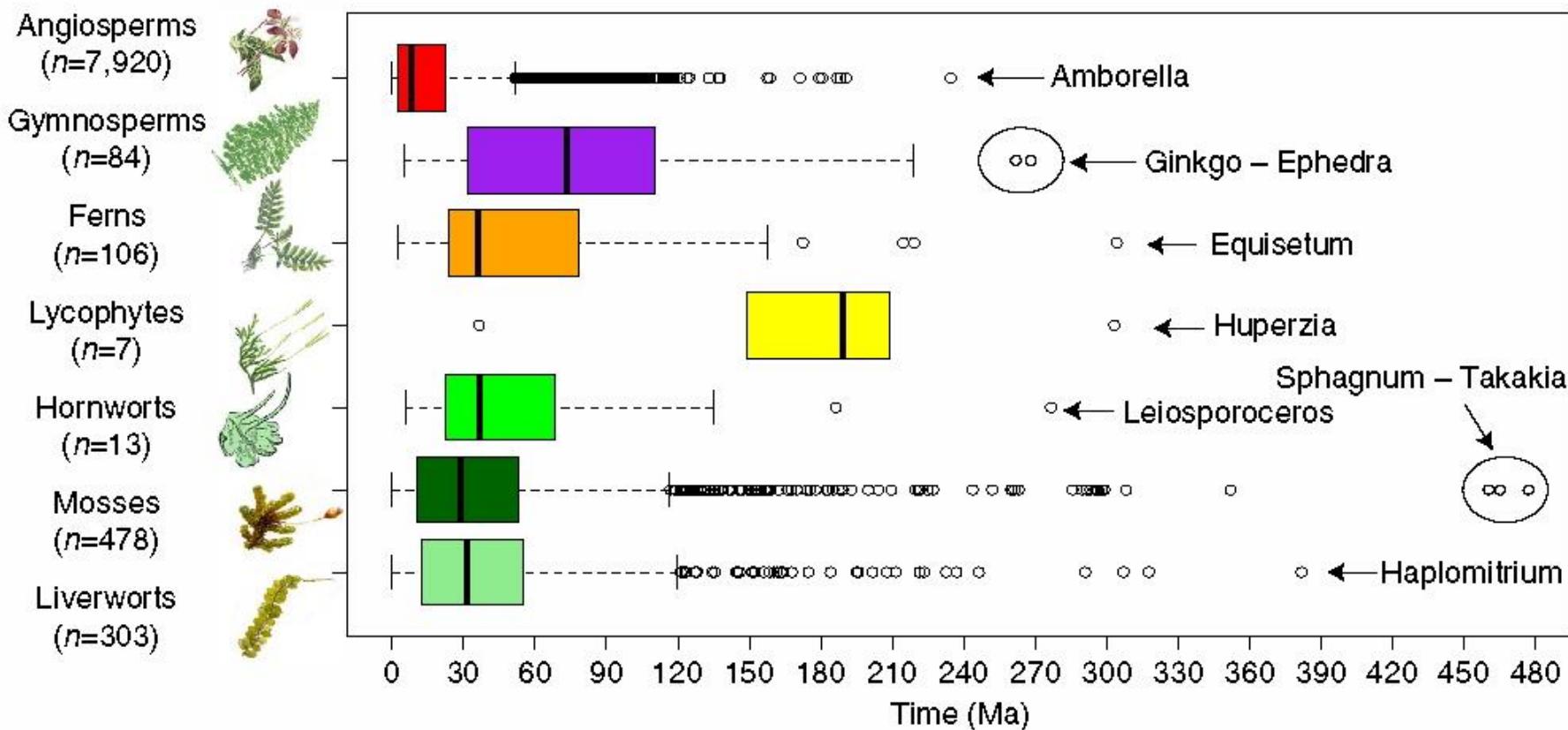


Rhyniophyta - nejstarší dosud známá rostlinná makrofosilie (*Cooksonia barrandei*) pocházející z lokality Barrandovy jámy u Loděnic. Její stáří se odhaduje přibližně na 432 miliónů let.



@EmilianoTroco

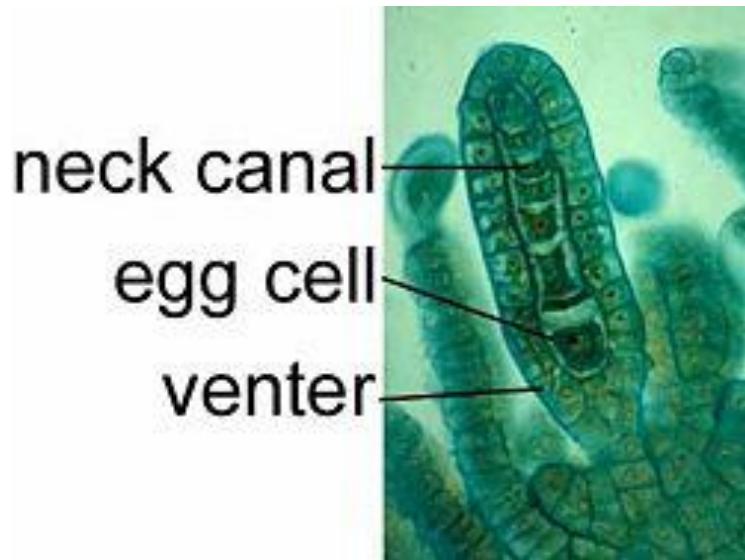
# Figure 1: Timing of the origin of extant genera in the major lineages of land plants.



Laenen B. et al. (2014): Extant diversity of bryophytes emerged from successive post-Mesozoic diversification bursts. – Nature communications 5:6134 .

# Hlavní znaky charakterizující příslušnost k vyšším rostlinám (suchozemským, *Embryophyta*)

- tvorba embrya vyživovaného z mateřské rostliny
- mnohobuněčná gametangia s vícevrstevními sterilními obaly
- tvorba kutikuly (tobolka)
- sporopolenin ve stěně spor
- způsob replikace centrozómů



# **Společné znaky mechů, odlišnosti od ostatních vyšších rostlin**

- charakteristický životní cyklus; převaha gametofytu
- krátkověkost sporofytu, závislost na gametofytu, sporofyt je nevětvený
- absence ligninu
- gametofyt: protonema a gametofor
- gametofor přirůstá činností tzv. apikální buňky, ne meristematického pletiva



# Kolik existuje mechorostů?

Celosvětově 16-20 tisíc druhů (120-150 druhů hlevíků, 6-8 tis. druhů játrovek, 10-12 tisíc druhů mechů)

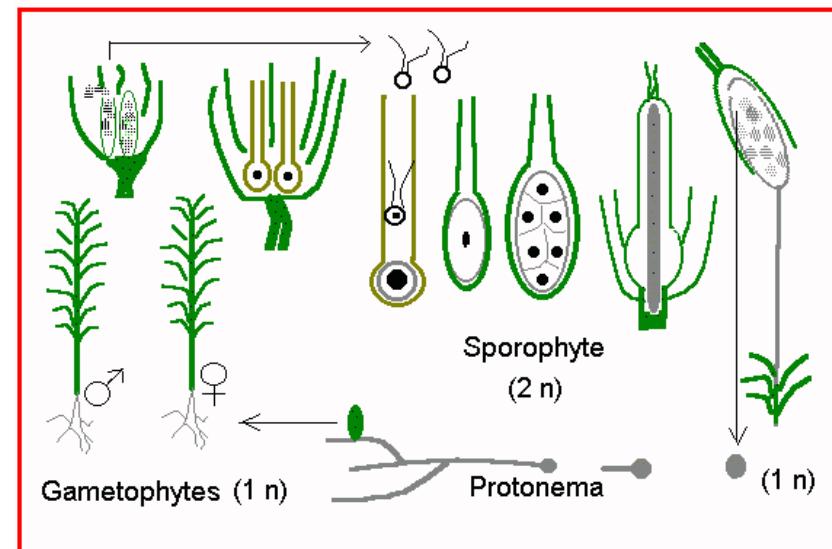
Evropa cca 1750 druhů (8 druhů hlevíků, 450 druhů játrovek, 1300 druhů mechů)

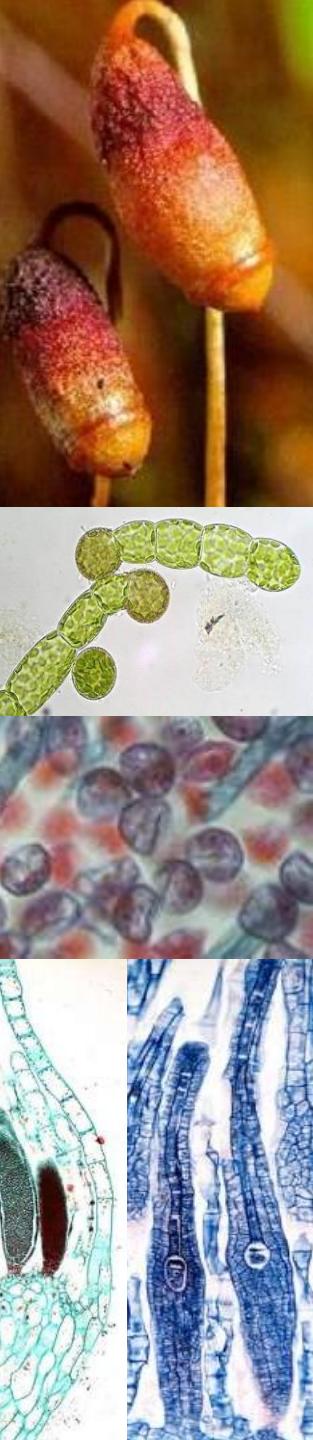
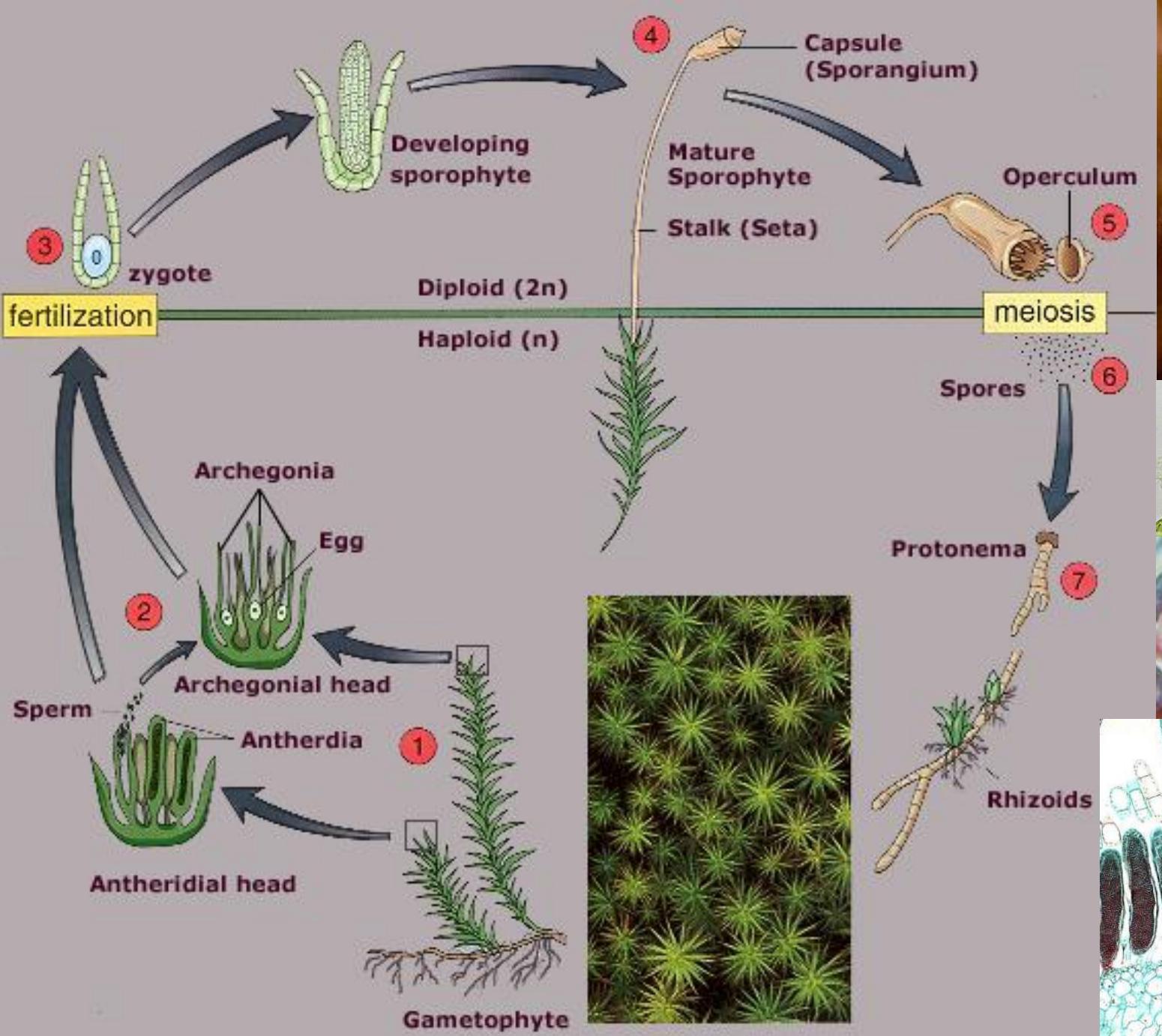
ČR 859 druhů (4 druhy hlevíků, 207 játrovek, 648 druhů mechů)



# Životní cyklus mechorostů

- heteromorfická (heterofázická) rodozměna
- **gametofyt** – haploidní, fotoautotrofní;
- meiospora → protonema → gametofor → gametangia ( $\text{♀}$  archegonia,  $\text{♂}$  antheridia) → vaječná buňka, spermatozoid
- **sporofyt** – diploidní, závislý na G;
- zygota → noha, štět, tobolka → sporogenní pletivo (archespor)
- **oplození** pouze ve vodním prostředí
- jednodomé i dvoudomé druhy





# Kde v systému se nacházíme?

Impérium: *Eukaryota*

Říše: Rostliny - *Plantae*

Podříše: *Viridiplantae* - zelené rostliny

vývojová linie - *Streptophytæ*

Oddělení: ***Anthocerotophyta* - hlevíky**

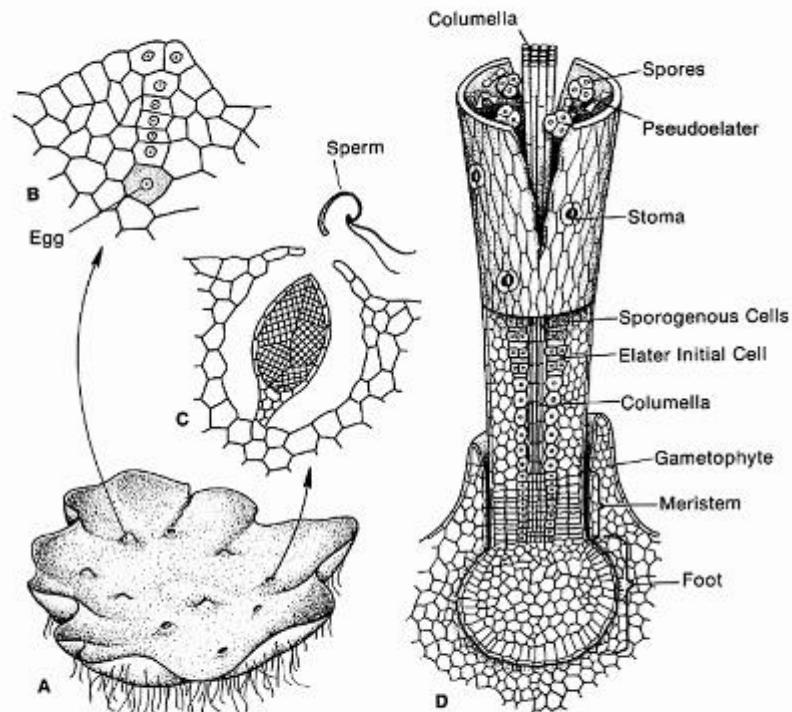


Figure 12-17 Diagrammatic rendering of structures of *Anthoceros*, the hornwort.  
A, Gametophyte plant. B, Archegonium. C, Antheridium. D, Sporophyte plant.

Norstog & Long 1976

*Phaeoceros carolinianus*

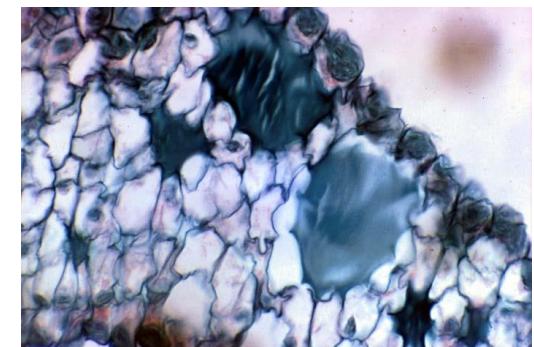
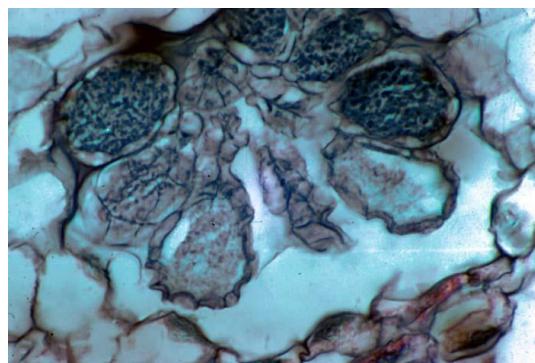
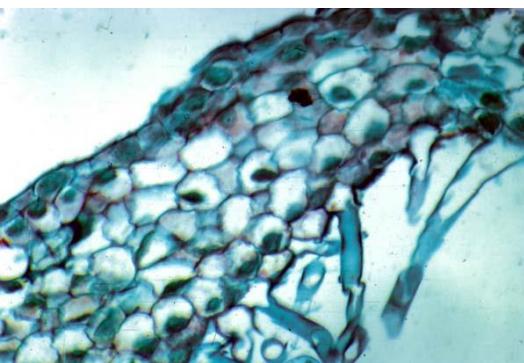


*Dendroceros*

# Gametofyt

- **stélka** luppenitá, růžicovitá, tenkostěnné buňky jednoho typu, spodní strana slizové dutinky (*Nostoc*)
- **spory** po čtyřech (tetrády), pseudoelatery
- **rhizoidy** hladké
- **buňky** parenchymatické, 1 veliký chloroplast s pyrenoidem
- **gametangia** vznik z pod povrchové buňky, zanořená, antheridia v dutinkách
- **spermatozoidy** symetrické, bičíky pravotočivě uspořádané
- **nepohlavní rozmnožování** – není příliš rozšířené

*Dendroceros crispatus*



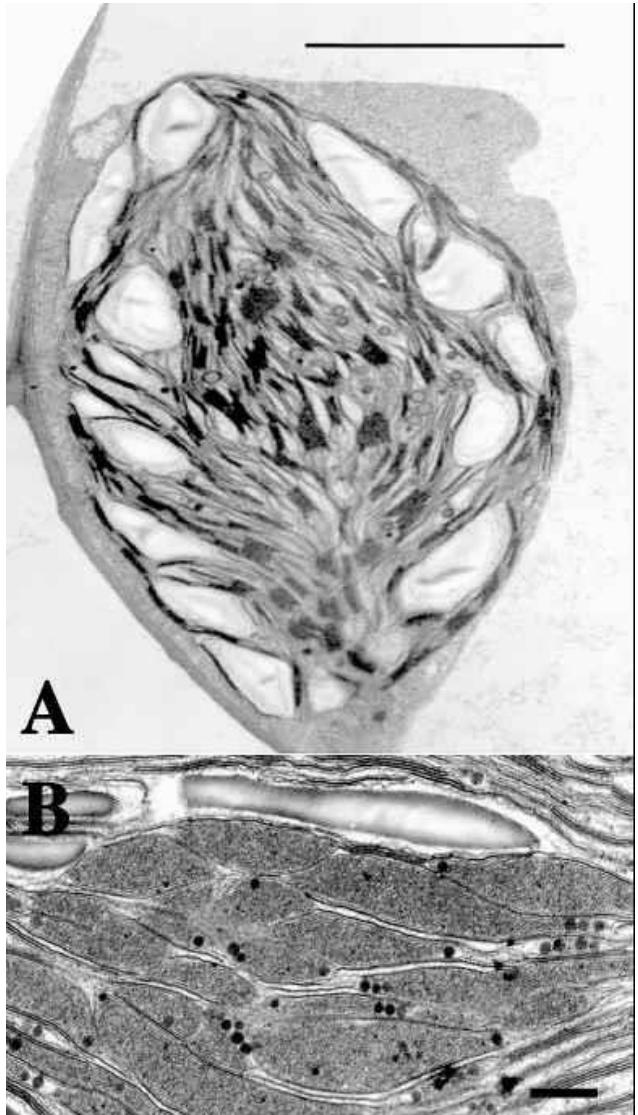
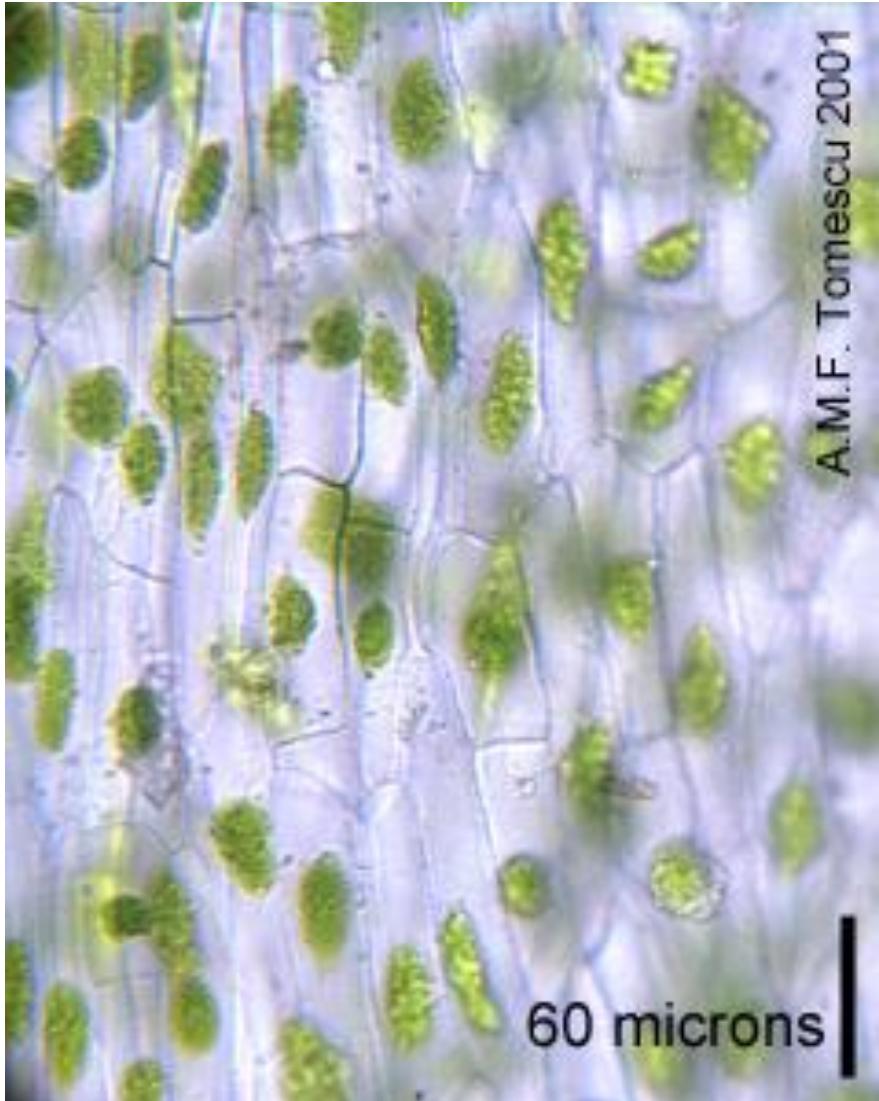


Fig. 3. Transmission electron micrographs of chloroplasts in hornworts. **A.** *Leiosporoceros dussii* (Steph.) Hässel. Chloroplast in the assimilative layer of the sporophytes showing peripheral starch and centralized grana. **B.** *Folioceros fuciformis* Baradw. Central pyrenoid with lens-shaped subunits separated by narrow grana and surrounded by starch grains. Bar = 0.5 µm. Shaw & Renzaglia 2004



*Phaeoceros laevis*; A.M.F. Tomescu, Ohio Univ.

A.M.F. Tomescu 2001

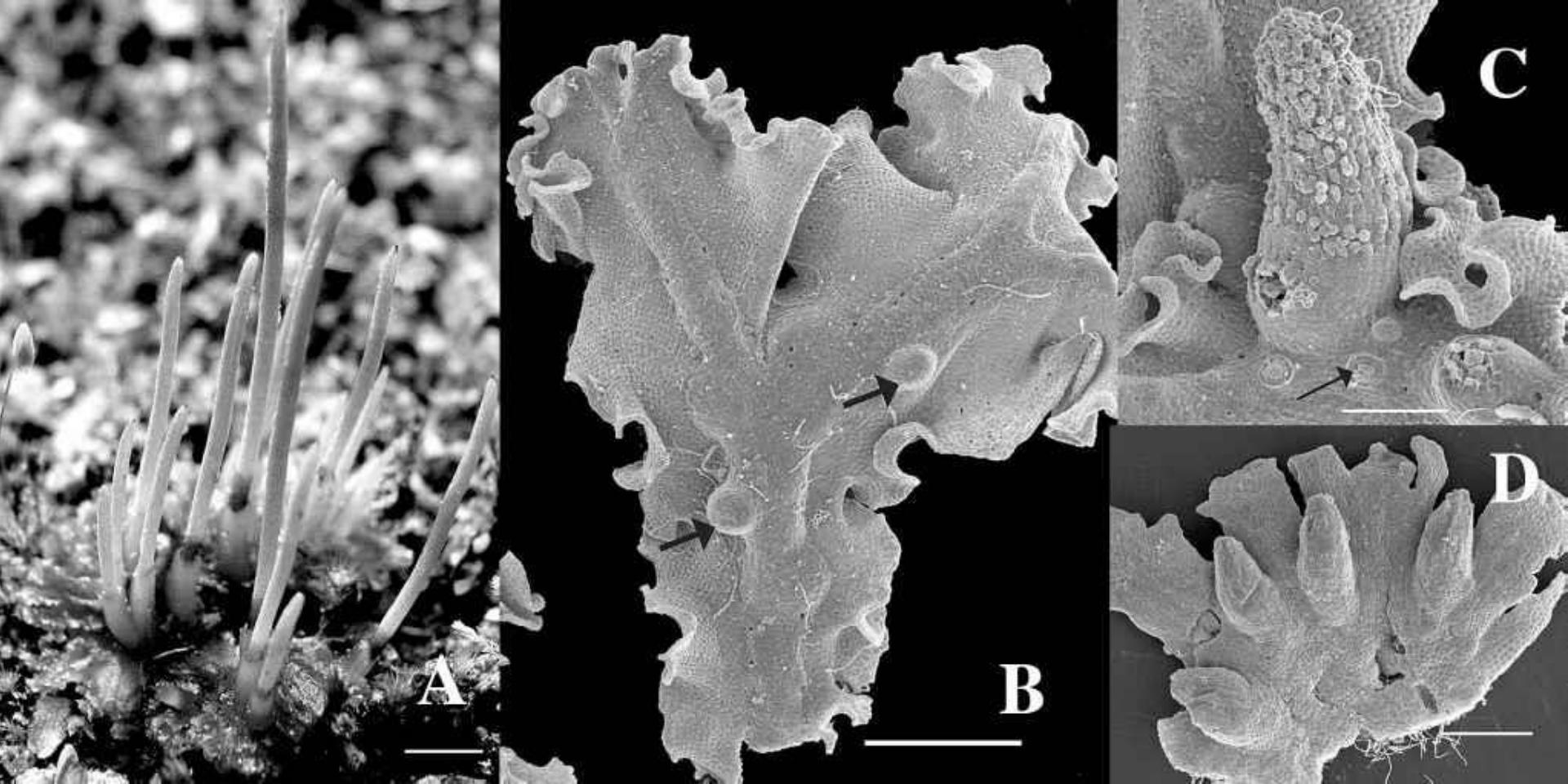


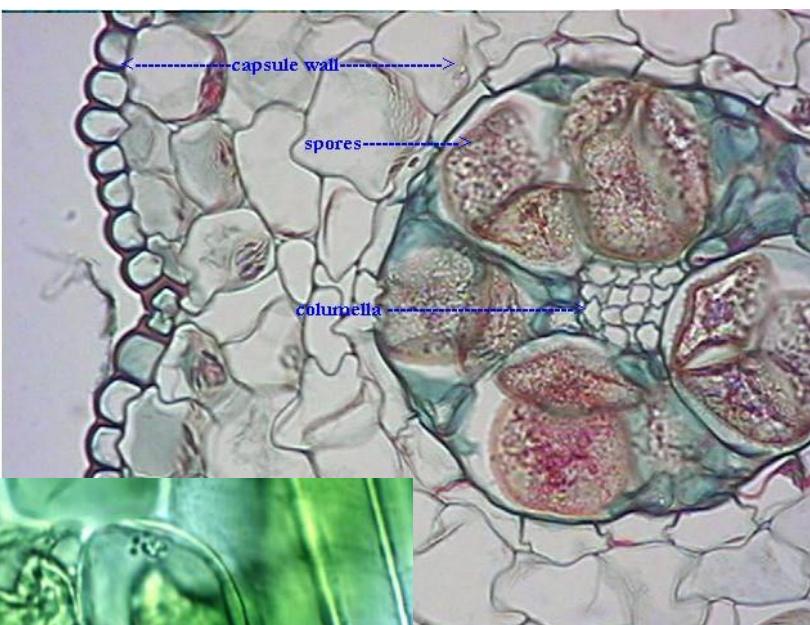
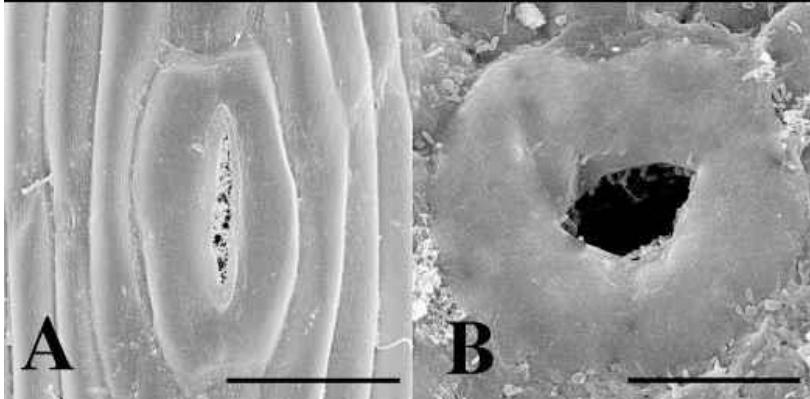
Fig. 2. Diversity in growth forms among hornworts. **A.** Photograph of *Anthoceros punctatus* L. Small orbicular gametophyte with both immature and almost ripe sporophytes, growing on soil. Image provided by Christine Cargill. **B** and **C** Scanning electron micrographs (SEM) of gametophyte of *Dendroceros crispatus* (Hook.) Nees. **B.** Ventral surface showing monostromatic wings and thickened midrib with bulging *Nostoc* colonies (arrow). Note the numerous small pores (mucilage clefts) along either side of the midrib. **C.** Dorsal surface showing sunken archegonia (arrow) on the midrib and developing sporophytes enclosed within gametophytic involucres. **D.** SEM of *Notothylas orbicularis* (Schwein.) Sull. Small orbicular gametophytes growing on bare soil; note the numerous small, horizontally oriented sporophytes enclosed in involucres. Bar = 0.2 mm, except in A, bar = 3 mm. Shaw & Renzaglia 2004

# Sporofyt

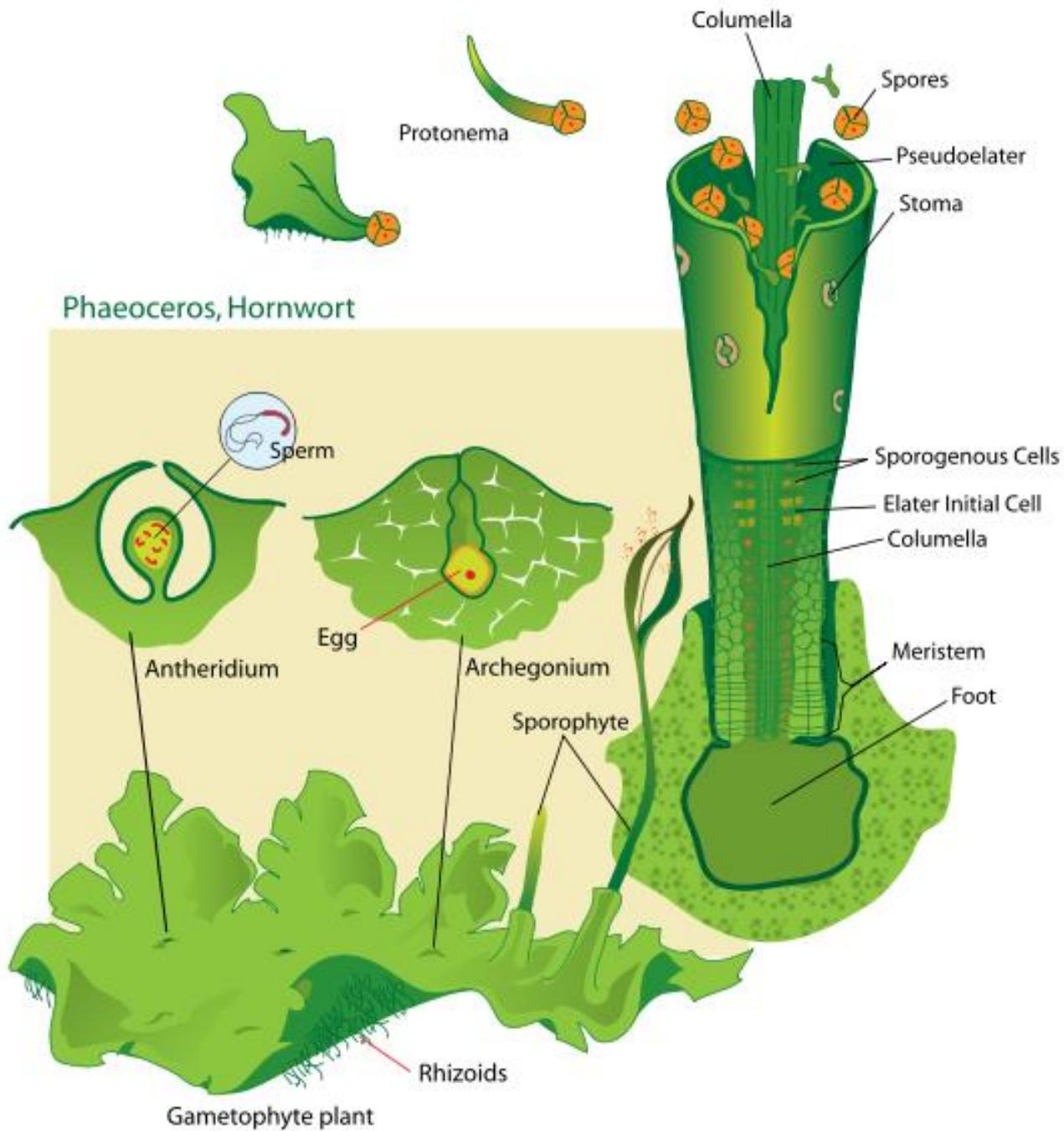
- hlízovitá **noha** - haustoria
- **tobolka** – trubicová, neukončený růst, dozrává postupně, rozpadá se ve 2 chlopně
- stěna vícevrstevná s průduchy, sterilní sloupek kolumela

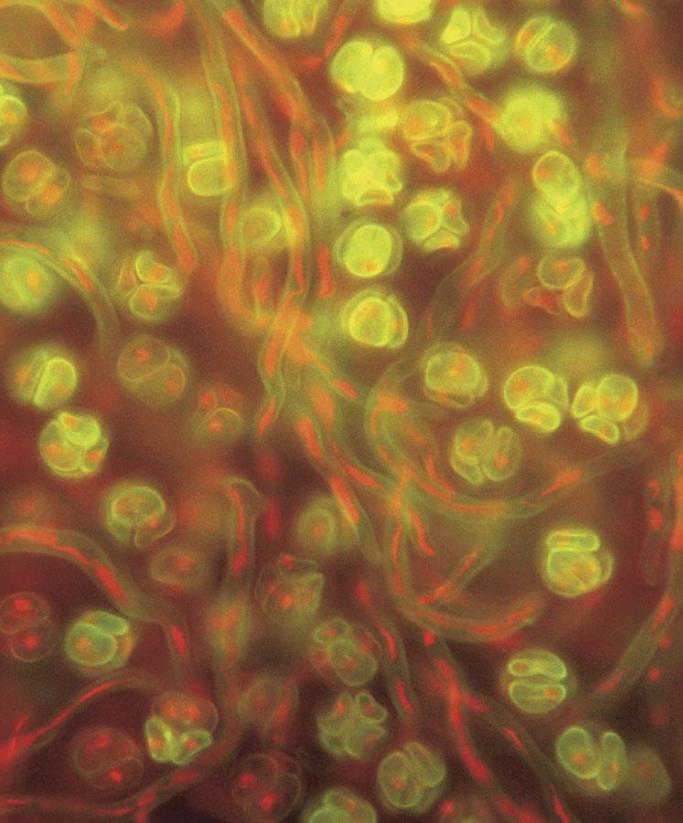


© Felipe Osorio-Zúñiga

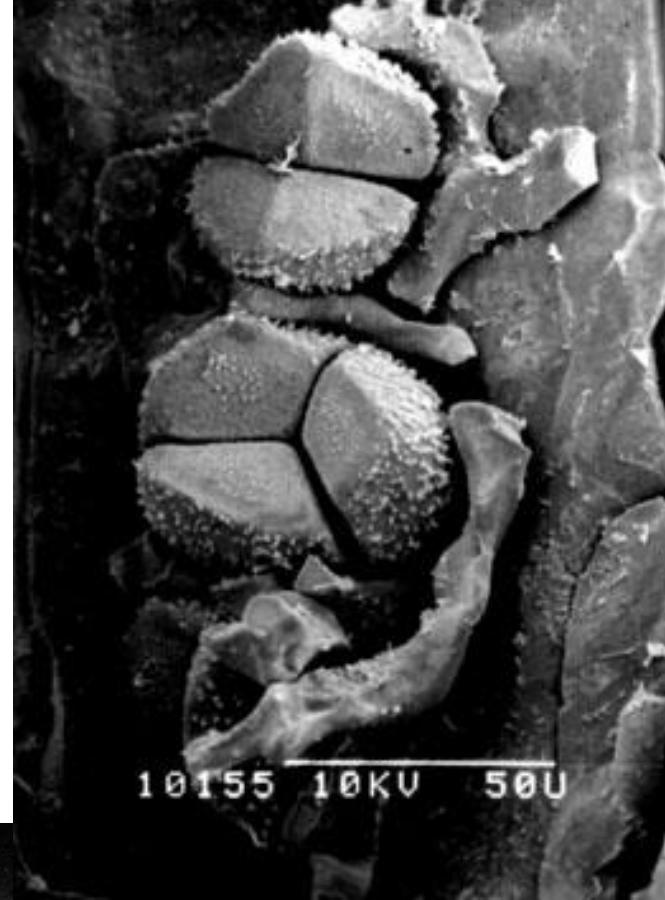
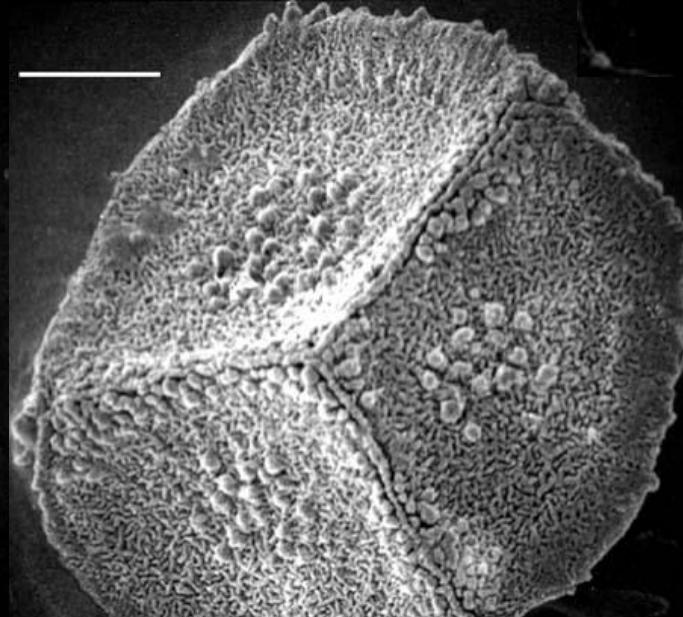
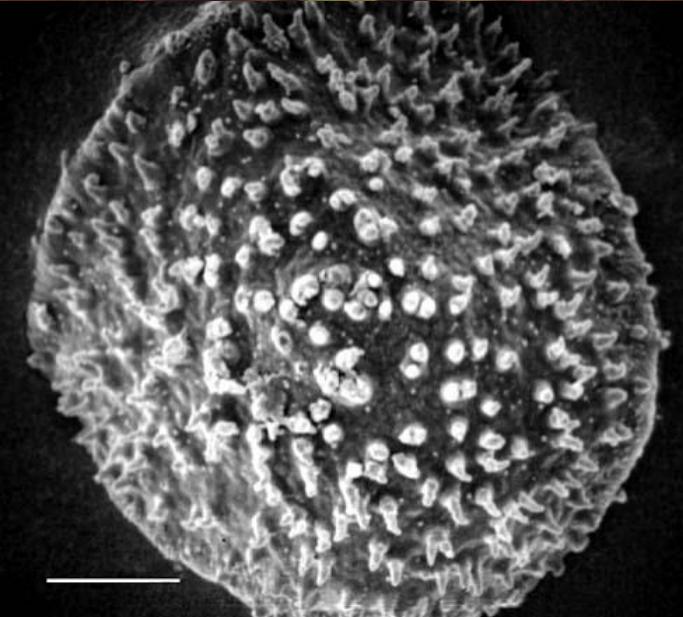


Shaw & Renzaglia  
2004





## Hlevíky spory



*Phaeoceros carolinianus*,  
proximální a distální povrch  
spor mírka = 10 µm.; tetrády  
s pseudoelatery;  
<http://www.science.siu.edu/lancplants/anthocerophyta.html>

*Leiosporoceros dussii*, tetrády  
spor s pseudoelatery  
tetrády. Christine Cargill

# oddělení: **Anthocerotophyta**

(třída: **Leiosporocerotopsida**: jeden druh, kulaté spory nejsou v tetrádách)

## třída: **Anthocerotopsida**

(*Leiosporoceros dussii*)



[stories.rbge.org.uk](http://stories.rbge.org.uk)

*Folioceros fucifomis*

Photo by: Zhang Li

# *Anthoceros agrestis* – hlevík polní



Jednoletá rostlina, vyskytuje se na holé půdě na úhorech a strništích, sporofyty s černými sporami je možné vidět na podzim.



*Anthoceros agrestis* – hlevík polní



## *Dendroceros* - epifytické druhy

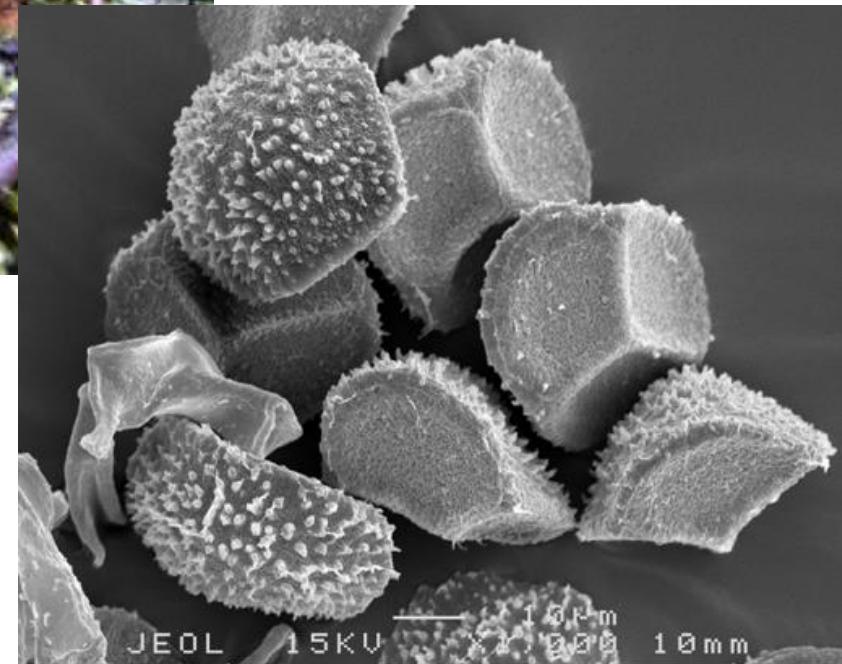


*Dendroceros* (foto J. Fehrer)



# *Phaeoceros carolinianus* (Austrálie)

<http://wiki.trin.org.au/Bryophytes/HornwortHome>



*Phaeoceros laevis* (španělsko)

© Belen Amarante

<http://www.biodiversidadvirtual.org>



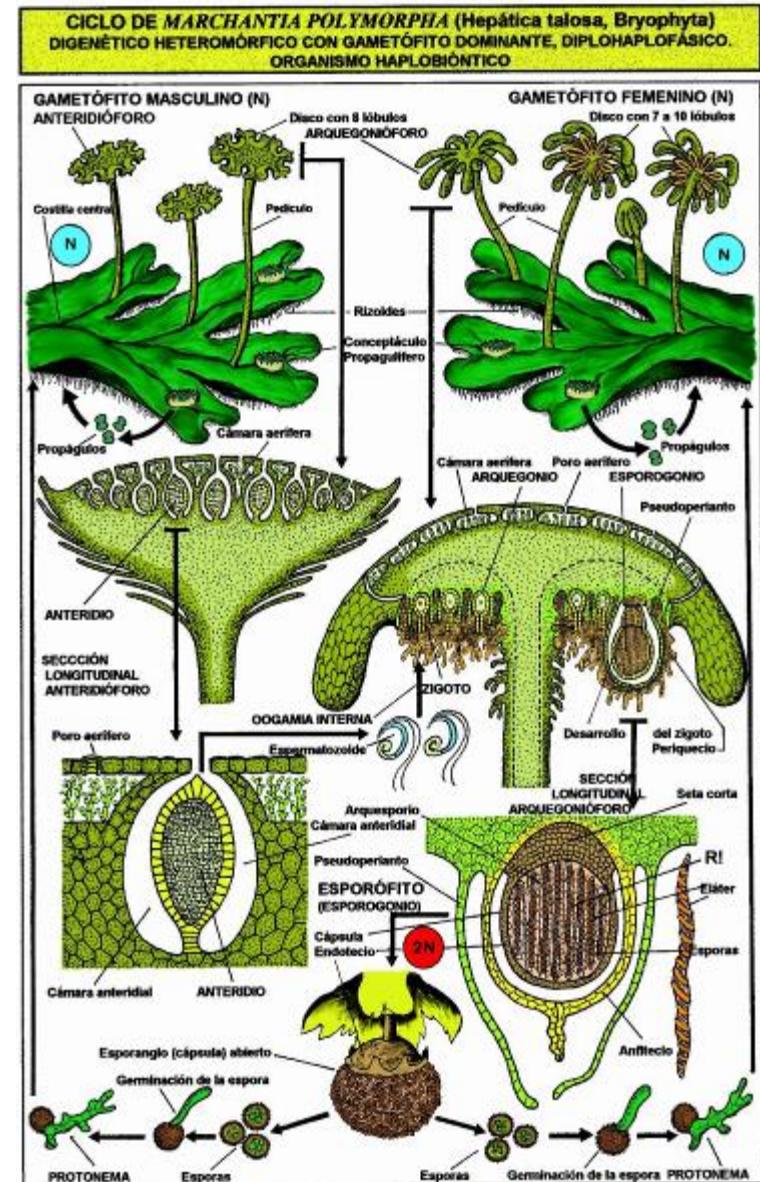
# Kde v systému se nacházíme?

Impérium: *Eukaryota*

Říše: Rostliny - *Plantae*

Podříše: *Viridiplantae* - zelené rostliny  
vývojová linie – *Streptophytæ*

**Marchantiophyta** - játrovky



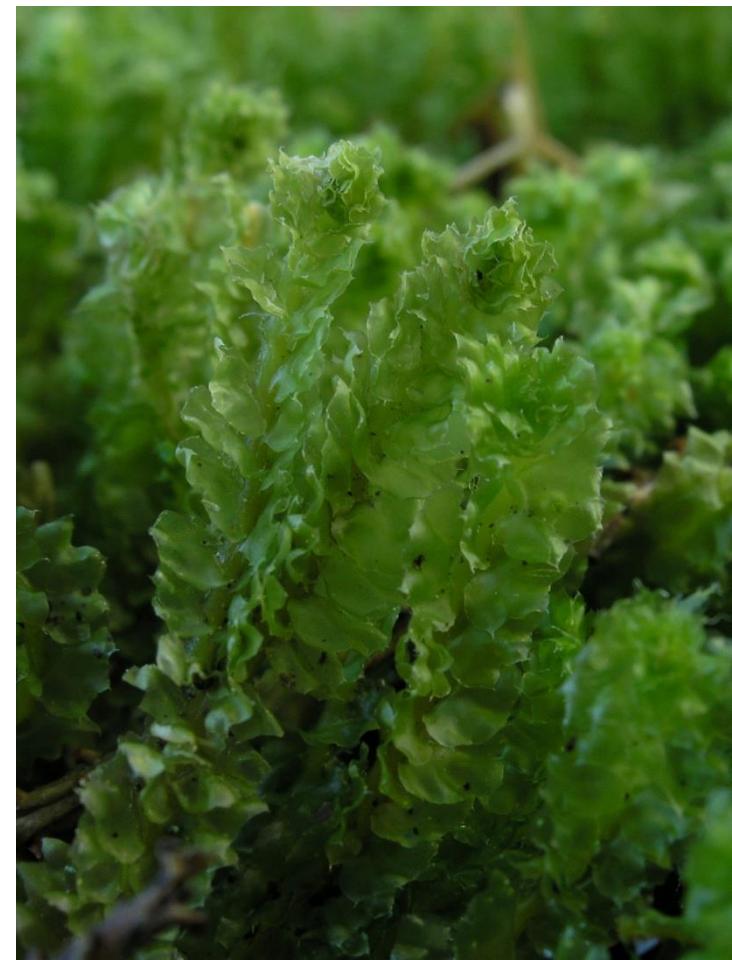
frondózní a foliózní stélky

# Játrovky - Marchantiophyta

- heterogenní skupina
- frondózní x foliózní
- fosílie prvohory – svrchní devon (370-350 mil. let) lupenitá *Pallaviciniites devonicus*, spodní karbon (350-320 mil. lety) listnaté játrovky
- různé biotopy, velká diverzita v tropických oblastech



*Moerckia blyttii*



*Lophozia lycopodioides*

*Conocephalum*



*Metzgeria*



*Riccia*



Foto: Vladimír Pelikán

*Riccia fluitans* (zvětšeno)



*Bazzania stolonifera*



*Chiloscyphus coadunatus*



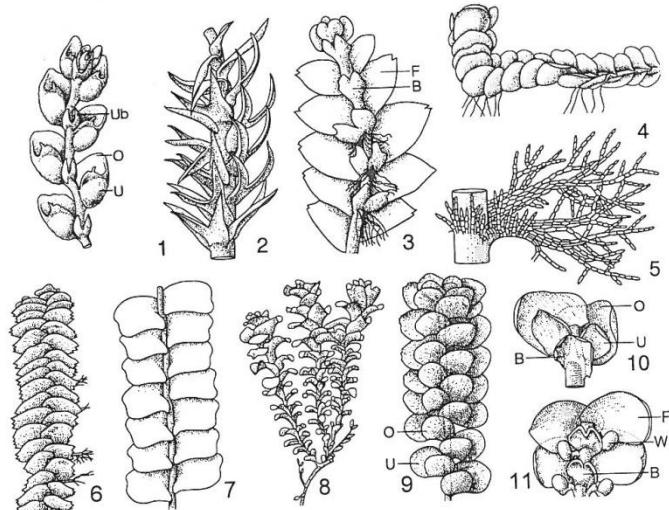
*Plagiochila asplenoides*



*Trichocolea tomentella*

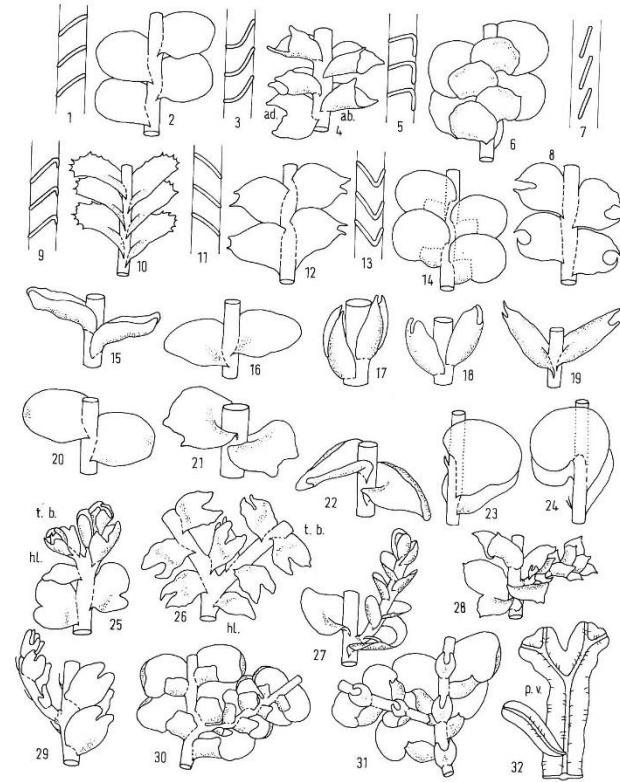
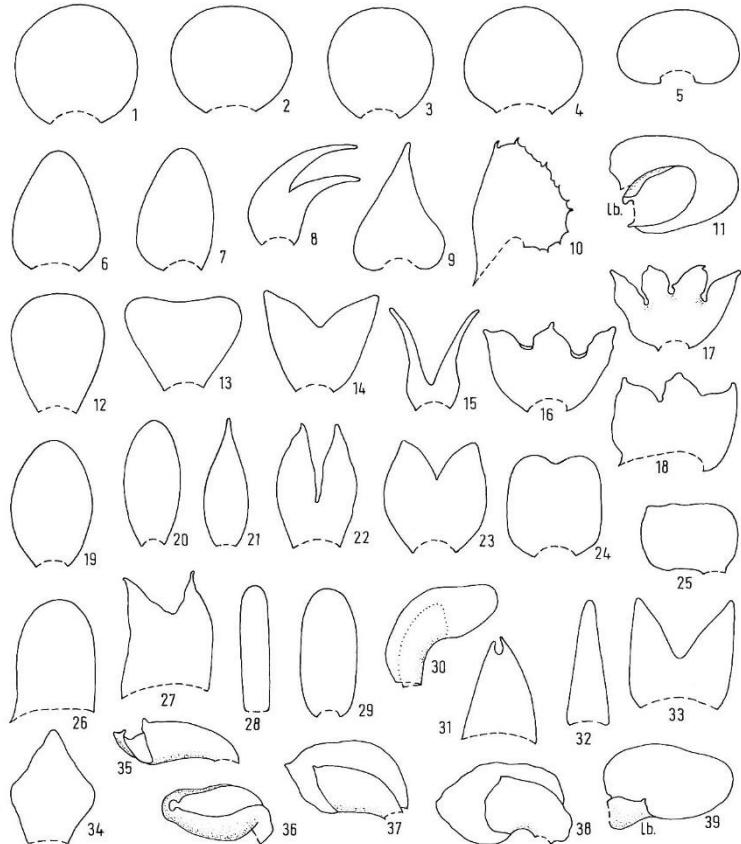
# Gametofyt - listnaté játrovky

- **lodyžka** – poléhavá nebo vzpřímená, různě větvená, průřez kruhový či oválný, různé typy buněk, pokryta kutikulou, vodivá pletiva nejsou,
- dvojí větvení: interkalární větvení, terminální větvení
- **listky** – 1 vrstva buněk většinou jednoho typu, postavení – střídavě x vstřícně, různé posazení na lodyžku, podložené x nadsazené, variabilní tvar, různě dělené, kýlnatě přehnute, různý okraj
- amfigastrie – spodní řada listů, může chybět, izofylní x heterofylní

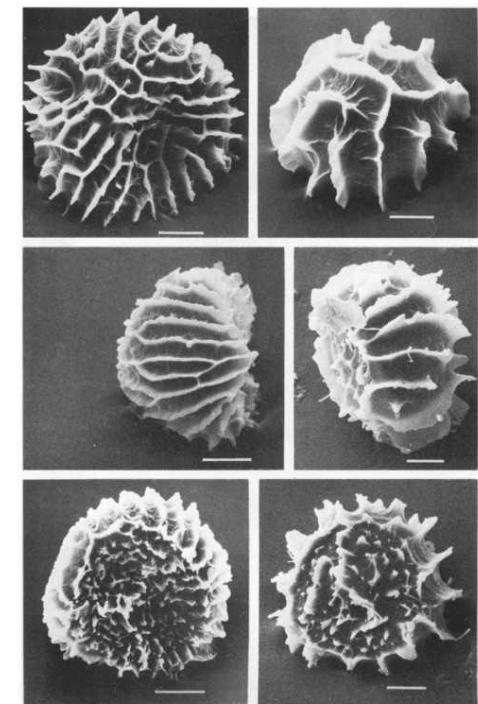
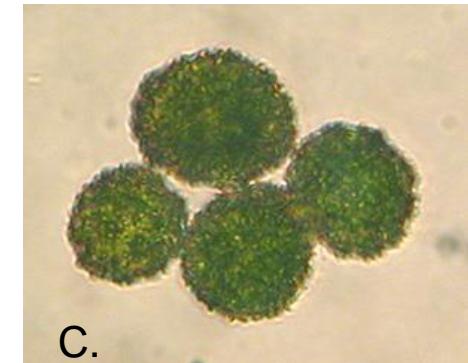
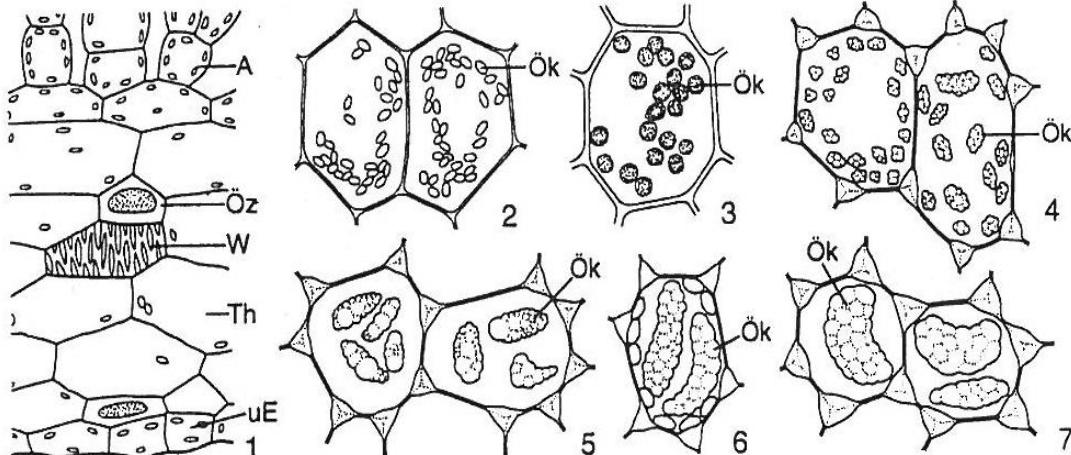


*Plagiochila asplenoides*

# lístky játrovek

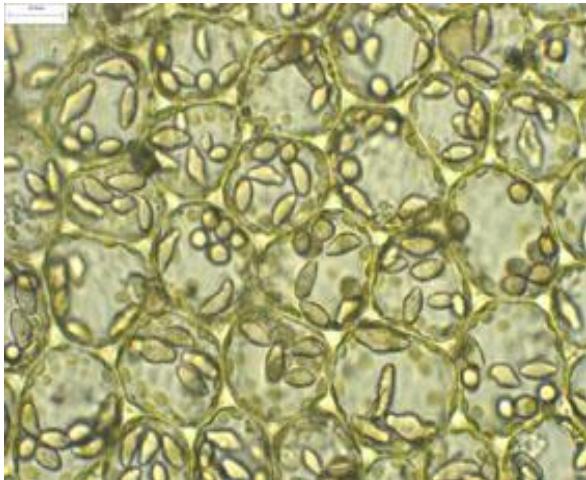


- **buňky** – různý tvar, většinou šestiboké, vyplněné siličnými tělíska, vitta („falešné žebro“)
- **siličná tělíska** – produkty metabolismu (terpenoidy, vznik z ER), taxonomický znak, mění se dle stavu buňky, pomíjivé, v herbáři se nezachovají
- **rhizoidy** – nevětvené, jednobuněčné, vyrůstají z různých míst, upevňovací funkce, některé mají symbiotickou houbu
- **spory** – jednobuněčné, kulovité
- **protonema** – malé, několikabuněčné, pomíjivé

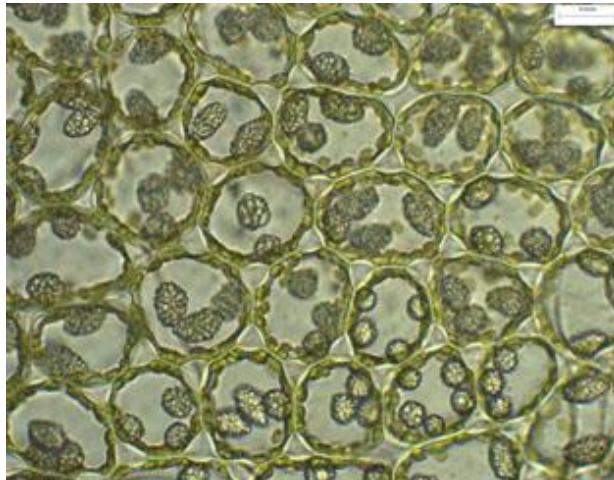


D.H. Hopcroft and  
R. Bennett.

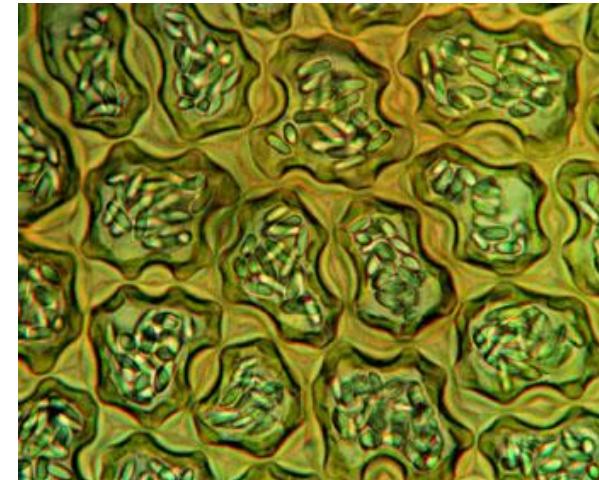
# Buňky a siličná tělíska játrovek



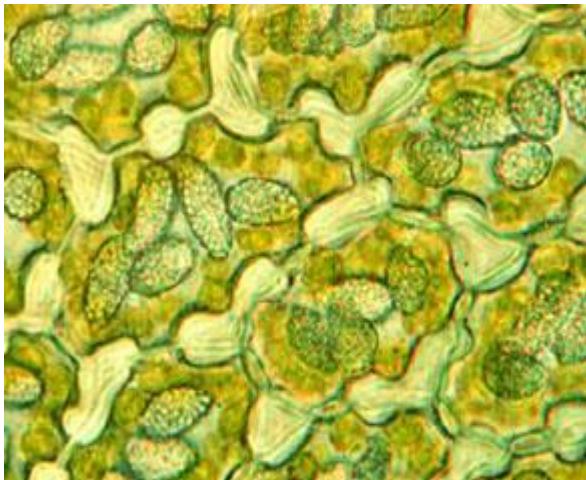
*Jungermannia*



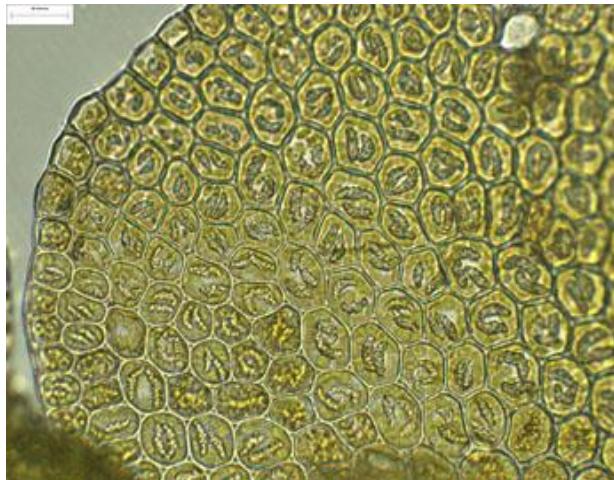
*Nardia lescurii*



*Jubulopsis novae-zelandiae*



*Frullania squarrosula*



*Rectolejeunea maxonii*



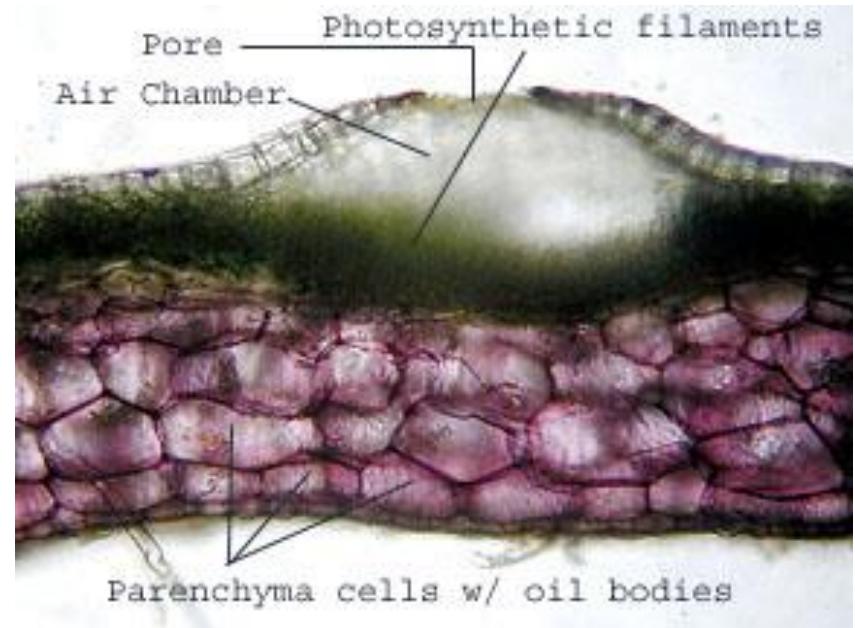
*Lophocolea bicuspidata*

# Gametofyt - lupenaté játrovky

- **stélka** celá ze stejného typu buněk nebo vícevrstevná s diferenciací, střední žebro může být přítomno – uvnitř svazky vodivého pletiva, rhizoidy, spodní strana dutinky s *Nostoc*
- **rhizoidy** hladké nebo čípkaté, ventrální šupiny
  - dýchací komůrky – ústí dýchacími póry,
  - dýchací póry – jednoduché, soudečkovité, lemované
- **siličná tělska** – méně častá



*Pellia neesiana*



*Conocephalum conicum*

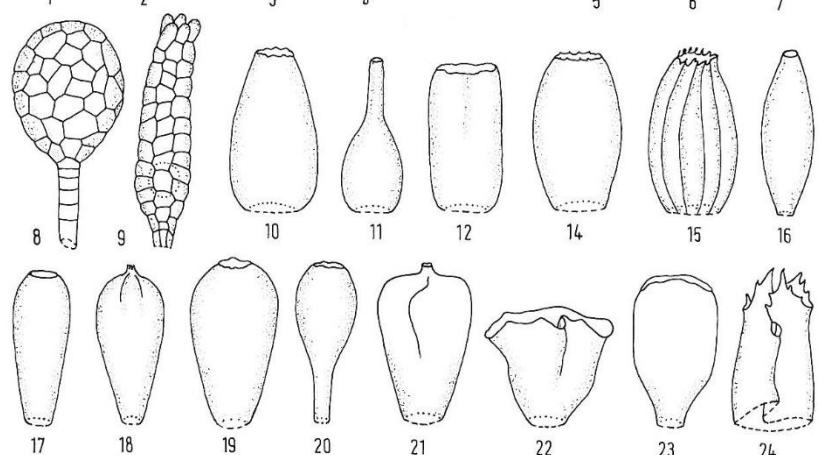
# Gametangia - listnaté játrovky

- **antheridia** ♂ – vznik z povrchové buňky lodyžky, různý tvar, velikost, počet, stopka, leží v paždí obalných lístků
- seskupené perigonální (obalné) lístky okolo antheridia - andreceum
- spermatozoidy – 2 levotočivé bičíky, spirálové,



- **archegonia** ♀ – schované v obalných lístcích – často metamorfované, různé fáze srůstu obalných lístků (perianth, perigynium, marsupium)

- **kalyptra** – chrání mladý sporofyt



# Gametangia - lupenaté játrovky

- na povrchu stélky, neuspořádané či seskupené
- **archegonia** ♀
- primitivní – na povrchu stélky, většinou jednotlivě,
- odvozené – ve skupinkách, na terčících – vynesení nahoru receptakulem → gynofor –

*Marchantia polymorpha*



- **antheridia** ♂ – v kupkách, bradavkách, samostatné větvičky, na terčících – vynesení nahoru receptakulem → antheridiofor



*Symphyogyna brasiliensis*

## *Marchantia polymorpha*

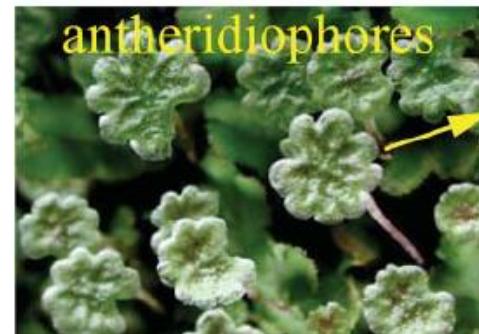


female

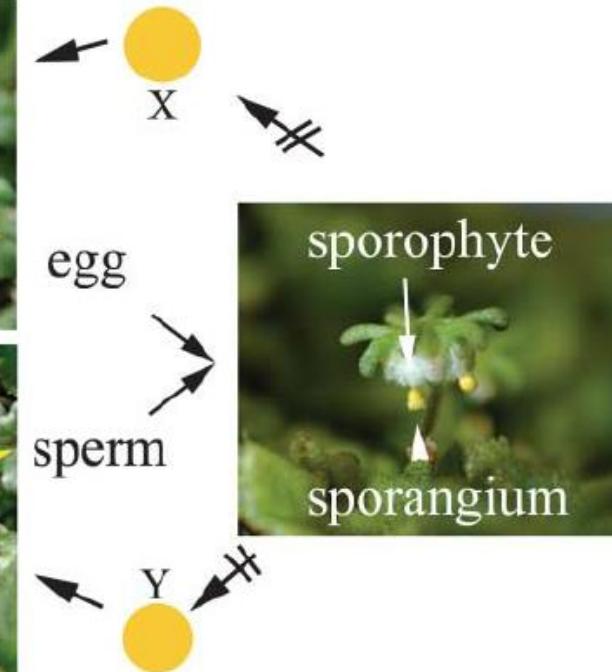
male



archegoniophores



antheridiophores



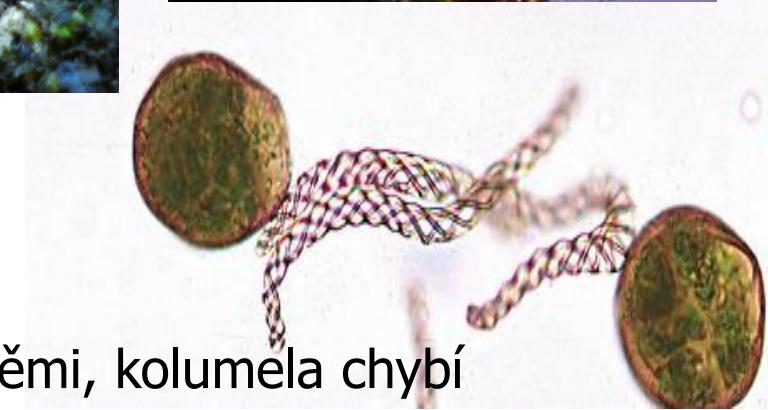
# Sporofyt



David Webb



- efemerní
- tobolka, zralá tobolka, pak vynesení nahoru
- **noha**
- **štět** – různě dlouhý, nemá výztuhy, hyalinní,
- **tobolka** – kulovitá, nejčastěji puká 4 chlopněmi, kolumela chybí
- **spory, elatery** (mrštníky) – sterilní buňky se stěnami ztlustlými do šroubovice







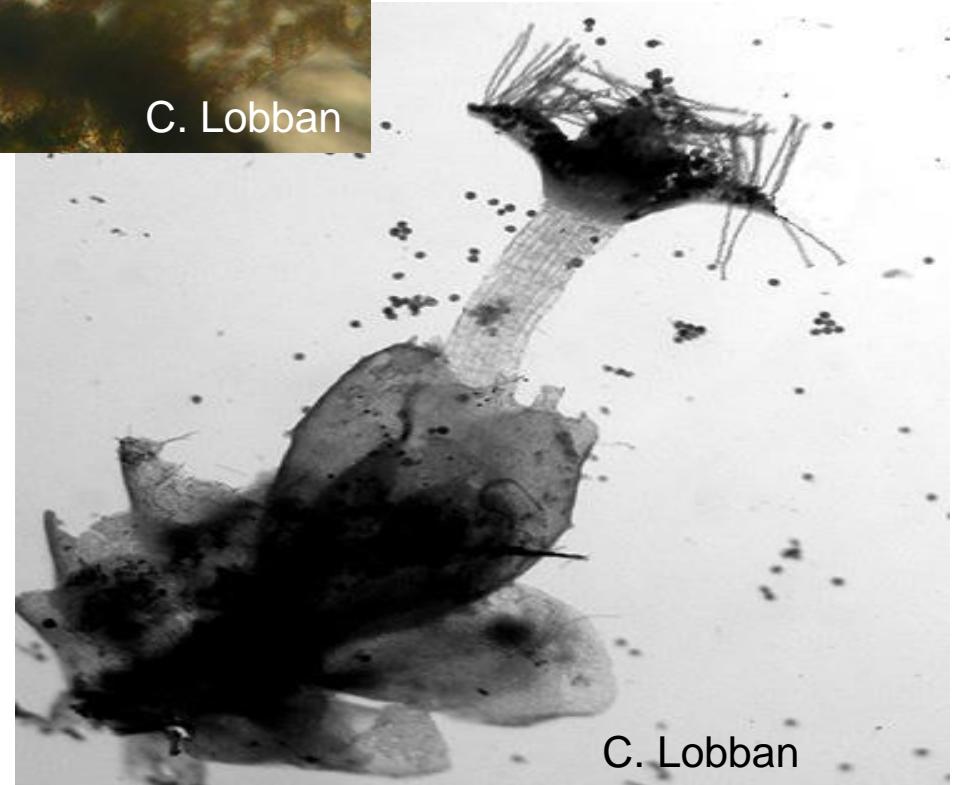
George Shepherd flickr.com



C. Lobban



George Shepherd flickr.com



C. Lobban



*Pellia epiphylla*, NPR Zemská brána, Orlické hory

# Vegetativní rozmnožování

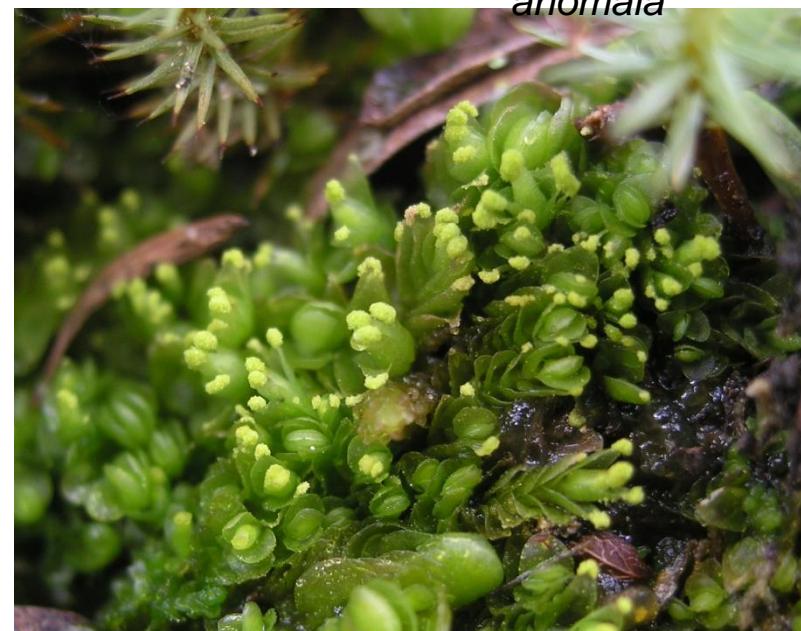
*Metzgeria furcata*

- gemy
- rozmnožovací větvičky
- fragmentace

*Marchantia polymorpha*



*Mylia anomala*



# **Marchantia - gemmy**



[www.anbg.gov.au](http://www.anbg.gov.au)



[www.biology.iastate.edu](http://www.biology.iastate.edu)

# Hospodaření s vodou

- poikilohydrické organismy
- Nemají „pravé“ cévní svazky → příjem a výdej celým povrchem



*Radula complanata* – spodní lalok fyloidu k zadržení vody

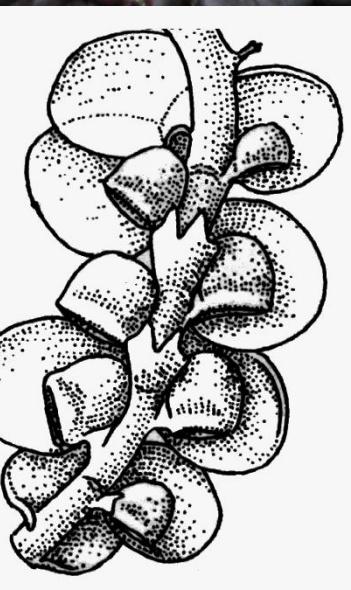


*Frullania dilatata* – konvičkovitý spodní lalok



*Trichocolea tomentella* – brvitě rozdřípený fyloid, parafylie na lodyžce

*Frullania dilatata*



# Stanoviště játrovek



terikolní –  
*Marchantia,*  
*cf. Mannia* →



Myanmar, foto J. Starosta

# Stanoviště játrovek



epifytické - *Frullania*

# Stanoviště játrovek



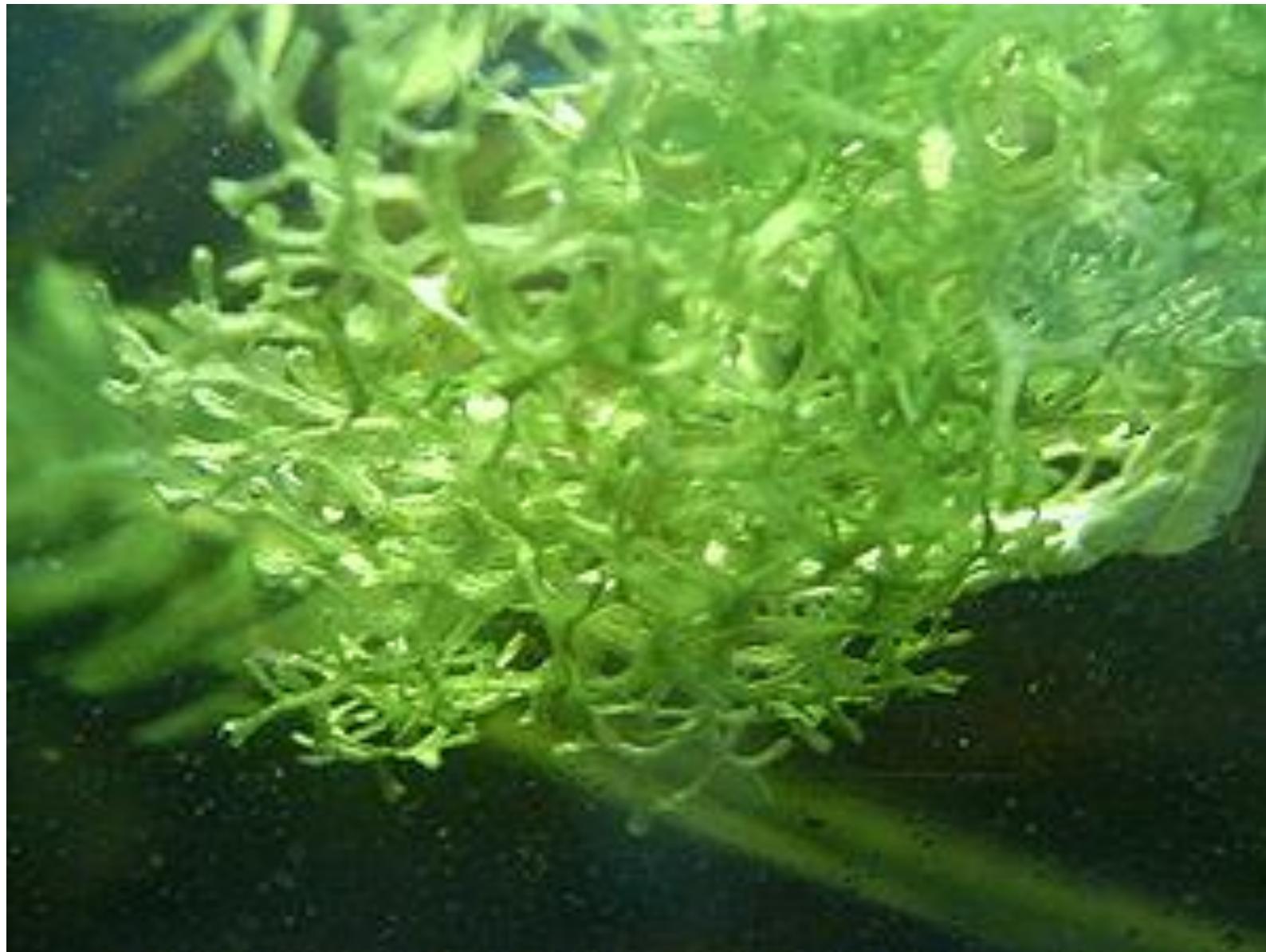
epilitické - *Scapania*

# Stanoviště játrovek



epixylické – *Lophozia*, *Lepidozia*

# **Stanoviště játrovek**



vodní - *Riccia*

# Stanoviště játrovek



epifylní – *Frullania, Ephemeropsis*

# **Stanoviště játrovek**



jeskynní - *Jubula*

# Využití játrovek

**Medicína a antibiotika** – *Marchantia polymorpha* - záněty jater (Čína)

- *Riccia* sp. – potlačení kožních chorob (Himaláje)
- *Conocephalum, Marchantia* – v kombinaci s rostlinným olejem na kousnutí, spáleniny, otevřené rány (Čína)
- *Herbertus* – použití místo filtru při kouření (Himaláje)
- játrovky (obecně) = látky potlačující růst bakterií (antibiotické účinky)



*Herbertus aduncus*

