

Tajnosnubnost aneb Pohled „pod zástěru“ na reprodukční strategie cévnatých výtrusných rostlin

Se základním principem životního cyklu, tedy rodozměnou cévnatých výtrusných rostlin – plavuní (*Lycopodiopsida*) a kapradorostů (*Monilophyta*), se pravděpodobně setkal ve škole téměř každý. Specifické střídání pohlavní a nepohlavní fáze, které jsou na sobě prostorově a nutričně naprosto nezávislé, představuje zcela unikátní mechanismus ve srovnání s ostatními cévnatými rostlinami. Jako vývojově primitivnější rostliny mnohdy boří zažitá dogmata typická pro jiné cévnaté – např. že jednotlivá vývojová stadia mohou být u kapradin nezávislá na počtu chromozomů (ploidní sádce), nebo že stadia typicky diploidní mohou být polyploidní a naopak. Následující článek nabízí podrobnější pohled na způsob reprodukce u výtrusných rostlin, jejichž tajnosnubnost nemusí být pojmána pouze jako suchopárný výčet jednotlivých fází rodozměny, ale jako velmi zajímavý děj odhalující aspekty jak ze života dinosaurů nebo spíše trilobitů rostlinné říše, tak přízpusobivých modernistů.

Životní cyklus cévnatých výtrusných rostlin

V rodozměně kapradorostů a plavuní se střídají dvě morfologicky a cytogeneticky jednoznačně odlišitelné fáze – drobná pohlavní (gametofytická), která je zpravidla haploidní, a nepohlavní (sporofytická), zpravidla diploidní; obě generace žijí samostatně a volně. V průběhu evoluce cévnatých rostlin existuje jednoznačný trend v postupném převládání sporofytu nad pohlavní gametofytickou fází.

Náš pteridologický příběh (pteridologie je vědní obor zabývající se kapradorosty) zde začíná ve výtrusnicích (obr. 2), které se nacházejí nejčastěji na spodní straně listů

mezi okrajem a střední žilkou (u většiny kapradin) nebo ve výtrusnicovém klasu (strobilu, např. u přesliček a plavuní). Podle různé historie vzniku je tradičně dělíme do dvou morfologicky odlišných typů. Starší typ výtrusnice – eusporangiátní – vzniká z většího počtu iniciálních buněk, je vícevrstevná, obsahuje velké množství výtrusů a nevytváří speciální struktury. Vyskytuje se u plavuní a všech prastarých linií kapradin, jako jsou přesličkovité (*Equisetaceae*), hadilkovité (*Ophioglossaceae*), nahoprutkovité (*Psilotaceae*) a tropické maraciovité (*Marattiaceae*), jejichž nejznámějším a velmi často pěstovaným zástupcem v botanických zahradách je mohutná obroň

nadměrná (*Angiopteris evecta*, její listy mohou měřit až 8 m). Modernější a odvozenější typ výtrusnice – leptosporangiátní (obr. 3) – vzniká z jedné iniciální buňky a je tudíž jednovrstevná. Ve výtrusnicích se nacházejí sporogenní buňky, které čtyřmi po sobě následujícími mitotickými děleními dávají vzniknout mateřské buňce spory (sporocytu). Z jedné sporogenní buňky se tak zakládá 16 mateřských buněk. Ty podléhají meiotickému dělení a z buněk s plnou sadou chromozomů se stane 64 haploidních výtrusů (obr. 5a). Pokud by nás zajímalo, kolik taková kapradina vyprodukuje za rok výtrusů, můžeme se dobrat následujících čísel. Např. běžný druh středoevropských lesů kaprad osténkatá (*Dryopteris carthusiana*) má průměrně 7 listů a každý může nést přibližně 116 tisíc výtrusnic. Po vynásobení počtem výtrusů dojdeme k číslu téměř 52 milionů na rostlinu. V extrémních případech mohou některé stromové tropické kapradiny s velkými listy vyprodukovat za rok až neuvěřitelných 30 miliard výtrusů.

Výtrusy leptosporangiátních druhů jsou doslova katapultovány z vlastní kapsule výtrusnice díky specifickým útvarům, jako je obústí (stomium) a zejména prstenec (annulus). V prstenci během zrání výtrusů dochází k vysychání a interakcemi s dalšími fyzikálními a chemickými vlastnostmi vody (kohezní síly, polarita aj.) a při správné konstelaci výše uvedených jevů je obsah výtrusnice vystřelen pomocí prstence do prostoru (obr. 4). Výtrusy kapradin mohou být jednoduše oválné s jednou rýhou uprostřed (monokolpátní) nebo trojboké s třemi rýhami (trikolpátní). V průběhu evoluce kapradorostů se monokolpátní typy koncentrují především ve skupinách moderních, zatímco starší a prehistorické typy kapradin mají výtrusy trikolpátní. Je zajímavé, že přesně opačný trend pozorujeme u pylových zrn krytosemenných rostlin, kdy primitivní linie mají spíše pyl monokolpátní a typy odvozené trikolpátní. Na rozdíl od pylu rostlin však výtrusy nemohou způsobovat alergie, jelikož nemají receptivní proteiny na svém povrchu. Z pohledu velikosti mohou kapradiny tvořit velikostně stejnocenné typy výtrusů – izosporické (obr. 7), o velikostech ca 25–50 μm, které se vyskytují u převážné většiny linií kapradorostů. Výjimku představují heterosporické typy s dvěma velikostními frakcemi výtrusů (obrovské samičí megaspory o průměru 1 000 μm a malé samčí mikrospory ca 20 μm, obr. 8). Z přibližně 300 rodů kapradorostů se heterosporické typy nacházejí pouze u 7, jako je vraneček (*Sela-*

1 Šídlatka (*Isoetes*) – jeden ze 7 heterosporických rodů kapradin, tedy s velkými samičími megasporami a malými samčími mikrosporami. Guamaní, Ekvádor

2 Otevřená výtrusnice uspořádané do kupek a umístěné na spodní straně listu puchýřníku křehkého (*Cystopteris fragilis*)

3 Prázdná leptosporangiátní výtrusnice puchýřníku křehkého (jednovrstevná, pocházející z jedné buňky) s jasně patrným prstencem (annulus)

4 Proces uvolnění výtrusů z výtrusnice pomocí prstence v interakci s fyzikálními a chemickými silami. Orig. M. Slosson (1906)



ginella), šídlatka (*Isoëtes*, obr. 1), azolka (*Azolla*), marsilka (*Marsilea*), míčovka (*Pilularia*, obr. 8), *Regnellidium* a nepukalka (*Salvinia*). Právě nepatrné rozměry výtrusů umožňují účinný dálkový přenos a osídlování nových stanovišť. Není proto divu, že řada druhů výtrusných rostlin může dosahovat kosmopolitního rozšíření. Jedním z příkladů kapradiny, která osídlila všechny kontinenty kromě Antarktidy, je hasivka orličí (*Pteridium aquilinum*).

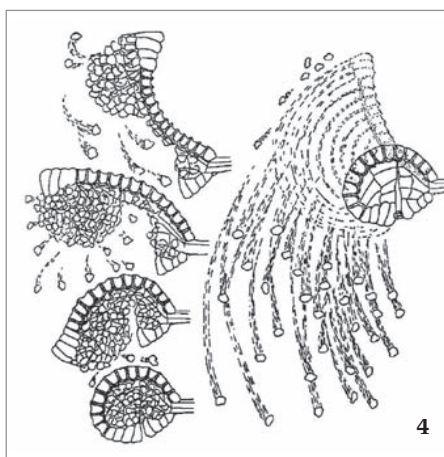
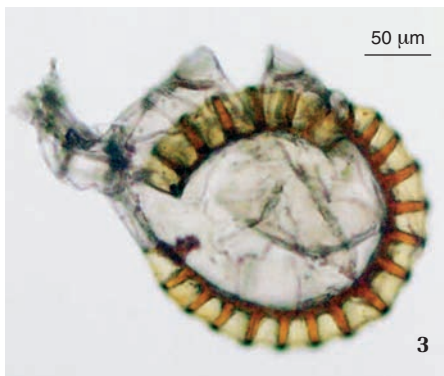
Další kapitolou je klíčení výtrusu a následný vznik gametofytu (prokel, prvoklíček, prothaliium, obr. 9), na němž se vytvářejí gamety. Proces klíčení bývá zpravidla dlouhodobá záležitost na 10–20 dní v případě „normálních“ nezelených výtrusů, u výtrusů obsahujících chlorofyl jsou to řádově dny, kdy dochází k jejich klíčení. Výtrusy kapradin na druhou stranu zůstávají velmi dlouho životaschopné a jsou známy případy, kdy došlo k vyklíčení i po 200 letech. Musejí být schopny přežít dálkový přenos a ultrafialové záření ve vyšších vrstvách atmosféry. Jak jsme již uvedli, lze se však setkat i se zelenými výtrusy obsahujícími chlorofyl, které se vyznačují velice krátkou životaschopností (2–6 týdnů) oproti nezeleným výtrusům, a nalezneme je např. u čeledí blánatcovitých (*Hymenophyllaceae*) a onokleovitých (*Onocleaceae*).

Vzniklý gametofyt bývá zpravidla zelený a nadzemní, u některých skupin je však nezelený podzemní (plavuně, hadilkovité, nahoprutkovité), nebo je součástí výtrusu (vranečky, šídlatky, vodní kapradiny, viz obr. 8). Samičí gametangia se nazývají zárodečníky (archegonia) a produkují vaječné buňky, zatímco samčí pelatky (anteridia) vytvářejí bičíkaté spermatozoidy. Za vhodných podmínek ve vlhkém prostředí dochází k oplození, kdy se roztoučený spermatozoid provrtá k vaječné buňce, vzniká zygota a nový sporofyt. To je základní schéma, které na dalších řádcích rozšíříme o současné znalosti a zkomplikujeme procesy, které z něj vybočují.

Pohlavní rozmnožování

Oboupohlavní gametofyt umožňuje u výtrusných rostlin tři typy pohlavního rozmnožování: samooplození v rámci jednoho gametofytu (gametofytické samooplození, intragametophytic selfing), samooplození dvou gametofytů od stejného rodiče (sporofytické samooplození, intergametophytic selfing) a splýnutí dvou gamet od geneticky odlišných rodičů (sporofytický outcrossing, intergametophytic crossing). Oba typy samooplození lze chápat jako analogii samosprašení (autogamie) u krytosemenných rostlin. U heterosporických skupin rostlin samozřejmě nepřichází první příklad v úvahu. U výtrusných rostlin často dochází ke kombinaci výše uvedených typů pohlavní reprodukce a označujeme ji termínem kombinované rozmnožování (mixed mating). Gametofytické samooplození je výhodné při kolonizaci dosud neosídlených stanovišť (zvláště při dálkovém přenosu – long distance dispersal), zatímco sporofytický outcrossing hraje hlavní roli v udržení genetické variability populace.

Předpokládá se, že 44 % kapradin je neopolyploidních – k polyploidizaci neboli znásobením chromozomové sádky u nich



došlo v nedávné minulosti (viz také Živa 2009, 5: 204–208). Právě polyploidizace má velký vliv na reprodukční strategii cévnatých výtrusných rostlin. Polyploidní kapradorosty si mohou dovolit výrazně větší podíl samooplození, jelikož se znásobením počtu chromozomů brání inbreední depresi (stavu, kdy mají jedinci nižší fitness, tedy menší schopnost přežívání a rozmnožování kvůli samooplození), a ta je ohrožuje mnohem méně než jejich diploidní předky. Polyploidie značně ovlivňuje účinnost anteridiogenů (viz níže), velikost a morfologii gametangií a rychlost spermatozoidů.

Jelikož se anteridia a archegonia nacházejí v těsné blízkosti, předpokládá se, že oplození v rámci jednoho gametofytu je běžným jevem. K úspěšné existenci druhů je však zapotřebí patřičná genetická variabilita, zajišťovaná asynchronním dozráváním

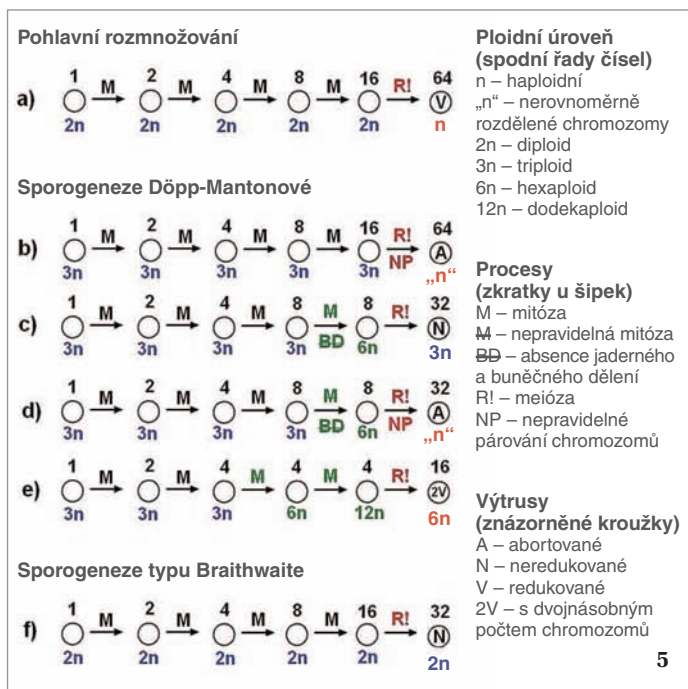
ním gametangií (ve většině případů se nejprve tvoří anteridia, až později archegonia). Izosporické kapradiny se vyznačují unikátní labilní determinací pohlaví, což znamená, že existuje řada faktorů, které mohou mít na vznikající pohlaví vliv a které ho určují. Bylo zjištěno, že jde o světlo, teplotu, půdní vlastnosti a další ekologické faktory. Dále asi nejvýznamnějším faktorem určeným pohlavím u kapradin, jež zajišťují u mnoha druhů funkčně jednopohlavné gametofyty, jsou anteridiogeny – fytohormonům podobné látky příbuzné známějším gibberelinům. Anteridiogeny jsou tvořeny plně vyvinutým samičím gametofytem. Jejich vylučování zajišťuje u sousedních gametofytů tvorbu samčích anteridií. Pokud dojde k oplození vaječné buňky, gametofyt přestane produkovat anteridiogeny a sousední samčí gametofyty se až pak mohou stát samičími nebo oboupohlavními. Předpokládá se, že tato regulace existuje u převážně většiny izosporických kapradin.

Anteridiogeny působí jak v rámci jednotlivých druhů, tak mezidruhově, ale dokonce i mezi různými čeledmi kapradin. Může to být jeden z mechanismů určujících, do jaké míry se mohou jednotlivé druhy v přírodě křížit. Z modelových příkladů a dokladů ovlivnění hybridizace anteridiogeny jmenujme křížení mezi severoamerickými druhy rodu puchýřník (*Cystopteris*). Zatímco puchýřník cibulkatý (*C. bulbifera*) neodpovídá na hormonální podnět a tvoří archegonia, *C. protrusa* reaguje tvorbou anteridií. To umožňuje křížení obou druhů za vzniku intermediárních hybridů následně stabilizovaných polyploidizací. Výsledkem je nový ustálený hybridogenní druh *C. tennesseensis* s tetraploidním počtem chromozomů (alotetraploid).

Ačkoli se v archegoniu nachází více vaječných buněk, po oplození vzniká jediná zygota, z níž se stane jediný sporofyt. Není proto náhoda, že se na obrázcích klíčícího sporofytu setkáme vždy pouze s jednou rostlinou.

Apomixie u kapradin

Pohlavní rozmnožování je hlavní cestou, kterou se kapradiny vydaly. Avšak zhruba 3 % druhů využívají apomixii – nepohlavní rozmnožování prostřednictvím výtrusu, kdy nedochází k oplození (naposledy zmíněno v Živě Bohumilem Němcem – 1906, 6: 178–179). Dřívější odhady okolo 10 % jsou zřejmě nadnesené a pravda se bude nacházet mezi těmito hodnotami. Stále však jde o mnohem větší počet, než jaký se udává u krytosemenných rostlin (0,1 %). Bylo dokázáno, že apomixie vznikla u kapradin několikrát nezávisle na sobě. S vysokou frekvencí se vyskytuje u druhově bohatých čeledí, např. kapradovitých (*Dryopteridaceae*) a křídelnicovitých (*Pteridaceae*). Naopak velmi vzácná je u čeledi osladičovitých (*Polypodiaceae*). V naší flóře jsou apomiktické kapradiny zastoupeny u kapradovitých, např. kapradě Borrerovy (*D. borrieri*) nebo k. tuhé (*D. remota*), a kapradiníkovitých (*Thelypteridaceae*) s druhem bukovinice osladičovitý (*Phlegopteris connectilis*). Všechny tyto zmíněné druhy jsou triploidní. Detailní pohled na čeledi s výskytem apomiktického



rozmnožování najdete v tabulce na webové stránce Živy.

Apomixie (v literatuře také někdy uváděná jako apogamie nebo agamosporie) u kapradin zahrnuje dva procesy. První je tzv. diplosporie, kdy dochází k produkci neredukovaných výtrusů (diplospor) kvůli chybám při sporogenezi (viz schéma Döpp-Mantonové dále). Následně se vyvíjí nový sporofyt ze somatických buněk gametofytu, bez předchozího oplození (apomixie, resp. apogamie), z důvodu chybějících archeogonií. Anteridia jsou ve většině případů přítomná a mohou sloužit k rozmnožování mezi apomiktickými a pohlavně se množícími druhy. Apomixie u kapradin je přednostně vázaná na druhy polyploidní s hybridogenním původem (tj. na retikulární neboli síťovitou evoluci – vznik nových taxonů mezidruhovým křížením několika základních druhů, přičemž tyto nově vzniklé druhy jsou si ekologicky, morfologicky a geneticky podobné). Má tendenci vyskytovat se u rostlin lichých ploidních úrovní – převážně u triploidů, ale vzácněji také u tetraploidů nebo pentaploidů. Nežádá se nepohlavně mohou rozmnožovat i diploidní druhy jako např. u rodu křídelnice (*Pteris*) nebo kapradě (obr. 13). První typ je fakultativní (indukovaná) apomixie pohlavně se rozmnožujících rostlin, jež se ocitly ve stresujících podmínkách, jakými může být zejména nedostatek vody a živin nebo silná expozice slunečnímu záření. K této situaci dochází především při nesprávné manipulaci v laboratoři, v přírodě byla zaznamenána jen v ojedinělých případech, a i ty by si zasloužily přehodnotit. (Pozn.: V apomiktické terminologii došlo mezi pteridology a botaniky k zásadnímu rozporu, jelikož pod pojmem fakultativní apomixie se v krytosemenné části botaniky rozumí smíšený reprodukční způsob, tedy apomixie a pohlavní rozmnožování.)

Obligátní apomixie představuje u kapradin běžnější typ. To je významný rozdíl oproti krytosemenným rostlinám, kde se mnohem častěji setkáme se smíšenou reprodukční strategií. V životním cyklu takto se rozmnožujících kapradin se vysky-

tuje zvláštní typ sporogeneze. Nejčastější je tzv. schéma Döpp-Mantonové, velmi vzácná naopak sporogeneze typu Braithwaite, oba typy nazvané v polovině 20. stol. podle svých objevitelů.

● Sporogeneze Döpp-Mantonové

Schéma Döpp-Mantonové (obr. 5b až 5e) zahrnuje čtyři různé typy sporogeneze, které se liší svým produktem. Stejně jako u pohlavního rozmnožování se začíná sporogenní buňkou, která prochází třemi následnými mitotickými děleními, jež dávají vzniknout 8 buňkám. Jedinou výjimkou je poslední typ (obr. 5e), kdy závěrečná dvě mitotická dělení končí již v anafázi (části mitotického dělení, kdy dochází k rozchodu oddělených chromatid k opačným pólům jádra). Dva typy apomiktické sporogeneze mají problém s mitózou, jaderným a buněčným dělením (obr. 5c, 5d), která jsou v některých případech kombinována s nesprávným párováním chromozomů. Důležité je zmínit, že pouze u dvou typů apomiktické sporogeneze vznikají životaschopné výtrusy v klasických tetrádách, a to o stejné ploidi jako sporofyt, nebo s dvojnásobným počtem chromozomů, než má sporofyt (obr. 5c, 5e). V ostatních případech vznikají neživotaschopné (abortované) výtrusy.

● Sporogeneze typu Braithwaite

Tento typ je oproti schématu Döpp-Mantonové vzácnější, poprvé byl pozorován u sleziníku *Asplenium aethiopicum*. Začíná však stejně. Čtyři mitotická dělení dají vzniknout 16 mateřským buňkám. Při následném meiotickém dělení se bivalenty chromozomů rozpadnou na osamocenné univalenty. Znovu se sestavuje jádro a vzniká 32 životaschopných neredukovaných výtrusů uspořádaných unikátně v diádách (obr. 5f).

Z výše uvedeného by se mohlo zdát, že pro stanovení apomiktického rozmnožování u leptosporangiálních kapradin stačí spočítat výtrusy v jedné výtrusnici, neboť teoretická schémata ukazují, že pohlavní rozmnožování vede k 64 redukovaným výtrusům v 16 tetrádách, zatímco apomikti

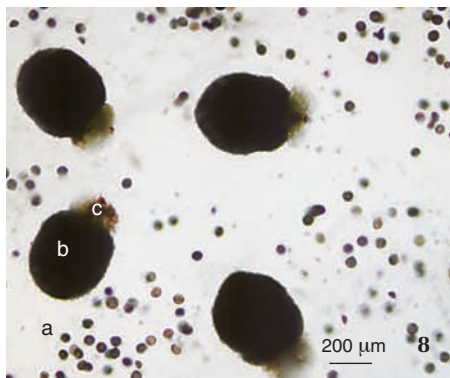
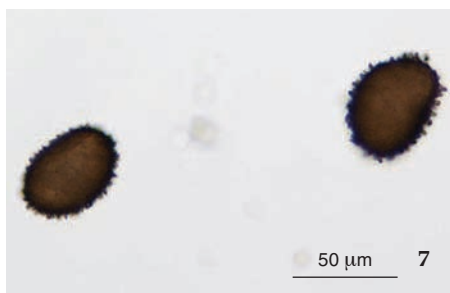
mají 32 neredukovaných výtrusů v 8 tetrádách nebo v 16 diádách. Tyto základní počty jsou směrodatné pro většinu apomiktických druhů leptosporangiálních kapradin, avšak v případě křížení sexuálních a apomiktických druhů se objevují také jiné výsledky. I díky probíhajícímu výzkumu se ukazuje, že počty nemusejí odpovídat teoretickým schématům. Na konci dělení se mohou vytvářet místo diád triády a tetrády. Také se ukazuje, že u kapradiny mohou v jedné výtrusnici dokonce probíhat všechny čtyři typy sporogeneze najednou!

● Aposporie

V rámci tohoto okrajového, avšak pozoruhodného typu reprodukce kapradin vzniká gametofyt přímo ze sporofytického pleťiva. Podobá se standardně založenému v pohlavním procesu, a co víc, může mít na sobě funkční gametangia. Jelikož takto vzniklý gametofyt nese stejný počet chromozomů jako rodičovský sporofyt, jde o jednu z možných cest polyploidizace kapradin. Tento zvláštní typ apomixie umožňuje nepohlavní rozmnožování kapradin v umělých podmínkách (aposporii lze indukovat). V přírodě byla nalezena jen u několika druhů, např. u jeleního jazyku celolistého (*Asplenium scolopendrium*).

Vegetativní rozmnožování

Jde o způsob reprodukce, který se může odehrávat jak u gametofytu, tak sporofytu. Zatímco u běžnějšího lupenitého proklu se nevyskytuje, u provazovitého (filamentárního) gametofytu lze najít zajímavé útvary – gemiferní soudečkovité buňky, na jejichž konci se uvolňují rohlíčkovité gemy – množilky (mnohobuněčné nepohlavní propagule), které slouží k vegetativnímu rozmnožování. Vzhledem ke schopnosti těchto gametofytů rozmnožovat se svépomocí, mohou vytvářet rozsáhlé kolonie (až mnoho metrů čtverečních), které existují nezávisle na produkci sporofytu i mnoho desítek až stovek let (možná i více). Tyto filamentární gametofyty se vyskytují u čeledi blátnatcovitých, stejně



5 Schéma rozličných typů sporogeneze u výtrusných rostlin. Pohlavní rozmnožování (a), jehož výsledkem je 64 redukovaných výtrusů, nepohlavní rozmnožování podle Döpp-Mantonové (b–e) a Braithwaita (f). Horní čísla udávají počet buněk, dolní pak plošný úroveň. Zkratky nad nebo pod šipkami naznačují probíhající procesy. Orig. J. Ptáček

6 Sleziníkovité (*Aspleniaceae*) patří mezi čeledi s častým výskytem apomixie (nepohlavního rozmnožování) kapradin pomocí výtrusů; blíže v textu.

Sleziník červený (*Asplenium trichomanes*), chráněná krajinná oblast Pálava

7 Stejně velké samčí a samičí výtrusy izosporické kapradiny puchýřníku prosvítavého (*C. diaphana*)

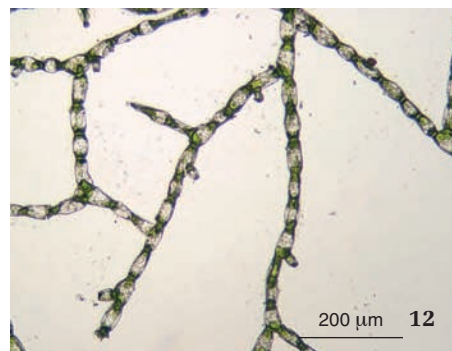
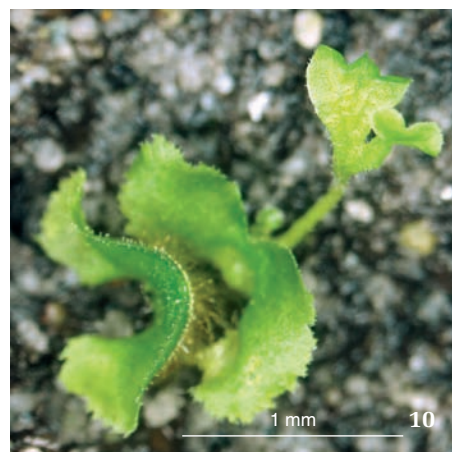
8 Výtrusy heterosporické kapradiny míčovky kulonosné (*Pilularia globulifera*) – samčí mikrospory (a) a samičí megaspory (b) s endosporickým gametofytem, tedy vyvíjejícím se uvnitř výtrusu (c). Foto L. Ekrť

9 Zelený nadzemní gametofyt (obr. 9) a nově vznikající sporofyt (10) puchýřníku křehkého. Snímky J. Ptáčka, pokud není uvedeno jinak

11 a 12 Provozovitý (filamentární) gametofyt vláskatce tajemného (*Trichomanes speciosum*) v přírodě (obr. 11) a jeho detail pod mikroskopem (12). Snímky: L. Ekrť

13 Detail části čepele kapradě rezavé (*Dryopteris affinis*) z čeledi kapradovitých (*Dryopteridaceae*), u které se předpokládá až 70 % druhů rozmnožujících se pomocí apomixie. Foto L. Ekrť

tak např. u méně známé tropické podčeledi *Grammitidioideae* (součásti osladičovitých). V České republice roste samostatný gametofyt vláskatce tajemného (*Trichomanes speciosum*) v populacích pískovcových skalních měst např. na Českolipsku, Kokořínsku a v Českém ráji. Tyto unikátní gametofytí populace byly u nás poprvé objeveny zahraničními badateli až v r. 1993 (Vogel a kol. 1993; Živa 2006, 1: 18–19). Je zajímavé, že ve střední Evropě tento druh



nevytváří sporofyt vůbec a existuje tedy pouze v populacích gametofytů (obr. 11 a 12). Generace sporofytů vyžaduje jiné ekologické podmínky než gametofyty – jde zejména o vyšší vzdušnou vlhkost a zastínění. Mimo to jsou sporofyty citlivé na mraz, proto druh v České republice přežívá v populacích gametofytů, které snesou sušší a chladnější stanoviště.

Vegetativní rozmnožování na úrovni sporofytů představuje běžnou a nedílnou součást života výtrusných rostlin a je analogické podobným reprodukčním strategiím u krytosemenných. Větvící se podzemní

oddenky (rhizomy) dávají vzniknout klonům (polykormonům) jedné rostliny, stejně jako pupeny nebo cibulky na kořenech a listech. Některé z rostlin to mají i ve svém druhovém názvu – namátkou lze zmínit endemický sleziník *A. bulbiferum* z Nového Zélandu nebo makaronéskou kapradinu woodwardii kořenatou (*Woodwardia radicans*), jež vytváří masivní pupeny na spodní straně listů (Živa 2003, 3: 108–109).

Závěrem

V současné době se výzkumu apomixie věnujeme v rámci jednoho týmu na Přírodovědecké fakultě Univerzity Karlovy v Praze a na Jihočeské univerzitě v Českých Budějovicích. Tradičně se tyto skupiny studovaly s využitím detailního pozorování pod mikroskopem, kdy se zjišťovala přítomnost nebo nepřítomnost gametangí a vznik nového sporofytu z pletiva gametofytu. Dalším pomocníkem bylo počítání chromozomů, jelikož apomikticky vzniklý gametofyt jich má stejné množství jako rodičovský sporofyt. Postupně se ke studiu výtrusných reprodukčních strategií začíná kromě molekulárních metod využívat průtoková cytometrie (viz Živa 2005, 1: 46–48) kombinovaná s kultivačními experimenty a mikroskopickým zhodnocením životaschopnosti výtrusů. Dlouhou dobu bylo toto téma stranou zájmu botaniků, až v dnešní době začíná doslova renesancí a lze očekávat, že dojde v blízké budoucnosti k zaplnění mnoha mezer v pteridologickém výzkumu. O některých problematických skupinách se dočtete někdy v příštích číslech Živy.

Článek vznikl za podpory Grantové agentury Univerzity Karlovy (projekt č. 912613).

Seznam použité literatury a tabulku s přehledem apomiktických čeledí kapradin najdete na webových stránkách Živy.

