

Poikilohydrie mechorostů – úspěšná evoluční alternativa

Kdo by neznal okřídlené sousloví *Voda – základ života*? Jak si ale jednotlivé skupiny rostlin i dalších organismů poradily s příjmem, transportem, následnou distribucí a regulací této pro život nezbytné sloučeniny ve svém těle během fylogenetického vývoje? Jsme u pomyslného evolučního rozcestníku dvou alternativ – homoiohydrie versus poikilohydrie. Dnes rozhodně převažují rostliny homoiohydrické, tedy se stabilním, vnitřně regulovaným vodním režimem, které mají buňky většinou s velkou centrální vakuolou, pro aktivní příjem vody (a v ní rozpouštěných živin) z půdy je u nich vyvinut efektivní kořenový systém, dále diferenciovaná soustava vodivých pletiv a účinné morfologické struktury regulující výdej vody z nadzemní části (zejména průduchy a kutikula). Poikilohydrické rostliny jsou na tom na první pohled o poznání hůře: podzemní orgány plní především příchytovou funkci (nejsou schopny vodu transportovat k asimilačním pletivům), vodivá pletiva chybějí nebo jsou jen nedokonale vyvinutá a ochrana před ztrátou vody – na první pohled katastrofa! Přesto i z této zdánlivě slepé uličky vede cesta, kterou si ukážeme na skupině vývojově úspěšných poikilohydrických mechorostů.



1

Mechorosty to na svém prvopočátku neměly vůbec lehké. Jako jedny z prvních zelených rostlin se v prvohorním ordoviku (před zhruba 380–500 miliony let) vydaly na dobrodružnou pouť ze sladkých či brakických vod na dosud neosídlenou souš. Šlo o cestu do neznámého prostředí, kde musely čelit nástrahám vyžadujícím nově strukturovanou stavbu těla, ale především schopnost poradit si s příjmem, distribucí a následným udržením životadárné vody. Podobně jako lišejníky, některé řasy a kapradiny, výjimečně též jiné cévnaté rostliny, zvolily mechorosty cestu poikilohydrie. Etymologický základ tohoto termínu vychází ze starořeckého poikilos, tedy strakatý či

vyšívaný. Takové organismy se musely širokým souborem nově nabytých, pestrých adaptací vyrovnat s relativně nízkou vlhkostí vzduchu během i velmi dlouhého období sucha (zvláště v aridních oblastech), ale po následné rehydrataci vykazovat zdárné a rychlé fyziologické zotavení k dalšímu životu. Jak si tedy s krucíálním problémem vysychání poradily?

● Morfologická adaptace

Řada z nás má asi mechy spojené s nějakými drobnějšími i většími, víceméně sevěrnými trsy, které sestávají z velkého počtu k sobě nahloučených rostlinek. Vysvětlejí nalezneme v ontogenezi mechorostů.



2

1 Porost prvoklíčku (protonematu) obecně se vyskytujícího, pionýrského mechu dvouhrotečku různotvarého (*Dicranella heteromalla*) na zemi v úvozu lesní cesty, kde ho najdeme často jako první viditelný organismus po mechanickém narušení povrchu, např. při stahování vytěžených kmenů nebo spontánním sesuvu části povrchové vrstvy půdy v zářezu cesty.

2 Mech rourkatec obecný (*Syntrichia ruralis*) je schopný tvořit početné polštářovité trsy i na exponovaných střechách domů. Drží se v nich zvýšená vlhkost a vzniká vhodná nika pro život dalších organismů, které mohou případně povrch postupně narušovat.

Z výtrusu (spory), v dřívě většinou roznášeného větrem (anemochorně), nevyrostá vzápětí jednotlivá zelená rostlinka (gametofor), ale vzniká prvoklíček – protonema. Pokud by bylo toto stadium vynecháno, drobné juvenilní rostliny by byly vystaveny při osamoceném růstu vzhůru do prostoru extrémnímu nebezpečí vyschnutí. Zvláště u mechů ale z jedné spory vyrůstá často velký zelený povlak na povrchu půdy o rozměru i několika cm². Ten může připomínat porost větvené vláknité (trichální) řasy, ale mikroskopicky jej lze od řasy odlišit přítomností šikmých příčných přepážek ve starších částech uniseriálně řazených vláken (v jedné řadě). Porosty prvoklíčku můžeme pozorovat např. u běžně se vyskytujícího mechu dvouhrotečku různotvarého (*Dicranella heteromalla*, obr. 1), jenž patří mezi pionýrské druhy (osídlující jako první nově vzniklé biotopy) a nalezneme jej ve velkém množství na okrajích zařízlených lesních cest, např. po odtahu vytěžených kmenů, které povrch takové cesty narušily. Výhodou plošně rozsáhlého prvoklíčku z jediného výtrusu je, že teprve za vhodných mikroklimatických podmínek (teploty a vlhkosti) začnou vyrůstat v jeden okamžik synchronně desítky až stovky drobných nahloučených gametoforů (předzvěst budoucího trsu), vznikají mezi nimi výhodně jen drobné prostory pro udržení vody, a k vyschnutí tak ve zranitelné juvenilní fázi nemusí dojít.

Proti ztrátě a k udržení vody v gametoforu však mechorosty vytvořily opravdu pestré směsí morfologických adaptací. Uvedeme jen výběr takových příkladů.

Zjevnou adaptací k omezení ztráty vody je využití efektu albeda, tedy míry odrazivosti tělesa, resp. poměru odraženého elektromagnetického záření k množství záření dopadajícího. Jinými slovy: čím více se záření od světlejšího povrchu trsu mechorostu odrazí, tím méně se mechorost zahřívá a tím si udrží větší množství vody ve svém těle (stélce). Pro důkaz účinnosti této adaptace stačí pozorování polštářovitých trsů mechů na exponovaném stanovišti za slunečného počasí – na osluněných skalách nebo na střechách domů (obr. 2). Převážná část polštářovitých trsů mechů bude bělavá, na první pohled „bez známek života“, ale po dešti vše rázem ožije a trsy se „zazelenají“. Převládající bělavá barva za sucha je u řady druhů mechů důsledkem přítomnosti dlouhého středního žebra – vícevrstevné vyztužující struktury listu, která prostupuje jako zpravidla tmavěji zbarvená v převážně jednovrstevné čepeli. Z čepele může ale vystupovat také jako krátký nebo i velmi dlouhý hyalinní, bezbarvý chlup tvořený už jen mrtvými buňkami (obr. 3). Nejčastěji se vyskytujícím druhem s touto výraznou adaptací je u nás děrkavka podušková (*Grimmia pulvinata*), nalezneme ji běžně na skalkách, kamenných patnicích i betonových zídkách jako za sucha bělavě chlupatě, sevřeně polštářky. Velmi nápadný je i větší rourkatec obecný (*Syntrichia ruralis*, obr. 4 a 5), běžný bazofilní mech osluněných skal, střech či rostoucí i na holé půdě. Další analogický typ adaptace se stejným efektem využívají druhy mechů, které mají jen krátké žebro nebo žebro v listu zcela chybí. Jejich čepel je alespoň v horní části tvořena pouze mrtvými, bezbarvými buňkami. Patří sem např. někteří zástupci rodu zoubkočepka (*Racomitrium*), nejčastěji se vyskytující je z. šedá (*R. canescens*), a těhovec bezžebrý (*Hedwigia ciliata*; rod byl pojmenován na počest slavného „otce-zakladatele bryologie“, Němce Johanna Hedwiga, 1730–1799).

Specifickou ochrannou adaptací před vysušením vykazují také teplomilné, tedy xerofytní, lupenité (frondózní) játrovky. Jejich relativně tenká asimilační vrstva je chráněna pouze jednovrstevnou epidermální svrchní (dorzální) pokožkou. Za vlhka jsou jejich pentlicovité stélky rozvinuté, svěže zelené (obr. 6). Avšak za delšího období sucha se svinou do podélné ruličky, ochrání tak zranitelné asimilační pletivo a na stanovišti se jeví jako velmi drobné, vizuálně „neživé klacíky“. Na povrchu po svinutí stélky totiž dominují pouze spodní šupiny (obr. 7). Ty mohou být i velmi velké a přesahovat okraj vlastní stélky. Po svinutí pak může být celý útvar bělavý, tedy s efektem albeda, jak ukazuje např. u nás vzácně se vyskytující opatka šupinatá (*Oxymitra incrassata*). Nebo je vzhled za sucha laděn spíše do purpurového až červenohnědého odstínu jako ochrana před UV zářením – např. u již běžnější xerofytní mozolky vonné (*Mannia fragrans*, u které české druhové jméno vychází z intenzivní vůně sekundárních metabolitů uvolňovaných ze stélek, a to především po dešti).



Velmi výraznou morfologickou adaptací mechorostů představují také specifické struktury na gametoforu mechů k udržení a dalšímu rozvodu vody. Zřejmě nejznámějším příkladem je vytváření dvou typů buněk v listech rašeliníků – chlorocytů, tedy živých buněk plnicích základní životní funkce, a prostorově převažujících hyalocytů – mrtvých „buněk-nebuněk“ (pouze buněčné stěny s otvory, póry pro příjem vody a bez protoplastu, sloužící jako výkonné zásobníky vody; podrobněji v Živě 1998, 6: 252–254). Podobné uspořádání listové čepele má ale i známý bělomech sivý (*Leucobryum glaucum*), běžný lesní druh tvořící často mohutné, za sucha zeleňavě bělavě polštářkové porosty.

Dalším přizpůsobením k udržení a rozvodu vody v těle je tzv. tomentum – často nepřehlédnutelná vatovitá struktura z velmi hustě nahloučených, krátkých a nevětvených vláken rhizoidálního původu, které lodyhu rostliny obalují po celé délce až téměř k vrcholu jako u dvouhrotce čeřitého (*Dicranum undulatum*, obr. 8). Ve velmi vlhkých biotopech, jako např. na rašeliných loukách a okrajích rašeliníšť, se u nás vzácně vyskytuje i vlasolístec vlhkomilný (*Tomentypnum nitens*), u kterého rodové vědecké jméno odkazuje právě na mohutné vyvinuté tomentum.

A konečně uvedme příklady vytváření nejrůznějších typů kapilárních prostor na gametoforu mechorostů. Zástupci čeledi ploníkovitých (*Polytrichaceae*) mají v listech často mohutné žebro, které zabírá alespoň v horní části téměř celou jeho šíři. Na ventrální straně listů ploníků je přítomen v podélném směru velký počet deskovitých lamel, při průřezu na výšku sestávajících z několika buněk. Vedle asimilační funkce tak zajišťují i účinný systém pro vedení a zadržení vody (obr. 10). Pro listnaté (foliózní) játrovky rodu kovanec (*Frullania*) jsou charakteristické dvoulaločné listy. Mohutnější horní lalok zakrývá menší spodní lalok na ventrální straně lodyžky, který vytváří helmicovitý nebo vakovitý útvar, pomocí něhož dokonale udrží alespoň malé množství vody (obr. 9). Mechy z rodu patřásnatka (*Pseudocrossidium*) mají zase okraje listů spirálovitě stočené, po celé délce fyloidu tak vznikají dvě dokonale kapiláry. Buňky těchto xerofytních

3 Sevřený trs velmi vzácného mechu – v České republice jsou známy pouze tři lokality – třásnatky šupinaté (*Crossidium squamiferum*), kde za sucha vyniká šedavě bělavé zbarvení listů díky dlouhým bezbarvým chlupům. Foto Z. Soldán

4 Detail trsu mechu rourkatce obecného za vlhka, kde převažuje zelené zbarvení rozprostřených listů.

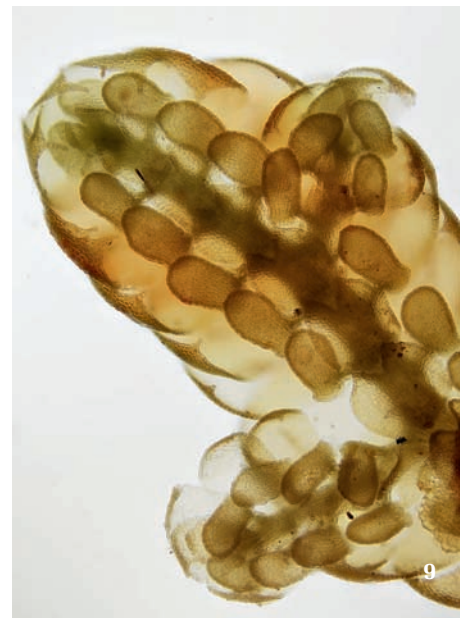
5 Stejný druh mechu již při částečném vysušení. Zranitelné asimilační pletivo je chráněno svinutím listů a začíná dominovat celkově světlejší zbarvení díky bezbarvým chlupům z listu vystupujícího žebra.

6 Stélka lupenité (frondózní) játrovky borečky vzácné (*Targionia hypophylla*) za vlhka s jasně viditelným asimilačním pletivem pod jednovrstevnou epidermis. Jde o velmi vzácný xerofytní druh s těžištěm rozšíření zejména v mediteránní oblasti, který je z našeho území recentně pozorován jen v unikátních ventarolech se specifickým mikroklimatickým režimem během celého roku na vrcholu hory Boreč v Českém středohoří (kdysi byl zaznamenán i na vrchu Mužský u Mnichova Hradiště). Jako ventaroly označujeme puklinové průduchy v masivu hory, ze kterých vychází vzduch – ten je teplejší, když je vnější teplota nižší než uvnitř, a naopak studenější, když je vnější teplota vyšší. Za mrazu pak může z otvoru vycházet pára. České rodové i druhové jméno této játrovky jistě nepotřebuje etymologického vysvětlení.

7 Stélka borečky vzácné za sucha, kdy je celkově víceméně podélně svinutá, tmavěji zbarvená, a tak i snadno přehlédnutelná.

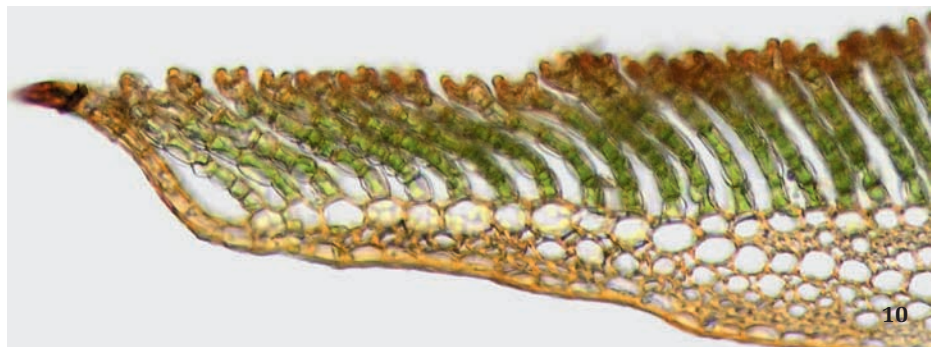
8 Bělavé, vatovité tomentum připomínající „plíseň“ vyběhá po lodyze u běžně se vyskytujícího druhu mechu dvouhrotce čeřitého (*Dicranum undulatum*) až téměř k vzrostnému vrcholu celé rostliny.

9 Mikroskopický pohled na strukturu olistění lodyhy ze spodní strany drobné, listnaté (foliózní) játrovky kovanice tamaryškového (*Frullania tamariscii*). Jsou zde patrné výrazné vakovité útvary pro udržení vody, které vznikly přeměnou spodního laloku dvoulaločných listů. I díky nim je zřejmě druh schopný



osídlit exponované mikrohabitaty, jako je borka stromů nebo povrch silikátových skal.

10 Příčný řez částí listu mechu vlhkých stanovišť ploníku obecného (*Polytrichum commune*). Vlevo je patrná jen několikařadá jednovrstevná čepel, dominující vícevrstevné žebro, na kterém je možné pozorovat množství deskovitých asimilačních lamel (s velkým počtem chloroplastů), zakončených rozšířenou a vykrojenou terminální buňkou. Foto Z. Soldán

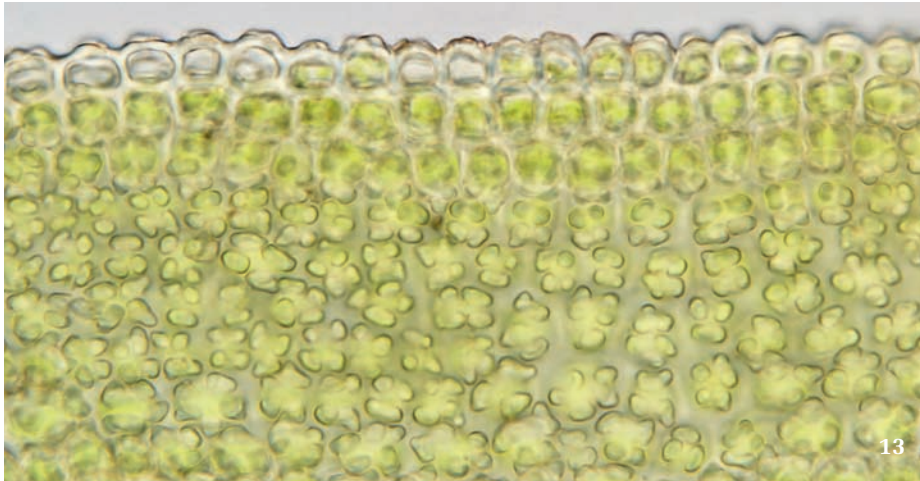




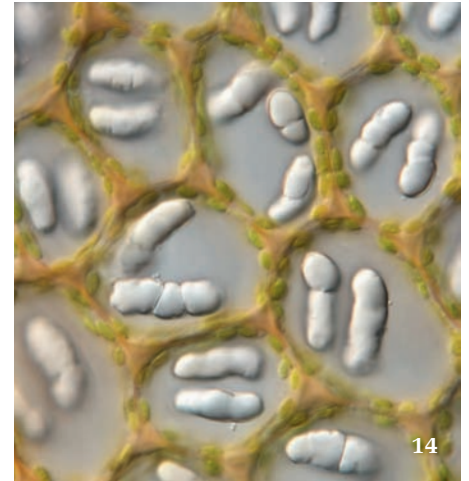
11



12



13



14

mechů se navíc vyznačují další ochranou před ztrátou vody – silná buněčná stěna v jednovrstevné čepeli listů má ještě na obou stranách velké množství poměrně vysokých papil (obr. 11). Příkladem morfologické adaptace k zadržení vody mohou být i specifické tzv. jezdivé listy mechů rodu krongldovka (*Fissidens*). Při bázi na svrchní podélné polovině listu mají zdvojenou čepel (obr. 12), do které bývá zasunuta spodní část čepele horního listu. Znovu tak vznikají „duplicitní“ kapilární prostory zachytávající vodu.

● Fyziologická adaptace

Tolerance k vyschnutí u mechorostů je obdivuhodná. Přežití ve vegetativní fázi může u xerofytních druhů trvat i řadu let – extrémem je pověstné „oživení“ druhu lupeňité játrovky trhutky *Riccia macrocarpa* po 23 letech! U hydrofytních druhů je pak schopnost revitalizace samozřejmě výrazně menší, někdy jen v řádu pouhých dnů. Fyziologicky mohou některé mechorosty zvýšit osmotickou hodnotu buněk a ve srovnání se semennými rostlinami odolnými vůči suchu mají obvykle vysokou vodní kapacitu. Každý mechorost má svůj vodní potenciál závislý na vnějších podmínkách, látkové výměně a intenzitě fotosyntézy. Obsah vody se pohybuje mezi mezními hodnotami 50 až 2 000 % sušiny; u xerofytů je to okolo 200 %, u hygryfytů kolem 1 000 %. Mechorosty dokážou pojmout dvouaplnásobek až 15násobek vody, než je jejich hmotnost (rašeliníky dokonce až 25násobek). Ačkoli je řada z nich silně citlivých vůči vyschnutí, mnohé jsou odolné – tolerují dlouhou periodu bez vody, pouze s 10% obsahem vody v poměru k sušině.

Druhy tolerantní vůči vyschnutí mají v listové čepeli zpravidla malé, izodiametrické buňky (zhruba se stejnými rozměry

11 Příčný řez listem xeroterminního mechu patřásnatky Hornschuchovy (*Pseudocrossidium hornschuchianum*), kde je patrné výrazné, dolů orientované spirálovité svinutí okrajů listů i papilnatost buněčné stěny buněk jednovrstevné čepele. Jde o zástupce v ČR nejpočetnější čeledi pozemničkovitých (*Pottiaceae*).

12 Příčný řez listem u nás vcelku často se vyskytujícího bazifilního mechu krongldovky klamně (*Fissidens dubius*). Je možné pozorovat morfologickou adaptaci k udržení vody ve formě specifických tzv. jezdivých listů, které mají alespoň při bázi na jedné podélné polovině listu zdvojenou čepel.

13 Malé, izodiametrické a výrazně papilnaté buňky listů xerofytního mechu vjiozuby nachýleného (*Tortella inclinata*)

14 Výrazná siličnatá tělíska v buňkách listů játrovky okružnice schodovité (*Nardia scalaris*). Snímky L. Janošika, není-li uvedeno jinak

ve všech směrech, obr. 13), nebo mohou být buňky i prosenchymatické, dlouze a úzce protažené, ale vždy se zahuštěným protoplastem a malými vakuolami. Ty při vysychání ztrácejí až polovinu objemu a rozpadají se na větší počet drobných vakuol. V raném stadiu dehydratace má jádro plně zachovanou integritu jaderné membrány (nenávratné zničení nastává až po překonání kritického bodu) a dochází u něj jen k částečné kondenzaci chromatinu, ostatní struktury ale postupně prodělávají výrazné změny: mitochondrie nabývají kulovitý tvar, počet krist je u nich výrazně snížen, chloroplasty jsou také pouze kulovité a jejich tylakoidy méně pravidelné, ribozomy volně rozptýleny v cytoplazmě, endoplazmatické retikulum a Golgiho aparát se redukuje na fragmenty membrán, a konečně

plazmolema se stává propustnější pro ionty i metabolity. Alespoň některé druhy zjevně chrání své buněčné membrány před oxidativní destrukcí. Stresový hormon kyselina abscisová (ABA) za světla vyvolává produkci peroxidu vodíku, omezuje ztrátu kationtů draslíku a snižuje tvorbu kyslíku fotosystémem II. Navzdory adaptacím může dojít k plazmolýze (osmotické ztrátě vody v buňce, voda proudí ven, ve směru spádu vodního potenciálu) a poškození membrán, což vyžaduje složitou nápravu po rehydrataci. Pokud není překročena kritická hodnota stresu z nedostatku vody, návrat k běžnému stavu nastává překvapivě velmi rychle, zpravidla v řádu jen několika desítek minut až hodin – inu, alternativní poikilohydrie!

Značná část játrovek může zřejmě využít ještě „záložní trik“ pro rehydrataci. Mnoho druhů má v buňkách specifické struktury – siličnatá tělíska (obr. 14; viz Živa 2004, 2: 57–58). Primární funkcí těchto aromatických organel je sice zřejmě ochrana játrovek před býložravci a patogeny, aspoň u některých druhů by ale mohly mít i jinou roli. Po rehydrataci totiž z buněk siličnatá tělíska valem mizí, a zřejmě tak dochází k přeměně původních olejovitých látek v těchto organelách na energii nutnou k rekonstrukci celkové vitality buněk.

Mechorosty jsou dnes na Zemi nedílnou a nepřehlédnutelnou složkou biosféry. Výše uvedené příklady jejich morfologických a fyziologických adaptací tak potvrzují tezi o úspěšné cestě z pomyslné „slepé uličky“ poikilohydrické větve fylogeneze zmíněné v úvodu. Na některých biotopech a substrátech lze pak tuto skupinu rostlin považovat dokonce za dominantní složku vegetace.

Použitá literatura uvedena na webu Živy. K dalšímu čtení např. Živa 2021, 2: 57–59.