

Univerzita Karlova

Pedagogická fakulta

Katedra biologie a environmentálních studií

## BAKALÁŘSKÁ PRÁCE

Životní strategie mechorostů

Life strategies of bryophytes

Ladislav Boháček

Vedoucí práce: RNDr. Zdeněk Soldán, CSc.

Studijní program: Specializace v pedagogice

Studijní obor: Biologie, geologie a environmentalistika se zaměřením na vzdělávání —  
Chemie se zaměřením na vzdělávání, v kombinované formě

Praha 2024

Odevzdáním této bakalářské práce na téma: Životní strategie mechorostů potvrzují, že jsem ji vypracoval pod vedením vedoucího práce samostatně za použití v práci uvedených pramenů a literatury. Dále potvrzují, že tato práce nebyla využita k získání jiného nebo stejného titulu.

V Praze dne 6.7.2024

Ladislav Boháček

## Poděkování

Nejdříve bych rád poděkoval vedoucímu mé bakalářské práce RNDr. Zdeňku Soldánovi, CSc. za podnětné rady a odbornou pomoc, kterou mi poskytoval při zpracovávání mé bakalářské práce a za čas, který mi věnoval. Rád bych poděkoval také své manželce a rodině, kteří mě při vytváření této práce podpořily a bez jejichž pomoci by nebylo možné práci dokončit.

## **ABSTRAKT**

Předkládaná bakalářská práce se zabývá problematikou životní strategie mechorostů. Zpracována je formou rešerše z dostupných zdrojů. Cílem této práce je zmapovat současný pohled na životní strategii mechorostů. První odborná publikace zaměřena na toto téma se objevila až v roce 1979. V první části jsou představeny myšlenky obecné životní strategie i s poukázáním na existenci několika modelů vznikající ve stejné době v různých geopolitických oblastech. V druhé části jsou popisovány základní znaky životní strategie mechorostů – reprodukce, velikost spor, délka života a jejich specializace v závislosti na prostředí. Třetí část popisuje aktuální systematiku životních strategií vycházející zejména z prací autorů Heinjo During (1947 – současnost) a Harald Kürschner (1950 – současnost). Oba autoři ji charakterizovali cca ve stejné době, avšak nedošli ke vzájemné spolupráci a nedefinovali jednotnou systematiku této strategie. Široká odborná bryologická veřejnost není stále názorově zcela sjednocena. Proto tato práce tyto dva pohledy na systematiku životní strategie mechorostů sjednocuje a uceluje na základě dosavadních znalostí. z původních 6 nejnámějších kategorií byl vytvořen systém charakterizující strukturovaně 11 kategorií.

Tato práce může posloužit pro rozvoj studií mechorostů tropického pásma, neboť právě zde pravděpodobně rostou mechorosty, jejichž životní strategie se neshoduje s žádnou doposud definovanou. Dále by mohla pomoci k hlubšímu rozvoji životní strategie mechorostů zabývajících se tzv. „trpasličími samci“.

## **KLÍČOVÁ SLOVA**

ekologie, mechy, játrovky, životní strategie, spory, rozmnožování

## **ABSTRACT**

The presented bachelor's thesis deals with the issue of the life strategy of bryophytes. It is processed in the form of research from available sources. The aim of this work is to map the current view of the life strategy of bryophytes. The first professional publication focused on this topic appeared in 1979. In the first part, the ideas of a general life strategy are presented, pointing out the existence of several models emerging at the same time in different geopolitical areas. The second part describes the basic features of the life strategy of bryophytes – reproduction, spore size, life span and their specialization depending on the environment. The third part describes the current systematics of life strategies based mainly on the works of authors Heinjo During (1947 – present) and Harald Kürschner (1950 – present). Both authors characterized it at about the same time, but they did not reach mutual cooperation and did not define a unified system of this strategy. The broad professional bryological public is still not completely united in opinion. Therefore, this work unites and integrates these two views on the systematics of the life strategy of bryophytes based on the existing knowledge. From the original 6 well-known categories, a system was created that characterized 11 categories in a structured way.

This work can serve for the development of studies of bryophytes of the tropical zone, as bryophytes probably grow here, the life strategy of which does not coincide with any that have been defined so far. Furthermore, it could help to further develop a life strategy dealing with the so-called "dwarf males".

## **KEYWORDS**

ecology, mosses, liverworts, life strategy, spores, reproduction

## OBSAH

ÚVOD .....	8
1 ŽIVOTNÍ STRATEGIE.....	9
1.1 Modely .....	9
1.2 Násilníci, tolerantní a průzkumníci .....	9
1.3 Násilníci, tolerantní, průzkumníci a pionýři.....	10
1.4 Teorie ostrovní biogeografie – počátek myšlenky r- a K- selekce.....	11
1.5 Model r- a K- selekce s multidimenzionálním pohledem.....	13
1.6 CSR – Ruderální, konkurenti a stres snášející .....	14
1.7 r-K strategie nebo CSR strategie? .....	16
1.8 Bet-hedging teorie .....	17
2 ZNAKY ŽIVOTNÍ STRATEGIE MECHOROSTŮ .....	18
2.1 První objevy a výzkumy života mechorostů .....	18
2.2 Obecná charakteristika znaků životní strategie mechorostů .....	19
2.3 Diverzita .....	20
2.3.1 Indexy rozmanitosti.....	20
2.3.2 Studie diverzity mechorostů.....	21
2.4 Reprodukce.....	22
2.4.1 Délka první reprodukce .....	25
2.4.2 Velikost a počet spor .....	26
2.4.2.1 Anizosporie .....	26
2.4.2.2 Pseudoanizosporie (nepravá anizosporie) .....	27
2.4.3 Klonování.....	28
2.4.4 Somatická mutace .....	30
2.5 Načasování fází .....	31
2.5.1 Epifyty.....	32
2.5.2 Optimalizace doby šíření.....	33
2.5.2.1 Jarní a podzimní disperze .....	33
2.5.2.2 Zimní disperze.....	34
2.5.3 Délka stádií.....	34
2.6 Délka života.....	35
3 SYSTÉM ŽIVOTNÍCH STRATEGIÍ MECHOROSTŮ .....	36
3.1 Fugitive strategy – krátkověké, kočovníci .....	37
3.2 Colonists (sensu stricto) – kolonisté s. str. ....	38
3.3 Colonists (ephemerals) – efemérní kolonisté .....	39

3.4	Colonists (pioneers) - pionýři.....	40
3.5	Annual Shuttle – roční člunkaři.....	41
3.6	Short-lived Shuttle – krátkověcí člunkaři.....	42
3.7	Perennial (Long-lived) Shuttle – trvalí člunkaři.....	43
3.8	Perennial stayers (competitive) – konkurenční trvalky .....	44
3.9	Perennial stayers (stress-tolerant) – trvalky stres snášející .....	45
3.10	Geophytes – geofyty.....	46
3.11	Dominants (bogs) – dominanti (rašeliniště) .....	47
	ZÁVĚR.....	50
	SEZNAM POUŽITÝCH ZDROJŮ.....	52
	SEZNAM OBRÁZKŮ .....	57

## ÚVOD

Člověk je od nepaměti spjat s přírodou a jeho touha poznání je takřikajíc bezedná. Na každém kroku se vlastně setkáváme s přírodou, ať už ji vidíme v podobě vzrostlého stromu před domem, květinou na pracovním stole, dotěrného hmyzu při posezení či při konzumaci chutné večeře. Myslíme si, že o ní víme téměř vše a že ji celou dokonale ovládáme, a přesto je pro nás často dosud v mnoha ohledech skutečně neznámá. Primárně řešíme vlastní život a tedy, co potřebujeme (resp. toho, co si myslíme, že potřebujeme) a nehledáme tam, kde máme pocit, že je již svět probádán. Jde hlavně o potravu či úkryt nad hlavou. I když správně tušíme, že vše se se vším spojuje, nepídíme se po tom, z čeho nemůžeme okamžitě profitovat. Víme, jak vypěstovat plodinu i pouhou okrasnou rostlinu, jak chovat zvířata pro lidskou potřebu či jak se chránit před parazity a dalšími organismy způsobující člověku onemocnění. Není však slechu ani vidu, že by se široká veřejná společnost zabývala prvními rostlinami na souši (mechorosty) a jejich ekologií, přesto že je tu velký ekologický a environmentální trend podpory naší přírody v posledních desetiletích.

Mechorosty tu byly dávno před námi a v téměř nezměněné podobě jsou zde stále. Odolaly největším výkyvům vývoje života na Zemi, tvoří základ nejen lesů, luk a hájů, ale hlavně efektivně pracují s naším nejcennějším zdrojem života – vodou. A proto je důležité je studovat a tím se o nich i více dozvědět. Co potřebuje mech k životu? Vyžadují všechny druhy stejné podmínky pro svůj růst a rozmnožování? Má nějaká vlastní specifika? Odpovědi na tyto otázky i mnohé další obsahuje moje bakalářská práce zabývající se životní strategií mechorostů.



# 1 ŽIVOTNÍ STRATEGIE

Životní strategií organismů lze pohlížet jako na systémy vzájemně se ovlivňujících, koadaptovaných znaků, mezi nimiž dochází ke kompromisům (Stearns, 1976). Je třeba rozlišovat mezi faktory odpovědnými za krátkodobou regulaci populací a faktory odpovědnými za dlouhodobou evoluci míry reprodukce a dalších aspektů životního cyklu (Hussell, 1972). Jedna z uznávaných definic říká, že jde o seskupení podobných nebo analogických genetických vlastností, které se mezi druhy nebo populacemi často opakují a způsobují jejich podobnost v ekologii (Grime, 1979). Později definováno jako komplex vlastností, který jedním konkrétním způsobem řeší určitou situaci a tím se organismy vyrovnávají s různými vlivy prostředí (Storch & Mihulka, 2000). Organismy tak mají vždy na výběr z několika možností, jak se vyrovnat s těmito vlivy prostředí a překážkami a právě ta selekce možností vytváří soubor vlastností vhodný pro určitou strategii.

## 1.1 Modely

Obecně bylo vytvořeno mnoho modelů, které se snaží popsat různé možné strategie. Všechny postupně vznikaly zejména ve dvacátém století. Zajímavé je upozornit na rozdílnost modelů západních a východních autorů. Například Ramenskyho (Ramensky, 1938) trojí klasifikace rostlin, která předznamenává práce Grimea (Grime, 1974, 1977, 1978). Takto jednoduché klasifikační systémy však nejsou přispěvateli všeobecně přijímány. Grubb (1998) totiž podrobně argumentuje proti používání takových modelů, požaduje mnohem kritičtější přístup k používání termínů jako stres, tolerance, dominance, disturbance a konkurence a vyzývá k tomu, aby se více pozornosti věnovalo faktorům, které umožňují koexistenci mezi rostlinami. Markovův příspěvek (Markov, 1985) o používání permanentních kvadrátů v Sovětském svazu otevírá západním vědcům užitečné okno do východního chápání ekologie. Většina sovětských příspěvků se zabývá cenotickým vyhledáváním populací ve stepním prostředí, ale zahrnuty jsou i západnější studie, od křídových pastvin v Nizozemsku po cedrové háje na jihovýchodě Spojených států. Ale i zde je hlavní důraz kladen na rozdíly v demografii v závislosti na stanovišti rostliny – cesty, seníky, duny, okraje cest, pastviny a podobně – takže středem zájmu zůstává společenstvo (Moore, 1986).

## 1.2 Násilníci, tolerantní a průzkumníci

Jedna z prvních myšlenek existence modelů životní strategie byla popsána roku 1938 Ramenským (Ramensky, 1938). Nepoužívá však pojem životní strategie, ale cenotyp (tedy

místo odpovídající určitému společenství organismů, se kterým tvoří ekosystém). Mluví se o třech hlavních cenotypech rostlin – tzv. násilníci, tolerantní a průzkumníci.

Rostliny typu v („násilníci“, „siláci“) lze obrazně přirovnat ke lvu: energicky se rozvíjejí, zmocňují se teritoria a drží ho pro sebe, potlačují a přehlášují soupeře energií vitální aktivity a plnosti využití environmentálních zdrojů (vysoká asimilační schopnost kořenů za těchto podmínek, bohaté silně stínící listy, atd.). Takové jsou velmi četné rostliny, zejména na příznivých, mezofilních stanovištích.

Rostliny typu P („tolerantní“, „trpěliví“, často „mrazuvzdorní“) jsou přirovnávány k velbloudovi: V boji o přežití neberou energii svou nadměrnou životní aktivitou a růstem, ale bojují svou odolností vůči extrémním, drsným podmínkám, trvalým nebo dočasným, jako je například zasolování, kyselé reakce půd, náhlá proměnlivost vlhkosti. V mezofilních biotopech se často vyvíjejí úspěšně, ale v přírodě je vytlačují rostliny první skupiny (násilníci). Příkladem může posloužit: borovice lesní, vyskytuje se v písčích, rašeliništích a křídových svazích, dále rákos, které dominuje slanským, v blízkosti břehů se silnými vlnami, ve stepních oblastech (s blízkou podzemní vodou), v podmínkách pozdních a dlouhotrvajících záplav, tedy v záplavových územích.

Rostliny typu E („průzkumníci“, „performerí“), obrazně podobní šakalům, mají velmi nízkou konkurenční sílu, ale jsou schopny velmi rychle obsadit volná území a zaplnit mezery mezi silnějšími rostlinami. Stejně snadno je nahradí ti druzí. Je zřejmé, že průzkumné oblasti dosahují převahy v podmínkách více či méně zmenšené konkurence (odtoky v roklích, pozdě obnažené břehy, mělčiny, atd.). Na jedné straně jsou to letničky, které se obnovují semeny a výtrusy, a na druhé straně je tu mnoho vegetativně pohyblivých trvalek, plazivých, s plazivými oddenky, kořenovými výmladky (*Heleocharis*, *Polygonum amphibium*, atd.). Vysoká početnost známých průzkumníků naznačuje rušivou nebo pionýrskou povahu travního porostu a sníženou konkurenci (Ramensky, 1938).

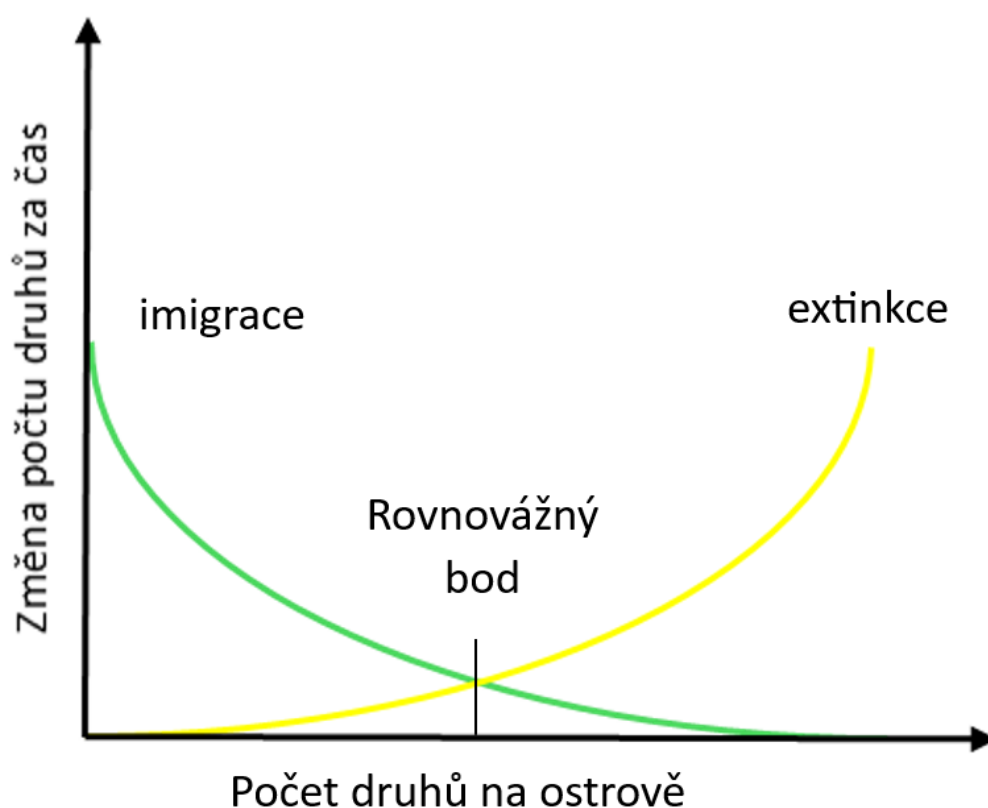
### **1.3 Násilníci, tolerantní, průzkumníci a pionýři**

Rabotnov (1985) píše o dynamice cenotických populací rostlin. Ta je definována jako souhrn jedinců určitého druhu v rámci rostlinného společenstva (fytocenózy) a je to pojem, k němuž dospěl sám Rabotnov (zakladatel sovětské cenotické populační biologie rostlin) jako výsledek myšlenkového rozčlenění vegetace na její vzájemně působící složky. Jedním z důsledků tohoto způsobu pohledu na populační biologii je potřeba zkoumat demografii mnoha různých druhů současně; detailní analýza jednoho druhu má izolovaně malou hodnotu.

To pak nevyhnutelně vede k méně přesným a čitelným závěrům, ale také to podporuje tendenci klasifikovat rostliny podle jejich interakčních strategií jako prostředku ke zjednodušení popisu společenstva. Rabotnov tak vycházel ze studií svého předchůdce Ramenskyho (Ramensky, 1938) s tím, že přidal novou kategorii – pionýři, kteří jsou schopni kolonializovat nový, pro jiné druhy zatím nevhodný, substrát (Rabotnov, 1975).

#### 1.4 Teorie ostrovní biogeografie – počátek myšlenky r- a K- selekce

Na západě výše zmíněné modely nevyvolaly velkou odezvu, a tak prostor dostaly myšlenky r- a K- selekce. MacArthur a Wilson (MacArthur & Wilson, 1967) v šedesátých letech představili tzv. „teorii ostrovní biogeografie“, ve které je popsán vztah druh – izolace, který byl zpočátku vyvinut výhradně pro ostrovy. Zdůrazněny jsou dva klíčové „ostrovní“ rysy: rozloha a izolace. Dle autorů této studie druhové bohatství (počet druhů) roste s rozlohou ostrova, ale klesá s izolací (vzdáleností od pevniny nebo jiných ostrovů). Teorie rovnovážné ostrovní biogeografie navíc uvažuje jak o míře imigrace (I), tak o míře vymírání (E), které jsou v určitém bodě vyrovnané (viz Obr. 1).



**Obr. 1** Teorie ostrovní biogeografie – imigrace a extinkce. Překresleno z práce (MacArthur & Wilson, 1967).

Proto lze považovat obecnou teorii ostrovní biogeografie za dvě související složky: kombinovaný vliv rozlohy a izolace a rovnováha mezi I a E. Teorie předpokládá, že v daném čase je druhové bohatství na ostrově stabilní, a aby se nový druh mohl kolonizovat jako přistěhovalec, musí existující (rezidentní) druh lokálně vyhynout v důsledku konkurence s jinými druhy o niku a zdroje.

Dnes je tedy otázkou, zda po všech dopadech působení člověka (např. využívání půdy/cestování) a s tím spojených invazí druhů na většinu světových ostrovů, platí teorie ostrovní biogeografie stále. A pokud ano, do jaké míry a pro které skupiny druhů (původní druhy, druhy zavlečené člověkem, které nepochybně v mnoha ohledech ovlivňují původní druhy, a nebo všechny druhy dohromady, to jest skutečná druhová rozmanitost na ostrově) (Guo, 2015).

Teorie byla lépe upřesněna a stanovena jako  $r$ - a  $K$ - strategie s popsáním kontinuem mezi těmito dvěma extrémy (Gadgil & Solbrig, 1972; Pianka, 1970). Strategie  $r$ - je pravděpodobně krátkověká, přizpůsobená narušeným nebo ruderálním (polním a pustým) stanovištím, kde je nutné rychle dorazit na místo a dospět dříve, než se stanoviště změní. Naproti tomu  $K$ -selektovaný druh se vyznačuje pomalým růstem, pozdním rozmnožováním, malým počtem velkých potomků a efektivním využíváním půdy a zdrojů.  $K$ -stratég se tak optimalizuje pro vysokou populaci a hustotu při únosné kapacitě prostředí, jež je popsáno v logistickém populačním modelu (Shepherd & Stojkov, 2007).  $K$ -stratég pravděpodobně poroste tam, kde je prostředí stabilnější, a může být dlouhověký, nakonec tak může populace dosáhnout značné velikosti (včetně pokrývnosti). U  $K$ -strategie je pravděpodobnější, že bude záviset na nepohlavním rozmnožování jako jsou oddenky a vytrvalý habitus, zatímco  $r$ -strategie se spíše spoléhá na semena nebo výtrusy a na jednoletý habitus s možností dalšího šíření.  $K$ -stratégové jsou tedy spíše konkurenti;  $r$ -stratégové mají tendenci být oportunisty, ale ne konkurenty.

U  $r$ -stratéga je pravděpodobnější, že uspěje na nestabilních, narušených lokalitách (někdy je to průkopník, jindy průzkumník), zatímco u stratéga typu  $K$ - je pravděpodobnější, že se bude pohybovat a prospívat na stabilnějších a předvídatelnějších stanovištích (tzv. trpělivý nebo tolerantní druh a někdy i násilník nebo agresivní druh).

Strategii  $r$ - lze srovnat s  $r$  (vnitřní rychlostí růstu), důležitým parametrem stability populace. Aplikace předpokladů stabilní populace mohou být organizovány podle množství informací, které využívají. Pravděpodobně nejjednodušší možné aplikace nastanou, když jediným použitým parametrem je právě vnitřní růstová rychlost –  $r$ . Pak můžeme odhadnout

velikost populace v přechodném čase. Toto se často používá, když populace není stabilní nebo při absenci lepších informací (Wright, 2015).

## 1.5 Model r– a K– selekce s multidimenzionálním pohledem

Pohled na model r– a K– selekce z více úhlů prostředí nám popisují Wilbur et al. (1974) a Wilbur (1976). Vysvětlují, že životní strategie se skládá z několika prvků. Mezi ně zejména patří:

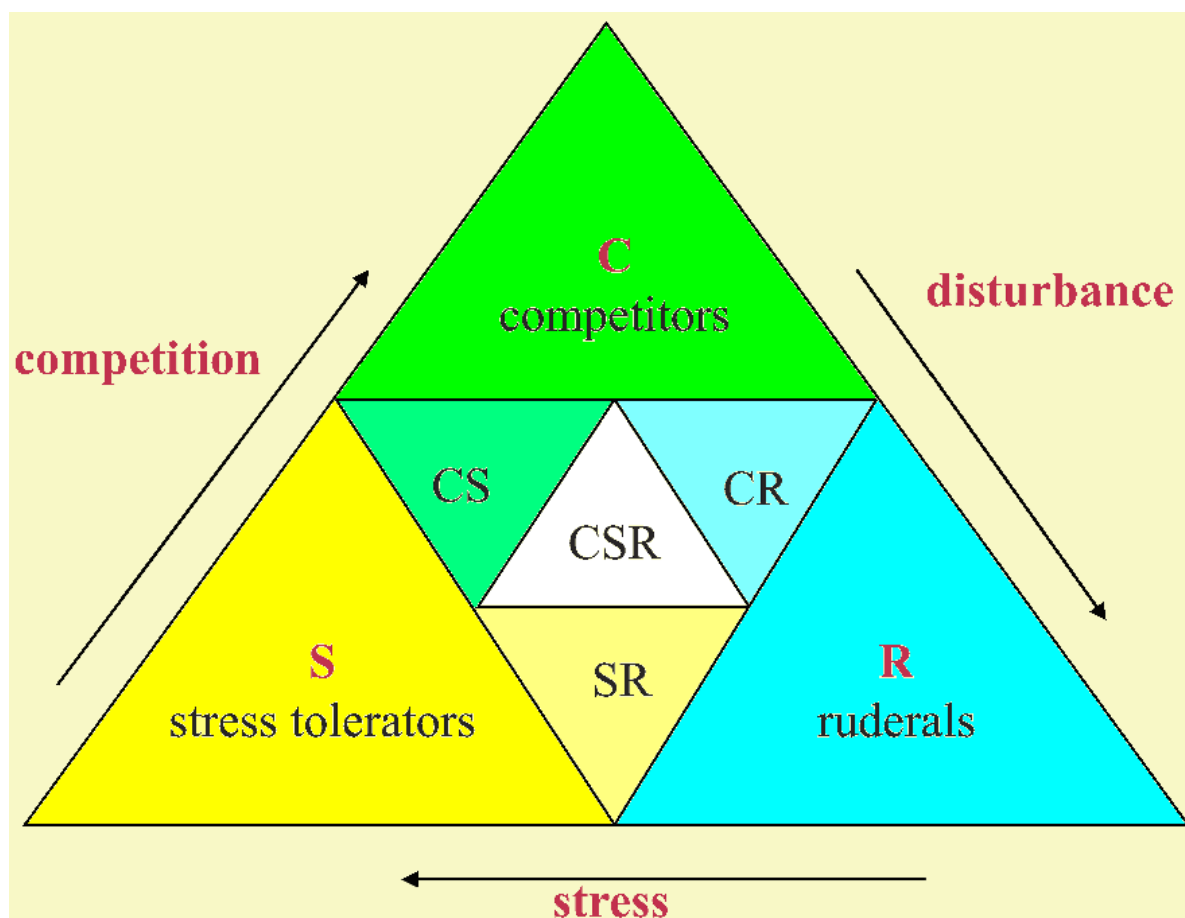
1. Úmrtnost mláďat a dospělých jedinců
2. Věk při první reprodukci
3. Délka reprodukčního života
4. Plodnost, včetně počtu vajíček, který zase závisí na velikosti a nutriční kvalitě vajíček a na četnosti snůšek, a plodnost jako podíl samic, které se v určitém období skutečně rozmnožují
5. Regrese plodnosti a věku
6. Stupeň rodičovské péče, který zahrnuje jakoukoli rodičovskou aktivitu zvyšující přežití vajíček nebo mláďat
7. Reprodukční úsilí, což je alokace zdrojů na jakoukoli reprodukční aktivitu na rozdíl od růstu, udržování tkání, úniku před predátory, výroby jedů a produkce metabolického tepla.

Vyzývají tak k myšlenkám, že koncepty r– a K– selekce byly formulovány v termínech selekce v expandujících versus přeplněných populacích, jež byly rozšířeny. Například populace může být stabilní, ale pod úrovní K, pokud je regulována predátory. Pokud však takovou populaci nazveme r– stratémem, má takové pojmenování jen malou vypovídací hodnotu pro jeho vývoj životní historie, protože existuje několik možných strategií pro takový organismus. Na druhou stranu neexistuje ani větší vysvětlující faktor pro K– stratéga (velikost populace je v tomto případě stanovena spíše predátory než zdroji). V obou případech získáváme lehké zjednodušení na úkor skutečného porozumění selekčním tlakům, které se projevují v souvislosti se selekcí odpovědných za evoluci určitého souboru znaků životní historie. Charakteristiky životní historie, jako je časná dospělost, vysoká plodnost a krátká generační doba, by jistě vedly k vysokým hodnotám  $r$  pro druhy s těmito charakteristikami, pokud by žily v neomezeném prostředí. Taková úvaha je základem pro jejich označení jako r– stratégy. Je však přinejmenším zvláštní obrátit logiku a tvrdit, že relativně neomezující prostředí jsou

primárním selekčním tlakem zodpovědným za tyto znaky životní historie. Například považovat opožděnou dospělost za K- charakteristiku, aniž bychom ve skutečnosti prokázali, že omezení zdrojů bylo významné pro evoluci, může být velmi zavádějící. Wilbur et al. (1974) a Wilbur (1976) ukazují ve svých příkladech, že opožděná zralost se může vyvíjet i v jiných souvislostech, než je omezení zdrojů. Místo vymýšlení nových termínů zůstává pro evoluční teorii výzvou specifikovat počet dimenzí, které jsou nezbytné a dostačující pro vysvětlení evolučních procesů, které vedly k pozorované rozmanitosti životních historií rostlin a živočichů. Zohlednění mnoha environmentálních dimenzí se proto jeví jako nezbytné pro úplné pochopení evoluce životních strategií.

## 1.6 CSR – Ruderální, konkurenti a stres snášející

Grime (1974, 1977, 1978) ve svých dílech představuje trojúhelníkový model CSR strategie (viz Obr. 2), kde se snaží vysvětlit, že úspěšný život závisí na tom, jak daná populace dokáže reagovat na změny prostředí, které danou populaci omezují či ohrožují. Jinými slovy zaměřil se na faktory, které ovlivňují tvorbu biomasy a jak dokáží tyto populace pracovat se stresem.



**Obr. 2** Grimeův trojúhelníkový model s příklady. Převzato z práce (Tsuyuzaki, 2021).

Narušování neboli disturbance, tvorby biomasy je způsobené činností herbivorů, patogenů, lidí (např. kosení, pasení, orba, sešlap) či projev dalších jevů, mezi které patří eroze půdy, vítr, záplavy, sucho, požáry, mráz, atd. Pojmem stres rozumíme nadměrnou zátěž, výkyvy podmínek od normy, které tak organismus přetěžují. Každá populace na tyto výkyvy reaguje dle svých schopností. Tomuto stresu jsou vystavovány při omezujícím zisku živin. Jedná se tak o nadměrné nebo naopak příliš nízké teploty, nedostatek vody, světelného záření či dostupnosti minerálů, a také nevhodné půdní prostředí. Na základě těchto úvah lze vytvořit tabulku (viz Obr. 3), kde lze stanovit 4 možné kombinace těchto faktorů. Těmi jsou nízký stres a nízká disturbance, nízký stres a vysoká disturbance, vysoký stres a nízká disturbance a vysoký stres a vysoká disturbance. Pro každou variantu lze definovat jednu z níže popsaných skupin, kromě té poslední zmiňované, kdy rostliny při vysokém stresu a vysoké disturbanci nemohou jednoduše trvale žít a růst. Pokud jsou rostliny vystavovány vysokému stresu, nelze jednoduše očekávat, že odolají i vysoké disturbanci. Nepříznivější kombinace faktorů – nízký stres a nízká disturbance – nám dávají možnost vzniku třetímu faktoru, a tím je konkurence. Jelikož je tato kombinace nejvhodnější pro většinu populací, je třeba počítat i s mírou konkurenceschopnosti. Především v momentě, kdy určitý zdroj látek či prostor pro růst jsou omezené. To pak vyvolává efekt „boj o přežití“.

	Stres nízký	Stres vysoký
Disturbance nízká	Konkurenti	Stres snášející
Disturbance vysoká	Ruderální	x

**Obr. 3** Kombinace faktorů – stres a disturbance. Přepřacováno z práce (Glime, 2007).

KONKURENTI jsou rostliny, které využívají všechny zdroje, které mohou získat. Rostou do výšky a do šířky, aby zaujaly co největší prostor a aby se tím zbavily další konkurence. Jejich stavba těla je velice členěná a hustá, aby čerpaly co nejvíce složek z okolního prostředí (záření a živiny z půdy, vody i okolního vzduchu). Důležitá je i tvorba velkých listů, které po čase opadají. Mají tak schopnost maximalizovat využívání zdrojů výživy ve chvíli, kdy rostlina potřebuje růst. Na tvorbě semen se podílí krátce během roku. Na stres reagují tak, že nadměrně produkují podzemní části těla. Zároveň tvoří velké množství odumřelých tkání. Obvykle jsou tyto stálíce vytrvalé povahy a rostou tam, kde je stres a rušení nulové.

STRES SNÁŠEJÍCÍ jsou rostliny, které jsou přizpůsobené k tomu, aby si zajistili přežití, když se objeví stres a zhorší se celkové životní podmínky. Jsou schopny tvořit biomasu do té míry, než tato tvorba není dále narušována. Růst je pomalý a obecně je produkce malá. Obvykle jsou vytrvalé a jejich kvetení ze semen může trvat mnoho let. Roční investice do semen je tak velice krátká, a proto se často rozmnožují vegetativně. Listy jsou malé, neopadavé, stálezelené, často jsou to jehlice anebo sukulentní listy. Díky tomu jsou aktivní v průběhu celého roku, kdy si tak protahují zisk slunečního záření a živin s tím souvisejících. Trochu si pomocí tohoto chování kompenzují již zmíněnou nízkou produkci. Jejich „ohebnost“ je nízká, a to zejména to s ohledem na proudění větru.

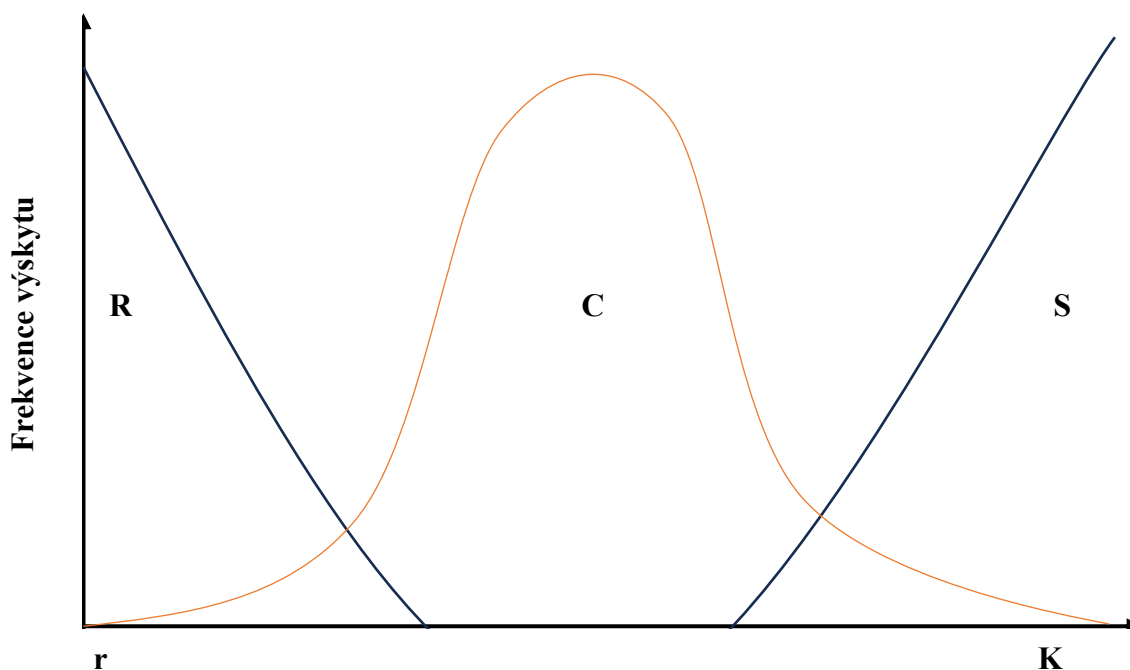
RUDERÁLNÍ rostliny jsou krátkověké jednoleté nebo dvouleté, které jsou často vystaveny nějakému typu narušení, což vyselektovalo rostliny, které v krátkém časovém úseku vytvářejí semena. Vytvářejí tak vysokou produkci semen s rychlou klíčivostí. Biomasa se vytváří velice rychle. Velká část roční produkce je věnována právě tvorbě semen a plodů, což je činí úspěšnou formou přežití. Množství odumřelé biomasy je velice malé. Tato strategie je optimální pro stanoviště, jež obsahují dostatečné množství vody a živin, stres je zde nízký a nadzemní části rostlin jsou narušovány, často mechanicky, čímž vzniká prostor pro další osídlování (Slavíková, 1986).

Otázkou jen je situace, když je extrémní sucho, jedná se o narušení pro konkurenty, ale stres pro stres snášející rostliny. Kde potom existuje limitní bod, kde je například nedostatek vody pokládán za stres a kde už je považovaný za narušení?

## 1.7 r-K strategie nebo CSR strategie?

Grime (1977) si při srovnávání těchto dvou myšlenkových konceptů všiml určité spojitosti a rozhodl se je zobrazit v grafu (viz Obr. 4). r-stratégy zařadil mezi ruderální populace, které čerpají výhody narušených prostředí. K-stratégy přiřadil ke stresu snášejícím populacím, které jsou schopná přežít suchá nebo chladná období jako skutečné rostliny, myšleno ne ve formě stádiích např. semen, ale jako vytrvalé rostliny. A právě mezi tyto dvě strategie vsadil konkurenty.





**Obr. 4** Frekvence výskytu ruderalních (R), konkurentů (C) a stresu snášejících (S). Překresleno z práce (Grime, 1977).

## 1.8 Bet-hedging teorie

Bet-hedging teorie nám vysvětluje jak dlouhodobě uspět v prostředí, ab se zabránilo větším životních výkyvů v kratších meziodbích. Slovní překlad bet-hedging vychází z anglické terminologie u sázení. Jde o to, že je třeba umět kvalitně sázet, ale ne na jistotu s malým ziskem, avšak krýt si své vlastní sázky jinou další sázkou. Lze to uvést na příkladu, kdy si před začátkem sezóny např. hokejové vsadíte na nového mistra ligy. Budete sledovat kurz a pokud ke konci sezóny se dá již lépe odhadnout výsledek, vsadíte si na jistotu, ale musíte si vsadit minimálně dvakrát tolik, tak aby se stáhla případná ztráta první sázky. To se dá využít v případě, kdy se prvotní sázka nevyvine dobře, tak se vsadí na soupeře, který v té době již má jiný kurz. V případě výhry či prohry prvního či druhého lze ve finále vyhrát peníze, protože jedna ze sázek pokryje ztrátu té druhé a ještě cosi zbyde. Není to však pravidlem, jde o riziko. Toho stejného si všiml Olfsson (2009).

Olfsson (2009) nám popisuje stav, kdy v prostředí, které se mění a nedá se předvídat, např. některé roky trpí suchem a jiné vydatnými dešti, by se tak jedinci dané populace neměli příliš adaptovat na konkrétní podmínky daného prostředí. Ukázat to lze na jedinci specializovaném na suché období, kdy si díky tomu udrží vysokou kondici. Lze je definovat jako fitness, bohužel na vlhká léta nebude přizpůsoben a jeho fitness tak velice klesne. Jedinec bez cílené

specializace, nebude mít vysoké fitness ani ve vlhkém období a v období sucha, za to však se vyhne výkyvům. V průměru na tom specialista může být lépe, když je vysoce vysoká fitness např. V suchu, ale dlouhodobě by vítězil jedinec bez specializace, který investuje průběžně, v řeči bankovní bychom řekli, že skvěle diverzifikuje. V zásadě se porovnávají dva principy. Konzervativní sázení na jistotu, tedy vždy stejná strategie málo riziková, anebo diverzifikované sázení bet-hedging, kdy se tomu říká, ať nedává všechna vejce do jednoho košíku, u nás spíš známe, ať se nehází všechno do jednoho pytle. Jedinec tak investuje do několika strategií najednou, s nízkými rozdíly v celkové úspěšnosti.

## **2 ZNAKY ŽIVOTNÍ STRATEGIE MECHOROSTŮ**

Tato kapitola se zabývá pohledem na vývoj myšlenek životní strategie mechorostů a formulování jednotlivých důležitých charakteristických znaků této strategie. Na základě vývoje těchto myšlenek mohl být posléze sestaven ucelenější systém, definující specifické jednotlivé životní strategie mechorostů.

### **2.1 První objevy a výzkumy života mechorostů**

Životní strategie mechorostů nám byla dlouho neznámou kapitolou, málo probádanou oblastí bezcévných rostlin. První zmínky o životě mechorostů máme z druhé poloviny 19. století. Výzkumy se zabývaly určováním stáří mechorostů, délce jejich života, na základě pozorování pravidelnosti přírůstku stonku. Tato pravidelnost vytváří osy různých řádů, z nichž každý je charakterizován rokem růstu. Tyto vlastnosti jsou charakteristické pro jednotlivé druhy (Reichard, 1860). Až o sto let později se objevují další výzkumy zabývající se detailně procesy růstu a rozmnožování.

Za zmínku stojí první bádání po mechorostech a játrovkách ve státě New York v USA. Probíhalo v letech 1830 až 1910 a zapojilo se do něj přes 40 vědců. Již roku 1866 popsali více než 300 zástupců těchto skupin. Byli to zejména nadšenci ve sběru vzorků, jejich stávající profese byly často jiného zaměření a toto byl jejich koníček. v krátkosti Leo Lesquereux byl původně paleobotanik, Thomas Potts byl lékárník, DeWitt Clinton byl soudce, George Best, Elliot C. Howe and Smith Ely Jelilf byli fyzici, Orator Cook byl agent pro Státní kolonizační společnost Libérie a Anna Murray Vail byla první knihovnicí Botanické zahrady v New Yorku. Ta právě roku 1906 předala brooklynskému Institutu Umění a Věd přes 20 000 vzorků mechů a lišejníků a poté publikovala své výsledky v *The Bryologist* (Slack, 1977).

## 2.2 Obecná charakteristika znaků životní strategie mechorostů

Mechorosty mají jednu velkou výhodu, jsou schopny efektivně reagovat na klimatické jevy, neboť obecně je jejich životní cyklus krátký a pomocí spor se rychle šíří do okolí. Na základě této myšlenky lze pracovat s názorem, že v případě velké ekologické krize či katastrofy mechorosty přečkají tento nevhodný a likvidační stav pro ostatní rostliny, zejména díky sporám, a při navrácení vhodných podmínek pro prostředí zajistí základ pro rozvoj společenství organismů (Frahm & Klaus, 2001). Pro mechorosty je charakteristické, stejně jako u ostatních rostlin, že rozmnožování úzce souvisí s rozptýlením organismů daného druhu. Na základě toho je pro mechorosty podstatné, aby byly schopny se rozmnožovat nepohlavně, tj. vytvářet nové nezávislé jedince. Reprodukce tak umožňuje i osídlení nového stanoviště, zatímco růst vede k množení buněk téhož jedince za účelem zvětšení těla jedince. Ovšem právě samotný růst může opakovaně docílit reprodukce. To je například stav, kdy dochází k zvětvení rostliny a následně se tyto větve rozdělí a vzniknou tak samostatné organismy (Söderström, 1994). To potvrdil Herben (1994), jenž zjistil že mezi britskými biotopy mají krátkodobá stanoviště (dřevo, kůra, zemědělská půda, hnůj) nejvyšší stupeň reprodukce pomocí propagulí (tj. vegetativními prostředky). Dále upozornil, že dostupnost stanovišť se pohybuje od několika týdnů až po tak dlouhá období, že se jeví jako stabilní. Populační struktura a časoprostorová dynamika budou proto důležitým aspektem dlouhodobého přežívání druhu v místní lokalitě nebo v regionu. Časoprostorová dynamika mechorostů probíhá na (přínejmenším) dvou úrovních: na úrovni plošky (Cizek et al., 2005) a na úrovni celé krajiny. Tyto myšlenky potvrzuje i Hedenäs et al. (1989), kde uvádějí, že populace mechorostů jsou v několika měřítkách rozmístěny nerovnoměrně a většina druhů žije na substrátech, které existují pouze krátkodobě. Populace může růst dvěma způsoby. Za prvé, jednotlivé výhonky se mohou zvětšovat. Zadruhé, z nějakého druhu rozmnožovacího materiálu může být založeno více výhonů. Často dochází k oběma procesům současně. Vzhledem k tomu, že mnoho diaspor, jak pohlavních, tak nepohlavních, se ukládá v blízkosti zdroje, zdá se být rozumné předpokládat, že se na zvyšování počtu výhonů, a tím i růstu populací, podílí rozmnožování. Důležité je upozornit, že na dynamiku uvnitř plošky mají vliv faktory, jako je průměrná doba trvání a velikost populace (Herben et al., 1991). To je oblast, která dosud nebyla plně prozkoumána. V regionálním měřítku mohou být populace rozmístěny v regionu jako jednotlivé plošky, které jsou dostatečně velké na to, aby čelily jen omezenému ohrožení stochastickým vymíráním. Případně mohou být rozděleny do několika malých populací, které společně fungují jako metapopulace s častým vymíráním, po němž následuje rekolonizace z blízkých populací (Söderström, 1990). Bylo by přínosné hlouběji zvážit strukturu stanovišť

na této úrovni. Teorie metapopulací a související studie však naznačují, že struktura stanoviště může hrát roli při přežívání dynamických populací. Zdá se, že nejdůležitějšími časoprostorovými populačními procesy na úrovni mezi populacemi jsou rozptyl a usazování.

V následujících podkapitolách budou stručně probrány znaky, jako jsou rozmnožování, délka života a úmrtnosti. Další důležitý aspekt životní strategie mechorostů vysvětluje načasování a regulace jednotlivých fází životního cyklu. Do něho spadá několik jasně charakteristických stádií. k pohlavnímu rozmnožování patří spora, protonema, pupeny a plně vyvinutý gametofor, gametangia a sporofyt. k nepohlavnímu rozmnožování patří diaspora, protonema (často, ale ne nutně) a plně vyvinutý gametofyt (During, 1979).

## 2.3 Diverzita

Většinu studií diverzity v minulosti dříve provedli zoologové s evolučním zaměřením, kteří se zajímali o konkurenci mezi druhy. Tradičně byl kladen důraz na druhy, i když význam byl přikládán také objasnění společenstev. Rostlinní ekologové se zajímají o vztahy mezi vegetací a prostředím, strukturu a sukcesí, což je soubor několika parametrů. Kromě genetických nebo druhových rozmanitostí jsou to i rozdíly v ekologické adaptaci v podobě morfologických, fyziologických a behaviorálních nebo funkčních vlastností druhů, což zahrnuje např. míra snášenlivosti stínu, odolnost vůči požárům, fenologie, celkové postavení v společenstvu. Tyto rozdíly jsou měřeny a poskytují netaxonomický základ diverzity. Ačkoli se tradičně tyto měření uplatňují u druhů, míry rozmanitosti a vyrovnanosti jsou použitelné pro všechny formy rozmanitosti.

Dominance vyjadřuje důležitost nebo úspěšnost druhu. Na rozdíl od diverzity se zaměřuje spíše na druh než na společenstvo jako takové. Vzhledem k tomu, že dominanty zastíňují ostatní v masovém a biologickém měřítku zejména v lesních společenstvech, je třeba se zabývat povahou a funkcí podřízených druhů, která je silně ovlivněna. Kromě toho je struktura a diverzita společenstva určována povahou dominant (Auclair & Goff, 1971).

### 2.3.1 Indexy rozmanitosti

Druhová rozmanitost je využívána pro dva různé typy měření. První typ, který měří druhové bohatství, se někdy nazývá index variability. Je to v podstatě založeno na počtu druhů na plochu, popisováno symbolem  $S$ . Druhý typ indexu zahrnuje složku vyrovnanosti v tom smyslu, že relativní početnosti druhů ve vzorku jsou zahrnuty do těchto měr. Nejčastěji používaný z nich přišel původně z teorie informace. Propojila se tak diverzita v biologickém a

informačním kontextu. Samotné indexy však byly použity ve studiích s mnoha druhy organismů jako empirická měřítka druhového bohatství a relativní hojnosti druhů. Při takovém použití je míra typu informační teorie považována za smysluplnější index, když je používán jako srovnávací statistika v rámci taxonomicky vymezených skupin (Slack, 1977).

Druhý index je nejčastěji používaný ekology, a proto nejužitečnější jako srovnávací statistika při druhové rozmanitosti je Shannonův vzorec (Burks et al., 1951; Shannon et al., 1950):

$$H' = -\sum p_i \ln p_i$$

kde  $p_i$  je podíl zastoupených  $i$  druhů. Bylo rozebráno použití a zneužití tohoto a podobných indexů pro různé typy biologických sbírek. Použití této formy Shannonova indexu je oprávněné z hlediska metod odběru vzorků použitých a testovaných ve studiích.

### 2.3.2 Studie diverzity mechorostů

První ucelené studie (Breisch, 1969; France & Lemon, 1963; Holway et al., 1969; Nicholson & Scott, 1969; Scott & Holway, 1969; Scott & Nicholson, 1969) proběhly v 60. letech v oblasti Adirondack, stát New York.

Z těchto studií bylo stanoveno několik závěrů. Čím byl větší rozsah nadmořských výšek, tím se zvyšovala diverzita mechorostů. Zdůvodněno to bylo tím, že se změnou nadmořské výšky se mění i druhové složení mechorostů, a proto se mění i typ lesa. Nadmořská výška měnila množství i samotnou pravděpodobnost výskytu druhu. Druhové složení v listnatém lese bylo obdobné v oblastech jedné hory i druhé a i oblastí mezi nimi, obdobně v nižším rozsahu to popisovalo i jehličnatý les. Výrazně rozdílné byly arкто-alpínské lesy a jehličnaté lesy, mezi nimi se našla maximálně zanedbatelná shoda mezi jednotlivými společenstvy mechorostů.

Zdá se, že diverzita měřená pomocí  $S$  nebo  $H'$  vykazuje podél gradientu nadmořské výšky odlišné vzorce pro každou ze studovaných skupin rostlin, a to pro mechorosty, stromy, keře, semenáčky stromů a bylinné cévnaté rostliny. Za zmínku stojí také to, že  $S$  a  $H'$  vykazovaly poněkud odlišné vzorce pro každou jednotlivou skupinu. u mechorostů se  $H'$  měnila jen velmi málo až do nadmořské výšky 1100 m. Zdá se, že vysoko položené kvadráty s balzámovou jedlí s pozdní sněhovou pokrývkou vykazovaly nejvyšší diverzitu ( $S$  i  $H'$ ), a to především díky nárůstu počtu druhů jätrovek. Za zmínku stojí, že průměrný i maximální počet druhů mechorostů na kvadrát byl podobný pro listnatý a smrko-jedlový les, ale nižší v arкто-alpínských kvadrátech. Zdá se, že druhová bohatost byla vyšší v jehličnatém než v listnatém

lese a nejnižší v arкто-alpinských vrcholových kvadrátech, ačkoli některé druhy jsou omezeny na tuto nadmořskou výšku. V listnatém lese ve výšce 490 m byly hodnoty indexů  $s$  a  $H'$  přibližně stejné pro mechorosty i pro všechny cévnaté rostliny dohromady; ve všech ostatních výškách byla diverzita mechorostů vyšší než diverzita cévnatých rostlin.

Míra rovnoměrnosti použitá při tomto bádání je definována výrazem  $J' = H'/H'max$ , kde  $H'max = \ln S$ . Tuto definici a vztah popsal Pielou (1966) a použil  $H'/H'max$  k měření rovnoměrnosti rozložení početnosti druhů a následně Tramer (1969) nazval tuto  $H'/H'max$  rovnoměrností rozložení početnosti druhů jako  $J'$ . Tento index  $J'$  není založen na žádném hypotetickém ekologickém maximu pro rovnoměrnost a má další výhodu, že je nejpoužívanějším měřítkem, proto lze porovnávat s jinými výzkumy.  $H'max$  představuje maximální možnou rovnoměrnost diverzity pro daný počet druhů ( $S$ ); tj. hodnotu  $H'$ , pokud by všechny druhy byly stejně početné.

Je pozoruhodné, že složka diverzity rovnoměrnosti ( $J'$ ) se značně lišila. V některých případech měla extrémní dominance jednoho druhu za následek velmi nízké hodnoty  $J'$  a nižší hodnoty  $H'$ . Za zmínku stojí také to, že většina hodnot  $J'$  byla nižší než hodnoty uváděné jinými badateli např. pro ptáky či cévnaté rostliny. Dále se zdá, že diverzita nekorelovala s pokryvností mechorostů, což je dlouhodobý parametr produktivity, v celém výškovém rozpětí. Také existuje určitý náznak, podložený výsledky Kenrose (Slack, 1971), že v oblasti listnatého lesa je  $H'$  pozitivně korelována s celkovým procentem pokryvnosti mechorostů. Byl zjištěn inverzní vztah mezi diverzitou keřů a stromů a diverzitou mechorostů, což naznačuje interakci mezi těmito skupinami rostlin. Zdá se, že byla studována i kompetiční interakce mezi mechem trávnick Schreberovým *Pleurozium schreberi* a bylinným druhem šťavele *Oxalis montana*. Autory jsou Carl George, Robert Carlson se svými studenty, kteří svá data nepublikovali. Dostala se k nim Nancy Guttmann Slack, která je využila ve své práci (Slack, 1971).

## 2.4 Reprodukce

Pohlavní rozmnožování je zásadní způsob reprodukce pro cévnaté rostliny a živočichy. To neplatí pro mechorosty; pro ně jde o vedlejší možnost se rozmnožovat. u mechorostů je však pohlavní rozmnožování omezené, protože více než 50 % mechorostů je jednopohlavních, což vede k samooplození a vylučuje genetické rekombinace. Například v jednom výzkumu se ukázalo, že ze 690 druhů mechorostů v Anglii tvoří pravidelně sporofyt jen asi 50 % a u 18 % nebyl sporofyt nikdy nalezen. Celosvětově jsou u 4 % druhů sporofyty dosud neznámé. Lze tedy konstatovat, že asexuální rozmnožování a tvorba nepohlavních diaspor je u mechorostů

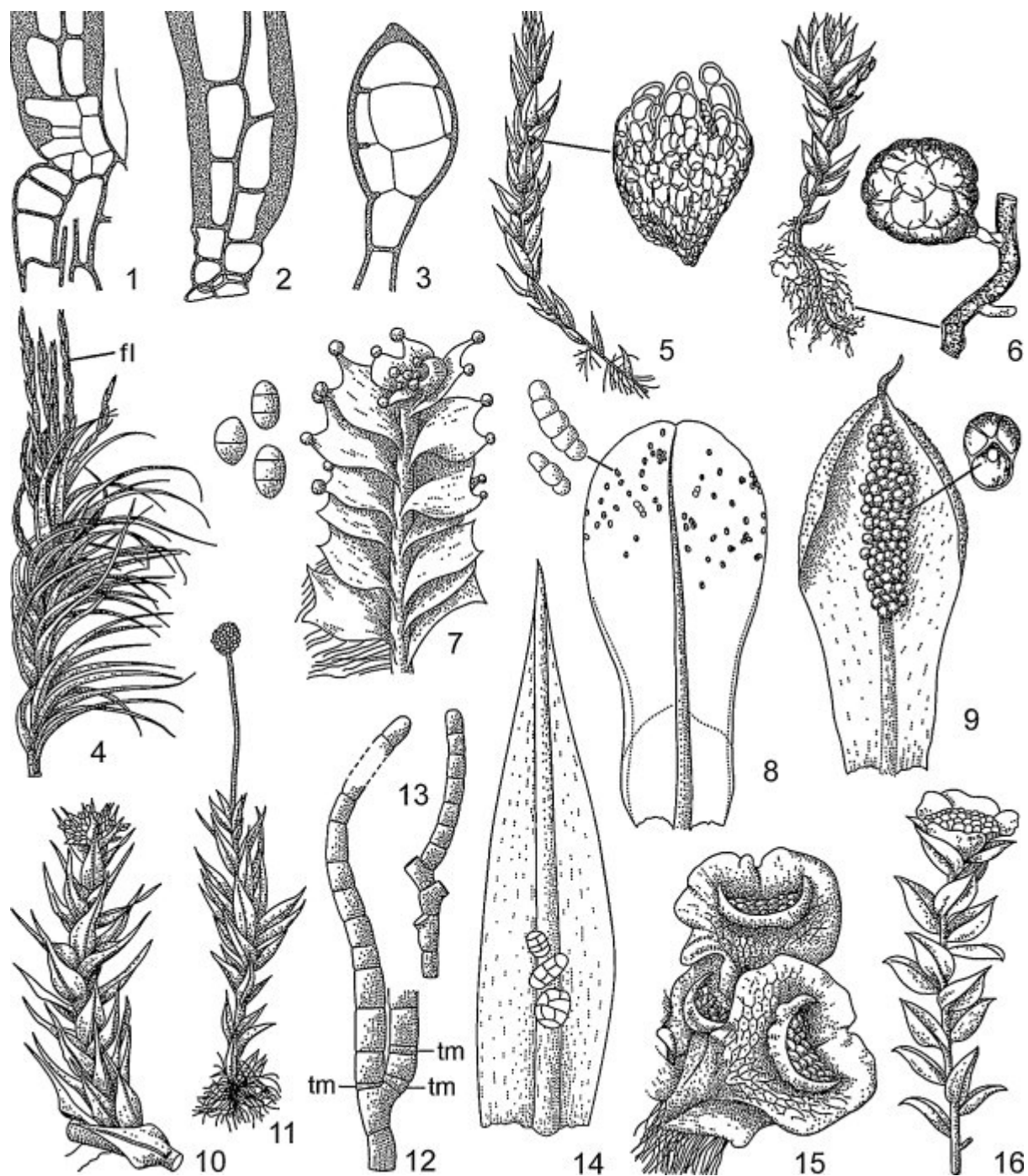
pozoruhodnou a rozšířenou vlastností. Téměř u žádné jiné skupiny rostlin není nepohlavní rozmnožování tak důležité jako u mechorostů (Longton & Miles, 1982).

Mechorosty mají specializované asexuální reprodukční struktury (viz Obr.5) mezi ně se dle Imura (1994) řadí vegetativní diaspory, které mají apikální buňku a mohou vyrůstat přímo v nový výhonek, pokud dojde k reaktivaci apikální buňky, a gemy, což jsou vegetativní diaspory bez apikální buňky a tvorba prvoklíčku předchází vznik výhonku.

Mezi vegetativní diaspory s apikální buňkou patří opadavé vrcholky výhonů (objekt **1 a 2**, bez udaného zvětšení; koncové části lodyh), „větvičky“ (**4**, zvětšení 5x; štíhlé větve s redukovanými lístky), axilární bulbily (**5**, 6x, resp. 50x; jakési „cibulky“, tedy pupenovité útvary, často i s primordií lístků) a rhizoidální „gemy“ (**6**, 5x, resp. 60x; redukované pupeny na rhizoidech, obvykle kulovitého či hruškovitého tvaru bez primordií lístků).

Mezi gemy (**3**, 50x) tak patří gemy (**7, 8, 9, 12 a 13**, 10x, resp. 100x; s. str., různě tvarované specializované části protonematu nebo rhizoidů), rozmnožovací větévky (**10**, 15x; redukované lístky na zvláštních větvích) a endogenní gemy (**14**, 10x, resp. 200x; gemy produkované v buňkách lamel lístků nebo v axilárních chlupech).

Kromě těchto specializovaných struktur probíhá vegetativní reprodukce pomocí běžných fragmentací rostlin, respektive částí rostlin na nesespecializované fragmenty a dále pak samotné klonování.



**Obr. 5** Specializované asexuální reprodukční struktury. Převzato z práce (Frey & Kürschner, 2011)

Zajímavostí je, že u některých mechorostů jako třeba u děrkavek *Grimmia anomala*, *G. hartmanii* a *G. torquata* nebyly objeveny sporofyty a populace jsou složené převážně ze samičích rostlin (Streiff, 2005). Například u děrkavky *G. hartmanii* probíhá vegetativní rozmnožování pomocí hroznů hnědých gem na špičkách horních listů a rostlina je dvoudomá. Sporofyt je však tak velmi vzácný, že ve střední Evropě nebyl zatím zřejmě potvrzen (Kučera



(ed.), 2004-2021). U většiny druhů je však obtížnější posoudit relativní význam obou typů rozmnožování, které je v této skupině zjevně důležitým životním znakem. Dobrým příkladem je *Grimmia laevigata* (Keever, 1957). Na polštářích tohoto druhu se často tvoří velké množství sporofytů a spor, nicméně se zdálo, že je téměř nemožné rozmnožit rostliny klíčením spor, zatímco zakládání nových rostlin prostřednictvím oddělených výhonů nebo úlomků listů bylo poměrně snadné. U dalších druhů děrkavek *Grimmia decipiens* a *G. ramondii* uvádí, že jsou monoické a vegetativní rozmnožování není známo. Avšak dle Kučery (Kučera (ed.), 2004-2021) vegetativní rozmnožování u *Grimmia laevigata* chybí a rostlina je dioická (dvoudomá), u *G. Ramondii* se jedná o dvoudomost a že *G. decipiens* je autoickým druhem. To podtrhuje složitost a rozmanitost rozmnožování u mechorostů a je třeba v této oblasti stále bádát. Nelze to tak zcela srovnávat se skupinou Tracheophyta, neboť mechorosty výrazně kombinují oba typy rozmnožování – pohlavního i nepohlavního – s vysokou mírou specializace.

#### 2.4.1 Délka první reprodukce

V souvislosti s rozmnožováním je často nutné pohlavní a nepohlavní rozmnožování posuzovat odděleně. V předchozích diskuzích o stanovení  $r$ , parametru relativní reprodukce v modelech růstu populace, je nezbytné zjistit tzv. "věk první reprodukce" (Stearns, 1976). V případě pohlavní reprodukce je tento věk závislý na dvou faktorech: (1) doba, která uplynula mezi rozptýlením a vyklíčením spory, která je ovlivněna délkou období rozptylu a přítomností dormantní fáze; a (2) časový interval mezi vyklíčením spory a vytvořením zralých gametangií a (2) doba trvání vývoje sporofytu neboli období mezi oplozením a vyvržením spory. Toto období je pro každý druh do značné míry fixní a silně koreluje se sezónními výkyvy prostředí. Toto období se může u různých druhů lišit přibližně od čtyř měsíců až do dvou let, tedy 24 měsíců (Grimme, 1903; Lackner, 1939). Berrie (1975) však prokázal ve studii životní historie játrovky rodu trhutka *Riccia nigrosquamata*, že toto období trvá pouhých 4-5 týdnů! U každého druhu se zdá, že délka tohoto období je v rámci místních populací velmi konzistentní, ačkoli se liší v závislosti na klimatu regionu.

S ohledem na klimatické poměry daných regionů Lackner (1939) uvádí, že je k dispozici jen málo údajů o době mezi vyklíčením spor a prvním výskytem gametangií. Berrie (1975) prokázal pro *Riccia nigrosquamata*, že v příznivém období se první gametangia objevují už 2 až 3 týdny po vyklíčení a první zralé spory se objevují po 6 až 8 týdnech. V oblastech mírného pásma vyžaduje řada druhů pro iniciaci gametangií dlouhé nebo krátké dny. V důsledku toho bude rozpětí mezi vyklíčením spor a prvním výskytem gametangií podstatně delší, často přesahující jeden rok. Lze pozorovat, že u mnoha jednoletých nebo efemérních druhů je toto

rozpětí několik měsíců, ale zřídka více, zatímco u většiny vytrvalých druhů může být značně opožděno a u některých k vývoji pohlavních orgánů dochází jen zřídka. U druhů z čeledi Garovaglioideae lze předpokládat, že prvnímu vývoji pohlavních orgánů předchází několik let vegetativního růstu (During, 1979).

## 2.4.2 Velikost a počet spor

Velikost a počet spor je důležitý prvek taktiky šíření do okolí. Velikost spor však není důležitá pouze ve vztahu k počtu spor, které může sporofyt vyprodukovat. Schmidt (1918) vypočítal, že spory o velikosti 20  $\mu\text{m}$  nebo menší mají nejlepší šance na dálkový rozptyl, zatímco u větších spor se pravděpodobná vzdálenost rozptylu s velikostí rychle snižuje. Malé výtrusy tedy nabízejí možnost velkého počtu výtrusů a rozptylu na velké vzdálenosti. Jednou z potenciálních nevýhod malé velikosti spor je delší doba, kterou musí mnoho spor vydržet v drsném prostředí horních vrstev vzduchu při přenosu. Jejich přežití je ale závislé na tom, kam budou větrem přemístěny a zda bude v této oblasti dostatečné vlhko (déšť) pro klíčení.

Glime (2007) uvádí široké rozmezí velikosti spor, od 5  $\mu\text{m}$  (*Dawsonia*) do 310  $\mu\text{m}$  (*Archidium*), nicméně většina velikostí spor spadá pod 30  $\mu\text{m}$ . Druhy, které produkují malé výtrusy jako jsou *Dawsonia* spp. (5-10  $\mu\text{m}$ ), *Buxbaumia aphylla* (10  $\mu\text{m}$ ) a *Polytrichum commune* (10-12  $\mu\text{m}$ ), jich produkují značné množství, zatímco taxony s velkými výtrusy jich produkují málo. Rod *Archidium* (průměrně 235  $\mu\text{m}$ ) představuje největší velikost spor pozorovanou u mechů. Tato větší velikost umožňuje zachování značné zásoby živin, která je k dispozici po vyklíčení. Na otevřeném stanovišti to umožňuje rychlý vývoj a dokončení životního cyklu dříve, než se podmínky pro růst opět stanou nepříznivými. Glime dále shrnuje v přehledu seznam mechorostů počet sporů na jednu tobolku, kde uvádí nejnižší hodnotu u rodu *Archidium* (4-28) a nejvyšší u *Dawsonia lativaginata* (80 milionů), průměrné hodnoty se pohybují mezi 1 000 až 1 000 000. Některé výtrusy dozrávají předčasně, klíčí uvnitř stěny výtrusů a obvykle před opuštěním tobolky. Lze usuzovat, že takové spory jsou větší a pravděpodobně těžší, jak dokládají spory játrovky *Tuyamaella molischii* (Lejeuneaceae).

### 2.4.2.1 Anizosporie

Velikost spor je v rámci druhu obvykle stálá, nicméně u některých druhů se vyskytuje jev anizosporie. Jedná se o výskyt dvou velikostí spor v poměru 1:1, a to ve stejné výtrusnici. Týká se přibližně pohých 2-3 % druhů mechorostů (Mogensen, 1981). v publikaci Alfayate et al. (2013) poskytli autoři nezvratné důkazy o anizosporii u dvou rodů; spory začaly během

pozorování i klíčit. U druhu mechu *Leucodon canariensis* byly životaschopné spory dvou tříd, jednobuněčné nebo mnohobuněčné středně velké (26-48  $\mu\text{m}$ ) spory a mnohobuněčné velké (50-94  $\mu\text{m}$ ) spory. Podobně u *Cryptoleptodon longisetus* v rámci jedné tobolky našli životaschopné spory dvojího druhu a to jednobuněčné malé spory (11-24  $\mu\text{m}$ ) a středně velké (26-35  $\mu\text{m}$ ).

Mogensen (1981) uvádí, že s anizosporií koreluje i přítomnost tzv. trpasličích samců, zatímco opačná korelace není pravdivá, lze aspekty biologického významu anizosporie objasnit srovnáním dvou dioických taxonů, u nichž se u obou vyvíjejí trpasličí samci, ale u jednoho z nich se projevuje anizosporie, zatímco u druhého izosporie. V obou případech dává samčí výtrus vzniknout zakrslému samčímu gametoforu, který obvykle přežívá pouze jednu sezónu. Samičí výtrusy dávají vzniknout víceletým samičím gametoforům, které mohou produkovat archeogonia během několika nebo mnoha sezón. Tento rozdíl v délce života samců a samic má svůj význam. Protože samičky jsou vytrvalé, dochází k oplodnění potomky dalších generací, což má za následek, že se recesivní alely mohou objevit na jedné z rodičovských rostlin. Jde tak o systém zpětného křížení známý v genetice díky Mendelovi (Mendel, 1866). Diferenciace zakrslých samců proto může sloužit jako jeden ze způsobů životní strategie, díky kterému se více recesivních alel projeví ve fenotypové variabilitě. Rozvoj anizosporie zřejmě podporuje význam recesivních alel prostřednictvím vyšší míry zpětného křížení a zároveň snižuje geografický potenciál šíření u samičích spor, ale udržuje ho nebo zvyšuje u samčích spor. Tento systém dává dobré důvody pro předpoklad, že anizosporie je velmi pokročilý znak, který má určitý význam pro zachování komplikované životní strategie taxonu.

#### **2.4.2.2 Pseudoanizosporie (nepravá anizosporie)**

Mogensen (1978) zjistil, že u rodu *Cinclidium* přibližně 50 % výtrusů odumírá v určitém stádiu vývoje, což popsal jako tzv. nepravou anizosporii, kdy jde o výskyt dvou velikostí spor v poměru 1:1, větší chlorofylní a menší bez chlorofylu. Zdůrazňuje však, že není žádný vázaný vztah na pohlaví, což figuruje u klasické anizosporie, jenž bylo popsáno výše. Později (1981) ji označil jako pseudoanizosporii, jenž se uchytilo a dnes se běžně používá. Dále vyslovil hypotézu, že pokud jde o dioické taxony, může dvougenový systém zahrnující jeden gen Aa umístěný v pohlavních chromozomech a druhý gen Bb umístěný v jednom z autozomálních chromozomů vysvětlovat přítomnost 50% úmrtnosti spor v každé následující generaci sporofytů. Tento systém vychází z předpokladu, že AB a ab jsou letální, zatímco Ab a aB jsou přítomny ve vitálních sporách. Což by vedlo k preferování heterozygotů před homozygoty a mohlo by to vést k vyváženému polymorfismu a zachování variability taxonu. V tomto

kontextu lze na úmrtnost spor nahlížet jako na výhodu pro taxon a předpoklad, že by úmrtnost spor tohoto druhu měla být považována pouze za ztrátu, se zdá být pravděpodobně mylná. Na rozdíl od anizosporie se pseudoanizosporie vyskytuje i u monoických taxonů. Značné množství terénních důkazů o *Cinclidium stygium* dokládá pozorování, že tento monoicidní taxon produkuje sporofyty s výrazně vyšší frekvencí než blízce příbuzný dioicidní *C. arcticum*. To naznačuje pravděpodobnou přítomnost samoplození u prvního z nich. Hypotéza, že za 50% mortalitu spor pozorovanou u tohoto druhu jsou zodpovědné vyvážené letální geny, si tak nepotvrdil.

Glime (2007) nepravou anizosporii charakterizovala jako tvorbu mrtvých spor nebo s opožděným dozráváním. Příčiny tohoto jevu se u jednotlivých druhů pravděpodobně liší. V některých případech může být hlavním faktorem zániku spor, zatímco v jiných může být hlavním limitujícím faktorem nedostatečná výživa nebo voda. To může být podmíněno environmentálně nebo geneticky. Pokud jsou malé výtrusy jednoduše méně vyvinuté, ale životaschopné, může to pro mechorosty představovat strategii bet-hedging. v tomto případě jsou velké výtrusy připraveny ke klíčení a pravděpodobně padnou do blízkosti svých rodičů. Naopak menší výtrusy mohou vyžadovat delší dobu zrání, případně mimo tobolku, a byly by dostatečně malé na to, aby překonaly větší vzdálenosti.

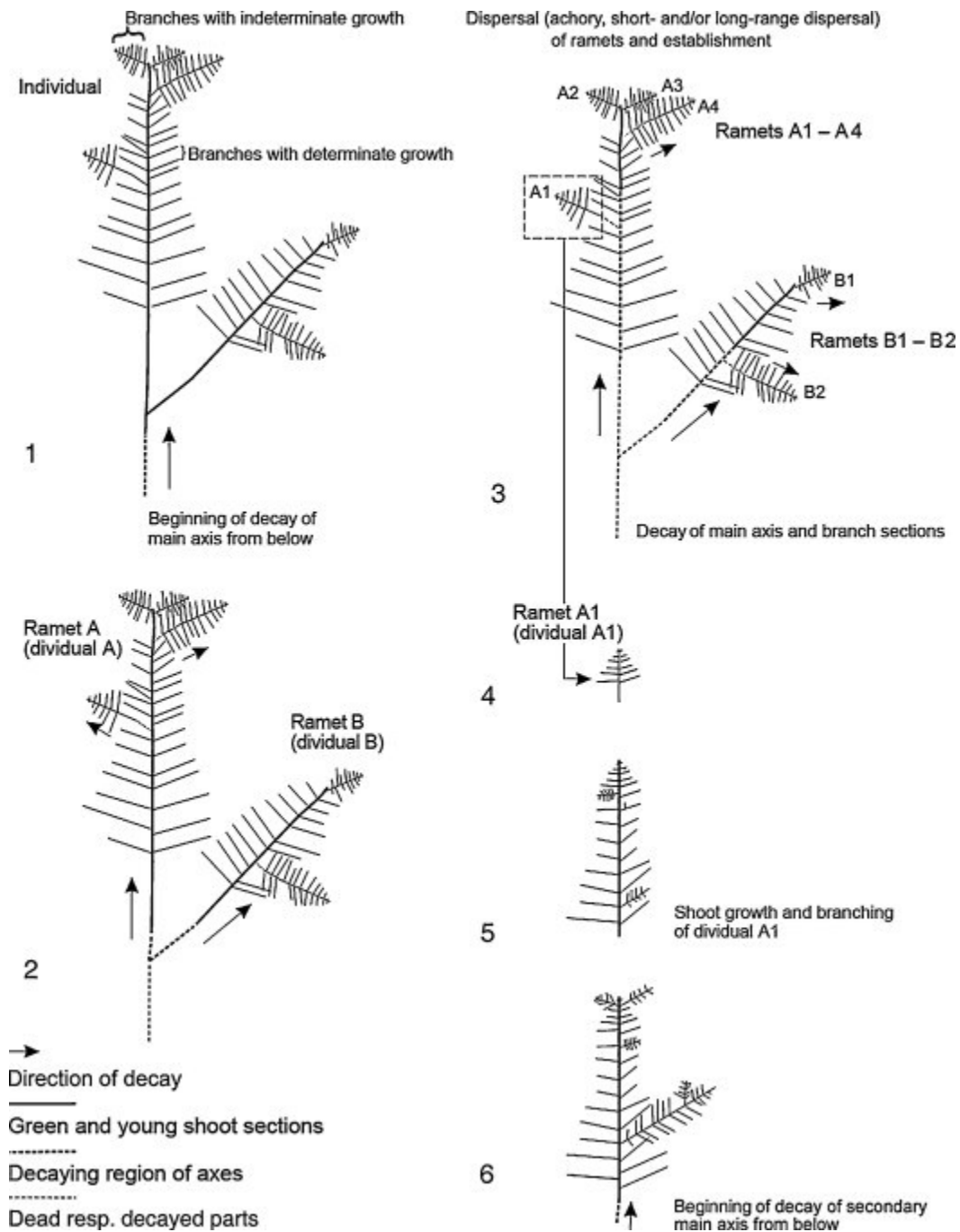
### 2.4.3 Klonování

Dle studie autorů Callaghan et al. (1992) jsou klony popisovány jako skupiny jednotlivých jedinců vzniklé fragmentací, „živorodými“ bulbily nebo apomixickými semeny. Což se liší od definice populace (Harper, 1977), kde je důležitý tok genů mezi generacemi. Tedy klony jsou rostliny, jež mají stejnou sadu genů jako rostlina, ze které byly odvozeny. Dále mechorosty vytvářejí klony i díky pupenům na prvoklíčcích, které vznikají somatickou mutací, tedy mutací nepohlavních buněk. Tento mechanismus rozmnožování je považován za klíčový faktor pro nepohlavní rozmnožování, kolonizaci stanovišť a jejich udržení.

Druhy, které se rozmnožují klonováním (viz Obr. 6), jsou schopny účinně kolonizovat a udržovat stanoviště prostřednictvím tzv. následného vegetativního množení (Frey & Kürschner, 2011). Mezi výhody klonování patří:

1. Vytrvalost
2. Šíření vývoje a reprodukce v čase a podmínkách prostředí

3. Rozložení rizika mezi ramety (jednotlivé členy klonu) stejného typu, čímž se zvyšuje šance na přežití genotypu
4. Ochrana znevýhodněných ramet, které by později mohly přežít tvář v tvář nepřízní osudu
5. Zvýšená přesnost při sekvestraci prostoru a rozptýlení ramet
6. Schopnost monopolizovat zdroje ve prospěch genotypu.



**Obr. 6** Proces klonování, vznik ramet (4). Převzato z práce (Frey & Kürschner, 2011).

Dle Glime (2007) kromě toho zahrnují mobilitu, ale pochybuje, zda je to velký přínos ve srovnání s alternativou širšího šíření propagulí mimo mateřskou rostlinu. Jednou z možností, která byla nedokonale prozkoumána, je zvýšení genetické variability prostřednictvím produkce těchto haploidních genů. Dlouho se předpokládalo, že omezený morfologický vývoj mechorostů odráží omezenou genetickou diverzitu, což se dá očekávat, když je dominantní generace haploidní a nepohlavní rozmnožování je běžné. Kupodivu Shaw a Beer (Shaw & Beer, 1999) ukazují, že populace mechů jsou charakterizovány vysokým stupněm variability izoenzymů, např. u rohozubu nachového *Ceratodon purpureus* nebo v jiném příkladu populace zkrutku vláhojevného *Funaria hygrometrica* rostoucí v těsné blízkosti na kontaminované hlušíně měděného dolu vykazovaly velmi nízkou úroveň genetické variability, ale měly rozsáhlou morfologickou plasticitu (Shaw & Bartow, 1992).

#### **2.4.4 Somatická mutace**

Dle práce Shaw (1991) se genetická variabilita udržuje pomocí somatické mutace, což autor podložil genetickou analýzou mechu *Funaria hygrometrica*. Tedy nelze mluvit v případě toho způsobu nepohlavního rozmnožování o identických klonech, ale „klonech“ s variabilní genetickou výbavou. Naopak Longton (1998) prokazuje, že s klesající životností gametofytu vzrůstá tendence k monoickému stavu a zvyšování reprodukčního úsilí. Když se mechorosty dokáží množit díky somatické mutaci a získávají tak nové kombinace v rámci sad genů, proč jsou evolučně zpomalené, respektive „primitivní“? Autorka studie Glime (2007) pak poukazuje na vysvětlení – malý počet chromozomů mechorostů, který se obvykle pohybuje mezi devíti a deseti, i když může být i nižší, tedy čtyři nebo pět. Předpokládá se, že absence strukturní opory klade značná omezení na velikost a strukturní složitost, které mohou mechorosty dosáhnout, a také na účinnost pohybu vody v těchto organismech. To zase omezuje strukturní složitost, kterou jsou schopny podporovat. Předpokládá se, že absence strukturní opory brání schopnosti mechorostů odolávat významným vnějším silám a omezuje účinnost vnitřního pohybu vody. v důsledku toho je omezena strukturní složitost, kterou mohou podporovat. Mechorosty disponují rozsáhlou škálou sekundárních sloučenin (viz např. Asakawa, 1982, 1988, 2004), tj. sloučeniny, které zřejmě nemají přímou úlohu v žádné metabolické dráze. Odhaduje se, že je zjevná úloha těchto sloučenin v antiherbivorní, antibiotické a ochranné funkci před vysycháním a poškozením světlem a že může být klíčem k trvalému úspěchu mechorostů.

## 2.5 Načasování fází

Načasování klíčení, uvolňování spermatozoidů, vývoje sporofytů a uvolňování spor má zásadní význam pro růst a šíření organismů. Přesné načasování těchto procesů musí být v souladu s klimatickými podmínkami oblasti, ve které organismus roste. To je významný faktor omezující rozšíření mnoha druhů. Stark (2002) shromáždil vzorce mírného pásma na základě publikací několika mechorostů z tohoto pásma. Vzorce pro zrání gametangií jsou:

1. Antheridia se vytvářejí na podzim a v zimě, dozrávají na jaře a v létě následujícího roku (trvání několik měsíců).
2. Archegonia se vytvářejí a dozrávají na jaře a v létě téhož roku (trvání několik týdnů).
3. K oplození dochází v létě, trvá dva týdny až čtyři měsíce.

Tyto vzorce nejspíše dobře fungují pro mnoho mechorostů, které jsou při oplození závislé na jarních deštích. Není to však pravidlem pro všechny druhy, některé mohou vytvářet společně antheridia a archegonia na podzim a zrát na jaře či v létě následujícího roku. U mechu vlasoústka kadeřavá *Trichostomum sweetii*, rostoucí v poušti, dochází k iniciaci gametangií i oplození na podzim a v zimě (Stark & Castetter, 1995). Pro mnoho oblastí mírného pásma je proto nejvhodnějším obdobím jaro, druhou možností je podzim, pokud gamety nebo zárodek neohrozí brzké mrazy. V suchých klimatických oblastech a v tropech je obvykle nejvhodnějším obdobím zima, protože je zde větší vlhkost. Jedním z důsledků delšího časového průběhu zrání antheridií ve srovnání s archegonií je, že antheridie, které byly iniciovány před rokem, uvolňují gamety, zatímco archegonie, které byly iniciovány v aktuální sezóně, přijímají tyto gamety (Stark, 1997). Zpoždění o jeden až dokonce čtyři roky může mít zajímavé důsledky, pokud by somatické mutace byly časté, tak by takové zpoždění mohlo způsobit mutace u jinak samosprašných druhů. Pro zrání sporofytu Stark (2002) vytvořil následující vzorce:

1. Oplození na jaře a v létě s kontinuálním vývojem; šíření spor kdykoli od začátku léta do následujícího jara; vhodné pro mírné klima.
2. Oplození v létě; embrya přezimují a sporofyt dozrává následující jaro nebo léto; šíření spor po delší dobu; typické pro oblasti s drsnou zimou; mohou se vyvíjet dvě kohorty současně.
3. Oplození v létě (nebo na jaře) s kontinuálním vývojem do meiózy nebo těsně po ní; přezimování v meiotické/postmeiotické fázi; šíření spor v zimě či na jaře; známé v jižních mírných pásmech severní polokoule.

4. Oplození v zimě (nebo na jaře) s tvorbou embryí první zimu; dormance v létě; dozrávání sporofytu druhou zimu; známé u několika pouštních druhů.
5. Jednoleté druhy; vývoj sporofytu během dvou měsíců; oplození v různých ročních obdobích – flexibilní.
6. Žádný vzorec; události v průběhu roku.

Stark (2002) potvrzuje tyto vzorce i u široce rozšířených druhů vyskytujících se v různých zeměpisných šířkách, kdy se sice doba trvání jednotlivých fází může lišit, ale celkový vzorec zůstává zachován. Jako příklad uvádí mech Travník Schreberův *Pleurozium schreberi* (vyskytujícího se v jehličnatém lese mírného pásma a v polární oblasti).

### 2.5.1 Epifyty

Epifyty jsou rostliny, které rostou na jiné rostlině, avšak neparazitují na ní. Epifyty obývají stanoviště, která jsou často suchá, ale na rozdíl od pouští je zde často k dispozici voda. Toto střídavě vlhké a suché mikroklima představuje jedinečnou výzvu. Mohou zde být poměrně dlouhá období, kdy je prostředí nevhodné pro přenos spermatozoidů. Epifyt *Forsstroemia trichomitria* vytváří pět sad rozmnožovacích struktur za rok. Může se jednat o adaptaci, která zvyšuje pravděpodobnost příznivých povětrnostních podmínek pro oplození. k oplození dochází koncem léta a na podzim, což trvá přibližně čtyři měsíce. Oba typy gametangií se tvoří současně. Sporofyt potřebuje k dozrání 17 měsíců, přičemž vydrží dvě zimy (Glime, 2007).

Díky příspěvku Dana Norrise v diskuzi na Bryonetu ze dne 2.5.2003, jehož obsah byl reinterpretován Glime (2007), se dovídáme, že u epifytických druhů, jako je předpokládán dioický mech šurpek vláčkatý *Orthotrichum lyellii*, musí být stejný strom kolonizován oběma pohlavími, aby bylo umožněno pohlavní rozmnožování. Norris zjistil, že kolonie mají často obě pohlaví a popsal tento druh možný jako gonioautoický (jedinci s terminálními perichetiálními lístky a axilárními perigoniálními lístky) nebo kladautoický (jedinci s perigonií a perichaetii na rozdílných větvích, ovšem obě větve jsou na jednom rametě) a výjimečně dioický. Spermatozoidy mohou být našťěstí srážkami spláchnuty na značné vzdálenosti, což usnadňuje oplození. Přítomnost četných gem umožňuje tomuto druhu šířit se vegetativně a gemy mu mohou pomoci usadit se na vertikálním substrátu, což zvyšuje šance na přežití obou pohlaví. Zdůrazňuje však, že je důležité být opatrný při zobecňování a pečlivě pátrat po variabilitě způsobené věkovými vztahy, stanovištními projevy nebo skrytými souvislostmi.



## 2.5.2 Optimalizace doby šíření

Z dostupných údajů práce (Glime, 2007; Schuster, 1966) vyplývá, že u mnoha suchozemských mechorostů může být rozptyl spor načasován na střídání vlhkých a suchých podmínek. Pokud jsou výtrusy mechtů skutečně závislé na ohybu zubů peristomu, pak by bylo výhodné období, kdy se vlhkostní podmínky často mění z vlhkých na suché. Zdá se, že i játrovky jsou do značné míry načasovány s ohledem na stejnou výhodu. Naopak přesnější může být předpoklad, že rozhodující není načasování disperze jako takové, ale spíše klíčení. Klíčení spor je závislé na vodě, a pokud mají spory vyklíčit bezprostředně předtím, než jsou spotřebovány nebo ztratí životaschopnost, mohlo by být výhodné střídání vlhkého a suchého období. U rašeliníku *Sphagnum* spory nedozrají, pokud tobolka vyschne příliš brzy, a jsou tak vytlačeny z tobolky dříve (Sundberg, 2002). Ukazuje se tak, že pro tyto taxony je výhodou, že u druhů citlivých na sucho dochází k dozrávání a časnému rozptylu spor, aby se předešlo riziku předčasného zaschnutí sporofytu během letních such.

Při srovnání játrovek porostnice mnohotvárné *Marchantia polymorpha* (Kato et al., 2020) a *Marchantia chenopoda* (Moya, 1992) lze shodně potvrdit, že pro vývoj archegonioforu jsou důležité dlouhé dny, kdy sporangia dozrají, a teplé a suché podmínky nejspíše optimalizují šíření zralých spor. Je třeba načasovat svůj gametofyt tak, aby plnil funkci stélky sporofytu mechorostu, což vyžaduje expresi daného znaku v gametofytu namísto v sporofytu. Rozdíl je v tom, že porostnice mnohotvárná *M. polymorpha* dosahuje maximální výšky v polovině léta. U její tropické příbuzné, *M. chenopoda*, dozrávají sporofyty dříve, koncem jara až začátkem léta, což naznačuje, že teplota může být spouštěcím signálem.

### 2.5.2.1 Jarní a podzimní disperze

Hughes (1990) rozdělil taxony na ty, které vývoj tobolek neodkládají, a ty, které jej odkládají. Díky tomu zjistil, že právě ty, které vývoj odkládají, dozrávají převážně v létě, ostatní rozptylují spory převážně na jaře (únor–duben). Zpoždění při tvorbě tobolky je způsobeno zastavením růstu ve vrcholové oblasti sporofytu. Cytokineze byla pozorována ve vrcholové buňce během prvních týdnů růstu sporofytu, ale nebyla pozorována u sporofytů o délce >0,7 mm. Apikální meristém se tak udržuje po celé letní měsíce a na podzim vykazuje stejné rozměry jako na jaře. Conard (1946) zjistil, že měsíce s největším počtem zralých tobolek játrovek jsou duben až červen a září až říjen. Dozrávání sporofytu může být pomalý proces, který tak překračuje více ročních období. Grimme (1903) uvádí, že v Německu zjistil minimální

dobu vývoje sporofytu u mechu bezvláska útlá *Atrichum tenellum* (4 měsíce) a maximální u děrkavky vejčité *Grimmia ovalis* (24 měsíců).

### 2.5.2.2 Zimní disperze

Zima je vhodným obdobím pro dozrávání tobolek v mírném podnebí, kde je vlhké období. Ve Velké Británii u mechu baňatka obecná *Brachythecium rutabulum* (Greene, 1960) dochází k vývoji raného stadia kalyptry v září a pokračuje k neporušenému operkulu, přičemž operkulum opadá od prosince do února. Do března jsou tobolky prázdné. v chladnějších oblastech by byly jeho tobolky v době šíření pokryty sněhem. v Japonsku má játrovka mozolka vonná *Mannia fragrans* zralé spory na začátku zimy (Furuki & Hiraoka, 1992).

Zima může být také příznivá pro vodní mechorosty, ale z poněkud jiných důvodů, protože problémy jsou zcela odlišné. Zdá se, že šíření vzduchem je téměř nemožné, pokud je prostředí trvale vlhké nebo ponořené. U mechu rodu pramenička *Fontinalis dalecarlica* a *F. novae-angliae* se vytvářejí tobolky na podzim a zrají v zimě. Vodní abraze pak zřejmě slouží jako hlavní způsob otevření tobolky. Následné šíření spor je pouhou domněnkou, ale vzhledem k tomu, že zuby peristomu nejsou obecně vystaveny vzduchu, lze předpokládat, že jediným dostupným prostředkem je voda (Glime, 2007). Je zajímavé, že vodní játrovka kýlnatka zvlněná *Scapania undulata* podobně vytváří své tobolky v zimě (Grainger, 1947).

### 2.5.3 Délka stádií

Longton (1998) zjistil, že mechorosty s kratší dobou života jsou reprodukčně aktivní v mladším věku a mají tendenci k větší fenologické flexibilitě. Tato strategie tím pádem znamená, že každé stadium musí být krátké. To platí zejména pro krátkověké, kolonisty a roční člunkaře, jenž jsou popsáni v kapitole o životním cyklu. U taxonů, které zůstávají déle, mohou být stadia delší, často v závislosti na vlastnostech stanoviště, zejména na dostupnosti vody.

Jedním z faktorů důležitých pro zachování odlišných druhů v případě, že více příslušníků rodu společně obývá určitou oblast, je, že se jejich reprodukční období nepřekrývají nebo že se jejich způsoby šíření gamet vzájemně vylučují. U tří australských druhů mechu rodu *Dicranoloma* potřebovaly všechny tři studované druhy 5-6 měsíců k dozrání antheridií, ale pouze 2 měsíce k dozrání archegonií (Milne, 2001), přičemž delší doba vývoje antheridií je typická pro většinu mechů. U těchto tří taxonů však byla doba vývoje taková, že se jejich doby oplození vzájemně vylučovaly. Tyto mechy mohou mít poměrně dlouhá období vývoje sporofytu. U *D. billardierei* a *D. platycaulon* šlo o 18-24 měsíců, zatímco u *D. menziesii* pouze

o 12 měsíců. Efemérní druhy mají krátkověké tobolky, které mohou vydržet jen několik týdnů. To platí i pro játrovky, jejichž jemné štěty brzy usychají. Kromě toho se z valovitých tobolek játrovek vysypou všechny výtrusy najednou, zatímco u mechů působí zuby peristomu, které prodlužují rozptyl na delší dobu, a dávají tak mechům více příležitostí k rozptylu za podmínek příznivých pro větší úspěšnost rozptylu nebo klíčení. Rašeliník *Sphagnum* má také krátce trvající pseudopodia, která se vyvíjí z gametofytu a prodlužují tobolku směrem od rostliny. Jsou bezzubá a většinu svých výtrusů rozptylují v explozivním výbuchu, když se operkulum vysype v důsledku vysychání tobolky a dočasné expanzi vnitřního plynu v důsledku vysokých teplot. Pouštní mechy mohou vykazovat období dozrávání trvající několik let s mezidobím klidu.

Jedním z vysvětlení úspěchu přezimování antheridií jako strategie je, že může rozložit energetické požadavky na delší období a dát tak antheridiím šanci rychle růst na jaře, čímž se zajistí, že předstihnou archegonia ve zralosti. Stark (2002) však upozorňuje, že značná část antheridií může během tohoto prodlouženého procesu zrání odumřít. V mnoha částech světa však v létě není dostatek vláhy, která by zajistila oplození. Hüneck et al. (1984) zjistili, že výskyt siličných tělísek u játrovky rohozec trojlaločný *Bazzania trilobata* z mírného pásma byl nejvyšší v září a nejnižší v lednu, což naznačuje, že tyto silice mohou být využívány jako energetické zásoby na podzim a začátkem zimy. Je také možné, že mají ochrannou funkci pro buňky v období podzimního mrznutí a tání. Soldán (2004) však uvádí, že sice známe chemické složení, ultrastrukturu, ale nic nevíme o roli těchto tělísek, jež by byla podložena konkrétními výzkumy jejich fyziologie.

## 2.6 Délka života

Některé mechorosty mají velmi krátký životní cyklus, vznikají ze spor při ústupu záplavových vod a roční životní cyklus dokončí během několika měsíců. Jiné, jako například rašeliník *Sphagnum*, mohou žít stovky let, přičemž na dně umírají a nahoře rostou. Jiné se vymykají naší definici smrti a obnovují fotosyntézu po dlouhém vysychání. Prvním problémem je tedy určit, zda je mechorost živý. Buňky jsou schopny totipotence, což při opakované fragmentaci udržuje mechorost živý. Glime (2007) zmiňuje další příklad přežití, kdy Guy Brassard omylem 20 let sušil mech rokytník skvělý *Hylocomium splendens* mezi stránkami knihy. Když jej pak objevil, položil jej na vlhký papír do Petriho misky na okenní římsu. po dvou až třech týdnech se na stonku objevil nový pupen a pokračoval v růstu do nové větve. Přežil tak dvě desetiletí bez vody a světla a možná by přežil i déle. Druhou otázkou je, jak určit stáří. Glime (2007) uvádí, že druhy rodu ploník *Polytrichum* mají malé úseky redukovaných lístků, které označují konec jednoho roku růstu a začátek dalšího, rokytník skvělý *Hylocomium*

*splendens* každý rok vytváří novou primární větev, ploník šestihranný *Polytrichastrum sexangulare* má výhony staré i 9 let a u rašeliníku *Sphagnum* uvádí, dle R.S. Clyma, odhadovaný věk až na 1000 let. During (1979) shrnuje stáří u ploníku obecného *Polytrichum commune* na 3-4 roky, u křivonožky vehnuté *Campylopus introflexus* rostoucí v Nizozemsku na 5-10 let a rokytník skvělý *Hylocomium splendens* dosáhl stáří až 80 let.

During (1979) tak vytvořil pět kategorií životnosti gametofytu, což umožní lépe rozčlenit jednotlivé druhy i v rámci životních strategií:

1. Efemérní druhy – životní cyklus obvykle kratší než jeden rok, události v cyklu nejsou omezeny na určité roční období; mortalita většinou závisí na abiotických faktorech.
2. Jednoleté rostliny – životní cyklus obvykle jeden rok, většinou silně sezónní s klidovou fází, ve které jsou živé pouze výtrusy. I zde je mortalita určována abioticky.
3. „Krátce žijící“ – životní cyklus obvykle jeden nebo několik let, většinou silně sezónní. Úmrtnost má často částečně biotické příčiny.
4. Víceleté rostliny – životní cyklus obvykle několik let, jen málo exemplářů dosahuje vyššího věku než 5-10 let (krátkověké trvalky); sezónnost gametofytu je méně zřetelná. Mortalita (nepřímo) způsobená konkurencí semenných rostlin nebo změnou stanoviště.
5. Dlouhověké trvalky – životní cyklus mnoho let, stáří jedinců často mnohem vyšší než 5 let; sezónnost gametofytu méně zřetelná. Určitou roli hraje několik příčin mortality, mezi nimi predace zvířaty a drobné katastrofy na stanovišti.

### **3 SYSTÉM ŽIVOTNÍCH STRATEGIÍ MECHOROSTŮ**

První, kdo vytvořil ucelený obecný systém životních strategií pro mechorosty, byl During (1979), neboť většina systémů strategií životního cyklu cévnatých rostlin buď neplatí, nebo je pro mechorosty neúplná. During rozlišuje šest hlavních kategorií: annual shuttle species (roční člunkaři), colonists (kolonisti), fugitives (krátkověké, kočovníci), perennial shuttle species (trvalí člunkaři), perennial stayers (trvalky) a short-lived shuttle species (krátkověcí člunkaři). Mezi hlavní znaky toho systému patří délka života (vyhýbavá vs. toleranční strategie gametofytu), systém rozmnožování, hlavní reprodukční úsilí (pohlavní vs. nepohlavní rozmnožování), velikost výtrusů (malé výtrusy vs. velké výtrusy) a strategie šíření (šíření

na krátkou vzdálenost vs. šíření na velkou vzdálenost). During (1992) poté revidoval svůj systém a přidal kategorii dominants („dominanti“), např. trvalky s velkými výtrusy, primárně druhy rodu *Sphagnum*. v rámci strategie kolonistů (s vysokým reprodukčním úsilím) rozlišil ephemeral colonists (efemérní kolonisti), colonists s. str. (kolonisti s. str.) a pioneers (pionýři). Trvalky (s nízkým reprodukčním úsilím) rozdělil na tzv. competitive perennial stayers (konkurenční trvalky) a stress-tolerant perennial stayers (trvalky stres snášející). Kürschner a Frey (2013) zařadili do seznamu navíc geophytes (geofyty).

Longton (1998) upozorňuje, že klasifikace životních strategií u mechorostů založená na kompromisu mezi dlouhověkostí gametofytu, reprodukčním úsilím, velikostí výtrusů a jejich počtem je porovnávána se schémata založenými na sexualitě a produkci gem u jätrověk a se statistickou analýzou životních charakteristik mezi druhy tří velkých řádů mechorostů. Výsledky se přiměřeně shodují, i když naznačují, že strategie by měly být považovány spíše za úseky v rámci souvislého pole síťovité variability než za oddělené celky. Dále tvrdí, že produkce specializovaných asexuálních propagulí je mezi mechy charakteristická zejména pro dioické kolonisty, mezi jätrovkami je velice hojná. To pravděpodobně vede k vzácnosti druhů mechorostů.

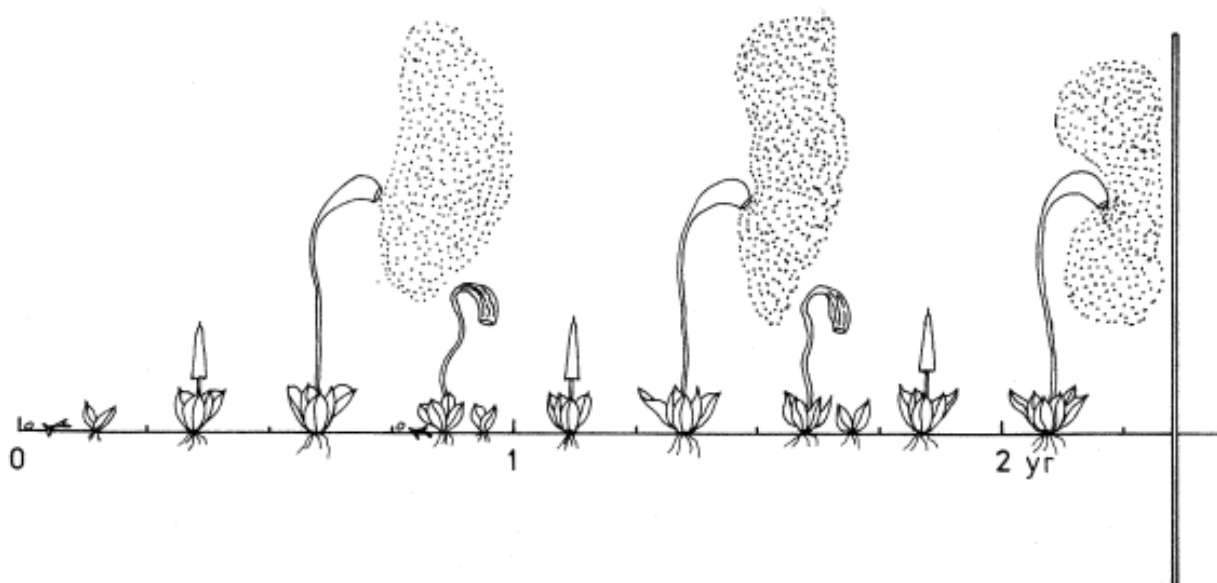
Následující podkapitoly jsou sepsány dle výše zmíněných systémů, které vytvořili či upravili During (1979, 1992); Frey a Kürschner (1991); Frey a Lösch (2014); Glime (2007); Kürschner a Frey (2013).

### **3.1 Fugitive strategy – krátkověké, kočovníci**

Jedná se o druhy, které žijí v nepředvídatelném prostředí. Mezi charakteristické znaky patří:

1. Krátká délka života; efemérní nebo jednoleté rostliny
2. Vysoké pohlavní rozmnožovací úsilí; velké procento rostlin věnuje produkci spor
3. Nízký věk prvního rozmnožování (první rok)
4. Výtrusy malé <20  $\mu\text{m}$ , velmi odolné a dlouhověké
5. Žádné nepohlavní rozmnožování
6. Inovace (nové vzestupné větve v blízkosti vrcholu výhonu) chybí
7. Životní formou jsou neohraňčené trsy.

Tato strategie (viz Obr. 7) je u mechorostů vzácná. Vyskytuje se hlavně mezi bakteriemi, řasami, houbami. Jako příklad lze uvést mech zkrutek vláhojevný *Funaria hygrometrica* a nitrozubka svazčitá *Entosthodon fascicularis*.



**Obr. 7** Strategie kočovníci. Proces nesezónního rozmnožování, malé, široce rozptýlené výtrusy a nepřítomnost inovace a asexuální rozmnožování. Vertikální čára symbolizuje konec období, kdy je stanoviště pro daný druh vhodné. Převzato z práce (During, 1979).

### 3.2 Colonists (sensu stricto) – kolonisté s. str.

Jedná se o druhy, které žijí tam, kde je začátek stanoviště nepředvídatelný, ale trvá několik let, zejména pak tam, kde probíhá sekundární sukcese. Mezi charakteristické znaky patří:

1. Krátká doba života; (jednoleté) dvouleté až víceleté
2. Sporofyt pozdní, u mnohých poněkud vzácný
3. První pohlavní rozmnožování nejméně po 1 roce, obvykle však po 2-3 letech
4. Vysoké reprodukční úsilí
5. Výtrusy  $<20 \mu\text{m}$ , vytrvalé
6. Přítomny inovace
7. Nepohlavní rozmnožování v raném věku; první nepohlavní rozmnožování během několika málo měsíců
8. Životní formou jsou obvykle nízké trsy.

Zástupci této strategie (viz Obr. 8) jsou prutník dvoubarevný *Bryum bicolor*, prutník stříbřitý *Bryum argenteum*, rod mechů rohozub *Ceratodon* a rod játrovek porostnice *Marchantia*.



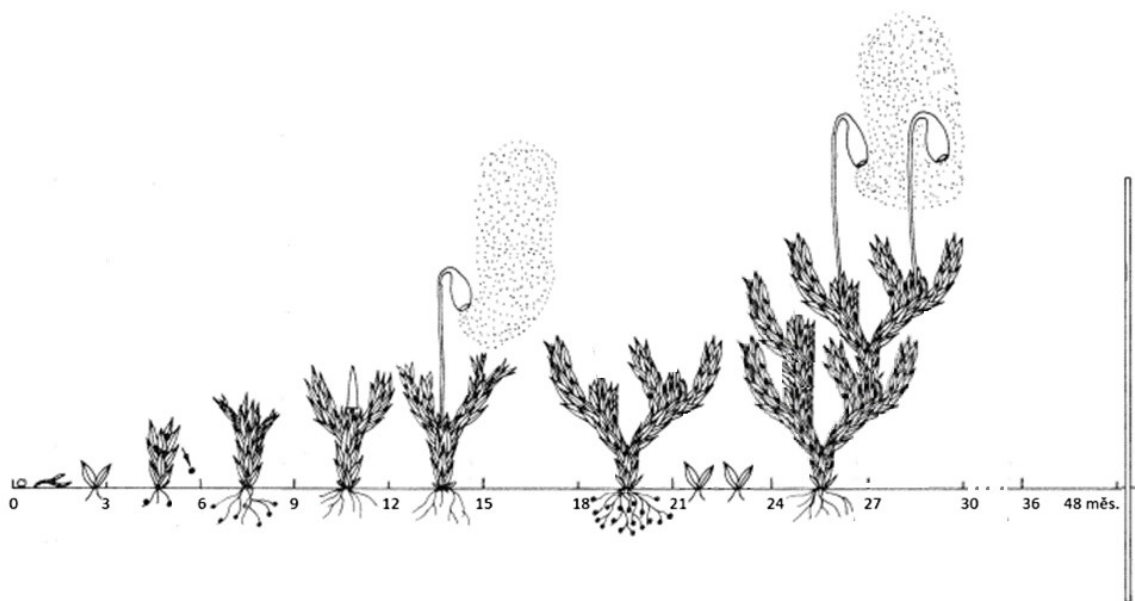
**Obr. 8** Strategie kolonistů s. str. Všimněte si počáteční tvorby gem a rhizoidálních „gem“, malých výtrusů a přítomnosti inovací. Převzato z práce (During, 1979).

### 3.3 Colonists (ephemerals) – efemérní kolonisté

Jedná se o druhy závislé na volném ohraničeném prostoru v porostu. Uchytí se v mezerách porostu, kde není přítomen jiný konkurent. Mezi charakteristické znaky patří:

1. Krátká doba života; (jednoleté) dvouleté až víceleté
2. První pohlavní rozmnožování již během několika měsíců
3. Pohlavní rozmnožování vzácné
4. Výtrusy  $<20 \mu\text{m}$ , odolné, početné
5. Vysoké asexuální rozmnožovací úsilí prostřednictvím rhizoidálních „gem“
6. Areál výskytu: říční náplavy, oblasti mělce zaplavené na jaře, obdělávaná pole
7. Životní formou jsou obvykle nízký trs.

Mezi zástupce této strategie (viz Obr. 9) patří druhy mechu komplexu *Bryum erythrocarpum*.



**Obr. 9** Strategie efemérní kolonisté. Výtrusy se uvolňují již během prosince až února, výrazné nepohlavní rozmnožování pomocí rhizoidálních „gem“ a výrazné větvení v krátkém čase. Spolutvorba, inspirováno a částečně převzato z práce (During, 1979).

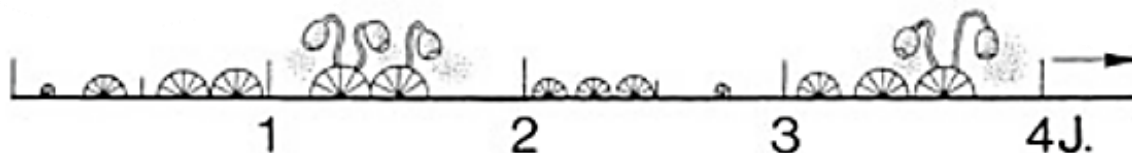
### 3.4 Colonists (pioneers) - pionýři

Jedná se o druhy, které žijí tam, kde začátek stanoviště je nepředvídatelný a vývoj stanoviště se vyvíjí nejméně několik let po disturbanci, a zajistí, aby stanoviště byla vhodná pro trvalky (Rabotnov, 1975). Mezi charakteristické znaky patří:

1. Dlouhá délka života, vytrvalé
2. Pomalý růst
3. Vysoké reprodukční úsilí
4. První pohlavní rozmnožování asi za několik let
5. Pohlavní rozmnožování nízké
6. Nepohlavní rozmnožování vysoké
7. Výtrusy  $<20 \mu\text{m}$ , odolné
8. Areál výskytu: říční náplavy, oblasti mělce zaplavené na jaře, obdělávaná pole
9. Životní formou je obvykle nízký trs.

Mezi zástupce této strategie (viz Obr. 10) patří mechy rodu děrkavka *Grimmia*, klanozoubek *Schistidium* a mech štěrbovka skalní *Andreaea rupestris*.





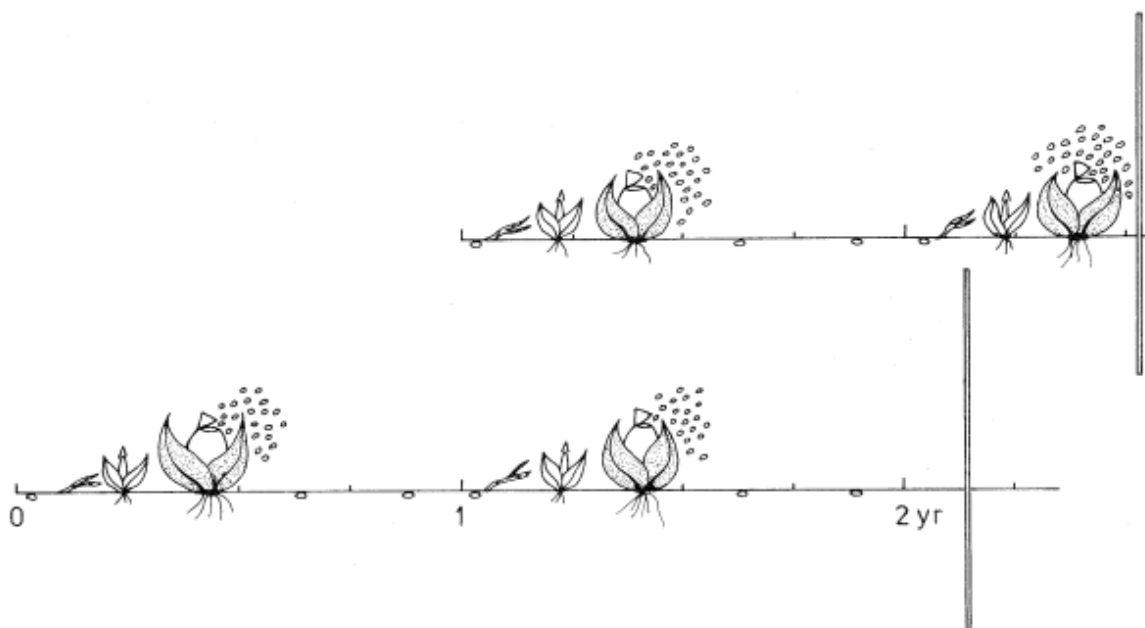
**Obr. 10** Strategie pionýři. Pohlavní rozmnožování neprobíhá každý rok, růst je pomalý a rostlinka je nízká. Po 3. roce mohou již umírat. Převzato z práce (Frey & Lössch, 2014).

### 3.5 Annual Shuttle – roční člunkaři

Jedná se o druhy, které vyžadují malé disturbance trvající 1-2 roky a přežívají silná stresová období. Mezi charakteristické znaky patří:

1. Krátká doba života; (efemerní-) jednoleté až dvouleté
2. Vysoká a častá snaha o pohlavní rozmnožování
3. První rozmnožování probíhá v prvním roce
4. Výtrusy velké 25-50 (-200)  $\mu\text{m}$
5. Přežívají pomocí výtrusů
6. Tobolky často ponořené (krátký nebo žádný štět)
7. Specializované nepohlavní rozmnožovací struktury chybí
8. Inovace vzácné
9. Areál výskytu: kolonizuje stanoviště, která jsou k dispozici jen krátkou dobu, ale vždy v bezprostřední blízkosti znovu vznikají, ruderalní plochy, silniční násypy, sesuvy půdy, zemní drenáže, stezky pro zvířata, zemědělské plevele, strmé břehy potoků, oblasti udusané od kopyt v blízkosti pítek, trusem narušené oblasti velkých zvířat, splachovací okraje mořského pobřeží, zemní průduchy, maloplošné (hlinito-jílovité) zhutňovací zóny a stanoviště s mezerami ve vegetaci – např. suché louky, zakrslé keře, pouště.
10. Životní formou je otevřený trs nebo thalózní povlak či koberec.

Mezi zástupce této strategie (viz Obr. 11) patří mechy rodu prchavka *Ephemerum*, měchýřočepka *Physcomitrium*, a jáatrovky rodu hlávkovec *Fossombronia*



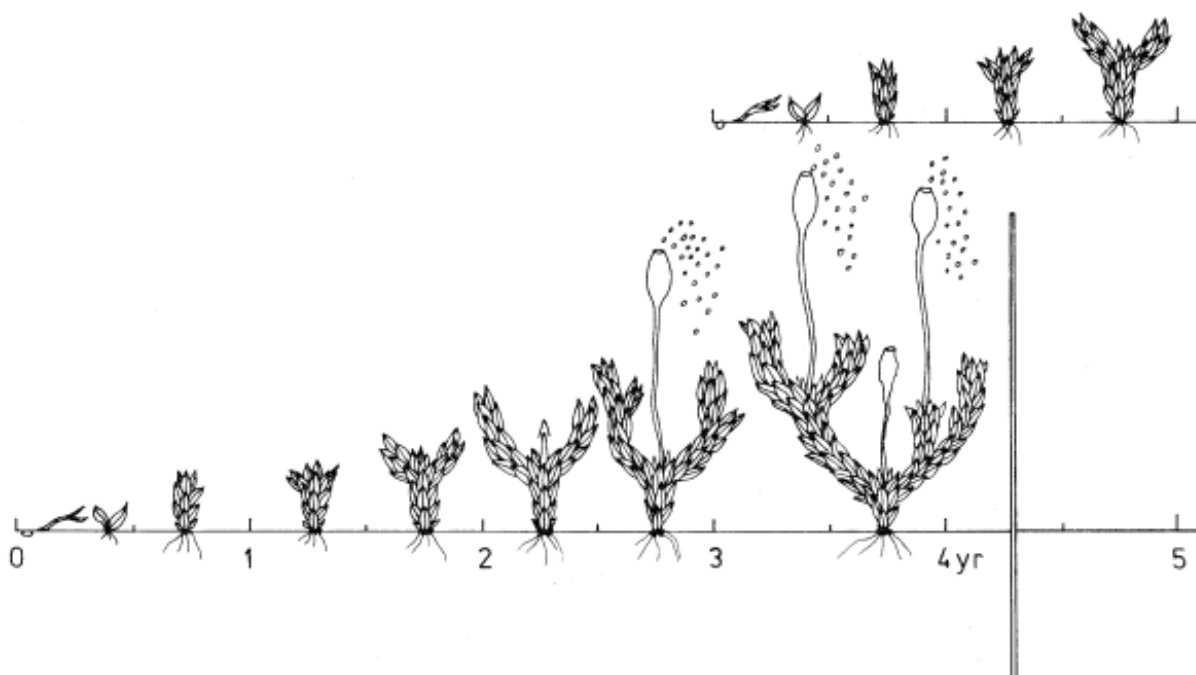
**Obr. 11** Strategie roční člunkaři. Všimněte si sezónnosti rozmnožování, velkých výtrusů s malou schopností šíření, absence inovací a nepohlavního rozmnožování. Horní řada symbolizuje možnost výskytu rostlin jiného stáří ve stejném společenstvu. Převzato z práce (During, 1979).

### 3.6 Short-lived Shuttle – krátkověcí člunkaři

Jedná se druhy, které se nevyhýbají obdobím silného stresu a vyskytují se na stanovištích existujících 2-3 roky. Mezi charakteristické znaky patří:

1. Délka života několik let, dvouleté až víceleté
2. Pohlavní rozmnožovací úsilí vysoké; sporofyt více či méně častý
3. Celkové reprodukční úsilí střední
4. Věk prvního rozmnožování 2-3 roky
5. Výtrusy velké, 25-50 (-100)  $\mu\text{m}$
6. Nepohlavní rozmnožování vzácné
7. Přítomny inovace
8. Areál výskytu obdobný jako roční člunkaři, několik druhů se vyskytuje na dočasně otevřených místech ve vyšších částech slanisek nebo vápnitých pastvinách
9. Životní formou je nízký trs a thalózní povlak či koberec.

Mezi zástupce této strategie (viz Obr. 12) patří mech *Hennediella Heimova* *Hennediella heimii*, mechy rodu volatka *Splachnum* a souzubka *Tetraplodon*.



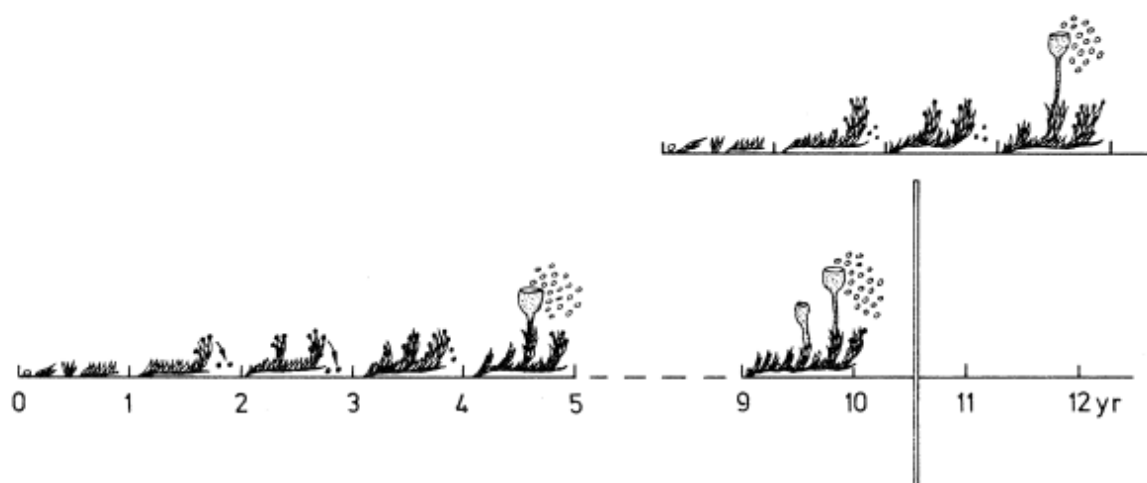
**Obr. 12** Strategie krátkověcí člunkaři. Všimněte si velkých výtrusů, přítomnosti inovací a absence nepohlavního rozmnožování. Převzato z práce (During, 1979).

### 3.7 Perennial (Long-lived) Shuttle – trvalí člunkaři

Jedná se druhy, které vyžadují stabilní prostředí, jako jsou epifyty, kde je konec stanoviště předvídatelný. Mezi charakteristické znaky patří:

1. Dlouhá délka života; víceleté, vytrvalé rostliny
2. Snaha o pohlavní rozmnožování mírná nebo nízká
3. Věk prvního pohlavního rozmnožování vysoký (>5 let)
4. Výtrusy velké (25-200  $\mu\text{m}$ )
5. Životnost spor krátká
6. Úsilí o nepohlavní rozmnožování střední
7. Přítomnost inovací
8. Věk prvního nepohlavního rozmnožování proměnlivý
9. Životní formou jsou polštáře, drsný nebo hladký povlak či koberec, trs.

Mezi zástupce této strategie (viz Obr. 13) patří mechy rodu šurpek *Orthotrichum*, zástupci řádu Marchantiales, mechy bělozubka ocáskovitá *Leucodon sciuroides* a žilnatka převislá *Antitrichia curtipendula*.



**Obr. 13** Strategie trvalí člunkaři. Všimněte si velkých výtrusů a důležitosti nepohlavního rozmnožování. Převzato z práce (During, 1979).

### 3.8 Perennial stayers (competitive) – konkurenční trvalky

Jedná se o druhy lesního podrostu. Mezi charakteristické znaky patří:

1. Dlouhá délka života, trvalky
2. Rychlý růst
3. Pohlavní a nepohlavní rozmnožování je nízké nebo téměř chybí
4. První rozmnožování až za několik let
5. Výtrusy  $<20 \mu\text{m}$
6. Životnost výtrusů proměnlivá
7. Životní formou jsou propletené porosty, stromkovité mechy, povlaky či koberece nebo velké polštáře.

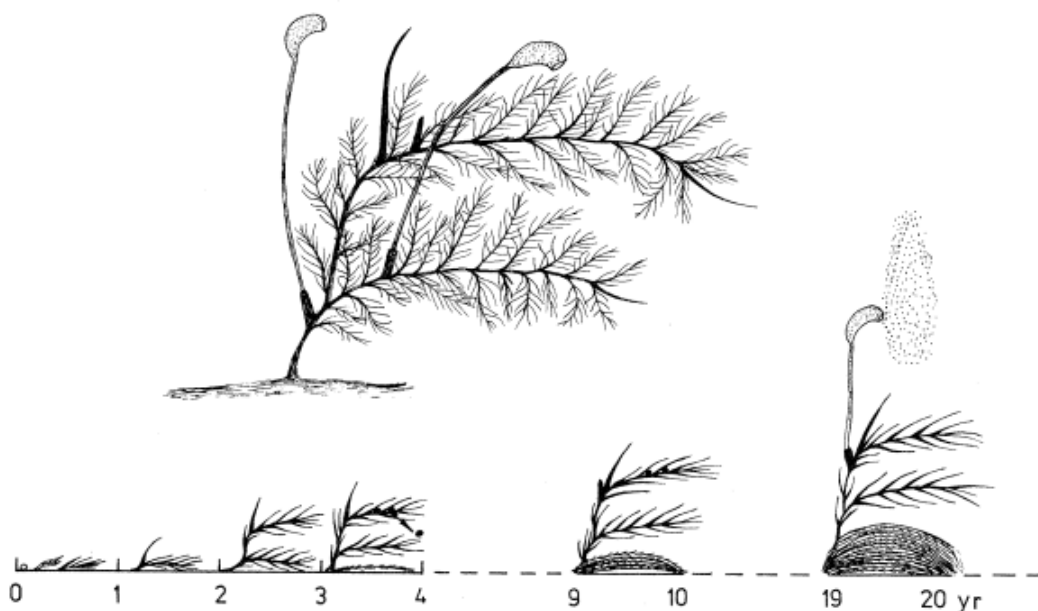
Mezi zástupce této strategie mechorostů: baňatka obecná *Brachythecium rutabulum*

### 3.9 Perennial stayers (stress-tolerant) – trvalky stres snášejší

Jedná se o jedince rostoucí na plotech, v rašeliníštích a v pouštích. Mezi charakteristické znaky patří:

1. Dlouhá životnost, trvalky
2. Pomalý růst
3. Pohlavní a nepohlavní rozmnožování nízké nebo téměř chybí
4. První rozmnožování až za několik let
5. Výtrusy  $<20 \mu\text{m}$
6. Životnost výtrusů proměnlivá
7. Životní formy jsou velice tvárné
8. V pouštích zahrnují akrokarpní taxony s dlouhými štěty.

Mezi zástupce této strategie (viz Obr.14) patří většina mechů rodu rašeliník *Sphagnum*, mech rourkatec obecný *Syntrichia ruralis*, rohozec trojlaločný *Bazzania trilobata*, dvouhrotec chvostnatý *Dicranum scoparium* či kostrbatec tříkoutý *Rhytidiadelphus triquetrus*.



**Obr. 14** Strategie trvalky stres snášejší. Spory malé, každoročně nové výhonky, pohlavní a nepohlavní rozmnožování méně důležité než vegetativní přetrvávání. Převzato z práce (During, 1979).

### 3.10 Geophytes – geofyty

Mezi charakteristické znaky patří:

1. Vytrvalá, generativní a vegetativní
2. Reprodukce je častá, rozptylový potenciál generativních diaspor se liší v závislosti na čeledi.
3. Vytrvalá (trvalá, dlouhotrvající)
4. Rozmnožování pohlavní i nepohlavní
5. Výtrusy jsou mnohostěnné, velmi velké cca 130  $\mu\text{m}$  (Aleffi & Carratelo, 1998)
6. Reprodukce výrazná. Orgány pro přežití přezimují v půdě
7. Rozšíření pomocí spor na blízko a rozkládajícím se podzemním primárním kauloidem (klonováním)
8. Areál výskytu: horké a studené stepi a pouště Středního východu a Střední Asie (extrémní zima, sucho v létě), dále roste na mělkém hlinito-vápenatém substrátu se skalními výchozy (Aleffi & Carratelo, 1998)
9. Životní formou jsou husté trsy.

Mezi zástupce této strategie (viz Obr. 15) patří mech *Gigaspermum mouretii*.



**Obr. 15** Strategie geofyty. Vidíme šíření pomocí velkých spor na blízko a rozkládajících se podzemních primárních kauloidů (klonováním). Převzato z práce (Frey & Lössch, 2014).

### 3.11 Dominants (bogs) – dominanti (rašeliníště)

Jedná se de facto o zástupce, jenž tvoří obrovská rašeliníště. Mezi charakteristické znaky patří:

1. Velice dlouhá délka života, trvalky
2. Nízká snaha o pohlavní rozmnožování
3. Výtrusy velké (>20  $\mu\text{m}$ )
4. Nepohlavní rozmnožování nízké
5. Životní formou jsou trsy.

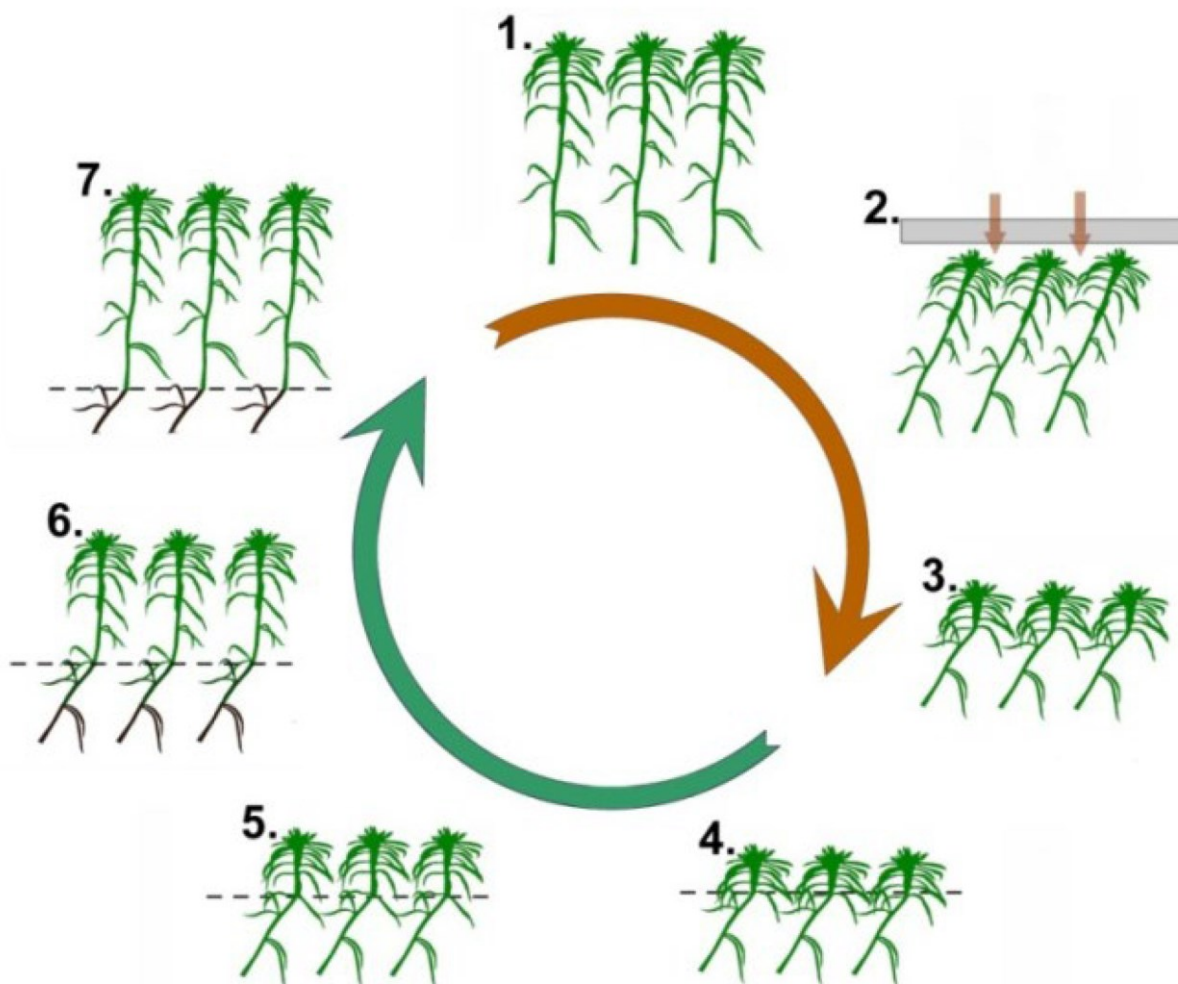
Příklad mechorostů: některé druhy rodu rašeliník *Sphagnum* – rašeliník pobřežní *Sphagnum riparium*, rašeliník Austinův *Sphagnum austinii*, rašeliník prostřední *Sphagnum magellanicum*.

Na obrázku (viz Obr. 16) vidíme, že se stonky rašeliníku prodlužují a větví, starší části mohou odumírat a rozpadat se, takže na místě kdysi rozvětvených rostlin vznikají samostatné rostliny. Zleva doprava se větví gametofyt mechu. Hlavní stonk i větve pokračují v růstu. Po určité době stonk v místě větví a pod ním část odumírá. Přerušovaná čára označuje dřívější spojení, které odumřelo. Nyní tak zůstávají dvě samostatné rostliny a proces pokračuje. Poslední část znázorňuje řadu samostatných rostlin různého stáří.



**Obr. 16** Fragmentace gametofytu. Převzato z práce (Lepp, 2012).

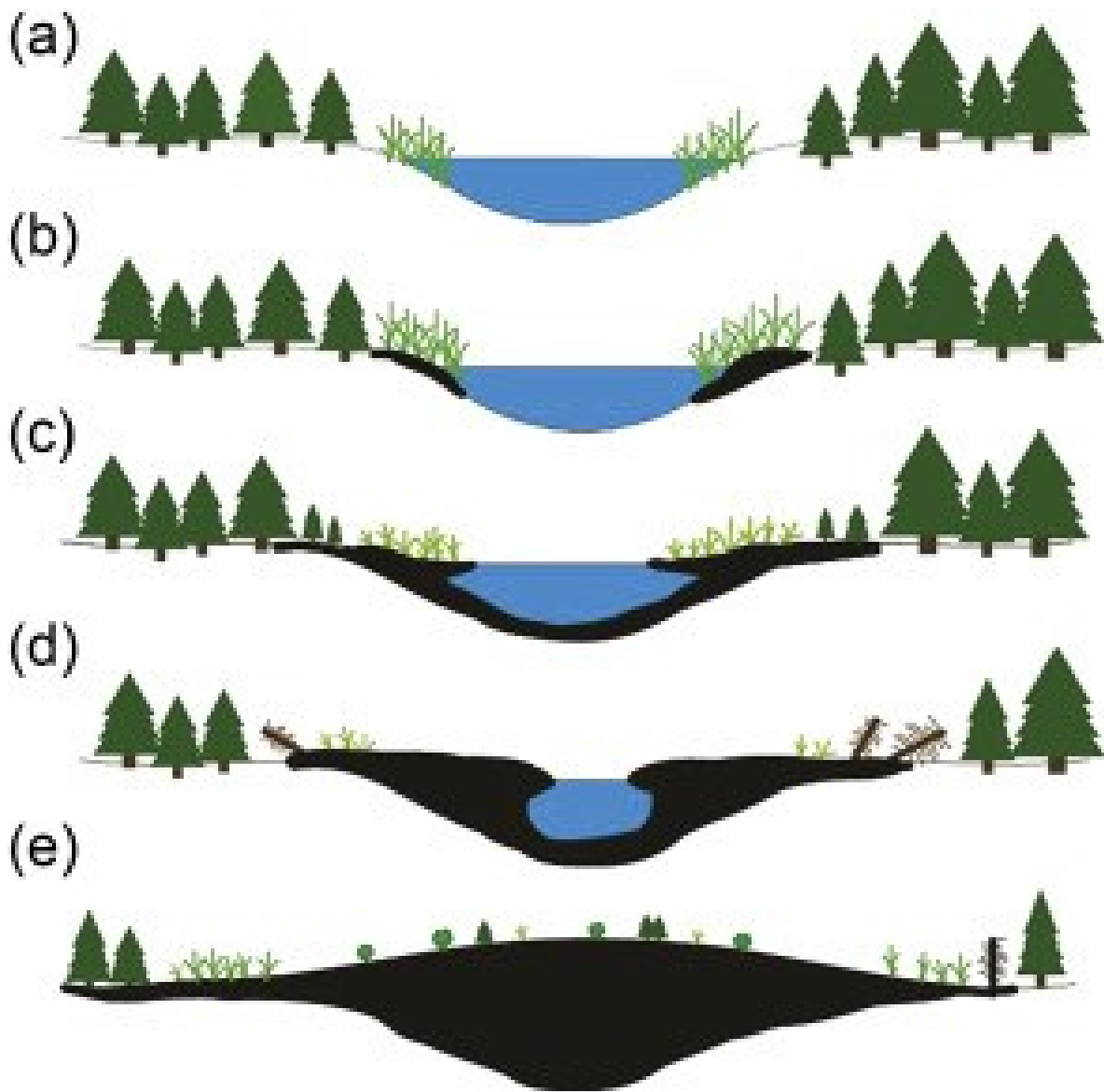
Na obrázku (viz Obr. 17) vidíme odchylku růstu původně vzpřímených výhonů (1) při zatížení např. sněhem (2). Geotropní zakřivení se vytváří jako přirozené růstové značky na nakloněných výhonech (3). Následně dochází k růstu výhonů z těchto zakřivení (4-7) (Mironov, 2024).



**Obr. 17** Zakřivení růstu. Převzato z práce (Mironov, 2024).

Sukcese rašeliníšť (viz Obr. 18) prochází jednotlivými stádii: **(a)** Růst vyčnívající vegetace po obvodu; **(b)** Kolonizace rašeliníkem *Sphagnum* a počínající akumulace rašeliny; **(c)** Směrem ke středu se vytváří plovoucí povlaky či koberce; **(d)** Téměř úplné zaplnění a rozvoj rašeliníště s paludifikací do přilehlého lesa; a **(e)** Úplné zaplnění a vznik vrchoviště (Craft, 2016).





**Obr. 18** Sukcese rašeliniště. Převzato z práce (Craft, 2016).

## ZÁVĚR

Životní strategie mechorostů přibližuje pohledy na různé adaptace života mechorostů v rámci daného prostředí. Došlo se k závěru, že aktuálně je probádáno 11 vhodných strategií, z nichž některé spadají do r- strategie typu „vyhýbání se stresu“ – kočovníci, roční člunkaři a geofyty; dále r- strategie „stres snášejícího“ typu – všichni kolonisté a krátkověcí člunkaři; K- strategie „stres snášejícího“ typu – trvalí člunkaři a všechny trvalky; poslední skupinou jsou K- strategie dominantního typu – dominantní.

Potvrdilo se, že mechorost pro svůj růst potřebuje primárně vodu, tedy obecně vlhkou půdu či dostatečnou vlhkost vzduchu minimálně v určitém časovém období, aby mohlo docházet nejen k oplození, proniknutí spermatozoidů k vaječné buňce v archegoniu, ale i ke zrání a následného šíření spor. Prokázalo se, že ne každý mechorost má stejný životní cyklus a že přes stejný počáteční růst ve stejném prostředí a stejném ročním období mohou mechorosty vyžadovat různé podmínky pro úspěch v rozmnožování a pro schopnost předat geny pro další generaci. Na základě toho si mechorosty vytvořily velice pestré a důležité mechanismy pro nepohlavní rozmnožování, které je pro ně stejně důležité jako pohlavní, u některých druhů dokonce hlavní a významově jediné. V rámci nepohlavního rozmnožování využívají především jednoduché fragmentace, úspěšné klonování, rhizoidální „gemy“, gemy s. str. a endogenní gemy.

U mechorostů se objevily jevy jako anizosporie, kde jsou v rámci pohlaví zastoupeny dvě velikosti spor v poměru 1:1, a pseudoanizosporie, u které je 50 % spor bez chlorofylu odumírající během zrání. Anizosporie pravděpodobně slouží jako pojistka pro přežití další generace, kdy větší spory padají k zemi v blízkosti mateřské rostliny a menší spory jsou unášeny proudy do vzdálenějších míst, kde mohou kolonizovat nová stanoviště. Zajistí si tak rozšíření populace kolem mateřské rostliny i kolonizaci nových míst, a tak sníží riziko vyhynutí v případě ohrožení jednoho ze stanovišť. Pseudoanizosporie umožňuje dozrávání spor s chlorofylem určených k rozmnožování tím, že se menší spory bez chlorofylu mohou stát zdrojem živin v případě sucha a zároveň jako první odumřou a dají tak prostor k přežití těch větších. Prostor vznikne i fyzický, neboť se menší spory scvrknou a nedojde tak k prasknutí tobolky a šíření nedozrálých spor, neboť i samotná tobolka se v suchém prostředí scvrkává. Dále se jedná o somatickou mutaci, kdy jedinci vytváří „klony“ s variabilní genetickou výbavou a udržují tak genetickou variabilitu populace. Tato mírná variabilita díky „klonům“, tedy způsobu nepohlavního rozmnožování, potvrzuje pomalý evoluční vývoj mechorostů a nutnost vytvoření ochranných mechanismů, které daly za vznik sekundárních metabolitů

u mechorostů. To lze považovat za evoluční úspěch. Přežití do dnešní doby s takovou variabilitou nás upozorňuje na to, že mechorosty jsou nedílnou součástí všech terestrických biotopů nebo alespoň jednou z příčin jejich vzniku. Proto bychom jim měli věnovat mnohem větší pozornost.

## SEZNAM POUŽITÝCH ZDROJŮ

- Aleffi, M., & Carratelo, A. (1998). *Gigaspermum mouretii* Corb: (Gigaspermaceae, Musci), a new species from Italy. *Acta botánica malacitana*, 23, 203-207. <https://doi.org/10.24310/abm.v23i0.8562>
- Alfayate, C., Ron, E., Estébanez, B., & Perez-Batista, M. A. (2013). Mature spores of four pleurocarpous mosses in the Canary Islands: ultrastructure and early germination stages. *The Bryologist*, 116, 97-112. <https://doi.org/10.1639/0007-2745-116.2.097>
- Asakawa, Y. (1982). Terpenoids and aromatic compounds as chemosystematic indicators in Hepaticae and Anthocerotae. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory*, (53), 283-293. <http://europepmc.org/abstract/AGR/IND83010225>
- Asakawa, Y. (1988). Chemical evolution of mono- and sesquiterpenoids of liverworts. *The Journal of the Hattori Botanical Laboratory*, 64, 97-108. [https://doi.org/10.18968/jhbl.64.0\\_97](https://doi.org/10.18968/jhbl.64.0_97)
- Asakawa, Y. (2004). Chemosystematics of the Hepaticae. *Phytochemistry*, 65(6), 623-669. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2004.01.003>
- Auclair, A. N., & Goff, F. G. (1971). Diversity Relations of Upland Forests in the Western Great Lakes Area. *The American Naturalist*, 105(946), 499-528. <http://www.jstor.org/stable/2459749>
- Berrie, G. K. (1975). The biology of a West African species of *Riccia* L. *Journal of Bryology*, 8, 443-454.
- Breisch, A. R. (1969). Multi-dimensional ordination of boreal and hardwood forests on Whiteface Mountain. *Atmospheric Sciences Research Center Report, State University of New York at Albany*, 92, 89-135.
- Burks, A. W., Shannon, C. E., & Weaver, W. (1951). The Mathematical Theory of Communication. *The Philosophical Review*, 60, 398.
- Callaghan, T. V., Carlsson, B. Å., Jónsdóttir, I. S., Svensson, B. M., & Jonasson, S. (1992). Clonal Plants and Environmental Change: Introduction to the Proceedings and Summary. *Oikos*, 63(3), 341-347. <https://doi.org/10.2307/3544959>
- Cizek, O., Konvicka, M., & Spence, J. (2005). What Is a Patch in a Dynamic Metapopulation? Mobility of an Endangered Woodland Butterfly, *Euphydryas maturna*. *Ecography*, 28(6), 791-800. <http://www.jstor.org/stable/3683543>
- Conard, H. S. (1946). Phenology of Mosses In Iowa. *Proceedings of the Iowa Academy of Science*, 53(1), 141-146. <https://scholarworks.uni.edu/pias/vol53/iss1/14>
- Craft, C. (2016). 7 - Peatlands. In C. Craft (Ed.), *Creating and Restoring Wetlands* (pp. 161-192). Elsevier. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/B978-0-12-407232-9.00007-5>
- During, H. J. (1979). Life strategies of bryophytes: a preliminary review. *Lindbergia*, 5(1), 2-18. <http://www.jstor.org/stable/20149317>
- During, H. J. (1992). Ecological classification of bryophytes and lichens. In J. W. Bates & A. M. Farmer (Eds.), *Bryophytes and Lichens in a Changing Environment*. Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/oso/9780198542919.003.0001>
- Frahm, J.-P., & Klaus, D. (2001). Bryophytes as Indicators of Recent Climate Fluctuations in Central Europe. *Lindbergia*, 26, 97-104. <https://doi.org/10.2307/20150069>
- France, O., & Lemon, P. (1963). Preliminary observations on forest tree ecology of the Whiteface Mountain area. *Atmospheric Sciences Research Center Report, State Univ. of New York at Albany*, 92.
- Frey, W., & Kürschner, H. (1991). Lebensstrategien von terrestrischen Bryophyten in der Judäischen Wüste; Life Strategies of Terrestrial Bryophytes in the Judean Desert. *Botanica Acta*, 104(3), 172-182. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.1991.tb00214.x>

- Frey, W., & Kürschner, H. (2011). Asexual reproduction, habitat colonization and habitat maintenance in bryophytes. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 206(3), 173-184. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2010.04.020>
- Frey, W., & Lösch, R. (2014). *Geobotanik: Pflanze und Vegetation in Raum und Zeit*. Springer-Verlag.
- Furuki, T., & Hiraoka, T. (1992). Ecological notes and distribution range of *Mannia fragrans* (Balbis) Frye et Clark in Japan. *ProcBryol. Soc. Japan*, 5(10), 158-160. [https://doi.org/10.24474/koke.5.10\\_158](https://doi.org/10.24474/koke.5.10_158)
- Gadgil, M., & Solbrig, O. T. (1972). The Concept of r- and K-Selection: Evidence from Wild Flowers and Some Theoretical Considerations. *The American Naturalist*, 106, 14 - 31.
- Glime, J. M. (2007). *Bryophyte Ecology, Vol. 1. Physiological Ecology*. Michigan Technological University and the International Association of Bryologists. [www.bryoecol.mtu.edu](http://www.bryoecol.mtu.edu)
- Grainger, J. (1947). Nutrition and Flowering of Water Plants. *Journal of Ecology*, 35(1/2), 49-64. <https://doi.org/10.2307/2256499>
- Greene, S. W. (1960). The Maturation Cycle, or the Stages of Development of Gametangia and Capsules in Mosses. *Transactions of the British Bryological Society*, 3(5), 736-745. <https://doi.org/10.1179/006813860804828927>
- Grime, J. (1974). Vegetation classification by reference to strategies. *Nature*, 250(5461), 26-31. <https://doi.org/10.1038/250026a0>
- Grime, J. (1977). Evidence for the Existence of Three Primary Strategies in Plants and Its Relevance to Ecological and Evolutionary Theory. *The American Naturalist*, 111(982), 1169-1194. <http://www.jstor.org.ezproxy.is.cuni.cz/stable/2460262>
- Grime, J. (1978). Interpretation of small-scale patterns in the distribution of plant species in space and time. *Structure and functioning of plant populations*, 2, 70.
- Grime, J. (1979). *Plant Strategies and Vegetation Processes*. Wiley. <https://books.google.cz/books?id=75nwAAAAMAAJ>
- Grimme, A. (1903). Über die Blüthezeit deutscher Laubmoose und die Entwicklungsdauer ihrer Sporogone. *Hedwigia*, 43.
- Grubb, P. J. (1998). A reassessment of the strategies of plants which cope with shortages of resources. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 1(1), 3-31. <https://doi.org/10.1078/1433-8319-00049>
- Guo, Q. (2015). Island Biogeography Theory: Emerging Patterns and Human Effects. In *Reference Module in Earth Systems and Environmental Sciences*. Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-409548-9.09419-7>
- Harper, J. L. (1977). *Population biology of plants* Academic Press.
- Hedenäs, L., Herben, T., Rydin, H., & Söderström, L. (1989). Ecology of the invading moss species *Orthodontium lineare* in Sweden: substrate preference and interactions with other species. *Journal of Bryology*, 15(3), 565-581. <https://doi.org/10.1179/jbr.1989.15.3.565>
- Herben, T. (1994). The role of reproduction for persistence of bryophyte populations in transient and stable habitats. *The Journal of the Hattori Botanical Laboratory*, 76, 115-126. [https://doi.org/10.18968/jhbl.76.0\\_115](https://doi.org/10.18968/jhbl.76.0_115)
- Herben, T., Rydin, H., & Söderström, L. (1991). Spore Establishment Probability and the Persistence of the Fugitive Invading Moss, *Orthodontium Lineare*: A Spatial Simulation Model. *Oikos*, 60(2), 215-221. <https://doi.org/10.2307/3544868>
- Holway, J., Scott, J., & Nicholson, S. (1969). Vegetation of the Whiteface Mountain region of the Adirondacks. *Atmospheric Sciences Research Center Report, State Univ. of New York at Albany*, 92, 1-49.

- Hughes, J. G. (1990). Seasonal growth and development of sporophytes in wild populations of Pogonatum and Polytrichum species. *Journal of Bryology*, 16(1), 97-108. <https://doi.org/10.1179/jbr.1990.16.1.97>
- Hüneck, S., Jänicke, S., Meinunger, L., Snatzke, G., Connolly, J. D., & Asakawa, Y. (1984). Seasonal dependence of the essential oil from Bazzania trilobata. The stereochemistry and absolute configuration of (-)-5-hydroxycalamenene. *The Journal of the Hattori Botanical Laboratory*, 57, 337-342. [https://doi.org/10.18968/jhbl.57.0\\_337](https://doi.org/10.18968/jhbl.57.0_337)
- Hussell, D. J. (1972). Factors affecting clutch size in arctic passerines. *Ecological monographs*, 42(3), 317-364.
- Imura, S. (1994). Vegetative diaspores in Japanese mosses. *The Journal of the Hattori Botanical Laboratory*, 77, 177-232. [https://doi.org/10.18968/jhbl.77.0\\_177](https://doi.org/10.18968/jhbl.77.0_177)
- Kato, H., Yasui, Y., & Ishizaki, K. (2020). Gemma cup and gemma development in Marchantia polymorpha. *New Phytologist*, 228(2), 459-465. <https://doi.org/10.1111/nph.16655>
- Keever, C. (1957). Establishment of Grimmia laevigata on bare granite. *Ecology*, 38(3), 422-429. <https://doi.org/10.2307/1929885>
- Kučera (ed.), J. (2004-2021). *Mechorosty České republiky on-line klíče, popisy a ilustrace*. Retrieved 25.11. from <https://botanika.prf.jcu.cz/bryoweb/klic/index.php>
- Kürschner, H., & Frey, W. (2013). Life strategies in bryophytes - A prime example for the evolution of functional types. *Nova Hedwigia*, 96, 83-116. <https://doi.org/10.1127/0029-5035/2012/0071>
- Lackner, L. (1939). Über die Jahresperiodizität in der Entwicklung der Laubmoose. *Planta*, 29(4), 534-616. <https://doi.org/10.1007/BF01908957>
- Lepp, H. (2012, 12.9.2012). *Vegetative Reproduction*. Australian National Botanic Gardens. <https://www.anbg.gov.au/bryophyte/vegetative-reproduction.html>
- Longton, R. E. (1998). Reproductive biology and life-history strategies. In J. W. Bates, N. W. Ashton, & J. G. Duckett (Eds.), *Bryology for the Twenty-first Century*. Maney Publishing and the British Bryological Society. <https://doi.org/10.1201/9781315138626>
- Longton, R. E., & Miles, C. J. (1982). Studies on the reproductive biology of mosses. *The Journal of the Hattori Botanical Laboratory*, 52, 219-240. [https://doi.org/10.18968/jhbl.52.0\\_219](https://doi.org/10.18968/jhbl.52.0_219)
- MacArthur, R. H., & Wilson, E. O. (1967). *The Theory of Island Biogeography* (REV - Revised ed.). Princeton University Press. <http://www.jstor.org/stable/j.ctt19cc1t2>
- Markov, M. V. (1985). Research on permanent quadrats in the USSR. In J. White (Ed.), *The Population Structure of Vegetation* (pp. 111-119). Springer Netherlands. [https://doi.org/10.1007/978-94-009-5500-4\\_5](https://doi.org/10.1007/978-94-009-5500-4_5)
- Mendel, J. G. (1866). Versuche über Pflanzen-Hybriden. *Verhandlungen Des Naturforschenden Vereines in Brünn*, 4, 3-47.
- Milne, J. (2001). Reproductive Biology of Three Australian Species of Dicranoloma (Bryopsida, Dicranaceae): Sexual Reproduction and Phenology. *The Bryologist*, 104(3), 440-452. <http://www.jstor.org/stable/3244777>
- Mironov, V. L. (2024). Geomagnetic Anomaly in the Growth Response of Peat Moss Sphagnum riparium to Temperature. *Plants*, 13(1), 48. <https://www.mdpi.com/2223-7747/13/1/48>
- Mogensen, G. S. (1978). Spore development and germination in Cinclidium (Mniaceae, Bryophyta), with special reference to spore mortality and false anisospory. *Canadian Journal of Botany*, 56(8), 1032-1060. <https://doi.org/10.1139/b78-114>
- Mogensen, G. S. (1981). The Biological Significance of Morphological Characters in Bryophytes: The Spore. *The Bryologist*, 84(2), 187-207. <https://doi.org/10.2307/3242821>

- Moore, P. D. (1986). Vegetative roots differ. *Nature*, 322(6077), 320. <https://doi.org/10.1038/322320a0>
- Moya, M. T. F. (1992). Phenological observations and sex ratios in *Marchantia chenopoda* L. (Hepaticae: Marchantiaceae). *Bryophyte Diversity and Evolution*, 6, 161-168.
- Nicholson, S., & Scott, J. (1969). Slope aspect variation in the vascular plant species composition in the treeless community near the summit Whiteface Mountain, NY. *Atmospheric Sciences Research Center Report, State Univ. of New York at Albany*, 92, 146-161.
- Olofsson, H., Ripa, J., & Jonzén, N. (2009). Bet-hedging as an evolutionary game: the trade-off between egg size and number. *Proc Biol Sci*, 276(1669), 2963-2969. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.0500>
- Pianka, E. R. (1970). On r- and K-Selection. *The American Naturalist*, 104, 592 - 597.
- Pielou, E. C. (1966). Species-diversity and pattern-diversity in the study of ecological succession. *Journal of Theoretical Biology*, 10(2), 370-383. [https://doi.org/https://doi.org/10.1016/0022-5193\(66\)90133-0](https://doi.org/https://doi.org/10.1016/0022-5193(66)90133-0)
- Rabotnov, T. (1975). On Phytocoenotypes. *Phytocoenologia*, 2, 66-72.
- Rabotnov, T. (1985). Dynamics of plant coenotic populations. In *The population structure of vegetation* (pp. 121-142). Springer.
- Ramensky, L. (1938). *Introduction to a Comprehensive Soil-Geobotanical Study of Land*. . Sel'khozgiz, Moscow.
- Reichard, H. (1860). Über das Alter der Laubmoose. *Verh. Zool. Bot. Ges. Wien*, 10, 589-598.
- Scott, J., & Holway, J. (1969). Comparison of topographic and vegetation gradients in forests of Whiteface Mountain, New York. *Atmospheric Sciences Research Center Report, State Univ. of New York at Albany*, 92, 44-87.
- Scott, J., & Nicholson, S. (1969). *Some characteristics of the vegetation of Whiteface Mt. and implications concerning their use in studies of microclimate*. S. U. o. N. Y. a. A. Atmospheric Sciences Research Center Report.
- Shannon, C. E., Weaver, W., & Wiener, N. (1950). The Mathematical Theory of Communication. *Physics Today*, 3(9), 31-32. <https://doi.org/10.1063/1.3067010>
- Shaw, A. J. (1991). The genetic structure of sporophytic and gametophytic populations of the moss, *Funaria hygrometrica* Hedw. *Evolution*, 45(5), 1260-1274. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1991.tb04391.x>
- Shaw, A. J., & Bartow, S. M. (1992). Genetic Structure and Phenotypic Plasticity in Proximate Populations of the Moss, *Funaria hygrometrica*. *Systematic Botany*, 17(2), 257-271. <https://doi.org/10.2307/2419521>
- Shaw, J., & Beer, S. C. (1999). Life history variation in gametophyte populations of the moss *Ceratodon purpureus* (Ditrichaceae). *American journal of botany*, 86(4), 512-521. <https://doi.org/10.2307/2656812>
- Shepherd, J. J., & Stojkov, L. (2007). The logistic population model with slowly varying carrying capacity. *ANZIAM J.*, 47, C492-C506. <https://doi.org/10.21914/anziamj.v47i0.1058>
- Schmidt, W. (1918). Die Verbreitung von Samen und Blütenstaub durch die Luftbewegung. *Österreichische botanische Zeitschrift*, 67(10), 313-328. <https://doi.org/10.1007/BF02126080>
- Schuster, R. M. (1966). *The Hepaticae and Anthocerotae of North America east of the hundredth meridian*. Columbia University Press. <https://cir.nii.ac.jp/crid/1130282272404163072>
- Slack, N. G. (1971). *Species diversity and community structure in bryophytes* Atmospheric Sciences Research Center Report, State University of New York at Albany].

- Slack, N. G. (1977). *Species diversity and community structure in bryophytes : New York State studies* (Vol. 428). University of the State of New York, State Education Dept. <https://www.biodiversitylibrary.org/item/228058>
- Slavíková, J. (1986). *Ekologie rostlin* (1. vyd. ed.). SPN.
- Söderström, L. (1990). Dispersal and distribution patterns in patchy, temporary habitats. *Spatial processes in plant communities*. SBP Publishers, The Hague, 99-109.
- Söderström, L. (1994). Scope and significance of studies on reproductive biology of bryophytes. *The Journal of the Hattori Botanical Laboratory*, 76, 97-103. [https://doi.org/10.18968/jhbl.76.0\\_97](https://doi.org/10.18968/jhbl.76.0_97)
- Soldán, Z. (2004). Tajemství mechorostů: Siličná tělíska ("Hic sunt leones"). *Živa*, 2, 57-58. <https://ziva.avcr.cz/files/ziva/pdf/tajemstvi-mechorostu-silicna-teliska-hic-sunt-leon.pdf>
- Stark, L. R. (1997). Phenology and Reproductive Biology of *Syntrichia inermis* (Bryopsida, Pottiaceae) in the Mojave Desert. *The Bryologist*, 100, 13.
- Stark, L. R. (2002). Phenology and Its Repercussions on the Reproductive Ecology of Mosses. *The Bryologist*, 105(2), 204-218. <http://www.jstor.org/stable/3244744>
- Stark, L. R., & Castetter, R. C. (1995). Phenology of *Trichostomum perligulatum* (Pottiaceae, Bryopsida) in the Chihuahuan Desert. *The Bryologist*, 98(3), 389-397. <https://doi.org/10.2307/3243378>
- Stearns, S. C. (1976). Life-history tactics: a review of the ideas. *The Quarterly review of biology*, 51(1), 3-47.
- Storch, D., & Mihulka, S. (2000). *Úvod do současné ekologie*. Portál.
- Streiff, A. (2005). Morphological study of the genus *Grimmia* hedw. (Grimmiaceae, Bryopsida). *Journal of The Hattori Botanical Laboratory*, 97, 317-338. [https://doi.org/10.18968/jhbl.97.0\\_317](https://doi.org/10.18968/jhbl.97.0_317)
- Sundberg, S. (2002). Sporophyte production and spore dispersal phenology in *Sphagnum*: the importance of summer moisture and patch characteristics. *Canadian journal of botany*, 80(5), 543-556. <https://doi.org/10.1139/b02-060>
- Tramer, E. J. (1969). Bird Species Diversity: Components of Shannon's Formula. *Ecology*, 50(5), 927-929. <https://doi.org/https://doi.org/10.2307/1933715>
- Tsuyuzaki, S. (2021, 30.6.2021). CSR. Hokkaido University. <https://hosho.ees.hokudai.ac.jp/tsuyu/top/dct/bot/scn/CSR.png>
- Wilbur, H., Tinkle, D., & Collins, J. (1974). Environmental certainty, trophic level, and resource availability in life history evolution. *Am Nat. American Naturalist*, 108, 805-817. <https://doi.org/10.1086/282956>
- Wilbur, H. M. (1976). Life History Evolution in Seven Milkweeds of the Genus *Asclepias*. *Journal of Ecology*, 64(1), 223-240. <https://doi.org/10.2307/2258693>
- Wright, J. D. (2015). *International Encyclopedia of the Social & Behavioral Sciences: Second Edition*. University of Central Florida, Orlando, FL, USA.



## SEZNAM OBRÁZKŮ

- Obr. 1** Teorie ostrovní biogeografie – imigrace a extinkce
- Obr. 2** Grimeův trojúhelníkový model s příklady
- Obr. 3** Kombinace faktorů – stres a disturbance
- Obr. 4** Frekvence výskytu ruderálních (R), konkurentů (C) a stresu snášejších (S)
- Obr. 5** Specializované asexuální reprodukční struktury
- Obr. 6** Proces klonování, vznik ramet
- Obr. 7** Strategie kočovníci
- Obr. 8** Strategie kolonisté s. str.
- Obr. 9** Strategie efemérní kolonisté
- Obr. 10** Strategie pionýři
- Obr. 11** Strategie roční člunkaři
- Obr. 12** Strategie krátkověcí člunkaři
- Obr. 13** Strategie trvalí člunkaři
- Obr. 14** Strategie trvalky stres snášejší
- Obr. 15** Strategie geofyty
- Obr. 16** Fragmentace gametofytu
- Obr. 17** Zakřivení růstu
- Obr. 18** Sukcese rašeliniště