

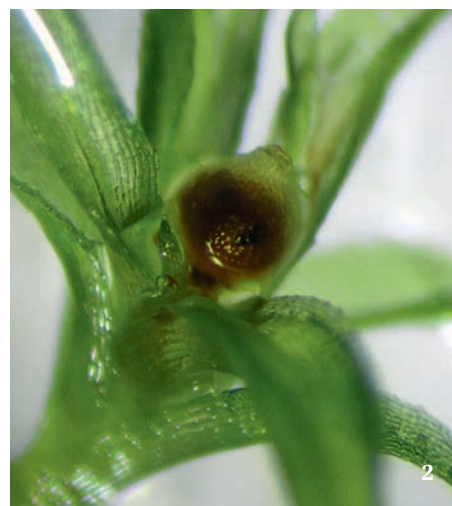
Mechorosty jsou sourozenci cévnatých rostlin – co to znamená pro porozumění evoluci rostlin?

Nedávný průlom ve studiu fylogenetických vztahů mezi mechorosty a cévnatými rostlinami společně s daty o nejstarších fosilizovaných rostlinných zbytcích opět otvírají jen zdánlivě vyřešené otázky, které položil v 19. století Ladislav Josef Čelakovský ve vztahu k původu střídání pohlavní a nepohlavní generace – a vlastně tedy původu suchozemských rostlin. Jak v článku přiblížíme, možnost, že se mechorosty a cévnaté rostliny vyvinuly ze společného polysporangiálního předka, nelze nadále vyloučit.

Připadá nám dnes samozřejmé, že kontinenty jsou osídleny rostlinami a živočichy, přitom proniknutí mnohobuněčného života na souš bylo dramatickým procesem adaptace na zcela nové nevodné prostředí. V současnosti předpokládáme, že prvními eukaryoty (organismy s buňkami s jádrem), která pronikla na pevninu mezi bakteriální povlaky tvořené také fotosyntetizujícími sinicemi, byly houby a řasy. Velmi pravděpodobně prvními mnohobuněčnými organismy souší pak mohly být, vedle aerofytních mnohobuněčných zelených řas, symbiotické asociace sinic nebo řas na jedné straně a hub na straně druhé – předchůdci našich lišejníků. Všechny tyto organismy byly poikilohydrické – obsah vody v jejich tělech velmi kolísal a při nedostatku vody přecházely do stavu metabolického klidu.

Před asi půl miliardou let pak vystoupily na souš za pravděpodobné asistence hub

první mnohobuněčné zelené rostliny ze sladkovodních biotopů. Z dosud žijících rostlin byli tito první zelení „suchozemšťané“ překvapivě nejpříbuznější dnešním jednobuněčným či vláknitým spájkivým zeleným řasám (spájkivky, Zygnematomphyceae), které rostou ve sladkých vodách. Nedávno se ukázalo, že i jednobuněčné spájkivky jsou vybaveny geny umožňujícími odolávat ztrátě vody a vyschnutí – a že některé z těchto genů získal společný předek spájkivek a suchozemských rostlin horizontálním přenosem od půdních bakterií. Tyto rostliny tak byly preadaptovány (předpřipraveny) k dalšímu výstupu na souš. Jejich vzdálenějšími příbuznými jsou i parožnatky (Charophyceae), jež mají schopnost vytvářet dobře organizované makroskopické mnohobuněčné stélky právě také ve sladkých vodách. Mnohobuněčné parožnatky představují nezávislou evoluční linii a liší se i od těch nejedno-



1 Ukázka hlevíku rodu hlevíček (*Phaeoceros*) – jehlovité útvary jsou monosporangiální sporofyty vyrůstající na přisedlých gametofytech. Blíže v textu. Převzato z Wikimedia Commons, v souladu s podmínkami použití

2 Modelový mech čepenka odstálá (*Physcomitrium*, dříve *Physcomitrella*, *patens*) s přisedlou tobolkou – monosporangiálním sporofytem. Blíže v textu. Foto L. Brejšková

duších suchozemských rostlin, jak je známe dnes. Spájkivky a parožnatky patří do velkého oddělení Charophyta. Rozmnožují se pouze ve vodě a diploidní produkt splývání jejich haploidních pohlavních buněk (gamet – s jednou sadou chromozomů, 1n), který se nazývá zygota (má dvě chromozomové sady, 2n), při klíčení okamžitě prochází redukčním dělením (meiózou), čímž se obnovuje haploidní stav genomu (1n). Po tomto redukčním dělení následují obyčejná mitotická dělení, a tak se vyvíjí mnohobuněčná haploidní stélka parožnatky.

Naopak už ty fylogeneticky nejlouběji větící suchozemské rostliny (hlevíky jako zástupci mechorostů na jedné a plavuně jako zástupci cévnatých rostlin na druhé straně – obr. 1–5, viz dále) se vyznačují tím, že se dokážou rozmnožovat v minimálním vodném prostředí a vedle mnohobuněčných haploidních těl (gametofytu – 1n) tvoří po pohlavním rozmnožování mitotickým dělením diploidní zygoty mnohobuněčný diploidní organismus – sporofyt (2n; obr. 1–4). Stejně jako u živočichů lze o dělicí se zygote, která vzniká pohlavním procesem, mluvit jako o embryu. Proto se všem suchozemským rostlinám říká *Embryophyta*. Celé linii zelených rostlin, počínaje oddělením Charophyta (v širokém slova smyslu – tedy včetně jednobuněčných a vláknitých skupin) a konče všemi suchozemskými rostlinami, pak říkáme Streptophyta.

U mechorostů (Bryophytae či Bryophyta sensu lato), tedy hlevíků (Anthocerotophyta), játrovek (Marchantiophyta) a mechů (Bryophyta sensu stricto), je přechod na souš polovičatý – pro pohlavní rozmnožování jsou přece jen odkázány na vodné prostředí a při nedostatku vody přecházejí do stadií metabolického klidu. Podobají se v tom řasám osídlujícím zemský povrch – jsou také poikilohydrické. Jejich mikroskopické bičíkaté spermatické buňky





(uvolňované z anteridií – pelatek) volně plavou vodou k vaječným buňkám uloženým v útvech zvaných archegonia (zárodečníky), kde pak vznikají zygoty. Diploidní sporofyt vzniká na haploidním gametofytu dělením zygoty – viz štět a tobolka u mechu – na obr. 2 je modelový mech čepenka odstálá (*Physcomitrium*, dříve *Physcomitrella*, *patens*), který má tobolku přisedlou, bez štětu. Sporofyt vytváří po redukčním meiotickém dělení haploidní spory odolné suchu (a dalším nepříznivým podmínkám souše včetně ultrafialového záření a mechanických vlivů), umožňující šíření na velké vzdálenosti. Ty jsou kryté nejodolnějším biopolymerem – sporopoleninem, z jehož samotného názvu vyplývá, že kryje nejen povrch spor plavuní a kapradorostů, ale také povrch pylových zrn, jež jsou vlastně samčími gametofyty vzniklými dělením mikrospor semenných rostlin. Sporopolenin je strukturně komplikovaný polymer vznikající oxidační kondenzací/polymerací mastných kyselin, fenolických a karotenoidních prekurzorů. Tento typ biopolymeru se však objevuje již hluboko v evoluci jednobuněčných zelených řas; opět jako adaptace na šíření po souši – tedy ještě před vznikem prvních mnohobuněčných suchozemských rostlin.

Paleobotanika, molekulární fylogenetika a příbuzenské vztahy suchozemských rostlin

Nejen přechod rostlin na souš, ale i jejich další evoluce včetně vzniku semenných a krytosemenných rostlin jsou pro nás doslova utopeny v hloubi minulosti – také kvůli obecně špatné fosilizaci rostlinných zbytků (právě ovšem s výjimkou spor a pylu). Proto mnoho základních otázek evoluce rostlin zůstává dodnes nevyřešených. Vedle velmi neúplného paleobotanického záznamu je hlavním východiskem pro úvahy o původu suchozemských rostlin jejich přirozený fylogenetický (a tedy evoluční a příbuzenský) systém. A ten díky nástupu možností srovnávání sekvencí DNA – pořadí písmen genetického zápisu – v genomu organismů (molekulární fylogenetika) má a stále získává obrovské množství dat, umožňujících dále do hloubky analyzovat systémy příbuznosti organismů. Rodokmeny, které byly ještě před koncem 20. století založeny převážně na studiu morfologických znaků, tak průběžně doznávají velkých i menších změn.

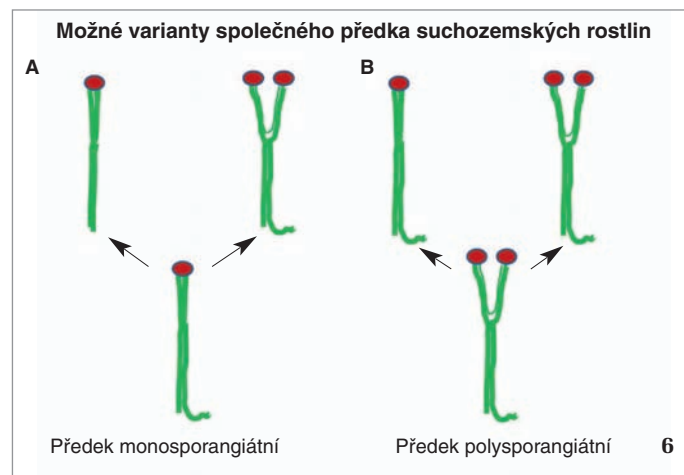
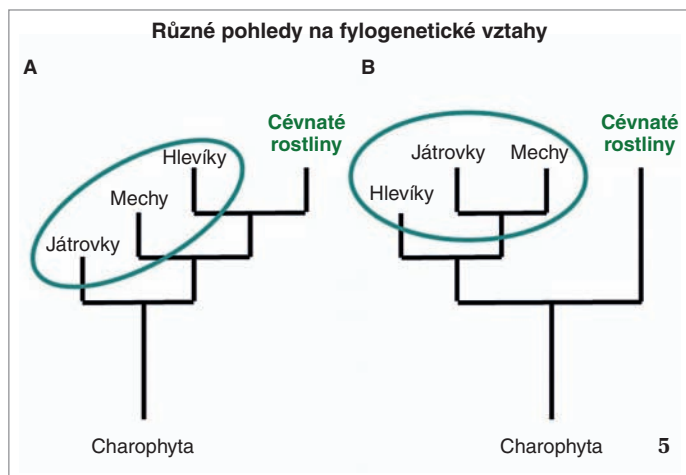
Počáteční fáze aplikace tohoto přístupu se zdála až donedávna potvrzovat historicky převažující, učebnicové (i když nikdy všeobecně uznané) schéma evoluce suchozemských cévnatých rostlin z mechorostů (např. anglická verze Wikipedie pod heslem moss). Nejhlubší větvi suchozemských rostlin jsou v tomto pojetí játrovky, z nichž se vyvinuly mechy na jedné a hlivíky (viz dále) s cévnatými rostlinami na druhé straně (obr. 5A). Větvení stromů příbuznosti se ale v novějších fylogenetických analýzách dramaticky mění. Játrovky, mechy a hlivíky počítáme mezi tři hlavní skupiny mechorostů, jejichž vzájemné příbuzenské vztahy byly donedávna nejasné. Všechny vytvářejí jednoduché nevětvené sporofyty s jedním sporangiem (rostliny monosporangiatní, obr. 6). Podle dosud převažující hypotézy se „vyšší“ cévnaté rostliny, které mají větvené sporofyty a více sporangii (polysporangiatní rostliny – obr. 6 ukazuje větvený sporofyt jen se dvěma sporangii, ale větvení sporofytu a tvorba sporangii vede i ke stovkám až tisícům sporangii na jednom sporofytu – diploidní rostlině), vyvinuly z monosporangiatních nevětvených předků podobných mečům (obr. 6A).

Jedním z problémů tohoto pojetí je dávne (ještě v 19. století formulované) rozpoznání hlivíků jako velmi primitivního bazálního typu suchozemských rostlin, v některých ohledech podobného řasám. Na rozdíl od všech ostatních zástupců skupiny *Embryophyta* (včetně mechu) mají hlivíky mimo jiné pouze jeden chloroplast na buňku a v něm se často vytváří pyrenoid (karboxyzom – doména ve stromatu plastidu s nahromaděným enzymem ribulóza-1,5-bisfosfát karboxylázou/oxygenázou – RuBisCo – schopnou vázat oxid uhličitý) – typický řasový znak. Uvedené znaky naznačují, že jsou bazálnější než játrovky – jak je tedy možné, že by byly sesterské cévnatým rostlinám (obr. 5A)? Další obtíž přináší paleobotanický záznam, protože nejstarší suchozemské rostliny doložitelné makroskopicky (nejen pomocí spor) patří do okruhu rodů polysporangiatních cooksonií (*Cooksonia*) z období středního siluru (před 433–427 miliony let). Nedávné experimenty s umělou fosilizací mechorostů pak zproblematizovaly tvrzení, že mechorosty fosilizují ještě hůře než cévnaté rostliny, a proto je nenacházíme v sedimentech.

Hlubková analýza exponenciálně narůstajícího množství sekvencí dat DNA

genomů mnoha druhů rostlin vedla v několika minulých letech k průlomům v pohledu na fylogenetické vztahy, a tím ovšem také v pohledu na evoluci uvnitř mechorostů a jejich vztahu k cévnatým rostlinám. První velké práce, které metodickou revizí vyhodnocování sekvencí dat dospěly k závěru, že mechorosty by ve skutečnosti mohly být monofyletické (tedy navzájem příbuzné ze společného předka) s hlivíky blízko báze společné větve všech mechorostů a sesterské k cévnatým rostlinám, zveřejnily v r. 2014 týmy kolem Cymona Coxeho z univerzity v portugalském Algarve a Normana Wicketta z Botanické zahrady v Chicagu (obr. 5B). I další práce pak ukazovaly, že dávná intuice botaniků o bazální (tedy nejhlubší) pozici hlivíků na fylogenetickém/evolučním stromě mechorostů by mohla být správná. Až do počátku r. 2018 však články na toto téma předkládaly až 10 možných scénářů příbuznosti suchozemských rostlin, což v podobě alternativního větvení fylogenetických stromů i graficky výborně vyjadřovalo nejistotu panující v této věci. Články z posledních let ale přinášejí jednoznačnou podporu evolučního scénáře, který ukazuje, že mechorosty (s bazálními hlivíky) jsou sesterské cévnatým rostlinám (na jejichž bázi pak stojí plavuně) – obě tyto nezávislé větve suchozemských rostlin mají společného předka (obr. 5B). Cévnaté rostliny tedy nepocházejí z mechorostů (např. Brogan a kol. 2020). Tím se otevírá možnost považovaná dosud za vyloučenou, že se totiž obě tyto skupiny rostlin vyvinuly z původně polysporangiatních předků, dnes již vyhynulých (jako *Cooksonia*, *Rhyniophyta* a dále zmíněná kryptofyta).

To by byl skutečný převrat (ale také návrat – viz dále) v pohledu na ranou evoluci suchozemských rostlin. Znamenalo by to, že u mechorostů došlo k redukci sporofytu z větveného polysporangiatního na nevětvený/monosporangiatní (obr. 6B), což by vedlo k zásadní revizi současné převládající interpretace, která předpokládá evoluci větveného sporofytu cévnatých rostlin z nevětveného monosporangiatního sporofytu mechorostů (obr. 6A). Znamenalo by to ale i možnost, že vyhynulí předkové mechorostů a cévnatých rostlin mohli také diferencovat první buněčné typy do různé míry specializované na dálkový transport vody a vytvářet primitivní vodivá pletiva, k jejichž další evoluční modifikaci došlo v rámci přizpůsobení



3 Gametofyt modelové játrovky porostnice mnohotvárné (*Marchantia polymorpha*) vytvářející v povrchových pohárcích nepohlavní rozmnožovací útvary – gemy. Foto S. Haluška

4 Reprezentant větveného polysporangiatního sporofytu nejhlubší fylogenetické větve cévnatých rostlin – epifytická plavuň rodu *Huperzia*. Foto V. Žárský

5 Alternativní pohledy na fylogenetické vztahy (fylogenetický strom) suchozemských rostlin – současný platný pohled je varianta B s monofyletickými mechorosty sesterskými cévnatým rostlinám. Blíže v textu. Délka větví není podstatná – na schématu jde o větvení skupin mechorostů (jsou v zelené elipse) ve vztahu k cévnatým rostlinám.

Mezi zástupci oddělení Charophyta jsou suchozemským rostlinám sesterské, tedy také nejpřibuznější, spájkivky (pro zjednodušení nejsou ve schématu).

6 Alternativní pohledy na společného předka suchozemských rostlin – dosud platná představa o monosporangiatním původu suchozemských rostlin (A) bude muset být opět kriticky zvažována vzhledem k možné evoluci z polysporangiatního předka (B). Všechny orig. V. Žárský

kontrastním životním a kolonizačním strategiím. Mechorosty jako nadále poikilohydrické organismy, které se adaptovaly díky velmi nízkému růstu v hustém zápoji (rostlinka podepírá rostlinku) na strategii pionýrské kolonizace kamenité souše nebo hustých zastíněných podrostů, nepotřebují výraznější architektonicko-mechanické zpevnění svých těl ani složitější systém dálkového rozvodu vody a živin. Jejich dnešní stavba tak může představovat evolučně odvozený stav částečně směrem ke zjednodušení – vodu vedou na krátkou vzdálenost několika centimetrů do značné míry povrchem těla. Nedávné fylogenetické analýzy také podporují přítomnost dynamicky regulovaných průduchů u společného předka mechorostů a cévnatých rostlin – i v tomto směru tedy došlo u mechorostů ke ztrátě – redukci průduchů jen na sporofyt a jejich úplné ztrátě u játrovek (Brogan a kol. 2020). Přitom evoluční rozmanitost mechorostů, přes zdánlivě monotónní vzhled pro laika, je obrovská – srovnatelná s rozmanitostí cévnatých rostlin. Naopak v rámci anatomie cévnatých rostlin, které zůstaly polysporangiatní, se dále rozvinula vodivá pletiva a vyvinula

schopnost vytvářet mohutná, architektonicky stabilní těla na souši. S tím souvisí rozvoj biochemických, anatomicko-mechanických i architektonických prvků, které růst na souši – vystavený nejen nedostatku vody, ale také mechanickému namáhání a UV záření – umožňovaly.

Varianta, že společným předkem mechorostů a cévnatých rostlin by mohly být vyhynulé polysporangiatní rostliny, je silně podpořena paleobotanickými nálezy, které ukazují, že všechny nejstarší makroskopické zkameněliny prvních rostlin z období siluru (široce pojímaná skupina rhynií a jejich předchůdců) byly polysporangiatní. Nejstarší spory jsou však známy už ze středního ordoviku (asi před 460 miliony let) a nejsou přiřaditelné k žádné dnešní skupině suchozemských rostlin. Prof. Dianne Edwardsová z Cardiffské univerzity pro pravděpodobně celou škálu předchůdců dnešních mechorostů a cévnatých rostlin navrhuje pojem kryptofyta (cryptophytes, „skryté rostliny“), která už v ordoviku produkovala druhově dosud nepřidatelné spory – kryptospory; jedním z jejich představitelů by mohl být polysporangiatní, drobný rod *Partitatheca*, doložený ze spodního devonu (419–393 milionů let), větvený podobně jako *Cooksonia*. První známé životní cykly (již popsané střídání generací gametofytu a sporofytu) rhynií z počátku devonu pak překvapivě ukazují, že jejich jednoduše větvený drobný sporofyt i gametofyt si byly dost podobné a žily metabolicky nezávisle vedle sebe. U dnešních mechorostů se naopak nevětvený monosporangiatní sporofyt vyvíjí přímo na gametofytu a je na něm do různé míry metabolicky závislý.

Staré otázky jsou nově nastoleny

Těmito novými výsledky se ale především znovu otvírají otázky, které v Praze jako první na světě nastolil pravidelný autor článků v tomto časopise a botanik světového formátu (v duchu svého otce a také mentora Jana Evangelisty Purkyně i dělný vlastenec) Ladislav Josef Čelakovský v r. 1874 v německy psaných Zprávách ze zasedání Královské české společnosti nauk. Zavedl zde poprvé pojmy gametofyt a sporofyt a tázal se: Jaký je evoluční původ diploidního sporofytu suchozemských rostlin? Jak vzniklo střídání haploidní pohlavní a diploidní nepohlavní generace (rodozměna), kterou objevil nedlouho předtím Wilhelm Hoffmeister? To jsou ve skutečnos-

ti zároveň otázky po vzniku suchozemských rostlin. Čelakovský proti tzv. homologní hypotéze Nathanaela Pringsheima, podle níž jsou původní mnohobuněčný gametofyt a sporofyt suchozemských rostlin homologické a mohou žít nezávisle vedle sebe (tedy, že také vypadají podobně – jako např. u mořské řasy porostu locikového – *Ulva lactuca*, či gametofyty a sporofyty rhynií popsané výše), postavil tzv. antithetickou hypotézu. Ta předpokládá pozvolný vývoj diploidního sporofytu – vlastně embrya – vložením postupně narůstajícího množství mitotických dělení diploidní zygoty po oplození na povrchu haploidní stélky gametofytu před nástupem meiózy. Tak si můžeme snadno představit, proč u mechorostů sporofyt/embryo přímo vyrůstá z gametofytu. Homologní (či transformační) hypotéza by předpokládala, že původně samostatně žijící sporofyt (opět např. rhynie) se u mechorostů redukuje a stává se metabolicky závislým na gametofytu – roste na gametofytu. U cévnatých rostlin se naopak gametofyt postupně redukuje a stává se závislým na sporofytu. Antithetická hypotéza se ve 20. století prosadila zvláště díky britskému botanikovi Fredericku Orpenu Bowerovi, který ji v návaznosti na Čelakovského podrobně rozvíjel. Její široké přijetí trvá až do současnosti, do počátku 21. století, a stále je v učebnicích uváděna jako řešení problému původu sporofytu suchozemských rostlin. Jsou-li však rhynie (v širokém smyslu včetně jejich předchůdců kryptofyt – viz výše) dobrým reprezentantem okruhu rostlin, z nichž se mohly vyvinout suchozemské rostliny, jak je známe dnes (tedy mechorosty a sesterské cévnaté rostliny), pak ani Pringsheimovu homologní hypotézu nemůžeme považovat za definitivně vyvrácenou. Změna v chápání evoluce mechorostů a cévnatých rostlin tak ruší jednoznačnost platnosti antithetické hypotézy a otevírá nové kolo úsilí o řešení hluboké záhady evoluce sporofytu a životních cyklů prvních suchozemských rostlin.

Práce na těchto tématech je podporována projekty Grantové agentury České republiky (20-11642S a 21-10799S).

Seznam použité literatury uvádíme na webové stránce Živy. K dalšímu čtení např. Živa 2016, 2: 70–75; 6: 299–301 a CXXXIII–CXXXVI; 2020, 1: 6–9.