

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích

Biologická fakulta



**Fenologie vybraných druhů mechorostů na rašeliništích
pravobřežní části Lipenské nádrže**

Markéta Nováková

Bakalářská práce

Vedoucí práce: **Dr. Jan Kučera**

2000

NOVÁKOVÁ M., 2000: Fenologie vybraných druhů mechorostů na rašeliništích pravobřežní části Lipenské nádrže [Phenology of selected bryophyte species on peat bogs of right-bank area of Lipenská nádrž. Bc. Thesis, in Czech] – 34 pages, Faculty of Biological sciences, The University of South Bohemia, České Budějovice, The Czech Republic.

ANNOTATION: This thesis comprises firstly a literature search on bryophyte phenology - history and methods of studying bryophyte phenology, relations between phases of life cycle and enviromental factors, bryophyte phenology in different geographical areas and climate conditions focused in the temperate belt; secondly the evaluation of beginning field research on bryophyte phenology on four peat bogs of right-bank area of Lipenská nádrž dam.

Prohlašuji, že jsem tuto práci vypracovala samostatně, s použitím uvedené literatury.

V Českých Budějovicích, 18.5.2000

Marika Nováková
.....

Speciální dík Honzovi Kučerovi za neuvěřitelnou trpělivost a samozřejmě svým rodičům,
bratříčkovi a všem přátelům za duševní azyl.

I. ÚVOD

Cílem této práce je za prvé shrnout dosavadní poznatky o fenologii mechorostů (*Plantae*, *Bryophyta*) formou literární rešerše a za druhé vyhodnotit počáteční pozorování fenologie mechorostů na čtyřech rašeliništích nacházejících se na pravém břehu Lipenské nádrže. Nomenklatura v celé práci je sjednocena podle práce Váňa (1997).

Fenologie je obor biologie, který studuje životní projevy (životní cyklus) organismů v závislosti na ročních obdobích a na proměnách podmínek životního prostředí, které tyto projevy ovlivňují. V případě rostlinných organismů to znamená sledování načasování vegetativního růstu, pohlavního a nepohlavního rozmnožování. Vývoj každé fáze životního cyklu jednotlivých druhů mechorostů je specificky závislý na určitých vnějších podmínkách, z nichž velký vliv má bezesporu dostupnost vody. Na rozdíl od vyšších cévnatých rostlin nemají mechorosty kořenový systém s příslušným systémem vodivých pletiv, který by jim umožňoval přijímání vody z půdy. Příjem vody je tedy závislý převážně na vzdušných srážkách (kromě například vodních druhů), a proto jsou fáze cyklu náročné na vlhkost (tvorba gametangií, oplození, klíčení spor) svým výskytem většinou vázaná na období roku s nejintenzivnějšími srážkami. Absence kořenového systému a vodivých pletiv také zčásti vysvětluje nízkou konkurenceschopnost vůči vyšším cévnatým rostlinám. Dále má na vývoj mechorostů značný vliv teplota, intenzita osvětlení, kvalita osvětlení a fotoperioda, podobně jako u cévnatých rostlin. Tyto klimatické podmínky se výrazně mění v závislosti na zeměpisné poloze a nadmořské výšce, podle toho je pak modifikován i životní cyklus mechorostů (jiné načasování nebo absence některých fází). Nejlépe je to viditelné u druhů s velkým areálem rozšíření (*Polytrichum alpinum* - Longton 1972, 1979; *Pleurozium schreberi* - Longton & Greene 1969a, b, 1979; *Hylocomium splendens* - Busby et al. 1978, Callaghan et al. 1978). Typ substrátu má pro vývoj mechorostů menší význam. Odlišnost fenologie jednotlivých rostlin určitého druhu v porostu na jednom stanovišti je dána především různorodostí mikroklimatických podmínek. To znamená, že o fenologii rozhoduje také to, jestli je rostlina vystavena přímému slunci nebo roste ve stínu, jestli se nalézá uvnitř porostu (vyšší teplota, vlhkost a chráněnost před větrem) nebo na jeho okraji, jestli roste na návětrné nebo závětrné straně porostu (to ovlivňuje především tvar, velikost, způsob růstu a větvení lodyžky; Tallis 1959, Bates 1998) nebo jestli se porost nachází na bultu či v nějaké prohlubni (rozdíl v hladině spodní vody, zastínění), atd.

II. HISTORIE A METODY STUDIA FENOLOGIE MECHOROSTŮ

Studium fenologie mechů začalo v Evropě v polovině 19. století (například Arnell, H. W. 1875. *De Skandinaviska Löfmossornas Kalendarium*. Uppsala Univ; non vidi). V první třetině 20. století fenologické studie probíhaly rozsáhlým pozorováním bryoflóry na určitém území formou záznamu výskytu jednotlivých klíčových etap životního cyklu mechů (přítomnost gametangií, oplození, přítomnost sporofytu, uvolňování spor, vegetativní růst) v průběhu roku (Grimme 1903, Lackner 1939). Vzhledem k zaměření na sledování velkého počtu druhů (Grimme 1903 – 207 druhů, Lackner 1939 – 155 druhů) nemohly být prováděny experimenty, které by upřesnily vztahy mezi fenologií mechorostů a klimatickými podmínkami, tím i ročním obdobím a typem stanoviště. Byly vysloveny pouze domněnky na základě srovnání s pracemi týkajícími se fenologie mechorostů v jiných oblastech. Grimmova práce na rozdíl od Lacknerovy obsahuje neucelené záznamy o fenologii jednotlivých druhů (nepravidelná pozorování), na jejichž základě sestavil výslednou tabulku s obdobím zralosti spor a oplození jednotlivých druhů mechů a k porovnání do tabulky zařadil i údaje pocházející z prací Limpricht (1885-1905) a Arnell (1875). Lackner (1939) porovnává svá data s pracemi Arnell (1875) a Hagerup (1935) a jeho záznamy o fenologii jednotlivých druhů jsou téměř úplné. Pokusil se také sledovat fenologii některých společenstev mechů (rašeliništní, epifytické, vodní, apod.), ale tyto výsledky v podstatě nijak nekomentoval. Podle jeho záznamů se dá obecně říci, že podobnou fenologii mají jen blízké příbuzné druhy (maximálně na úrovni čeledí) a že fenologická strategie není shodná pro všechny druhy mechů, které se vyskytují ve stejném společenstvu nebo na jednom stanovišti. Hodnota těchto prací spočívá hlavně v kvantitě zaznamenaných údajů, ze kterých vychází řada pozdějších autorů (Johnsen 1969, Longton & Greene 1969, Hughes 1990, Velluti & Geissler 1995).

Zřetelný obrat nastal v polovině 20. století, kdy Forman (1965) publikoval svoji představu o studiu fenologie mechorostů. Ta omezuje studium fenologie jen na několik druhů a doporučuje nejen pravidelné pozorování v přirozeném prostředí (optimální interval 14, nejvýše 30 dní), ale i experimentální pěstování daných druhů při různých hodnotách faktorů, které mají na fenologii mechorostů největší vliv (vlhkost, fotoperioda, teplota, intenzita osvětlení). Konfrontace pozorování fenologie v přirozeném prostředí s experimentálními výsledky pak umožní upřesnit vztah fenologie ke klimatickým podmínkám. Forman také klade důraz na přesnější sledování

meteorologických podmínek během roku (srážky, teplota). Dále člení jednotlivé fáze pohlavního cyklu mechorostů do několika vývojových stupňů (viz tab. 2), které považuje pro charakteristiku fenologie za důležité. Jemnost stupnice zralosti jednotlivých fenofází se více méně upravuje podle potřeby a možnosti rozlišitelnosti těchto vývojových stádií. Z této Formanovy publikace vycházejí všechny následující práce zabývající se studiem fenologie mechorostů. Podle citované literatury v publikovaných člancích soudím, že do 50. let se o fenologii mechorostů zajímali pouze evropští bryologové a až ve druhé polovině 20. století se fenologické práce prováděly i v ostatních částech světa, převážně v Severní Americe.

Tab. 2. Hodnocení fází pohlavního cyklu, upraveno Forman (1965).

Fenofáze	Index zralosti	Charakteristika fenofáze
GAMETANGIA		
juvenilní	1	viditelné v 400× zvětšení
nezralá	2	velikost 1/2 délky ve zralosti
zralá	3	uvolňování/příjem gamet, zelená barva
vyprázdňená	4	porušený vrchol, hnědá barva
abortovaná	A	neporušený vrchol, hnědá brava
SPOROFYT		
časné embryo	1	zygota
pozdní embryo	2	1/2 plné velikosti
prodlužování štětu	3	od formování čepičky
nadýmání tobolky	4	vrcholek sporofytu širší než štět
nadmutá tobolka	5	tobolka s max. šířkou
neporušené víčko	6	tobolka více než z 1/2 hnědá (suchá)
otevřená tobolka	7	odpadlé víčko
prázdná tobolka	8	prázdná tobolka

Nejčastěji se provádí fenologické studie jednoho (Tallis 1959; Johnsen 1969; Longton & Greene 1969a, 1969b, 1979; Longton 1972, 1979; Hancock & Brassard 1974; Callaghan et al. 1978; Imura & Iwatsuki 1989; Mishler & Oliver 1991; Bisang 1995; Stark 1985, 1986, 1995, 1997) či několika druhů mechů, které jsou blízkce příbuzné (Hughes 1990, Imura 1994) nebo se vyskytují na stejném stanovišti (Odu 1981, Makide & Odu 1994). Longton a Greene se v 70. letech zabývali fenologií a reprodukční biologii mechu *Pleurozium schreberi* (1968, 1979).

Zpočátku jsou jejich studie zaměřeny pouze na Velkou Británii, později jsou rozšířeny i na Severní Ameriku. Podobný srovnávací charakter (studium fenologie v různých zeměpisných polohách) mají i práce Longton (1972, 1979). Velmi zajímavá a vyčerpávající je Tallisova studie fenologie *Racomitrium lanuginosum*, kterou sledoval na několika místech v Británii (1959). Zkoumal vliv typu stanoviště jak z hlediska makroklimatických, tak i mikroklimatických podmínek (sklon svahu, vystavenost slunci a větru, vlhkost) nejen na fáze pohlavního cyklu ale též na vegetativní růst (načasování růstu; velikost, tvar a způsob větvení rostliny). Také se pokoušel zjistit, jestli se liší klíčivost spor z jednotlivých stanovišť. Skutečně se lišila, ale na základě jeho pokusů není možné říci, zda to je způsobené genetickou odlišností rostlin nebo ekologickými podmínkami na stanovišti. Velmi hodnotná je i série Starkových studií fenologie několika pouštních mechů ve Spojených státech (1985, 1986, 1995, 1997). Pokud se studium fenologie omezuje jen na pouhá obecná pozorování v terénu (nezkoumá se vliv prostředí na fenologii) mají hodnotu jen tehdy, je-li možné výsledky porovnat s jinými pracemi týkající se fenologie stejných druhů.

III. ŽIVOTNÍ CYKLUS MECHOROSTŮ A FAKTORY OVLIVŇUJÍCÍ JEDNOTLIVÉ FÁZE TOHOTO CYKLU

1. SPÓRA, KLÍČENÍ

Vývoj samčích spor dvoudomých druhů je obecně mnohem citlivější na vnější podmínky než vývoj samičích spor (Newton 1972, Longton & Greene 1979). V průběhu meiózy dochází k větší aborci samčích spor, takže výsledný počet zralých samičích spor může být u některých druhů až čtyřikrát vyšší. Také klíčení samčích spor ve srovnání se samičími je na vnější podmínky podstatně náročnější. Zralé samčí a samičí spory *Plagiomnium undulatum* se v Británii vyskytují v poměru 1 : 4, přičemž samčí spory nejsou odolné proti vysychání. Důsledkem je potom vysoká převaha samičích rostlin a velmi vzácný výskyt sporofytu, který se ještě násobí větší náročností vývoje antheridií na klimatické podmínky. Rozmnožování tohoto druhu probíhá vegetativně, převážně regenerací odpadlých listů. Je zajímavé, že schopnost této regenerace je u *P. undulatum* mnohem vyšší než u příbuzných druhů jako *Plagiomnium affine*, u kterých je pohlavní rozmnožování běžné (Newton 1972).

Působení faktorů na klíčení spor játrovek nebylo zatím příliš zkoumáno, mechy jsou v tomto směru prostudovány o něco lépe. Při laboratorních pokusech bylo zjištěno, že doba potřebná k vyklíčení se prodlužuje s klesající teplotou (Longton & Greene 1979, Newton 1971). Dále je důležitý dostatek vlhkosti a světla, i když jeho nedostatek může být u *Funaria hygrometrica* kompenzován přidáním glukózy do média (Longton & Schuster 1984, p. 417). Fotoperioda působí na klíčení jen nutričním efektem, to znamená, že při dlouhém dni probíhá fotosyntéza déle, a urychluje se tak i klíčení (Longton & Greene 1979, Newton 1972). Spory tří druhů rodu *Sphagnum* neklíčily ve vodě z rašeliniště (přírozený substrát), dokud nebyl přidán fosfor (Boatman & Lark 1971 sec. Longton & Schuster 1984, p. 416). Také byla zjištěna závislost jejich klíčení na relativně vysokém obsahu draslíku (Schofield 1985, p. 299). O klíčení spor a následné tvorbě gametoforu v přírodních podmínkách se toho příliš mnoho neví, a tak není možné obecně zhodnotit efektivnost sexuálního rozmnožování (poměr využívání pohlavního a nepohlavního rozmnožování).

Spóry se velmi liší dobou, která uplyne od jejich dopadu na substrát do vyklíčení. Spory játrovek řádu *Jungermanniales*, hlavně jejich vývojově pokročilých skupin jako *Lejeuneaceae*

jsou velmi krátkověké, tenkostěnné, částečně klíčí už uvnitř tobolky a mají dobře vyvinuté chloroplasty. Tyto spory po dopadu na substrát okamžitě klíčí a nesnesou ani jednohodinové vysušení (Longton & Schuster 1984, p. 419). Podobné spory se vyskytují i u jiných čeledí, které jsou často epifytické nebo epifylické (*Porellaceae*, *Jubulaceae*, *Radulaceae* a některé druhy *Plagiochilaceae*). Naproti tomu spóry většiny xerofytních játrovek z řádu *Marchantiales* jako *Mannia androgyna*, *Mannia fragrans* nebo různé druhy rodu *Riccia* nikdy neklíčí před uvolněním z tobolky, jsou velké, hnědé, bez viditelných chloroplastů a s tlustou pevnou stěnou. Takové spory si uchovávají schopnost klíčení několik let. V řádu *Marchantiales* existují některé výjimky (*Lunularia cruciata*, *Marchantia polymorpha*, *Conocephalum conicum*), jejichž spory jsou menší, s tenčí stěnou a se schopností klíčit nejvýše po 30 dnech (Inoue 1961). Velké a dlouhověké spory *Marchantiales* a *Sphaerocarpaceae* klíčí, jen když jsou několik milimetrů pod zemí (Longton & Schuster 1984, p. 419). Pro hlevíky je vytrvalost spor charakteristická, běžně klíčí po 15 letech (jakmile se spora dostane do příznivých podmínek, skoro okamžitě vyklíčí). U mechů je vytrvalost spor obecně delší než u játrovek. Klíčení spor rodu *Sphagnum* je v přírodě běžné po 3 letech (Schofield 1985, p. 298). Spóry *Funaria hygrometrica*, které byly skladovány v laboratorních podmínkách klíčily s 5% klíčivostí po 11 letech (Hoffman 1970 sec. Longton & Schuster 1984, p. 419) a u *Physcomitrium pyriforme* úspěšně klíčily dokonce po 55 letech (Doyle 1970 sec. Longton & Schuster 1984, p. 417).

Většina játrovek začíná klíčit do 24 hodin po dopadu na zem (*Chiloscyphus coadunatus* a *Lunularia cruciata* do 1 až 4 hodin) (Schofield 1985, p. 297). Mechy klíčí v přirozených podmínkách nejdříve po týdnu (*Andreaea rupestris*), většinou však až po měsíci (*Scleropodium purum*, *Polytrichum juniperinum*) (Schofield 1985, p. 297). V ideálních podmínkách na umělém substrátu většina mechů vyklíčí během 2-3 dnů s 90% úspěšností (Tallis 1959, Newton 1972, Longton 1979). Z toho lze usuzovat, že klíčení spor mechů je na vnější podmínky podstatně náročnější než u játrovek. Spory některých druhů mechů, například *Hypnum cupressiforme*, klíčí až po několikadenní indukci mrazem (During 1979 sec. Longton & Schuster 1984, p. 417). Některé další druhy klíčí na agaru jen v určitém ročním období (například *Pleurozium schreberi* v říjnu), přestože spory jsou už dávno plně vyvinuté (Longton 1979, Longton & Greene 1979). Může to být dáno endogenními faktory nebo závislostí na faktorech vnějších.

2. PROTONEMA

U většiny játrovek je protonema redukované, které rychle diferencuje v nový gametofor; hlevíky mají protonemální fázi také omezenou nebo chybí; pro mechy je protonemální fáze charakteristická. Obvykle bývá protonema jednoleté, v některých případech je vytrvalé (*Discelium*, *Racelopus* (Schofield 1985, p. 298), *Pogonatum aloides*).

U jednoho druhu mechu existuje několik typů protonematu; je to dáno tím, že jeho vývoj je nejnáze ovlivnitelný vnějšími podmínkami. Byla prokázána závislost na fotoperiodě, složení světla, na chemickém složení substrátu, a některých dalších faktorech. Daný typ protonematu je striktně vázán jen na určité vnější podmínky, a proto je velmi těžké získat v umělé kultuře stejný typ jako ten, který se vyskytuje v přírodě.

Dosud nejlépe prostudovaný je vývoj protonematu *Funaria hygrometrica*, které je tvořeno dvěma typy vláken. Jako první se tvoří tzv. chloronema, jehož vlákna jsou nepravidelně větvená, fotosyntetická, tedy pozitivně fototropická a nevytváří žádné pupeny. Později, ale jen za určitých podmínek, začne chloronema diferencovat v kaulonema, které je složeno z pravidelně větvených, hnědých vláken s negativně geotropickým růstem, na nichž se pravidelně zakládají pupeny. Chloronema pravděpodobně slouží k vegetativnímu rozmnožování tím, že se rozrůstá po substrátu, z kaulonematu vyrůstají nové gametofory. V laboratorních podmínkách se kaulonema netvoří při teplotě nižší než 5 °C a při osvětlení slabším než 500 lx. (Bopp 1961 sec. Bopp 1985, p. 284), což přibližně souhlasí s pozorováním výskytu kaulonematu v přírodě, kde se nikdy nevytváří v zimních měsících.

Indukce tvorby pupenů na protonematu, ze kterých se později vyvíjí gametofor, je závislá nejvíce na světle. Ultrafialové záření tvorbu pupenů inhibuje a infračervené naopak stimuluje. U některých druhů byla zjištěna indukce pupenů bakteriemi a houbami (Bopp 1984, p. 295). Tvorbu pupenů *Pylaisiella selwynii* (Kind.) H. A. Crum, Steere & L. E. Anderson indukují chemické látky, které vylučuje *Agrobacterium tumefaciens*; indukce může být způsobena i přímým dotykem některých druhů rodu *Rhizobium* s pupenotvornými buňkami protonematu.

3. GAMETOFOR

Periodicita růstu gametoforu je dána zakládáním pupenů na protonematu (u mechů) nebo iniciací základů postraních větví a počátkem tvorby pohlavních orgánů (všechny tyto fáze jsou silně ovlivňovány vnějšími podmínkami). Rychlost růstu je možné regulovat urychlením nebo zpomalením fotosyntézy (ta závisí na fotoperiodě, vlhkosti a teplotě) nebo koncentrací živin v substrátu (Bopp 1984, p. 277, 281).

V růstu gametoforu se uplatňuje stejně jako u vyšších cévnatých rostlin apikální dominance. Zakládání větvních pupenů a jejich růst tedy závisí na ztrátě inhibičního účinku růstového vrcholu například vývojem pohlavních orgánů (gametangia, sporofyt), poškozením vrcholku nebo jeho fragmentací (Bopp 1984, p. 297). U *Splachnum ampullaceum* tento mechanismus působí nejen na zakládání větvních pupenů, ale i na regeneraci protonematu a rhizoidů. U *Lumularia cruciata* apikální dominance deaktivuje také gemy v pohárcích na adventivních výběžcích.

4. GAMETANGIA, OPLOZENÍ

Indukce gametangií na gametoforu s největší pravděpodobností probíhá zcela v závislosti na vnějších faktorech. Stejně jako u cévnatých rostlin můžeme mechorosty rozdělit na rostliny dlouhodobní, krátkodobní a neutrální. Jak je vidět z níže uvedené tabulky (tab. 2), zakládání gametangií u mechů je na fotoperiodě převážně nezávislé, játrovky jsou dlouhodobní a hlevíky krátkodobní (tvoří gametangia na podzim) (Chopra & Blatha 1983). Teplotní optimum pro tvorbu gametangií je specifické pro každý druh, může mít velké (*Preissia quadrata*, *Pellia epiphylla*, *Riccia cavernosa*, *Bryum argenteum*, hlevíky) nebo velmi malé rozpětí (*Marchantia polymorpha*, *Conocephalum conicum*, *Pogonatum aloides*, *Funaria hygrometrica*, *Physcomitrium pyriforme*) (Chopra & Blatha 1983). Teplotní optimum je také ovlivňováno intenzitou osvětlení. Jeho jedna hranice je společná s optimem vegetativního růstu; u *Aphanorhegma patens* je to ta horní, kdy se gametangia zakládají při teplotě pod 20 °C, při vyšší teplotě převládá vegetativní růst; u *Pogonatum aloides* je to opačně, vegetativní růst probíhá při teplotě nižší než 15 °C a gametangia se tvoří při vyšších teplotách (Chopra & Blatha 1983). Některé druhy (*Lumularia cruciata*, *Riccia cavernosa*, *Leptobryum pyriforme*, *Funaria hygrometrica*, *Physcomitrium pyriforme*) potřebují projít nejprve obdobím s nízkými teplotami a teprve potom při vyšších teplotách zakládají gametangia (Chopra & Blatha 1983; Bopp 1984, p. 299). Tento proces je obdobou vernalizace

cévnatých rostlin. Chemické složení substrátu příliš podstatné není, i když u některých druhů byl pozorován vliv dusíku, cukrů a pH (*Pohlia nutans*, Chopra & Blatha 1983).

Ve většině případů se u mechorostů objevuje proterandrie a zároveň délka vývoje antheridií je podstatně delší než u archegonií. Zakládání a vývoj antheridií je také mnohem náročnější na vnější podmínky, jak dokazují četné práce (Chopra & Blatha 1983; Longton 1972, 1979; Longton & Greene 1979; Newton 1972; Velluti & Geissler 1995).

Tab. 2. Závislost tvorby gametangií na fotoperiodě, zpracováno z Chopra & Blatha (1983).

Dlouhodobní rostliny	Krátkodobní rostliny	Neutrální rostliny
<i>Conocephalum conicum</i> <i>Marchantia polymorpha</i> <i>Preissia quadrata</i> <i>Lunularia cruciata</i> <i>Pellia epiphylla</i> <i>Aneura pinguis</i> <i>Riccardia multifida</i> <i>Diplophyllum albicans</i> <i>Chiloscyphus coadunatus</i> <i>Cephalozia lunulifolia</i>	<i>Riccia glauca</i> <i>Anthoceros punctatus</i> <i>Phaeoceros laevis</i> <i>Notothylas orbicularis</i> <i>Asterella tenella</i> <i>Sphagnum subnitens</i>	<i>Riccia cavernosa</i> <i>Pogonatum aloides</i> <i>Funaria hygrometrica</i> <i>Leptobryum pyriforme</i> <i>Physcomitrium pyriforme</i> <i>Aphanorhegma patens</i> <i>Bryum argenteum</i> <i>Barbula gregaria</i> <i>Bryum coronatum</i>

Ačkoli se gametangia na gametoforu vyskytují několik měsíců, samotný vývoj pohlavních buněk probíhá jen několik týdnů. Povrch spermatozoidů obsahuje vysoké procento lipidů, takže spermatozoidy ve vodě neplavou, ale pohybují se po hladině, kde mohou být poháněny větrem. Výjimku tvoří rašeliníky, kterým lipidová vrstva na povrchu spermatozoidů chybí, jejich pohyb je tak částečně omezen (Longton & Schuster 1984, p. 427). Antheridia některých mechorostů mohou díky své stavbě vystřelovat spermatozoidy do značné vzdálenosti, například *Conocephalum conicum* až 8 cm (Longton & Schuster 1984, p. 427).

5. SPOROFYT

Na vývoj sporofytu má největší vliv především intenzita osvětlení, fotoperioda a teplota. Všechny jmenované faktory ovlivňují vývoj sporofytu nutričním efektem a optimální podmínky

pro jeho vývoj jsou shodné s optimálními podmínkami pro fotosyntézu (Hughes 1990). Teplota je důležitá hlavně pro tvorbu a zrání spor. Optimální teplota pro vývoj tobolky *Bryum argenteum* je 25 °C a *Funaria hygrometrica* 15 °C (Chopra & Blatha 1983). Na další podrobnější informace odkazují na stranu 27 této práce.

Zrání všech spor probíhá v jedné tobolce synchronně. Výjimkou jsou pouze hlevíky, jejichž začátek diferenciací spor je postupný a spory se uvolňují v pořadí, jak se postupně vytvářely (Schofield 1985, p. 253). Tobolka se otvírá v období s nízkými srážkami (v mírném pásu v létě: *Polytrichaceae*, *Plagiothecium*, *Orthotrichum*, *Amblystegium*, *Pohlia nutans*) nebo s vydatnými srážkami (v mírném pásu na podzim a na jaře: *Hypnum cupressiforme*, *Brachythecium rutabulum*, *Dicranum scoparium*, *Ulota bruchii*) (Lackner 1939). Načasování otvírání tobolky záleží na délce dormance spor a na podmínkách, které jsou vyžadovány pro klíčení. Tobolka se vyprazdňuje celá v krátkém časovém úseku u druhů, které rychle klíčí nebo postupně během kratší či delší doby u druhů, jejichž spory vykazují určitou dobu dormance.

IV. FENOLOGIE MECHOROSTŮ V RŮZNÝCH ZEMĚPISNÝCH OBLASTECH A KLIMATICKÝCH PODMÍNKÁCH

1. ÚVOD

Rozdílná fenologie jednoho druhu mechorostu v různých oblastech je dána odlišností klimatických poměrů a ty se obecně mění se zeměpisnou polohou. Z předešlé kapitoly je zřejmé, že největší vliv na fenologii mechorostů mají vodní srážky, jejichž množství závisí obecně na zeměpisné poloze (oceanita, reliéf krajiny); teplota, jejíž průměrná hodnota se mění v závislosti na zeměpisné šířce a nadmořské výšce; vzdušná vlhkost, která souvisí převážně s oceanitou; intenzita a složení slunečního záření, ty se mění se zeměpisnou šířkou a nadmořskou výškou; a nakonec fotoperioda, která se zvýrazňuje s rostoucí zeměpisnou šířkou. Odlišnosti ve fenologii mechorostů v závislosti na klimatických podmínkách různých oblastí světa je možné pozorovat i na obecné úrovni mechorostů, nejen na úrovni druhu.

2. POLÁRNÍ OBLASTI

Se vzrůstající zeměpisnou šířkou postupně klesá průměrná roční teplota a stejný jev je možné pozorovat i s rostoucí nadmořskou výškou, proto je efekt vzrůstající zeměpisné šířky a nadmořské výšky na životní cyklus mechorostů v některých rysech podobný. Například mech *Pleurozium schreberi* je běžně plodný v severozápadní Evropě a v Kanadě, ale v ostatních částech Evropy a v jižní části Severní Ameriky zůstávají rostliny sterilní nebo zakládají jen samičí gametangia (Longton & Greene 1968, 1979). Ve vysokohorských podmínkách do 2000 m.n.m. střední a jihozápadní Evropy není přítomnost sporofytu *Pleurozium schreberi* žádnou výjimkou. V nadmořských výškách přesahujících 2000 m se vyskytují také už jen samičí gametangia (Velluti & Geissler 1995). Jiným příkladem poklesu sexuální reprodukční schopnosti se vzrůstající zeměpisnou šířkou je *Polytrichum alpinum*, u kterého jsou na rostlinách přítomna perichaetia i perigonia a sporofyt normálně dozrává ve všech oblastech mírného pásu. V přímořských oblastech Antarktidy a v některých částech Arktidy se gametangia vyvíjí také normálně (i když perichaetia se vyskytují mnohem častěji), běžně dochází i k oplození, ale sporofyt jen málokdy zcela dozraje, případně jsou štěty krátké, se zakrslými tobolkami, jejichž spory jsou nefunkční (Longton 1972, 1979). V polárních oblastech (obecně v prostředí s limitními životními podmínkami) se většina

mechorostů rozmnožuje pouze vegetativně (v přímořské Antarktidě byl pozorován sporofyt jen u 17 druhů mechů z více než 50 a to ještě většina z těchto 17 druhů jsou endemity polárních oblastí, které jsou na tyto podmínky plně adaptované; Longton & Schuster 1984, p. 398, 399). Nepříznivé klimatické poměry v polárních oblastech (nízké teploty, dlouhodobá sněhová pokrývka, slabší sluneční záření) mají samozřejmě vliv také na vegetativní růst rostlin, který je soustředěn do krátkého období, kdy na zemi neleží sníh a rostliny mají dostatečný přísun vody (Longton 1972, 1979). Vegetativní růst zde vykazuje značnou periodicitu narozdíl od vegetativního růstu v mírném pásu, jehož období je mnohem delší nebo může probíhat celý rok, i když různou rychlostí (Lackner 1939). Celkový roční přírůstek i růstová rychlost je tedy menší než v oblastech s centrem rozšíření daného druhu (Longton 1972, 1979, Longton & Greene 1979, Watson 1975).

3. TROPY

V tropech nemá fotoperioda na fenologii žádný vliv, délka dne se totiž během roku nijak výrazně nemění. Ani teplota a vodní srážky nemusí mít na mechorosty velký vliv, převážně v oblastech blízko rovníku, kde jsou skoro konstantní. V těchto oblastech je fenologie dána pravděpodobně endogenními faktory. Směrem od rovníku se prodlužuje období sucha, ve kterém v průběhu dne teplota a vlhkost značně kolísají (rozdíly v průběhu dne jsou větší než rozdíly průměrných teplot nejchladnějšího a nejteplejšího měsíce). V období dešťů se teplota a vlhkost v průběhu dne ani během celého období příliš nemění (Richards 1984, p. 1234; Odu 1981; Makide & Odu 1994). Klíčení spor, růst gametoforu, tvorba gametangií, oplození a převážná část vývoje sporofytu (během jednoho měsíce po oplození se vyvine do stadia nezralé tobolky s čepičkou) je soustředěno do jednoho období dešťů. V období sucha tobolka dozrává a na jeho konci se uvolňují spory. Přerušování vývoje jakékoliv fáze pohlavního cyklu a její přetrvávání do dalšího příslušného období je vyloučeno, a celý životní cyklus je tedy jednoletý (Odu 1981; Makide & Odu 1994), narozdíl od délky cyklu v mírném pásu, kde je doba od založení gametangií do uvolnění spor jen výjimečně kratší než jeden rok (*Pleurozium schreberi* 15-20 měsíců; Longton & Greene, Lackner 1939), nepočítám-li efemerní druhy. Fenologie několika druhů mechů byla studována v tropických lesích (Odu 1981) i na savanách (Makide & Odu 1994) ve stejné zeměpisné šířce, a přestože studované druhy si nejsou blízce příbuzné, jejich fenologie je téměř shodná.

4. POUŠTĚ

V pouštích jižní části Severní Ameriky podrobně studoval fenologii několika druhů mechů L. R. Stark (1986, 1995, 1997). Tyto oblasti spadají do subtropického pásma, nejvyšší srážky a nejnižší teploty jsou zde soustředěny do zimních měsíců. Gametangia se zakládají v zimě, ale na určitém stupni se jejich vývoj zastaví a v dormantním stavu přetrvávají do další zimy, kdy teprve dozrávají (dormance gametangií nebyla zatím nikde jinde zaznamenána). Vývoj sporofytu bývá ještě delší; dormance se objevuje v embryonální fázi, kterou přechkává první suché období a poté u téměř zralé tobolky v období sucha druhého roku. Životní cyklus trvá nejméně tři roky a více (v mírném pásu byl tak dlouhý cyklus zaznamenán jen u *Ptilium crista-castrensis*, Lackner 1939). Vegetativní růst je kontinuální, ale zato velmi pomalý a to dokonce i v zimě (*Trichostomum perligulatum* (Flowers ex H. A. Crum) R. H. Zander, *Syntrichia inermis* průměrně 0,2 mm za rok; naproti tomu v mírném pásu se roční přírůstek pohybuje mezi 10 a 50 mm, Longton & Greene 1969, Tallis 1959). V těchto oblastech se mnoho druhů rozmnožuje také jen vegetativně - *Syntrichia ruralis*, která je běžně plodná v mírném pásu, zde kvůli nedostatečnému příjmu vody nevytváří ani gametangia (Mishler & Oliver 1991).

5. MÍRNÝ PÁS

V mírném pásu se klimatické faktory nevyskytují v takových extrémních hodnotách, které by na vývoj fenofází měly plně zničující účinek (například v tropech při nadměrné vlhkosti v období dešťů by již částečně vyvinutý sporofyt zanikl a gametangia zase nejsou schopna přežít extrémní nedostatek vody v období sucha), proto mohou fenofáze (hlavně sporofyt) v ustrnutí na určitém stupni vývoje přetrvávat relativně nepříznivá období, a délka pohlavního cyklu se tím prodlužuje. Také díky mírným klimatickým podmínkám je v mírném pásu obrovská různorodost fenologie mechorostů. Údaje o průběhu životního cyklu mechů v tomto pásu jsem převzala a zpracovala do tabulky (tab. 3) z Lacknerovy rozsáhlé studie fenologie mechů (1939), kterou prováděl na území dnešního Německa v letech 1935-1938. Na základě jeho pozorování jsem vypracovala následující obecné shrnutí.

Vegetativní růst

- Vegetativní růst zpravidla neprobíhá u lodyžek s vyvíjejícími se gametangií nebo nesoucími sporofyt.

- Inovace se nezakládají nebo je jejich růst přerušen v zimních měsících (tzv. zimní klid).
- Uvnitř jednoho porostu je vegetativní růst skoro synchronní. Výjimku tvoří četné druhy *Bryum*.
- Gametofory, jejichž pupeny se zakládají na protonematu nebo na rhizoidech, rostou buď brzy na jaře nebo začátkem léta. Tyto gametofory ještě ve stejném roce vytváří gametangia, nebo ojediněle zůstávají sterilní (*Fissidens taxifolius*). U některých druhů se na těchto mladých lodyžkách mohou vyvíjet ještě další plodné akrotonní inovace, čímž se zvýší počet zakládaných gametangií (*Tortula truncata*).
- Vytrvalé akrokarpní druhy s akrotonními nebo bazitonními inovacemi mají obecně jedno nebo dvě období vegetativního růstu v roce. Jednoduchý růst probíhá buď na jaře (*Tortula subulata*), od léta do podzimu (*Rhodobryum roseum*) nebo na podzim a v zimě, což je případ větší části druhů (*Grimmia*, *Orthotrichum*, *Hedwigia*). Období jarního růstu je mnohem kratší, pravděpodobně kvůli časnému zakládání gametangií, která vegetativní růst zastavují. Jednoduchý růst byl Lacknerem pozorován i u *Ceratodon purpureus*, *Pohlia nutans*, samčích rostlin *Aulacomnium palustre* a samčích rostlin *Polytrichum*, ale ve Skandinávii byl u stejných druhů zaznamenán růst dvojitý. Dvoufázový vegetativní růst může probíhat několika způsoby. První možností je, že růst probíhá odlišně v létě (letní růst) a pak od podzimu do jara (jarní růst) (*Mnium*, *Plagiomnium*, *Tetraphis pellucida*, *Atrichum undulatum*). Jarní a letní růst na sebe časově navazují nebo jsou odděleny jistým klidovým obdobím (letní klid), které je běžnější v severnějších zeměpisných šířkách a trvá déle (ve Skandinávii jeden až tři měsíce, od května do července) (*Plagiomnium undulatum*, *Aulacomnium palustre*, *Bartramia ithyphylla*, *Pogonatum urnigerum*). Druhou možností je, že první část vegetativního růstu probíhá na podzim, následuje zimní klid a poté růst pokračuje na jaře, kdy se přírůstky liší například hustotou nebo velikostí vytvářených listů (*Bryum pallens*, *Philonotis fontana*, *Polytrichum*, samičí rostliny *Aulacomnium palustre*). Letní klid není z hlediska fyziologie totožný s klidem zimním. Letní je zapříčiněn tvorbou pohlavních orgánů narozdíl od zimního, který se vyskytuje u druhů, jejichž inovace na podzim ještě nenesou gametangia a růst je zastaven nepříznivými zimními podmínkami. Zimní klid může být omezen nebo dokonce zcela chybět v mírných zimách.
- Vytrvalé pleurokarpní mechy mají, obdobně jako mechy akrokarpní, jednoduchý nebo dvojitý růst, ale inovace založené v různých obdobích se svojí morfologií nijak neliší. Výjimku tvoří některé lesní pozemní mechy jako *Brachythecium* nebo *Plagiothecium*, které jinak olistěné úseky lodyžek vytvářejí v létě.

Gametangia

- Zakládání gametangií na rostlinách jednotlivých systematických skupin je úzce ohraničeno nebo je toto období delší. Prvním případem jsou například *Mnium*, *Plagiomnium*, *Plagiothecium*, *Calliergon*; naproti tomu velmi dlouhé období zakládání gametangií mají *Bryum*, *Grimmia*, *Orthotrichum*, *Bryoerythrophyllum recurvirostrum*, *Syntrichia*, *Pylaisia* a další mechy. Toto se týká především zakládání antheridií, jejichž rozličná stadia se vyskytují v průběhu celého roku. Doba zakládání archegonií je podstatně kratší, i když opět existují výjimky (*Bryum argenteum*, *B. intermedium*, *Bryoerythrophyllum recurvirostrum*).
- Délka vývoje gametangií je většinou velmi rozdílná i uvnitř rodu (*Mnium*, *Plagiomnium*, *Calliergon*, *Pogonatum*, *Polytrichum*); to platí zejména pro antheridia rostlin, které je zakládají koncem léta nebo na podzim a vývoj dokončují až na jaře. U archegonií není tak dlouhá doba vývoje známá (jeden, nejvýše čtyři měsíce).
- Ve většině případů se antheridia zakládají přibližně o jeden až tři měsíce dříve (omezení samooplození). U některých druhů je časový rozdíl mnohem větší, zvláště u těch, které zakládají gametangia na podzim (*Polytrichum*, *Climacium dendroides*, *Ceratodon purpureus*, *Dicranum scoparium*); u jiných je velmi malý (*Brachythecium populeum*, *Sphagnum fimbriatum*). Začátek zakládání antheridií není obecně soustředěn do jednoho období jako je tomu u archegonií, ta se zakládají nejčastěji na jaře, nejpozději v létě.

Oplození








- Oplození obecně probíhá koncem jara a v létě u druhů, jejichž vývoj gametangií je soustředěn do jarních měsíců (většina druhů) nebo k oplození dochází na podzim a brzy na jaře u druhů, jejichž gametangia se zakládají v létě (epifitické mechy: *Orthotrichaceae*, *Homalothecium sericeum*, *Neckera complanata*, *Pylaisia polyantha*).
- Přibližně u poloviny druhů trvá zralost gametangií necelé dva měsíce, u čtvrtiny tři měsíce, u 10% necelý jeden měsíc a u zbylých 10% čtyři až devět měsíců.
- Doba výskytu zralých gametangií je kratší a se striktnější periodicitou u jednodomých než u dvoudomých druhů (to samé platí pro játrovky; typickým příkladem je jednodomá *Pellia epiphylla* a dvoudomá *Pellia neesiana*; v Británii doba, ve které dochází k oplození, začíná u obou druhů v květnu a končí u *Pellia epiphylla* na konci června, kdežto u *Pellia neesiana* až v září; Duckett et al. 1984, p. 234).
- V rámci jednoho porostu trvá doba oplození převážně půl až dva měsíce, jen u některých druhů (*Amblystegium*, *Tortula* sect., *Bryum*) tři až čtyři, někdy až devět měsíců; záleží to zejména na

délce období zakládání gametangií. Lze zobecnit, že pokud gametangia dozrávají na jaře nebo počátkem léta, doba oplození trvá půl až dva měsíce, zatímco u druhů, jejichž gametangia dozrávají na podzim, je doba oplození podstatně delší. U některých mechů se doba oplození může protáhnout tím, že na sebe plynule navazuje zralost gametangií zakládaných na jarních a letních přírůstcích.

Sporofyt

- Vývoj sporofytu probíhá nejčastěji tak, že se štět začíná prodlužovat na podzim, tobolky se nadýmají na jaře příštího roku a prvně se otvírají od konce jara nebo v létě. Jen u některých druhů (nezahrnuji sem efemerní druhy) se spory uvolňují z tobolky ještě téhož roku po oplození (*Atrichum undulatum*).
- Otvírá-li se tobolka brzy po dozrání, pak doba uvolňování spor trvá v rámci porostu půl, jeden nebo dva měsíce. Pokud zralá tobolka zůstává delší dobu neodvíčkovaná, uvolňování spor je alespoň o měsíc delší.
- Rozdílnost vývoje mladých sporofytů v jednom porostu se odráží v délce doby oplodnění. Pokud je období zralosti gametangií poměrně krátké, je vývoj sporofytů synchronní (*Bartramia ithyphylla*, *Mnium hornum*). Výskyt různých stádií sporofytů v porostu je tedy způsoben dlouhou dobou, kdy může docházet k oplození (*Tortula truncata*, *Bryum*), ale nemusí platit opačně, že dlouhá doba, ve které dochází k oplození podmiňuje nesynchronní vývoj sporofytů (*Hypnum cupressiforme*).

Tab. 3. Fenologické údaje některých druhů mechtů, zpracováno z Lackner (1939).

- vysvětlivky:
-  doba výskytu archegonií
 -  období oplození
 -  období uvolňování spor
 -  doba výskytu antheridií
 -  období nadýmání tobolky
 -  současný výskyt s předchozí fází
 -  méně intenzivní výskyt fáze

Tab. 3, část I.

druh mechu	měsíc	I	III	V	VII	IX	XI	I	III	V	VII	IX	XI	I	III	V	VII	IX	XI	
<i>Sphagnum fimbriatum</i>																				
<i>Atrichum undulatum</i>																				
<i>Pogonatum urnigerum</i>																				
<i>Polytrichum commune</i>																				
<i>Polytrichum juniperinum</i>																				
<i>Polytrichum piliferum</i>																				
<i>Tetraphis pellucida</i>																				
<i>Funaria hygrometrica</i>																				
<i>Physcomitrium pyriforme</i>																				
<i>Splachnum ampullaceum</i>																				
<i>Orthotrichum anomalum</i>																				
<i>Orthotrichum affine</i>																				

Tab. 3, část II.

druh mechu	měsíc	I	III	V	VII	IX	XI	I	III	V	VII	IX	XI	I	III	V	VII	IX	XI	
<i>Ulota bruchii</i>																				
<i>Bryum argenteum</i>																				
<i>Bryum pallens</i>																				
<i>Bryum intermedium</i>																				
<i>Pohlia nutans</i>																				
<i>Rhodobryum roseum</i>																				
<i>Mnium hornum</i>																				
<i>Rhizomnium punctatum</i>																				
<i>Plagiomnium cuspidatum</i>																				
<i>Plagiomnium affine</i>																				
<i>Plagiomnium undulatum</i>																				
<i>Aulacomnium palustre</i>																				
<i>Thuidium tamariscinum</i>																				
<i>Thuidium abietinum</i>																				
<i>Leskea polycarpa</i>																				
<i>Amblystegium serpens</i>																				

Tab. 3, část III.

druh mechu	měsíc	I	III	V	VII	IX	XI	I	III	V	VII	IX	XI	I	III	V	VII	IX	XI		
<i>Amblystegium riparium</i>																					
<i>Calliergonella cuspidata</i>																					
<i>Calliergon cordifolium</i>																					
<i>Sanionia uncinata</i>																					
<i>Brachythecium rutabulum</i>																					
<i>Brachythecium albicans</i>																					
<i>Brachythecium populeum</i>																					
<i>Brachythecium velutinum</i>																					
<i>Eurhynchium hians</i>																					
<i>Homalothecium sericeum</i>																					
<i>Scleropodium purum</i>																					
<i>Hylocomium splendens</i>																					
<i>Pleurozium schreberi</i>																					
<i>Rhytidiadelphus squarrosus</i>																					
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>																					
<i>Plagiothecium cavifolium</i>																					

Tab. 3, část IV.

druh mechu	měsíc	I	III	V	VII	IX	XI	I	III	V	VII	IX	XI	I	III	V	VII	IX	XI	
<i>Plagiothecium curvifolium</i>																				
<i>Hypnum cupressiforme</i>																				
<i>Hypnum lindbergii</i>																				
<i>Ptilium crista-castrensis</i>																				
<i>Pylaisia polyantha</i>																				
<i>Climacium dendroides</i>																				
<i>Neckera complanata</i>																				
<i>Anomodon viticulosus</i>																				
<i>Hedwigia ciliata</i>																				
<i>Leucodon sciuroides</i>																				
<i>Buxbaumia aphylla</i>																				
<i>Encalypta vulgaris</i>																				
<i>Syntrichia ruralis</i>																				
<i>Tortula muralis</i>																				
<i>Tortula truncata</i>																				
<i>Barbula unguiculata</i>																				

Tab. 3, část V.

druh mechu	měsíc	I	III	V	VII	IX	XI	I	III	V	VII	IX	XI	I	III	V	VII	IX	XI	
<i>Bryoerythrophyllum recurvirostrum</i>																				
<i>Dicranum scoparium</i>																				
<i>Dicranella rufescens</i>																				
<i>Dicranella heteromalla</i>																				
<i>Ceratodon purpureus</i>																				
<i>Fissidens bryoides</i>																				
<i>Fissidens taxifolius</i>																				
<i>Grimmia pulvinata</i>																				
<i>Schistidium apocarpum</i>																				
<i>Racomitrium heterostichum</i>																				

V. VLASTNÍ POZOROVÁNÍ FENOLOGIE MECHOROSTŮ

1. ÚVOD

Tato část obsahuje výsledky počátečního pozorování fenologie mechorostů na čtyřech šumavských rašeliništích pravobřežní oblasti Lipenské nádrže. Jedním z cílů tohoto pozorování je, na základě poznatků uvedených v předešlých kapitolách a získaných údajů, částečně vysvětlit, jak se odráží některé stanovištní podmínky ve fenologii sporofytu mechorostů, na kterou je tato práce zaměřena.

2. STUDOVANÉ LOKALITY

▫ Rašeliniště Borková (48°42' sev. z. š., 14°02' vých. z. d.; 730 m. n. m.). Lokalita se nachází u břehu Lipenské nádrže. Je zde vybudováno množství odvodňovacích kanálů, které ústí přímo do Lipenské nádrže. Na část rašeliniště ležící blíže k Lipnu nemá odvodňování vliv (hladina spodní vody -30 cm), je zarostlá mladým březovým porostem s keříčky *Vaccinium uliginosum* a *Calluna vulgaris*. Naproti tomu druhá část je velmi suchá (hladina spodní vody -50 cm; Bastl, ústní sdělení), vegetace se nachází jen v blízkosti odvodňovacích kanálů, jinak je téměř všude holá rašelina. Rašeliničky rostou pouze v příbřežní části rašeliniště.

▫ Rašeliniště v Kyselovském lese I - část mezi břehem Lipenské nádrže a silnicí spojující bývalý Kyselov a Pestřický vrch (48°41' sev. z. š., 14°02' vých. z. d.; 740 m.n. m.). Toto zalesněné rašeliniště je od Lipenské nádrže odděleno jen úzkým pruhem podmáčené louky. Hladina spodní vody je srovnatelná s hodnotou příbřežní části rašeliniště Borková. Nachází se tu husté, smíšené porosty *Pinus rotundata* a *Pinus sylvestris*, v bylinném patře se vyskytuje převážně *Vaccinium myrtillus*, *Calluna vulgaris* a *Oxycoccus palustris*.

▫ Rašeliniště v Kyselovském lese II - část mezi Rothovským mlýnem a silnicí spojující bývalý Kyselov a Pestřický vrch (48°41' sev. z. š., 14°02' vých. z. d.; 740 m. n. m.). V této části Kyselovského lesa se nachází silně podmáčená smrčina, na sušších místech je přimíšena *Pinus sylvestris* a *Abies alba*, v podrostu převládá *Vaccinium myrtillus*.

▫ Multerberské rašeliniště (48°36' sev. z. š., 14°08' vých. z. d.; 790 m. n. m.). Nacházejí se zde smíšené porosty *Pinus sylvestris*, *Pinus rotundata* a *Pinus pseudopumilio* s charakteristickým

podrostem rašelinné vegetace *Vaccinium myrtillus*, *Vaccinium uliginosum*, *Calluna vulgaris* a *Oxycoccus palustris*. Rašeliniště je částečně odvodňováno. Tato lokalita je ze zkoumaných oblastí nejvýše položená a nenachází se v těsné blízkosti Lipenské nádrže. Na jaře zde sníh zůstává alespoň o dva týdny déle než na ostatních rašeliništích, která leží téměř na břehu Lipna. Hladina spodní vody je zde v průměru 15 cm pod povrchem, nejnižší je v blízkosti odvodňovacího kanálu (-90 cm) a nejvyšší v centrální části rašeliniště (0 cm), která je také nejzachovalejší (Bastl, M., ústní sdělení).

3. METODIKA

Tato práce je zaměřena na sledování fenologie sporofytu mechorostů. Na všech lokalitách byly provedeny dva sběry, 2.4. a 22.4. 2000. Od každého druhu mechorostu, který jsem v daný den na lokalitě našla, jsem z různých porostů (pokud možno plodných) daného druhu odebrala vzorek. Později byl v laboratoři u každého vzorku určen stupeň vývoje štětu a tobolky. Stupnice pro charakteristiku vývoje částí sporofytu je uvedena v následující tabulce (tab. 4).

Tab. 4. Stupnice pro charakteristiku vývoje štětu a tobolky.

Vývojové stádium sporofytu	Zkratka
MECHY	
štět délkou nepřesahuje obalné listy	a
štět kratší než 1/2 své konečné délky	b
tobolky ve fázi nadýmání	c
tobolka v plné velikosti s čepičkou	d
tobolka nezralá bez čepičky (zelená barva)	e
tobolka zralá s víčkem (hnědá barva)	f
tobolka bez víčka	g
tobola prázdná	h
JÁTROVKY	
viditelná tobolka uvnitř perianthu	a
uzavřená tobolka na prodlouženém štětu	b
otevřená tobolka	c

4. VÝSLEDKY

Tab. 5. Fenologie sporofytu játrovek na čtyřech šumavských rašeliništích.

Vysvětlivky: (+) druh byl v daný den na lokalitě sebrán, ale nebylo u něj nalezeno žádné z vývojových stádií uvedených v tab. 4; (a, b, c) viz předchozí tab. 4; () druh nebyl v daný den na lokalitě nalezen.

Druh játrovky	Borková		Kyselov I		Kyselov II		Multerberg	
	2.4.	22.4.	2.4.	22.4.	2.4.	22.4.	2.4.	22.4.
<i>Cephalozia bicuspidata</i>	+	b	a	b a	a	c b	+	a
<i>Bazzania trilobata</i>			+	+	+	+	+	+
<i>Blepharostoma trichophyllum</i>			+	+	+	+		
<i>Calypogeia azurea</i>			+	+	+	+	+	+
<i>Calypogeia integrispula</i>					+	+		
<i>Cephalozia lunulifolia</i>			+	+				
<i>Cephaloziella cf. hampeana</i>		+						
<i>Cephaloziella divaricata</i>	+	+	+	+	+	+		
<i>Chiloscyphus coadunatus</i>			+	a	+	a	+	+
<i>Chiloscyphus profundus</i>	+	+	+	a	+	a	+	a
<i>Kurzia pauciflora</i>		+						
<i>Lepidozia reptans</i>	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Lophozia ventricosa</i>			+					
<i>Mylia anomala</i>	+	+	+	+	+	+		
<i>Plagiochila asplenioides</i>			+	+				
<i>Ptilidium ciliare</i>					+	+		
<i>Ptilidium pulcherrimum</i>			b	c	b	c	+	c
<i>Riccardia latifrons</i>			b	c				

Tab. 6, část I. Fenologie sporofytu mechů na čtyřech šumavských rašeliništích.

Vysvětlivky: (+) druh byl v daný den na lokalitě sebrán, ale nebylo u něj nalezeno žádné z vývojových stádií uvedených v tab. 4; (a, b, c, d, e, f, g, h) viz předchozí tab. 4; () druh nebyl v daný den na lokalitě nalezen.

Druh mechu	Borková		Kyselov I		Kyselov II		Multerberg	
	2.4.	22.4.	2.4.	22.4.	2.4.	22.4.	2.4.	22.4.
<i>Atrichum undulatum</i>	h g	h	g h	h g				
<i>Aulacomnium palustre</i>			+	+	+	+		
<i>Brachythecium populeum</i>				+				
<i>Brachythecium rutabulum</i>	+	+						
<i>Brachythecium salebrosum</i>			h	h	+	+		
<i>Brachythecium velutinum</i>			g h	h g				

Tab. 6, část II. Fenologie sporofytu mechů na čtyřech šumavských rašeliništích.

Druh mechu datum sběru	Borková		Kyselov I		Kyselov II		Multerberg	
	2.4.	22.4.	2.4.	22.4.	2.4.	22.4.	2.4.	22.4.
<i>Calliergon cordifolium</i>			+	+				
<i>Campylopus flexuosus</i>	+	+						
<i>Campylopus introflexus</i>	+	+						
<i>Dicranella cerviculata</i>	h a	h b					h a	h b
<i>Dicranella heteromalla</i>	h	h	h	h	h	h		
<i>Dicranodontium denudatum</i>			+	+	+	+	+	+
<i>Dicranum montanum</i>			+	+	+	+		
<i>Dicranum polysetum</i>					b	b c		
<i>Dicranum scoparium</i>			b	b c	b	b c	+	+
<i>Herzogiella seligeri</i>	h	h	h c	h c	h c	h c		
<i>Hylocomium splendens</i>			+	+	+	+	+	+
<i>Hypnum cupressiforme</i>	e f	f	e	e f	e	e f	+	+
<i>Plagiomnium affine</i>			+	+				
<i>Plagiomnium cuspidatum</i>			d e	e				
<i>Plagiomnium undulatum</i>			+	+	+	+		
<i>Plagiothecium cavifolium</i>					+	+		
<i>Plagiothecium curvifolium</i>	+	b	+	b	+	b		
<i>Plagiothecium denticulatum</i>			+	+	+	+		
<i>Plagiothecium laetum</i>			+	+				
<i>Pleurozium schreberi</i>			+	+	+	+	+	+
<i>Pohlia nutans</i>	b	b c	b	b c	b	b c	+	b
<i>Polytrichum commune</i>				+			h	h
<i>Polytrichum formosum</i>	h d e	h e d	h c d	h d	h c d	h d	h b	h b
<i>Polytrichum juniperinum</i>	h c	h d	h c	h c	h b c	h c	h b	h b
<i>Polytrichum longisetum</i>			+	+	+	+		
<i>Polytrichum perigoniale</i>	+							
<i>Polytrichum piliferum</i>	h d	h d	h c d	h d	+	+		
<i>Polytrichum strictum</i>	h d	h d					h b	h b
<i>Ptilium crista-castrensis</i>							+	+
<i>Rhizomnium punctatum</i>	+	+	+	+	+	+		
<i>Sphagnum capillifolium</i>	+	+					+	+
<i>Sphagnum centrale</i>	+	+	+	+	+	+		
<i>Sphagnum cuspidatum</i>	+	+	+	+				
<i>Sphagnum fallax</i>					+			
<i>Sphagnum fimbriatum</i>	+	+	+	+	+	+		+
<i>Sphagnum flexuosum</i>	+							
<i>Sphagnum girgensohnii</i>			+	+	+	+	+	+
<i>Sphagnum magellanicum</i>	+	+			+	+	+	+
<i>Sphagnum papillosum</i>	+							
<i>Sphagnum russowii</i>	+		+	+		+		
<i>Tetraphis pellucida</i>	e	d e	e	e	e	e	b c d e	d e
<i>Thuidium tamariscinum</i>			+	+			+	+

5. DISKUSE

Laboratorní pokusy potvrzují, že v přírodě je vývoj sporofytu mechů silně ovlivňován vnějšími podmínkami, především intenzitou světla, fotoperiodou a teplotou. Všechny tři faktory působí na vývoj sporofytu (zejména na prodlužování štětu) regulací průběhu fotosyntézy (nutriční efekt) jak samotného štětu tak i gametoforu, který sporofyt vyživuje. Optimální podmínky pro růst štětu se tedy kryjí s optimálními podmínkami pro fotosyntézu daného druhu (Chopra & Blatha 1983, Hughes 1990). Na vývoj tobolky a zrání spor nejvíce působí teplota. *Aphanorhegma patens* vytváří tobolky s nejvyšším počtem životaschopných spor při teplotě 15-19 °C, se zvyšující teplotou se množství funkčních spor rychle snižuje a nad 23 °C se již netvoří žádné (Chopra & Blatha 1983). Optimální teplota pro vývoj tobolky *Bryum argenteum* je 25 °C a *Funaria hygrometrica* 15 °C (Chopra & Blatha 1983). Vysoká teplota může mít inhibiční účinek na vrcholový meristém štětu, což by vysvětlovalo klidovou fázi růstu sporofytu v letních měsících u druhů se stejnou fenologií štětu jako *Polytrichum* (Hughes 1990), viz níže. Velikost tobolky rodu *Polytrichum* je ovlivnitelná teplotou (Bopp 1984, p. 305). Pozitivní vliv na velikost a rychlost růstu sporofytu má také vyšší obsah živin v substrátu, díky zprostředkování transportu gametoforem (Chopra & Blatha 1983). Vliv vnějších podmínek na vývoj sporofytu játrovek nebyl dosud příliš zkoumán, protože je obtížné vypěstovat plodné rostliny v umělé kultuře. Podle dosavadních experimentů je vývoj sporofytu játrovek, na rozdíl od mechů, mnohem více podřízen vnitřním faktorům. Byly prováděny pokusy s působením rostlinných hormonů na životní cyklus mechorostů; zatímco mechy reagovaly jen nepatrně, celý cyklus játrovek proběhl po přidání některých hormonů do média až třikrát rychleji (*Riccia cavernosa*, *Marchantia polymorpha*, *Lumularia cruciata*; Chopra & Blatha 1983).

Z Lacknerových záznamů studie fenologie mechů (1939) lze, podle načasování vývoje sporofytu, evropské druhy obecně rozdělit do dvou skupin. Typickým zástupcem jedné skupiny je *Pogonatum aloides*, do druhé skupiny patří rod *Polytrichum*. Fenologii sporofytu těchto mechů podrobně popsal Hughes (1990). Pro většinu evropských druhů spadá doba, kdy dochází k oplození, do časového úseku od poloviny jara do konce léta. U první skupiny mechů (typ *Pogonatum*, přibližně jedna třetina evropských druhů) se štět velmi rychle prodlužuje hned po oplození, takže už na podzim téhož roku, kdy došlo k oplození, se na jeho vrcholku objevují diferencované, ale ještě nezralé tobolky. Zimu sporofyt přečkává ve stádiu nezralé tobolky kryté čepičkou. Poté co na jaře roztaje sníh, tobolky rychle dozrávají a v průběhu jara se otvírají

(převážně březen, duben). Celý vývoj sporofytu, od vzniku zygoty až po uvolnění spor, tedy trvá v průměru tři čtvrtě roku. Podle mých záznamů mezi tyto druhy jednoznačně patří *Tetraphis pellucida*, *Hypnum cupressiforme*, *Atrichum undulatum*. Na základě Lacknerových údajů by se sem daly přiřadit ještě *Calliargon cordifolium* a *Rhizomnium punctatum*, které jsou zatím neplodné. Druhá skupina zahrnuje druhy, jejichž štět se po oplození vyvíjí velmi pomalu, přezimuje ukrytý v obalných listech perichaetií a teprve na jaře se poměrně rychle prodlužuje. Tobolky se nadýmají přibližně v průběhu března a května a zralé spory se uvolňují v létě. Sporofyt se vyvíjí průměrně jeden rok. Tento průběh vývoje sporofytu vykazují podle mnou záznamovaných dat všechny plodné druhy rodu *Polytrichum*, *Pohlia nutans*, *Plagiothecium curvifolium* (podle Lacknera všechny druhy tohoto rodu), *Plagiomnium cuspidatum* (Lackner - také celý rod) a *Herzogiella seligeri*. Do této skupiny podle Lacknera patří také *Dicranum scoparium* a *Dicranella cerviculata*, u kterých jsem pozorovala současný výskyt časných fází vývoje sporofytu a z větší části vyprázdněných starých tobolek. Je to tím, že celý vývoj sporofytu trvá déle než jeden rok (oplození v létě, nadýmání tobolky v létě příštího roku a uvolnění spor téhož roku od podzimu do následujícího jara; Lackner 1939), takže se dvě po sobě jdoucí generace sporofytu časově překrývají. Dále by sem podle Lacknera měla být řazena *Dicranella heteromalla*, *Aulacomnium palustre* a celá čeleď *Brachytheciaceae*; tyto druhy jsou na sledovaných lokalitách zatím neplodné. Lackner zaznamenal pohlavní rozmnožování i u *Pleurozium schreberi* (patří do druhé skupiny) a *Hylocomium splendens* (první skupina), oba druhy se ale ve střední Evropě rozmnožují převážně vegetativně (*Hylocomium splendens* zcela, u *Pleurozium schreberi* se vzácně vyskytuje štět).

Lokalitou s největším počtem mnou nalezených druhů mechorostů je rašeliniště Kyselovský les I s podmáčenou smrčínou (34/14 - počet druhů mechů / jätrovek), následuje Kyselov II (28/12), Borková (25/5) a na druhy nejchudším stanovištěm je Multerberské rašeliniště (18/7). Podle počtu druhů, které se vyskytují na jednotlivých stanovištích, lze říci, že nejvhodnější podmínky pro mechorosty (z hlediska diverzity druhů) se nacházejí na Kyselovském rašeliništi I. Na družích mechorostů, které byly sbírány v plodném stavu na všech čtyřech lokalitách (*Polytrichum formosum*, *Polytrichum juniperinum*, *Tetraphis pellucida*, *Cephalozia bicuspidata*, *Hypnum cupressiforme*), je dobře viditelné postupné opožďování vývoje sporofytu. Na rašeliništi Borková se daná vývojová stadia sporofytu objevují nejdříve. Je to způsobené tím, že tato lokalita je nezalesněná a leží velmi blízko Lipenské nádrže, takže sníh zde na jaře mizí přibližně o dva týdny dříve než v Kyselovském lese, zatímco na Multerberském rašeliništi (větší nadmořská výška, lesní

porost, nenachází se přímo u Lipna) leží zbytky sněhu ještě tři týdny poté. Přibližně dvoutýdennímu zdržení roztávání sněhu odpovídá i opoždění vývoje sporofytu. Jak jsem uvedla, pozitivní vliv na růst štětu, diferenciaci tobolek a zrání spor má dostatečný přísun světla a vyšší teploty; vlhkost je důležitá jen pro vývoj embryí a počáteční prodlužování štětu. Na podzim a na jaře, kdy se začíná sporofyt vyvíjet, je vlhkosti vždy dostatek, takže jeho růst indukuje pravděpodobně fotoperioda a teplota (Newton 1972; Chopra & Blatha 1983; Hughes 1962). Teplotní, světelné a vlhkostní podmínky na stanovišti se u rodu *Polytrichum* odráží také v četnosti a mohutnosti sporofytů. Borková je nejsušším a nejteplejším místem ze zkoumaných rašelinišť; sporofyty *Polytrichum formosum* a *Polytrichum juniperinum* se zde nacházejí téměř na každé samičí rostlině, štěty jsou až o třetinu delší a tobolek jsou mnohem mohutnější než na ostatních lokalitách. Na Multerberském rašeliništi se sporofyty obou druhů vyskytují méně často a u *Polytrichum formosum* jsem pozorovala aborci sporofytů v počátečních fázích vývoje (velikost přibližně 2,5 mm). Lze jen těžko říci, co by mohlo být příčinou této aborce. U jiných druhů mechů jsem tak zřetelnou odlišnost ve velikosti sporofytu nezaznamenala může to být tím, že tobolek ostatních druhů jsou podstatně menší, a rozdíl tedy není postřehnutelný). Podle počtu druhů játrovek zastoupených na jednotlivých lokalitách je možné říci, že játrovky jsou podstatně náročnější na vlhkostní podmínky než mechy (na poměrně suchých rašeliništích Borková a Multerberg je počet druhů dvakrát menší než na rašeliništích Kyselovského lesa).

VI. ZÁVĚR

Podrobnější sledování fenologie mechorostů sahá svými počátky do první poloviny 19. století. Studie zaměřené přímo na vztah životního cyklu mechorostů k podmínkám životního prostředí se objevují až o sto let později, kdy je k dispozici již řada výsledků laboratorních pokusů s působením jednotlivých vnějších faktorů na vývoj mechorostů (teplota, vlhkost, intenzita osvětlení, fotoperioda, složení světelného záření a v neposlední řadě i složení substrátu). Na základě těchto poznatků je pak možné vysvětlit fenologické chování mechorostů v přirozených podmínkách. Vliv jednotlivých vnějších podmínek na cyklus mechorostů je v mnoha ohledech stejný jako u vyšších cévnatých rostlin, například závislost zakládání gametangií na fotoperiodě nebo období vegetativního růstu ve vztahu k vlhkostním a světelným podmínkám.

Fenologie jednoho druhu mechorostu nemusí být na všech místech svého výskytu stejná, ale mění se právě v závislosti na vnějších podmínkách příslušného stanoviště. Fenologie jednotlivých taxonomických skupin mechorostů se v konkrétním načasování fenofází liší. Stejnou fenologii vykazují jen blízké příbuzné druhy (nejvýše na úrovni čeledí), které se vyskytují na stanovištích s podobnými klimatickými poměry (Grimme 1903, Lackner 1939). Nicméně je možné pozorovat obecnou podobnost fenologie mechorostů (přibližná doba načasování fenofází, délka celého životního cyklu) i na vyšší úrovni než na úrovni čeledí, zejména na stanovištích s extrémními podmínkami (například ve vysokých nadmořských výškách, polárních oblastech, pouštích apod.).

Fenologie játrovek je podstatně méně prostudována než fenologie mechů. Je to tím, že jejich doba od založení gametangií do uvolnění spor je velmi krátká a v přírodě je tedy sledování načasování jednotlivých fází obtížné. Výjimku tvoří relativně xerofytní druhy řádu *Marchantiales*. Také je velmi obtížné vypěstovat v umělé kultuře plodné rostliny.

Výsledky na závěr uvedené vlastní studie se shodují s Lacknerovými údaji (1939), i když toto tvrzení je možná zavádějící, protože byla zatím provedena jen dvě počáteční fenologická pozorování. Ze zjištěných výsledků je zřejmé, že se stanovištní podmínky podstatně podílejí na řízení fenologie sporofytu mechorostů. Z hlediska klimatických podmínek je ze studovaných lokalit pro mechorosty nejvhodnější Kyselovské rašeliniště I (nalezla jsem zde nejvíce druhů a z toho jich bylo nejvíce plodných – to ale může být způsobeno tím, že některé druhy vytváří tobolky

v jiném období, než byly prováděny sběry), následuje Kyselovské rašeliniště II, dále Borková a nakonec Multerberské rašeliniště. Výskyt pokročilejších stádií sporofytu na rašeliništi Borková je způsobeno časným odtáváním sněhu (časový rozdíl mezi roztáním sněhu na Borkové a ostatními rašeliništi je shodný s časovým zpožděním výskytu fenofází druhů mechorostů, které se vyskytují na více než jedné lokalitě). Zajímavé je, že u druhů rodu *Polytrichum* se na rašeliništi Borková vyskytují nejmonutnější a nejvyvinutější sporofyty ze všech zkoumaných lokalit (vývoj sporofytu je pozitivně ovlivňován vyššími teplotami a nízkou vlhkostí), u jiných druhů mechů jsem tento jev nezaznamenala.

VII. POUŽITÁ LITERATURA

- BATES, J. W. 1998. Is 'life-form' a useful concept in bryophyte ecology? *Oikos* 82: 223-237.
- BISANG, I. 1995. On the phenology of *Anthoceros agrestis* (Anthocerotae, Anthocerotaceae), with special reference to Central Europe. *Fragm. Flor. Geobot.* 40(1): 513-518.
- BOPP, M. 1984. Developmental Physiology of Bryophytes. In: Schuster, R. M. [ed.]. *New Manual of Bryology*, vol. I. The Hattori Botanical Laboratory, Nichinan, pp. 276-324.
- BUSBY, J. R., BLISS, L. C. & HAMILTON, C. 1978. Microclimate Control of Growth Rates and Habitats of *Tomenthypnum nitens* and *Hylocomium splendens*. *Ecol. Monographs* 48: 95-110.
- CALLAGHAN, T. V., COLLINS, A. J. & CALLAGHAN, C. H. 1978. Photosynthesis, growth and reproduction of *Hylocomium splendens* and *Polytrichum commune* in Swedish Lapland. *Oikos* 31: 73-88.
- CHOPRA, R. A. & BLATHA, S. C. 1983. Regulation of Gametangial Formation in Bryophytes. *The Bot. Review* 49: 29-63.
- DUCKET, J. G., CAROTHERS, Z. B. & MILLER, C. C. J. 1984. Gametogenesis. In: Schuster, R. M. [ed.]. *New Manual of Bryology*, vol. I. The Hattori Botanical Laboratory, Nichinan, pp. 232-275.
- FORMAN, R. T. T. 1965. A system for studying phenology. *The Bryologist* 68: 289-300.
- GABERŠČIK, A. & MARTINIČ, A. 1987. Seasonal dynamics of net photosynthesis and productivity of *Sphagnum papillosum*. *Lindbergia* 13: 105-110.
- GRIMME, A. 1903. Ueber die Blüthezeit deutscher Laubmoose und die Entwicklung ihrer Sporogone. *Hedwigia* 42: 1-75.
- HANCOCK, J. A. & BRASSARD, G. R. 1974. Phenology, Sporophyte Production and Life History of *Buxbaumia aphylla* in New Foundland, Canada. *The Bryologist* 77: 501-513.
- HUGHES, J.G. 1990. Seasonal growth and development of sporophytes in wild populations of *Pogonatum* and *Polytrichum* species. *J. Bryol.* 16: 97-108.
- IMURA, S. 1994. Phenological study in two dioecious mosses *Atrichum rhytosthyllum* (C. Müll.) Par. and *Pogonatum inflexum* (Lindb.) Lac. *J. Hattori Bot. Lab.* 76: 105-114.

- IMURA, S. & IWATSUKI, Z. 1989. Phenological study of *Trachycystis microphylla* (Dozy et Molk.) Lindb. (Mniaceae, Musci). *Hikobia* 10: 303-308.
- INOUE, H. 1961. Studies in spore germination and the early stages of gametophyte development in the Marchantiales. *J. Hattori Bot. Lab.* 23(1960): 149-191.
- JOHNSEN, A. B. 1969. Phenological and Environmental Observation on Stands of *Orthotrichum anomalum*. *The Bryologist* 72: 397-403.
- LACKNER, L. 1939. Über die Jahresperidiozität in der Entwicklung der Laubmoose. *Planta* 29: 534- 616.
- LINDHOLM, T. 1990. Growth dynamics of the peat moss *Sphagnum fuscum* on hummocks on a raised bog in southern Finland. *Ann. Bot. Fennici* 27: 67-78.
- LONGTON, R. E. 1972. Reproduction of Antarctic mosses in the genera *Polytrichum* and *Psilopilum* with particular reference to temperature. *Br. Antarct. Surv. Bull.* 27: 51-96.
- LONGTON, R. E. 1979. Studies on growth, reproduction and population ecology in the bipolar moss *Polytrichum alpestre*. *The Bryologist* 82: 325-367.
- LONGTON, R. E. & GREENE, S. W. 1969a. The Growth and Reproductive Cycle of *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. *Ann. Bot.* 33: 83 – 105.
- LONGTON, R. E. & GREENE, S. W. 1969b. Relationship between Sex Distribution and Sporophyte Production in *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. *Ann. Bot.* 33: 107-126.
- LONGTON, R. E. & GREENE, S. W. 1979. Experimental studies of growth and reproduction in the moss *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. *J. Bryol.* 10: 321-338.
- LONGTON, R. E. & SCHUSTER, R. M. 1984. Reproductive Biology. In: Schuster, R. M. [ed.]. *New Manual of Bryology*, vol. I. The Hattori Botanical Laboratory, Nichinan, pp. 386-462.
- MAKIDE, A. M. & ODU, E. A. 1994. Phenological studies of selected savanna mosses of southwestern Nigeria. *Experientia* 50: 616-619.
- MISHLER, B. D. & OLIVER, M. J. 1991. Gametophytic Phenology of *Tortula ruralis*, a Desiccation-Tolerant Moss, in the Organ Mountains of Southern New Mexico. *The Bryologist* 94(2): 143-153.
- MOGENSEN, G. 1984. The spore. In: Schuster, R. M. [ed.]. *New Manual of Bryology*, vol. I. The Hattori Botanical Laboratory, Nichinan. pp. 325-342.
- NEHIRA, K. 1984. Spore Germination, Protonema Development and Sporeling Development. In: Schuster, R. M. [ed.]. *New Manual of Bryology*, vol. I. The Hattori Botanical Laboratory, Nichinan, pp. 343-387.

- NEWTON, M. E. 1972. Sex-ratio differences in *Mnium hornum* Hedw. and *M. undulatum* Sw. In relations to spore germination and vegetative regeneration. *Ann. Bot.* 36: 163-78.
- ODU, E. A. 1981. Reproductive phenology of some tropical african mosses. *Cryptolog. Bryol. Lichénol.* 1: 91-99.
- RICHARDS, P. W. 1984. The Ecology of Tropical Forest Bryophytes. In: Schuster, R. M. [ed.]. *New Manual of Bryology*, vol. II. The Hattori Botanical Laboratory, Nichinan, pp. 1233-1270.
- SCHOFIELD, W. B. 1985. *Introduction to bryology*. Macmillan Publishing company, New York, pp. 10-257, 290-330.
- SCHUSTER, R. M. 1984a. Gametogenesis; Developmental Physiology of Bryophytes; The Spore; Spore Germination, Protonema Development and Sporeling Development; Reproductive Biology. *New Manual Of Bryology*, vol.1. The Hattori Botanical Laboratory, Nichinan, pp. 232-386.
- SCHUSTER, R. M. 1984b. The Ecology of Tropical Forest Bryophytes. *New Manual Of Bryology*, vol.2. The Hattori Botanical Laboratory, Nichinan, pp. 1233-1270.
- STARK, L. R. 1985. Phenology and Species Concepts: A Case Study. *The Bryologist* 88(3): 190-198.
- STARK, L. R. 1986. The life history of *Forstroemia trichomitria* (Hedw.) Lindb., an epiphytic moss. *Lindbergia* 12: 20-32.
- STARK, L. R. 1995. Phenology of *Trichostomum perligulatum* (Pottiaceae, Bryopsida) in the Chihuahuan Desert. *The Bryologist* 98(3): 389-397.
- STARK, L. R. 1997. Phenology and Reproductive Biology of *Syntrichia inermis* (Bryopsida, Pottiaceae) in the Mojave Desert. *The Bryologist* 100 (1): 13-27.
- TALLIS, J. H. 1959. Studies in the biology and ecology of *Rhacomitrium lanuginosum* Brid. II. Growth, reproduction and physiology. *J. Ecol.* 47: 325-350.
- VÁŇA, J. 1997. Bryophytes of the Czech Republic – an annotated check-list of species (1). *Novit. Bot. Univ. Carol.* 11: 39-89.
- VELLUTI, C. & GEISSLER, P. 1995. Preliminary Results on Bryophyte Phenology in the Subalpine and Alpine Vegetation Belts: *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. *Colloques Phytosociologiques* 24: 771-777.
- WATSON, M. A. 1975. Annual Periodicity of Incremental Growth in the Moss *Polytrichum commune*. *The Bryologist* 78: 414-422.

OBSAH

I. ÚVOD	1
II. HISTORIE A METODY STUDIA FENOLOGIE MECHOROSTŮ	2
III. ŽIVOTNÍ CYKLUS MECHOROSTŮ A FAKTORY OVLIVŇUJÍCÍ JEDNOTLIVÉ FÁZE TOHOTO CYKLU	5
1. SPÓRA, KLÍČENÍ	5
2. PROTONEMA	7
3. GAMETOFOR	8
4. GAMETANGIA, OPLOZENÍ	8
5. SPOROFYT	9
IV. FENOLOGIE MECHOROSTŮ V RŮZNÝCH ZEMĚPISNÝCH OBLASTECH A KLIMATICKÝCH PODMÍNKÁCH	11
1. ÚVOD	11
2. POLÁRNÍ OBLASTI	11
3. TROPY	12
4. POUŠTĚ	13
5. MÍRNÝ PÁS	13
V. VLASTNÍ POZOROVÁNÍ FENOLOGIE MECHOROSTŮ	22
1. ÚVOD	22
2. STUDOVANÉ LOKALITY	22
3. METODIKA	23
4. VÝSLEDKY	24
5. DISKUSE	26
VI. ZÁVĚR	29
VII. POUŽITÁ LITERATURA	31