Rozmnožování organismů
přípravný text kategorie A, B Biologické olympiády, 35. ročník - 2000/2001

Autoři: **Mgr. Michal Bílý, Jiří Hájek, Petr Koutecký, Mgr. Lenka Kratzerová**

Ilustrace: **Michal Bílý**

Recenzenti: **RNDr. et Ing. Luděk Dobroruka, RNDr. Jan Holec, Doc. RNDr. Jiří Popovský, CSc., RNDr. Štěpánka Šebestiánová, CSc., Ing. Milan Štech, PhD.**

Redakce: **Ing. Otto Hoffmann**

Vydal: **Institut dětí a mládeže MŠMT, Praha**
Vytiskl: **Sprint Znojmo**
Náklad: **3000 ks**
© IDM MŠMT, 2000
NEPRODEJNÉ

ISBN: 80-86033-61-9

ÚSTŘEDNÍ KOMISE BIOLOGICKÉ OLYMPIÁDY

BIOLOGICKÁ OLYMPIÁDA
2000/2001
35. ROČNÍK

ROZMNOŽOVÁNÍ ORGANISMŮ

přípravný text kategorie A, B

Michal BÍLÝ
Jiří HÁJEK
Petr KOUTECKÝ
Lenka KRATZEROVÁ

INSTITUT DĚTÍ A MLÁDEŽE

Ministerstva školství, mládeže a tělovýchovy

Praha 2000

Rozmnožování organismů
přípravný text kategorie A, B Biologické olympiády, 35. ročník - 2000/2001

Autoři: **Mgr. Michal Bílý, Jiří Hájek, Petr Koutecký, Mgr. Lenka Kratzerová**

Ilustrace: **Michal Bílý**

Recenzenti: **RNDr. et Ing. Luděk Dobroruka, RNDr. Jan Holec, Doc. RNDr. Jiří Popovský, CSc., RNDr. Štěpánka Šebestiánová, CSc., Ing. Milan Štech, PhD.**

Redakce: **Ing. Otto Hoffmann**

Vydal: **Institut dětí a mládeže MŠMT, Praha**
Vytiskl: **Sprint Znojmo**
Náklad: **3000 ks**
© IDM MŠMT, 2000
NEPRODEJNÉ

ISBN: 80-86033-61-9

ÚSTŘEDNÍ KOMISE BIOLOGICKÉ OLYMPIÁDY

BIOLOGICKÁ OLYMPIÁDA
2000/2001
35. ROČNÍK

ROZMNOŽOVÁNÍ ORGANISMŮ

přípravný text kategorie A, B

Michal BÍLÝ
Jiří HÁJEK
Petr KOUTECKÝ
Lenka KRATZEROVÁ

INSTITUT DĚTÍ A MLÁDEŽE

Ministerstva školství, mládeže a tělovýchovy

Praha 2000

ISBN: 80-86033-61-9

OBSAH

		str.
	Úvod	**7**
1.	**Část obecná**	**9**
1.1.	**Co je to rozmnožování**	**9**
1.1.1.	Rozmnožování jako projev života. Unitární a modulární organismy	9
1.1.2.	Dva způsoby rozmnožování	9
1.1.3.	Je výhodnější množit se pohlavně nebo nepohlavně?	11
1.2.	**Rozmnožování buněk**	**12**
1.2.1.	Buňka - základ života i rozmnožování	12
1.2.2.	Průběh mitotického dělení buňky	13
1.2.3.	Meiotické dělení buňky a jeho průběh	14
1.3.	**Nepohlavní rozmnožování**	**17**
1.3.1.	Když jedinec vzniká z části těla rodiče	17
1.3.2.	Nepohlavní rozmnožování pomocí specializovaných buněk	18
1.3.3.	Polyembryonie	18
1.3.4.	Klony	18
1.4.	**Pohlavní rozmnožování**	**19**
1.4.1.	Rodozměna	19
1.4.2.	Nástroje pohlavního rozmnožování	19
1.4.3.	Dvě pohlaví	21
1.4.4.	Partenogeneze a apomixie	21
1.4.5.	Hybridizace čili mezidruhové křížení	22
1.4.6.	Odchylky od haploidně-diploidního schématu rodozměny	23
2.	**Část speciální**	**25**
2.1.	**Řasy**	**25**
2.1.1.	O řasách obecně	25
2.1.2.	Ruduchy (kmen Rhodophyta)	25
2.1.3.	Obrněnky (kmen Dinophyta)	27
2.1.4.	Rozsivky (Bacillariophyceae)	27
2.1.5.	Chaluhy (Phaeophyceae)	30
2.1.6.	Chlamydomonadales	30
2.1.7.	Spájivky (Conjugatophyceae)	31
2.1.8.	Parožnatky (Charales)	32
2.1.9.	Krásnoočka (Euglenophyta)	32
2.1.10.	Sinice (Cyanobacteria = Cyanophyta)	32
2.2.	**Nekvetoucí vyšší rostliny**	**33**
2.2.1.	Mechorosty (Bryophyta)	34

2.2.2. Kapraďorosty 36
2.2.3. Rostliny nahosemenné (Gymnospermae) 37
2.3. Krytosemenné rostliny (Magnoliophyta, Angiospermae) 41
2.3.1. Nepohlavní rozmnožování 41
2.3.2. Vznik květu 42
2.3.3. Stavba květu 43
2.3.4. Květenství 46
2.3.5. Spory a gamety 49
2.3.6. Oplození 50
2.3.7. Apomixie 50
2.3.8. Opylení 51
2.3.9. Zoogamní rostliny a opylovači 53
2.3.10. Semena a plody 56
2.3.11. Diaspory a jejich šíření 57
2.4. Houby a jim podobné organismy 60
2.4.1. Skupiny s nejasným taxonomickým zařazením 61
2.4.2. Pravé houby (Eumycota) 64
2.4.3. Lichenizované houby čili lišejníky 69
2.5. Prvoci (Protozoa) 70
2.5.1. Rozmnožování jednotlivých skupin prvoků 70
2.6. Úvodem k rozmnožování mnohobuněčných živočichů 72
2.6.1. Specifika rozmnožování mnohobuněčných živočichů 72
2.6.2. Určení pohlaví a sexuální dimorfismus 73
2.6.3. Pohlavní buňky (gamety) 74
2.6.4. Samičí pohlavní buňky 75
2.6.5. Samčí pohlavní buňky 75
2.6.6. Vývoj přímý a nepřímý 77
2.7. Nejznámější skupiny bezobratlých živočichů 79
2.7.1. Houby (Porifera) 79
2.7.2. Žahavci (Cnidaria) 79
2.7.3. Ploštěnci (Plathelminthes) 80
2.7.4. Hlísti (Nemathelminthes) 81
2.7.5. Kroužkovci (Anellida) 81
2.7.6. Měkkýši (Mollusca) 82
2.7.7. Malé kmeny (vířníci, mechovky, želvušky) 83
2.7.8. Rypohlavci (Echiurida) 85
2.7.9. Ostnokožci (Echinodermata) 85
2.7.10. Členovci (Arthropoda) 86
2.7.10.1. Korýši (Crustacea) 87

2.7.10.2. Klepítkatci (Chelicerata) 90
2.7.10.3. Mnohonozí (Myriapoda) 91
2.8. Hmyz (Insecta) 91
2.8.1. Páření hmyzu 91
2.8.2. Nepohlavní rozmnožování 92
2.8.3. Hermafroditismus 92
2.8.4. Partenogeneze 92
2.8.5. Vejcorodost, vejcoživorodost, živorodost, kuklorodost 93
2.8.6. Postembryonální vývoj 93
2.8.7. Sociální hmyz 97
2.9. Svět parazitů 97
2.9.1. Parazitičtí ploštěnci (Plathelminthes) 98
2.9.2. Parazitičtí hlísti 101
2.9.3. Výhradně parazitické kmeny živočichů 102
2.10. Strunatci: všechno začíná ve vodě 103
2.10.1. Nejstarobylejší skupiny strunatců - pláštěnci a kopinatci 103
2.10.2. Kruhoústí (Cyclostomida) 105
2.10.3. Ryby (Pisces) 106
2.10.4. Obojživelníci (Amphibia) 108
2.11. Strunatci rozmnožující se amniotickými vejci 110
2.11.1. Co bylo dřív: vejce nebo slepice? 110
2.11.2. Rozmnožování plazů (Reptilia) 112
2.11.3. Specifika ptačího rozmnožování 113
2.11.4. Ptačí hnízda 113
2.11.5. Jak různě lze inkubovat vejce 115
2.11.6. Ptačí vejce a mláďata 115
2.11.7. Rodinný život ptáků 116
2.11.8. Hnízdní kolonie ptáků 117
2.12. Savci 118
2.12.1. Pohlavní život savců 119
2.12.2. Savčí mláďata 120
2.12.3. Rozmnožování vačnatců 121
Závěrečná poznámka 122
Rejstřík 123
Použitá a doporučená literatura 128

Úvod

Téma tohoto ročníku Biologické olympiády je opět značně široké. Proto jsme se pokusili o částečné zúžení problematiky na „pouhé rozmnožování organismů". I tak se nám naskytlo velice široké pole působnosti s plným vědomím toho, že stejně v této brožurce nemůže být obsaženo vše. To ani nebylo cílem.

Zcela záměrně není brožura členěná systematicky. Skupiny, o nichž je pojednáváno nejsou rozebírány vždy na stejné úrovni, ale je u nich zdůrazněno to, co je pro tu kterou skupinu významné či originální.

Taxonomické systémy v této brožuře odpovídají systémům běžně užívaným na vysokých školách. Některé názvy, zejm. vyšších taxonů, se nemusí shodovat se systémy probíranými na středních školách. V tomto textu však systémy slouží pouze jako pomůcka k lepší orientaci a není nutno je akceptovat ani učit.

Jsme si vědomi toho, že některé části tohoto textu jsou poměrně složité a výrazně přesahující rámec středoškolského učiva. Snažili jsem se ale nastínit Vám problematiku rozmnožování jako celek a proto jsme tyto části nemohli (a nechtěli) vynechat. Právě v přístupu k tématu rozmnožování z různých pohledů vidíme největší přínos této brožury. Pokud si ji přečtete, zapamatujete si z ní pasáže, které Vám budou momentálně srozumitelné a budou Vás zajímat, dozvíte se o nových problémech, případně pokud se k brožuře budete vracet kdykoliv v budoucnosti, budeme mít za to, že tento text splnil svoji funkci. Rozhodně se neučte nic nazpaměť, nikdo po Vás během soutěže nebude chtít všechny informace obsažené v textu.

Autoři

1. Část obecná

1.1. Co je to rozmnožování
jak ho lze provozovat

1.1.1. Rozmnožování jako projev života. Unitární a modulární organismy

Jedním ze základních projevů všech živých organismů je dynamika, přeměny a přeskupování všeho, z čeho se jejich těla skládají. S tím souvisí i neustálá tvorba a obnova všech organických komponent - od molekul nukleových kyselin, obsahujících mimo jiné informace jak a co se má tvořit, přes tisíce dalších molekul, organel a buněk až po tkáně, pletiva a orgány. Pokud tyto pochody vedou pouze k udržování vlastních životních funkcí a k doplňování spotřebovaných látek (např. trávicích enzymů), náhradě časem opotřebovaných či náhle ztracených součástí (červené krvinky, ocásek ještěrky) a nebo k růstu vlastního těla (přibývání dětí na hmotnosti a rozměrech od narození po dospělost), hovoříme o látkovém metabolismu, regeneraci nebo ontogenetickém vývoji. Jestliže ale tyto děje směřují ke vzniku nových, svébytných jedinců (individuí), jde o děj zvaný rozmnožování. A protože existence živých jedinců bývá většinou časově omezená (i když o dva odstavce dál se dostaneme k tomu, že toto může být sporné), je rozmnožování pro vše živé nezbytnou podmínkou pro přetrvávání v širším časovém horizontu. V rozmnožování lze tedy vidět jednu z přirozeností všeho živého.

Někdy je ovšem velmi obtížné určit, co je ještě růst a regenerace vlastního těla a co již lze nazvat rozmnožováním. Jednoduše proto, že neexistuje přesná hranice mezi jedním a více jedinci. Vezměme si např. trs jakékoliv trávy, který se rozrůstá a odnožuje. Je to stále jedna rostlina, nebo skupina rostlin, třebaže navzájem pospojovaných vodivými pletivy? Pučící nezmar může být stejně tak dobře považován za jednoho jedince (má stále jedinou tělní dutinu), nebo za tolik nezmarů, kolik na něm napočítáme ústních otvorů. Takovéto organismy, skládající se z většího počtu definovatelných, ale navzájem funkčně propojených jednotek (modulů) nazýváme **organismy modulární**. Naproti tomu ty organismy, které vždy vystupují jako jednoznačně spočitatelní jedinci, označujeme jako **organismy unitární**. To je například většina lokomočně pohyblivých živočichů.

U modulárního organismu však někdy nelze jednoznačně stanovit ani počet modulů - u mnohých rostlin např. těžko odlišíme, co jsou postranní větve a co vzrostné vrcholy nových odnoží. A u takových organismů jako jsou vláknité řasy a houby nelze o jedincích jako takových uvažovat vůbec. Metr dlouhý chuchvalec řasy je stejně právoplatným jedincem jako tisíc jedinců vzniklých v okamžiku jeho roztrhání na tisíc kousků. Mezi modulárními organismy najdeme i takové druhy, u nichž regenerace jedince může přetrvávat po celá staleti i tisíciletí (např. neustále zmlazující a odnožující dřeviny) a které jsou teoreticky nesmrtelné. A podobná situace je i u neustále se dělících prvoků (tedy organismů povětšinou typicky unitárních), kdy z jedné buňky vzniknou vždy dvě stejně životaschopné buňky.

1.1.2. Dva způsoby rozmnožování

Všechny známé typy rozmnožování organismů lze rozdělit na rozmnožování **nepohlavní** a **pohlavní**. I když ve většině případů není pochyby, o které z nich jde, vůbec není tak jednoduché oba typy obecně charakterizovat.

Při **pohlavním rozmnožování** vzniká nový jedinec vždy z jediné buňky. Až na výjimky, které ale nelze opomenout, je touto buňkou **zygota** - buňka vzniklá splynutím dvou rodičovských buněk. Ty mohou pocházet z jediného organismu (jako je tomu třeba u samosprašných rostlin), ale také ze dvou různých rodičovských jedinců (např.u člověka). Genetická informace, kterou v sobě takto vzniklý jedinec nese, je pak zcela **novou kombinací** alel (konkrétních podob genů), z nichž část pochází z jedné a část z druhé rodičovské buňky. Obě splývající buňky jsou *většinou* pro účel rozmnožování specializované a říkáme jim buňky pohlavní neboli **gamety**. K výjimkám, kdy jedinec vzniká z jiné buňky než je zygota, a přesto jde nesporně o pohlavní rozmnožování, se dostaneme v kapitole 1.4.4.

Při splynutí dvou buněk dochází ke **zdvojení počtu chromozómů** v zygotě. V jiné fázi života jedince ze zygoty vzniklého pak proběhne **redukční dělení** některých jeho buněk, čímž vzniknou buňky opět s **polovičním počtem chromozómů**, než měla zygota. Redukční dělení někdy přímo souvisí se vznikem gamet (u živočichů), ale taky nemusí (u mnoha rostlin a hub). Buňky vzniklé redukčním dělením (nebo jejich „potomstvo") pak mohou opět splývat. Při pohlavním rozmnožování se tedy buňky daného organismu většinou vyskytují ve dvou podobách čili fázích. Je to fáze **diploidní** (označovaná jako **2n**) s dvěma sadami chromozómů a fáze **haploidní** (**n**) se sadou jednou.

Naproti tomu během **nepohlavního rozmnožování** předchází vzniku nového jedince vždy **jen dělení buněk**, nikdy nedochází ke splývání buněčných jader. Nedochází k žádné výměně genetické informace mezi dvěma jedinci, ani ke změně počtu chromozómů v buněčných jádrech. Potomci jsou **geneticky shodní** s rodičovským organismem, který je **vždy jeden**. Na počátku existence jedince vzniklého nepohlavním rozmnožováním nemusí stát vždy jediná buňka (jako při pohlavním rozmnožování zygota nebo buňka jí ekvivalentní), ale v okamžiku svého zrodu může být jedinec rovnou mnohobuněčný.

REÁLNÁ PLATNOST NĚKTERÝCH CHARAKTERISTIK POHLAVNÍHO A NEPOHLAVNÍHO ROZMNOŽOVÁNÍ

charakteristika	platnost charakteristiky pro:	
	pohlavní rozmnožování	nepohlavní rozmnožování
dochází ke splývání dvou buněčných jader a k výměně genetické informace	VĚTŠINOU	NIKDY
během rozmnožovacího cyklu se mění počet sad chromozómů v buněčných jádrech		
nový jedinec vzniká ze dvou jedinců rodičovských	NĚKDY	NIKDY
rozmnožování se děje pomocí specializovaných buněk	VĚTŠINOU	NĚKDY
jedinec (lze-li ho definovat), začíná svůj život jako jedna buňka	VŽDY	NĚKDY

Takže vidíme, že neexistuje žádná charakteristika, která by zcela jednoznačně (způsobem VŽDY - NIKDY) nepohlavní a pohlavní rozmnožování definovala.

V zoologických oborech se někdy uvádí, že pohlavní rozmnožování je takové, které probíhá pomocí specializovaných buněk, vzniklých pouze k účelu rozmnožování (čili gamet). Ale např. u jednobuněčných živočichů je toto sporné (jelikož jsou jednobuněční, pohlavní i nepohlavní rozmnožování je u nich věcí téže buňky). U řas a hub to neplatí vůbec, protože ty běžně produkují jednobuněčné výtrusy, čili specializované rozmnožovací buňky, sloužící ovšem k rozmnožování nepohlavnímu. A naopak, při pohlavním rozmnožování některých řas spolu splývají normální, nespecializované tělní buňky.

Je také zapotřebí nezaměňovat pojmy **splývání buněk** a **splývání buněčných jader**. Je sice pravda, že při pohlavním rozmnožování některých hub zůstávají jádra splývajících buněk oddělena, ale nakonec (třebas i po mnoha buněčných děleních) se spojí. Ale to, že se spolu dvě nebo i více buněk spojí a jejich jádra ne, se může dít i bez jakékoli souvislosti se vznikem zygoty a tedy pohlavním rozmnožováním. Takovému mnohojadernému buněčnému útvaru vzniklému splynutím říkáme **syncytium** a známe ho u více skupin organismů. Vícejaderná buňka však může vzniknout i opačnou cestou (tedy buněčným dělením, pokud po jaderném dělení nenásleduje cytokineze, kap. 1.2.2.) a pak jí říkáme **plazmodium**.

1.1.3. Je výhodnější množit se pohlavně nebo nepohlavně?

Na tuto otázku existuje poněkud šalamounská, ale pouze jediná jednoznačná odpověď: Jak kdy. Samotný fakt, že oba způsoby vedle sebe existují po milióny let, poukazuje na to, že každý z nich má své přednosti, ale zjevně i nevýhody vůči tomu druhému.

Pohlavní rozmnožování je bezpochyby v průměru časově i energeticky náročnější. Je třeba pro něj vyhledat partnera nebo se aspoň nějak postarat o to, aby pokud možno co nejvíce pohlavních buněk našlo svůj protějšek. S tím souvisí i zvýšená možnost přenosu parazitů či chorob, větší riziko predace atd.

Problém s vyhledáváním partnera sice odpadá v případě, kdy obě splývající buňky mají původ v tom samém jedinci (který je tak rozmnožovacím partnerem sám sobě), ale tehdy se zase vytrácí **hlavní přednost pohlavního rozmnožování, kterou je neustálý vznik nových kombinací genomu.** Jak již víme, potomek v sobě nese geny obou rodičů a genetická výbava každého nově vzniklého jedince je tedy svým způsobem originální - to zvyšuje naději, že se alespoň některý z potomků uplatní v měnících se životních podmínkách.

Nepohlavní rozmnožování bývá naproti tomu rychlejší, jedinec ho může provozovat kdykoliv se mu zachce a má-li k tomu podmínky. Jeho potomci jsou s ním ovšem geneticky shodní a svými vnějšími projevy (vzhled, schopnosti) velmi podobní. **Nepohlavní rozmnožování je výhodné např. v případě možnosti či potřeby rychlého namnožení populace. U mnohobuněčných organismů může být výhodou i to, že noví jedinci nemusí vznikat vždy z jediné buňky a zdlouhavě se vyvíjet, ale mohou být v okamžiku oddělení od rodiče již na vysokém stupni tělesného vývoje.**

Z evolučního hlediska je nepohlavní rozmnožování více konzervativní a uplatňuje se při uchování určitého „modelu" po velmi dlouhou dobu. I v tomto případě může docházet ke změnám genomu, ale jen velmi pomalu - tyto změny jsou způsobeny různými odchylkami a chybami v přepisu genetické informace neboli mutacemi. Naproti tomu při pohlavním rozmnožování se vlastně stále experimentuje a hledá něco nového.

JAK SE DÁ KOMBINOVAT POHLAVNÍ A NEPOHLAVNÍ ROZMNOŽOVÁNÍ

Mnoho skupin organismů se rozmnožuje výhradně jedním z obou způsobů, např. obratlovci se množí pohlavně (lze o tom diskutovat, kap. 1.3.3.), některé řasy zase jen nepohlavně. Běžná je však kombinace obou způsobů jak je tomu např. u většiny rostlin a hub. Někdy se určitý druh organismu dokonce vyskytuje ve dvou formách, přičemž jedna se rozmnožuje pohlavně a druhá nepohlavně (řada hub). Existence těchto dvou forem se může střídat i s železnou pravidelností, kdy jedna dává vznik vždy té druhé. Tomu se říká **metageneze**.

Častý je ale i případ, kdy se jeden z typů rozmnožování (většinou právě nepohlavní) opakuje po mnoho generací a druhý typ (v tomto případě pohlavní) se objevuje jen jednou za čas - tak se rozmnožují mnohé řasy nebo někteří žahavci (nezmar, kap. 2.7.2.). *Střídání obou způsobů rozmnožování může mít různé funkce.* Např. nepohlavní se může uplatňovat při „zahušťování" populace na dané lokalitě při vhodných podmínkách, zatímco při pohlavním mohou vznikat různá důležitá vývojová stadia (především klidová, přetrvávající nepříznivá období), která také umožňují šíření druhu na větší vzdálenosti. To může být také hlavním efektem pohlavního rozmnožování v případě, kdy se pohlavně rozmnožuje samotný hermafroditický jedinec bez partnera.

1.2. Rozmnožování buněk

1.2.1. Buňka - základ života i rozmnožování

Buňky, jakožto základní stavební jednotky života, jsou nositelkami jednotlivých vlastností organismů, mezi nimi i rozmnožování. Běžné dělení jádra se jmenuje **mitóza** (z řeckého *mitos*, tj. nit'; podle vzhledu chromozómů v této fázi života buňky), které obvykle spočívá v rozdělení jednoho rodičovského jádra na dvě shodná jádra, která se rozcházejí do dvou víceméně podobných buněk dceřinných. Rozdělení většinou předchází nejen zdvojení genetické informace, ale i zmnožení některých organel a zvýšená syntéza potřebných molekul. Tyto úkony buňka vykonává v určitém pořadí. Všechny vzájemně sladěné procesy, které vedou od jednoho buněčného dělení ke druhému, souhrnně označujeme jako **buněčný cyklus**.

Rozmnožování buněk není tedy vlastně ničím jiným, než neustále se opakujícími procesy buněčného cyklu. Jak ale každá buňka pozná, zda se na dělení připravovat, zda má vstupovat do buněčného cyklu? U jednobuněčných organismů je odpověď jednoduchá. Buňka se dělí vždy, když jí to prostředí umožní, tedy má-li dostatek živin a i ostatní fyzikální či chemické vlastnosti prostředí jsou vhodné. U mnohobuněčných organismů je však situace složitější. Buňky zde žijí v příznivých podmínkách téměř nepřetržitě, i přísun živin bývá dostatečný. Ale buňky se nemohou neustále nekontrolovaně množit, porušila by se tím složitá struktura a funkce mnohobuněčného organismu. Buňky se v mnohobuněčných organismech mohou dělit jenom na základě jasně daných signálů mezibuněčné komunikace - takovým signálem jsou např. různé růstové hormony. K jakým neradostným koncům vede, když se některá buňka vymkne z těchto pravidel, můžeme vidět u nekontrolovatelně se dělících buněk zhoubných nádorů.

Pro život mnohobuněčných organismů je mitotické dělení buněk naprosto nezbytné. První nezastupitelná funkce buněčného dělení spočívá v zajištění růstu organismu. Vždyť všichni jsme začínali svůj život jako oplozené vajíčko, tj. jako jedna

jediná buňka. Dnes se naše tělo skládá řádově z 10^{13} buněk, a to pouze díky tomu, že se ta jediná původní buňka uměla dělit. Další významnou roli hraje mitóza při fyziologické obnově buněk. Neustále je nutné nahrazovat opotřebované krvinky, doplňovat buňky pokožky či střevní sliznice.

Kromě běžné obnovy vysloužilých buněk se organismy musí umět vyrovnat i s náhlou ztrátou buněk při poranění. Lze to řešit dvojím způsobem. Buď ztracená část těla opětovně doroste a dojde k úplné regeneraci poškozeného orgánu, nebo dojde pouze k zahojení rány. V tom případě se ztracený orgán neobnoví, ale v místě poranění se rychle dělí některé buňky (u živočichů nejčastěji vazivové). Regeneračních schopností ubývá úměrně složitosti organismu. Zatímco u leckteré rostliny nebo nezmara doroste z oddělené části celý organismus, u vyšších obratlovců si schopnost reparační regenerace zachovávají pouze některé tkáně (játra, kost). Dokonce ani regenerovaný ocas ještěrek není plnohodnotnou náhradou původního, ztracené obratle jsou nahrazeny chrupavkou.

TISÍCE TYPŮ BUNĚK Z BUŇKY JEDINÉ

Složitou otázkou dlouho zůstávalo, jak je možné, že z jediného oplozeného vajíčka vznikne celý jedinec složený z tak odlišných buněk, jako jsou neurony, krvinky nebo buňky resorpčního epitelu tenkého střeva. Tyto buňky se liší nejen velikostí či tvarem, ale také funkcí - každé z nich např. produkují zcela specifické skupiny bílkovin. Dnes už víme, že buňky jednoho organismu nesou ve svých jádrech **všechny stejnou genetickou informaci**, včetně zastoupení genových variant - alel (jsou zde výjimky, např. bílým krvinkám mohou některé úseky DNA chybět či přebývat, červené krvinky nemají jádro vůbec. Poněkud jiná je situace i u pohlavních buněk, viz kap. 1.2.3.). Důvod, proč se buňky různých pletiv či tkání tak odlišují, je ten, že ačkoliv vlastní shodnou genetickou výbavu, využívají z ní vždy jen určitou část. Některé bílkoviny však potřebuje pro svůj život každá buňka, takže geny, které tyto proteiny kódují, jsou aktivní ve všech buňkách (bývají označovány jako udržovací geny).

1.2.2. Průběh mitotického dělení

Už víme, že do mitotického dělení nemohou buňky mnohobuněčného organismu vstupovat, kdykoliv se jim zlíbí, ale pouze na základě přesných pravidel. Navíc buňce nestačí jenom obdržet zvenčí pokyn k dělení, po něm se rozjíždí ještě celá mašinérie přípravných pochodů, které buněčnému dělení předcházejí.

Především se to týká pečlivého zdvojení veškeré jaderné DNA. Každý chromozóm, který ještě neprošel duplikací, je tvořen pouze jedinou dvoušroubovicí DNA. V rámci příprav na dělení buňka zdvojí jadernou DNA, takže chromozómy dostanou po spiralizaci podobu písmene X, ve které jsou často schematicky znázorňovány. Po duplikaci je každý chromozóm tvořen dvěma shodnými dvoušroubovicemi DNA, odborně označovanými jako **sesterské chromatidy**. Obě chromatidy drží pohromadě útvar zvaný **centromera**.

V téže fázi buněčného cyklu, kdy dochází ke zdvojení DNA, dochází v živočišných buňkách také ke zdvojení centriol. **Centriola** je buněčná organela tvořená devíti trojicemi mikrotubulů (to jsou součásti buněčného skeletu, „kostry buňky"). Každá živočišná buňka (výjimku tvoří neoplozené vajíčko) obsahuje dvě centrioly, které jsou součástí **centrozómu**, útvaru důležitého pro organizaci mikrotubulární sítě. V rostlinných buňkách má centrozóm stejnou funkci, ale je tvořen

pouze oblakem málo prozkoumaných proteinů, centrioly neobsahuje. Během mitózy živočišná i rostlinná buňka potřebuje centrozómy dva, aby na protilehlých pólech buňky koordinovaly správnou tvorbu dělicího vřeténka.

Před vstupem do mitózy se také zmnožuje počet různých důležitých molekul i celých organel, ale nedochází zde obvykle k přesnému zdvojení. Buňka pouze zvětšuje svoje funkční kapacity tak, aby byla schopna dát vzniknout dvěma životaschopným dceřinným buňkám.

Vlastní mitóza je obvykle dělena do následujících stádií:

Profáze. Chromozómy se stávají kompaktnějšími, dochází k jejich spiralizaci a můžeme je tudíž pozorovat ve světelném mikroskopu. Centrozómy se rozcházejí k opačným pólům buňky, kde se později stanou organizačními centry mikrotubulů dělicího vřeténka. Na přechodu mezi profází a následující metafází (někdy označovaném též jako prometafáze) dojde k rozpadu jaderné membrány na váčky podobné endoplazmatickému retikulu. Mikrotubuly dělicího vřeténka vstupují do prostoru bývalého jádra a některé z nich (tzv. polární) se spojují s mikrotubuly vycházejícími z protilehlého centrozómu. Jiné (tzv. kinetochorální) se vážou ke spiralizovaným chromozómům v oblasti centromery, a to prostřednictvím proteinových komplexů nazývaných **kinetochory**.

Metafáze. Je nejdelší fází mitózy. Chromozómy se vlivem tahu kinetochorálních mikrotubulů postupně seřadí v tzv. ekvatoriální rovině uprostřed buňky (equator = rovník).

Anafáze. Sesterské chromatidy přestanou držet pohromadě v oblasti centromery, stanou se z nich dva nezávislé chromozómy, které se za pomoci dělicího vřeténka rozcházejí k opačným pólům buňky (tj. do oblasti předurčené hned na začátku mitózy centrozómy).

Telofáze. Rozdělené chromozómy jsou soustředěny u protilehlých pólů buňky, přestávají být pozorovatelné v mikroskopu, neboť dochází k jejich dekondenzaci. Z membránových váčků se formuje jaderný obal dvou dceřinných jader.

Cytokineze. Představuje proces vlastního dělení buňky. Je obvykle těsně spojena s jaderným dělením, často se časově překrývá s telofází. V některých případech (vznik vícejaderných buněk) však cytokineze chybí. Během cytokineze obvykle dojde k rovnoměrnému rozdělení cytoplazmy a buněčných organel mezi nově vznikající dceřinné buňky. Vlastní mechanismus rozdělení buňky se u různých skupin organismů liší, např. u vyšších rostlin dochází k růstu membrány i buněčné stěny z buněčné destičky (ploténky) umístěné ve středu mezi dceřinnými jádry; u živočichů se buňky oddělí zaškrcením plazmatické membrány za aktivní účasti aktinových mikrofilament.

1.2.3. Meiotické dělení buňky a jeho průběh

Pro běžné pohlavní rozmnožování organismů je nezbytnou podmínkou přítomnost redukčního jaderného dělení jménem **meióza** (z řeckého *meiózis*, tj. snížení, pokles; míněno v souvislosti se snížením počtu chromozómů) v jejich životním cyklu. Při tomto dělení obvykle vznikají z diploidních buněk s dvěma sadami chromozómů (2n) buňky haploidní, se sadou jednou (n). Toho hojně využívají diploidní organismy při tvorbě svých pohlavních buněk (**gamet**). Kdyby totiž došlo ke splynutí dvou buněk s diploidní sadou chromozómů (2n), nově vzniklý potomek by byl tetraploidní (4n) a počet chromozómů by se v každé následující generaci zdvojnásobil. Něco takového se sice občas děje, (viz kap. 1.4.6.), ale dlouhodobě to pochopitelně není možné. Proto

organismy produkují haploidní (n) pohlavní buňky, takže po splynutí samčí a samičí gamety vzniká opět diploidní (2n) potomstvo.

Buňka se na meiózu připravuje podobně jako na mitózu. Zvýší se počet všech důležitých molekul a organel, dochází také k přesnému zdvojení jaderné DNA a centrozómů. Vlastní meióza je sled dvou po sobě následujících dělení, které označujeme římskými číslicemi I a II. Mezi těmito děleními však už nedojde ke zdvojení genetické informace, to se děje pouze jedenkrát, a to před vstupem do meiózy. Znamená to tedy, že diploidní buňka (2n) před zahájením meiotického dělení (ale již po duplikaci molekul jaderné DNA) obsahuje 2n chromozómů z nichž každý je složen ze dvou chromatid. Pak následují dvě dělení za sebou, takže výsledkem jsou čtyři nově vzniklé buňky, z nichž každá obsahuje pouze haploidní (n) sadu chromozómů, přičemž každý chromozóm je tvořen pouze jedním vláknem DNA.

Nyní se podívejme na obě meiotická dělení blíže. V dělení I. i II. rozlišujeme stejná stádia jako u mitózy (tj. profáze, metafáze, anafáze a telofáze s cytokinezí), jejich průběh je také obdobný, pouze s některými (ale zásadními) odlišnostmi.

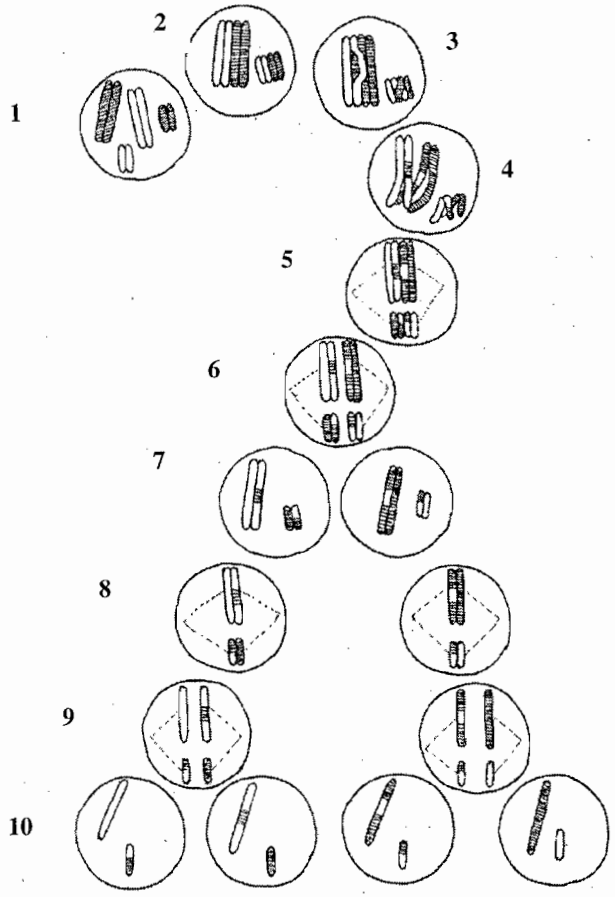
Hlavní rozdíl se objevuje hned v profázi I. meiotického dělení. V této fázi dochází složitým procesem rekombinace k výměně úseků DNA mezi chromozómy. K takovéto výměně samozřejmě nemůže docházet mezi libovolnými chromozómy. V diploidní buňce se nachází každý chromozóm ve dvou vydáních. Např. lidské buňky obsahují 46 chromozómů, tj. 23 chromozómových párů. V každém páru pochází jeden chromozóm od jednoho a druhý od druhého rodiče. Chromozómy, které patří do jednoho páru označujeme jako **homologické chromozómy**. Výjimku tvoří pohlavní chromozómy: buňky žen nesou dva homologické chromozómy označované X, ale muži mají ve svých buňkách jeden chromozóm X a jeden Y (i tato dvojice však obsahuje odpovídající si úseky). U ostatních chromozómů (tzv. autozómů) oba homologické chromozómy nesou stejné geny (např. gen pro barvu očí), ale na každém z nich se může vyskytovat jiná konkrétní varianta genu, alela (např. jeden chromozóm nese alelu pro hnědé oči, zatímco homologický chromozóm může kódovat modrou barvu očí). Homologické chromozómy se k sobě v profázi I. meiotického dělení podélně přikládají, v lidské buňce se tedy místo 46 jednotlivých chromozómů nachází 23 těsně spojených chromozomálních dvojic. Situace je však ještě komplikovanější, neboť víme, že každý chromozóm v rámci příprav na dělení zdvojil svoji DNA a obsahuje tedy dvě sesterské chromatidy. Leží-li dva takovéto chromozómy vedle sebe, nacházejí se tu dohromady čtyři chromatidy. V tomto složitém útvaru dochází k výměně odpovídajících úseků DNA mezi nesesterskými chromatidami, celý proces bývá označován anglickým termínem **crossing-over**. K výměně genetické informace dochází vždy mezi chromatidou chromozómu získaného od jednoho rodiče a přilehlou chromatidou homologického chromozómu od rodiče druhého. Výměna odpovídajících částí DNA mezi sesterskými chromatidami by neměla smysl, vždyť vznikly pečlivou duplikací jediné dvoušroubovice DNA. Pokud při zdvojení nedošlo k chybě, jsou obě sesterské chromatidy zcela shodné.

V metafázi I. meiotického dělení se spojené homologické chromozómy (tj. vždy čtyři chromatidy) vyrovnají v ekvatoriální rovině. V anafázi meiózy I dochází k jejich rozchodu k pólům buňky, oproti mitóze je zde však podstatný rozdíl. Zatímco v anafázi mitózy se k pólům rozcházejí sesterské chromatidy, v anafázi I. meiotického dělení se rozcházejí celé homologické chromozómy, tj. vždy dvě sesterské chromatidy.

Telofáze i cytokineze probíhají obdobně jako u mitózy. Tím vzniknou dvě buňky s polovičním počtem chromozómů v jádře oproti diploidnímu stavu, ačkoliv celkový obsah DNA vlastně diploidnímu stavu odpovídá, protože každý chromozóm je složen ze dvou chromatid.

Aniž by došlo k další duplikaci DNA, následuje II. meiotické dělení, které se velmi blízce podobá mitóze. Jediný rozdíl spočívá v tom, že celý proces neprobíhá s diploidní sadou chromozómů (2n), nýbrž pouze s jejich polovinou. Výsledkem jsou, jak již bylo řečeno, čtyři buňky s haploidním počtem jednochromatidových chromozómů (n).

Obr. 1: meióza



1 - diploidní buňka se zdvojenými chromozómy (bílé pocházejí od matky, šrafované od otce), pro přehlednost nejsou v buňce znázorněny žádné organely ani jaderný obal; 2. - 4. profáze prvního meiotického dělení, dochází k párování homologických chromozómů a k výměně úseků DNA (crossing-over); 5 - metafáze; 6 - anafáze; 7 - telofáze s cytokinezí prvního meiotického dělení; 8 - metafáze druhého meiotického dělení; 9 - anafáze; 10 - čtyři haploidní buňky vzniklé z jedné diploidní buňky; kombinace původně mateřských a otcovských chromozómů je v dceřinných buňkách náhodná

Průběh meiózy schematicky znázorňuje obr. 1. Výsledkem meiotického dělení nejsou jen pohlavní buňky s haploidním počtem chromozómů, ale také zvýšená genetická variabilita eventuálního potomstva. Při meióze se totiž uplatňují dva procesy,

které jsou zodpovědné za genetickou rozrůzněnost vznikajících gamet. Je to již zmíněný crossing-over, který umožnuje vznik zcela nových kombinací alel v rámci chromozómu a dále zde hraje roli i vlastní rozcházení chromozómů do nově vznikajících jader, při kterém se objevují unikátní kombinace celých chromozómů. Jednotlivé chromozómy se totiž rozdělí do dceřinných jader zcela náhodně, bez ohledu na to, zda původně pocházely od matky nebo otce (dodrženo musí být pouze pravidlo, že do každého jádra přijde právě jeden z páru homologických chromozómů). Tím je zajištěno, že i potomci jediného rodičovského páru se od sebe geneticky odlišují.

1.3. Nepohlavní rozmnožování

1.3.1. Když jedinec vzniká z části těla rodiče

Nejjednodušší variantou takovéhoto rozmnožování je prosté mitotické rozdělení buňky jednobuněčného organismu. Většinou jsou obě nově vzniklé buňky stejné, rovnocenné a rodičovský organismus (mateřská buňka) de facto zaniká za vzniku dvou buněk dceřinných. Existují ale také takové způsoby buněčného dělení, kde je po rozdělení možné označit jednu z buněk za mateřskou a druhou za dceřinnou (např. pučení kvasinek, kap. 2.4.3.). Známe i další možnosti dělení jednobuněčných organismů, přičemž při některých může vzniknout naráz i více buněk, než dvě (to už ale patří spíše do následující kapitoly 1.3.2.).

Velmi častým způsobem nepohlavního rozmnožování mnohobuněčných organismů je případ zmíněný v kapitole 1.1.1. v souvislosti s modulárními organismy. Je to oddělování částí těla, které se ještě před fyzickým odloučením od rodičovského organismu stávají plně funkčními jedinci - příkladem je pučení žahavců nebo odnožování vyšších rostlin. Dalším běžným způsobem nepohlavního rozmnožování je oddělení části těla, ze které teprve nový jedinec vznikne. Některé organismy mají dokonce určité části svého těla pro nepohlavní rozmnožování specializovány - příkladem jsou třebas pacibulky rostlin (kap. 2.3.1.) nebo gemule živočišných hub (kap 2.7.1.). Rozmnožování pomocí oddělených částí těla může probíhat i při umělém rozdělení rodičovského organismu působením vnějších sil - potom jde v podstatě o regeneraci.

REGENERACE JAKO ZPŮSOB ROZMNOŽOVÁNÍ

Někdy může být rodičovský organismus zcela rozporcován a každý jeho kus dá vznik potomku. Příkladem je nejen zakořeňování rostlinných řízků (třeba vrbového prutu), ale také dorůstání chybějících tělních částí roztržené ploštěnky. U živočichů takovéhle praktiky většinou nebývají jediným ani převládajícím způsobem rozmnožování, uplatňují se spíše při náhlých příhodách, úrazech. Naproti tomu rostliny je hojně využívají nejen k rozmnožování, ale i k šíření, zvláště pak druhy rostoucí v místech častého působení destrukčních sil (břehy řek, lavinové svahy). Z jednotlivých částí "zničeného" jedince tak vznikne řada nových exemplářů, které navíc mohou být zaneseny do značné vzdálenosti od původního stanoviště. Čím má organismus jednodušší stavbu svého těla, tím vyšší má regenerační schopnost. K regeneraci nového jedince stačí menší část jeho těla. U mnohých řas či hub k tomu postačí jedna jediná buňka oddělená z mateřské stélky. U složitějších organismů musí při regeneraci příslušná část těla obsahovat určité komponenty (např. pupeny s buňkami schopnými dalšího dělení) a živočichové s komplikovanější tělesnou stavbou (např. měkkýši, hmyz nebo obratlovci) tuto schopnost zcela ztratili.

1.3.2. Nepohlavní rozmnožování pomocí specializovaných buněk

Mnoho organismů se rozmnožuje pomocí útvarů zvaných **výtrusy** neboli **spory**. Vyskytují se u řas, hub, starobylejších skupin vyšších rostlin a také u jednobuněčných živočichů, i když tam se jim říká spíše **cysty**. V názvosloví spor a všeho s nimi souvisejícího panuje mezi jednotlivými biologickými obory velká nejednotnost. Pokusme se proto tuto oblast stručně vyjasnit.

Sporou se nazývá drobná, většinou jednobuněčná částice, sloužící k rozmnožování. Vzhledem k nepatrné velikosti bývají spory i častým prostředkem šíření. Dokud je spora sporou, s žádnou jinou buňkou nesplývá a nový jedinec vyrůstá přímo z ní. Tvorba spor je běžným způsobem nepohlavního rozmnožování.

Ale u některých organismů je spora jedním z vývojových stadií složitějšího životního cyklu, vzniká redukčním dělením a je proto regulérní součástí pohlavního rozmnožování (všechny vyšší rostliny, kap. 2.2., 2.3.). Sporami se také rozumí odpočívající, klidová jednobuněčná stadia vývoje mnohých organismů. I ta ovšem mohou vznikat pohlavní cestou. Některé druhy klidových spor řas vznikají přímo ze zygoty!

U jednobuněčných organismů se může ve sporu přeměnit celá buňka, ale také se může na několik spor rozdělit. U mnohobuněčných organismů vznikají spory většinou v určitém specializovaném útvaru nazývaném obecně **sporangium** (výtrusnice). Sporangií je nepřeberné množství typů. Může jím být jen jediná buňka (mnohé houby), ale i diferencovaný orgán (mechy).

Pro různé typy spor se používají speciální názvy. Tak např. pohyblivá spora s jedním či více bičíky se jmenuje **zoospora**. Nepohyblivé spoře se říká **aplanospora**, **zygospora** je spora vzniklá ze zygoty, **meiospora** vzniká meiózou. Některé kategorie se mohou i překrývat, např. nepohyblivou sporu vzniklou meiózou lze nazvat aplanosporou i meiosporou. **Pozor!** Nepleťme sem výraz **„diaspory"** používaný hlavně v botanice. Ten označuje jakékoliv rozmnožovací stadium, kterým se rostliny mohou na větší vzdálenost šířit. Diasporami jsou tedy nejen spory, ale i pacibulky a také semena a plody (kap. 2.3.12.).

1.3.3. Polyembryonie

Polyembryonie spočívá v rozdělení rýhujícího se oplozeného vajíčka na dvě nebo i více částí, z nichž z každé vzniká samostatný jedinec. Příkladem polyembryonie jsou i lidští jednovaječní sourozenci nebo mláďata pásovců, u kterých je polyembryonie dokonce pravidlem - např. pásovec devítipásý (*Dasypus novemcintus*) rodí vždy jednovaječná čtyřčata.

1.3.4. Klony

Na závěr kapitoly o nepohlavním rozmnožování je třeba zmínit pojem **klon**. Klonem se rozumí všichni jedinci vzniklí nepohlavní cestou z jedince jediného, se kterým jsou tím pádem geneticky zcela identičtí. Klonem je tedy trs trávy, ale také alej vrb zasázená z prutů jediného stromu.

Laboratorní klonování, v současné době hojně přetřásané v informačních médiích, spočívá v laboratorně provedeném nepohlavním rozmnožení organismu, který by se normálně nepohlavně nerozmnožoval. A to tak, že jádro některé jeho tělesné buňky je vpraveno do buňky pohlavní - vajíčka, které je schopno dát (za určitých okolností) vznik vyvíjejícímu se embryu. Jiný, běžně v laboratořích provozovaný

způsob klonování je takový, že se oplodněné vajíčko nechá chvíli rýhovat a pak je rozděleno na víc jedinců.

Klonování je sice ohromný „úspěch" molekulární biologie, ale nejde zas o takovou senzaci, jak bývá prezentováno. Jistou obdobou toho, co dělají molekulární biologové při klonování, jsou totiž i lidská jednovaječná dvojčata (kap. 1.4.3.). Třebaže jsou geneticky zcela identická, povahově mohou být naprosto odlišná. Mají různá nadání, koníčky atd. Naklonování kasty vojáků nebo geniů tedy není tak snadno proveditelné, jak se v novinách píše.

1.4. Pohlavní rozmnožování

Snad nikde jinde v biologii se nevyskytuje taková terminologická nejednotnost, jako v oblasti pohlavního rozmnožování. Botanici, mykologové i zoologové (a také jejich jednotlivé „podskupiny" jako algologové atd.) často pojmenovali jevy související s rozmnožováním „té své" skupiny každý po svém. Pro příklad nemusíme chodit daleko: Děloha označuje jak orgán ve kterém se vyvíjí embryo savců, tak útvar rostlinného semene sloužící k výživě. Placentou rozumíme jednak útvar, zprostředkovávající výměnu látek mezi matkou a embryem v její děloze, jednak určitou oblast samičího plodolistu rostlin. Někdy se naopak pro jeden jev užívá více názvů. Na nejdůležitější z takovýchto případů proto budeme upozorňovat, a to někdy i opakovaně, v různých kapitolách obecné i speciální části.

1.4.1. Rodozměna

V kapitole 1.1.2. již šla řeč o tom, že při pohlavním rozmnožování většinou dochází ke střídání **haploidní** a **diploidní** fáze existence buněk. Poměr délky trvání obou fází je u různých skupin organismů velmi odlišný. U většiny živočichů a vyšších rostlin zcela převládá diploidní fáze. Fáze haploidní je pak často představována jen několika málo buňkami, u živočichů jen buňkami pohlavními. Naproti tomu např. řasy, houby, ale i vývojově starobylejší vyšší rostliny mohou mít délku trvání a formu existence haploidní fáze buď srovnatelnou s fází diploidní, nebo i nad diploidní fází převládající. U mnoha takovýchto organismů existují dokonce dvě generace jedinců, které se pravidelně střídají: generace diploidní, zvaná u rostlin **sporofyt** (za redukčního dělení produkuje haploidní spory) a haploidní čili **gametofyt** (produkuje gamety, jejichž splynutím vzniká zygota a z ní opět sporofyt). Takovému střídání diploidní a haploidní generace říkáme **rodozměna**.

Rodozměnou bývá nazývána i **metageneze** (1.1.3.) některých živočichů. Ta je charakterizována střídáním generace množící se pohlavně s generací množící se nepohlavně - tyto generace se ale neodlišují počtem chromozómů ve svých buněčných jádrech! Např. u pláštěnců (kap. 2.10.1.) je jak pohlavní, tak nepohlavní generace diploidní a jediné haploidní buňky jsou zde gamety produkované „pohlavní" generací. Nenechte se splést tím, že v terminologii zmíněných jevů panuje jistá nejednotnost: někdy bývají pojmy rodozměny a metageneze chápány jako synonyma , jindy je metageneze označována jako případ rodozměny.

1.4.2. Nástroje pohlavního rozmnožování

K pohlavnímu rozmnožování může docházet buď splýváním dvou tělesných, somatických buněk, tomu se říká **somatogamie** (mnohé řasy a houby) nebo specializovaných buněk, gamet (pak je to **gametogamie**). Gamety mohou být na pohled zcela shodné (čili izogamety, příklady najdeme opět u řas a hub) - pak mluvíme

o **izogamii** nebo jsou různé (anizogamety) - to je **anizogamie**. Tento poslední případ je ze všech nejčastější a takřka se stoprocentní pravidelností u něj vždy můžeme jeden z typů gamet označit za gamety samičí, neboli **makrogamety** a druhý za samčí, čili **mikrogamety.**

Makrogamety jsou větší (někdy i o několik řádů), je jich produkováno menší množství a bývají nepohyblivé. Mikrogamety jsou menší, bývá jich daleko více a vždy se pohybují - buď aktivně, nebo pasivně - např. pomocí růstů jiných buněk, pomocí abiotických faktorů (proud vody) atd. Jsou to ony, které svůj protějšek (makrogametu) aktivně vyhledávají a za nímž putují. Při splývání gamet většinou malá mikrogameta proniká do velké makrogamety a pak splynou jejich jádra. Mikrogamety jsou často velmi redukované a slouží jen jako pohybliví nositelé poloviny genomu budoucího jedince. Naproti tomu makrogamety (vajíčka) jsou buňky se vším všudy a jejich celkový vnější vzhled se bezprostředně po oplození zas tak nezmění. Proto se také zygotě často říká **oplozené vajíčko.** Makrogamety jsou často také nositelkami zásobních látek potřebných pro výživu vyvíjejícího se embrya. Tento model rozdělení funkce anizogamet je velmi rozšířený, ba dalo by se říci univerzální. Vrátíme se k němu ještě v následující kapitole (1.4.3.).

Pohlavní buňky jsou až na výjimky vždy haploidní. U mnohobuněčných organismů vznikají nejčastěji ve specializovaných pohlavních orgánech (u tělesně jednodušších organismů může být pohlavním „orgánem" i jediná buňka, která se meioticky dělí). Zde je nutno zdůraznit, že termín „pohlavní orgány" nemusí vždy označovat pouze útvary, ve kterých vznikají gamety, ale také orgány přídatné, jejichž funkce nějak souvisí s rozmnožováním.

Vzniku pohlavních buněk nemusí vždy přímo předcházet meióza. Jde-li o organismus po většinu života haploidní, bývají haploidní i jeho pohlavní orgány - tedy i buňky, z nichž gamety vznikají. Meióza u nich často probíhá nikoliv před vznikem gamet, ale brzy po jejich splynutí, takže nově vznikající jedinec už je opět haploidní.

V názvosloví pohlavních buněk se můžeme u jednotlivých taxonomických skupin organismů setkat s mnoha různými termíny. Samčí buňky (mikrogamety) jsou často označovány jako spermie nebo též spermatozoidy, spermatické buňky, někdy i spermacie.

Samičí pohlavní buňka (makrogameta) se nejčastěji jmenuje vajíčko (u živočichů), ale také buňka vaječná, oocyt, ovocyt nebo také karpogon (u některých řas).

Pozor, něco zcela jiného jsou „vajíčka" semenných rostlin. To jsou mnohobuněčné útvary, většina jejich buněk je diploidních a k redukčnímu dělení dochází uvnitř vajíčka. Vlastní samičí pohlavní buňka (makrogameta), zůstává ve vajíčku ukryta a říká se jí buňka vaječná (u vyšších rostlin je trochu složitější také situace s pojmem pohlavní orgán, viz kap. 2.2.1.).

Pokud se nejedná o jednobuněčný organismus, následuje po splynutí buněk a vzniku zygoty kratší či delší období vývinu jedince. U složitějších organismů (semenné rostliny, mnohobuněční živočichové) většinou ve vývoji rozlišujeme fázi embryonální a postembryonální. Ve fázi embryonální není ještě příslušný jedinec schopen samostatné existence a je závislý na nějakém zdroji výživy (buď žije ze zásob uložených ve vajíčku, nebo z jiných zdrojů, které dostal „do výbavy" (např. ze zásobního pletiva rostlinných semen). Někdy může být embryo vyživováno prostřednictvím spojení s tělem rodičovského organismu (živorodí živočichové).

Diferenciací buněk embrya a jeho vývojem (embryogenezí) se nadále zabývat nebudeme. To by už přesahovalo možnosti rozsahu tohoto textu, protože obor vývojové biologie je velmi obsáhlý.

1.4.3. Dvě pohlaví

Existence dvou typů gamet je neobyčejně výhodná. Jeden obstarává vzájemné setkání, je stavěn velmi úsporně a vyskytuje se ve velikém množství (tím se zvšuje pravděpodobnost vzájemného setkání), druhý zajišťuje výbavu pro budoucí zygotu (buněčné organely, zásobní látky), je proto daleko důkladněji stavěn (a ovšem produkován v menším množství) a čeká, až bude svým protějškem nalezen. Vzájemná kombinace těchto funkcí v jediném typu gamety by byla dost obtížná a neekonomická.

Oba typy gamet často vznikají na jediném jedinci. Tomu se říká **hermafroditismus** (u živočichů), popř. **jednodomost** (u rostlin). Některé takovéto organismy používají metod, které zabraňují splynutí jeho vlastních gamet navzájem (např. zabraňování samosprášení u rostlin, kap. 2.3.9.).

Mnoho organismů má ale vznik dvou typů gamet vázán na dva různé jedince, na dvě pohlaví. (**gonochorismus** živočichů, **dvoudomost** rostin). Způsobů, kterými je určováno zda bude jedinec samcem nebo samicí, je více. Pohlaví může být determinováno **geneticky**, pak je dáno už v okamžiku vzniku zygoty (to je případ vyšších rostlin, savců, ptáků nebo hmyzu), ale může být určeno i **vlivem prostředí** (teplota, potravní zdroje atd. - mnoho bezobratlých, ale i řada ryb, plazů a zejm. želv). Roli může hrát i **věk jedince**, který pak během svého života pohlaví změní. Každý z těchto způsobů má řadu variant a nezřídka je více způsobů navzájem kombinováno. Přitom ale můžeme vždy bezpečně říci, které z pohlaví je samčí a které samičí (výjimky viz kap. 2.6.2.). Obecná existence samčího a samičího pohlaví je nádhernou ukázkou jevu, který je univerzálně rozšířen v celém živém světě, zjevně je evolučně velmi stabilní, ale jehož přítomnost je „zařizována" mnoha různými způsoby. Zájemcům o evoluční problematiku pohlavního rozmnožování doporučujeme knihu Červená královna (viz seznam literatury).

Pohlaví se od sebe liší minimálně druhem svých gamet a velmi často i stavbou a vzhledem pohlavních orgánů - to jsou **primární pohlavní znaky**. Časté jsou ale i další tělesné rozdíly (např. tělesný vzrůst, vzhled nebo přítomnost či nepřítomnost některých orgánů atd.), tak zvané **sekundární pohlavní znaky**. Někdy se mluví i o znacích **terciárních**, které spočívají v odlišném chování a schopnostech. Jak sekundární, tak terciární pohlavní znaky, třebaže přímo nesouvisí s tvorbou gamet, mohou mít při rozmnožování velký význam (vyhledávání partnera, zaopatřování potomstva).

1.4.4. Partenogeneze a apomixie

Vedle normálního pohlavního rozmnožování známe ještě jiné typy rozmnožování, které jsou od něho odvozeny (vznikly jeho modifikací), ale které v podstatě pohlavním rozmnožováním nejsou (často chybí oplození, pokud je přítomno, tak se na vzniku potomstva geneticky nepodílejí oba rodiče, většinou chybí meióza a potomstvo vzniká z neredukovaných diploidních buněk, apod.). Z genetického hlediska je pak výsledek často stejný jako u rozmnožování nepohlavního, proto jsou tyto způsoby často řazeny mezi rozmnožování nepohlavní.

Partenogeneze je jev známý především u živočichů, při kterém dochází k vývoji jedinců z neoplozených vajíček. Ta mohou být diploidní (!), ale i haploidní a pak se z nich líhnou haploidní jedinci. Mnozí živočichové, kteří se nepohlavně rozmnožovat neumí, se dokáží velmi rychle namnožit kontinuální produkcí potomků z neoplozených vajíček, aniž by ztráceli čas hledáním partnera. V některých případech je partenogeneze jediným známým způsobem rozmnožování - tehdy se z vajíček líhnou stále jen samice a samci daného druhu nejsou vůbec známi. Jindy partenogeneze pouze převládá a ke vzniku samců a normálnímu pohlavnímu rozmnožování dochází jen vzácně. Pravidelné střídání jedné bisexuální generace s jednou až několika generacemi partenogenetickými nazýváme **heterogonie**. Partenogeneze má velký význam např. v životě některých skupin hmyzu (kap. 2.8.4.).

Někdy je k partenogenezi zapotřebí i samčích pohlavních buněk, tento případ se pak jmenuje **gynogeneze**. Vývoj vajíčka je iniciován kontaktem se spermií, ale jádra obou buněk nesplývají. Může jít o jakýsi přechodný stav směřující u daného druhu k úplné eliminaci samců, ale bývá to také možný způsob rozmnožování populací vzniklých hybridogenezí (kap. 1.4.5.).

Rostliny používají mimo partenogeneze i další způsoby rozmnožování využívající aparátu pohlavního rozmnožování, avšak za absence oplození a většinou i za absence meiózy. Souhrnně se těmto způsobům říká **apomixie**. Protože pro detailnější popis různých variant apomixie je třeba znát anatomii rostlinných pohlavních orgánů, vrátíme se k ní v kapitole 2.3.8.

1.4.5. Hybridizace čili mezidruhové křížení

Při pohlavním rozmnožování se může stát to, co u nepohlavního rozmnožování nehrozí: že spolu splynou gamety dvou sobě blízkých druhů a vznikne tak mezidruhový kříženec. Ten nemusí být vždycky neplodný a může se i dále rozmnožovat.

Hybridogeneze je zvláštní jev, při kterém dochází k opakovanému mezidruhovému křížení. Vzniklí kříženci plodí sobě podobné potomstvo a morfologicky se chovají jako samostatný druh (hybridospecies), schopný trvalé existence.

Při hybridogenezi dochází k normálnímu oplození. Splývají spolu gamety dvou různých rodičovských druhů. Dochází ke kombinaci obou genotypů a vzniklý hybridospecies oba genotypy využívá. Dalšího rozmnožování se však jeden z genotypů již neúčastní (před meiózou je odstraněn). Hybridospecies tedy obnovuje svůj genom na úkor genetických ztrát jednoho z rodičů. Proto se mu také často říká kleptospecies neboli **klepton**. Skupinu kleptonu a rodičovských druhů souhrnně nazýváme **synklepton**. Typickým příkladem kleptospecies v České republice je skokan zelený (*Rana* kl. *esculenta*, viz kap. 10.4.).

I u rostlin existuje nemálo případů, kdy kříženci vytvářejí plodné potomstvo, schopné se křížit spolu, s rodičovskými druhy atd., což vede k tvorbě **hybridních rojů** (populací, ve kterých se nacházejí jedinci vzniklí křížením rodičovských druhů a zpětným křížením, takže lze nalézt plynulý přechod forem od jednoho rodičovského druhu ke druhému). U rostlin je důležitá i tzv. **introgresivní hybridizace**, kdy se díky křížení stávají určité geny a chromosomy (a tedy jimi dané znaky) jednoho trvalou součástí genomu druhého druhu. Zatímco klasičtí kříženci mají většinu znaků „někde mezi" znaky rodičovských druhů, jedinci zasažení introgresí mají „čisté" znaky svého druhu, kromě několika, kde se projevuje vliv druhého druhu.

PROČ SE KŘÍŽENCI VYSKYTUJÍ ČASTĚJI U ROSTLIN, NEŽ U ŽIVOČICHŮ

Ve srovnání s živočichy probíhá hybridizace mezi rostlinami velmi často. Je to dáno zřejmě způsobem, jakým je rozeznáván případný partner pro rozmnožování. U živočichů mají velký význam etologické rozdíly a vůbec znaky rozeznávané ještě před tím, než dojde k nějakému kontaktu (živočich vidí, cítí, atd. že ten druhý vypadá jinak). Rostliny tuhle možnost nemají. Jejich jedinou možností je (vedle izolace dobou kvetení, různými ekologickými nároky druhů apod. a samozřejmě rozdíly jako je tvar, velikost a počet chromozómů) rozeznávání pylu, který spadne na bliznu (buňky na povrchu blizny mají receptory registrující určité struktury na povrchu pylových zrn). Nicméně u příbuzných druhů tento systém často nestačí. V některých rodech to vede k tomu, že se jejich druhy kříží skoro „každý s každým" (což obvykle způsobuje značné taxonomické potíže). Z našich zástupců jsou takovými výtečníky např. vrby, violky, jestřábníky (podrod *Pilosella* - chlupáček), vrbovky, hlohy, pcháče aj. Výjimečně se vyskytují i mezirodoví kříženci, např. u vstavačovitých.
Rostliny také mají, na rozdíl od mnoha živočichů, velkou schopnost nepohlavního, vegetativního rozmnožování. Díky němu se mohou i neplodní mezidruhoví kříženci dál rozmnožovat a přetrvávat v delším časovém období.

1.4.6. Odchylky od haploidně-diploidního schematu rodozměny

Někdy se v buněčném jádru nachází i jiný počet sad chromozómů, nežli n nebo 2n. Např. v zárodečném vaku krytosemenných rostlin vznikají po oplození triploidní buňky (kap. 2.3.7.). Někdy ale může mít celý organismus vyšší počet sad chromozómů, než bývá zvykem. Tomu se říká polyploidie a jde o jev běžný zvláště u rostlin. Probíhá buď jako autopolyploidie (znásobení počtu sad chromozomů pocházejících od jednoho druhu) nebo alopolyploidie (zmnožení počtu sad chromozomů pocházejících od různých druhů po křížení) Důležitá je zejména amfidiploidie, zdvojnásobení počtu chromozomů u hybrida, který má jednu sadu chromozomů od jednoho rodičovského druhu a druhou od druhého. Kříženec by měl poruchy při meióze (protože obě sady se poněkud liší, takže se nebudou dokonale párovat), ale u amfidiploida nic takového nehrozí, meióza může probíhat zcela pravidelně. Mimo znásobení celých chromozomových sad jsou známy i případy znásobení nebo ztráty jednotlivých chromosomů. U živočichů je polyploidie o hodně vzácnější, příkladem je triploidie u ocasatých obojživelníků čeledi Ambystomatidae.

Amfidiploidizace vede ke vzniku nových rostlinných druhů (vzácně i živočišných). Nacházíme pak celé druhové koplexy (většinou náležitě taxonomicky problematické) s několika „základními" diploidními druhy a jejich tetraploidními kříženci. Ti jsou díky odlišné ploidii od rodičovských druhů poměrně dobře izolovaní, ale někdy tvoří křížence (triploidní), většinou sterilní. Lze zde i uvažovat o opětné amfidiploidizaci a vzniku vyšších ploidií. Ještě složitější situace může nastat, pokud se místo pohlavního rozmnožování objeví apomixe (kap. 2.3.8.).

2. Část speciální

2.1. Řasy

2.1.1. O řasách obecně

Řasy (Algae), zvané též "vývojově nižší rostliny", jsou obrovská, velmi heterogenní a do jisté míry systematiky uměle vytvořená skupina. Řasami většinou rozumíme všechny známé fotosyntetizující eukaryotické organismy mimo mechorostů a rostlin cévnatých. V systému řas jsou mnohé nejasnosti a o jeho podobě se mnozí taxonomové neustále dohadují. Řasy systematicky dělíme na základní skupiny zvané kmeny, mezi nimiž jsou ovšem daleko větší rozdíly, než mezi kterýmikoli dvěma vyššími rostlinami (třeba ve stavbě buněčné stěny, chloroplastů, ve fotosyntetických barvivech nebo používaných zásobních látkách). Vyšší rostliny by tedy bylo možno přiřadit paralelně k řasovým kmenům jako další kmen (Cormophyta).

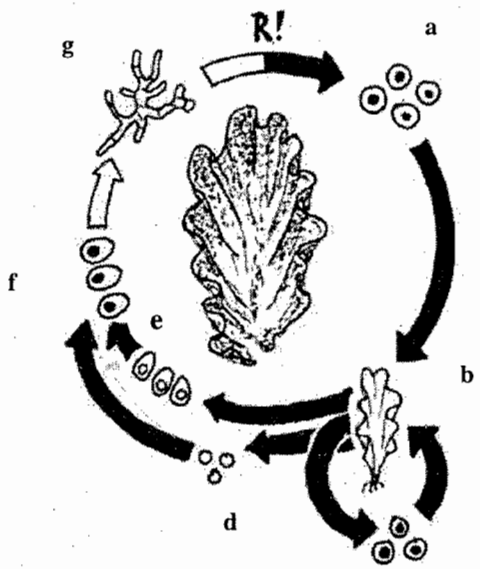
Tělo řas není nikdy členěno na pletiva ani pravé orgány a říkáme mu **stélka**. Mívá různé podoby: od jednobuněčné přes vláknitou (řada buněk za sebou), až po složitě větvenou, zevně napodobující tělo vyšších rostlin. I samotná jednobuněčná stélka má několik forem, a to bičíkatou, amébovitou (s panožkami jako měňavka), kapsální (ta je obalená slizem) nebo kokální (bez žádných specifických útvarů). Mnohé řasy vynikají složitým **životním cyklem**, během kterého procházejí řadou zcela nepodobných stadií ve formě různých výše uvedených typů stélek. Nejsou nijak vzácné případy, kdy byla jednotlivá vývojová stadia popsána nezávisle na sobě jako několik odlišných druhů. Teprve dodatečně se zjistilo, že to "patří dohromady" a jedná se stále o týž organismus, nabývající různých podob. Mnoho druhů řas prochází někdy během svého životního cyklu formou bičíkaté stélky, čili **jednobuněčného bičíkatého stadia.** Pokud jím není přímo vlastní vegetativní buňka řasy (jako je tomu třeba u krásnoočka), mohou to být třeba samčí gamety, ale také pohyblivé výtrusy (spory) čili **zoospory**. Také nepohyblivé jednobuněčné formy se těší mezi řasami velké oblibě, a to i mezi těmi, které mají v jiné fázi života velmi složitou stélkou. V některých svých podobách jsou ovšem řasy velmi těžce určitelné a ani odborník leckdy nepozná, co jsou vlastně ty „zelené kuličky" zač. Často je třeba řasu pěstovat nějakou tu dobu v kultuře, aby ukázala svoji pravou tvář. Zde můžeme narazit na další obtíž, protože spousta řas se v umělých podmínkách chová jinak, než v přírodě a na agarové plotně nebo ve zkumavce určitá stadia zkrátka nevytvoří.

Pro druhové určení mnoha řas bývá nejvhodnější pohlavně se rozmnožující stadium. Řada řas se ale umí po mnoho a mnoho generací množit pouze nepohlavně a k pohlavnímu rozmnožování dochází jen "jednou za uherský rok", čili vzácně. Osvědčeným figlem, jak řasy donutit k pohlavní aktivitě, je zhoršení podmínek. Zapomeneme - li např. Petriho misku se známou řasou šroubatkou (Spirogyra) za oknem a po dvou třech týdnech se podíváme pod mikroskopem na již zahnívající vlákna, dozajista bude mnoho z nich kopulovat. Následující text není kompletním systematickým přehledem všech řas a zmíněny jsou pouze vybrané skupiny, většinou nějak významné způsobem svého rozmnožování. Pro přehlednost je však u každé skupiny uvedeno její systematické zařazení.

2.1.2. Ruduchy (kmen Rhodophyta)

V našich vodách mnoho druhů ruduch nenajdeme, zato v moři jich je pěkná řádka. Najdeme mezi nimi druhy jak jednobuněčné, tak velké, mnohobuněčné

(makroskopické), které jsou nádhernou ukázkou toho, jaké kejkle dokážou řasy provozovat během svého životního cyklu. Jako příklad si uvedeme známou ruduchu rodu *Porphyra*, která se pěstuje zvláště v Americe jakožto užitková rostlina pro výrobu potravin, krmiv či agaru. Začneme červenavým lupenem, který roste přichycen rhizoidními vlákny na mořském dně. Je jednoletý, a představuje haploidní (n) gametofyt. Na tomto lupenu vznikají samčí a samičí pohlavní buňky. Po splynutí gamet vzniká diploidní (2n) zygota, dávající vznik spoře zvané **karpospora** (2n). Povšimněte si názvu! Připomíná-li vám to něco týkajícího se plodů vyšších rostlin (**karpel, heterokarpie**), nemýlíte se. Tyto spory totiž opravdu fungují trochu jako semena či plody. Vznikají z nepohyblivých samičích pohlavních buněk (zvaných též karpogony), oplozených menšími samčími buňkami (ty jsou zde ovšem bezbičíkaté). Vyrůstá z nich vlastní diploidní rostlina ruduchy (označovaná jako stadium conchocelis). Ta má tvar větveného vlákna, je mnoholetá a dlouhodobě pěstovatelná. Za určitých podmínek pak přejde do plodného stavu a produkuje (za redukčního dělení) druhý typ spor, haploidní **konchospory** (odvozeno od názvu sporofytu). Z těch vyrůstá opět onen již zmíněný jednoletý gametofyt, čímž se cyklus uzavře. Gametofyt ale také dokáže produkovat i třetí typ spor, haploidní **monospory**, které dávají vznik opět novým gametofytům a takto se může gametofyt nepohlavně rozmnožovat po řadu generací. (Je to příklad situace, kdy k rozmnožování slouží specializované rozmnožovací buňky a přesto jde o rozmnožování nepohlavní). Přijde vám ten cyklus složitý? Ale kdepak. (Pro názornost se můžete podívat na obr. 2). To byla jen ukázka průměrně složitého životního cyklu řas, známe i komplikovanější.



a - konchospory vznikající redukčním dělením
b - gametofyt
c - nepohlavně vznikající monospory
d - samčí pohlavní buňky
e - samičí pohlavní buňky
f - karpospory (vzniklé po splynutí pohlavních buněk
g - stádium conchocelis

černé šipky označují haploidní (a) fázi života (gametofyt), bílé šipky označují diploidní (2a) fázi života (sporofyt), **R!** označuje dobu redukčního dělení

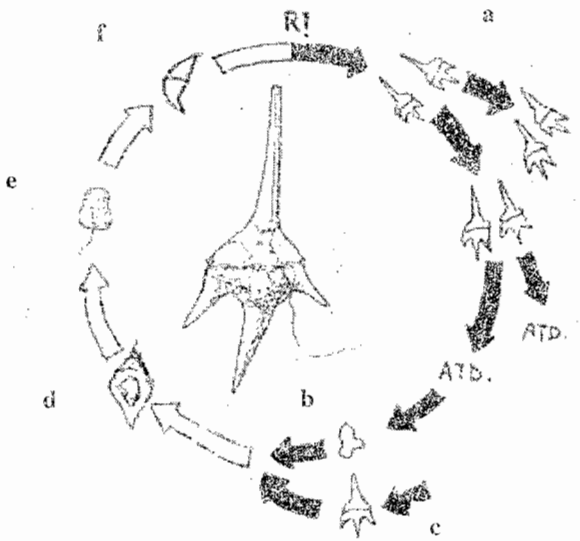
stejných symbolů je použito i u dalších obrázků životních cyklů rostlin a hub

Obr. 2: životní cyklus ruduchy *(Porphyra sp.)*

2.1.3. Obrněnky (kmen Dinophyta)

Podivní tvorové jsou tito jednobuněční bičíkovci. Skutečnost, že mají plastidy a jsou většinou schopni fotosyntézy, hovoří pro jejich řazení k řasám, jinak vyhlížejí spíše jako nějací obancéřovaní prvoci (a také se často jako oni heterotrofně vyživují). S jejich rozmnožováním souvisí řada unikátních jevů. Prvním z nich je samotné buněčné jádro, které nemá v rostlinné ani živočišné říši obdoby a nazývá se **dinokaryon**. Je velmi rozměrné a obsahuje **permanentně kondenzované chromozómy**. Ve světelném mikroskopu je u některých druhů dobře viditelné jako světlolomná koule uprostřed buňky. I dělení jádra při mitóze je neobvyklé. Skrze jádro se vytvoří cytoplazmatické tunely, jimiž probíhají mikrotubuly. Na ně se navěsí chromozomy, které jsou pak jimi roztaženy směrem do dvou opačných pólů jádra - jedná se tedy o jakési mimojaderné dělicí vřeténko. Toto dělení buňky se jmenuje **dinomitóza**.

Další pozoruhodnosti najdeme v životních cyklech obrněnek. Jejich základní životní formou je, jak bylo řečeno, bičíkaté stadium. Některé druhy ale mají i stadia kokální (nepohyblivá), měňavkovitá a dokonce i vláknitá. Cykly mohou být velmi složité a navíc posloupnost jednotlivých stadií nemusí být vždy jednoznačně určena a proměny podoby některých obrněnek jsou vskutku překvapivé. Příklad ještě poměrně jednoduchého životního cyklu nám ukazuje obr. 3, a to na druhu *Ceratium hirundinella*, který patří k našim běžným sladkovodním organismům.



a - vegetativní buňky rozmnožující se dělením
b - mikrogameta, samčí pohlavní buňka
c - buňka fungující jako makrogameta, samičí pohlavní buňka
d - spora vzniklá po splynutí gamet
e - gymnodiniová buňka
f - praeceratium

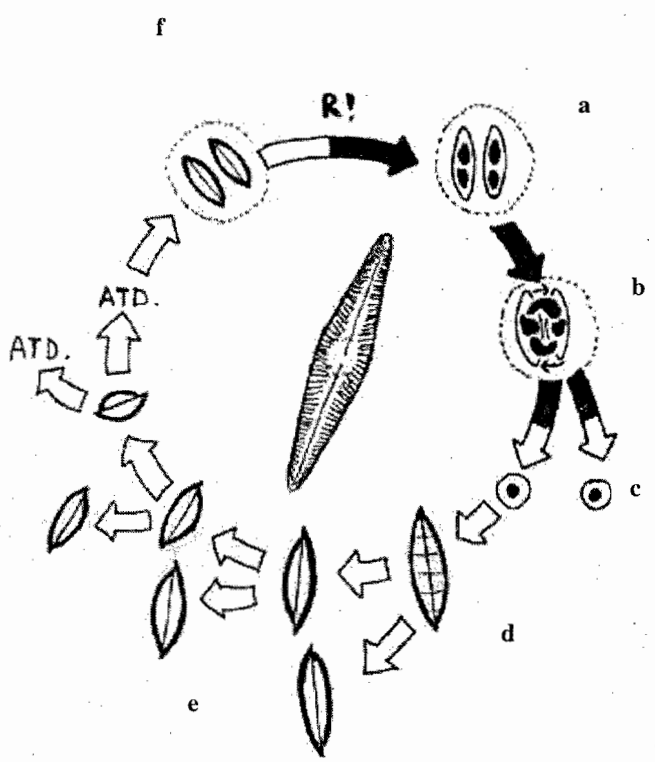
Obr. 3: životní cyklus obrněnky (*Ceratium hirundinella*)

2.1.4. Rozsivky (Bacillariophyceae), kmen: Chromophyta (hnědé řasy)

Tato vpravdě unikátní skupina se způsobem své existence v mnohém odlišuje nejen od ostatních řas, ale i od všech dalších organismů. Mimo jiné to jsou jediné organismy, které ke svému životu bezpodmínečně vyžadují neustálý přísun křemíku. Ten potřebují na stavbu své schránky zvané **frustula**, která je tvořena z vodnatého polymeru oxidu

křemičitého, a je tedy svým složením velice blízká opálu. Frustula je vždy dvoudílná (představte si ji jako krabičku na mýdlo) a nahrazuje vlastně buněčnou stěnu. Rozsivky jsou organismy vždy jednobuněčné (nanejvýš tvořící kolonie) a každá buňka má svoji vlastní frustulu, pod kterou se již nachází cytoplazmatická membrána. Dvoudílná struktura frustuly hraje důležitou roli při nepohlavním rozmnožování rozsivek. Rozsivky jsou z těch řas, co se běžně rozmnožují po mnoho a mnoho generací pouze nepohlavně, dělením buňky. Jsou známé populace některých druhů rozsivek, které se takto množí i po mnoho let. To samo o sobě by nebylo nic neobvyklého. Zajímavější je však fakt, že během této doby se celá populace ve svém průměrném tělesném vzrůstu (tedy velikosti buněk) pomalu, ale jistě, zmenšuje! Když se totiž rozsivka rozdělí, každé z dceřinných buněk zbude po buňce mateřské jeden díl frustuly a druhý, chybějící si vytvoří sama. Oba díly frustuly ale nejsou zcela tvarově ani velikostně shodné, minimálně je jeden o něco větší, nežli ten druhý, aby do sebe zapadaly (viz výše uvedené přirovnání ke krabičce s víčkem). Přesto však obě nové rozsivky nakládají se svým zděděným dílem stejně, a to jakoby to byl vždy ten větší díl (víčko krabičky) a dotváří si k němu díl menší (vnitřek). Pak je ovšem samozřejmé, že každá nová generace má polovinu svých jedinců o něco menších, než byla průměrná velikost jedinců generace předchozí. A protože přirozené ztráty (úhyn vlivem nepříznivých faktorů, konzumace řas živočichy) postihují rozsivky všech velikostí, velcí jedinci (kterých nepřibývá) jsou z populace neustále vyřeďováni. Po určité době pak rozsivky dosáhnou třebas i polovičních rozměrů, než měly na začátku této řady nepohlavního množení a jen občas mezi nimi nalezneme nějakého toho mohykána o původní velikosti. Populace ovšem nemusí být v dělení zcela synchronizována, a tak můžeme v přírodě najít pohromadě rozsivky stejného druhu a různých velikostí.

Asi již tušíte, že takhle to do nekonečna nejde a v určitý okamžik tahle zmenšovací řada skončí. Dojde k tomu tehdy, kdy rozsivky dosáhnou kriticky malé velikosti (ta je u každého druhu pochopitelně jiná) a rozmnoží se pohlavně. Pohlavní proces si předvedeme na příkladu rozsivky *Navicula* sp. (obr. 4). Rozsivky jsou příkladem řas, kde nepohlavně se množící buňky vegetativní jsou diploidní (na rozdíl od haploidních obrněnek, srovnejte si to s obr. 3). Meiózu prodělávají současně dvě vegetativní diploidní buňky, které se spolu uzavřou do speciálního obalu. Část jader vznikajících meiózou odumírá, takže v každé z obou frustul nakonec vzniknou dvě haploidní buňky fungující jako gamety. Jedna vždy zůstává v rodičovské frustule a druhá pronikne do vedlejší, kde s tamní zůstavší buňkou ihned splývá. Výsledkem jsou tedy celkem dvě diploidní buňky, zygoty. Zygota dává vznik **auxospoře**, což je velká buňka rozsivce zcela nepodobná a v krátké době se měnící v tzv. iniciální buňku, která již má frustulu (oba její díly jsou zbrusu nové). Tato iniciální buňka se pak se dělí na dvě buňky vegetativní, které stojí na počátku nám již známé zmenšovací řady. Takový proces pohlavního rozmnožování, kdy se netvoří gamety specifického tvaru a splývají spolu dvě haploidní stélkové buňky se jmenuje **konjugace**. Jiné druhy rozsivek (ze skupiny rozsivek centrických, jejichž frustula má tvar přirovnatelný např. k Petriho misce), mají pohlavní proces odlišný. Vznikají při něm tvarově odlišné pohlavní buňky, a to buňka vaječná (**oogonium**) a bičíkem opatřené **spermatozoidy**. Takovémuto způsobu pohlavního rozmnožování pak říkáme **oogamie.**



a - dvě dvojice gamet (každá z dvojic je obklopena schránkou vegetativní buňky, z níž vznikla)
b - přesun dvou gamet (jedné z dvojice) ze schránky do schránky
c - dvě auxospory vzniklé po splynutí gamet
d - iniciální buňka
e - vegetativní buňky - množí se dělením a stále se zmenšují
f - dvě vegetativní buňky chystající se k pohlavnímu procesu

Jak je vidět, rozsivky nedisponují žádným trvalejším klidovým stadiem, které bychom (v porovnání s ostatními řasami) očekávali nejspíše někde po kopulaci a vzniku zygoty. Jsou tedy neustále v aktivním, vegetačním stavu a setkáváme se s nimi ve vodě po celý rok - i v zimě, kdy spousta jiných řas přetrvává kdesi v bahně v podobě trvalých spor.

Ještě jedna fascinující zvláštnost je spojena s rozmnožováním rozsivek, a to způsob vzniku nového menšího dílu frustuly. Křemičitý materiál je v buňce rozsivky uchováván v polotekutém stavu v silicalemě (to je speciální membránová organela) a po rozdělení buňky je produkován na její povrch. Tento děj je zafixován, jak by se dalo předpokládat, geneticky. Ne tak ale utváření vlastního tvaru a struktury frustuly. Pro vymodelování výsledné podoby jejího menšího dílu je vždy užito stávajícího, většího dílu jako vzoru. Jak to rozsivky dělají, není dosud zcela objasněno, jisté je však, že bez vzorového dílu frustuly si rozsivka druhý postavit nedokáže. A co více, byly provedeny pokusy, kdy byl vzorový díl uměle mechanicky upraven, a ejhle: změna se projevila na druhém, rozsivkou nově vytvořeném dílu. Jedna z teorií praví, že se na modelování

nového dílu frustuly podílí turgorový tlak vakuol, kterými je buňka rozsivky doslova nacpána a jímž se skrze ní tvar frustuly prolisovává z jedné strany na stranu protilehlou. Nezdá se ale příliš představitelné, že by toto byl jediný mechanismus. Mimo jiné i proto, že frustula má často neobyčejně jemnou a složitou strukturu žeber, zářezů a jamek a navíc oba její díly nikdy nejsou tvarově zcela shodné! Přesto je však nový díl zhotoven s matematickou přesností a struktura frustuly některých druhů by mohla docela dobře sloužit jako mikroskopické měřítko.

Zde vidíme příklad **negeneticky založené dědičnosti**, kdy se z generace na generaci předává něco, u čeho není informace "jak to dělat" získávána z DNA. Paralelu bychom mohli vidět např. v **dědičnosti kulturní**, typické pro např. pro druh *Homo sapiens* (předávání jazyka, řemesel, obyčejů). Rozdíl je však v tom, že u rozsivek je tvar frustuly přeci jen geneticky zafixován, jednou za čas (při pohlavním rozmnožování) je celá frustula vytvořena zcela znovu, čímž se mohou i opravit případné nepřesnosti vniklé mnohageneračním "otiskováním".

2.1.5. Chaluhy (Phaeophyceae), kmen: Chromophyta (hnědé řasy)

Tyto velmi populární mořské rostliny patří k řasám s nejpokročilejším stupněm tělesného vývoje. Jsou to vesměs makroskopické - tedy okem viditelné, často rozměrné (i mnohametrové) organismy. Jejich stélka je tzv. pletivného typu, napodobuje tělo vyšších rostlin (kořenovitá příchytná vlákna, listová část a pod.). Mazanost takovéto tělesné stavby se ukazuje při nepohlavním vegetativním rozmnožování. I při vnějším funkčním rozčlenění stélka ve skutečnosti žádná specializovaná pletiva nemá, proto může z jakékoli její maličké části lehce dorůst celý nový jedinec. Některé chaluhy, např. známé *Sargassum*, se množí pouze vegetativně, u jiných se setkáváme s různými formami pohlavních rozmnožovacích cyklů. Tak třeba *Ectokarpus*, běžný v evropských mořích, má tak zvanou izomorfickou rodozměnu (podobnou, jako jako měla fosilní *Rhyniophyta* náležící již k vyšším rostlinám). Znamená to, že sporofyt i gametofyt jsou si na pohled velmi podobné a liší se pouze počtem chromozómů a produkovanými rozmnožovacími stadii. Zatímco haploidní (n) gametofyt produkuje bičíkaté pohyblivé gamety (mimochodem nikoli tvarově odlišené samčí a samičí, ale všechny zcela stejné, takže hovoříme o **izogamii**), na diploidním (2n) sporofytu vzniklém ze zygoty rostou spory, a to hned dvou typů. Jednak diploidní, ze kterých klíčí nové sporofyty, jednak redukčním dělením vznikající haploidní - z těch jsou pak opět gametofyty. Oba typy spor jsou pohyblivé, opatřené bičíkem a protože připomínají maličká jednobuněčná zvířátka - prvoky, říká se jim **zoospory**.

Naproti tomu chaluha *Laminaria* má již rodozměnu silně heteromorfickou, protože sporofytem je velikánská rostlina, kdežto gametofytem jen maličké vlákno. A chaluha rodu *Fucus* dlabe na samostatný gametofyt skoro úplně: Celá je diploidní a na zbytnělých koncích jejích pseudovětví jsou pohlavní orgány, ve kterých vznikají redukčním dělením přímo pohlavní buňky. Ze zygoty vzniká přirozeně opět diploidní jedinec. A to už je skoro jako u kvetoucích rostlin a konec konců i u živočichů včetně nás, lidí, kde také sporofyt, čili diploidní fáze životního cyklu naprosto převládá.

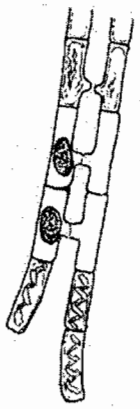
2.1.6. Chlamydomonadales, kmen: Chlorophyta (zelené řasy), třída: Chlamydophyceae

Patří sem např. známý rod jednobuněčných řas a pláštěnek (Chlamydomonas) se dvěma bičíky. Vyznačuje se izogamickým pohlavním procesem, kdy spolu kopulují dvě

gamety na pohled stejné (proto se jim říká **izogamety**). Ale každá s každou to neumí. Rozlišujeme vždy dva typy gamet, označované jako + a -. U některých druhů vznikají z jedné mateřské buňky vždy 2 + a 2 – gamety, ale jinde musí mít gamety původ ve dvou různých vegetativně se množících kmenech (dalo by se říci klonech) příslušného druhu řasy. Gamety jsou vzhledově velmi podobné vegetativním buňkám, ve kterých vznikají (viz obr. 6), jsou také kapkovitého tvaru s dvěma bičíky. Po spáření + a - gamety vzniká takzvaná **planozygota** (zygota s bičíky, která je pohyblivá). Ta se vyvíjí v silnostěnou nepohyblivou **zygosporu**, která je klidovým stadiem. V ní za čas proběhne meiotické redukční dělení a vyrejdí z ní čtyři **zoospory**, které se dále normálním mitotickým dělením množí a dají vznik nové populaci vegetativních buněk.

2.1.7. Spájivky (Conjugatophyceae), kmen: Chlorophyta (zelené řasy)

Každý jistě zná řasu šroubatku (to jsou taková ta dlouhá zelená vlákna se šroubovitě stočeným chloroplastem). Po většinu času se rozmnožuje nepohlavně (prodlužováním a rozpadáním vláken), ale za nepříznivých okolností (zvláště začátkem podzimu, kdy se pro ni zhoršují podmínky - klesá teplota vody a množství světla) dochází ke specifickému pohlavnímu rozmnožování, **spájení** čili **konjugaci** (setkali jsme se s ním už u rozsivek). Šroubatka nikdy netvoří pohlavní buňky a kopulaci provozují přímo dvě vegetativní buňky tvořící vláknitou stélku, která je haploidní. Většinou spolu konjugují buňky dvou různých vláken, ale u některých druhů si vystačí buňky jediného vlákna samy. Konjugující buňky k sobě navzájem vysílají výběžky, kterými se posléze jejich obsahy spojí. Taková dvě kopulující vlákna šroubatky pak mohou vypadat úplně jako žebřík (obr. 5). Vzniklá **zygospora** (protože je ze zygoty) zůstává u šroubatky v jedné z buněk a po druhé pak zbude jen buněčná stěna. U jiných spájivek může zůstávat jako samostatný útvar, v tom případě se zcela vyprázdní obě buňky. Ze zygospory, která funguje jako stadium pro přečkání zlých časů, pak vyroste nové vegetativní vlákno (první dělení je meiotické, redukční). Chybí zde jakékoliv bičíkaté stadium. Mezi spájivky patří i jiné známé řasy, např. krásivky (skupina Desmidiales), které jsou sice jednouněčné, ale konjugují zrovna tak, jako šroubatka.



dvě buňky, které právě začínají konjugovat

dvě dvojice buněk po konjugaci (vždy v jedné z nich je zygospora

normální buňky tvořící vlákno řasy

Obr. 5: konjugace šroubatky (*Spirogyra* sp.)

2.1.8. Parožnatky (Charales), kmen: Chlorophyta (zelené řasy)
S trochou nadsázky lze říci, že tyto řasy si svým vzhledem hrají na vyšší rostliny - jejich vegetativní stélka vypadá jako řídká přeslička, je ovšem haploidní. Imitace způsobu života vyšších rostlin se promítá i do růstu a rozmnožování. Rostlina parožnatky má tak zvaný vrcholový růst, (obdobný apikální dominanci), její vzrostný vrchol je ale představován jednou jedinou buňkou, která se neustále dělí. Ta dává vznik jednak buňkám uzlinovým, které jsou schopny dalšího dělení a zakládají růst postranních „větví" řasové stélky, jednak buňkám článkovým, které se už dále nedělí, rostou pouze do délky a tvoří spoje mezi uzlinami. Nepohlavní rozmnožování se děje fragmentací stélky (vrcholová buňka je nahraditelná a v části stélky , kde se zrovna nenachází pak převezme její funkci některá jiná buňka), ale také odnožováním, nebo pomocí rozmnožovacích tělísek vyrůstajících mezi příchytnými vlákny řasy (jako vyšší rostliny pomocí hlíz a oddenků). Pohlavní rozmnožování je **oogamické**, to znamená že zde vznikají buňky vaječné (**oogonia**) a samčí **spermatozoidy**, a to ve specializovaných orgánech, kterými jsou samičí **archegonia** a samčí **antheridia** (jako jsou zárodečníky a pelatky u mechů). Ty mají kulovitý nebo vejčitý tvar a najdeme je v paždí bočních „větví" parožnatky. Podobnost s vyššími rostlinami jde ale ještě dále. Kolem vaječné buňky vytváří několik jalových buněk ochranný obal, jehož vnitřní stěna po oplození srůstá se zygotou a vzniká tak útvar jménem **sporokarp**, který je analogický plodu krytosemenných rostlin.

2.1.9. Krásnoočka (Euglenophyta)
O tyto jednobuněčné organismy, které se v lecčems podobají prvokům, se neustále přou botanici se zoology. Pokud se přidržíme jejich fotosyntetických schopností a zařadíme je k rostlinám, pak je to jediná větší skupina řas, u které není znám vůbec žádný pohlavní proces. Krásnoočka se množí vždy jen nepohlavně, a to podélným dělením buňky.

2.1.10. Sinice (Cyanobacteria = Cyanophyta)
Skupina, která sem vlastně vůbec nepatří
Třebaže se tato příručka zabývá organismy eukaryotickými (viz úvodní kapitola), učiníme teď výjimku a podíváme se na jednu skupinu prokaryot, která mají z hlediska historie lidského poznávání přírody zcela ojedinělé postavení. Jsou to ***sinice****. Proč se k nim dostáváme zrovna na tomto místě, v závěru povídání o řasách? Jednoduše proto, že ač jsou prokaryotickými organismy, vypadají sinice na první pohled skoro jako řasy. A nejen že vypadají, ony se tak i chovají! Spolu s řasami tvoří společenstva primárních producentů ve vodních ekosystémech, vyskytují se v planktonu i v nárostech a když je jich hodně pohromadě, jsou bez problému viditelné pouhým okem: ať už jako barevný zákal vody, skvrny na kamenech nebo dlouhé vláknité chuchvalce. Jejich buňky jsou ve srovnání s ostatními prokaryoty velké a tedy dobře pozorovatelné ve světelném mikroskopu. Není proto divu, že je biologové dříve považovali za řasy a popsali je jako* ***Cyanophyta,*** *čili modrozelené řasy (dodneška se sinice řeknou anglicky „blue-green algae"). Teprve s poznáním vnitřních struktur buněk se ukázalo, že to jsou vlastně „velké barevné bakterie" a začalo se jim říkat* ***Cyanobacteria****. Třebaže o příslušnosti sinic k prokaryotním organismům není pochyb (asimilační barviva mají i některé bakterie), spousta učebnic algologie (nauka o řasách) bere sinice jako jednu z řasových skupin. Nakonec, proč ne. Jak stojí v úvodu této kapitoly, řasy jsou skupinou*

víceméně umělou a záleží jen na nás, jak si jí budeme definovat. A řekneme-li si, že řasami rozumíme vývojově nižší rostliny a sinice, není to nic proti ničemu. Situace se sinicemi je mimo jiné i krásnou ukázkou, jak dva biologové různých specializací můžou mít zcela odlišný pohled na věc. Pro ryze laboratorního biologa, např. fysiologa, jsou sinice zkrátka bakterie a tedy něco úplně jiného, než veškeré eukaryotické tvorstvo. Naproti tomu v úvahách hydrobiologa zkoumajícího biologické pochody v rybníce jsou sinice docela dobře srovnatelné s řasami, čili s eukaryoty.

Nebudeme se zabývat vlastnostmi buněčného dělení prokaryot, kam **sinice** (Cyanophyta = Cyanobacteria) systematicky patří. Spokojme se s konstatováním, že sinice se množí dělením buněk. Ale i to může mít na první pohled různé podoby. Buňky sinic se po svém rozdělení mohou odlučovat, nebo zůstávat fyzicky spojeny. V prvním případě jde o sinice kokální (jednobuněčné), v druhém mohou vznikat kolonie, většinou vláknité (to když se buňky dělí z topologického hlediska stále v jedné přímce. Známe i sinice různě větvené. I buňky kokálních sinic spolu ovšem mohou zůstávat nadále slepeny například slizovým obalem. Pokud se takováto kokální sinice dělí ve dvou na sebe navzájem kolmých směrech, ale stále v jedné rovině, pak vzniká seskupení buněk destičkovitého tvaru. Jindy spolu zůstávají buňky spojeny slizovými stopkami. Vláknité sinice se množí oddělováním kousků vláken, tzv. **hormogoniemi**. I ty mohou mít slizový obal a s jeho pomocí se klouzavě pohybovat.

Kromě normálního běžného buněčného dělení ovládají sinice i rozmnožování pomocí spor, speciálních rozmnožovacích buněk, které mohou fungovat i jako klidové stadium. Některé kokální sinice se množí **endosporami**, které vznikají uvnitř mateřské buňky a po jejím zániku se dostávají do okolního prostředí. Mezi vláknitými sinicemi zase najdeme druhy tvořící **akinety.** To jsou buňky tvarově odlišné od ostatních buněk vlákna, které vznikají buď z jedné normální vegetativní buňky, nebo spojením několika takových buněk. Mají silnou buněčnou stěnu a jsou odolné vůči nepříznivým podmínkám, po jejichž pominutí z nich vyrůstá nové vlákno sinice. Ale pozor, ne každá buňka, která je na pohled jiná, než okolní buňky ve vlákně je akinetou. Sinice totiž vytvářejí ještě jeden typ specifických buněk, heterocysty, ve kterých může probíhat fixace molekulárního dusíku.

Mluvíme-li o rozmnožování sinic, měli bychom se zmínit také o jevu zvaném vodní květ. Objevuje se hlavně ve stojatých vodách a vzniká tím, že se sinice za vhodných podmínek (teplota, světlo, živiny) začnou obrovsky rychle množit. Po masovém rozmnožení následuje většinou masový úhyn. Z hygienického hlediska bývají vodní květy závažným problémem, protože některé druhy sinic produkují toxické látky, často nebezpečné pro člověka. Velké množství sinic způsobuje také problémy vodohospodářům při úpravě vody na vodu pitnou. Proto se dnes zkoumání příčin vzniku vodního květu věnuje hodně pozornosti i prostředků.

2.2. Nekvetoucí vyšší rostliny
Vyšší rostliny se liší od rostlin nižších (tedy od řas) především stavbou svého těla, které je již tvořeno diferenciovanými pletivy a rozčleněno na funkčně specializované orgány. Vývoj sporofytu začíná zygotou a jde přes rostlinné **embryo**.

U jednotlivých skupin vyšších rostlin je velmi pěkně vidět trend k **redukci gametofytní fáze života**. Fosilní **Rhyniophyta** (nejprimitivnější vyšší rostliny) měla sporofyt i gametofyt svým vzhledem víceméně rovnocenné - byly to dvě oddělené rostliny, z nichž jedna produkovala spory a druhá pohlavní buňky. Produkty jedné

rostliny dávaly vzniknout vždy té druhé, takže sporofytní a gametofytní rostliny se ob generaci střídaly (podobně to funguje u výše zmíněné chaluhy Ectocarpus). U **mechorostů** se gametofyt sporofytu vůbec nepodobá a dokonce zde představuje delší a objemější fázi životního cyklu. **Plavuně**, **přesličky** a **kapradiny** mají gametofytní rostlinu redukovanou. Obvykle menší než sporofyt, různého lupenitého nebo vláknitého tvaru, často je schovaná v půdě a heterotrofní. U některých heterosporických skupin (např. vranečky) je gametofyt úplně malý, jen několika buněčný, někdy ani neopouští megaspory. A nejdále dospěla redukce gametofytu u **rostlin semenných**, protože tady se gametofytní rostlina vůbec nevyvíjí a gametofytní fáze života zůstává skoro celá skryta uvnitř sporofytu, jmenovitě v pohlavních orgánech (jedinou volnou součástí gametofytu jsou pylová zrna, o nichž bude řeč později).

Další změna oproti řasám se týká **spor**, čili **výtrusů**. U řas je běžné, že se útvary zvané spory vyskytují během životního cyklu i vícekrát (i když někdy taky ne) a je jich pak více typů, z nichž některé mohou být diploidní, jiné haploidní. Naproti tomu vyšší rostliny procházejí během svého pohlavního cyklu stadiem spory jen jednou. Jejich spory vznikají vždy redukčním dělením diploidních buněk sporofytu (odtud název sporofyt) a jsou počátečním stadiem gametofytu (kterým jsou pak produkovány gamety). Spory vyšších rostlin jsou tedy vždycky haploidní.

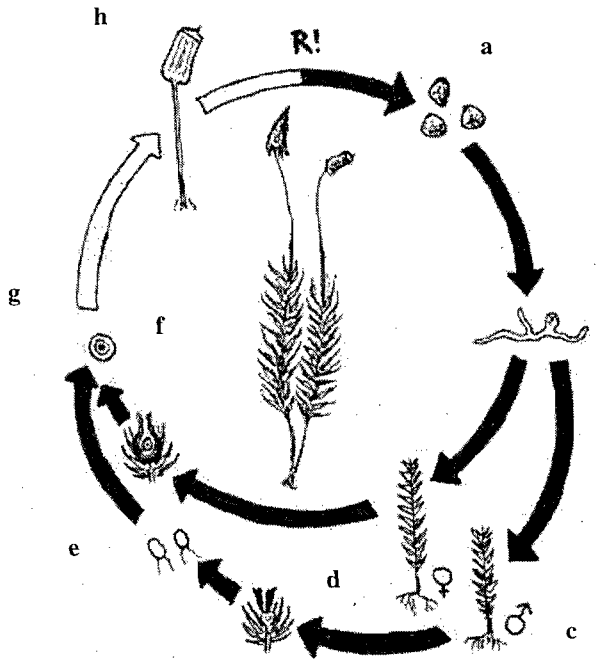
Na závěr ještě maličko terminologie: orgán sporofytu, v němž vznikají spory, se obecně jmenuje **sporangium** (výtrusnice), orgán na gametofytu produkující gamety **gametangium**. Gametangia jsou dvojího typu - samčí **antheridia** a samičí **archegonia**. Mohou se vyskytovat na jediné nebo na dvou rostlinách. To vše už ostatně známe od některých řas se složitější stélkou (třeba chaluh), které rovněž disponují takovýmito útvary. Ale pozor! I když jsou gametangia nazývána pohlavními orgány, nesmíme je zaměňovat s **pohlavními orgány semenných rostlin** (třeba s pestíky rostlin krytosemenných), které jsou součástí sporofytu a v nichž je gametofyt včetně vlastního gametangia ukryt.

Tak, a teď už se pojďme blíže podívat na jednotlivé skupiny vyšších rostlin

2.2.1. Mechorosty (Bryophyta)

Mechoorosty jako celek jsou zřejmě umělá skupina združující dvě nebo tři evolučně zcela samostatné linie, které jsou si pouze podobné stavbou těla nebo rozmnožováním. S podobnou situací se setkáme i u „kapraďorostů". Patří sem mechy (Bryopsida), játrovky (Marchantiopsida) a hlevíky (Anthoceratopsida). Na rozmnožování těchto rostlinek je nejzajímavější skutečnost, že v jejich životním cyklu jako u jediných vyšších rostlin převažuje gametofytní (haploidní) fáze nad fází sporofytní (diploidní). Nejlépe nám to ukáže schematický obrázek 6. Sporofyt je představován takzvanou nohou, štětem a tobolkou (sporangiem). Jsou to všechno části vesměs nezelené a výživou závislé na fotosyntetizujícím gametofytu. Sporofyt vyrůstá ze zygoty přímo na mateřské gametofytní rostlince a je vlastně jejím pokračováním. Mechová rostlinka s tobolkou je tedy složena z gametofytu i sporofytu. Gametofytem je od kořínků až do místa, kde končí zelené lístky a odtud až k tobolce je to sporofyt, s výjimkou čepičky, kterou bývá tobolka před dozráním výtrusů překryta, to je opět gametofyt oddělený od zbytku během růstu štětu a tobolky. Noha a štět mohou někdy i chybět, takže pak toho ze sporofytu opravdu moc nezbývá. Výtrusy čili spory vznikající redukčním dělením v tobolce mechorostů jsou většinou všechny stejné a

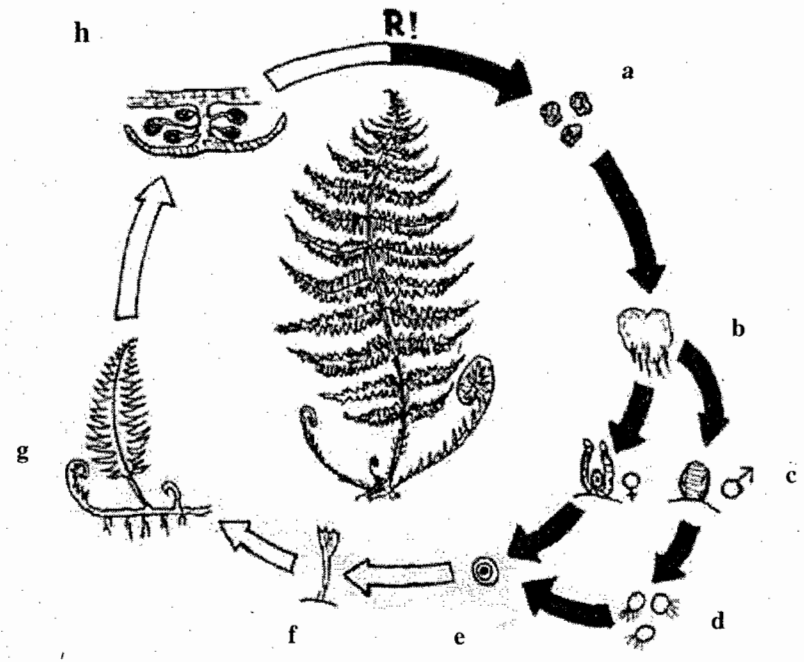
proto jim říkáme **izospory** (jen výjimečně se tvoří heterospory, kterým je už v okamžiku vzniku dáno, jestli z nich vyroste samčí nebo samičí rostlinka). U mechů je tobolka uzavřená víčkem, které po vytvoření výtrusů odpadne a výtrusy se jednoduše vysypou. Tobolka játrovek víčko nemá. Kromě výtrusů se v ní vytvářejí sterilní buňky, tzv. elatery (mrštníky), které pomocí hygroskopických pohybů pomáhají k rozšiřování výtrusů. Ze spor vyrůstá nový gametofyt - nejprve **prvoklíček** neboli **protonema** a z něj se pak vyvíjí vlastní gametofytní rostlinka s pohlavními orgány - samčími antheridii (pelatkami) nebo samičími archegonii (zárodečníky). V pelatkách jsou produkovány samčí pohlavní buňky, pohyblivé dvoubičíkaté spermatozoidy, v zárodečnicích nepohyblivé samičí vaječné buňky. Aby spermatozoidy k vaječné buňce dorejdily, musí mít dostatečně vlhké prostředí a často jim v jejich pouti napomáhají dopadající a odrážející se dešťové kapky (to se děje u játrovek). A jsme opět u zygoty a nového sporofytu.



Obr. 6: životní cyklus mechorostu – ploník (*Polytrichum* sp.); a – spory, b – protonema (prvoklíček), c – samčí a samičí rostlinka, d – antheridia (pelatky, samčí pohlavní orgán), e – spermatozoidy, f – archegonium (zárodečník, samičí pohlavní orgán) se samičí gametou, g – zygota, h – štět s tobolkou

2.2.2. Kapraďorosty

Řadíme sem **plavuně (Lycopodiophyta), přesličky (Equisetophyta), a kapradiny (Polypodiophyta).** Je to skupina umělá - plavuně, přesličky a kapradiny jsou ve skutečnosti zcela samostatné skupiny, které si jsou příbuzné jen velmi vzdáleně. Způsob rozmnožování mají ale podobný a proto je výhodné psát o nich v tomto smyslu dohromady (obr. 7).



Obr. 7: životní cyklus stejnovýtrusného kapraďorostu - kapraď samec (*Dryopteris filix-mas*); a - spory, b - prothalium (prokel), c - archegonium (zárodečník) se samičí gametou a antheridium (pelatka), d - samčí gamety, e - zygota, f - malá sporofytní rostlinka, g - vzrostlá sporofytní rostlina, h - sporangia

U všech už můžeme pozorovat silnou redukci gametofytní fáze života ve prospěch fáze sporofytní, kterou je vlastní vegetativní rostlina. Na ní se vytvářejí **sporangia** (výtrusnice), ve kterých se redukčním dělením tvoří haploidní **spory** (výtrusy), které jsou nejčastěji všechny stejné a mluvíme tedy o **izosporii.** Ze spor vyrůstá gametofyt jménem **prothalium** (prokel). Jeho vzhled se u jednotlivých skupin liší, jak bylo naznačeno v úvodu této kapitoly. Bývá často dlouhověký a schopný existovat zcela samostatně. Na něm rostou pohlavní orgány, samčí pelatky a samičí zárodečníky. Mají-li obrvené spermatozoidy vznikající v pelatkách dostatečně vlhké prostředí, dorejdí k vaječným buňkám v zárodečnících a jejich splynutím v zygotu začíná opět diploidní fáze a vzniká nová vegetativní rostlina - sporofyt. Nejčastěji se

pelatky i zárodečníky nalézají na jednom proklu, ale známe i kapraďorosty s dvoudomým proklem. U takových rostlin (jsou to například vranečky patřící k plavuním) se již na sporofytu vytvářejí dva typy spor, které se tvoří ve dvou typech sporangií: **mikrospory**, z nichž rostou samčí prothalia a **megaspory**, dávající vznik proklům samičím. Tomuto jevu říkáme **heterosporie.** Je to významný evoluční moment, který je počátkem existence oddělených pohlavních orgánů a vzniku primitivních semen z megaspor. Vranečky i ostatní plavuně jsou sice izolovaná vývojová větev, ale jako příklad jsou asi nejlepší. Předkové dnešních semenných rostlin, u nichž proběhl podobný proces, už totiž dávno vymřeli.

Sporangia se u kapraďorostů nacházejí na listech sporofytu, přičemž je zde velmi pěkně vidět vývojový trend funkční specializace listů. Hezkou ukázkou je opět situace u plavuní. Primitivní plavuň vranec jedlový (*Huperzia selago*) má výtrusnice v paždí listů, které vypadají úplně stejně jako vegetativní listy bez výtrusnic. Plní hned dvojí úkol. Jednak asimilují a obstarávají tím výživu rostliny (funkce trofická), jednak mají funkci rozmnožovací (tvoří se na nich sporangia a v nich spory). Proto jsou označovány jako **trofosporofyly**. Příbuzná plavuň vidlačka (*Lycopodium clavatum*) má již listy dvou typů - jedny pouze fotosyntetizují, to jsou listy asimilační, **trofofyly**, druhé nesou výtrusnice a označují se jako výtrusnicové listy neboli **sporofyly**. Oba typy se také vyskytují v jiných částech rostliny - sporofyly mají tendenci se sdružovat do „klasů" (tzv. strobilů) na vrcholu lodyhy. U přesliček mají štítkovité šestiboké sporofyly (nazývané sporofory) úplně jiné vzezření než zelené trofofyly a vytvářejí vždy **strobilus** na vrcholu lodyhy. Přeslička rolní (*Equisetum arvense*) a některé další druhy mají dokonce strobilus na zvláštní, nezelené jarní lodyze. Zelená letní lodyha pak vyrůstá ze stejného oddenku - není to tedy nová generace rostliny, ale pouze fotosyntetizující část téhož jedince, která má za úkol vyrobit dostatečné množství zásobních látek. Ty pak zůstávají uloženy přes zimu v oddenku, aby se měla na jaře z čeho živit nová jarní lodyha. Oddenky (u kapraďorostů i jiných rostlin) jsou také důležitými orgány vegetativního rozmnožování, kterými se jejich trsy zvětšují, rozšiřují a také přetrvávají nepříznivá období. Plavuně se často rozrůstají i pomocí nadzemních nebo mělce pod povrchem ležících, poléhavých částí stonku a jednotlivé rostliny zůstávají dlouho spojeny - zatáhnete-li za jeden ze stonků rozsáhlejšího porostu plavuně vidlačky, začne se zdvihat i celý tento porost jako jeden veliký koberec.

2.2.3. Rostliny nahosemenné (Gymnospermae)

I nahosemenné rostliny, podobně jako kapraďorosty, jsou umělou skupinou a tvoří je dvě nezávislé linie. Do jedné patří, vedle vymřelých skupin, cykasy a do druhé několik vymřelých a také všechny ostatní recentní skupiny. Rozmnožování je ale u všech podobné a semena (i vajíčka, z kterých vznikají) obou vývojových větví vypadají skoro stejně. Jenže jsou známy dvě (vymřelé) skupiny rostlin, od kterých jsou zmíněné dvě větve odvozeny. A obě tyto skupiny tvořily výtrusy, jako kapradiny, nikoliv semena! To tedy znamená, že i tak složitý útvar jako je rostlinné vajíčko a z něj vznikající semeno se vyvinul (nejméně) dvakrát nezávisle na sobě.

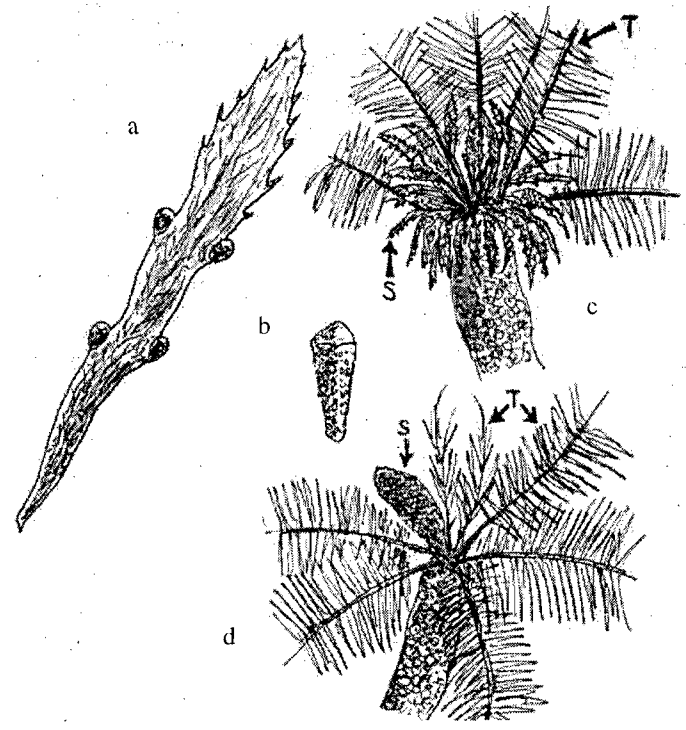
Ale vraťme se zpět od evoluce k rozmnožování nahosemenných. Jak již jméno skupiny napovídá, tito členové rostlinné říše disponují útvarem až dosud nevídaným, **semenem**. To vzniká z **vajíčka**, takže se zastavíme nejprve u něj. Vajíčko semenných rostlin je tzv. megasynangium (synangium je obecně útvar vzniklý srůstem několika sporangií, zde tedy **megasporangií**). Z těchto megasporangií jediné zůstává plodné a

z ostatních, sterilních, se vytváří **integument** (vaječný obal). Ten leží na povrchu a vajíčko zcela uzavírá, s výjimkou malého otvoru na vrcholu, který se označuje jako **mikropyle** (otvor klový). Pod ním zůstává malá volná prostora - pylová komůrka. Ta je zpočátku vyplněná tekutinou, která proniká mikropylí ven a vytváří tzv. polinační kapku. Vnitřek vajíčka (ono jediné fertilní megasporangium) tvoří tzv. **nucellus** (pletivné jádro). Jedna z buněk nucellu se meioticky dělí, tři vzniklé haploidní buňky zanikají a čtvrtá slouží jako **megaspora** (nikoliv pohlavní buňka!). Jejím dělením vzniká **samičí gametofyt** - několikabuněčné prothalium a na něm vzniká několik archegonií. V archegoniu teprve vzniká vlastní **samičí gameta - vaječná buňka**.

Samčí sporangia čili **mikrosporangia** jsou představována prašnými pouzdry (ta mohou spolu popř. srůstat v tzv. mikrorosynangia). V pouzdrech je pletivo zvané archespor dávající vznik mateřským pylovým buňkám, jejichž meiózou vznikají vlastní **mikrospory, pylová zrna**. Ta jsou rozšiřována větrem (někdy k tomu mají zvláštní přizpůsobení - vzdušné vaky). Zachycují se na vajíčku na polinační kapce a jejím vysýcháním jsou vtažena do pylové komůrky. Tam dochází ke klíčení pylové láčky, která je **samčím gametofytem.** Ten je u nahosemenných převážně pětibuněčný - sestává se ze třech buněk vegetativních (to jsou buňky prothaliové) a dvou **samčích gamet**. Z nich jedna oplodní samičí vaječnou buňku, druhá zaniká, stejně jako prothaliové buňky. Ze zygoty vzniká embryo a celé vajíčko se mění v semeno - integument v osemení, nucellus zaniká a ze samičích prothaliových buněk se vyvíjí haploidní vyživovací pletivo - **primární endosperm.** Slovíčko „primární" je tady mimořádně důležité - u krytosemenných rostlin se setkáme s vyživovacím pletivem, které se jmenuje sekundární endosperm nebo prostě jen endosperm a vzniká úplně jinak.

Ve srovnání s předešlými skupinami tedy u nahosemenných dochází k další redukci gametofytu. Ten je tvořen již jen několika buňkami a dokonce nikdy neexistuje samostatně, vždy je ukryt uvnitř sporofytu.

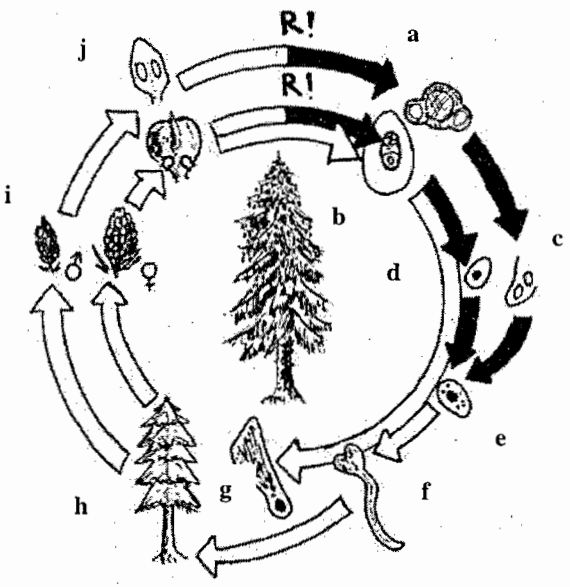
Nyní se podíváme na jednotlivé recentní nahosemnné skupiny. Jako první se zastavíme u **cykasů (Cycadophyta).** Je to velmi starobylá skupina, dnes většinou tropických rostlin (kdo cykas nikdy neviděl, ať se běží podívat do nejbližší botanické zahrady disponující tropickým skleníkem, skoro všude nějaký ten cykas mají a dávají k dobru jeho stáří; a mimo to se mladé cykasy dnes už často prodávají v květinářstvích). Na pohled vypadají trochu jako palmy. Na starších, plně vzrostlých jedincích si můžeme všimnout zvláštních nezelených listů, tvaru klacíkovitého nebo štětkovitého. To jsou **megasporofyly**, samičí výtrusnicové listy, nesoucí vajíčka (alespoň dvě, někdy i víc). Dohromady na celém stromě jich pak bývá mnoho desítek až stovek, protože pořádný vzrostlý cykas (někdy paní cykasová, protože hodně druhů je dvoudomých) se honosí celým houštím megasporofylů. Samčí sporangia (mikrosporangia) rostou zvlášť na samčích výtrusnicových listech **mikrosporofylech**, které jsou sdruženy do šištic. U vývojově pokročilejších druhů cykasů to dělají i megasporofyly (zde štítkovitého tvaru), ale obě pohlaví se vyskytují vždy odděleně (obr. 8). Zajímavé je, že mikrospora čili pylové zrno zůstává po opylení ve vajíčku někdy i po několik měsíců zcela v klidu. Pak teprve vyklíčí v pylovou láčku a dojde k oplození a následné přeměně vajíčka v semeno. A ještě jedna věc je zajímavá - samčí gamety jsou obrvené spermatozoidy se spoustou brv a plavou v tekutině vyplňující pylovou komůrku.



Obr. 8: *(Cykas circinalis)* zástupce cykasů
a) detail samičího sporofylu s vajíčky, b) detail samčího sporofylu s pylovými zrny (*Mikrosporangii*), c) pohled na vrchol kmene samičího stromu se samičími sporofyly (S() a trofofyly (T), d) pohled na vrchol kmene samčího stromu s šišticí samčích sporofylů (S) a trofofyly (T); c,d – trofofyly jsou ve skutečnosti delší (zde je u většiny nakreslena pouze část)

Druhou skupinou nahosemenných rostlin jsou **jinany (Ginkgophyta)**. Všichni zástupci této skupiny už vymřeli, s výjimkou jediného - jinanu dvoulaločného (*Gingko biloba*) původem z východní Číny, který je často pěstován v parcích. Je to strom dvoudomý. Na jinanu - samičce (a posléze pod ní) můžeme na podzim nalézt měkké žluté kouličky vyhlížející jako ringle nebo "špendlíky". Ale plody to nejsou ani náhodou, ta „dužnina" vzniká z obalu vajíčka, je to část osemení. U pravého „špendlíku" je osemení schováno v tvrdé pecce uvnitř a dužnina i pecka vzniká ze stěn pestíku, který jinan nemá (podobě nejsou pravými plody i jiné dužnaté „plody" nahosemenných, např. „bobule" jalovce - zdužnatělá šištice nebo zdužnatělá část stopky vajíčka tisu). Semena vznikají po opylení z vajíček, která sedí bez vnější ochrany na stopkách na koncích větviček samičího stromu, megasporofyly zde chybí. Samičí výtrusnicové listy čili mikrosporofyly naopak tvoří šištice podobné jehnědám.

Zajímavé je, že k vlastnímu oplození a tedy vzniku semen často dojde až po opadání vajíček na zem. I u jinanu jsou samčí gamety spermatozoidy, ale to je už naposled, ostatní nahosemenné skupiny a krytosemenné rostliny mají samčí gamety nepohyblivé, bez brv. Spermatozoidy jsou poslední pozůstatek vodní minulosti rostlin. U řas rostoucích ve vodě jsou spermatozoidy samozřejmě výhodné - můžou si samy plavat a hledat samičí orgány. Po vystoupení na souš rostliny dlouho nemohly přijít na to, jak se bez vody obejít (už proto, že pohlavní buňky jsou dost citlivé, a suchozemské prostředí je pro ně mnohem drsnější než vodní - například by mohly velmi snadno vyschnout). A tak si vodu pro oplození vždy musely nějak sehnat - mechorosty a kapraďorosty jako vodní kapky na zemi, nahosemenné si alespoň trošku vody nesou ve vajíčku s sebou v pylové komůrce. Bez vody pro oplození se naučily žít až krytosemenné rostliny (pocházejí zřejmě z „cykasové" větve nahosemenných), jehličnany a liánovce, o kterých si budeme povídat za chvíli. Zároveň musel proběhnout jiný proces - když už se nemohou pohybovat a hledat partnera vlastní pohlavní buňky, musí tu schopnost mít něco jiného. Tím „něčím jiným", co vůbec oplození rostlin umožňuje, se staly celé mikrospory (pylová zrna), které nesou samčí gamety v sobě. Pylová zrna musí být velmi odolná, aby je to drsné suchozemské prostředí hned nezničilo. A taky že jsou - v rašelině vydrží i několik set tisíc let. Nepohybují se sama, musí jim něco nebo někdo pomoct. Proto budeme později věnovat velkou pozornost opylování rostlin. Zde jenom předešleme, že všichni dnešní zástupci nahosemenných jsou anemogamní (pyl je přenášen větrem), s tím, že u některých se už objevují náznaky entomogamie (přenosu pylu hmyzem).



a – pylové zrno
b – vajíčko (v něm je ukryt samičí gametofyt)
c – pylová láčka se samčími gametami
d – samičí gameta (vaječná buňka)
e – zygota
f – embryo
g – semeno
h – vlastní rostlina
i – samčí a samičí šištice
j – šupina samčí šištice s prašnými pouzdry a šupina samičí šestice s vajíčky

Obr. 9: životní cyklus nahosemenné rostliny – smrk ztepilý *(Picea excelsa)*

Zástupci další skupiny nahosemenných (obr. 9) - „**jehličnanů**" (Pinophyta) mají už vajíčka daleko lépe zaopatřena než jinany. Samičí výtrusnicové listy tvoří nahloučená seskupení na koncích větévek (šištice) a vajíčka sedí skryta na jejich horních stranách. Šištice vzniká nejen z výtrusnicových listů, ale také ze samičích výtrusnic a listů podpůrných. Podobné šištice vytvářejí i samčí výtrusnicové listy.

Naše procházka virtuálním sadem nahosemenných rostlin by nebyla úplná, kdybychom se nezmínili ještě o třetí, velmi prapodivné skupině, která se nazývá liánovce (**Gnetophyta**). Sestává se ze tří rodů, které bychom na první pohled k sobě vůbec neřadili. Jedním jsou suchomilné keříky (chvojníky), druhým tropické dřeviny liánovitého tvaru (vlasní liánovce) a třetím je rostlina jménem *Welwitschia* z jihoafrických pouští. Nás bude zajímat, že Gnetophyta mají gametofyt ještě více potlačen, než předchozí dvě skupiny - samčí gametofyt je čtyřbuněčný a i samičí je jednodušší, než jaký měly jehličnany. A vesměs mají v oblibě dvoudomost.

2.3. Krytosemenné rostliny (Magnoliophyta, Angiospermae)

Krytosemenné rostliny stojí na konci vývojové linie vyšších rostlin. Jejich tělo je sice členěno stejně jako tělo předešlých skupin, ale obsahuje několik zcela nových struktur. Z rozmnožovacích orgánů jsou zcela zásadními novotami květ a plody. Liší se i průběh oplození a vůbec stavba pohlavních orgánů.

Tato vylepšení se týkají pohlavního rozmnožování. Když ale začneme studovat rozmnožování krytosemenných rostlin v přírodě, velice rychle zjistíme, že skoro všechny mají schopnost rozmnožovat se i nepohlavně, někdy dokonce nepohlavní rozmnožování převládá nad pohlavním. Proto se nejprve krátce zastavíme u něj.

2.3.1. Nepohlavní rozmnožování

U vyšších rostlin se často nazývá rozmnožováním **vegetativním**, protože v tomto případě se rostlina rozmnožuje pomocí částí, jejichž původní funkcí je zajišťovat růst a život rostliny (tj. umožňovat rostlině vegetovat, nikoliv rozmnožovat se). To ovšem neznamená, že neexistují i velmi specializované orgány vegetativního rozmnožování. Existují, ale nacházíme je vždy jen u některých druhů, kde vznikly přeměnou něčeho, co u jiných druhů k rozmnožování neslouží. Pro některé typy vegetativního rozmnožování rostlin se používá pojem **klonalita.** Při vegetativním rozmnožování dochází vlastně k oddělení části již dospělé rostliny, z této části pak vniká (regeneruje) nový jedinec. Regenerační schopnost rostlin je obrovská, dokonce je možné celou rostlinu vypěstovat z jedné jediné buňky, a to buňky dospělé, plně diferencované (srovnejte si to s dnes populárními problémy kolem klonování živočichů). Rostliny při vegetativním rozmnožování neprocházejí celým ontogenetickým vývojem, nevytváří se embryo a stadium semenáčků.

Nejčastěji se rostliny vegetativně rozmnožují pomocí stonků, často různě modifikovaných - rozpad stonku na několik částí, ze kterých pak rostou noví jedinci (okřehek a mnohé další vodní rostliny, ale i některé suchozemské, nakonec sem vlastně patří i zahrádkaři používané řízkování), zakořeňující plazivé stonky a nadzemní výběžky (sem patří i zakořeňování přízemních větví dřevin, zahrádkářům známé jako hřížení), oddenky, pacibulky (lilie cibulkonosná, kyčelnice cibulkonosná), dceřiné růžice (netřesk), turiony některých vodních rostlin atd. Stonkového původu mohou být i různé podzemní hlízy, které vytvářejí dceřinné orgány. Zvláštním způsobem je tzv.

pseudoviviparie některých trav a sítin (lipnice cibulkatá, sítina cibulkatá, aj.) - celé klásky v květenství se přetvářejí na malé prýty (tj. stonky s listy), které se mohou odlomit a zakořenit pomocí adventivních kořenů.

Vedle stonku se někdy vegetativního rozmnožování účastní i kořeny (kořenové výmladky některých stromů) a výjimečně i listy (okrajové pupeny na listech rodu *Bryophyllum*, případně umělé pěstování z listů, používané u některých okrasných rostlin, např. „afrických fialek" rodu *Saintpaulia*).

O důležitosti vegetativního rozmnožování svědčí to, že se s ním setkáváme u většiny víceletých a vytrvalých krytosemenných rostlin (jedno- a dvouletým druhům by se samozřejmě investice do vegetativních částí vzhledem ke krátké životnosti nevyplatila). V podmínkách nepříznivých pro generativní rozmnožování může vegetativní rozmnožování dokonce zcela převládat. Příkladem jsou chladné oblasti (tundra a vysoké hory - zde hrají roli příliš krátká vegetační sezóna a také nedostatek opylovačů). Rostlině, která se už uchytila, se vyplatí investovat více do vegetativního rozmnožování než do tvorby semen - uchycení semenáčků, které jsou obecně nejcitlivějším stadiem v životním cyklu rostlin je nejisté, zatímco dceřinní jedinci vzniklí vegetativně jsou často spojeni s mateřskou rostlinou (oddenky apod.), která je tak může v růstu podporovat. Z téhož důvodu se především (nebo i výhradně) vegetativně rozmnožují i rostliny, které se dostaly do nepříznivých podmínek - světlomilné druhy v zástinu, teplomilné druhy na okrajích svého areálu nebo při zavlečení do chladných oblastí (např. okřehek u nás nikdy nekvete, převážně vegetativně se množí i invazní křídlatky nebo kustovnice cizí). Někdy mohou být „jedinci" vzniklí vegetativním rozmnožováním obrovští. Například břízy (příbuzné naší bříze pýřité) na Aljašce vytvářejí porosty, kde všechny kmeny na ploše i několika hektarů tvoří jediný klon (genetického „jedince"). Jsou stále spojeny kořenovým systémem. Díky vegetativnímu rozmnožování se v přírodě dlouhodobě udržují i někteří kříženci, kteří nejsou vůbec schopni vytvořit plodná semena a vegetativní rozmnožování je jejich jediná možnost.

2.3.2. Vznik květu

Pohlavní rozmnožování je u krytosemenných rostlin zajišťováno specializovaným orgánem, se kterým jsme se dosud nesetkali, květem. (Dokonce je květ tak dokonalý útvar, že nepřímo, ale výrazně, zasahuje i do rozmnožování lidí - lidské samičky totiž mají ke květům zvlášť silnou náklonnost ...). Z vajíček, která květ obsahuje, vznikají **semena**, klidová stadia, ze kterých po kratší nebo delší době vyrůstá nový jedinec, procházející všemi fázemi ontogeneze, od embrya přes stadium semenáčku a juvenilní rostlinu až po rostlinu dospělou. Semena jsou obalena („ukryta") v plodech, podle toho se celá skupina nakonec jmenuje.

Začneme pohledem do historie - pro pochopení stavby květu totiž musíme vědět, jak takový útvar asi vznikl. Předky krytosemenných rostlin byla nějaká skupina nahosemenných. Bohužel se ji ale zatím nepovedlo objevit (a nebo jsme nepoznali, že je to ona), takže přímé předky krytosemenných rostlin přesně neznáme. To působí jisté obtíže i při úvahách, jak z jednopohlavných šištic nahosemenných (s jedinou výjimkou u vymřelé skupiny *Cycadeoidales*, která ale asi předkům krytosemenných nějak blíže příbuzná nebyla) odvodit oboupohlavný krytosemenný květ.

Vznik květů v evoluci krytosemenných rostlin popisují dvě základní teorie - **pseudanthiová** a **euanthiová**. Pseudanthiová teorie předpokládá, že květy

nejprimitivnějších krytosemenných byly malé, jednopohlavné, bez okvětí a skládaly celá květenství, zřejmě jehnědovitého tvaru. Redukcí těchto květenství (obecně zkracováním stonků - květních stopek, vřeten květenství, atd.) se kvítky dostaly do jednoho útvaru a přeměnily se na tyčinky a pestíky a došlo ke vzniku květních obalů (okvětí nebo kalicha a koruny). Původním způsobem opylování byla anemogamie (opylování větrem). Označení *pseudanthium* je dnes v anglické literatuře používáno pro to, co se česky nazývá **biologické květy** - tedy květenství, která jako celek vzhledem napodobují jeden květ (kap. 2.3.5.). Biologické květy jsou sice silně specializovaná květenství „normálních" květů, ale tato analogie dobře naznačuje, co si pod pseudanthiovou teorií představit. Zastánci této teorie vzniku květu považují za nejprimitivnější skupiny krytosemenných (nesoucí nejprimitivnější květy), dřeviny s jednopohlavnými květy v jehnědách (vrbovité, břízovité, lískovité, bukovité a ořešákovité).

Podle euanthiové teorie vznikal květ krytosemenných zkrácením a modifikací útvarů, kde na konci jediného stonku rostly uspořádány do šroubovice jednak sterilní listy (trofofyly), nad nimi listy nesoucí mikrosporangia (mikrosporofyly) a nad nimi listy s megasporangii (megasporofyly). Zkrácením tohoto stonku a přeměnou mikrosporofylů na tyčinky a megasporofylů na pestíky vzniká květ s velkým neustáleným počtem okvětních lístků, tyčinek a pestíků uspořádaných do šroubovice. Původ květních obalů je nutno hledat ve sterilních listech, které ležely na stonku pod mikrosporofyly. Zřejmě zde nebyla ostrá hranice, ale spíš postupný přechod, takže není divu, že vnější listy květních obalů (např. kalich) se spíše podobají normálním vegetativním listům, zatímco vnitřní (koruna) se v mnoha znacích blíží tyčinkám, dokonce lze někdy najít jakési přechodné formy (proto je někdy původ koruny vysvětlována tak, že korunní lístky vznikly přeměnou tyčinek). Původním typem opylování byla entomogamie (opylování hmyzem). Dnes je euanthiová teorie přijímána častěji než pseudanthiová, protože krytosemenné rostliny s primitivními „euanthiovými" květy - šácholan (magnolie), leknín, aj., totiž mají mimo to i další primitivní znaky společné s nahosemennými (např. ve stavbě pylu, struktuře dřeva, apod.), zatímco primitivní skupiny podle pseudanthiové teorie mají mnoho znaků silně odvozených.

Nicméně vedle těchto dvou základních teorií existují i další, vykládající vznik květu ještě jinak. Potvrdit jednoznačně správnost některé teorie v podstatě nelze, protože předky krytosemenných rostlin a tedy přesnou stavbu „prakvětu" zatím neznáme.

2.3.3. Stavba květu

Místo na konci stonku, kde květ vyrůstá, se označuje jako květní lůžko. Na něm vyrůstají jednotlivé všechny květní části (postupně od okraje květu ke středu):

okvětí je soubor listovitých útvarů na vnějším obvodu květu. Jednou z hlavních funkcí je především mechanická ochrana vnitřku květu (tj. vlastních pohlavních orgánů), druhou pak lákání opylovačů - pak u něj často nacházíme stejná přizpůsobení, jaká zmíníme později u koruny. Někdy je okvětí malé a nenápadné, často je to výsledek redukce v souvislosti s jiným způsobem opylování (květy opylované větrem nepotřebují žádné nápadné struktury, ty by naopak mohly překážet). Většinou má okvětí všechny okvětní lístky stejného tvaru, zbarvení i velikosti, ale někdy se za okvětí

považují i útvary, kde to zcela neplatí (např. u vstavačovitých). Často jsou ale lístky tvarově a funkčně rozděleny na dvě skupiny - kalich a korunu

kalich složen z lístků, které jsou většinou zbarveny zeleně a také anatomií se často podobají normálním listům, leží vždy vně koruny. Hlavní funkcí kalicha je mechanická ochrana vnitřních částí, ale někdy má i jiné funkce. Často zůstává pevně spojen s plody a slouží k jejich rozšiřování (kalich přeměněný na chmýr hvězdnicovitých nebo kalichy s háčkovitými chlupy u některých brutnákovitých). Pokud v květu chybí koruna nebo je jen málo vyvinuta, může být kalich výrazně zbarven a přebírá funkci koruny při lákání opylovačů (čemeřice, vřes, aj., zvlášť hezký příklad je vítod - má drobnou trubkovitou korunu, která je ukryta mezi dvěma zveličelými výrazně zbarvenými kališními lístky, tzv. křídly, ostatní kališní lístky jsou malé, zelené). U některých skupin (např. růžovité a slézovité) je vyvinut vně kalicha ještě jeden kruh zelených listovitých útvarů, tzv. kalíšek

koruna leží mezi kalichem a tyčinkami. Obvykle bývá větší než kalich, mívá nejrůznější tvar a bývá výrazně zbarvená, její hlavní funkcí je lákání opylovačů. Přizpůsobení koruny k lákání opylovačů posilují i různé linie viditelné v ultrafialovém světle, které vytvářejí na květu charakteristický vzor, upozorňující např. na polohu nektarií (viz dále). Lidské oko tyto vzory nevnímá, ale hmyz ano. Dále je pro lákání opylovačů důležitá vůně, která je obvykle produkována zvláštními místy (tzv. osmopory) na korunních lístcích. V některých případech má určitý tvar koruny jinou speciální funkci. Například některé vysokohorské a arktické druhů máků mají většinou velké květy, zbarvené žlutě nebo bíle a navíc na vnitřní straně korunních lístků silně lesklé. To způsobuje větší odraz slunečního záření. Celá koruna má pak tvar paraboloidu, v jehož ohnisku leží semeník, který je od korunních lístků odraženým zářením výrazně ohříván (rozdíl proti okolí může být i 10°C). To velmi urychluje dozrání semen v prostředí s nízkými teplotami a krátkou vegetační sezónou

androeceum je soubor všech **tyčinek** v květu. Tyčinka je samčím pohlavním orgánem krytosemenných rostlin, je to vlastně mikrosporofyl (tedy list nesoucí mikrosporangia). Skládá se ze dvou základních částí - nitky a prašníku. Prašník je složen ze dvou prašných váčků (mikrosynangií), každý váček pak ze dvou srostlých prašných pouzder, které jsou vlastními mikrosporangii. Prašné váčky jsou spolu spojeny sterilní části prašníku označovanou jako spojidlo (konektiv). U některých květů dochází k redukci tyčinek (všech nebo jen některých), které buď mizí úplně a nebo po nich zůstávají nefunkční zbytky, tzv. **staminodia**

gynoeceum je soubor všech **plodolistů** v květu. U cykasů jsme se setkali s plochými megasporofyly, na jejichž okrajích volně leží vajíčka (megasporangia). Během evoluce krytosemenných došlo k tomu, že okraje megasporofylů spolu srostly a vytvořily uzavřený útvar - plodolist, v jehož dutině jsou ukryta vajíčka. To je unikátní záležitost krytosemenných rostlin, nikde jinde se s ní nesetkáváme, pouze jakési náznaky nacházíme u některých dávno vymřelých skupin nahosemenných rostlin (a právě v okruhu těchto skupin jsou často hledáni předci krytosemenných). Plodolisty v květech primitivních krytosemenných rostlin zůstávají volné (srůstají spolu okraje každého plodolistu, ale nesrůstají různé plodolisty navzájem), tento typ gynoecea se nazývá **apokarpní**. U odvozenějších krytosemenných rostlin navíc srůstají jednotlivé plodolisty do jednoho útvaru, vzniká tzv. **coenokarpní** gynoeceum; podle způsobů srůstání se rozlišuje několik typů. Útvar, který vzniká srůstem plodolistů, se nazývá

pestík. Apokarpní gynoeceum je tedy tvořeno mnoha pestíky, které vznikly každý z jednoho plodolistu, coenokarpní gynoeceum naopak tvoří jediný pestík vzniklý srůstem několika plodolistů. Pestík bývá typicky rozdělen na tři části - semeník, který obsahuje vajíčka, čnělku a bliznu, která slouží k zachycování pylu. Primitivnější krytosemenné rostliny mají semeník umístěn v květu na vyklenutém nebo rovném květním lůžku, takže všechny ostatní květní části vyrůstají pod semeníkem (tzv. **semeník svrchní**). Naopak u odvozených čeledí se většinou setkáváme se **semeníkem spodním**, kdy okraje květního lůžka, na kterých vyrůstají ostatní květní části, leží nad úrovní semeníku. Květní lůžko zde tvoří další vrstvu chránící vajíčka (je to taková váza, ve které je semeník schován). Existuje i přechodný typ, tzv. **semeník polospodní**. Stejně jako dochází k redukci tyčinek může docházet i k redukci pestíku (v jednopohlavných květech), případný rudiment se označuje jako **pistillodium**.

Často se v květech mimo uvedených květních částí vyskytují tzv. **nektaria**. Jsou to útvary, které vylučují nektar (roztoky různých sacharidů), který slouží jako potrava pro opylovače. Stejnou funkci jako nektaria mají elaiopory některých tropických druhů, produkující olej. A nakonec stejnému účelu slouží i speciální chlupy a výrůstky bohaté na sacharidy nebo oleje na květech některých jiných rostlin, které hmyz okusuje. Nektaria mohou vznikat ze všech květních částí, od květního lůžka přes květní obaly a tyčinky až po semeník. S polohou nektarií často souvisí různé zvláštní tvary květů, např. protažení určité části (květního lůžka, kalicha nebo koruny) do ostruhy. Nektaria pak buď bývají umístěna přímo v ostruze nebo jsou na jejím okraji a ostruha slouží pouze jako místo („nádoba"), kde se nektar shromažďuje. Účelem je donutit opylovače vniknout co nejhlouběji do květu a tedy zajistit opylení.

Důležitou charakteristikou květu je jeho souměrnost. Nejprimitivnější květy krytosemenných rostlin, které mají jednotlivé květní části uspořádané ve šroubovici, se označují jako **acyklické**. Naopak vývojově odvozenější skupiny rostlin mají všechny květní části uspořádány v (několika) kruzích, květy pak označujeme jako **cyklické**. Existují i přechodné typy květů, kde jsou některé části v kruzích a některé ve šroubovici, takové květy se označují jako **spirocyklické** (neboli hemicyklické). Cyklické květy se pak liší počtem rovin souměrnosti. **Pravidelné** květy mají roviny souměrnosti nejméně dvě, časté počty jsou tři, čtyři nebo pět (většina krytosemenných rostlin), **souměrné** květy mají právě jednu (např. bobovité, hluhavkovité, krtičníkovité, vstavačovité aj.), jen velmi vzácně (např. kozlík) se vyskytují květy **nesouměrné**, bez jakékoliv roviny souměrnosti.

Funkční samčí a samičí pohlavní orgány mohou, ale nemusí být přítomny ve všech květech. Květy, ve kterých jsou přítomny funkční samčí i samičí pohlavní orgány, označujeme jako **oboupohlavné**. Pokud jsou funkční jen orgány jednoho pohlaví, označují se květy jako **jednopohlavné**, samčí nebo samičí. U rostlin s jednopohlavnými květy dále rozeznáváme několik typů podle přítomnosti jednotlivých květů na konkrétním jedinci - především rostliny jednodomé se samčími i samičími květy na jednom jedinci a rostliny dvoudomé se samčími a samičími květy odděleně na různých jedincích. Ale existují i všechny ostatní možné kombinace, tj. rostliny mnohomanželné se všechmi typy květů (tj. samčí, samičí i oboupohlavné) na jednom jedinci, rostliny se samčími a oboupohlavnými květy na jednom jedinci, rostliny s oboupohlavnými a samičími květy na jednom jedinci atd.

Stavbu květu lze popsat pomocí **květního diagramu** nebo **květního vzorce**. Květní diagram je grafické znázornění stavby květu. Znázorňuje příčný řez květem v rovině, která je kolmá na rovinu procházející květní stopkou a listenem (tedy v podstatě pohled do květu „shora", „půdorys květu"). Jeho sestavení je ale obtížné, proto se častěji používá jednodušší zápis pomocí květního vzorce.

KVĚTNÍ VZORCE
V květním vzorci se nejprve vyjadřuje pohlavnost květu: oboupohlavný , samčí ♂ nebo samičí ♀. Dále se zapisuje symetrie květu (pravidelný ✸, souměrný ↓ nebo nesouměrný) a zda je květ cyklický O, spirocyklický nebo acyklický (). Označení symetrie se vztahuje většinou k cyklickým částem květu, takže i spirocyklický květ s pravidelným cyklickým okvětím je označován jako pravidelný, i když v podstatě jako celek žádnou rovinu souměrnosti nemá. U pravidelných cyklických květů se znaky pro pravidelnost a cykličnost mohou kombinovat do jediného znaku ⌖.
Nakonec se zapisují pomocí symbolů jednotlivé květní části (k - kalíšek, K - kalich, C - koruna, P - okvětí, A - androeceum, G - gynoeceum) a číslem jejich počty, pro vysoké počty lze použít znak ∞. Pokud je daná část dvojpyská (kalich nebo koruna), lze počty lístků v pyscích vyjádřit zlomkem. Pokud dochází ke srůstu, dává se příslušná část (nebo části) do závorek, u srůstu orgánů téhož kruhu kulatých, u srůstu různých kruhů (např. tyčinek s korunou) hranatých. U částí, které jsou v květu ve dvou kruzích, se kruhy oddělují znaménkem +. Tečkou se oddělují části v jednom kruhu, pokud je třeba rozdělit je do několika skupin (např. tyčinky srostlé do několika svazečků). Dále se označuje postavení semeníku vůči ostatním částem květu polohou čárky u čísla označujícího počet plodolistů - u svrchního semeníku leží pod číslem („podtrhnutí"), u spodního nad ním a u polospodního v jeho polovině („přeškrtnutí").
Uvedeme si několik příkladů květních vzorců:
mochna: ✸ k5 K5 C5 A∞ G∞,
posed bílý: ♂ ⌖ K(5) C(5) A(2).(2).1;♀ ⌖K5 C5 G(3),
lomikámen: ⌖ K5 C5 A5+5 G~~(2)~~,
hluchavka: ↓O K($^3/_2$) [C($^2/_3$) A4] G(2)

2.3.4. Květenství

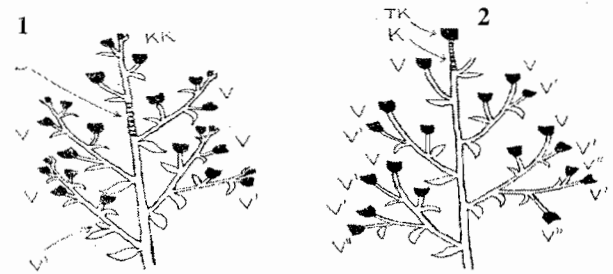
Květy se většinou na stoncích rostlin nevyskytují samostatně, ale sdružují se v květenství - útvary složené z více květů, které jsou na stonku určitým charakteristickým způsobem uspořádány. Jen vzácně se vyskytují samostatné květy nevytvářející květenství, postavené na vrcholu stonku (květy terminální), např. u ocúnu nebo tulipánu. Někdy je uváděna ještě další možnost - samostatné květy v paždí listů (axilární, úžlabní), např. u vrbiny penízkovité nebo některých rozrazilů, např. rozrazilu perského. V těchto případech jde ovšem také o květenství, která jsou však pozměněná jednak celkovým vzhledem rostliny (většinou jde o druhy s plazivými lodyhami) a tím, že listeny vypadají stejně jako vegetativní listy.

Květenství bývají tradičně dělena na jednoduchá a složená. U jednoduchých květenství se pak rozlišují dva základní typy - květenství **hroznovitá** a **vrcholičnatá**. Hroznovitá květenství jsou ta, kde hlavní stonek (vřeteno květenství) přerůstá postranní větve, nejvyšší květ je tedy ontogeneticky nejmladší. Květy proto obvykle rozkvétají postupně od spodu nahoru a u květenství, která jsou rozložena do plochy, od okrajů ke středu. Naopak u vrcholičnatých květenství postranní větve přerůstají hlavní stonek,

který v místě větvení končí a dále se větví jen postranní stonky. Zde je nejníže ležící květ, ukončující hlavní stonek (někdy může chybět), ontogeneticky nejmladší a proto rozkvétá jako první. U květenství rozložených do plochy to pak znamená rozkvétání od středu k okrajům. Podrobný popis jednotlivých typů květenství, nalezneme v každé učebnici botaniky, proto je zde je jenom vyjmenujeme.

PŘEHLED TYPŮ KVĚTENSTVÍ
Hroznovitá květenství jsou lata, kytka, hrozen, klas, jehněda, palice, okolík, chocholík, strboul a úbor.
Vrcholičnatá jsou víceramenný vrcholík (pleiochasium) a od něj odvozená květenství, z nichž nejčastější je vidlan (dichasium), a dále kružel, svazeček, klubko, lichopřeslen, srpek, vějířek, vijan a šroubel.
Jednoduchá květenství se mohou skládat ve složitější útvary, složená květenství. To jsou vlastně „květenství na druhou" - tedy jednoduchá květenství jsou uspořádána jako jednotky ve složeném květenství, podobně jako květy v květenství jednoduchém. Ve složených květenstvích se mohou kombinovat různé typy květenství navzájem (lata úborů, okolík okolíků, jehnědu vidlanů atd.), dokonce se mohou kombinovat i různé typy větvení (tedy jednoduchá hroznovitá květenství tvoří složené vrcholičnaté květenství a naopak).

Rozdělení květenství na hroznovitá a vrcholičnatá však skutečnou situaci nevystihuje zcela přesně, protože oba typy se vyskytují i v rámci jednoho rodu, nebo dokonce i u různě vyvinutých rostlin jednoho druhu). Proto byl vytvořen ještě jiný systém, popisující celou architekturu té části rostliny, která nese květy. Jeho podrobný popis značně přesahuje možnosti tohoto textu, takže se jen pokusíme nastínit hlavní rysy.



Obr. 10: znázornění architektury polytelického (1) a monolického (2) květenství

Velmi podstatné je, zda hlavní stonek končí terminálním květem („ukončená květenství", ještě neexistují ustálené všeobecně přijaté české názvy) nebo zda je poslední květ postranní, hlavní stonek končí „slepě" („neukončená květenství"). V tomto případě však často poslední postranní květ stojí zdánlivě na konci stonku, protože vlastní zaschlý stonkový vrchol je nepatrný. Rozdíl je v postavení listenu – listeny mají jen boční květy, takže "koncový" květ neukončených květenství vyrůstá v paždí listenu, zatímco koncový květ ukončených květenství nikdy. Tedy je např. zásadní rozdíl mezi normálním „neukončeným" hroznem a hroznem ukončeným terminálním květem, tzv. botryoidem (jsou to dvě úplně odlišná květenství, které ale tradiční systém

příliš nerozlišuje a obě označuje jako hrozen). Dva základní typy květenství, které se takto rozlišují, jsou ***květenství polytelická*** *a* ***monotelická****, jejich struktura je na obr. 10. Hlavní stonek polytelických („otevřených") květenství (1) je ukončen neukončeným květenstvím (KK), které je jakousi základní strukturní jednotkou. Internodium (článek), které odděluje koncové květenství od zbytku stonku (tj. leží mezi nejspodnějším květem koncového květenství a první boční větví), se označuje jako bazální internodium. Boční větve (V) opakují strukturu hlavního stonku, tj. končí stejným neukončeným květenstvím odděleným svým „bazálním" (i když se tak neoznačuje) článkem od bočních větví druhého řádu, stejně tak boční větve vyrůstající z těchto bočních větví (boční větve druhého a dalších řádů, V', V'', atd.). Monotelická („uzavřená") květenství (2) jsou ukončená, hlavní stonek končí terminálním květem (TK). Boční větve opakují strukturu konce stonku, tedy každá nese jeden terminální květ, jejich boční větve rovněž atd. Bazálnímu internodiu polytelických květenství odpovídá koncové internodium (K). Při pohledu na obrázek je nutno si uvědomit, že součástí struktury polytelických květenství jsou i zaschlé stonkové vrcholy jednotlivých větví, jejichž poloha je naznačena hvězdičkou. Díky tomu není opakující se základní strukturou jeden květ s listenem, ale celé neukončené květenství. Naznačený základní plán může být různě modifikován. Především ve spodní části květenství na bočních větvích se nemusí v úžlabí listenů vyvíjet květy nebo boční větve jiných řádů, zůstávají zde jen pupeny (jak je to naznačeno u polytelického květenství na obr. 10). Jinou modifikací je prodloužením bazálního internodia polytelických květenství a zkrácením ostatních vzniká nahloučení listů do listové růžice - tím vzniká dojem samostatného koncového květenství (osívka, pampeliška), prodloužením koncového internodia monotelických květenství vznikají zdánlivě samostatné květy (to je poměrně častý případ - mák, pryskyřník, aj.). Někdy může stonkový vrchol po vytvoření bočních větví (nebo i několika květů koncového květenství) přejít opět k tvorbě vegetativních orgánů, takže květenství (nebo jednotlivé květy) jsou zdánlivě postraní (to je i případ zdánlivě jednoduchých úžlabních květů zmíněný na začátku kapitoly). Podobných modifikací je velmi mnoho.*

Velmi specializovaným typem květenství jsou **biologické květy**, tedy květenství, která jako celek napodobují jeden jediný květ, není to tedy další typ květenství z hlediska morfologie, biologické květy mohou vznikat z různých květenství - okolíku, strboulu, úboru aj.). Biologické květy velmi jednoduché stavby se vyskytují u některých zástupců čeledi miříkovitých (z naší květeny např. bolševník obecný nebo velmi vzácná paprska velkokvětá, která se podle tohoto jevu i jmenuje). U miříkovitých je typickým květenstvím složený okolík. U uvedených druhů se pravidelně vyskytuje tzv. paprskování květů - květy na okraji složeného okolíku mají zveličelé ty korunní lístky, které jsou namířeny ven z okolíku. Celý složený okolík pak budí dojem jednoho květu. Podobný jev se vyskytuje i u chocholíku kaliny obecné. U některých jiných miříkovitých (jarmanka, hvězdnatec, máčka) vzniká dojem jednoho květu jiným způsobem. Tyto druhy mají silně zkrácené stopky květů vytvářejících jednoduchý okolík nebo stažený strboul (ve skutečnosti i tyto útvary asi vznikly z typického složeného okolíku redukcí počtu květů v okolíčcích a zkracováním květních stopek tak, že v každém okolíčku zbývá jediný květ, takže celý útvar vypadá jako jednoduchý okolík nebo strboul). Celý útvar je obklopen zveličenými a často nápadně zbarvenými listeny obalu, které tvoří „okvětí" celého „květu", v jehož středu leží jednotlivé skutečné kvítky.

BIOLOGICKÉ KVĚTY HVĚZDNICOVITÝCH

Typickým příkladem biologických květů jsou úbory hvězdnicovitých, které zakončují vývojovou linii, v níž je tendence ke tvorbě biologických květů velmi výrazná (miříkovité - štětkovité - hvězdnicovité). Květenství hvězdnicovitých (úbor) je tvořeno rozšířeným květním lůžkem, na kterém „sedí" jednotlivé květy (někdy v paždí listenu, který se nazývá plevka). Celý úbor je z vnější strany obalen dalšími listeny, které vytváří tzv. zákrov. Ten je obvykle zelený a je jakousi analogií kalicha normálních květů. „Korunu" lákající opylovače pak tvoří dohromady nápadně zbarvené koruny jednotlivých květů. U některých druhů mohou funkci „koruny" přebírat zákrovní listeny, jazykovité květy se pak nevyvíjejí (pupava bezlodyžná - zde jsou nápadné a do stran rozložené vnitřní zákrovní listeny, zatímco vnější vytvářejí normální zákrov). Úbory hvězdnicovitých se zřídka vyskytují na lodyze samotné (např. slunečnice), většinou se sdružují do složených květenství. To může vést ke vzniku ještě komplexnějších útvarů - počínaje hustým chocholíkem drobných úborů řebříčku a konče útvary, které jako celek napodobují jediný květ jako je velmi hustý stažený chocholík úborů se zveličenými listeny plesnivce alpského. Ještě složitější stavbu má květenství u rodu *Myriocephalus* - vypadá přesně stejně jako úbor pupavy, jenže místo trubkovitých kvítků sedí na rozšířeném vřeteni květenství celé drobné, často jen jednokvěté úbory.

2.3.5. Spory a gamety

Doposud jsme se zabývali vnější stavbou květu, který zajišťuje u rostlin pohlavní rozmnožování. Teď se ponoříme do květu trochu hlouběji a zaměříme se na to, kde a jak vznikají spory a vlastní pohlavní buňky.

Vznik mikrospor je podobný jako u nahosemenných (kap. 2.2.4). Ještě v prašníku se mladé pylové zrno dělí na buňku vegetativní a generativní, z ní potom v pylové láčce vznikají dvě gamety (jen vzácně ještě v průběhu zrání v prašníku, např. u některých rdesnovitých, hvězdnicovitých a lipnicovitých). Vidíme tedy oproti nahosemenným další redukci samčího gametofytu - u krytosemenných je jen trojbuněčný.

Stavba vajíček krytosemenných rostlin se také podobá nahosemenným (kap. 2.2.4.), důležitý rozdíl je ten, že vajíčka jsou skryta uvnitř semeníku. Jiný je i vznik gamet a stavba gametofytu. Vývoj samičích gamet začíná v nucellu pod mikropylí, kde se nachází tzv. podpokožková buňka, odlišná od okolních buněk (větší, s hustší cytoplasmou). Dělením této buňky (u odvozenějších krytosemenných toto dělení chybí) vzniká jednak dále se dělící vnější buňka, a jednak mateřská buňka zárodečného vaku. Nejčastější (ale nikoliv jediný možný) vývoj je následující: mateřská buňka se meioticky dělí, ze vzniklých čtyř haploidních buněk tři rychle zanikají, čtvrtá se vyvíjí v **zárodečný vak** (megaspora, samičí výtrus, analogická pylovému zrnu). Tato buňka se ještě třikrát (samozřejmě mitoticky) dělí, výsledkem je tzv. **zralý zárodečný vak**. V jeho centru leží diploidní centrální jádro, vzniklé splynutím dvou haploidních jader. Na jednom pólu jsou tři haploidní buňky - **antipody**, na druhém rovněž tři haploidní buňky - dvě **synergidy** a jedna **vaječná buňka**, která je vlastní samičí gametou. I u samičího pohlaví je tedy patrná redukce gametofytu - nevzniká zde již žádné prothalium ani archegonia, ale pouze zralý zárodečný vak, který je (stejně jako např. pestík) unikátním útvarem krytosemenných.

2.3.6. Oplození

Aby mohlo dojít k oplození, musí nejprve dojít k přenosu pylu z prašníků tyčinek na bliznu semeníku - opylení. Tuto velmi zajímavou kapitolu rozmnožování rostlin teď přeskočíme a vrátíme se k ní později (kap. 2.3.8.). Po uchycení na blizně začíná pylové zrno klíčit v **pylovou láčku**. Doba mezi opylením (dosednutím pylu na bliznu) a začátkem klíčení pylu je v závislosti na druhu rostliny od několika minut do několika dní. Pylová láčka prorůstá čnělkou, do její přední části se stěhuje vegetativní i generativní buňka, starší části jsou postupně oddělovány přehrádkami. Po dosažení semeníku vniká do vajíčka, obvykle přes mikropyle. Během růstu dochází (až na již zmíněné výjimky) k rozdělení generativní buňky a vzniku dvou samčích gamet.

Ve vajíčku dochází k vlastnímu oplození. Rozdíl mezi opylením a oplozením může být pouze několik hodin, vzácně je ale mnohem větší, i několik měsíců (líska), snad i okolo jednoho roku (některé duby). Při oplození vniká pylová láčka nejprve do jedné synergidy, odkud se jedna samčí gameta dostává do vajčné buňky a vytváří diploidní **zygotu**, druhá se spojuje s centrálním jádrem zárodečného vaku a vytváří **triploidní** jádro, které je základem vyživovacího pletiva - **sekundárního endospermu**. Tento děj se označuje jako **dvojité oplození** a je unikátní pro krytosemenné rostliny, nikde jinde se nevyskytuje.

2.3.7. Apomixie

Vedle nepohlavního rozmnožování (**amixie**) a normálního pohlavního rozmnožování (**amfimixie**) existuje u rostlin ještě tzv. **apomixie** (v užším slova smyslu - někdy se tentýž pojem používá obecně pro jakékoliv jiné rozmnožování než je klasické rozmnožování pohlavní). Tehdy je sice využíváno aparátu pohlavního rozmnožování a vznikají semena podobně jako při pohlavním rozmnožování, ale přitom nedochází k normálnímu oplození a vzniku zygoty. Apomixie vznikla asi modifikací normálního pohlavního rozmnožování.

Způsobů apomixie je několik. Nejčastější je případ, kdy dochází ke vzniku zárodečného vaku, ale ne k meióze a emryo se vyvíjí bez oplození z diploidní vaječné buňky (tzv. diplosporie - kontryhele, jestřábníky nebo pampelišky). Vzácněji zárodek vzniká ne z vaječné buňky, ale ze synergid nebo antipod (diploidních), někdy i z některé somatické buňky (nejčastěji z buňky nucellu) a jsou i další možnosti.

Role pylu při apomixii může být různá. Základní možnosti jsou pseudogamie (opylení, popř. splynutí jedné samčí gamety s centrálním jadrem zárodečného vaku nastartuje vznik embrya, ale dále se ho pyl neúčastní) a parthenogeneze (emryo vzniká zcela bez účasti samčích gamet), vzácnější jsou semigamie neboli gynogeneze (jádro samčí gamety se dostane do vaječné buňky, čímž iniciuje její dělení, ale nesplývá s jádrem vaječné buňky a degeneruje), androgeneze (dojde k normálnímu oplození, ale jádro vaječné buňky degeneruje a je nahrazeno jádrem samčí gamety).

U většiny rostlin se apomixie buď nevyskytuje, nebo je výjimečná (může ji vyvolat např. poranění nebo opylení vlastním pylem), u některých skupin se s ní ale setkáváme zcela pravidelně, např. u růžovitých (kontryhel, ostružiník), hvězdnicovitých (jestřábník, pampeliška) nebo lipnicovitých (lipnice). Apomiktické skupiny se vyznačují značnou taxonomickou obtížností. Protože jedinci rozmnožující se apomikticky se nekříží, jejich znaky se nekombinují a každá mikropopulace vzniklá z jednoho jedince je trošku jiná. Tyto rozdíly jsou po mnoho generací stálé a vedou vytváření různých malých, ale stálých odchylek. Zvláště složitá je situace tam,

kde apomixie existuje vedle normálního pohlavního rozmnožování a je spojena s občasným mezidruhovým křížením (částečná apomixie), protože nová kombinace znaků hybrida se apomixií fixuje a přenáší do dalších generací. Ve vzácných případech může dojít i k oplození neredukované samičí gamety pylem, což vede ke vzniku lichého počtu sad chromozomů (triploidie, pentaploidie atd.), který se apomixií bez problémů udržuje po řadu generací. Ukázkovým příkladem (vylepšeným ještě nedědičnou variabilitou danou prostředím) jsou ostružiníky.

2.3.8. Opylení

Nyní se vrátíme k přenosu pylu z tyčinek na bliznu, tedy opylení. Je to veledůležitý moment v životě rostliny, proto je mu věnována značná pozornost (ze strany biologů i ze strany rostlin samotných). Proč, to jsme naznačili již v kapitole o nahosemenných.

Při opylování může být přenášen jak pyl ze stejného květu, pak hovoříme o **samoopylení**, čili **autogamii**, tak pyl z jiných květů. Zde je nutno rozlišovat tzv. geiontogamii (idiogamii), kdy je blizna opylena pylem z jiného květu téhož jedince, od pravé **allogamie**, čili opylení pylem z jiného jedince. Z genetického hlediska je totiž geiontogamie stejná jako autogamie.

Přes jisté nevýhody nastíněné v obecné části se autogamie u rostlin poměrně často vyskytuje. Její výhodou je, že při ní není potřeba druhý partner. Proto je například častá v prostředích, kde je nedostatek opylovačů, jako jsou arktické oblasti a vysokohorské polohy. Výhodná může být autogamie i pro krátkověké (zejména jednoleté druhy), které osidlují krátce trvající biotopy. Z jediného semene na dané lokalitě může vyrůst celá rozsáhlá populace, jejíž semena se šíří po krajině a obsazují nové lokality. Na těch se druh udržuje i po zániku původní lokality, vytváří semena, a tak pořád dokola. Příkladem je starček obecný, rostoucí na čerstvě obnažených plochách, který se v zapojenějších porostech vznikajících zarůstáním původní plochy neudrží a proto musí hledat stále a stále nové lokality. U některých rostlin (některé hvězdnicovité, ibišek) existuje i „nouzová" autogamie. Pokud nejsou květy do určité doby opyleny normálně (allogamicky), dochází v nich k autogamii (díky pohybům tyčinek nebo čnělky, které způsobují kontakt prašníků a blizny), protože pro rostlinu je samozřejmě lepší vytvořit semena autogamicky než nevytvořit žádná.

Způsoby, jakými autogamické druhy dosahují opylení svých květů, jsou různé. U některých druhů (např. medvědice alpská) je květ postaven tak, že pyl je na bliznu vytřepáván z prašníků při rozkmitání květu větrem. Obvykle dochází ke kontaktu prašníků a blizny při nějakých pohybech tyčinek nebo celého květu, např. otevírání nebo zavírání květu. Jsou známy i případy, kdy k opylení dochází ještě ve stadiu poupěte, těsně před otevřením květu. Extrémním případem autogamie je **kleistogamie**. Kleistogamické květy se ani v dospělosti neotvírají, obvykle jsou oproti **chasmogamickým** (otvírajícím se) květům značně redukované (chybí barevná koruna nebo okvětí, často je redukován počet tyčinek, jsou na kratších květních stopkách, nenápadné). Kleistogamické květy se vyvíjejí zřejmě zejména v nepříznivých vnějších podmínkách (např. nižší teplota, u některých druhů je signálem i určitá fotoperioda), jako jakási „pojistka" (za cenu autogamie má rostlina jistotu, že dojde k opylení a vzniknou semena). Z našich rostlin je často tvoří violky nebo hluchavka objímavá. Nicméně obecně je autogamie pro rostliny (stejně jako pro jiné organismy) nevýhodná, a proto existují mechanismy, které jí omezují nebo zcela vylučují.

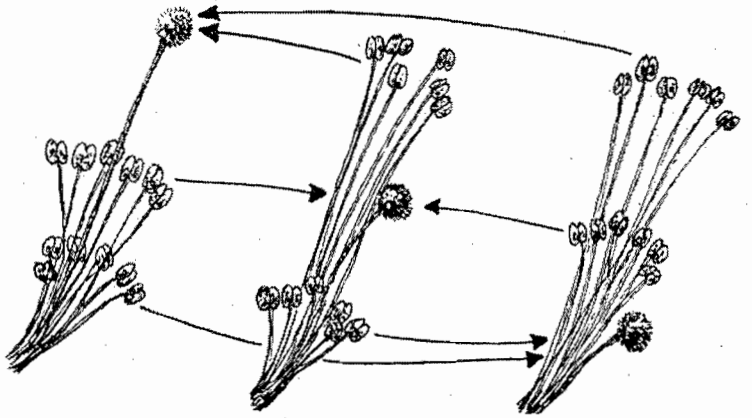
JAK SE ROSTLINY BRÁNÍ SAMOOPYLENÍ

Nejjednodušším způsobem je vznik jednopohlavných květů a následná dvoudomost. Ale i rostliny s oboupohlavnými květy mají určité prostředky, jak autogamii omezit. Silným omezením je inkompatibilita pylu s bliznou vlastního květu nebo květů blízce příbuzných jedinců (např. potomků téhož rodiče) Naopak neexistence této inkompatibility je nutným předpokladem pro autogamii. U mnoha druhů není pyl schopen na blizně stejného květu vyklíčit nebo není pylová láčka schopna prorůst až k vajíčkům. Blizna totiž blokuje vývoj pylu, který rozeznává jako pyl stejného jedince. Rozeznávání pylu zajišťují receptory na povrchu buněk tvořících bliznu, které registrují určité antigeny na povrchu pylových zrn.

Poměrně běžným omezením autogamie je časové oddělení dozrávání tyčinek a pestíků. Vzácněji se vyskytuje **proterogynie**, kdy dozrává pestík dříve než tyčinky, poměrně běžná je **proterandrie**.

Mimo to se (i v rámci jednoho květu) může vyskytovat oddělení prostorové, např. **enantiostylie**. V tomto případě čnělky a tyčinky vyčnívají z květu na opačných stranách (a pyl se tedy zachycuje pouze na té části těla opylovače, která nemůže přijít do styku s bliznou stejného květu). Známým případem je **heterostylie**. V tomto případě jsou tyčinky a čnělky v květech různě dlouhé a existuje několik typů květů. U prvosenky se vyskytují dva typy květů, u kypreje vrbice existuje dokonce tristylie, tedy tři typy květů, viz obr. 11. Protože každý opylovač vniká do květu při opylování jen do určité, pro něho charakteristické hloubky, je pravděpodobné, že přenese pouze pyl z tyčinek určité délky na čnělku téže délky. Heterostylie bývá často ještě posílena odlišnými vlastnostmi pylu a blizny stejných květů (tj. jeden typ květu má velká pylová zrna a malé bliznové laloky, mezi kterými se velký pyl neudrží, u druhého typu květu je to naopak).

Uvedené mechanismy se samozřejmě mohou navzájem kombinovat (například heterostylie s inkompatibilitou pylu a podobně)..



Obr. 11: tristylie (3 typy květů) u kypreje vrbice *(Lythrum salicaria)* pro názornost jsou nakresleny pouze tyčinky a pestík s bliznou; šipky znázorňují směr přenosu pylu hmyzem

Pro allogamii je nutné, aby byl pyl přenesen z jednoho květu na jiný. Způsobů přenosu je několik:

anemogamie (větrosnubnost, větrosprašnost; někdy se také v odborných názvech používá koncovka -filie místo -gamie) - pyl se šíří volně vzduchem („přenašečem" je vítr). Po entomogamii (kap. 2.3.10.) je to druhý nejběžnější způsob přenosu pylu. Pro anemogamní rostliny je typická redukce květních částí, které u jiných druhů slouží k lákání opylovačů. Častá je zvýšená produkce pylu, který je většinou drobný, lehký, sypký (jednotlivá zrna se spolu neslepují, jsou roznášena vždy samostatně). Tyčinky mívají dlouhé nitky a volně pohyblivé prašníky umožňující, aby se pyl snadno dostal do vzduchu. To někdy (např. u kopřivy) posilují i různé „explozivní" mechanismy uvolňování pylu - tj. tyčinky jsou v květu různě složené nebo svinuté, po otevření květu dochází k uvolnění tyčinek, které se prudce narovnají a přitom „vystřelí" pyl do vzduchu. Speciální stavbu mívají i blizny, většinou jsou dlouhé, různě chlupaté, volně visící z květu. U anemogamních dřevin je časté kvetení ještě před olistěním stromu (např. líska), což usnadňuje „přístup" větru k pylu;

hydrogamie - přenos pylu volně ve vodě, vyskytuje se u některých vodních rostlin, z našich růžkatce, hvězdoše, některé rdesty aj. I květy hydrogamních rostlin jsou často velmi redukované, typické jsou opět dlouhé blizny, které mají větší šanci zachytit pylová zrna. Pyl hydrogamních rostlin má často speciální stavbu - buď se pylová zrna slepují v lineární útvary nebo jsou sama o sobě vláknitá (v extrémních případech i několik mm dlouhá), což zvyšuje jejich vzplývavost a umožňuje snadnější uchycení na blizně („omotání" kolem ní). U některých jiných druhů nedochází k opylování ve vodním sloupci, ale na hladině (vodní mor, hvězdoš obojživelný);

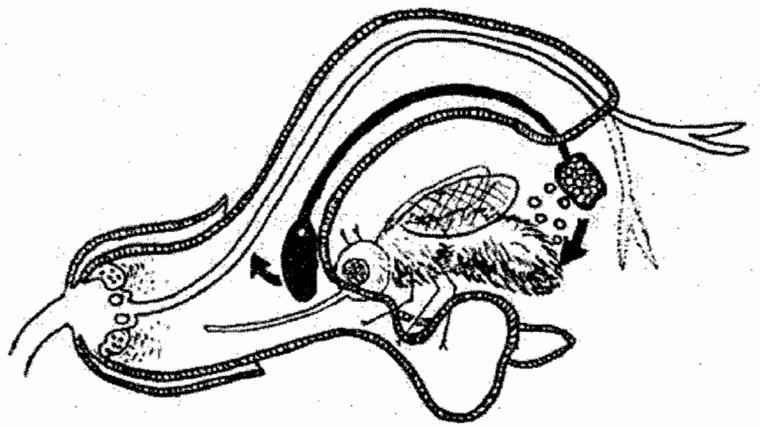
zoogamie - opylovači jsou živočichové. Ve většině případů je zoogamie velmi výrazným mutualistickým (tedy pro oba výhodným) vztahem mezi rostlinou a opylovačem. Rostlině umožňuje opylení a tedy vznik potomstva, opylovač za tuto službu zpravidla získává jako odměnu potravu (pyl nebo nektar). Vztah mezi rostlinami a opylovači je velmi starý a celou dobu probíhá vzájemná koevoluce. Výsledkem je vzájemná specializace, takže už podle tvaru, zbarvení a vůně květu (tedy podle signálů, kterými rostlina láká opylovače) lze přibližně odhadnout, kým je květ opylován (ale jen málokdy je ale tato specializace zcela těsná, např. na jediný druh nebo rod opylovače a naopak). Důsledkem této specializace je vysoká efektivita opylování (některé specializované orchideje mají poměr mezi počtem produkovaných pylových zrn a počtem oplodněných vajíček až téměř 1:1, zatímco anemogamní rostliny, které svěřují svůj pyl víceméně náhodě, asi 1000000:1). Charakteristické bývají vlastnosti pylu - je většinou lepkavý, aby se dobře zachycoval na těle opylovače. Často je přenášeno několik pylových zrn najednou (slepují se spolu v hrudky). Extrémním případem jsou brylky orchidejí (vyskytují se ale i u jiných skupin) - to jsou útvary vzniklé spojením všech pylových zrn z jednoho prašného pouzdra. Orchideje mají totiž v semeníku velké množství vajíček a zřejmě pouze přenos velkého (odpovídajícího) množství pylových zrn může zajistit, že většina vajíček bude opylena. Díky tomu dosahují vysoké efektivity opylování.

2.3.9. Zoogamní rostliny a opylovači

Nutnými předpoklady pro fungování zoogamie jsou taková stavba květu a vlastnosti pylu, které zajišťují, že opylovač pyl opravdu přenese. Rostlina ho k tomu musí doslova donutit, opylovač má totiž zcela jiné zájmy - navštěvuje květy kvůli

potravě, ne proto, aby je opylil. To vede ke vzniku někdy velmi složitých „donucovacích“ systémů, a někdy následné odpovědi ze strany opylovačů, takže celý vztah, byť mutualistický, má díky různým zájmům obou stran povahu „závodů ve zbrojení“ (učeně řečeno „efekt červené královny“). Učebnicovým příkladem je madagaskarská orchidej *Angraecum sesquipedale* s ostruhou dlouhou 32 cm a její opylovač lišaj *Xanthopan morgani* s 22,5 cm dlouhým sosákem (orchidej prodlužováním ostruhy nutí lišaje lézt hlouběji do květu a zajistit tak opylení, ten se brání prodlužováním sosáku, což vede k nekonečnému vzájemnému „závodu“, ve kterém jsou na tom oba pořád stejně).

Určitý rozdíl v opylování nacházíme mezi pravidelnými a souměrnými květy. Do pravidelného květu může opylovač vniknout z kterékoliv strany. Tyčinky samozřejmě stojí také na všech stranách, takže opylovač je vždy víceméně ze všech stran obalen pylem. Souměrné květy jsou projevem jisté specializace rostlin - nutí totiž opylovače chovat se pouze určitým (jediným možným) způsobem. Tyčinky pak mohou být postaveny tak, že se pyl dostává pouze na určitou část těla opylovače, a to na tu, která může později (na jiném květu) přijít do kontaktu s bliznou.



Obr. 13: schéma mechanismu napomáhajícího opylení květu šalvěje (*Salvia* sp.) hmyzem; černě - tyčinka, tečkovaně - poloha svěšené blizny ve starších květech

Některé rostliny mají zvlášť rafinované mechanismy, které zajišťují, že budou opyleny. Známý je systém některých šalvějí, viz obr. 12. Šalvěje mají pyskaté květy, ze čtyř tyčinek zbyly pouze dvě plodné, které leží v květu vedle sebe, zbylé dvě jsou redukované (zcela nebo na staminodia). Tyčinky mají zvláštní tvar - mají rozšířený konektiv, na jeho jednom rameni je prašný váček, druhé rameno (kde prašný váček v průběhu evoluce zmizel) je rozšířeno v „placičku“, která uzavírá korunní trubku. Nitka je v místě připojení ke konektivu ztenčená, takže spoj je pružný a umožňuje pákovitý pohyb konektivu. Hmyz si sedá na dolní pysk květu (anglicky psaná literatura hovoří přímo o „landing platform“, tedy přistávací ploše) a pokud chce proniknout k nektariu na bázi korunní trubky, musí chtě nechtě zatlačit na „placičku“ a přitisknout

si tím na záda prašník s pylem. Květy jsou proterandrické, u starších květů (které už pravděpodobně nemají pyl) se blizna do té doby skrytá v horním pysku ohýbá tak, že přilétající hmyz (s pylem z mladších květů na zádech) se o ni musí otřít.

Některé květy fungují jako pasti, do kterých hmyz spadne a cestou ven musí chtě nechtě květ opylit. Známý je takový květ střevíčníku pantoflíčku. Jednu z nejhezčích pastí nacházíme u podražce křovištního. Podražce mají okvětí srostlé do trubky, která je na bázi rozšířená. Okvětní trubka je vyplněna tuhými šikmo dolů otočenými chloupky, v rozšíření na spodním konci je ukryta blizna, tyčinky a nektaria. Opylovače (drobné dvoukřídlé) lákají květy především vůní. Hmyz může snadno vlézt do okvětní trubky, ale už se nemůže dostat ven (chloupky v trubce se směrem dolů snadno ohnou, ale naopak „proti srsti“ jsou velmi pevné). Květ je protogynický, takže pokud již opylovač nese pyl z jiného staršího květu, dojde ihned po jeho pádu do květu k opylení. Po nějaké době od opylení (nebo po delší době i bez něho) dozrají prašníky, prasknou a na hmyz uvnitř květu se vysype pyl. Zároveň zvadnou chloupky v okvětní trubce (přitisknou se ke stěnám) a celý květ se skloní ze svislé do vodorovné polohy, takže se opylovač může dostat ven. Podobný mechanismus nacházíme i u áronu, kde je ale past tvořena celým palicovitým květenstvím s toulcem (přeměněným listenem) - toulec vytváří „trubku“, podobnou roli jako chlupy u podražců mají u áronu dlouhé čnělky některých květů. Vzácně se setkáváme s květy, které neposkytují odměnu (tj. potravu) opylovačům, i když se zdálky „tváří“ normálně (tj. jako by měly nektaria a odměnu poskytovaly). Označujeme je jako **šálivé květy** a v podstatě jde o parasitismus rostlin na opylovačích. Zvláštní kategorii šálivých květů tvoří proslavené květy tořičů a některých tropických orchidejí, které napodobují (i vůní) samičky svých opylovačů a lákají samečky nikoliv na možnost potravy, ale na „možnost“ rozmnožování. Některé jiné rostliny zase imitují plodnice hub a jsou pak opylovány mouchami, které kladnou do hub svá vajíčka.

Existují i opačné případy – např. známý mutualismus fíků a vosiček rodu *Blastophaga*. Zřejmě šlo totiž původně o parasitismus hmyzu na rostlině, který se časem (v důsledku koevoluce) změnil na mutualismus.

JAKÉ ZNÁME DRUHY ZOOGAMIE

- **entomogamie** (hmyzosnubnost, hmyzosprašnost) – přenašečem pylu je hmyz. Je to u krytosemenných rostlin nejčastější případ opylování a patrně také vývojově nejpůvodnější - nejstaršími opylovači byli zřejmě brouci. Mimo nich nacházíme opylovače hlavně mezi blanokřídlými, dvoukřídlými a motýly.
- **ornithogamie** - přenašeči pylu jsou ptáci - kolibříci (J Amerika), strdimilové (Afrika, J a JV Asie, Austrálie), kystráčkovití (Austrálie, Nová Guinea, Nový Zéland, Mikronesie a Polynesie) a několik dalších.
- **chiropterogamie** - přenašeči pylu jsou letouni (jak někteří kaloni, tak netopýři). Tento způsob opylování najdeme zejména u některých tropických dřevin a epifytů, nejznámějším příkladem je asi africký baobab.
- kromě letounů slouží ze savců jako opylovači také několik vačnatců - např. myšovec trpasličí (*Acrobates pygmaeus*) a veverovec (*Petaurus breviceps*).
- malakogamie - případ možná jen tradovaný v učebnicích a reálně neexistující, přenašečem pylu jsou plži (předpokládá se u kopytníku evropského).

2.3.10. Semena a plody

Po oplození se z vajíčka začíná vyvíjet **semeno**. Ze zygoty vzniká embryo (zárodek budoucí rostliny), z ostatních pletiv různá zásobní pletiva a z vaječných obalů osemení, někdy s velmi složitou vnitřní stavbou. Zejména u semen, která za zralosti opouštějí plody, bývá poměrně pevné s různou strukturou na povrchu, která může mít význam pro rozšiřování semen.

Embryo prochází postupně několika fázemi, nakonec je tvořeno dělohami, plumulou (základ stonkového vzrostného vrcholu), hypokotylem (článek spojující kořen a stonek) a radikulou (základ kořene). V semeni se vytváří také **zásobní pletivo** (nebo pletiva), do kterého jsou během vývoje semene ukládány mateřskou rostlinou zásobní látky. Ty potom slouží k výživě zárodku během klíčení semen a mladých semenáčků (ale také mnoha semenožravých živočichů, člověka nevyjímaje). Zásobními látkami jsou především škrob, u hvězdnicovitých jiný polysacharid inulin, u některých druhů se vyskytují tuky (známá olejnatá semena lnu, řepky a jiných brukvovitých, slunečnice, máku, aj.). Poměrně vzácný je vyšší obsah zásobních bílkovin (některé bobovité). Asi u 10% druhů krytosemenných rostlin je zásobním pletivem **perisperm**, vznikající z nucellu, který není spotřebován během dozrávání semene jako u ostatních rostlin. V některých případech existuje perisperm současně s dalším typem zásobního pletiva, **endospermem**. To je nejběžnější zásobní pletivo krytosemenných rostlin. Je triploidní a vzniká z oplozeného centrálního jádra zárodečného vaku. U některých druhů neslouží jako zásobní pletivo ani perisperm ani endosperm a všechna pletiva v semeni mimo zárodku jsou silně redukována. Jako zásobní orgán pak slouží přímo **dělohy** (což jsou vlastně první lístky malého semenáčku a nemají s dělohou, jakou známe u živočichů, mimo té výživy vůbec nic společného).

Množství zásobních látek v semeni je velmi variabilní - od velkých semen s velkým množstvím zásobních látek (právě po takových semenech pasou již zmínění semenožraví živočichové) po drobounká semena v podstatě bez zásobních látek, jaká nacházíme např. u orchidejí. To určuje vlastnosti semenáčků a také počet semen (tvorba semen s velkým množstvím zásobních látek je energeticky náročná, takže jich většinou bývá málo a naopak). S tím souvisí různé životní strategie, jejich základní charakteristiky lze nalézt v přípravném textu „Ekologie" z roku 1997/1998.

Semena krytosemenných rostlin jsou uložena v plodech. Funkcí plodu je především ochrana semen při dozrávání a v mnoha případech plody přispívají i k rozšiřování semen. **Plod** je útvar skládající se z jednotlivých semen (popř. jediného semene) a oplodí, které je obaluje a které vzniká ze stěn semeníku (proto je také plod unikátním útvarem krytosemenných rostlin - ostatní skupiny nemají semeník vzniklý z plodolistu). Někdy se na vzniku plodu podílí navíc i jiné orgány než semeník, zejména květní lůžko spodních semeníků. Takto vzniklé útvary se nazývají nepravé plody. Příkladem je např. malvice jabloňovitých.

Rostliny s apokarpním gyneceem jen vzácně mají v květu jediný pestík a tvoří tedy jediný plod. Častější jsou různá **souplodí** (více nebo méně pevně spojený soubor plodů pocházejících z jednoho květu). Existují souplodí měchýřků (upolín, blatouch), souplodí nažek (kuklík, pryskyřník, jahodník - zde jednotlivé nažky leží na zdužnatělém květním lůžku, růže - plody jsou nažky („pecičky") obalené ve zdužnatělé češuli - „šípku"), souplodí peckovic (ostružiník).

Ještě něco jiného jsou **plodenství**. To jsou útvary, které obsahují plody pocházející z jednotlivých květů celého květenství (když květy odkvetou a změní se v plody, změní se i květenství v plodenství). Velmi zvláštním plodenství nacházíme u fíku (odborně se nazývá sykonium) - dužnatý fík je celé plodenství, jednotlivé plody jsou drobná „zrníčka" (nažky, vznikající každá z jednoho květu) uvnitř.

Důležitými znaky pro klasifikací plodů jsou typ gynoecea, počet semen, struktura oplodí a způsob otvírání plodu. Podle typu gynoecea se rozlišují plody apokarpní a coenokarpní, podle počtu semen jednosemenné a vícesemenné. Podle stavby oplodí se rozlišují plody dužnaté a suché. Důležitým znakem u suchých plodů je způsob otevírání plodu, podle toho se dělí na skupiny - pukavé, které se za zralosti otevírají (štěrbinou, chlopněmi, víčkem, aj.) a vypouštějí semena, nepukavé, které se ani za zralosti neotvírají, semeno v nich je uzavřeno až do vyklíčení, poltivé, které se za zralosti rovněž neotevírají, ale rozpadají se na jednosemenné díly, které ale jednotlivým plodolistům neodpovídají, lom jde „napříč" plodolisty (někdy je tento typ zahrnován pod poltivé plody).

TYPY PLODŮ

Základní typy apokarpních plodů (tedy vznikajících z jednoplodolistových pestíků) jsou: měchýřek (suchý, pukající jedním švem), lusk (suchý, pukající dvěma švy), struk (podobný lusku, ale lámavý), nažka (suchý nepukavý, jednosemenný), peckovice (dužnatý, s blanitým exokarpem, dužnatým mezokarpem a tvrdým sklerenchymatickým endokarpem - peckou) a bobule (podobná peckovici, endokarp není).

Coenokaprpní plody jsou: tobolka (suchý, jedno- i vícesemenný, pukavý, otvírající víčkem nebo otvory v horní části), šešule a šešulka (v podstatě tobolka brukvovitých, šešule a šešulka se liší poměrem délky a šířky - šešule je mnohem (víc než 3×) delší než široká, šešulka je max. 3× delší než široká), nažka, obilka (nažka lipnicovitých s pevně srostlým oplodím a osemením), oříšek (podobný nažce, ale oplodí je tvrdé a obaluje semeno volně, ne těsně jako u nažky), peckovice, bobule a různé poltivé plody (schizokarpia) rozpadající se na jednosemenné plůdky (merikarpia, např. dvounažka a plody slézovitých) a lámavé plody (tvrdka brutnákovitých a hluchavkovitých).

2.3.11. Diaspory a jejich šíření

Jednou z typických vlastností naprosté většiny vyšších rostlin je, že žijí celý život přisedlé na jednom místě. Tím pádem nemají možnost šířit se na větší vzdálenosti, vyhledávat a obsazovat nové lokality. Přitom je právě tato schopnost pro některé druhy mimořádně důležitá - např. proto, že žijí v nestabilním prostředí, které časem zaniká. Dobrým příkladem jsou druhy ranných sukcesních stadií - na dané lokalitě se mohou udržet jen krátkou dobu (typicky několik málo let), později jsou vytlačeny konkurenčně silnějšími druhy. Během té krátké doby musí obsadit nové lokality, kde příhodné prostředí čerstvě vzniklo (a tak pořád dokola). Právě stadium semen, kdy rostlina nevegetuje a není tedy kořeny ukotvena na jedno místo, je jednou z možností (u některých druhů jedinou), jak se šířit i na velké vzdálenosti. Lze říci, že vedle vlastního rozmnožování je šíření druhým důvodem, proč rostliny semena vůbec tvoří.

Vedle rozšiřování samostatných semen je stejně časté i rozšiřování celých plodů (třeba i jednosemenných, ale hlavní roli zde hrají vlastnosti oplodí, nikoliv osemení). Někdy jsou dokonce rozšiřovány v celku ještě složitější útvary - např. u

lopuchu je díky háčkovitým zákrovním listenům rozšiřován celý úbor obsahující mnoho nažek. Obecně se pro rozšiřovací tělíska (ovšem včetně vegetativních) používá pojem **diaspory**. Základní způsoby rozšiřování diaspor jsou tyto:

anemochorie - rozšiřování diaspor větrem. Přizpůsobeními pro tento způsob rozšiřování jsou různá křídla nebo široké lemy (javor, jilm, jasan), chmýr a podobné útvary (hvězdnicovité, vrba, koniklec, aj.) nebo velmi lehká drobná semena (v extrémním případě až připomínající prach a vážící jen několik mikrogramů), která se vzduchem snadno šíří i bez nějakého speciálního mechanismu (vstavačovité, zárazovité, hruštičkovité). Anemochorní druhy se mohou šířit na velmi velké vzdálenosti, i několik set kilometrů. Zvláštní systém rozšiřování díky větru nacházíme např. u máku, divizny nebo některých horských rostlin, které tvoří nízké polštářky, ale po odkvětu se jejich lodyha prodlužuje a „trčí" z polštářku ven. Tyto lodyhy se ve větru rozkmitají a vymršťují semena i na poměrně velké vzdálenosti.

STEPNÍ BĚŽCI

Pomocí větru se rozšiřují i rostliny zvané „stepní běžci" (např. máčka ladní nebo katrán tatarský, stepním běžcem je i pravá „růže z Jericha" *Anastatica hierochuntica*). U nich se ovšem nešíří pomocí větru samotná semena nebo plody a označení anemochorie se pro tento způsob nepoužívá, i když v podstatě o šíření diaspor větrem jde. Stepní běžci jsou druhy otevřených stanovišť (např. stepí, polopouští, písčitých mořských pobřeží a podobně), které mají většinou výrazně větvenou lodyhu, vytvářející kulovitý tvar. Po odkvetení celá rostlina uschne a při silnějším větru se odlomí a je vláčena po zemi (proto se vytváří ten kulatý tvar – koule po povrchu běží velmi snadno), přitom postupně vypadávají semena, která se tak mohou dostat i velmi daleko od místa, kde rostlina původně rostla.

hydrochorie - rozšiřování diaspor vodou. Typickým přizpůsobením jsou diaspory, které vydrží určitou dobu plavat na hladině (kotvice, stulík, bobule pámelníku, „šištičky" olše, nažky pryskyřníku plaménku, aj.). K přizpůsobením k hydrochorii patří jednak tvrdý obal nepropustný pro vodu, který chrání semena, a jednak různé struktury zadržující vzduch, který pak plody nadnáší - různé dutiny, ale také sliz uzavírající vzduchové bublinky, rýhy, chlupy a jiné útvary na povrchu, opět zadržující bublinky vzduchu, speciální buňky s vakuolami naplněnými plynem, atd. Vzdálenosti, na jaké šíří diaspory hydrochorních rostlin mohou být velké, v extrémním případě i tisíce kilometrů (palmy šířící se po moři).

epizoochorie (též exozoochorie) - rozšiřování diaspor na povrchu těla zvířat. Častým přizpůsobením jsou různé ostny a háčky, příp. chlupy, které udržují semena na srsti savců nebo na peří ptáků, méně často se vyskytuje lepkavý sliz (šalvěj lepkavá, ocún, sítina). I epizoochorie umožňuje přenos semen na poměrně velké vzdálenosti, v závislosti na tom, jak dobře semena drží a jak daleko se pohybuje přenášející zvíře. Obvykle jde o stovky metrů až několik kilometrů, ale např. u semen, která se zachytí na nohou vodních ptáků, může dojít k přenosu až na několik desítek nebo i set kilometrů.

MYRMEKOCHORIE

Při myrmekochorii jsou semena roznášena mravenci. Semena mnohých myrmekochorních rostlin (vlaštovičník, violka, dymnivka, bika, aj.) jsou opatřena zvláštními přívěsky, tzv. masíčky (elaiosomy), které mravenci okusují, ale přitom nepoškodí vlastní semeno. Mravenci si odnášejí semena do mraveniště, ale velkou část cestou poztrácejí. Vzdálenost, na kterou se tímto způsobem rostliny šíří, bývá několik metrů až několik desítek metrů. Myrmekochorie je tak jeden z významných mutualistických vztahů mezi rostlinami a živočichy.

endozoochorie - způsob rozšiřování semen živočichy, při kterém semena procházejí trávicím traktem. Taková semena bývají ukryta v dužnatých plodech, které slouží jako lákadlo, a mají tvrdé osemení, které je chrání během průchodu zažívacím traktem. U některých plodů přistupuje jako lákadlo i výrazná vůně (např. jahoda, což je ale souplodí). Endozoochorně rozšiřují rostliny především ptáci a savci, ale také plži a ryby.

Vztah mezi rostlinou tvořící dužnaté („endozoochorní") plody a živočichy, kteří se jimi živí, je opět mutualismem, stejně jako vztah některých rostlin a mravenců zmíněný výše. Dokonce jsou podobné i výhody, které oběma skupinám přináší - potravu živočichům a rozšíření rostlinám. Zejména pro některé rostliny je vztah tak důležitý, že bez něho vůbec nejsou schopny svá semena rozšiřovat - pro některé druhy je například projití semen trávicím traktem a tedy určité narušení osemení naprostou nutností, bez toho nejsou schopny vůbec vyklíčit.

autochorie - rozšiřování diaspor zajišťuje pouze mateřská rostlina bez jakéhokoliv dalšího činitele. Často semena prostě spadnou z rostliny na zem a někam se odkutálejí, popř. se pohybují sama pomocí hygroskopických pohybů - některé části semen např. ve vlhku bobtnají, čímž se mění tvar semene a při střídavém vysychání a vlhnutí dochází k jeho pohybu po povrchu půdy. Dosah takového způsobu rozšiřování je samozřejmě malý. Některé autochorní druhy přímo ukládají plody do vhodného prostředí. Známým příkladem je podzemnice olejná „sázející" své plody do půdy. Jiným příkladem je jihoevropský (u nás běžně pěstovaný) zvěšinec zední. Roste na zdech, původně asi na skalách a sutích. Jeho plody jsou negativně fototropickým pohybem květních stopek zasouvány do štěrbin, kde mohou semena nalézt nejpříznivější podmínky pro klíčení.

Mezi autochorními druhy nacházíme i několik takových, kdy rostlina nějakým speciálním mechanismem napomáhá rozšiřovat svá semena do větších vzdáleností (obvykle několik metrů). Některé druhy (kakostovité, některé bobovité, violky) vymršťují svá semena (kakostovité plůdky) díky hygroskopickým pohybům již odumřelých tkání - některé se při usychání smršťují víc než jiné, čímž vzniká v plodu napětí, které ho časem roztrhne a vymrští semena. U jiných druhů (netýkavka) vzniká pnutí díky různému turgoru živých tkání. Pomocí živých tkání vymršťuje semena i známá jihoevropská tykvice stříkavá. Vnitřní části plodu během zrání vodnatí a zvětšují objem, čímž vzniká značný tlak napínající pevné povrchové vrstvy. Zralé plody se snadno odlamují od svých stopek a vzniklým otvorem vystříknou své vnitřní části i se semeny ven.

U každého z uvedených způsobů rozšiřování se samozřejmě často setkáváme s tím, že se tak šíří i semena, která nemají žádné speciální přizpůsobení a nebo jsou dokonce přizpůsobena způsobu jinému. Například mnohé plody, poměrně lehké a s velkým povrchem, jako jsou křídlaté nažky jilmu nebo jasanu, dobře plavou. Téměř

jakákoliv semena mohou být vodou šířena při povodních. Bez nějakých speciálních přizpůsobení je šířeno mnoho semen živočichy - zapomenuté zásoby nebo ztracená semena cestou (tomuto způsobu přenosu, kdy semeno slouží jako potrava a občas se ztratí se někdy říká synzoochorie a myrmekochorie je pak jejím zvláštním případem, jenže myrmekochorní semena na rozdíl od ostatních mají speciální přizpůsobení), semena „zabalená v blátě", které ulpí na nohou živočichů, atd.. Do stejné skupiny jako předešlé případy spadá i tzv. antropochorie. Jde opět o ze strany rostlin zcela pasivní rozšiřování semen člověkem (s dopravou apod., nakonec sem patří i úmyslné zavlečení – od zemědělských plodin po okrasné rostliny).

Dosud jsme se zabývali šířením semen v prostoru. Existuje ovšem i šíření v čase, které je umožněno **dormancí** semen. To je jev, kdy semena po jistou dobu není schopno klíčit ani pokud jsou splněny všechny podmínky, které jsou k tomu potřeba. Dormance může být způsobena vlastnostmi osemení (je např. příliš tvrdé a je nejprve nutné jeho částečné narušení, což nějakou dobu trvá). Nejčastěji je způsobena určitými látkami, které v semeni inhibují klíčení (teprve po určité době, až se rozloží, může semeno vyklíčit, rychlost rozkladu je často ovlivňována průběhem teploty apod.). Dormance může být velmi dlouhodobá, i desítky let.

U některých druhů se můžeme setkat s tím, že na jednom jedinci se vytváří různé plody. Tento jev se nazývá **heterokarpie**. Mohou se lišit jak tvarem, velikostí apod., tak i fyziologickými charakteristikami, zejména délkou dormance semen. Příkladem je lebeda lesklá, která osidluje holé plochy, což jsou stanoviště nestálá, v průběhu několika let zanikající (zarůstají konkurenčně silnějšími druhy). Lebeda lesklá vytváří celkem tři typy nažek. První typ jsou nažky, které jsou pevně obaleny v okvětí, kolem kterého se nevytvářejí krovky (dvojice zveličených plochých listenců, která uzavírá květ). Tyto nažky opadávají z rostliny až na jaře a semena mají dlouhou dormanci. Opačným extrémem jsou nažky, které jsou zabaleny ve velkých krovkách, opadávají z rostliny v zimě a díky krovkám jsou snadno šířeny větrem po sněhové pokrývce (kryoanemochorie). Klíčí ihned na jaře, pokud nevyklíčí v prvním roce, většinou odumřou. První typ umožňuje druhu šíření v čase („počkají si", až se na daném místě opět vyskytnou vhodné podmínky) a zároveň zajišťuje setrvání druhu na dané lokalitě (některá semena, třeba i „z minula" vyklíčí), zatímco druhý je specializován na šíření v prostoru (obsazování nových lokalit, pokud na nějaké narazí). Třetí typ má vlastnosti někde mezi těmito typy.

2.4. Houby a jim podobné organismy

Jestliže jsme v úvodu stati o řasách konstatovali, že se jedná o heterogenní skupinu, jejíž systematika a příbuzenské vztahy jsou do jisté míry stále nejasné, pak nám nezbude, než to samé říci o houbách. Dodnes se například vedou spory o to, zda houby vyčleňovat jako zvláštní říši, nebo jestli jednotlivé skupiny hub neřadit dílem mezi rostliny, dílem mezi živočichy, dílem do dalších specielně k tomu vytvořených říší. Obecně lze říci, že houby jsou eukaryotické, stélkaté, heterotrofní organismy. Nemají plastidy, ve stavbě jejich buněčných stěn hraje *většinou* významnou roli chitin, jsou to často saprofyti (živí se rozkladem mrtvé organické hmoty) a často zde nacházíme těsnou vazbu na jiné druhy organismů (symbióza, parasitismus). Ale tahle charakteristika docela dobře sedí i na lecjakého prvoka. Ponechme však tyto starosti systematickým mykologům a pojďme se podívat, jak se houby rozmnožují.

U řady hub patří rozmnožování k jejich nejvýznamnějším životním projevům. Stejně jako v případě řas (kap. 2.2.), ani tato kapitola zdaleka není vyčerpávajícím přehledem všech skupin hub, zmíněno je pouze několik nejznámějších. Děje související s rozmnožováním hub jsou rozmanité, často velmi komplikované (zvláště u parazitických druhů) a také obtížně zobecnitelné. Proto i většinu uvedených životních cyklů nelze brát jako univerzální schemata stoprocentně platná pro danou skupinu hub. Jde pouze o ukázku typického modelu, od kterého se však řada druhů může více či méně odlišovat.

Rozmnožování hub je ověnčeno velmi složitou terminologií, označující např. různé typy spor, kopulací či plodnic. Pokusíme se vyhnout záplavě cizích slov a držet se především popisu podstaty dějů.

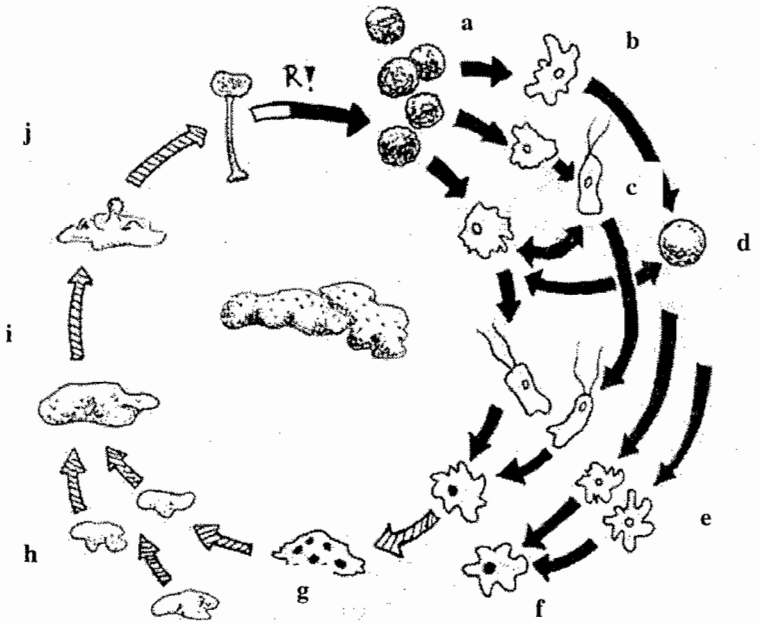
2.4.1. Skupiny s nejasným taxonomickým zařazením (hlenky, nádorovky, chytridiomycety a oomycety)

Zastavme se nejprve u **hlenek (Myxomycota)**. Právě hlenky jsou krásnou ukázkou toho, že houby jsou v podstatě sběrnou taxonomickou skupinou. Hlenky mají totiž daleko blíže k některým prvokům, než pravým houbám a mezi houby jsou řazeny spíše podle tradice. Jejich stélka je primárně představována buňkami měňavkovitého tvaru, tak zvanými **myxamébami**. Na rozdíl od měňavek - prvoků mohou mít tyto améby i bičíky, pak se jim říká **myxomonády.** Obojí se živí fagocytózou, čili pohlcováním menších organismů,většinou bakterií, oblitím svými výběžky. Améby hlenek se množí běžným mitotickým buněčným dělením. Za určitých okolností (vlivem prostředí) pak vstupují do další fáze životního cyklu - shlukují se nebo i splývají do útvarů jménem **plazmodium**. A právě v podobě plazmodia nejspíše hlenky znáte. Každý už jistě někdy viděl na vlhkých pařezech v lese tyto slizké bochníčky, často jasných barev. Z plazmodia pak vyrůstají plodničky, ve kterých se tvoří spory. Ty mohou fungovat jako klidová stadia a při vhodných podmínkách (vlhkost, teplota) z každé z nich vyleze nová améba.

Konkrétní podoba životního cyklu se u jednotlivých skupin hlenek dost liší. Myxaméby se někdy mění v myxomonády a naopak, obojí se také mohou během své existence zacystovat a znovu „ožít". Plazmodium je buď mnohojaderným útvarem, který vzniká splýváním buněk a jejich opakovaným dělením za absence cytokineze, nebo je jen pouhým shlukem amébovitých buněk (pak se mu říká pseudoplazmodium). I v tomhle případě ale všechny buňky vystupují a chovají se jako jediný celek. U některých druhů dokonce celé pseudoplazmodium přechází do pohyblivé, migrační fáze (v hantýrce se jí říká „slimáček"). Vznik plazmodia může začínat splynutím jader dvou haploidních améb, které se v tom případě chovají jako gamety, třebaže jsou vlastně normálními buňkami vegetativními (srov. kap. 2.1.7.). Plazmodium je pak diploidní a k redukčnímu dělení dochází až při vzniku spor (obr. 13). Jindy ale následuje redukční dělení brzy po splynutí dvou améb a „zygota" je jen jakýmsi centrem, okolo kterého se další améby shlukují za vzniku haploidního pseudoplazmodia, takže v životním cyklu zcela převládá haploidní fáze.

Další skupinou hub-nehub jsou **nádorovky (Plazmodiophoromycota)**. Většinou jde o rostlinné parazity, známým zástupcem je nádorovka kapustová (*Plasmodiophora brassicae*). Nádorovky vytváří v buňkách hostitele mnohojaderné útvary, které jsou trochu podobné plazmodiím hlenek a říká se jim **paraplazmodia**. Ta se vyskytují ve dvou formách: diploidní a haploidní. Obě fungují v parazitované

rostlině dost podobně, ale liší se způsobem rozmnožování. Z **diploidního** paraplazmodia vzniká (za redukčního dělení) množství haploidních cyst, které jsou vlastně odpočívajícími sporami - po rozpadu rostlinného pletiva se dostávají do půdy, kde mohou přezimovat. Za příznivých okolností z této trvalé spory vyrejdí bičíkatá zoospora, která napadá novou rostlinu a vytváří v ní **haploidní** paraplazmodium. Jeho rozpadem vznikají sporangia a v nich opět bičíkaté zoospory. Tyto tzv. sekundární zoospory mohou sice rovnou atakovat další rostliny, ale mohou se také chovat jako gamety, navzájem splývat, do nové rostliny pronikat jako dvoujaderné a v ní dát vznik opět diploidnímu paraplazmodiu.

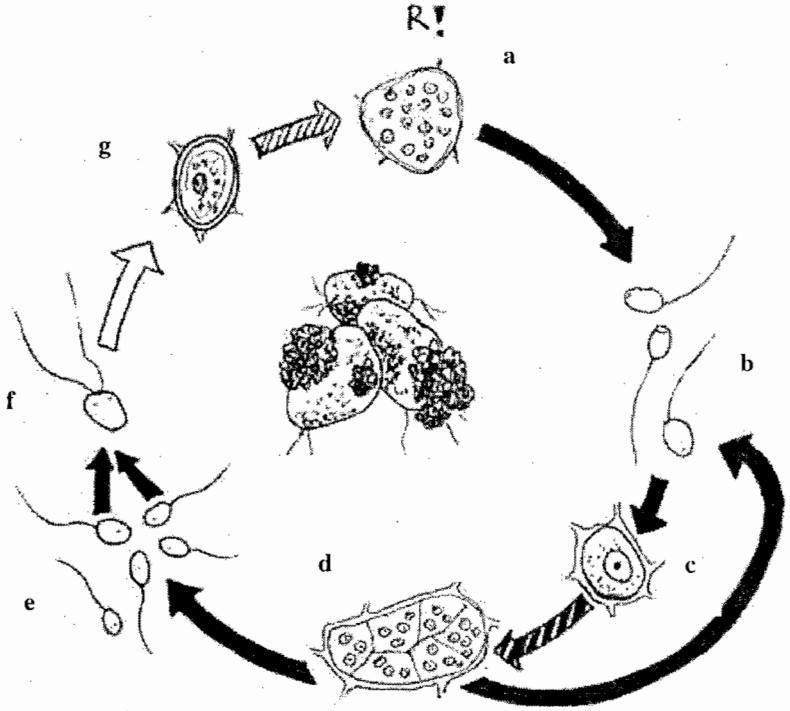


Obr. 13: životní cyklus hlenky (*Physarum* sp.), Myxomycota; a- spory,b - myxamoeby, c - myxomonáda, d - klidová spora, e - kopulující myxomonády nebo myxamoeby,f - mladé jednojaderné plazmodium, g - mnohojaderné plazmodium, h - několik splývajících plazmodií, i - plazmodium vzniklé splynutím několika menších plazmodií, j - vznik plodniček, k - plodnička
šrafované šipky označují mnohojadernou diploidní fázi

Na příkladu nádorovek (ale i některých dalších hub) vidíme, jak může být velmi těžké přesně definovat co jsou spory, a co gamety. Pohlavní rozmnožování zde není determinováno vznikem specifických buněk. Stejně vzniklé buňky se vlivem okolností můžou dát cestou rozmnožování pohlavního i nepohlavního.

Zástupcem skupiny **chytridiomycetů (Chytridiomycota)** je rakovinovec bramborový (*Synchytrium endobioticum*), parazit lilkovitých rostlin. Je příkladem organismu maximálně přizpůsobeného k parazitování, veškeré jeho formy existence

jsou vlastně rozmnožovacími stadii. Vyskytuje se buď ve formě sporangií v buňkách hostitelské rostliny, nebo volně v půdě jako zoospory či bičíkaté gamety, které nejsou tvarově odlišeny a proto se jim říká izogamety (obr. 14).



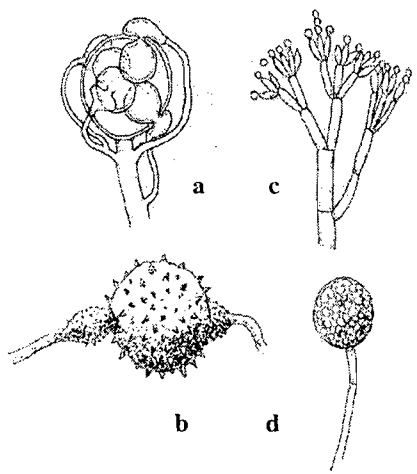
Obr. 14: životní cyklus rakovinovce bramborového (*Synchytrium endobioticum*), Chytridiomyceta;
a - tvorba zoospor ve zralém odpočívajícím sporangiu, b - zoospory, c - letní výtrus (prosorus) v hostitelské buňce, d - sorus se sporangii, e - gamety, f - dvoubičíkatá zygota, g - odpočívající zimní sporangium v hostitelské buňce; silně šrafovaná šipka označuje mnohojadernou haploidní fázi, tence šrafovaná šipka označuje mnohojadernou diploidní fázi

Oomycety (Oomycota), kam patří např. vřetenatka révová (*Plasmopara viticola*), vytvářejí nejčastěji vláknitou stélku. Mají dost rozmanité způsoby nepohlavního rozmnožování. Při vzniku spor se vzácně celá jejich stélka mění na sporangium, častěji ale sporangia vznikají jen z její části. Kromě rozmnožování sporami také dochází k fragmentaci hyf. Oomycety tvoří pohlavní orgány (gametangia) dvojího typu, samčí pelatky a samičí zárodečníky. V zárodečníku se nachází vaječné buňky, které splývají přímo se samčími pelatkami - ty jsou totiž jednobuněčné a zastupují svojí funkcí gamety.

2.4.2. Pravé houby (Eumycota)

Do této skupiny řadíme většinu organismů, které si představíme pod pojmem houba - od plísní přes kvasinky až po hřib. Stélku pravých hub většinou tvoří vlákna zvaná **hyfy**, která tvoří často složitě propletené **mycelium.** Jen někdy (u kvasinek) jsou stélkou jednotlivé buňky. Nepohlavní rozmnožování se děje buď vegetativně (rozrůstáním a fragmentací hyf) nebo pomocí **nepohlavně vzniklých spor**. Ty mohou být produkovány uvnitř specializovaných sporangií, ale také přímo oddělováním od hyf (obr. 15). Takové specializované hyfy se pak jmenují konidiofory a spory, které na nich vznikají, **konidie** či konidiospory.

Většina hub se rozmnožuje také pohlavně, a to sporami, jejichž vzniku na úrovni jádra předchází splývání buněčných jader a meióza. Tyto spory vznikají u některých hub ve speciálních útvarech, **plodnicích**. Plodnice vytváří *některé* z vřeckovýtrusých a stopkovýtrusých hub a podle tvaru jich rozlišujeme mnoho typů. Z pohledu mnoha lidí je plodnice často jediným projevem existence daného druhu houby. Ve skutečnosti ale jde pouze o velmi krátkodobý útvar (vzhledem k délce života mycelia), sloužící v určité fázi pohlavního rozmnožování k tvorbě spor. Ač jsou některé plodnice navenek velmi nápadné a členité (klobouk, lupeny, třeň, pochva....), jejich vnitřní stavba je jednodušší ve srovnání s tělem rostlin. S pojmem plodnice, vlastně plodnička, jsme se již jednou setkali, a to u hlenek (kap. 2.4.1.). I tam se jednalo o útvar produkující spory.



Obr. 15: rozmnožovací útvary některých hub

a) *Saprolegnia parasitica* – 4 samčí pohlavní orgány kopulující se 4 vaječnými buňkami v samičím pohlavním orgánu
b) *Zygorhynchus sp.* – Zygospora (pohlavní rozmnožování)
c) *Penicillium sp.* – Konidie (nepohlavní spory) na konidioforech
d) *Mucor sp.* – sporanginium se sporami (nepohlavní rozmnožování)

Tvorba plodnic může být víceméně pravidelnou záležitostí opakující se např. v určitých ročních obdobích (dřevokazná houba ucho jidášovo roste vždy brzy z jara a na podzim), většinou je ale ovlivňována i počasím (teplota, vlhkost) a o spoustě faktorů nemají dosud houbaři ani mykologové ani ponětí.

Nemusí to ale být vždy plodnice, v jejíž podobě je daná houba většinou známa. Mnoho hub naopak známe jako jejich nepohlavní stadia. Např. koncentrické kruhy, které vytváří na jablkách a hruškách houba z rodu *Monilia,* jsou tvořeny kupkami konidioforů. Pohlavní a nepohlavní rozmnožování hub může být i vázáno na dvě morfologicky zcela odlišné životní formy, kterým se říká **anamorfa** (rozmnožuje se nepohlavně) a **teleomorfa** (rozmnožuje se pohlavně). U řady druhů dlouho byla nebo dosud je známa pouze jedna z těchto forem, popř. byly obě popsány nezávisle na sobě jako dva různé druhy.

Z JAKÝCH BUNĚK SE TĚLO HUB SKLÁDÁ

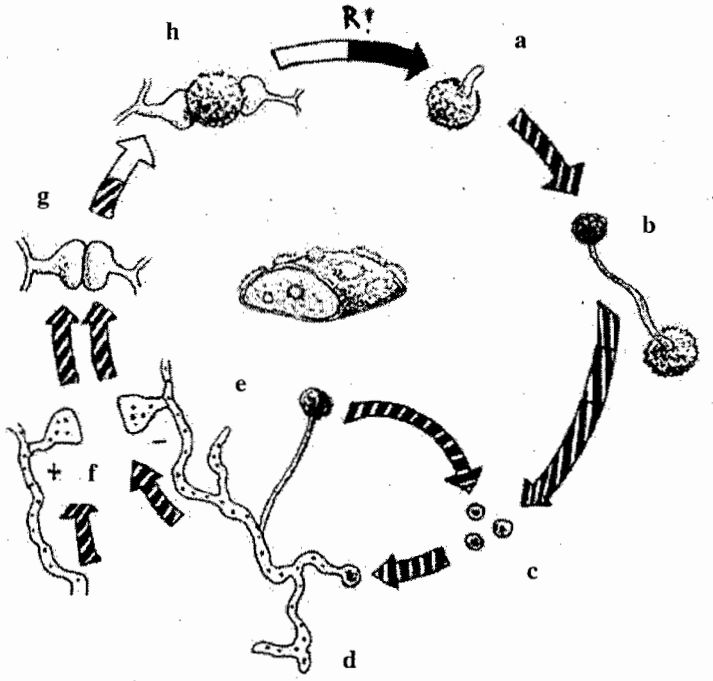
Stélky naprosté většiny pravých hub tvoří buňky s haploidními jádry. Tyto houby jsou tedy typickými **haplobionty**, v jejichž celém pohlavním cyklu se často vyskytuje jen jediná diploidní buňka. Naproti tomu, velmi často se u hub setkáváme s vícejadernými buňkami, a to buď s dvoujadernými (buňky dikaryotické), nebo s mnohojadernými útvary typu plazmodií (kap. 1.1.2.). Houby se zkrátka vyhýbají životní formě nám lidem nejbližší, čili tělu složenému z jednotlivých, jednojaderných, diploidních buněk.

Do skupiny **zygomycetů (Zygomycetes)** patří mimo jiné některé všeobecně známé plísně (např. rody *Mucor* či *Rhizopus*). Jádra v hyfách zygomycetů jsou haploidní a hyfy jsou nejčastěji **mnohojaderné**. Vznikají buněčným dělením, kdy po karyogamii (rozdělení jádra) nenásleduje plazmogamie (fyzické rozdělení buněk). Přehrádky mezi buňkami jsou pravidelně přítomny jen v blízkosti pohlavních orgánů, které jsou jimi od vlastního mycelia odděleny. I pohlavní orgány (gametangia) jsou mnohojaderná. Při pohlavním procesu spolu splývají přímo dvě gametangia opačného fysiologického ladění (+ a -, kap. 1.4.2.), netvoří se žádné gamety. Mezi spojenými gametangii pak vzniká trvalá diploidní spora (**zygospora**, obr. 16), ve které ovšem ještě před dalším vývojem proběhne redukční dělení, takže vlákno, které z ní klíčí, je opět haploidní (v některých případech se žádné pohlavní orgány netvoří a kopulují spolu přímo hyfy. Tento způsob rozmnožování trochu připomíná rozmnožování spájivých řas, kap. 2.1.7.). Nepohlavní rozmnožování se děje pomocí spor vznikajících ve sporangiích, někdy se tvoří i jiné typy spor (konidie), rostoucí přímo na hyfech.

Vřeckovýtrusé houby (Ascomycetes) jsou skupinou velmi různorodou. Řadíme sem i tak rozdílné organismy, jako jsou *Penicillium* a smrž (*Morchella*). Mnozí zástupci (třeba právě zmíněný smrž) tvoří plodnice. Nepohlavně se vřeckovýtrusé houby množí fragmentací hyf nebo nepohlavními sporami (konidiemi). Společným znakem všech vřeckovýtrusých je způsob vzniku pohlavních spor, které se tvoří uvnitř buňky zvané **ascus (vřecko).** Vřecka bývají jedinými diploidními buňkami těchto hub, ovšem jen na krátkou chvíli, protože diploidní jádro se ihned meioticky dělí.

Hyfy jsou nejčastěji tvořeny haploidními, jednojadernými buňkami. Na nich rostou mnohojaderné pohlavní orgány, které často bývají (na rozdíl od zygomycet) tvarově rozlišeny na menší samčí a větší samičí. Při kopulaci se obsah samčího gametangia přemístí do samičího, někdy k tomuto účelu vznikají i specializované gamety - nepohyblivé spermacie. (Někdy ale mohou jako samčí gamety fungovat i

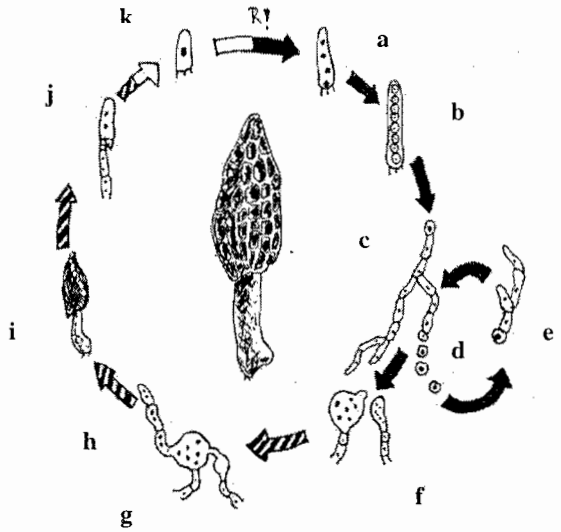
nepohlavní spory, konidie! Čili zde máme opět příklad, kdy mezi sporou a gametou nelze vést žádnou hranici a ten samý útvar může fungovat tak i tak (kap. 2.4.2.). Po kopulaci však nedochází ke splynutí jader, ale vzniká přehrádkované, **dikaryotické** mycelium (čili složené z dvoujaderných buněk), a to již tvoří plodnici (je-li přítomna). Ke splynutí dvojic jader dochází až v tak zvaných hákových buňkách, kterými jsou některé z hyf zakončeny a která leží (u hub s plodnicemi) ve výtrusorodé vrstvě plodnice. Ve vřecku zakrátko proběhne meióza a dalším dělením vzniknou haploidní spory. Většinou jich je 8, nebo násobek osmi. Z nich vyrůstá opět haploidní mycelium, rozmnožující se někdy i po řadu generací pouze nepohlavně (obr. 17).



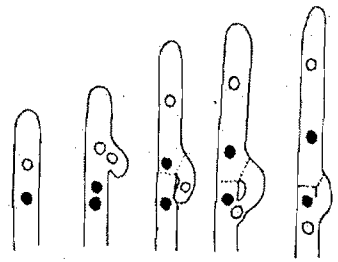
Obr. 16: životní cyklus houby *Mucor* sp. (Zygomycetec)
a - klíčící zygospora,b - klíčící sporangium, c - spory, d - mnohojaderné mycelium vyrůstající ze spory, e - sporangium, f - pohlavní orgány (gametangia), g - kopulace pohlavních orgánů, h - vznik zygospory
šrafované šipky označují mnohojadernou haploidní fázi

Také u **stopkovýtrusých hub (Basidiomycetes)**, kam patří i všeobecně známé kloboukaté houby, klíčí ze spory nejprve haploidní mycelium, kterému se zde říká **mycelium primární**. Při pohlavním procesu se však na myceliu netvoří žádné pohlavní orgány a splývají spolu přímo dvě buňky mycelia (protože jsou to vlastně buňky tělní, somatické, říká se tomu **somatogamie**). Musí se k tomu ovšem setkat dvě mycelia

s rozdílným pohlavním laděním (+ a -). Toto ladění je dáno geneticky a je určeno již v okamžiku vzniku spory. Po splynutí buněk však nenásleduje splynutí jader a nově vzniklé mycelium je tedy dvojjaderné, **dikaryotické**. Na rozdíl od situace u hub vřeckovýtrusých mívá toto dikaryotické mycelium velmi dlouhé trvání a říká se mu **mycelium sekundární**. Při narůstání nových buněk často vznikají útvary jménem **přezky** (jejich vznik znázorňuje obr. 18). Díky tomu se v nově vzniklé buňce octnou pohromadě vždy dvě jádra, z nichž každé pochází z jednoho z obou primárních mycelií. Teprve za vhodných podmínek dochází k tvorbě spor (čemuž u mnoha druhů předchází vznik plodnice). Spory se u této skupiny hub tvoří na takzvaných **bazidiích**, koncových buňkách sekundárního mycelia. V nich konečně proběhne splynutí jader, po němž brzy následuje meióza, a vzniknou tak čtyři haploidní jádra. Ty se přesunou na okraj bazidie, kde vyrůstají čtyři „stopky", na kterých vznikají základy budoucích spor. Do nich jádra vcestují a za čas se celá zralá spora od stopky oddělí (obr. 19). U hub tvořících plodnice vznikají bazidie ve specializované výtrusorodé vrstvě (např. na lupenech). Nepohlavní rozmnožování není u stopkovýtrusých hub tak významné jako u jiných skupin a často se omezuje pouze na fragmentaci (rozpad) mycelia. Pouze některé druhy tvoří také nepohlavní spory.

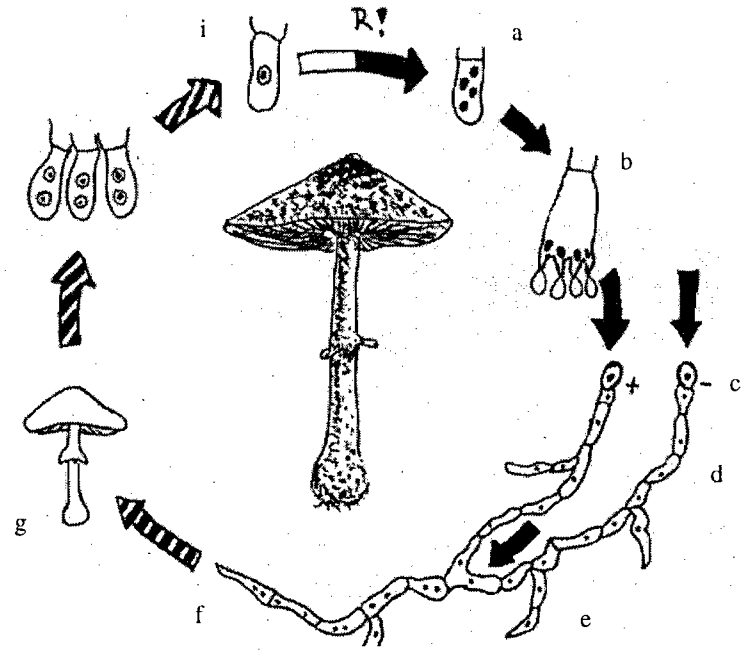


Obr. 17: životní cyklus smrže (*Morchella* sp.), Ascomycetes;
a - vřecko po redukčním dělení, b – spory ve vřecku, c – jednojaderné mycelium vyrůstající ze spory, d – konidie (nepohlavně vznikající spory), e – nové jednojaderné mycelium vyrůstající z konidie, f – mnohojaderné pohlavní orgány (samičí a smčí gametangia), g – kopulace pohlavních orgánů, h – dvoujaderné mycelium tvořící plodnici, i – plodnice, j – háková buňka ve výtrusorodé vrstvě plodnice, k – ascus (vřecko) vzniklé z hákové buňky po splynutí jejích dvou jader
šrafované šipky označují mnohojadernou, popř. dvoujadernou haploidní fázi



Obr. 18: vznik přezky na dvoujaderném (sekundárním myceliu stopkovýtrusé houby; stejné barvy označují geneticky identická jádra

Obr. 19: životní cyklus bedly (*Macrolepiota* sp.), Basidiomycetes



a – bazidie po redukčním dělení, b – tvorba spor, čtyři jádra putující do výtrusů vyrůstajících na bazidui, c – spory, d – primární, jednojaderné mycelium vyrůstající ze spory, e – pohlavní proces (splynutí dvou primárních mycelií), f – sekundární dvoujaderné mycelium, g – plodnice, H – vznik bazidií ve výtrusové vrstvě plodnice, i - splynutí jader v bazidii

Šravfované šipky označují dvoujadernou diploidní fázi

Zvláštní postavení v říši hub mají **kvasinky**. Jsou jednobuněčné a množí se především nepohlavně **pučením**. Některé mají tendenci tvořit **pseudomycelium,** a to buď prodlužováním svých buněk, nebo pokud buňky zůstávají po pučení spojeny. Na buňce kvasinky zůstává v místě oddělení od mateřské buňky jizva („jizva zrodu"). Ta je morfologicky odlišná od ostatních jizev, které naopak značí místa, kde z dané buňky vypučely buňky nové. Pohlavní rozmnožování je u kvasinek značně redukováno. Probíhá většinou jako **konjugace,** splývání dvou buněk s následným vznikem zygoty. Kvasinky patří do několika různých skupin hub. Převážně patří mezi vřeckovýtrusé houby, vzhledem k podobnému vzniku spor (po kopulaci se celá zygota mění ve vřecko, ve kterém proběhne redukční dělení a tvoří se spory). Ale organismy typu kvasinek se vyskytují i mezi stopkovýtrusými houbami a také v pomocné taxonomické skupině **Deuteromycotina,** kam jsou řazeny houby rozmnožující se pouze nepohlavně.

2.4.3. Lichenizované houby čili lišejníky

Lišejníky jsou tzv. komplexní organismy. To znamená, že jejich tělo (stélka) se skládá ze dvou komponent, a to z houby (to je tak zvaný mykobiont) a z řasy nebo sinice (fotobiont). Jejich vzájemné spolužití bývá většinou charakterizováno jako symbióza, i když tento termín nemusí vždy skutečnou podstatu věci plně vystihovat. Vzájemný vztah obou složek může být složitější a leccos je v této oblasti dosud nevyjasněného. V některých případech lze uvažovat i o saprofytismu (houba na odumřelých buňkách řasy) nebo o jisté míře parazitismu houby na řase. V každém případě, řasa či sinice zde žije trvale ruku v ruce s houbou. Lišejníky jsou dnes řazeny mezi houby - buď do samostatných skupin, nebo k houbám vřeckovýtrusým a stopkovýtrusým .

Zatímco houbové složky lišejníků jsou samostatné existence prakticky neschopné a samy o sobě v přírodě nerostou, zelení fotobionti se zcela běžně vyskytují jako normální druhy sinic a řas. V poměru k velkému počtu druhů hub tvořících lišejníky vstupuje do tohoto svazku jen malé množství řas a sinic. V důsledku toho neexistují jednoznačně určené dvojice mykobionta a fotobionta a jedna řasa nebo sinice může být kompatibilní i s více houbami (a naopak). Takže až kombinace určité řasy či sinice s určitou houbou tvoří druh lišejníku. Většinou je to houba, která je jakýmsi hmotným základem lišejníku a která určuje jeho celkový vzhled. (Případy, kdy je základem fotobiont, nebo jsou obě složky v rovnováze, jsou vzácné). A také jedině houba zde praktikuje pohlavní rozmnožování, tvoří plodnice a spory (většinou jde o houby vřeckovýtrusé, vzácněji stopkovýtrusé). Útvary sloužící k pohlavnímu rozmnožování houby jsou u některých lišejníků velmi pěkně viditelné a ozdobně vyhlížející. Každý jistě zná kornoutkovité útvary (**podecia**) u rodu *Cladonia* (dutohlávka) na jejichž obvodu vyrůstají drobné plodničky. Fotosyntetizující organismy se v lišejnících nikdy pohlavně nerozmnožují, třebaže to „na volné noze" dovedou. Aby spory vytvořené mykobiontem daly vznik novému exempláři lišejníku, musí se ovšem setkat s příslušnou řasou či sinicí, většinou na již existující lišejníkové stélce. Pro podvojné organismy typu lišejníků je proto daleko výhodnější množit se nepohlavně fragmentací stélky, přičemž obě složky zůstávají neoddělené. To provozují lišejníky zcela běžně. Pro šíření na větší vzdálenosti a kolonizaci nových stanovišť se však obecně hodí spíše menší částice, které se snadněji transportují na dálku a jsou schopny se na novém místě snadno přichytit (diaspory, viz kap. 1.3.2.). Diaspory lišejníků jsou jakýmsi společným cestovním balením houbové a řasové (popřípadě

sinicové) složky a jsou snadno šiřitelné třeba větrem. Nejčastěji jsou tvořeny buňkami fotobionta obalenými vláknitou mykobiontní vrstvou. Tento typ diaspor se nazývá **soredie** a vzniká ve velkém množství buď na celém povrchu stélky (ta je pak jakoby poprášená) nebo na specializovaných útvarech **sorálech**.

2.5. Prvoci (Protozoa)

Prvoci jsou charakterizováni tím, že všechny jejich životní funkce vykonává jedna buňka, která je morfologicky srovnatelná s jedinou buňkou mnohobuněčných organismů, přitom je ale organismem sama. Mezi prvoky je řazeno několik samostatných kmenů, které si navzájem nejsou příbuzné a tak ani rozmnožování prvoků není uniformní a u jednotlivých kmenů se značně liší. Tradičně jsou prvoci rozdělováni do dvou skupin: prvoci rostlinní a prvoci živočišní. V této kapitole si budeme všímat pouze heterotrofně žijících prvoků živočišných, různí rostlinní prvoci byli zmíněni v kapitole 2.1. o řasách.

Lze říci, že mnohem častější je u prvoků rozmnožování nepohlavní. Pohlavní rozmnožování známe jen u některých druhů. Mezi nepohlavní rozmnožování řadíme dělení buňky (příčné i podélné), pučení a mnohonásobné dělení (schizogonii). K pohlavnímu rozmnožování počítáme gamogonii a konjugaci. U některých skupin se setkáváme se složitými životními cykly, kde se střídá nepohlavní rozmnožování s pohlavním.

2.5.1. Rozmnožování jednotlivých skupin prvoků

Bičíkovci (Mastigophora = Flagellata) se rozmnožují nejčastěji nepohlavně podélným dělením. Pohlavní rozmnožování je známo pouze ojediněle - brvitky (Hypermastigida).

Rovněž **opalinky (Opalinata)** se množí podélným dělením. V životním cyklu je však i rozmnožování pohlavní, které se s nepohlavním dělením buňky pravidelně střídá. Objevily se dokonce teorie, že opalinky využívají k pohlavnímu rozmnožování hormony hostitele (jsou to parazité obojživelníků).

U většiny **kořenonožců (Rhizopoda)** je známo pouze nepohlavní dělení. Měňavky (Gymnamoebida) a krytenky (Testacea) se množí dělením. Nejdříve se mitoticky rozdělí jádro, pak se měňavka začne uprostřed zaškrcovat, až se rozdělí na dva dceřinné jedince. Podobně je tomu i u krytenek s tím, že jeden z dceřinných jedinců si staví novou schránku. Pohlavní i nepohlavní rozmnožování je známo u dírkonožců (Foraminiferida). Oba způsoby se mohou střídat v životních cyklech některých druhů.

Výtrusovci (Apicomplexa = Sporozoa) jsou známí svým složitým vývojovým cyklem. Ten se skládá z několika základních částí: z nepohlavního rozmnožování (**schizogonie**), pohlavního rozmnožování (**gamogonie**) a následné **sporogonie**. **Trofozoit** je stadium, které přijímá potravu. Posléze se mění ve stadium **schizonta**, který se rozpadá na mnoho dceřinných jedinců (proces schizogonie). Dceřinní jedinci - **merozoiti** dozrávají v **gamonty** - jedince, ze kterých vznikají gamety. Splynutím gamet (gamogonie) vzniká zygota. Zygota dává vznik sporontu, jež se rozpadá ve **sporozoity** (sporogonie). Sporozoit je infekční stadium a ve svém hostiteli se mění v trofozoita.

Mezi výtrusovce řadíme hromadinky (Gregarinida), u nichž chybí nepohlavní rozmnožování ve formě schizogonie a kokcidiovce (Coccidiomorpha). Ke

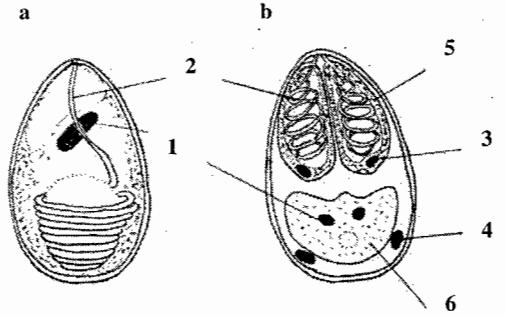
kokcidiovcům patří kokcidie (Coccidia) a krvinkovky (Haemosporidia), mezi nimiž je i známý původce malárie - zimnička (*Plasmodium* sp.)

ŽIVOTNÍ CYKLUS ZIMNIČKY

Sporozoiti tohoto prvoka vnikají se slinami komára (*Anopheles* sp.) do těla hostitele, na němž komár saje. Napadají jaterní buňky, kde dochází ke schizogonii. K vlastnímu onemocnění dochází, když schizonti z jater napadnou červené krvinky (erythrocyty). V erythrocytech dochází rovněž ke schizogonii, která se může několikrát opakovat. Po určité době se část schizontů v červených krvinkách mění v gamonty. Tato stadia jsou opět nasávána komárem spolu s krví. V jeho zažívací trubici se gamonti mění v samčí **mikrogamety** a samičí **makrogamety**. Jejich vzájemnou kopulací vzniká pohyblivá zygota (**ookinet**), která roste a posléze z ní vzniká **oocysta**, která se rozpadá na velký počet sporozoitů. Sporozoiti aktivně pronikají do slinných žláz komára, kde jsou připraveny, až bude komár opět sát.

Charakteristickým příznakem malárie jsou opakující se vysoké horečky, které se dostavují ke konci každé schizogonie. U zimničky třetidenní (*Plasmodium vivax*) trvá schizogonie přibližně 48 hodin, u zimničky tropické (*P. falciparum*) pouze něco přes 24 hodin.

Hmyzomorky (Microsporidia) jsou výhradně parazitičtí prvoci. Jejich spory tvoří jednojaderný zárodek a spirálně stočené vlákno. Po pozření spor vhodným hostitelem se spirální vlákno vymrští a zárodek je vytlačen do hostitelské buňky. Zde se nepohlavně rozmnožuje. Nepohlavní rozmnožování je zakončeno tvorbou spor (obr. 20).



Obr. 20: schematická stavba spory; a) hmyzomorky (*Microsporidia*), b) výtrusenky (*Myxosporidia*) - rybomorka rodu *Myxobolus*
1 - jádro měňavkového zárodku, 2 - pólové vlákno, 3 - jádro pólového váčku, 4 - jádro chlopní, 5 - pólový váček, 6 - měňavkový zárodek

Také **rybomorky (Myxozoa)** jsou parazitickou skupinou. Na první pohled se podobají předcházejícímu kmeni, je to ale podobnost pouze povrchní. Soudí se o nich, že nejsou pravými jednobuněčnými živočichy, nýbrž že vznikly zpětným vývojem z mnohobuněčných živočichů. Životní cyklus rybomorek začíná dvoujaderným zárodkem, který se uvolňuje ze spory. Ten dorůstá v mnohojaderné plazmodium. Některá jádra (generativní) vytvářejí s částí cytoplazmy tzv. generativní buňky, ze kterých vznikají zpravidla dvě vícejaderné spory (obr. 20).

Nálevníci (Ciliophora) představují nejpokročilejší skupinu prvoků. Jejich charakteristickým znakem, významným při rozmnožování je přítomnost dvou odlišných typů jader: většího polyploidního, vegetativního (**macronucleus**) a menšího generativního (**micronucleus**).

Pohlavní proces nálevníků se nazývá **konjugace**. Při tomto ději spolu konjugují dva jedinci. Macronucleus zaniká (rozpouští se v cytoplasmě), micronucleus se dvakrát mitoticky dělí. Tři z takto vzniklých jader opět degenerují, zbylé čtvrté se opět dělí. Vznikají z něho dvě jádra: **jádro stacionární** a **jádro migrační**. Migrační jádra si oba konjugující jedinci vyměňují. Stacionární i nově získané migrační jádro spolu splývají. Nakonec dochází ke znovuvytvoření macronucleu. Nepohlavní rozmnožování těchto prvoků je uskutečňováno příčným dělením buňky. Vzácně se vyskytuje i pučení - rournatky (Suctoria).

2.6. Úvodem k rozmnožování mnohobuněčných živočichů

2.6.1. Specifika rozmnožování mnohobuněčných živočichů

Při **nepohlavním rozmnožování** mnohobuněčných živočichů nevzniká nový jedinec nikdy z jediné buňky, ale vždy **z vícebuněčné** části rodičovského organismu - výjimkou je snad jen kmen morulovci (Mesozoa), jejichž tělo je tvořeno jen velmi malým počtem buněk. Děje se tak buď **dělením** čili fissiparií, kdy se tělo živočicha rozpadne na dvě nebo více částí a z nich dorostou jedinci noví (např. kroužkovci), nebo **pučením** (gemiparií) - tehdy vznikají na rodičovském těle přímo mladí jedinci, kteří se pak mohou nebo nemusí oddělovat. Zvláštním způsobem je **reprodukční autotomie**. Jedná se v podstatě o regeneraci po odvržení části těla, kdy ale kromě regenerace ztracené malé části rodičovského organismu doroste i chybějící většina těla k části odvržené. Schopnost nepohlavního rozmnožování je (stejně jako regenerační schopnost) tím nižší, čím složitější tělní stavbu živočich má a u pokročilejších skupin zcela zaniká. Výjimkou je polyembryonie (kap. 1.5.1.). U některých živočichů je polyembryonie spíše výjimkou (lidská jednovaječná dvojčata i vícerčata), ale jinde je běžná a někdy je i pravidlem (pásovec devítipásý rodí vždycky jednovaječná čtyřčata). **Pohlavní rozmnožování** se u živočichů děje až na výjimky (partenogeneze, viz kap 1.4.4.) splýváním dvou gamet - specializovaných pohlavních buněk, samčí a samičí. Ty vznikají přímo meiózou, takže jsou to jediné haploidní buňky, které u většiny živočichů známe (výjimky, viz kap. 2.7.7 a 2.8.7.).

Gamety vznikají v pohlavních orgánech, které mají u různých skupin různý ontogenetický původ. U některých nejjednodušších živočichů vlastně ani o pohlavních orgánech nemůže být řeč a gamety se tvoří v určitých tkáních, které mají ale i jiné funkce. U pokročilejších živočichů se naopak setkáváme s celými pohlavními soustavami, kde většinou rozlišujeme vlastní gonádu (žlázu či jiný útvar, který gamety produkuje), vývodné cesty, kterými se gamety dostávají z těla ven, případně různé orgány přídatné. Specializované vývodné cesty ale nemusí být vždy přítomny. Pohlavní orgány mohou někdy produkovat oba druhy gamet, ale častěji bývají funkčně rozlišené. Pokud jeden jedinec produkuje samčí i samičí buňky (ať už pomocí pohlavních orgánů rozlišených či nerozlišených), hovoříme o **hermafroditismu**, v případě oddělených pohlaví o **gonochorismu**. Ke splynutí gamet, neboli oplození samičí buňky (vajíčka) buňkou samčí (spermií) dochází buď mimo tělo samice (**vnější oplození**) nebo ještě uvnitř těla samice (**vnitřní oplození**). V případě vnitřního oplození je zapotřebí, aby

byly spermie vpraveny do samičího těla. S tím souvisí rozvoj nejrůznějších způsobů **kopulace** (páření) a sexuálního chování vůbec.

Podle toho, kde probíhá embryonální vývoj jedince a podle způsobu jeho výživy rozlišujeme živočichy na **vejcorodé** čili **oviparní** (vývoj vajíčka probíhá mimo tělo samice), **vejcoživorodé** neboli **ovoviviparní** (vajíčko se vyvíjí v těle samice, embryo je vyživováno ze zásob obsažených ve vajíčku) a **živorodé** čili **viviparní** (embryo je vyživováno samičím organismem).

2.6.2. Určení pohlaví a sexuální dimorfismus

Pohlaví je velmi často determinováno **vlivem prostředí**. K diferenciaci na samce a samice může docházet už při embryogenezi, často ale i během postembryonálního vývoje. Roli může hrát např. teplota, ale také samotný druh prostředí (sladká či slaná voda), potravní nabídka atd. Pohlaví je někdy ovlivněno i kontaktem s jedinci vlastního druhu (kap. 2.7.8.)

Při **sukcesivním hermafroditismu** dochází během postembryonálního života jedince ke změně jeho pohlaví - jedinec je např. do určitého věku samcem, pak se stává samicí, určujícím faktorem pro pohlaví je tedy **věk jedince**. U hermafroditických druhů je to velmi elegantní způsob, jak zabránit samooplození. Někdy může ke změně pohlaví docházet i vícekrát za život (kap. 2.7.6.).

Při genetickém určení je pohlaví dáno už v okamžiku vzniku zygoty. Nejznámějším případem je určení chromozómové. Existují dva typy tohoto určení pohlaví. U prvního (tzv. typ ***Drosophila*** = octomilka), nesou samci pohlavní chromozómy X a Y a představují heterogametické pohlaví (polovina jejich gamet má chromozóm X, polovina Y), samice pak dva chromozómy X a pohlavím jsou homogametickým (všechny gamety mají chromozóm X). Tento způsob se vyskytuje u savců, některého hmyzu a také u některých rostlin. U druhého typu (typ ***Abraxas*** = píďalka), jsou naopak hetorogametickým pohlavím samice, které nesou pohlavní chromozómy ZW a homogametickým pohlavím samci s pohlavními chromozómy ZZ. Tento typ určení pohlaví najdeme např. u ptáků, motýlů a některých plazů. Samotný mechanismus, jakým se diferencují samci a samice, se ale u různých skupin organismů liší. Uveďme alespoň dva způsoby, jeden u savců a druhý u *Drosophily*. U savců je rozhodujícím faktorem Y chromozóm, přesněji jeden jediný gen ležící na tomto chromozómu (Sry gen). Tento gen rozhoduje, že se z oplozeného vajíčka vyvine sameček. Pokud tento gen schází, vzniká samička. U *Drosophily* je naproti tomu Y chromozóm, co se týče určování pohlaví, docela nepodstatný. O tom, jestli vznikne sameček či samička, rozhoduje poměr počtu X chromozómů k sadám autozómů (viz tabulka pohlavní index x). Proto jedinec s konstitucí pohlavních chromozómů XXY bude u savců samec, kdežto u *Drosophily* samice.

POHLAVNÍ INDEX, INTERSEX A GYNANDROMORF

Teorie pohlavního indexu vychází z předpokladu, že pohlaví je určeno přítomností maskulinizačních (samčích) a feminizačních (samičích) genů. Feminizační geny se nacházejí na chromosomech X, zatímco geny maskulinizační se nacházejí na autosomech (somatických chromosomech). **Pohlavní index dostaneme poměrem počtu jednotlivých chromosomů X ku počtu celých sad autosomů.**

XXX/AA: index > 1 - nadsamice

AA/XX: index = 1 – samice

XX/AAA: 0,5 < index < 1 – **intersex**, jedinec vykazuje intermediální znaky mezi samcem a samicí
X/AA: index = 0,5 – samec
X/AAA: index < 0,5 – nadsamec
Tato teorie je platná pouze pro hmyz a některé další bezobratlé, kde je nízká regulace pohlaví pomocí hormonů.
Ve vzácných případech může u těchto živočichů dojít k poruše dělení buněk v časném stadiu zárodku. Chromosomy se do dceřinných buněk rozejdou nepravidelně, takže dojde k porušení poměru pohlavního indexu. Častá je zejména situace, kdy dojde ke ztrátě jednoho X chromosomu v jedné z dceřinných buněk. Tato buňka se potom chová jako samec, i když ostatní buňky "jsou" samice. Díky determinovanému vývoji (z každé buňky zárodku vzniká přesně určená část těla živočicha a jednotlivé buňky nelze nahradit jinými buňkami zárodku) potom všechny buňky vzniklé z této odlišné buňky vykazují odlišné pohlaví. Jedince, který má tělo tvořeno okrsky buněk samčího i samičího pohlaví nazýváme **gynandromorf**.

Pohlaví může být určováno i počtem sad chromozómů. Tomu se říká haplodiploidní určení pohlaví a setkáváme se s ním u některých živočichů rozmnožujících se parthenogeneticky (vířníci, kap. 2.7.7.). Zvláštní roli hraje tento jev u sociálního hmyzu (kap. 2.8.7.).

V případě odděleného pohlaví (gonochorismu) se u živočichů velmi často setkáváme i se sekundárními pohlavními znaky. Pokud jsou přítomny a týkají se vnějšího vzhledu živočicha, mluvíme o jevu zvaném **pohlavní dvojtvárnost** neboli **sexuální dimorfismus**. Známe dokonce mnoho případů, kdy samec a samice vypadají natolik odlišně, že byli dlouho považováni za různé druhy (ba i různé taxonomické skupiny!). Někdy nejsou sekundární pohlavní znaky vyvinuty, ale jsou přítomny znaky terciální (kap. 1.4.3.). Tehdy od sebe pohlaví sice nelze rozeznat podle vzhledu, ale podle chování ano (často podle chování vzájemného).

2.6.3. Pohlavní buňky (gamety)

Proces tvorby pohlavních buněk (**gametogeneze**) má u většiny živočichů některé společné znaky bez ohledu na to, zda se jedná o samčí nebo samičí pohlavní buňky. Kromě nejjednodušších živočichů se linie pohlavních buněk odliší od ostatních tělních buněk již v raném období života embrya (často již ve stádiu rýhování). Tyto tzv. **prapohlavní buňky** jsou jediným zdrojem gamet na celý život a pokud z nějakého důvodu dojde k jejich zničení, je dotyčný jedinec nadosmrti neplodný. Význam časného odlišení těchto buněk spočívá v ochraně genetické informace. Kdyby se pohlavní buňky vytvářely z tělních buněk, které už předtím prošly mnoha děleními, zvyšovala by se pravděpodobnost, že při některé duplikaci DNA došlo k jejímu poškození (mutaci) a tato chyba by se přenesla do gamet, eventuálně do potomstva.

TŘI FÁZE VZNIKU POHLAVNÍCH BUNĚK
Rozmnožovací fáze. Prapohlavní buňky, poté, co se usídlily v budoucí pohlavní žláze, procházejí buněčným dělením. Nutno zdůraznit, že se v této fázi skutečně jedná o prosté dělení, tj. mitózu.
Růstová fáze. Dochází ke zvětšování objemu buněk i zmnožení buněčných organel. Nárůst je pochopitelně větší u samičích buněk (budoucích vajíček) než u buněk samčích.

Fáze zrání. Teprve v tomto období procházejí budoucí pohlavní buňky redukčním meiotickým dělením. U samců vznikají z jedné dosud diploidní buňky meiózou čtyři rovnocenné haploidní **spermatidy**.
U samic vznikají také haploidní buňky, ale obvykle se liší velikostí i osudem. Jedna velká, tzv. **ootida**, dozraje ve vajíčko, zatímco malé pólové buňky (obvykle vznikají jen dvě) dříve nebo později zaniknou.

2.6.4. Samičí pohlavní buňky

Samičí pohlavní buňky - **vajíčka** neprocházejí při svém vzniku výše uvedenými fázemi plynule. Zatímco u některých ryb, obojživelníků a plazů se rozmnožovací fáze tvorby vajíček opakuje, u ptáků a savců probíhá pouze v embryonálním období. Nově narozená samička už má všechna budoucí vajíčka v růstové fázi. Ta bývá různě dlouhá, např. u člověka až 40 let. Růstová fáze se často překrývá se zráním vajíčka, které se obvykle v určitém okamžiku zastavuje. Nejčastěji to bývá v profázi I. meiotického dělení nebo v metafázi II. meiotického dělení. Dokončení zrací fáze může proběhnout až po oplození (např. u obojživelníků, ptáků, savců), jindy je dokonce oplozením teprve celá fáze zrání vyvolána (hlísti). Naopak např. u ježovek je celé meiotické dělení dokončeno ještě před oplozením.

V období růstu se ve vajíčku hromadí zásobní látky, probíhá tvorba žloutku, který může být tvořen převážně tukem (ptáci) nebo bílkovinami (bezobratlí). S výjimkou některých bezobratlých zásobní látky syntetizuje nejen vajíčko, ale pomáhají mu v tom i další potomci prapohlavních buněk. Místo toho, aby se tyto buňky samy staly vajíčky, slouží jako zdroj výživy. Buď je vaječná buňka přímo fagocytuje, nebo jsou s ní spojeny plazmatickými můstky, kterými proudí nasyntetizované látky do vajíčka. U některých živočichů přebírají funkci zásobovačů buňky vaječníku, které okolo vajíčka vytvoří váček nazývaný folikul.

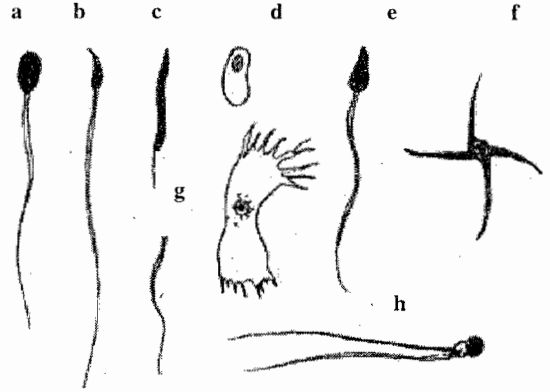
Množství žloutku obsažené ve vajíčkách různých živočichů se výrazně liší. Pokud se z vajíčka brzy vylíhne žravá larvička, nebo pokud se vyvíjející embryo uhnízdí v těle matky, která zprostředkovává jeho výživu, obsah zásobních látek ve vajíčku bývá malý (vajíčka **oligolecitální**) U živočichů s dlouhým vývojem ve vajíčku tomu musí odpovídat i množství žloutku (vajíčka **polylecitální**). Žloutek bývá v takovém případě obvykle oddělen od cytoplazmy membránou a soustředěn v určité oblasti vajíčka tak, aby zbyl prostor pro vznikající zárodek.

Kromě vajíček žahavců a hub jsou vajíčka ostatních živočichů chráněna **vaječnými obaly**. Primární obal si vytváří samo vajíčko, popř. se na jeho vzniku podílejí i buňky folikulu. Vzniklý obal se nazývá **žloutková membrána**, ta bývá u savců trochu modifikována a jmenuje se pak **zona pellucida**. U ryb a hmyzu může být žloutková membrána dále zpevněna, což zvyšuje mechanickou odolnost vajíčka. Sekundární obaly jsou vytvářeny specializovanými žlázami až při průchodu zralého vajíčka vývodnou cestou - vejcovodem. Mezi sekundární obaly patří bílek ptačích vajec, rosolovité obaly vajíček obojživelníků, různé skořápky atd. Tyto obaly slouží nejen k ochraně, ale mohou se též podílet na výživě embrya, udržovat stálé vnitřní prostředí či bránit růstu bakterií (bílek, který obsahuje podobně jako slzy lysozym).

2.6.5. Samčí pohlavní buňky

Tvorba samčích pohlavních buněk - **spermií** probíhá u pohlavně dospělého samce nepřetržitě nebo alespoň opakovaně v souvislosti s obdobím říje. Část buněk po

mitotickém dělení nepokračuje ve svém vývoji do růstové fáze, ale zůstávají jako kmenové buňky pro další vlnu tvorby spermií. Ostatní buňky pokračují přes skromnou fázi růstu do zrací fáze, tj. do meiotického dělení. Buňky pocházející z jedné kmenové buňky zůstávají po celou dobu vzájemně spojeny cytoplazmatickými můstky.



Obr. 21: tvary spermií různých živočichů
a - tur domácí (*Bos taurus*), b - krysa (*Rattus* sp.), c - kur domácí (*Gallus domesticus*), d - škrkavka (*Ascaris* sp.), e - ježovka (*Arbacia* sp.), f - rak (*Procambarus* sp.), g - perloočka (*Sida crystallina*), h - ryba (*Opsanus* sp.)

Vzniklé haploidní buňky se nazývají spermatidy. Čeká je ještě rozsáhlá přestavba nazývaná **spermatelióza**, během které se přeruší cytoplazmatické můstky a buňky získají morfologickou stavbu spermií. Vzhled spermií se u různých druhů živočichů výrazně liší (obr. 21). Existují spermie s jedním i více bičíky (u některých druhů termitů má spermie až 200 bičíků), s undulující membránou (ocasatí obojživelníci) a naopak spermie bezbičíkaté (hlísti, roztoči).

U obratlovců i větší části bezobratlých jsou nejběžnější spermie bičíkaté (obr. 21). Spermie je tvořena hlavičkou, krčkem a bičíkem. Spermie se během spermateliózy zbavují velké části organel i cytoplazmy, protože by představovaly pro aktivně se pohybující spermie zbytečnou zátěž. Hlavička spermie je tvořena převážně pečlivě sbalenou DNA a váčkem umístěným na špičce. Tento váček se nazývá **akrozóm** a je vyplněn „žravými" hydrolytickými enzymy, které mají za úkol proklestit dotyčné spermii cestu vaječnými obaly. Krček spermie nese mitochondrie nutné k výrobě energie pro pohyb spermie a centriolu, která je nezbytná pro dělení vzniklé zygoty, neboť vajíčko svoji centriolu ztrácí. Bičík spermií má klasickou strukturu eukaryotického bičíku, tzn. je tvořen mikrotubuly a na povrchu kryt cytoplazmatickou membránou.

Vývoj spermií může probíhat samostatně nebo se na něm podílejí některé další buňky přítomné v pohlavní žláze (např. u ptáků a savců jsou to Sertoliho buňky varlete). Zralé spermie jsou skladovány v neaktivním stavu, aby zbytečně nespotřebovávaly energii. Mají sníženou látkovou výměnu a nepohybují se. Teprve po smísení s výměšky přídatných pohlavních žláz (u savců), nebo až v pohlavních cestách samice dochází ke zvýšení metabolismu a spermie se začnou pohybovat. Při vnějším

oplození může mít aktivizující úlohu i voda. Délka života aktivní spermie je omezená; při vnějším oplození bývá pouze několik minut, ale i v pohlavních cestách samice spermie většinou brzy hynou (u člověka se nejčastěji uvádí 2-3 dny). Ale i zde jsou výjimky, u některých živočichů si samice ve svém těle živé spermie po dlouhou dobu uchovávají (netopýři).

Oplození a embryogeneze

Napínavý proces splynutí spermie s vajíčkem a další osud oplozeného vajíčka, čili zygoty, jsou natolik komplikovanými ději, že na ně nezbývá v této brožuře místo. Přesto rozhodně zasluhují naši pozornost, neboť právě embryogeneze je stále středem zájmu mnoha vědeckých výzkumů. Otázky z této oblasti mnohdy teprve čekají na své zodpovězení. Překvapující nové poznatky se objevují takřka denně. Všem zájemcům o tuto problematiku vřele doporučujeme ke čtení knížku ***Lewise Wolperta „Triumf embrya"****.*

2.6.6. Vývoj přímý a nepřímý

Nyní tedy přeskočíme embryonální vývoj a bude nás zajímat, jak vypadá právě narozený mladý jedinec. Respektive, jak se podobá či nepodobá jedinci dospělému. Pomineme-li to, že je většinou o mnoho menší, jsou v zásadě dvě možnosti. V prvním případě je mládě víceméně zmenšenou kopií svých rodičů - příkladem jsou mláďata savců. Pravda, některé části těla mají ve srovnání s dospělými jedinci svého druhu velikostně silně disproporční a některé orgány (např. pohlavní) mohou mít dosud nedovyvinuté. Mohou mít také úplně jiný tělní pokryv, mohou být jinak zbarvena, ale to všechno jsou vlastně nepodstatné drobnosti. Důležité je, že všechny orgánové soustavy již jsou na svém místě, žádný podstatný orgán nechybí a také žádný během dospívání úplně beze stopy nezmizí (i z brzlíku většinou pár buněk zbyde). Takovému vývoji říkáme **vývoj přímý**. Živočichové s přímým vývojem většinou mají buď polylecitální vajíčka (bohatá žloutkem), nebo jsou živorodí, takže nemají nouzi o dostatek hmoty a energie pro vytvoření kompletního těla mladého jedince.

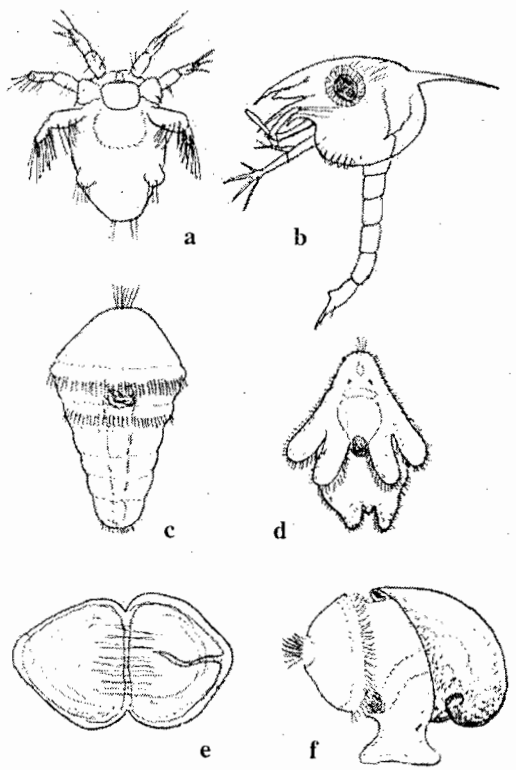
Druhý způsob vývoje je zřejmě evolučně původnější a co do výskytu daleko běžnější. Je to **vývoj nepřímý**, kdy se jedinec v okamžiku svého zrodu dospělci nepodobá buď vůbec, nebo se od něj alespoň v něčem výrazně odlišuje. Takovýmto mláďatům říkáme **larvy,** jejich přeměně v dospělého jedince **metamorfóza** (proměna) a tomuto druhu vývoje **vývoj nepřímý**. K metamorfóze může docházet kontinuálně během životy larvy, ale většinou se děje po etapách. Jednotlivé po sobě následující formy si při tom mohou být i velice nepodobné, takže než živočich dospěje, projde několika **vývojovými stadii**. Někdy ale probíhají změny spojené s metamorfózou najednou, po dosažení určitého věku a velikosti larvy.

Vedle jiných ústrojů chybí naprosté většině larev funkční pohlavní orgány - ty se vyvíjejí až při metamorfóze. Ale příroda má ve všem nějakou tu výjimku. V tomto případě jí říkáme **neotenie** a spočívá v tom, že si dospělý, rozmnožující se jedinec až na pohlavní orgány zachovává larvální stavbu a vzhled těla, takže se vlastně rozmnožuje larva. S neotenií se setkáváme např. u některých ocasatých obojživelníků.

JAK MŮŽE VYPADAT LARVA

Primárně je existence larev dána zřejmě tím, že vajíčko malých rozměrů a chudé žloutkem není schopno poskytnout embryu podmínky k tomu, aby se z něj stal jedinec se vším všudy. Tělo novorozených larev mívá proto oproti dospělci silně

zjednodušenou stavbu. Larva je často určitou vzpomínkou na minulost daného druhu a vykazuje tělesné znaky jeho dávných předků (nebo i jim příbuzných recentních živočichů).
Existence malé larvy, odlišné svojí tělesnou stavbou od dospělce, může mít ale ještě jeden významný efekt. Larvy na dně žijících mořských živočichů jsou většinou **pelagické**, neboli volně plovoucí. Jakožto součást planktonu jsou unášeny vodou, často mají i svůj vlastní aktivní pohyb a mohou tak daleko lépe vyhledávat a osidlovat nová stanoviště, než po dně lezoucí, nebo i přisedle žijící dospělý jedinec.
Existuje ale ještě druhý typ larev, a to u živočichů živorodých nebo s vajíčky poskytujícími dostatek žloutku pro vývoj embrya. Takové larvy jsou tělesně velmi dobře vyvinuté, ale přesto se od dospělce výrazně odlišují. Většinou žijí jiným způsobem, nebo i v jiném prostředí, než dospělci. Proto mohou mít některé orgány, které u dospělců zanikají (třeba žábry) a jiné, nejen pohlavní, jim dosud chybí. Například larvy hmyzu nikdy nemají křídla, larvy obojživelníků končetiny.



Obr. 22: larvy některých bezobratlých
a – nauplius korýšů, b – zoea kraba (korýši), c – trochofora kroužkovců, d – Müllerova larva (mořské ploštěnky), e – glochidie (někteří mlži), f – veliger (mořští plži – vznik z trohofory)

2.7. Nejznámější skupiny bezobratlých živočichů

2.7.1. Houby (Porifera)

Houby patří stavbou svého těla k nejjednodušším mnohobuněčným živočichům a tak pro ně není vůbec žádným problémem regenerace a nepohlavní rozmnožování. Provozují ho metodou **pučení**, a to ve dvou variantách. **Vnějším pučením** se tvoří rovnou noví jedinci, kteří se většinou od rodičovského jedince neoddělují a tak vznikají rozsáhlé kolonie. (Teprve ty si většinou vybavíme, řekne-li se „houba". K pozorování jednotlivých jedinců, kteří kolonii tvoří, je třeba alespoň lupy). Vnější pupeny mohou být i odškrcovány a nový jedinec pak dá vznik nové kolonii. Vedle toho houby pučí i **vnitřně** a tak vzniká kulovitý útvar jménem **gemule**. Je to taková masa tvarově nerozlišených buněk, krytý obalem z anorganických jehlic (ty se podílí i na stavbě kostry houbových kolonií). Gemule se dostávají do okolního prostředí nejčastěji při mechanickém poškození kolonie nebo po jejím uhynutím či úplném odumření. Fungují jako stadium přečkávající nepříznivá období, často snesou i vyschnutí či mráz. Za vhodných podmínek pak z gemule vyroste nová kolonie houby. Naše sladkovodní houby tvoří gemule hlavně na zimu.

Houby se rozmnožují i pohlavně. O nějakých specializovaných pohlavních orgánech se u hub nedá mluvit, gamety vznikají ze specializovaných buněk **archeocytů** ve vrstvě mezenchymu. Houby jsou nejčastěji hermafrodité, ale známe i druhy s odděleným pohlavím. Spermie se dostávají z jednoho jedince do druhého stejnou cestou, jakou houby přijímají a vyvrhují cokoliv jiného, třeba potravu a nestrávené zbytky. Otcovského jedince opouštějí spermie vyvrhovacím otvorem zvaným „osculum" a do mateřského jedince, v němž dojde k oplození vajíček, vnikají množstvím drobných přijímacích otvůrků (ostií). Z oplozeného vajíčka se vyvíjí larva, kterou mateřský jedinec vyvrhne opět osculem. Larva je na úrovni tělesné stavby podobná blastule a po určitý čas je pohyblivá, následně přisedá a postupně se vyvíjí v dospělého jedince.

2.7.2. Žahavci (Cnidaria)

Žahavci mají již o něco složitější tělní organizaci, než houby, ale i pro ně je nepohlavním rozmnožování zcela běžnou kratochvílí. Děje se to buď **pučením**, nebo **strobilací** čili odškrcováním horní, koncové části svého těla. Vedle toho se ale rozmnožují i pohlavně a u mnoha skupin se setkáváme s pravidelným střídáním pohlavně a nepohlavně se množící generace, kterému říkáme **metageneze**.

Žahavci se vyskytují ve dvou životních formách. Jedna je volně plovoucí a jmenuje se **medúza**, druhá je přisedlá a říkáme jí **polyp**. Pro lepší představu: polyp má ústní otvor a chapadla okolo něj situována směrem nahoru, medúza dolů (takže vzhledem k polypu plave vlastně hlavou dolů, kdyby nějakou měla). Řada žahavců žije střídavě v jedné a druhé formě a právě tady je jádro pudla zmíněné metageneze. Medúza totiž v tomhle případě představuje generaci množící se pohlavně, polyp generaci nepohlavní.

Asi nejtypičtější skupinou jsou v tomto ohledu medúzovci (Scyphozoa), kteří stadiu medúzy žahavců propůjčili své jméno - nejznámější jsou totiž právě v této formě. Dospělé medúzy, jak je známe, jsou většinou gonochoristé a pohlavní orgány mají umístěny na spodní straně klobouku. Z oplozeného vajíčka se vyvíjí volně plovoucí obrvená larva jménem **planula**. Ta přisedne na dno nebo jiný pevný podklad a mění se v přisedlé stadium polypa, který se za čas začne množit nepohlavně, a to

strobilací. Z jeho odškrcených částí, které opět volně plavou, se stávají nové medúzy. Mladá medúza se nazývá ephyra a na rozdíl od dospělého jedince má na klobouku výrazné laloky.

Skupina polypovců (Hydrozoa) má různorodější životní cykly. U některých se, podobně jako u medúzovců, vyskytují obě životní formy (medúzka sladkovodní *Craspedacusta sowerbii*), jinde ale stadium medúzy chybí a polyp se rozmnožuje jak pohlavně, tak nepohlavně. Příkladem je nezmar (*Hydra* sp.), který jednak pučí, jednak umí produkovat gamety. Gonády (pokud tak tyto jednoduché útvary nazveme) vznikají z buněk vnější vrstvy nezmařího těla, a to hlavně na podzim. Nezmaři jsou gonochoričtí i hermafroditi - v tomto případě vznikají spermie hlavně v horní části těla, vajíčka ve spodní. Někdy se může pohlaví během života nezmara měnit. A do třetice, známe i polypovce, kteří navzdory příslušnosti k této skupině vyřadili stadium polypa a množí se jen pohlavně v podobě medúzy. Pouze polypové stadium se pak vyskytuje u třetí skupiny žahavců, korálnatců (Anthozoa), kam řadíme korály a sasanky. Čtvrtou skupinou žahavců jsou čtyřhranky (Cubozoa), jejichž rozmnožování je podobné medúzovcům.

Pučením tvoří někteří žahavci rozsáhlé kolonie, přičemž jednotliví jedinci mohou i zůstávat trvale fyzicky spojeni. Mohou mít např. společnou vnější kostru (koráli), ale i trávicí dutinu - láčku. V tomto jsou extrémním případem trubýši (Siphonophora) ze skupiny polypovců. Celá jejich volně plovoucí kolonie se sestává z mnoha polypů několika velmi odlišných tvarů. A každá jejich tvarová skupina vykonává jinou práci. Na vrcholu kolonie je většinou jeden, nebo i několik polypů nafouklých jako nějaký měchýř a ti fungují jako plovák. Jiní, kteří jsou pod nimi zavěšeni v bohatém trsu, mají žahavá vlákna a loví kořist, další ji tráví, někteří obstarávají pohyb celé kolonie a ještě další se pohlavně rozmnožují.

2.7.3. Ploštěnci (Plathelminthes)

V této kapitole půjde řeč především o ploštěnkách (Turbellaria). Ostatní skupiny ploštěnců jsou parazitické a vedou často natolik pozměněný a složitý rozmnožovací život, že jsme pro ně vyčlenili zvláštní kapitolu 2.9.1.

I u ploštěnců se vyskytuje nepohlavní rozmnožování - buď jako následek regenerace, nebo vlastní cílený děj. Většinou to je příčné dělení, fissiparie, kdy se tělo živočicha rozdělí na několik částí v předozadním směru. Takto vzniklí jedinci mohou i zůstat spojeni a tvořit řetězec, který se teprve za čas odškrcováním rozpadne. U některých skupin ploštěnek se vyskytuje jenom nepohlavní rozmnožování, nebo toto nad pohlavním rozmnožováním silně převažuje. Způsob rozmnožování může být ovlivňován teplotou prostředí.

Pohlavně se rozmnožující ploštěnky jsou převážně hermafrodité. Mají vyvinutá separovaná samčí a samičí pohlavní ústrojí, obojí jsou svojí stavbou poměrně složitá. V oddělených částech samičích vaječníků se mohu vytvářet speciální žloutkové buňky, které pak vytváří jakýsi výživný obal oplozených vajíček. Vývodné cesty samičích pohlavních orgánů někdy produkují sekret, který okolo několika vajíček vytváří pevný kokon. Samci mají větší množství varlat, jejichž vývody se sbíhají do společného chámometu zakončeného penisem, kterým vpravují své gamety do samičího pohlavního otvoru. Spermie se někdy shlukují ve spermatofory. Při kopulaci funguje jeden jedinec jako samec, druhý jako samice. Mořské ploštěnky se vyvíjejí přes

larvální stadium, jejich volně plovoucí larva je opatřena věncem osmi laloků a má jmenuje se Müllerova. Sladkovodní ploštěnky mají vývoj přímý.

2.7.4. Hlísti (Nemathelminthes)

Druhově nejbohatší skupinou hlístů jsou hlístice (Nematoda). Jsou rozšířeny ve vodě i na souši, tvoří např. významnou součást edafonu (půdní fauny). Mnoho jich parazituje v rostlinách, např. háďátko řepné (*Heterodera schachtii*) nebo pšeničné (*Anguina tritici*). Spousta hlístic vede parazitický způsob života v těle jiných živočichů. O těch se dočtete v kapitole 2.9.2.

V oblasti rozmnožování hlístice nezapřou svojí evoluční pokročilost oproti ploštěncům. Nepohlavní rozmnožování vůbec neprovozují. I hermafrodismus je u nich velmi vzácný, nejčastěji jsou odděleného pohlaví čili gonochoristé s vnitřním oplozením. Běžný je sexuální dimorfismus, který se projevuje např. v rozdílné velikosti (samice bývají větší). Samice má dva vaječníky, které pokračují dvěma vejcovody a dělohami do jednoho společného vývodu (pochvy), který vyúsťuje na břišní straně těla. Samec má jedno trubicovité varle, z něhož vede chámovod do chámového váčku, kde se spermie hromadí. Z něj jsou vystřikovány trubicovitým chámometem, který ústí do konečníku. Zde se také nachází párový kopulační váček s dvěma kutikulárními jehlicemi spikulami (někdy pouze jednou). Samec je při páření zasouvá do samičí pochvy, čímž se napomáhá vzájemnému spojení.

Samčí gamety nemají bičík a pohybují se amébovitě jako měňavka. Hlístice většinou kladou vajíčka, ale někdy probíhá jejich vývoj v těle samice a ta rodí již vyvinuté larvy. Larvy hlístů jsou dost podobné dospělým, během svého vývoje a růstu několikrát svlékají kutikulu.

2.7.5. Kroužkovci (Anellida)

Kroužkovce můžeme rozdělit na dvě velké skupiny, a to mnohoštětinatce (to jsou vesměs mořští tvorové) a opaskovce (sem patří máloštětinatci a pijavice). Tyto dvě skupiny jsou odlišné nejen morfologicky a způsobem života, ale také rozmnožováním. Mnohoštětinatci (Polychaeta) se rozmnožují pohlavně i nepohlavně. Z nepohlavního rozmnožování je díky velké schopnosti regenerace častá především autotomie (rozpad těla). Mnohoštětinatci jsou gonochoristi. Larva mnohoštětinatců se nazývá trochofora (obr. 22). Je to jeden ze základních typů larev živočichů a v určitých obměnách se vyskytuje i u jiných skupin.

Metageneze u mnohoštětinatců

Metageneze je taková kombinace pohlavního a nepohlavního rozmnožování, kdy se oba dva způsoby pravidelně střídají. U mnohoštětinatců vzniká z článků zadní poloviny těl tzv. epitokní jedinec obsahující velké množství pohlavních buněk (někdy může mít vlastní hlavu!), autotomicky se odděluje se od přední části těla (to je množení nepohlavní) a vyplouvá k hladině, kde dochází k vnějšímu oplození (rozmnožování pohlavní). Příkladem takovéhoto mnohoštětinatce je tichomořský palolo zelený (*Eunice viridis*), jehož rozmnožování probíhá v závislosti na lunárním cyklu. Domorodci z některých ostrovů dokážou den vyplutí epitokních jedinců palolo velmi přesně předpovědět. Na tento den (je jednou v roce) se vždy chystají velké slavnosti, neboť masy těl palolo jsou ceněnou pochoutkou.

Jak už napovídá sám název opaskovci (Clitellata), u této skupiny kroužkovců se vytváří speciální opaskovitý žláznatý orgán **clitellum**, který se podílí na rozmnožování. Opasek může být přítomen buď trvale (máloštětinatci) nebo pouze

v době rozmnožování (pijavice). Opaskovci jsou hermafrodité, k vnitřnímu oplození dochází po kopulaci dvou jedinců. Spermie jsou po kopulaci uchovávány ve zvláštním orgánu (receptaculum seminis). V opasku jsou žlázy, které vylučují hlenovité tenkostěnné pouzdro. Do něho jsou uložena vajíčka a svalovými stahy je posouváno směrem k hlavě. Když se setká s receptaculum seminis, dojde k oplození a pouzdro se posouvá dále. Nakonec se svleče a vytvoří kokon chránící vajíčka. Většinou je kokon ukládán do půdy nebo do vody. Vývoj je přímý. Zvláště u máloštětinatců známe různé typy nepohlavního rozmnožování jako je **polytomie** nebo **paratomie**.U kroužkovců je známa také partenogeneze.

2.7.6. Měkkýši (Mollusca)

Jsou velmi starobylým kmenem, který do dnešních dnů vytvořil obrovské množství vývojově velice pokročilých forem, a to i v oblasti rozmnožování. Jejich vajíčka mají rosolovitý nebo blanitý obal a právě druhý z nich umožnil (mimo jiných přizpůsobení) jedné skupině měkkýšů, plicnatým plžům, trvalou existenci mimo vodní prostředí. Měkkýši jsou primárně gonochoristé, a to i jejich nejstarobylejší příslušnici jako chroustnatky (Polyplacophora) nebo přílipkovky (Monoplacophora). Vyvíjejí se přes larvu typu **trochofory**, se kterou jsme se setkali už u kroužkovců.

Mezi **plži** (Gastropoda) najdeme jak gonochoristy (většina předožábrých), tak druhotné hermafrodity (zadožábří, plicnatí). U gonochoristů se setkáváme i se sexuálním dimorfismem v podobě odlišného tvaru ulity. Plži mají vždy jen jedinou gonádu, která je u hermafroditů obojetná, nazývá se **ovotestis** a produkuje oba typy pohlavních buněk. I hermafroditické druhy spolu kopulují, a to tak, že vždy jeden funguje jako samec a druhý, který je oplozen, jako samice. Příkladem je hlemýžď zahradní (*Helix pomatia*). Jeho páření je provázeno složitým rituálem, při kterém do sebe oba jedinci navzájem vystřelují zvláštní vápnitá (aragonitová) tělíska nazývaná „šípy lásky". Oplozený jedinec pak za několik týdnů klade vajíčka s pevným blanitým obalem. Díky němu vajíčka nevyschnou a umožňuje tak suchozemským měkkýšům rozmnožování mimo vodní prostředí. Vajíčka hlemýžď ukládá do jamky v zemi, kterou pak pečlivě zahrabe. Vývoj je zde přímý, podobně jako u jiných plicnatých plžů. Jejich vodní zástupci jako plovatka bahenní (*Lymnaea stagnalis*) nebo okružák ploský (*Planorbarius corneus*) kladou vajíčka na listy vodních rostlin ve společném slizovém obalu, jehož tvar je druhově specifický. Mořští zástupci předožábrých mají nepřímý vývoj. Jde přes trochoforu, která se pak mění na larvu typu **veliger,** popř. se tento odvozenější typ larvy líhne rovnou. Veliger má takzvanou plovací plachetku (latinsky „velum"), ze které se později vyvíjí noha. Naše sladkovodní bahenka živorodá (*Viviparus viviparus*) však larvální stadium zcela vypustila. A mimo to, jak už napovídá její jméno, neklade vajíčka (ta se vyvíjejí v rozšířeném konci vejcovodů) a vypouští ven rovnou vyvinutá mláďata. Má také nápadný sexuální dimorfismus - samec má ztlustlé pravé tykadlo, které slouží jako kopulační orgán.

Mlži (Bivalvia) jsou nejčastěji gonochoristi, ale známe i druhy hermafroditické. Samčí a samičí funkce se pak mohou během života jedince střídat (tzv. sukcesivní hermafrodismus) - to se děje třeba u známé ústřice jedlé (*Ostrea edulis*) žijící přisedle ve velkých koloniích. Oplození je u mlžů převážně vnější. Může však k němu docházet v uzavřeném prostoru plášťové dutiny, takže by se mohlo zdát, že jde o vnitřní oplození. Z vajíček se většinou líhnou volně plovoucí larvy typu trochofory, které se posléze mění na larvu veligerovou.

RŮZNÉ VARIACE VÝVOJE MLŽŮ

Mnoho mlžů se od základního schématu (vajíčko - trochofora - veliger - dospělec) odlišuje, například většina našich sladkovodních druhů. Tak u mlžů čeledi Sphaeridae, kam patří např. hrachovka (*Pisidium* sp.), se vajíčka vyvíjejí ve zvláštních vakových prostorech mezi žábrami. Vývoj je zde přímý, takže z dospělého mlže jednoho dne vyleze houf maličkých škebliček. Jde tedy o jakousi falešnou živorodost. Mlži čeledi velevrubovitých (Unionidae), kam patří kromě velevrubů i škeble rybničná (*Anodonta cygnaea*) a perlorodka říční (*Margaritifera margaritifera*) mají zvláštní typ larvy jménem **glochidie.** Ta má již vyvinuty lastury, kterých ovšem používá jako čelistí k přichycení na tělo ryb (nejčastěji žábry), kde po určitý čas parazituje. Potom odpadne a vyvíjí se dál do podoby dospělé škeble. Velevrubovití mohou být jak gonochoristi tak hermafrodité. Liší se to populace od populace a významnou roli tu hraje faktor velikosti lokality - čím menší potůček či jezírko, tím se pravděpodobnost výskytu hermafroditů zvyšuje.

Vývojově nejpokročilejšími měkkýši jsou **hlavonožci** (Cephalopoda). Jsou to vždy gonochoristé s vnitřní oplozením. Při páření slouží k přenosu spermií do těla samice jedno ze samcových ramen, které je od ostatních většinou morfologicky odlišeno a říká se mu **hektokotylové rameno** (samci některých druhů je mají dvě). Kromě této tělesné adaptace samců mohou mít hlavonožci i výraznější pohlavní dvojtvárnost. Například u argonauta pelagického (*Argonauta argo*) je samice větší a vytváří si skořepinovou schránku lodičkovitého tvaru, menší samec nikoli. O snesená vajíčka hlavonožci často pečují, např. samice zmíněného argonauta přechovává snůšku až do vylíhnutí ve své schránce. Vývoj je přímý, z vajíček se líhnou rovnou malé chobotničky či sépijky.

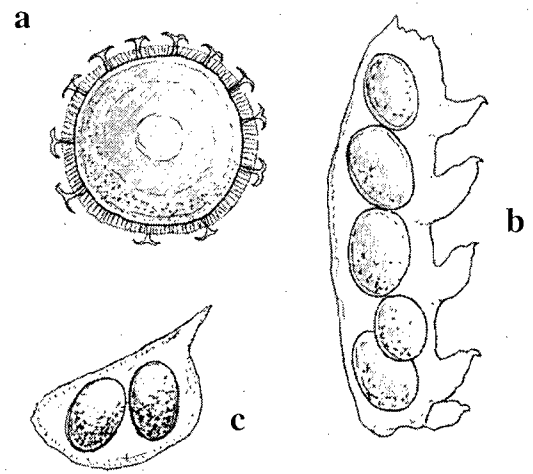
ZPROSTŘEDKOVANÁ KOPULACE U ARGONAUTA PELAGICKÉHO

Tento druh hlavonožce má svérázný způsob páření. Hektokotylové rameno je při něm samcem odvrženo a může i volně plavat vodou. Aktivně proniká do plášťové dutiny těla samice a ještě dlouho může v jejím těle žít, bylo dokonce v minulém století Cuvierem popsáno jako parazitický červ *Hectocotylus* (neboli „se sto přísavkami"). Odtud i pochází obecný název tohoto orgánu u všech hlavonožců.

2.7.7. Malé kmeny (vířníci, mechovky, želvušky)

Vířníci (Rotatoria) jsou drobouncí, většinou vodní živočichové o rozměrech většinou nepřevyšujících 0,5 mm. Dříve byli řazeni k hlístům, dnes je pro ně vyhrazen zvláštní kmen. V rozmnožování a tělesném vývoji vynikají dvěma pozoruhodnými jevy. Prvním z nich je stavba těla. Jednotlivé orgány jsou tvořeny nikoliv samostatnými buňkami, ale mnohojadernými **syncytii**. To zřejmě souvisí s nepatrnou velikostí vířníků srovnatelnou s velkými prvoky, kteří jsou ovšem jednobuněční. Jaderné dělení však u vířníků probíhá pouze během embryogeneze, takže tělo dospělého vířníka má vždy stálý počet jader (řádově okolo 1000), charakteristický pro ten který druh. Tomuto jevu říkáme **eutelie**.

Druhým jevem je životní cyklus, při kterém se střídá partenogeneze s gamogenezí. To není samo o sobě nic výjimečného, zajímavé však je, jak vířníci zredukovali své samečky, a to jejich tělesnou stavbou, rozměry, délkou života i frekvencí výskytu.



Obr. 23: rozmnožovací útvary některých bezobratlých
a - statoblast mechovky rodu *Pectinatella*, b - svlečka želvušky (*Tardigrada*) s vajíčky, c - sedélko (*ephipium*) perloočky (*Cladocera*) se dvěma zimními vajíčky

ŽIVOTNÍ CYKLUS VÍŘNÍKŮ: MAXIMÁLNÍ OMEZENÍ EXISTENCE SAMEČKŮ
Planktonní vířníci, s nimiž se běžně setkáváme (třeba při pozorování rybniční vody pod mikroskopem) jsou samičky. Po většinu sezóny se tyto samičky rozmnožují partenogeneticky: snášejí diploidní vajíčka, které se ihned vyvíjejí a ze kterých se líhne další generace partenogenetických samiček. Samičky si vajíčka často nosí s sebou, přichycené na vlastním těle - vzhledem k velkým rozměrům vajíček většinou ne více než jedno či dvě najednou. Vlivem jistých faktorů prostředí (o kterých se toho zatím moc neví) bývá tento partenogenetický řetězec za čas přerušen a z vajíček se začnou líhnout samičky na pohled sice nerozeznatelné od těch předchozích, ale produkující haploidní vajíčka vzniklá meiózou. Ta zůstávají v této fázi neoplozena a líhnou se z nich samečkové, kteří jsou přirozeně také haploidní. Jejich tělo je kromě pohlavní soustavy velice redukované, žijí jen pár hodin a jejich jediným úkolem je spářit se samičkou produkující ona haploidní vajíčka a tato vajíčka oplodnit. Takovéto oplozené vajíčko se pak přemění na tak zvané vajíčko trvalé (diploidní), které může odolávat nepříznivým okolnostem (vyschnutí, vymrznutí). Ve vhodných podmínkách se z něj vylíhne opět samička rozmnožující se partenogeneticky.
A někteří bentičtí vířníci (žijící na dně a v nárostech řas) šli ještě dále a rozmnožují se pouze partenogeneticky. Nebo, přesněji řečeno, jejich samečka ještě nikdy nikdo neviděl.

Mechovky (Bryozoa) jsou drobní, přisedle žijící koloniální živočichové, výhradně vodní. Mají trubičkovité nebo vakovité tělo, v přední části s větvenými chapadélky. Rozmnožují se třemi různými způsoby, které vcelku trochu podobají rozmnožování živočišných hub. Prvním je nepohlavní množení pučením. Nově vzniklí

jedinci se při něm od sebe většinou neoddělují a tím se tvoří kolonie. Druhým je pohlavní rozmnožování (jsou to hermafrodité), kdy z oplozeného vajíčka vzniká volně plovoucí larva, která za krátký čas (často je to jen pár hodin) přisedne na podklad a začne se dále vyvíjet v přisedlého živočicha. Třetí způsob praktikují sladkovodní druhy mechovek. Je to nepohlavní rozmnožování **vnitřním pučením**, při kterém vznikají silnostěnné útvary **statoblasty.** Tvoří se zvláště na podzim, po rozpadu mateřského jedince se uvolňují a fungují jako klidová stadia, ze kterých na jaře vyrůstají nové kolonie. Snesou i vyschnutí nebo vymrznutí. Mají okrouhlý tvar a často bývají na okraji opatřeny háčky (obr. 23). Můžeme je objevit při mikroskopickém pozorování např. rybniční vody.

Jinými mikroskopickými živočichy jsou **želvušky** (Tardigrada). Vyskytují se nejčastěji ve vlhkém prostředí, třeba v porostech mechů. Jsou to gonochoristé a známe u nich jak vnitřní, tak i vnější oplození. Při něm samičky některých druhů odkládají vajíčka do své prázdné svlečky (obr. 23) a tam jsou teprve samečkem oplozována.

2.7.8. Rypohlavci (Echiurida)
Jsou to prapodivní mořští živočichové a názor na jejich systematické zařazení se neustále mění. Nejznámějším zástupcem je rypohlavec dvouhlavý (*Bonellia viridis*) žijící i ve Středozemním moři. Je to gonochorista známý extrémě vyvinutou pohlavní dvojtvárností. Dlouho byli známi jen jedinci samičího pohlaví. Samice je bentický živočich (neboli žijící na dně), má vakovité tělo, vpředu protáhlé do dlouhého chobotu, který je na konci rozvětven na dva laloky (odtud české druhové jméno živočicha). Obrovským překvapením byl objev, že samečkové jsou drobní, maximálně třímilimetroví obrvení tvorečkové žijící paraziticky (nebo vlastně symbioticky, v zájmu zachování druhu) v těle samice. Tito samečkové oplozují samičkou produkovaná vajíčka, ze kterých se líhnou larvy typu trochofory. Ty jsou pelagické - plují volně ve vodě a to, zda z nich bude sameček nebo samice záleží na tom, zda na své pouti objeví vzrostlou samici, nebo ne. Z larev, které se se samicí setkají a přichytí na jejím chobotu, se stávají samečkové. Ty, které do určité doby samici nepotkají, se pak vyvíjejí v samice. Je to krásný příklad epigenetického určení pohlaví, determinovaného podmínkami prostředí (v tomto případě biotickými).

2.7.9. Ostnokožci (Echinodermata)
Tito výhradně mořští tvorové představují (spolu s několika málo známými a na druhy chudými kmeny živočichů) nejbližší příbuzné strunatců, tvoří spolu s nimi zvláštní vývojovou řadu živočichů druhoústých. Je to ale skupina svou tělesnou stavbou zcela unikátní. Mimo jiné jsou to jediní známí živočichové, kteří jsou radiálně souměrní podle čísla 5. Bilaterální souměrnost ale zůstala zachována u jejich larev. Pouze u skupiny ježovek nepravidelných (Irregularia) se bilaterální symetrie zachovává i do dospělosti. Ostnokožci jsou většinou gonochoričtí (jen zlomek druhů jsou hermafroditité) s nepřímým vývojem. Struktura pohlavní soustavy odpovídá celkovému tělnímu plánu, gonád je pět (nebo pět dvojic) a jsou umístěny radiálně, jen sumýši mají gonádu jedinou. Gonády vyúsťují na řitní straně těla. Protože sestava většiny životně nezbytných orgánů je v těle ostnokožců přítomna pětkrát, někteří velmi dobře regenerují a dokonce tuto schopnost využívají k nepohlavnímu rozmnožování autotomií. Např. u hvězdic, která svá ramena v nebezpečí odvrhují, může občas i jediné rameno přežít a dorůst v nového kompletního jedince. Někteří sumýši jsou naopak

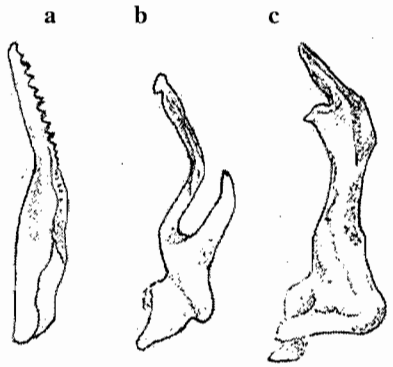
schopni rozdělit své podélné tělo napříč, k jednotlivým částem pak chybějící partie dorostou.

2.7.10. Členovci (Arthropoda)

Členovci jsou největší živočišný kmen. Jejich zástupci tvoří více než tři čtvrtiny všech známých živočichů na Zemi. Úměrně k počtu druhů, vyvinul se u členovců také značný počet různých typů, způsobů rozmnožování. Popsat a hlavně zobecnit všechny tyto způsoby je prakticky nemožné, neboť výjimek je více než pravidel. Přesto je v rozmnožování členovců patrných několik převládajících trendů:

- naprostá většina členovců se rozmnožuje pouze pohlavně;
- členovci jsou nejčastěji gonochoristé, funkční hermafroditismus je známý jen u několika málo druhů;
- kromě základního bisexuálního (amfimiktického) rozmnožování se relativně často (především u hmyzu) setkáváme také s partenogenezí;
- oplození je vnitřní, u primitivnějších skupin pokládá sameček **spermatofor** (shluk spermatozoidů krytých bílkovinným pouzdrem), u pokročilejších skupin se vyvinula kopulace, při které samec předává spermatozoidy do pohlavního otvoru samice pomocí ztopořitelného sklerotizovaného phallu (penisu);
- oplození zpravidla nenásleduje ihned po páření, u samic se vytváří speciální orgán spermatéka (receptaculum seminis), který slouží k uchovávání spermií v těle samice;
- členovci jsou většinou vejcorodí (oviparní), vzácněji se vyskytuje i vejcoživorodost (ovoviviparie) a živorodost (viviparie);
- postembryonální vývoj je většinou nepřímý, larva během něj několikrát svléká kutikulu, říkáme, že prochází několika **instary**. Svlékání se odborně nazývá **ekdyse**. Pohlavní orgány se vyvíjejí až při **imaginálním svlékání**, což je svlékání mezi posledním larválním instarem a dospělostí.

V populární literatuře se často pletou pojmy **stadium** a **instar**. Zatímco instar je období vymezené dvěma svlékáními kutikuly, stadium je období života, které se morfologicky výrazně odlišuje od ostatních období. To znamená, že živočich, jehož postembryonální vývoj prochází přes vajíčko, larvu, která se třikrát svléká, kuklu a imago, bude mít šest instarů, ale jenom čtyři stadia.



Obr. 24: vnější genitálie brouků z čeledi potápníkovitých (Dytiscidae)
A – kladélko (ovipositir), b,c – různé typy penisu

PRINCIP PATENTNÍHO ZÁMKU

Vnější genitálie samců členovců jsou často velmi sklerotizované a bizarně tvarované (obr. č. 24). Nejde přitom jen o primární genitálie (penis), ale také o sekundární genitálie (např. makadlo samců pavouků). Zdánlivě nesmyslný tvar má jednu velmi významnou funkci, zabraňuje mezidruhovému křížení. Daný tvar pohlavního orgánu totiž přesně zapadá do rovněž sklerotizovaného pohlavního otvoru samice. Samec se tedy může pářit pouze se samicemi vlastního druhu, protože do pohlavního otvoru samice jiného druhu prostě nedokáže svoje pohlavní orgány zasunout. Tomuto systému se často říká **princip patentního zámku.**

V následujících statích si představíme třídy: korýše (Crustacea) a klepítkatce (Chelicerata) a mnohonohé (Myriapoda). Hmyz (Insecta) je skupinou natolik obrovskou, že jsme mu věnovali celou velkou kapitolu 2.8.

2.7.10.1. Korýši (Crustacea)

Jsou první ze tříd kmene členovců. Drtivá většina korýšů jsou gonochoristé s větší či menší pohlavní dvojtvárností, jen hrstka přisedle žijících a parazitických druhů je hermafroditická. Korýší gonády mají tvar dutých vaků, z jejichž vnitřního epitelu vznikají pohlavní buňky. Vývody samičích gonád, vejcovody, jsou opatřeny žlázami produkujími sekret, z něhož vzniká časem tuhnoucí obal vajíček. Také samčí vývody, chámovody jsou žlaznaté a vzniká v nich sekret slepující spermatické buňky do shluků zvaných **spermatofory.** Ty jsou samcem při kopulaci předávány do samičího pohlavního ústrojí, nejčastěji do **chámových schránek** (receptacula seminis), které se nacházejí poblíž samičích pohlavních vývodů. Vajíčka jsou pak oplozována v koncové části vejcovodů, při kladení. Samičky korýšů o svá vajíčka svědomitě pečují a snůšku nosí stále s sebou, způsoby jejího uložení na těle se liší skupina od skupiny.

Většina korýšů má nepřímý vývoj. Základním typem korýší larvy je **nauplius.** Má nečlánkované tělo a podobá se trochu malému roztoči, ale napočítáme na něm pouze **tři** páry končetin. To ovšem nejsou nohy (čili hrudní končetiny), nýbrž budoucí hlavové přívěsky, a to dva páry tykadel (antenuly a antény) a jeden pár mandibul. Hrudní a zadečkové články (i s příslušnými končetinami) pak v průběhu vývoje larvy vzadu dorůstají. Nauplius má jedno nepárové oko, které může jako takzvané naupliové oko přetrvávat i do dospělosti a fungovat jako orgán zraku dospělého jedince (třeba u buchanek). Známe ale i jiné typy larev korýšů a některé skupiny mají přímý vývoj bez larválního stadia. Jako všichni členovci s pevnou kutikulou, i korýši jsou ve svém tělesném růstu omezováni svým krunýřem. Larvy proto během svého vývoje několikrát svlékají. Pojďme se teď blíže podívat na nejznámější skupiny korýšů.

Žábronožky (Anostraca), listonozi (Notostraca) a škeblovky (Conchostraca) jsou živočichové přizpůsobení životu v periodických vodách. Jejich vajíčka jsou velmi odolná a snesou dlouhodobé (i několikaleté) vyschnutí. Vajíčka mnohých druhů žábronožek dokonce pro svůj vývoj suché období potřebují. Rychlost embryonálního vývoje a vlastně i jeho počátek je značně ovlivňován teplotou okolí. Larvální vývoj, který má několik instarů, začíná naupliem. Všechny tři skupiny mají vyvinut sexuální dimorfismus. Listonozi a škeblovky mohou být i partenogenetičtí. Dokonce ten samý druh může mít některé populace tvořené samci i samicemi a jiné pouze samicemi.

Roli zde hraje i geografie: severoevropské populace listonohů jsou partenogenetické, jihoevropské gamogenetické, u nás se můžeme setkat s obojími).

Perloočky (Cladocera) patří k nejdůležitějším zooplanktonním organismům živícím se fytoplanktonem. S touto jejich ekologickou funkcí souvisí i způsob rozmnožování, při kterém střídají gamogenezi s partenogenezí, díky které dokážou svůj počet za vhodných podmínek obrovskou rychlostí zmnohonásobit. Až na drobné výjimky mají přímý vývoj, stadium nauplia u nich neexistuje a z vajíček se líhnou rovnou malé perloočky tvarem těla velmi blízké dospělým (v tom se odlišují od většiny ostatních korýšů).

ŽIVOTNÍ CYKLUS PERLOOČEK

Po většinu roku probíhá u perlooček partenogeneze, čili samičky kladou diploidní vajíčka, ze kterých jsou opět samičky. Tenhle způsob rozmnožování je zde velmi rychlý, generační doba může trvat třeba jen 10 dní a perloočky se takto mohou rozmnožit doslova geometrickou řadou. Partenogenetická vajíčka se nazývají vajíčky letními a vyvíjejí se většinou v plodovém prostoru, což je komůrka mezi hřbetním švem perlooččí skořápky a hřbetem vlastního živého těla perloočky, které je ve skořápce ukryto. Vlivem změny podmínek prostředí (teplota, potrava) zvláště ke konci vegetační sezóny však může dojít při vzniku vajíček k redukčnímu dělení a samička pak snáší vajíčka haploidní, z nichž se líhnou samci. Ti se dají už od pohledu snadno odlišit, bývají menší, trochu jinak tvarovaní a mají výrazněji než samice vyvinut první pár tykadel. Samci oplozují další haploidní vajíčka a z nich se pak stávají takzvaná vajíčka trvalá (zimní). Ta jsou samičkami odkládána ve zvláštních taštičkovitých útvarech, které vznikají z části samičí skořápky. Říká se jim sedélka, odborně ephippia. Vajíčka jsou v nich po dvou. Ephippium je stadium, ve kterém perloočky přečkávají nepříznivá období (zimu, vyschnutí vodní nádrže) a také se jím mohou pasivně šířit na větší vzdálenosti. Z trvalých vajíček se líhnou opět samičky, které se začnou rozmnožovat partenogeneticky. Tím se uzavře jeden generační cyklus. „Zimní" vajíčka ale nemusí být snášena vždy jen na zimu a některé druhy perlooček vystřídají během roku i několik generačních cyklů. Situace je tedy trochu podobná rozmnožování vířníků (kap. 2.7.7.)

U lasturnatek (Ostracoda) se také vyskytuje partenogeneze, ale nestřídá se s gamogenezí tak pravidelně jako u perlooček. Výskyt partenogenetického rozmnožování zde závisí do jisté míry na charakteru lokality a je ohraničen i geograficky (ten samý druh lasturnatky se v určité oblasti rozmnožuje gamogeneticky, v jiné ne). Vajíčka mohou v případě nepříznivých podmínek přetrvávat i několik let.

Klanonožci (Copepoda), z nichž nejznámější jsou planktonní buchanky (Cyclopoida) a vznášivky (Gymnoplea), se rozmnožují jen gamogeneticky. Samečkové se dají od samiček odlišit podle ztlustlých klešťovitých tykadel (u vznášivek jen jednoho, pravého). Jimi samečci samičku při kopulaci uchopují. U vznášivek slouží k přenosu spermatoforu na tělo samičky upravené samčí kopulační nohy. Vajíčka po snesení zůstávají na těle samičky ve formě vaječných váčků jménem **ovisaky**. Ty vznikají slepením vajíček sekretem vejcovodů do tvaru jednoho (vznášivky) nebo dvou (buchanky) hroznů - podle toho, jestli jsou vývody obou vejcovodů v těsné blízkosti, nebo prostorově oddělené. Samička pak s sebou nosí ovisaky až do vylíhnutím prvního

larválního (naupliového) stadia. Vývoj jde přes více než deset stadií, po **naupliových** larvách následují larvy **copepoditové**, které již mají článkované tělo.

I klanonožci disponují určitými klidovými stádii, i když ne tak univerzálně užívanými, jako jsou trvalá vajíčka perlooček. S mnohými druhy se setkáváme v dospělém stadiu i v zimě pod ledem. Vznášivky snášejí kromě normálních, ihned se líhnoucích vajíček také vajíčka silnostěnná, která se líhnou až za delší dobu (oboje ale vznikají stejným, gamogenetockým způsobem). U některých druhů buchanek funguje jako klidová forma jedno z larválních copepoditových stadií, které se zavrtává do bahna.

Kapřivci (Branchiura) jsou ektoparazité ryb a jsou k tomu výborně přizpůsobeni tvarem svého těla (jsou kryti štítem připomínajícím takřka rybí šupinu). Jsou ale schopni i normálního volného pohybu vodou. Toho využívají např. samečci, když vyhledávají samičku, která zůstává při kopulaci přichycena na hostiteli. Vajíčka ale klade mimo tělo hostitele, na listy vodních rostlin. Vývoj jde až přes sedm larválních stadií, z nichž hned první se už umí přichytit na rybě.

Stejnonožci (Isopoda) jsou většinou mořští živočichové, v našich zemích jsou zastoupeni např. suchozemskou stínkou obecnou (*Porcellio scaber*) nebo známou beruškou vodní (*Asellus aquaticus*). U tohoto druhu můžeme velmi často potkat tandem samečka se samičkou - sameček je ten větší nahoře. Tohle seskupení může trvat i déle než týden a sameček celou tu dobu čeká na vhodný okamžik k vlastní kopulaci. K té totiž může dojít vždy jen po krátký čas (cca 10 hodin) těsně po svlékání samičky, kdy jsou dostupné vývody jejích pohlavních orgánů (později jsou opět překryty). Snesená vajíčka samička přechovává v pouzdru zvaném **marsupium** (nepletete se, název je stejný, jako u vaku vačnatců). Ve vývoji chybí larvální stadia, mladé čerstvě vylíhlé berušky jsou podobné dospělým. Velmi podobný způsob rozmnožování mají i různonožci (Amphipoda), reprezentovaní např. blešivcem (*Gammarus* sp).

Mořští příslušníci skupiny desetinožců (Decapoda) mají vývoj poněkud odlišný od ostatních korýšů. Stadium nauplia je přítomno jen někdy (třeba u krevet) a další vývoj jde přes jiné formy larev. Typická larva desetinožců je **zoea,** kterou mají např. zmíněné krevety nebo krabi - u těch chybí stadium nauplia a z vajíčka líhne se rovnou zoea. Moc se ještě vzrostlému krabu nepodobá, ale má už pár složených očí, vyvinutou hlavohruď, dva páry hrudních končetin a zadeček. Další stadia larev se svým vzhledem již více blíží dospělému jedinci. Sladkovodní desetinožci, k nimž patří i naši raci (*Astacus* sp.) patří k menšině korýšů s přímým vývojem. Čerstvě vylíhlí ráčci jsou hodně podobní dospělým, i když mají poměrně hodně velkou hlavohruď. Samičky desetinožců nosí snesená vajíčka pod zadečkem a přidržují si je abdominálními (zadečkovými) končetinami. Často také vylučují lepkavý sekret, kterým jsou vajíčka k jejich tělu přilepena.

Zcela zvláštní způsob života má výhradně mořská skupina svijonožců (Cirripedia).

Nejpodivnější korýši

Svijonožci (Cirripedia) jsou mořští živočichové, kteří žijí v dospělosti přisedle a vůbec jako korýši nevypadají. Jejich tělo na pohled zcela ztratilo typickou segmentaci a je kryto krunýřem tvaru nízké ulity nebo lastur. Někdy dokonce sedí na jakési tlusté stopce. Příslušnost ke korýšům ale nezapřou svým larválním vývojem, který začíná pro korýše charakteristickou naupliovou larvou. Nauplius se časem přeměňuje na

cyprisovou larvu, která má dvouchlopňovou skořápku jako lasturnatka a časem se přichytí na vhodném podkladu (to může být kámen, ale také tělo kraba nebo velryby) a dále metemorfuje. Je orientována hlavou dolů. Vzhůru směřují její končetiny, které jsou tím jediným, co pak u dospělého svijonožce ční z jeho brnění. Svijonožci jsou hermafrodité. K svijonožcům patří i prapodivný tvor kořenohlavec krabí (*Sacculina carnini*). Je to parazit desetinohých korýšů, v jejichž těle vytváří splěť chodbiček a kanálků a budí dojem spíše nějaké cizopasné houby. Jediné čím prozrazuje co je vlastně zač, je jeho larvální vývoj, který jako u jeho příbuzných začíná naupliem.

2.7.10.2. Klepítkatci (Chelicerata)

Tento podkmen členovců je, na rozdíl od předchozího, povětšinou suchozemský (o výjimkách až na konci).

Štírci (Pseudoscorpionida) nemají k páření vytvořen žádný speciální orgán. Sameček pokládá stopkovitý spermatofor, který samice sbírá do svého pohlavního otvoru. Samec ji přitom navádí pomocí klíšťkovitých makadel (pedipalpy). Mláďata jsou vyživována matkou. Samice je nosí v pavučinovém kokonu připevněném zevně k pohlavnímu otvoru.

Podobně u **štírů** (Scorpionida) se předávání spermatu děje pomocí stopkovitého spermatoforu. Štíři jsou ale viviparní. Samice rodí nymfy, které nosí až do první ekdyse (svlékání) na hřbetě.

Pavouci (Araneida) mají v rámci klepítkatců jednu specialitu. Samečci narozdíl od většiny ostatních skupin nepokládají spermatofor, nýbrž mají vytvořený sekundární pohlavní orgán z pozměněného makadla. Brzy po dospění si sameček pomocí speciální pavučiny přečerpá svoje spermie z pohlavního otvoru do posledního článku makadla (bulbus). Rozšířený makadlový článek je na dospělém samečkovi jasně patrný a může nám posloužit ke snadnému určování pohlaví pavouků. V některých případech jsou makadla dokonce tak veliká, že sameček by ani obě neunesl a v dospělosti si jedno makadlo ulamuje. Předání spermií samici probíhá po vsunutí makadla do pohlavního otvoru samice. U většiny našich druhů odpovídá každému samčímu makadlu u samice jeden samostatný otvor nezávislý na vyústění dělohy. Vývod dělohy potom slouží pouze ke kladení vajíček.

Z oplozených vajíček se líhnou larvy. Jsou téměř nepohyblivé a nepigmentované, nepřijímají potravu (živí se žloutkovými zásobami z vajíčka) a z vajíčka se dostávají pomocí zvláštních útvarů na makadlech, které se nazývají vaječné zuby. Larvy žijí uvnitř kokonu, který vytváří matka. Po svlečení (ekdysi) se z larev stávají pohyblivé larvy zvané **nymfy** (podobně jako u některého hmyzu, viz kap. 2.8.6.), které opouštějí (často za pomoci samice) kokon. Malé nymfy již připomínají stavbou těla dospělé pavouky. Mladší instary zpravidla ještě nepřijímají potravu a u některých druhů o ně pečuje samice. Především v tropech existují některé druhy (např. snovačky - čeleď Theridiidae), u nichž můžeme pozorovat i sociální chování.

Samečci **sekáčů** (Opilionida) mají pohlavní vývod protažený ve sklerotizovaný penis, kterým je sperma zaváděno přímo do pohlavního otvoru samice. Samice má dlouhé kladélko, kterým klade vajíčka do různých štěrbin. Péče o potomstvo není u sekáčů známá.

Také **roztoči** (Acarina) předávají sperma pomocí spermatoforů. Samečci pokládají spermatofor buď přímo před samicí, nebo nahodile. Často svůj spermatofor

hlídají, nebo k němu nechávají stopu (pachy, vlákénko), podle kterého jej samice může najít. Z vajíčka se líhne larva, která má jen tři páry nohou, čtvrtý pár dorůstá při prvním ekdysi. Juvenilním stádiím vyšších instarů se říká opět nymfy. Poměrně složitý vývoj mají vodní roztoči vodule (Hydracarina), u kterých se během dospívání vystřídá několik velmi odlišných typů larev, mezi nimiž mohou být formy volně žijící, klidové (nepohyblivé) i parazitické.

Vodule se podle všeho staly, stejně jako pavouk vodouch stříbřitý (*Argironeta aquatica*), vodními organismy až druhotně. Existují ale i klepítkatci, kteří jsou vodní odjakživa (správněji řečeno od prvohor). Jsou to mořští **hrotnatci** (Merostomata), nemírně starobylá skupina, jejímž zástupcem je ostrorep (*Limulus* sp.). Jeho nepřímý vývoj jde přes tak zvanou trilobitovou larvu, která svým vzhledem silně připomíná dávno vyhynulé trilobity, se kterými jsou hrotnatci zřejmě příbuzní.

2.7.10.3. Mnohonozí (Myriapoda)

Řadíme sem stonožky, mnohonožky, stonoženky a drobnušky. Jsou to gonochoristé s vnitřním oplozením. V postembryonálním vývoji těchto živočichů rozlišujeme tzv. anamerní a epimerní vývoj. Častějším případem je typ anamerní, kdy čerstvě vylíhlý živočich má menší počet tělních článků než dospělec. Chybějící články mu dorůstají až během následujících svlékání. Při vzácnějším epimerním vývoji má vylíhlý jedinec už od narození plný počet trupových článků. Příkladem epimerního vývoje je např. stonožka zemivka (*Geophilus* sp.).

2.8. Hmyz (Insecta)

V současnosti se pod termín hmyz zpravidla nezahrnuje pouze vlastní hmyz (Insecta), ale spíše celá skupina šestinozí (Hexapoda). Vzhledem k tomu, že děje spojené s rozmnožováním spolu úzce souvisí u všech skupin hexapod, přidržíme se i my tohoto dělení a pokud nebude uvedeno jinak, uvažujeme v následujícím textu o hmyzu jako o šestinohých.

Hmyz se, až na výjimky, rozmnožuje pouze pohlavně. Jedinou dosud známou výjimkou je nepohlavní rozmnožování ve formě polyembryonie. Většina zástupců hmyzu jsou gonochoristé, hermafroditismus je zatím známý pouze u několika málo druhů. Přestože nejčastěji klade samička vajíčka, setkáváme se i s případy vejcoživorodosti, živorodosti a dokonce i kuklorodosti.

2.8.1. Páření hmyzu

U primitivních skupin (chvostoskoci, vidličnatky, šupinušky) sameček pokládá spermatofor, který samice sbírá svým pohlavním otvorem. U vlastního hmyzu dochází ke kopulaci, při které je spermatofor (vzácněji i sperma v tekuté formě) předáván přímo do těla samice. Normálně samec kopuluje se samicí do jejího pohlavního otvoru. Pouze ve výjimečných případech (např. u parazitů, kde vyčnívá z těla jen určitá část těla hostitele) dochází ke kopulaci do jiného místa na těle samice, popřípadě k penetraci tělní stěny na jakémkoliv místě těla samice. Tomuto jevu se říká **traumatická inseminace** (např. některé ploštice nebo zástupci parazitiockého řádu řásníků).

Paternitu (otcovství) si samci zajišťují mnoha způsoby. V některých případech osobně hlídají oplodněnou samičku a odhánějí všechny další samečky (vážky). U jiných druhů sameček vytváří po spáření jakousi zátku z přídatných pohlavních žláz, kterou ucpe pohlavní otvor samice, nebo v něm dokonce zalamuje špičku svého sklerotizovaného penisu.

V těle samice jsou spermie ukládány do spermatéky. Z tohoto orgánu si samice "odebírá" spermie k oplodnění vlastních vajíček. Zásoba spermií jí přitom často musí vystačit po celý zbytek života. Např. štěnice domácí (*Cimex lectularius*) se ihned po dospění jednou páří a potom kdykoliv se nasaje krve, dozraje jí jedna snůška vajíček, kterou oplodní a naklade.

Před vlastním pářením dochází k vyhledávání obou partnerů (zvukově - kobylky, opticky - světlušky a nejčastěji chemicky, pomocí feromonů - bekyně mniška, *Lymantria monacha*). Součástí páření je také často epigamní chování. Nejčastěji se objevuje ve formě svatebních tanců, vydávání typických zvuků, nebo např. předkládání "svatebního daru" (potravy).

2.8.2. Nepohlavní rozmnožování

Polyembryonie se vyskytuje u parazitických blanokřídlých ze skupiny chalcidek (Chalcidoidea) a řádu řásníků. Při tomto ději dochází k rozpadu časného stadia zárodku na několik embryí, která se dále vyvíjejí samostatně. Často ještě dochází k morfologické a funkční rozrůzněnosti takto vzniklých larev. Jedna z larev totiž může mít nápadně zvětšená kusadla a většinou i zarostlý ústní otvor. Jejím jediným úkolem je zlikvidovat v hostiteli všechny další potenciální parazity. Poté tato larva umírá a dále se vyvíjejí pouze její sourozenci.

2.8.3. Hermafroditismus

Příkladem hermafroditismu u hmyzu jsou termitofilní mouchy z čeledi Termitoxeniidae. U těchto much dozrávají nejprve samčí pohlavní buňky a po určitém čase samičí pohlavní buňky (proterandrický hermafroditismus). Většinou dochází u těchto much k oplození jiným jedincem. Příkladem hermafrodita, u kterého dochází k samoplození, je škodlivý tropický červec (*Icerya purchassi*).

2.8.4. Partenogeneze

Relativně často se u hmyzu setkáváme kromě amfimiktického rozmnožování také s partenogenezí. Vyvinula se nezávisle u mnoha skupin hmyzu.

Nejčastější je partenogeneze **arrhenotokní**, kdy se z neoplozených vajíček líhnou samice. Tato situace je známá např. u některých třásněnek, strašilek nebo nosatcovitých brouků (čeleď Curculionidae, rod *Ottiorhynchus*). U těchto druhů jsou samci velmi vzácní a u některých nejsou známí vůbec.

S partenogenezí **thelytokní** (z neoplozených vajíček se líhnou haploidní samci) se setkáváme pravidelně u některých blanokřídlých. Partenogeneze je také jedním z faktů, na jehož základě vysvětlujeme vznik eusociality tohoto hmyzu, jak si povíme v kapitole věnované sociálnímu hmyzu (kap. 2.8.7.).

Zvláštní formou partenogeneze je **paedogeneze**, což je partenogenetické rozmnožování larev. Pohlavně dospělé larvy produkují neoplozená vajíčka, ze kterých se líhnou diploidní samice. Paedogeneze se vyskytuje např. u dvoukřídlého hmyzu z čeledi bejlomorkovitých (Cecidomyiidae).

Rovněž partenogeneze jako součást **heterogonie** (střídání partenogenetických a bisexuálních generací) je u hmyzu dobře známa. Nejčastěji se s ní setkáváme u mšic (Aphidomorpha) a mnoha žlabatek z řádu blanokřídlých (čeleď Cynipidae).

HETEROGONIE U MŠIC (OBECNÉ SCHEMA)

Z oplozeného vajíčka vzniká tzv. **fundatrix** (zakladatelka), která se rozmnožuje partenogeneticky a dává vznik virginogenní generaci (generacím), která se rozmnožuje rovněž partenogeneticky. Poslední virginogenní generací jsou tzv. **sexupary**, které dávají partenogeneticky vznik bisexuální generaci = sexuales. **Sexuales** se normálně páří a oplozené samičky kladou vajíčka, ze kterých se líhnou nové fundatrix.
Celý cyklus může být navíc komplikován tím, že mšice mohou střídat hostitelské rostliny. Za primární hostitelskou rostlinu považujeme tu, na kterou sexuales kladou vajíčka a na které se objevuje fundatrix. Na sekundární hostitelskou rostlinu daný druh migruje.

2.8.5. Vejcorodost, vejcoživorodost, živorodost, kuklorodost

Jednoznačně nejčastější situací u hmyzu je **vejcorodost** (**oviparie**), kdy samice klade brzy po oplození žloutkem bohatá vajíčka a většina embryonálního vývoje probíhá mimo tělo matky.

Pokud se z vajíček líhnou za velmi krátkou dobu larvy, hovoříme o **vejcoživorodosti** (**ovoviviparie**). Vajíčka jsou zadržována ve vývodných cestách samičích pohlavních orgánů a prodělávají tam část zárodečného vývoje. Tento jev je u hmyzu poměrně častý. Příkladem mohou být: někteří červci z čeledi puklicovitých (Lecaniidae), některé štěnice (Cimicidae) a především mnoho zástupců z řádu dvoukřídlých - masařky (Sarcophagidae), kuklice (Tachinidae) a bzučivky (Calliphoridae)

U hmyzu se setkáváme také s **živorodostí** (**viviparie**). O živorodosti hovoříme tehdy, jestliže celý embryonální a část larválního vývoje probíhá uvnitř těla samice. Vajíčka těchto druhů jsou často chudá na žloutek a zárodky jsou vyživovány z těla samice. Většinou jsou zárodky vyživovány z epitelu ve vaječnících - některé mšice (Aphidomorpha) nebo mandelinky (Chrysomelidae). U některých druhů se ale vytváří i jakási nepravá placenta - parazitičtí škvoři (Arixeniidae), ploštice (Polyctenidae).

Speciálním případem živorodosti je vývoj např. u much bodalek (Glossinidae), známých jako moucha tse-tse. Jejich larvičky jsou v těle matky (v rozšířené vagině) vyživovány mléčným sekretem zvláštní přídatné žlázy. Larva je porozena v tak pokročilém stadiu vývoje, že se během několika hodin kuklí. Pokud proběhne celý larvální vývoj v těle samice a porozená larva se bez přijímání potravy téměř ihned kuklí, nazýváme tento typ živorodosti **kuklorodostí** (**pupiparie**). U nás se s tímto typem živorodosti setkáváme např. u parazitických dvoukřídlých - klošů.

2.8.6. Postembryonální vývoj

Po ukončení embryonálního vývoje se z vajíčka líhne larva. Procesu líhnutí se říká **eclose** a larvička si pomáhá různými způsoby (vaječné zuby, polykání vody, peristaltické pohyby), aby byla schopná dostat se z pevného vaječného obalu ven. Po vylíhnutí mají téměř všichni zástupci hmyzu plný počet tělních článků (**epimerní vývoj**). Pouze hmyzenky (podobně jako stonožky, mnohonožky, stonoženky a drobnušky) se rodí s menším počtem článků, které ji dorůstají až během larválního života (**anamerní vývoj**).

LARVY, NYMFY, GEÁDY A NAJÁDY

Pro nedospělá stadia hmyzu se v literatuře používá celá řada různých termínů. Při pozornějším studiu často zjistíme, že termíny jsou používány nepřesně a často si i odporují. Pokusíme si nyní vysvětlit některé nejčastější termíny.

Larva je univerzální pojem pro všechny typy nedospělých stadií hmyzu. Dříve byl tento termín používán hlavně pro hmyz s proměnou dokonalou, kde se larva nepodobá dospělému jedinci. V současnosti se stále více prosazuje používání termínu larva pro všechny skupiny hmyzu.

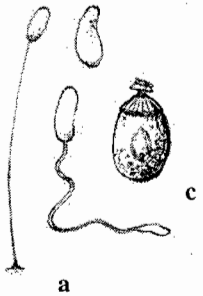
Nymfa je termín používaný pro nedospělá stadia hmyzu s proměnou nedokonalou. Nymfy jsou podobné dospělcům, od kterých se odlišují pouze nepřítomností plně vyvinutých křídel a nedozrálými gonádami.

Geády a **najády** představují zcela odlišný způsob dělení larev, a to podle prostředí, v němž larvy žijí. Vodní larvy se nazývají najády a suchozemské geády. V současnosti se od tohoto dělení upouští.

V praxi se navíc běžně používá ještě jeden způsob dělení larev hmyzu - dělení podle počtu nohou. Rozlišujeme larvy **apodní** (beznohé), **oligopodní** (mají pouze tři páry hrudních končetin) a larvy **polypodní** (kromě hrudních končetin mají vyvinuté ještě další nepravé končetiny na zadečku - nejčastěji panožky nebo tracheální žábra). Příklady různých typů larev můžete vidět společně s různými typy vajíček a kukel hmyzu na obrázku 25, 26 a 27.

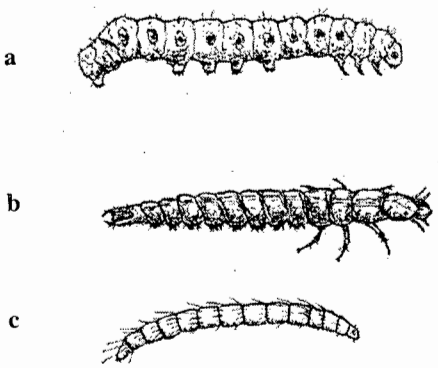
Larva se během svého života několikrát svléká, proces svlékání nazýváme **ekdyse**. Celý proces svlékání je poměrně složitý a skládá se z několika kroků: Nejprve se hypodermis (pokožka) oddálí od staré kutikuly. Tím vznikne prostor pro intenzivní tvorbu nových buněk. Produkuje se exuviální tekutina, která rozpouští vnitřní vrstvy staré kutikuly. Poté se vytváří nová kutikula (v této chvíli má jedinec dvě kutikuly!). Nakonec se stará kutikula svlékne. Svlečenou kutikulu nazýváme **exuvie** (svlečka). Celý proces je řízen hormonem **ekdysonem**.

Posledním svlékáním se larva mění v klidové stádium - kuklu (**pupa**) nebo přímo v dospělce (**imago**). Pokud je přítomno klidové stadium kukly, hovoříme o **proměně dokonalé**. V případě, že klidové stadium chybí, hovoříme o **proměně nedokonalé**.

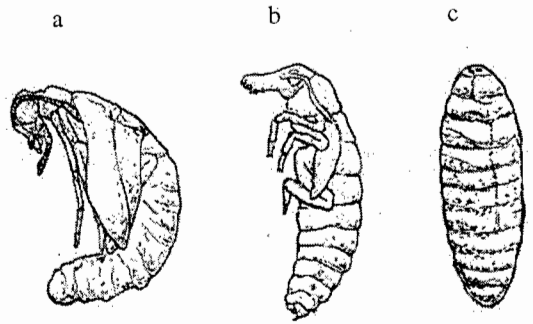


Obr. 25: vajíčka hmyzu
a - síťokřídlí, čeleď zlatoočkovití (Chysopidae); b blanokřídlí, čeleď (Apidae); c - blanokřídlí, čeleď žlabatkovití (Cynipidae); d - strašilky, čeleď pakobylkovití (Phasmatidae)

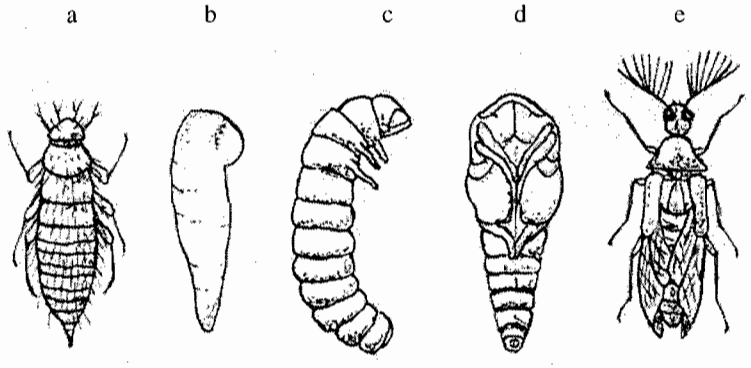
Speciálním typem proměny dokonalé je tzv. **nadproměna** (hypermetamorfóza). Vyskytuje se u některých parazitických brouků z čeledí majkovitých (Meloidae) a vějířníkovitých (Rhipiphoridae). Jednotlivé larvální instary těchto brouků jsou od sebe velmi odlišné. První larvální instar je pohyblivá invazní larva (triungulin). Tato larva čeká na rostlinách na hostitelský hmyz (nejčastěji blanokřídlý hmyz), kterého se chytí a nechá se jím odnést do jeho hnízda. V hnízdě se larva svléká a mění podobu - ztrácí končetiny. Během dalších instarů larvě končetiny opět dorůstají. Rozdíly v morfologii larev jsou dány odlišným způsobem života jednotlivých instarů (Obr. 28).



Obr. 26: larvy hmyzu
a – polypodní larva, motýli, b – oligopodní larva, brouci; c – apodní (beznohá) larva, blechy



Obr. 27: kukly hmyzu
a – kousavá kukla s pohyblivými kusadly, síťokřídlí, b – nekousavá kukla s volnými končetinami, brouci; c – puparium, dvoukřídlí



Obr. 28: hypermetamorfoza brouka z čeledi vějířníkovití (*Rhipiphoridae*)
a – invazní larva – triungulin, b – beznohá (apodní) larva, c – larva s nově vytvořenými končetinami, d – kukla, e – dospělý brouk - imago

Na základě způsobu života a morfologie nedospělých stadií rozděluje moderní entomologie hmyz podle postembryonálního vývoje na tři skupiny:

Palaeometabolie - hmyz s proměnou nedokonalou. Mezi larvami a imagy jsou jen nepodstatné vnější rozdíly. Existuje alespoň jedno svlékání v imaginálním instaru (v dospělosti). Zvláštním typem palaeometabolie je vývoj jepic. U jepic je mezi larvou a imagem přítomno ještě okřídlené stadium - **subimago**, které ještě nemá plně vyvinuté gonády.

Heterometabolie - hmyz s proměnou nedokonalou. Imaga jsou většinou alátní (okřídlená), u larev dochází k postupnému vývoji křídel a vnějších genitálií. Neexistuje žádné imaginální svlékání.

Holometabolie - hmyz s proměnou dokonalou. Mezi stadium larvy a dospělce je vloženo klidové stadium kukly, do něhož jsou soustředěny veškeré vývojové změny mezi larvami a imagy.

PŘEHLED ŘÁDŮ HMYZU PODLE TYPU POSTEMBRYONÁLNÍHO VÝVOJE
ANAMERNÍ VÝVOJ: **hmyzenky** (Protura)
EPIMERNÍ VÝVOJ:
PALAEOMETABOLIE: **chvostoskoci** (Collembola), **štětinovky** (Campodeina), **škvorovky** (Japygina), **chvostenky** (Archaeognatha), **rybenky** (Zygentoma), **jepice** (Ephemeroptera)
HETEROMETABOLIE: **vážky** (Odonata), **pošvatky** (Plecoptera), **snovatky** (Embioptera), **škvoři** (Dermaptera), **kudlanky** (Mantodea), **švábi** (Blattodea), **všekazi** (Isoptera), **cvrčkovci** (Grylloblatodea), **strašilky** (Phasmatodea), **kobylky** (Ensifera), **sarančata** (Caelifera), **drobnělky** (Zoraptera), **pisivky** (Psocoptera), **"vši"** (Phtiraptera), **třásněnky** (Thysanoptera), **křísi** (Auchenorrhyncha), **mery, molice, mšice a červci** (Sternorrhyncha), **ploštice** (Heteroptera)
HOLOMETABOLIE: **síťokřídlí** (Neuroptera), **střechatky** (Sialina & Corydalina), **dlouhošíjky** (Raphidioptera), **brouci** (Coleoptera), **blanokřídlí** (Hymenoptera), **srpice** (Mecoptera), **blechy** (Siphonaptera), **dvoukřídlí** (Diptera), **řásníci** (Strepsiptera), **chrostíci** (Trichoptera), **motýli** (Lepidoptera)

2.8.7. Sociální hmyz

Za společenské chování v širším slova smyslu lze považovat téměř jakékoliv interakce mezi jedinci v rámci jednoho druhu (např. psí smečka nebo lidská společnost). Tento typ společenského života se více či méně projevuje u všech živočichů. Někdy jej označujeme jako předspolečenský (**presociální**) způsob. Je to proto, abychom jej byli schopni odlišit od unikátního způsobu života některých skupin blanokřídlého hmyzu a termitů, který označujeme jako pravý společenský (**eusociální**).

Eusociální způsob života se vyvinul nezávisle u několika skupin hmyzu - mravenci, vosy, včely a čmeláci z řádu blanokřídlých (Hymenoptera) a u termitů z řádu všekazů (Isoptera). Hmyz ucházející se o přívlastek společenský musí splňovat tři základní podmínky:

1. Příslušníci jednoho hnízda musí spolupracovat při krmení a pečování o potomstvo.
2. Jedinci ve společenstvu se musí dělit na pohlavní a sterilní jedince (rozmnožuje se jen část komunity)
3. U pravého společenského hmyzu se musí nejméně dvě generace překrývat (neplodné dělnice pomáhají matce pečovat o mladší sourozence).

HAPLODIPLOIDNÍ URČENÍ POHLAVÍ – JEDEN Z DŮVODŮ VZNIKU EUSOCIALITY
O eusociálním hmyzu se soudí, že dospěl až na jeden z vrcholů vývoje v živočišné říši. Altruismus dělnic sociálního hmyzu se zdá na první pohled nelogický, neboť evoluční biologie nás učí, že organismy se snaží přenést co nejvíce vlastních genů do další generace. Sterilní dělnice se ale nerozmnožují, a tak své geny dále nešíří... Ve skutečnosti je opak pravdou. Abychom mohli tuto zdánlivou nelogičnost vysvětlit, musíme vycházet ze způsobu určení pohlaví eusociálního hmyzu.
Haplodiploidní určení pohlaví (blanokřídlí) znamená, že samci se líhnou z neoplozených haploidních vajíček, zatímco samice se líhnou z oplozených diploidních vajíček. U živočichů s diploidními samci i samicemi mají matky s potomstvem i potomstvo mezi sebou 50 % shodnost v genomu. U živočichů s haplodiploidním určením pohlaví tomu tak není. Matka má s potomstvem opět 50 % společných genů, ale její dcery (dělnice) mají 75 % společných genů (všechny mají stejnou genetickou sadu od otce). Pro takovou dělnici je proto evolučně výhodnější (bude více šířit vlastní geny), když pomůže své matce vychovávat vlastní sourozence, než když se bude sama rozmnožovat.

2.9. Svět parazitů

Takřka v každé větší taxonomické skupině bezobratlých živočichů nalezneme nějakého jejího příslušníka, který se přizpůsobil parazitickému způsobu života (však už také o mnohých šla řeč). Přesto však existují skupiny, pro něž je parazitismus jaksi typický, ba existují i živočišné kmeny výhradně parazitické. Způsob života vedl tyto živočichy k určitým morfologickým a fysiologickým adaptacím, které mají u všech zúčastněných systematických skupin obecný charakter. Zejména pak jde-li o tak zvané živočišné **endoparazity**, čili parazity žijící uvnitř těla živočichů. Hlavně o nich půjde v této kapitole řeč. Zvláště v oblasti rozmnožování mají tito parazité mnoho společného.

Přebývám-li totiž coby parazit v těle někoho jiného, musím vyřešit jednak problém, kde najít svého pohlavního partnera, jednak jak své potomky rozšířit po okolí a dát jim šanci, aby si mohli najít nové hostitele. Žít z generace na generaci stále v tom samém exempláři hostitele a nikdy ho neopouštět by totiž bylo velmi nevýhodné, protože každý hostitel jednou zahyne, a co pak?

Problém s vyhledáním partnera bývá řešen buď hermafroditismem, nebo osidlováním hostitele ve velikém množství, čímž se pravděpodobnost setkání s jedincem opačného pohlaví v těle hostitele značně zvýší. Jsou i druhy, kde samec se samicí žijí spojeni v trvalém tandemu, aby byl partner vždy po ruce.

Jednou z obecných vlastností endoparazitů je střídání různých vývojových stadií, která jsou často morfologicky velmi odlišná. Jejich vysoká specializace pro život uvnitř hostitelského organismu vede k tomu, že chtějí-li existovat mimo něj, musí tak činit ve formě nějakého stadia schopného snášet vnější nepříznivé a značně proměnlivé podmínky (např. aerobní prostředí, vysušení, zima apod.). Tímto stádiem mohou být třeba vajíčka, ale také specializované typy larev, přizpůsobené pro aktivní hledání nových hostitelů. To většinou nebývá ponecháno úplné náhodě a často se při něm hraje na chování hostitele. Nejrozšířenější je využívání potravních vztahů. V tomto případě musí být vývojové stadium, které je hostitelem požíráno (většinou je to vajíčko nebo cysta) velmi odolné vůči trávicímu prostředí v žaludku hostitele. Velmi častý je případ, kdy se parazit během svého životního cyklu vyskytuje kromě svého „hlavního" (definitivního) hostitele ještě v dalším druhu hostitelského živočicha. Takovému hostiteli říkáme mezihostitel a vyznačuje se tím, že v něm žijí nedospělá, pohlavně se nerozmnožující stadia parazita. Mezihostitelů může následovat i více za sebou.

Mezi jednotlivými hostitelskými organismy často bývá vztah predátora (dravce) a jeho kořisti. To výrazně zvyšuje pravděpodobnost, že se příslušné stadium parazita dostane tam, kam potřebuje, protože konzument svojí potravu většinou cíleně vyhledává. Hodně parazitů také během vývoje prodělává složitá putování po různých částech těla svého hostitele.

Dalším typickým rysem endoparazitů je obrovská množivost. Třebaže mají leckteré tělesné orgány a soustavy silně redukovány, dokonale je vždy vyvinuta soustava pohlavní. Zvláště samičí vaječníky mnohdy vyplňují většinu těla a produkují nesmírné množství vajíček. Toto pohlavní rozmnožování bývá též kombinováno s partenogenezí nebo s rozmnožováním nepohlavním, např. pučením (především v mezihostiteli), takže počet nových jedinců pocházejících z jednoho či dvou jedinců rodičovských dosahuje astronomických hodnot. Je to krásný příklad **r** strategie: Životní kariéra potomstva je velmi nejistá a tak je ho zplozeno co možná nejvíce a sází se na to, že alespoň zlomek z těch desetitisíců nalezne svého hostitele a přežije.

Následující text není v žádném případě výčtem všech důležitých parazitů, ale pouze průřezem hlavními parazitujícími skupinami živočichů a přehlídkou toho, co dovedou.

2.9.1. Parazitičtí ploštěnci (Plathelminthes)

Nejprve se zastavme u motolic (Trematoda), které se habitem dospělého jedince zase tolik nevzdálili od původních, volně žijících ploštěnců (ploštěnek). V dospělém stadiu parazitují v různých vnitřních orgánech obratlovců, mezihostitelem (nebo prvním z mezihostitelů, je-li jich více). Hostitelem je vždy nějaký měkkýš, nejčastěji plž. Většina motolic jsou hermafrodité. Z vajíček, která se dostávají z těla hostitele ven, se

líhne larva jménem **miracidium**, která bývá obrvená a pohyblivá (nejčastěji se líhne ve vodním či vlhkém prostředí). Její tělo je z velké části naplněno tak zvanými zárodečnými buňkami. Na rozdíl od dospělé motolice má miracidium jednoduché očko a aktivně vyhledává mezihostitele, čili nějaký konkrétní druh měkkýše, a v něm vytvoří vakovitou **sporocystu**. Zde přicházejí ke slovu zmíněné zárodečné buňky. Podobně jako z partenogenetických vajíček jiných živočichů, vyvíjí se z každé zárodečné buňky jedna larva další generace, **redie**. Ta už se o něco více, byť velmi vzdáleně, podobá dospělému ploštěnci, má např. ústní otvor a vakovité střevo. Proces partenogenetického rozmnožování se v nich znovu opakuje a vzniká tak buď další generace redií, nebo rovnou generace třetího typu larev, **cerkarie**. Ty mají tělo vejčitého tvaru a vzadu ocáskovitý přívěsek, takže vypadají jako jakýsi malý puleček. Jsou pohyblivé, opouštějí hostitele a volně plavou ve vodě. Jejich další osud se liší u jednotlivých druhů motolic. Někdy aktivně vyhledávají definitivního hostitele a pronikají do jeho těla, jindy se na příhodném místě zacystují, a čekají, až budou hostitelem pozřeni. Jsou ovšem motolice, jejichž cerkarie se nejprve musí dostat do těla druhého mezihostitele, v něm vytvoří stadium zvané **metacerkarie** a teprve při sežrání tohoto stádia definitivním hostitelem dosáhnou kýženého cíle své životní pouti a stávají se z nich dospělé motolice.

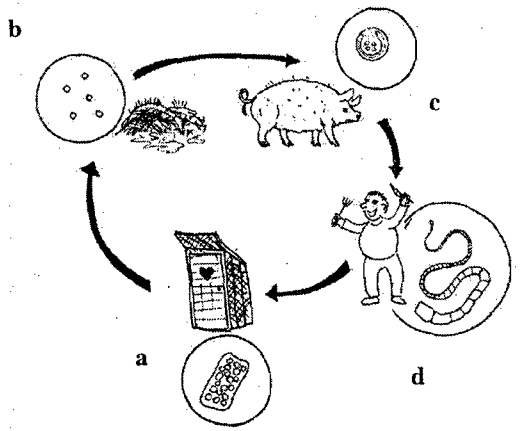
Typickým zástupcem motolic je motolice jaterní (*Fasciola hepatica*), která jako dospělá žije ve žlučových cestách jater přežvýkavců. Často napadá domácí zvířata (skot, ovce) a byla zjištěna i u člověka. Vývoj probíhá ve vodním plži bahnatce malé (*Lymnaea truncatula*). Cerkarie, opustivší bahnatku, se cystují na listech rostlin zvláště na vlhkých, zaplavovaných loukách a zde je při pastvě mohou pozřít jejich definitivní hostitelé. A naopak, s jejich trusem se tu do vody dostávají nová vajíčka.

Příkladem motolice se dvěma mezihostiteli je motolice kopinatá (*Dicrocoelium dendriticum*). Na rozdíl od mnoha jiných druhů je ve svém vývoji zela nezávislá na vodním prostředí. Miracidium zůstává ve vaječném obalu tak dlouho, dokud není vajíčko sežráno některým suchozemským plžem (možných mezihostitelských druhů je zde více), kde proběhne další vývoj. Cerkarie se dostávají z těla plže dýchacím otvorem, přičemž jsou obaleny plžovým hlenem. V tomto stavu ulpí na listech rostlin, kde je požírají mravenci, kteří jsou druhými mezihostiteli. Takovýto motolicí napadený mravenec upadá do zvláštního strnulého stavu a zůstává přichycen někde na rostlině, takže ho pak náhodně může spolknout býložravec. V jeho žlučovodu se pak metacerkarie mění na dospělou motolici.

Pozoruhodný způsob, jak napomoci vniknutí do hostitele, praktikuje motolice *Leucochloridium macrostomum*. Jako mezihostitel u ní funguje plž jantarka (*Succinea* sp.), ve kterém se ale vyvíjí jen do stadia sporocysty naplněné cerkariemi. Sporocysta vychlipuje dlouhé trubice, které zasahují až do tykadel jantarky. Takovéto tykadlo je pak několikanásobně zduřelé a jeho pokožkou prosvítají nápadné zelenavé barvy trubice sporocysty. Trubice se rytmicky natahuje a smršťuje, čímž upoutává pozornost ptáků, kteří tento útvar považují za housenku. s chutí ho uškubnou a sezobnou. Pohybová aktivita sporocysty je stimulována osvětlením - dochází k ní pouze ve světelné fázi dne, když intenzita záření překročí určitou hodnotu. V trávicí trubici dospělých ptáků nebo mláďat, která jsou pomyslnou housenkou nakrmena, pak motolice dokončí svůj vývoj.

Motolicí velmi nebezpečnou člověku je krevnička močová (*Schistosoma haematobium*), dříve též zvaná *Bilharzia*. Žije zvláště v teplých oblastech Asie a Afriky. V dospělosti sídlí v cévní soustavě člověka a onemocnění může končit i smrtelně. Nakladená vajíčka se dostávají s močí (a krví, která přitom s močí vytéká) ven z těla, do vody, kde vyhledávají vodní plže. Po ukončeném vývoji v plži se cerkarie aktivně zavrtávají do kůže koupajících se lidí a dostávají se opět do cévní soustavy. Krevnička močová je mezi motolicemi výjimkou v tom, že je odděleného pohlaví. Samec se samicí spolu žijí v trvalém spojení, i když nedochází k srůstu. Delší a tenčí samice je uchycena v podélné záhybu kratšího a tlustšího samce.

Skupina parazitických ploštěnců jednorodých (Monogenea) žije vždy jen na jednom hostiteli, jímž je většinou nějaký vodní obratlovec. Dospělí jedinci jsou hermafrodité. Z vajíček se líhnou obrvené larvy plavoucí volně ve vodě a vyhledávající si nového vhodného hostitele. Patří sem například různé rody žábrohlístů (*Dactylogyrus, Gyrodactylus*). Nejčastěji jde o ektoparazity žijící např. na rybích žábrách, ale jsou tu i entoparazité známí třeba z močového měchýře žab (*Polystoma integrerrimum*). Zajímavým živočichem je žábrohlíst dvojitý (*Diplozoon paradoxum*), u něhož spolu dva jedinci po spáření trvale křížem srůstají.



Obr. 29: zjednodušené schéma životního cyklu tasemnice
a – článek s vajíčky (v lidských výkalech); b – vajíčka, přetrvávající např. v hnojišti; c – boubel ve svalovině prasete; d - dospělá tasemnice v trávicím traktu člověka

Tasemnice (Cestoda) se svým vzezřením ze všech ploštěnců nejvíce vzdálily od volně žijících forem. Až na pár výjimek mají tělo článkované. Některé druhy mají článků jen malý počet, ale u jiných jde jejich množství do tisíců. Většinou jsou to hermafrodité a každý článek obsahuje kompletní sestavu samčích a samičích orgánů. Za hlavičkou vyspělých druhů tasemnic neustále dorůstají nové články, posouvají se do zadu, zvětšují se a postupně v nich dozrávají pohlavní orgány. K vnitřnímu oplození vajíček může docházet mezi dvěma jedinci navzájem, ale také mezi dvěma různě starými články téhož jedince. Pohlavní buňky totiž často dozrávají v různou dobu -

samčí jsou před samičími v časovém předstihu (tomu říkáme **proterandrie**). Koncové články jsou napěchovány oplozenými vajíčky a postupně od těla odpadávají. Dospělé tasemnice vesměs parazitují v trávicí trubici obratlovců a články s vajíčky vycházejí řitním otvorem ven. K dalšímu vývoji je vždy zapotřebí mezihostitele. Skupina tasemnic Cyclophyllidea má mezihostitele pouze jednoho, do něhož se vajíčka dostávají víceméně náhodně při pozření potravy potřísněné trusem hostitele. V trávicí soustavě mezihostitele se z vajíček líhnou larvy, které se skrze střevní stěnu dostávají do různých dalších orgánů a zde vytvářejí klidové stadium - **larvocystu** neboli **boubel.** Do definitivního hostitele se dostane opět potravní cestou sežráním mezihostitele (obr. 30). Jak je vidno, definitivním hostitelem bývá většinou masožravec, mezihostitelem bývají častěji býložravci. Člověk jakožto všežravec může ovšem zastávat obě tyto funkce, záleží na druhu tasemnice. Pro tasemnici bezbrannou (*Taeniarhynchus saginatus*) je člověk definitivním hostitelem, mezihostitelem bývá kráva, z jejíhož špatně uvařeného „boubelatého" masa se lze nakazit. Naopak měchožil zhoubný (*Echinococcus granulosus*) cizopasí jako dospělý ve střevě psů i jiných šelem a člověk se může stát mezihostitelem velikých cyst, v nichž vzniká vnitřním pučením množství mladých hlaviček budoucích tasemnic. Toto onemocnění je rozšířeno hlavně v jižnějších krajích (např. v některých oblastech Středozemí) a může být pro člověka i smrtelné.

Zástupcem velké skupiny tasemnic Psepseudophyllidea, je škulovec široký (*Diphyllobothrium latum*), jehož definitivními hostiteli jsou rybožraví obratlovci a tedy i člověk. Tyto tasemnice potřebují ke svému vývoji dva mezihostitele. U škulovce je tím prvním vodní korýš buchanka (*Cyclops* sp.). Trus hostitele s vajíčky se tedy musí dostat do vody. Tam se z vajíčka vylíhne larva, kterou může buchanka sežrat. V ní vzniká další larvální stadium (procerkoid), které se spolu s buchankou dostane opět potravní cestou do trávicího traktu ryby, tam proleze do svaloviny a mění se na stadium označované jako plerocerkoid. Do definitivního hostitele se dostává při konzumaci napadené ryby.

2.9.2. Parazitičtí hlísti

Na rozdíl o ploštěnců jsou to v naprosté většině gonochoristé. Jejich vývoj nebývá tak komplikovaný, jako u parazitických ploštěnců, i hostitel jim často stačí jeden. To je třeba případ známé škrkavky dětské (*Ascaris lumbricoides*), která jako dospělá cizopasí v tenkém střevě lidí. Odtud se spolu s výkaly dostanou ven z těla vajíčka. Ta může člověk spolu s potravou (neumytou zeleninou) opět pozřít. Tehdy se z vajíček vylíhnou larvy, které ale v trávicím traktu dlouho nezůstávají. Skrze střevní stěnu se provrtávají do cév, krevním oběhem se dostávají do jemných plicních kapilár a tam se nějakou dobu dále vyvíjejí. Pak prorazí stěnu plicního sklípku a spolu s vykašlaným hlenem se přes nosohltan dostávají opět do trávicího traktu a putují znovu do tenkého střeva. Tentokrát už tam zůstanou, dospívají a páří se. Samečkové brzy hynou, ale oplozené samičky se činí a za život může každá naklást milióny vajíček.

Roup dětský (*Enterobius vermicularis*), který žije v lidském tlustém střevě, má cestu vývoje jednodušší. Nepodniká anabázi přes krevní oběh, larvy vylíhlé z pozřených vajíček se dále vyvíjejí přímo v trávicím traktu. Dospělé oplozené samičky kladou vajíčka v nejbližším okolí jeho řitního otvoru, což způsobuje značné svědění, hostitel se škrábe a ulpí-li mu vajíčka na rukou, může se jimi opět infikovat.

Podobně jako škrkavka využívá krevní oběh k cestování tělem hostitele i jiný lidský střevní parazit, měchovec americký (*Necator americanus*). Ten je ovšem daleko nebezpečnější, nežli škrkavka, protože se živí krví. Ve střevní stěně prokusuje cévy. Larvy tohoto parazita se z vajíček líhnou už venku, ve vlhké zemi a do lidského organismu se dostávají aktivně zavrtáváním do kůže. Další cesta přes plíce až do střeva je podobná jako u škrkavky.

Příkladem hlísta, který střídá dva hostitele, je vlasovec medinský (*Dracunculus medinensis*). Larvy, které se dostávají do vody, může jako potravu sežrat buchanka. Když jí spolu s vodou vypije člověk, larvy se jeho střevní stěnou provrtají do vazivových tkání, tam dospívají a páří se. Sameči hynou a samičky se usazují v podkožním vazivu, kde vytváří charakteristické útvary známé pod různými jmény, např. alebské boule. Vývoj vajíček probíhá v těle samice. Vstoupí-li pak hostitel do vody, samice vystrčí přední konec těla z boule ven a vypouští jím larvy. (V tento okamžik lze samici uchopit a začít ji z hostitele vytahovat. Musí se to ovšem umět a zvládnutí tohoto úkonu bylo ceněnou dovedností starověkých lékařů.)

Nebezpečným parazitem v tropických oblastech je vlasovec mízní (*Wuchereria bancrofti*). Dospělci tohoto druhu sídlí v lidských mízních uzlinách a mohou způsobit i jejich ucpání. Vznikají tím veliké otoky, které vstoupily do lékařských knih pod jménem elefantiáza. Přenašeči jsou komáři, do nichž se larvičky vlasovce dostanou z lidské krve při sání. Po kratším vývoji se pak stejnou cestou dostávají zpět do lidského organismu.

Svalovec stočený (*Trichinella spiralis*) sice prodělává celý vývoj v těle jednoho živočicha, ale aby se mohl dále šířit, musí jeho hostitele někdo sežrat. A protože pravidelně kanibalských živočichů mnoho není, využívá jako hostitele většinou všežravce. Ti se mohou požírat navzájem, třebas i mrchožravým způsobem (třeba prase nebo potkan). Vzácně se vyskytuje také u člověka. Jeho larvy se vyvíjí ve svalech a mohou způsobovat těžké záněty bránice, mezižeberních svalů i srdce, které nezřídka končí i smrtelně.

Co parazité dokážou ve snaze přivést na svět co nejvíce potomstva vidíme na příkladu bachorovky čmeláčí (*Sphaerularia bombi*), cizopasící v tělní dutině čmeláků. Tělo dospělé samičky (dlouhé asi 1 mm) je jen nepatrným přívěskem své pochvy, která z něj jako vak vyhřezává, je plná vajíček a dorůstá i dvoucentimetrové délky. Zmínit je třeba i srostlici trvalou (*Syngamus trachea*), která žije v průdušnici ptáků. Sameček a samička tohoto druhu spolu navzájem srůstají do tvaru písmene Y a takto zůstávají po celý život.

2.9.3. Výhradně parazitické kmeny živočichů

Pouze parazity najdeme v kmeni **vrtejšů** (Acantocephales). Jejich mezihostitelé jsou korýši nebo hmyz, dospělí jedinci žijí ve střevě suchozemských i vodních obratlovců. (Jeden druh žijící v úhoři byl starověkým učencem Aristotelem považován za partenogeneticky vznikající úhoří larvy). Vajíčka vrtejšů se dostávají z těla hostitele ven řitním otvorem a pak je musí pozřít mezihostitel. Larvy vylíhlé z vajíček se skrze stěnu trávicího traktu mezihostitele dostanou do jeho tělní dutiny, zde se encystují (zapouzdří) a dále se vyvíjejí do podoby blízké dospělému vrtejši. Pohlavně ale dospívají až v trávicí soustavě definitivního hostitele, který předtím parazitovaného mezihostitele pozře. Vrtejši jsou odděleného pohlaví. Samec je vybaven zvláštními, tzv. cementovými žlázami, jejichž sekretem po kopulaci zalepuje samičí pohlavní

vývody. Samičí vaječníky se během svého vývoje postupně rozpadají, shluky vajíček plavou volně v tělní dutině samice a většinu jejího těla vyplňují.Po oplození mění vajíčka tvar, stávají se štíhlejšími a jedině pak projdou samičím pohlavním otvorem ven.

Výhradně parazitický je také podivný kmen **jazyčnatek** (Linguatulida). Jsou to zřejmě příbuzní členovců, ale parazitický způsob života je natolik pozměnil, že by se daly splést s tasemnicemi. Jako dospělé parazitují v dýchací soustavě obratlovců. Snesená vajíčka se odtud dostávají ven z těla vykýcháním a pak mohou být pozřena mezihostitelem. V jeho trávicím traktu se z vajíček vylíhnou larvy, které se přeci jen velmi vzdáleně členovcům podobají. Prokoušou se do tělní dutiny a usazují se na různých orgánech, kde se dále vyvíjejí přes další dvě stadia. Po pozření mezihostitele definitivním hostitelem se dávají na pochod hostitelovou trávicí soustavou směrem zpět a nosohltanem se dostanou na své definitivní působiště. Teprve zde, v těle hostitele, pohlavně dospívají. Jsou to gonochoristé. Příkladem je jazyčnatka tasemnicová (*Linguatula serrata*), která žije v dospělosti v nosních dutinách psovitých šelem, mezihostitel je např. králík nebo zajíc. Mezihostitelem (a velmi vzácně i hostitelem) však může být i člověk.

Zajímavým parazitickým kmenem jsou také **strunovci** (Nematomorpha), řazení dříve mezi hlísty. Jsou to parazité hmyzu. Mnohé larvy strunovců mají rypáčkovitý výběžek (introvert), kterým se do napadeného hmyzu provrtává. Dospělec potom z již umírajícího hostitele vylézá a žije volně ve vodě - to je u parazitů jev poměrně řídký. Dospělý jedinec vůbec nepřijímá potravu a není u něho vyvinuta ani dýchací a cévní soustava. Zástupcem tohoto kmene je např. strunovec vodní (*Gordius aquaticus*).

2.10. Strunatci: všechno začíná ve vodě

Strunatci, stejně jako naprostá většina ostatních živočišných kmenů, mají svůj původ ve vodních formách. Vodnímu způsobu života je od počátku přizpůsobeno i jejich rozmnožování, teprve vývojově nejpokročilejší skupina blanatých obratlovců (Amniota) se od závislosti na vodním prostředí zcela oprostila. Až na výjimky (2.10.1.) se strunatci rozmnožují vždy pohlavně.

2.10.1. Nejstarobylejší skupiny strunatců - pláštěnci a kopinatci

Pláštěnci (Tunicata) jsou primitivní skupinou strunatců žijící výhradně v moři. Jsou to živočichové věru podivní a někteří z nich se způsobem svého života podobají spíš nějakým žahavcům, nežli strunatcům. I přes poměrně složitou vnitřní stavbu těla jim nedělá vůbec žádný problém nepohlavní rozmnožování. To se děje pučením, nejcharakterističtějším je tvoření pupenů na **stolonech**, tělních výběžcích, do kterých zasahují nezbytně nutné orgánové soustavy a na kterých mladý jedinec vyrůstá. Nově vzniklí jedinci běžně zůstávají s rodičovskými srostlí a mohou s nimi mít i některé společné orgány (třeba kloakální otvor). Pláštěnci se ovšem rozmnožují i pohlavně - jsou to většinou hermafroditi. Z oplozeného vajíčka se líhne larva, která se jediná trochu podobá obecné představě strunatce (má tvar jakéhosi pulečka).

Sumky (Ascidiacea) žijí přisedle, mají soudečkovitý tvar těla a běžně se množí pučením za vzniku nových dospělých jedinců. Kromě toho se rozmnožují i pohlavně a tehdy vzniká zmíněná pohyblivá larva, která brzy přisedá a metamorfuje. Jiná skupina pláštěnců, salpy (Thaliacea), má nepohlavní rozmnožování dokonce jako nezbytnou

součást životního cyklu (obr. 30). Střídají se při něm nepohlavně se množící jedinci **oozoidi** s jedinci množícími se pohlavně, obecně nazývanými **blastozoidi**. Cykly mohou být dost složité a jejich konkrétní podoba se u jednotlivých skupin salp liší. Pro ukázku si popíšeme cyklus skupiny salp kruhosvalých (Cyclomyaria). Jejich koloběh života je opravdu fascinující, zvlášť když vezmeme v úvahu, že jde o blízké příbuzné obratlovců. Larvě vylíhlé z vajíčka brzy zaniká ocásek a mění se v soudkovitého **oozoida**, který je základem budoucí kolonie. Oozoid má na břišní straně speciální pupenotvorný orgán (stolo prolifer). Odtud se čerstvé pupeny přesouvají na konec hřbetní části oozoida, kde vyrůstá jakási dlouhá ostruha (stolo dorsalis), která funguje jako nosič pupenů Pupeny jsou na stolo dorsalis přirostlí ve třech rovnoběžných řadách (dvou postranních a jedné hřbetní) a jak jich přibývá, stolo dorsalis se stále prodlužuje a slouží i pro rozvod živin po kolonii. Oozoidu totiž za krátký čas zanikají mnohé životně důležité orgány jako žábry a trávicí trakt a není schopen samostatné výživy. Tu obstarávají dvě postranní řady pupenů, kterým se proto říká **gasterozoidi** a mají redukovanou pro změnu svalovinu (a i jiná ústrojí). Horní řada pupenů, kterým se říká **phorozoidi**, dále pučí a dává vznik třetí generaci, **gonozoidům**, kteří mají na rozdíl od všech předchozích gonády a rozmnožují se pohlavně. Takováhle "dělba práce" trochu připomíná situaci u koloniálního láčkovce trubýše (viz kapitola 2.7.2) Třetí skupina pláštěnců, vršenky (Copelata), se rozmnožuje jen pohlavně.

Obr. 30: stavba kolonie kruhosvalé salpy (*Doliolum* sp.)

bíle - oozoid, šrafovaně - gasterozoidi, tečkovaně - phorozoidi, černě - gonozoidi, šipka označuje směr pohybu pupenů

O kopinatci plžovitém (*Branchiostoma lanceolatum*) z podkmene **kopinatců** (Cephalochordata) lze říci, že patří spolu s bakterií *Escherichia coli*, mouchou octomilkou, myší a člověkem k anatomicky a fyziologicky nejprozkoumanějším organismům. Není divu, kopinatec je ze všech recentních zvířat nejbližší hypotetickému prapředku všech strunatců. Jeho starobylost se projevuje i ve stavbě pohlavního ústrojí. Gonády kopinatce jsou věrné jeho tělní segmentaci, která je pozůstatkem článkovaného těla předků strunatců (u obratlovců jsou její nejnápadnější připomínkou obratle a žebra). Kopinatec má celkem 26 párů vaječníků nebo varlat - je gonochorický, ale bez sexuálního dimorfismu. Starobylost kopinatců se projevuje i v tom, že pohlavní orgány nemají své vlastní vývody. Gamety opouštějí gonády prasknutím jejich stěny, dostávají se do obžaberního prostoru (specifického to útvaru pláštěnců a kopinatců) a odtud spolu s proudící vodou vyvrhovacím otvorem, atrioporem, ven. Samčí a samičí buňky se tedy setkávají až mimo tělo samice. Z vajíčka se líhne planktonní larva, která je obrvená, má už několik tělních článků a za 2 - 3 měsíce metamorfuje.

2.10.2. Kruhoústí (Cyclostomida)

Ne každý obratlovec žijící trvale ve vodě a vybavený žábrami a ploutvemi je ryba. Zastavíme se nejprve u mihulí (Petromyzoniformes), které jsou zástupci třídy **kruhoústých** (Cyclostomida). Kromě různých znaků patrných na dospělém zvířeti (ústa bez čelistí, žádné párové ploutve, žádné skřele) je to i rozmnožování, které poukazuje na to, že máme co do činění s obratlovcem opravdu prastarého původu. Podobně jako u kopinatců, i u mihulí se zralé gamety dostávají do tělní dutiny prasknutím stěny gonády (ta je nepárová a má tvar protáhlého vaku). Jistý pokrok je ale v tom, že mihule již mají vyvinuty krátké genitální kanálky, kterými se vajíčka a spermie dostávají do močovodu a odtud ven z těla. Mihule jsou gonochoristé se slabě vyvinutým sexuálním dimorfismem. Oplození je většinou vnější. Postembryonální vývoj mihulí jde přes larvu, která se jmenuje **minoha** a v mnoha anatomických znacích nezapře podobnost s kopinatcem. I zevně je dost odlišná od dospělé mihule - např. oči má překryté kůží. Ani je nepotřebuje, protože žije zahrabána v písčitém či bahnitém dně a živí se filtrací drobného organického materiálu. Když jí vyrýpneme z jejího prostředí, plave rychlým úhořovitým pohybem a snaží se co nejrychleji zase zavrtat. Vzhledem k několikaleté délce života minohy je její proměna v dospělou mihuli poměrně rychlá (trvá několik týdnů).

Některé mihule, např. mihule potoční (*Lampetra planeri*), žijí v dospělosti velmi krátce a vůbec nepřijímají potravu, což je jinak u obratlovců věc nevídaná. Páření absolvují jen jedinkrát za život a brzy po tom hynou. Ale některé jiné druhy, jako mihule mořská (*Petromyzon marinus*) žijí v dospělosti déle, rozmnožují se i vícekrát za život a živí se masem ryb, na nichž jsou přisáty. Sliznatky (Myxini), příbuzné mihulí, živící se na mrtvých rybách, mají na rozdíl od nich přímý vývoj a mohou to být hermafroditi.

Paryby (Chondrichthyes) jsou další starobylou třídou obratlovců, která má s rybami společné jen to, že žije ve vodě. Ve spoustě věcí si šly (vlastně plavaly) svojí vlastní cestou a týká se to i jejich rozmnožování - v tomto ohledu jsou to obratlovci velmi pokročilí. Ve srovnání s rybami kladou paryby poměrně malé množství vajíček, která jsou zato velká, velmi bohatá žloutkem a opatřená pevným rohovinovým pouzdrem (sekundární vaječný obal, kap. 2.6.5.). To má někdy i různé výrůstky, které fungují jako kotvičky a udržují vykladené vajíčko na místě (mořská voda je v neustálém pohybu, obr. 31). Prázdná pouzdra některých druhů se často dají najít na mořském pobřeží, kam bývají vyvržena příbojem.

Obr. 31: vajíčko rejnoka (*Raja* sp.)

Pevný obal vajíčka ale vyžaduje vnitřní oplození. K tomu účelu mívají samci paryb uzpůsobené vnitřní okraje břišních ploutví, kterými při páření předávají samicím do kloaky sperma. Oplozená vajíčka se pak obalí pevnou schránkou při průchodu vývodními cestami samičího pohlavního ústrojí. Známe ale i živorodé druhy paryb s pravou, nefalšovanou živorodostí, kdy jsou embrya vyživována prostřednictvím krevního oběhu samice. Děje se to většinou tak, že vajíčko s vyvíjejícím se embryem dočasně přiroste ke stěně vejcovodu, odkud je cévami vyživováno. Říká se tomu **žloutková placentace** a je to ukázkou, že živorodost u savců není nic nového pod Sluncem.

2.10.3. Ryby (Pisces)

Rybí vajíčka (jikry) jsou ve srovnání s vajíčky paryb velmi malá, jsou však vzhledem ke svým rozměrům bohatá žloutkem. Velikost vajíček je kompenzována počtem - v jedné snůšce může být i několik miliónů jiker. Také samci obvykle produkují obrovské množství spermií (rybímu spermatu se říká mlíčí). Ryby mají párové gonády, jejichž vývody jsou odděleny od močových cest a ústí na urogenitální papile mezi řitním a močovým otvorem. Vejcovody mohou někdy druhotně chybět (hlavně u ryb rozmnožujících se jedinkrát za život - např. u úhoře, jikry se pak dostávají do tělní dutiny a teprve potom ven). Pohlavní orgány mnoha ryb zabírají velkou část z tělní dutiny a v období před rozmnožováním jsou ryby jejich produkty doslova napěchovány.

U ryb jsou si často obě pohlaví navenek k nerozeznání podobná a poznají se (často i jeden druhého navzájem) jen podle chování (známe to například u vánočních kaprů - co je jikrnačka a co mlíčňák zjistíme až po vykuchání). Naproti tomu u některých ryb nalézáme dost výrazný sexuální dimorfismus - jmenujme akvarijní ryby bojovnici pestrou (*Betta splendens*) nebo gupku paví očko (*Poecilia reticulata*). Dokonce existují ryby se sexuálním dimorfismem natolik extrémním, že nemá mezi obratlovci obdoby a snese srovnání jen s dimorfismem některých bezobratlých. Těmito extrémisty jsou některé hlubokomořské ryby z řádu ďasů (Lophiiformes), jejichž samečkové jsou velmi maličcí a žijí parazitickým způsobem na samici. V některých případech dokonce samečkové se samicí srůstají (!), atrofuje jim trávicí soustava a jsou pak pouhými přívěsky na těle samice.

Na určení pohlaví u ryb se může někdy výrazně podílet vliv prostředí. Např. u úhoře říčního (*Anguilla anguilla*) hraje roli to, zda se zvíře vyvíjí ve sladké nebo ve slané vodě (viz box "Cesta tam a zase zpátky"). Větší a silnější jedinci, kteří plavou proti proudu řek do vnitrozemí dorůstají v samice, kdežto menší a slabší, kteří zůstávají v ústí řek, se mění v samce.

V době rozmnožování dochází u některých druhů ryb k výrazným tělesným a fyziologickým změnám. Někdy se na pokožce objevuje tzv. třecí vyrážka, jindy dochází ke změně její barvy, samcům lososů se v době tření zakřivuje spodní čelist atp.

Rybí rozmnožování bývá sezónní záležitostí a ryby se k němu často shromažďují ve velkém množství. Místa rybího rozmnožování se jmenují trdliště. Oplození je u ryb nejčastěji vnější. Nedochází tedy k vlastnímu páření, ale pouze k tělesnému kontaktu zvanému tření, kdy samice vypouštějí jikry a samci mlíčí - spermie si musí najít cestu k vajíčkům samy. Rybí spermie mají podobný tvar jako spermie vyšších obratlovců a schopnosti pohybu nabývají až ve vodě. Jejich pohyblivost trvá velice krátce (sekundy až minuty). Proto se nejen samčích, ale i samičích buněk produkuje tolik - většina jich přijde nazmar.

Jsou ale i ryby vejcoživorodé, u kterých je vnitřní oplození a tedy i páření nezbytné. Tehdy mají samci ke kopulaci upravenou řitní ploutev na pářicí orgán (gonopodium), pomocí kterého vpravují sperma do těla samice. To je případ známých "živorodek" (Poeciliidae), mezi které patří již zmíněná gupka paví očko nebo mečovka (*Xiphophorus helleri*).

U ryb se vyskytuje jak polyandrie (několik samců oplozuje jikry jedné samice), tak polygamie (jeden samec oplodní jikry více samic). Známe ale i ryby

párové. U některých mořských, zvláště korálových ryb se vyskytují i páry trvalejšího charakteru a složité sociální chování.

Ryby kladou jikry často jen volně do vody, ale někdy si pro své snůšky vyhledávají vysoce specializovaná místa. Hořavka duhová (*Rhodeus sericeus*) klade své jikry do plášťové dutiny škeblí. Samička má k tomu uzpůsobené dlouhé tenké kladélko. To už je vlastně nejjednodušším případem péče o potomstvo. Ta je u některých rybích skupin poměrně rozšířená a obstarává ji zpravidla samec. Mnoho ryb staví pro vývin jiker hnízda. To dělají třeba akvarijní ryby "labyrintky", jako jsou rájovci nebo čichavci. Hnízdo rájovce (*Macropodus opercularis*) je tvořeno z pěnových bublin pod hladinou. Z našich ryb staví hnízdo (z materiálu na dně) sameček koljušky tříostné (*Gasterosteus aculeatus*) a ostražitě si ho hlídá. Jsou ale i ryby, které nosí nakladené jikry s sebou a dokonce i po určitý čas ochraňují vylíhlá mláďata. Sameček mořského koníčka (*Hippocampus hippocampus*) má na břiše speciální vak, ve kterém jikry přechovává a po vylíhnutí je pak obklopen hejnem malých koníčků.

Rozvinutou péči o potomstvo mají ryby čeledi Cichlidae. Tlamovci (např. *Haplochromis* sp.) dokonce nosí jikry v ústech, a to s takovou šikovností, že je nespolknou (po tu dobu nežerou). Ryby, které o své potomstvo pečují, nemívají tak astronomické počty jiker, např. koljuška jich má 300 - 500, některé mořské ryby kolem 30.

Rychlost vývoje jiker je značně ovlivňována teplotou vody. V důsledku malých rozměrů vajíček jsou i čerstvě vylíhlé (vykulené) mladé ryby (potěr) velice malé a často nedokonale vyvinuté. Zpravidla jsou nejprve vyživovány prostřednictvím žloutkového váčku, který si ještě nějakou dobu po vylíhnutí s sebou nesou. Pozdější stadium se nazývá plůdek - ten už normálně přijímá potravu. Někdy je charakterizován silnější proměnou, tehdy mluvíme o larvách a nepřímém vývoji (např. u úhořů, viz následující box). Jiným případem jsou larvy platýzů (Pleuronectiformes), které jsou normálně bilaterálně souměrné a teprve při proměně se stávají asymetrickými (např. přesun pravého oka nalevo).

Některé druhy ryb se rozmnožují jen jedinkrát za život a provádějí neuvěřitelně dlouhé, až několika tisícikilometrové migrace na svá trdliště, která se mohou nacházet i ve zcela jiném typu vody, než v jakém ryba tráví většinu svého života (některé mořské ryby se třou v řekách a naopak některé říční v moři). V současné době však rybám brání v migraci četné přehrady, takže velká část sladkovodní populace tažných druhů je dnes představována vysazenými jedinci. V poslední době také dochází k výstavbě "rybích přechodů", jakýchsi kaskádovitých průplavů, kterými ryby mohou převýšení přehradní hráze překonávat.

CESTA TAM A ZASE ZPÁTKY

Úhoř říční, po většinu života sladkovodní a běžný v našich vodách, se tře ve slané vodě v dalekém Sargasovém moři. Úhoř má nepřímý vývoj a jeho larvy (nazývané "monté") se dospělým rybám vůbec nepodobají, spíš by se daly splést s nějakým starobylým předkem strunatců. Byly dokonce původně popsány jako zvláštní živočišný druh. Larvy se pak vydávají na dlouhou pouť k evropským břehům, přičemž využívají jako efektní dopravní prostředek sílu Golfského proudu. Cestou se vyvíjejí, takže do Evropy už doplavou skuteční malí úhoři. Zde pak dochází k pohlavní separaci: samečkové zůstávají v brakické vodě říčních ústí, kdežto samičky pokračují dále proti proudu a dostávají se i do hlubokého vnitrozemí. Tělesně i pohlavně dospělí úhoři se pak opět vracejí zpět a putují napříč Atlantským oceánem až do míst svého narození, kde pak dají život nové generaci a sami hynou.

Opačným případem tahů jsou různé druhy lososů. Losos je rybou po většinu života mořskou, ale rozmnožuje se ve vodě sladké, a to v horních peřejnatých tocích severoamerických a euroasijských řek. Masové tahy lososů na trdliště (místa tření) jsou vždy bohatou rybářskou žní (nejen lidí, ale i medvědů, orlů a jiných masožravců) a jsou často opěvovány (příznivci trampingu jistě znají Píseň severu "...když táhne bílý losos peřejí ..."). Po masovém vytření následuje masový exitus, takže v řece pak plavou hromady mrtvých lososích těl, což je opět vítanou potravní příležitostí pro spoustu jiných živočichů. Podobně jako úhořům, i lososům dnes brání v tazích přehrady a navíc také znečištění řek. Ještě v historické době táhli lososi i u nás a jak se můžeme dočíst v kronikách, ve středověku býval losos v Labi běžnou rybou.

2.10.4. Obojživelníci (Amphibia)

Z vody na souš

Obojživelníci (Amphibia) jsou prvními obratlovci, kteří se vydali cestou suchozemského života. Ale jak už napovídá jejich jméno, ve větší či menší míře pro svůj život vodní prostředí stále potřebují. Kromě potřeby vlhkosti (kůže většiny obojživelníků nesnese vyschnutí) je voda pro většinu obojživelníků nezbytná jako prostředí pro vývoj vajíček, která by mimo vodu velmi rychle vyschla - jedinou vnější ochranou je jim rosolovitá hmota (je to sekundární vaječný obal, vznikající ve vývodu samičích pohlavních orgánů). Ne všichni obojživelníci ale žijí poblíž vody a někteří dokonce ani ve zvlášť vlhkém prostředí - známe i polopouštní druhy žab. Ale většina obojživelníků se do vody, alespoň na čas v době rozmnožování, pravidelně vrací.

Obojživelníci jsou odděleného pohlaví (velmi vzácně je přítomen sukcesivní hermafroditismus, kap. 2.6.2.). Sexuální dimorfismus nebývá příliš výrazný (projevuje se např. v odlišné velikosti), vzácněji je i nápadnější (hřebeny samců čolků). Doba rozmnožování obojživelníků je silně svázána se střídáním ročních období a většinou k němu dochází v nejvodnatější fázi roku (v našich podmínkách na jaře). Oplození je buď vnější (téměř všechny žáby), nebo vnitřní (většina ocasatých). U žab je běžné, že se samec přidržuje na hřbetě samice po řadu dní před kladením vajíček a vypouštěním spermatu. Při vnitřním oplození může docházet ke skutečné kopulaci, jakou známe např. u mloka skvrnitého (*Salamandra salamandra*), často však samice sbírá svojí kloakou spermatofor, který samec odkládá na dno (např. čolek). Tomuto aktu často předcházejí různé svatební hry a tance. Většina

obojživelníků klade vajíčka, ale známe u nich i vejcoživorodost (např. právě zmíněný mlok skvrnitý) a živorodost (např. mlok černý - *Salamandra atra*).

Larvy obojživelníků vykazují spoustu znaků vývojově starších obratlovců (beznohost, žábry, postranní čára). Jsou zcela vázány na vodu a mohou přijímat zcela jinou potravou, než dospělá zvířata (pulci žab se živí řasami). Proměna je zvláště u žab dost komplikovaná, larvy během ní procházejí několika fázemi. Ihned po vylíhnutí mají tělo ještě velmi nedokonale vyvinuto a jsou vyživovány ze zásob vaječného žloutku. Pak jim dorůstá ocas, otevírají se žaberní štěrbiny, stávají se čile pohyblivými a začínají přijímat potravu. Později zanikají vnější žábry a místo nich se vyvíjejí žábry vnitřní - s tím souvisí i přestavba některých dalších částí těla; u larev ocasatých zanikají vnější žábry až na konci larválního vývoje. Nakonec dorůstají končetiny (u žab nejprve zadní, u ocasatých přední), zaniká ocas a vyvíjejí se plíce. Tehdy dochází k dalším tělesným reorganizacím, zvláště v cévní soustavě.

NEOTENIE U OBOJŽIVELNÍKŮ

S neotenií (kap. 2.6.6.) se setkáváme u některých obojživelníků ocasatých. Při tomto jevu si i pohlavně dospělý, rozmnožující se jedinec zachovává trvale vodní způsob života a vzhled larvy. Má žábry, ploutevní lem a také celkovým tvarem těla se velmi podobá larvám mloků a čolků. Asi nejznámějším případem je axolotl mexický (*Ambystoma mexicana*), který je ve své neotenické formě často chován v evropských akváriích. V přírodě hraje při determinaci jeho vývoje významnou roli kolísání vodní hladiny. Populace žijící v celoročně trvajících jezírkách a tůních jsou neotenické, kdežto tam, kde voda dočasně vysychá, larvy normálně metamorfují do podoby dospělého obojživelníka. Zjistilo se, že i v zajetí lze vývoj larev stimulovat snižováním vodní hladiny v akváriu nebo přidáním štítné žlázy obsahující hormon tyrosin, který je za proces metamorfózy zodpovědný.

Existují ale i druhy obojživelníků, které jsou známy pouze ve vodní, neotenické formě se žábrami. Z amerických zástupců jmenujme surýna (*Siren* sp.), v Evropě je to macarát jeskyní (*Proteus anguinus*), který žije v podzemních vodách jihoevropských krasových oblastí.

Mnozí obojživelníci vynalezli nějaký způsob, jak nutný pobyt ve vodě co nejvíce zkrátit, popř. zcela odstranit. Jednou z cest je vejcoživorodost (výše zmíněný mlok skvrnitý sice potřebuje vodu pro další vývoj larev, ale páří se na souši). Někdy jsou mimo vodní prostředí kladena přímo vajíčka - s tím setkáváme u červorů (Apoda), kterým pro vývoj vajíček stačí vlhká půda. Larvy některých červorů se přesouvají do vody, ale jiné žijí v půdě až do dospělosti. Řada obojživelníků, zvláště žab, má zajímavé způsoby péče o potomstvo, které také mohou nutnost vodního prostředí omezovat. Nejvíce takových případů známe u žab z vlhkých tropických oblastí. Samec nosatky (*Rhinoderma* sp.) přechovává pulce po celou dobu jejich vývoje ve svém ozvučném vaku - z úst mu pak vylezou hotové malé žabičky. Jiné žáby nosí pulce ve zvláštním záhybu na hřbetě. Běžná je také stavba malých vodních nádržek z listů rostlin, ve kterých vývoj pulců probíhá.

I v Evropě máme druh žáby, který pečuje o vajíčka. Je to ropuška starostlivá (*Alytes obstetricans*), která nosí vajíčka přilepená na zadních nohou (i po souši) a udržuje je v patřičně vlhkém prostředí. Z vajíček se však líhnou pulci, kteří vodu potřebují.

U obojživelníků se setkáváme s některými jevy a schopnostmi pro další obratlovce netypickými, jako je velmi dobrá regenerace (larvě čolka v mladším věku může dorůst i ukousnutá noha) nebo výskyt polyploidie.

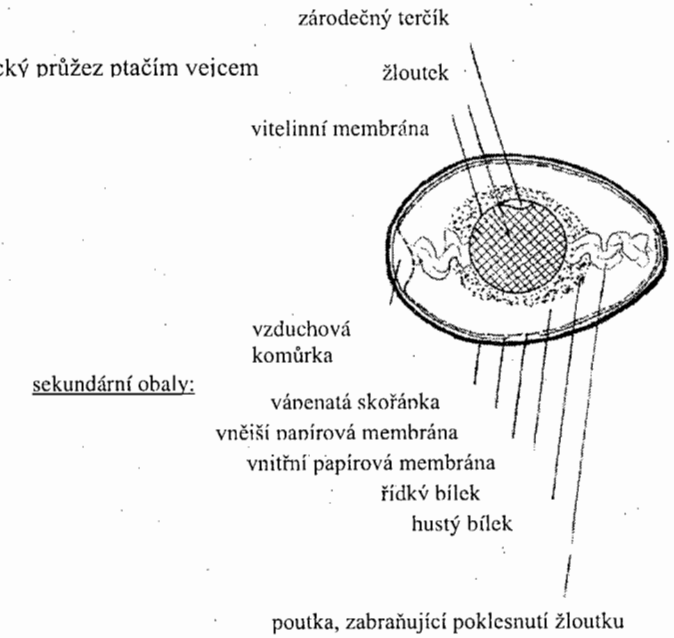
KOLIK U NÁS ŽIJE DRUHŮ ZELENÝCH SKOKANŮ?
Běžně se uvádí, že tři druhy, ale není to tak docela pravda. Skupinu (synklepton) zelených skokanů tvoří v České republice dva druhy a jeden klepton, vzniklý jejich křížením. Rodičovskými druhy jsou skokan krátkonohý (*Rana lessonae*) a skokan skřehotavý (*Rana ridibunda*). Jejich křížením vzniká klepton (kap. 1.4.5.) skokan zelený (*Rana* kl. *esculenta*) vykazující znaky obou rodičů. Skokan zelený se dále páří s oběma z rodičovských druhů. Jedinci vzniklí pářením dvou skokanů zelených mají sníženou vitalitu a často hynou. Proto také pouze výjimečně najdeme čistou populaci skokana zeleného. Téměř vždy se vyskytuje alespoň s jedním z rodičovských druhů.

2.11. Strunatci rozmnožující se amniotickými vejci

2.11.1. Co bylo dřív: slepice nebo vejce?

Tato oblíbená hádanka nebo, chcete-li, filosofický problém, je hádankou a filosofickým problémem pouze zdánlivým, pro biologa by nemělo být problémem na ní odpovědět. Pomocí útvaru, kterému říkáme vejce, se totiž nerozmnožuje jen slepice, takto kur domácí. Vejce kladou (a to už pěkně dlouho) nejen všichni ptáci, ale také plazi a dokonce i vejcorodí savci. Vejce už tu tedy bylo dávno před tím, než jakýsi potřeštěný dinosaurus někdy během druhohor usoudil, že šupiny se dají docela dobře použít k plachtění vzduchem. A dávno, dávno před tím, než po asijských tropických lesích začal pbíhat jistý kur bankivský.

Obr. 32:
schématický průžez ptačím vejcem



CO JE TO „VEJCE"?
Vejcem nejčastěji rozumíme **vajíčko** vejcorodých **amniotických,** neboli **blanatých obratlovců** (Amniota), které je dostatečně vybavené zásobními látkami (čili vajíčko polylecitální) a natolik velké, aby v něm mohl proběhnout celý zárodečný vývin jedince. Vlastní vajíčko, obklopené vitelinní membránou, je představováno zárodečným terčíkem cytoplazmy (s jádrem) a žloutkem (čili zásobními látkami). Okolo se nachází několik sekundárních obalů (obr. 32).
Je to bílek (ochrana, zdroj vody, výživa, baktericidní účinky), dále dvě „papírové" blány a na povrchu skořápka (kožovitá nebo vápenatá). U savců je takové vajíčko jevem ojedinělým, u plazů je naopak převládajícím a u ptáků dokonce jediným prostředkem rozmnožování.
Embryo amniotických obratlovců je vždy vybaveno třemi blanitými zárodečnými obaly, které mají své specifické funkce (odtud název „blanatí"). Je to **amnion**, fungující jako ochrana vlastního zárodku, **chorion** (čili **seróza),** který je vnějším obalem okolo embrya i žloutkového vaku, podílí se na výživě a dýchání a **alantois**, s funkcí exkreční a dýchací.
Pomocí zárodečných obalů a také vnějších obalů vejce je embryo po celou dobu svého vývoje udržováno ve vodním prostředí.

Vznik amniotického vejce je jedním z nejvýznamnějších momentů vývoje obratlovců. Díky tomuto „vynálezu" ztratili suchozemští obratlovci již v nejmladších prvohorách potřebu alespoň dočasného pobytu ve vodě. Není tak podstatné, zda je vaječná skořápka kožovitá (většina recentních plazů, vejcorodí savci) nebo tvrdá, vápenatá (želvy, ptáci a zřejmě dinosauři). Důležitý je fakt, že takováto vejce se kladou na souši. Vodní prostředí, tolik potřebné v embryogenezi, je udržováno uvnitř vejce - skořápka brání vyschnutí, i když ne vždy stoprocentně. Kožovitá skořápka vajec plazů je pro vodní páru značně propustná a pro zdárnou inkubaci plazího vejce je vždy nutná nejen určitá teplota, ale i optimální vzdušná vlhkost. Každé nevylíhlé plazí vejce také brzy vyschne.

V tomto ohledu jsou na tom ptáci o hodně lépe, protože tvrdá vápenatá skořápka izoluje daleko důkladněji. Však si také stará, nevylíhlá ptačí vejce svojí vnitřní vlhkost dlouho uchovávají - kdo z nás se nikdy nesetkal s pukavcem? Vápenatá skořápka má však i své nevýhody. Protože se mládě jednoho dne musí dostat ven, nemůže být vejce zcela nerozbitné, je proto křehké a citlivé na náraz, naproti tomu je relativně odolné vůči tlaku, a proto je pro mládě proces líhnutí dost náročný. Dovyvinuté mládě většinou začne ťukat zobákem na skořápku a dělá to tak dlouho, dokud se na ní nevytvoří puklina. Tu pak rozšiřuje pomocí vaječného zubu - specielního to rohovitého výrůstku na špici horní čelisti zobáku. Je to jediný „zub", jímž vládnou recentní ptáci, nemá však morfologicky se zuby savců a plazů nic společného a po vylíhnutí mláděte brzy odpadá.

Důležitým momentem, který s sebou takové vejce přináší, je otázka jeho oplození. K tomu totiž může dojít pouze před vytvořením sekundárních pevných obalů, tedy ještě v těle samice, proto se u plazů i ptáků vyskytuje vždy a jedině vnitřní oplození. Samci plazů mívají k tomu účelu vyvinuty kopulační orgány (např. párový **hemipenis**), které se při páření vychlípí z jejich kloaky a zanoří se do kloaky samičí. Je zajímavé, že u ptáků není výskyt kopulačního orgánu pravidlem (mají ho např. vrubozobí) a při páření často dochází pouze ke vzájemnému kontaktu kloak.

Amniotická vejce však plazům znesnadnila to, k čemu se během evoluce několikrát obrátili: zpětný návrat do vody. Vejce pod vodní hladinu zkrátka klást nelze, jednoduše pro to, že by se utopila (víme už, že přes vaječné obaly dochází k difúzi plynů), a také líhnutí mláďat, která již dýchající vzdušný kyslík, by bylo pod vodou dost komplikované. Existují, resp. jsou známy dva způsoby, jak to vyřešit. Buď je třeba alespoň na moment z vody vylézt a vejce naklást na souš (to dělají mořské želvy) nebo rodit přímo živá mláďata. Tento druhý způsob praktikovali druhohorní ichtyosauři, kteří pohybu po souši vůbec nebyli schopni. Na jejich živorodost usuzujeme na základě nálezu několika koster samic s kostrou mláděte uvnitř. Živorodost ostatně provozují i někteří recentní suchozemští plazi, např. scinkové rodu *Chalcides* a *Tiliqua* (kteří mají dokonce vyvinutou alantochoriální placentu, viz kap. 2.12.1.) nebo někteří gekoni (ti mají placentu žloutkovou, kap. 2.10.2.). Daleko běžnější než pravá živorodost je však mezi plazy rozšířena vejcoživorodost (**ovoviviparie**) - jmenujme zmiji obecnou, ještěrku živorodou, užovku hladkou či různé druhy hroznýšů. Zárodek je v tomto případě vyživován žloutkem a mládě se líhne v okamžiku snášení vejce. Ale i to je ohromná výhoda - vejce jsou uložena až do vylíhnutí mláďat v bezpečí tím větším, čím větší a silnější je příslušný druh plaza. Nese to s sebou ale jistou komplikaci: hroznýší samice plná vajec nemůže po jistou dobu škrtit a polykat velkou kořist, aby své potomstvo neudusila, a zůstává proto dlouhý čas o hladu (na to jsou ale hadi dobře zařízeni).

Takže dřív bylo vejce.

2.11.2. Rozmnožování plazů (Reptilia)

Pohlavní žlázy plazů jsou vždy párové, někdy jsou však uloženy za sebou (u hadů i některých ještěrů protáhlého tvaru těla). Vejcovody samic jsou dlouhé a členěné na jednotlivé úseky, které kolem jimi procházejícího vejce tvoří postupně jednotlivé sekundární obaly. Pohlavní soustava vyúsťuje spolu s močovou trubicí a střevem do společného vývodu jménem **kloaka**. Sexuální dimorfismus nebývá výrazný - pokud je vůbec přítomen, spočívá nejčastěji v odlišném uspořádání některých šupin nebo ve zbarvení.

Plazi nevynikají v trvalých partnerských svazcích, ani v péči o potomstvo. Ba dokonce, jedná-li se o masožravé druhy, mláďata mohou nedobrovolně posloužit vlastním rodičům za potravu. U většiny plazů se zaopatření rodiny omezuje pouze na nakladení snůšky vajec na bezpečné, teplotou a vlhkostí vyhovující místo. I samotné vyhledání, popřípadě dosažení takovéhoto vhodného kladiště dá však někdy dost práce. Asi největšího výkonu v tomto směru dosahují mořské želvy karety a kožatky. Jejich ploutvovité končetiny, zcela uzpůsobené pro trvalý život ve vodě, jsou pro jakýkoliv kloudný pohyb po souši takřka nepoužitelné. Jak už víme, žádná plazí vejce ale nelze klást ve vodě. A tak musí samice vylézt na břeh, za přílivovou čáru. Tam vyhloubí v písku jámu, vejce do ní naklade, opět je zahrabe a s vypětím všech sil se vrátí do moře. Protože dospělá mořská želva je na suchu nepředstavitelně pomalá a zcela bezmocná, je pro ni tato pouť (podnikaná nejčastěji v noci) velmi namáhavá a nebezpečná. Čerstvě vylíhlé želvičky jsou naopak velmi pohyblivé a ihned po vylíhnutí si to namíří do svého slaného mokrého živlu.

I mezi plazy se však najdou výjimky. Jednou z nich jsou samice některých krokodýlů, které svojí snůšku ostražitě hlídají a zle se pak vede tomu, kdo by snad dostal chuť na krokodýlí vajíčka. Vylíhlá mláďata pak samice odvede, některá i odnese

do vody a někdy je dokonce po krátkou dobu hlídá. Jinými vzornými plazími matkami jsou některé krajty, které na svých vejcích doslova sedí. A nejedná se jen o ochranu. Ač „studenokrevné", dokážou svalovým třesem o něco zvýšit teplotu uprostřed klubka svého těla a tím stimulovat inkubaci.

Počet vajec ve snůšce je u plazů velmi proměnlivý. Gekoni snáší takřka pravidelně dvě poměrně rozměrná vejce, naproti tomu u chameleonů může jít tento počet až do mnoha desítek. Zde se dokonce někdy stává, že se samice rozmnoží jen jedinkrát za život a po vykladení vysílením hyne. Je to ukázka dvou zcela odlišných strategií rozmnožování, které je možno přirovnat k životním strategiím **r** a **K** (viz text BiO 1997-98 Ekologie). O vejcoživorodosti, popř. pravé živorodosti plazů již šla řeč (kap. 2.6.1.).

Plazi jsou jedinými amniotickými obratlovci, u kterých byla prokázána fakultativní partenogeneze (kap. 1.4.4.), a to u některých ještěrů.

2.11.3. Specifika ptačího rozmnožování

Vzhledem k létavému způsobu života je ptačí tělo maximálně vylehčeno. Projevuje se to i na pohlavních orgánech, které svůj objem a hmotnost zvyšují jen v době rozmnožování. U samic bývá zpravidla funkční jen jeden vaječník, a to levý. Jinak je stavba pohlavní soustavy ptáků podobná, jako u plazů.

Pro ptáky je typická stavba **hnízd**, do kterých kladou svá vejce a kde je vlastním tělem zahřívají (sezení na vejcích) - touto tepelnou stimulací umožňují vývoj zárodků. Kromě toho hnízdo někdy slouží i k odchovu mláďat až do doby, kdy jsou schopna letu. Protože hnízdo nějak souvisí s většinou dějů ptačího rozmnožování (i při volbě partnera může hrát stavba hnízda velkou roli), nazývá se většinou rozmnožování ptáků **hnízděním**.

Hnízdo je útvar sloužící vždy k reprodukci a je využíváno jen po určitou část roku, v hnízdním období, a představa mnoha lidí, že pták v hnízdě "bydlí" a každou noc tam chodí spát, patří do říše pohádek.

Pohlaví je u ptáků určeno vždy a jedině geneticky, a to pomocí páru pohlavních chromozómů. Ten je u samců představován dvěma homologickými chromozómy označovanými jako Z, kdežto samice mají jeden chromozóm Z a jeden W. Čili je to přesně obráceně, než u savců.

Ptáci mají poměrně často vyvinut sexuální dimorfismus. Může být vcelku nenápadný (odlišná barva ozobí papouška vlnkovaného, červená skvrna na hlavě samce strakapouda velkého), ale jindy je patrný na první pohled. Většinou spočívá v odlišném zbarvení, často i v tělesném vzrůstu a v mohutnosti některých tělních částí, zvláště ozdobného opeření samců (tetřívek obecný, kur domácí, pštros dvouprstý). Většinou bývá větší a barevnější samec, ale známe i případy opačné (lyskonoh, kasuár přilbový). Větší než samci jsou velmi často samice dravců. A konečně známe i ptáky, kdy jsou obě pohlaví zbarvena pestře, avšak odlišně. (Samec křivky obecné bývá červený, samice je zelená. Samec papouška loriho různobarvého je zelený, samice modročervená).

2.11.4. Ptačí hnízda

Ptáci si nejčastěji staví každý rok nové hnízdo. Pouze v případech, kdy jde o větší a složitější stavbu, slouží hnízdo i déle - někdy i po řadu generací (zvláště u velkých druhů ptáků, jako je čáp bílý nebo orel mořský). Taková hnízda jsou pak každým rokem opravována a dostavována. S hromadícím se novým a novým materiálem značně rostou

do výšky - každý jistě zná letitá a stále užívaná čapí hnízda. Také hnízda ptáků hnízdících v koloniích bývají užívána po dlouhá léta a přecházejí z generace na generaci (volavka popelavá, havran polní). Zvláštní kapitolou je pak používání starých opuštěných hnízd jinými druhy, které si svá hnízda většinou nestaví (kalous ušatý v hnízdě straky nebo krahujce).

Pro stavbu hnízda bývá nejčastěji užíváno rostlinných materiálů - travin, větví, kůry, mechu, ba i semen ("vatované" vakovité hnízdo moudivláčka lužního z orobincového chmýří). Používány jsou též materiály minerální: jíl (vlaštovka, jiřička) či kamínky (bahňáci). Někteří ptáci používají produktů vlastního těla (peří, sliny). Pověstná "vlaštovčí hnízda", oblíbený to pokrm v Číně, jsou ve skutečnosti hnízda tamního druhu rorýse slepená z rosolovitě utuhlých slin ptáka. Často je skombinováno více materiálů, např. větvičky a hlína (kos černý). Ptáci jsou neuvěřitelně vynalézaví a do svých hnízd zabudovávají i umělé materiály, jako pruhy igelitu nebo proužky staniolu z vyhozených vánočních stromečků.

Hnízda mohou mít nejrůznější tvary od běžného miskovitého po složité, zastřešené stavební kreace. Většinou je hnízdo minimálně tak velké, aby se do něj vešlo příslušné množství vajec, popř. mláďat. Vzrostlejší ptáčata jsou pak v hnízdě zcela namačkána a naskládána v několika vrstvách, takže na první pohled vidíme jen chuchvalec opeřené hýbající se hmoty, z níž ční tu zobák, tam noha. I zde nalezneme extrémy: jihoamerický pěvec hrnčiřík má své uzavřené hliněné hnízdo - takřka malý hrad - mnohonásobně větší, nežli je sám. Naproti tomu relativně nejmenším známým hnízdem se vyznačuje jihoasijský rorýs klecho. Jeho hnízdo je pouhou mističkou, která pojme právě jedno vejce. Klecho, aby mohl na vejci sedět, se musí posadit napříč přes větev, na níž je hnízdečko upevněno.

Svá hnízda ptáci umisťují všude možně: na stromy a keře, do porostů travin a rákosí, na skalní výstupky a římsy, na nepohyblivé plující ostrůvky (lyska černá, potápky), ale i přímo na zem - to je většina vrubozobých (kachna divoká), hrabavých (bažant, koroptev), bahňáků (kulík, čejka), dlouhokřídlých (racek, albatros) a krátkokřídlých (jeřáb, drop) a mnozí další. Někteří pozemní hnízdiči často inklinují k redukci stavby hnízda, které je pak představováno jen vyhloubeným dolíkem (čejka) či několika klacíky nebo kamínky (kulík). Jiné druhy ptáků si hnízdo nestaví vůbec a hnízdí na holém podkladu: rorýs na skalní nebo domovní římse, výr velký také na skále nebo zkrátka jen na zemi (a sovy vůbec to se stavbou hnízda nijak moc nepřehánějí).

Velké množství ptáků hnízdí v dutinách stromů - ať už vlastní výroby (datel) nebo v nalezených (sýkory, lejskové, špaček, hohol, puštík). Právě tyto dutinové druhy často osídlují člověkem vyrobené ptačí budky (ať už zhotovené a vyvěšené nebo odhozený prázdný kanystr). Jiní ptáci (ledňáček říční, vlha pestrá, břehule říční) si vyhrabávají zemní nory.

JINÝ KRAJ, JINÝ MRAV

Materiál, tvar i umístění hnízda jsou druhově specifické a zkušené oko ornitologa většinou pozná podle výtvoru jeho původce. Někdy je však způsob hnízdění odlišný i u různých zeměpisných ras nebo populací téhož druhu. Atlantská forma kormorána velkého (*Phalacrocorax carbo carbo*) hnízdí na skalnatých útesech, kdežto kontinentální forma (*Phalacrocorax carbo sinensis*), žijící i u nás, hnízdí na stromech. A ve visutých hnízdech vrabce domácího z jižní Evropy bychom na první pohled vůbec nehledali ty rozčepýřené chomáče známé z našich měst a dědin.

2.11.5. Jak různě lze inkubovat vejce

Někteří ptáci kladou vejce do hnízd jiných ptáků, na kterých zcela ponechávají sezení a výchovu svých mláďat. Tomu se říká **hnízdní parazitismus**. Kromě všeobecně známé kukačky obecné ho provozuje celá podčeleď kukaček Cucculinae, dále američtí vlhovci čeledi Icteridae, některé vdovky a medozvěstky a také jihoamerická kachnice černohlavá (*Heteronetta atricapilla*). Aby byla vejce parazita považována hostitelem za vlastní, podobají se jim často svojí barvou. Takhle jsou dokonce specializovány různé populace kukačky obecné - každá má svůj oblíbený hostitelský druh, jehož vejce svými vejci imituje.

Příkladem ptáka, který si také hnízdo nestaví, ale přitom své vejce poctivě zahřívá, je antarktický tučňák císařský. V prostředí, kde žije, nejsou žádné stromy a tak jedinou možností by bylo postavit si hnízdo na zemi. To dělají jiné druhy tučňáků, žijící o něco severněji. Ale v oblasti rozšíření tučňáka císařského je taková zima, že vejce by na zemi zmrzla. A tak tento tučňák snáší jediné vejce, které oba partneři střídavě zahřívají ve zvláštním kožovitém záhybu na spodním okraji břicha (vejce leží tučňákovi vlastně na nohou a oním kožním záhybem je přikryto). I po vylíhnutí je mládě po nějakou dobu rodiči takhle zahříváno. Vzrostlejší mláďata se pak shlukují tělo na tělo do těsných hejn (tučňáci jsou ptáci hnízdící v koloniích), aby v drsném antarktickém klimatu co nejvíc omezila tepelné ztráty.

Nápaditým způsobem řeší zahřívání vajec australští taboni. Tito ptáci z řádu hrabavých si staví velké hnízdní kupy, do kterých vejce zahrabávají. Kupu přikrývají vlhkým listím, jehož tlením vzniká teplo potřebné pro inkubaci. Tabon svůj inkubátor také náležitě obhospodařuje. Čas od času zasunuje do kupy zobák a „měří teplotu" pomocí termoreceptorů na jazyku a na patře. Podle potřeby rozhrabuje nebo zase přihrnuje vrstvu listí na kupu.

2.11.6. Ptačí vejce a mláďata

Vejce všech ptáků mají dost podobný tvar, liší se především mírou zašpičatění jednoho ze svých konců a stupněm celkového protažení. Tvar vajec je funkční nejen z hlediska jejich snášitelnosti (jsou snášena tupým koncem napřed). Zašpičatělost může hrát významnou roli u některých ptáků hnízdících na skalních římsách, odkud by se vejce kulovitějšího tvaru snadno skutálela, ale takhle se při "pošťouchnutí" točí stále na jednom místě. V čem se ale vejce různých druhů navzájem výrazně odlišují, je barva. Ta se pohybuje od bílé přes různé odstíny hnědých, rezavých, modrých, zelených, až po skoro černou (temně zelené vejce emu hnědého). Barva vajec má často funkci ochranného zbarvení. Bílá vejce mají většinou ptáci hnízdící v dutinách (třeba sovy), naopak vejce ptáků hnízdících na zemi jsou nejrůzněji skvrnitá (vejce některých bahňáků vypadají při letmém pohledu úplně jako kamínky, ze kterých je postaveno hnízdo.

Počet vajec ve snůšce se u různých ptáků liší a může být specifický pro ten který druh či skupinu. Jediné vejce zvící čtvrtiny (!) hmotnosti samice snáší novozélandský kivi jižní, po jednom vejci má i mnoho velkých dravců (orli, supi, kondoři). Naopak veliké množství vajec mívají některé kachny nebo hrabaví. Více vajec mají obecně ptáci nekrmiví (viz další odstavec), kterým odpadá značná práce s hledáním a nošením potravy do hnízda a mohou si proto dovolit mít potomků více.

Podle typu mláďat můžeme ptáky rozdělit na dvě skupiny, a to ptáky **krmivé** (**nidikolní**) a **nekrmivé** (**nidifugní**). Mláďata ptáků krmivých se líhnou slepá, holá a

zcela závislá na zásobování potravou rodiči. Než dorostou, zůstávají v hnízdě. Naproti tomu ptáci nekrmiví mají mláďata hned od počátku opeřená, vidící a schopná obstojného pohybu (i když v naprosté většině ještě nelétavá). Tato mláďata ihned nebo krátce po vylíhnutí opouštějí hnízdo a pohybují se krajinou spolu s rodiči. Ti jim sice mohou pomáhat hledat potravu, ale mláďata zobou sama. Nekrmivé ptáky najdeme hlavně mezi těmi, co se hodně pohybují po zemi či vodě (hrabaví, vrubozobí, krátkokřídlí, běžci). Typickými ptáky krmivými jsou např. pěvci, dravci nebo sovy. Mláďata krmivých ptáků opouštějí hnízdo většinou až v období plného tělesného vzrůstu. Během svého vývoje mláďata ptáků alespoň jednou, ale i vícekrát, přepeřují. První opeření se jmenuje prachové. Někteří ptáci (třeba racci) mají i v prvním období své tělesné dospělosti opeření barevně odlišné od starších zvířat.

Zcela zvláštní mláďata má jihoamerický hoacin chocholatý. Do určitého věku mají zachovány prsty předních končetin (tedy na křídlech!). Na prstech mají drápky a takto vybaveni čile šplhají po větvích okolo hnízda. Hoacinové často hnízdí na březích řek, a občas se stane, že mládě spadne do vody. Umí však obstojně plavat, brzy zase vyleze na břeh a vyšplhá do rodné koruny stromu.

2.11.7. Rodinný život ptáků

Většina euroasijských druhů ptáků hnízdí na jaře nebo v časném létě, aby mláďata stačila do podzimu dorůst a stát se soběstačnými. To je důležité zvláště u tažných druhů, jejichž mláďata musí být včas schopná dát se na dalekou cestu na jih. Výjimku představuje například křivka obecná, která se živí semeny jehličnanů a hnízdí proto i v zimě, kdy je této potravy dostatek. Také někteří ptáci žijící ve městech jsou schopni zahnízdit po celý rok, příkladem je hrdlička zahradní. Jarní hnízdění je obvyklé i u ptáků mírných klimatických oblastí jižní polokoule, odehrává se ovšem v čase tamního jara, tedy např. v listopadu a v prosinci - to je vcelku pochopitelné. Zajímavé je však to, že mnozí ptáci jižní polokoule si i po převezení na polokouli severní v sobě dlouhou dobu drží "biologické hodiny" a hnízdí (mají-li k tomu vytvořeny podmínky) v čase, kdy u nás nadchází zima. Příkladem je australská husa kuří, u níž i po několika generacích chovu v evropských ZOO zůstává její hnízdní biorytmus nepřevrácen.

Naši ptáci nejčastěji hnízdí jednou nebo dvakrát, vzácněji i vícekrát do roka. Zrání gamet a s ním související pohlavní aktivita je mimo vnitřního, fyziologického, řízení výrazně ovlivňována i faktory vnějšími (teplota, délka dne). U ptáků je častá monogamie, ne vždy jsou ale jejich páry trvalé. Známe však i polygamii, polyandrii a promiskuitu.

S obdobím ptačích námluv souvisí mnoho aktivit, jako obhajování teritoria, vyhledávání vhodného hnízdiště nebo vábení partnera. Někdy jsou námluvy velmi složitým rituálem - patří sem např. přinášení "svatebních darů" (potravy nebo materiálu na stavbu hnízda). Velkou roli při výběru, popř. sbližování partnerů může hrát právě stavba hnízda. Konkrétní podoby těchto chování (kdo staví, kdo si vybírá atd.) se druh od druhu velmi liší.

K páření většinou dochází opakovaně, v průběhu celé první fáze hnízdění. To souvisí i s nutností snášet vejce "po jednom", v rámci vylehčení a letu schopnosti těla samice. Proto nacházíme v hnízdě některých druhů ptáčata různého stáří: záleží na tom, zda rodiče zasednou hned na první vejce nebo s inkubací začnou až po nakladení celé snůšky (pak se všechna embrya začnou vyvíjet víceméně současně).

Role obou rodičů při sezení na vejcích i následné výchově mláďat se u jednotlivých druhů velmi liší. U hrabavých a u kachen vše obstarává pouze samice, labutě či datli žijí v kompletních rodinách, u emu hnědého vodí mláďata pouze samec. Častá je dělba práce. Např. u mnoha dravců samec sice obstarává a přináší potravu, ale vlastní akt krmení mláďat koná pouze samice. Na výchově mláďat se někdy podílí nejen rodiče, ale i další jedinci, kterým se říká pomocníci (anglicky "helpers"). Často jsou to starší mláďata rodičovského páru pocházející z předchozího hnízdění.

ZOBOROŽCI : ŽENA V DOMÁCNOSTI

Zvláštní způsob rodinné dělby práce mají zoborožci. Tito ptáci hnízdí v dutinách stromů. Když samice snese vejce a usedne na ně, samec zalepí vletový otvor hlínou čímž samici s vejci doslova zazdí. Sám pak obstarává potravu a zásobuje samici (později i mláďata) malým otvorem, který pro tento účel ve zdivu ponechal. Teprve když mláďata dostatečně vyrostou, je zeď společnými silami rozbita a jak mladí, tak samice se dostanou ven.

2.11.8. Hnízdní kolonie ptáků

Mnohé druhy ptáků hnízdí v koloniích. V nejjednodušším případě volným seskupením několika vzdálenějších hnízd (v prostředí lužních lesů takhle občas zahnízdí čáp bílý), častěji ale bývají hnízda v těsnější blízkosti (havran polní, volavka popelavá, břehule říční). Někdy je kolonie jedinou rozsáhlou stavbu s mnoha vletovými otvory do jednotlivých hnízd. Takovéhle "činžáky" si staví někteří snovači nebo papoušek mniší. I u jiřičky obecné bývá občas několik hnízd nalepeno jedno na druhé.

Některé koloniální druhy ptáků občas zahnízdí i osamoceně (jiřička, volavky), ale jiné bez určitého množství sousedů zahnízdit nedokážou. Extrémním příkladem byl severoamerický holub stěhovavý, který hnízdil ve více než statisícových koloniích. Ač byl ještě v minulém století jedním z nejhojnějších ptačích druhů na světě, dnes je zcela vyhuben. Za hlavní příčinu jeho vymizení je považováno ničení jeho kolonií člověkem (působil značné škody zemědělcům). Jakmile jeho početnost klesla pod určitou mez, nebyl schopen zahnízdit a během několika let(!) zmizel z povrchu zemského.

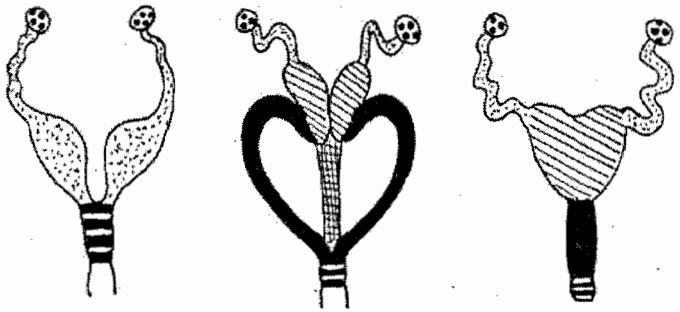
Častým jevem jsou vícedruhové kolonie - ty často vytvářejí někteří vodní ptáci hnízdící na stromech. Například v již mnoho desetiletí fungující kolonii poblíž zámku Lednice na Moravě hnízdí pohromadě volavky popelavé a kvakoši noční.

PTAČÍ BAZARY

Zvláštním případem jakési hnízdní superkolonie jsou takzvané ptačí bazary. Jsou to hromadná hnízdiště více druhů mořských ptáků, nacházející se na útesech, skalnatých pobřežích nebo ostrovech. Každý z ptačích druhů si zde staví hnízda v určitém, jemu vyhovujícím "mikroprostředí". Celá kolonie bývá, často ve vertikálním směru, rozčleněna na oblasti hnízd jednotlivých druhů (jakýchsi dílčích kolonií). Například ptačí bazary, nacházející se na atlantském pobřeží Skandinávie, mohou být členěny takto: na skaliskách těsně nad příbojovou zónou hnízdí kormoráni. O kus výše, na skalních římsách, sídlí terejové, alky a alkouni. V hlinitých, travnatých svazích si hrabou své hnízdní nory papuchalkové. Na drobných teráskách v takřka kolmých, vegetací porostlých stěnách hnízdí buřňáci. A úplně nahoře, na náhorní plošině nad útesem, je domov racků a chaluh.

2.12. Savci

Savci předčili v mnoha svých schopnostech všechny předchozí skupiny živočichů. Dvě z těchto jejich „dovedností" se týkají rozmnožování. Je to unikátní výživa mláďat, která dala savcům jméno a jejich **živorodost**. Třebaže známe i jiné živorodé živočichy, savci živorodost dovedli k dokonalosti.



a b c

Obr. 33: stavba samičího pohlavního ústrojí
a) vejcorodých, b) vačnatců, c) placentálů

plná kolečka - vaječník (ovarium), tečkovaně - vejcovod, šrafovaně - děloha (uterus), černě - pochva (vagina), pruhovaně - sinusurogenitalis (v této oblasti se nachází ústí močové trubice), bíle - ústí kloaky, čtverečkovaně - sinus vaginalis vačnatců

Na začátek je však třeba zmínit se o skupině savců vejcorodých (Prototheria), kteří snášejí vejce podobná vejcím plazů. Jsou představováni pouze ptakopyskem podivným, ježurou australskou a paježurou (všechna tato zvířata žijí v australské oblasti). Vejcorodí mají ještě zcela plazí typ pohlavního ústrojí. U samic je tvořeno dvěma vaječníky a dvěma vejcovody, které spolu s močovou trubicí ústí vývodem sinus urogenitalis do kloaky (obr. 33). Koncové části vejcovodů jsou uzpůsobeny k tvorbě bílkové vrstvy vejce, papírovité blány a kožovitého obalu. Ptakopysk nosí vejce ve vaku (marsupium) vyztuženém vakovými kostmi.

Všechny ostatní recentní savce řadíme mezi živorodé (Theria), jejichž recentní zástupce dělíme na vačnatce (Metatheria, Marsupialia) a placentály (Placentalia). Většina současných savců patří mezi placentály. Vačnatce ale v žádném případě nelze považovat za savce nějak primitivní nebo za předchůdce jiných savčích skupin. Jsou to zkrátka savci, kteří se vydali svojí vlastní vývojovou cestou a rozmnožování provozují po svém. Věnujeme jim zvláštní kapitolu 2.12.4.

Vajíčka **placentálních savců** jsou druhotně oligolecitální (mají původ v plazích polylecitálních vajíčkách) a výživa zárodku je v průběhu embryogeneze zajišťována prostřednictvím krevního oběhu matky. Název "placentálové" pochází od útvaru jménem **placenta,** který zprostředkovává výměnu látek mezi tělem matky a

zárodku. S něčím podobným jsme se již setkali i u některých paryb a plazů, zde se však jedná vždy o **placentu alantochoriální**, která vzniká v místě srůstu chorionu a alantois s vnitřní stěnou dělohy. **Děloha** (**uterus**), ve které se embryo vyvíjí, je dalším specifickým orgánem savců (i když stejným názvem bývá často označována koncová část vejcovodů u mnoha jiných, zvláště ovoviviparních živočichů). Je vždy nepárová, může ale být do různé míry rozvětvená (obr. 33). Orgánem typickým pro placentální savce je i nepárová **pochva** (**vagina**), kterou samičí pohlavní ústrojí vyúsťuje na povrch těla v těsné blízkosti močové trubice, vždy odděleně od konečníku. Pochva placentálů slouží jak k páření, tak k porodu mláďat.

Varlata samců většiny živorodých savců se nacházejí mimo břišní dutinu, ve vakovitém útvaru zvaném šourek neboli scrotum (výjimku tvoří např. sloni). U některých skupin savců varlata sestupují do šourku jen sezónně, v době rozmnožování. Pohlavní soustava samců vyúsťuje na povrch těla společným vývodem s močovou soustavou, urogenitální trubicí. Samci savců mají vždy vyvinut **penis**, který je ztopopřitelný a při kopulaci jím pronikají do samičí pochvy. Někdy bývá zpevněn zvláštní pyovou kostí (os penis, např. u šelem, netopýrů, kytovců). K oplození vajíčka většinou dochází při jeho průchodu vejcovodem.

Naprostou novinkou oproti ostatním živočichům je **výživa mláďat mlékem**. To je pro mláďata často po dlouhou dobu jedinou potravou obsahující veškeré potřebné složky. Mléčné žlázy jsou přeměněnými žlázami potními a u živorodých savců ústí na povrch těla na mléčných bradavkách, často společným vývodem (strukem). Podle počtu bradavek či struků lze často usuzovat na průměrný počet mláďat. Odlišný způsob vyústění mléčných žláz mají vejcorodí, u nichž vyúsťují jednotlivě na mléčných políčkách, odkud je mléko mláďaty olizováno.

Sexuální dimorfismus je u savců ve srovnání s ptáky povětšinou málo výrazný, spočívá hlavně v rozdílném vzrůstu, vzácněji v druhotných pohlavních znacích. Ale i tehdy jde často jen o míru jejich vyvinutí (rohy koz, kly slonů), vzácnější je rozdíl daný jejich přítomností či nepřítomností (parohy většiny jelenovitých, hříva lva). Nápadné rozdíly ve zbarvení pohlaví jsou u savců velmi vzácné, např. některé antilopy.

2.12 1. Pohlavní život savců

U savců jsou trvalé partnerské svazky vzácné, poměrně vzácná je i monogamie. Daleko častější je polygamie (jeden samec se páří s více samicemi), polyandrie je naopak ojedinělá. S vyhledáváním partnera, sbližováním a pářením souvisí pestrá paleta epigamního chování (neboli chování souvisejícího se sexualitou). Časté jsou souboje samců, obhajování teritoria, upoutávání pozornosti různými akustickými, optickými i pachovými signály (v tomto ohledu bývá častěji aktivnější samec). Mnozí savci žijící po celý rok spíše jednotlivě se v době rozmnožování sdružují do skupin. Nejsložitější, často rituální, epigamní chování se vyskytuje u zvířat žijících sociálně v sociálních skupinách (primáti, psovité šelmy).

Většina savců není pohlavně aktivní po celý rok, ale pouze v určitém období, které se jmenuje **říje** čili **oestrus**. Čas říje je většinou shodný s dobou zrání gamet. Samičí gamety, vajíčka, mohou během říje dozrávat i periodicky, několikrát za sebou, a to tak dlouho, dokud některé z nich není oplozeno (např. jelen). Někdy je **ovulace** (produkce zralého vajíčka schopného oplození) vyvolána až během říje, a to většinou kontaktem s říjným samcem (někdy přímo pářením). Takovým případům se říká **provokovaná ovulace**.

Podle počtu období říje do roka rozlišujeme savce **monoestrické,** kteří mají říji jedenkrát za rok (např. jelen) a **polyestrické** (s říjí vícekrát do roka , to je např. většina hlodavců). Setkáváme se i s říjí dvakrát ročně, a to zvláště u zdomácnělých zvířat (např. pes) - to jsou savci **diestričtí**. U některých savců jsou samice schopny rozmnožování po celý rok a k ovulaci u nich dochází periodicky, v pravidelných intervalech (primáti, slon indický). Jsou to vlastně druhy polyestrické, u kterých každé říji odpovídá jedna ovulace. Samci takových druhů jsou většinou schopni rozmnožování kontinuálně. I u samic těchto savců může dojít k provokované ovulaci (je známa i u člověka).

Říje je vyvolávána nejen složitými endogenními faktory (neurohumorální řízení), ale, především u monoestrických druhů, i faktory vnějšími (např. délka dne). Spadá nejčastěji do takového ročního období, aby se mláďata rodila v dobu pro ně nejpříhodnější (v našich oblastech je to nejčastěji jaro, v afrických savanách období dešťů).

Doba **březosti**, čili embryonálního vývoje mláděte, je velmi různá a souvisí jednak s velikostí zvířete, jednak se stupněm vyvinutí novorozených mláďat. Nejdelší známou březost mají sloni (cca 22 měsíců, tedy skoro dva roky). Někteří savci mají tzv. **utajenou březost**. Při ní zárodek ve velmi raném stadiu svůj vývoj přeruší (tomto přerušení se říká **embryonální diapauza**) a pokračuje v něm až po určité době, často i po několika měsících. Z našich savců má utajenou březost například srnec (k páření dochází v létě, ale srny rodí srnčata až příštím rokem na jaře). Někdy dochází také k **utajenému oplození** - tehdy probíhá páření v časovém předstihu před ovulací (tzv. zpožděná ovulace) a samice si až do její doby uchovává živé spermie ve svých vývodních pohlavní cestách. Z naší fauny se takto rozmnožují např. netopýři, jejichž páření probíhá na konci léta, kdežto vajíčka zrají až na jaře. Tehdy dojde k oplození a mláďata se rodí počátkem léta.

Pomocí utajené březosti či oplození lze porod mláďat načasovat do určité optimální roční doby, což by při normálním čase potřebném pro vývoj embrya bylo často neproveditelné. Ani říje totiž nemůže probíhat kdykoliv, protože pro mnoho živočichů je i toto období energeticky dost náročné. Navíc v zimě, kdy by se páření pro jarní rození mláďat nejvíce hodilo, spousta zvířat spí (např. jezevec).

2.12.2. Savčí mláďata

Mezi savčími mláďaty můžeme rozlišit dva základní typy, **nidikolní** a **nidifugní**, které lze přirovnat k mláďatům krmivých a nekrmivých ptačích druhů. U savců se ovšem označení „krmivosti" neužívá, protože u savců jsou (prostřednictvím mléka) krmena všechna mláďata. Oba typy zde nejsou tak ostře vymezené jako u ptáků a je mezi nimi plynulejší přechod. Na jeden konec této řady můžeme postavit např. typicky nidikolní mláďata hlodavců, která se rodí slepá, holá a zcela závislá na opatrování matkou. Nidikolní (byť již osrstěná) mláďata mají i šelmy. Protipólem jsou nidifugní mláďata kopytníků (osrstěná, se všemi fungujícími smysly a záhy čile pohyblivá, schopná matku následovat). Přechodnou formu představují např. mláďata primátů, která vidí, bývají osrstěna a jsou většinou schopna se sama držet matčina těla. Jak nidikolní, tak nidifugní mláďata se mohou vyskytovat i mezi blízce příbuznými druhy (králík- nidikolní, zajíc- nidifugní).

Počet mláďat v jednom vrhu je u savců velmi proměnlivý, na rozdíl od ptáků zde není ale pravidlem, že by nidifugní druhy měly mláďat v průměru více (kopytníci mívají nejčastěji jedno mládě, výjimkou jsou prasata).

Se stupněm vývoje narozených mláďat souvisí i péče o ně. U nidikolních savců je běžná stavba hnízd, doupat a nor. Tam jsou mláďata ukryta až do doby, kdy dosáhnou podobného stupně vývoje, na jakém se rodí mláďata nidifugních druhů. Stejně jako ona pak žijí ještě dlouho s matkou, nebo i oběma rodiči, a učí se samostatnému životu. Extrémním případem je medvěd hnědý (*Ursus arctos*). Medvíďata se rodí v hloubi zimy, kdy je samice ukryta v doupěti (medvědi prodělávají tzv. nepravý zimní spánek). Novorozená mláďata jsou vzhledem k velikosti dospělého medvěda velmi malá (zvíci morčete). Kojící medvědice po dlouhou dobu vůbec doupě neopouští. Teprve na jaře se medvíďata objeví venku a ještě dlouho jsou na matčině opatrování závislá.

U savců existují různé způsoby transportu dosud málo pohyblivých mláďat z místa na místo. Každý jistě zná přenášení mláďat šelem v tlamě. Mláďata některých savců se sama drží těla matky, která je tak nosí stále s sebou. To je významné hlavně tam, kde je neustálý pohyb z místa na místo pro samici nutností. Např. u primátů je často celá tlupa neustále na pochodu a mláďata by dospělým sama nestačila. Samostatnou kapitolu nošení mláďat představují vačnatci (kap. 2.12.4.).

Zbarvení mláďat většinou nebývá od zbarvení dospělých nijak zvlášť odlišné (u ptáků je to častější). Ale i savci mohou mít mláďata jiného zbarvení, než mají rodiče, nejčastěji jde o zbarvení ochranné (pruhování mladých divokých prasat a tapírů, skvrnitost jeleních kolouchů). Někdy mají mláďata nejen jinou barvu, ale i kvalitu srsti, než mají dospělí (tuleni - hustý kožich mláďat jako ochrana před zimou).

S kojením mláďat (a také s častou polygamií) souvisí vázanost savčích mláďat především na matku. Péče obou rodičů je u savců spíše vzácností a setkáváme se s ní např. u druhů žijících ve smečkách (psovité šelmy). U takových zvířat je běžná menší či větší sociální soudržnost a na výchově mláďat se mohou podílet i jiní členové skupiny.

Doba dospívání savčích mláďat (i relativní, vzhledem k délce života) se velmi různí - relativně velmi krátká je u některých hlodavců, naopak u lidoopů trvá až 10 let, u člověka a slonů ještě déle. Někdy přichází pohlavní dospělost dříve než dospělost tělesná (hlodavci a nakonec i člověk).

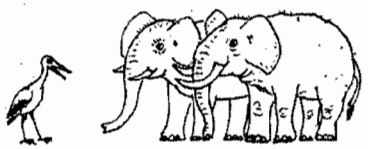
2.12.3. Rozmnožování vačnatců

Už samo pohlavní ústrojí vačnatců se svou stavbou podstatně odlišuje od pohlavního ústrojí placentálních savců. Samci mají šourek umístěn před penisem a samotný penis je většinou vidlicovitě rozeklán. To zřejmě souvisí s tím, že samice mají dvě pochvy (pravou a levou) a dvě dělohy. Pochvy se spojují s močovou trubicí ve společný vývod (urogenitální sinus) a ten následně s konečníkem, takže lze hovořit o zcela regulérní kloace. Unikátní je způsob porodu mláďat. K tomu totiž nedochází párovými pochvami, ale třetí, tzv. mediální pochvou (sinus vaginalis). Tento zvláštní kanál vzniká až při porodu prvního mláděte a vede středem pohlavního ústrojí, od děloh do urogenitálního vývodu. Po porodu buď zůstává zachována (u klokanů), nebo zaniká a tvoří se vždy znovu před dalšími porody (u většiny ostatních vačnatců). Placenta vačnatců buď chybí úplně a zárodek je pak vyživován pouze děložním sekretem nebo se vyvíjí placenta velmi jednoduchého typu, tzv. **placenta žloutková**, která vzniká srůstem žloutkového váčku a choria s děložní sliznicí. Dobu březosti mívají vačnatci velmi krátkou - počítá se na dny, maximální délka je kolem jednoho měsíce. Mláďata se rodí malá a nedokonale vyvinutá, ba možno říci, že více než novorozeněti se podobají zárodku. Takřka jediné, co ovládají, je reflexivní pohyb směrem k ústí vaku - specifického útvaru vačnatců, v němž pak probíhá jejich další vývoj. Matka mláďatům v jejich namáhavé

pouti do vaku nijak zvlášť nepomáhá, maximálně jim vylíže cestičku ve své srsti. Vak (**marsupium**) se vyskytuje vždy a pouze u samic, třebaže podpůrné vakové kosti se nacházejí u obou pohlaví. Nachází se vždy v zadní části břišní strany těla a jeho otvor míří buď dopředu (klokan), nebo dozadu (koala). Ve vaku se nacházejí mléčné bradavky, jejichž počet zhruba odpovídá počtu mláďat (mimo klokany s jedním mláděte a čtyřmi bradavkami). U vačnatců je zvláště důležité, aby každé mládě mělo svou vlastní bradavku. Jakmile se novorozeně doškrábe do vaku, pevně se k jedné z bradavek přisaje, bradavka v krátkém čase zduří a mláděti také částečně srostou koutky úst, takže je ke svému mléčnému zdroji na dlouhý čas pevně přivěšeno. Protože zpočátku nedokáže ani samo sát, je mu mléko do úst několikrát za den vstřikováno stahy svalů obklopujících mléčnou žlázu. Pobyt mláděte ve vaku je zpravidla daleko delší než jeho prenatální vývoj. U některých druhů (např. klokani) mládě často pobývá ve vaku ještě dlouho po tom, co už je zcela vyvinuté a schopné volného pohybu.

U klokanů je také běžná embryonální diapauza (kap. 2.12.3.) Samice se krátce po porodu znovu páří, dojde k oplození avšak zárodek se záhy přestane vyvíjet. Emryogeneze se znovu rozběhne až tehdy, když starší sourozenec uvolní ve vaku místo. Jedna samice tak může mít současně až tři potomky různého věku: jednoho dosud nenarozeného, jednoho sajícího ve vaku a jednoho již poskakujícího okolo ní.

Rozmnožování vačnatců zůstávalo pro lidského pozorovatele velmi dlouho procesem skrytým a neznámým. Nežli vlastní porod vůbec někdo viděl, převládal názor, že mláďata vyrůstají přímo ve vaku z mléčného struku. To je zcela pochopitelné, protože lovec, který našel ve vaku vačice hrozen "zárodků na stopkách" si zákonitě nemohl myslet nic jiného.
Jinou záhadou dlouho bylo, proč koala, která se při lezení po větvích nejčastěji pohybuje ve vzpřímené poloze, nemá vak otevřen směrem vzhůru jako klokan, ale směrem dolů. Pak byl učiněn jeden z nejfantastičtějších objevů týkajících se výživy savčích mláďat. Mírně odrostlé mládě koaly je kromě mléka krmeno i zvláštní kaší z natráveného eukalyptového listí. Tato kaše vychází z matčina řitního otvoru, a to pouze v určitou denní dobu, kdy nedochází k úplnému trávení a vzniku trusu. Částečně natrávené listí projde traktem a mláděti pouze stačí vystrčit hlavu z vaku a lízat.



Jo. Lítám sem každoročně. Ale objednávky slůňat přijímám jedině dva roky do předu.

Závěrečná poznámka

Homo sapiens sapiens - příroda je mocná čarodějka (stačí pohled do zrcadla).
Zcela vědomě jsme nevěnovali samostatně pozornost bytostem s přírodou sice těsně spjatým, ale v mnohém značně specifickým - lidem.
Obecné části lidského rozmnožování jsou shodné s ostatními savci a o specifikách se může přesvědčit každý sám.

REJSTŘÍK

akineta - 33
akrozóm - 76
alantois - 111, 119
alela - 10, 13, 15, 17
allogamie - 51, 53
amfimixe - 50
amixe - 50
amnion - 111
amniotický - 110 - 113
androeceum - 44, 46
anemogamie - 40, 43, 53
anemochorie - 58, 60
anfáze - 14 - 16
anizogamie - 20
antheridia - 32, 34 - 36
antipoda - 49, 50
aplanospora - 18
apokarpní - 44, 56, 57
apomixie - 23, 50, 51
archegonia - 32, 34 - 36, 38, 49
archeocyt - 79
arrhenotokní - 92
ascus (vřecko) - 65, 67
autogamie (samoopylení) - 51, 52
autochorie - 59
autotomie - 72, 81, 85
auxospora - 29
biologické květy - 43, 48, 49
blastozoid - 103
boubel (larvocysta) - 100, 101
březost - 120, 121
buněčný cyklus - 12
centriola - 13
centromera - 13, 14
centrozóm - 13 - 15
cerkarie - 99
clitellum - 81
coenokarpní - 44, 57
cysta - 18, 33, 61, 98, 99, 101
cytokineze - 11, 14 - 16, 61
děloha (uterus) - 19, 56, 81, 118, 119
diaspora - 18, 57 - 59, 69, 70
dikaryotický - 65 - 67
dinokaryon - 27
diploidní - 10, 12 - 16, 19 - 23, 26, 28, 30, 34, 36, 49 - 51, 61 - 63, 65, 68, 74, 84, 88, 92, 97
dormance - 60
dospělec - 77, 78, 83, 94, 96, 102, 103
dvoudomost - 21, 41, 52
eclose - 93
ekdyse - 86, 90, 94
ekdyson - 94
embryo - 18 - 20, 33, 38, 40, 41, 56, 73, 75, 111, 119
embryogeneze - 21, 73, 77, 83, 111, 118
enantiostylie - 52
endoparazit - 97, 98
endosperm - 38, 50, 56
endospora - 33
endozoochorie - 59
epizoochorie - 58
eusociální (společenský) - 97
eutelie - 83
exuvie (svlečka) - 94
fáze diploidní - 10
fáze haploidní - 10, 19
fissiparie - 72, 80
frustula - 27 - 30
gameta - 10, 11, 14, 15, 17, 19 - 22, 25 - 31, 34, 36, 38, 40, 49 - 51, 61 - 63, 65, 66, 70 - 74, 79, 80, 104, 105, 116, 119
gametangium - 34
gametofyt - 19, 26, 33 - 38, 40, 41, 49
gametogamie - 19
gametogenze - 74
gamogonie - 70
gamont - 71

gasterozoid - 104
geáda - 94
gemule - 17, 79
glochidie - 77
gonochorismus - 74
gonopodium - 106
gonozoid - 104
gynogenese - 50
haploidní - 14 - 16, 19, 20, 22, 26, 28, 30 - 32, 34, 36, 38, 49, 61, 63, 65 - 67, 72, 74 - 76, 84, 88, 92, 97
hektokotylové rameno - 83
hemipenis - 111
hermafroditismus - 86, 91, 92, 98, 108
heterogonie - 22, 92
heterokarpie - 26, 60
heterometabolie - 96
heterosporie - 34, 35, 37
heterostylie - 52
hnízdění - 113, 114, 116, 117
hnízdní parazitismus - 115
hnízdo - 94, 97, 107, 113 - 117, 121
holometabolie - 96
hormogonie - 33
hybridogenese - 22
hydrogamie - 53
hydrochorie - 58
hyfa - 63 - 65
chasmogamie - 51
chiropterogamie - 55
chorion (seróza) - 111, 119
chromatidy - 13 - 16
imaginální svlékání - 96
imago (dospělec) - 86, 94, 96
instar - 86, 87, 90, 94, 96
integument - 38
intersex - 73
izogameta - 19, 20, 30, 63
izogamie - 20, 30
izospora - 35, 36
jádro - 10 - 14, 17 - 20, 22, 23, 27, 38, 49, 50, 56, 64, 65, 67, 68, 70 - 72, 79, 111
jádro migrační - 72
jádro stacionární - 72
jednodomost - 21
jikra - 106, 107
kalich - 43 - 46, 49
karpel - 26
karpospora - 26
kleistogamie - 51
klepton - 22, 109
kloaka - 103, 105, 109, 111, 112, 118
klon - 18, 19, 31, 42
klonalita - 41
konchospora - 26
konidie - 64 - 67
konjugace - 28, 31, 32, 69, 70, 72
kopulace - 29, 31, 61, 65 - 67, 69, 71, 73, 80, 81, 83, 86 - 89, 91, 102, 106, 108, 119
koruna - 43 - 46, 48, 49, 51
krmiví (nidikolní) - 115, 116, 120
kukla (pupa) - 86, 94 - 96
kuklorodost (pupiparie) - 91, 93
květenství (polytelické, monotelické) - 42 - 44, 46 - 49, (48), 56, 57
květní vzorec (diagram) - 45
květy jednopohlavné - 45
květy oboupohlavné - 45
květy spirocyklické - 45, 46
larva - 77, 79 - 81, 85, 86, 89, 90, 92 - 96, 98, 99, 101, 103
larva apodní - 94 - 96
larva copepoditová - 88, 89
larva naupliová - 87 - 89
larva oligopodní - 94, 95
larva pelagická - 77, 83, 85
larva polypodní - 94, 95
larvocysta (boubel) - 101
macronucleus - 72

makrogameta -20, 27, 71
marsupium - 89, 118, 122
megaspora - 34, 37 - 39, 43, 49
megasporangium - 37, 38, 43, 44
meiospora - 18
meióza - 14 - 23, 28, 38, 50, 64, 66, 67, 72, 74, 84
merozoit - 70
metacerkarie - 99
metafáze - 14 - 16, 75
metageneze - 12, 19, 79, 81
metamorfóza - 77, 94, 96, 109
micronucleus - 72
migrace - 107
mikrogameta - 20, 27, 71
mikropyle - 38, 49, 50
minoha - 105
miracidium - 98, 99
mitóza - 12 - 16, 27, 74
mléko - 119, 120, 122
mlíčí - 106
monoestrický - 120
monospora - 26, 59
mycelium - 64 - 69
mycelium primární - 66, 67
mycelium sekundární - 67, 68
myrmekochorie - 59, 60
myxaméba - 61
myxomonáda - 61, 62
nadproměna (hypermetamorfosa) - 94
najáda - 93, 94
nauplius - 78, 87, 89
nekrmiví (nidifugní) - 115, 116, 120
nektaria - 44, 45, 54, 55
neotenie - 77, 109
nidifugní (nekrmiví) - 115, 120, 121
nidikolní (krmiví) - 115, 120, 121
nucellus - 38, 49, 50, 56
nymfa - 90, 93
oestrus (říje) - 119
okvětí - 42, 43, 46, 48, 49, 51, 55 ,60
oocysta - 71
oogamie - 28, 32, 53, 55
oogonium - 28, 32
ookinet - 71
ootida - 75
oozoid - 103, 104
oplození - 20 - 23, 32, 38, 40, 41, 50, 51, 56, 72, 73, 75 - 77, 79, 81 - 83, 85, 86, 91 - 93, 100, 102, 105, 106, 108, 111, 119, 120, 122
oplození vnější - 72, 76, 81, 82, 85, 105, 106, 108
oplození vnitřní - 72, 81 - 83, 85, 86, 91, 100, 105, 106, 108, 111
organismus modulární - 9, 17
organismus unitární - 9
ornithogamie - 55
oviparní (vejcorodí) - 73, 86
ovotestis - 82
ovoviviparní (vejcoživorodí) - 73, 119
paedogeneze - 92
paraplazmodium - 61, 62
paratomie - 82
partenogeneze - 21, 22, 72, 82, 83, 86, 88, 92, 98, 113
penis - 80, 86, 87, 90, 91, 119, 121
perisperm - 56
pestík - 34, 39, 43 - 45, 49, 52, 56, 57,
phorozoid - 104
pistillodium - 45
placenta - 19, 93, 112, 118, 119, 121
placenta žloutková - 112, 121
placnenta alantochoriální - 112, 119
placnetální - 118, 119, 121
planozygota - 31
plazmodium - 11, 61, 62, 65, 71

plod - 18, 19, 26, 32, 39, 41, 42, 44, 55 - 60
plodnice - 55, 61, 64 - 69
plodolist - 19, 44 - 46, 56, 57
plůdek - 107
pohlavní (sexuální) dimorfismus - 73, 74, 81, 82, 87, 104, 106, 108, 112, 113, 119
pohlavní buňka - 16, 20, 26 - 28, 30, 31, 34, 35, 38, 40, 49, 74, 75, 87, 92, 100
pohlavní znaky primární - 21
pohlavní znaky sekundární - 21
pochva (vagina) - 64, 80, 81, 102, 118, 119, 121
polyestrický - 120
polytomie - 82
potěr - 107
presociální (předspolečenský) - 97
princip patentního zámku - 87
profáze - 14, 15, 75
proterandrie - 52, 55, 101
proterogynie - 52
prothalium (prokel) - 36, 38, 49
protonema (prvoklíček) - 35
provokovaná ovulace - 119
přezka - 67, 68
pseudomycelium - 69
pseudoviviparie - 41
pučení - 17, 69, 70, 72, 79, 80, 85, 98, 101, 103
pučení vnější - 79
pučení vnitřní - 85
pupa (kukla) - 94
pupiparie (kuklorodost) - 93
pylová láčka - 40, 50, 52
redie - 99
reprodukční autotomie - 72
rozmnožování nepohlavní - 10 - 12, 17, 18, 32, 41, 64, 65, 67, 70 -72, 79, 80, 85, 91, 92, 103
rozmnožování pohlavní - 10, 11, 14, 19, 32, 42, 49, 62, 69, 70, 72, 85, 98
rozmnožování vegetativní - 42
říje (oestrus) - 75, 119, 120
semeník - 44, 46, 49, 50, 53, 56
semeno - 18 - 20, 26, 37, 39, 42, 44, 51, 56 - 60, 114, 116
seróza (chorion) - 111
schizogonie - 70, 71
schizont - 70, 71
somatogamie - 19, 66
souplodí - 56, 59
spermatelióza - 76
spermatida - 74, 76
spermatofor - 80, 81 - 88, 90, 91, 108
spermatozoidy - 20, 28, 32, 35, 36, 38, 40, 86
spermie - 20, 22, 72, 73, 75 - 77, 79 - 81, 83, 86, 90, 91, 105, 106, 120
spora (výtrus) - 18, 19, 21, 25, 26, 29, 30, 33 - 37, 49, 61 - 67, 69, 71, 99
sporangium (výtrusnice)- 18, 34, 36 - 38, 62 - 65
sporocysta - 99
sporofyl - 37, 39
sporofyt - 19
sporokarp - 32
sporozoit - 70, 71
stadium - 12, 18, 26, 27, 30, 31, 33, 34, 41, 42, 52, 57, 62, 63, 65, 70, 71, 74, 77, 79, 80, 82, 85 - 89, 92 - 94, 96, 98, 99, 101, 103, 107, 120
staminodium - 44, 54
stélka - 17, 25, 28, 30 - 32, 34, 60, 61, 63 - 65, 69
stolon - 103
strobilace - 79
subimago - 96

svlečka (exuvie) - 84, 85, 94
synergida - 49, 50
synklepton - 22, 109
šálivé květy - 55
teleomorfa - 65
telofáze - 14 - 16
thelytokní - 92
traumatická inseminace - 91
trdliště - 106 - 108
triploidní - 23, 50, 56
trofofyly - 37, 39
trofosporofyly - 37
trofozoit - 70
trochofora - 77, 81 - 83, 85
tření - 106, 108
tyčinka - 43 - 46, 52 - 55
utajená březost (embryonální diapauza) - 120, 122
utajené oplození - 120
uterus (děloha) - 118, 119
vagina (pochva) - 118, 119
vaječný obal - 38, 105, 108
vajíčko - 12, 13, 18 - 20, 22, 37 - 41, 44, 45, 49, 50, 52, 55, 56, 72, 73, 75 - 109, 111, 112, 118 - 120
vajíčko - oligolecitální - 75, 118
vajíčko - polylecitální - 75, 77, 111, 118
vejce - 110 - 118
vejcorodí (oviparní) - 73, 86, 93, 110, 111, 118, 119
vejcoživorodí (ovoviviparní) - 73, 86, 91, 93, 106, 108 - 110
veliger - 77, 82, 83
viviparní (živorodí) - 73, 90
výtrus (spora) - 11, 18, 25, 34 - 38, 47, 63, 68
vývoj anamerní - 91, 93, 96
vývoj epimerní - 91,93,96
vývoj nepřímý - 82, 87, 92, 107
vývoj přímý - 87, 88, 105
vývojová stadia - 12, 25, 98
výživa - 111, 118, 119
zárodečný vak - 49
zásobní pletivo - 56
zoea - 77, 89
zona pellucida - 75
zoogamie - 53, 55
zoospora - 18, 25, 30, 31, 62, 63
zygospora - 18, 31, 64 - 66
zygota - 10, 11, 18 - 21, 26, 28 - 31, 33 - 36, 38, 40, 50, 56, 61, 63, 69 - 71, 73, 76, 77,
živorodí (viviparní) - 21, 73, 77
živorodost - 83, 86, 91, 93, 105, 108, 112, 113, 118
životní cyklus - 26, 27, 29, 35, 36, 40, 62, 63, 66 - 68, 71, 83, 84, 88
žloutková membrána - 75
žloutková placentace - 105

Použitá a doporučená literatura

Alberts, B. a kol.: Molecular Biology of the Cell. IIIrd edition. Garland Publishing, New York 1994.
Buchar, J., Kůrka, A.: Naši pavouci. Academia, Praha 1998.
Fricke, H.: Svědectví korálových útesů. Panorama, Praha 1987
Hanzák, J. & kol: Světem zvířat, V. díl. Bezobratlí I. Albatros, Praha, 1973.
Hendrych, R.: Systém a evoluce vyšších rostlin. SPN, Praha, 1977.
Hůrka, K., Čepická A.: Rozmnožování a vývoj hmyzu. SPN, Praha 1978.
Kalina, T.: Systém a vývoj sinic a řas. Karolinum, Praha 1994.
Kovář, J.: Buněčná proliferace a mechanismy její regulace I. Karolinum, Praha 1997.
Lellák, J. & kol.: Biologie vodních živočichů (skripta). UK, Praha 1982.
Markoš, A.: Povstávání živého tvaru. Vesmír, Praha 1997.
Penka, M.: Všeobecná botanika - I. (Obecná botanika). Vysoká škola zemědělská, Brno, 1977.
Romanovský, A.: Rozmnožování, ontogeneze a biologie vývoje živočichů. Univerzita Karlova, Praha 1983.
Sigmund, L. & kol.: Zoologie strunatců. Karolinum, Praha 1994.
Sládeček, F.: Rozmnožování a vývoj živočichů. Academia, Praha 1986.
Slavíková, Z.: Morfologie rostlin (skripta). UK, Praha 1984.
Ridley, M.: Červená královna. Mladá fronta, Praha 1999
Rosypal, S. & kol.: Fylogenese, systém a biologie organismů. SPN, Praha 1992.
Váňa, J. : Systém a vývoj hub a houbových organismů. Karolinum, Praha 1996.
Veselovský, Z.: Chováme se jako zvířata ? Panorama, Praha 1992.
Weberling, F.: Morphology of flowwers and inflorescences. Cambridge University Press, Cambridge 1992.
Wolpert, L.: Triumf embrya. Academia, Praha 1994.
Žďárek, J. : Proč vosy, včely, čmeláci, mravenci a termiti ...? aneb hmyzí státy. Ústav organické chemie a biochemie AVČR, Praha, 1997