

2. LEKCIJA

NODALĪJUMS: SŪNAUGI - BRYOPHYTA

SŪNAUGU VISPĀRĒJAIS RAKSTUROJUMS	2
Kopš senseniem laikiem ieņem dabā savu stabilo vietu	2
Vairums sugu ir sastopamas tropu joslā	2
Sūnaugi nav pilnībā atbrīvojušies no ūdens vides	2
Sūnaugu nozīme	3
Sūnaugi nav vaskulārie augi	3
Sūnaugiem dominē gametofāze	3
Sūnaugu sporofāze	5
Sūnaugu inventarizācija nav pabeigta	5
SŪNAUGU DAUDZVEIDĪBA	6
Spora	6
Protonēma	6
Gametofīts	7
Protonēmu nomaina gametofīts	7
Sūnaugu gametofīts – lapoņveida vai diferencēts stumbrā un lapās	8
Lapoņveida gametofīti anatomiski diferencēti dažādā pakāpē	9
Sūnaugi ar stumbrā un lapās diferencētu gametofītu nav vaskulārie augi	11
Gametofīti, kas diferencēti stumbrā un lapās anatomiski attīstījušies dažādi	12
Sūnaugu klases atšķiras pēc rizoīdiem	14
Anterīdiji	15
Arhegoniji	16
Gametangiju izkārtojums	17
Sūnaugu sporogoni	20
Sūnaugu klasēm un apakšklasēm ir dažādi sporogoni	20
Sporu vācelītes attīstība un iekšējā uzbūve	21
Sūnaugi veicina sekmīgu sporu izsēšanos	22

SŪNAUGU VISPĀRĒJAIS RAKSTUROJUMS

Kopš senseniem laikiem ieņem dabā savu stabilo vietu

Kopš senseniem laikiem sūnaugi ir ieņēmuši savu stabilo vietu dabā un, neskatoties uz laikmetu maiņām, saglabājuši to. Sūnaugi ir radušies ne vēlāk kā pirms 400 gadu miljoniem un to senumu pārlicinoši pierāda fosīlijas. Vissenākās fosīlās sūnaugu atliekas ir atrastas devona nogulumu augšējos slāņos. Karbonā ir augušas jau samērā komplicētas formas.

Ģeoloģiskie dati ir pārāk skopi, lai varētu pilnībā restaurēt sūnaugu evolūciju un noskaidrot atsevišķu grupu filoģenētisko radniecību un evolūciju. Tomēr nav šaubu, ka tieši paleozojā iezīmējās tādas sūnaugu attīstības līnijas kā aknu sūnas, sfagni un lapu sūnas, bet ģintis, iespējams, galvenokārt noformējās jau mezozoja vidus posmā. Terciārā parādās un izplatās augsti specializētas ģintis, jau ļoti tuvas vai pat identiskas mūsdienīgajām. Kvartārā turpinājās sūnaugu izplatīšanās un to areālu transformācija.

Vairums sugu ir sastopamas tropu joslā

Vairums sugu ir sastopamas tropu joslā, bet plašākās audzēs aug mērenā klimata joslā un arktiskajās sūnu tundrās. Šķiet, ka sūnaugi nekad nav ainavā dominējuši pasaules mērogā. Dažkārt, izspiežot citus augus, sūnaugi dominē polārās joslas plašos apgabalos un uz akmeņainām nogāzēm kalnos augstāk par mežu joslu. Tomēr arī atsevišķās vietās tropos sūnaugi var nozīmīgi iespaidot ainavu. Piemēram, tropu kalnos, virs 3000 m ir atrodama īpaša augstkalnu mežu josla, ko ne velti dēvē par sūnu mežu joslu.

Sūnaugi nav pilnībā atbrīvojušies no ūdens vides

Sūnaugi nav pilnībā atbrīvojušies no ūdens vides, kas nodrošina sekmīgu apaugļošanu. Tāpēc sūnaugi apdzīvo galvenokārt mitras, ēnainas vietas. Daudzi sūnaugi garākus sausuma periodus (pat gadiem ilgus) var pavadīt latentā dzīvības stāvoklī un, saņēmuši ūdeni, ātri atjaunot dzīvības procesus. Līdz ar to daudzas sugas ir kserofītiskas un aug uz klintīm, akmeņiem un koku mizas. Dažas sugas ir atrodamas pat tuksnešos, kur tās var veidot sūnu paklājus uz kailām, atklātām klintīm, kas sakarst līdz ļoti augstām temperatūrām. Ar īpašiem veidojumiem šie augi var uzkrāt ūdeni vai arī uz laiku izžūt līdz gaisausam stāvoklim. Toties sugas, kas dzīvo ūdenī, izņemtas no tā, ātri aiziet bojā. Daudzas sugas spēj izturēt ilgstošus arktisko salu aukstuma periodus. Tropu mežos ir epifilas sugas, kas aug uz mūžzaļu koku lapām.

Līdzīgi kā ķērpji, sūnaugi ir neizturīgi pret gaisa piesārņojumu (it īpaši SO₂) un spēcīgi piesārņotos rajonos var nebūt vispār, vai arī būt pārstāvēti tikai ar atsevišķām sugām.

Sūnaugu nozīme

Sūnaugus dzīvnieki parasti neēd un tos maz bojā pat kukaiņi, baktērijas un sēnes. Galvenie sūnu ēdāji ir gliemeži. Putniem tās ir viens no biežāk izmantotajiem ligzdu būvēšanas materiāliem. Sūnas ir nozīmīga dzīvotne daudziem bezmugurkaulniekiem.

Daži sūnaugi ir ar antibiotiskām īpašībām (sfagni) un tos pielieto medicīnā. No sūnām var izgatavot presētas plāksnes celtniecībai. Nozīme ir kūdras izmantošanai. Daudzviet pasaulē sūnas izmanto kā tapsējumu, transportējot trauslus priekšmetus. Sūnas ir nozīmīgs izejmateriāls floristikā.

Ikgadējais sūnu pieaugums ir niecīgs – 1–2 mm līdz daži cm. Sūnas spēj akumulēt daudzas vielas (t.sk. radioaktīvās), ātri uzsūkt ūdeni un samērā stabili to noturēt. Tajā pašā laikā sūnu velēnass no apakšpuses atmirst un lēnām tiek iesaistītas augsnes veidošanās procesā. Tā rezultātā lielas platības ir pārklātas ar dzīvu sūnu un to atmirušu daļu paklāju dažu cm biezumā, dažreiz vairākus metrus. Līdz ar to sūnām ir globāla nozīme ūdens bilances veidošanā uz zemes. Tās var pasargāt augsni no erozijas.

Sūnaugi nav vaskulārie augi

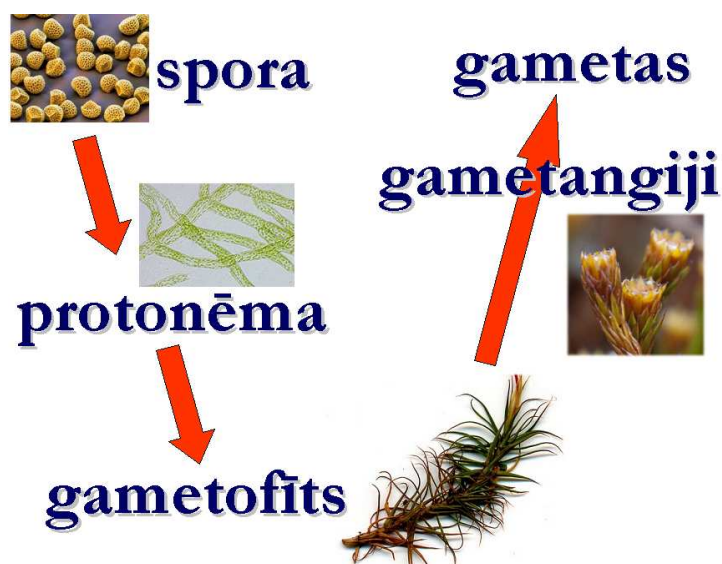
Sūnām nekad nav saknes, kaut arī dažu sūnu pazemes daļu struktūra var būt visai sarežģīta. Sakņu uzdevumus daļēji veic **rizoīdi** – vienkāršas, garas, sakņu spurgaliņām līdzīgas šūnas vai šūnu pavedieni. Rizoīdi parasti kalpo tikai auga piestiprināšanai un ūdeni un barības vielas uzsūc auga visa virsma.

Sūnaugiem nav vadaudu (īstas ksilēmas un floēmas) ūdens un barības vielu vadīšanai. Ūdens un barības vielas sūnaugu ķermenī pārvietojas relatīvi lēnā difūzijas ceļā, kā arī izmantojot kapilāros spēkus un citoplazmas strāvojumu. Sūnas bieži veido blīvu paklāju, kur atsevišķie augi atrodas tuvu viens otram. Šādam paklājam ir sūkļa īpašības, tas dod iespēju adsorbēt un saglabāt ūdeni.

Sūnaugiem **nav balstaudu** un sūnaugi vienmēr ir nelieli. Lielākoties tie ir 1–2 cm gari, bet parasti nepārsniedz 20 cm garumu. Krietni retāk atrodami lielāki sūnaugi. Tā, ūdenī dzīvojošās avotsūnas (*Fontinalis sp.*) var pārsniegt 60 cm garumu. Vēl garāki ir daži uz kokiem mītošie epifīti.

Sūnaugiem dominē gametofāze

Sūnaugi ir augu **evolūcijas akls zars**. Atšķirībā no pārējiem embriofītiem, sūnaugiem **dominē gametofāze** (1. att.).



1. attēls. Sūnaugu gametofāze.

Pirmā gametofāzes šūna ir **spora**. Ar sporām sūnaugi izplatās.

Sporai dīgstot veidojas **protonēma**¹ jeb **pirmdīgļis**. Šī gametofāzes stadija ir raksturīga tieši sūnaugiem. Sūnaugu **vairumam** protonēma ir neliels, zaļš pavediens, uz kura tālākās attīstības gaitā izveidojas nākošā gametofāzes stadija – **gametofīts** – stadija, ko redzam un atpazīstam kā “sūnu” ikdienā.

Uz gametofīta attīstās **gametangiji**. Sūnaugu vīrišķie gametangiji ir **anterīdiji**, bet sievišķie – **arhegoniji**. Anterīdijos veidojas spermatozoīdi, arhegonijos – olšūnas.

Sūnaugu anterīdiji ir **iegareni** vai **sferiski**. Parasti ar **kātiņu**. Visiem sūnaugiem anterīdiju ietver **apvalks**, ko veido **viena šūnu kārtā**. Zem apvalka ir daudzas spermatogēnās šūnas. No tām izveidojas spermatozoīdi. Anterīdiji atveras un iztukšojas pēc lietus, pārgļotojoties un uzbriestot apvalka šūnām.

Sūnaugu vairumam arhegoniju ietver apvalks. Arhegonijiem ir **kolbveida** forma. “Kolbas” sašaurināto daļu sauc par “kaklu”, bet bazālo, paplašināto daļu – par “vēderu”. Arhegonija vēdera daļā atrodas olšūna. Kakla daļā ir kakla kanāla šūnas, kas arhegonijam nobriestot izšķīst, veidojot ar šķidrums pildītu kanālu, pa kuru spermatozoīdi var aizpeldēt līdz olšūnai. **Olšūna** atrodas zem **vēdera kanāla** šūnas.

Sūnaugu spermatozoīdi ir **spirāliski izliekti**, ar **2 vicām**. Gluži tāpat kā zaļāļģu vicainie spermatozoīdi, sūnu spermatozoīdi spēj pārvietoties tikai pa ūdeni. Sekmīgai apaugļošanai daudzām sūnaugu sugām pilnīgi pietiek ar plānu lietus vai rasas ūdens plēvīti. Spermatozoīdi nonāk līdz arhegonijam hemotaktiski (šķiet, pateicoties īpašiem proteīniem, ko izdala arhegonija kakliņš).

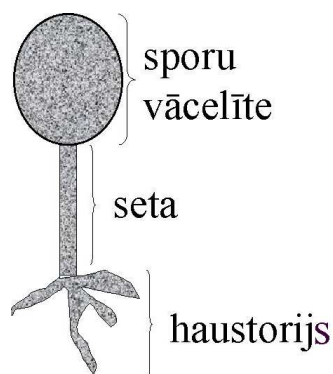
Olšūnu **apaugļo** viens spermatozoīds.

Sūnaugu sporofāze

Apaugļošanās rezultātā spermatozoīds saplūst ar olšūnu un rodas pirmā sporofāzes šūna – **zigota**. No zigotas dažu mēnešu līdz divu gadu laikā (atkarībā no sūnauga sugas) izveidojas **sporofīts**.

Visiem paparržaugiem un sēklaugiem, izņemot sūnas, sporofīts ir lielākā un pamanāmākā paaudze. Sūnaugu sporofīts **vienmēr attīstās uz dominējošā, haploidālā gametofīta** un visu dzīves laiku paliek ar to saistīts. Neskatoties uz to, ka sporofīti var saturēt hlorofilu, izolēti tie neattīstās. Tātad sporogona augšana un attīstība galvenokārt norisinās uz gametofīta rēķina.

Sporofīts ar savu bazālo daļu – haustorijuⁱⁱ (jeb pamatni, jeb arī piesūcekni) iespiežas gametofīta audos. Galvenokārt sporogons gan aug arhegonija gala virzienā, veidojot apaļu vai ovālu sporangiju – sporu vācelīti un garāku vai īsāku kātu jeb setuⁱⁱⁱ. Viss veidojums tiek saukts par **sporogonu**^{iv} (2. att.).



2. attēls. Sporogona shēma.

Tipiski: Sporogons = haustorijs (pamatne, piesūceknis) + seta (kātiņš) + sporu vācelīte.

Sūnaugu inventarizācija nav pabeigta

Sūnaugu sugu inventarizācija vēl ne tuvu nav pabeigta. Īpaši vāji ir izpētīti tropi un dienvidu puslode. Uzskata, ka no 330000 embriofītu sugām pasaulē ir no **22000** līdz **27000** sūnaugu sugu. Tas pēc sugu skaita ierindo sūnaugu nodalījumu tūlīt aiz ziedaugiem. Latvijā ir **>550** sūnaugu sugas un no tām 128 ir īpaši aizsargājamas.

Sūnaugu klasifikācija, ko lietosim šajā kursā ir sekojoša.

1. Klase: **Anthocerotopsida** - ragvācelītes (antocerotas).

2. Klase: **Marchantiopsida** = Hepaticae = Hepaticopsida – aknu sūnas

Marchantiidae – Maršanciju apakšklase

Marchantiales - maršanciju rinda

Sphaerocarpaceles – lodvācelīšu rinda

Jungermanniiidae – Jungermaniju apakšklase

Metzgeriales – mecgēriju rinda

Jungermanniales – jungermaniju rinda

3. Klase: *Bryopsida* = Musci – lapu sūnas

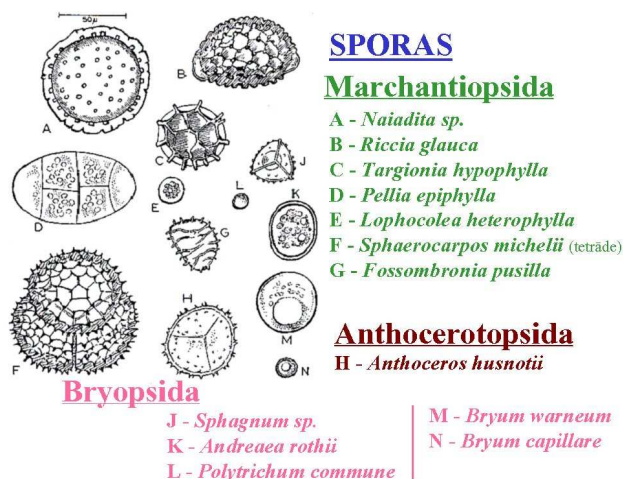
Sphagnidae – sfagnu sūnu apakšklase

Andreaeidae – andreju apakšklase

Bryidae – zaļsūnu apakšklase

SŪNAUGU DAUDZVEIDĪBA

Spora



Sūnaugu sporas ietver apvalks, kam izšķir divus slāņus – ārējo un iekšējo. Sūnaugu sporu ārējo slāni sauc par **eksosporu**^v, bet iekšējo – par **endosporu**^{vi}.

Kaut arī vienādi veidotas, dažādu sugu sporas pēc izskata var būt visai atšķirīgas. Izskata atšķirības ir vērojamas visās sūnaugu klasēs un nav kādu īpašu pazīmju, kas ļautu savstarpēji atšķirt dažādu sūnaugu klašu sporas (3. att.).

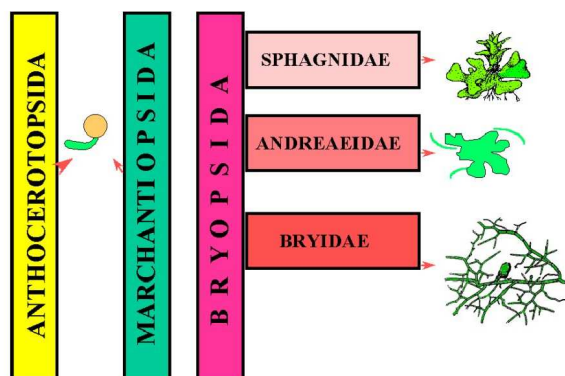
3. attēls. Sūnaugu sporas atšķiras pēc izskata.

Protonēma

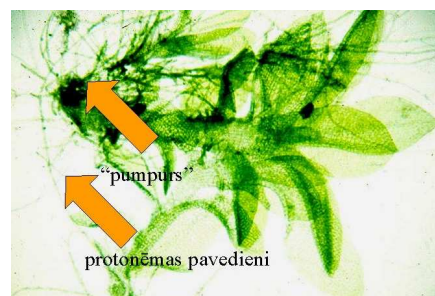
Anthocerotopsida (ragvēcelīšu klases) un *Marchantiopsida* (aknu sūnu klases) sporām dīgstot izveidojas neliela, zaļa protonēma. Tā ir **vienu vai dažu šūnas garš pavediens**.

Bryopsida (lapu sūnu klases) sugas veido **daudz komplicētāku** protonēmu. Ja lapu sūnu sporas ir sadīgušas masveidā, substrātu var noklāt ar neapbruņotu aci saskatāms zaļš tūbojums.

Atsevišķo lapu sūnu klases apakšklašu sugu protonēmas savstarpēji atšķiras (4. att.).



4. attēls. Sūnaugu taksoni atšķiras pēc protonēmas veida.



5. attēls. Lapu sūnu klases (*Bryopsida*) protonēmas “pumpurs”.

Sphagnidae (sfagnu apakšklases) **protonēma** sākotnēji ir **pavedienveida** (sastāv no 2–3 šūnām), tad izveido mazu, vienslāņainu, lēverainu plātnes vai laopņveida **laponi**. Lapoņa malējās šūnas savukārt var veidot pavedienus, kas kļūst par jauniem laponiem.

Andreaeidae (andreju apakšklases) **protonēma** ir zaraina, **lentveida**, bieza, daudzlēveraina, ložņājoša, gar malu ar pavedienveida izaugumiem, kas to labi piestiprina akmeņainam substrātam.

Bryidae (zaļšūnu apakšklases) protonēma parasti ir **daudzšūnu**, zaraina, **pavedienveida** un atgādina pavedienveida zaļalģes. Pie substrāta zaļšūnu protonēma piestiprinās ar rizoīdiem. Novērots, ka viena parastās griezenes (*Funaria hygrometrica*) spora var izveidot protonēmu, kas noklāj laukumu 40 cm diametrā.

Gametofīts

Protonēmu nomaina gametofīts

Sugu vairumam protonēmu drīz vien nomaina pieaugusī stadija – **gametofīts** – zaļais sūnas augs.

Bryopsida (lapu sūnu klases) gametofīti attīstās no “**pumpuriem**” (5. att.).

“Pumpuri” ir daudzu satuvinātu īsu protonēmas sānzariņu kopa. Katra sānzariņa galā ir trīsšķautnaina gala šūna, kurai daloties izveidojas jaunais gametofīts.

Tā kā uz katras protonēmas parasti ir daudz pumpuru, lapu sūnu vairums veido **velēnas**, kam liela nozīme sūnu izdzīvošanā.

Anthocerotopsida (ragvācelīšu klases) un *Marchantiopsida* (aknu sūnu klases) protonēmas **pumpurus neveido!** Gametofīts attīstās no protonēmas gala (apikālās) šūnas.

Protonēmas attīstības tendences sūnaugiem var būt gan regresīvas, gan progresīvas.

Regresīvas virzības gadījumā spora sāk dīgt jau sporu vācelītē, veidojot **daudzšūnu sporu**, kas pēc tam izaug par pavedienu. Daudzšūnu sporas atsevišķām sugām ir atrodamas visās sūnaugu klasēs.

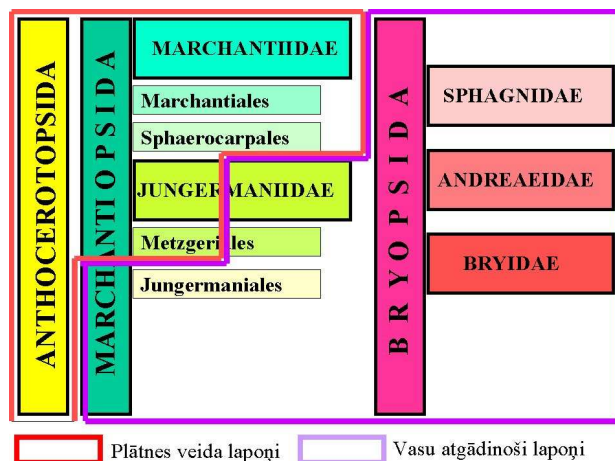
Progresīvas virzības gadījumā palielinās protonēmas loma dzīves ciklā, galējā gadījumā aptverot visu gametofāzi. Ir zināmi daudzi tā saucamo “**protonemātisko sūnu**” piemēri.

Pazīstamākā ir alu spulgsūna *Schistostega pennata* (*Bryidae*) ar tās gaismu atstarojošo protonēmu. Tieši to Gēte ir apdzejojis Faustā. Viduseiropas kalnos spulgsūnu protonēmas “spīd” alu pustumsā, dodot pamatu teiksmām par rūķu apsargātām bagātībām. “Sīdēšanu” neizsauc vis fosforescence, bet gan protonēmas plātņveida struktūru īpašā uzbūve, kas atstaro gaismu. To uzskata par piemērošanos fotosintēzes enerģijas palielināšanai, fokusējot izkliedēto gaismu uz hloroplastiem.

Protonemātiskām sūnām protonēma ir paliekoša, bet gametofīts – reducēts. Piemēram, Latvijas priežu mežos aug zaļsūnu apakšklases (*Bryidae*) suga bezlapu buksbaumija *Buxbaumia aphylla*.

Sūnaugu gametofīts – lapaņveida vai diferencēts stumbrā un lapās

Lapaņveida gametofīti ir visām ragvācelīšu klases (*Anthocerotopsida*) sugām, aknu sūnu klasē (*Marchantiopsida*) visām maršanciņu apakšklases (*Marchantiidae*) sugām un daļai jungermaniņu apakšklases (*Jungermannidae*) mecgēriju rindas (*Metzgeriales*) sugām (6. att.).



6. attēls. Sūnaugu lapaņu veidi.

Gametofīts, kas ir diferencēts stumbrā un lapās ir visām lapu sūnu klases (*Bryopsida*) sugām, bet aknu sūnu klasē visām jungermaniņu rindas (*Jungermanniales*) sugām un atsevišķām mecgēriju rindas sugām^{vii}.

Priekšstatu par lapaņveida gametofīta izskatu visvieglāk iegūt iepazīstoties ar vienu no izplatītākajām aknu sūnu klases sugām – **parasto maršanciņu** (*Marchantia polymorpha*^{viii}) (7. att.).



7. attēls. Parastās maršanciņas (*Marchantia polymorpha*) laponis.

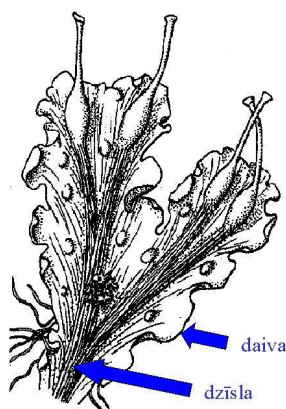


8. attēls. Ragvācelītes (*Anthoceros* sp.) laponis.

Maršanciņas gametofīts ir dihomotiski zarots, dažus centimetrus garš. Pēc formas atgādina aknas. Šādi veidotais gametofīts deva sākotnējo nosaukumu visai aknu sūnu klasei (*Hepaticae*^{ix}). Šis nosaukums radās 9. gs., kad uzskatīja, ka šie augi var kalpot aknu ārstēšanai (saskaņā ar viduslaiku medicīnisko principu, ka auga ārējais izskats liecina par tā specifiskajām ārstnieciskajām īpašībām).

Ragvācelišu klases (*Anthocerotopsida*) sūnām gametofīts ārēji ir kā aknu sūnām – plakans, lēverains, dažus centimetrus diametrā (8. att.).

Par pārejas formu no lapoņveida gametofītu uz diferencāciju stumbrā un lapās jungermanijām nereti tiek uzskatīta sīkā blāsija (*Blasia pusilla* L.). Šīs sugas gametofīti ir klājeniski, plati lentveida, dihotomi zaraini (1–3 cm gari un ap 5 mm plati), ar labi izveidotu dzīslu. Tam gar malu ir lapveida daivas, kas tiek uzskatītas par sūnaugu “lapu” aizmetņiem (9. att.). Tomēr ir pamats arī pieņemt, ka sīkās blāsijas laponis ir izveidojies sekundāri, ar redukciju no vasveida formām. Veidojumi, kas ir analogi lapu sūnu “lapām” – **amfigastriju**^x rindas – ir atrodami arī maršanciju lapoņa plātnes apakšpusē.



9. attēls. Sīkās blāsijas (*Blasia pusilla*) laponis.

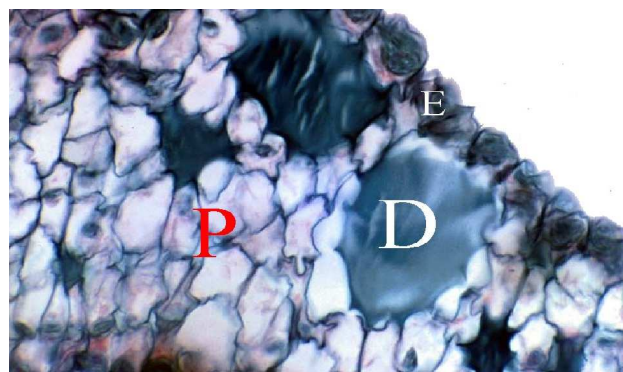
Ragvācelišu lapoņa ventrālai virsmai **nav** “lapu” vai **zvīņu**.

Lapoņveida gametofīti anatomiski diferencēti dažādā pakāpē

Ragvācelišu klasē gametofītu veido vienveidīgas parenhīmas šūnu kārtas^{xi}. Lapoņa apakšpuses **epidermā** ir **atvārsnītes** ar divām lēcveida slēdzējšūnām (10. att.). Atvārsnītes noslēdz iekšējos gametofīta **dobumus** (11. att.).



10. attēls. Ragvācelītes (*Anthoceros* sp.) atvārsnīte.



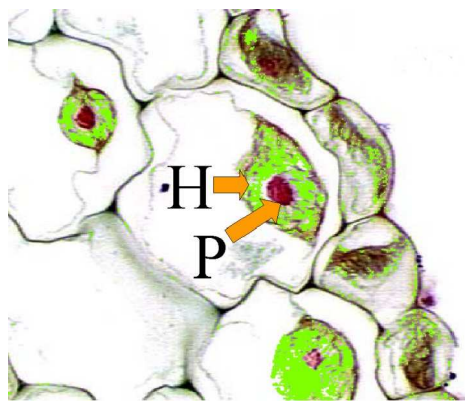
11. attēls. Ragvācelītes (*Anthoceros* sp.) lapoņa šķērsriezums.

P – parenhīma; E – epiderma; D – dobums.

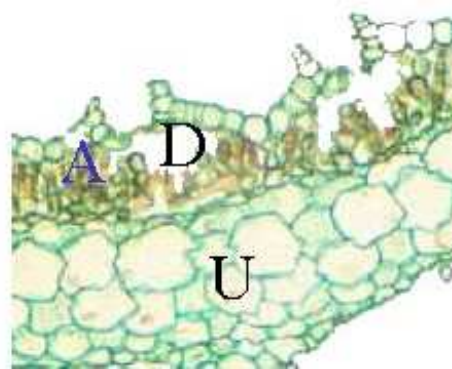
Dobumi pildīti ar **gļotām**, nevis gaisu. Dobumos lielākoties dzīvo **cianobaktērijas** *Nostoc*, kas fiksē slāpekli un apgādā ar to saimniekaugu. Atšķirībā no ragvācelītēm, **pārējo** sūnaugu

gametofītiem nav atvārsnītes, kaut arī dažām formām ir gaisa dobumi. Tajā skaitā atvārsnītes nav arī ragvācelītēm ārēji visai līdzīgajām aknu sūnām.

Ragvācelīšu klasē sugu vairumam fotosintezējošās šūnās ir tikai viens liels **hloroplasts**^{xii} kā aļģēm, nevis daudzi mazāki kā pārējiem embriofītiem (12. att.)^{xiii}. Katrā hloroplastā ir **pirenoīds**, kas līdzību ar aļģēm padara vēl lielāku^{xiv}. Šūnās **nav eļļas pilienu**. Atšķirībā no ragvācelītēm, **pārējiem** sūnaugiem gametofīta šūnās **ir eļļas pilieni**.



12. attēls. Hloroplasts (H) ar pirenoīdu (P) ragvācelītes parenhīmas šūnā.



13. attēls. Maršanciņa (*Marchantia* sp.) lapoņa šķersgriezums.
A – asimilācijas audi; U – uzkrājējaudi; D – gaisa dobums.

Marchantia gametofītu veido daudzas (10–30) šūnu kārtas. Tas ir izteikti diferencēts virsējā (dorsālajā) – plānā, hlorofilu saturošā (13. att. A) un apakšējā (ventrālā) – biezā, bezkrāsainā daļā (14. att. U). Maršanciņām ir jau īpaši **asimilācijas audi** un **uzkrājējaudi** (asimilācijas un uzkrājējparenhīma). Šī iemesla dēļ maršanciņu apakšpuse ir gaišāka par augšpusi.

Augšējā pusē epiderma ir ar gandrīz ūdens necaurlaidīgu kutikulu. Uz augšējās virsmas ir pacēlumi, kas norāda **gaisa (asimilācijas) dobumu** (13. att. D) atrašanās vietas. Vienu dobumu no otra atdala siena, ko veido viens vai divi šūnu slāņi. No dobuma apakšas paceļas daudzi īsi, no ieapaļām šūnām sastāvoši, zaroti, ar epidermu savienoti asimilatori. To šūnas satur hloroplastus un veido asimilācijas audus. Visā augu valstī, šķiet, nav citu gametofītu ar tik pilnīgu asimilācijas aparātu. Uz katru dobumu ved **pora**. Poras redzamas kā gaiši laukumi. Poru ietver specializētas šūnas, kas izkārtotas 4–5 gredzenos.

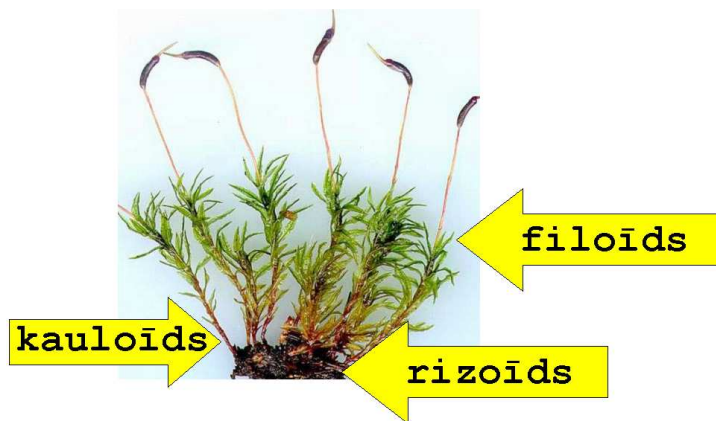
Mecgēriju rindas lapoņveida gametofīta sugām ir relatīvi sarežģīta ārējā uzbūve, bet iekšējā – vienkārša, jo anatomiskā diferenciacija ir vāja (14. att.). Nav ne gaisa dobumu, ne poru. Atšķirībā no maršanciņu rindas augiem, kam eļļas ķermeņi ir tikai uzkrājējaudos, mecgēriju rindas sugām **eļļas ķermeņi** lielākoties ir **visās šūnās**.



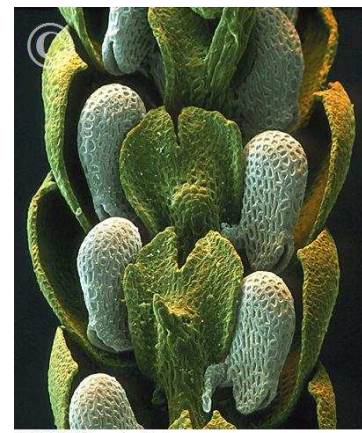
14. attēls. *Pellia neesiana* (Metzgeriales) lapoņa šķērsriezums.

Sūnaugi ar stumbrā un lapās diferencētu gametofītu nav vaskulārie augi

Dažu aknu sūnu un visu lapu sūnu gametofītiem ir labi izšķirami “stumbrs”, “lapas” un rizoīdi. Šīs sūnauga ķermeņa daļas ārēji atgādina korma augu stumbrus, lapas un saknes un daļēji pilda arī šo orgānu funkcijas. Tomēr sūnaugu “stumbrs”, “lapas” un rizoīdi nav homologi, bet gan analogi vaskulāro augu orgāniem. Gluži kā “sakņu” vietā sūnaugiem lieto terminu “**rizoīdi**”^{xv}, sūnaugu “lapas” precīzāk ir apzīmējamas ar terminu “**filoīdi**”^{xvi}, bet “stumbrs” – ar terminu “**kauloīds**”^{xvii} (15. att.).



15. attēls. Viļņainās lācītes (*Atrichum undulatum*) gametofīta daļas.



16. attēls. Tamarisku frulānija (*Frullania tamarisci*)

Jungermaniju rindas (*Jungermanniales*) gametofīti ir diferencēti **gulošā** vai **pacilus**, zarotā, **dorsoventrālā**^{xviii} kauloīdā un filoīdos. Jungermaniju kauloīds parasti spēcīgi zarojas, veido velēnas. Filoīdi visbiežāk ir izkārtoti **divās rindās**, bet trešā (ventrālā) rinda ir pārveidota par amfigastrijām. Pārveidotā filoīdu rinda var būt pilnībā reducēta vai izpildīt īpašas funkcijas. Piemēram, epifītiskai sūnai tamarisku frulānija *Frullania tamarisci* ir kausveida formas ventrālie filoīdi jeb amfigastrijas, kas spēj ūdeni uzkrāt, nodrošinot sūnas dzīvības funkcijas sausuma periodos (16. att.).

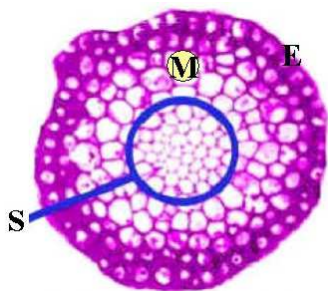
Lapu sūnu klasē (*Bryopsida*) filoīdi uz kauloīda ir izvietoti **spirāliski**, retāk – divpusēji (bet ne dorsoventrāli kā jungermaniju rindā).

Gametofīti, kas diferencēti stumbrā un lapās anatomiski attīstījušies dažādi

Kauloīda anatomiskā uzbūve jungermaniju rindā variē atkarībā no sugas. Dažām jungermaniju sugām kauloīda šūnas nav diferencētas, bet ir sugas (17. att.), kam bez epidermas (E) skaidri ir diferencēta serde (S) un miza (M). Serdē esošās plānapvalka šūnas nekāpo izcili labai ūdens vadīšanai. Pierādīts, ka lielākā daļa ūdens pārvietojas pa sūnas ķermeņa virsu un to absorbē ķermeņa ārējās šūnas.

Zaļsūnu apakšklasē kauloīdā vienmēr ir iepriekš minētie trīs audu veidi (18. att.): epiderma (E), miza (M) un serde (S). Attēlā ir redzami arī no filoīdi (F).

Sfagnu apakšklases visas sugas ir piemērojušās lielu ūdens daudzumu uzkrāšanai. Dažādu *Sphagnum* sugu gametofīts var “uzsūkt” ūdens daudzums, kas 16–26 reizes pārsniedz auga saussvaru. Šo spēju nodrošina sfagnu kauloīda un filoīdu īpašā uzbūve.

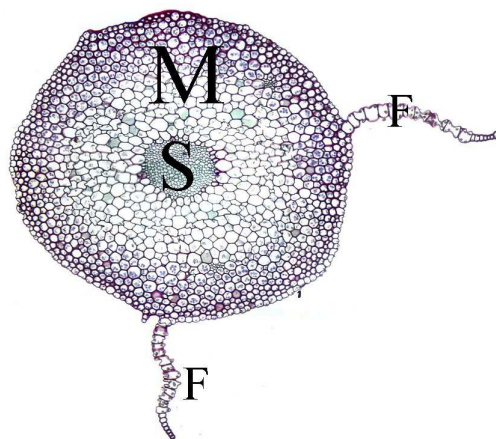


17. attēls. Kauloīda šķērsriezums kādai *Jungermanniales* sugai.

S – serdē (zilajā aplī) ir šūnas, kas vada ūdeni un barības vielas. Šīs šūnas ir šauras, ar plānu apvalku.

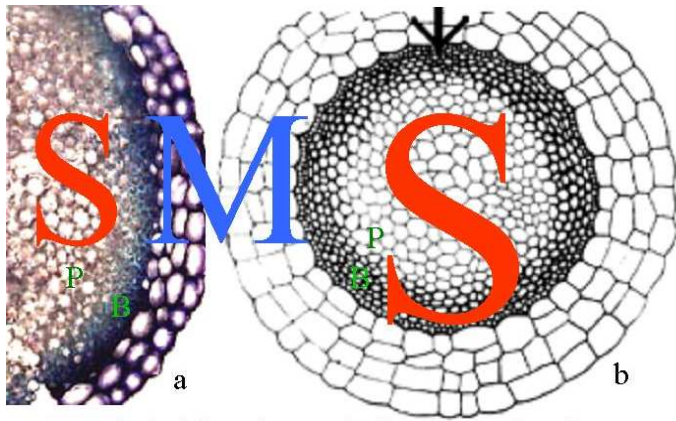
E – ārējais šūnu slānis ir epiderma. Šūnas ar biezu apvalku.

M – miza atrodas starp epidermu un serdi. Šeit ir parenhīmas šūnas. To funkcijas ir barības vielu veidošana un uzkrāšana.



18. attēls. Kauloīda šķērsriezums kādai no skrajlapīšu (*Mnium* sp.) sugām no *Bryidae*. Skrajlapītes kauloīda šķērsriezumā var redzēt epidermu – ārējo šūnu slāni, serdi (S) ar plānsienu, šaurām šūnām ūdens un barības vielu vadīšanai, mizu (M). Šķērsriezumā ir redzams, ka mizā ir divi, atšķirīgi šūnu veidi. Mizas ārējā daļā atrodas šūnas ar bieziem apvalkiem, kas pilda balsta funkcijas. Iekšējā daļā ir parenhīmas šūnas, kas veido un uzkrāj barības vielas. Attēlā ir redzami arī filoīdi (F), kas atiet no kauloīda.

Sfagniem kauloīdā ir tikai divu veidu audi (19. att.). Kauloīda vidū atrodas serde (S), ko ietver miza (M). Sfagnu kauloīdu miza sastāv no hialīnšūnām^{xix}. Hialīnšūnas ir raksturīgas arī sfagnu filoīdiem. Tās ir lielas, mucveida šūnas. Kad tās ir nobriedušas, tās ir nedzīvas^{xx}; tām bieži ir šūnapvalka uzbiezējumi un poras (20. att.). Tieši šīs šūnas spēj uzglabāt ievērojamās ūdens rezerves pat saules svelmē. Hialīnšūnu lielais daudzums nosaka sfagnu pelēcīgo krāsu. Serde veido un uzkrāj barības vielas.



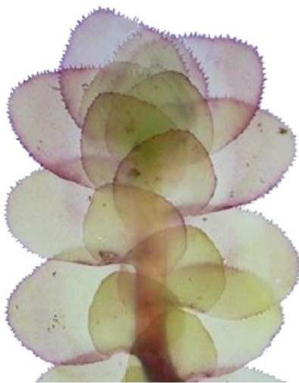
19. attēls. Sfagna kauloīda šķērsriezuma foto (a) un zīmējums (b).

Sfagniem kauloīdā ir tikai divi audu veidi. Kauloīda vidū atrodas serde (S), ko ietver miza (M). Sfagnu kauloīda miza sastāv no hialīnšūnām. Serdē var izšķirt ārējās biezapvalka šūnu kārtas (B), kas pilda balsta funkcijas un iekšējās plānapvalka šūnas (P), kas veido un uzkrāj barības vielas.

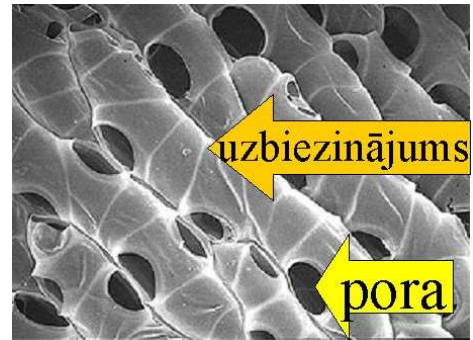
Filoīdu uzbūve ir atšķirīga dažādās sūnaugu sistemātiskajās grupās.

Jungermaniju rindā filoīdus veido **viens šūnu slānis**. Filoīdi vienmēr ir bez dzīslas (21. att.).

Zaļšūnu apakšklasē jauns filoīds sastāv no 1 šūnu slāņa, bet, augot, sugu vairumam filoīda centrālā daļa kļūst biezāka, veidojot vidus dzīslu. Tajā ietilpst pagarinātas šūnas. Daļai no tām ir uzbiezināti apvalki, kas nodrošina filoīda plātnes balstīšanu (22. att.).

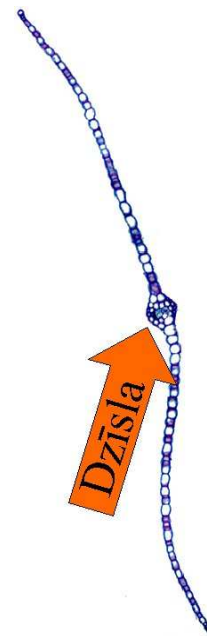


21. attēls. Lāpstītes (*Scapania* sp.) filoīdi. Tāpat kā citām jungermaniju rindas sugām, lāpstītēm filoīdus veido viens šūnu slānis. Aknu sūnām filoīdi vienmēr ir bez dzīslas.



20. attēls. Iesarkanā sfagna (*Sphagnum rubellum*) hialīnšūnas, SEM uzņēmums.

Labi redzama hialīnšūnu mucveida forma, apvalka uzbiezinājumi un poras.



22. attēls. Skrajlapītes (*Mnium* sp.) filoīda šķērsriezums.

Kā relatīvi vienkārša zaļšūnu filoīda struktūras piemērs var kalpot griezenes (*Funaria*), bet lāčšūnu (*Polytrichum*) un lācīšu (*Atrichum*) filoīdi ir daudz komplicētāki. Tajos daudzslāņu vidus

dzīsla ir labi attīstīta un sklerotiska. Filoīda augšējā daļā ir daudzas paraleli novietotas lamellas, ko veido plānsienu fotosintezējošas šūnas. Starp lamellām esošās spraugas veido kapilārus, kur pēc lietus uzkrājas ūdens. Ieritinoties filoīdu sklerotiskajai malai, fotosintezējošās šūnas tiek pasargātas no izžūšanas.

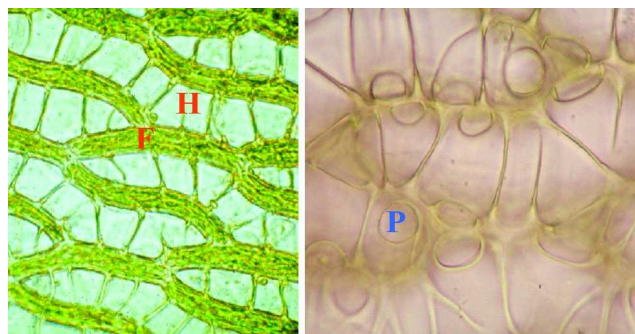
Andreju apakšklases filoīdus arī veido viens šūnu slānis. Sugu vairumam (bet ne visām) ir arī daudzšūnu vidus dzīsla.

Sfagnu apakšklasē filoīdu uzbūve ir unikāla. Filoīdos ir divu veidu šūnas – lielās, mucveida, nedzīvās hialīnšūnas un mazākas, šauras, dzīvas fotosintezējošās šūnas (23. att.). Hialīnšūnām ir raksturīgas poras un apvalka uzbiezējumi.

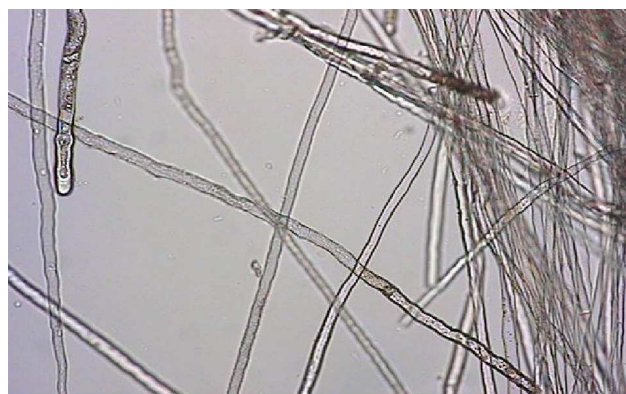
Sūnaugu klases atšķiras pēc rizoīdiem

Sakņu funkcijas sūnaugiem daļēji pilda **rizoīdi**. Rizoīdi kalpo tikai auga piestiprināšanai un ūdeni un barības vielas uzsūc visa sūnauga ķermeņa virsma. Īstu sakņu sūnām nav, kaut arī dažu sūnu pazemes daļu struktūra var būt visai sarežģīta.

Ragvācelīšu klases un aknu sūnu klases augiem rizoīdi gandrīz vienmēr ir **vienšūnas**^{xxi} (24. att.).



23. attēls. Sfagna (*Sphagnum* sp.) filoīda šūnas. Attēlā pa kreisi labi ir redzamas garās, šaurās fotosintezējošās šūnas (F), kas ietver hialīnšūnas (H). Attēlā pa labi var saskatīt hialīnšūnu poras (P).



24. attēls. Aknu sūnu rizoīdi. Ragvācelīšu klases (*Anthocerotopsida*) un aknu sūnu klases (*Marchantiopsida*) augiem rizoīdi gandrīz vienmēr ir vienšūnas un nezaroti.

Ragvācelīšu klasē un jungermaniju apakšklasē rizoīdi vienmēr ir tikai ar **gludām** šūnas sienām. Maršanciju apakšklasē lielākoties ir gan gludie rizoīdi, gan rizoīdi ar šūnas sienīņu uzbiezējumiem – **kārpainie rizoīdi**^{xxii} (25. att.). Kārpainajiem rizoīdiem savijoties, tiek nodrošināta kapilārā ūdens pārvietošanās.

Lapu sūnu klases sūnām ir raksturīgi **daudzšūnu** rizoīdi (26. att.). Sfagniem tie ir tikai jauniem augiem, augam pieaugot tie atmirst un pieaugušam augam **rizoīdu nav**.



25. attēls. Parastās konusgalvītes (*Conocephalum conicum*) rizoīdu veidi. Maršanciņu apakšklases (*Marchantiidae*) augiem ir divu veidu rizoīdi: gludie (G) un kārpainie (K).



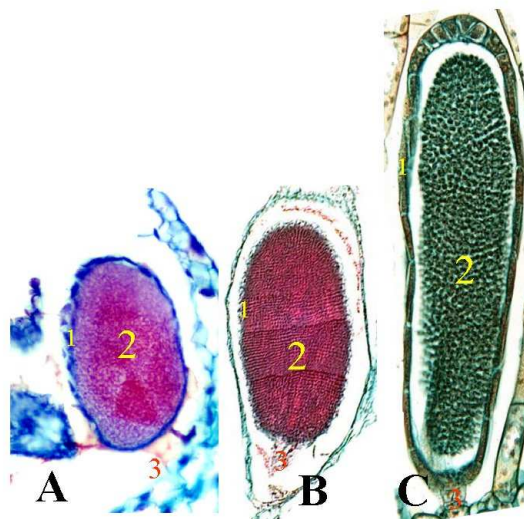
26. attēls. Purva krokvācelītes (*Aulacomnium palustre*) rizoīdi. Lapu sūnu klases (*Bryidae*) sūnām ir daudzšūnu, zaroti rizoīdi.

Andreju apakšklasē ir divi rizoīdu veidi. Ir **cilindriski**, kas ieurbjas akmeņainajā substrātā. Un ir **plātnes** veida rizoīdi, kas piestiprinās akmeņu virsai.

Zaļsūnu apakšklasē rizoīdi bieži ir koncentrēti pušķos vai klāj stumbru ar biezu rizoīdu tūbu. Savstarpēji sapinoties, rizoīdi izveido kapilāru tīklu, kas saglabā ūdeni un veicina atmosfēras putekļu un augsnes daļiņu uzkrāšanos un izmantošanu.

Anterīdiji

Dažādu sūnaugu klašu anterīdiji morfoloģiski ir ļoti līdzīgi (27. att.). Lapu sūnu klasē anterīdiji ir lielāki nekā abās pārējās klasēs un daudzām sugām tie ir redzami pat ar neapbruņotu aci.

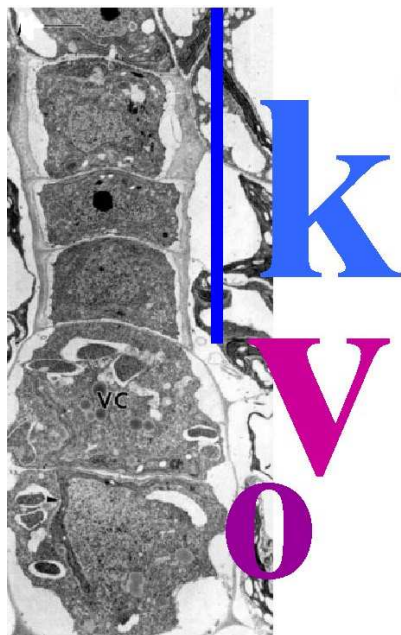


27. attēls. Sūnaugu dažādu klašu anterīdiji ir ļoti līdzīgi. A – *Anthoceros* sp. (*Anthocerotopsida*); B – *Marchantia* sp. (*Marchantiopsida*); C – *Mnium* sp. (*Bryopsida*). Anterīdiji ir iegareni, tos ietver apvalks viena šūnu slāņa biezumā. Zem apvalka ir spermatogēnās šūnas (2). No tām izveidojas spermatozoīdi. Sūnaugu anterīdijiem ir neliels kātiņš (3).

Aknu sūnu un lapu sūnu klasē anterīdiji vienmēr **veidojas eksogēni**, t.i. no gametofīta ķermeņa ārējām šūnām. Toties ragvācelīšu klasē anterīdiji aizmetas un veidojas gametofīta iekšienē – **endogēni**.

Arhegoniji

Atšķirībā no abām pārējām sūnaugu klasēm, ragvācelīšu klasē arhegoniji ir **bez apvalka** un sastāv no olšūnas, vēdera kanālšūnas un 4 kakla kanālšūnām. Arhegoniji attīstās **endogēni** un ir iegremdēti talomā (28. att.).

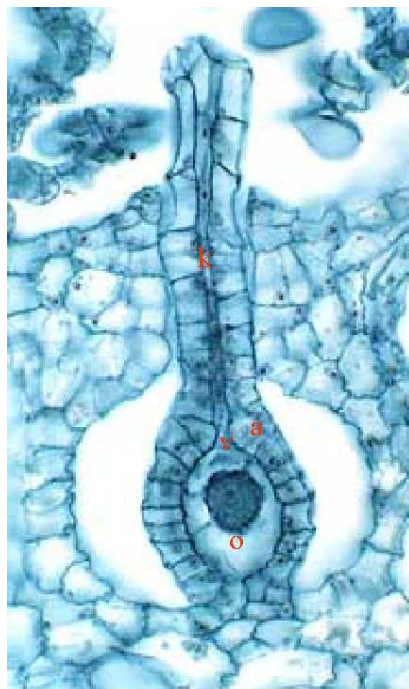


28. attēls. Gludās tumšradzes (*Phaeoceros laevis*) arhegonijs.

Ragvācelīšu klasē (*Anthocerotopsida*), atšķirībā no pārējām sūnaugu klasēm, arhegonijs veidojas endogēni un tam nav apvalka. Kaklu veido četras kanāla šūnas (**k**), vēdera kanāla šūna (**v**). Attēla ir redzama arī olšūna (**o**).

Aknu sūnu klases sugu arhegoniji ir samērā līdzīgi (29. att.). Bet tie vienmēr attīstās **eksogēni** un atsevišķām sugām attīstības gaitā tie “iegrimst” taloma audos un nobriedušā veidā tos ietver taloma šūnas. Arhegonijs sastāv no apvalka, 4-8 kakla kanāla šūnām, 1 vēdera kanāla šūnas. Bazāli no tās atrodas olšūna.

Lapu sūnu klasē arhegoniji tāpat kā aknu sūnām veidojas **eksogēni**, tie ir masīvāki nekā abās pārējās sūnaugu klasēs un daudzām sugām (gluži kā anterīdiji) ir saskatāmi ar neapbruņotu aci. Lapu sūnu arhegoniji ir novietoti uz kātiņa. Arhegonija kakls ir ļoti garš, bieži izlocīts, to veido sešas vertikālas kakla šūnu rindas, kas ietver kakla kanāla šūnas.

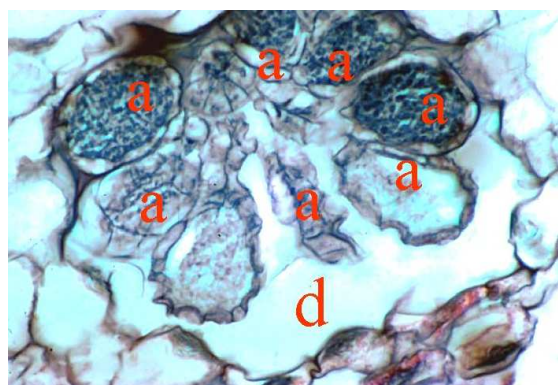


29. attēls. Rīčijas (*Riccia* sp.) arhegonijs. Aknu sūnu klasē (*Marchantiidae*), atšķirībā no ragvācelīšu klases, arhegonijs veidojas eksogēni un tam ir apvalks (**a**). Ir 4–8 kakla kanāla šūnas (**k**), vēdera kanāla šūna (**v**) un olšūna (**o**).

Gametangiju izkārtojums

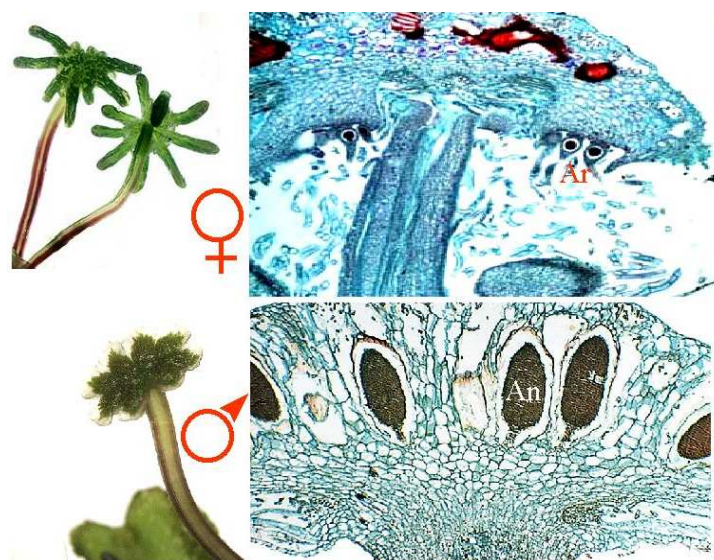
Sūnas var būt **vienmājas** (anterīdiji un arhegoniji attīstās uz viena indivīda) vai **divmāju** (anterīdiji un arhegoniji attīstās uz dažādiem indivīdiem).

Ragvācelišu klasē anterīdiji un arhegoniji grupās vai pa vienam ir **iegremdēti** dorsālajos gametofīta audos. Anterīdiji atrodas īpašos **anteridiālajos dobumos** (30. att.), ko no augšpusē noslēdz 1 vai 2 šūnu kārtas. Arī ragvācelišu bezapvalka arhegoniji ir iegremdēti lapaņa augšpusē audos.



30. attēls. Anterīdiji (a) anteridiālajā dobumā (d).

Ragvācelīte (*Anthoceros crispulus*).
Mikrofotogrāfijā redzami 8 anterīdiji, kas piestiprināti anteridiālā dobuma pamatnei.



31. attēls. Parastās maršancijas (*Marchantia polymorpha*) gametangiju sastati.

Sievišķajiem sastatiem (arhegonioforiem) plātnītei kāta galā ir daudzstarainas zvaigznes izskats. Arhegonij (Ar) izvietoti arhegoniālajos dobumos plātnītes apakšā. Vīrišķo sastatu (anteridioforu) plātnīte ir diskveida un anterīdiji (An) izvietoti anteridiālajos dobumos diska augšpusē.

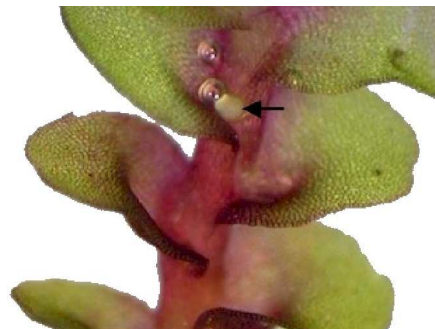
Maršanciju rindā (*Marchantiales*) salīdzinot dažādas ģintis var izsekot, kā filoģenēzē ir notikusi virzība no lapaņa ķermenī iegremdētiem gametangijiem uz gametangijiem, kas iegremdēti īpašu **gametangiju sastatu** audos.

Piemēram, ričijām (*Riccia sp.*) anterīdiji un arhegoniji ir iegremdēti lapaņa audos īpašos **dobumos**, kas atveras uz augšpusi ar kanālu. Toties maršancijām (*Marchantia sp.*) veidojas gametangiju sastati (31. att.). Sastati pēc ārējā izskata var būt ļoti dažādi un pēc to izskata var atšķirt gan atsevišķas maršanciju sugas, gan arī vienas sugas sievišķos un vīrišķos sastatus. Gametangiju izvietojums sastatos dažādām maršanciju sugām ir līdzīgs. Anterīdiji ir iegremdēti kolbveida **anteridiālajos dobumos**, kas ar šauru, īsu kanālu atvērti uz augšu. Starp dobumiem ir audi ar gaisa kamerām. Arhegoniji, savukārt, ir izvietoti **arhegoniālajos dobumos**.

Lodvācelišu rindā (*Sphaerocarpaceles*) anterīdiji nav iegremdēti taloma audos un pa vienam atrodas īpašos lapoņa ventrālās daļas veidotos apvalkos – **perihēcijos**^{xxiii} (32. att.). Arī katru arhegoniju aptver bumbierveida, augšdaļā atvērts perihēcijs.

Mecgēriju rindas (*Metzgeriales*) plātnes veida lapoņu arhegonijus arī ietver perihēcijs, bet anterīdiji ir izvietoti anterīdiālajos dobumos.

Diferencētajām mecgēriju rindas sugām gametangiji ir izvietoti uz kauloīda. Kauloīda apikālās šūnas gametangijus neveido, kādēļ augs turpina augt arī pēc gametangiju izveidošanās, t.i. gametangiji ir novietoti **anakrogīni**^{xxiv} (33. att.).



32. attēls. Lodvācelišu (*Sphaerocarpos* sp.) laponis ar perihēcijiem (p) uz tā.

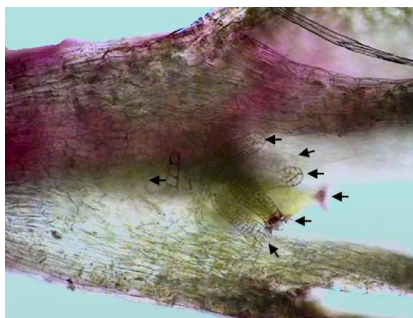
Lodvācelišu rindā (*Sphaerocarpaceles*) anterīdiji nav iegremdēti taloma audos un pa vienam atrodas īpašos lapoņa ventrālās daļas veidotos apvalkos – perihēcijos. Arī katru arhegoniju aptver bumbierveida, augšdaļā atvērts perihēcijs.

33. attēls. Vasveidīgajām mecgēriju rindas sugām gametangiji ir izvietoti uz kauloīda.

Kauloīda apikālās šūnas gametangijus neveido, kādēļ augs turpina augt arī pēc gametangiju izveidošanās, t.i. gametangiji ir novietoti anakrogīni.

Jungermaniju rindā sugu vairumam anterīdiji pa vienam vai (biežāk) pa vairākiem ir izvietoti **anterīdiālo sedzējfiloīdu padusēs**. Arhegoniji atrodas dzinumu galos, t.i. **akrogīni** (34. att.). Arhegoniji attīstās no dzinuma gala šūnas un dzinums pārstāj augt. Arhegonijus apņem **periantijs**^{xxv}. To veido trīs (ja augam nav amfigastriju – divi) saauguši filoīdi. Periantija forma dažādām jungermaniju rindas sugām ir ļoti atšķirīga.

Sfagnu apakšklasē kauloīda augšdaļā attīstās zarojuma rozete (35. att.). Atsevišķi rozetes zariņi no pārējiem atšķiras pēc izveidojuma un krāsojuma. Tie ir **gametangiju zariņi**. Vīrišķie un sievišķie gametangiji nekad neatrodas uz viena un tā paša zariņa. Vīrišķo zariņu **filoīdu padusēs** veidojas **anterīdiji**. Tie ir novietoti **pa vienam**. Arhegoniji izveidojas ļoti īsu sievišķo **zariņu galos**, parasti kopā **pa trim**. Vidējais arhegonijs attīstās (tāpat kā akrogīnajām aknu sūnām) no apikālās šūnas un zariņš pārstāj augt garumā. Abu laterālo arhegoniju veidošanā apikālā šūna nepiedalās. Arhegonijus ieskauj augšējie filoīdi.



34. attēls. *Jungermannia evansii* dzinuma gala mikrofoto.

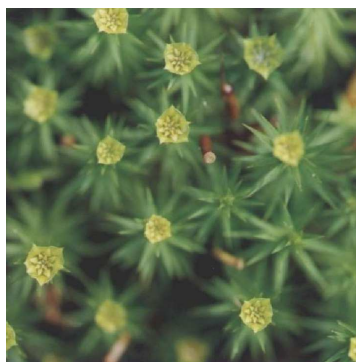
Ar bultiņām parādīti arhegoniji, kas attīstījušies no dzinuma gala šūnas, t.i. akrogīni. Līdz ar arhegoniju aizmešanas dzinums pārstājis augt garumā.



35. attēls. Gametangiju izvietojums sfagnu sūnā.

Attēlā redzams kādas sfagnu sugas sūnas kauloīda gals ar anterīdiju zariņiem galā. Anterīdiji izvietoti zariņu filoīdu padusēs.

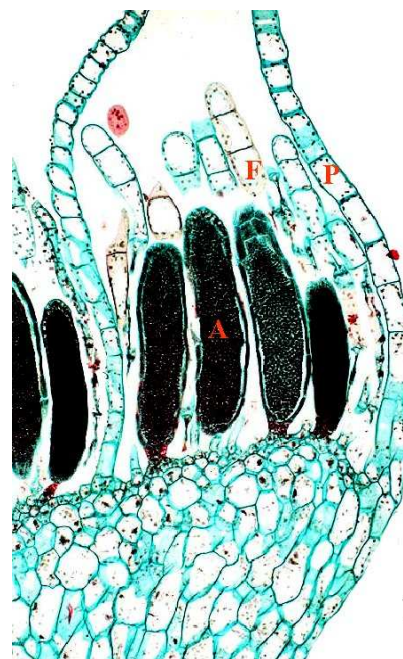
Andreju apakšklasē anterīdiji un arhegoniji attīstās grupā atsevišķu **zaru galotnē**. Tie ir **akrogīni**, jo pirmais anterīdiji un arhegonijs attīstās no galotnes šūnas. To attīstība un uzbūve atgādina zaļsūnu apakšklases (*Bryidae*) gametangijus.



36. attēls. Krāšņie dzegužlini (*Polytrichum formosum*).

Dzeltenīgie “sūnas ziedi” patiesībā ir modificēti filoīdi, kas ieskauj gametangijus. Šos veidojumus sauc par perihēcijiem.

Zaļsūnu gametangiji lielākoties ir **grupās** kas izvietotas kausveida struktūrā (36. att.). Kausu parasti ietver specializētas lapveidīgas struktūras, veidojot **perihēciju**. Starp gametangijiem bieži atrodas sterili pavedienveida vai kniepatatveida izaugumi un modificēti filoīdi, ko sauc par **parafizēm**^{xxvi} (37. att.). Uzskata, ka parafīzes palielina virsmu kapilārā ūdens noturēšanai un tādejādi kalpo gametangiju izžūšanas novēršanai. Spermatozoīdi izplatās, gametangiju kausā



37. attēls. Skrajlapītes (*Mnium* sp.) arhegoniju sastats.

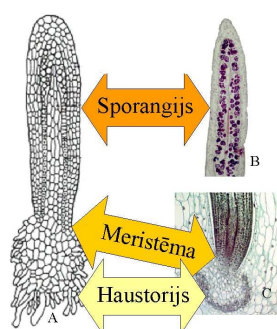
Arhegoniji (A) atrodas kausveida struktūrā, ko ietver perihēcijs (P). Starp arhegonijiem izvietotas parafīzes (F).

iekrītot lietus lāsēm un tālu izmētājot spermijus no mātes auga. Ūdens piles ar lielu spermiju daudzumu var pārnēsāt arī kukaiņi.

Sūnaugu sporogoni

Sūnaugu klasēm un apakšklasēm ir dažādi sporogoni

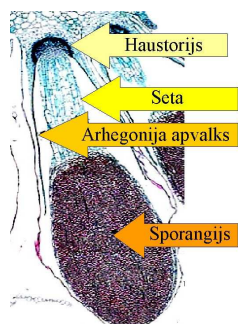
Ragvācelišu (*Anthocerotopsida*) klasē sporofīts sastāv no haustorija un relatīvi garas (1 cm un garākas), cilindriskas **sporu vācelītes** (38. att.). Atšķirībā no pārējiem sūnaugiem, ragvācelītēm **nav setas**^{xxvii}. Ragvācelītēm, atšķirībā no pārējiem sūnaugiem, starp starp haustoriju un sporangiju atrodas interkalāra **meristēma**^{xxviii}. Sporogona interkalārā augšana var ilgt vairākus mēnešus.



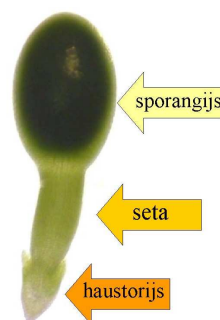
38. attēls. Ragvācelišu sporogons.

A – sporogona shēma; B – sporogona gala mikrofotoattēls; C – sporogona pamatnes mikrofotoattēls.

Maršanciju (*Marchantiidae*) apakšklasē sporogons sastāv no haustorija, setas un sporu vācelītes. Apakšklases augiem ir raksturīga ļoti **īsa seta**. Tā nedaudz gan izstiepjas kad sporas ir nobriedušas, izvirzot sporu vācelīti sekmīgai sporu izkaisīšanai (39., 40. att.).

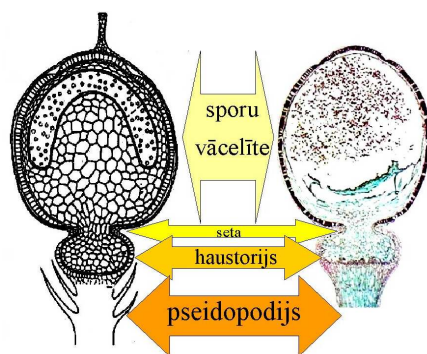


39. attēls. Maršancijas (*Marchantia* sp.) sporogona mikrofotoattēls.



40. attēls. Jauns sekstītes (*Lophocolea* sp.) sporogons.

Sfagnu (*Sphagnidae*) apakšklasē seta arī ir ļoti īsa, bet, atšķirībā no maršancijām, sporu izkaisīšanai uz augšu tiek pacelts viss sporogons. Tam kalpo īpašs gametofīta izaugums – **pseudopodijs**^{xxix}. Sporu vācelīte ir liela, gandrīz sfēriska. Sfagnu sporogonu haustorijs ir uzbriedis, sīpolveida (41. att.).



41. attēls. Sfagna (*Sphagnum sp.*) sporogons.

Sfagnu apakšklases (*Sphagnidae*) augiem sporogona seta ir ļoti īsa. Sporu izkaisīšanai sporogonu paceļ pseidopodijs.

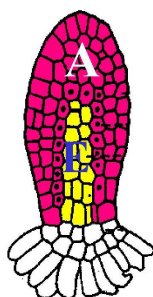
Andreju (*Andreaeidae*) apakšklases augu sporogons **atgādina sfagnu** sporogonu. Atšķirībā no sfagniem, sporogonam nav īstas setas. Sporogonu (kā sfagniem) paceļ **pseudopodijs**.

Zaļsūnu (*Bryidae*) apakšklases augu sporogons sastāv no vācelītes, setas un haustorijs. Vācelīte parasti ir **garas setas** galā un tikai atsevišķām sugām seta ir reducēta.

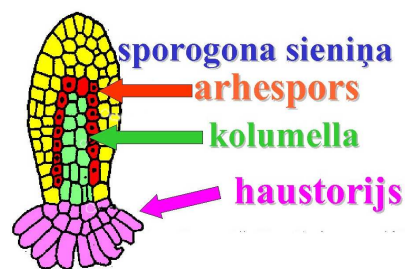
Sporu vācelītes attīstība un iekšējā uzbūve

Dīglī (42. att.), no kā attīstās sporogons, izšķir šūnu ārējos slāņus – **amfitēciju^{xxx}** (A) un iekšējos slāņus – **endotēciju** (E).

Ragvācelīšu klasē (*Anthocerotopsida*) no amfitēcija šūnu iekšējiem slāņiem attīstās **arhespors** – sporas veidojošā vācelītes daļa, bet no visa endotēcija – **kolumella^{xxxi}** (43. att.). Kolumella ir vācelītes vidū novietota, gareniski orientēta, no dažām šūnu rindām veidota sterilu šūnu kolonna^{xxxii}. Kolumellas šūnas ir garas, ar plāniem apvalkiem.



42. attēls. Sūnauga dīgļa shēma. Dīglī, no kā attīstās sporogons, izšķir šūnu ārējos slāņus – amfitēciju (A) un iekšējos slāņus – endotēciju (E).



43. attēls. Ragvācelītes sporogona attīstība. Ragvācelīšu klasē (*Anthocerotopsida*) no amfitēcija šūnu iekšējiem slāņiem attīstās arhespors – sporas radošā vācelītes daļa, no ārējiem slāņiem – sporogona sienīņa, bet no visa endotēcija – kolumella.

Ragvācelīšu arhesporā bez meijosporām veidojas arī sterilas šūnas – **elatēras^{xxxiii}**. Elatēras ir novietotas **perpendikulāri** (transversāli) sporangija gareniskajai asij.

Aknu sūnu klasē (*Marchantiopsida*) sporangijs ir diferencēts mazāk nekā tas ir ragvācelīšu klasē. Endotēcijā katra šūna nevienādi daloties veido **sporu mātšūnu un elatēru^{xxxiv}**. Agrīnajās attīstības stadijās elatēras baro sporu mātšūnas. Izaugušās elatēru šūnas ir gari izstieptas. Aknu

sūnu klasē elatēru šūnapvalks ir ar **uzbiezinājumiem** (ragvācelīšu elatēras lielākoties ir ar gludiem šūnapvalkiem). Aknu sūnu sporu vācelītē nekad **nav kolumella**.

Toties **lapu sūnu (*Bryopsida*) klases** sporu vācelītēs nekad **nav elatēras**. **Zaļsūnu un andreju apakšklasē** arhespors attīstās no endotēcija ārējās daļas, bet **sfagnu apakšklasē** no amfitēcija iekšējās daļas. Lapu sūnām vācelītes vidū vienmēr izveidojas **kolumella**. Kolumella sastāv no lielām parenhimatiskām šūnām un kalpo barības vielu pievadīšanai un ūdens uzkrāšanai priekš sporu veidošanas.

Sūnaugi veicina sekmīgu sporu izsēšanos

Ragvācelīšu klasē (*Anthocerotopsida*) sporu veidošanās un sporu izplatīšana notiek pakāpeniski, līdz ar sporogona augšanu. Sporu vācelīte atveras ar **divām gareniskām plaisām**. Atšķirībā no ragvācelītēm, citiem sūnaugiem sporu vācelītes nekad neatveras ar divām plaisām. Elatēras higroskopiski izlocās, kas veicina sporu sekmīgāku izsēšanos.

Aknu sūnu klasē (*Marchantiopsida*) sporu izsēšana ir atšķirīga dažādām sistemātiskajām grupām.

Maršanciju ģints augiem sporu vācelītes apvalku veido viens šūnu slānis. Tā šūnām ir gredzenveida uzbiezinājumi. Tikai vācelītes galotnē apvalks ir divslāņains. Šeit arī sākas apvalka plaisāšana – segslānis sadalās un apvalks izveido vairākus zobīņus. Pēc tam vācelītes apvalks sadalās daudzās strēmelēs, elatēru un sporu masa izkaras no vācelītes. Elatēru higroskopiska atritināšanās un saritināšanās veicina atsevišķu sporu pakāpenisku atbrīvošanu.

Jungermaniju apakšklasē (*Jungermanniidae*) sporu vācelīte visbiežāk atveras ar **četrām vārsnēm**. Atvēršanās notiek pateicoties atveres līnijās izvietotām īpašām plānsienu šūnām. Tomēr ir arī tādas jungermaniju apakšklases sugas, kam vācelītes apvalks sadalās dažāda lieluma gabaliņos un apvalks pilnībā beidz eksistēt. Ir arī sugas, kas nomet cepurītei līdzīgo augšdaļu. Atšķirībā no maršancijām, kam sporas tiek atbrīvotas pakāpeniski, tādās jungermaniju apakšklases ģintīs kā *Jungermannia*, *Cephalozia* un *Frullania* elatēras sporas lielās devās no vācelītes izmet ar spēku. *Pellia* sporas ir samērā lielas un tās izplatās pa ūdeni, kamēr pārējo ģinšu sporas ir ļoti mazas un tās izplata vējš.

Andreju apakšklasē (*Andreaeidae*) sporu vācelīti sedz bārkstaina **cepurīte (*calyptra*)**, kas nokrīt pēc sporu nobriešanas. Vācelītes apvalka šūnu vairumam sieniņas ir biezas. Bet ne visām. Vācelītes apvalkā veidojas četras plānsienu šūnu gareniskas līnijas, kas gan vācelītes augšgalu nerasniedz. Kad sporas ir nobriedušas, pa plānsienu šūnu līnijām vācelītei izveidojas 4...8 atveres. Atveres regulē sporu izbiršanu, jo mitrā laikā tās ir sakļāvušās, bet atveras sausā laikā.

Sfagnu apakšklasē (*Sphagnidae*) vācelītes augšgalā izveidojas diskveida **vāciņš (*operculum*)**. Vāciņu no pārējās vācelītes atdala sīkas epidermas šūnas ar plāniem apvalkiem – **gredzens**

(*anulus*). Gredzenā izveidojas poras. Pa porām vācelītē iekļūst gaiss. Vācelītei sausā laikā saraujoties, gaiss tiek saspiests un sporu mākonis “pneimātiski” tiek izmests no vācelītes.

Zaļsūnu apakšklasē (*Bryidae*) sporogona vācelīti (tāpat kā andreju apakšklasē) sedz **cepurīte**. Vācelītes augšgalā (kā sfagniem) ir **vāciņš**. Lāčsūnu (*Polytrichum*) sugām kolumella augšgalā paplašinās un zem vāciņa izveido plānu membrānu – **epifragmu**, kas pasargā sporas no samirkšanas. Jebkurā gadījumā zem vāciņa atrodas **gredzens** (*anulus*). Tā šūnām pārģļototies, vāciņš noceļas no sporu vācelītes. Pēc atvēršanās vācelītei ir **urnas** veids.

Sporu izsēšanas regulē **peristoms** – higroskopiski zobiņi gar sporu vācelītes apmali. Peristoma zobiņi mitrā laikā cieši noslēdz urnas ieeju, bet sausā laikā atliecas uz āru un plaši atver urnu. Pateicoties šim mehānismam, zaļsūnu sporu izsēšanās gandrīz vienmēr noris pakāpeniski. Peristoms var būt vienkāršs (lāčsūnām – *Polytrichum*), ja sastāv no 1 zobiņu rindas. Vairumam zaļsūnu peristoms ir divkāršs – sastāv no iekšējās un ārējās zobiņu rindas. Zobiņu skaits, veids un uzbūve dažādām ģintīm ir atšķirīgi, tāpēc peristoms ir nozīmīgs zaļsūnu sistemātikā.

ⁱ no *πρώτος* [*prōtos*] – pirmais un *νήμα* [*nēma*] – diegs, pavediens

ⁱⁱ no latīņu *haurio* – savākt

ⁱⁱⁱ no latīņu *seta* – sars

^{iv} no *γονή* [*gon'ē*] – radīšana

^v no *εχ* [*ex*] – ārpus

^{vi} no *ένδογ* [*éndon*] – iekšpus

^{vii} *Metzgeriales* rindā vasveidīgi lapoņi ir tikai divu dzimtu (*Phyllohalliaceae* – filotāliju dz. un *Codoniaceae* – kodoniju dz.) sugām.

^{viii} *Marchantia* ģints nosaukums veidots no franču botāniķa N. Marchant uzvārda; sugas epitets “*polymorpha*” nozīmē “daudzveidīgā”, jo *πολύς* [*polýs*] – daudz; *μορφή* [*morf'ē*] – forma

^{ix} *ήπαρ* → *ήπατος* [*hépar* → *hepatos*] – aknas → aknu

^x no *αμφί* [*amphi*] – pie, ap un *γαστήρ* [*gastēr*] – vēders

^{xi} Tikai *Dendroceros* ģintī lapoņa vidū ir daudzšūnu uzbiezīnājums – dzīsla.

^{xii} *Megaceros* ģints augiem šūnās ir vairāki mazi hloroplasti (kā embriofītu vairumam).

^{xiii} Pēc šīs pazīmes gandrīz visas ragvācelīšu sugas viegli un precīzi var atšķirt no aknu sūnām un paparžu gametofītiem – mikroskopā pie neliela palielinājuma ir viegli saskatāmi ragvācelīšu īpašie hloroplasti.

^{xiv} Jāpiezīmē gan, ka ļoti retos gadījumos arī citiem embriofītiem (piemēram, *Selaginellales* rindā) arī var būt taksoni ar 1 hloroplastu šūnā.

^{xv} no *ρίζα* [*rhíza*] – sakne un izskaņas *-oid-*, kā nozīme ir “līdzīgs”. Tātad, “rizoīds” varētu tulkot “saknei līdzīgs”.

^{xvi} no *φύλλον* [*phýllon*] – lapa un izskaņas *-oid-*; tātad, filoīds – “lapai līdzīgs”.

^{xvii} no latīņu *caulis* – stumbrs un izskaņas *-oid-*; tātad – “stumbram līdzīgs”.

^{xviii} no latīņu *dorsum* – mugura un *venter* – vēders; t.i. “dorsoventrāls” ir tāds veidojums, kam ir izšķirams “vēders” un “mugura”, jeb vienkāršāk – ķermenis ir saplacināts.

^{xix} no *ύαλοχάλος* - kristāls, stikls

^{xx} Lielās, nedzīvās hialīnšūnas bieži kalpo par mājvietu sīkiem bezmugurkaulniekiem.

^{xxi} *Haplomitriales* rindas sūnām rizoīdi nav vispār.

^{xxii} *Sphaerocarpales* rindas augiem ir tikai gludie rizoīdi.

^{xxiii}

^{xxiv} no *αν-* [*an-*] – ne-; *άκρος* [*ákos*] – augšējais; *γυνή* [*gynē*] – dzemdējošā; sieviete

^{xxv} no *περί* [*perí*] – ap un *άνθος* [*ánthos*] – zieds

^{xxvi} no *πάρα* [*pára*] blakus, pie un *φύσις* [*phýsis*] veidojums

^{xxvii} Izņēmums ir *Notothylas* ģints, kam seta ir (tiesa, rudimentāla).

^{xxviii} Izņēmums atklal ir *Notothylas* ģints, kam meristēma nav.

^{xxix} No *ψευδής* [*pseudēs*] neīsts un *πόδος* □ *ποδός* □ *poys* □ *podós*] kāja □ kājas

^{xxx} No *αμφί* [*amphi*] – pie, ap un *θήκη* [*thēkē*] – tvertne.

^{xxxi} No latīņu *columna* □ *columella* – kolonna □ koloniņa.

^{xxxii} Izņēmums ragvācelīšu klasē ir *Notothylas* ģints, kam kolumella neveidojas un sporas producējas endotēcijā.

^{xxxiii} No *ελατήρ* [*elatēr*] – vadītājs, virzītājs.

^{xxxiv} Elatēras neveidojas ričiju dzimtas (*Ricciaceae*) augiem.