



Fylogeneze a diverzita vyšších rostlin

Mechorosty

výtah z přednášek prof. Petra Bureše, drobné úpravy P. Šmarda 2024



INVESTICE DO ROZVOJE VZDĚLÁVÁNÍ

Mechorosty

hlevíky



Hornworts

játrovky



Liverworts

mechy



Mosses

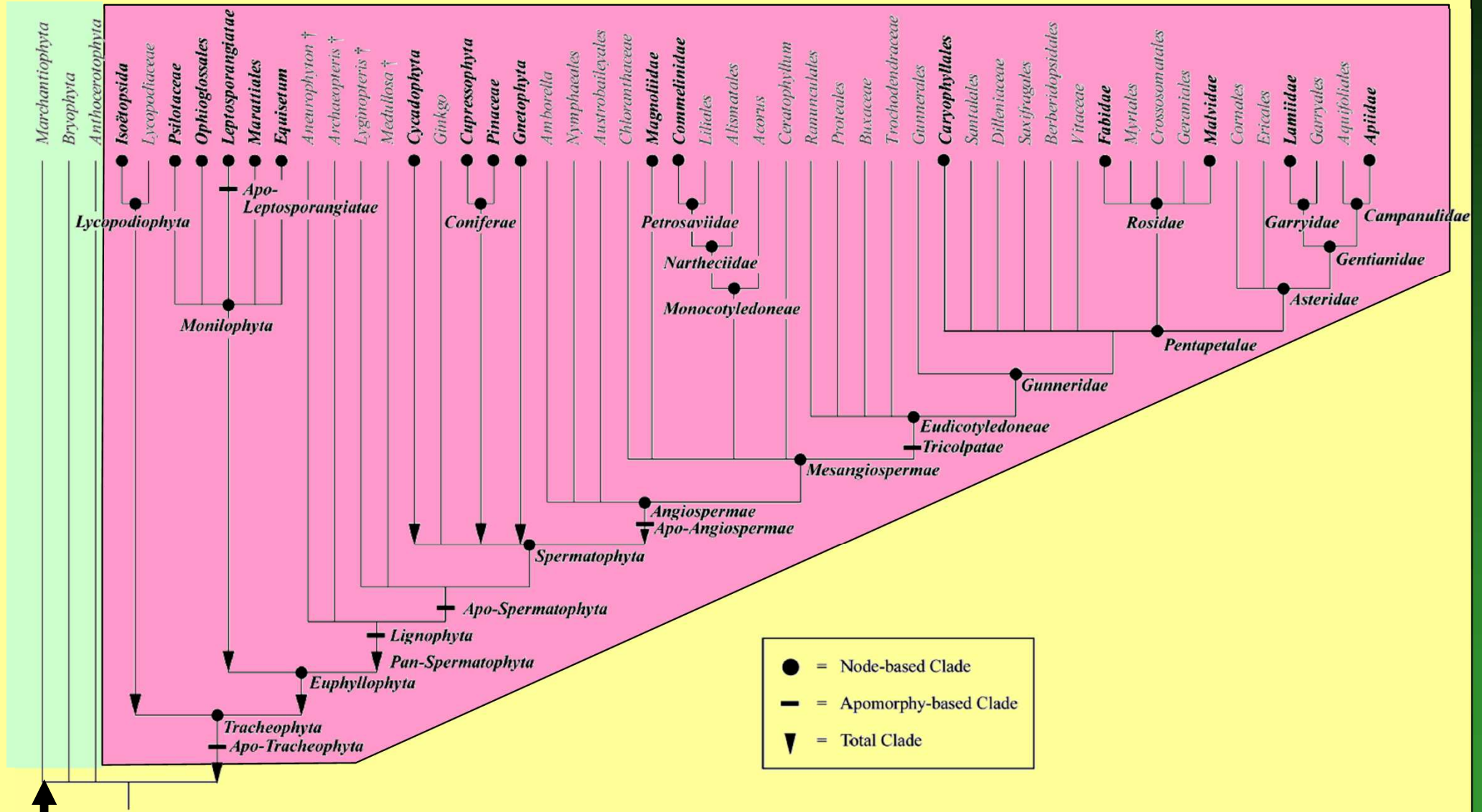
3 oddělení

játrovky (*Marchantiophyta*)

hlevíky (*Anthoceroophyta*)

mechy (*Bryophyta*)

Tři samostatné větve v sesterské pozici ke zbytku vyšších rostlin



470 miliónů let

Cantino & al. • Phylogenetic nomenclature of *Tracheophyta*

TAXON 56 (3) • August 2007: 822–846

Q: Kolik máme druhů mechorostů?

a) 450

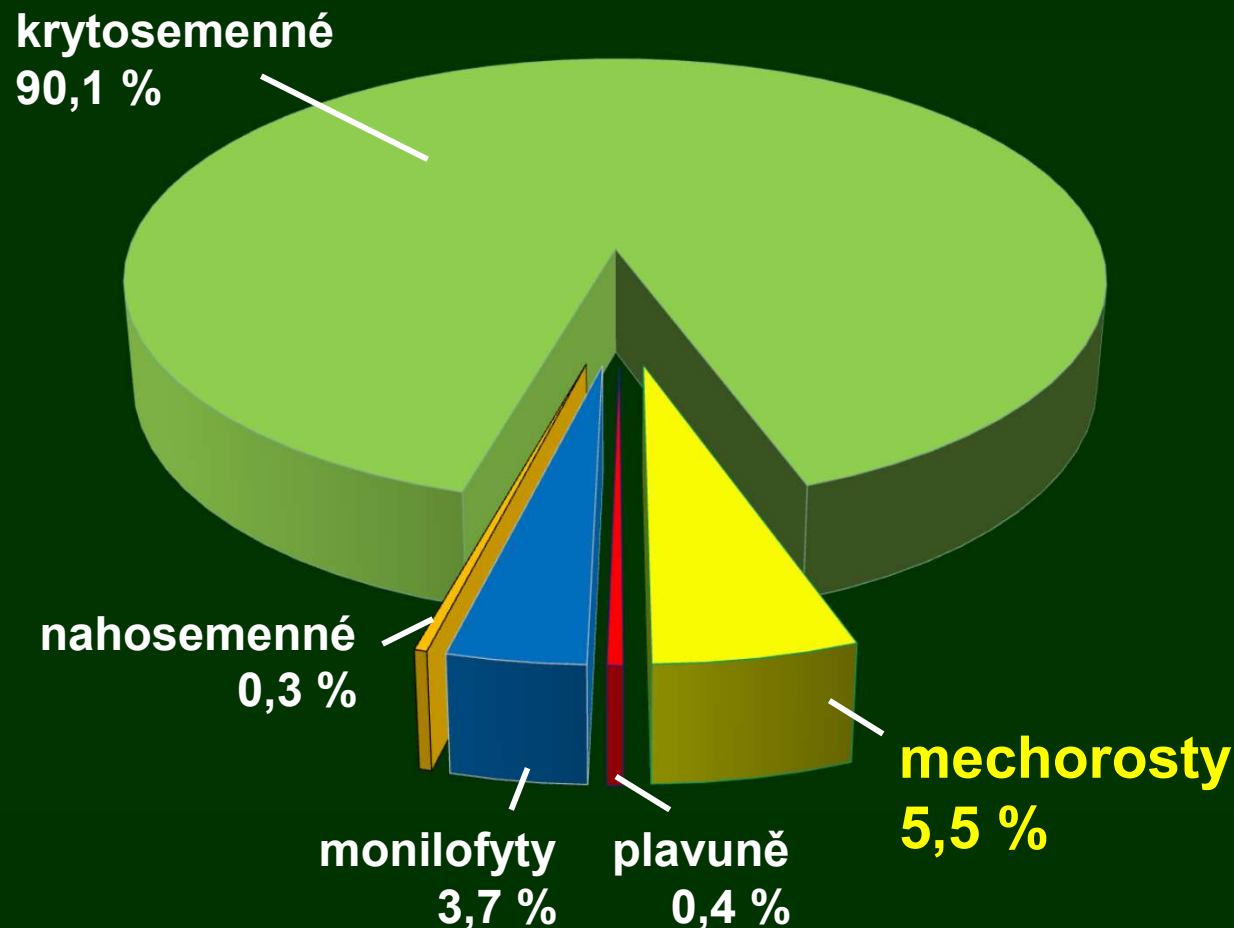
b) 2 700

c) 16 000

d) >70 000

Druhová diverzita mechorostů – v kontextu ostatních linií vyšších rostlin = 16 240 druhů (~ 5,5 %)

Podíl mechorostů na druhové diverzitě vyšších rostlin

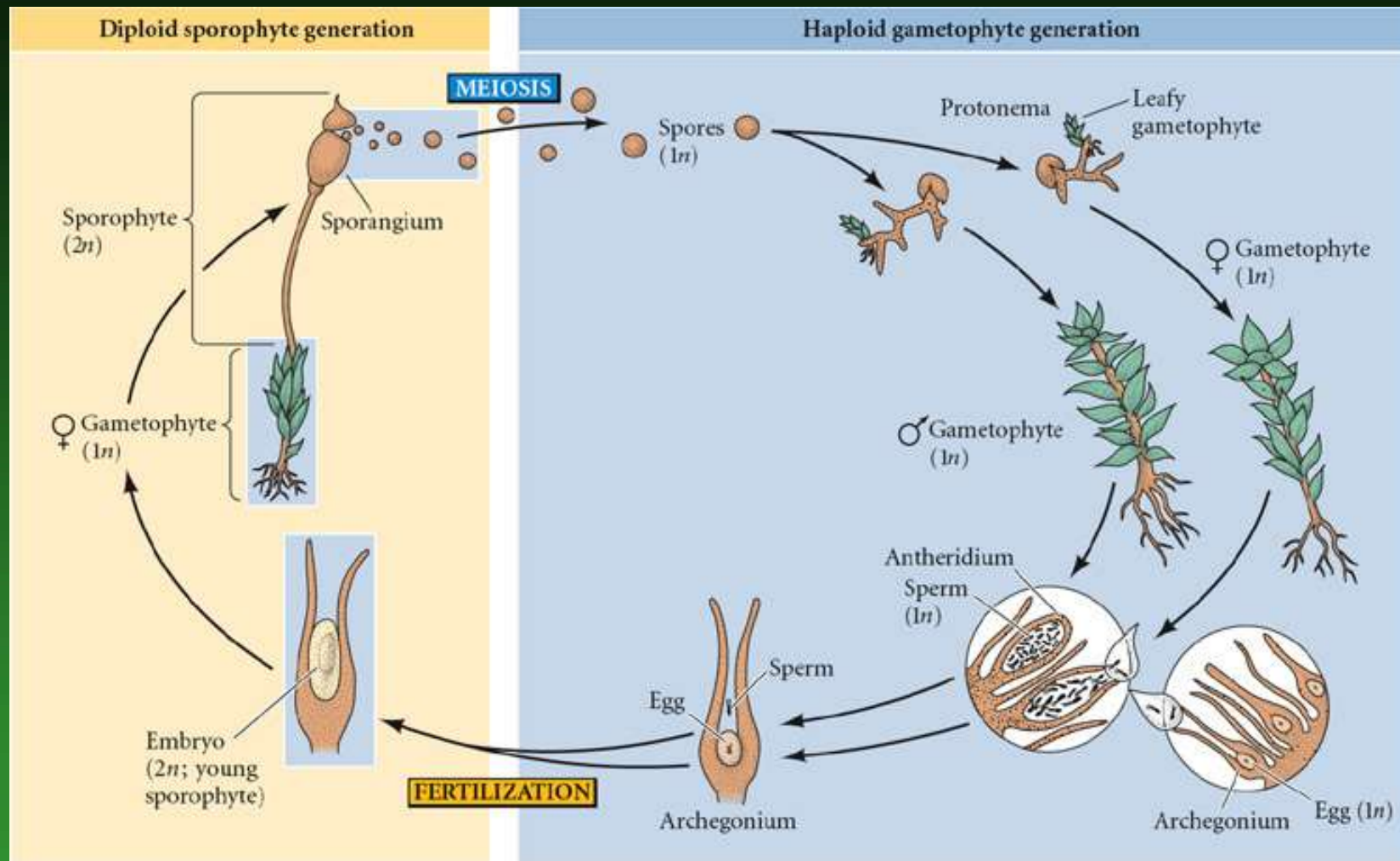


Počty popsáných druhů

mechorosty	16 240
plavuně	1 260
monilofyty	11 000
nahosemenné	1 020
krytosemenné	268 600



Rodozměna heteromorfická - gametofyt převládá



–Gametofyt: zelený, existenčně samostatný, žije dlouhou dobu, diferencuje se z jediné terminální buňky, ne z meristému

–Přibližně 70 % játrovek, 60 % mechů a 40 % hlevíků je dvoudomých

Gametofyt mechorostů

několik mm až několik cm

max. ~50 cm – ploník; až 1 m JV-asijská *Dawsonia superba*



Lepidozia sp.



1
mm

Buxbaumia aphylla

Gametofyt mechorostů

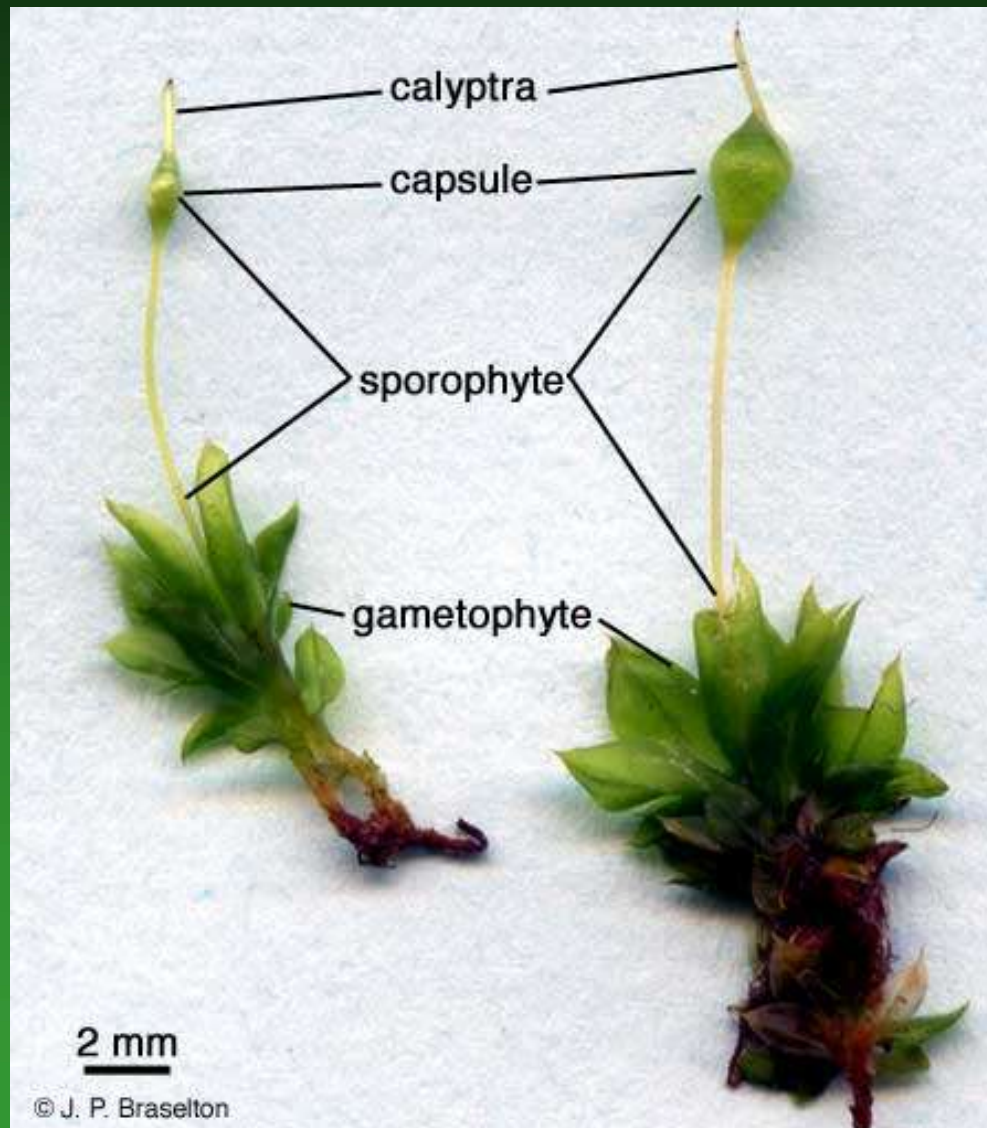


Anatomickou jednoduchost kompenzují pospolitým růstem, při němž se vzájemně podpírají a brání se vysychání

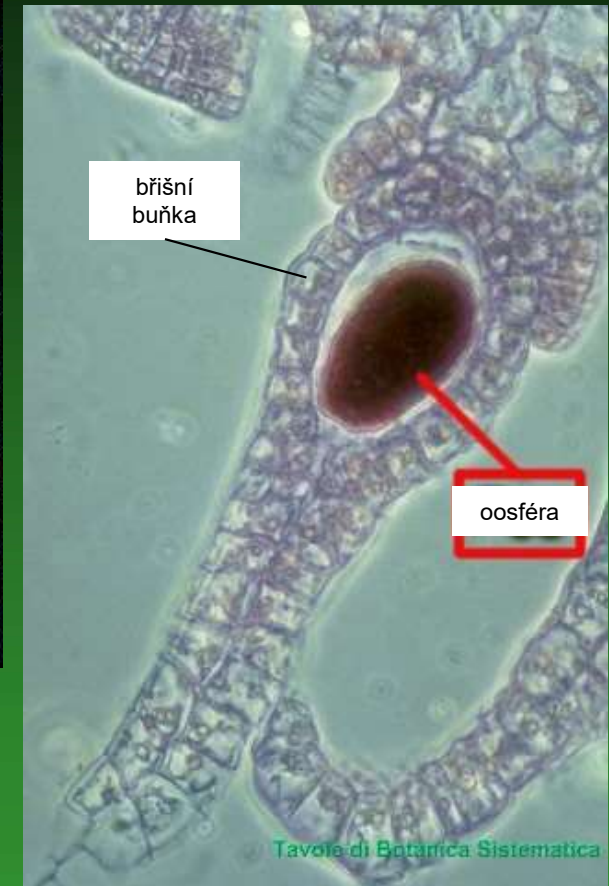
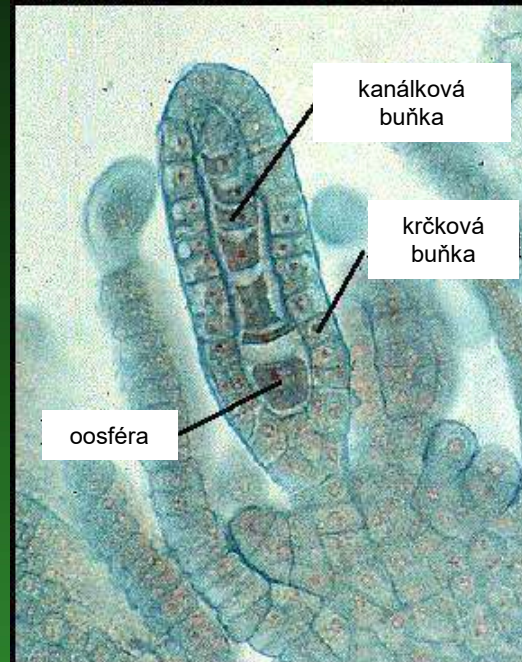
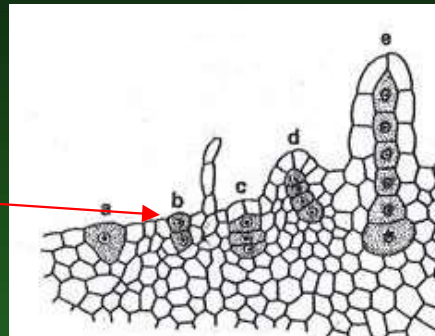
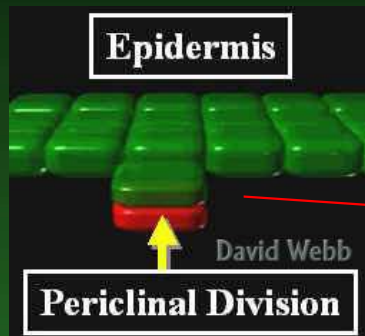
Sporofyt mechorostů

nevětvený s 1 sporangiem,

nezelený, výživou na gametofytu závislý – hotové fotosyntetické metabolity dostává transportním pletivem = placentou



Archegonia (zárodečníky) - vznikají z 1 iniciální pokožkové buňky periklinálním dělením (stejně jako u dalších rostlin)

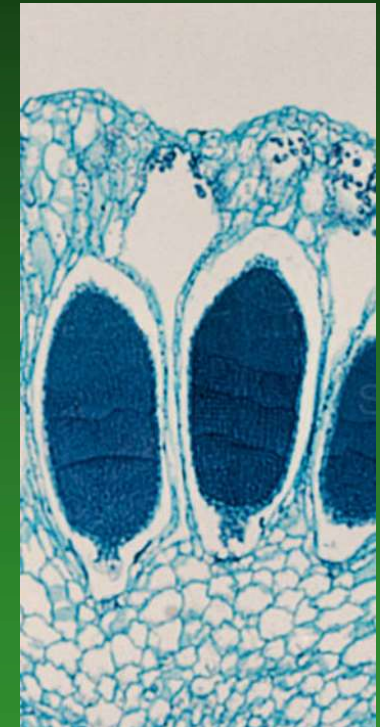
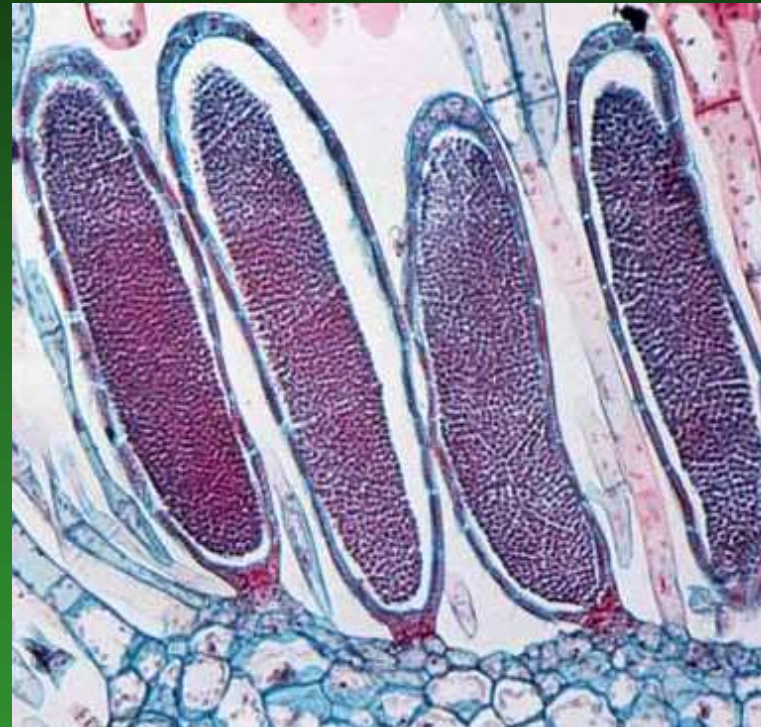
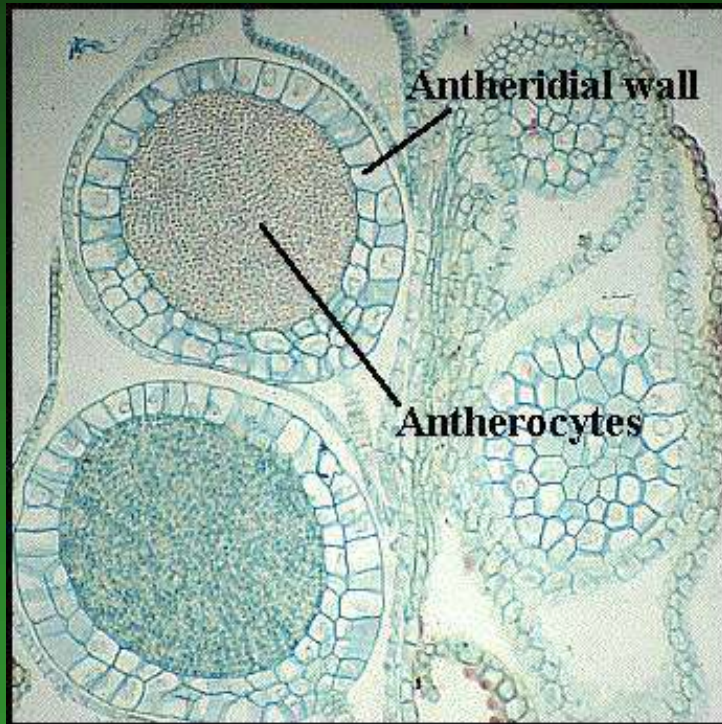


- lahvicovitého tvaru
- s 1 oosférou,
- jednovrstevný obal
- s buňkami
 - kanálkovými
 - krčkovými
 - břišními

Obal gametangií je terestrializací podmíněnou adaptací – mechorosty ji sdílejí s ostatními vyššími rostlinami, které mají archegonia stejné stavby

Antheridia (pelatky) – kulovitá nebo elipsoidní,

- stopkatá nebo ponořená
- tvoří mnoho **spermatozoidů**



Za deště či rosy buňky obalu antheridia zeslizovají – spermatozoidy vyplaveny ven

Pohyb spermatozoidů

- bičíky a rotací těla v **tenkém vodním filmu** vytvořeném deštěm nebo kondenzací vody na povrchu mechorostů
- k archegoniu lákány chemicky



*Bazzania
trilobata*

Mobilita omezená (několik cm), ulehčují to dešťové kapky nebo chvostoskoci (entomogamie jako u krytosemenných)

V životním cyklu mechorosty odkázány na vodu: vyhledávají proto vlhké prostředí



Mechorosty rostou na vlhké obnažené půdě



... v přízemním (mechovém) patru luční vegetace



... na vlhkých skalách



... v lesích, na pařezech a kmenech stromů

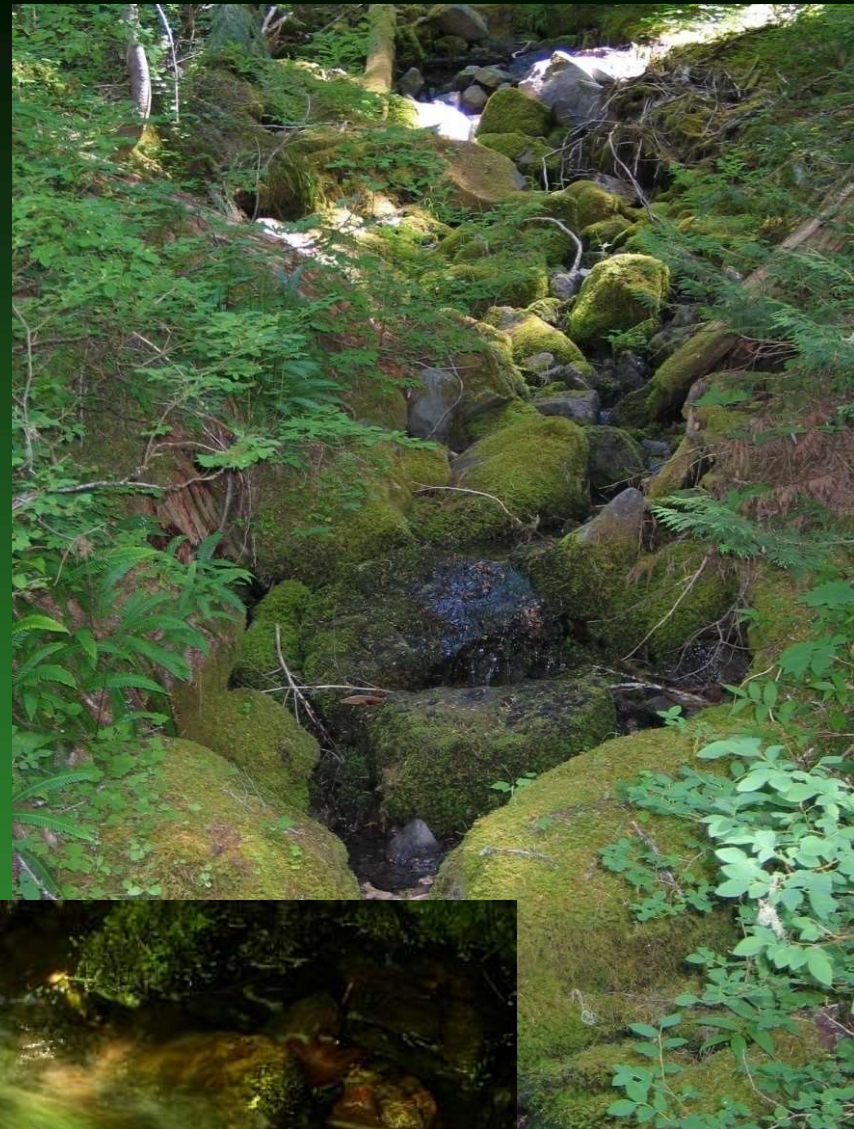


Splachnum





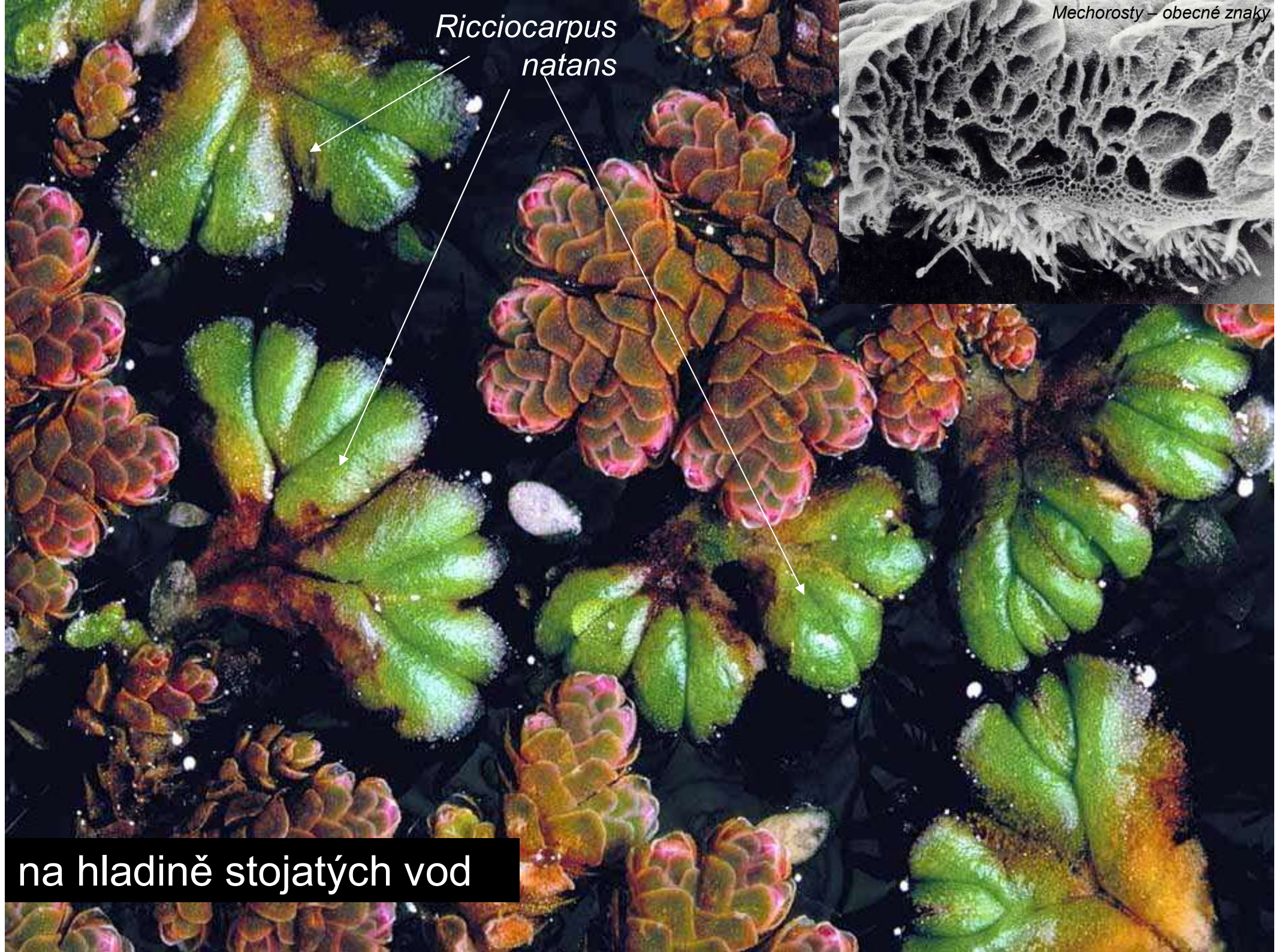
... na
prameništích a
podél potoků



... na rašeliništích



Ricciocarpus natans



na hladině stojatých vod

pod hladinou stojatých vod – játrovka trhutka
plovoucí *Riccia fluitans*



dokonce i v proudící vodě



mech pramenička *Fontinalis antipyretica*

Vazbou na chlad a vlhko
vymezují mechorosty
geograficky a výškově vegetaci
v jejíž skladbě dominují



boreální pásmo –

taiga



Vazbou na chlad a vlhko
vymezují mechorosty
geograficky a výškově vegetaci
v jejíž skladbě dominují



arktická
klimatická zóna

tundra

Vazbou na chlad a vlhko
vymezují mechorosty
geograficky a výškově vegetaci
v jejíž skladbě dominují



Vegetace alpínského stupně

ve vysokohořích

nad horní hranicí
lesa připomínající
tundru

Poikilohydrie (nedotažená terestrializace ?)

Vazba mechorostů na vlhké prostředí je podmíněná neschopností regulovat vnitřní obsah vody pomocí průduchů / absencí kořenů

Obsah vody v gametofytech je tak víceméně řízen stavem prostředí

K vyschnutí i k obnovení metabolických funkcí po provlhčení dochází v řádu hodin (známo oživení i po 20 letech z herbáře)



Ostatní vyšší rostliny, pokud je u nich vyschnutí slučitelné se životem (u několika set druhů), vyžadují desítky hodin

Q: Jak přežívá buňka vyschnutí?

Co o tom víte?

Q: Jak dlouho vydrží DNA? Co ji nakonec zničí?

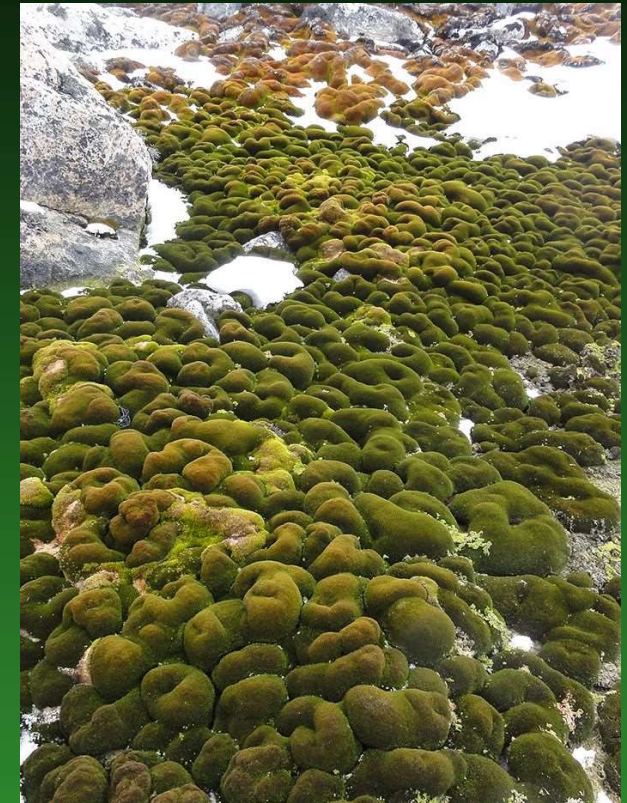
Evoluční neúspěch mechorostů? (v souboji s cévnatými rostlinami)

S rostoucí zeměpisnou šířkou se poměr druhové diverzity cévnatých rostlin ku druhové diverzitě mechorostů začíná obracet.

Přestože mechorosty makroevoluční boj s cévnatými rostlinami na mnoha stanovištích „prohrávají“, existují oblasti, kde je tomu právě naopak – např. Antarktida

Mechy dokážou přežít podmínky extrémních mrazů i extrémních světelných podmínek.

K povrchu přitisklá strategie poikilohydriků zde vítězí a cévnaté rostliny nejenže mechy nevytlačily, ale nakonec jim samy i jinde vytvořily řadu mikrostanovišť, které mechorosty ochotně kolonizovaly a úspěšně ovládly



Systematický přehled

hlevíky



Hornworts

játrovky



Liverworts

mechy



Mosses

3 oddělení

játrovky (*Marchantiophyta*)

hlevíky (*Anthoceroophyta*)

mechy (*Bryophyta*)

Oddělení *Marchantiophyta* (jätrovky)





Nemají regulovatelné průduchy na sporofytu jako mechy a hlevíky

Na gametofytu však mohou mít trvale otevřené otvory



Gametofyt **foliózní** nebo **frondózní**

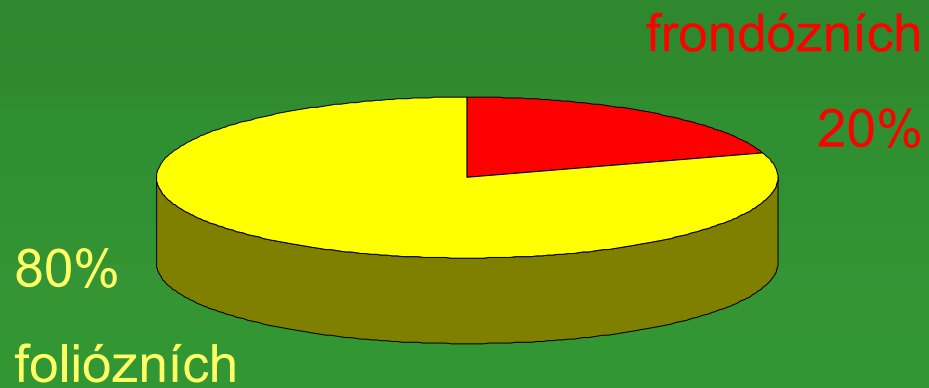


Bazzania



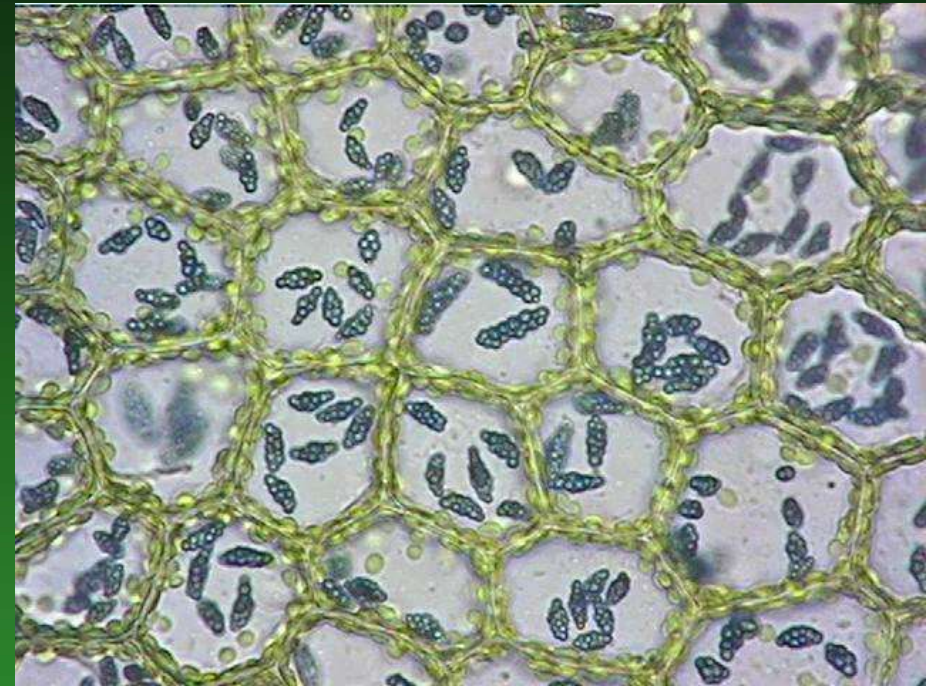
Conocephalum

Marchantia



Olejová tělíska – unikátní organely – obsahují éterické terpenoidní oleje
(na povrchu ohraničené lipoproteinovou membránou jako skutečné organely)

- vznikla z endoplazmatického retikula
- obrana proti herbivorům
- antimikrobiální účinky
- využití ve farmakologii

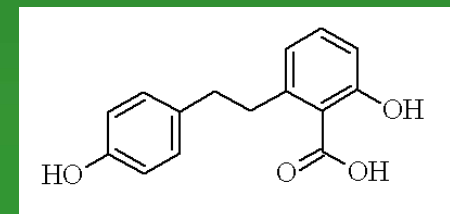


Calypogeia peruviana



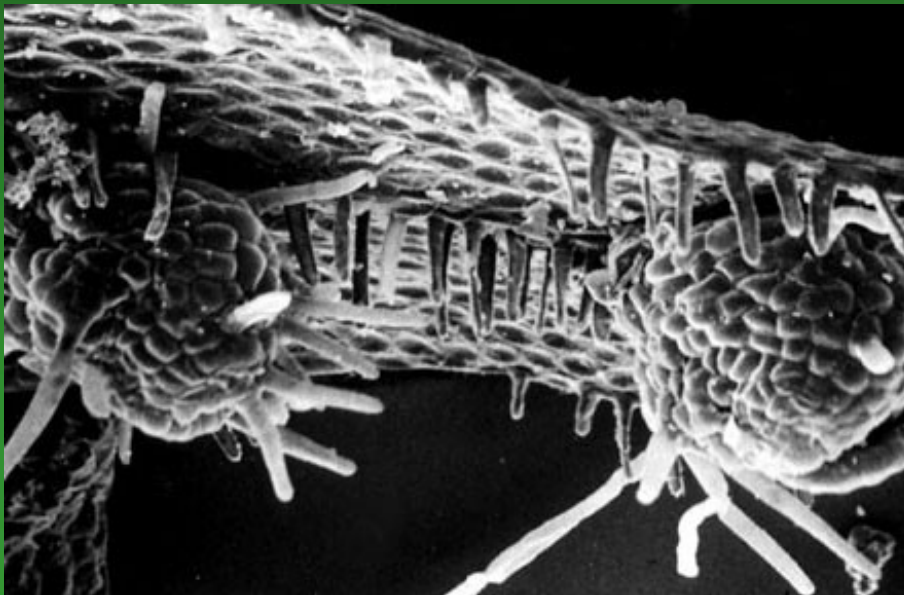
Lunulariová kyselina

– růstový regulátor (inhibitor) jatrovek

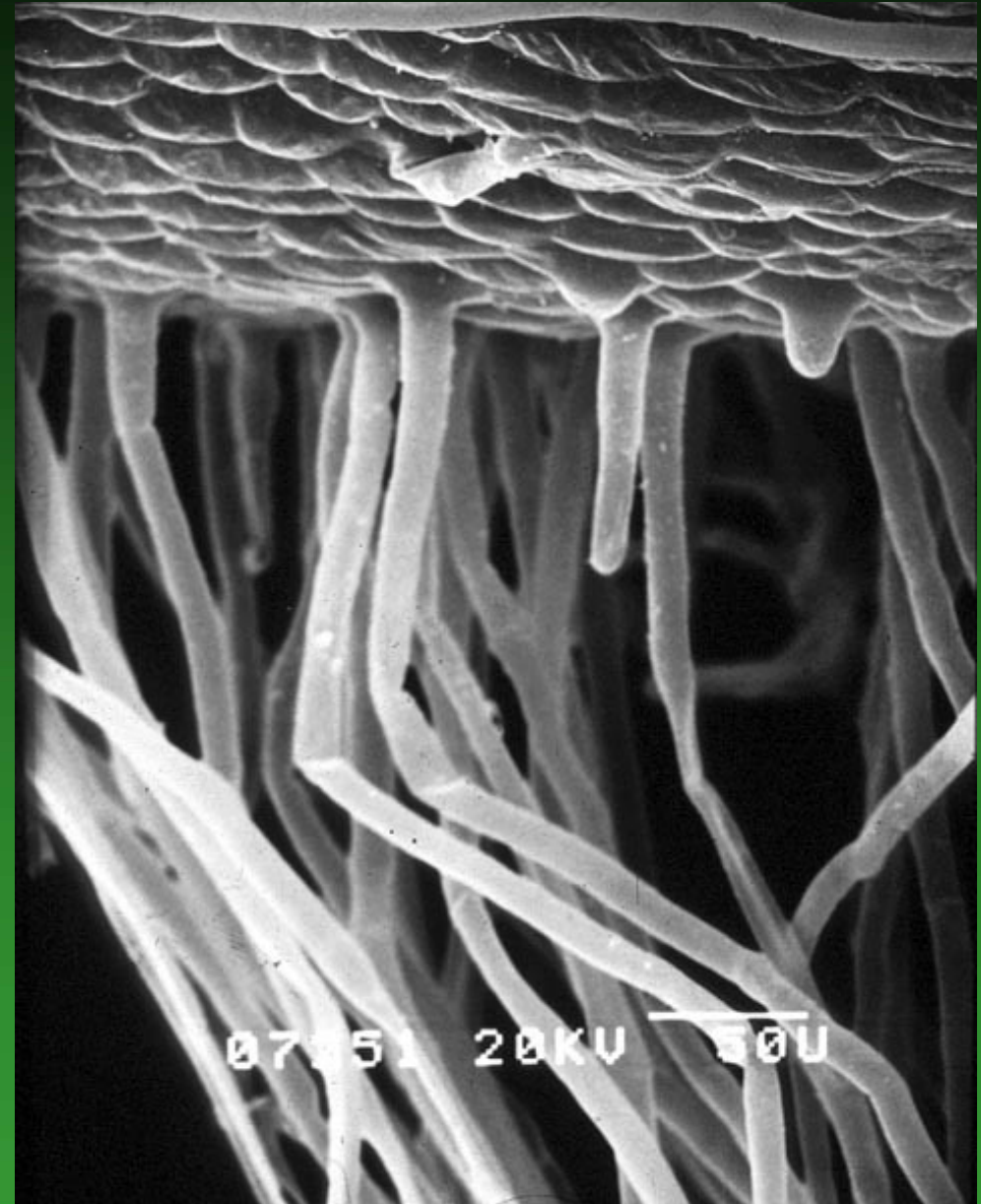


Rhizoidy

- **hyalinní, jednobuněčné**
(u mechů jsou vícebuněčné)
- na středním žebru laloků u frondózních,
- na lodyžce poblíž lístků u foliózních
- mohou mít mykorrhizu



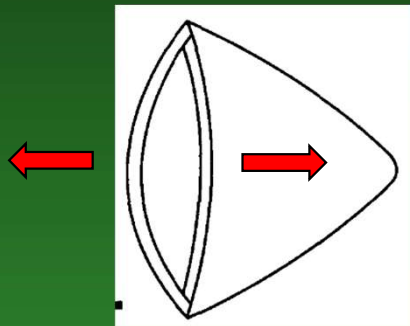
Metzgeria



Terminální buňka gametofytu (ne meristém!)

u frondózních
dvouboká

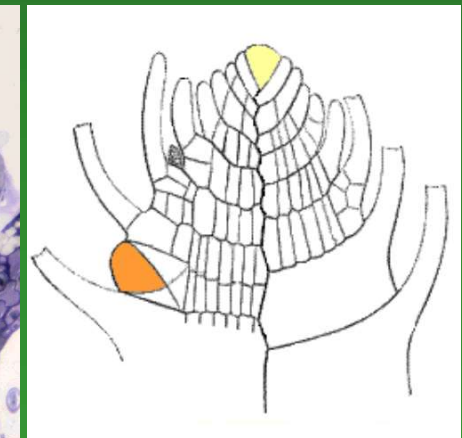
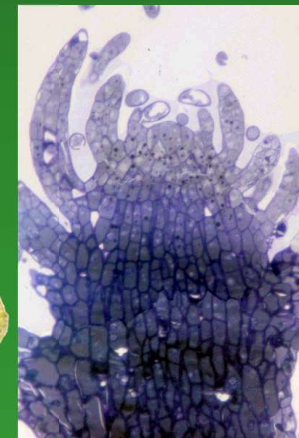
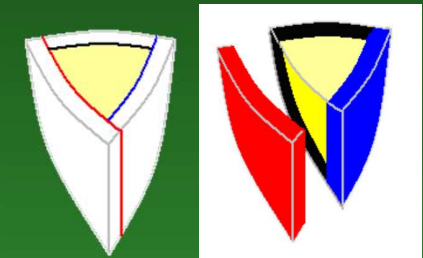
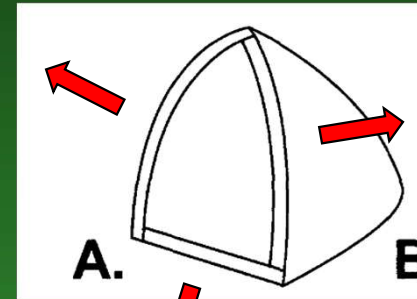
do dvou směrů



buňky odděluje do

u foliózních
trojboká (tetraedrická),

do tří směrů

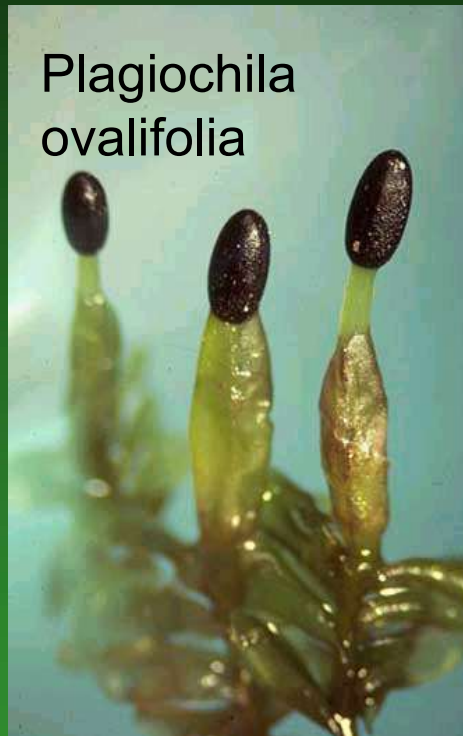


Tobolka (sporofyt)

kulovitá nebo
elipsoidní,
zpravidla tmavě
pigmentovaná

bez columelly
(vnitřního sloupku),

otvírá se obvykle čtyřmi chlopněmi či
nepravidelným rozrušením stěn.



Liverwort capsule (PELLIA) before and after dehiscence.
The brown fluff on the right is a mass of elaters.

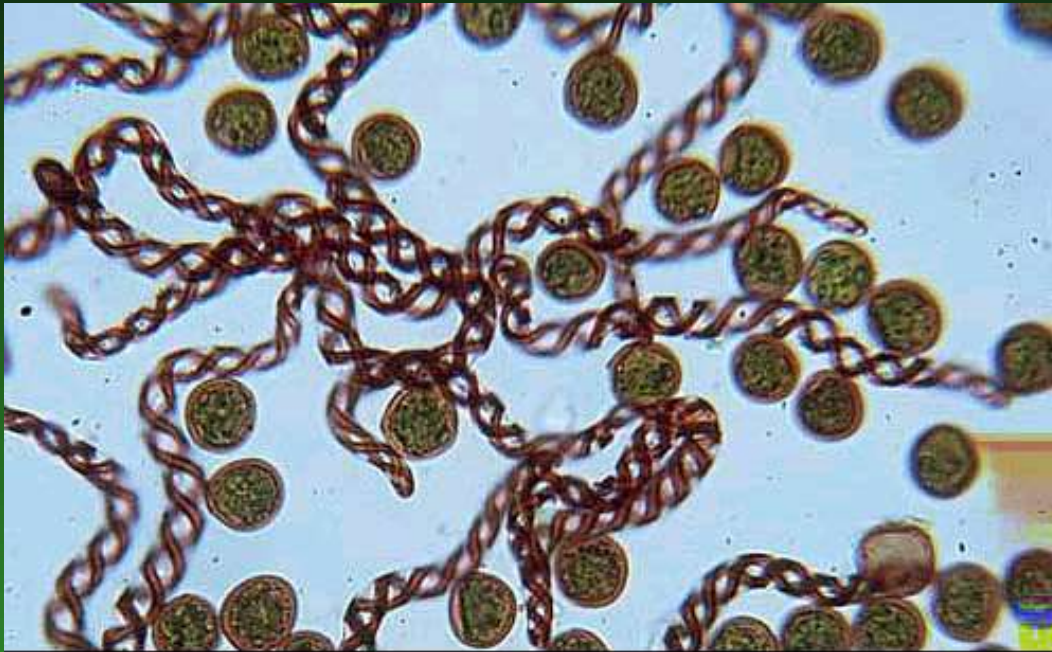


Celý sporofyt se vyvine v ochranném obalu archegonia (chráněný proti vyschnutí).

Když spóry dozrají - archegoniální obal praskne - buňky štětu se prudce prodlouží, aniž by se dělily. Po jednom až dvou dnech usychá.

Oproti mechům i hlevíkům žije sporofyt sporofyt jatrovek mnohem kratší dobu a je na gametofytu nejvíce závislý, nemá žádnou kutikulární ochranu ani vodivé systémy nebo průduchy.

V tobolkách kromě spor také **elaters** (mrštníky) = sterilní buňky se spirálovitě ztlustlou stěnou, jsou schopné prudkých rotačních hygroskopických pohybů vymršťujících spory ze sporangia.



Plagiochila ovalifolia

Na rozdíl od mechů, které podle počasí uvolňují pomocí peristomu spory z tobolek několik dní, vypráší tak játrovky celý obsah tobolek během několika minut.

Pellia epiphylla elaters po vyprášení výtrusnice

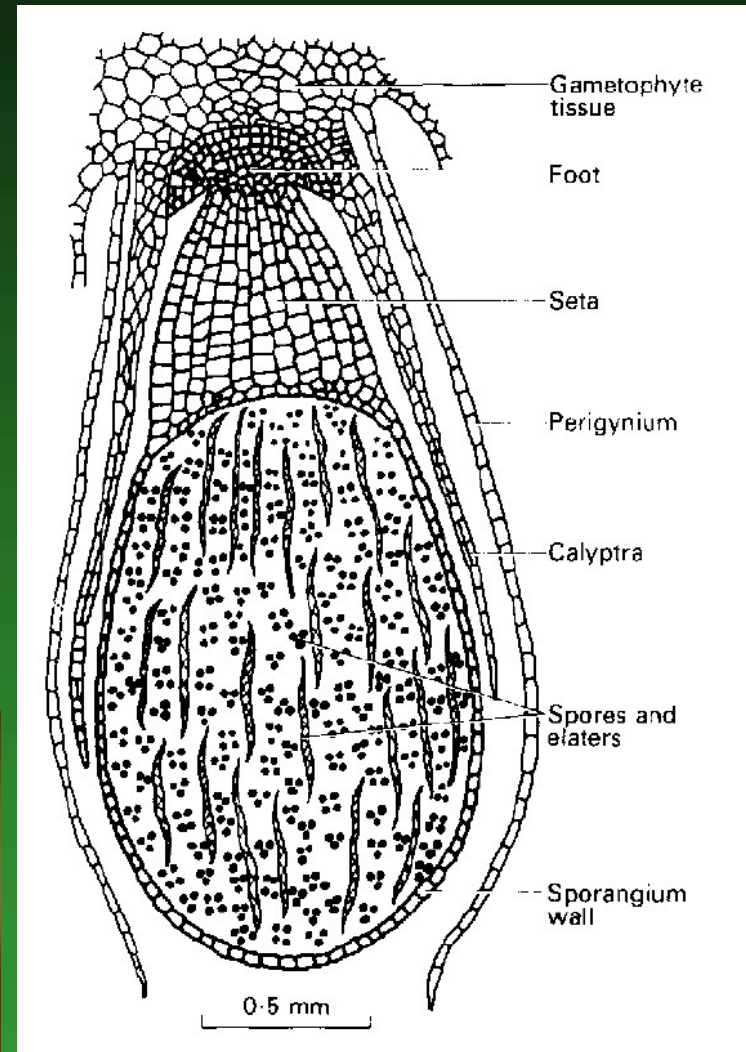
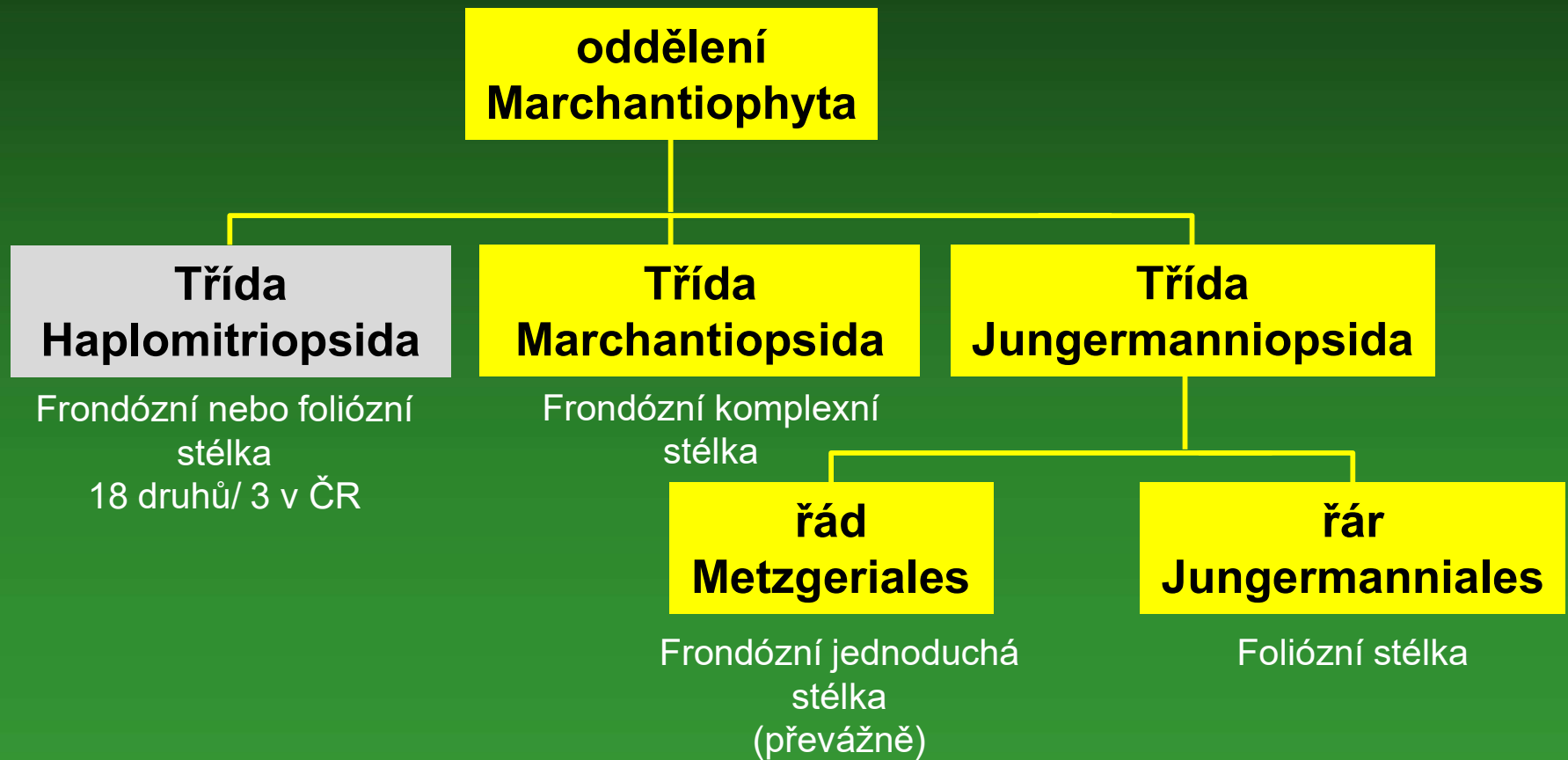


Figure 5.8 *Marchantia polymorpha*. Longitudinal section of sporophyte rupturing the calyptra. Note the parallel alignment of the elaters. (After Parihar. 1967. *Bryophyta*. Central Book Depot, Allahabad.)

Vnitřní klasifikace a zástupci játrovek. ca 350 rodů / 5 000 druhů



2. tř. Marchantiopsida – gametofytní stélka frondózní s komplexní stavbou

Marchantia polymorpha – porostnice mnohotvárná – roste na obnažené půdě v lesích i na loukách, často i ve venkovních květináčích a ve sklenících.

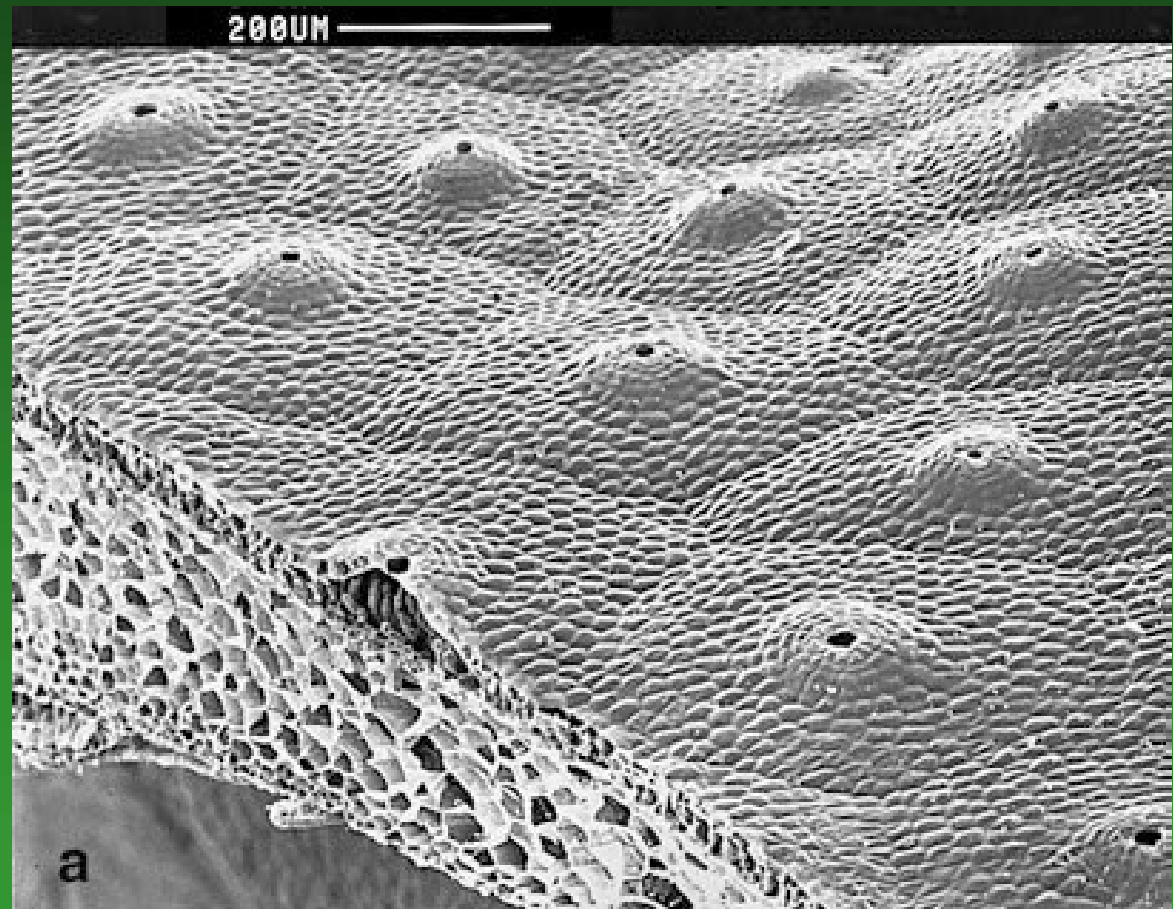
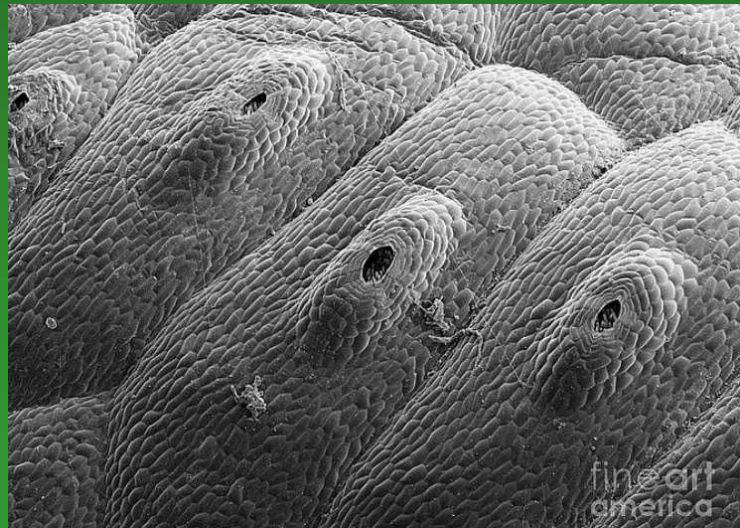
Nápadná zejména v plodném stavu s receptakuly.



gametangiofor

Frondózní stélka komplexní (na rozdíl od Jungermaniopsida)

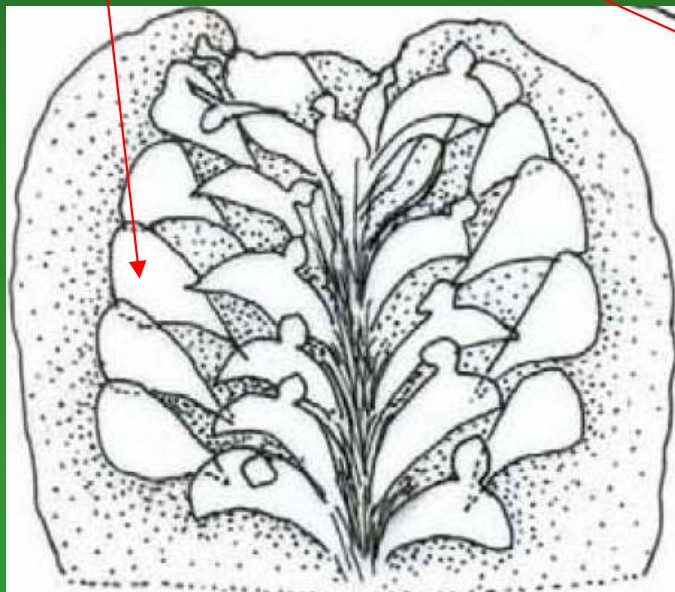
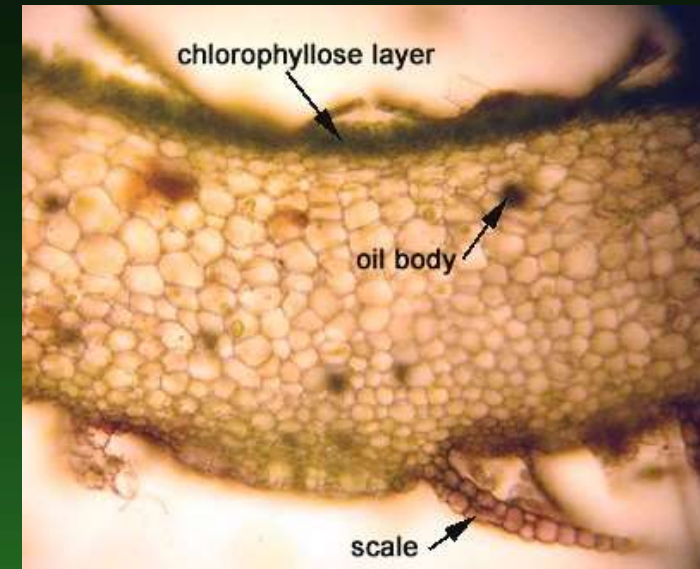
= diferencovaná na **kompartmenty** (vzduchové dutiny - jeví se na stélce jako políčka) kryté epidermis. Uprostřed „políček“ **dýchací otvor**



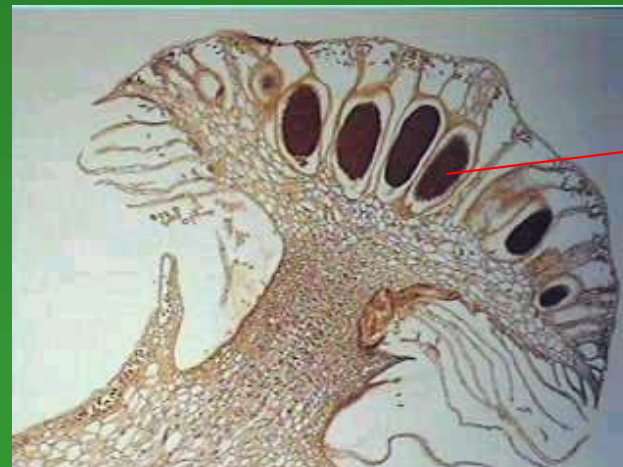
Pod vrstvou fotosyntetizujících filament – je **vícevrstevný parenchym** se zásobním škrobem

Některé buňky parenchymu obsahují **jednotlivá olejová tělíska**

Na spodní epidermis kromě jednobuněčných rhizoidů i příčné bezbarvé **mnohobuněčné šupiny**



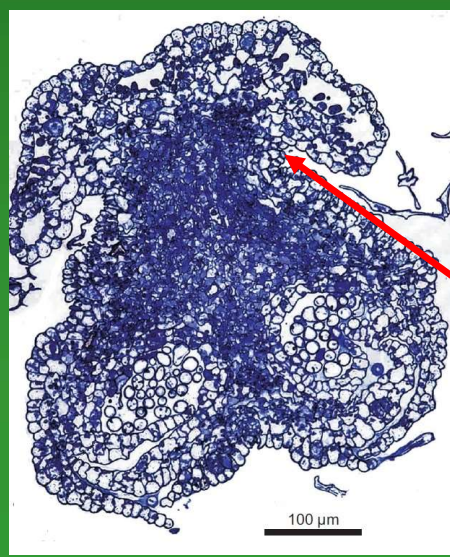
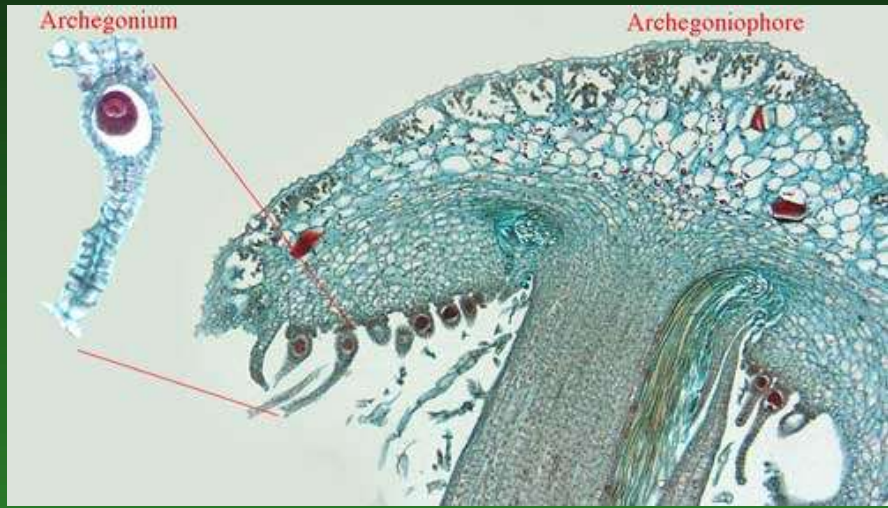
Antheridia ponořena na svrchní straně laločnatě miskovitých **antheridioforů** – zadržujících kapku vody do níž se uvolní spermatozoidy a skápnou s ní na zem



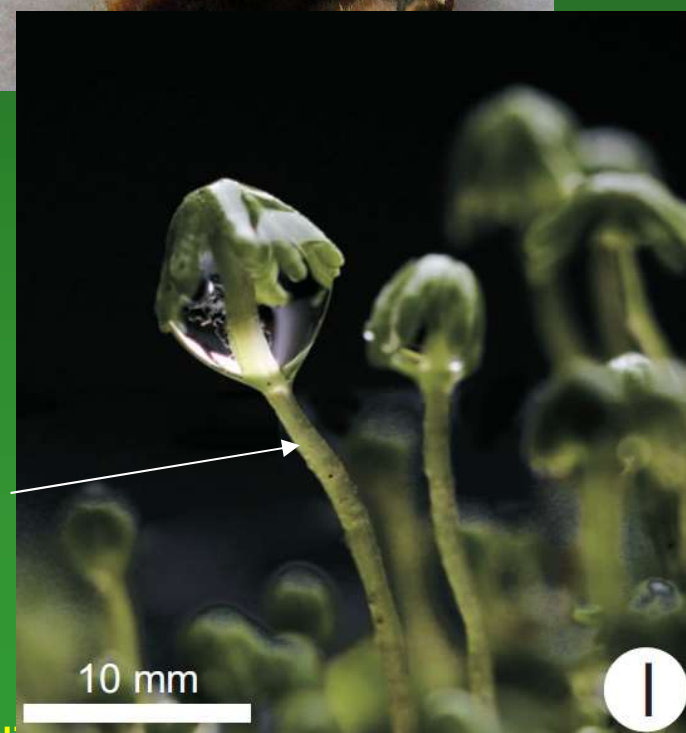
V jednom antheridiu vzniká přes 200 000 spermatozoidů !

Antheridia plavuní a kapradin tvoří pouze desítky až stovky spermatozoidů

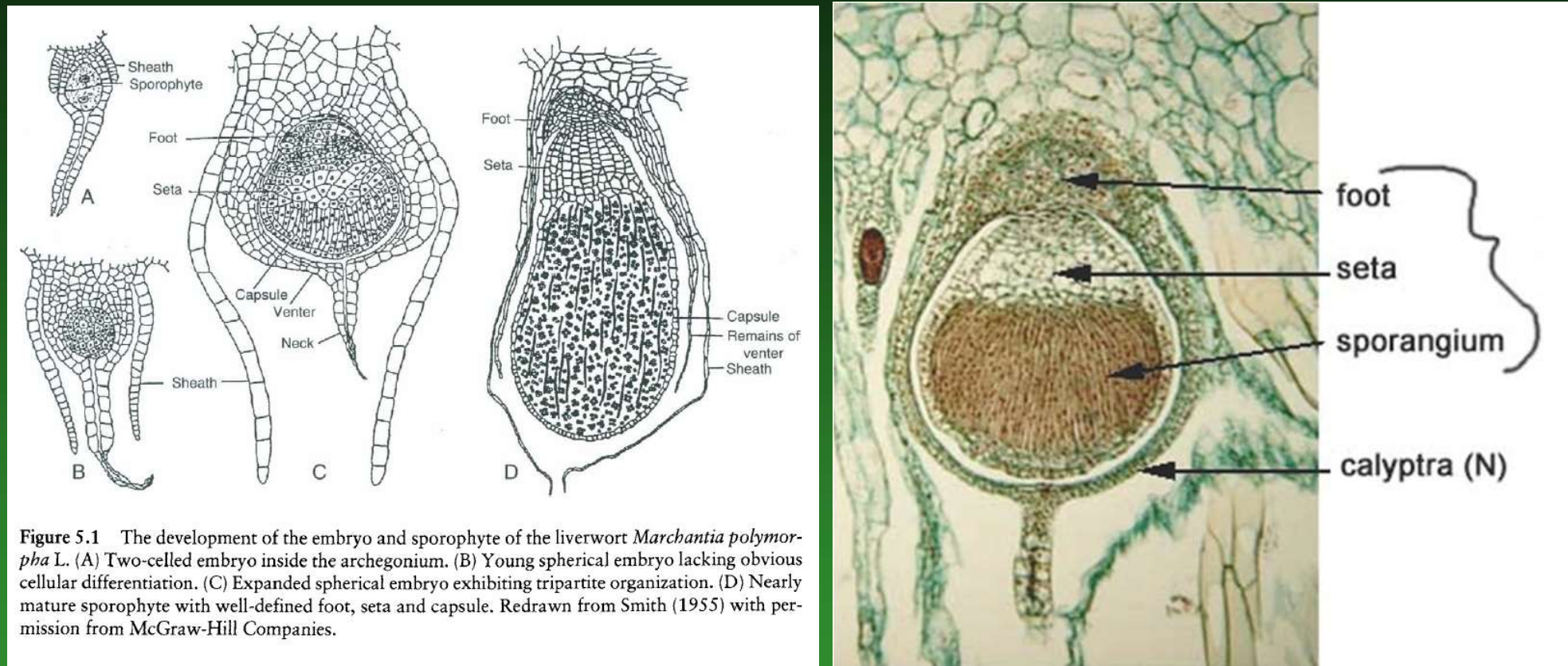
archegonia přisedlá na spodní straně „děštníkovitých“ receptakulí



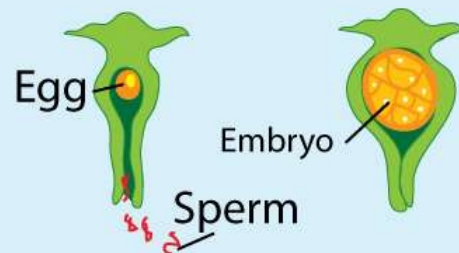
žlábký



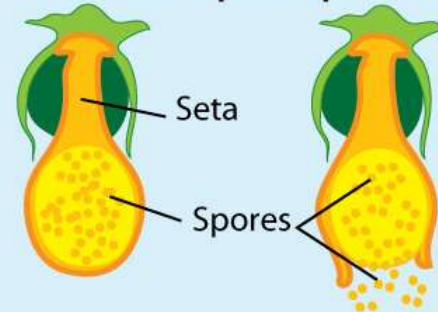
Sporofyt – drobný, štět krátký, dělení buněk sporofytu uvnitř obalu archegonia. Jak dozrají spóry, buňky štětu se zvětší. Na bázi transportní pletivo placenty, ale bez meristému (jatrovky ho nemají nikdy)



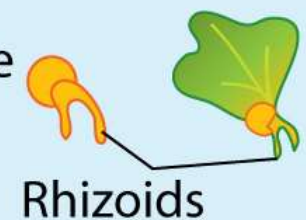
Archegonium



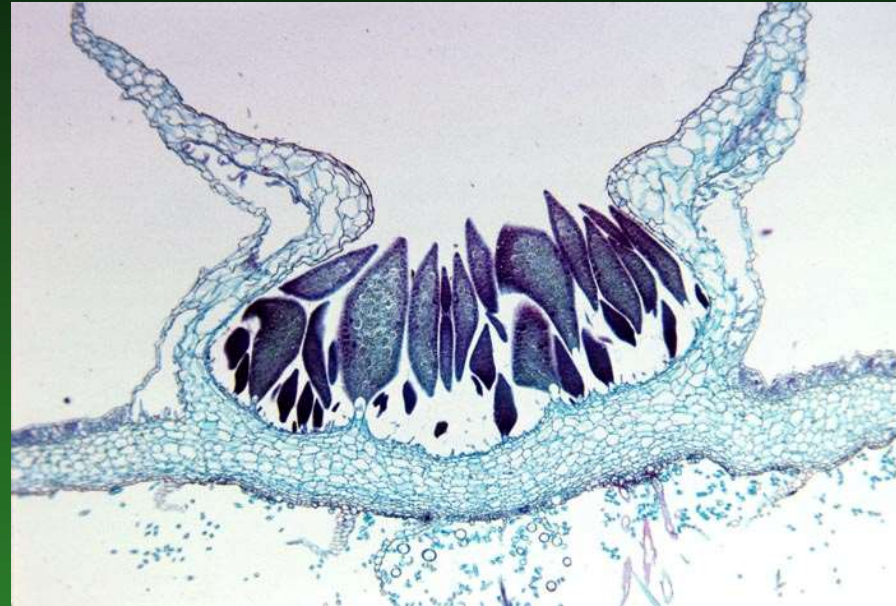
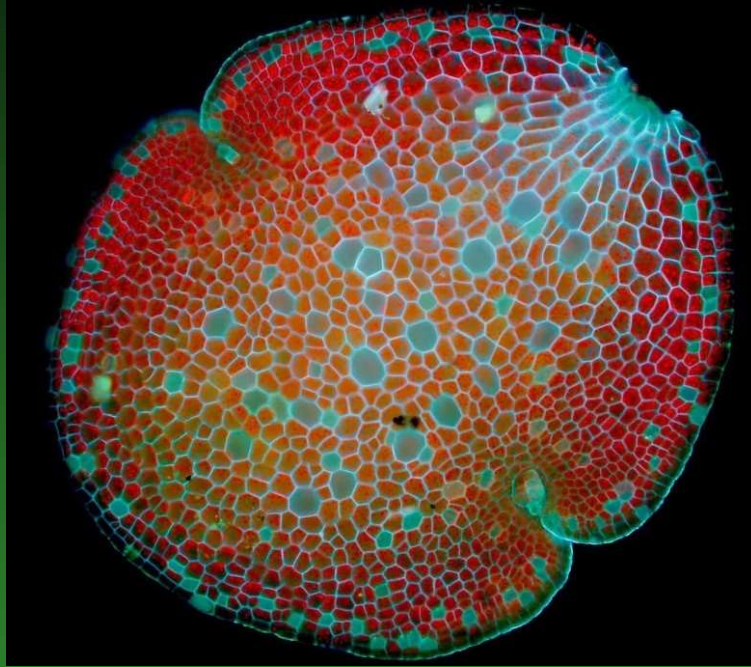
Mature Sporophyte



Spore



K vegetativnímu rozmnožování u *Marchantia polymorpha* slouží pohárky s diskovitými rozmnožovacími tělísky (gemmae)



3. Třída *Jungermannniopsida* (dva řády)

– *Metzgeriales* (převážně frondózní)

– *Jungermannniales* (foliózní)



Metzgeria hamata



Jungermannia
evansii

Metzgeriales - gametofytní stélka frondózní jednovrstevná, seta vyvinutá,



Metzgeria conjugata

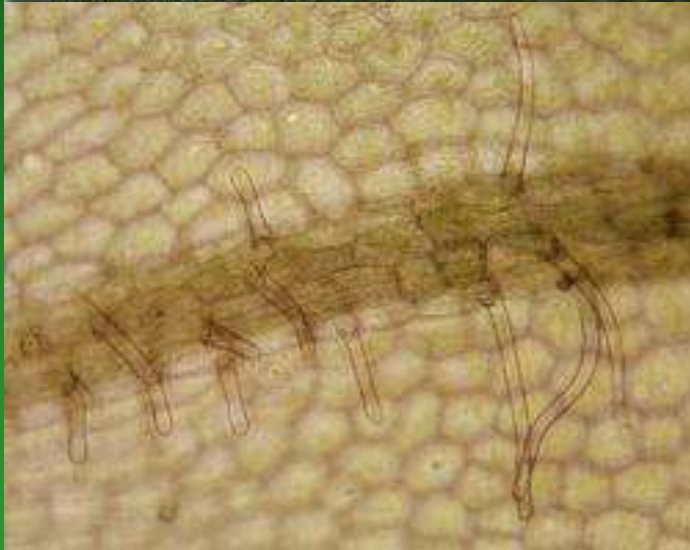
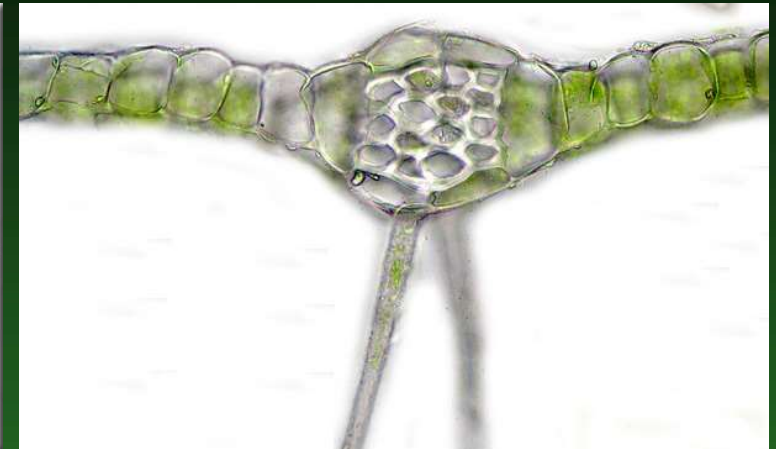
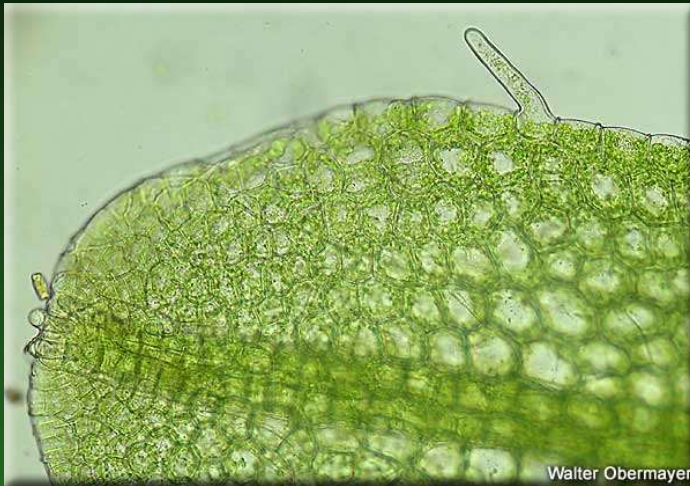


U nás např. kroknice vidličnatá (*Metzgeria furcata*) rostoucí na kůře stromů s pentlicovitou vidličnatě větvenou stélkou.



Metzgeriales

Stélku tvoří jedna vrstva stejnocenných buněk



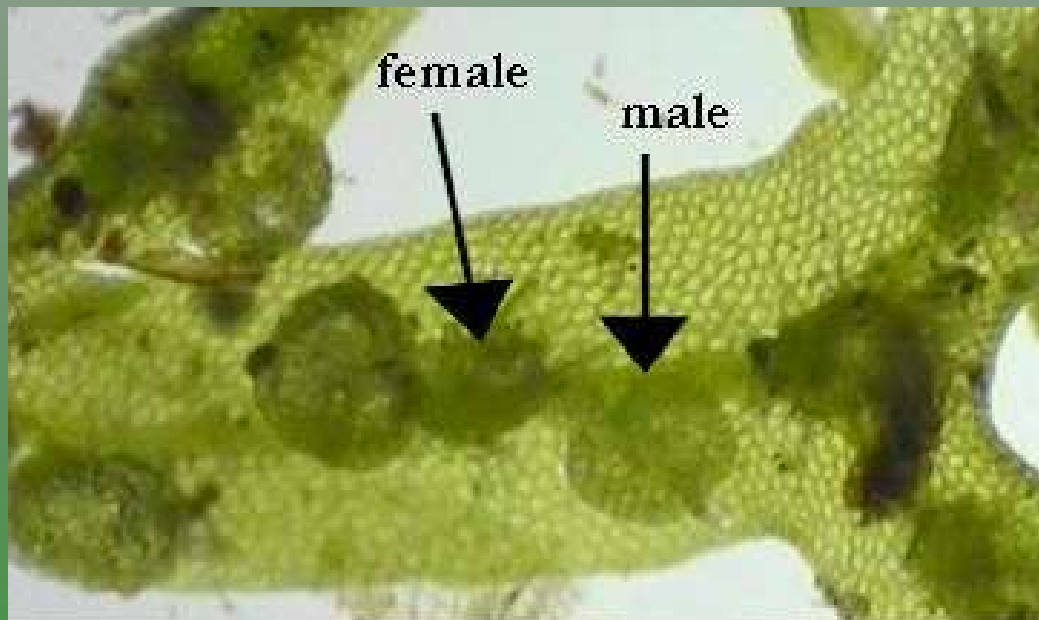
Protáhlé buňky plnící vodivou a mechanickou funkci tvoří **střední žebro**

Na žebro jednobuněčné hyalinní rhizoidy; někdy rhizoidy i na obvodových buňkách laloků stélky

Metzgeriales

Gametangia se zakládají při středním žebří v ochranných „masitých“ obalech.

Tobolka puká 4 chlopněmi



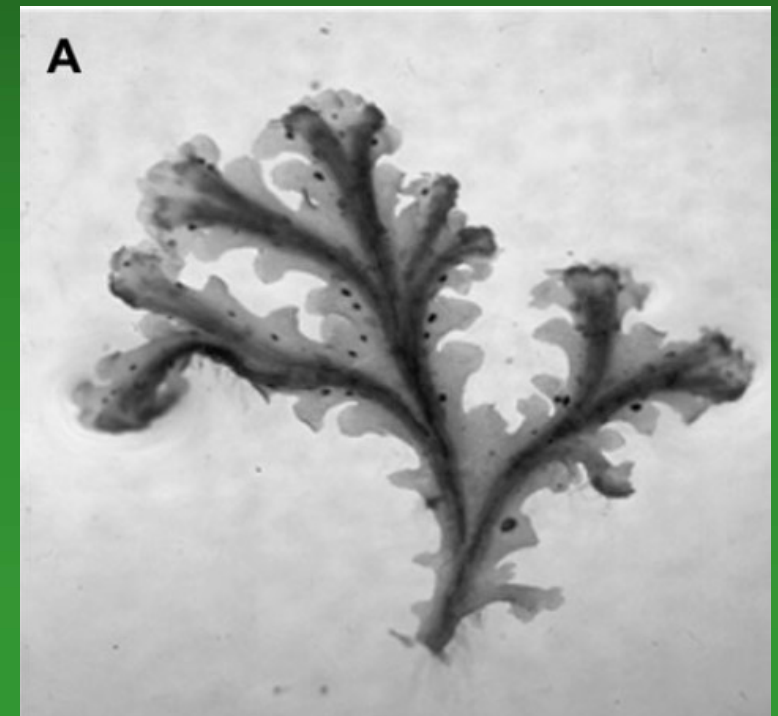
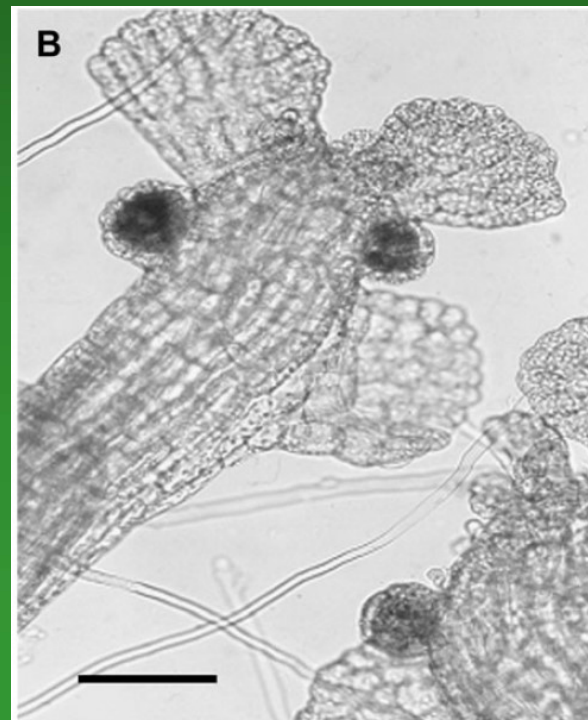
Metzgeriales

Endosymbióza sinic u jätrovek!

podobně jako hlevíky, také některé jätrovky si „ochočily“ sinice v slizových dutinkách a získávají od nich vzdušný dusík fixovaný do přijatelné podoby



jamuška drobná *Blasia pusilla*



Jungermanniales gametofytní stélka foliózní, terminála trojboká, fyloidy v řadách, ale ne ve spirále jako u mechů
známější je kaprad'ovka sleziníkovitá (*Plagiochila asplenioides*) – roste na humózních lesních půdách a trouchnivějících lesních stromech.



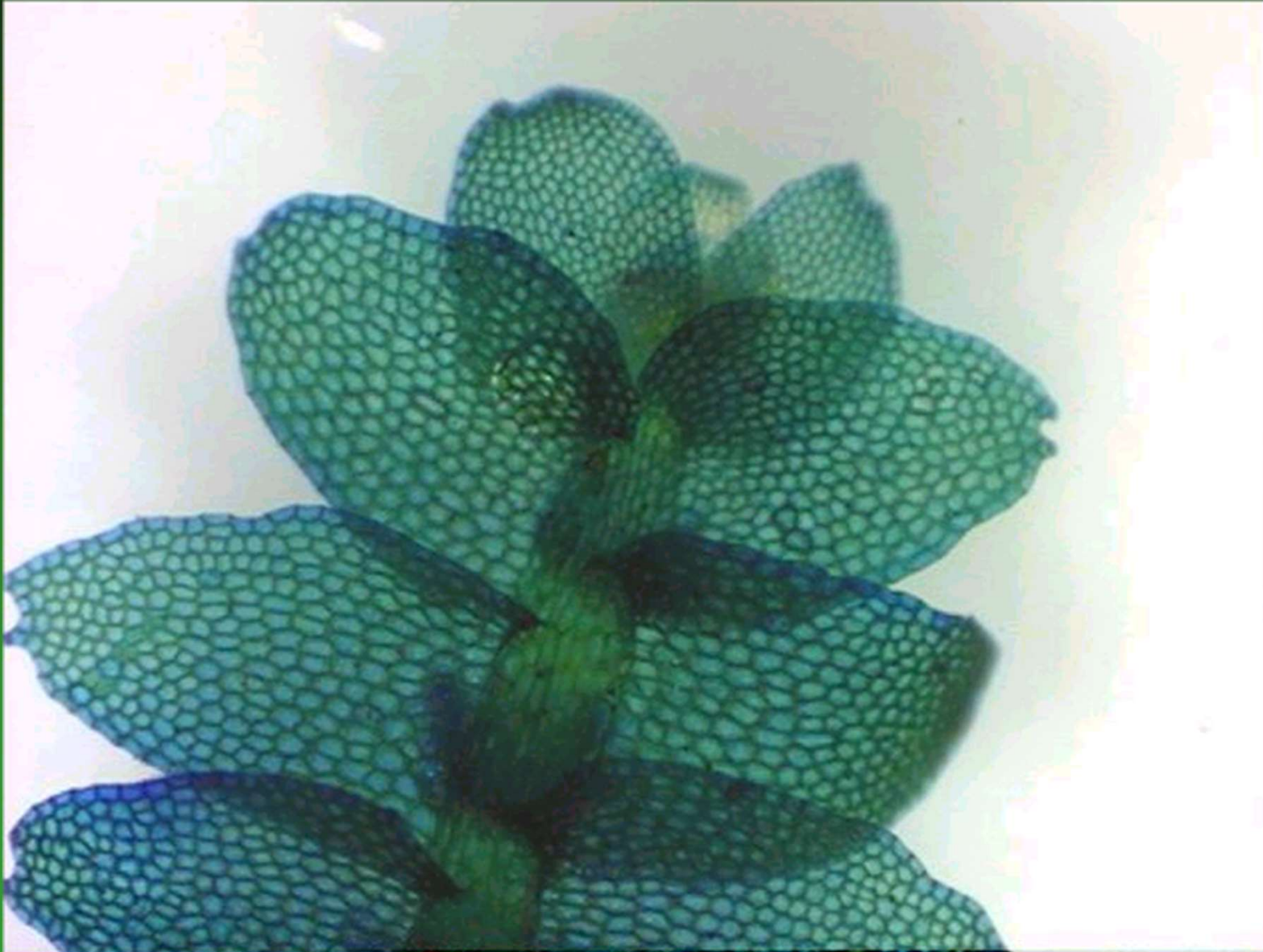
Z hlediska didaktického je ***Plagiochila asplenioides*** vhodným objektem pro demonstraci rozdílů mezi foliózní játrovkou a mechem např. mikroskopickým srovnáním s podobnými fyloidy u mechu měříku (*Mnium*).

Fyloidy jsou sice **ve 3 řadách** - v jedné břišní a dvou bočních, břišní řada může být redukováná

Bazzania tricrenata



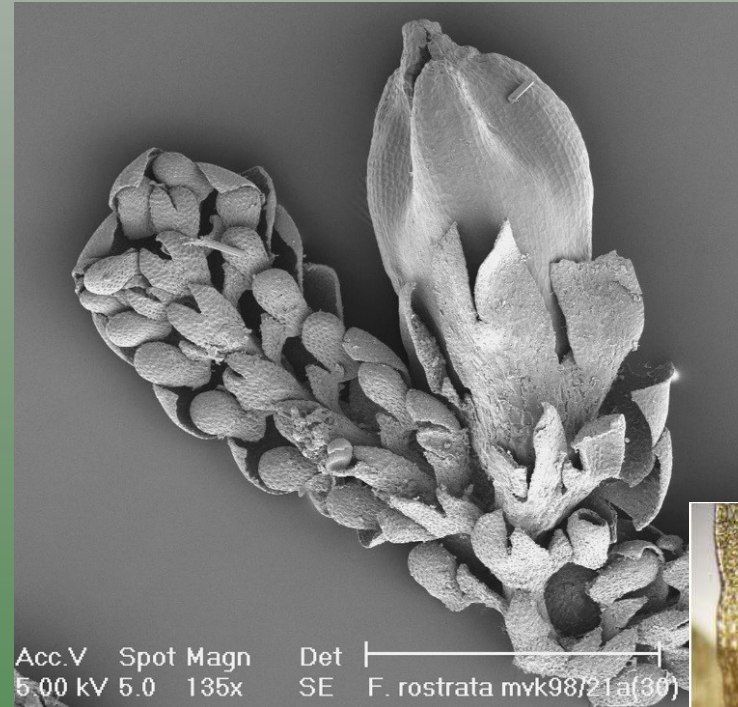
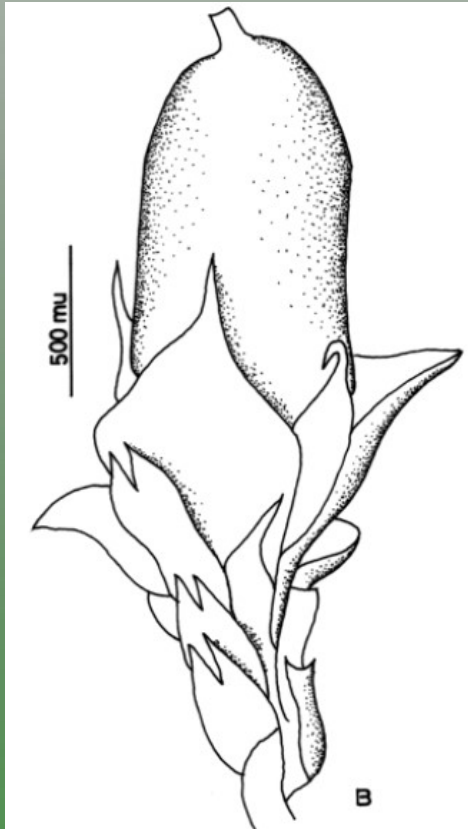
Fyloidy mají **všechny buňky stejnocenné**, bez náznaků vodivých či mechanických pletiv, která se vyskytují u mechů



Antheridia – stopkatá,
ve shlucích v paždí fyloidů



Archegonia - chráněná často vakovitým perianthem,
vzniklým srůstem 2 terminálních lístků

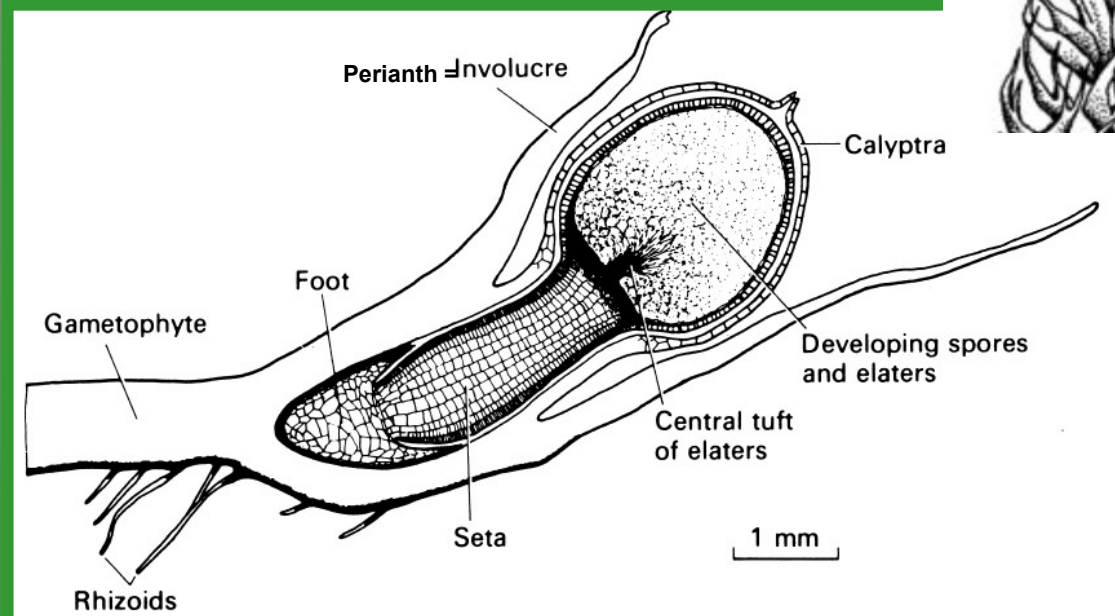
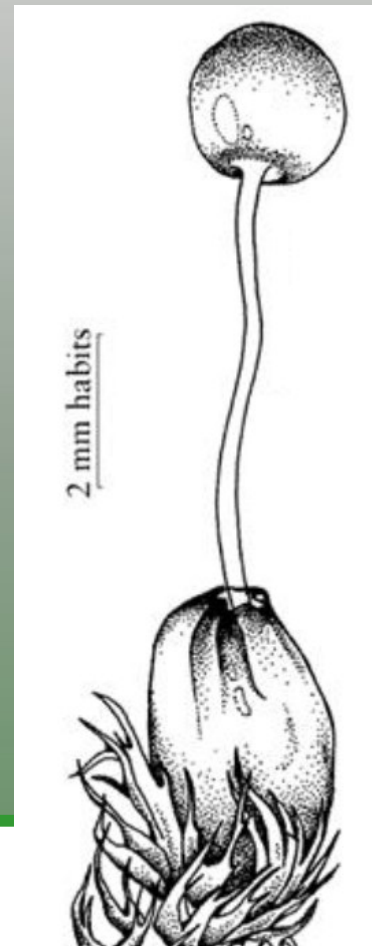


Štět bělavý - hyalinní tenkostěnné parenchymatické buňky

při dozrání tobolky velmi krátký, chráněný perianthem

po dozrání tobolky se jeho buňky 20× prodlužují

Tobolka – zpravidla 4 chlopně



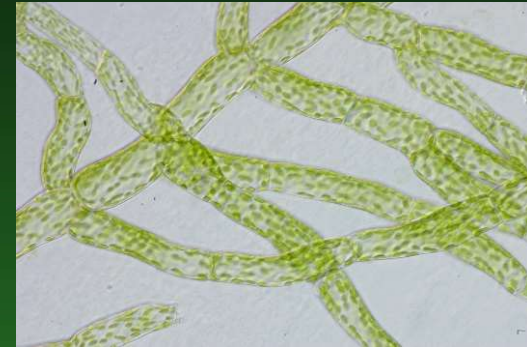
Oddělení *Bryophyta* (mechy)



Oddělení *Bryophyta* (mechy)

Gametofyt = v ontogenezi dvě fáze:

1. **protonema** (prvoklíček)



2. **gametofor** (gametofytní rostlinka) –
diferencovaný na:

2a. **kauloid** = lodyžka

2b. **fyloidy** = lístky

(2c.) **rhizoidy** = příchytná vlákna (někdy
chybí)

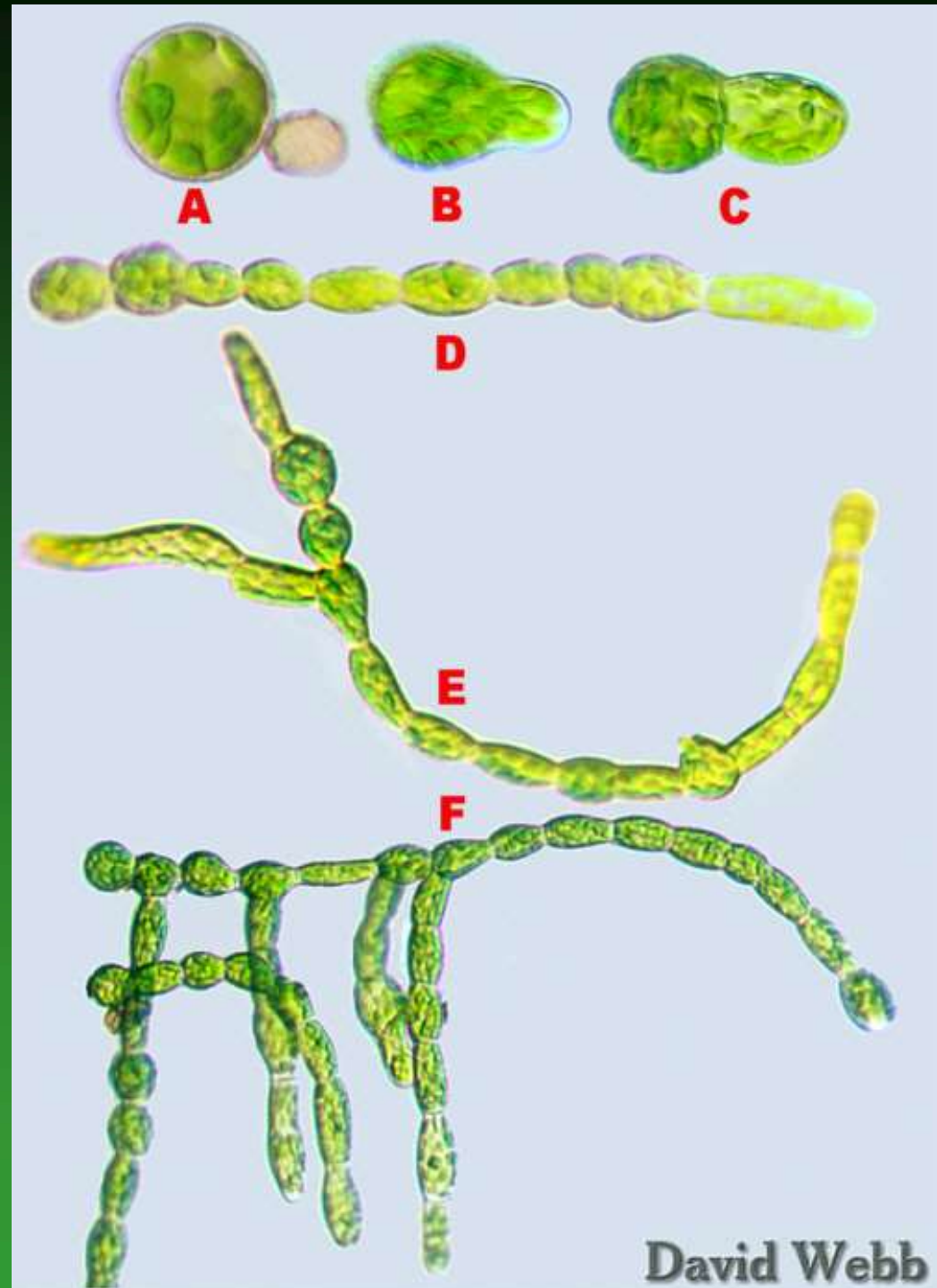


Protonema – obvykle vláknité (reminiscence řasových předků v ontogenezi)

Primárně – ze spóry

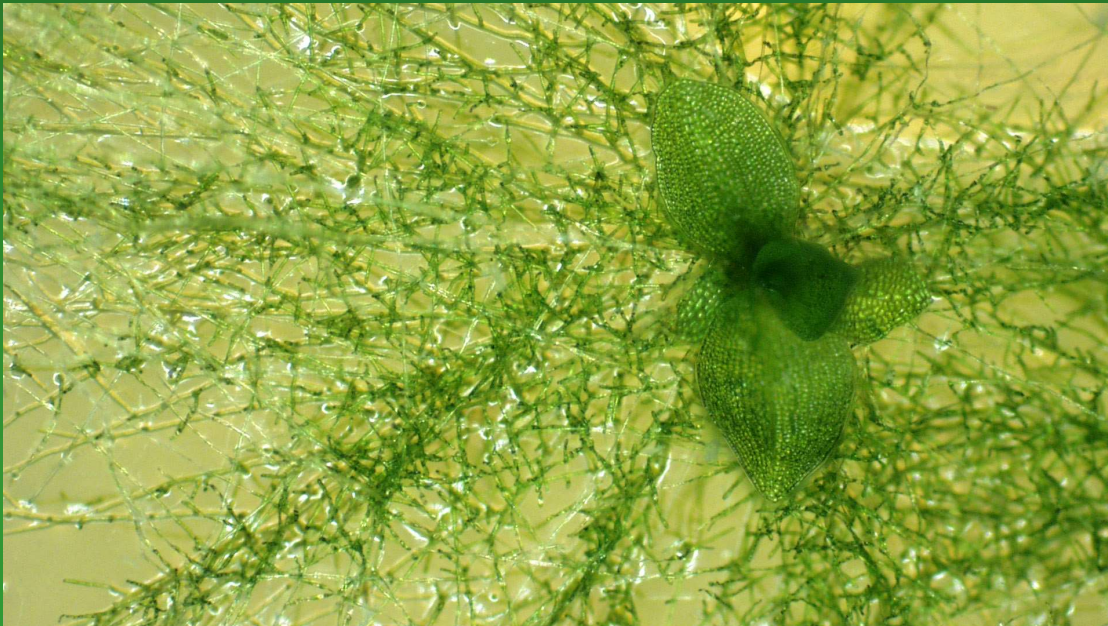


Sekundárně – z gametofytních rostlinek



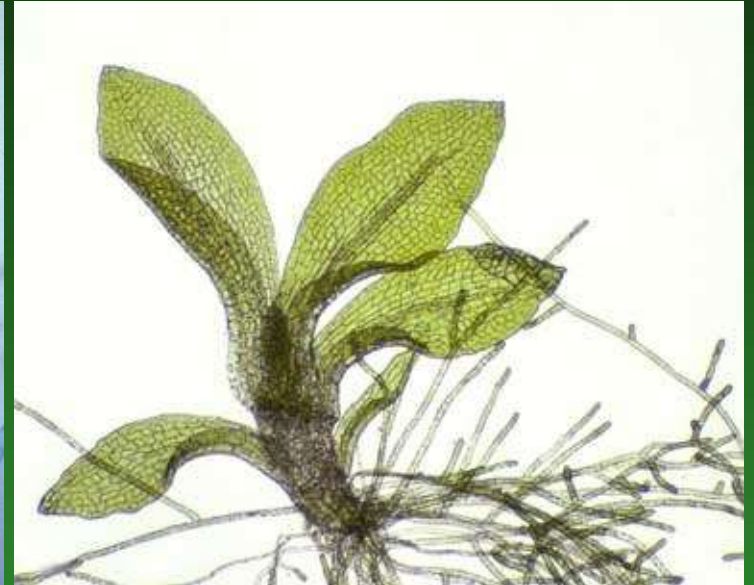
David Webb

Protonema – makroskopicky může tvořit několik mm silné plstnaté, svěže nebo tmavě zelené, déle rostoucí povlaky na obnažené půdě lesních cest nebo lesních příkopů



Protonema – přeměna v gametofor

Na kaulonemálních filamentech vícebuněčné **hlízkovité pupeny** – z nich vyrůstají „dospělé gametofyty“ = gametofory = lodyžky s lístky a rhizoidy



Z jedné spory ne jediná rostlinka, ale celý trs prvoklíček = „mechové podhoubí“

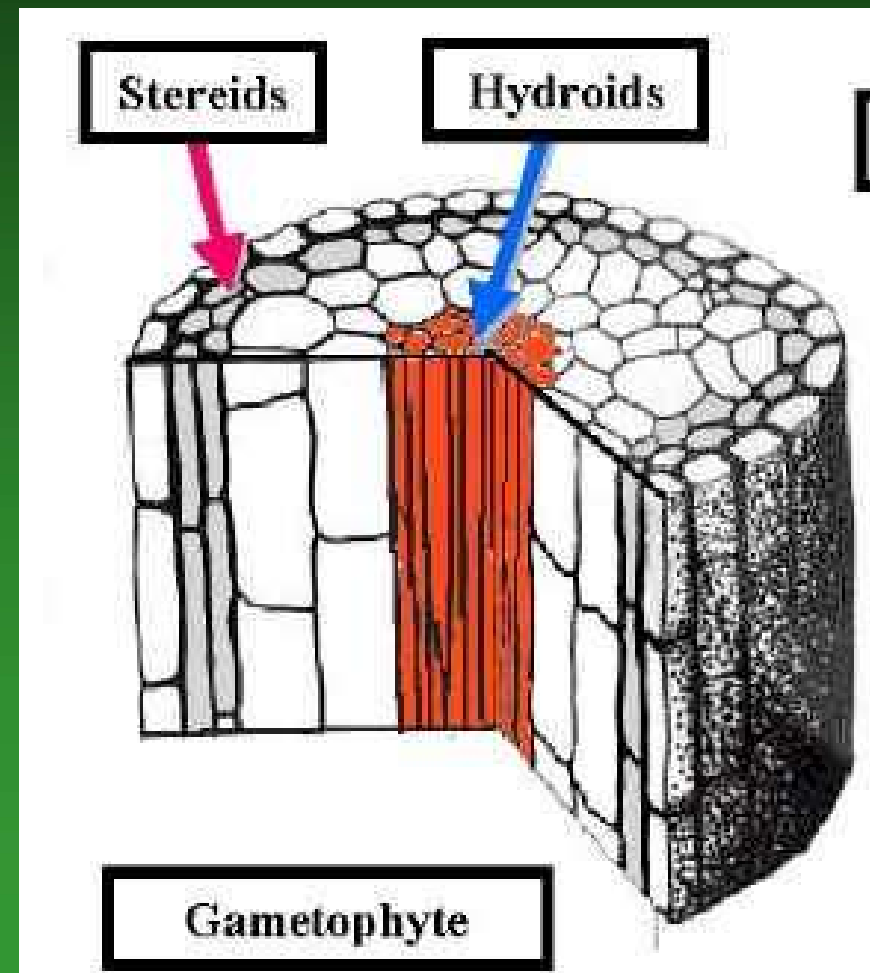
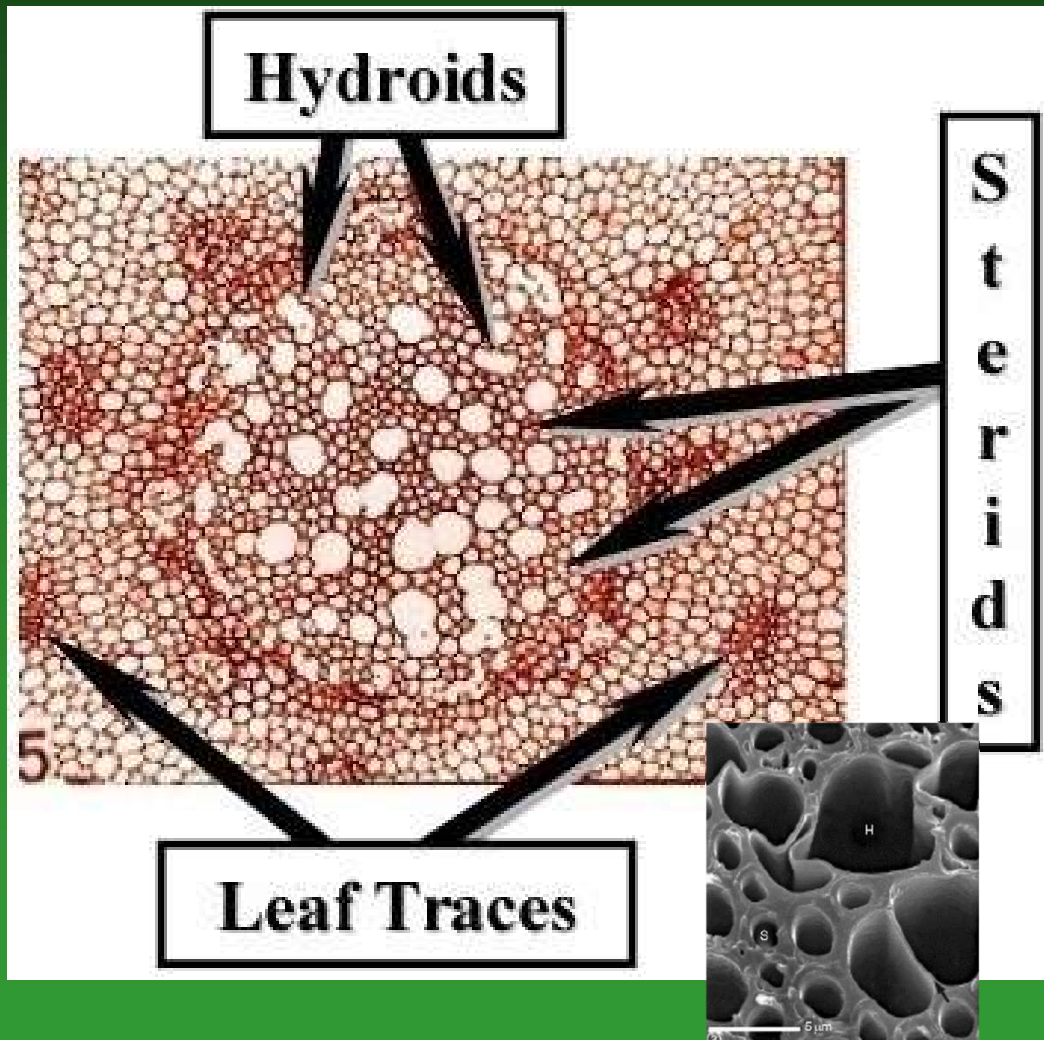


Kauloid – komplexní struktura

Vodivá centrální část - tenkostěnné protáhlé **hydroidy** bez protoplastu (jako tracheidy, ale nemají lignifikovanou stěnu) + zpevňující velmi tenké **stereidy**

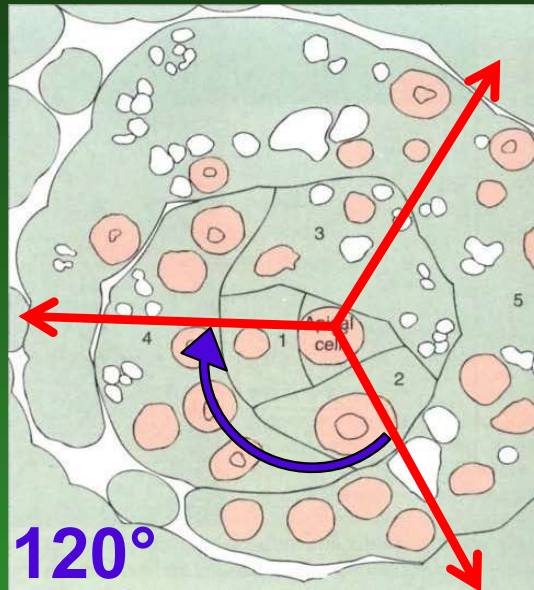
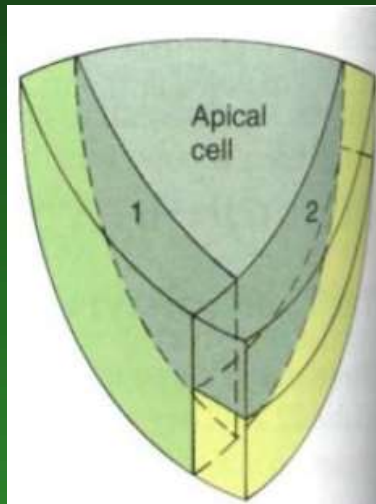
Parenchymatický kortex - jeho vnější vrstvu tvoří tenké protáhlé **stereidy**

Vnější část - jednovrstevná „**epidermis**“ silnostěnných buněk



Kauloid – uspořádání fyloidů

Spirálové uspořádání je podmíněno tím, že tetraedrická terminála sice odděluje dceřinné buňky po 120° jako u jatrovek, ale během růstu lístů se její pozice pootočí o 17° na úhel 137° oproti předchozí lístkové inserci



Physcomitrium pyriforme



měřík *Mnium insigne*

Fyloidy – komplexní struktura

Plocha zpravidla jednovrstevná, ze stejnocenných (= izodiametrických) buněk

Střední žebro = protáhlé tenkostěnné **hydroidy** + protáhlé tlustostěnné **stereidy**

Okraj = někdy protáhlé tlustostěnné **stereidy**



Rhizomnium punctatum



Rhizomnium glabrescens



řez středním žebrem

Svrchní strana fyloidů často kryta tenkou kutikulou – spodní strana mechových fyloidů bez kutikuly má absorpční funkci

Rhizoidy – struktura

- **mnohobuněčné, větvené**
(na rozdíl od játrovek a hlevíků)
 - s šikmými mezibuněčnými přepážkami,
 - obvykle **hnědavé** nebo hyalinní
- „Rhizoidy = přežívající protonema na dospělci“

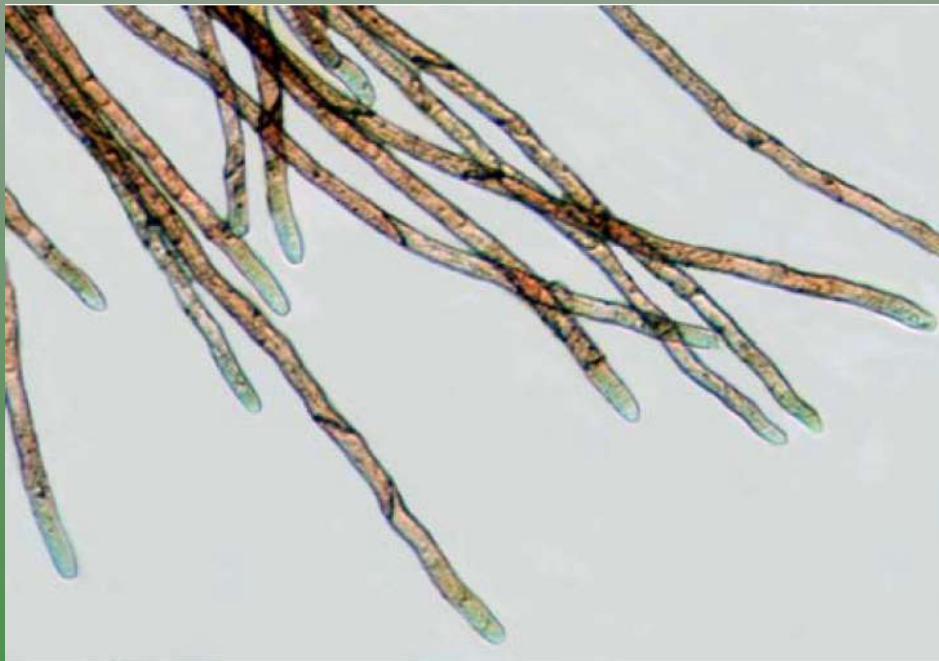
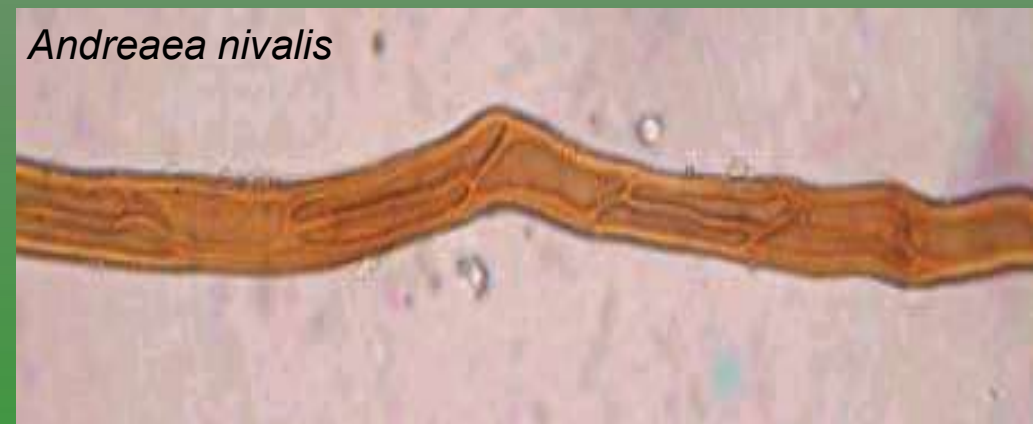


Figure 9. Microscopic view of rhizoids of the brook moss, *Fontinalis*, showing multicellular structure and diagonal crosswalls. Photo by Janice Glime.



Rhizoidy – funkce

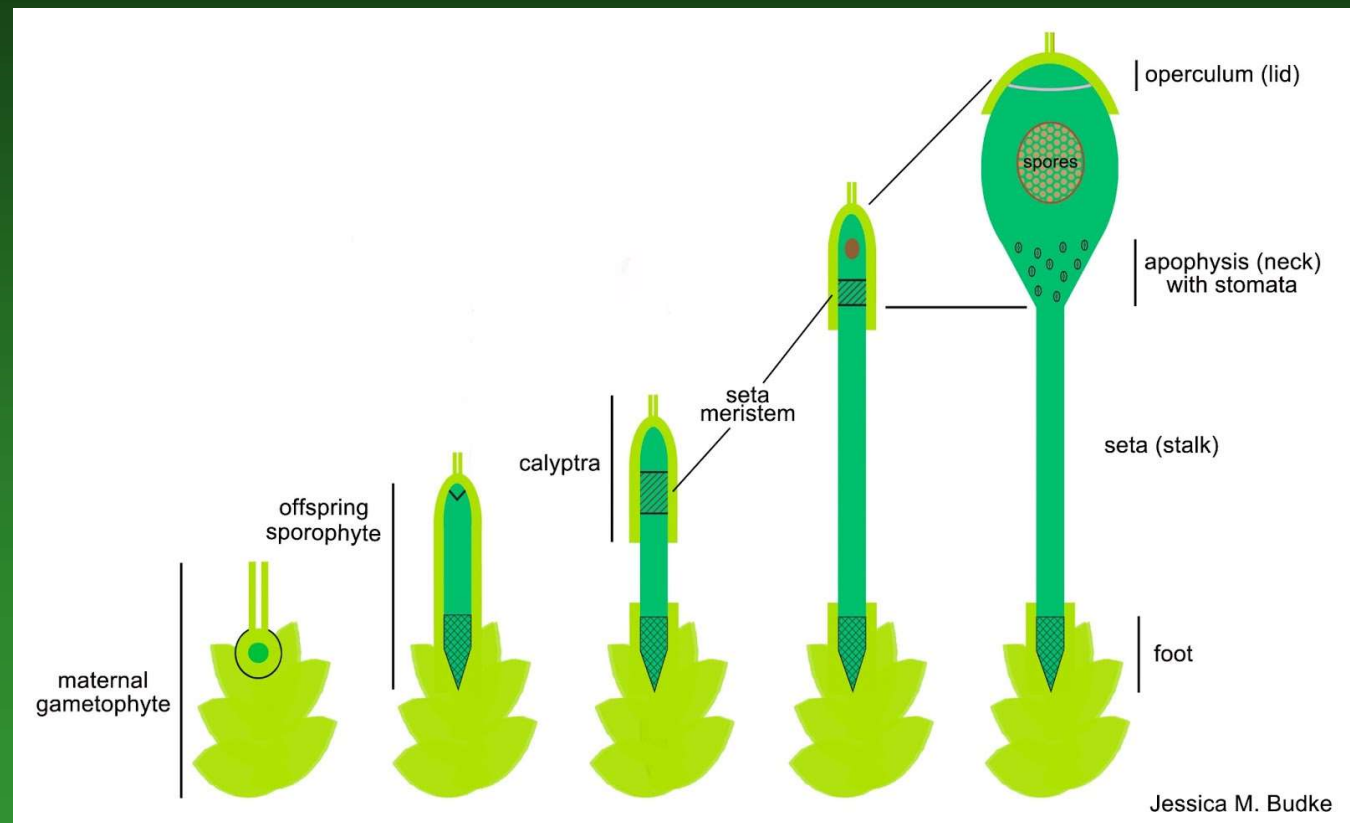
často na bázi kauloidu (někdy na něm mezi listy) – především fixace gametoforu k substrátu



Rhizoidy mechů přijímají podobně jako kořeny vodu + minerální látky; absorpci živin však víc než rhizoidy zajišťují mechům v svém povrchem fyloidy

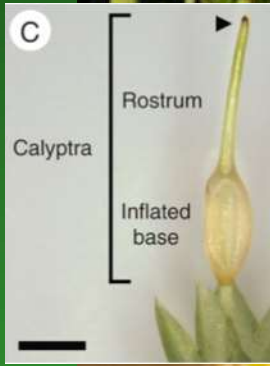
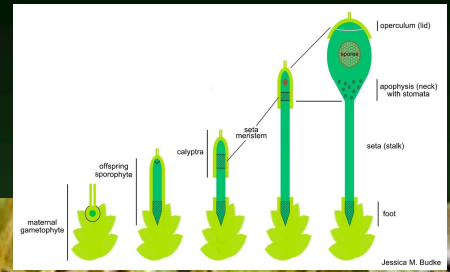
Ontogeneze sporofytu

1. ze zygoty v archegoniu začne růst štět (seta)
2. noha štětu ukotvena v gametofytu
3. štět roste dělením meristemu v subapikální části
4. rostoucí štět protrhne obal archegonia
5. zbytek archegonia = čepička (calyptra) dál chrání vrchol štětu
6. po dosažení potřebné délky se na vrcholu sety tvoří tobolka (*theca*, *capsula*, *sporangium*) s víčkem



Ontogeneze sporofytu

Funaria hygrometrica



mladé sporofyty

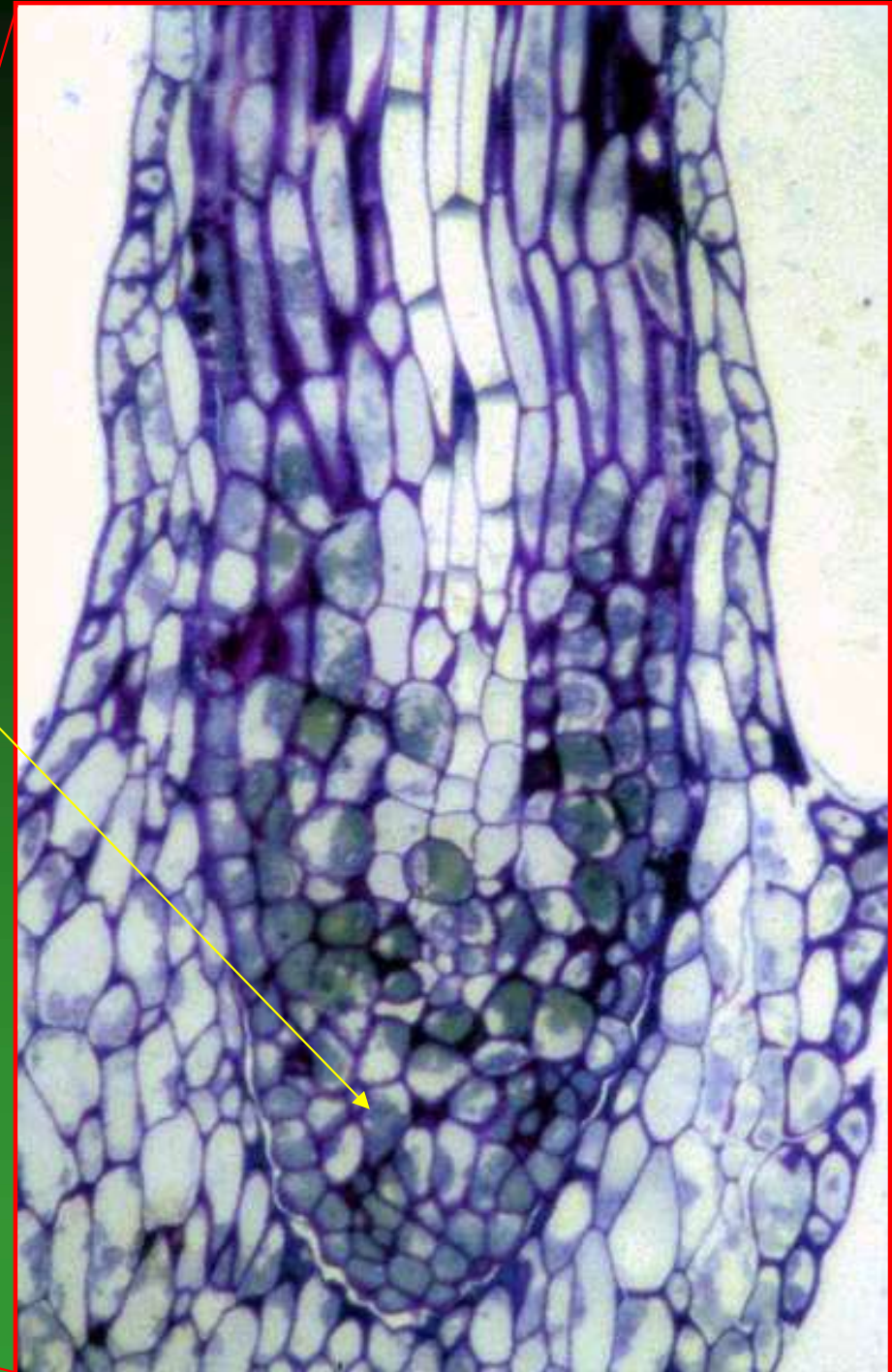
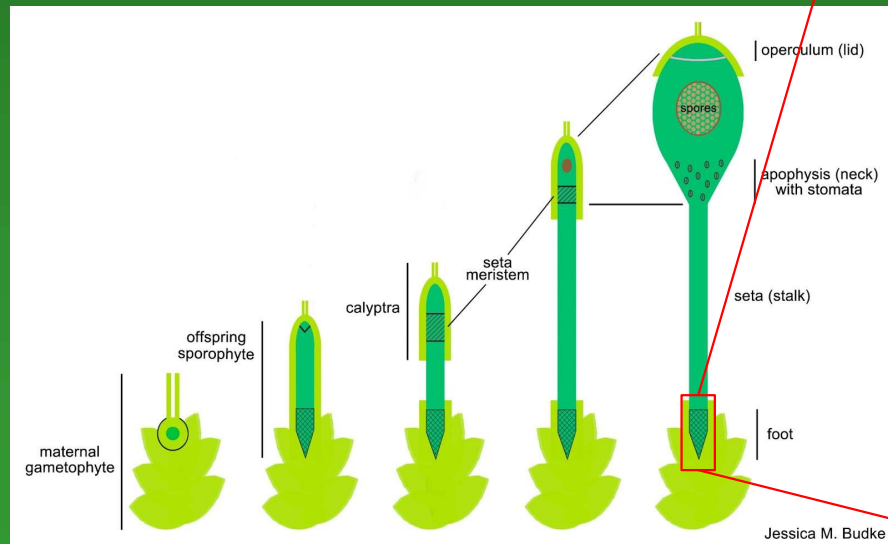
dospělé sporofyty



Transportní pletivo = placenta

na bázi štětu je noha (pes) s
transportním pletivem -
placentou

převádějící asimiláty
a vodu z gametofytu do
sporofytu



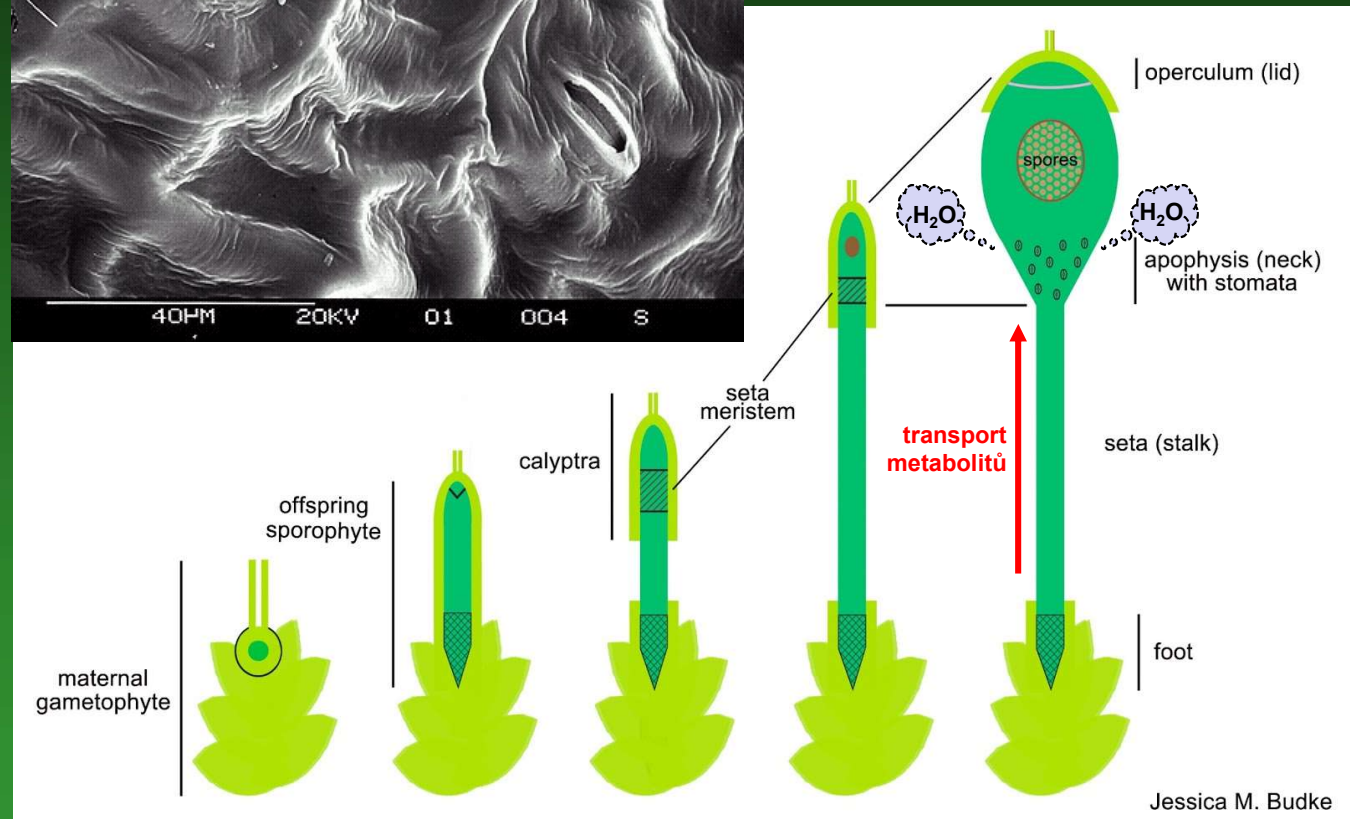
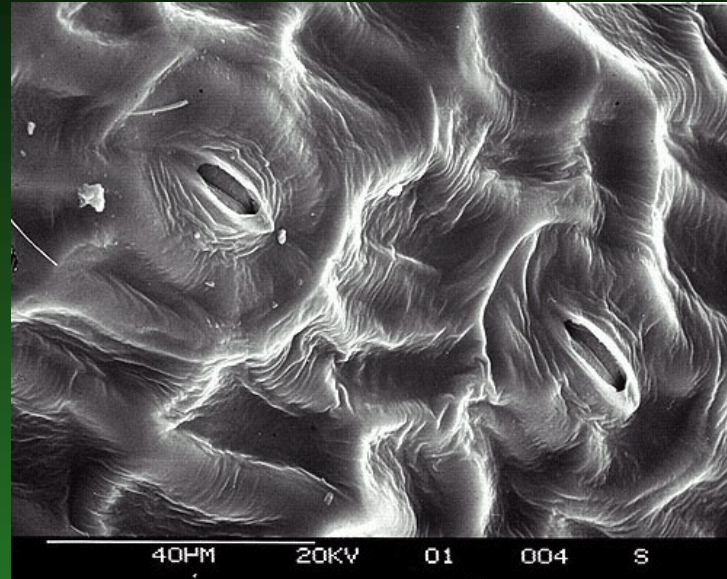
Epidermis sporofytu

často **pravé průduchy**

často kryta **kutikulou**

Otvíráním průduchů „řídí“ sporofyt transport metabolitů z gametofytu.

Kutikula a zavření průduchů „pozdrží“ hydrataci oproti vyschlému gametofytu



Tyto zprvu nevýznamné adaptační výhody, mohly v konečném důsledku vyústit v osamostatnění sporofytu !

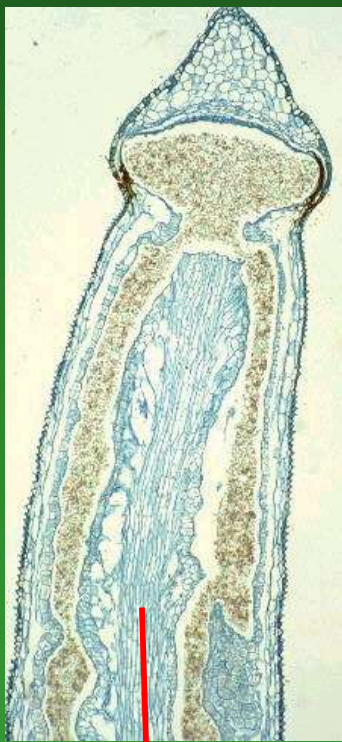
Stavba tobolky je složitější než u játrovek

uvnitř často **sloupek** (*columella*)

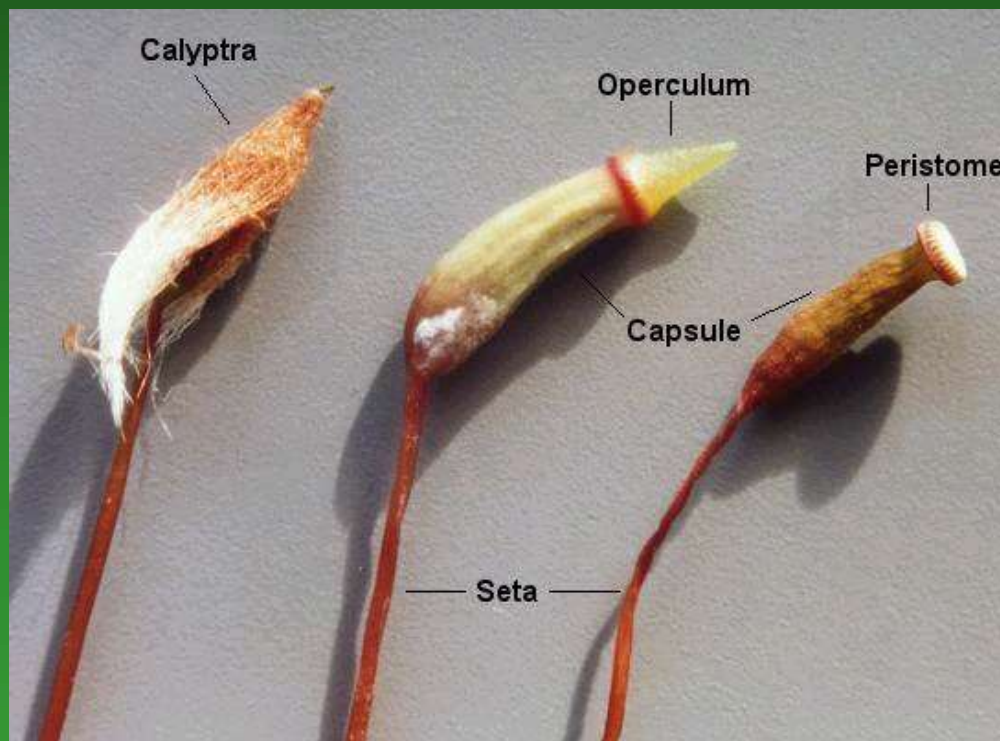
na něm **výtrusorodá vrstva** (*archesporium*) + **výtrusy** (*spora*e)

horní okraj tobolky tvoří **obústí** (*peristom*),

na něm je **vičko** (*operculum*), popř. i **čepička** (*calyptra* = přetvořený obal archegonia – je to ve skutečnosti gametofyt!)



columella

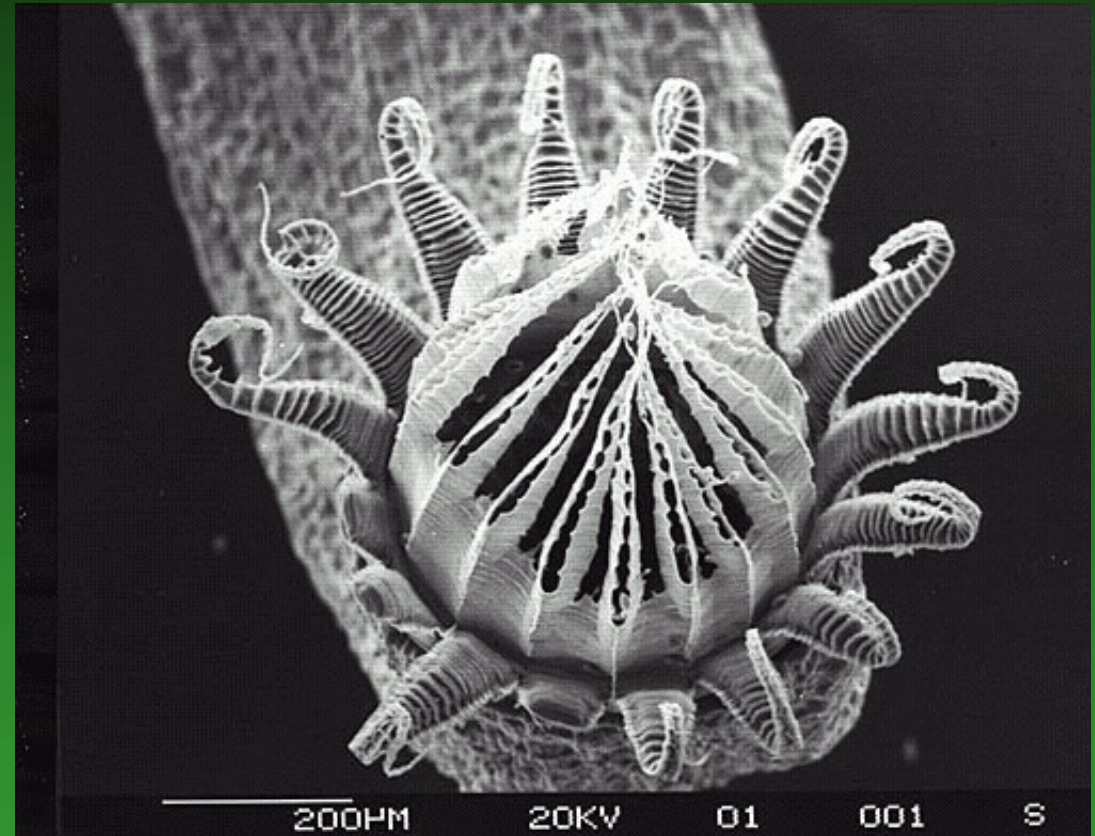
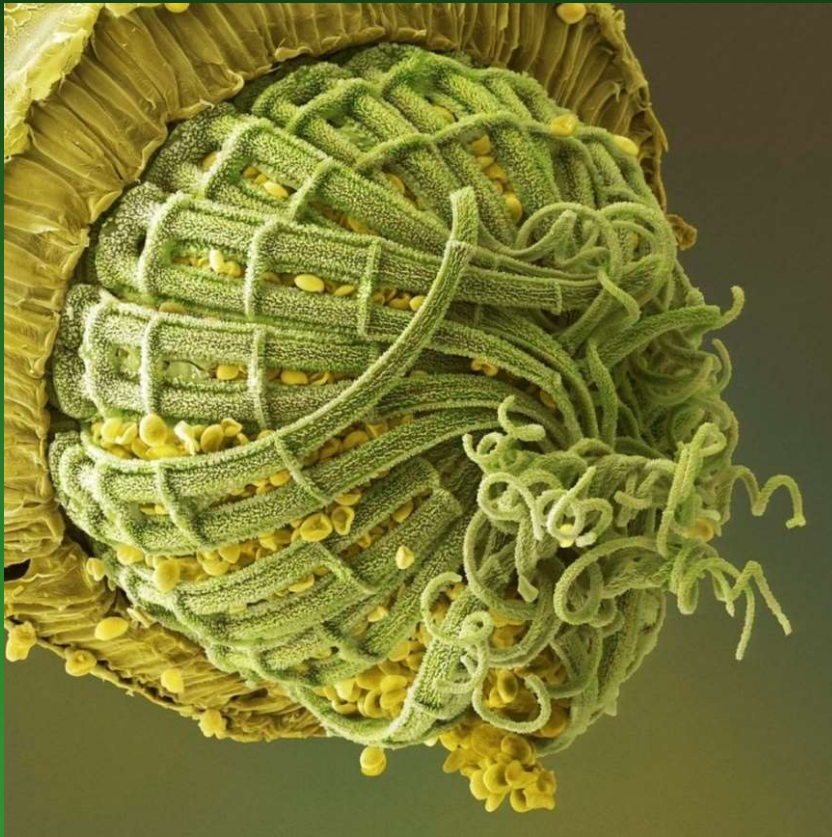


Stavba tobolky – funkce peristomu

Po odpadu víčka zuby peristomu hygroskopicky otvírají a zavírají ústí tobolky – dle počasí (vlhkosti vzduchu)

https://www.youtube.com/watch?v=jIJ9_EBoY-U

Eurhynchium praelongum - peristom

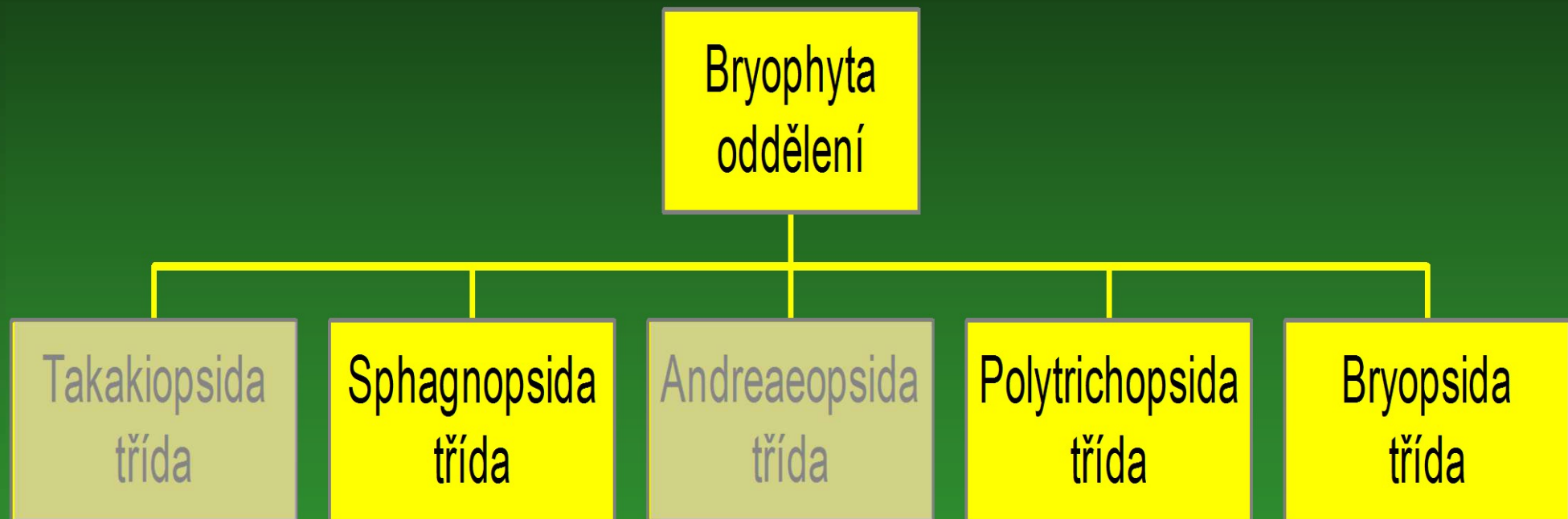


Tobolky mechů vytvoří výtrusy najednou, uvolňují je dlouho. Játrovky je taky tvoří najednou a uvolňují najednou pomocí elater. Hlevíky je tvoří postupně a uvolňují postupně se rozvírajícími chlopněmi a pseudoelaterami

Klasifikace mechů

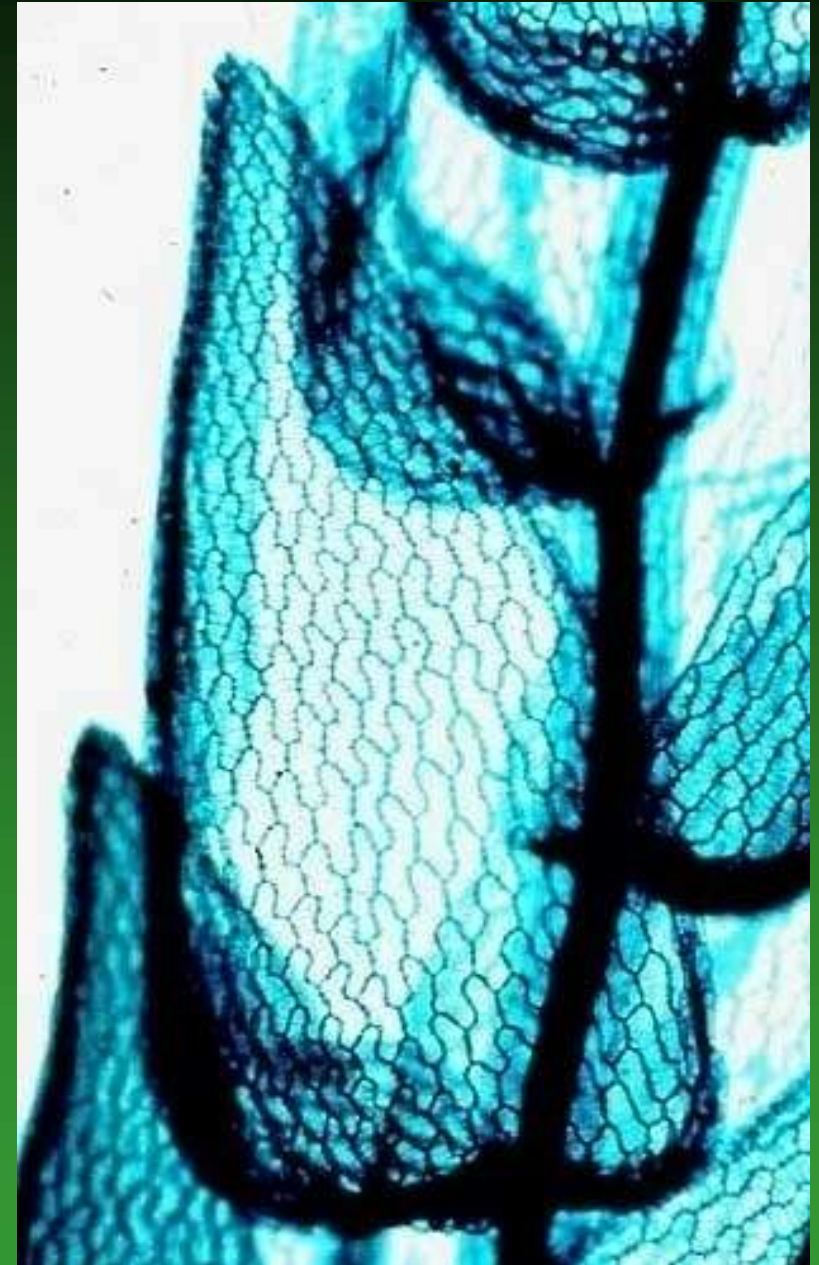
680 rodů / zhruba 11 000 druhů

rozdělených do 5 tříd

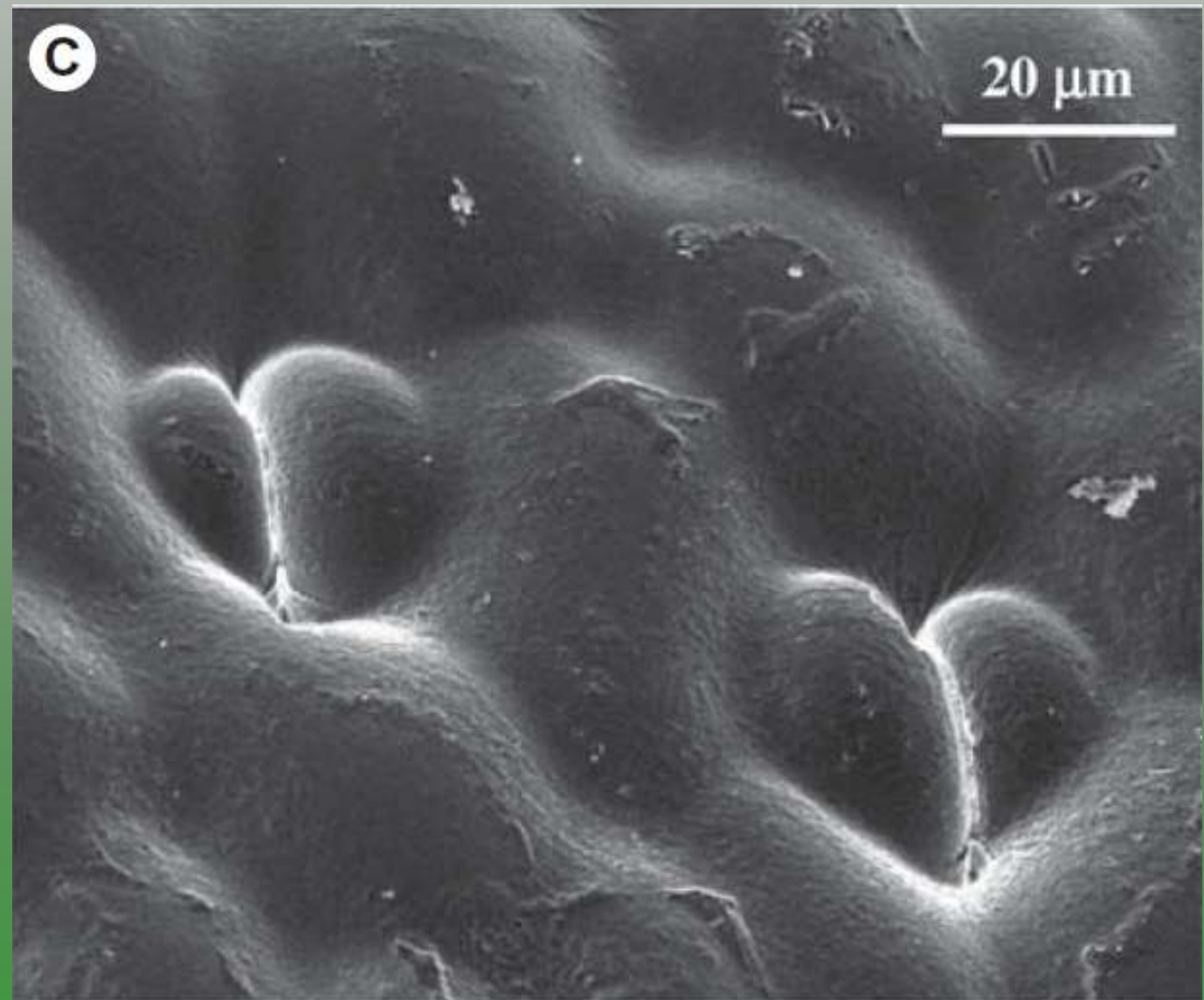


2. Třída *Sphagnopsida*

- rhizoidy jen na protonematu (nejsou potřeba protože gametofyt roste ve vlhkém prostředí)
- kauloid větvený
- hydroidy chybí
- bezžilné fyloidy tvořené **hyalocystami** a **chlorocystami**



Průduchy – na tobolce zpravidla nefunkční



Nefunkční průduchy
na tobolce *Sphagnum*
fimbriatum

Protonema – jen zpočátku náznak vláknitosti, pak frondózní, má rhizoidy

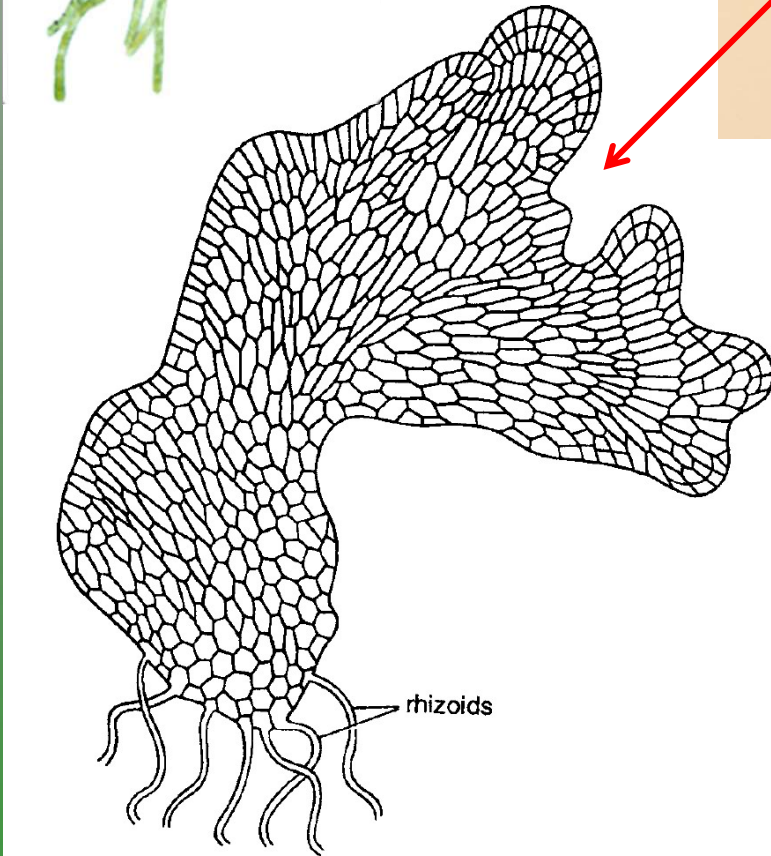
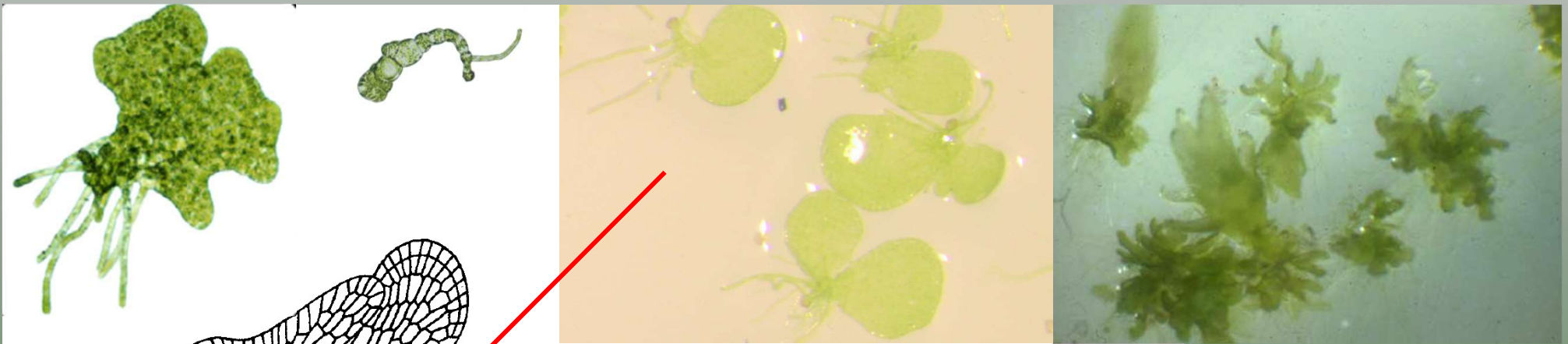


Fig. 9. *Sphagnum*. Thalloid lobed protonema.

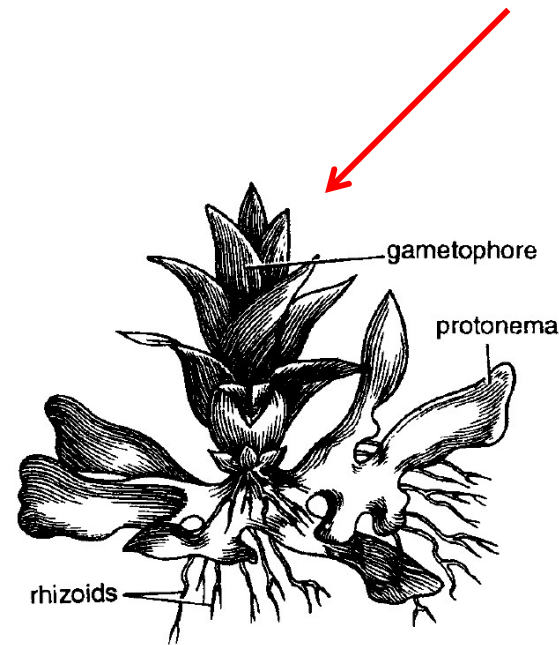


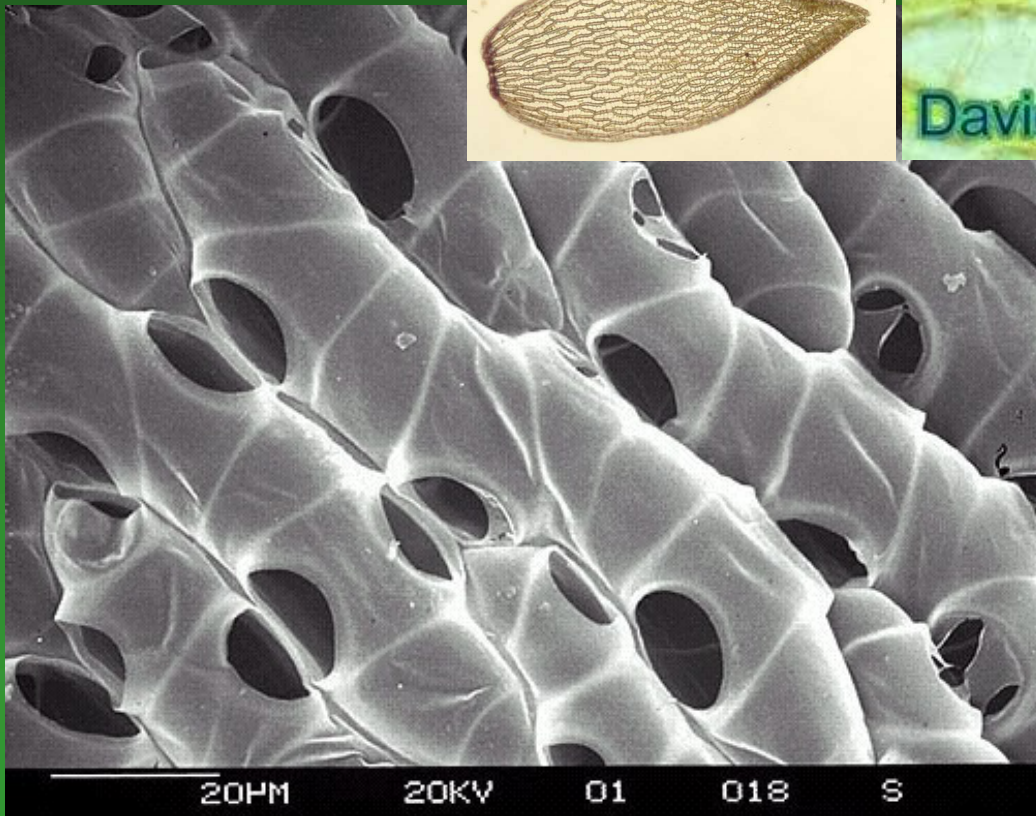
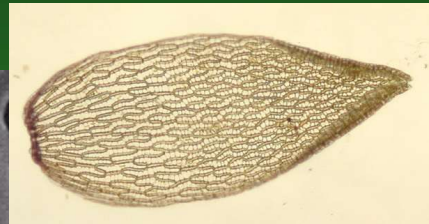
Fig 10. *Sphagnum*. Mature protonema producing a leafy gametophore.

Dospělý gametofyt rašeliníků rhizoidy nemá

Fyloidy – dimorfní buňky

Hyalocysty – bezbarvé mrtvé buňky
= nádrže na vodu s otvory,
vyztužené lištami, aby při ztrátě
vody neztratily tvar

Chlorocysty = živé zelené
(asimilační) buňky

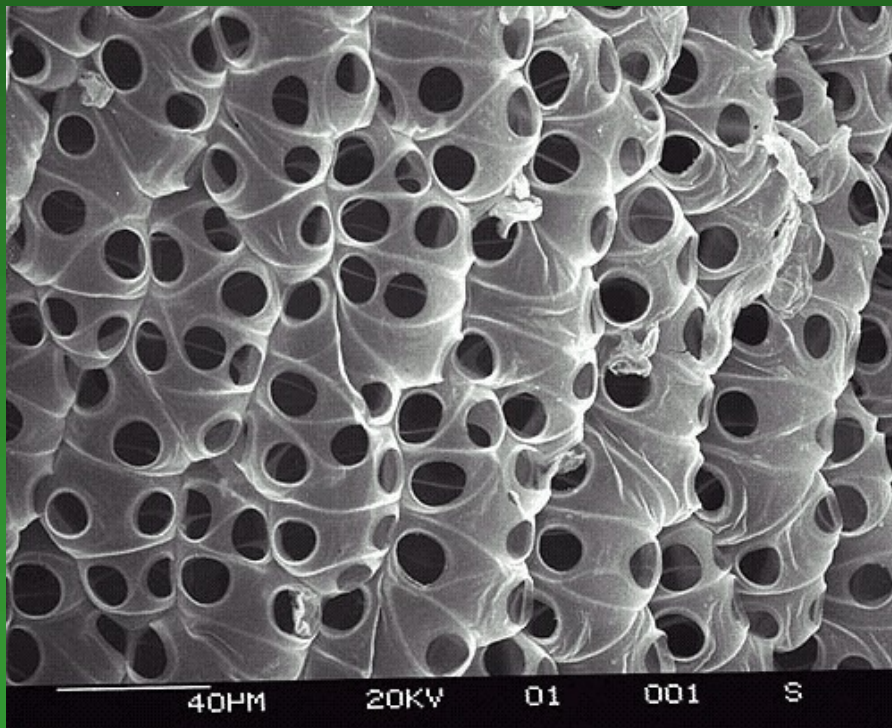


Celý systém funguje jako
sací pletivo.



Fyloidy – dimorfní buňky

Sací schopnost 1 : 20 + slabě dezinfekční účinky = vítaná přednost v dobách, kdy ještě neexistovaly dámské vložky a jiné komerčně vyráběné hygienické pomůcky

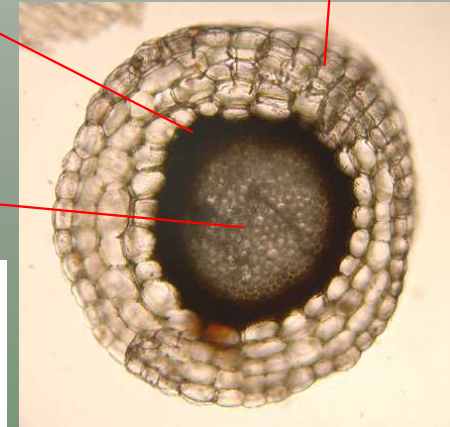


Kauloid – ochranný a absorbční kortex – velké mrtvé buňky – absorpce roztoků

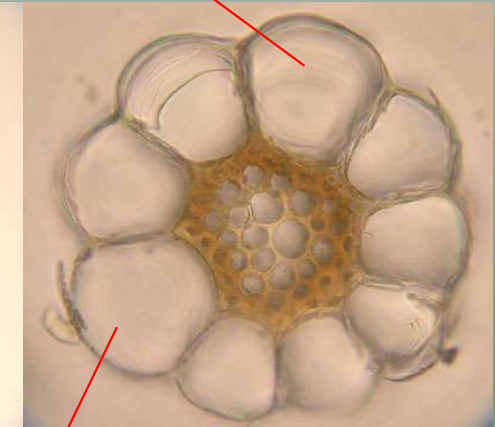
= nahrazují chybějící rhizoidy

– vnějšek dřeně – živé tlustostěnné prosenchymatické buňky = výztuha lodyžky

– vnitřek dřeně – živé tenkostěnné parenchymatické zásobní buňky



vícevrstevný kortex hlavní lodyžky



jednovrstevný kortex bočních větví

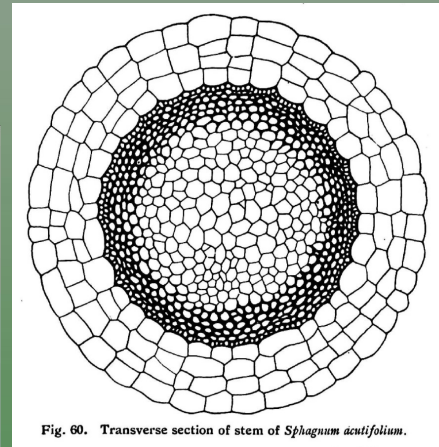
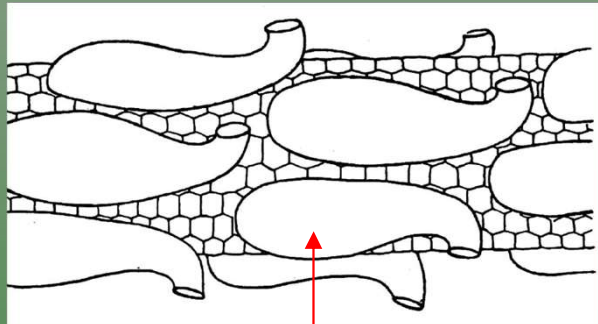
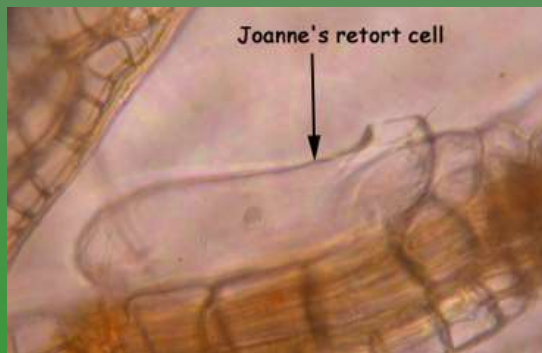


Fig. 60. Transverse section of stem of *Sphagnum acutifolium*.

nálevník *Habrotricha roeperi* žijící endosymbioticky v retortových buňkách rašeliníků



Joanne's retort cell

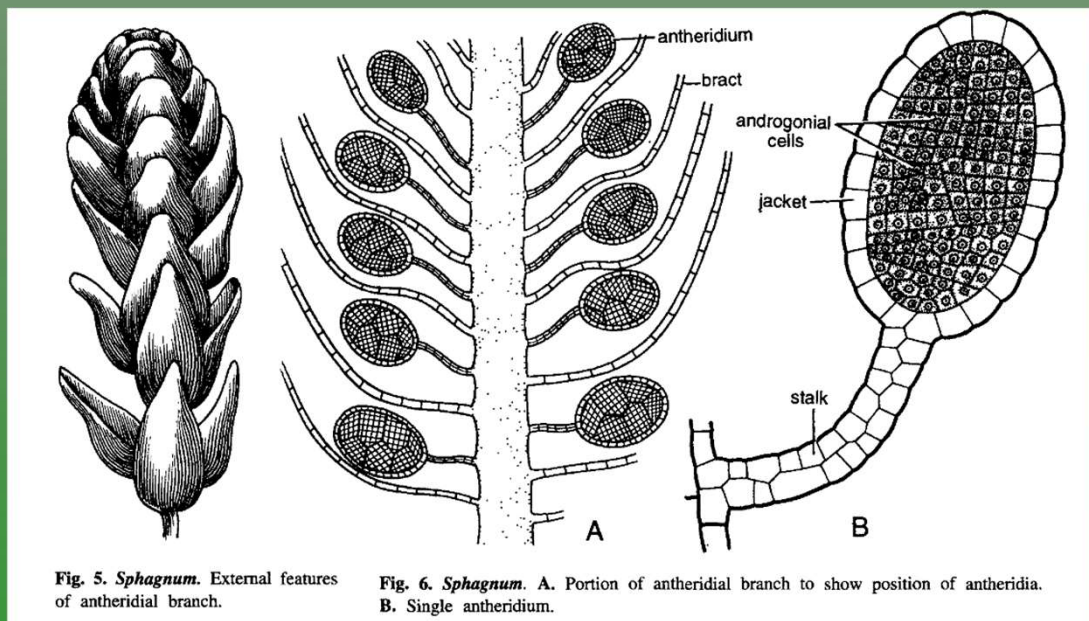
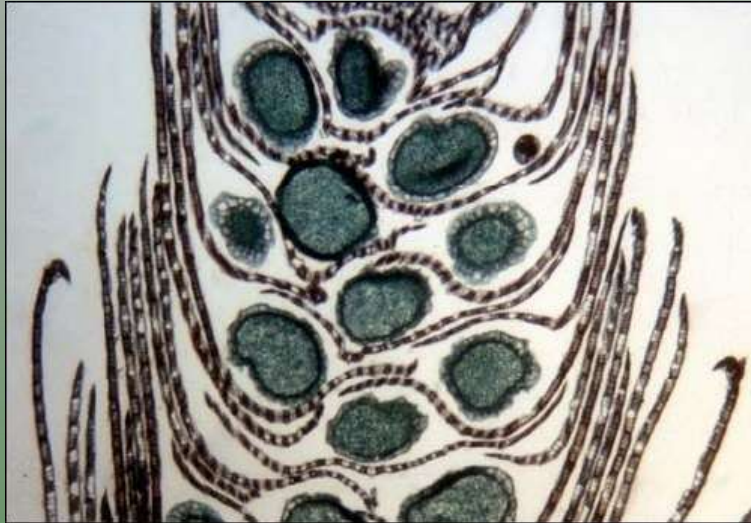


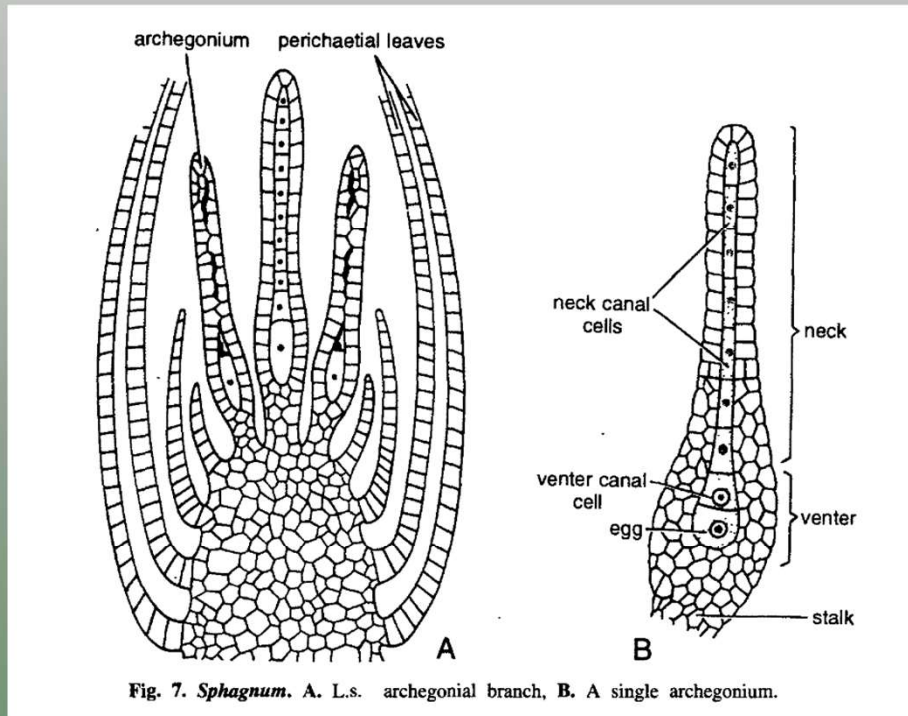
retort = křivule



u některých druhů mají kortexové buňky tvar křivulí

Antheridia – kulovitá, stopkatá vtroušená mezi lístky zkrácených větvek „hlavičky“



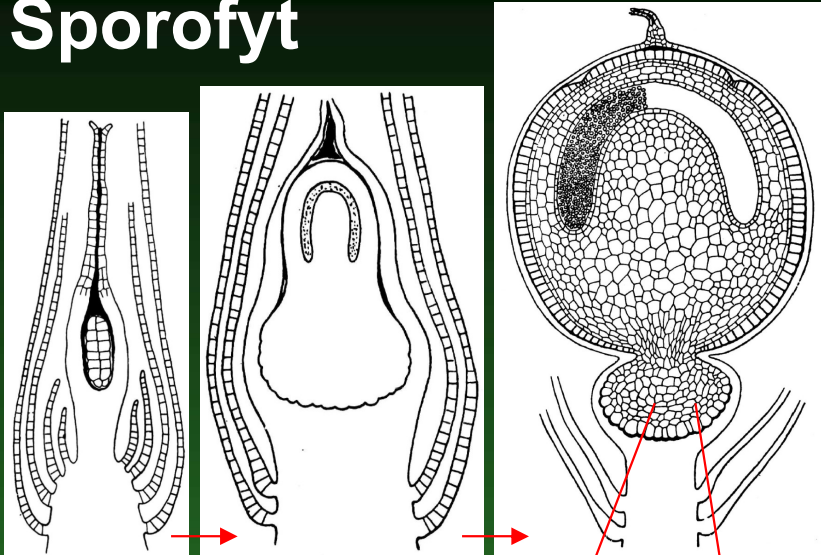


Archegonia

- na krátkých stopečkách na koncích větviček v „hlavičce“

Rašeliníky mohou být dvoudomé i jednodomé

Sporofyt

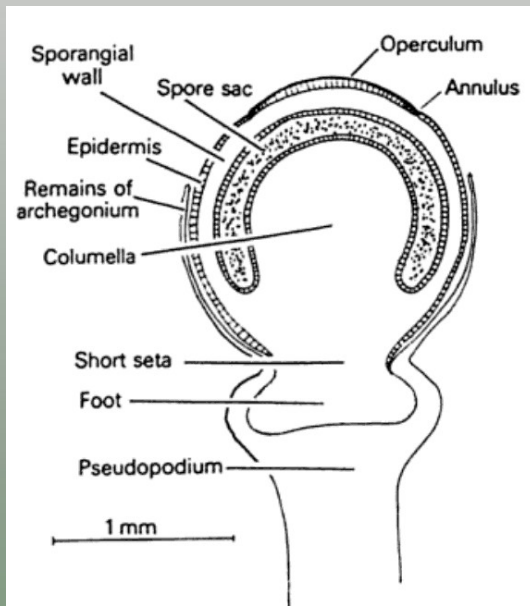


Štět – kratinký, schovaný v horní miskovité části pseudopodia

Pseudopodium = zelený výrůstek gametofytu nesoucí sporofyt

Tobolka - kulatá červenohnědá s víčkem jak rádiówka, nemá čepičku





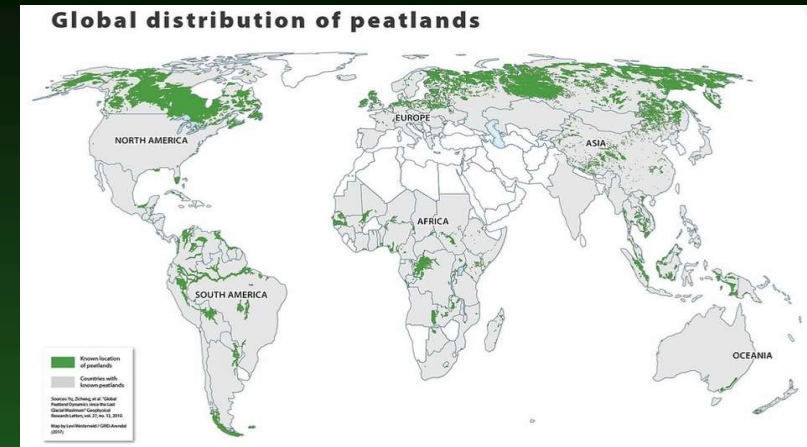
Uvolnění spór explozí

1. Sesycháním neúplného sloupku vzniká podtlak
2. Vzduch nasáván přes propustnou epidermis
3. Seschnutím epidermis ztrácí propustnost a plochu
4. Zmenšuje se objem a roste tlak v tobolce (0.4 až 0.6 MPa)
5. Překročení kritické hodnoty = odtržení (odstřelení) víčka = exploze slyšitelná i na vzdálenost několika metrů



Rod *Sphagnum* má zhruba 380 druhů

Rašeliniště vznikala v postglaciálu (stará max. 10-12 tisíc let)



Ulmifikace = rašelinění
 rozklad za nepřítomnosti
 vzduchu (v minulosti
 pokračovala karbonizací
 = uhelnatěním

Tmavá barva rašeliny =
 vysoký obsah uhlíku (v
 aerobních podmínkách
 by unikl ve formě CO₂)

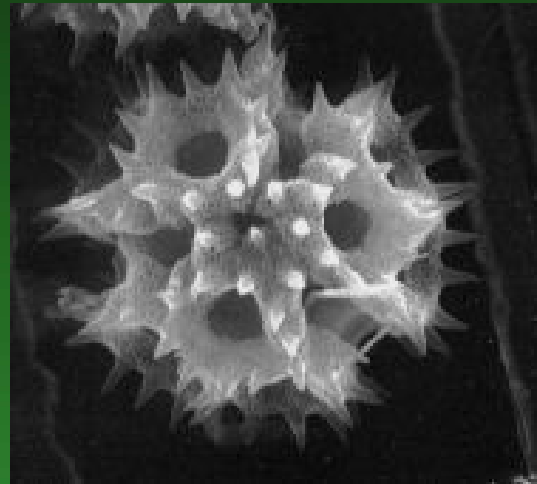
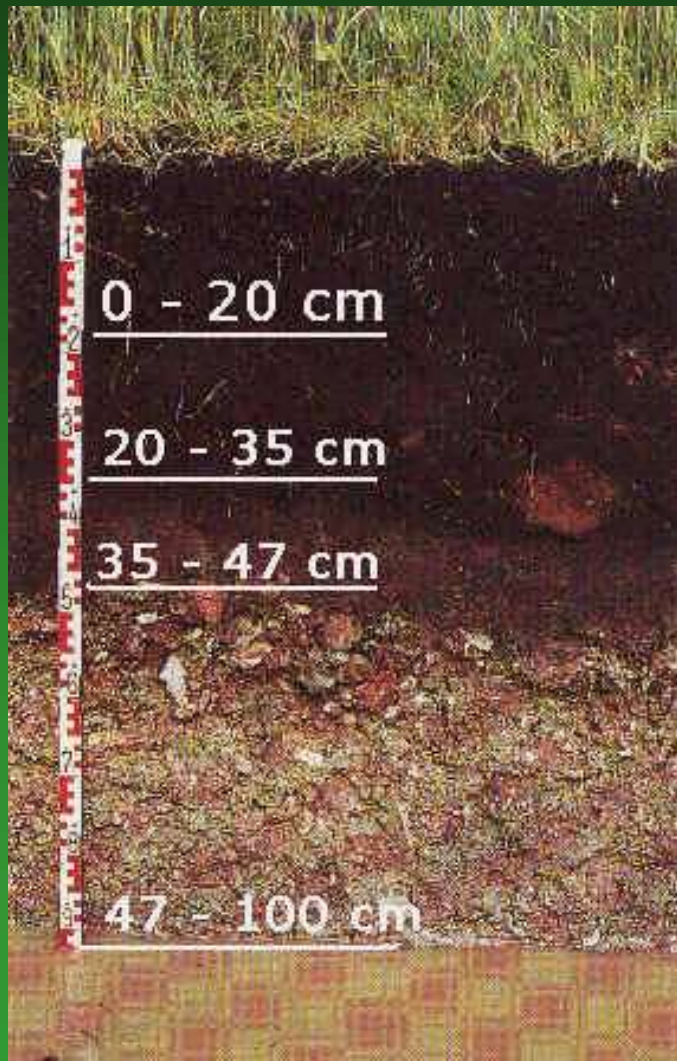
Porosty rašeliníků
 pokrývají zhruba 1%
 povrchu souše

V krajině mají rašeliniště hydrologický a klimatologický význam



Vrstva rašeliny až 10 m

Díky konzervačním účinkům (kyselé prostředí) uchovává pyl a makrozbytky rostlin



Rašelina jako surovina

Minulost

- palivo (výhřevnost až 4000 kal/kg)

Dnes

- lázeňství (Třeboňsko, Lúčky-kúpele u Ružomberku)

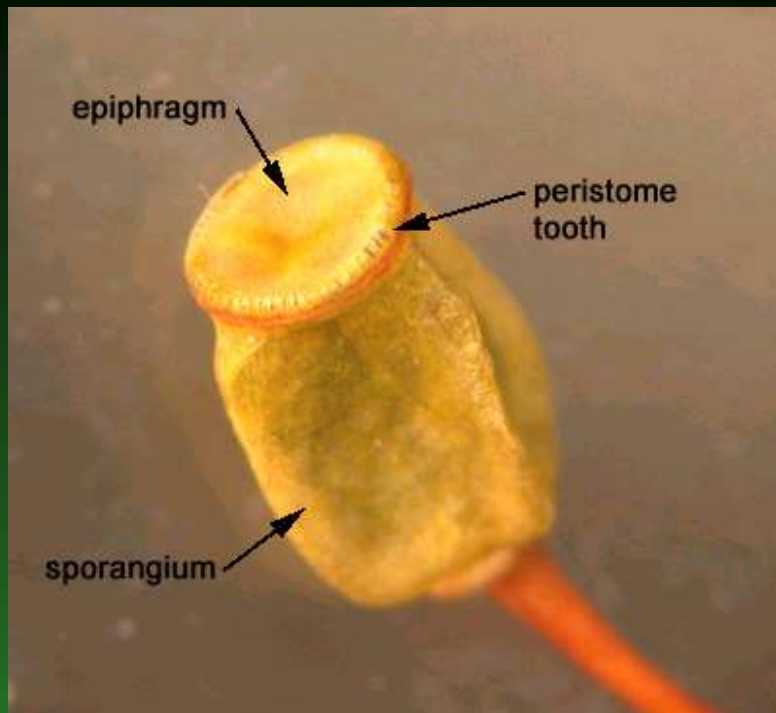
- zahradnický substrát



sušící se kusy vytěžené rašeliny = borky

4. Tř. *Polytrichopsida*,

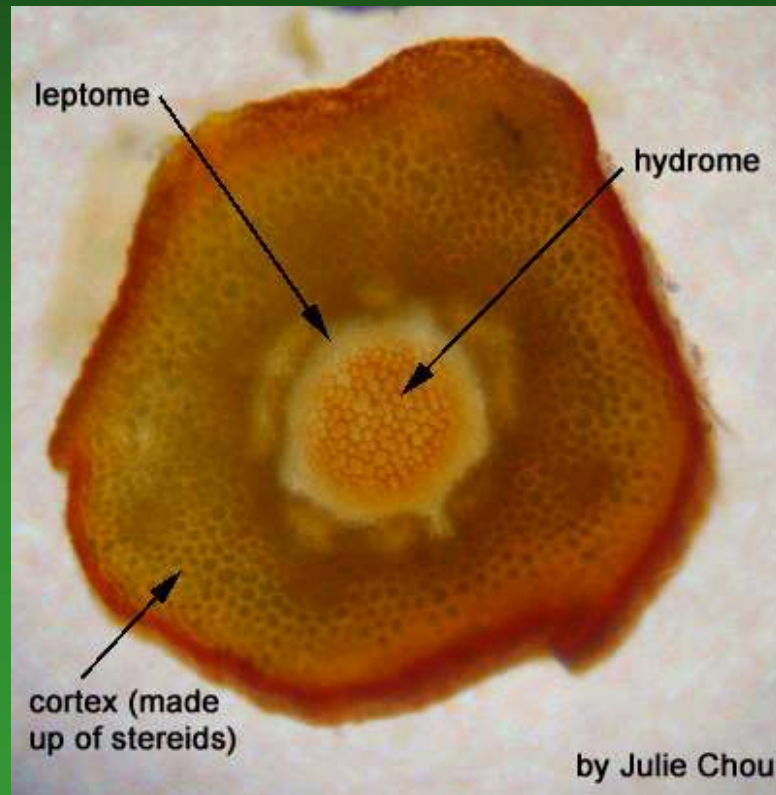
- fyloidy s žilkou
- velikostně největší mechy, až 1 m vysoké
- tobolka uzavřena blanitou epifragmou s otvory na obvodu
- čepička chlupatá
- sporofyt s funkčními průduchy



Mechy s „chabou konstrukcí“ nemohou s cévnatými rostlinami kompetovat o světlo ve vertikálním směru. I kdyby se vaskularizovaly a lignifikovaly a začly růst do výšek, vzdalovaly by se gametangii od vody, na které jsou při oplození závislé.



Kauloid



díky výšce mají
ploníky nejvíce
diferencovaná
„vodivá pletiva“

kromě hydroid ještě
leptoidy – mají
sítkovaná propojení, v
dospělosti ztrácejí
jádra, ale cytoplasmu
si zachovávají

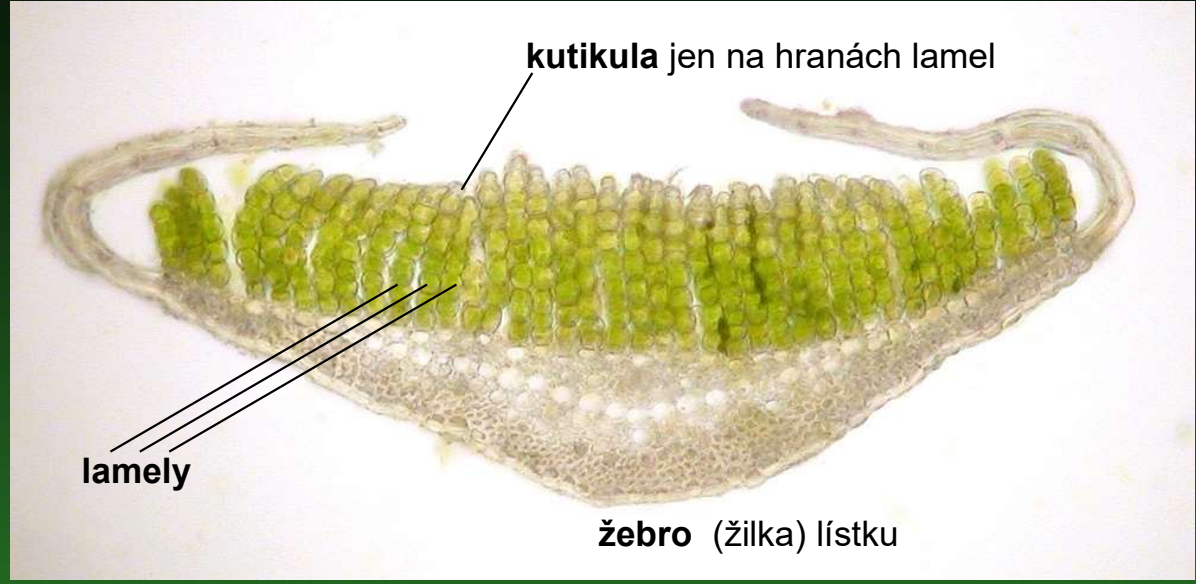
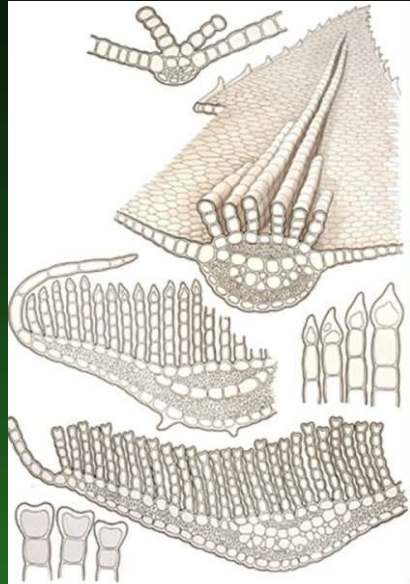
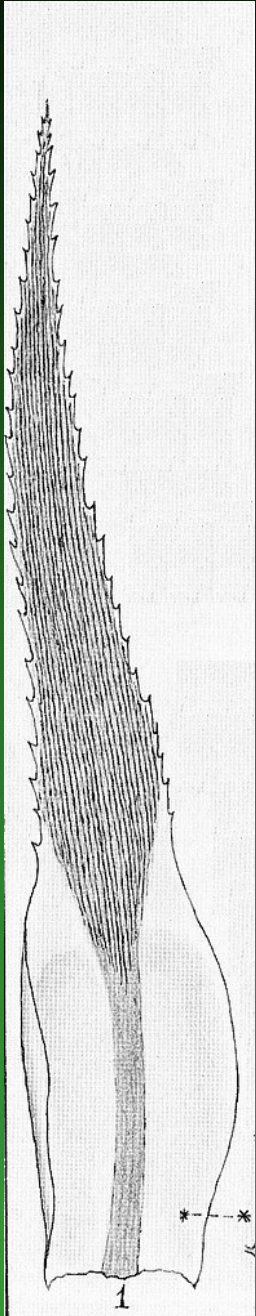
(několikanásobně rychlejší
transport oproti difúzi u ostatních
mechů zjišťován radioaktivně
značenými cukry – 32 cm/h)

„cévní svazek“
mechanicky vyztužen
stereidami

Hydroid



Tracheid of *Equisetum*

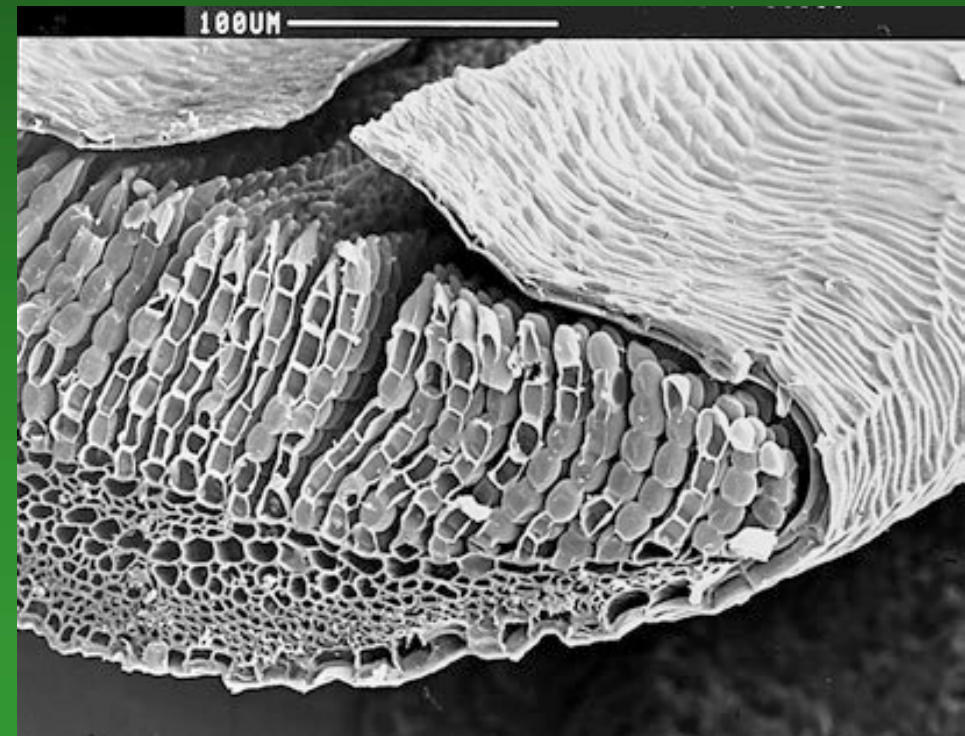


fyloidy ploníků

– mezi mechy nejsložitější stavba „pseudomezofylu“

Svrchní strana s podélnými lamelami (tvoří je buňky s mnoha chloroplasty)

Konduplikátní svinutí fyloidu reguluje transpiraci a tím fotosyntézu a pohyb roztoků ve vodivém systému

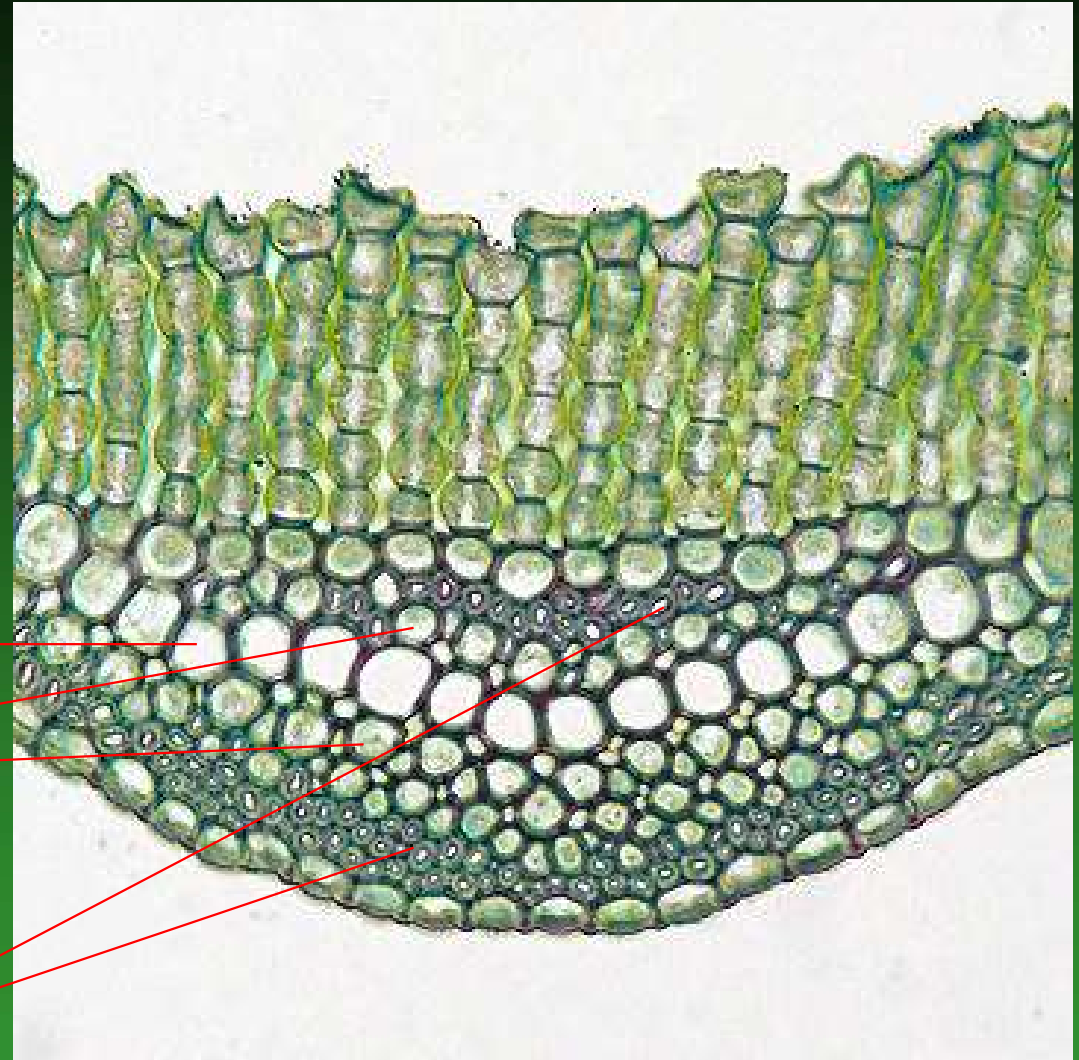


fyloidy ploníků

hydroidy

leptoidy

stereidy





Perigonia = jednopohlavné „květy“ ploníků

Perigonium = soubor rozšířených fyloidů a parafýz na vrcholu plodné lodyžky (samčí nebo samičí)

Antheridia – stopkatá mezi lístky a parafýzami samčího perigonia

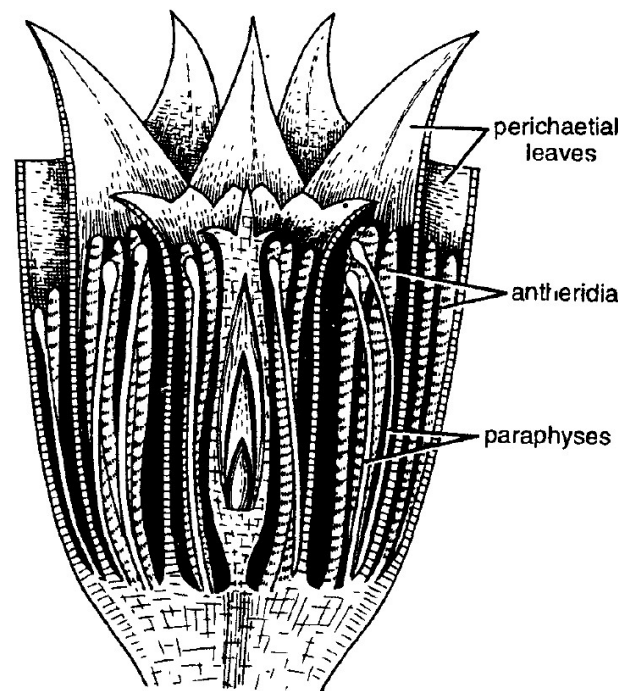


Fig. 5. *Polytrichum*. L.s. through antheridial head.

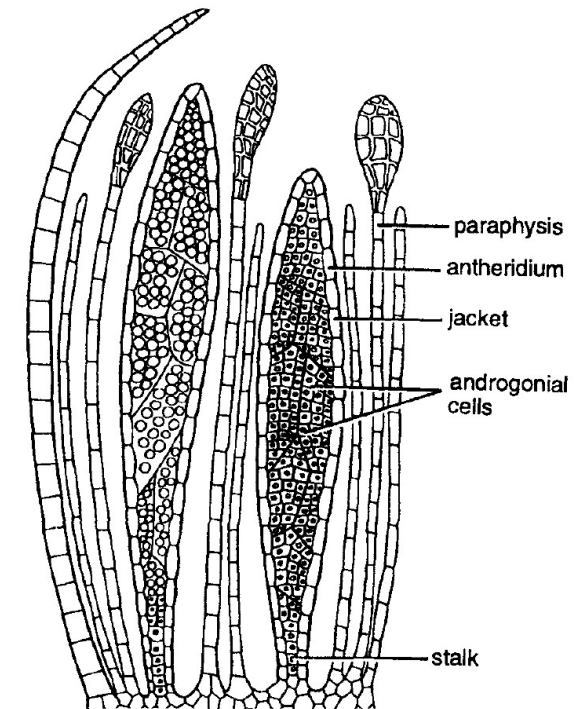


Fig. 6. *Polytrichum*. Antheridia and paraphyses.

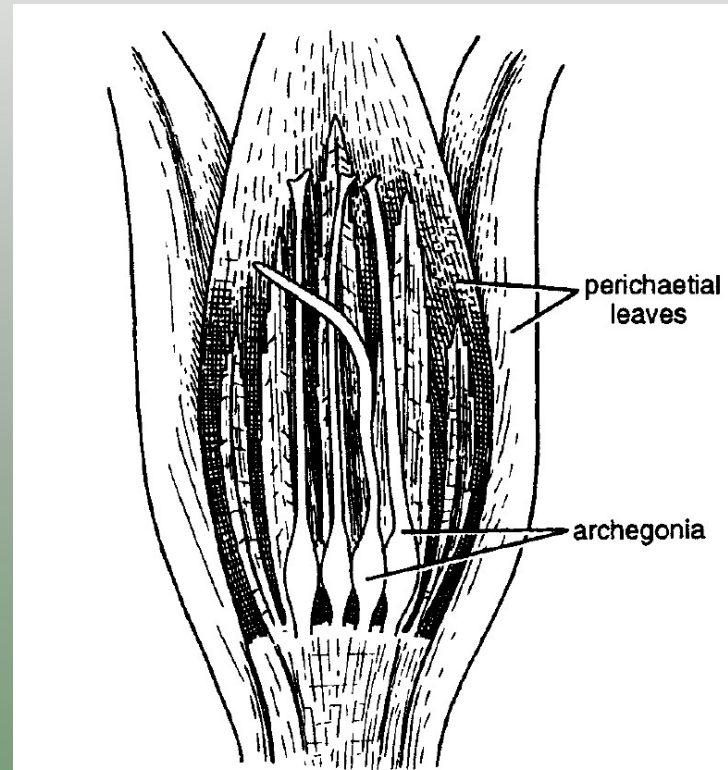
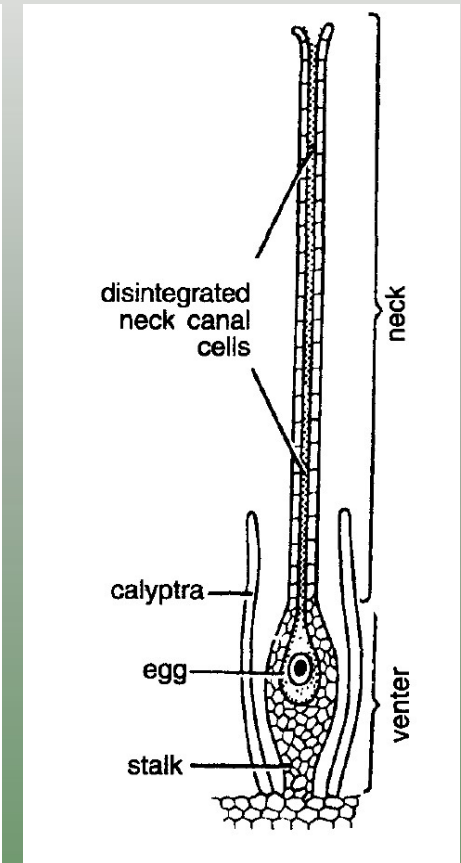


Fig. 7. *Polytrichum*. L.s. through archegonial head.



Archegonia - protáhlá, na krátkých stopkách, mezi lístky a parafýzami v samičích terminálních perigoniích

U nás v lesích a na degradovaných (odumřelých) rašeliništích najdeme několik zástupců rodu ploník (*Polytrichum*) – např. **ploník obecný (*Polytrichum commune*)**.



Všichni zástupci tř. *Polytrichopsida* mají extrémně malé spory někdy jen 5–8 μm . U rodu *Dawsonia* je v jedné zralé tobolce až 65 miliónů výtrusů!



Dawsonia superba, New Zealand

5. Třída *Bryopsida* (nejbohatší ~ 10 000 druhů)

(4 podtřídy *Diphyscidae*, *Funariidae*, *Dicraniidae* a *Bryidae*)

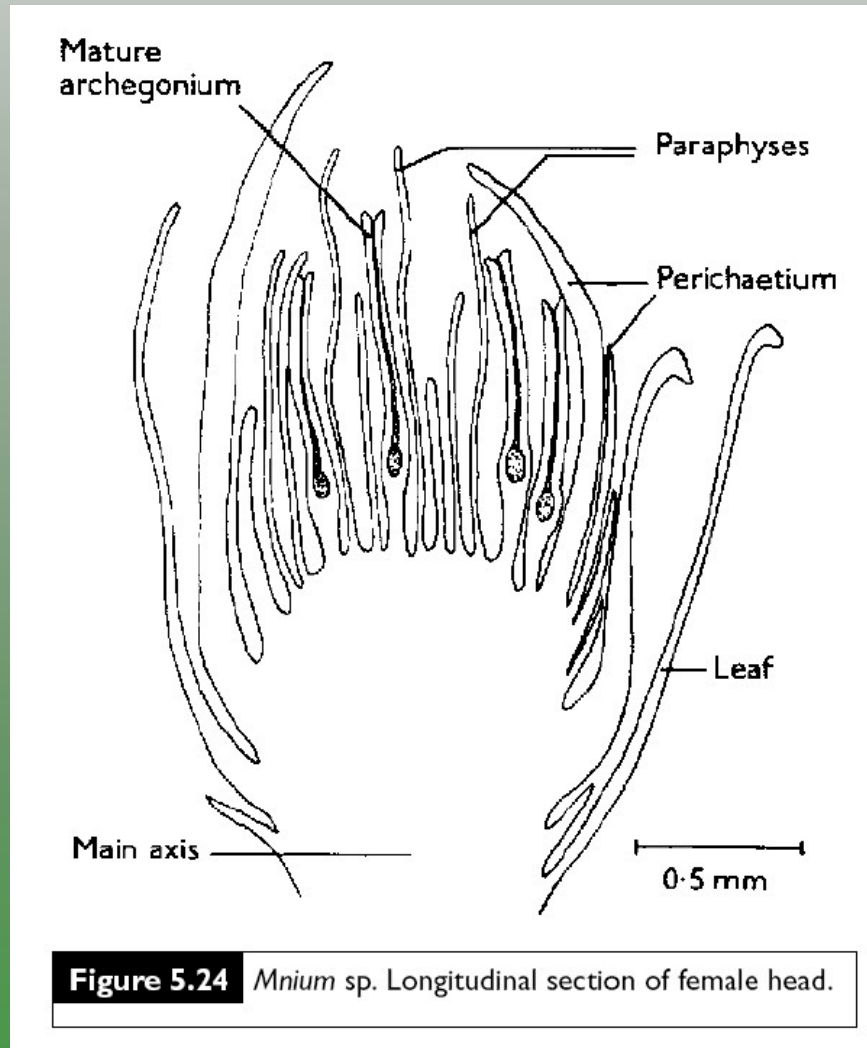
(i) pokročilá diferenciacce pletiv gametofytu, ale ne tolik jako u ploníků (většinou chybí leptoidy),

(ii) fyloidy obvykle se střední žilkou,

(iii) průduchy vyvinuty.

U nás mnoho zástupců.

Archegonia a antheridia v samčích nebo samičích perigoniích na vrcholu kauloidu nebo koncích větví.



Víc než polovina druhů dvoudomých; Dioecie = fylogeneticky původní stav u mechů

Breutelia elongata

Perigonia - na diskovité
rozšířeném vrcholu
kauloidu



Rhizomnium glabrescens

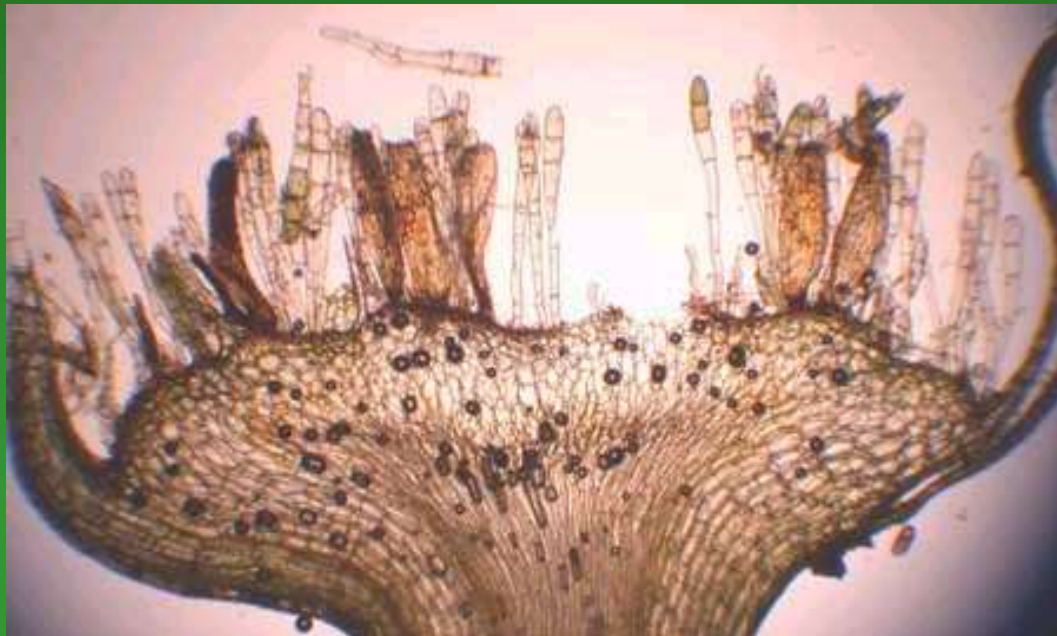


Figure 17. *Bryum capillare* males with antheridia in a splash platform. Photo by Dick Haaksma.

Antheridia obvykle stopkatá, protáhlého tvaru



Figure 26. *Hypnum cupressiforme* perichaetial leaves, paraphyses, and antheridia. In this species, antheridia occur long the stem. Photo by Kristian Peters.



antheridia u rodu *Bryum*

Na chodnících, zdech, střeách, ale i holé půdě najdeme jemné stříbřitě světlezelené polštářky prutníku stříbrného (*Bryum argenteum*).



Bryum argenteum

Ve vlhké trávě a na pařezech je častý trávník Schreberův (*Pleurozium schreberi*),

kauloidy mají po odrhnutí lístků nehtem charakteristické rezavě hnědé zbarvení.



Pleurozium schreberi

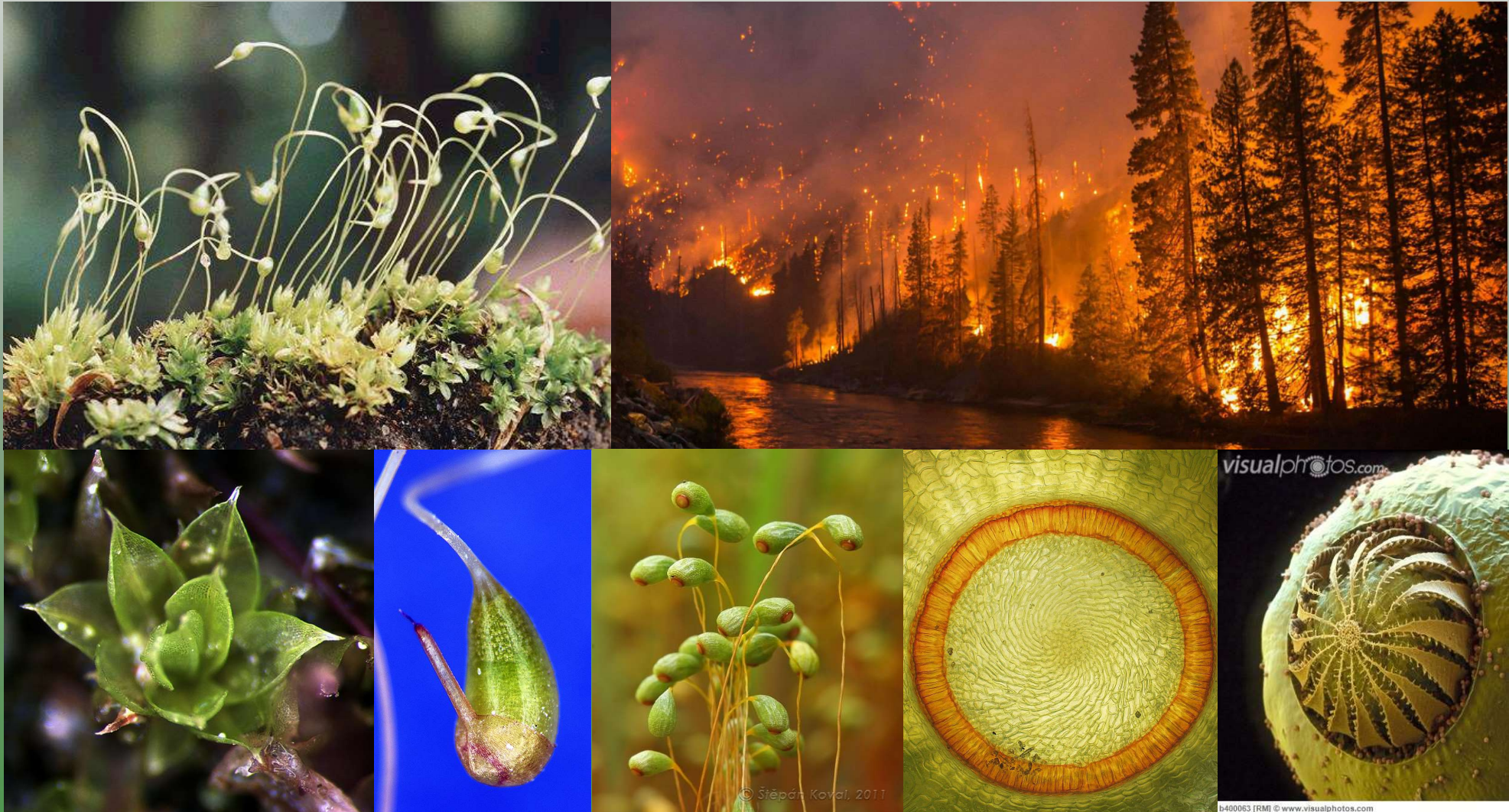
Na prameništích a v olšinách najdeme zástupce rodu měřík (*Mnium*) s průsvitnými světlezelenými fyloidy, jež jsou dobrým objektem pro demonstraci hydroid a stereid.



Mnium spinosum



Funaria hygrometrica



Drobné rostlinky zkrutku vláhojevného (*Funaria hygrometrica*) najdeme často na spáleništích v lesích (angl. proto nazýván Cinderella)

Fontinalis antipyretica

pramenička obecná - proudící voda (čisté řeky, potůčky, luční studánky). Vlnící se lodyžky až metrové délky. Pěstuje se v akváriích.



Sušené jemné gametofyty např. sourubky kadeřavé (*Neckera crispa*) či bělozubky ocáskovité (*Leucodon sciuroides*) byly využívány jako předchůdci toaletního papíru



Neckera crispa



Leucodon sciuroides



Od středověku až do 19. století byla výroba papíru drahou záležitostí. Nehledě ke značné tuhosti, drsnosti a nízké savosti dříve vyráběného ručního papíru.

drsná textura ručního papíru





Genetický model: *Physcomitrella patens*
celý genom 1C=510 Mbp byl
sekvenován jako první mezi mechy

Genomy mechorostů

- velmi malé – ve srovnání s ostatními vyššími rostlinami.
- malé i počty chromosomů 10-20, nejméně *Takakia* $n=4$

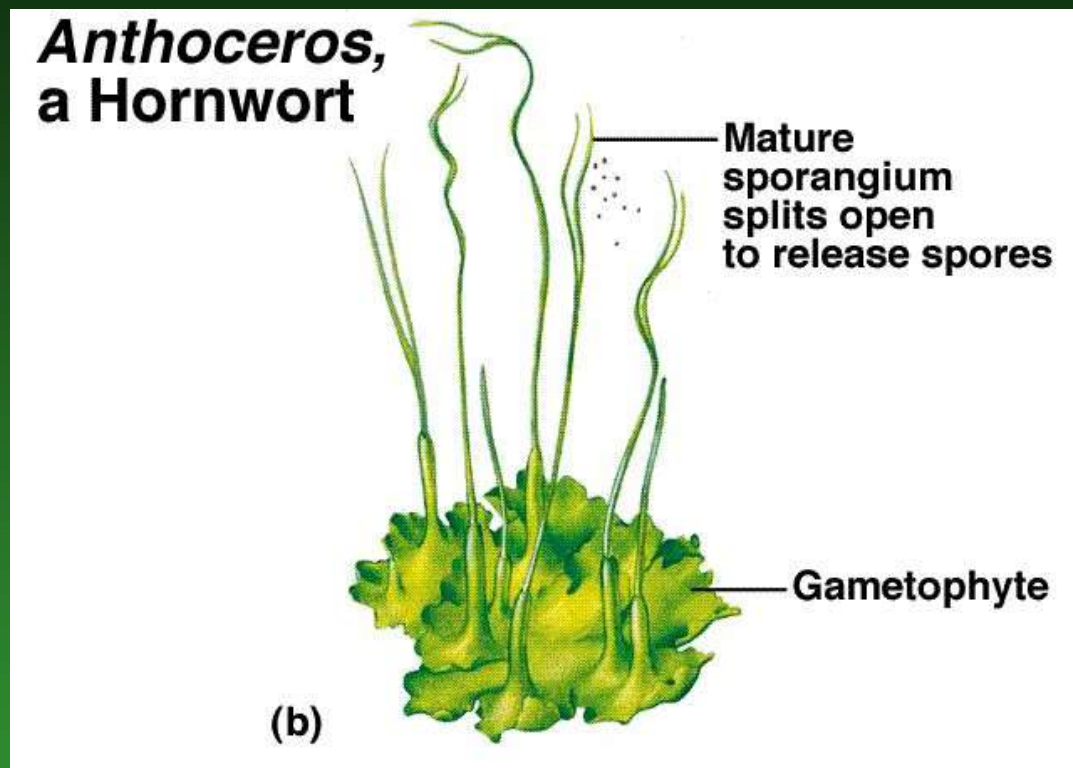
Polyploidie – oproti ostatním vyšším rostlinám vzácněji.

Přitom by tak dobře fixovala heterozygotitu tam, kde je riziko totální homozygotity následkem selfingu oboupohlavných gametofytů tak velké. Navíc by odstranila přímou selekci mutací v haploidním gametofytu – mohly by se pak uchovat „na horší časy“ nebo „na jiný genetický kontext“ jako v dominantním sporofytu cévnatých rostlin.

Vzácnost polyploidie a malé genomy mechorostů pramení z jádroplasmové korelace (= velké jádro se do malé buňky nevejde). Velké buňky by zřejmě konstrukčně neudržely pohromadě mechovou rostlinku, které chybí opora v cévních svazcích. Velké spermatozoidy by byly také pomalejší.



Oddělení *Anthoceroophyta* (hlevíky)



Hlevíky mají jak znaky pokročilé (interkalární meristém, průduchy), tak i primitivní, společné s řasami (pyrenoid, málo chloroplastů v buňkách).

Gametofytní **stélka** hlevíků je **frondózní** - dorzoventrální
- rozprostřená po podkladu



Phaeoceros carolinianus

Gametofyt hlevíků je **drobný** - zpravidla velikostí nepřesahuje několik málo centimetrů



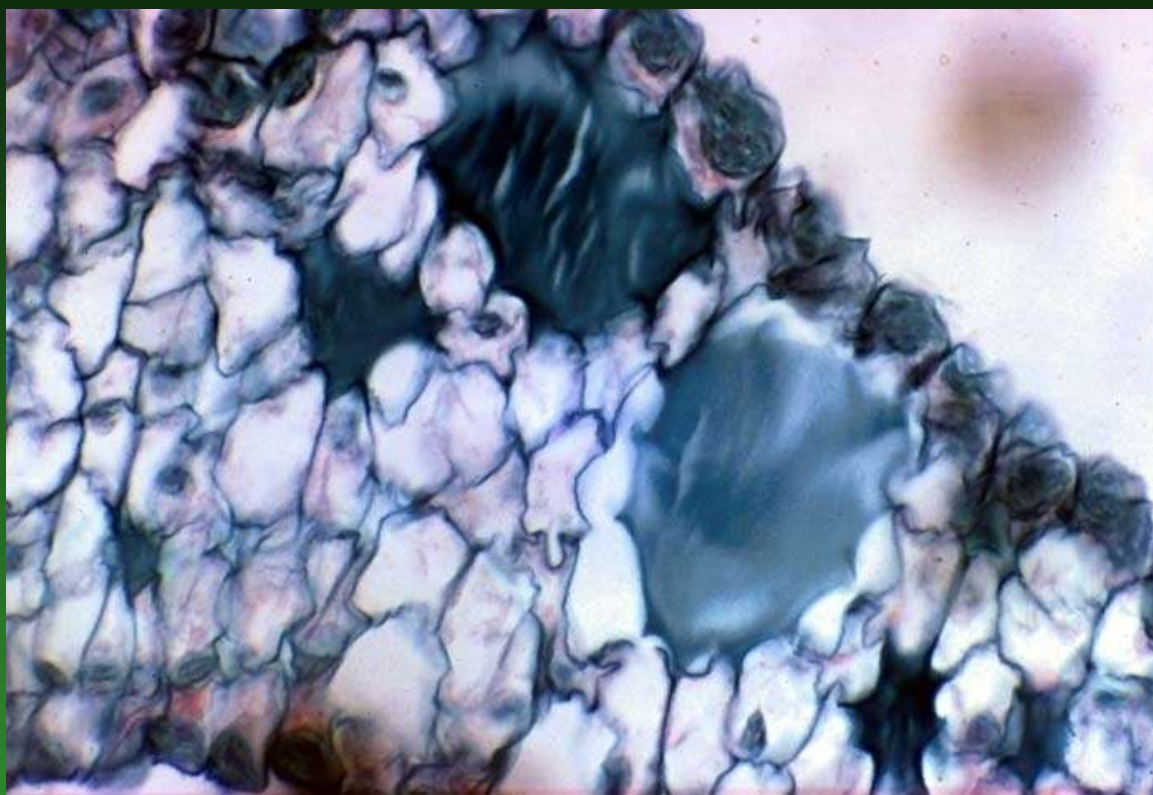
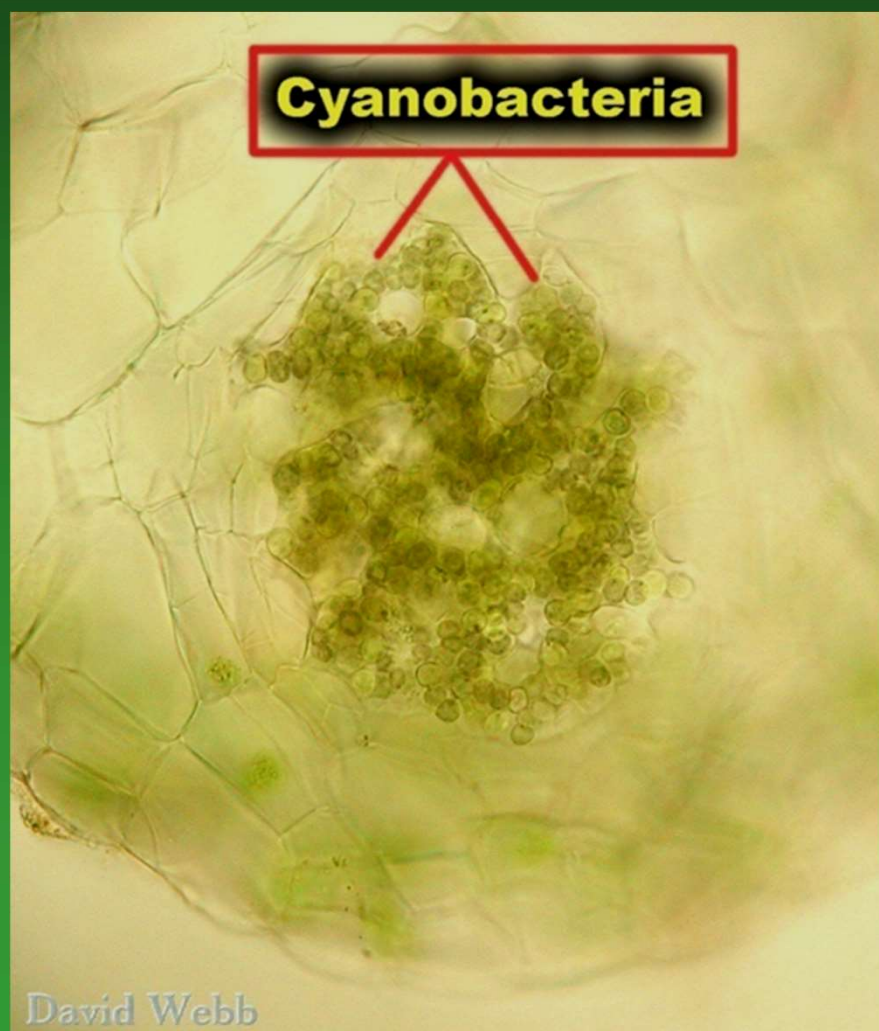
Rhizoidy hlevíků vznikají z povrchových buněk spodní strany stélky, (a stejně jako u játrovek) jsou **hyalinní**, **jednobuněčné** a mohou mít mykorrhizu



Phaeoceros carolinianus

Někdy **sliznaté dutinky** s koloniemi endosymbiotických sinic rodu *Nostoc* ve stélce

sliznaté dutinky u
Anthoceros punctatus

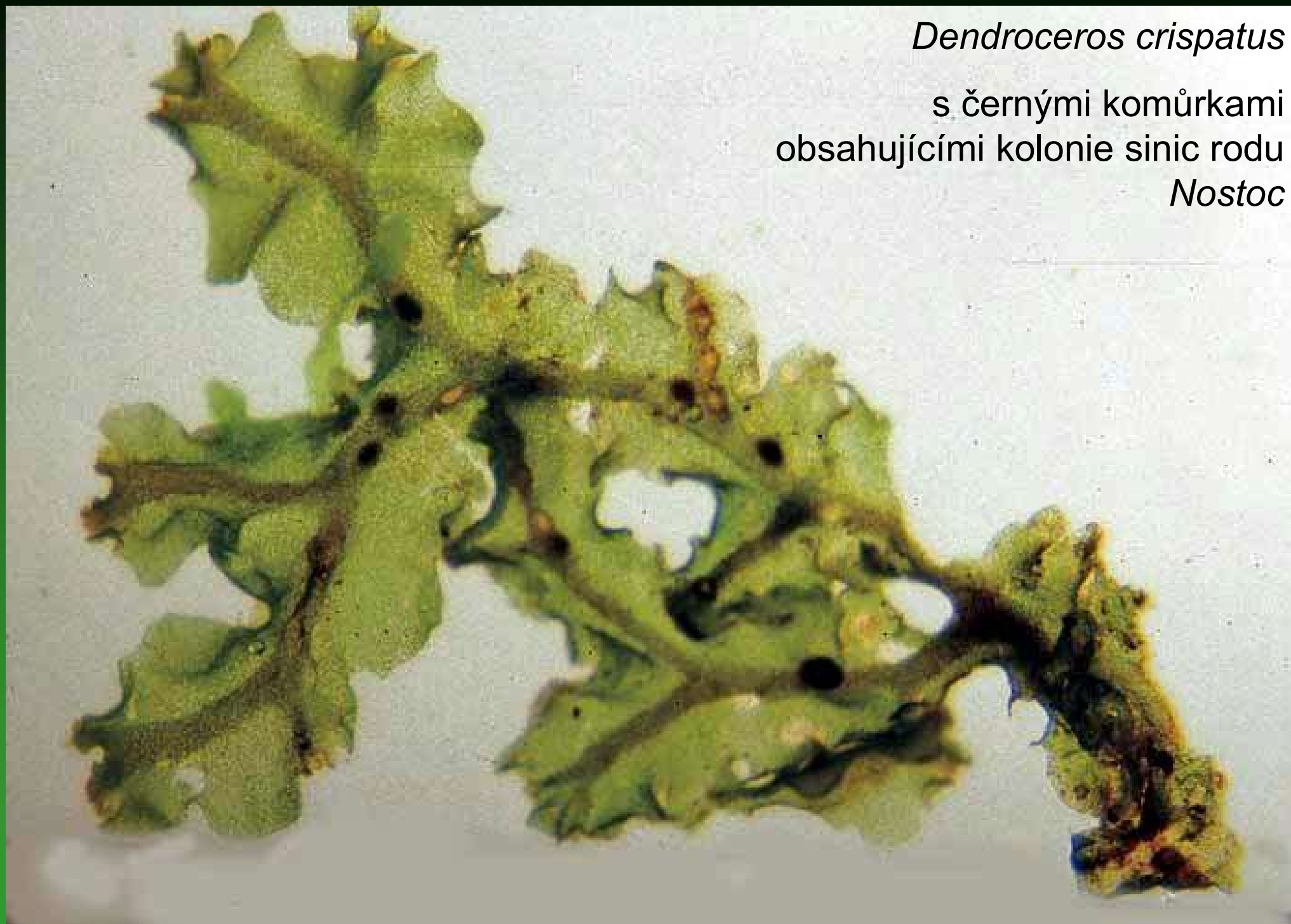


Sinice převádějí vzdušný dusík do amonné podoby, ta využívána hlevíky

Hlevíky produkují sliz obsahující sacharidy, které podporují růst sinic

Dendroceros crispatus

s černými komůrkami
obsahujícími kolonie sinic rodu
Nostoc

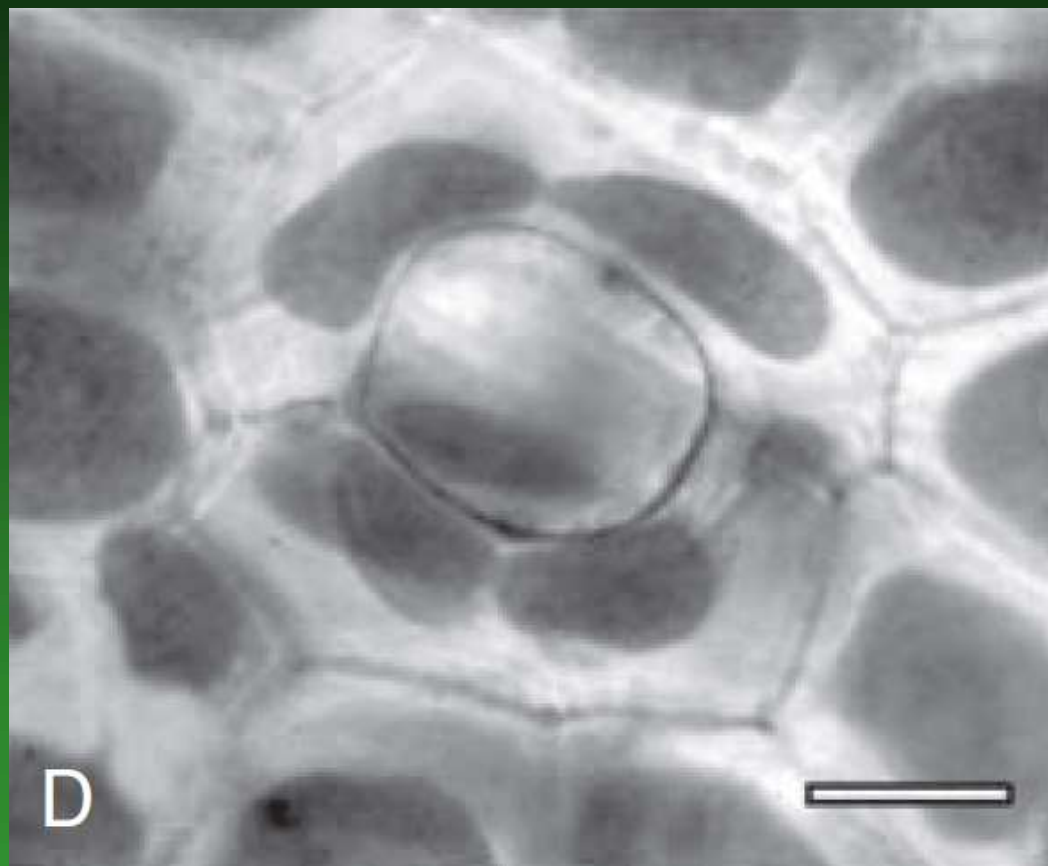


U *Dendroceros* a *Megaceros* ústí slizových dutinek tvoří **dvojice ledvinitých buněk** schopných tato ústí zavírat a otvírat

Megaceros aenigmaticus

= **homology průduchů**

mechorosty jinak na gametofytu žádné průduchy nemají!



V buňkách často jediný obrovský chloroplast spojený s pyrenoidem

Pyrenoid = bílkovinné tělísko, metabolicky aktivní, obsahující RUBISCO.

Řasy pyrenoidy vícekrát v evoluci ztratily. U hlevíků se vyvinuly patrně nezávisle *de novo*.



Figure 2. Hornwort cells showing single chloroplast, doughnut-shaped pyrenoid in center, and absence of oil bodies. Photo by Chris Lobban.

Hlevíky mohou mít vzácně i dva a zcela výjimečně až osm chloroplastů na buňku, zatímco játrovky a mechy jich mají vždy mnoho →

chloroplasty v
buňkách
lístku mechu
*Mnium
stellare*



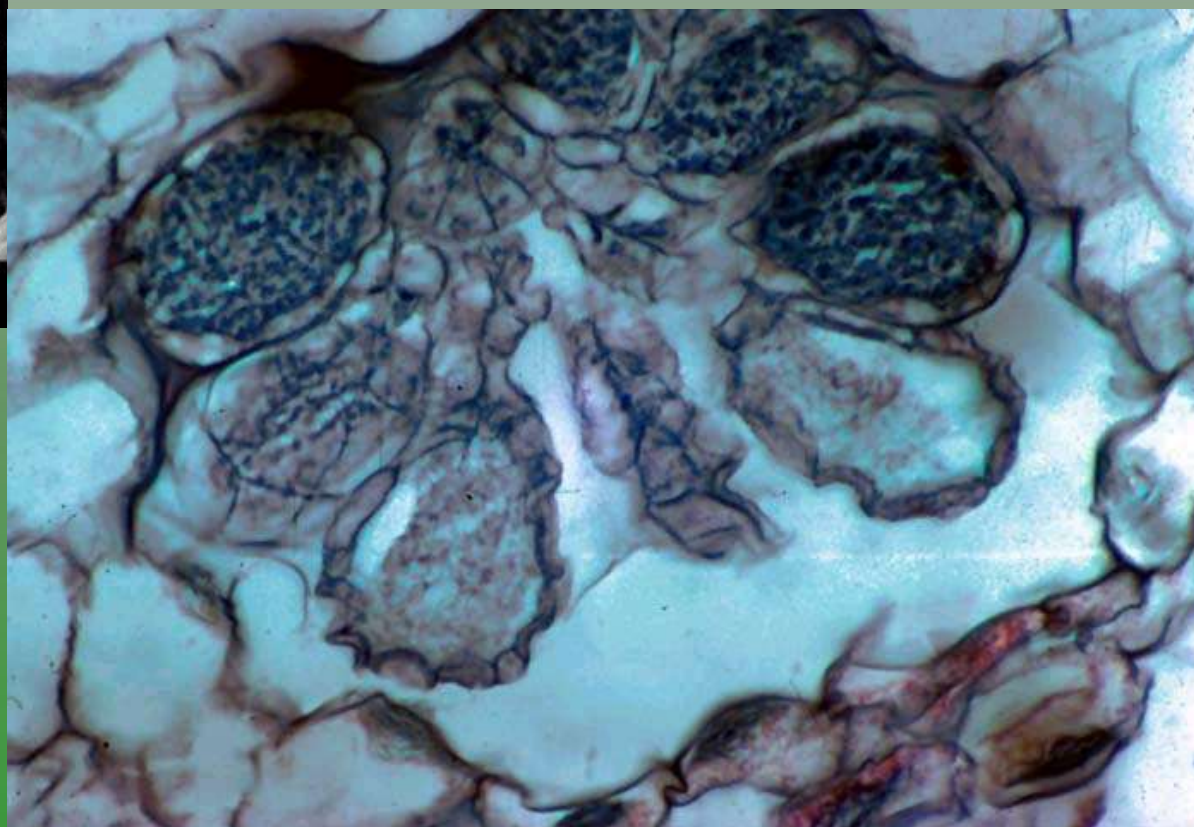


*Dendroceros
tubercularis*

někdy až po 25
ve slucích

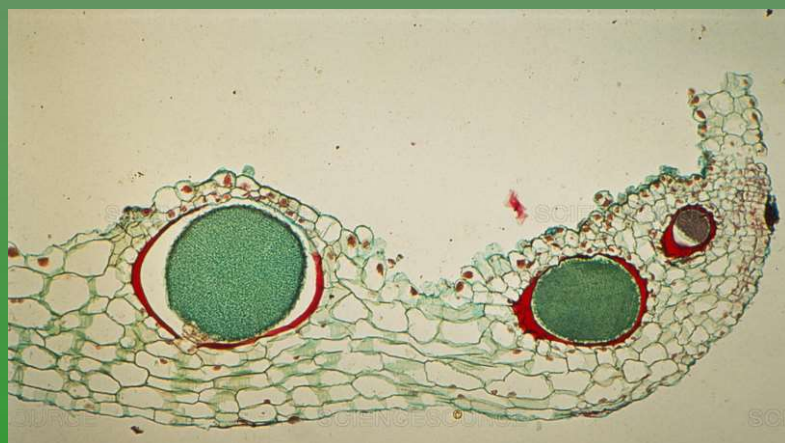
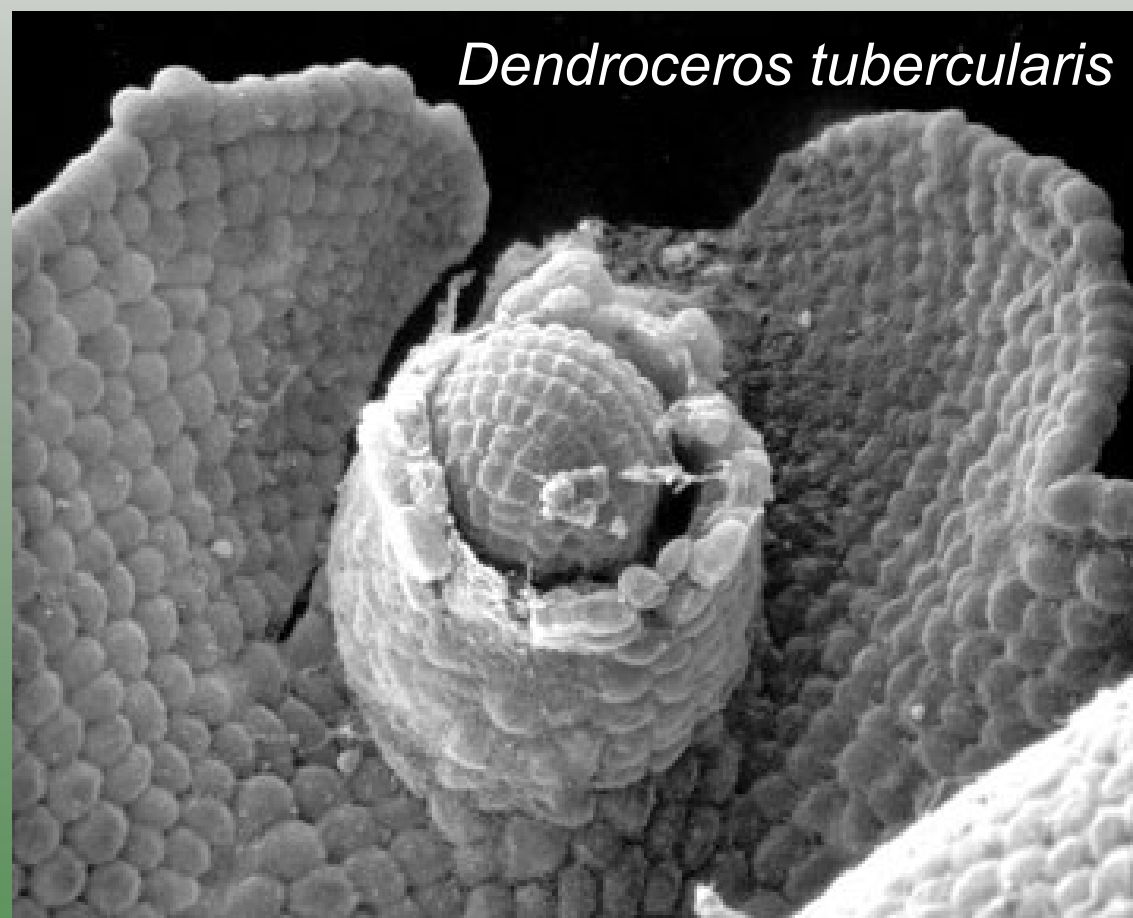
Archegonia zanořená na povrch
horní strany stélky ústí jen jejich
krčky

Anthoceros crispulus

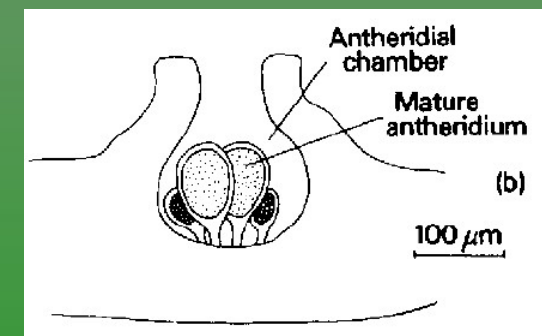


Antheridia — ve skupinkách v dutinkách uvnitř stélky,

Při dozrání antheridií praská stélka nad antheridiovou komůrkou, takže antheridia vyčnívají na povrch stélky



Chloroplasty buněk antheridiového obalu se při tom mění na oranžové nebo žluté chromoplasty



Sporofyt hlevíků bez sety

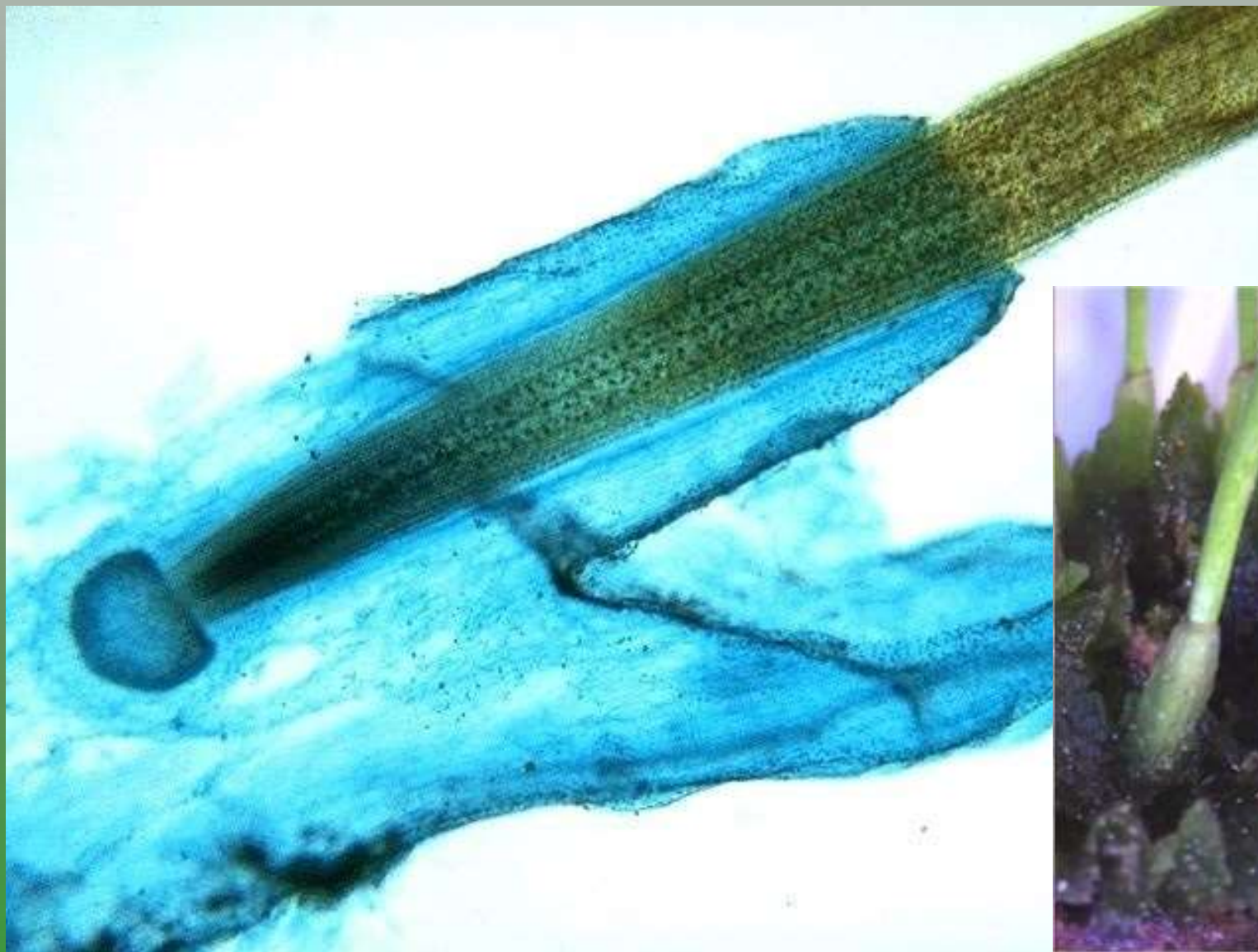
Tobolka protáhlá,
v počátečních
fázích zelená.



Drobná, často jen o
málo delší než 1 cm



Noha sporofytu ukotvena v gametofytní stélce
chráněna **pochvou**, tvořenou pletivem gametofytní stélky



Válcovitá tobolka

střední sloupek (*columella*)

2 chlopně



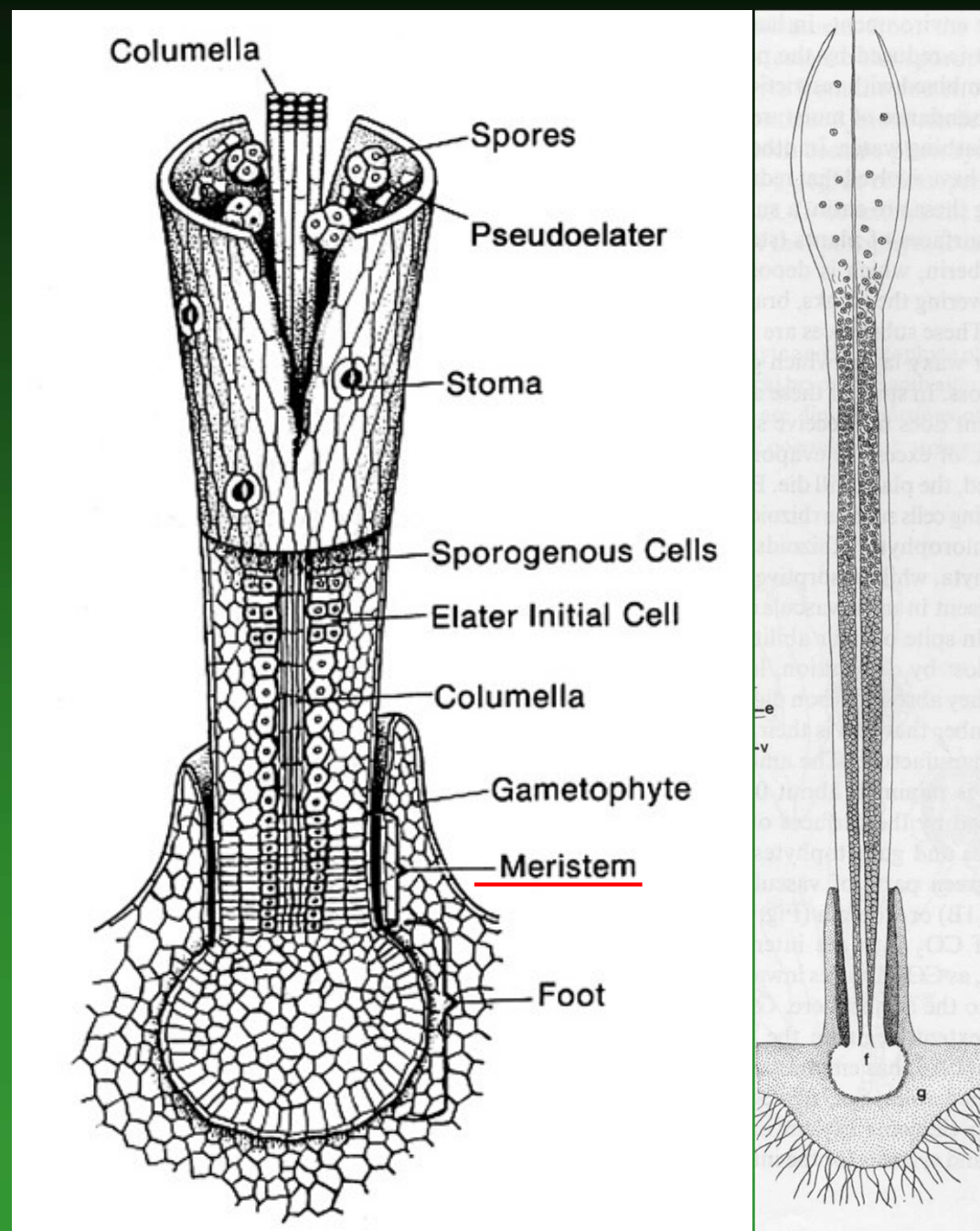
*Dendroceros
crispatus*

*Megaceros
flagellaris*

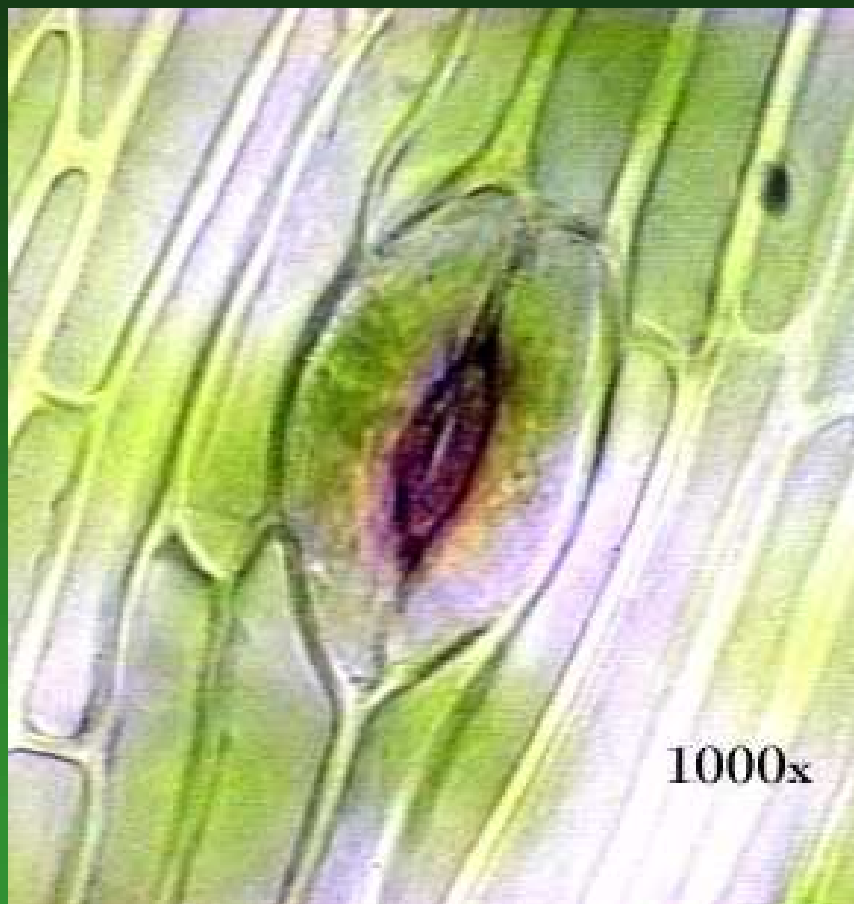
Na bázi tobolky **interkalární meristém** = kontinuální růst tobolky.

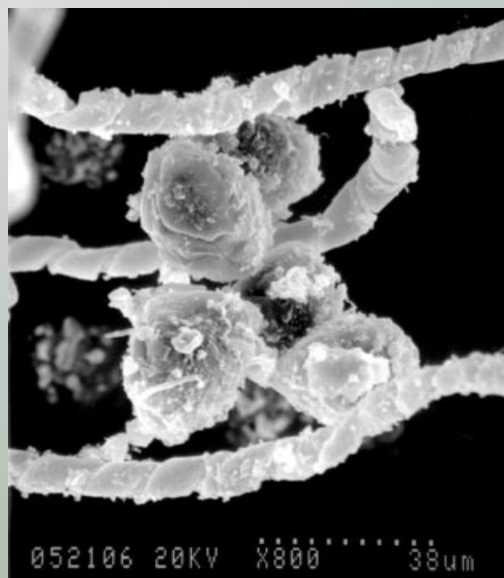
Zatímco v terminální části vypadávají zralé spory, v dolní teprve meiózou vznikají nové.

Spóry se z jedné tobolky šíří poměrně dlouhou dobu.



Epidermis tobolky hlevíků má často **pravé průduchy** a **kutikulu**





Pseudoelaters *Megaceros flagellaris*

Z archesporia vedle spor také sterilní **spirálovité pseudoelaters**, sloužící k vymršťování spor.

Hlevíky spory : pseudoelaters = **1:1**

Játrovky spory : elaters = 4:1 až 8:1

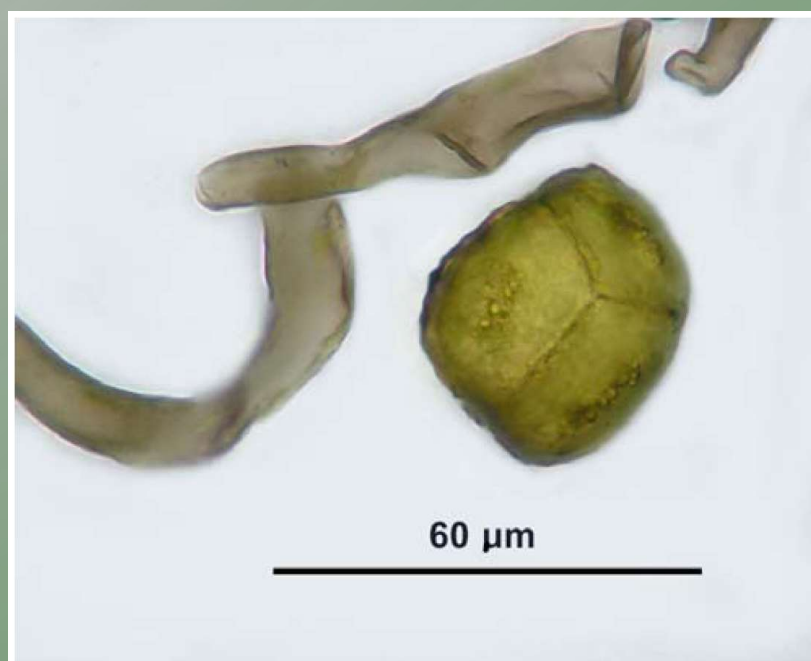


Figure 10. *Phaeoceros* spore and pseudoelater. Photo by David H. Wagner, scale modified by Janice Glime.

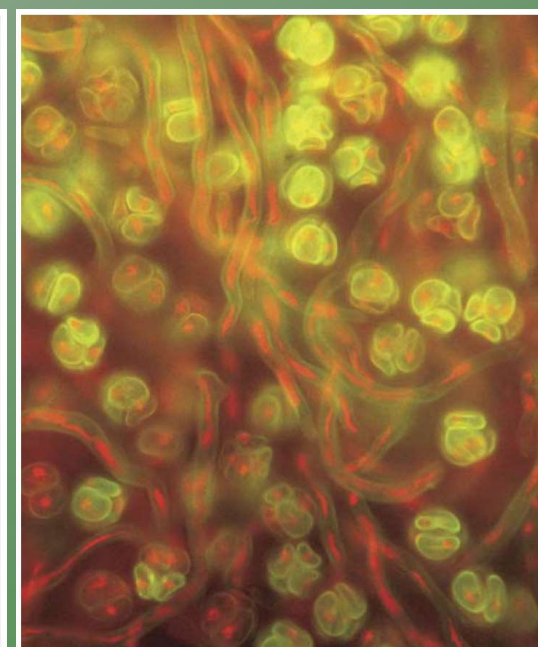


Figure 11. *Leiosporoceros dussii* spores and pseudoelaters using fluorescence microscopy. Note the absence of spiral thickenings in the elaters. Photo by Andrew Blackwell, and Juan Carlos Villarreal A., Southern Illinois University.

Kromě hlevíků a játrovek nemají podobné struktury žádné jiné výtrusné vyšší rostliny

Celkem hlevíky zahrnují zhruba 6 rodů/ 240 druhů.

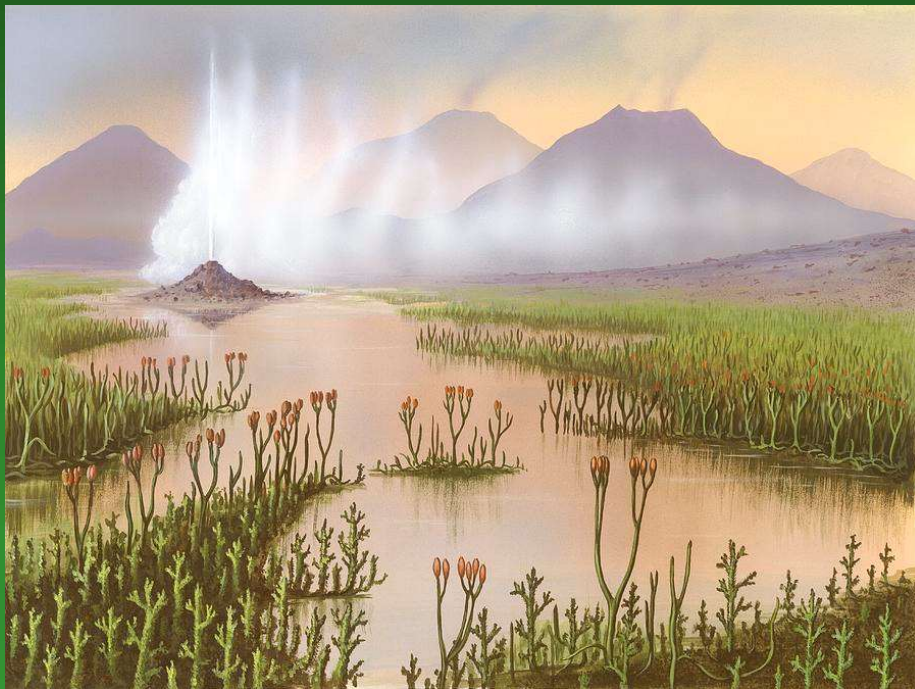
vzácně na podzim na
obnažené půdě na
strništích **hlevík
tečkovaný**
(*Anthoceros
agrestis*); jméno
tečkovaný od černých
teček = kolonie
endosymbiotických
sinic v dutinách stélky.



Q: Co byste z mechorostů použili na dokonalou moderní rostlinu?
Rozmyslete 5 min se sousedem.

Ryniofyty

primitivní cévnaté rostliny



vesnička Rynie ve Skotsku

Před 410 miliony let

unikátní podmínky: rychlá silicifikace (zkřemenění, permineralizace) rostlin vlivem aerosolu v okolí gejzírů dokonale zachovala ryniofytní devonskou flóru

dnes

je možné dělat velmi tenké řezy a výbrusy, na kterých lze zkoumat mikroskopicky nejen povrchy, ale i anatomii

Petr Bureš: Prezentace přednášky *Fylogeneze a diverzita vyšších rostlin - ryniofyty*

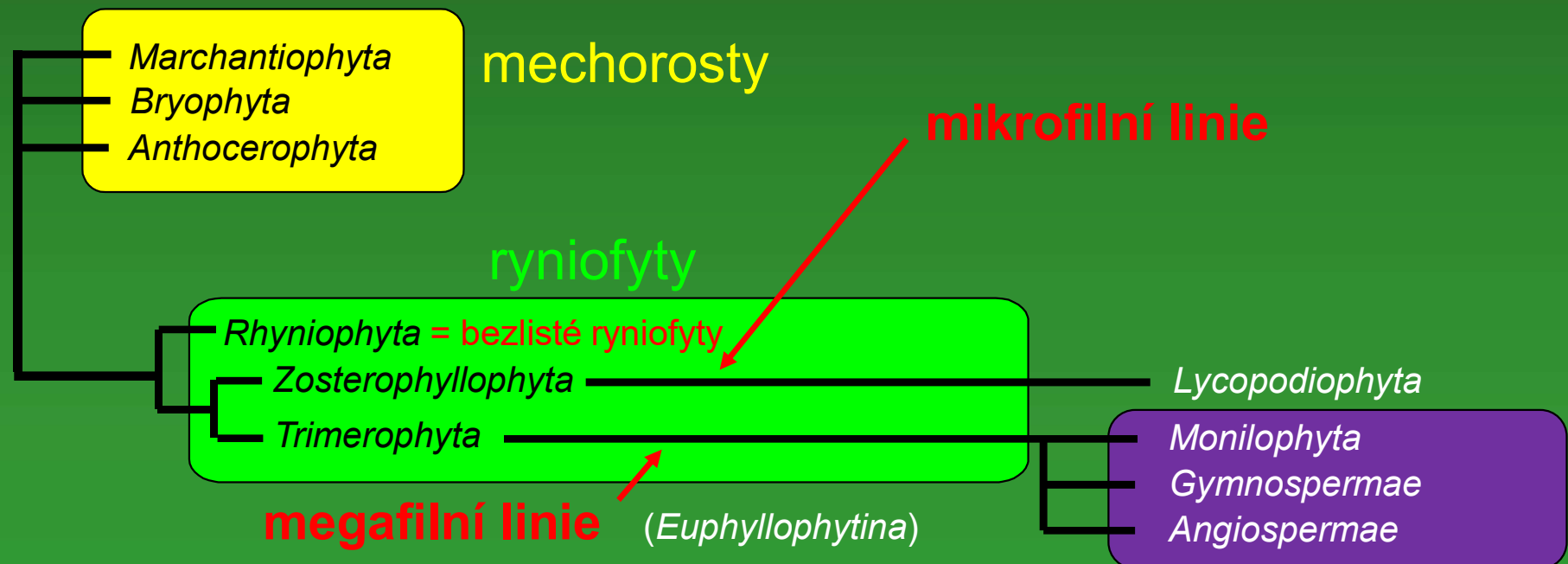
ryniofyty = vývojový stupeň (parafyletická skupina).

Po odštěpení mechorostů

se odštěpily primitivní bezlisté ryniofyty

zbývající větev se v devonu podle stavby listů rozdělila na dvě linie:

mikrofylní
megafylní



Rhyniophyta

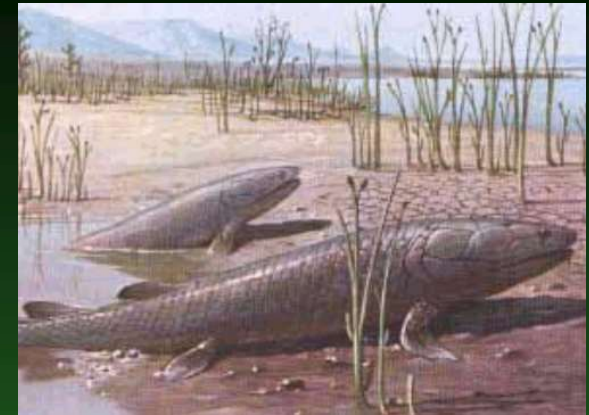
Drobnější (2–20 cm) bezlisté a bezkořenné výtrusné rostliny = jen větvené stonky

Ploché bahnité břehy řek nebo jezer

spodní silur	–	střední devon
432 My BP	–	390 My BP

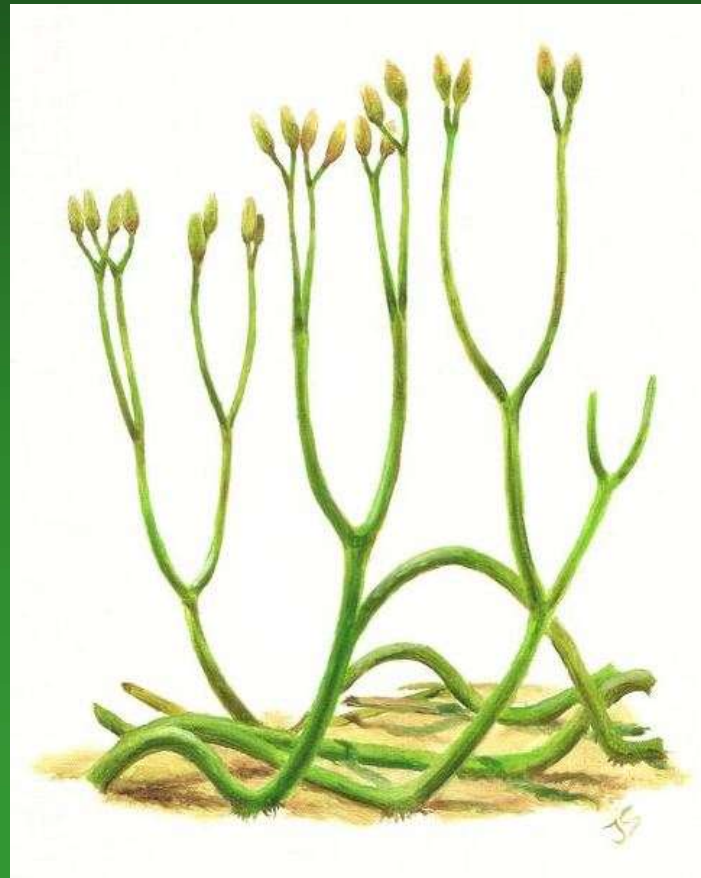
Evoluční inovace:

- v životním cyklu dominuje sporofyt
- sporofyt a gametofyt nezávislé
- sporofyt má více sporangií (ne jedno jako mechorosty)
- v xylemu hydroidy nebo vyztužené tracheidy



Sporofyt – telomy = stonky

- hladké nebo hrbolkaté, bez šupinovitých emergencí,
- v mládí circinálně stočené (jako u kapradin)
- vidličnatě větvené prostorově, (ne v rovině)
- s jednotlivými sporangii na koncích telomů



Evoluce samostatného sporofytu

1. průduchy (první krok už u mechů a hlevíků)
-
2. apikální meristém
3. vidličnaté větvení
4. rhizoidy na sporofytu

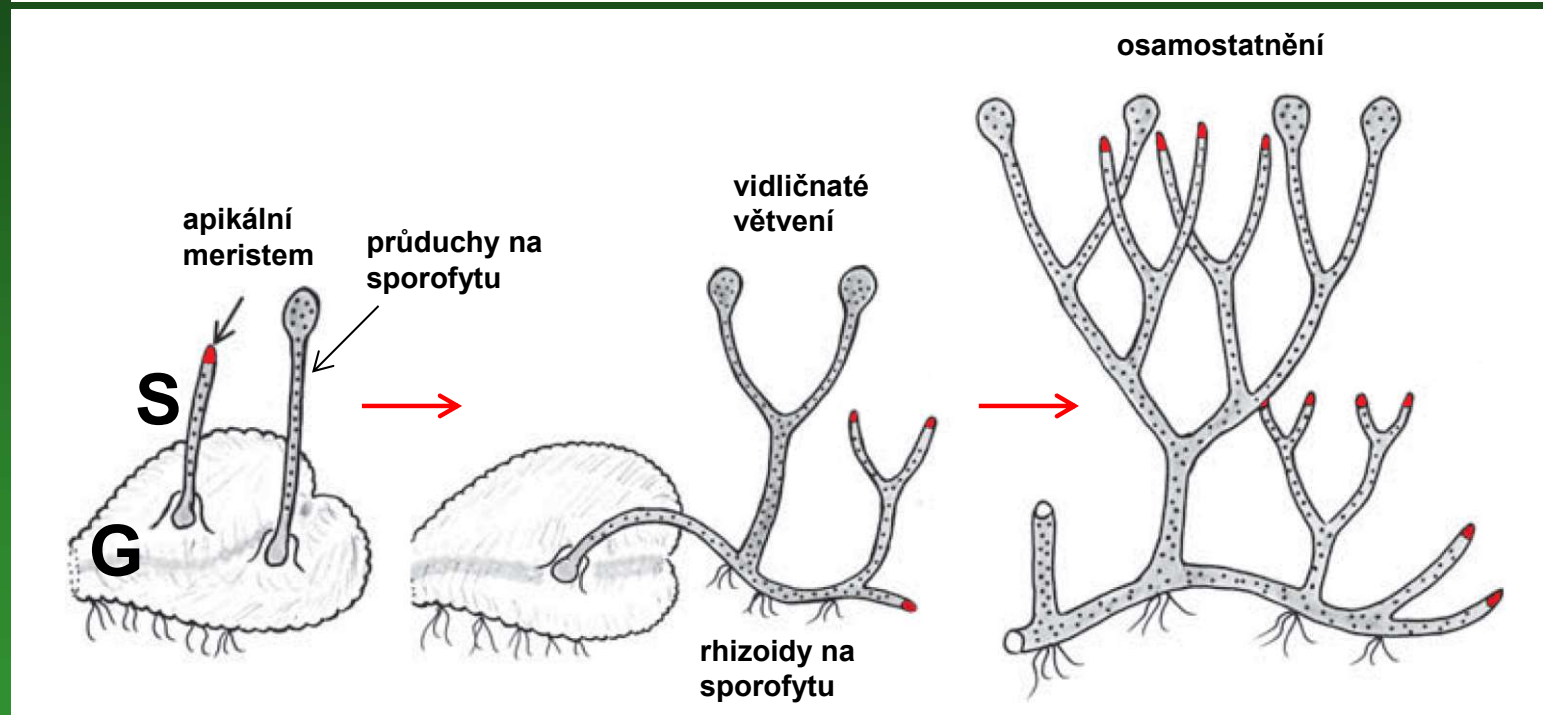
Annals of Botany **109**: 851–871, 2012
 doi:10.1093/aob/mcs017, available online at www.aob.oxfordjournals.org

ANNALS OF
BOTANY
Founded 1887

REVIEW

Major transitions in the evolution of early land plants: a bryological perspective

Roberto Ligrone^{1,*}, Jeffrey G. Duckett² and Karen S. Renzaglia³



Závislý sporofyt mechorostů
bez apikálního meristému, determinovaný růst



Nezávislý sporofyt ryniofyt
 apikální meristém, nedeterminovaný růst

U semenných rostlin a heterosporických výtrusných rostlin s endosporickým gametofytem má determinovaný růst gametofyt

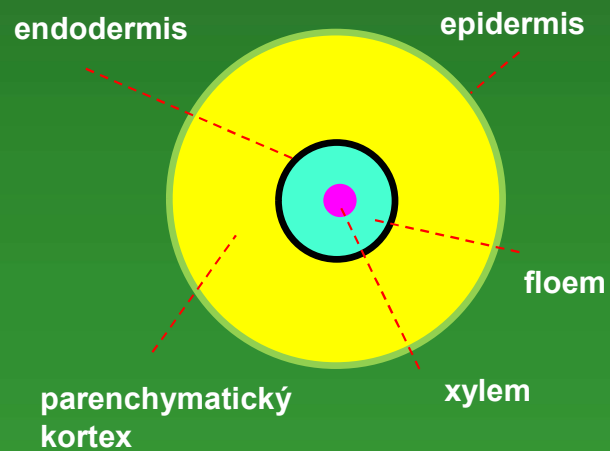
Vodivé elementy sporofytu – protostélé

= jeden koncentrický cévní svazek ve středu stonku

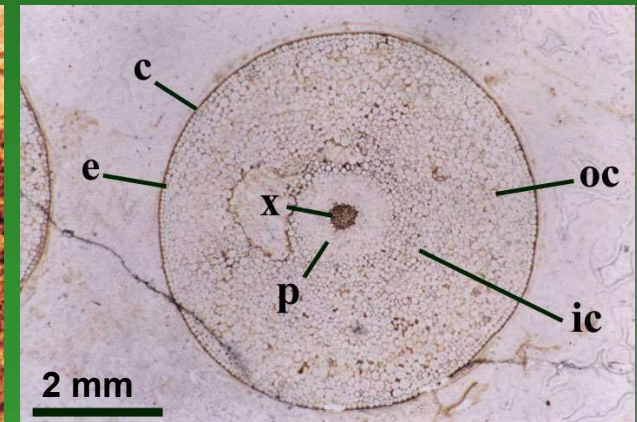
xylem (bez dřeně) – uprostřed svazku

floem – vně xylemu

Parenchym zpevnován jednotlivými
stereidami – parenchymatickými
buňkami se slabě ztlustlou stěnou



Rhyia gwynne-vaughanii



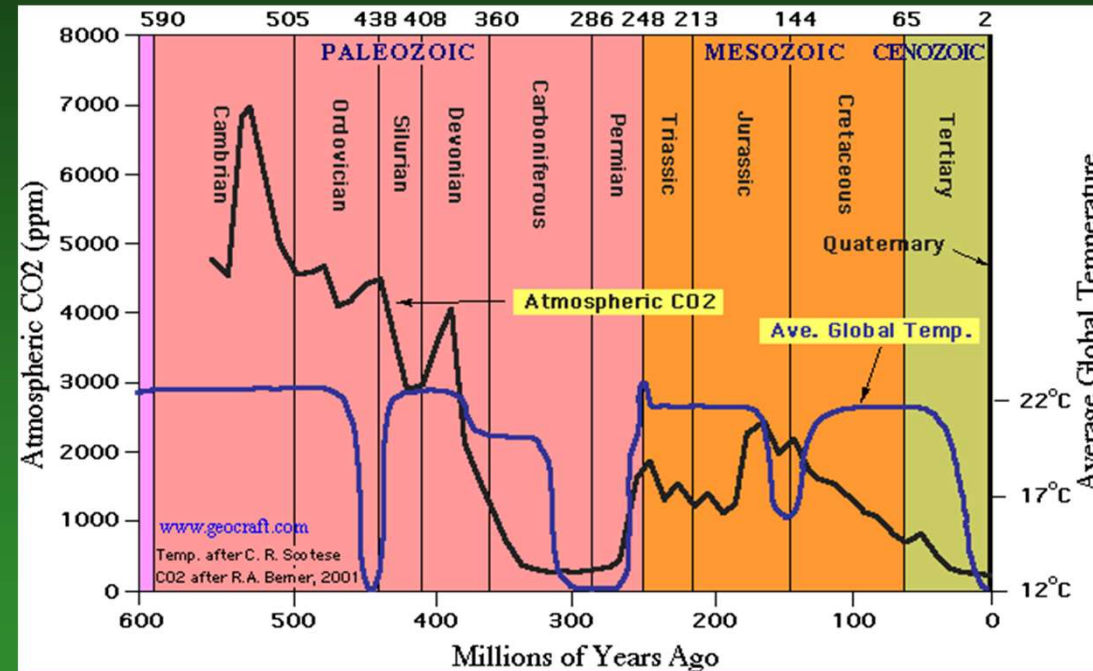
Aglaophyton major

Epidermis sporofytů – průduchy a kutikula

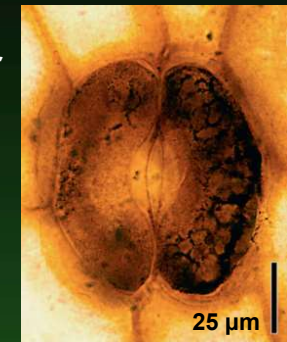
Na povrchu telomů tenká kutikula

Průduchy až 180 μm dl. – současné rostliny 10–110 μm .

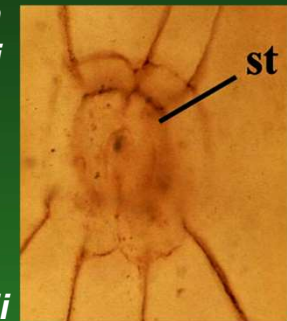
? důsledek vysokého atmosférického CO_2 v siluru a devonu



Aglaophyton major

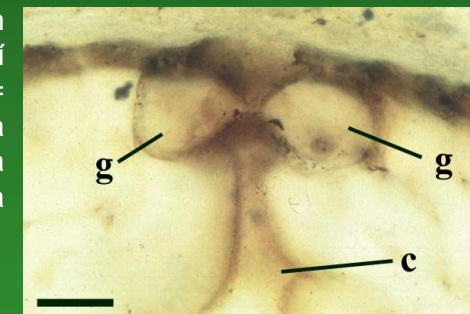


Horneophyton lignieri



Rhynia gwynne-vaughanii

průduch na příčném řezu; g = svěrací buňky; c = nálevkovitá podprůduchová dutina



Vstřebávání CO_2 pomalejší než transpirace vody / velké průduchy hůře regulovatelné = hůře hospodaří s vodou – to v siluru a devonu nevadilo

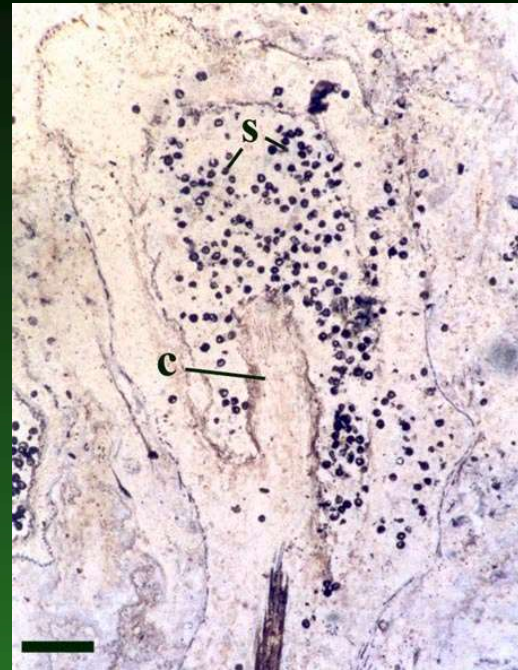
Následný devonsko-karbonský pokles atmosférického CO_2 rozběhl evoluci vodivých pletiv kompenzujících ztráty vody

Sporangia

- stěna má více vrstev buněk (= sporangia eusporangiátní, = tlustostěnná)
- izosporická
- někdy uvnitř sloupek (columella)
- **ne**mají žádnou dehiscenci = ztenčeninu, otvírají se rozpadem stěny, vzácně terminálním otvorem

Tlustostěnná sporangia (eusporangia) mají všechny výtrusné cévnaté rostliny, kromě odvozených kapradin. Eusporangiátní jsou i mechorosty.

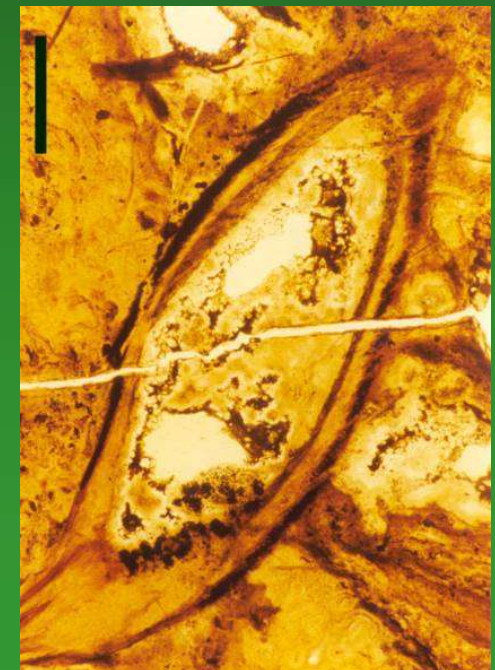
Terminální sporangia mají rymiofyty jako mechorosty, plavuně je mají na bočních stopkách, kapradin na listech



Horneophyton lignieri, c = columella



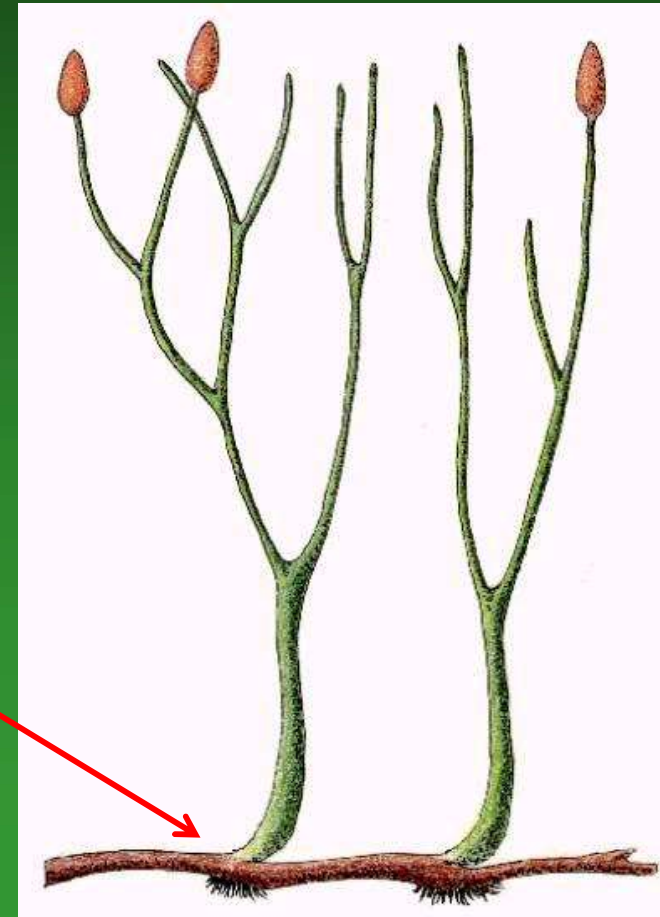
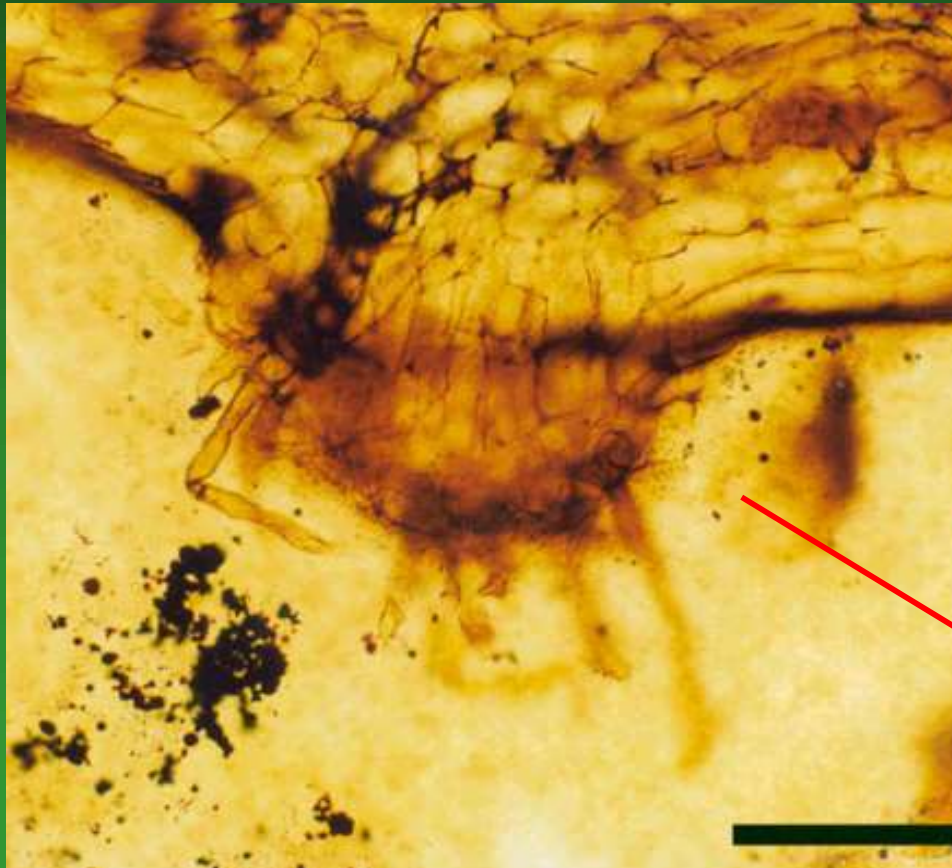
Nothia aphylla



Aglaophyton major

Rhizomy = vodorovné (často podzemní) stonky

- fixují nadzemní sporofyt k substrátu
- s jednobuněčnými **rhizoidy** – příjem živin a vody (geny pro gametofytní tvorbu rhizoidů koptovány sporofytem)



Endomykorrhiza

v oddencích ryniofyt (arbuskulární = hyfy „stromečkovitě“ rostlé do buněk primární kůry)

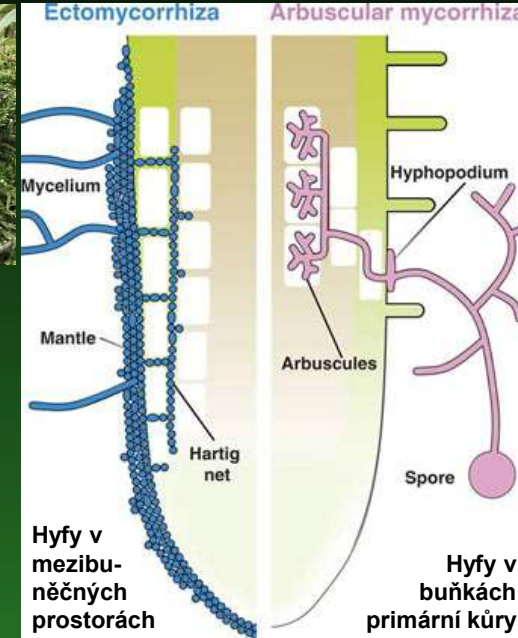
rostlina houbě – uhlíkaté látky
 houba rostlině – uvolňuje ze substrátu pro rostlinu nepřístupné anorganické živiny

rostlinám tento „houbový servis“ k dispozici od počátku terrestrializace!

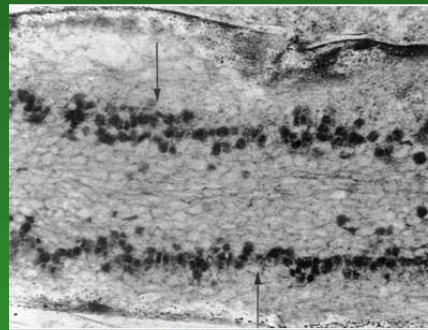
Basidiomycota



Glomeromycota



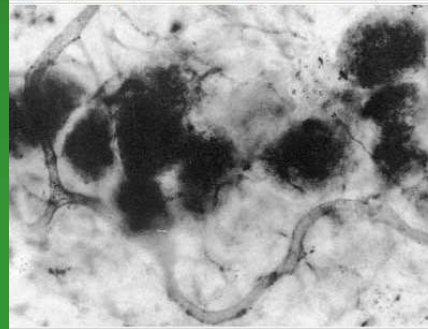
Zjištěna u *Rhynia*,
Aglaophyton,
Horneophyton – u
 všech, kde se
 zachovaly podzemní
 části. Výjimečně
 zjištěna i v
 gametofytech
 (*Lyonophyton
 rhyniensis*) tedy
 obdobně jako u
 hlevíků a játrovek



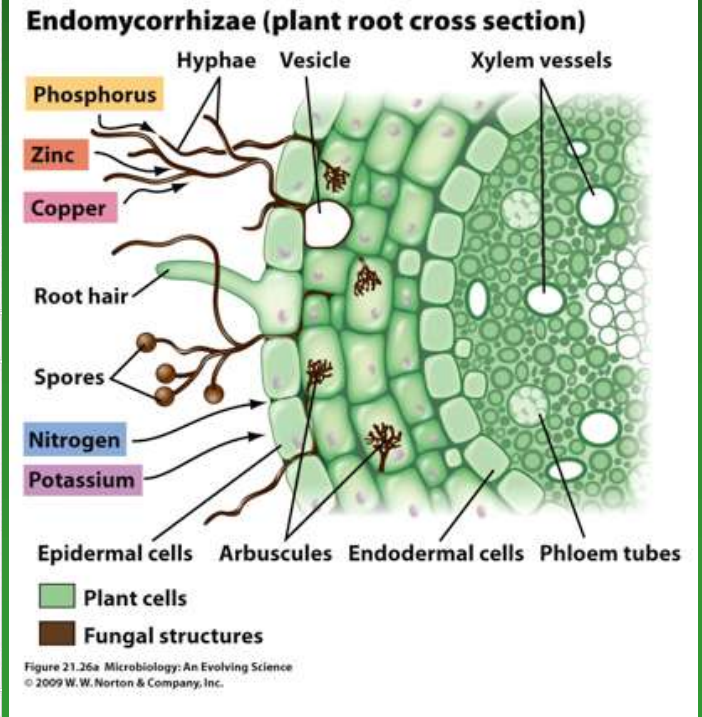
400 MY old fossil mycorrhiza-like association in *Aglaophyton major* rhizome (Taylor et al. 1995).



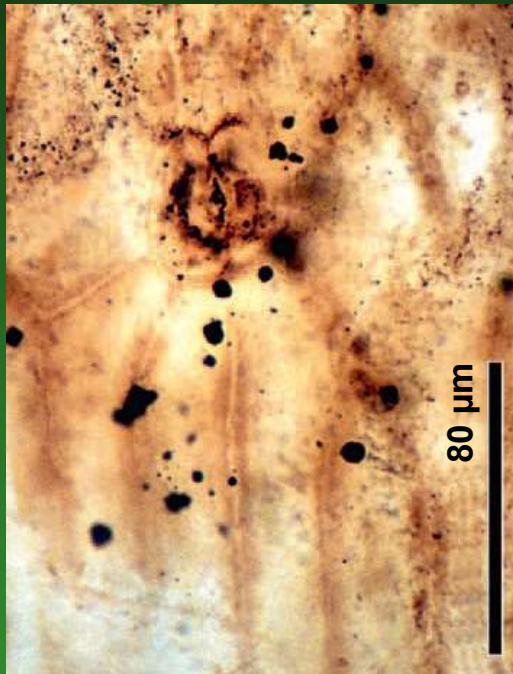
Vesicle-like structures in *Aglaophyton major* rhizome (Taylor et al. 1995).



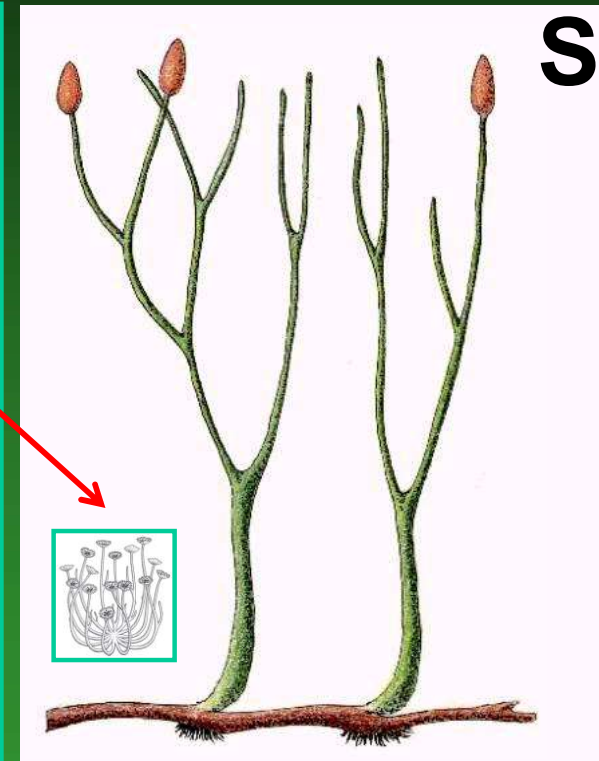
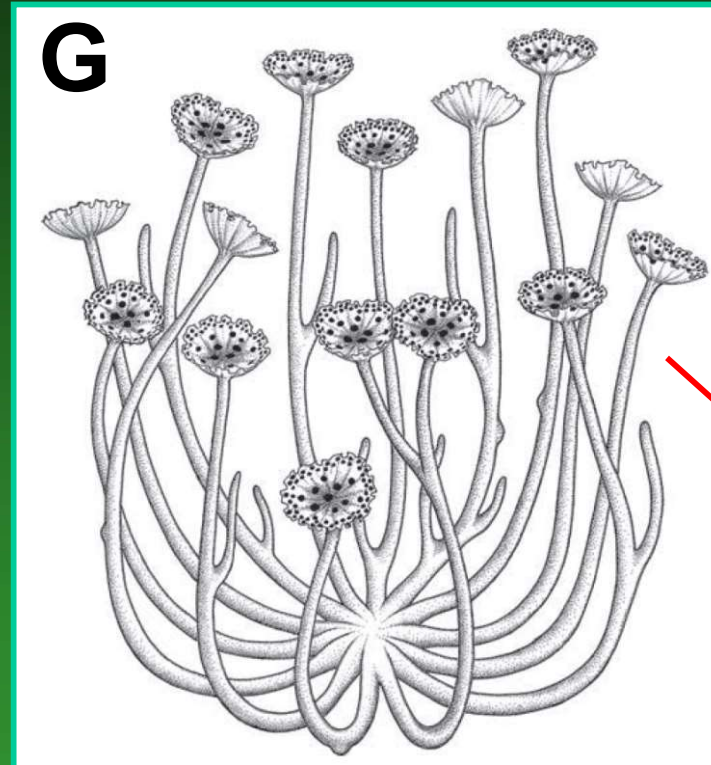
Arbuscule-like structures in *Aglaophyton major* rhizome (Taylor et al. 1995).



Gametofyt – drobný, zelený, hvězdčovitě a vidičnatě větvený – často s terčovitými receptákuly (gametantiofory) – podobnými jako má játrovka *Marchantia polymorpha*. Oproti sporofytu několikrát menší (několik cm), měl hydroidní vodivý systém – jako mechy



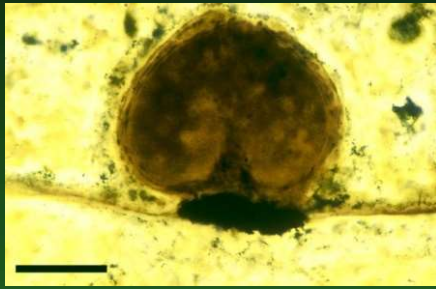
Průduch na gametofytu
Lyonophyton rhyniensis



Oproti mechorostům měly gametofyty ryniofytů průduchy (a také kutikulu). Evoluce se v devonu patrně vydala k homoiohydrii gametofytu, ale nedotáhla to!

Gametofyt – talířovitá receptakula častěji jednopohlavná

– gametofyty jednopohlavné i oboupohlavné



antheridium



archegonium



antheridiofor



archegoniofor

Lyonophyton rhyniensis ♂

Langiophyton mackiei ♀



Aglaophyton major

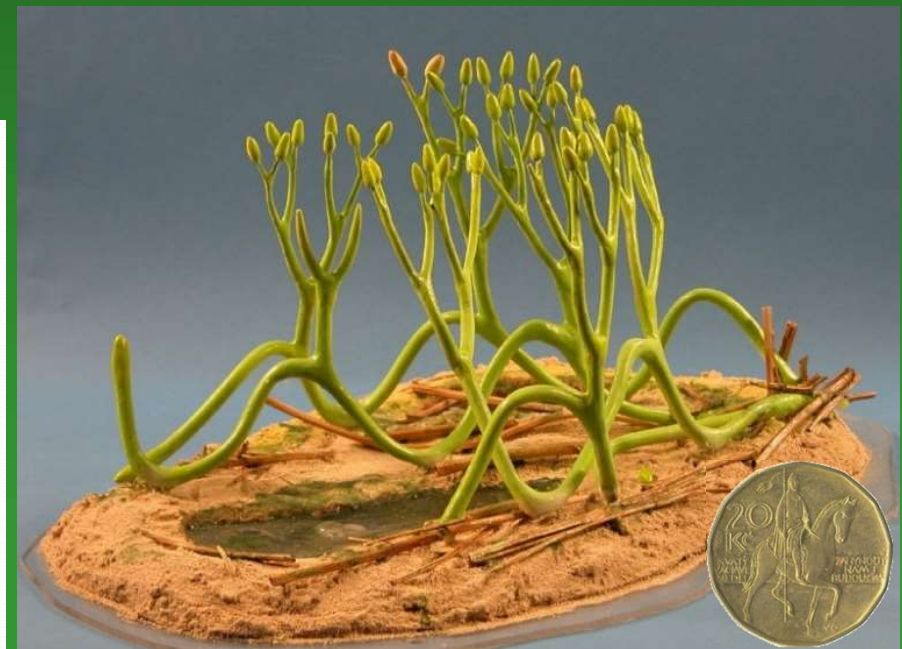
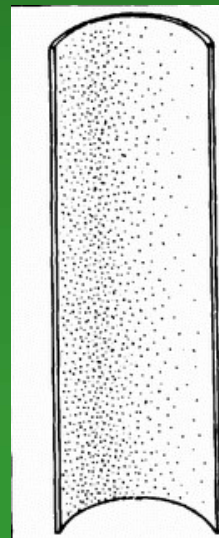
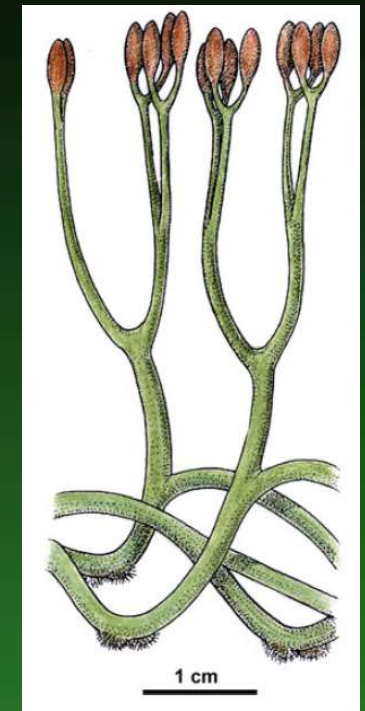
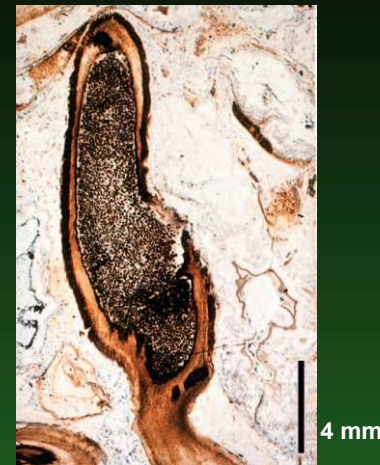
(dříve *Rhynia major*)

devon; sporofyt do 20 cm, telomy na bázi až 5 mm silné

Sporangia – elipsoidní, 12x4 mm na všech koncích telomů

Nadzemní výběžky přichyceny k substrátu shluky jednobuněčných rhizoidů

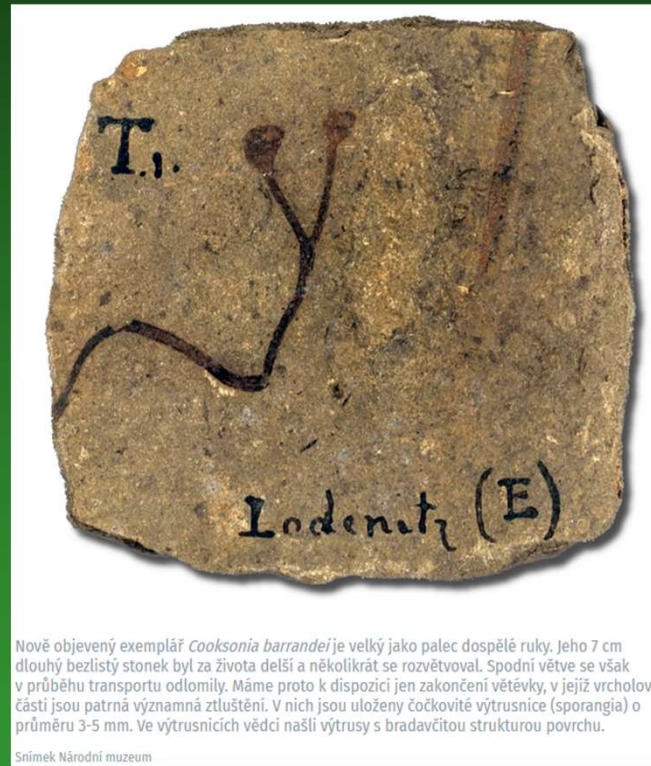
Tracheidy - bez ztlustěnin, jako hydroidy mechů



Cooksonia bohémica

popsaná od Loděnic u Berouna v r. 2018;
objevena v Barrandově materiálu až v r. 2011

vysoká až 7 cm;



nature plants LETTERS
<https://doi.org/10.1038/s41477-018-0140-y>

Sporophytes of polysporangiate land plants from the early Silurian period may have been photosynthetically autonomous

Milan Libertin¹, Jiří Kvaček^{1*}, Jiří Bek², Viktor Žárský^{3*} and Petr Štorch²

stáří spodní silur

432 mil. BP. = nejstarší makrofosílie vyšších rostlin

oddělení *Zosterophyllophyta* = mikrofylní ryniofyty

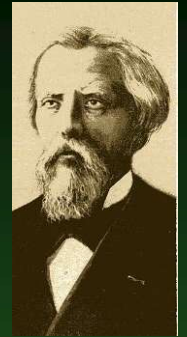
Spodnodevonští předchůdci plavuní

(parafyletické linie, z nichž nejpozději divergující jsou sesterské k plavuním)

- do 50 cm vys. = 2x vyšší než bezlisté ryniofyty

- na telomech šupinovitě vychlípeniny pokožky (emergence) bez inervace (enafyty)





Vodivé elementy sporofytu – aktinostélé

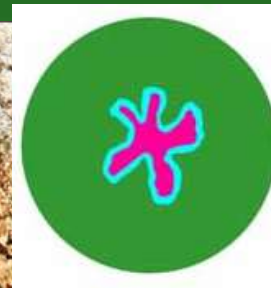
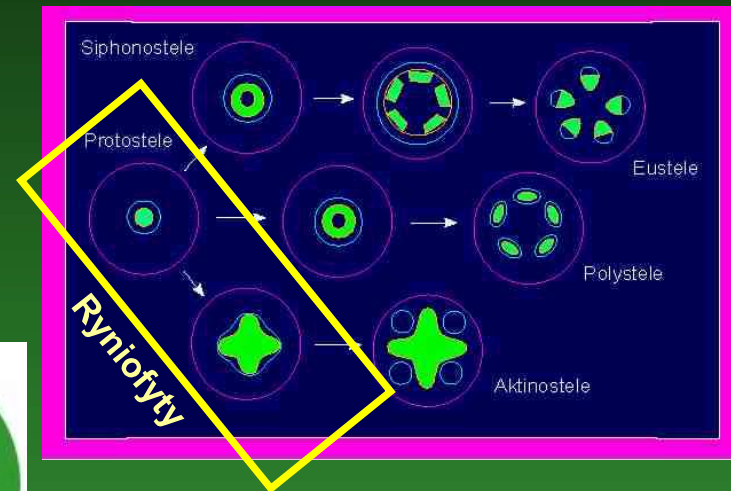
= jeden cévní svazek v tenkém stonku

xylem (bez dřene) – uprostřed svazku
na řezu hvězdicového tvaru –
konstrukční pevnost

floem – mezi paprsky xylemu

Stelární teorie (1870)

- naznačuje evoluci vodivých svazků z ryniofytního protostélé



xylem

floem

**hypodermální
sterom =
„sklerenchym“**

Evoluce stélé souvisí s
výškou a tloušťkou,
větvením stonku a tvorbou
listů na něm.

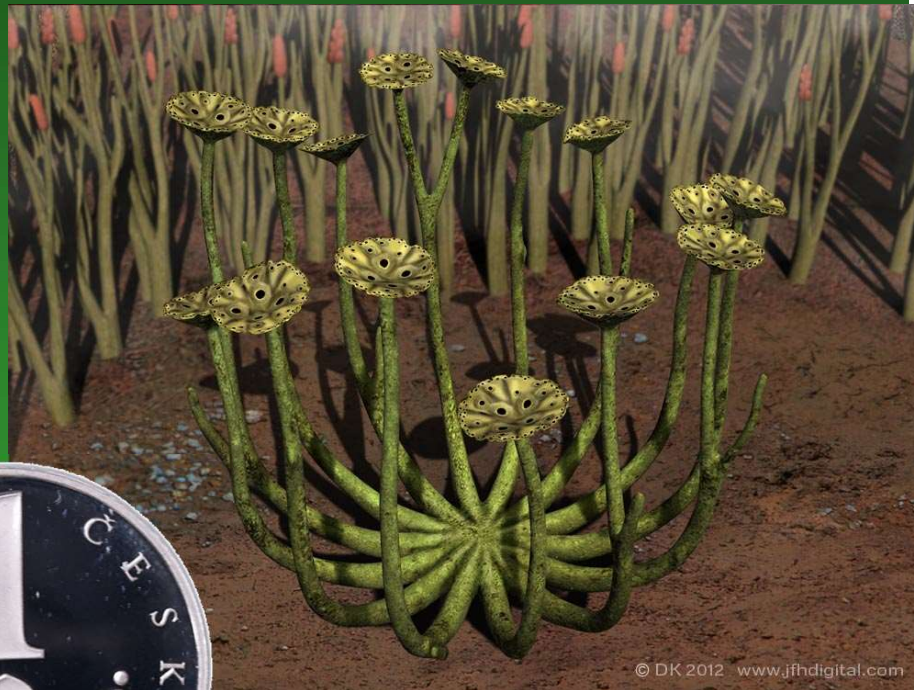
Výška stonku = kompetice
o světlo. Vyšší a tlustší
stonky musejí být pevnější



Příčný řez aktinostelickým telomem rodu *Asteroxylon*

Zosterophyllum rhenanum

Gametofyt hermafroditní,
Receptákula oboupohlavná



Popsán jako *Sciadophyton steinmannii*



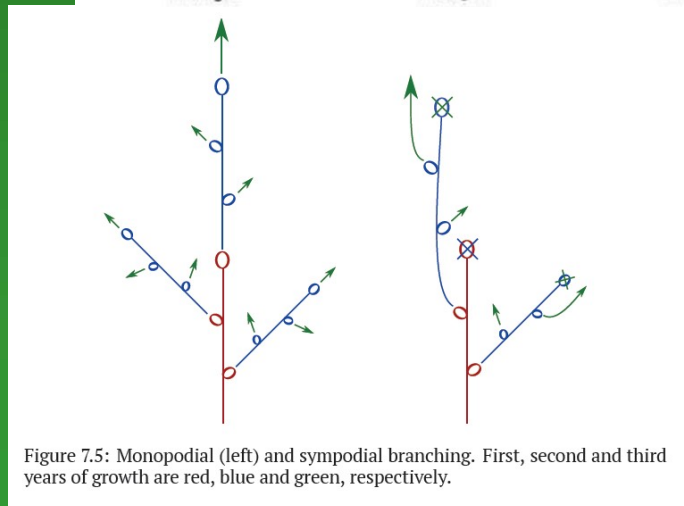
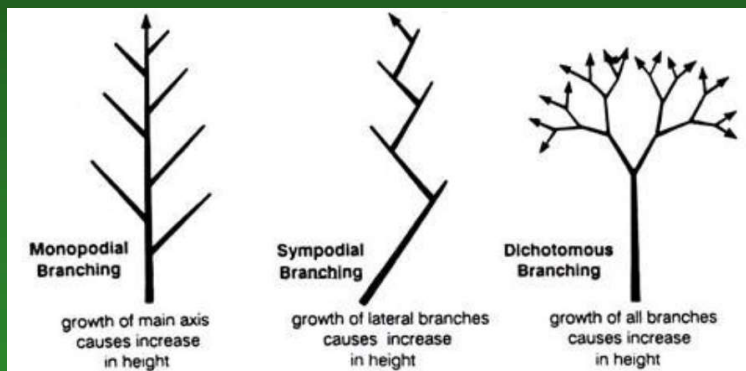
Asteroxylon mackei

Suchozemský až 50 cm vys.,

Stonek – do 2 mm tlustý, monopodiálně větvený

Vedlejší větve vidličnatě větvené

Gametofyt není znám

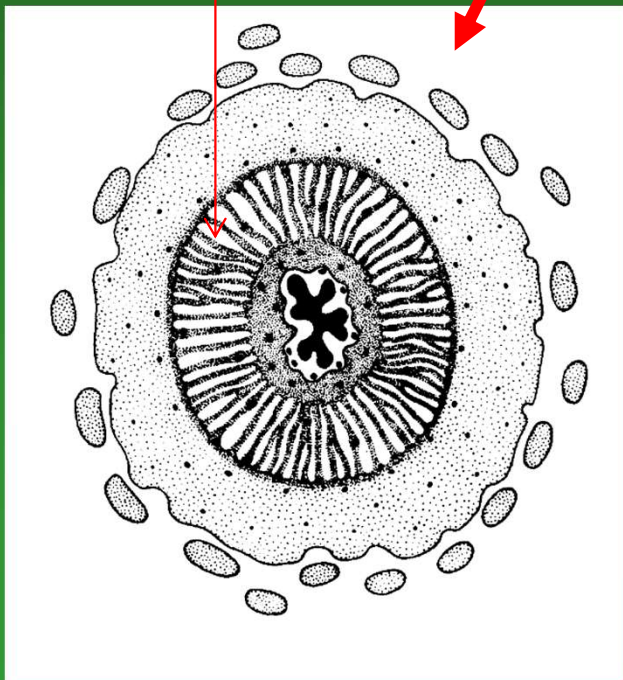


Asteroxylon mackei

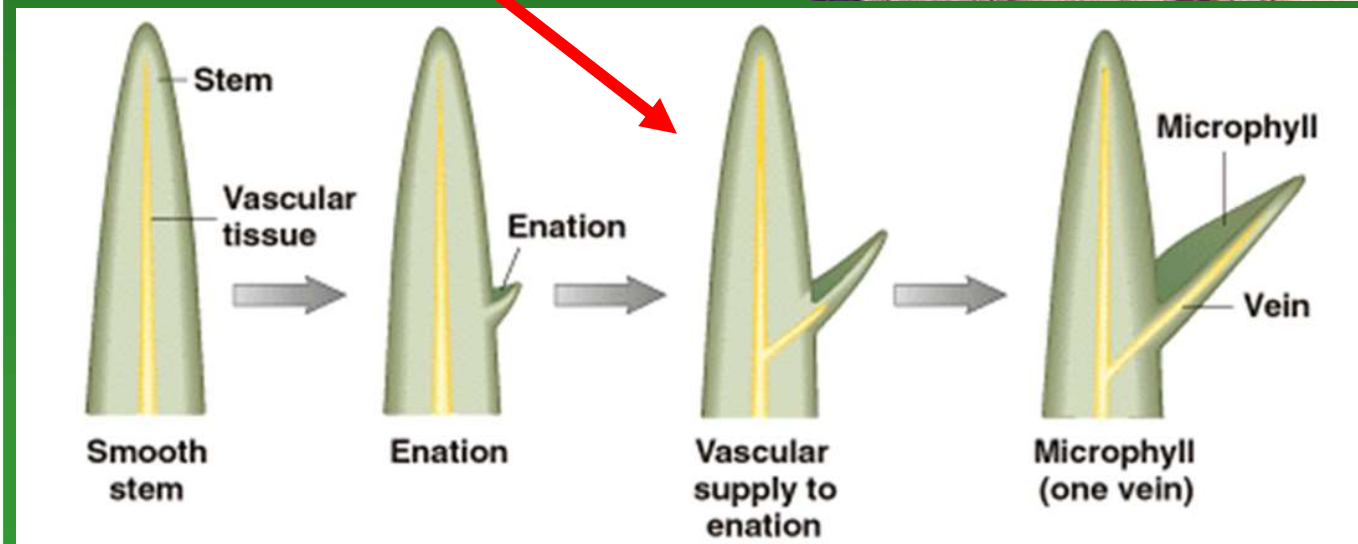
„Listy“ bezcévné = až 5 mm dl. – s průduchy

Vedlejší cévní svazky sice odvětovaly z centrálního aktinostélé a procházely skrz parenchymatický kortex, ale do enačních listů nevstupovaly

aerenchymatické
dutiny pod
endodermis



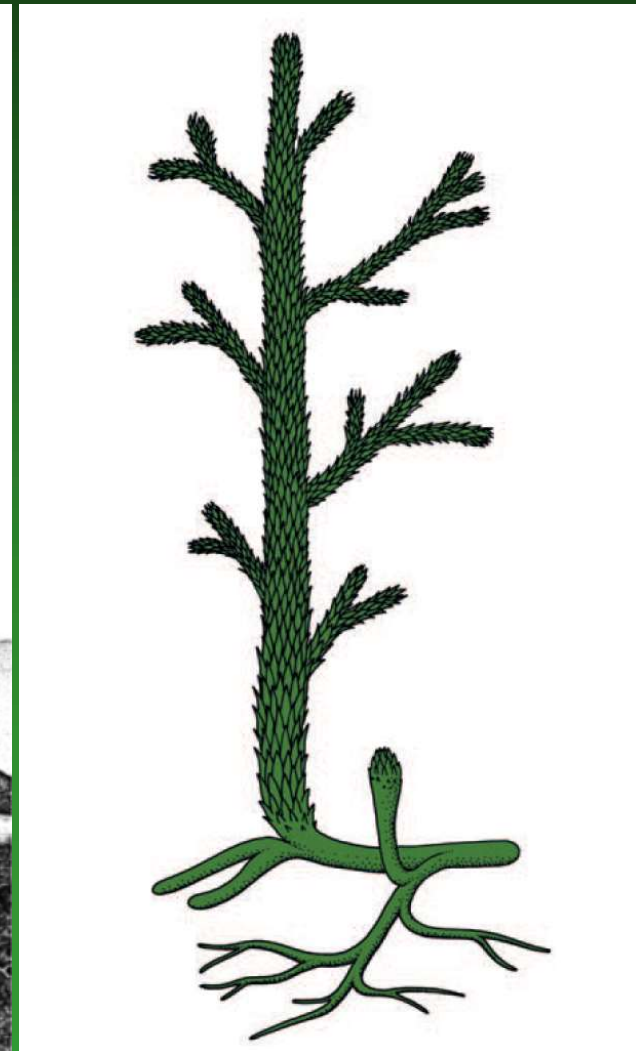
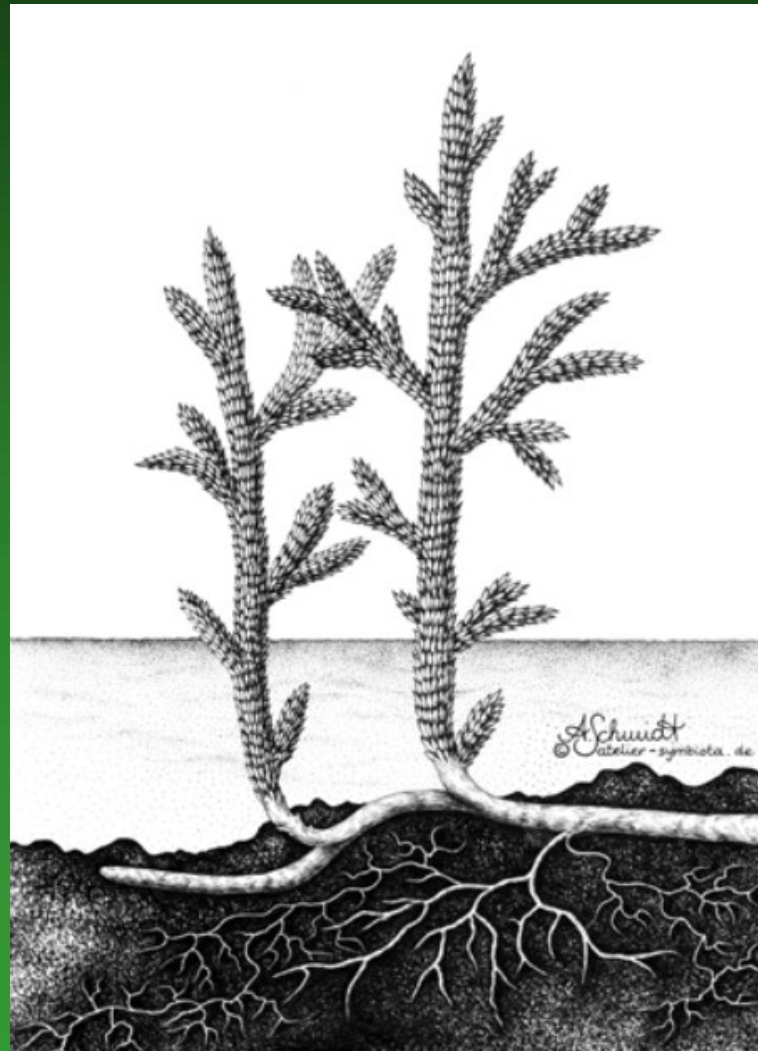
Hypotetická evoluce
mikrofylního listu



Asteroxylon mackei

Oddenek s protostélé

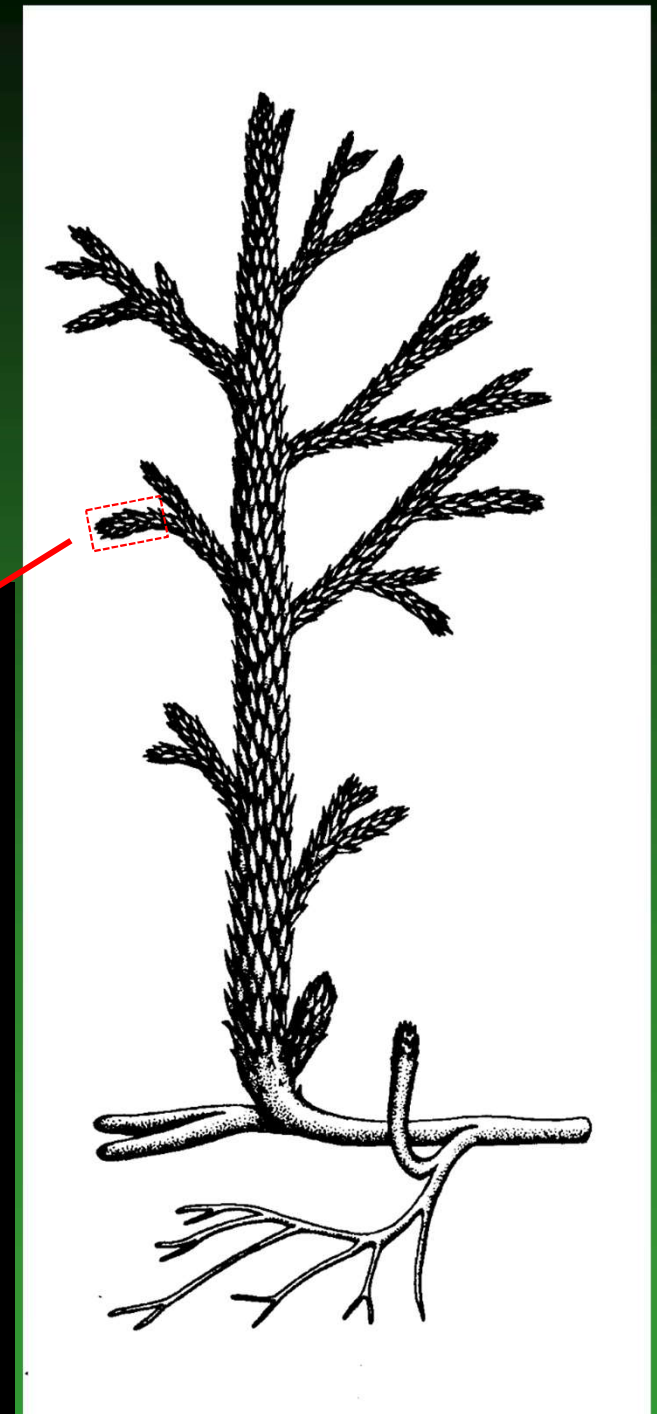
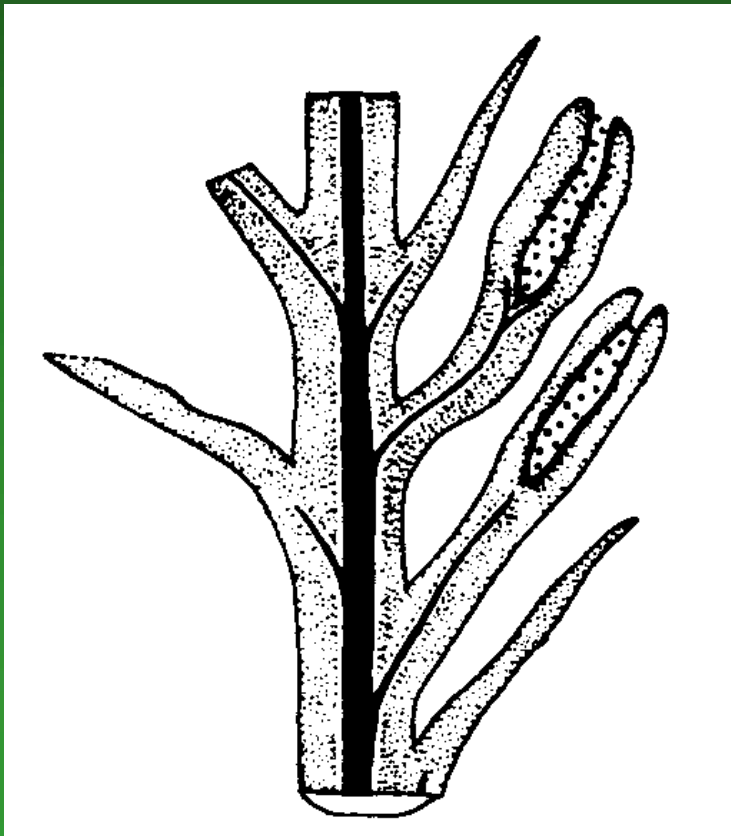
Vidličnatě větvené „kořeny“ (přechody mezi kořeny a oddenky) – adventivně z oddenku



Asteroxylon mackei

Sporangia ledvinitá – až 7 mm dl.

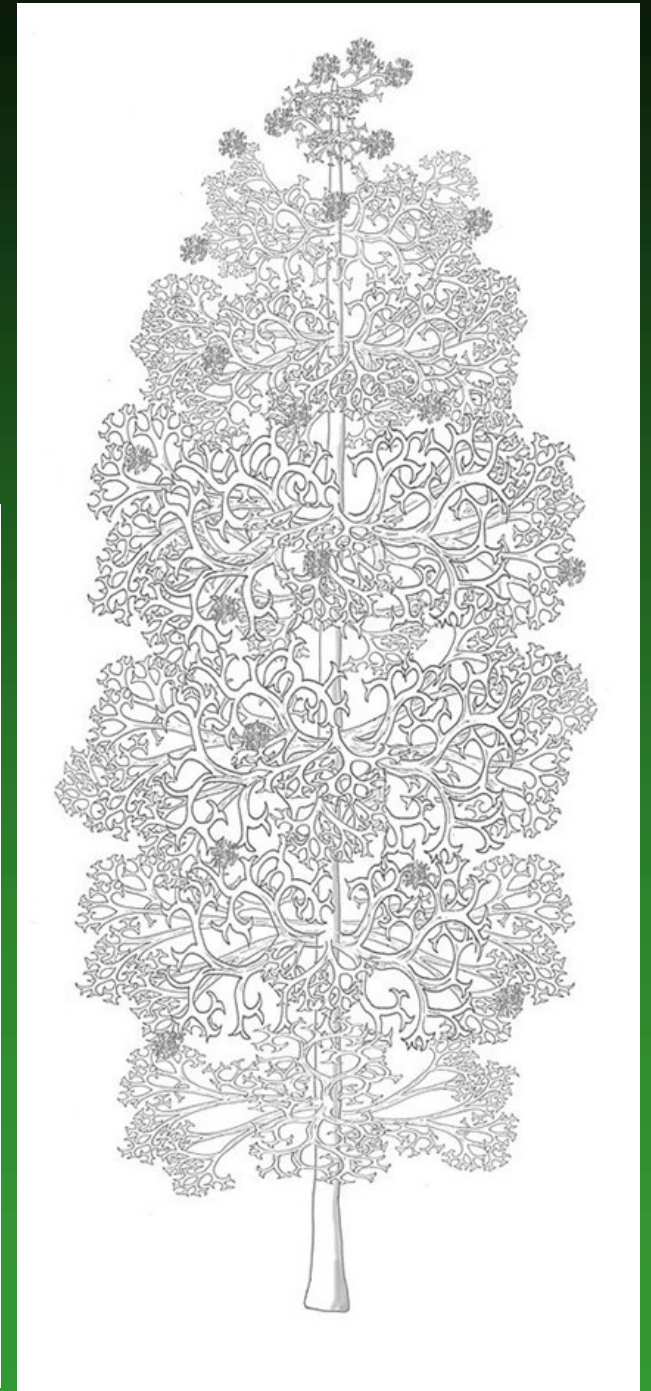
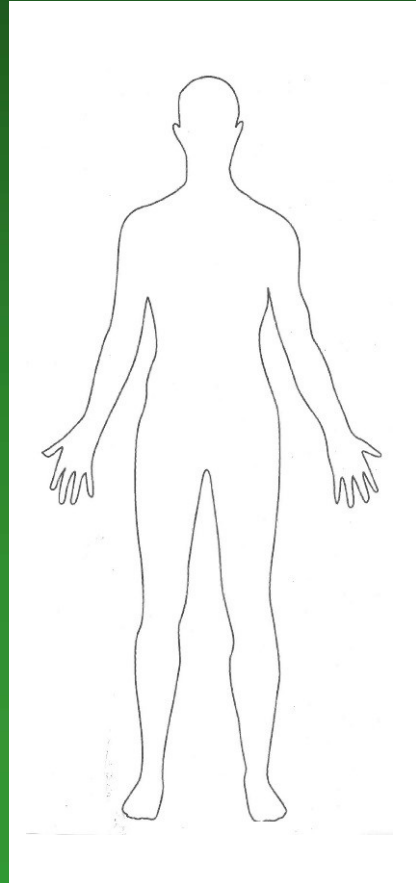
- krátce stopečkatá, stopky s cévním svazkem,
- vyrůstají mezi enafyly na koncích větví, ne v paždí enafylů jako u plavuní.



oddělení *Trimerophyta* = mikrofylní ryniofyty

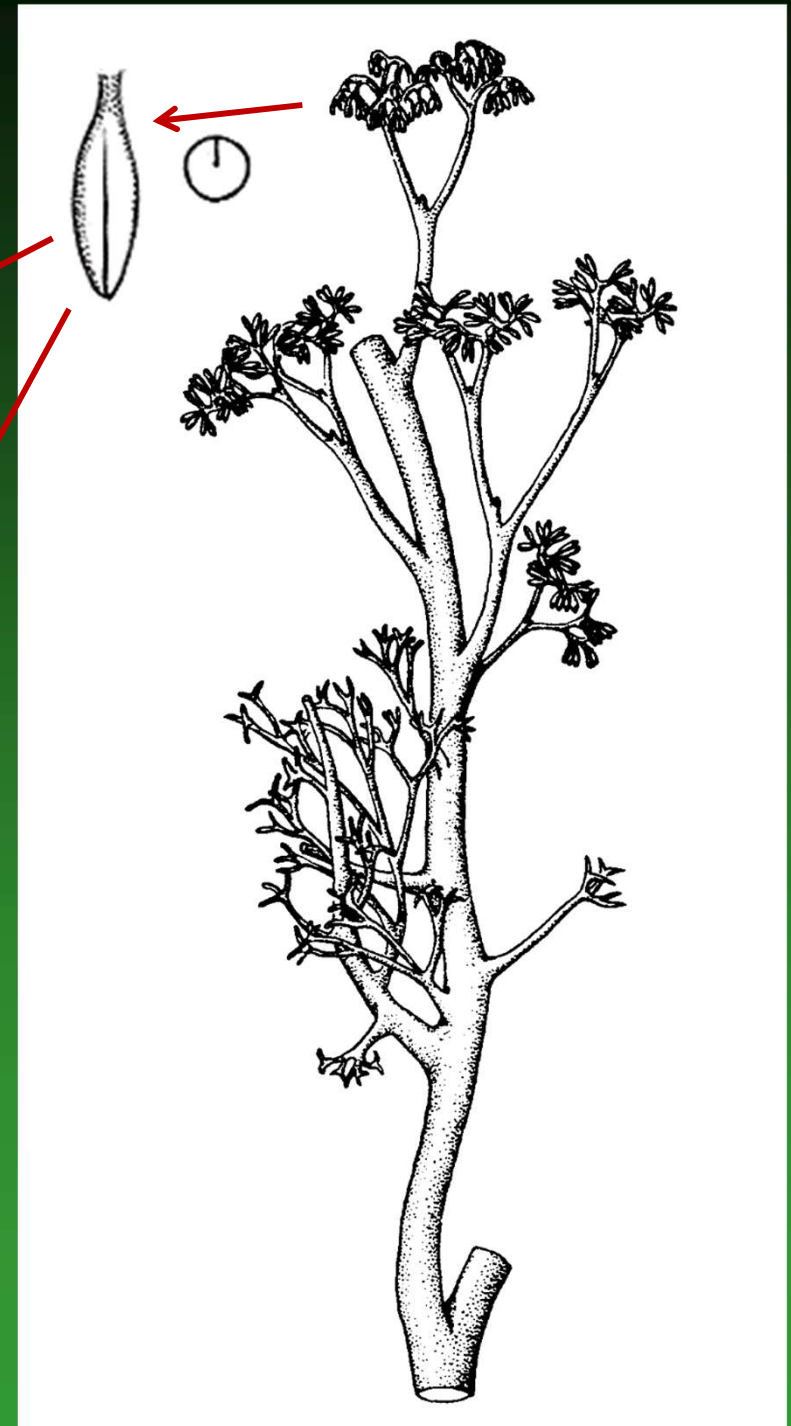
Spodnodevonští ancestoři (předchůdci)
megafylních rostlin – kapradin a semenných
rostlin.

výška - několik cm až 3 m (*Pertica*),



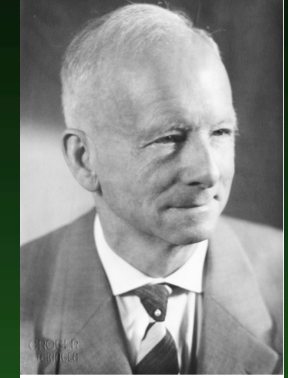
oddělení *Trimerophyta*

sporangia - větvená,
 ve shlucích na koncích větví,
 s odvozenější – podélnou – dehiscencí



Zimmermannova telomová teorie:

Walter Zimmermann
1892-1980

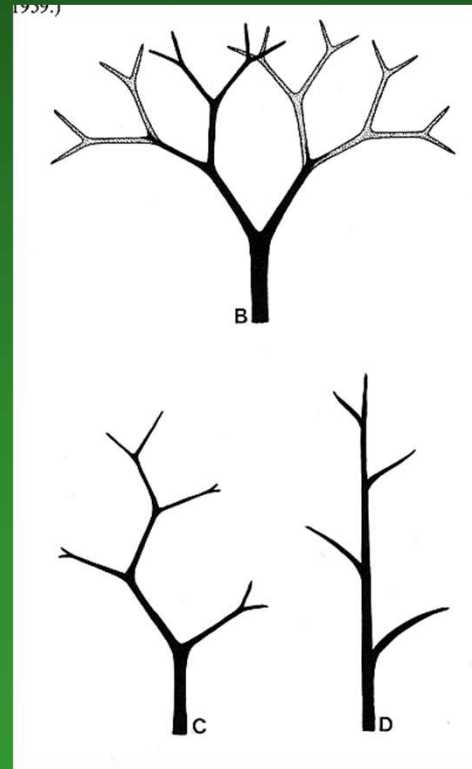
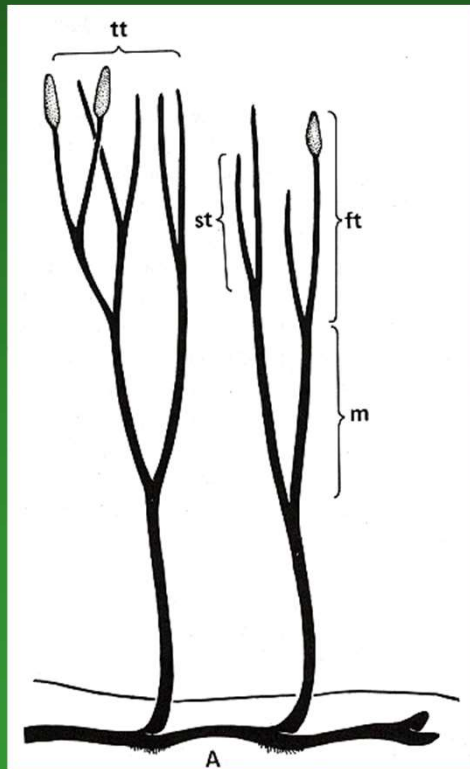


Výchozí morfologická struktura = prostorově vidličnatě větvený telom

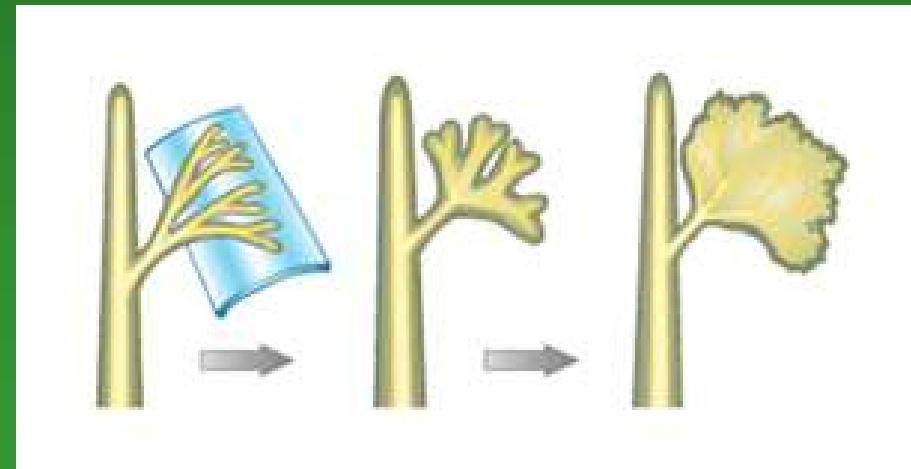
Z něj evolučně odvozeny všechny ostatní orgány

Evoluce telomů:

převršení → monopodiální stonek



planace + kladofikace + syntelomizace → list



Příklady testových otázek

1. Hyalocysty u rašeliníků slouží

- a) jako mechanická opora stonku
- b) k fotosyntéze
- c) k ukládání zásobních látek
- d) jako zásobárna vody

2. Sporofyt mechů (Bryophyta) je vyživován pomocí

- a) hydroid
- b) placenty
- c) mykorhizy
- d) symbiotických sinic

3. Vzrostlý vrchol gametofytu frondózních jätrovek (Marchantiophyta)

tvoří:

- a) 1 buňka (ne meristém)
- b) dvojice buněk
- c) jednovrstevný meristém
- d) vícevrstevný meristém

Příklady testových otázek - řešení

1. Hyalocysty u rašeliníků slouží:

- a) jako mechanická opora stonku
- b) k fotosyntéze
- c) k ukládání zásobních látek
- d) **jako zásobárna vody**

2. Sporofyt mechů (Bryophyta) je vyživován pomocí:

- a) hydroid
- b) **placenty**
- c) mykorhizy
- d) symbiotických sinic

3. Vzrostný vrchol gametofytu frondózních jätrovek (Marchantiophyta) tvoří:

- a) **1 buňka (ne meristém)**
- b) dvojice buněk
- c) jednovrstevný meristém
- d) vícevrstevný meristém