

# Klonální rostliny: fylogeneze, ekologie a morfologie

JITKA KLIMEŠOVÁ, LEOŠ KLIMEŠ

Botanický ústav AVČR, Úsek ekologie rostlin, Dukelská 145, 379 82 Třeboň

Přijato do tisku 14. 5. 1997

1. Úvod a definice .....	241
2. Klonalita v historickém vývoji .....	243
2.1. Unipolární a bipolární růst .....	243
2.2. Fylogeneze klonality .....	244
3. Genetika klonálního růstu .....	245
3.1. Sexuální reprodukce, vegetativní multiplikace a agamospermie .....	245
3.2. Genetická variabilita populací klonálních rostlin .....	247
3.3. Hierarchická selekce .....	247
4. Ekofyziologie klonálního růstu .....	248
4.1. Prostředí obývané klonálními a neklonálními rostlinami .....	248
4.2. Trvání propojení mezi částmi klonu, fragmentace .....	249
4.3. Integrovaná fyziologická jednotka .....	250
4.4. Limitace cévním spojením .....	251
4.5. Vyhledávání zdrojů .....	251
4.6. Dělbá práce .....	253
5. Morfologie klonálního růstu .....	253
5.1. Principy klasifikace klonálních rostlin .....	253
5.2. Zastoupení typů klonálního růstu ve středoevropské flóře .....	257

## 1. Úvod

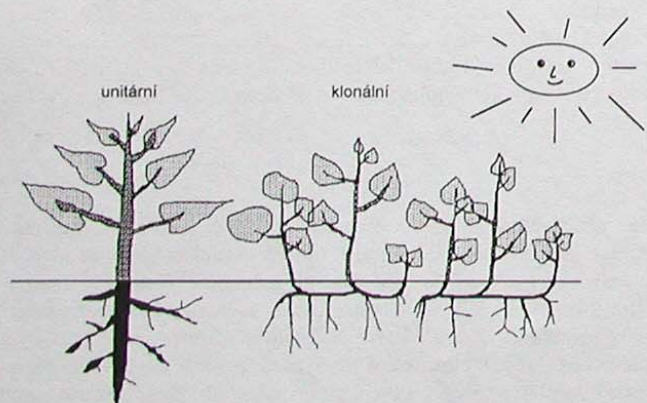
Dříve než přistoupíme ke studiu populací rostlin či živočichů, musíme většinou vymezit jedince jako základní jednotku. U mnoha organismů je to snadné. Jedinec je v průběhu celé ontogeneze vymezen tím, že jednotlivé části těla, mající rozličné funkce, jsou pospojovány tak, že je tento jedinec funkční. Na tyto organismy, zvané unitární, můžeme aplikovat kritérium nedělitelnosti formulované Huxleym (1912), který vidí jedince jako jednotku, která by byla nefunkční, kdyby byla rozseknuta na půl. Toto pravidlo platí např. pro savce, kteří rostou tak, že se postupně zvětšují jednotlivé části jejich těla (nohy, oči, atd.). Počet těchto orgánů je jednoznačně určen a geneticky fixován. Někteří živočichové a většina rostlin však rostou tak, že vytvářejí další a další kopie částí svého těla - modulů. Z jedné zygoty se u nich vyvine modulární struktura, která má potenciálně neomezený růst. Předpokladem orga-

nizace takového typu je existence omnipotentních somatických buněk a jednoduchost základního opakovaného „motivu“ - modulu. U rostlin je jím zpravidla článek stonku mezi dvěma listy, přílehlé kolénko, z něhož vyrůstá list, a pupen v paždí tohoto listu (Bower 1908).

I když byla morfologii rostlin věnována největší pozornost hlavně v druhé polovině minulého a na začátku tohoto století (Irmisch 1850, Velenovský 1907, Troll 1937, Rauh 1937), k pochopení důsledků modulární stavby rostlinného těla pro jeho funkce došlo mnohem později v souvislosti s detailním výzkumem životního cyklu rostlin, jejich ekofyziologie a chování v rostlinných společenstvech (Harper 1977, White 1979, Jackson *et al.* 1985, Sackville Hamilton *et al.* 1987, van Groenendael a de Kroon 1990a, Callaghan *et al.* 1992, Soukupová *et al.* 1994, Oborny a Podani 1996, de Kroon a van Groenendael 1997).

Při studiu klonality bylo nashromážděno mnoho poznatků a postulováno mnoho hypotéz. Cílem našeho příspěvku je jejich utřídění a zdůraznění opomíjených oblastí studia klonálních rostlin.

Pro naši potřebu budeme u rostlin za klonální považovat takový růst jedince, při kterém vznikají jednotky (ramety), které mohou potenciálně pokračovat v normálním růstu i bez spojení s mateřskou rostlinou (obr. 1, Porter 1983, Waller a Steingraeber 1985, Room *et al.* 1994). Tyto jednotky (moduly) se nazývají ramety na rozdíl od genet, které zahrnují všechny potomky pocházející z jedné zygoty, ať již jsou fyzicky spojeny či nikoli. O agamospermii, která je z genetického hlediska typem klonálního růstu, budeme pojednávat pouze v kapitole 3. Při tomto způsobu nepohlavního rozmnožování dochází k produkci semen bez redukce počtu chromozomů (meioze) a bez oplodnění. Ze semen proto rostou geneticky identičtí, tedy klonální jedinci (Richards 1990).



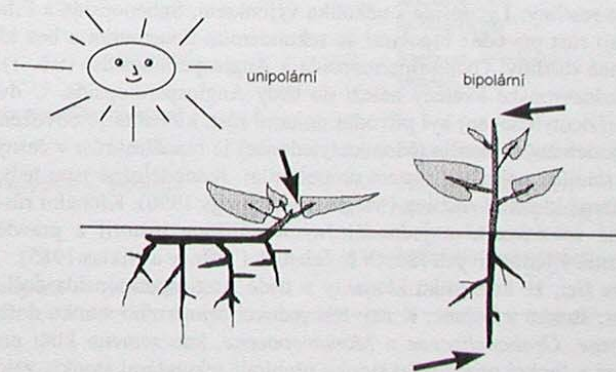
Obr. 1. Habitus unitární a klonální rostliny.

## 2. Klonalita v historickém vývoji

### 2. 1. Unipolární a bipolární růst

První suchozemské rostliny pravděpodobně měly slabě vyvinutá vodivá pletiva a omezené sekundární tloušťnutí, protože ve vodním prostředí, kde měly své předky, je nepotřebovaly. Vzhledem k tomu, že vodivá pletiva jsou důležitá jak pro zásobování, tak pro mechanické vyztužení těla, byla maximální možná výška těchto prvních cévnatých rostlin velmi omezená. Niklas a O'Rourke (1982) vytvořili model takové rostliny. Předpokládali, že se první suchozemské rostliny vyznačovaly fototropickým růstem. Kontinuální růst apikálního meristému vertikálním směrem u nich v ontogenezi záhy dosáhl bodu, kdy podpůrná pletiva nebyla schopna udržet váhu vertikální osy. Pád vertikální osy nemusel vždy vést ke zlomení rostliny. Postupná deformace dlouhodobě vedla ke změně vertikálního růstu v horizontální, a tedy ke vzniku plazivých stonků a později oddenků. Odumíráním starších částí oddenkového systému v ontogenezi potom došlo k oddělení jednotlivých větví a ke vzniku samostatných rostlin.

Růst těchto výtrusných rostlin byl unipolární (obr. 2). Osa rostliny měla apikální meristém pouze na jednom konci. Produktem apikálního meristému je u rostlin s unipolárním typem růstu stonků, na kterém se při kontaktu s povrchem půdy zakládají podle stupně diferenciace orgánů adventivní kořeny nebo rhizoidy.



Obr. 2. Unipolární a bipolární růst. Šipky ukazují na meristémy primárního stonku a kořenu.

Bipolární růst je možný, dojde-li k diferenciaci rostlinného těla na stonky a kořeny. S tím se v evoluci setkáváme poprvé u Lycopsid, které mají apikálními meristémy na obou koncích hlavní osy (obr. 2). Tím je dána možnost vzpřímeného a neklonálního (unitárního) růstu, který je navíc často spojen se sekundárním tloušťnutím. Během embryogeneze je bipolarita růstu iniciována dvěma způsoby: u výtrusných rostlin vzniká primární kořenový meristém adventivně a laterálně vzhledem k vertikální ose embrya; u semenných rostlin vzniká primární kořenový a primární stonkový meristém na opačných stranách vertikální osy embrya (Foster a Gifford 1959). U semenných

rostlin se však často setkáváme s druhotným unipolárním růstem v důsledku redukce jedné z primárních os (viz dále).

## 2. 2. Fylogeneze klonality

Historii vývoje klonality u suchozemských rostlin můžeme rozdělit do tří kroků (Tiffney a Niklas 1985):

1. Silur až spodní karbon. Dominovaly klonální výtrusné rostliny, ale mezi nimi byly i zástupci semenných rostlin. Semenné bipolární rostliny se objevily v devonu. Semennost byla korelována se stromovitostí, jejíž vývoj byl také důsledkem soutěže o světlo. Umožnila jej evoluce laterálního kambia a z něj odvozených sekundárních vodivých a podpůrných pletiv (dřeva).

2. Perm až křída. Rozšíření aridních oblastí umožnilo nástup semenných rostlin na úkor výtrusných rostlin vzhledem k tomu, že oplodnění není vázáno na vodní prostředí. To vedlo k dominanci neklonálních (unitárních) nahosemenných rostlin.

3. Křída až současnost. U krytosemenných rostlin došlo poprvé ke spojení klonality s produkcí semen. Primární bipolarita byla u mnoha zástupců nahrazena v ontogenezi unipolárním růstem. Tato kombinace se stala důležitou v chladných obdobích pozdních třetihor a čtvrtohor (tab. 1).

Současná středoevropská flóra vyšších rostlin je reprezentována pěti taxonomickými třídami. Tři z nich jsou charakterizovány unipolárním růstem a klonalitou (výtrusné rostliny: Lycopsidea s několika výjimkami, Sphenopsida a Filicopsida), dvě třídy mají růst původně bipolární se sekundárním tloustnutím a bez klonálního růstu (semenné rostliny: Gymnospermopsida a Angiospermopsida) (tab. 1). Většina zástupců středoevropské květeny náleží do třídy Angiospermopsida. U dvouděložných rostlin (Dicotyledonae) byl původní unitární růst, klonalita je odvozenou vlastností. U jednoděložných rostlin (Monocotyledonae) je bipolární růst v časných ontogenetických stádiích nahrazen růstem unipolárním. Jednoděložné jsou tedy považovány za primárně klonální rostliny (Mogie a Hutchings 1990). Klonální růst u dvouděložných má ve srovnání s jednoděložnými odlišnou historii a pravděpodobně i nezávislý vznik v jednotlivých řádech či čeledích (Tiffney a Niklas 1985).

Obecně lze říci, že ke vzniku klonality v třídě Angiospermopsida došlo redukcí primárních os, stonku a kořene. K největší redukci primárního stonku došlo v čeledích *Pyrolaceae*, *Orobanchaceae* a *Monotropaceae*, kde semeno klíčí pouze jako primární kořen a funkci primárního stonku přebírají sekundární stonky, založené adventivně na kořenovém systému (Rauh 1937). Kromě těchto extrémních případů existuje mnoho rodů a druhů, u nichž je primární stonk nahrazen stonky vyššího řádu nebo stonky adventivními.

Růst opačného pólu embrya, primárního kořene, může být časně v ontogenezi také redukován. Nejednodušnější typy jsou mezi vodními rostlinami (např. *Trapa natans*) a u rostlin jednoděložných, kde funkci primárního kořene přebírají záhy adventivními kořeny založené na stonku (Troll 1937). Rostliny bez adventivních kořenů, zachovávající hlavní kořen po celý život a navíc sekundárně tloustnoucí, se nemohou vegetativně šířit a k multiplikaci dochází jen rozpadem hlavního kořene na konci života. Naopak, je-li primární kořenový systém nahrazen adventivními kořeny

a orgány sekundárně netloustnou, jsou to významné, i když ne vždy dostačující předpoklady pro extenzivní vegetativní šíření a multiplikaci.

Tab. 1. Výskyt klonálního růstu v recentních a fosilních třídách cévnatých rostlin (podle Mogie a Hutchings 1990). +/- výskyt vlastnosti jen u některých druhů.

Třída	Polarita růstu sporofytu	Sekundární tloustnutí	Klonalita	Způsob vegetativní multiplikace	Žijící zástupci
Rhyniopsida	unipolární	-	+	fragmentace oddenků	---
Psilopsida	unipolární	-	+	pomocí gem a fragmentací oddenků	<i>Psilotum nudum</i>
Zosterophyllopsida	unipolární	-	+	pravděpodobně fragmentace oddenků	---
Lycopsidea	unipolární/ bipolární	+/-	+/-	fragmentace oddenků, adventivní pupeny na kořenech a listech, šlahouny atd.	<i>Lycopodium</i> , <i>Selaginella</i>
Trimeropsida	unipolární	-	+	pravděpodobně fragmentace oddenků	---
Sphenopsida	unipolární	+/-	+	fragmentace oddenků, stonkové hlízy na oddencích	<i>Equisetum</i>
Filicopsida	unipolární	-	+	fragmentace oddenků, stolony, hlízy	<i>Salvinia</i> , <i>Marsilea</i>
Progymnospermopsida	bipolární	+	-	-	---
Gnetopsida	bipolární	+	+/-	fragmentace oddenků	<i>Ephedra</i>
Gymnospermopsida	bipolární	+	+/-	vzácně poléhání větví nebo adventivní pupeny na stoncích a následné kořenění a fragmentace	<i>Picea</i> , <i>Pinus</i>
Angiospermopsida	bipolární	+/-	+/-	viz dodatek	viz dodatek

## 3. Genetika klonálního růstu

### 3.1. Sexuální reprodukce, vegetativní multiplikace a agamospermie

Vegetativní propagule (rozmnožovací jednotky vzniklé klonálním růstem) mají některé vlastnosti rozdílné od generativních a agamospermických propagulí. Většina rostlin však není zcela závislá ani na sexuální reprodukci, ani na multiplikaci, vzhledem k tomu, že se tyto dva způsoby mohou kombinovat. Rozmnožování i multiplikace mají totiž své výhody. U apomiktických rostlin (zahrnují vegetativní multiplikaci a agamospermii, viz Grant 1971) je to rychlá a neomezená produkce osvědčených genových kombinací. Takto může být namnožen i genotyp, který je

sterilní, např. mezidruhová kříženci s nedělitelným počtem chromozomů nebo mutovaní jedinci. U apomiktických rostlin je úspěšnost rodiče měřená pomocí přenosu genů na jednoho potomka 2x vyšší než u pohlavně se rozmnožujících rostlin, protože rodič touto cestou předá 100% své genetické informace, kdežto sexuální cestou jen 50 % (Maynard Smith 1978). Vegetativně se množící rostliny jsou také potenciálně úspěšnější kolonizátoři vzhledem k jejich „péči o potomstvo“, která zaručuje nižší mortalitu. U apomiktických rostlin může snadno probíhat fenotypická selekce (viz 3.3.), jednotlivé genotypy jsou potenciálně nesmrtelné. Poměr investice energie k podílu potomků, kteří se dožijí dospělosti, je nižší u nepohlavní multiplikace, což vede k jejímu převládání v méně příznivém prostředí (Silander 1985). Naproti tomu pohlavní rozmnožování zajišťuje genetickou variabilitu, díky níž v proměnlivém prostředí může být selekci vybrán genotyp, který je pro momentální prostředí nejlépe adaptován (Manning a Dickson 1986, Kondrashov 1988). Rychlá mikroevoluce je zajištěna rekombinací, křížením a polyploidizací. Imigrací dalších genotypů může být její rychlost ještě zvýšena (Williams 1975, Maynard Smith 1978). Dalšími výhodami produkce semen sexuální cestou je únik od patogenů (de Rooijvan der Goes *et al.* 1995), odstranění (filtrace) somatických mutací (de Klerk 1990), možnost šíření na velké vzdálenosti a možnost dlouhé dormance (Silander 1985), viz tab. 2.

Tab. 2. Vlastnosti sexuální reprodukce a vegetativní multiplikace (podle Silander 1985 a Richards 1990).

Původ propagule	Sexuální	Agamospermie	Vegetativní
propagule	semeno	semeno	rameta
propagule slouží k šíření	ano	ano	obvykle ne
ontogenetické stádium potomka při osamostatnění	časné	časné	časné až pozdní
pravděpodobnost uchycení	malá	malá	velká
dormance	malá až velká	malá až velká	většinou žádná
genetická variabilita potomků	obvykle velká	žádná	obvykle žádná
virová infekce se snadno šíří od rodiče k potomkovi	ne	ne	ano

U některých klonálních rostlin vede vegetativní růst k produkci nových modulů a tím k tvorbě další sady generativních orgánů. Výsledkem je pozitivní korelace mezi multiplikací a reprodukcí. Například u lomikamenu *Saxifraga granulata*, který tvoří rozmnožovací pupeny v paždí listů přízemní růžice, je u větších jedinců současně více listů s rozmnožovacími pupeny i více květů (Richards 1990). U jiných druhů dochází k soutěži o meristémy mezi generativními a vegetativními strukturami (Harper 1977, Watson 1984). Například u rdesna živorodého (*Polygonum viviparum*) je v nepříznivých podmínkách vysokých nadmořských výšek část květů v květenství nahrazena rozmnožovacími pupeny (Law *et al.* 1983, Wookey *et al.* 1994). Také však může docházet k soutěži o zdroje mezi vegetativními a generativními strukturami, např. zásobní a současně rozmnožovací orgány některých plodin jsou přednostně zásobovány asimiláty před vyvíjejícími se semeny (Ho 1988).

U jednodomých druhů rostlin tvořících rozsáhlé klony a rozmnožujících se příležitostně generativně je pravděpodobnost samosprašení, a tedy nebezpečí produkce geneticky identického potomstva větší než u rostlin unitárních nebo dvoudomých. Proto je u klonálních rostlin tohoto typu podíl druhů vyžadujících cizosprašení větší než u ostatních druhů (Silander 1985, Klimeš *et al.* 1997). Nejsou-li tyto druhy samosprašné, může být nedostatek pylu přenášeného opylovači navštěvujícími přednostně květy, které jsou blízko sebe, limitující pro reprodukci. Také dvoudomé druhy mohou mít potíže s opylením, jsou-li jejich unisexuální klony rozsáhlé. U samičích klonů popence břečtanovitého (*Glechoma hederacea*) dochází ke snížení produkce semen nedostatkem pylu z hermafroditních genet, které jsou pro květy uprostřed klonu příliš vzdálené (Wyatt a Hellwig 1979, Widén a Widén 1990).

### 3.2. Genetická variabilita populací klonálních rostlin

Význam pohlavního rozmnožování a nepohlavní (apomiktické) multiplikace může být u jednotlivých druhů, ale i populací jednoho druhu velmi různý. Také genetická variabilita populací klonálních rostlin se pohybuje od prakticky uniformních populací až po populace se značnou variabilitou (Widén *et al.* 1996). Douška vodní, *Elodea canadensis*, která byla introdukována v polovině minulého století do Evropy a od té doby se rozšířila vegetativně po celém kontinentu, je pravděpodobně geneticky zcela uniformní; všechny porosty v Evropě jsou tvořeny pouze samičím pohlavím (Sculthorpe 1985). Nízká genetická variabilita byla nalezena také u jiných klonálních rostlin (Mashburn *et al.* 1978). U většiny rostlinných populací však přece jen k sexuální reprodukci dochází, a to buď na začátku vzniku populace, nebo později za mimořádně příznivé kombinace faktorů prostředí (Eriksson 1993). Díky dlouhověkosti klonálních rostlin je tento fakt zřejmě postačující pro udržení genetické variability populace, protože se nepodařilo zjistit, že variabilita klonálních populací je v průměru nižší než populací rostoucích neklonálně (Silander 1985, Ellstrand a Roose 1987, Widén *et al.* 1993). Selektce zpravidla nevede k podstatné redukci genetické variability, protože většina prostředí je natolik heterogenní v prostoru a čase, že jednotlivé genotypy jsou zvýhodněny jen krátkodobě a lokálně, takže nedokáží vytlačit genotypy ostatní (Silander 1985, Klimeš 1997). Nezanedbatelným, ale nepříliš známým zdrojem genetické variability jsou i somatické mutace (Richards 1990).

### 3.3. Hierarchická selekce

Pokud však selekce probíhá, na jaké hierarchické úrovni se uplatňuje? Geneta může obývat ohromnou plochu, takže její jednotlivé fragmenty se mohou vyskytovat v různém prostředí. Tyto části genety nejsou obvykle fyzicky propojeny, takže geneta nemůže na heterogenní prostředí reagovat jako celek. Pokud nedochází k somatickým mutacím, je jednotkou přírodního výběru sice geneta, ale přírodní výběr se uplatňuje na několika hierarchických úrovních od jednotlivých ramet přes systémy navzájem propojených ramet až po genetou zahrnující fyzicky nesouvisející klonální fragmenty (Tuomi a Vuorisalo 1989, Eriksson a Jerling 1990). Aby se mohl přírodní výběr uplatnit na některé z těchto hladin hierarchické struktury, musí být splněna následu-

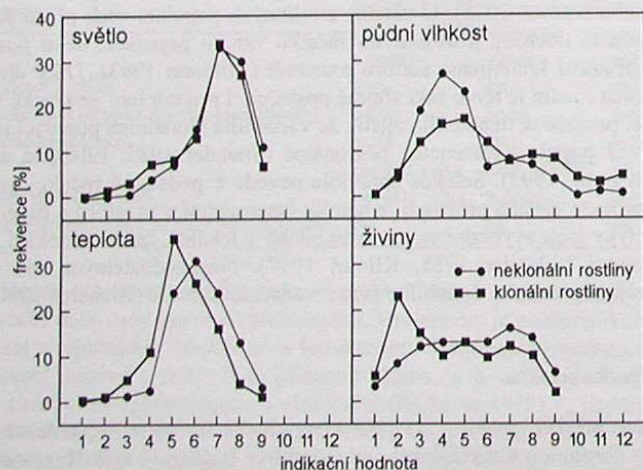
jičí pravidla: 1. existuje nějaká vlastnost, jíž se jedinci dané úrovně navzájem liší, 2. existuje závislost mezi některou z charakteristik fitness, jako je plodnost nebo přežívání, a touto vlastností, 3. tato vlastnost je dědičná. Je-li splněna třetí podmínka, fenotypická selekce se stává přírodním výběrem. Pokud v populaci ramet dochází k somatickým mutacím, je situace odlišná v tom, že genetická variabilita vzniká na úrovni ramet. Z nich pak mohou být selektovány jednotlivé genotypy.

#### 4. Ekofyziologie klonálního růstu

##### 4. 1. Prostředí obývané klonálními a neklonálními rostlinami

Klonální a neklonální rostliny se sice vyskytují často společně, ale jejich výskyt podle základních gradientů prostředí se liší (obr. 3). Z analýzy výskytu klonálních a neklonálních rostlin ve střední Evropě na úrovni čeledi plyne, že klonální rostliny snáší oproti neklonálním menší dostupnost dusíku v půdě, vyskytují se ve vyšších nadmořských výškách a také lépe snáší zastínění. Neklonální rostliny mají větší nároky osvětlení a vyžadují středně nebo dobře dusíkem zásobenou půdu (van Groenendael *et al.* 1996, Klimeš *et al.* 1997).

Klonální rostliny se rovněž vyskytují na vlhčích stanovištích. Vzhledem k tomu, že jednoděložné rostliny, které jsou většinou klonální, zároveň dominují v některých vegetačních typech, např. v mokřadech, je otázkou, zda mokřadní rostliny jsou



Obr. 3. Výskyt klonálních a neklonálních rostlin podél gradientů prostředí hodnocených na základě Ellenbergových indikačních hodnot (Ellenberg 1979). Nízké hodnoty odpovídají malé dostupnosti zdroje (např. málo živin, nízká teplota), vysoké nadbytku zdroje (např. hodně živin, vysoká teplota). Stupnice jsou ordinální. Všechny rozdíly v distribuci nároků klonálních a neklonálních rostlin jsou vysoce průkazné, rozdíl v nárocích na půdní vlhkost je však na úrovni čeledi způsoben fylogenetickými vztahy, po korekci se stává neprůkazným (Klimes *et al.* 1997).

klonální, protože klonalita je v mokřadech výhodná, nebo proto, že mokřadní rostliny často patří k jednoděložným rostlinám, u nichž je klonalita původním znakem. Pokud při testování vztahu mezi procentem klonálních druhů v čeledích cévnatých rostlin jejich průměrnou indikační hodnotou pro vlhkost půdy přihlídneme k příbuzenským vztahům mezi čeledmi (metoda fylogenetické korekce - Harvey a Pagel 1991, Purvis a Rambaut 1995), zjistíme, že jsou tyto dvě vlastnosti nezávislé. To můžeme interpretovat tak, že častější výskyt klonálních rostlin v mokřadech je způsoben jejich fylogenetickou příbuzností (van Groenendael *et al.* 1996). Na druhou stranu nelze vyloučit, že speciace jednoděložných v mokřadech byla umožněna právě tím, že se jednalo o klonální rostliny.

##### 4. 2. Trvání propojení mezi částmi klonu, fragmentace

Klonální druhy rostlin se často liší dobou, po kterou je udržováno spojení mezi jednotlivými rametami. Můžeme rozlišit tři skupiny klonálních rostlin podle časnosti rozpadání klonu a podle vývoje dceřiných ramet. Do první skupiny patří rozpadavé klony. Dceřiné ramety se oddělí od mateřské rostliny záhy po svém založení, aniž dosáhnou velikosti a ontogenetického rozvoje srovnatelného s mateřskou rostlinou. Svým vývojem připomínají semenáčky. Týká se to například pacibulek vznikajících v paždí listů na stonku kyčelnice cibulkonosné (*Dentaria bulbifera*) nebo rozmnožovacích cibulek v květenstvích řady druhů česneků. Další skupinu můžeme nazvat jednoletými klony. Jsou to klonální rostliny, u kterých se spojení mezi mateřskou a dceřinou částí rostliny rozpadne během jedné až dvou sezón. Dceřiné ramety jsou v té době buď již vyvinuté do velikosti srovnatelné s mateřskými rametami nebo zásobní látky, které dceřiné ramety importovaly z mateřské rostliny a uložily např. v stonkové hlíze, jsou dostatečné k dosažení takové velikosti. Do třetí skupiny můžeme zařadit klony, které se rozpadají po více než dvou letech; velikost a ontogenetický rozvoj dceřiných ramet je srovnatelný s mateřskými rametami.

Udržování funkčního spojení mezi rametami je pro rostlinu nákladné. Proto můžeme očekávat, že toto spojení přináší rostlinám, které ho udržují, nějaké výhody (tab. 3). Rychlý rozpad klonů je podle Pitelky a Ashmuna (1985) výhodný za velmi nepříznivých podmínek, kdy je růst omezen nedostatkem zdrojů a konkurence mezi rostlinami je málo intenzivní (např. stíněné bylinné patro lesa). Nerozpadavé klony

Tab. 3. Výhody a nevýhody udržování funkčního spojení mezi rametami (podle Pitelka a Ashmun 1985).

Výhody	Nevýhody
podpora potomků mateřskými rametami („péče o potomstvo“)	uhlíková náročnost růstu a náklady na udržování spojení (dýchání)
podpora ramet rostoucích v nepříznivých podmínkách a „děla práce“	místní nedostatek nebo poranění může ohrozit všechny navzájem propojené ramety
realokace živin mezi rametami	růst velkých a zdravých ramet může být zpomalen díky zvýšené podpoře slabších ramet
korelace růstu snižující intenzitu konkurence mezi spojenými rametami	nemoci (např. systémové virové infekce) se mohou snadno šířit mezi rametami

by pak měly převládat v prostředí, kde je konkurence intenzivnější a prostředí je z hlediska limitujících zdrojů sice v prostoru nebo čase heterogenní, avšak je zároveň předpověditelné.

V závislosti na hlavních gradientech prostředí se druhy s rozpadavými klony vyskytují hlavně na vlhčích, živinami bohatých stanovištích (van Groenendael *et al.* 1996). Nerozpadavé klony mají především konkurenčně zdatné rostliny, rozpadavé klony jsou v prostředích s limitujícím uhlíkem (Klimeš *et al.* 1997). Integrace klonu souvisí s „péčí o potomstvo“. Ta je zvláště výhodná v konkurenčním prostředí uzavřených porostů dospělých rostlin.

#### 4. 3. Integrovaná fyziologická jednotka

Existence fyzického spojení mezi částmi rostliny neříká samo o sobě nic o jeho funkčnosti. Termín integrovaná fyziologická jednotka (IPU) byl zaveden pro označení takové části jedince rostliny, která je fyzicky i fyziologicky integrována a v jejím rámci dochází k transportu živin, vody a uhlíku (Watson a Casper 1984, Watson 1986). Propojenost se nejčastěji zjišťuje sledováním transportu značeného uhlíku nebo dusíku (Watson 1990).

U všech studovaných druhů bylo potvrzeno zásobování vyvíjejících se deřiných ramet ze starších částí rostliny, a to nejen v experimentech s rostlinami nijak neovlivňovanými, ale i v případě rostlin experimentálně poškozených (defoliace, přerušování cévního spojení). Vzájemný vztah starších ramet je však složitější a nedovoluje přílišné generalizace. Ramety trsnatých trav (např. jílku vytrvalého) jsou za normálních podmínek téměř nezávislé, k transportu živin, vody a uhlíku mezi nimi prakticky nedochází. Jiná situace byla pozorována u jedinců, jejichž část byla poškozena, nebo v případě, že část ramet rostla v prostředí s nedostatkem některého zdroje. Za těchto okolností dochází alespoň po omezenou dobu k transportu limitujícího zdroje k místu vyžadujícímu podporu (např. stéblo zbavené listů) (Colvill a Marshall 1981, Welker a Briske 1992). Také u jiných typů orgánů klonálního růstu jsou jednotlivé ramety na sobě nezávislé. Např. u astry *Aster acuminatus* s krátkožijícími hypogeiotropními odendky nebylo ani při stínění nebo defoliaci dosaženo transportu asimilátů mezi rametami (Ashmun *et al.* 1982). Žádná výměna asimilátů nebyla zjištěna ani mezi stonky *Sonchus arvensis* vzniklými adventivně na jednom horizontálním kořenu (Fykse 1974).

U některých oddenkatých druhů a druhů se stolony (např. *Carex arenaria*, *Cynodon dactylon*, *Ranunculus repens*) byl zjištěn transport asimilátů směrem k apikálnímu vrcholu, tedy k rychle rostoucím rametám. Bazipetální transport byl zanedbatelný (Ginzo a Lovell 1973, Noble a Marshall 1983). U několika oddenkatých druhů s dlouho žijícími rametami, studovaných v prostředí s chladným klimatem (např. *Carex bigelovii*, *Dupontia fisheri*), směřoval hlavní proud asimilátů naopak směrem k nejstarším částem rostliny, i když nově produkované moduly byly také zásobovány (Allessio a Tieszen 1975, Callaghan 1984, Jónsdóttir a Callaghan 1988).

I když jsou dvě ramety navzájem nezávislé pokud jde o (nově asimilovaný) uhlík, jsou závislé na přísunu vody a minerálních látek. Obě ramety zároveň přispívají

svými asimiláty k růstu celého kořenového systému. Kořenový systém se tak zdá být integrující součástí klonální rostliny (Marshall 1990). Dalším projevem integrace klonů je realokace uhlíku ze zásobních orgánů na jaře při vyrůstání nového fotosyntetického aparátu, případně při kvetení a tvorbě plodů (Fonda a Bliss 1966, Conchou a Fustec 1988, Klimeš *et al.* 1993). Důsledkem integrace klonů je i jejich specifické chování při samoředění, kdy je mortalita jedinců (ramet) nižší než je tomu u unitárních rostlin (Hutchings a Bradbury 1986, Hara 1994, de Kroon a Kalliola 1995, Hara a Šrůtek 1995).

#### 4. 4. Limitace cévním spojením

Při podrobných studiích přesunu značených asimilátů byl často zjištěn omezený import do některých částí klonu (Watson a Casper 1984). Transport asimilátů je možný jen pokud jsou k dispozici cévní svazky propojující dané části rostlin. U některých klonálních druhů byla popsána limitace integrace klonu cévním spojením. Např. u popence břechtanolistého, *Glechoma hederacea*, se díky vlastnostem cévního systému nemohou navzájem podporovat boční větve vycházející z jednoho článku mateřského stonku (Price a Hutchings 1992). Stejná omezení můžeme očekávat i u dalších druhů z čeledi *Lamiaceae*. I po poškození rostliny se mohou vyskytnout podobná omezení. K obnově cév a tím i transportu původní cestou však v některých případech může dojít i u dospělých rostlin (Gifford a Evans 1981).

#### 4. 5. Vyhledávání zdrojů

Růst klonálních rostlin v heterogenním prostředí může být usnadněn nejen translokací látek, ale i aktivním vyhledáváním zdrojů (foraging, Oborny 1991). K vyhledávání zdrojů je nutná morfoloická plasticita. Díky ní se klonální rostlina větví a prodlužuje či zkracuje svá internodia takovým způsobem, že zvýší příjem limitujících zdrojů (Slade a Hutchings 1987a,b, Hutchings a de Kroon 1994). Nejčastěji byl tento fenomén popisován tak, že na místě bohatém na zdroje má plagiotropní stonky (stolon nebo oddenek) kratší internodia a více se větví než na živinami chudém místě. V konečném důsledku se tak ramety klonální rostliny koncentrují v místech bohatých na zdroje (Sutherland a Stillman 1988, 1990).

V řadě pokusů se světlem vedlo zastínění k prodloužení článků stolonů, ale nemělo žádný vliv na oddenky, a u stolonů i oddenků vedlo k redukci větvení (tab. 4). Prostorově heterogenní rozložení živin nevedlo ke změně délky článků ani u stolonů, ani u oddenků. U obou orgánů však vedlo k častějšímu větvení na místech bohatších na zdroje (tab. 4).

Simulace M. Caina (1994) však ukázaly, že samotné zkrácení internodií v příznivém prostředí, v rozsahu zaznamenaném v experimentech, není dostatečné k tomu, aby akumulace ramet v místě bohatším na zdroje byla průkazná (viz též de Kroon a Hutchings 1995). Koncepce vyhledávání zdrojů rostlinou byla proto přeformulována tak, aby zahrnovala i koncentrování jednotlivých listů a kořenů v prostředí s vyšší nabídkou zdrojů (Hutchings a de Kroon 1994, de Kroon a Hutchings 1995).

Tab. 4. Morfologická plasticita rostlin v heterogenním prostředí (podle de Kroon a Hutchings 1995).

A. Reakce na dostatek světla. - = zkrácení délky internodia, + = prodloužení délky internodia nebo častější větvení, 0 = beze změny, ? = nebylo studováno.

Druh	Délka internodia	Větvení	Autoři
stolon			
<i>Cynodon dactylon</i>	-	+	Dong a de Kroon 1994
<i>Galeobdolon luteum</i>	-	+	Dong 1993
<i>Glechoma hederacea</i>	-	+	Slade a Hutchings 1987b
<i>Ranunculus repens</i>	0	?	Lovett Doust 1987
<i>Trifolium repens</i>	+	+	Caradus a Chapman 1991
hypogeotropní oddenek			
<i>Agropyron repens</i>	0	?	Williams 1971
<i>Agrostis gigantea</i>	0	?	Williams 1971
<i>Brachypodium pinnatum</i>	0	+	de Kroon a Knops 1990
<i>Carex flacca</i>	+	+	de Kroon a Knops 1990
<i>Glax maritima</i>	+	+	Jerling 1988
<i>Hydrocotyle bonariensis</i>	-	+	Evans 1992

B. Reakce na dostatek živin. - = zkrácení délky internodia, + = prodloužení délky internodia nebo častější větvení, 0 = beze změny, ? = nebylo studováno.

Druh	Délka internodia	Větvení	Autoři
stolon			
<i>Cynodon dactylon</i>	+	+	Dong a de Kroon 1994
<i>Fragaria chiloensis</i>	0	+	Alpert 1991
<i>Glechoma hederacea</i>	-	+	Slade a Hutchings 1987a
<i>Ranunculus repens</i>	0	?	Lovett Doust 1987
<i>Trifolium repens</i>	+	+	Caradus <i>et al.</i> 1993
hypogeotropní oddenek			
<i>Agropyron repens</i>	0	+	Williams 1971
<i>Agrostis gigantea</i>	0	+	Williams 1971
<i>Aster lanceolata</i>	0	0	Schmid a Bazaz 1992
<i>Brachypodium pinnatum</i>	-	+	de Kroon a Knops 1990
<i>Carex bigelowii</i>	+	+	Carlsson a Calaghan 1990
<i>Carex flacca</i>	0	+	de Kroon a Knops 1990
<i>Cynodon dactylon</i>	0	+	Dong a de Kroon 1994
<i>Hydrocotyle bonariensis</i>	0	+	Evans 1992
<i>Solidago altissima</i>	0	0	Schmid a Bazaz 1992
<i>Solidago canadensis</i>	0	0	Schmid a Bazaz 1992
<i>Solidago gigantea</i>	0	0	Schmid a Bazaz 1992

#### 4. 6. Dělbá práce

Podpora části klonu, rostoucí v deficitních podmínkách prostřednictvím přesunu limitujícího zdroje vaskulárním systémem z části klonu dobře zásobené, vede buď k redukci růstu zásobující části klonu (Pitelka a Ashmun 1985, Carago a Kelly 1991), nebo může být kompenzována jeho větší asimilační aktivitou (Watson a Casper 1984). V podmínkách, kdy klonální rostlina roste tak, že je její první část v chudém a druhá v bohatém prostředí na jeden zdroj a zároveň první část v bohatém a druhá v chudém prostředí na druhý zdroj, byla zjištěna specializace částí klonu na získávání toho zdroje, který je lokálně v nadbytku (např. u *Potentilla reptans*, *Potentilla anserina*, *Fragaria chiloensis*). To vedlo k lepšímu růstu klonu jako celku ve srovnání s kontrolními rostlinami rostoucími v podmínkách, kdy první část rostliny byla v prostředí bohatém na oba zdroje a druhá část v prostředí chudém na oba zdroje (Alpert a Mooney 1986, Stuefer *et al.* 1994, 1996). Tento efekt byl nazván „dělbá práce“ (Callaghan 1984, Callaghan *et al.* 1986). Části rostliny rostoucí v různých prostředích tedy mají morfologické adaptace pro maximální využití toho zdroje, který je v daném prostředí dostupný, a jsou závislé na přísunu limitujícího zdroje. Je-li takovým podmínkám vystavena unitární rostlina, investuje do orgánu získávajícího limitující zdroj (Bloom *et al.* 1985). Klonální rostlina v kontrastním prostředí investuje do orgánu získávajícího ten zdroj, který je limitující pro jinou, s ní fyziologicky spojenou část rostliny. Ani dělbá práce však není obecnou vlastností klonálních rostlin. Nebyla zjištěna u popence břechtanolistého (*Glechoma hederacea*), což je vysvětlováno velmi intenzivním akropetálním tokem zdrojů v rámci klonu, který není vyvážen bazipetálním transportem ani v podmínkách, kdy by to pro klon jako celek mohlo být výhodné (Stuefer a Hutchings 1994).

#### 5. Morfologie klonálního růstu

Většina experimentálně získaných údajů o klonálních rostlinách se týká pouze druhů šířících se oddenky a stolony (viz kap. 4). Proto jsou úvahy o evolučním významu klonality, o jejím významu pro druhovou diverzitu a stabilitu v rostlinných společenstvech příliš zobecňující a předčasné. Ve skutečnosti je lze aplikovat jen na poměrně malou, byť druhově bohatou, skupinu klonálních rostlin. S cílem zmapovat diverzitu klonálního růstu rostlin ve střední Evropě a poukázat na opomíjené typy jsme založili databázi klonálního růstu rostlin střední Evropy, ve které jsou shrnuty dostupné znalosti o způsobu klonálního růstu pro více než 2700 druhů cévnatých rostlin. Některé výsledky získané vyhodnocením této databáze zde předkládáme.

##### 5. 1. Principy klasifikace klonálních rostlin

Morfologie klonálních rostlin je velmi pestrá vzhledem k různosti prostředí, ve kterých se vyskytují, a také proto, že ke klonálnímu růstu slouží orgány různého původu. Orgánem klonálního růstu může být jak stonek či kořen, tak i list. Adaptace ke klonálnímu růstu mající podobnou funkci mohou být zajišťovány různými orgány. Podle svého původu mají orgány klonálního růstu zároveň i jiné funkce, např. asimila-

lační, ukotvovací, zásobní apod. (tab. 5). Proto jsme hledisko původu orgánu klonálního růstu považovali v klasifikaci za rozhodující. Další členění je prováděno na

Tab. 5. Morfologická a funkční charakteristika 21 typů klonálního růstu cévnatých rostlin ve střední Evropě. Typy jsou nazvány jménem charakteristického zástupce, podrobnější popis je uveden v dodatku.

Typ klonálního růstu	Původ obnovovacích pupenů	Původ cévního spojení	Zdroj asimilovaný orgánem klonálního růstu	Orgán klonálního růstu slouží k ukotvení	Péče o potomstvo	Původ zásobního orgánu
(1) <i>Trifolium pratense</i>	axilární pupeny	kořen	živiny	ano	ano	kořen
(2) <i>Alliaria petiolata</i> , (3) <i>Rumex acetosella</i>	adventivní pupeny	kořen	živiny	ano	ano	kořen
(4) <i>Ranunculus ficaria</i>	axilární pupeny	stonek	ne	ano	ano	kořen
(5) <i>Lycopodium annotinum</i>	axilární pupeny	stonek	uhlík	ne	ano	stonek
(6) <i>Festuca ovina</i> , (7) <i>Rumex obtusifolius</i> , (8) <i>Rumex alpinus</i> , (9) <i>Dactylis glomerata</i> , (10) <i>Aegopodium podagraria</i>	axilární pupeny	stonek	ne	ano	ano	stonek
(11) <i>Fragaria vesca</i>	axilární pupeny	stonek	uhlík	ne	ano	stonek
(12) <i>Caltha palustris</i> , (13) <i>Asperula odorata</i>	axilární pupeny	stonek	ne	ano	ano	stonek
(14) <i>Calystegia sepium</i>	axilární pupeny	stonek	uhlík	ne	ano	stonek
(15) <i>Lycopus europaeus</i> , (16) <i>Corydalis solida</i> , (17) <i>Corydalis cava</i>	axilární pupeny	stonek	ne	ano	ano	stonek
(18) <i>Galanthus nivalis</i>	axilární pupeny	stonek	ne	ano	ano	list
(19) <i>Ornithogalum gussonei</i>	axilární pupeny	stonek	ne	ano	ne	list
(20) <i>Tulipa sylvestris</i>	axilární pupeny	stonek	ne	ano	ano	list
(21) <i>Dentaria bulbifera</i>	axilární a adventivní pupeny	stonek, list	většinou uhlík	ne	ne	většinou stonek nebo list

základě důležitých morfologických znaků klonálního růstu jako jsou délka spojení jednotlivých ramet, pozice obnovovacích pupenů vzhledem k povrchu půdy, schopnost druhotného tloustnutí, tvorba adventivních kořenů, tvorba adventivních pupenů, přítomnost speciálních zásobních orgánů, trvání spojení dečřiných ramet s mateřskou rametou a dečřiných ramet navzájem (Klimeš *et al.* 1997, obr. 4, dodatek).

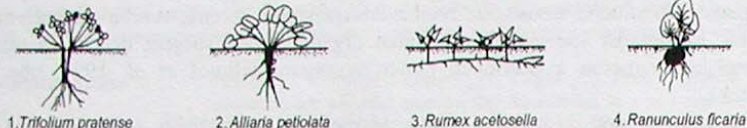
Spektrum orgánů klonálního růstu rozlišených v databázi (viz dodatek) je reprezentativní pro středoevropský region. Středomořská flóra a stepní flóra by si nepochybně vyžádaly jemnější členění u cibulí, teplejší regiony a tropy by poskytly mnoho příkladů adventivních pupenů na listech (rod *Bryophyllum*, kapradiny), epifytních, liánovitých druhů a stromových forem (Hallé *et al.* 1978, Page 1979, Jeník 1994).

Tab. 6. Zastoupení typů orgánů klonálního růstu ve středoevropské flóře. Pokud druh kombinuje několik způsobů klonálního růstu, byl zahrnut do každého z těchto typů. Proto je celkový počet druhů (2932) vyšší než počet druhů v databázi (2760), na jejímž základě byla tato tabulka sestavena. (podle van Groenendael *et al.* 1996).

Č.	Typ klonálního růstu	Počet druhů	%	Pořadí
1	<i>Trifolium pratense</i>	155	5,29	3
2	<i>Alliaria petiolata</i>	44	1,50	13
3	<i>Rumex acetosella</i>	51	1,74	12
4	<i>Ranunculus ficaria</i>	37	1,26	14
5	<i>Lycopodium annotinum</i>	75	2,56	10
6	<i>Festuca ovina</i>	134	4,57	5
7	<i>Rumex obtusifolius</i>	510	17,39	1
8	<i>Rumex alpinus</i>	86	2,93	7
9	<i>Dactylis glomerata</i>	98	3,34	6
10	<i>Aegopodium podagraria</i>	289	9,86	2
11	<i>Fragaria vesca</i>	148	5,05	4
12	<i>Caltha palustris</i>	57	1,94	11
13	<i>Asperula odorata</i>	83	2,83	8
14	<i>Calystegia sepium</i>	4	0,14	21
15	<i>Lycopus europaeus</i>	20	0,68	17
16	<i>Corydalis solida</i>	25	0,85	15
17	<i>Corydalis cava</i>	7	0,24	19
18	<i>Galanthus nivalis</i>	18	0,61	18
19	<i>Ornithogalum gussonei</i>	24	0,82	16
20	<i>Tulipa sylvestris</i>	7	0,24	20
21	<i>Dentaria bulbifera</i>	79	2,69	9
	neklonální rostliny	981	33,46	
	klonální rostliny	1951	66,54	
	celkem	2932	100	

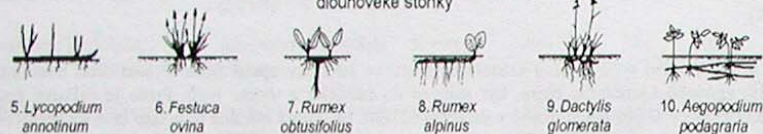


## orgány klonálního růstu kořenového původu



## orgány klonálního růstu stonkového původu

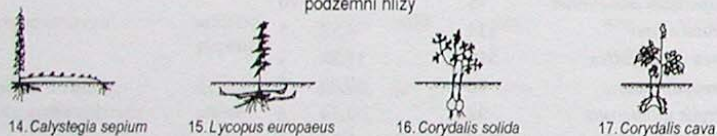
## dlouhověké stonky



## krátkověké stonky



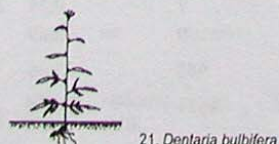
## podzemní hlizy



## cibule



## speciální adaptace



## 5. 2. Zastoupení typů klonálního růstu ve středoevropské flóře

Z celkového počtu 2760 druhů, které jsme zařadili do naší databáze, je téměř 2000 (66,5 %) potenciálně klonálních (tab. 6). Tento údaj je téměř shodný se 70 % klonálních druhů, které uvádějí pro temperátní zónu van Groenendael a de Kroon (1990b). Oproti tomu Salisbury (1942) uvádí, že 46 % druhů krytosemenných rostlin je ve Velké Británii klonálních. Podíl klonálních rostlin na biomase, pokryvnosti či počtu výhonů je často ještě vyšší. Podle Pracha a Pyška (1994) se průměrná pokryvnost klonálních druhů v 15 sukcesních sériích pohybovala mezi 67 a téměř 100 %; v druhově bohatých loukách v Bílých Karpatech, kde je na 80 % druhů klonálních, bylo zjištěno, že 97 % jedinců (výhonů) patří klonálním druhům (Klimeš *et al.* 1997). Podobné trendy lze očekávat všude v oblasti travnatého biomu, kde do minují trsnaté nebo oddenkaté traviny (Walter a Breckle 1986-1991).

Typy orgánů klonálního růstu uvedené v tabulce 5 a na obrázku 4 představují relativně homogenní skupiny s podobnou morfologií a funkcí. Počet rostlinných druhů středoevropské flóry náležejících k uvedeným typům je uveden v tabulce 6. Nejrozšířenějším typem orgánu klonálního růstu je epigeotropní oddenek, který má 17,4 % druhů vyšších rostlin, a hypogeotropní oddenek nalezený u 9,9 % druhů (podrobný popis orgánů klonálního růstu je v dodatku). Zbylé typy jsou zastoupeny vždy u méně než 6 % druhů. Z toho vyplývá, že druhy s oddenkem a stolony, na základě jejichž studia jsou zobecňovány závěry o funkci a významu klonality u rostlin, zastupují ve střední Evropě pouhou jednu třetinu klonálních druhů.

Poděkování: Za cenné připomínky k předcházející verzi rukopisu děkujeme T. Herbenovi. Výsledky prezentované v tomto sdělení byly částečně získány při práci na grantech 206/95/0503 GA ČR (L. K.) a A6005606 GA AV ČR (J. K. a L. K.).

## Literatura

- Allesio, M. L., Tieszen, L. L. 1975. - Amer. J. Bot. 62: 797.  
 Alpert, P. 1991. - Ecology 72: 69.  
 Alpert, P., Mooney, H. A. 1986. - Oecologia 70: 227.  
 Ashmun, J. V., Thomas, R. J., Pitelka, L. F. 1982. - Ann. Bot. 49: 403.  
 Bower, F. O. 1908. - The origin of the land flora. MacMillan, London.  
 Cain, M. L. 1994. - Ecology 75: 933.  
 Callaghan, T. V. 1984. - J. Ecol. 72: 529.  
 Callaghan, T. V., Carlsson, B. A., Jonsdóttir, I. S., Svensson, B. M., Jonasson, S. 1992. - Oikos 63: 341.  
 Callaghan, T. V., Headley, A. D., Svensson, B. M., Lixian, L., Lee, J. A., Lindley, D. K. 1986. - Proc. Roy. Soc. London, Ser. B 228: 195.  
 Caradus, J. R., Chapman, D. F. 1991. - New Zealand J. Agric. Res. 34: 239.  
 Caradus, J. R., Hay, M. J. M., Maclay, A. D., Thomas, V. J., Dunlop, J., Lambert, M. G., Hart, A. L., van der Bosch, J., Wewala, S. 1993. - New Phytol. 123: 175.  
 Carago, T., Kelly, C. K. 1991. - Ecology 72: 81.  
 Carlsson, B. A., Callaghan, T. V. 1990. - Oikos 58: 219.  
 Bloom, A. J., Chapin, F. S., Mooney, H. A. 1985. - Annu. Rev. Ecol. Syst. 16: 363.  
 Colvill, K. E., Marshall, C. 1981. - Ann. Appl. Biol. 99: 179.  
 Conchou, O., Fustec, E. 1988. - Plant Soil 112: 53.  
 de Klerk, G. - J. 1990. - Acta Bot. Neerl. 39: 129.  
 de Kroon, H., Knops, J. 1990. - Oikos 59: 39.  
 de Kroon, H., Hutchings, M. J. 1995. - J. Ecol. 83: 143.  
 de Kroon, H., Kalliola, R. 1995. - Oecologia 101: 124.

- de Kroon, H., van Groenendael, J. M. (eds.) 1997. - The Ecology and Evolution of Clonal Plants. SPB Academic Publishing, The Hague (v tisku).
- de Rooij-van der Goes, P. C. E. M., van der Putten, W. H., Peters, B. A. M. 1995. - *Can. J. Bot.* **73**: 1141.
- Dong, M. 1993. - *New Phytol.* **124**: 291.
- Dong, M., de Kroon, H. 1994. - *Oikos* **70**: 99.
- Ellenberg, H. 1979. - *Scripta Geobot.* **18**: 1.
- Ellstrand, N. C., Roose, M. J. 1987. - *Amer. J. Bot.* **74**: 123.
- Eriksson, O. 1993. - *Trends Ecol. Evol.* **8**: 313.
- Eriksson, O., Jerling, L. 1990. - In: van Groenendael, J., de Kroon, H. (eds.): Clonal Growth in Plants: Regulation and Function. S. 79. SPB Academic Publishing, The Hague.
- Evans, J. P. 1992. - *Oecologia* **89**: 265.
- Fonda, R. W., Bliss, L. C. 1966. - *Bull. Torr. Bot. Club* **93**: 268.
- Foster, A. S., Gifford, E. M. 1959. - *Comparative Morphology of Vascular Plants*. Freeman and Co., San Francisco.
- Fykse, H. 1974. - *Weed Res.* **14**: 305.
- Gifford, R. M., Evans, L. T. 1981. - *Annu. Rev. Plant Physiol.* **32**: 485.
- Ginzo, H. D., Lovell, P. H. 1973. - *Ann. Bot.* **37**: 765.
- Grant, V. 1971. - *Plant Speciation*. Columbia Univ. Press, New York.
- Hallé, F., Oldeman, R. A. A., Tomlinson, P. B. 1978. - *Tropical Trees and Forests*. Springer-Verlag, Berlin.
- Hara, T. 1994. - *Folia Geobot. Phytotax.* **29**: 181.
- Hara, T., Šrůtek, M. 1995. - *Ann. Bot.* **76**: 235.
- Harper, J. L. 1977. - *Population Biology of Plants*. Academic Press, London.
- Harvey, P. H., Pagel, M. 1991. - *The Evolutionary Method in Comparative Biology*. Oxford University Press, Oxford.
- Ho, L. C. 1988. - *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* **39**: 355.
- Hutchings, M. J., Bradbury, I. K. 1986. - *BioScience* **36**: 178.
- Hutchings, M. J., de Kroon, H. 1994. - *Adv. Ecol. Res.* **25**: 159.
- Huxley, J. S. 1912. - *The Individual in the Animal Kingdom*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Irmisch, T. 1850. - *Zur Morphologie der Monokotylyischen Knollen- und Zwiebelgewächse*. G. Reimer, Berlin.
- Jackson, J. B. C., Buss, L. W., Cook, R. E. (eds.) 1985. - *Population Biology and Evolution of Clonal Organisms*. Yale University Press, New Haven.
- Jeník, J. 1994. - *Folia Geobot. Phytotax.* **29**: 291.
- Jerling, L. 1988. - *Vegetatio* **74**: 171.
- Jónsdóttir, L. S., Callaghan, T. V. 1988. - *Oikos* **52**: 120.
- Klimeš, L. 1997. - *Preslia* (v tisku).
- Klimeš, L., Klimešová, J., Osbornová, J. 1993. - *Vegetatio* **109**: 153.
- Klimeš, L., Klimešová, J., Hendriks, R., van Groenendael, J. 1997. - In: de Kroon, H., van Groenendael, J. M. (eds.): The Ecology and Evolution of Clonal Plants. SPB Academic Publishing, The Hague (v tisku).
- Kondrashov, A. S. 1988. - *Nature* **336**: 435.
- Law, R., Cook, R. E. D., Marlove, R. J. 1983. - *Nord. J. Bot.* **3**: 559.
- Lovett Doust, L. 1987. - *J. Ecol.* **75**: 555.
- Manning, J. T., Dickson, D. P. E. 1986. - *Acta Biotheor.* **35**: 149.
- Marshall, C. 1990. - In: van Groenendael, J., de Kroon, H. (eds.): Clonal Growth in Plants: Regulation and Function. S. 23. SPB Academic Publishing, The Hague.
- Mashburn, S. J., Sharitz, R. R., Smith, M. H. 1978. - *Evolution* **32**: 681.
- Maynard Smith, J. 1978. - *The Evolution of Sex*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Mogie, M., Hutchings, M. J. 1990. - In: van Groenendael, J., de Kroon, H. (eds.): Clonal Growth in Plants: Regulation and Function. S. 3. SPB Acad. Publishing, The Hague.
- Niklas, K. J., O'Rourke, T. 1982. - *Amer. J. Bot.* **69**: 1367.
- Noble, J. C., Marshall, C. 1983. - *J. Ecol.* **71**: 865.
- Oborny, B. 1991. - *Abstracta Botanica* **15**: 67.
- Oborny, B., Podani, J. (eds.) 1996. - *The Role of Clonality in Plant Communities*. Opulus Press, Uppsala.
- Page, C. N. 1979. - In: Dryer, A. F. (ed.): *The Experimental Biology of Ferns*. S. 9. Academic Press, London.
- Pitelka, L., Ashmun, J. W. 1985. - In: Jackson, J. B. C., Buss, L. W., Cook, R. E. (eds.): *Population Biology and Evolution of Clonal Organisms*. S. 399. Yale University Press, New Haven.
- Porter, J. R. 1983. - *New Phytol.* **94**: 183.
- Prach, K., Pyšek, P. 1994. - *Folia Geobot. Phytotax.* **29**: 307.
- Price, A. C., Hutchings, M. J. 1992. - *Oikos* **63**: 376.
- Purvis, A., Rambaut, A. 1995. - *Computer Appl. Biosci.* **11**: 247.
- Rauh, W. 1937. - *Nova Acta Leopoldina* **24**: 396.
- Richards, A. J. 1990. - *Plants Breeding Systems*. 2nd. ed. Unwin Hyman, London, 1990.
- Room, P. M., Maillette, L., Hanan, J. S. 1994. - *Adv. Ecol. Res.* **25**: 105.
- Sackville Hamilton, N. R., Schmid, B., Harper, J. L. 1987. - *Proc. Roy. Soc. Lond.* **232**: 35.
- Salisbury, E. J. 1942. - *The Reproductive Capacity of Plants*. Bell, London.
- Schmid, J., Bazaz, F. A. 1992. - *Oikos* **65**: 13.
- Sculthorpe, C. D. 1985. - *The Biology of Aquatic Vascular Plants*. Koeltz Scientific Books, Koenigstein.
- Serebrjakov, I. G., Serebrjakova, T. I. 1965. - *Bjull. MOIP, Ser. Biol.* **70**: 67.
- Silander, J. A. 1985. - In: Jackson, J. B. C., Buss, L. W., Cook, R. E. (eds.): *Population Biology and Evolution of Clonal Organisms*. S. 107. Yale Univ. Press, New Haven.
- Slade, A. J., Hutchings, M. J. 1987a. - *J. Ecol.* **75**: 95.
- Slade, A. J., Hutchings, M. J. 1987b. - *J. Ecol.* **75**: 639.
- Soukupová, L., Marshall, C., Hara, T., Herben, T. (eds.) 1994. - *Plant Clonality: Biology and Diversity*. Opulus Press, Uppsala.
- Stuefer, J. F., During, H. J., de Kroon, H. 1994. - *J. Ecol.* **82**: 511.
- Stuefer, J. F., de Kroon, H., During, H. J. 1996. - *Functional Ecol.* **18**: 328.
- Stuefer, J. F., Hutchings, M. J. 1994. - *Oecologia* **100**: 302.
- Sutherland, W. J., Stillman, R. A. 1988. - *Oikos* **52**: 239.
- Sutherland, W. J., Stillman, R. A. 1990. - In: van Groenendael, J., De Kroon, H. (eds.): *Clonal Growth in Plants: Regulation and Function*. S. 113. SPB Academic Publishing, The Hague.
- Tiffney, B. H., Niklas, K. J. 1985. - In: Jackson, J. B. C., Buss, L. W., Cook, R. E. (eds.): *Population Biology and Evolution of Clonal Organisms*. S. 35. Yale University Press, New Haven.
- Troll, W. 1937. - *Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. I. Vegetationsorgane, Teil 1. Gebr. Borntraeger, Berlin.*
- Tuomi, J., Vuorisalo, T. 1989. - *Trends Ecol. Evolut.* **4**: 209.
- van Groenendael, J., de Kroon, H. (eds.) 1990a. - *Clonal Growth in Plants: Regulation and Function*. SPB Academic Publishing, The Hague.
- van Groenendael, J. M., de Kroon, H. 1990b. - In: van Groenendael, J., de Kroon, H. (eds.): *Clonal Growth in Plants: Regulation and Function*. S. 177. SPB Academic Publishing, The Hague.
- van Groenendael, J., Klimeš, L., Klimešová, J., Hendriks, R. 1996. - *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. B* **351**: 1331.
- Velenovský, J. 1907. - *Vergleichende Morphologie der Pflanzen. II. Teil*. Fr. Rávnáč Verlag, Praha.
- Waller, D. M., Steingraeber, D. A. 1985. - In: Jackson, J. B. C., Buss, L. W., Cook, R. E. (eds.): *Population Biology and Evolution of Clonal Organisms*. S. 225. Yale University Press, New Haven.
- Walter, H., Breckle, S. -W. 1986-1991. - *Ecology of the Earth. Vols. 1-4*. Gustav Fischer Verlag, Jena.
- Watson, M. A. 1984. - *Amer. Nat.* **123**: 411.
- Watson, M. A. 1986. - *Trends Ecol. Evol.* **1**: 119.
- Watson, M. A. 1990. - In: van Groenendael, J., De Kroon, H. (eds.): *Clonal Growth in Plants: Regulation and Function*. S. 43. SPB Academic Publishing, The Hague.
- Watson, M. A., Casper, B. B. 1984. - *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **15**: 233.
- Welker, J. M., Briske, D. D. 1992. - *Oikos* **63**: 357.
- White, J. 1979. - *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **10**: 109.
- Widén, B., Cronberg, N., Widén, M. 1993. - *Folia Geobot. Phytotax.* **29**: 245.
- Widén, M., Klimeš, L., Widén, B. 1996. - In: Widén, M. *Clonal Structure and Reproductive Biology in the Gynodioecious Herb Glechoma hederacea L. Lamiaceae*. PhD Theses, University Lund.
- Widén, B., Widén, M. 1990. - *Oecologia* **83**: 191.
- Wikberg, S. 1995. - *Oikos* **72**: 293.
- Williams, C. G. 1975. - *Sex and Evolution*. Princeton University Press, Princeton.
- Williams, E. D. 1971. - *Weed Res.* **11**: 159.
- Wookey, P. A., Welker, J. M., Parsons, A. N., Press, M. C., Callaghan, T. V., Lee, J. A. 1994. - *Oikos* **70**: 131.
- Wyatt, R., Hellwig, R. L. 1979. - *Syst. Bot.* **4**: 103-114.

J. Klimešová and L. Klimeš (Institute of Botany, Academy of Sciences of the Czech Republic)  
**Clonal plants: phylogeny, morphology and ecology**

Clonal plants play a significant role in the flora and vegetation of the temperate zone. About 67 % of vascular plants are clonal in Central Europe. Clonal plants comprise nearly 100 % of biomass and individuals in some plant communities. They are more tolerant to low temperatures, deficiency in soil nutrients, and shading than nonclonal plants. Occasionally, most clonal plants reproduce sexually so that genetic variability in their populations need not be lower than in the nonclonals. Clonality is an ancestral character in monocots whereas in dicots it is a derived character which originated several times in individual phylogenetic lineages. Clonality is associated with unipolar growth and often with missing secondary thickening. The 2760 species of central European flora can be classified into 21 categories of clonal growth, based on morphology and functions of clonality. Clonal plants are integrated structures within which the transport of resources is possible. Due to this they may be efficient and successful in heterogeneous environments where foraging and division of labor between individual parts of a clone may enhance their success.

#### Terminologický slovník

- adventivní kořeny** (*adventive roots*): kořeny rostoucí na nadzemních částech rostliny, na podzemních stoncích nebo na starých kořenech. Zakládají se z povrchových tkání orgánu (mají exogenní původ);
- adventivní pupeny** (*adventive buds*): pupeny, které vyrůstají bez spojení s apikálním meristémem z již diferencovaných tkání. Adventivní pupeny se mohou zakládat na stonku, kořenech a listech rostlin poměrně hluboko v pletivu (endogenní původ) nebo v epidermis (exogenní původ). Mohou vznikat rovněž po poranění na řízci, kdy jsou založeny v kalusovém pletivu, které se tvoří na ráně;
- agamospermie** (*agamospermy*): produkce semen bez oplodnění;
- apomixie** (*apomixis*): nepohlavní rozmnožování (někdy je definována v užším smyslu, tak, že odovídá agamospermii);
- geneta** (*genet*): zahrnuje všechny ramety pocházející z jedné zygoty; za předpokladu, že nedošlo k somatické mutaci je geneticky homogenní;
- integrováná fyziologická jednotka** (*integrated physiological unit* - IPU): část klonu, která je fyziologicky integrována (v rámci ní probíhá transport zdrojů);
- modul** (*module*): opakující se stavební jednotka rostlinného těla vytvářející modulární strukturu rostlinného těla;
- oddenek** (*rhizome*): stonk rostoucí pod povrchem půdy;
- primární kořen** (*primary root*): kořen vyrůstající z kořenového pólu embrya;
- primární stonk** (*primary stem*): stonk vyrůstající ze stonkového pólu embrya;
- rameta** (*ramet*): jednotka, vzniklá vegetativní multiplikací; je potenciálně fyziologicky samostatná
- stolon** (*stolone*): nadzemní plagiotropní stonk;
- vegetativní multiplikace** (*vegetative multiplication*): druh nepohlavního rozmnožování, které se uskutečňuje vegetativním růstem a následným rozpadem mateřské rostliny na více dceřiných rostlin.

#### Dodatek:

Popis 21 typů klonálního růstu cévnatých rostlin ve střední Evropě. Oddenek je definován jako stonk rostoucí pod zemí.

1. Typ *Trifolium pratense*. Hlavní (kúlový) kořen primárního kořenového systému nemá adventivní kořeny, ani adventivní pupeny. Stárnoucí hlavní kořen odumírá a rozkládá se od středu, čímž nakonec dochází k fragmentaci. Staré genety se tak rozpadají na ramety, z nichž se každá skládá z části hlavního kořene a nadzemního výhonu. Vegetativní šíření je velmi omezeno. Hlavní kořen slouží jako zásobní orgán a k cévnímu spojení mezi nadzemními výhony. Zásobní pupeny jsou na vytrvalé bázi nadzemních výhonů (kaudek) [další příklady: *Artemisia campestris*, *Cichorium intybus*, *Dorycnium herbaceum*].

2. Typ *Alliaria petiolata*. Hlavní kořen primárního kořenového systému má adventivní pupeny. Tento typ se od předchozího liší pouze přítomností těchto pupenů. Adventivní pupeny se zakládají buď na hypokotylu nebo na hlavního kořenu, popř. na obou těchto orgánech. Adventivní pupeny se mohou rozvíjet již na mladých rostlinách, ale k fragmentaci dochází až u starých rostlin, stejně jako u předchozího typu [další příklady: *Aristolochia clematitis*, *Linaria alpina*, *Viola pumila*].

3. Typ *Rumex acetosella*. Boční kořeny primárního kořenového systému nebo adventivní kořeny s adventivními pupeny. Kořeny s adventivními pupeny slouží jako zásobní orgán a ke spojení mezi rametami. Laterální a adventivní kořeny během několika málo let odumírají, čímž dochází k fragmentaci mateřské rostliny. Laterální šíření pomocí pupenů na kořenech je často velmi efektivní [další příklady: *Ajuga genevensis*, *Convolvulus arvensis*, *Epilobium angustifolium*].

4. Typ *Ranunculus ficaria*. Kořenové hlízy. Hlízy jsou krátkověké. Slouží jako zásobní a regenerační orgány. Mateřská rostlina odumírá na podzim, s výjimkou kořenové hlízy, která nese jediný pupen. Ten se probouzí na jaře. V létě staré hlízy odumírají a tvoří se nové. Vegetativní šíření je zpravidla velmi omezené. Počet ramet vzniklých za život jedné genety je většinou nízký [další příklady: *Dactylorhiza fuchsii*, *Orchis morio*, *Trausteinera globosa*].

5. Typ *Lycopodium annotinum*. Dlouhověké nadzemní plazivé stonky. U některých druhů se květy rozvíjejí na ortotropních větvích, které se později ohýbají k zemi a stávají se plagiotropními. Fragmentace začíná po několika letech tím, že odumírá bazální část plazivého stonku. Nody na plagiotropním stonku nesou listy, internodia jsou většinou dlouhá, větvení je monopodiální nebo sympodiální. Stonk zajišťuje cévní spojení mezi staršími a mladšími částmi rostliny. Vegetativní šíření může být rychlé [další příklady: *Oxyccoccus microcarpus*, *Salix reticulata*, *Veronica fruticulosa*].

6. - 8. Dlouhověké podzemní stonky zakládané nad zemí (= epigeotropní oddenky podle Serebrjakov a Serebrjakova 1965). Distální část stonku je překryta půdou nebo opadem, někdy je zatahována pod zem kontraktivními kořeny. Nody nesou zelené listy, internodia jsou krátká. Oddenky slouží jako zásobní orgán a orgán nesoucí obnovovací pupeny a kořeny. Vegetativní šíření je většinou pomalé (do několika cm za rok). Oddenek začíná od báze odumírat zpravidla po více než 10 letech. Větvení je monopodiální nebo sympodiální. Fragmentace začíná odumíráním primárního kořene a nejstarší částí oddenku.

(6) Trsnaté traviny: typ *Festuca ovina* [další příklady: *Agrostis alpina*, *Carex montana*, *Deschampsia cespitosa*].

(7) stonk kratší než 10 cm: typ *Rumex obtusifolius* [další příklady: *Armeria alpina*, *Calamagrostis arundinacea*, *Sanicula europaea*].

(8) délka stonku alespoň 10 cm: typ *Rumex alpinus* [další příklady: *Asarum europaeum*, *Geum rivale*, *Filipendula ulmaria*].

9. - 10. Dlouhověké plagiotropní stonky rostoucí pod povrchem půdy a zakládané po zemi (= hypogeotropní oddenky podle Serebrjakov a Serebrjakova 1965). Stonk obvykle roste

horizontálně v hloubce, která je typická pro daný druh. Po určité době se stonk stává ortotropním a vytváří nadzemní výhony. Plagiotropní část stonku nese listové šupiny a kořeny, které v malém počtu vyrůstají z nodů. Internodia jsou dlouhá, větvení obvykle sympodiální. Oddenky se dožívají většinou 2 až 9 let. Vegetativní šíření může být rychlé, až několik metrů za rok. Odumírání vedoucí k fragmentaci začíná od nejstarší části oddenku.

(9) Celková délka stonku je menší než 10 cm: typ *Dactylis glomerata* [další příklady: *Anthoxanthum odoratum*, *Carex atrata*, *Juncus trifidus*].

(10) Celková délka stonku je alespoň 10 cm: typ *Aegopodium podagraria* [další příklady: *Achillea pannonica*, *Calamagrostis epigejos*, *Galium boreale*].

11. Typ *Fragaria vesca*. Krátkověké plagiotropní nadzemní stonky specializované na šíření. Zajišťují dočasné spojení mezi mateřskou a dceřinou rostlinou. Toto spojení je zachováno po jednu sezónu. Stonk může nést kořeny a listy, slouží jako zásobní orgán a orgán nesoucí obnovovací pupeny. Růst je monopodiální nebo sympodiální. Fragmentace je způsobena odumíráním plagiotropního stonku. Dceřiní ramety mohou být víceleté [další příklady: *Ajuga reptans*, *Geum reptans*, *Potentilla anserina*].

12. Typ *Caltha palustris*. Krátkověké podzemní plagiotropní stonky zakládáné nad povrchem půdy. Vlastnosti jsou podobné jako u typů č. 6 - 8, s výjimkou délky trvání spojení [další příklady: *Bellis perennis*, *Ranunculus acris*, *Viola biflora*].

13. Typ *Asperula odorata*. Krátkověké podzemní plagiotropní stonky zakládáné pod povrchem půdy. Vlastnosti jsou podobné jako u typů č. 9 - 10, s výjimkou délky trvání spojení [další příklady: *Dentaria enneaphyllos*, *Mentha longifolia*, *Stachys sylvatica*].

14. Typ *Calystegia sepium*. Jednoleté podzemní hlízy na distální části plagiotropního nadzemního stonku. Hlízy slouží jako zásobní orgán. Jsou na nich zásobní pupeny. Na podzim plagiotropní nadzemní stonk proniká pod povrchní půdy a transformuje se v hlízu. Jedno nebo více internodií ztloustnou a ukládají se v nich zásobní látky. Plagiotropní stonk zajišťuje spojení s mateřskou rostlinou. Stonk může nést zelené listy a kořeny. Po sformování hlízy spojení s mateřskou rostlinou odumírá. Tento typ zajišťuje rychlé vegetativní šíření, značnou mobilitu a často pouze přechodný výskyt na jednotlivých mikrolokalitách [další příklady: *Calystegia silvatica*, *Rubus caesius*, *Rubus fruticosus* agg.].

15. Typ *Lycopus europaeus*. Jednoleté podzemní hlízy na distální části plagiotropního podzemního stonku. Hlízy slouží jako zásobní orgány. Nesou zásobní pupeny, které zajišťují jarní růst. Podzemní plagiotropní stonk nese kořeny a listové šupiny. Na apikálním konci podzemního stonku se tvoří jedna hlíza nebo se vytváří několik hlíz podél tohoto oddenku. Podzemní plagiotropní stonk zajišťuje cévní spojení s mateřskou rostlinou. [další příklady: *Adoxa moschatellina*, *Helianthus tuberosus*, *Trientalis europaea*].

16. Typ *Corydalis solida*. Mateřská hlíza a dceřiná hlíza jsou pod půdním povrchem, jsou jednoleté a k sobě přisedlé. Růst je sympodiální. Hlízy slouží jako zásobní orgány a nesou zásobní pupeny. Vegetativní šíření je nepatrné, produkce více než jedné dceřiné hlízy v průběhu jedné sezóny je vzácná [další příklady: *Aconitum callibotryon*, *Gladiolus imbricatus*, *Ranunculus bulbosus*].

17. Typ *Corydalis cava*. Vyrvalá podzemní stonková hlíza. Její senescence může vést k fragmentaci rostliny. Dceřiní hlízy produkované nejsou. Mateřská hlíza roste monopodiálně a sekundárně tloustne. Proces odumírání začíná v centrální části hlízy. Hlíza slouží jako zásobní orgán a nese zásobní pupeny. Vegetativní šíření je zanedbatelné [další příklady: *Allium angulosum*, *Cyclamen persicum*, *Eranthis hyemalis*].

18. - 20. *Cibule* - zkrácená bazální část stonku s jednou nebo několika ztlustlými zásobními šupinami nebo bazálními částmi listů. Cibule roste zpravidla sympodiálně.

(18) Dceřiná cibule vzniká uvnitř mateřské cibule; obě cibule mají stejnou velikost: typ *Galanthus nivalis* [další příklady: *Leucojum vernum*, *Ornithogalum nutans*, *Scilla virens*].

(19) Dceřiná cibule vzniká uvnitř mateřské cibule; dceřiná cibule je mnohem menší než mateřská cibule: typ *Ornithogalum gussonei* [další příklady: *Allium flavum*, *Gagea bohemica*, *Muscari comosa*].

(20) Dceřiná cibule vzniká na distální části podzemního stonku: typ *Tulipa sylvestris* [další příklady: *Butomus umbellatus*, *Lloydia serotina*, *Potamogeton filiformis*].

21. Typ *Dentaria bulbifera*. Heterogenní skupina, zahrnující druhy s adventivními a axilárními pupeny, dormantními apikálními vrcholy, turiony, druhy šířící se pomocí fragmentů rostlin a „pučící rostliny“. Všechny tyto části rostlin se mohou oddělit od mateřské rostliny a vyrůst v rostlinu dceřinou. Fyzické spojení s mateřskou rostlinou je často přerušeno ještě před tím, než doroste dceřiná rostlina. Rostlinný fragment, na němž dceřiná rostlina roste, má své vlastní zásobní látky (u axilárních pupenů a turionů) nebo je schopen asimilovat (úločky mateřské rostliny) [příklady: adventivní pupeny na listech: *Cardamine pratensis*, *Drosera rotundifolia*; axilární pupeny na stonku: *Saxifraga bulbifera*, *Lilium bulbiferum*; axilární pupeny v květenství (= pseudoviviparie): *Poa alpina*, *Polygonum viviparum*; dormantní vrcholy a turiony: *Aldrovanda vesiculosa*, *Ceratophyllum demersum*; fragmenty rostliny: *Elodea canadensis*, *Myriophyllum spicatum*; a „pučící“ rostliny: *Azolla caroliniana*, *Lemma gibba*].