

# zprávy

České botanické společnosti

Materiály 20

## Podzemní orgány rostlin

### Below-ground organs of plants

J. Klimešová, M. Šmilauerová & J. Jakrlová [eds]



Praha 2005



## CLO-PLA: databáze architektury klonálního růstu rostlin střední Evropy

### CLO-PLA: a database of clonal growth architecture of Central-European plants

Jitka Klimesová & Leoš Klimeš

*Botanický ústav AV ČR, Úsek ekologie rostlin, Dukelská 135, 379 82 Třeboň;  
e-mail: klimesova@butbn.cas.cz*

#### Abstract

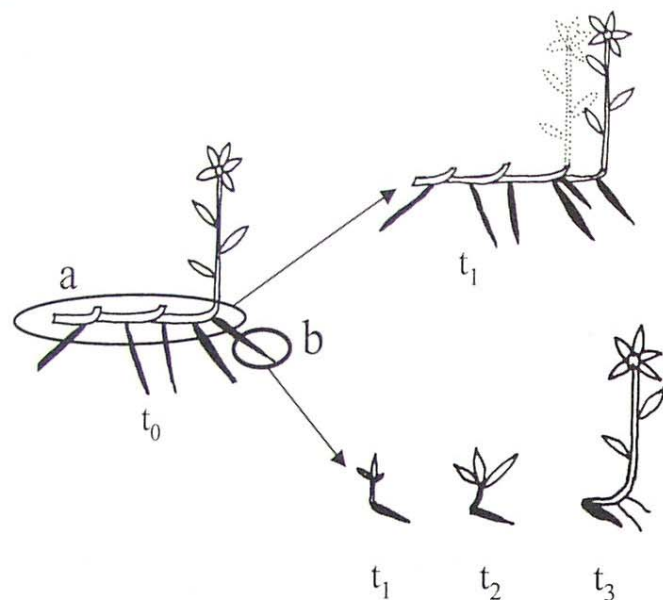
The database CLO-PLA includes data on architecture of clonal growth of Central-European plants. It focuses on morphological traits important for vegetative regeneration, clonal growth and persistency. The database is fully referenced. The data stored in the database can be used for example in studies dealing with succession of vegetation after a disturbance, evaluation of the invasive potential of clonally growing plants and risk assessment in endangered species.

Nomenklatura: Kubát et al. (2002)

#### Úvod

Studium vegetativního růstu rostlin bylo významným směrem terénně zaměřené biologie rostlin po dlouhé období, minimálně v letech 1850–1940 (např. Irmisch 1850, Juraczka 1857, Reichardt 1857, Wydler 1859, Wittrock 1884, Beijerinck 1887, Velenovský 1904–1907, Hess 1909, Warming 1909, Arber 1920, 1934, Rauh 1937a, 1937b, 1939, Möbius 1940). V této době bylo nashromážděno velké množství dat, dospělo se k poznání základních principů a v rámci jednotlivých škol se také ustálila terminologie. Toto období bylo završeno dílem W. Trolla „Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen“ (Troll 1937–1942) a první biologickou flórou „Lebensgeschichte der Pflanzen Mitteleuropas“ (Kirchner et al. 1908–1942), ve které tvoří popis vegetativního růstu – architektury rostliny, podstatnou část textu. V později vydávaných biologických a ekologických flórách je více pozornosti věnováno jiným vlastnostem rostlin, vegetativnímu růstu je často věnován minimální prostor. Zájem většiny morfologů se postupně soustředil na jiné problémy, jako jsou ultrastruktura a vývojová morfologie. V západní Evropě a v Severní Americe v současné době neexistuje pracoviště, které by ve výzkumu architektury rostlin pokračovalo (Kaplan 2001). Jedinou výjimkou je skupina kolem Prof. E. Jägera na Universitě v Halle (Německo),



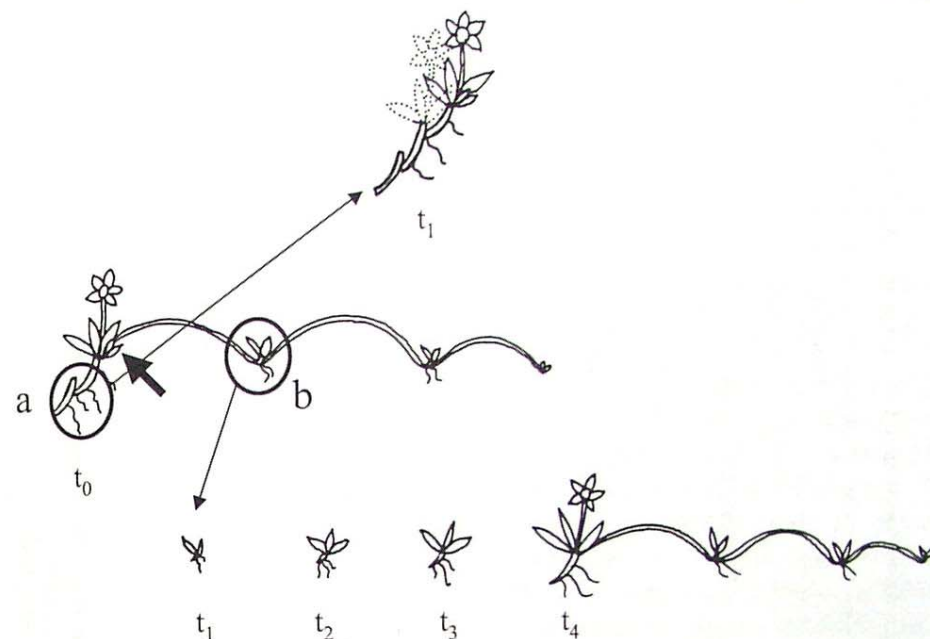


Obr. 1. – Schéma růstu *Geranium sanguineum*, druhu vytvářejícího nezbytný a regenerativní orgán klonálního růstu (CGO). Nezbytným typem CGO je hypogeogenní oddenek (a), regenerativním typem klonálního růstu je odnožování z poraněných kořenů (b). Hypogeogenní oddenek je tvořen vytrvalými bázemi nahrazujících se prýtů (a). Tyto báze vznikly podzemním horizontálním růstem prýtu a nesou pouze špičkovité listy. Nadzemní části prýtu nemají přízemní růžici listů a jsou jednoleté (květou v čase  $t_0$  i  $t_1$ ; tečkovaně je znázorněn loňský prýt). Odnož vyrostlá na kořenovém fragmentu se podobá v nadzemní části semenáčku. Prýty se sice nahrazují každý rok a tvoří hypogeogenní oddenek s krátkými přírůstky, ale trvá několik roků ( $t_1$ ,  $t_2$ ,  $t_3$ ), než rostlina zesílí natolik, že začne kvést.

Fig. 1. – Growth of *Geranium sanguineum*, a species with necessary and regenerative clonal growth organs (CGO). The hypogeogenous rhizome is a necessary CGO (a), adventitious sprouting from injured roots functions as a regenerative CGO (b). The hypogeogenous rhizome is formed by perennial bases of sympodially growing shoots (a). The bases are parts of shoots growing horizontally below the soil surface and bearing scale leaves. Above-ground parts of the shoots are non-rosette and annual, flowering every year ( $t_0$  and  $t_1$ ; the dotted shoot was formed last spring and died last autumn). Size of sprouts originated on root fragments are similar to those of seedlings. The shoots are replaced by sympodially growing new ones every year, producing hypogeogenous rhizomes with short increments. It takes several years ( $t_1$ ,  $t_2$ ,  $t_3$ ) before the new shoots flower for the first time.

kteřá je tradičně orientovaná na růstové formy rostlin a jejich areografii (Meusel 1970, Jäger 2000). Přes dlouholetou tradici morfologické typologie rostlin mírného pásu moderní shrnutí architektury rostlin existuje jen pro tropické dřeviny (Hallé et al. 1978).

Kontinuita zkoumání vegetativního růstu a architektury rostlin mírného pásu byla udržena jen v bývalém Sovětském svazu. I když navazovat na velká díla německé literatury bylo v padesátých letech dvacátého století z ideologických důvodů nežádoucí, byla tato problematika dále rozvíjena Serebrjakovem a dalšími badateli v oblasti architektury rostlin a životních forem (Serebrjakov 1952, 1964, Tatarenko & Kondo 2003),



Obr. 2. – Schéma růstu *Fragaria viridis*, druhu vytvářejícího nezbytný a aditivní orgán klonálního růstu (CGO). Nezbytným CGO je epigeogenní oddenek, aditivním CGO je nadzemní horizontální kořenující stonek (stolon, šlahoun). Epigeogenní oddenek je tvořen vytrvalými bázemi nahrazujících se prýtů. Tyto báze rostou při povrchu substrátu, mají zkrácená internodia a jsou postupně kořeny zatahovány do země. Z nodů nejmladší části prýtu vyrůstají listy přízemní rozety. V prvním roce ( $t_0$ ) roste prýt jako rozeta listů (šipka); druhým rokem ( $t_1$ ) se jeho vrcholový meristém mění v květenství. Ve stejném roce se rozvíjí v paždí horního listu mateřské rozety listová rozeta dceřiného prýtu, který pokvete v následujícím roce. Generace prýtů se překrývají a rostlina kvete každým rokem ( $t_0$ ,  $t_1$ ; tečkovaně je znázorněn loňský prýt). Nadzemní kořenující stonek (b) je tvořen několika generacemi dceřiných rozet, které vyrůstají během jedné sezóny a mají první internodium vždy protažené a další internodia již zkrácená. Takto vzniklé dceřiné rostliny se osamostatňují během zimy. Rostou několik roků ( $t_1$ ,  $t_2$ ,  $t_3$ ) jako rozetový prýt a vlastní stolony produkují v 2. až 4. roce svého života. Poprvé kvetou většinou až 5. rokem.

Fig. 2. – Growth of *Fragaria viridis*, a species with necessary and additive clonal growth organs (CGO). The epigeogenous rhizome is a necessary CGO and above-ground horizontal rooting stem (stolon) is an additive CGO. The epigeogenous rhizome is formed by perennial stem bases of sympodially growing shoots (a). The bases are parts of shoots growing horizontally above the soil surface and bearing scale leaves. Above-ground parts of the shoots are rosette and annual, flowering every year ( $t_0$  and  $t_1$ ; the dotted shoot was formed last spring and died last autumn). The above-ground rooting stem consists of several generations of offspring shoots which arose during one season. Their first internodium is always long and is followed by several short internodes. The ring spacer between offspring rosettes splits in winter. Offspring plants grow several years ( $t_1$ ,  $t_2$ ,  $t_3$ ) as rosette shoots and produce their first stolons between the second and fourth year. The offsprings flower usually in the fifth year of their life.



Tab. 1. – Vlastnosti architektury rostlin v databázi CLO-PLA a jejich ekologické funkce. CGO – orgán klonálního růstu, klonální fragment – všechny fyzicky propojené části klonální rostliny.

Tab. 1. – Architectural traits of the plants in the CLO-PLA database and their ecological functions. CGO – clonal growth organ, klonální fragment – physically interconnected ramets.

| Vlastnosti klonálního fragmentu                                                            | Kategorie                                                 | Ekologická funkce           |
|--------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------|-----------------------------|
| vytváření hlavního kořene                                                                  | ano / ne                                                  | persistence                 |
| převládající způsob rozmnožování                                                           | generativní / vegetativní / generativní i vegetativní     | klonalita                   |
| rostlina má zásobní orgán, který neslouží ke klonálnímu růstu                              | ano / ne                                                  | persistence                 |
| vertikální distribuce pupenů >10 / 10 až 0 / 0 až -10 / <-10 cm nad nebo pod povrchem půdy |                                                           | vegetativní regenerace      |
| – typ banky pupenů v jednotlivých vrstvách                                                 | sezónní / vytrvalá / potenciální                          |                             |
| – počet pupenů v jednotlivých vrstvách                                                     | 0 / 1–10 / >10                                            |                             |
| Vlastnosti jednotlivých CGO                                                                |                                                           |                             |
| úloha CGO v životě rostliny                                                                | nezbytná / adiitivní / regenerativní                      | vegetativní regenerace      |
| cyklicita prýtu                                                                            | 1 / 2 / >2 roky                                           | klonální růst               |
| perzistence spojení                                                                        | 1 / 2 / >2 roky                                           | persistence                 |
| počet dečtiných ramet vytvořených za rok na jednu mateřskou rametu                         | <1 / 1 / 2 až 10 / >10                                    | persistence a klonální růst |
| laterální šíření                                                                           | 0.01 / 0.01 až 0.25 / 0.25 m / transportovatelná diaspora | klonální růst               |
| typ větvení                                                                                | monopodiální / sympodiální / dichotomické                 | klonální růst               |

Tachtadžjanem v oblasti evoluční systematiky rostlin (Tachtadžjan 1964) a Rabotnovem v populační ekologii rostlin (Rabotnov 1950, 1969). Hlavní díla těchto badatelů jsou respektována i na západě a obohatila např. Harperovu populační biologii (White 1985). Díky Rabotnovovi, jím založené Biologické flóry Moskevské oblasti a tradici zkoumání cenopopulací, najdeme v rusky psané literatuře velké množství údajů o vegetativním růstu a architektuře rostlin (Rabotnov 1974–2000, Se-rebrjakova 1971, atd).

Roztroušenost dat o architektuře rostlin v německy a rusky psané literatuře a absence syntézy, kontinuity výzkumu a otázek, které by se týkaly v současné době aktuálních témat ekologie a evoluční biologie, způsobily, že úloha architektury rostlin v životě rostlinných populací a společenstev je podhodnocena nebo zcela přehlížena. Přispěly k tomu také následující skutečnosti: architekturu rostlin je nutno studovat především na podzemních orgánech; morfologická diverzita rostlin je velká, a proto je složitá i příslušná terminologie (často se liší mezi výzkumnými školami) a určitě také to, že ekologie rostlin je v posledních desetiletích krok za ekologií živočichů, odkud můžeme inspiraci pro zkoumání klonálního růstu nebo vegetativní regenerace po narušení očekávat jen v omezené míře. Právě tato typicky botanická problematika dala v poslední době podnět pro studium architektury rostlin a jejích funkčních vlastností (Huber 1995, 1996, Klimeš et al. 1997, Klimešová & Klimeš 1997, 2003, Sammul et al. 2003, Tamm et al. 2001, Martinková et al. 2005).

Které ekologické problémy můžeme řešit pomocí dat o architektuře rostlin? Příkladem může být predikce vývoje vegetace po narušení (vegetativní regenerace), odhad invazního potenciálu vegetativně se šířících rostlin (klonální růst) nebo hodnocení rizika vymření vzácných druhů (persistence). Důležitou úlohu sehrává znalost architektury rostlin při studiu interakcí rostlin ve společenstvu a změn genetické diverzity. I když poptávka po datech popisujících vlastnosti rostlin spojené s jejich schopností regenerovat, šířit se, či persistovat, je velká (Weiher et al. 1999, Poschlod et al. 2000), není

|                                                                 |                                                                                               |                       |
|-----------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------|
| odnožování (pouze u trav)                                       | intravaginální / extravaginální                                                               | klonální růst         |
| poloha adventivních kořenů na horizontálním stonku              | podél horizontálního stonku / na nejstarších částech / na nejmladších částech / na bázi prýtu | klonální růst         |
| umístění listů na prýtu                                         | rozeta / polorozeta / bez rozety                                                              | konkurenční schopnost |
| relativní velikost dečtiné ramety                               | stejná jako mateřská / výrazně menší                                                          | konkurenční schopnost |
| ontogenetické stádium rostliny v době zahájení klonálního růstu | prerепroduktivní / reprodukční / postreprodukční                                              | klonální růst         |



úplně jasné, které charakteristiky jsou nejdůležitější. Proto je v současnosti věnováno značné úsilí studiu korelací mezi snadno zjistitelnými vlastnostmi rostlin (easy traits) a ekologickými funkcemi, které jsou většinou samy o sobě obtížně zjistitelné pro větší soubor druhů (hard traits). V tomto příspěvku bychom chtěli představit novou verzi databáze CLO-PLA, ve které shromažďujeme data o architektuře klonálního růstu rostlin střední Evropy, nastínit principy popisu architektury klonálního růstu použité v databázi a nalézt morfologické vlastnosti rostlin použitelné k predikci ekologických funkcí rostlin, především jejich klonálního růstu, vegetativní regeneraci a persistenci.

## 1. Principy popisu architektury klonálního růstu rostlin

Definice makromorfologických vlastností rostlin je v databázi CLO-PLA založena na skutečnosti, že základní stavební jednotkou rostlinného těla je prýt (výhon), který je produktem apikálního meristému. Této definici prýtu odpovídá termín „modul“, používaný v práci Hallé et al. (1978) pro stromy. Vzhledem k tomu, že databáze CLO-PLA je zaměřena na klonální růst rostlin a ten se uplatňuje v zásadě při povrchu substrátu, neobsahuje údaje o růstu prýtů tvořících korunu stromu či bočních větví nadzemních stonků bylin, ale jen o takových prýtech, které mohou sloužit ke klonálnímu růstu a dát vznik novým dceřiným rostlinám.

Každý prýt začíná svůj život jako pupen. Je-li tímto pupenem stonkový pól embrya – plumula, jde o prýt primární neboli hlavní; je-li tímto pupenem axilární (úžlabní) pupen, jedná se o větve primárního prýtu – axilární prýty; je-li tímto pupenem adventivní pupen (pupen mimo úžlabí listů na stoncích, pupen na kořenech či listech), jedná se o prýt adventivní. Primární prýt má kořen, který vyrůstá z opačného pólu embrya a nazývá se kořen primární neboli hlavní. Axilární a adventivní prýty mohou nést adventivní kořeny a adventivní prýty mohou z kořenů (ať hlavního nebo adventivních) také vyrůst (viz Klimešová 2001: obr. 5, Groff & Kaplan 1988).

Prýt je tvořen stonkem, nesoucím v nodech listy a úžlabní pupeny. Jeho růst je buď nekonečný, s vegetativním vrcholovým meristémem, nebo ukončený, kvetoucí nebo nekvetoucí. Některé rostliny jsou tvořeny po celý život jen primárním prýtem (některé palmy, jednoletky a dvouletky), ale většina rostlin je tvořena mnoha prýty. Prýty jsou charakterizovány polohou pupene, ze kterého vyrůstají, délkou života do vykvetení, vytrváváním částí prýtu, lokalizací zásobních a obnovovacích pupenů, směrem růstu, počtem a délkou internodií, uložením zásobních látek, přeměnou listů, lokalizací adventivních kořenů, atd. Těmito charakteristikami se mohou lišit i prýty jedné rostliny. Např. primární prýt rostliny se od ostatních prýtů liší tím, že mu trvá delší dobu než vykvete nebo že nekvete vůbec. Dále může rostlina produkovat různé typy axilárních prýtů nebo axilární i adventivní prýty (obr. 1). Tyto systémy prýtů potom v databázi popisujeme samostatně jako orgány klonálního růstu (CGO – clonal growth organ). Pokud má jedna rostlina několik CGO, pak obvykle nejsou stejně časté a stejně důležité v jejím životě. Proto rozlišujeme, následující Wittrocka (Wittrock 1884), nezbytné, aditivní a regenerativní CGO (obr. 1 a 2). Nezbytné

CGO se vyznačují tím, že jsou nepostradatelné pro normální vývoj rostliny, generativní reprodukci nebo pro přezimování. Aditivní CGO se nevyskytují u všech jedinců populace a ve všech populacích druhu, a nejsou nezbytné pro generativní reprodukci a přezimování druhu. Regenerativní CGO se vytvářejí pouze po poranění rostliny, protože některé druhy mohou teprve po narušení celistvosti svého těla tvořit adventivní pupeny na kořenech nebo adventivní kořeny na stoncích, a díky tomu regenerují, či rostou klonálně (obr. 1, 2).

## 2. Morfologické vlastnosti a ekologická funkce rostlin

V poslední době přibývá pokusů využít poznatky funkční ekologie pro predikce a interpretace vegetačních změn probíhajících po narušení, fragmentaci ekosystémů, způsobených invazemi a klimatickými změnami. Hledání univerzálně použitelných vlastností rostlin, které jsou snadno zjistitelné a současně odrážejí schopnost druhů vypořádat se s danými změnami, vedlo k vymezení tzv. ekologických funkcí rostliny. Generativní vlastnosti rostlin (šíření semen na velkou vzdálenost, typ banky semen, váha semen a produkce semen) jsou zodpovědné za dispersi a uchycení rostliny, zatímco vegetativní vlastnosti rostlin spoluurčují perzistenci druhu. Mezi nejčastěji studované ekologické funkce rostliny patří: persistence druhu (vytrvávání), jeho konkurenční schopnosti, vegetativní šíření, vegetativní regenerace a morfologická přizpůsobení ke stresovým podmínkám (Weiher et al. 1999, Poschlod et al. 2000, 2003, Knevel et al. 2003). Databáze CLO-PLA zahrnuje morfologické vlastnosti rostlin, které určují čtyři z nich: perzistenci, konkurenční schopnost, vegetativní šíření a vegetativní regeneraci (tab. 1).

### 2.1. Vlastnosti související s vegetativní regenerací rostlin

Skutečnost, že velkoplošná disturbance vede k velkým a náhlým změnám ve složení vegetace, svědčí o tom, že jednotlivé druhy se liší v toleranci k tomuto faktoru. Zjistit regenerační schopnost mnoha druhů je pro daný typ disturbance poměrně pracné (viz Kociánová 2005). Jsou proto hledány jiné, snadno zjistitelné vlastnosti rostlin, podle kterých lze schopnost vegetativní regenerace předpovědět (McIntyre et al. 1995, 1999, Lavorel et al. 1997, 1999). Ty však často neposkytují uspokojivé výsledky (Vesk et al. 2004), pravděpodobně proto, že zvolené vlastnosti rostlin nejsou v přímé souvislosti se schopností rostliny vegetativně regenerovat po narušení. Jako morfologické vlastnosti, které mohou mít funkční vztah k odpovědi na narušení bylinné vegetace, jsou nejčastěji používány: umístění dormantních pupenů (definované jako Raunkiaerovy životní formy, Raunkiaer 1934) a rozložení listové podél vertikální osy rostliny. Dormantní pupeny, které slouží k obnově asimilujících částí rostliny po nepříznivém (chladném nebo suchém) období, však nejsou jedinými dormantními pupeny na rostlině, ze kterých může docházet k vegetativní regeneraci. Do banky pupenů patří všechny pupeny na rostlině, které mohou být využity k odnožování po poranění, tedy i pupeny na sezónních orgánech, např. na nadzemních stoncích bylin, které jsou lokalizovány vzhledem k povrchu substrátu výše než přezimující pupeny. Součástí banky pupenů jsou i pupeny uložené vzhledem k povrchu substrátu níže



Tab. 2. – Typy banky pupenů.  
Tab. 2. – Types of the bud bank.

| banka pupenů            | počet pupenů | sezónní kolísání | šířitelnost pupenů | dormance                             | příklady orgánů klonálního růstu nesoucích banku pupenů                                                                                                                                                                                                                         |
|-------------------------|--------------|------------------|--------------------|--------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| vytrvalá (perennial)    | mnoho        | ne               | ne                 | korelační inhibice                   | vytrvalé stonkové báze ( <i>Trifolium pratense</i> ) oddenky ( <i>Elytrigia repens</i> , <i>Petasites hybridus</i> )                                                                                                                                                            |
| sezónní (seasonal)      | málo         | ano              | ne, ano            | korelační inhibice, vnitřní dormance | stonkové hlízy ( <i>Stachys palustris</i> ) kořenové hlízy ( <i>Ficaria verna</i> ) cibule ( <i>Allium vineale</i> ) pacibulky ( <i>Dentaria bulbifera</i> )                                                                                                                    |
| potenciální (potential) | –            | –                | ne                 | korelační inhibice                   | kořeny s regenerativním adventivním odnožováním ( <i>Barbarea vulgaris</i> , <i>Oenothera biennis</i> , <i>Anagallis arvensis</i> , <i>Potentilla anserina</i> ), kořeny s pravidelným adventivním odnožováním ( <i>Convolvulus arvensis</i> , <i>Epilobium angustifolium</i> ) |

než jsou přezimující pupeny a adventivní pupeny, které se zakládají na rostlině až po poranění (Klímešová 2001). Při výběru vlastností pro databázi CLO-PLA jsme vycházeli z toho, že disturbance (definovaná jako ztráta biomasy) je charakterizovaná dvěma vlastnostmi, a to silou (jak velká část biomasy je ztracena) a načasováním (kdy k ní dojde). Vlastností banky pupenů, která odráží sílu disturbance, je vertikální distribuce pupenů a schopnost rostliny regenerovat z fragmentů svého těla. Vlastností, která se vztahuje k načasování disturbance, je sezónní kolísání v počtu pupenů.

V databázi CLO-PLA najdeme údaje o počtu dormantních pupenů podél vertikální osy rostliny a o tom, zda jsou pupeny na vertikální ose rostliny přítomny jen část sezóny (sezónní banka pupenů), celý rok (vytrvalá banka pupenů) nebo se tvoří až po narušení (potenciální banka pupenů; tab. 2).

## 2.2. Vlastnosti související s vegetativním šířením rostlin

Vegetativní šíření je realizováno pomocí klonálního růstu, podílí se na persistenci rostliny (García & Zamora 2003) a může být také jediným způsobem rozmnožování daného druhu (Eckert 2002). Za klonální růst považujeme takový růst, který vede k produkci potenciálně samostatných dceřinných rostlin. Databáze CLO-PLA zahrnuje 1) rozlišení jednotlivých typů klonálního růstu u jedné rostliny, 2) důležitost jednotlivých typů klonálního růstu pro život rostliny (nezbytné, aditivní a regenerativní, viz kapitola 1), 3) počet dceřinných prýtlů vytvořených za sezónu jedním mateřským prýtem, 4) rychlost bočního šíření klonu, 5) dobu, po kterou vytrvává spojení mezi mateřskou a dceřinou rostlinou. Tento soubor vlastností umožňuje detailnější pohled na potenciál vegetativního šíření rostliny (tab. 1).

## 2.3. Vlastnosti související s persistencí rostliny

Význam dlouhověkosti rostlin pro dynamiku vegetace nebo pro záchranu ohrožených druhů zdůrazňují mnozí autoři (např. Poschlod et al. 2000, García & Zamora 2003); délka života je však u bylin obtížně zjistitelná vlastnost. Dokonce ani pro mnohé krátkověké druhy nemáme spolehlivé informace o jejich délce života (Kočvarová 2005, Pergl et al. 2005). V databázi je proto tato vlastnost, stejně jako věk první generativní reprodukce a vytrvávání hlavního kořene, uvedena, i když se nejedná o vlastnost architektury klonálního růstu rostliny. Snadno zjistitelnou vlastností architektury klonálního růstu rostliny, která souvisí s vytrváváním rostliny, je délka života prýtlů a vytrvávání spojení mezi dceřinými rostlinami. Tyto vlastnosti mají význam pro persistenci ve společenstvu a byly testovány například při studiu mobility druhů v druhově bohaté louce (Tamm et al. 2001, Sammul et al. 2003).

## 2.4. Vlastnosti související s konkurenční schopností rostlin

V pracích mapujících funkční vlastnosti rostlin využitelné pro předpověď chování druhů je umístění listů na prýtlů používáno jako vlastnost charakterizující kompetiční schopnost rostliny (Poschlod et al. 2000, 2003) nebo jako vlastnost charakterizující přizpůsobení rostliny na narušení (např. pastvou, McIntyre et al. 1999). Tento zdánlivý rozpor je dán skutečností, že rostlina svou nadzemní architekturou řeší dilema mezi lokalizací listů, což může vést ke konkurenčnímu zvýhodnění, a mezi ochranou listů před opakovanou disturbance, jako je pastva. Navíc rozložení listů na stonku koreluje s výskytem axilárních meristémů – tedy se zásobními pupeny, které mohou být využity k regeneraci jedince. Dilema mezi investicí do vlastností zajišťujících schopnost konkurence a ukrytím zásobních pupenů řeší některé druhy tím, že vytvářejí dlouhé řapíky nebo listové pochvy, takže jejich listové čepele jsou umístěny vysoko nad zemí (*Rumex alpinus*, *Petasites hybridus*, *Molinia caerulea*) a pupeny zůstávají ukryty u země. Z tohoto důvodu považujeme vertikální distribuci zásobních pupenů za vlastnost odrážející přizpůsobení k narušení. Rozložení listů podél stonku považujeme spíše za vlastnost indikující konkurenční schopnost rostliny.

Další vlastností obsaženou v databázi CLO-PLA a vyjadřující konkurenční schopnost rostliny je relativní velikost vegetativně vzniklých rostlin vůči mateřskému jedinci. Odráží skutečnost, že některé aditivní typy klonálního růstu vedou k produkci potomstva, které není velikostně srovnatelné s mateřskou rostlinou, a připomíná spíše semenáček (např. pacibulky u *Dentaria bulbifera*; Gustafsson et al. 2002). Uchycení takových vegetativních dceřinných rostlin může záviset na speciálních podmínkách, podobně jako uchycení semenáčku (Grubb 1977).

## Poděkování

Práce vznikla díky podpoře grantu 206/01/1039 Grantové agentury České republiky a výzkumnému záměru BÚ AV ČR AV0Z6005908.

## Literatura

Arber A. (1920): Water plants. A study of aquatic angiosperms. – Cambridge University Press, 436 p.



- Arber A. (1934): The Graminae. A study of cereal, bamboo, and grass. – Cambridge University Press, 480 p.
- Beijerinck M. W. (1887): Wurzelknospen und Nebenwurzeln. – Verh. Koninkl. Nederl. Akad. Wet. 25/3: 1–150.
- Eckert C. G. (2002): The loss of sex in clonal plants. – *Evol. Ecol.* 15: 501–520.
- García D. & Zamora R. (2003): Persistence, multiple demographic strategies and conservation in long lived Mediterranean plants. – *J. Veg. Sci.* 14: 921–926.
- Groff P. A. & Kaplan D. R. (1988): The relation of root systems to shoot systems in vascular plants. – *Bot. Rev.* 54: 387–422.
- Grubb P. J. (1977): The maintenance of species richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. – *Biol. Rev.* 52: 107–145.
- Gustafsson C., Ehrlén J. & Eriksson O. (2002): Recruitment in *Dentaria bulbifera*; the roles of dispersal, habitat quality and mollusc herbivory. – *J. Veg. Sci.* 13: 719–724.
- Hallé F., Oldeman R. A. A. & Tomlinson P. B. (1978): Tropical trees and forests. An architectural analysis. – Springer-Verlag, Berlin etc., 441 p.
- Hess E. (1909): Über die Wuchsformen der alpinen Geröllpflanzen. – Arbeit aus dem Botanischen Museum des eidg. Polytechnikum Zürich, Druck von C. Heinrich, Dresden, 170 p.
- Huber H. (1995): Growth form and plasticity of the hybrid *Potentilla anglica* and its two parent species. – *Abstr. Bot.* 19: 61–73.
- Huber H. (1996): Plasticity of internodes and petioles in prostrate and erect *Potentilla* species. – *Funct. Ecol.* 10: 401–409.
- Irmisch T. (1850): Zur Morphologie der monokotylichen Knollen- und Zwiebelgewächse. – G. Reimer Verlag, Berlin, 286 p.
- Jäger E. J. (2000): A database on biological traits of the German flora – state of the art and need of investigation of the vegetative structures. – *Z. Ökologie u. Naturschutz* 9: 53–59.
- Juratzka J. (1857): Ein Beitrag zur näheren Kenntniss der in Nieder-Oesterreich vorkommenden Hieracium-Arten aus der Gruppe: *Pilosella* Fries. – *Verh. Zool.-Bot. Ver. Wien* 7: 531–540.
- Kaplan D. R. (2001): The science of plant morphology: definition, history, and role in modern biology. – *Amer. J. Bot.* 88: 1711–1741.
- Kirchner O., Loew E. & Schröter C. [eds] (1908–1942): Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas, Bd 1–4. – Eugen Ulmer Verlag, Stuttgart.
- Klimeš L., Klimešová J., Hendriks R. & van Groenendaal J. (1997): Clonal plant architecture: a comparative analysis of form and function. – In: de Kroon H. & van Groenendaal J. [eds], *The ecology and evolution of clonal plants*, p. 1–29, Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands.
- Klimešová J. (2001): Adventivní odnožování – přehlížená vlastnost kořenů rostlin. – *Zpr. Čes. Bot. Společ.* 36, Mater. 18: 63–72.
- Klimešová J. & Klimeš L. (1997): Klonální rostliny: fylogeneze, ekologie a morfologie. – *Biol. Listy* 62: 241–263.
- Klimešová J. & Klimeš L. (2003): Resprouting of herbs in disturbed habitats: is it adequately described by the Bellingham-Sparrow's model? – *Oikos* 103: 225–229.
- Knevel I. C., Bekker R. M., Bakker J. P. & Kleyer M. (2003): Life-history traits of the Northwest European flora: The LEDA database. – *J. Veg. Sci.* 14: 611–614.
- Kociánová A. (2005): Banka pupenů na kořenových fragmentech. – *Zpr. Čes. Bot. Společ.* 40, Mater. 20: 113–120.
- Kočvarová M. (2005): Význam adventivních pupenů na kořenech pro životní cyklus rukve bahenní (*Rorippa palustris*). – *Zpr. Čes. Bot. Společ.* 40, Mater. 20: 103–111.

- Kubát K., Hrouda L., Chrtěk J. jun., Kaplan Z., Kirschner J. & Štěpánek J. [eds] (2002): Klíč ke květeně České republiky. – Academia, Praha.
- Lavelle S., Rochette C. & Lebreton J.-D. (1999): Functional groups for response to disturbance in Mediterranean old fields. – *Oikos* 84: 480–498.
- Lavelle S., McIntyre S., Landsberg L. & Forbes T. D. A. (1997): Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. – *Trends Ecol. Evol.* 12: 474–478.
- Martínková J., Sosnová M., Kociánová A. & Klimešová J. (2005): Jak poranění ovlivňuje produkci semen u krátkověkých druhů schopných odnožovat z kořenů. – *Zpr. Čes. Bot. Společ.* 40, Mater. 20: 87–101.
- McIntyre S., Lavelle S., Landsberg J. & Forbes T. D. A. (1999): Disturbance response in vegetation – towards a global perspective on functional traits. – *J. Veg. Sci.* 10: 621–630.
- McIntyre S., Lavelle S. & Tremont R. M. (1995): Plant life-history attributes: their relationship to disturbance response in herbaceous vegetation. – *J. Ecol.* 83: 31–44.
- Meusel H. (1970): Wuchsformenreihen mediterran-mitteuropäischer Angiospermen-Taxa. – *Feddes Rept.* 81: 41–59.
- Möbius M. (1940): Die vegetative Vermehrung der Pflanzen. – Gustav Fischer Verlag, Jena, 82 p.
- Pergl J., Perglová I. & Pyšek P. (2005): Věková struktura populací *Heracleum mantegazzianum* zjišťovaná pomocí herbochronologie. – *Zpr. Čes. Bot. Společ.* 40, Mater. 20: 121–126.
- Poschlod P., Kleyer M. & Tackenberg O. (2000): Databases on life history traits as a tool for risk assessment in plant species. – *Z. Ökologie u. Naturschutz* 9: 3–18.
- Poschlod P., Kleyer M., Jackel A.-K., Dennemann A. & Tackenberg O. (2003): BIOPOP – a database of plant traits and Internet application for nature conservation. – *Folia Geobot.* 38: 263–271.
- Rabotnov T. A. (1950): Voprosy izučeniya sostava populacij dlja celej fitocenologii. – *Probl. Bot.* 1: 465–483.
- Rabotnov T. A. [ed.] (1974–2000): Bilogičeskaja flora Moskovskoj oblasti. – Izdatel'stvo Moskovskogo Universiteta, Moskva.
- Rabotnov T. A. (1969): On coenopopulations of perennial herbaceous plants in natural coenoses. – *Vegetatio* 19: 87–95.
- Rauh W. (1937a): Die Bildung von Hypocotyl- und Wurzelsprossen und ihre Bedeutung für die Wuchsformen der Pflanzen. – *Nova Acta Leop.* 4/24: 395–555.
- Rauh W. (1937b): Beiträge zur Morphologie und Biologie der Holzgewächse I. Entwicklungsgeschichte und Verzweigungsverhältnisse arktisch-alpiner Spaliersträucher. – *Nova Acta Leop.* 5/30: 289–348.
- Rauh W. (1939): Über polsterförmigen Wuchs. – *Nova Acta Leop.* 7/49: 267–508.
- Raunkiaer C. (1934): The life forms of plants and statistical plant geography. – Clarendon Press, Oxford.
- Reichardt H. W. (1857): Beiträge zur Kenntniss hypokotylicher Adventivknospen und Wurzelsprosse bei krautigen Dikotylen. – *Verh. Zool.-Bot. Ver. Wien* 7: 235–244.
- Sammul M., Kull K. & Tamm A. (2003): Clonal growth in species-rich grassland: Results of a 20-year fertilization experiment. – *Folia Geobot.* 38: 1–20.
- Serebrjakova T. I. (1971): Morfogenez pobegov i evolucija žiznennyh form zlakov. – Nauka, Moskva, 382 p.
- Serebrjakov I. G. (1952): Morfologia vegetativnyh organov vyššich rastenij. – Sovetskaja Nauka, Moskva, 390 p.
- Serebrjakov I. G. (1964): Žiznennye formy vyššich rastenij i ich izučeniye. – In: Lavrenko E. M. & Korchagin A. A. [eds], *Polevaja Geobotanika*, 3: 146–205, Nauka, Moskva.
- Tachtadžjan A. L. (1964): Osnovy evolucionnoj morfologii pokrytosemennych. – Nauka, Moskva.
- Tamm A., Kull K. & Sammul M. (2001): Classifying clonal growth forms based on vegetative mobility and ramet longevity: a whole community analysis. – *Evol. Ecol.* 15: 383–401.
- Tatarenko I. V. & Kondo K. (2003): Seasonal development of annual shoots in some terrestrial orchids from Russia and Japan. – *Plant Species Biol.* 18: 43–55.



- Troll W. (1937–42): Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. Band 1 – Vegetationsorgane. – Verlag von Gebrüder Borntraeger, Berlin-Zahlendorf. 2574 p.
- Velenovský J. (1904–1907): Vergleichende Morphologie der Pflanzen. – Fr. Řivnáč, Praha.
- Vesk P. A., Leishman M. R. & Westoby M. (2004): Simple traits do not predict grazing response in Australian dry shrublands and woodlands. – J. Appl. Ecol. 41: 22–31.
- Warming E. (1909): The structure and biology of Arctic flowering plants IV. Saxifragaceae. – Medd. Grönl. 36: 172–236.
- Weiher E., van der Werf A., Thompson K., Roderick M., Garnier E. & Eriksson O. (1999): Challenging Theophrastus: A common core list of plant traits for functional ecology. – J. Veg. Sci. 10: 609–620.
- White J. [ed.] (1985): The population structure of vegetation. – Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht.
- Wittrock V. B. (1884): Ueber Wurzelsprossen bei krautigarten Gewächsen, mit besonderer Rücksicht auf ihre verschiedene biologische Bedeutung. – Bot. Zbl. 17(8, 9): 227–232, 257–264.
- Wydler H. (1859): Kleinere Beiträge zur Kenntnis einheimischer Gewächse. – Flora 17: 257–268, 274–318, 321–332, 337–345, 353–383, 449–457, 554–560.