

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Botanika
Obor: Geobotanika



Bc. Tereza Anna Nováková

Strategie sdílení zdrojů u klonálních rostlin
Strategies of resource sharing in clonal plants

Diplomová práce

Školitel: Mgr. Jana Duchoslavová, PhD.

Praha 2025

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

Poděkování

Největší díky patří mé školitelce Janě Duchoslavové za nekonečnou trpělivost, rady, konzultace a mnoho času, který mi věnovala. Dále pak bych také ráda poděkovala své rodině a přátelům za podporu a pochopení, když tato práce vznikala.

V Praze dne 29.4.2025

Podpis:

Abstrakt

Klonální rostliny využívají fyziologickou integraci ke sdílení zdrojů mezi propojenými rametami, což jim umožňuje lépe reagovat na heterogenitu prostředí. Tato práce se zaměřila na experimentální testování růstové dynamiky a strategií sdílení zdrojů u dvou druhů – *Potentilla reptans* a *Fragaria viridis* – u nichž se předpokládalo, že vykazují rozdílné translokační strategie. Rostliny byly pěstovány v dvourametových systémech, přičemž u *F. viridis* byl navíc testován i trojrametový systém. Růst byl sledován samostatně v počáteční a pozdní fázi vývoje. U *Potentilla reptans* byla potvrzena strategie akropetální translokace, tedy směrové podpory dceřiných ramet. Naproti tomu *Fragaria viridis* v rámci dvourametového systému strategii vyrovnávání zdrojů neprokázala. Teprve při použití trojrametových systémů se objevily známky rovnoměrného vyrovnávání zdrojů (strategie equalisation). Výsledky podtrhují význam jak vícerametových fragmentů, tak sledování růstu v různých vývojových fázích pro pochopení mechanismů fyziologické integrace u klonálních rostlin.

Klíčová slova:

klonální rostliny, sdílení zdrojů, světlo, asimiláty

Abstract

Clonal plants utilize physiological integration to share resources among interconnected ramets, allowing them to better respond to environmental heterogeneity. This study focused on experimentally testing growth dynamics and resource allocation strategies in two species – *Potentilla reptans* and *Fragaria viridis* – which were hypothesized to exhibit contrasting translocation strategies. Plants were grown in two-ramet systems, and an additional three-ramet system was tested for *F. viridis*. Growth was monitored separately in early and late developmental stages. In *Potentilla reptans*, the acropetal translocation strategy – directional support of daughter ramets – was confirmed. In contrast, *Fragaria viridis* did not demonstrate any clear resource equalisation strategy within the two-ramet system. Signs of more balanced resource distribution (equalisation strategy) appeared only when the three-ramet systems were used. The results highlight the importance of both multi-ramet clonal fragments and growth monitoring across developmental stages for understanding the mechanisms of physiological integration in clonal plants.

Key words:

clonal plants, resource sharing, light, photosynthates

Obsah

Obsah	1
1. Úvod	3
1.1. Cíle práce	7
2. Metodika	9
2.1. Výběr rostlinných druhů pro experiment	9
2.1.1. Jahodník trávnice	9
2.1.2. Mochna plazivá	10
2.2. První experimentální část: dvourametový systém	10
2.2.1. Sběr a příprava rostlin	10
2.2.2. Design dvourametového experimentu	11
2.2.3. Měření rostlin v průběhu dvourametového experimentu	13
2.3. Druhá experimentální část: trojrametový systém	14
2.3.1. Sběr a příprava rostlin	14
2.3.2. Design experimentu	15
2.3.3. Měření	16
2.3.4. První pokus o experiment s trojicemi ramet	16
2.4. Statistická analýza a zpracování dat	17
2.4.1. Dvojice	17
2.4.2. Trojice	17
3. Výsledky	18
3.1. Dvourametový systém	18
3.1.1. Průběh růstu	18
3.1.2. Reakce na stín	24
3.2. Trojrametový systém <i>F. viridis</i>	27
3.2.1. Hlavní experiment – průběh růstu a výsledné biomasy	27
3.2.2. Hlavní experiment – reakce na zástin	31
3.2.3. První pokus o založení hlavního experimentu	33
4. Diskuse	34
4.1. Dvourametový systém	35
4.1.1. Průběh růstu a výsledná biomasa	35
4.1.2. Reakce na zástin	36
4.2. Trojrametový systém	37

4.2.1.	Fyziologická integrace a růstové strategie.....	37
4.2.2.	Reakce na zástin.....	37
4.2.3.	Mortalita	38
4.3.	Limity experimentů.....	39
5.	Závěr	40
6.	Literatura	42

1. Úvod

Rostliny, jakožto sesilní organismy, byly během evoluce nuceny vyvinout celou řadu adaptačních strategií, které jim umožňují vyrovnávat se s proměnlivostí a stresem prostředí. Jednou z těchto strategií je vegetativní neboli klonální rozmnožování. Klonální rostliny jsou schopny se rozmnožovat i za nepřítomnosti nebo přerušení sexuálního cyklu, a to pomocí růstu propojujících orgánů jako oddenků, stolonů nebo jiných vegetativních struktur (Klimeš et al., 1997). Tento způsob růstu je u rostlinných druhů poměrně rozšířený a jenom v rámci středoevropské flóry jej využívá přibližně 60 % cévnatých rostlin (Klimešová et al., 2017). Pro tuto práci je klíčový typ, kdy propojení mezi jednotlivými rametami zajišťuje modifikovaný stonek – stolon neboli šlahoun – nacházející se nad povrchem půdy, jak je tomu například u modelových druhů *Fragaria* (Latzel & Münzbergová, 2018; S. R. Roiloa & Retuerto, 2012; Y. Zhang et al., 2012) či *Potentilla* (Chen et al., 2015; J. F. Stuefer et al., 2002; Wang et al., 2013).

Ramety klonálních rostlin (pojmy viz rámeček) mohou zůstat po určitou dobu fyziologicky propojené. Toto spojení jim umožňuje sdílet především zdroje jako vodu, minerální látky, uhlík či dusík nebo i chemické informace (Jelínková et al., 2012; Marshall, 1990; S. Roiloa & Retuerto, 2007). Klonální růst je tedy spojen nejen se šířením v prostoru, ale i s možností vnitřního přerozdělení zdrojů, což může výrazně ovlivnit úspěšnost kolonizace nových stanovišť (Alpert & Mooney, 1986; F. Liu et al., 2016; Pitelka & Ashmun, 1985).

Fyziologický přesun látek mezi rametami – translokace – je důležitým mechanismem, který klonálním rostlinám poskytuje výhodu především v heterogenním prostředí (S. Roiloa & Retuerto, 2007; J. Stuefer et al., 1994). Toky vody, minerálních živin a asimilátů mohou směřovat jak

z mateřských ramet k dceřiným, tak i opačně, v závislosti na fázi vývoje, aktuálních

Geneta – soubor geneticky identických jedinců pocházejících z jedné zygoty.

Rameta – potenciálně nezávislá rostlinná jednotka s vlastními kořeny a prýtem, která může nebo nemusí zůstat propojená s jinými rametami.

Klonální fragment – propojený celek složený z několika ramet, mezi nimiž může docházet k transportu látek.

Akropetální směr – směr transportu látek k vrcholu orgánu nebo k mladším rametám v rámci klonálního fragmentu.

Bazipetální směr – směr transportu látek k bázi orgánu nebo ke starším rametám v rámci klonálního fragmentu.

fyziologických potřebách jednotlivých ramet či rozdílné dostupnosti zdrojů v prostředí (Duchoslavová & Jansa, 2024; Jónsdóttir & Callaghan, 1989; Marshall, 1990). Fyziologická integrace tak umožňuje optimalizovat celkové využití zdrojů na úrovni celého klonálního fragmentu, čímž zvyšuje adaptabilitu a kompetiční schopnosti rostlin (Hutchings & de Kroon, 1994; F. Liu et al., 2016).

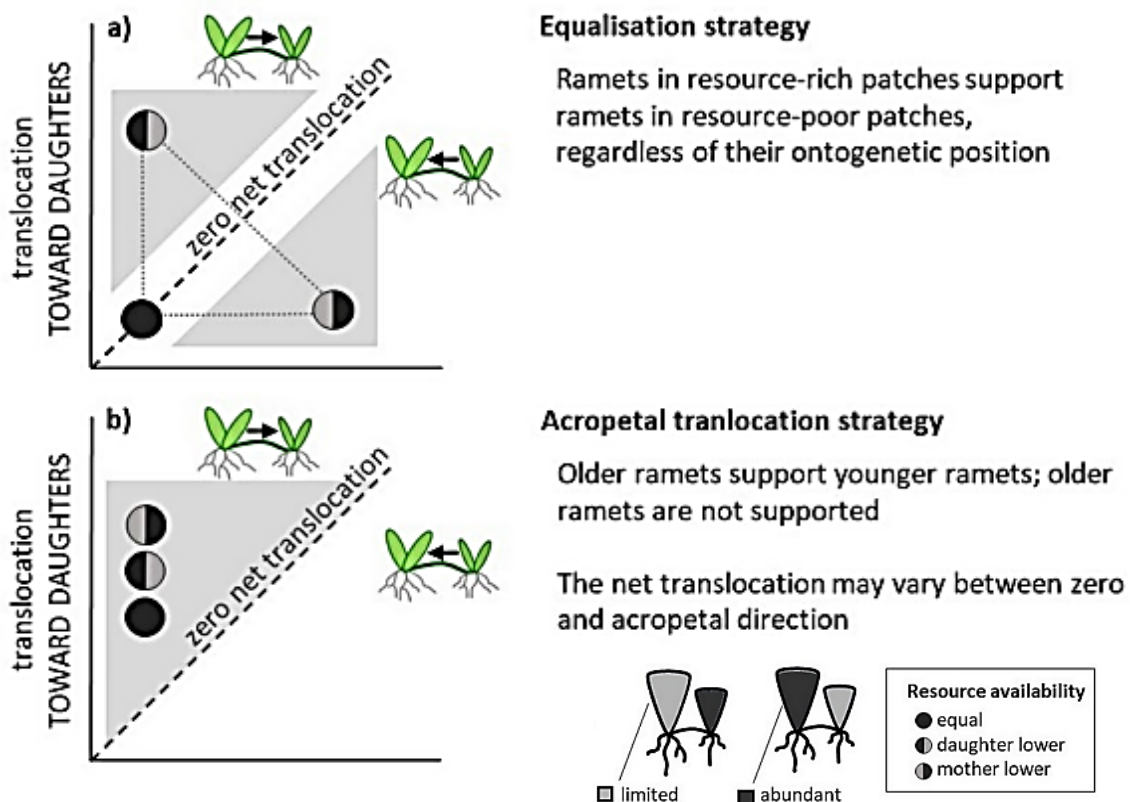
Translokace hraje klíčovou roli v různých fázích vývoje ramet. Na počátku růstu se u různých klonálních druhů rostliny šíří od mateřských ramet do prostoru pomocí růstu klonálních orgánů, na nichž se zakládají nové dceřiné ramety. V tomto raném období jsou mladé ramety často závislé na podpůrném přísunu vody, minerálních živin a asimilátů z mateřské části, což je klíčové pro jejich úspěšné uchycení na méně příznivých stanovištích a umožňuje jim rychlejší růst a lepší uchycení v kompetičním prostředí okolní vegetace (Alpert, 1990; Alpert & Mooney, 1986; Colvill & Marshall, 1981; Duchoslavová & Jansa, 2018, 2024; Pitelka & Ashmun, 1985). Výsledkem může být zvýšení kompetičních schopností a celkové biomasy genety (Hartnett & Bazzaz, 1983; F. Liu et al., 2016).

Význam translokace přetrvává i v pokročilejších vývojových stádiích, pokud zůstává propojení mezi rametami zachováno. Dceřiné a mateřské části mohou vzájemně reagovat na změny v dostupnosti zdrojů a přesměrovávat tok látek podle aktuálních potřeb, což je zvláště důležité během energeticky náročných fází, jako je kvetení či tvorba plodů, nebo za podmínek environmentálního stresu, například při zastínění nebo ztrátě listové plochy (Jónsdóttir & Callaghan, 1989; Vermeulen et al., 2009). V těchto situacích si ramety mohou předávat fotoasimiláty za účelem kompenzace snížené fotosyntetické kapacity některé části systému (Magda et al., 1988; J. Stuefer et al., 1994; Xu et al., 2010).

Nedávná práce s izotopy uhlíku a dusíku (Duchoslavová & Jansa, 2024) ukázala, že zatímco v rané fázi vývoje se sdílení zdrojů u zkoumaných klonálních druhů nelišilo, v pozdější fázi vývoje ramet se u nich při rozdílném stínění projeví dvě rozdílné strategie sdílení zdrojů – „Acropetal translocation“ a „Equalisation“ (Obrázek 1). Tyto strategie byly pozorovány u druhů *Agrostis stolonifera*, *Potentilla reptans* a *Fragaria viridis*. U *F. viridis* byla zaznamenána strategie obousměrného vyrovnávání podmínek mezi mateřskou a dceřinou rametou (Equalisation -> „vyvažování“), zatímco u *A. stolonifera* a *P. reptans* byla pozorována strategie přesunu zdrojů pouze ve směru z matky k dceři (Acropetal translocation -> „útěk“). Rozdílné projevy těchto strategií byly

zřejmé až v pokročilém stadiu vývoje, kdy měly dceřiné ramety vyvinutý samostatný kořenový systém.

Tyto strategie byly popsány pomocí značení izotopy uhlíku a dusíku (Duchoslavová & Jansa, 2018, 2024) avšak jejich důsledky pro vývoj jednotlivých ramet a rozložení biomasy nebyly dosud podrobněji zkoumány. Strategie sdílení zdrojů v rámci klonálních systémů představují rozdílné adaptace na stresové faktory prostředí. U některých druhů, jako je *Potentilla reptans*, se zdá, že výhodnější je směřovat zdroje k lépe situovaným rametám, čímž dochází k tzv. útěkové (acropetální) strategii (Duchoslavová & Jansa, 2024). Jiné druhy, jako *Fragaria viridis*, mohou naopak preferovat rovnoměrné rozdělení zdrojů, které vyrovnává rozdíly v podmínkách mezi propojenými rametami (equalisation). Výsledkem jsou různé růstové vzorce a rozdílná plasticita v reakci na světelné podmínky. Pro lepší pochopení těchto mechanismů je zapotřebí sledovat nejen jednorázové přerozdělení zdrojů, ale i to, jak se strategie projeví v čase prostřednictvím růstových a morfologických změn.



Obrázek 1: Schéma dvou strategií translokace látek v pozdějších fázích vývoje ramet (upraveno podle Duchoslavová 2024).

Navzdory pokroku v poznání mechanismů sdílení zdrojů mezi rametami klonálních rostlin zůstává nejasné, jak se konkrétní strategie jako *equalisation* (vyrovnávání) a *acropetal translocation* (akropetální směr přesunu) promítají do dynamiky růstu v čase. Ve své diplomové práci se proto zaměřím na růstovou dynamiku u dvou druhů, na kterých byly popsány rozdílné translokační strategie.

Studium translokačních procesů probíhá buď nepřímo, prostřednictvím biomasových nebo růstových experimentů, nebo přímo, pomocí značících látek jako například vzácných izotopů zájmových prvků. Využití radioaktivních či stabilních izotopů umožňuje detailní sledování pohybu konkrétních prvků a jejich distribuce v rámci rostliny, avšak pouze v daný časový moment (Colvill & Marshall, 1981; Price et al., 1992; Stueffer et al., 1996). Značnou nevýhodou je nutnost odebrání části rostliny, což poskytuje pouze část informace, nebo zabití značených jedinců kvůli získání úplných kvantitativních informací, což neumožňuje komplexní pohled na vliv translokace během růstu. Nepřímou metodou je tzv. cost-benefit analýza (Slade & Hutchings, 1987), která hodnotí celkový přínos propojení pro růst rostlin, a to pomocí srovnání fragmentů v homogenních a heterogenních podmínkách (J. Liu et al., 2006; Song et al., 2013) nebo klonálních fragmentů s přerušným a nepřerušným propojením (Ma et al., 2021; J. Stueffer et al., 1994) přestože tyto experimenty poskytují užitečný přehled o účinku propojení, nejsou schopny určit konkrétní složení a kvantitu translokovaných látek. Jen málo prací kombinuje oba přístupy (Alpert, 1999; S. Roiloa & Retuerto, 2007; Xu et al., 2010).

Experimentální práce nejčastěji zkoumají dvojice ramet, avšak v reálných podmínkách vytvářejí klonální rostliny mnohem složitější, vícerametové systémy. V nich mohou být simultánně přítomny různé směry toků a odlišné strategie alokace zdrojů, které závisejí na poloze ramet, jejich vývojové fázi a aktuálních environmentálních podmínkách (Duchoslavová & Jansa, 2018, 2024; J. Stueffer et al., 1994). Omezení na dvourametové modely tak ztěžuje extrapolaci výsledků na složitější reálné struktury. Nedávné studie tyto limity výslovně potvrzují. Například výzkum na druhu *Phyllostachys bissetii* ukázal, že rozsah translokace uhlíku a dusíku mezi stíněnými a nestíněnými rametami závisí nejen na aktuální poptávce po zdrojích, ale i na velikosti fragmentu a délce spojovacích orgánů. S rostoucí délkou těchto spojení efektivita translokace klesala, což naznačuje existenci trade-off mezi rozsahem fragmentu a udržitelností fyziologické integrace (Saitoh et al., 2006). Podobně

Glechoma longituba vykazuje v rámci větších fragmentů odlišné strategie sdílení podle dostupnosti živin a světla, přičemž „dárcovské“ ramety mohou růstově strádat, pokud výrazně podporují stresované části systému (L. Zhang et al., 2024). Tyto poznatky potvrzují, že studium vícerametových systémů je nezbytné pro realistické modelování dynamiky translokace v klonálních rostlinách, a proto se chci ve druhé části své práce zaměřit na translokaci ve vícerametovém systému.

1.1. Cíle práce

Cílem této diplomové práce je navázat na předchozí experimentální poznatky a 1) sledovat, jak se různé strategie sdílení zdrojů mezi rametami odrážejí ve skutečném průběhu růstu u dvou vybraných druhů s odlišnou strategií sdílení – *Potentilla reptans* a *Fragaria viridis*, 2) sledovat projevy translokace na růst ramet u trojrametového systému *Fragaria viridis*.

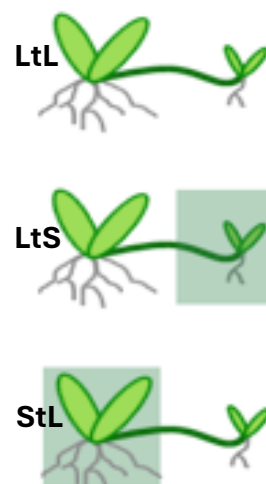
Na rozdíl od předchozí studie využívající značení izotopy (Duchoslavová & Jansa, 2024) se tato práce soustředí na sledování morfologických parametrů a nadzemních přírůstků v čase, a to při různých světelných podmínkách simulujících přirozenou heterogenitu prostředí.

Hlavními cíli této práce je:

1) Experimentálně vyhodnotit růstovou dynamiku dvojic ramet u dvou druhů s odlišnými strategiemi sdílení zdrojů (*Potentilla reptans* – akropetální strategie, *Fragaria viridis* – vyrovnávací strategie) ve třech modelových světelných režimech (Obrázek 2) a porovnat výsledky s očekávanými na základě zmíněné studie se značenými izotopy.

Očekávání:

A) U obou druhů očekávám stejné chování v první fázi růstu: zastíněné mateřské ramety budou přirůstat méně než nezastíněné a dcery v heterogenních podmínkách budou přirůstat méně kvůli snížené translokaci (StL) nebo dostupnosti světla (LtS). V pozdní fázi růstu očekávám B)



Obrázek 2: Ošetření použité během dvourametového experimentu. Horní část (LtL) slouží jako kontrola

podobné chování druhů v homogenních podmínkách, ale C) rozdílné chování v heterogenních podmínkách:

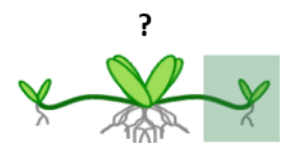
Potentilla

- Zastíněná matka s dcerou rostoucí na světle bude mít menší přírůstky kvůli limitaci světlem, a dceřiná stejné nebo větší než dvojice v homogenních podmínkách, díky pokračující translokaci od matky.
- Matka rostoucí na světle s dcerou ve stínu bude mít stejné přírůstky jako v homogenních podmínkách, naopak dcera bude mít z variant ošetření nejmenší přírůstky v pozdní fázi kvůli limitaci světlem a snížení translokace v této fázi.

Fragaria

- Zastíněná matka rostoucí s dcerou na světle budou mít obě menší přírůstky než dvojice v kontrolních podmínkách.
- Matka rostoucí na světle s dcerou ve stínu bude mít menší přírůstky než v kontrolních podmínkách, dcera bude mít srovnatelné přírůstky jako v kontrolním ošetření díky podpoře matky.

2) U druhu *Fragaria viridis* experimentálně ověřit projevy vyrovnávací (equalisation) strategie v počáteční a pozdní fázi růstu při uspořádání trojic ramet (mateřská rostlina a dvě dceřiné v odlišných světelných podmínkách s použitím přerušného spojení ramet pro kontrolu), a to zejména z hlediska schopnosti mateřské rostliny přerozdělovat zdroje podle světelné dostupnosti a případného směrového upřednostnění jedné z dcer, včetně analýzy dopadu na jejich biomasu (Obrázek 3).



Obrázek 3: Schéma trojice ramet

Očekávání:

V počáteční fázi bude značný rozdíl mezi spojenými a rozpojenými dcerami kvůli absenci počáteční podpory. Sestry se zachovalým spojením v odlišných podmínkách budou mít podobnou velikost, díky translokaci zdrojů od matky. Rozdíl mezi rozpojenými sestrami bude patrný.

V pozdní fázi neočekáváme efekt spojení pro dceřiné ramety na světle. Pro dcery pod zástínem ale ano. Přírůstky nově rozpojených sester se začnou odlišovat stejným směrem jako u dcer rozpojených od začátku, ty budou celkově nejmenší a rozdíl mezi nimi bude stále patrný.

2. Metodika

2.1. Výběr rostlinných druhů pro experiment

Jahodník trávnice (*Fragaria viridis*) a mochna plazivá (*Potentilla reptans*) jsou vytrvalé byliny z čeledi růžovitých (*Rosaceae*) běžně se vyskytující ve střední Evropě, které se kromě pohlavního rozmnožování šíří také vegetativně pomocí nadzemních šlahounů (stolonů). Právě schopnost klonálního šíření a snadná manipulace s jednotlivými rametami byly hlavními důvody pro jejich výběr do experimentu. Přestože mají tyto druhy podobný způsob vegetativního šíření, jejich ekologické nároky a strategie využívání prostředí se liší. *F. viridis* preferuje spíše sušší a otevřená stanoviště, zatímco *P. reptans* se častěji vyskytuje na vlhčích půdách, zejména na disturbovaných místech (Slavík et al., 1995). Oba druhy však díky tvorbě šlahounů dokáží efektivně kolonizovat okolní prostor a reagovat na heterogenitu prostředí, což z nich činí vhodný modelový materiál pro sledování strategií sdílení zdrojů v rámci klonálního fragmentu (Huber & Stuefer, 1997; J. Stuefer et al., 1994).

2.1.1. Jahodník trávnice

Fragaria viridis, česky jahodník trávnice, je vytrvalá bylina, která se vyskytuje na suchých loukách, pastvinách, světlínách a okrajích lesů. Dorůstá výšky 5–20 cm a má trojčetné listy s vejčitými lístky a pilovitými okraji. Kvete od května do června drobnými bílými květy, plody jsou kulaté, červené až narůžovělé, chutí podobné lesním jahodám, ale s výraznou kyselostí. Rostlina preferuje lehké, dobře propustné půdy a slunná stanoviště, často na mírně kyselých až neutrálních půdách. Rozmnožuje se vegetativně pomocí výběžků (stolonů), což jí umožňuje snadné šíření na vhodných stanovištích (Slavík et al., 1995).

2.1.2. Mochna plazivá

Potentilla reptans, česky mochna plazivá, je vytrvalá bylina, která se běžně vyskytuje na loukách, pastvinách, okrajích cest a v příkopech. Dorůstá výšky 10–30 cm a vyznačuje se plazivými až metr dlouhými lodyhami, které na uzlech zakořeňují. Listy jsou dlaniťe pětičetné s pilovitými okraji. Kvete od června do října jasně žlutými pětičetnými květy. Rostlina preferuje vlhčí, hlinité nebo písčité půdy a často osidluje narušené plochy. Díky zakořeňování na uzlech se snadno vegetativně množí a rychle rozšiřuje na vhodných stanovištích (Slavík et al., 1995).

2.2. První experimentální část: dvourametový systém

2.2.1. Sběr a příprava rostlin

V průběhu letních měsíců roku 2021 byl proveden sběr živých rostlin obou zkoumaných druhů. Jedinci s kořenovým systémem byli vykopáni rýčem nebo lopatkou v alespoň pětimetrových rozestupech, aby se zvýšila pravděpodobnost výběru odlišných genotypů (avšak bez genetického ověření). Po odebrání byly rostliny vloženy do plastových sáčků, což zajistilo udržení vlhkosti a minimalizovalo stres během přepravy. Jahodník trávnice byl sbírán v průběhu června 2021 v okolí obce Třetí (okres Příbram; 49°39'20.88" N, 14°13'18.12" E), a to v počtu 40 dospělých mateřských rostlin. V této fázi vegetační sezóny jahodníky plodí, což umožňuje jejich spolehlivou determinaci podle přitisklých kališních lístků k souplodí nažek (Obrázek 4), a tím rozlišení od jiných příbuzných druhů.



Obrázek 4:
Determinační znak
jahodníku – šipky
ukazují přitisknutí
kališních lístků k jahodě

V případě mochny plazivé je identifikace dospělých jedinců méně problematická, a proto byly sbírány až v pozdější fázi vegetační sezóny – začátkem září 2021. Z rozsáhlé populace v okolí obce Sudoměř (okres Strakonice; 49°14'31.56" N, 14°3'50.4" E) bylo odebráno rovněž 40 mateřských rostlin.

Bezprostředně po převozu do Genetické zahrady Univerzity Karlovy (50.0690200N, 14.4259986E) byly rostlinám důkladně omyty kořeny od zbytků půdy. Následně byly zasazeny do čtvercových květináčů o objemu 3 litry (10 × 10 × 30 cm), naplněných směsí písku a zeolitu v poměru 1:1. Tento substrát byl zvolen kvůli své homogenitě a nízkému obsahu půdních organismů, čímž byl zajištěn rovnoměrný přístup k vodě a živinám. První hnojení jahodníků proběhlo 26. 6. 2021 pomocí kapalného hnojiva Wuxal (15 ml na 10 l vody).

Pro přezimování byly květináče s rostlinami zapuštěny do písku v nekrytém pařeništi Genetické zahrady, přičemž světelné a vlhkostní podmínky nebyly nijak uměle regulovány. Na jaře 2022 bylo ze 40 rostlin každého druhu vybráno 30 nejsilnějších jedinců – dle velikosti a schopnosti tvořit šlahouny. Tito jedinci pak sloužili jako mateřské ramety v navazujícím experimentu.

Začátkem června 2022 (2. 6. 2022) byly rostliny přesunuty do skleníku v Genetické zahradě, kde byly přihnojeny stejným roztokem Wuxalu, který byl použit prve pro jahodníky. Po následující dva měsíce probíhala jejich aklimatizace bez dalších zásahů. Závlaha byla zajištěna pravidelným zaléváním do společné podmisky.

2.2.2. Design dvourametového experimentu

Dvourametový experiment kombinoval různé světelné podmínky, kterým byly exponovány mateřské a dceřiné ramety, a to třemi způsoby. 1. Kontrolní dvojice ramet s oběma rametami na světle (LtL) 2. Matka na světle a dcera v zástínu (LtS), 3. Mateřská rameta v zástínu a dceřiná na světle (StL) (Tabulka 1).

Tabulka 1: Experimentální kategorie dvourametového systému.

zkratka	mateřská rameta	dceřiná rameta	schéma
LtL (<i>light to light</i>)	světlo	světlo	
LtS (<i>light to shadow</i>)	světlo	stín	
StL (<i>shadow to light</i>)	stín	světlo	

Experiment, probíhající ve skleníku, byl zahájen 28.7.2022. Na každé mateřské rostlině byl náhodně zvolen jeden šlahoun, který byl pomocí nůžek zkrácen za první růžicí (dceřiná rameta). Všechny ostatní šlahouny byly z rostliny odstraněny v místě, kde vyrůstaly z listové růžice mateřské rostliny. Každá dceřiná rameta byla pomocí ohnutého kovového drátu tvaru „U“ připevněna k povrchu substrátu nového samostatného květináče, aby se docílilo efektivnějšího zakořeňování. Rozměry i substrát květináče dceřiné ramety byly shodné s mateřskou rostlinou. Dvojice ramet byly následně rozmístěny v řadách tak, aby se rovnoměrně střídaly oba druhy rostlin v blocích, kdy každý blok sestával ze tří variant zastínění jednoho druhu rostliny (Obrázek), ve výsledku tak bylo pěstováno 60 párů ramet (30 párů jahodníků a 30 párů mochen). Tímto způsobem byl randomizován vliv náhodných efektů, jako je rozdílné mikroklima nebo zástin okolních budov. Stínění bylo zabezpečeno pomocí kovové konstrukce, na které byly umístěné prodyšné stínící sítě (Obrázek 5). Tyto sítě byly doplněny zelenými fóliovými pruhy o šířce 5 cm se stejně tak širokými mezerami, které měnily poměr krátkovlnného a dlouhovlnného červeného záření. Tím bylo dosaženo simulace konkurenčního zástinu v přirozené vegetaci (80% redukce světla využitelného pro fotosyntézu a 30% redukce krátkovlnného červeného světla na dlouhovlnné červené záření).

Všechny květináče byly zavlažovány kapkovou závlahou v režimu 15 minut 3x denně. Šlahouny, které průběžně přirůstaly na zakořeněných dceřiných rametách nebo mateřských rostlinách a nebyly součástí původního dvourametového systému, byly sbaleny do kruhu a pomocí stahovacího pásku svázaný a drženy mimo podkladové palety nebo substrát, což jim znemožnilo zakořeňování. Tyto šlahouny nebyly odstraněny z důvodu plánovaného měření celkové biomasy na konci experimentu.

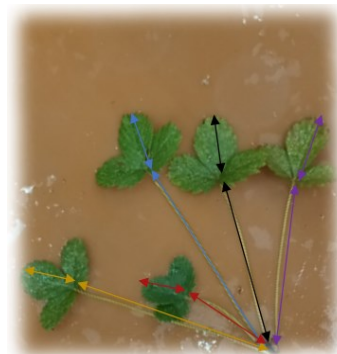


Obrázek 5: Foto reálného zástínu ve skleníku (nahore) a v zahradě (dole)

2.2.3. Měření rostlin v průběhu dvourametového experimentu

Experiment probíhal po dobu 83 dnů v období od 28.7.2022 do 19.10.2022. V tomto období byly mateřské i dceřiné ramety nejprve měřeny v týdenních

intervalech, poslední měření bylo uskutečněno s odstupem jednoho měsíce z důvodu výrazného poklesu přírůstu biomasy, které souviselo s koncem vegetační sezóny (data měření: 28.7., 4.8., 11.8., 18.8., 25.8., 1.9., 8.9, 15.9., 19.10.). Při každém měření byly zaznamenány délky všech středních (nejdelších) lístků a příslušných řapíků na mateřské i dceřiné růžici (Obrázek 6).



Obrázek 6: Měření růžice s pěti listy.

Biomasa byla měřena ve dvou termínech – po sedmi týdnech (měření „t6“, 8.9. 2022) a po dvou měsících od začátku experimentu (měření „t8“, 19.10.2022). V prvním termínu bylo náhodně selektováno šest dvourametových systémů od každého druhu, přičemž každá kategorie (LtL, StL, LtS) byla ve výběru zastoupena právě dvakrát. Tento postup byl zvolen z důvodu získání referenčního vzorku průběžného přírůstu celkové biomasy. Ve druhém termínu (na konci experimentu) byla biomasa změřena u všech zbývajících rostlin. V těchto termínech bylo po standardním měření délek středních lístků a řapíků spojení mezi mateřskou a dceřinou rametou ve středu přerušeno pomocí nůžek. Tyto rostliny byly následně vyjmuty z květináčů, kořenový systém byl šetrně promyt proudem vody a všechny viditelné částičky substrátu posléze odstraněny pinzetou. Před sušením byly rostliny rozděleny na podzemní a nadzemní biomasu a dále na listové růžice a šlahouny. Označené vzorky byly sušeny 36 hodin při 60 °C v papírových sáčkách. Před vážením po několika týdnech byly znovu dosušeny 2 hodiny při 60 °C, aby se eliminoval vliv vzdušné vlhkosti.

Konečné vážení nebylo úplné z důvodu ztráty části vzorků (primárně šlahounů z nadzemní biomasy) vlivem nestandardního chodu laboratoře v průběhu pandemie COVID-19.

2.3. Druhá experimentální část: trojrametový systém

2.3.1. Sběr a příprava rostlin

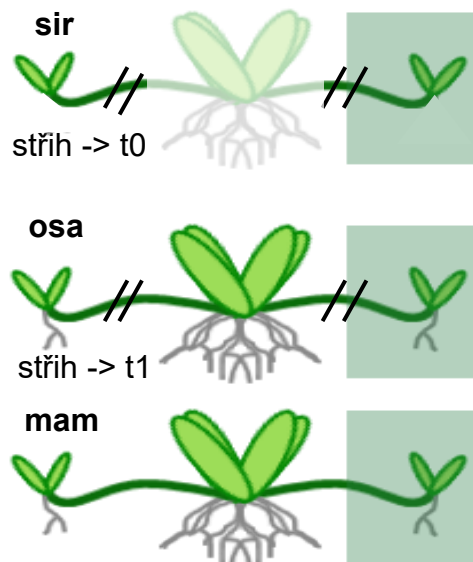
V průběhu letních měsíců 2023 byl uskutečněn nový sběr rostlin, tentokrát pouze *F. viridis*. Jahodníky byly sebrány v okolí obce Sudoměř (49°14'31.56" N, 14°3'50.4") v průběhu měsíce června. Další postup byl totožný s výjimkou použití menších

květináčů (nově jeden litr), a pokus tentokrát neprobíhal ve skleníku kvůli špatným zkušenostem s prospíváním rostlin zde, ale na stolech v zahradě. Pro experiment bylo použito 13 životaschopně vyhlížejících rostlin.

2.3.2. Design experimentu

Trojrametový experiment se zaměřil na chování *F. viridis* v klonálním fragmentu, kde mateřská rameta měla možnost volby mezi dcerami pěstovanými v různých světelných podmínkách (Obrázek 7). Pro rozlišení efektu spojení v počáteční a pozdní fázi bylo spojení mezi mateřskou rametou a dceřinými rametami přerušeno ve dvou různých časech. Prvně bylo přerušeno při zahájení experimentu, tedy v čase t_0 , před zakořeněním dceřiných ramet („sirotci“ -> sir; 10x dceřiná rameta na světle a 10x dcera pod zástínem), tyto dcery sloužily jako kontrola a jejich mateřské ramety dále sledovány nebyly, protože zde spojení vliv mít nemohlo. Podruhé došlo ke stříhu po počáteční fázi růstu, tedy v čase t_1 , u čtyř trojic (celkem 12 ramet) a vznikla nám tak nová kategorie („osamostatněné dcery“ -> osa) a matky byly dále sledovány kvůli vlivu spojení na ně. V posledním ošetření („mamánci“ -> mam) bylo pět trojic (15 ramet) spojeno po celou dobu trvání experimentu (Obrázek 7).

Z mateřských ramet byly 7.8. ostříhány a zkráceny všechny šlahouny tak, aby vznikly trojice mateřských a dceřiných ramet. Každá rameta byla zasazena ve svém květináči a dceřiné přichycené k substrátu pomocí drátku ohnutého do tvaru U, aby lépe přilnuly k podkladu a začaly snáze kořenit (zde byly poprvé změřeny). Jako kontrolní ramety bez spojení s mateřskou rametou byly z ostříhaných šlahounů vybrány dceřiné růžice obdobně velké jako dceřiné ramety spojené s mateřskou rametou. Z těchto kontrolních ramet bylo náhodně vybráno deset pro růst na světle a deset pro růst ve stínu. Dále byly jednotlivé ramety i trojice rovnoměrně rozmístěny



Obrázek 7: Schéma pokusu: i) **sir**: Dceřiné ramety měly přerušené spojení od zahájení pokusu a sloužily jako kontrolní. ii) **osa**: dcerám bylo spojení přerušeno po jejich zakořenění. iii) **mam**: Dcery byly spojeny s matkou po celou dobu trvání experimentu.

pod zástin (Obrázek 5). Celkem bylo pěstováno deset trojic ramet a dvacet samostatných dcer. Stínění bylo uskutečněno totožně s experimentem, kde byly použity dvourametové systémy (Obrázek 5). Všechny květináče byly zavlažovány kapkovou závlahou v režimu 15 minut 3x denně. Šlahouny, které průběžně přirůstaly na trojicích ramet, ale mimo systém trojic, byly zachyceny, aby nemohly zakořenit, ale zároveň zůstaly ve stejných podmínkách jako rameta, ze které vyrůstaly a byla možnost sledovat jejich růst.

2.3.3. Měření

V průběhu experimentu probíhalo měření velikosti mateřských i dceřiných ramet. Měřené byly všechny délky jejich středních lístků na všech listech, oproti předchozímu experimentu se neměřily řapíky pro malou přidanou vysvětlující hodnotu. Navíc byly měřeny i šlahouny a listové růžice na nich. Poprvé proběhlo měření při zahájení experimentu. Podruhé po měsíci růstu, kdy byly změřeny veškeré ramety a zároveň bylo přerušeno spojení mezi čtyřmi mateřskými rametami a jejich dcerami. Za dalších pět týdnů proběhlo kompletní měření a sklizeň rostlin, kdy byly rozděleny na nadzemní část, kořeny a šlahouny. Po usušení byly jednotlivé části zváženy. Měření velikosti rostlin tedy proběhlo při zahájení experimentu (t_0 , 7.8.), po měsíci růstu na konci počáteční fáze (t_1 , 3.9.) a na konci experimentu (t_2 , 2.10.).

2.3.4. První pokus o experiment s trojicemi ramet

Výše uvedenému předcházela první pokus o založení experimentu (1.7.), ale zhruba po měsíci růstu (7.8.) v experimentálních podmínkách zemřela část dceřiných ramet. Bohužel se tak stalo před přerušením spojení mezi mateřskou a dceřinými rametami (osa) a nebylo tedy možné uskutečnit všechny varianty ošetření (Obrázek 7). Přeživším dcerám byly změřeny střední lístky a následně byly ramety sklizeny jako u výše popsané části pokusu. Všechny mateřské ramety byly také změřeny. Bylo tedy nutné experiment opakovat. Matky, které měly mimo dvě dceřiné ramety i další dva šlahouny, byly znovu upraveny do trojrametového systému. Ne všechny matky mohly v experimentu pokračovat, a tak byl stav doplněn ze zásobních rostlin, ze kterých se náhodně vybíralo již prve. Následně bylo možné zahájit hlavní část pokusu viz výše.

2.4. Statistická analýza a zpracování dat

Data byla zpracována v prostředí volně přístupného statistického programu R (verze 2024.12.1) za použití knihoven „ggplot2“, „dplyr“, „tidyR“ a v Excelu (verze 2503).

2.4.1. Dvojice

Z důvodu velkého rozptylu hodnot vlivem konce vegetační sezóny bylo použito pro sledování růstu pouze prvních 6 měření (28.7.-8.9.). V průběhu experimentu uhynula jedna dceřiná rameta jahodníku, proto byla z analýz vyloučena. Pro potřeby analýzy bylo vytvořeno několik nových proměnných. Absolutní přírůstky mezi dvěma požadovanými časy byly vypočítány jako rozdíl dvou sum délek středních lístků. Pro týdenní přírůstky šlo o rozdíl hodnot určitého týdne měření a odpovídajících hodnot z týdne předcházejícího. Absolutní přírůstek pro počáteční fázi obsahoval rozdíl hodnot t_3 (hodnoty ze čtvrtého týdne experimentu) a t_0 (hodnoty ze zahájení experimentu). Absolutní přírůstek pozdní fáze byl rozdílem t_6 (hodnoty ze sedmého týdnu experimentu) a t_3 . Celkový přírůstek byl vypočten odečtením počátečních hodnot (t_0) od sum délek lístků v t_6 .

Vliv ošetření, druhu rostliny a jejich interakce na přírůstky, průměrnou délku řapíků a celkovou biomasu byl testován pomocí lineárních modelů zvláště pro dceřiné a mateřské ramety. Průměrná délka řapíků a biomasa byla logaritmičtě transformovaná, aby byl dodržen předpoklad normality rozdělení a homogenity variance reziduálů. Pro analýzu biomasy byly použity čas sklizně a sumy délek středních lístků při zahájení experimentu jako kovariáty.

2.4.2. Trojice

V průběhu experimentu s trojicemi ramet byla úmrtnost 15 % „sir“ a 5 % „mam“. Uhynulé ramety byly z datasetu odstraněny. Podobně jako u experimentu s dvojicemi, i zde byly vytvořeny kategorie absolutních přírůstků pro počáteční fázi (rozdíl t_1 a t_0) a pozdní fázi (rozdíl t_2 a t_1). V hlavním experimentu byl pomocí analýzy variance analyzován vliv světelných podmínek a přerušení spojení na dcery v heterogenních

podmínkách: na absolutní přírůstek, hmotnost biomasy, průměrné velikosti středního lístku a absolutní přírůstek v počáteční a pozdní fázi (rozdíl sum délek středních lístků mezi dvěma časy).

V prvním, předčasně ukončeném běhu experimentu, byl vliv počáteční velikosti dceřiných ramet na jejich přežívání analyzován pomocí generalizovaného lineárního modelu s binomickým rozdělením závislé proměnné. Průkaznost byla stanovena na základě chí-kvadrát testu. Fisherův test byl použit k testování vlivu spojení mezi matkou a dcerou a vlivu stínění na výslednou mortalitu dceřiných ramet. Vliv spojení v kombinaci se světelnými podmínkami na absolutní přírůstek byl analyzován lineárním modelem.

3. Výsledky

3.1. Dvourametový systém

3.1.1. Průběh růstu

V první fázi růstu se rostliny konzistentně zvětšovaly u obou druhů i typů ramet. Fáze intenzivního růstu byla kratší zhruba o týden pro mochny. Ve druhé fázi se růst ramet zpomalil (Obrázek 8, 9). Na základě toho a předchozích poznatků o translokaci (Duchoslavová & Jansa, 2024) byl růst pro účely porovnání rozdělen na počáteční fázi (t_0 - t_3) a pozdní fázi (t_3 - t_6).

Absolutní přírůstky dceřiných ramet byly v počáteční fázi růstu nižší než přírůstky matek (Obrázek 9, 10). Vliv světla na růst v počáteční fázi byl průkazný pouze pro mateřské ramety (Obrázek 10, Tabulka 2). Ty byly výrazně menší v ošetření, kdy matka rostla pod zástínem (StL). Dcery měly tendenci růst nejlépe v homogenních podmínkách (LtL), ale vliv světla nebyl průkazný ($p=0.073$). Rozdíl mezi druhy byl patrný pouze u dcer, kdy mochny přirůstaly celkově více než jahodníky. Reakce na zástín se mezi druhy nelišila (Obrázek 10, Tabulka 2).

V pozdní fázi se absolutní přírůstky celkově nelišily mezi druhy ani mezi mateřskými a dceřinými rametami (Obrázek 9, 10, Tabulka 2). V této fázi byl vliv světla na růst ramet průkazný pro dceřiné i mateřské ramety, kdy stíněné ramety měly průkazně nejmenší

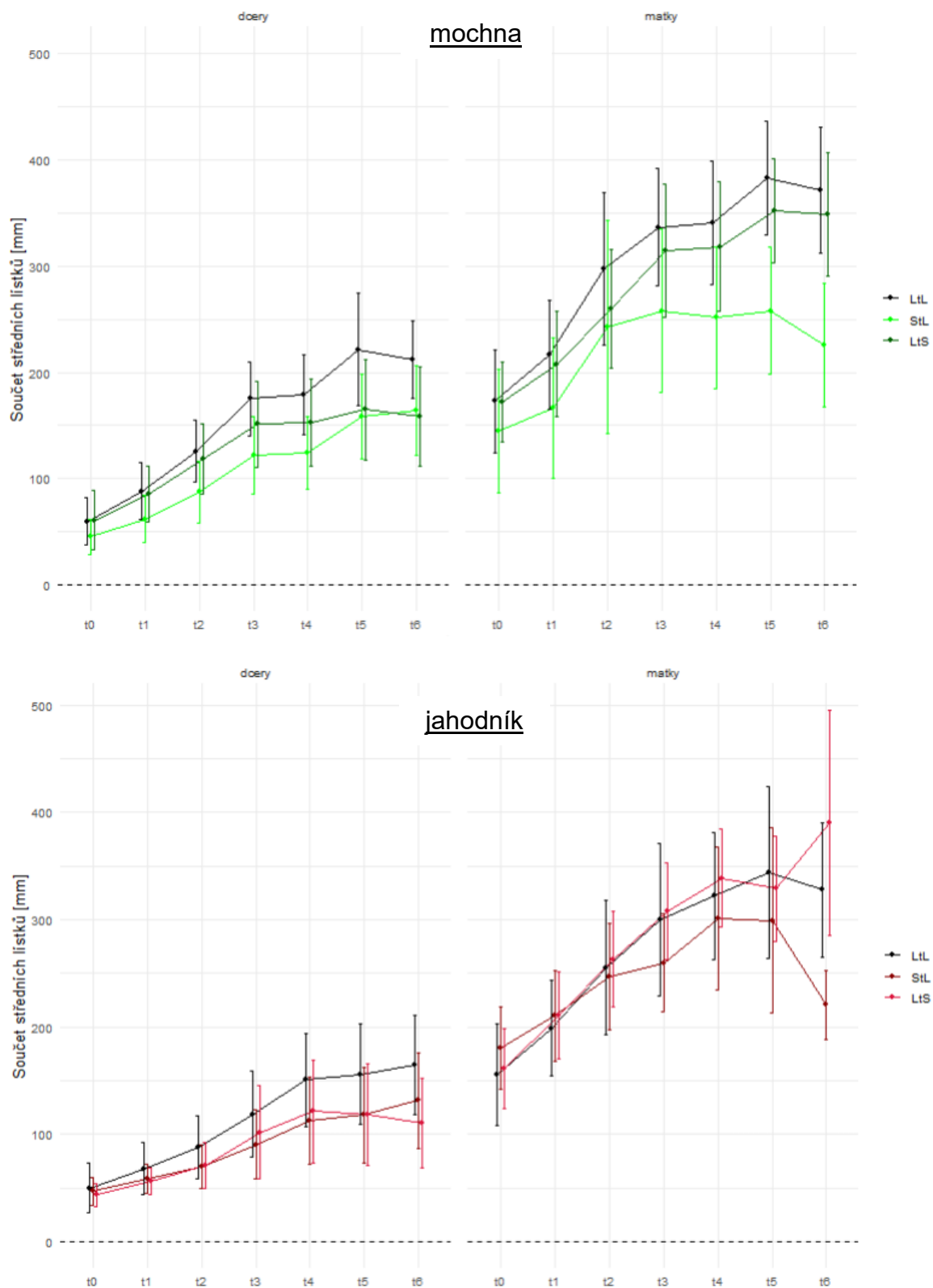
přírůstek (Obrázek 10, Tabulka 2). Rozdíl mezi druhy ani jejich reakce na zástin nebyly průkazné (Obrázek 10, Tabulka 2).

Celkový absolutní přírůstek ukazuje, že v delším časovém horizontu má pro ramety významný vliv zastínění, kdy ty rostoucí v homogenních podmínkách (LtL) jsou konzistentně největší a zároveň stíněné ramety měly prokazatelně nejmenší přírůstek (Obrázek 10, Tabulka 2). Vliv druhu se prokázal pouze pro dcery, kdy mochny měly větší přírůstek a reakce druhu na zástin se nelišila (Obrázek 10, Tabulka 2).

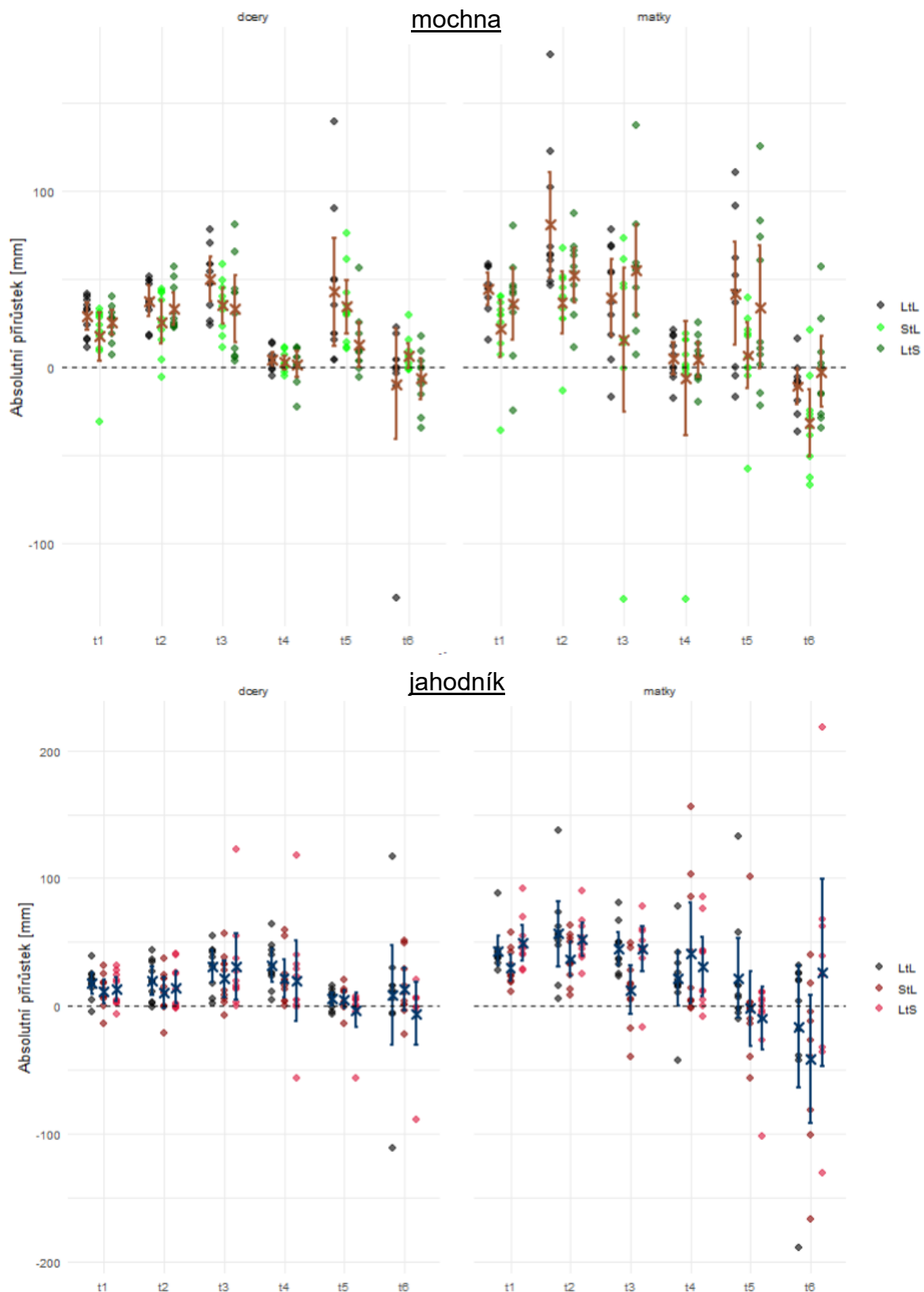
Výsledná biomasa ukázala podobné výsledky jako celkový přírůstek, dcery mochen byly průkazně větší a vliv ošetření nebyl průkazný, ačkoliv trend byl podobný jako u celkového přírůstku. Proti celkovému přírůstku je v biomase patrná odlišná reakce mateřských ramet obou druhů na zástin (Obrázek 10, Tabulka 2). Výsledná biomasa mateřských ramet mochen v homogenních podmínkách (LtL) byla výrazně vyšší než u jahodníků a jejich reakce na zastínění byla tedy výraznější.

Rozbor tvaru růstových křivek

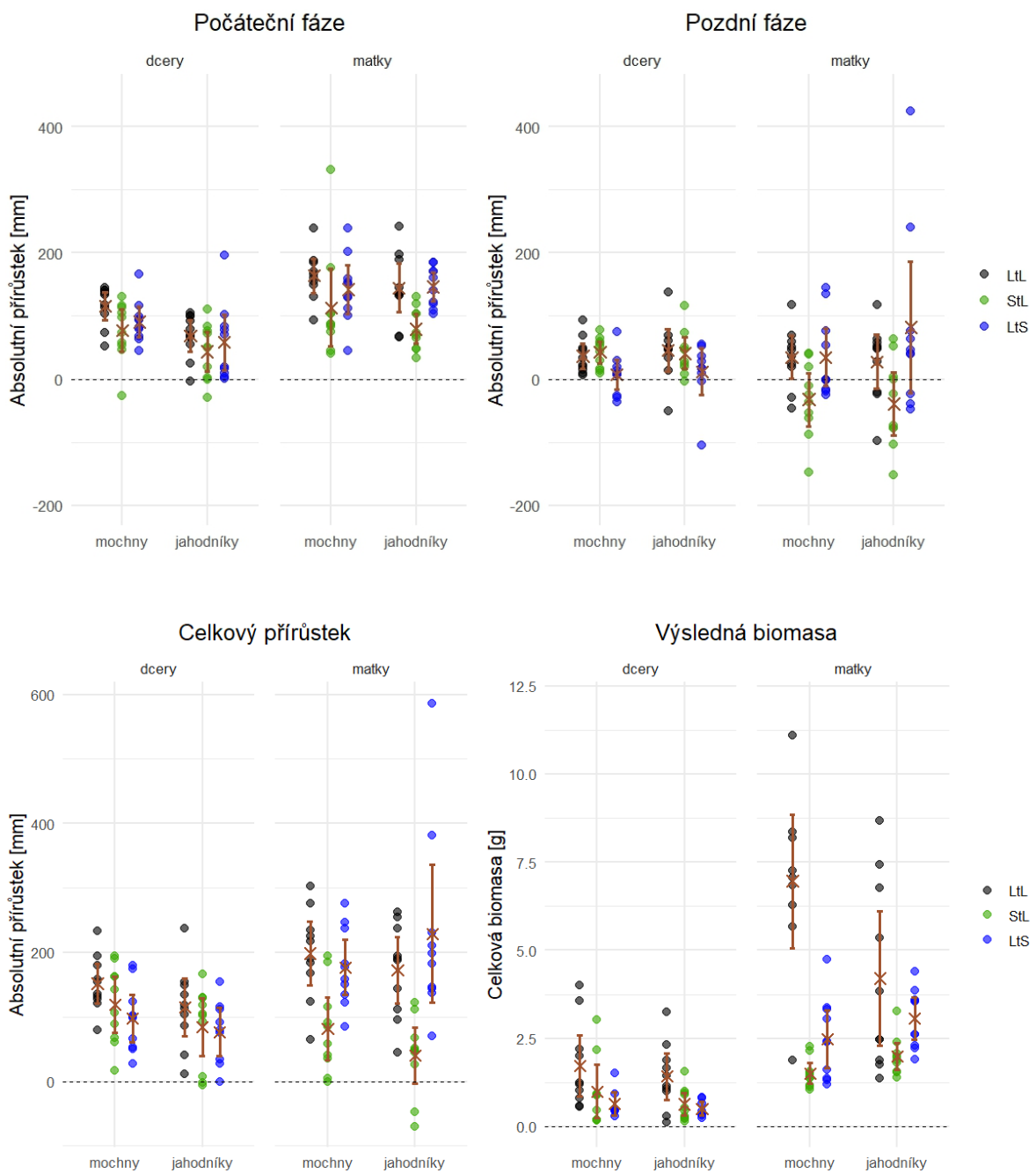
Kontrolní dvojice (LtL) měly konstantně největší přírůstky (Obrázek 8,9). Kontrolní dvojice měly lehce odlišný průběh růstu mezi druhy. Pro mochnu měly menší přírůstky LtS a nejmenší přírůstky byly StL nehledě na typ ramety. Dcery jahodníků měly pro heterogenní podmínky podobné přírůstky (menší než kontrolní). Matky jahodníků na světle byly srovnatelné s kontrolním ošetřením, ty v zástinu přirůstaly pomaleji a byly konstantně nejmenší. Zajímavá reakce proběhla u stíněných mochen nehledě na typ ramety, stíněné začaly ve svém růstu po počáteční fázi (t_3) stagnovat. Podobná reakce nastala i u jahodníku jen o týden později. U mateřských ramet obou druhů zároveň v posledním týdnu ($t_5 \rightarrow t_6$) byla patrná senescence. V pozdní fázi ramety z heterogenních podmínek rostoucí na světle měly podobný průběh růstu jako ramety z kontrolní dvojice téhož druhu (Obrázek 8, 9).



Obrázek 8: Průběh růstu ramet – součet délek středních lístku v čase podle typu ošetření (průměry s konfidenčními intervaly). Vlevo dceřiné ramety, vpravo mateřské. Nahoře v odstínech zelené mochna, dole v odstínech červené jahodník. Černě jsou kontrolní dvojice.



Obrázek 9: Změna součtů délek středních lístků za týden podle typu ošetření. Vlevo dceřiné ramety, vpravo mateřské. Nahoře v odstínech zelené mochna, dole v odstínech červené jahodník. Černě jsou kontrolní dvojice. Průměry jsou označeny křížky a konfidenční intervaly úsečkami v kontrastní barvě pro danou rostlinu.



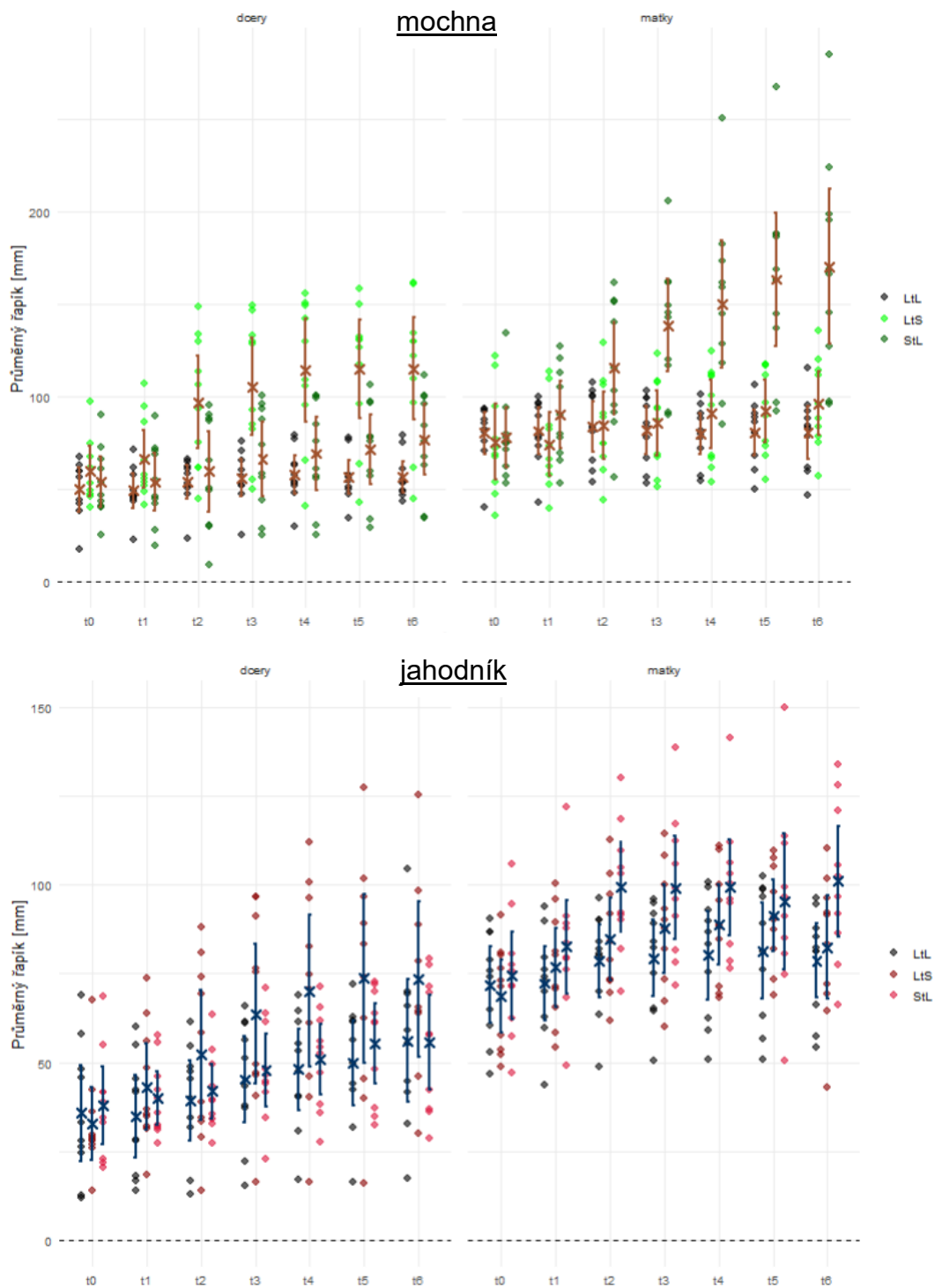
Obrázek 10: Absolutní přírůstky (změna součtu délek středních lístků) v závislosti na druhu a typu ramety. Horní část panelu pro počáteční (t0-t3) a pozdní (t3-t6) fázi. Spodní část panelu pro celkový přírůstek (t0-t6) a výslednou biomasu. Křížky značí průměry a chybové úsečky konfidenční intervaly.

Tabulka 2: Výstupy modelů. Vliv ošetření a druhu rostliny a jejich interakce 1) na přírůstek v počáteční fázi. 2) na přírůstek v pozdní fázi. 3) na celkový přírůstek. 4) na celkovou biomasu dceřiných a mateřských ramet.

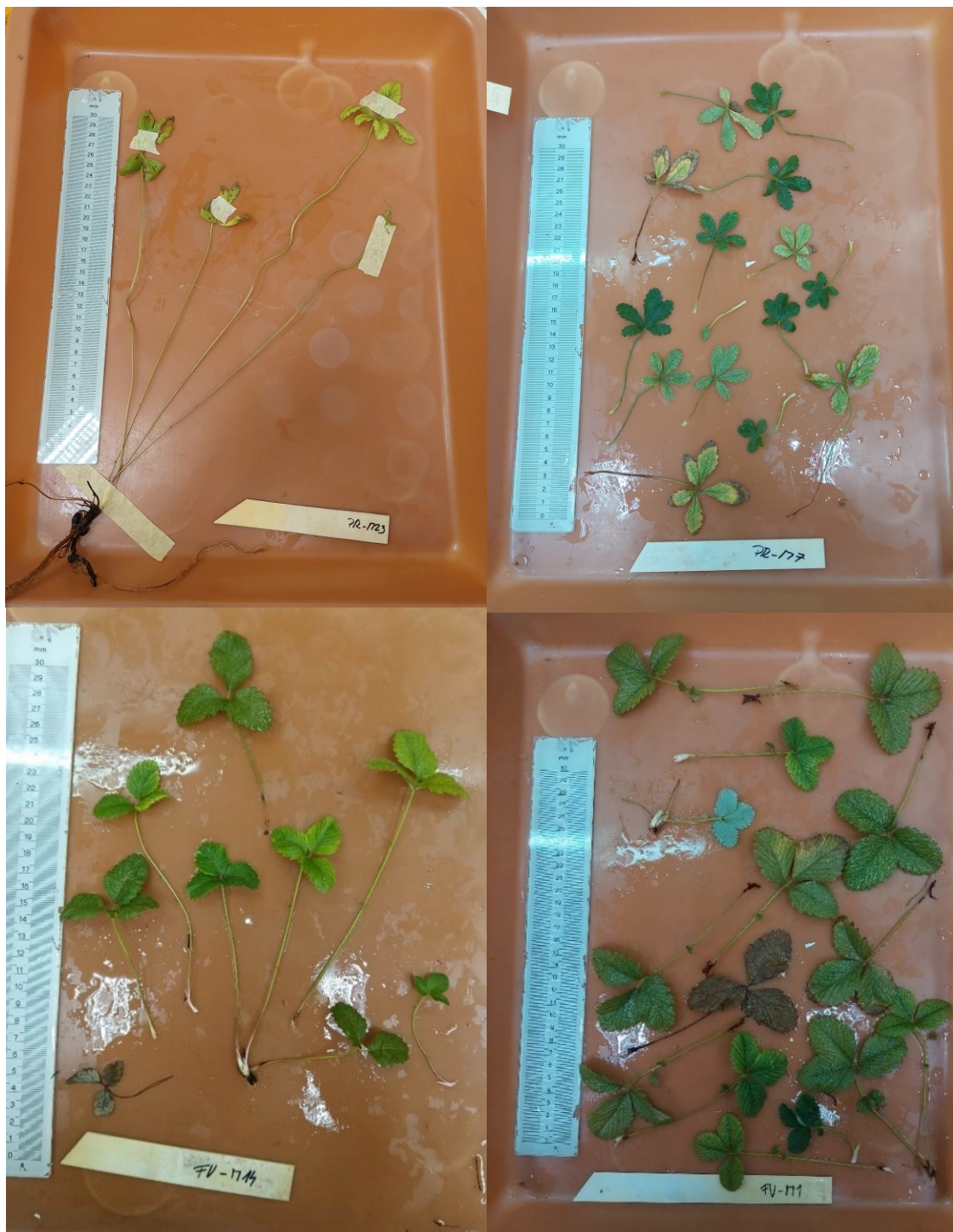
Přírůstek v počáteční fázi (t0 až t3)								
	dcery				matky			
	Stupně volnosti	Suma čtverců	F-hod.	p-hod.	Stupně volnosti	Suma čtverců	F-hod.	p-hod.
Treatment	2	10283	2.75	0.073	2	38292	6.90	0.002
Rostlina	1	20981	11.23	0.001	1	3920	1.41	0.240
Treatment x Rostlina	2	610	0.16	0.850	2	3727	0.67	0.515
Přírůstek v pozdní fázi (t3 až t6)								
	dcery				matky			
Treatment	2	13201	4.92	0.011	2	93749	7.12	0.002
Rostlina	1	266	0.20	0.658	1	1870	0.28	0.596
Treatment x Rostlina	2	302	0.11	0.894	2	9901	0.75	0.476
Celkový přírůstek (t0 až t6)								
	dcery				matky			
Treatment	2	21443	3.52	0.037	2	240124	16.21	< 0.001
Rostlina	1	14341	4.70	0.035	1	375	0.05	0.823
Treatment x Rostlina	2	744	0.12	0.885	2	24822	1.68	0.197
Výsledná biomasa								
	dcery				matky			
Počáteční velikost	1	1.009	1.7283	0.195	1	1.151	7.09	0.010
Čas sklizně	1	2.941	5.0399	0.030	1	1.522	9.38	0.004
Treatment	1	0.514	0.8811	0.353	1	0.001	0.01	0.927
Rostlina	2	7.993	6.8479	0.002	2	9.209	28.36	< 0.001
Treatment x Rostlina	2	0.022	0.0185	0.982	2	2.313	7.12	0.002

3.1.2. Reakce na stín

Světelné podmínky měly výrazný vliv na průměrnou délku řapíku (Obrázek 11, 12). Matky i dcery mochen měly celkově delší řapíky než jahodníky. Matky mochen měly výraznější reakci na stín než jahodníky (Obrázek 11, 12, Tabulka 3). U dcer se reakce na zástín mezi druhy průkazně nelišila (Tabulka 3).



Obrázek 11: Graf průměrné délky řapíků v čase podle typu ošetření. Vlevo dceřiné ramety, vpravo mateřské. V odstínech zelené mochna, v odstínech červené jahodník. Černě jsou kontrolní dvojice.



Obrázek 12: Vizuální srovnání vlivu zastínění na mateřské ramety. Vlevo rameta ve stínu (StL), vpravo na světle (LtL). Nahoře mateřské ramety mochny, dole mateřské ramety jahodníku.

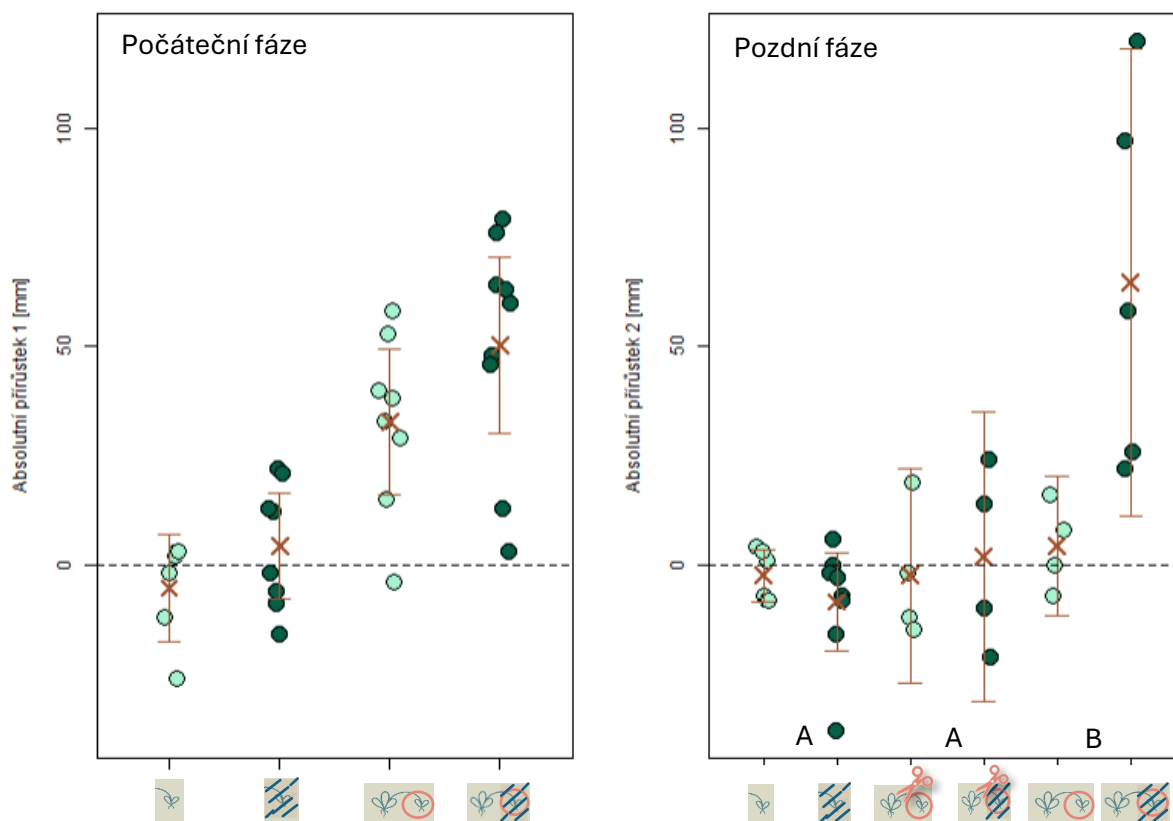
Tabulka 3: Výstup modelu. Vliv světla, typu ramety a jejich interakce na průměrnou délku řapíků v čase t6.

rameta	dcery				matky			
Faktor	Stupně volnosti	Suma čtverců	F-hod.	p-hod.	Stupně volnosti	Suma čtverců	F-hod.	p-hod.
Světlo	2	2.603	18.23	<0.001	2	2.454	7.827	0.001
Rostlina	1	0.729	10.22	0.002	1	1.168	7.452	0.009
Interakce	2	0.603	4.22	0.020	2	0.340	1.084	0.346

3.2. Trojrametový systém *F.viridis*

3.2.1. Hlavní experiment – průběh růstu a výsledné biomasy

Absolutní přírůstek 1 (počáteční fáze růstu) byl pozitivně ovlivněn spojením, marginálně průkazný vliv mělo světlo i interakce obojího. Ramety pod zástínem měly tendenci více přirůstat. Absolutní přírůstek 2 (pozdější fáze růstu) byl pozitivně ovlivněn déle trvajícím spojením a zástínem, a to nejvíce pro spojené ramety umístěné pod stínící konstrukcí, ostatní dcery nepřirůstaly (Obrázek 13; p-hodnoty: Tabulka 4).



Obrázek 13: Graf absolutních přírůstků 1 a 2 v závislosti na spojení a zastínění. Hnědé křížky ukazují průměrnou hodnotu a chybové úsečky jsou znázorněním konfidenčních intervalů. Písmena říkají, která ošetření se od sebe liší.

Tabulka 4: Výstup modelů vlivu světla a doby spojení na přírůstky dceřiných ramet v počáteční a pozdní fázi růstu.

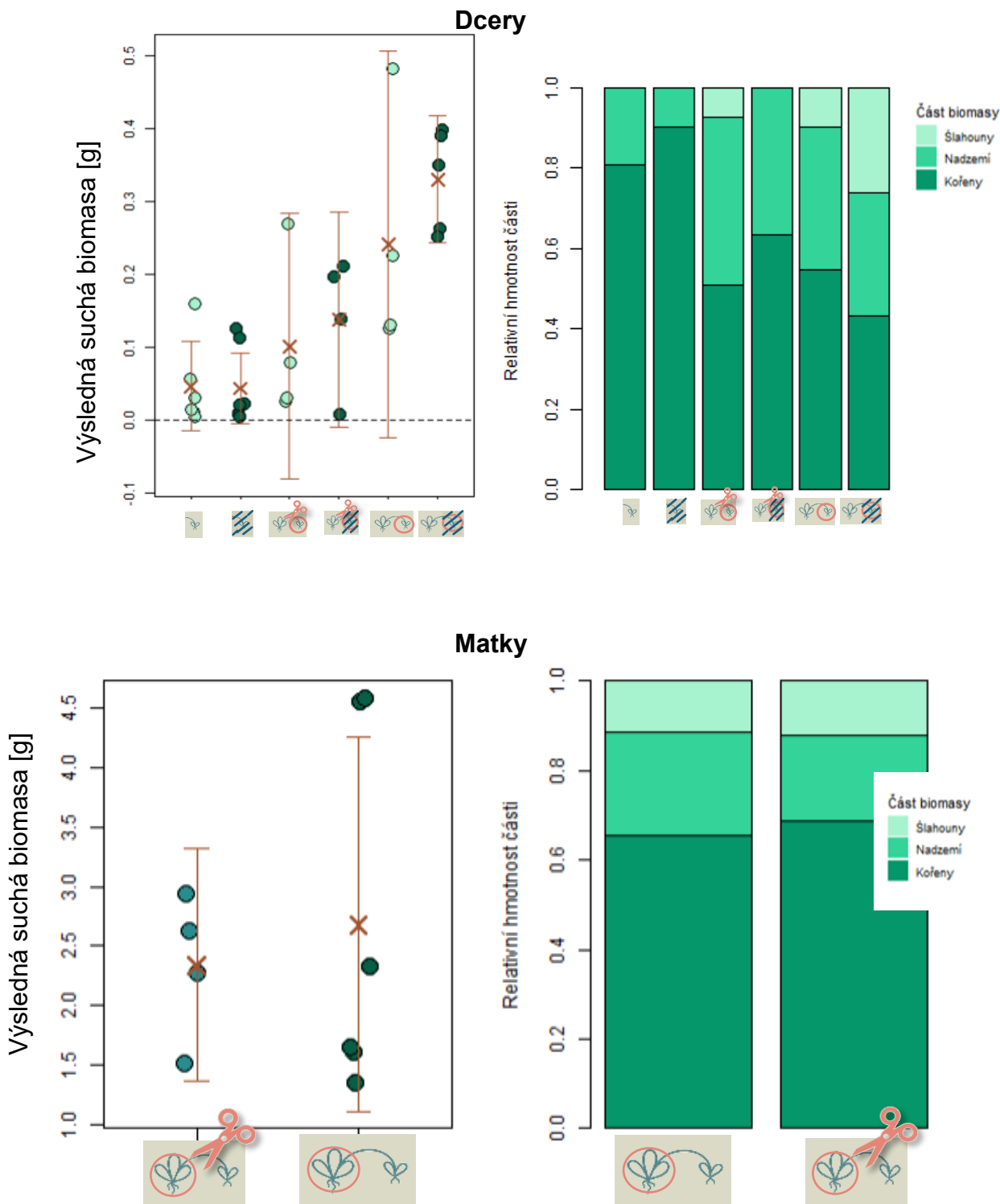
Faktor	počáteční fáze růstu (absolutní přírůstek 1)				pozdní fáze růstu (absolutní přírůstek 2)			
	Stupně volnosti	Suma čtverců	F-hod.	p-hod.	Stupně volnosti	Suma čtverců	F-hod.	p-hod.
Spojení	1	13405	34.391	<0.001	2	11256	12.537	<0.001
Světlo	1	1502	3.853	0.060	1	1947	4.336	0.048
Interakce	1	114	3.293	0.593	2	4537	2.916	0.004

Co se týče celkové suché biomasy dceřiných ramet (Obrázek 14, horní část; Tabulka 5), výsledky ukazují velmi silný pozitivní vliv délky trvání spojení. Stínění ani interakce mezi faktory zde nebyla průkazná. U dcer s přerušným spojením od počátku experimentu (sir) je zřejmá nejvyšší investice do kořenového

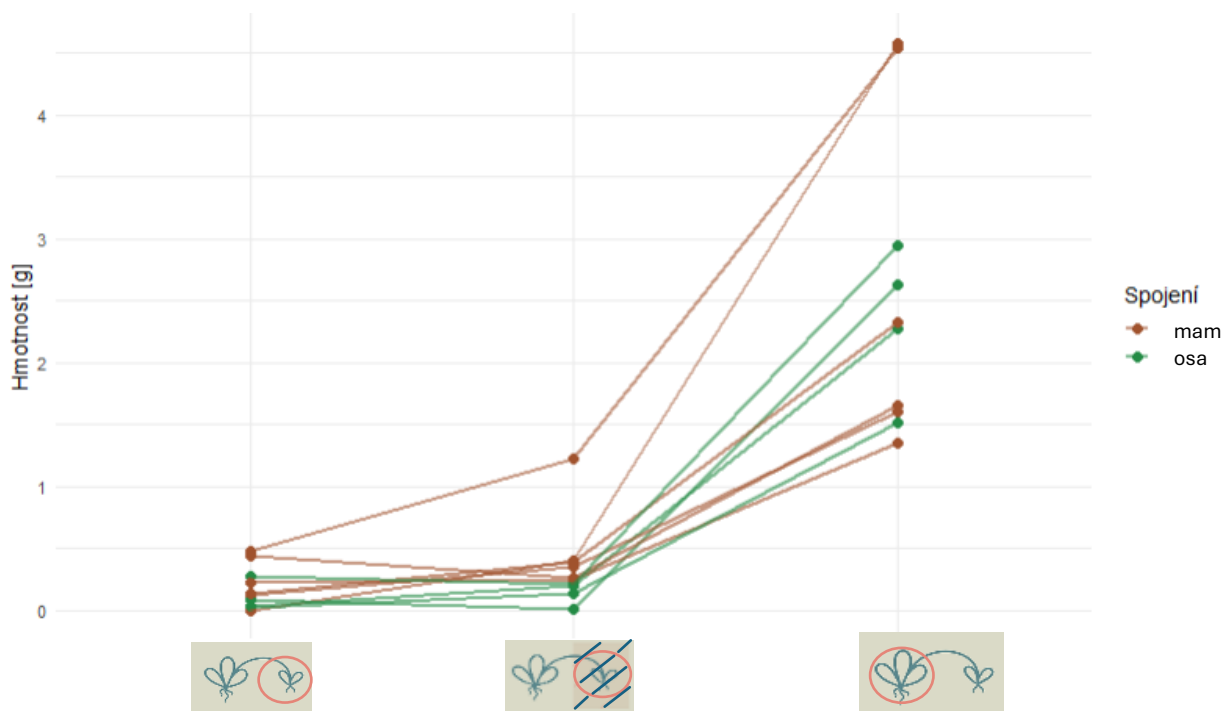
Tabulka 5: Výstup modelu vlivu světla a spojení na biomasu.

celková biomasa				
Faktor	Stupně vol.	Suma čtverců	F-hod.	p-hod.
Spojení	2	0.325	19.278	<0.001
Světlo	1	0.009	1.110	0.303
Interakce	2	0.011	0.669	0.522

systemu (Obrázek 14, pravá část). Tyto dcery mají zároveň výrazně menší podíl nadzemní růžice a žádné šlahouny. Šlahouny vyrostly jen u některých dcer, ale převážně šlo o dcery se zachovalým spojením (mam). Do růstu mateřských ramet ani do alokace jejich biomasy se spojení s dcerami v pozdní fázi nepodepsalo (Obrázek 14, dolní část; Obrázek 15; $p=0.433$). Velikost dcer byla ovlivněna i velikostí matek (Obrázek 15).



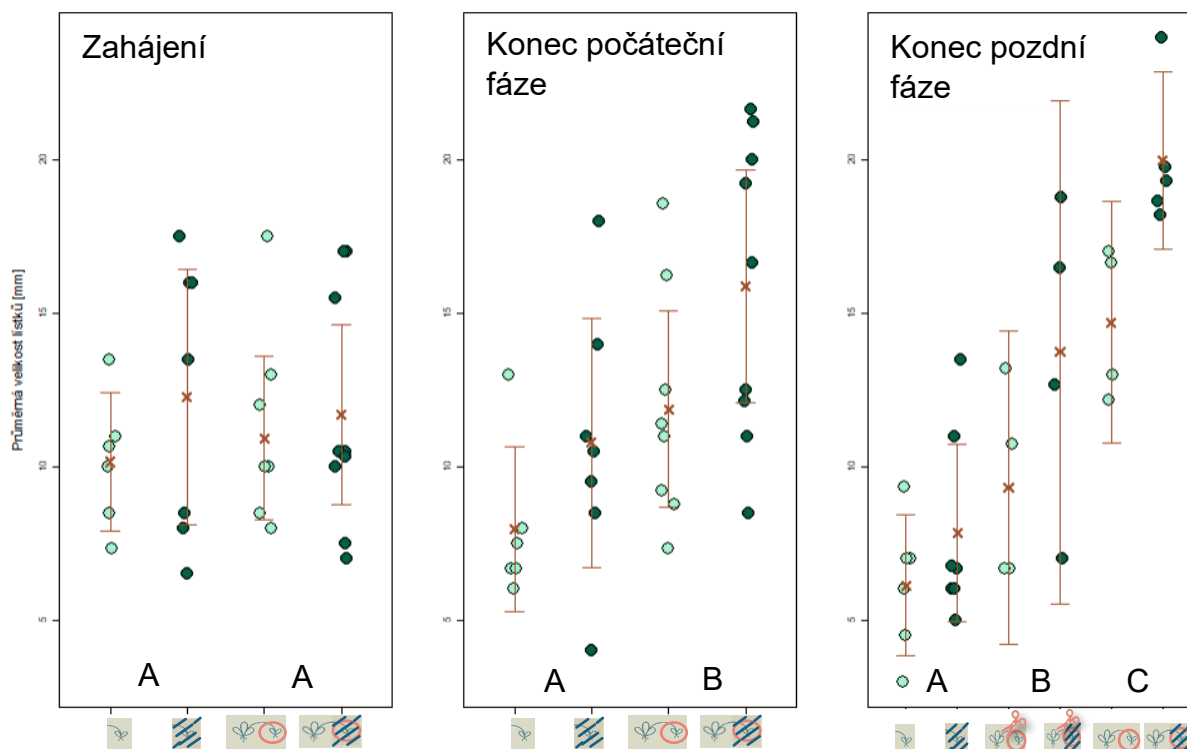
Obrázek 14: Biomasa v závislosti na ošetření. V horní části vlevo výsledná suchá hmotnost dceřiných ramet v závislosti na světelných spojení a podmínkách. Vpravo jejich relativní alokace biomasy do kořenů, nadzemní části růžice a šlahounů. Ve spodní části je totéž pro mateřské ramety (vyjma vlivu světelných podmínek). Hnědé křížky ukazují průměrnou hodnotu a chybové úsečky jsou znázorněním konfidenčních intervalů.



Obrázek 15: Hmotnosti jednotlivých ramet v rámci klonálního fragmentu. Na ose x vlevo dcery rostoucí na světle, uprostřed dcery pod zástínem a vpravo matky. Hnědě kl. fragmenty spojené po celou dobu experimentu (mam) a zeleně ty se spojením přerušeným po počáteční fázi (osa)

3.2.2. Hlavní experiment – reakce na zástín

Když jsme se zaměřili na změny v morfologii, zjistili jsme, že průměrné délky středních lístků průkazně ovlivnilo spojení i stín (Obrázek 16) a čím déle jsou rostliny v experimentálních podmínkách umístěny, tím silněji se vliv projeví (Tabulka 6).



Obrázek 16: Grafy reakce průměrného středního lístku v závislosti na stínění a spojení. Vlevo při zahájení pokusu, uprostřed konec počáteční fáze, vpravo konec pozdní fáze. Písmena říkají, která ošetření se od sebe liší.

Tabulka 6: Průkaznost vlivu světla a spojení na průměrnou velikost středního lístku.

měření	druhé				třetí			
	Stupně volnosti	Suma čtverců	F-hod.	p-hod.	Stupně volnosti	Suma čtverců	F-hod.	p-hod.
Spojení	1	150.0	8.732	0.007	2	596.1	30.494	<0.001
Světlo	1	90.9	5.294	0.03	1	91.3	9.345	0.005
Interakce	1	2.6	0.152	0.7	2	19.1	0.978	0.391

Souhrnně lze říci, že spojení mělo pozitivní vliv na růst v první i druhé fázi růstu. Aditivní pozitivní vliv pak u většiny analýz mělo i zastínění, avšak kombinace faktorů průkazný vliv neměla.

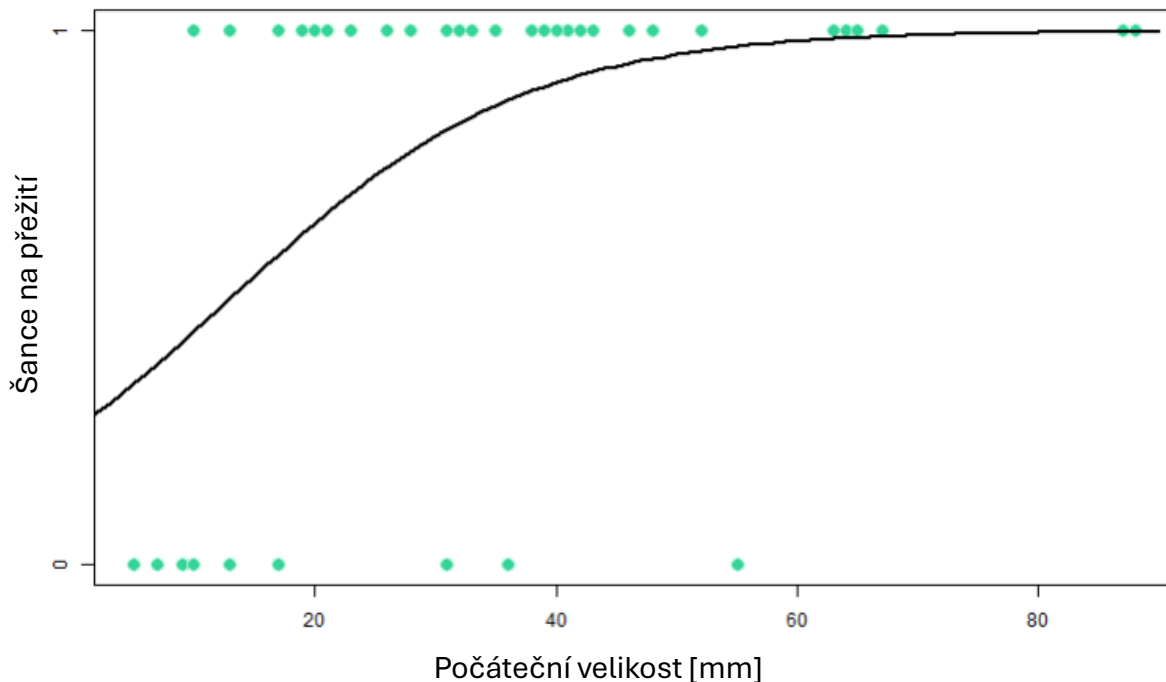
3.2.3. První pokus o založení hlavního experimentu

Výše popsanému pokusu s trojrametovým systémem předcházela první pokus o jeho založení. Ten musel být kvůli vysoké úmrtnosti dceřiných ramet (22 %, viz Tabulka 7) předčasně ukončen po 6 týdnech. Avšak i neúspěšně založený pokus poskytl zajímavá data, a to o úmrtnosti ramet. U dceřiných ramet byl zjištěn významný vliv spojení na pravděpodobnost přežití. Zatímco přežilo 100 % dcer s přerušeným spojením, u spojených dcer přežilo přibližně 62 % (viz poslední dva sloupce Tabulka 7) Vliv spojení na úmrtnost byl statisticky průkazný (Fisherův test, $p = 0.002$).

Tabulka 7: Počty rameta a jejich přežívání (procenta jsou vyjádřením daného sloupce)

	Ramet celkem		Dcery s přerušeným spojením		Dcery se zachovalým spojením	
	Dcery	Matky	bez stínění	se stíněním	bez stínění	se stíněním
zemřelo	10	0	0	0	6	4
Přežilo	36	13	10	10	7	9
přežilo %	78	100	100	100	54	69

Světelné podmínky neměly na přežití statisticky významný vliv (Fisherův test, $p=0.72$). Počáteční velikost (tj. suma délek lístků před zakořeněním) dceřiných ramet měla průkazný pozitivní vliv na přežití – s rostoucí velikostí rostla i pravděpodobnost přežití (GLM, p -hodnota: 0.009; Obrázek 17).



Obrázek 17: Pravidelnost šance na přežití v závislosti na počáteční velikosti dceřiných ramet podle generalizovaného lineárního modelu

Na absolutní přírůstek délek lístků dceřiných ramet měl zástin pozitivní vliv jako marginálně významný faktor (ANOVA, $p = 0.051$), přičemž spojení na růst vliv nemělo. Podobné výsledky byly pozorovány i u celkové biomasy ramet.

Spojení mezi rametami tedy průkazně ovlivnilo přežití dcer, a to významně negativně, zatímco světelné podmínky hrály spíše marginální roli v přežití rostlin. Růst a výsledná hmotnost biomasy byly ovlivněny i světlem, jeho vliv byl ale pouze marginálně průkazný.

4. Diskuse

Cílem této práce bylo porovnat strategie sdílení zdrojů u dvou druhů klonálních rostlin a zhodnotit jejich vliv na růst v různých vývojových fázích ramet. První hlavní

hypotézou bylo, že rozdílné strategie sdílení zdrojů mezi rametami *Potentilla reptans* a *Fragaria viridis* se projeví v růstové dynamice dvojic ramet v různých světelných podmínkách a fázích růstu. Výsledky experimentu částečně odpovídaly stanoveným očekáváním. U obou druhů se projevilo podobné chování v první fázi růstu. Podobný vliv jako světelné podmínky dcer měly na jejich přirůstání světelné podmínky mateřských ramet, z čehož vyplývá, že podpora od matky měla podobný vliv jako jejich vlastní světelné podmínky. V pozdní fázi růstu v homogenních podmínkách (LtL) výsledky opět odpovídají očekáváním a experimentální druhy se významně nelišily v absolutních přírůstcích. Tyto části byly v souladu s naším očekáváním. V pozdní fázi růstu však nebyl pozorován vliv druhů na růst, a tedy se druhy mezi sebou navzdory očekáváním nelišily.

Druhá hlavní hypotéza ohledně trojrametového systému *F. viridis* se potvrdila. Vliv počáteční podpory byl jasně patrný. V pozdní fázi se vliv spojení pro dcery na světle snížil, zatímco pro zastíněné zůstal dál významný.

4.1. Dvourametový systém

4.1.1. Průběh růstu a výsledná biomasa

V počáteční fázi experimentu docházelo k intenzivnímu růstu u mateřských i dceřiných ramet obou sledovaných druhů, což bylo v této části vegetační sezóny očekáváno. Přírůstky *Potentilla reptans* i *Fragaria viridis*, odpovídaly předpokladu, že mateřská rameta podporovala růst dceřiných ramet. U *P. reptans* byly zaznamenány významně větší přírůstky, což může být způsobeno přirozenými rozdíly mezi druhy. U mateřských ramet *P. reptans* byl náznak ovlivnění jejich absolutních přírůstků podmínkami dcery, což naznačuje efekt translokace na fitness matky (Alpert, 1990; J. Stuefer et al., 1994). U *F. viridis* jsme tento rozdíl nepozorovali.

Ve druhé (pozdní) fázi experimentu se růst u obou druhů dle očekávání zpomalil, rozdíly mezi přírůstky mateřských a dceřiných ramet se zmenšily a hlavní vliv na růst měly světelné podmínky dané ramety. Tento posun, kdy dominantním faktorem ovlivňujícím růst začaly být vnější podmínky namísto fyziologického propojení ramet, odpovídá pozorováním Liu (2006). Oba druhy se i v této fázi chovaly podobně a patrný rozdíl mezi nimi nebyl což je v rozporu s výzkumem (Duchoslavová & Jansa, 2024).

Na základě předcházející studie bylo předpokládáno (Duchoslavová & Jansa, 2024), že *F. viridis* a *P. reptans* budou disponovat jinými translokačními strategiemi vůči dceřiným rametám, a tudíž bude tato rozdílná adaptace patrná z trendů růstových křivek. Ačkoli byly přírůstky dceřiných ramet mezi druhy signifikantně odlišné jejich reakce na ošetření byla podobná.

Výsledná biomasa dceřiných ramet odrážela podobný trend jako celkový přírůstek, ačkoli rozdíly mezi treatmenty u dcer nebyly průkazné. Biomasa ale ukázala rozdíl v chování matek oproti jejich celkovému přírůstku. Rozdíly mezi ošetřeními byly znatelnější v biomase. Snížení biomasy v heterogenních podmínkách bylo výraznější pro matky *P.reptans* než pro *F.viridis*, což může oproti celkovému přírůstku naznačovat silnější negativní vliv stínění i spojení s dcerou na jejich velikost. Fitness mateřské ramety (LtS) je tedy přímo negativně ovlivněna podporou dceřiné ramety. Také to může poukazovat na to, že korelace mezi středním lístkem a výslednou biomasou nebyly úplně optimální zejména u *P.reptans*.

4.1.2. Reakce na zástin

Reakce ramet na změnu světelných podmínky v podobě konkurenčního zástinu se projevila prodloužením řapíků, což je běžná morfologická adaptace ke zlepšení přístupu ke světlu (Huber, 1996; Hutchings & de Kroon, 1994). Tento jev byl výraznější u *Potentilla reptans*, kde ramety ve stínu vykazovaly průkazně delší řapíky než v kontrolních podmínkách. Tato silná plasticita naznačuje schopnost mochny aktivně reagovat na světelný stres, podobně jak bylo popsáno u jiných klonálních rostlin (Huber & Stuefer, 1997). U *Fragaria viridis* byla reakce na stín méně výrazná a více variabilní. To by mohlo souviset s odlišnou růstovou strategií jahodníku, zaměřenou spíše na celkové vyrovnávání podmínek mezi rametami než na morfologickou adaptaci jednotlivých částí (J. Stuefer et al., 1994). Rozdílná plasticita mezi druhy tak odráží jejich ekologické strategie: *Potentilla reptans* se rychleji adaptuje morfologicky k novým podmínkám, zatímco *Fragaria viridis* využívá konzervativnější přístup založený na integraci zdrojů v rámci celého klonálního fragmentu.

Budoucí studie by mohly podrobněji zkoumat nejen délku řapíků, ale i další morfologické znaky, které mohou odlišně reagovat na světelné podmínky a komplexnějším způsobem charakterizovat plasticitu těchto druhů.

4.2. Trojrametový systém

4.2.1. Fyziologická integrace a růstové strategie

Na základě literatury a pozorování v terénu bylo očekáváno, že trojrametový systém bude svojí komplexností lépe odpovídat realitě chování klonálních rostlin. Avšak na základě srovnání výsledků obou experimentů nebyl zaznamenán významný rozdíl mezi dvourametovým a trojrametovým systémem. Výsledky trojrametového experimentu ukázaly, že fyziologické propojení mezi rametami *Fragaria viridis* mělo pozitivní efekt na růst především v rané fázi během zakořeňování dceřiných ramet obdobně, jak bylo pozorováno u dvourametového systému. Dceřiné ramety spojené s mateřskou rametou vykazovaly vyšší přírůstky ve srovnání s oddělenými rametami, což je v souladu s hypotézou o akropetální translokaci zdrojů v ranných stádiích růstu (Slade & Hutchings, 1987; Xu et al., 2010). Zajímavým zjištěním v souladu s naším očekáváním bylo, že efekt podpory zůstal patrný i v pozdní fázi růstu, po uchycení dceřiných ramet, kdy udržované spojení nadále pozitivně ovlivňovalo růst zastíněných dcer. Tyto výsledky potvrzují efekt translokace klonálních rostlin nejen v počáteční, ale také v pozdní fázi růstu a na rozdíl od většiny předchozích prací tyto dvě fáze odlišují (Alpert & Friedman, 1991).

Ve výsledné biomase se projeví efekty spojení v obou fázích. Propojené ramety („osa“ i „mam“) dosahovaly vyšší alokace do nadzemní biomasy. To ukazuje na podporu mateřských ramet hlavně v počáteční fázi, a to i podzemními zdroji, kdy dcery nejsou nuceny tolik investovat do kořenového systému, ale vyvíjí se celá rostlina rovnoměrně.

Budoucí výzkum by mohl detailněji sledovat, jak se mění intenzita podpory v závislosti na kombinaci více stresových faktorů (např. stínění a sucho), a zda dochází k modulaci translokace podle typu stresu.

4.2.2. Reakce na zástin

Morfologická odpověď v průměrné velikosti středních lístků podporuje hypotézu, že propojení umožňuje lepší adaptaci na nepříznivé podmínky prostřednictvím efektivnějšího využití zdrojů (Huber, 1996; J. Stuefer et al., 1994).

Rozdíly v morfologii mezi propojenými a oddělenými rametami byly patrné v obou fázích růstu a odrážely schopnost propojených rostlin lépe reagovat na stres způsobený zastíněním.

4.2.3. Mortalita

Vysoká úmrtnost dceřiných ramet při prvním pokusu o založení experimentu ukazuje na extrémní citlivost mladých ramet na stresové podmínky v rané fázi vývoje. Neočekávaně byla větší úmrtnost zaznamenána u dcer spojených s mateřskou rametou, což odporuje předpokladům o výhodnosti fyziologické integrace pro přežívání v nepříznivých podmínkách (Pitelka & Ashmun, 1985; J. Stuefer et al., 1994).

Nabízí se proto vysvětlení, že mateřské ramety mohly aktivně potlačit podporu znevýhodněných dcer, podobně jak bylo popsáno například u jiných klonálních druhů v podmínkách silného stresu (S. Roiloa & Retuerto, 2007).

Další možný faktor, který mohl mortalitu ovlivnit, je nestabilita závlahového režimu v Genetické zahradě během probíhajících stavebních prací. Je možné, že v některých dnech došlo k výpadkům kapkové závlahy, což by mohlo vyvolat akutní stres suchem a ovlivnit úspěšnost zakořenění, jak ukazují například práce de Kroon et al. (1996) o vlivu krátkodobého stresu na mladé klonální fragmenty.

Navzdory těmto výpadkům přežily většinou dcery, které byly oddělené, což naznačuje možnou selektivní reakci matek na náznaky stresu a snahu neinvestovat do potenciálně ztrátových ramet, což bylo dříve navrženo i v kontextu dynamického přerozdělování zdrojů u klonálních rostlin (Hutchings & Wijesinghe, 1997).

Z těchto důvodů je vhodné, aby budoucí experimenty věnovaly zvýšenou pozornost stabilitě závlahy a dalším environmentálním faktorům, které mohou ovlivnit nejen mortalitu, ale i interpretaci mechanismů sdílení zdrojů mezi rametami. Zároveň by bylo přínosné podrobněji prozkoumat vliv raného spojení mezi rametami na jejich mortalitu, protože počáteční interakce mohou významně ovlivnit stabilitu a přežití v různých podmínkách.

4.3. Limity experimentů

V průběhu experimentální práce jsme se setkali s několika limitujícími faktory, které mohly ovlivnit výsledky a zkomplikovat interpretaci dat. Jedním z hlavních omezení bylo zajištění stabilních podmínek pro pěstování modelových rostlin. Již samotný přesun rostlin z pařeniště (zimoviště) do skleníku způsobil stresovou reakci – především v důsledku teplotního šoku, který vedl ke zvýšenému uvadání a odumírání listů rostlin a tím zpomalení růstu. To bohužel vedlo k posunu experimentu a jeho zásah do pozdního léta až začátku podzimu a poslední dvě měření byla podzimním režimem značně ovlivněna, proto byla z výsledné analýzy ve většině použita pouze měření končící šestým týdnem tedy 8.9..

Ačkoli byl skleník zpočátku preferován jako experimentální zázemí (zejména kvůli možnosti plné kontroly nad zálivkou a eliminaci vlivů místní fauny), během pokusu se ukázalo, že teplota ve skleníku je neúměrně vysoká a její efektivní regulace nebyla možná. Z tohoto důvodu byl experiment s trojicemi přesunuta do venkovního prostředí. Výhodou tohoto řešení bylo přiblížení podmínek k přirozenému prostředí, což mohlo pozitivně ovlivnit fyziologickou odpověď rostlin. Na druhou stranu se však zvýšila variabilita v naměřených hodnotách, a to vlivem environmentálních faktorů, které nebyly součástí měření ani nebylo možné je experimentálně ovlivnit.

Dalším významným omezením během trojrametového pokusu byla rekonstrukce Genetické zahrady, včetně výměny rozvodů vody, která probíhala v průběhu pokusu, což mohlo ovlivnit konzistenci a rovnoměrnost dodávané vody jednotlivým rostlinám a tím i úmrtnost během prvního pokusu založit trojrametový experiment.

Specifická komplikace nastala v průběhu dvourametového experimentu, který byl realizován v období pandemických opatření souvisejících s onemocněním COVID-19. Tato situace negativně ovlivnila provoz laboratoře, což vedlo ke ztrátě významné části biomasy šlahounů. Z důvodu velkého množství chybějících dat musely být tyto vzorky následně z analýzy experimentu vyloučeny a šlahouny nebyly v analýzách nakonec vůbec použity.

Do budoucna by bylo rovněž přínosem doplnit do dvourametového experimentu kontrolní měření, kde by byly obě ramety (matka i dcera) umístěny ve stínu anebo doplnit přerušení spojení mezi matkou a dcerou ve všech variantách ošetření. Z kapacitních důvodů ale nebylo možné všechny kombinace v dostatečném opakování pěstovat a měřit.

5. Závěr

Výsledky této diplomové práce přispěly k poznatkům o rozdílných strategiích sdílení zdrojů mezi rametami. U dvou sledovaných druhů ukázaly klíčovou roli fyziologického propojení zejména v rané fázi růstu klonálních fragmentů, kdy se rozdíly mezi sledovanými druhy projeví nejzřetelněji. V pozdní fázi mezi dvojicemi byly rozdíly malé, zatímco v trojrametovém systému *Fragaria viridis* byly patrné.

Ve dvourametovém systému byl u obou druhů potvrzen efekt fyziologické integrace ve formě podpory dceřiné ramety v rané fázi růstu, kde mateřské ramety ovlivňovaly vývoj dceřiných i svými světelnými podmínkami. V pozdní fázi experimentu se růst obou druhů zpomalil a byl určován především světelnými podmínkami dané ramety, bez výraznějších rozdílů mezi druhy. Přestože se předpokládalo, že oba druhy budou vykazovat odlišné strategie translokace, rozdíly v jejich chování nebyly ve dvourametovém uspořádání výrazně patrné. Avšak rozdíly v hodnotách biomasy naznačily citlivější reakci mateřských ramet *P. reptans* na kombinaci stínění a propojení s dcerou. Proto výsledky vycházející z morfologických měření je třeba interpretovat s opatrností vzhledem k možným nepřesnostem odhadu biomasy.

V trojrametovém systému *Fragaria viridis* bylo fyziologické propojení mezi rametami zásadní pro růst a akumulaci biomasy v nepříznivých světelných podmínkách. Efekt podpory přetrvával i po počáteční fázi u dceřiných ramet, což rozšiřuje dosavadní poznatky o významu integrace u klonálních rostlin. Zaznamenaná mortalita dceřiných ramet, zejména u propojených jedinců, naznačuje, že fyziologická integrace nemusí být za všech okolností výhodná a že v podmínkách kombinovaného stresu může docházet k selektivnímu omezování podpory. Výsledky tak podporují teorie o dynamickém přerozdělování zdrojů v rámci klonálních fragmentů.

Interpretaci výsledků ovlivnily i určité limity experimentů, zejména kolísání environmentálních podmínek, ztráta části experimentálního materiálu v důsledku pandemie COVID-19 a omezený počet opakování. Přes tyto komplikace přináší práce zajímavé poznatky o dynamice sdílení zdrojů a morfologické plasticitě klonálních rostlin v heterogenních podmínkách.

6. Literatura

- Alpert, P. (1990). Water sharing among ramets in a desert population of *Distichlis spicata* (Poaceae). *American Journal of Botany*, 77(12), 1648–1651. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1990.tb11404.x>
- Alpert, P. (1996). Nutrient Sharing in Natural Clonal Fragments of *Fragaria Chiloensis*. *The Journal of Ecology*, 84(3), 395–406. <https://doi.org/10.2307/2261201>
- Alpert, P. (1999). Clonal integration in *Fragaria chiloensis* differs between populations: Ramets from grassland are selfish. *Oecologia*, 120, 69–76. <https://doi.org/10.1007/s004420050834>
- Alpert, P., & Friedman, D. (1991). Reciprocal Transport between Ramets Increases Growth of *Fragaria chiloensis* When Light and Nitrogen Occur in Separate Patches but Only If Patches Are Rich. *Springer*, 86(1), 76–80.
- Alpert, P., & Mooney, H. (1986). Resource sharing among ramets in the clonal herb, *Fragaria cbitoensis*. *Oecologia*, 70, 227–233.
- Chen, B. J. W., Vermeulen, P. J., During, H. J., & Anten, N. P. R. (2015). Testing for disconnection and distance effects on physiological self-recognition within clonal fragments of *potentilla reptans*. *Frontiers in Plant Science*, 6(APR), 1–9. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00215>
- Colvill, K., & Marshall, C. (1981). The patterns of growth, assimilation of $^{14}\text{CO}_2$ and distribution of ^{14}C -assimilate within vegetative plants of *Lolium perenne* at low and high density. *Annals of Applied Biology*, 99(2), 179–190. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1981.tb05145.x>
- Duchoslavová, J., & Jansa, J. (2018). The direction of carbon and nitrogen fluxes between ramets in *Agrostis stolonifera* changes during ontogeny under simulated competition for light. *Journal of Experimental Botany*, 69(8), 2149–2158. <https://doi.org/10.1093/jxb/ery068>
- Duchoslavová, J., & Jansa, J. (2024). Strategies of resource sharing in clonal plants: a conceptual model and an example of contrasting strategies in two closely related species. *Annals of Botany*, 887–899. <https://doi.org/10.1093/aob/mcae128>
- Hartnett, D. C., & Bazzaz, F. A. (1983). *Physiological Integration among Intraclonal Ramets in Solidago Canadensis*. 64(4), 779–788.
- Huber, H. (1996). Plasticity of Internodes and Petioles in Prostrate and Erect *Potentilla* Species. *Functional Ecology*, 10(3), 401–409. <https://doi.org/10.2307/2390290>

- Huber, H., & Stuefer, J. (1997). Shade-induced changes in the branching pattern of a stoloniferous herb: Functional response or allometric effect? *Oecologia*, *110*(4), 478–486. <https://doi.org/10.1007/s004420050183>
- Hutchings, M., & de Kroon, H. (1994). Foraging in Plants: The Role of Morphological Plasticity in Resource Acquisition. *Advances in Ecological Research*, *25*, 159–238. [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(08\)60215-9](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60215-9)
- Hutchings, M., & Wijesinghe, D. (1997). Patchy habitats, division of labour and growth dividends in clonal plants. *Trends in Ecology and Evolution*, *12*(10), 390–394. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(97\)87382-X](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(97)87382-X)
- Jelínková, H., Tremblay, F., & Desrochers, A. (2012). Herbivore-simulated induction of defenses in clonal networks of trembling aspen (*Populus tremuloides*). *Tree Physiology*, *32*, 1348–1356. <https://doi.org/10.1093/treephys/tps094>
- Jónsdóttir, I., & Callaghan, T. (1989). Localized Defoliation Stress and the Movement of 14 C between Tillers of *Carex Bigelowii*. *Oikos*, *54*(2), 211–219.
- Klimeš, L., Klimešová, J., Hendriks, R., & Groenendael, J. (1997). Clonal plant architecture : a comparative analysis of form and function. *The Ecology and Evolution of Clonal Plants*, 1–29.
- Klimešová, J., Danihelka, J., Chrtěk, J., Bello, F. de, & Herben, T. (2017). CLO-PLA: a database of clonal and bud-bank traits of the Central European flora. *Ecology*, *98*, 1179. <https://doi.org/10.1111/ijlh.12426>
- Latzel, V., & Münzbergová, Z. (2018). Anticipatory behavior of the clonal plant *fragaria vesca*. *Frontiers in Plant Science*, *8*71(December), 1–11. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01847>
- Liu, F., Liu, J., & Dong, M. (2016). *Ecological Consequences of Clonal Integration in Plants*. *7*(June), 1–11. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00770>
- Liu, J., Dong, M., Miao, S., Li, Z., Song, M., & Qing, R. (2006). Invasive alien plants in China : role of clonality and geographical origin. *Biological Invasions*, *8*, 1461–1470. <https://doi.org/10.1007/s10530-005-5838-x>
- Ma, X., Li, Y., Yu, H., & Liu, C. (2021). Support from mother ramets declines with increasing independence of daughter ramets in submerged clonal *Vallisneria natans*. *Aquatic Ecology*, *55*, 299–308. <https://doi.org/10.1007/s10452-021-09831-y>
- Magda, D., Warembourg, F., & Labeyrie, V. (1988). Physiological integration among ramets of *Lathyrus sylvestris* L. - Translocation of assimilates. *Oecologia*, *77*, 255–260. <https://doi.org/10.1007/BF00379195>

- Marshall, C. (1990). Source-sink relations of interconnected ramets. In *Clonal growth in plants: regulation and function*. (pp. 23–41).
- Pitelka, L., & Ashmun, J. (1985). Physiology and Integration of Ramets in Clonal Plants. In *Population Biology and Evolution of Clonal Organisms* (pp. 399–436).
<https://doi.org/10.2307/j.ctt2250w9n.14>
- Price, E., Marshall, C., & Hutchings, M. (1992). Studies of Growth in the Clonal Herb *Glechoma Hederacea*. I. Patterns of Physiological Integration. *The Journal of Ecology*, *80*(1), 25–38. <https://doi.org/10.2307/2261060>
- Roiloa, S. R., & Retuerto, R. (2012). Clonal integration in *Fragaria vesca* growing in metal-polluted soils: Parents face penalties for establishing their offspring in unsuitable environments. *Ecological Research*, *27*(1), 95–106. <https://doi.org/10.1007/s11284-011-0876-6>
- Roiloa, S., & Retuerto, R. (2007). Responses of the clonal *Fragaria vesca* to microtopographic heterogeneity under different water and light conditions. *Environmental and Experimental Botany*, *61*, 1–9.
<https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2007.02.006>
- Saitoh, T., Seiwa, K., & Nishiwaki, A. (2006). Effects of resource heterogeneity on nitrogen translocation within clonal fragments of *Sasa palmata*: An isotopic (^{15}N) assessment. *Annals of Botany*, *98*, 657–663. <https://doi.org/10.1093/aob/mcl147>
- Slade, A., & Hutchings, M. (1987). An analysis of the costs and benefits of physiological integration between ramets in the clonal perennial herb *Glechoma hederacea*. *Oecologia*, *73*, 425–431. <https://doi.org/10.1007/BF00385260>
- Slavík, B., Skoumalová-Hadačová, A., & Smrčinová, E. (1995). *Květena České republiky*. 4. *Praha: Academia, 1995. ISBN 80-200-0384-3*. (pp. 280–310).
- Song, Y. Bin, Yu, F. H., Keser, L. H., Dawson, W., Fischer, M., Dong, M., & van Kleunen, M. (2013). United we stand, divided we fall: A meta-analysis of experiments on clonal integration and its relationship to invasiveness. *Oecologia*, *171*(2), 317–327.
<https://doi.org/10.1007/s00442-012-2430-9>
- Stuefer, J., During, H., & de Kroon, H. (1994). High Benefits of Clonal Integration in Two Stoloniferous Species, in Response to Heterogeneous Light Environments. *The Journal of Ecology*, *82*(3), 511. <https://doi.org/10.2307/2261260>
- Stuefer, J. F., Van Hulzen, J. B., & During, H. J. (2002). A genotypic trade-off between the number and size of clonal offspring in the stoloniferous herb *Potentilla reptans*. *Journal of Evolutionary Biology*, *15*(5), 880–884. <https://doi.org/10.1046/j.1420->

9101.2002.00435.x

- Stueffer, J., de Kroon, H., & During, H. (1996). Exploitation of environmental Heterogeneity by Spatial Division of Labor in a Clonal Plant. *The Journal of Ecology*, *10*(3), 328–334.
- Vermeulen, P. J., Stueffer, J. F., Anten, N. P. R., & During, H. J. (2009). Carbon gain in the competition for light between genotypes of the clonal herb *Potentilla reptans*. *Journal of Ecology*, *97*(3), 508–517. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01491.x>
- Wang, Z., van Kleunen, M., During, H. J., & Werger, M. J. A. (2013). Root Foraging Increases Performance of the Clonal Plant *Potentilla reptans* in Heterogeneous Nutrient Environments. *PLoS ONE*, *8*(3), 1–8. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0058602>
- Xu, C., Schooler, S., & Van Klinken, R. (2010). Effects of clonal integration and light availability on the growth and physiology of two invasive herbs. *Journal of Ecology*, *98*, 833–844. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01668.x>
- Zhang, L., Zheng, L., & Yu, F. (2024). Parental effects of physiological integration on growth of a clonal herb. *Frontiers in Plant Science*, *15*(January), 1–11. <https://doi.org/10.3389/fpls.2024.1518400>
- Zhang, Y., Zhang, Q., & Sammul, M. (2012). Physiological Integration Ameliorates Negative Effects of Drought Stress in the Clonal Herb *Fragaria orientalis*. *PLoS ONE*, *7*(9), 38–43. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0044221>