

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Obor: Biologie



**Vztah fyziologické integrace klonálních rostlin a
heterogenity prostředí**

Integration of clonal plants in heterogeneous environment

Jana Vinšová

Školitel: Mgr. Martin Weiser

Bakalářská práce

Praha 2012

Poděkování

Ráda bych poděkovala vedoucímu své bakalářské práce Martinu Weiserovi zejména za celkově příjemnou atmosféru a za vstřícnost, se kterou mi poskytoval nesčetné rady. Velký dík patří také mým rodičům za to, jak mě při mém studiu podporují.

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci vypracovala samostatně s použitím citované literatury pod vedením Mgr. Martina Weisera a souhlasím s jejím zveřejněním.

V Praze dne 14.5. 2012

Podpis:

Abstrakt

Práce se zabývá výhodami, které klonálním rostlinám přináší fyziologická integrace ramet v různě heterogenních podmínkách. Nejprve shrnuje základní charakteristiky rostlin s klonálním růstem a následně rozebírá ty vlastnosti, které jim pomáhají nebo mohou pomáhat vyrovnávat se s heterogenními prostředí – tedy sdílení živin mezi rametami, dělbu práce a pátrací chování. I přes velké množství studií, které na toto téma vznikly, stále zůstává řada otázek nezodpovězena a předkládaná práce na ně poukazuje.

Klíčová slova: klonální rostliny; fyziologická integrace; fenotypová plasticita; sdílení zdrojů; dělba práce; pátrání; prostorová a časová heterogenita prostředí; dostupnost zdrojů

Abstract

Clonal plants may be able to cope with spatial and temporal heterogeneity due to the physiological integration of ramets. To begin with, I discuss basic characteristics of clonal plants and then I provide a review of theoretical and empirical work dealing with the advantages and disadvantages of clonal growth in heterogeneous conditions. Three main traits – translocation of resources, division of labour and foraging – are examined in terms of their contribution to the success of clonal plants. Despite a large amount of attention which this topic has received in the past few decades, a number of issues still remain unclear.

Key words: clonal plants; physiological integration; phenotypic plasticity; translocation; division of labour; foraging; spatial and temporal heterogeneity; resource availability

Obsah

1	Úvod	5
1.1	Formy klonálního růstu	6
1.2	Rozšíření klonálních rostlin	6
2	Úskalí a výhody fyziologické integrace	8
3	Vlastnosti prostředí a plasticita rostlin	12
3.1	Heterogenita prostředí	12
3.2	Fenotypová plasticita rostlin	14
3.2.1	Kdy je dobré být plastický?	15
4	Vliv heterogenity prostředí na fyziologickou integraci	17
4.1	Sdílení zdrojů	17
4.1.1	Reciproká translokace zdrojů	19
4.1.2	Velikost kontrastu	20
4.1.3	Měřítka prostorové heterogenity	22
4.1.4	Celková dostupnost zdrojů	24
4.1.5	Časová heterogenita	25
4.2	Specializace ramet	26
4.3	Pátrání po zdrojích	30
5	Závěr	33
6	Seznam použité literatury	34

Seznam použitých pojmů

akropetální – směřující k vrcholu orgánu, zde používáno ve smyslu směrem od starší k mladší části rostliny

bazipetální – směřující k bázi orgánu, zde používáno ve smyslu směrem od mladší ke starší části rostliny

epigeotropní oddenek – orgán klonálního růstu; podzemní stonek, který vzniká nad úrovní země a dál od těla rostliny se nachází těsně pod povrchem

hypogeotropní oddenek – orgán klonálního růstu; podzemní stonek, který vzniká pod úrovní země a dál od těla rostliny se nachází hlouběji pod povrchem

integrátor – klonální rostlina dlouhodobě sdílející zdroje mezi integrovanými rametami

splitter – klonální rostlina, která ukončí fyziologickou integraci ramet krátce po jejich ustanovení

stolon – orgán klonálního růstu; nadzemní výběžek stonku, jako synonyma zde používám také slova šlahoun či výběžek

translokace – proces sdílení látek v rámci rostliny neboli přemístování zdrojů z jedné části rostliny do druhé

1 Úvod

Narozdíl od těl živočichů vzniká rostlinné tělo opakováním několika málo základních částí – modulů. Modulem může být například článek stonku s listem a pupenem. Toto jednoduché uspořádání rostlinám umožňuje neomezený a plastický růst i snadnou regeneraci, vlastnosti velmi výhodné pro přisedle žijící organismy. Klonální rostliny v modulárním uspořádání pokročily ještě dále – pomocí vegetativního rozmnožování produkují nové jednotky se všemi strukturami nezbytnými pro nezávislý růst, tedy vlastně samostatné rostlinky, které mohou (ale nemusejí) zůstat spojené s mateřskou rostlinou. Tyto potenciálně nezávislé jednotky se označují jako ramety. Geneta je potom soubor všech ramet pocházejících z jedné zygoty, a tím pádem geneticky identických.

Vymezení pojmu klonální rostliny se ale mezi autory dosti liší – v nejširším slova smyslu může označovat jakékoliv rostliny se schopností vegetativního rozmnožování – ať už je to pomocí kořenů, oddenků, šlahounů, cibulí či hlíz (Klimeš et al. 1997). Mohli bychom sem dokonce zařadit i rostliny apomiktické (tj. tvořící semena bez účasti pohlavního rozmnožování). Často se tímto termínem ale myslí hlavně klonální rostliny šířící se pomocí oddenků nebo nadzemních výběžků stonku, u kterých zůstávají jednotlivé ramety po nějakou dobu propojené a tvoří tak fyziologicky integrovanou jednotku (Watson & Casper 1984) – tedy „integrátory“ v pojetí Jonsdottir a Watsona (1997)¹. Takové rostliny budí mezi ekology největší zájem, neboť propojení dává prostor pro vznik vzájemné spolupráce mezi potenciálně nezávislými moduly, jako je podpora nově vznikajících ramet mateřskou rostlinou, sdílení zdrojů mezi rametami či specializace ramet rostoucích v různých podmínkách.

Ve své práci bych chtěla podrobněji popsat, jaké výhody může klonálním rostlinám přinášet fyziologická integrace ramet, a zabývat se otázkou, v jak heterogenním prostředí tyto výhody převažují nad nevýhodami. Proto se v dalším textu omezím na klonální rostliny s fyziologicky integrovanými rametami, které jsou od sebe relativně vzdálené², a mohou tedy pociťovat různé podmínky. Pro ostatní typy klonálního růstu budu používat pojem vegetativní rozmnožování.

¹ Jonsdottir a Watson (1997) rozlišují různé kategorie integrace klonálních rostlin v závislosti na poměrech délky života ramet, generační doby ramet a trvání fyziologického propojení ramet. Jako integrátory označují rostliny, u kterých propojení mezi rametami přežívá déle, než je generační doba ramet.

² Většinou tedy nebudu uvažovat druhy, které tvoří trsnaté formy (např. *Festuca ovina*).

1.1 Formy klonálního růstu

Klonální rostliny s fyziologickou integrací ramet se mezi sebou liší způsobem propojení, životními cykly ramet i rozsahem a trváním fyziologické integrace. Kvůli těmto rozdílům je často těžké ze studií prováděných na jednotlivých druzích vyvodit obecný závěr, který lze aplikovat na všechny klonální rostliny.

Orgán propojující ramety může být kořenového nebo stonkového původu. Propojení pomocí kořenů není moc časté (viz Obrázek 1), zdá se, že tato forma je rozšířená zejména v disturbovaném prostředí (Klimeš et al. 1997) a je možné, že u ní jednotlivé ramety nejsou skutečně fyziologicky integrovány ve smyslu sdílení zdrojů nebo je tato integrace poměrně slabá (Klimeš & Klimešová 1999). U některých rostlin dochází k šíření přímo pomocí poléhavých stonků, které čas od času znovu zakořeňují (např. *Lycopodium annotinum*, *Veronica fruticulosa*). Derivát stonku spojující ramety bývá označován jako stolon či šlahoun, je-li nadzemní (např. u *Fragaria vesca*), nebo jako oddenek, pokud je pod zemí (např. u *Aegopodium podagraria*). Oddenky mohou být těsně pod povrchem – tj. epigeotropní (např. u *Lamium galeobdolon*), nebo hlouběji v půdě – tj. hypogeotropní (např. u *Anemone nemorosa*).

Propojovací orgán má u různých rostlin různou životnost – u řady druhů odumírá během prvních dvou let (*Fragaria vesca*, *Asperula odorata*), u jiných přetrvává déle (*Aegopodium podagraria*, *Anemone nemorosa*) (Klimeš et al. 1997).

Pokud délka života ramet značně převyšuje generační dobu ramet a propojení mezi rametami je dlouhodobé, mohou vznikat velké komplexy vzájemně propojených ramet různého stáří (*Anemone nemorosa*). Naopak pokud je životnost ramet jen o málo delší než generační doba ramet nebo propojení mezi rametami odumírá podstatně dříve než ramety, vznikají pouze relativně malé fyziologicky integrované jednotky (*Potentilla anserina*) (Jonsdottir & Watson 1997).

Nejčastějším typem klonálního růstu (a zároveň i vegetativního rozmnožování) je růst pomocí epigeotropních oddenků (viz Obrázek 1). Tato růstová forma má hlavní podíl ve všech základních vegetačních typech kromě mokřadů, kde převažují rostliny s dlouhými hypogeotropními oddenky a nadzemními stolony (Klimeš et al. 1997).

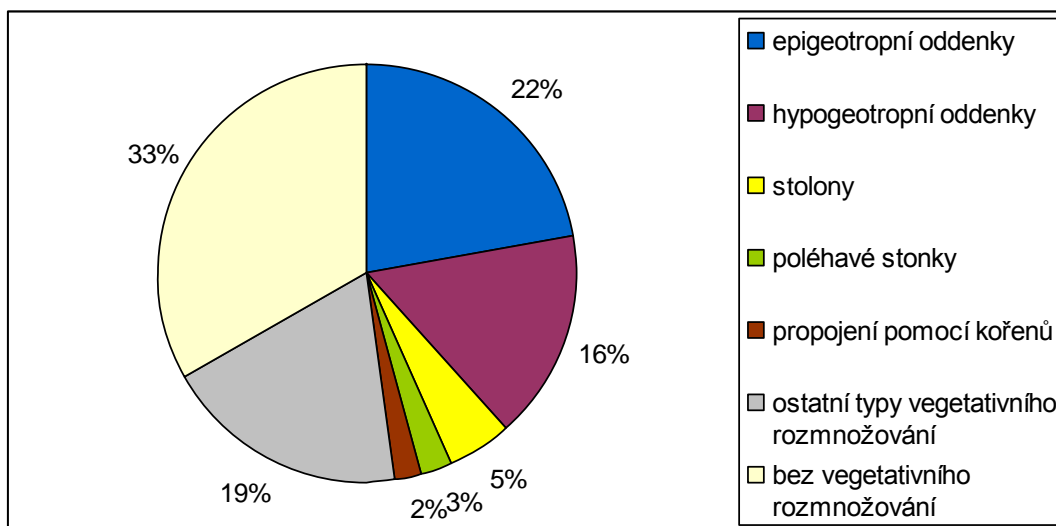
1.2 Rozšíření klonálních rostlin

Vegetativní rozmnožování je široce rozšířené v celé skupině cévnatých rostlin, jeho výskyt a forma se často liší mezi zástupci jedné čeledě, rodu či dokonce v jednom druhu (*Rumex acetosella* agg.). Na druhou stranu existují čeledě pouze se zástupci s vegetativním

rozmnožováním (Aspidiaceae, Aspleniaceae, Equisetaceae, Iridaceae, Orchidaceae, Potamogetaceae) nebo zcela bez něj (Amaranthaceae, Oleaceae) (Klimeš et al. 1997).

Při srovnávání odhadů celkového zastoupení klonálních rostlin ve společenstvech bohužel narážíme na problém s velmi odlišným pojetím klonality u různých autorů (Klimeš et al. 1997). Na základě dat ze své databáze³ Klimeš et al. (1997) uvádí, že 66,5 % druhů cévnatých rostlin střední Evropy se rozmnožuje vegetativně. Pokud vezmeme v potaz pouze rostliny s typy klonálního růstu diskutovanými v této práci (tj. pokud produkují ramety vzdálené od mateřské rostliny, které zároveň zůstávají alespoň po nějakou část vývoje propojené s mateřskou rostlinou), v databázi tvoří 48 % druhů (viz Obrázek 1).

Rostliny s vegetativním rozmnožováním jsou nerovnoměrně zastoupeny v různých prostředích a vegetačních typech. Klimeš et al. (1997) zjistili, že vegetativně se rozmnožující rostliny převažují v prostředí chudších na dusík, na zamokřených půdách, v nižších teplotách a při větším zastínění. Naopak v menšině jsou na disturbovaných místech. Lze předpokládat, že tyto zákonitosti převážně platí i pro fyziologicky integrované klonální rostliny, které tvoří většinu (72%) všech druhů s vegetativním rozmnožováním v databázi.



Obrázek 1 – Zastoupení jednotlivých typů klonálního růstu v databázi cévnatých rostlin střední Evropy (podle Klimeš et al. 1997).

³ Klimeš et al. (1997) vytvořil databázi cévnatých rostlin střední Evropy zahrnující asi 2760 druhů. V databázi jsou zanesena data o povaze a parametrech klonálního růstu (jako je přítomnost klonálního rozmnožování, původ klonálního spojení, vzdálenost mezi rametami, trvanlivost spojení). Jako klonální jsou zde vedeny všechny rostliny, u nichž se může vyskytovat jakákoliv forma vegetativního rozmnožování, vyjma apomixie. Původně bylo v databázi definováno 21 kategorií klonálního rozmnožování, v dnešní podobě databáze je jich 17 (Klimešová & Klimeš n.d.). Údaje prezentované v této kapitole vycházejí ze stavu databáze v roce 1997.

Klonální rostliny s rozsáhlou fyziologickou integrací jsou široce rozšířené v arktických biotopech – rostlin s integrovaným klonálním růstem je ve švédském Laponsku 43,4 % druhů, kdežto v Durhamu (Anglie) tyto rostliny tvoří 29 % druhů (Jonsdottir & Callaghan 1996). Při průzkumu distribuce klonálních rostlin v severovýchodní Číně se zase ukázalo, že jsou klonální rostliny hojnější v území s vyšší nadmořskou výškou, nižší dostupností dusíku a méně srážkami (M. Song et al. 2002).

Tyto závěry napovídají, že klonalita poskytuje rostlinám výhody spíše v podmínkách, kde je růst limitován nějakým abiotickým faktorem, ať už je to nízká teplota, nebo nedostatek světla či živin.

Navzdory výsledkům z analýzy databáze studie zkoumající složení rostlinného pokryvu na různě disturbovaných místech (disturbance byly způsobené pastvou nebo překrytím pískem) ukázala, že na rostliny s klonálním rozmnožováním byly nejčastější na nejvíce disturbovaných lokalitách (Fahrig et al. 1994). Rolí klonálních rostlin v procesu sukcese se zabývali také Prach a Pyšek (1994), kteří taktéž pozorovali největší relativní pokryvnost klonálních rostlin v časnějších sukcesních stádiích. K podobným závěrům došla studie na pobřežních písečných dunách, kde klonální rostliny převažovaly spíše v raných fázích sukcese (Cain et al. 1999). Tento jev může být způsoben například schopností klonálních rostlin rychle se šířit na neobsazená stanoviště (Fahrig et al. 1994).

2 Úskalí a výhody fyziologické integrace

Aby rostliny mohly mít fyziologicky integrované ramety, musí mezi nimi vyrůst a následně být udržováno živé a funkční propojení. To pro rostlinu znamená energetické náklady - tzv. cenu za integraci (Eriksson & Jerling 1990). Další energie je vynaložena na samotný transport látek (Ikegami, Whigham, et al. 2008). Kvůli integraci se rostlinami mohou snáze šířit systémové choroby (Kelly 1995; Stuefer et al. 2004). V často disturbovaném prostředí hrozí přerušování spojení mezi rametami, což může být pro rostliny traumatické (Mack & Thompson 1982; Kelly et al. 2001). Ve vodním prostředí zase fragmentace genety očividně zlepšuje možnost šíření (Hutchings & Bradbury 1986). Jako další faktor zvýhodňující rozpad klonu se uvádí nižší riziko zániku genety při jejím rozdělení na více zcela nezávislých ramet (Cook 1979). Podle této úvahy je v případě silného, ale lokálně působícího stresu pro rostlinu výhodnější vytvořit více nepropojených částí, které budou riziku vystaveny samostatně. Vliv tohoto faktoru na potlačení integrace je ale ovlivněn jednak povahou zdrojů mortality

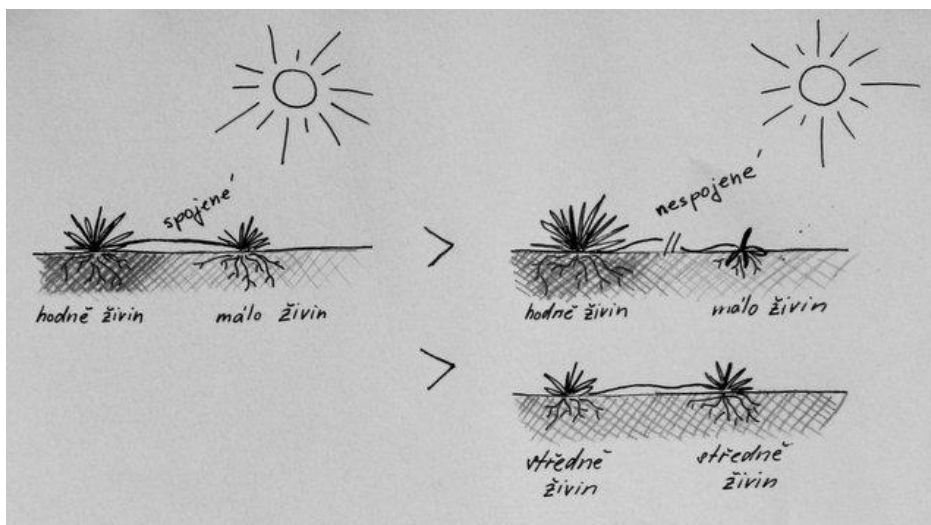
v daném prostředí, jednak tím, jak smrt jedné ramety přispívá k zániku s ní integrovaných ramet (Eriksson 1988; Eriksson & Jerling 1990).

Všeobecné rozšíření fyziologické integrace napovídá, že jsou s touto vlastností pravděpodobně spojeny i výhody, které zmíněná omezení vyrovnávají či převažují (Jonsdottir & Watson 1997). Tyto výhody většinou vyplývají ze schopnosti sdílet látky mezi rametami. Například pokud některá rameta odumírá, mohou být její zdroje translokovány do zbylých částí klonu a tam znovu využity (Hutchings & Bradbury 1986). Stanoviště obývaná rostlinami jsou složena z mikrostanovišť, které se mezi sebou mohou lišit v dostupnosti různých zdrojů, a různé části jednoho klonu tedy mohou být vystaveny různým podmínkám (Hutchings & Wijesinghe 1997). Fyziologická integrace ramet a sdílení zdrojů (Obrázek 2) umožňuje klonálním rostlinám tuto heterogenitu vyrovnávat (např. Slade & Hutchings 1987a, další citace dále v textu). V extrémních případech tak mohou ramety díky propojení přežít i na místech, která by byla pro samostatné rostliny zcela neobyvatelná (Alpert & Mooney 1986). Translokace zdrojů může u některých rostlin probíhat od starších ramet k mladším i naopak – např. u *Fragaria chiloensis* (Alpert 1996), nebo *Podophyllum peltatum* (Jonsdottir & Watson 1997), někdy ale patrně probíhá převážně či výhradně akropetální transport zdrojů (tj. od starších k mladším rametám) – např. u *Glechoma hederace* (Slade & Hutchings 1987b; Slade & Hutchings 1987c) nebo *Carex arenaria* (Noble & Marshall 1983). Podpora ramet v raných fázích vývoje je diskutována níže.

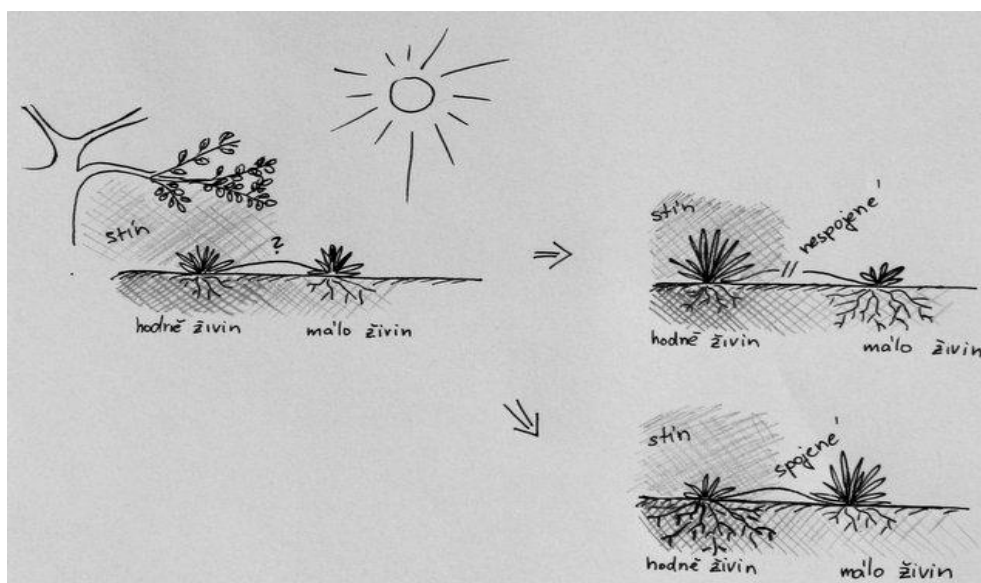
Ještě lepší možnost vyrovnání se s heterogenitou prostředí by mohla rostlinám přinášet specializace ramet na příjem lokálně hojného zdroje (Obrázek 3), označovaná z analogie s ekonomickým termínem jako dělba práce (Alpert & Stuefer 1997). Získávání zdroje rostlinou je efektivnější, pokud je daný zdroj v prostředí ve vyšší koncentraci. Pokud se tedy jednotlivé ramety zaměří na získávání zdroje, který je na jejich stanovišti hojný, měl by být celkový zisk integrované jednotky vyšší. Jako modelová situace se uvádí případ, kdy jsou zdroje v prostředí rozmístěné reciprocally – tedy pokud jsou například místa s dostatkem živin zastíněná a na osluněných místech je živin málo. V takovém případě by mělo být pro rostlinu výhodné, aby zastíněné ramety investovaly spíše do kořenového systému a získávání živin, a osluněné ramety do tvorby asimilátů (Roiloa et al. 2007). Nicméně specializace ramet nemusí být omezena pouze na prostředí se zkříženými gradienty zdrojů, lze si ji představit i v prostředí heterogenním pouze pro jeden typ zdroje (Birch & Hutchings 1994; Wijesinghe & Hutchings 1997).

Fyziologická integrace má význam také pro vývoj nových ramet. Vzrostlé ramety často podporují nové, vyvíjející se ramety. Tato „péče o potomstvo“ je prvním z detailněji

studovaných fenoménů klonálního růstu (Marshall 1990). Mladá rameta bývá zásobována zdroji z mateřské ramety až do doby, kdy je v příjmu živin a tvorbě asimilátů zcela samostatná. V tuto chvíli se tok látek zastaví nebo sníží na minimum (Colvill & Marshall 1981) - ale může se opět obnovit ve chvíli, kdy jedna z ramet trpí nedostatkem nějakého zdroje (viz výše). Takto podporované mladé ramety rostou rychleji, jsou konkurenceschopnější a dokážou lépe růst v prostředí nepříznivém pro semenáčky a mladé rostlinky.



Obrázek 2 – Sdílení zdrojů: Pokud jsou živiny distribuovány nerovnoměrně mezi stanoviště obývaná dvěma rametami, mohou spojené ramety díky translokaci profitovat více než nespojené. V prostředí s nerovnoměrným rozmístěním živin navíc mohou růst lépe než v homogenním prostředí se stejným celkovým množstvím živin.



Obrázek 3 – Dělbá práce: Pokud jedna z ramet roste v zastíněném prostředí, kde je ale dostatek živin, a druhá naopak na světle a s málo živinami, dělbá práce a sdílení zdrojů jim teoreticky mohou umožňovat efektivní využití obou typů stanovišť – narozdíl od neintegrováných rostlin se totiž propojené ramety mohou specializovat na efektivnější příjem lokálně hojného zdroje a celkové zisk v rámci integrovaného systému je tak větší.

Rostliny šířící se pomocí výběžků či oddenků mají možnost ovlivnit pozici dceřiných ramet. Na základě této myšlenky vznikl koncept tzv. pátracího chování (z anglického „*foraging behaviour*“) u klonálních rostlin (Slade & Hutchings 1987b; Slade & Hutchings 1987c; de Kroon & Hutchings 1995). Kdyby rostliny plasticky odpovídaly na podmínky stanoviště změnou architektury klonálního růstu, mohly by přednostně obsazovat místa bohatá na zdroje a „unikat“ z nepříznivých stanovišť. Předpokládaným chováním je zkrácení vzdáleností mezi rametami a zvýšené větvení oddenků či šlahounů v dobrých podmínkách a naopak prodloužení vzdáleností a nižší větvení v nepříznivých podmínkách (Sutherland & Stillman 1988). Přednostní růst na příznivějších (méně zasolených) stanovištích pozoroval např. Salzman (1985) u klonální rostliny *Ambrosia psilostachya*.

Analogické pátrací chování bylo pozorováno na úrovni jednotlivých ramet či u neklonálních rostlin, které na různou dostupnost půdních živin či světla reagují morfologickými změnami v kořenech či prýtech, a tak aktivně vyhledávají nutričně bohatá nebo osvětlená místa patřičnými orgány. Takové chování je u řady druhů velmi efektivní (Crick & Grime 1987; de Kroon & Hutchings 1995). Pátrací chování u klonálních rostlin tedy potenciálně může fungovat jak na úrovni celého klonálního fragmentu plasticitou klonálního růstu, tak na menším měřítku změnami v morfologii jednotlivých ramet.

Nicméně i v případě, že délka a větvení výběžků či oddenků není plastické a rostlina tímto způsobem neodpovídá na podmínky stanoviště, fixní architektura klonálního růstu může zajistit optimální způsob šíření z hlediska okupace a kolonizace prostoru⁴ (Benot et al. 2010).

Dalším možným důsledkem fyziologické integrace je to, že propojené ramety mohou regulovat vnitroklonální kompetici, a tak zbytečně neplýtvat silami např. na tvorbu vyšších stonků (Hutchings 1979) nebo větších kořenových systémů (Herben & Novoplansky 2008). Takto se chovající klony pak efektivněji využívají dostupné zdroje, nevykazují na hustotě závislou mortalitu (Hutchings 1979) a mohou tvořit dlouhodobě přetrvávající monokultury (Zhou et al. 2012).

Na závěr tohoto výčtu je nutno dodat, že v mnoha případech hrají velkou roli fylogenetická omezení a proto bychom neměli očekávat, že přítomnost fyziologické integrace bude možné zcela vysvětlit působením přírodního výběru na rostliny (Eriksson & Jerling

⁴ Kolonizací prostoru se rozumí celková oblast pokrytá klonálním fragmentem a okupací prostoru míra seskupení ramet k sobě (a tím pádem zamezení růstu jiných rostlin v prostoru mezi rametami). Kolonizace prostoru je tedy vysoká u dlouze výběžkatých růstových forem, kdežto okupace u trsnatých či krátce výběžkatých forem. Podle geometrického modelu (Smith & Palmer 1976 podle Benot et al. 2010) optimální architektura klonálního růstu maximalizuje jak kolonizaci, tak okupaci.

1990; Jonsdottir & Watson 1997). Další autoři (Kelly 1995; Hay & Kelly 2008) proti tomuto náhledu také namítají, že fyziologická integrace je původní vlastností rostlin a měli bychom se tedy spíše zabývat výhodami, které přináší fragmentace klonů jakožto vlastnost odvozená – to vlastně znamená vlastnostmi, které jsou tradičně chápány jako nevýhody či omezení fyziologické integrace. Tito autoři poukazují i na to, že jevy studované na klonálních rostlinách často nejsou pro tyto rostliny nijak speciální a můžeme je do jisté míry nalézt i u rostlin neklonálních. Klonální rostliny s fyziologickou integrací tak v některých ohledech možná slouží spíše jako vhodný objekt pro studium obecně rozšířených rostlinných strategií (de Kroon et al. 2005).

3 Vlastnosti prostředí a plasticita rostlin

Výše uvedené vlastnosti klonálních rostlin se v posledních desetiletích těší velkému zájmu a na toto téma vzniklo úctyhodné množství nejrůznějších studií. Nicméně závěry z nich vyplývající nejsou jednoznačné. Přináší tedy fyziologická integrace rostlinám významné výhody? Kvůli vlivu velkého počtu různých faktorů je těžké otázku bez výhrad zodpovědět. Proto bych se chtěla zaměřit na jednu skupinu faktorů – totiž abiotické prostředí a jeho heterogenitu – a položit otázku trochu jinak: V jak heterogenním prostředí přináší fyziologická integrace rostlinám významné výhody?

Abych se mohla pokusit na tuto otázku odpovědět, nejprve stručně shrnu základní charakteristiky heterogenity prostředí a jejich vliv na rostliny obecně. V následující kapitole se pak budu zabývat vlivem heterogenity přímo na zmíněné vlastnosti klonálního růstu.

3.1 Heterogenita prostředí

Rostliny ke svému životu potřebují tři základní typy zdrojů – sluneční záření, vodu a živiny. Prostředí, která obývají, se mezi sebou liší jak celkovou dostupností těchto zdrojů, tak jejich uspořádáním v prostoru a proměnlivostí v čase. Kromě toho mohou v různých místech a čase nerovnoměrně působit i další faktory, jako je například zasolení, nízké teploty nebo disturbance. Tato variabilita bývá označována jako prostorová a časová heterogenita prostředí.

Z hlediska rostlin je důležité měřítko prostorové heterogenity, tedy vlastně rozměr oblastí s podobnou dostupností zdroje (angl. „*patches*“, v dalším textu v tomto významu používám také výrazy oblast, plocha či ploška) či vzdálenost, na které se koncentrace zdroje významně mění (Jackson & Caldwell 1993). Například v lesních půdách se dostupnost půdních živin

může významně měnit na vzdálenostech kolem 10 cm (Lechowicz & Bell 1991). Prostředí může být samozřejmě heterogenní na několika škálách zároveň, vzniká tedy jakási hierarchie jednotlivých měřítek heterogenity (Kotliar & Wiens 1990). Z hlediska rostlin hraje roli zejména poměr mezi škálou prostorové heterogenity a velikostí celé rostliny i dílčích modulů, které na heterogenitu reagují (de Kroon et al. 2005). U časové heterogenity je důležitý zase poměr mezi rychlostí změn prostředí a rychlostí, s jakou jsou rostliny schopné na změny reagovat (Alpert & Simms 2002).

Základní charakteristikou heterogenity je také kontrast v koncentraci zdroje na různých místech daného prostředí (Kotliar & Wiens 1990), a velikost změn dostupnosti zdroje v čase. Třeba dostupnost dusíku se může v některých prostředích významně měnit i na vzdálenostech několika centimetrů (Cain et al. 1999; Jackson & Caldwell 1993) a například v ekosystému pobřežních dun se ukázala být i výrazně časově proměnlivá (Cain et al. 1999). Přítomnost tzv. slunečných skvrn (angl. „*sunflecks*“) v lesním podrostu může být záležitostí pouze několika sekund a rozdíly v intenzitě slunečního záření jsou velmi vysoké (Chazdon & Pearcy 1991). Heterogenita může být z velké části utvářena vegetací samotnou, lesní vegetace například zvyšuje heterogenitu (zejména velikost kontrastu) světla a dusíku (Kleb & Wilson 1997).

Velký vliv na volbu rostlinných strategií má také předvídatelnost prostorových a časových změn prostředí (Oborny 1994). Předvídatelnost v podstatě roste se škálou heterogenity a klesá s rychlostí změn, pokud se tyto periodicky neopakují či je nelze předem nějak odhadnout. Dalším faktorem je vztah mezi dostupností jednotlivých typů zdrojů. Stanoviště v přirozených prostředích často nemůžeme zjednodušit na dobrá či špatná pro růst rostlin – jedno místo může poskytovat vhodné podmínky v jednom ohledu, ale nepříznivé v jiném. Například dostatek půdních živin a vody se může nacházet převážně na zastíněných místech (Hutchings & Wijesinghe 1997) a naopak osluněné rostliny mohou trpět vysušením (Stuefer et al. 1994). Na písččných dunách s keřem *Lupinus arboreus* (Fabaceae) tento druh zase vytváří zastíněná stanoviště se zvýšenou dostupností dusíku, kdežto okolní prostředí je sice osluněné, ale na dusík velmi chudé (Alpert & Mooney 1996). Jinde se mohou zdroje vyskytovat společně – například vyšší koncentrace živin může být spojena s dostatkem světla v disturbanci vytvořených vegetačních „dírách“ v travnatých společenstvech (Dyer et al. 2010; He et al. 2011), nebo mohou být výskyt i měřítko heterogenity jednotlivých zdrojů vzájemně nezávislé (Lechowicz & Bell 1991).

Základními charakteristikami prostředí diskutovanými v této práci tedy budou celkové množství jednotlivých zdrojů, měřítko prostorové a časové heterogenity, velikost kontrastu

mezi oblastmi a změny prostředí v čase, předvídatelnost změn v prostoru i čase a vzájemný vztah mezi výskytem jednotlivých zdrojů.

3.2 Fenotypová plasticita rostlin

Rostliny jako přisedlé organismy nemohou uniknout podmínkám prostředí (ač jistou možnost „výběru“ stanoviště u klonálních rostlin nabízí koncept pátracího chování), ale zato mají schopnost se jim do značné míry přizpůsobovat změnami růstu, neboli pomocí adaptivní fenotypové plasticity. Plasticitu je třeba odlišovat od alometrie (de Kroon et al. 2005).

Alometrická pravidla určují proporce růstu rostliny v závislosti na její velikosti či stupni vývinu. Pokud se například rostlina větví tím více, čím je větší, a její velikost je úměrná dostupnosti světla, nelze zvýšenou míru větvení považovat za plastickou odpověď na lepší světelné podmínky (Huber & Stuefer 1997).

V tzv. modulárním konceptu plasticity de Kroon et al. (2005) zdůrazňují, že díky modulárnímu uspořádání a absenci centrálního řízení u rostlin jsou to právě jednotlivé moduly či meristémy, které primárně na lokální podněty prostředí reagují, a součet jejich odpovědí pak dává výslednou plasticitu rostliny. Stejně tak výsledný zisk rostliny plynoucí z její plasticity (určující evoluční úspěch daného vzorce chování) je sumou zisků a ztrát modulů. Důsledkem je, že rostliny na heterogenitu reagují zpravidla v měřítku jednotlivých modulů, nikoli celé rostliny, a plasticita na úrovni modulu je tedy základním mechanismem (de Kroon et al. 2009). Translokace látek mezi moduly (ať už u klonálních či neklonálních rostlin) umožňuje integrovat lokální signály z prostředí a informace z ostatních částí rostliny (D’Hertefeldt et al. 2011). Tato integrace může lokální odpověď jak zesílit či zeslabit (Evans 1992), tak kvalitativně změnit (de Kroon et al. 2005; de Kroon et al. 2009). Stejně lokální podmínky tedy mohou vyvolat zcela odlišnou reakci modulu v závislosti na stavu ve zbytku rostliny. Například výrazná proliferace kořenů v oblasti s vysokou koncentrací dusíku se objeví pouze v případě, že ve zbytku kořenového systému je dusíku málo (Forde 2002). Zastíněné větve borovice *Pinus sylvestris* zase rostou méně, pokud jsou jiné větve téhož stromu na slunci (Stoll & Schmid 1998). Podobně zastíněný stonek hrachu (*Pisum sativum* var. *arvense*) seschl, pokud druhá větev byla na slunci, ale rostl, pokud byla druhá větev odstraněna (Novoplansky et al. 1989). Při studiu plasticity jsou tedy důležité jednak odpovědi jednotlivých modulů na lokální podmínky prostředí, jednak pravidla komunikace mezi moduly (de Kroon et al. 2005).

3.2.1 Kdy je dobré být plastický?

Plasticita v růstu může vést k efektivnějšímu získávání zdrojů v různorodém prostředí – například pokud je rostlina schopná rychle a efektivně využít vysokou koncentraci živin v půdě díky lokální proliferaci kořenů nebo zvýšení rychlosti absorpce (Crick & Grime 1987). Ne všechny rostliny ale plasticky reagují na změny podmínek a také míra plasticity se velmi různí druh od druhu (Alpert & Simms 2002; Kembel & Cahill 2005). Znamená to, že plasticita se vyplatí jen v určitých podmínkách? Kdy je tedy dobré být plastický?

Na tuto otázku se pokusím odpovědět zejména na příkladu plasticity kořenů v reakci na heterogenní distribuci živin, která je poměrně dobře prozkoumaná (viz např. Kembel et al. 2008). Předpokládá se, že plasticita je výhodnější v prostředí s vyšší celkovou dostupností zdrojů, neboť zde rostliny mohou reagovat silněji a rychleji než v chudých prostředích, pro která je typický spíše pomalý růst (Alpert & Simms 2002; Crick & Grime 1987), a mají na adaptivní změny dostatek prostředků (Huber et al. 2004). Plastické změny v růstu totiž mohou být poměrně nákladné (DeWitt et al. 1998), zvláště pokud nevedou k adekvátně zvýšenému přísunu zdroje (Crick & Grime 1987). V nutričně chudém prostředí navíc živiny nejspíše bývají přítomny zejména ve formě krátkých a nepředvídatelných pulzů, na které rostliny nestihnou změnami růstu zareagovat včas. Pro rostliny z takových prostředí proto může být výhodnější vyvinout poměrně velký kořenový systém připravený takové pulzy využít pomocí fyziologické plasticity – tedy zvýšené absorpce živin (Crick & Grime 1987; Campbell & Grime 1989). Vyšší plasticita a schopnost využívat relativně dlouhá období obohacení dusíkem se ukázala například na rychle rostoucím druhu *Agrostis stolonifera* v porovnání se *Scirpus sylvaticus*, druhem chudých stanovišť (Crick & Grime 1987). Toto pravidlo ale neplatí stoprocentně (Alpert & Simms 2002) – například při porovnání dvou druhů ostřic z kontrastních prostředí (*Carex arenaria* a *C. disticha*) se schopnost morfologické plasticity ukázala u obou (D'Hertefeldt et al. 2011).

Výhody plynoucí z plasticity mohou také záviset na velikosti kontrastu mezi chudými a bohatými místy a velikosti těchto oblastí (Hutchings et al. 2003). Kontrast by měl být dostatečně velký, aby výtěžek z morfologické plasticity převážil její náklady. Pokud bude ale příliš velký, rostlina nemusí být vůbec schopna v horších místech růst (Alpert & Simms 2002). Dalo by se očekávat, že v rámci tohoto rozmezí budou výhody plasticity s kontrastem vzrůstat, neboť výtěžek z bohatých oblastí bude větší.

Měřítka heterogenity je důležité vztahovat k velikosti reagujících modulů (Hutchings et al. 2003). Pokud je škála prostorové heterogenity jemnější než velikost reagujících jednotek,

nebo naopak větší než celá rostlina (a než vzdálenost, na kterou se šíří), prostředí je rostlinou vnímáno jako homogenní a plasticita tudíž nemá smysl. Největší míru plasticity v určité vlastnosti lze očekávat, pokud měřítko heterogenity odpovídá velikosti struktur, které tuto vlastnost nesou (Wijesinghe & Hutchings 1997). Teoreticky i experimentálně byl vliv velikosti kontrastu i měřítka heterogenity na plasticitu zkoumán hlavně u klonálních rostlin, což je podrobněji rozebráno níže (kapitoly 4.2 a 4.3).

Podobně vliv časové proměnlivosti závisí na poměru rychlosti změn prostředí a době potřebné k odpovědi. Pokud se prostředí mění rychleji, než jak je rostlina schopná reagovat, bude jej pravděpodobně vnímat jako časově stálé. Nejnepříznivější situace pro rostlinu teoreticky nastává, pokud se prostředí mění stejnou rychlostí, s jakou ona reaguje (Alpert & Simms 2002). Optimální tedy je, pokud jsou moduly schopny reagovat znatelně rychleji než se mění jejich lokální podmínky (Oborny 1994). Morfologické odpovědi (jako jsou např. změny v růstu kořenů podle dostupnosti živin) jsou dlouhodobějšího charakteru než fyziologické (např. zvýšení účinnosti příjmu živin kořeny), a navíc bývají energeticky náročnější (Alpert & Stuefer 1997). V rychleji se měnícím prostředí by tedy měla převažovat spíše fyziologická přizpůsobení (Crick & Grime 1987). Toto tvrzení podporuje pokus se dvěma druhy trav z různě úživných prostředí - *Arrhenatherum elatius* ssp. *bulbosum* z bohatých a *Festuca ovina* z chudých prostředí (Campbell & Grime 1989). Jak jsem již zmínila, pro chudá prostředí jsou typické spíše krátkodobé pulzy zvýšené dostupnosti živin. Pomalu rostoucí *F. ovina* při experimentu opravdu dokázala využívat lépe krátkodobé a *A. elatius* dlouhodobé pulzy, přičemž efektivita absorpce dusíku byla u *F. ovina* při krátkodobých pulzech vyšší. Podobně jako u vlivu časové proměnlivosti na integraci klonálních rostlin (viz níže) je ale experimentálních studií pracujících s vlivem času na fenotypovou plasticitu velmi málo (Alpert & Simms 2002).

Pokud je prostorová a časová heterogenita dobře předvídatelná na základě podmínek, které rostlina v daný čas a na daném místě vnímá, je omezeno riziko, že se plastické přizpůsobení mine účinkem, a plasticita by tedy měla být zvýhodněna (Alpert & Simms 2002; Oborny 1994). Předvídatelnost může být dána stálostí či pravidelným opakováním podmínek, nebo například možností odhadnout budoucí podmínky na základě dalších indicií – třeba spektrální složení světla může prozradit semenáčkům, kde rostou další rostliny a těmto místům se vyhnout (Novoplansky et al. 1990).

4 Vliv heterogenity prostředí na fyziologickou integraci

Klonální rostliny mají o jednu hierarchickou úroveň v modulárním uspořádání více (Eriksson & Jerling 1990). Jak významnou změnu to přináší z hlediska vnímání heterogenity? Jde jen o pouhý přesun k hrubšímu měřítku? Ramety, narozdíl od modulů neklonální rostliny, jsou potenciálně (a někdy i skutečně) nezávislé a představují základní jednotky, které se mohou rozšířit, přežít či zaniknout, podobně jako celá neklonální rostlina. Rameta, oproti neklonální rostlině, je ale pouze součástí celku - genety, který nese stejnou genetickou informaci. Vzájemně komunikující fyziologicky integrované skupiny ramet pak představují jakýsi mezistupeň mezi rametou a genetou. Genetická informace spolu s prostředím určuje vlastnosti jednotlivých ramet a integrace mezi rametami. Přetrvávání, reprodukce či zánik různých ramet a integrovaných jednotek jsou pak příspěvkem k celkovému fitness⁵ dané genety (Eriksson & Jerling 1990). V této kapitole se chci zaměřit na úlohu fyziologicky integrovaných jednotek – jak přispívá integrace ramet k celkovému úspěchu genety v heterogenním prostředí? Z výše jmenovaných vlastností klonálního růstu se k heterogenitě prostředí vztahuje sdílení zdrojů mezi rametami a jako dílčí strategie potenciálně zvyšující efektivitu využívání heterogenně rozmístěných zdrojů také dělba práce a pátrací chování.

4.1 Sdílení zdrojů

Schopnost sdílet látky mezi rametami je nutnou podmínkou pro funkční integraci klonálních fragmentů. Kdy ale rostliny tuto schopnost skutečně využívají? Translokaci lze pozorovat přímo jako tok značených látek rostlinou (např. Colvill & Marshall 1981), nebo nepřímo například pomocí tzv. analýzy ztrát a zisků (angl. „*cost-benefit analysis*“, např. Slade & Hutchings 1987a). První metoda nám umožňuje říci, zda translokace probíhá a kolik značené látky bylo odkud kam přeneseno. Druhá metoda se místo sledování konkrétní látky zaměřuje na celkový efekt, který na rostliny má fyziologická integrace – často srovnává soubor rostlin s propojenými rametami se souborem, u kterých bylo propojení přerušeno, popřípadě soubor rostlin v heterogenním a homogenním prostředí a analyzuje dopad integrace na rostliny⁶ (tj. jejich velikost, hmotnost biomasy, morfologii apod.). Tato metoda je široce

⁵ U klonálních rostlin je z jejich povahy velmi obtížné stanovit fitness. K evolučnímu úspěchu daného fenotypu přispívá jak schopnost se pohlavně rozmnožovat, tak vegetativně šířit a minimalizovat riziko extinkce. Možným měřením fitness klonálních rostlin je tzv. „očekávaná doba do extinkce“, kterou je ale většinou nutno odhadovat na základě krátkodobých měření (Eriksson & Jerling 1990).

⁶ V experimentech se často jako odhad fitness používá rychlost růstu ramet a míra jejich klonálního rozmnožování (Chesson & Peterson 2002; Eriksson 1988).

používaná při porovnávání výhod, které rostlinám integrace přináší v různých podmínkách. Některé studie obě metody kombinují (D’Hertefeldt & Jonsdottir 1994). Často se pro analýzu používají pouze dvojice ramet či dvojice malých skupin ramet, zejména pokud jde o experimenty ve skleníku nebo experimentální zahradě (např. van Kleunen & Stuefer 1999; Alpert et al. 2003). Tak se dá například studovat, zda a nakolik ramety sdílejí zdroje, zda se specializují a jak je toto ovlivněno velikostí kontrastu. Série studií na *Glechoma hederacea* ale pracuje s jednotlivými klonálními fragmenty, které nechá rozrůst v experimentálních podmínkách (např. Birch & Hutchings 1994; Stuefer & Hutchings 1994; Wijesinghe & Hutchings 1999) – to umožňuje zkoumat třeba efekt škály heterogenity (viz níže), což pomocí dvojic ramet nelze. Systém více ramet byl také použit v práci porovnávající růst integrovaného klonu v závislosti na procentu stanovišť (květináčů) obohacených živinami (Wijesinghe & Handel 1994). Pokus zkoumající výměnu zdrojů v integrovaném systému jedné mateřské a dvou dceřiných ramet poukázal na to, že chování komplexnějších systémů není možné odhadnout z výsledků studií prováděných na dvojicích ramet a pro pochopení zákonitostí translokace u rostlin v přirozených poměrech jsou tedy nezbytné další experimenty pracující s více než dvěma integrovanými rametami (Janeček et al. 2007). Studie prováděné na rostlinách v jejich přirozeném prostředí většinou pracují s většími systémy ramet, čímž je možné zjistit například rozsah fyziologické integrace (D’Hertefeldt & Jonsdottir 1994) či dopad přerušování propojovacího orgánu na rostliny v jinak normální situaci (Alpert 1990).

Jak jsem již nastínila, schopnost sdílet zdroje mezi rametami by mohla rostlinám umožňovat lepší využití heterogenního prostředí. Pokud jsou tedy ramety vystaveny různým podmínkám, integrace by měla mít pozitivní efekt, kdežto v homogenním prostředí, kde sdílení zdrojů nemá smysl, by propojení nemělo mít na růst ramet vliv nebo by je dokonce mohlo znevýhodňovat kvůli nákladům s ním spojeným (viz kapitolu 2). Toto pravidlo skutečně potvrzuje řada prací, například pro heterogenitu v množství světla (např. Stuefer et al. 1994; Xu et al. 2010) nebo půdních živin (Alpert 1991; Birch & Hutchings 1994; Alpert 1996). Terénní studie na šesti hlavních klonálních druzích slanisek v jihovýchodním USA ukázala význam integrace klonu pro růst na extrémně zasolených plochách, kde je pro rostliny zřejmě důležité zásobení vodou z ramet na méně zasolených místech (Pennings & Callaway 2000). Pozitivní efekt integrace na vyrovnávání se s vysokou salinitou půdy prokázala také experimentální studie na slanomilném druhu *Ambrosia psilostachya* (Salzman & Parker 1985). Jednotlivá kritéria heterogenity a jejich dopad na integraci jsou podrobněji rozvedena v následujících podkapitolách.

4.1.1 Reciproká translokace zdrojů

Mohou si dvě ramety vyměňovat zdroje navzájem? Tok vody a živin xylémem je nezávislý na toku asimilátů floémem, takže by se dalo očekávat, že pro tyto dva typy zdrojů to možné je. Při zkoumání vlivu heterogenity v dostupnosti světla na mochny *Potentilla anserina* a *P. reptans* autoři zaznamenali pozitivní efekt integrace jak na ramety ve stínu spojené s nezastíněnými, tak na osluněné ramety spojené se zastíněnými (Stuefer et al. 1994). Tento jev vysvětlili tím, že osluněné ramety kvůli zvýšenému odparu trpěly suchem a možnost importu vody ze zastíněných ramet jim pomáhala. V rostlinách tedy patrně docházelo k reciprokému transportu zdrojů. Také další práce sledovaly dva faktory zároveň a potvrdily tak možnost obousměrného transportu různých zdrojů mezi rametami (např. Alpert & Mooney 1986; Friedman & Alpert 1991; van Kleunen & Stuefer 1999; Alpert et al. 2003). Tyto studie demonstrovaly schopnost klonálních rostlin růst v prostředí, kde se důležité zdroje nevyskytují pohromadě (jako například již zmíněné písčné duny) a vzájemná „spolupráce“ je prospěšná pro ramety v obou typech stanovišť. Jak ale ukázat, že vzájemné sdílení zdrojů opravdu přináší větší výhody než jednostranná podpora strádající ramety? V případě reciproké výměny dvou zdrojů je obtížné analyzovat výhody plynoucí z translokace každého z nich. Nicméně zamezit toku asimilátů mezi rametami a zároveň zanechat možnost transportu vody je možné „opařením“ stolonu (angl. „*steam-girdling*“) – tato metoda zničí živé buňky floému, ale xylém tvořený odumřelými buňkami neovlivní. Aplikací této metody na mochnu *Potentilla anserina* ve zkříženém gradientu vody a světla se potvrdilo, že na lepší růst integrovaných ramet má vliv sdílení jak vody, tak asimilátů (van Kleunen & Stuefer 1999).

Na druhou stranu například u *Glechoma hederacea* nebyla vzájemná výměna asimilátů a živin pozorována (Stuefer & Hutchings 1994) – autoři to připisují povaze růstu této rostliny, pro kterou je charakteristická spíše rychlá expanze a podpora nových ramet než investice do přežívání dospělých ramet. Stejně tak u *Glechoma longituba* nebyl pozorován žádný efekt integrace ramet v heterogenním prostředí na biomasu (L.-L. Zhang & He 2009). Vypadá to tedy, že schopnost obousměrné translokace zdrojů se liší mezi druhy a vyskytuje se spíše u klonálních rostlin s dlouho žijícími integrovanými rametami. Rychle se rozrůstající rostliny s relativně krátce žijícími rametami místo toho investují pouze do podpory nových ramet (Stuefer & Hutchings 1994). Přestože v experimentálních podmínkách se jasně ukázaly výhody reciproké translokace, otázkou zůstává, jak časté jsou takové podmínky ve skutečných prostředích. Často uváděný příklad bobovitých keřů na písčných dunách je ukázkou prostředí poměrně specifického. Rozšířenější jev by ale mohla představovat negativní korelace dostatku

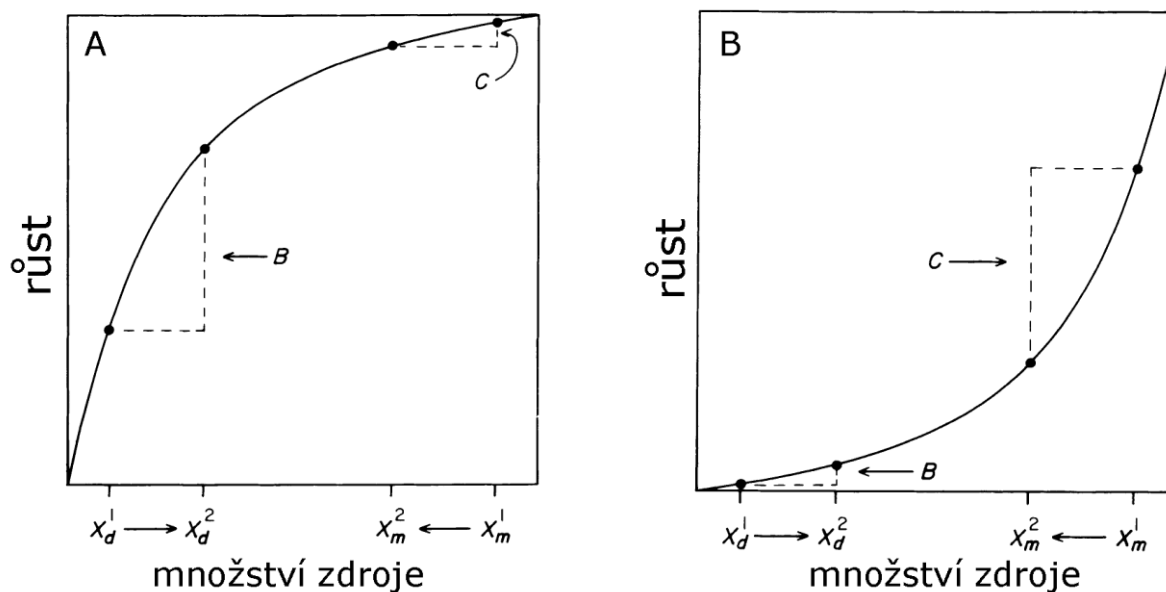
světla a vody (He et al. 2011). Další otázkou je, jak velké jsou tyto reálné kontrasty a jak to vypadá s výhodami integrace za přirozených podmínek (viz také kapitolu 4.1.2).

Přestože se dosavadní práce zabývaly téměř výhradně reciprokým rozložením zdrojů, mohou být jednotlivé zdroje v prostředí rozmístěny také nezávisle na sobě, či se mohou vyskytovat spíše společně (koincidence). Proto He et al. (2011) porovnávali růst dvou klonálních druhů při reciprokém a koincidentním výskytu nadzemních (světlo) a podzemních zdrojů (voda a živiny). *Potentilla reptans* se podle nich ve svém prostředí setkává spíše s reciprokým a *Cynodon dactylon* s koincidentním rozmístěním těchto zdrojů. Autoři očekávali, že si budou druhy umět poradit spíše se známým uspořádáním a to se i částečně potvrdilo - koincidence a reciprocita měly významný vliv na biomasu studovaných druhů a jejich efekt se u obou druhů lišil. Druhu *C. dactylon* vyhovovalo více koincidentní uspořádání zdrojů, kdežto *P. reptans* rostla lépe, pokud se různé zdroje vyskytovaly na různých plochách. U *P. reptans* ale integrace ramet přinášela výhody v obou typech prostředí.

Tyto výsledky potvrzují, že je třeba se zaměřit na skutečné rozmístění zdrojů v prostředí a že nejen reciprocita musí být pro všechny klonální rostliny nejvýhodnější. Ale samozřejmě nelze z této jediné studie vyvozovat všeobecné závěry.

4.1.2 Velikost kontrastu

Výhody integrace v heterogenním prostředí v porovnání s homogenním se zdají být celkem jednoznačné, jak je to ale při porovnání různě heterogenních podmínek? Podle teoretické studie (Caraco & Kelly 1991) závisí výhody fyziologické integrace při různém kontrastu podmínek zejména na povaze závislosti růstu ramet na množství limitujícího zdroje. Pokud je tato funkce konkávní (tj. při vyšším množství zdroje má stejná změna v jeho koncentraci menší dopad na rychlost růstu), výhody integrace by měly růst s vyšším kontrastem v dostupnosti zdroje mezi rametami. Pokud bude funkce naopak konvexní, s rostoucím kontrastem porostou i ztráty z translokace (viz Obrázek 4), nicméně takový charakter závislosti není moc pravděpodobný (Alpert 1999). Podobně by mohly výhody integrace záviset na povaze vztahu fitness a velikosti ramet (Eriksson & Jerling 1990) – pokud je tato závislost konvexní, jak bylo ukázáno například u *Potentilla anserina* (Eriksson 1988), výhody podpory menší ramety klesají (pokud za ni větší rameta „zaplatí“ úbytkem své velikosti). Většina experimentálních prací se ale závislostí velikosti a fitness nezabývá (tj. považuje ji za lineární).



Obrázek 4 – Model translokace zdrojů mezi dvěma rametami: Pokud je závislost rychlosti růstu na množství zdroje konkávní (graf A), cena pro rametu „dárce“ (C) za integraci je menší než výnos „obdarované“ ramety (B), pokud je funkce konvexní (graf B), cena převyšuje zisk (upraveno podle Caraco & Kelly 1991).

Větší výhody integrace při vyšším kontrastu předpovídá také další model (Stuefer et al. 1998) a experimentální studie tuto teorii potvrzují (Friedman & Alpert 1991; Guo et al. 2011). Pokud například jedna rameta jahodníku *F. chiloensis* rostla bez dusíku a v dostatku světla a druhá měla naopak dusíku hodně (závodka s 50 mg/l) a světla málo, integrace ramet měla signifikantní pozitivní efekt na jejich biomasu. Když ale autoři snížili dávku dusíku na realističtější množství (10 mg/l), vliv integrace na biomasu již nebyl patrný. Určitá míra translokace zřejmě probíhala i v druhém případě, neboť integrované ramety produkovaly více listů (Friedman & Alpert 1991). Podobně se teprve při vysokém kontrastu v osvětlení (100 a 10 % přírodního světla) znatelně projevil vliv integrace u kapradiny *Diplazium glaucum* (Guo et al. 2011). Tyto a podobné výsledky (Hutchings & Wijesinghe 2008; Wang et al. 2011) opět vyvolávají otázku, nakolik se výhody integrace prezentované v experimentálních studiích uplatňují v reálných podmínkách. Bylo by tedy podle mě dobré posoudit jednak velikost reálných kontrastů, se kterými se rostliny setkávají, a jednak dlouhodobější vliv integrace v takových podmínkách (například přímo v terénu). Většina dosavadních experimentů totiž trvala pouze několik málo měsíců.

Míra sdílení látek uvnitř klonu se liší nejen mezi druhy, ale i mezi různými rostlinami v rámci jednoho druhu. To znamená, že tato vlastnost může být vystavena selekci (Jonsdottir & Watson 1997; Alpert et al. 2003; van Kleunen et al. 2000). Pokud jsou tedy výhody translokace vyšší při větším kontrastu prostředí, rostliny z více heterogenních míst by mohly mít tuto schopnost lepší. Studie na jahodníku *Fragaria chiloensis* skutečně ukázaly, že

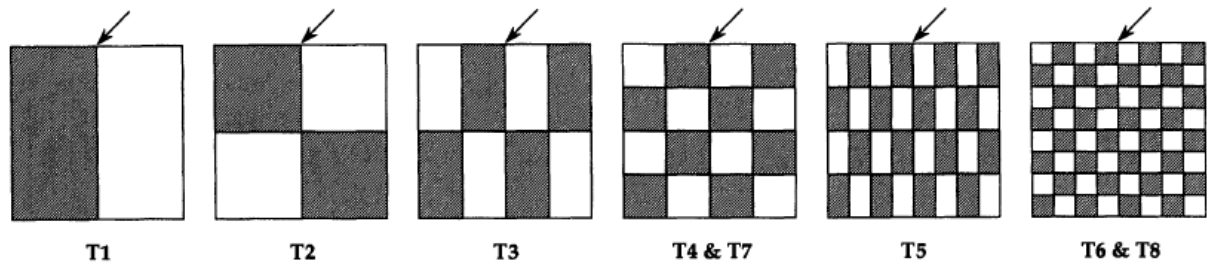
rostliny z heterogenního prostředí pobřežních dun mají lepší schopnost translokace než rostliny z relativně homogenních trávníků (Alpert 1999) a že více translokující genotypy více prosperují z integrace v heterogenním prostředí (Alpert et al. 2003). Tyto výsledky působí přesvědčivě, bohužel ale chybí podobné studie na dalších druzích.

4.1.3 Měřítko prostorové heterogenity

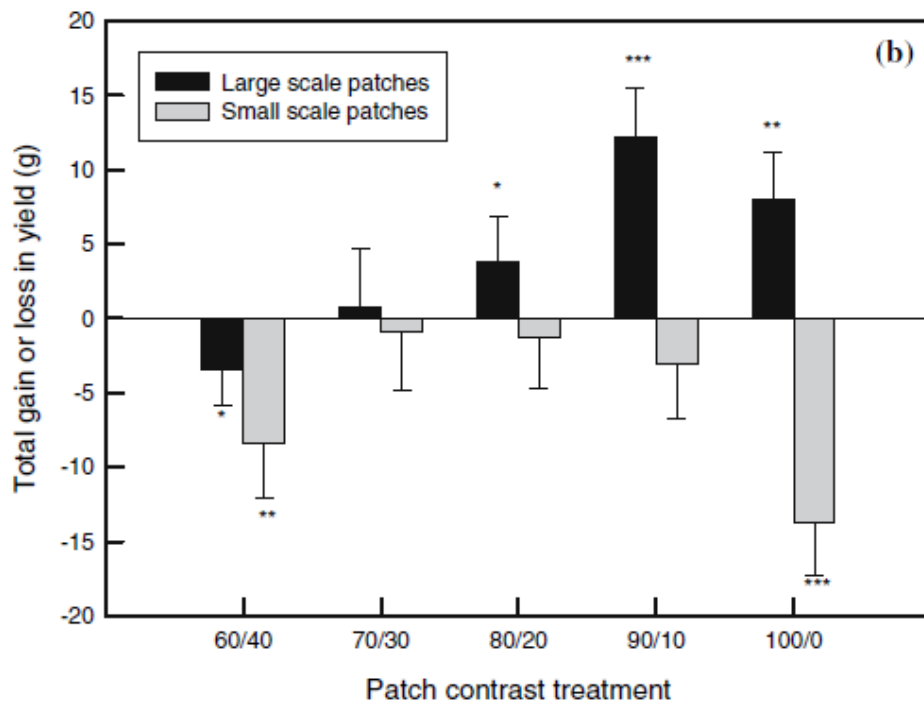
Kromě velikosti kontrastu mezi stanovišti je důležitou charakteristikou prostředí také měřítko prostorové heterogenity. Může mít velikost plošek s podobnými podmínkami v rámci heterogenního prostředí významný efekt na růst klonálních rostlin? Aby se mohly projevit výhody integrace, musí být plošky velké alespoň jako jednotlivé ramety. Je ale integrace efektivnější, pokud je každá rameta v jiných podmínkách, nebo když jsou změny pozvolnější? Model růstu klonálních rostlin předpověděl významnou roli měřítka heterogenity (Kun & Oborny 2003), ale většina experimentálních studií měřítko opomíjí. Zmíněný model ukazuje, že pokud škála heterogenity odpovídá velikosti ramet a podmínky sousedních ramet jsou tedy vzájemně nezávislé, integrace je silně znevýhodněna a její výhody se projevují až při hrubší škále.

Experimentálně manipulovali se škálou heterogenity pouze Hutchings a Wijesinghe ve studiích s *Glechoma hederacea* (Wijesinghe & Hutchings 1997; Wijesinghe & Hutchings 1999; Hutchings & Wijesinghe 2008). Při těchto experimentech zasadili klonální fragmenty *G. hederacea* ke stěně čtvercového kontejneru rozděleného na různé množství stejně velkých plošek střídavě naplněných úrodnou (tj. obohacenou dusíkem) a chudou půdou tak, že výsledné množství živin bylo ve všech případech stejné (viz Obrázek 5), a nechali je v tomto prostředí růst. Nejvíce biomasy rostliny měly při velikosti ploch 25x25cm (přičemž délka internodií byla zhruba 10 cm), se zmenšujícími se ploškami biomasa postupně klesala. Rozdíl ve hmotnosti biomasy byl až čtyřnásobný (Wijesinghe & Hutchings 1997). V druhém pokusu se zároveň s velikostí ploch měnil také kontrast v koncentraci živin mezi chudými a úrodnými ploškami. I zde se potvrdil významný vliv měřítka heterogenity - pokud byly plochy velké, rostl *G. hederacea* při velkém kontrastu v koncentraci dusíku (100:0 a 90:10) signifikantně lépe než v homogenním prostředí, kdežto při malém měřítku heterogenity rostl v kontrastním prostředí hůře než v homogenním (viz Obrázek 6). Další výsledky těchto pokusů z hlediska efektivity pátrání a specializace ramet jsou diskutovány níže. Tyto studie potvrzují předpověď výše zmíněného modelu (Kun & Oborny 2003) a poukazují na významný dopad škály heterogenity na celkový zisk rostlin plynoucí z fyziologické integrace. Nicméně nemůžeme zobecňovat na základě chování jednoho druhu a pro širší závěry jsou nezbytné další práce na

toto téma. Pokud výhody opravdu závisí na poměru velikosti ploch a vzdálenosti ramet, dalo by se například ukázat, zda je optimální škála heterogenity úměrná délce šlahounů či oddenků.



Obrázek 5 - Schéma pokusu manipulujícího se škálou heterogenity: Tmavé plochy označují místa s vysokou koncentrací a bílé s nízkou koncentrací živin. Šipka ukazuje místo, kam byl na začátku pokusu zasazen klonální fragment *Glechoma hederacea*. Strana kontejneru měřila 50 cm, největší plochy (T1) tedy mají rozměr 25x50 cm a nejmenší (T6) 6,25x6,25 cm (Wijesinghe & Hutchings 1997).



Obrázek 6 – Výsledky pokusu zkoumajícího vliv měřítka heterogenity a velikosti kontrastu mezi bohatými a chudými ploškami na růst *Glechoma hederacea*. Sloupce ukazují přírůstek či úbytek biomasy při daném kontrastu ve srovnání s homogenními podmínkami. Černé sloupce se týkají rostlin na velkých plochách (25x25 cm) a šedé rostlin na malých plochách (12,5x12,5 cm). Z grafu je patrný významný vliv škály heterogenity i velikosti kontrastu na efektivitu využívání zdrojů v heterogenním prostředí (Hutchings & Wijesinghe 2008).

4.1.4 Celková dostupnost zdrojů

Posledním kritériem prostorové heterogenity, které bych z hlediska výhod fyziologické integrace pro klonální rostliny chtěla diskutovat, je celková dostupnost zdrojů v prostředí. Je zřejmé, že aby sdílení prostorově heterogenního zdroje přinášelo rostlinám významné zvýhodnění, musí jít o zdroj limitující. V celkově bohatých podmínkách nad zde diskutovanými mechanismy převažuje mezidruhová kompetice (Eriksson & Jerling 1990) – role fyziologické integrace v kompetici ale přesahuje rámec této práce, ač právě kompetice může být významným zdrojem heterogenity (Herben & Novoplansky 2010).

Pokud se podíváme na model závislosti ceny a zisku z klonální integrace na množství zdroje (Obrázek 4), nejen absolutní velikost kontrastu, ale i průměrné množství živin (tedy poloha na ose x), hraje podstatnou roli (Caraco & Kelly 1991). Zjednodušeně lze říci (jestliže je daná závislost konkávní), že při menší průměrné dostupnosti zdroje je translokace i poměrně malého množství zdroje významná. Pokud snížíme průměrné množství zdroje, musí se zákonitě snížit také velikost kontrastu nebo velikost bohatých oblastí. V jediné mně známé experimentální studii manipulující pouze s celkovou dostupností zdroje se měnil podíl květináčů s živinami a bez nich - kontrast byl tedy konstantní, ale měnila se vlastně velikost „oblastí“ bez živin a se živinami. Ukázalo se, že integrace u *Potentilla simplex* se na biomase projevila nejvíce, pokud obohacených květináčů byla polovina a prostředí bylo tedy nejvíce heterogenní (Wijesinghe & Handel 1994). To by znamenalo, že spíše střední průměrné množství živin spojené s častým střídáním bohatých a chudých oblastí je pro klonální růst nejvýhodnější. Zůstává ale otázkou, jak by to vypadalo, pokud by se místo počtu květináčů měnila chudost a bohatost stanovišť – tedy zda například stejný kontrast v podmínkách s různě bohatými a chudými plochami bude mít různé dopady na výhody klonální integrace.

V aridních oblastech, tj. prostředí významně limitovaném nedostatkem vody, je klonální růst poměrně vzácný (Alpert 1990). Na klonálním druhu *Distichlis spicata* rostoucím v aridních oblastech bylo ukázáno, že integrace rostlinám umožňuje sdílení vody, které pro ně je výhodné, ale že v tomto prostředí může hrát podstatnou roli cena za vybudování a udržování funkčních oddenků, jelikož musí být umístěny poměrně hluboko (Alpert 1990).

Podle rozšíření klonálních rostlin (kapitola 1.2) to ale skutečně vypadá, že klonální růst je častý zejména v nějak limitujících podmínkách. Eriksson a Jerling (1990) předpovídají úspěch oddenkatých klonálních rostlin v chudém a časově proměnlivém prostředí zejména díky jejich schopnosti skladovat v oddencích zásobní látky. Stejně tak Jonsdottir a Watson (1997) na základě dostupných poznatků vyslovily hypotézu, že rozsáhlá fyziologická integrace je

rozšířená (a tudíž i výhodná) především v limitujících prostředích, kdežto v bohatém prostředí jsou častější rostliny s menšími klonálními fragmenty. Na příkladě arktické tundry to zdůvodňují tím, že rozsáhlá integrace umožňuje rostlinám čerpat nedostatkové živiny z daleko většího území a tak i snížit ohrožení prostorovými i časovými výkyvy v dostupnosti zdrojů, které jsou pro toto prostředí typické (Jonsdottir & Callaghan 1996; Jonsdottir 2011). Zdroje navíc mohou být rostlinou recyklovány jejich zpětným transportem z odumírajících ramet (Ong & Marshall 1979; Jonsdottir & Callaghan 1996). S touto hypotézou souhlasí také analýza genetické struktury populací *Paris quadrifolia* v různě vlhkých a úživných lesích, která ukázala, že v sušších podmínkách s méně živinami tento druh tvoří rozsáhlejší integrované klony (Jacquemyn et al. 2005). Také modely porovnávající růst integrátorů a splitterů (tj. rostlin, které nesdílejí zdroje mezi rametami) předpověděly větší úspěch integrace v prostředí s řídkou se vyskytujícími zdroji díky schopnosti integrovaných rostlin obsazovat a překonávat extrémně chudá stanoviště (Oborny et al. 2001; Kun & Oborny 2003).

Podobné podmínky jako v arktické tundře se nacházejí ve vysokohorském prostředí. Role klonálních rostlin ve velkých nadmořských výškách je jedním ze současných témat ekologie klonálních rostlin (Klimešová & Pyšek 2011). Skupina čínských autorů porovnávala výhody integrace ramet druhu *Duchesnea indica* vystavených stejným experimentálním podmínkám (zastínění jedné ramety), ale pěstovaných v různých nadmořských výškách (618 a 3944 m.n.m). Pozitivní efekt integrace zaznamenali pouze ve vysokohorském prostředí (Chen et al. 2006). Také srovnání jahodníků *Fragaria vesca* pocházejících z různých nadmořských výšek napovídá, že silnější efekt integrace se může projevovat u rostlin z vyšších poloh (Chen et al. 2004). Při srovnání výskytu integrátorů a splitterů v Himalájích integrátoři podle očekávání dosahovali vyšších poloh (Klimeš 2008), tyto zákonitosti se ale ukázaly silně ovlivněné fylogenetickými vztahy.

V arktickém a alpínském prostředí je ovšem celkově nízká dostupnost živin a vyšší koncentrace stresových faktorů (jako nízká teplota, radiace apod.) spojená s výraznými výkyvy podmínek v prostoru i čase (Jonsdottir & Callaghan 1996). To znamená, že vliv takových prostředí na integraci klonálních rostlin nelze připisovat pouze celkově nízké koncentraci živin, ale kombinaci všech působících faktorů.

4.1.5 Časová heterogenita

Prostorová heterogenita je z hlediska klonálních rostlin relativně dobře prostudovaná, jak je to ale s proměnlivostí podmínek v čase? Zvýhodňuje i ta integraci? Zastoupení klonálních rostlin v proměnlivém arktickém prostředí naznačuje, že ano. Vyrovnávat se s časovou

proměnlivostí klonální rostliny mohou pomoci ukládání zásobních látek v oddencích (Eriksson & Jerling 1990). Dosavadní experimentální studie ovšem s časovou proměnlivostí nepracovaly - i v tomto ohledu tedy chybí data nezbytná k posouzení vlivu prostředí na integraci. Časová heterogenita je ale zahrnuta v některých modelech. Model šíření rostlin se dvěma klonálními strategiemi (integrátoři versus splitteři) předpovídá, že pro převahu integrace jsou proměnlivé podmínky přímo nutné (Kun & Oborny 2003). Model simulující dvojici integrovaných ramet popsán výše (Caraco & Kelly 1991) říká, že výhody integrace jsou oslabeny časovou proměnlivostí v prostředí mateřské (tj. podporující) ramety a posíleny proměnlivostí na straně podporované ramety. Jak bude popsáno dále, specializace ramet a pátrací chování, které by mohly potenciálně zvyšovat efektivitu integrace, jsou podle modelů časovou proměnlivostí (tzn. nepředvídatelností) prostředí silně znevýhodněny.

4.2 Specializace ramet

Specializace ramet na lokálně hojný zdroj (dále jen specializace), neboli dělba práce, představuje jeden z mechanismů, kterým klonální rostliny mohou zvyšovat efektivitu využívání zdrojů v heterogenním prostředí. Jedná se o plasticitu v morfologii (tj. větší alokaci biomasy do podzemních nebo nadzemních částí) či fyziologii (tedy o změny fyziologických vlastností spojených se získáváním zdroje) na úrovni ramet – ramety se specializují na získávání lokálně hojného zdroje, který je ale relativně vzácný na úrovni integrované jednotky (Alpert & Stuefer 1997). Taková odpověď je protikladná ke specializaci na získávání limitujícího zdroje u neintegrovaných rostlin, ale zároveň analogická ke zvýšenému růstu modulů neklonální rostliny situovaných v lokálně bohatých podmínkách – pouze místo jednotlivých kořenových větví či listů se specializují celé ramety.

Jak se tedy tyto dva případy liší? Za prvé samozřejmě měřítkem prostorové heterogenity, kterou jsou rostliny schopné využívat – v případě dělby práce se mezi sebou musí kvalitativně lišit celé oblasti obývané jednotlivými rametami, což zároveň umožňuje využití heterogenních zdrojů z většího prostoru než u neklonálních rostlin. Další rozdíl je v tom, jak moc jsou moduly závislé na celku - narozdíl od jednotlivých kořenů či listů si ramety klonálních rostlin zachovávají jistou míru samostatnosti a nespécializují se úplně. To jim umožňuje přežít i po oddělení od zbytku integrované jednotky. S tím souvisí i odlišná míra integrace mezi rametami a mezi moduly neklonální rostliny – vysoký stupeň integrace, který je nutný pro fungování specializace, je očekávatelný u nesoběstačných částí neklonální rostliny, ale ne tak samozřejmý u ramet klonálních rostlin. Míra i rozsah integrace ramet se značně liší mezidruhově i vnitrodruhově (viz kapitola 4.1.2). Znamená tedy lepší integrace ramet lepší

schopnost specializace? Jak ukázala studie na *Fragaria chiloensis*, toto pravidlo platit nemusí (Alpert et al. 2003). Třetím rozdílem může být to, že zejména morfologické změny na úrovni celých ramet jsou energeticky a časově náročnější než podobné změny menších modulů. Pokud dojde ke změně podmínek či přerušení integrace, dané přizpůsobení a náklady na něj vynaložené ztrácí smysl a specializovaná rameta může být znevýhodněna (Alpert & Stuefer 1997) – díky své samostatnosti sice může i po rozdělení přežít, ztracené výdaje ale mohou být větší.

Teoretický model (Stuefer et al. 1998) navíc předpovídá zásadní roli vodivosti a délky propojovacích orgánů, tedy vlastně ceny transportu mezi rametami, pro efektivitu specializace. Dalo by se očekávat, že ke specializaci (ať už morfologické nebo fyziologické) bude docházet pouze v případě, že výhody z ní plynoucí převýší podobné náklady a rizika. Kdy tedy výhody převažují?

Spolupráce modulů a dělba práce by podle dalšího modelu (Magyar et al. 2007) měly být výhodnou strategií v širokém spektru prostředí – všude tam, kde lokální dostupnost zdrojů neodpovídá potřebám jednotlivých ramet. Tento model ale předpokládá například naprosto rovnoměrné sdílení zdrojů v rámci klonu, což není v souladu reálnými pozorováními (např. Janeček et al. 2007), a nepočítá s cenou či fyziologickým omezením transportu zdrojů.

I když na teoretické úrovni to samozřejmě lze, v experimentech není možné výhody plynoucí ze specializace ramet jednoduše oddělit od efektu samotného sdílení zdrojů a kvantifikovat je stejně jako výhody translokace pomocí přírůstku biomasy či růstových změn. Dosavadní experimentální práce zabývající se touto problematikou tedy zkoumají pouze přítomnost a stupeň specializace u studovaného druhu v daných podmínkách a snaží se odpovědět na otázku, kdy a čím je dělba práce u rostlin indukována. Ač specializace ramet může být jak morfologická, tak fyziologická, většina prací se (nejspíše z metodických důvodů) zaměřila hlavně na poměr biomasy podzemní a nadzemní části ramet, než na fyziologické vlastnosti nebo přímo množství přijímaného zdroje. Studie zkoumající i tyto aspekty (Roiloa et al. 2007; Ikegami, Hal, et al. 2008; Wang et al. 2011) ukazují, že fyziologická specializace se objevuje ve stejném směru s morfologickou. Navíc by se mohla objevovat dříve a častěji než morfologická specializace, neboť je levnější a energeticky méně náročná (Alpert & Stuefer 1997). Tato předpověď ovšem vyžaduje větší empirickou podporu.

Již samotný termín „dělba práce“ evokuje situaci, kdy se ramety specializují na příjem minimálně dvou různých zdrojů reciproce rozmístěných v prostředí. Největší výhody plastické specializace v takovém prostředí předpověděla i teorie (Magyar et al. 2007; Ikegami, Whigham, et al. 2008). Právě v takovýchto podmínkách byla schopnost dělby práce

demonstrována například u *Fragaria chiloensis* (Alpert & Mooney 1986; Roilola et al. 2007), *Trifolium repens* (Stuefer et al. 1996) nebo *Potentilla anserina* (van Kleunen & Stuefer 1999). Nicméně specializace ramet může fungovat, i pokud se mění dostupnost pouze jednoho zdroje, jak se ukázalo například u *Glechoma hederacea* (Birch & Hutchings 1994). V jistém smyslu extrémní případ alokační specializace ramet ukazuje letošní studie na stejném druhu (Roilola & Hutchings 2012), kde zakořeněné ramety měly větší poměr podzemní a nadzemní biomasy, pokud podporovaly více nezakořeněných ramet, a dokázaly tak uspokojit požadavky celého klonu na vodu a živiny. Nesmíme si ovšem představovat, že dělba práce (alespoň alokační) je u klonálních rostlin všeobecně rozšířený fenomén, v řadě studií nebyla vůbec pozorována (Stuefer & Hutchings 1994; L.-L. Zhang & He 2009; He et al. 2011; Guo et al. 2011).

I přestože se specializace ramet může objevit, i pokud se mění dostupnost pouze jednoho zdroje, zdá se být logické, že reciprokový výskyt zdrojů a komplementární specializace budou mít silnější dopad. To se pokusili ukázat Roilola et al. (2007), když porovnávali míru specializace u genotypů *Fragaria chiloensis* z luk a pobřežních dun (pro popis tohoto prostředí viz kapitulu 3.1) vystavených zkříženému gradientu světla a dusíku. Specializace pro příjem dusíku (tzn. vyšší alokace do kořenů) skutečně byla vyšší u rostlin z heterogenního prostředí pobřežních dun. Fyziologická specializace na příjem světla (listová plocha a obsah chlorofylu) byla u obou skupin podobná. Nicméně podle mě není zcela jasné, zda roli hraje opravdu reciproké rozmístění zdrojů na pobřežních dunách, či spíše vyšší kontrast v dostupnosti dusíku nebo další vlastnosti daných prostředí. Experimentálně oddělit efekty transportu jednotlivých zdrojů na specializaci zkoušeli autoři již zmíněné studie s opačováním stolonu u druhu *Potentilla anserina*. Alokační do kořenů byla u ramet s nedostatkem vody opravdu nejnižší, pokud bylo zachováno propojení s rametou v opačném prostředí, zvýšila se, pokud bylo zamezeno translokaci asimilátů a nejvyšší byla při úplném přerušení stolonu (van Kleunen & Stuefer 1999).

Pokud je míra specializace dané ramety úměrná množství zdroje, které posílá ostatním rametám, měla by být specializace tím silnější, čím větší je kontrast v dostupnosti zdroje. To předpovídá také model Stuefera et al. (1998). Přestože výsledky studie na *Glechoma hederacea* toto pravidlo podporují (Hutchings & Wijesinghe 1997; Wijesinghe & Hutchings 1999), obecně ale nejspíš neplatí. U *Fragaria chiloensis* se alokace biomasy do kořenů nezměnila, když byl kontrast v koncentraci dusíku trojnásobný a dvacetinásobný (Alpert & Stuefer 1997). Z jiného experimentu na téže rostlině je alokační dělba práce dokonce více patrná při menším kontrastu v dostupnosti dusíku (Friedman & Alpert 1991). Nedávná studie

vystavila rostliny *Potentilla anserina* třem různým kontrastům světla a množství živin (Wang et al. 2011). Alokační dělba práce, stejně jako vyšší obsah chlorofylu v osvětlených rametách se projeví pouze při nejvyšším kontrastu (15 a 0 mg/l dusíku, 100 a 5 % denního světla). Integrace ramet v experimentu ale neměla vliv biomasu, i když její pozitivní efekt byl dříve u této rostliny pozorován (Stuefer et al. 1994). Je tedy možné, že kontrast prostředí byl stále příliš malý na to, aby indukoval translokaci zdrojů.

Na otázku závislosti specializace na míře translokace žádná z nepočtených dosavadních prací podle mého názoru neodpověděla příliš přesvědčivě. Zatím se zdá, že stupeň specializace ramet obecně není proporcčně úměrný množství translokovaného zdroje a pokud je specializace indukovaná velikostí kontrastu, musí být tento kontrast poměrně vysoký. Pokud se dělba práce řídí podle navrhovaných modelů (Stuefer et al. 1998; Ikegami, Whigham, et al. 2008), tato indukce by mohla nastat ve chvíli, kdy výhody specializace plynoucí z velikosti kontrastu převyšují cenu transportu. Je ale také možné, že signál indukující dělbu práce je jiného charakteru nebo jde o kombinaci více faktorů.

Schopnost ramet plasticky reagovat na lokální podmínky může záviset na měřítku heterogenity. Výše popisované studie o vlivu měřítka heterogenity na růst *Glechoma hederacea* ukázaly, že alokační specializace na příjem živin u ramet na nutričně bohatých ploškách se výrazně projevuje jen, pokud jsou plošky poměrně velké a kontrast vysoký (Hutchings & Wijesinghe 1997; Wijesinghe & Hutchings 1999). U tohoto druhu je větší růst kořenů způsoben dřívější iniciací kořenového meristému dané ramety (Birch & Hutchings 1994) a k tomuto rozhodnutí tedy musí dojít dříve, než má rameta vůbec možnost zjistit, v jakých podmínkách se nachází. Pokud je tedy rozhodnutí uděláno na základě podmínek, ve kterých rostou sousední, již zakořeněné ramety, bude odpověď na změnu mít určité zpoždění. To může být příčinou slabší specializace v častěji se měnících podmínkách.

Pro posouzení vlivu měřítka heterogenity na klonální růst ale v literatuře chybí studie na dalších druzích. *Glechoma hederacea* navíc podle mě není pro studium dělby práce příliš vhodný modelový druh, jelikož u něj translokace probíhá pouze akropetálně.

Významný faktor ovlivňující výhody specializace ramet, stejně jako plasticity rostlin obecně (viz kapitolu 3.2.1), může představovat časová proměnlivost prostředí (Magyar et al. 2007). Variabilita prostředí v čase, stejně jako riziko přerušování integrace, snižuje výhodnost dělby práce (Alpert & Stuefer 1997). V nestálém a tím pádem nepředvídatelném prostředí je tedy teoreticky lepší plasticky nereagovat na podněty prostředí (Magyar et al. 2007).

Tyto předpoklady vyvolávají řadu otázek: Může tedy být doba, po kterou přetrvává dané rozložení zdrojů, dalším faktorem indukujícím specializaci? Je ochota specializovat se větší u

druhů ze stabilnějšího prostředí? V časově proměnlivém prostředí může hrát roli rychlost specializace (DeWitt et al. 1998; Magyar et al. 2007). Fyziologická specializace je rychlejší a méně náročná než morfologická specializace (Roiloa et al. 2007). Objevuje se tedy u rostlin z proměnlivějšího prostředí alespoň fyziologická dělba práce? Ačkoliv vliv časové proměnlivosti na specializaci se zdá být obecně přijímaný, neexistují experimentální studie, které by s tímto faktorem u klonálních rostlin pracovaly.

Jak ukazují některé modely (Stuefer et al. 1998; Ikegami, Whigham, et al. 2008), výhody dělby práce mohou být silně závislé také na vlastnostech rostlin. Proto by možná stálo za to srovnat míru specializace u rostlin lišících se v parametrech potenciálně důležitých pro její efektivitu, jako je například vodivost nebo doba přežívání stolonů či oddenků. Pokud je prostředí stabilní, je specializace výraznější u druhů s dlouho přetrvávající integrací? Žádná podobná studie ale, pokud vím, zatím nevznikla.

Dělba práce nemusí být vždy indukována prostředím - u některých druhů je vývojově naprogramována. Pak už ovšem nemůžeme mluvit o plasticitě. Příkladem je *Carex bigelowii*, druh z arktické tundry, u kterého listy mají pouze mladší ramety a starší části si zachovávají jen kořenový systém a zásobují klon vodou a živinami (Jonsdottir & Callaghan 1988). Takový typ klonálního růstu je rozšířený v arktickém a alpínském prostředí a také na pobřežních písčinych dunách – tedy v podmínkách s rovnoměrně vysokým přísunem světla a nízkou a velmi nestálou dostupností živin (Alpert & Stuefer 1997). V podobných prostředích je, i podle teoretické studie (Oborny 1994), zřejmě výhodnější tato fixní a, co se umístění ramet týče, náhodná specializace, než specializace v odpovědi na lokální podmínky.

4.3 Pátrání po zdrojích

Dalším potenciálním mechanismem, který zvýhodňuje klonální rostliny v heterogenním prostředí je pátrání po zdrojích (pro popis tohoto chování viz kapitolu 2). Předpokladem pro efektivitu pátracího chování je relativně vysoká koncentrace zdroje na bohatých stanovištích, velikost oblastí s podobnou dostupností zdroje řádově odpovídající průměrné délce šlahounů či oddenků - tedy aby rostlina měla šanci vůbec se dostat z jedné oblasti do druhé a zároveň se „strefila“ - a změny dostupnosti zdrojů v čase pomalejší než je doba několika generací ramet, aby rostlina stihla zdroje využít (de Kroon & Schieving 1990). Z posledního předpokladu vyplývá zároveň požadavek na dostatečně rychlý růst, který dovolí výhodné podmínky využít dříve, než se změní (obdobně jako v případě plasticity neklonálních rostlin či dělby práce).

Tato strategie tedy ztrácí smysl v celkově chudých prostředích, jako jsou například vápnomilné trávníky (angl. „*calcareous grasslands*“) nebo tundra, kde je navíc dostupnost zdrojů často časově velmi limitovaná (viz výše). Stejně předpoklady platí pro pátrání na úrovni jednotlivých ramet (viz kapitulu 3.2.1).

Vyšší míra větvení na stanovištích s dostatkem živin nebo světla se u řady druhů skutečně potvrdila, odpověď délky výběžků či oddenků na dostupnost zdroje je ovšem velmi nejednoznačná (viz de Kroon & Hutchings 1995; Sutherland & Stillman 1988). Nadzemní šlahouny často reagují na zastínění prodloužením internodií, toto pravidlo ovšem neplatí pro oddenky ani pro odpověď na jiné typy zdrojů (de Kroon & Hutchings 1995).

U druhu *Glechoma hederacea* bylo pozorováno jak krácení internodií šlahounů, tak zvýšené větvení na nutričně bohatých stanovištích (Slade & Hutchings 1987b; Slade & Hutchings 1987c), což odpovídá charakteristikám pátracího chování. Přesto se ukázalo, že toto chování příliš nekoreluje se shlukováním ramet na výhodných stanovištích. Při pěstování v prostorově heterogenním prostředí se výsledné rozmístění ramet mezi nutričně bohatou a chudou oblastí signifikantně nelišilo (Birch & Hutchings 1994). Autoři přitom použili optimální prostorovou škálu heterogenity podle modelu Sutherlanda a Stillmana (1988), tedy homogenní oblasti přibližně třikrát větší než je délka stolonu studovaného druhu. Tento model ale předpokládá nerealisticky velkou plasticitu ve vzdálenosti mezi rametami. Tyto závěry podporuje i teoretická studie (Cain 1994), která ukazuje, že při parametrech růstu naměřených u *G. hederacea* je efektivita obsazování na živiny bohatých stanovišť velmi nízká. Podobně se u tohoto druhu neprokázaly očekávané silné morfologické odpovědi na heterogenitu osvětlení (Wijesinghe & Hutchings 1996). Na druhou stranu v experimentu manipulujícím se škálou prostorové heterogenity (Wijesinghe & Hutchings 1997) při největších velikostech ploch skutečně větší část ramet *G. hederacea* rostla na bohatých stanovištích, ale tato odpověď byla slabší než selektivní umístění kořenů do bohatých oblastí (viz níže).

V jiném modelu (Oborny 1994) se každá ze sedmi kombinací morfologických odpovědí klonálního růstu ukázala výhodná pouze v poměrně úzkých podmínkách prostředí. Tato studie také zdůrazňuje vliv předvídatelnosti prostředí pro efektivní umístění ramet a ukazuje, že v podmínkách s nepředvídatelným rozmístěním zdrojů v prostoru a čase může být náhodné umístění ramet stejně efektivní jako nenáhodné. I další model (tentokrát na klonálním růstu *Trientalis europaea*) potvrzuje, že efektivita pátrání je silně závislá na velikosti plošek (Piqueras et al. 1999).

O něco lepší podmínky pro pátrání po půdních zdrojích by mohly mít druhy rozšiřující se kořeny, jako je například *Rumex acetosella*, neboť u nich šířící orgán představuje zároveň

orgán přímo vnímající koncentraci zdrojů v prostředí. Kořeny mají navíc větší potenciál pro zvýšené větvení než stolony či oddenky. Studie zkoumající plasticitu růstu v reakci na dostupnost zdrojů u zmíněné rostliny nicméně ukázala pouze pasivní pátrání – tedy zvýšené množství ramet na bohatším místě pouze v důsledku alometrické závislosti mezi biomasou kořenů a množstvím prýtů (Klimeš & Klimešová 1999).

Dalším kandidátem na uplatnění pátrací strategie je například klonální tráva *Leymus secalinus*, která může přepínat mezi trsnatou a výběžkatou formou, a bylo potvrzeno, že vyšší koncentrace živin v prostředí zvyšuje podíl ramet trsnaté formy (Ye et al. 2006). Nicméně nebylo ukázáno, zda takové chování skutečně vede ke zvýšení efektivity umístování ramet do nutričně bohatých míst v heterogenním prostředí.

Přesto, že rostliny jsou v klonálním růstu plastické, z uvedených výsledků vyplývá, že i u nepočetných druhů s plasticitou odpovídající strategii pátracího chování (ve smyslu selektivního umístování ramet) tato plasticita nemusí vést k očekávaným výsledkům v efektivitě obsazování výhodných stanovišť. To je patrně způsobeno velmi přísnými předpoklady na parametry prostředí, které by musely být splněny, aby tato strategie fungovala. Zdá se tedy, že využívání zdrojů v heterogenním prostředí je i u klonálních rostlin spíše než cíleným výběrem pozic nových modulů zajištěno morfologickou či fyziologickou plasticitou jednotlivých ramet, které mohou například do míst s vyšší koncentrací zdroje umístit více kořenů (Birch & Hutchings 1994; de Kroon & Hutchings 1995), případně listů (Wijesinghe & Hutchings 1996), nebo tam fyziologicky zvýšit efektivitu získávání zdroje (de Kroon et al. 2009). Takto se samozřejmě mohou chovat i neklonální rostliny (de Kroon & Hutchings 1995). Například u *Glechoma hederacea* pěstovaného v různě kontrastním prostředí byla v bohatých oblastech umístěna tím větší část celkového množství kořenů, čím vyšší byl kontrast (Wijesinghe & Hutchings 1999), což koresponduje s vyšší efektivitou plastických odpovědí při vyšším kontrastu obecně. Otázkou ale zůstává, jakou roli při této formě pátracího chování u klonálních rostlin hraje fyziologická integrace.

Morfologické odpovědi ramet mohou být reakcí jak na lokální podmínky, tak na signály či zdroje přijímané od ostatních částí klonu (de Kroon et al. 2005). Příkladem může být opět druh *Glechoma hederacea* - ze stejných důvodů jako u dělby práce při různé škále heterogenity (viz kapitolu 4.2) může být efektivita umístování kořenů do bohatých míst menší, pokud se podmínky častěji mění. To skutečně potvrdil výše popsáný experiment (Wijesinghe & Hutchings 1997). Na druhou stranu, informace o celkově nízké dostupnosti daného zdroje v rámci klonu může teoreticky zesílit pátrací odpověď jednotlivých ramet (de Kroon et al. 2009).

Pro potvrzení či vyvrácení zmíněných efektů integrace na efektivitu pátrání na úrovni ramet je ale potřeba další experimentální podpora, v tuto chvíli jde spíše o teoretické úvahy. I v tomto směru tedy zůstává pole pro další výzkum otevřené.

5 Závěr

Klonální růst s sebou nese řadu vlastností, které mohou být pro rostliny v různých ohledech výhodné i nevýhodné. Ve své práci jsem se zabývala těmi vlastnostmi, které mohou pomáhat fyziologicky integrovaným klonálním rostlinám vyrovnávat se s heterogenitou prostředí – tedy sdílením živin mezi rametami, specializací ramet a pátracím chováním – a shrnula jsem dosavadní poznatky o výhodách, které rostlinám přinášejí v různě heterogenním prostředí.

Zdá se, že integrace zvýhodňuje rostliny v prostředí heterogenním pro jeden nebo více limitujících zdrojů a především pokud jsou mezi jednotlivými stanovišti výrazné rozdíly v jejich dostupnosti. V celkově velmi chudých a časově proměnlivých prostředích převažuje strategie rozsáhlých integrovaných klonů s nízkou plasticitou v růstu, kdežto v bohatších podmínkách jsou fyziologicky integrované jednotky menší a mohou se uplatnit plastické mechanismy, jako je dělba práce a pátrání po zdrojích, které potenciálně zvyšují efektivitu integrace.

Nicméně diverzita klonálních druhů je obrovská (Klimeš et al. 1997) a neexistuje ostrá hranice mezi klonálními a neklonálními rostlinami, stejně jako míra a integrace se u různých klonálních druhů může lišit. Také výhody plynoucí z integrace v heterogenním prostředí se různí mezi druhy (Pennings & Callaway 2000; Xu et al. 2010). Řada aspektů byla ale zkoumána jen u poměrně úzkého spektra modelových druhů a vliv dalších nebyl experimentálně vůbec ověřen. Zcela chybí například experimentální studie o vlivu časové proměnlivosti na výhody integrace a velmi málo prací se zabývalo vlivem měřítka heterogenity, ačkoliv se zdá, že tento faktor také hraje velmi podstatnou roli. Přes velké množství prací zabývajících se úlohou klonální integrace v heterogenním prostředí tedy toto téma stále není uzavřené.

6 Seznam použité literatury

- Alpert, P., 1999. Clonal integration in *Fragaria chiloensis* differs between populations: ramets from grassland are selfish. *Journal of Ecology*, pp.69-76.
- Alpert, P., 1991. Nitrogen Sharing Among Ramets Increases Clonal Growth in *Fragaria Chiloensis*. *Ecology*, 72(1), pp.69-80.
- Alpert, P., 1996. Nutrient sharing in natural clonal fragments of *Fragaria chiloensis*. *Journal of Ecology*, 84(3), pp.395-406.
- Alpert, P., 1990. Water sharing among ramets in a desert population of *Distichlis spicata* (Poaceae). *American Journal of Botany*, 77(12), pp.1648–1651.
- Alpert, P. & Mooney, H., 1996. Resource heterogeneity generated by shrubs and topography on coastal sand dunes. *Vegetatio*, 122(1), pp.83-93.
- Alpert, P. & Mooney, H., 1986. Resource sharing among ramets in the clonal herb, *Fragaria chiloensis*. *Oecologia*, 70(2), pp.227–233.
- Alpert, P. & Simms, E., 2002. The relative advantages of plasticity and fixity in different environments: when is it good for a plant to adjust? *Evolutionary Ecology*, 16(3), pp.285–297.
- Alpert, P. & Stuefer, J., 1997. Division of labour in clonal plants. *The ecology and evolution of clonal plants*, pp.137-154.
- Alpert, P., Holzappel, C. & Slominski, C., 2003. Differences in performance between genotypes of *Fragaria chiloensis* with different degrees of resource sharing. *Journal of Ecology*, 91(1), pp.27–35.
- Benot, M.-L., Bonis, A. & Mony, C., 2010. Do spatial patterns of clonal fragments and architectural responses to defoliation depend on the structural blue-print? An experimental test with two rhizomatous Cyperaceae. *Evolutionary Ecology*, 24(6), pp.1475-1487.
- Birch, C. & Hutchings, M., 1994. Exploitation of patchily distributed soil resources by the clonal herb *Glechoma hederacea*. *Journal of Ecology*, 82(3), pp.653-664.
- Cain, M., 1994. Consequences of foraging in clonal plant species. *Ecology*, 75(4), pp.933-944.
- Cain, M. et al., 1999. Sampling spatial and temporal variation in soil nitrogen availability. *Oecologia*, 118(4), pp.397–404.
- Campbell, B. & Grime, J., 1989. A comparative study of plant responsiveness to the duration of episodes of mineral nutrient enrichment. *New Phytologist*, 112(2), pp.261-267.
- Caraco, T. & Kelly, C., 1991. On the Adaptive Value of Physiological Integration in Clonal Plants. *Ecology*, 72(1), pp.81–93.
- Chazdon, R. & Pearcy, R., 1991. The importance of sunflecks for forest plants understory periods of radiation. *BioScience*, 41(11), pp.760-766.
- Chen, J.-S., Lei, N.-F. & Yu, D., 2006. Differential effects of clonal integration on performance in the stoloniferous herb *Duchesnea indica*, as growing at two sites with different altitude. *Plant Ecology*, 183(1), pp.147-156.
- Chen, J.-S. et al., 2004. Clonal integration of the stoloniferous herb *Fragaria vesca* from different altitudes in Southwest China. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 199(4), pp.342-350.
- Chesson, P. & Peterson, A., 2002. The quantitative assessment of the benefits of physiological integration in clonal plants. *Evolutionary ecology research*, pp.1153-1176.
- Colvill, K. & Marshall, C., 1981. The patterns of growth, assimilation of ^{14}C and distribution of ^{14}C -assimilate within vegetative plants of *Lolium perenne* at low and high density. *Annals of Applied Biology*, 99(2), pp.179-190.

- Cook, R., 1979. Asexual reproduction: a further consideration. *The American Naturalist*, 113(5), pp.769-772.
- Crick, J. & Grime, J., 1987. Morphological plasticity and mineral nutrient capture in two herbaceous species of contrasted ecology. *New phytologist*, 107(2), pp.403-414.
- DeWitt, T., Sih, A. & Wilson, D., 1998. Costs and limits of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology & Evolution*, 13(2), pp.77-81.
- Dyer, A. et al., 2010. The role of adaptive trans-generational plasticity in biological invasions of plants. *Evolutionary Applications*, 3(2), pp.179-192.
- D'Hertefeldt, T. & Jonsdottir, I., 1994. Effects of resource availability on integration and clonal growth in *Maianthemum bifolium*. *Folia Geobotanica*, 29(2), pp.167-179.
- D'Hertefeldt, T., Falkengren-Grerup, U. & Jonsdottir, I., 2011. Responses to mineral nutrient availability and heterogeneity in physiologically integrated sedges from contrasting habitats. *Plant biology (Stuttgart, Germany)*, 13(3), pp.483-92.
- Eriksson, O., 1988. Patterns of ramet survivorship in clonal fragments of the stoloniferous plant *Potentilla anserina*. *Ecology*, 69(3), pp.736-740.
- Eriksson, O. & Jerling, L., 1990. Hierarchical selection and risk spreading in clonal plants. In *Clonal growth in plants: regulation and function*. pp. 79-94.
- Evans, J., 1992. The effect of local resource availability and clonal integration on ramet functional morphology in *Hydrocotyle bonariensis*. *Oecologia*.
- Fahrig, L. et al., 1994. The advantage of long-distance clonal spreading in highly disturbed habitats. *Evolutionary Ecology*, 8(2), pp.172-187.
- Forde, B., 2002. Local and long-range signaling pathways regulating plant responses to nitrate. *Annual review of plant biology*, 53(50), pp.203-24.
- Friedman, D. & Alpert, P., 1991. Reciprocal transport between ramets increases growth of *Fragaria chiloensis* when light and nitrogen occur in separate patches but only if patches are rich. *Oecologia*.
- Guo, W., Song, Y.-B. & Yu, F.-H., 2011. Heterogeneous light supply affects growth and biomass allocation of the understory fern *Diplopterygium glaucum* at high patch contrast. *PloS one*, 6(11).
- Hay, M. & Kelly, C., 2008. Have clonal plant biologists got it wrong? The case for changing the emphasis to disintegration. *Evolutionary Ecology*, 22(3), pp.461-465.
- He, W.-M. et al., 2011. Reciprocal and coincident patchiness of multiple resources differentially affect benefits of clonal integration in two perennial plants. *Journal of Ecology*, 99(5), pp.1202-1210.
- Herben, T. & Novoplansky, A., 2010. Fight or flight: plastic behavior under self-generated heterogeneity. *Evolutionary Ecology*, 24(6), pp.1521-1536.
- Herben, T. & Novoplansky, A., 2008. Implications of self/non-self discrimination for spatial patterning of clonal plants. *Evolutionary Ecology*, 22(3), pp.337-350.
- Huber, H. & Stuefer, J., 1997. Shade-induced changes in the branching pattern of a stoloniferous herb: functional response or allometric effect? *Oecologia*, 110(4), pp.478-486.
- Huber, H. et al., 2004. Frequency and microenvironmental pattern of selection on plastic shade-avoidance traits in a natural population of *Impatiens capensis*. *American Naturalist*, 163(4), pp.548-563.
- Hutchings, M., 1979. Weight-density relationships in ramet populations of clonal perennial herbs, with special reference to the-3/2 power law. *The Journal of Ecology*, 67(1), pp.21-33.
- Hutchings, M. & Bradbury, I., 1986. Ecological perspectives on clonal perennial herbs. *BioScience*, 36(3), pp.178-182.

- Hutchings, M. & Wijesinghe, D., 1997. Patchy habitats, division of labour and growth dividends in clonal plants. *Trends Ecol. Evol.*, 12(97), pp.1-5.
- Hutchings, M. & Wijesinghe, D., 2008. Performance of a clonal species in patchy environments: effects of environmental context on yield at local and whole-plant scales. *Evolutionary Ecology*, 22(3), pp.313-324.
- Hutchings, M., John, E. & Wijesinghe, D., 2003. Toward understanding the consequences of soil heterogeneity for plant populations and communities. *Ecology*, 84(9), pp.2322-2334.
- Ikegami, M., Hal, S. van, et al., 2008. Spatial division of labour of *Schoenoplectus americanus*. *Plant Ecology*, 199(1), pp.55-64.
- Ikegami, M., Whigham, D. & Werger, J., 2008. Optimal biomass allocation in heterogeneous environments in a clonal plant - Spatial division of labor. *Ecological Modelling*, 213(2), pp.156-164.
- Jackson, R. & Caldwell, M., 1993. The scale of nutrient heterogeneity around individual plants and its quantification with geostatistics. *Ecology*, 74(2), pp.612-614.
- Jacquemyn, H. et al., 2005. Local forest environment largely affects below-ground growth, clonal diversity and fine-scale spatial genetic structure in the temperate deciduous forest herb *Paris quadrifolia*. *Molecular ecology*, 14(14), pp.4479-88.
- Janeček, Š. et al., 2007. Integration in the clonal plant *Eriophorum angustifolium*: an experiment with a three-member-clonal system in a patchy environment. *Evolutionary Ecology*, 22(3), pp.325-336.
- Jonsdottir, I., 2011. Diversity of plant life histories in the Arctic. *Preslia*, 83, pp.281-300.
- Jonsdottir, I. & Callaghan, T., 1988. Interrelationships between different generations of interconnected tillers of *Carex bigelowii*. *Oikos*, 52(1), pp.120-128.
- Jonsdottir, I. & Callaghan, T., 1996. Resource dynamics within arctic clonal plants. *Ecological Bulletins*, 45, pp.53-62.
- Jonsdottir, I. & Watson, M., 1997. Extensive physiological integration: an adaptive trait in resource-poor environments. *The ecology and evolution of clonal plants*, pp.109-136.
- Kelly, C., 1995. Thoughts on clonal integration: Facing the evolutionary context. *Evolutionary Ecology*, 9(6), pp.575-585.
- Kelly, C., Harris, D. & Perez-Ishiwara, R., 2001. Is breaking up hard to do? Breakage, growth, and survival in the parasitic clonal plant *Cuscuta corymbosa* (Convolvulaceae). *American Journal of Botany*, 88(8), pp.1458-1468.
- Kembel, S. & Cahill, J., 2005. Plant phenotypic plasticity belowground: a phylogenetic perspective on root foraging trade-offs. *The American naturalist*, 166(2), pp.216-30.
- Kembel, S. et al., 2008. Improving the scale and precision of hypotheses to explain root foraging ability. *Annals of botany*, 101(9), pp.1295-1303.
- Kleb, H. & Wilson, S., 1997. Vegetation effects on soil resource heterogeneity in prairie and forest. *The American Naturalist*, 150(3), pp.283-298.
- van Kleunen, M. & Stuefer, J., 1999. Quantifying the effects of reciprocal assimilate and water translocation in a clonal plant by the use of steam-girdling. *Oikos*.
- van Kleunen, M., Fischer, M. & Schmid, B., 2000. Clonal integration in *Ranunculus reptans*: by-product or adaptation? *Journal of Evolutionary Biology*, 13, pp.237-249.
- Klimeš, L., 2008. Clonal splitters and integrators in harsh environments of the Trans-Himalaya. *Evolutionary Ecology*, 22(3), pp.351-367.
- Klimeš, L. & Klimešová, J., 1999. Root sprouting in *Rumex acetosella* under different nutrient levels. *Plant Ecology*, 141(1), pp.33-39.
- Klimeš, L. et al., 1997. Clonal plant architecture: a comparative analysis of form and function. *The ecology and evolution of clonal plants*, pp.1-29.
- Klimešová, J. & Klimeš, L., Clo-Pla3 – database of clonal growth of plants from Central Europe. Dostupné na: <http://clopla.butbn.cas.cz/> [Stav ze dne 10.dubna 2012].

- Klimesšová, J. & Pyšek, P., 2011. Current topics in clonal plants research. *Preslia*, 83, pp.275-279.
- Kotliar, N. & Wiens, J., 1990. Multiple scales of patchiness and patch structure: a hierarchical framework for the study of heterogeneity. *Oikos*, pp.253–260.
- de Kroon, H. & Hutchings, M., 1995. Morphological plasticity in clonal plants: the foraging concept reconsidered. *Journal of Ecology*, pp.143–152.
- de Kroon, H. & Schieving, F., 1990. Resource partitioning in relation to clonal growth strategy. In *Clonal growth in plants: regulation and function*. SPB.
- de Kroon, H. et al., 2005. A modular concept of phenotypic plasticity in plants. *New Phytologist*, 166(1), pp.73-82.
- de Kroon, H. et al., 2009. A modular concept of plant foraging behaviour: the interplay between local responses and systemic control. *Plant, cell & environment*, 32(6), pp.704-12.
- Kun, A. & Oborny, B., 2003. Survival and competition of clonal plant populations in spatially and temporally heterogeneous habitats. *Community Ecology*, 4(1), pp.1-20.
- Lechowicz, M. & Bell, G., 1991. The ecology and genetics of fitness in forest plants. II. Microspatial heterogeneity of the edaphic environment. *The Journal of Ecology*, 79(3), pp.687-696.
- Mack, R. & Thompson, J., 1982. Evolution in steppe with few large, hooved mammals. *The American Naturalist*, 119(6), pp.757-773.
- Magyar, G. et al., 2007. Importance of plasticity and decision-making strategies for plant resource acquisition in spatio-temporally variable environments. *New Phytologist*, 174(1), pp.182-193.
- Marshall, C., 1990. Source-sink relations of interconnected ramets. In *Clonal growth in plants: regulation and function*. SPB.
- Noble, J. & Marshall, C., 1983. The population biology of plants with clonal growth: II. The nutrient strategy and modular physiology of *Carex arenaria*. *The Journal of Ecology*, 71(3), pp.865-877.
- Novoplansky, A., Cohen, D. & Sachs, T., 1989. Ecological implications of correlative inhibition between plant shoots. *Physiologia Plantarum*, 77(1), pp.136-140.
- Novoplansky, A., Cohen, D. & Sachs, T., 1990. How *Portulaca* seedlings avoid their neighbours. *Oecologia*, 82(4), pp.490-493.
- Oborny, B., 1994. Growth rules in clonal plants and environmental predictability - a simulation study. *Journal of Ecology*, 82(2), pp.341-351.
- Oborny, B., Czárán, T. & Kun, A., 2001. Exploration and exploitation of resource patches by clonal growth: a spatial model on the effect of transport between modules. *Ecological Modelling*, 141(1-3), pp.151-169.
- Ong, C. & Marshall, C., 1979. The Growth and Survival of Severely-shaded Tillers in *Lolium perenne* L. *Annals of Botany*, 90(2002), pp.1-2.
- Pennings, S. & Callaway, R., 2000. The advantages of clonal integration under different ecological conditions: a community-wide test. *Ecology*, 81(3), pp.709-716.
- Piqueras, J., Klimeš, L. & Redbo-Torstensson, P., 1999. Modelling the morphological response to nutrient availability in the clonal plant *Trientalis europaea* L. *Plant Ecology*, 141(1), pp.117-127.
- Prach, K. & Pyšek, P., 1994. Clonal plants - What is their role in succession? *Folia Geobotanica*, 29(2), pp.307-320.
- Roiloa, S. & Hutchings, M., 2012. The effects of rooting frequency and position of rooted ramets on plasticity and yield in a clonal species: an experimental study with *Glechoma hederacea*. *Ecological Research*, 27(1), pp.145-152.

- Roiloa, S. et al., 2007. Greater capacity for division of labour in clones of *Fragaria chiloensis* from patchier habitats. *Journal of Ecology*, 95(3), pp.397-405.
- Salzman, A., 1985. Habitat selection in a clonal plant. *Science*, 228, pp.603-604.
- Salzman, A. & Parker, M., 1985. Neighbors ameliorate local salinity stress environment plant in a heterogeneous for a rhizomatous. *Oecologia*, 65(2), pp.273-277.
- Slade, A. & Hutchings, M., 1987a. An analysis of the costs and benefits of physiological integration between ramets in the clonal perennial herb *Glechoma hederacea*. *Oecologia*.
- Slade, A. & Hutchings, M., 1987b. Clonal integration and plasticity in foraging behaviour in *Glechoma hederacea*. *The Journal of Ecology*, 75(4), pp.1023-1036.
- Slade, A. & Hutchings, M., 1987c. The effects of nutrient availability on foraging in the clonal herb *Glechoma hederacea*. *The Journal of Ecology*, 75(1), pp.95-112.
- Smith, A. & Palmer, J., 1976. Vegetative reproduction and close packing in a successional plant species. *Nature*, 261(5557), pp.232-233. Citováno podle Benot et al. 2010.
- Song, M., Dong, M. & Jiang, G., 2002. Importance of clonal plants and plant species diversity in the Northeast China Transect. *Ecological Research*, 17(6), pp.705-716.
- Stoll, P. & Schmid, B., 1998. Plant foraging and dynamic competition between branches of *Pinus sylvestris* in contrasting light environments. *Journal of Ecology*, 86(6), pp.934-945.
- Stuefer, J. & Hutchings, M., 1994. Environmental heterogeneity and clonal growth: a study of the capacity for reciprocal translocation in *Glechoma hederacea* L. *Oecologia*, 100(3), pp.302-308.
- Stuefer, J., During, H. & de Kroon, H., 1994. High benefits of clonal integration in two stoloniferous species, in response to heterogeneous light environments. *Journal of Ecology*, 82(3), pp.511-518.
- Stuefer, J., During, H. & Schieving, F., 1998. A model on optimal root – shoot allocation and water transport in clonal plants. *Ecological Modelling*, 111, pp.171-186.
- Stuefer, J., Gómez, S. & van Mólken, T., 2004. Clonal integration beyond resource sharing: implications for defence signalling and disease transmission in clonal plant networks. *Evolutionary Ecology*, 18(5-6), pp.647-667.
- Stuefer, J., de Kroon, H. & During, H., 1996. Exploitation of environmental heterogeneity by spatial division of labour in a clonal plant. *Functional Ecology*, 10(3), pp.328-334.
- Sutherland, W. & Stillman, R., 1988. The foraging tactics of plants. *Oikos*, 52(3), pp.239-244.
- Wang, Z. et al., 2011. Do clonal plants show greater division of labour morphologically and physiologically at higher patch contrasts? *PloS one*, 6(9).
- Watson, M. & Casper, B., 1984. Morphogenetic Constraints on Patterns of Carbon Distribution in Plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 15(1), pp.233-258.
- Wijesinghe, D. & Handel, S., 1994. Advantages of clonal growth in heterogeneous habitats: an experiment with *Potentilla simplex*. *Journal of Ecology*, 82(3), pp.495-502.
- Wijesinghe, D. & Hutchings, M., 1996. Consequences of patchy distribution of light for the growth of the clonal herb *Glechoma hederacea*. *Oikos*.
- Wijesinghe, D. & Hutchings, M., 1999. The effects of environmental heterogeneity on the performance of *Glechoma hederacea*: the interactions between patch contrast and patch scale. *Journal of Ecology*, 87(5), pp.860-872.
- Wijesinghe, D. & Hutchings, M., 1997. The effects of spatial scale of environmental heterogeneity on the growth of a clonal plant: an experimental study with *Glechoma hederacea*. *Journal of Ecology*, 85(1), pp.17-28.
- 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(4), pp.833-844.

- Ye, X.-H., Yu, F.-H. & Dong, M., 2006. A trade-off between guerrilla and phalanx growth forms in *Leymus secalinus* under different nutrient supplies. *Annals of botany*, 98(1), pp.187-91.
- Zhang, L.-L. & He, W.-M., 2009. Spatial covariance in resources affects photosynthetic rate and water potential, but not the growth of *Glechoma longituba* fragments. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 204(8), pp.628-634.
- Zhou, J. et al., 2012. Effects of soil nutrient heterogeneity on intraspecific competition in the invasive, clonal plant *Alternanthera philoxeroides*. *Annals of botany*, 109(4), pp.813-8.