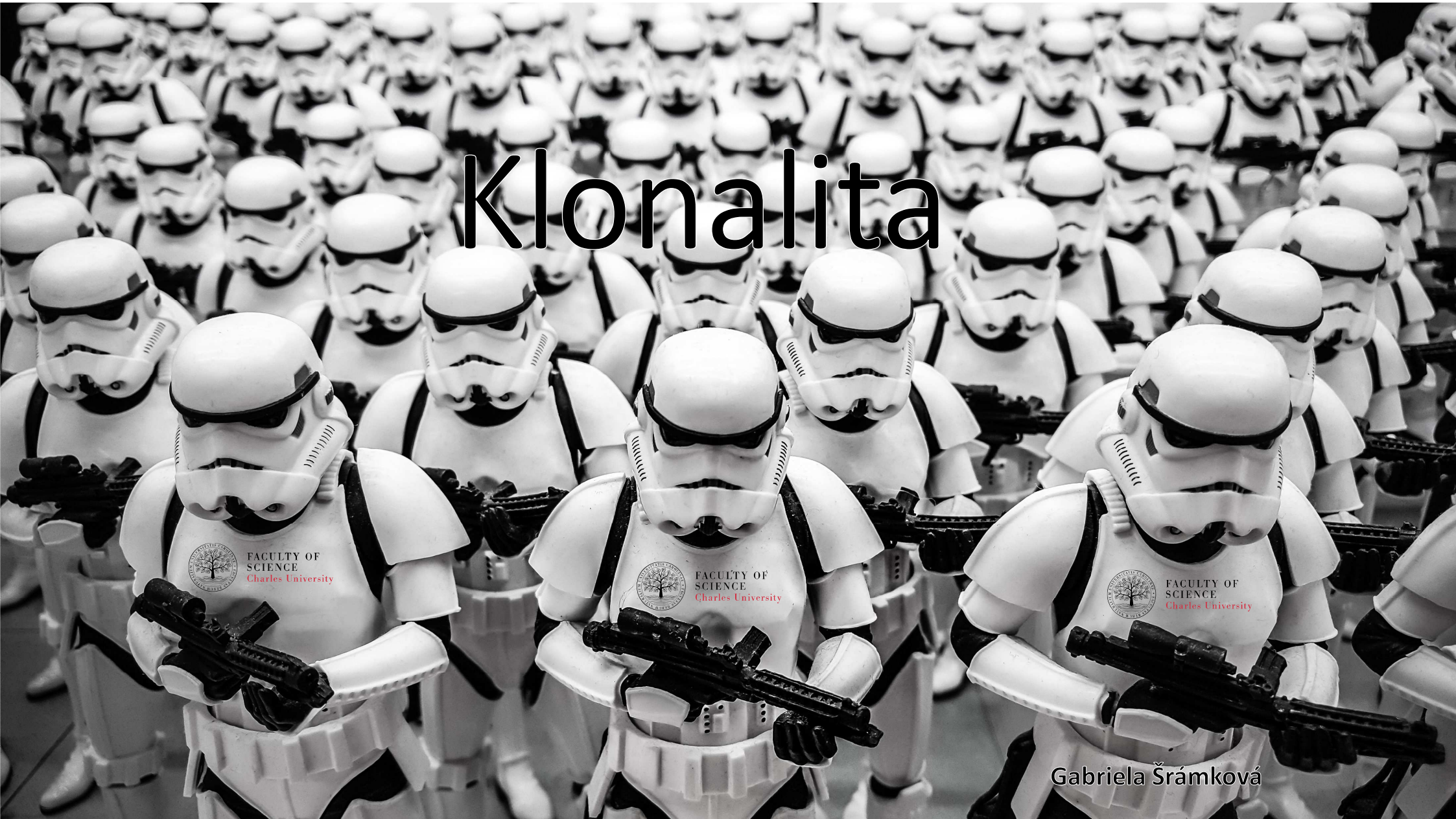


Klonalita



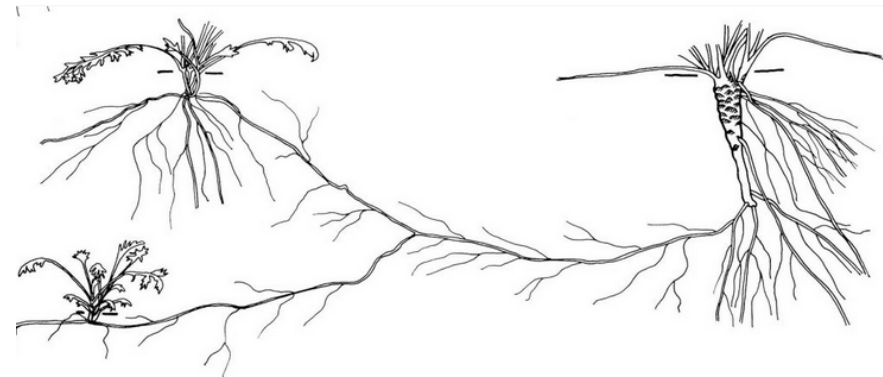
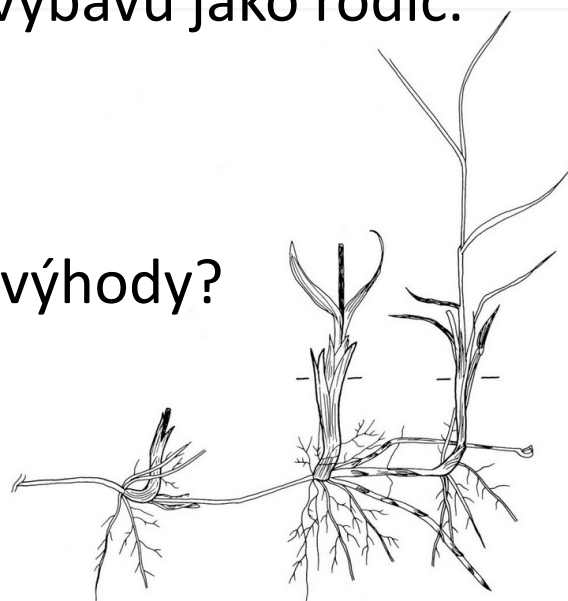
Gabriela Šrámková



Klonalita

- Schopnost jedince rozmnožovat se bez dokončení, nebo účasti kompletního pohl. procesu
- Vlastnost rostliny, kdy nově vzniklý jedinec obsahuje stejnou genetickou výbavu jako rodič.

- Jedinec?
- Výhody? Nevýhody?





Vymezení pojmu jedinec

- **Unitární organismy:** Jednotlivé části těla, mající rozličné funkce, jsou pospojovány tak, že je tento jedinec funkční (kdyby byl rozseknut na půl, nebyl by funkční – Huxley (1912))
 - př. Savci – počet orgánů jednoznačně určen a geneticky fixován
- **Modulární organismy:** Složeny z modulů – opakujících se kopií částí svého těla; z jedné zygoty se u nich vyvine modulární struktura – potenciálně neomezený růst

Pando

- kolonie výmladků topolu osikovitého (*Populus tremuloides*)
- celková hmotnost rostliny ca 6000 tun, plocha 43 hektarů, stáří ca 10 tisíc let
- 40 000 kmenů, nejstarším až 130 let.





Modulární organismy

Předpokladem modulárního růstu je:

- existence onnipotentních somatických buněk
- jednoduchost základního opakovaného modulu

Příklad: - někteří živočichové

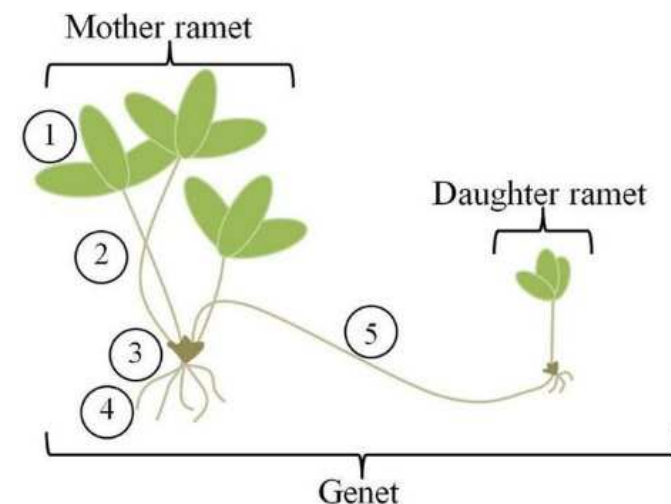
- **většina rostlin**

modul – článek stonku mezi dvěma listy, přilehlé kolénko, z něhož vyrůstá list a pupen v paždí tohoto listu (Bower 1908)



Klonalita rostlin

- Růst jedince, při kterém vznikají jednotky (ramety), které mohou potenciálně pokračovat v normálním růstu i bez spojení s mateřskou rostlinou
- tyto jednotky (moduly) se nazývají **ramety** x genety
- genety – všichni potomci pocházející z jedné zygoty – fyzicky spojené nebo ne
- typem klonálního růstu (z genetického hlediska) je i agamospermie – vznik semen bez meioze a oplodnění





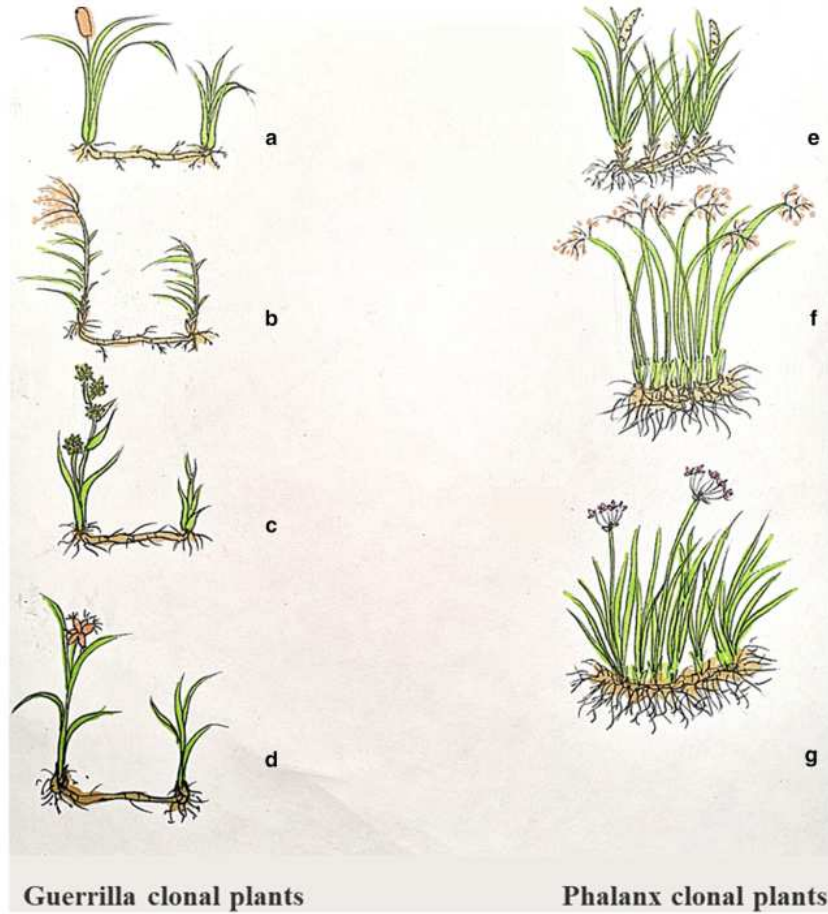
Orgány klonálního růstu

- Kořenového původu
- Stonkového původu: dlouhověké stonky, krátkověké stonky, podzemní hlízy, cibule
- Listového původu

Typy klonálního růstu



Potentilla reptans

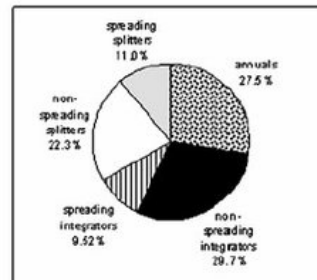


Nardus stricta

Fig. 1 Plant Materials. Guerrilla clonal plants: **a** *Typha orientalis*; **b** *Phragmites australis*; **c** *Sparganium stoloniferum*; **d** *Scirpus yagara*. Phalanx clonal plants: **e** *Acorus calamus*; **f** *Schoenoplectus tabernaemontani*; **g** *Butomus umbellatus*



	non-spreading	spreading
non-splitting (integrators)	<p><i>Parrya nudicaulis</i> Main root of the primary root system with adventitious buds.</p> <p><i>Thylacospermum caespitosum</i> Cushions without adventitious roots.</p> <p><i>Juniperus semiglobosa</i> Non-clonal shrubs and trees.</p> <p><i>Arnebia euchroma</i> Main (top) root of the primary root system without adventitious roots and bud. Pleiocom with short below-ground branches.</p>	<p><i>Saussurea gnaphalodes</i> Pleiocom with long below-ground branches.</p> <p><i>Ptilotridium cones cens</i> Lateral roots of the primary root system or adventitious roots with adventitious buds.</p> <p><i>Thymus linearis</i> Creeping long-living stems.</p>
splitting (splitters)	<p><i>Festuca kashmiriana</i> Very short epigeoic rhizomes. Turf graminoids.</p> <p><i>Lloydia serotina</i> Bulbs.</p> <p><i>Leontopodium ochroleucum</i> Hypogeoic rhizomes <10 cm long.</p> <p><i>Cremanthodium ellisii</i> Epigeoic rhizomes <10 cm long.</p>	<p><i>Halerpestes sarmentosa</i> Plagiotropic short-living stems.</p> <p><i>Potamogeton filiformis</i> Stem tubers.</p> <p><i>Saxifraga cernua</i> Axillary buds.</p> <p><i>Poa tibetica</i> Hypogeoic rhizomes >10 cm long.</p> <p><i>Biebersteinia odora</i> Epigeoic rhizomes >10 cm long.</p>



Příklady funkčních strategií

- Strategie hledání potravy - selektivně umisťovat ramety na příznivá místa a omezovat růst na špatných místech
- Strategie dominance - ovládnout vegetaci a monopolizovat dostupné zdroje v prostoru a čase
- Expanzivní strategie - rostliny s dlouhými výběžky nebo stolony se intenzivně šíří do stran, rychlá kolonizace otevřeného prostoru
- Konzervativní strategie – prostředí chudé na zdroje, pomalý růst a obměna částí rostlin, vysoký stupeň resorpce živin z vylučujících struktur





Výhody

- Úspěšné uchycení potomstva v novém prostředí
- Snížení rizika zániku genety
- Rychlá a neomezená produkce osvědčených genových kombinací
- Předání 100% svého genetického materiálu potomkovi
- menší výdaj energie k podílu potomků, kteří se dožijí dospělosti u nepohl. multiplikace – převládá v nepříznivém prostředí



Nevýhody

- Přenos chorob
- Snížení zdrojů pro pohlavní rozmnožování
- Menší genetická variabilita

x výhody pohlavní rozmnožování:

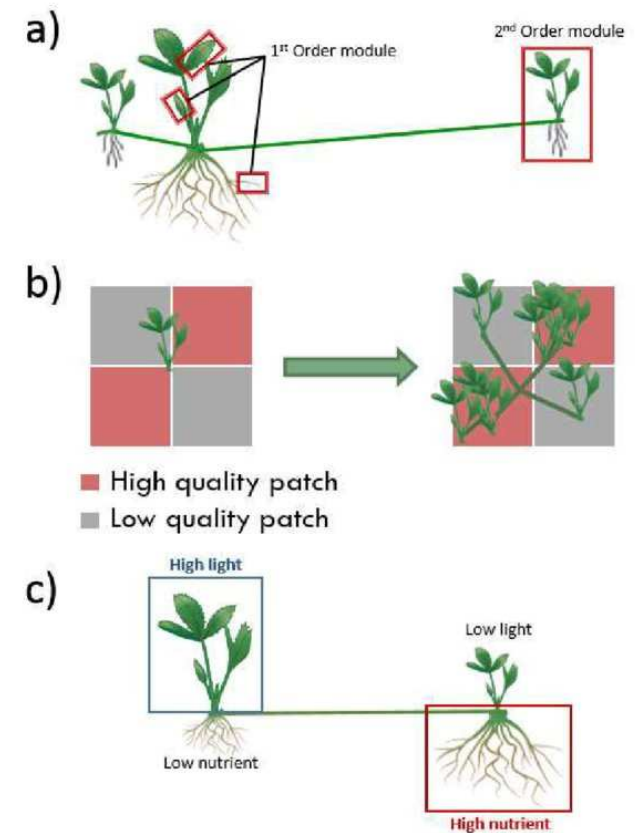
- genetická variabilita – výběr nejlépe adaptovaných jedinců (proměnlivé prostředí)
- rychlá mikroevoluce – rekombinace, křížení, polyploidizace, imigrace
- semena – únik před patogeny, odstranění somat. mutací, dormance, šíření na větší vzdálenosti



Ekofyziologie klonálního růstu

Prostředí:

- **klonální rostliny** snášejí oproti neklonálním menší dostupnost dusíku v půdě, vyskytují se ve vyšších nadmořských výškách a lépe snášejí zastínění
- **neklonální rostliny** mají větší nároky na světlo a vyžadují dusíkem dobře zásobené půdy



Vannier 2017



Trvání propojení klonů, fragmentace

- klonál. rostl. se liší dobou propojení mezi rametami
- vyčleňují se 3 skupiny:
 1. rozpadavé klony – ramety se oddělí záhy po založení, př. *Dentaria bulbifera*, česneky - pacibulky (připomínají semenáčky)
 2. jednoleté klony – spojení se rozpadne během jedné až dvou sezón
 3. rozpadavé po více, než 2 letech
- udržování spojení ramet je pro rostl. nákladné -> přináší výhody rostl. které ho udržují (rychlý rozpad v podm. bez konkurence a za nepříznivých podmínek – stíněné bylinné patro lesa)
- druhy s rozpadavými klony – vlhčí úživnější stanoviště – prostředí s limitujícím uhlíkem
- nerozpadavé klony – konkurenčně zdatné rostl.



Zastoupení typů klonál. růstu ve středoevropské flóře

- vytvořena databáze 2760 druhů rostlin, z nich je téměř 2000 (66,5%) potencionálně klonálních
- nejrozšířenějším orgánem klonál. růstu je **epigeotropní oddenek** – 17,4% vyšších rostlin a **hypogeotropní oddenek** – 9,9% druhů, zbylé typy méně než 6% druhů

Klimeš et al. 1997

- evoluční přechody mezi klonalitou a neklonálním růstem a mezi různými klonálními orgány jsou poměrně časté - evoluce klonality není pro rostliny vzácná a mohou ji také poměrně lehce ztratit

Herben & Klimešová 2019

Klonalita a diversita

- Clonal-sexual orchidej *Cypripedium calceolus* - hlavní roli klonálního rozmnožování při ztrátě rozmanitosti v důsledku genetického driftu. Dynamika klonálně-sexuální reprodukce je zodpovědná za přetrvávání variability předků a stabilitu během glaciálních období a postglaciální expanze.

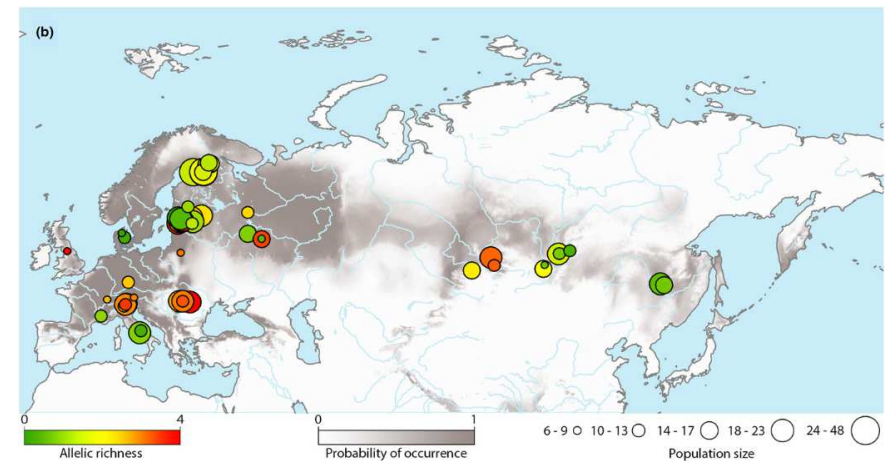


FIGURE 1 Map of the current climatic suitability for the populations of *Cypripedium calceolus*. Pie charts are proportional to sample sizes after clone exclusion. Spatial patterns of genetic diversity in terms of (a) observed heterozygosity, H_o , and (b) allelic richness, A_R , are represented by colour gradients [Colour figure can be viewed at wileyonlinelibrary.com]

Gargiulo et al. 2019

Klonalita a diversita

- **Efektivní velikost populace (N_e)**





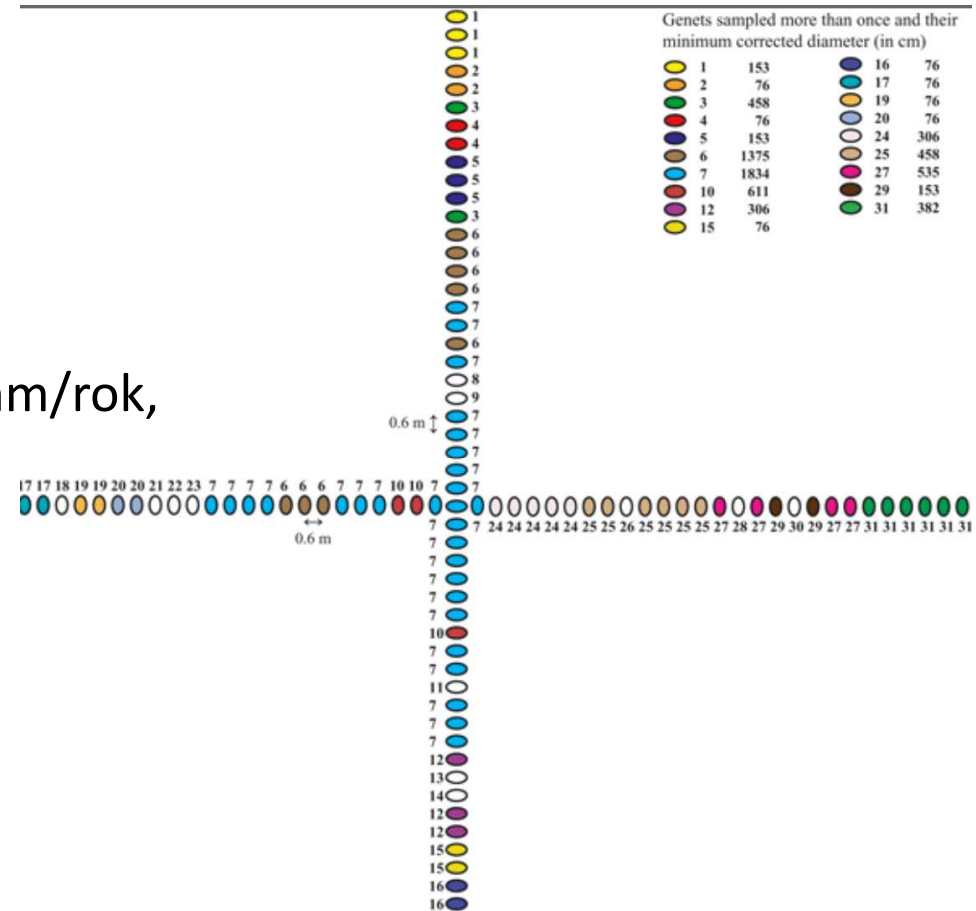
Klonalita a diversita

- **Efektivní velikost populace** (N_e) je termín z populační genetiky a evoluční biologie, který vyjadřuje **velikost** ideální panmiktické **populace**, ve které by genetické procesy (např. změny ve frekvenci alel vlivem selekce či driftu) probíhaly stejnou rychlostí jako v dané reálné **populaci**.



Klonalita a diversita

- Přetrvávání klonů v čase
 - *Vaccinium uliginosum* – ca 5 mm/rok,
největší klon 18 m => 1800 let



de Witte et al. 2012



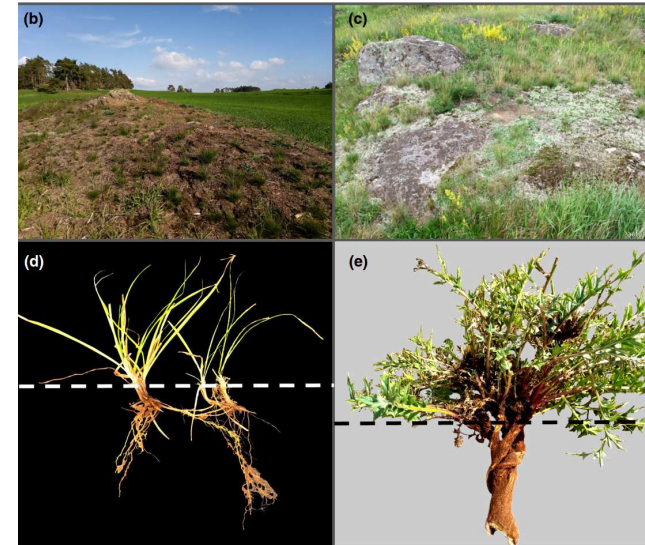
Klonalita a podmínky prostředí

- Vodní prostředí
 - Specifické podmínky - dostupnost živin, kyslíku, lineární charakter
- Alpínské prostředí
 - kratší vegetační období kvůli nízké teplotě vzduchu a půdy a delšímu trvání sněhové pokrývky, živin je často méně než v nižších polohách
 - klonální rostliny, které udržují populace spíše bočním šířením než semenáčky, a polštářové rostliny.
 - ve vysokých nadmořských výškách je více než 80 % všech rostlin klonálních
 - i přes klonalitu vysoká diverzita („window of opportunity“?)

Klonalita a podmínky prostředí

- Mikroškála:

- Klonální druhy se vyznačují velmi konzistentní reakcí na rozdíly v izolovanosti a půdních podmínkách, zatímco neklonální rostliny vykazovaly odlišné druhově specifické reakce
- klonální druhy mohou být náchylné k lokálnímu vymizení, pokud se změní ostrovní nebo půdní podmínky, například v důsledku náhlého výskytu. změny geografického prostředí (např. ztráta stanoviště) nebo místních environmentálních faktorů (např. depozice dusíku).
- neklonální druhy mohou naopak čelit změnám prostředí různě; některé vymřou, zatímco jiné přežijí, v závislosti na převládajícím prostředí.

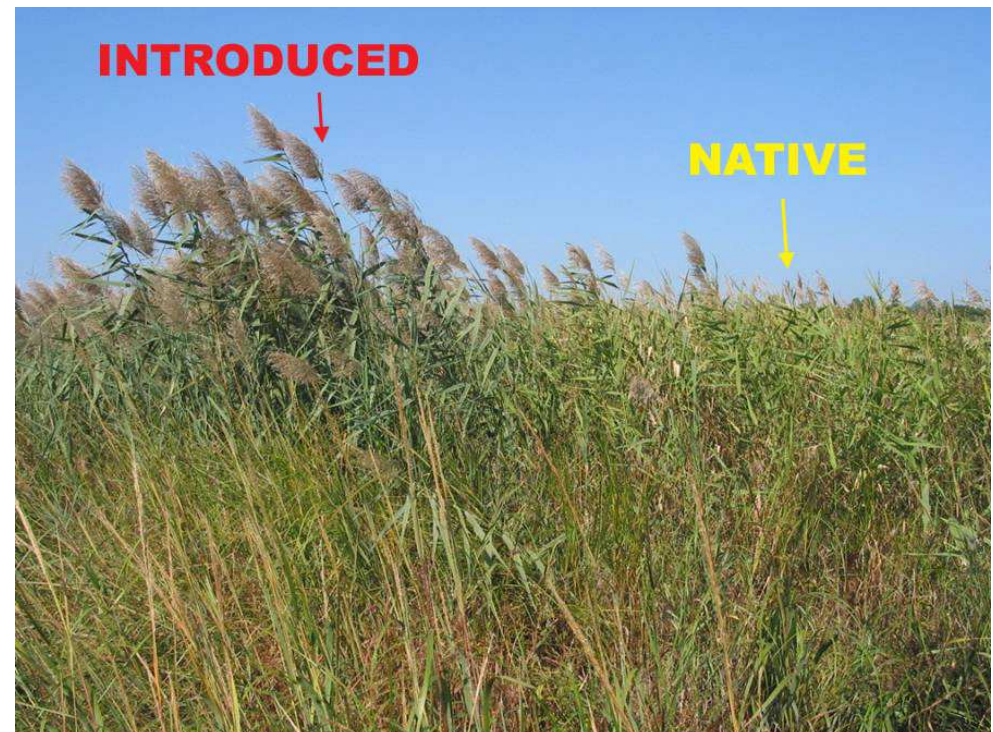


Klonalita a disturbance

- Ztráta nadzemní biomasy - klonální rostliny nemají při narušení během prvního roku života výhodu oproti neklonálním rostlinám (Martínková et al. 2020)
- Fragmentace jedince - propagule (šířeny vodou, zvířaty atd)



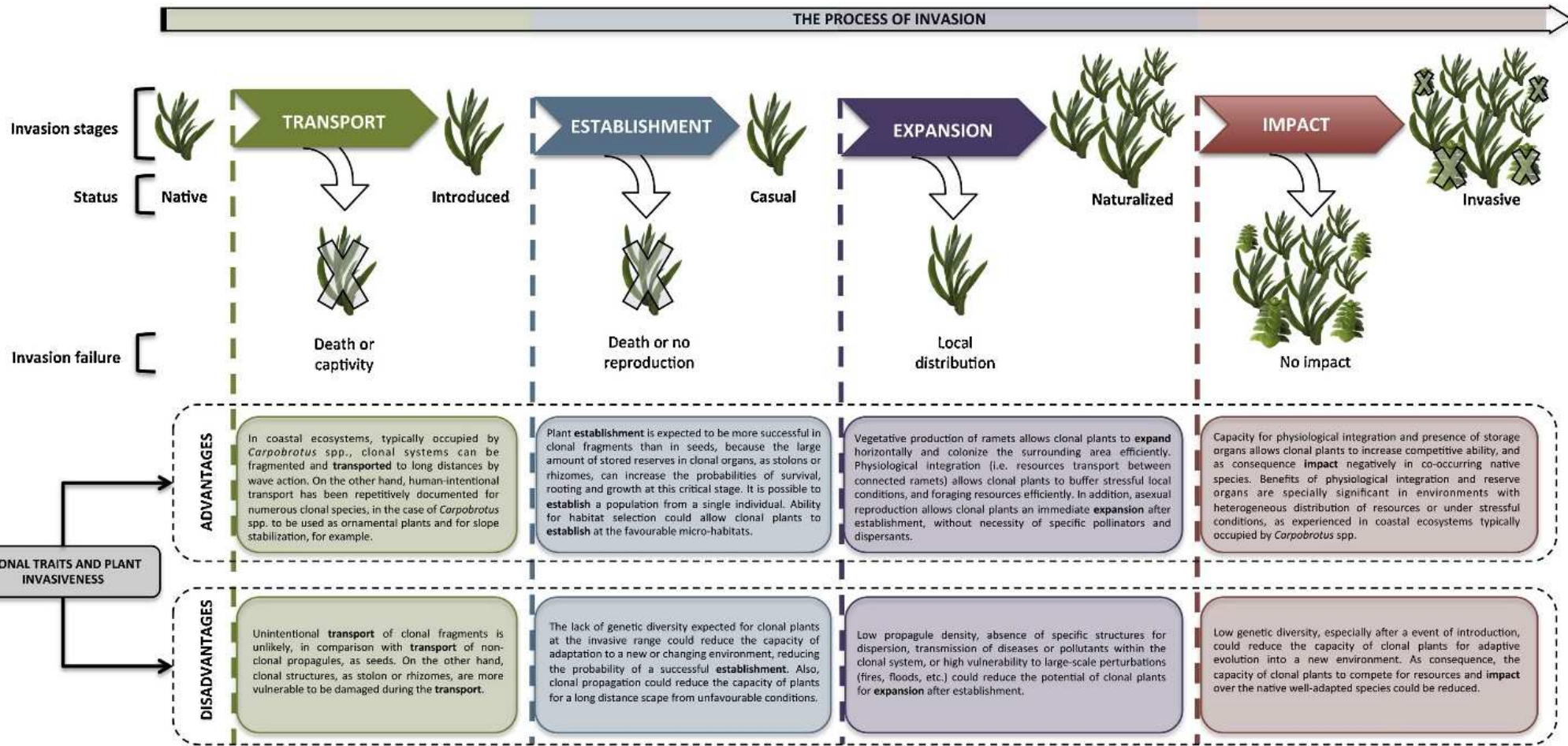
Klonalita a invaze





Klonalita a invaze

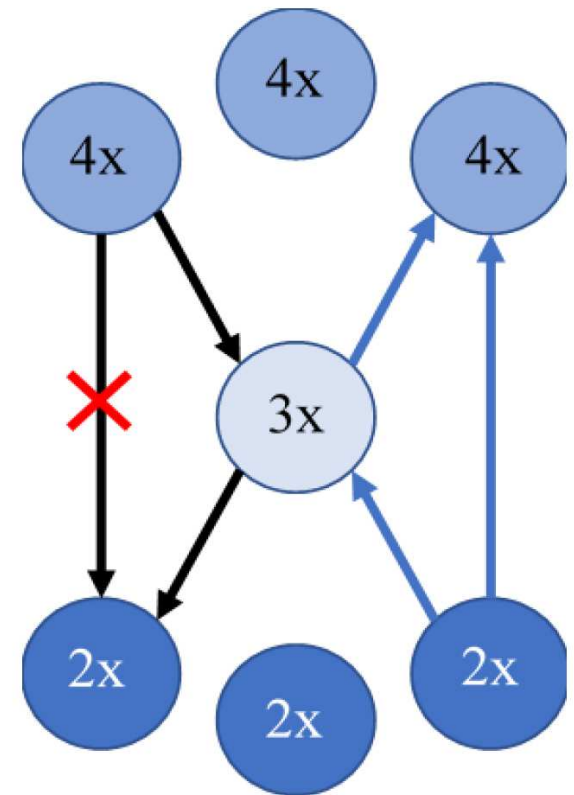
- úspěšnost invazních vetřelců je spojena se sedmi proměnnými:
 - krátký životní cyklus
 - abiotické (většinou větrem) šíření
 - velká velikost původního areálu
 - nerandomní taxonomické vzorce (zdůraznění určitých čeledí nebo řádů)
 - **přítomnost klonálních orgánů**
 - obsazování narušených stanovišť
 - dřívější doba introdukce.





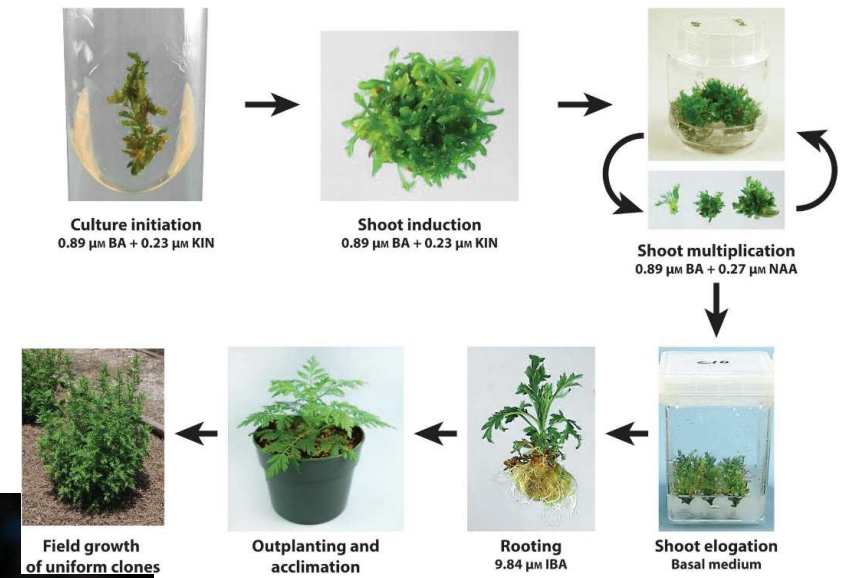
Klonalita a polyploidizace

- Triploidní blok
- Triploidní most



Voltrová 2021

Klonalita a aplikované postupy





Problematika klonality z pohledu
biosystematiky...



Problematika klonality z pohledu biosystematiky...

- Velikost populace, diverzita, alely
- Opylovací systémy
- Plant soil feedback
- ...