

Kdy kvetou? Pohledy zemědělců a botaniků

V minulých číslech *Živy* (2008, 1: 7–9; 2: 57–60; 3: 100–102) jsme procházeli historií prvních podnětů a objevů, které formulovaly teoretický rámec studia kontroly kvetení bylin. Ukázali jsme si, jak byl zájem zaměřen na vnitřní mechanismy, jež představovaly florigenní, v podstatě hormonální přístup, a jak se stejně významným stalo i rozpoznání vnějších ekologických signálů, především fotoperiody. Tato vstupní názorová dichotomie je spojena se jmény klasiků, J. Sachse a G. Klebse. Pointu poskytla nakonec molekulární biologie, která spojila oba přístupy v nalezení husté sítě hierarchicky řazených genových instrukcí a objevila i florigen. Na závěr se zaměříme na dvě dosud obcházená témata. Co přineslo studium regulace kvetení pro pěstování hospodářských plodin a jak lze poznatky získané v laboratorních podmínkách u omezeného počtu modelů uplatnit při poznávání kontroly kvetení planě rostoucích druhů v přírodě.

Kvetení a úroda

Je příznačné, že zásadní objevy – vliv nízkých teplot (jarovizace) a fotoperiodická indukce – byly spojeny s objednávkou na řešení praktického problému u hospodářských plodin. H. Gassner měl vysvětlit, proč se tak vývojově „nestandardně“ chovají jarní a ozimé odrůdy pšenice v ekologicky nových podmínkách, W. W. Garner a H. A. Allard měli splnit požadavek šlechtitelů a přinutit ke kvetení krátkodenní tabák i za dlouhého dne a navíc zjistit, proč sója paradoxně odmítá kvést v tak výhodných letních podmínkách. Tento zájem šlechtitelů, agronomů i zahradníků pak pokračoval paralelně s tím, jak se biologové vývoje rostlin pouštěli do stále složitějšího řešení dílčích problémů. Je zřejmé, že v našem mírném pásu se sezonním klimatem hraje délka vegetační doby a její načasování významnou roli spoluurčující i výnosy hospodářských plodin. Vývojové adaptace (jarovizace a fotoperiodismus) našich klíčových plodin, obilovin a nyní i řepky, navíc šlechtitelům poskytují nástroje, které umožňují délku vegetačního období ovlivňovat a optimalizovat pro dané podmínky. Je důležité, že uváděné vývojové projevy mohou také být svázány s dalšími výnosově významnými vlastnostmi, jako je mrazuvzdornost či charakter růstu. Pojednání o této oblasti studia kvetení nás pak vrací znovu před první polovinu 20. stol. Scénu otevírá již v prvním příspěvku zmiňovaný T. D. Lysenko, otec termínu jarovizace.

1 Příklad běžně využívané zahradní praktiky. Zakrýváním na desetihodinový den jsou krátkodenní hybridy *Kalanchoe* přivedeny ke kvetení v libovolném období. Foto F. Votruba



široho řešení dílčích problémů. Je zřejmé, že v našem mírném pásu se sezonním klimatem hraje délka vegetační doby a její načasování významnou roli spoluurčující i výnosy hospodářských plodin. Vývojové adaptace (jarovizace a fotoperiodismus) našich klíčových plodin, obilovin a nyní i řepky, navíc šlechtitelům poskytují nástroje, které umožňují délku vegetačního období ovlivňovat a optimalizovat pro dané podmínky. Je důležité, že uváděné vývojové projevy mohou také být svázány s dalšími výnosově významnými vlastnostmi, jako je mrazuvzdornost či charakter růstu. Pojednání o této oblasti studia kvetení nás pak vrací znovu před první polovinu 20. stol. Scénu otevírá již v prvním příspěvku zmiňovaný T. D. Lysenko, otec termínu jarovizace.

Vývoj rostlin ve službách politiky

Nebudeme se vracet k jeho neslavné minulosti získané vystoupením na zasedání Vsesvazové akademie zemědělských věd v r. 1948, které rozvrátilo sovětskou genetiku a zastavilo její vývoj. V rámci našeho tématu Lysenko proslul zjištěním, že požadavek nízkých teplot u obilovin je možno splnit i u naklíčených obilí. Název jarovizace nabyl pak dvojího významu – jako vývojový projev i jako agrotechnické opatření (empirické zemědělství se s takovým poznatkem již dříve setkalo i jinde a výjimečně jej i praktikovalo). V rámci svých neolamarckianských představ o dědičnosti získaných vlastností a s ní spojeném významu vlivu prostředí formuloval Lysenko teorii stadijního vývoje. Odpovídala schématu individuálního vývoje ozimých pšenic, jimiž se zabýval. Jako jeden z prvních upozornil na jejich vývojový charakter spojený s dvojí indukcí kvetení – jarovizací následovanou fotoperiodickou indukcí (ve stadijním slovníku světelné stadium). Ke stadiu jarovizačnímu a svě-

telnému se někdy přidává i stadium závislosti na intenzitě a spektrálním složení záření podmiňující vznik fertálního pylu. Jakkoli není pochyb o tom, že ontogeneze bylin (nemluvě již o dřevinách) nemá kontinuální charakter (upozorňoval na to již Klebs), mělo Lysenkovo univerzální zobecnění stadijního vývoje podobu dogmatu. Ovládlo oblast studia regulace kvetení v SSSR a v Číně až do 60. let 20. stol. (Lysenko sám byl ze svého diktátorského postu definitivně odstraněn až v r. 1965). Tvůrce florigenní teorie, moskevský profesor M. Ch. Čajlachjan, jehož jméno jsme již uváděli, byl v tomto období v jakési vědecké klatbě, aniž byl našťastí zbaven možnosti hledat florigen. Stadijní diktatura vedla k řadě groteskních situací, kdy se badatelé, aby učinili nařízenému paradigmatu zadost, snažili objevovat stadia a složitými konstrukcemi zdůvodňovat jejich existenci i u druhů či ekotypů, které se vývojově rigidně stadijnímu schématu ozimých pšenic vymykaly. V tomto kontextu nemohu nevzpomenout na jednu z vět brněnského profesora R. Dostála o tom, že on ovšem o těch stadiích ví, ale že na ně rostliny často zapomínají. Celý tento prolog, o jehož věrohodnosti přesvědčivě vypovídá dobová literatura, má uvést první vlnu studia ekologických podmínek kvetení hospodářských plodin a jeho šlechtitelského a pěstitelského využití. Jeho střediskem se stal od konce 20. let Sovětský svaz, po světové válce i další země pod sovětským vlivem. Stadijnost nakonec nebránila získání pozitivních výsledků. Zejména proto, že vývoj většiny hospodářských plodin mírného pásu jejímu schématu ve značné míře odpovídal.

K čemu ozimost?

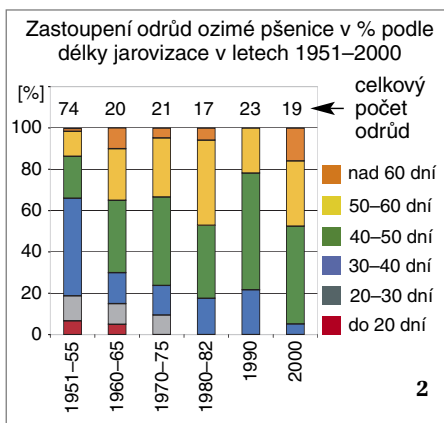
Předpokladem rozvíjení vývojové ekofyziologie hospodářských plodin v SSSR byla existence Vsesvazového ústavu rostlinné výroby (VIR) v Leningradu (dnes Sankt Peterburg) s rozsáhlými celosvětovými kolekcemi obilnin i účtyhodných šlechtitelských stanic, především Vsesvazové šlechtitelské stanice v Oděse. Dále rozhodující význam obilovin pro výživu obyvatelstva a geografická i klimatická rozmanitost SSSR jako pokusné plochy pro testování vývojových charakteristik. Porovnávala se rychlost nástupu generativního vývoje (u obilovin většinou doby do objevení se klasu – metání) u vzorků vystavených nízkým teplotám (jarovizovaným) po různé dlouhou dobu, případně se zjišťovalo pouze chování souborů jarovizovaných a nejarovizovaných. Tato jednoduchá a v podstatě účinná metodika se používá dodnes. Již v r. 1935 A. A. Dolgušin tímto způsobem testoval 3 500 zahraničních i domácích položek a porovnával je s chováním domácí standardní ozimé odrůdy *Lutescens* 062. Studium ozimosti domácí i zahraniční kolekce obilovin pak dokončili v letech 1939–40 A. F. Belděnkova a T. V. Olejnikova z VIRu. Byly sledovány vzorky pšenice z náhorních oblastí Habeše, Jemenu i Pamíru, z mírných zim baltského pobřeží i nelitostného vnitrozemského klimatu kazašských stepí. Charakter ozimosti vyjadřovaný jako potřebná délka jarovizace bylo možno často dobře korelovat s některými prvky klimatu (např. délkou pod-

zimního období před nástupem teplot pod bodem mrazu) a vypovídal o jeho adaptační povaze. Byl dobře použitelný pro racionizaci obilovin i jako charakteristika pro práci šlechtitelů. Na stejně široké druhové a odrůdové základně přišli již v r. 1927 V. N. Ljubimenko a O. A. Ščeglova s rozsáhlou srovnávací studií fotoperiodicky podmíněného kvetení, včetně hospodářských plodin. Údaje, které doplňovaly (jako světelné stadium) především u obilovin jarovizační charakteristiku ozimosti.

Shrnutí a ekofyziologické prohloubení celého období stadijních studií v SSSR obsahuje dílo V. I. Razumova (rovněž pracovníka VIRu) z poloviny 50. a počátku 60. let. Těžištěm byly opět obiloviny a pozornost se zaměřila např. na jarovizační účinek teplot pod bodem mrazu (ilustrovaný dobovým obr. 3), vliv střídání vysokých a nízkých teplot na rychlost průběhu jarovizace i anulující vliv vysokých teplot působících po skončení jarovizace. Originální byly i poznatky získané při zjišťování hranice, při níž je vyvíjející se obilné embryo citlivé na působení nízkých teplot (poněkud překvapivě již ve velmi raných fázích, jak pozoroval A. A. Aginjan), spojené s možností splnit část jarovizačního požadavku již na mateřské rostlině. Rovněž se ukázalo, že klimatické podmínky a výživa v době zrání obilok ovlivňují následné jarovizační požadavky. Část analogických výzkumů se shodnými výsledky a prakticky ve stejnou dobu uskutečnili i F. G. Gregory a O. N. Purvisová v Anglii. Bohaté i často rozporuplné výsledky, které dodnes postrádají jednoznačné zobecnění, případně fyziologický či genetický výklad, poskytl široce vedené experimentování s interakcí teploty a záření v průběhu jarovizace. Zmíníme alespoň dva projevy: možnost nahradit část jarovizačního požadavku krátkým dnem nebo vysokou intenzitou záření. Tato problematika může představovat oslí můstek na domácí scéně stadijního období.

Domácí scéna

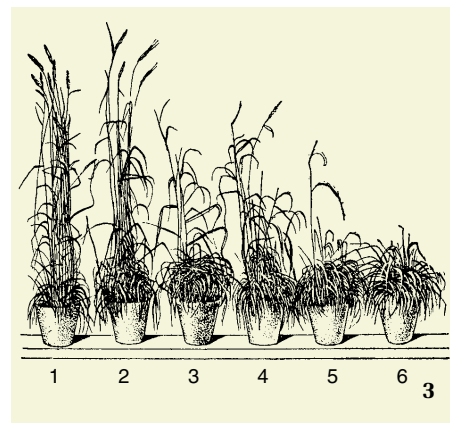
V r. 1955 vyšla v ČSSR, s dobovou stadijní dikcí, klasická práce L. Teltscherové K otázkám stadijnosti čsl. pšenice a ječmene. Na dobré metodické úrovni charakterizovala jarovizační i světelné (fotoperiodické) požadavky a vyčlenila několik ekologickými nároky příbuzných skupin. Publikace byla po dlouhou dobu základní orientací o vývojových, ekologicky laděných požadavcích našich obilovin. Pro autorku se stala odrazovým můstkem k pozdější originální fyziologické práci srovnávající morfologické etapy vývoje klasu pšenice s hormonálními a metabolickými parametry. Šlechtitelé, pěstitelé a badatelé zaměřeni na regulaci vývoje vnějšími podmínkami tento odkaz dále rozvíjeli a otázka míry ozimosti našich obilovin se jako důležitý ukazatel sleduje dodnes. Základní metodologie spočívá v postupných výsevech v polních podmínkách, s nimiž tak úspěšně laborovali sovětští vědci v první polovině 20. stol. (mění se klimatické parametry a rostliny na ně reagují). Bývá obohacena o umělé osvětlení či zkracování délky dne a k dispozici jsou i systémy automatické regulace teploty a délky osvětlení.



České pšenice nabídl i zajímavý a v Evropě ojedinělý problém. Zejména v řepářských oblastech, kde pozdní sklizeň řepy ohrožuje včasný výsev ozimých odrůd pšenice či mu přímo zabraňuje, se vyskytovaly genotypy poloomezimé (Chlumčeská 12) či přesívkového (lze vysévat na podzim i na jaře) charakteru. Měly slabě vyvinutý požadavek jarovizace, který u přesívek dokonce prakticky chyběl. Adaptačním mechanismem vývoje byla výrazná dlouhodobá fotoperiodická indukce kvetení. Navíc dlouhé působení nízkých teplot fotoperiodický požadavek zeslabovalo či eliminovalo. Nový, geneticky dosud neobjasněný fenomén, jímž se intenzivně zabýval J. Petr z Vysoké školy zemědělské (dnes Česká zemědělská univerzita). Ten ekologickou charakteristiku vývoje přesívek a poloomezimů popsal a její adaptační význam vysvětlil. Přesívky i poloomezimy byly málo výnosné a ze sortimentu intenzivního zemědělství brzy vymizely. Zůstal hezký příklad sofistikované adaptace k lokálně úzce vymezeným podmínkám, zachovaný v domácích sbírkách genofondů. Jako příklad změn stupně ozimosti u nás pěstovaných odrůd ozimé pšenice vyjádřený délkou jarovizace uvedme údaje z práce J. Petra za období 1950–2000 (obr. 2). V současnosti se mohou rozdíly ve stupni ozimosti opřít o poznatky genetické analýzy založené na identifikaci a vysvětlení funkce jarovizačních genů (Vrn), jak uvádí např. práce J. Košnera a K. Pánkové (2002) z Výzkumného ústavu rostlinné výroby v Praze o klasifikaci ozimých pšenic do skupin podle rozdílných jarovizačních nároků. Ty jsou interpretovány zastoupením rozdílných alel vrn (mnohotným alelomorfismem). Při stoupající ceně ropy i pšenice pak má zvláštní význam vazba ozimosti, spojená s délkou vegetační doby, na výnosové prvky, jakými je počet odnoží, počet zrn v kláscích apod.

Nejen pšenice

Význam znalosti regulace kvetení hospodářských plodin jsme uváděli poněkud jednostranně na příkladu obilovin a jejich pěstování doma i v Sovětském svazu. Ve druhé polovině 20. stol. byly provedeny rozsáhlé analýzy jarovizačních a fotoperiodických požadavků obilovin především ve státech, jejichž HDP a exportní politika je s touto komoditou spojená, tj. v Austrálii a částečně v USA. Vznikly i početné predikční modely vazby vývojového charakteru na délku vegetační doby. V současnosti se intenzivně studují vývojové ná-



2 Výsledky studie J. Petra a F. Hniličky (2002), upraveno

3 Rostliny žita Vjatka byly jarovizovány v obilkách 26, 20, 15, 10 a 5 dnů (1–5) při teplotě -4 °C a 25 dnů při +2 °C. Kontrola (6) jen při +2 °C. (Razumov 1961)

roky genotypů oportunní královny energetických plodin – ozimé řepky (např. v Austrálii). Důkladná analýza fotoperiodických požadavků kvetení a jejich využití šlechtiteli provází téměř invazní rozšíření pěstebního areálu sóji, spojené především s omezováním její původní krátkodennosti. S podrobnou znalostí fotoperiodických požadavků kvetení se především v pěstebních oblastech Asie provádí rajonizace rýže. Rozdíly ve fotoperiodických nárocích mezi odrůdami se vyjadřují až na úrovni minut. Nebudeme pokračovat v dalších příkladech a jen letmo se zmíníme, že ekologické studium vývoje hospodářských plodin významně podmínilo vznik tváren na počasí – tzv. fytotronů, dinosaurů nedávné minulosti, kteří se dosud udrželi jen na (penězi) bohatých biotopech. V Živě se s nimi ještě setkáme.

Čím se řídí kvetení v přírodě?

Teprve závěr přichází s otázkou, jak nám poučení z laboratoře pomůže vysvětlit kvetení bylin na přirozených stanovištích, vypořádat se s jejich druhovou i ekotypovou rozmanitostí i zvláštnostmi biotopů. Poznatky, které máme k dispozici, mají značně různorodý charakter. Na jedné straně se i s využitím fytotronů detailně studovaly vývojové zvláštnosti jednotlivých planě rostoucích druhů. Kapka v moři. Na druhé pak existuje široký okruh fenologických údajů o kvetení jednotlivých elementů rostlinných společenstev a pokusy o experimentální testování vývoje většího počtu druhů v částečně kontrolovaných podmínkách teploty či délky osvětlení.

S cílem využít poznatky o regulaci kvetení jako jednoho z parametrů fyto geografie byly od poloviny 20. stol. uveřejněny srovnávací přehledy zastoupení jarovizace i fotoperiodické květní indukce u rozsáhlých souborů bylin zastupujících jednotlivé vegetační zóny či lokální flóry. Tak např. Cl.-Ch. Mathon na základě vlastních i literárních údajů o zastoupení jednotlivých vývojových typů v různých geografických pásech klasifikoval rozsáhlý soubor téměř 700 druhů s ohledem na vývojový charakter (1972). Podobně zpracoval flóru Kanárských ostrovů (1965), analogické údaje existují pro Sicílii (Luciani 1962)



4 Kamejka rolní (*Lithospermum arvense*). Foto L. Hrouda

a na základě srovnávacích údajů i pro tehdejší ČSSR (Mathon 1968). Uvádíme jenom jako pionýrské příklady, na nichž se dá demonstrovat, do jak interpretačně zrádného terénu se badatelé dostali a dodnes dostávají.

Příliš plastická pravidla

Srovnávání velkému počtu druhů z rozdílných biotopů i pokus sledovat interakce teploty a fotoperiody (často nikoli jako konstantně působící, ale jako proměnlivé faktory) vedly k objevu vzájemného nahrazení fotoperiodického a teplotního požadavku vývoje i ke zjištění nových kategorií fotoperiodického požadavku kvetení. Za takovou lze považovat existenci krátko-dlouhodobých rostlin, které kvetou, až když prošly postupným střídáním dlouhého a krátkého dne, při pěstování pouze na krátkém či dlouhém dni zůstávají vegetativní. Takový duální fenomén popsal jako první R. Dostál (1949 a 1950) u *Bryophyllum crenatum* a *B. tubiflorum* a pojmenoval a do literatury uvedl F. Resende na základě experimentování s *B. daigremontianum* (1952).

Existence zvláštní skupiny tzv. steno-fotoperiodických rostlin, jež pro kvetení vyžadují středně dlouhou fotoperiodu, tj. nejsou ani dlouhodobní ani krátkodenní (např. rozhodnutí velký – *Sedum maximum*, dvouzubec *Bidens pilosa*, ibišek *Hibiscus syriacus*, *Mikania scandens*), nebyla nikdy plně přijata a někdy se považuje za experimentální artefakt. O tom, že krátký den může částečně nahrazovat jarovizaci, jsme se již zmiňovali u ozimých obilovin. S rozšířením takového jevu u planě rostoucích druhů se setkáme pod hlavičkou Wellensiekova efektu. Holandský badatel zjistil u zvonku *Campanula medium* (1960), že krátký den plně nahradí nízké teploty nezbytné pro kvetení tohoto druhu (chová se tedy za určitých podmínek jako dlouho-krátkodenní rostlina, podobně i např. *Symphandra hoffmanii*, hlaváč *Scabiosa pratensis*, srha laločnatá – *Dactylis glomerata* ad.). Týž autor popsal u silenky *Silene armeria* (1966) nahrazení požadavku dlouhodobní fotoperiodické indukce vysokými teplotami (můžeme vy-

Tab. V pokusech z let 1969 a 1970 se zkoumaly požadavky na kvetení u následujících terofytů: tařice kališní (*Alyssum calycinum*), písečnice douškolistá (*Arenaria serpyllifolia*), marulka pamětník (*Calamintha acinos*), hluchavka objímavá (*Lamium amplexicaule*), kamejka rolní, tolice nejmenší (*Medicago minima*), pomněnka drsná (*Myosotis hispida*), penízek prorostlý (*Thlaspi perfoliatum*). V – relativní míra jarovizace, F – dlouhodobní fotoperiodická indukce, D – semenná dormance; +++ největší, 0 bez požadavku; ■ kvetení, □ nasazení semen, ▲ klíčení. Orig. J. Krekule a L. Hájková (1972)

	Měsíc									Relativní stupeň		
	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	V	F	D	
<i>Alyssum</i>			■	■	■	■			▲	+++	+	++
<i>Arenaria</i>			■	■	■	■			▲	+++	+	++
<i>Calamintha</i>				■	■	■	■		▲	+++?	+++?	0
<i>Lamium</i>			■	■	■	■				(+)	0	+++
<i>Lithospermum</i>			■	■	■	■			▲	+++	+++	++
<i>Medicago</i>				■	■	■	■			+++	+++	+++
<i>Myosotis</i>			■	■	■	■			▲	++	0	+++
<i>Thlaspi</i>			■	■	■	■			▲	+++	0	++

žádit jako zrušení inhibičního účinku krátkého dne). Při 20 °C na krátkém dni zůstává tento druh stále vegetativní, jestliže zvýšíme teploty na 32 °C, krátkodenní blokáda je zrušena, dlouhodobní druh kvete na krátkém dni.

Byť existuje řada shodně vypovídajících experimentálních údajů, postrádá tento jev své místo v oficiální vývojové terminologii. Stejně se vedlo i experimentálně opakovanému výsledku, že vysoké intenzity záření umožňují u víceletých i jednoletých trav kvetení bez splnění jinak obligátního požadavku jarovizace, jak opakovaně prokázal A. K. Fedorov (např. 1966). Čtenáře ušetříme početných údajů získaných v 60. a 70. letech 20. stol. Ukázalo se, že jednotlivé složky spektra zvidelného záření mohou modifikovat či zcela změnit charakter jarovizace i fotoperiodické indukce kvetení. Rostliny se s takovým signálem v přírodě ovšem nikdy nesetkají. Opakovaně pak bylo prokázáno, že fotoperioda je účinnější, působí-li u dlouhodobních rostlin jako prodlužující se den, či u krátkodenních jako zkracující se den.

Matoucí rozmanitost ekotypů

Jestliže matoucí rozmanitost podoby a interakcí teplotních a fotoperiodických signálů kvetení přinesla těžko zobecnitelné výsledky, představovala ekotypová (genotypová) rozmanitost jednotlivých druhů stejně krkolomný problém. Sami jsme v začátcích experimentování krátce pracovali s pohankou (*Fagopyrum esculentum*). Ta se chovala s ohledem na kvetení a ekologické adaptace zcela neutrálně a nebrala na vědomí ani nízké teploty, ani fotoperiodu. Již počátkem 40. let zjistili sovětská badatelé, že to je vlastnost sibiřských či běloruských ekotypů, zatímco odrůdy původem z Japonska, Indie, Koreje či Střední Asie jsou vysloveně krátkodenní. U mediteránní trávy chrostice *Phalaris tuberosa* uvádí H. J. Ketellaper (1960), že ekotypy pocházející z Řecka se vyznačují vysokým nárokem na jarovizaci, zatímco u alžírských jarovizace chybí.

Podobně také vyjádření fotoperiodického požadavku může u daného druhu probíhat v široké amplitudě, výjimečně i s překročením normy dlouho-krátkodenní. C. E. Oldstedt (1945) srovnával fotoperiodickou regulaci kvetení u americké trávy

Bouteleua curtipendula. Ekotypy z jihu Spojených států, z Texasu a Arizony, charakterizoval pro kvetení požadavek krátkého dne, ekotypy ze středních zeměpisných šířek, např. Kansasu a Oklahomy, pak většinou v různém stupni vyjádřený požadavek dlouhého dne. Ještě severněji, v Severní Dakotě, se vyskytovaly pouze výrazné ekotypy dlouhodobní.

O existenci ekotypů s rozdílným požadavkem jarovizace svědčí i domácí práce I. Cetla a kol. (1968) u huseníčku rolního (*Arabidopsis thaliana*). V omezeném areálu okolí Brna se vyskytovaly ekotypy s požadavkem jarovizace (na jihu) a bez požadavku jarovizace (na severu). Interpretace uvádí, že v drsnějších podmínkách na sever od Brna přezimuje huseníček jako semena, kdežto v mírnějších podmínkách na jihu ve fázi listové růžice, na niž mohou nízké teploty působit.

Tím jsme se dostali k další komplikující okolnosti. Účinek spouštěcích mechanismů kvetení – jarovizace a fotoperiodické indukce – je velmi často závislý na růstové fázi rostliny. Nežádá do té míry, že v juvenilní fázi rostlina na nízké teploty či fotoperiodu vůbec nereaguje a teprve po dosažení určitého vývojového stavu, někdy např. vyjádřeného minimálním počtem listů, je citlivá na indukční působení teploty a fotoperiody. Jako příklad uvedu vlastní zkušenost s dlouholetým experimentováním s merlíkem červeným (*Chenopodium rubrum*). K indukci kvetení krátkým dnem je nejméně citlivější v klíční fázi, kdy kvetení vyvolá jeden krátký den, pak citlivost klesá k požadavku tří dnů a obnovuje se v původní citlivosti u rostlin starších než osm dnů. Dovedeme popsat, nikoli vysvětlit.

Stejná fenologie kvetení, stejná regulace?

Než si řekneme, jaké cesty mohou vést z tohoto bludiště košaté fenologie, zkusme odpovědět na poněkud pozměněnou otázku: jak jsou zastoupeny adaptační vývojové projevy kvetení na úzce vymezeném biotopu, u souboru druhů s rozdílnou fenologií kvetení? Uvedme dávné vlastní výsledky, jimiž jsme se této problematiky spíše výjimečně dotkli (viz tab.). Byly získány s využitím domácí výrobených klimaboxů i polního experimentování se skupinou terofytů (rychle plodící rostliny přežívající nepříznivá období

jako semena) Českého krasu (stanoviště Boubová). Vypovídají o tom, že vývojový profil i takového na počet druhů omezeného souboru je poměrně heterogenní. S výjimkou hluchavky objímavé (*Lamium amplexicaule*) je u všech druhů charakteristický požadavek jarovizace a s výjimkou marulky pamětníku (*Calamintha acinos*) i dormance semen. Překvapivě se pak vyskytuje na témže stanovišti skupina s výrazným požadavkem dlouhodobní indukce kvetení (marulka pamětník, tollice nejmenší – *Medicago minima*, kamejka rolní – *Lithospermum arvense*, obr. 4) a zbývající skupina se slabě vyjádřenou či nezjištěnou fotoperiodickou indukcí. Ani kvantitativně výrazná přítomnost všech tří mechanismů kontroly kvetení nemusí prodlužovat dobu jeho zahájení (kamejka rolní). Spíše rozmanitost než univerzalita.

Není pochyb, že jedním z faktorů fyto geografické distribuce rostlin jsou jejich vývojové adaptace spojené s kvetením. Fyto geografické závěry jsou ovšem mimo rámec tohoto článku. Jeho morálita může spočívat ve zjištění, jak vzdáleny mohou být přirozené „polní“ podmínky laboratornímu testování a jak experimentování, které má být přiblížením, se může stát zdrojem artefaktů. Dále pak uvědomění, u jak malé části planě rostoucích bylin byla učiněna alespoň základní identifikace teplotních a fotoperiodických požadavků vývoje. V této souvislosti se musíme omluvit rostlinám neutrálním, u nichž je kvetení řízeno výlučně vnitřními mechanismy, bez závislosti na signálech ekologických. Jako příklad uvedme z plodin některé boby či z planě rostoucích druhů ptačinec prostřední (*Stellaria media*). Jsou

v menšině a snad zaslouží zvláštní pojednání. Jak tedy dál? Nabízí se již započaté zkoumání ekologicky významné fenotypické variability jednotlivých populací a ekotypů. Odpověď na otázku, jak se na širokém areálu rozšíření druhu podílí vývojová plasticita a jakou má podobu.

Co ví molekulární biologie o vývojových ekotypech

Cestu otevřel, jako již tolikrát, huseníček rolní. Nabídl existenci pestré řady vývojových ekotypů výrazně rozdílných v délce vegetační doby. Připomeňme v této souvislosti, že jedny z prvních prací s cílem vysvětlit rozdíly ve vývojovém chování ekotypů huseníčku vyšly z dílny I. Cetla z Masarykovy univerzity v Brně již v 50. letech 20. stol. Byly vedeny v rámci genetických studií populací huseníčku a vstupní kroky současných molekulárních řešení mají s nimi společné rysy. Před více než 10 lety se objevily první práce se stejným záměrem, ale s řešením na základě genomiky (např. S. Sanda a kol. 1997). Jejich počet roste, všechny však operují se stejnou metodickou strategií a získávají srovnatelné výsledky. Základním zjištěním, získaným křížením pozdních a raných genotypů huseníčku, je skutečnost, že nositelem pozdnosti je dominantní gen *FRIGIDA (FRI)* lokalizovaný na čtvrtém chromozomu. Pozdní chování je možno kompenzovat jarovizací, po níž se vývoj urychlí. V dalším postupu již přijdou ke slovu molekulární techniky. Vysvětlení rozdílů vývojového chování pak spočívá v přítomnosti různých alel *FRI* a v epistatické interakci (interakci mezi geny, kdy účinek jednoho je modifikován jiným/i) *FRI* s dalším ge-

nem ovlivňujícím délku vegetace *FLC* (Flowering Locus C). Zcela recentně se pak uvádí jiná variace na stejné téma. Gen *FLC* kóduje bílkovinu MADS boxu, která účinkuje v závislosti na svém obsahu jako represor kvetení. Mutanty a ekotypy se zvýšenou expresí genu *FLC* jsou pozdní typy se zvýšeným nárokem na jarovizaci (C. L. Andersson a kol. 2008). Takové parametry pak jsou hnací silou epistatické selekce (přednostní selekce funkčně příbuzných genů) s konečným výsledkem postupně proměnlivosti ranosti či pozdnosti s ohledem na změny teplot s nadmořskou výškou nebo zeměpisnou šířkou.

Takové výsledky poskytují obecný rámec pro hledání ekotypových rozdílů spojených zejména s mírou jarovizačního požadavku. Je samozřejmé, že postupně budou přibývat další řešení, kde ve hře budou např. rozdíly ve fotoperiodických požadavcích, že vývojová charakteristika každého druhu představuje samostatnou náročnou úlohu. Cesta je již vytyčena.

Pozn. autora: V článku jsem záměrně využíval starší literaturu. Chtěl jsem na ni upozornit, neboť podrobně popisovala ekologické zvláštnosti regulace vývoje a snažila se klasifikovat vývojové parametry rozsáhlých souborů. Takové údaje jsou neprávem opomíjeny a často i náročně znovu objeveny. Ekofyziologické principy studia se příliš nezměnily, oblasti využití výsledků se rozšířily.

Pozn. redakce: Přestože běžně uvádíme botanické názvosloví podle Klíče ke Květeně ČR (Kubát a kol. 2002), v tomto článku ponecháváme názvy rostlin tak, jak se používaly ve zmiňovaných pracích.

Vítězslav Bičík

Dvě pozoruhodné břichatky

Mezi břichatkovité houby (*Gasteromyces*), zvané také břichatky, patří druhy, u nichž se výtrusy (spory) vyvíjejí uvnitř plodnice. Teprve po uzrání plodnice se výtrusy dostávají do okolí buď otvory, nebo rozpadem obalů. Obal (okrovka, peridie) břichatek je rozdělen na dvě, vzácněji i více vrstev. Uvnitř vnitřního obalu je vlastní plodná část – gleba (teřich), v níž vznikají výtrusy. Plodnice mají v dospělosti kulovitý nebo palicovitý tvar (nejznámější jsou pýchavky), vnější obal může být rozpukán v cípy (hvězdovky) nebo plodná gleba pokrývá jamkovitý kuželovitý klobouk pokrývající pórovitý neplodný nosič vyrůstající z vajíčka (hadovky).

Zobrazená mřížovka červená (*Clathrus ruber*) byla nalezena 17. června 2007 v lesoparku Suha Punta na chorvatském ostrově Rab. Dva zjištěné exempláře vyrostly po prasknutí bělavého vajíčka, z poloviny ukrytého v substrátu. Korálově červený mřížkovitý útvar má tvar košíku s velkými oky. Na vnitřní straně je vidět olivově tmavá gleba, která nepříjemně páchne,

místní obyvatelé proto tuto houbu nazývají smrdlivý koral. Výtrusy roznáší hmyz. Plodnice vyrostly v polostínu asi 4 cm od betonového chodníku v mělké štěrkovité půdě s rostlinnými zbytky a na vápencovém podloží. Jejich výška byla 5 cm a průměr na horním okraji 6 cm. Mřížovka červená se velmi vzácně může vyskytnout i na území České republiky.

Častější je u nás příbuzný druh květnatec Archerův (*Clathrus archeri*) pocházející z australské a tasvánské oblasti, který byl do Evropy zavlečen začátkem 20. stol. asi se zásilkou bavlny a který se v České republice začal poměrně rychle šířit od západu k východu. V současné době již roste na mnoha místech po celé zemi. Pátým rokem jej sbíráme od července do října např. v chatové osadě Suchý Žleb v Hlubočkách u Olomouce. Květnatec zde roste v zahrádkářské kolonii v zastíněném porostu mechu s tlejícími organickými zbytky. Zářivě červená ramena (v počtu 4–7, o délce 7–11 cm) vyrůstající z vajíčka jsou zpočátku srostlá, později se rozklá-



1 Mřížovka červená (*Clathrus ruber*) z chorvatského ostrova Rab. Uvnitř tmavé výtrusorodé pletivo – gleba. Foto M. Král

dají do stran (houbu tak vypadá jako hvězdice). Na povrchu jsou pokryta slizovitou olivově černou a páchnoucí glebou. Výtrusy roznáší hlavně mouchy, které láká mršinný pach. Podrobnější informace o této břichatkovité houbě najdete v několika starších článcích (Živa 1971, 2: 58; 1975, 6: 215–216 a 1984, 6: 216–217, včetně obrázků).