

Vážení čtenáři, prof. Ing. Jan Jeník, CSc., dr. h. c., který v úctyhodných 93 letech odešel z tohoto světa v únoru letošního roku, byl nejen badatelem s širokým rozhledem a zároveň s originálním myšlením, ale i spontánním a zdatným popularizátorem vědy. Jeho dlouholetá spjatost s časopisem *Živa* je obdivuhodná. Již bylo opakovaně při různých

příležitostech řečeno a napsáno, že mnohé ze současných osobností působících ve spřízněných oborech byly inspirovány nebo přímo zvolily cestu pro danou specializaci díky četbě jeho článků a seriálů publikovaných v *Živě*, ponejvíce v 70. letech 20. století. Stále se vynořují v dlouhé řadě generací další jedinci, kteří ve svých náhodných vyznáních uvádějí, že byli ne-

jen zmíněnými časopiseckými, knižními nebo překladovými texty Jana Jeníka osloveni. Někdy i vyprovokováni, protože jeho osobnost nelze přijímat černobíle.

Pan profesor se vždy zajímal o dění v novodobém životě *Živy* i ve svém pokročilém věku a byl zván na akce, které *Živa* pořádala a zaštiťovala. Byl součástí nejbližšího okruhu našich spolupracovníků a přátel. Proto bychom mu chtěli v tomto čísle věnovat blok článků z pera jeho kolegů, žáků a následovníků, a v kulérové příloze pak dva vzpomínkové texty.

Vaše redakce

Jitka Klimešová

K čemu jsou rostlinám oddenky?



Nejčastějším přezimujícím, klonálním a/nebo zásobním orgánem našich bylin je oddenek – specializovaný podzemní stoněk nesoucí adventivní kořeny. Skoro polovina rostlin v naší flóře (většinou jde o byliny) má nějaký druh oddenku. Co pro rostlinu a rostlinné společenstvo mít oddenek znamená?

Jaké jsou typy oddenků a jakou mají funkci pro rostlinu?

Oddenek je podzemním orgánem stonkového původu, který obsahuje zásoby cukrů (tedy energie a stavebních látek) a spících pupenů (viz dále). Díky nim může bylina po zimním (v chladných oblastech) nebo letním období klidu (v teplejších oblastech) obnovit své nadzemní části. Když dojde během vegetační sezony k narušení, např. okusem, požárem nebo kosením, může z nich rostlina regenerovat. Protože oddenky přirůstají v nejmladších částech horizontálním směrem, rostlina s jejich pomocí zabírá prostor; a jak nejstarším částem oddenků postupně odumírají jednotlivé větve a osamostatňují se, dochází k vegetativnímu (klonálnímu) rozmnožování. Oddenky zajišťují i propojení jemných kořenů s nadzemními částmi rostliny.

Protože oddenky mohou vypadat u různých druhů velmi rozdílně, není divu, že je rozlišováno více typů oddenků. V Klíči ke květeně České republiky (Academia 2021) a v Květeně ČSR/ČR (1988–2010) najdeme pro tento orgán termín oddenek nebo výběžek, zatímco databáze klonálního růstu rostlin CLO-PLA (<https://clo-pla.butbn.cas.cz>) rozlišuje oddenek epigeogenní a hypogeogenní. Oba přístupy se setkávají v databázi české flóry Pladias (<https://pladias.cz>), přičemž oddenek a výběžek jsou prezentovány jako metamorfózy stonku, kdežto hypogeogenní a epigeogenní oddenek jako typy orgánu klonálního růstu. Jak se tyto přístupy liší a který máme vlastně používat?

Použití pojmenování oddenek versus výběžek vychází z tradice srovnávací morfologie (viz dále – definice 1) a je založeno na tom, jak orgán vypadá u dospělé rostliny, zatímco označení hypogeogenní/epigeogenní oddenek se řídí podle architektury růstu rostlin (definice 2) a odvíjí se od znalosti, jak orgán vzniká v průběhu ontogeneze rostliny. Podle definic by se mohlo zdát, že rozdíl není velký; vždyť hypogeogenní oddenek a výběžek sdílejí mnoho znaků: jsou často tenké a mají dlouhé články (internodia), zatímco jak epigeogenní oddenek, tak oddenek jsou zpravidla ztlustlé a mají krátké články. Problém je, že výběžek může být nejen podzemní, ale i nadzemní; navíc se výběžek a oddenek liší hlavně tloušťkou a délkou článků, ale definice nestanovuje, kde leží hranice mezi krátkým a dlouhým a mezi tenkým a tlustým; a zatímco epigeogenní oddenek je definován tak, že obvykle nese zelené listy, oddenek i výběžek nesou podle definice jen redukované listy (šupiny). Proto není jasné, jakým orgánem je v systému oddenek/výběžek podzemní stoněk, který nesl při svém vzniku zelené listy.

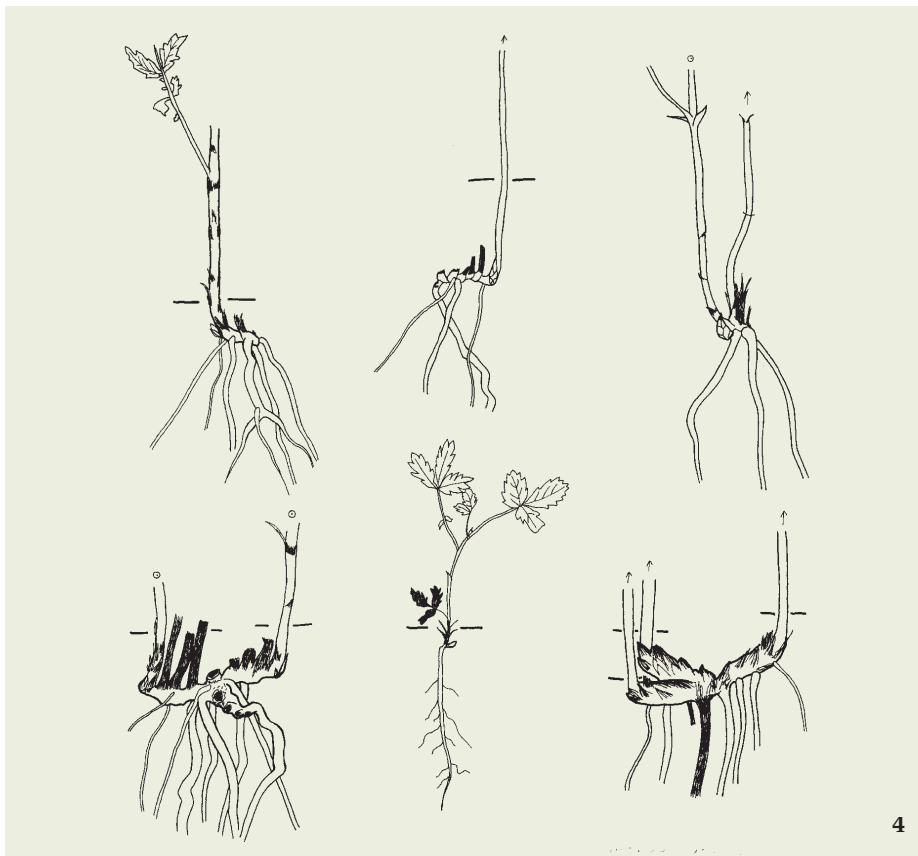
Zmatek v definici oddenku a výběžku je zapříčiněn tím, že přístup není založen na analýze celé variability podzemních stonků, ale jen na výběru příkladů. Pročítáme-li pozorně popisy druhů v Květeně ČR nebo v Klíči ke květeně ČR, nemůžeme si nevšimnout, že typ podzemního přezimujícího orgánu daného bylinného druhu je uveden pouze u některých druhů, a sice zpravidla u těch, kde se používá k determi-



1 Hypogeogenní oddenky vznikají z pupene uloženého pod zemí a rostou zpočátku horizontálně, než dosáhnou druhově specifické délky. Na obrázku kostival hlíznatý (*Symphytum tuberosum*)

naci, zatímco u jiných zcela chybí. Nedomalosti definic proto nejsou patrné. Naproti tomu v databázi CLO-PLA je snaha popsat úplně všechny druhy a definice musí být přesná. V Květeně je navíc tradičně kladen důraz na znaky rostlin potřebné k determinaci, a jestli slouží k nějaké funkci, není tak důležité. Databáze CLO-PLA však byla vytvořena jako pomůcka pro ekology, pro které je důležitá právě funkčnost znaků.

Uvážíme-li různou motivaci systematických botaniků a ekologů, mohlo by se zdát, že jde o nepodstatný detail. Oba tábory používají své zdroje informací pro specifické účely a daná kategorizace jim vyhovuje, takže není nutně problém řešit. To je ale omyl, protože systematici se současně zabývají evolucí znaků a nedbalá definice dává dohromady znaky, jež mají málo společného, a odděluje znaky podobné. Zkoumání evoluce takto špatně definovaných a částečně neznámých znaků (pro mnoho druhů v klíči údaje chybějí) nemůže přinést smysluplné výsledky. Navíc národní flóry často slouží jako zdroj informací o vlastnostech rostlin, které jsou potom excerpovány a používány (často zahraničními badateli) ke studiu celých flór, biomů nebo gradientů prostředí a adaptací



2 až 5 Další příklady druhů s hypogeogenními oddenky. V nodech tyto oddenky nesou listové šupiny a jejich internodia a roční přírůstky mohou být dlouhé, např. u pstročku a suchopýru, nebo krátké. Pstroček dvoulistý (*Maianthemum bifolium*, obr. 2), suchopýr úzkolistý (*Eriophorum angustifolium*, 3), řepík lékařský (*Agrimonia eupatoria*, 4), rostliny odlišného stáří, jestřábník Lachenalův (*Hieracium lachenalii*, obr. 5 vlevo) a žluťucha lesklá (*Thalictrum lucidum*, vpravo)

roślin. Neúplné a chybné informace v národní flóře tedy mohou proniknout dále do ekologické a systematické literatury.

● Definice 1 – oddenek a výběžek v Klíči ke květeně ČR

Oddenek – podzemní stoněk, většinou nezelený, svislý, šikmý nebo vodorovný, často ztlustlý, zpravidla s krátkými články, adventivními kořeny v uzlinách (nodech) a šupinovitými listy s úžlabními pupeny.

Výběžek – šlahoun – plazivý nadzemní nebo podzemní zpravidla tenký stoněk, který slouží především k rozrůstání a vegetativnímu rozmnožování; má redukované listy a obvykle prodloužená internodia, může v uzlinách kořenovat a vytvářet dceřiné výhonky nebo rostliny.

● Definice 2 – hypogeogenní a epigeogenní oddenek v databázi CLO-PLA

Hypogeogenní oddenek (obr. 1–5) – vytrvalý orgán stonkového původu, který vzniká pod zemí; obvykle roste horizontálně v druhově specifické hloubce půdy a po dosažení druhově specifické délky začne růst vertikálně a vytvoří nadzemní prýt; uzliny horizontální části oddenku nesou

listové šupiny a kořeny; internodia bývají většinou dlouhá; boční šíření takového oddenku může být až několik metrů ročně; boční šíření, perzistence (vytrvalost) a větvení hypogeogenního oddenku se mezi druhy značně liší.

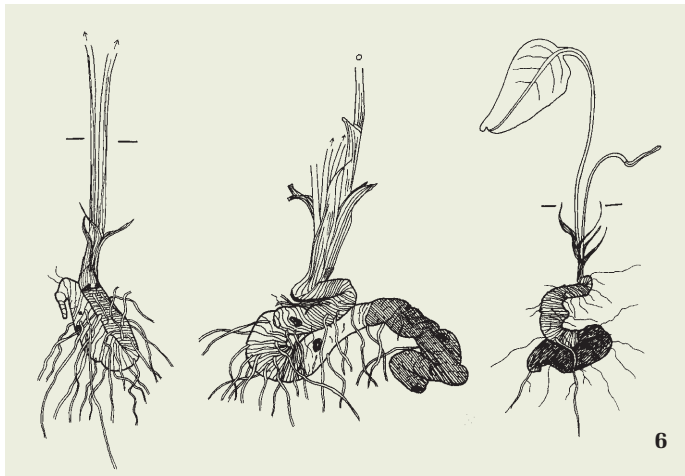
Epigeogenní oddenek (obr. 6–9) – vytrvalý orgán stonkového původu, který vzniká nad zemí a je překryt půdou a opadem nebo zatažen do půdy kontraktilními kořeny; uzliny nesou zelené listy, internodia jsou obvykle krátká; oddenek může být horizontální, ale také šikmý nebo vertikální a nese kořeny; jeho boční šíření bývá pouze do několika centimetrů za rok; boční šíření, perzistence a větvení epigeogenního oddenku se mezi druhy rovněž velmi liší. K definici obou typů oddenků blíže I. G. Serebriakov a T. I. Serebriakova (1965).

Kolik má rostlina oddenků?

Svůj oddenkový systém rostlina buduje postupně (viz obr. 4, na kterém jsou různé staré rostliny stejného druhu). Někteří jedinci začínou tvořit oddenky brzy po vyklíčení, jiní až na konci prvního roku růstu

nebo později, ale většinou trvá několik let, než systém oddenků vybudují. Množství biomasy, které má rostlina uloženo v oddenku, se pohybuje kolem 30 % (z celkové biomasy, tedy všech jejích nadzemních a podzemních částí), ale mezi druhy existují velké rozdíly (Harris a kol., nepublikováno). Liší se i velikostí přírůstků oddenků za rok nebo tím, jak dlouho oddenky vytrvávají a jak intenzivně se větví (Herben a Klimešová 2021). Druhy s velkými ročními přírůstky mají zpravidla krátkověké oddenky a ty s malými přírůstky zase dlouhověké (Bartušková a kol. 2022).

Vytrvalé oddenky jsou považovány za užitečné pro rostlinu na suchých a živinami chudých stanovištích, kde propojený oddenkový systém může sloužit k vzájemné podpoře mezi částmi klonu a k rozproštění kořenového systému na větší plochu. Na vlhkých a živinami bohatých stanovištích zase mají tendenci převažovat druhy s krátkověkými oddenky, šířícími se na velkou vzdálenost (Klimešová a kol. 2011). Krátkověké oddenky jsou také typické pro narušovaná místa, zatímco



6 až 9 Epigeogenní oddenky vznikají na povrchu půdy a teprve postupně se dostávají pod zem (většinou díky kontrakci kořenů). V nodech nesou listy a jejich internodia a roční přírůstky jsou krátké. Netypický oddenek má rdesno hadí kořen (*Bistorta officinalis*, obr. 6) – celý je schovaný pod zemí, ale nese zelené listy; jeho podzemní pozice je způsobena tím, že růstový vrchol zatáčí oddenek směrem do země, a tím vzniká zkroucený oddenek typický pro tento druh. Epigeogenní oddenek tvoří např. i kamzičník *Doronicum grandiflorum* (obr. 7), devět-sil *Petasites frigidus* (obr. 8 vlevo), škarďa bahenní (*Crepis paludosa*, vpravo), hvězdnatec zubatý neboli h. čemeřicový (*Hacquetia epipactis*, obr. 9 vlevo) a ostřice Hostova (*Carex hostiana*, vpravo). Všechny orig. J. Klimešová

dlouhověké pro nenarušovaná společenstva (Bartušková a kol. 2022). Dlouhověkost oddenků ovlivňuje i délku života kořenů, které z nich vyrůstají. Nové přírůstky oddenků produkují stále nové kořeny a nejstarší části oddenků odumírají spolu se svými kořeny, což může ovlivnit rozvoj a hloubku kořenového systému (Klimešová a kol. 2021).

Když se podíváme na délku ročního přírůstku a vztah oddenkatých rostlin k faktorům prostředí, zjistíme, že se oba typy oddenků liší. Zatímco druhy s epigeogenními oddenky, charakteristické krátkými ročními přírůstky, se vyskytují na osluněných místech, druhy s hypogeogenními oddenky, které mají delší roční přírůstky, rostou na teplejších místech. Tato závislost



platí i uvnitř skupin: čím kratší roční přírůstek epigeogenního oddenku, tím rostlina preferuje osluněnější plochu, a čím delší přírůstek hypogeogenního, tím dává přednost teplejším stanovištím. V chladných podmínkách Arktidy nebo ve vysokohorských společenstvech Himálaje je poměr mezi druhy s hypogeogenními a epigeogenními oddenky posunut ve prospěch těch druhých. Hypogeogenní oddenky se vyhýbají kamenitým a pohyblivým půdám, kde jim hrozí narušení (Klimešová a kol. 2011 a 2012).

Jaká je funkce oddenků pro rostlinné společenstvo?

Oddenky a jejich vlastnosti neovlivňují pouze jedince, kteří je nesou, ale i ekosystém, v němž se vyskytují. Oddenky zajišťují, že po narušení, jako je již dříve zmíněná pastva, požár nebo pokosení, rostliny ve společenstvu nezahynou, jak by se to stalo např. u trávníků složených z jednoletých druhů, ale regenerují a vyprodukují novou nadzemní biomasu. Navíc systém oddenků a kořenů chrání půdu před erozí a homogenizuje půdní prostředí tím, že transportuje limitující zdroje mezi částmi klonu. Po odumření oddenky zůstávají v půdě a stanou se zdrojem organického uhlíku pro mikrobiální společenstvo.

Kolik oddenků má společenstvo?

V louce je asi 30 % biomasy uloženo v oddencích, ale jen za podmínky, že jde o louku extenzivně využívanou, v těch intenzivně využívaných (kosených vícekrát za rok a hnojených) podíl oddenků klesá, protože se zmenšuje podíl druhů s velkým

oddenkovým systémem (Ottaviani a kol. 2021). Vnitrodruhově jsou efekty odstranění nadzemní biomasy, např. pokosení, podobné – regenerující rostlina produkuje méně oddenků a oddenky odumírají dřívě, protože rostlina spotřebovává zásobní cukry a pupeny k obnově nadzemní biomasy. Když se trávník využívá pro pastvu příliš intenzivně, mohou oddenkaté druhy ze společenstva úplně vymizet, a tím zmizí i jejich funkce (např. protierozní ochrana) a společenstvo může dále degradovat. To se stalo na některých částech stepí ve Vnitřním Mongolsku, kde se velké rozlohy stepí se společenstvy vytrvalých, většinou oddenkatých druhů změnilo na porosty jednoletek – např. bėru zeleného (*Setaria viridis*, Kawanabe a kol. 1998). V zimě, kdy jednoletky odumírají, je tam velkým problémem větrná eroze.

A co další orgány?

Oddenky nejsou jedinými podzemními orgány bylin, které slouží ke klonálnímu růstu a/nebo regeneraci po období dormance a narušení. Podobnou funkci mohou mít kořeny s adventivními pupeny, cibule nebo hlízy. Některé jejich vlastnosti se ale od oddenků výrazně liší. O jejich funkci zatím víme málo, co ale víme určitě, že studium funkce je podmíněno naší schopností typy podzemních klonálních nebo zásobních orgánů vůbec rozlišit.

Tento příspěvek věnuji památce Jana Jeníka, který je pro mne inspirací při studiu podzemních orgánů rostlin.

Seznam použité literatury uvádíme na webové stránce Živý.