

Cornerovo pravidlo

Základní parametry růstového vrcholu, jako je velikost a počet buněk a jeho celkový tvar, korelují s některými dalšími vlastnostmi rostliny: velikost buněk s velikostí genomu a hmotností semene, zatímco počet buněk s průměrem stonku, velikostí listu a hmotností semene.⁵¹ Variabilita velikostí a množství orgánů je ve vzájemném vztahu, který je znám jako Cornerovo (BOX 13) pravidlo⁵² (OBR. 29). Malý růstový vrchol produkuje hodně větvený stoněk s malým průměrem, velkým množstvím malých listů, kdežto velký růstový vrchol produkuje tlustý nevětvený stoněk, málo listů a málo pupenů. Prakticky si to můžeme představit jako gradient od břízy s tenkými větvičkami a malými listy a hodně větvenou korunou přes kaštanovník s tlustšími větvičkami, velkými listy a méně častým větvením po palmu s obrovským růstovým vrcholem, velkými listy a téměř bez větvení.⁵³

Stejná závislost velikosti růstového vrcholu a jeho produktů, jako známe u stromů, je pozorovatelná i na bylinách. Zde ale důsledky těchto orgánových korelací mohou být ještě zajímavější, protože větvení může znamenat klonální rozmnožování, když se jedná například o růst podzemního stonku, tedy oddenku. Byliny s velkými listy budou tedy mít méně větvený oddenek a menší klonální rozmnožování než byliny s malými listy. Byliny s velkými listy budou mít také zákonitě méně úžlabních pupenů v ročním přírůstku oddenku. A protože se velkých bylin na jednotku plochy vejde méně než malých bylin, je také celková zásoba (banka) pupenů na jednotku plochy nižší u vegetace s velkými bylinami než u vegetace s malými bylinami. S tímto efektem je třeba počítat, vyhodnocujeme-li velikost banky pupenů pro různé vegetační typy (viz dále). Efekt Cornerova pravidla na banku pupenů je některými autory interpretován tak, jako by hlavní selekční tlak byla disturbance a hlavní znak byla banka pupenů. Ke stejnému efektu by však vedl i selekční tlak upřednostňující co největší/nejmenší větvení nebo co největší/nejmenší listy.

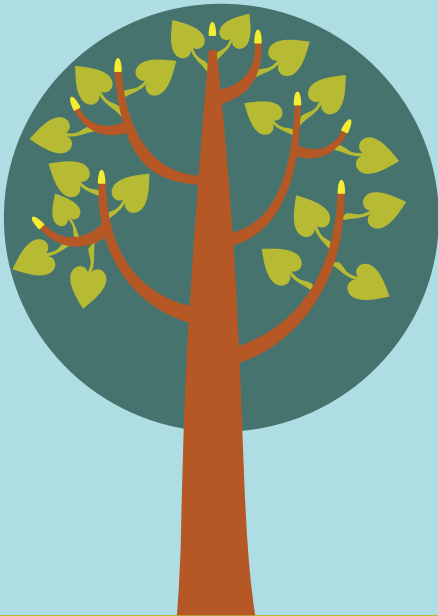
OBR. 29

Cornerovo pravidlo na příkladu dvou stromů, které se liší velikostí růstového vrcholu, velikostí listů, počtem listů na letorostu, tloušťkou letorostu a počtem větvení v koruně. A – lípa srdčitá (*Tilia cordata*); B – pavlovnie plstnatá (*Paulownia tomentosa*).

51 Schnablová, R, Herben, T., Klimešová, J. (2017): Shoot apical meristem and plant body organization: a cross-species comparative study. *Annals of Botany* 120: 833–843.

52 Hallé, F., Oldeman, R. A. A., Tomlinson, P. B (1978): *Tropical Trees and Forests: An Architectural Analysis*. Springer Verlag, Berlin.

53 Corner, E. J. H. (1949): The Durian theory or the origin of the modern tree. *Annals of Botany* 13: 367–414.



A



B

I když jsme dosud zmiňovali vztah vlastností prýtu, popsaných jako Cornerovo pravidlo, jen pro vegetativní orgány, je třeba zmínit, že se týká také generativních orgánů: květů, plodů a semen. Je to proto, že velký růstový vrchol se může přeměnit na velké květenství nebo květ, vyprodukovat velké množství malých plodů či semen nebo opravdu velká semena. Malý růstový vrchol je v tomto směru omezen a vyprodukuje vždy menší množství semen nebo menší semena než velký meristém.

4.1.4

Prostorové uspořádání listů

Růstový vrchol produkuje listy v určitém prostorovém a časovém uspořádání. Zkoumání prostorového uspořádání listů (fylo-taxe) bylo věnováno mnoho pozornosti, zvláště popisu spirálního uspořádání, které vykazuje Fibonacciho (BOX 14) posloupnost (číselná řada začínající nulou a jedničkou, každé další číslo vznikne tak, že sečteme dvě předcházející ($F_k = F_{k-1} + F_{k-2}$), začátek tedy vypadá takto: 0, 1, 1, 2, 3, 5, 8, 13, 21, 34, 55, 89, 144).

Jako první se systematicky věnoval uspořádání listů podél stonku Charles Bonnet (BOX 15). Ve své knize z roku 1754 popsal 4 různá uspořádání listů: vstříčné listy, přesleny tří a více listů, střídavé listy na opačných stranách stonku a listy bez zjevného uspořádání. Dalším pozorováním těchto ne-uspořádaných listů došel k následujícímu:⁵⁴ „*Představte si pět vertikálních linií pravidelně rozmístěných podél válcovitého stonku. Umístěte list na první linii úplně dolů. Druhý list umístěte mírně výše na stonku podél třetí linie směrem doprava nebo doleva. Pokračujte stejným směrem a umístěte třetí list na pátou linii, čtvrtý list na druhou linii a pátý list na čtvrtou linii, a tím dokončíte cyklus pěti listů. Šestý list umístěný na první linii výše než první list, začíná nový cyklus. V tomto uspořádání jsou dvě kompletní otočky kolem stonku, mezi prvním a šestým listem, a listy odděluje stejný úhel: 2/5 otočky neboli 144°.*“ Bonnet také dodává vysvětlení účelu celého jevu; je to proto, aby se listy co nejméně překrývaly a umožnily tak volnou cirkulaci vzduchu.

Fibonacciho posloupnost spojili se spirálovitě uspořádanými listy učenci už před Bonnetem, a nebyli to botanici. Například astronom Kepler si povšiml pěti listů kolem stonku ve spirále (a dalších pětičetností u rostlin), což dal do kontrastu s minerály, kde naopak pětičetnost nenajdeme. Fibonacciho posloupnost byla postupně nalezena v mnoha spirálně uspořádaných

54 Adler, I., Barabe, D., Jean, R. V. (1997): A History of the Study of Phyllotaxis. *Annals of Botany* 80: 231–244. Překlad autorka.

přírodních jevech, jako například ulita loděnky, mořská vlna, listová růžice, šiška nebo květenství slunečnice. To podnítilo pozorovatele k dalšímu hledání a výzkumu fylotaxe, ať už jako dokladu božské existence, nebo jako zajímavého problému vývojové biologie, ekologie či evoluční biologie. Když celou problematiku hodně zjednodušíme, můžeme říci, že vývojoví biologové se domnívají, že nové listové primordium se objevuje periodicky na okraji růstového vrcholu v co nejmenší vzdálenosti od předešlého primordia; evoluční biologové připouštějí, že fylotaxe by mohla být adaptace minimalizující překryv listů, a tedy stínění v rámci jedné rostliny, a ekologové zdůrazňují, že jsou i jiné cesty k omezení samostínění než fylotaxe, například větvení, plasticita tvaru listu a délka řapíku. Existují nicméně rozetovité rostliny s tuhými listy, které nemají možnost ovlivnit oslunění listů a fylotaxe je u nich důležitá. Americký biolog Karl Niklas⁵⁵ pomocí matematického modelu dokázal, že největší osluněnost poskytuje Fibonacciho úhel mezi následujícími listy 137,5° a efekt je výraznější u úzkých listů, protože oválné listy se více překrývají (OBR. 30).

4.1.5

Načasování a rychlost vývoje listů

Listová primordia se na růstovém vrcholu zakládají vždy po určitém čase, který nazýváme plastochron (čas mezi rozvitím následujících listů z pupene se nazývá phyllochron). Plastochron se využívá hlavně ve vývojové biologii a v podrobném studiu fyziologie plodin a modelových druhů. Umožňuje srovnání jedinců na základě jejich morfologického vývoje, jehož rychlost závisí na vnějších podmínkách, kde srovnání stejně starých jedinců nemusí dávat smysl. V ekologii byl například plastochron využit pro popis růstu bočních větví klonální rostliny popence břečťanolistého⁵⁶, který záležel na pořadí uzlin na mateřském prýtu a na pořadí, ve kterém větve vyrůstaly. Tento efekt může být považován za architekturní omezení plasticity při reakci druhu na heterogenní prostředí. Určitě by se pomocí plastochronu u různých druhů daly testovat zajímavé otázky, ale pro mnoho druhů nám chybí data.

Kromě délky jednotlivých fází vývoje růstového vrcholu je zajímavé jejich načasování. Například za jakých podmínek přechází růstový vrchol

55 Niklas, K. J. (1988): The role of phyllotactic pattern as a „developmental constraint“ on the interception of light by leaf surfaces. *Evolution* 42: 1–16.

56 Birch, C. P. D., Hutchings, M. J. (1992): Analysis of ramet development in the stoloniferous herb *Glechoma hederacea* using a Plastochron Index. *Oikos* 63: 387–394.

od produkce listů k produkci květů nebo od dormance k růstu. Produkty růstového vrcholu (listy a květy) mohou vyrůst z pupene okamžitě po svém založení (neformace) nebo se mohou v uzavřeném pupenu naakumulovat a v příhodný okamžik se jen rozvinout (preformace). Dokonce se může stát, že tyto produkty nevyrůstají z pupenu postupně tak, jak byly založeny od nejstaršího po nejmladší, ale v obráceném pořadí. Příkladem je ocún, který vykvétá na podzim, a tento podzimní květ předběhl listy, které zůstávají skryty v pupenu a vyrůstají až příští sezónu společně s plodestvím (OBR. 31).

Preformace a neformace byla studována u dřevin i u bylin. Například u kaučukovníku, který roste v tropickém klimatu bez výrazné sezonality, je vývoj růstového vrcholu periodický. Uvnitř pupene se napřed nashromáždí listová primordia, potom se rozvinou, dají vyrůst listům a větším a poté pupen odpočívá. Období aktivity a klidu se střídají během sezóny několikrát bez zjevného vnějšího signálu, proto se předpokládá, že růstový vrchol kaučukovníku potřebuje periodicitu ke svému růstu.⁵⁷ Růstové vrcholy palem naopak produkují listy bez přestávky a pravidelně. V sezónním klimatu je periodicitu růstu vyvolána vnějším prostředím a stromy sezónního klimatu mívají často preformované celé roční přírůstky i s květenstvím, proto se na jaře velmi rychle zazelenají a rozkvetou (OBR. 32).

U bylin je také známa preformace listů nebo dokonce celých květenství před rozvitím pupene uloženého pod zemí. Povšiml si jí už Thilo Irmisch (BOX 16) a popisuje ji ve své knize o hlíznatých rostlinách z roku 1850. Také ruský botanik Serebrjakov (BOX 17) popsal načasování založení květů pro mnoho druhů z lipových lesů v okolí Moskvy. Preformace byla dosud studována u rostlin z prostředí s velmi krátkou vegetační sezónou, jako je podrost opadavých lesů, alpská zóna a Arktida. V těchto prostředích umožňuje preformace rostlinám na jaře neztrácet čas, ale co nejdříve rozvíjet listy a květy, aby stihly odplodit. Podle analýzy květeny České republiky není preformace prýtu s květy připravenými k rozvíjení ani u nás vzácná⁵⁸ a je jí schopna třetina bylin. V souladu s publikovanými pozorováními se jedná

OBR. 30

Výsledek modelu, ve kterém byl zkoumán vliv úhlu mezi sousedními listy (osa x: úhel divergence) a poměr mezi délkou a šířkou listu (osa z) na účinnost příjmu světla listem (osa y). Nejvyšších hodnot příjmu světla dosahují listy, mezi kterými je úhel 137,5°, tedy přibližně

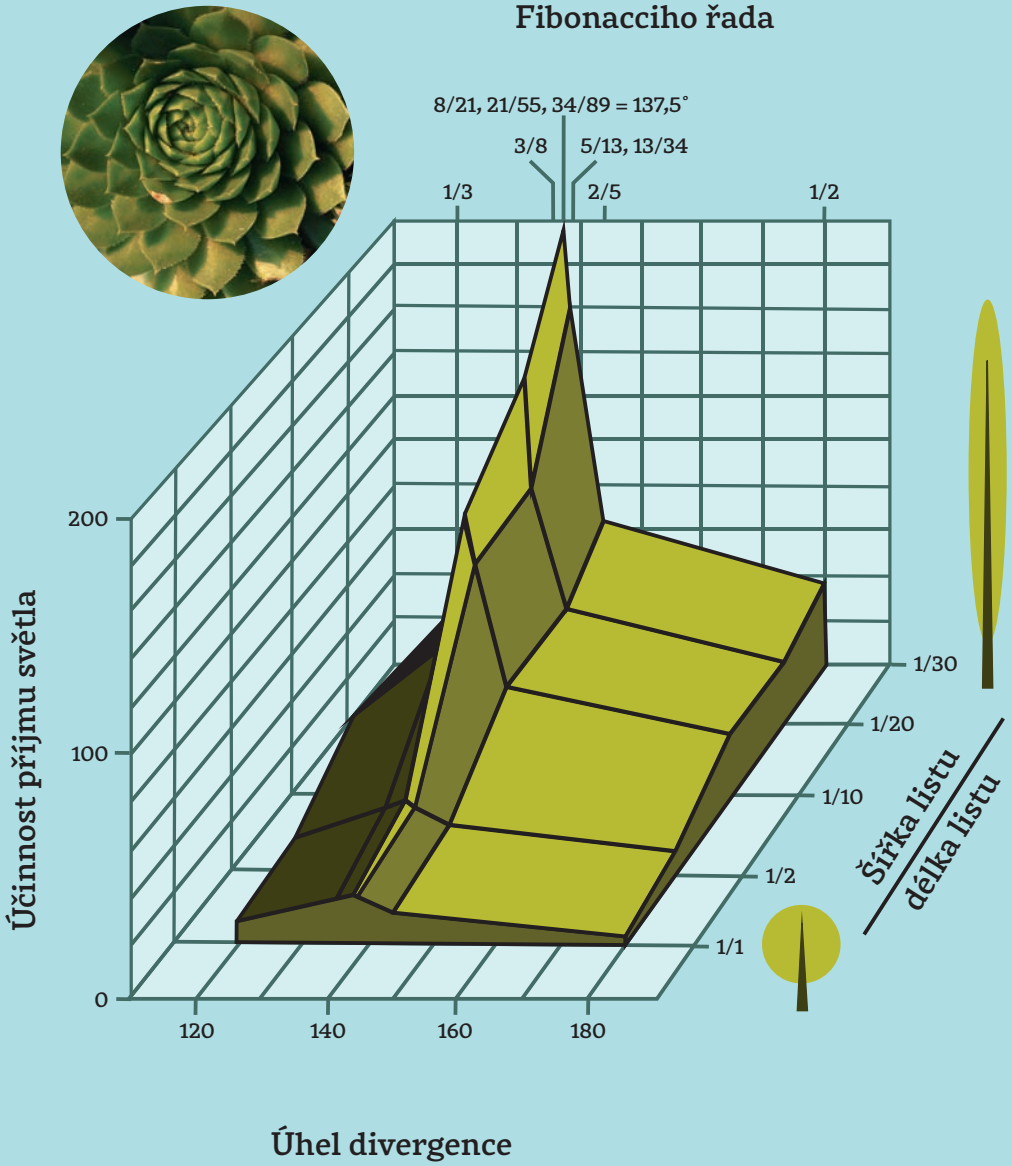
Fibonacciho úhel.

Podle Niklas 1988.⁵²

57 Halle, F., Oldeman, R. A. A., Tomlinson, P. B (1978): *Tropical Trees and Forests: An Architectural Analysis*. Springer Verlag, Berlin.

58 Schnablová R., Huang L., Klimešová J., Šmarda P., Herben T. (2020): Inflorescence preformation prior to winter: a surprisingly widespread strategy that drives phenology of temperate perennial herbs. *New Phytologist*.

Fibonacciho řada



hlavně o druhy, které kvetou velmi brzy na jaře (OBR. 33), ale nejen o ty. Například kakost luční (*Geranium pratense*) a kostival lékařský (*Symphytum officinale*) jsou mezi druhy preformujícími květenství, i když kvetou poměrně pozdě.

O tom, kdy přesně byliny mírného pásu pupeny pro další rok připravují, existují jen ojedinělá pozorování, podle kterých se zdá, že některé zakládají květenství v pupenu už předcházející rok v létě nebo na podzim. Mohou se tak vyhnout nízkým teplotám, při kterých je dělení buněk značně zpomaleno. Kvůli klimatickým změnám mohou mít rostliny s preformovanými pupeny problémy úspěšně vykvést a vytvořit plody. Časný tání sněhu může způsobit předčasné rozvíjení předpřipravených květů a následující pozdní mrazy je potom zničí.

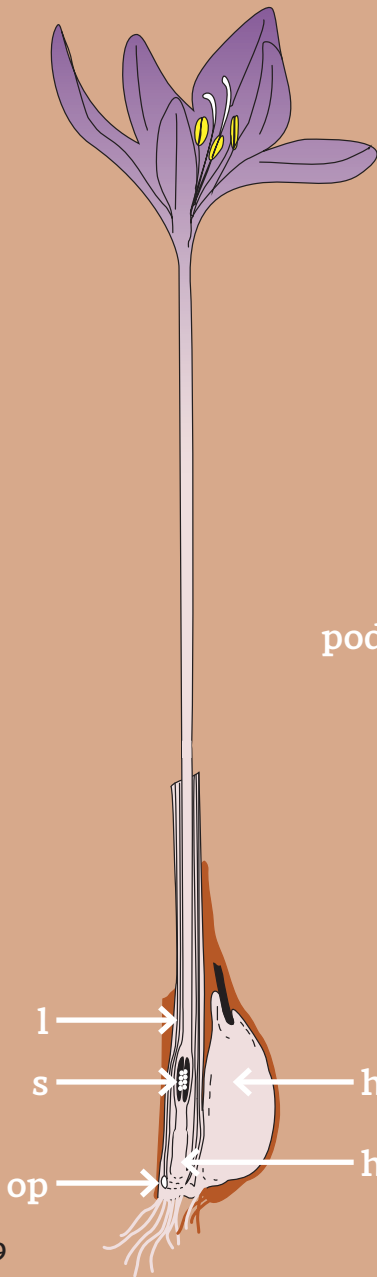
4.1.6

Velikost a tvar listů

Velikost listu závisí podle Cornerova pravidla na velikosti růstového vrcholu. Listy rostlin světové flóry se liší svou velikostí asi 100 000krát a velikost listu je často zkoumanou vlastností rostliny (VIZ KAP. 3.2). Jak si jako ekologové vysvětlujeme význam velikosti listu? Protože listy jsou největší ve vlhkých tropických oblastech a nejmenší v suchých oblastech, alpské zóně a arktické tundře, nabízí se vysvětlení pomocí klimatu. Teplota listu je klíčová pro fotosyntézu, a tedy pro produkci organických látek, která s teplotou zvyšuje svoji účinnost. Současně se zvyšující teplotou se zrychlují opačné procesy, při kterých se organické látky odbourávají při respiraci – prodýchávají. Proto je optimální účinnost fotosyntézy uprostřed teplotního gradientu u rostlin z teplých oblastí posunuta k vyšším teplotám než u rostlin z chladných oblastí. Rostliny neumí aktivně regulovat svou teplotu, ale mají způsoby, jak zajistit, aby se ve velmi teplém klimatu listy nepřehřívaly a staly se neúčinnými, nebo dokonce aby nebyly zničeny teplem. Lesklý odrazivý povrch nebo natočení listu hranou místo povrchem ke slunečním paprskům mohou být účinné strategie tam, kde není dostatek vody. Ve vodou dobře zásobených ekosystémech je však neúčinnějším chlazením velký transpirující list. Velké listy mají tlustší hraniční vrstvu, která zpomaluje výměnu tepla mezi listem a vzduchem. To znamená, že velké listy mohou udržovat větší rozdíl teplot – vzduch

OBR. 31

Prýt ocúnu (*Colchicum autumnale*) rozvíjí orgány v obráceném pořadí, než byly založeny na růstovém vrcholu. Na podzim: květ, který byl založen jako poslední na apikálním meristému prýtu; listy, které se založily dřív, zůstávají nerozvinuté. V létě následujícího roku vyrůstá nad zem plodenství a listy. l – základy listů; s – semeník; op – obnovovací pupen, který pokračuje v létě v růstu jako nový prýt (np) a pokvete příští podzim; h_1 – hlíza předchozího prýtu (na podzim je zásobním orgánem, v létě je vyčerpaná); h_2 – hlíza kvetoucího prýtu (na podzim ještě nemá zásobní funkci, tu přezve až v létě příštího roku).



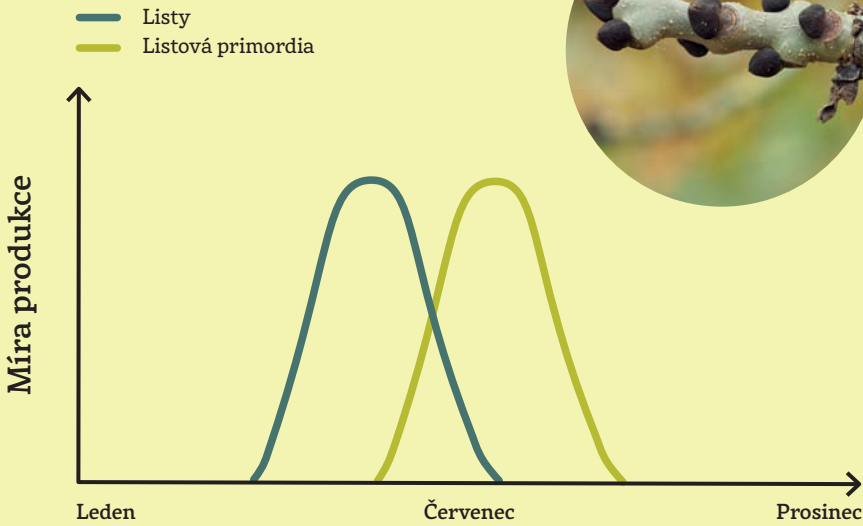
podzim

léto

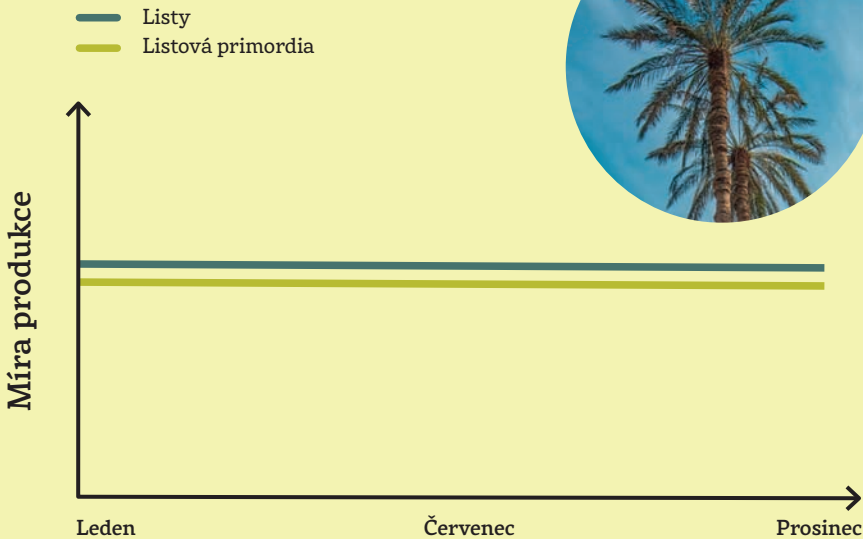


A / Preformace – jasan

4.1



B / Neoformace – palma



versus rostlina – než malé listy.⁵⁹ Stejný mechanismus může vysvětlovat, proč mají rostliny v chladných oblastech malé listy. Velká hraniční vrstva u velkých listů v noci znesnadňuje výměnu tepla s půdou a okolní vegetací, vede k vyzařování tepla a přílišnému ochlazení, případně zmrznutí velkých listů.

Teplotní regulace na povrchu listu však nemusí být jediným důvodem pro určitou velikost listů. Velká velikost listu v tropech znamená, že tam mají rostliny velký apikální meristém, který je náchylný ke zmrznutí a nepřežil by v mírném pásmu. Palmy, které jsou typické velkými listy, mají v Evropě jediného zástupce na jihu Španělska, žumaru nízkou – to je malá palma s listy menšími než náš devětsil. Ten na rozdíl od žumary však má růstový vrchol schován pod zemí, a tak je chráněn před mrazy. Navíc velké listy trvá delší dobu vyprodukovat, mají delší plastochron

a v sezónním klimatu by bylo na vytvoření velkých listů málo času. Rostlina by za sezónu stihla jen jeden velký list a to je velmi riskantní, protože co by si počala, kdyby o něj přišla? Velikost listu by také mohla být vedlejším produktem při evoluci banky pupenů, protože čím menší listy tvoříte, tím jich za sezónu stihnete víc a tím více také máte na vyprodukování stonku zásobních pupenů, ze kterých můžete v případě potřeby regenerovat (viz též kapitola 4.4). Velmi malé listy a bohatě větvené stonky mohou vést k polštářovité růstové formě, která je výhodná ve větrném a chladném klimatu.

Zajímavé je, že existuje mnoho rostlin se složenými listy. To znamená, že rostlina má sice velký meristém, ale jednotlivé listy (ve skutečnosti listové úkrojky zpeřeného listu) jsou malé. Dělení listů na lístky by mohlo být způsobeno tím, že rostlina si nemůže dovolit tak velký list, jak by odpovídal velikosti meristému, protože neroste v prostředí, kde je dostatek vody. Dělené listy také mohou být ochranou před mechanickým poškozením ve větru nebo okusem herbivorů. Poranění malé plochy na velkém listu mohou vést k jeho ztrátě, rozdělení na lístky tuto ztrátu redukuje. Dosud bylo navrženo mnoho mechanismů a vlivů na tvar listů, ale neexistuje žádná univerzální teorie, která by tvarové rozdíly mezi listy vysvětlovala.⁶⁰

OBR. 32

Sezónní vývoj růstového vrcholu (apikálního meristému) dřeviny mírného pásma (jasan, *Fraxinus*) a dřeviny tropů (palma). Zatímco jasan nashromáždí založené začátky (primordia) listů a květenství během předchozí vegetační sezóny, palma každý založený orgán rovnou rozvine a začátky nových orgánů se v pupenu nehromadí.

Podle Hallé et al. 1978.⁵⁷

59 Wright, I. J., Dong, N., Maire, V., Prentice, I. C., Westoby, M. et al. (2017): Global climatic drivers of leaf size. *Science* 357: 917–921.

60 Ferris, K. G. (2019): Endless forms most functional: uncovering the role of natural selection in the evolution of leaf shape. *American Journal of Botany* 106: 1532–1535.