

Výskyt morfortypů s dlouhými klásky u druhů rodu *Bolboschoenus*

Occurrence of morphotypes with long spikelets in *Bolboschoenus*

Zdenka Hroudová¹⁾, Petr Zákřavský¹⁾ & Karol Marhold^{2, 3)}

¹⁾ Botanický ústav AV ČR, 252 43 Průhonice; e-mail: hroudova@ibot.cas.cz, zakravsky@ibot.cas.cz

²⁾ Botanický ústav SAV, Dúbravská cesta 14, 845 23 Bratislava, Slovensko; e-mail: karol.marhold@savba.sk

³⁾ Katedra botaniky Karlovy univerzity, Benátská 2, 128 01 Praha 2

Abstract

The influence of habitat conditions on spikelet elongation as well as possible influence of genotype in *Bolboschoenus* species was studied. A synthesis of the results of a cultivation experiment, former studies on morphological variation and the authors' own observations has shown that morphotypes with very long spikelets ('macrostachyate form') are ecomorphoses, without taxonomical value. They may be formed as a response to habitat conditions, but the ability to produce this form is a genetically fixed property. Very long spikelets were found in four of five Central European species: *Bolboschoenus maritimus*, *B. glaucus*, *B. latiscarpus* and *B. planiculmis*, but the species differ considerably in degree of plasticity.

Key words: *Bolboschoenus*, ecomorphoses, inflorescence morphology

Úvod

U rodu *Bolboschoenus* se někdy vyskytují rostliny s velmi dlouhými klásky (2–5 i více cm); tyto klásky bývají někdy mírně spirálně stočeny a často z větší části sterilní (příklad této formy viz obr. 1). Tyto zvláštní rostliny byly často předmětem zájmu sběratelů, a byly klasifikovány i jako samostatné taxony. Willdenow (1809) hodnotil tyto rostliny na úrovni druhu (v rámci rodu *Scirpus*) jako *Scirpus macrostachys*. Následně byla pak tomuto morfortypu přisuzována různá taxonomická hodnota v rámci široce pojatého druhu *Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla. Rostliny odpovídající popisu druhu *Scirpus macrostachys* byly buď považovány za samostatný taxon na vnitrodruhové úrovni [viz např.: Soó 1973 jako *Bolboschoenus maritimus* var. *macrostachys* (Willd.) "Kneuck."; Schultze-Motel 1967 jako *Scirpus maritimus* f. *macrostachys* (Willd.) Junge; Egorova 1976 jako *Bolboschoenus maritimus* var. *macrostachys* (Willd.) T. V. Egorova] nebo byly uváděny jako synonymum pro *Scirpus maritimus* (Koyama 1962, Casper & Krausch 1980). Později



Obr. 1. – „Makrostachyátní“ květenství *Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla s. str., lokalita v Národním parku Hortobágy, Maďarsko.

Fig. 1. – ‘Macrostachyate’ inflorescence of *Bolboschoenus maritimus* (L.)Palla s. str. , Hortobágy National Park, Hungary.

Browning et al. (1998) zařadili jméno *Scirpus macrostachys* jako synonymum jména *Bolboschoenus glaucus* (Lam.) S. G. Smith, a toto pojetí převzali i další autoři (viz Egorova & Tatanov 2002, Tatanov 2003). Typová položka *Scirpus macrostachys* (holotyp uložený ve Willdenowově sbírce v herbáři Berlín-Dahlem, no. 01236, B-WILLD) není jednoznačně determinovatelná – jedna ze dvou rostlin na položce má květenství jako *Bolboschoenus glaucus*, nemá však plody; druhá rostlina má květenství tvořené převážně přisedlými klásky, což odpovídá jak *B. glaucus*, tak *B. maritimus*, a jediná nažka z této rostliny je nedostatečně vyvinutá a má rovněž intermediární charakter. Na základě první rostliny je možno tuto typovou položku určit jako *B. glaucus*, což odpovídá synonymizaci v posledně jmenovaných pracích; určení však není doloženo dobře vyvinutými plody. Pro jednoznačnou interpretaci jména byl proto vybrán epityp pocházející z Itálie stejně jako původní typová položka (epityp: Italy, Vallo, 1963, *R. Wagner* s. n. GJO) (Marhold et al. 2006).

Abychom mohli posoudit, čím je vznik tohoto „makrostachyátního“ morfotypu podmíněn a zda může být použit při vnitro- či mezidruhovém rozlišení taxonů v rámci rodu *Bolboschoenus* (má-li nějakou taxonomickou hodnotu), je třeba znát odpověď na další otázky: Jaká je úloha genotypu při formování délky klásků? Je délka klásků podmíněna stanovištními podmínkami a je tudíž ekomorfózou? Vyskytuje se tento „makrostachyátní“ morfotyp u více druhů rodu *Bolboschoenus*, nejen u *B. glaucus*?

Odpověď na tyto otázky jsme se pokusili syntézou dat, získaných v předcházejících pracích jak v terénu, tak při experimentálních kultivacích, a výsledků rozsáhlé revize herbářového materiálu i vlastních sběrů a pozorování v terénu.

Vliv stanovištních podmínek na délku klásků

Vliv rozdílných stanovištních podmínek (zde reprezentovaných výškou vodní hladiny) byl zjištěn v kultivačním experimentu:

Dva druhy – *Bolboschoenus yagara* (Ohwi) Y. C. Yang & M. Zhan a *B. planiculmis* (F. Schmidt) T. V. Egorova – byly pěstovány v sedmiletém kultivačním experimentu, který sledoval rozvoj podzemního oddenkového systému a produkci hlízek obou druhů ve dvou variantách: ve vodě (80 cm hloubky) a v limosně-terestrických podmínkách (vodní hladina zhruba shodná s úrovní povrchu substrátu) (Zákravský & Hroudová 1994). Všechny rostliny od téhož druhu byly vegetativně namnoženy a tudíž pocházely z jednoho genotypu, výživa rostlin byla konstantní v obou variantách (stanovené dávky minerálního hnojiva propočtené na objem živného roztoku). Ačkoli experiment byl zaměřen na sledování rozvoje podzemních orgánů, plodné nadzemní výhonky mohly být využity ke srovnání variability ve stavbě květenství ovlivněné stanovištěm (v tomto případě výškou vodní hladiny). Ve čtvrtém a pátém roce experimentu se objevil rozdíl v délce klásků mezi rostlinami pěstovanými ve vodě a bez vody. Po pěti letech (v r. 1993) byla proto sebrána do herbáře květenství obou pěstovaných druhů z obou variant. U všech kvetoucích rostlin byly změřeny délky klásků. Květenství byla proměřena po odkvětu, ve stádiu nezralých plodů,

Tab. 1. – Rozdíly v délce klásků *Bolboschoenus planiculmis* a *B. yagara* u rostlin pěstovaných ve vodě (hloubka 80 cm) a bez vody (hladina vody na povrchu substrátu) v r. 1993 a totéž srovnání po přenesení rostlin z vody do varianty bez vody (1995). Rozdílná malá písmena v řádcích označují průkazný rozdíl mezi variantami s vodou a bez vody (v rámci roku), $p=0,01$; rozdílná velká písmena ve sloupcích označují průkazný rozdíl mezi roky, $p=0,001$.

Table 1. – Differences in spikelet length of *Bolboschoenus planiculmis* and *B. yagara* plants cultivated in the treatment water treatment (80 cm of depth) and without water (water level approx. at the substrate surface) in 1993, and the same comparison in 1995, with all plants cultivated without water. Different lower-case letters in rows mean significant difference between treatments within the year, $p=0,01$; different upper-case letters in columns mean significant difference between years, $p=0,001$. Abbreviations: w+ = treatment with water, w- = treatment without water, w+ - = after transfer from water, w- - = permanently without water, y = year, l = spikelet length (mm), n = number of plants, m = mean, s.d. = standard deviation, signif. = significance of differences.

Bolboschoenus planiculmis

	ve vodě (w+)				bez vody (w-)			
rok (y)	délka klásků v mm (l)				délka klásků v mm (l)			
	n	průměr (m)	s. d.	signif.	n	průměr (m)	s. d.	signif.
1993	216	17,94	5,12	aA	99	10,55	1,98	bA

	po přenesení z vody (w+ -)				rostliny stále bez vody (w- -)			
1995	86	12,83	4,38	aB	21	11,48	3,23	aA

Bolboschoenus yagara

	ve vodě (w+)				bez vody (w-)			
rok (y)	délka klásků v mm (l)				délka klásků v mm (l)			
	n	průměr (m)	s. d.	signif.	(n)	průměr (m)	s. d.	signif.
1993	86	9,24	1,38	bA	130	10,37	2,04	a

	po přenesení z vody (w+ -)				rostliny stále bez vody (w- -)			
1995	39	8,49	1,55	A	-	-	-	-

kdy se již rozměry neměnily, ale klásky se ještě nerozpadaly. Experiment testující vliv vodní hladiny skončil v následujícím roce, a tudíž rostliny mohly být využity k následnému pokusu: všechny rostliny byly 1 rok pěstovány v limosně-terestrických podmínkách, tj. s hladinou vody zhruba na úrovni povrchu substrátu. Na konci vegetační sezóny 1995

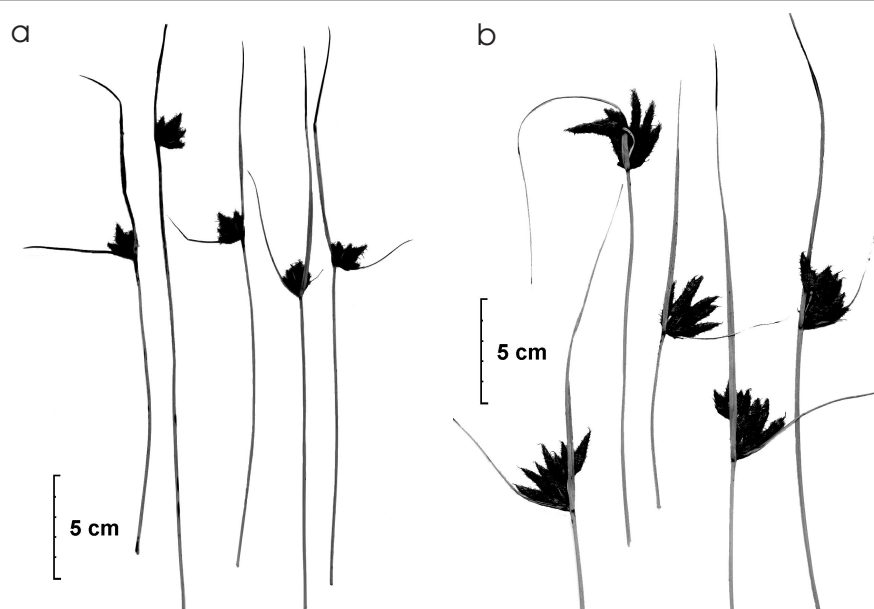
byla opět všechna květenství sebrána do herbáře a proměřena. Výsledky těchto analýz jsou prezentovány zde. K statistickému hodnocení rozdílů mezi variantami v rámci druhu i k otestování změn po přenesení do změněného prostředí byla použita analýza variance (ANOVA, program Statistica). Výsledky ukázaly průkazné prodloužení klásků *B. planiculmis* při pěstování v hlubší vodě (obr. 2), na rozdíl od *B. yagara*, kde k prodloužení klásků nedošlo a naopak zde byly klásky mírně delší u rostlin v limosně-terestrické ekofázi (var. „bez vody“). Při následném pěstování všech rostlin v limosně-terestrické ekofázi se délky klásků vyrovnaly, tj. po přenesení rostlin *B. planiculmis* z hlubší vody již nebyl průkazný rozdíl mezi variantami (rostliny „po přenesení z vody“ a „stále bez vody“), a naopak se ukázal průkazný rozdíl v délce klásků mezi roky u rostlin z hlubší vody, což vyjadřuje reakci rostliny na snížení vodní hladiny zkrácením klásků (tab. 1). U *B. yagara* nebylo možno tuto reakci zachytit, protože rostliny pěstované stále bez vody v r. 1995 nevykvetly. Nicméně vzhledem k tomu, že při pěstování v hlubší vodě k prodloužování klásků nedošlo, lze předpokládat, že délka klásků u *B. yagara* sice může kolísat v rámci běžné variability, nevykazuje však výraznou reakci na změnu vodní hladiny.

Vliv genotypu na délku klásků

Vliv genotypu na morfologickou variabilitu u rodu *Bolboschoenus* byl zkoumán při dlouhodobém sledování klonů druhů rodu *Bolboschoenus* na pobřeží přehradní nádrže Rozkoš (Krahulec et al. 1996). V průběhu 10 let byly sbírány fertilitní rostliny od všech klonů vyskytujících se podél pobřeží nádrže. Byly měřeny rozměry květenství (délky klásků i stoppek) a stanoveny počty stoppek, přisedlých i stopkatých klásků. Statisticky byla hodnocena variabilita prostorová (mezi klony) a v čase (v průběhu sledovaného období). Projevil se přetrvávající vliv genotypu na morfologii květenství – i když měřené charakteristiky květenství kolísaly rok od roku, jednotlivé klony si zachovávaly své charakteristické rysy.

Podobně se projevil silný vliv genotypu jednotlivých populací rodu *Bolboschoenus* při srovnání vnitro- a mezipopulační variability kvantitativních znaků v květenství (25 květenství z každé populace) a v dalším srovnání s rostlinami (klony) z těchto populací přenesenými do kultury (Hroudová et al. 1998). Ukázalo se, že rozdíly zjištěné mezi druhy i mezi populacemi druhů rodu *Bolboschoenus* na přirozených stanovištích přetrvávají do značné míry i v klonech, tj. genotyp ovlivňoval podstatnou měrou stavbu orgánů v květenství, a vliv stanoviště byl překvapivě slabý, i když v tom existovaly i určité rozdíly mezi taxony.

Podobně ustálené rozměry se ukázaly u rostlin *B. glaucus* přivezených ze dvou lokalit v Portugalsku (Hroudová nepublikováno): rostlina z lokality u kanálu Azambuja s velmi dlouhými klásky vytvářela i po přenesení do kultury květenství s dlouhými klásky (i když kratšími ve srovnání s původním stanovištěm); druhá rostlina (z lokality Paúl do Boquilobo) si udržovala za týchž kultivačních podmínek květenství tvořené přisedlými i stopkatými



Obr. 2. – Květenství *Bolboschoenus planiculmis* v 6. roce kultivačního pokusu; a – varianta bez vody, b – varianta ve vodě 80 cm hluboké.

Fig. 2. – Inflorescence of *Bolboschoenus planiculmis* in the 6th year of cultivation; a – treatment without water, b – treatment with water to a depth of 80 cm.

mi klásky nahuštěnými na krátkých stopkách, s poměrně krátkými klásky (viz Marhold et al. 2006).

Proměnlivost délky klásků v čase

Proměnlivost morfologických charakteristik v čase byla pozorována a měřena u klonů rodu *Bolboschoenus* na přehradní nádrži Rozkoš, kde se ukázala jako silnější variabilita podmíněná genotypem (Krahulec et al. 1996). Meziroční proměnlivost v délce klásků byla však pozorována i v dalším případě (bohužel nebyl dostatečný počet květenství pro statistické hodnocení): rostliny *B. maritimus* s velmi dlouhými klásky byly sbírány na lokalitě Velká Laguna (koupací nádrž při kempu u Pasohlávek, horní Novomlýnská nádrž na jižní Moravě) v r. 1994 (leg. Š. Husák, PRA). V následujícím roce byly na téže lokalitě sbírány rostliny, které měly sice dost dlouhé klásky, nedosahovaly však již extrémně „makrosta-
chytní“ délky (1995 Hroudová, PRA). To dokládá vliv změny podmínek v různých letech na délku klásků.

Tab 2. – Frekvence výskytu „makrostachyátního“ morfotypu u středoevropských druhů r. *Bolboschoenus* zjištěná na základě revize herbářového materiálu a vlastních sběrů autorů. Započítány byly pouze položky spolehlivě určené na základě název (podle Marhold et al. 2006).

Table 2. – Frequency of ‘macrostachyate’ morphotypes in Central European species of the genus *Bolboschoenus*, based on revision of herbarium collections and plants collected by the authors. Only reliably identified fruiting plants were counted (after Marhold et al. 2006). N – total number of plants, Nm – number of ‘macrostachyate’ plants, p – proportion of ‘macrostachyate’ plants Nm/N (%).

	celkový počet rostlin – N	počet „makrostachyátních“ rostlin – Nm	podíl z celkového počtu (%) – p
<i>B. maritimus</i>	911	120	13,2
<i>B. glaucus</i>	494	39	7,9
<i>B. laticarpus</i>	416	12	2,9
<i>B. planiculmis</i>	327	5	1,5
<i>B. yagara</i>	206	0	0

Výskyt morfotypu s dlouhými klásky u různých druhů rodu *Bolboschoenus*

Při revizi herbářového materiálu v herbářových sbírkách B, BIL, BP, BRA, BRNM, BRNU, GJO, GLM, GZU, JE, KL, KO, KRA, KRAM, LBL, LD, LE, LI, LISI, LOD, M, MSB, P, PR, PRA, PRC, SAV, SLO, SO, SOM, SZCZ, TRN, UGDA, W, WA, WRSL, WU, ZV (viz Marhold et al. 2006, Hroudová et al. 2007) byly zaznamenávány všechny položky s dlouhokláskovým morfotypem (klásky přes 2 cm délky). Tento morfotyp byl nalezen u čtyř z pěti středoevropských druhů (Tab. 2). Nebyl nalezen u *Bolboschoenus yagara*, naopak nejčastější je u *B. maritimus*, pak u *B. glaucus*, vzácnější u *B. laticarpus* Marhold, Hroudová, Ducháček & Zákavský a *B. planiculmis*. I když je nutno vzít v úvahu, že počet položek jednotlivých druhů i morfologicky odlišných forem v herbářích je do určité míry ovlivněn aktivitou sběratelů, není důvod se domnívat, že tak byl ovlivněn podíl sbíraných druhů (už proto, že dříve nebyly rozlišovány v rámci široce pojatého druhu *B. maritimus*). Rozdíly v četnosti výskytu makrostachyátní formy u jednotlivých druhů proto odráží míru jejich morfologické proměnlivosti.

Diskuse

Jak z výsledků měření v kultivačním pokusu, tak i z meziroční variability morfologických znaků v přírodě je zřejmé, že rozměry klásek jsou ovlivňovány stanovištními podmínkami, které se mohou lišit na různých lokalitách i meziročně měnit. V případě kultivačního experimentu hrála rozhodující roli hloubka vody (výživa rostlin byla stále stejná), a lze tedy usuzovat na kombinaci dostatku vody s klimatickými vlivy – průběh počasí v daném

roce, prohrátí vodní vrstvy či substrátu, či jiné faktory, působící příznivě na rostliny ve vodě. Jestliže je vznik morfotypu s velmi dlouhými klásky podmíněn změnou stanovištních podmínek, je nutno ho považovat za ekomorfózu. Tomuto morfotypu tudíž nelze přisuzovat taxonomickou hodnotu, což souhlasí s názory autorů Browning et al. (1998), Egorova & Tatanov (2002) a Tatanov (2003). Zajímavé je ovšem, že tímto způsobem v pokusu reagoval pouze *B. planiculmis*, nikoli *B. yagara*. To odpovídá i výsledku revize herbarií, která ukázala, že morfotyp s dlouhými klásky se vyskytoval u čtyř druhů (Tatanov 2003 uvádí kromě *B. glaucus* také *B. maritimus*) a frekvence jeho výskytu se lišila výrazně mezi jednotlivými druhy, přičemž *B. yagara* byl jediný, u něhož dlouhé klásky nebyly nalezeny. V rámci středoevropských druhů rodu *Bolboschoenus* je nejméně plastický *B. yagara*, poměrně málo proměnlivý je v délce klásků i *B. planiculmis* a *B. laticarpus*, zatímco zbývající druhy (*B. maritimus*, *B. glaucus*) jsou v délce klásků velmi plastické.

Na druhé straně byl prokázán značný vliv genotypu na celkovou strukturu květenství, což odpovídá i zjištěným rozdílům v plasticitě jednotlivých druhů: Ačkoli délka klásků je přímo závislá na stanovištních podmínkách v době tvorby květenství a samotnou formu „macrostachys“ je nutno považovat za ekomorfózu, mohou se jednotlivé genotypy jak v rámci druhu, tak zejména i druhy navzájem lišit svou schopností tuto formu vytvořit. Tato schopnost vyjadřuje míru fenotypické plasticity, která je charakteristická pro ten který genotyp, a naznačuje určitou formu selektivního tlaku v průběhu fylogeneze. Momentálně lze těžko říci, jaká selekce mohla preferovat genotypy plastické v délce klásků. Obecně lze jistě předpokládat, že rostliny více plastické tak, aby využily vhodných stanovištních podmínek k rozmnožení (např. větší produkci semen) časem převládnu nad méně plastickými. V případě extrémně dlouhých klásků však bývá jejich část sterilní, a tudíž k žádoucí vyšší produkci semen nemusí dojít. Dále je nutno brát v úvahu, že u rodu *Bolboschoenus* mohou existovat i jiné druhy morfologické plasticity (např. zvýšení počtu klásků a stopek), které se mohou uplatnit např. u *B. yagara*, a celkový efekt produkce semen zde může být větší. Rozdílné mohly být i podmínky, za nichž k určité selekci genotypů mohlo docházet. Faktem je, že u druhů *B. glaucus* a *B. maritimus*, u nichž je větší zastoupení dlouhokláskových morfotypů, je v rámci jejich areálu časté nebezpečí stresu způsobeného suchem nebo salinitou (která působí vlastně jako fyziologická suchost). Podle našich pozorování různých druhů rodu *Bolboschoenus* v kultuře reagují rostliny na suchu nebo nedostatek živin často redukcí stopek v květenství. Je proto možné, že stanovištní podmínky mohly dlouhodobě ovlivnit selekci genotypů podle vhodnější formy plasticity.

Je tedy možno shrnout:

- (a) „Makrostachyátní“ morfotyp se vyskytuje u více druhů v rámci rodu *Bolboschoenus*; tyto druhy se liší mírou morfologické plasticity v délce klásků: největší schopnost tvořit dlouhé klásky mají *B. maritimus* a *B. glaucus*, nejméně plastický je druh *B. yagara*.
- (b) Tento morfotyp je ekomorfóza podmíněná stanovištními faktory; schopnost tvorby této ekomorfózy je však dána genotypem a vyjadřuje jednu z forem fenotypické plasticity druhu.
- (c) Morfotypu s dlouhými klásky nelze přisuzovat taxonomickou hodnotu.

Poděkování

Za péči o pěstované rostliny a technickou pomoc při zpracování odběrů a měření rostlin děkujeme E. Zamazalové. Práce byla finančně podpořena Grantovou agenturou AV ČR (grant č. A 6005905) a Akademií věd ČR (výzkumný záměr č. AV0Z 60050516).

Literatura

- Browning J., Gordon-Gray K. D., Smith S. G. & Staden J. van (1998): *Bolboschoenus glaucus* (Cyperaceae), with emphasis upon Africa. – *Nord. J. Bot.* 18: 475–482.
- Casper S. J. & Krausch H.-D. (1980): Pteridophyta und Anthophyta, 1. Teil: Lycopodiaceae bis Orchidaceae. – In: Ettl H., Gerloff J. & Heynig H. [eds]: Süßwasserflora von Mitteleuropa 23, G. Fischer, Jena.
- Egorova T. V. (1976): *Bolboschoenus*. – In: Fedorov A. A. [ed.], Flora evropejskoj časti SSSR, Vol. 2, p. 93–96, Nauka, Leningrad.
- Egorova T. V. & Tatanov I. V. (2002): *Bolboschoenus glaucus* (Lam.) S. G. Smith (Cyperaceae) – novýj vid dlja flory Kavkaza. – *Nov. Sist. Vysš. Rast.* 34: 34–42.
- Hroudová Z., Frantík T. & Zákavský P. (1998): The differentiation of subspecies in *Bolboschoenus maritimus* based on inflorescence structure. – *Preslia* 70: 135–154.
- Hroudová Z., Zákavský P., Ducháček M. & Marhold K. (2007): Taxonomy, distribution and ecology of *Bolboschoenus* in Europe. – *Ann. Bot. Fennici* 44(2): 81–102.
- Koyama T. (1962): The genus *Scirpus* Linn. Some North American aphyllous species. – *Canad. J. Bot.* 40: 913–937.
- Krahulec F., Frantík T. & Hroudová Z. (1996): Morphological variation of *Bolboschoenus maritimus* population over a ten year period. – *Preslia* 68: 13–21.
- Marhold K., Ducháček M. & Hroudová Z. (2006): Typification of three names in the *Bolboschoenus maritimus* group (Cyperaceae). – *Willdenowia* 36 (Special Issue): 103–113.
- Schultze-Motel W. (1967): *Scirpus maritimus* L. – In: Hegi G. [ed.], *Illustrierte Flora von Mitteleuropa* II/1: 18–20, Paul Parey, Berlin.
- Soó R. (1973): A magyar flóra és vegetáció rendszertani-növényföldrajzi kézikönyve, Vol. 5. – Akadémiai Kiadó, Budapest.
- Tatanov I. V. (2003): O rasprostranenii *Bolboschoenus glaucus* (Cyperaceae) v vostočnoj Evrope. – *Bot. Žurn.* 88(10): 106–111.
- Willdenow C. L. (1809): *Enumeratio plantarum horti regii botanici berolinensis*. – Berlin.
- Zákavský P. & Hroudová Z. (1994): The effect of submergence on tuber production and dormancy in two subspecies of *Bolboschoenus maritimus*. – *Folia Geobot. Phytotax.* 29: 217–226.

