Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Biologická fakulta

Magisterská práce

Úloha zásobních asimilátů ve vegetativní regeneraci druhu *Rorippa palustris*

Monika Sosnová
školitel: Doc. RNDr. Jitka Klimešová, CSc.

České Budějovice
2006

Sosnová M., 2006: Úloha zásobních asimilátů ve vegetativní regeneraci druhu *Rorippa palustris*. [The role of storage assimilates in vegetative regeneration of *Rorippa palustris*. Mgr. Thesis, in Czech.] – pp. 29, Faculty of Biological Sciences, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

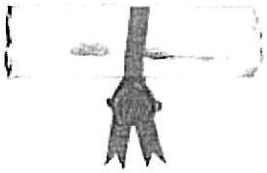
Annotation: In this study two cohorts (autumn and summer) of *Rorippa palustris* were planted in the common garden. During the vegetation season, the starch content in roots of control plants was assessed in relation to phenological phases. Three quarters of plant were injured at three phonological phases (vegetative, flowering and fruiting plant) and harvested at the end of vegetation season to determine changes in starch content in roots. Date of germination, timing of injury and time from injury to the end of season mutually influenced storage of starch.

Prohlašuji, že jsem tuto práci vypracovala samostatně, pouze s užitím citované literatury.

V Českých Budějovicích, dne 4. 1. 2006.

Monika Sosnová

Monika Sosnová



Poděkování:
Ráda bych poděkovala především své školitelce Jitce Klimešové za vedení a cenné připomínky k této práci, dále Štěpánu Janečkovi za pomoc při analýzách a věnovaný čas; Petru Šmilauerovi za pomoc při překonávání nástrah statistických; Áje Kociánové za pomoc s kytkami. Dále mé díky patří Jirkovi za pomoc při sklízení kytiček a mnoha dalším lidem za nejen morální podporu.

Obsah

1 ÚVOD 1

1.1 Ukládání zásob 1

1.2 Narušení a odnožování z kořenů 3

1.3 Cíle práce 4

2 METODIKA 5

2.1 Studovaný druh 5

2.2 Nádobový experiment 5

2.3 Analýza škrobu v kořenech rostlin 7

2.4 Statistické zpracování 8

3 VÝSLEDKY 9

3.1 Růst kontrolních rostlin 9

3.1.1 Celková biomasa rostlin 9

3.1.2 Poměr podzemní a nadzemní biomasy (R/S ratio) 11

3.1.3 Obsah škrobu v kořenech rostlin 11

3.2 Růst rostlin po narušení 13

3.2.1 Mortalita narušených rostlin 13

3.2.2 Kvetení regenerovaných rostlin 13

3.2.3 Biomasa regenerovaných rostlin na konci sezóny 15

3.2.4 Obsah škrobu v kořenech regenerovaných rostlin na konci sezóny 17

4 DISKUZE 19

4.1 Růst kontrolních rostlin 19

4.2 Vegetativní regenerace a růst po narušení 20

4.3 Srovnání narušených a kontrolních rostlin 22

5 ZÁVĚR 25

6 LITERATURA 26

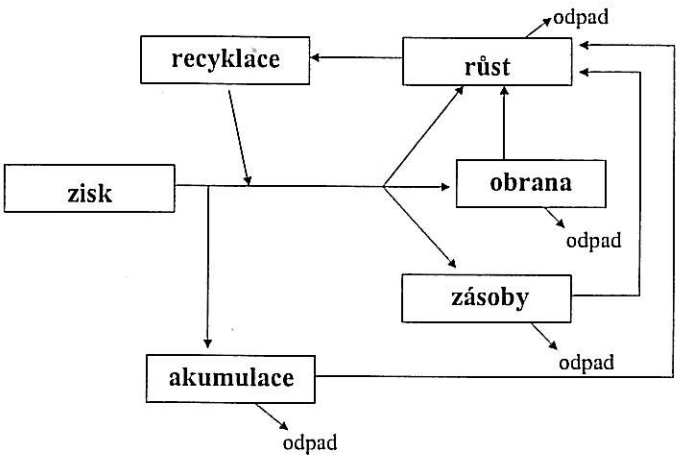
1 Úvod

Narušení (disturbance) je ekologickým faktorem, který určuje složení rostlinných společenstev; filtrem, který vybírá rostliny schopné narušení tolerovat, odolat mu nebo se mu vyhnout.

Tato diplomová práce navazuje na výzkum schopnosti krátkověkých rostlin odnožujících z kořenů tolerovat silné narušení, tzn. přežít odstranění veškerých stonkových částí pomocí odnožování z adventivních pupenů vytvořených na kořeni. Jedním z těchto druhů je i *Rorippa palustris*, druh, který se vyskytuje na stanovištích, kde může docházet k disturbancím, např. na orné půdě, říčních náplavech nebo na obnažených dnech rybníků. Pro úspěšnou vegetativní regeneraci po narušení jsou nezbytné dva předpoklady: rostlina musí disponovat zásobou asimilátů a pupenů mimo dosah narušení.

1.1 Ukládání zásob

Rostliny během svého života mají k dispozici určité množstvím zdrojů (resource pool). Jako zdroj může sloužit světlo, oxid uhličitý, voda, minerály (N, P, K). Tyto zdroje rostlina získává a dále investuje do růstu, obrany před herbivory nebo mrazem, semenné produkce, na údržbu (např. dýchání) nebo je může uložit jako zásoby (obr. 1.1). Ne všechny zdroje získané rostlinou jsou však využity, část je jich ztracena při transportu, prodýchána a nebo je rostlina není schopna vyčerpat z odumírajících tkání (Atkinson et Farrar 1983, Chapin at al. 1990, Čížková et Bauer 1998).



Obr. 1.1: schéma toků (šipky) mezi jednotlivými kompartmenty (obdélníky) spojených s ukládáním zdrojů. Dle Chapin et al.1990.

Protože zdroje nejsou zpravidla neomezené, existuje mezi investicemi rostliny směna neboli trade-off (Bellingham et Sparrow 2000, Turner et al. 2001, Obeso 2002, Bond et Midgley 2001).

Vytváření zásob vede ke zpomalení růstu a menší investici do semen (Simons et Johnston 1999). Zásoby jsou však výhodné, existuje-li časový posun mezi obdobím, kdy je možné limitující zdroj získat, a obdobím, kdy je potřeba jej investovat, a též u rostlin rostoucích ve společenstvu vystaveném opakovanému silnému narušení (Klimeš et al. 1993, Iwasa et Kubo 1997, de Jong et van der Meijden 2000, Bond et Midgley 2001). Rovněž v případě, kdy se rostlina připravuje na dobu zvýšené potřeby limitujícího zdroje, např. při přepnutí z vegetativní do generativní fáze u monokarpických rostlin, využívá svých zásobních látek (Chapin et al. 1990, Suzuki et Steufer 1999).

Zásobní látky jsou často ukládány do speciálních zásobních orgánů (jako jsou cibule, hlízy nebo zásobní kořeny), které bývají ukryty pod povrchem substrátu a jsou tak chráněny před případnou disturbancí.

Akumulace a ukládání látek se děje hlavně ve vakuolách a plastidech rostlinných buněk, díky čemuž jsou izolovány od jiných metabolických drah probíhajících v buňce (Ho 1988). V kořenech jsou zásobní látky ukládány v phloemu, kortikálních buňkách a v dřeňových paprscích (Von Fircks et Sennerby-Forsse 1998, Bell et Ojeda 1999). Uhlík je ukládán hlavně ve formě sacharidů; dusík ve formě speciálních zásobních proteinů (Bewley 2002), aminokyselin a jako nitrát (Chapin et al. 1990). Fosfor je skladován jako anorganický fosfát nebo v menší míře jako ribonukleové kyseliny a fosfolipidy (Chapin et al. 1990).

Zásobní sacharidy se nepodílí na struktuře buňky (jsou nestrukturní - White 1973) a dělíme je na volné, což jsou metabolické intermediáty transportované rostlinou (fruktósa, glukósa, sacharósa) a zásobní, což jsou polysacharidy, jejichž hlavní funkcí je dlouhodobá úschova energie (ve vodě rozpustné fruktany a nerozpustný škrob) (Janeček 2001). Význam zásobních sacharidů spočívá zejména v tom, že je rostliny mohou využívat jako zdroj energie během zimního období nebo zaplavení, k podpoře rychlého růstu brzy na jaře (White 1973, Klimeš et al. 1999, Wyka 1999), ale také jako energetická rezerva v případě ztráty asimilačních orgánů k vegetativní regeneraci (Kavanová et Gloser 2005). Po defoliaci a následné regeneraci dochází ke snížení množství zásobních látek (McPherson et Williams 1998, Kavanová et Gloster 2005, Canadell et López-Soria 1998), protože růst rostliny je několik prvních dní po defoliaci

odkázán jen na zásobu sacharidů (Richards et Caldwell 1985). Zásobní sacharidy však rostlina nemusí být schopna využít, jestliže intenzivní defoliace vyčerpá zásoby dusíku a fosforu (Chapin et al. 1990).

Množství zásobních látek se mění během sezóny, nejméně jich nalézáme v období rychlého růstu (Mooney et Billings 1960, Wyka 1999), před kvetením a po dozrání semen (White 1973); naopak nejvíce zásobních látek je u vytrvalých rostlin nacházeno na konci vegetační sezóny (Suzuki et Steufer 1999). Schopnost rostlin vegetativně regenerovat může být výrazně ovlivněna fluktuacemi množství zásobních látek (Hogg et Liegers 1991).

Zejména u monokarpických rostlin je zaznamenán silný úbytek zásobních látek při přepnutí do generativní fáze (Chapin et al. 1990). Samotné reprodukční struktury mohou přispívat vlastní fotosyntézou na pokrytí požadavků uhlíku (Watson et Casper 1984). U jednoletek pěstovaných v optimálních podmínkách méně než 25 % uhlíku v semenech pochází ze zásob, zbytek pochází z aktuální fotosyntézy. Naopak 50-90 % dusíku a fosforu v semenech je recyklováno z vegetativních tkání (Below et al. 1981). U dvouletých druhů je důležitost naakumulovaných zásob pro reprodukci zřejmá a často je pro přepnutí do generativní fáze velikost rostliny a její zásoby důležitější než věk (Steinlein et al. 1993). Narušení, které odčerpá ze zásob uložených pro vykvetení, může značně redukovat produkci semen u monokarpických druhů (Piipo et al. 2005).

1.2 Narušení a odnožování z kořenů

Narušení způsobuje částečnou nebo úplnou destrukci rostlinného těla, je tedy důležitým faktorem, který modeluje životní strategie rostlin (Grime 2001). U krátkověkých monokarpických druhů, které se vyskytují se na často disturbovaných stanovištích, je výhodná schopnost adventivního odnožování z kořenů. Tato vlastnost se zdá být upřednostňována v narušovaných společenstvech, kde dává svým nositelům, kteří nemají podzemní stonky se zásobou axilárních pupenů, možnost vegetativně regenerovat (Martínková et al. 2004b). Schopnost odnožování z kořenů je popsána jen asi u 10 % středoevropských druhů cévnatých rostlin, mezi jednoletkami a dvouletkami najdeme pouze 40 zástupců (Klimešová 2003).

Zatímco úžlabní (axilární) pupeny se tvoří exogenně během života rostliny z apikálního meristému, adventivní pupeny, na které je vázána schopnost adventivního odnožování z kořenů, vyžadují často ke své tvorbě speciální stimuly (Esau 1965).

Adventivní pupeny se tvoří endogenně, zpravidla v souvislosti s nějakým meristematickým pletivem v kořeni (Peterson 1975). Jejich tvorba je spontánní, nebo je jejich zakládání indukováno živinami, poraněním či osvětlením (Rauh 1937). Vyrůstání adventivních pupenů v prýty je také ovlivněno různými ekologickými faktory, jako je ontogeneze rostliny, její fenologická fáze nebo věk (Klimešová et Martínková 2004, Martínková et al. 2004a,b).

U druhu *Rorippa palustris* jsem ve své bakalářské práci zjistila různou regenerační schopnost nejen u rostlin s různou fenologií (vegetativní růžice, kvetoucí rostliny a plodící rostliny), ale také u kohort, které vyklíčily v jiný měsíc roku (Sosnová 2003). Rostliny z jarních kohort hojně kvetly, ale špatně regenerovaly po narušení a jen málo jich přežilo zimu; zatímco rostliny z letních kohort kvetly méně nebo vůbec, dobře regenerovaly po narušení a bez problémů přežily zimní období. Protože regenerační schopnost tohoto druhu s variabilním životním cyklem korelovala se schopností rostlin úspěšně přezimovat, mohlo by být důvodem vysoké mortality rostlin při určitém načasování disturbance vyčerpání zásob asimilátů pro růstové potřeby rostliny.

1.3 Cíle práce

a. Zjistit, jaký je stav zásob škrobu u dvou kohort druhu *Rorippa palustris* během roku.
b. Zjistit, jak je stav zásob na konci vegetační sezóny ovlivněn narušením rostlin v různých fenologických stádiích rostliny.

2 Metodika

2.1 Studovaný druh

Rorippa palustris je jednoletá, ozimě jednoletá nebo krátce vytrvalá (Kočvarová 2002). Jedná se o kosmopolitní světlomilný druh, který vyhledává otevřená, vlhká stanoviště jako břehy rybníků, řek a obnažená rybniční dna. Lze ho také nalézt na vlhkých, úživných, disturbovaných stanovištích (Jäger et Werner 2002).

Jedná se až o 80 cm vysokou bylinu s přímými, dutými, bohatě větvenými lodyhami. Listy vyrůstající v přízemní růžici jsou lyrovitě peřenosečné a řapíkaté. Rostlina vytváří hroznovitá květenství s bledožlutými květy. Plodem je válcovitá nebo elipsoidní šešulka s okrovými semeny. Hlavní kořen je vřetenovitý a bohatě větvený (Tomšovic 1992).

Rorippa palustris je krátkověký druh schopný tvořit adventivní pupeny na hypokotylu a kořenech. Tyto pupeny však zůstávají dormantní, dokud nedojde k jejich aktivaci narušením rostliny nebo senescencí primárního stonku (Klimešová et al. 2004). Schopnost adventivního odnožování z kořenů je také ovlivněna hladinou dostupných živin, věkem rostlin a ontogenetickým stádiem rostliny (Sosnová 2003).

2.2 Nádobový experiment

Venkovní nádobový pokus probíhal od srpna 2003 do listopadu 2004 na pozemku Botanického ústavu AVČR v Třeboni. Semena *R. palustris* z venkovních kultivací v Třeboni, sebraná v roce 2002, byla naklíčena na Petriho misce na vlhkém písku při střídání teplot 20/5°C den/noc. Po sedmi dnech od vyklíčení byly mladé semenáčky po jednom zasazeny do květináčů.

Na podzim 2003 (27. 8. 2003) byla vysazena ozimá kohorta a v červnu následujícího roku (22. 6. 2004) byla stejným způsobem vysazena letní kohorta. Celkem 160 rostlin u každé kohorty bylo pěstováno v plastových květináčích (14x14x16 cm) umístěných ve dvou kontejnerech (200x120x40 cm). Rostliny byly vysazeny do směsi přesetého zahradnického substrátu (Zahradnický substrát, fa. AGRO CS a. s., Česká Skalice) a písku v poměru 1:5. Na dno květináčů byla umístěna jemně tkaná textilie, aby nedocházelo k vyrůstání jemných kořínků mimo květináč. Rostliny byly pravidelně zalévány tak, aby nevyschly a zároveň nestály ve vodě. Po vysazení semenáčků byla do

každého květináče přidána hnojivová tyčinka (Univerzální tyčinkové hnojivo, fa. ASB Grünland, obsah živin: dusík 0,1 g/květináč, fosfor 0,06 g/květináč, draslík 0,7 g/květináč) a další pak vždy po 5 týdnech. Rostliny z ozimé kohorty přezimovaly v kontejnerech nechráněné proti mrazu, byla vypuštěna všechna voda a rostliny nebyly až do jara (28. 4. 2004) přihnojovány.

U rostlin obou kohort byla zaznamenávána výška prýtu a počet stonků. Rostliny byly pravidelně stříkány proti mšicím prostředky Pirimor (AgroBio, Opava) a FAST K (Prost a. s., úč. látka 0,003% deltamethrin).

Rostliny z obou kohort byly narušeny ve třech fenologických fázích: ve vegetativní fázi, fázi kvetení a plození. Pro rozpoznání jednotlivých fenologických fází rostlin byl důležitý celkový vzhled rostlin nikoliv dosažený věk. Rostliny ve vegetativní fázi měly přízemní růžici listů, popř. u některých jedinců se začínal prodlužovat prýt. Ve fázi kvetení byly rostliny plně rozkvetlé, ale ještě netvořící plody. Ve fázi plození již rostlin tvořily plody a byly odkvetlé.

Pro každý zásah bylo vybráno losováním vždy 40 rostlin náhodně z obou kontejnerů. Narušení spočívalo v odstranění všech stonkových částí rostliny (tj. celá nadzemní biomasa rostlin včetně bazální části stonku s přízemní listovou růžicí a množstvím axilárních pupenů. Odebraná biomasa byla vysušena do konstantní hmotnosti (80°C) a sušina zvážena. Po narušení byla sledována úspěšnost regenerace a rostliny byly pravidelně měřeny (výška a počet prýtů). Časový rozvrh pokusu ukazuje tabulka 2.1.

Tab. 2.1: Časový rozvrh pokusu.

kohorta	výsadba	narušení ve fázi:			sklizeno
		vegetativní	*kvetení*	*plození*	
ozimá	27.8.2003	4.5.2004	17.6.2004	11.7.2004	3. - 6. 11. 2004
letní	22.6.2004	6.8.2004	21.8.2004	20.9.2004	6. - 7. 11. 2004

Při každém zásahu bylo 10 rostlin z kontrolní skupiny sklizeno na analýzy aktuálního obsahu škrobu v kořenech a zjištění hmotnosti nadzemní a kořenové biomasy. U těchto rostlin byla oddělena nadzemní a podzemní biomasa a důkladně promyty kořeny. Biomasa byla usušena (80°C) a zvážena.

V listopadu 2004 byl pokus ukončen (tab. 2.1.). Rostliny z obou kohort a zbylé kontrolní nenarušené rostliny byly sklizeny, byly jim důkladně promyty kořeny, biomasa byla usušena do konstantní hmotnosti při 80°C a zvážena na předvážkách (KERN EW 820-2NM, Kern & Sohn GmbH, Balingen, Germany).

2.3 Analýza škrobu v kořenech rostlin

Analýza obsahu škrobu v kořenech druhu *Rorippa palustris* byla stanovena enzymaticky metodou AA/AMG 11/01 pomocí kitu od firmy Megazyme. Při této metodě je škrob hydrolyzován ve dvou fázích, ve fázi I se škrob částečně hydrolyzuje a úplně rozpustí pomocí termostabilní α-amylázy a ve fázi II se škrobové dextriny kvantitativně hydrolyzují na glukózu za užití amyloglukosidázy. Množství glukózy, která vznikla rozkladem škrobu ve vzorku, je poté stanoveno spektrofotometricky při 510 nm, vzorek se barví reagencií na stanovení glukózy (GOPOD, složení: glukózooxidáza >12 000 U/litr, peroxidáza > 650 U/litr, 4-Aminoantipyrin 0,4 mM). Veškeré analýzy byly prováděny v laboratořích BÚ Třeboň.

Vzorky byly rozemlety pomocí laboratorního vibračního mlýnu (pulverisette 9, fa. Fritsch). Přesně navážené vzorky (~ 100mg, analytické váhy Mettler AE 163) byly dány do skleněné zkumavky. Jako kontrola byla použita stejná navážka kukuřičného škrobu. Do zkumavek bylo přidáno 0,2 ml vodného etanolu pro lepší rozptýlení a poté byla zkumavky třepány na vortex mixéru. Okamžitě po třepání bylo přidáno 3 ml termostabilní α-amylázy (300 jednotek) v MOPS pufru (MOPS - sodná sůl 50mM, pH 7,0, chlorid vápenatý 5mM, azid sodný 0,02 %). Poté byly zkumavky opět intenzivně třepány na vortexu a inkubovány ve vroucí vodní lázni po dobu 6 minut. Přitom byly zkumavky po 2 a 4 minutách protřepávány rukou, aby se zajistila homogenita směsi.

Zkumavky byly na 30 minut umístěny do vodní lázně (Memmer Gmbh, Schwabach, Germany) při 50°C a bylo přidáno 4 ml pufru acetátu sodného (acetát sodný 200mM, pH 4,5, azid sodný 0,02 %) a 0,1 ml amyloglukosidázy (20 U). Během inkubace byly zkumavky 2x třepány na vortexu.

Vzorky byly kvantitativně převedeny do 100 ml odměrné baňky, objem byl upraven destilovanou vodou a obsah baňky promíchán. Z odměrné baňky bylo odebrány 4 ml vzorku a odstředěny při 3000 rpm po dobu 10 minut (centrifuga Janetzki T23). 0,1 ml odstředěného vzorku bylo dvojmo přeneseno na dno skleněné testovací

zkumavky. Zároveň byla napipetována i 3x glukózová kontrola (0,1 ml standardního roztoku glukózy 100 µg/0,1 ml v 0,2 % kyselině benzoové) a 2x destilovaná voda jako blank.

Do každé zkumavky (vč. glukózové kontroly a blanku) bylo poté přidáno 3 ml GOPOD reagencie (koncentrace reagencie po rozpuštění v pufru: glukózooxidáza >12 000 U/litr, peroxidáza > 650 U/litr, 4-Aminoantipyrin 0,4 mM). Vzorek byl poté inkubován při 50°C ve vodní lázni po dobu 20 minut. Absorbance každého vzorku a glukózové kontroly byla odečítána při 510 nm na spektrofotometru (Spekol 210).

Obsah škrobu ve vzorku byl počítán dle rovnice: škrob = ΔE * F/W * 0,9; kde ΔE je absorbance odečtená proti slepému vzorku, F je absorbance 100µg glukózy a W hmotnost analyzovaného vzorku. Poté byla připočítána účinnost štěpení při reakci podle štěpení kukuřičného škrobu.

2.4 Statistické zpracování

Výsledky pokusů byly zpracovány v programu Statistica 7 a R (R Development Core Team, 2005. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL http://www.R-project.org.).

Pro testování celkového obsahu škrobu (tj. koncentrace škrobu * biomasa kořenů), celkové biomasy rostlin, biomasy nadzemní a kořenové a poměru root/shoot v rámci kohorty byla použita split-plot ANOVA (linear mixed model), kdy byl kontejner užit jako náhodný faktor.

Koncentrace škrobu ve vzorcích byla nejdříve upravena arcsinovou transformací [x' = arcsin(sqrt(x))] a poté testována pomocí split-plot design ANOVA.

Počet výhonů u regenerovaných rostlin z ozimé kohorty byl hodnocen za použití testu jednocestná ANOVA, přičemž data byla nejprve upravena odmocninovou transformací [x' = sqrt (x + 0,5)]. Pro testování průměrné délky prýtů u ozimé kohorty byla také použita jednocestná ANOVA.

Pro tvorbu tabulek a grafů byl použit program Statistica 7 a MS Excel.

3 Výsledky

3.1 Růst kontrolních rostlin

3.1.1 Celková biomasa rostlin

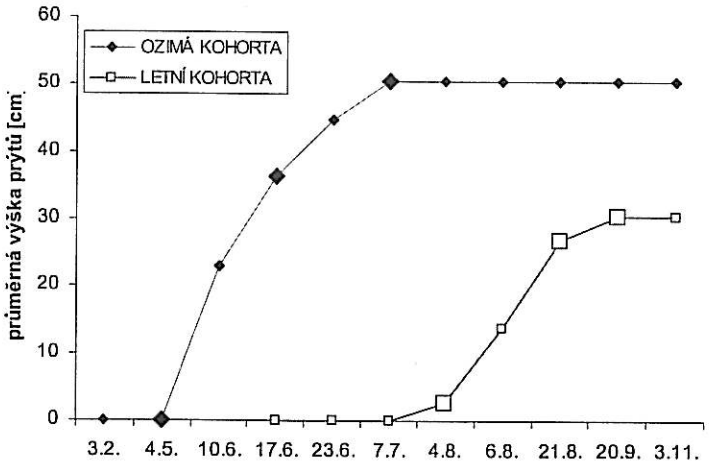
Všechny rostliny z obou kohort vykvetly a odplodily ve vegetační sezóně roku 2004. Rostliny vysazené na podzim 2003 (ozimá kohorta) úspěšně přezimovaly a brzy na jaře začaly tvořit nové listy. V průběhu května tyto rostliny vykvetly a poté odplodily. Rostliny měly na konci sezóny průměrně 50,5 cm vysoké prýty (obr. 3.1).

Rostliny vysazené v červnu 2004 (letní kohorta) vykvetly a odplodily ještě v tomtéž roce. U této kohorty byla vegetativní fáze zkrácena na pouhých 6 týdnů, poté rostliny již začaly vyrůstat a kvést a v průběhu září plodit. Oproti rostlinám z ozimé kohorty však byly nižší (průměrná výška 30,5 cm), méně kvetly a vyprodukovaly méně biomasy (obr. 3.2).

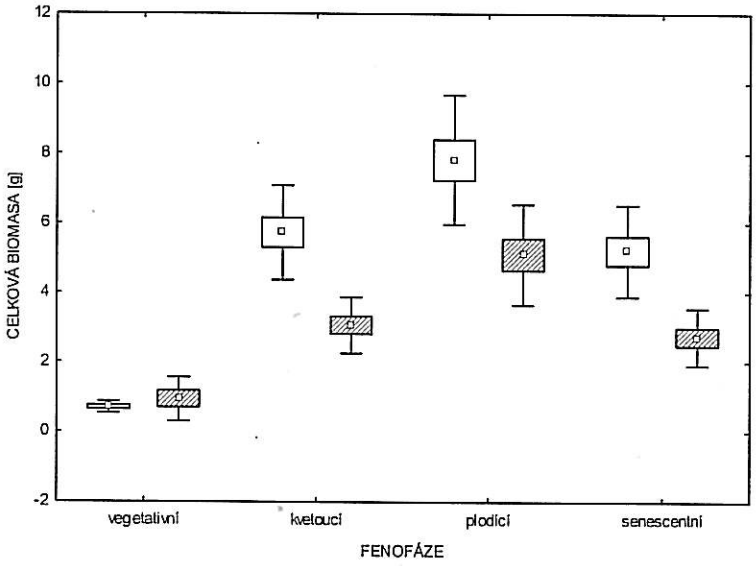
V listopadu na konci vegetační sezóny byly již rostliny z obou kohort odkvetlé a měly suché prýty s odumírajícími listy. Celková biomasa (tj. podzemní a nadzemní) vyprodukovaná během roku se lišila mezi kohortami i jednotlivými fenologickými fázemi rostlin (tab. 3.1., obr. 3.2).

Tab. 3.1: Hodnoty testového kritéria a dosažená hladina významnosti pro všechny testované faktory a měřené charakteristiky u kontrolních rostlin. Testováno split-plot design ANOVA.

měřená charakteristika	faktor	denDF	F-value	p-value
celkový obsah škrobu [g/kořen]	kohorta	2	0.51127	0.5488
	narušení	64	20.37498	<.0001
	interakce	64	17.65225	<.0001
koncentrace škrobu [g/100g sušiny]	kohorta	2	7.7767	0.1081
	narušení	64	31.4254	<.0001
	interakce	64	12.0510	<.0001
celková biomasa [g]	kohorta	2	54.8381	0.0178
	narušení	64	60.4219	<.0001
	interakce	64	5.3235	0.0024
R/S ratio	kohorta	2	0.021371	0.8972
	narušení	64	3.448433	0.0217
	interakce	64	3.988257	0.0114
nadzemní biomasa [g]	kohorta	2	10.79680	0.0815
	narušení	64	19.7719	<.0001
	interakce	64	6.3500	0.0008



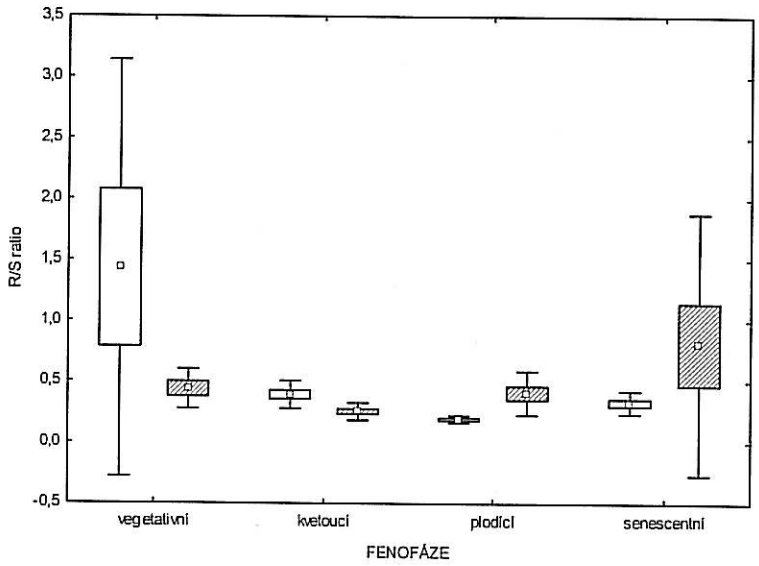
Obr. 3.1: Průměrná výška prýtů rostlin během vegetační sezóny 2004. Znázorněny jsou obě kohorty. Větší symboly znázorňují měření v době narušení rostlin.



Obr. 3.2: Celková biomasa kontrolních rostlin z ozimé a letní kohorty během vegetační sezóny 2004 v jednotlivých fenologických fázích (v době narušení). Bíle: ozimá kohorta, šrafovaně: letní kohorta.

3.1.2 Poměr podzemní a nadzemní biomasy (R/S ratio)

Byl zjištěn rozdílný poměr root/shoot pro jednotlivé fenologické fáze, ovšem kohorty se mezi sebou nelišily (tab. 3.1). U rostlin z ozimé kohorty byl tento poměr nejvyšší ve vegetativní fázi, kdy měly rostliny již vytvořeny velké kořeny z předcházející sezóny, ale ještě neměly dostatek nadzemní biomasy (obr. 3.3). Rostliny z letní kohorty měly větší kořenovou biomasu naopak na konci vegetační sezóny (obr. 3.3).



Obr. 3.3: Poměr podzemní a nadzemní biomasy u rostlin z ozimé a letní kohorty během vegetační sezóny 2004 v jednotlivých fenologických fázích. Bíle: ozimá kohorta, šrafovaně: letní kohorta.

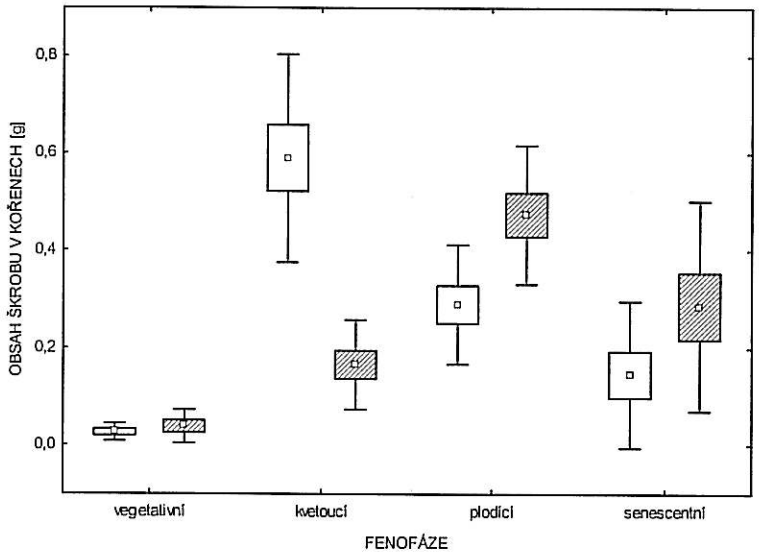
3.1.3 Obsah škrobu v kořenech rostlin

Koncentrace škrobu v kořenech rostlin obou kohort se lišila mezi jednotlivými fenologickými fázemi rostlin, ovšem mezi kohortami nebyl nalezen průkazný rozdíl (tab. 3.1.). Také celkový obsah škrobu v kořenech byl rozdílný mezi jednotlivými fenologickými fázemi a nelišil se mezi kohortami (tab. 3.1., obr. 3.4). Ovšem v obou případech byla nalezena průkazná interakce mezi těmito faktory.

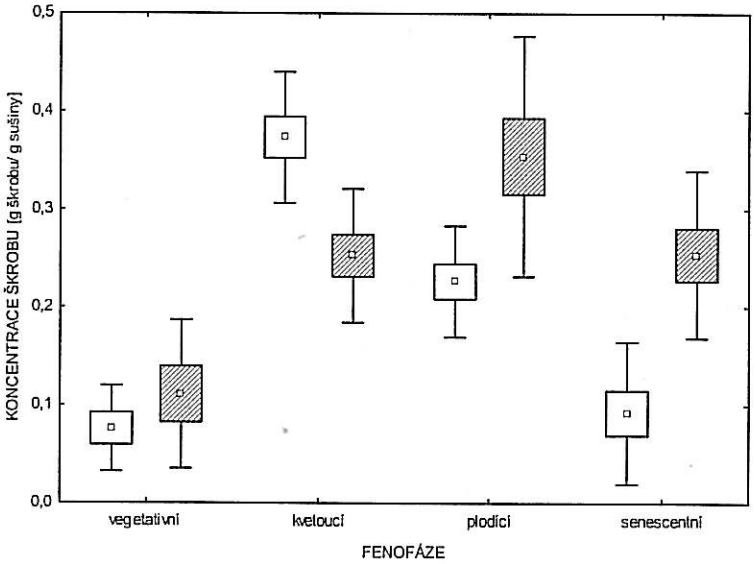
Rostliny z ozimé kohorty měly nejnižší koncentraci škrobu ve vegetativní fázi (8 %). Poté jeho koncentrace rychle vzrůstala a dosahovala maxima (37 %) v době kvetení (tedy v polovině června), ještě před tvorbou plodů. Na konci sezóny měly rostliny 9 % škrobu v kořenech (obr. 3.5).

Rostliny z letní kohorty měly nejméně škrobu ve vegetativní fázi (11 %) a poté jeho koncentrace rostla, v době květu měly rostliny průměrně 25 % škrobu v kořenech a

v době plození byla zaznamenána maximální koncentrace škrobu, tj. 35 %. Na konci sezóny měly rostliny z letní kohorty v kořenech 26 % škrobu (obr. 3.5).



Obr. 3.4: Celkový obsah škrobu v kořenech rostlin v průběhu vegetační sezóny 2004 pro jednotlivé fenologické fáze. Bíle: ozimá kohorta, šrafovaně: letní kohorta.



Obr. 3.5: Koncentrace škrobu v kořenech kontrolních rostlin ozimé a letní kohorty během vegetační sezóny 2004 pro jednotlivé fenologické fáze. Bíle: ozimá kohorta, šrafovaně: letní kohorta.

3.2 Růst rostlin po narušení

3.2.1 Mortalita narušených rostlin

Mortalita rostlin po narušení byla nízká, pohybovala se od 0 do 20 % (Tab. 3.2). Největší mortalita byla zaznamenána u rostlin z letní kohorty narušené ve vegetativní fázi. Rostliny regenerovaly ve všech případech do 2 týdnů po poranění.

Tab. 3.2: Mortalita narušených rostlin z ozimé a letní kohorty (n=40).

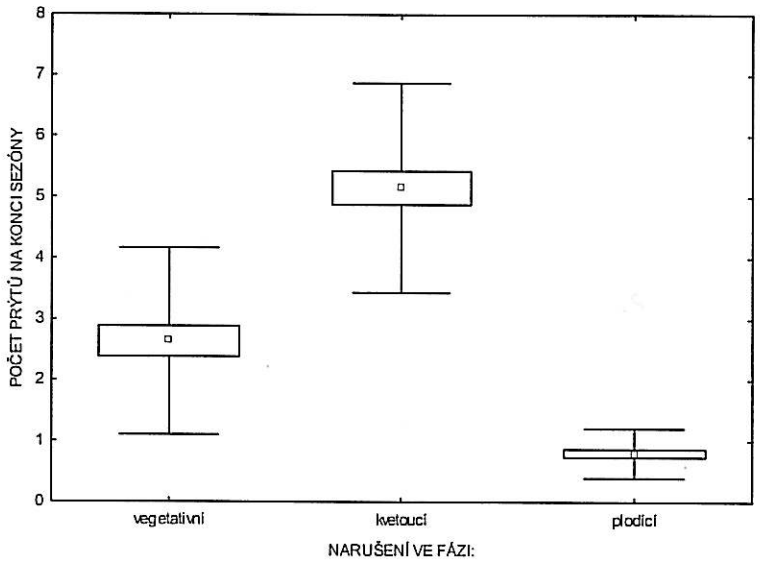
Narušení jako	Ozimá kohorta	Letní kohorta
Vegetativní	2	8
Kvetoucí	0	1
Plodící	1	0

3.2.2 Kvetení regenerovaných rostlin

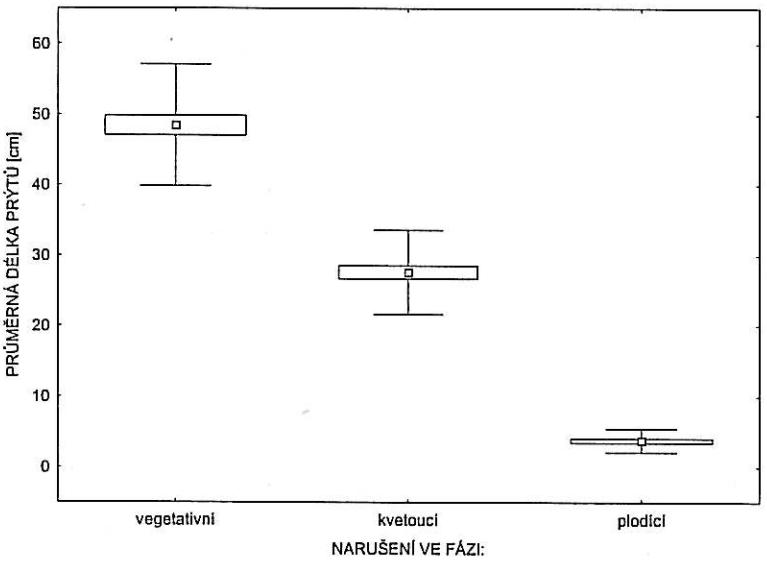
Rostliny z ozimé kohorty, které úspěšně regenerovaly, ještě tutéž sezónu opětovně vykvetly. Narušené rostliny z letní kohorty již tuto sezónu nevykvetly.

Rostliny z ozimé kohorty narušené jako kvetoucí a plodící tedy vykvetly a plodily v průběhu pokusu opakovaně. Po narušení ve vegetativní fázi a ve fázi kvetení vykvetlo 100 % narušených jedinců, u rostlin narušených ve fázi plození opakovaně vykvetlo 80 % jedinců. Zatímco nenarušené rostliny tvořily průměrně pouze 1,7 kvetoucích prýtů na rostlinu, u regenerovaných opakovaně kvetoucích jedinců jich bylo až třikrát více. Průměrný počet prýtů na konci sezóny pro regenerované rostliny z ozimé kohorty ukazuje obrázek 3.6. Počet kvetoucích prýtů na rostlinu se liší v závislosti na fenologické fázi, ve které byly rostliny narušeny (ANOVA, $F=105{,}28$, $p<0{,}001$). Nejvíce prýtů měly rostliny narušované jako kvetoucí a to průměrně 5,15. Nejméně prýtů naopak vytvořily rostliny narušené jako plodící a to pouze jeden.

Průměrná délka prýtů na konci sezóny byla obdobná u rostlin kontrolních a rostlin narušených ve vegetativní fázi. U rostlin narušených ve fázi kvetení a plození však byla snížena minimálně o 30 % (pro rostliny narušené ve fázi kvetení). Tato délka se lišila mezi rostlinami narušovanými v různých fenologických fázích (ANOVA, $F=436{,}3$, $p=0$). Nejvyšší byly prýty rostlin narušených ve vegetativní fázi (průměrně 48 cm) a jako kvetoucí (28 cm), zatímco nejnižší byly rostliny narušené jako plodící (4 cm), které už ovšem nestihly odplodit (obr. 3.7).



Obr. 3.6: Počet kvetoucích prýtů regenerovaných rostlin z ozimé kohorty. Rostliny narušené jako kvetoucí a plodící vykvetly opakovaně.



Obr. 3.7: Průměrná délka kvetoucích prýtů regenerovaných rostlin z ozimé kohorty.

3.2.3 Biomasa regenerovaných rostlin na konci sezóny

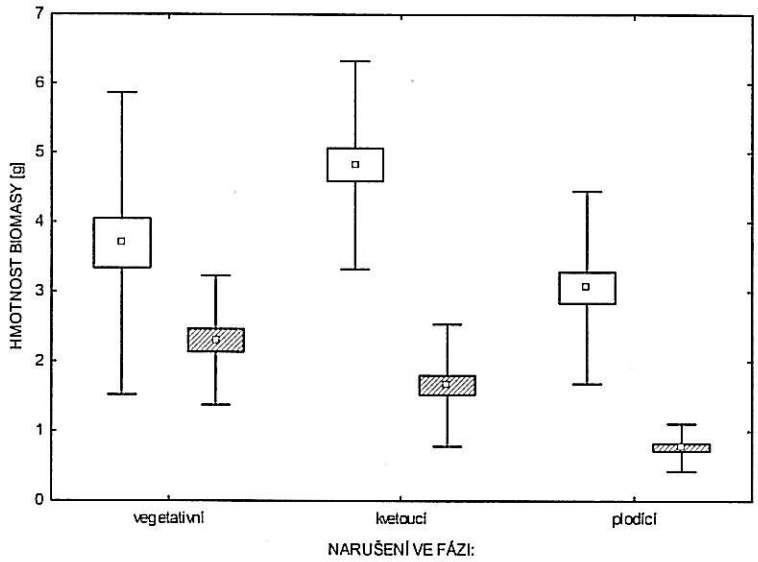
Celková biomasa rostlin na konci sezóny se lišila mezi kohortami i rostlinami narušovanými v různé fenologické fázi (tab. 3.3.). Rostliny z ozimé kohorty měly na konci sezóny větší biomasu nežli rostliny z letní kohorty při všech typech narušení (obr. 3.8).

Podzemní biomasa regenerovaných rostlin byla také ovlivněna narušením v různých fenologických fázích rostlin, ovšem nebyl nalezen signifikantní rozdíl mezi kohortami (tab. 3.3.). U ozimé kohorty byla nejvyšší podzemní biomasa nalezena pro rostliny narušené fázi kvetení, zatímco u letní kohorty to bylo pro rostliny narušené ve vegetativní fázi (obr. 3.9).

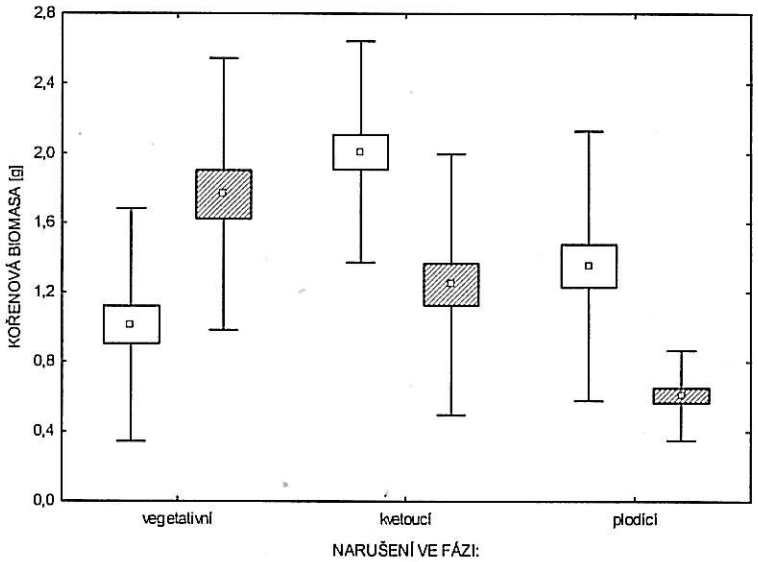
Poměr podzemní a nadzemní biomasy (R/S ratio) byl rozdílný mezi ozimou a letní kohortou, mezi narušením v jednotlivých fenologických fázích nebyl nalezen rozdíl (tab. 3.3.).

Tab. 3.3: Hodnoty testového kritéria a dosažená hladina významnosti pro všechny testované faktory a měřené charakteristiky u kontrolních rostlin. Testováno split-plot design ANOVA.

měřená charakteristika	faktor	denDF	F-value	p-value
celkový obsah škrobu [g/kořen]	kohorta	217	20.1952	<.0001
	narušení	2	0.8030	0.4648
	interakce	217	26.9420	<.0001
koncentrace škrobu [g/100g sušiny]	kohorta	2	15.9275	0.0574
	narušení	217	13.4558	<.0001
	interakce	217	20.8148	<.0001
celková biomasa [g]	kohorta	2	34.96918	0.0274
	narušení	217	20.67280	<.0001
	interakce	217	7.79946	0.0005
R/S ratio	kohorta	2	27.19517	0.0349
	narušení	217	1.95256	0.1444
	interakce	217	0.85718	0.4258
podzemní biomasa [g]	kohorta	2	3.31070	0.2104
	narušení	217	17.6251	<.0001
	interakce	217	30.3299	<.0001



Obr. 3.8: Celková biomasa regenerovaných rostlin z ozimé a letní kohorty na konci vegetační sezóny. Bíle: ozimá kohorta, šrafovaně: letní kohorta.



Obr. 3.9: Kořenová biomasa regenerovaných rostlin z ozimé a letní kohorty na konci vegetační sezóny. Bíle: ozimá kohorta, šrafovaně: letní kohorta.

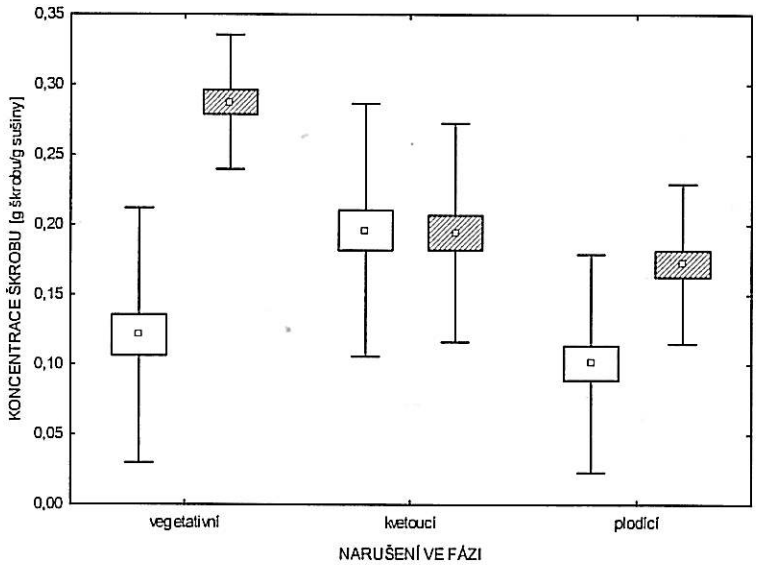
3.2.4 Obsah škrobu v kořenech regenerovaných rostlin na konci sezóny

Koncentrace škrobu v kořenech rostlin obou kohort se lišila v závislosti na narušení v jednotlivých fenologických fázích, mezi kohortami nebyl nalezen rozdíl (tab. 3.3.). Naproti tomu celkový obsah škrobu se lišil mezi oběma kohortami, ale nebyl rozdílný mezi rostlinami narušenými v jednotlivých fenologických fázích (tab. 3.3.). V obou případech byla nalezena průkazná interakce mezi těmito faktory.

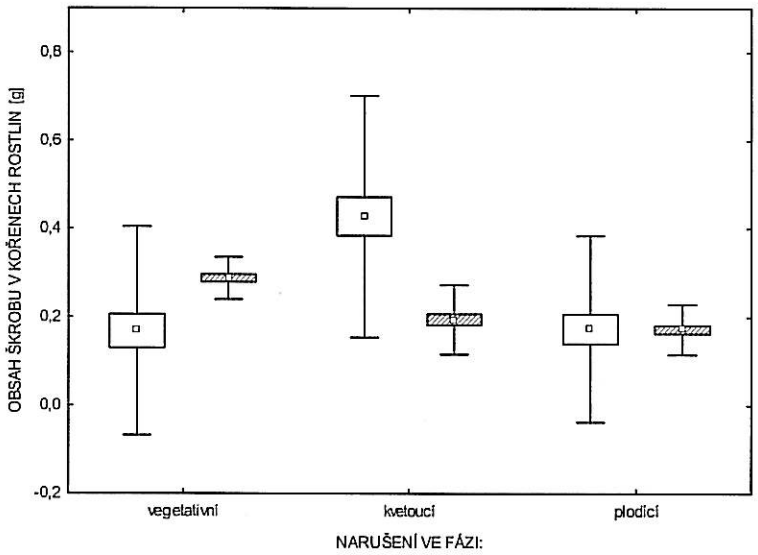
U rostlin z ozimé kohorty bylo nejvyšší procento škrobu zaznamenáno u rostlin regenerovaných po narušení ve fázi kvetení a to 19,6 %, zatímco nejnižší procento škrobu měly regenerované rostliny po narušení ve fázi plození (10 %) (obr. 3.10).

Regenerované rostliny z letní kohorty, které byly narušeny ve vegetativní fázi, měly na konci sezóny největší koncentraci škrobu (28,8 %), naopak nejmenší koncentraci škrobu v kořenech měly na konci sezóny rostliny narušené ve fázi plození (17,2 %)(obr. 3.10).

Rostliny z ozimé kohorty po narušení ve vegetativní fázi měly méně celkového škrobu nežli rostliny z letní kohorty (obr. 3.11), ovšem po narušení ve fázi kvetení a plození měly celkově více škrobu nežli rostliny z letní kohorty.



Obr. 3.10: Koncentrace škrobu v kořenech regenerovaných rostlin na konci sezóny. Bíle: ozimá kohorta, šrafovaně: letní kohorta.



Obr. 3.11: Celkový obsah škrobu v kořenech regenerovaných rostlin na konci sezóny. Bíle: ozimá kohorta, šrafovaně: letní kohorta.

4 Diskuze

4.1 Růst kontrolních rostlin

Venkovní nádobový pokus měl vést k napodobení dvou rozdílných životních strategií u jedinců druhu *Rorippa palustris*. Pro tento druh je popisován variabilní životní cyklus, kdy rostliny se v závislosti na datu vyklíčení mohou chovat jako jednoletky nebo krátkověké polykarpní trvalky (Sosnová 2003, Klimešová et al. 2004). Tato variabilita v životním cyklu je dána schopností semen klíčit po celou vegetační sezónu (Grime et al. 1988) a indukcí kvetení dlouhým dnem (Sosnová 2003).

Odhaduje se, že fotoperiodická indukce kvetení, která představuje nejrozšířenější adaptaci rostlin pro regulaci kvetení, se vyskytuje až u 80 % našich rostlin (Krekule et Sladký 1997). Rostliny zkoumaného druhu, které vyklíčí v období zkracujících se dní (po dlouhém dni), už zůstávají sterilní a kvetou následující rok. Ve schématu indukce kvetení u monokarpických druhů publikovaném Klinkhamer et al. (1987) není tato možnost pro jednoletky vůbec zmiňována.

Koncentrace i celkový obsah škrobu v kořenech rostlin z ozimé kohorty byla nejnižší na jaře ve vegetativní fázi, což bylo pravděpodobně způsobeno jeho ztrátami během zimy a investicí do jarního růstu. Také u jiných druhů je popisováno, že je část zásobních látek během zimního období rostlinou prodýchána a zároveň, že dochází k rychlému snižování zásobních látek při rašení brzy na jaře (Steen et Larsson 1986, Cunningham et Volenec 1998, Landhäusser et Lieffers 2003). K radikálnímu snižování obsahu zásobních látek až o 50 % během jednoho týdne dochází u druhů alpínských trávníků brzy na jaře (Mooney et Billings 1960). Nejvíce škrobu měly rostliny v době kvetení; v souvislosti s tvorbou plodů byl zásobní uhlík pravděpodobně investován do dozrávání semen a jeho obsah i koncentrace v kořenech klesal. Rostliny z ozimé kohorty se tedy chovaly jako ozimé jednoletky a přes zimu by pravděpodobně zašly. To potvrzuje závěry z předcházejícího pokusu (Sosnová 2003), ve kterém rostliny kvetoucí na jaře špatně přežívaly zimu.

Rostliny z letní kohorty měly nejnižší obsah i koncentraci škrobu v kořenech ve vegetativní fázi, což bylo dáno jejich nízkým věkem a krátkou vegetační sezónou, po kterou rostliny rostly. Poté obsah škrobu vzrůstal, přičemž nejvíce ho měly rostliny ve fázi plození. Rostliny tedy i v době tvorby plodů ukládaly škrob do kořenů; ke snižování jeho obsahu docházelo až spolu s dozráváním plodů. Vysoký obsah škrobu v kořenech

na konci sezóny by pravděpodobně vedl k úspěšnému přezimování a opakovanému kvetení rostlin v příštím roce. Rostliny z letní kohorty by se tedy pravděpodobně chovaly jako krátkověké polykarpické trvalky, jak se ukázalo v předcházejícím pokuse (Sosnová 2003). Také v přírodních populacích druhu *Rorippa palustris* byli pozorováni opakovaně kvetoucí jedinci (Kočvarová 2002, Klimešová et al. 2004).

Jedinci z ozimé kohorty investovali více asimilátů do růstu, kvetení a plození, zatímco jedinci z letní kohorty větší proporci škrobu ukládali. Na konci vegetační sezóny měly rostliny z ozimé kohorty o polovinu celkového škrobu v kořenech méně nežli rostliny z letní kohorty, ale zároveň měly o 52 % více celkové biomasy. Vyšší vzrůst rostlin z ozimé kohorty může být způsoben delší vegetativní fází a delší sezónou, kterou měly rostliny k dispozici. Je uváděno, že prodloužení vegetativní fáze u krátkověkých monokarpických druhů zvyšuje jejich reprodukční výkon (Steyn et al. 1996, Kelly et Levin 1997, ale naopak Kudoh et al. 2002).

Průběh ukládání zásobních škrobů tedy není u druhu *Rorippa palustris* typický pro jednoletky, zvláště ne pro rostliny z letní kohorty. Dina et Klikoff 1974 popisují ukládání zásobních sacharidů u pouštní ozimé jednoletky *Plantago insularis* var. *fastigiata*, kdy nejvíce zásobních sacharidů mají mladé rostliny ještě před kvetením a poté jejich obsah v kořenech klesá a zároveň vzrůstá v plodech.

Na plasticitu životního cyklu a alokaci živin měla pravděpodobně také vliv délka dne. U jednoletého krátkodenního druhu *Perilla frutescens*, kdy byla zjištěna jiná translokace sacharidů a vliv na architekturu rostlin v rozdílném fotoperiodickém režimu, nicméně celková produkce semen ovlivněna nebyla (Preston 1999). V tomto pokusu nebyla produkce semen sledována, odhadneme-li ji však z počtu stonků a výšky rostliny je jasné, že rostliny z letní kohorty plodily méně nežli rostliny z ozimé kohorty. Rostliny z letní kohorty by však pravděpodobně plodily opakovaně, kdyby nebyly sklizeny. Jejich malá velikost v době květu ve srovnání s ozimou kohortou byla dána krátkým vegetačním růstem a brzkou indukcí kvetení, která předčasně ukončila růst apikálního meristému jeho přeměnou na generativní meristém.

4.2 Vegetativní regenerace a růst po narušení

Rostliny obou kohort regenerovaly ve všech případech do 2 týdnů po poranění. Nejvíce neúspěšně regenerovaných jedinců bylo zaznamenáno ve vegetativní fázi. Pro ozimou kohortu byla neúspěšná regenerace dána nejspíše vyčerpáním zásobních látek během

zimního období a růstu na jaře, kdy narušené rostliny již neměly dostatek zásobních látek na regeneraci.

U rostlin z letní kohorty byla neúspěšná regenerace nejspíše způsobena jejich nízkým věkem a vzácněji i příliš malým jedinci. Martínková et al. (2004a) zaznamenala u tohoto druhu v klimaboxovém pokusu skutečnost, že schopnost tvořit adventivní pupeny na kořenech a odnožovat z nich je závislá na věku rostlin. Minimální věk pro úspěšné odnožování byl 4 týdny, ale teprve u 6 týdnů starých rostlin dosáhla úspěšnost regenerace 100 %. Je tedy možné, že rostliny, pěstované na zahradě, nebyly ještě dostatečně staré, aby mohly úspěšně regenerovat. Mortalita narušených jedinců v tomto pokuse byla mnohem menší než mortalita rostlin v pokuse, který byl součástí mé bakalářské práce (Sosnová 2003), což bylo pravděpodobně dáno tím, že rostliny byly pěstovány ve větších květináčích a více hnojeny. Také z pokusů s herbivorií je známo, že vyšší dostupnost živin obvykle usnadňuje vegetativní regeneraci (Tiffin 2000, Wise et Abrahamson 2005).

Pouze rostliny z ozimé kohorty, které úspěšně regenerovaly, tutéž sezónu opětovně vykvetly. U letní kohorty k opakovanému kvetení již nedošlo. Narušením rostlin došlo k aktivaci popř. vytvoření adventivních pupenů, z kterých poté rostlina kompenzovala ztrátu nadzemní biomasy a které již nebyly indukovány dlouhým dnem.

Rostliny z ozimé kohorty narušené ve vegetativní fázi hnaly do květu jen o dva týdny později nežli rostliny nenarušené. Dokázaly tedy velice rychle kompenzovat ztrátu nadzemních částí. Po narušení ve fázi kvetení byly rostliny schopny již po šesti týdnech znovu kvést, přičemž narušení kvetoucího prýtu vedlo k aktivaci vyššího počtu adventivních pupenů a vytvoření vyššího počtu kvetoucí prýtů nežli u rostlin narušených ve vegetativní fázi. Po narušení ve fázi plození vykvetlo opakovaně 80 % jedinců, zbytek odložil kvetení do příští vegetační sezóny. Zde se již pravděpodobně uplatnil vliv zkracujícího se dne, kdy nedošlo k indukci kvetení u všech jedinců. Také jiné pokusy s krátkověkými rostlinami schopnými odnožování z kořenů po závažném narušení ukázaly, že rostliny po narušení mohou reagovat prodloužením životního cyklu, opakovaným kvetením nebo začnou růst klonálně (Klimešová et Martínková 2004).

Rostliny tolerují narušení dané např. herbivorií různými způsoby. Mezi mechanismy tolerance patří zvýšení fotosyntetické aktivity ve zbývajících částech rostlinného těla, kompenzační růst, zvýšení větvení po narušení apikální dominance, využití uložených zásobních látek a opožděná fenologie (Strauss et Agrawal 1999,

Tiffin 2000). Po narušení apikální dominance dochází k aktivaci dormantních meristémů (Pilson et Decker 2002).

Narušení rostlin vede u druhu *Rorippa palustris* k částečné kompenzaci ztracené biomasy a pozměňuje architekturu rostlin směrem k jedincům s více prýty. Jelikož nebyla sledována celková produkce semen, nebylo zjištěno do jaké míry jsou rostliny schopny kompenzace ztráty generativních částí. Schopnost plné kompenzace po defoliaci 75 % listové plochy byla pozorována u jednoletého druhu *Abutilon theophrasti,* ovšem pouze u rostlin rostoucích v prostředí bez kompetice (Mabry et Wayne 1997). Pilson et Decker (2002) u druhu *Helianthus annuus* zjistili, že rostlina je schopna plně kompenzovat ztrátu biomasy po herbivorii díky produkci většího množství květenství, plnění více semen ve zbývajících nenarušených květenstvích; pozdější kvetení navíc u narušených rostlin způsobilo menší napadení jinými herbivory. Huhta et al. (2003) našli rozdílnou míru kompenzace u monokarpické dvouletky *Gentianella amarella* podle procenta narušené rostliny (nejvyšší tolerance při nejnižší herbivorii).

4.3 Srovnání narušených a kontrolních rostlin

Kontrolní rostliny měly na konci vegetační sezóny více celkové biomasy nežli rostliny regenerované (obr. 3.2, 3.8), přičemž rostliny z ozimé kohorty vyprodukovaly dvakrát více celkové biomasy nežli rostliny z letní kohorty.

Z regenerovaných rostlin ozimé kohorty vyprodukovaly nejvíce biomasy rostliny narušené ve fázi kvetení, a to pouze o 8 % méně nežli nenarušené rostliny. Naopak až o 42 % nižší celková biomasa na konci sezóny byla nalezena u rostlin narušených ve fázi plození, což souvisí s kratším časem, který měly rostliny k dispozici k růstu po narušení a s menšími zásobami škrobu v době narušení.

Rostliny z letní kohorty dokázaly nahradit ztracenou biomasu při narušení méně úspěšně nežli rostliny z ozimé kohorty. Nejlépe nahradily ztracenou biomasu rostliny narušené ve vegetativní fázi, na konci sezóny měly o 15 % méně biomasy nežli nenarušené rostliny. Naproti tomu rostliny narušené ve fázi plození měly o 70 % méně celkové biomasy na konci sezóny nežli nenarušené rostliny.

Jak zavádějící může být měřítko biomasy pro posouzení vlivu narušení v různých fázích životního cyklu na rostliny z obou kohort vidíme na obsahu celkového škrobu v kořenech rostlin na konci sezóny (obr. 3.4, 3.11). Rostliny z ozimé kohorty po narušení ve vegetativní fázi měly na konci vegetační sezóny méně celkového škrobu

nežli rostliny z letní kohorty, ovšem po narušení ve fázi kvetení a plození měly celkově více škrobu nežli rostliny z letní kohorty. Když srovnáme koncentraci škrobu v kořenech rostlin obou kohort na konci sezóny (obr.3.5, 3.10), zjistíme, že rostliny z letní kohorty mají vždy vyšší koncentraci s výjimkou rostlin narušených ve fázi kvetení, kdy je koncentrace pro obě kohorty stejná. Na úskalí měření alokace biomasy upozorňují také Bonser et Aarssen (1996), kteří doporučují měření alokace axilárních meristémů.

Narušené rostliny z ozimé kohorty měly ve všech případech více škrobu nežli nenarušované rostliny. Dá se říci, že narušení u nich zbrzdilo investici zásobních látek do generativní reprodukce a vedlo by pravděpodobně k úspěšnějšímu přežívání zimy u narušených jedinců ve srovnání s jedinci nenarušenými. Toto pozorování také vysvětluje opakované kvetení, které bylo pozorováno u narušených monokarpických rostlin (Klimešová 2003). K největší změně v ukládání škrobu došlo u rostlin narušených ve fázi kvetení, kdy rostliny nevyčerpaly tolik zásobního škrobu na tvorbu semen jako kontrolní rostliny, ale i přes opakované kvetení, směřovaly k větším zásobám a pravděpodobnému přezimování. Rostliny narušené jako plodící, byly narušeny již v období, kdy obsah škrobu v kořenech klesal v důsledku jeho alokace do tvorby semen; také došlo k jeho snížení během regenerace rostlin. Předchozí faktory spolu se zkracující se sezónou tedy pravděpodobně vedly k nižšímu obsahu škrobu v kořenech v porovnání s rostlinami narušenými ve fázi kvetení.

Rostliny z letní kohorty po narušení již neobnovily ztracenou biomasu, vytvořily pouze listovou růžici. Pouze rostliny narušené ve vegetativní fázi měly na konci sezóny více škrobu nežli nenarušené rostliny (obr. 3.4, 3.11). Snížení obsahu škrobu v kořenech na konci sezóny je patrné zejména u rostlin narušených ve fázi plození a bylo zřejmě dané mobilizací zásobního škrobu při růstu regenerujících rostlin a vytváření nového fotosyntetického aparátu, přičemž rostliny již neměly dostatek času k tvorbě nových zásob.

Podíváme-li se na množství zásob v době narušení a vyprodukovanou biomasu na konci vegetační sezóny vidíme, že nejméně narušení ovlivnilo produkci biomasy u rostlin z ozimé kohorty narušených ve fázi kvetení, kdy byl zároveň zaznamenán nejvyšší obsah škrobu v kořenech v době narušení. Rostliny z letní kohorty měly sice nejvyšší zásoby škrobu ve fázi plození, ovšem po narušení již nedokázaly nahradit ztracenou biomasu a naopak jim regenerace a následný růst vyčerpala část zásob. Rostliny obou kohort narušené ve vegetativní fázi měly v době narušení nejnižší obsah

škrobu v kořenech, ovšem množství vyprodukované biomasy na konci sezóny je vyšší nežli u rostlin narušených ve fázi plození, které disponovaly větším obsahem škrobu v kořenech; tyto rostliny ji tedy pravděpodobně dokázaly nahradit fotosyntézou.

Na závěr lze říci, že ozimá kohorta, je-li nenarušena, směřuje k investici zásob do plození, čímž dojde k jejich vyčerpání a rostlina již nepřežije zimu. Naopak letní kohorta neinvestuje tolik do kvetení, ale úspěšně přezimuje a opakovaně plodí. Tento trend může být zvrácen u ozimé kohorty narušením v době kvetení, kdy zásoby nejsou vyčerpány na tvorbu semen, ale zůstanou v kořenech. Naproti tomu rostliny z letní kohorty jsou narušením pouze připraveny o drahocennou sezónu a část zásob, které jsou ztraceny při regeneraci. Narušení jim tedy zmenšuje šanci na úspěšné přezimování a dokončení životního cyklu (produkci semen).

5 Závěr

a. Množství škrobu v kořenech rostlin se mění během sezóny v různých fenologických fázích; mezi kohortami však nebyl zjištěn rozdíl. Množství zásobního škrobu je primárně dáno ontogenezí rostliny a kalendářním datem. Ontogeneze ovlivňuje jeho ukládání a čerpání (při dozrávání semen), přičemž délka dne (kalendářní datum) zároveň řídí ontogenezi.

i) Rostliny z ozimé kohorty měly nejméně škrobu v kořenech ve vegetativní fázi, poté jeho obsah prudce vzrůstal a dosahoval maxima v době kvetení, u plodících a senescentních rostlin již jeho obsah klesal.

ii) Rostliny z letní kohorty měly nejméně škrobu ve vegetativní fázi, nejvíce ve fázi plození. Na konci vegetační sezóny měly více zásobního škrobu v kořenech rostliny z letní kohorty, které ovšem vyprodukovaly méně celkové biomasy.

b. Narušení ovlivnilo množství zásobního škrobu v kořenech rostlin. Narušené rostliny z ozimé kohorty měly na konci sezóny vždy více zásobního škrobu nežli rostliny nenarušené; nejvíce škrobu měly rostliny narušené ve fázi kvetení. Narušené rostliny z letní kohorty měly méně škrobu nežli rostliny nenarušené, s výjimkou rostlin narušených ve vegetativní fázi. Narušení také ovlivňuje růst regenerovaných prýtů dle následujících skutečností:

1) Vývoj nových prýtů začíná v době narušení, tedy v jiné délce dne nežli rostly původní prýty.

2) Zásoby škrobu, které měla rostlina k dispozici v době narušení, ovlivňují vývoj nových prýtů.

3) Pro vývoj nových prýtů je důležitá délka zbývající sezóny, po kterou jsou rostliny schopny znovu získat zásoby, které vyčerpaly při regeneraci.

Narušení tedy obecně opožďuje ontogenezi a vede k oddálení kvetení (často do následujícího roku). Pakliže přijde narušení později v sezóně, rostlina vyčerpá zásoby při regeneraci, ale není již schopna získat nové.

6 Literatura

ATKINSON C. J. ET FARRAR J. F. (1983): Allocation of photosynthetically-fixed carbon in *Festuca ovina* L. and *Nardus stricta* L. – New Phytol. 95: 519-531.

BELL T. L. ET OJEDA F. (1999): Underground starch storage in *Erica* species of the Cape Floristic Region – differences between seeders and resprouters. – New Phytol. 144: 143-152.

BELLINGHAM P. J. ET SPARROW A. D. (2000): Resprouting as a life history strategy in woody plant communities. – Oikos 89: 409-416.

BELOW F. E., CHRISTENSEN L. E., REED A. J. ET HAGEMAN R. H.(1981): Availability of reduced N and carbohydrates for ear development of maize. – Plant Physiol. 68: 1186-90.

BEWLEY J. D. (2002): Root storage proteins, with particular reference to taproots. – Can. J. Bot. 80: 321-329.

BOND W. J. ET MIDGLEY J. J. (2001): Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche. – TREE 16: 45-51.

BONSER S. P. ET AARSSEN L. W. (1996): Meristem allocation: a new classification theory for adaptive strategies in herbaceous plants. – Oikos 77: 347-352.

CANADELL J. ET LÓPEZ-SORIA L. (1998): Lignotuber reserves support regrowth following clipping of two Mediterranean shrubs. – Functional Ecology 12: 31-38.

CUNNINGHAM S. M. ET VOLENEC J. J. (1998): Seasonal carbohydrate and nitrogen metabolism in roots of contrasting alfalfa (*Medicago sativa* L.) cultivars. – J. Plant Physiol. 153: 220-225.

ČÍŽKOVÁ H. ET BAUER V. (1998): Rhizome respiration of *Phragmites australis*: effect of rhizome age, temperature, and nutrient status of the habitat. – Aquatic Botany 61: 239-253.

DE JONG T. J. ET VAN DER MEIJDEN E. (2000): On the correlation between allocation to defense and regrowth in plants. – Oikos 88: 503-508.

DINA S. J. ET KLIKOFF L. G. (1974): Carbohydrate cycle of *Plantago insularis* var. *Fastigiata*, a winter annual from the Sonoran desert. – Bot. Gaz. 135: 13-18.

ESAU K. (1965): Plant Anatomy. John Wiley & Sons, Inc., New York.

GRIME P. (2001): Plant strategies, vegetation processes and ecosystem properties. Willey, Chichester.

GRIME J. P., HODGSON J. G. ET HUNT R. (1988): Comparative plant ecology. A functional approach to common British species. Unwin Hyman, London.

HO L. C. (1988): Metabolism and compartmentation of imported sugars in sink organs in relation to sink strength. – Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 39: 355-378.

HOGG E. H. ET LIEGERS V. J. (1991): Seasonal changes in shoot regrowth potential in *Calamagrostis canadensis*. – Oecologia 85: 596-602.

HUHTA A.-P., HELLSTRÖM K., RAUTIO P. ET TUOMI J. (2003): Grasing tolerance of *Gentianella amarella* and other monocarpic herbs: why is tolerance highest at low damage levels? – Plant Ecology 166: 49-61.

CHAPIN F. S., SCHULZE E. D. ET MOONEY H. A. (1990): The ecology and economics of storage in plants. – Annu. Rev. Ecol Syst. 21: 423-447.

IWASA Y. ET KUBO T. (1997): Optimal size of storage for recovery after unpredictable disturbances. Evol. Ecol. 11: 41–65.

JÄGER E.J. ET WERNER K. (2002): Exkursionflora von Deutschland. - 9. Auflage. Spectrum Akademischer Verlag, Heidelberg.

JANEČEK Š. (2001): Sezónní změny kompetičních a růstových vlastností klonálního druhu *Molinia coerulea.* – Magisterská práce, Biologická fakulta Jihočeské univerzity, České Budějovice.

KAVANOVÁ M. ET GLOSER V. (2005): The use of internal nitrogen stores in the rhizomatous grass *Calamagrostis epigejos* during regrowth after defoliation. – Annals of Botany 95: 457-463.

KELLY M. G. ET LEVIN D. A. (1997): Fitness consequences and heritability aspects of emergence in *Phlox drummondii.* – Journal of Ecology 85: 755-766.

KLIMEŠ L. KLIMEŠOVÁ J. ET ČÍŽKOVÁ H. (1999): Carbohydrate storage in rhizomes of *Phragmites australis*: the effect of altitude and rhizome age. – Aquatic Botany 64: 105-110.

KLIMEŠ L., KLIMEŠOVÁ J. ET OSBORNOVÁ J. (1993): Regeneration capacity and carbohydrate reserves in a clonal plant *Rumex alpinus*: effect of burrial. – Vegetatio 109: 153-160.

KLIMEŠOVÁ J. (2003): Monokarpické rostliny schopné přežít silnou disturbanci (Monocarpic plants surviving severe disturbance). – Zpr. Čs. Bot. Společ., Praha, 38, Mat. 19, 37-48.

KLIMEŠOVÁ J., MARTÍNKOVÁ J. ET KOČVAROVÁ M. (2004): Biological flora of Central Europe: *Rorippa palustris* (L.) Besse. – Flora 199: 453-463.

KLIMEŠOVÁ J. ET MARTÍNKOVÁ J. (2004): Intermediate growth forms as a model for the study of plant clonality functioning: an example with root sprouters. – Evol. Ecol. 18: 669-681.

KLINKHAMER P. G. L., DE JONG T. L. ET MEELIS E. (1987): Life-history variation and the control of flowering in short-lived monocarps. – Oikos 49: 309-314.

KOČVAROVÁ M. (2002): Životní cyklus druhu *Rorippa palustris* a jeho význam pro výskyt na sekundárních stanovištích. - Magisterská práce, Biologická fakulta Jihočeské univerzity, České Budějovice.

KREKULE J. ET SLADKÝ Z. (1997): Růstové regulátory a tvorba květů. – In: Procházka S. et Šebanek P. [eds] Regulátory rostlinného růstu, Academia, Praha. 240-274.

KUDOH H., KACHI N., KAWANO S. ET ISHIGURI Y. (2002): Intrinsic cost of delayed flowering in annual plants: negative correlation between flowering time and reproductive effort. - Plant Species Biology 17: 101-107.

LANDHÄUSSER S. M. ET LIEFFERS V. J. (2003): Seasonal changes in carbohydrate reserves in mature nothern *Populus tremuloides* clones. – Trees 17: 471-476.

MABRY C. M. ET WAYNE P. W. (1997): Defoliation of the annual herb *Abutilon theophrasti*: mechanisms underlying reproductive compensation. – Oecologia 111: 225-232.

MARTÍNKOVÁ J., KOČVAROVÁ M. ET KLIMEŠOVÁ J. (2004a): Resprouting after disturbance in the short-lived herb *Rorippa palustris* (Brassicaceae): an experiment with juveniles. - Acta Oecologica 25: 143-150.

MARTÍNKOVÁ J., KLIMEŠOVÁ J. ET MIHULKA S. (2004b): Resprouting after disturbance: an experimental study with short-lived monocarpic herbs. - Folia Geobot. 39, 1-12.

MCPHERSON K. ET WILLIAMS K. (1998): The role of carbohydrate reserves in the growth, resilience, and persistence of cabbage palm seedlings (*Sabal palmetto*). – Oecologia 117: 460-468.

MOONEY H. A. ET BILLINGS W. D. (1960): The annual carbohydrate cycle og alpine plants as related to growth. – Am. J. Bot. 47: 594-598.

OBESO J. R. (2002): Tansley review no. 139. – The costs of reproduction in plants. – New Phytol. 155: 321-348.

PETERSON R. L. (1975): The initiation and development of root buds. In: J. G. Torrey et D. T. Clarkson (eds.), The Development and Function of Roots. Academic Press, London, pp. 125-161.

PIIPO S., HUHTA A.-P., RAUTIO P. ET TUOMI J. (2005): Resource availability at the rosette stage and apical dominance in the strictly biennial *Erysimum strictum* (Brassicaceae). - Can. J. Bot. 83: 405-412.

PILSON D. ET DECKER K. L. (2002): Compensation for herbivory in wild sunflower: response to simulated damage by the head-clipping weevil. – Ecology 83: 3097-3107.

PRESTON K. A. (1999): Can plasticity compensate for architectural constraints on reproduction? Patterns of seed production and carbohydrate translocation in *Perilla frutescens*. – Journal of Ecology 87: 697-712.

RAUH W. (1937): Die Bildung von Hypocotyl- und Wurzelsprossen und ihre Bedeutung für die Wuchsformen der Pflanzen. - Nova Acta Leopoldiana 4/24: 395–553.

RICHARDS J. H. ET CALDWELL M. M. (1985): Soluble carbohydrates, concurrent photosynthesis and efficiency in regrowth following defoliation: a field study with *Agropyron* species. – Journal of Applied Ecology 22: 907-920.

SIMONS A. M. ET JOHNSTON M. O. (1999): The cost of compensation. – The American Naturalist 153: 683-687.

SOSNOVÁ M. (2003): Vegetativní regenerace jednoletého druhu *Rorippa palustris*. – Bakalářská práce, Biologická fakulta Jihočeské Univerzity, České Budějovice.

STEEN E. ET LARSSON K. (1986): Carbohydrates in roots and rhizomes of perennial grasses. – New Phytol. 104: 339-346.

STEINLEIN T., HEILMEIER H. ET SCHULZE E.-D. (1993): Nitrogen and carbohydrate storage in biennials originating from habitats of different resource availability. – Oecologia 93: 374-382.

STEYN H. M.; VAN ROOYEN N.; VAN ROOYEN M. W.; THERON G. K. (1996): The phenology of Namaqualand ephemeral species: the effect of sowing date. –Journal of Arid Environments 32: 407-420.

STRAUSS S. Y. ET AGRAWAL A. A. (1999): The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. – TREE 14: 179-185.

SUZUKI J.-I. ET STEUFER J. F. (1999): On the ecological and evolutionary significance of storage in clonal plants. – Plant Species Biology 14: 11-17.

TIFFIN P. (2000): Mechanisms of tolerance to herbivore damage: what do we know? – Evol. Ecol. 14: 523-536.

TOMŠOVIC P. (1992): In S. Hejný et B. Slavík: Květena České republiky, sv. 3. Academia, Praha, pp. 76–86.

TURNER L. B., HUMPHREYS M. O., CAIRNS A. J. ET POLLOCK CH. J. (2001): Comparison of growth and carbohydrate accumulation in seedlings of two varieties of *Lolium perenne*. – J. Plant Physiol. 158: 891-897.

VON FIRCKS Y. ET SENNERBY-FORSSE L. (1998): Seasonal fluctuations of starch in root and stem tissues of coppiced *Salix viminalis* plants grown under two nitrogen regimes. – Tree Physiology 18: 243-249.

WATSON M. A. ET CASPER B. B. (1984): Morphogenetic constraints on patterns of carbon distribution in plants. – Ann. Rev. Ecol. Syst. 15: 233-258.

WHITE L. M. (1973): Carbohydrate reserves of grasses: a review. – Journal of range management 26: 13-18.

WISE M. J. ET ABRAHAMSON W. G. (2005): Beyond the compensatory continuum: environmental resource levels and plant tolerance to herbivory. – Oikos 109: 417-428.

WYKA T. (1999): Carbohydrate storage and use in an alpine population of the perennial herb, *Oxytropis sericea*. – Oecologia 120: 198-208.