

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Biologická fakulta



Magisterská práce

Odnožování z kořenů a hypokotylu u vybraných jednoletých druhů

Lucie Dospělová

Školitel: Doc.RNDr.Jitka Klimešová, CSc.

České Budějovice
2006

Magisterská práce

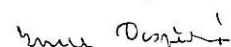
Dospělová, L. 2006: Odnožování z kořenů a hypocotylu u vybraných jednoletých druhů. [Resprouting from roots and hypocotyl in chosen annual species] – pp. 55, Faculty of Biological Sciences, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Annotation: The ability to resprout from roots and hypocotyl in annual plants *Kickxia elatine*, *Kickxia spuria* and *Microrrhinum minus* was experimentally tested. Plants regenerated only from hypocotyle, not from roots. Their resprouting ability was affected by age at the time of injury and *Microrrhinum minus* was the most successful in compensation of seed production of injured plants in comparison with uninjured control.

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

V Českých Budějovicích 21.4.2006.

Lucie Dospělová



Poděkování:

Ráda bych zde poděkovala především své školitelce Jitce Klimešové za vedení mé práce, za projevenou trpělivost a věnovaný volný čas a za péči o pokusné kytky. Díky patří i všem ostatním, kteří mi jakkoliv pomohli.

OBSAH

1 ÚVOD	1
1.1 Disturbance.....	1
1.2 Banka pupenů.....	2
1.3 Faktory ovlivňující adventivní odnožování.....	3
1.3.1 Interní faktory.....	3
1.3.2 Externí faktory.....	5
1.4 Vliv narušení na jednoleté druhy rostlin.....	6
1.5 Cíle práce	7
2 CHARAKTERISTIKA STUDOVANÝCH DRUHŮ	8
2.1 <i>Anagallis arvensis</i>	8
2.2 <i>Euphorbia exigua</i>	8
2.3 <i>Kickxia elatine</i>	9
2.4 <i>Kickxia spuria</i>	9
2.5 <i>Microrrhinum minus</i>	10
3 METODIKA	11
3.1 Pokus č. 1 – regenerace z kořenů ve fázi kvetení.....	11
3.2 Pokus č. 2 – regenerace z kořenů a hypokotylu ve vegetativní fázi.....	11
3.3 Pokus č. 3 – regenerace z kořenů a hypokotylu ve vegetativní fázi a fázi kvetení .	13
3.4 Statistické zpracování dat.....	14
4 VÝSLEDKY	16
4.1 Pokus č. 1 – regenerace z kořenů ve fázi kvetení.....	16
4.2 Pokus č. 2 – regenerace z kořenů a hypokotylu ve vegetativní fázi.....	16
4.2.1 <i>Kickxia elatine</i>	16
4.2.1.1 Růst neporaněných rostlin.....	16
4.2.1.2 Růst poraněných rostlin.....	17
4.2.2 <i>Kickxia spuria</i>	22
4.2.2.1 Růst neporaněných rostlin.....	22
4.2.2.2 Růst poraněných rostlin.....	23
4.2.3 <i>Microrrhinum minus</i>	28
4.2.3.1 Růst neporaněných rostlin.....	28
4.2.3.2 Růst poraněných rostlin.....	29

4.3 Pokus č. 3 – regenerace z kořenů a hypokotylu ve vegetativní fázi a fázi kvetení	33
4.3.1 Růst neporaněných rostlin	33
4.3.2 Růst poraněných rostlin	33
5 DISKUZE	40
5.1 Regenerace z kořenů	40
5.2 Regenerace z hypokotylu	40
5.2.1 <i>Kickxia elatine</i>	41
5.2.2 <i>Kickxia spuria</i>	43
5.2.3 <i>Microrrhinum minus</i>	44
6 ZÁVĚR	49
7 LITERATURA	50
8 PŘÍLOHA	55

1 ÚVOD

1.1 Disturbance

Disturbance je jedním z nejsilnějších faktorů, které ovlivňují populace rostlin. Můžeme ji definovat jako událost, která na daném stanovišti naruší nebo zcela zničí rostliny a otevře prostor pro kolonizaci novými jedinci. Disturbance se vyskytuje zpravidla nepravidelně a nepředpověditelně (BEGON et al. 1997, GRIME 2001). Mezi disturbancí nejvíce postihovaná stanoviště patří oblasti pod silným vlivem člověka, jako jsou například pole, místa podél silnic a železnic, osídlené a průmyslové oblasti, nebo přirozeně narušovaná stanoviště jako např. břehy řek (GRIME 2001, SCHIPPERS et al. 2001).

Rostliny mohou narušení přežít díky vegetativní regeneraci z neporušených částí (BOND and MIDGLEY 2001, KLIMEŠOVÁ and KLIMEŠ 2003), nebo obnovou ze semen (BELLINGHAM and SPARROW 2000, PAUSAS 2001, VESK and WESTOBY 2004). Druhy obnovující se ze semen investují více zdrojů do sexuální reprodukce. Jejich semenáčky rostou rychleji, protože nemusí vytvářet a udržovat zásoby asimilátů a banku pupenů. Odnožující druhy v porovnání s nimi naopak produkují méně semen a semenáčků (KRUGER et al. 1997). Silná disturbance zasahuje i do horní vrstvy půdy, a tím zničí veškerou nadzemní biomasu rostlin, případně i část podzemní biomasy. S takovými podmínkami se vyrovnají jen krátkověké druhy – jednoletky, dvouletky a krátkověké trvalky (GRIME 2001, SCHIPPERS et al. 2001). Jedná se o druhy s nízkou kompetiční schopností v podmínkách bez disturbance. Jejich zastoupení na často narušovaných stanovištích je výrazně vyšší než zastoupení vytrvalých dlouhověkových druhů (BELLINGHAM and SPARROW 2000, GRIME 2001). Disturbance vytváří otevřená místa s holou půdou, která jsou tyto druhy schopny kolonizovat (GRIME 2001) díky velké produkci snadno šířitelných nebo dlouhověkových semen (KLEMOW and RAYNAL 1983, SANS and MASALLES 1997, THOMPSON et al. 1998, GRIME 2001, SCHIPPERS et al. 2001, STERNBERG et al. 2003).

Přesto, že jsou krátkověké druhy specializovány na regeneraci ze semen, jsou některé z nich schopny regenerovat i vegetativně z banky pupenů, podobně jako vytrvalé druhy, a dokončit po disturbanci životní cyklus (KLIMEŠOVÁ 2003, SOSNOVÁ 2003, MARTÍNKOVÁ et al. 2004 a, b). Jsou-li pupeny, ze kterých k regeneraci dochází, lokalizovány na kořenech, přežijí tyto jedinci i narušení zasahující povrch půdy. Po silném narušení tak monokarpické rostliny nemusí spoléhat pouze na regeneraci ze zásoby semen v půdě, jak se všeobecně předpokládá (KLEMOW and RAYNAL 1983, GRIME 2001).

1.2 Banka pupenů

Vegetativní regenerace rostlin je možná díky bance pupenů (TUOMI et al. 1994). Rostliny mají v paždí každého listu na stonkových orgánech axilární pupen (ESAU 1965, KERSTETTER and HAKE 1997). Podle rozmístění axilárních pupenů po těle rostliny rozlišujeme různé růstové formy rostlin a odvozeně i jejich toleranci k narušení (BELLINGHAM and SPARROW 2000, HUHTA et al. 2003, KLIMEŠOVÁ and KLIMEŠ 2003). Zůstanou-li po disturbanci některé axilární pupeny neporušeny, může z nich celá rostlina vegetativně zregenerovat (VESK and WESTOBY 2004). Zvýhodněny jsou tedy ty druhy, které mají podzemní orgány stonkového původu (oddenky, stolony), axilární pupeny na nich jsou chráněny vrstvou půdy. I po silné disturbanci, která by odstranila veškerou nadzemní biomasu, jsou schopny regenerace. Pro rostliny, které žádnými podzemními orgány stonkového původu nedisponují (např. jednoletky), je disturbance často letální. Přežijí jen středně silné či slabší narušení (HUHTA et al. 2003). Přesto existují druhy, které jsou schopny přežít i tak silnou disturbanci, při níž jsou zničeny všechny axilární pupeny rostliny (RAJU 1975, KLIMEŠOVÁ and KLIMEŠ 2003) díky schopnosti vytvořit adventivní pupeny na kořenech nebo hypokotylu a z nich vegetativně regenerovat. U monokarpických rostlin české flóry je tato vlastnost známa jen asi u 2 % jednoletek a 14 % dvouletek (KLIMEŠOVÁ 2003).

Adventivní pupeny mohou vznikat na stoncích, hypokotylech, kořenech a listech (ESAU 1965, KERSTETTER and HAKE 1997). U některých druhů se zakládají pouze na hypokotylu, u jiných na hypokotylu a na hlavním kořeni nebo jen na kořenech. Podle toho se liší i míra klonálního růstu (KLIMEŠOVÁ 2001). Adventivní pupeny jsou většinou endogenního původu, jen u mladých rostlin na hypokotylu se zakládají exogenně (CROOKS 1933, BAIN 1940, LINK and EGGERS 1946, KLIMEŠOVÁ 2001). Často potřebují určitou stimulaci, aby se zformovaly (LINK and EGGERS 1946, ESAU 1965, Raju 1975). Oproti tomu axilární pupeny se nacházejí vždy jen v paždí listů, vyvíjejí se exogenně, a to během normálního růstu prýtu rostliny z apikálního meristému (ESAU 1965). Můžeme tedy říct, že odnožování z axilárních pupenů je pro rostlinu méně energeticky náročné než regenerace z adventivních pupenů.

Schopnost tvořit adventivní pupeny na kořenech nebo hypokotylu není u všech druhů stejná, spouštěcím mechanismem může být poranění rostliny, nebo je adventivní odnožování nezbytnou součástí životního cyklu rostliny (RAJU 1975). WITTROCK (1884) rozlišil tři kategorie adventivního odnožování: 1) kořenové odnožování není nezbytné pro dokončení životního cyklu rostliny, je spontánní; 2) kořenové odnožování je nutné pro přezimování, je-li kořenový systém jedinou přezimující částí rostliny; 3) ke kořenovému odnožování dochází jen po poranění – regenerativní odnožování (KLIMEŠOVÁ 2001).

Odstranění nebo poranění nadzemní biomasy může urychlit tvorbu adventivních pupenů na kořenech nebo zrušit jejich dormanci. Jsou-li dormantní pupeny aktivovány snadno, existuje vysoká šance na plnou kompenzaci (procento biomasy nebo semenné produkce poraněné rostliny ve srovnání s rostlinami neporaněnými) či „nadkompenzaci“ (angl. overcompensation) ztrát způsobených narušením rostliny (TUOMI et al. 1994).

1.3 Faktory ovlivňující adventivní odnožování

Zakládání adventivních pupenů a jejich vyrůstání v prýty je ovlivňováno množstvím faktorů. Mezi interní faktory patří stáří rostliny v čase narušení, typ životního cyklu, fenologická fáze, množství živin uložených v těle rostliny (KLIMEŠOVÁ and MARTÍNKOVÁ 2004, MARTÍNKOVÁ et al. 2004 a, b), architektura rostliny (TUOMI et al. 1994, LEHTILÄ and SYRJANEN 1995), relativní růstová rychlost a absence či přítomnost mykorhizy (TUOMI et al. 1994). Z externích faktorů jsou nejdůležitější síla disturbance a množství živin dostupných v půdě (KLIMEŠOVÁ and MARTÍNKOVÁ 2004, MARTÍNKOVÁ et al. 2004 a, b), rovněž načasování disturbance ve vztahu k fázi roku (WHITE 1973, DEL-VAL and CRAWLEY 2005) a teplota (BAIRD et al. 1992). Všechny tyto faktory rozhodují, zda narušená rostlina bude vůbec disturbancí schopna přežít a regenerovat. Pakliže rostlina přežije, ovlivňují její další růst, míru kompenzace způsobené ztráty (TUOMI et al. 1994, HUHTA et al. 2000, HUHTA et al. 2003).

Jednotlivé druhy rostlin se ve schopnosti vypořádat se s poraněním liší (KOCIÁNOVÁ 2005). Jednoděložné rostliny rostou po narušení lépe v živinově bohatších podmínkách a jsou zde schopny „nadkompenzace“. Oproti tomu dvouděložné rostliny regenerují lépe v půdách chudých na živiny, kde ztráty plně kompenzují (HAWKES and SULLIVAN 2001). Předpokládá se, že vegetativní regenerace je výhodnější pro druhy s delší prereproduktivní fází (KLIMEŠOVÁ 2003). Rozdíly v architektuře druhů jsou rovněž důležité v otázce schopnosti druhu regenerovat po narušení (LEHTILÄ and SYRJANEN 1995). Některé monokarpické rostliny vlivem silného poranění odkládají reprodukci (LEHTILÄ and SYRJANEN 1995, MARTÍNKOVÁ et al. 2005) nebo opakovaně kvetou (MARTÍNKOVÁ et al. 2005). U poraněných rostlin byla zaznamenána vyšší fotosyntetická aktivita (THOMSON et al. 2003).

1.3.1 INTERNÍ FAKTORY

Stáří rostliny výrazně ovlivňuje úspěšnost regenerace (CROOKS 1933, RAUH 1937, LINK and EGGERS 1946, RAJU 1975, KLIMEŠOVÁ and MARTÍNKOVÁ 2004, MARTÍNKOVÁ et al. 2004 a, b, PARRA-TABLA et al. 2004, BOEGE and MARQUIS 2005, MARSHALL et al. 2005).

Během ontogenického vývoje rostliny se mění množství zásobních látek v těle rostliny (BURNS et al. 1997, SOSNOVÁ 2006) a jejich alokace (OLEJNICZAK 2001, KUDOH et al. 2002), počet pupenů a meristematická aktivita (ESAU 1965), a spolu s tím i schopnost rostliny regenerovat po narušení z kořenů či hypokotylu (DEL-VAL and CRAWLEY 2005). BOEGE and MARQUIS (2005) popsali závislost tolerance (definované jako situaci, kdy narušení prostředí má jen malý nebo nulový účinek na úspěch rostliny; BEGON et al. 1997) rostlin k narušení na fázi ontogeneze rostliny v době narušení: Semenáčky mají nejprve dostatek zásob uložených v semenech a v děložních listech. Jak rostou, uložené zásoby se vyčerpávají, a tím klesá i jejich schopnost tolerance (DEL-VAL and CRAWLEY 2005). S dalším růstem se postupně zvětšuje fotosynteticky aktivní plocha, klesá poměr kořen/prýt a rostliny jsou schopny vyvinout zásobní orgány. Tolerance tak výrazně stoupá až do okamžiku, kdy rostliny dospějí do stadia dospělosti. Zde mohou v závislosti na reprodukční strategii rostliny nastat dvě situace: (1) monokarpické rostliny, pro něž je reprodukce důležitější než obrana proti disturbanci, investují své zdroje do reprodukce a schopnost tolerance u nich klesá (CHAPIN et al. 1990, SUZUKI and STUEFER 1999); (2) polykarpické rostliny nejsou závislé na první sexuální reprodukci, a proto chrání vytvořené tkáně, aby mohly následující roky plodit. Tolerance proto dále roste či zůstává stejně vysoká. Avšak u všech rostlin, jakmile zestárnou, prudce klesá. Je to způsobeno sníženou fotosyntetickou aktivitou a produkcí hormonů a nedostatkem vody. Klesají tím všechny metabolické funkce a spolu s nimi i rezistence rostlin až do jejich uhynutí. Závislost tolerance rostlin k narušení na stáří rostliny je tedy nelineární.

MARTÍNKOVÁ et al. (2004 b) zkoumala regeneraci z kořenů ve vegetativní fázi u dvoletky *Barbarea vulgaris* a ozimé jednoletky *Rorippa palustris*. Jedinci těchto druhů regenerovali od stáří čtyř týdnů, ve stáří šesti týdnů regenerovalo 100 % jedinců. Zdá se také, že stáří rostliny v čase narušení je důležitější než velikost rostliny.

Jiný pokus s dvoletkou *Oenothera* (MARTÍNKOVÁ et al. 2004 a) ukázal, že rostliny narušené ve vegetativní fázi životního cyklu regenerovaly z kořenů častěji než rostliny narušené v reprodukční fázi. Regenerace je tedy ovlivněna fenologickou fází. U dospělých rostlin byla po narušení zaznamenána nízká úmrtnost, kdežto nedospělí jedinci hynuli často (DEL-VAL and CRAWLEY 2005).

Množství zásob se mění během ontogeneze rostliny (SOSNOVÁ 2006). Zdroje, které má rostlina k dispozici, bývají zpravidla omezené, proto existuje mezi investicí do vegetativního a generativního růstu a investicí do vegetativní regenerace po narušení rostliny směna neboli trade-off (CHAPIN et al. 1990, BELLINGHAM and SPARROW 2000, BOND and

MIDGLEY 2001). Tato směna však nikdy nebývá jednoznačně bipolární, ale můžeme najít řadu mezistupňů (KUDOH 2002).

1.3.2 EXTERNÍ FAKTORY

Velmi důležitým faktorem se ukázala být míra poškození rostliny (LEHTILÄ and SYRJANEN 1995, HAUTEKEETE et al. 2002, KLIMEŠOVÁ and MARTÍNKOVÁ 2004, MARTÍNKOVÁ et al. 2004 b, PARRA-TABLA et al. 2004). Jedná se o stimulující prvek regenerace a na jeho síle závisí přežití či uhynutí postižené rostliny. Rostliny, u kterých bylo odstraněno 100 % nadzemní biomasy, vykazovaly nejvyšší úmrtnost, zatímco odstranění malého množství biomasy byla většina druhů schopna plně kompenzovat (DEL-VAL and CRAWLEY 2005). Ustřížení 10 % prýtu u dvouletého druhu *Erysimum strictum* mělo pozitivní efekt na měřené růstové a reprodukční charakteristiky (HUHTA et al. 2000). Na stanovištích postihovaných silnou disturbancí byla u rostlin zaznamenána vyšší dormance pupenů než na stanovištích s nízkou mírou disturbance (TUOMI et al. 1994, LEHTILÄ 2000). Silná disturbance vedla také ke dvěma opačným odpovědím narušených rostlin. Rostliny buď intenzivně odnožovaly, nebo naopak neregenerovaly téměř vůbec. U středně silné disturbance či v případech, kdy sousední rostliny zůstaly nedotčeny disturbancí (WHITE 1973), bylo zaznamenáno středně silné odnožování (VESK and WESTOBY 2004).

Množství živin v půdě má rovněž vliv na regeneraci z kořenů nebo hypokotylu poraněných rostlin (EGGERS 1946, RAJU 1975, BELLINGHAM and SPARROW 2000, GRIME 2001). V živinově chudých podmínkách rostliny disponují relativně větším množstvím uložených zásob než jedinci, kteří nejsou obsahem živin na stanovišti limitováni (WHITE 1973). U druhu *Rumex acetosella* nízký obsah živin urychluje formování pupenů na kořenech, ale růst prýtlů z těchto pupenů je naopak podporován vyšším obsahem živin (KLIMEŠ and KLIMEŠOVÁ 1999). Rostliny rostoucí v živinově chudých podmínkách se svým vzrůstem podobají rostlinám pod vlivem slabé disturbance – jsou celkově nižší a tvoří více prýtlů než rostliny s dostatkem živin či ve stabilním prostředí bez disturbancí (IWASA and KUBO 1997, BELLINGHAM and SPARROW 2000).

Čas, kdy k narušení dojde, můžeme také zařadit mezi externí faktory ovlivňující regeneraci (DEL-VAL and CRAWLEY 2005). Zregenerované rostliny většinou kvetou se zpožděním oproti neporušeným jedincům stejného druhu, v době, kdy je již méně vhodných opylovačů, což znamená horší podmínky pro opylení květů (HUHTA et al. 2000).

1.4 Vliv narušení na jednoleté druhy rostlin

Jednoleté druhy obvykle osidlují pravidelně a silně narušované plochy (SCHIPPERS et al. 2001, HELLSTRÖM et al. 2004), jsou klasifikovány jako R-stratégové (GRIME 2001). Mají malou banku pupenů, nemají pupeny na bázi stonku jako dvouleté či víceleté druhy (HUHTA 2003). Nepotřebují rovněž investovat do ukládání zásob, zásobní orgány u nich prakticky chybí (CHAPIN et al. 1990). Na často narušovaných stanovištích tedy hrozí, že budou zničeny ještě před dozráním semen. I mezi jednoletými rostlinami ale existují druhy, které jsou po poranění schopny vegetativně regenerovat ze zásoby pupenů a dokončit životní cyklus (CROOKS 1933, KLIMEŠOVÁ and KLIMEŠ 2003).

Vegetativní regenerace u jednoletek je zkoumaná zřídka. Podobně jako u vytrvalých druhů čas, kdy dojde k narušení, může výrazně ovlivnit způsob reakce rostliny na toto narušení (MARSHALL et al. 2005). Potvrzují to i výsledky pokusu na *Melampyrum sylvaticum*: plně kompenzovaly jen rostliny ustřižené v květnu. Jedinci, u kterých byl hlavní stoněk ustřižen v červnu, vykazovali menší počet kvalitních semen (LEHTILÄ and SYRJANEN 1995). Rovněž rostliny druhu *Cucumis sativus* narušené ve vegetativní fázi dokáží způsobenou ztrátu plně kompenzovat. Ve fázi kvetení byla schopnost kompenzace již nižší (THOMSON et al. 2003). Odpověď rostliny na poranění tedy závisí na fenologické fázi a na stáří v čase narušení (PARRA-TABLA et al. 2004, MARSHALL et al. 2005).

Stejně jako u dvouletých a vytrvalých druhů i u jednoletek byl prokázán vliv intenzity narušení na adventivní odnožování (LEHTILÄ and SYRJANEN 1995, HAUTEKEETE et al. 2002, PARRA-TABLA et al. 2004). Ustřížení 10 % prýtu nemělo na rostliny druhu *Rhinanthus minor* žádný efekt. Teprve odstranění 75 % prýtu vedlo k silné redukci většiny měřených charakteristik (HUHTA et al. 2000). Po ustřížení hlavního stonku *Melampyrum sylvaticum* produkovaly větve více plodů a semen, u *Melampyrum pratense* naopak méně než kontrolní rostliny bez zásahu. Odstranění listů mělo za následek snížení růstu a semenné produkce rostlin obou druhů (LEHTILÄ and SYRJANEN 1995). Oproti tomu jednoletka *Abutilon theophrasti* plně kompenzovala ztrátu 75 % listů (MARBY and WAYNE 1997).

Jediná jednoletka schopná odnožovat adventivně z kořenů, která byla více zkoumána, je *Rorripa palustris* (MARTÍNKOVÁ 2004 b) a jednoletka odnožující adventivně z hypokotylu je *Linum usitatissimum* (ADAMS 1924, CROOKS 1933, RAUH 1937, EGGERS 1946, LINK and EGGERS 1946, ISHIKAWA et al. 1997). Jedinci tohoto jednoletého druhu adventivně odnožovali z hypokotylu v závislosti na stáří semenáčku – čím byl v čase poranění starší, tím méně odnožoval (CROOKS 1933, RAUH 1937, LINK and EGGERS 1946). Bez narušení tvořil jen adventivní pupeny jen výjimečně (LINK and EGGERS 1946). Po

uříznutí prýtu pod dělohami však semenáčky zformovaly značné množství pupenů. Jejich výskyt byl omezen převážně na bazální část hypokotyly, směrem k apikálnímu konci hypokotyly počet pupenů klesal (CROOKS 1933, LINK and EGGERS 1946, ISHIKAWA et al. 1997), zřejmě díky silnějšímu inhibičnímu vlivu auxinu (ISHIKAWA et al. 1997). Pupeny se zakládaly exogenně dělením pokožkových buněk. Obvykle ale jen jeden pupen vyrostl v olistěný prýt, ujal se dominance, a tím výrazně zpomalil či úplně pozastavil vývoj ostatních pupenů v prýtu (ADAMS 1924, CROOKS 1933, LINK and EGGERS 1946). Byl také zaznamenán vliv živin na míru regenerace. Množství živin mělo na formování a vývoj adventivních pupenů pozitivní efekt, rostliny rostoucí v živinami bohatém prostředí měly vyšší výšku prýtů a počet listů, květů a plodů (EGGERS 1946). Uříznutá část semenáčku byla schopna vypustit z dolní části hypokotyly kořeny (CROOKS 1933).

Schopnost tvořit adventivní pupeny na hypokotyly zejména po poranění je udávána také u jednoletých druhů: *Anagallis arvensis* (BEJERINCK 1887, RAUH 1937), *Antirrhinum majus*, *Misopates orontium* (RAUH 1937), *Medicago lupulina* (REICHARDT 1857), *Solanum lycopersicum* (ADAMS 1924) a vytrvalých druhů *Vaccinium macrocarpon* (BAIN 1940), *Euphorbia esula* (RAJU 1975), *Diodia virginiana* (BAIRD et al. 1992).

1.5 Cíle práce

Cílem mé práce bylo zjistit, zda jednoleté druhy *Anagallis arvensis*, *Euphorbia exigua*, *Kickxia elatine*, *Kickxia spuria* a *Microrrhinum minus* jsou schopny regenerovat (1) z kořenů či (2) hypokotyly a zda (3) se tato vlastnost liší v závislosti na stáří rostliny v čase narušení.

Za tímto účelem byly provedeny tři klimaboxové experimenty. Jako měřítko tolerance k narušení byla zvolena metoda srovnání růstu a semenné produkce rostlin poraněných a neporaněných – kompenzace.

2 CHARAKTERISTIKA STUDOVANÝCH DRUHŮ

Nomenklatura: KUBÁT K. et al. 2002

2.1 *Anagallis arvensis*

Anagallis arvensis je jednoletá, případně ozimě jednoletá bylina čeledi *Primulaceae*. Svým rozšířením je vázána na ruderalní vegetační typy, pro které jsou typické časté disturbance a vysoká dostupnost živin (GRIME et al. 1988). Jedná se o druh rozšířený hojně v termofytiku a mezofytiku (KOVANDA 1992). Vyskytuje se na polích, zahradách, vinicích a pustých místech (KUBÁT et al. 2002).

Lodyha rostliny je poléhavá až přímá, větvená, až 30 cm dlouhá, čtyřhranná, listy vejčité. Květy jsou ohnivě červené nebo azurově modré, korunní cípy vejčité. Plodem je tobolka (KOVANDA 1992). Hmotnost semen je udávána 0,256 mg (ŠERÁ and ŠERÝ 2004), 0,4 mg (GRIME et al. 1988, KASTNER et al. 2001), v jedné tobolce je 12-45 semn (GRIME et al. 1988).

Anagallis arvensis regeneruje ze semen, klíčících hlavně na jaře. Vytváří trvalou banku semen (GRIME et al. 1988). Občas mívá adventivní pupeny na hypokotylu (BEIJERINCK 1887, RAUH 1937, MALÍKOVÁ – ústní sdělení) – většinou jeden vyrůstá jako pár zelených listů a dál nepokračuje v růstu. Pro neporušenou rostlinu nemají žádný význam. Uřízneme-li však hlavní výhon pod dělohou, založí se na hypokotylu množství adventivních pupenů, z nichž jeden nahradí hlavní výhon. Rostlina zůstává jednoletou (RAUH 1937).

2.2 *Euphorbia exigua*

Euphorbia exigua je jednoletá rostlina čeledi *Euphorbiaceae*. Jedná se o druh se souvislým výskytem v termofytiku a v nižších polohách mezofytika. V posledních letech se šíří na druhotná stanoviště, která jsou ovlivněna lidskou činností (CHRTEK and KŘÍSA 1992). Nachází se na polích, zahradách, úhorech, mezích, rumištích a podél komunikací (KUBÁT et al. 2002).

Bylina má přímou nebo vystoupavou, až 20 cm vysokou, nevětvenou lodyhu, lodyžní listy jsou k lodyze často přitisklé, čepel je čárkovitá, zpravidla světle zelená, klínatou bází přisedlá. Cyathia jsou uspořádána v koncových i úžlabních lichookolících. Plodem je

kulovitá tobolka (CHRTEK and KŘÍSA 1992). Jedno semeno váží 0,40 – 0,51 mg (KÄSTNER et al. 2001). Hlavní kořen je jednoduchý (CHRTEK and KŘÍSA 1992).

RAUH (1937) uvádí, že druh odnožuje spontánně z hypokotylu, KÄSTNER et al. (2001) uvádí odnožování po narušení. Odnože a pupeny na hypokotylu byly sledovány i v přírodních populacích (MALÍKOVÁ – ústní sdělení).

2.3 *Kickxia elatine*

Kickxia elatine je jednoletá bylina čeledi *Scrophulariaceae*. Těžiště rozšíření leží v termofytiku. Roste v mírném zástínu okolních bylin. Agrotechnické zásahy v posledních desetiletích silně zredukovaly výskyt tohoto druhu v ČR (SLAVÍK 2000). *Kickxia elatine* se vyskytuje na polích, úhorech, mezích, písčitých místech, nádražích a dalších rudерálních stanovištích (KUBÁT et al. 2002, ZANIN et al. 1997).

Hlavní lodyha rostliny je přímá, od báze se odděluje více postranních, poléhavých lodyh až 60 cm dlouhých. Lodyhy jsou pokryté krycími a žláznatými chlupy. Čepel lodyžních listů je hrálovitá, roztroušeně chlupatá. Květy jsou jednotlivé v úžlabí listenů, koruna dvoupyská, žlutobílá, s horním pyskem na vnitřní starně fialovým, ostruha vcelku rovná. Tobolky jsou široce vejcovité (SLAVÍK 2000), obsahují průměrně 18 semen. Hmotnost jednoho semene je 0,36 – 0,40 mg (KÄSTNER et al. 2001). Kořen je tenký křulovitý (SLAVÍK 2000).

U rostliny bylo zaznamenáno spontánní odnožování z pupenů na hypokotylu (RAUH 1937, MALÍKOVÁ – ústní sdělení).

2.4 *Kickxia spuria*

Jednoletá bylina čeledi *Scrophulariaceae*. Naprostá většina lokalit tohoto druhu patří do termofytika. Roste na živinami bohatých půdách (SLAVÍK 2000). Vyskytuje se na polích, úhorech, mezích a rudерálních místech (GRUB et al. 1996, KUBÁT et al. 2002).

Hlavní lodyha *Kickxia spuria* je přímá nebo vystoupavá, od báze se oddělují postranní poléhavé lodyhy, až 50 cm dlouhé. Lodyhy jsou chlupaté a žláznaté. Čepel lodyžních listů je široce vejčitá, roztroušeně chlupatá. Květní koruna je dvoupyská, báze květu bělavá, dolní pysk žlutý, horní zelenožlutý s fialovými okraji, ostruha obloukovitě zahnutá. Tobolky široce vejcovité (SLAVÍK 2000). Hmotnost semene je 0,39 – 0,40 mg,

v jednom plodu jich bývá kolem 25-ti (KÄSTNER et al. 2001). Kořen je tenký kůlový s vláskovitými postranními kořeny (SLAVÍK 2000).

U *K. spuria* bylo sledováno odnožování z pupenů na hypokotylu (RAUH 1937), v přírodních populacích pupeny a odnože na hypokotylu zaznamenala MALÍKOVÁ (ústní sdělení).

2.5 *Microrrhinum minus*

Microrrhinum minus je jednoletá bylina z čeledi *Scrophulariaceae*. Roste ve vegetaci silně ovlivněné disturbancí. Je omezena na otevřená stanoviště s vysokým podílem obnažené půdy (GRIME 1988). Druh je rozšířen v termofytiku a mezofytiku na celém území ČR roztroušeně až hojně (GRULICH 2000). Vyhledává místa s nezapojenou vegetací: úhory, navážky, náspy komunikací, pole, rumiště (KUBÁT et al. 2002).

Lodyha rostliny je přímá nebo vystoupavá, až 25 cm vysoká, bohatě větvená, hustě žláznatě chlupatá. Listy jsou téměř přisedlé, kopinaté. Květenství je tvořeno souborem terminálního a postranních hroznů, koruna je tlamatá, světle fialová, v ústí žlutavá. Plodem je podlouhle vejcovitá tobolka (GRULICH 2000) s 90-ti semeny. Hmotnost jednoho semene je udávána 0,07 mg (KÄSTNER et al. 2001) nebo 0,083 mg (ŠERÁ and ŠERÝ 2004).

RAUH (1937) u druhu zaznamenal spontánní odnožování z pupenů na hypokotylu. GRIME (1988) naopak uvádí, že *M. minus* regeneruje výhradně semeny.

3 METODIKA

3.1 Pokus č. 1 – regenerace z kořenů ve fázi kvetení

Pro pokus bylo vybráno následujících pět druhů jednoletých rostlin: *Anagallis arvensis*, *Euphorbia exigua*, *Kickxia elatine*, *Kickxia spuria*, *Microrrhinum minus*. Semena použitá k pokusu byla sesbírána z přírodních populací na východním okraji obce Řitovice, okres Mladá Boleslav. Byla vysušena při pokojové teplotě po dobu čtyř týdnů, poté u nich byla provedena chladová stratifikace (při 4°C) po dobu tří týdnů. Následně byla vyseta do květináčů o průměru 9 cm a hloubce 7 cm naplněných směsí písku a zahradnického substrátu typu B v poměru 3:2. Květináče byly umístěny v klimaboxu (viz Obr. 1 v Příloze) s režimem délky dne 14 h/10 h (světlo/tma), teplotou 22°C/12°C (den/noc) a ozářeností 100 $\mu\text{Em}^{-2}\text{s}^{-1}$. Vyrostlé semenáčky byly protrhány tak, aby v každém květináči byl pouze jeden semenáček. Každý ze sledovaných druhů byl zastoupen dvaceti jedinci: 10 pokusných a 10 kontrolních rostlin. Rostliny byly v průběhu pokusu pravidelně každých šest týdnů přihnojovány čtvrtinou hnojivové tyčinky na jeden květináč (Univerzální tyčinkové hnojivo, ASB Grünland, obsah živin: dusík 0,025 g/květináč, fosfor 0,015 g/květináč, draslík 0,0175 g/květináč).

Když rostliny kvetly, bylo provedeno poranění, které spočívalo v odstranění celé nadzemní části rostliny včetně hypokotylu, takže zůstal jen kořen (tj. byly odstraněny všechny axilární pupeny a rostlina tak mohla regenerovat pouze z kořene). Od každého druhu byla poraněna polovina jedinců (10 rostlin), druhá polovina zůstala jako kontrola bez zásahu. Rostliny pro poranění byly vybrány náhodně. U poraněných rostlin jsem zaznamenávala délku hlavního stonku, počet větví (minimální délka „počítané“ větve byla stanovena na 10 cm, kromě *Microrrhinum minus*, kde to byly 3 cm), délku nejdelší větve a nadzemní biomasu.

Po dvou měsících od provedení zásahu byl pokus ukončen. U kontrolních rostlin byly změřeny shodné charakteristiky růstu jako u poraněných rostlin v čase poranění. Nadzemní biomasa, vysušená do konstantní hmotnosti při 80°C, byla vážena na elektronických digitálních vahách (KERN EG 220/420/620).

3.2 Pokus č. 2 – regenerace z kořenů a hypokotylu ve vegetativní fázi

Do tohoto pokusu byly zahrnuty tři druhy: *Kickxia elatine*, *Kickxia spuria*, *Microrrhinum minus*. Květináče o průměru 9 cm a hloubce 7 cm naplněné směsí písku a zahradnického substrátu typu B v poměru 3:2. byly umístěny v klimaboxu s režimem délky

dne 14 h/10 h (světlo/tma), teplotou 22°C/12°C (den/noc) a ozářeností 100 $\mu\text{Em}^{-2}\text{s}^{-1}$. Semena byla sbírána z přírodních populací na východním okraji obce Řítonice, okres Mladá Boleslav. Před vysetím byla vysušena při pokojové teplotě a následně stratifikována v chladu po dobu tří týdnů. Pro každý druh bylo založeno pět různě starých kohort tak, že semena byla vysévána v pravidelných intervalech deseti dnů. V každé kohortě bylo 15 rostlin, které byly náhodně rozděleny po pěti do tří skupin: a) rostliny se zásahem, b) kontrola 1, c) kontrola 2.

Rostliny se zásahem – zásah byl proveden u všech kohort najednou v době, kdy semenáčky nejmladší kohorty byly staré právě deset dní. Jedinci tak byli poraněni ve stáří 10, 20, 30, 40 a 50 dní. Rostliny všech kohort byly v době zásahu ve vegetativní fázi (ještě nekvetly). Pokusné rostliny byly uříznuty těsně pod dělohami, jen hypokotyl a kořeny byly ponechány k případné regeneraci. Uříznutá biomasa byla usušena (80°C) a zvážena. Měřena byla délka hlavního stonku, počet listů na hlavním stonku a délka hypokotylu. Poté byly poraněné rostliny dále zalévány a přihnojovány až do okamžiku, kdy zregenerovaní jedinci začali plodit. Pak byl pokus ukončen.

Kontrola 1 – rostliny posloužily jako kontrolní v čase poranění. Zaznamenávala jsem u nich stejné charakteristiky jako u poraněných rostlin, navíc však biomasu kořenů a biomasu hypokotylu.

Kontrola 2 – kontrola pro regeneraci. Rostliny byly sklizeny až při ukončení pokusu současně s poraněnými rostlinami. Byla u nich měřena délka hlavního stonku, biomasa kořenů, nadzemní biomasa, počet květů, počet plodů a hmotnost sta semen. U druhů *K. elatine* a *K. spuria* navíc ještě počet vedlejších větví, délka nejdelší větve a z každé rostliny, kde to bylo možné, byly odebrány tři plody a v nich spočítána semena.

Rostliny byly v průběhu pokusu pravidelně každých šest týdnů přihnojovány čtvrtinou hnojivové tyčinky na jeden květináč (Univerzální tyčinkové hnojivo, ASB Grünland, obsah živin: dusík 0,025 g/květináč, fosfor 0,015 g/květináč, draslík 0,0175 g/květináč).

Experiment byl ukončen 24 týdnů po provedení zásahu, v okamžiku, kdy i zregenerované rostliny již plně plodily a začínaly pomalu odumírat. U zregenerovaných rostlin byly na konci pokusu zaznamenávány shodné růstové charakteristiky jako u kontroly 2.

Klíčivost semen byla zjišťována u každé rostliny, ze které bylo sklizeno dost semen. Semena byla stratifikována chladem po dobu tří týdnů a dána klíčit na vlhký filtrační papír do Petriho misek (po 20-ti ve třech opakováních). Klíčící experiment probíhal v klimaboxu.

Počet semen na rostlinu byl vypočítán z počtu plodů na rostlinu a počtu semen na plod.

3.3 Pokus č. 3 – regenerace z kořenů a hypokotylu ve vegetativní fázi a fázi kvetení

Pro pokus byla použita semena ze čtyř populací *Microrrhinum minus*. V dostatečném množství klíčila semena pouze ze dvou populací (1. České Budějovice, Nemanice, 2. jižní okraj Tábora). Pokus probíhal v klimatizované místnosti Botanického ústavu AVČR v Třeboni s režimem délky dne 14 h/10 h (světlo/tma), teplotou 22°C/20°C (den/noc) a ozářeností 80 $\mu\text{Em}^{-2}\text{s}^{-1}$. Semena byla stratifikována chladem po dobu tří týdnů a vyseta do květináčů o průměru 9 cm a hloubce 7 cm naplněných směsí písku a zahradnického substrátu typu B v poměru 3:2. Rostliny byly každých šest týdnů přihnojovány čtvrtinou hnojivové tyčinky na jeden květináč (Univerzální tyčinkové hnojivo, ASB Grünland, obsah živin: dusík 0,025 g/květináč, fosfor 0,015 g/květináč, draslík 0,0175 g/květináč).

Od každé populace bylo vypěstováno celkem 70 semenáčků, ty pak byly náhodně rozděleny do tří skupin: 30 semenáčků jako rostliny s poraněním, 30 jako kontrola 1 a 10 jedinců jako kontrola 2.

Rostliny s poraněním – rostliny, na kterých byl proveden zásah. Ten spočíval v uříznutí prýtu těsně pod děložními listy, takže zůstaly neporušeny pouze kořeny a hypokotyl.

Kontrola 1 – rostliny posloužily jako kontrolní v čase poranění.

Kontrola 2 – kontrola pro regeneraci. Rostliny byly sklizeny až při ukončení pokusu současně s poraněnými rostlinami.

Rostliny s poraněním a kontrola 1 byly dále náhodně rozděleny do tří skupin, na kterých byl prováděn zásah s časovým odstupem patnácti dnů. Stáří jedinců v jednotlivých skupinách bylo v okamžiku poranění 20, 35 a 50 dnů. Nejstarší poraňované rostliny již kvetly, jedinci prvních dvou skupin se nacházeli ve vegetativní fázi. V době poranění byly zároveň sklizeny rostliny kontroly 1, rozdělené stejně jako rostliny se zásahem do tří skupin. Byla u nich měřena délka hlavního stonku, počet listů na hlavním stonku, délka hypokotylu, biomasa kořenů, biomasa hypokotylu a nadzemní biomasa. Odebraná biomasa byla vysušena do konstantní hmotnosti (při 80°C) a sušina zvážena na vahách Mettler AE 163. Stejně charakteristiky byly zjišťovány i u rostlin se zásahem, kromě biomasy kořenů a hypokotylu.

Po provedení zásahu na poslední skupině byly rostliny za stejných podmínek pěstovány dalších 9 týdnů. Potom byla u zregenerovaných (rostliny s poraněním) a kontrolních rostlin (kontrola 2) zaznamenána délka hlavního stonku, počet vedlejších větví, délka nejdelší větve, počet květů a počet plodů. U zregenerovaných rostlin, kde z hypokotylu vyrůstalo obvykle několik odnoží, byla za ekvivalent hlavního stonku považována nejdelší odnož spolu s hypokotytem a za ekvivalent nejdelší větve pak druhá nejdelší odnož. Počet vedlejších větví je roven počtu hypokotylových odnoží. Počítány byly jen větve a odnože, které měřily minimálně 10 cm.

Protože rostliny ještě stále rostly a nejevily známky odumírání, pokus nebyl zatím ukončen. Schází tak informace o biomase rostlin, hmotnosti a klíčivosti semen.

3.4 Statistické zpracování dat

Výsledky pokusů byly zpracovány v programu Statistica 7.

Pro testování rozdílů délky hlavního stonku, počtu listů na hlavním stonku, délky hypokotylu a celkové biomasy mezi jednotlivými kohortami u kontroly 1 byla použita jednofaktorová analýza variance. Rozdíly mezi jednotlivými kohortami byly porovnávány pomocí Tukey HSD testu pro mnohonásobná porovnání.

U kontroly 2 byly za použití jednofaktorové analýzy variance a Tukey HSD testu navíc vyhodnoceny rozdíly počtu květů, počtu plodů, počtu květů a plodů dohromady, hmotnosti sta semen a klíčivosti. U druhů *K. elatine* a *K. spuria* ještě počet vedlejších větví, délka nejdelší větve, počet semen na plod a počet semen na rostlinu.

Vztah mezi velikostí rostlin v čase poranění (kontrola 1) a následnou kompenzací tohoto poranění (zregenerované rostliny) byl testován korelační matricí, bez ohledu na kohortu (u druhého pokusu) či skupinu (u třetího pokusu) u všech rostlin, které přežily. Lišili se počet zregenerovaných jedinců a kontrolních rostlin, byli náhodně vybraní jedinci kontroly 1 z vyhodnocení vypuštění, tak, aby počet kontrolních a zregenerovaných jedinců byl stejný.

Pro zjišťování rozdílů mezi kohortami navzájem u skupiny poraněných rostlin a pro porovnání všech měřených charakteristik mezi skupinou rostlin se zásahem a kontrolou 2 byla použita dvoufaktorová ANOVA a Tukey HSD test. Protože, zejména u poraněných rostlin, do konce pokusu nepřežilo všech pět jedinců, byly pro toto srovnávání vybrány jen ty kohorty, které byly zastoupeny minimálně třemi jedinci.

U pokusu č. 3 byl dvoufaktorovou ANOVOU a Tukey HSD testem testován rozdíl mezi skupinami rostlin s poraněním a skupinou kontrolních rostlin (kontrola 2) a mezi dvěma populacemi pokusných rostlin.

Pomocí kontingenčních tabulek byl u kontroly 2 vyhodnocen vztah mezi počtem jedinců, kteří přežili do konce pokusu, a kohortou či skupinou. Stejně byl vyhodnocen vztah mezi počtem zregenerovaných rostlin a kohortou či skupinou. Pro zjišťování rozdílů v počtu jedinců, kteří přežili do ukončení pokusu, u poraněných (zregenerovaných) a kontrolních rostlin byly použity rovněž kontingenční tabulky.

Tabulky a grafy byly zhotoveny v programu MS Excel.

4 VÝSLEDKY

4.1 Pokus č. 1 – regenerace z kořenů ve fázi kvetení

Z pěti vysévaných druhů vyrostlo dostatečné množství semenáčků jen u tří – *Microrrhinum minus*, *Kickxia elatine* a *Kickxia spuria*, a to 18, 20 a 20 semenáčků. Od druhu *Anagallis arvensis* vyrostlo pouhých šest jedinců, od *Euphorbia exigua* dokonce jen dva jedinci. Po provedení zásahu u poloviny rostlin každého druhu (odstranění všech stonkových částí a hypokotylu) neregenerovala žádná rostlina. Po ukončení pokusu nebyl na kořenech rostlin se zásahem nalezen žádný adventivní pupen. Kořeny byly odumřelé.

4.2 Pokus č. 2 – regenerace z kořenů a hypokotylu ve vegetativní fázi

4.2.1 KICKXIA ELATINE

4.2.1.1 Růst neporaněných rostlin

Neporaněné rostliny (kontrola 2) byly v okamžiku ukončení pokusu již na konci svého životního cyklu, žloutly jim listy a odumíraly. Ve všech pěti kohortách přežili všichni jedinci do konce pokusu a všichni také plodili, kromě páté kohorty, kde plodily čtyři rostliny z pěti (Tab. 4.1). Neplodící rostlina kvetla.

Žádná z kontrolních rostlin spontánně neodnožovala z adventivních pupenů.

Tab. 4.1 Růstové a reprodukční charakteristiky neporaněných rostlin měřené na konci pokusu (kontrola 2). Uvedeny jsou průměry a střední chyby průměrů. Rozdíly mezi kohortami byly testovány jednofaktorovou ANOVOU a Tukey HSD testem, p – hladina průkaznosti, n.s. – $p > 0,05$, (*) $p < 0,05$, (**) $p < 0,01$, (***) $p < 0,001$. Průměry, které se mezi sebou statisticky neliší, jsou označeny stejným písmenem.

Hodnota p		n.s.	***	n.s.	**	n.s.	*
Kohorta	Stáří v čase poranění [dny]	Počet jedinců na konci pokusu	Délka hlavního stonku [cm]	Počet vedlejších větví	Délka nejdelší větve [cm]	Biomasa kořenů [g]	Nadzemní biomasa [g]
1	10	5	62,9 ± 3,87 a	7,2 ± 0,66	51,6 ± 8,99 a	0,512 ± 0,04	1,69 ± 0,09 a
2	20	5	64,7 ± 3,10 a	6,6 ± 0,88	41,6 ± 1,46 a	0,5 ± 0,09	1,796 ± 0,36 ab
3	30	5	90,5 ± 5,95 b	5,4 ± 0,96	90,4 ± 8,33 b	0,467 ± 0,05	2,071 ± 0,09 ab
4	40	5	63,4 ± 2,05 a	8,6 ± 0,73	60,3 ± 6,08 ab	0,484 ± 0,08	2,539 ± 0,27 ab
5	50	5	85,6 ± 5,17 b	9,6 ± 1,8	66,5 ± 9,60 ab	0,61 ± 0,19	3,621 ± 0,77 b

Hodnota p	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	*
Kohorta	Počet květů	Počet plodů	Počet květů a plodů	Počet semen/plod	Počet semen/rostlina	Hmotnost 100 semen [g]	Klíčivost [%]
1	29,8 ± 7,33	21,4 ± 3,58	51,2 ± 4,01	12,93 ± 1,03	284,0 ± 63,30	0,043 ± 0,00	81,67 ± 5,21 ab
2	35,4 ± 10,62	20,6 ± 4,42	56,0 ± 9,88	12,6 ± 0,76	273,8 ± 87,13	0,042 ± 0,00	54,44 ± 9,14 a
3	41,8 ± 12,86	28,2 ± 6,39	70,0 ± 6,51	12,13 ± 1,15	393,93 ± 150,57	0,045 ± 0,00	83,75 ± 3,87 abc
4	80,0 ± 14,68	13,4 ± 6,74	93,4 ± 11,03	13,33 ± 2,08	233,47 ± 165,67	0,042 ± 0,00	90,0 ± 8,16 bc
5	55,4 ± 18,17	4,8 ± 3,01	60,2 ± 16,68	14,43 ± 1,25	72,67 ± 52,12	0,043 ± 0,00	66,67 ± 8,92 ab

Největší rozdíl mezi kohortami se ukázal být v délce hlavního stonku ($F = 7,990$, $p < 0,001$), kde jedinci s nejdelším stonkem patřili do třetí kohorty, naopak s nejkratším do první kohorty. Menší pak v délce nejdelší větve ($F = 4,811$, $p < 0,01$), nejdelší vedlejší větve se vyskytovaly opět ve třetí kohortě, nejkratší ve druhé kohortě. A nejmenší rozdíl, stále však statisticky průkazný, byl zaznamenán v nadzemní biomase rostlin ($F = 3,082$, $p < 0,05$) a v klíčivosti semen ($F = 4,243$, $p < 0,05$). Nejvíce biomasy vytvořily rostliny páté kohorty, rostliny s nejmenším množstvím biomasy pocházely z první kohorty. Klíčivost semen byla nejvyšší u jedinců čtvrté kohorty, nejnižší druhé kohorty. V ostatních měřených charakteristikách – počet nejdelších větví, biomasa kořenů, počet květů, počet plodů, počet květů a plodů dohromady, počet semen na jeden plod, počet semen na rostlinu, hmotnost sta semen – se kohorty nelišily.

4.2.1.2 Růst poraněných rostlin

V době narušení se rostliny jednotlivých kohort (kontrola 1) lišily ve všech měřených charakteristikách (Tab. 4.2). Nejvíce však v počtu listů na hlavním stonku ($F = 15,100$, $p < 0,001$) a v celkové biomase - sečtená biomasa kořenů, hypokotylu a nadzemní biomasa ($F = 10,624$, $p < 0,001$). Nejvíce listů na hlavním stonku měly rostliny páté, nejstarší kohorty, nejméně pak první kohorty. Rovněž celková biomasa byla nejvyšší v páté kohortě a nejnižší v první kohortě. Dále se od sebe signifikantně lišily naměřené délky hlavních stonků ($F = 6,723$, $p < 0,01$), nejdelší stonky byly zaznamenány u páté kohorty, nejkratší u první kohorty, a délky hypokotylu ($F = 4,102$, $p < 0,05$). Také hypokotylu byly nejkratší u první kohorty, nejdelší však ve třetí kohortě.

Tab. 4.2 Růstové charakteristiky rostlin v čase poranění (kontrola 1). Uvedeny jsou průměry a střední chyby průměrů. Rozdíly mezi kohortami byly testovány jednofaktorovou ANOVOU a Tukey HSD testem, p – hladina průkaznosti, n.s. – $p > 0,05$, (*) $p < 0,05$, (**) $p < 0,01$, (***) $p < 0,001$. Průměry, které se mezi sebou statisticky neliší, jsou označeny stejným písmenem.

Hodnota p		**	***	*	***
Kohorta	Stáří v čase poranění = sběru dat [dny]	Délka hlavního stonku [mm]	Počet listů na hlavním stonku	Délka hypokotylu [mm]	Celková biomasa [g]
1	10	2,0 ± 0,00 a	2,0 ± 0,00 a	6,6 ± 0,46 a	0,0023 ± 0,00 a
2	20	3,8 ± 0,59 a	4,0 ± 0,00 ab	7,6 ± 0,61 ab	0,0095 ± 0,00 a
3	30	6,8 ± 1,66 a	4,8 ± 0,44 b	10,0 ± 0,85 bc	0,0136 ± 0,00 a
4	40	11,6 ± 1,66 a	5,6 ± 0,36 b	7,0 ± 0,40 a	0,0158 ± 0,00 a
5	50	32,4 ± 9,2 b	8,0 ± 0,98 c	8,2 ± 0,52 ab	0,0549 ± 0,01 b

Regenerace poraněných rostlin začala už týden po poranění (viz Obr.2 v Příloze). Adventivní prýty vyrůstaly pouze z hypokotylu a po ukončení pokusu nebyl na kořeni nalezen žádný adventivní pupen. Počet zregenerovaných rostlin z různých kohort se od sebe lišil (Pearson Chi-square = 11,667, $p < 0,05$). Se vzrůstajícím stářím rostlin v čase poranění tento počet klesal, všichni jedinci přežili provedený zásah a zregenerovali jen v první, nejmladší kohortě (Tab. 4.3).

Na konci pokusu plodili všichni regenerovaní jedinci ve všech pěti kohortách kromě jediného z první kohorty, který neplodil ani nekvetl.

Tab. 4.3 Poraněné rostliny – růstové a reprodukční charakteristiky měřené na konci pokusu. Uvedeny jsou průměry a střední chyby průměrů.

Kohorta	Stáří v čase poranění [dny]	Počet regenerujících	Délka hlavního stonku [cm]	Počet vedlejších větví	Déka nejdelší větve [cm]	Biomasa kořenů [g]	Nadzemní biomasa [g]
1	10	5	46,9 ± 12,55	3,4 ± 1,08	27,13 ± 2,65	0,317 ± 0,07	0,662 ± 0,15
2	20	4	78,75 ± 18,18	1,75 ± 0,89	61,5 ± 1,06	0,295 ± 0,07	0,858 ± 0,23
3	30	4	89,5 ± 17,46	1,25 ± 0,54	65,33 ± 14,08	0,335 ± 0,1	0,821 ± 0,19
4	40	1	79,0 ± 0,00	2,0 ± 0,00	37,0 ± 0,00	0,281 ± 0,00	0,625 ± 0,00
5	50	1	55,0 ± 0,00	4,0 ± 0,00	40,0 ± 0,00	0,425 ± 0,00	1,755 ± 0,00

Kohorta	Počet květů	Počet plodů	Počet květů a plodů	Počet semen/plod	Počet semen/rostlina	Hmotnost 100 semen [g]	Klíčivost [%]
1	7,2 ± 4,12	14,4 ± 3,66	21,6 ± 5,53	12,5 ± 0,77	180,67 ± 54,29	0,041 ± 0,00	69,44 ± 7,26
2	8,25 ± 3,99	15,5 ± 5,85	23,75 ± 6,41	12,58 ± 0,58	205,42 ± 92,82	0,039 ± 0,00	65,83 ± 7,21
3	8,5 ± 4,78	19,5 ± 4,22	28,0 ± 4,76	13,42 ± 0,99	267,83 ± 77,58	0,037 ± 0,00	75,42 ± 4,54
4	3,0 ± 0,00	19,0 ± 0,00	22,0 ± 0,00	14,0 ± 0,94	266,0 ± -	-	-
5	4,0 ± 0,00	4,0 ± 0,00	8,0 ± 0,00	10,67 ± 1,44	42,67 ± -	-	-

Kompenzační růst (% biomasy nebo semenné produkce poraněných rostlin ve srovnání s rostlinami neporaněnými (kontrola 2 = 100 %)) poraněných rostlin byl ovlivněn jejich velikostí v čase poranění. Délka hypokotylu pozitivně ovlivnila délku nejdelší větve zregenerovaných jedinců ($r = 0,639$, $p < 0,05$), celková biomasa měla pozitivní vliv na pozdější nadzemní biomasu rostlin ($r = 0,641$, $p < 0,05$) (Tab. 4.4).

Tab. 4.4 Korelace mezi růstovými charakteristikami v čase zásahu (kontrola 1) a růstovými a reprodukčními charakteristikami zregenerovaných rostlin na konci pokusu. Uveden je korelační koeficient r a hodnota p – hladina průkaznosti. n.s. – neprůkazný výsledek ($p > 0,05$).

V čase zásahu	Na konci pokusu	Korelační koeficient	Hodnota p
Délka hlavního stonku	-	-	n.s.
Počet listů na hlavním stonku	-	-	n.s.
Délka hypokotylu	Délka nejdelší větve	0,639	0,034
Celková biomasa	Nadzemní biomasa	0,641	0,034

Protože ve čtvrté a páté kohortě zregenerovalo pouze po jednom jedinci, mohl být statisticky srovnán růst poraněných a neporaněných (kontrola 2) rostlin dvoufaktorovou analýzou variance jen v první, druhé a třetí kohortě (Tab. 4.5).

Tab 4.5 Výsledky dvoufaktorové analýzy variance (zásah, kohorta). Uvedena je hodnota p . n.s. – neprůkazný výsledek ($p > 0,05$), (*) $p < 0,05$, (**) $p < 0,01$, (***) $p < 0,001$. koh. - kohorta. Rozdíly uvnitř skupin byly testovány Tukey HSD testem.

	ZÁSAH			KOHORTA			INTERAKCE
	1.koh.	2.koh.	3.koh.	1.koh.	2.koh.	3.koh.	
Délka hlavního stonku [cm]	n.s.			n.s.			n.s.
Počet vedlejších větví	***	n.s.	*	n.s.			n.s.
Délka nejdelší větve [cm]	n.s.			**	n.s.	n.s.	n.s.
Biomasa kořenů [g]	n.s.			n.s.			n.s.
Nadzemní biomasa [g]	***	n.s.	n.s.	*			n.s.
Počet květů	*	n.s.	n.s.	n.s.			n.s.
Počet plodů	n.s.			n.s.			n.s.
Počet květů a plodů	***	n.s.	n.s.	*			n.s.
Počet semen/plod	n.s.			n.s.			n.s.
Počet semen/rostlina	n.s.			n.s.			n.s.
Hmotnost 100 semen [g]	*	n.s.	n.s.	n.s.			n.s.
Klíčivost semen [%]	n.s.			*	n.s.	n.s.	n.s.

Nejvýraznější rozdíl mezi kontrolními a zregenerovanými rostlinami byl prokázán v počtu vedlejších větví ($F = 19,062$, $p < 0,001$), v nadzemní biomase ($F = 21,002$, $p < 0,001$)

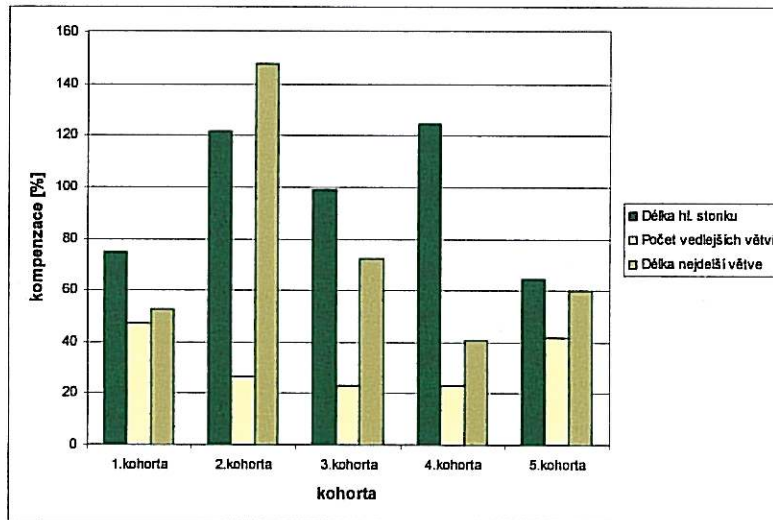
a v počtu květů a plodů ($F = 25,187$, $p < 0,001$). Počet vedlejších větví byl v druhé kohortě vyšší u kontrolních rostlin než u rostlin zregenerovaných ($p < 0,05$). V první a třetí kohortě nebyl rozdíl prokázán. Nadzemní biomasa kontrolních rostlin byla vyšší než biomasa rostlin třetí kohorty ($p < 0,05$). Rovněž počet květů a plodů se lišil mezi skupinami rostlin s poraněním a kontrolou 2 jen ve třetí kohortě ($p < 0,05$). Více květů a plodů dohromady měly opět kontrolní rostliny. Skupiny se dále lišily v počtu květů ($F = 7,579$, $p < 0,05$) a v hmotnosti sta semen ($F = 5,193$, $p < 0,05$). V rámci jednotlivých kohort však rozdíl už nebyl statisticky průkazný. Ve zbývajících charakteristikách růstu – délka hlavního stonku, délka nejdelší větve, biomasa kořenů - a reprodukčních charakteristikách – počet plodů, počet semen na jeden plod, počet semen na rostlinu, klíčivost semen – se poraněné rostliny a kontrolní rostliny nelišily.

Rozdíl mezi kohortami rostlin s poraněním se prokázal pouze v délce nejdelší větve ($F = 9,481$, $p < 0,01$) a v klíčivosti semen ($F = 4,439$, $p < 0,05$). V obou případech však Tukey's HSD test průkazný nebyl.

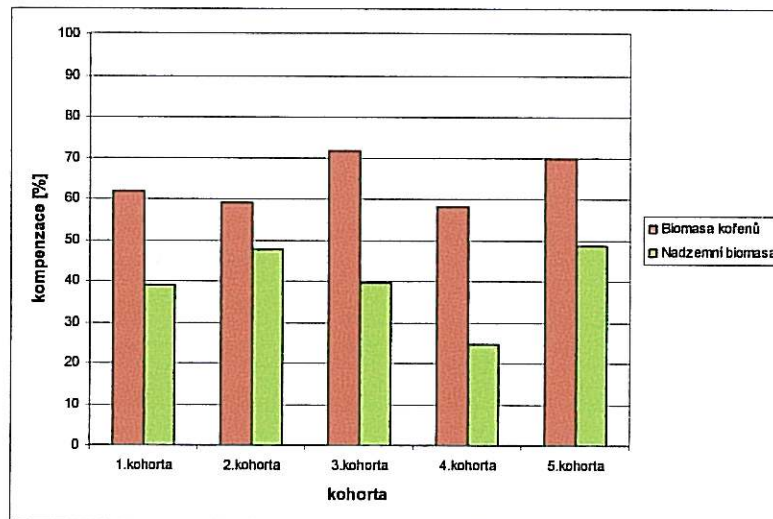
Interakce mezi kohortou a zásahem (rostliny s poraněním x kontrola 2) se neprokázala v žádné z měřených charakteristik.

Počet zregenerovaných rostlin a kontrolních jedinců, kteří přežili do konce pokusu, se nelišil (Pearson Chi-square = 3,260, $p = 0,515$).

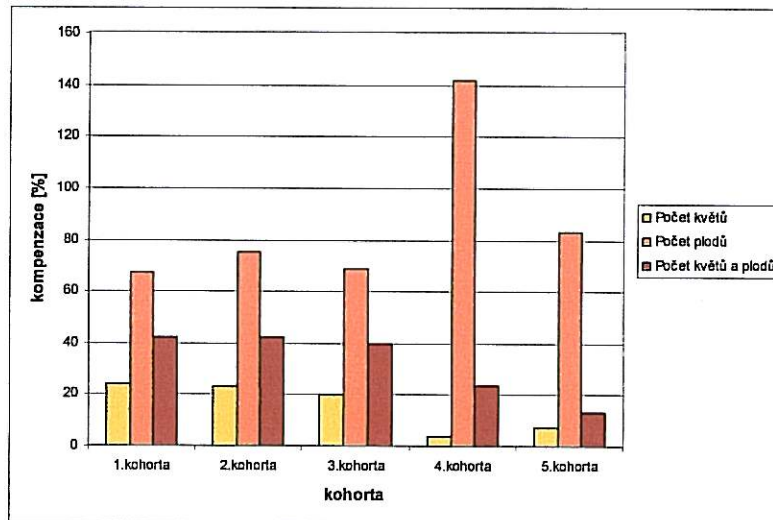
Kompenzace, vyjádřená jako podíl biomasy vytvořené poraněnou rostlinou ve srovnání s rostlinou neporaněnou, byla největší u délky hlavního stonku druhé, třetí a čtvrté kohorty a dosáhla 100%. Počet vedlejších větví zregenerovaných rostlin se pohybuje ve všech kohortách kolem 35% počtu vedlejších větví kontrolních rostlin (Obr. 4.1). Kompenzace nadzemní biomasy se ve všech kohortách pohybovala kolem pouhých 40% (Obr. 4.2) a biomasy kořenů kolem 60% hodnot kontrolních rostlin. Nejhuře si zregenerované rostliny v porovnání s kontrolními vedly v počtu květů (Obr. 4.3). Květů v čase ukončení pokusu měly zregenerované rostliny zhruba jen 20% z počtu květů kontrolních rostlin, plodů kolem 75% (výjimku tvořila čtvrtá kohorta, kde však jsou k dispozici údaje jen z jediného jedince). Charakteristiky týkající se kvality semen jsou vyrovnané a všechny se pohybují kolem 100% (Obr. 4.4).



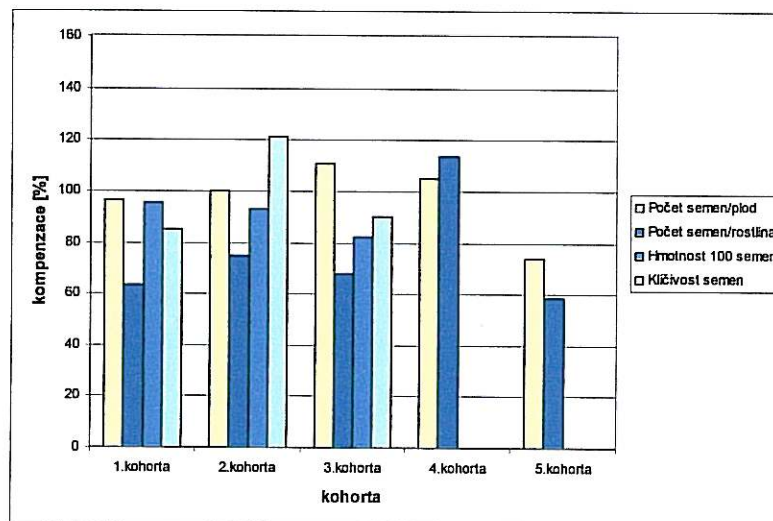
Obr. 4.1 Kompenzační růst poraněných rostlin ve srovnání s rostlinami neporaněnými (kontrola 2 = 100%) na konci pokusu. Uvedeny jsou průměry. Ve 4. a 5. kohortě jsou hodnoty jen z jednoho opakování.



Obr. 4.2 Kompenzační růst poraněných rostlin ve srovnání s rostlinami neporaněnými (kontrola 2 = 100%) na konci pokusu. Uvedeny jsou průměry. Ve 4. a 5. kohortě jsou hodnoty jen z jednoho opakování.



Obr. 4.3 Kompenzační růst poraněných rostlin ve srovnání s rostlinami neporaněnými (kontrola 2 = 100%) na konci pokusu. Uvedeny jsou průměry. Ve 4. a 5. kohortě jsou hodnoty jen z jednoho opakování.



Obr. 4.4 Kompenzační růst poraněných rostlin ve srovnání s rostlinami neporaněnými (kontrola 2 = 100%) na konci pokusu. Uvedeny jsou průměry. Ve 4. a 5. kohortě jsou hodnoty jen z jednoho opakování.

4.2.2 *KICKXIA SPURIA*

4.2.2.1 Růst neporaněných rostlin

Do konce pokusu vytrvaly všechny rostliny, jen v druhé kohortě jeden jedinec uhynul. Počet přeživších jedinců se tedy statisticky mezi kohortami nelišil (Pearson Chi-

square = 4,167, $p = 0,384$). Na konci pokusu plodili ve všech kohortách všichni jedinci, kromě páté kohorty, kde plodily jen dvě z pěti rostlin (všech pět rostlin však kvetlo).

Spontánní odnožování u kontrolních rostlin zaznamenáno nebylo.

Kohorty se nejvíce lišily v počtu semen na jeden plod ($F = 10,446$, $p < 0,001$). Nejvíce semen v plodech měly rostliny čtvrté kohorty, nejméně páté kohorty. Vysoce průkazný rozdíl byl nalezen i v množství nadzemní biomasy ($F = 7,257$, $p < 0,01$), v počtu květů ($F = 7,488$, $p < 0,01$) a v počtu květů a plodů dohromady ($F = 5,588$, $p < 0,01$). Nejvyšších hodnot dosahovaly rostliny páté, nejstarší kohorty. Ostatní měřené růstové a reprodukční charakteristiky se statisticky průkazně nelišily (Tab. 4.6).

Tab. 4.6 Růstové a reprodukční charakteristiky neporaněných rostlin měřené na konci pokusu (kontrola 2). Uvedeny jsou průměry a střední chyby průměrů. Rozdíly mezi kohortami byly testovány jednofaktorovou ANOVOU a Tukey HSD testem, p – hladina průkaznosti, n.s. – $p > 0,05$, (**) $p < 0,01$, (***) $p < 0,001$. Průměry, které se mezi sebou statisticky neliší, jsou označeny stejným písmenem.

Hodnota p		n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	**
Kohorta	Stáří v čase poranění [dny]	Počet jedinců na konci pokusu	Délka hlavního stonku [cm]	Počet vedlejších větví	Délka nejdelší větve [cm]	Biomasa kořenů [g]	Nadzemní biomasa [g]
1	10	5	63,4 ± 10,69	1,6 ± 0,51	23,5 ± 4,92	0,386 ± 0,01	1,454 ± 0,13 a
2	20	4	49,5 ± 6,99	1,75 ± 0,25	30,25 ± 4,77	0,406 ± 0,05	1,566 ± 0,19 a
3	30	5	47,7 ± 4,48	2,4 ± 0,40	28,2 ± 3,08	0,393 ± 0,06	1,635 ± 0,14 a
4	40	5	57,1 ± 8,16	1,6 ± 0,40	29,38 ± 1,34	0,244 ± 0,07	1,479 ± 0,24 a
5	50	5	43,7 ± 1,95	2,8 ± 0,73	36,6 ± 7,22	0,281 ± 0,09	2,424 ± 0,44 b

Hodnota p	**	n.s.	**	***	n.s.	-	-
Kohorta	Počet květů	Počet plodů	Počet květů a plodů	Počet semen/plod	Počet semen/rostlina	Hmotnost 100 semen [g]	Klíčivost [%]
1	28,8 ± 6,33 a	9,8 ± 2,22	38,6 ± 5,22 a	18,73 ± 1,74 d	201,47 ± 69,09	-	-
2	33,5 ± 8,41 a	5,0 ± 1,47	38,5 ± 9,74 a	13,73 ± 1,59 bc	69,67 ± 21,51	-	50,0 ± 22,55
3	31,0 ± 6,96 a	8,2 ± 2,11	39,2 ± 7,81 a	17,87 ± 1,36 cd	148,87 ± 41,39	-	-
4	29,0 ± 5,59 a	9,0 ± 2,24	38,0 ± 4,83 a	19,36 ± 1,71 cd	190,53 ± 64,16	0,036 ± 0,01	22,5 ± 10,23
5	61,8 ± 15,77 b	1,6 ± 1,36	63,4 ± 15,51 b	10,25 ± 2,75 ab	35,83 ± 17,83	-	-

4.2.2.2 Růst poraněných rostlin

V době poranění (kontrola 1) se lišily kohorty ve všech měřených charakteristikách růstu– délce hlavního stonku ($F = 9,552$, $p < 0,001$), počtu listů na hlavním stonku ($F = 21,928$, $p < 0,001$), délce hypokotyly ($F = 7,377$, $p < 0,001$) a v celkové biomase ($F = 10,979$, $p < 0,001$). Nejdelší stonek a nejvíce listů na hlavním stonku měly rostliny páté kohorty, nejméně pak první kohorty. Hypokotyl byl nejdelší ve třetí kohortě, nejkratší ve

druhé kohortě. Nejvíce biomasy vytvořily rostliny čtvrté kohorty, nejméně pak první kohorty (Tab. 4.7).

Tab. 4.7 Růstové charakteristiky rostlin v čase poranění (kontrola 1). Uvedeny jsou průměry a střední chyby průměrů. Rozdíly mezi kohortami byly testovány jednofaktorovou ANOVOU a Tukey HSD testem, p – hladina průkaznosti, n.s. – $p > 0,05$, (*) $p < 0,05$, (**) $p < 0,01$, (***) $p < 0,001$. Průměry, které se mezi sebou statisticky neliší, jsou označeny stejným písmenem.

Hodnota p		***	***	***	***
Kohorta	Stáří v čase poranění = sběru dat [dny]	Délka hlavního stonku [mm]	Počet listů na hlavním stonku	Délka hypokotylu [mm]	Celková biomasa [g]
1	10	3,0 ± 0,00 a	2,8 ± 0,44 a	11,4 ± 0,61 ab	0,0025 ± 0,00 a
2	20	3,5 ± 0,25 a	4,0 ± 0,00 ab	11,25 ± 1,56 ab	0,0102 ± 0,00 ab
3	30	13,0 ± 1,55 a	6,0 ± 0,00 b	18,4 ± 0,83 c	0,0196 ± 0,00 c
4	40	6,4 ± 0,36 a	5,6 ± 0,36 b	13,0 ± 0,63 b	0,0222 ± 0,00 c
5	50	28,2 ± 6,34 b	8,4 ± 0,67 c	16,2 ± 1,37 bc	0,0166 ± 0,00 bc

Rostliny *K.spuria* regenerovaly pouze z hypokotylu.

Počet zregenerovaných rostlin se mezi jednotlivými kohortami výrazně lišil (Pearson Chi-square = 15,809, $p < 0,01$). Všichni poranění jedinci zregenerovali v první a třetí kohortě, v páté kohortě neregeneroval naopak žádný jedinec. Na konci experimentu plodily zregenerované rostliny jen v třetí až páté kohortě. V první, druhé a ve třetí kohortě část rostlin kvetla. Počet vedlejších větví, biomasa kořenů, nadzemní biomasa a počet plodů se mírně zvyšovala od nejmladší po nejstarší kohortu. Trend však nebyl statisticky průkazný (Tab. 4.8).

Tab. 4.8 Poraněné rostliny – růstové a reprodukční charakteristiky měřené na konci pokusu. Uvedeny jsou průměry a střední chyby průměrů.

Kohorta	Stáří v čase poranění [dny]	Počet regenerujících	Délka hlavního stonku [cm]	Počet vedlejších větví	Délka nejdelší větve [cm]	Biomasa kořenů [g]	Nadzemní biomasa [g]
1	10	5	23,3 ± 13,43	0,4 ± 0,40	19,5 ± 0,00	0,165 ± 0,10	0,402 ± 0,23
2	20	3	14,33 ± 6,87	0,67 ± 0,67	28,0 ± 0,00	0,228 ± 0,12	0,596 ± 0,35
3	30	5	38,3 ± 8,58	0,8 ± 0,20	17,38 ± 3,25	0,245 ± 0,07	0,608 ± 0,17
4	40	4	49,5 ± 4,91	1,25 ± 0,63	26,0 ± 6,93	0,289 ± 0,04	0,862 ± 0,13
5	50	0	-	-	-	-	-

Kohorta	Počet květů	Počet plodů	Počet květů a plodů	Počet semen/plod	Počet semen/rostlina	Hmotnost 100 semen [g]	Klíčivost [%]
1	8,4 ± 5,23	0,0 ± 0,00	8,4 ± 5,23	-	-	-	-
2	8,0 ± 8,00	0,0 ± 0,00	8,0 ± 8,00	-	-	-	-
3	11,8 ± 3,85	1,6 ± 1,03	13,4 ± 4,55	9,67 ± 1,38	39,0 ± 11,0	-	-
4	21,0 ± 3,34	9,75 ± 2,72	30,75 ± 1,44	16,5 ± 1,28	163,08 ± 49,64	0,028 ± 0,00	30,0 ± 2,89
5	-	-	-	-	-	-	-

Z měřených růstových charakteristik měla na kompenzační růst poraněných rostlin největší vliv celková biomasa rostlin v čase poranění. Pozitivně ovlivnila délku hlavního stonku zregenerovaných rostlin ($r = 0,492$, $p < 0,05$), počet plodů ($r = 0,496$, $p < 0,05$) a počet květů a plodů dohromady ($r = 0,490$, $p < 0,05$). Pozitivní vztah byl zjištěn také mezi počtem listů na hlavním stonku v čase poranění a délkou hlavního stonku ($r = 0,543$, $p < 0,05$) a počtem plodů zregenerovaných rostlin ($r = 0,501$, $p < 0,05$) (Tab. 4.9).

Tab. 4.9 Korelace mezi růstovými charakteristikami v čase zásahu (kontrola 1) a růstovými a reprodukčními charakteristikami zregenerovaných rostlin na konci pokusu. Uveden je korelační koeficient r a hodnota p – hladina průkaznosti. n.s. – neprůkazný výsledek ($p > 0,05$).

V čase zásahu	Na konci pokusu	Korelační koeficient	Hodnota p
Délka hlavního stonku	-	-	n.s.
Počet listů na hlavním stonku	Délka hlavního stonku	0,543	0,024
	Počet plodů	0,501	0,041
Délka hypokotylu	-	-	n.s.
Celková biomasa	Délka hlavního stonku	0,492	0,045
	Počet plodů	0,496	0,043
	Počet květů a plodů	0,490	0,046

V páté kohortě nezregeneroval žádný jedinec, proto mohly být statisticky vyhodnoceny pouze první až čtvrtá kohorta (Tab. 4.10).

Tab 4.10 Výsledky dvoufaktorové analýzy variance (zásah, kohorta). Uvedena je hodnota p . n.s. – neprůkazný výsledek ($p > 0,05$), (*) $p < 0,05$, (**) $p < 0,01$, (***) $p < 0,001$. koh. - kohorta. Rozdíly uvnitř skupin byly testovány Tukey HSD testem.

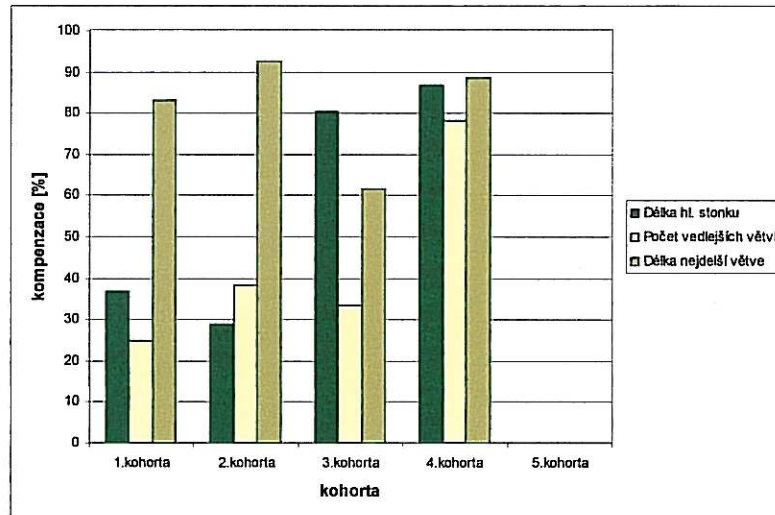
	ZÁSAH				KOHORTA				INTERAKCE
	1.koh.	2.koh.	3.koh.	4.koh.	1.koh.	2.koh.	3.koh.	4.koh.	
Délka hl. stonku [cm]	***	*	*	n.s.	n.s.				n.s.
Počet vedlejších větví	**	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.				n.s.
Délka nejdelší větve [cm]	-				-				-
Biomasa kořenů [g]	*	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.				n.s.
Nadzemní biomasa [g]	***	n.s.	*	*	n.s.				n.s.
Počet květů	***	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.				n.s.
Počet plodů	**	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.				n.s.
Počet květů a plodů	***	n.s.	n.s.	*	n.s.				n.s.
Počet semen/plod	-	-	-	***	n.s.				n.s.
Počet semen/rostlina	-	-	-	-	n.s.				-
Hmotnost 100 semen [g]	-				-				-
Klíčivost semen [%]	-				-				-

Rozdíl mezi poraněnými a neporaněnými rostlinami (kontrola 2) byl statisticky průkazný u všech testovaných růstových a reprodukčních charakteristik. Nejvýrazněji se tyto dvě skupiny rostlin lišily v délce hlavního stonku ($F = 21,888$, $p < 0,001$), nadzemní biomase ($F = 42,171$, $p < 0,001$), počtu květů ($F = 19,821$, $p < 0,001$) a počtu květů a plodů dohromady ($F = 32,037$, $p < 0,001$). Tukey HSD test ukázal rozdíl délky hlavního stonku v kohortě první ($p < 0,05$) a druhé ($p < 0,05$), v obou kohortách byl stonek delší u kontrolních rostlin. Množství nadzemní biomasy se lišilo v druhé ($p < 0,05$) a třetí ($p < 0,05$) kohortě, i zde vyšší hodnoty vykazovaly kontrolní rostliny. Počet květů a plodů dohromady se lišil jen ve třetí kohortě ($p < 0,05$), více jich měly opět kontrolní rostliny. Počet květů nevyšel průkazně v rámci žádné kohorty. Statisticky průkazný vyšel rozdíl i v počtu vedlejších větví ($F = 14,063$, $p < 0,01$), v počtu plodů ($F = 13,457$, $p < 0,01$) a v biomase kořenů ($F = 8,515$, $p < 0,05$). Zde ale opět Tukey HSD test ukazuje, že zregenerované a kontrolní rostliny se v rámci jednotlivých kohort neliší. Rozdíl v počtu semen na jeden plod byl vyhodnocován pouze v třetí a čtvrté kohortě. Statisticky průkazně vyšel v třetí kohortě ($p < 0,001$), více semen měly kontrolní rostliny.

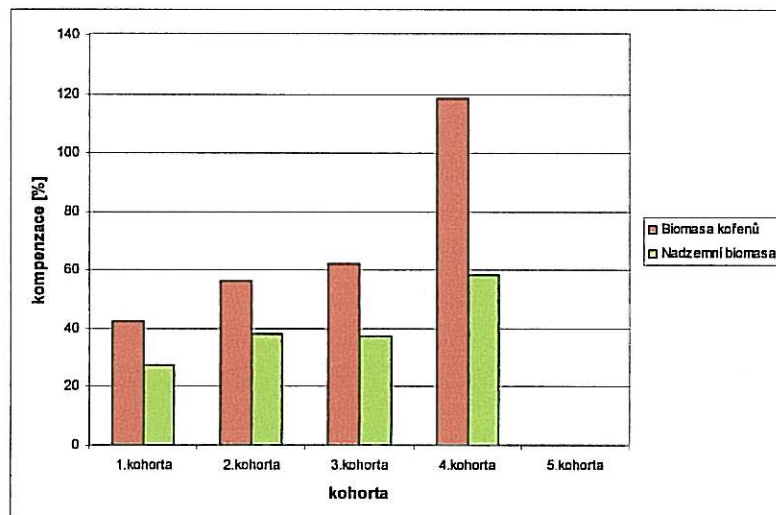
Jednotlivé kohorty poraněných rostlin se mezi sebou nelišily v žádné z měřených a vyhodnocovaných charakteristik, rovněž interakce mezi kohortou a treatmentem nebyla nikde prokázána.

Rozdíl v počtu zregenerovaných a kontrolních jedinců na konci pokusu nebyl prokázán (Pearson Chi-square = 4,181, $p = 0,382$).

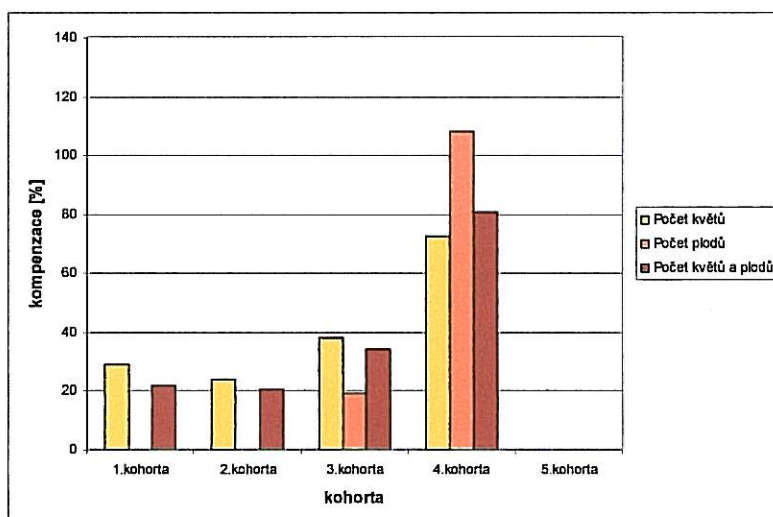
Na Obr. 4.5 jsou hodnoty růstových charakteristik zregenerovaných rostlin vztaženy k hodnotám naměřeným na kontrolních rostlinách (% kompenzace). Žádná z vnesených charakteristik nedosáhla 100%, nejvyšší hodnoty však vykazuje délka nejdelší větve, kolem 75% délky kontrolních rostlin. Nadzemní biomasa zregenerovaných rostlin byla v porovnání s kontrolními rostlinami nízká, pohybovala se kolem 40% (Obr. 4.6). Počet květů a plodů na rostlinu, kromě čtvrté kohorty, byl zhruba pouhých 25% počtu kontrolních rostlin (Obr. 4.7). Rovněž počet semen na jeden plod, počet semen na rostlinu a hmotnost sta semen byly nižší u poraněných rostlin. Jen klíčivost semen čtvrté kohorty tuto hranici překročila (Obr. 4.8).



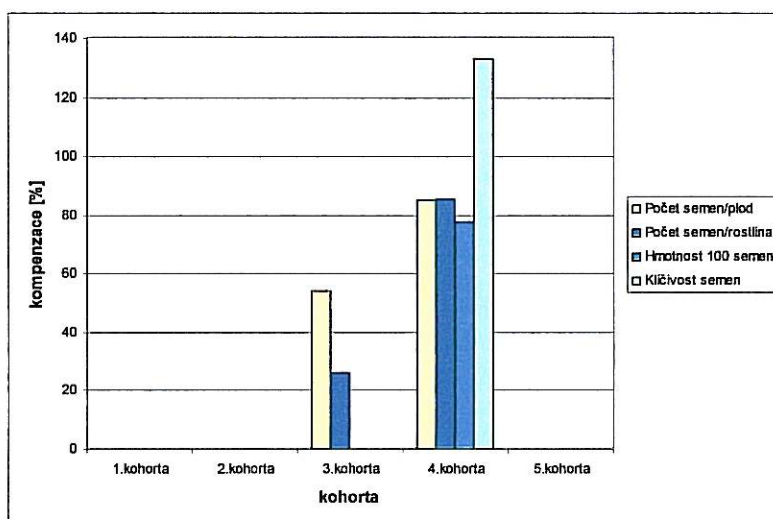
Obr. 4.5 Kompenzační růst poraněných rostlin ve srovnání s rostlinami neporaněnými (kontrola 2 = 100%) na konci pokusu. Uvedeny jsou průměry.



Obr. 4.6 Kompenzační růst poraněných rostlin ve srovnání s rostlinami neporaněnými (kontrola 2 = 100%) na konci pokusu. Uvedeny jsou průměry.



Obr. 4.7 Kompenzační růst poraněných rostlin ve srovnání s rostlinami neporaněnými (kontrola 2 = 100%) na konci pokusu. Uvedeny jsou průměry.



Obr. 4.8 Kompenzační růst poraněných rostlin ve srovnání s rostlinami neporaněnými (kontrola 2 = 100%) na konci pokusu. Uvedeny jsou průměry.

4.2.3 MICRORRHINUM MINUS

4.2.3.1 Růst neporaněných rostlin

Konce pokusu se dočkalo všech pět jedinců jen u druhé kohorty, ve zbývajících kohortách rostliny hynuly. Rozdíl v počtu přeživších a uhynulých rostlin mezi kohortami však nebyl prokázán (Pearson Chi-square = 5,159, $p = 0,271$).

Při ukončování pokusu docházelo u rostlin už k odumírání listů, avšak neplodily všechny kontrolní rostliny. V první kohortě plodili tři ze čtyř přeživších jedinců, ve druhé kohortě čtyři z pěti, ve třetí kohortě dva z pěti, ve čtvrté kohortě jeden ze dvou a v páté kohortě jen jeden ze čtyř jedinců. Většinou ale ty rostliny, které neplodily, alespoň kvetly. Jen v páté kohortě jeden ze čtyř jedinců ani neplodil ani nekvetl a ve třetí kohortě nekvetla ani neplodila rovněž jedna rostlina ze tří.

Rostliny neodnožovaly z hypokotylu ani jiných orgánů.

Statisticky průkazně se kohorty nelišily ani v jedné z měřených charakteristik. Ve většině z nich nejvyšších hodnot dosahovala první kohorta (Tab. 4.11). Do vyhodnocování nebyla pro nedostatek údajů zahrnuta čtvrtá kohorta.

Tab. 4.11 Růstové a reprodukční charakteristiky neporaněných rostlin měřené na konci pokusu (kontrola 2). Uvedeny jsou průměry a střední chyby průměrů. Rozdíly mezi kohortami byly testovány jednofaktorovou ANOVOU a Tukey HSD testem, p – hladina průkaznosti, n.s. – $p > 0,05$. Průměry, které se mezi sebou statisticky neliší, jsou označeny stejným písmenem.

Hodnota p		n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
Kohorta	Stáří v čase poranění [dny]	Počet jedinců na konci pokusu	Délka hlavního stonku [cm]	Biomasa kořenů [g]	Nadzemní biomasa [g]
1	10	4	17,13 ± 4,24	0,004 ± 0,00	0,081 ± 0,04
2	20	5	12,2 ± 2,25	0,003 ± 0,00	0,044 ± 0,02
3	30	3	11,17 ± 2,03	0,005 ± 0,00	0,051 ± 0,02
4	40	2	8,25 ± 1,24	0,001 ± 0,00	0,022 ± 0,00
5	50	4	9,68 ± 3,33	0,002 ± 0,00	0,063 ± 0,05

Hodnota p	n.s.	n.s.	n.s.	-	n.s.
Kohorta	Počet květů	Počet plodů	Počet květů a plodů	Hmotnost 100 semen [g]	Klíčivost [%]
1	0,75 ± 0,41	9,25 ± 5,24	10,0 ± 4,96	0,006 ± 0,00	12,5 ± 7,66
2	0,6 ± 0,22	5,2 ± 3,12	5,8 ± 2,99	0,006 ± 0,00	20,0 ± 10,61
3	0,0 ± 0,00	9,0 ± 3,86	9,0 ± 3,86	0,006 ± 0,00	5,0 ± 0,00
4	0,5 ± 0,35	3,0 ± 1,06	2,0 ± 0,71	-	-
5	0,5 ± 0,25	8,5 ± 7,36	9,0 ± 7,22	0,006 ± 0,00	-

4.2.3.2 Růst poraněných rostlin

Jednotlivé kohorty se mezi sebou statisticky průkazně lišily jen v délce hypokotylu ($F = 9,409$, $p < 0,001$) a v celkové biomase ($F = 5,406$, $p < 0,01$). Nejkratší hypokotyl měli jedinci třetí kohorty, nejdelší druhé kohorty. Celková biomasa byla pak nejnižší u první a třetí kohorty, nejvyšší u páté kohorty. Délka hlavního stonku a počet listů na hlavním stonku se u jednotlivých kohort statisticky neliší. Výsledky jsou přehledně sepsány v Tab. 4.12.

Tab. 4.12 Růstové charakteristiky rostlin v čase poranění (kontrola 1). Uvedeny jsou průměry a střední chyby průměrů. Rozdíly mezi kohortami byly testovány jednofaktorovou ANOVOU a Tukey HSD testem, p – hladina průkaznosti, n.s. – $p > 0,05$, (**) $p < 0,01$, (***) $p < 0,001$. Průměry, které se mezi sebou statisticky neliší, jsou označeny stejným písmenem.

Hodnota p		n.s.	n.s.	***	**
Kohorta	Stáří v čase poranění = sběru dat [dny]	Délka hlavního stonku [mm]	Počet listů na hlavním stonku	Délka hypokotylu [mm]	Celková biomasa [g]
1	10	1,2 ± 0,18	1,6 ± 0,36	34,8 ± 3,55 ab	0,0003 ± 0,00 a
2	20	3,8 ± 0,33	3,6 ± 0,36	52,2 ± 2,37 c	0,002 ± 0,00 ab
3	30	1,2 ± 0,18	2,0 ± 0,00	32,0 ± 2,12 a	0,0003 ± 0,00 a
4	40	4,4 ± 1,15	3,6 ± 0,67	33,0 ± 2,33 ab	0,003 ± 0,00 ab
5	50	17,4 ± 8,63	5,0 ± 1,79	44,0 ± 1,98 bc	0,005 ± 0,00 bc

Rostliny regenerovaly už týden po provedení zásahu. Všechny adventivní pupeny, z kterých následně vyrůstaly prýty, se založily na hypokotylu (viz Obr. 3 v Příloze). Na kořenech rostlin nebyl zaznamenán žádný pupen. Náhradní prýty rostly a dosáhly až stadia plození.

Při ukončování pokusu v první a ve druhé kohortě jediný jedinec, který přežil, zůstal ve vegetativní fázi. Ve zbývajících kohortách plodili všichni jedinci.

Procento regenerujících rostlin v žádné kohortě nedosáhlo sta procent. Nejvíce, tři jedinci, zregenerovali ve třetí a čtvrté kohortě, v ostatních kohortách vždy jen jedna rostlina (Tab. 4.13). Ani zde však rozdíl mezi jednotlivými kohortami v počtu zregenerovaných jedinců není statisticky průkazný (Pearson Chi-square = 4,167, $p = 0,384$).

Tab. 4.13 Poraněné rostliny – růstové a reprodukční charakteristiky měřené na konci pokusu. Uvedeny jsou průměry a střední chyby průměrů.

Kohorta	Stáří v čase poranění [dny]	Počet regenerujících	Délka hlavního stonku [cm]	Biomasa kořenů [g]	Nadzemní biomasa [g]
1	10	1	5,5 ± 0,00	0,0 ± 0,00	0,004 ± 0,00
2	20	1	5,5 ± 0,00	0,001 ± 0,00	0,017 ± 0,00
3	30	3	14,43 ± 3,99	0,004 ± 0,00	0,067 ± 0,03
4	40	3	12,0 ± 1,70	0,002 ± 0,00	0,058 ± 0,02
5	50	1	16,0 ± 0,00	0,051 ± 0,00	0,296 ± 0,00

Kohorta	Počet květů	Počet plodů	Počet květů a plodů	Hmotnost 100 semen [g]	Klíčivost [%]
1	0,0 ± 0,00	0,0 ± 0,00	0,0 ± 0,00	-	-
2	0,0 ± 0,00	0,0 ± 0,00	0,0 ± 0,00	-	-
3	0,67 ± 0,27	10,67 ± 4,25	11,33 ± 4,48	0,006 ± 0,00	6,67 ± 0,00
4	1,67 ± 0,54	6,0 ± 2,05	7,67 ± 2,60	0,005 ± 0,00	1,67 ± 0,00
5	1,0 ± 0,00	33,0 ± 0,00	34,0 ± 0,00	0,006 ± 0,00	11,67 ± 0,00

Délka hlavního stonku v čase poranění měla zásadní vliv na následnou kompenzaci rostlin. Čím delší stonek byl, tím větší byla biomasa kořenů ($r = 0,907$, $p = 0,001$) a nadzemní biomasa zregenerovaných rostlin ($r = 0,814$, $p < 0,01$), rostliny měly více plodů ($r = 0,725$, $p < 0,05$) a květů a plodů dohromady ($r = 0,710$, $p < 0,05$). Biomasa kořenů v čase poranění pozitivně ovlivnila počet květů zregenerovaných rostlin ($r = 0,768$, $p < 0,05$). Počet listů na hlavním stonku, délka hypokotylu a celková biomasa rostlin v čase poranění následnou kompenzaci nijak výrazně neovlivnily (Tab. 4.14).

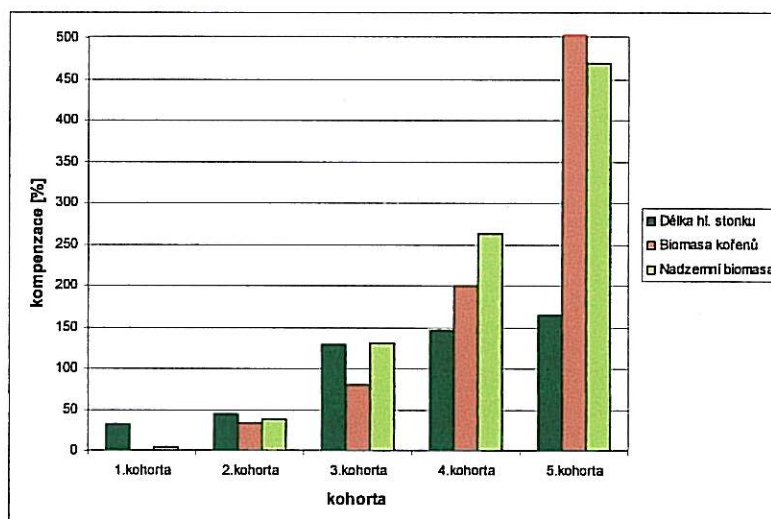
Tab. 4.14 Korelace mezi růstovými charakteristikami v čase zásahu (kontrola 1) a růstovými a reprodukčními charakteristikami zregenerovaných rostlin na konci pokusu. Uveden je korelační koeficient r a hodnota p – hladina průkaznosti. n.s. – neprůkazný výsledek ($p > 0,05$).

V čase zásahu	Na konci pokusu	Korelační koeficient	Hodnota p
Délka hlavního stonku	Biomasa kořenů	0,907	0,001
	Nadzemní biomasa	0,814	0,008
	Počet plodů	0,725	0,027
	Počet květů a plodů	0,710	0,032
Počet listů na hlavním stonku	-	-	n.s.
Délka hypokotylu	-	-	n.s.
Celková biomasa	-	-	n.s.

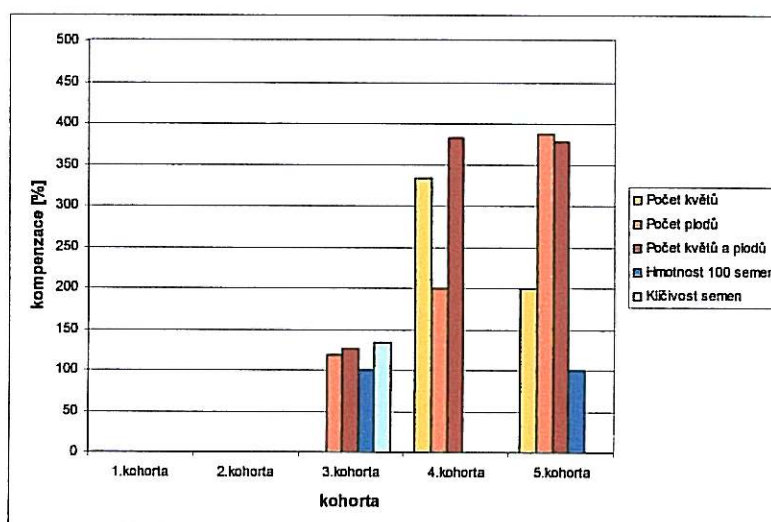
U druhu *M.minus* byly díky nízkému počtu regenerujících rostlin v první, druhé a páté kohortě dvoufaktorovou ANOVOU vyhodnoceny pouze třetí a čtvrtá kohorta. Rozdíl v měřených charakteristikách (délka hlavního stonku, biomasa kořenů, nadzemní biomasa, počet květů, počet plodů, počet květů a plodů dohromady) v závislosti na poranění a kohortě se neprokázal a nebyla nalezena ani interakce mezi těmito dvěma faktory.

Výsledky kontingenční tabulky ukázaly, že počet zregenerovaných a kontrolních rostlin, které přežily až do doby ukončování experimentu, se rovněž neliší (Pearson Chi-square = 3,900, $p = 0,420$).

Na obrázcích 4.9 a 4.10 jsou hodnoty růstových charakteristik zregenerovaných rostlin vztaženy k hodnotám naměřeným na kontrolních rostlinách (% kompenzace). První a druhá kohorta dosahuje maximálně padesáti procent hodnot naměřených u kontrolních rostlin. Třetí kohorta se pohybuje kolem 100% a čtvrtá a pátá kohorta tuto hranici už dalece přesahují. Zejména nadzemní biomasa a počet květů a plodů byly u zregenerovaných rostlin výrazně vyšší než u rostlin kontrolních.



Obr. 4.9 Kompenzační růst poraněných rostlin ve srovnání s rostlinami neporaněnými (kontrola 2 = 100%) na konci pokusu. Uvedeny jsou průměry. V 1., 2. a 5. kohortě jsou hodnoty jen z jednoho opakování.



Obr. 4.10 Kompenzační růst poraněných rostlin ve srovnání s rostlinami neporaněnými (kontrola 2 = 100%) na konci pokusu. Uvedeny jsou průměry. V 1., 2. a 5. kohortě jsou hodnoty jen z jednoho opakování.

4.3 Pokus č. 3 – regenerace z kořenů a hypokotylu ve vegetativní fázi a fázi kvetení

4.3.1 RŮST NEPORANĚNÝCH ROSTLIN

V obou populacích (populace A – semena sesbíraná u Českých Budějovic, populace B – semena sesbíraná u Tábora) z desíti rostlin kontrolních pro regeneraci (kontrola 2) přečkalo pokus devět. Všechny rostliny kvetly a plodily. Průměry hodnot měřených růstových a reprodukčních charakteristik jsou uvedeny v Tab. 4.19.

Spontánní odnožování z hypokotylu či jiných orgánů nebylo zaznamenáno u žádného jedince.

4.3.2 RŮST PORANĚNÝCH ROSTLIN

Kontrolní rostliny populace A a populace B, které byly sklizeny vždy v době poranění rostlin, měly velmi podobný vzrůst. Rostliny obou populací se mezi skupinami lišily ve všech měřených růstových charakteristikách (Tab. 4.15, Tab. 4.16). Největší rozdíl byl zaznamenán v délce hlavního stonku (populace A: $F = 78,202$, $p < 0,001$; populace B: $F = 108,470$, $p < 0,001$), počtu listů na hlavním stonku ($F = 72,290$, $p < 0,001$; $F = 72,464$, $p < 0,001$) a v celkové biomase ($F = 13,753$, $p < 0,001$; $F = 22,703$, $p < 0,001$). Délka hypokotylu v čase poranění se mezi skupinami rovněž statisticky průkazně lišila ($F = 6,012$, $p < 0,01$; $F = 6,259$, $p < 0,01$). Ve všech těchto charakteristikách byly nejnižší hodnoty naměřeny u první, nejmladší skupiny, nejvyšší pak u třetí skupiny, kde byli jedinci nejstarší.

Tab. 4.15 Populace A - růstové charakteristiky rostlin v čase poranění (kontrola 1). Uvedeny jsou průměry a střední chyby průměrů. Rozdíly mezi skupinami byly testovány jednofaktorovou ANOVOU a Tukey HSD testem, p – hladina průkaznosti, (**) $p < 0,01$, (***) $p < 0,001$. Průměry, které se mezi sebou statisticky neliší, jsou označeny stejným písmenem.

Hodnota p		***	***	**	***
Skupina	Stáří v čase poranění = sběru dat [dny]	Délka hlavního stonku [mm]	Počet listů na hlavním stonku	Délka hypokotylu [mm]	Celková biomasa [g]
1	20	4,6 ± 1,20 a	2,6 ± 0,52 a	47,1 ± 3,44 a	0,0005 ± 0,00 a
2	35	43,2 ± 7,02 b	8,0 ± 0,82 b	57,6 ± 3,49 ab	0,0062 ± 0,00 a
3	50	123,7 ± 9,76 c	15,1 ± 0,87 c	61,3 ± 2,07 b	0,0540 ± 0,01 b

Tab. 4.16 Populace B - růstové charakteristiky rostlin v čase poranění (kontrola 1). Uvedeny jsou průměry a střední chyby průměrů. Rozdíly mezi skupinami byly testovány jednofaktorovou ANOVOU a Tukey HSD testem, p – hladina průkaznosti, (**) p<0,01, (***) p<0,001. Průměry, které se mezi sebou statisticky neliší, jsou označeny stejným písmenem.

Hodnota p		***	***	**	***
Skupina	Stáří v čase poranění = sběru dat [dny]	Délka hlavního stonku [mm]	Počet listů na hlavním stonku	Délka hypokotylu [mm]	Celková biomasa [g]
1	20	8,0 ± 1,93 a	3,8 ± 0,47 a	46,1 ± 4,79 a	0,0011 ± 0,00 a
2	35	39,1 ± 8,53 b	7,6 ± 0,96 b	53,0 ± 2,51 ab	0,0053 ± 0,00 a
3	50	134,4 ± 7,8 c	16,0 ± 0,83 c	66,0 ± 4,28 b	0,0501 ± 0,01 b

Poraněné rostliny krátce po provedení zásahu začaly tvořit adventivní pupeny na hypokotylu, ty se dále vyvíjely v prýty. Ne všichni jedinci však byli schopni regenerovat a po zásahu uhynuli nebo uhynuli později v průběhu pokusu. Do sběru dat přečkalo z první skupiny šest jedinců, z druhé skupiny sedm a ze třetí skupiny devět (populace A) nebo osm (populace B) jedinců. Jejich počet tedy se vzrůstajícím stářím v čase poranění vzrůstal, ale nikoliv statisticky průkazně (Pearson Chi-square = 2,387, p = 0,303; Pearson Chi-square = 0,952, p = 0,621).

Plodili všichni zregenerovaní jedinci ve všech třech skupinách.

Kompenzační růst byl často ovlivněn velikostí rostlin v čase poranění, většinou se však prokázala negativní korelace (Tab. 4.17, Tab. 4.18). Pozitivně korelovan byl pouze počet vedlejších větví zregenerovaných rostlin populace A s délkou hlavního stonku ($r = 0,432$, $p < 0,05$) a s počtem listů na hlavním stonku v čase narušení ($r = 0,454$, $p < 0,05$). Délka hlavního stonku v čase poranění negativně ovlivnila délku hlavního stonku zregenerovaných rostlin ($r = -0,714$, $p < 0,001$; $r = -0,652$, $p = 0,001$), u populace A navíc počet květů ($r = -0,537$, $p < 0,05$). Počet listů na hlavním stonku pak délku hlavního stonku ($r = -0,76$, $p < 0,001$; $r = -0,702$, $p < 0,001$), u populace A ještě počet květů zregenerovaných rostlin ($r = -0,497$, $p < 0,05$). Délka hlavního stonku zregenerovaných rostlin byla dále negativně ovlivněna celkovou biomasou rostlin v čase poranění ($r = -0,564$, $p < 0,01$; $r = -0,637$, $p < 0,01$), u populace A i délkou hypokotylu ($r = -0,604$, $p < 0,01$).

Tab. 4.17 Populace A - korelace mezi růstovými charakteristikami v čase zásahu (kontrola 1) a růstovými a reprodukčními charakteristikami zregenerovaných rostlin na konci pokusu. Uveden je korelační koeficient r a hodnota p – hladina průkaznosti.

V čase zásahu	Na konci pokusu	Korelační koeficient	Hodnota p
Délka hlavního stonku	délka hlavního stonku	-0,714	p < 0,0001
	počet vedlejších větví	0,432	0,045
	počet květů	-0,537	0,01
Počet listů na hlavním stonku	délka hlavního stonku	-0,76	p < 0,0001
	počet vedlejších větví	0,454	0,034
	počet květů	-0,497	0,019
Délka hypokotylu	délka hlavního stonku	-0,604	0,003
Celková biomasa	délka hlavního stonku	-0,564	0,006

Tab. 4.18 Populace B - korelace mezi růstovými charakteristikami v čase zásahu (kontrola 1) a růstovými a reprodukčními charakteristikami zregenerovaných rostlin na konci pokusu. Uveden je korelační koeficient r a hodnota p – hladina průkaznosti. n.s. – neprůkazný výsledek (p>0,05).

V čase zásahu	Na konci pokusu	Korelační koeficient	Hodnota p
Délka hlavního stonku	délka hlavního stonku	-0,652	0,001
Počet listů na hlavním stonku	délka hlavního stonku	-0,702	p < 0,0001
Délka hypokotylu	-	-	n.s.
Celková biomasa	délka hlavního stonku	-0,637	0,002

Výsledky dvoufaktorové analýzy variance ukázaly rozdíl mezi zregenerovanými rostlinami a rostlinami kontrolními (kontrola 2) v délce hlavního stonku a v délce nejdelší větve, u populace A navíc v počtu vedlejších větví. Počet květů, počet plodů a počet květů a plodů dohromady se mezi kontrolními rostlinami a rostlinami s poraněním statisticky průkazně nelišil. Lišily se tedy jen růstové charakteristiky, reprodukční ne. Delší hlavní stonek a více vedlejších větví měly kontrolní rostliny. Délka nejdelší větve byla naopak u kontrolních rostlin nejkratší (Tab .4.19).

Tab. 4.19 Populace A, populace B: růstové a reprodukční charakteristiky poraněných (skupina 1 až 3) a neporaněných (kontrola 2) rostlin měřené na konci pokusu. Uvedeny jsou průměry a střední chyby průměrů. Rozdíly mezi skupinami a populacemi byly testovány dvoufaktorovou ANOVOU a Tukey HSD testem, p – hladina průkaznosti, n.s. – $p > 0,05$. Průměry, které se mezi sebou statisticky neliší, jsou označeny stejným písmenem.

Skupina	Stáří v čase poranění [dny]	Délka hlavního stonku [cm]		
		Populace A	Populace B	Výsledky dvoufaktorové ANOVY
1	20	33,83 ± 2,37 bc	31,33 ± 1,50 b	Vliv populace n.s.
2	35	27,86 ± 0,80 ab	29,86 ± 0,99 ab	Vliv skupiny $p < 0,001$ F = 25,154
3	50	24,61 ± 1,30 a	23,25 ± 1,56 a	Interakce $p < 0,05$ F = 3,086
KONTROLA 2	-	40,44 ± 1,20 c	33,0 ± 2,36 b	

Skupina	Stáří v čase poranění [dny]	Počet vedlejších větví		
		Populace A	Populace B	Výsledky dvoufaktorové ANOVY
1	20	2,5 ± 0,43 a	3,33 ± 0,56	Vliv populace n.s.
2	35	5,14 ± 0,86 ab	4,86 ± 0,86	Vliv skupiny $p < 0,001$ F = 6,442
3	50	5,0 ± 0,56 ab	5,0 ± 0,33	Interakce n.s.
KONTROLA 2	-	7,67 ± 1,18 b	5,0 ± 0,58	

Skupina	Stáří v čase poranění [dny]	Délka nejdelší větve [cm]		
		Populace A	Populace B	Výsledky dvoufaktorové ANOVY
1	20	25,4 ± 0,001,17 b	23,83 ± 1,19 b	Vliv populace n.s.
2	35	19,86 ± 1,43 a	22,57 ± 1,46 ab	Vliv skupiny $p < 0,001$ F = 10,341
3	50	19,83 ± 0,57 a	18,94 ± 1,30 ab	Interakce n.s.
KONTROLA 2	-	19,56 ± 0,84 a	18,11 ± 0,59 a	

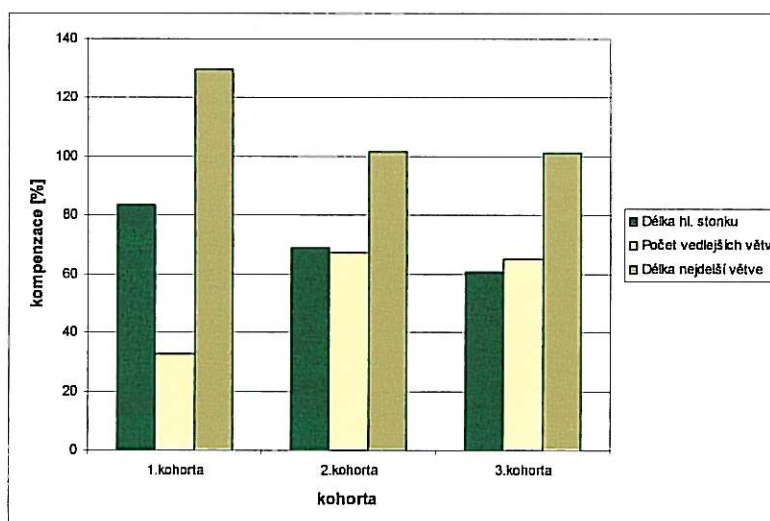
Skupina	Stáří v čase poranění [dny]	Počet květů		
		Populace A	Populace B	Výsledky dvoufaktorové ANOVY
1	20	27,67 ± 3,60	14,17 ± 3,47	Vliv populace $p < 0,001$ F = 23,717
2	35	23,86 ± 4,00	14,86 ± 4,36	Vliv skupiny n.s.
3	50	18,22 ± 1,64	14,0 ± 1,89	Interakce n.s.
KONTROLA 2	-	26,22 ± 3,30	11,56 ± 1,45	

Skupina	Stáří v čase poranění [dny]	Počet plodů		
		Populace A	Populace B	Výsledky dvoufaktorové ANOVY
1	20	36,17 ± 9,10	48,0 ± 5,47	Vliv populace n.s.
2	35	40,29 ± 8,46	44,29 ± 7,24	Vliv skupiny n.s.
3	50	36,78 ± 6,09	27,75 ± 6,63	Interakce $p < 0,05$ F = 3,339
KONTROLA 2	-	53,78 ± 5,27	28,11 ± 2,71	

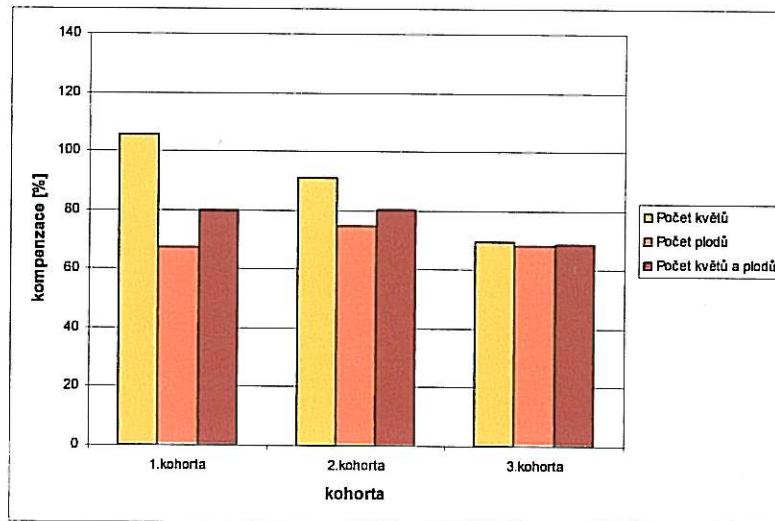
Skupina	Stáří v čase poranění [dny]	Počet květů a plodů		
		Populace A	Populace B	Výsledky dvoufaktorové ANOVY
1	20	63,83 ± 10,22	62,17 ± 5,41	Vliv populace $p < 0,05$ F = 7,046
2	35	64,14 ± 10,96	59,14 ± 11,36	Vliv skupiny n.s.
3	50	55,0 ± 6,99	41,75 ± 7,46	Interakce n.s.
KONTROLA 2	-	80,0 ± 6,67	39,67 ± 3,79	

Rozdíl v počtu zregenerovaných rostlin a kontrolních jedinců, kteří přežili do konce pokusu, se neprokázal (Pearson Chi-square = 3,871, $p = 0,276$; Pearson Chi-square = 2,667, $p = 0,446$).

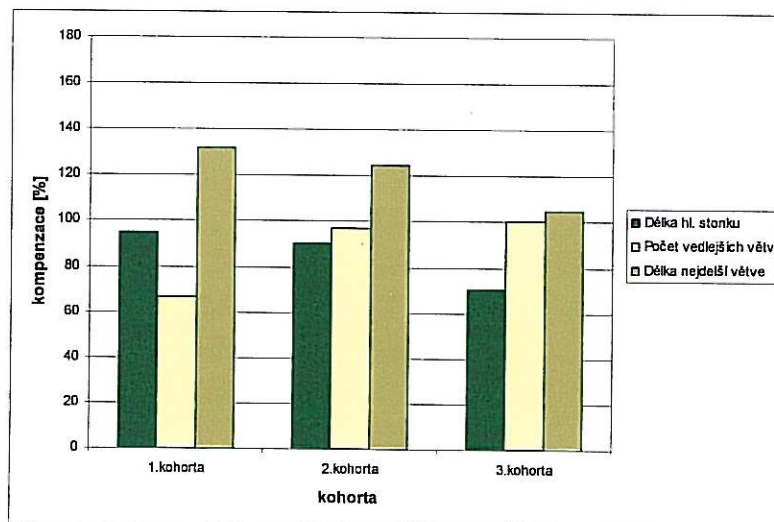
Z růstových charakteristik poraněné rostliny obou populací všech skupin plně kompenzovaly pouze délku nejdelší větve (Obr. 4.11, Obr. 4.13). Rostliny populace A navíc v první skupině plně kompenzovaly počet květů (Obr. 4.12). Všechny ostatní růstové a reprodukční charakteristiky u nich zůstávají pod hranicí 100% kompenzace. Poraněné rostliny populace B kompenzovaly lépe v reprodukčních charakteristikách růstu než v růstových. Počet květů, počet plodů i počet květů a plodů dohromady přesáhl ve všech kohortách hodnoty zaznamenané u kontrolních rostlin (Obr. 4.14). Z růstových charakteristik zregenerované rostliny dokázaly plně kompenzovat pouze délku nejdelší větve. V délce hlavního stonku a v počtu větví k plné kompenzaci nedošlo. V obou případech zregenerované rostliny dosáhly kolem 82 % hodnot kontrolních rostlin.



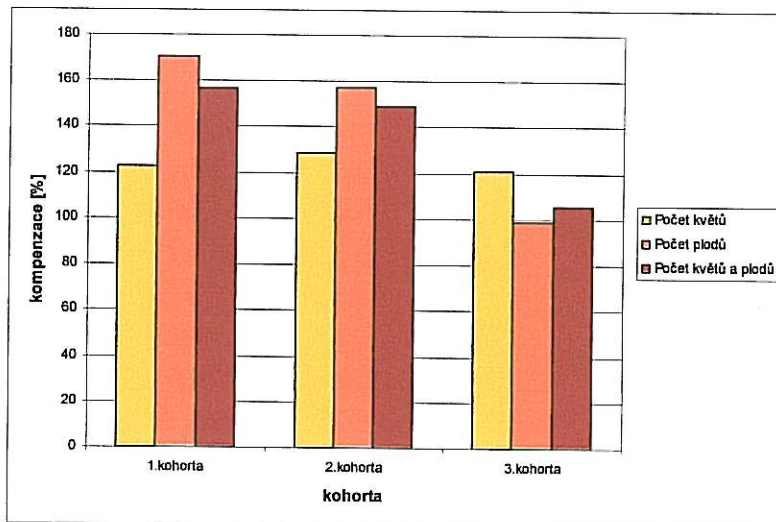
Obr. 4.11 Kompenzační růst poraněných rostlin ve srovnání s rostlinami neporaněnými (kontrola 2 = 100%) na konci pokusu. Uvedeny jsou průměry.



Obr. 4.12 Kompenzační růst poraněných rostlin ve srovnání s rostlinami neporaněnými (kontrola 2 = 100%) na konci pokusu. Uvedeny jsou průměry.



Obr. 4.13 Kompenzační růst poraněných rostlin ve srovnání s rostlinami neporaněnými (kontrola 2 = 100%) na konci pokusu. Uvedeny jsou průměry.



Obr. 4.14 Kompenzační růst poraněných rostlin ve srovnání s rostlinami neporaněnými (kontrola 2 = 100%) na konci pokusu. Uvedeny jsou průměry.

5 DISKUZE

5.1 Regenerace z kořenů

Výsledky pokusu s jednoletými druhy *Anagallis arvensis*, *Euphorbia exigua*, *Kickxia elatine*, *Kickxia spuria* a *Microrrhinum minus* neukázaly schopnost těchto druhů po silné disturbanci, kdy je odstraněna veškerá nadzemní biomasa, vegetativně regenerovat z kořenů. Dostatečné množství opakování bylo sice jen u druhů *Kickxia elatine*, *Kickxia spuria* a *Microrrhinum minus*, ale ani zde rostliny neregenerovaly, všichni jedinci po zásahu uhynuli. Výsledky jsou v souladu s dosavadními pozorováními a pokusy, adventivní odnožování u všech těchto druhů bylo sledováno pouze z hypokotylu (BEIJERINCK 1887, RAUH 1937, MALÍKOVÁ – ústní sdělení). Rostliny byly poraněny, když se nacházely v reprodukční fázi životního cyklu, plně kvetly. Schopnost rostlin adventivně odnožovat je však ovlivněna fenologickou fází rostliny a ontogenetickým stářím v čase poranění (CROOKS 1933, RAUH 1937, LINK and EGGERS 1946, RAJU 1975, KLIMEŠOVÁ and MARTÍNKOVÁ 2004, MARTÍNKOVÁ et al. 2004 a, b, PARRA-TABLA et al. 2004, BOEGE and MARQUIS 2005, MARSHALL et al. 2005). Proto nemůžeme vyloučit možnost, že studované druhy jsou schopny odnožovat z kořenů ve vegetativní fázi, kdy bývá tato schopnost vyšší (CHAPIN et al. 1990, SUZUKI and STUEFER 1999, MARTÍNKOVÁ et al. 2004 a, BOEGE and MARQUIS 2005).

U jednoletých druhů se vegetativní regenerace z kořenů obecně zdá být málo pravděpodobná. Poraněné rostliny získávají energii nutnou k regeneraci ze zásob uložených v neporušených orgánech (BURNS et al. 1997). Jednoletky však nepotřebují ukládat zásoby a zásobní orgány u nich prakticky chybí (CHAPIN et al. 1990), také poměr biomasy kořenů a biomasy prýtu je u nich nižší než třeba u dvouletek (SOSNOVÁ 2006).

5.2 Regenerace z hypokotylu

Provedené pokusy měly simulovat situaci, kdy disturbance zničí či odstraní nadzemní biomasu rostlin různě starých jedinců a neporušené zůstanou pouze kořeny a hypokotyl. Studované jednoleté druhy *Kickxia elatine*, *Kickxia spuria* a *Microrrhinum minus* jsou schopny vypořádat se se silnou disturbancí adventivním odnožováním z hypokotylu. Experimentálně se tak potvrdila dřívější pozorování na *Kickxia elatine* a *Kickxia spuria* (RAUH 1937, MALÍKOVÁ – ústní sdělení) a *Microrrhinum minus* (RAUH 1937). Rostliny regenerovaly pouze po poranění, spontánní odnožování, stejně jako u jednoletek *Linum*

usitatissimum (CROOKS 1933, EGGERS 1946, LINK and EGGERS 1946) a *Solanum lycopersicum* (ADAMS 1924), u nich pozorováno nebylo. Schopnost regenerace z hypokotylu je zvýhodňuje před ostatními jednoletými druhy, které musí po zničení nadzemních částí znovu vyrůst ze semene.

5.2.1 *KICKXIA ELATINE*

V čase provádění poranění se pět kohort různě starých jedinců od sebe lišilo v délce hlavního stonku, počtu listů na hlavním stonku a v celkové biomase rostlin. U všech těchto charakteristik, jak lze očekávat, se vzrůstajícím stářím rostlin jejich hodnota rostla. Statisticky průkazně se mezi kohortami lišila i délka hypokotylu, zde však žádný trend závislosti na stáří rostlin zaznamenán nebyl. Dalším růstem rostlin se rozdíl mezi kohortami postupně stíral a na konci pokusu byl u kontrolních rostlin trend zaznamenán pouze v nadzemní biomase. Čím byly rostliny starší, tím více nadzemní biomasy vytvořily.

Pokud by tedy poraněné rostliny plně kompenzovaly způsobenou ztrátu, neměl by se rozdíl v naměřených hodnotách v závislosti na stáří rostlin projevit ani u nich (kromě nadzemní biomasy). Rozdíl v nadzemní biomase však překvapivě zjištěn nebyl, kohorty se mezi sebou nelišily. Jistý trend však poraněné rostliny vykazovaly v počtu plodů, počtu semen na jeden plod a v počtu semen na rostlinu. Čím starší byly rostliny v čase poranění, tím více vytvořily plodů a tím vyšší byl počet semen na plod a rostlinu. Tento rozdíl ale nebyl tak výrazný, aby byl statisticky průkazný. Na druhou stranu nemůžeme vyloučit, že jeho neprůkaznost je způsobena nedostatečným počtem opakování. Můžeme tedy říct, že míra kompenzace rostlin v těchto charakteristikách závisela na stáří rostlin v čase poranění. Starší jedinci kompenzovali lépe než mladší.

V porovnání s neporaněnými rostlinami se však počet plodů, počet semen na plod a počet semen na rostlinu poraněných rostlin nelišily. Opět zůstává otázkou, není-li to zapříčiněno malým množstvím opakování a skutečností, že pro nedostatečný počet regenerujících jedinců byly takto vyhodnoceny pouze první až třetí kohorta. Statisticky průkazně se poraněné a neporaněné rostliny první až třetí kohorty lišily v počtu květů, počtu květů a plodů dohromady a v hmotnosti semen. Neporaněné rostliny měly na konci pokusu mnohem více květů než poraněné rostliny a především tento rozdíl ovlivnil i vyšší počet květů a plodů dohromady u kontrolních rostlin. Postupné zakládání dalších a dalších květů u kontrolních rostlin mohlo být způsobeno klimaboxovými podmínkami. Rostliny se nacházely ve víceméně optimálních podmínkách po dobu zhruba třiceti týdnů, což můžeme považovat za nezvykle dlouhou dobu. Některé květy nestačily ani plně rozkvést, rostliny už usychaly,

takže vyšší počet květů kontrolní rostliny oproti zregenerovaným rostlinám nijak zvlášť nezvýhodňoval. Hmotnost semen zregenerovaných rostlin byla průkazně nižší než rostlin neporaněných. V porovnání s literaturou (KÄSTNER et al. 2001) však byla průměrná a hmotnost semen neporaněných rostlin dokonce nadprůměrná. Počet semen na plod byl u poraněných a kontrolních rostlin zhruba stejný, kolem třinácti semen na plod. KÄSTNER et al. (2001) však pro druh *K. elatine* uvádí osmnáct semen na plod. Z růstových charakteristik se rostliny poraněné a neporaněné první až třetí kohorty statisticky průkazně lišily v nadzemní biomase a počtu vedlejších větví. Poraněné rostliny vytvořily z hypokotylu méně odnoží, než byl počet větví prvního řádu hlavního stonku neporaněných rostlin. Z toho vyplývá i celkově menší množství nadzemní biomasy rostlin. Ta představovala jen kolem 40% nadzemní biomasy kontrolních rostlin. Celkově tedy můžeme shrnout, že poraněné rostliny kompenzovaly hůře v růstových charakteristikách než v reprodukčních. Avšak fitness jedince se posuzuje právě podle jeho reprodukční úspěšnosti (BEGON et al. 1997).

Pokus dále ukázal, že schopnost juvenilních rostlin tvořit adventivní pupeny na hypokotylu a jejich následný růst v prýty jsou ovlivněny stářím semenáčů v čase poranění. Čím starší semenáče v čase poranění byly, tím menší procento jich toto poranění přežilo. Platí tu tedy stejný vztah, jaký byl zjištěn u jednoletého *Linum usitatissimum* (CROOKS 1933, RAUH 1937, LINK and EGGERS 1946) a vytrvalé *Euphorbia esula* (RAJU 1975) a souvisí zřejmě se schopností pokožky hypokotylu tvořit adventivní pupeny pouze na začátku ontogeneze (RAUH 1937).

Kompenzace poraněných rostlin byla pozitivně ovlivněna celkovou biomasou rostlin a délkou hypokotylu v čase poranění. Uvážíme-li, že v době poranění celková biomasa rostlin rostla s jejich stářím, že starší rostliny mají vytvořené větší množství zásobních látek v těle než mladší rostliny (BURNS et al. 1997, SOSNOVÁ 2006) a že množství živin uložených v těle rostliny ovlivňuje kladně regeneraci rostlin (KLIMEŠOVÁ and MARTÍNKOVÁ 2004, MARTÍNKOVÁ et al. 2004 a, b), můžeme tuto korelaci odůvodnit právě větším množstvím vytvořených zásob u starších, na biomasu bohatších rostlin. Fakt, že růst poraněných rostlin byl ovlivněn i délkou hypokotylu v čase poranění, tuto domněnku jen potvrzuje. Po uříznutí semenáčů těsně pod děložními listy je totiž hypokotyl spolu s kořeny jediným orgánem, odkud může rostlina energii potřebnou pro regeneraci čerpat. Navíc hypokotyl, který se nachází nad povrchem půdy, je zelený a může do určité míry nahradit fotosyntézu listů. Délka hlavního stonku rovněž vypovídá o velikosti rostlin, ale u *K. elatine* se na adventivním odnožování nijak neprojevila. Bude to zřejmě tím, že tento druh tvoří dlouhé plazivé lodyhy (SLAVÍK 2000), u kontrolních a zregenerovaných rostlin byly až 80 cm dlouhé. Avšak v době

experimentálního zásahu byly hlavní stonky dlouhé zhruba jen 1 cm, výraznější růst do délky u nich nastal až poté. Proto se délka hlavního stonku v čase poranění nemohla ještě nijak projevit.

5.2.2 *KICKXIA SPURIA*

Se vzrůstajícím stářím rostlin v jednotlivých kohortách v čase poranění se průkazně zvyšovala délka hlavního stonku, rostl počet listů na hlavním stonku a celková biomasa rostlin. Tento trend se v průběhu pokusu postupně vytratil a na konci pokusu, stejně jako u druhu *K. elatine*, se kontrolní rostliny lišily v závislosti na kohortě pouze v nadzemní biomase.

Poraněné rostliny se na konci pokusu mezi kohortami statisticky průkazně nelišily v žádné z měřených růstových ani reprodukčních charakteristik. Příčinou neprůkaznosti výsledků může být nedostatečný počet opakování. Přesto je ve většině charakteristikách dobře patrný trend. Jedinci mladších kohort vytvořili méně hypokotylových odnoží, měli menší biomasu kořenů a nadzemní biomasu, méně květů, plodů a tím i květů a plodů dohromady než jedinci starších kohort. Zdá se tedy, že kompenzace rostlin následující po poranění je u druhu *K. spuria* ovlivněna stářím juvenilních rostlin v čase poranění. Čím mladší semenáč v čase poranění byl, tím méně úspěšně dokázal způsobenou ztrátu kompenzovat. Stejně výsledky uvádí i MARTÍNKOVÁ et al. (2004 b) u druhu *Rorippa palustris* a *Barbarea vulgaris*. Větší úspěšnost starších rostlin můžeme zdůvodnit větším množstvím zásobních látek, které u rostlin ve vegetativní fázi životního cyklu postupně stoupá (BURNS et al. 1997, BOEGE and MARQUIS 2005, SOSNOVÁ 2006).

Zregenerované rostliny se od neporaněných rostlin výrazně liší ve všech testovaných charakteristikách. Ve všech těchto charakteristikách dosahovaly vyšších hodnot neporaněné rostliny. Údaje o hmotnosti semen jsou jen ze čtvrté kohorty, takže z nich nelze dělat závěry. Semena zregenerovaných rostlin ve čtvrté kohortě byla menší než semena kontrolních rostlin, sto semen vážilo průměrně 0,028 g, kdežto sto semen kontrolních rostlin vážilo 0,036 g. Avšak KÄSTNER et al. (2001) uvádí průměrnou hmotnost semen *K. spuria* ještě vyšší, 0,039 – 0,040 g na sto semen. I počet semen na plod byl u zregenerovaných rostlin nižší, průměrně 13 semen na plod, než u kontrolních rostlin, 16 semen na plod. KÄSTNER et al. (2001) uvádí opět vyšší počet, 25 semen na plod. Rostliny byly schopné po poranění adventivně odnožovat a následně i plodit, ale plné kompenzace schopny nebyly ani v růstových ani v reprodukčních charakteristikách.

Počet zregenerovaných rostlin se v jednotlivých kohortách výrazně lišil, ale žádný trend v závislosti na stáří rostlin patrný nebyl. V porovnání s počtem neporaněných jedinců na konci pokusu se počet zregenerovaných rostlin již nelišil. Rozdíl mezi jednotlivými kohortami tak byl nejspíš náhodný, bez vztahu k schopnosti regenerovat.

Ve vegetativní fázi ovlivňuje stáří rostlin pozitivně regeneraci poraněných rostlin (BOEGE and MARQUIS 2005), starší rostliny mají více zásobních látek, které mohou využít k adventivnímu odnožování (BURNS et al. 1997, BOEGE and MARQUIS 2005, SOSNOVÁ 2006). I u druhu *K. spuria* větší velikost a s tím spojené vyšší stáří rostlin pozitivně ovlivnily kompenzaci poraněných rostlin. Rostliny s větší celkovou biomasou a vyšším počtem listů na hlavním stonku po poranění vytvořily delší hlavní stonky a více plodů. Délka hlavního stonku v čase poranění však následnou kompenzaci nijak průkazně neovlivnila. Může to být způsobeno, stejně jako u druhu *K. elatine*, celkovou architekturou rostlin (TUOMI et al. 1994, LEHTILÄ and SYRJANEN 1995). *K. spuria* vytváří dlouhé poléhavé lodyhy, které v dospělosti mohou dosahovat až 50-ti cm (SLAVÍK 2000). V čase provádění poranění však byly teprve necelý 1 cm dlouhé, tak se jejich vliv na regeneraci nemohl ještě nijak projevit.

5.2.3 MICRORRHINUM MINUS

Regenerace z hypokotylu u druhu *M. minus* byla zkoumána v druhém i třetím experimentu, každý však probíhal v jiném klimaboxu. Režim délky dne byl u obou stejný, ale lišilo se nastavení teploty a ozáření. U druhého pokusu byla teplota přes den 22 °C, v noci poklesla na 12 °C, ozáření 100 $\mu\text{Em}^{-2}\text{s}^{-1}$, u třetího pokusu byla teplota přes den rovněž 22 °C, avšak v noci poklesla jen o dva stupně na 20 °C, ozáření byla menší, 80 $\mu\text{Em}^{-2}\text{s}^{-1}$. Lišil se i růst pokusných rostlin v těchto klimaboxech. Rozestup mezi jednotlivými kohortami druhého pokusu a mezi skupinami třetího pokusu byl jiný, ale druhou kohortu a první skupinu tvořily rostliny stejně staré, pátou kohortu a třetí skupinu také. Když porovnáme velikost těchto odpovídajících si skupin rostlin v čase poranění, uvidíme, že rostliny třetího pokusu byly výrazně větší než druhého pokusu. Ve stáří padesáti dnů již plně kvetly, zatímco rostliny druhého pokusu se nacházely stále ještě ve vegetativní fázi životního cyklu. Jedním vysvětlením mohou být právě odlišné podmínky v klimaboxu u těchto dvou pokusů. A to buď odlišná ozáření, či teplota. Pokud by příčinou byla nižší ozáření, nastal by u semenáčů výraznější prodlužovací růst. Kdežto právě délka hypokotylu byla charakteristika, která se u obou pokusů lišila nejméně. Proto můžeme předpokládat, že rozdíl byl způsoben především odlišným režimem teploty. BAIRD et al. (1992) uvádí, že teplota může ovlivnit i schopnost rostlin regenerovat. Druhým vysvětlením by mohl být původ semen, každá pocházela z jiné

populace. To se ale zdá být méně pravděpodobné, protože i v rámci třetího pokusu byla použita semena dvou populací a výsledky testů ukázaly, že rostliny těchto dvou populací se od sebe v čase poranění neliší. Na konci pokusu při sběru dat se rostliny obou populací lišily jen v počtu květů. Druh *M. minus* osidluje otevřená stanoviště s vysokým podílem obnažené půdy (GRIME 1988), kde je jednak vyšší ozářenost a tím i teplota, protože rostliny nejsou zastíněny sousedními rostlinami. Zdá se tedy, že *M. minus* v druhém pokusu bylo pěstováno v pro něj nepříznivých podmínkách. Délka stonku kontrolních rostlin na konci pokusu byla nižší, než uvádí literatura (GRULICH 2000). Druhy *K. elatine* a *K. spuria* nejsou tak omezené na otevřená stanoviště (GRUB et al. 1996, SLAVÍK 2000, KUBÁT et al. 2002), *K. elatine* vyhledává dokonce mírný zástín (SLAVÍK 2000), velikost dospělých rostlin odpovídala hodnotám uváděným v literatuře (SLAVÍK 2000). Podmínky v klimaboxu jim zřejmě plně vyhovovaly.

Rostliny *M. minus* druhého pokusu se v čase poranění mezi kohortami nelišily tak výrazně, jako rostliny třetího pokusu mezi skupinami. Žádný trend závislosti velikosti rostlin na jejich stáří nalezen nebyl. Rostliny zřejmě rostly ve stresujících podmínkách, všechny byly ve svém růstu nějakým způsobem omezeny a nebyl mezi nimi větší rozdíl, přestože se stářím lišily až o 40 dnů. Oproti tomu jedinci třetího pokusu se mezi skupinami lišili ve všech měřených charakteristikách, jejich velikost se zvyšujícím se stářím výrazně rostla. Velikostní rozdíl mezi rostlinami nejmladší a nejstarší skupiny byl mnohem větší než u rostlin druhého pokusu, přestože tu se rostliny lišily jen o 30 dnů. I na konci pokusů se velikost kontrolních rostlin lišila. Přestože rostliny třetího pokusu stále ještě rostly a byly staré 16 týdnů, byly rostliny druhého pokusu staré 31 týdnů v porovnání s nimi menší.

Kontrolní rostliny druhého pokusu se mezi kohortami nelišily v žádné měřené charakteristice, rozdílně dlouhá délka života se na jejich růstu neprojevila, rostliny byly na konci životního cyklu.

Poraněné rostliny druhého pokusu se na konci pokusu průkazně mezi jednotlivými kohortami nelišily v žádné měřené růstové a reprodukční charakteristice. Statisticky byly však vyhodnocovány jen třetí a čtvrtá kohorta, v ostatních kohortách zregenerovalo vždy jen po jednom jedinci. Přesto jsou vidět jisté trendy v délce hlavního stonku a v nadzemní biomase rostlin, obojí se stářím v čase poranění vzrůstá. Vysvětlit to můžeme, stejně jako u druhů *K. elatine* a *K. spuria*, vzrůstajícím obsahem živin v těle rostliny během vegetativní fáze ontogeneze, které pak rostliny mohly k regeneraci využít (BURNS et al. 1997, BOEGE and MARQUIS 2005, SOSNOVÁ 2006). Zdá se také, že čím byly rostliny v čase poranění starší, tím tvořily i více plodů a květů a plodů dohromady. Ve třetím pokusu byl u obou populací

prokázán rozdíl v délce hlavního stonku a v délce nejdelší odnože. Hodnoty obou těchto charakteristik překvapivě rostou směrem k rostlinám, které byly poraněny jako nejmladší. Nabízí se proto vysvětlení, že rostliny dříve poraněných skupin, v ranější fázi ontogenetického vývoje, mohly vytvořit delší hlavní stonky a odnože proto, že dosud měly na regenerativní růst více času. Znamenalo by to, že ještě rostou a výsledky se mohou při dostatečně dlouhé sezóně ještě změnit. Počet odnoží naopak se vzrůstajícím stářím rostlin v čase poranění rostl. Zde může mít vliv opět množství živin uložených v rostlině a použitých po poranění na regeneraci, které se ve vegetativní fázi s vývojem zvyšuje (BURNS et al. 1997, MARTÍNKOVÁ et al. 2004 b, BOEGE and MARQUIS 2005, SOSNOVÁ 2006). Starší rostliny měly více energie na regeneraci, mohly vytvořit více odnoží. Počet odnoží navíc není závislý na době, která uplynula od poranění, odnože se zakládaly víceméně najednou. Jiné vysvětlení, proč délka hlavního stonku a délka nejdelší odnože rostou směrem k nejmladším rostlinám v čase poranění, zatímco počet odnoží směrem k nejstarším rostlinám, lze nalézt ve skutečnosti, že skupiny poraňovaných rostlin se nacházely v různých fenologických fázích, protože fenologická fáze rostliny v čase poranění ovlivňuje její schopnost regenerace (MARTÍNKOVÁ et al. 2004 a, PARRA-TABLA et al. 2004, MARSHALL et al. 2005). Jedinci první skupiny byli ve vegetativní fázi životního cyklu, jedinci druhé skupiny také, ale někteří se už chystali kvést, a jedinci třetí skupiny již plně kvetli. Rostlina, která plně kvete, vyčerpala již značné množství energie na reprodukci (CHAPIN et al. 1990, SUZUKI and STUEFER 1999), o to méně zásob má k dispozici na regeneraci po způsobeném poranění (THOMSON et al. 2003, BOEGE and MARQUIS 2005, SOSNOVÁ 2006). Zásoby věnuje především do tvorby dostatečného množství odnoží, aby se na nich a jejich větvích mohlo založit dost květů, na délce odnoží tolik nezáleží. Nemůžeme tedy zatím říct, zda adventivní odnožování poraněných rostlin druhu *M. minus* bylo závislé na stáří rostlin v čase poranění. To ukáží až konečné výsledky pokusu.

V druhém pokusu se zregenerované rostliny třetí a čtvrté kohorty od kontrolních rostlin nelišily v žádné měřené charakteristice. Hmotnost semen nebyla kvůli nedostatečnému počtu opakování testována statisticky, ale z výsledků je patrné, že semena zregenerovaných a kontrolních rostlin se hmotnostně nelišila. Sto semen vážilo průměrně 0,006 g. Je to méně, než uvádějí KÄSTNER et al. (2001) a GRIME (1988), 0,007 g, a ŠERÁ and ŠERÝ (2004), 0,0083 g. Rozdíl oproti údajům uváděným v literatuře je zřejmě způsoben horšími podmínkami v klimaboxu. Ve třetím pokusu se zregenerované a kontrolní rostliny lišily ve všech dosud měřených růstových charakteristikách, v reprodukčních naopak ne. Situace je zde obdobná výše zmiňované u poraněných rostlin. Hlavní stonky kontrolních rostlin, tedy těch,

kteře nebyly ve vývoji pozdrženy poraněním, byly v obou populacích nejdelší. Nejvíce se lišily od rostlin poraněných nejpozději. To jen potvrzuje domněnku, že rostliny v době sběru dat stále ještě rostly.

Počet regenerujících rostlin nebyl závislý na stáří rostlin v čase poranění v druhém ani třetím pokusu.

U druhého pokusu měla na regeneraci vliv délka hlavního stonku v čase poranění. Kladně ovlivnila biomasu zregenerovaných rostlin, počet plodů a tím i počet květů a plodů dohromady. U třetího pokusu se rovněž prokázala korelace mezi velikostí rostlin v čase poranění a kompenzačním růstem. V obou populacích byla nejvíce ovlivněna délka hlavního stonku zregenerovaných rostlin, ovlivnila ji délka hlavního stonku v čase poranění, počet listů na hlavním stonku, délka hypokotylu i celková biomasa rostlin. Ve všech těchto případech se však jednalo o negativní korelaci, čím větší rostliny byly v čase poranění, tím kratší hlavní stonky u nich byly naměřeny. Záporně byl ovlivněn i počet květů. Z takovýchto výsledků můžeme usuzovat, že rostliny v čase sběru dat ještě rostly a s jejich dalším růstem se síla negativní korelace bude postupně snižovat, nakonec možná dosáhne až kladných hodnot. Starší jedinci v čase poranění byli i výrazně větší než mladší jedinci. Tito nejstarší a největší jedinci byli však poraněni jako poslední, na regeneraci měli dosud nejméně času. Proto délka hlavního stonku a počet květů jsou u nich nejnižší, vztah je negativní. Dá se ale očekávat, že dalším vývojem vytvoří nakonec relativně větší rostliny, stejně, jako tomu bylo u druhého pokusu. Počet plodů zregenerovaných rostlin velikostí a stářím rostlin v čase poranění ovlivněn nebyl, nelišil se mezi skupinami rostlin poraněných v odlišných fázích ontogeneze. Květů však měly při sběru dat méně rostliny poraněné nejpozději, v čase poranění největší. Z toho usuzujeme, že později poraněné rostliny přešly do květu rychleji než dříve poraněné, rychlejším vývojem dohnaly „náskok“ dříve poraněných rostlin a plodily pak již nastejno s nimi. Tento rychlejší vývoj mohl být způsoben tím, že později poraněné rostliny v čase experimentálního zásahu už kvetly. Obdobná situace nastává u jedinců vyklíčených v různou dobu vegetační sezóny. Později vyklíčené kohorty mají relativně vyšší růstovou rychlost, dříve plodí a v době reprodukce mají menší velikost než kohorty vyklíčené časněji (KELLY and LEVIN 1997, ZHOU et al. 2005). Zdá se, že klíčové pro později poraněné je rychle odplodit, zakládání květů ukončují relativně dříve než rostliny poraněné v mladších fázích ontogeneze. V přírodě čím později je rostlina poraněna, tím méně času jí zbývá na regeneraci a dozrání plodů. Pro jednoletou rostlinu je odplození zcela zásadní, teprve po doplození začne odumírat. Uzáření plodů má na ukončení životního cyklu mnohem větší vliv než zhoršující se podmínky na konci vegetační sezóny (MOKHTAR and HOULE 2005).

Jedinou charakteristikou, která byla ovlivněna pozitivně velikostí rostlin v čase poranění, byl počet odnoží. Počet odnoží byl však od začátku regenerace téměř stejný a lze předpokládat, že kladný vztah se už do konce pokusu nezmění. Dalo by se tedy očekávat, že byl kladně ovlivněn velikostí rostliny v době poranění (BURNS et al. 1997, BOEGE and MARQUIS 2005, SOSNOVÁ 2006). Je však možné alternativní vysvětlení. Starší rostliny regenerovaly hůře, protože hypokotyl už ztrácel meristemickou aktivitu nutnou k tvorbě adventivních pupenů (RAUH 1937). Adventivní odnože se tedy vyvíjely pomaleji a žádná z nich nezískala výškovou převahu a nezbrzdila tedy vývoj více pupenů. Výsledný vyšší počet odnoží si stíní a konkuruje si o živiny dodávané kořenovým systémem a méně roste do délky.

Už teď ale můžeme říct, že kompenzace druhu *M. minus* byla ze všech tří studovaných druhů nejlepší. Ve většině měřených charakteristikách dokázaly rostliny plně kompenzovat poranění, často hranici 100% kompenzace zregenerované rostliny výrazně překročily.

Rozdíly v kompenzační schopnosti mezi druhy rodu *Kickxia* a *Microrrhinum* mohou být způsobeny tím, že druhy rodu *Kickxia* namají vzpřímený primární prýt se silnou apikální dominancí (SLAVÍK 2000) a proto i neporaněné rostliny jsou silně větvené, zatímco primární prýt druhu *Microrrhinum minus* je přímý a nevětvený (GRULICH 2000). Větvení po narušení je tak mnohem větší u *Microrrhinum minus*, u kterého kontrastuje s málovětvenou nenarušenou architekturou rostlin. Tento výsledek potvrzuje, že kompenzační růst narušených rostlin je pozitivně korelován s kompetiční schopností, výškovým růstem a apikální dominancí u těchto rostlin a spíše než adaptací na poranění je alometrickým důsledkem apikální dominance (AARSEN and IRWIN 1991, AARSEN 1995).

6 ZÁVĚR

1) Schopnost regenerovat z kořenů po silné disturbanci, kdy je odstraněna veškerá nadzemní biomasa, se u jednoletých druhů *Anagallis arvensis*, *Euphorbia exigua*, *Kickxia elatine*, *Kickxia spuria* a *Microrrhinum minus* neprokázala.

2) Druhy *Kickxia elatine*, *Kickxia spuria* a *Microrrhinum minus* jsou po poranění schopny adventivně odnožovat z hypokotylu. Spontánní odnožování zaznamenáno nebylo.

3) U všech těchto druhů se regenerace zdá být ovlivněna stářím rostliny v čase poranění:

Kickxia elatine: stáří rostlin ve vegetativní fázi životního cyklu negativně ovlivnilo počet regenerujících jedinců. Kompenzace jím však ovlivněna nebyla.

Kickxia spuria: stáří rostlin v době experimentálního zásahu nemělo vliv na počet regenerujících jedinců. Zdá se však, že čím byly rostliny starší, tím lépe způsobenou ztrátu kompenzovaly, v růstových i reprodukčních charakteristikách.

Microrrhinum minus: vliv stáří rostliny v čase poranění na počet regenerujících jedinců se neprokázal, je ale patrný jistý trend, kde mladší rostliny adventivně odnožují méně často než rostliny starší. Kompenzace růstových a reprodukčních charakteristik se lišila v jednotlivých pokusech: v pokusu č. 2 byla vyšší u starších rostlin, v pokusu č. 3 byla u starších rostlin nižší v růstových charakteristikách, kromě počtu vedlejších větví a v reprodukčních charakteristikách rozdíl zaznamenán nebyl.

Ze tří zkoumaných druhů největší kompenzace produkce semen byla zaznamenána u druhu *Microrrhinum minus*. Bylo to pravděpodobně způsobené rozdíly v architektuře zkoumaných rostlin: nenarušené rostliny *M. minus* jsou vzpřímené a málo větvené a poranění vede ke ztrátě apikální dominance a silnému větvení zatímco druhy rodu *Kickxia* jsou silně větvené už jako nenarušené a ztráta stonku u nich k většímu větvení nevede.

7 LITERATURA

- AARSEN, L.W. 1995. Hypotheses for coevolution of apical dominance in plants: implications for the interpretation of overcompensation. *Oikos* 74: 149-156.
- AARSEN, L.W. and IRWIN, D.L. 1991. What selection: herbivory or competition? *Oikos* 60: 261-262.
- ADAMS, J. 1924. Adventitious shoots on hypocotyl of flax and tomato. *Bot. Gaz.* 78: 461-462.
- ✓ BAIN, H.F. 1940. Origin of adventitious shoots in decapitated cranberry seedlings. *Bot. Gaz.* 101: 872-880.
- BAIRD, J.H., DUTE, R.R. and DICKENS, R. 1992. Ontogeny, anatomy, and reproductive biology of vegetative reproductive organs of *Diodia virginiana* L. (Rubiaceae). *International J. Plant Sci.* 153: 320-328.
- ✓ BEGON, M., HARPER, J.L. and TOWNSEND, C.R. 1997. *Ekologie: jedinci, populace a společenstva*. Nakladatelství Univerzity Palackého, Olomouc.
- BEIJERINCK, M. 1887. Wurzelknospen und Nebenwurzeln. *Verh. Koninkl. Nederl. Akad. Wet.* 25/3: 1-150.
- ✓ BELLINGHAM, P.J. and SPARROW, A.D. 2000. Resprouting as a life history strategy in woody plant communities. *Oikos* 89: 409-416.
- BOEGE, K. and MARQUIS, R.J. 2005. Facing herbivory as you grow up: the ontogeny of resistance in plants. *Trends Ecol. Evol.* 20: 441-448.
- ✓ BOND, W.J. and MIDGLEY, J.J. 2001. Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche. *Trends Ecol. Evol.* 16: 45-51.
- BURNS, I.G., WALKER, R.L. and MOORBY, J. 1997. How do nutrients drive growth? *Plant Soil* 196: 321-325.
- CHAPIN III, S.F., SCHULZE, E.D. and MOONEY, H.A. 1990. The ecology and economics of storage in plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 21: 423-447.
- CHRTEK, J., KRÍSA, B. 1992. *Tithymalus* – pryšec. – In: Hejný S. and Slavík B. [eds]: *Květena České republiky*, 3: 321-346, Academia, Praha.
- ✓ CROOKS, D.M. 1933. Histological and regenerative studies on the flax seedling. *Bot. Gaz.* 95: 209-239.
- DEL-VAL, E. and CRAWLEY, M.J. 2005. Are grazing increaser better tolerators than decreaseers? An experimental assessment of defoliation tolerance in eight British grassland species. *J. Ecol.* 93: 1005-1016.

- EGGERS, V. 1946. Influence of carbohydrate and nitrate-nitrogen nutrition on development of hypocotyledonary buds in flax. *Bot. Gaz.* 107: 385-390.
- ✓ ESAU, K. 1965. *Plant anatomy*. Wiley Eastern Limited, New Delhi.
- GRIME, J.P., HODGSON, J.G. and HUNT, R. 1988. *Comparative plant ecology. A functional approach to common British species*. Unwin Hyman, London.
- ✓ GRIME, J.P. 2001. *Plant strategies, vegetation processes and ecosystem properties*. John Wiley & Sons, Chichester.
- GRUB, A., PERRITAZ, J. and CONTAT, F. 1996. Promotion of the segetal flora by field margins on productive arable soil. *J. Applied Botany - Angewandte Botanik* 70: 101-112.
- GRULICH, V. 2000. *Microrrhinum* – hledíček. – In: Slavík B. [eds]: *Květena České republiky*, 6: 336-337, Academia, Praha.
- HAUTEKEETE, N.-C., PIQUOT, Y. and van DIJK, K. 2002. Life span in *Beta vulgaris* ssp. *maritima*: the effects of age at the first reproduction and disturbance. *J. Ecol.* 90: 508-516.
- ✓ HAWKES, C.V. and SULLIVAN, J.J. 2001. The impact of herbivory on plants in different resource conditions: A meta-analysis. *Ecology* 82: 2045-2058.
- HELLSTRÖM, K., RAUTIO, P., HUHTA, A.-P. and TUOMI, J. 2004. Tolerance of an annual hemiparasite, *Euphorbia stricta* agg., to simulated grazing in relation to the host environment. *Flora* 199: 247-255.
- HUHTA, A.-P., TUOMI, J. and RAUTIO, P. 2000. Cost of apical dominance in two monocarpic herbs, *Erysimum strictum* and *Rhinanthus minor*. *Can. J. Botany* 78:591-599.
- ✓ HUHTA, A.-P., HELLSTRÖM, K., RAUTIO, P. and TUOMI, J. 2003. Grazing tolerance of *Gentianella amarella* and other monocarpic herbs: why is tolerance highest at low damage levels? *Plant Ecol.* 166: 49-61.
- ISHIKAWA, K., KAMADA, H. and HARADA, H. 1997. Another evidence for inhibitory effect of auxin in adventitious bud formation of decapitated flax (*Linum usitatissimum* L.) seedlings. *J. Plant Res.* 110: 387-392.
- IWASA, Y. and KUBO, T. 1997. Optimal size of storage for recovery after unpredictable disturbances. *Evol. Ecol.* 11: 41-65.
- KÄSTNER, A., JÄGER, E.J. and SCHUBERT, R. 2001. *Handbuch der Segetalpflanzen. Mitteleuropas*. Springer, Wien, pp. 609.
- KELLY, M.G. and LEVIN, D.A. 1997. Fitness consequences and heritability aspects of emergence date in *Phlox drummondii*. *J. Ecol.* 85: 755-766.

- ✓ KERSTETTER, R.A. and HAKE, S. 1997. Shoot meristem formation in vegetative development. *Plant Cell* 9: 1001-1010.
- ✓ KLEMOW, K.M. and RAYNAL, D.J. 1983. Population biology of an annual plant in a temporally variable habitat. *J. Ecol.* 71: 691-703.
- KLIMEŠ, L. and KLIMEŠOVÁ, J. 1999. Root sprouting in *Rumex acetosella* under different nutrient levels. *Plant Ecol.* 141: 33-39.
- ✓ KLIMEŠOVÁ, J. 2001. Adventivní odnožování – přehlížená vlastnost kořenů rostlin. *Zpr. Čes. Bot. Společ., Mater.* 18: 63-72.
- ✓ KLIMEŠOVÁ, J. 2003. Monokarpické rostliny schopné přežít silnou disturbanci. *Zpr. Čes. Bot. Společ., Mater.* 19: 37-48.
- ✓ KLIMEŠOVÁ, J. and KLIMEŠ, L. 2003. Resprouting of herbs in disturbed habitats: is it adequately described by Bellingham-Sparrow's model? *Oikos* 103: 225-229.
- ✓ KLIMEŠOVÁ, J. and 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.
- KOCIÁNOVÁ, A. 2005. Banka pupenů na kořenových fragmentech. *Zpr. Čes. Bot. Společ., Mater.* 20: 113-120.
- KOVANDA, M. 1992. *Anagallis* – drchnička. – In: Hejný S. and Slavík B. [eds]: *Květena České republiky*, 3: 272-274, Academia, Praha.
- ✓ KRUGER, L.M., MIDGLEY, J.J. and COWLING, R.M. 1997. Resprouters vs. Reseeders in South African forest trees; a model based on forest canopy height. *Funct. Ecol.* 11: 101-105.
- KUBÁT, K., HROUDA, L., CHRTEK, J. jun., KAPLAN, Z., KIRSCHNER, J. and ŠTĚPÁNEK, J. [eds] 2002. *Klíč ke květeně České republiky*. Academia, Praha.
- KUDOH, K., KACHI, N., KAWANO, S. and ISHIGURIS, Y. 2002. Intrinsic cost of delayed flowering in annual plants: negative correlation between flowering time and reproductive effort. *Plant Spec. Biol.* 17: 101-107.
- LEHTILÄ, K. 2000. Modelling compensatory regrowth with bud dormancy and gradual activation of buds. *Evol. Ecol.* 14: 315-330.
- ✓ LEHTILÄ, K. and SYRJANEN, K. 1995. Compensatory responses of 2 *Melampyrum* species after damage. *Funct. Ecol.* 9: 511-517.
- ✓ LINK, G.K.K. and EGGERS, V. 1946. Mode, site, and time of initiation of hypocotyledonary bud primordia in *Linum usitatissimum* L. *Bot. Gaz.* 107: 441-454.

- MARBY, C.M. and WAYNE, P.W. 1997. Defoliation of the annual herb *Abutilon theophrasti*: Mechanisms underlying reproductive compensation. *Oecologia* 111: 225-232.
- MARSHALL, D.L., ABRAHAMSON, N.J., AVRITT, J.J., HALL, P.M., MEDEIROS, J.S., REYNOLDS, J., SHANER, M.G.M., SIMPSON, H.L., TRAFTON, A.N., TYLER, A.P. and WALSH, S. 2005. Differences in plastic responses to defoliation due to variation in the timing of treatments for two species of *Sesbania* (*Fabaceae*). *Annals of Botany* 95: 1049-1058.
- MARTÍNKOVÁ, J., KLIMEŠOVÁ, J. and MIHULKA, S. 2004a. Resprouting after disturbance: an experimental study with short-lived monocarpic herbs. *Folia Geobot.* 39: 1-12.
- MARTÍNKOVÁ, J., KOČVAROVÁ, M. and KLIMEŠOVÁ, J. 2004b. Resprouting after disturbance in short-lived herb *Rorippa palustris* (*Brassicaceae*): an experiment with juveniles. *Acta Oecol.* 25: 143-150.
- MARTÍNKOVÁ, J., SOSNOVÁ, M., KOCIÁNOVÁ, A. and KLIMEŠOVÁ, J. 2005. Jak poranění ovlivňuje produkci semen u krátkověkých druhů schopných odnožovat z kořenů. *Zpr. Čes. Bot. Společ., Mater.* 20: 87-101.
- MOKHTAR, I.B. and HOULE, G. 2005. Fruit maturation, not deteriorating light conditions, is the primary cue of senescence in a spring ephemeral annual plant - *Floerkea proserpinacoides* (*Limnathaceae*). *Am. J. Bot.* 92: 438-442.
- OLEJNICZAK, P. 2001. Evolutionary stable allocation to vegetative and sexual reproduction in plants. *Oikos* 95: 156-160.
- PARRA-TABLA, V., RICO-GRAY, V. and CARBAJAL, M. 2004. Effect of defoliation on leaf growth, sexual expression and reproductive success of *Cnidioscolus aconitifolius* (*Euphorbiaceae*). *Plant Ecol.* 173: 153-160.
- PAUSAS, J.G. 2001. Resprouting vs. Seeding – a Mediterranean perspective. *Oikos* 94: 193-194.
- RAJU, M.V.S. 1975. Experimental studies on leafy spurge (*Euphorbia esula* L.): ontogeny and distribution of buds and shoots on the hypocotyl. *Bot. Gaz.* 136: 254-261.
- RAUH, W. 1937. Die Bildung von Hypocotyl und Wurzelsprossen und ihre Bedeutung für die Wuchsorten der Pflanzen. *Nova Acta Leop.* 4: 395-553.
- REICHARDT, H.W. 1857. Beiträge zur Kenntniss hypokotylischer Adventivknospen und Wurzelsprosse bei krautigen Dikotylen. *Verh. Zool.-Bot. Ver. Wien* 7: 235-244.
- SANS, F.X. and MASALLES, R.M. 1997. Demography of the arable weed *Diplotaxis eruroides* in central catalonia, Spain. *Can. J. Bot.* 75: 86-95.

- ✓ SCHIPPERS, P., van GROENENDAEL, J.M., VLEESHOUWERS, L.M. and HUNT, R. 2001. Herbaceous plant strategies in disturbed habitats. *Oikos* 95: 198-210.
- SLAVÍK, B. 2000. *Kickxia* – úporek. – In: Slavík B. [eds]: Květena České republiky, 6: 346-349, Academia, Praha.
- ✓ SOSNOVÁ, M. 2003. Vegetativní regenerace jednoletého druhu *Rorippa palustris* (L.) Besser. Ms., 32 p. [Dipl. pr.; depon in: Knihovna Biologické fakulty JU, České Budějovice].
- SOSNOVÁ, M. 2006. Úloha zásobních asimilátů ve vegetativní regeneraci druhu *Rorippa palustris*. Ms., 29 p. [Dipl. pr.; depon in: Knihovna Biologické fakulty JU, České Budějovice].
- ✓ STERNBERG, M., GUTMAN, M., PEREVOLOTSKY, A. and KIGEL, J. 2003. Effects of grazing on soil seed bank dynamics: An approach with functional groups. *J. Veget. Sci.* 14: 375-386.
- SUZUKI, J.I. and STUEFER, J.F. 1999. On the ecological and evolutionary significance of storage in clonal plants. *Plant Spec. Biol.* 14: 11-17.
- ŠERÁ, B. and ŠERÝ, M. 2004. Number and weight of seeds and reproductive strategies of herbaceous plants. *Folia Geobot.* 39: 27-40.
- ✓ THOMPSON, K., BAKKER, J.P., BEKKER, R.M. and HODGSON, J.G. 1998. Ecological correlates of seed persistence in soil in the north-west European flora. *J. Ecol.* 86: 163-169.
- THOMSON, V.P., CUNNINGHAM, S.A., BALL, M.C. and NICOTRA, A.B. 2003. Compensation for herbivory by *Cucumis sativus* through increased photosynthetic capacity and efficiency. *Oecologia* 134: 167-175.
- ✓ TUOMI, J., NILSSON, P. and ASTROM, M. 1994. Plant compensatory responses: bud dormancy as an adaptation to herbivory. *Ecology* 75: 1429-1436.
- ✓ VESK, P.A. and WESTOBY, M. 2004. Sprouting ability across diverse disturbances and vegetation types worldwide. *J. Ecol.* 92: 310-320.
- WHITE, L.M. 1973. Carbohydrate reserves of grasses: a review. *J. Range Manage* 26: 13-18.
- ✓ WITTRICK, V.B. 1884. Ueber Wurzelsprossen bei krautigen Gewächsen, mit besonderer Rücksicht auf ihre verschiedene biologische bedeutung. *Bot. Zbl.* 17(8,9): 227-232, 257-264.
- ZANIN, G., OTTO, S., RIELLO, L. and BORIN, M. 1997. Ecological interpretation of weed flora dynamics under different tillage systems. *Agric. Ecosyst. Environ.* 66: 177-188.
- ZHOU, D., WANG, T. and VALENTINE, I. 2005. Phenotypic plasticity of life-history characters in response to different germination timing in two annual weeds. *Can. J. Bot.* 83: 28-36.

8 PRÍLOHA



Obr. 8.1 - Pohled na rostliny v klimaboxu.

Obr. 8.2 - Rostlina rodu *Kickxia* regenerující po poranění z hypokotylu.



Obr. 8.3 – Rostlina *Microrrhinum minus* regenerující po poranění z hypokotylu.