

Jihočeská univerzita  
Biologická fakulta



Magisterská práce

# Reiterace a kompenzační růst u krátkověkých druhů odnožujících z kořenů



České Budějovice  
2006

Alena Kociánová  
Školitel: doc. RNDr. Jitka Klimešová, CSc.

## Magisterská práce

KOCIÁNOVÁ A. (2006): Reiterace a kompenzační růst u krátkověkých druhů odnožujících z kořenů. [Reiteration and compensatory growth in short-lived root-sprouting species, Master Thesis, in Czech]. – Faculty of Biological Sciences, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic. 47 pp.

**Annotation:** In two short-lived root-sprouting species *Rorippa palustris* and *Barbarea vulgaris*, reiteration and compensatory growth following severe disturbance were experimentally studied.

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

V Třeboni dne 20. 4. 2006

*Alma Kociánová*

**Poděkování:**

Chtěla bych poděkovat hlavně své školitelce za vedení mé magisterské práce, laskavý přístup, trpělivost a věnovaný volný čas. Děkuji také všem ostatním, kteří k dokončení této práce nějakým způsobem přispěli.

Práce byla finančně podpořena grantem SGA2005/09 Studentské grantové agentury Biologické fakulty.

## Obsah:

<b>1</b>	<b>Úvod</b> .....	1
1.1	Reiterace.....	1
1.1.1	Reiterace.....	1
1.1.2	Banka axilárních a adventivních pupenů.....	2
1.2	Kompenzace a kompenzační růst.....	3
1.3	Studované druhy.....	4
1.3.1	Strategie krátkověkých monokarpických druhů.....	4
1.3.2	<i>Rorippa palustris</i> (L.) Besser (Brassicaceae).....	4
1.3.3	<i>Barbarea vulgaris</i> R. Br. (Brassicaceae).....	5
1.4	Cíle práce.....	6
<b>2</b>	<b>Metodika</b> .....	7
2.1	Klimabox – <i>Rorippa palustris</i> .....	7
2.2	Venkovní nádobový experiment – <i>Rorippa palustris</i> .....	8
2.3	Venkovní nádobový experiment – <i>Barbarea vulgaris</i> .....	8
2.4	Statistické zpracování.....	9
<b>3</b>	<b>Výsledky</b> .....	11
3.1	Klimabox – <i>Rorippa palustris</i> .....	11
3.1.1	Růst rostlin v průběhu experimentu.....	11
3.1.2	Architektura prýtů.....	12
3.1.3	Kompenzace.....	14
3.1.4	Banka pupenů na začátku a konci experimentu.....	14
3.2	Venkovní nádobový experiment – <i>Rorippa palustris</i> .....	19
3.3	Venkovní nádobový experiment – <i>Barbarea vulgaris</i> .....	24
<b>4</b>	<b>Diskuze</b> .....	27
4.1	Klimabox – <i>Rorippa palustris</i> .....	27
4.1.1	Banka pupenů na začátku a konci experimentu.....	27
4.1.2	Regenerace rostlin a architektura prýtů.....	28
4.1.3	Kompenzace.....	30
4.2	Venkovní nádobový experiment – <i>Rorippa palustris</i> .....	31
4.3	Venkovní nádobový experiment – <i>Barbarea vulgaris</i> .....	33
<b>5</b>	<b>Závěr</b> .....	35
<b>6</b>	<b>Literatura</b> .....	36
<b>7</b>	<b>Obrazové přílohy</b> .....	41

# 1. Úvod

Rostliny jsou ve svém životě vystaveny různým nepříznivým podmínkám. Ty z nich, které vedou k částečnému nebo úplnému zničení rostlinné biomasy, zahrnujeme pod termín disturbance (Grime 2001). Míra disturbance tvoří kontinuum začínající pouhou defoliací a končící ztrátou všech nadzemních orgánů a části orgánů podzemních (Bellingham et Sparrow 2000, Klimešová et Klimeš 2003). Příčiny disturbance jsou různé: od přírodních, jako je požár, mráz, sucho, povodeň, půdní eroze či herbivorie, až po člověkem způsobené např. narušení v důsledku obdělávání zemědělské půdy nebo nejrůznějších stavebních činností (Iwasa et Kubo 1997, Grime 2001).

To, že na stanovišti vystavovaném opakovaně disturbance rostou určité druhy rostlin je dáno tím, jak jedinci populace či společenstva na disturbance reagují (Pausas et Lavorel 2003). Rostlinní jedinci se mohou disturbance vyhnout únikem v prostoru či v čase (Iwasa et Kubo 1997, Agrawal 2000) tzn. např., že mohou období, kdy se vyskytuje disturbance, přežít v klidovém stádiu. Dále se mohou chránit před disturbance např. produkcí toxických a nestravitelných látek, mechanických obranných útvarů proti herbivorům (Pullin et Gilbert 1989, Bazely et al. 1991, Poorter 2004), nebo silnější kůrou proti účinkům požáru (Gill 1981). V neposlední řadě mohou rostlinní jedinci disturbance tolerovat (Agrawal et al. 2004), tzn. ztratí část biomasy, ale rychle ji nahradí (vegetativně regenerují) díky zásobám pupenů a asimilátů. Z morfologického hlediska při vegetativní regeneraci dochází k reiteraci modulární struktury nadzemních stonků a z hlediska ekologického dochází ke kompenzaci funkcí (kompenzační fotosyntéza, kompenzační růst, kompenzace fitness).

## 1.1 Reiterace

### 1.1.1 Reiterace

Pokud se podíváme na architekturu rostliny rostoucí v přírodě, zjistíme, že se často odlišuje od růstu v kultuře. Je to způsobeno nestálostí podmínek, které se často v průběhu života rostliny mění od stresových až po supraoptimální. Ztráta biomasy také není výjimkou.

Reiterace je zopakování některé části architekturního modelu v rámci stavby rostlinného těla, které způsobila disturbance, stres nebo optimální podmínky pro růst (Hallé et al. 1978). Poprvé byla popsána v souvislosti s architekturou stromů, ale neomezuje se pouze na ně, můžeme ji najít nejen u rostlin, ale objevuje se i u mnoha přisedlých živočichů (Hallé 1999).

Pro reiteraci jsou nezbytné zásobní meristémy. Většina rostlin disponuje pouze axilárními pupeny, některé rostliny však k reiteraci běžně využívají adventivní pupeny na kořenech (Rauh 1937, Klimešová 2003). Reiterace je řízena apikální dominancí. Pokud např. herbivor poškodí nebo odstraní apikální meristém stonku, přeruší produkci auxinu, takže uvolní boční pupeny z apikální dominance a umožní tak jejich růst (Huhta et al. 2003).

Dormance axilárních a adventivních pupenů je řízena stejným molekulárním mechanismem (Anderson et al. 2001), ale reiterované struktury se mohou lišit. Hallé (1999) hovoří o reiteraci kompletní nebo částečné, neanalyzuje však rozdíly, které k nim vedou. Existuje jediné srovnání architektury růstu reiterovaných a normálních prýtů pro byliny; bylo publikováno Dubardem v roce 1903. Ten zjistil, že adventivní prýty jsou většinou tenčí, nižší a nejsou větvené. Z hlediska anatomického mají adventivní kořenové prýty jednodušší stavbu. Nedochází u nich k takové diferenciaci pletiv a nedosahují stejného stupně zdřevnatění jako prýty primárních, takže jsou křehčí (Dubard 1903).

### **1.1.2 Banka axilárních a adventivních pupenů**

Mnoho rostlinných druhů využívá k vegetativní regeneraci banku pupenů, která představuje soubor všech dormantních axilárních a adventivních pupenů na rostlině (Harper 1977). Její funkčnost však může být ovlivněna anatomickými a morfologickými odlišnostmi těchto dvou druhů pupenů.

Axilární pupeny vznikají exogenně činností apikálního meristému stonku a můžeme je najít v každém rostlinném nodu. Již během počátečního dělení se buňky uspořádají stejně, jako jsou uspořádány v apikálním meristému stonku. Zároveň na počátku svého vývoje vytváří tyto pupeny spojení s cévními svazky stonku (Esau 1966). Axilární pupeny mají několik možných osudů. Buď se dále vyvíjejí ve větve vyšších řádů, úplně zaniknou, nebo zůstávají dormantními, a stávají se tak součástí zásobních meristémů (Stafstrom 1995).

Naproti tomu adventivní pupeny se mohou zakládat na orgánech stonkového, listového i kořenového původu. Jejich vznik není nijak spojen s činností apikálního meristému stonku (Esau 1966), ale je vázán na činnost jiného meristematického pletiva (Rauh 1937). Anatomický původ těchto pupenů se u různých druhů liší, nejčastěji se však zakládají endogenně v pericyklu a pletivech od něj odvozených (Peterson 1975). Teprve když vyrostou na adventivním pupenu první listy, vzniká spojení s cévními svazky rodičovského orgánu (Esau 1966).

Schopnost adventivně odnožovat z kořenů má přibližně 300 druhů (10%) středoevropské flóry (Klimesšová et Klimesš 2003). Některé druhy vytváří adventivní pupeny

na kořenech spontánně, u jiných je jejich tvorba podmíněna poraněním (Rauh 1937). Regulace růstu a dormance pupenů je výsledkem interakcí signálních cest řídicích dormanci a buněčné dělení (Anderson et al. 2001). Na této regulaci se podílejí různé fytohormony, zejména auxiny, gibbereliny a cytokininy (Anderson et al. 2001).

## 1.2 Kompenzace a kompenzační růst

Míru tolerance rostlin ke zranění můžeme kvantifikovat pomocí kompenzace. K ní vede kompenzační růst, který je jakoukoliv pozitivní odpovědí rostliny na narušení (Belsky 1986, Salemaa et al. 1999).

Ne vždy narušené rostliny nahrazují ztracenou produkci, ať už biomasy nebo semen, ve stejné míře. Ve srovnání s nenarušenými rostlinami může být jejich výsledná produkce větší (*overcompensation*), stejná (*exact compensation*) nebo nižší (*undercompensation*) (Belsky 1986, Mashinski et Whitham 1989). Během let bylo zjištěno několik hlavních faktorů ovlivňujících míru kompenzace. V první řadě záleží na míře disturbance, čím mírnější je disturbance, tím je lepší přežívání rostlin (Huhta et al. 2003, Vesik et Westoby 2004). Dalším vnějším faktorem je množství živin v půdě, protože v živinami bohatších půdách rostliny lépe kompenzují své ztráty (Mashinski et Whitham 1989, Bellingham et Sparrow 2000), přičemž tento vztah zřejmě není lineární. Vnitřními faktory nezbytnými pro kompenzaci je množství zásobních meristémů a zásobních cukrů umístěných v částech disturbance nedotčených (Klimeš et al. 1993, Tuomi et al. 1994, Iwasa et Kubo 1997).

*Overcompensation* přesahuje rámec tolerance, protože narušené rostliny mají vyšší fitness než rostliny nenarušené (Agrawal 2000). Byla zaznamenána u mnoha rostlinných druhů narušovaných herbivory např. *Ipomopsis aggregata* (Paige et Whitham 1987), *Thlaspi arvense* (Benner 1988), *Ipomopsis arizonica* (Mashinski et Whitham 1989), *Gentianella campestris* (Lennartsson et al. 1997), *Raphanus raphanistrum* (Agrawal et al. 1999) nebo *Erysimum strictum* (Huhta et al. 2000). Přes značné množství studií zabývajících se zvýšenou kompenzací narušovaných druhů však nelze jednoznačně říci, že se u těchto druhů jedná o adaptaci na disturbance. Alternativou stále zůstává alometrický růst rostlin (Aarssen et Irwin 1991, Aarssen 1995).

## 1.3 Studované druhy

### 1.3.1 Strategie krátkověkých monokarpických druhů

Na silně narušovaných stanovištích byla popsána dichotomie strategií rostlinných druhů tzv. *resprouter/seedler* strategie. Jedinci druhů buď narušení tolerují a vegetativně regenerují ze zbylých nenarušených částí (často pouze z podzemních orgánů) – *resprouter*, nebo umírají a obnova populace pak probíhá ze semen – *seedler* (Keeley et Zeder 1978, Vesk et Westoby 2004a). Přesto v přírodě najdeme druhy schopné využít obě strategie. Patří mezi ně některé krátkověké monokarpické druhy řazené mezi R-stratégy spoléhající na velkou produkci semen. Ty z nich, které jsou schopny odnožovat adventivně z kořenů, jsou schopné přežít i silnou disturbanci díky adventivnímu odnožování z kořenů (Klimešová 2003, Klimešová et Klimeš 2003). Výhodou krátkověkých monokarpických druhů jako pokusných rostlin je relativně snadné zjištění jejich fitness oproti polykarpickým trvalkám.

### 1.3.2 *Rorippa palustris* (L.) Besser (Brassicaceae)

*Rorippa palustris* patří mezi původní evropské druhy. Nejčastěji tento druh najdeme na vlhkých otevřených stanovištích. Vyhovují mu břehy rybníků a tekoucích vod, stejně jako obnažená rybníční dna, ale stále častěji se objevuje i na člověkem narušovaných úživných a vlhkých stanovištích (Klimešová et al. 2004). Přestože většinou v přírodě najdeme menší populace s jedinci roztroušenými v rostlinném společenstvu, na příhodných místech, jako jsou například dna letněných rybníků, mohou vzniknout i rozsáhlé populace se stovkami jedinců (Klimešová et al. 2004).

*R. palustris* je rostlina jednoletá, ozimě jednoletá nebo může krátce vytrvávat (Kočvarová 2002). Vegetativní rostliny tohoto druhu vytvářejí růžici přízemních listů. Při přechodu do generativní fenologické fáze dochází k prodlužování primárního prýtu, a vzniká tak olistěná bohatě větvená přímá lodyha. V době kvetení listy přízemní růžice usychají. *R. palustris* kvete od června do srpna (Tomšovic 1992). Po odkvětu primárního prýtu vyrůstají z jeho báze prýty axilární, které buď kvetou nebo vytváří přezimující vegetativní růžici. Semena dozrávají od července až do konce vegetační sezóny a jsou schopná klíčit okamžitě po vysemenění (Klimešová et al. 2004). *R. palustris* disponuje permanentní bankou semen v půdě (Grime et al. 1988).



*R. palustris* je díky adventivním pupenům schopná odnožovat z kořenů. Adventivní pupeny vznikají na hlavním, bočních i adventivních kořenech, a to buď spontánně, nebo vlivem narušení či stárnutí primárního prýtu (Klimešová et al. 2004).

### 1. 3. 3 *Barbarea vulgaris* R. Br. (Brassicaceae)

*Barbarea vulgaris* je celosvětově rozšířený temperátní druh (MacDonald et Cavers 1991). Vyskytuje se na přirozeně narušovaných stanovištích, jako jsou aluvia řek, ale v dnešní době ji často najdeme i na antropogenních stanovištích např. na polích, ruderálech, v příkopech a na náspech silnic a železnic (Dvořák 1992). *B. vulgaris* je dvouletá nebo krátce vytrvalá rostlina (MacDonald et Cavers 1991). V prvním roce života vytváří rostliny tohoto druhu vegetativní rozety, které přezimují. Během druhého roku, když rostliny přecházejí do generativní fáze, vytváří přímé, v horní polovině větvené lodyhy.

Rostliny jsou schopné odnožovat z kořenů, protože na kořenech vytváří adventivní pupeny (Kott 1963, Klimešová 2003). Spouštěcími signály pro odnožování jsou narušení hlavního prýtu před kvetením nebo v době květu a osvětlení kořene nebo jeho oddělení od mateřské rostliny (Klimešová 2003). Jen zřídka odnožuje z kořenů také bez narušení (Kott 1963).

## 1. 4 Cíle práce

Tato práce je součástí víceletého výzkumu věnovaného schopnosti krátkověkých rostlin tolerovat silné narušení pomocí odnožování z adventivních pupenů na kořenech. Mezi druhy s touto schopností patří i *Rorippa palustris* a *Barbarea vulgaris*, kterými jsem se ve své práci zabývala.

Cílem mojí práce bylo zjistit:

1. Jak se kvalitativně a kvantitativně liší zásobní adventivní a axilární pupeny?
2. Jak se liší reiterativní růst adventivních a axilárních prýtů?
3. Je pro krátkověkou rostlinu odnožující z kořenů výhodnější z hlediska produkce semen vegetativně regenerovat z banky pupenů na kořenech nebo vyrůst ze semen?
4. Ovlivňuje množství dostupných živin kompenzační růst?

## 2. Metodika

### 2.1 Klimabox – *Rorippa palustris*

V dubnu 2005 jsem vysadila 60 naklíčených týden starých rostlin druhu *Rorippa palustris* po jedné do květináčů (10 x 10 x 10 cm) se směsí písku a zahradnického substrátu typu B (2:1). Květináče jsem umístila do klimaboxu (KLIMABOX ZVK E-008, Váha Kladno). Rostliny jsem pěstovala za standardních podmínek při režimu 14h/10h světlo/tma a teplota 20°C/8°C (den/noc).

Po měsíci, kdy byly rostliny ještě ve fázi vegetativní růžice, jsem provedla experimentální zásah. Rostliny jsem rozdělila do čtyř variant. U 15 rostlin jsem odstranila veškerou nadzemní biomasu včetně stonku a z hlavního kořene jsem vytvořila fragment o délce 5cm (obr. 7.1). U dalších 15 rostlin jsem odstranila listy, ale ponechala jsem neporušenou stonkovou část s axilárními pupeny a vytvořila jsem fragment o délce 5cm, jehož součástí byl hlavní kořen a zkrácený stonk s axilárními pupeny (obr. 7.2). 15 rostlin jsem ponechala bez zásahu jako kontrolu. Posledních 15 rostlin (obr. 7.3) jsem změřila a kořenový systém s nejspodnější částí stonku fixovala v roztoku FAA (směs etanolu, formaldehydu a kyseliny octové). U jednotlivých fragmentů jsem spočítala počet viditelných založených adventivních pupenů na kořenech a fragmenty jsem poté vodorovně položila do květináčů (10 x 10 x 10 cm), naplněných opět směsí zahradnického substrátu typu B a písku v poměru 1:2 a zakryla je asi centimetrovou vrstvou této směsi. Kontrolní rostliny i fragmenty byly opět umístěny do klimaboxu za stejných podmínek. V průběhu pokusu jsem měřila délku nejdelšího listu a výšku rostlin. Po měsíci jsem všechny květináče přihnojila jednou tyčinkou hnojiva. Prodloužila jsem dobu osvětlení v klimaboxu na 15 hodin pro lepší indukci kvetení a zvýšila teplotu na 25°C/10°C (den/noc).

Po devíti týdnech od experimentálního zásahu jsem pokus ukončila. U všech rostlin jsem schematicky zakreslila jejich architekturu. Zachytila jsem počet prýtů, jejich výšku, počty větví prvního řádu, vzdálenost od báze rostliny k nejspodnější a nejhořejší větvi prvního řádu a počty větví druhého řádu. U každé rostliny jsem spočítala šešule. Odebrala jsem nadzemní biomasu, kterou jsem při 80°C vysušila do konstantní hmotnosti a zvážila. Kořenový systém spolu s nejspodnější částí stonku (asi 1cm) všech rostlin jsem fixovala v FAA. Na fixovaných kořenech jsem později počítala adventivní pupeny a axilární pupeny na spodní části stonku. Měřila jsem velikost vždy pěti axilárních a pěti adventivních pupenů

pomocí délky nejdelšího listového primordia a v každém měřeném pupenu jsem počítala listová primordia delší než 0,1 mm.

## **2.2 Venkovní nádobový experiment – *Rorippa palustris***

Experiment probíhal od května 2005, kdy jsem nejdříve v klimaboxu předpěstovala semenáčky a poté jsem čtrnáct dní staré rostliny jednotlivě přesadila do květináčů, které jsem umístila do dvou venkovních van s možností udržování stálé hladiny vody. Květináče o průměru a hloubce 13 cm jsem naplnila směsí písku a zahradnického substrátu typu B v poměru 2:1. Celkem 90 rostlin jsem rozdělila do tří skupin lišících se množstvím přidaných živin ve formě tyčinkového hnojiva. Hnojivo jsem pravidelně jednou za měsíc doplňovala. Květináče jednotlivých skupin rostlin byly ve vanách náhodně promíchány a v průběhu pokusu byly přesunovány v rámci van i mezi nimi.

V červenci, když byly rostliny dostatečně velké, jsem u poloviny (15) rostlin z každé skupiny odstranila veškerou nadzemní biomasu (listy přízemní růžice i zkrácený stonek), a tím je připravila o možnost regenerace z axilárních pupenů. Odebranou biomasu jsem usušila a zvažila. Zbylých 15 rostlin z každé skupiny jsem ponechala jako kontrolu č. 1. Zároveň jsem do stejných květináčů se stejnou směsí substrátu vysadila týden staré semenáčky – kontrola č. 2, z nichž jsem vytvořila tři skupiny po 15 rostlinách opět se třemi hladinami živin.

Sledovala jsem, které rostliny regenerují. Postupně jsem až do listopadu sbírala semena rostlin, které stihly v sezóně vykvést a odplodit. Počítala jsem vytvořené šešule, odstraňovala jsem suchou biomasu a všechny přeživší rostliny jsem nechala venku v květináčích zimovat. Sebraná semena jsem zvažila na analytických vahách (Mettler AE 163) vždy ve třech opakováních po 50 semenech.

Pokus pokračuje další sezónu.

## **2.3 Venkovní nádobový experiment – *Barbarea vulgaris***

V květnu 2003 jsem v terénu (násep silnice) odebrala celkem 30 rostlin druhu *Barbarea vulgaris*. Protože se jedná o rostlinu dvouletou, rozlišila jsem dvě kategorie rostlin. Jednu polovinu tvořily rostliny mladé, toho roku vyrostlé, tvořené vegetativní listovou růžicí, druhou rostliny kvetoucí, z předchozího roku. Rostliny jsem přes noc ponechala v chladu a ve vodě. Druhý den jsem z každé z kvetoucích rostlin odebrala dva typy kořenových fragmentů, a to o délce 3 cm a průměru buď menším než 0,5 cm nebo větším než 0,5 cm.

Z mladých rostlin jsem díky doposud málo vyvinutému kořenovému systému odebrala pouze fragmenty s průměrem menším než 0,5 cm o délce 3 cm. Všech 45 fragmentů jsem následně jednotlivě zasadila do květináčů. Květináče měly průměr a hloubku 15 cm, byly naplněny směsí písku a zahradnického substrátu (5:1) a fragmenty jsem do nich umístila vodorovně pod asi centimetrovou vrstvu směsi substrátu. Do stejných květináčů i směsi substrátu jsem zároveň vysela semena tohoto druhu. Květináče jsem ponechala ve venkovních vanách a pravidelně jsem je zalévala. V průběhu vegetační sezóny jsem sledovala regeneraci rostlin z kořenových fragmentů a růst rostlin ze semen. Rostliny jsem jednou za 6 týdnů přihnojovala 1 tyčinkou hnojiva na květináč. Po skončení vegetační sezóny zůstaly rostliny nadále ve venkovních podmínkách, aby přezimovaly. Následující rok rostliny vykvetly. V době, kdy plody rostlin byly ještě zelené, jsem květenství zabalila do čtverců monofilu, abych se zabránila vypadnutí semen. V červenci 2004 jsem pak po dozrání plodů u každé rostliny spočítala vytvořené šesule. Poté jsem sklídila a usušila nadzemní i podzemní biomasu. Odebranou nadzemní a podzemní biomasu jsem při 80°C vysušila do konstantní hmotnosti a zvážila na analytických vahách (Mettler AE 163).

## 2.3 Statistické zpracování

Výsledky byly zpracovány v programech Statistica 5.5. a Statistica 7. Tabulky a grafy byly vytvořeny v programech Statistica 7 a MS Excel.

### **Klimabox – *Rorippa palustris***

Pro testování dat týkajících se charakteristik architektury byla používána jednofaktorová ANOVA. Stejná metoda byla použita pro testování množství nadzemní biomasy, počtu šesulí a počtu adventivních a axilárních pupenů. Pro následné porovnání byl používán Tukey HSD test.

Rozdíly mezi skupinami ve velikosti axilárních a adventivních pupenů a v počtech jejich listových primordií byly hodnoceny pomocí split-plot design ANOVA. Jednotlivé rostliny byly považovány za „whole plot“ a zároveň za faktor s náhodným efektem.

Rozdíl ve velikosti a počtu listových primordií mezi axilárními a adventivními pupeny byl hodnocen pomocí split-plot design ANCOVA, kdy „whole plot“ tvořily jednotlivé skupiny rostlin, „split plot“ pupeny a rostlina byla brána jako kovariáta.

### **Venkovní nádobový experiment – *Rorippa palustris***

Data byla hodnocena pomocí dvoufaktorové analýzy variance.

Závislost mezi množstvím nadzemní biomasy před narušením a následnou regenerací byla hodnocena pomocí generalizovaných lineárních modelů, protože data měla binomiální rozdělení.

Při hodnocení hmotnosti semen byly z analýzy (dvoufaktorová ANOVA) vyloučeny rostliny, které neplodily.

### **Venkovní nádobový experiment – *Barbarea vulgaris***

Rozdíly v délce listů byly testovány jednofaktorovou ANOVou. Rozdíly mezi rostlinami vzniklými z kořenových fragmentů rostlin různého stáří (F1, F2) byly také hodnoceny testem jednofaktorová ANOVA (data pro počet plodů/biomasa byla  $\log(x+1)$  transformována). Nebyly nalezeny statistické rozdíly ( $p > 0,05$ ). Srovnání všech rostlin vzniklých z kořenových fragmentů bez ohledu na věk narušených rostlin bylo poté hodnoceno testem jednofaktorová ANOVA.

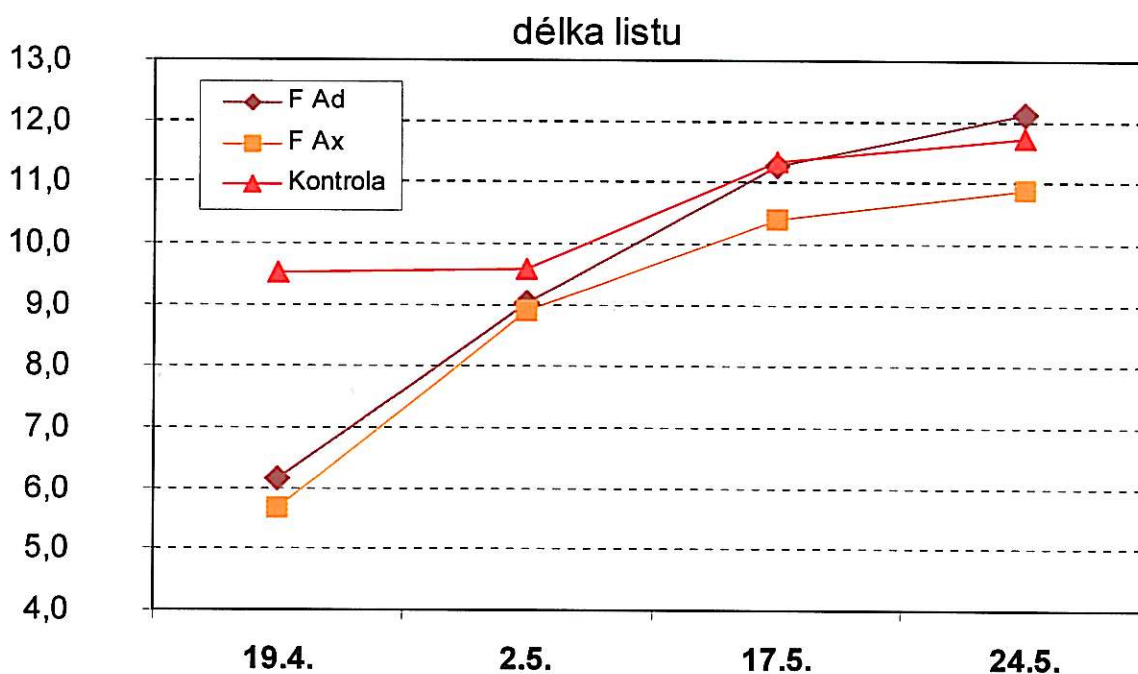
## 3. Výsledky

### 3.1 Klimabox – *Rorippa palustris*

#### 3.1.1 Růst rostlin v průběhu experimentu

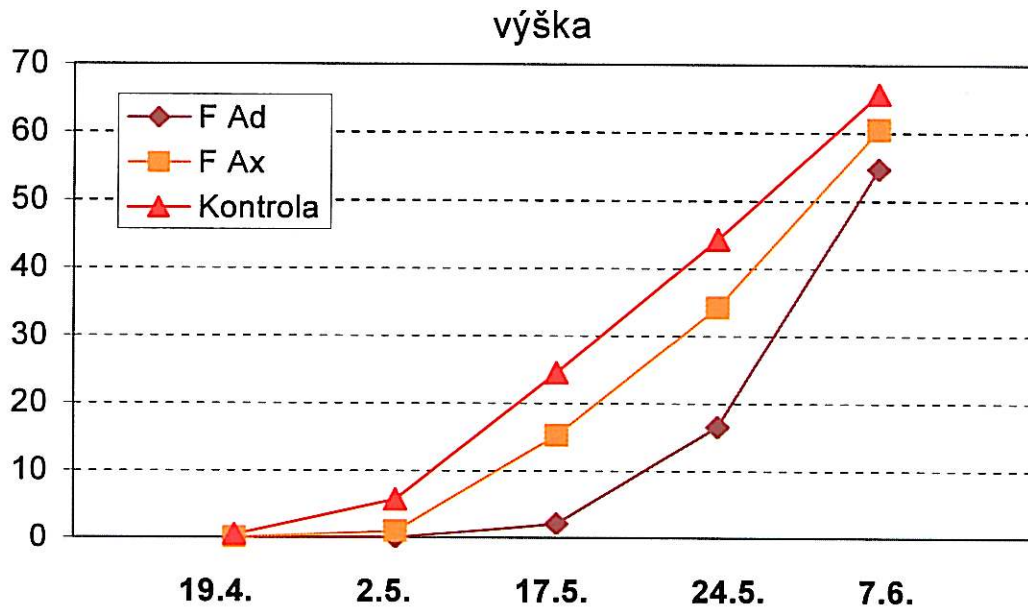
Všechny rostliny po narušení regenerovaly. U rostlin regenerovaných z kořenových fragmentů vyrostlo téměř vždy několik adventivních prýtů. U rostlin regenerovaných ze stonko-kořenových fragmentů vyrostl jeden nebo více axilárních prýtů a v jednom případě také malý adventivní prýt (obr 7.9). Všechny kontrolní rostliny měly pouze jeden prýt.

Narušené rostliny obou variant (kořenové fragmenty jen s adventivními pupeny a stonko-kořenové fragmenty s axilárními i adventivními pupeny) regenerovaly během prvního týdne. Po čtrnácti dnech od narušení měly jejich listy poloviční délku listů nenarušených rostlin kontrolních a po měsíci měly tyto rostliny už téměř stejně dlouhé listy jako kontrolní rostliny (obr. 3.1).



**Obr. 3.1** Průměrná délka nejdelšího listu: první měření 14 dní po narušení – **F Ad** rostliny regenerované z adventivních pupenů na kořenovém fragmentu; **F Ax** rostliny regenerované z axilárních pupenů na stonko-kořenovém fragmentu; **Kontrola** nenarušené rostliny

Z obou typů fragmentů (kořenových i stonko-kořenových) regenerovaly nadzemní prýty. Jejich růst by zpožděn oproti kontrole, více u fragmentů kořenových než u stonko-kořenových fragmentů. Z fáze vegetativní růžice do fáze prodlužování internodií přešly reiterované prýty po měsíci od narušení se zpožděním dvou týdnů oproti kontrolním rostlinám. Adventivní prýty byly po celou dobu růstu nižší než ostatní prýty (obr. 3.2, 7.4, 7.5 a 7.6).



**Obr. 3.2** Průměrná výška prýtů: první měření 14 dní po narušení – F Ad rostliny regenerované z adventivních pupenů na kořenovém fragmentu; F Ax rostliny regenerované z axilárních pupenů na smíšeném fragmentu; **Kontrola** nenarušené rostliny

### 3.1.2 Architektura prýtů

Rostliny jednotlivých variant se lišily ve většině sledovaných charakteristik architektury prýtů (tab. 3.1, obr. 7.6).

Rostliny se lišily v počtu prýtů, které vytvořily. Nejvíce prýtů vytvořily rostliny, které regenerovaly z kořenových fragmentů (obr. 7.7 a 7.8), méně rostliny ze stonko-kořenových fragmentů (obr. 7.9). Vždy pouze jeden prýt měly kontrolní neporaněné rostliny (obr. 7.10). Po statistickém vyhodnocení se rostliny z stonko-kořenových fragmentů nelišily v počtu prýtů od kontrolních nenarušených rostlin (tab. 3.2).

Prýty reiterované z adventivních pupenů byly nižší než prýty reiterované z axilárních pupenů. Zároveň byly nižší než primární prýty kontrolních rostlin, které byly nejvyšší



(tab. 3.2, obr. 7.6). Statisticky průkazný je pouze rozdíl mezi adventivními prýty a prýty kontrolních rostlin (tab. 3.2).

Prýty reiterované z adventivních pupenů byly méně větvené než prýty kontrolních rostlin. Od kontrolních rostlin se lišily jak v počtu větví prvního řádu, tak v počtu větví druhého řádu. Prýty reiterované z axilárních pupenů se v počtu větví prvního a druhého řádu lišily pouze od kontrolních rostlin, ačkoliv se větvaly o něco více než adventivní prýty (tab. 3.2, obr. 7.6).

Prýty kontrolních rostlin se začínaly větvit poměrně nízko u země. Podobně vypadaly axilární prýty. V této charakteristice se odlišovaly od adventivních prýtů, které se začínaly větvit až výše. U všech typů prýtů končilo větvení v podobné výšce (tab. 3.2, obr. 7.6).

**Tabulka 3.1** Hodnoty testového kritéria a dosažená hladina významnosti pro měřené charakteristiky architektury prýtů. Testováno jednofaktorovou analýzou variance.

měřená charakteristika	df	F	p
počet prýtů	42	13,9	<,0001
výška prýtů	42	4,34	0,019
počet větví 1. řádu	42	9,01	0,0005
počet větví 2. řádu	42	20,11	<,0001
počátek větvení prýtu	42	8,38	0,0008
konec větvení prýtu	42	1,37	0,265

**Tabulka 3.2** Charakteristiky architektury prýtů (průměr ± směrodatná odchylka); **Kontrola** nenarušené rostliny; **F Ax** rostliny regenerované z axilárních pupenů na stonko-kořenovém fragmentu; **F Ad** rostliny regenerované z adventivních pupenů na kořenovém fragmentu. Průměry, které se statisticky průkazně neliší (Tukey HSD,  $p > 0,05$ ) jsou označeny stejnými písmeny.

	Kontrola	F Ax	F Ad
počet prýtů	1,0 ± 0 a	1,53 ± 0,74 ab	2,53 ± 1,19 b
výška [cm]	65,7 ± 11,8 a	57,3 ± 8,9 ab	54,3 ± 16,0 b
větve 1. řádu	18,3 ± 4,6 a	13,7 ± 4,7 b	10,8 ± 5,4 b
větve 2. řádu	32,8 ± 11,4 a	15,2 ± 10,6 b	9,3 ± 9,6 b
počátek větvení [cm]	6,8 ± 4,8 a	9,4 ± 10,3 a	18,7 ± 8,8 b
konec větvení [cm]	48,8 ± 9,0 a	41,0 ± 14,3 a	44,7 ± 14,3 a

### 3.1.3 Kompenzace

Rostliny jednotlivých variant se nelišily v množství nadzemní biomasy na konci pokusu ( $df=42$ ;  $F=1,99$ ;  $p=0,149$ ) (tab. 3.3). Narušené rostliny obou variant tedy 100% kompenzovaly ztrátu biomasy, takže se v její produkci vyrovnaly nenarušeným kontrolním rostlinám.

V jednotlivých variantách vytvořily rostliny různé množství šesulí ( $df=42$ ;  $F=5,50$ ;  $p=0,008$ ). Statisticky průkazně se však lišily pouze kontrolní rostliny od rostlin regenerovaných z adventivních pupenů na kořenových fragmentech (tab. 3.3). Kompenzace produkce semen u rostlin regenerovaných ze stonko-kořenových fragmentů činila 78% a u rostlin regenerovaných z kořenových fragmentů pouze 59% ve srovnání s kontrolními nenarušenými rostlinami.

**Tabulka 3.3** Růstové a reprodukční charakteristiky rostlin na konci pokusu (průměr  $\pm$  směrodatná odchylka); **Kontrola** nenarušené rostliny; **F Ax** rostliny regenerované z axilárních pupenů na stonko-kořenovém fragmentu; **F Ad** rostliny regenerované z adventivních pupenů na kořenovém fragmentu. Testováno jednofaktorovou analýzou variance (\* -  $p<0.05$ ; n.s. -  $p>0.05$ ). Průměry, které se statisticky průkazně neliší (Tukey HSD,  $p>0,05$ ) jsou označeny stejnými písmeny.

	Kontrola	F Ax	F Ad	ANOVA
nadzemní biomasa [g]	33,73 $\pm$ 7,2	29,43 $\pm$ 5,7	29,29 $\pm$ 7,7	n.s.
počet šesulí	1011,9 $\pm$ 387,7 a	784,5 $\pm$ 300,9 ab	596,9 $\pm$ 335,3 b	*

### 3.1.4 Banka pupenů na začátku a konci pokusu

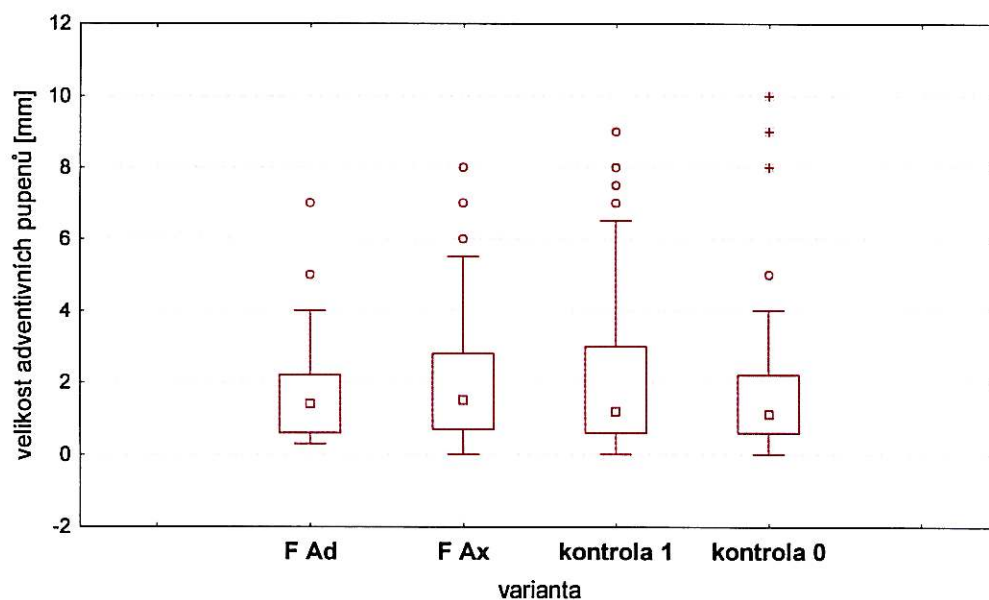
Měsíc staré rostliny měly oba druhy pupenů – axilární i adventivní. V době narušení se adventivní pupeny lišily od axilárních jak ve velikosti ( $df=14$ ;  $F=10,46$ ;  $p=0.006$ ) (obr. 3.5), tak v počtu listových primordií ( $df=14$ ;  $F=16,14$ ;  $p=0,001$ ) (obr. 3.6). Adventivní pupeny byly v době narušení větší a měly i více listových primordií.

Rostliny jednotlivých variant se lišily v počtu axilárních pupenů v přizemní části stonku na konci pokusu. Nejvíce jich měly rostliny regenerované z adventivních pupenů na kořenových fragmentech, nejméně kontrolní nenarušené rostliny (tab. 3.4).

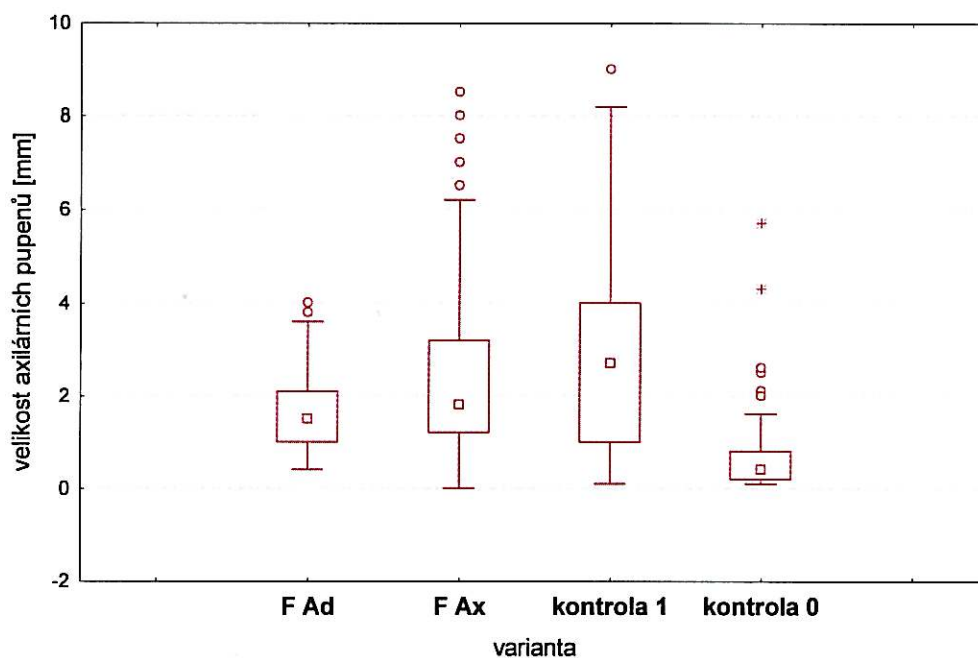
**Tabulka 3.4** Počty axilárních pupenů v přízemní části stonku a adventivních pupenů na kořeni na konci pokusu (průměr ± směrodatná odchylka); **Kontrola 0** rostliny sklizené v době experimentálního zásahu (nebyly zahrnuty do statistického hodnocení) **Kontrola** nenarušené rostliny; **F Ax** rostliny regenerované z axilárních pupenů na smíšeném fragmentu; **F Ad** rostliny regenerované z adventivních pupenů na kořenovém fragmentu. Testováno jednofaktorovou analýzou variance (\*\* -  $p < 0.001$ ; n.s.  $p > 0.05$ ). Průměry, které se statisticky průkazně neliší (Tukey HSD,  $p > 0,05$ ) jsou označeny stejnými písmeny.

počty pupenů	Kontrola 0	Kontrola	F Ax	F Ad	p
axilární	28,07 ± 3,45	28,07 ± 13,69 a	43,73 ± 19,57 b	52,93 ± 12,44 b	**
adventivní	10,87 ± 6,48	34,87 ± 32,90	28,13 ± 21,38	39,4 ± 43,01	n.s.

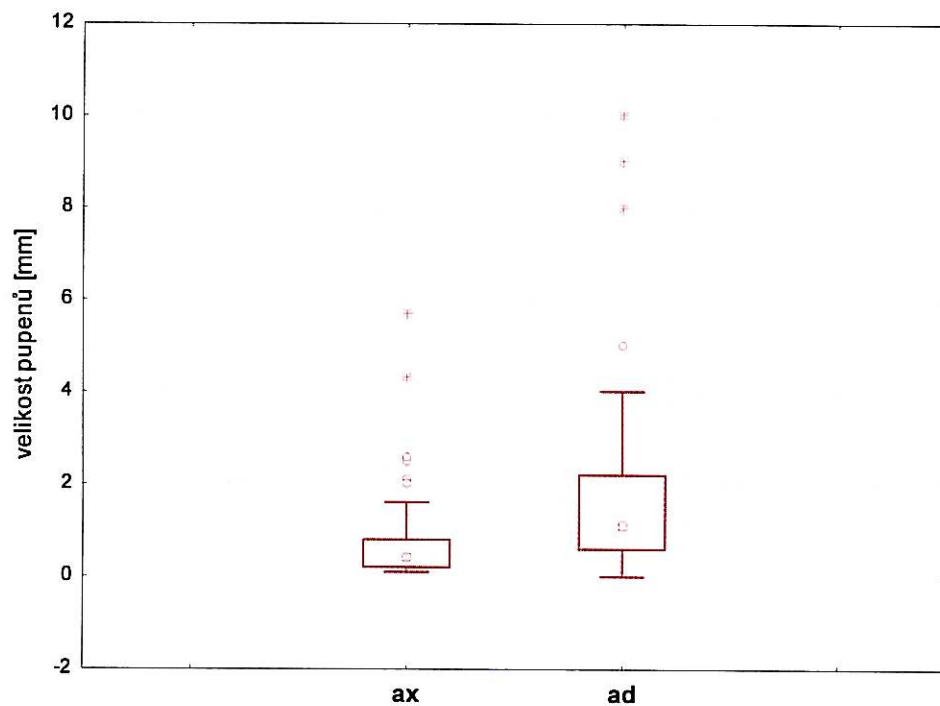
Rostliny různého původu se na konci pokusu nelišily ve velikosti adventivních pupenů (obr. 3.3), ale lišily se velikostí axilárních pupenů v přízemní části stonku ( $df=42$ ;  $F=2,07$ ;  $p=0,004$ ). Největší axilární pupeny měly kontrolní nenarušené rostliny, nejmenší axilární pupeny byly u rostlin regenerovaných z adventivních pupenů (obr. 3.4). Pokud však porovnáme velikosti adventivních a axilárních pupenů, zjistíme, že se od sebe mírně liší ( $df=222$ ;  $F=6,40$ ;  $p=0,012$ ). Adventivní pupeny byly celkově o něco menší než axilární pupeny (obr. 3.7). Počet listových primordií v pupenech se nelišil ani mezi variantami, ani mezi axilárními a adventivními pupeny (obr. 3.8). Velikost adventivních pupenů se od doby narušení už neměnila (obr. 3.3) na rozdíl od axilárních pupenů, které do konce pokusu ještě vyrostly o několik milimetrů (obr. 3.4).



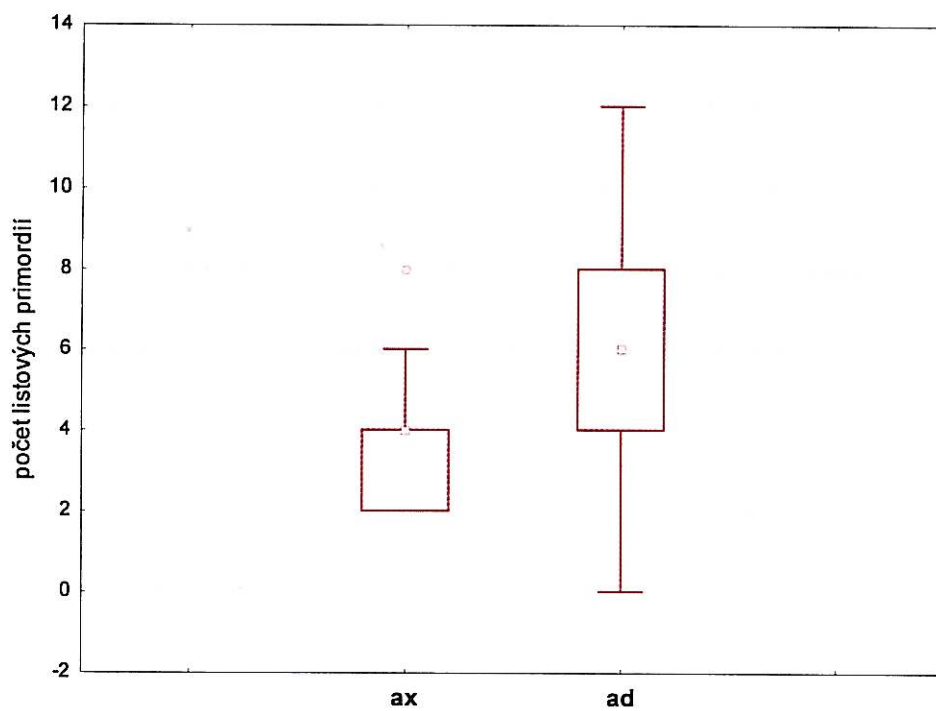
**Obr. 3.3** Velikost adventivních pupenů na konci pokusu u jednotlivých variant; **F Ad** rostliny regenerované z adventivních pupenů na kořenovém fragmentu; **F Ax** rostliny regenerované z axilárních pupenů na stonko-kořenovém fragmentu; **kontrola 1** nenarušené rostliny; **kontrola 0** rostliny sklizené v době experimentálního zásahu (nebyly zahrnuty do statistického hodnocení)



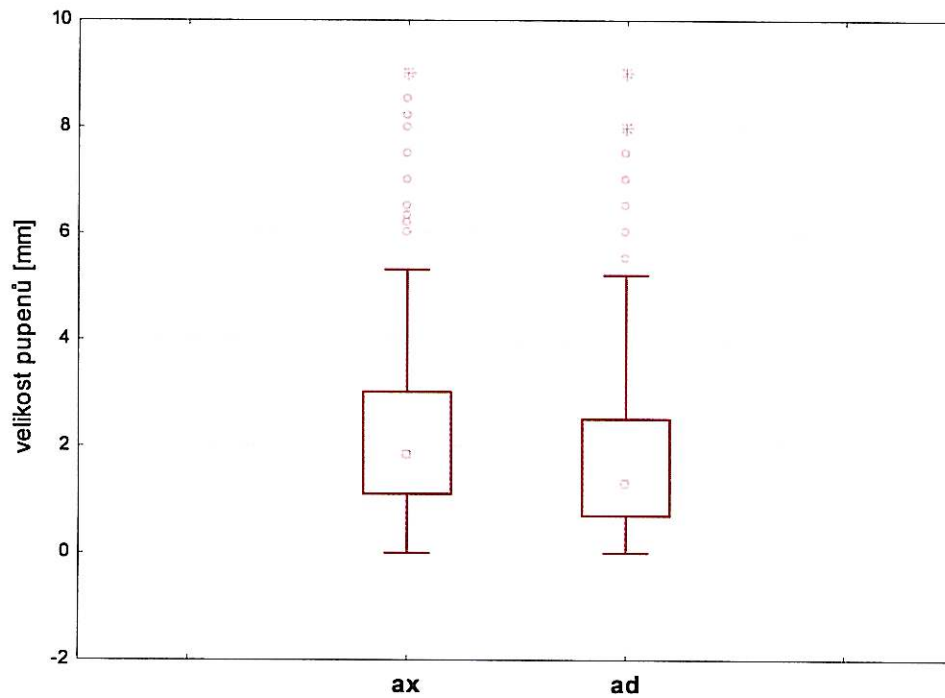
**Obr. 3.4** Velikost přízemních axilárních pupenů na konci pokusu u jednotlivých variant; **F Ad** rostliny regenerované z adventivních pupenů na kořenovém fragmentu; **F Ax** rostliny regenerované z axilárních pupenů na stonko-kořenovém fragmentu; **kontrola 1** nenarušené rostliny; **kontrola 0** rostliny sklizené v době experimentálního zásahu (nebyly zahrnuty do statistického hodnocení)



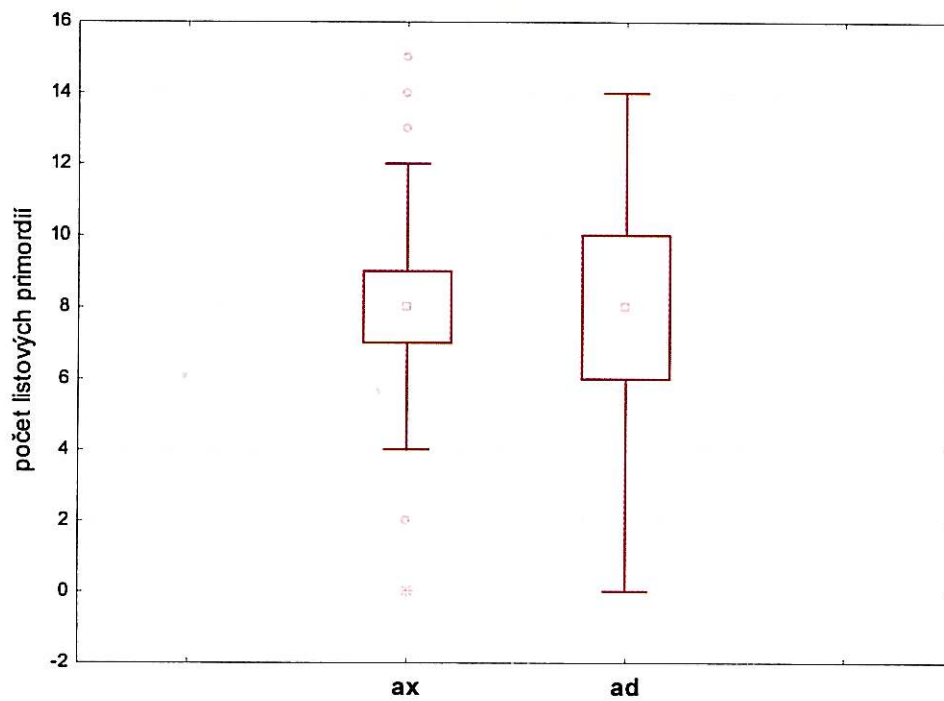
Obr. 3.5 Velikost axilárních (ax) a adventivních (ad) pupenů v době experimentálního zásahu (kontrola 0)



Obr. 3.6 Počet listových primordií na axilárních (ax) a adventivních (ad) pupenech v době experimentálního zásahu (kontrola 0)



Obr. 3.7 Velikost pupenů na konci pokusu – ax axilární pupeny; ad adventivní pupeny



Obr. 3.8 Počet listových primordií na pupenech na konci pokusu - ax axilární pupeny; ad adventivní pupeny

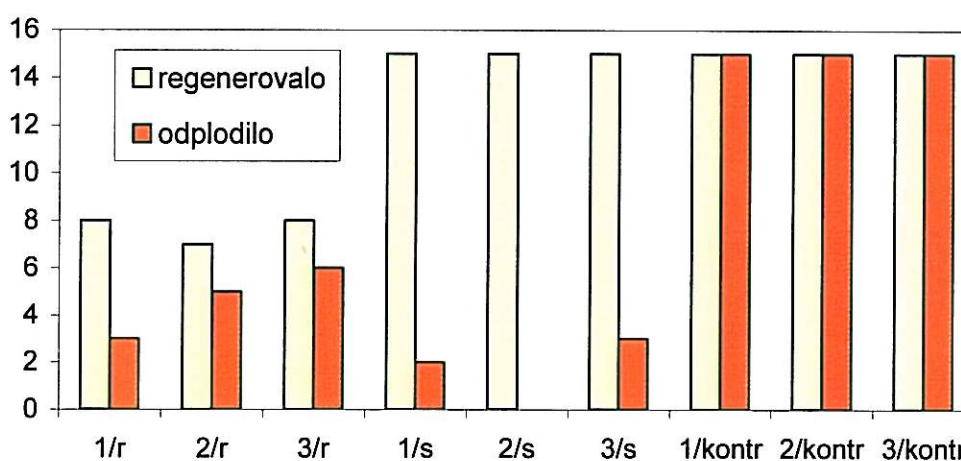
### 3.2 Venkovní nádobový experiment – *Rorippa palustris*

Všechny nenarušené rostliny vyšetřené na začátku pokusu (kontrola 1) přežily do konce vegetační sezóny a všechny také vykvetly a odplodily (obr. 3.9). Kvetení a plození u nich probíhalo až do konce vegetační sezóny. Některé prýty po odkvětu uschly, u části rostlin však začaly ke konci sezóny při zemi vyrůstat nové vegetativní růžice.

Ze všech narušených rostlin regenerovalo celkově 51% rostlin. Vykvetlo 42% rostlin, ale semena dozrála jen u 31% rostlin. Na obrázku 3.9 můžeme vidět počty regenerujících a plodících rostlin pro jednotlivé hladiny živin.

U narušených rostlin nebyla zjištěna závislost mezi množstvím nadzemní biomasy v době narušení a následnou regenerací rostlin (Wald Stat.=0,501; p=0,479).

Všechny rostliny vyšetřené v době narušení (kontrola 2) přežily do konce vegetační sezóny. Vykvetlo 31% rostlin, ale odplodilo pouze 11% rostlin (obr. 3.9). Ostatní rostliny zůstaly ve fázi vegetativní růžice.



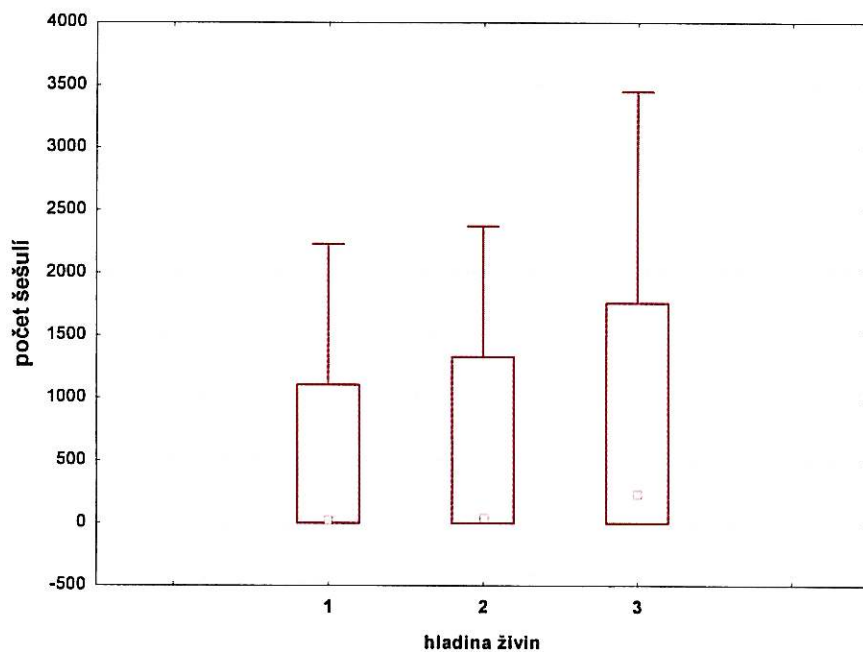
**Obr. 3.9** Počty rostlin, které regenerovaly/rostly (žlutě) a odplodily (oranžově); hladina živin – 1 (nízká), 2 (střední), 3 (vysoká) / n - rostliny narušené, kontr 2 – kontrolní rostliny vyšetřené v době narušení, kontr 1 – kontrolní rostliny vyšetřené na začátku pokusu

Většina rostlin ze druhé kontrolní skupiny do konce vegetační sezóny prvního roku neodplodila. Rostliny buď vykvetly, ale nedozrála jim semena (20%), nebo zůstaly ve formě vegetativní růžice (69%). Počet kvetoucích rostlin u tohoto typu rostlin byl ovlivněn hladinou živin. V podmínkách s nejnižší hladinou živin dozrála semena pouze u dvou rostlin, v podmínkách se střední hladinou živin u žádné rostliny semena nestihla do zimy dozrát a v nejvyšší hladině živin odplodily tři rostliny. Naproti tomu všechny rostliny z první kontrolní skupiny vytvořily během sezóny velké množství plodů. Produkci šesulí tedy ovlivnila příslušnost k typu rostliny ( $df=126$ ;  $F=227,7$ ;  $p<0.001$ ). Nejvyšší produkci měly rostliny z první kontrolní skupiny, nejnižší rostliny z druhé kontrolní skupiny (obr. 3.11, obr. 3.12).

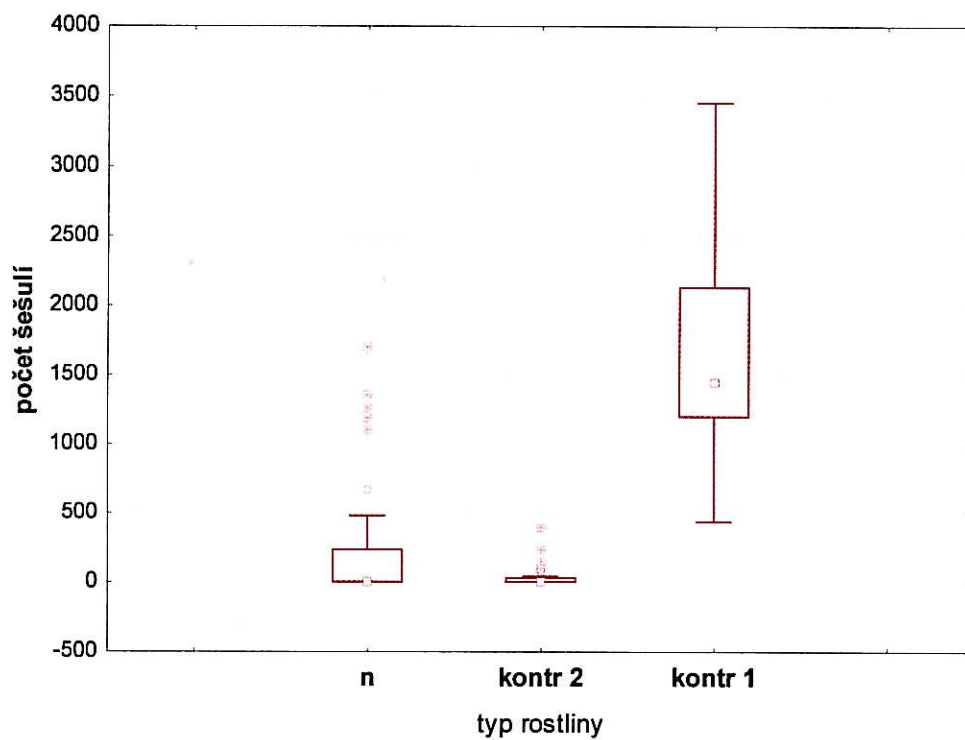
Produkce šesulí byla ovlivněna hladinou živin ( $df=126$ ;  $F=14,16$ ;  $p<0.001$ ). Největší produkce byla u rostlin pěstovaných v podmínkách s nejvyšší hladinou živin, nejmenší u rostlin pěstovaných v nízké hladině živin (obr. 3.10, obr. 3.12).

Analýzou hmotnosti semen se ukázalo, že se hmotnost semen liší podle množství dostupných živin ( $df=43$ ;  $F=3,80$ ;  $p=0,030$ ) (obr. 3.13). Nezáleží však na tom, jestli se jedná o rostlinu narušenou, rostlinu z první kontrolní skupiny nebo z druhé kontrolní skupiny ( $df=43$ ;  $F=1,40$ ;  $p=0,257$ ) (obr. 3.14).

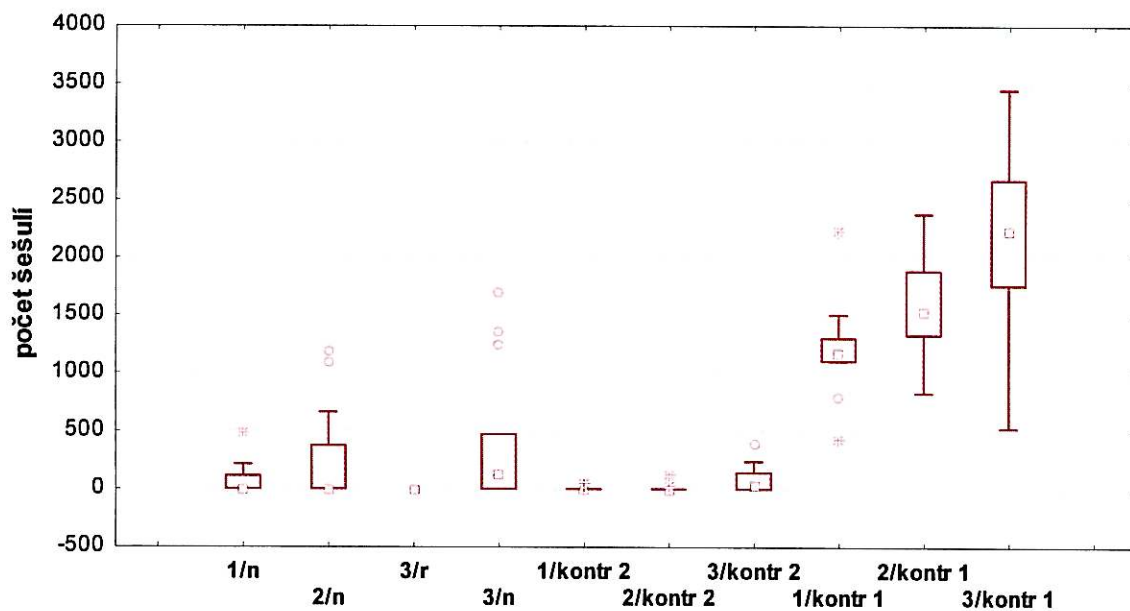




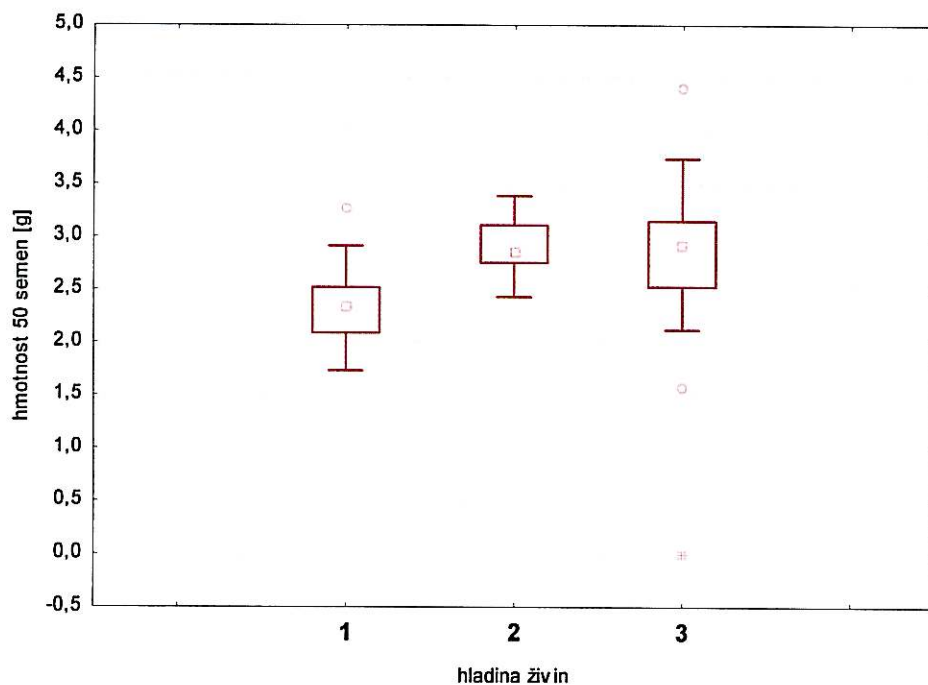
**Obr. 3.10** Průměrný počet šesulí na rostlinu: rostliny pěstované na různých hladinách živin – 1 nízká hladina živin; 2 střední hladina živin; 3 vysoká hladina živin



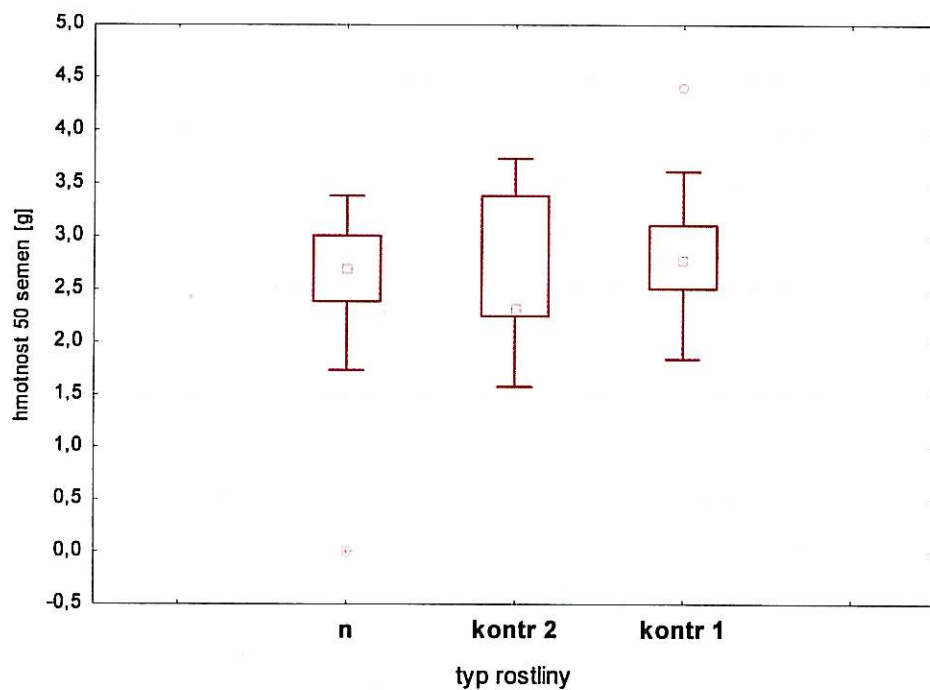
**Obr. 3.11** Průměrný počet šesulí na rostlinu: rostliny různého typu - n - rostliny narušené, kontr 2 – kontrolní rostliny vyšetřené v době narušení, kontr 1 – kontrolní rostliny vyšetřené na začátku pokusu



**Obr. 3.12** Průměrný počet šesňů na rostlinu: kombinace typu rostliny pěstované na různé hladině živin - 1 nízká hladina živin; 2 střední hladina živin; 3 vysoká hladina živin / n - rostliny narušené, kontr 2 – kontrolní rostliny vyšetřené v době narušení, kontr 1 – kontrolní rostliny vyšetřené na začátku pokusu



**Obr. 3.13:** Hmotnost 50 semen u rostlin pěstovaných na různých hladinách živin – 1 nízká hladina živin; 2 střední hladina živin; 3 vysoká hladina živin



**Obr. 3.14:** Hmotnost 50 semen u rostlin různého typu - n - rostliny narušené, kontr 2 – kontrolní rostliny vyšetřené v době narušení, kontr 1 – kontrolní rostliny vyšetřené na začátku pokusu

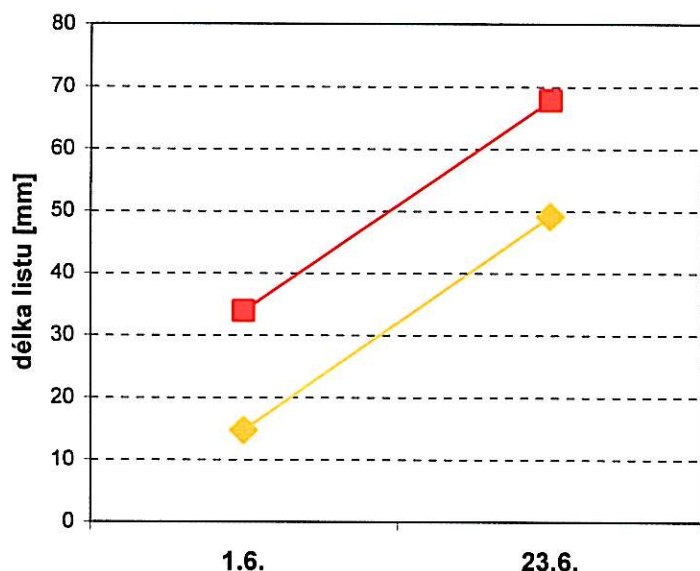
### 3.3 Venkovní nádobový experiment – *Barbarea vulgaris*

Ze všech kořenových fragmentů (45) regenerovala přesně jedna třetina (15). Tu představovaly pouze čtyři fragmenty z přezimujících kvetoucích rostlin o průměru menším než 0,5 cm a jedenáct kořenových fragmentů mladých rozet. Všechny rostliny z těchto fragmentů přezimovaly, následujícího roku vykvetly a odplodily. Žádný fragment z přezimujících kvetoucích rostlin o průměru větším než 0,5 cm neregeneroval. Mezi rostlinami vyrostlými ze semen pouze dvě nepřežily zimu. Zbylé rostliny následujícího roku vykvetly a odplodily (tab 3.5). V prvním roce po narušení měly regenerované rostliny ve dvou měřeních v průběhu sezóny kratší listy než rostliny původem ze semen (1. měření  $df=25$ ;  $F=44,7$ ;  $p<0,001$  / 2. měření  $df=25$ ;  $F=6,6$ ;  $p=0,016$ ) (obr. 3.15).

V druhém roce po narušení, kdy byl pokus ukončen, se rostliny vyrostlé z kořenových fragmentů průkazně lišily od rostlin vyrostlých ze semen v množství vytvořené podzemní biomasy, a tedy i v root/shoot poměru (tab. 3.5). Rostliny z kořenových fragmentů vytvořily více podzemní biomasy (obr. 3.16) a jejich poměr podzemní a nadzemní biomasy (root/shoot) byl větší než u rostlin vyrostlých ze semen (obr. 3.17).

Rostliny původem ze semen a z kořenových fragmentů se nelišily množstvím vytvořené nadzemní biomasy, počtem vytvořených plodů, a v důsledku toho ani poměrem těchto dvou hodnot (tab. 3.5). Dále se nelišily v hmotnosti semen, v jejich počtu na šesuli, ani v počtu semen na rostlinu (tab. 3.5).

Ani v jedné z charakteristik růstu a fitness (tab. 3.5) nebyl nalezen průkazný rozdíl mezi rostlinami regenerovanými z fragmentů odebraných z mladých rozet nebo z přezimujících rostlin.



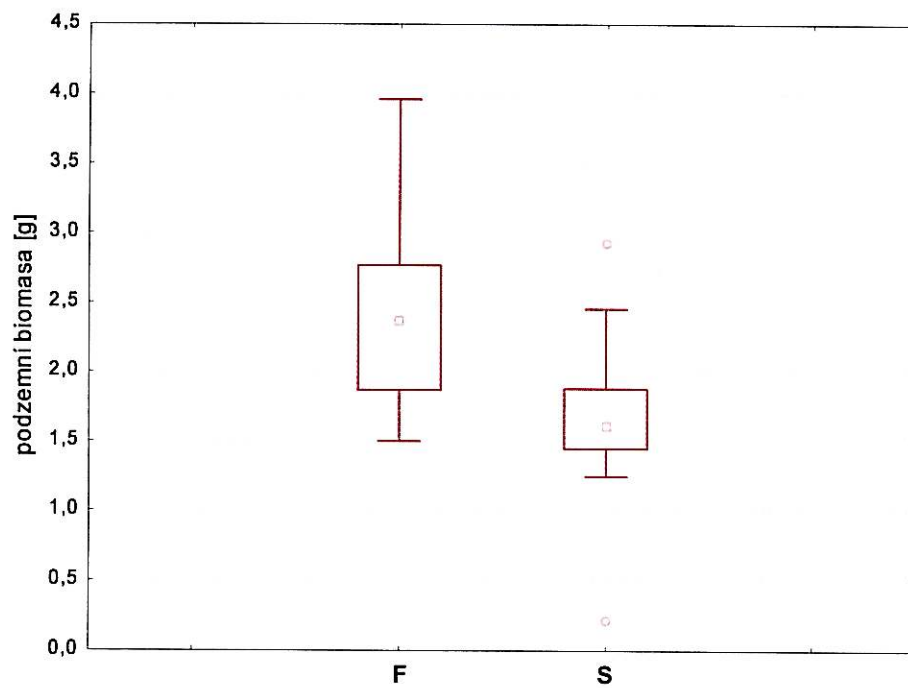
Obr 3.15 Délka nejdelšího listu 4 a 7 týdnů po narušení: červeně - rostliny původem ze semen, žlutě – rostliny regenerované z kořenových fragmentů.

**Tabulka 3.5** Parametry růstu a fitness rostlin druhu *Barbarea vulgaris* regenerovaných z kořenových fragmentů (F1, F2, F) a semen (S); F1 mladé rozety, F2 přezimující rostliny) Rozdíly mezi rostlinami vzniklými z kořenových fragmentů rostlin různého stáří (F1, F2) byly jednofaktorovou analýzou variance (data pro počet plodů/biomasa byla log (x+1) transformována). Nebyly nalezeny statistické rozdíly ( $p > 0,05$ ). Srovnání všech rostlin vzniklých z kořenových fragmentů bez ohledu na věk narušených rostlin bylo poté hodnoceno jednofaktorovou analýzou variance.

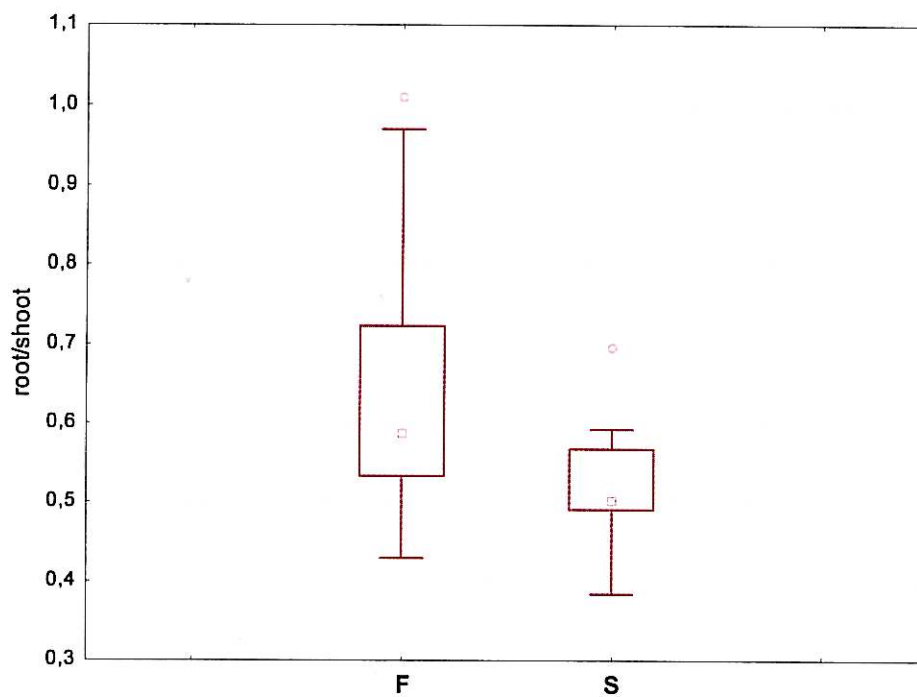
Statistické výsledky jsou označeny symboly signifikance vedle průměru a směrodatné odchylky

(\* -  $p < 0,05$ ; n.s. -  $p > 0,05$ ); n1 – počet opakování v ve variantě pokusu, n2 – počet přeživších rostlin.

<b>Barbarea vulgaris</b>	F1 (n1=15)	F2 (n1=15)	S (n1=15)	F (n1=30)
přežívání	73,3% (n2=11)	26,7% (n2=4)	86,7% (n2=13)	50% (n2=15)
podzemní biomasa [g]	2,513 ± 0,662	2,061 ± 0,605	1,660 ± 0,630	2,392 ± 0,659 *
nadzemní biomasa [g]	4,203 ± 1,246	3,138 ± 0,273	3,322 ± 1,493	3,919 ± 1,167 n.s.
poměr root/shoot	0,617 ± 0,152	0,668 ± 0,239	0,521 ± 0,078	0,631 ± 0,171 *
počet plodů	221,5 ± 62,3	174,5 ± 31,9	173,3 ± 70,0	208,9 ± 58,8 n.s.
počet plodů/biomasa	53,67 ± 10,48	55,49 ± 7,48	54,06 ± 8,22	54,15 ± 9,55 n.s.
přežívání krát průměrný počet plodů	162,3	46,6	150,3	104,5
hmotnost semene [mg]	0,46 ± 0,08	0,51 ± 0,12	0,566 ± 0,031	0,495 ± 0,029 n.s.
semen na šesuli	12,0 ± 1,6	11,3 ± 1,4	11,1 ± 0,4	11,5 ± 0,4 n.s.
semen na rostlinu	2112,1 ± 570,8	2489,8 ± 681,6	1960,4 ± 211	2389,1 ± 196,5 n.s.



**Obr. 3.16** Hmotnost podzemní biomasy – F rostliny původem z kořenových fragmentů; S rostliny původem ze semen



**Obr. 3.17** Poměr podzemní a nadzemní biomasy (root/shoot) – F rostliny původem z kořenových fragmentů; S rostliny původem ze semen

## 4 Diskuze

### 4.1 Klimabox – *Rorippa palustris*

Tento pokus měl odpovědět na otázky týkající se rozdílů mezi adventivními a axilárními pupeny a zároveň na otázku rozdílnosti architektury axilárních a adventivních prýtů, která úzce souvisí s fitness rostlin.

#### 4.1.1 Banka pupenů na začátku a konci pokusu

Počty adventivních pupenů na kořenech se u všech variant rostlin oproti hodnotám na začátku pokusu do konce pokusu ztrojnásobily. Rostliny regenerované z obou typů fragmentů byly i přes ztráty způsobené fragmentací kořenového systému schopné zároveň s tvorbou adventivních kořenů obnovit banku pupenů. Vytvoření a udržování banky pupenů je relativně nenáročné na investice (Vesk et Westoby 2004b) a vlastní narušení často spouští produkci adventivních pupenů na kořenech (Rauh 1937, Peterson 1975, Martínková et al. 2004, Klimešová et Martínková 2004).

Počet axilárních pupenů ve spodní části prýtů se měnil trochu odlišným způsobem. U obou typů narušených rostlin jejich počet vzrostl, ale u nenarušených rostlin byl stejný na konci pokusu jako v době narušení. Jedním z důvodů byl již zmiňovaný fenologický posun narušených rostlin. V okamžiku ukončení pokusu totiž u nenarušených rostlin většina axilárních pupenů v přízemní části vyrůstala ve spodní boční větve pobízena utlumenou apikální dormancí díky kvetení primárního prýtu, což zajišťuje tomuto druhu v přírodě kvetení a plození po celou vegetační sezónu (Klimešová et al. 2004). To způsobilo zmenšení počtu dormantních axilárních pupenů v přízemní části nenarušených rostlin. Důvodem pro vyšší počet těchto pupenů u rostlin regenerovaných z kořenových fragmentů bylo také větší množství vytvořených adventivních prýtů.

Je zajímavé, že poměr velikostí adventivních a axilárních pupenů na začátku a na konci pokusu se obrátil ve prospěch axilárních pupenů. Z výsledků se zdá, že adventivní pupeny se zpočátku vyvíjejí rychleji než pupeny axilární, ale jejich růst se v určité fázi zastavil, zatímco axilární pupeny rostly po celou dobu. Tuomi a kol. (1994) považuje dormanci pupenů za základní aspekt kompenzačních odpovědí rostlin. Zvýšená kompenzace je nejvíce pravděpodobná, pokud jsou dormantní pupeny snadno aktivovatelné. Ovšem v případě opakovaného narušení, kdy na rostlině zůstalo relativně málo dormantních pupenů, může rostlina kompenzovat jen mírné narušení. Proto je pro rostlinu na častěji narušovaných

stanovištích výhodnější mít více dormantních pupenů, protože tak může kompenzovat i opakované poškození (Tuomi et al. 1994). *R. palustris* má viditelně založené adventivní pupeny na kořenech až ve stáří třech týdnů (Martínková 2004). První axilární pupeny se však zakládají už s prvními listy v jejich paždí (Esau 1966). Vývoj adventivních pupenů musí tedy zpočátku probíhat rychleji než vývoj pupenů axilárních.

Stonko-kořenové fragmenty k regeneraci využily pouze axilární pupeny, ačkoliv měly založené i pupeny adventivní. Důvodem je polarita fragmentů, které byly na svém pólu blíže stonkům více ochuzeny o auxiny, jež jsou bazipetálně transportovány (Procházka et al. 1997). Přestože adventivní pupeny byly v době narušení větší a z našeho pohledu tedy lépe připravené na událost narušení, regenerovala rostlina přednostně z axilárních pupenů. Ještě v době před narušením může být ovlivněn v případě živinami bohatého prostředí vývoj a růst adventivních pupenů na kořenech (Peterson 1975). Např. u druhu *Euphorbia esula* byly u rostlin s vyšším přídatkem dusíku uvolněny z apikální dominance axilární pupeny, jejichž prudký vývoj poté zabrzdl vývoj adventivních pupenů na kořenech (McIntire 1972).

V okamžiku, kdy některý z prýtů vyrostl nad zem a začne asimilovat, je nastolena auxinem řízená apikální dominance, která vývoj ostatních pupenů v prýty zastaví (Peterson 1975). Kořenové fragmenty měly adventivní pupeny založeny po celé svojí délce, přesto u nich došlo při regeneraci také k ustavení polarity, takže regenerované prýty vyrostly pouze na proximálním konci kořenového fragmentu, přičemž na zbylé části fragmentu vyrůstaly pouze adventivní kořeny.

#### 4.1.2 Regenerace rostlin a architektura prýtů

Krátkověké druhy odnožující z kořenů mají různou schopnost přežívání silné disturbance (Sosnová 2002, Martínková 2004, Dospělová 2006). Ačkoliv byly rostliny druhu *R. palustris* po experimentálním zásahu značně poškozeny, všechny úspěšně regenerovaly. Bylo to pravděpodobně způsobeno jejich dostatečnou velikostí ve stáří pěti týdnů a vhodnou fenologickou fází v době narušení. Martínková (2004) u tohoto druhu sledovala závislost schopnosti regenerace z adventivních pupenů na kořenech na věku rostlin v době narušení. Teprve čtyřtýdenní rostliny byly schopné regenerovat z adventivních pupenů na kořenech. V mém předchozím pokusu (Kociánová 2004) regenerovaly dobře z kořenových fragmentů rostliny tohoto druhu ve vegetativní fázi. Například druh *Oenothera biennis* v době květu téměř neregeneruje (Rauh 1937, Martínková et al. 2004). Nemusí to však být pravidlem, Sosnová (2003) pozorovala u druhu *Rorippa palustris* vliv fenologické fáze na schopnost regenerace a zjistila, že tato nebyla snížena u rostlin kvetoucích ve srovnání



s rostlinami vegetativními, ale závisela na období, kdy rostliny vyklíčily a kdy v sezóně došlo k narušení. Kombinace těchto tří faktorů vede k různé regenerační schopnosti rostlin druhu *R. palustris*.

Čas potřebný na regeneraci z kořenových fragmentů se shodoval s mým předchozím pokusem (Kociánová 2004) a nelišil se mezi kořenovými a stonko-kořenovými fragmenty. Rozdíl mezi oběma typy fragmentů se prohloubil při přechodu rostlin z vegetativní do generativní fáze – adventivní prýty byly o 14 dní opožděny.

Vzhled rostlin regenerovaných z různých typů fragmentů a kontrolních rostlin druhu *R. palustris* na konci pokusu byl odlišný. Primární prýty nenarušených rostlin se během svého růstu stále více větvily, protože byly postupně z apikální dominance uvolňovány axilární pupeny nacházející se ve spodnějších částech stonku, které poté vyrůstaly v nové kvetoucí a plodící větve. Axilární prýty reiterované ze stonko-kořenových fragmentů byly méně než prýty primární, oproti kterým však byly fenologicky opožděny. Adventivní prýty byly málo větvené, což však mohlo být dáno již zmíněným fenologickým posunem způsobeným dobou potřebnou na regeneraci. Protože pokus byl ukončen v okamžiku, kdy odplodily nenarušené rostliny, neměly axilární a adventivní prýty možnost zcela dokončit svůj růst. Tato situace je také pravděpodobná v přírodě. Dubard (1903) pozoroval, že adventivní prýty mají jak z anatomického, tak z morfologického hlediska oproti primárním prýtům zjednodušenou stavbu. Např. u druhů *Geranium sanguineum*, *Reseda lutea*, *Bryonia dioica* a *Rubus caesius* pozoroval, že jejich adventivní prýty nejsou vůbec jen málo větvené. Také listy druhů *G. sanguineum*, *B. dioica*, *Brassica oleracea* a *Pimpinella magna* jsou jednodušší, méně členěné.

Rostliny, které regenerovaly z kořenových fragmentů vytvořily několik prýtů, více než jeden prýt vytvořily příležitostně i rostliny ze stonko-kořenových fragmentů, zatímco nenarušené rostliny měly vždy jeden prýt. Stejný jev regenerace více prýtů z kořenových fragmentů jsem pozorovala u *R. palustris* i v předchozím pokusu (Kociánová 2004). Toto zmnožení počtu prýtů by mohlo při dokončení růstu vést k vyrovnání produkce semen mezi větvenými primárními prýty nenarušených rostlin a málo větvenými avšak početnějšími prýty rostlin narušených. Podobně u některých rostlin v důsledku herbivorie došlo narušením apikální dominance ke zvýšení větvení a následně i větší produkci semen oproti rostlinám nenarušeným (Lennartsson et al. 1998, Paige 1999, Rautio et al. 2005).

Ve výšce prýtlů po celou dobu vynikaly nenarušené rostliny. Zpočátku to bylo způsobeno fenologickým posunem oproti narušeným rostlinám. Do konce pokusu však ani axilární, ani adventivní prýty nedosáhly výšky primárních prýtlů. U prýtlů adventivních to zřejmě bylo způsobeno rozdělením investic do růstu mezi více prýty na jednom kořenovém systému. Tento trend nejdeme také u odnožujících dřevin, jež vytváří vícekmenné avšak nižší struktury (Bond et Midgley 2003).

#### 4.1.3 Kompenzace

Přestože narušené rostliny vyrůstaly z fragmentu bazální části stonku a/nebo kořene, zbavené vší nadzemní biomasy a bočních kořenů, byly schopny 100% kompenzace ztrát nadzemní biomasy. Adventivní pupeny na kořenech jsou tedy u tohoto druhu srovnatelně účinné v kompenzaci ztrát nadzemní biomasy po narušení s axilárními pupeny, což pozorovala i Martínková (2004).

Kompenzace produkce semen byla ve srovnání s nenarušenými rostlinami u obou typů narušených rostlin nižší. U rostlin regenerovaných ze stonko-kořenových fragmentů představovala 78% a u rostlin regenerovaných z kořenových fragmentů pouze 59%. Podle teorie kompenzačního kontinua by ztráty měly lépe kompenzovat rostliny mírněji narušené (Mashinski et Whitham 1989). Přestože rostliny v tomto pokusu byly narušeny stejně hrubým způsobem, produkci semen lépe kompenzovaly rostliny ze stonko-kořenových fragmentů.

U monokarpických druhů, jež mají pouze jedinou příležitost ke generativnímu rozmnožování, umožňuje větvený stonek zvýšit počet meristémů, které budou využity na konci životního cyklu k reprodukci (Bonser et Aarssen 1996). Jak jsem zmiňovala v předchozí části, byly primární prýty nenarušených rostlin hodně větvené. Prýty adventivní, přestože byly méně větvené, mohly svým počtem v součtu dosáhnout podobného množství reprodukčních meristémů, kdybych jim umožnila dokončit životní cyklus. Byly však díky svému fenologickému posunu sklizeny dříve, než mohly někteří jedinci zcela odplodit, což se děje pravděpodobně i v přírodě.

Na druhou stranu, zvýšená kompenzace nemusí vždy vést ke zvýšení fitness, protože vede k vyčerpání uložených zásob (Belsky 1986), a tak se za určitých okolností může stát pro rostlinu fatální (Hjalten et al. 1993). Druh *R. palustris* roste na nepravidelně narušovaných stanovištích, mohl by se tedy nižší kompenzací vyhnout riziku vyčerpání zásob

při brzkém opětovném narušení. Je to však málo pravděpodobné, protože rostliny tohoto druhu po odplození zpravidla umírají.

#### 4.2 Venkovní nádobový experiment – *Rorippa palustris*

Tento pokus měl navodit situaci po narušení, kdy byla na stanovištích s různým obsahem živin zničena část populace rostlin druhu *Rorippa palustris*. Na stanovištích tedy zůstanou některé nepoškozené rostliny a zároveň je otevřen prostor pro využití banky semen a banky pupenů na kořenech poškozených jedinců. Výsledky jsou zatím z prvního roku po narušení, protože pokus ještě nebyl zcela ukončen.

Poměr počtů rostlin v jednotlivých typech se po narušení změnil. Všechny nenarušené rostliny dále rostly a plodily až do konce vegetační sezóny. Všechny rostliny vyseté v době narušení také rostly, ale z narušených rostlin regenerovalo jen 51% rostlin. Byly mnohem menší než nenarušené rostliny, ale do konce vegetační sezóny ještě většinou vykvetly. Většina rostlin ze semen již zůstala v první vegetační sezóně sterilní (obr. 7.11 a 7.12).

V mém dřívějším pokusu (Kociánová 2004), kde jsem srovnávala regeneraci rostlin z kořenových fragmentů a ze semen, jsem zjistila, že rostliny regenerované z kořenových fragmentů rychleji rostou, mají mohutnější vzrůst, více prýtlů a nakonec i větší produkci semen než rostliny regenerované ze semen. V dané sezóně jsou tedy úspěšnější. Do tohoto srovnání však nebyly zahrnuty rostliny, které zůstanou nepoškozené. Jak se nyní ukázalo, tyto rostliny výrazně ovlivňují situaci na stanovišti po disturbanci.

Na rozdíl od prvního experimentu s druhem *R. palustris* regenerovala pouze polovina narušených rostlin. Bylo to zřejmě způsobeno pozdějším výsevem rostlin a následným narušením uprostřed vegetační sezóny. Schopnost regenerace u tohoto druhu se v průběhu vegetační sezóny mění (Sosnová 2003). V pokusu Sosnové (2003) z květnových rostlin narušených ve fázi vegetativní růžice regenerovalo pouze 20% rostlin. Také délka dne může ovlivnit tvorbu adventivních pupenů na kořenech (Peterson 1975).

U narušených rostlin nebyla zjištěna závislost mezi množstvím nadzemní biomasy v době narušení a schopností regenerace. Schopnost regenerace druhu *R. palustris* je v prvních týdnech závislá na věku a s ním související velikosti rostlin (Martínková 2004). Ve věku šesti týdnů už však regeneruje většina rostlin (Martínková 2004). Od tohoto věku

tedy nemusí být regenerace přímo závislá na velikosti rostliny. V tomto experimentálním uspořádání jsem nemohla zjistit množství podzemní biomasy, které je pro schopnost regenerace díky uloženým zásobním uhlovodíkům důležité (Klimeš et al. 1993, Iwasa et Kubo 1997). Sosnová (2006) zjistila, že rostliny *R. palustris* z letní kohorty měly ve vegetativní fázi v kořenech nejnižší obsah i koncentraci škrobu. Rostliny v mém pokusu tedy zřejmě neměly v době narušení dostatek zásobních látek pro obnovení zelené biomasy.

V substrátech s různou hladinou živin regenerovalo stejné množství rostlin. Regenerace tedy nebyla hladinou živin ovlivněna. V pokusu Kočvarové (2002) zakládaly rostliny druhu *Rorippa palustris* adventivní pupeny na kořenech nezávisle na typu substrátu lišícím se množstvím živin. Na živinami bohatém substrátu však vyrůstaly kořenové odnože i bez narušení, zatímco rostlinám rostoucím v chudších substrátech vyrůstaly kořenové odnože až v důsledku poranění.

Některé rostliny, které po narušení regenerovaly, nevykvetly, ale zůstaly ve formě vegetativní růžice, stejně jako část rostlin vyšetých v době narušení. Příčinou mohla být fotoindukce kvetení, protože den se v té době už zkracoval, takže rostliny mohly přejít na ozimě jednoletou formu životního cyklu. Rostliny také mohly tímto způsobem oddálit kvetení do doby, kdy budou mít dostatek zásob, podobně jako fakultativní dvouletky. Např. *Cirsium vulgare* v případě nedostatečného množství zásob, odkládá kvetení až do další vegetační sezóny (Klinkhamer et al. 1987).

Produkce šesulí a hmotnost semen byla nejvyšší u rostlin pěstovaných na vysoké hladině živin, které mohly nejvíce investovat do jejich produkce. Nejvíce šesulí v prvním roce vytvořily nenarušené rostliny z první kontrolní skupiny. Produkce ostatních rostlin byla menší, avšak celkové porovnání bude možné až po druhém roce, kdy by měly odplodit i rostliny, které v roce prvním zůstaly ve formě vegetativní růžice. Navíc je možné opakované kvetení i u ostatních rostlin. Hmotnost semen se mezi narušenými a nenarušenými rostlinami nelišila. Podobně u druhu *Gentianella campestris* se mezi rostlinami s narušeným stonkem a rostlinami nenarušenými nelišila hmotnost semen (Lennartsson et al. 1997). U jiných druhů však měly regenerované rostliny lehčí semena, např. u *Barbarea vulgaris* (Martínková 2004) Hmotnost semen tedy více závisí na množství dostupných živin v substrátu než na předcházejícím narušení rostlin.

### 4.3 Venkovní nádobový experiment – *Barbarea vulgaris*

Rostliny druhu *Barbarea vulgaris* se nejčastěji chovají jako dvouletky. Proto mě zajímalo, jestli se liší jejich schopnost regenerace v prvním a druhém roce života. Navíc jsem do pokusu zahrнула otázku rozdílnosti regenerace z kořenových fragmentů různého průměru.

Překvapivá byla nízká schopnost regenerace kořenových fragmentů z kvetoucích rostlin v druhém roce života, kdy regenerovalo pouze 27% fragmentů ze skupiny s menším průměrem fragmentu. Kořenové fragmenty o větším průměru neregenerovaly vůbec. Naproti tomu regenerovalo 73% kořenových fragmentů z vegetativních rostlin v prvním roce života. Opět se zde zřejmě projevuje už v předchozí diskuzi zmiňovaný vliv fenologické fáze rostliny v době narušení na její schopnost regenerace z adventivních pupenů na kořenech. Druh *B. vulgaris* má tedy v době květu podobně jako *Oenothera biennis* (Rauh 1937, Martínková et al. 2004) sníženou schopnost regenerace, což zmiňuje i Kott (1963). Přesto v pokusu Martínkové (2004) regenerovaly i ve fázi kvetení všechny narušené rostliny tohoto druhu. V jejím pokusu však nebyl kořenový systém fragmentován, byla pouze odstraněna veškerá nadzemní biomasa. Dalším faktorem může být stáří kořenových pletiv nebo vyčerpání zásob kvetením. Horní část hlavního kořene rostliny v druhém roce života, ze které byly odebírány fragmenty o větším průměru, obsahuje pravděpodobně už jen malé množství aktivních meristémů a zásobní cukry zde mohly být vyčerpány přechodem do generativní fáze. Zřejmě v tomto případě došlo k limitaci meristémy, které jsou pro toleranci disturbance nezbytné (Tuomi et al. 1994).

Regenerované rostliny tohoto druhu byly v prvních dvou měsících po narušení menší než rostliny vyseté v době narušení. Tento poměr je zcela opačný než u rostlin druhu *R. palustris* z mého předchozího experimentu (Kociánová 2004), kde byly rostliny regenerující z kořenových fragmentů už od počátku větší než rostliny regenerující ze semen. Srovnej také obr. 7.11 a 7.12, kde se ve venkovním pokusu rostliny druhu *R. palustris* lišily ve velikosti stejným způsobem. Ve druhém roce se však rostliny různého původu v tomto experimentu nelišily v množství vytvořené nadzemní biomasy. Jednalo se tedy nejspíše o nějaké počáteční anatomické omezení vývoje regenerujících adventivních prýtů nebo omezení možnosti čerpání živin potřebných pro růst narušením kořenového systému, s nímž se rostliny do druhého roku stačily vypořádat.

Zajímavý je také poměr podzemní a nadzemní biomasy, který se u rostlin původem ze semen a z kořenových fragmentů v době plození lišil. Ačkoliv měly rostliny obou původů na konci experimentu stejné množství nadzemní biomasy, měly rostliny původem z kořenových fragmentů o 44% více biomasy podzemní než rostliny ze semen. Van der Meijden a kol. (1988) v souvislosti s herbivorí zmiňuje střídající se mechanismus obrany a regenerace, který vede k umístění rezerv do částí rostliny herbivorům těžko dostupných a po útoku herbivora k jejich realokaci. Už jednou narušené rostliny se tedy mohou větší investicí do kořenového systému oproti rostlinám nenarušeným připravovat na případnou další disturbanci. U tohoto druhu se však vzhledem k jeho monokarpíi jednalo pravděpodobně pouze o alometrický růst kořenů rostlin regenerovaných z kořenových fragmentů. Ty byly oproti rostlinám rostoucím ze semen, jejichž kořenový systém byl představován pouze hlavním kořenem s výhradním právem na investice do růstu a postranními kořeny, nuceny vytvořit velké množství adventivních kořenů, které následně všechny vyžadovaly investice do růstu, a vytvořily tak objemnější kořenový systém.

Rostliny původem z kořenových fragmentů se od rostlin původem ze semen nelišily v žádné charakteristice týkající se plodů a semen. Také u *Gentianella campestris* se rostliny narušené ve výšce 5 cm nad zemí ve dvou po sobě následujících letech nelišily mezi sebou ani od nenarušených rostlin v počtu semen na tobolku, ani v hmotnosti semen (Lennartsson et al. 1998). Přesto Martínková (2004) u *B. vulgaris* zjistila stejnou produkci avšak sníženou hmotnost semen u rostlin narušených v prvním roce života oproti rostlinám nenarušeným, čímž tyto rostliny zřejmě kompenzovaly menší množství zásobních uhlovodíků ve srovnání s rostlinami nenarušenými. Vegetativní regenerace u tohoto druhu v mém pokusu však nezvýšila, ale ani nesnížila fitness rostlin.

## 5 Závěr

1. Adventivní pupeny na rostlinách druhu *Rorippa palustris* jsou v jejich věku čtyř týdnů větší než pupeny axilární. Jejich vývoj se však na rozdíl od axilárních pupenů v přízemí stonku zastavuje, takže u tříměsíčních rostlin najdeme mnohem větší pupeny axilární než adventivní, přestože obsahují stejný počet listových primordií. Narušené rostliny, které přišly i o část zásobních adventivních pupenů jsou schopné po regeneraci obnovit svoji banku adventivních pupenů na kořenech do rozsahu odpovídajícího rostlinám nenarušeným.
2. Adventivní prýty vyrůstají později než prýty axilární. Na jedné rostlině jich vyrůstá více a jsou méně větvené. Axilární prýty se svojí architekturou více podobají primárním prýtům než prýty adventivní.
3. Adventivní prýty umožňují rostlinám na narušovaných stanovištích kompenzaci ztrát, ne vždy však v plném rozsahu. Jedinci vyrostlí po narušení ze semen mají menší nebo stejnou produkci semen, jako jedinci regenerující z kořenů, jejichž schopnost regenerace však kolísá. U druhů *Rorippa palustris* i *Barbarea vulgaris* mohou rostliny regenerované po silném narušení významně přispět svou produkcí semen do semenné banky, v níž je však stále největší potenciál pro zachování populace na stanovišti.
4. Množství dostupných živin neovlivňuje vlastní regeneraci, ale až posléze růst prýtů a tvorbu semen.

## 6 Literatura

- AARSSSEN, L.W. (1995): Hypotheses for the evolution of apical dominance in plants: implications for the interpretation of overcompensation. - *Oikos* 74: 149-156.
- AARSSSEN, L.W. ET IRWIN, D.L. (1991): What selection: herbivory or competition? - *Oikos* 60: 261-262.
- AGRAWAL A.A. (2000): Overcompensation of plants in response to herbivory and the by-product benefits of mutualism. – *Trends in Plant Science* 5: 309-313.
- AGRAWAL A.A., CONNER J.K. ET STINCHCOMBE J.R. (2004): Evolution of plant resistance and tolerance to frost damage. – *Ecology Letters* 7: 1199-1208.
- AGRAWAL A.A., STRAUSS S.Y. ET STOUT M.J. (1999): Costs of induced responses and tolerance to herbivory in male and female fitness components of wild radish. – *Evolution* 53(4): 1093-1104.
- ANDERSON J.V., WUN S.CH. ET HORVATH D.P. (2001): A current review on the regulation of dormancy in vegetative buds. – *Weed Science* 49: 581-589.
- BAZELY D.R., MYERS J.H. ET DA SILVA K.B. (1991): The response of numbers of bramble prickles to herbivory and depressed resource availability. – *Oikos* 61: 327-336.
- BELLINGHAM P.J. ET SPARROW A.D. (2000): Resprouting as a life history strategy in woody plant communities. – *Oikos* 89: 409-416.
- BELSKY A.J. (1986): Does herbivory benefit plants? A review of the evidence. – *American Naturalist* 127: 870-892.
- BENNER B.L. (1988): Effects of apex removal and nutrient supplementation on branching and seed production in *Thlaspi arvense* (*Brassicaceae*). – *American Journal of Botany* 75(5): 645-651.
- BOND W.J. ET MIDGLEY J.J. (2003): The evolutionary ecology of sprouting in woody plants. – *Journal of Plant Science* 164 (3): 103-114.
- BONSER S.P. ET AARSSSEN L.W. (1996): Meristem allocation: a new classification theory for adaptive strategies in herbaceous plants. – *Oikos* 77: 347-352.
- DOSPĚLOVÁ L. (2006): Odnožování z kořenů a hypokotylu u vybraných jednoletých druhů. – Magisterská diplomová práce, Biologická fakulta Jihočeské university, České Budějovice.
- DUBARD M. (1903): Recherches sur les plantes a bourgeons radicaux. – *Ann. Sc. Nat. Bot.* 17: 109-225.



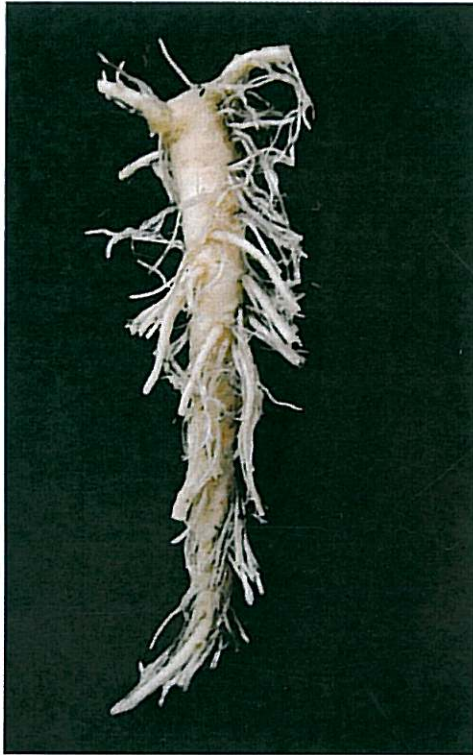
- DVOŘÁK F. (1992): 14. *Barbarea* R. Br. – In: Hejný S. et Slavík B. (eds.), Květena České Republiky 3, Academia, Praha, pp. 72-76.
- ESAU K. (1966): Anatomy of seed plants. – John Wiley & Sons, New York.
- GILL A.M. (1981): Adaptive responses of Australian vascular plant species to fire. – In: Groves A.M.R.H. et Noble I.R. (eds.). Fire and the Australian Biota, Australia Academy of Science, Canberra, pp. 243-272.
- GRIME J.P., HODGSON J.G. ET HUNT R. (1988): Comparative plant ecology. A functional approach to common British species. – Unwin Hyman, London.
- HALLÉ F. (1999): Ecology of reiteration in tropical trees. – In: Kurmann M.H. et Hemsley A.R. (eds.). The Evolution of Plant Architecture, Royal Botanic Gardens, Kew, pp. 93-107.
- HALLÉ F., OLDEMANN R.A.A. ET TOMLINSON P.B. (1978): Tropical trees and forests. – Springer-Verlag Berlin, Heidelberg.
- HARPER J.L. (1977): Population biology of plants. – Academic Press, London.
- HEGAZY A.K. (2001): Reproductive diversity and survival of the potential annual *Diplotaxis harra* (Forssk.) Boiss (Brassicaceae) in Egypt. – Ecography 24: 403-412.
- HJALTEN J., DANELL K. ET ERICSON L. (1993): Effects of simulated herbivory and intraspecific competition on the compensatory ability of birches. – Ecology 74 (4): 1136-1142.
- HUHTA A-P., HELLSTRÖM K., RAUTIO P. ET TUOMI J. (2000): A test of the compensatory continuum: fertilization increases and bellow-ground competition decreases tolerance of of tall wormseed mustard (*Erysimum strictum*). – Evolutionary Ecology 14: 353-372.
- HUHTA A-P., HELLSTRÖM K., RAUTIO P. ET TUOMI J. (2003): Grazing tolerance of *Gentianella amarella* and other monocarpic species: why is tolerance highest et low damage levels? – Plant Ecology 166: 49-61.
- IWASA Y. ET KUBO T. (1997): Optimal size of storage for recovery after unpredictable disturbances. – Evolutionary Ecology 11: 41-65.
- KEELEY J.E. ET ZEDLER P.H. (1978): Reproduction of chaparral shrubs after fire: A comparison of sprouting and seedling strategies. – American Midland Naturalist 99 (1): 142-161.
- KLIMEŠ L., KLIMEŠOVÁ J. ET OSBORNOVÁ J. (1993): Regeneration capacity and carbohydrate reserves in a clonal plant *Rumex alpinus*: effect of burial. – Vegetatio 109(2): 153-160.

- KLIMEŠOVÁ J. (2003): Monokarpické druhy schopné přežít silnou disturbanci. – Zprávy Čes. Bot. Společ., Praha, 38, Mater. 19: 37-48.
- KLIMEŠOVÁ J. ET KLIMEŠ L. (2003): Resprouting of herbs in disturbed habitats: is it adequately described by Bellingham-Sparrow's model?. – *Oikos* 103: 1, 225-229.
- KLIMEŠOVÁ J. ET MARTÍNKOVÁ J. (2004): Intermediate growth forms as a model for the study of plant clonality functioning: an example with root sprouters. – *Evolutionary Ecology* 18: 669-681.
- KLIMEŠOVÁ J., MARTÍNKOVÁ J. ET KOČVAROVÁ M. (2004): Biological flora of Central Europe: *Rorippa palustris* (L.) Besse. – *Flora* 199: 453-463.
- KLINKHAMER P.G.L., DE JONG T.J. ET MEELIS E. (1987): Delay of flowering in the „biennial“ *Cirsium vulgare*: size effects and devernialization. – *Oikos* 49: 303-308.
- KOCIÁNOVÁ A. (2004): Banka pupenů na kořenových fragmentech. – Bakalářská diplomová práce, Biologická fakulta, Jihočeská univerzita, České Budějovice.
- KOČVAROVÁ M. (2002): Životní cyklus druhu *Rorippa palustris* a jeho význam pro výskyt na sekundárních stanovištích. – Magisterská práce, Biologická fakulta, Jihočeská univerzita, České Budějovice.
- KOTT S.A. (1963): Biology of *Barbarea vulgaris* R.Br. [in Russian]. – *Bot. Žurn.* 48: 1648-1652.
- LENNARTSSON T., NILSSON P. ET TUOMI J. (1998): Induction of overcompensation in the field gentian, *Gentianella campestris*. – *Ecology* 79 (3): 1061-1072.
- LENNARTSSON T., TUOMI J. ET NILSSON P. (1997): Evidence for an evolutionary history of overcompensation in the grassland biennial *Gentianella campestris* (*Gentianaceae*). – *American Naturalist* 149(6): 1147-1155.
- MACDONALD M.A. ET CAVERS P.B. (1991): The biology of Canadian weeds. 97. *Barbarea vulgaris* R. Br. – *Canadian Journal of Plant Science* 71: 149-166.
- MARTÍNKOVÁ J. (2004): Resprouting and life cycles of short-lived herbs. – PhD. thesis [in English], University of South Bohemia, Faculty of Biological sciences, České budějovice, Czech Republic.
- MARTÍNKOVÁ J., KLIMEŠOVÁ J. ET MIHULKA S. (2004): Resprouting after disturbance: an experimental study with short-lived monocarpic herbs. - *Folia Geobotanica* 39: 1-12.
- MASHINSKI J. ET WHITHAM T.G. (1989): The continuum of plant response to herbivory: the influence of plant association, nutrient availability and timing. – *American Naturalist* 134: 1-19.

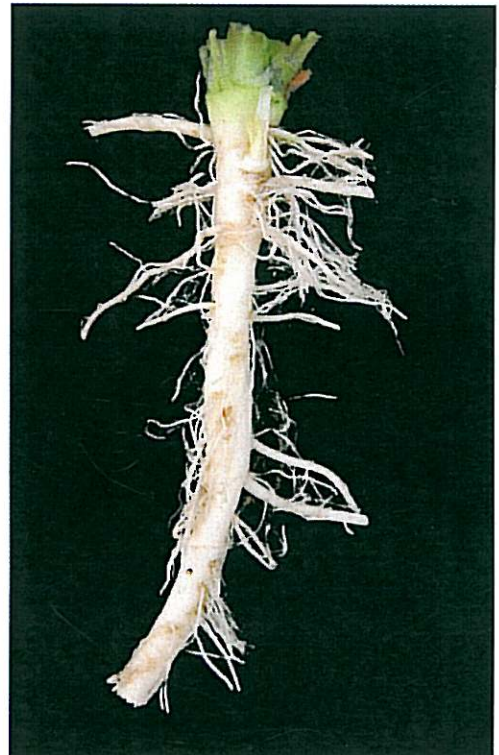
- VAN DER MEIDEN E., WIJN M. ET VERKAAR H.J. (1988): Defence and regrowth, alternative plant strategie in the struggle against herbivores. – *Oikos* 51: 355-363.
- MCINTYRE G.I. (1972): Developmental studies on *Euphorbia esula*. The influence of the nitrogen supply on the correlative inhibition of root bud activity. – *Canadian Journal of Botany* 50: 949-956.
- PAIGE K.N. ET WHITHAM T.G. (1987): Overcompensation in response to mammalian herbivory: the advantage of being eaten. – *American Naturalist* 129(3): 407-416.
- PAUSAS J.G. ET LAVOREL S. (2003): A hierarchical deductive approach for functional types in disturbed ecosystems. – *Journal of Vegetation Science* 14: 409-416.
- PETERSON R.L. (1975): The initiation and development of root buds. – In: Torrey J.G. et Clarkson D.T. (eds.). *The development and function of roots*, Acad. Press, London, pp. 125-161.
- POORTER L., DE PLASSCHE M.V., WILLEMS S., ET BOOT R.G.A. (2004): Leaf traits and herbivory rates of tropical tree species differing in successional status. - *Plant Biology* 6 (6): 746-754.
- PROCHÁZKA S., ŠEBÁNEK J. ET AL. (1997): *Regulátory rostlinného růstu*. – Academia, Praha.
- PULLIN A.S. ET GILBERT J.E. (1989) : The stinging nettle, *Urtica dioica*, increases trichome density after herbivore and mechanical damage. – *Oikos* 54: 275-280.
- RAUH W. (1937): Die Bildung von Hypocotyl- und Wurzelsprossen und ihre Bedeutung für die Wuchsformen der Pflanzen. – *Nova Acta Leopoldina* 4/24: 395-555.
- RAUTIO P., HUHTA A-P., PIIPPO S., TUOMI J., JUENGER T., SAARI M. ET ASPI J. (2005): Overcompensation and adaptive plasticity of apical dominance in *Erysimum strictum* (Brassicaceae) in response to simulated browsing and resource availability. – *Oikos* 111: 179-191.
- SALEMAA M., VANHA-MAJAMAA I. ET GARDNER P.J. (1999): Compensatory growth of two clonal dwarf shrubs, *Arctostaphylos uva-ursi* and *Vaccinium uliginosum* in a heavy metal polluted environment. – *Plant Ecology* 141 (1-2): 79-91.
- SOSNOVÁ M. (2003): Vegetativní regenerace jednoletého druhu *Rorippa palustris* (L.). - Bakalářská diplomová práce, Biologická fakulta, Jihočeská univerzita, České Budějovice.
- SOSNOVÁ M. (2006): Úloha zásobních asimilátů ve vegetativní regeneraci druhu *Rorippa palustris*. – Magisterská diplomová práce, Biologická fakulta, Jihočeská universita, České Budějovice.

- STAFSTROM J.P. (1995): Developmental potencial of shoot buds. In: Gartner B.L. (ed.). Plant Stems: Physiology and Functional Morphology, Academic Press, London, pp. 257-279.
- TOMŠOVIC P. (1992): *Rorippa* Scop. – In: Hejný S. et Slavík B. (eds.). Květena České Republiky 3, Academia, Praha, pp. 76-78.
- TUOMI J., NILSSON P. ET ASTRÖM M. (1994): Plant compensatory response: bud dormancy as an adaptation to herbivory. – Ecology 75(5): 1429-1436.
- VESK P.A ET WESTOBY M. (2004a): Sprouting ability across diverse disturbances and vegetation types worldwide. – Journal of Ecology 92: 310-320.
- VESK P.A. ET WESTOBY M. (2004b): Funding the bud bank: a review of the costs of buds. – Oikos 106(1): 200-208.

## **7 Obrazové přílohy**



**Obr. 7.1** *Rorippa palustris*  
kořenový fragment (5 cm)



**Obr. 7.2** *Rorippa palustris*  
stonko-kořenový fragment (5 cm)



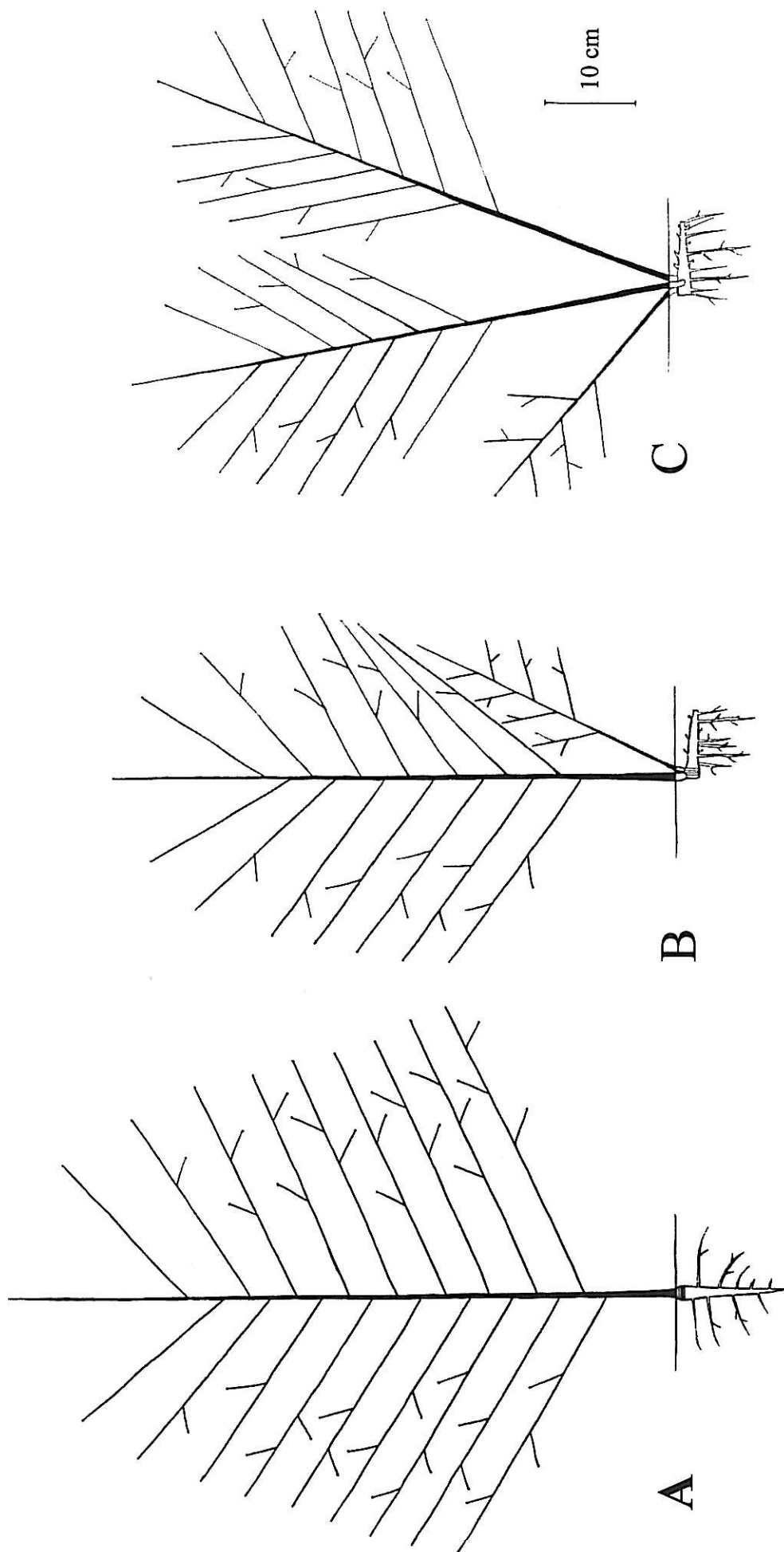
**Obr. 7.3** *Rorippa palustris*  
kontrola 0 - rostlina sklizená v době  
experimentálního zásahu



**Obr. 7.4** *Rorippa palustris* - rostliny po šesti týdnech od experimentálního zásahu.



**Obr. 7.5** *Rorippa palustris* - rostliny po šesti týdnech od experimentálního zásahu; zleva: kontrolní nenarušená rostlina, rostlina původem ze stonko-kořenového fragmentu s axilárním prýtem, rostlina původem z kořenového fragmentu s adventivními prýty.



**Obr. 7.6** *Rorippa palustris* - architektura rostlin na konci experimentu; A kontrolní rostlina s primárním prýtem, B rostlina regenerovaná z axilárních pupenů na stonko-kořenovém fragmentu, C rostlina regenerovaná z adventivních pupenů na kořenovém fragmentu





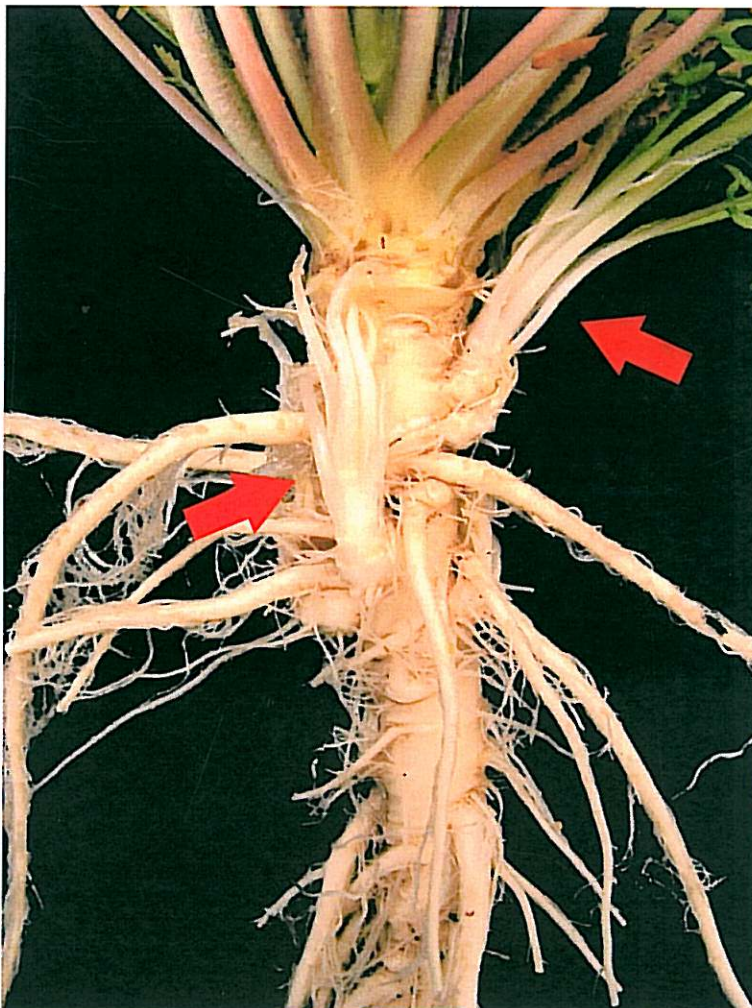
**Obr. 7.7** *Rorippa palustris* - regenerovaný kořenový fragment



**Obr. 7.8** *Rorippa palustris* - regenerovaný kořenový fragment



**Obr. 7.9** *Rorippa palustris* - regenerovaný stonko-kořenový fragment; šipkou je označen vyrůstající adventivní prýt



**Obr. 7.10** *Rorippa palustris* - kontrolní nenarušená rostlina; šipkami jsou označeny vyrůstající adventivní prýty



**Obr. 7.11** *Rorippa palustris* - regenerované rostliny měsíc po narušení; řady shora: vysoká hladina živin, střední hladina živin a nízká hladina živin



**Obr. 7.12** *Rorippa palustris* - kontrolní rostliny 2 (vyseté v době narušení) měsíc po narušení; řady shora: vysoká hladina živin, střední hladina živin a nízká hladina živin