

**Univerzita Karlova**  
**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie (B1501)

Studijní obor: BBI (1501R001)

Katedra botaniky (1200)



---

Bakalářská práce

**Interakce rostlin v živinově proměnném prostředí**  
Plant interactions in environments with fluctuating nutrient levels

**Karolina Gawliková, 4. ročník**

Vedoucí práce / Školitel:  
Mgr. Martin Weiser, Ph.D.

Praha, 2022

## Prohlášení

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 2. 8. 2022

Karolina Gawliková

# 1 Abstrakt

## Abstrakt

Rostliny ovlivňuje proměnlivost živin v jejich prostředí, ale i rostlinná kompetice o živiny. V práci shrnuji omezení dosavadních prací a navrhuji možné alternativy experimentálních designů. V současné době neexistuje vhodný experimentální přístup, který odděluje efekt souseda o efektu snižování živin. K lepšímu pochopení rostlinných interakcí v živinově proměnném prostředí, je třeba podrobné studium heterogenity prostředí, reakcí jednotlivých rostlin na tuto heterogenitu a následně rostlinné kompetice o živiny. Všechny tyto vědomosti je třeba brát na vědomí při tvorbě experimentálních designů a při interpretaci získaných dat.

## Klíčová slova

Heterogenita prostředí, rostlinné interakce, rostlinná kompetice o živiny, Tragédie občiny, Ideální volná distribuce, vliv objemu květináče, nylonová síťka

## Abstract

Plants are affected by heterogeneity of nutrients in their environment but also by the plant competition for nutrients. In this study I review limits of contemporary studies and suggest possible alternatives. Currently, there is no experimental way to separate the effect of neighbour and the effect of fluctuating nutrients. For better understanding of plant interactions in environments with fluctuating nutrient levels, it is crucial to have thorough understanding of the heterogeneity itself, of the reactions of plants on said heterogeneity and also of the plant competition for nutrients. Then it is important to incorporate all this information into planning of the experimental design and simultaneously have them in mind when interpreting the acquired results.

## Key words

Soil heterogeneity, plant interactions, plant competition for nutrients, tragedy of the commons, ideal free distribution, pot volume effect, nylon mesh

## Obsah

1	Abstrakt.....	3
2	Úvod.....	5
3	Heterogenita prostředí.....	6
4	Kompetice rostlin.....	11
4.1	Metodika.....	15
5	Závěr .....	22
6	Zdroje.....	23

## 2 Úvod

Původní motivace této bakalářské práce se vztahovala k otázce, zdali jsou rostliny schopny přijímat a dále předávat signály o svém prostředí, a to konkrétně o změně v koncentraci živin. Rostliny jsou schopny percepce a následného zpracování a předávání signálu o svém okolí např. když jsou vystaveny osmotickému stresu (Falik et al. 2011) nebo stresu způsobeného herbivorií (Baldwin et al. 2006). Avšak při hlubším studium jsem narazila na zásadní problém, který pravděpodobně znemožňuje studium otázky zabývající se předáváním signálu o živinově proměnném prostředí: v experimentálních systémech o dvou a více rostlinách zatím pravděpodobně není způsob, jakým lze jednoznačně oddělit, jestli rostlina reaguje pouze na heterogenitu prostředí způsobenou živinami jako takovými, nebo na heterogenitu zapříčiněnou kompeticí anebo na kompetitora bez vlivu živin. Tím pádem budeme-li chtít sledovat, jestli si rostliny dokážou předat signál o změně v koncentracích živin ve svém prostředí, nebudeme moc s jistotou říct, jestli reakce sledovaných rostlin je na samotné prostředí, na signál vyvolaný sousední rostlinou anebo nastává v rámci kompetice. Dokud nebude tato problematika lépe prozkoumaná, nebude možné navrhnout vhodný experiment, který by dokázal testovat hypotézu „rostliny si předávají signály o tom, že se mění živiny v jejich okolí“.

První kapitola této práce stručně pojednává o heterogenitě prostředí, jak vzniká a jakým způsobem na ni mohou rostliny reagovat. Bez pochopení reakcí jednotlivých rostlin na heterogenitu prostředí není možné pochopit rostlinné interakce v heterogenním prostředí. Kapitola se soustředí především na proměnlivost živin jako takových a na několik možných příčin této proměnlivosti. Přestože rostlinné interakce ovlivňuje celá řada různých neméně důležitých faktorů, jako jsou exudáty (Semchenko, Saar, a Lepik 2014; Nettan et al. 2019), alelopatie (Inderjit, Dakshini, a Einhellig 1994), symbióza (např. v podobě mykorhizy (Hoeksema 2005)), parazitismus (Estabrook a Yoder 1998) atd., nebude se jimi tato práce zabývat.

Druhá kapitola se zabývá různými možnými způsoby, jakým rostlina může reagovat na rostlinnou kompetici a rozcházejícími se názory, jestli tak činí v reakci na ubývání živin nebo vlivem kompetitora. Na což navazuje podkapitola zabývající se problematikou metodiky, na kterou tato otázka upozornila. V této podkapitole hodnotím přístupy jednotlivých experimentálních designů a navrhuji alternativní interpretace výsledků, které mohou být ovlivněny volbou metodiky a dále navrhuji příklady možné alternativní metodiky.

### 3 Heterogenita prostředí

Rostliny mají mnoho typů interakcí mezi sebou, ale neméně důležité jsou i interakce rostlin s půdou. Jelikož je půda velice variabilní a nestálé prostředí, je intuitivní, že i rostliny na půdu budou reagovat dynamicky. Jedním ze zásadních hybatelů rostlinných interakcí s půdou jsou živiny.

Živiny jsou v půdě rozprostřeny heterogenně a to v podobě tzv. nutrient patches (Hodge 2004) - živinových patchí. Přímým překladem slova patch je „část povrchu odlišné povahy“. V případě, že hovoříme o patchích v půdě, nejedná se pouze o část povrchu, ale o jakousi trojrozměrnou oblast půdy, která se svým složením liší od okolí. Nejvýstižnější českou obdobou slova patch by mohla být např. kapsa. Pro účely této práce budeme používat originál anglického slova patch.

Avšak i patche samotné jsou velmi heterogenní. Jako stručná ukázka nám může posloužit Fitterova základní klasifikace (Fitter 1994), která shrnuje atributy variability patchů a reakce kořenů na ně. Podle této klasifikace se patche liší v prostorové a časové distribuci, míře a množství patchů (*Tabulka 1*). Dalšími důležitým faktorem může být např. kontrastnost patche vůči okolí (Hutchings, John, a Wijesinghe 2003). Prostorová a časová proměnnost může být ovlivněna spoustu proměnnými. Jedním ze zásadních činitelů této skutečnosti je např. různá mobilitou prvků v půdě (Bray 1954; JACKSON a CALDWELL 1993; Huston a DeAngelis 1994; Hodge et al. 1999; Canadell et al. 1996; Postma, Schurr, a Fiorani 2014). Živinové patche v půdě tedy neustále vznikají a zanikají a jejich působení je dočasné. Různé patche mohou být také různě bohaté, kdy se od sebe liší celkovou koncentrací živin i koncentracemi živin jednotlivých (Farley a Fitter 1999). Např. patche s vysokou koncentrací dusíku mohou mít nízkou koncentraci fosforu (Farley a Fitter 1999). Farley s Fitterem (1999) sledovali v lese Pretty Wood významnou variabilitu živin v rámci jednoho roku. Koncentrace se obecně zvyšovaly během jara a léta, na konci léta klesly a na podzim se opět lehce zvýšily. Vysoká míra heterogenity může být zaznamenána i na malé ploše v blízkosti kořene a heterogenita půdy takto malého objemu může být ekvivalentní k heterogenitě celého pole (JACKSON a CALDWELL 1993). Heterogenita ovlivňuje kořen jak vertikálně, tak horizontálně. Čím hlouběji kořeny prorůstají v půdním profilu, tím se koncentrace živin v okolní půdě snižuje a při prorůstání kořenů do šířky, jsou různé části kořenového systému vystaveny různým podmínkám (Farley a Fitter 1999).

Tabulka 1: Atributy variability patchů a reakcí kořenů na ně (Fitter 1994)

Základní klasifikace patchů			
a) Základní atributy patchů			
Atributy			
Škála	Distribuce	Míra	Množství
Prostorová	Vzorec	Velikost	Abundance
Časová	Předvídatelnost	Trvání	Frekvence
b) Reakce kořenů na distribuci v čase a prostoru			
Rozsah variací patche	Nahodilé	Sloučené	Pravidelné (sezóně, horizontálně)
Typy reakcí kořenů	Plastická (diferenciální růst)		Genotypická (hloubka kořenů,...)
c) Charakteristika kořenů v souvislosti s mírou patche v čase a prostoru			
Charakteristika kořenů	Velikost nebo doba trvání patche		
	Malá / krátká		Velká / dlouhá
Průměr	Úzký		Široký
Délka	Krátká		Dlouhá
d) Reakce kořenů na množství patchů			
Frekvence nebo abundance patchů			
	Malá		Velká
Lokalizovatelnost	Obtížná		Snadná
Typ reakce	Rychlost reakce je méně kritická		Rychlý růst, vysoká hustota

(Tab. 1, a) Patche jsou ovlivněny časově a prostorově variabilními atributy a to: Mírou, distribucí a množstvím

Jelikož jsou tyto atributy patchů variabilní, očekává se i variabilita reakcí rostlin v závislosti na typ patche.

*(Tab. 1, b) Reakce kořenů na distribuci v čase a prostoru*

*Distribuce patchů může ovlivnit, jestli bude reakce genu plastická nebo genotypicky fixovaná. Plastická reakce se očekává v případě nepředvídatelných patchů s náhodnou distribucí, kdežto genotypicky fixovaná u stálých předvídatelných reakcí rostlin na prostředí, např. u rostlin s plytkými kořeny v oblastech s živinami při půdním povrchu.*

*(Tab. 1, c) Charakteristika kořenů v souvislosti s mírou patche v čase a prostoru*

*Intuitivně očekáváme tenké krátkodobé kořeny v oblastech s dočasnými patchi, kdežto tlusté kořeny v oblasti se stabilními patchi.*

*(Tab. 1, d) Reakce kořenů na množství patchů*

*U těžko lokalizovatelných patchů, které jsou časově nebo prostorově vzácné, není důležitá rychlá exploatace, jelikož je nepravděpodobné, že budou objeveny jinými kořeny / jedinci.*

Jedním ze zásadních důvodů této heterogenity jsou variabilní zdroje organických materiálů a jejich následná bakteriální dekompozice, což je klíčovým procesem pro uvolnění anorganických živin, které rostlina absorbuje (Hodge 2004). V rhizosféře probíhají toky uhlíku a dusíku mezi mikroorganismy a rostlinami (Hodge et al. 1999; Kuzyakov a Xu 2013). Mezi mikroorganismy a kořeny sice dochází k určité kompetici o živiny, avšak nejspíše jsou na sobě také zcela závislé (Kuzyakov a Xu 2013). Kromě toho, že mikroorganismy pomáhají zadržováním dusíku zmírnit ztrátu živin skrz vyluhování, zpřístupňují tento dusík rostlinám (Kuzyakov a Xu 2013). Rostliny limitované dusíkem začnou přetvářet své kořeny a zvyšovat tak koncentraci uhlíku v půdě (Liljeroth, Van Veen, a Miller 1990; Kuzyakov, Ehrensberger, a Stahr 2001). Mikroorganismy tento uhlík absorbují a jsou zároveň stimulovány k vyššímu příjmu dusíku a tím ještě více limitují rostliny (Kuzyakov a Xu 2013). V určitém okamžiku začnou být i mikroorganismy limitovány dusíkem, a tak vypustí enzymy pro dekompozici půdní organické hmoty (Schimel 2003; Manzoni et al. 2012). Dusík, který je uvolňován rozkládaním polymerů, není přístupný jen pro mikroorganismy, ale i pro rostliny (Hill, Farrell, a Jones 2012; Kuzyakov a Xu 2013). Po vyčerpání dostupného uhlíku mikroorganismy odumřou a do půdy je uvolněn dusík jejich dekompozicí, který je opět dostupný pro rostliny (Kuzyakov a Xu 2013). Mikroorganismy mají z pravidla mnohem kratší životní cyklus než rostliny, takže rostliny

kontinuálně zásobují dusíkem (Schmidt et al. 2007; Kuzyakov a Xu 2013). Tento proces je ekologicky velmi významný (van der Heijden, Bardgett, a van Straalen 2008).

Rostliny nemusí pouze reagovat na půdní složení a koncentraci živin, ale také ho mohou ovlivnit. Svoji aktivitou (nebo i kooperací rostlin s mikroorganismy viz výše) mohou snížit nebo zvýšit koncentraci živin v půdě (Craine a Dybzinski 2013) a tím i ovlivnit vlastnosti patchů ve svém okolí. Byla navržena hypotéza, že rostliny mohou snížit koncentraci dusíku v půdním roztoku na nejnižší úroveň, ve které dokážou přežít, aby tak vytlačily druhy, které jsou těmto nízkým koncentracím méně odolné (Tilman a Wedin 1991). Avšak je pravděpodobně, že rostliny koncentraci živin v půdě snižují především svým příjmem, kdy intenzivním získáváním živin vytváří rostliny v okolí svých kořenů vyčerpané zóny (Craine a Dybzinski 2013). Hypotéza, že rostliny tuto koncentraci aktivně redukují byla postavena především na pozorování dobře promíchaného vodného roztoku s řasami, ale půdní prostředí je mnohem komplexnější (Craine a Dybzinski 2013).

Je intuitivní, že tato heterogenita celého prostředí i jednotlivých patchů zásadně ovlivní rostliny, jejich růst, příjem živin a kompetici. Dobré pochopení reakcí jednotlivých rostlin na heterogenitu prostředí je základním stavebním kamenem pro pochopení dopadu heterogenity na rostlinné interakce (Hutchings, John, a Wijesinghe 2003).

Budeme-li se odrazet od myšlenky, že rostliny zvýší svůj živinový příjem lokalizací kořenů do živinově bohatých patchů, musí rostliny patch nejprve lokalizovat a poté exploatovat (Fitter 1994). Při exploraci půdy by mohly rostliny vyhledávat patche cíleně. Např. *Glechoma hederace* umístila v experimentálním prostředí více než 80 % svých kořenů do živinově bohatých patchů. Mohlo by se tedy zdát, že tyto patche rostlina nějak cíleně vyhledává (Birch a Hutchings 1994). Avšak jelikož kořenová biomasa nebyla sledována po dobu celého experimentu, tento výsledek by mohl být způsoben i sekundárním odumíráním kořenů mimo patche a koncentrováním kořenů do jednotlivých patchů, až po tom, co na něj rostlina náhodně narazila (Birch a Hutchings 1994). V jiném experimentu s *Lolium perenne* rostliny tvořily kořeny nezávisle na heterogenitě a většinou patche ani nelokalizovaly (Nakamura, Kachi, a Suzuki 2008). To by mohlo podpořit teorii, že rostlina kořeny rozmisťuje náhodně. Strategie náhodného rozmisťování by mohla být v přirozených podmínkách vcelku výhodná, jelikož patche jsou proměnlivé a kdyby je rostliny nějak cíleně lokalizovaly, tak by se mohly přesunout nebo zmizet, než by k nim rostlina kořeny prorostla. V realitě rostliny pravděpodobně do určité míry využívají kombinaci cílené a náhodné lokalizace.

Lokální tvorba vedlejších kořenů v oblasti patche je tzv. proliferace. Rostlina v patchích může a nemusí proliferovat (Fitter 1994; Einsmann et al. 1999; Hodge 2004). Proliferace nemusí být vždy výhodná, jelikož patche jsou pomíjivé (Fitter 1994). Množství získaných živin rostlinou nemusí souviset pouze s její schopností proliferace, ale i se schopností měnit absorpční schopnost kořene pomocí fyziologických nebo morfologických (Fransen, de Kroon, a Berendse 1998; Hodge et al. 1998; W. M. He a Dong 2001; Hodge 2004). Morfologické a anatomické přetavby kořenů jsou zásadní, jak pro efektivní obstarávání a příjem zdrojů, tak pro úspěšnou kompetiční strategii (Schwinning a Weiner 1998).

## 4 Kompetice rostlin

Kompetice rostlin o živiny může být definovaná jako proces, kterým dva nebo více jedinců získávají živiny z jednoho společného omezeného zdroje (Craine 2009; Craine a Dybzinski 2013). Přítomnost více rostlin v určitém objemu půdy může tak vyvolávat živinový stres u jednotlivých rostlin (Craine a Dybzinski 2013). Přestože by se mohlo předpokládat, že dostatek půdních zdrojů sníží míru kompetice rostlin, jelikož bude pro všechny dost, není to úplně pravidlem, jelikož zvýšené množství živin ovlivní i nadzemní biomasu rostlin a tedy nadzemní kompetici a tím i celkovou kompetici rostlin (Twolan-Strutt a Keddy 1996; Casper a Jackson 1997). Naopak v oblastech s vyšší mírou živinového stresu se může vyskytovat více druhů (Grime 2006).

Mnohokrát se diskutovala symetrie podzemní kompetice v závislosti na velikosti rostliny/kořene (Weiner 1990; Brisson a Reynolds 1994; Schwinning a Weiner 1998; Cahill a Casper 2000; Hutchings, John, a Wijesinghe 2003; Raynaud a Leadley 2004; Craine a Dybzinski 2013; Brown, Oppon, a Cahill 2019). Předpokládalo se, že rostliny získávají živiny úměrně k velikosti (Brisson a Reynolds 1994; Raynaud a Leadley 2004; Craine a Dybzinski 2013) nebo dokonce, že větší rostliny přijímají asymetricky více živin než by odpovídalo jejich proporcím (Weiner 1990; Schwinning a Weiner 1998).

Mohlo by se zdát, že tlustší kořeny větších kořenových systému budou opravdu mít jistou kompetiční výhodu, jelikož rostou rychleji a tím i lépe explorují půdu, ale na efektivní exploataci patchů nemusí být vhodné, jelikož ho mohou prorůst rychleji, než ho stačí využít (Fitter 1994). Pro lepší uchopení rostlinné kompetice je tedy třeba zahrnout i další charakteristiky kořenů, jako jsou preciznost, diskriminace, sensitivita nebo tempo (Einsmann et al. 1999; Rajaniemi a Reynolds 2004). Preciznost ukazuje, jak moc rostlina preferuje vkládání kořenů do bohatých patchů před chudými (Rajaniemi a Reynolds 2004). Diskriminace je flexibilita ve změně strategie, kterou rostlina reaguje na patch podle jeho koncentrace (Rajaniemi a Reynolds 2004), která se může měnit působením rostliny (Craine a Dybzinski 2013). Sensitivita odráží, jak efektivně dokáže rostlina využít zdroj pro svůj růst (Einsmann et al. 1999; Rajaniemi a Reynolds 2004). Tempo je počet dní, který rostlina potřebuje pro úspěšnou lokalizaci patche a rychlost růstu kořene uvnitř patche (Rajaniemi a Reynolds 2004). Pro vysvětlení koexistence malých a velkých druhů byl navržen trade-off mezi velikostí kořenů a jejich precizností, kdy velké druhy s velkými kořeny sice měly získávat živin rychleji, ale za to malé druhy by vyčerpávaly zdroje efektivněji (Campbell, Grime, a Mackey 1991). Tento

trade-off byl však zpochybněn, jelikož přestože se menší kořeny opravdu v jistých případech zdají být více selektivní (Wijesinghe a John 2001; Tůma, Holub, a Fiala 2009), mohou i některé velké druhy vykazovat vysokou preciznost (Wijesinghe a John 2001). Kompetice v závislosti na velikosti druhu je pravděpodobně velmi ovlivněna heterogenitou prostředí (Schwinning a Weiner 1998; Novoplansky 2009; Brown, Oppon, a Cahill 2019) a míra asymetrie/symetrie je druhově specifická, kdy u určitých druhů může heterogenita prostředí asymetrii podpořit nebo naopak snížit (Brown, Oppon, a Cahill 2019). Kompetice může být ovlivněna např. velikostí nebo kontrastností patche vůči okolí a dále lokalizace rostliny v souvislosti s patchi. V místech s malými patchi bude kompetice nejspíše silnější a náskok budou mít rostliny lokalizované bezprostředně v blízkosti patche, kdežto u velkých patchů bude kompetice nejsilnější na krajích patche, jelikož rostliny již lokalizované na těchto krajích, se zde budou snažit udržet, ale zároveň rostliny, co budou lokalizované mimo patch, sem budou vkládat většinu svých kořenů (Hutchings, John, a Wijesinghe 2003).

Na podzemní kompetici by se také dalo nahlížet jako kompetici o prostor (Brisson a Reynolds 1994). Rostliny buď mohou prokořenit části půdy, které nejsou kompetitorem ještě obsazeny (avoidovat kompetitora, segregovat kořeny), snažit se kompetitorovi jeho prostor co nejvíc zabrat tvorbou více kořenů (agregovat kořeny) nebo kompetitora úplně ignorovat a růst si, jako by tam nebyl a kořeny mezi sebou náhodně mísit (Brisson a Reynolds 1994; Maina, Brown, a Gersani 2002; Semchenko, John, a Hutchings 2007; Cahill a McNickle 2011; Frank et al. 2015). Avšak tyto přístupy by se měli brát spíše jako jakési záchytné body v kontinuální škále možností než tři samostatné reakce (Semchenko, John, a Hutchings 2007). Ta samá kombinace druhů může volit různé strategie v různých místech stejného trávníku (Frank et al. 2015), což může být opět navázané na heterogenitu prostředí. Rostliny by se mohly avoidovat např. tvorbou různě hlubokých kořenů. Mělké kořeny by vyčerpávaly živiny ve formě nerostů a kořeny hlouběji by zachytávaly mobilnější živiny, které snadněji vyluhují do nižších vrstev půdy (Postma, Schurr, a Fiorani 2014). Náhodné mísení kořenů se může zase vyskytovat např. u druhů, které jsou aktivní v odlišných částech roku (Frank et al. 2015), je však otázkou, jestli i tato strategie nemůže být zařazena do kategorie avoidance. Rostliny, které kompenzují přítomnost souseda nadměrným tvorbou kořenů, tak mohou činit na úkor nadzemní biomasy (Maina, Brown, a Gersani 2002). Kompetice o prostor se také může měnit s hloubkou půdy, kdy v hlubších vrstvách mohou mít kořeny větší tendenci agregace, což může být ovlivněno heterogenitou prostředí (Herben et al. 2020).

Není zřejmé, která strategie bude nejstabilnější. Rostliny mohou také volit různé strategie v různém prostředí a prostředí se neustále mění. Hezký příklad toho, že rozdílné strategie nemusí být vždy horší, jsou studie Semchenko et al. (Semchenko, John, a Hutchings 2007; Semchenko, Zobel, a Hutchings 2010) s *Fragaria vesca* a *Glechoma hederacea*, kdy obě volí odlišné strategie, které jim pospolu vlastně fungují. *F. vesca* volí strategii náhodného mísení, kdežto *G. hederacea* kompetitora avoiduje (Semchenko, John, a Hutchings 2007). Mohlo by se zdát, že avoidance nebude evolučně stabilní strategií (Gersani et al. 2001) a rostliny volící jiné strategie nad ní budou mít navrch, jelikož půda má omezený objem a tedy i omezené množství míst, kam může rostlina svými kořeny utíkat. Avšak přesto si *G. hederacea* vede v přítomnosti „omezující“ *F. vesca* lépe, než kdyby rostla sama v monokultuře (Semchenko, Zobel, a Hutchings 2010).

Situace, kdy rostliny tvořily kořeny jen v částech neobsazených sousedy a reagovaly pouze na (ne)přítomnost dostupných živin, byla pojmenována jako tzv. Ideální volná distribuce (ideal free distribution, IFD). Jedná se o ekologický teoretický model, který předpokládá, že jedinci se volně distribuují mezi živinové patche, aby minimalizovali kompetici o živiny (Fretwell a Lucas 1969). V souladu s touto teorií by rostliny tvořily kořeny proporcionálně k dostupnosti živin ve všech částech půdy (McNickle a Brown 2014). Úbytek živin v půdě zapříčiněný přítomností sousedů by mohl omezit růst kořenů přítomných rostlin, avšak reakce na sousedy by byla pouze nepřímá skrz omezení zdrojů (Hess a De Kroon 2007; De Kroon et al. 2009). Více studií zaznamenalo výsledky, kdy rostlina v souladu s IFD omezila růst kořenů v přítomnosti kompetitorů (Hess a De Kroon 2007; Semchenko, Hutchings, a John 2007; Cahill a McNickle 2011). Avšak nezdá se, že by všechny rostliny dodržovaly IFD (McNickle a Brown 2014). V některých případech rostliny naopak tvořily více kořenů v přítomnosti souseda (Cahill et al. 2010; Semchenko, Zobel, a Hutchings 2010).

Situace, kdy se jednatel snaží maximalizovat svůj zisk na úkor kompetitora a tím se průměrný zisk všech sníží, je nazývána Tragédií občiny (tragedy of the commons, TOC) (Hardin 1968). V rámci Tragédie občiny se předpokládá, že rostliny tvoří více kořenů v přítomnosti kompetitora a reagují na něj přímo, nejen na úbytek živin ve svém okolí (Gersani et al. 2001; Craine, Fargione, a Sugita 2005; Craine 2006; McNickle a Brown 2012). Což by mělo být možné, jelikož rostliny dokáží rozlišovat mezi svými a cizími kořeny (Gersani et al. 2001; Falik et al. 2003; Hess a De Kroon 2007; Semchenko, Hutchings, a John 2007) a výsledky několika experimentálních studií rostlin opravdu byly v souladu s touto představou (Gersani et al. 2001; O'Brien, Gersani, a Brown 2005). Avšak, kdyby všechny rostliny využívaly této

strategie, nemusela by být ve finále výhodná pro nikoho z nich (Gersani et al. 2001), jelikož by zdroj byl všude stejně omezen. Tento přístup byl však zpochybněn z důvodu artefaktu způsobeného nevhodně zvolenou metodikou (viz dále) a výsledky jinak navržených experimentů nevykazovaly známky Tragédie občiny (Semchenko, Hutchings, a John 2007).

## 4.1 Metodika

Interakce rostlin v heterogenním prostředí se dá sledovat mnoha způsoby. Mezi tři nejpoužívanější způsoby patří sledovat živiny a rostliny v terénu, a tedy v jejich přirozených podmínkách, vytvářet matematické modely zahrnující proměnné prostředí a rostlin nebo navrhovat kontrolované experimenty ve sklenících. Každý ze těchto způsobů má své výhody a nevýhody. U sledování rostlin v terénu si můžeme být jisti, že rostliny jsou opravdu vystaveny přirozenému prostředí v otevřeném prostoru, ale jelikož půdu ovlivňuje mnoho faktorů, nastává jakýsi efekt černé skříňky, kdy sice máme nějaké výsledky, ale nikdy si nebudeme jisti, co konkrétně bylo jejich příčinou – jestli kompetice, půdní mutualisté, heterogenita živin, mykorrhiza, atd. Matematické modely jsou zase velice flexibilní, co se proměnných týče a dají se různě upravovat, ale není jisté, jestli kopírují realitu. Podobný problém může mít i poslední způsob, a to tedy kontrolované skleníkové experimenty. V tomto případě sice experiment také nebude nikdy stoprocentně kopírovat děje v přirozeném prostředí, avšak mohl by umožnit sledování různých faktorů, kterými jsou rostliny ovlivněny, odděleně. Například sterilizací půdy je možné vyloučit vliv mikroorganismů (Perkins et al. 2013). Ukázalo se ale, že navrhnout experimentální model, který nezapříčiní zpochybnění získaných výsledků, není vůbec snadné.

Ve snaze propojit studium rostlinných reakcí na živiny a na souseda se za posledních padesát let objevila spousta experimentálních studií (Gersani et al. 2001; McNickle a Brown 2014; Zhu, Weiner, a Li 2019; Chen et al. 2021). Většina z nich se však rozcházela v názoru, jak by měly být pokusy navrženy a s tím se rozpoutala nekončící debata o (ne)vhodnosti různých experimentálních designů (Hess a De Kroon 2007; Semchenko, Hutchings, a John 2007; Chen et al. 2015; 2020; McNickle 2020). Tato diskuse započala především v návaznosti na teorii, že rostliny jednají v souladu Tragédie obcí. Při sledování rozdílu v chování rostlin v kompetici a bez kompetice není snadné se vyhnout manipulaci se třemi faktory, které by mohly zásadně ovlivnit chybnou interpretaci výsledku. Jsou jimi: celkový objem půdy („V”), množství živin dostupných na jednu rostlinu („N“) a celková koncentrace živin v půdě („[N]“) (McNickle 2020). Příklady pěti studií, které různě manipulovaly s těmito proměnnými, jsou shrnuty v *Tabulce 2*.

V prvním příkladu byly rostliny vyskytující se samostatně vysazovány do jednotného objemu květináče s jednotnou celkovou koncentrací živin v porovnání s rostlinami v kompetici (Tansley 1917) (*Tabulka 2A*). Samostatná rostlina tak měla vyšší dostupnost živin (N) než

rostlina v kompetici (N/2), což mohlo zapříčinit, že samostatná rostlina rostla více (McNickle 2020).

Gersani et al (2001) se tomuto problému snažili vyhnout manipulací objemu květináče (*Tabulka 2B*). Rostliny byly vystavené jednotné koncentraci živin a jednotnému množství živin na jedince, ale samostatné rostliny byly v polovičním objemu než rostliny v kompetici. Tento postup byl však kritizován (Hess a De Kroon 2007; Semchenko, Hutchings, a John 2007; Chen et al. 2015). Ve studiích manipulující půdním objemem se ukázalo, že rostliny dokážou zaznamenat a reagovat na dostupný prostor a tato reakce se může objevovat nezávisle na přítomnosti kompetitora (Semchenko, Hutchings, a John 2007). Tento objev vyvolal otázku, jestli nadměrné vkládání kořenů v kompetici, které bylo vysvětlováno Tragédií občiny (Gersani et al. 2001; O'Brien, Gersani, a Brown 2005), není ovlivněno dvojnásobným prostorem, které rostliny mají k dispozici. V experimentech, které testovaly tuto závislosti růstu s objemem dostupné půdy, rostliny vykazovaly opačné chování a v kompetici naopak tvořily méně kořenů (Semchenko, Hutchings, a John 2007; Cahill et al. 2010; Chen et al. 2015). Tyto výsledky byly interpretovány tak, že rostliny jednájí spíše v souladu s Ideální volnou distribucí (Hess a De Kroon 2007; Semchenko, Hutchings, a John 2007).

Chen et al. (2015) v návaznosti diskuzi o objemu květináče zvolili experiment, s různými objemy květináčů, aby zabránil případnému „efektu objemu“ (*Tabulka 2C*). Výsledky ukázaly, že rostliny méně prokořeňovaly v přítomnosti souseda v souladu s IFD. McNickle (2020) však poukázal na fakt, že Chen et al. (2015) manipulovali s celkovou koncentrací živin. S tímto vědomím znovu analyzovali data a došli k závěru, že tato manipulace mohla mylně ovlivnit interpretaci výsledku. Chen et al. (2020) však zveřejnili, že tento závěr mohl být ovlivněn různými volenými přístupy k transformaci dat.

McNickle and Brown (2014) navrhli experiment, který by mohl kontrolovat všechny tři proměnné a to s pomocí dvou kontrol (*Tabulka 2D*). Rostliny pěstované samostatně by měly být pěstovány v jednotném, ale i v polovičním objemu oproti rostlinám v kompetici. To by mělo testovat vliv objemu květináče odděleně od vlivu kompetice (McNickle a Brown 2014). Tento experimentální design se zatím zdá být ze všech pěti příkladu nejvhodnější.

Poslední příklad experimentálního designu od Zhu, Weiner, and Li (2019), který stejně, jako předešlý příklad, kontroluje všechny tři proměnné, má být podle McNickle (2020) elegantním řešením této celé problematiky (*Tabulka 2E*). Byl navrhnout s nepropustnou přepážkou mezi rostlinami, která měla zabraňovat kompetici, a propustnou nylonovou sítí umožňující

kompetici o zdroje, ale restrikcí růstu kořenů (Semchenko, Hutchings, a John 2007; Zhu, Weiner, a Li 2019; McNickle 2020). Tento design s nylonovou sítkou má přece jen své nedostatky. Jelikož jsou různé živiny různě mobilní, mohla by nylonová síťka limitovat kompetici o některé méně mobilní živiny (Chen et al. 2020). Dále se ukázalo, že růst rostliny může být ovlivněn celkovým objemem květináče i přes restrikcí růstu kořenů nylonovou sítkou (Wheeldon et al. 2021). Dle mých informací nikdo netestoval, jaký efekt má nylonová síťka na růst samostatné rostliny. Dle mého názoru by bylo vhodné udělat samostatný experiment, který by sledoval, jakým způsobem prokořeňuje samostatná rostlina květináč o určitém objemu, a výsledky porovnat se situacemi, kdy bude květináč rozpůlen nylonovou sítkou nebo nepropustnou přepážkou. Zajímavé by také bylo zakomponovat do experimentu různé materiály a vyzkoušet, jak na ně rostlina může reagovat. Návrh s mřížkou pravděpodobně není ideální pro sledování reakcí rostlin v rámci TOC nebo IFD, jelikož citlivost rostlin vůči živinám je mřížkou snížena (Chen et al. 2021). Mohl by však být užitečný pro sledování chemické komunikace mezi rostlinami ve studiích podzemní detekce sousedů, jelikož by mohl zabránit zkreslení výsledků účinkem živin (Chen et al. 2021). Musíme ale brát na vědomí, že oddělování rostlin sítkou se velmi vzdaluje přirozeným podmínkám a závěry experimentu nemusí být na tyto podmínky aplikovatelné (Chen et al. 2021).

Tabulka 2: Příklady experimentů manipulující s celkovou koncentrací živin, objemem půdy a množstvím dostupných živin na jedince (McNickle 2020)

Design	Kontrolované proměnné	Proměnné znehodnocené? (confounded) kompeticí	Příklad literatury	Schéma	
				Samostatně	V kompetici
A	Celková koncentrace živin, objem půdy	Množství dostupných živin na jedince	Tansley (1917)		
B	Celková koncentrace živin, množství dostupných živin na jedince	Objem půdy	Gersani et al. (2001)		

C	Celková koncentrace živin, objem půdy	Celková koncentrace živin	Chen et al. (2015)		
D	Celková koncentrace živin, množství dostupných živin na jedince / objem půdy	Množství dostupných živin na jedince / objem půdy	McNickle and Brown (2014)		
E	Celková koncentrace živin, množství dostupných živin na jedince, objem půdy		Zhu et al. (2019)		(Přepážka) (Síťka)

Žádný z těchto pěti příkladů však nebral v potazu změnu koncentrace živin způsobenou příjmem živin rostlinami. Jak už v této práci bylo mnohokrát vyzdviženo, živinové prostředí je velice proměnlivé. Nejspíše tedy nikdy nejde mít jakousi jednotnou konstantní koncentraci živin v půdě. Přestože budou mít samostatné rostliny a rostliny v kompetice původně jednotnou celkovou koncentraci živin, dynamika živin v půdě bude odlišná. Příjem živin rostlin v kompetici bude koncentraci živin postupně snižovat a vytvářet v okolí kořenů vyčerpané zóny a tedy tím i vytvářít jinak heterogenní prostředí než u rostlin u rostlin vysázených samostatně (Semchenko, Hutchings, a John 2007).

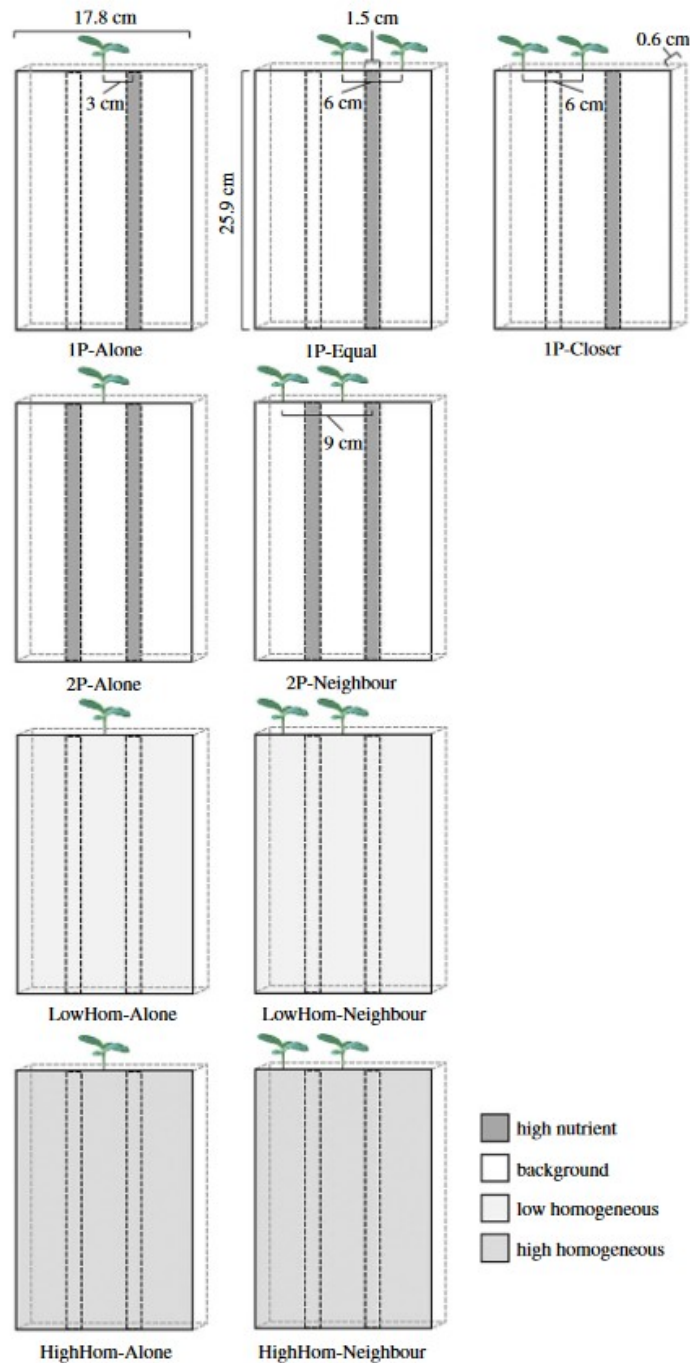
Jestli jsou rostliny různě ovlivněny, když se v jejich okolí snižuje dostupnost živin v rámci kompetice nebo bez přítomnosti kompetitora, se snažili rozklíčovat O'Brien, Gersani, a Brown (2005). V experimentu pěstovali rostliny buď v kompetici nebo jim zmenšili objem nebo množství živin. Došli k závěru, že rostliny tvořily více kořenů v reakci na kompetitora než na snížení živin, a jednaly tak v souladu s TOC. Hess and de Kroon (2007) napsali, že u tohoto závěru můžeme zanedbat vliv objemu květináče v navrženém experimentálním designu. Osobně tento názor nesdílím. Výsledky studie spíše ukázaly, že rostliny opravdu budou tvořit

méně kořenů v květináčích polovičních objemů nebo s poloviční koncentrací živin, což je spíše v souladu se Semchenko et al. (2007), která poukazuje na skutečnost, že rostliny v kompetici měly dostupný dvojnásobný objem květináče a dvojnásobnou koncentraci živin. Tento experiment dle mého názoru tuto debatu také nerozsekl. Mohl by toho však dosáhnout experimentální systém se dvěma rostlinami, u kterých by se změřilo, kolik živin bylo vyčerpáno kompeticí a následně by se dvěma rostlinám toto množství postupně přidávalo. Rostliny by tak byly vystavené kompetici, ale bez zásadního úbytku živin.

K závěru, že rostliny nejspíše nereagují pouze na celkovou koncentraci, ale i na změny koncentrací živin, došli i Shemesh et al. (2010) ve své studii s *Pisum sativum*. Jednotlivé rostliny s rozštěpenými kořeny byly vysázeny tak, že měly každou půlku kořene v jiném květináči, což umožnilo pozorovat, jestli bude prokořeňování nějak ovlivněno různými živinovými ošetřeními. Ošetření byly buď se stabilní koncentrací živin po celou dobu experimentu o nízké (LOW), střední (AVE) a vysoké (HIGH) koncentraci, nebo s heterogenní koncentrací živin, která se postupně snižovala (DEC) nebo zvyšovala (INC). Tato proměnlivá ošetření (DEC a INC) měla celkovou koncentraci živin totožnou se stabilním ošetřením o střední koncentraci (AVE). Když rostliny dostaly na výběr mezi AVE a DEC, prokořeňovaly spíše v květináči s AVE, přestože celková koncentrace v obou případech byla totožná. Naopak, když měly na výběr mezi HIGH a INC, vkládaly kořeny spíše do květináče se zvyšující se koncentrací než s koncentrací stabilní, přestože HIGH ošetření mělo celkovou koncentraci vyšší než INC. Co však nebylo v článku diskutováno je skutečnost, že pokud rostliny neměly na výběr a obě půlky kořene měly vystaveny stejnému ošetření, tak celková biomasa kořene byla vyšší u DEC než u AVE. Taková zjištění o reakci živin na heterogenitu by se měla brát v potaz při vyhodnocování výsledku u kompetičních studií.

Různou interpretaci výsledků ukáží na příkladu kompetiční studie, která sledovala rozdíly mezi vkládáním kořenů do živinově bohatých patchů v kompetici a bez ní (Ljubotina a Cahill 2019). Experimentální design je znázorněn v *Obrázku 1*. Pokud byl v květináči dostupný jeden patch, samostatná rostlina tvořila kořeny především do tohoto patche. Ve chvíli, kdy byl z druhé strany patche kompetitor, nebyl rozdíl v prokořeňování mezi patchem a homogenní půdou mimo patch. Když měla rostlina na výběr ze dvou patchů, s tím že jeden měl z druhé strany kompetitora a druhý ne, vkládala kořeny do patche, u kterého nebyl kompetitor. Ljubotina a Cahill (2019), vyhodnocovali tyto pouze vlivem kompetice. Avšak nezahrnuli do vysvětlení tohoto chování fakt, že ve chvíli, kdy se u patche vyskytuje ještě jiná rostlina, která ho zužitkovává (*Obrázek 1: 1P-Equal, 2P-Neighbour*), snižuje se v patchi koncentrace živin, což

by mohlo být klíčovým důvodem, proč by tento patch mohl pro rostlinu ztrácet na atraktivitě. Také byl designu experimentu byl sice jednotný objem květináče a jednotná celková koncentrace živin, ale množství živin na jedince byla odlišná v kompetici a bez ní.



Obrázek 1: Design experimentu Ljbotina a Cahill (2019),

*High nutrient = vysoká koncentrace živin, background = pozadí, low homogeneous = nízká homogenní, high homogeneous = vysoká homogení*

Další příkladem, kdy mohou být výsledky různě interpretovány, je poměrně nová studie s *Pinus asperata*, zabývající se mimo jiné i tím, jaký má koncentrace živin vliv na kompetici rostlin. Výsledky naznačovaly, že rostliny tvořily více kořenů ve vyšší koncentraci živin, ale pouze za přítomnosti kompetitora (Li et al. 2021). Tento výsledek opět nemusí být vysvětlen pouze kompeticí. V případě kompetice se celková koncentrace živin postupně snižovala, což by se mohlo přirovnat k situaci, kdy rostliny tvořily víc kořenů v homogenním DEC prostředí (Shemesh et al. 2010). Bylo by zajímavé k tomuto experimentu vytvořit kontrolu se samostatnými rostlinami, vystavenými stálé nebo a snižující se koncentrací živin a sledovat, jak by na tato prostředí borovice reagovaly a poté výsledky porovnat s kompetiční studií.

Nekonečná diskuse ohledně toho, jestli rostliny spíše volí Tragédii občiny nebo Ideální volné distribuce, je bezvýhodná a dle mého názoru i zbytečná. Metodika experimentů zabývajících se rostlinnou kompeticí není ani zdaleka ustálená. Experimenty se provádí v různě velkých květináčích, různých tvarů s různými druhy a různými živinami. Přestože pro studium podzemní kompetice nejspíše není možné navrhnout jeden univerzální design (Chen et al. 2020), jejich různorodost je zásadní pro interpretaci výsledků. Což se projevilo i tím, že ty samé druhy vykazovaly různých experimentech naprosto opačné chování (Chen et al. 2021). Různé druhy budou nejspíše volit různé strategie, ale ani jeden určitý druh nebude jednat stoprocentně ve všech případech jednotně (McNickle a Brown 2014; Kim et al. 2021). Strategii mohou také měnit při zvýšeném počtu kompetitorů (Lepik et al. 2021). Rostliny, které byly vystaveny žádnému až osmi kompetitorům, postupně zmírňovaly agregaci kořenů (Lepik et al. 2021). Rostliny tedy nejspíše nereagují pouze na živiny nebo pouze na kompetici, ale na jejich kombinaci. Přesto tato diskuse byla velmi přínosná, protože upozornila na to, jak moc může volba metodiky ovlivnit výsledky experimentu a jak moc je důležité to do jejich interpretace zahrnout a seznam faktorů, které mohou při experimentech ovlivnit výsledky zdaleka není u konce. Do příštích studií by bylo dobré zahrnout především dynamiku prostředí. Zkoušet v určitých podmínkách různé koncentrace živin, které by se různě zvyšovaly nebo snižovaly. Většina existujících studií má tendenci zacházet se živinami jako skupinou a používají směs NPK nebo organická hnojiva, nebo používají jen určitou živinu, ale neporovnávají výsledky s aplikací ostatních živin (Cahill a McNickle 2011). Tento přístup sice může vhodně simulovat živinové patche v přirozených podmínkách, ale vyvozené závěry mohou být neúplné, jelikož nebude jasné, jestli jsou výsledky podmíněny konkrétní živinou (Cahill a McNickle 2011). Bylo by tedy přínosné zkoušet aplikovat i různé koncentrace jednotlivých živin, nebo volit jejich různé poměry a porovnávat výsledný růst rostlin.

## 5 Závěr

Variabilita v proměnlivosti prostředí je ohromná a zásadně ovlivňuje růst rostlin. Toto téma je potřeba dále studovat, pro lepší pochopení rostlinných interakcí. Dalším faktorem významně ovlivňující rostlinný růst je kompetice. Kompetice může pravděpodobně ovlivňovat rostlinu jak přímo pouhou přítomností kompetitora, tak nepřímo snížením koncentrace živin. Volba metodiky může ovlivnit interpretaci výsledků a je dobré do ní zahrnovat co nejvíce dosavadních poznatků. V práci se podařilo přiblížit problematiku volby experimentálních designů a případně navrhnout vhodnější alternativy. Je třeba brát v potaz, že prostředí je ještě mnohem komplexnější, než je zahrnuto v této práci. To samé bude platit o reakci rostlin na všemožné biotické a abiotické vlivy, který rostlinný růst provázejí. V příštích pracích by bylo vhodné se pokusit propojit veškeré poznatky, co o těchto vlivech máme a zahrnout je do interpretace současných a budoucích studií, zaměřující se na interakce rostlin v živinově proměnném prostředí.

## 6 Zdroje

- Baldwin, Ian T., Rayko Halitschke, Anja Paschold, Caroline C. von Dahl, a Catherine A. Preston. 2006. „Volatile Signaling in Plant-Plant Interactions: ‚Talking Trees‘ in the Genomics Era". *Science* 311 (5762): 812–15. <https://doi.org/10.1126/science.1118446>.
- Birch, C. P. D., a M. J. Hutchings. 1994. „Exploitation of Patchily Distributed Soil Resources by the Clonal Herb *Glechoma Hederacea*". *The Journal of Ecology* 82 (3): 653. <https://doi.org/10.2307/2261272>.
- Bray, Roger H. 1954. „A NUTRIENT MOBILITY CONCEPT OF SOIL-PLANT RELATIONSHIPS". *Soil Science* 78 (1): 9–22. <https://doi.org/10.1097/00010694-195407000-00002>.
- Brisson, Jacques, a James F. Reynolds. 1994. „The Effect of Neighbors on Root Distribution in a Creosotebush (*Larrea Tridentata*) Population". *Ecology* 75 (6): 1693–1702. <https://doi.org/10.2307/1939629>.
- Brown, Charlotte, Kenneth J. Oppon, a James F. Cahill. 2019. „Species-specific Size Vulnerabilities in a Competitive Arena: Nutrient Heterogeneity and Soil Fertility Alter Plant Competitive Size Asymmetries". Editoval Carlos Perez Carmona. *Functional Ecology* 33 (8): 1491–1503. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13340>.
- Cahill, James F., a Brenda B. Casper. 2000. „Investigating the Relationship between Neighbor Root Biomass and Belowground Competition: Field Evidence for Symmetric Competition Belowground". *Oikos* 90 (2): 311–20. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.900211.x>.
- Cahill, James F., a Gordon G. McNickle. 2011. „The Behavioral Ecology of Nutrient Foraging by Plants". *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 42 (1): 289–311. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102710-145006>.
- Cahill, James F., Gordon G. McNickle, Joshua J. Haag, Eric G. Lamb, Samson M. Nyanumba, a Colleen Cassady St. Clair. 2010. „Plants Integrate Information About Nutrients and Neighbors". *Science* 328 (5986): 1657–1657. <https://doi.org/10.1126/science.1189736>.
- Campbell, B. D., J. P. Grime, a J. M. L. Mackey. 1991. „A Trade-off between Scale and Precision in Resource Foraging". *Oecologia* 87 (4): 532–38. <https://doi.org/10.1007/BF00320417>.
- Canadell, J., R. B. Jackson, J. B. Ehleringer, H. A. Mooney, O. E. Sala, a E.-D. Schulze. 1996. „Maximum Rooting Depth of Vegetation Types at the Global Scale". *Oecologia* 108 (4): 583–95. <https://doi.org/10.1007/BF00329030>.
- Casper, Brenda B., a Robert B. Jackson. 1997. „Plant Competition Underground". *Annual Review of Ecology and Systematics* 28 (1): 545–70. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.28.1.545>.
- Craine, Joseph M. 2006. „Competition for nutrients and optimal root allocation". *Plant and Soil* 285 (1–2): 171–85. <https://doi.org/10.1007/s11104-006-9002-x>.
- . 2009. *Resource Strategies of Wild Plants*. Princeton University Press. <https://doi.org/10.1515/9781400830640>.
- Craine, Joseph M., a Ray Dybzinski. 2013. „Mechanisms of plant competition for nutrients, water and light". *Functional Ecology* 27 (4): 833–40. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12081>.
- Craine, Joseph M., Joseph Fargione, a Shinya Sugita. 2005. „Supply Pre-emption, Not Concentration Reduction, Is the Mechanism of Competition for Nutrients". *New Phytologist* 166 (3): 933–40. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01386.x>.

- De Kroon, Hans, Eric J. W. Visser, Heidrun Huber, Liesje Mommer, a Michael J. Hutchings. 2009. „A modular concept of plant foraging behaviour: the interplay between local responses and systemic control". *Plant Cell and Environment* 32 (6): 704–12. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.01936.x>.
- Einsmann, Juliet C., Robert H. Jones, MoU. Pu, a AndRobert J. Mitchell. 1999. „Nutrient Foraging Traits in 10 Co-occurring Plant Species of Contrasting Life Forms". *Journal of Ecology* 87 (4): 609–19. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.1999.00376.x>.
- Estabrook, Elizabeth M., a John I. Yoder. 1998. „Plant-Plant Communications: Rhizosphere Signaling between Parasitic Angiosperms and Their Hosts<sup>1</sup>". *Plant Physiology* 116 (1): 1–7. <https://doi.org/10.1104/pp.116.1.1>.
- Falik, Omer, Yonat Mordoch, Lydia Quansah, Aaron Fait, a Ariel Novoplansky. 2011. „Rumor Has It ... : Relay Communication of Stress Cues in Plants". *PLOS ONE* 6 (11). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0023625>.
- Falik, Omer, Perla Reides, Mordechai Gersani, a Ariel Novoplansky. 2003. „Self/Non-Self Discrimination in Roots". *Journal of Ecology* 91 (4): 525–31. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2003.00795.x>.
- Farley, R. A., a A. H. Fitter. 1999. „Temporal and Spatial Variation in Soil Resources in a Deciduous Woodland". *Journal of Ecology* 87 (4): 688–96. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.1999.00390.x>.
- Fitter, A. H. 1994. „Architecture and Biomass Allocation as Components of the Plastic Response of Root Systems to Soil Heterogeneity". In *Exploitation of Environmental Heterogeneity by Plants: Ecophysiological Processes above- and Belowground*, editoval Martyn M. Caldwell a R. W. Pearcy, 305–23. Physiological Ecology. San Diego: Academic Press.
- Frank, Douglas A., Alyssa W. Pontes, Eleanor M. Maine, a Jason D. Fridley. 2015. „Fine-Scale Belowground Species Associations in Temperate Grassland". *Molecular Ecology* 24 (12): 3206–16. <https://doi.org/10.1111/mec.13232>.
- Fransen, Bart, Hans de Kroon, a Frank Berendse. 1998. „Root Morphological Plasticity and Nutrient Acquisition of Perennial Grass Species from Habitats of Different Nutrient Availability". *Oecologia* 115 (3): 351–58. <https://doi.org/10.1007/s004420050527>.
- Fretwell, Stephen Dewitt, a Henry L. Lucas. 1969. „On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds". *Acta Biotheoretica* 19 (1): 16–36. <https://doi.org/10.1007/BF01601953>.
- Gersani, M., J. S. Brown, E. E. O'Brien, G. M. Maina, a Z. Abramsky. 2001. „Tragedy of the commons as a result of root competition". *Journal of Ecology* 89 (4): 660–69. <https://doi.org/10.1046/j.0022-0477.2001.00609.x>.
- Grime, J. Philip. 2006. *Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties*. John Wiley & Sons.
- Hardin, Garrett. 1968. „The Tragedy of the Commons: The Population Problem Has No Technical Solution; It Requires a Fundamental Extension in Morality." *Science* 162 (3859): 1243–48. <https://doi.org/10.1126/science.162.3859.1243>.
- He, W. M., a M. Dong. 2001. „Root growth of the annual tillering grass *Panicum miliaceum* in heterogeneous nutrient environments". *Acta Botanica Sinica* 43 (8): 846–51.
- Heijden, Marcel G. A. van der, Richard D. Bardgett, a Nico M. van Straalen. 2008. „The Unseen Majority: Soil Microbes as Drivers of Plant Diversity and Productivity in Terrestrial Ecosystems". *Ecology Letters* 11 (3): 296–310. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01139.x>.
- Herben, Tomas, Tereza Balsankova, Vera Hadincova, Frantisek Krahulec, Sylvie Pechackova, Hana Skalova, a Karol Krak. 2020. „Fine-scale root community structure in the field:

- Species aggregations change with root density". *Journal of Ecology* 108 (4): 1738–49. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13372>.
- Hess, Linde, a Hans De Kroon. 2007. „Effects of Rooting Volume and Nutrient Availability as an Alternative Explanation for Root Self/Non-Self Discrimination". *Journal of Ecology* 95 (2): 241–51. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01204.x>.
- Hill, Paul W., Mark Farrell, a Davey L. Jones. 2012. „Bigger May Be Better in Soil N Cycling: Does Rapid Acquisition of Small l-Peptides by Soil Microbes Dominate Fluxes of Protein-Derived N in Soil?" *Soil Biology and Biochemistry* 48 (květen): 106–12. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2012.01.023>.
- Hodge, A. 2004. „The plastic plant: root responses to heterogeneous supplies of nutrients". *New Phytologist* 162 (1): 9–24. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01015.x>.
- Hodge, A., D. Robinson, B. S. Griffiths, a A. H. Fitter. 1999. „Why Plants Bother: Root Proliferation Results in Increased Nitrogen Capture from an Organic Patch When Two Grasses Compete". *Plant, Cell and Environment* 22 (7): 811–20. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.1999.00454.x>.
- Hodge, A., J. Stewart, D. Robinson, B. S. Griffiths, a A. H. Fitter. 1998. „Root Proliferation, Soil Fauna and Plant Nitrogen Capture from Nutrient-rich Patches in Soil". *New Phytologist* 139 (3): 479–94. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1998.00216.x>.
- Hoeksema, Jason D. 2005. „Plant–Plant Interactions Vary with Different Mycorrhizal Fungus Species". *Biology Letters* 1 (4): 439–42. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2005.0381>.
- Huston, Michael A., a Donald L. DeAngelis. 1994. „Competition and Coexistence: The Effects of Resource Transport and Supply Rates". *The American Naturalist* 144 (6): 954–77. <https://doi.org/10.1086/285720>.
- Hutchings, Michael J., Elizabeth A. John, a Dushyantha K. Wijesinghe. 2003. „TOWARD UNDERSTANDING THE CONSEQUENCES OF SOIL HETEROGENEITY FOR PLANT POPULATIONS AND COMMUNITIES". *Ecology* 84 (9): 2322–34. <https://doi.org/10.1890/02-0290>.
- Chen, Bin J. W., Heinjo J. During, Peter J. Vermeulen, Hans Kroon, Hendrik Poorter, a Niels P. R. Anten. 2015. „Corrections for Rooting Volume and Plant Size Reveal Negative Effects of Neighbour Presence on Root Allocation in Pea". Editoval Jennifer Schweitzer. *Functional Ecology* 29 (11): 1383–91. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12450>.
- . 2020. „The Analysis of Plant Root Responses to Nutrient Concentration, Soil Volume and Neighbour Presence: Different Statistical Approaches Reflect Different Underlying Basic Questions". Editoval Oscar Godoy. *Functional Ecology* 34 (10): 2210–17. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13664>.
- Chen, Bin J W, Li Huang, Heinjo J During, Xinyu Wang, Jiahe Wei, a Niels P R Anten. 2021. „No Neighbour-Induced Increase in Root Growth of Soybean and Sunflower in Mesh-Divider Experiments after Controlling for Nutrient Concentration and Soil Volume". Editoval James F Cahill. *AoB PLANTS* 13 (3): plab020. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plab020>.
- Inderjit, K. M. M. Dakshini, a Frank A. Einhellig, ed. 1994. *Allelopathy: Organisms, Processes, and Applications*. Roč. 582. ACS Symposium Series. Washington, DC: American Chemical Society. <https://doi.org/10.1021/bk-1995-0582>.
- JACKSON, RB, a MM CALDWELL. 1993. „GEOSTATISTICAL PATTERNS OF SOIL HETEROGENEITY AROUND INDIVIDUAL PERENNIAL PLANTS". *Journal of Ecology* 81 (4): 683–92. <https://doi.org/10.2307/2261666>.
- Kim, Bo-Moon, Junnosuke Horita, Jun-Ichirou Suzuki, a Yuuya Tachiki. 2021. „Resource Allocation in Tragedy of the Commons Game in Plants for Belowground

- Competition". *Journal of Theoretical Biology* 529 (listopad): 110858.  
<https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2021.110858>.
- Kuzyakov, Yakov, H Ehrensberger, a K Stahr. 2001. „Carbon Partitioning and Below-Ground Translocation by *Lolium Perenne*". *Soil Biology and Biochemistry* 33 (1): 61–74.  
[https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(00\)00115-2](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(00)00115-2).
- Kuzyakov, Yakov, a Xingliang Xu. 2013. „Competition between Roots and Microorganisms for Nitrogen: Mechanisms and Ecological Relevance". *New Phytologist* 198 (3): 656–69. <https://doi.org/10.1111/nph.12235>.
- Lepik, Anu, Maria Abakumova, John Davison, Kristjan Zobel, a Marina Semchenko. 2021. „Spatial Mapping of Root Systems Reveals Diverse Strategies of Soil Exploration and Resource Contest in Grassland Plants". Editoval James F. Cahill. *Journal of Ecology* 109 (2): 652–63. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13535>.
- Li, Dan-Dan, Hong-Wei Nan, Chun-Zhang Zhao, Chun-Ying Yin, a Qing Liu. 2021. „Effects of Warming and Fertilization Interacting with Intraspecific Competition on Fine Root Traits of *Picea Asperata*". Editoval Jin-Sheng He. *Journal of Plant Ecology* 14 (1): 147–59. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtaa074>.
- Liljeroth, E., J.A. Van Veen, a H.J. Miller. 1990. „Assimilate Translocation to the Rhizosphere of Two Wheat Lines and Subsequent Utilization by Rhizosphere Microorganisms at Two Soil Nitrogen Concentrations". *Soil Biology and Biochemistry* 22 (8): 1015–21. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(90\)90026-V](https://doi.org/10.1016/0038-0717(90)90026-V).
- Ljubotina, Megan K., a James F. Cahill. 2019. „Effects of Neighbour Location and Nutrient Distributions on Root Foraging Behaviour of the Common Sunflower". *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 286 (1911): 20190955.  
<https://doi.org/10.1098/rspb.2019.0955>.
- Maina, Godfrey G, Joel S Brown, a Mordechai Gersani. 2002. „Intra-Plant versus Inter-Plant Root Competition in Beans: Avoidance, Resource Matching or Tragedy of the Commons", 13.
- Manzoni, Stefano, Philip Taylor, Andreas Richter, Amilcare Porporato, a Göran I. Ågren. 2012. „Environmental and Stoichiometric Controls on Microbial Carbon-use Efficiency in Soils". *New Phytologist* 196 (1): 79–91. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04225.x>.
- McNickle, Gordon G. 2020. „Interpreting Plant Root Responses to Nutrients, Neighbours and Pot Volume Depends on Researchers' Assumptions". Editoval Oscar Godoy. *Functional Ecology* 34 (10): 2199–2209. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13517>.
- McNickle, Gordon G., a Joel S. Brown. 2012. „Evolutionarily stable strategies for nutrient foraging and below-ground competition in plants". *Evolutionary Ecology Research* 14 (6): 667–87.
- . 2014. „An ideal free distribution explains the root production of plants that do not engage in a tragedy of the commons game". *Journal of Ecology* 102 (4): 963–71.  
<https://doi.org/10.1111/1365-2745.12259>.
- Nakamura, Ryoji, Naoki Kachi, a Jun-Ichirou Suzuki. 2008. „Root Growth and Plant Biomass in *Lolium Perenne* Exploring a Nutrient-Rich Patch in Soil". *Journal of Plant Research* 121 (6): 547–57. <https://doi.org/10.1007/s10265-008-0183-7>.
- Nettan, Siim, Marge Thetloff, Anu Lepik, Marina Semchenko, a Kristjan Zobel. 2019. „Manipulation of Vegetation with Activated Carbon Reveals the Role of Root Exudates in Shaping Native Grassland Communities". Editoval Andrew Tanentzap. *Journal of Vegetation Science* 30 (6): 1056–67. <https://doi.org/10.1111/jvs.12808>.
- Novoplansky, Ariel. 2009. „Picking Battles Wisely: Plant Behaviour under Competition". *Plant, Cell & Environment* 32 (6): 726–41. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.01979.x>.

- O'Brien, Erin E., Mordechai Gersani, a Joel S. Brown. 2005. „Root Proliferation and Seed Yield in Response to Spatial Heterogeneity of Below-ground Competition". *New Phytologist* 168 (2): 401–12. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01520.x>.
- Perkins, Lora B., Robert R. Blank, Scot D. Ferguson, Dale W. Johnson, William C. Lindemann, a Ben M. Rau. 2013. „Quick Start Guide to Soil Methods for Ecologists". *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 15 (4): 237–44. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2013.05.004>.
- Postma, Johannes A., Ulrich Schurr, a Fabio Fiorani. 2014. „Dynamic root growth and architecture responses to limiting nutrient availability: linking physiological models and experimentation". *BIOTECHNOLOGY ADVANCES* 32 (1): 53–65. <https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2013.08.019>.
- Rajaniemi, Tara K., a Heather L. Reynolds. 2004. „Root Foraging for Patchy Resources in Eight Herbaceous Plant Species". *Oecologia* 141 (3): 519–25. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1666-4>.
- Raynaud, Xavier, a Paul W. Leadley. 2004. „SOIL CHARACTERISTICS PLAY A KEY ROLE IN MODELING NUTRIENT COMPETITION IN PLANT COMMUNITIES". *Ecology* 85 (8): 2200–2214. <https://doi.org/10.1890/03-0817>.
- Semchenko, Marina, Michael J. Hutchings, a Elizabeth A. John. 2007. „Challenging the tragedy of the commons in root competition: confounding effects of neighbour presence and substrate volume". *Journal of Ecology* 95 (2): 252–60. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2007.01210.x>.
- Semchenko, Marina, Elizabeth A. John, a Michael J. Hutchings. 2007. „Effects of Physical Connection and Genetic Identity of Neighbouring Ramets on Root-placement Patterns in Two Clonal Species". *New Phytologist* 176 (3): 644–54. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02211.x>.
- Semchenko, Marina, Sirgi Saar, a Anu Lepik. 2014. „Plant root exudates mediate neighbour recognition and trigger complex behavioural changes". *New Phytologist* 204 (3): 631–37. <https://doi.org/10.1111/nph.12930>.
- Semchenko, Marina, Kristjan Zobel, a Michael J. Hutchings. 2010. „To compete or not to compete: an experimental study of interactions between plant species with contrasting root behaviour". *Evolutionary Ecology* 24 (6): 1433–45. <https://doi.org/10.1007/s10682-010-9401-6>.
- Shemesh, Hagai, Adi Arbiv, Mordechai Gersani, Ofer Ovadia, a Ariel Novoplansky. 2010. „The Effects of Nutrient Dynamics on Root Patch Choice". *PLoS ONE* 5 (5): e10824. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0010824>.
- Schimel, J. 2003. „The Implications of Exoenzyme Activity on Microbial Carbon and Nitrogen Limitation in Soil: A Theoretical Model". *Soil Biology and Biochemistry* 35 (4): 549–63. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(03\)00015-4](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(03)00015-4).
- Schmidt, S. K., E. K. Costello, D. R. Nemergut, C. C. Cleveland, S. C. Reed, M. N. Weintraub, A. F. Meyer, a A. M. Martin. 2007. „BIOGEOCHEMICAL CONSEQUENCES OF RAPID MICROBIAL TURNOVER AND SEASONAL SUCCESSION IN SOIL". *Ecology* 88 (6): 1379–85. <https://doi.org/10.1890/06-0164>.
- Schwinning, Susanne, a Jacob Weiner. 1998. „Mechanisms Determining the Degree of Size Asymmetry in Competition among Plants". *Oecologia* 113 (4): 447–55. <https://doi.org/10.1007/s004420050397>.
- Tansley, A. G. 1917. „On Competition Between *Galium Saxatile* L. (*G. Hercynicum* Weig.) and *Galium Sylvestre* Poll. (*G. Asperum* Schreb.) On Different Types of Soil". *Journal of Ecology* 5 (3/4): 173–79.
- Tilman, David, a David Wedin. 1991. „Dynamics of Nitrogen Competition Between Successional Grasses". *Ecology* 72 (3): 1038–49. <https://doi.org/10.2307/1940604>.

- Tůma, Ivan, Petr Holub, a Karel Fiala. 2009. „Soil Nutrient Heterogeneity and Competitive Ability of Three Grass Species (*Festuca Ovina*, *Arrhenatherum Elatius* and *Calamagrostis Epigejos*) in Experimental Conditions". *Biologia* 64 (4): 694–704. <https://doi.org/10.2478/s11756-009-0067-x>.
- Twolan-Strutt, Lisa, a Paul A. Keddy. 1996. „Above- and Belowground Competition Intensity in Two Contrasting Wetland Plant Communities". *Ecology* 77 (1): 259–70. <https://doi.org/10.2307/2265675>.
- Weiner, Jacob. 1990. „Asymmetric Competition in Plant Populations". *Trends in Ecology & Evolution* 5 (11): 360–64. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(90\)90095-U](https://doi.org/10.1016/0169-5347(90)90095-U).
- Wheeldon, Cara D., Catriona H. Walker, Maxime Hamon-Josse, a Tom Bennett. 2021. „Wheat Plants Sense Substrate Volume and Root Density to Proactively Modulate Shoot Growth". *Plant, Cell & Environment* 44 (4): 1202–14. <https://doi.org/10.1111/pce.13984>.
- Wijesinghe, Dushyantha K, a Elizabeth A John. 2001. „Root System Size and Precision in Nutrient Foraging: Responses to Spatial Pattern of Nutrient Supply in Six Herbaceous Species". *Journal of Ecology*, 13.
- Zhu, Yong-He, Jacob Weiner, a Feng-Min Li. 2019. „Root Proliferation in Response to Neighbouring Roots in Wheat (*Triticum Aestivum*)". *Basic and Applied Ecology* 39 (září): 10–14. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2019.07.001>.