

**Univerzita Karlova**

**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



Adam Hrouda

**Prostorové uspořádání kořenového systému vzhledem k heterogenitám půdy**

Spatial distribution of plant roots in heterogeneous soils

Bakalářská práce

Školitel: Mgr. Martin Weiser, Ph. D.

Praha, 2018

**Prohlášení:**

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

V Praze dne 15.8.2018

.....

**Poděkování:**

Tímto bych chtěl poděkovat svému školiteli Mgr. Martinu Weiserovi, Ph.D. za cenné konzultace a za komentáře k předběžné podobě práce.

## Abstrakt

V bezzásahových ekosystémech jsou voda a minerální živiny nerovnoměrně rozmístěny v půdě. Na tuto heterogenitu mohou rostliny reagovat pomocí aktivní fenotypové plasticity kořenových systémů, a to jak morfologické, tak fyziologické. Jednotlivé druhy se mezi sebou liší v reakcích na nerovnoměrné uspořádání živin, a to v kompetici i bez přítomnosti kompetitorů. Pozorované odlišnosti vedly ke vzniku teorií popisujících mechanismy koexistence druhů v rámci společenstva. Díky řadě provedených pokusů máme jasnější představu o způsobech, kterými kořeny reagují na půdní heterogenitu, ovšem dodnes zůstává otázkou, jakou mírou se kořenová plasticita rostlin podílí na tvorbě a fungování společenstva. Řešením by mohlo být podrobnější zmapování půdní heterogenity a na něj navazující experimenty v realističtějších podmínkách.

**Klíčová slova:** heterogenita půdy, fenotypová plasticita, vyhledávání zdrojů, *root foraging*, kompetice o zdroje, rostlinné společenstvo

## Abstract

In natural ecosystems, water and mineral nutrients are unevenly distributed in soil. Plants respond to this heterogeneity with active phenotypic plasticity of their root system. This plasticity can be either morphological, physiological or their combination. Both single-plant and competition experiments reveal that species differ in responses to heterogeneous distribution of nutrients. Based on observed differences, several theories emerged that describe the mechanisms of species coexistence in plant communities. Thanks to many experimental studies we currently have a better understanding of plastic root responses to soil heterogeneity, but the role of root plasticity in community establishment and development remains unclear. Precise observation of field soil heterogeneity is needed together with more realistic experiments reflecting the natural environment.

**Keywords:** soil heterogeneity, phenotypic plasticity, nutrient foraging, root foraging, resource competition, plant community

# Obsah

1.Úvod.....	1
2.Heterogenita půdy.....	1
2.1. Mobilita minerálních živin.....	2
2.2. Prostorová heterogenita půdy.....	2
2.3. Časová heterogenita půdy.....	2
2.4. Relevance heterogenity pro rostlinu.....	3
3.Kořenová plasticita rostlin.....	4
4. <i>Root foraging</i> .....	5
4.1. <i>Foraging precision</i> .....	6
4.2. <i>Foraging scale</i> .....	8
4.2.1. Vztah <i>foraging precision</i> a <i>foraging scale</i> .....	8
4.3. <i>Foraging sensitivity</i> a <i>discrimination</i> .....	9
4.4. Růstová rychlost a plasticita.....	10
5.Kompetice v heterogenních půdách.....	11
5.1. Význam studia reakce na heterogenitu v kompetici.....	11
5.2. Povaha podzemní kompetice.....	12
5.3. Proliferace v půdních kapsách v kompetici.....	13
5.4. Vliv heterogenity.....	13
5.5. Principy kořenové kompetice.....	14
6. Metodika studia kořenové plasticity.....	14
6.1. Délka trvání studie.....	15
6.2. Počet jedinců v květináči a objem půdy.....	15
6.3. Živiny a heterogenita půdy.....	16
6.4. Sklizení biomasy.....	18
6.5. Kontrolní ošetření.....	18
6.6. Integrace mykorhizní symbiózy.....	18
7. Společenstvo.....	19
7.1. Sukcesní status.....	19
7.2. Rostlinné invaze.....	20
7.3. Koexistence a konkurence.....	21
8. Závěr.....	21
9. Citovaná literatura.....	23

# 1. Úvod

Přírodní ekosystémy se vyznačují významnou mírou heterogenity jak biotických, tak abiotických složek. Rostlinná společenstva, která jsou základem většiny suchozemských ekosystémů, jsou environmentální heterogenitou ovlivňována. Heterogenita půdy se zdá být všudypřítomná, přesto je dosud jen málo zmapována na škálách, které mají význam pro jednotlivé rostliny. Dopad půdní heterogenity na přežití jedince, evoluci druhů i rostlinné interakce je předmětem zájmu řady vědců již přes půl století. Díky tomu již byla řada mechanismů rostlinných reakcí na heterogenitu půdy odhalena, často ovšem neznáme skutečnou míru jejich uplatnění v přirozených populacích a společenstvech.

Rostliny, na rozdíl od živočichů a některých mikroorganismů, nejsou schopny aktivního pohybu a během většiny životního cyklu (vyjma šíření propagulí) zůstávají na jednom místě. Rozmanitost prostředí, ve kterých se jedinci jednoho druhu ocitají, není postižitelná jediným fenotypem a jedinci se stejnou genetickou výbavou tak k přežití, případně růstu, využívají fenotypovou plasticitu. Specifické změny v morfologii nebo fyziologii jednotlivých orgánů a jejich částí umožňují jedincům vyrovnávat se s tlakem neživého prostředí, herbivorů a kompetitorů. Rostliny ovšem mnohdy vykazují chování, jehož účel přesně neznáme a dosud si jeho význam můžeme pouze domýšlet. Důležitou roli v hledání odpovědí na otázky o příčinách plastických úprav rostlinných orgánů hraje i fakt, že aktivní plasticita nemusí být nutně zároveň adaptivní.

Práce se skládá z několika částí. V jejím úvodu se zaměřuji na představení půdní heterogenity jakožto klíčového předpokladu pro *root foraging* (viz kapitola 4 *Root foraging*), jednu z možností plastických reakcí rostliny na působení environmentálních faktorů. Poté se věnuji popisu kořenové plasticity u rostlin, na což navazuji podrobnou analýzou současných poznatků o *root foragingu* doplněnou o kritický rozbor používaných postupů. V závěru práce rozebírám možné vlivy plastických reakcí na tvorbu a podobu rostlinných společenstev.

## 2. Heterogenita půdy

V neobhospodařovaných půdách jsou voda a minerální živiny typicky rozmístěny nerovnoměrně (Ball & Williams, 1968; Jackson & Caldwell, 1993a) a jejich koncentrace se značně liší jak v malém (jednotky až desítky centimetrů) (Bell & Lechowicz, 1991; Jackson & Caldwell, 1993a), tak ve větším měřítku (několik metrů až desítek metrů) (Robertson et al., 1988). Rozmístění živin v půdě je dáno mnoha vlivy, např. topografií, vlastnostmi půdy, typem vegetace a podnebnými podmínkami, v případě zásahových ekosystémů pak navíc managementem (Robinson, 1996a). Půdní heterogenita co do obsahu živin se obvykle projevuje jak prostorově, tak i v čase (viz obr. 1; Farley & Fitter, 1999a).

## 2.1. Mobilita minerálních živin

Na skutečnosti, že jsou v půdě živiny rozmístěny nerovnoměrně, se významnou měrou podílejí vlastnosti jednotlivých iontů, které slouží jako minerální výživa rostlin. Tyto ionty se mezi sebou liší v pohyblivostí v rámci půdního roztoku (Nye & Tinker, 1977). Z nejdůležitějších iontů pro rostlinnou výživu je nejlépe mobilní nitrátový anion ( $\text{NO}_3^-$ ), nižší difuzní koeficient má amonný kation ( $\text{NH}_4^+$ ) a ještě nižší fosfátový anion ( $\text{PO}_4^{3-}$ ) (Nye & Tinker, 1977; Caldwell, 1988), který je proto často limitujícím prvkem pro růst rostlin (Marschner, 1998). Kromě difuzního koeficientu je také důležitý náboj, který dané ionty nesou. Příkladem může být nitrátový a amonný ion, jejichž difuzní koeficienty jsou podobné. Pro anionty  $\text{NO}_3^-$  je půdní prostředí mnohem propustnější, jelikož většina jílových a organických částic v půdě je záporně nabitá a snižuje tak mobilitu kationtů, jako je  $\text{NH}_4^+$  (Nye & Tinker, 1977).

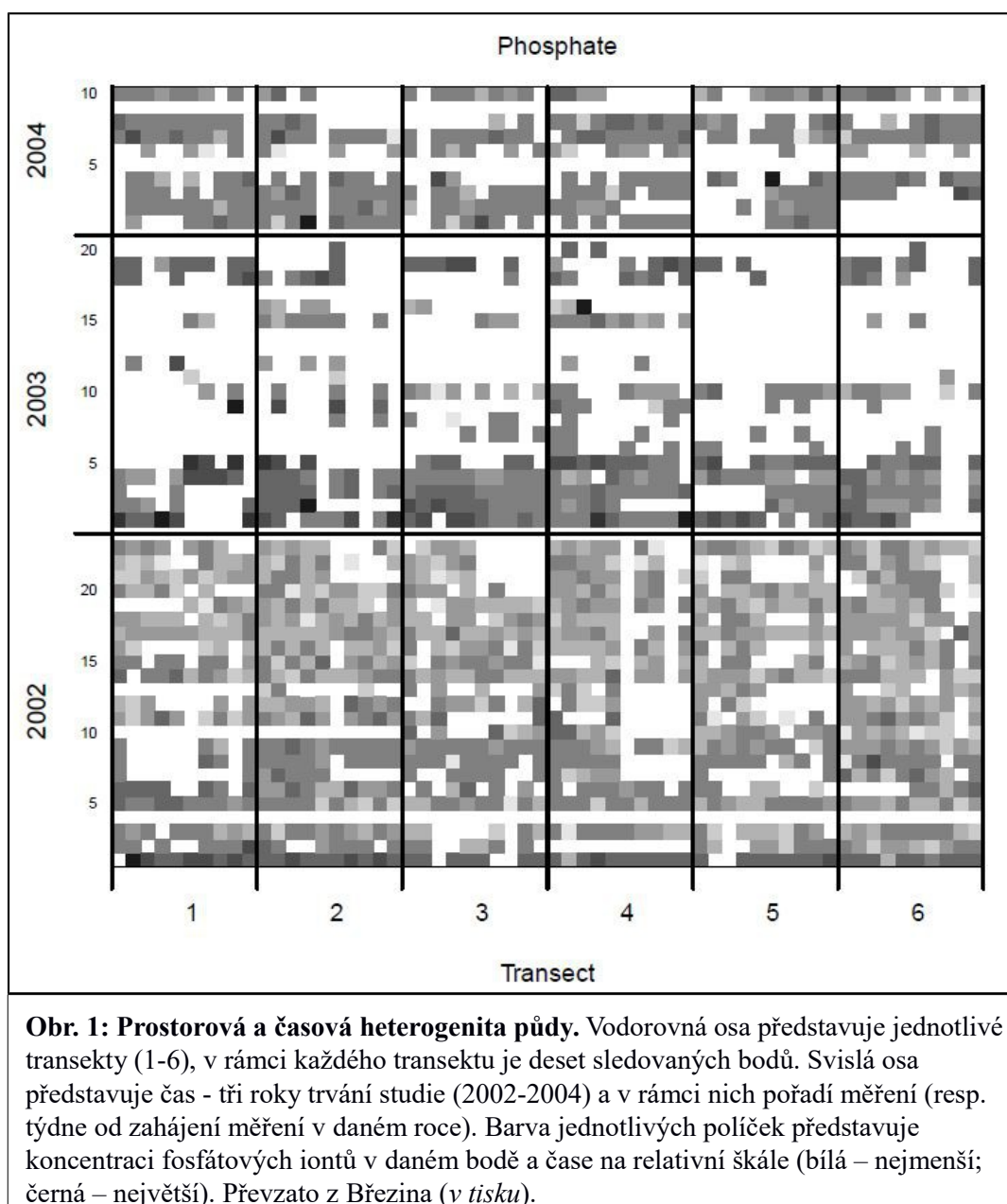
## 2.2. Prostorová heterogenita půdy

Obsah živin se v půdním prostředí různí, a to jak vertikálně, kde je častým trendem snižování obsahu živin s rostoucí hloubkou (Blakemore, 1966; Gupta & Rorison, 1975), tak horizontálně. Živiny nejsou zpravidla rozmístěny náhodně, nýbrž shlukovitě – v podzemním prostoru se jedná o půdní „kapsy“ s vyšší koncentrací živin proti okolní půdě. Jackson & Caldwell (1993b) našli v průměru téměř trojnásobné rozdíly v koncentraci nitrátových aniontů v místech vzdálených pouhé 3 cm, na větší škále (50 cm) pak ještě markantnější, zhruba desetinásobný rozdíl. Výraznější rozdíly v koncentracích iontů dusíku než u fosfátových či draselných iontů si lze vysvětlit větší náchylností nitrátů a amonných iontů k mikrobiální transformaci, potažmo imobilizaci (Jackson & Caldwell, 1993b).

## 2.3. Časová heterogenita půdy

Výše popsaná půdní „mozaika“, tedy nerovnoměrně a nenáhodně rozmístěné oblasti různě bohaté na živiny, se mění v čase (Ball & Williams, 1968). Obdobně jako u prostorové heterogenity, také časová se odehrává na různých škálách (Březina, *v tisku*; Farley & Fitter, 1999a). U několika měření byly zjištěny mírné změny v koncentracích prvků na škále měsíců až let, naopak na škále dnů až jednotek týdnů byla variabilita většinou vyšší (Březina, *v tisku*; Farley & Fitter, 1999a). Ačkoliv někdy je možno vysledovat sezónní variabilitu danou střídáním ročních období (Gupta & Rorison, 1975), fluktuace v koncentracích živin v půdě jsou často nepředvídatelné (Březina, *v tisku*; Farley & Fitter, 1999a). Časová heterogenita mnoha habitatů není dodnes dostatečně prostudována, a těžko se tedy její rozsah porovnává s prostorovou ve velkém měřítku. Takové porovnání je možné zatím pouze

u jednotlivých studií – např. časová variabilita v koncentracích živin na horské málo produktivní louce byla větší než prostorová, hlavním faktorem byly v tomto případě meziroční rozdíly (Březina, *v tisku*).



## 2.4. Relevance heterogenity pro rostlinu

Půdní heterogenita se může odehrávat na mnoha škálách. Dopad na odpověď rostliny má ale pouze část z nich. Pokud se heterogenita odehrává na příliš malé prostorové škále nebo trvá příliš krátce, je očekávatelné, že nedojde k morfologické odpovědi (Robinson, 1996a; Alpert & Simms, 2002). Je-li naopak měřítko, na kterém začíná být heterogenita patrná, výrazně větší než kořenový systém jedince a zároveň se tato rostlina nevyskytuje na hranici dvou odlišně úživných prostor, bude rostlinou půda vnímána jako homogenní a opět je pravděpodobné, že nebude nijak plasticky reagovat (Hutchings et al., 2003).

### 3. Kořenová plasticita rostlin

Rostliny jsou sesilní modulární organismy, což vede k uplatnění specifických odpovědí na působení okolního prostředí (Bradshaw, 1965). Tyto odpovědi jsou souhrnně nazývány fenotypová plasticita a vyjadřují schopnost genotypu vytvářet různé fenotypy v reakci na měnící se podmínky prostředí. Pod pojem fenotypové plasticity spadá jak plasticita pasivní, tak aktivní. Pasivní plasticita je označení pro omezení růstu jedince vyvolané působením stresového faktoru nebo nedostatkem zdrojů (např. k tvorbě určitého orgánu). Aktivní plasticita pak znamená odpověď na specifický podnět, realizovanou prostřednictvím signální dráhy vedoucí ke změně znaku. Často se zároveň jedná o adaptivní plasticitu (Fitter, 1994). Adaptivní plasticita znamená proces projevující se zvýšením fitness – v kontextu půdní heterogenity např. umožňující efektivnější využití zdrojů nebo kompetiční vyloučení okolních jedinců.

Podle úrovně, na níž se odehrává, můžeme u kořenů rozlišit plasticitu morfologickou (např. změna frekvence tvorby postranních kořenů), anatomickou (např. regulace délky kořenových vlásků) a fyziologickou (např. zvýšení příjmu určitých iontů). Předmětem zájmu této práce je zejména morfologická plasticita kořenových systémů, přestože nelze opomíjet důležitost fyziologické plasticity – mechanismu umožňujícím např. efektivnější příjem některých živin bez nutnosti přestavby kořenového systému (Jackson et al., 1990). Rostliny v rámci aktivní odpovědi na půdní heterogenitu vysoce pravděpodobně užívají mechanismy morfologické i fyziologické plasticity zároveň a v různé míře je kombinují za účelem efektivního zisku živin (Hutchings & de Kroon, 1994). Vezmeme-li v úvahu i klonální rostliny, nabízí se další úroveň morfologické plasticity – vyhledávání a akvizice zdrojů pomocí dceřinných ramet.

Ukazuje se, že jednotlivé rostlinné orgány vykazují rozdílnou míru plasticity (Grime et al., 1988). Zatímco průměr stonku je i v rámci jedinců stejného druhu poměrně proměnlivý, změna průměru kořene bývá v reakci na rozdílnou koncentraci minerálních živin slabá nebo žádná (Hutchings & de Kroon, 1994). Pokud se změna projeví, je to zpravidla v podmínkách chudých na živiny, na něž rostlina reaguje zmenšením průměru kořene neboli zvýšením SRL (*specific root length*, délka kořene vztažená na jednotku hmotnosti kořenové biomasy ve vysušeném stavu).

Na nerovnoměrné rozmístění živin v půdě reagují kromě kořenů rostlin i půdní organismy. Půdní mikrobiální společenstva vykazují mnohem rychlejší reakce na přísun živinami bohatého materiálu než kořeny. Pro zisk živin využívá v přirozených podmínkách většina krytosemenných rostlin mutualisticky symbiotické interakce s arbuskulárně mykorrhizními (dále jen AM) houbami. AM houby mají lepší předpoklady pro efektivní využití živinami bohaté půdní kapsy díky tomu, že jejich hyfy jsou tenčí než kořeny rostlin a dokáží se tak dostat i na místa, kam kořeny rostlin neproniknou (Neumann & George, 2010).

## 4. Root foraging

Počátek používání termínu *root foraging* se datuje teprve do poloviny 20. století. Poprvé ho použil Bray (1954) v článku o mobilitě minerálních živin v půdě a o jeho prosazení v ekologické terminologii se pak zasloužili Grime a jeho spolupracovníci (Grime, 1979; Grime et al., 1986). Jedná se o zastřešující pojem pro změny v morfologii, demografii a fyziologii kořenů v reakci na rozdílnou dostupnost minerálních živin či vody. Termín „*foraging*“ odkazuje na proces vyhledávání, získávání nějakého zdroje – souhrnným pojmem jak pro procesy probíhající u živočichů, tak u rostlin, by tak bylo „*resource foraging*“ (vyhledávání zdrojů). Přestože povaha tohoto hledání potravy je v obou říších samozřejmě odlišná, používání stejného termínu „*foraging*“ má své opodstatnění (Croft et al., 2015). Řada vědců se snaží využít existující poznatky o *resource foragingu* v živočišné říši pro popis a pochopení dějů spojených se získáváním živin u rostlin, přičemž vychází z podobností mezi procesy v obou říších, jako je např. snaha o zvýšení fitness (McNickle et al., 2009), reakce na prostor bohatý na potravu/živiny (Sutherland & Stillman, 1988) nebo nutnost pracovat s časově i prostorově velmi omezenými informacemi o okolí, což je paralela mezi růstem kořene v půdě a vyhledávací strategií např. rybích larev (Croft et al., 2015).

Většina článků o *root foragingu*, a to i v dnešní době, se týká pokusů laboratorních, jen malá část jsou pak venkovní manipulované pokusy (Bliss et al., 2002). Tento nepoměr je dán z velké části složitějším studiem podzemního prostoru oproti nadzemí a při snaze o ověření mnoha hypotéz proto připadá v úvahu výhradně laboratorní pokus. Přestože je tak možné eliminovat mnoho nadbytečných vlivů a sledovat konkrétní chování rostlin při uměle manipulovaných podmínkách, nese s sebou tato strategie určitá rizika. Zjednodušování pozorovaných systémů může způsobit, že stejný projev budou různé studie vysvětlovat jinými mechanismy (srovnej Falik et al., 2003; a Hess & de Kroon, 2007) a zároveň jsou výsledky těchto pokusů hůře zobecnitelné. Naproti tomu zohlednění většího množství faktorů v pokusu je mnohem náročnější, stejně jako následná interpretace výsledků.

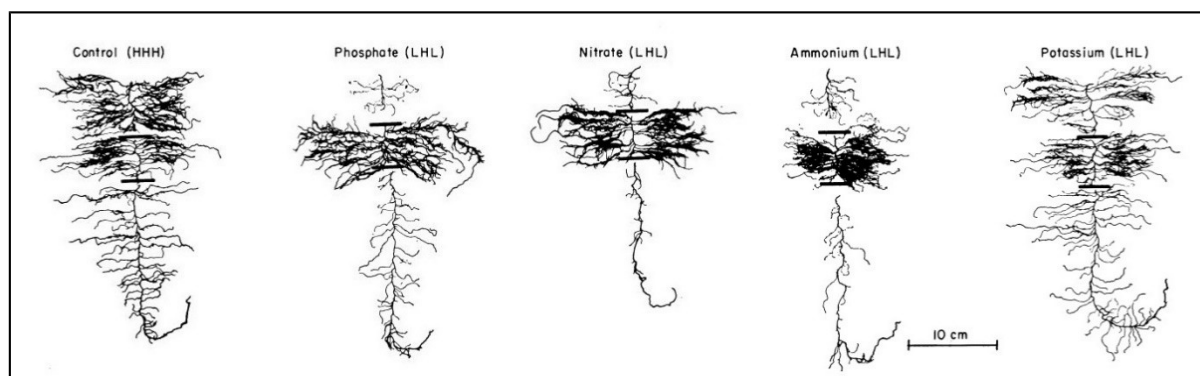
Většinou minulého století se nesl trend využívání hospodářsky významných plodin pro takové pokusy (Hutchings et al., 2003), ze zjevných důvodů. V současnosti je *root foraging* zmapován u mnohem širší skupiny rostlin, třebaže výzkum na zemědělsky využívaných druzích pokračuje. Poměrně logickým jevem je časté sledování *root foragingu* v kompetičním pokusu (Casper et al., 2000; Rajaniemi, 2007; Mommer et al., 2011; Ravenek et al., 2016). Tyto případy se snaží o lepší pochopení principů kompetice a v důsledku soužití rostlinných druhů ve společenstvech, což je předmětem zájmu široké skupiny ekologů. V rámci spektra doposud publikovaných studií o *root foragingu* je vhodné rozlišovat ty, které pracovaly s klonálními rostlinami, u nichž lze očekávat jiné strategie *foragingu* (Weiser et al., 2016).

Kořenové systémy různých druhů se od sebe v míře reakce na půdní heterogenitu liší (Hodge, 2004; McNickle et al., 2016; Weiser et al., 2016). Tyto rozdíly se mohou týkat rychlosti růstu a s ní

spojenou celkovou velikostí kořenového systému, nebo procesů ovlivňujících složku vzhledu kořenového systému nezávislou na rychlosti růstu, respektive velikosti. První případ popisuje pasivní plasticitu, druhý pak aktivní plasticitu, kam spadá i *root foraging* (Weiser et al., 2016). V literatuře je pod pojem *root foraging* výjimečně zařazována i neměnnost kořenového systému daná takovou heterogenitou půdy, že by selektivita v umístování kořenů neměla za následek efektivnější využití zdrojů (Hutchings & de Kroon, 1994). V takovém případě sice jde o strategii příjmu živin, což by mohlo směřovat k použití termínu *foraging*, ale není splněna podmínka *relevantní* heterogenity a nelze tudíž hovořit o plastické reakci.

#### 4.1. *Foraging precision*

Většina doposud zkoumaných druhů rostlin reaguje na nerovnoměrně rozmístěné kapsy v půdě bohaté na živiny proliferací kořenů v těchto místech (viz obr. 2; Birch & Hutchings, 1994; Drew, 1975; Hodge, 2004; McNickle & Brown, 2014). Obvyklé zaznamenání proliferace kořenů může být částečně způsobeno i faktem, že tento termín zahrnuje více různých reakcí od produkce nových kořenů, přes změny míry větvení, až po prodlužování jednotlivých kořenů, respektive zvýšení délky kořene (Hodge, 2004). Rozsah odpovědi pozorované v experimentálních podmínkách se logicky odvíjí od množství dodaných živin – v některých případech tak můžeme být svědky extrémní reakce dané mnohonásobně vyšší koncentrací prvku v hnojícím roztoku než mimo hnojený prostor (Drew, 1975; Drew & Saker, 1978). Takto výrazné rozdíly v koncentracích živin ale nebývají pozorovatelné v přirozených ekosystémech (viz kapitola 2 Heterogenita půdy) a proto je jejich relevance značně omezená.



**Obr. 2: *Foraging precision*.** Rostliny druhu *Hordeum vulgare* byly v rámci speciální aparatury vystaveny půdní heterogenitě. Jejich kořenový systém měl přístup do tří různých částí aparatury, oddělených jinak neprostupnou bariérou zabráňující pohybu živin. Na obrázku jsou schémata částí kořenových systémů – vždy jeden hlavní kořen a jeho postranní kořeny – z jednotlivých ošetření (zleva): (1) kontrolní ošetření (uniformně bohaté na živiny); (2) prostřední část bohatá na fosfát ( $\text{PO}_4^{3-}$ ); (3) prostřední část bohatá na nitrát ( $\text{NO}_3^-$ ); (4) prostřední část bohatá na amoniak ( $\text{NH}_4^+$ ); (5) prostřední část bohatá na draslík ( $\text{K}^+$ ). V ošetřeních (2) až (4) vykazují rostliny přesnou morfologicky plastickou odpověď (vysoká *foraging precision*). Převzato z Drew (1975).

Druhy, které preferenčně umisťují kořeny do prostoru s vyšší koncentrací živin, bývají označovány za „precizní“, přesné *foragery* – pro toto chování se v anglicky psané literatuře užívá termín „*foraging precision*“ (Campbell et al., 1991b; Hodge, 2004; Kembel & Cahill Jr., 2005). Pojetí termínu proliferace kořenů se mírně liší (srovnej Gross et al., 1993; Hodge, 2004), a proto se ukazuje jako vhodnější termín *foraging precision* (Cahill & McNickle, 2011), který v sobě zahrnuje jak morfologické (prodlužování existujících kořenů), tak i demografické mechanismy, jako jsou aktivnější tvorba nových kořenů, míra větvení a snížení rychlosti odumírání kořenů (Gross et al., 1993).

Lze předpokládat, že míra morfologicky plastické reakce souvisí s mobilitou iontu, který vytváří koncentrační gradient (Bray, 1954; Harper, 1985; Fitter & Stickland, 1991). Tato hypotéza však nebyla prokázána; naopak se ukazuje, že rostliny reagují proliferací kořenů na nitrátové ionty zhruba stejně nebo lépe než na ostatní, méně mobilní ionty (Wiersum, 1958; Drew, 1975; Robinson et al., 1999). Tato nespecifita proliferační reakce by dávala smysl, pokud by její trvání bylo omezeno dobou trvání minimálního rozdílu v koncentracích prvku uvnitř a mimo kapsu nutného pro zahájení reakce. Jiné studie ovšem ukazují, že ani po vyčerpání živin a eliminaci rozdílu v koncentracích prvku není větvení kořenů zastaveno (Caldwell, 1994; van Vuuren et al., 1996; Hodge et al., 1998). Rozdílné výsledky studií týkajících se *root foragingu* pro různě mobilní ionty jsou pravděpodobně způsobeny i faktem, že rostliny zpravidla přijímají více různých iontů současně (Hutchings & de Kroon, 1994). Faktem však zůstává, že difuzní koeficienty různých iontů hrají významnou roli v příjmu těchto iontů rostlinou – většina rostlinami vstřebaného fosfátu pochází z míst vzdálených 1 mm nebo méně od kořene nebo hyfy mykorrhizní houby (Nye & Tinker, 1977).

V rámci jednoho společenstva se mezi sebou jednotlivé druhy liší ve schopnosti preferenčně proliferovat kořeny v půdních kapsách bohatých na živiny (Einsmann et al., 1999; Wijesinghe et al., 2001; Rajaniemi & Reynolds, 2004). V několika studiích byla pozorována výraznější proliferace kořenů u dvouděložných rostlin v porovnání s rostlinami jednoděložnými (Johnson & Biondini, 2001; Grime & Mackey, 2002), ačkoliv ani tento trend není bez výjimek (viz Kembel & Cahill Jr., 2005; Smilauerova & Smilauer, 2006).

Zmnožení počtu kořenů, jejich větvení a prodlužování v oblastech bohatých na živiny má za následek zvětšení povrchu kořenů ( $RSA = \text{root surface area}$ ; Hutchings & de Kroon, 1994), což umožňuje zvýšení absorpce. Stimulace růstu a/nebo zvýšená absorpce v místě s relativně vyšší dostupností živin, než je v okolní půdě, s sebou většinou zároveň nese potlačení růstu těch částí kořenového systému, které leží mimo živinově bohaté kapsy (Robinson, 1994). Rozdíl mezi kořeny uvnitř a vně takové kapsy se projevuje často kromě odlišné morfologie i fyziologickou plasticitou (Fransen et al., 1999) – efektivita příjmu živin je většinou větší v místech zvýšené dostupnosti živin (Robinson, 1994). Intenzita proliferační reakce často koreluje s množstvím získaných živin (Fitter, 1994; Hodge et al., 1999; Robinson et al., 1999), ovšem ne vždy je nejsilnější proliferace zárukou nejvyššího zisku (Hodge et al., 1998).

*Foraging precision* nemusí být vhodným ukazatelem schopnosti druhu vyhledávat v půdě kapsy bohaté na určité ionty. Jedná se totiž o charakteristiku, jejíž velikost se může výrazně měnit během ontogeneze (Hutchings & John, 2004). Existuje několik málo druhů, o jejichž kořenové plasticitě byly provedeny dvě nebo více studií, ovšem ne vždy se shodnými výsledky. U medvědky vlnatého (*Holcus lanatus*) byla v jednom pokusu zaznamenána plastická reakce jak na prostorovou, tak časovou půdní heterogenitu (Fransen et al., 1999), zatímco další dvě studie neprokázaly reakce žádné (Janecek et al., 2004), případně pouze při ošetření se zvýšenou dostupností živin (Fransen & De Kroon, 2001). Stejně tak pomalu rostoucí jedinci, ať už z důvodu přirozeně malé růstové rychlosti či aktuálního nedostatku živin, mohou ve výsledcích pokusu vykazovat menší *foraging precision* (Crick & Grime, 1987; Fransen et al., 1998).

## **4.2. Foraging scale**

Od začátku 90. let minulého století se v terminologii týkající se *resource foragingu* objevuje nový termín – *foraging scale*. Tento výraz znamená v doslovném překladu škálu, na které je jedinec (určitého druhu) schopen vyhledávání a získávání zdrojů, v případě *root foragingu* minerálních živin a vody. Obecně bývá *foraging scale* používána jako měřítko rozsahu a povahy kořenového systému. Podle Campbell et al. (1991) na jednom konci spektra leží druhy s extenzivními kořenovými systémy, často se ztlustlými kořeny nižších řádů zajišťujícími mechanickou stabilitu i pro nadzemní části; a na druhém konci druhy s kořenovými systémy malého rozsahu, obvykle s tenčími kořeny všech řádů.

Pro odhadování *foraging scale* druhu využívají některé studie jiné funkční vlastnosti, zejména pak výšku rostliny v dospělosti, neboť se jedná o snadno měřitelnou vlastnost, která zároveň pozitivně koreluje s rozsahem kořenového systému (Rajaniemi & Reynolds, 2004; Kembel & Cahill Jr., 2005).

### **4.2.1. Vztah *foraging precision* a *foraging scale***

Rozsáhlejší kořenové systémy mají ze své podstaty větší šanci narazit v půdě na kapsu bohatou na živiny (Weiner et al., 1997; McNickle et al., 2016). Nabízí se tedy otázka, jak je možné, že se rostlinná společenstva neskládají výhradně z druhů s extenzivními kořenovými systémy. Jako jedni z prvních se na ni pokusili dát odpověď právě Campbell et al. (1991), kteří došli k tomu, že přežití druhů vyhledávajících živiny na malých škálách je možné díky kompenzaci tohoto nedostatku zvýšenou *foraging precision*. Jejich studie naznačuje existenci takového recipročního vztahu, přestože sami uvádějí, že ve skutečné míře získaných živin mohou hrát roli i další funkční vlastnosti – například rychlost (*rate*) *foragingu*.

Na tuto práci navázaly některé další s podobnými výsledky (Wijesinghe et al., 2001; Grime & Mackey, 2002), ovšem u jiných se navrhovaný vztah – negativní korelace *foraging scale* a *precision* – nepotvrdil (Einsmann et al., 1999) a v několika případech byla dokonce nalezena – třebaže na hranici statistické významnosti – pozitivní korelace těchto parametrů (Einsmann et al., 1999; Farley & Fitter,

1999b). Tyto protichůdné výsledky studií společně s vysokou citovaností původního článku (tedy Campbell et al., 1991) byly impulzem k revizi obecné platnosti zmiňovaného fenoménu. Kembel & Cahill Jr. (2005) analyzovali několik samostatných datových souborů, a to jak z hlediska prostého vztahu *foraging scale* a *precision*, tak s přihlédnutím k fylogenetické příslušnosti druhů. Za pomoci časově a fylogeneticky nezávislých kontrastních korelací a metaanalytických postupů došli k závěru, že data neposkytují důkaz o platnosti recipročního vztahu *foraging scale* a *precision*. V návaznosti na tyto výsledky upozornili další dva autoři (de Kroon & Mommer, 2006) na některé možné nedostatky, se kterými se potýkal předchozí výzkum na poli *root foragingu*. Vyzdvihují zde například, že je nutné do interpretace reakce rostliny na heterogenitu půdního prostředí zahrnout analýzu výhod spojených s plasticitou a ceny placené za tyto výhody. Kromě toho je též na místě podrobně zkoumat vztahy proliferace kořenů v živinami bohatých kapsách [*foraging precision*] nebo škály, na které kořeny přijímají vodu a živiny [*foraging scale*] a dalších funkčních vlastností kořenů či celé rostliny. Nalezení a popis těchto vztahů by mohly pomoci v hledání příčin rostlinné odpovědi na heterogenitu (de Kroon & Mommer, 2006; Weiser et al., 2016).

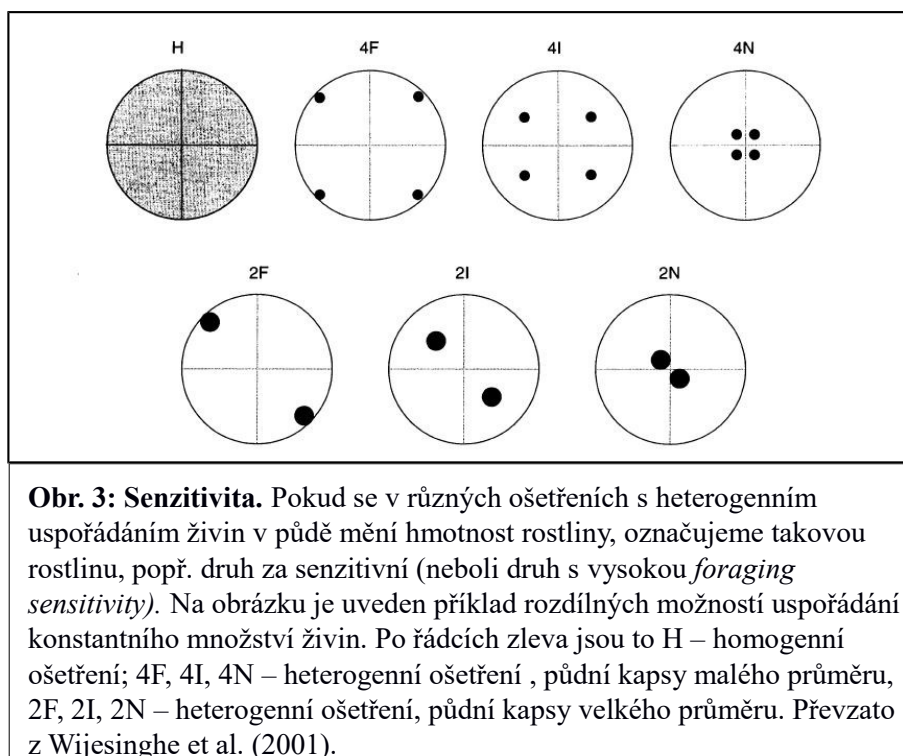
Grime (2007) reagoval na články (Kembel & Cahill Jr., 2005; de Kroon & Mommer, 2006) prakticky vyvracející původní teorii o recipročním vztahu *foraging scale* a *precision* (Campbell et al., 1991b) vysvětlením, že autoři článků dezinterpretovali původně zamýšlenou aplikaci teorie. Ta se podle něho měla týkat pouze specifických ekosystémů, jmenovitě sečených lučních společenstev, v nichž hraje primární roli pravidelné odstraňování většiny nadzemní biomasy. Autoři obou zmíněných článků se v dalším článku ve stručnosti vyjádřili v tom smyslu, že pokud by Grime (2007) měl pravdu, pak se jedná o teorii s velmi omezenou použitelností, rozsáhlou analýzou různých datových souborů pro její platnost nenašli důkazy. Hypotéza o vyrovnávání výhod dominant přesnějším umístováním kořenů u kompetičně méně zdatných druhů tak dodnes zůstává nepotvrzena.

### **4.3. Foraging sensitivity a discrimination**

*Foraging sensitivity*, senzitivita nebo také citlivost je označení pro celkovou odpověď rostliny na heterogenní rozmístění živin v půdě. Typicky se jedná o variabilitu hmotnosti rostliny mezi jednotlivými ošetřeními, přičemž každé ošetření poskytuje rostlině stejné množství živin, které je však pokaždé jiným způsobem nerovnoměrně uspořádané (viz obr. 3; Einsmann et al., 1999; Wijesinghe et al., 2001). Bliss et al. (2002) našli jen velmi slabé korelace mezi *foraging precision* a senzitivitou (viz též Einsmann et al., 1999), z čehož vyplývá, že schopnost druhu selektivně umisťovat kořeny ještě nemusí znamenat jistotu většího výnosu se zvyšující se heterogenitou. Zjištěná slabá závislost mezi *foraging precision* a senzitivitou (Bliss et al. 2002) je zároveň ukazatelem toho, že je vhodné sledovat oba tyto jevy odděleně, což se děje jen v malé části studií zabývajících se *root foragingem* (Hodge, 2006). Mezi *foraging scale* a senzitivitou vyšla ve studii Einsmann et al. (1999) negativní korelace, což podporuje hypotézu o recipročním vztahu mezi *foraging precision* a *scale* (Campbell et al.,

1991b). *Foraging precision* ani senzitivita zřejmě nejsou korelovány se životní formou (bylinná / dřevinná), třebaže byliny vykazují větší škálu odpovědí než dřeviny (Einsmann et al., 1999).

Rostlinné druhy se mohou lišit nejen ve schopnosti selektivně umisťovat kořeny do živinami bohatých kapes v půdě, ale i schopnosti rozlišovat kvalitu jednotlivých kapes, tedy množství živin v nich obsažených (Farley & Fitter, 1999b). Tato schopnost je v literatuře označována jako (*foraging*) *discrimination* (Einsmann et al., 1999). V pokusu s druhem *Pisum sativum* se ukázalo, že jedinec s kořenovým systémem rozděleným mezi dva květináče obsahující různě úživný substrát dokáže „rozpoznat“, kde je více živin, jaký je rozdíl v koncentracích, a reagovat úměrně zvýšenou produkcí kořenů v živinově bohatší oblasti oproti chudší (Gersani et al., 1998).



#### 4.4. Růstová rychlost a plasticita

V rámci C-S-R modelu rostlinných strategií navrhl Grime (1979) rozdělení rostlin na skupiny na základě jejich reakcí na stres a disturbance. Tento model předpokládá, že pomaleji rostoucí druhy s vytrvalým kořenovým systémem (náročným na přestavbu) budou na půdní heterogenitu živin reagovat spíše fyziologickou plasticitou, zatímco u rychle rostoucích druhů bude pozorovatelná morfologicky plastická odpověď. Tato teorie je v rozporu s později publikovanou hypotézou o recipročním vztahu *foraging scale* a *precision* (Campbell et al., 1991b). V rámci rozsáhlé analýzy našli Kembel et al. (2008) pozitivní korelaci relativní růstové rychlosti druhu a míry *root foragingu*. Tento vztah však nepotvrdily jiné studie (Fransen, 1999; Fransen et al., 1999; Blair & Perfecto, 2004; Adams et al., 2013; Weiser et al., 2016). Aanderud et al. (2003) dospěli k závěru, že zmiňovaný vztah

je pouze efektem pasivní plasticity způsobeným mezidruhovými rozdíly ve velikosti. Také z výsledků studie Fransen (1999) vyplývá, že vysoká růstová rychlost sama o sobě nenapomáhá lepšímu získávání živin v heterogenní půdě; tomu slouží morfologická plasticita.

## 5. Kompetice v heterogenních půdách

Rostliny bez sousedů mají většinou v heterogenní půdě vyšší hmotnost biomasy, než by měly v homogenní půdě se stejným množstvím živin, zřejmě díky morfologicky a fyziologicky plastické reakci (Drew, 1975; Crick & Grime, 1987; Eissenstat & Caldwell, 1988; Einsmann et al., 1999). Tato odpověď pravděpodobně umožní jedinci menší a/nebo výhodnější investici do podzemní biomasy, a živiny získané z půdních kapes může následně využít pro růst prýtu (Fransen et al., 1998). Hmotnostní výtěžek zapříčiněný heterogenitou se může lišit na základě velikosti kontrastu (rozdílu koncentrací v oblasti bohaté na živiny a mimo ni) (Gersani et al., 1998), naopak ovšem nemusí být ovlivněn celkovým množstvím živin ve shlucích (Fransen & De Kroon, 2001); oboje za předpokladu, že kontrast mezi živinami obohacenou oblastí a okolní půdou je pro rostlinu zaznamenanatelný (Hutchings et al., 2003). V rostlinných společenstvech se kromě půdní heterogenity rostliny vyrovnávají ještě s působením okolních jedinců v rámci intra- či interspecifické kompetice. V této kapitole vyzdvihují význam studia těchto interakcí a na příkladech ukazují možnosti, jak může kompetice ovlivňovat kořenové systémy, a také diskutují roli, kterou v kompetici hraje půdní heterogenita.

### 5.1. Význam studia reakce na heterogenitu v kompetici

Kompetice je považována za jeden z dominantních faktorů určujících strukturu rostlinných společenstev (Ravenek et al., 2016). O rozdílném chování jedince jednoho druhu při vystavení půdní heterogenitě o samotě nebo v rámci kompetice s jiným druhem existuje řada dokladů. V kompetici druhů *Festuca rubra* a *Plantago lanceolata* v heterogenní půdě byl úspěšnější druhý jmenovaný, zatímco o samotě byli jedinci druhu *Festuca rubra* efektivnější v příjmu nitrátových iontů obsažených v obohacené půdní kapse (Padilla et al., 2013); jiný druh, *Dactylis glomerata*, byl v kompetici s druhem *Plantago lanceolata* také úspěšnější, přestože v počáteční fázi vykazovali jedinci druhu *Plantago lanceolata* vyšší hmotnostní přírůstky i množství přijatého dusíku (Trinder et al., 2012). Stejně tak druh *Poa pratensis* reagoval na půdní heterogenitu teprve v interspecifické kompetici (Hodge et al., 1999), zatímco bez tlaku sousedního jedince nezvýšil RLD (*root length density*; celková délka kořenů v určitém objemu půdy [ $\text{cm}/\text{cm}^3$ ]) při dodání konstantního množství živin v prostorově omezeném shluku oproti kontrole, kde byly živiny rovnoměrně rozptýleny (Hodge et al., 1998). V později provedeném experimentu se čtyřmi lučnými druhy se nepodařilo prokázat jasnou souvislost mezi chováním jedince v heterogenní půdě bez sousedů a při působení kompetičního tlaku (McNickle

et al., 2016). Tyto výsledky ukazují na nutnost zkoumat *root foraging* v kontextu rostlinné kompetice a přiblížit se tak přirozeným podmínkám, ve kterých rostliny o limitující zdroje soutěží s dalšími jedinci.

## 5.2. Povaha podzemní kompetice

Kompetice o vodu, světlo a živiny se liší povahou i umístěním zdroje (Craine & Dybzinski, 2013). O fungování kompetice o tyto zdroje existuje několik teorií, z nichž nevlivnější jsou v současné době „hypotéza snížení dostupnosti zdroje“ (*availability reduction hypothesis*) a „hypotéza včasného vyčerpání zdroje“ (*supply pre-emption hypothesis*) (Craine & Dybzinski, 2013). Kořeny rostlin se musí vypořádávat s kompeticí o podzemní zdroje – vodu a minerální živiny. Předmětem zájmu této kapitoly je primárně kompetice o minerální živiny, která pravděpodobně funguje na principu včasného vyčerpání zdroje tak, aby živiny nestihl přijmout soupeřící jedinec. Pro příjem živin a přežití jedince může být limitující i výskyt vody. Předpokládá se, že o vodu spolu sousedící jedinci soutěží prostřednictvím snížení její dostupnosti, přičemž úspěšnější je v kompetici ta rostlina, která dokáže přežít při nejnižším vodním potenciálu (Craine & Dybzinski, 2013).

Dlouhou dobu od sebe ekologové striktně rozlišovali povahu nadzemní a podzemní kompetice. Vycházeli přitom z předpokladu, že pro nadzemní část rostliny je limitujícím zdrojem světlo dopadající vždy z jednoho směru, a tedy působící asymetrickou kompetici, která přináší disproporční výhodu jedinci, který je schopen zastínit ostatní. Zároveň předpokládali, že kořeny rostlin soupeří v relativně homogenní půdě o živiny symetricky, tedy že výtěžek v jakémkoli místě odpovídá výši investice. Novější studie ovšem ukazují, že ani podzemní kompetice nemusí být symetrická (Gersani et al., 2001; Rajaniemi & Reynolds, 2004). Rajaniemi & Reynolds (2004) našli v pokusu s osmi druhy bylin a trav pozitivní vztah mezi *foraging scale*, *precision* a *rate*; na základě těchto výsledků došli k hypotéze, že větší druhy získají v kompetici o shlukovitě rozmístěné živiny v půdě nepoměrně větší podíl, než by odpovídal symetrické kompetici. V kombinaci s poznatky o prostorové heterogenitě půdy v terénu (viz kapitola 2.2 Prostorová heterogenita půdy) se tato hypotéza zdá pravděpodobná. Existuje ovšem ještě další vysvětlení, které říká, že povaha kompetice v heterogenních půdách se může měnit podle časové škály, na níž ji zkoumáme. V malém časovém rozmezí může probíhat asymetrická kompetice, ale s postupem času se povaha kompetice změní na symetrickou či téměř symetrickou (Fransen et al., 2001). S tím souvisí i důležitost jednotlivých složek plastické odpovědi kořenového systému – s postupujícím časem klesá význam morfologické plasticity a větší roli hraje fyziologická plasticita.

Další významnou odlišností nadzemí a podzemí je prostor, v němž kompetice probíhá. Ukazuje se, že oblast označovaná jako sousedství (v angl. *neighbourhood*) – tedy území, kde se překrývají zóny vlivu jedinců – je v podzemí často značně větší než u nadzemní kompetice (Casper et al., 2000). Velikost a tvar sousedství se může měnit v závislosti na změně rozmístění živin v půdě. Podzemní zóny vlivu – tedy kořenové systémy jedinců – nemají pravidelný tvar a výrazně se

překrývají (Casper et al., 2000; Gersani et al., 2001). Uvedený fakt je dosud jen okrajově zohledněn v modelech popisujících populace a společenstva. Tyto modely by se měly snažit pracovat s polygonálním znázorněním podzemního sousedství, jelikož kruhové neodpovídá skutečnosti a vytváří falešnou domněnku rozsáhlejší oblasti silného překryvu (místo, kde se překrývají kořenové systémy čtyř a více jedinců; Casper et al., 2000).

### 5.3. Proliferace v půdních kapsách v kompetici

Porovnání chování jednoho druhu samostatně a v rámci vnitro- či mezidruhovové kompetice umožňuje lepší pochopení mechanismů *root foragingu* (McNickle et al., 2016). Svoje opodstatnění mají kompetiční pokusy s jedním (Gersani et al., 2001; Nan et al., 2013; Dong et al., 2015) i s více druhy (Cahill & Casper, 1999; Hodge et al., 1999), ovšem pokaždé slouží ke zodpovězení jiných otázek. Pokud budou v reakcích na heterogenitu půdy důležité druhově specifické rozdíly v *root foragingu*, neprojeví se v pokusech s monokulturami, ale pouze v rámci interspecifické kompetice (Hodge et al., 1999). Naopak v intraspecifické kompetici mohou vyjít na povrch některé rozdíly, které by v pokusu s více druhy nebylo možno odlišit od efektu druhu (Nan et al., 2013).

Kompetice je pravděpodobně stimulována půdní heterogenitou (Eissenstat & Caldwell, 1988) a její výsledek závisí podle Hodge et al. (1999) na proliferaci kořenů jedince v půdních kapsách bohatých na živiny, která mu umožní efektivní čerpání živin. To však nemusí být nutně klíčem ke kompetičnímu úspěchu. Podle Rajaniemi (2007) kompetice v heterogenním prostředí nezávisí na *foraging precision*, alokaci mezi nadzemní a podzemní biomasu, rychlosti růstu ani výšce rostliny v dospělosti, nýbrž na rychlém vyplnění objemu půdy kořeny (viz též Padilla et al., 2013). *Foraging scale* a *rate* sousedícího jedince byly marginálně signifikantně pozitivně korelovány s kompetitivním efektem na cílového jedince. Zároveň z pokusu vyplývalo, v souladu s předchozími zjištěními (Goldberg, 1987; Goldberg & Landa, 1991), že počet sousedních jedinců měl na výslednou biomasu sledovaného jedince větší vliv než biomasa sousedů (Rajaniemi, 2007). S těmito výsledky se částečně shoduje studie Ravenek et al. (2016), kde se kompetiční úspěch ukázal být podmíněný rychlým růstem a vysokou RLD. Důležitost vysoké RLD pro úspěch v kompetici vyzdvihuje i Mommer et al. (2011). V kompetici dvou druhů trav s různě plastickými kořenovými systémy nebyl úspěšnější ten, který umisťoval kořeny přesněji (*Festuca rubra*), ale ten, jehož kořenový systém vykazoval vysokou RLD a zároveň vysokou SRL. Zdá se tak, že efektivní strategie *root foragingu* v kompetici může vycházet z vysoké produkce kořenů za relativně nízkou cenu (kořeny s vysokou SRL; Mommer et al., 2011).

### 5.4. Vliv heterogenity

S odlišnými výsledky přišel Bliss et al. (2002), který tvrdí, že vliv půdní heterogenity na kompetici je převážně slabý nebo žádný a je závislý na druhově skladbě. Signifikantní efekt *foraging precision* na výsledek kompetice odhalil v případě dvou soupeřících druhů jen ve třetině případů, u šestic

soupeřících druhů pak nikde (Bliss et al., 2002). Cahill & Casper (1999) ve své studii ukázali, že některé druhy nedosahují v rámci kompetice v heterogenní půdě vyšší hmotnosti nadzemní biomasy než v homogenní půdě, ačkoli pod zemí na nerovnoměrné rozmístění živin reagují selektivním umístěním kořenů. Recentní pokus s druhem *Hydrocotyle vulgaris* neprokázal interakce mezi půdní heterogenitou a intraspecifickou kompeticí v žádném ze čtyř ukazatelů růstu (celková hmotnost, hmotnost prýtu, hmotnost kořenů, počet ramet) (Dong et al., 2015). Tyto výsledky (Cahill & Casper, 1999; Bliss et al., 2002; Dong et al., 2015) tak vrhají stín nejistoty na teorie o fungování kompetice v heterogenním prostředí. Zdá se, že ani v posledních letech nejsou naše vědomosti uspokojivé a je třeba vliv heterogenity na kompetici nadále testovat (Nan et al., 2013; Dong et al., 2015). Reakce rostliny na přítomnost sousedů a půdní heterogenity je podle (Cahill et al., 2010; Croft et al., 2012; Nan et al., 2013) neaditivní integrací těchto informací. Do budoucna je ještě třeba prohloubit naše znalosti rostlinných odpovědí na zmiňované vlivy (Casper et al., 2000), abychom mohli posoudit platnost tohoto nebo případných dalších vysvětlení.

## 5.5. Principy kořenové kompetice

Pro úspěch v kompetici je důležité nejen to, do kterých orgánů rostlina investuje získané živiny, ale i skutečnost, zda se jedná o relevantní investici. Prvotním předpokladem pro úspěch v kompetici je schopnost jedince rozpoznat, že je předmětem kompetiční interakce. V případě nadzemní kompetice využívá rostlina pro vnímání potenciálních kompetitorů mj. změny v poměru vlnových délek dopadajících paprsků po průchodu listovou tkání potenciálního soupeře (Franklin & Whitelam, 2005; Franklin, 2008). Pod zemí je situace odlišná – kořeny jsou vystaveny zcela jiným vlivům, a k obdobnému účelu jim může sloužit mechanismus rozpoznávání vlastních a cizích kořenů, tzv. *self/non-self diskriminace*. Z logiky věci vyplývá, že pokud by rostlina reagovala na každý kontakt s kořeny jako na důkaz kompetice, stala by se velmi brzy soupeřem sebe samé. Předpokládá se proto, že přirozený výběr zvyhodňuje genotypy schopné *self/non-self diskriminace* (Grosberg & Hart, 2000; Falik et al., 2003). V rámci experimentu s druhem *Pisum sativum* se podařilo prokázat, že při kontaktu s cizími kořeny, nehledě na jejich druhovou příslušnost, došlo ke zvýšené tvorbě nových, relativně dlouhých kořenů (Falik et al., 2003). Rovněž Gersani et al. (2001) pozorovali výrazně zvýšenou produkci kořenů při kontaktu kořene s cizím jedincem (v tomto případě téhož druhu) oproti kontaktu s vlastními kořeny.

## 6. Metodika studia kořenové plasticity

Aktivní morfologická i fyziologická plasticita kořenových systémů jsou předmětem zájmu celé řady vědců a je proto zřejmé, že se při jejím studiu uplatňují různorodé metody (Campbell & Grime, 1989b; Campbell et al., 1991a; Robinson, 1994; O'Brien et al., 2005). Tato kapitola obsahuje

výběr několika důležitých aspektů odborných prací, které se *root foragingem* zabývají, a kritické zhodnocení odůvodněnosti použitých metod. Kritéria pro zařazení jednotlivých aspektů byla různá, většinou šlo o diverzitu používaných metod (dvě nebo více) a/nebo značný dopad použité metody na věrohodnost či další použití výsledků.

## 6.1. Délka trvání studie

Experimenty zabývající se studiem fungování a významu *root foragingu* jsou různě dlouhé, od těch krátkých, které trvají několik týdnů (Campbell & Grime, 1989a; Smilauerova & Smilauer, 2006), přes delší v řádu měsíců (George et al., 1997; Gersani et al., 2001) po dvou- a víceleté (Fransen et al., 2001; Li et al., 2016). Ne vždy je přitom délka trvání studie opodstatněná, natož pak obhájená autory v diskusi článku (výjimkou jsou např. Farley & Fitter, 1999b). Při posuzování optimální doby, po jakou pokus provádět, je důležité apriorní stanovení cílů práce. Jedná-li se o sledování dlouhodobé reakce rostlinstva na heterogenní prostředí, je na místě, aby pokus trval alespoň dvě vegetační sezony (Fransen et al., 2001). Při kratších experimentech je třeba rozlišovat jejich účel. Buď se autorům jedná o simulaci časové heterogenity – v takovém případě je úmyslně zvolena krátká doba trvání experimentu tak, aby přibližně odpovídala době, po jakou jsou živiny typicky dostupné v místě výskytu použitých druhů (Farley & Fitter, 1999b; Hutchings et al., 2003). V některých případech je délka trvání studie obhájitelná faktem, že během experimentu došlo k úplnému vyčerpání živin dostupných v půdních kapsách (Fransen et al., 1998). Vyskytují se ovšem i studie, kde může být vlivem krátké doby trvání omezena výpovědní hodnota výsledků. Často se jedná o studie s druhy z různých funkčních skupin (traviny / byliny / dřeviny; Einsmann et al., 1999; Smilauerova & Smilauer, 2006). V těchto studiích může být pozorovaná odpověď zkrácena rozdílnou rychlostí přestavby kořenového systému u různých funkčních skupin, a je tedy možné, že druhy vykazující slabou nebo žádnou reakci by v případě delšího trvání pokusu reagovaly silněji (Kembel & Cahill Jr., 2005). Při posuzování výsledků studie je ovšem potřeba na dobu trvání dbát i v případě, že byly použity druhy ze stejné funkční skupiny, a to z výše zmíněných důvodů.

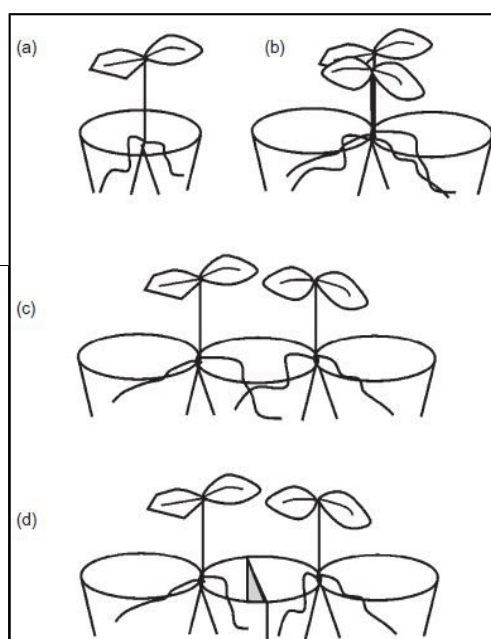
## 6.2. Počet jedinců v květináči a objem půdy

V rámci experimentů zaměřených na plastické reakce kořenů se různí počet jedinců ve společném objemu půdy, který je vystaven heterogennímu rozložení živin. Je pochopitelné, že zatímco některé studie zkoumají primárně kompetici, jiné se snaží efekty kompetice odfiltrovat a pozorovat druhově specifické charakteristiky *root foragingu* (*scale*, *precision*, *sensitivity* a další). Z toho logicky vyplývá i nutnost prostor vyhradit buď pro jednoho jedince nebo více jedinců pro simulaci intra- či interspecifické kompetice. Většina experimentů používá pouze některé z ošetření (jedinec o samotě / více jedinců jednoho druhu v kompetici / jedinci více druhů v kompetici), zpravidla kvůli náročnosti, kterou by představoval plně faktoriální experiment zahrnující i tyto možnosti. Vzhledem k relativně malému objemu dat o *root foragingu* u jednotlivých druhů je však často nemožné data o chování

v kompetici nebo naopak chování bez vlivu kompetice dohledat. Jak již bylo zmíněno, jednotlivé druhy se mohou chovat odlišně bez tlaku kompetitora a za jeho přítomnosti (Padilla et al., 2013), z čehož vyplývá, že výsledky studií obsahujících pouze jedno ze zmiňovaných ošetření mohou být hůře zobecnitelné.

Málo diskutovaným neduhem kompetičních pokusů je rozdílný *absolutní* objem půdy dostupný jedinci v pokusech s tzv. *fence-sitters* (jedinec umístěný na rozhraní dvou květináčů, kořenový systém je z poloviny v jednom a z poloviny ve druhém květináči, viz obr. 4). Mezi kontrolou (obr. 4a) a jedinci vystavenými kompetici ve dvou sdílených květináčích (obr. 4b) není rozdíl v *relativním* objemu půdy, který připadá na jedince (ten je pokaždé roven objemu jednoho květináče). *Absolutní* objem připadající na jedince se však liší (kontrolní jedinec může kořeny teoreticky umísťovat do polovičního prostoru oproti některému ze sousedících jedinců). Tento rozdíl může působit interpretační problémy, poněvadž samotné zvětšení dostupného objemu půdy může vést k intenzivnějšímu vegetativnímu růstu, přestože množství dostupných živin zůstává nezměněno (McConnaughay & Bazzaz, 1991).

**Obr. 4: Absolutní a relativní objem půdy.** V jednom pokusu byl samotný jedinec v květináči (a) použitý jako kontrolní ošetření vzhledem ke kompetici dvou jedinců na rozhraní dvou květináčů (b); Ve druhém pokusu byli umístěni dva jedinci na rozhraní tří květináčů s možností kompetice (c), respektive oddělení bariérou zabraňující kompetici (d). V obou pokusech byl jedinci k dispozici shodný relativní, ale rozdílný absolutní objem půdy. Převzato z O'Brien et al. (2005).



### 6.3. Živiny a heterogenita půdy

Společným prvkem naprosté většiny experimentů citovaných v této práci je nerovnoměrné rozložení živin v půdě. Jednotlivé uměle vytvořené shluky – půdní kapsy bohaté na živiny vzhledem k okolní půdě – se ovšem značně liší, a to v několika aspektech.

Prvním je zdroj živin – jedná se buď o minerální hnojivo (Drew, 1975; Campbell et al., 1991b) nebo organický materiál (van Vuuren et al., 1996; Hodge et al., 1998). Hodge (2004) vyslovila domněnku, že užitečnost kořenové proliferace v oblastech půdy bohatých na živiny se projeví pouze při použití organického materiálu. Tuto domněnku zpochybňují Smilauerova & Smilauer (2006) a poukazují na malý počet úspěšných experimentů, které používaly organický zdroj živin, a také na malý počet experimentů využívajících anorganický zdroj živin, které nebyly schopny detekovat

pozitivní vliv na příjem živin z půdní kapsy (ale viz Hodge et al., 1998). Existují důkazy o vlivu anorganických nitrátových aniontů v blízkosti kořene na regulaci morfologie kořene u modelové rostliny *Arabidopsis thaliana* (Zhang et al., 1999; Fitter et al., 2002). Pokud mají pokusné rostliny v půdě přítomné i mikrobiální společenstvo, zdá se, že zdroj živin je v tomto případě irelevantní, neboť anorganické živiny dokáže rychleji využít mikrobiální společenstvo a rostlinám jsou tak živiny k dispozici podobně pozdě jako v případě dodání organického materiálu (Shields et al., 1973; Jackson et al., 1989; Hodge et al., 2000).

Druhým je množství a typ dodaných živin – většina pokusů pracuje s reakcí na nitrátové anionty a amonné kationty (Kachi & Rorison, 1990; Lamb et al., 2004), méně časté, ale v pokusech zaměřených na *root foraging* v kontextu mykorrhizy převažující, je sledování reakce na fosfátové anionty (Hoepfner et al., 2015). Mobilita těchto iontů se liší (viz kapitola 2.1 Vlastnosti minerálních živin) a morfologická reakce na zdroj fosfátových aniontů by tak měla být pro rostlinu výhodnější než v případě amonných kationtů nebo nitrátových aniontů (Fitter et al., 2002), není-li vystavena kompetici.

Kromě toho se liší koncentrace, ve které jsou živiny dodávány (např. Kachi & Rorison, 1990; Wijesinghe et al., 2001), kontrast (rozdíl koncentrací mezi půdní kapsou a okolní půdou) (větší – Drew, 1975; Linkohr et al., 2002; menší – Hodge et al., 1998) i frekvence aplikace živného roztoku (Wijesinghe et al., 2001; James et al., 2009). Použité množství (koncentrace) živin není vždy v publikaci diskutováno, přestože se ukázalo, že může mít velký dopad na to, zda morfologická reakce vůbec proběhne (Fransen et al., 2001; Hutchings et al., 2003). Ve většině pokusů jsou živiny do půdy přiváděny průběžně (Drew, 1975; Crick & Grime, 1987; Robinson, 1996a), zatímco v některých případech je přísun živin jednorázový (Fransen et al., 1998, 2001). Problémem některých kompetičních studií je také nevyrovnané množství živin dostupné jedinci o samotě a jedinci se sousedem nebo sousedy (Hodge, 2009).

Nedostatkem řady studií zůstává věrohodnost simulované heterogenity. (Hodge et al., 1999) poukazují na nutnost zahrnutí půdních mikrobiálních společenstev do laboratorních pokusů. (Blair & Perfecto, 2004) vyzdvihují skutečnost, že řada pokusů s rostlinami z jednoho společenstva nepracuje s heterogenitou odpovídající stanovišti jejich přirozeného výskytu. Je také možné, že v přirozených podmínkách jsou reakce rostlin mnohem méně výrazné než běžně pozorujeme v pokusech. Důvodem může být použití extrémního kontrastu (Drew, 1975) nebo fakt, že rostlina musí zpracovávat několik signálů zároveň - tyto signály budou mít často protichůdné odpovědi a výsledkem bude slabší pozorovatelná reakce (Hodge 2009). Heterogenita úzce souvisí s délkou trvání studie – teprve při dostatečné znalosti časové heterogenity habitatu můžeme určit adekvátní dobu trvání pokusu (Farley & Fitter, 1999b). Při několikasezónních pokusech je pro zajištění výpovědní hodnoty výsledků obzvláště na místě pracovat s relevantní heterogenitou vzhledem k vynaloženému času a úsilí na jejich realizaci.

## 6.4. Sklizení biomasy

Během rostlinné ontogeneze se mění jak morfologické, tak fyziologické funkční vlastnosti jednotlivých rostlinných orgánů (Coleman et al., 1994). S touto skutečností je třeba počítat při rozhodování, zda sklízet rostlinný materiál v jednom čase (tedy při shodném absolutním stáří všech jedinců) nebo při totožné hmotnosti (neboli každého jedince v jiném čase). První z možností, tedy sklizeň ve stejném bodě v čase, je vhodná při zaměření studie na sezónní vzorce vývoje kořenů, případně rostlinné interakce a další procesy, které se odehrávají „v reálném čase“ (Coleman et al., 1994). Druhá možnost se uplatňuje při zkoumání funkčních úprav plastické reakce rostliny na heterogenitu (Fransen, 1999). Při použití nevhodné metody se autoři studie vystavují riziku, že nebudou schopni oddělit jednotlivé efekty (pro porovnání výsledků obou možností viz např. Aanderud et al., 2003).

## 6.5. Kontrolní ošetření

Při studiu reakce rostlinného jedince na heterogenitu půdního prostředí je opodstatněné používání uniformního kontrolního prostředí, vůči němuž je možné naměřené hodnoty vztahovat (Robinson, 1994). Nabízí se ovšem dvě možnosti, a to kontrola uniformně bohatá na živiny a uniformně živinami chudá. V literatuře se setkáme s použitím obou typů kontroly a oba mají smysluplné využití. Pokud si klademe otázku, jak dobře dokáže jedinec/druh kompenzovat fakt, že určité množství živin je v půdě rozmístěno nerovnoměrně (shlukovitě), je nutno použít kontrolní půdu uniformně bohatou na živiny. Porovnáním charakteristik heterogenního ošetření a kontroly získáme odpověď, nakolik se jedinci/druhu daří reagovat na fakt, že ne všechny části kořenového systému jsou v kontaktu se zdrojem živin, a naopak, že částem kořenového systému v živinově bohaté kapse jsou zpřístupněny živiny ve vyšší koncentraci než v kontrole. Pokud nás ale zajímá efektivita, s jakou dokáže jedinec/druh využít živiny dostupné v obohacené půdní kapse, musíme zvolit kontrolní půdu uniformně živinami chudou (Robinson, 1994).

## 6.6. Integrace mykorhizní symbiózy

Na získávání živin se v přirozených podmínkách většinou kromě kořenů rostlin podílí i hyfy mykorhizních hub. Jejich diverzita má vliv na různé charakteristiky společenstva, např. produktivitu, diverzitu a proměnlivost (van der Heijden et al., 1998; Wagg et al., 2011). Je možno předpokládat, že *root foraging* a *foraging* hyf AM hub spolu do jisté míry souvisí (Hetrick et al., 1991; Bending & Read, 1995) a pro přesnější poznání vlivu plastických reakcí kořenových systémů na jedince, populace i společenstvo je nutno integrovat mykorhizní asociace do laboratorních experimentů, respektive uvažovat jejich přítomnost u pokusů terénních. Do této chvíle bylo již publikováno množství vědeckých prací, které se souvislostí plastických reakcí kořenů na půdní heterogenitu a mykorhizy zabývají – v této práci zmiňují např. Croft et al., 2015; Eissenstat et al., 2015; nebo Hoepfner et al.,

2015; některé další se mykorrhize věnují alespoň v diskusi. Podrobná rešerše na toto téma je mimo rozsah této práce, nicméně považuji za důležité upozornit na skutečnost, že efekt mykorrhizy je v mnoha studiích o *root foragingu* ignorován (Smilauerova & Smilauer, 2006). V minulosti byl při studiu rostlinné výživy kladen důraz především na kořeny, ovšem dnes zjišťujeme, že mykorrhizní houby hrají významnou roli. Není proto záhodno podceňovat jejich roli v procesu tak úzce spjatém se získáním živin, jako je *root foraging* (Tibbett, 2000).

## 7. Společenstvo

Rostlinná společenstva se tvoří a udržují pomocí řady různých mechanismů, jejichž role a identita jsou zatím jen částečně probádány. Environmentální heterogenita je nepochybně jeden z klíčových faktorů ovlivňujících podobu společenstev (Hutchings et al., 2000). Při snaze o pochopení vlivu heterogenity je důležité její podrobné zmapování na relevantní škále, poznání mechanismů sloužících rostlinám k vyrovnávání se s heterogenitou a následné propojení těchto znalostí. V této kapitole je diskutována role kořenové plasticity rostlin v několika kontextech vázaných na rostlinné společenstvo.

### 7.1. Sukcesní status

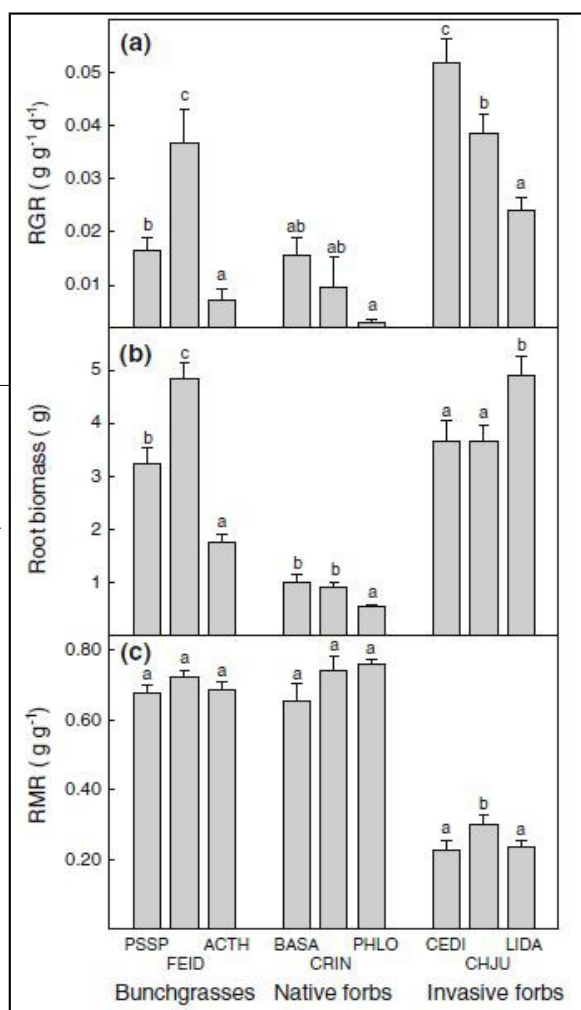
*Root foraging* s sebou nese mnoho nezodpovězených otázek, jednu z nejnámějších si klade Robinson (1996b) v článku nazvaném „Proč se rostliny namáhají?“ (v angl. „*Why do plants bother?*“). Otázka se vztahuje k výrazné morfologicky plastické odpovědi na zvýšenou koncentraci nitrátových aniontů, tedy iontů s relativně vysokou mobilitou. Možných odpovědí navrhuje několik sám Robinson (1996), kromě již zmíněné možné roli v kompetici (Hodge et al., 1999; viz kapitola 5 Kompetice) se může jednat o vlastnost výhodnou v raných fázích sukcese u tzv. pionýrských druhů. U druhu *Neyraudia reynaudiana*, který přirozeně kolonizuje degradovaná stanoviště charakteristická starými zvětralými půdami s omezenou dostupností fosforu, byla prokázána důležitá role morfologické plasticity v efektivním získávání fosforu (Hou et al., 2017). Einsmann et al. (1999) našli signifikantní vztah mezi sukcesním statutem a *foraging scale* [měřeno pomocí RLD; při použití RMD (*root mass density*; hmotnost kořenů v určitém objemu půdy) jako měřítka *foraging scale* vyšla pouze marginálně signifikantní korelace ( $P = 0.07$ )], kdy raně sukcesní druhy vykazovali vyšší *scale* než pozdně sukcesní. Tato souvislost mohla být ovšem zapříčiněna také životní formou, neboť v této studii byly sukcesní status druhu a jeho životní forma zkorelovány – vybrané raně sukcesní druhy byly pouze byliny, zatímco v sukcesi později se objevující druhy zahrnovaly i dřeviny (Einsmann et al., 1999). Tento nedostatek nesdílí jiný experiment, kde bylo použito sedm druhů tropických stromů z odlišných sukcesních stádií (Blair & Perfecto, 2004). V tomto pokusu se nepodařilo prokázat souvislost pionýrských druhů a *foraging precision* (měřeno pomocí RLD). Všechny použité druhy byly schopné

do jisté míry reagovat na půdní heterogenitu obsahu živin, ale výrazně se od sebe lišily v efektivitě reakce a tyto rozdíly nezávisely na sukcesním stádiu, v němž se druh typicky vyskytuje.

## 7.2. Rostlinné invaze

Rostlinná společenstva podléhají na delší časové škále sukcesi a v rámci jednotlivých sukcesních stadií nebo v klimaxu je společenstvo relativně stabilním prvkem. Toto schéma nemusí platit v případě rostlinných invazí. Role fenotypové plasticity v invazivitě druhu je hojně studovaným a diskutovaným fenoménem a doposud není jednoznačně prokázána, ačkoli pro ni existují nepřímé důkazy. Jedním z klíčových předpokladů úspěšné invaze druhu může být morfologická a fyziologická plasticita kořenového systému (James et al., 2009; Keser et al., 2014, 2015). V porovnání čtyř nedávno introdukovaných druhů a čtyř původních druhů obývajících málo úživná bývalá pole vyšly nově zavlečené druhy jako plastičtější (Rajaniemi & Reynolds, 2004) ve vztahu k heterogenitě půdy. Tato plasticita se projevovala vyšší *foraging scale*, *foraging precision* i rychlostí (*rate*) *foragingu*. Také James et al. (2009) naměřili v květináčovém pokusu lepší výsledky, co se týče příjmu dusíku, u invazních než u původních druhů. Pozitivní korelace mezi funkčními vlastnostmi kořenového systému, které jsou důležité v rámci příjmu živin v heterogenních půdách (míra příjmu dusíku, relativní růstová rychlost a hmotnost kořenového systému) (James et al., 2009; viz obr. 5), jsou v souladu s hypotézou o asymetrické podstatě podzemní kompetice (Gersani et al., 2001; Rajaniemi & Reynolds, 2004). Adaptivní roli přisuzují vysoké plasticitě kořenových systémů také Keser et al. (2015) a shodují se tak s Rajaniemi & Reynolds (2004) a James et al.

**Obr. 5: Rozdíly mezi invazními a původními druhy.** Na grafech jsou znázorněny hodnoty tří funkčních vlastností (*RGR* – relativní růstová rychlost, *Root biomass* – hmotnost kořenů, *RMR* – podíl hmotnosti kořenů na celkové hmotnosti) pro tři funkční skupiny rostlin (na vodorovné ose): trsnaté trávy, původní byliny a invazní byliny. Každá funkční skupina je zastoupena třemi druhy. Z grafů jsou znatelné rozdíly jak v rámci skupin, tak mezi nimi. Za zmínku stojí zejména vyšší relativní růstová rychlost i kořenová biomasa invazních druhů oproti oběma původním druhům ( $P < 0.01$ ), a výrazně nižší poměr kořenové hmotnosti ku hmotnosti celé rostliny ( $P < 0.01$ ). Tyto rozdíly ukazují na možnou souvislost mezi hodnotami některých znaků a invazním potenciálem druhu. Převzato z James et al. (2009).



(2009), že *root foraging* může být preadaptací pro budoucí invazivitu druhu. Při studii zaměřené na reakce klonálních rostlin na heterogenitu půdy projevily silnější plastické reakce opět druhy, které se mimo svoje původní prostředí chovaly invazivně (Keser et al., 2014).

### 7.3. Koexistence a konkurence

I přes již zmíněné kompetiční interakce je v rámci rostlinných společenstev typicky schopno koexistovat relativně velké množství rostlinných druhů. Druhová diverzita je vyšší při zvýšené heterogenitě půdy, jak ukázal pokus se dvěma rozdílně nebo shodně úživnými vrstvami půdy (Fitter, 1982). Pokud byly obě vrstvy stejně bohaté na živiny, dokázalo spolu soužít méně druhů než v případě, kdy spodní vrstva (hloubka 5 až 10 cm) byla chudší na živiny oproti svrchní (hloubka 0 až 5 cm). Odlišné strategie *root foragingu* jsou pravděpodobně také příčinou odchýlení ekologických nik, což má společně se změnami kompetičních schopností druhů vliv na druhové složení společenstva (Cahill & Casper, 1999; Fransen et al., 2001). Příkladem je studie, v níž bylo selektivní umístění kořenů do půdních kapes bohatých na živiny negativně korelováno s odolností vůči záplavám (Jansen et al., 2005).

## 8. Závěr

Heterogenní rozmístění živin v půdě je jednou z hlavních příčin plastických úprav architektury, topologie, demografie a fyziologie kořenových systémů rostlin. Tyto modifikace jsou obecně považovány za prostředek k optimalizaci příjmu živin v podzemním prostoru, kde se kontinuálně proměňuje prostorové uspořádání půdních kapes bohatých na živiny vzhledem k okolní půdě. Ačkoli je jim často přisuzován (Fitter, 1994), nemusí mít tyto reakce adaptivní charakter (Dong et al., 2015). Případy, v nichž se neprojeví pozorovatelný benefit selektivního umístění kořenů pro jedince, jsou varováním před předčasným utvářením závěrů, je jim třeba věnovat patřičnou pozornost a ukazují na nutnost dalšího výzkumu v oboru kořenové plasticity (Hodge, 2006; Dong et al., 2015).

Studium podzemních částí rostlin je z podstaty náročnější než studium prýtu. Při experimentální práci s kořenovými systémy je důležité vycházet z dosavadního výzkumu a reagovat na aktuální problémy metodiky i interpretace výsledků. V této práci zmiňuji některé důležité nedostatky studií a naopak i práce, které jsou v jistém směru vzorem pro další postup vědecké práce v oboru. K lepšímu pochopení *root foragingu* může podle mého názoru pomoci znalost chování určitého druhu při modifikaci řady různých podmínek, ať už se jedná o množství živin, prostorové uspořádání živin v heterogenním ošetření nebo přítomnost dalších rostlin či mykorrhizních hub. Pro zvýšení výpovědní hodnoty je jistě výhodné zaměřit se při takovém podrobném zkoumání na ne jeden, ale několik druhů, nejlépe po několika z různých funkčních skupin (dřeviny, byliny, trávy), případně skupin v rámci systému (jednoděložné, dvouděložné). Může nám také pomoci relevantní výběr druhů

– pro tvorbu hypotéz o fungování přirozených ekosystémů nejsou příliš vhodné experimenty užívající hospodářské plodiny (Drew, 1975; Drew & Saker, 1975, 1978; Ma et al., 2011), jejichž vlastnosti byly nepřirozeným vývojem modifikovány a do přirozených společenstev se zapojují jen okrajově.

Nezbytným předpokladem pro pochopení role *root foragingu* v kontextu společenstva je znalost lokální časové a prostorové heterogenity půdy v relevantním měřítku pro druhy daného habitatu. Přesnější simulace environmentální heterogenity v laboratorních experimentech nám může poskytnout hodnotné informace o procesech blízkých těm, které v přirozených podmínkách skutečně probíhají. Při formulaci teorií o fungování rostlinných společenstev je ovšem nutné mít na paměti další faktory (např. frekvence disturbancí, toxicita půdy, *plant-soil feedback* ad.), které jejich podobu mohou ovlivňovat. Zároveň je třeba v experimentech zohlednit mykorhizu jakožto téměř všudypřítomnou mutualistickou interakci.

## 9. Citovaná literatura

\* sekundárně citované zdroje

- Aanderud, Z.T., Bledsoe, C.S., & Richards, J.H. (2003) Contribution of relative growth rate to root foraging by annual and perennial grasses from California oak woodlands. *Oecologia*, **136**, 424–430.
- Adams, T.S., McCormack, M.L., & Eissenstat, D.M. (2013) Foraging strategies in trees of different root morphology: the role of root lifespan. *Tree Physiology*, **33**, 940–948.
- Alpert, P. & Simms, E.L. (2002) The relative advantages of plasticity and fixity in different environments: when is it good for a plant to adjust? *Evolutionary Ecology*, **16**, 285–297.
- Ball, D. & Williams, W. (1968) Variability of Soil Chemical Properties in Two Uncultivated Brown Earths. *Journal of Soil Science*, **19**, 379-.
- Bell, G. & Lechowicz, M.J. (1991) The Ecology and Genetics of Fitness in Forest Plants. I. Environmental Heterogeneity Measured by Explant Trials. *Journal of Ecology*, **79**, 663–685.
- Bending, G. & Read, D. (1995) The Structure and Function of the Vegetative Mycelium of Ectomycorrhizal Plants .5. Foraging Behavior and Translocation of Nutrients from Exploited Litter. *New Phytologist*, **130**, 401–409.
- Birch, C. & Hutchings, M. (1994) Exploitation of Patchily Distributed Soil Resources by the Clonal Herb *Glechoma-Hederacea*. *Journal of Ecology*, **82**, 653–664.
- Blair, B.C. & Perfecto, I. (2004) Successional status and root foraging for phosphorus in seven tropical tree species. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere*, **34**, 1128–1135.
- Blakemore, M. (1966) Seasonal Changes in Amounts of Phosphorus and Potassium Dissolved from Soils by Dilute Calcium Chloride Solutions. *Journal of Agricultural Science*, **66**, 139-+.
- Bliss, K.M., Jones, R.H., Mitchell, R.J., & Mou, P.P. (2002) Are competitive interactions influenced by spatial nutrient heterogeneity and root foraging behavior? *New Phytologist*, **154**, 409–417.
- \* Bradshaw, A.D. (1965) Evolutionary Significance of Phenotypic Plasticity in Plants. *Advances in Genetics* pp. 115–155. Elsevier,
- Bray, R.H. (1954) A NUTRIENT MOBILITY CONCEPT OF SOIL-PLANT RELATIONSHIPS. *Soil Science*, **78**, 9–22.
- Březina, S. NUTRIENT PATCHES ARE TRANSIENT AND UNPREDICTABLE IN AN UNPRODUCTIVE MOUNTAIN GRASSLAND. *Plant and Soil*, v tisku.
- Cahill, J.F. & Casper, B.B. (1999) Growth consequences of soil nutrient heterogeneity for two old-field herbs, *Ambrosia artemisiifolia* and *Phytolacca americana*, grown individually and in combination. *Annals of Botany*, **83**, 471–478.
- \* Cahill, J.F. & McNickle, G.G. (2011) The Behavioral Ecology of Nutrient Foraging by Plants. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, Vol 42 (ed. by D.J. Futuyma, H.B. Shaffer, and D. Simberloff), pp. 289–311. Annual Reviews, Palo Alto.
- Cahill, J.F., McNickle, G.G., Haag, J.J., Lamb, E.G., Nyanumba, S.M., & Clair, C.C.S. (2010) Plants Integrate Information About Nutrients and Neighbors. *Science*, **328**, 1657–1657.
- \* Caldwell, M. (1988) Plant root systems and competition. *Proceedings of the XIV International Botanical Congress, Koeltz, Königstein* (ed. by W. Greuter and B. Zimmer), pp. 385–404.

- \* Caldwell, M.M. (1994) 12 - Exploiting Nutrients in Fertile Soil Microsites. *Exploitation of Environmental Heterogeneity by Plants* (ed. by M.M. Caldwell and R.W. Pearcy), pp. 325–347. Academic Press, Boston.
- Campbell, B. & Grime, J. (1989a) A Comparative-Study of Plant Responsiveness to the Duration of Episodes. *New Phytologist*, **112**, 261–267.
- Campbell, B., Grime, J., Mackey, J., & Jalili, A. (1991a) The Quest for a Mechanistic Understanding of Resource Competition in Plant-Communities - the Role of Experiments. *Functional Ecology*, **5**, 241–253.
- Campbell, B.D. & Grime, J.P. (1989b) A New Method of Exposing Developing Root Systems to Controlled Patchiness in Mineral Nutrient Supply. *Annals of Botany*, **63**, 395–400.
- Campbell, B.D., Grime, J.P., & Mackey, J.M.L. (1991b) A trade-off between scale and precision in resource foraging. *Oecologia*, **87**, 532–538.
- Casper, B.B., Cahill Jr., J.F., & Jackson, R.B. (2000) Plant competition in spatially heterogeneous environments. *The ecological consequences of environmental heterogeneity: the 40th Symposium of the British Ecological Society, held at the University of Sussex 23 - 25 March 1999* (ed. by M.J. Hutchings, E.A. John, and A.J.A. Stewart),
- Coleman, J., McConnaughay, K., & Ackerly, D. (1994) Interpreting Phenotypic Variation in Plants. *Trends in Ecology & Evolution*, **9**, 187–191.
- Craine, J.M. & Dybzinski, R. (2013) Mechanisms of plant competition for nutrients, water and light. *Functional Ecology*, **27**, 833–840.
- Crick, J. & Grime, J. (1987) Morphological Plasticity and Mineral Nutrient Capture in 2 Herbaceous Species of Contrasted Ecology. *New Phytologist*, **107**, 403–414.
- Croft, S.A., Hodge, A., & Pitchford, J.W. (2012) Optimal root proliferation strategies: the roles of nutrient heterogeneity, competition and mycorrhizal networks. *Plant and Soil*, **351**, 191–206.
- Croft, S.A., Pitchford, J.W., & Hodge, A. (2015) Fishing for nutrients in heterogeneous landscapes: modelling plant growth trade-offs in monocultures and mixed communities. *Aob Plants*, **7**, plv109.
- Dong, B.-C., Wang, J.-Z., Liu, R.-H., Zhang, M.-X., Luo, F.-L., & Yu, F.-H. (2015) Soil heterogeneity affects ramet placement of *Hydrocotyle vulgaris*. *Journal of Plant Ecology*, **8**, 91–100.
- Drew, M.C. (1975) Comparison of the Effects of a Localised Supply of Phosphate, Nitrate, Ammonium and Potassium on the Growth of the Seminal Root System, and the Shoot, in Barley. *New Phytologist*, **75**, 479–490.
- Drew, M.C. & Saker, L.R. (1975) Nutrient Supply and the Growth of the Seminal Root System in BarleyII. LOCALIZED, COMPENSATORY INCREASES IN LATERAL ROOT GROWTH AND RATES OF NITRATE UPTAKE WHEN NITRATE SUPPLY IS RESTRICTED TO ONLY PART OF THE ROOT SYSTEM. *Journal of Experimental Botany*, **26**, 79–90.
- Drew, M.C. & Saker, L.R. (1978) Nutrient Supply and the Growth of the Seminal Root System in BarleyIII. COMPENSATORY INCREASES IN GROWTH OF LATERAL ROOTS, AND IN RATES OF PHOSPHATE UPTAKE, IN RESPONSE TO A LOCALIZED SUPPLY OF PHOSPHATE. *Journal of Experimental Botany*, **29**, 435–451.
- Einsmann, J.C., Jones, R.H., Pu, M., & Mitchell, R.J. (1999) Nutrient foraging traits in 10 co-occurring plant species of contrasting life forms. *Journal of Ecology*, **87**, 609–619.
- Eissenstat, D. & Caldwell, M. (1988) Seasonal Timing of Root-Growth in Favorable Microsites. *Ecology*, **69**, 870–873.

- Eissenstat, D.M., Kucharski, J.M., Zadworny, M., Adams, T.S., & Koide, R.T. (2015) Linking root traits to nutrient foraging in arbuscular mycorrhizal trees in a temperate forest. *New Phytologist*, **208**, 114–124.
- Falik, O., Reides, P., Gersani, M., & Novoplansky, A. (2003) Self/non-self discrimination in roots. *Journal of Ecology*, **91**, 525–531.
- Farley, R.A. & Fitter, A.H. (1999a) Temporal and spatial variation in soil resources in a deciduous woodland. *Journal of Ecology*, **87**, 688–696.
- Farley, R.A. & Fitter, A.H. (1999b) The responses of seven co-occurring woodland herbaceous perennials to localized nutrient-rich patches. *Journal of Ecology*, **87**, 849–859.
- Fitter, A. (1982) Influence of Soil Heterogeneity on the Coexistence of Grassland Species. *Journal of Ecology*, **70**, 139–148.
- Fitter, A. & Stickland, T. (1991) Architectural Analysis of Plant-Root Systems .2. Influence of Nutrient Supply on Architecture in Contrasting Plant-Species. *New Phytologist*, **118**, 383–389.
- Fitter, A., Williamson, L., Linkohr, B., & Leyser, O. (2002) Root system architecture determines fitness in an Arabidopsis mutant in competition for immobile phosphate ions but not for nitrate ions. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **269**, 2017–2022.
- \* Fitter, A.H. (1994) 11 - Architecture and Biomass Allocation as Components of the Plastic Response of Root Systems to Soil Heterogeneity. *Exploitation of Environmental Heterogeneity by Plants* (ed. by M.M. Caldwell and R.W. Pearcy), pp. 305–323. Academic Press, Boston.
- Franklin, K.A. (2008) Shade avoidance. *New Phytologist*, **179**, 930–944.
- Franklin, K.A. & Whitelam, G.C. (2005) Phytochromes and shade-avoidance responses in plants. *Annals of Botany*, **96**, 169–175.
- Fransen, B. (1999) Disentangling the Effects of Root Foraging and Inherent Growth Rate on Plant Biomass Accumulation in Heterogeneous Environments: A Modelling Study. *Annals of Botany*, **84**, 305–311.
- Fransen, B., Blijenberg, J., & Kroon, H. de (1999) Root morphological and physiological plasticity of perennial grass species and the exploitation of spatial and temporal heterogeneous nutrient patches. *Plant and Soil*, **211**, 179–189.
- Fransen, B. & De Kroon, H. (2001) Long-term disadvantages of selective root placement: root proliferation and shoot biomass of two perennial grass species in a 2-year experiment. *Journal of Ecology*, **89**, 711–722.
- Fransen, B., de Kroon, H., & Berendse, F. (1998) Root morphological plasticity and nutrient acquisition of perennial grass species from habitats of different nutrient availability. *Oecologia*, **115**, 351–358.
- Fransen, B., de Kroon, H., & Berendse, F. (2001) Soil nutrient heterogeneity alters competition between two perennial grass species. *Ecology*, **82**, 2534–2546.
- George, E., Seith, B., Schaeffer, C., & Marschner, H. (1997) Responses of Picea, Pinus and Pseudotsuga roots to heterogeneous nutrient distribution in soil. *Tree Physiology*, **17**, 39–45.
- Gersani, M., Abramsky, Z., & Falik, O. (1998) Density-dependent habitat selection in plants. *Evolutionary Ecology*, **12**, 223–234.
- Gersani, M., Brown, J. s., O'Brien, E.E., Maina, G.M., & Abramsky, Z. (2001) Tragedy of the commons as a result of root competition. *Journal of Ecology*, **89**, 660–669.
- Goldberg, D. (1987) Neighborhood Competition in an Old-Field Plant Community. *Ecology*, **68**, 1211–1223.

- Goldberg, D. & Landa, K. (1991) Competitive Effect and Response - Hierarchies and Correlated Traits in the Early Stages of Competition. *Journal of Ecology*, **79**, 1013–1030.
- \* Grime, J.P. (1979) *Plant Strategies and Vegetation Processes*. John Wiley & Sons, Chichester.
- Grime, J.P. (2007) The scale-precision trade-off in spatial resource foraging by plants: Restoring perspective. *Annals of Botany*, **99**, 1017–1021.
- \* Grime, J.P., Crick, J.C., & Rincon, J.E. (1986) The ecological significance of plasticity. *Plasticity in Plants* (ed. by D.H. Jennings and A.J. Trewavas), pp. 5–29. Biologists Limited, Cambridge.
- \* Grime, J.P., Hodgson, J.G., & Hunt, R. (1988) *Comparative Plant Ecology: A Functional Approach to Common British Species*. Springer Netherlands,
- Grime, J.P. & Mackey, J.M.L. (2002) The role of plasticity in resource capture by plants. *Evolutionary Ecology*, **16**, 299–307.
- Grosberg, R.K. & Hart, M.W. (2000) Mate selection and the evolution of highly polymorphic self/nonself recognition genes. *Science*, **289**, 2111–2114.
- Gross, K., Peters, A., & Pregitzer, K. (1993) Fine-Root Growth and Demographic Responses to Nutrient Patches in 4 Old-Field Plant-Species. *Oecologia*, **95**, 61–64.
- Gupta, P. & Rorison, I. (1975) Seasonal Differences in Availability of Nutrients down a Podzolic Profile. *Journal of Ecology*, **63**, 521–.
- \* Harper, J.L. (1985) Modules, branches, and the capture of resources. *Population biology and evolution of clonal organisms* (ed. by J.B.C. Jackson and L.W. Buss), pp. 1–33. Yale University Press, New Haven.
- van der Heijden, M.G.A., Klironomos, J.N., Ursic, M., Moutoglis, P., Streitwolf-Engel, R., Boller, T., Wiemken, A., & Sanders, I.R. (1998) Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature*, **396**, 69–72.
- Hess, L. & de Kroon, H. (2007) Effects of rooting volume and nutrient availability as an alternative explanation for root self/non-self discrimination. *Journal of Ecology*, **95**, 241–251.
- Hetrick, B., Wilson, G., & Leslie, J. (1991) Root Architecture of Warm-Season and Cool-Season Grasses - Relationship. *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne De Botanique*, **69**, 112–118.
- Hodge, A. (2004) The plastic plant: root responses to heterogeneous supplies of nutrients. *New Phytologist*, **162**, 9–24.
- Hodge, A. (2006) Plastic plants and patchy soils. *Journal of Experimental Botany*, **57**, 401–411.
- Hodge, A. (2009) Root decisions. *Plant Cell and Environment*, **32**, 628–640.
- Hodge, A., Robinson, D., Griffiths, B.S., & Fitter, A.H. (1999) Why plants bother: root proliferation results in increased nitrogen capture from an organic patch when two grasses compete. *Plant, Cell & Environment*, **22**, 811–820.
- Hodge, A., Stewart, J., Robinson, D., Griffiths, B.S., & Fitter, A.H. (1998) Root proliferation, soil fauna and plant nitrogen capture from nutrient-rich patches in soil. *New Phytologist*, **139**, 479–494.
- Hodge, A., Stewart, J., Robinson, D., Griffiths, B.S., & Fitter, A.H. (2000) Competition between roots and soil micro-organisms for nutrients from nitrogen-rich patches of varying complexity. *Journal of Ecology*, **88**, 150–164.
- Hoepfner, I., Friede, M., Unger, S., & Beyschlag, W. (2015) Potential advantages of highly mycotrophic foraging for the establishment of early successional pioneer plants on sand. *Functional Plant Biology*, **42**, 95–104.

- Hou, X., Tigabu, M., Zhang, Y., Ma, X., Cai, L., Wu, P., Liu, A., Wang, C., & Qiu, H. (2017) Root plasticity, whole plant biomass, and nutrient accumulation of *Neyraudia reynaudiana* in response to heterogeneous phosphorus supply. *Journal of Soils and Sediments*, **17**, 172–180.
- Hutchings, M.J. & John, E.A. (2004) The effects of environmental heterogeneity on root growth and root/shoot partitioning. *Annals of Botany*, **94**, 1–8.
- Hutchings, M.J., John, E.A., & Stewart, A.J.A. (2000) *The ecological consequences of environmental heterogeneity: the 40th Symposium of the British Ecological Society, held at the University of Sussex 23 - 25 March 1999*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Hutchings, M.J., John, E.A., & Wijesinghe, D.K. (2003) Toward understanding the consequences of soil heterogeneity for plant populations and communities. *Ecology*, **84**, 2322–2334.
- Hutchings, M.J. & de Kroon, H. (1994) Foraging in Plants: the Role of Morphological Plasticity in Resource Acquisition. *Advances in Ecological Research* (ed. by M. Begon and A.H. Fitter), pp. 159–238. Academic Press,
- Jackson, L., Schimel, J., & Firestone, M. (1989) Short-Term Partitioning of Ammonium and Nitrate Between Plants and Microbes in an Annual Grassland. *Soil Biology & Biochemistry*, **21**, 409–415.
- Jackson, R. & Caldwell, M. (1993a) Geostatistical Patterns of Soil Heterogeneity Around Individual Perennial Plants. *Journal of Ecology*, **81**, 683–692.
- Jackson, R. & Caldwell, M. (1993b) The Scale of Nutrient Heterogeneity Around Individual Plants and Its Quantification with Geostatistics. *Ecology*, **74**, 612–614.
- Jackson, R.B., Manwaring, J.H., & Caldwell, M.M. (1990) Rapid physiological adjustment of roots to localized soil enrichment. *Nature*, **344**, 58–60.
- James, J.J., Mangold, J.M., Sheley, R.L., & Svejcar, T. (2009) Root plasticity of native and invasive Great Basin species in response to soil nitrogen heterogeneity. *Plant Ecology*, **202**, 211–220.
- Janecek, S., Janeckova, P., & Leps, J. (2004) Influence of soil heterogeneity and competition on growth features of three meadow species. *Flora*, **199**, 3–11.
- Jansen, C., Van De Steeg, H.M., & De Kroon, H. (2005) Investigating a trade-off in root morphological responses to a heterogeneous nutrient supply and to flooding. *Functional Ecology*, **19**, 952–960.
- Johnson, H.A. & Biondini, M.E. (2001) Root morphological plasticity and nitrogen uptake of 59 plant species from the Great Plains grasslands, U.S.A. *Basic and Applied Ecology*, **2**, 127–143.
- Kachi, N. & Rorison, I. (1990) Effects of Nutrient Depletion on Growth of *Holcus-Lanatus* L and *Festuca-Ovina* L and on the Ability of Their Roots to Absorb Nitrogen at Warm and Cool Temperatures. *New Phytologist*, **115**, 531–537.
- Kembel, S.W. & Cahill Jr., J.F. (2005) Plant Phenotypic Plasticity Belowground: A Phylogenetic Perspective on Root Foraging Trade-Offs. *The American Naturalist*, **166**, 216–230.
- Kembel, S.W., De Kroon, H., Cahill, J.F., & Mommer, L. (2008) Improving the Scale and Precision of Hypotheses to Explain Root Foraging Ability. *Annals of Botany*, **101**, 1295–1301.
- Keser, L.H., Dawson, W., Song, Y.-B., Yu, F.-H., Fischer, M., Dong, M., & Kleunen, M. van (2014) Invasive clonal plant species have a greater root-foraging plasticity than non-invasive ones. *Oecologia*, **174**, 1055–1064.
- Keser, L.H., Visser, E.J.W., Dawson, W., Song, Y.-B., Yu, F.-H., Fischer, M., Dong, M., & van Kleunen, M. (2015) Herbaceous plant species invading natural areas tend to have

- stronger adaptive root foraging than other naturalized species. *Frontiers in Plant Science*, **6**, .
- de Kroon, H. & Mommer, L. (2006) Root foraging theory put to the test. *Trends in Ecology & Evolution*, **21**, 113–116.
- Lamb, E.G., Haag, J.J., & Cahill, J.F. (2004) Patch–background contrast and patch density have limited effects on root proliferation and plant performance in *Abutilon theophrasti*. *Functional Ecology*, **18**, 836–843.
- Li, H., Wang, X., Rengel, Z., Ma, Q., Zhang, F., & Shen, J. (2016) Root over-production in heterogeneous nutrient environment has no negative effects on *Zea mays* shoot growth in the field. *Plant and Soil*, **409**, 405–417.
- Linkohr, B.I., Williamson, L.C., Fitter, A.H., & Leyser, H.M.O. (2002) Nitrate and phosphate availability and distribution have different effects on root system architecture of *Arabidopsis*. *Plant Journal*, **29**, 751–760.
- Ma, Q., Rengel, Z., & Siddique, K.H.M. (2011) Wheat and white lupin differ in root proliferation and phosphorus use efficiency under heterogeneous soil P supply. *Crop & Pasture Science*, **62**, 467–473.
- \* Marschner, H. (1998) *Mineral nutrition of higher plants*. Academic Press, London.
- McConnaughay, K. & Bazzaz, F. (1991) Is Physical Space a Soil Resource. *Ecology*, **72**, 94–103.
- McNickle, G.G. & Brown, J.S. (2014) When Michaelis and Menten met Holling: towards a mechanistic theory of plant nutrient foraging behaviour. *AoB PLANTS*, **6**, .
- McNickle, G.G., Deyholos, M.K., & Cahill, J.F. (2016) Nutrient foraging behaviour of four co-occurring perennial grassland plant species alone does not predict behaviour with neighbours. *Functional Ecology*, **30**, 420–430.
- McNickle, G.G., St. Clair, C.C., & Cahill, J.F. (2009) Focusing the metaphor: plant root foraging behaviour. *Trends in Ecology & Evolution*, **24**, 419–426.
- Mommer, L., Visser, E.J.W., van Ruijven, J., de Caluwe, H., Pierik, R., & de Kroon, H. (2011) Contrasting root behaviour in two grass species: a test of functionality in dynamic heterogeneous conditions. *Plant and Soil*, **344**, 347–360.
- Nan, H., Liu, Q., Chen, J., Cheng, X., Yin, H., Yin, C., & Zhao, C. (2013) Effects of Nutrient Heterogeneity and Competition on Root Architecture of Spruce Seedlings: Implications for an Essential Feature of Root Foraging. *Plos One*, **8**, e65650.
- \* Neumann, E. & George, E. (2010) Nutrient Uptake: The Arbuscular Mycorrhiza Fungal Symbiosis as a Plant Nutrient Acquisition Strategy. *Arbuscular Mycorrhizas: Physiology and Function* pp. 137–167. Springer, Dordrecht,
- \* Nye, P.H. & Tinker, P.B. (1977) *Solute movement in the soil-root system*. University of California Press, Berkeley.
- O'Brien, E.E., Gersani, M., & Brown, J.S. (2005) Root proliferation and seed yield in response to spatial heterogeneity of below-ground competition. *New Phytologist*, **168**, 401–412.
- Padilla, F.M., Mommer, L., Caluwe, H. de, Smit-Tiekstra, A.E., Wagemaker, C.A.M., Ouborg, N.J., & Kroon, H. de (2013) Early Root Overproduction Not Triggered by Nutrients Decisive for Competitive Success Belowground. *PLOS ONE*, **8**, e55805.
- Rajaniemi, T.K. (2007) Root foraging traits and competitive ability in heterogeneous soils. *Oecologia*, **153**, 145–152.
- Rajaniemi, T.K. & Reynolds, H.L. (2004) Root foraging for patchy resources in eight herbaceous plant species. *Oecologia*, **141**, 519–525.

- Ravenek, J.M., Mommer, L., Visser, E.J.W., van Ruijven, J., van der Paauw, J.W., Smit-Tiekstra, A., de Caluwe, H., & de Kroon, H. (2016) Linking root traits and competitive success in grassland species. *Plant and Soil*, **407**, 39–53.
- Robertson, G., Huston, M., Evans, F., & Tiedje, J. (1988) Spatial Variability in a Successional Plant Community - Patterns of Nitrogen Availability. *Ecology*, **69**, 1517–1524.
- Robinson, D. (1994) The Responses of Plants to Nonuniform Supplies of Nutrients. *New Phytologist*, **127**, 635–674.
- Robinson, D. (1996a) Variation, co-ordination and compensation in root systems in relation to soil variability. *Plant and Soil*, **187**, 57–66.
- Robinson, D. (1996b) Resource capture by localized root proliferation: Why do plants bother? *Annals of Botany*, **77**, 179–185.
- Robinson, D., Hodge, A., Griffiths, B.S., & Fitter, A.H. (1999) Plant root proliferation in nitrogen-rich patches confers competitive advantage. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **266**, 431–435.
- Shields, J.A., Paul, E.A., Lowe, W.E., & Parkinson, D. (1973) Turnover of microbial tissue in soil under field conditions. *Soil Biology and Biochemistry*, **5**, 753–764.
- Smilauerova, M. & Smilauer, P. (2006) Co-occurring graminoid and forb species do not differ in their root morphological response to soil heterogeneity. *Folia Geobotanica*, **41**, 121–135.
- Sutherland, W.J. & Stillman, R.A. (1988) The Foraging Tactics of Plants. *Oikos*, **52**, 239–244.
- Tibbett, M. (2000) Roots, foraging and the exploitation of soil nutrient patches: the role of mycorrhizal symbiosis. *Functional Ecology*, **14**, 397–399.
- Trinder, C., Brooker, R., Davidson, H., & Robinson, D. (2012) Dynamic trajectories of growth and nitrogen capture by competing plants. *New Phytologist*, **193**, 948–958.
- van Vuuren, M.M.I., Robinson, D., & Griffiths, B.S. (1996) Nutrient inflow and root proliferation during the exploitation of a temporally and spatially discrete source of nitrogen in soil. *Plant and Soil*, **178**, 185–192.
- Wagg, C., Jansa, J., Schmid, B., & van der Heijden, M.G.A. (2011) Belowground biodiversity effects of plant symbionts support aboveground productivity. *Ecology Letters*, **14**, 1001–1009.
- Weiner, J., Wright, D.B., & Castro, S. (1997) Symmetry of below-ground competition between *Kochia scoparia* individuals. *Oikos*, **79**, 85–91.
- Weiser, M., Koubek, T., & Herben, T. (2016) Root Foraging Performance and Life-History Traits. *Frontiers in Plant Science*, **7**, 779.
- Wiersum, L.K. (1958) Density of root branching as affected by substrate and separate ions. *Acta Botanica Neerlandica*, **7**, 174–190.
- Wijesinghe, D.K., John, E.A., Beurskens, S., & Hutchings, M.J. (2001) Root system size and precision in nutrient foraging: responses to spatial pattern of nutrient supply in six herbaceous species. *Journal of Ecology*, **89**, 972–983.
- Zhang, H.M., Jennings, A., Barlow, P.W., & Forde, B.G. (1999) Dual pathways for regulation of root branching by nitrate. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **96**, 6529–6534.