

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Tomáš Kestl

Vnitrodruhová variabilita živinové stechiometrie semen

Intraspecific variability in seeds nutrient stoichiometry

Bakalářská práce

Školitel: RNDr. Tereza Mašková, Ph.D.

Praha, 2020

Poděkování:

Rád bych poděkoval své školitelce RNDr. Tereze Maškové, Ph.D. za odborné vedení při psaní bakalářské práce a ochotu a čas, který mi věnovala. Dále bych chtěl poděkovat své rodině a přátelům, za jejich neméně důležitou morální podporu.

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou 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 5. 8. 2020

Tomáš Kesl

Abstrakt

Rostliny jsou hned po vyklíčení odkázány na živiny uložené v semeni, ze kterého vyklíčily, a to do doby, než příjem živin zcela nahradí vyvinuté listy a kořeny. Živiny v semenech jsou důležité pro raný vývoj vegetativních orgánů, jejich obsah a koncentrace v semenech mohou být ovlivněny různými faktory jako například dostupností živin v půdě, zeměpisnou šířkou, teplotou, fotoperiodou, granivorií a kompeticí. V této bakalářské práci jsou shrnuty současné poznatky o vnitrodruhové a mezidruhové variabilitě živinové stechiometrie semen, konkrétně o dusíku, fosforu a uhlíku, jelikož nejčastěji limitují růst rostlin. U všech tří prvků jsou sledovatelné společné i rozdílné trendy, a to jak na vnitrodruhové, tak i mezidruhové úrovni. Jediný trend porovnatelný mezi vnitrodruhovou a mezidruhovou variabilitou je korelace koncentrace uhlíku v semenech a zeměpisné šířky, přičemž se na mezidruhové úrovni objevuje i opačný trend negativní korelace zeměpisné šířky a koncentrace uhlíku v semenech. Ostatní sledované trendy nejsou srovnatelné mezi vnitrodruhovou a mezidruhovou úrovní. Porovnání těchto trendů není možné, jelikož je nedostatek studií zabývajících se variabilitou živinové stechiometrie semen. Proto je třeba se v budoucnu více soustředit na výzkum semen než na výzkum vegetativních orgánů, jež jsou oproti semenům prozkoumány mnohem více.

Klíčová slova: dusík, fosfor, mezidruhová variabilita, semena, stechiometrie, srovnání, uhlík, vnitrodruhová variabilita, živiny

Abstract

Immediately after germination, the plants depend on the nutrients stored in the seed from which they germinated, until the nutrient intake is completely replaced by the mature leaves and roots. Nutrients in seeds are important for early development of vegetative organs. Their content and concentration in seeds can be influenced by various factors such as nutrient availability in soil, latitude, temperature, photoperiod, granivory and competition. This bachelor's thesis summarizes current knowledge about intraspecific and interspecific variability of seed nutrient stoichiometry, specifically nitrogen, phosphorus and carbon, as they most often limit plant growth. For all three elements, common and different trends can be observed, both at the intra-species and inter-species level. The only trend comparable between the intra-species and inter-species level is correlation of carbon seed concentration and latitude, while at the inter-species level there is also the opposite trend of negative correlation of latitude and carbon concentration in seeds. Other observed trends are not comparable between the intra-species and inter-species level. It is not possible to compare these trends, as there is lack of studies on the variability of seed nutrient stoichiometry. Therefore it is necessary to focus on seed research than on vegetative organs, which are much more studied than seeds.

Key words: nitrogen, phosphorus, interspecific variability, seed, stoichiometry, comparison, carbon, intraspecific variability, nutrients

Obsah

Abstrakt	5
Abstract	6
1. Úvod.....	8
2. Dusík	10
2.1. Funkce	10
2.2. Vnitrodruhová variabilita dusíku.....	11
2.3. Mezidruhová variabilita dusíku	13
3. Fosfor	15
3.1. Funkce	15
3.2. Vnitrodruhová variabilita fosforu	16
3.3. Mezidruhová variabilita fosforu	17
4. Uhlík.....	19
4.1. Funkce	19
4.2. Vnitrodruhová variabilita uhlíku	19
4.3. Mezidruhová variabilita uhlíku.....	20
5. Granivorie.....	22
6. Hmotnost semene.....	23
7. Závěr	25
8. Seznam literatury	27

1. Úvod

Semeno, jakožto reproduktivní orgán rostlin, plní svou roli při pohlavním rozmnožování, ale například pro jednoleté rostliny je to také způsob, jak přečkat nepříznivé podmínky jako je sucho (zima). Jelikož je semeno na začátku i na konci životního cyklu rostliny, je pro rostlinu velmi důležité, aby se správně vyvíjelo a mělo takové množství a poměr živin, který zajistí uchycení, správný vývoj a růst semenáčku v daném prostředí. V raných fázích vývoje rostliny, tedy hned po vyklíčení, je rostlina odkázána právě na živiny v semeni, a to během vývoje listů schopných fotosyntézy a kořenů schopných přijímat minerální živiny z půdy, dokud se zásoba semene nevyčerpá a rostlina začne využívat pouze listy a kořeny.

Správné poměry živin jsou důležité, protože každá složka živinové zásoby semen ovlivňuje různé procesy od klíčení přes rychlost růstu semenáčku po velikost dospělého jedince. Například podle Bolland and Paynter (1990) je u *Medicago polymorpha* koncentrace fosforu v semeni značně spojená s velikostí dospělé rostliny a produkcí semen, nebo Parrish and Bazzaz (1985) popisují, že semena s vyšším obsahem dusíku poskytují mohutnější semenáčky a také mají vyšší klíčivost. Faktorů ovlivňujících živinovou stechiometrii je mnoho, například abiotické faktory (teplota, fotoperioda, zeměpisná šířka, nadmořská výška), dostupnost živin z půdy, predace semen (granivorie) a v neposlední řadě kompetiční tlak. Kompetice je jeden z hlavních selekčních faktorů pohánějících evoluci (Darwin 1859), proto je důležité vědět, jak kompetiční tlaky působící na rostlinu změni její fitness skrze modifikaci jejích potomků (mateřský kompetiční efekt). Je známo, že životní podmínky mateřské rostliny se odrazí na počtu, velikosti a vlastnostech potomků (Roach and Wulff 1987; Sultan 1996).

Vnitrodruhová variabilita živinové stechiometrie semen může být ukazatelem toho, jak jsou stejné druhy ovlivňovány výše zmíněnými faktory v jiných lokalitách, z čehož pak lze vyvodit, jak je vhodné se o tyto druhy v daných lokalitách starat. Tyto poznatky mohou být využity jednak v komerčním pěstitelství, ale také v ochraně přírody a obnovování a udržování původních ohrožených ekosystémů.

Cílem mé práce je zjistit co bylo doposud objeveno o vnitrodruhové variabilitě živinové stechiometrie semen, a to konkrétně o dusíku, fosforu a uhlíku, jelikož bývají

nejčastěji limitujícími prvky. Dále pak porovnat vnitrodruhovou a mezidruhovou variabilitu a hledat společné nebo opačné trendy.

2. Dusík

Dusík je pro rostliny jedna ze základních minerálních složek potřebných růstu a vývoji. Rostliny ho přijímají skrze kořeny v podobě nitrátu (NO_3^-), amonných iontů (NH_4^+) i jako organické sloučeniny, například proteiny a aminokyseliny (Schimel and Bennett 2003; Paungfoo-lonhienne et al. 2008). Přesto, že je 78% atmosféry tvořeno dusíkem, není pro rostliny dostupný ve své stabilní podobě N_2 . Některé druhy se proto adaptovaly a mohou získávat dusík ze vzdušného N_2 pomocí symbiotických bakterií v půdě, jež jsou schopné fixovat dusík v této podobě (Maathuis 2009). Jedná se například o rostliny z čeledi Fabaceae a bakterie rodu *Rhizobium* (Dovrat et al. 2020) nebo *Glycine max* a bakterie rodu *Bradyrhizobium* a *Sinorhizobium* (Rodríguez-Navarro et al. 2011).

2.1. Funkce

Dusík je v rostlině kombinován s kyslíkem, uhlíkem a vodíkem za vzniku aminokyselin, které jsou základní jednotkou proteinů. Aminokyseliny dávají vzniknout protoplazmě, ve které probíhá buněčné dělení, a tudíž umožňují růst a vývoj rostliny. Jelikož jsou veškeré rostlinné enzymy tvořeny proteiny, je dusík důležitý pro enzymatické reakce, ale také pro fotosyntézu, kterou zajišťují molekuly chlorofylu, jehož je dusík velkou součástí (Silva and Uchida 2000). Dále je také obsažen v nukleotidech, a to v purinových a pyrimidinových bázích. Kromě tvoření nukleových kyselin mají nukleotidy důležitou funkci při signalizaci, regulaci proteinů a energetické homeostazi (Maathuis 2009). Při velké dostupnosti se nitrát ukládá do vakuol a napomáhá tak udržování turgoru (Maathuis 2009; Näsholm, Kielland, and Ganeteg 2009).

Nedostatek dusíku v semenech způsobuje zpomalený růst nadzemních částí semenáčku, také se projeví sníženým množstvím chlorofylu, pak může být u semenáčku pozorována chloróza, a proteinů (Lin et al. 2011). Snížený obsah proteinů v semenech i vegetativních částech může vést k předčasnému dospívání, což na polích způsobuje špatnou a malou úrodu (Silva and Uchida 2000).

Semena s vyšším obsahem dusíku mají vyšší procento klíčivosti i zdatnost semenáčků (Parrish and Bazzaz 1985). Vyšší klíčivost na dusík bohatých semen může být způsobena větší absorpcí vody (Lieferring, Andrews, and McKenzie 1996), jelikož semena s vyšším obsahem proteinů lépe absorbují vodu (Takahashi 1995).

2.2. Vnitrodruhová variabilita dusíku

Na vnitrodruhové úrovni kompetice silně ovlivňuje rysy semen. Nezávisle na přítomnosti kompetitorů, četné experimentální modifikace zdrojů a mikroklimatických podmínek prokázaly vysoký mateřský efekt na rysy semen (teplota: Lacey 1996; světlo: Sultan 1996, Rigano et al. 1987; fotoperioda: Gutterman 1992; dostupnost živin: Parrish and Bazzaz 1985; voda v půdě: Luzuriaga, Escudero, and Pérez-García 2006). Všechny výše uvedené faktory, zvláště pak zdroje, jsou ovlivňovány kompeticí, a to různě v závislosti na konkrétních kompetitorech. Jak vyslovila Sultan (1996), pokud je efekt životních podmínek rodičů na rysy semen odrazem nedostatku zdrojů rodičů, pak budou rostliny pod kompetičním tlakem produkovat méně semen s menším obsahem živin (hypotéza pasivní odpovědi). Nicméně pokud rodičovská rostlina odpoví na nedostatek zdrojů zvýšeným ukládáním do semen, aby udržela nebo zvýšila kvalitu potomků (a tak i pravděpodobnost úspěšného uchycení semenáčku), je možné, že snížení fitness, díky snížení počtu potomků pod kompetičním tlakem je kompenzace (hypotéza adaptivní odpovědi).

Vlivu dostupnosti dusíku v půdě na koncentraci dusíku v semenech se věnoval Bedi et al. (2009), ve svém pokusu s kukuřicí pracoval s pěti stupni hnojení dusíkem a kontrolní skupinou. Vyšlo mu, že největší koncentraci dusíku v semenech (11,34 %) měly rostliny, které byly nejvíce hnojené a kontrolní skupina pouze 0,28 %. Dostupnost dusíku v půdě však nemusí být ovlivněna pouze hnojením půdy, ale i tím co tam roste. Například pokud vedle *Bromus madritensis* rostly monokultury druhů z čeledi Fabaceae (*Medicago minima*, *Psoralea bituminosa*, *Trifolium Angustifolium*) fixující dusík, koncentrace dusíku v semenech *Bromus madritensis* se výrazně zvedla (Violle et al. 2009). Toto zvýšení je spojeno s rozkladem tkání zmíněných druhů z čeledi Fabaceae s vyšším obsahem dusíku. Pokud však vedle *Bromus madritensis* rostly jednoletky (*Arenaria serpyllifolia*, *Geranium rotundifolium*, *Veronica persica*), které v porovnání s ostatními klíčí brzy, koncentrace dusíku v semeni se nelišila od případu, kdy rostla sama (Violle et al. 2009). K poklesu koncentrace dusíku v semenech *Bromus madritensis* došlo, pokud vedle rostly *Calamentha nepeta*, *Crepis foetida*, *Daucus carota*, *Inula conyza*, *Picris hieracioideas*, *Rubia peregrina*, *Teucrium chamaedrys* a *Tordylium maximum* (Violle et al. 2009). Výsledky Bedi et al. (2009) a Violle et al. (2009) potvrzují vliv dostupnosti dusíku v půdě na jeho koncentraci v semenech a také vliv kompetice na koncentraci dusíku v semenech, konkrétně hypotézu pasivní odpovědi, tedy, že se nedostatek zdrojů mateřské rostliny z důvodu kompetice odrazí na kvalitě a množství semen a obojí klesne (Violle et al. 2009).

Další faktor, který může ovlivnit koncentraci dusíku v semenech je zeměpisná šířka, jelikož v různých zeměpisných šířkách je různá průměrná roční teplota, fotoperioda a podle Reich and Oleksyn (2004) i různá dostupnost živin v půdě. Reich and Oleksyn (2004) tvrdí, že tropické půdy jsou chudší na dusík a fosfor než půdy temperátní, jelikož jsou starší a více vyluhované (hypotéza o stáří půdního substrátu) a že, tropické (starší) půdy jsou více limitující na fosfor, zatímco temperátní (mladší) půdy jsou více limitující na dusík (hypotéza o stáří půdního substrátu s ohledem na poměr dusíku k fosforu).

S hypotézami Reich and Oleksyn (2004) se shodují výsledky De Frenne et al. (2011), který sledoval závislost živinové stechiometrie semen *Anemone nemorosa* na zeměpisné šířce. Zjistil, že obsah dusíku v semenech stejně tak jako poměr dusíku k fosforu v semenech výrazně klesl směrem k severnějším polohám, zatímco poměr uhlíku k dusíku v semenech stoupal. Podle De Frenne et al. (2011) byl v jejich studii poměr dusíku a fosforu v semeni ovlivněn kombinací pH půdy, dostupností fosforu v půdě a teploty. Avšak i přes tyto faktory je poměr dusíku k fosforu i uhlíku k dusíku v semeni z velké části ovlivněn snižujícím se obsahem dusíku v semeni v severnějších oblastech, což může být způsobeno nižší dostupností dusíku z půdy v severnějších oblastech. Toto potvrzuje i Holland et al. (2005), který ukazuje snižující se depozice dusíku směrem k severu napříč Evropou, což by potenciálně mohlo znamenat více dusíku pro uložení do semene v jižnějších oblastech. Další možné vysvětlení živinového gradientu v semeni vzhledem k zeměpisné šířce by mohlo být to, že okrajové severní populace trvalek investují více do asexuálního rozmnožování než do sexuálního, jak popisuje (Mooney and Billings 1961; Houle and Babeux 1994; Dorken and Eckert 2001). Rostlina tedy bude málo investovat do semen, což se odrazí na jejich kvalitě (obsahu živin) a více do klonálního rozmnožování, což by mohla být evoluční adaptace severních populací *Anemone nemorosa*.

S opačnými výsledky oproti De Frenne et al. (2011) přichází Sun et al. (2012), přičemž ukazuje, že koncentrace dusíku v semenech a poměr dusíku k fosforu v semenech *Quercus variabilis* se směrem k severu zvyšuje zatímco poměr uhlíku k dusíku se snižuje. Stejně tak Carón et al. (2014), který zkoumal *Acer platanoides* a *Acer pseudoplatanus*, uvádí snižující se obsah dusíku a poměr dusíku k fosforu v semenech *Acer platanoides* a *Acer pseudoplatanus* při menší zeměpisné šířce a zvýšení poměru uhlíku k dusíku ve stejném směru. Zároveň uvádí, že snižující se obsah dusíku v semenech *Acer platanoides* a *Acer pseudoplatanus* při menší zeměpisné šířce může být způsoben možnou zvýšenou akumulací zásobních proteinů v severnějších polohách (Piper and Boote 1999). Sun et al. (2012) dále

uvádí, že výsledky byly ovlivněny vlastnostmi půdy a změnami klimatu na velkém gradientu zeměpisné šířky, ale nemohou být vysvětleny hypotézou o stáří půdního substrátu, jelikož se reprodukční orgány rostlin liší v biochemických procesech od vegetativních orgánů. Rozdíly studií (De Frenne et al. 2011) a (Sun et al. 2012; Carón et al. 2014) mohou být způsobeny klimatickými podmínkami a dostupností živin v oblastech zkoumaných vzorků. Například koncentrace dusíku v půdě je vyšší na severu Číny (Han et al. 2005), kde byl zkoumán *Quercus variabilis*, než na severu Švédska (De Frenne et al. 2011), kde byla zkoumána *Anemone nemorosa*. Další možné vysvětlení je to, že *Anemone nemorosa* je bylina a *Quercus variabilis*, *Acer platanoides* a *Acer pseudoplatanus* jsou stromy a mají tak rozdílné životní strategie. *Anemone nemorosa* se může množit semeny i klonálně, zatímco *Quercus variabilis*, *Acer platanoides* a *Acer pseudoplatanus*, jsou odkázány pouze na svá semena (Walter 1978). Stromy mívají tzv. semenné roky, kdy se soustředí na reprodukci, ačkoli mezi semennými roky také mohou produkovat nějaká semena, ale ne v takovém množství a pravděpodobně ani kvalitě, dále mají také druhotné tloušťnutí. Oba tyto faktory mohou znamenat odlišné strategie ukládání zdrojů (Sun et al. 2012).

2.3. Mezidruhová variabilita dusíku

Rostliny přijímají dusík v podobě nitrátu, amoniakových iontů nebo organických sloučenin jako jsou proteiny a aminokyseliny. Pokud různé druhy preferují různé formy dusíku, může to zvýhodnit druhy, které primárně přijímají formu dusíku, jenž je v místě výskytu druhu v nadbytku. V takovémto případě by mohl lepší příjem dusíku ovlivnit i obsah dusíku v semenech. Moji hypotézu podporuje několik studií (Keilland 1994; Nordin et al. 2001; Mckane et al. 2002), které dokazují, že diferenciace absorpce různých forem dusíku mezi rostlinami napomáhá k variaci druhů, jejich koexistenci i hojnosti (Miller and Bowman 2003). Laboratorní studie poukazují na to, že ideální pH živného média pro maximální zisk dusíku se liší mezi jeho formami a rostlinnými druhy (Hawkins and Robbins 2010). Obecně platí, že rostliny adaptované na nižší pH jako jsou v dospělém lese nebo arktické tundře mají tendenci přijímat amoniak nebo aminokyseliny, zatímco rostliny adaptované na vyšší pH a více aerobní půdy preferují nitrát (Maathuis 2009). Avšak studie zabývající se obsahem dusíku v semenech v závislosti na preferované formě dusíku, které by potvrdili mou hypotézu, dosud nebyly vypracovány.

Výhoda adaptace na příjem konkrétní formy dusíku, která ovlivnila mezidruhovou variabilitu koncentrace dusíku v semenech, by se mohla projevit i na mezidruhové úrovni,

pokud by se některá populace adaptovala na jinou formu dusíku než ostatní populace téhož druhu. U zeměpisné šířky byla pozorována značná vnitrodruhová variabilita a rozdílné výsledky uvedených studií nasvědčují i mezidruhové variabilitě, jelikož možné vysvětlení rozdílných výsledků je to, že v jedné studii zkoumali bylinu a v dalších stromy. Dostupnost dusíku z půdy podle mě bude mít stejný vliv na mezidruhovou variabilitu, jako měla na vnitrodruhovou variabilitu, tedy větší ukládání dusíku do semen při jeho nadbytku v půdě, jelikož je to výhodné pravděpodobně pro všechny druhy. Jelikož kompetice ovlivňuje ukládání dusíku do semen nepřímo, kompeticí se změní dostupnost dusíku, předpokládám, že vnitrodruhová a mezidruhová variabilita budou vykazovat velmi podobné trendy, jelikož je bude ovlivňovat identita kompetitorů, nikoli zkoumaných druhů.

3. Fosfor

Více než 90 % fosforu v půdě je za normálních podmínek fixováno a nemůže být rostlinami použito. Postupem času, avšak extrémně pomalu, se uvolňuje i v dostupných anorganických formách (Maathuis 2009). Fosfor je pro rostliny dostupný v podobě hydrogenfosforečnanových aniontů (HPO_4^{2-}) a dihydrogenfosforečnanových aniontů (H_2PO_4^-) (Silva and Uchida 2000). Tento omezený přísun fosforu vedl k evolučním adaptacím rostlin a více než 90 % rostlinných druhů si vyvinulo mykorhizní symbiózu. Díky této adaptaci rostliny získávají skrze houbové hyfy až 80% fosforu (Maathuis 2009). Několik dalších druhů si vyvinulo tzv. klastrové kořeny, které nejen zvyšují povrch pro přijímání, ale také vylučují organické kyseliny, jež rozpouštějí fosforečnan vápenatý pro získání fosforu (Lambers et al. 2006; Maathuis 2009).

3.1. Funkce

Fosfor se zásadně podílí na ukládání a koloběhu energie jako ADP (adenosindifosfát) a ATP (adenosintrifosfát) i DNP (difosfopyridin nukleotid) a TNP (trifosfopyridin nukleotid). ATP uvolňuje při hydrolýze pyrofosfátové vazby okolo 50kJ/mol, což je hlavní mechanismus udržování energetické homeostaze. Dalším fosfonukleotidem podobně bohatým na energii je UTP (uraciltrifosfát), který je energetickou složkou při syntéze sacharózy, škrobu a formování celulózy. Fosfonukleotid CTP (cytosintrifosfát) slouží jako energeticky bohatá sloučenina při syntéze fosfolipidů. Krom energetických molekul tvoří fosfor též jako nukleotidtrifosfáty páteř DNA a RNA, také zde váže sousední ribózy pomocí esterifikace (Maathuis 2009). Velká koncentrace fosforu v dospělé rostlině se pak nachází v semeni, jelikož po vyklíčení je potřeba obrovské množství fosforu v mladých buňkách, kde je vysoký metabolismus a rychlé buněčné dělení, jde o kořenové špičky a výhonky. Fosfor tedy napomáhá vývoji kořenového systému semenáčků a v dospělosti k vývoji semen, plodů a zahájení kvetení (Silva and Uchida 2000). Při vývoji semene se pak velké množství fosforu spolu s ostatními minerály ukládá do vakuoly v komplexech myo-inositolových solích jako je například kyselina fytová (Maathuis 2009).

Je známo, že koncentrace fosforu v semeni ovlivňuje rychlost růstu semenáčku a velikost dospělé rostliny. Například jedinci *Rorippa nasturtium aquaticum*, kteří rostli ze semen s vyšší koncentrací fosforu v prostředí s nízkou dostupností fosforu, rostli rychleji než jedinci rostoucí ze semen s nižší koncentrací fosforu, a to nezávisle na velikosti semene (Austin 1966). Podobně je tomu u semen *Trifolium subterraneum*, které při vyšší koncentraci

fosforu, ale stejné velikosti, produkují rostliny s větší biomasou (Bolland and Paynter 1990). U *Medicago polymorpha* byla koncentrace fosforu v semeni silně spojena s velikostí dospělé rostliny a produkcí semen, zatímco velikost semen byla spojena pouze s větší biomasou (Bolland and Paynter 1990).

Nedostatek fosforu v rostlině může způsobit delší dospívání rostliny a špatný vývoj semene i plodu. Kvůli potřebě velkého množství fosforu v rané fázi ontogeneze, může jeho nedostatek mít za následky zpomalení, až zastavení růstu. Jelikož se fosfor v rostlině snadno přesouvá a je ho třeba v mladších částech rostliny, kde je aktivnější růst, způsobuje jeho nedostatek tmavě zeleno-modré zbarvení starších listů a při těžkém deficitu i fialové zbarvení listů a stonků (Silva and Uchida 2000). Nedostatek fosforu v rostlině také způsobuje velké snížení efektivity fotosyntézy, což je pravděpodobně způsobeno mnohými mezikroky fotosyntézy, které vyžadují fosfát. Nároky chloroplastu na fosfor jsou tedy vysoké a za normálních podmínek jsou splněny pomocí triosafosfát-fosfátového translokátoru (Maathuis 2009).

3.2. Vnitrodruhová variabilita fosforu

Kompetice může ovlivnit ukládání živin do semen nejen při interakci více druhů, ale i na úrovni jednoho jedince a na úrovni jednoho plodu. Je možné, že přírodní výběr působí už v rané fázi sporofytu a je řízen kompeticí o živiny, konkrétně o fosfor. Vývoj semen je fáze doprovázená vysokou mortalitou u mnoha krytosemenných rostlin a jen malá část embryí se plně vyvine v semeno (např. u břechťanu se plně vyvine pouze 57,5% semen Obeso 2012). Sourozenecká kompetice by tak mohla způsobit snížení počtu semen v plodu a zvýšení koncentrace fosforu v semenech.

Brzká kompetice semen v plodu o živiny může vyústit v redukcii počtu semen v plodu a tak zvýhodnit menší počet semen v plodu, jelikož se zvýší poměr fosforu a dusíku, což zvýší rychlost růstu a kompetiční schopnost semenáčků (Parrish and Bazzaz 1985; De Marco 1990). *Hedera helix* může mít v plodu až čtyři semena, ačkoli je větší plod s více semeny větší sink fosforu, tento fosfor je pak nerovnoměrně rozdělený mezi více semen. Obeso (2012) zjistil, že u *Hedera helix* byla nižší koncentrace fosforu u semen, která byla v plodu po čtyřech a zvyšovala se snižujícím se počtem semen v plodu. Ideální stav pro semena *Hedera helix* z pohledu koncentrace fosforu je tedy, pokud jsou v plodu po dvou (Obeso 2012).

3.3. Mezidruhová variabilita fosforu

Dostupnost živin v půdě může významně ovlivnit ukládání živin do semen. Rostliny rostoucí na živinově chudých neúrodných půdách se s nedostatkem živin mohou vyrovnat tak, že sníží počet potomků, ale investují do nich více živin, aby měly větší šanci, že se uchytí a vyrostou. Zatímco rostliny rostoucí na půdách, kde není tak velký nedostatek podzemních zdrojů si mohou dovolit produkovat více potomků s menším množstvím investovaných živin. Jejich semenáčky totiž nejsou tak závislé na živinách ze semene jako ty v živinově chudších půdách.

Čeleď Proteaceae se vyskytuje v některých nejvíce na živiny ochuzených oblastech světa, především pak v jihozápadní Austrálii a v jižní Africe okolo Kapského města. Na rozdíl od okolní flóry, vykazují druhy čeledi Proteaceae vysoký obsah fosforu v semenech (Groom and Lamont 2010). Esler et al. (1989) ukazuje, že *Protea compacta* rostoucí na neúživné a kyselé písčité půdě produkuje méně větších semen s vyšším obsahem fosforu a dusíku než *Protea obtusifolia* rostoucí na vedlejší více úživné alkalické písčité půdě. Tyto rozdíly v počtu a obsahu semen jsou pravděpodobně výsledkem selekčního tlaku spojeného s různými půdními typy, na kterých *Protea compacta* a *Protea obtusifolia* rostly (Esler et al. 1989).

Oheň je další environmentální faktor, se kterým se rostliny musejí potýkat. Některé rostliny si proto vyvinuly obranné mechanismy, jako například tlustou borku, pupeny, ze kterých rostlina po ohni obrazí nebo „travnaté“ stádium, kdy je vzrůstný vrchol při zemi a je obklopen jehlicemi, které ho chrání před ohněm. Další taková adaptace je velká investice strukturálního uhlíku do ochrany semene, tedy vytvoření takové struktury, která ochrání semeno před ohněm. S touto adaptací pak významně souvisí životní cyklus rostlin, jelikož přežívají právě v podobě semen, která se uvolňují pouze ohněm. Je pravděpodobné, že rostliny s ochranou strukturou okolo semen budou mít menší semena s menším obsahem fosforu, než rostliny, co po požáru obrazí, jelikož ochranná struktura bude živinově nákladná.

Druhy z čeledi Proteaceae se ve svých habitatech musejí potýkat s častými požáry, kvůli kterým si vyvinuly četné adaptace a mohou se rozlišit na druhy, které po požáru znovu obrazí a ty, které požár zabije, a jsou odkázány na semena. Denton et al. (2007) ukazuje, že druhy, které po požáru obrazí, produkuje méně semen, která jsou větší a mají větší celkový obsah fosforu. Zatímco druhy, které požár přežijí v podobě semen, produkuje více semen, která jsou menší s dostatečným obsahem fosforu, přičemž je koncentrace fosforu v semenech

druhů, které po požáru obrazí a druhů, které přežijí požár v podobě semen velice podobná. Rostliny, které jsou odkázány na svá semena, tvoří ochranné struktury slabé, s nižší živinovou investicí, až silné s vyšší živinovou investicí. Druhy se silnější ochranou semen produkují méně semen s větším obsahem fosforu, než druhy se slabší ochranou semen (Cramer and Midgley 2009). Menší počet semen s velkým obsahem fosforu u druhů, které po požáru obrazí, může být evoluční adaptace. Jelikož rostlina požár přežije, může pak produkovat další semena, přičemž mají semena s vysokým obsahem fosforu kompetiční výhodu díky rychlejšímu růstu semenáčků. Rostliny, které jsou odkázané na semena, produkují více semen pravděpodobně proto, aby zvýšili svou fitness (Denton et al. 2007). Větší obsah fosforu v semenech rostlin se silnější ochranou semen může být adaptace pro zvýšení fitness, jelikož silná ochranná struktura předejde poškození ohněm a velké množství fosforu v semenech zajistí kompetiční výhodu díky rychlému růstu semenáčku. Rostliny se silnou ochrannou strukturou semen mají také delší dobu zrání semen a tak mají čas do nich uložit více živin (Cramer and Midgley 2009).

Na mezidruhové úrovni měly adaptace na časté požáry vliv na koncentraci fosforu v semenech podle druhu adaptace. Na vnitrodruhové úrovni by koncentrace fosforu v semenech mohla být ovlivněna různou kvalitou adaptace, například pokud by nějaká populace byla adaptovaná na méně časté požáry nebo na jinou intenzitu požárů než jiné populace. U dostupnosti fosforu z půdy byl na mezidruhové úrovni sledován trend vyšší koncentrace fosforu v semenech za sníženého počtu semen u druhu rostoucím na půdě s nižší dostupností fosforu, způsobený pravděpodobně selekčním tlakem a specifickým habitatem, kde je fosfor největší limitace růstu rostlin. Avšak na vnitrodruhové úrovni by se dal předpokládat opačný trend, tedy vyšší koncentrace fosforu v semenech při větší dostupnosti fosforu z půdy, jako tomu je u dusíku, což odpovídá hypotéze pasivní odpovědi. Sourozenská kompetice semen v jednom plodu se na vnitrodruhové úrovni projevila zvýšením koncentrace fosforu v semenech při sníženém počtu semen v plodu, stejný trend podle mého názoru může nastat i na mezidruhové úrovni, ale pouze u druhů, které produkují více semen v jednom plodu.

4. Uhlík

Uhlík je hlavním prvkem při produkci sušiny organismů i podstatná složka buněčné struktury a energetických materiálů (McGinley and Charnov 1988). Je pro rostliny dostupný fixací z atmosféry díky fotosyntéze, přičemž je tento proces ovlivňován dostupností vody a světla a je na rozdíl od dusíku a fosforu přijímán nadzemní částí rostliny.

4.1. Funkce

V raných fázích vývoje rostliny se příjem uhlíku z fotosyntézy zvyšuje spolu se zvyšující se plochou nových listů, zatímco jeho ztráta při respiraci se zvyšuje úměrně k příjmu z fotosyntézy. Získaný uhlík se konstantně přeměňuje v biomasu, zatímco jeho výdej je stále malý, a to až do doby, než se listy začnou navzájem stínit a příjem uhlíku tak začne klesat. Postupně začne dominovat ztráta uhlíku při respiraci, čistý zisk uhlíku se může dostat až na nulu, pokud je fotosyntéza zpomalena nedostatkem vody a vyššími teplotami (McCree 1983).

Uhlík získaný fotosyntézou může být použit při růstu, reprodukci, obraně a udržování metabolických funkcí, a pak se jedná o strukturální uhlík. Může však být také uložen jako nestrukturální uhlík neboli zásoba uhlíku na později. Nestrukturální uhlík se ukládá v podobě olejů, škrobu, sacharózy, glukózy a fruktózy, a to primárně do vakuol nebo plastidů vegetativních pletiv, které je chrání před degradací oddělením od ostatních metabolických drah. Obecně platí, že uhlík přesunutý z vegetativních pletiv do semen tvoří okolo 5% celkového uhlíku v semenech a zbytek je zajištěn fotosyntézou (Chapin et al. 1990). Ukládání nestrukturálního uhlíku nastává při dostatku světla a malé dostupnosti živin nebo nedostatku vody a stresu způsobeném nízkou salinitou (Chapin 1980; Hajibagheri and Flowers 1985). Uložený nestrukturální uhlík může být v budoucnu použitý pro růst, náhradu ztracené tkáně, kompenzaci asimilace při stresových podmínkách nebo pro buněčné dýchání (Kozlowski 1992; Hoch, Richter, and Körner 2003; Maguire and Kobe 2015).

4.2. Vnitrodruhová variabilita uhlíku

Každý rok se zvyšuje atmosférická koncentrace CO₂ na což rostliny pravděpodobně reagují. Zvýšená koncentrace CO₂ by pro rostlinu mohla znamenat menší limitaci uhlíku a tudíž i jednodušší ukládání uhlíku do semen, díky fotosyntéze stimulované zvýšenou koncentrací CO₂. Tuto hypotézu potvrzují následující studie, například Steinger et al. (2000) pozoroval u *Bromus erectus* při zvýšené koncentraci CO₂ zvýšení hmotnosti semen, celkový obsah uhlíku a poměru uhlíku k dusíku v semenech, zatímco se celkový obsah dusíku

neměnil. Podobné výsledky publikoval i Andalo et al. (1998), který uvádí zvýšení obsahu uhlíku i zvýšení poměru uhlíku k dusíku v semeni u *Arabidopsis thaliana*, ale na rozdíl od Steinger et al. (2000) i snížení celkového obsahu dusíku v semeni. Stejně výsledky prezentuje Saha et al. (2015) u *Cicer arietinum*, a podle Allen and Boote (2000) luštěniny mohou využít zvýšený příjem uhlíku při zvýšené koncentraci CO₂ k zvýšení fixace vzdušného dusíku a tak zvýšit i hmotnost semen bez snížení koncentrace dusíku v semenech. Další studie potvrzující zvýšení poměru uhlíku k dusíku v semeni za zvýšené koncentrace CO₂ je (Huxman et al. 1998, *Bromus rubens*), avšak zde byl tento jev doprovázen snížením hmotnost semen.

Oleje jsou pro rostlinu velmi výhodná zásoba energie a zajistí asi dvakrát více ATP než karbohydráty (Spector 1956). Je obecně známo, že se zmenšující se zeměpisnou šířkou roste kompetice, a to díky větší biodiverzitě. Předpokládám proto, že se zvětšující se zeměpisnou šířkou se bude zvětšovat obsah olejů v semenech, jelikož v menších zeměpisných šířkách bude uhlík díky kompetici největší limitace pro rostlinu, což bude znamenat menší ukládání do semen. Výsledky Sanyal et al. (2018) potvrzují mojí hypotézu, přičemž pozoroval u *Arabidopsis thaliana* nárůst koncentrace olejů a nenasycených mastných kyselin v semenech se zvětšující se zeměpisnou šířkou. Nárůst poměru mastných kyselin se zvětšující se zeměpisnou šířkou také potvrzují práce (Sanyal and Linder 2013, *Arabidopsis thaliana*; Linder 2000, *Helianthus annuus* a *Helianthus maximiliani*) což nasvědčuje tomu, že jde o adaptivní znak, jelikož vysoký obsah olejů může semenáčku poskytnout větší množství energie a nenasycené mastné kyseliny s nízkými body tání mohou poskytnout energii dřívě, což umožňuje rychlejší klíčení a kompetiční výhodu ve větších zeměpisných šířkách (Linder 2000).

4.3. Mezidruhová variabilita uhlíku

Zeměpisná šířka je úzce spojena s průměrnou roční teplotou, která podstatně ovlivňuje život rostlin, a proto lze očekávat, že rostliny v různých zeměpisných šířkách budou mít různé adaptace, například různé proporce olejů v semeni, coby zásobu energie pro semenáček. Baker (1970a) předpověděl závislost proporce olejů v semenech a biomů (temperátní, subtropické a tropické), přičemž proporce olejů v semenech bude narůstat směrem z temperátních oblastí do tropických. Tento nárůst koncentrace olejů v semenech v tropických oblastech může být způsobený větším množstvím druhů a tedy větší kompeticí, což vede k ukládání efektivnějších a více energetických látek, jako jsou oleje, do semene (Baker 1970b).

Ve studii (Sanyal and Decocq 2016) byla pozorována změna proporce olejů v semenech v závislosti na zeměpisné šířce. U čeledí Sapindaceae a Sapotaceae byl signifikantní nárůst proporce olejů v semenech se zvětšující se zeměpisnou šířkou, stejně jako tomu bylo u *Arabidopsis thaliana* z čeledi Brassicaceae (Sanyal et al. 2018). U čeledi Moraceae měli temperátní zástupci signifikantně větší proporce olejů v semenech než tropičtí zástupci a na úrovni rodů stejný trend vykazoval rod *Solanum* (Sanyal and Decocq 2016). Trend sledovaný u *Arabidopsis thaliana* a čeledí Sapindaceae, Sapotaceae a Moraceae a rodu *Solanum* naznačuje, že proporce a složení olejů v semenech jsou ovlivněny selekčním tlakem, tak aby zajistily rychlý růst a uchycení semenáčků ve větších zeměpisných šířkách a nízkých teplotách (Sanyal and Decocq 2016).

Opačný trend, snižování proporce olejů v semenech se zvětšující se zeměpisnou šířkou, byl sledován u čeledi Papaveraceae a podporuje tak hypotézu Baker (1970a), že vyšší teploty přejí semenům s vysokým obsahem olejů, což dá semenáčku výhodu rychlého klíčení a kompetiční výhodu v tropických regionech, kde je vysoká nadzemní kompetice. Stejně tomu bylo i u čeledi Brassicaceae kdy temperátní druhy měli v semenech 26,4% olejů, subtropické druhy 28,6% a tropické druhy 30% (Sanyal et al. 2018). Tento trend byl sledován i v plošné studii všech čeledí krytosemenných rostlin, kde měli tropické druhy větší proporce olejů v semenech než temperátní druhy a vztah zeměpisné šířky a proporce olejů v semenech byl téměř signifikantní. Na úrovni čeledí byl tento trend signifikantní u čeledí Cyperaceae, Zygophyllaceae, Eleocarpaceae a Rubiaceae a na úrovni rodů u rodů *Clematis* a *Elaeocarpus*. Avšak data použitá v této studii jsou převzata z Global Biodiversity Information Facility a tak mohou být neúplná a nesourodá, kvůli různým postupům při sběru dat ve světě (Sanyal and Decocq 2016).

Vliv zeměpisné šířky na ukládání uhlíku do semen byl do jisté míry stejný na vnitrodruhové i mezidruhové úrovni a byl zde sledován společný trend větší proporce olejů v semenech ve větších zeměpisných šířkách. Avšak na mezidruhové úrovni se objevil i opačný trend, kdy se s rostoucí zeměpisnou šířkou zmenšovala proporce olejů v semenech, což může být způsobeno různými životními strategiemi různých druhů a jejich adaptacemi na habitaty ve kterých se vyskytují. Zvýšená koncentrace CO₂ se na vnitrodruhové úrovni projevila zvýšenou koncentrací uhlíku v semenech a podle mého názoru tomu tak bude i na mezidruhové úrovni, jelikož uhlík přestane být limitačním faktorem a rostliny ho tak budou moci více ukládat do semen.

5. Granivorie

Predace semen neboli granivorie může výrazně ovlivnit životní cyklus rostlin. Někteří predátoři semen mohou zvýšit rychlost klíčivosti semen s tvrdým osemením (Takakura 2002). Většina predátorů však rostlině spíš ublíží, jelikož hodně rostlin přijde o velké množství semen právě díky predátorům, i semena, která přežijí napadení predátory, mohou mít ovlivněnou klíčivost a uchycení semenáčku (Schelin et al. 2004). To, že predátoři poškodí samotná roz distribuovaná semena, je obecně známé, mohou však predátoři ovlivnit i ukládání živin do semen při jejich vývoji?

De Menezes et al. (2010) vypracoval studii, ve které na *Mimosa bimucronata* zkoumal vliv predace semen v plodech před jejich rozšířením. Nepredovaná semena z plodů napadených predátory měla menší koncentraci dusíku než semena z plodů, které nebyly napadeny. Ze dvou zkoumaných populací *Mimosa bimucronata* byla podle De Menezes et al. (2010) ve výsledku více predována ta, kde byly semena bohatší na dusík. Ačkoli bylo očekáváno, že živinově bohatší semena budou méně poškozena, jelikož zvýšený obsah dusíku může změnit strukturu a tloušťku osemení a tím ochránit semeno před predací, bylo tomu právě naopak. Semena s větším obsahem dusíku by teoreticky měla mít lepší ochranu před predátory, ale v tomto případě byla větší predace pravděpodobně způsobena celkově nižší kvalitou hostitelských rostlin (De Menezes et al. 2010).

6. Hmotnost semene

Hmotnost semen je úzce spjatá množstvím živin uložených v semenech, jelikož platí, že pokud je semeno těžší, obsahuje větší množství živin. Větší množství živin pro rostlinu může znamenat výhodu v době kdy je semenáček odkázán pouze na živiny uložené v semeni. Avšak u anemochorních druhů bude spíše tlak na menší hmotnost semen, jelikož potřebují lehčí semena, aby se lépe šířila, a poměr uložených živin bude přizpůsobený rychlému klíčení. Hmotnost semen a poměry živin v semenech jsou výsledky environmentálních faktorů a kompetice rostlin, všechny tyto faktory se mění, a proto rostliny musejí pracovat s různým množstvím dostupných živin a jejich poměry tak, aby si je přizpůsobili svojí životní strategií.

Podle (Krannitz 1997) mají těžší semena keře *Purshia tridentata* nejen větší obsah dusíku, ale také vyšší koncentraci dusíku, což naznačuje jistou výhodu těžších semen. I u *Hedera helix* se zvětšoval celkový obsah dusíku se zvětšující se hmotností semen (Obeso 2012). Naopak u pšenice byla koncentrace dusíku v semenech konstantní i přes poziční efekt na velikost semene (Stoddard 1999). Bu et al. (2018) zase ukazuje, že mezi 203 druhy neměla hmotnost semen vliv na koncentraci dusíku v semenech, stejně tak Dwivedi et al. (1990) ukazuje, že hmotnost semen u *Arachis hypogaea* neměla spojitost s koncentrací proteinů v semenech.

Malá semena mají malou kompetiční schopnost kvůli malým zásobám živin, na které je semenáček plně odkázán v raných fázích vývoje. Větší koncentrace uhlíku a fosforu v menších semenech by tak mohla být evoluční adaptace, jelikož by tak semenáček získal kompetiční výhodu díky rychlejšímu růstu (Soriano et al. 2011), což odpovídá mnoha studiím, jež říkají, že rychlost růstu semenáčku je v nepřímé úměře k velikosti semene (Maranon T 1993; Bloor and Grubb 2003; Poorter et al. 2008; Turnbull et al. 2012). Toto potvrzuje sledovaná negativní korelace hmotnosti semen a koncentrace fosforu v semenech u 203 druhů (Bu et al. 2018) a stejně tak i u 510 druhů, které sledovala (Mašková 2019). Naopak Vaughton and Ramsey (2001) uvádí zvyšování koncentrace fosforu v semenech se zvyšující se hmotností semen u *Banksia cunninghamii*. Rozdílné trendy mohou být způsobeny tím, že *Banksia cunninghamii* má specifický životní cyklus, jelikož je to pyrofyta a tak se musí přizpůsobovat naprosto jiným podmínkám než druhy, které zkoumal Bu et al. (2018) na alpínských loukách v Číně.

Podle Bewley and Black (1985) je hmotnost semene primárně určena množstvím energetických sloučenin uhlíku, karbohydráty a lipidy, tudíž by zvětšující se hmotnost semen měla znamenat větší obsah uhlíku v semenech. Přesně tak tomu je i u *Hedera helix*, kde se celkový obsah uhlíku isometricky zvyšuje s rostoucí hmotností semen (Obeso 2012) a u semen *Arachis hypogaea*, kde se zvyšoval obsah olejů se zvětšující se velikostí semene (Dwivedi et al. 1990). Opačný jev pozoroval Bu et al. (2018) u 203 v Číně, kdy se koncentrace uhlíku v semenech snižovala s rostoucí hmotností semen. Další studie ukazuje, že menší semena mají větší proporci olejů a jsou bohatší na nenasycené mastné kyseliny (Bretagnolle et al. 2015).

7. Závěr

Rostlina je po vyklíčení závislá na zdrojích uložených v semeni, a to do doby než si vyvine listy a kořeny, které dokážou přijímat živiny z okolí. Obsah živin v semenech a jejich poměry musí rostlinám zajistit úspěšné vyklíčení a růst semenáčků v daném prostředí. Typicky limitujícím prvky pro růst rostlin jsou dusík, fosfor a uhlík, přičemž jejich poměry v semenech jsou důležité, neboť každý z těchto prvků je důležitý pro různé biochemické procesy v rostlinách. Živinová stechiometrie semen může být ovlivněna několika faktory, jako jsou například teplota, fotoperioda, zeměpisná šířka, nadmořská výška, dostupnost živin z půdy, kompetiční tlak nebo v neposlední řadě granivorie.

Cílem mé práce bylo zjistit co je známo o vnitrodruhové a mezidruhové variabilitě živinové stechiometrie semen a porovnat společné nebo rozdílné trendy. U všech tří zkoumaných prvků jsou sledovány různé trendy, a to jak na vnitrodruhové tak i na mezidruhové úrovni. U dusíku je na vnitrodruhové úrovni pozorována korelace dostupnosti dusíku v půdě a koncentrace dusíku v semenech, pozitivní i negativní korelace zeměpisné šířky a koncentrace dusíku v semenech a pozitivní i negativní vliv kompetitorů na koncentraci dusíku v semenech, avšak pro porovnání s mezidruhové a vnitrodruhové variability chybí potřebné studie. Na mezidruhové úrovni je u dusíku popsán možný vliv preference určitých forem dusíku přijímaných rostlinami na koncentraci dusíku v semenech, dostupných je však jen několik studií, které tomuto jevu nasvědčují, ale nepotvrzují ho.

V případě fosforu je na vnitrodruhové úrovni sledován pozitivní vliv sourozenské kompetice semen ve stejném plodu na koncentraci fosforu v semenech, studie sourozenské kompetice na mezidruhové úrovni chybí. Dále je sledována negativní korelace dostupnosti dusíku v půdě a koncentrace fosforu v semenech na mezidruhové úrovni, porovnání s vnitrodruhovou úrovní není možné kvůli nedostatku dat. Adaptace na požáry mají na mezidruhové úrovni pozitivní i negativní vliv na koncentraci fosforu v semenech, přičemž platí, že druhy, které po požáru obrazí, mají menší koncentraci fosforu v semenech a druhy, které požár přežijí v podobě semen, mají vyšší koncentraci fosforu v semenech.

U uhlíku je na vnitrodruhové úrovni pozorována korelace koncentrace CO₂ ve vzduchu s koncentrací uhlíku v semenech, studie na mezidruhové úrovni opět chybí. Korelace zeměpisné šířky a koncentrace uhlíku v semenech je jak na vnitrodruhové úrovni, tak i na mezidruhové, ovšem na mezidruhové úrovni je i opačný trend negativní korelace zeměpisné šířky a koncentrace uhlíku v semenech.

V mé práci byly sledovány společná a rozdílné trendy ve vnitrodruhové a mezidruhové variabilitě živinové stechiometrie semen. Ačkoli byly některé trendy srovnatelné, velké množství dat o živinové stechiometrii semen zatím nebylo zpracováno a je proto potřeba, aby se budoucí studie více zaměřovaly na stechiometrii semen než na stechiometrii vegetativních orgánů, která je mnohem více prozkoumaná.

8. Seznam literary

- Allen L.H. and Boote K.J. 2000. "Crop Ecosystem Responses to Climatic Change: Soybean." In *Climate Change and Global Crop Productivity*, 133–60.
<https://doi.org/10.1079/9780851994390.0333>.
- Andalo C., Raquin C., Machon N., Godelle B., and Mousseau M. 1998. "Direct and Maternal Effects of Elevated CO₂ on Early Root Growth of Germinating *Arabidopsis Thaliana* Seedlings." *Annals of Botany* 81 (3): 405–11. <https://doi.org/10.1006/anbo.1997.0574>.
- Austin R.B. 1966. "The Growth of Watercress (*Rorippa Nasturtium Aquaticum* (L) Hayek) from Seed as Affected by the Phosphorus Nutrition of the Parent Plant." *Plant and Soil* 24 (1): 113–20. <https://doi.org/10.1007/BF01373077>.
- Baker H.G. 1970. "Evolution in the Tropics." *Biotropica* 2 (2): 101–11.
<https://doi.org/10.2307/2989767>.
- Baker J.M. 1970. "The Effects of Oils on Plants." *Environmental Pollution* 1 (1): 27–44.
[https://doi.org/10.1016/0013-9327\(70\)90004-2](https://doi.org/10.1016/0013-9327(70)90004-2).
- Bedi S., Mehta S., Sharma S., and Vashist K.K. 2009. "Nitrogen Nutrition and Efficiency of Seed Reserve Mobilization during Germination in Winter Maize Cv. 'Buland.'" *Journal of New Seeds* 10 (1): 57–61. <https://doi.org/10.1080/15228860802716184>.
- Bewley, D. J. and Black M. 1985. "Seed Storage Reserves." In *Seeds: Physiology of Development and Germination*, 10–34. New York: Plenum Press.
- Bloor J.M.G. and Grubb P.J. 2003. "Growth and Mortality in High and Low Light : Trends among 15 Shade-Tolerant Tropical Rain Forest Tree Species." *Journal of Ecology* 91: 77–85.
- Bolland M.D.A. and Paynter B.H. 1990. "Increasing Phosphorus Concentration in Seed of Annual Pasture Legume Species Increases Herbage and Seed Yields." *Plant and Soil* 125 (2): 197–205. <https://doi.org/10.1007/BF00010657>.
- Bretagnolle F., Matejicek A., Gregoire S., Reboud X., and Gaba S. 2015. "Determination of Fatty Acids Content, Global Antioxidant Activity and Energy Value of Weed Seeds from Agricultural Fields in France." *Weed Research* 56 (1): 78–95.
<https://doi.org/10.1111/wre.12188>.

- Bu H.Y., Jia P., Qi W., Liu K., Xu D.H., Ge W.J., and Wang X.J. 2018. “The Effects of Phylogeny, Life-History Traits and Altitude on the Carbon, Nitrogen, and Phosphorus Contents of Seeds across 203 Species from an Alpine Meadow.” *Plant Ecology* 219 (6): 737–48. <https://doi.org/10.1007/s11258-018-0830-6>.
- Carón M.M., Frenne P. De, Brunet J., Chabrierie O., Cousins S.A.O., Backer L. De, Diekmann M., et al. 2014. “Latitudinal Variation in Seeds Characteristics of *Acer Platanoides* and *A. Pseudoplatanus*.” *Plant Ecology* 215 (8): 911–25. <https://doi.org/10.1007/s11258-014-0343-x>.
- Chapin S.F. 1980. “The Mineral Nutrition of Wild Plants.” *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 233–60.
- Chapin S.F., Schulze E.-D., and Mooney H.A. 1990. “The Ecology And Economics Of Storage In Plants.” *Annual Review of Ecology and Systematics* 21 (1): 423–47. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.21.1.423>.
- Cramer M.D. and Midgley J.J. 2009. “Maintenance Costs of Serotiny Do Not Explain Weak Serotiny.” *Austral Ecology* 34 (6): 653–62. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2009.01971.x>.
- Darwin C. 1859. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. London: John Murray.
- Denton M.D., Veneklaas E.J., Freimoser F.M., and Lambers H. 2007. “*Banksia* Species (Proteaceae) from Severely Phosphorus-Impoverished Soils Exhibit Extreme Efficiency in the Use and Re-Mobilization of Phosphorus.” *Plant, Cell and Environment* 30 (12): 1557–65. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2007.01733.x>.
- Dorken M.E. and Eckert C.G. 2001. “Severely Reduced Sexual Reproduction in Northern Populations of a Clonal Plant, *Decodon Verticillatus* (Lythraceae).” *Journal of Ecology* 89: 339–50.
- Dovrat G., Bakhshian H., Masci T., and Sheffer E. 2020. “The Nitrogen Economic Spectrum of Legume Stoichiometry and Fixation Strategy.” *New Phytologist*. <https://doi.org/10.1111/nph.16543>.
- Dwivedi S.L., Jambunathan R., Nigam S.N., Raghunath K., Shankar K.R., and

- Nagabhushanam G.V.S. 1990. "Relationship of Seed Mass to Oil and Protein Contents in Peanut (*Arachis Hypogaea* L.)." *Peanut Science* 17 (2): 48–52.
- Esler K.J., Cowling R.M., Witkowski E.T.F., and Mustart P.J. 1989. "Reproductive Traits and Accumulation of Nitrogen and Phosphorus during the Development of Fruits of *Protea Compacta* R. Br. (Calcifuge) and *Protea Obtusifolia* Buek. Ex Meisn. (Calcicole)." *New Phytologist* 112 (1): 109–15. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1989.tb00315.x>.
- Frenne P. De, Kolb A., Graae B.J., Decocq G., Baltora S., Schrijver A. De, Brunet J., et al. 2011. "A Latitudinal Gradient in Seed Nutrients of the Forest Herb *Anemone Nemorosa*." *Plant Biology* 13 (3): 493–501. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2010.00404.x>.
- Groom P.K. and Lamont B.B. 2010. "Phosphorus Accumulation in Proteaceae Seeds: A Synthesis." *Plant and Soil* 334 (1): 61–72. <https://doi.org/10.1007/s11104-009-0135-6>.
- Gutterman Y. 1992. "Influences of Daylength and Red or Far-Red Light during the Storage of Ripe Cucumis Prophetarum Fruits, on Seed Germination in Light." *Journal of Arid Environments* 23 (4): 443–49. [https://doi.org/10.1016/s0140-1963\(18\)30617-7](https://doi.org/10.1016/s0140-1963(18)30617-7).
- Hajibagheri M.A. and Flowers T.J. 1985. "Salt Tolerance in the Halophyte *Suaeda Maritima* (L.) Dum. The Influence of the Salinity of the Culture Solution on Leaf Starch and Phosphate Content." *Plant, Cell & Environment* 8 (4): 261–67. <https://doi.org/10.1111/1365-3040.ep11604655>.
- Han W., Fang J., Guo D., and Zhang Y. 2005. "Leaf Nitrogen and Phosphorus Stoichiometry across 654 Terrestrial Plant Species in NSTEC." *New Phytologist* 168: 377–85.
- Hawkins B.J. and Robbins S. 2010. "PH Affects Ammonium, Nitrate and Proton Fluxes in the Apical Region of Conifer and Soybean Roots." *Physiologia Plantarum* 138 (2): 238–47. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2009.01317.x>.
- Hoch G., Richter A., and Körner C. 2003. "Non-Structural Carbon Compounds in Temperate Forest Trees." *Plant, Cell and Environment*, no. 26: 1067–81.
- Holland E.L.A., Braswell B.H., and Sulzman J. 2005. "Nitrogen Deposition onto the United States and Western Europe: Synthesis of Observations and Models." *Ecological Society*

of America 15 (2): 38–57.

- Houle G. and Babeux P. 1994. “Variations in Rooting Ability of Cuttings and in Seed Characteristics of Five Populations of *Juniperus Communis* Var. *Depressa* from Subarctic Quebec.” *Canadian Journal of Botany*, 4893–498.
- Huxman T.E., Hamerlynck E.P., Jordan D.N., Salsman K.J., and Smith S.D. 1998. “The Effects of Parental CO₂ Environment on Seed Quality and Subsequent Seedling Performance in *Bromus Rubens*.” *Oecologia* 114 (2): 202–8.
<https://doi.org/10.1007/s004420050437>.
- Keilland K. 1994. “Amino Acid Absorption By Arctic Plants: Implications for Plant Nutrition and Nitrogen Cycling.” *Ecology* 75 (8): 2373–83.
- Kozlowski T.T. 1992. “Carbohydrate Sources and Sinks in Woody Plants.” *The Botanical Review* 58 (2): 107–222. <https://doi.org/10.1007/BF02858600>.
- Krannitz P.G. 1997. “Variation in Magnesium and Nitrogen Content in Seeds of Antelope Bitterbrush (*Purshia Tridentata*, Rosaceae).” *American Journal of Botany* 84 (12): 1738–42. <https://doi.org/10.2307/2446473>.
- Lacey E.P. 1996. “Parental Effects in *Plantago Lanceolata* L. I.: A Growth Chamber Experiment to Examine Pre- and Postzygotic Temperature Effects.” *Evolution* 50 (2): 865. <https://doi.org/10.2307/2410858>.
- Lambers H., Shane M.W., Cramer M.D., Pearse S.J., and Veneklaas E.J. 2006. “Root Structure and Functioning for Efficient Acquisition of Phosphorus: Matching Morphological and Physiological Traits.” *Annals of Botany* 98 (4): 693–713.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcl114>.
- Lieffering M., Andrews M., and McKenzie B.A. 1996. “Nitrate Stimulation of Mobilization of Seed Reserves in Temperate Cereals: Importance of Water Uptake.” *Annals of Botany* 78 (6): 695–701. <https://doi.org/10.1006/anbo.1996.0179>.
- Lin Y.L., Chao Y.Y., Huang W.D., and Kao C.H. 2011. “Effect of Nitrogen Deficiency on Antioxidant Status and Cd Toxicity in Rice Seedlings.” *Plant Growth Regulation* 64 (3): 263–73. <https://doi.org/10.1007/s10725-011-9567-0>.
- Linder C.R. 2000. “Adaptive Evolution of Seed Oils in Plants: Accounting for the

- Biogeographic Distribution of Saturated and Unsaturated Fatty Acids in Seed Oils.” *American Naturalist* 156 (4): 442–58. <https://doi.org/10.1086/303399>.
- Luzuriaga A.L., Escudero A., and Pérez-García F. 2006. “Environmental Maternal Effects on Seed Morphology and Germination in *Sinapis Arvensis* (Cruciferae).” *Weed Research* 46 (2): 163–74. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.2006.00496.x>.
- Maathuis F. 2009. “Physiological Functions of Mineral Macronutrients.” *Current Opinion in Plant Biology* 12 (3): 250–58. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2009.04.003>.
- Maguire A.J. and Kobe R.K. 2015. “Drought and Shade Deplete Nonstructural Carbohydrate Reserves in Seedlings of Five Temperate Tree Species.” *Ecology and Evolution* 5 (23): 5711–21. <https://doi.org/10.1002/ece3.1819>.
- Maranon T G.P. 1993. “Physiological Basis and Ecological Significance of the Seed Size and Relative Growth Rate Relationship in Mediterranean Annuals.” *Functional Ecology* 7 (5): 591–99.
- Marco D.G. De. 1990. “Effect of Seed Weight, and Seed Phosphorus and Nitrogen Concentrations on the Early Growth of Wheat Seedlings.” *Australian Journal of Experimental Agriculture* 30 (4): 545–49. <https://doi.org/10.1071/EA9900545>.
- Mašková T. 2019. “Decisions in Seed Reproduction in Plants.” Disertační práce. Univerzita Karlova v Praze.
- McCree K.J. 1983. “Carbon Balance as a Function of Plant Size in Sorghum Plants 1.” *Crop Science* 23 (6): 1173–77. <https://doi.org/10.2135/cropsci1983.0011183x002300060034x>.
- McGinley M.A. and Charnov E.L. 1988. “Multiple Resources and the Optimal Balance between Size and Number of Offspring.” *Evolutionary Ecology* 2 (1): 77–84.
- Mckane R.B., Johnson L.C., Shaver G.R., Nadelhoffer K.J., Rastetter E.B., Fry B., Giblin A.E., et al. 2002. “Resource-Based Niches Provide a Basis for Plant Species Diversity and Dominance in Arctic Tundra.” *Letters to Nature* 415: 68–71. <https://doi.org/10.1038/415068a>.
- Menezes L.C.C.R. De, Klein J., Kestring D., and Rossi M.N. 2010. “Bottom-up and Top-down Effects in a Pre-Dispersal Seed Predation System: Are Non-Predated Seeds Damaged?” *Basic and Applied Ecology* 11 (2): 126–34.

<https://doi.org/10.1016/j.baae.2009.11.004>.

Miller A.E. and Bowman W.D. 2003. “Alpine Plants Show Species-Level Differences in the Uptake of Organic and Inorganic Nitrogen.” *Plant and Soil* 250 (2): 283–92.

<https://doi.org/10.1023/A:1022867103109>.

Mooney H.A. and Billings W.D. 1961. “Comparative Physiological Ecology of Arctic and Alpine Populations of *Oxyria Digyna*.” *Ecological Society of America* 31 (1): 1–29.

Näsholm T., Kielland K., and Ganeteg U. 2009. “Uptake of Organic Nitrogen by Plants.” *New Phytologist* 182: 31–48.

Nordin A., Högberg P., and Näsholm T. 2001. “Soil Nitrogen Form and Plant Nitrogen Uptake along a Boreal Forest Productivity Gradient.” *Oecologia* 129 (1): 125–32.

<https://doi.org/10.1007/s004420100698>.

Obeso J.R. 2012. “Mineral Nutrient Stoichiometric Variability in *Hedera Helix* (Araliaceae) Seeds.” *Annals of Botany* 109: 801–6. <https://doi.org/10.1093/aob/mcr306>.

Parrish J.A.D. and Bazzaz F.A. 1985. “Nutrient Content of *Abutilon Theophrasti* Seeds and the Competitive Ability of the Resulting Plants.” *Oecologia* 65: 247–51.

Paungfoo-Ionhienne C., Ionhienne T.G.A., Rentsch D., Robinson N., Christie M., Webb R.I., Gamage H.K., Carroll B.J., Schenk P.M., and Schmidt S. 2008. “Plants Can Use Protein as a Nitrogen Source without Assistance from Other Organisms.” *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105 (11): 4524–29.

Piper E.L. and Boote K.I. 1999. “Temperature and Cultivar Effects on Soybean Seed Oil and Protein Concentrations.” *Journal of the American Oil Chemists’ Society* 76 (10): 1233–41. <https://doi.org/10.1007/s11746-999-0099-y>.

Poorter L., Wright S.J., Paz H., Ackerly D.D., Condit R., Ibarra-Manríques G., Harms K.E., et al. 2008. “Are Functional Traits Good Predictors of Demographic Rates? Evidence from Five Neotropical Forests.” *Ecology* 89 (7): 1908–20.

Reich P.B. and Oleksyn J. 2004. “Global Patterns of Plant Leaf N and P in Relation to Temperature and Latitude.” *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101 (30): 11001–6. <https://doi.org/10.1073/pnas.0403588101>.

- Rigano D.I.M., Vona V., A L.M., Vegetale B., Napoli U., and Foria V. 1987. “NH₄⁺ Uptake by the Unicelular alga *Cyanidium caldarium*.” *New Phytologist* 107: 507–12.
- Roach D.A. and Wulff R.D. 1987. “Maternal Effects in Plants.” *Annal Review of Ecology and Systematics* 18: 209–35. <https://www.jstor.org/stable/pdf/2097131.pdf>.
- Rodríguez-Navarro D.N., Margaret Oliver I., Albareda Contreras M., and Ruiz-Sainz J.E. 2011. “Soybean Interactions with Soil Microbes, Agronomical and Molecular Aspects.” *Agronomy for Sustainable Development* 31 (1): 173–90. <https://doi.org/10.1051/agro/2010023>.
- Saha S., Chakraborty D., Sehgal V.K., and Pal M. 2015. “Potential Impact of Rising Atmospheric CO₂ on Quality of Grains in Chickpea (*Cicer Arietinum* L.)” *Food Chemistry* 187: 431–36. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2015.04.116>.
- Sanyal A. and Decocq G. 2016. “Adaptive Evolution of Seed Oil Content in Angiosperms: Accounting for the Global Patterns of Seed Oils.” *BMC Evolutionary Biology* 16 (1): 1–13. <https://doi.org/10.1186/s12862-016-0752-7>.
- Sanyal A., Lenoir J., O’Neill C., Dubois F., and Decocq G. 2018. “Intraspecific and Interspecific Adaptive Latitudinal Cline in Brassicaceae Seed Oil Traits.” *American Journal of Botany* 105 (1): 85–94. <https://doi.org/10.1002/ajb2.1014>.
- Sanyal A. and Linder C.R. 2013. “Plasticity and Constraints on Fatty Acid Composition in the Phospholipids and Triacylglycerols of *Arabidopsis* Accessions Grown at Different Temperatures.” *BMC Plant Biology* 13 (1): 0–13. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-13-63>.
- Schelin M., Tigabu M., Eriksson I., Sawadogo L., and Odén P.C. 2004. “Predispersal Seed Predation in *Acacia Macrostachya*, Its Impact on Seed Viability, and Germination Responses to Scarification and Dry Heat Treatments.” *New Forests* 27 (3): 251–67. <https://doi.org/10.1023/B:NEFO.0000022225.75095.41>.
- Schimel J.P. and Bennett J. 2003. “Nitrogen mineralization challenges of a changing paragim.” *America*, no. June 2000: 2101–17. <http://www.mendeley.com/research/relationships-among-species-traits-separating-levels-response-identifying-linkages-abundances/>.

- Silva J. and Uchida R. 2000. "Essential Nutrients for Plant Growth: Nutrient Functions and Deficiency Symptoms." *Plant Nutrient Management in Hawaii's Soils, Approaches for Tropical and Subtropical Agriculture*, 31–55.
- Soriano D., Orozco-Segovia A., Mrquez-Guzmn J., Kitajima K., Gamboa-De Buen A., and Huante P. 2011. "Seed Reserve Composition in 19 Tree Species of a Tropical Deciduous Forest in Mexico and Its Relationship to Seed Germination and Seedling Growth." *Annals of Botany* 107 (6): 939–51. <https://doi.org/10.1093/aob/mcr041>.
- Spector W.S. 1956. *Handbook of Biological Data*. New York: W. B. Saunders Co.
- Steinger T., Gall R., and Schmid B. 2000. "Maternal and Direct Effects of Elevated CO₂ on Seed Provisioning, Germination and Seedling Growth in *Bromus Erectus*." *Oecologia* 123: 475–80.
- Stoddard F.L. 1999. "Variation in Grain Mass, Grain Nitrogen, and Starch B-Granule Content within Wheat Heads." *Cereal Chemistry* 76 (1): 139–44. <https://doi.org/10.1094/CCHEM.1999.76.1.139>.
- Sultan S.E. 1996. "Phenotypic Plasticity for Offspring Traits in *Polygonum Persicaria*." *Ecology* 77 (6): 1791–1807. <https://doi.org/10.2307/2265784>.
- Sun X., Kang H., Du H., Hu H., Zhou J., Hou J., Zhou X., and Liu C. 2012. "Stoichiometric Traits of Oriental Oak (*Quercus Variabilis*) Acorns and Their Variations in Relation to Environmental Variables across Temperate to Subtropical China." *Ecological Research* 27 (4): 765–73. <https://doi.org/10.1007/s11284-012-0953-5>.
- Takahashi N. 1995. "Longevity of Seeds." In *Science of the Rice Plant Physiology* 2, 57–61. Tokyo: Food and Agriculture Policy Research Center.
- Takakura K. 2002. "The Specialist Seed Predator *Bruchidius Dorsalis* (Coleoptera: Bruchidae) Plays a Crucial Role in the Seed Germination of Its Host Plant, *Gleditsia Japonica* (Leguminosae)." *Functional Ecology* 16 (2): 252–57. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2002.00619.x>.
- Turnbull L.A., Philipson C.D., Purves D.W., Rebecca L., Cunniff J., Goodenough A., Hautier Y., et al. 2012. "Plant Growth Rates and Seed Size: A Re-Evaluation." *Ecology* 93 (6): 1283–2289.

- Vaughton G. and Ramsey M. 2001. "Relationships between Seed Mass, Seed Nutrients, and Seedling Growth in *Banksia Cunninghamii*." *International Journal of Plant Sciences* 162 (3): 599–606.
- Violle C., Castro H., Richarte J., and Navas M.L. 2009. "Intraspecific Seed Trait Variations and Competition: Passive or Adaptive Response?" *Functional Ecology* 23 (3): 612–20. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2009.01539.x>.
- Walter V. 1978. Rozmnožování okrasných stromů a keřů 69, 274–279.